

按单叶叶面积估测法评估蒿柳 (*Salix viminalis* L.) 第一生长季整株叶面积

温达志

(中国科学院华南植物研究所, 广州 510650)

T. 韦斯特

(瑞典农业大学短期轮作林学系, 7016 信箱, 乌普萨拉 S-750 07)

摘要 本文在蒿柳 (*Salix viminalis* L.) 单叶叶面积 (A_L) 估测的基础上预测枝条水平上的叶面积。 A_L 与叶特征度量叶长 (L)、宽 (W)、 L^2 、 W^2 、乘积 (LW)、叶干重 (W_L) 之间相关性分析表明, 尽管大多数相关关系本质上为非线性, 但线性 ($Y=b \times X$) 和非线性指数方程 ($Y=b \times X^c$) 均有较高的复相关系数 r^2 和较好的预测能力, 且以 LW 最好。 A_L 估测方程的建立必须考虑植物生长阶段、枝类型及叶片着生的相对高度的影响。 椭圆和抛物面的组合能成功地拟合叶片形状, 反映叶形变化和较准确的计算单叶面积。 以主枝基径 D, 枝长 H, D^2H 以及主枝上的叶片数与基径的乘积 ($NL \cdot D$) 为独立变量来估测主枝叶面积 (A_p) 的非线性方程好于线性方程, 但方程的估计精度因腋生枝的萌生而受影响。 腋生枝数与主枝基径的乘积组合 ($NSS \cdot D$)、腋生枝干重 (W_s) 的非线性方程可用于估测腋生枝叶面积 (A_s)。 枝水平上叶面积的估测方程都因植物生长阶段的不同而有差异。

关键词 蒿柳; 估测方程; 叶面积; 枝类型; 叶形

ASSESSMENT OF THE WHOLE SHOOT LEAF AREA ON BASIS OF SINGLE LEAF AREA ESTIMATES OF *SALIX* *VIMINALIS* DURING THE FIRST GROWING SEASON

Wen Dazhi

(South China Institute of Botany, Academia Sinica, Guangzhou 510650)

Theo Verwijst

(Department of Short Rotation Forestry, The Swedish University of Agricultural Sciences,

Box 7016, S-750 07 Uppsala, Sweden)

Abstract Linear ($Y=b \times X$) and nonlinear ($Y=b \times X^c$) relations of leaf area (A_L) with leaf length (L), leaf width (W), L^2 , W^2 and LW were developed in *Salix viminalis* at the single leaf level, and used to assess leaf area at whole shoot level. Most relationships were significantly nonlinear, but both types exhibited good fits as indicated by r^2 which was 0.941

本研究得到中国科学院生态系统研究网络、瑞典国家工业技术发展部、瑞典农业基金会的资助, 张励泉博士协助测定和数据处理。 特此致谢。 This study was supported by a training grant from the Chinese Ecosystem Research Network, the Swedish National Board for Industrial & Technical Development and the Swedish Agricultural Foundation. Dr Liqian Zhang assisted with measurements and data analysis.

1996-04-22 收稿; 1996-09-04 修回

(W) - 0.998(LW) for the linear, and $0.982(W, W^2) - 0.998(LW)$ for the nonlinear equations. The nonlinear relationship between A_L and LW was different for leaves from proleptic and sylleptic shoots, and varied with the growth stage. The nonlinear regression of A_L on leaf dry weight (W_L) varied with the leaf type and vertical position on shoot. Differences in leaf shape could be modelled successfully by geometric shapes, and leaf area could be obtained adequately with the basal part of the leaf as a parabola and the distal part as an ellipse. The nonlinear equation performed better than the linear when used to predict the leaf area of the proleptic shoot (A_P) with its diameter (D), length (H), D^2H , D times the number of leaves ($NL \cdot D$) on it alone, and the inaccuracy of the estimates of A_P by both equation types could be increased after the emergence of the sylleptic shoots. With the nonlinear equation, leaf area of the sylleptic shoot (A_S) could be predicted by its number within the proleptic shoot times D ($NSS \cdot D$) or by its dry weight (W_S) alone. All the nonlinear relationships of A_P , A_S on shoot characters for both shoot types varied with the sampling occasion.

Key words *Salix viminalis*; Prediction equations; Leaf area; Shoot type; Leaf shape

瑞典为解决能源需求而单种密植经营的蒿柳(*Salix viminalis* L.)林分生长速度快,生物产量高^[1],1988年种植面积40ha,1993年扩展到9000ha^[2]。该树种原产欧亚大陆中部^[3],后来经引种驯化,18世纪开始归化于瑞典^[4]。实验和商用蒿柳林分树干生物量的测算方法已有报道^[5,6],然而单叶或整株叶面积的测算资料则较少^[7]。植物叶片直接影响植物冠层的光合作用、蒸腾和对太阳光的截获,还被认为是影响植物生产力最重要的决定因子^[8]。然而,速生、高产树种或林分的生长常常随时间不断变化,准确可靠的叶面积测定既费时又费力^[9]。以冠层对太阳光截获为基础间接测定叶面积的方法适用于林分水平^[10],既不能反映单株个体叶片面积,更不能反映单片叶的状况。

叶片大小、形状和数量及空间分布直接影响物质和能量交换。因此无论是单片叶还是整个植株乃至冠层、林分水平上叶面积的测定都极为重要。单片叶面积可通过迅速测量其长度和宽度来估算^[11,12]。叶长和叶宽的比例在一定程度上反映了叶片形状随大小而变化。Freeman等提出许多叶片形状与简单的几何图形相似^[13],Humphries等通过叶片与方形、圆、椭圆等几何图形的比较以获得叶面积^[14]。本文目的是:①建立以叶特征度量、枝特征度量为独立变量来分别估测单片叶和枝条水平上叶面积的线性和非线性方程,比较各方程的估测精度和适用性;②用简单几何图形的组合拟合叶片的形状和面积;③探讨某些影响叶面积测定的因素。

1 材料与与方法

1.1 试验地概况

试验布置在瑞典中部Uppsala的Ultuna野外试验站(59°49'N,14°40'E)。1994年6月,将蒿柳的插条植入预先装满石英砂、埋在土中的塑料桶中,株行距为0.7m×0.7m,共180个。桶底部有一水管与地面管道相连以便排出多余的水分,上部加盖,盖

中央留一小孔供插条萌芽生长。根据插条的相对生长速率,滴灌系统每天自动向桶中加入适量的养分和水分^[5]。

每一插条上有1-5个芽长成主枝(Proleptic shoot, 简称P枝),生长末期长度高达1.5m。每个主枝包括枝干和腋芽,生长季中期部分腋芽发育成纤细、短小的腋生枝(Sylleptic shoot, 简称S枝)。叶片近似披针形或椭圆,叶缘全圆。

1.2 取样和室内测定

1994年生长季即7月26日、8月15日、9月5日和26日分别随机选取7株植株(所选植株间距离不小于2m),然后从每株中选取1个P枝,从下到上等距离摘取7片发育完全的叶片。此外,在后两次采样时,分别从7个选定的S枝上摘取3片叶。面积仪(Model no.3100; LiCor Inc., Lincoln, NE, USA)测定叶片面积,毫米尺测量叶长L(cm)、最大叶宽W(cm)以及沿中脉自叶基部至最大叶宽处的距离Z(cm),之后分别装入硫酸纸袋中。因叶片易失水变形,可先将叶片固定在白纸上,等比例复印后再作上述测定。

从每试验区中分别选定植株2-3株,共15株。然后从每株中选出一个P枝,剪下,测量其长度(m)、距枝条基部5cm处的直径(mm),查数着生在P枝上的叶片数和S枝的条数后装入硫酸纸袋中带回实验室,分离P枝和S枝以及各自的叶片,70℃烘48h后分别称重。

1.3 数据分析

选择叶特征度量叶长(L)、叶宽(W)、 L^2 、 W^2 、乘积(LW)和叶干重(W_L)为独立变量来估测单叶叶面积;枝特征度量P枝基径(D)、枝长(H)、 D^2H 、P枝上叶片数与D的乘积($NL \cdot D$)、P枝干重(W_P)以估测P枝的叶面积(A_P);D、 D^2H 、P枝上S枝的条数与基径的乘积($NSS \cdot D$)、S枝干重(W_S)以估测S枝的叶面积。回归方程为线性 $Y=b \times X$ 和非线性指数 $Y=b \times X^c$ 。借助循环最小值法完成回归估计^[6],用复相关系数 r^2 和回归值标准差SEM比较方程的优劣。

2 结果与讨论

2.1 单叶叶面积的测定

2.1.1 以叶特征度量估测其面积

如表1所示,虽然两种回归方程均有较高的复相关系数(r^2)和较低的估计值标准差(SEM),能较好地估测叶面积(A_L),但非线性方程好于线性方程。因为除 W^2 外,所有非线性方程中指数c的估计值显著偏离1(c的置信区间不包括1在内, $p=0.05$),表明 A_L 与叶特征度量之间的相关关系本质上为非线性。c偏离1的程度越大,用线性代替非线性方程估测 A_L

表1 以叶特征度量估测单叶叶面积的回归方程

Table 1 Regressions of leaf area (A_L , cm^2) on leaf dimensions (D_L)

叶片度量 Leaf Dimension (D_L)	线性方程 Linear model $A_L = b \times D_L$		非线性方程 Nonlinear model $A_L = b \times (D_L)^c$		指数c的置信区间 95%-confidence limits around c
	r^2	SEM	r^2	SEM	
	L (cm)	0.972	1.62	0.992	
W (cm)	0.941	2.36	0.982	1.30	1.96-2.15
L^2 (cm^2)	0.985	1.17	0.992	0.84	0.77-0.83
W^2 (cm^2)	0.982	1.30	0.982	1.30	0.98-1.08
LW (cm^2)	0.998	0.44	0.998	0.40	0.94-0.96

的误差也就越大。如果以LW为变量,线性与非线性方程都能得到最好的拟合结果($r^2=0.998$),而且均有最小的SEM。实际上,叶长、叶宽及二者的比例在一定程度上反映了叶片形状随大小而变化,对于某同型叶植物种,叶形类似,叶长、宽比例相对恒定, A_L 与叶长宽组成的长方形面积LW之比的变化也相对稳定,二者近似线性,表现为非线性方程中指数c的估计值与1十分接近。

线性方程中系数的估计值常用于比较不同树种或同一树种不同生境、不同处理条件下叶片的差异^[9,17,18]。Cain等发现 $A=2/3 \times LW$ 适合热带雨林中大多数树种^[19]。对不规则或叶缘开裂的树种,b为1/3或1/2或其它中间值,取决于裂缝的大小和数量^[20]。这一方法适用于群落分析中叶面积指数的快速测定。然而,在叶片形状随植物年龄、发育阶段以及不同处理等情况而变化时,要获得较准确的叶面积仍然需要经常校核系数b的估计值。

为考查不同枝类型上叶面积的估测是否存在差异,将方程 $A_L=b \times LW^c$ 扩展为 $A_L=(b_0+b_1 \times Cat) \times LW^c$ (表2)。可见非线性方程中类别变量(Cat)的系数 b_1 的估计值(-0.036)显著偏离0($p=0.05$),表明枝类型是估测 A_L 不可忽略的因素。虽然这一差异在线性方程中未得到检验,但由于两种方程的 r^2 和SEM差异甚微,因此仅列出P枝和S枝上叶面积估测的线性方程中系数b的回归值(分别为0.746和0.753),这在一定程度上反映了P枝上的叶比S枝上的相对长而窄。

如果用反映植物生长阶段对 A_L 影响的类别变量(Occ)替代枝类型变量(Cat)进行回归估计,将得到无论线性还是非线性方程系数 b_1 的估计值均显著不为0($p=0.05$)(表3),表明叶面积的估测还须考虑采样日期即植物生长发育阶段的影响。四个连续采样日期即7月26日,8月15日,9月5日和26日线性方程 $A_L=b \times LW$ 中系数b的估计值依次为0.772、0.754、0.736和0.742,在一定程度上反映了叶形的变化,即生长季早期的叶片相对比晚期的短而宽。

2.1.2 以几何图形的组合拟合叶片形状、计算叶面积

表2 以叶长宽乘积(LW, cm²)估测不同叶型单叶叶面积

(A_L , cm²)的回归方程: $A_L=(b_0+b_1 \times Cat) \times LW^c$

Table 2 Regressions of leaf area (A_L , cm²) on the product of leaf length and width (LW, cm²) including a nominal variable, (Cat), with model $A_L=(b_0+b_1 \times Cat) \times LW^c$

回归方程 Model	回归系数(标准差)			复相关 系数 r^2	估计值 标准差 SEM
	b_0 (SE)	b_1 (SE)	c (SE)		
线性 Linear	0.740 (0.014)	0.006 (0.013)	1 (-)	0.9980	0.44
非线性 Nonlinear	0.906 (0.028)	-0.036 (0.014)	0.944 (0.007)	0.9984	0.39

Cat=1, 2为自定义类别变量,分别代表P枝和S枝上的叶

Cat for leaves on proleptic (Cat=1) and sylleptic shoot (Cat=2)

表3 以叶长宽乘积(LW, cm²)估测不同生长季单叶叶面积

(A_L , cm²)的回归方程: $A_L=(b_0+b_1 \times Occ) \times LW^c$

Table 3 Regression of leaf area (A_L , cm²) on the product of leaf length and width (LW, cm²) including a nominal variable (Occ), with model $A_L=(b_0+b_1 \times Occ) \times LW^c$

回归方程 Model	回归系数(标准差)			复相关 系数 r^2	估计值 标准差 SEM
	b_0 (SE)	b_1 (SE)	c (SE)		
线性 Linear	0.773 (0.006)	-0.009 (0.002)	1 (-)	0.9981	0.42
非线性 Nonlinear	0.857 (0.016)	-0.006 (0.002)	0.957 (0.007)	0.9984	0.39

Occ=1,2,3,4为自定义类别变量,代表生长季内四个连续的采样日期

Occ for leaf sampling occasions, July 26 (Occ=1), August 15 (Occ=2), September 5 (Occ=3) and 26 (Occ=4), 1994

将柳树叶片最大叶宽(W)处分裂成两个叶半片,叶片总长为L,叶基部至最大叶宽的距离为Z,叶尖至最大叶宽的距离则为L-Z,整片叶的面积则可看成二者的组合,为 $A_L = a \times Z \times W + b \times (L - Z) \times W$, a和b为估计参数。回归结果表明,参数a与b的估计值介于0.667(抛物面)和0.785(椭圆)之间(表4)。 A_L 的估计值偏低,但相对误差均不超过1%。如果近基部叶半片用抛物面,远基部用椭圆来拟合叶片面积,有很高的估计精度,相对误差只+0.4%。由于叶面积随叶长和叶宽的比例而变化,植物种类不同叶片形状和大小也不尽相同,因此可将方程中参数a和b的估计值范围扩展到0-1,可用于比较其它不同植物种类或相同种类在不同生长条件下叶片形态特征的差异。这种方法的缺点是①测定参数较多,不易操作;②对不规则形状的叶不适用。

表4 以几何图形计算得到的叶面积(A_L , cm^2)与模型 $A_L = a \times Z \times W + b \times (L - Z) \times W$ 估测值的比较

Table 4 Comparing the leaf area (A_L , cm^2) estimated by model: $A = a \times Z \times W + b \times (L - Z) \times W$, with that calculated by geometric shapes

叶型 Leaf type	样本数 Sampling number	参数 a	参数 b	叶片特征 Leaf shape character		复相关 系数 r^2	相对误差 Relative error (%)
				近基部 Basal part	远基部 Distal part		
				P+S	238		
P	196	0.689	0.765	近抛物面	近椭圆	0.998	-0.8
S	42	0.777	0.742	近椭圆	近椭圆	0.997	-1.0
P+S	238	0.667	0.785	抛物面	椭圆	—	+0.4
P+S	238	0.785	0.667	椭圆	抛物面	—	-7.4

表4的拟合结果还反映出P枝和S枝叶片形状上的差异,即P枝上的叶片近基部半片近似抛物面,远基部半片近似椭圆,而S枝上的两个叶半片的形状均与椭圆较接近。

2.1.3 以叶干重估测单叶叶面积

叶片大小、形状以及干物质积累因种类而异,而且受生长季节、生长环境的影响。这一差异通常用比叶面积(SLA)的变化来表征^[21]。如表5所示,尽管线性方程①有较好的拟合精度,非线性方程②的回归结果则证实叶面积(A_L)与叶干重(W_L)的相关关系实质上为非线性,而且方程③和⑤中系数 b_0 和指数c的差异表明以 W_L 预测蒿柳单叶叶面积时,必须考虑叶类型。实际上,本研究中S枝上叶片的比叶面积高于P枝^[22]。表5还反映出以 W_L 为变量建立 A_L 估测方程时仍然需要考虑生长季节的影响(④、⑥中 b_1 的值显著偏离0, $p=0.05$)。此外,如果用 $H(=1, 2, \dots, 7)$,表示P枝上自底部至顶部叶片着生的相对高度)替代方程中的Occ得到的结果表明叶片在枝上着生的位置也是影响叶面积测定的重要因素($b_0=96.06$, $b_1=2.39$, $c=0.925$)。叶着生的位置不同,其接受光照状况有差异。比如Reddy等人发现棉花(*Gossypium hirsutum* L.)冠层底部比叶面积高于冠层顶部,他们把这种差异归咎于林内微环境光照密度不均匀所致^[23]。本研究中的柳树冠层尚未郁闭,受光照影响不大,SLA则顶部高底部低。这种差异可能是与时间有关的因素如生长阶段、叶片成熟的程度等引起。

2.2 枝水平上叶面积的测定

2.2.1 以枝特征度量估测叶面积

表5 以叶干重(W_L , g)估测单叶叶面积(A_L , cm^2)的回归方程: $A_L = (b_0 + b_1 \times Occ) \times (W_L)^c$
 Table 5 Regression of leaf area (A_L , cm^2) on leaf dry weight (W_L , g) including a nominal variable (Occ), with model $A_L = (b_0 + b_1 \times Occ) \times (W_L)^c$

编号 No.	方程 Model	叶类型 Leaf type	回归系数(标准差)			复相关 系数 r^2	估计值 标准差 SEM
			b_0 (SE)	b_1 (SE)	c (SE)		
①	线性 Linear	P+S	127.25 (0.845)	-	1 (-)	0.989	0.98
②	非线性 Nonlinear	P+S	113.00 (4.90)	-	0.951 (0.018)	0.990	0.97
③	非线性 Nonlinear	S	82.16 (7.70)	-	0.834 (0.027)	0.991	0.39
④	非线性 Nonlinear	S	164.65 (21.37)	-16.78 (3.85)	0.901 (0.025)	0.995	0.29
⑤	非线性 Nonlinear	P	119.34 (6.09)	-	0.974 (0.021)	0.990	1.04
⑥	非线性 Nonlinear	P	101.79 (6.62)	2.92 (0.73)	0.940 (0.022)	0.991	1.00

Occ=1, 2, 3, 4 为自定义类别变量, 代表生长季内四个连续采样日期
 Occ for leaf sampling occasions, July 26 (Occ=1), August 15 (Occ=2), September 5 (Occ=3) and 26 (Occ=4), 1994

通常直接测定整株或整个林分叶面积较为困难, 但可以通过测定代表性小样本的比叶面积(SLA), 换算成整株叶面积。不过, 这一方法要求在选取小样本时必须考虑林分内植株间、同一植株不同部位 SLA 的差异。前面讨论过 SLA 因枝类型、采样日期及叶着生的位置的不同而有差异。因此我们通过每一采样日期代表枝上不同部位叶 SLA 的平均值乘以整个枝条上的叶片干重得到枝叶面积。生长旺季腋生枝的出现使枝叶面积的估测更为复杂。因此有必要分别阐明腋生枝发生前后两类枝叶面积(A_p 、 A_s)与枝特征度量(C)之间的相关关系。由表6可知在腋生枝萌生之前主枝叶面积(A_p)与其基径(D)、长(H)、 D^2H 和主枝上叶片数与主枝基径的乘积(NL·D)的

表6 腋生枝萌生前估测主枝叶面积的回归方程

Table 6 Regressions of leaf area (A_p , cm^2) of the proleptic shoot on shoot characters (C) before the emergence of the sylleptic shoot

枝特征度量 Shoot characters (C)	线性方程 Linear model $A_p = b \times C$		非线性方程 Nonlinear model $A_p = b \times C^c$		指数c的置信区间 95%-confidence limits around c
	r^2	SEM	r^2	SEM	
	D (cm)	0.949	55.98	0.989	26.92
H (cm)	0.974	39.79	0.995	19.17	1.34-1.71
D^2H (cm^3)	0.935	63.22	0.992	23.10	0.48-0.64
NL·D (cm)	0.993	39.60	0.995	34.40	1.01-1.26

D, H, NL 分别代表主枝基径、枝长和枝上着生的叶片数
 D, H, NL are the diameter, length and leaf number of the proleptic shoot, respectively

线性和非线性方程都有较高的复相关系数 r^2 ，但它们之间的相关关系本质上为非线性，用非线性方程能大大减少 SEM，提高估测精度。实际上，从非线性方程中指数 c 的置信区间也不难发现，除 A_p 与 $NL \cdot D$ 的相关性可视为线性外，其它度量之间均表现为非线性远离。由于蒿柳枝叶茂盛，林冠郁闭后田间计数叶片和测量枝长有困难，其应用范围会受到一定的限制。

表 7 表明生长旺季腋生枝的出现使 P 枝叶面积 (A_p) 估计值标准差增大，但仍然有较好的拟合效果 ($r^2=0.992-0.995$)。S 枝叶面积 (A_s) 与 D、H 和 D^2H 之间较低的 r^2 和较大的 SEM 表明这些估测变量与 A_s 之间的相关关系微弱，估测结果可能产生较大的偏差，然而主枝上的腋生枝数与主枝直径的乘积组合 ($NSS \cdot D$) 能大大降低回归方程的 SEM，提高估计精度。此外，P+S 枝叶面积估测方程也有较高的复相关系数，其适用性则取决于研究目的所要求的精度。

表 7 腋生枝萌生后估测枝叶面积 (A , cm^2) 的回归方程: $A=b \times C^c$

Table 7 Nonlinear regression ($A=b \times C^c$) of leaf area (A , cm^2) of shoot on shoot characters (C) after the emergence of the sylleptic shoot

枝特征度量 Shoot characters (C)	枝类型 Shoot type					
	P+S		P		S	
	r^2	SEM	r^2	SEM	r^2	SEM
D (cm)	0.977	167.60	0.992	81.55	0.497	185.98
H (cm)	0.963	215.30	0.994	69.92	0.421	199.45
D^2H (cm^3)	0.974	180.93	0.994	71.92	0.471	190.67
$NL \cdot D$ (cm)	-	-	0.995	75.17	-	-
$NSS \cdot D$ (cm)	-	-	-	-	0.909	79.00

D, H, D^2H , $NL \cdot D$ 同表 6; 方程中 $A=A_p$, A_s , A_{p+s} 分别代表 P、S 和 P+S 枝叶面积的估测变量; $NSS \cdot D$ 为主枝上的腋生枝数与 D 的乘积

D, H, D^2H , $NL \cdot D$ are the same as those in table 6; A_p , A_s , A_{p+s} for the predicted leaf area (A) of P, S and P+S shoot, respectively; $NSS \cdot D$ for the number of S-shoot within P-shoot times D

2.2.2 以枝干重估测枝叶面积

因腋生枝在最后两次采样 ($Occ=3, 4$) 中大量出现，所以仅对这两次采集的枝条干重 (W_b) 与枝叶面积之间相关性进行分析 (表 8)。可见，二者的相关关系本质上为非线性，因为方程② 指数 c 明显偏高 1 ($p=0.05$)，且比线性方程① 具有较高的 r^2 和较低的 SEM。方程③ (A_p) 和⑤ (A_s) 的系数 b_0 和指数 c 的差异表明对于不同类型的枝，需要校正叶面积估测方程的估计参数。方程④ 和⑥ 中自定义变量 (Occ) 的系数 b_1 均显著不为 0 ($p=0.05$)，而且它们的 SEM 分别小于未考虑生长季节影响的方程③ 和⑤，暗示无论 P 枝还是 S 枝上的叶面积与相应的枝干重的比例都受时间变化的影响。

值得指出的是，这里仅仅探讨蒿柳枝条水平上叶面积与其特征度量或它们的组合之间本质上存在的相关关系，通过比较 r^2 和 SEM 选择出最佳预估方程。实际上蒿柳为落叶树种，其叶面积因时间不同差异很大。比如 Lindroth 等人报道过该树种林分在短短 6 个月内的叶面积指数 (LAI) 变

表8 以枝干重 (W_b , g) 估测枝叶面积 (A , cm^2) 的回归方程: $A = (b_0 + b_1 \times \text{Occ}) \times (W_b)^c$
 Table 8 Regression of leaf area (A , cm^2) of shoot on shoot dry weight (W_b , g) including a nominal variable (Occ), with model $A = (b_0 + b_1 \times \text{Occ}) \times (W_b)^c$

编号 No.	方程 Model	枝类型 Shoot type	回归系数 (标准差)			复相关 系数 r^2	估计值 标准差 SEM
			b_0 (SE)	b_1 (SE)	c (SE)		
①	线性 Linear	P+S	59.37 (2.96)	—	1 (—)	0.933	265.12
②	非线性 Nonlinear	P+S	147.12 (27.51)	—	0.72 (0.06)	0.960	208.60
③	非线性 Nonlinear	P	170.44 (27.72)	—	0.62 (0.06)	0.965	160.50
④	非线性 Nonlinear	P	292.29 (33.81)	-44.06 (6.66)	0.70 (0.04)	0.987	98.45
⑤	非线性 Nonlinear	S	343.04 (28.05)	—	0.49 (0.05)	0.900	82.77
⑥	非线性 Nonlinear	S	1433.30 (108.80)	-310.76 (30.84)	0.74 (0.05)	0.977	39.92

方程中 $A = A_P, A_S, A_{P+S}$, $W_b = W_P, W_S, W_{P+S}$ 分别代表 P 枝、S 枝和 P+S 枝上叶面积估测方程的因变量和自变量 (枝干重); Occ=3, 4 表示生长季内最后 2 个连续的采样日期
 A_P, A_S, A_{P+S} for the predicted leaf area (A) of P, S and P+S shoot, respectively; W_P, W_S, W_{P+S} for the dry weight (W_b) of P, S and P+S shoot, respectively; Occ for sampling occasions, September 5 (Occ=3) and 26 (Occ=4), 1994

化可能由 0 (生长初期) 增长到 7 然后又回到 0 (生长末期落叶)^[24], Verwijst 等也曾指出无论是单叶叶面积还是比叶面积 (SLA) 都受时间即生长季的影响^[22], 而且枝特征度量与枝叶面积并非同速增长。因此为获得植物不同生长阶段较准确的叶面积的估计值, 经常校正估计参数 (b, c) 的值是必要的。这对落叶、速生树种尤其重要。

3 结论

尽管叶片特征度量 L, L^2, W 及乘积组合 LW 与叶片面积 A_L 之间本质上为非线性关系, 但线性和非线性指数方程均能获得较好的估测结果, 且以 LW 最好。单叶叶面积的估测与枝类型、叶片在枝上着生的位置以及生长季节有关, 建立不同的回归方程能提高估计精度。简单几何图形的组合能成功地拟合蒿柳叶片的形状及面积, 并反映不同类型枝上叶片的形态差异, 即主枝叶片近基部半片近似抛物面, 远基部半片近似椭圆, 而腋生枝叶的两个叶半片形状均近似椭圆。主枝叶面积可通过以主枝基径 (D)、枝长 (H)、 D^2H 、枝条上着生的叶片数与 D 的乘积 ($NL \cdot D$) 为独立变量的线性或非线性方程估测得到, 但后者好于前者, 且腋生枝的萌生使主枝叶面积估计值标准差增大、降低方程的估测精度。腋生枝叶面积可通过主枝上的腋生枝数与主枝基径的乘积 ($NSS \cdot D$) 的非线性方程获得。此外, 枝干重的非线性方程也有较好的估测能力。所有枝水平上叶面积的估测方程的建立都需考虑生长季节的影响。在选择叶面积估测方法时应考虑 ① 叶、枝或茎等测定器官的形态和结构特征; ② 样本数量及其代表性; ③ 研究目的所要求的精度; ④ 所需的时间、人力和可用的设备。

参考文献

- 1 Sirén G. Energiskogsodling. Nämnden för energiproduktionsforskning. Stockholm. 1983, 255
- 2 Johansson H. Energy forest trees with effective technology and new breeds of *Salix* varieties. In: Bioenergy Conference, Hanasaari Cultural Centre, Espoo: Finland. 17-18 November, 1993
- 3 Skvortsov, A K. Willows of the USSR. A taxonomic and geographic survey. Proc. of the Fauna and Flora of the USSR. Moscow Soc Nat New Series Botany Section, 1968, 15(23). (English translation 1972)
- 4 Larsson G, Bremer B. Korgviden-nyttväxter förr och nu. Svenska Bot Tidskr, 1991, 85:185-200
- 5 Verwijst T. Logarithmic transformations in biomass estimation procedures: Violation of the linearity assumption in regression analysis. Biomass & Bioenergy, 1991, 1:175-180
- 6 Telenius B, Verwijst T. The influence of allometric variation, vertical biomass distribution and sampling procedure on biomass estimates in commercial short-rotation forests. Bioresource Technol, 1995, 51:247-253
- 7 Nilsson L O. Leaf development of willow-methods and applications. In: Auclair D ed. Measures des Biomasses et des Accroissements Forestiers. Les Colloques de I'INRA, No 19. Paris. 1983, 21-30
- 8 Linder S. Potential and actual production in Australian forest stands. In: Landsberg J J, Parson W eds. Research for Forest Management, CSIRO, Melbourne, 1985, 11-35
- 9 Ceulemans R et al. Leaf allometry in young poplar stands: Reliability of leaf area index estimation, site and clone effects. Biomass & Bioenergy, 1993, 4:315-321
- 10 Nobel P S et al. Canopy structure and light interception. In: Hall D O et al. eds. Photosynthesis and Production in a Changing Environment. Chapman & Hall, London, 1993, 79-90
- 11 Wargo P. Correlations of leaf area with length and width measurements of leaves of black oak, white oak and sugar maple. USDA. For Res, 1978, Note NE-256
- 12 Ramkhelawan E, Brathwaite R A I. Leaf area estimation by nondestructive methods in sour orange (*Citrus aurantium* L.). Trop Agric, 1990, 67:203-206
- 13 Freeman G H, Bolas B D. A method for the rapid determination of leaf area in the field. Ann Rep East Mailing Res Stn, 1955, 104-107
- 14 Humphries E, French S A W. Determination of leaf area by rating in comparison with geometric shapes. Ann Appl Biol, 1964, 54:281-284
- 15 Ingestad T. New concepts on stand fertility and plant nutrition as illustrated by research on forest trees and stands. Geoderma, 1987, 40:237-252
- 16 Hartley H O. The Modified Gauss-Newton method for the fitting of nonlinear regression functions by least squares. Technometrics, 1961, 3:269-280
- 17 Kemp C D. Methods of estimating the leaf area of grasses from linear measurements. Ann Bot, 1960, 24:491-499
- 18 Leadley P W, Reynolds J F. Effects of elevated carbon dioxide on estimation of leaf area and leaf dry weight of soybean. Amer J Bot, 1988, 75(11):1771-1774
- 19 Cain S A, de O Castro G M. Manual of Vegetation Analysis. Harper and Brothers, New York, 1959
- 20 Cooper A W. A further application of length-width values to the determination of leaf-size classes. Ecology, 1960, 41:810-811
- 21 Ogbuehi S N, Brandle J R. Limitations in the use of leaf dry weight and leaf number for predicting leaf area

- of soybeans. *Crop Sci*, 1981, 21:344-346
- 22 Verwijst T, Dazhi Wen. Leaf allometry of *Salix viminalis* during the first growing season. *Tree Physiology*, 1996, 16:655-660
- 23 Reddy V R et al. Seasonal leaf area - leaf weight relationships in the cotton canopy. *Agron J*, 1989, 81:1-4
- 24 Lindroth A, Verwijst T, Halkin S. Water-use efficiency of willow: variation with season, humidity and biomass allocation. *J Hydrology*, 1994, 156:1-19