干烟洲针叶林的比叶面积及叶面积指数

李轩然^{1 2 3} 刘琪璟^{1 *} 蔡哲⁴ 马泽清^{1 3}

(1 中国科学院地理科学与资源研究所, 北京 100101) (2 赤峰学院环境与资源管理系, 内蒙古赤峰 024001)

(3 中国科学院研究生院, 北京 100049) (4 南昌大学环境科学与工程学院, 南昌 330029)

摘要 根据实测数据计算了湿地松(*Pinus elliotii*)、马尾松(*P. massoniana*)和杉木(*Cunninghamia lanceolata*)不同年龄、不同类型叶片的生物量和比叶面积,并结合样地调查数据和相对生长方程计算了中国科学院干烟洲试验站20年生湿地松林、马尾松林、杉木林和针叶混交林的叶面积指数。根据拟合结果,选择如下方程计算3个树种的叶生物量:湿地松 $W = 12.074 1 D^{2.151 5}$ 、马尾松 $W = 6.972 7 D^{2.197 3}$ 和杉木 $W = 5.261 9 D^{2.302 7}$ 。湿地松林的叶生物量($0.822 \text{ kg} \cdot \text{m}^{-2}$)最大,其次为针叶混交林($0.679 \text{ kg} \cdot \text{m}^{-2}$),马尾松林和杉木林相差不大(分别为林 0.528 和 $0.572 \text{ kg} \cdot \text{m}^{-2}$)。不同树种、不同年龄、不同类型叶片的比叶面积比较发现,新叶的比叶面积大于老叶,三针一束叶的比叶面积略大于两针一束叶,马尾松的平均半比表面积($8.62 \text{ m}^2 \cdot \text{kg}^{-1}$)大于湿地松($6.04 \text{ m}^2 \cdot \text{kg}^{-1}$)和杉木($7.91 \text{ m}^2 \cdot \text{kg}^{-1}$)。胸径与单木叶片半表面积之间的经验方程为:湿地松 $LA = 0.073 D^{2.151 5}$ 、马尾松 $LA = 0.060 D^{2.197 3}$ 和杉木 $LA = 0.042 D^{2.302 7}$ 。据此计算湿地松林的叶面积指数为5.03,马尾松林和杉木林为4.31,针叶混交林为4.77,该结果比利用CI-110植被冠层数字图像仪测得的结果偏大。

关键词 湿地松 马尾松 杉木 比叶面积 叶面积指数 生物量

SPECIFIC LEAF AREA AND LEAF AREA INDEX OF CONIFER PLANTATIONS IN QIANYANZHOU STATION OF SUBTROPICAL CHINA

LI Xuan-Ran^{1 2 3}, LIU Qi-Jing^{1 *}, CAI Zhe⁴, and MA Ze-Qing^{1 3}

¹Institute of Geographic Sciences and Natural Resources Research, Chinese Academy of Sciences, Beijing, 100101, China, ²Department of Environment and Resources Management, College of Chifeng, Chifeng 024001, China, ³Graduate University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China, and ⁴College of Environmental Science and Engineering, Nanchang University, Nanchang 330029, China

Abstract Aims Our objective was to determine foliage biomass and leaf area index (LAI) of four types of conifer plantations in Qianyanzhou Experimental Station in subtropical China.

Methods We developed allometric equations between foliage biomass and stem diameter at breast height (DBH) and obtained specific leaf area (SLA) from data on leaf length, width and weight for different ages and types of leaves from three dominant species: slash pine (*Pinus elliotii*), masson pine (*P. massoniana*) and Chinese fir (*Cunninghamia lanceolata*).

Important findings Allometric equations for foliage biomass of slash pine, masson pine and Chinese fir were $W = 12.074 1 D^{2.151 5}$, $W = 6.972 7 D^{2.197 3}$ and $W = 5.261 9 D^{2.302 7}$, respectively. Foliage biomass of slash pine plantation ($0.822 \text{ kg} \cdot \text{m}^{-2}$) was the highest among all stands, followed by mixed coniferous plantation ($0.679 \text{ kg} \cdot \text{m}^{-2}$), Chinese fir plantation ($0.572 \text{ kg} \cdot \text{m}^{-2}$) and masson pine plantation ($0.528 \text{ kg} \cdot \text{m}^{-2}$). For each species, SLA of new leaves was larger than old ones, and that of three-needle leaves was larger than two-needle ones. Mean specific hemisurface area of masson pine ($8.62 \text{ m}^2 \cdot \text{kg}^{-1}$) was the largest, followed by Chinese fir ($7.91 \text{ m}^2 \cdot \text{kg}^{-1}$) and slash pine ($6.04 \text{ m}^2 \cdot \text{kg}^{-1}$). Regression equations between stem DBH (D) and mean hemisurface area (LA) for slash pine, masson pine and Chinese fir were $LA = 0.073 D^{2.151 5}$, $LA = 0.060 D^{2.197 3}$ and $LA = 0.042 D^{2.302 7}$, respectively. LAI was 5.03 for slash pine plantation, 4.31 for both masson pine plantation and Chinese fir plantation, and 4.77 for mixed coniferous plantation, all larger than that measured with CI-110 plant canopy digital imager.

Key words *Pinus elliotii*, *P. massoniana*, *Cunninghamia lanceolata*, specific leaf area (SLA), leaf area index (LAI), biomass

比叶面积(Specific leaf area, *SLA*)是指单位干重的鲜叶表面积(Gower *et al.*, 1999),其数值大小直接受叶片厚度、形状和重量等的影响,在一定程度上反映了叶片截获光的能力和在强光下的自我保护能力(张林和罗天祥, 2004)。比叶面积与单位重量的叶氮含量(N_{mass})之间存在明显的正相关关系(Reich *et al.*, 1995),而 N_{mass} 是叶片光合能力的关键限制因素(Mooney *et al.*, 1981; Körner, 1989; Reich *et al.*, 1991),因此比叶面积对于确定植被的光合速率具有指示意义。同时比叶面积与叶寿命和叶片气体交换速率具有一定的相关关系(Reich *et al.*, 1997; Shipley & Lechowicz, 2000),而且比叶面积提供了将叶生物量换算成叶面积的重要参数,所以许多生态系统过程模型都将植物的比叶面积作为一个重要的输入参数(Landsberg & Gower, 1997)。

叶面积指数(Leaf area index, *LAI*)最早被定义为单位面积上光合组织(多数情况下都是指叶片)单侧面积的总和(Watson, 1947; Jonckheere *et al.*, 2004)。在使用该定义时,对于阔叶植物不同研究者的理解基本一致,但在研究非平展叶片(如针叶)时,由于对叶片截留光原理的理解存在差异(Chen & Black, 1992),不同研究者计算的可能是不同意义的叶面积指数,致使结果的可比性较差(Gower *et al.*, 1999)。为使非平展叶片具有相对统一的叶面积计算方法,且能与平展叶片相比较,同时与以前的定义不相矛盾,有学者建议利用总表面积的一半(Hemisurface area, *HSA*)计算比叶面积和叶面积指数(Gower *et al.*, 1999)。叶面积指数提供了一个联系植物个体与群体、植被与大气、水循环与碳循环的桥梁,直接影响着陆地生态系统和大气之间能量、水汽和 CO_2 的交换(Bonan, 1993),在陆地生态系统水碳循环和水碳耦合的模型研究中是一个非常重要的输入参数,也是评价群落生产力水平及其结构是否合理的指标之一。

比叶面积和叶面积指数是一对相互联系的概念。比叶面积是物种层面的特征参数,反映了物种在长期适应环境过程中形成的属性之一。尽管同一物种的比叶面积因光照、养分条件和采样时间的不同而有所变动,但这种变动尚不能掩盖不同物种的比叶面积差异(Shipley & Almeida-Cortez, 2003),也正因为如此,有人提出把比叶面积作为进行植物适应环境策略的分类依据之一(Westoby, 1998)。叶面积指数表征的是群落特征,是多个物种对群落冠层综合贡献的体现。根据样地调查数据和相对生长方程

可以获得单位面积上的叶生物量,比叶面积则把叶生物量与叶面积指数联系起来。

根据定义,测定比叶面积需要叶片干重和叶片面积参数。阔叶树和部分常见作物(玉米、小麦和水稻等)的叶片大都平展,叶面积和比叶面积可以通过剪纸法、方格纸法、扫描法和打孔称重法等多种方法获得,测定方法已比较成熟,在此不再赘述。针叶植物比叶面积测定相对较难,目前尚没有统一的测定和计算方法。本文将根据树种的叶片特征对不同针叶树种比叶面积的测量方法进行探讨,具体内容将在本文“方法”部分介绍。

叶面积指数的测量方法可归纳为直接测量法和间接测量法两类(Gower *et al.*, 1999; Kussner & Mosandl, 2000)。直接测量法一般需直接与叶片接触,通过破坏性取样建立某一测树因子与叶生物量关系方程,然后取部分叶片计算比叶面积或比叶重(Leaf mass per area, *LMA*),再根据样地调查数据计算叶面积指数。有时也可不必破坏性取样,系统或随机放置固定大小的收集框收集凋落的叶片,根据凋落叶片的比叶面积(或比叶重)和生物量计算叶面积指数(McShane *et al.*, 1993; Dufrêne & Bréda, 1995; Battaglia *et al.*, 1998)。但对于叶寿命不止一年的常绿树种,利用凋落叶片计算的叶面积指数与实际叶面积指数尚存在一定的差别,而且利用凋落叶片计算叶面积指数受气候、植被类型等因素的影响较大,结果往往偏低(任海和彭少麟, 1997)。间接测量法是指不必与叶片直接接触,利用仪器根据群落透光度原理测量叶面积指数的方法。测量仪器依据工作原理可以分成两类(Jonckheere *et al.*, 2004),一类基于对冠层间隙率分析得到叶面积指数,这类仪器要求冠层内的各种元素(叶、枝、树干等)随机分布,如CI-110 植被冠层数字图像仪、Demon、Licor-2000 植被冠层分析仪等,另一类基于对冠层间隙大小的分布情况进行分析得到叶面积指数,如TRAC(Tracing Radiation and Architecture of Canopies)和半球摄影仪器(如鱼镜头)等。间接测量方法把所有叶片同等看待,不能区分不同年龄叶片的叶面积指数。比较而言直接测量法需要耗费更多的人力和物力,但其结果具有更高的可靠性(Jonckheere *et al.*, 2004),因此常用于检验和校准间接测量结果。

近些年国内有关阔叶树种和作物叶面积指数的报道已经有很多,但有关针叶植物的报道却较少,而且大部分为利用仪器测量的结果(周宇宇等, 2003; 席建超等, 2004; 张红旗等, 2004; 洛知萌等, 2005),

虽然也有利用直接测量法估算针叶林叶面积指数的报道(邹春静等,1995;武红敢等,1995),但分年龄测定比叶面积与叶面积指数的研究工作尚属空白。第四次全国森林资源清查资料显示,我国针叶林总面积($5.71 \times 10^7 \text{ hm}^2$)和蓄积量($5.70 \times 10^9 \text{ m}^3$)都比阔叶林多(阔叶林总面积为 $5.66 \times 10^7 \text{ hm}^2$,蓄积量为 $4.44 \times 10^9 \text{ m}^3$),探索适用的针叶林叶面积指数直接测量方法,不论对校准间接测量法的测量结果还是对利用叶面积指数准确估测针叶林的碳蓄积和碳储量都具有现实意义。

本文选择亚热带针叶林中常见的湿地松(*Pinus elliotii*)、马尾松(*P. massoniana*)和杉木(*Cunninghamia lanceolata*)为研究对象,探索针叶树种比叶面积和叶面积指数适用的直接测量方法,同时揭示研究区域针叶林的生产力特征,也为其它地区同类树种的比叶面积和叶面积指数研究提供数据参考。

1 研究区域与方法

1.1 样地概况

研究地点为位于江西省泰和县的中国科学院千烟洲试验站,115°04'13" E 26°44'48" N。试验区年平均气温 17.9 °C,多年平均降水量 1 489 mm,日照时数 1 406 h,年日照百分率 43%。太阳年总辐射量 $4\,349 \text{ MJ} \cdot \text{m}^{-2}$, $\geq 0 \text{ }^\circ\text{C}$ 活动积温 $6\,523 \text{ }^\circ\text{C}$,无霜期 323 d。试验区海拔多在 100 m 左右,相对高度 20~50 m。气候具有典型亚热带季风气候特征,主要土壤类型为红壤,成土母质多为红色砂岩、砂砾岩或泥岩,以及河流冲积物,属典型的红壤丘陵地貌(中国科学院南方山区综合科学考察队,1989)。土地利用类型以人工林为主,造林时间为 1984 年,在此以前千烟洲是荒山草坡(程彤和李家永,1998)。主要造林树种为湿地松、马尾松和杉木等。

1.2 研究方法

利用直接测量法计算叶面积指数时,比叶面积是联系叶生物量与叶面积的中间参数,样地调查则是将点数据(叶面积)扩展到二维空间(叶面积指数)的必要步骤。试验过程中先确定叶生物量相对生长方程,再根据样地调查结果推算单位面积上的叶生物量,最后结合比叶面积计算叶面积指数。于 2003 年 8 月进行样地调查并建立湿地松、马尾松和杉木叶生物量的相对生长方程,2004 年 8 月实测 3 个树种的比叶面积,2005 年 3 月补充调查湿地松两针一束叶与三针一束叶的比例。各步骤详细操作方法如下:

1.2.1 叶生物量

求算单位面积上的叶生物量需要先确定单木叶生物量同某一测树学因子之间的相关关系。前人的研究表明,边材面积(Grier & Waring,1974)或第一活枝处断面积(Shinozaki *et al.*,1964)与叶生物量之间存在较高的相关性,但在实际应用中这两种数据均难于直接获得。另有研究发现,胸径 D 与叶生物量之间也存在很高的相关性(Whittaker & Marks,1975; Clough & Scott,1989; Neter & Wasserman,1974; Bruce *et al.*,1999),而且该参数易于获得,在计算生物量时被广泛应用。于 2003 年 8 月样地调查后抽样采伐生长健康的马尾松 14 株、湿地松 19 株和杉木 22 株,分别以树高、胸径等参数作为自变量,利用线性函数、幂函数和指数函数建立各器官生物量相对生长方程(具体过程另文报道),对不同方程的拟合效果比较后,本文选择相关系数较高的以胸径 D 为自变量的幂函数方程计算 3 个树种的叶生物量。

1.2.2 新叶与老叶生物量

常绿树种的叶龄不只一年,不同叶龄叶片的比叶面积存在很大差异(Landsberg & Gower,1997),在计算比叶面积时应按年龄段分别计算。由于多于 1 年叶片的叶龄难于再进行细分,本研究中只将叶片分成老叶(多于 1 年的叶片)和新叶(当年生叶)两种。分别拟合单木老叶、新叶生物量与胸径 D 的相关方程时发现,所得方程的相关系数均较低,所以先建立总叶生物量与胸径的相关方程,再根据新叶和老叶生物量所占百分比计算二者的生物量。考虑到较少的单木样本(湿地松 19 株,马尾松 14 株)不能很准确地确定新叶和老叶所占比例,我们调查多个枝条中新叶和老叶的生物量(湿地松和马尾松枝条各 156 个),借此确定新叶和老叶的生物量比。由于杉木叶片难于判断叶龄,在本研究中并未区分老叶与新叶,只是在测定比叶面积和含水率时尽量做到混合取样。

1.2.3 比叶面积

如前所述,在计算针叶树的叶面积时,不同的研究者计算的或是投影面积,或是总表面积,还有的并未标明计算的是哪种叶面积,结果的可比性较差。本文借用 Gower 等(1999)推荐的叶面积计算方法,把每束针叶合拢后近似看成圆柱体,利用总表面积的一半计算比叶面积,并称该比叶面积为半比表面积(Specific hemisurface area, SHA)。利用该方法计算的阔叶植物和其它叶片扁平植物的比叶面积与单侧叶面的比叶面积结果是一致的。

由于湿地松、马尾松和杉木叶片存在形状、质地等方面的差异,计算比叶面积时选用不同的方法。湿地松叶片质地坚挺,两针一束与三针一束叶并存。于2004年8月从树冠上、中、下部随机抽取部分当年生叶和多年生叶分别混合后取样测定含水率,另取两针一束多年生叶8束、当年生叶9束和三针一束多年生叶12束、当年生叶11束,每束针叶利用0.01 g精度电子天平称量鲜重,根据含水率计算其干重 m (g),利用钢卷尺测定叶片长度 l (cm),利用数显游标卡尺(精度0.01 mm)测量叶片长的1/4处、1/2处和3/4处的宽度和厚度(图1)各3次,取平均值作为该处的宽度和厚度值,计算3处平均值的均值作为该叶片的宽度 d (mm)和厚度 h (mm),经推导,两针一束叶的半比表面积 SHA ($m^2 \cdot kg^{-1}$)计算公式为:

$$SHA = 0.01 \times [(2h + d)\pi/4 + d]l/m \quad (1)$$

三针一束叶的半比表面积 SHA ($m^2 \cdot kg^{-1}$)为:

$$SHA = 0.01 \times [(\sqrt{3}d/6 + h/2)\pi + \sqrt{3}d]l/m \quad (2)$$

图1 湿地松叶横切面示意图
Fig.1 Sketch map of slash pine leaves

马尾松叶片为两针一束,多年生叶叶片坚挺,比叶面积利用与湿地松两针一束叶相同的方法计算;当年生叶叶片较柔嫩,利用游标卡尺测量宽度和厚度可能因形变而产生较大误差,将从树冠不同部位取得的叶片剪成长度为 l (cm)的小段,每10束为一组(共9组)称重(换算成干重为 m (g))后放入滴定管中,利用排水法计算体积 V (ml),求算半比表面积 SHA ($m^2 \cdot kg^{-1}$),公式为:

$$SHA = (\pi + 2)\sqrt{Vl/10\pi}/m \quad (3)$$

杉木叶片披针形,长度在2~4 cm之间,最大宽度不及0.5 cm,很难利用测算阔叶树叶面积的方法求算其比叶面积和叶面积指数。取部分叶片(每组30片左右)称重后平铺于白纸上,以600 dpi的分辨率扫描,利用Photoshop计算扫描叶片的面积(共做10组)。另取部分杉木叶片测定其含水率。

为确定湿地松两针一束叶和三针一束叶的比例关系,于2005年3月选择10株生长健康的湿地松,

在每株湿地松每一轮枝的所有当年生枝中随机选择一个(共107个枝),调查两针一束和三针一束叶的数量,计算两针一束叶和三针一束叶所占的百分比。

1.2.4 叶面积指数

根据样地调查数据和每个树种的叶生物量相对生长方程可以计算单位面积上各树种的叶生物量,与每个树种的比叶面积结合起来即可得到叶面积指数。

2 结果与分析

2.1 叶生物量

分别以胸径 D 、树高 H 、 D^2H 等为自变量,对湿地松、马尾松和杉木的叶生物量利用线性函数、幂函数和指数函数进行拟合,比较拟合的结果发现,以 D 为自变量的幂函数方程相关系数均较高。由于胸径数据在样地调查中测量方便,而且能够保证相对较高的数据精度,因此在本文中 choice 以 D 为自变量的幂函数方程计算3个树种的叶生物量。各树种的叶生物量方程如图2。

图2 湿地松、马尾松和杉木的叶生物量方程

Fig.2 Foliage biomass equations of slash pine, masson pine and Chinese fir

根据叶生物量方程曲线形状的比较发现,尽管方程存在系数上的差别,相同胸径的马尾松和杉木的叶生物量在本次研究的胸径范围内差别并不明显,在图中表现为马尾松和杉木的叶生物量方程曲线的公共部分基本重合。在两个树种重合的胸径范围内(从9.6到16.6 cm),二者生物量差别的变动范围仅为-4.4%~1.4%,说明两树种生物量在叶上的分配具有相似性。相比之下,相同胸径的湿地松叶生物量明显高于马尾松和杉木,这一点与实际观察到的三者的冠层结构是相符的。在外界环境相同时,较多的叶生物量增加了在单位时间内合成较多

有机质的可能性,在植物个体上表现为具有较高的生长速度。在造林时间相同的条件下,湿地松林的平均胸径(16.6 cm)明显大于马尾松林(13.6 cm),与两个树种的木材密度(湿地松 $294\text{ kg}\cdot\text{m}^{-3}$;马尾松 $346\text{ kg}\cdot\text{m}^{-3}$)和叶生物量的差别是有关系的。

2003 年 8 月进行样地调查时,在湿地松林和马尾松林各做两个 $20\text{ m}\times 20\text{ m}$ 样地,杉木林做一个 $20\text{ m}\times 20\text{ m}$ 样地和一个 $10\text{ m}\times 10\text{ m}$ 样地,永久标准地处的针叶混交林做 4 个 $10\text{ m}\times 10\text{ m}$ 样地。根据样地调查数据计算 3 个树种的叶生物量如表 1。

表 1 湿地松、马尾松和杉木的叶生物量
Table 1 Foliage biomass of slash pine , masson pine and Chinese fir

群落类型 Forest type	样地编号 Plot No.	样地面积 Area (m^2)	密度(株 $\cdot\text{hm}^{-2}$) Density (plant $\cdot\text{hm}^{-2}$)	叶生物量 Foliage biomass ($\text{kg}\cdot\text{m}^{-2}$)		
				湿地松 Slash pine	马尾松 Masson pine	杉木 Chinese fir
湿地松林 SPP	802A	400	1 675	0.842	0	0
	802B	400	1 450	0.756	0.046	0
马尾松林 MPP	731A	400	2 100	0.118	0.409	0
	801A	400	2 175	0.063	0.466	0
杉木林 CFP	803A	400	3 475	0.218	0	0.313
	804A	100	4 600	0.010	0	0.603
针叶混交林 CMP	807B	100	1 900	0.660	0.128	0
	810B	100	3 000	0	0.531	0.049
	811A	100	2 100	0	0.353	0
	811B	100	2 200	0.993	0	0

SPP : 湿地松林 Slash pine plantation MPP : 马尾松林 Masson pine plantation CFP : 杉木林 Chinese fir plantation CMP : 针叶混交林 Coniferous mixed plantation

4 种林分类型中叶生物量最大的为湿地松林($0.822\text{ kg}\cdot\text{m}^{-2}$),其次为针叶混交林($0.679\text{ kg}\cdot\text{m}^{-2}$),马尾松林和杉木林相差不大,分别为 0.528 和 $0.572\text{ kg}\cdot\text{m}^{-2}$ 。群落叶生物量的大小一方面与树种本身的叶生物学特性有关,另一方面受到林分密度的影响。4 种林分的平均胸径分别为:湿地松林 16.6 cm 、马尾松林 13.6 cm 、杉木林 9.4 cm 和针叶混交林 13.5 cm 。根据马尾松、湿地松和杉木叶生物量方程可以判断,如果林分密度相同,排除群落间个体差异的影响,4 种林分叶生物量的大小顺序应为湿地松林 > 针叶混交林 > 马尾松林 > 杉木林。在 4 种林分类型中,平均保存密度最高的是杉木林,为 $3\,700\text{ 株}\cdot\text{hm}^{-2}$,其次为针叶混交林和马尾松林,保存密度分别为 $2\,300\text{ 株}\cdot\text{hm}^{-2}$ 和 $2\,138\text{ 株}\cdot\text{hm}^{-2}$,湿地松林的保存密度最低,为 $1\,562\text{ 株}\cdot\text{hm}^{-2}$ 。较高的保存密度一方面影响种内、种间竞争,使植物个体因光照、空间和养分的争夺而抑制胸径和生物量生长,群落总叶生物量有降低的趋势;另一方面单位面积上个体数目的增加,也增加了获得较高群落生物量的可能性。能否获得最大的群落生物量关键在于能否在二者之间找到最佳的平衡点。这也是杉木林叶生物量略大于马尾松林的主要原因。

在调查的 10 个样地中,叶生物量最大值和最小值均出现在针叶混交林,最大值所在样地内乔木树

种全部为湿地松,最小值所在样地内乔木树种全部为马尾松,两样地的保存密度相差不大,但平均胸径相差较大(分别为 15.3 和 11.7 cm)。说明在针叶混交林中存在一定的异质性,各物种存在斑块状排列的现象。其它 3 种林分内均质性较好,样地之间的叶生物量相差不大。

2.2 新叶与老叶生物量

新叶与老叶在光合速率、干物质率和比叶面积等多个方面存在差异(Landsberg & Gower , 1997),二者在总叶生物量中所占的比重也不相同,在本研究中新叶与老叶的生物量和比叶面积分开计算。分别拟合老叶和新叶与测树因子的关系发现,所得方程的相关系数均较低。因此先拟合总叶生物量与测树因子的关系,再根据老叶和新叶在单个枝条叶生物量中所占比例计算二者的生物量。调查生长健康的湿地松和马尾松枝条(各 156 个)的老叶和新叶生物量,计算每个枝条中老叶在总叶生物量中所占比例,根据该比例的平均值(湿地松均值 0.465 ,标准差: 0.150 ;马尾松均值 0.439 ,标准差 0.189)计算湿地松新叶与老叶之比为 1.15 ,马尾松新叶与老叶之比为 1.28 。计算不同林分内各树种老叶和新叶的生物量如表 2。

2.3 比叶面积

比叶面积表征了单位干重的叶片面积,受光照、

温度、营养状况和叶龄等因素的影响,因物种而异。比叶面积越大的植物,单位干重的叶片面积越大,叶片越薄,单位叶面积上的碳投资越少,用于构建防护结构的碳也越少,叶寿命也越低(Schulze *et al.* , 1994; 张林和罗天祥, 2004);同时较大的叶片面积有利于捕获更多的光能,提高了植物具有更快的生长速度的可能性(Cornelissen *et al.* , 1996; Wright & Wearoby, 2000)。对于同一物种,为在截获更多光的

同时保证自身不受强光的伤害,通常冠层上部叶片的比叶面积低于下部,且在最隐蔽的地方形成的叶子往往具有最高的比叶面积(Ellsworth & Reich , 1993);同一物种不同叶龄的叶片,年龄较老的叶片通常有更多的有机物质沉积,干物质率较高,具有相对较低的比叶面积。根据前面‘材料方法’部分介绍的比叶面积计算方法求得湿地松、马尾松和杉木的半比表面积如表 3。

表 2 各树种老叶和新叶生物量
Table 2 Biomass of old foliage and new foliage

群落类型 Forest type	湿地松 Slash pine		马尾松 Masson pine		杉木 Chinese fir
	老叶 Old leaf (kg·m ⁻²)	新叶 New leaf (kg·m ⁻²)	老叶 Old leaf (kg·m ⁻²)	新叶 New leaf (kg·m ⁻²)	总叶 Leaf (kg·m ⁻²)
湿地松林 SPP	0.372	0.427	0.010	0.013	0
马尾松林 MPP	0.042	0.048	0.192	0.245	0
杉木林 CFP	0.053	0.061	0	0	0.458
针叶混交林 CMP	0.192	0.221	0.111	0.142	0.012

SPP、MPP、CFP、CMP 同表 1 See Table 1

表 3 各树种的叶片参数
Table 3 Leaf parameters of three species

树种 Species	叶形 Shape	叶龄 Age	半比表面积 SHA (m ² ·kg ⁻¹)	叶长 Length (cm)	直径 Diameter (mm)	干重 Weight (g)	样本量 Sample size
湿地松 <i>Pinus elliotii</i>	两针 Two-needle	老叶 Old leaf	5.39	20.7	1.49	0.15	8
		新叶 New leaf	6.17	20.0	1.50	0.12	9
	三针 Three-needle	老叶 Old leaf	5.73	22.9	1.71	0.21	12
		新叶 New leaf	6.67	19.8	1.68	0.15	11
马尾松 <i>P. massoniana</i>	两针 Two-needle	老叶 Old leaf	6.40	15.9	0.85	0.06	20
		新叶 * New leaf	10.35	12.1	0.90	0.03	9
杉木 <i>Cunninghamia lanceolata</i>	披针叶 Lanceolate	混合叶 Mixed leaf	7.91	—	—	—	10

* 马尾松新叶长度为截取后的平均长度,相应的干重数据也比完整时小 New leaf of masson pine was clipped, so length and dry weight was less than complete one SHA : Specific hemisurface area

在量测过程中发现,湿地松新叶和老叶的各形态参数(叶长、平均直径等)相差不大,马尾松新叶和老叶的平均直径也很接近,据此推测在 8 月份时当年生叶形状已经接近稳定。测量数据同时显示,不同叶龄叶片的干重差别较大,说明新叶与老叶的干物质积累量存在一定的差别,这也是新老叶片比叶面积存在差异的根本原因。由此可以推测,新叶和老叶的密度存在差别。根据数据计算,湿地松新叶的密度为 341 kg·m⁻³,老叶为 407 kg·m⁻³;马尾松新叶密度为 390 kg·m⁻³,老叶为 665 kg·m⁻³。分析原始数据发现,湿地松新叶和老叶鲜重相差幅度较干重小很多,这与叶片的干物质率有关。3 个树种中,湿地松老叶和新叶的干物质率分别为 39.3% 和

34.6%,马尾松叶分别为 43.9% 和 36.8%,杉木叶的干物质率为 39%。

由于湿地松叶片存在两针一束和三针一束两种类型,而且两种叶片的比叶面积不完全相同,计算叶面积指数时需要分开计算。为确定两针一束和三针一束叶片的比例,本研究从 10 株树每一轮枝中选择一个当年生枝进行调查。在调查的 107 个当年生枝中,有两针一束叶 35 222 束,三针一束叶 26 097 束,两针一束叶平均占总束数的 52.5%(标准差: 0.079),则两针一束叶与三针一束叶的束数比为 1.11。根据每种叶片的平均干重计算老叶中两针一束叶与三针一束叶的重量比为 0.79,新叶中二者的重量比为 0.88。根据加权平均计算湿地松老叶的

平均半比表面积为 $5.58\text{ m}^2\cdot\text{kg}^{-1}$,新叶的半比表面积为 $6.44\text{ m}^2\cdot\text{kg}^{-1}$ 。同理 ,根据老叶和新叶在总叶生物量中所占的比重计算 3 个树种的平均半比表面积分别为 :湿地松 $6.04\text{ m}^2\cdot\text{kg}^{-1}$ 、马尾松 $8.62\text{ m}^2\cdot\text{kg}^{-1}$ 、杉木 $7.91\text{ m}^2\cdot\text{kg}^{-1}$ 。

2.4 叶面积指数

千烟洲试验站的针叶林主要包括 4 种群落类型 ,即湿地松林、马尾松林、杉木林和针叶混交林 ,其中针叶混交林的树种以湿地松和马尾松为主。根据单位面积上各树种的叶生物量和比叶面积计算 4 种林分的叶面积指数如表 4。4 种林分中 ,叶面积指数最大的是湿地松林 ,为 5.03 ,其次为针叶混交林的 4.77 ,马尾松林和杉木林相差不大 ,这一点与叶生物

量大小排列顺序是一致的。张红旗等(2004)曾在同一地区利用 CI-110 植被冠层数字图像仪测量叶面积指数 ,但测量结果和各林分中叶面积指数的大小顺序与本文相差较大。其原因可能是 CI-110 植被冠层数字图像仪是利用植被间隙率计算叶面积指数 ,得到的为有效叶面积指数 ,其数值本身就较实际叶面积指数偏小(席建超等 2004) ,而且利用仪器的测量结果很容易受到枝条等因素的影响。任海和彭少麟(1997)曾利用不同方法计算了鼎湖山森林群落的叶面积指数 ,其中利用分层收割法计算的针叶林群落的叶面积指数(6.61)与本文的结果相比偏大 ,可能与林分年龄的差异有关。

表 4 4 种林分中各组分的叶面积指数
Table 4 Leaf area index of each component in four forests

群落类型 Forest type	湿地松 Slash pine		马尾松 Masson pine		杉木 Chinese fir		总计 Total
	老叶 Old leaf	新叶 New leaf	老叶 Old leaf	新叶 New leaf	总叶 All leaf		
湿地松林 SPP	2.08	2.75	0.06	0.14	0	5.03	
马尾松林 MPP	0.23	0.31	1.23	2.54	0	4.31	
杉木林 CFP	0.30	0.39	0	0	3.62	4.31	
针叶混交林 CMP	1.07	1.42	0.71	1.47	0.09	4.77	

SPP、MPP、CFP、CMP 同表 1 See Table 1

3 结论与讨论

千烟洲是中国红壤丘陵区生态恢复成功的典范 ,与过去相比 ,现在的千烟洲植被在生物多样性 (刘琪璟等 2005) 和生产力(未发表数据) 等多方面都发生了根本变化。目前千烟洲试验站的土地利用类型以农田和森林为主 ,主要森林类型为针叶林 ,针叶林的主要树种为湿地松、马尾松和杉木。根据优势种可以把千烟洲的针叶林划分成 4 种林分类型 ,即湿地松林、马尾松林、杉木林和针叶混交林 ,其中针叶混交林的主要树种为湿地松和马尾松。3 个主要针叶林树种的叶生物量可以分别根据以下 3 个相对生长方程计算 :湿地松 $W = 12.074\text{ }1D^{2.151\text{ }5}$;马尾松 $W = 6.972\text{ }7D^{2.197\text{ }3}$;杉木 $W = 5.261\text{ }9D^{2.302\text{ }7}$ 。由于不同的林分类型具有不同的优势树种和不同的保存密度 ,不同林分内的叶生物量明显不同 ,大小顺序为湿地松林 > 针叶混交林 > 杉木林 > 马尾松林 ;同一林分内老叶和新叶所占的比重也存在差异 ,一般新叶生物量多于老叶生物量。

在计算新叶和老叶生物量时 ,为避免样本量过少造成计算结果不可靠 ,文章中利用调查枝条新叶

和老叶生物量所占比例的方法代替调查单木的新叶和老叶生物量 ,这是由于每株单木叶生物量都是由众多枝条的叶生物量加和而得 ,每个枝条相当于单木的一个子样本。经计算 ,156 个马尾松枝条老叶所占百分比的偏度系数为 0.272 ,峰度系数为 - 0.805 ,湿地松偏度系数为 - 0.311 ,峰度系数为 0.619 ,利用偏度-峰度检验结果表明新叶和老叶在总叶生物量中所占的比例可以看作正态分布 ,即可以利用二者的百分比计算新叶与老叶生物量之比。值得一提的是 ,由于枝条在养分、光照和年龄等方面存在差异 ,如果直接计算新叶生物量与老叶生物量的比值 ,结果可以为 0 到无穷大之间的任何数值。在这种情况下 ,某些比值较大枝条的影响作用被放大。若求算一定数量枝条新叶生物量之和与老叶生物量之和的比例 ,生物量较小枝条的影响作用被掩盖。先计算老叶和新叶在总叶生物量中所占百分比 ,根据二者所占的百分比确定老叶和新叶生物量之比的方法则较合理。

从本文的计算结果看 ,不同树种、不同年龄和不同类型的叶片具有不同的比叶面积。同一树种新叶的比叶面积大于老叶 ,三针一束叶的比叶面积略大

于两针一束叶,马尾松的平均半比表面积($8.62 \text{ m}^2 \cdot \text{kg}^{-1}$)大于湿地松($6.04 \text{ m}^2 \cdot \text{kg}^{-1}$)和杉木($7.91 \text{ m}^2 \cdot \text{kg}^{-1}$)。实际上如果假设每束针叶合拢后均能形成圆柱体,半径设为 $r(\text{mm})$,叶片的密度为 $\rho(\text{kg} \cdot \text{m}^{-3})$ 经过公式推导发现,两针一束叶片的半比表面积($\text{m}^2 \cdot \text{kg}^{-1}$)最终可简化为:

$$SHA_2 = 1000(\pi + 2)/\rho\pi r \quad (4)$$

三针一束叶片的半比表面积为:

$$SHA_3 = 1000(\pi + 3)/\rho\pi r \quad (5)$$

也就是说,叶片的比叶面积与圆柱体直径和叶片密度呈负相关变化,而与叶长无关。根据这两个公式,对于同为两针一束或三针一束的叶片,当叶龄增大时,圆柱直径和叶片密度都将增大,比叶面积将减小,这一点与前人在阔叶植物中的研究结果一致(Shipley & Almeida-Cortez, 2003)。这是由于当叶片半径发生变化时,圆柱表面积以与半径相同的速度变化,而质量以半径平方的速度变化。对于不同类型的叶片,当同样叶龄的三针一束叶的平均半径为两针一束叶的 1.24 倍以上时,三针一束叶的半比表面积可能小于两针一束叶,否则,三针一束叶片的半比表面积应大于两针一束叶。不同物种的比叶面积存在差异与叶片薄壁细胞的密度和大小有关(Pyankov *et al.*, 1999)。

为方便使用 and 比较,这里同时给出 3 个树种的最大投影比叶面积。我们的另一篇文章¹⁾对两针一束叶和三针一束叶合拢后是否能看成圆柱体进行了探讨,发现三针一束叶合拢后基本呈圆柱体,而两针一束叶看成直径为 $(2h + d)/2$ 的圆柱体计算比叶面积时与实际情况的误差在 3% 以内,则两针一束叶合拢后也可以看成圆柱体,此时两针一束叶的半比表面积是最大投影比叶面积的 1.29 倍,三针一束叶的半比表面积为最大投影比叶面积的 1.18 倍。计算得湿地松老叶的投影比叶面积为 $4.56 \text{ m}^2 \cdot \text{kg}^{-1}$,新叶为 $5.24 \text{ m}^2 \cdot \text{kg}^{-1}$;马尾松老叶的投影比叶面积为 $4.96 \text{ m}^2 \cdot \text{kg}^{-1}$,新叶为 $8.02 \text{ m}^2 \cdot \text{kg}^{-1}$ 。湿地松的平均投影比叶面积为 $4.92 \text{ m}^2 \cdot \text{kg}^{-1}$,马尾松为 $6.68 \text{ m}^2 \cdot \text{kg}^{-1}$ 。杉木的半比表面积与最大投影比叶面积相同,都是 $7.91 \text{ m}^2 \cdot \text{kg}^{-1}$ 。利用投影比叶面积计算 4 种林分类型的叶面积指数分别为:湿地松林为 4.10;马尾松林为 3.34;杉木林为 4.31;针叶混交林为 3.81。由于湿地松和马尾松的半比表面积均

大于投影比叶面积,所以利用投影比叶面积计算的叶面积指数略低于利用半比表面积的计算结果。但利用投影比叶面积计算的叶面积指数仍然略大于张红旗等(2004)利用 CI-110 植被冠层数字图像仪测得的结果,这是因为 CI-110 测得的是有效叶面积指数,有效叶面积指数是利用仪器测量间隙率得到的,其值本身就较实际叶面积指数偏小(张红旗等, 2004)。根据湿地松、马尾松和杉木的叶生物量相对生长方程和平均半比表面积整理 3 个树种的单株叶面积方程分别为:湿地松 $LA = 0.073 D^{2.1515}$ 、马尾松 $LA = 0.060 D^{2.1973}$ 、杉木 $LA = 0.042 D^{2.3027}$ 。

参 考 文 献

- Battaglia M, Cherry ML, Beadle CL, Sands PJ, Hingston A (1998). Prediction of leaf area index in eucalypt plantations: effects of water stress and temperature. *Tree Physiology*, 18, 521–528.
- Bonan GB (1993). Importance of leaf area index and forest type when estimating photosynthesis in boreal forests. *Remote Sensing of Environment*, 43, 303–314.
- Bruce WN, Rita M, Jorge LGP, Silas GAS, Getulio TB, Luciana BC (1999). Allometric regressions for improved estimate of secondary forest biomass in the central Amazon. *Forest Ecology and Management*, 117, 149–167.
- Chen JM, Black TA (1992). Defining leaf area index for non-flat leaves. *Plant, Cell and Environment*, 15, 421–429.
- Cheng T (程彤), Li JY (李家永) (1998). Studies on ecosystem restoration and sustainable development of agriculture in red earth hilly area. *Resources Science (资源科学)*, 20, 1–9. (in Chinese with English abstract)
- Clough BF, Scott K (1989). Allometric relationships for estimating above-ground biomass in six mangrove species. *Forest Ecology and Management*, 27, 117–127.
- Cornelissen JHC, Diez PC, Hunt R (1996). Seedling growth, allocation and leaf attributes in a wide range of woody plant species and types. *Journal of Ecology*, 84, 755–765.
- Dufrène E, Bréda N (1995). Estimation of deciduous forest leaf-area index using direct and indirect methods. *Oecologia*, 104, 156–162.
- Ellsworth DS, Reich PB (1993). Canopy structure and vertical patterns of photosynthesis and related leaf traits in a deciduous forest. *Oecologia*, 96, 169–178.
- Gower ST, Kucharik CJ, Norman JM (1999). Direct and indirect estimation of leaf area index, fAPAR, and net primary production of terrestrial ecosystems. *Remote Sensing of Environment*, 70, 29–51.
- Grier CC, Waring RH (1974). Conifer foliage mass related to sapwood area. *Forest Science*, 20, 205–206.
- Jonckheere I, Fleck S, Nackaerts K, Muys B, Coppin P, Weiss M (2004). Review of methods for *in situ* leaf area index determination. Part I. Theories, sensors and hemispherical photography.

¹⁾ Li XR (李轩然), Liu QJ (刘琪璟), Cai Z (蔡哲), Ma ZQ (马泽清) (2006). Leaf area index measurement of *Pinus elliotii* plantation. *Acta Ecologica Sinica (生态学报)*. (in press)

- Agricultural and Forest Meteorology*, 121, 19 – 35.
- Körner C (1989). The nutritional status of plants from high altitudes. *Oecologia*, 81, 379 – 391.
- Kussner R, Mosandl R (2000). Comparison of direct and indirect estimation of leaf area index in mature Norway spruce stands of eastern Germany. *Canadian Journal of Forest Research*, 30, 440 – 447.
- Landsberg JJ, Gower ST (1997). *Applications of Physiological Ecology to Forest Management*. Academic, San Diego, 354.
- Liu QJ (刘琪璟), Hu LL (胡理乐), Li XR (李轩然) (2005). Plant diversity in Qianyanzhou after 20 years of small watershed treatment. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), 29, 766 – 774. (in Chinese with English abstract)
- Luo ZM (洛知萌), Tian QJ (田庆久), Hui FM (惠凤鸣) (2005). Retrieving leaf area indexes for coniferous forest in Xingguo County, Jiangxi Province, in use of landsat ETM⁺ images. *Journal of Nanjing University* (南京大学学报), 41, 253 – 258. (in Chinese with English abstract)
- McShane MC, Carlile DW, Hinds WT (1993). The effect of collector size on forest litter-fall collection and analysis. *Canadian Journal of Forest Research*, 13, 1037 – 1042.
- Mooney HA, Field C, Gulmon SL, Bazzaz FA (1981). Photosynthetic capacity in relation to leaf position in desert versus old-field annuals. *Oecologia*, 50, 109 – 112.
- Neter J, Wasserman W (1974). *Applied Linear Statistical Models*. Irwin Inc, Homewood, Illinois, USA, 357.
- Pyankov V, Kondratchuk A, Shipley B (1999). Leaf structure and specific leaf mass: the alpine desert plants of the eastern Pamirs (Tadjikistan). *New Phytologist*, 143, 131 – 142.
- Reich PB, Koike T, Gower ST, Schoettle AW (1995). Causes and consequences of variation in conifer leaf life-span. In: Smith WK, Hinckley TM eds. *Ecophysiology of Conifers*. Academic, San Diego, 225 – 254.
- Reich PB, Uhl C, Walters MB, Ellsworth DS (1991). Leaf lifespan as a determinant of leaf structure and function among 23 amazonian tree species. *Oecologia*, 86, 16 – 24.
- Reich PB, Walters MB, Ellsworth DS (1997). From tropics to tundra: global convergence in plant functioning. *Proceedings of the National Academy of Science*, 94, 13730 – 13734.
- Ren H (任海), Peng SL (彭少麟) (1997). Comparison of methods of estimation leaf area index in Dinghushan forests. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 17, 220 – 223. (in Chinese with English abstract)
- Schulze ED, Kelliher FM, Körner C, Lloyd J, Leuning R (1994). Relationship among maximum stomatal conductance, ecosystem surface conductance, carbon assimilation rate, and plant nitrogen nutrition: a global ecology scaling exercise. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 25, 629 – 660.
- Scientific Investigation Team of the Chinese Academy of Sciences for Southern Mountainous Areas (中国科学院南方山区综合科学考察队) (1989). *Management and Development of Red Hilly Area — Experimental Study in Qianyanzhou* (红壤丘陵开发和治理—千烟洲综合开发治理试验研究). Science Press, Beijing, 1 – 23. (in Chinese)
- Shinozaki K, Yoda K, Hozumi K (1964). A quantitative analysis of plant form: the pipe model theory. *Japanese Journal of Ecology*, 14, 97 – 105.
- Shipley B, Almeida-Cortez J (2003). Interspecific consistency and intraspecific variability of specific leaf area with respect to irradiance and nutrient availability. *Écoscience*, 10, 74 – 79.
- Shipley B, Lechowicz MJ (2000). The functional coordination of leaf morphology, nitrogen concentration, and gas exchange in 40 wetland plant species. *Écoscience*, 7, 183 – 194.
- Watson DJ (1947). Comparative physiological studies in the growth of field crops. I. Variation in net assimilation rate and leaf area between species and varieties, and within and between years. *Annales Botanici Fennici*, 11, 41 – 76.
- Westoby M (1998). A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. *Plant and Soil*, 199, 213 – 227.
- Whittaker RH, Marks PL (1975). Methods for assessing terrestrial productivity. In: Lieth H, Whittaker RH eds. *Primary Productivity of the Biosphere*. Springer, New York, 55 – 118.
- Wright IJ, Wearoby M (2000). Cross-species relationship between seedling relative growth rate, nitrogen productivity and root vs. leaf function in 28 Australian woody species. *Functional Ecology*, 14, 97 – 107.
- Wu HG (武红敢), Qiao YY (乔彦友), Yan XJ (严小君), Chen LH (陈林洪), Chen Y (陈雁) (1995). Green biomass and leaf area index of young Masson pine forest in western Zhejiang mountains. *Journal of Zhejiang Forestry College* (浙江林学院学报), 12, 253 – 257. (in Chinese with English abstract)
- Xi JC (席建超), Zhang HQ (张红旗), Zhang ZQ (张志强) (2004). Retrieving effective leaf area index of conifer forests using Landsat TM images. *Journal of Beijing Forestry University* (北京林业大学学报), 26(6), 36 – 39. (in Chinese with English abstract)
- Zhang HQ (张红旗), Chen YR (陈永瑞), Niu D (牛栋) (2004). Retrieving effective leaf area index of conifer forests using Landsat TM images in red soil hilly region. *Acta Agriculturae Universitatis Jiangxiensis* (江西农业大学学报), 26, 159 – 163. (in Chinese with English abstract)
- Zhang L (张林), Luo TX (罗天祥) (2004). Advances in ecological studies on leaf lifespan and associated leaf traits. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), 28, 844 – 852. (in Chinese with English abstract)
- Zhou YY (周宇宇), Tang SH (唐世浩), Zhu QJ (朱启疆), Li JT (李江涛), Sun R (孙睿), Liu SH (刘素红) (2003). Measurement of LAI in Changbai Mountains Nature Reserve and its result. *Resources Science* (资源科学), 25(6), 38 – 42. (in Chinese with English abstract)
- Zou CJ (邹春静), Bu J (卜军), Xu WD (徐文铎) (1995). Characters of needles and their variation in *Pinus sylvestris* population. *Chinese Journal of Ecology* (生态学杂志), 14(2), 18 – 22. (in Chinese with English abstract)