

浙江天童亚热带常绿阔叶林栲树叶片发育动态

孙 灿^{1,2}, 蔡永立^{1,2①}, 刘志国^{1,2}, 杨 乐^{1,2} (1. 华东师范大学资源与环境学院, 上海 200062; 2. 上海市城市化生态过程与生态恢复重点实验室, 上海 200062)

摘要: 于2008年3—6月, 定期记录了浙江天童亚热带常绿阔叶林栲树 (*Castanopsis fargesii*) 的展叶情况, 包括标记枝的叶长、叶宽、叶面积、叶干重、叶鲜重和叶绿素含量等指标。结果表明, 所调查的栲树叶面积增加持续时间为34 d, 展叶速率最高达 $40.5\% \cdot d^{-1}$; 成熟叶面积越大, 其展叶速率越快; 比叶重随叶面积增加呈波动变化, 含水量在叶片发育过程中呈先增加后降低的变化趋势, 叶绿素含量则随叶面积的增加而逐渐增高。对栲树展叶速率、叶面积和叶属性之间的相关分析结果显示, 展叶速率分别与叶面积、叶绿素含量在 $\alpha = 0.01$ 水平上呈显著正相关, 叶面积分别与含水量、叶绿素含量在 $\alpha = 0.01$ 水平上呈显著正相关; 叶绿素含量与含水量在 $\alpha = 0.01$ 水平上呈显著正相关。

关键词: 栲树; 展叶速率; 比叶重

中图分类号: Q948.1 **文献标识码:** A **文章编号:** 1673 - 4831(2010)03 - 0215 - 05

Leaf Growth of *Castanopsis fargesii* in Evergreen Broad-Leaved Forest in Tiantong National Forest Park of Zhejiang, China. SUN Can^{1,2}, CAI Yong-li^{1,2}, LIU Zhi-guo^{1,2}, YANG Le^{1,2} (1. School of Resources and Environmental Science, East China Normal University, Shanghai 200062, China; 2. Shanghai Key Laboratory for Ecology of Urbanization Process and Eco-restoration, Shanghai 200062, China)

Abstract: Leaf expansion and leaf traits of *Castanopsis fargesii*, including leaf length, leaf width, leaf area, leaf dry mass per unit area and chlorophyll, together with leaf phenology, including timing of leaf emergence, duration of emergence, expansion, and leaf expansion rate, were investigated from the beginning of March to early June of 2008, in the evergreen broad-leaved forest in the Tiantong National Forest Park of Zhejiang, China. It was found that the leaf area increment duration was 34 days; the highest leaf expansion rate $40.5\% \cdot d^{-1}$; the larger the mature leaf area, the higher the leaf expansion rate; the specific leaf weight increased in a fluctuant way; the leaf water content increased in the first phase of leaf development and declined in the late phase; and the leaf chlorophyll content increased gradually with the leaf area. The correlation analyses of the leaf expansion rate, leaf area and leaf properties show that leaf expansion rate is positively and significantly related to leaf area and chlorophyll content ($\alpha = 0.01$) separately. Leaf area is positively and significantly related to leaf water content and chlorophyll content ($\alpha = 0.01$) separately. Leaf chlorophyll content is also positively and significantly related to leaf water content ($\alpha = 0.01$).

Key words: *Castanopsis fargesii*; leaf expansion rate; specific leaf weight

植物发育的生态学主要研究植物生长发育与周围环境之间的关系。植物物候直接反映了气候变化的影响, 特别是出叶物候能反映植物在时间上利用资源的策略^[1]。出叶物候的变化将引起植物生长节律的变化^[2], 植物生长节律的变化往往会引起植物与环境关系的改变。出叶物候对气候变化响应的差异将影响植物碳获取的时间, 甚至植物间和动、植物间的竞争与依赖关系也会发生深刻的变化^[1-4]。叶片物候防御有3种可能的方式, 即通过早抽生、同步生长以及快速展叶来躲避昆虫取食。叶片通过同步抽生在较短时间内产生大量新叶使昆虫饱食, 达到减少虫食的目的^[5-7]。

植物的展叶过程包括出叶 (leaf emergence) 以

及叶的伸展 (leaf expansion)、增厚等阶段^[8]。展叶过程既受到自身遗传因子的制约^[9], 又受到水分、盐分、光照强度和 CO_2 浓度等环境因子的制约^[10], 此外还受到昆虫、真菌等生物因子的影响^[11]。从物种进化水平来看, 长期的进化和适应使物种的展叶过程和环境变化相协调, 实现了物种对资源利用的最大化, 形成了物种特有的展叶格局, 因此物种的展叶格局, 包括叶形态大小、展叶速率和数量动态, 在一定程度上能反映一个物种的生活史对策^[12-14]。

基金项目: 国家自然科学基金 (30570329); 上海市科委项目 (06ZR14129)

收稿日期: 2009 - 10 - 09

① 通讯联系人 E-mail: ylcai@geo.ecnu.edu.cn

快速展叶可以缩短叶片脆弱的展叶期,较早借助成熟叶片的硬度等防御方式来降低昆虫成活率,进而减少虫食^[15-16]。AIDE^[7]认为在热带雨林中虫食与展叶速率之间不具有相关性,而 KURSAR 等^[17]则认为展叶越快的植物,其叶片中营养含量越高,虫食率也越高,因此展叶速率与虫食的关系还有待于进一步验证。

亚热带常绿阔叶林是我国面积最大的森林类型,在世界森林植被中具有重要的作用和地位^[18]。栲树 (*Castanopsis fargesii*) 属壳斗科栲属常绿树种,广泛分布于我国亚热带区域,是浙江天童亚热带常绿阔叶林的主要建群种^{[19]1-2}。该地区经济发达,人类干扰强烈,常绿阔叶林的片断化和退化现象十分严重,栲树的自然更新受到严重影响,且幼叶对植物适合度的贡献比老叶大^[7,20],因此,在幼叶时期,特别是展叶期,对叶片生长及叶群体动态进行研究有助于了解栲树的生活史对策。笔者主要研究植物展叶动态与其展叶过程中叶片属性间的关系。通过对栲树出叶物候的研究进一步了解其生活史对策,为今后深入探讨栲树种群生态学奠定理论基础,同时为栲树合理经营和天然更新机制研究提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

于2008年在浙江省宁波市天童国家森林公园内开展研究,该地位于中亚热带,建有华东师范大学野外观测站。该地属温暖湿润的亚热带季风气候区,全年温和多雨,四季分明。年均温度为16.2℃;最热月为7月,平均温度为28.1℃;最冷月为1月,平均温度为4.2℃;年均无霜期237.8d。年平均降水量为1374.7mm,多集中在夏季(6—8月),占全年降水量的35%~40%,冬季冷而干燥,降水仅占全年降水量的10%~15%,春季降水量一般大于秋季。受梅雨锋系和台风影响,年内降水主要有2个高峰,分别在五六月和七八月。地带性植被是以栲树、米槠 (*Castanopsis carlesii*) 和木荷 (*Schima superba*) 为优势种的常绿阔叶林^{[19]14-15}。

1.2 采样与观测

于2008年3月2日在宁波天童山选取株高3~4m栲树46株,为了消除方位差异,从每株栲树的东、南、西、北和中5个方位选取当年新生枝条为标准枝,用标记牌进行标记。在展叶阶段内,每3d观察记录栲树叶生长状况,每6d测定叶片属性变化。

栲树的叶面积测定记录始于4月14日,故规定

4月14日为第1天,记为1,4月15日记为2,依次类推。

1.3 展叶速率及叶面积的测定

以所标记小枝中10%以上叶片长度达0.5cm时作为展叶开始,此时记为展叶第1天,展叶后叶片长度达到0.5cm时开始用游标卡尺测定叶长、叶宽,用叶面积仪测定叶面积,至叶面积在连续3次观测时不增加,即确认该叶片展叶结束,以50%的叶片展叶结束时间作为栲树展叶的结束时间。展叶速率(leaf expansion rate, $r_{l,e}$, % · d⁻¹)计算公式^[17]为:

$$r_{l,e} = 100 \times [e^{\ln(S_2/S_1)/t} - 1] \quad (1)$$

式(1)中, S_1 和 S_2 —2次测量的叶片面积,cm²; t —2次测量的间隔时间,d。展叶速率为100% · d⁻¹指叶片面积每天增加1倍。展叶持续时间指植物从展叶开始到叶面积、叶片数达到稳定的这段时间,包括叶面积持续时间(展叶周期)和叶片数持续时间(出叶周期)^[21]。

1.4 含水量及比叶重测定

展叶后每次观测时将5~10枚在野外采集的标记枝叶片带回驻地,采用电子天平测定叶片鲜重,测毕鲜重后的叶片在80℃下烘干至恒重,计算叶片含水量和比叶重(specific leaf weight)。叶片含水量=(叶鲜重-叶干重)/叶鲜重,比叶重=叶干重/叶面积。

1.5 叶绿素含量测定

展叶后每次观测时将5~10枚在野外采集的标记枝叶片带回驻地测定叶绿素含量。叶绿素含量为叶绿素a与叶绿素b含量之和,采用7200型分光光度计分别在663和645nm波长处测定叶片丙酮提取液光吸收值后计算得到,具体测定方法见文献^[22]。

1.6 统计分析

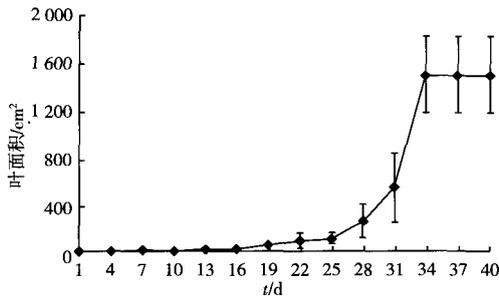
在验证数据呈正态分布的基础上,应用 Spearman 相关分析确定叶片属性和展叶时间之间的相关性。

2 结果与分析

2.1 浙江天童栲树叶片发育动态

2.1.1 叶面积动态

浙江天童栲树叶面积变化动态见图1。由图1可知,栲树叶片生长变化趋势明显,在展叶之初其叶面积变化小,在展叶第22天叶面积开始迅速增加,第25天后叶面积陡增,第34天叶面积达到最大,展叶阶段结束。栲树叶面积增加开始时间为4月14日,结束时间为5月17日,持续时间为34d。



叶面积测定始于2008年4月14日，故规定4月14日为第1天，记为1，4月15日记为2，依次类推。

图1 浙江天童栲树叶面积动态

Fig.1 Leaf area of *Castanopsis fargesii* in Tiantong National Forest Park of Zhejiang

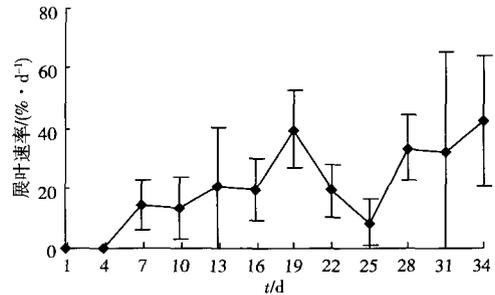
2.1.2 展叶动态

展叶速率在展叶期间呈现波动变化(图2)。在第16—19、25—28和31—34天增长速率快,在第19—25天展叶速率呈现下降趋势,且约在第25天其展叶速率降至最低。栲树成熟叶面积与展叶速率之间相关显著($P < 0.0001, r = 0.59$),即成熟叶面积越大,其面积增加速率也越大。

2.2 浙江天童栲树叶片属性

由图3可知,在叶片发育过程中栲树比叶重变化明显,在展叶开始至第19天变化小,第19—25天

下降;第25—31天栲树比叶重变化小,但始终低于展叶开始至第25天的比叶重。



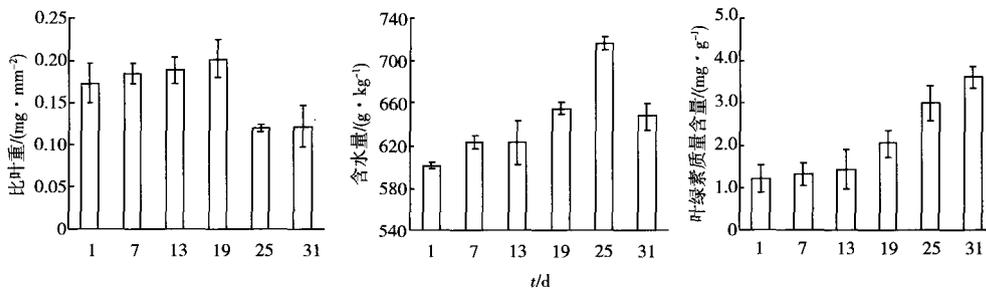
叶面积测定始于2008年4月14日，故规定4月14日为第1天，记为1，4月15日记为2，依次类推。

图2 浙江天童栲树展叶速率动态

Fig.2 Leaf expansion rate of *Castanopsis fargesii* in Tiantong National Forest Park of Zhejiang

栲树叶片含水量在展叶开始至第25天呈上升趋势,第25—31天呈下降趋势。叶片含水量在展叶第1—7天增长缓慢,第7—13天基本平稳,第13—25天增长加快(图3)。

栲树叶片叶绿素含量在叶片发育过程中始终呈上升趋势,在展叶开始至第13天增长缓慢,第13—31天增长加快(图3)。



叶面积测定始于2008年4月14日,故规定4月14日为第1天,记为1,4月15日记为2,依次类推。

图3 浙江天童栲树叶片属性动态

Fig.3 Leaf traits of *Castanopsis fargesii* in Tiantong National Forest Park of Zhejiang

2.3 浙江天童栲树展叶速率、叶面积与叶属性之间的关系

对栲树展叶速率、叶面积和叶属性之间的相关分析结果(表1)显示,展叶速率分别与叶面积、叶绿素含量在 $\alpha = 0.01$ 水平上呈显著正相关,叶面积分别与含水量、叶绿素含量在 $\alpha = 0.01$ 水平上呈显著正相关,比叶重与展叶速率、叶面积以及其他叶属性之间相关不显著;叶绿素含量与含水量在 $\alpha = 0.01$ 水平上呈显著正相关。上述结果表明:展叶速率快

的叶片,叶面积大,叶绿素含量也高;叶面积大的叶片含水量和叶绿素含量也高。

3 讨论

对栲树出芽物候及其叶片发育动态的研究结果显示:展叶阶段持续时间较长,展叶速率呈波动性变化,且与成熟叶面积之间呈正相关。该结果表明栲树叶片在进化历程中已经形成独特的形态和出叶物候特征,这对其生存和有效防御虫食具有重要意义。

表1 浙江天童栲树展叶速率、叶面积与叶属性的相关分析
Table 1 Correlation analysis of leaf expansion rate, leaf area and leaf traits of *Castanopsis fargesii* in Tiantong National Forest Park of Zhejiang

	叶面积	比叶重	含水量	叶绿素含量
展叶速率	0.739**	0.109	0.424	0.715**
叶面积		-0.469	0.727**	0.996**
比叶重			-0.406	-0.477
含水量				0.723**

* 在 $\alpha=0.05$ 水平上相关显著(双尾检验), ** 在 $\alpha=0.01$ 水平上相关显著(双尾检验)。

展叶初始栲树叶面积增长缓慢,在第25天后叶面积陡增,其原因是:(1)第20天前气温升高且雨水充足,叶片生长加快;(2)第20天栲树叶片由最初展叶时的折叠状态开始展开,使得叶面积增加1倍,这种叶片生长方式在野外很少见。有研究^[21]表明,植物展叶时间与植物叶片属性之间显著相关;植物展叶时间早迟与成熟叶面积大小相关,即植物叶面积越大,展叶越迟。本研究结果表明栲树展叶也具有上述特征,即成熟叶面积越大,展叶越迟。

植物叶片生长需要光照、水分和养料,在资源充足的环境中,植物对资源获取率高,能量和物质周转速度快,枝条和叶片生长速率快;而在资源贫乏的环境中,植物对资源的获取率低,能量和物质循环速度慢,枝条和叶片生长速率慢^[23]。展叶速率的不同反映了常绿植物对环境资源利用的差异。幼叶通过增加展叶速率来缩短暴露于昆虫的时间以减少虫食^[16,24],从而提高植物的适合度。因此,在同样的昆虫取食压力下,叶面积小的叶片损失会大于叶面积大的叶片,因此,MOLES等^[11]提出了“叶面积小的物种的展叶速率应该比叶面积大的物种快”的假设。LI^[25]对草本植物群落的研究也表明叶面积大的物种具有较长的展叶期。而本研究结果与之相反。笔者发现栲树叶面积越大,其展叶速率就越大,展叶持续时间与叶面积无关,此与朱旭斌等^[21]的研究结果基本一致。由于栲树叶面积大的叶片展叶较迟,此时温度、光照等条件较好,有利于其生长发育;另一方面,由于温度升高,导致昆虫取食压力增加,提高展叶速率有利于降低叶片的损失。而叶面积小的叶片往往提早展叶,此时昆虫数量和密度较低,从而躲避虫食。这就体现了栲树叶片物候防御的另外2种策略,即早抽生和快速展叶。至于第25天后展叶速率突然下降的原因可能是由于第20天栲树叶片由折叠状态变为展开,使得其叶面积迅速增大,之后,其叶面积增长较小,导致展叶速率突然降低。

叶片含水量和比叶重随叶片的成熟而逐渐增大,且均约在第25天出现下降。一方面植物N素营养、水分及其他营养物质是昆虫需要的资源,比叶重增大意味着N素营养和含水量的降低,取食营养含量低的食物将使昆虫生长缓慢甚至患病,增加死亡几率,因此昆虫很少取食比叶重较高的食物^[26],这与本研究结果一致,即含水量与比叶重之间呈负相关关系。在漫长的进化过程中,昆虫同植物的物候期趋于一致,植物比叶重和硬度增加时也是昆虫幼虫阶段结束的时间^[27],2者的这种一致性也是导致叶片比叶重上升而虫食下降的原因,因此比叶重随叶片的成熟而增加。

叶绿素是植物光合作用过程中进行光能吸收和传递的重要功能物质,其含量高低直接影响植物光合作用强弱^[28],展叶之初,由于叶片生长缓慢,叶面积变化较小,故叶绿素含量增加缓慢。随着叶片成熟,叶面积增长加速,叶绿素含量增加速度也逐渐加快。叶绿素含量随展叶速率和叶面积的增加而增加。

参考文献:

- [1] KIKUZAWA K. Leaf Phenology as an Optimal Strategy for Carbon Gain in Plants [J]. *Canadian Journal of Botany*, 1995, 73 (2): 158 - 163.
- [2] TATENO R, AIKAWA T, TAKEDA H. Leaf-Fall Phenology Along a Topography-Mediated Environmental Gradient in a Cool-Temperate Deciduous Broad-Leaved Forest in Japan [J]. *Journal of Forest Research*, 2004, 10(4): 269 - 274.
- [3] POST E, STENSETH N C. Climatic Variability, Plant Phenology, and Northern Ungulates [J]. *Ecology*, 1999, 80(4): 1322 - 1339.
- [4] 陆佩玲, 于强, 贺庆棠. 植物物候对气候变化的响应 [J]. *生态学报*, 2006, 26(3): 923 - 929.
- [5] PALACIO S, MONTSERRAT-MARTÍ G. Comparison of the Bud Morphology and Shoot Growth Dynamics of Four Species of Mediterranean Subshrub Growing Along an Altitudinal Gradient [J]. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 2006, 151(4): 527 - 539.
- [6] MCKEY D. Interactions Between Ants and Leguminous Plants [M] // STIRTON C H, ZARUCCHI J L. *Advances in Legume Biology*. Saint Louis, Missouri, USA: Missouri Botanical Garden, 1989: 673 - 718.
- [7] AIDE T M. Patterns of Leaf Development and Herbivory in a Tropical Understory Community [J]. *Ecology*, 1993, 74(1): 455 - 466.
- [8] DALE J E. *The Growth of Leaves* [M]. London: Edward Arnold Limited, 1982: 31 - 41.
- [9] RATHCKE B, LACEY E P. Phenological Patterns of Terrestrial Plants [J]. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 1985, 16: 179 - 214.
- [10] VAN VOLKENBURGH E. Leaf Expansion—An Integrative Plant Behavior [J]. *Plant Cell and Environment*, 1999, 22 (12):

- 1463 - 1473.
- [11] MOLES A T, WESTOBY M. Do Small Leaves Expand Faster Than Large Leaves, and Do Shorter Expansion Times Reduce Herbivore Damage[J]. *Oikos*, 2000, 90(3): 517 - 524.
- [12] CHABOT B F, HICKS D J. The Ecology of Leaf Life Span[J]. *Annual Review of Systematics and Ecology*, 1982, 13(1): 229 - 259.
- [13] KIKUZAWA K. A Cost-Benefit Analysis of Leaf Habitual and Leaf Longevity of Trees and Their Geographical Pattern[J]. *American Naturalist*, 1991, 138(5): 1250 - 1263.
- [14] 孙书存, 陈灵芝. 东灵山地区辽东栎的叶群体统计[J]. *植物生态学报*, 1998, 22(6): 538 - 544.
- [15] HAY M E, PAUL V J, LEWIS S M, et al. Can Tropical Seaweeds Reduce Herbivory by Growing at Night Diet Patterns of Growth, Nitrogen Content, Herbivory, and Chemical Versus Morphological Defenses[J]. *Oecologia*, 1988, 75(2): 233 - 245.
- [16] AIDE T M, LONDOÑO E C. The Effects of Rapid Leaf Expansion on the Growth and Survivorship of a Lepidopteran Herbivore[J]. *Oikos*, 1989, 55(1): 66 - 70.
- [17] KURSAR T A, COLEY P D. Convergence in Defense Syndromes of Young Leaves in Tropical Rainforest[J]. *Biochemical Systematics and Ecology*, 2003, 31(8): 929 - 949.
- [18] 宋永昌, 陈小勇, 王希华. 中国常绿阔叶林研究的回顾与展望[J]. *华东师范大学学报: 自然科学版*, 2005(1): 1 - 8.
- [19] 宋永昌, 王祥荣. 浙江天童国家森林公园的植被和区系[M]. 上海: 上海科学技术文献出版社, 1995.
- [20] SUN S C, JIN D M, LI R J. Leaf Emergence in Relation to Leaf Traits in Temperate Woody Species in East-Chinese *Quercus fabri* Forests[J]. *Acta Oecologica*, 2006, 30(2): 212 - 222.
- [21] 朱旭斌, 刘娅梅, 孙书存. 南京地区落叶栎林主要木本植物的展叶动态研究[J]. *植物生态学报*, 2005, 29(1): 128 - 136.
- [22] 朱广廉, 钟海文, 张爱琴. 植物生理学实验[M]. 北京: 北京大学出版社, 1990: 51 - 54.
- [23] STERCK F J, POORTER L, SCHIEVING F. Leaf Traits Determine the Growth-Survival Trade-off Across Rain Forest Tree Species[J]. *The American Naturalist*, 2006, 167(5): 758 - 765.
- [24] KURSAR T A, COLEY P D. Nitrogen Content and Expansion Rate of Young Leaves of Rain Forest Species: Implications for Herbivory[J]. *Biotropica*, 1991, 23(2): 141 - 150.
- [25] LI F R. The Effects of Frequency of Cutting and Cultivar on the Period of Leaf Expansion in White Clover Grown in Mixed Swards[J]. *Grass and Forage Science*, 2000, 55(3): 280 - 284.
- [26] 邹钟琳. 昆虫生态学[M]. 上海: 上海科学技术出版社, 1980.
- [27] COLEY P D, BARONE J A. Herbivory and Plant Defenses in Tropical Forests[J]. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1996, 27(1): 305 - 335.
- [28] 武维华. 植物生理学[M]. 北京: 科学出版社, 2003: 123 - 126.

作者简介: 孙灿(1981—), 女, 湖北黄冈人, 硕士生, 主要从事植被生态和恢复生态方面的研究。E-mail: suncan1085@126.com

欢迎订阅 2010 年《生态与农村环境学报》

中文核心期刊, 中国科技核心期刊, 中国科学引文数据库(CSCD)来源期刊

国内统一连续出版物号: CN 32 - 1766/X, 邮发代号: 28 - 114, 双月刊, 全年定价: 90.00 元

《生态与农村环境学报》系环境保护部主管、环境保护部南京环境科学研究所主办的全国性学术期刊, 是全国中文核心期刊, RCCSE 中国核心学术期刊, 中国科技核心期刊, 全国优秀环境科技期刊, 江苏省优秀期刊, 中国科学引文数据库(CSCD)、中国科技论文与引文数据库(CSTPCD)、中文社会科学引文索引来源期刊(CSSCI)、中国学术期刊综合评价数据库和中国核心期刊(遴选)数据库等来源期刊, 中国期刊协会赠建全国百家期刊阅览室指定赠送期刊, 并被 CA、CABI、BA、BP、BD、PD、ZR、EM、AGRIS、中国农业文摘、中国生物学文摘和环境科学文摘等国内外重要刊库收录。

本刊宗旨是及时报道生态与农村环境保护领域研究的动态、理论、方法与成果。

主要栏目: 研究报告、研究简报、研究方法、专论与综述、学术讨论与建议、书刊评介、动态与信息。

主要内容: (1) 区域环境与发展, 包括生态环境变化与全球环境影响、区域生态环境风险评价、环境规划与管理、有机农业与农业生态、区域生态经济与生态安全等; (2) 自然保护与生态, 包括自然资源保护与利用, 生物多样性与外来物种入侵, 转基因生物环境安全与监控, 生态保护、生态工程与生态修复等; (3) 污染控制与修复, 包括污染控制原理与技术、土壤污染与修复、水环境污染与修复、农业废物综合利用与资源化、农用化学品(包括化学品)风险评价与监控等。

主要读者对象: 从事生态学、环境科学、农学、林学、地学、资源科学等研究、教学、生产的科技人员, 相关专业的高等院校师生以及各级决策与管理。

本刊为双月刊, 逢单月 25 日出版, 每期定价 15.00 元, 全年定价 90.00 元, 公开发行, 国内邮发代号 28 - 114, 全国各地邮局均可订阅; 国外由中国国际图书贸易总公司(北京 399 信箱)负责发行, 国外发行代号 5688。如漏订, 可向本刊编辑部补订。编辑部地址: 江苏省南京市蒋王庙街 8 号; 邮政编码: 210042; 电话: (025) 85287036, 85287052, 85287053; E-mail: ncst@china-journal.net.cn, bjb@nies.org。