

亚热带常绿阔叶林植物叶-小枝的异速生长

刘志国¹ 蔡永立^{1*} 李 恺²

(1 上海市城市化生态过程与生态恢复重点实验室/华东师范大学资源与环境学院,上海 200062)

(2 华东师范大学生命科学学院,上海 200062)

摘要 植物生态学研究的重要内容之一是识别和定量刻画种间生态变异的主要维数,叶大小-小枝大小维(谱)是其中之一,目前的研究相对比较薄弱,两者之间是异速还是等速生长关系仍存在着争论。亚热带常绿阔叶林植物叶大小-小枝大小维的研究报道很少。该文以我国东部亚热带典型区域福建梅花山常绿阔叶林的 68 种常绿乔木植物为对象,进行了叶-小枝关系及其生态意义的研究。结果表明:1)小枝茎截面积与叶干重、总叶面积和单叶面积之间的 SMA 斜率分别为 1.29、1.23 和 1.18,呈现异速生长关系,支持叶大小-小枝大小为异速生长的相关研究结论,但 SMA 斜率低于预期值,其原因及生态意义有待进一步研究;2)小枝总叶面积与单叶面积呈显著正相关,而与叶片数量不相关,反映了小枝总叶面积的增加主要是由单叶面积大小决定的,可能与这一地区湿润气候有关;而单叶面积与枝条长度呈正相关则可能反映了植物对常绿阔叶林内较弱光照环境的适应;3)叶干重同小枝干重、叶面积为等速生长关系,可能反映了植物与动物之间代谢方式的差异。

关键词 异速生长 茎截面积 叶面积 茎干重 叶干重

STUDIES ON THE LEAF SIZE-TWIG SIZE SPECTRUM OF SUBTROPICAL EVERGREEN BROAD-LEAVED WOODY SPECIES

LIU Zhi-Guo¹, CAI Yong-Li^{1*}, and LI Kai²

¹Shanghai key Laboratory for Ecology of Urbanization Process and Eco-Restoration; School of Resources and Environmental Science, East China Normal University, Shanghai 200062, China, and ²School of life science, East China Normal University, Shanghai 200062, China

Abstract Aims An important aim of plant ecology is to identify and quantify key dimensions of ecological variation among species and to understand the basis for them. The leaf size-twig size spectrum is an important dimension that is under development. Our aims were to determine if there is an invariant allometric scaling relationship between leaf size and twig size in subtropical evergreen broad-leaved woody species and to determine what indicates this relationship.

Methods We investigated leaf and stem traits—including leaf and stem mass, individual leaf area, total leaf area, stem cross-sectional area, leaf number and stem length—at the twig level for 68 evergreen broad-leaved species on Meihuashan Mountain in the subtropical zone of East China. We determined the scaling relationships between leaf traits and stem traits at the twig level.

Important findings Twig cross-sectional area has an invariant allometric scaling relationships with leaf mass (SMA slope 1.29), total leaf area (1.23) and individual leaf area (1.18), all with common slopes being 1 - 1.5. Leaf mass is isometrically related to stem mass and leaf area. This suggests that there would be different metabolic ways between animal body and plant. Species with larger leaves deployed a greater total leaf area distal to the final branching point than smaller leaved species, with this leaf surface made up of fewer leaves per twig, even though the twigs were longer. This might result from the humid climate and weak light in subtropical evergreen broad-leaved forest of this region.

Key words allometry, twig cross-sectional area, leaf area, stem mass, leaf mass

DOI: 10.3773/j.issn.1005-264x.2008.02.013

植物生态学研究的重要目的就是识别、定量和理解种间生态变异的主要维数 (Leading dimensions) (Westoby *et al.*, 2002; Westoby & Wright, 2003)。选

择易于快速测量的维数为比较和综合世界范围内大量野外实验和生理生态研究的数据和结果提供了可能性或一种途径 (Westoby *et al.*, 2002)。为此,

收稿日期: 2007-01-09 接受日期: 2007-06-09

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

*通讯作者 Author for correspondence E-mail: ylcai@geo.ecnu.edu.cn

Westoby 等(2002)在综述大量研究文献的基础上提出几个测度种间生态变异的维数,即特定叶面积干重与叶寿命维、种子质量与产量维和叶与小枝大小维等。目前在这几个维数中,对叶与小枝大小维的研究相对比较薄弱。

小枝与其着生叶片之间的关系早在 50 年前 Corner(1949)就有精辟的论述,后来被作为 Corner 规则,即:1)植物的茎轴越粗其着生的叶面积越大;2)分枝越多,末端的茎轴越细,其着生的叶片越小(Hall *et al.*, 1978)。White(1983a, 1983b)首先提出了小枝直径与单叶面积之间为异速生长关系,但 Brouat 等(1998)通过改进的方法分析发现同一生态群内小枝茎截面积和叶片面积之间并非异速生长而是等速生长的关系,并且小枝直径与总叶面积大小之间的相关程度大于单叶面积。不过,最近几位作者的研究又得出了不同的结论,即小枝的茎截面积与叶面积之间存在着异速生长关系(Westoby & Wright, 2003; Preston & Ackerly, 2003; Sun *et al.*, 2006)。可见,小枝与叶生长之间的关系究竟是等速生长还是异速生长,还是两者都客观存在目前尚未定论,有待更多的实证研究。

异速生长(Allometry)或等速生长(Isometry)被认为是由物种遗传性决定的一个稳定特性(White, 1981; Menges, 1987),反映了生物体不同方面性状的相关程度,是生物体不同构件对环境选择压力采取的生态对策方式(Maynard *et al.*, 1985; Primack, 1987; Midgley & Bond, 1989)。异速生长研究最早并且已经成为动物进化生物学研究的一个重要方向(LaBarbera, 1989; Harvey & Pagel, 1991)。对植物异速生长关系及其在植物进化生态学中的意义的研究也在逐渐增多(Primack, 1987; Midgley & Bond, 1989; Niklas, 1992, 1994, 1995; King, 1991, 1998; Niklas & Enquist, 2002; Westoby *et al.*, 2002; Westoby & Wright, 2003; Sun *et al.*, 2006)。植物的许多重要特性都与植物的大小与形态相关(Speck *et al.*, 1990),探讨植物生长发育过程中大小关系的变化和相对的生长状况及其定量刻画,是深入研究植物适应与进化的基础(Thomas & Weiner, 1989)。

过去的研究结论多来自于对热带或温带植物的研究,对其它地区特别是亚热带常绿阔叶林区植物的异速生长关系研究则不多见。为此,本研究选择地处我国东部亚热带的典型区域福建梅花山的常绿阔叶林植物作为研究对象,从小枝和叶的几种属性特征,包括叶干重、枝干重、总叶面积、单叶面积、茎

截面积、叶片数量和小枝长度等方面探讨植物叶与小枝大小之间的关系及其生态适应意义。

1 材料和方法

1.1 研究区概况

研究区位于福建梅花山国家级自然保护区, 116°45'25" ~ 116°57'24" E, 25°45'24" ~ 25°35'44" N, 位于福建西南部,是武夷山脉南段与博平岭之间的玳瑁山麓,上杭、连城和新罗 3 县(区)交界的毗连地带,总面积为 22 168.5 hm^2 ,其中核心区面积为 12 683 hm^2 。保护区位于中亚热带的南缘,气候具有从南亚热带向中亚热带过渡的特点。年平均气温为 13 ~ 18 $^{\circ}\text{C}$, 1 月平均气温为 7.5 ~ 8.3 $^{\circ}\text{C}$, 7 月平均气温为 22.9 ~ 23.8 $^{\circ}\text{C}$, 极端最低气温为 - 5.5 $^{\circ}\text{C}$, 极端最高气温为 35 $^{\circ}\text{C}$; 日均气温 $\geq 10^{\circ}\text{C}$ 的活动积温 4 500 ~ 5 100 $^{\circ}\text{C}$; 年平均降水量为 1 700 ~ 2 200 mm; 全年无霜期为 290 d; 年平均相对湿度为 70% ~ 96%。年平均蒸发量在 1 000 mm 左右。保护区内土壤具有明显的垂直地带性,从山麓到山顶依次为红壤、黄红壤和黄壤,自然保护区地带性植被为常绿阔叶林,但目前多为次生林,且以常绿针阔叶混交林和常绿阔叶与毛竹混交林为主。

1.2 取样方法

实验所用材料采自梅花山海拔 455 ~ 1 430 m 的东南坡。在多样地每种植物随机选取 3 棵植株,进行小枝取样,并为避免光因子对叶片材料的影响,采集的小枝原则上均来自树冠中部,按不同方向截取 5 个当年生小枝,以消除方向不同引起的差异,并以自封袋带回实验室测量。以小枝为单位,记录叶片数量和茎的长度,用游标卡尺测量茎的直径,精确到 0.1 mm,计算得到茎的截面积,扫描每一个小枝的所有叶片,用 MOTIC 软件计算叶片面积。将叶片和茎分别于 70 $^{\circ}\text{C}$ 烘干 48 h 至恒重,并记录干重。

1.3 数据分析

所收集到的小枝属性包括小枝总叶面积、单叶面积、茎截面积、叶片数量、叶干重、茎干重、小枝长度,不同小枝属性之间的关系用方程 $y = bx^a$ 来描述,线性转换成 $\log(y) = \log(b) + a \log(x)$,其中 x 和 y 分别代表所考察的不同小枝属性, b 代表属性关系的截距, a 为两者关系的斜率,当 $a = 1$ 时即为等速生长;当 $a \neq 1$ 时为异速生长。将这 4 项数据对数转换(以 10 为底)后,取 15 个小枝的平均值,即为表征物种小枝特征的数据。

表1 梅花山68种植物小枝特征平均值

Table 1 Trait means for the 68 study species at the twig level on Meihuashan Mountain, East China

物种 Species	TSL (mm)	TSM (mg)	ILM (mg)	LN	LA (mm ²)	TLA (mm ²)
红皮树 <i>Styrax suberifolius</i>	106.7	106.4	636	2.7	3 688	9 729
冬青 <i>Ilex pupurea</i>	87.0	52.7	467	8.7	675	5 824
三花冬青 <i>I. triflora</i>	44.7	106.2	140	4.3	411	1 778
毛冬青 <i>I. pubescens</i>	41.0	8.7	90	4.7	819	3 836
老虎刺 <i>Carissa spinarum</i>	115.7	251.6	1 443	5.0	2 444	12 294
小叶乌饭 <i>Vaccinium carlesii</i>	91.7	146.3	602	7.0	718	4 811
乌饭树 <i>V. bracteatum</i>	76.3	67.6	435	5.3	895	4 693
杜鹃 <i>Rhododendron simsii</i>	28.0	55.6	297	10.7	362	3 895
鹿角杜鹃 <i>Rh. latoucheae</i>	60.8	98.5	563	3.3	1 100	3 671
刺毛杜鹃 <i>Rh. championae</i>	76.0	71.8	658	4.3	3 031	13 793
弯蒴杜鹃 <i>Rh. henryi</i>	73.3	133.6	880	4.7	2 283	11 201
薯豆 <i>Elacocarpus japonicus</i>	116.7	34.8	81	3.0	598	1 851
虎皮楠 <i>Daphniphyllum oldhamii</i>	58.3	63.8	398	7.5	932	6673
榿木 <i>Loropetalum chinense</i>	39.3	13.3	65	5.3	235	1 231
蕈树 <i>Altingia chinensis</i>	55.3	146.3	1 733	4.0	5 747	22 990
罗浮锥 <i>Castanopsis fabri</i>	82.3	106.3	923	4.4	1 517	6 371
红锥 <i>C. hystrix</i>	172.0	405.6	2 272	7.0	3 091	20 968
上抗锥 <i>C. lamontii</i> var. <i>shanghaiensis</i>	81.3	66.8	838	4.8	1 562	6 922
甜槠 <i>C. eyrei</i>	90.0	77.3	518	5.8	825	4 545
米槠 <i>C. carlesii</i>	75.4	34.9	257	5.5	688	3 735
南岭锥 <i>C. fordii</i>	102.2	168.0	947	5.0	2 246	10 913
卷斗青冈 <i>Cyclobalanopsis pachyloma</i>	117.7	140.0	726	4.3	1 909	8 372
梅花山青冈 <i>C. meihuashangensis</i>	119.3	167.0	798	10.5	1 030	10 641
细叶青冈 <i>C. myrsinaefolia</i>	171.0	303.5	733	5.3	1 761	8 644
青冈 <i>C. glauca</i>	115.3	245.2	1 112	5.6	2 046	10 748
两广石栎 <i>Lithocarpus synbalanos</i>	142.3	354.9	1 862	7.0	1 877	13 251
泡叶石栎 <i>L. haipinii</i>	57.0	79.6	1 001	6.0	1 577	9 791
滑皮石栎 <i>L. skianus</i>	60.0	63.3	576	3.1	3 285	9 845
紫玉盘石栎 <i>L. uvarifolius</i>	49.3	198.3	1 208	6.3	1 472	9 299
乳源木莲 <i>Manglietia yuyuanensis</i>	46.3	134.4	1 047	2.3	5 943	13 624
野含笑 <i>Michelia skinneriana</i>	68.2	60.0	437	3.2	2 189	6 595
水团花 <i>Adina pilulifera</i>	166.7	186.8	376	4.7	1 504	6 886
狗骨柴 <i>Tricalysia dubia</i>	163.3	317.7	1 402	4.0	3 892	15 569
石斑木 <i>Rhaphiolepis indica</i>	18.6	25.1	163	4.1	367	1 483
坚荚树 <i>Viburnum sempervirens</i>	36.0	65.9	427	2.0	1 794	3 588
石笔木 <i>Tutcheria spectabilis</i>	42.0	401.5	2 332	5.7	2 753	15 052
细齿叶柃 <i>Eurya nitida</i>	45.3	18.8	162	5.3	620	3 306
微毛柃 <i>E. hebeclados</i>	42.5	18.8	105	6.2	418	2 526
格药柃 <i>E. muricata</i>	38.0	51.3	269	3.3	950	3 085
单耳柃 <i>E. weissiae</i>	24.1	39.5	269	2.6	1 129	2 964
大萼两广黄瑞木 <i>Adinandra glischroloma</i>	44.0	130.1	1 317	3.0	4 979	14 937
黄瑞木 <i>A. millettii</i>	30.8	43.0	231	4.3	528	2 262
红淡比 <i>Cleyera japonica</i>	128.0	645.0	1217	2.3	3 385	7 713
厚皮香 <i>Ternstroemia gymnanthera</i>	23.5	64.0	1 088	3.5	2 464	8 701
木荷 <i>Schima superba</i>	68.0	207.3	1 232	6.5	2 271	14 885
油茶 <i>Camellia oleifera</i>	42.1	117.2	440	3.8	896	3 157
柃叶莲蕊茶 <i>C. euryoid</i>	77.3	20.3	110	9.3	195	1 837
尖连蕊茶 <i>C. cuspidata</i>	69.7	37.8	217	4.4	781	3 447
羊舌树 <i>Symplocos glauca</i>	63.7	177.1	724	4.0	1 659	6 421
光叶山矾 <i>S. lancifolia</i>	67.3	43.2	232	4.3	822	3 582
尖叶四照花 <i>Dendrobenthamia angustata</i>	88.0	99.6	311	5.0	619	3 029
赤楠 <i>Syzygium buxifolium</i>	38.6	21.3	195	4.2	369	1 462
树参 <i>Dendropanax dentiger</i>	42.7	148.1	1119	4.0	2 360	9 484
豪猪刺 <i>Berberis julianae</i>	75.7	88.1	468	4.3	1 233	4 190

表 1 (续) Table 1 (continued)

物种 Species	TSL (mm)	TSM (mg)	ILM (mg)	LN	LA (mm ²)	TIA (mm ²)
杨梅 <i>Myrica rubra</i>	86.3	298.8	2 508	13.3	2 072	27 764
辣汁树 <i>Cinnamomum tsangii</i>	91.0	79.4	478	5.0	1 065	5 308
香桂 <i>C. subavenium</i>	95.0	83.9	541	4.0	1 384	5 535
黄樟 <i>C. parthenoxylon</i>	59.8	91.4	648	3.1	3 748	11 617
山鸡椒 <i>Litsea cubeba</i>	108.3	129.3	834	13.0	1 060	13 840
华南木姜子 <i>L. greenmaniana</i>	131.7	183.3	998	6.0	1 814	10 771
红楠 <i>Machilus thunbergii</i>	134.0	320.3	1 248	11.9	8 159	14 318
刨花楠 <i>M. pauhoi</i>	71.0	104.1	1 105	5.2	2 273	12 018
绒毛润楠 <i>M. velutina</i>	111.6	256.3	1 437	5.4	3 507	18 964
建润楠 <i>M. oreophila</i>	57.5	130.1	1 897	6.4	3 435	21 949
黄绒润楠 <i>M. grijsii</i>	68.9	163.3	1 278	4.8	3 026	14 634
新木姜子 <i>Neolitsea aurata</i>	81.3	83.5	601	4.2	2 574	10 402
山血丹 <i>Ardisia punctata</i>	142.3	273.3	1 344	9.7	1 273	12 389

TSM = 小枝干重 Twig stem mass ILM = 小枝叶干重 Twig leaf mass LA = 单叶面积 Individual leaf area TIA = 总叶面积 Total leaf area LN = 叶片数量 Leaf number TSL = 小枝长度 Twig stem length

数据分析主要采用标准化主轴估计 (Standardized major axis estimation, SMA) 的方法 (Falster *et al.*, 2003), SMA 不同于线性回归 (第一类型回归), 其原理是使实际观察到的数据与预测直线的距离在 X、Y 轴两个方向的距离最小, 主要着重于斜率; 在同时考虑到两个变量的关系时, 线性回归通常比预期斜率要平缓, 因而 SMA 在斜率被当作主要研究方面时比线性回归更适用于对两个变量的关系做出估计。

2 研究结果

2.1 小枝茎截面积与枝干重、叶面积和叶干重的关系

小枝的茎截面积与小枝的枝干重 (图 1A: $R^2 = 0.698$, $p < 0.0001$)、叶干重 (图 1B: $R^2 = 0.762$, $p < 0.0001$)、总叶面积 (图 1C: $R^2 = 0.642$, $p < 0.0001$) 和单叶面积 (图 1D: $R^2 = 0.550$, $p < 0.0001$) 之间呈极显著正相关, 其 SMA 斜率分别为 1.31 (95% 的置信区间 (Confidence interval, CI) = 1.14 ~ 1.49)、1.29 (CI = 1.01 ~ 1.31)、1.23 (CI = 1.05 ~ 1.44) 和 1.18 (CI = 1.01 ~ 1.37)。

2.2 小枝叶干重与枝干重和总叶面积的关系

小枝叶干重与小枝干重 (图 2A: $R^2 = 0.803$, $p < 0.0001$) 和总叶面积之间呈极显著正相关 (图 2B: $R^2 = 0.748$, $p < 0.0001$), 其 SMA 斜率分别为 0.920 (CI = 0.829 ~ 1.021) 和 0.986 (CI = 0.872 ~ 1.115)。

2.3 单叶面积与小枝长度、叶片数量和总叶面积的关系

单叶面积与总叶面积呈极显著正相关 (图 3A: $R^2 = 0.750$, $p < 0.0001$), SMA 斜率为 1.04 (CI = 0.92 ~ 1.18); 与小枝长度呈显著正相关 (图 3C:

$R^2 = 0.102$, $p = 0.0078$), SMA 斜率为 0.643 (CI = 0.510 ~ 0.810); 与叶片数量呈负相关, 但未达显著水平 (图 3B: $R^2 = 0.051$, $p = 0.0530$), SMA 斜率为 -0.508 (CI = -0.644 ~ -0.401)。

3 讨论

植物小枝因其机械支持和水分供应的需要, 其总叶面积必须与其茎的粗细保持一定比例关系, 粗茎比细茎拥有更多的叶面积 (Corner, 1949; Westoby & Wright, 2003)。本文研究结果表明小枝茎截面积与叶面积呈显著的正相关, 再一次证明了植物中小枝-叶之间存在的 Corner 规则的普适性; 其中小枝茎截面积与总叶面积的相关程度主要是由单叶面积的大小决定的 (图 3A), 而与叶片的数目关系不大 (图 3B), 相对于单叶面积小的物种, 单叶面积大的物种当年生小枝具有更大的总叶面积, 每个小枝的叶片数量更少, 小枝的长度也越长 (图 3C), 这种特征可能与该区常绿阔叶林湿润的气候条件有关和对郁闭度较高的常绿阔叶林光照环境的适应。

尽管目前的研究结果都承认植物的小枝-叶面积大小之间存在恒定的比例关系, 但究竟是异速生长 (Preston & Ackerly, 2003; Westoby & Wright, 2003; Sun *et al.*, 2006), 还是等速生长关系 (Brouat *et al.*, 1998; Reich *et al.*, 2006), 目前仍有争论。本文的研究结果是小枝茎截面积与总叶面积和单叶面之间的 SMA 斜率分别为 1.23 (CI = 1.05 ~ 1.44) 和 1.18 (CI = 1.01 ~ 1.37), 支持异速生长的观点。尽管这一数值可被认为反映了异速生长的关系, 但远低于 1.5 (Sun *et al.*, 2006) 的预期值, 这可能是由于茎的截面积除包括有输导功能的维管组织外, 还有一部

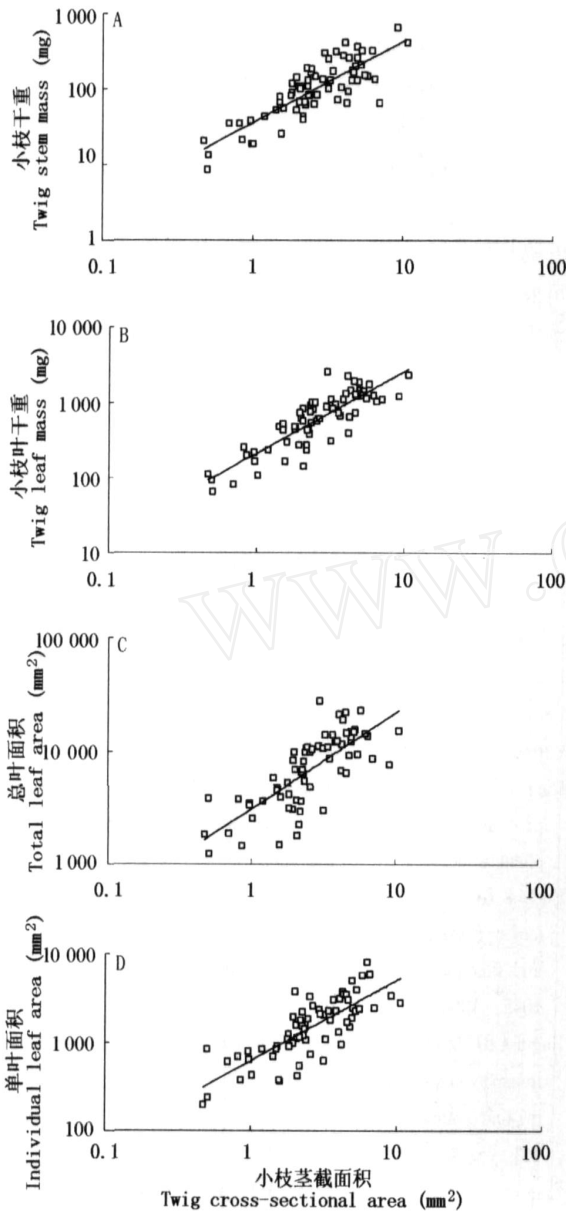


图1 小枝茎截面积与枝干重(A)、小枝叶干重(B)、总叶面积(C)和单叶面积(D)之间的关系

Fig. 1 Cross-species relationship between twig cross sectional area and the traits, including twig stem mass (A), twig leaf mass (B), total leaf area (C) and individual leaf area (D)

分纯粹的机械支持结构或空腔,而实际的输导面积较茎的截面积小,以致实际观测到的小枝叶面积随茎截面积变化的斜率常常小于预测值。不过这一数值具有一定的波动性从目前不多的研究结果中也能得到反映,这种差异是否也反映了不同气候带地区植物各自特有的进化适应方式,还有待进一步的验证。

植物不同构件之间存在着异速生长现象看来是比较普遍的规律(Niklas, 1994; Enquist & Niklas, 2001, 2002; Niklas & Enquist, 2001; Enquist, 2002;

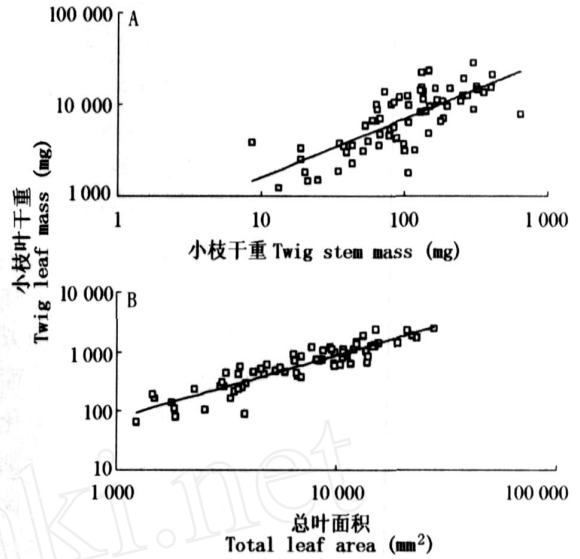


图2 枝叶干重与同枝干重(A)和总叶面积(B)之间的关系
Fig. 2 Cross-species relationship between twig leaf mass and stem mass (A) and total leaf area (B)

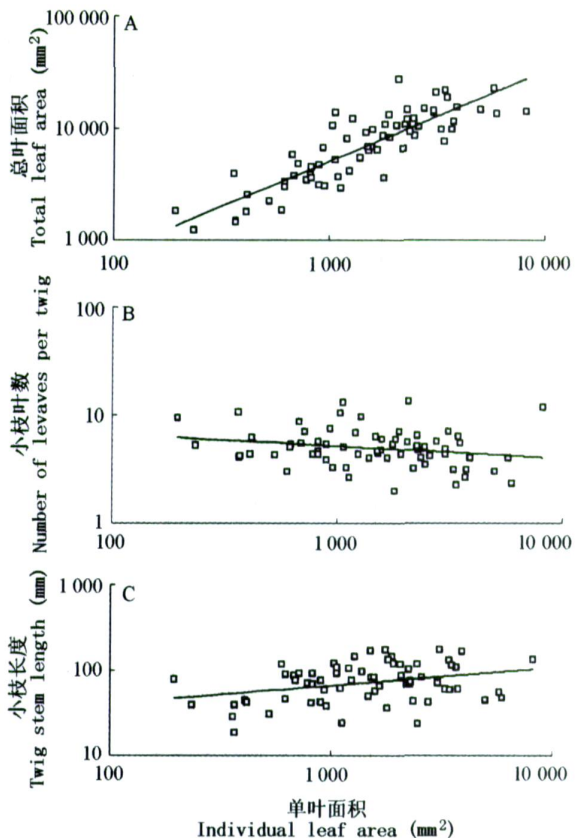


图3 单叶面积与总叶面积(A)、小枝叶数(B)和小枝长度(C)之间的关系

Fig. 3 Cross-species relationships between individual leaf area and total leaf area (A), leaf number (B) and stem length (C)

Westoby *et al.*, 2002; Sun *et al.*, 2006)。对此,Harvey和Pagel(1991)提出了相关生长假说,认为器官

之间的相互关联性限制了各器官独立进化的能力,即使选择压力迫使它们的大小等特征向相反方面发展。这种器官之间的关联性可以被看作是对进化改变的一种缓冲(Harvey & Pagel, 1991; Niklas, 1994),小枝与叶面积之间的异速生长关系也反映了这两种器官之间的关联性。但 West 等(1997)则认为产生异速生长的原因是由于植物体的输导组织网络的限制,植物在漫长的进化过程中形成不同等级的输导网络组织,营养选择的压力必然使其向最优化的方向进化,使得新陈代谢效率和与外界环境的交换面积最大化并使营养物质运输距离和时间最小化(West *et al.*, 1997; Enquist, 2002),在植物形态上则表现为叶片面积和小枝茎截面积比例的最优化,这种比例关系将影响到植物对木质部同其所支持的光合作用面积的配置比例关系(White, 1983a, 1983b)。

近年来,许多作者发现植物的新陈代谢速率与植物个体大小之间也可能存在异速生长的现象(West *et al.*, 1999; Gillooly *et al.*, 2001; Brown *et al.*, 2004)。Enquist 等则根据输导组织网络对资源分配的控制能力构建模型,提出了生物体的生物量和新陈代谢存在着 $3/4$ 的比例关系,并认为叶生物量与植物体总生物量、茎生物量和根生物量之间也存在 $3/4$ 的比例关系(Enquist *et al.*, 1999; Enquist & Niklas, 2001, 2002)。Reich 则提出了不同的观点,认为尽管动物中存在着 $3/4$ 的比例关系,但植物的新陈代谢与生物量之间实际上应为等速生长关系,这可能是由于动物与植物之间的代谢方式不同,植物是通过生物化学的方式而动物则以血管网络的方式,所以该模型并不适用于植物(Reich *et al.*, 2006)。本文的研究结果发现叶干重与小枝干重显著相关,斜率为 0.920,接近等速生长,支持 Reich 等(2006)的结论。此外,小枝总叶面积与叶片干重之间存在着显著相关性,其 SMA 斜率为 0.986,为等速生长,这一结果支持了 Enquist 等关于叶面积就是植物与外界环境的交换面积的理论(Enquist *et al.*, 1999; Enquist, 2003)。由于植物单位叶面积干重与叶片寿命正相关而和植物净光合速率负相关(Diemer, 1998; Mulkey *et al.*, 1995; Reich *et al.*, 1992, 1997, 1999),叶面积干重因而被认为是反映植物生活史对策的一个重要指标,于是,小枝与叶大小谱带(Spectrum)的研究有助于揭示植物的生活史对策。

叶片和小枝是植物重要的物质生产和输导器官,其生长规律可决定对光截取的模式以及与外界

环境的物质交换面积,在植物生长和植物种群的生活史中具有重要的作用,这对于深入了解植物进化规律及植物对边境调节的生物生态机理具有重要的理论与现实意义,并为植物表型可塑性及其调节机理,乃至种间趋同适应机制的深入研究奠定了基础。小枝-叶面积关系的研究有助于提高人们关于植物的物质和能量转换方式的认识,解决生态学研究可能出现的无法直接测量或表征的问题,并为促进生态学成为一门更加定量化和可预测性的科学做出贡献。

参 考 文 献

- Brouat C, Gibernau M, Amsellem L, McKey D (1998). Corner's rules revisited: ontogenetic and inter specific patterns in leaf-stem allometry. *New Phytologist*, 139, 459 - 470.
- Brown JH, Gillooly JF, Allen AP, Savage VM, West CB (2004). Toward a metabolic theory of ecology. *Ecology*, 85, 1771 - 1789.
- Corner EH (1949). The durian theory or the origin of the modern tree. *Annals of Botany*, 13, 367 - 414.
- Diemer M (1998). Life span and dynamics of leaves of herbaceous perennials in high-elevation environments—news from the elephant's leg. *Functional Ecology*, 12, 413 - 425.
- Enquist BJ (2002). Universal scaling in tree and vascular plant allometry: toward a general quantitative theory linking plant form and function from cells to ecosystems. *Tree Physiology*, 22, 1045 - 1064.
- Enquist BJ (2003). Cope's rule and the evolution of long-distance transport in vascular plants: allometric scaling, biomass partitioning and optimization. *Plant, Cell and Environment*, 26, 151 - 161.
- Enquist BJ, Niklas KJ (2001). Invariant scaling relations across tree dominated communities. *Nature*, 410, 655 - 660.
- Enquist BJ, Niklas KJ (2002). Global allocation rules for patterns of biomass partitioning in seed plants. *Science*, 295, 1517 - 1520.
- Enquist BJ, West CB, Charnov EL, Brown JH (1999). Allometric scaling of production and life-history variation in vascular plants. *Nature*, 401, 907 - 911.
- Falster DS, Warton DI, Wright IJ (2003). (S)MATR: Standardised major axis tests and routines. Version 1.0. <http://www.bio.mq.edu.au/ecology/SMATR>. Cited 20 Sept. 2005.
- Gillooly JF, Brown JH, West CB, Savage VM, Charnov EL (2001). Effects of size and temperature on metabolic rate. *Science*, 293, 2248 - 2251.
- Hall éF, Oldman RAA, Tomlinson PB (1978). *Tropical Trees and Forests: an Architectural Analysis*. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.
- Harvey PJ, Pagel MD (1991). *The Comparative Method in Evolu-*

- tionary Biology*. Oxford University Press, Oxford, UK.
- King DA (1991). Correlations between biomass allocation, relative growth rate and light environment in tropical forest saplings. *Functional Ecology*, 5, 485 - 492.
- King DA (1998). Influence of leaf size on tree architecture: first branch height and crown dimensions in tropical rain forest trees. *Trees*, 12, 438 - 445.
- LaBarbera M (1989). Analyzing body size as a factor in ecology and evolution. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 20, 97 - 117.
- Maynard SJ, Burian R, Kauffman S, Alberch P, Campbell J, Godwin B, Lande R, Raup D, Wölpert L (1985). Developmental constraints and evolution. *The Quarterly Review of Biology*, 60, 265 - 287.
- Menges ES (1987). Biomass allocation and geometry of the clonal forest herb, *Laportea canadensis*: adaptive response to the environment or allometric constraints. *American Journal of Botany*, 74, 551 - 563.
- Midgley J, Bond W (1989). Leaf size and inflorescence size may be allometrically related traits. *Oecologia*, 78, 427 - 429.
- Mulkey SS, Kitajima K, Wright SJ (1995). Photosynthetic capacity and leaf longevity in the canopy of a dry tropical forest. *Selbyana*, 16, 169 - 173.
- Niklas KJ (1992). *Plant Biomechanics: an Engineering Approach to Plant Form and Function*. The University of Chicago Press, Chicago, IL, USA.
- Niklas KJ (1994). *Plant Allometry: the Scaling of Form and Process*. The University of Chicago Press, Chicago, IL, USA and London, UK.
- Niklas KJ (1995). Size-dependent allometry of tree height, diameter and trunk-taper. *Annals of Botany*, 75, 217 - 227.
- Niklas KJ, Enquist BJ (2001). Invariant scaling relationships for interspecific plant biomass production rates and body size. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 98, 2922 - 2927.
- Niklas KJ, Enquist BJ (2002). Canonical rules for plant organ biomass partitioning and growth allocation. *American Journal of Botany*, 89, 812 - 819.
- Preston KA, Ackerly DD (2003). Hydraulic architecture and the evolution of shoot allometry in contrasting climates. *American Journal of Botany*, 90, 1502 - 1512.
- Primack RB (1987). Relationships among flowers, fruits and seeds. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 18, 409 - 430.
- Reich PB, Ellsworth DS, Walters MB, Vose JM, Gresham C, Volin JC, Bowman WD (1999). Generality of leaf trait relationships: a test across six biomes. *Ecology*, 80, 1955 - 1969.
- Reich PB, Walters MB, Ellsworth DS (1992). Leaf lifespan in relation to leaf, plant, and stand characteristics among diverse ecosystems. *Ecological Monographs*, 62, 65 - 392.
- Reich PB, Walters MB, Ellsworth DS (1997). From tropics to tundra: global convergence in plant functioning. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 94, 13730 - 13734.
- Reich PB, Tjoelker MG, Machado JL, Oleksyn J (2006). Universal scaling of respiratory metabolism, size and nitrogen in plants. *Nature*, 439, 457 - 461.
- Speck T, Spatz HC, Vogellehner D (1990). Contributions to the biomechanics of plants. Stabilities of plant stems with strengthening elements of different cross-sections against weight and wind forces. *Botanica Acta*, 103, 111 - 122.
- Sun SC, Jin DM, Shi FL (2006). The leaf size-twig size spectrum of temperate woody species along an altitudinal gradient: an invariant allometric scaling relationship. *Annals of Botany*, 97, 97 - 107.
- Thomas SC, Weiner J (1989). Growth, death and size distribution change in an *Impatiens pallida* population. *Journal of Ecology*, 77, 524 - 536.
- West GB, Brown JH, Enquist BJ (1997). A general model for the origin of allometric scaling laws in biology. *Science*, 276, 122 - 126.
- West GB, Brown JH, Enquist BJ (1999). A general model for the structure, and allometry of plant vascular systems. *Nature*, 400, 664 - 667.
- Westoby M, Falster DS, Moles AT, Vesk PA, Wright IJ (2002). Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 33, 125 - 159.
- Westoby M, Wright IJ (2003). The leaf size-twig size spectrum and its relationship to other important spectra of variation among species. *Oecologia*, 135, 621 - 628.
- White J (1981). Allometric interpretation of the self-thinning rule. *Journal of Theoretical Biology*, 87, 475 - 503.
- White PS (1983a). Corner's rules in eastern deciduous trees: allometry and its implications for the adaptive architecture of trees. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 110, 203 - 212.
- White PS (1983b). Evidence that temperate east North American evergreen woody plants follow Corner's rules. *New Phytologist*, 95, 139 - 145.

责任编辑: 李春阳 责任编辑: 张丽赫