

沈阳城市森林主要树种叶片形态生态特征与生长规律*

徐文铎 何兴元** 陈 玮 闻 华

(中国科学院沈阳应用生态研究所, 沈阳 110016)

【摘要】 利用统计和多元分析方法研究了沈阳城市森林 10 个主要树种叶片的形态生态特征和生长规律. 结果表明, 影响树木叶片生长发育节律的主要气象因子是 ≥ 5 °C 积温、累积日照时数和各物候期中平均温度. 不同物候期树木所需要的气象因子有所变化, 树木萌动期要求低温和寒冷指数, 而在生长期需要一定的温暖指数和湿润指数. 10 个树种的叶片形态数量特征差异较大, 按叶形指数依次为短序胡枝子 > 华北丁香 > 国槐 > 银白杨 > 红瑞木 > 金银忍冬 > 水腊 > 水曲柳 > 稠李 > 黄菠萝; 按叶面积依次为华北丁香 > 银白杨 > 黄菠萝 > 稠李 > 水曲柳 > 红瑞木 > 短序胡枝子 > 金银忍冬 > 国槐 > 水腊. 在 10 个树种叶长度与宽度、周长、叶面积之间相互关系中, 基本属于异速生长类型, 符合 $y = ax^k$ 模型, 但在叶长度与宽度之间关系中, 除银白杨 $k > 1$ 外, 其它 9 个树种均 $k < 1$; 在叶长度与周长关系中, 黄菠萝 $k > 1$, 银白杨 $k \approx 1$, 呈线性关系, 其它树种均 $k < 1$; 在叶长度与叶面积关系中, 10 个树种 $k > 1$, 而银白杨 $k = 2.1028$, 叶面积增长速度近似于叶长的 2 倍. 建立了 10 个树种的叶面积最优回归估测模型, 并对模型进行了估测检验.

关键词 城市森林 叶形态特征 异速生长 生长规律

文章编号 1001-9332(2006)11-1999-07 **中图分类号** S718 **文献标识码** A

Morphological-ecological characters and growth patterns of main tree species leaves in urban forest of Shenyang. XU Wenduo, HE Xingyuan, CHEN Wei, WEN Hua (*Institute of Applied Ecology, Chinese Academy of Sciences, Shenyang 110016, China*). -*Chin. J. Appl. Ecol.*, 2006, 17(11): 1999 ~ 2005.

The study with statistic and multivariate analyses showed that the main meteorological factors affecting the growth and development rhythms of main tree species leaves in urban forest of Shenyang were ≥ 5 °C accumulated temperature, accumulated sunshine hours, and mean temperature in the middle ten days of each phenological period. The meteorological factors needed by the tree species varied with their phenological period. Necessary low temperature and CI were required in germination period, and suitable WI and HI were needed in the growth period. The major quantitative morphological characters of 10 tree species in Shenyang urban forest were displayed in their leaf morphology and size, which decreased in the sequence of *Lespedeza cyrtobotrya* > *Syringa oblata* > *Sophora japonica* > *Populus alba* > *Cornus alba* > *Lonicera maackii* > *Ligustrum obtusifolium* > *Fraxinus mandshurica* > *Prunus padus* > *Phellodendron amurense*. As for the leaf area, it was decreased in the order of *S. oblata* > *P. alba* > *P. amurense* > *P. padus* > *F. mandshurica* > *C. alba* > *L. cyrtobotrya* > *L. maackii* > *S. japonica* > *L. obtusifolium*. The relationships of leaf length with leaf width, perimeter and area accorded with the model of $y = ax^k$, and the growth trend belonged to allometric type. The k value between leaf length and width of all test tree species except *P. alba* was lower than 1, and that between leaf length and perimeter was > 1 for *P. amurense*, ≈ 1 for *P. alba*, and < 1 for other tree species. As for the k value between leaf length and area, it was > 1 for all the tree species, with that of *P. alba* being 2.1028. The increasing rate of leaf area was about 2 times higher than that of leaf length. An optimum regression assessment model of the 10 tree species leaf area was built and tested.

Key words Urban forest, Leaf morphological character, Allometry, Growth pattern.

1 引 言

叶片是植物进行光合作用的主要器官, 是生态系统中初级生产者高能量转换器^[35], 其生长发育和性状特征直接影响到植物的基本行为和功能, 尤其是城市森林树种的叶片具有特殊的生态功能和美学价值. 因此, 植物叶片的研究历来是人们关注的焦点. 有关叶片形态生态特征和叶生长规律研究多见

于农作物和经济植物^[12, 16, 28], 而林木叶片的形态生态、生长规律研究较少^[5]. 早期对叶片的研究, 主要集中在叶片的外部形态、内部结构、叶分化以及光合生理有关的叶色素含量、叶位、叶序和叶龄等^[4, 7, 11, 29, 36]. 近年来, 植冠生态学研究日益活跃^[1],

* 国家自然科学基金重点项目(90411019)和中国科学院知识创新工程重要方向资助项目(KZCX3-SW 436).

** 通讯联系人. E-mail: hexy@iae.ac.cn
2006-05-24 收稿, 2006-09-12 接受.

在种群构件水平和群落水平开展了叶形态生态学研究,并建立叶形态与环境因子模型,分析其在进化中的适应意义^[10]. Wright 等^[20]基于全球 175 个样点,采集 2 548 种植物进行叶性分析,首次在全球尺度上阐明了植物叶性因子间的普遍规律.我国学者朱旭斌等^[38]研究了落叶栎林主要树种的展叶动态,常杰等^[1]研究了青冈常绿阔叶林主要树种叶形态生态特征,王希华等^[19]研究了常绿阔叶树种叶子寿命特性,而城市森林树种的叶形态生态特征至今尚无报道.本文探讨了沈阳城市森林主要树种叶片的物候节律、形态生态数量特征、异速生长规律和最优回归模型,为沈阳城市森林生态建设和树种选择提供科学依据.

2 研究地区与研究方法

2.1 自然概况

研究区位于中国科学院沈阳树木园内(41°46'N, 123°26'E),是沈阳市人口密集的商业文化中心地带,占地面积约 5 hm².沈阳市气候属于暖温带半湿润季风型大陆性气候,四季分明,雨热同期,年平均气温为 7.4 °C,1 月平均气温为 -12.6 °C,7 月平均气温为 27.5 °C,极端最高气温为 38.3 °C,极端最低气温为 -32.3 °C.年平均降水量为 755.4 mm,集中在 6~8 月,占全年的 64.4%,无霜期为 150 d,具有城市森林小气候特征^[26].在植物区系上,沈阳属于华北植物分布区,但正处在与长白、蒙古植物分布区的交汇地带^[25],植物种类比较丰富,园内有乔、灌木树种 540 多种,平均树高为 12 m,平均胸径为 22 cm,森林覆盖率 53.7%.并且自然形成乔、灌、草和死地被物层,森林天然更新良好,目前已经形成一个多层次、多世代的典型的城市近自然林.

2.2 研究方法

2.2.1 树种物候观测 按“中国物候观测方法”要求,根据 1963~1965 年和 1977~1978 年近百种乔灌木的物候观测资料,选出沈阳城市森林常见树种:银白杨(*Populus alba*)、国槐(*Sophora japonica*)、黄菠萝(*Phellodendron amurense*)、水曲柳(*Fraxinus mandshurica*)、稠李(*Prunus padus*)、红端木(*Cornus alba*)、水腊(*Ligustrum obtusifolium*)、金银忍冬(*Lonicera maackii*)、华北丁香(*Syringa oblata*)和短序胡枝子(*Lespedeza cyrtobotrya*) 10 种.统计 10 个树种 5 年的叶片生长物候期平均值,并利用沈阳气象台提供的相应时期气象资料,换算出 10 个树种的叶片生长发育物候期的光、温和水气象因子值(表 1).

2.2.2 树种叶片测定 选择物候观测树种,于 7 月上旬叶片完全成熟后,在每个树种的树冠中部枝条,随机取东、南、西、北 4 个方位的叶片各 10 个,共计 40 个叶片(10 个树种共 400 个叶片),装袋,带回实验室进行计算机扫描,用 Mapinfo 软件数字化,计算每片叶片的长度、宽度、周长和面积;叶形指数为叶面积与叶长和叶宽乘积的比值,并在 80 °C 下烘干

至恒重,确定其单位叶面积干重.

2.2.3 数据处理 数据均采用 DPS 软件系统进行处理,分析了叶片物候期与光、温、水环境因子关系,热量指标采用 Kira^[23]的温暖指数(WI)和寒冷指数(CI),湿度指标采用徐文铎^[24]的湿润指数(HI): $WI = \sum (t - 5)$; $CI = - \sum (5 - t)$; $HI = P/WI$.式中, t 为旬平均气温(°C), P 为旬降水量(mm).采用主成分分析(PCA)方法,把多个环境因子指标转化为少数几个指标,寻求影响叶片生长物候期的主要环境因子.叶片形态定量研究,根据异速生长公式^[21,31,32] $y = ax^k$ 建立沈阳城市森林 10 个主要树种叶片的长度(X)与宽度(Y);长度(X)与周长(L);长度(X)与面积(S)之间的异速生长模型,并用多元回归方程 $y = a + bx + cy$ 刻画叶片生长规律.

3 结果与分析

3.1 气象因子对树种叶片生长物候节律的影响

树种叶片形态生态特征主要表在叶片生长发育物候节律方面.影响树木叶片物候节律因子很多,除受到自身遗传特性制约外,还受到光、温和水等气象因子的影响(表 1).

为了找出影响树木叶片生长发育物候节律的主要因子,本文采用主成分分析(PCA)方法^[22,37],对 10 个树种的叶片生长发育物候的萌动期、展叶期和生长期进行了多变量分析(表 2).由表 1、表 2 可以看出,各树种的萌动期时间参差不齐,多数树种集中在 3 月下旬至 4 月上旬,各树种间对萌动环境条件的要求基本相似.在萌动期第 1 主分量中,萌动时间(0.4334)、 ≥ 5 °C 积温(0.432)、平均日照累积时数(0.432)和旬平均气温(0.413)等负荷量因子基本上很均衡,而信息量高达 86.853%;第 2 主分量以萌动期最低气温因子负荷量最高,为 0.885;第 3 主分量以萌动期 CI 负荷量最高,为 0.863.3 个主分量的累积信息百分比为 98.558% 以上,表明树木在萌动期需要高、低温交错诱导,而沈阳城市早春气温昼夜和旬变幅较大^[26].这是树种长期适应结果.一般来说,萌动期早的树种需要的光、温值较低,而萌动期较晚的树种需要光、温值较大.

树种展叶期一般在 4 月下旬,5 月中旬为展叶盛期.由表 2 可以看出,在第 1 主分量中,展叶期 ≥ 5 °C 积温(0.424)、展叶期天数(0.423)、总累积日照时数(0.424)和旬均温(0.423)的因子负荷量较高,信息百分比为 87.591%;第 2 主分量以展叶始期均温负荷量最高,为 0.737.二者累积信息百分比为 98.528%,表明城市森林树种在展叶期需要均衡的热量 and 日照时数,而且展叶始期平均气温起到关键作用.

表 1 不同树种叶片生长物候节律与气象因子的关系

Table 1 Relationships between meteorological factors and phenological rhythm of growth phase of leaves of different tree species

树种 Species	萌动期 Sprouting						展叶期 Leaf expansion						叶生长期 Leaf growth					
	X ₁	X ₂	X ₃	X ₄	X ₅	X ₆	X ₁	X ₂	X ₅	X ₇	X ₈	X ₆	X ₉	X ₅	X ₁₀	X ₁₁	X ₁₂	X ₅
A	76	10.2	9.6	-5.4	2.9	481.1	114	168.1	12.3	6.0	10.1	774.1	194	-3.2	17.2	238.8	2.7	1542.3
B	101	78.1	11.6	1.7	6.2	673.7	129	338.2	14.8	11.5	15.2	895.3	175	2.9	17.2	238.8	2.6	1413.1
C	105	84.1	11.6	1.7	9.3	705.9	126	297.9	14.8	10.5	14.5	873.7	159	2.9	19.5	212.1	2.8	1262.2
D	103	78.1	11.6	1.7	9.3	688.1	127	309.9	14.8	9.3	14.5	880.9	174	6.2	14.8	248.6	2.5	1364.8
E	80	16.0	9.6	-0.5	2.9	508.2	107	84.1	9.3	2.9	6.9	716.9	188	-3.2	17.2	238.8	2.6	1527.6
F	106	90.1	11.6	1.7	9.3	713.1	125	286.4	14.8	9.3	14.5	866.5	173	2.9	17.2	238.8	2.6	1367.6
G	89	31.6	9.6	-0.5	2.9	586.2	112	135.5	12.3	8.1	12.4	759.7	191	0.3	14.8	248.6	2.3	1561.6
H	87	25.6	9.6	-0.5	2.9	571.8	113	151.7	12.3	11.6	12.4	766.9	196	0.3	14.8	248.6	2.6	1599.6
I	84	16.0	9.6	-0.5	2.9	543.6	117	200.9	12.3	13.8	16.4	795.7	199	0.3	14.8	248.6	2.6	1596.7
J	103	78.1	11.6	1.7	9.3	688.1	132	378.9	17.1	14.5	18.0	930.5	176	2.9	17.2	238.8	2.6	1525.9

A: 银白杨 *Populus alba*, B: 国槐 *Sophora japonica*, C: 黄菠萝 *Phellodendron amurense*, D: 水曲柳 *Fraxinus mandshurica*, E: 稠李 *Prunus padus*, F: 红瑞木 *Cornus alba*, G: 水腊 *Ligustrum obtusifolium*, H: 金银忍冬 *Lonicera maackii*, I: 华北丁香 *Syringa oblata*, J: 短序胡枝子 *Lespedeza cytobotrya*, X₁: 物候期距 1 月 1 日的天数 The days of phenological period from Jan. 1, X₂: ≥ 5 °C 积温 ≥ 5 °C Temperature accumulation, X₃: 寒冷指数 Coldness index (CI), X₄: 旬最低温 The lowest temperature in ten days, X₅: 旬平均气温 Mean temperature in ten days, X₆: 平均日累积日照时数 Mean per day sunshine accumulation, X₇: 展叶始期平均气温 Mean temperature in begin leaf expansion, X₈: 展叶盛期平均气温 Mean temperature in total leaf expansion, X₉: 叶生长期天数 The duration of leaf growth, X₁₀: 叶变色始期旬平均气温 Mean temperature in ten days beginning leaf discolor, X₁₁: 温暖指数 Warmth index (WI), X₁₂: 湿度指数 Humidity index (HI). 下同 The same below.

表 2 不同物候期环境因子对前 3 个主分量的负荷量

Table 2 Loading of environment factor to the first three principal components in different phenological period

物候期 Phenological period	主分量 Principal component	X ₁	X ₂	X ₃	X ₄	X ₅	X ₆	X ₇	X ₈	X ₉	X ₁₀	X ₁₁	X ₁₂	特征根 Eigenvalue (λ)	信息 Information percent (%)	累积 Information summation percent (%)
萌动期 Sprouting	γ ₁	0.433	0.432	0.387	0.346	0.413	0.432							5.211	86.853	86.853
	γ ₂	0.009	-0.162	-0.310	0.885	-0.306	0.015							0.467	7.780	94.633
	γ ₃	-0.231	-0.160	0.863	0.177	-0.295	-0.240							0.236	3.925	98.558
	h ²	0.241	0.238	0.990	0.935	0.351	0.245							5.914		
展叶期 Leaf expansion	γ ₁	0.423	0.424			0.423	0.424	0.347	0.403					5.256	87.591	87.591
	γ ₂	-0.286	-0.275			-0.167	-0.289	0.737	0.434					0.656	10.937	98.528
	γ ₃	0.295	0.320			-0.878	0.173	0.099	0.007					0.054	0.907	99.435
	h ²	0.356	0.358			0.977	0.293	0.673	0.351					5.966		
生长期 Leaf growth	γ ₁					-0.180	0.442			0.460	-0.457	0.484	-0.345	3.830	63.849	63.849
	γ ₂					-0.664	0.313			0.306	0.262	-0.219	0.501	1.830	30.492	94.331
	γ ₃					0.524	0.261			0.127	-0.468	-0.156	0.631	0.203	3.379	97.710
	h ²					0.748	0.361			0.321	0.496	0.306	0.767	5.863		

叶生长期也称绿叶期,指展叶始期至叶变色的一段时期.由表 2 可以看出,第 1 主分量中,叶生长 WI 因子负荷量、叶生长期天数及叶变色期的因子负荷量分别为 0.484、0.460 和 0.457;在第 2 主分量中,萌动期旬平均气温和 HI 因子负荷量较高(-0.664 和 0.500).二者累积信息百分比为 94.331%.表明在叶整个生长发育过程中,热量指数是一个非常重要因子,而在叶的萌动期,旬平均气温是一个负向效应.叶生长期萌动早的树种对旬平均气温要求不高,而比叶重生长期萌动迟的树种则需要较高的旬平均气温.

3.2 不同树种的叶片形态数量特征

叶片形态数量特征主要表现在叶片的形态和小大两个方面^[1,17,33].不同树种的叶片形状和大小有很大差异.叶形指数表示叶片边缘的分裂程度和圆

滑程度,其比值越大,叶片缘化度越高,缺刻少,越接近方形(表 3).由表 3 可以看出,在 10 个树种中,按叶形指数大小顺序为短序胡枝子 > 华北丁香 > 国槐 > 银白杨 > 红瑞木 > 金银忍冬 > 水腊 > 水曲柳 > 稠李 > 黄菠萝;叶片形状按长宽比值大小排序为水曲柳 > 黄菠萝 > 水腊 > 红瑞木 > 稠李 > 金银忍冬 > 短序胡枝子 > 华北丁香 > 银白杨 > 国槐.在 10 个树种中,叶面积大小依次是华北丁香 > 银白杨 > 黄菠萝 > 稠李 > 水曲柳 > 红瑞木 > 短序胡枝子 > 金银忍冬 > 国槐 > 水腊.而比叶重明显不同,其大小依次为银白杨 > 华北丁香 > 红瑞木 > 国槐 > 水曲柳 > 稠李 > 黄菠萝 > 金银忍冬 > 水腊 > 短序胡枝子.

3.3 不同树种的叶片异速生长规律

异速生长是指生物体各部分器官的不均匀和不

表3 不同树种叶形态数量特征

Table 3 Morphological quantitative character of the leaves of different tree species (mean \pm SD)

树种 Species	叶长 Length (cm)	叶宽 Width (cm)	长宽比 Land wide ratio	面积 Area (cm ²)	叶形数 Leaf index	比叶重 Specific leaf weight (g · m ⁻²)
A	7.31 \pm 1.07	6.29 \pm 1.14	1.18 \pm 0.10	31.57 \pm 9.59	0.67 \pm 0.03	84.32 \pm 17.52
B	5.27 \pm 0.47	2.62 \pm 0.23	1.10 \pm 0.22	9.65 \pm 1.51	0.70 \pm 0.03	40.43 \pm 12.38
C	11.86 \pm 1.28	4.41 \pm 0.60	0.69 \pm 0.22	31.81 \pm 6.92	0.60 \pm 0.02	32.30 \pm 10.61
D	10.48 \pm 2.53	3.96 \pm 1.14	2.71 \pm 0.45	27.24 \pm 13.56	0.62 \pm 0.04	37.83 \pm 29.08
E	9.40 \pm 0.99	4.77 \pm 0.59	1.97 \pm 0.16	27.24 \pm 5.56	0.60 \pm 0.06	29.61 \pm 4.63
F	7.81 \pm 1.80	3.95 \pm 0.75	2.02 \pm 0.26	20.97 \pm 6.49	0.67 \pm 0.04	37.27 \pm 11.99
G	4.66 \pm 0.85	1.81 \pm 0.30	2.53 \pm 0.26	5.34 \pm 1.69	0.63 \pm 0.12	31.03 \pm 14.47
H	5.84 \pm 0.50	3.08 \pm 0.27	1.90 \pm 0.11	11.69 \pm 1.58	0.65 \pm 0.04	33.07 \pm 6.63
I	7.81 \pm 1.57	6.62 \pm 1.20	1.19 \pm 0.09	34.58 \pm 12.47	0.77 \pm 0.92	36.61 \pm 8.01
J	4.91 \pm 0.97	3.24 \pm 0.54	1.51 \pm 0.11	12.69 \pm 4.29	0.80 \pm 0.19	20.63 \pm 9.68

成比例的生长,是将生长中整体与部分,或部分与部分之间进行对应研究^[18,30].根据异速生长公式^[21,31,32],建立了沈阳市森林10个主要树种的叶片异速生长模型(表4),经回归分析和相关性检验,10个树种的叶片长度与宽度回归拟合的相关系数,都达到极显著水平($P < 0.01$),但 k 值因树种不同变化很大(0.0505 ~ 1685).银白杨 $k > 1$,表明叶片宽度的增长率大于叶片长度的增长率;而其他9个树种均 $k < 1$,反映了叶片长度增长速率比叶片宽度增长速率快,叶片呈长形.10个树种的 k 值依次为银白杨 > 黄菠萝 > 水曲柳 > 红端木 > 金银忍冬 > 稠李 > 紫丁香 > 胡枝子 > 水腊 > 国槐.

在叶片长度与周长拟合中,水腊相关性较差($P = 0.0753$),其余的 k 值也因树种而异(表4),黄菠萝 $k = 1.1226$,叶周长生长速率大于叶长度生长速率.银白杨和稠李的 k 值近似于1,呈线性关系,通过线性拟合银白杨叶片的长度与周长模型为: $L = -2.3089 + 3.5658X$ ($r = 0.9735$, $P = 0.0000$);稠李为: $L = -0.1904 + 2.3679X$ ($r = 0.9546$, $P = 0.0000$),达到显著水平.这说明两种树种的叶片长度生长速率与周长生长速率近似于同速生长类型.其他7个树种 k 值都小于1,叶片周长生长速率小于叶片长度生长速率.

由表4可以看出,10个树种的叶面积增长速率大于叶片的长度(宽度)生长速度, k 值为1.3421 ~ 2.1028.尤其是银白杨的叶面积增长速率近似于叶长增长的2倍($k = 2.1028$).而且这种关系非常密切,相关系数 r 值在0.7476 ~ 0.9659 ($P < 0.05$).表明城市森林树种叶片长度与叶面积增长具有较稳定的异速生长规律.

3.4 不同树种的叶片生长最优回归模型

叶面积是研究植物叶片量化特征的最主要指标

表4 不同树种叶片各组分与叶片长度的异速生长模型

Table 4 Mathematical allometric models relationships between the components and length of leaves of different tree species

树种 Species	数学模型 Mathematic model	r	P
A	$L = 2.2788X$	0.9343	0.0000
	$S = 0.4710X$	0.9546	0.0000
	$Y = 1.1328X$	0.9626	0.0007
B	$L = 3.0143X$	0.5131	0.0000
	$S = 0.7392X$	0.9444	0.0000
	$Y = 0.3882X$	0.8621	0.0000
C	$L = 1.6267X$	0.7838	0.0000
	$S = 0.3881X$	0.6962	0.0000
	$Y = 0.4176X$	0.9042	0.0000
D	$L = 2.3734X$	0.8077	0.0000
	$S = 0.3239X$	0.9877	0.0000
	$Y = 0.7453X$	0.9011	0.0000
E	$L = 2.2788X$	0.7112	0.0000
	$S = 0.4863X$	0.9546	0.0000
	$Y = 0.5744X$	0.9203	0.0000
F	$L = 2.4703X$	0.7700	0.0000
	$S = 0.5371X$	0.9712	0.0000
	$Y = 0.631X$	0.8577	0.0000
G	$L = 4.1616X$	0.7715	0.0753
	$S = 0.6720X$	0.2844	0.0000
	$Y = 0.7625X$	0.7476	0.0000
H	$L = 2.913X$	0.7629	0.0000
	$S = 1.0713X$	0.9566	0.0000
	$Y = 1.2093X$	0.8544	0.0000
I	$L = 3.4195X$	0.9195	0.0000
	$S = 0.8644X$	0.9798	0.0000
	$Y = 0.9041X$	0.9659	0.0000
J	$L = 3.990X$	0.9403	0.0000
	$S = 0.9820X$	0.8689	0.0000
	$Y = 0.6143X$	0.8844	0.0000

之一.叶面积大小和形态特性直接影响植物光合利用率以及物质交换,因此,准确地估算叶面积是衡量城市森林结构与功能的重要指标.通常利用叶片的长度和宽度来定量刻画叶面积.应用回归方法,建立了沈阳市森林10个树种的叶面积、长度和宽度的最优模型(表5).从中可以看出,10个树种的叶面积最优回归模型复相关系数 r 值在0.8172 ~ 0.9889之间,且均为极显著相关($P < 0.01$).

表5 不同树种叶长度、宽度与面积的最优回归模型
Table 5 Optimal regression model of length, width and area of the leaves of different tree species

树种 Species	数学模型 Mathematic model	r
A	$S = -26.9504 + 3.7304X = 4.9699Y$	0.9889
B	$S = -9.4012 + 1.9145X + 3.4262Y$	0.9664
C	$S = -26.8349 + 2.2139X + 7.3443Y$	0.9864
D	$S = -24.3571 + 1.7945X + 8.2823Y$	0.9848
E	$S = -23.8025 + 3.7501X + 3.3094Y$	0.9503
F	$S = -17.1213 + 1.6120X + 6.4536Y$	0.9856
G	$S = -3.2234 + 0.6768X + 2.9913Y$	0.8172
H	$S = -6.5288 + 1.6225X + 3.7107$	0.9528
I	$S = -30.6394 + 3.910X + 5.2369Y$	0.9764
J	$S = -8.9619 + 1.5333X + 4.3578Y$	0.8875

为了检验回归模型的估计精度,分别取 10 个树种的中部枝条具有代表性的叶片,并随机抽取 10 片叶片,在微机上进行扫描,测其叶的长、宽和面积,检验观察值和理论值的差异(表 6)。

表6 不同树种叶面积最优回归模型的检验
Table 6 Test of optimal regression model of leaf area of different tree species

树种 Species	叶面积 Area (cm ²)		误差 Error (%)
	观察值 Observations(±SD)	理论值 Theoretical value (±SD)	
A	25.5557 ± 5.7364	25.5655 ± 6.1528	0.04
B	9.0888 ± 1.6969	9.1266 ± 1.679	1.41
C	35.0715 ± 4.825	34.6946 ± 4.4843	1.07
D	25.3374 ± 3.0788	25.9438 ± 9.6652	1.3
E	23.3374 ± 3.0788	23.6109 ± 2.7669	1.17
F	21.7685 ± 6.0992	23.1972 ± 3.7803	3.56
G	4.8221 ± 1.3783	4.5625 ± 1.1756	5.38
H	12.8170 ± 1.8838	13.8517 ± 1.4859	8.07
I	31.5130 ± 9.6733	31.2205 ± 9.7248	0.93
J	15.2293 ± 3.0870	15.2350 ± 2.3775	0.04

由表 6 可以看出,10 个树种的模拟模型估算值与实测值误差在 0.04% ~ 8.07% 之间。在实际应用中,可以通过测定叶的长和宽,估算出叶面积。这对于城市森林绿量和叶面积指数研究具有重要意义。

4 讨 论

叶片形态建成与光照、气温和降水等因子有密切关系。沈阳城市森林树种一般 3 月下旬到 4 月初,随气温升高渐渐脱离休眠状况,进入萌动、展叶和叶生长发育阶段,至 9 月叶开始变色,随着临界低温的到来开始落叶,形成鳞芽以渡过严寒逆境。这一循环过程构成了树木叶片的生活史。但树木的每个物候期都存在严格的相关性、顺序性和同步性^[22,37]。就叶物候来说,从叶芽萌动到落叶的每个物候期都存在一个植物对环境因子的适应过程及敏感期^[2]。植物只有通过这个敏感期,才能进入下一个物候期。Menzel^[13]认为,植物各生长发育节律与前期的气候因子有密切关系;张福春等^[34]利用积分回归法和相

关系数证明了树种春季物候早晚与物候期前气温呈正相关;徐雨晴等^[27]指出,树木芽膨大需要一定低温条件后,才能打破休眠期,进入展叶期;祝宁等^[37]利用主成分分析方法(PCA)研究了影响东北地区天然林树种物候期的主要气象因子,认为总累积日照数和均温是诱导树木萌动期的主导因子。谢寿昌等^[22]认为,平均温度是诱导树木萌动的主要气象因子。本文研究发现,高、低温交错变化是诱导树木萌动的主要气象因子,尤其是萌动前的低温因子更为重要。为了探讨萌动前温度变化值,本文首次将 WI、CI 以及 HI 引入植物物候学研究中,并利用尺度转换,把月平均气温转换为旬平均气温,用在本文的树木萌动期主成分分析中, Y₃ 的 CI 因子负荷量高达 0.8630。树木叶从爆芽至落叶都有一个发生、发展、衰老和死亡的过程,形成一个年复一年的树木叶生态物候环^[14]。研究树木叶萌动和展叶生态过程非常有意义。根据 Kikuzawa 叶建成消耗理论^[9],认为叶面积越大,植物萌动期和展叶期越晚,相反,叶质量比重(叶重比)越大而萌动期、展叶期呈越早的趋势,说明植物叶物候节律与叶面积大小呈正相关而与叶重比呈负相关^[38]。由于本文没有进行动态取样,各树种展叶速度、叶面积大小、叶面积干重究竟何时达到最大值,尤其是展叶生态过程与物候的关系等问题尚不清楚,有待今后深入研究。

树木叶生长发育具有规律性,可能是同速生长型,也可能是异速生长型^[8]。同速生长型主要表现在数量性状间的关系为直线函数形式,而异速生长型数量性状间关系为曲线函数形式。Gould^[6]把异速生长分为“简单的”异速生长和“复杂的”异速生长两大类。前者符合 $y = ax^k$ 数学形式,其对数转化为 $\lg y = k \lg x + \lg a$ 可为线性形式;后者异速生长不遵守 $y = ax^k$ 数学形式。用非线性回归分析,此种异速生长关系为二次项系数显著,因而表现为曲线关系。本研究均采用简单的异速生长模型进行叶片生长规律刻画,叶长度和宽度是叶片生长的基本量度,其长度关系可以反映叶的生长规律。本研究中发现,叶生长存在种间和种内的差异,银白杨叶长生长速率比叶宽大快($k > 1$),而其它树种 k 值都小于 1。但叶面积的增长率与叶长相比, k 值均大于 1(表 4),尤其是银白杨 k 值为 2.1038,叶面积增长率接近于叶长度增长 2 倍以上。叶面积迅速增大是植物为获得最大碳收入所采取的生存适应策略^[3]。沈阳城市森林树种从爆芽到叶成熟大约 15 ~ 20 d,展叶期很短,叶迅速增长到最大值,有利于植物进行光合作用,以弥补构

建新一批叶所消耗的能量^[10]。Saeki等^[15]研究表明,落叶阔叶树种的叶需要15d才能偿还新叶建成的消耗,而常绿针叶树种需要50~80d^[9]。植物叶异速生长是一个反映植物行为和功能的综合指标,是植物长期适应生态环境的结果,也是植物为获得最大光合生产并维持高效养分利用所形成的适应策略。目前,叶形态生态研究仅限于个体水平,如何将叶片水平尺度转换成种群、群落冠层乃至景观区域,是今后叶形态生态学研究的重点^[33,35]。

参考文献

- Chang J (常杰), Ge Y (葛滢), Fu H-L (傅华琳). 1998. Study on the morpho-ecology of leaves of the main species in the evergreen broadleaved forest dominated by *Cyclobalanopsis glauca*. *Chin Bull Bot* (植物学通报), **15**(6): 59~64 (in Chinese)
- Chen X-Q (陈效述), Zhang F-C (张福春). 2001. Spring phenological change in Beijing in the last 50 years and its response to the climatic changes. *Chin Agric Meteorol* (中国农业气象), **22**(1): 1~5 (in Chinese)
- Cordell S, Goldstein G, Meinzer FC, et al. 2001. Regulation of leaf life-span and nutrient-use efficiency of *Metrosideros polymorpha* trees at two extremes of a long chronosequence in Hawaii. *Oecologia*, **127**: 198~206
- Duan X-H (段喜华), Sun L-F (孙立夫), Ma S-R (马书荣), et al. 2003. The studied of blade of *Adenophora potaninii* in different altitude. *Bull Bot Res* (植物研究), **23**(3): 334~336 (in Chinese)
- Fan J (范晶), Zhao H-X (赵惠勋), Li M (李敏). 2003. The specific leaf weight and its relationship with photosynthetic capacity. *J Northeast For Univ* (东北林业大学学报), **31**(5): 37~39 (in Chinese)
- Gould SJ. 1966. Allometry and size in ontogeny and phylogeny. *Biol Rev*, **41**: 587~640
- Hang Y-Y (杭悦宇), Huang C-H (黄春洪), Mu S (穆森), et al. 2004. Studies on diversity of morphological characteristics of leaves from *Dioscorea zingiberensis*. *Acta Bot Yunnanica* (云南植物研究), **26**(4): 398~404 (in Chinese)
- Huxley JS. 1924. Constant differential growth-ratios and their significance. *Nature*, **114**: 895~896
- Kikuzawa K. 1991. A cost-benefit analysis of leaf habit and leaf longevity of trees and their geographical pattern. *Am Nat*, **138**: 1250~1263
- Kikuzawa K, Ackerly D. 1999. Significance of leaf longevity in plants. *Plant Species Biol*, **14**: 39~45
- Li X-L (李晓兰), Li X-H (李雪华), Jiang D-M (蒋德明), et al. 2005. Leaf morphological characters of 22 *Compositae herbaceous* species in Horqin sandy land. *Chin J Ecol* (生态学杂志), **24**(12): 1397~1401 (in Chinese)
- Lin X-Q (林贤青), Zhu D-F (朱德峰), Zhou W-J (周伟军), et al. 2003. Relationship between specific leaf weight and photosynthetic rate at panicle initiation stage in super hybrid rice. *Chin J Rice Sci* (中国水稻科学), **17**(3): 281~283 (in Chinese)
- Menzel A. 2000. Trends in phenological phases in Europe between 1951 and 1996. *Int J Biometeorol*, **44**: 76~81
- Ren J-Z (任继周), Liu X-L (刘学录), Hou F-J (侯扶江). 2002. Bio-geological temporal zonation and its agricultural significance. *Chin J Appl Ecol* (应用生态学报), **13**(8): 1013~1016 (in Chinese)
- Saeki T, Nomoto N. 1958. On the seasonal change of photosynthetic activity of some deciduous and evergreen broadleaf trees. *Bot Magaz Tokyo*, **71**: 235~241
- Sheng B-L (盛宝龙), Zhao H-L (赵洪亮), Ma L-B (马连宝), et al. 2004. Leaf characteristics of *Ginkgo biloba*. *J Plant Genet Resour* (植物遗传资源学报), **5**(1): 65~68 (in Chinese)
- Wang J-F (王俊峰), Feng Y-L (冯玉龙). 2004. The effect of light intensity on biomass allocation, leaf morphology and relative growth rate of two invasive plants. *Acta Phytoecol Sin* (植物生态学报), **28**(6): 781~786 (in Chinese)
- Wang J-W (王俊伟), Li H-Y (李海燕), Yang Y-f (杨允菲). 2005. The growth regulation on leaves of four garden shrubs in temperate region in China. *J Jilin Normal Univ* (Nat Sci) (吉林师范大学学报·自然科学版), **37**(1): 95~98 (in Chinese)
- Wang X-H (王希华), Zhang J (张婕), Zhang Z-X (张正祥). 2000. Leaf longevity of evergreen broad-leaved species of Tiantong National Forest Park, Zhejiang Province. *Acta Phytoecol Sin* (植物生态学报), **24**(5): 625~629 (in Chinese)
- Wright IJ, Reich PB, Westoby M, et al. 2004. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, **428**: 821~827
- Xiang Y-G (向永国), Yang D-G (杨道贵), Xian G-H (鲜光华). 1991. Studies on allometric relationships of growing from bamboo shoots into infantile bamboos in introduced bamboos for giant panda at wangling natural reserve. *J Bamboo Res* (竹子研究汇刊), **10**(4): 47~61 (in Chinese)
- Xie S-C (谢寿昌), Sheng C-Y (盛才余), Li S-C (李寿昌). 1997. A phenological study on main tree species of montane humid evergreen broad-leaved forest in Ailao Mountains. *Acta Ecol Sin* (生态学报), **17**(1): 51~60 (in Chinese)
- Xu W-D (徐文铎). 1983. The relation between distribution of edifier and companion in zonal vegetation and water-temperature condition in Northeast China. *Acta Bot Sin* (植物学报), **25**(3): 264~274 (in Chinese)
- Xu W-D (徐文铎). 1985. The application of Kira's thermal index to Chinese vegetation. *Chin J Ecol* (生态学杂志), **4**(3): 35~39 (in Chinese)
- Xu W-D (徐文铎), He X-Y (何兴元), Chen W (陈玮), et al. 2004. Flora and vegetation types in the downtown area of Shenyang. *Chin J Appl Ecol* (应用生态学报), **14**(12): 2095~2102 (in Chinese)
- Xu W-D (徐文铎), He X-Y (何兴元), Chen W (陈玮), et al. 2005. Microclimate characters of urban forest in Shenyang City. *Chin J Appl Ecol* (应用生态学报), **16**(9): 1650~1654 (in Chinese)
- Xu Y-Q (徐雨晴), Lu P-L (陆佩玲), Yu Q (于强). 2005. Response of tree phenology to climate change for recent 50 years in Beijing. *Geogr Res* (地理研究), **24**(3): 412~420 (in Chinese)
- Yan Z-S (闫志顺), Wang R-Q (王瑞清). 2005. Study on relation between the leaf weight, leaf area and yield of winter wheat in different sowing time. *Xinjiang Agric Sci* (新疆农业科学), **42**(1): 59~61 (in Chinese)
- Yang Y-F (杨允菲), Li J-D (李建东). 2003. Convergent growth patterns of leaf populations of *Leymus chinensis* and *Hordeum brevisubulatum* of cultivated pasture on the Songnen Plains of China. *Acta Pratacul Sin* (草业学报), **12**(5): 38~43 (in Chinese)
- Yang Y-F (杨允菲), Li J-D (李建东). 2003. Biomass allocation and growth analysis on the ramets of *Phragmites communis* populations in different habitats in the Songnen Plains of China. *Chin J Appl Ecol* (应用生态学报), **14**(1): 30~34 (in Chinese)
- Yang Y-F (杨允菲), Li J-D (李建东). 2003. Growth strategies of different age classes of ramets in *Kalimeris integrifolia* population at the Songnen Plains of China. *Chin J Appl Ecol* (应用生态学报), **14**(12): 2171~2175 (in Chinese)
- Yang Y-F (杨允菲), Zhang B-T (张宝田). 2004. Clone growth and its age structure of *Leymus secalinus* modules in the Songnen Plain of China. *Chin J Appl Ecol* (应用生态学报), **15**(11): 2109~2112 (in Chinese)

- 33 Yu S-L (于顺利), Ma K-P (马克平), Chen L-Z (陈灵芝). 2003. Analysis on leaf forms in *Quercus mongolica* community. *Chin J Appl Ecol* (应用生态学报), **14**(1): 151-153 (in Chinese)
- 34 Zhang F-C (张福春). 1995. Effects of global warming on plant phenological events in China. *Acta Geogr Sin* (地理学报), **50**(5): 402-410 (in Chinese)
- 35 Zhang L (张林), Luo T-X (罗天祥). 2004. Advances in ecological studies on leaf lifespan and associated leaf traits. *Acta Phytoecol Sin* (植物生态学报), **28**(6): 844-852 (in Chinese)
- 36 Zhang Y-J (张亚杰), Feng Y-L (冯玉龙). 2004. The relationships between photosynthetic capacity and lamina mass per unit area, nitrogen content and partitioning in seedlings of two *Ficus* species grown under different irradiance. *J Plant Physiol Mol Biol* (植物生理与分子生物学报), **30**(3): 269-276 (in Chinese)
- 37 Zhu N (祝宁), Jiang H (江洪), Jin Y-Y (金永岩). 1990. A phenology study on the common tree species of natural secondary forests in northeast China. *Acta Phytoecol Geobot* (植物生态学与地植物学报), **14**(4): 336-349 (in Chinese)
- 38 Zhu X-B (朱旭斌), Liu Y-M (刘娅梅), Sun S-C (孙书存). 2005. Leaf expansion of the dominant woody species of three deciduous oak forests in Nanjing, East China. *Acta Phytoecol Sin* (植物生态学报), **29**(1): 128-136 (in Chinese)

作者简介 徐文铎,男,1935年生,研究员.主要从事植物生态学和城市森林生态学研究,发表论文150余篇,专著合著10部. E-mail: xuwenduo@126.com

责任编辑 李凤琴

欢迎订阅 2007 年《应用生态学报》

《应用生态学报》(1990年创刊)是经国家科委批准、科学出版社出版的国内外发行的综合性学术刊物。本刊宗旨是坚持理论联系实际的办刊方向,结合科研、教学、生产实际,报道生态科学诸领域在应用基础研究方面具有创新的研究成果,交流基础研究和应用研究的最新信息,促进生态学研究为国民经济建设服务。

本刊专门登载有关应用生态学(主要包括森林生态学、农业生态学、草地生态学、渔业生态学、自然资源生态学、景观生态学、全球变化生态学、城市生态学、产业生态学、生态规划与生态设计、污染生态学、化学生态学、生态工程学、恢复生态学、生物入侵与生物多样性保护生态学、流行病生态学、旅游生态学和生态系统管理等)的综合性论文、创造性研究报告和研究简报等。

本刊读者对象主要是从事生态学、地学、林学、农学和环境科学研究、教学、生产的科技工作者,有关专业的研究生及经济管理和决策部门的工作者。

本刊与数十家相关学报级期刊建立了长期交换关系,《中国科学引文索引》、《中国生物学文摘》、美国《生物学文摘》(BA)、美国《化学文摘》(CA)、英国《生态学文摘》(EA)、日本《科学技术文献速报》(CBST)和俄罗斯《文摘杂志》(PЖ)等十几种权威检索刊物均收录本刊的论文摘要(中英文),并被认定为《中国核心期刊(遴选)数据库》和《中国科学引文数据库》来源期刊。本刊的整体质量与水平已达到新的高度,1992年荣获全国优秀科技期刊三等奖和中国科学院优秀期刊二等奖,1996年荣获中国科学院优秀期刊三等奖,2000年荣获中国科学院优秀期刊二等奖,2001年入选中国期刊方阵双效期刊,2004年荣获百种中国杰出学术刊物。

本刊为月刊,A4开本,192页,每月18日出版,期定价45.00元,全国各地邮政局(所)均可订阅,邮发代号8-98。错过订期也可直接向本刊编辑部邮购,个人订阅优惠30%。地址:110016辽宁省沈阳市文化路72号《应用生态学报》编辑部。电话:(024)83970393,E-mail:cjae@iae.ac.cn