

DOI: 10.3969/j.issn.1000-3142.2013.03.003

潘复静,孙英杰,张德楠,等. 桂北岩溶区青冈栎—青檀群落植物叶片比叶面积研究[J]. 广西植物,2013,33(3):295—299

Pan FJ, Sun YJ, Zhang DN, et al. Plant specific leaf areas of *Cyclobalanopsis glauca*—*Pteroceltis tatarinowii* community in karst region, northern Guangxi[J]. Guihaia, 2013, 33(3):295—299

桂北岩溶区青冈栎—青檀群落植物叶片比叶面积研究

潘复静, 孙英杰, 张德楠, 曾丹娟, 徐广平, 黄玉清

(广西壮族自治区 广西植物研究所, 广西 桂林 541006)
(中 国 科 学 院)

摘 要: 为揭示岩溶地区植物叶片比叶面积变化规律和叶片形态之间的相关关系,研究了桂北岩溶区青冈栎—青檀群落的叶片长/宽(LL/LW)、叶片厚度(LT)和比叶面积(SLA)及其之间的关系。结果表明:群落中常绿树种的LL/LW和LT显著高于落叶树种,而常绿树种的SLA显著低于落叶树种;乔木和灌木之间的LL/LW存在显著差异,但SLA和LT不存在显著差异。总体上看,SLA与LL/LW、LT之间是显著负相关关系,SLA随着LL/LW、LT的变大而逐渐减小。但LT与SLA负相关趋势比LL/LW与SLA的明显。因此,LT比LL/LW对叶片SLA的影响大,其明显影响了叶片的SLA。SLA的大小是衡量叶片获取光照能力的指标,因此岩溶区植物较厚的叶片对光照的获取能力具有较大的影响,并可导致光合作用效率的降低。

关键词: 岩溶; 生活型; 群落; 比叶面积; 叶片厚度

中图分类号: Q949 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-3142(2013)03-0295-05

Plant specific leaf areas of *Cyclobalanopsis glauca* — *Pteroceltis tatarinowii* community in karst region, northern Guangxi

PAN Fu-Jing, SUN Ying-Jie, ZHANG De-Nan,

ZENG Dan-Juan, XU Guang-Ping, HUANG Yu-Qing

(Guangxi Institute of Botany, Guangxi Zhuang Autonomous Region and the Chinese Academy of Sciences, Guilin 541006, China)

Abstract: In order to reveal the variable character of plant specific leaf areas and its correlation with leaf shape in karst region, the ratio of leaf length to leaf width(LL/LW), leaf thickness(LT) and specific leaf area(SLA) and its relationship of the leaves of *Cyclobalanopsis glauca*—*Pteroceltis tatarinowii* community in northern Guangxi were investigated. The results showed that the LL/LT and LT of evergreen species were significantly higher than that of the deciduous trees, SLA of evergreen species was significantly lower than that of the deciduous trees. And LL/LW was significantly different between the arbors and shrubs, while SLA and LT were not significantly different. While, the coefficient of correlation between LT and SLA was larger than that of between LL/LW and SLA, and LT had larger impact on SLA than LL/LW. Furthermore, LT significantly affected SLA in this study. Previous researches showed that the index of SLA was the indicator measuring the ability of capturing the sun's energy for leaves. The thicker leaves were, the larger impacted on ability of obtaining sunlight. Therefore, it would lead to reduce the efficiency of photosynthesis.

Key words: karst; life form; community; specific leaf area; leaf thickness

收稿日期: 2012-12-04 修回日期: 2013-03-29

基金项目: 国家自然科学基金(40872198; 41172313); 广西植物研究所基本业务费(桂植业 11004); 岩溶动力学重点实验室基金(KDL2011-09)

作者简介: 潘复静(1984-), 男(壮族), 广西钦州人, 硕士, 助理研究员, 主要从事植物与环境生态学研究。(E-mail) panfujing28@163.com。

通讯作者: 黄玉清, 博士, 研究员, 主要从事植物生理生态学研究, (E-mail) hyqcoco@gxib.cn。

植物叶片功能性状(functional traits)是指植物叶片适应环境的形态、生理和物候等不断变化过程中形成的有效机制(Violle *et al.*, 2007)。叶片功能性状与净初级生产力、凋落物分解等生态系统过程紧密相关,能反映从个体到生态系统各个水平上植物与环境间的相互关系(Garnier *et al.*, 2004)。比叶面积(Specific leaf area, SLA)是指植物叶片在单位干重下拥有的鲜叶表面积(Reich *et al.*, 1992; Cornelissen *et al.*, 2003),是众多叶片功能性状中较为重要的指标。比叶面积反映了植物叶片获取光照等资源的能力,因此与光合作用能力、暗呼吸成正比(Wright *et al.*, 2004),但与叶寿命成反比(Reich *et al.*, 1999; Rossatto *et al.*, 2009)。叶片长/宽(Ratio of leaf length to leaf width, LL/LW)影响叶片的大小,叶片厚度(Leaf thickness, LT)影响光合作用效率,叶片 LL/LW 和 LT 对 SLA 具有很大影响作用。选择 LL/LW、LT 和 SLA 3 个指标同时检测,不仅能了解这些形状之间的内在关系,更能表征植物与环境之间关系的状况。

岩溶生态系统是一种特殊的、脆弱的生态系统类型,对环境因素变化反应灵敏,生态稳定性差。近年来由于人为活动影响,该生态系统出现了不同程度的退化,原生植被几乎消失殆尽,只有在人为干扰较少的地方才分布有乔木次生林群落(潘复静等, 2012)。这些退化植被的土壤、植物和凋落物的性质会发生一定的变化(张伟等, 2007; 陈志辉等, 2008)。我们调查了桂北岩溶地区常绿落叶阔叶林的植物叶片功能性状参数,并采用回归和相关分析及 ANOVA 检验对不同生活型植物的叶片 SLA 进行分析,期望探讨并回答桂北岩溶区不同生活型植物的 SLA 变化规律,掌握该地区植物叶片 SLA 变化规律和叶片形态之间的相关关系,增加对这一地区植物叶片功能生态学的认识,为岩溶生态系统生态恢复和科学管理提供具有一定价值的理论参考。

1 研究区概况

研究地区位于广西桂林市,地处广西壮族自治区北部,地理位置为 $110^{\circ}19' \sim 110^{\circ}25' \text{E}$, $24^{\circ}47' \sim 24^{\circ}50' \text{N}$ 。境内岩溶地貌特征明显,海拔 100~500 m,属中亚热带湿润季风气候,气候温和,雨量充沛。该区年平均气温为 19°C ,日照时数 1 465 h。最冷的 1 月份平均气温 8°C ,最热的 8 月份平均气温 28°C ,全年无霜期 309 d;年平均降雨量为 1 900 mm,3~7 月为雨季,降水量占全年约 70%,8 月至翌年 2 月为旱季,干旱明显;年平均蒸发量为 1 458.4 mm(潘复静等, 2012)。所调查的样方内主要有青檀(*Pteroceltis tatarinowii*)、青冈栎(*Cyclobalanopsis glauca*)、黄梨木(*Boniodendron minus*)、胭木(*Wrightia tomentosa*)、菜豆树(*Radermachera sinica*)和黄葛树(*Ficus virens*),并伴生有石山巴豆(*Croton euryphyllus*)、虾公木(*Bridelia fordii*)、鱼骨木(*Canthium dicoccum*)和圆叶乌柏(*Sapium rotundifolium*)等。

2 研究方法

2.1 取样方法

于 2012 年 5~6 月在桂北岩溶地区选取 15 个 $20 \text{ m} \times 20 \text{ m}$ 的植物样方,调查并记录样方中出现的所有木本植物的胸径、高度、冠幅等指标。在每个样方中,对出现的每种木本植物取一个叶片混合样品。每种植物选取 3~5 棵,在每棵植株的外冠层剪下 5 条枝条,在每条枝条上采集完全展开且没有遭受虫害的成熟叶 5~20 片(董廷发等, 2012),均匀混合成一个混合样品(即每个样方每种植物仅采集一个混合样,每个混合样依据叶片大小有 30~300 片成熟叶子)后,迅速装入塑封袋中带回实验室,用叶面积分析仪(LI-COR 3000C Area Meter, LI-COR, Lincoln, USA)扫描并计算叶片面积。叶片长度(leaf Length)、宽度(leaf width)和厚度(leaf thickness)使用游标卡尺测量(精确到 0.01 mm)。从采集回来的混合样品中选取 5 片形态良好的叶子进行测量,每片叶子重复 3 次测量叶长和叶中部最宽处然后取平均值,最后计算 5 片叶子的平均值以表征每个样品 LL/LW;LT 测量时避开叶脉并尽量选择叶子的中心部位进行测量,每片叶子在不同部位测量 5 次,取平均值作为该样品的叶片厚度。然后在 105°C 烘箱中杀青 30 min, 65°C 下叶片烘干 48 h 至恒重,称量并记录干重。最后分别计算叶面积(LA)和比叶面积(SLA, $\text{cm}^2 \cdot \text{g}^{-1}$)。

2.2 数据整理与分析

首先对所有植物叶片样品的 SLA 与 LL/LW、LT 的关系做简单线性回归分析;然后对不同生活型植物的 4 个长/宽级、4 个叶片厚度级所对应的比叶面积进行 one-way ANOVA 差异检验,并用 Games-

Howell 检验进行多重比较;最后,用 Pearson 相关分析检验 SLA 与 LL/LW、LT 的相关关系。所有数据统计分析及作图用 SPSS 和 R 2.15.1 来完成。

3 结果与分析

3.1 形状特征

从表 1 可以看出,总体上而言植物叶片 LL/LW、SLA 和 LT 的变化幅度分别为 1.02~4.11、62.56~530.04 cm²·g⁻¹和 0.10~0.37 mm,植物的形状差异较大。常绿树种的 LL/LW、SLA 和 LT

与落叶树种的进行比较,常绿树种的 LL/LW 和 LT 显著高于落叶树种,而常绿树种的 SLA 显著低于落叶树种。乔木和灌木两种生活型进行比较分析,发现乔木和灌木的 LL/LW 间存在显著差异,但 SLA 和 LT 不存在显著差异。

3.2 功能性状之间的关联性

从总体上来看,植物叶片的 SLA 与 LL/LW、LT 的线性回归分析表明,SLA 随着 LL/LW、LT 的变大而逐渐减小,这表明 SLA 受到植物叶片形状的影响。将 LL/LW 的变化区间分成 4 个等级(图 2:1,等级距离为 0.78,等级编号分别为 A、B、C 和

表 1 桂北岩溶区植物叶片形状的变化
Table 1 Changes of plant leaf traits in karst region, northern Guangxi

指标 Index		总体 Total	不同生活型 Different life types			
			常绿 Evergreen	落叶 Deciduous	乔木 Arbor	灌木 Shrub
叶长/叶宽 LL/LW	最小值	1.02	1.89	1.02	1.22	1.02
	最大值	4.11	3.32	4.11	4.11	3.48
	均值±标准误	2.27±0.64	2.54±0.42	2.17±0.68	2.38±0.56	1.79±0.76
比叶面积 SLA (cm ² ·g ⁻¹)	最小值	62.56	62.56	74.13	62.56	74.13
	最大值	530.04	250.64	530.04	530.04	413.99
	均值±标准误	202.47±95.46	134.40±47.69	227.65±96.58	203.24±97.06	199.21±90.77
叶片厚度 LT (mm)	最小值	0.10	0.14	0.10	0.10	0.14
	最大值	0.37	0.37	0.32	0.37	0.32
	均值±标准误	0.20±0.05	0.22±0.06	0.19±0.04	0.20±0.05	0.22±0.05

Note: LL/LW, ratio of leaf length to leaf width; SLA=specific leaf area; T=leaf thickness.

表 2 不同生活型的植物叶片功能性状比较
Table 2 Comparison of leaf functional traits with different life types

指标 Index	常绿和落叶树种 Evergreen and deciduous		乔木和灌木树种 Arbor and shrub	
	F 值	Sig.	F 值	Sig.
叶长/叶宽 LL/LW	6.73	0.011	14.66	0.000
比叶面积 SLA (cm ² ·g ⁻¹)	22.99	0.000	0.03	0.869
叶片厚度 LT (mm)	6.68	0.011	1.61	0.207

注: 双尾检测置信度为 0.05。 Note: The confidence level of Two-tailed test is 0.05.

D),不同 LL/LW 等级的 SLA 方差分析结果表明,A、D 与 B、C 及 B 与 C 之间的差异不显著($P>0.05$),但 A 与 D 的差异显著($P<0.05$)。将 LT 的变化区间分成 4 个等级(图 2:2,等级距离为 0.07 mm,等级编号分别为 A、B、C 和 D),不同 LT 等级的 SLA 方差分析结果表明,A 与 B 及 C 与 D 之间的差异不显著($P>0.05$),但是 A、B 与 C、D 的差异显著($P<0.05$)。

4 讨论

叶片功能性状的差异可反映植物由于适应环境

变化因素而发展的结构和生理过程的差异。本研究得出,植物 SLA、LL/LW 及 LT 的变化幅度大,说明不同植物适应环境的结构和生理过程有较大差异,不同生态位的植物对环境因子有不同的适应机制。常绿树种的 LL/LW 和 LT 显著高于落叶树种,而常绿树种的 SLA 显著低于落叶树种,此种结果说明不同植物类型之间的功能性状呈现显著的差异特征。这可能由于植物本身的生理过程以及外界环境引起的。光照可明显影响植物叶片在个体和群落水平上的大小和比叶面积,常绿植物的 SLA 明显低于落叶植物(Ackerly *et al.*, 2002)。常绿植物由于生活周期长,较低的 SLA 可维持植物的生长和繁

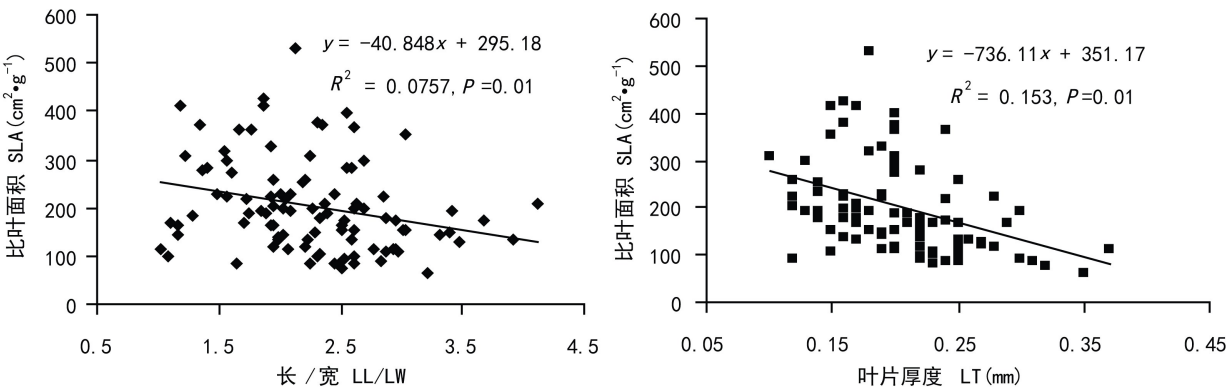


图 1 群落的比叶面积与长宽比、叶片厚度的回归关系
Fig. 1 Regression relationship of SLA, LL/LW and LT for communities

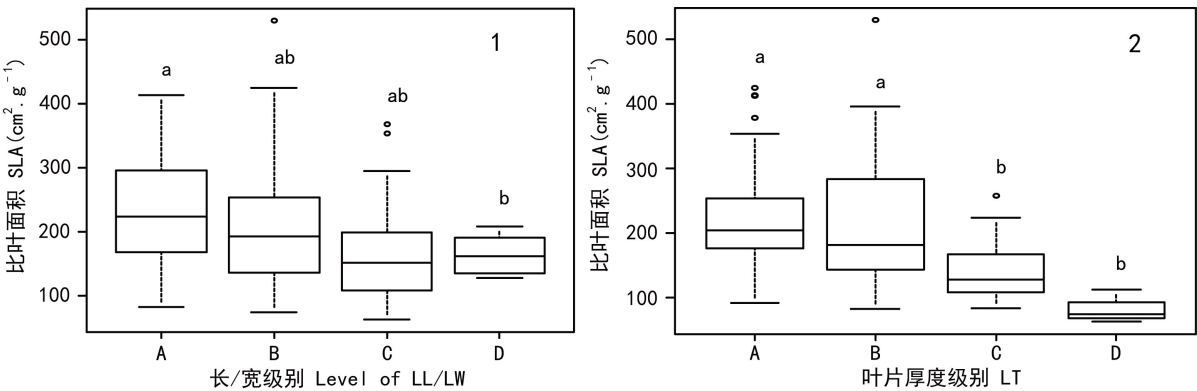


图 2 不同长/宽级、叶片厚度级群落比叶面积的比较(平均值±标准偏差) 箱线图上不同字母(a,b,c,d)表示差异显著($P < 0.05$)。LL/LW,长/宽; LT,叶片厚度(mm); SLA,比叶面积($\text{cm}^2 \cdot \text{g}^{-1}$)。等级距离:(1)A, $1.00 < \text{LL/LW} \leq 1.78$; B, $1.78 < \text{LL/LW} \leq 2.56$; C, $2.56 < \text{LL/LW} \leq 3.34$; D, $3.34 < \text{LL/LW} \leq 4.11$;(2) A, $0.10 \text{ mm} < \text{LT} \leq 0.17 \text{ mm}$; B, $0.17 \text{ mm} < \text{LT} \leq 0.24 \text{ mm}$; C, $0.24 \text{ mm} < \text{LT} \leq 0.31 \text{ mm}$; D, $0.31 \text{ mm} < \text{LT} \leq 0.37 \text{ mm}$ 。
Fig. 2 Comparison in community SLA among different LL/LW and LT classes (mean±SD) Different letters (a,b) above the box plot indicate significant differences at $P < 0.05$.

衍;落叶植物则由于仅在生长季内合成光合产物,叶子寿命较短,因此需要较高的 SLA 以获得较高的光能量捕获能力,并以最大程度地给植物提供光合产物以利于植物的生长和繁衍(路兴慧等,2011)。这很大程度上是因为光照因素引起的常绿植物和落叶植物 SLA 的差异。但这种规律不是一成不变的,向阳植物比阴生植物的比叶面积小而叶寿命也较短(Sack *et al.*,2003;Roche *et al.*,2004),这可能因为向阳植物的叶片可最大程度接收有效的光辐射,叶子寿命可较短;而阴生植物处在森林底层,有效光辐射较低,则其要增加叶子的寿命以获得更多光照量(Reich,1995)。

乔木的 LL/LW 显著比灌木的大而它们的 SLA 却没有显著差异,原因可能是乔木和灌木物种对光照的捕获能力比较接近,抑或光照到达灌木的

冠层时和乔木没有明显的区别以至于灌木不需要调整其 SLA 值,但光照可能让乔木的叶子变得更长或更大,总体来说,叶片大小客观地显示了植物对外部环境的适应性(McIntyre *et al.*,1999)。LT 的差异是由于植物适应环境的干旱形成的。在岩溶地区,由于地质性干旱,植物受到水分的胁迫,叶片的厚度倾向于增大以抵制水分的散失(邓艳等,2004)。我们发现,常绿植物的叶片厚度显著比落叶植物大,说明常绿植物比落叶植物受到水分的胁迫大。其中原因是岩溶地区由于特殊的水土二元结构形成明显的干湿季节,干季时落叶植物叶子凋落,降低了植物的蒸腾速率;常绿植物由于相对较长的光合作用期,需要降低本身的蒸腾速率以抵制干旱,因此叶子比落叶植物的叶子厚(Eamus *et al.*,2001)。

把 LL/LW 的值进行 4 个级别(A、B、C 和 D)的

划分,每一级别对应的 SLA 进行两两比较,其结果显示:SLA 随着 LL/LW 的增大而逐渐降低,只有 LL/LW 的差异足够大时,SLA 的差异才会显著。但 LT 4 个级别对应的 SLA 显示不相同,随着 LT 的增大,SLA 则迅速降低。0.24 mm 可以看作阈值界限,小于 0.24 mm 和大于 0.24 mm 的叶片表现了明显差异。此种状况表明,叶片厚度明显影响了 SLA,而 SLA 的大小是衡量叶片获取光照能力的指标,因此较厚的叶片对光照的获取能力比较低。常绿植物 SLA 比落叶植物的低,说明岩溶地区常绿植物叶片对光照的获取能力比落叶植物低,则常绿植物的光合作用速率比落叶植物低,此结果和何成新等(2007)的研究结果相同。实际上,岩溶区不同类型的植物创造了不同的适应机制和策略以适应恶劣的岩溶环境,深入研究岩溶区植物的适应机制和策略将有助于明确其生态意义。

5 结论

桂北岩溶区植物叶片的形状变化范围大,不同生活型之间的差异也相当显著,凸显了在岩溶地区强烈的环境异质性驱使下,不同植物发展出的生理生态特征应对策略。在如此恶劣环境下生存的植物,还有许多的生理适应性指标及生存策略需要进一步研究。弄清楚恶劣岩溶环境下生存的各种植物的生理生态特征及生存策略,对该区植被修复以及提高生态系统服务功能将具有巨大的参考价值。

参考文献:

- Ackerly DD, Knight CA, Weiss SB, *et al.* 2002. Leaf size, specific leaf area and microhabitat distribution of chaparral woody plants: contrasting patterns in species level and community level analyses [J]. *Oecologia*, **130**: 449—457
- Chen ZH(陈志辉), Wang KL(王克林), Chen HS(陈洪松), *et al.* 2008. Plant diversity during natural recovery process of vegetation in karst environmental emigrant areas(喀斯特环境移民迁出区植物多样性研究)[J]. *Chin J Eco-Agric*(中国生态农业学报), **16**(3): 723—727
- Cornelissen JHC, Lavorel S, Garnier E, *et al.* 2003. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide [J]. *Austr J Bot*, **51**: 335—380
- Deng Y(邓艳), Jiang ZC(蒋忠诚), Cao JH(曹建华), *et al.* 2004. Characteristics comparison of the leaf anatomy of *Cyclobalanopsis glauca* and its adaption to the environment of typical karst peak cluster areas in Nongla(弄拉典型峰丛岩溶区青冈栎叶片形态特征及对环境的适应)[J]. *Guihaia* (广西植物), **24**(4): 317—322
- Dong TF(董廷发), Feng YL(冯玉龙), Lei YB(类延宝), *et al.*

2012. Comparison on leaf functional traits of main dominant woody species in wet and dry habitats(干旱和湿润生境中主要优势树种叶片功能性状的比较)[J]. *Chin J Ecol* (生态学杂志), **31**(5): 1 043—1 049
- Eamus D, Prior L. 2001. Ecophysiology of trees of seasonally dry tropics: comparisons among phenologies [J]. *Adv Ecol Res*, **32**: 113—197
- Garnier E, Cortez J, Billès G, *et al.* 2004. Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession [J]. *Ecology*, **85**: 2 630—2 637
- He CX(何成新), Huang YQ(黄玉清), Li XK(李先琨), *et al.* 2007. The ecophysiological traits of three karst rocky desert restoration species(岩溶石漠化地区几种生态恢复植物的生理生态学特征)[J]. *Guihaia* (广西植物), **27**(1): 53—61
- Lu XH(路兴慧), Ding Y(丁易), Zang RG(臧润国), *et al.* 2011. Analysis of functional traits of woody plant seedlings in an old-growth tropical lowland rain forest on Hainan Island, China(海南岛热带低地雨林老龄林木本植物幼苗的功能性状分析)[J]. *Chin J Plant Ecol*(植物生态学报), **35**(12): 1 300—1 309
- McIntyre S, Lavorel S, Tremont RM. 1995. Plant life-history attributes: their relationship to disturbance response in herbaceous vegetation [J]. *J Ecol*, **83**: 31—44
- Pan FJ(潘复静), Zhang W(张伟), Wang KL(王克林), *et al.* 2011. Litter C : N : P ecological stoichiometry character of plant communities in typical karst peak-cluster depression(典型喀斯特峰丛洼地植被群落凋落物 C : N : P 生态化学计量特征)[J]. *Acta Ecol Sin*(生态学报), **31**(2): 335—343
- Pan FJ(潘复静), Zhang ZF(张中峰), Huang YQ(黄玉清), *et al.* 2012. Biomass of *Cyclobalanopsis glauca* analyzed by tree-ring method in karst region(基于年轮分析的桂林岩溶区青冈栎地上生物量研究)[J]. *Guihaia* (广西植物), **32**(4): 464—467
- Reich PB, Ellsworth DS, Walters MB, *et al.* 1999. Generality of leaf traits relationships: a test across six biomes [J]. *Ecology*, **80**(6): 1 955—1 969
- Reich PB. 1995. Phenology of tropical forests: patterns, causes, and consequences [J]. *Can J Bot*, **73**(22): 164—174
- Reich PB, Walters MB, Ellsworth DS. 1992. Leaf life-span in relation to leaf, plant, and stand characteristics among diverse ecosystems [J]. *Ecol Monogr*, **62**: 365—392
- Roche P, Dtz-Burlinson N, Cachet S. 2004. Congruency analysis of species ranking based on leaf traits: which traits are the more reliable? [J]. *Plant Ecol*, **174**: 37—48
- Rossatto DR, Hoffmann WA, Franco AC. 2009. Differences in growth patterns between co-occurring forest and savanna trees affect the forest-savanna boundary [J]. *Funct Ecol*, **23**: 689—698
- Sack L, Grubb PJ, Marañón T. 2003. The functional morphology of juvenile plants tolerant of strong summer drought in shaded forest understories in southern Spain [J]. *Plant Ecol*, **68**: 139—163
- Violle C, Navas ML, Vile D, *et al.* 2007. Let the concept of trait be functional! [J]. *Oikos*, **116**: 882—892
- Wright J, Reich PB, Westoby M, *et al.* 2004. The worldwide leaf economics spectrum [J]. *Nature*, **428**: 821—827
- Zhang W(张伟), Chen HS(陈洪松), Wang KL(王克林), *et al.* 2007. Spatial variability of soil organic carbon and available phosphorus in a typical karst depression, northwest of Guangxi(桂西北喀斯特洼地土壤有机碳和速效磷的空间变异研究)[J]. *Acta Ecol Sin*(生态学报), **27**(12): 5 168—5 175