

DOI: 10.20103/j.stxb.202411212858

崔潇, 张妞, 陈春艳, 张有福. 圆柏鳞形叶特征与叶面积估算模型. 生态学报, 2025, 45(14): 6912-6922.

Cui X, Zhang N, Chen C Y, Zhang Y F. Leaf characteristics and leaf area estimation model of the scale leaf in *Juniperus chinensis* L.. Acta Ecologica Sinica, 2025, 45(14): 6912-6922.

圆柏鳞形叶特征与叶面积估算模型

崔 潇, 张 妞, 陈春艳, 张有福*

河南科技大学农学院, 洛阳 471000

摘要: 准确、无损的测定植物叶面积是理解植物生长和生理生态变化的重要条件。圆柏鳞形叶微小限制了应用传统方法进行叶面积测定, 建立基于叶形态指标的估算模型有利于其叶面积无损测定和检测。采用游标卡尺和 ImageJ 图像处理软件, 测量 1352 片圆柏鳞形叶的叶长 (L)、最大叶宽 (W)、叶基宽和叶面积 (LA)。对 4 个形态学指标进行统计分布及相关性研究, 探讨叶长、最大叶宽和叶基宽与叶面积之间的关系, 构建一元、二元和三元的线性模型、指数模型及幂函数模型的回归方程。结果表明: 圆柏鳞形叶 4 个形态学指标中, LA 的变异系数为 0.414, 数值分布在 0.836—0.874 mm² (95%CI), 且 LA 与 L 、 W 呈显著正相关 ($r=0.903, 0.773$)。最优二元、三元幂函数回归方程模型的预测精度分别为 96.15%、97.08%。二者精确度方面相近, 从高效和精确度考虑, 最优二元幂函数回归模型更好, $LA=0.733L^{0.894}W^{0.887}$ ($R^2=0.892$, RMSE=0.108, AIC=-1732.741)。基于 L 的幂函数单变量模型, 因简便性而适合对 LA 进行估算: $LA=0.533L^{1.201}$ ($R^2=0.770$, RMSE=0.154, AIC=-975.071), 预测精度为 88.64%。研究结果为圆柏鳞形叶叶面积的精准估算提供了简便方法, 为无损检测叶面积和研究叶生长和发育及其与环境的关系奠定基础。

关键词: 圆柏; 鳞形叶; 叶面积; 模型

Leaf characteristics and leaf area estimation model of the scale leaf in *Juniperus chinensis* L.

CUI Xiao, ZHANG Niu, CHEN Chunyan, ZHANG Youfu*

College of Agricultural, Henan University of Science and Technology, Luoyang 471000, China

Abstract: Leaves are the primary photosynthetic organ in plants, which play a crucial role in growth and biological productivity. The size of leaf area directly affects resource utilization efficiency, including water, nutrients, and light interception. Thus, leaf area measurement is fundamental for studying plant growth dynamics and physiological-ecological variation. *Juniperus chinensis* L. is an important tree in landscaping and ecological afforestation in northern China. Its scaly leaves are tiny and incomplete. Traditional leaf area measurement methods are impractical for the scaly leaves. Establishing leaf area estimation model for *Juniperus chinensis* L. is helpful for an accurate and non-destructive measurement of its leaf area, and provides vital references for assessing its ecological function and adaptive capacity across environments. In this study, leaf length (L), maximum width (W), base width (BW), and area (LA) in *Juniperus chinensis* L. were measured on 1352 scale leaves with vernier calipers and ImageJ software. Statistical distributions and correlations between the four morphological indicators were systematically analyzed. Univariate, bivariate, and trivariate regression models (linear, exponential, power) were developed using L , W , and BW as predictors and LA as the response variable using SPSS statistical software. The results show that, among the four morphological indicators of scale leaves in *Juniperus chinensis* L.,

基金项目: 国家自然科学基金项目 (31870380)

收稿日期: 2024-11-21; 网络出版日期: 2025-05-19

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: zyfgau@163.com

the coefficient of variation for LA is 0.414, with values ranging from 0.836 to 0.874 mm^2 (95% CI). LA is significantly positively correlated with leaf length (L) and leaf width (W) ($r=0.903, 0.773$). The optimal bivariate and trivariate power function models achieved prediction accuracies of 96.15% and 97.08%, respectively given the similar accuracy levels of the two models, the binary power function model emerged as the better choice for balancing precision and ease of use: $LA=0.733 L^{0.894} W^{0.887}$ ($R^2=0.892$, RMSE = 0.108, AIC = -1732.741). In terms of simplicity, the unitary power function model using leaf length (L) is suitable for estimating LA : $LA=0.533L^{1.201}$ ($R^2=0.770$, RMSE = 0.154, AIC = -975.071), with a prediction accuracy of 88.64%. This study establishes a simplified method for precise estimation of scale leaf area in *Juniperus chinensis* L., supporting the non-destructive monitoring of leaf area and the research of the relationship between leaf growth and the environment. Due to the unique morphological characteristics of *Juniperus chinensis* L., especially its tiny scale leaves, this method proposed in this study offers a reliable methodological reference for estimating single-leaf area with similarly micro-sized foliage. The method also contributes insights for establishing leaf trait models in species with analogous leaf shapes. Furthermore, this methodology supports the advancement of intelligent forestry monitoring systems and the development of informatized equipment platforms.

Key Words: *Juniperus chinensis* L.; scaly leaf; leaf area; estimation model

叶片是植物进行光合作用的关键器官,影响植物的生长和生物生产力^[1]。叶面积(leaf area, LA)大小直接影响自然资源的利用^[2-3],如水、营养和光照。因此,准确测量 LA 对理解植物生理、形态及生态系统与功能至关重要^[4-6]。评估植物叶面积的方式多样,常用的 LA 测量方法有重量法、方格纸法、叶面积扫描仪测定等^[7-9]。这些传统方法虽然技术成熟,但操作繁琐且耗时耗力,常常采用离体后的测量破坏了整个植株生长特征,评价植株的生长可能不准确^[10-11]。随着数字图像处理技术的发展,非破坏性方法成为测量 LA 的重要选择。大多基于叶片线性尺寸,如叶长、叶宽等指标估算的非破坏性测量^[12-16],不仅能在不同生长阶段进行连续观测,还减少了对植物的损害^[17-18]。因此,建立基于叶形态指标的叶面积估算模型十分必要。

叶面积估算模型的参数选择会影响预测精度和使用便利性。现有阔叶树种叶面积估算模型研究选用的性状参数大多为叶宽。如利用叶宽建立华绒苞藤(*Congea tomentosa*)阔椭圆形和南瓜(*Cucurbita moschata*)钝圆形的叶面积幂函数模型^[19-20]的拟合度分别高达 0.976 和 0.987;而在构建针叶树种叶面积估算模型时,通常优先选择叶片长度作为主要参数。如刁军等^[21]利用油松(*Pinus tabulaeformis*)的叶长建立的叶面积幂函数模型的拟合度为 0.634;解雅麟等^[22]以叶长为自变量构建的长白落叶松(*Larix olgensis*)叶面积线性函数模型的拟合度高达 0.822。这些模型的优点在于其简单易用,使用易于测得的叶形态指标来预测 LA 便可获得较高的拟合度,显著降低了工作量并实现非破坏性取样。准确和无损地建模 LA 和其他叶片尺寸之间的线性关系,以测量 LA 。目前在鳞形叶树种叶面积估算模型研究中,基于叶形态指标的研究相对较少,文献报道不多。

圆柏(*Juniperus chinensis*)隶属柏科(*Cupressaceae*)圆柏属的栽培种,是我国分布广泛的园林绿化植物和造林工程中的优势树种。圆柏多为鳞形叶,排列紧密并交互对生,先端钝,呈不规则椭圆形。对圆柏叶片研究主要集中在与活性成分^[23-24]和气候变化响应^[25-26]等方面。叶功能性状直接影响对大气污染物的调节^[27-28]、叶片吸水性能^[29]、冠层雨水截留能力^[29]和滞尘能力^[30]。叶片在植物生长过程中扮演着多种角色,因此叶面积测量是非常重要的。然而目前,没有一种基于鳞形叶可靠和无损的 LA 测定方法。因此,建立基于鳞形叶形态学指标数学模型来提高测量的精度十分必要,这是评价树木生产力和不同环境下适应能力的重要参考。圆柏叶面积估算模型的建立对理解圆柏在改善空气质量和雨水截留的生态价值有重要意义。

本研究以中国绿化树种-圆柏为研究对象,使用游标卡尺测量 1352 片圆柏鳞形叶,记录叶长(leaf length, L)、最大叶宽(maximum leaf width, W)以及叶基宽(leaf base width, BW)三个关键参数,利用 ImageJ 图像处理软件对采集到的叶片图像进行阈值分割,从而计算 LA 。为了找到最佳的 LA 经验模型,构建了一元、二元和三元线性、指数及幂函数回归方程模型,对形态学指标数据进行拟合分析。为圆柏鳞形叶 LA 提供一种精确且简

便的估算方法,增强鳞形叶面积估算模型的预测精度及稳定性,为鳞形叶片植物的生理和生态研究提供重要方法,也为评估小型叶形植物单叶面积和生产力提供技术支持,以及建立具有类似叶形植物的叶片特征模型提供参考依据。

1 材料与方 法

1.1 研究地概况

采样地点位于河南洛阳的河南科技大学校园(北纬 34°36'8",东经 112°24'32")和河南洛阳的周山森林公园(北纬 34°32'7",东经 112°16'30")。根据当地 2010—2019 年的气象记录^[31](北纬 34°29'24",东经 112°15'36"),年平均气温 14.6 °C,平均相对湿度 59.6%,年降水量 590 mm。属暖温带大陆性季风气候,土壤类型为棕壤土,光照和水热条件适合圆柏生长。周山森林公园植被类型丰富,主要乔木树种有圆柏(*Juniperus chinensis*)、银杏(*Ginkgo biloba*)、女贞(*Ligustrum lucidum*)、五角槭(*Acer pictum*)、雪松(*Cedrus deodara*)、侧柏(*Platycladus orientalis*)和紫叶李(*Prunus cerasifera*)等;主要灌木树种有牡丹(*Paeonia suffruticosa*)、紫穗槐(*Amorpha fruticosa*)、火炬树(*Rhus typhina*)、连翘(*Forsythia suspensa*)、月季花(*Rosa chinensis*)、迎春花(*Jasminum nudiflorum*)和荆条(*Vitex negundo*)等;主要草本植物有野菊(*Chrysanthemum indicum*)、狗尾草(*Setaria viridis*)、美人蕉(*Canna*)和车前(*Plantago asiatica*)等。

1.2 样本采集与形态测量

试验从 2023 年 11 月开始,至 2024 年 7 月结束。采用典型取样的方法从河南科技大学校园和周山森林公园的 68 株林龄在 10—35 年的圆柏上不同方向(北侧、南侧、西侧、东侧)及各小枝的前、中和后部采集没有受到病虫害等外界因素损害的鳞形叶(图 1),共 1352 片。使用精度为 0.05 mm 游标卡尺分别测量圆柏鳞形叶的 L (叶柄基部到叶尖的距离)、 W (叶横向最大宽度)以及 BW (叶柄基部的横向宽度)。将叶片平铺于 A4 纸上,在相同的光照环境中,一台 4800 万像素的数码相机安置于距离 A4 纸 25 cm 的位置,对叶片进行水平垂直拍摄,并将图像传输到计算机进行处理。在每个叶片下方的固定位置放置直尺(精确到 0.05 mm)为参照物,使用 ImageJ 图像处理软件^[32–33](美国国立卫生研究院)得到每张图片上鳞形叶的 LA 。

1.3 经验模型的构建

基于鳞形叶形态指标,随机抽取 80% 的样本作为实验样本,其余的 20% 进行验证。为分析各种叶形态指标对 LA 的影响,以及这些参数对模型的贡献程度,分别建立鳞形叶 LA 与 L 、 W 和 BW 之间的一元、二元和三元回归方程模型^[22]。依据散点图分布特征,选择线性、指数和幂函数三种模型进行拟合(表 1)。借助加权最小二乘法确定方程系数,并构建 LA 拟合模型。在参数计算与图表生成过程中,运用 SPSS 和 Origin 软件完成相关操作。在二元和三元回归模型的构建中,采用方差膨胀因子(Variance inflation factor, VIF)对自变量共线性进行定量诊断^[34]: $VIF = 1/(1-r^2)$ (1) 式中:相关系数(r)用于衡量变量之间的相关性,如果 VIF 值超过 10,意味着显著多重共线性存在,因此模型建立时必须删除其中 1 个变量;而当 VIF 值在 10 以下,表明变量间多重共线性问题不明显,可同时保留这两个变量用于模型构建。

1.4 最优经验模型的确定

确定最优经验模型时,主要依据决定系数(Coefficient of determination, R^2)、均方根误差(Root mean square error, RMSE)以及赤池信息准则(Akaike information criterion, AIC)。首选 AIC 值,即当 AIC 达到最低时,该模型被认为是最优。然而,当该模型与其他模型间的 AIC 差距不超过 2 时,则参照 RMSE 值, RMSE 值更小者被

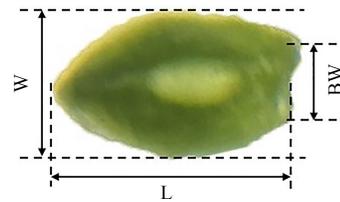


图 1 圆柏鳞形叶长度、最大叶宽和叶基宽的线性测量

Fig.1 Linear measurements (length, maximum width and base width) of the scaly leaves in *Juniperus chinensis* L.

视为最终最优模型,按照上述原则确定叶面积的最优经验模型^[35-36]。

表 1 鳞形叶面积回归模型

Table 1 Regression models for scaly leaves area estimation

模型 Model	回归方程 Regression equation
一元线性函数 Univariate linear function	$LA = ax + b$
一元指数函数 Univariate exponential function	$LA = ae^{bx}$
一元幂函数 Univariate power function	$LA = ax^b$
二元线性函数 Bivariate linear function	$LA = a x_1 + b x_2 + c$
二元指数函数 Bivariate exponential function	$LA = a e^{(bx_1 + cx_2)}$
二元幂函数 Bivariate power function	$LA = a x_1^b x_2^c$
三元线性函数 Trivariate linear function	$LA = a x_1 + b x_2 + c x_3 + d$
三元指数函数 Trivariate exponential function	$LA = a e^{(bx_1 + cx_2 + dx_3)}$
三元幂函数 Trivariate power function	$LA = a x_1^b x_2^c x_3^d$

a, b, c, d 为参数; x_1, x_2, x_3 别表示叶长、最大叶宽和叶基宽; LA : 叶面积 Leaf area

对最优经验模型计算得出 LA 预测值进行残差分析,检验残差分布特征,若残差分布大致呈现正态分布,并且绝大多数残差点集中在残差均值 ± 3 倍标准差区间内时,表明该经验模型具有较高的可靠性和合理性^[37]。

1.5 最优经验模型的评估

为了更深入评价所选经验模型的可靠性,使用保留下来的 20% 数据结合所选定的最佳经验模型,进行预测值 LA 的计算。并对预测值 LA 与实际测量值开展回归分析。为了判断预测值与实测值的一致性,基于回归线斜率与 1 接近程度、截距的大小以及决定系数 R^2 来进行评估,同时基于最优经验模型计算预测精度 (Predicted precision, FA)^[38]。各参数公式如表 2 所示。

表 2 模型检验的统计量

Table 2 Statistics on prediction error and precision

统计量 Statistic	符号 Symbol	公式 Formula	理想值 Ideal value
决定系数 Coefficient of determination	R^2	$\frac{1}{n} \sum_{i=1}^n \left[1 - \left \frac{(y_i - f_i)}{y_i} \right \right] \times 100\%$	1
均方根误差 Root mean square error	RMSE	$\sqrt{\frac{\sum_{i=1}^n (y_i - f_i)^2}{n - 1}}$	0
赤池信息准则 Akaike information criterion	AIC	$2K + n \left[\ln 2\pi \frac{\sum_{i=1}^n (y_i - f_i)^2}{n} + 1 \right]$	$-\infty$
预测精度 Predicted precision	FA	$\frac{1}{n} \sum_{i=1}^n \left[1 - \left \frac{(y_i - f_i)}{y_i} \right \right] \times 100\%$	1

参数 K 表示经验模型里参数的总数;第 i 个样本的实测值 LA 用 y_i 表示;第 i 个样本的预测值 LA 用 f_i 表示; n 代表样本数量

1.6 数据分析

使用 Microsoft Excel 2016 进行数据的初步整理,所有统计分析和模型拟合使用 IBM SPSS Statistics (版本 22) 进行,作图用 Origin 2021 软件。

2 结果与分析

2.1 圆柏鳞形叶形态学指标的特征

对圆柏鳞形叶形态学指标进行描述性统计分析的结果(表 3)显示,在 1352 片单叶样本中,圆柏鳞形叶形

态学指标变异系数大小: $BW > LA > L > W$, BW 的变异系数最大, 为 0.436, 其均值为 (0.277 ± 0.120) mm (平均值 \pm 标准偏差, 下同), 数值范围在 0.271—0.284 mm (95% CI)。 LA 和 L 的变异系数分别为 0.414 和 0.297, LA 的均值为 (0.855 ± 0.354) mm² (图 2), 数值分布区间为 0.836—0.874 mm² (95% CI)。 L 的均值为 (1.429 ± 0.425) mm, 数值分布区间为 1.407—1.452 mm (95% CI)。 W 的变异系数最小, 为 0.187, 均值为 (0.803 ± 0.150) mm, 且数值范围在 0.795—0.811 mm (95% CI)。

表 3 鳞形叶形态指标值总体分布特征

Table 3 Overall distribution characteristics of morphological indices of scaly leaves in *Juniperus chinensis* L.

统计量 Statistics	指标 Index			
	LA/mm^2	L/mm	W/mm	BW/mm
样本量 Sample size	1352	1352	1352	1352
平均数 Mean	0.855	1.429	0.803	0.277
平均数的标准误差 Standard error of mean	0.010	0.012	0.004	0.003
标准偏差 Standard deviation	0.354	0.425	0.150	0.120
均值的 95% 置信区间上限 Upper 95% CI of mean	0.874	1.452	0.811	0.284
均值的 95% 置信区间下限 Lower 95% CI of mean	0.836	1.407	0.795	0.271
最小值 Minimum	0.183	0.500	0.350	0.056
最大值 Maximum	2.327	3.150	1.274	0.783
变异系数 Coefficient of variation	0.414	0.297	0.187	0.436
偏度 Skewness	0.960	0.632	0.102	0.828
峰度 Kurtosis	0.902	0.236	-0.258	0.604
平均绝对偏差 Mean absolute deviation	0.277	0.343	0.121	0.097

L : 叶长 Leaf length; W : 最大叶宽 Maximum leaf width; BW : 叶基宽 Leaf base width; CI: 置信区间 Confidence interval

2.2 圆柏鳞形叶形态学指标相关性

通过对圆柏鳞形叶形态学指标相关性 (Pearson) 分析 (表 4) 可知, LA 与 L 和 W 显示出显著的正相关, 相关系数分别为 0.903 和 0.773, 相关系数在三者处于最高水平。相比之下, BW 与 LA 的相关性相对较弱, 其相关系数仅为 0.095。

2.3 圆柏鳞形叶叶面积单变量回归模型

为深入分析单一形态学指标对 LA 估算的影响, 依据各形态学指标散点图分布特征, 使用 3 类模型进行拟合: 线性函数 $y = ax + b$ 、指数函数 $y = ae^{bx}$ 和幂函数 $y = ax^b$ 。拟合结果显示 (表 5), L 、 W 与 LA 均达到极显著水平 ($P < 0.001$), 各拟合模型的 R^2 、RMSE 和 AIC 值范围分别为 0.001—0.791、0.154—0.344、-975.071—

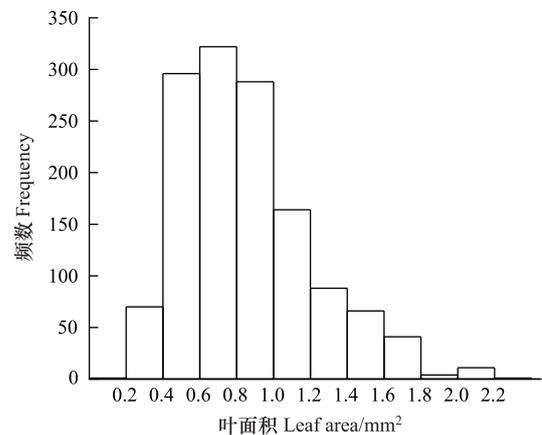


图 2 鳞形叶面积频数分布

Fig. 2 Frequency distribution of leaf area of *Juniperus chinensis* L.

759.922。在 3 种拟合模型中, LA 与鳞形叶形态学指标拟合效果最优的均出现在基于 L 的模型: $Y = 0.726X - 0.194$ ($R^2 = 0.791$, RMSE = 0.154, AIC = -969.022); $Y = 0.228e^{0.858X}$ ($R^2 = 0.762$, RMSE = 0.167, AIC = -794.483); $Y = 0.533X^{1.201}$ ($R^2 = 0.770$, RMSE = 0.154, AIC = -975.071), 其中 LA 的最佳单变量回归模型为以 L 为自变量的幂函数回归模型。

2.4 鳞形叶面积与鳞形叶各变量之间的二元回归模型

通过公式 (1) 计算并分析 3 个形态学指标 L 、 W 、 BW 之间的多重共线性情况, 计算结果显示 L 、 W 、 BW 之间的 VIF 值均低于 10, 表明 L 、 W 、 BW 之间的多重共线性情况不明显, 因此在构建模型时可同时纳入。

将 3 个形态学指标 L 、 W 、 BW 与 LA 进行二元线性、指数及幂函数回归方程拟合。由表 6 中可见: 二元回归

模型的 AIC 值普遍低于一元回归模型。特别是以 L 、 W 为自变量的回归模型表现最佳, AIC 值最优(介于 -1732.741 — -1464.520); RMSE 值也较小(0.108 — 0.123); R^2 较高(介于 0.880 — 0.892)。LA 与鳞形叶形态学指标拟合优度最好的均是基于 L 、 W 的模型: $Y = 0.557L + 0.868W - 0.640$ ($R^2 = 0.888$, RMSE = 0.113, AIC = -1640.597); $Y = 0.126e^{(0.633L+1.158W)}$ ($R^2 = 0.880$, RMSE = 0.123, AIC = -1464.520); $Y = 0.733 L^{0.894} W^{0.887}$ ($R^2 = 0.892$, RMSE = 0.108, AIC = -1732.741), 其中 LA 的最优二元回归方程模型为基于 L 、 W 的二元幂函数回归方程模型。

表 4 鳞形叶形态学指标的相关性

Table 4 Correlation of the scaly leaf morphological indices of *Juniperus chinensis* L.

指标 Index	L/mm	W/mm	BW/mm	LA/mm^2
L/mm				
W/mm	0.579 **			
BW/mm	-0.132 **	0.276 **		
LA/mm^2	0.903 **	0.773 **	0.095 * *	

* * 表示在 P 值为 0.05 的检验水平下存在显著性差异

表 5 鳞形叶面积单变量回归模型

Table 5 Leaf area index model of the scaly leaves of *Juniperus chinensis* L.

回归方程 Regression equation	自变量 (X_i) Independent variable	参数 Parameters			统计量 Statistics			
		a	b	N	调整后的 R^2	RMSE	AIC	P
线性函数 Linear function	L	0.726	-0.194	1080	0.791	0.154	-969.022	<0.001
	W	1.748	-0.550	1080	0.565	0.223	-175.678	<0.001
$LA = ax + b$	BW	0.151	0.783	1080	0.002	0.338	721.415	0.080
指数函数 Exponential function	L	0.228	0.858	1080	0.762	0.167	-794.483	<0.001
	W	0.139	2.157	1080	0.593	0.223	-175.147	<0.001
$LA = ae^{bx}$	BW	0.727	0.163	1080	0.001	0.344	759.722	0.118
幂函数 Power function	L	0.533	1.201	1080	0.770	0.154	-975.071	<0.001
	W	1.160	1.639	1080	0.590	0.223	-173.510	<0.001
$LA = ax^b$	BW	0.805	0.041	1080	0.001	0.344	759.922	0.141

N : 样本量 Sample size; RMSE: 均方根误差 Root mean square error; AIC: 赤池信息准则 Akaike information criterion

表 6 鳞形叶各变量与鳞形叶面积之间的二元回归模型

Table 6 Bivariate regression model between the various variables of scaly leaves and scaly leaves area in *Juniperus chinensis* L.

回归方程 Regression equation	调整后的 R^2 Adjusted R^2	均方根误差 RMSE Root mean square error	赤池信息 准则 AIC Akaike information criterion	显著性 Significance			共线性 诊断(VIF) Variance inflation factor
				a	b	c	
$LA = 0.557L + 0.868W - 0.640$	0.888	0.113	-1640.597	<0.001	<0.001	<0.001	1.443
$LA = 0.126e^{(0.633L+1.158W)}$	0.880	0.123	-1464.520	<0.001	<0.001	<0.001	1.443
$LA = 0.733 L^{0.894} W^{0.887}$	0.892	0.108	-1732.741	<0.001	<0.001	<0.001	1.443
$LA = 0.758L + 0.625BW - 0.413$	0.838	0.136	-1242.850	<0.001	<0.001	<0.001	1.033
$LA = 0.177 e^{(0.895L+0.722BW)}$	0.805	0.166	-807.911	<0.001	<0.001	<0.001	1.033
$LA = 0.700 L^{1.265} BW^{0.213}$	0.821	0.137	-1221.361	<0.001	<0.001	<0.001	1.033
$LA = 1.838W - 0.427BW - 0.503$	0.586	0.217	-227.467	<0.001	<0.001	<0.001	1.071
$LA = 0.148e^{(2.274W-0.552BW)}$	0.617	0.219	-211.368	<0.001	<0.001	<0.001	1.071
$LA = 0.956 W^{1.738} BW^{-0.159}$	0.617	0.219	-215.207	0.077	<0.001	<0.001	1.071

2.5 鳞形叶面积与鳞形叶各变量之间的三元回归模型

表 7 列举了以 LA 为因变量, L 、 W 和 BW 为自变量的三元回归方程模型。如表 7 所示:三元回归模型的 R^2 整体较高, 范围在 0.884 — 0.898 之间, 明显高于一元和二元回归模型。所有三元回归方程模型的 RMSE 和

AIC 均较小 (RMSE 介于 0.104—0.123, AIC 介于 -1824.601—-1462.633), 其中, 以 L 、 W 、 BW 为自变量的幂函数回归方程的 AIC 最低, 为 -1824.601, $Y = 0.784 L^{0.952} W^{0.788} BW^{0.080}$ ($R^2 = 0.898$, RMSE = 0.104, AIC = -1824.601) 被认为最优三元幂函数回归方程模型。

表 7 鳞形叶各变量与鳞形叶面积之间的三元回归模型

Table 7 Trivariate regression model between the various variables of scaly leaves and scaly leaves area in *Juniperus chinensis* L.

回归方程 Regression equation	统计量 Statistics	自变量 (X_i) Independent variable	系数 Coefficient	标准误差 Standard Error	显著性 Significance	共线性诊断 (VIF) Variance inflation factor
$LA = a x_1 + b x_2 + c x_3 + d$	$R^2 = 0.896$	(常量)	-0.679	0.019	<0.001	
	RMSE = 0.109	L	0.595	0.010	<0.001	1.720
	AIC = -1719.948	W	0.746	0.030	<0.001	1.783
$LA = a e^{(bx_1 + cx_2 + dx_3)}$	$R^2 = 0.884$	(常量)	0.122	0.024	<0.001	
	RMSE = 0.123	L	0.666	0.013	<0.001	1.720
	AIC = -1462.633	W	1.053	0.039	<0.001	1.783
$LA = a x_1^b x_2^c x_3^d$	$R^2 = 0.898$	(常量)	0.784	0.014	<0.001	
	RMSE = 0.104	L	0.952	0.017	<0.001	1.720
	AIC = -1824.601	W	0.788	0.028	<0.001	1.783
		BW	0.080	0.010	<0.001	1.276

2.6 最优叶面积估算模型验证与评估

残差分析发现, 3 种模型的残差图均呈正态分布 (图 3), 且 99% 的残差点位于以残差平均值为中心, 浮动于 ± 3 倍标准差的区间内, 这一结果表明本研究所建立的最佳 LA 经验模型预测叶面积具有可靠性。

为验证最优经验模型的可靠性, 利用剩余 20% 的数据, 根据选定的最优模型计算圆柏鳞形叶 LA 的预测值, 将实际测得 LA 记为 x , 预测值记为 y , 对回归方程的拟合效果展开检验, 结果如图 4 所示, 虚线表示 $y = x$ 直线方程, 3 种模型的回归方程均与该直线方程高度接近, 基于 L 的幂函数单变量模型、基于 L 、 W 的二元幂函数回归方程模型与三元幂函数回归方程模型 LA 实测值与预测值进行回归分析, 得到回归方程的决定系数 R^2 分别为 0.895、0.983、0.992, 表明三元幂函数回归方程模型拟合度更优。使用剩余 20% 的数据, 由表 2 公式计算可得, 最优三元幂函数回归方程模型、基于 L 、 W 的二元幂函数回归方程模型、基于 L 的幂函数单变量模型对 LA 的预测精度分别为 97.08%、96.15%、88.64%, 表明 3 个模型均能准确预测圆柏鳞形叶 LA , 但三元幂函数回归方程模型精确度更高。

3 讨论

3.1 圆柏鳞形叶特征

圆柏鳞形叶 LA 平均值为 0.855 mm^2 (表 3), 最小值仅为 0.183 mm^2 , 叶片小且离体后叶片边缘缺水皱缩引起 LA 测量误差更大。叶面积扫描仪是常用的测量叶面积的工具, 已有研究指出 LA 仪在测量小型叶片存在一定的局限性。巫娟等^[39]构建的毛竹叶面积模型基于叶片长宽积, 拟合效果极佳, 预测的叶面积精度较 LA 仪测量结果高出了 13.5%; 王进杰等^[40]在测量丛生竹叶面积时, 也证明用长宽积法建立的叶面积模型测定比 LA 仪测定的精度高 8.2%。可见叶片小, LA 仪测量过程不易掌控匀速扫描造成预测精度低^[39-40]。本研究基于 L 和 W 建立的叶面积回归方程模型拟合度高, 预测精度为 96.15%。只需测量 L 和 W , 便可快速计算出鳞形叶 LA , 且测量结果展现出较高的精确度。

在测定的 4 个形态学指标中, 圆柏鳞形叶 LA 变异系数 ($CV_A = 0.414$) 大于 L 和 W , 这与对针叶树种的形态学指标变异分析的结果相同^[41-42], 原因可能由于采样涵盖了叶面积变化的范围, 具有较大的可塑性。圆柏鳞

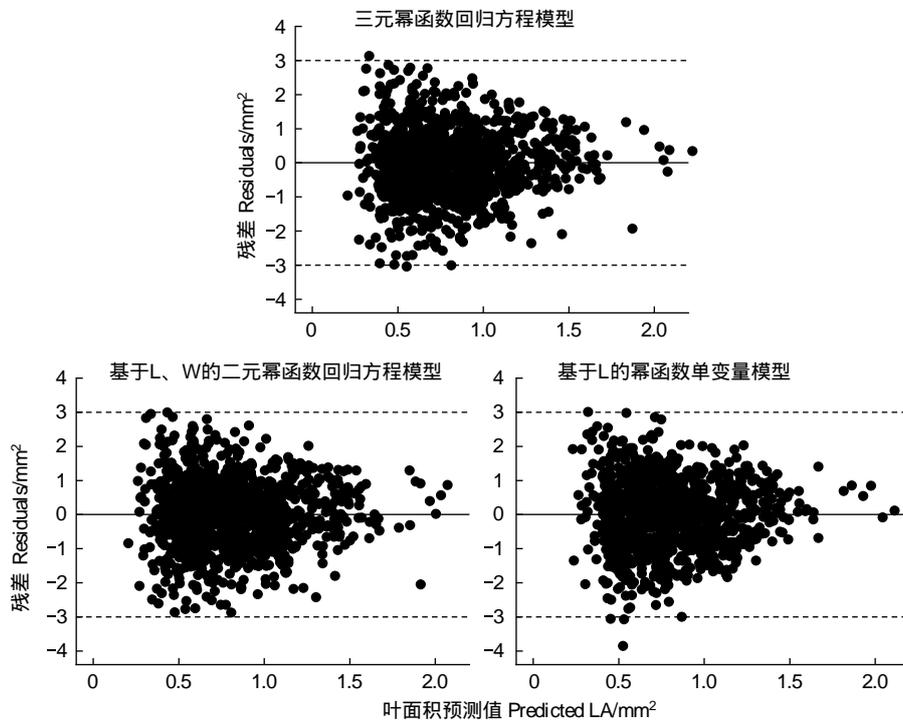


图3 LA 的残差分布

Fig.3 Residuals plot of LA

虚线表示残差平均值±3 倍标准差的范围;L: 叶长 Leaf length; W: 最大叶宽 Maximum leaf width; BW: 叶基宽 Leaf base width; LA: 叶面积 Leaf area

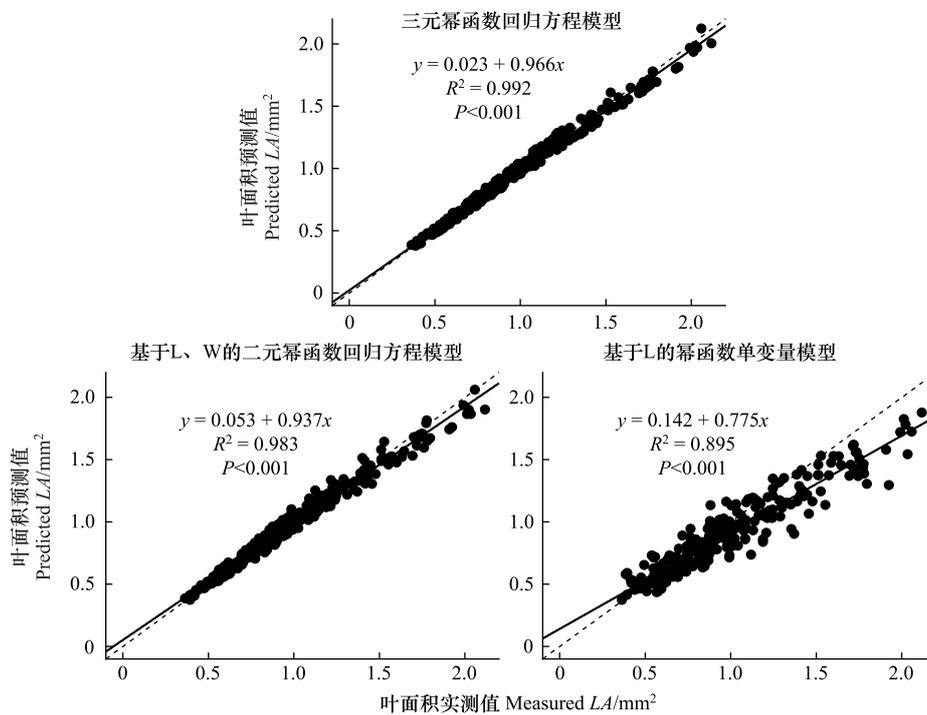


图4 LA 预测值与实测值的回归分析

Fig.4 Regression analysis of LA between predicted and measured value

形叶呈不规则椭圆形, L 的变异程度比 W 更大 ($CV_L = 0.297, CV_W = 0.187$), 通过相关性分析发现 L 与 LA 呈显著正相关(表 4), 这与已有对阔叶的研究发现不同, 已有研究认为阔叶的 W 对 LA 的变异程度比 L 更大^[36, 43]。可见, 不同叶形 L 和 W 对 LA 的影响及其贡献程度存在差异。本研究中鳞形叶 LA 的 95% CI 为 0.836—0.874 mm², LA 有效值更精确, 但标准偏差较大 ($SD = 0.354$), 这源于样本包含了不同林龄、叶龄和生长区域的叶, 导致叶片面积变异大。 L 、 W 、 BW 数值的统计学上正态分布的特征表明圆柏鳞形叶形态学指标测量代表性强; L 和 LA 的变异系数较为显著, 且两者之间的相关分析结果具有统计学意义, 这为构建科学的模型提供了有力的依据。

3.2 圆柏鳞形叶面积估算模型

叶片是树木进行光合作用、合成有机物质的关键器官。叶片大小的变化对理解植物生长发育及其对环境的适应性有很大帮助^[3, 36]。准确测定叶面积对研究植物生长发育的调节机制十分必要。也对深入理解叶形态学和气候变化研究同样具有重大意义^[4, 44]。传统测量 LA 往往存在植株整体的破坏性, 这些方法不仅费时费力, 而且不适于叶片连续动态观测, 迫切需要在非破坏性条件下进行叶面积测定。近年来, 在非破坏性条件下, 构建基于叶片形态学指标的经验模型来预测叶面积得到广泛应用^[22, 32—33]。

在研究叶面积估算模型时, L 和 W 经常被用作估算 LA 的直接指标^[43, 45—48]。本研究聚焦于一种具有鳞形叶特征的树种—圆柏, 分别构建了 LA 与 L 、 W 、 BW 之间的一元、二元、三元回归方程模型(表 1)。通过进行二元回归分析发现, 基于 L 和 W 的二元幂函数回归方程模型对叶面积的预测精度为 96.15%。这与已有研究对巴西李子 (*Spondias tuberosa* Arruda)、番石榴 (*Psidium guajava*) 和蒙古栎的叶面积估算结果一致^[8, 16, 46]。然而我们也发现, 对于某些不规则形状的叶片, L 和 W 可能不足以准确估算叶面积, 这时需要结合其他形态特征来提高模型的精度^[42]。本研究在 L 和 W 的基础上增加 BW , 得到最优三元幂函数回归方程模型, 预测精度为 97.08%。前人研究结果表明 BW 对 LA 回归方程模型的拟合有显著影响^[42], 然而通过 LA 预测值与实测值的回归分析发现最优二元与三元幂函数回归方程模型的决定系数 R^2 相差很小(图 4), 并且预测精度相差不到 1%, 所以二者差异并不明显, 即不同树种的叶片形状存在差异, 这导致叶形态学指标与 LA 间的相关性有所不同, 进而影响经验模型的类型。最优二元和三元幂函数回归方程模型在估计鳞形叶面积时相差不大。前者仅需测量 L 和 W , 后者还需要测量 BW 过程耗时且由于 BW 较小对精确度要求高, 可根据不同需要选择适当的模型。

为了得到更简便的 LA 预测模型, 进一步分析 L 、 W 、 BW 对 LA 估算的影响, 分别采用线性函数 $y = ax + b$ 、指数函数 $y = ae^{bx}$ 、幂函数 $y = ax^b$ 3 类模型进行拟合, 在单变量回归模型中, L 和 W 的拟合较好, 与之前对猕猴桃 (*Actinidia chinensis* Planch)、菜豆 (*Phaseolus vulgaris* L.) 和鹰嘴豆 (*Cicer arietinum* L.) 的叶面积估算研究一致^[13, 14, 49]。但从拟合结果发现最优单变量模型为基于 L 的幂函数模型: $Y = 0.533X^{1.201}$ ($R^2 = 0.770, RMSE = 0.154, AIC = -975.071$), 预测精度为 88.64%。在阔叶叶面积估算模型中多选择 W 作为最佳指标^[16, 19—20, 46, 50], 但在鳞形叶面积研究中, W 模型拟合效果不如基于 L 的模型, 这与叶形态学指标的相关性分析(表 4)得出的结论相同。而 BW 对 LA 单变量回归模型的拟合较差, 决定系数 R^2 较低, 统计学上不显著 ($P > 0.05$), 原因认为是 BW 所用度量单位的精确度为 0.05 mm, 用精确度更高的可能更合适, 且平均值的 95% 置信区间在 0.271—0.284 mm, 最大值不超过 1 mm, 可能造成测量 BW 的难度大且要求精度高, 手工测量造成的误差所致, LA 与 BW 可能是由于 L 和 W 的影响而成伪相关^[41], 其直接影响不明显, 需要更进一步的研究。本研究选取了圆柏属中的一个物种作为研究对象, 但由于圆柏特殊的叶形, 尤其是微小的鳞形叶片, 可以为评估小型叶形植物单叶面积和生产力提供技术支持, 也为建立具有类似叶形植物的叶片特征模型具有参考意义。在未来的研究中还需增加近缘物种的数据以提高模型的准确性和使用范围。

4 结论

圆柏鳞形叶 LA 均值为 (0.855 ± 0.354) mm², 数值分布范围为 0.836—0.8743 mm² (95% CI), 通过对 LA 与

L 、 W 、 BW 进行相关分析和模型拟合,不同的指标对 LA 的影响方式各异,其中 L 和 W 对 LA 的直接影响更为显著, BW 主要通过间接作用影响 LA , BW 的增加对估计 LA 相差不大。从高效和精确度考虑,基于 L 、 W 的二元幂函数回归方程模型更好, $Y=0.733 L^{0.894} W^{0.887}$ ($R^2=0.892$, $RMSE=0.108$, $AIC=-1732.741$)。基于 L 的幂函数单变量模型,因其简便性适合用于估算 LA , $Y=0.533L^{1.201}$ ($R^2=0.770$, $RMSE=0.154$, $AIC=-975.071$)。2 种模型的预测精度分别为 96.15% 和 88.64%,2 种模型均能用于圆柏鳞形叶 LA 的估算,可根据不同需要选择适当的模型。在不破坏植株和叶片生长的情况下,圆柏鳞形叶 LA 模型估算方法将有助于检测非生物胁迫、病害、虫害侵袭的动态变化和生长关联的生理参数研究,可避免摘取叶片测定 LA 产生的生理误差,从而更准确性反应植物生长发育的特征及其与环境的关系,也可为林业智能观测与装备信息化平台建设服务。

参考文献 (References):

- [1] Joshi J, Stocker B D, Hofhansl F, Zhou S X, Dieckmann U, Prentice I C. Towards a unified theory of plant photosynthesis and hydraulics. *Nature Plants*, 2022, 8(11): 1304-1316.
- [2] Busch F A, Ainsworth E A, Amtmann A, Cavanagh A P, Driever S M, Ferguson J N, Kromdijk J, Lawson T, Leakey A D B, Matthews J S A, Meacham-Hensold K, Vath R L, Violet-Chabrand S, Walker B J, Papanatsiou M. A guide to photosynthetic gas exchange measurements: Fundamental principles, best practice and potential pitfalls. *Plant, Cell & Environment*, 2024, 47(9): 3344-3364.
- [3] Fracasso A, Magnanini E, Marocco A, Amaducci S. Real-time determination of photosynthesis, transpiration, water-use efficiency and gene expression of two *Sorghum bicolor* (moench) genotypes subjected to dry-down. *Frontiers in Plant Science*, 2017, 8: 932.
- [4] Wang R, Chen J M, Luo X Z, Black A, Arain A. Seasonality of leaf area index and photosynthetic capacity for better estimation of carbon and water fluxes in evergreen conifer forests. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2019, 279: 107708.
- [5] Díaz S, Kattge J, Cornelissen J H C, Wright I J, Lavorel S, Dray S, Reu B, Kleyer M, Wirth C, Colin Prentice I, Garnier E, Bönsch G, Westoby M, Poorter H, Reich P B, Moles A T, Dickie J, Gillison A N, Zanne A E, Chave J, Joseph Wright S, Sheremet'ev S N, Jactel H, Baraloto C, Cerabolini B, Pierce S, Shipley B, Kirkup D, Casanoves F, Joswig J S, Günther A, Falczuk V, Rüger N, Mahecha M D, Gorné L D. The global spectrum of plant form and function. *Nature*, 2016, 529(7585): 167-171.
- [6] Legris M. Light and temperature regulation of leaf morphogenesis in *Arabidopsis*. *The New Phytologist*, 2023, 240(6): 2191-2196.
- [7] 冯冬霞, 施生锦. 叶面积测定方法的研究效果初报. *中国农学通报*, 2005, 21(6): 150-152, 155.
- [8] 李乐, 钟迪, 贾宝军, 胡靖扬, 刘常富, 于立忠. 蒙古栎叶面积的数字图像法测定. *西北林学院学报*, 2016, 31(6): 96-103.
- [9] Wang S, Bao L, Chen B. Study on estimation method of plant leaf area based on image processing technology. *International Journal of Frontiers in Sociology*, 2020, 2(9): 76-84.
- [10] Kerstiens G, Hawes C V. Response of growth and carbon allocation to elevated CO₂ in young cherry (*Prunus avium* L.) saplings in relation to root environment. *New Phytologist*, 1994, 128(4): 607-614.
- [11] Yu X J, Shi P J, Schrader J, Niklas K J. Nondestructive estimation of leaf area for 15 species of vines with different leaf shapes. *American Journal of Botany*, 2020, 107(11): 1481-1490.
- [12] da Silva Ribeiro J E, da Silva A G C, Lima J V L, de Almeida Oliveira P H, dos Santos Coêlho E, da Silveira L M, Júnior A P B. Leaf area prediction of sweet potato cultivars: An approach to a non-destructive and accurate method. *South African Journal of Botany*, 2024, 172: 42-51.
- [13] Suárez J C, Casanoves F, Di Rienzo J. Non-destructive estimation of the leaf weight and leaf area in common bean. *Agronomy*, 2022, 12(3): 711.
- [14] Puntel S, Schwab N T, Pes L Z, Alchieri D V, Gatto R B, Trachta M A. Non-destructive models for leaf area estimation in chickpea cultivars (*Cicer arietinum* L.). *Revista Ceres*, 2023, 70(5): e70518.
- [15] da Silva T I, da S Ribeiro J E, Dias M G, Cruz R R P, Macêdo L F, Nóbrega J S, Sales G N B, dos Santos E P, da Costa F B, Grossi J A S. Non-destructive method for estimating *Chrysanthemum* leaf area. *Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental*, 2023, 27(12): 934-940.
- [16] Gonçalves M P, Ribeiro R V, Amorim L. Non-destructive models for estimating leaf area of guava cultivars. *Bragantia*, 2022, 81: e2822.
- [17] da S Ribeiro J E, dos S Coêlho E, dos S Pessoa Â M, de Oliveira A K S, de Oliveira A M F, Barros Júnior A P, Mendonça V, de S Nunes G H. Nondestructive method for estimating the leaf area of sapodilla from linear leaf dimensions. *Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental*, 2023, 27(3): 209-215.
- [18] Saito T, Mochizuki Y, Kawasaki Y, Ohyama A, Higashide T. Estimation of leaf area and light-use efficiency by non-destructive measurements for growth modeling and recommended leaf area index in greenhouse tomatoes. *The Horticulture Journal*, 2020, 89(4): 445-453.
- [19] Dias M G, Mela D, da Silva T I, da S Ribeiro J E, Grossi J A S, Zuin A H L, Martinez A C P, Barbosa J G. Leaf area estimation of *Congea tomentosa* using a non-destructive method. *Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental*, 2022, 26(10): 729-734.
- [20] Toebe M, de Souza R R, Mello A C, de Melo P J, Segatto A, Castanha A C. Leaf area estimation of squash 'Brasileirinha' by leaf dimensions. *Ciência Rural*, 2019, 49(4): e20180932.
- [21] 刁军, 国红, 卢军, 雷相东, 唐守正. 油松针叶面积估计模型及比叶面积的研究. *林业科学研究*, 2013, 26(2): 174-180.
- [22] 解雅麟, 雷相东, 王海燕, 秦倩倩, 李翔. 白落叶松叶面积回归模型及比叶面积估计. *林业科学研究*, 2019, 32(4): 57-63.

- [23] Alhayani S, Akhdhar A, Asseri A H, Mohammed A M A, Hussien M A, Selva Roselin L, Hosawi S, AlAbbasi F, Alharbi K H, Baty R S, Kalantan A A, Ali E M M. Potential anticancer activity of *Juniperus procera* and molecular docking models of active proteins in cancer cells. *Molecules*, 2023, 28(5): 2041.
- [24] Muftah H, Ozçelik B, Oyardı O, Kutluk I, Orhan N. A comparative evaluation of *Juniperus* species with antimicrobial magistrals. *Pakistan Journal of Pharmaceutical Sciences*, 2020, 33(4): 1443-1449.
- [25] 张有福, 陈春艳, 陈拓, 张满效, 刘光琇, 安黎哲. 2 种圆柏属植物叶绿素荧光对季节变化的响应特征. *植物研究*, 2010, 30(3): 289-293.
- [26] 张有福, 陈拓, 张鹏, 徐国保. 青藏高原不同生境中祁连圆柏叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 变化及其与环境与树高的关系. *冰川冻土*, 2015, 37(5): 1388-1395.
- [27] 李娟霞, 何靖, 孙一梅, 赵安, 田青. 10 种园林植物功能性状对大气污染的生理生态响应. *生态环境学报*, 2020, 29(6): 1205-1214.
- [28] 贺丹, 汪安印, 李紫莹, 王翼飞, 李朝梅, 雷雅凯, 李永华, 董娜琳. 郑州市常绿树种滞尘能力与叶片生理结构的响应. *福建农业学报*, 2022, 37(2): 203-212.
- [29] 王思思, 龙佳, 丁涵. 北京市 21 种植物的叶片吸水性能与冠层雨水截留能力研究. *北京林业大学学报*, 2020, 42(9): 100-110.
- [30] 张志丹, 曹治国, 闫广轩, 姚迪, 黄青青, 段劫, 王亚飞, 王凯, 郑泥. 北京 5 种典型风景游憩林的大气颗粒物吸滞特征. *林业科学*, 2024, 60(9): 1-11.
- [31] Zhang Y F, Chen C Y, Zhang R Y, Chen T. Preference of silicon accumulation on the shade foliage of tree crown and its implication in *Juniperus chinensis* L. *Silicon*, 2024, 16(5): 1977-1985.
- [32] Mielke M S, Santos G O, Lopes E C S, Schilling A C, dos Santos M S, Pérez-Molina J P. Allometric models to estimate the individual leaf area of *Arabica* coffee: an approach from frequentist and Bayesian statistics. *Acta Physiologiae Plantarum*, 2023, 45(3): 39.
- [33] Pohlmann V, Lago I, Lopes S J, da Silva Martins J T, da Rosa C A, Caye M, Portalanza D. Estimation of common bean (*Phaseolus vulgaris*) leaf area by a non-destructive method. *Semina Ciencias Agrarias*, 2021, 42(4): 2163-2179.
- [34] Marquardt D W. Generalized inverses, ridge regression, biased linear estimation, and nonlinear estimation. *Technometrics*, 1970, 12(3): 591-612.
- [35] 吴凤婵, 李安定, 蔡国俊, 谭仲廷, 杨瑞. 6 种西番莲属 (*Passiflora*) 植物叶面积经验模型构建. *果树学报*, 2021, 38(9): 1600-1610.
- [36] 王彦君, 金光泽, 刘志理. 小兴安岭 2 种阔叶树种叶面积和叶干质量经验模型的构建. *应用生态学报*, 2018, 29(6): 1745-1752.
- [37] Chiang L H, Pell R J, Seasholtz M B. Exploring process data with the use of robust outlier detection algorithms. *Journal of Process Control*, 2003, 13(5): 437-449.
- [38] 施月园, 王彦君, 金光泽, 刘志理. 小兴安岭 8 种阔叶树在不同叶生长期的叶面积经验模型. *林业科学*, 2019, 55(9): 22-30.
- [39] 巫娟, 胡姝珍, 茅思雨, 邹凯, 郑淇元, 邱啟璜, 施建敏. 基于叶片形态的毛竹单叶叶面积模型. *林业科学*, 2020, 56(8): 47-54.
- [40] 王进杰, 杨军, 胡姝珍, 巫娟, 谈太腾, 张振辉, 武红燕. 3 种丛生竹叶面积预测模型研究. *南方林业科学*, 2020, 48(1): 7-12.
- [41] 彭曦, 闫文德, 王光军, 赵梅芳. 杉木叶形态特征与叶面积估算模型. *生态学报*, 2018, 38(10): 3569-3580.
- [42] 王露露, 张有福, 陈一博, 陈春艳, 宋晨慧. 塔柏刺形叶特征与叶面积估算模型. *林业科学*, 2023, 59(5): 81-87.
- [43] Boyacı S, Hande K. A research on non-destructive leaf area estimation modeling for some apple cultivars. *Erwerbs-Obstbau*, 2022, 64(1): 1-7.
- [44] 谢龙飞, 董利虎, 李凤日. 人工长白落叶松叶木叶面积预估模型. *应用生态学报*, 2018, 29(9): 2843-2851.
- [45] He J Y, Reddy G V P, Liu M D, Shi P J. A general formula for calculating surface area of the similarly shaped leaves: Evidence from six Magnoliaceae species. *Global Ecology and Conservation*, 2020, 23: e01129.
- [46] Amorim P E C, de Freitas Pereira D, da Silva Freire R I, de Oliveira A M F, Mendonça V, da Silva Ribeiro J E. A non-destructive method for leaflet area prediction of *Spondias tuberosa* Arruda: an approach to regression models. *Bragantia*, 2024, 83: e20230269.
- [47] de Sousa S K A, Nascimento R G M, Rodrigues F H S, Viana R G, da Costa L C, Pinheiro H A. Allometric models for non-destructive estimation of the leaflet area in acai (*Euterpe oleracea* Mart.). *Trees*, 2024, 38(1): 169-178.
- [48] Rodriguez-Paez L A, Jarma-Orozco A, de Dios Jaraba-Navas J, Pineda-Rodriguez Y Y, Pompelli M F. Leaf area estimation of yellow oleander *Thevetia peruviana* (pers.) K. schum using a non-destructive allometric model. *Forests*, 2024, 15(1): 57.
- [49] Zhang W H. Digital image processing method for estimating leaf length and width tested using kiwifruit leaves (*Actinidia chinensis* Planch). *PLoS One*, 2020, 15(7): e0235499.
- [50] da Silva Ribeiro J E, dos Santos Coêlho E, Dias T J, Melo M F, de Albuquerque M B. Non-destructive method for estimating leaf area of *Ocimum gratissimum* L. using leaf dimensions. *Revista Ceres*, 2023, 70(5): e70508.