

# 胡杨异形叶沿树冠垂直空间分布规律研究

张斗, 张晓玮, 王立\*

甘肃农业大学林学院, 甘肃 兰州

收稿日期: 2022年4月15日; 录用日期: 2022年5月11日; 发布日期: 2022年5月23日

## 摘要

为探究胡杨异形叶随树冠高度变化的空间分布规律, 以甘肃河西走廊金塔县的人工胡杨林植株为研究对象, 调查树冠不同分层间胡杨各异形叶出现频率。结果表明: 条形叶与披针形叶频率在树冠底部最高, 锯齿卵形叶出现频率在树冠中部达到最大, 锯齿阔卵形叶与锯齿扇形叶多出现于树冠上部。其中, 条形叶频率、锯齿卵形叶频率与锯齿扇形叶频率在树冠各分层间叶形存在显著差异。随着树冠高度的增加, 条形叶出现频率逐渐减少, 披针形叶出现频率无明显变化, 而锯齿卵形叶、锯齿阔卵形叶和锯齿扇形叶的出现频率逐渐增大; 各异形叶在树冠垂直空间分布上表现出一定的消长规律。本研究结果揭示了胡杨异形叶在树冠层的分布规律, 有助于深入了解胡杨异形叶对生存环境的适应性变化。

## 关键词

胡杨, 异形叶, 出现频率, 树冠, 垂直分布

## Study on the Vertical Spatial Distribution of the Heteromorphic Leaves along the Canopy of *Populus euphratica*

Dou Zhang, Xiaowei Zhang, Li Wang\*

Forestry College of Gansu Agricultural University, Lanzhou Gansu

Received: Apr. 15<sup>th</sup>, 2022; accepted: May 11<sup>th</sup>, 2022; published: May 23<sup>rd</sup>, 2022

## Abstract

In order to explore the vertical spatial distribution law of the heteromorphic leaves in the canopy of *Populus euphratica*, the occurrence frequencies of heteromorphic leaves among different layers

\*通讯作者。

of the canopy were investigated by taking the artificial *P. euphratica* forest in Jinta County. The results showed that the frequencies of linear and lanceolate leaves were the highest at the bottom of the crown, the frequency of dentate ovate leaves was the highest in the middle of the crown, and the frequency of dentate broad-ovate leaves and dentate fan-shaped leaves was the highest in the upper part of the crown. Among heteromorphic leaves, the frequencies of linear leaves, dentate ovate leaves and dentate fan-shaped leaves were significantly different among the tree crown layers. The different heteromorphic leaves showed different trends with the increasing the tree crown height, the frequency of linear leaves gradually decreased, the frequencies of dentate ovate leaves, dentate broad-ovate leaves and dentate fan-shaped leaves significantly increased, while the frequency of lanceolate leaves were not significant changes. The relationships of each frequency of heteromorphic leaves in the vertical spatial distribution in the canopy showed a trade-off pattern. These results reveal the distribution pattern of heteromorphic leaves in the canopy layer of *P. euphratica*, which helps to understand the adaptive changes of heteromorphic leaf distribution to the survival environment.

## Keywords

*Populus euphratica*, Heteromorphic Leaves, The Occurrence Frequency, Canopy, The Vertical Spatial Distribution

Copyright © 2022 by author(s) and Hans Publishers Inc.

This work is licensed under the Creative Commons Attribution International License (CC BY 4.0).

<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>



Open Access

## 1. 前言

胡杨(*populus euphratica*)为杨柳科(Salicaceae)杨属(*Populus*)落叶乔木,是我国西北干旱区荒漠河岸林的主要建群树种[1]。其具有极喜光、耐盐碱、耐大气干旱、抗风沙等特性,是中国西北和中亚荒漠半荒漠地区唯一天然分布的乔木树种,在维护区域生态平衡和保护生物多样性方面,发挥着重要的作用[2]。因其叶片多变,在同一植株上可存在条形叶、披针形叶、卵圆形叶、阔卵圆形叶、肾形叶等多种叶片形态[3][4],因而也有异叶杨、变叶杨之称。

胡杨异形叶是其个体发育过程中对环境变化的生态适应性表现[5]。调查表明,胡杨异形叶受个体发育阶段的影响,胡杨幼苗期只有条形叶,随着树龄的增长,出现多种叶形[6]。胡杨异形叶是其长期适应极端干旱气候环境的结果,被认为是一种对沙漠地区干旱、高温和强光等胁迫生存环境的生态适应特性[4]。近年来,学者们从胡杨异形叶的形态指标[7]、光合特性[8]、渗透调节能力[2]、解剖结构[9]等多个方面探讨和研究了胡杨对沙漠环境的适应机制。这些研究表明胡杨叶形从条形叶、披针形叶向卵形叶、阔卵形叶形转变的过程中,叶片表现出更多的旱生结构,具有很高的抗旱能力[10]。这是由于从上至下不同冠层间的光照强度、温度、水分供给等微环境条件存在差异所致。而卵形叶、阔卵形叶主要位于树冠上层,条形叶、披针形叶多位于冠层底部[5]。然而,目前缺少对胡杨异形叶空间分布规律的定量化的研究,仅有少数利用叶形指数(叶片长宽比)的研究表明随着胸径和树高的增加,叶形指数逐渐降低,表明越趋近于树冠顶部卵形叶、阔卵形叶分布更多。但各异形叶在冠层间如何分布以及个体发育具体如何影响等定量关系仍不明确。因此,本研究旨在通过量化分析不同冠层间胡杨各异形叶的分布频率,揭示胡杨各异形叶的空间分布规律,有助于更深入地理解胡杨异形叶的生态学意义,并为进一步探讨和阐明胡杨异形叶变化的内在机制提供一定的理论基础。

## 2. 材料与方法

### 2.1. 研究区域概况

本研究在甘肃省酒泉市金塔县沙漠胡杨林景区的人工胡杨林内进行。金塔县地处黑河流域中下游，河西走廊中部北侧，巴丹吉林沙漠边缘。由于深居西北内陆，金塔县气候干燥，降水量少，蒸发量大，冬季寒冷，夏季酷热，日均温差、年均温差较大，光热资源丰富，属典型的温带大陆性气候。年均温 8℃，年均降水量 50 mm 左右，年均蒸发量超过 2500 mm。天然植被主要以耐盐碱、干旱的梭梭、怪柳、胡杨等为主[11]。样地内胡杨平均胸径为 14.3 cm，树高最小为 5.6 m，最大为 12.0 m。随机选取长势一致，无严重枯枝现象的 18 株胡杨个体为研究对象，并进行编号。

### 2.2. 研究方法

#### 2.2.1. 胡杨异形叶划分的依据

为了系统研究异形叶的空间分布，根据叶片的长宽比及叶缘形状[9]，对金塔胡杨林内选取的植株进行叶形划分，依次为条形叶、披针形叶、锯齿卵形叶、锯齿阔卵形叶、锯齿扇形叶(见图 1)。



Figure 1. Heteromorphic leaves of *Populus euphratica*  
图 1. 异形叶划分

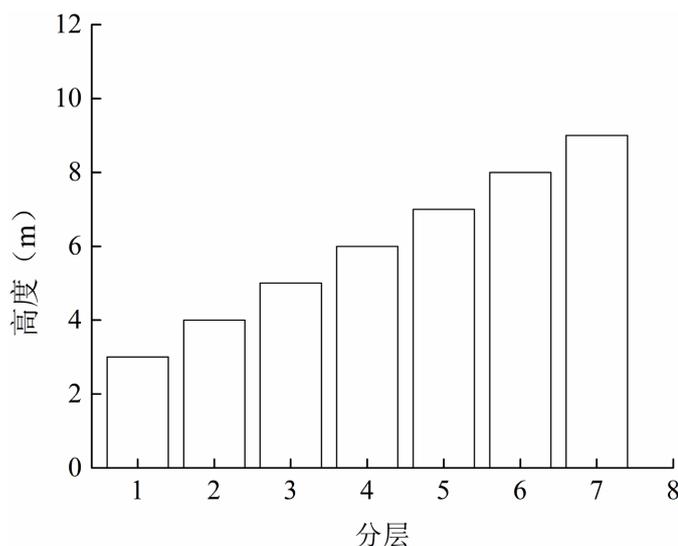


Figure 2. Actual height of each layer in tree crown  
图 2. 各分层实际高度

#### 2.2.2. 异形叶分布频率调查

于 2019 年 8 月胡杨叶片发育成熟时期，对于已编号的胡杨个体，由活枝下高开始，自下而上，每间隔 1 m 为一个研究层直至树冠顶部，并利用测高仪测量得到每层的实际高度(图 2)。每个研究层从东、南、

西、北四个方向各剪取一根长度相同的枝条，将各枝条上所有叶片混合后，根据图 1 所示异形叶类型将叶片进行分类，调查统计每一研究层各类异形叶出现的数量，并计算各异形叶在第一研究层出现的频率。具体计算公式如下：

$$f_{ab} = n_{ab} \div N_a \times 100\%$$

式中： $f_{ab}$  为第  $a$  层  $b$  类异形叶出现的频率； $n_{ab}$  为第  $a$  层  $b$  类异形叶出现的数量； $N_a$  为第  $a$  层测量的异形叶片总数。

### 2.3. 数据处理

使用 Excel 对所测数据进行统计，采用 SPSS 20.0 软件对不同研究层间各类异形叶频率进行方差分析和 Pearson 相关性分析，使用 Origin 2021 软件对不同高度下的各类异形叶频率进行一般线型回归分析并作图。

## 3. 结果与分析

### 3.1. 不同层次下各异形叶出现频率

由图 3 可知，条形叶、披针形叶、锯齿卵形叶和锯齿阔卵形叶分布于树冠整个垂直空间。而锯齿扇形叶除第二分层中存在很低的出现频率外，主要出现第五、六、七分层，以在树冠上部为主。条形叶出现频率在各分层间存在显著差异，其频率在 64.6% 到 23.4% 之间变化，其中最低值出现在第六分层，最高值出现在第一分层；披针形叶出现频率在各分层间不存在显著差异，各分层出现频率在 30% 左右波动；卵形叶出现频率范围为 7.9% (第一分层)~28.8% (第四分层)，且在各分层间存在显著差异；锯齿卵形叶在各分层出现频率的平均值为 19.0%，其中最值出现在第六分层，最低值出在第一分层。但其出现频率在各分层间不存在显著差异；锯齿扇形叶出现频率在各分层间存在显著差异，且其频率在第三分层最低，值仅为 0.3%，在第七分层最高，值为最低值的 27 倍(表 1，图 3)。

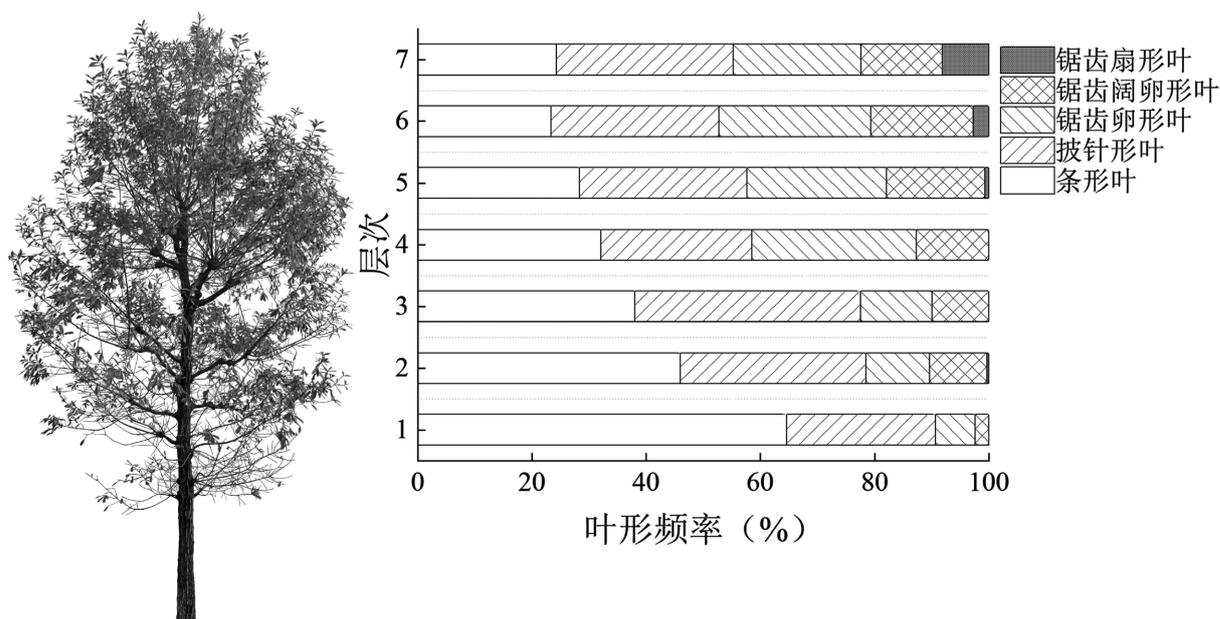


Figure 3. Variations in frequency of heteromorphic leaves among different layers

图 3. 不同层次间异形叶频率变化

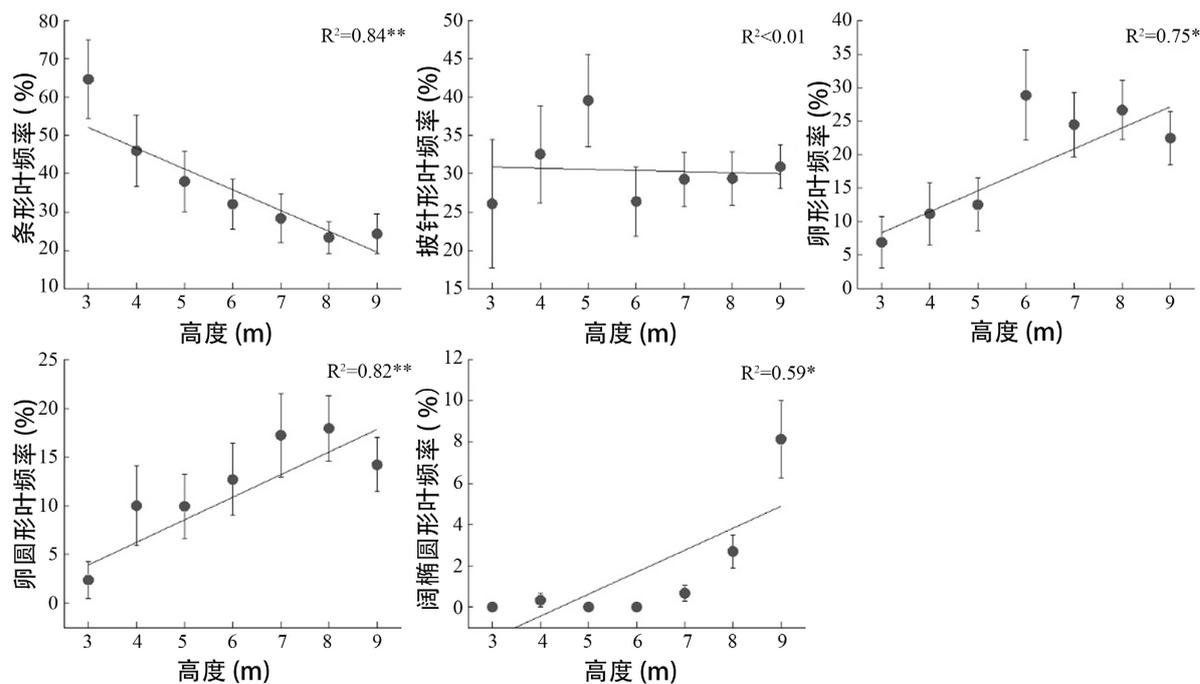
**Table 1.** Differences in the frequency of heteromorphic leaves among different layers**表 1.** 不同层次间各类异形叶频率差异

	条形叶	披针形叶	锯齿卵形叶	锯齿卵圆形叶	锯齿扇形叶
自由度	6	6	6	6	6
F 值	2.93	0.71	3.00	1.95	25.80
显著性	<b>0.01</b>	0.65	<b>0.01</b>	0.08	<b>&lt;0.01</b>

同一分层中各叶形出现频率随分层不同而不同。第一分层中, 条形叶出现频率最高, 其余依次为披针形叶、卵形叶和锯齿卵形叶。第二分层中, 各叶形出现频率从高到低依次为条形叶、披针形叶、卵形叶、锯齿卵形叶和锯齿扇形叶(0.3%)。第三分层中, 出现频率最高的叶形为披针形叶, 其值为 39.6%, 其次为条形叶 38.0%和卵形叶(12.5%), 锯齿卵形叶出现频率最低, 其值为 10.0%。第四分层中, 各叶形出现频率在 32.1%到 12.7%之间变化, 其中, 条形叶出现频率最高, 锯齿卵形叶最低。第五、六、七分层中, 披针形叶出现频率最高, 锯齿扇形叶出现频率最低, 其余叶形位于二者中间。

### 3.2. 各异形叶随树冠高度的变化规律

各叶形在各分层出现频率与高度的回归分析表明(见图 4), 条形叶在各分层出现频率与各分层高度间存在呈极显著负相关, 说明条形叶出现频率随树冠高度增加呈减小趋势。卵形叶、锯齿卵形叶和锯齿扇形叶出现频率与各分层高度间存在显著正相关, 表明随树冠高度增加, 卵形叶、锯齿卵形叶和锯齿扇形叶出现频率呈上升趋势。披针形叶出现频率与各分层高度间无显著性相关。

**Figure 4.** The relationships between the frequency of heteromorphic leaves and the layer height**图 4.** 各异形叶在不同高度间的变化规律

### 3.3. 各异形叶出现频率间的相关性

各形叶出现频率之间的相关性分析表明, 条形叶出现频率与披针形叶、卵形叶、锯齿卵形叶和锯齿

扇形叶出现频率间呈显著负相关关系。披针形叶出现频率与卵形叶间呈显著负相关关系，与锯齿阔卵形叶、锯齿扇形叶出现频率间不存在显著相关关系。锯齿卵形叶出现频率与锯齿阔卵形叶出现频率间存在正相关关系，与锯齿阔卵形叶出现频率间不存在显著相关性。锯齿阔卵形叶出现频率则与锯齿扇形叶出现频率间无显著相关性(表 2)。

**Table 2.** Correlation analysis between the frequency of heteromorphic leaves

**表 2.** 各异形叶频率间的相关分析

	条形叶	披针形叶	锯齿卵形叶	锯齿阔卵形叶	锯齿扇形叶
条形叶	1				
披针形叶	-0.46**				
锯齿卵形叶	-0.66**	-0.23*			
锯齿阔卵形叶	-0.59**	-0.17	0.41**	1	
锯齿扇形叶	-0.23*	0.02	0.12	0.14	1

\*\*在 0.01 级别(双尾), 相关性显著。\*在 0.05 级别(双尾), 相关性显著。

#### 4. 讨论

异形叶的产生是植物长期进化过程中, 自身基因调控与环境相结合的产物, 是一种对生存环境条件适应的表现[12]。本研究针对胡杨树冠不同空间有不同叶形的存在, 量化了各异形叶在树冠不同分层间出现频率规律(见图 3)。研究发现, 整体上, 条形叶与披针形叶出现频率高于其余叶形出现频率, 且各异形叶在空间分布存在一定差异, 其中, 条形叶与披针形叶在树冠底层出现频率最高, 锯齿卵形叶在树冠中部的出现频率达到最高, 而锯齿阔卵形叶与锯齿扇形叶多出现于树冠上部出现频率最高。除披针形叶出现频率与所处树冠层高度间无显著相关外, 其余各叶形出现频率与所处树冠层高度间表现出显著正相关或负相关关系。且各异形叶出现频率在各树冠层分布上还呈现出一定的消长规律。随着条形叶或披针形叶出现频率的减少, 锯齿卵形叶、锯齿阔卵形叶和锯齿扇形叶出现频率则呈增加趋势。

异形叶在树冠层分布频率的差异, 通常受光照[13]、温度[14]、湿度[15]、空气组成[16]和水文条件[17]等环境因素的影响, 其中光照强度和水分等环境因素在树冠层具有明显的垂直变化规律, 因而在决定各异形叶分布中至关重要。一般认为, 树冠上层叶片接收到的光照辐射较强, 蒸腾拉力较大, 因而叶片容易失水。而下层叶片则接收到的光照辐射相对较弱, 叶片所受蒸腾拉力也相对较小[18]。同时, 水力限制假说认为随着树木高度的增加, 水分从树木根部吸水向上运输的过程中受到得重力和运输路径阻力增大, 具供给树冠顶部水分所需的水分压力差也随之增加, 从而导致树冠顶部叶片受到的水分胁迫逐渐增加[19][20]。前人对胡杨、小叶杨的研究表明, 叶片水势随树冠高度的增加而呈下降趋势, 产生水分匮乏[21][22][23]。赵传燕等[23]研究表明胡杨的比叶面积随着其生长状况的变差而减少, 也说明树冠上层叶片面临的微环境胁迫更为严重。因此, 胡杨树冠不同部位的叶片会发生一系列改变来适应这种因树冠高度增加而引起的微环境差异。

大量对胡杨异形叶的研究表明, 随胡杨胸径的增大, 各异形叶呈现依次发育出现的规律, 最终锯齿扇形叶、锯齿卵形叶将占据绝大部分树冠[24][25]。这种叶形的替代主要是为了满足随个体发育特别是繁殖期对能量和水分需求的适应性策略[26], 因此, 各异形叶间表现出明显的结构差异。锯齿扇形叶和锯齿卵圆形叶等主要出现在树冠上层的叶片具有更为发达的旱生结构[27], 如大的气孔密度、叶肉细胞密度, 以及发达的栅栏组织, 从而表现出具有大的叶片面积、叶片厚度和叶片干重以及低的比叶面积[6], 从而增强其抵抗干旱高温等逆境胁迫的能力。同时, 白雪等[1]和杨树德等[2]研究表明位于树冠上层叶面积较

大的叶形具有较高的净光合速率、水分利用效率,以及更强的渗透调节能力。结合这些研究结果,表明随着胡杨树冠层高度的增加,与个体发育过程类似,胡杨叶片表现为一个叶面积逐渐增加的过程,从而呈现出各异形叶在空间分布上表现出此消彼长的规律。即随着高度的增加,条形叶频率呈显著下降趋势,锯齿卵形叶、锯齿阔卵形叶与锯齿扇形叶频率呈显著上升趋势(图 4)。此外根据黄文娟[25]等人的研究发现,在树冠顶层也有条形叶与披针形叶的存在,且胡杨成株树冠的最外层基本以条形叶为主。这与本研究中当高度持续增加时,条形叶并未完全消失,而是逐渐趋于稳定相一致。锯齿扇形叶频率急剧增加的高度,正与锯齿卵形叶、锯齿阔卵形叶频率趋于稳定的高度相一致,这可能是由于高度持续增加,导致锯齿卵形叶、锯齿阔卵形叶已基本不能满足胡杨对于干旱的适应,因此导致叶形进一步向更加耐旱的锯齿扇形叶进化。

## 5. 结论

本研究量化分析了胡杨各异形叶在树冠层的分布,结果表明各叶形在树冠不同分层间出现频率存在差异。其中,条形叶与披针形叶频率在树冠底部最高,锯齿卵形叶出现频率在树冠中部达到最大,锯齿卵形叶与锯齿扇形叶多出现于树冠上部。条形叶与披针形叶出现频率高于其余叶形出现频率。且随着树冠高度增加,各异形叶在树冠空间分布上呈现出一定的消长规律,表现为条形叶出现频率逐渐减小,锯齿卵形叶、锯齿阔卵形叶和锯齿扇形叶的出现频率逐渐增大,而披针形叶出现频率无明显变化。异形叶作为胡杨适应环境的特征和策略,其随树高变化的规律还受生长发育的影响,受人工林的生长发育同步性较高的限制,后续还需进一步补充和探索个体发育对各异形叶随树高变化的分布频率的影响。

## 基金项目

本文得到甘肃省青年科技基金项目(18JR3RA188)和甘肃农业大学科技创新基金—公招博士科研启动基金项目(2017RCZX-23)资助。

## 参考文献

- [1] 白雪,张淑静,郑彩霞,郝建卿,李文海,杨扬. 胡杨多态叶光合和水分生理的比较[J]. 北京林业大学学报, 2011, 33(6): 47-52.
- [2] 杨树德,陈国仓,张承烈,陈珈,王学臣. 胡杨披针形叶与宽锯齿卵形叶的渗透调节能力的差异[J]. 西北植物学报, 2004, 24(9): 1583-1588.
- [3] 苏培玺,张立新,杜明武,毕玉蓉,赵爱芬,刘新民. 胡杨不同叶形光合特性、水分利用效率及其对加富 CO<sub>2</sub> 的响应[J]. 植物生态学报, 2003, 27(1): 34-40.
- [4] 杨琼,李征珍,傅强,冯金朝. 胡杨(*Populus euphratica*)叶异速生长随发育的变化[J]. 中国沙漠, 2016, 36(3): 659-665.
- [5] 冯梅. 胡杨叶形变化与个体发育阶段的关系研究[D]: [硕士学位论文]. 阿拉尔: 塔里木大学, 2014.
- [6] 黄文娟,李志军,杨赵平,白冠章. 胡杨异形叶结构型性状及其相互关系[J]. 生态学报, 2010, 30(17): 4636-4642.
- [7] 黄文娟,韩铃,焦培培,张丹. 胡杨异形叶叶柄长度与叶片形态指标的关系[J]. 江苏农业科学, 2017, 45(1): 135-137.
- [8] 韩航,单凌飞,王双蕾,石莎,冯金朝. 胡杨异形叶光合作用特性研究[J]. 中央民族大学学报(自然科学版), 2019, 28(2): 5-11.
- [9] 岳宁. 胡杨异形叶生态适应的解剖及生理学研究[D]: [博士学位论文]. 北京: 北京林业大学, 2009.
- [10] 郑彩霞,邱箭,姜春宁,高荣孚,汪万福. 胡杨多形叶气孔特征及光合特性的比较[J]. 林业科学, 2006, 42(8): 19-24+147.
- [11] 李宗杰,田青,宋玲玲. 胡杨林地土壤水盐动态及对植被生长的影响[J]. 甘肃农业大学学报, 2015, 50(3): 126-131.

- [12] Zotz, G., Wilhelm, K. and Becker, A. (2011) Heteroblasty—A Review. *The Botanical Review*, **77**, 109-151. <https://doi.org/10.1007/s12229-010-9062-8>
- [13] McCully, M.E. and Dale, H.M. (2011) Heterophylly in *hippuris*, a Problem in Identification. *Canadian Journal of Botany*, **39**, 1099-1116. <https://doi.org/10.1139/b61-097>
- [14] Sato, M., Tsutsumi, M., Ohtsubo, A., Nishii, K., Kuwabara, A. and Nagata, T. (2008) Temperature-Dependent Changes of Cell Shape during Heterophyllous Leaf Formation in *Ludwigia arcuata* (Onagraceae). *Planta*, **228**, 27-36. <https://doi.org/10.1007/s00425-008-0715-3>
- [15] Li, G.J., Hu, S.Q., Yang, J.J., Schultz, E.A., Clarke, K. and Hou, H.W. (2017) Water-Wisteria as an Ideal Plant to Study Heterophylly in Higher Aquatic Plants. *Plant Cell Reports*, **36**, 1225-1236. <https://doi.org/10.1007/s00299-017-2148-6>
- [16] Kim, J., Joo, Y., Kyung, J., Jeon, M., Park, J.Y., Lee, H.G., Chung, D.S. and Lee, E.J. (2018) A Molecular Basis behind Heterophylly in an Amphibious Plant, *Ranunculus trichophyllus*. *PLOS Genetics*, **14**, e1007208. <https://doi.org/10.1371/journal.pgen.1007208>
- [17] Chitwood, D.H. and Sinaha, N.R. (2016) Evolutionary and Environmental Forces Sculpting Leaf Development. *Current Biology*, **26**, 297-306. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2016.02.033>
- [18] 田俊霞, 魏丽萍, 何念鹏, 徐丽, 陈智, 侯继华. 温带针阔混交林叶片性状随树冠垂直高度的变化规律[J]. 生态学报, 2018, 38(23): 8383-8391.
- [19] Steudle, E. (1995) Trees under Tension. *Nature*, **378**, 663-664. <https://doi.org/10.1038/378663a0>
- [20] 方群, 章永江, 曹坤芳. 不同冠高腾冲栲叶片结构及其影响因子[J]. 云南大学学报(自然科学版), 2013, 35(1): 114-120.
- [21] 李小琴, 张小由, 刘晓晴, 高冠龙. 额济纳绿洲河岸胡杨(*Populus euphratica*)叶水势变化特征[J]. 中国沙漠, 2014, 34(3): 712-717.
- [22] 魏特, 王力, 杨国敏. 六道沟流域不同冠层小叶杨光合特性及水分利用效率研究[J]. 西北植物学报, 2017, 37(11): 2247-2255.
- [23] 赵传燕, 赵阳, 彭守璋, 王瑶, 李文娟. 黑河下游绿洲胡杨生长状况与叶生态特征[J]. 生态学报, 2014, 34(16): 4518-4525.
- [24] 刘帅飞, 焦培培, 李志军. 灰叶胡杨异形叶的类型及其时空特征[J]. 干旱区研究, 2016, 33(5): 1098-1103.
- [25] 黄文娟, 李志军, 杨赵平, 梁继业, 白冠章. 胡杨异形叶结构型性状及其与胸径关系[J]. 生态学杂志, 2010, 29(12): 2347-2352.
- [26] 王文娟, 吕慧, 钟悦鸣, 陈利俊, 李景文, 马青. 胡杨异形叶性状与其个体发育的关系[J]. 北京林业大学学报, 2019, 41(2): 62-69.
- [27] 曾明. 胡杨异形叶性的环境适应分子机制研究[D]: [博士学位论文]. 北京: 北京林业大学, 2020.