

年龄对刨花楠胸径生长速率的影响

程栋梁, 靳冰洁, 徐朝斌, 马玉珠, 钟全林*

(福建师范大学湿润亚热带生态-地理过程省部共建教育部重点实验室, 福州 350007)

摘要: 了解年龄对树木胸径生长的影响, 对于研究森林群落结构、功能及碳循环等具有重要意义。代谢生态学认为植物的胸径生长速率正比于其胸径的 1/3 次幂。然而, 最近的研究对该理论提出了质疑。通过分析刨花楠解析木数据, 结果表明, 胸径生长速率与胸径成异速生长关系, 但不同年龄具有不同胸径异速生长指数, 不支持代谢生态学的推论。随着年龄增加, 刨花楠胸径生长呈现先减小后增加模式, 这可能是由于植物对光资源的利用造成的。

关键词: 刨花楠; 胸径生长速率; 异速生长; 代谢生态学

中图分类号: S792.24

文献标识码: A

文章编号: 1672-352X(2013)01-0028-04

Effects of stand age on stem-diameter growth of *Machilus pauhoi*

CHENG Dong-liang, JIN Bing-jie, XU Chao-bin, Ma Yu-zhu, ZHONG Quan-lin

(Key Laboratory of Humid Subtropical Eco-geographical Process, Fujian Normal University, Ministry of Education, Fuzhou 350007)

Abstract: Understanding the effects of stand age on tree growth is central to forest ecology because of the significance of growth to forest structure, function and carbon flux. Metabolic theory of ecology predicts that stem-diameter growth scales as the 1/3 power of stem diameter. However, recent researches have challenged the generality of this theory, leading to a vigorous debate. In this paper, we examined data for tree stem-diameter growth of *Machilus pauhoi* to determine the effects of age on tree growth. Our results show that for the different stand age, *M. pauhoi* have different scaling exponents for tree stem-diameter growth, which significantly deviate from the one-third scaling law predicted by the metabolic theory of ecology. Furthermore, we argue that the different scaling exponents for tree stem-diameter growth with tree growth are led by the influence of light competition on the scaling of growth with size.

Key words: *Machilus pauhoi*; stem-diameter growth; allometry; metabolic theory of ecology

在自然森林群落中, 不同树种的生长速率由于受到立地条件、气候及年龄等因素的影响, 具有很大的变异性^[1]。了解树木的生长机理对于研究森林群落的组成、结构、多样性维持机理^[2]和碳循环^[3-5]等都具有重要意义。基于分枝维管结构的代谢生态学理论^[6-8], 植物的胸径生长速率 dD/dt 与胸径成异速生长关系:

$$dD/dt = \beta D^\alpha \quad (1)$$

其中, β 为异速生长常数, α 为异速生长指数。按照该理论, 异速生长指数 α 接近 1/3, 并且种间的差异仅影响异速生长常数, 而异速生长指数是恒定不变

的。为了研究植物胸径的异速生长常数和指数, 上述方程 (1) 可以转化为:

$$D_{t1}^{1-\alpha} = D_{t0}^{1-\alpha} + (1-\alpha) \beta t \quad (2)$$

其中 D_{t0} 和 D_{t1} 分别为前后 2 次不同测定时间 t_0 和 t_1 时的胸径。根据代谢生态学理论的推论 $\alpha = 1/3$, 则上式等价于: $D_{t1}^{2/3} = D_{t0}^{2/3} + 2\beta t/3$, 即当用 $D_{t1}^{2/3}$ 对 $D_{t0}^{2/3}$ 作图时, 斜率应该为 1.0。然而, 随后研究对代谢生态学理论依据和推论均提出了质疑^[9-13]。Muller-Landau 等^[14]通过对 367 hm² 的 10 个热带森林永久样地的调查发现: 不同的森林样地间没有发现一致的胸径生长速率的代谢指数, 不符合代谢生

收稿日期: 2012-07-20

基金项目: 国家自然科学基金项目(30901151, 31170374, 31170596), 国家农业科技成果转化资金项目(2011GB2C400005)和福建省高等学校新世纪优秀人才支持计划(JA12055)共同资助。

作者简介: 程栋梁, 男, 博士, 副教授。E-mail: chengdl02@yahoo.com.cn

* 通信作者: 钟全林, 男, 博士, 教授, 博士生导师。E-mail: qlzhong@126.com

态学理论的预测。他们认为植物对光的不对称竞争是导致植物胸径生长速率不支持代谢生态学理论的主要原因, 小个体植物由于受到较高邻体的遮阴作用, 导致其胸径生长速率较小, 反之大个体基本不受遮阴效果的影响, 因而具有较高的胸径生长速率。随后, Coomes 和 Allen^[15]也发现较大胸径的个体具有较高的生长速率。因此, 在同一生境条件下, 年龄较大的个体具有相对较大胸径, 其胸径生长较快, 而年龄较小的个体则具有较小的生长速率。然而, 根据代谢生态学研究发现: 在植物较小时, 植物代谢速率与个体大小之间的指数较大, 而在生物量增加过程中, 其生长速率与个体生物量之间的指数逐渐减小^[11, 16]。在自然森林群落中, 很多乔木树种在生长初期较喜欢阴湿地区, 生长受光资源的影响较小。随着其年龄(或者胸径)的增加, 越来越可能受到邻体植物的遮阴影响, 从而导致生长速率减小。而随着年龄的进一步增加, 高大树木能够获得更多的光资源, 进而具有较大的生长速率。因此我们认为: 在自然群落中, 随着年龄的增加, 胸径的生长速率应当呈现出先减小, 后增加的模式。本文利用刨花楠解析木数据对不同年龄阶段胸径的生长进行分析。刨花楠是一优良常绿阔叶树种, 生长快, 花大, 外型美观, 既可用于庭园绿化, 又可作为用材树种。刨花楠的研究主要集中于生长特性^[17]、空间分布^[18]、人工栽培繁殖与培育技术^[19]等方面, 缺乏年龄对其胸径生长速率影响的研究。本文试图确定:

(1) 刨花楠胸径生长是否符合代谢生态学理论的预测, 如果不符合, 那么其异速生长指数是多少? (2) 年龄对胸径异速生长指数的影响。

1 材料与方法

1.1 材料

本研究资料来源于江西省安福县, 地理位置介于东经 114°~114°47', 北纬 27°04'~27°36' 之间, 地形以低山、高丘为主, 属亚热带季风湿润气候。年平均气温 17.9℃, 年平均降水量 1 516.8 mm。在刨花楠占优势的天然混交林中设置标准地并进行调查。共设置标准地 95 块, 其中一般标准地 65 块, 详测标准地 30 块。所选设的标准地的郁闭度在 0.4~0.8 之间、海拔在 150~800 m 之间, 其面积大小为 0.04~0.08 hm²。标准地内的刨花楠与其它树种的株数混交比例为 1:1~3:1。调查林木的胸径、树高、郁闭度及土壤、地形地貌、植被等因子。在一般标准地内分别选取 1 株平均木和 1 株个体最大树木作为解析木, 在详测样地内按 2 cm 级距分径阶

选取 1 株径阶平均木作为解析木, 接近平均胸径径阶选取 2 株平均木作为解析木, 共收集解析木 242 株。所选取的解析木, 其年龄 5~53 a, 胸径 5.0~36.9 cm, 树高 4.5~20.4 m。10 m 以下的解析木以 1 m 为一区段, 10 m 以上以 2 m 为一区段进行树干解析。利用刨花楠解析木数据对年龄级对胸径生长的影响进行研究: 按照 5 年一个梯度, 将数据划分为 5、10、15、20、25、30 和 35, 并依次计算胸径的异速生长指数, 即 10 年对 5 年, 15 年对 10 年等。

1.2 方法

首先利用 2 次测定时的胸径 $D_{it}^{2/3}$ 对 $D_{i0}^{2/3}$ 进行线性回归, 回归采用 SMA (Standardised Major Axis, 标准主轴) 法, 该方法认为 2 个回归变量均存在测量误差, 适用于研究 2 个变量之间的功能关系。按照代谢生态学理论的推论: $D_{it}^{2/3}$ 与 $D_{i0}^{2/3}$ 之间的斜率应该接近 1.0。RMA 回归采用软件“Standardised Major Axis Tests and Routines” ((S) MATR^[20]完成。(S) MATR 参数异质性检验的显著性水平为 $P > 0.05$ (即当 $P > 0.05$, 不同比较组中的回归参数不存在显著性差异)。Coomes 和 Allen^[15]在分析树木胸径生长后发现: 只有在样本量大于 50 时, RMA 回归才能给出较准确的回归参数, 并且推荐使用 $D_{it}^{1-\alpha}$ 对 $D_{i0}^{1-\alpha}$ 进行 RMA 回归, 通过在 -2.0 到 2.5 之间改变 α 取值, 使得回归的斜率等于 1.0, 从而获得植物的实际生长速率 α 。我们也利用该方法获得刨花楠不同阶段实际生长速率。

2 结果与分析

2.1 刨花楠不同阶段胸径回归参数

通过分析发现: 刨花楠胸径的生长速率符合异速生长关系, 但不同生长阶段胸径 2/3 次幂的回归参数不同。在样本量大于 50 的第 1、第 2 阶段 (5 yr.-10 yr. 与 10 yr.-15 yr.), 刨花楠胸径 $D_t^{0.6667}$ vs. $D_0^{0.6667}$ 的斜率分别为 1.35 和 1.13, 与代谢生态学理论的预测值 1.0 存在显著差异 ($P < 0.001$)。第 3 阶段 (15 yr. - 20 yr.), 其 $D_t^{0.6667}$ vs. $D_0^{0.6667}$ 的斜率为 1.06, 95% 置信区间包括代谢生态学的理论预测值 1.0, 与理论值不存在显著差异 ($P = 0.2237$)。而在样本量小于 50 的第 4 (20 yr.-25 yr.) 阶段, $D_t^{0.6667}$ vs. $D_0^{0.6667}$ 的斜率为 1.16, 与代谢生态学理论的预测值 1.0 存在显著差异 ($P < 0.001$)。第 5 (25 yr.-30 yr.) 和第 6 (30 yr. - 35 yr.) 生长阶段, 其 95% 置信区间包括代谢生态学的理论预测值 1.0 (分别为 $P = 0.1838$ 和 $P = 0.1752$)。6 个不同生长阶段回归斜

率之间存在显著差异 ($P < 0.05$), 且其共有斜率 (common slope) 为 1.15 (95%置信区间为 1.11~1.20) 不包含理论预测 1.0。根据 Coomas 和 Allen^[15] 的建议, 我们利用 SMA 回归对 $D_{it}^{1-\alpha}$ 与 $D_{i0}^{1-\alpha}$ 拟合, 使其斜率为 1.0。研究表明, 在 6 个生长阶段中, 刨花楠的胸径实际生长速率都大于理论预测值 1/3 (表 1)。因此, 刨花楠胸径生长速率不支持代谢生态学的预测。

2.2 年龄对胸径生长速率的影响

有研究表明只有在每个物种样本量超过 50 时,

SMA 回归才能给出较准确的胸径生长指数。从本研究在样本小于 50 的后 3 个阶段可以看出, 样本量的减小, 显著增加了线性回归之间的相关系数, 这可能是统计上较小的样本量造成的。因此, 从样本量超过 50 的 5-20 yr. 生长过程中, 刨花楠的胸径生长速率是逐渐减小的。但从刨花楠的 6 个不同生长阶段的实际生长速率来看, 刨花楠胸径的生长速率符合我们的预期: 在年龄小于 20 年时, 生长速率降低, 而在超过 20 年后, 生长速率增大。

表 1 按照代谢生态学理论不同生长阶段刨花楠胸径生长回归拟合的参数 (斜率和常数) 及实际生长速率 (α^*)

Table 1 Summary of regression parameters (slopes and Y-intercepts) calculated from metabolic theory of ecology, and "actual growth scaling α^* " for different stand age of stem diameter growth of *Machilus pauhoi*

分组 Group	样本数 <i>n</i>	斜率 Slope	95%置信区间 (95% CI)	常数 Y-intercept	决定系数 r^2	实际生长速率 α^*
$D_{10}^{0.6667}$ vs. $D_5^{0.6667}$	197	1.35	1.26, 1.45	0.88	0.738	0.69
$D_{15}^{0.6667}$ vs. $D_{10}^{0.6667}$	133	1.13	1.05, 1.21	0.97	0.845	0.55
$D_{20}^{0.6667}$ vs. $D_{15}^{0.6667}$	72	1.06	0.96, 1.16	0.97	0.847	0.47
$D_{25}^{0.6667}$ vs. $D_{20}^{0.6667}$	48	1.15	1.07, 1.23	0.23	0.946	0.86
$D_{30}^{0.6667}$ vs. $D_{25}^{0.6667}$	24	1.08	0.96, 1.20	0.45	0.936	0.70
$D_{35}^{0.6667}$ vs. $D_{30}^{0.6667}$	9	1.09	0.95, 1.26	0.042	0.975	0.81

α^* 表示根据 Coomes 和 Allen^[15] 的推荐, 利用 $D_i^{1-\alpha}$ 与 $D_0^{1-\alpha}$ 拟合, 使得其斜率为 1.0 时的实际刨花楠生长速率。

α^* represents the actual growth scaling when slope for $D_i^{1-\alpha}$ vs. $D_0^{1-\alpha}$ is 1.0, which was recommended by Coomes and Allen^[15].

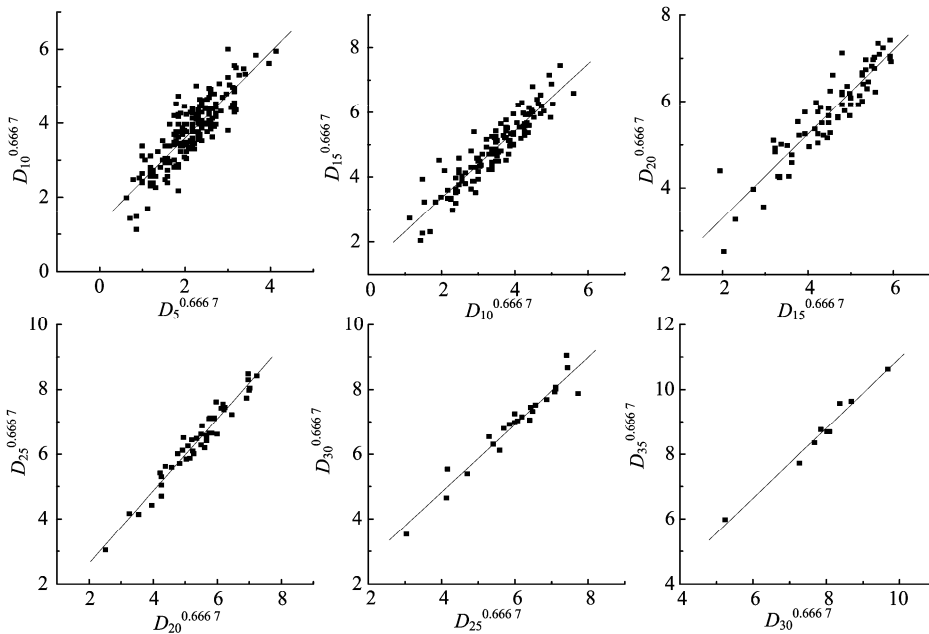


图 1 不同年龄刨花楠生长速率

Figure 1 Bivariant plots of diameter growth rate of *Machilus pauhoi* for different stand age

3 讨论

解析木数据能够提供树木每年的胸径、树高和材积的生长状况, 因此可以用来研究年龄对树木胸径生长的影响。代谢生态学理论认为植物的胸径生

长速率遵循异速生长关系, 且其异速生长指数为 1/3, 不同的物种具有不同的异速生长常数。从本试验数据可以看出, 胸径的生长符合异速生长关系, 但不同的生长阶段具有不同的胸径异速生长指数 (表 1 和图 1)。在样本量大于 50 的前 3 个生长阶

段(5yr.–20yr.)中,只有最后一个阶段的胸径生长符合理论预测值 $1.0(P=0.2237)$ 。然而,按照 Coomes 和 Allen^[15]的方法,根据不同生长阶段拟合的实际刨花楠胸径生长速率来看,刨花楠的胸径生长速率显著高于代谢生态学理论的预测值 $1/3$,这与之前的研究结果是一致的。Coomes 和 Allen^[15]通过对山毛榉生长的研究,认为在不考虑光照和养分状况条件下,胸径的生长速率为 0.52 ,显著大于理论预测值 $1/3$ 。这种不符合代谢生态学推论可能是由于以下原因造成的:代谢生态学认为植物的代谢速率仅仅依赖于植物的分枝维管结构(例如叶片的数量),而植物的代谢(生长)速率还依赖于光照、体内 N 含量、海拔和年龄等其它生物非生物因子的调控。而且不同的植物可能具有不同的代谢速率,代谢生态学的理论的预测值更多的是物种间的平均值。

本研究发现刨花楠在前 3 个生长阶段:随着年龄的增加,刨花楠的胸径异速生长指数在逐渐下降。这可能是由于刨花楠幼苗多为林下更新,主要生长在阴湿环境中,光照在生长初期对其影响不大。随着生物量的增加,光资源成为林下更新植物生长的主要限制因子,与之混生的钩栲、紫楠和千年桐等产生遮阴作用,导致刨花楠胸径生长速率在随后的 2 个阶段放缓。另一方面,随着植物的生长,越来越多的生物量被分配为不具代谢活性的心材,其叶生物量所占总生物量的比例不断下降,导致其代谢(生长)指数逐渐减小。而随着生物量和树高的继续增加,刨花楠处于林冠上层,对光资源的获取能力增加,从而生长速率加快。因此刨花楠的胸径生长呈现出先减小,后增加的模式。从 6 个生长阶段可以看出,后面 3 个刨花楠处于林冠上层位置的阶段,其生长速率大于前 3 个阶段,这与 Muller-Lamdau 等^[14]的研究结果一致,表明植物的胸径生长受到光资源的显著影响,较大胸径的植物个体具有较高的生长速率。然而,对于郁闭森林群落而言,随着年龄的继续增加,木本植物的生长逐渐减小^[21-23],这表明成熟森林中,处于生长后期的植物,其胸径的异速生长指数可能变小。因此,在今后的胸径生长研究中,要充分考虑年龄对其影响。

参考文献:

- [1] Harper J L. Population biology of plants[M]. Academic Press, 1977.
- [2] Clark J S, Bell D M, Hersh M H, et al. Climate change vulnerability of forest biodiversity: climate and competition tracking of demographic rates[J]. Glob Change Biol, 2011, 17(5): 1834-1849.
- [3] Enquist B J, West G B, Charnov E L, et al. Allometric scaling of production and life history variation in vascular plants[J]. Nature, 1999, 401: 907-911.
- [4] Coomes D A, Allen R B. Effects of size, competition and altitude on tree growth[J]. J Ecol, 2007, 95(5): 1084-1097.
- [5] Russo S E, Wiser S K, Coomes D A. Growth-size scaling relationships of woody plant species differ from predictions of the metabolic ecology model[J]. Ecol Lett, 2007, 10(10): 889-901.
- [6] West B, Brown J H, Enquist B J. A general model for the origin of allometric scaling laws in biology[J]. Science, 1997, 276(276): 122-126.
- [7] West 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.
- [8] West B, Brown J H, Enquist B J. A general model for ontogenetic growth[J]. Nature, 2001, 413: 628-631.
- [9] Li H T, Han X G, Wu J G. Lack of evidence for 3/4 scaling of metabolism in terrestrial plants[J]. J Integr Plant Biol, 2005, 47(10): 1173-1183.
- [10] Reich P B, Tjoelker M G, Machado J L, et al. Universal scaling of respiratory metabolism, size and nitrogen in plants[J]. Nature, 2006, 439: 457-461.
- [11] Cheng D L, Li T, Zhong Q L, et al. Scaling relationship between tree respiration rates and biomass[J]. Biol Lett, 2010, 6: 715-717.
- [12] Cheng D L, Wang G X, Zhong Q L. Age-related relationship between tree's annual productivity and body size, testing the metabolic theory of ecology[J]. Pol J Ecol, 2009, 57(3): 441-449.
- [13] Peng Y, Niklas K J, Reich P B, et al. Ontogenetic shift in the scaling of dark respiration with whole-plant mass in seven shrub species[J]. Funct Ecol, 2010, 24(3): 502-512.
- [14] Muller-Landau H C, Condit R S, Chave J, et al. Testing metabolic ecology theory for allometric scaling of tree size, growth, and mortality in tropical forests[J]. Ecol Lett, 2006, 9(5): 575-588.
- [15] Coomes D A, Allen R B. Testing the metabolic scaling theory of tree growth[J]. J Ecol, 2009, 97(6): 1369-1373.
- [16] Mori S, Yamaji K, Ishida A, et al. Mixed-power scaling of whole-plant respiration from seedlings to giant trees[J]. Proceed Natl Acad Sci (USA), 2010, 107(4): 1447-1451.
- [17] 钟全林, 胡松竹, 黄志强, 等. 刨花楠生长特性及其生态因子影响分析[J]. 林业科学, 2002, 38 (02): 165-168.
- [18] 钟全林, 胡滨, 程建华, 等. 粉用刨花楠工业原料林栽培技术研究[J]. 江西农业大学学报, 2008, 30(2): 257-262.
- [19] 钟全林, 程栋梁, 胡松竹, 等. 刨花楠和华东润楠叶绿素含量分异特征及与净光合速率的关系[J]. 应用生态学报, 2009, 20 (02): 271-276.
- [20] Warton D I, Weber N C. Common slope tests for bivariate errors-in-variables[J]. Biom J, 2002, 44(2): 161-174.
- [21] Ryan M G, Waring R H. Maintenance respiration and stand development in a subalpine lodgepole pine forest[J]. Ecology, 1992, 73(6): 2100-2108.
- [22] Gower S T, McMurtrie R, Murty D. Aboveground net primary production decline with stand age: potential causes[J]. Trends Ecol Evol, 1996, 11(9): 378-382.
- [23] Berger U, Hildenbrandt H, Grimm V. Age-related decline in forest production: modeling the effects of growth limitation, neighborhood competition and self-thinning[J]. J Ecol, 2004, 92(5): 846-853.