

不同海拔典型竹种枝叶大小异速生长关系

孙俊¹ 王满堂² 程林³ 吕敏¹ 孙蒙柯¹ 陈晓萍¹ 钟全林^{1,4} 程栋梁^{1,4*}
(¹福建师范大学福建省植物生理生态重点实验室,福州 350007; ²枣庄学院城市与建筑工程学院,山东枣庄 277160; ³江西武夷山国家级自然保护区管理局,江西上饶 334500; ⁴福建师范大学地理研究所,福州 350007)

摘要 为了分析竹子枝-叶大小间的权衡关系,本研究对武夷山不同海拔典型竹种(毛竹、箬竹、肿节少穗竹、毛竿玉山竹和武夷山玉山竹)小枝的叶片总质量、茎质量、单叶质量和出叶强度等性状进行测定.结果表明:随海拔升高,5个竹种间小枝上总叶质量与茎质量的异速生长指数呈显著下降趋势.竹种内,毛竹、箬竹和肿节少穗竹总叶质量与茎质量在不同海拔上均拥有共同异速生长指数(分别为0.94、0.85、0.84).毛竿玉山竹和武夷山玉山竹的叶茎质量也存在共同异速生长指数(0.79).除武夷山玉山竹外,竹子单叶质量与出叶强度之间均呈显著的负相关关系.5个竹种的单叶质量和出叶强度之间存在共同异速生长指数-1.12.总之,竹类植物的小枝总体上倾向于在低海拔环境中着生更多的叶片,而在高海拔生境下则投资更多的生物量到茎的构造上.尽管竹种间小枝的茎投资随海拔升高而增加,但其基于茎质量的出叶强度策略取决于叶片大小的构建而不是海拔生境差异.

关键词 异速生长; 竹子; 海拔; 叶质量; 出叶强度; 茎质量

Allometry between twig size and leaf size of typical bamboo species along an altitudinal gradient. SUN Jun¹, WANG Man-tang², CHENG Lin³, LYU Min¹, SUN Meng-ke¹, CHEN Xiao-ping¹, ZHONG Quan-lin^{1,4}, CHENG Dong-liang^{1,4*} (¹Fujian Provincial Key Laboratory of Plant Ecophysiology, Fujian Normal University, Fuzhou 350007, China; ²School of City and Civil Engineering, Zaozhuang University, Zaozhuang 277160, Shandong, China; ³Administrative Bureau of Jiangxi Wuyishan National Nature Reserve, Shangrao 334500, Jiangxi, China; ⁴Institute of Geography, Fujian Normal University, Fuzhou 350007, China).

Abstract: To investigate the trade-off between the twig size and leaf size, we measured the total leaf mass, stem mass, individual leaf mass and leafing intensity of typical bamboo's (*Phyllostachys edulis*, *Indocalamus tessellatus*, *Oligostachyum oedogonatum*, *Yushania hirticaulis* and *Yushania wuyishanensis*) twigs at different altitudes in Wuyi Mountain. The results showed that the exponents of the scaling between total leaf mass and stem mass on twigs significantly decreased with increasing altitude for all the five bamboo species. The common scaling exponents of total leaf mass vs. stem mass for *P. edulis*, *I. tessellatus* and *O. oedogonatum* were 0.94, 0.85 and 0.84, respectively. A common slope of 0.79 was observed in total leaf mass vs. stem mass in *Y. hirticaulis* and *Y. wuyishanensis*. There was significant negative correlation between individual leaf mass and leafing intensity among bamboo species, except *Y. wuyishanensis*. A common slope of -1.12 existed between individual leaf mass and leafing intensity for five bamboo species. In conclusion, bamboos at low altitudes tended to support more leaf biomass while preferring to invest more to stem biomass at high altitudes. Although the stem mass investment of different bamboo's twig increased with altitude, the leafing intensity strategies based on stem mass were determined by the leaf size construction rather than altitude.

Key words: allometric; bamboo; altitude; leaf mass; leafing intensity; stem mass.

本文由国家自然科学基金项目(31722007,31370589)、国家重点研发计划项目(2017YFC0505400)和福建省杰出青年项目(2018J07003)资助
This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (31722007, 31370589), the National Key Research and Development Program of China (2017YFC0505400), and the Fujian Natural Science Funds for Distinguished Young Scholars (2018J07003).
2018-05-10 Received, 2018-11-22 Accepted.
* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: chengdl02@aliyun.com

植物的枝叶大小关系是植物生活史策略研究中不可或缺的一部分,其生物量的分配比例关系影响着植物叶片、枝的表型构造和功能塑造,是研究植物与环境之间相互作用的一个重要维度^[1].代谢生态学理论研究表明,植物不同器官之间存在生物量分配的权衡问题,可以用异速生长模型进行探究^[2].由于植物器官生物量之间的异速生长关系在不同生境、不同功能型和物种间均表现出明显差异^[3-6],而枝叶大小关系的异速生长研究不仅量化了物种间变异差异,还为理解植物性状经济谱的投资与收益策略提供了途径.更重要的一点是它将与此相关的另外两个植物经济谱,即全球植物叶片经济谱和种子大小与数量经济谱紧紧地联系在一起^[5].因此,量化典型物种的枝叶大小关系将对植物生态学研究具有重要意义^[1].

长期以来在植物枝叶大小关系策略研究中主要提及了以下几种权衡关系:1) 对于当年生小枝组织部分,如:叶-枝大小关系权衡^[1,7-10],叶大小-数量权衡^[11-14],种子大小-数量权衡^[15-17].2) 细化到叶片层面的权衡研究,如:叶生物量-叶面积权衡^[18-20]、叶脉-叶柄-叶中轴的权衡^[21],叶脉密度(VLA)与比叶质量(LMA)、水力结构的关系^[22-23].相对于双子叶植物枝叶功能性状研究的广泛和深入,单子叶竹类植物的枝叶大小关系研究则显得十分薄弱.例如,国内外关于竹子功能性状研究主要集中在生理生态特征方面.有研究发现,在荫蔽的条件下,多种竹子的叶片会变薄、变宽、比叶面积(specific leaf area, SLA)增大,叶绿素、N含量较高,暗呼吸速度降低,光合作用饱和点降低或不变,但光合速率仍能维持在较高水平^[24-25].Montti等^[26]发现,新热带竹种 *Chusquea ramosissima* 的叶面积、比叶面积与总生物量的可塑性指数较大,分别为0.91、0.23和0.88.同时,一些竹子的分枝夹角、比叶面积也会因林冠郁闭度的增加而调整增大,但是叶枝茎的生物量、株高、基径随之下降^[25-27].也有研究表明,竹叶面积随着叶质量的增加在不同海拔梯度上呈现出不成比例的缩小^[19].这些表型可塑性增强了竹子对光资源的竞争优势^[28],从而反映了竹类植物生长的优化策略.另一方面由于竹类的茎和枝条具有大量的木质纤维导管和复杂的解剖特征,其水力结构与木本植物有较大的区别^[29].这些内在生理方面的特征差异也可能会造成竹类植物在叶枝生物量分配上的策略与木本植物间产生分歧.然而,关于竹类植物枝叶间的生物量异速分配研究仅见零星报道.例如,朱强根

等^[30]研究了不同营林模式下的毛竹枝叶间异速生长关系,表明钩梢和施肥会改变毛竹枝叶间的生物量分配趋势.同时,中等钩梢强度的竹类植物不仅会提高自身叶枝生物量高效累积和分配,还能促进叶片光合及水分利用效率的改变^[31].以上研究均表明,竹类植物可以通过调整自身枝、叶功能特征间的模式以适应外界环境特征,获取最佳的生存优势.

在整个亚热带森林生态系统中,竹类植物以其庞大的生存繁衍能力和重要经济价值深刻影响着森林的可持续发展.随着竹林面积不断扩张,甚至达到了入侵常绿阔叶林^[32-33]、半落叶林^[25]、针阔混交林^[34]、高山草甸植被^[35]等垂直生态系统的态势,在一定程度上威胁着热带、亚热带森林生态系统的物种多样性^[36].因此,定量分析竹类植物枝叶之间的功能性状特征,不仅可以为研究竹林生态系统提供基础数据,还可以丰富植物枝、叶关系经济谱的理论体系.

1 研究地区与研究方法

1.1 研究区概况

本研究区位于江西武夷山国家级自然保护区内,地处浙江、江西、福建三省交界处(27°48'11"—28°0'35' N, 117°39'30"—117°55'47' E).自然保护区内面积约为16007 hm²,平均海拔约1200 m,主峰黄岗山海拔2160.8 m,是中国大陆东南部的最高峰.保护区内属于中亚热带季风气候,受海洋气候的影响较大,年均气温13.2~14.8℃,年均降水量为1813~3544 mm,夏季易受台风的影响,降水受地形叠加影响更为集中^[10].年均日照总时数774~1144 h,无霜期约为231 d,空气相对湿度高达85%左右.保护区内的植被分布垂直带也较为突出,从下到上依次为毛竹纯林、常绿林、常绿落叶混交林、针阔混交林、针叶林、矮曲林及中山草甸^[36].

1.2 样地设置及样品采集

在保护区内依海拔梯度设置典型竹林样地,分别包括3个毛竹(*Phyllostachys edulis*)林样地(840、1040、1240 m),3个肿节少穗竹(*Oligostachyum oedogonatum*)样地(1100、1200、1400 m),3个箬竹(*Indocalamus tessellatus*)样地(1040、1440、1840 m),1个毛笋玉山竹(*Yushania hirticaulis*)样地(1740 m),和1个武夷山玉山竹(*Yushania wuyishanensis*)样地(2100 m).所有样地均位于江西武夷山国家级自然保护区范围内,未受到人为干扰破坏.由于竹种间个体平均株高、林分密度差异较大^[19],

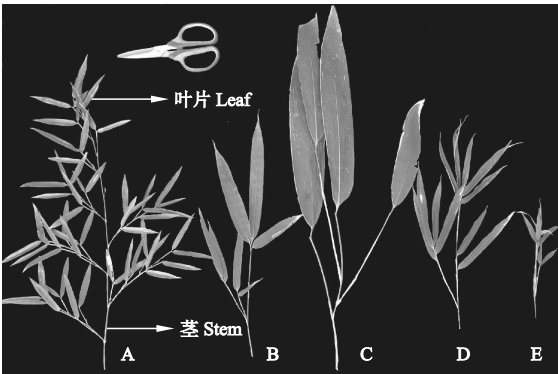


图1 5种典型竹种的小枝特征

Fig.1 Typical twig samples for the five bamboo species.

A: 毛竹 *Phyllostachys edulis*; B: 肿节少穗竹 *Oligostachyum oedogonatum*; C: 箬竹 *Indocalamus tessellatus*; D: 毛竿玉山竹 *Yushania hirticaulis*; E: 武夷山玉山竹 *Yushania wuyishanensis*. 下同 The same below.

毛竹平均株高为 16.07 m,肿节少穗竹为 4.82 m,箬竹为 1.61 m,毛竿玉山竹为 1.49 m,武夷山玉山竹为 0.92 m,而平均林分密度分别为 0.5、4.9、8.4、8.0、21 棵·m⁻².参考前人的研究方法^[37],将平均株高大于 4 m、林分密度小于 5 棵·m⁻²的毛竹和肿节少穗竹每样地设置成 3 个 10 m×10 m 的小样方;株高小于 4 m、林分密度大于 5 棵·m⁻²的箬竹、毛竿玉山竹和武夷山玉山竹每样地设置成 3 个 5 m×5 m 的小样方.于 2016 年 8 月在样方内分别选取 3~5 棵标准竹,即选择近似林分平均株高、胸径的二度竹(3 年生)进行破坏性取样,随机在每棵竹子的竹冠上、中、下部分别取 3 个二级枝(从枝条末端起)(图 1),在每个枝上采集所有的叶片、茎,记录每个枝上的叶片数量.最后将叶、枝置于 75 ℃ 的烘箱中烘干至恒量.用电子天平精确到 0.01 g,称出所有叶、枝的干

质量,并做好记录.

1.3 数据处理

将实验室内获得的数据录入 Excel 表格里,计算出叶强度.其中,出叶强度=总叶数/茎质量^[38].所有数据在进行分析之前先进行对数转换,使之符合正态分布.功能特征之间的比较采用异速生长方程 $Y=\beta M^\alpha$ 进行拟合,等式两边同时取对数使其转化为 $\lg Y=\lg \beta+\alpha \lg M$,其中: Y 、 M 分别代表因变量和自变量; β 为异速常数,即线性关系的截距; α 为异速指数,即线性关系的斜率.当 $\alpha=1$ 时,代表因变量和自变量呈等速生长关系, $\alpha>1$ 或 $\alpha<1$ 时,两者表现为异速关系.在 R 数据分析软件中采用标准化主轴回归分析(SMA)的方法^[39-40]计算异速指数和常数.同时,计算性状回归斜率的置信区间,然后对斜率进行异质性检验,且在斜率同质时计算共同斜率^[41].

2 结果与分析

2.1 竹类植物枝叶间生物量分配

5 个竹种小枝上的总叶质量与茎质量间不存在共同异速生长指数,但随海拔的增加,不同竹种间叶茎生物量分配的异速生长指数逐渐下降(表 1).种内研究水平上:毛竹在不同海拔间拥有共同斜率(异速生长指数)0.94,与 1.0 无显著差异.并且拥有共同截距(异速生长常数)0.13 (图 2A);箬竹在 3 个海拔间也拥有共同异速生长指数 0.85,与 1.0 有显著差异,同时其异速生长常数随海拔的增高显示出逐渐降低的趋势(例如,低、中、高海拔上分别为 0.26、0.21、0.18,图 2C);而肿节少穗竹与毛竹一样,在不同海拔间存在共同异速生长指数 0.84 和异速

表 1 不同海拔下竹枝-叶大小的 SMA 分析

Table 1 Relationships between twig and leaf size of bamboos analyzed by SMA at different altitudes

| 指标 Index | 类型 Type | 海拔 Altitude (m) | 数量 N | 斜率 Slope | 95%置信区间 95% CI | 截距 Intercept | R ² | P _{1.0} | P |
|-----------------|--------------------------------|--------------------|---------|-------------|-------------------|-----------------|----------------|------------------|--------|
| 总叶质量 | 毛竹 | 840 | 27 | 1.24 | 0.95, 1.62 | -0.02 | 0.60 | 0.10 | <0.001 |
| Total leaf mass | <i>P. edulis</i> | 1040 | 27 | 0.91 | 0.78, 1.06 | 0.12 | 0.86 | 0.21 | <0.001 |
| (TLM)-茎质量 | | 1240 | 27 | 0.89 | 0.95, 1.32 | -0.19 | 0.84 | 0.18 | <0.001 |
| Stem mass | 肿节少穗竹 | 1100 | 45 | 0.84 | 0.74, 0.95 | 0.25 | 0.85 | 0.05 | <0.001 |
| (SM) | <i>O. oedogonatum</i> | 1200 | 27 | 0.89 | 0.74, 1.07 | 0.27 | 0.80 | 0.21 | <0.001 |
| | | 1400 | 27 | 0.77 | 0.64, 0.92 | 0.17 | 0.80 | 0.01 | <0.001 |
| | 箬竹 | 1040 | 30 | 0.88 | 0.73, 1.05 | 0.26 | 0.78 | 0.15 | <0.001 |
| | <i>I. tessellatus</i> | 1440 | 45 | 0.91 | 0.77, 1.08 | 0.21 | 0.69 | 0.28 | <0.001 |
| | | 1840 | 45 | 0.79 | 0.69, 0.91 | 0.18 | 0.81 | 0.00 | <0.001 |
| | 毛竿玉山竹 <i>Y. hirticaulis</i> | 1740 | 45 | 0.88 | 0.75, 1.04 | 0.09 | 0.72 | 0.12 | <0.001 |
| | 武夷山玉山竹 <i>Y. wuyishanensis</i> | 2100 | 45 | 0.71 | 0.60, 0.84 | -0.44 | 0.69 | 0.00 | <0.001 |
| | 合计 All | | 390 | 0.95 | 0.90, 0.99 | 0.15 | 0.79 | 0.02 | <0.001 |

P_{1.0}表示斜率值与 1.0 在 α=0.05 水平上的显著性检验 P_{1.0} indicated a significant difference test between the slope and 1.0 at 0.05 level.

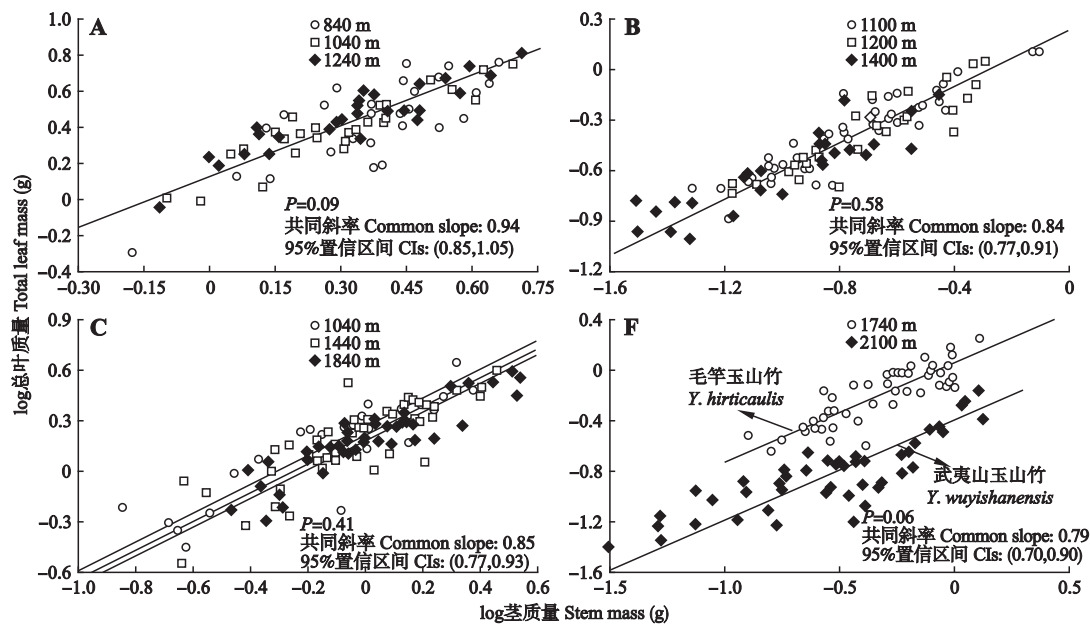


图2 不同海拔竹种的总叶质量与茎质量间的关系

Fig.2 Relationships between the total leaf mass and stem mass of bamboos at different altitudes.

F: 毛竿玉山竹和武夷山玉山竹 *Yushania hirticaulis* and *Y. wuyishanensis*.

生长常数 0.24.玉山竹属的两个不同竹种间也存在共同异速生长指数 0.79,但是毛竿玉山竹的异速生长常数显著大于武夷山玉山竹(分别为 0.06 和 -0.39,图 2F).

2.2 竹类植物叶片大小与数量间的关系

由表 2 可知,除武夷山玉山竹外,其他 4 个竹种的单叶质量与出叶强度之间存在显著的负相关关系.具体表现为:在毛竹中,单叶质量和出叶强度之间存在负等速生长关系且不随海拔发生改变,即异速生长指数与-1.0 无显著差异,拥有共同异速生长

指数-0.97;肿节少穗竹在低海拔,箬竹在低、高海拔上均呈现负异速生长关系,而在其他海拔上则呈现负等速生长关系,但这两种竹子在不同海拔上均未发现有共同异速生长指数;毛竿玉山竹的单叶质量和出叶强度之间存在负等速生长关系,但在武夷山玉山竹中并未发现存在显著的相关性.物种水平上,5 种竹种的单叶质量与出叶强度之间存在负异速生长关系,拥有共同异速生长指数-1.12,异速生长常数在种间具有显著差异(图 3).随着平均单叶质量的增大,种间单叶质量与出叶强度之间的异速生长

表 2 不同海拔下竹种单叶质量和出叶强度间的 SMA 分析

Table 2 Relationships between individual leaf mass and leafing intensity of bamboos analyzed by SMA at different altitudes

| 指标 Index | 类型 Type | 海拔 Altitude (m) | 数量 N | 斜率 Slope | 95%置信区间 95%CI | 截距 Intercept | R ² | P _{-1.0} | P |
|----------------------|--------------------------------|--------------------|---------|-------------|------------------|-----------------|----------------|-------------------|--------|
| 单叶质量 | 毛竹 | 840 | 27 | -0.89 | -1.29, -0.61 | 0.23 | 0.15 | 0.52 | <0.001 |
| Individual leaf mass | <i>P. edulis</i> | 1040 | 27 | -1.19 | -1.72, -0.83 | 0.19 | 0.17 | 0.34 | <0.050 |
| (ILM)-出叶强度 | | 1240 | 27 | -1.03 | -1.44, -0.73 | 0.10 | 0.29 | 0.88 | <0.050 |
| Leafing intensity | 肿节少穗竹 | 1100 | 45 | -1.53 | -1.93, -1.21 | -0.13 | 0.43 | 0.00 | <0.001 |
| (LIM) | <i>O. oedogonatum</i> | 1200 | 27 | -1.03 | -1.21, -0.88 | 0.32 | 0.85 | 0.68 | <0.001 |
| | | 1400 | 27 | -1.16 | -1.42, -0.95 | 0.24 | 0.74 | 0.14 | <0.001 |
| | 箬竹 | 1040 | 30 | -1.35 | -1.73, -1.06 | 0.22 | 0.59 | 0.02 | <0.001 |
| | <i>I. tessellatus</i> | 1440 | 45 | -0.99 | -1.14, -0.87 | 0.22 | 0.81 | 0.91 | <0.001 |
| | | 1840 | 45 | -1.39 | -1.70, -1.14 | 0.06 | 0.58 | 0.00 | <0.001 |
| | 毛竿玉山竹 <i>Y. hirticaulis</i> | 1740 | 45 | -1.16 | -1.39, -0.98 | -0.04 | 0.67 | 0.09 | <0.001 |
| | 武夷山玉山竹 <i>Y. wuyishanensis</i> | 2100 | 45 | 1.63 | 1.20, 2.20 | 4.49 | 0.00 | 0.00 | 0.920 |
| | 合计 All | | 390 | -1.07 | -1.11, -1.02 | 0.26 | 0.85 | 0.00 | <0.001 |

P_{-1.0}表示斜率值与-1.0在α=0.05水平上的显著性检验 P_{-1.0} indicated a significant difference test between the slope and -1.0 at 0.05 level.

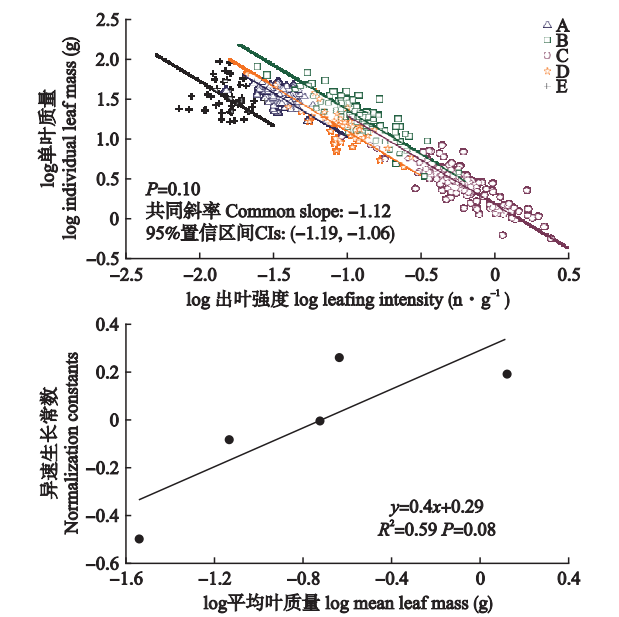


图3 5种竹种单叶质量与出叶强度之间的关系
Fig.3 Relationships between individual leaf mass vs. leafing intensity for each of the five bamboo species.

常数逐渐增大(未达到统计上的显著性, $P=0.08$).

3 讨 论

在植物的组织器官中,枝和叶作为植物生长的独立构件单元,具有一定的自治性^[1,5],而探究植物的枝叶关系从20世纪50年代就已经开始.例如:Corner法则中指出,小枝对应小叶片,大枝则对应大叶片,这是在长期经验观察和总结的基础上得出的植物枝叶关系的一般权衡法则^[42].枝叶大小关系是植物生活史策略研究的一个重要维度^[5],生物量的分配关系能有效解释相同生境下植物叶片、枝大小的差异^[2,7].

本研究中,不同海拔下的茎质量和叶片总质量之间的异速生长指数存在差异,表明不同海拔下竹子对茎、叶的生物量投资具有不同策略(表1).与本研究结果不同的是,Sun等^[7]研究认为,随海拔变化,温带森林群落类型中木本植物枝叶大小关系并不发生明显变化,呈现等速生长关系.并且,等速生长的结果也在亚热带木本植物中被发现^[8].而本研究中,只有毛竹、毛笋玉山竹的茎、叶大小之间的关系具有等速生长关系,并且随着海拔的增加,叶茎间异速生长指数呈现下降趋势(表1),这说明随海拔增加,竹类植物更趋向于投资到茎的构建中而降低竹叶生物量的投资.例如:武夷山玉山竹将更多的生物量分配到茎的构建.这是因为植物在高海拔生境下可能会面对更多的大风和低温胁迫^[43],所以提高

小枝的支撑投资建设.这些生物量以密度的形式积累在茎结构中,提高了茎的组织密度.因此,一方面这表明木本植物茎、叶大小之间恒定的等速生长关系并不适用于竹类植物.这可能是以下几个方面的原因造成的.第一,竹类植物属于单子叶禾本科植物,与Sun等^[7]和Xiang等^[8]研究中的木本植物物种存在差别;第二,竹类植物的茎、枝不会像乔木那样产生二次生长变粗,因为竹薄壁皮层中不含木本植物的形成层,加之竹子茎壁组织细胞拥有较快的木质化进程^[44].随着叶片的常年再生和更新,促使了叶生物量与茎生物量间的异速增长.另一方面,虽然叶、茎间生物量的分配投资会因生境的差异发生明显变化,但这是植物对环境适应性调整策略的一种^[45-46].以往研究表明,植物形态可塑性的调整是植物实现资源优化分配的重要手段,是应对环境变化的生态对策.然而,相对于竹类植物的保守型生殖策略来说,其表型特征可能受异质生境的差异水平影响较大^[28].例如:有报道指出,雷竹(*Phyllostachys violascens* f. *prevernalis*)随着氮含量或光强水平的增加,其分株数量和生物量呈现显著增加趋势,但冠层分枝角度和鞭根、茎干节间距等并没有发生显著变化^[47-48].在本研究中,除毛竹以外,肿节少穗竹、箬竹以及玉山竹属的叶茎间生物量在整体上均保持恒定小于1.0的异速生长规律(图2),但由于海拔生境的改变,箬竹与毛笋玉山竹和武夷山玉山竹之间的异速生长常数仍存在显著差异.这表明海拔生境的异质性会改变竹子物种间的叶茎生物量分配模式.

即使在环境特征趋于相似的情况下,植物的表型性状指标间也会发生明显差异.例如:Montti等^[26]对新热带竹种 *Chusquea ramosissima* 的叶面积(LA)、比叶面积(SLA)和总叶生物量(TM)这3个表型特征进行可塑性指数分析发现,叶面积和叶质量相对于比叶面积更易受到外界环境的塑性改造.Fajardo^[49]也认为,南青冈(*Nothofagus pumilio*)的总叶面积与茎横截面积、茎生物量间随海拔保持恒定的生长关系,而叶大小(面积)和数量(出叶强度)间异速生长关系与海拔无关.与此相一致的是,本研究也发现,5种竹子的叶、枝生物量指标间关系比单叶质量与出叶强度指标间的关系更易适应海拔的异质性生境.具体而言:本研究中将竹类植物的单叶质量与单位二级茎质量的叶片数量(出叶强度)之间进行简化主轴回归分析,发现竹种间的单叶质量与出叶强度之间在物种水平上存在恒定的负异速生长关

系(图3),不随海拔发生改变.这与 Kleiman 等^[11]得出的研究结果并不一致,他们认为这种关系之间是恒定的负等速生长.这主要可能由以下两种原因造成:一是试验物种有很大区别;二是出叶强度的计算,本研究采用了基于单位二级茎质量的叶片数量,而 Kleiman 等^[11]则是采用了基于单位小枝的茎体积的叶片数量.关于出叶强度基于何种载体,前人已经做了区别研究,虽然基于茎质量的出叶强度在一定程度上不能反映基于茎体积的出叶强度所带有的植物体密度信息^[38,49],但是粗略地用茎直径与长度去估计茎体积的计算方法本身带有较大的误差,同时也忽略了物种间小枝木质密度的差异因素.有趣的是在本研究中,不同海拔间竹子单叶质量与出叶强度间的异速生长关系差异明显.例如,在3个海拔上均发现毛竹单叶质量与出叶强度之间存在负等速生长关系,而武夷山玉山竹则未显示两者之间的相关性,并且其他竹种在不同海拔上的异速生长关系也不恒定(表2).虽然这与本研究中竹种间茎叶生物量异速生长指数随海拔升高而降低的现象不同(表1),但是随着平均单叶质量的降低,5种竹子的出叶强度也呈现不显著增高趋势(图3).这表明出叶强度的策略选择可能与竹叶本身大小构建相关.因此,这与小叶物种具有较高出叶强度优势假说相一致,表明在竹类植物中小叶特征的竹子仍然具有更高的叶片数量和潜在获得更大的光资源的能力^[11-13].同时,由于本研究结果中并未发现竹子的出叶强度策略对海拔有直接的响应,这说明竹类植物的出叶强度策略并不与非生物因素的制约直接相关,进而也可能不受茎、叶生物量海拔间的差异分配机制的影响.这种结果在高山林线植物的研究中也被发现^[49].因此,本研究充分反映了不同海拔的竹类植物在叶片大小和数量的权衡策略上仍然具有较大自主选择性的特点.

虽然 Kleiman 等^[11]提出的出叶强度优势假说(leafing intensity premium)认为叶片大小和质量是植物对出叶强度这一策略偏好的自然进化选择.但是 Milla^[13]用出叶强度假说检验了不同植物群系、不同生活型植被在海拔梯度上的变化,试验结果并不支持植物适应环境的自然选择可能会偏重于拥有较高的出叶强度策略.因此,关于出叶强度在植物生长的自然选择偏好上是否具有显著性尚需大量数据证明,这同时也说明出叶强度策略对植物自身生长发育及对环境的适应性进化都具有重要的研究意义^[50].首先,出叶强度的高低影响着植物叶片的数

量,从而间接影响着植物的碳获取与利用. Whitman 等^[51]认为,大部分物种包括乔木和草本类植物都具有小叶特征.小叶物种也被证明是具有高出叶强度的物种,这一结果在禾本科竹类植物中也被证实.其次,环境变化导致植物自身进化发生改变以适应生存需要,植物的表型特征变化从树冠、小枝水平上可被发现.小枝的构件生物量分配是体现植物在进化中因环境变化产生的策略应对,而叶片大小与数量间的权衡可能因植物枝、叶生物量间的分配发生改变.然而,对于竹类植物这种主要依赖无性方式进行营养性状的增殖的单子叶物种来说,即使其生长策略具有高度可调节性^[52],但叶茎间的生物量分配可能难以改变竹叶大小及数量间固有的关系.尽管类似的规律在不同功能型或生境条件下的植物性状研究中被发现^[1,4,13,20,49],但对于典型的禾本科竹类植物来说,定量其小枝叶茎生物量的异速分配和叶大小与数量间的关系将丰富植物性状经济谱的研究.

总之,随着海拔的升高,单子叶竹类植物的枝叶生物量间的异速生长指数逐渐下降,表明竹类植物在低海拔下投入更多的生物量到小枝叶片上,而高海拔下则趋向于偏好茎的投资模式.5种竹子叶片大小和出叶强度间存在统一的异速生长指数,并且不随海拔的变化而改变,表明基于茎质量的出叶强度策略难以响应竹种间枝叶生物量分配规律的调整.

参考文献

- [1] Westoby M, Wright IJ. The leaf size-twigh size spectrum and its relationship to other important spectra of variation among species. *Oecologia*, 2003, **135**: 621-628
- [2] Niklas KJ, Enquist BJ. On the vegetative biomass partitioning of seed plant leaves, stems, and roots. *American Naturalist*, 2002, **159**: 482-497
- [3] West GB, Brown JH, Enquist BJ. The fourth dimension of life: Fractal geometry and allometric scaling of organisms. *Science*, 1999, **284**: 1677-1679
- [4] Brouat C, Mckey D. Leaf-stem allometry, hollow stems, and the evolution of caulinary domatia in myrmecophytes. *New Phytologist*, 2010, **151**: 391-406
- [5] Westoby M, Falster DS, Moles AT, et al. Plant ecological strategies: Some leading dimensions of variation between species. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 2002, **33**: 125-159
- [6] Normand F, Bissery C, Damour G, et al. Hydraulic and mechanical stem properties affect leaf-stem allometry in mango cultivars. *New Phytologist*, 2010, **178**: 590-602
- [7] Sun S, Jin D, Shi P. The leaf size-twigh size spectrum of temperate woody species along an altitudinal gradient: An invariant allometric scaling relationship. *Annals of*

- Botany*, 2006, **97**: 97–107
- [8] Xiang S, Wu N, Sun SC. Within-twig biomass allocation in subtropical evergreen broad-leaved species along an altitudinal gradient: Allometric scaling analysis. *Trees*, 2008, **23**: 637–647
 - [9] Li G, Yang D, Sun S. Allometric relationships between lamina area, lamina mass and petiole mass of 93 temperate woody species vary with leaf habit, leaf form and altitude. *Functional Ecology*, 2008, **22**: 557–564
 - [10] Li M (李 曼), Zheng Y (郑 媛), Guo Y-R (郭英荣), *et al.* Scaling relationships between twig size and leaf of *Pinus hwangshanensis* along an altitudinal gradient. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2017, **28**(2): 537–544 (in Chinese)
 - [11] Kleiman D, Aarssen LW. The leaf size/number trade-off in trees. *Journal of Ecology*, 2007, **95**: 376–382
 - [12] Ogawa K. The leaf mass/number trade-off of Kleiman and Aarssen implies constancy of leaf biomass, its density and carbon uptake in forest stands: Scaling up from shoot to stand level. *Journal of Ecology*, 2008, **96**: 188–191
 - [13] Milla R. The leafing intensity premium hypothesis tested across clades, growth forms and altitudes. *Journal of Ecology*, 2009, **97**: 972–983
 - [14] Yan ER, Wang XH, Scoot XC, *et al.* Scaling relationships among twig size, leaf size and leafing intensity in a successional series of subtropical forests. *Tree Physiology*, 2013, **33**: 609–617
 - [15] Chen H, Niklas KJ, Yang D, *et al.* The effect of twig architecture and seed number on seed size variation in subtropical woody species. *New Phytologist*, 2009, **183**: 1212–1221
 - [16] Dombroskie SL, Tracey AJ, Aarssen LW. Leafing intensity and the fruit size/number trade-off in woody angiosperms. *Journal of Ecology*, 2016, **104**: 1759–1767
 - [17] Lázaro A, Larrinaga AR. A multi-level test of the seed number/size trade-off in two Scandinavian communities. *PLoS One*, 2018, **13**(7): e0201175
 - [18] Niklas KJ, Cobb ED, Niinemets Ü, *et al.* “Diminishing returns” in the scaling of functional leaf traits across and within species groups. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2007, **104**: 8891–8896
 - [19] Sun J, Fan R, Niklas KJ, *et al.* “Diminishing returns” in the scaling of leaf area vs. dry mass in Wuyi Mountain bamboos, Southeast China. *American Journal of Botany*, 2017, **104**: 993–998
 - [20] Pan S, Liu C, Zhang W, *et al.* The scaling relationships between leaf mass and leaf area of vascular plant species change with altitude. *PLoS One*, 2013, **8**(10): e76872
 - [21] Niinemets Ü, Portsmouth A, Tobias M. Leaf size modifies support biomass distribution among stems, petioles and mid-ribs in temperate plants. *New Phytologist*, 2010, **171**: 91–104
 - [22] Sack L, Frole K. Leaf structural diversity is related to hydraulic capacity in tropical rain forest trees. *Ecology*, 2006, **87**: 483–491
 - [23] Sack L, Scoffoni C. Leaf venation: Structure, function, development, evolution, ecology and applications in the past, present and future. *New Phytologist*, 2013, **198**: 983–1000
 - [24] Chen S-L (陈双林). Study on Effects of Altitude on the Structure and Physio-ecological Characteristic of Moso Bamboo Forest. PhD Thesis. Nanjing: Nanjing Forestry University, 2009 (in Chinese)
 - [25] Song L-X (宋利霞), Tao J-P (陶建平), Wang W (王 微), *et al.* The ramet population structures of the clonal bamboo *Fargesia nitida* in different canopy conditions of subalpine dark coniferous forest in Wolong Nature Reserve, China. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 2006, **26**(3): 730–736 (in Chinese)
 - [26] Montti L, Villagra M, Campanello PI, *et al.* Functional traits enhance invasiveness of bamboos over co-occurring tree saplings in the semideciduous Atlantic forest. *Acta Oecologica*, 2014, **54**: 36–44
 - [27] Gagnon PR, Platt WJ, Moser EB. Response of a native bamboo [*Arundinaria gigantea*, (Walt.) Muhl.] in a wind-disturbed forest. *Forest Ecology and Management*, 2007, **241**: 288–294
 - [28] Shi J-M (施建敏), Ye X-H (叶学华), Chen F-S (陈伏生), *et al.* Adaptation of bamboo to heterogeneous habitat: Phenotypic plasticity. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 2014, **34**(20): 5687–5695 (in Chinese)
 - [29] Yang SJ, Sun M, Zhang YJ, *et al.* Strong leaf morphological, anatomical, and physiological responses of a subtropical woody bamboo (*Sinarundinaria nitida*) to contrasting light environments. *Plant Ecology*, 2014, **215**: 97–109
 - [30] Zhu Q-G (朱强根), Jin A-W (金爱武), Wang Y-K (王意锟), *et al.* Biomass allocation of branches and leaves in *Phyllostachys heterocycla* ‘Pubescens’ under different management modes: Allometric scaling analysis. *Chinese Journal of Plant Ecology* (植物生态学报), 2013, **37**(9): 811–819 (in Chinese)
 - [31] Tong L (童 龙), Li B (李 彬), Chen L-J (陈丽洁), *et al.* Effects of truncation intensity on the biomass allocation and physiological characteristics of *Dendrocalamus latiflorus*. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2016, **27**(10): 3137–3144 (in Chinese)
 - [32] Liu J (刘 骏), Yang Q-P (杨清培), Song Q-N (宋庆妮), *et al.* Strategy of fine root expansion of *Phyllostachys pubescens* population into evergreen broad-leaved forest. *Chinese Journal of Plant Ecology* (植物生态学报), 2013, **37**(3): 230–238 (in Chinese)
 - [33] Song QN, Ouyang M, Yang QP, *et al.* Degradation of litter quality and decline of soil nitrogen mineralization after moso bamboo (*Phyllostachys pubescens*) expansion to neighboring broadleaved forest in subtropical China. *Plant and Soil*, 2016, **404**: 113–124
 - [34] Takahashi K, Suzuki UI, Hara T. Effects of understory dwarf bamboo on soil water and the growth of overstory trees in a dense secondary *Betula ermanii* forest, Northern Japan. *Ecological Research*, 2003, **18**: 767–774

- [35] Gaku K, Yukihiro A, Buho H, *et al.* Invasion of dwarf bamboo into alpine snow-meadows in Northern Japan: Pattern of expansion and impact on species diversity. *Ecology & Evolution*, 2011, **1**: 85–96
- [36] Yang Q-P (杨清培), Guo Y-R (郭英荣), Lan W-J (兰文军), *et al.* Addition effects of co-expansion of two bamboos on plant diversity in broad-leaved forests. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2017, **28**(10): 3155–3162 (in Chinese)
- [37] Liu G, Shi P, Xu Q, *et al.* Does the size-density relationship developed for bamboo species conform to the self-thinning rule? *Forest Ecology and Management*, 2016, **361**: 339–345
- [38] Yang D, Li G, Sun S. The generality of leaf size versus number trade-off in temperate woody species. *Annals of Botany*, 2008, **102**: 623–629
- [39] Warton DI, Wright IJ, Falster DS, *et al.* A review of bivariate line-fitting methods for allometry. *Biological Reviews*, 2006, **81**: 259–291
- [40] Warton DI, Duursma RA, Falster D, *et al.* Smatr 3: An R package for estimation and inference about allometric lines. *Methods in Ecology and Evolution*, 2012, **3**: 257–259
- [41] Warton DI, Weber NC. Common slope tests for bivariate structural relationships. *Biometrical Journal*, 2002, **44**: 161–174
- [42] Corner EJH. The durian theory or the origin of the modern tree. *Annals of Botany*, 1949, **13**: 367–414
- [43] Niklas KJ. Gravity-induced effects on material properties and size of leaves on horizontal shoots of *Acer saccharum* (Aceraceae). *American Journal of Botany*, 1992, **79**: 820–827
- [44] Dong L-N (董丽娜). Studies on Developmental Anatomy of Elongated Growth about Bamboo Culms. Master Thesis. Nanjing: Nanjing Forestry University, 2007 (in Chinese)
- [45] Díaz S, Cabido M, Casanoves F. Plant functional traits and environmental filters at a regional scale. *Journal of Vegetation Science*, 1998, **9**: 113–122
- [46] Díaz S, Cabido M, Zak M, *et al.* Plant functional traits, ecosystem structure and land-use history along a climatic gradient in central-western Argentina. *Journal of Vegetation Science*, 1999, **10**: 651–660
- [47] Yue CL, Wang KH, Zhu YM. Morphological plasticity of clonal plant *Phyllostachys praecox* f. *prevernalis* (Poaceae) in response to nitrogen availability. *Annales Botanici Fennici*, 2005, **42**: 123–127
- [48] Yue CL, Chang J, Wang KH, *et al.* Response of clonal growth in *Phyllostachys praecox* f. *prevernalis* to changing light intensity. *Australian Journal of Botany*, 2004, **52**: 171–174
- [49] Fajardo A. Are trait-scaling relationships invariant across contrasting elevations in the widely distributed treeline species *Nothofagus pumilio*? *American Journal of Botany*, 2016, **103**: 821–829
- [50] Huang Y, Lechowicz MJ, Price CA, *et al.* The underlying basis for the trade-off between leaf size and leafing intensity. *Functional Ecology*, 2015, **30**: 1–7
- [51] Whitman T, Aarssen LW. The leaf size/number trade-off in herbaceous angiosperms. *Journal of Plant Ecology*, 2010, **3**: 49–58
- [52] Xie X, Hu Y, Pan X, *et al.* Biomass allocation of stoloniferous and rhizomatous plant in response to resource availability: A phylogenetic meta-analysis. *Frontiers in Plant Science*, 2016, **7**: 1–11

作者简介 孙俊, 男, 1991年生, 博士研究生. 主要从事森林生态与理论生态学研究. E-mail: sunjunfjnu@aliyun.com

责任编辑 张凤丽