

# 櫟木生物量分配特征

王 杨<sup>1,2</sup> 徐文婷<sup>1</sup> 熊高明<sup>1</sup> 李家湘<sup>1,3</sup> 赵常明<sup>1</sup> 卢志军<sup>4</sup> 李跃林<sup>5</sup> 谢宗强<sup>1\*</sup>

<sup>1</sup>中国科学院植物研究所植被与环境变化国家重点实验室, 北京 100093; <sup>2</sup>中国科学院大学, 北京 100049; <sup>3</sup>中南林业科技大学林学院, 长沙 410004;

<sup>4</sup>中国科学院武汉植物园水生植物与流域生态国家重点实验室, 武汉 430074; <sup>5</sup>中国科学院华南植物园, 广州 510650

**摘 要** 生物量是生态系统最基本的数量特征, 其在各器官间的分配反映了植物适应环境的生长策略, 是物种进化、生物多样性保护和生态系统碳循环研究的核心问题。櫟木(*Loropetalum chinense*)灌丛是中国亚热带灌丛生态系统最具优势的一种灌丛类型。该研究以该灌丛建群种櫟木为研究对象, 采用整株收获法在个体水平上研究了器官间的异速生长、生物量在各器官间的分配以及与个体大小、灌丛更新起源和生境因子之间的关系。研究发现: 櫟木地上-地下相对生长关系符合等速生长规律, 但随径级增大其等速生长关系可能发生变化; 较小径级櫟木叶-茎、叶-根为等速生长, 随径级增大转换为异速生长。不同灌丛起源间, 櫟木叶-茎、叶-根相对生长存在显著差异。器官间相对生长的尺度系数与生境因子无显著相关关系, 灌木层盖度和坡度通过影响櫟木生长初期器官间的相对生长影响其生物量在器官间的分配。櫟木平均叶质比为0.11, 茎质比为0.55, 根质比为0.34, 根冠比为0.65。随径级的增大, 茎质比(0.50–0.64)逐渐增大, 叶质比(0.12–0.08)、根质比(0.38–0.28)和根冠比(0.91–0.43)逐渐减小。在次生灌丛中, 櫟木叶质比为0.12, 根质比为0.33; 在原生灌丛中, 櫟木叶质比为0.07, 根质比为0.36。生物量向地上部分的分配与灌木层盖度正相关, 叶质比与坡度负相关, 根质比与年平均气温正相关。研究结果表明: 随个体增大, 櫟木器官间的相对生长关系由等速生长转换为异速生长, 生物量向地上部分的分配增加, 地上生物量更多地分配到茎干中; 干扰通过影响器官间的相对生长影响生物量在各器官间的分配, 干扰导致生物量向叶的分配增加, 向根的分配减少; 光照减少促进生物量向地上部分的分配, 坡度增加导致生物量向叶的分配减少, 年平均气温升高促进生物量向根系的分配, 年降水量的变化对生物量分配无显著影响。櫟木生物量分配策略在一定程度上支持了最优分配假说。

**关键词** 异速生长; 灌丛; 亚热带; 生境因子; 根冠比

**引用格式:** 王杨, 徐文婷, 熊高明, 李家湘, 赵常明, 卢志军, 李跃林, 谢宗强 (2017). 櫟木生物量分配特征. 植物生态学报, 41, 105–114. doi: 10.17521/cjpe.2016.0217

## Biomass allocation patterns of *Loropetalum chinense*

WANG Yang<sup>1,2</sup>, XU Wen-Ting<sup>1</sup>, XIONG Gao-Ming<sup>1</sup>, LI Jia-Xiang<sup>1,3</sup>, ZHAO Chang-Ming<sup>1</sup>, LU Zhi-Jun<sup>4</sup>, LI Yue-Lin<sup>5</sup>, and XIE Zong-Qiang<sup>1\*</sup>

<sup>1</sup>State Key Laboratory of Vegetation and Environment Change, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China; <sup>2</sup>University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China; <sup>3</sup>Faculty of Forestry, Central South University of Forestry and Technology, Changsha 410004, China; <sup>4</sup>Key Laboratory of Aquatic Botany and Watershed Ecology, Wuhan Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Wuhan 430074, China; and <sup>5</sup>South China Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650, China

### Abstract

**Aims** Biomass is the most fundamental quantitative character of an ecosystem. Biomass allocation patterns reflect the strategies of plants to adapt various habitat conditions and play a vital role in evolution, biodiversity conservation and global carbon cycle. *Loropetalum chinense* shrub is one of the most dominant shrub types in subtropical China. The objectives of this study were to quantify the allometric relationships and the biomass allocation pattern among organs, and to investigate the effects of body size, shrub regeneration origin and site factors on allometry and biomass allocation.

**Methods** Individual samples of *L. chinense* were harvested from shrublands in subtropical China and were further divided into leaves, stems and roots. The allometric relationships between different organs were modeled with standard major axis (SMA) regression and the biomass allocation to different organs was quantified. The effects of body size, shrub regeneration origin and other habitat factors on allometry and allocation were examined using Pearson's correlation analysis and multiple linear regressions.

**Important findings** The isometric scaling relationships between shoot and root changed to allometric relationships

收稿日期Received: 2016-07-04 接受日期Accepted: 2016-12-16

\* 通信作者Author for correspondence (E-mail: xie@ibcas.ac.cn)

with increasing basal diameter. The scaling relationships between leaf and stem and between leaf and root were isometric for smaller diameter classes, while for larger diameter classes they were allometric. These relationships were significantly different among shrub regeneration origin types. The scaling relationships between different organs were not affected by habitat factors; while the coverage of shrub layer and slope affected biomass allocation due to their influences on the allometric relationships between different organs at the initial stage of growth. The mean dry mass ratios of leaf, stem, root and the mean root to shoot ratio were 0.11, 0.55, 0.34 and 0.65, respectively. With the increase of basal diameter class, stem mass ratio (0.50–0.64) increased, while leaf mass ratio (0.12–0.08) and root mass ratio (0.38–0.28) decreased, and consequently root to shoot ratio (0.91–0.43) also decreased. In secondary shrublands, the leaf mass ratio was 0.12 and the root mass ratio was 0.33, while these values were 0.07 and 0.36 respectively in natural shrublands. The ratio of aboveground allocation was significantly correlated to shrub layer coverage ( $r = 0.44$ ,  $p < 0.05$ ). Leaf mass ratio was significantly correlated to slope ( $r = -0.36$ ,  $p < 0.05$ ) and root mass ratio was significantly correlated to mean annual temperature ( $r = 0.34$ ,  $p < 0.05$ ). Results showed that with the increase of body size, the scaling relationships between different organs of *L. chinense* changed from isometric to allometric, and more biomass was allocated to aboveground part, and concretely, to stems. Human disturbance affected biomass allocation by its influences on the allometric relationships between different organs, and by increasing biomass allocation to leaves and decreasing allocation to roots. Reduced light resource promoted the biomass allocation to aboveground part, and higher slope resulted in decreased biomass allocation to leaves, while higher mean annual temperature promoted biomass allocation to roots. The variation in annual precipitation had no significant influences on biomass allocation. The biomass allocation strategies of *L. chinense* partially support the optimal partitioning theory.

**Key words** allometry; shrublands; subtropical zone; habitat factor; root/shoot ratio

**Citation:** Wang Y, Xu WT, Xiong GM, Li JX, Zhao CM, Lu ZJ, Li YL, Xie ZQ (2017). Biomass allocation patterns of *Loropetalum chinense*. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 41, 105–114. doi: 10.17521/cjpe.2016.0217

生物量是研究生态系统结构和功能的基础(Zhou *et al.*, 2002)。生物量在各器官间的分配反映了不同的生态策略(Weiner, 2004), 是植物对环境长期适应的结果(Poorter *et al.*, 2012), 对个体生长、物种共存、植被恢复具有重要作用。生物量在叶、茎、根中的分配策略以及器官间的异速生长关系, 是生态系统物种进化(McCarthy & Enquist, 2007)、多样性维持和碳循环的基础, 是理解生态系统碳分配和碳汇功能的关键(Duncanson *et al.*, 2015)。

最优分配假说认为, 植物会分配更多的生物量到能获取受限资源的器官中, 以维持最大的生长速率, 这就意味着在响应环境条件时生物量在不同器官间的分配存在着“权衡”(McCarthy & Enquist, 2007)。大量研究表明, 水分、土壤养分或光照等资源受限时, 植物会改变生物量在不同器官间的分配。生物量异速分配假说认为, 生物体的属性受到个体大小的限制, 植物体应最大化光获取能力和资源运输能力, 同时最小化流体阻力和资源运输时间(McCarthy & Enquist, 2007)。基于异速生长理论, 生物量异速分配假说对不同器官间相对生长(地上-地

下、叶-茎、叶-根)的尺度关系进行了预测。然而, 许多研究对异速分配假说的普适性提出质疑(Sack *et al.*, 2002; Coomes, 2006), 认为异速分配假说仅是关于多个物种、个体大小和生境条件下生长和分配的总体规律的预测(Robinson, 2004)。最优分配假说和异速分配假说之间并不相互排斥, 而是在全球尺度上具有一致性(McCarthy & Enquist, 2007)。由于植物器官功能的多样性(例如, 根既有吸收、储存养分的功能, 又起着固定植物的作用)(Weiner, 2004)和植物生长过程的不确定性, 生物量的分配往往难以通过简单的模型来预测。

灌丛是我国陆地生态系统的重要组成部分, 在植被演替、生物多样性维持、可再生能源和碳吸收功能等方面发挥着重要作用(胡会峰等, 2006)。然而, 当前关于植物器官间异速生长和生物量分配的研究大多集中在森林和草地生态系统(杨昊天等, 2013), 关于灌木生物量分配格局及其与环境因子之间关系的研究还较为缺乏(Luken, 1988; Nie *et al.*, 2016)。因此, 研究灌丛生态系统中建群种个体水平的生物量分配特征(Enquist & Niklas, 2001), 对认识全球气候

变化背景下灌丛生态系统的物种多样性维持和碳汇功能具有重要意义。

櫟木(*Loropetalum chinense*)为金缕梅科櫟木属植物,是中国亚热带灌丛生态系统中的常见建群种。本研究以櫟木为研究对象,分析其器官间的异速生长关系、生物量分配与个体大小、灌丛起源及生境因子变化的关系,以期验证灌木器官间的相对生长关系和生物量分配是否符合异速分配假说或最优分配假说,并探究区域尺度上群落特征和环境因子如何影响灌木生物量的分配格局,进而为灌丛生物量估算和分配以及碳汇功能评价提供科学依据。

1 材料和方法

1.1 研究区域

在中国亚热带地区的安徽、福建、广东、广西、湖北、湖南、江西、浙江8个省区选择调查样点,调查样点的纬度、经度和海拔分布范围分别为:24.6°–31.06° N、110.00°–120.68° E和68–951.26 m。调查于2011–2013年间的6–12月进行,以櫟木为建群种或共建种的灌丛调查样点共41个(表1)。

对櫟木灌丛更新起源的判断采用两种方法:一是通过访问当地林业管理部门和调查样地附近年长的居民,获取样地所在地的土地利用变化情况和植被干扰历史等信息;二是通过实地调查,根据是否有发桩、樵采等干扰痕迹获取植被干扰信息。

原生櫟木灌丛灌木层高1.6–4.5 m,盖度40%–95%。共建种主要有南烛(*Vaccinium bracteatum*)、石斑木(*Rhaphiolepis indica*)、水团花(*Adina pilulifera*)、山矾(*Symplocos sumuntia*)等;伴生种主要有杨桐(*Adinandra millettii*)、盐肤木(*Rhus chinensis*)、黄荆(*Vitex negundo*)等。次生櫟木灌丛灌木层高1.2–3.5 m,盖度30%–95%。共建种主要有南烛、石斑木、短柱柃(*Eurya brevistyla*)、乌药(*Lindera aggregata*)、盐肤木和白栎(*Quercus fabri*)等;伴生种主要有算盘子(*Glochidion puberum*)、六月雪(*Serissa japonica*)、金樱子(*Rosa laevigata*)、梔子(*Gardenia jasminoides*)和杨桐等。

1.2 样地调查与样品处理

采用分层随机抽样方法布设样点,在每个样点的代表性地段设置样地,每个样地设置3个5 m × 5 m的样方,样方之间间隔最小为5 m,最大不超过50 m。记录样地的灌丛起源、优势种、灌木层高度

表1 样地信息及櫟木样地基础数据调查统计表(平均值±标准偏差)

省区 Province and region	样地数 No. of sites	样株数 No. of samples	经度 Longitude (° E)	纬度 Latitude (° N)	海拔 Altitude (m)	坡度 Slope (°)	基径 Basal diameter (cm)	株高 Plant height (m)	叶干质量 Leaf dry mass (kg·tree <sup>-1</sup> )	茎干质量 Stem dry mass (kg·tree <sup>-1</sup> )	根干质量 Root dry mass (kg·tree <sup>-1</sup> )	植株总干质量 Total dry mass of plant (kg·tree <sup>-1</sup> )
安徽 Anhui	4	29	117.72–119.38	29.72–31.06	96–174	15–40	1.63±0.94	2.18±1.04	0.035±0.049	0.213±0.373	0.122±0.177	0.370±0.571
福建 Fujian	10	85	116.70–119.45	24.73–27.94	228–951	18–46	1.56±1.21	2.24±1.20	0.030±0.051	0.305±0.461	0.179±0.283	0.513±0.776
广东 Guangdong	2	12	112.53–115.32	24.60–25.04	236–370	10–35	1.76±0.84	2.19±1.21	0.043±0.036	0.526±0.759	0.197±0.226	0.765±1.010
广西 Guangxi	1	10	111.28	25.03	340	2	1.23±0.23	0.91±0.32	0.051±0.030	0.103±0.059	0.095±0.048	0.251±0.133
湖北 Hubei	1	7	111.26	30.34	118	20	2.46±0.69	3.59±0.49	0.054±0.019	0.664±0.419	0.175±0.064	0.893±0.478
湖南 Hunan	9	58	110.00–111.38	25.32–29.38	101–755	5–48	1.70±0.90	2.32±0.85	0.056±0.066	0.383±0.459	0.217±0.266	0.656±0.710
江西 Jiangxi	3	33	113.92–114.83	26.10–27.94	138–225	8–30	2.60±1.14	2.38±0.88	0.178±0.220	0.738±0.915	0.234±0.275	1.151±1.381
浙江 Zhejiang	11	93	118.44–120.68	27.59–31.00	68–434	20–40	1.21±0.59	1.58±0.68	0.016±0.034	0.092±0.262	0.053±0.080	0.162±0.362

和盖度以及经纬度、海拔、坡向、坡度、土壤水分和干扰状况等生境因子。在每个样方内对灌木层进行每木调查,对于多分枝的个体,每个分枝当作一株处理,记录其种名、基径( $d$ )、株高( $h$ )、冠幅长轴及与之垂直的冠幅短轴等,其中 $d$ 为距地面5 cm处的树干直径。

按櫟木基径大小等级(A, 0.1–1 cm; B, 1–2 cm; C, 2–3 cm; D, 3–6 cm)选取样株,每个样地不少于5株,采用整株收获法将选定的櫟木个体整株挖出。挖取深度为根系所达深度,采集全部根系,包括粗根和细根。在样株根系收集过程中,将可能混杂的邻近植株的根系仔细分离并拣出。将收获的样株按器官(叶、茎、根)进行称量,记录其鲜质量(精确至0.01 g)。在每个样地内选取样株各器官的样品(不少于200 g),用自封袋封装带回实验室,在80 °C条件下烘干至恒质量,测定其干质量(精确至0.01 g),结合其鲜质量计算出各样地櫟木各器官的干质量和所占比例。对于多分枝的个体,每个分枝当作一株处理,其根系生物量按地上部分 $d^2h$ (基径平方与株高的乘积)的比例进行拆分。櫟木样株基径、株高和个体干质量的频数分布见图1。

### 1.3 气象数据

根据调查样点的地理坐标,从世界气候数据库(<http://www.worldclimate.org/>)中获取研究地点的气象数据,包括年平均气温、年降水量、最冷月(1月)和最热月(7月)的平均气温、生长季节的降水量等。

### 1.4 数据分析

将櫟木样株数据分别按照径级大小(A、B、C、D)和灌丛起源(次生、原生)进行划分,用标准主轴回归(SMA)的方法(Warton *et al.*, 2006),拟合地上-地下、叶-茎、叶-根之间的异速生长关系,并通过单因素方差分析、Tukey's HSD多重比较( $p = 0.05$ )和 $t$ 检验的方法分析櫟木器官间异速生长关系在不同个体大小和灌丛起源间的差异。器官间的相对生长关系可用方程 $y = \alpha x^\beta$ 表示, $\beta$ 为尺度系数, $\alpha$ 为回归常数。对不同径级大小和灌丛起源的櫟木样株,分别计算叶质比(叶干质量/植株总干质量)、茎质比(茎干质量/植株总干质量)、根质比(根干质量/植株总干质量)和根冠比,分析个体大小和灌丛起源对櫟木生物量分配的影响。

分别拟合41个灌丛样地中櫟木样株器官间的异速生长关系(SMA法),并计算每个样地中櫟木样株

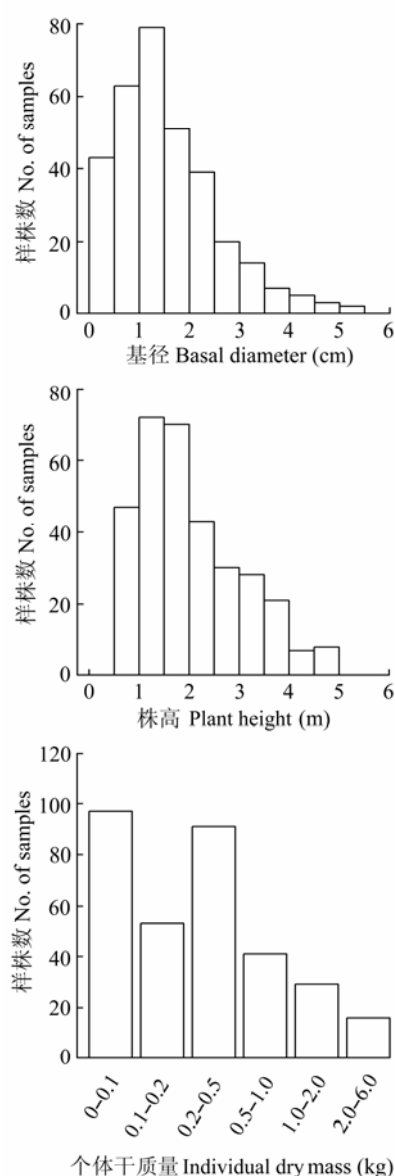


图1 櫟木样株基径、株高和个体干质量频数分布。

Fig. 1 Frequency distribution of basal diameter, height and dry mass of sampled individuals of *Loropetalum chinense*.

生物量的分配(叶质比、茎质比、根质比和根冠比)。櫟木器官间的异速生长参数(尺度系数 $\beta$ 、回归常数 $\alpha$ )与生境因子之间的关系以及生物量在不同器官间的分配比例与生境因子之间的关系,利用Pearson相关性分析和多元线性回归进行分析,进而验证生物量最优分配假说和异速分配假说的适用性。所有的数据分析和图件制作使用R统计分析软件(R version 3.3.0)完成。

## 2 结果

### 2.1 櫟木器官间的异速生长

不同径级大小和不同起源的灌丛中櫟木器官



间的异速生长参数(尺度系数 $\beta$ 、回归常数 $\alpha$ )见表2、表3, 径级间和灌丛起源间櫟木异速生长的比较见图2、图3。櫟木地上-地下异速生长的尺度系数 $\beta$ 和回归常数 $\alpha$ 在不同径级和灌丛起源间均无显著差异, 且符合或接近等速生长。但随着径级的增大,  $\beta$ 的95%置信区间逐渐增大, 表明櫟木地上-根的等速生长关系可能随着径级的继续增大而发生变化。叶-茎异速生长关系中,  $\beta$ 在不同灌丛起源和径级A、B、C之间无显著差异, 但在径级A、D和B、D之间存在显著差异。径级A、B的櫟木叶-茎为等速生长, 径级

C、D的櫟木叶-茎为异速生长, 且随着径级的增大 $\beta$ 的95%置信区间逐渐增大。次生灌丛中櫟木叶-茎为等速生长, 而原生灌丛中叶的相对生长减小, 表现为异速生长。叶-茎异速生长的 $\alpha$ 在径级A、B、C之间无显著差异, 但径级D的櫟木个体 $\alpha$ 显著降低, 而且在原生灌丛中 $\alpha$ 显著较低。叶-根异速生长的 $\beta$ 在不同灌丛起源和径级A、B、C之间无显著性差异, 为等速生长, 但在径级A、D之间存在显著差异, 径级D的櫟木个体叶-根间为异速生长。叶-根间相对生长的 $\alpha$ 在不同径级间无显著差异, 但在原生灌丛中 $\alpha$

表2 不同径级的櫟木器官间异速生长关系(双对数尺度)  
Table 2 Allometric relationships between organs of *Loropetalum chinense* in four basal diameter classes (in log-log scale)

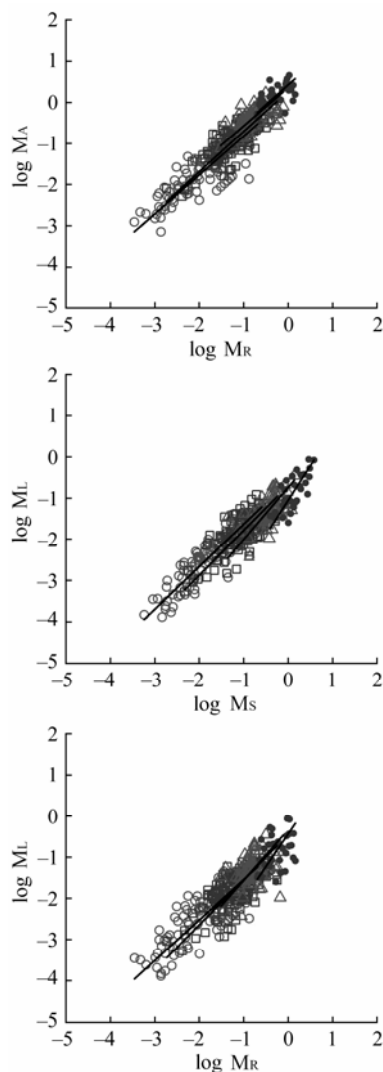
径级 Diameter class	样本数 <i>n</i>	回归常数 Regression constant			尺度系数 Scaling coefficient			<i>p</i>	<i>R</i> <sup>2</sup>
		<i>α</i>	置信下限 Lower CI	置信上限 Upper CI	<i>β</i>	置信下限 Lower CI	置信上限 Upper CI		
地上-根 M <sub>A</sub> -M <sub>R</sub>									
A	96	0.125	-0.090	0.341	0.945	0.846	1.057	<0.001	0.704
B	136	0.272	0.136	0.407	0.979	0.879	1.090	<0.001	0.601
C	63	0.355	0.186	0.524	0.927	0.750	1.147	<0.001	0.300
D	32	0.429	0.311	0.546	0.975	0.724	1.313	<0.001	0.343
叶-茎 M <sub>L</sub> -M <sub>S</sub>									
A	96	-0.601	-0.774	-0.429	1.029	0.943	1.124	<0.001	0.815
B	136	-0.690	-0.826	-0.554	1.089	0.970	1.221	<0.001	0.546
C	63	-0.733	-0.876	-0.589	1.268	1.031	1.559	<0.001	0.339
D	32	-1.047	-1.168	-0.926	1.681	1.311	2.157	<0.001	0.545
叶-根 M <sub>L</sub> -M <sub>R</sub>									
A	96	-0.556	-0.802	-0.311	0.983	0.870	1.110	<0.001	0.644
B	136	-0.446	-0.629	-0.262	1.096	0.963	1.247	<0.001	0.422
C	63	-0.332	-0.582	-0.082	1.226	0.969	1.551	0.002	0.141
D	32	-0.429	-0.657	-0.201	1.586	1.129	2.227	0.036	0.138

$\alpha$ , regression constant;  $\beta$ , scaling coefficient. Lower CI, 2.5% confidence interval; Upper CI, 97.5% confidence interval. A, 0.1–1 cm; B, 1–2 cm; C, 2–3 cm; D, 3–6 cm. *M<sub>L</sub>*, *M<sub>R</sub>*, *M<sub>S</sub>* are the dry mass of leaf, root and stem respectively; *M<sub>A</sub>* = *M<sub>L</sub>* + *M<sub>S</sub>*.

表3 不同起源的灌丛中櫟木器官间异速生长关系(双对数尺度)  
Table 3 Allometric relationships between organs of *Loropetalum chinense* in primary and secondary shrublands (in log-log scale)

起源 Origin	样本数 <i>n</i>	回归常数 Regression constant			尺度系数 Scaling coefficient			<i>p</i>	<i>R</i> <sup>2</sup>
		<i>α</i>	置信下限 Lower <i>CI</i>	置信上限 Upper <i>CI</i>	<i>β</i>	置信下限 Lower <i>CI</i>	置信上限 Upper <i>CI</i>		
地上-根 M <sub>A</sub> -M <sub>R</sub>									
次生 Secondary	209	0.376	0.296	0.455	1.032	0.977	1.090	<0.001	0.840
原生 Primary	118	0.396	0.269	0.522	1.097	1.015	1.185	<0.001	0.822
叶-茎 M <sub>L</sub> -M <sub>S</sub>									
次生 Secondary	209	-0.745	-0.809	-0.681	0.949	0.898	1.002	<0.001	0.840
原生 Primary	118	-1.049	-1.129	-0.970	0.876	0.819	0.937	<0.001	0.867
叶-根 M <sub>L</sub> -M <sub>R</sub>									
次生 Secondary	209	-0.449	-0.549	-0.349	1.002	0.934	1.075	<0.001	0.735
原生 Primary	118	-0.726	-0.853	-0.600	0.983	0.902	1.072	<0.001	0.779

$\alpha$ , regression constant;  $\beta$ , scaling coefficient. Lower CI, 2.5% confidence interval; Upper CI, 97.5% confidence interval. *M<sub>A</sub>*, *M<sub>L</sub>*, *M<sub>R</sub>*, *M<sub>S</sub>* see Table 2.



径级 Diameter class: ○ A, 0.1–1 cm; □ B, 1–2 cm; △ C, 2–3 cm; ● D, 3–6 cm.

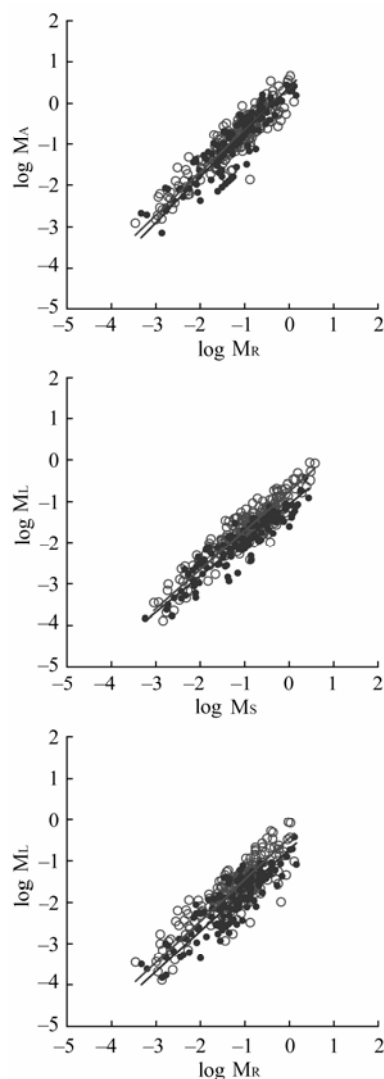
**图2** 不同径级的檵木器官间异速生长关系。 $M_L$ 、 $M_S$ 和 $M_R$ 分别为叶干质量、茎干质量和根干质量,  $M_A = M_L + M_S$ 。

**Fig. 2** Allometric relationships between different organs of *Loropetalum chinense* in four basal diameter classes.  $M_L$ ,  $M_S$  and  $M_R$  are the dry mass of leaf, stem and root, respectively;  $M_A = M_L + M_S$ .

显著较低。

## 2.2 檵木生物量在器官间的分配

不同径级和灌丛起源的檵木生物量在器官间的分配(叶质比、茎质比、根质比、根冠比)见图4、图5。随着径级的增大, 檵木茎质比(0.50–0.64)逐渐增大, 叶质比(0.12–0.08)、根质比(0.38–0.28)和根冠比(0.91–0.43)逐渐减小, 檵木生长过程中生物量更多地分配到地上部分, 而地上生物量又更多地分配到茎中。次生灌丛中檵木的根冠比为0.59, 显著低于原生灌丛中檵木的根冠比0.76, 檵木根冠比的差异



○ 次生起源 Secondary origin ● 原生起源 Primary origin

**图3** 不同起源的灌丛中檵木器官间异速生长关系。 $M_A$ 、 $M_L$ 、 $M_R$ 、 $M_S$ 同图2。

**Fig. 3** Allometric relationships between different organs of *Loropetalum chinense* in primary and secondary shrublands.  $M_A$ ,  $M_L$ ,  $M_R$ ,  $M_S$  see Fig. 2.

来源于叶质比和根质比的差异: 次生灌丛中檵木的叶质比、根质比分别为0.12、0.33, 原生灌丛中檵木的叶质比、根质比分别为0.07、0.36。

## 2.3 檵木异速生长和生物量分配与生境因子之间的关系

檵木器官间异速生长的尺度系数 $\beta$ 与生境因子之间的相关性均不显著, 仅回归常数 $\alpha$ 与部分生境因子之间存在显著相关性: 地上-地下异速生长的回归常数 $\alpha$ 与灌木层盖度( $r = 0.437$ ,  $p < 0.05$ )显著正相关, 叶-茎异速生长的 $\alpha$ 与平均株高( $r = -0.546$ ,  $p < 0.001$ )和坡度( $r = -0.649$ ,  $p < 0.001$ )显著负相关, 叶-

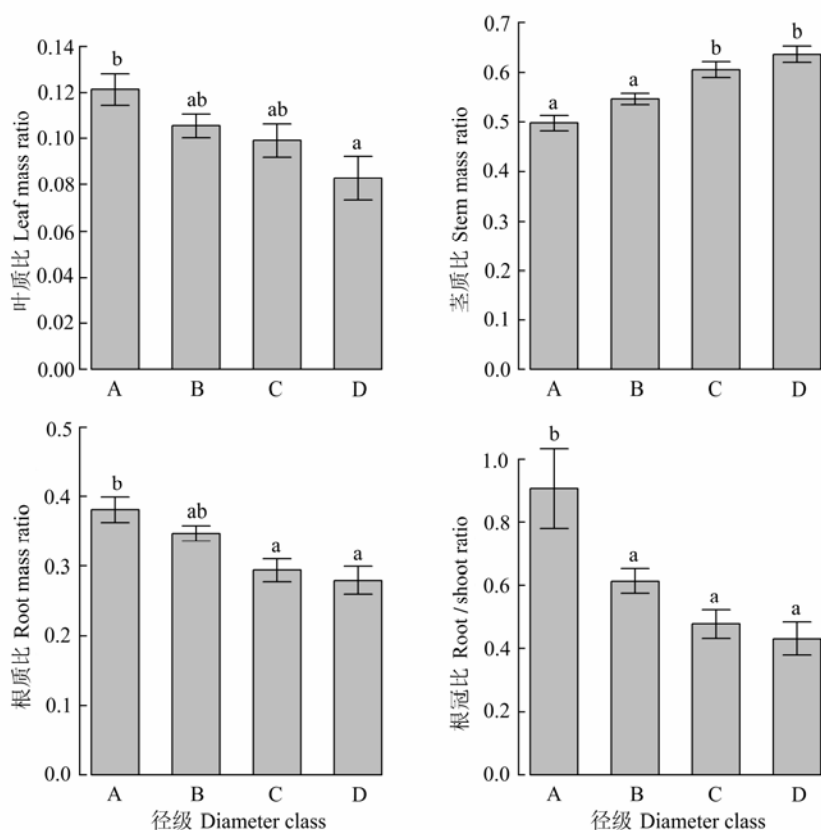


图4 不同径级的櫟木生物量在器官间的分配比例关系(平均值 $\pm$ 标准偏差)。A, 0.1–1 cm; B, 1–2 cm; C, 2–3 cm; D, 3–6 cm。不同小写字母表示径级间差异显著( $p < 0.05$ )。

**Fig. 4** Dry mass ratio of leaf, stem, root and the root to shoot ratio of *Loropetalum chinense* in four basal diameter classes (mean  $\pm$  SD). A, 0.1–1 cm; B, 1–2 cm; C, 2–3 cm; D, 3–6 cm; d, basal diameter. Different small letters indicate significant difference ( $p < 0.05$ ) among diameter classes.

根异速生长的 $\alpha$ 与坡度( $r = -0.497$ ,  $p < 0.01$ )显著负相关。

櫟木叶质比与坡度( $r = -0.363$ ,  $p < 0.05$ )和平均株高( $r = -0.557$ ,  $p < 0.001$ )显著负相关; 茎质比与平均株高( $r = 0.532$ ,  $p < 0.001$ )正相关, 且达到极显著水平; 根质比与年平均气温( $r = 0.338$ ,  $p < 0.05$ )显著正相关; 根叶比与坡度( $r = 0.342$ ,  $p < 0.05$ )和年平均气温( $r = 0.369$ ,  $p < 0.05$ )显著正相关; 根冠比与各生境因子的相关性均不显著。

逐步回归的结果表明, 灌木层盖度可解释櫟木地上-地下异速生长回归常数 $\alpha$  19.1%的变异, 平均株高和坡度共同解释了叶-茎异速生长回归常数 $\alpha$  63.8%的变异, 坡度可解释叶-根异速生长回归常数 $\alpha$  24.7%的变异。平均株高可解释叶质比33.8%的变异、茎质比28.3%的变异, 年平均气温可解释根质比11.4%的变异, 坡度和年平均气温共同解释了根叶比28.8%的变异。

### 3 讨论

#### 3.1 个体大小对櫟木异速生长和生物量分配的影响

个体大小是生物体一个最重要的特征, 植物生长过程中的形态特征与个体大小之间关系的数学表达(log-log)构成了异速生长理论的基本内容(Niklas, 2004)。大量的研究结果支持了异速生长理论的统一性(Enquist & Niklas, 2002), 但同时也存在争议, 其普适性仍需更多实测数据验证。生物量在不同器官间的分配比例存在显著差异时, 器官间异速生长并不一定表现出差异, 仅研究生物量在器官间的分配比例可能掩盖了许多实质性的问题(Fan *et al.*, 2009), 因此需同时结合生物量分配的比例关系和器官间的异速生长(Weiner, 2004)才能阐明植物生物量的分配特征。

本研究中櫟木器官间的异速生长关系并不完全支持生物量异速分配假说。地上-地下相对生长关系

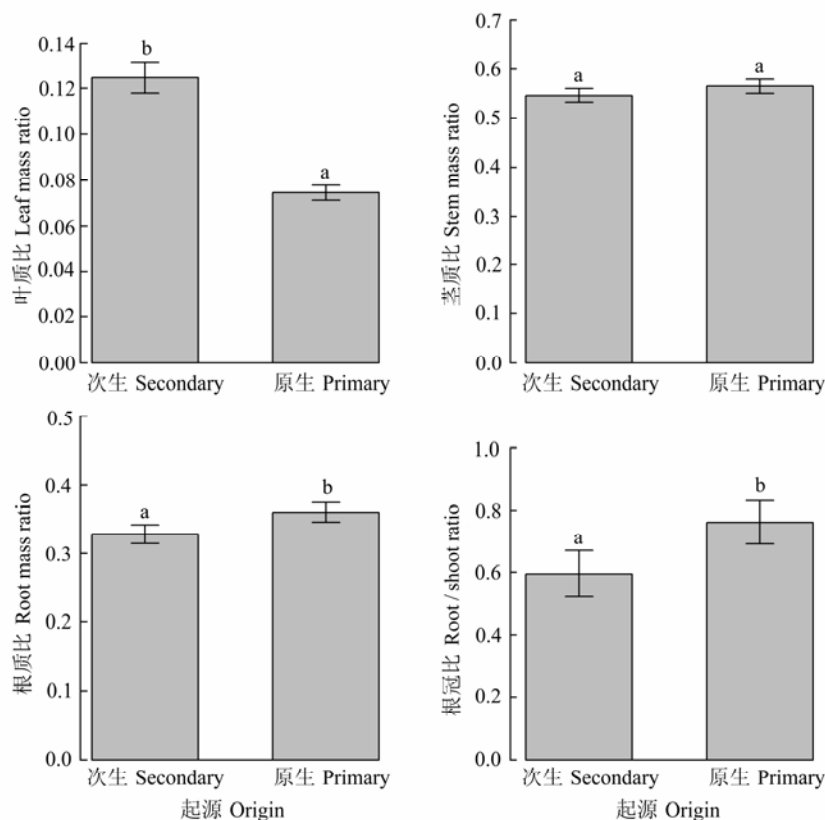


图5 不同起源的灌丛中櫟木生物量在器官间的分配比例关系(平均值±标准偏差)。不同小写字母表示不同起源间差异显著( $p < 0.05$ )。

Fig. 5 Dry mass ratio of leaf, stem, root and the root to shoot ratio of *Loropetalum chinense* in primary and secondary shrub lands (mean  $\pm$  SD). Different small letters indicate significant difference ( $p < 0.05$ ) among different regeneration origins.

为等速生长,其相对生长的回归常数 $\alpha$ 随径级的增加有增大的趋势(Cheng & Niklas, 2007),因此生长过程中生物量向根系的分配减少,根冠比降低(Weiner, 2004; 杨昊天等, 2013)。较小径级的櫟木个体叶-茎和叶-根的相对生长关系为等速生长,符合异速分配假说关于幼龄个体器官间相对生长关系的预测(Cheng & Niklas, 2007; Enquist *et al.*, 2007),但随着径级增大叶的相对生长增加,表明个体在生长过程中对光合产物的需求增加,光照可能成为个体生长的限制因子,需要增加叶的相对生长以获取更多的同化产物,地上生物量的分配符合最优分配假说。同时,叶-茎相对生长的 $\alpha$ 和叶质比随径级增大均有减小的趋势,说明櫟木生物量向叶的分配更多地受到生长初期叶-茎间相对生长的影响。同根和茎干相比,叶所占个体生物量的比例较小(Shipley & Meziane, 2002),但其生长过程更为复杂,对生物量分配具有重要影响。

### 3.2 灌丛起源对櫟木异速生长和生物量分配的影响

由于人类活动的干扰破坏(放牧、砍伐、火烧等),

原生植被不断减少,次生灌丛植被逐渐增加(谢晋阳和陈灵芝, 1997)。不同的林分起源反映了植物生长环境遭受干扰的差异,对生物量分配具有重要影响(Wang *et al.*, 2008; Zhang *et al.*, 2015)。但是,在以往的灌丛生物量研究中,很少考虑干扰对植物器官间异速生长和生物量分配的影响。

原生和次生灌丛中櫟木地上-地下相对生长关系一致,均为等速生长;叶-茎和叶-根相对生长关系也符合或接近等速生长,但次生灌丛中櫟木叶的相对生长大于茎和根。因此在次生灌丛中櫟木生物量更多分配到叶,在原生灌丛中则更多分配到根,与中国森林生物量分配研究中的趋势(Zhang *et al.*, 2015)一致。这种分配策略表明,在原生灌丛中櫟木通过增加对地下资源的获取以维持其在群落中的优势地位;在受到干扰的灌丛中櫟木需要更多的光合同化产物以维持其更高的生长速率。

### 3.3 櫟木异速生长和生物量分配与生境因子之间的关系

櫟木器官间异速生长关系的尺度系数 $\beta$ 在不同



的生境因子梯度上没有表现出差异(Yang & Luo, 2011), 但回归常数 $\alpha$ 受到不同环境因子的影响, 生物量分配表现出对生境条件的适应(Cheng & Niklas, 2007)。随着灌木层盖度的增加, 生物量向地上部分的分配增加, 以增强对光照的竞争(Ryser & Eek, 2000; Perkins & Owens, 2003); 平均株高和坡度的增加, 减弱了个体对光照的竞争, 地上生物量向叶的分配减少, 从而更多地用于茎干生长, 以维持在群落中的优势地位; 与Yang和Luo (2011)对森林生态系统的研究结果不同, 随着年平均气温的升高, 蒸腾作用增强, 个体通过增加生物量向根系的分配以增强获取土壤水分的能力; 随坡度增加, 植物需要分配更多的生物量到根系以增强其固着能力, 防止倾倒。与Fan等(2008)的盆栽试验和Bessler等(2009)研究的草原生物量分配结果不同, 灌木生物量向根系的分配并未受到物种丰富度的影响。年降水量和生长季节降水量的变化对灌木生物量在各器官间的分配格局没有显著影响。因此, 并不是所有的环境限制都对灌木生物量分配产生影响, 灌木生物量的分配策略在一定程度上支持了最优分配假说(McConnaughay & Coleman, 1999; McCarthy & Enquist, 2007)。

#### 4 结论

本研究分析了灌木器官间异速生长和生物量在不同器官间的分配以及与个体大小、灌丛起源和其他生境因子之间的关系, 并验证了生物量最优分配假说和异速分配假说在灌木生长中的适用性。灌木器官间(地上-地下、叶-茎、叶-根)的相对生长关系为等速生长, 叶-茎和叶-根的相对生长关系符合异速分配假说关于幼龄个体异速生长的预测。个体大小、灌丛起源、灌木层盖度、坡度和年平均气温主要通过影响灌木生长初期器官间的相对生长来影响生物量在不同器官间的分配, 灌木生物量的分配策略在一定程度上支持了最优分配假说。

**基金项目** 中国科学院战略性先导科技专项(XDA-05050302)。

#### 参考文献

Bessler H, Temperton VM, Roscher C, Buchmann N, Schmid B, Schulze ED, Weisser WW, Engels C (2009). Above-ground overyielding in grassland mixtures is associated with reduced biomass partitioning to belowground organs.

*Ecology*, 90, 1520–1530.

Cheng DL, Niklas KJ (2007). Above- and below-ground biomass relationships across 1534 forested communities. *Annals of Botany*, 99, 95–102.

Coomes DA (2006). Challenges to the generality of WBE theory. *Trends in Ecology & Evolution*, 21, 593–596.

Duncanson LI, Dubayah RO, Enquist BJ (2015). Assessing the general patterns of forest structure: Quantifying tree and forest allometric scaling relationships in the United States. *Global Ecology and Biogeography*, 24, 1465–1475.

Enquist BJ, Kerkhoff AJ, Stark SC, Swenson NG, McCarthy MC, Price CA (2007). A general integrative model for scaling plant growth, carbon flux, and functional trait spectra. *Nature*, 449, 218–222.

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.

Fan FL, Zhang FS, Qu Z, Lu YH (2008). Plant carbon partitioning below ground in the presence of different neighboring species. *Soil Biology & Biochemistry*, 40, 2266–2272.

Fan JW, Wang K, Harris W, Zhong HP, Hu ZM, Han B, Zhang WY, Wang JB (2009). Allocation of vegetation biomass across a climate-related gradient in the grasslands of Inner Mongolia. *Journal of Arid Environments*, 73, 521–528.

Hu HF, Wang ZH, Liu GH, Fu BJ (2006). Vegetation carbon storage of major shrublands in China. *Journal of Plant Ecology (Chinese Version)*, 30, 539–544. (in Chinese with English abstract) [胡会峰, 王志恒, 刘国华, 傅博杰 (2006). 中国主要灌丛植被碳储量. *植物生态学报*, 30, 539–544.]

Luken JO (1988). Population structure and biomass allocation of the naturalized shrub *Lonicera maackii* (Rupr.) Maxim. in forest and open habitats. *The American Midland Naturalist*, 119, 258–267.

McCarthy MC, Enquist BJ (2007). Consistency between an allometric approach and optimal partitioning theory in global patterns of plant biomass allocation. *Functional Ecology*, 21, 713–720.

McConnaughay KDM, Coleman JS (1999). Biomass allocation in plants: Ontogeny or optimality? A test along three resource gradients. *Ecology*, 80, 2581–2593.

Nie XQ, Yang YH, Yang LC, Zhou GY (2016). Above- and belowground biomass allocation in shrub biomes across the northeast Tibetan Plateau. *PLOS ONE*, 11, e0154251. doi: 10.1371/journal.pone.0154251.

Niklas KJ (2004). Plant allometry: Is there a grand unifying theory? *Biological Reviews*, 79, 871–889.

Perkins SR, Owens MK (2003). Growth and biomass allocation of shrub and grass seedlings in response to predicted changes in precipitation seasonality. *Plant Ecology*, 168,

doi: 10.17521/cjpe.2016.0217

- 107–120.
- Poorter H, Niklas KJ, Reich PB, Oleksyn J, Poot P, Mommer L (2012). Biomass allocation to leaves, stems and roots: Meta-analyses of interspecific variation and environmental control. *New Phytologist*, 193, 30–50.
- Robinson D (2004). Scaling the depths: Below-ground allocation in plants, forests and biomes. *Functional Ecology*, 18, 290–295.
- Ryser P, Eek L (2000). Consequences of phenotypic plasticity vs. interspecific differences in leaf and root traits for acquisition of aboveground and belowground resources. *American Journal of Botany*, 87, 402–411.
- Sack L, Maranon T, Grubb PJ (2002). Global allocation rules for patterns of biomass partitioning. *Science*, 296, 1923a.
- Shipley B, Meziane D (2002). The balanced-growth hypothesis and the allometry of leaf and root biomass allocation. *Functional Ecology*, 16, 326–331.
- Wang XP, Fang JY, Zhu B (2008). Forest biomass and root-shoot allocation in northeast China. *Forest Ecology and Management*, 255, 4007–4020.
- Warton DI, Wright IJ, Falster DS, Westoby M (2006). Bivariate line-fitting methods for allometry. *Biological Reviews*, 81, 259–291.
- Weiner J (2004). Allocation, plasticity and allometry in plants. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 6, 207–215.
- Xie JY, Chen LZ (1997). The studies of some aspects of biodiversity on scrubs in the warm temperate zone in China. *Acta Phytoecologica Sinica*, 21, 197–207. (in Chinese with English abstract) [谢晋阳, 陈灵芝 (1997). 中国暖温带若干灌丛群落多样性问题的研究. 植物生态学报, 21, 197–207.]
- Yang HT, Li XR, Liu LC, Jia RL, Wang ZJ, Li XJ, Li G (2013). Biomass allocation patterns of four shrubs in desert grassland. *Journal of Desert Research*, 33, 1340–1348. (in Chinese with English abstract) [杨昊天, 李新荣, 刘立超, 贾荣亮, 王增加, 李小军, 李刚 (2013). 荒漠草地4种灌木生物量分配特征. 中国沙漠, 33, 1340–1348.]
- Yang YH, Luo YQ (2011). Isometric biomass partitioning pattern in forest ecosystems: Evidence from temporal observations during stand development. *Journal of Ecology*, 99, 431–437.
- Zhang H, Wang KL, Xu XL, Song TQ, Xu YF, Zeng FP (2015). Biogeographical patterns of biomass allocation in leaves, stems, and roots in China's forests. *Scientific Reports*, 5, 15997. doi: 10.1038/srep15997.
- Zhou HK, Zhou L, Zhao XQ, Sheng ZX, Li YN, Zhou XM, Yan ZL, Liu W (2002). Study of formation pattern of below-ground biomass in *Potentilla fruticosa* shrub. *Acta Prataculturae Sinica*, 11, 59–65. (in Chinese with English abstract) [周华坤, 周立, 赵新全, 沈振西, 李英年, 周兴民, 严作良, 刘伟 (2002). 金露梅灌丛地下生物量形成规律的研究. 草业学报, 11, 59–65.]
- 特邀编委: 陈 槐 责任编辑: 李 敏



植物生态学报官网

微信订阅号  
期刊及学科  
相关信息发布微信服务号  
稿件状态查询  
全文检索浏览