

福州市常见植物比叶面积研究

程栋梁, 林娜 (福建师范大学地理科学学院, 福建福州 350007)

摘要 [目的] 研究不同植物的比叶面积与叶生物量的相关关系。[方法] 以福州市 24 种常见绿化植物为试验对象, 测定了其叶片干鲜重、叶面积并研究了不同物种的比叶面积对生物量增加的响应模式。[结果] 回归分析表明, 所有试验植物的叶面积(L_A)与叶生物量(L_M)均呈极显著正相关关系, 6 种植物在 L_A 与 L_M 之间的异速生长指数大于 1.0, 18 种植物的异速生长指数小于 1.0, 24 种植物物种异速生长指数的平均值为 0.96。 L_A 与 $(L_M)^{0.94}$ 成正比。所有试验植物的叶片水分含量(M_W)与 L_M 均呈极显著正相关关系, 8 种植物在 M_W 与 L_M 之间的异速生长指数大于 1.0, 2 种植物的异速生长指数为 1.0, 14 种植物的异速生长指数小于 1.0。 M_W 与 $(L_M)^{0.96}$ 成正比。[结论] 不同物种的叶面积和叶生物量之间的异速生长指数和常数存在显著差异。

关键词 叶面积; 叶生物量; 比叶面积; 异速生长

中图分类号 S718.43 文献标识码 A 文章编号 0517-6611(2009)31-15131-03

Research on the Specific Leaf Area of Common Plants in Fuzhou City

CHENG Dong-liang et al (College of Geographical Science, Fujian Normal University, Fuzhou, Fujian 350007)

Abstract [Objective] The aim was to research the correlations between specific leaf area (SLA) and leaf biomass (L_M) of different plant species. [Method] With the 24 common greening plant species in Fuzhou City as test objects, their dry and fresh leaf weights, leaf areas (L_A) and SLA were measured and the response models of SLA to biomass increasing of different species were researched. [Result] The regression analysis showed that the L_A of all the tested plants showed extremely significantly positive correlation with their L_M ; the allometry indexes between L_A and L_M of 6 plant species were bigger than 1.0 and that of 18 plant species were smaller than 1.0; the average allometry index of the 24 plant species was 0.96. L_A was proportional to $(L_M)^{0.94}$. The water content in leaf (M_W) of all the tested plants showed extremely significantly positive correlation with their L_M ; the allometry indexes between M_W and L_M of 8 plant species were bigger than 1.0, that of 2 plant species were 1.0 and that of 14 plant species were smaller than 1.0. M_W was proportional to $(L_M)^{0.96}$. [Conclusion] The allometry indexes and constants between L_A and L_M of different species had significant difference.

Key words Leaf area; Leaf biomass; Specific leaf area; Allometry

叶片是植物进行光合作用的主要器官, 是生态系统物质循环和能量流动的主要驱动者, 其性状特征将直接影响到植物个体、群落以及生态系统的结构和功能^[1-3]。比叶面积 (specific leaf area, SLA) 即叶面积与叶生物量的比值, 是最重要的叶片性状之一, 与植物的光合、呼吸等其他性状密切相关, 因此在局域、区域乃至全球水平上进行了大量的研究。Wright 等基于对全球 2 500 余种植物的 SLA 和其他叶片性状的分析, 首次在全球尺度上对 SLA 的变化规律做出了阐释^[4]; 李玉霖等对不同沙丘生境主要植物的 SLA 进行了比较研究, 发现不同生境植物间的 SLA 存在显著差异^[5]; 李轩然等对干烟洲主要针叶林的比叶面积进行了比较研究^[6]。但上述研究大多忽略了个体水平上叶面积和生物量之间的异速生长关系。最近一些研究表明, 植物的叶面积与生物量之间存在权衡, 其比值会随着叶片生物量增加发生改变, 也就是说植物的 SLA 可能会随着叶片的增大而发生改变^[7-8]。如图 1 所示, 叶面积(L_A)和生物量(L_M)之间的可能存在 3 种异速生长的关系 ($L_A = \beta L_M^\alpha$)。①异速指数 $\alpha = 1.0$, 即叶面积随着生物量的增加等速增加, SLA 随着叶片生物量的增加恒定不变。② $\alpha < 1.0$, 即叶面积的增加速率小于生物量的增加速率, 也就是随着叶面积的增加, 植物需要投入相对更多的干物质来构建叶片, 即 SLA 随着叶片生物量的增加而减小。③ $\alpha > 1.0$, 即叶面积的增加速率大于生物量的增加速率, 也就是随着叶面积的增加, 植物投入相对较少的干物质来构建叶片, 即 SLA 随着叶片生物量的增加而减小。

笔者通过测定福建师范大学旗山校区常见植物叶面积

和生物量, 分析不同植物叶片 SLA 对生物量增加的响应模式, 为深入了解植物的叶片性状变化提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 研究区概况 福建师范大学旗山校区位于福州市西南侧的闽侯县, 118°51' ~ 119°25'E, 25°47' ~ 26°37'N, 平均海拔 700 m。属亚热带季风气候, 年平均气温为 19 °C 左右, 最冷 1 月平均气温为 10.5 °C, 最热 7 月平均气温 28.6 °C。雨量充沛, 年均降水量 1 342.5 mm, 平均湿度 77%。

1.2 研究方法 旗山校园内种植多种南方常见绿化植物, 选取具有代表性的 24 种植物为研究对象, 每种选择生长旺盛、个体大小一致的 5~6 个个体, 在每株冠层顶部采集 6~9 片完全展开的健康叶片。利用便携式叶面积仪测定叶片的面积 L_A , 用电子天平称量其鲜重 (g), 编号并记录。然后将样品带回实验室用烘箱烘干 (105 °C 下杀青 30 min, 60 °C 烘干至恒重), 称其生物量 L_M 。比叶面积 SLA 定义为单面叶面积除以其生物量。

1.3 数据分析 试验所得数据经过对数转化, 双对数作图的斜率为异速指数 α , 截距为异速常数 $\log \beta$ 。因为在自变量 X 和因变量 Y 间不存在先验函数关系的情况下和 X 存在测量误差的情况下, 简化主轴回归 (RMA) 会更为准确。因此该文采用 (S)MATR 软件^[8] 进行 RMA 回归分析。

2 结果与分析

2.1 叶面积与叶生物量的关系 试验所得数据包括乔木、灌木共计 24 种植物, 826 片叶子, 涵盖的叶面积为 2.477 ~ 388.533 cm², 跨越 3 个数量级, 可以保证叶面积和生物量异速生长关系分析的准确性。回归分析表明, L_A 与 L_M 在种内及所有物种达到了极显著正相关 ($P < 0.001$) (表 1、图 2)。由表 1 可知, L_A 与 L_M 的异速生长指数 α 值在不同的植物种

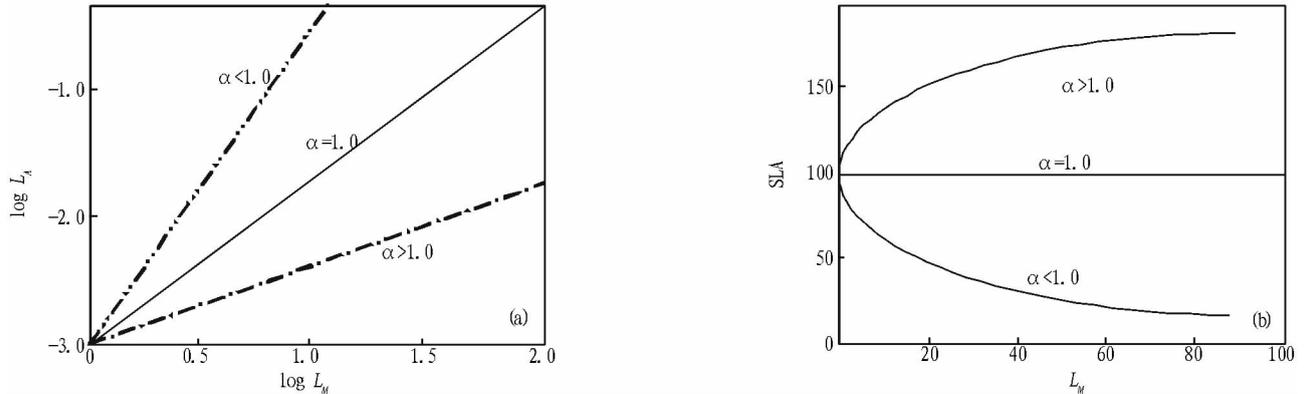
基金项目 福建省自然科学基金项目 (2009J05056); 福建省教育厅项目 (JA08039)。

作者简介 程栋梁 (1980 -), 男, 陕西长安人, 博士, 讲师, 从事植物生理生态学研究。

收稿日期 2009-07-06

间存在显著差异,其中6种植物的异速生长指数大于1.0,其余18种植物的异速生长指数小于1.0,即绝大多数物种的异速指数 α 值小于1.0。24个物种异速指数的平均值为0.96。从种间水平来看, L_A 正比于 L_M 的0.94次幂($\alpha=0.94,95\%$

的置信区间 = 0.91 ~ 0.96, $r^2=0.859, P<0.001$)。因此,无论是种间还是种内,植物叶面积的增长速率均小于叶生物量的增长速率。



注:(a) 叶面积与生物量之间异速关系,其中 α 为 L_A 与 L_M 之间的异速生长指数($L_A = \beta L_M^\alpha$);(b)比叶面积SLA与生物量之间的关系。
 Note:(a),The allometric relationship between leaf area and biomass; α stands for the allometric index between L_A and L_M ;(b),The relationship between specific leaf area and biomass.

图1 叶面积(L_A)、生物量(L_M)与比叶面积(SLA)的关系
 Fig.1 Relationship among leaf area (L_A), biomass (L_M) and specific leaf area (SLA)

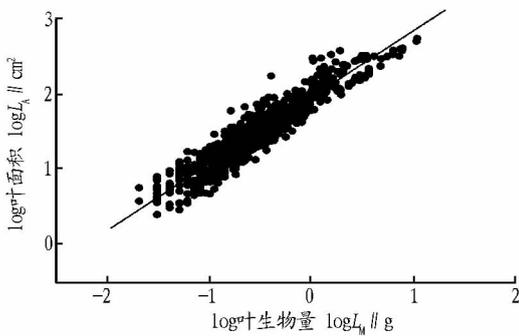


图2 叶面积和叶生物量相关关系

Fig.2 Log-log bivariate relationship between L_A and L_M

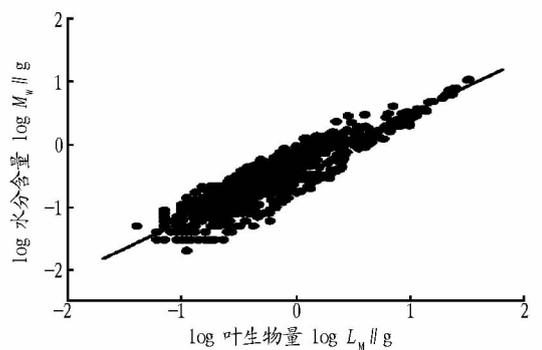


图3 叶片水分含量和叶生物量相关关系

Fig.3 Log-log bivariate relationship among M_w and L_M

表1 叶面积与叶生物量的RMA(reduced major axis)回归参数

Table 1 RMA regression parameters between leaf area and biomass

物种	样本数 n	斜率 α	95% 置信区间 95% confidence interval	截距 $\log \beta$	r^2
Species					
刨花楠	33	0.95	0.89 ~ 1.00	1.89	0.974
夹竹桃	32	1.12	1.03 ~ 1.21	1.83	0.953
芒果	33	1.03	0.96 ~ 1.11	1.92	0.960
羊蹄甲	32	0.90	0.78 ~ 1.04	2.24	0.856
印度橡胶	32	0.93	0.89 ~ 0.97	1.76	0.987
红背桂	37	1.01	0.93 ~ 1.10	2.16	0.938
鸡蛋花	37	0.94	0.90 ~ 0.98	2.00	0.982
三角梅	36	0.94	0.84 ~ 1.06	2.18	0.885
木棉	35	0.94	0.84 ~ 1.05	1.96	0.900
非洲茉莉	46	0.97	0.92 ~ 1.02	2.05	0.972
樟树	35	0.97	0.91 ~ 1.03	2.17	0.967
大叶紫薇	37	0.88	0.83 ~ 0.94	2.03	0.969
榕树	35	0.93	0.89 ~ 0.97	2.06	0.987
橄榄	31	1.02	0.96 ~ 1.08	2.00	0.975
番石榴	31	1.06	0.97 ~ 1.15	1.92	0.944
丹桂	33	0.93	0.89 ~ 0.98	1.76	0.986
黄金榕	33	0.99	0.91 ~ 1.09	1.94	0.938
鸡冠刺桐	37	0.73	0.65 ~ 0.82	1.88	0.893
芙蓉	36	0.92	0.86 ~ 0.98	2.16	0.969
鹅掌楸	32	0.85	0.73 ~ 0.99	1.80	0.831
红花继木	33	0.94	0.87 ~ 1.00	2.06	0.967
龙船花	34	0.98	0.91 ~ 1.06	1.96	0.951
小榕树	33	1.13	1.02 ~ 1.25	2.00	0.920
杜鹃	33	0.98	0.91 ~ 1.06	1.83	0.954
所有物种	826	0.94	0.91 ~ 0.96	1.97	0.859

2.2 叶片含水量与叶干重的关系 叶片水分含量 (foliar water mass, M_w) 是鲜重与干重之间的差值, 可以有效地反映植物叶片的代谢活性^[11]。植物叶片 M_w 与 L_M 在种内及所有物种达到了极显著正相关 ($P < 0.001$) (表 2、图 3)。由表 2 可知, 水分含量与叶生物量之间呈现极显著的正相关 ($r^2 = 0.817, P < 0.001$), 其中 8 种植物 M_w 与 L_M 之间的异速生长

指数大于 1.0; 2 种植物的异速生长指数等于 1.0; 14 种植物的异速生长指数小于 1.0, 即 58% 种植物的异速指数小于 1.0。在所有物种中, M_w 正比于 L_M 的 0.96 次幂 (95% 的置信区间 = 0.93 ~ 0.99, $r^2 = 0.817, P < 0.001$)。由此可知, 叶片水分含量即叶片代谢式活性的增长将滞后于叶干重的增长。

表 2 叶片含水量与叶干重的 RMA (reduced major axis) 回归参数
Table 2 RMA regression parameters between leaf water content and biomass

物种 Species	样本数 n	斜率 α	95% 置信区间 95% confidence interval	截距 $\log \beta$	r^2
刨花楠	33	1.02	0.93 ~ 1.11	0.05	0.943
夹竹桃	32	1.07	0.98 ~ 1.17	0.32	0.944
芒果	33	1.01	0.94 ~ 1.09	0.11	0.961
羊蹄甲	32	1.06	0.95 ~ 1.18	0.22	0.920
印度橡胶	32	1.00	0.92 ~ 1.09	0.49	0.950
红背桂	37	0.97	0.89 ~ 1.05	0.26	0.942
鸡蛋花	37	1.00	0.95 ~ 1.04	0.60	0.982
三角梅	36	1.08	0.99 ~ 1.18	0.51	0.934
木棉	35	0.93	0.89 ~ 0.98	0.28	0.982
非洲茉莉	45	0.93	0.89 ~ 0.97	0.72	0.980
樟树	35	0.94	0.88 ~ 0.99	0.21	0.972
大叶紫薇	37	0.94	0.88 ~ 1.00	0.34	0.963
榕树	35	0.96	0.90 ~ 1.03	0.20	0.969
橄榄	31	1.02	0.95 ~ 1.10	0.14	0.962
番石榴	32	1.10	0.98 ~ 1.24	0.18	0.899
丹桂	33	0.96	0.89 ~ 1.03	0.45	0.964
黄金榕	33	0.92	0.83 ~ 1.02	0.41	0.919
鸡冠刺桐	37	0.68	0.59 ~ 0.78	0.10	0.828
芙蓉	36	0.96	0.87 ~ 1.07	0.58	0.912
鹅掌楸	32	0.86	0.73 ~ 1.01	0.43	0.805
红花继木	33	0.99	0.89 ~ 1.12	0.29	0.902
龙船花	34	0.93	0.86 ~ 1.01	0.29	0.953
小榕树	33	1.02	0.93 ~ 1.12	0.33	0.938
杜鹃	33	0.98	0.93 ~ 1.04	0.11	0.910
所有物种	826	0.96	0.93 ~ 0.99	0.34	0.817

3 讨论

叶片性状是植物在长期适应环境过程中, 确保个体最大适合度的适应策略, 是重要的结构和功能参数^[9-12]。近年来, 叶片性状和环境对其影响的研究在植物生理生态学上得到了广泛重视。该研究结果表明, 不同物种之间叶面积和生物量之间的异速生长指数和常数都存在显著差异。首先, 大部分植物的异速生长指数小于 1.0, 表明面积较大的叶片, 其叶面积的增长速率小于生物量的增长速率。这与 Niklas 等认为植物的叶面积和生物量之间存在权衡的结果是一致的^[8,11]。由此可见, 随着叶面积的增加, 其单位光吸收面积的叶生物量投入量较多而比叶面积会逐渐减小。因此, 植物应当具有较多的小叶片和较少的大叶片, 这是植物长期适应的结果, 从经济学角度来看, 更有利于植物的代谢生长^[13]。植物的叶面积和生物量之间的这种权衡主要是因为较大的叶片需要更多的生物量被分配到植物的支持组织 (如叶脉等), 而不是进行光合的组织, 也就是说对于较大的叶片而言, 其生物量的投入回报率相对较低, 这也决定植物的叶面积不能够无限增大。其次, 异速常数之间也存在显著差异, 这将决定植物叶面积和生物量的绝对数值差异。例如, 榕树

和印度橡胶具有相同的异速指数 0.93, 但异速生长常数不同 (分别为 2.06 和 1.76), 即给定叶面积的情况下, 生物量存在显著差异。如与 44.477 cm² 小叶片相比, 印度橡胶 388.533 cm² 的大叶片, 其比叶面积 SLA 降低 18%。而对于榕树而言, 其 SLA 虽然也会随着叶片面积的增大而减小, 但只减少 9%。

水是植物体的重要组成成分, 很多物质的溶剂, 土壤中的矿物质、氧、二氧化碳等都必须先溶于水后, 才能被植物吸收和在体内运转, 同时, 水还是光合作用制造有机物的原料。因此, 叶片中水分含量 (叶片鲜重和干重的差值) 被认为是植物叶片代谢活性很好的替代指标^[11]。与叶面积与生物量之间的权衡相同, 大部分叶片含水量和叶生物量之间的异速生长指数也小于 1.0, 即叶片含水量的增长滞后于叶干重的增长。随着叶面积的增大, 叶片需要提供更多的生物量来进行构建和支持。相对应的, 其单位面积水分含量就相应减少。所以为了满足植物进行基本的代谢活动所需要的含水量, 叶片不能够无限制增大, 其大小将受到限制。

总之, 尽管植物具有不同的叶面积与生物量之间的异速

(下转第 15136 页)

另外3种碳源的利用情况几乎无差别;HY-4最适碳源是蔗糖,其次是葡萄糖。

2.3 致死温度 将4株酵母菌分别在3个不同的温度下处理,发现经40和45℃处理后,4种酵母菌在培养基内依旧不同程度的生长出菌落,而50℃处理后则无菌落生长,所以判断4种菌的致死温度约为50℃。

2.4 耐酒精度 由表2可知,4株菌株在12%的酒精中都可以生长;但是在14%的酒精中HY-1能生长,HY-2和HY-4则相对较难,HY-3则很困难;当酒精度增加到16%和18%时,只有HY-1能生长,其余的都不能生长。

通过以上试验确定了HY-1的耐酒精度最高,产酒精能力最强。因而选取HY-1为试验对象,对其生长最适条件进行了初步测定。

2.5 HY-1的最适生长条件 由图2、3可知,适宜HY-1生长的pH值范围为6.0~7.0,且在6.5处达到最高;适宜温度为28~30℃。在该条件下,利用葡萄糖作为碳源,测定发酵液中的酒精含量达到6.90%。

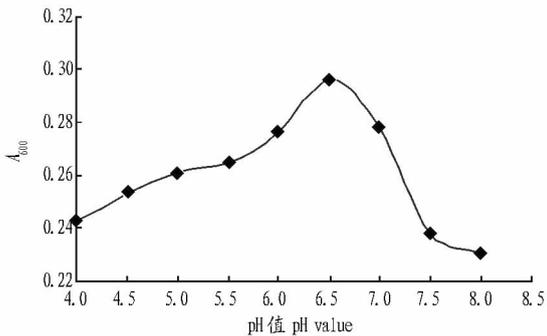


图2 pH值对菌株HY-1发酵的影响

Fig.2 The effects of pH value on the fermentation of strain HY-1

3 结论

(1)从鸡粪中共筛出4株产酒精的菌株,1株耐高酒精

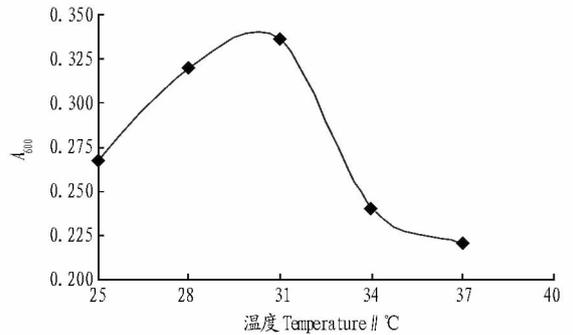


图3 温度对菌株HY-1发酵的影响

Fig.3 The effects of temperature on the fermentation of strain HY-1

度的酵母菌HY-1,30℃发酵72h,酒精产率为6.90%。

(2)酵母菌HY-1的适宜生长条件:发酵培养基pH值6.5;发酵温度为30℃;致死温度为50℃;最佳发酵碳源为葡萄糖。

参考文献

- [1] 李跻,郭旭宏.鸡粪的发酵处理方法与利用[J].农业科学研究,2007,28(3):97-98.
- [2] 马洪儒,陈晓东,张运真.养鸡场粪污治理技术与探讨[J].安徽农业科学,2007,35(26):8316-8318.
- [3] 石星群,殷培杰,何随成,等.发酵鸡粪的高温蛋白分解菌的筛选[J].土壤通报,2005,36(6):946-949.
- [4] 陈昭辉,付渊,孟庆翔,等.鸡粪发酵优势菌的筛选及其发酵效果的研究[J].中国家禽,2006,28(20):9-12.
- [5] 沈萍,范秀容,李广斌.微生物学实验[M].3版.北京:高等教育出版社,1999.
- [6] 岳元媛,向文良,张文学,等.白酒发酵糟醅中残余酒精含量检测方法的探讨[J].中国酿造,2005,148(7):55-57.
- [7] TAHIA BENITEZ. Selection of wine yeasts for growth and fermentation in the presence of ethanol and sucrose[J]. Applied and Environmental Microbiology, 1983,45(5):1429-1436.
- [8] 池振明.提高酵母菌耐酒精能力的方法[J].微生物学通报,1993,20(3):180-183.
- [9] 刘海臣,冉金桥,张兴,等.酒糟中超高温耐高酒精度酵母菌株的选育[J].酿酒科技,2007,155(5):28-31.
- [10] 李轩然,刘琪璟,蔡哲,等.干烟洲针叶林的比叶面积及叶面积指数[J].植物生态学报,2007,31(1):93-101.
- [11] ENQUIST B J, NIKLAS K J. Global allocation rules for patterns of biomass partitioning in seed plants[J]. Science, 2002,295:1517-1520.
- [12] REICH P B, ELLSWORTH D S, WALTERS M B. Leaf structure (specific leaf area) modulates photosynthesis-nitrogen relations [J]. Funct Ecol, 1998,12:948-958.
- [13] GIVNISH T J. On the adaptive significance of leaf form in Topics in plant population biology[M]. NY:Columbia University Press,1979:375-407.
- [14] HOWLAND H C. Structural, hydraulic, and 'economic' aspects of leaf venation and shape. In biological prototypes and synthetic systems[M]. NY: Plenum Press,1962:183-191.
- [15] NIKLAS K J, COBB E D, NIINEMETS U, et al. "Diminishing returns" in the scaling of functional leaf traits across and within species groups [J]. Proc Natl Acad Sci USA, 2007,104:8891-8896.
- [16] SHIPLEY B. Structured interspecific determinants of specific leaf area in 34 species of herbaceous angiosperm[J]. Funct Ecol, 1995,9:312-319.
- [17] PRICE C A, ENQUIST B J. Scaling mass and morphology in leaves: an extension of the WBE model[J]. Ecology, 2007,88:1132-1141.
- [18] ACKERLY D D, REICH P B. Convergence and correlations among leaf size and function in seed plants: a comparative test using independent contrasts [J]. Am J Bot, 1999,86:1272-1281.
- [19] 张林,罗天祥.植物叶寿命及其相关叶性状的生态学研究进展[J].植物生态学报,2004,28(6):844-852.
- [20] CORNELISSEN J H C, PEREZ-HARGUINDEGUY N, DAZ S, et al. Leaf structure and defence control litter decomposition rate across species and life forms in regional floras on two continents[J]. New Phytol, 1999,143:191-200.
- [21] WRIGHT I J, REICH P B, WESTOBY W, et al. The worldwide leaf economics spectrum[J]. Nature, 2004,428:821-827.
- [22] 李玉霖,崔建垣,苏永中,等.不同沙丘生境主要植物比叶面积和叶干物质含量的比较[J].生态学报,2005,20(1):80-87.

(上接第15133页)

生长关系,但是存在一个显著的集中趋势,即大叶片具有较小的SLA,其单位光合作用面积的生物量投入将高于较小的叶片。

参考文献