

DOI: 10.11829/j.issn.1001-0629.2013-0005



## 云杉属植物幼苗的异速比例关系

王志强<sup>1</sup>, 黄恒<sup>1</sup>, 李江涛<sup>1</sup>, 李晓炜<sup>1</sup>, 陈仁飞<sup>1</sup>, 姚步青<sup>2</sup>, 邓建明<sup>1</sup>

(1. 兰州大学生命科学学院, 草地农业生态系统国家重点实验室, 甘肃 兰州 730000;

2. 中国科学院西北高原生物研究所, 青海 西宁 810008)

**摘要:**本研究以云杉属(*Picea*) 8 个物种幼苗为例, 通过系统测定其地上、地下呼吸速率, 年均净生产力, 叶生物量以及总生物量, 研究各特性相互间的异速比例关系(Allometric Scaling Relationship)。结果表明, 1) 在异化速率方面, 云杉 8 个物种经温度修正的平均单株地上、地下呼吸速率与相应生物量的异速指数分别为 0.876 和 0.817; 2) 在同化速率方面, 平均单株叶生物量与平均单株年净生产力的异速指数为 1.191, 平均单株叶生物量与其平均总生物量的异速指数为 0.940, 两者的异速指数非常接近代谢异速理论对植物小个体代谢速率指数为 1 的预测; 3) 不论是植物个体平均地上生物量与地下生物量间的异速指数(1.090), 还是经温度修正的平均单株地上呼吸速率与地下呼吸速率的异速指数(1.168) 均很接近理论预测值 1。

**关键词:** 异速比例关系; 地上和地下呼吸速率; 年净生产力; 生物量; 云杉幼苗

中图分类号: Q948

文献标识码: A

文章编号: 1001-0629(2014)03-0415-08

### Allometric scaling relationships of *Picea* seedlings

WANG Zhi-qiang<sup>1</sup>, HUANG Heng<sup>1</sup>, LI Jiang-tao<sup>1</sup>, LI Xiao-wei<sup>1</sup>,  
CHEN Ren-fei<sup>1</sup>, YAO Bu-qing<sup>2</sup>, DENG Jian-ming<sup>1</sup>

(1. State Key Laboratory of Grassland and Agro-Ecosystem, School of  
Life Sciences, Lanzhou University, Lanzhou 730000, China,

2. Northwest Institute of Plateau Biology, Chinese Academy of Sciences, Xining 810008, China)

**Abstract:** In the present paper, some indices of eight *Picea* species seedlings were measured which included aboveground, underground respiration rate, annual net primary productivity, leaves and whole-plant biomass. The allometric scaling relationships between these measured traits were also analyzed. For alienation, the average aboveground and underground respiration rates corresponding to biomass per plant after temperature-corrected was 0.876, 0.817, respectively. For assimilation, the average annual net primary productivity per plant corresponding to average leaves biomass per plant was 1.191. The average leaves biomass per plant corresponding to average whole-plant biomass per plant was allometric scaling at 0.940. Both of the above allometric exponents were close to theoretical prediction value of 1 for small plants. Interestingly, the scaling exponents of average aboveground biomass per plant corresponding to underground biomass per plant (1.090) and temperature-corrected aboveground respiration per plant corresponding to underground respiration per plant (1.168) were consistent with the theoretical predictions val-

\*收稿日期: 2014-01-06 接受日期: 2014-03-05

基金项目: 国家科技部重大研究计划(2014CB954203); 国家自然科学基金项目(31000286, 31270753, 31322010); 教育部新世纪人才(邓建明 NCE1-10-0463)

第一作者: 王志强(1984-), 男, 山东安丘人, 在读博士生, 主要从事代谢生态学研究。E-mail: wangzhiqiang82@163.com

通信作者: 邓建明(1978-), 男, 重庆云阳人, 教授, 博士, 主要从事理论生态学研究。E-mail: dengjm@lzu.edu.cn

ue of 1.

**Key words:** allometric scaling relationship; aboveground and underground respiration rate; annual net primary productivity; biomass; spruce seedlings

**Corresponding author:** DENG Jian-ming E-mail: dengjm@lzu.edu.cn

生物各特性间的异速比例关系是代谢生态学研究热点之一<sup>[1-3]</sup>, 学者们主要通过异速方程量化生物体基本物质能量代谢速率(B)与个体大小(M)之间的关系, 即,  $B = B_0 M^b$ , 这里 b 为异速指数<sup>[4]</sup>。West 等<sup>[5-7]</sup>通过生物体自相似分支网络结构(Self-similar Hierarchical Branching Networks)从生物体物质能量交换运输的角度推导出生物个体的物质能量代谢速率与个体大小  $3/4$  次方呈正比(WBE 模型), 即该异速指数 b 为一恒定值  $3/4$ 。然而, 该异速指数的适用性在生态学领域引起了广泛的争议<sup>[8-13]</sup>。

许多研究者通过大量试验数据表明, 异速指数随着植物特定分类群以及特定生态系统的变化而变化<sup>[14-16]</sup>。Li 等<sup>[17]</sup>通过对中国 17 种森林型的 1 266 个样点不同植物类型的生物量数据研究发现, 不同植物类型的生产力与生物量的异速指数在  $0.407 \sim 1.140$ 。Muller-Landau 等<sup>[12]</sup>发现热带雨林生态系统中植物的生长速率与个体大小的异速关系也并不遵循 WBE 模型的预测结果。此外, Mäkelä 和 Valentine<sup>[18]</sup>发现, 成年大树植物叶生物量与总生物量的异速指数随植物不同生活型的变化而变化。最近, Reich 等<sup>[19]</sup>通过对 43 种多年生植物幼苗的 500 个个体研究发现, 植物幼苗的地上部分及其整株呼吸速率均与地上及总生物量的  $1$  次方呈正比。同时, Enquist 等<sup>[16]</sup>基于分支网络理论模型推导出随着植物个体的发育, 其代谢速率与个体大小间的异速指数由小个体的  $1$  向大个体的  $3/4$  转变。随后, Mori 等<sup>[20]</sup>通过对植物幼苗和成年大树呼吸速率的测定分析发现, 植物个体平均呼吸速率与个体大小间的异速比例关系也呈  $1$  的关系, 这与 Enquist 等<sup>[16]</sup>所提出的理论预测相一致。然而, 这些研究仅仅局限于植物整株水平的代谢速率与个体大小异速关系的研究, 并未分析植物地上、地下部分的代谢速率与相应个体大小之间的异速关系。而且至今对植物小个体的呼吸速率异速指数为  $1$  的比例法是否具有普适性还是具有一定的物种特异性仍然存在较大

的争议。即使植物小个体的呼吸速率(R, 即异化速率)与个体大小间的异速比例指数为  $1$  在植物中具有普适性, 那么其同化速率比如物质能量吸收利用速率(常以植物个体总叶生物量为测量指标)或年净生产力(G)与个体大小间的异速比例关系是  $1$ <sup>[16]</sup>还符合最初代谢理论所预测的  $3/4$ <sup>[5-7]</sup>。因此, 针对上述关键科学问题, 本研究以云杉属(*Picea*) 8 个物种 3 年龄幼苗为研究对象, 通过测定其植物幼苗个体地上、地下呼吸速率与相应生物量以及光合组织生物量(叶生物量)与年净生产力, 总生物量等指标, 深入分析这些指标与个体大小间的异速比例关系, 从而对上述问题进行检验。该研究不仅对于评估整个生态系统的碳收支平衡具有重要的研究价值, 而且对于构建森林生物量和碳通量模型以及植物生物量分配格局具有重要的理论指导意义。

## 1 材料和方法

### 1.1 研究材料

云杉属植物为我国森林群落的主要优势物种之一<sup>[21]</sup>, 其木材是造纸的主要原材料, 并广泛用于森林生态系统的恢复。因此, 该物种具有重要的社会经济和生态效益价值。本研究采用了广泛分布于我国的云杉属 8 个物种, 包括 6 个本地种: 粗枝云杉(*P. asperata*)、青海云杉(*P. crassifolia*)、红皮云杉(*P. koraiensis*)、沙地云杉(*P. meyeri*)、天山云杉(*P. schrenkiana*)和青扦(*P. wilsonii*), 两个变种: 川西云杉(*P. likiangensis* var. *rubescens*)、林芝云杉(*P. likiangensis* var. *linzhiensis*)。

### 1.2 材料培育

试验收集云杉 8 个物种的成熟种子, 并于 2006 年在甘肃省天水市小陇山林科所温室进行盆栽。播种前将所有种子在  $60 \sim 70$  °C 清水中浸泡 30 min, 随后用高锰酸钾溶液( $KMnO_4$ )消毒 15 min。消毒后所有种子在生长箱内潮湿的沙盘中进行播种, 萌发后移入塑料容器袋。2008 年春将幼苗移入塑料

花盆,每盆1~3株幼苗不等,幼苗相互间并无冠层竞争。共计80盆幼苗,个体大小5.13~41.32 g(干质量)(表1)。

### 1.3 呼吸速率的测定

Li-8100全自动CO<sub>2</sub>通量系统(Li-COR)分析仪测定地上、地下呼吸速率,测量温度范围20~30

℃(表1)。将植物地上部分收割,放入暗箱中处理15 min进行暗适应,然后迅速放入自制的不透光橡胶材料制成的容器(表面积为317.8 cm<sup>2</sup>,体积为7309.4 cm<sup>3</sup>)测定其地上部分呼吸速率。随后立即将地下部分从沙土中分离出来,迅速放入橡胶容器中进行地下部分呼吸速率的测定<sup>[19]</sup>,每次测量重

表1 云杉8个物种盆数,个体大小,温度测量范围

Table 1 The number of pots, the range of plant sizes and measuring temperature for eight *Picea* species

物种 Species	盆数 n	幼苗大小 Seedling size/g			呼吸测量温度范围 Temperature range of respiration/℃
		最小值 Minimum	最大值 Maximum	平均值 Mean	
粗枝云杉 <i>P. asperata</i>	12	5.13	39.62	22.37	22.02~28.17
青海云杉 <i>P. crassifolia</i>	19	10.05	26.89	18.47	21.22~26.25
红皮云杉 <i>P. koraiensis</i>	15	10.25	37.39	23.82	21.60~26.67
沙地云杉 <i>P. meyeri</i>	11	5.26	34.29	19.78	22.96~28.10
天山云杉 <i>P. schrenkiana</i>	8	6.21	41.32	23.76	24.56~28.46
青扦 <i>P. wilsonii</i>	5	21.79	40.22	31.05	26.78~27.60
川西云杉 <i>P. likiangensis</i> var. <i>rubescens</i>	5	11.80	41.32	26.55	25.80~28.64
林芝云杉 <i>P. likiangensis</i> var. <i>linzhiensis</i>	5	19.95	26.72	23.33	24.73~28.41

复3次,每次测量时间为3 min。

### 1.4 叶生物量、总生物量的测定

呼吸速率测定结束后,将叶从地上部分分离出来,分别将叶、茎及地下部分装入信封袋置于烘箱中120℃杀青30 min,然后在65℃烘干至质量恒定(一般为72 h),然后称量其干质量。

### 1.5 年净生产力的估算

首先用2009年<sup>[22]</sup>实测的生物量(M)与株高(H)、基径(D)拟合得到生物量与株高、基径间的定量关系式 $\lg(M) = 0.543\lg(D^2 \times H) + 4.438$  ( $R^2 = 0.810, n = 60, P < 0.001$ ) (图1),然后用2008年的株高、基径带入该公式计算得到2008年的生物量,两者之差即为这些幼苗2008—2009年间的年净生产力。

### 1.6 数据处理

测定得到的数据全部转化(即将整盆数据换算成平均单株数据)为平均单株地上、地下呼吸速率( $R_{above}$ 、 $R_{under}$ ),地上、地下生物量( $M_{above}$ 、 $M_{under}$ ),叶生物量( $M_{leaf}$ )、总生物量(M)以及年净生产力(G)。为了避免环境温度对呼吸速率造成影响,所测得的

呼吸速率均用波尔兹曼因子,即 $e^{-E/KT}$ 做修正,这里E是活化能(0.65 eV),k是波尔兹曼常数,T是绝对温度<sup>[23-24]</sup>,所有数据均用以10为底的对数进行转

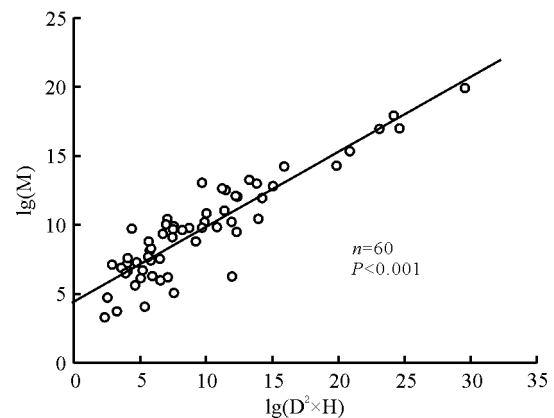


图1 8个云杉物种60个植物个体的平均树干直径和树高的乘积与平均个体大小间的拟合关系

Fig. 1 The relationship of  $D^2 \times H$  (diameter D and high H) and the measured total biomass per plant of the 60 seedling individuals for the eight *Picea* species

注: M 为单株总生物量, D 为单株树干直径, H 为树高。下同。

Note: M, single plant total biomass; D, plant diameter; H, plant height. The same below.

换,异速比例关系的分析均采用降轴法 RMA (Reduced major axis) 进行回归分析,所有图形均采用 Origin 7.5 进行绘制。

## 2 结果与分析

### 2.1 地上、地下呼吸速率与相应生物量的异速比例关系

云杉 8 个物种经温度修正的平均单株地上呼吸速率与地上生物量的异速指数为 0.876,其 95% 的置信区间为 0.760~0.991,  $R^2=0.661$ (图 2A,表 2)。经温度修正的平均单株地下呼吸速率与地下生

物量的异速指数为 0.817,其 95% 的置信区间为 0.694~0.940,  $R^2=0.558$ (图 2B,表 2),所有分析均满足  $P<0.001$ 。经温度修正的平均单株地上、地下呼吸速率与相应生物量的异速指数均大于 3/4,小于 1。

### 2.2 叶生物量与年净生产力、总生物量的异速比例关系

云杉 8 个物种平均单株叶生物量与平均单株年净生产力的异速指数为 1.191,其 95% 的置信区间为 1.079~1.303,  $R^2=0.740$ (图 3A,表 2)。平均单株叶生物量与平均单株总生物量的异速指数为 0.940,

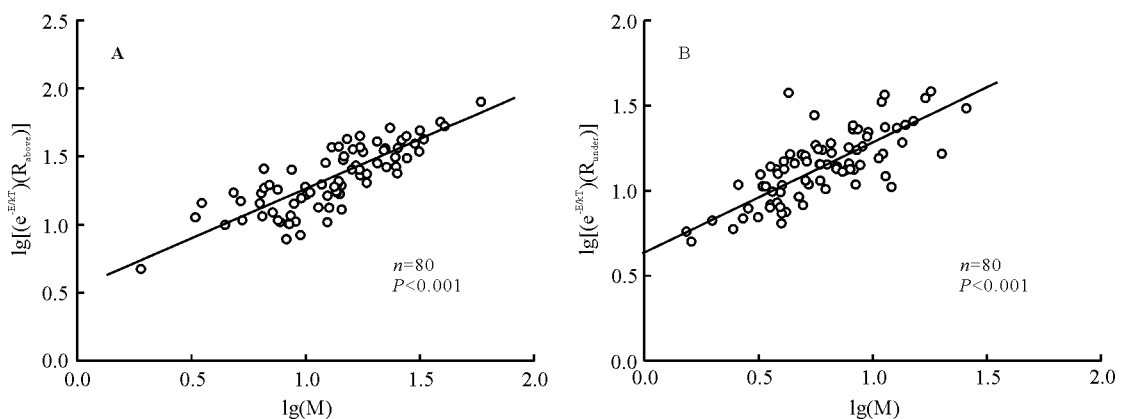


图 2 经温度修正的平均单株地上和地下呼吸速率与相应地上(A)、地下(B)生物量的异速比例关系

Fig. 2 Allometric scaling relationships of the temperature-corrected average aboveground (A), underground respiration (B) rate per plant with the corresponding average biomass per plant

注:lg[(e<sup>-E/KT</sup>)(R)]为经温度修正的呼吸速率。下同。

Note: lg[(e<sup>-E/KT</sup>)(R)], the temperature-corrected plant respiration rate. The same below.

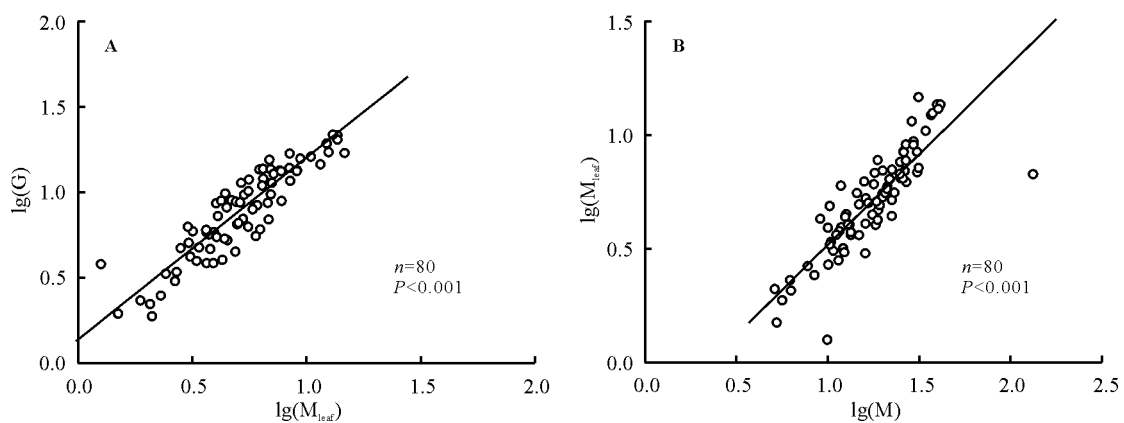


图 3 平均单株叶生物量与平均单株年净生产力(A)、总生物量(B)之间的异速比例关系 ( $n=80, P<0.001$ )

Fig. 3 Allometric scaling relationships of the average leaf biomass and net primary productivity per plant (A) per plant, whole-plant biomass per plant (B)

注:G为单株年净生产力,  $M_{leaf}$ 为单株叶生物量。下同。

Note: G, annual net primary productivity of single plant;  $M_{leaf}$ , leaf biomass of single plant. The same below.

其 95% 的置信区间为 0.826~1.053,  $R^2=0.715$ (图 3B, 表 2) 所有分析均满足  $P<0.001$ 。平均单株叶生物量与平均单株年净生产力、总生物量间的异速指数都接近 1。

2.3 地上、地下呼吸速率以及生物量的异速比例关系

云杉 8 个物种平均单株地上生物量与地下生物量的异速指数为 1.090, 其 95% 的置信区间为 0.973~

1.208, ( $R^2=0.773$ )(图 4A, 表 2)。经温度修正的平均单株地上呼吸速率与地下呼吸速率的异速指数为 1.168, 其 95% 的置信区间为 0.975~1.361, ( $R^2=0.465$ )(图 4B, 表 2), 所有分析均满足  $P<0.001$ 。平均单株地上生物量与地下生物量的异速指数接近 1。经温度修正的平均单株地上呼吸速率与地下呼吸速率的异速指数也接近 1。

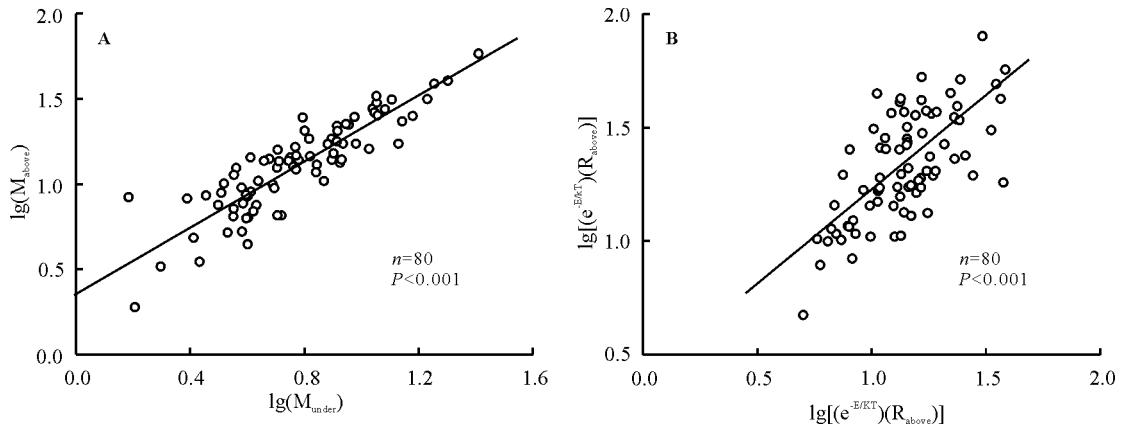


图 4 平均单株地上生物量与地下生物量(A)以及经温度修正的平均单株地上呼吸速率与地下呼吸速率(B)的异速比例关系

Fig. 4 Allometric scaling relationships of the average aboveground biomass per plant and underground biomass per plant (A), temperature-corrected average aboveground respiration rate per plant and temperature-corrected average underground respiration rate per plant (B)

注:  $M_{above}$  为单株地上生物量,  $M_{under}$  为经温度修正后的单株地下生物量,  $lg[(e^{-E/KT})(R_{above})]$  为经温度修正后的单株地上呼吸速率,  $lg[(e^{-E/KT})(R_{under})]$  为单株地下呼吸速率。下同。

Note:  $M_{above}$ , aboveground biomass of single plant;  $M_{under}$ , underground biomass of single plant;  $lg[(e^{-E/KT})(R_{above})]$ , the temperature-corrected aboveground respiration rate;  $lg[(e^{-E/KT})(R_{under})]$ , the temperature-corrected underground respiration rate. The same below.

表 2 云杉 8 个物种温度修正的平均单株地上、地下呼吸速率与相应生物量, 以及平均单株叶生物量与平均单株年净生产力、总生物量之间的异速比例关系分析

Table 2 Allometric scaling relationships for aboveground, underground respiration rate per plant and corresponding biomass per plant, and scaling relationships leaf biomass and net primary productivity, total biomass per plant for eight *Picea* species

异速比例关系 Allometric relationship	盆数 <i>n</i>	截距 ± 标准差 Intercept ± SD(95% CIs)	斜率 ± 标准差 Exponent ± SD(95% CIs)	拟合度 $R^2$
$R_{above}$ vs. $M_{above}$	80	0.358 ± 0.030	0.876 ± 0.060	0.661
$R_{under}$ vs. $M_{under}$	80	0.512 ± 0.030	0.817 ± 0.060	0.558
$M_{above}$ vs. $M_{under}$	80	0.266 ± 0.030	1.090 ± 0.060	0.773
$R_{above}$ vs. $R_{under}$	80	-0.007 ± 0.010	1.168 ± 0.090	0.465
G vs. $M_{leaf}$	80	0.017 ± 0.010	1.191 ± 0.060	0.740
$M_{leaf}$ vs. M	80	-0.458 ± 0.010	0.940 ± 0.060	0.715

### 3 讨论

Peng 等<sup>[25]</sup>通过对 7 个灌木物种 351 个幼苗个体的研究表明,植物整株呼吸速率与个体大小的 1 次方呈正比。Enquist 等<sup>[16]</sup>认为,呼吸速率与个体大小的异速比例关系随着个体大小的变化而变化,由小个体的 1 向大个体的 3/4 转变。然而,本研究通过对云杉 8 个分类群的平均单株地上、地下呼吸速率与相应生物量间的异速比例关系分析,发现两者的异速指数分别为 0.876 和 0.817,均介于 0.75~1,究其原因,很可能是地上、地下部分以及植株整体单位质量的呼吸速率不一致,从而导致统计分析的异速指数出现偏差。以前学者们通常用  $Q_{10}$  对呼吸速率进行温度修正<sup>[19]</sup>,但是由于  $Q_{10}$  在物种间存在一定特异性,故若采用  $Q_{10}$  对呼吸速率进行温度修正将会对试验结果产生一定影响。然而,所有生物体参加新陈代谢的生化反应的活化能均处在 0.60~0.70 eV<sup>[24]</sup>,因此,本研究采用目前学者们对动植物代谢速率进行温度修正的通用办法,即用波尔兹曼因子( $e^{-E/kT}$ )对于地上、地下呼吸速率进行温度修正能够更好地保证试验结果的准确性<sup>[23-24]</sup>。由于地上、地下呼吸速率的测定过程并不是在植物活体状态下进行的,在试验过程中对根、地上部分生物量获取的过程中存在一定误差(例如,根从沙土中分离时有一定损耗),进而对试验结果产生一定影响,另外,这种分别测定地上、地下离体呼吸速率的方法对于试验结果的准确性也存在一定影响。所以本研究也未对地上、地下加和后的整体呼吸速率与总生物量的异速比例关系进行分析。以上原因很可能导致分析测定的地上、地下呼吸速率异速指数大于成熟个体 3/4 的异速比例关系<sup>[5-7]</sup>,但小于理论预测的植物小个体代谢速率指数为 1 的异速比例关系<sup>[16,19,26-27]</sup>。

本研究所分析的平均单株叶生物量与总生物量以及年净生产力之间异速指数均接近于理论预测值 1<sup>[28-30]</sup>,与最近对大量草本小个体植物的研究结果一致<sup>[31-32]</sup>,这主要是由于在植物个体发育的初期,大部

分生物量被分配到具有代谢活性的组织(如叶组织),对于草本植物和木本植物幼苗,由于整株植物(包括茎)都具有代谢活性,因此,异速指数应接近 1。然而,随着植物个体发育的成熟(分型网络结构形成),大部分生物量被分配到用于抵抗重力和风阻力作用的木质茎,而木质茎相对于叶、小枝具有较小的代谢活性。所以,异速指数应接近于分支网络模型推导出的 3/4 的异速比例关系。本研究选取的云杉属 8 个物种的幼苗个体大小均属于小个体范畴,因此,平均单株叶生物量与平均单株总生物量以及年净生产力的异速指数则都接近 1 的异速比例关系。

Reich 等<sup>[19]</sup>通过对 43 种多年生植物幼苗的 500 个个体研究发现,整株氮含量与整株呼吸速率的 1 次方呈正比;而且相对于整株生物量,氮含量与呼吸速率之间的异速比例关系则具有更好的普适性。他们认为这主要是因为:1)氮元素是植物组织器官调控代谢过程中关键酶的重要组成部分。通常植物根、叶中氮的浓度与呼吸速率均呈正相关<sup>[33-36]</sup>;2)植物体中氮浓度并不受微管结构及其发育阶段的限制;3)相对于动物,植物的呼吸作用过程与微管网络结构两者之间并不存在紧密联系,这主要是由于植物通常直接与大气接触交换氧气和二氧化碳。对于植物各组织器官中主要营养元素含量与相应呼吸速率的异速比例关系,叶生物量、年净生产力、以及总生物量间是否存在上述的定量关系还有待进一步研究。

### 4 结论

云杉属 8 个物种植物幼苗的同化和异化速率分别与个体大小之间的异速比例关系和基于代谢理论推导出针对大个体的 3/4 异速比例关系存在显著的差异;但与该理论针对小个体预测的其异速指数为 1 相符合,而且本研究发现不论是地上、地下生物量间还是地上、地下呼吸速率间也存在异速指数为 1 的比例关系。这为代谢理论模型的进一步发展提供了一定的参考价值。

## 参考文献

- [1] Huxley J S. Problems of Relative Growth[M]. London: Methuen & Company Press, 1932.
- [2] Peters R. The Ecological Implications of Body Size[M]. London: Cambridge University Press, 1983.
- [3] Calder W A. Size, Function, and Life History[M]. Cambridge: Harvard University Press, 1984.
- [4] Niklas K J. Plant Allometry: the Scaling of Form and Process[M]. Chicago: Chicago University Press, 1994.
- [5] West G B, Brown J H, Enquist B J. A general model for the origin of allometric scaling laws in biology[J]. *Science*, 1997, 276: 122-126.
- [6] West G B, Brown J H, Enquist B J. A general model for the structure and allometry of plant vascular systems[J]. *Nature*, 1999, 400: 664-667.
- [7] West G B, Brown J H, Enquist B J. The fourth dimension of life: Fractal geometry and allometric scaling of organism[J]. *Science*, 1999, 284: 1677-1679.
- [8] Dodds P, Rothman D H, Weitz J S. Re-examination of the "3/4-law" of metabolism[J]. *Journal of Theoretical Biology*, 2001, 209: 9-27.
- [9] Kozłowski J, Konarzewski M. Is West, Brown and Enquist's model of allometric scaling mathematically correct and biologically relevant[J]. *Functional Ecology*, 2004, 18: 283-289.
- [10] Tilman D, HilleRisLambers J, Harpole S, Dybzinski R, Fargione J, Clark C, Lehman C. Does metabolic theory apply to community ecology? It's a matter of scale[J]. *Ecology*, 2004, 85: 1797-1799.
- [11] Kozłowski J, Konarzewski M. West, Brown and Enquist's model of allometric scaling again; the same questions remain [J]. *Functional Ecology*, 2005, 19: 739-743.
- [12] Muller-Landau H, Condit R S, Chave J, Thomas S C, Bohlman S A, Bunyavejchewin S, Davies S, Foster R, Gunatilleke S, Gunatilleke N, Harms K E, Hart T, Hubbell S P, Itoh A, Kassim A R, LaFrankie J V, Lee H S, Losos E, Makana J R, Ohkubo T, Sukumar R, Sun I F, Supardi M N N, Tan S, Thompson J, Valencia R, Munoz G V, Wills C, Yamakura T, Chuyong G, Dattaraja H S, Esufali S, Hall P, Hernandez C, Kenfack D, Kiratiprayoon S, Suresh S H, Thomas D, Vallejo M I, Ashton P. Testing metabolic ecology theory for allometric scaling of tree size, growth and mortality in tropical forests[J]. *Ecology Letters*, 2006, 9: 575-588.
- [13] Deng J M, Li T, Wang G X, Liu J, Yu Z L, Zhao C M, Ji M F, Zhang Q, Liu J Q. Trade-offs between the metabolic rate and population density of plants[J]. *PLoS One*, 2008, 3: e1799.
- [14] Enquist B J, West G B, Charnov E L, Brown J H. Allometric scaling of production and life history variation in vascular plants[J]. *Nature*, 1999, 401: 907-911.
- [15] Niklas K J, Enquist B J. Invariant scaling relationships for interspecific plant biomass production rates and body size[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2001, 98: 2922-2927.
- [16] Enquist B J, Allen A P, Brown J H, Gillooly J F, Kerkhoff A J, Niklas K J, Price C A, West G B. Biological scaling: Does the exception prove the rule[J]. *Nature*, 2007, 445: E9-10.
- [17] Li H T, Han X G, Wu J G. Lack of evidence for 3/4 scaling of metabolism in terrestrial plants[J]. *Integrative Plant Biology*, 2005, 47: 1173-1183.
- [18] Mäkelä A, Valentine H T. Crown ration influences allometric scaling in trees[J]. *Ecology*, 2006, 87: 2967-2972.
- [19] Reich P B, Tjoelker M G, Machado J L, Oleksyn J. Universal scaling of respiratory metabolism, size and nitrogen in plants[J]. *Nature*, 2006, 439: 457-461.
- [20] Mori S, Yamaji K, Ishida A, Prokushkin S G, Masyagina O V, Hagihara A, Hoque A T M, Suwa R, Osawa A, Nishizono T, Ueda T, Kinjo M, Miyagi T, Koike T, Matsuura Y, Toma T, Zyryanova O A, Abaimov A P, Awaya Y, Araki M, Kawasaki T, Chiba Y, Umari M. Mixed-power scaling of whole-plant respiration from seedlings to giant trees[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2010, 107: 1447-1451.

- [21] 郑万钧,傅立国. 中国植物志(第七卷)[M]. 北京:科学出版社,1978:468-489.
- [22] 罗天祥. 中国主要森林类型生物生产力格局及其数学模型[D]. 北京:中国科学院,1996.
- [23] Gillooly J F, Brown J H, West G B, Savage V M, Charnov E L. Effects of size and temperature on metabolic rate[J]. *Science*, 2001, 293: 2248-2251.
- [24] Brown J H, Gillooly J F, Allen A P, Savage V M, West G B. Toward a metabolic theory of ecology[J]. *Ecology*, 2004, 85: 1771-1789.
- [25] Peng Y, Niklas K J, Reich P B, Sun S C. Ontogenetic shift in the scaling of dark respiration with whole-plant mass in seven shrub species[J]. *Functional Ecology*, 2010, 24: 502-512.
- [26] Cheng D L, Li T, Zhong Q L, Wang G X. Scaling relationship between tree respiration rates and biomass[J]. *Biology Letters*, 2010, 6: 715-717.
- [27] Reich P B, Walters M B, Ellsworth D S. From tropics to tundra: Global convergence in plant functioning[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 1997, 94: 13730-13734.
- [28] Niklas K J, Midgley J J, Enquist B J. A general model for mass-growth-density relations across tree-dominated communities[J]. *Evolutionary Ecology Research*, 2003, 5: 459-468.
- [29] Allen A P, Gillooly J F, Brown J H. Linking the global carbon cycle to individual metabolism[J]. *Functional Ecology*, 2005, 19: 202-213.
- [30] Enquist B J, Kerkhoff A J, Stark S C, Swenson N G, McCarthy M C, Price C A. A general integrative model for scaling plant growth, carbon flux, and functional trait spectra[J]. *Nature*, 2007, 449: 218-222.
- [31] Deng J M, Ran J Z, Wang Z Q, Fan Z X, Wang G X, Ji M F, Liu J, Wang Y, Liu J Q, Brown J H. Models and tests of optimal density and maximal yield for crop plants[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2012, 109: 15823-15828.
- [32] Deng J M, Zuo W Y, Wang Z Q, Fan Z X, Ji M F, Wang G X, Ran J Z, Zhao C M, Liu J Q, Niklas K J, Hammond S T, Brown J H. Insights into plant size-density relationships from models and agricultural crops[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2012, 109: 8600-8605.
- [33] Atkin O K, Tjoelker M G. Thermal acclimation and the dynamic response of plant respiration to temperature[J]. *Trends in Plant Science*, 2003, 8: 343-351.
- [34] Ryan M G. Foliar maintenance respiration of subalpine and boreal trees and shrubs in relation to nitrogen content[J]. *Plant, Cell and Environment*, 1995, 18: 765-772.
- [35] Reich P B, Walters M B, Ellsworth D S, Vose J M, Volin J C, Gresham C, Bowman W. Relationships of leaf dark respiration to leaf nitrogen, specific leaf area and leaf life-span: A test across biomes and functional groups[J]. *Oecologia*, 1998, 114: 471-482.
- [36] Wright I J, Reich P B, Westoby M, Ackerly D D, Baruch Z, Bongers F, Cavender-Bares J, Chapin T, Cornelissen J H C, Diemer M, Flexas J, Garnier E, Groom P K, Gulias J, Hikosaka K, Lamont B B, Lee T L, Lee W, Lusk C, Midgley J J, Navas M L, Uinemetts U, Oleksyn J, Osada N, Poorter H, Poot P, Prior L, Pyankov V I, Roumet C, Thomas S C, Tjoelker M G, Veneklass E J, Villar R. The worldwide leaf economics spectrum[J]. *Nature*, 2004, 428: 821-827.

(责任编辑 武艳培)