

沙柳丛生枝代谢指数的龄级效应

陈国鹏^{1,2} 赵文智^{1,3*}

(¹甘肃农业大学林学院, 兰州 730070; ²甘肃省白龙江林业管理局林业科学研究所, 兰州 730070; ³中国科学院寒区旱区环境与工程研究所中国生态系统研究网络临泽内陆河流域研究站/中国科学院内陆河流域生态水文重点实验室, 兰州 730000)

摘要 新陈代谢速率是植物最基本的生物学速率,与地表植被的水碳代谢过程密切相关。表征代谢速率及其替代指标(如叶生物量等)与个体大小间相关生长关系的代谢指数是生态学研究的一个热点,WBE模型论证的 $3/4$ 恒定代谢指数最为经典,但也饱受争议。本研究以毛乌素沙地南缘沙柳为对象,检验了WBE模型的可用性,揭示代谢指数随丛生枝生长发育的变化规律。结果表明:基于叶生物量和茎叶生物量估计的沙柳丛生枝代谢指数 α 为0.97,显著大于WBE模型的恒定指数 $3/4$;分支半径指数 $1/a$ 和分支长度指数 $1/b$ 分别为2.67和3.83,均显著大于理论值2.0和3.0。分龄级估计的丛生枝分支半径指数和分支长度指数分别为2.64~3.24和2.86~4.30,各龄级代谢指数的估计值和计算值分别为1.01~1.29和0.94~1.13,龄级差异均不显著。斜率异质性检验表明,不同龄级的丛生枝共有代谢指数估计值1.08和计算值1.00、分支半径指数2.84和分支长度指数3.35,均显著大于理论值。在各龄级丛生枝共有代谢指数1.08下,代谢常数在 y 轴上的负向漂移幅度随龄级增加而显著增大。尽管枝龄未引起沙柳丛生枝代谢指数的显著变化,但在给定大小的枝条上,大龄枝较低龄枝的代谢活性下降明显。

关键词 沙柳丛生枝; 代谢指数; 分支指数; 相关生长关系

Effects of age classes on metabolic exponents of *Salix psammophila* branches. CHEN Guo-peng^{1,2}, ZHAO Wen-zhi^{1,3*} (¹College of Forestry, Gansu Agricultural University, Lanzhou 730070, China; ²Institute of Forestry Sciences, Bailongjiang Forestry Management Bureau of Gansu Province, Lanzhou 730070, China; ³Linze Inland River Basin Research Station/Key Laboratory Inland River Ecohydrology, Cold and Arid Regions Environmental and Engineering Research Institute, Chinese Academy of Sciences, Lanzhou 730000, China).

Abstract: Metabolisms are fundamental processes of organisms. They are related to carbon and water cycling of a plant. The relationship between the metabolic rate and the body size of an organism has been a hot spot in ecological research. The typical WBE model with $3/4$ power has been controversial. This study tested the applicability of WBE model and examined the change of metabolic exponents with the age class at branch scale in a typical plant, *Salix psammophila* in the southern edge of the Mu Us desert. The results showed that the estimated metabolic exponent based on the leaf biomass and total biomass was 0.97 for all branches of the *S. psammophila*. This was significantly greater than the constant power of $3/4$ proposed by the WBE model. The branching radius exponent and branching length exponent were 2.67 and 3.83, respectively, being significantly greater than the constant values of 2.0 and 3.0, respectively. The ranges of branching radius exponents and branching length exponents among the age classes were 2.64–3.24 and 2.86–4.30, respectively. Meanwhile, the estimated values and calculated values of metabolic exponents ranged from 1.01–1.29 and 0.94–1.13, respectively. The values of all above were statistically indistinguishable among the six age classes. The common slopes among the six age classes for estimated values and calculated values of metabolic exponents, branching radius exponents and branching length exponents were

本文由国家基础研究发展计划项目(2013CB429903)、甘肃省青年科技基金计划项目(145RJYK278)和陇原青年创新人才扶持计划项目资助。This work was supported by the National Basic Research Programs of China (2013CB429903), the Gansu Province Youth Science and Technology Research Fund (145RJYK278), and the Young Creative Talents Fostering Program of Gansu Province.

2015-11-03 Received, 2016-02-29 Accepted.

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: zhaowzh@lab.ac.cn

1.08, 1.00, 2.84 and 3.35, respectively. These values were significantly greater than the constant values. The changes of the intercept at the y-axis shifted negatively at the common slope of estimated metabolic exponents with significant elevation shift between groups, and the higher age class branches had the greater shift. These indicated that the age classes did not change the metabolic exponents, but changed the metabolic constant significantly. The older branches had lower metabolic activity than the younger branches.

Key words: *Salix psammophila* branch; metabolic exponent; branching exponent; allometry relationship.

新陈代谢是生物体为维持自身生命活动,将外界物质、能量转化的一系列生物化学反应^[1-2].代谢决定了生物体对各种资源的需求,以及这些资源在有机体内的分配形式,并决定着生物体的其他所有生理活动的速率,进一步影响生物体的结构和功能^[1,3].在许多研究中,代谢速率与个体大小(质量)之间存在幂函数形式的相关生长关系^[4-5].

Kleiber^[6]法则指出,动物代谢速率和个体大小的标度指数更接近于 3/4; Niklas 等^[7]对 53 种单细胞植物研究发现,植物的相关生长指数也符合“3/4 法则”; West 等^[8-10]基于分形几何学和流体力学原理的 WBE 模型解释了 3/4 恒定代谢指数的起源,并指出标度关系适用于所有生物的生长规律.然而,近年来的研究发现,代谢指数并非恒定不变,而是随着植物的生长发育明显变化,在个体较小时,个体大小和代谢速率之间的相关生长指数为 1;随着植物个体的逐渐增大,代谢指数逐渐趋近于 3/4^[11-12].同样的现象还表现在群落尺度上. Cheng 等^[13]发现,林龄会引起不同森林类型代谢指数的差异,森林代谢指数随着林龄的增加逐渐变小.作为植物个体的构件部分,枝条尺度上是否也存在恒定的代谢指数?与植物个体、群落有别的是,同一植物不同年龄的分枝间可以通过生理整合作用相互传递资源、实现资源共享,代谢指数是否会受枝条年龄影响而明显变化?

沙柳(*Salix psammophila*)属杨柳科柳属丛生灌木,主要分布于我国内蒙古、河北、山西、陕西、甘肃、青海等干旱地区,具有抗风沙、耐盐碱、耐旱、生长迅速、根系发达、固沙保土力强等特点^[14-15],是我国北方防风固沙的优良树种.沙柳通常在 3~5 年内生长迅速,以后逐渐缓慢,甚至死亡^[16-17].已有研究从光合生理活性^[17]、碳汇功能^[18]等的龄级差异解释其衰老过程,发现沙柳光合固碳活性在 3 龄级最强,但其代谢指数是否也有明显的龄级差异,未见报道.

本研究将个体代谢理论拓展到植物构件尺度,以宁夏盐池的沙柳为对象,分析其丛生枝尺度上的代谢指数和分支指数随枝条年龄的变化过程,以期

探讨 WBE 模型恒定代谢指数在枝条尺度上的可用性,并基于代谢指数和分支指数随植物生活史的变化规律来揭示沙柳丛生枝衰老机制,丰富植物相关生长研究材料,并为沙柳抚育管理提供科学依据.

1 研究地区与研究方法

1.1 研究区概况

研究区位于宁夏盐池荒漠生态系统定位站(37.71° N, 107.24° E),海拔 1550 m.气候属中温带大陆性气候,年均气温 7.6 °C,最高日均温 29.3 °C(7 月),最低日均温 -14.1 °C(1 月),年日照时数 2868 h, ≥10 °C 积温 2945 °C,无霜期 128 d,年均降水量 292 mm,62%的降雨集中在 6—9 月,年潜在蒸发量 2100 mm.土壤以风沙土为主,其次是灰钙土和黑垆土.研究站附近植被恢复前为严重沙化的荒漠草原,恢复当年栽植沙柳、新疆杨(*Populus bolleana*)、小叶杨(*P. simonii*)、花棒(*Hedysarum scoparium*)、杨柴(*H. mongolicum*)、小叶锦鸡儿(*Caragana microphylla*)、旱柳(*S. matsudana*)、沙枣(*Elaeagnus angustifolia*)、沙木蓼(*Atraphaxis frutescens*)、紫穗槐(*Amorpha fruticosa*)等,采用块状混交的模式栽植,块状面积为 0.07~5 hm²,初植规格 2 m×3 m 或 3 m×4 m,或因地不规则栽植,同时在沙丘顶部和落沙处撒播沙蒿(*Artemisia desertorum*)、杨柴种子;此后每年进行补栽、补植,并采用完全禁牧的管理模式.经过多年的人工和自然恢复,现存植被以沙柳群落、沙蒿群落、沙柳-花棒-杨柴-沙蒿混生群落等为主,沙木蓼、旱柳、小叶杨等仅有零星存活.本研究选取的沙柳群落的初植规格为 3 m×4 m,现存密度为 150~300 株·hm⁻².

1.2 研究方法

于 2011 年 8 月 15 日—9 月 10 日,在沙柳群落中布设 3 块 50 m×50 m 的调查样地,对样地中的沙柳灌丛每木检尺,测量其株高、冠幅和地面 10 cm 高处基径,计数丛生枝数量.调查到沙柳灌丛的平均密度(240±50)株·hm⁻²、平均株高(2.66±0.23) m、平

表 1 沙柳丛生枝信息
Table 1 Information of the branches of *Salix psammophila*

枝龄 Branch age (a)	<i>n</i>	枝基径 Branch basal diameter (cm)	枝长 Branch length (cm)	叶生物量 Leaf biomass (g)	茎生物量 Stem biomass (g)	茎叶生物量 Stem and leaf biomass (g)
1	40	2.4~12.1	45~258	0.3~12.3	1.5~69.6	1.9~95.8
2	78	4.0~11.4	84~262	0.6~15.8	3.7~57.0	5.1~90.3
3	111	4.9~14.4	130~281	1.5~42.5	8.1~117.3	12.7~192.3
4	67	6.0~22.4	72~277	2.7~79.9	13.7~294.2	23.0~486.7
5	32	9.1~26.4	120~305	2.2~111.5	24.7~183.4	48.2~489.1
≥6	14	12.2~34.5	172~380	8.6~166.1	57.6~752.0	98.4~1754.9

均冠幅 (6.01 ± 0.32) m^2 、平均每株丛生枝数为 (63 ± 7) 枝.根据样地调查资料,按照冠幅的梯度变化选定分级标准木,分别测量每株标准木全部丛生枝基径(D)、枝长(L),收获后计数枝条年龄,并将具有活力的 342 个丛生枝的叶和茎分别烘干称量.丛生枝年龄为 1~8 a,由于 6 a 以上枝条数量较少,将其归并为 1 个龄级.不同龄级丛生枝的样本数量及基本信息见表 1.

1.3 数据处理

代谢速率(B)与个体大小(M)呈 $B = \beta \cdot M^\alpha$ 的幂函数关系,在实际应用中,将代谢速率与个体大小两边做对数转化,得到方程: $\log B = \log \beta + \alpha \log M$,通过线性回归估算出的直线斜率(α)和 y 轴截距($\log \beta$)分别为表征代谢速率与个体生物量关系的代谢指数和代谢常数.代谢速率与表征个体大小特征变量的基径(D)和枝长(L)也存在幂函数关系,分别将代谢速率与基径和枝长两边做对数转化,得到方程: $\log B = \log \gamma + a \log D$ 和 $\log B = \log \delta + b \log L$.其中 a 、 b 的倒数分别为分支半径指数和分支长度指数.代谢指数 $\alpha = 1/(2a+b)$,当植物存在理想分支状况($a = 1/2, b = 1/3$)时,才有恒定的代谢指数 $\alpha = 3/$

4^[9-10,19].
以叶生物量(M_L)替代代谢速率(B)^[7,19],分析不同龄级沙柳丛生枝代谢指数和分支指数差异.将基径(D)、枝长(L)、叶生物量(M_L)、茎生物量(M_s)和茎叶生物量(M_{SL})进行以 10 为底的对数转换,分支指数、代谢指数用标准化主轴回归方法(standardized major axis, SMA)计算,并进行估计值和理论值的差异性比较;检验不同组间 SMA 斜率 α 是否存在异质性.当斜率异质时,进行多重比较;当斜率同质时,进一步采用 Wald 显著性检验分析组间是否存在 y 轴截距和 SMA 斜率方向上的变化,并进行多重比较($\alpha = 0.05$)^[20-22].

2 结果与分析

2.1 沙柳丛生枝分支指数

2.1.1 分支半径指数 $1/a$ 对全部枝条的标准化主轴分析(表 2)发现,基于叶生物量与基径的分支半径指数 $1/a$ 为 2.68,95%置信区间为 2.57~2.77,显著大于理论值 2.0.将丛生枝进行龄级分组,6 个龄级的分支半径指数为 2.64~3.24,均显著大于理论值 2.0;对斜率的异质性检验发现, $1/a$ 在龄级间无

表 2 沙柳丛生枝分支半径指数估计值
Table 2 Estimated values of branching radius exponent for branches of *Salix psammophila*

枝龄 Branch age (a)	R^2	指数 Exponent	共有斜率的截距 Intercept with common slope	截距漂移检验 Common elevation test				
				1	2	3	4	5
1	0.82 **	2.95 ** (2.57, 3.39)	-1.81	-				
2	0.74 **	2.79 ** (2.48, 3.31)	-1.74	ns	-			
3	0.71 **	2.83 ** (2.56, 3.32)	-1.77	ns	ns	-		
4	0.79 **	2.64 ** (2.36, 2.96)	-1.84	ns	* *	* *	-	
5	0.67 **	3.24 ** (2.63, 3.99)	-1.86	ns	*	*	ns	-
6	0.79 **	3.07 ** (2.30, 4.09)	-2.08	*	* *	* *	* *	* *
全部 All	0.88 **	2.67 ** (2.57, 2.77)						
共有斜率 Common slope		2.84 ** (2.68, 2.99)						

* $P < 0.05$; * * $P < 0.01$; ns: $P > 0.05$. R^2 列表示回归关系的显著性,指数列表示指数与理论值的差异显著性,截距漂移检验列表示截距漂移量的差异显著性 The valued indicated significance of regression relationship in R^2 row, significance between the slope and theoretical values in exponent row, and significance between the shifted of intercept at the y -axis with the common slope in the common elevation row. 下同 The same below.

显著差异 ($P=0.59$), 共有斜率 2.84 ($95\% CI=2.68 \sim 2.99$), 与理论值 2.0 差异显著. Wald 检验表明, 在共有斜率下, 各龄级的分支半径常数沿 y 轴均呈显著的负向漂移; 多重比较发现, 6 龄级丛生枝的截距漂移幅度显著大于其他龄级, 5 龄级和 4 龄级的截距漂移均显著大于 2 龄级和 3 龄级.

2.1.2 分支长度指数 $1/b$ 基于叶生物量与枝条长度的 SMA 分析(表 3)表明,全部丛生枝的分支长度指数 $1/b$ 为 3.83(95%CI=3.60~4.07),显著大于理论值 3.0。各龄级的分支长度指数 $1/b$ 为 2.86~4.30,其中除 3 年生枝条外($1/b=3.75$, 95%CI=3.18~3.42),其余龄级分支长度指数与理论值 3.0 无显著差异;不同龄级共有的斜率 $1/b$ 为 3.35, 95%置信区间为 3.08~3.36,显著大于理论值 3.0。在共有斜率下,截距也均呈显著的负向漂移,其中 2 龄级的负向漂移最为明显。

2.2 沙柳丛生枝代谢指数

从叶生物量与茎叶生物量的 SMA 分析来看,沙柳丛生枝整体的代谢指数估计值为 0.97,95%置信区间为 0.94~1.00,显著大于理论值 0.75。分龄级拟合后的代谢指数估计值均显著大于理论值,其值为

1.01~1.29;同质性检验发现,不同龄级丛生枝共有斜率 1.08(95%CI=1.04~1.13),也显著大于理论值 0.75.在共有代谢指数下,代谢常数均呈显著的负向漂移,且龄级越大,漂移幅度越大.

基于分支半径指数和分支长度指数计算的沙柳丛生枝总体的代谢指数为 0.99, 95% 置信区间为 0.95~1.02, 显著大于理论值 0.75; 6 个龄级的代谢指数计算值为 0.94~1.13, 均显著大于理论值 0.75 (表 4). 将代谢指数的估计值和计算值进行线性拟合 (图 1), $R^2=0.85$, 斜率 (1.16 ± 0.21), 与 1.0 差异不显著.

2.3 茎叶生物量与茎生物量的相关关系

茎叶生物量随茎生物量的增加而增加, 相关关系均显著, $R^2 > 0.98$, 全部丛生枝茎叶生物量与茎生物量的相关生长指数为 0.99, 与理论值 1.0 差异显著. 不同龄级丛生枝的相关生长指数为 0.98~1.01, 除 2 龄级外其余置信区间均包含理论值 1.0, 且与理论值 1.0 差异不显著. 不同龄级丛生枝茎叶生物量与茎生物量的相关生长关系具有共有斜率 1.00 ($95\%CI = 0.99 \sim 1.01$), 与理论值 1.0 无显著差异 ($P = 0.43$). 在共有斜率下, 不同龄级的截距呈负向

Table 3 Estimated values of branching length exponent for branches of *Salix psammophila*

枝龄 Branch age	R^2	指数 Exponent	共有斜率的截距 Intercept with common slope	截距漂移检验 Common elevation test				
				1	2	3	4	5
1	0.69 ^{**}	2.86 ^{ns} (2.36, 3.48)	-6.81	-				
2	0.51 ^{**}	2.92 ^{ns} (2.49, 3.42)	-6.83	ns	-			
3	0.25 ^{**}	3.75 ^{**} (3.18, 4.42)	-6.74	ns	*	-		
4	0.45 ^{**}	3.56 ^{ns} (2.96, 4.27)	-6.52	* *	* *	* *	-	
5	0.49 ^{**}	3.83 ^{ns} (2.94, 4.99)	-6.43	* *	* *	* *	ns	-
6	0.60 ^{**}	4.30 ^{ns} (2.92, 6.34)	-6.61	ns	*	ns	ns	ns
全部 All	0.64 ^{**}	3.83 ^{**} (3.60, 4.09)						
共有斜率 Common slope		3.35 ^{**} (3.08, 3.63)						

表 4 沙柳丛生枝代谢指数估计值和计算值
Table 4 Estimated and calculated values of metabolic exponent for branches of *Salix psammophila*

[illegible]

表 5 沙柳丛生枝茎叶生物量与茎生物量的相关生长关系比较
Table 5 Comparison of the scaling relationships of aboveground biomass versus stem biomass in different branch ages of *Salix psammophila*

枝龄 Branch age	R^2	斜率 Slope	共有斜率的截距 Intercept with common slope	截距漂移检验 Common elevation test				
				1	2	3	4	5
1	0.99 **	0.99 ^{ns} (0.96, 1.03)	1.00	—				
2	0.99 **	0.98 * (0.96, 1.00)	1.00	* *	—			
3	0.99 **	1.01 ^{ns} (0.99, 1.02)	0.09	* *	* *	—		
4	0.99 **	1.00 ^{ns} (0.98, 1.01)	0.08	* *	* *	* *	—	
5	0.99 **	1.01 ^{ns} (0.98, 1.04)	0.08	* *	* *	* *	* *	—
6	0.99 **	1.00 ^{ns} (0.97, 1.04)	0.06	* *	* *	* *	* *	* *
全部 All	0.99 **	0.99 ** (0.98, 0.99)						
共有斜率 Common slope		1.00 ^{ns} (0.99, 1.01)						

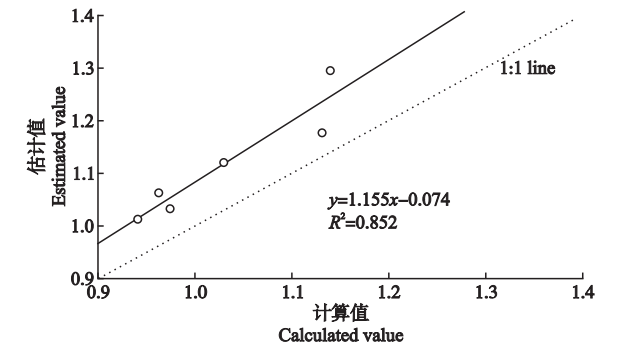


图 1 沙柳丛生枝代谢指数估计值和计算值的关系
Fig.1 Relationships between estimated and calculated values of metabolic exponent for branches of *Salix psammophila*.

漂移,随着龄级的增加,漂移幅度减小(表 5)。

3 讨 论

3.1 代谢指数和分支指数特征

由于植物代谢速率的实际测定存在一定的难度,通常使用一些替代指标进行代谢指数研究^[3],如植物茎流^[23]、叶生物量^[7,11]、个体生长速率等^[24]。Li 等^[25]发现,中国不同森林类型树木个体的代谢指数为 0.41~1.14,并指出没有足够的证据支持陆生植物代谢速率与生物量之间存在惟一恒定的代谢指数;而马玉珠等^[19]发现,美国 7 种乔木树种代谢指数为 0.61~0.98,尽管也有物种的代谢指数显著大于 0.75,但整体的代谢指数与理论值 0.75 无显著差异。在本研究中,基于叶生物量替代植物代谢速率估计的沙柳丛生枝总体代谢指数为 0.97 (95% CI = 0.95~1.00),显著大于理论值 0.75,不遵循 WBE 模型提出的恒定代谢指数^[8];灌木沙柳丛生枝个体规模较小,符合小个体代谢指数趋近于 1.0 的规律^[26]。

根据 WBE 模型假设,植物的分支指数决定植物的代谢指数,当分支指数 1/a、1/b 分别为理论值

2.0、3.0 时,代谢速率与个体大小的 3/4 次幂呈正比^[7-10]。沙柳丛生枝的分支半径指数和分支长度指数均显著大于理论值 2.0 和 3.0,分别为 2.67 (95% CI = 2.57~2.77) 和 3.83 (95% CI = 3.60~4.09),对代谢指数的计算值和估计值进行线性拟合后发现,斜率与 1.0 无显著差异 (P = 0.30, 图 1)。有研究发现,不同物种间分支指数差异明显,分支半径指数大于或小于理论值的均有存在^[19]。Enquist 等^[11]指出,当植物的分支状况不符合空间充满和运输能量消耗最小假说时,将导致小个体植物代谢指数接近 1.0,而大个体植物代谢指数小于 1.0。沙柳丛生枝分支半径指数和分支长度指数显著大于理论值,表明其分支状况不符合空间充满和运输能量消耗最小假说,并导致其代谢指数显著大于理论值。

由于未能充分考虑小个体分支形态结构差异,WBE 模型在小个体植物上适用具有局限性。Price 等^[27]对 WBE 模型进行扩展时,假设植物相关生长关系的变化源于其网络几何形态变化,并认为茎叶生物量和茎生物量呈正比关系。本研究中,全部沙柳丛生枝茎生物量和茎叶生物量的相关生长指数尽管接近 1.0,但显著小于 1.0,并不支持茎生物量和茎叶生物量呈等速生长关系的假设。

3.2 枝龄影响

木本植物通常是由有代谢活性的组织和非代谢活性的组织组成,随着年龄的增加,植物将越来越多的物质积累到非代谢组织,叶生物量分配份数随植物生长发育的减少可以部分地解释代谢理论与试验数据之间的矛盾^[3,28]。Cheng 等^[13]发现,植物在幼苗阶段时,代谢速率与个体大小间的相关生长指数为 1.0;而成熟后,相关生长指数趋近于 3/4。相似的结论还见文献^[11-12, 29]。本研究中,沙柳丛生枝代谢指数龄级间差异不显著,共有斜率 1.08 (95% CI =

1.04~1.13),表明枝龄未引起沙柳丛生枝代谢指数的明显变化。

对沙柳叶片光合活性的研究发现,3、4 龄级枝条代谢最为旺盛,到 5 龄级时代谢活性下降、死亡率较高^[17];也有报道指出,3 龄级沙柳的生产力最高^[18]。本研究表明,代谢指数和代谢常数均未在 3 龄级出现峰值或谷值;但在不同龄级丛生枝共有代谢指数 1.08 时,其代谢常数均发生负向漂移,且漂移幅度随枝条龄级增加而增大(表 4),表明随着个体的生长发育,沙柳丛生枝代谢活性下降;在给定大小的枝条上,大龄级枝活性下降更为明显。

对不同龄级的分支长度指数分析发现,除 3 龄级外,其余龄级丛生枝分支长度指数 $1/b$ 与理论值 3.0 无显著差异(表 3),而全部龄级的分支半径指数和基于分支指数计算的代谢指数均显著大于理论值(表 4),表明沙柳丛生枝分支半径指数对代谢指数作用明显,基部横切面积大小将影响水分和营养物质传输及机械支撑强度^[2,8,30],进而影响到枝条代谢速率。

由于样本数量会显著影响标准化主轴估计斜率^[24],本研究中 3 龄级丛生枝较多(约占丛生枝总数 1/3),导致不同龄级共有分支长度指数和全部枝条总体分支长度指数均显著大于理论值 3.0。3 龄级丛生枝分支长度指数显著大于理论值是否与 3 年生枝光合活性最为旺盛^[17-18]有关尚不明确。

参考文献

[1] He J-Z (贺纪正), Cao P (曹 鹏), Zheng Y-M (郑袁明). Metabolic scaling theory and its application in microbial ecology. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 2013, **33**(9): 2645-2655 (in Chinese)

[2] Zheng Y-P (郑云普), Wang H-X (王贺新), Lou X (娄 鑫), et al. Changes of non-structural carbon-hydrates and its impact factors in trees: A review. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2014, **25**(4): 1188-1196 (in Chinese)

[3] Cheng D-L (程栋梁), Zhong Q-L (钟全林), Lin M-Z (林茂兹), et al. The advance of allometric studies on plant metabolic rates and biomass. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 2011, **31**(8): 2312-2320 (in Chinese)

[4] Han W-X (韩文轩), Fang J-Y (方精云). Review on the mechanism models of allometric scaling laws: 3/4 vs. 2/3 power. *Chinese Journal of Plant Ecology* (植物生态学报), 2008, **32**(4): 951-960 (in Chinese)

[5] Corner EJH. The durian theory or the origin of the modern tree. *Annals of Botany*, 1949, **13**: 367-414

[6] Kleiber M. Body size and metabolism. *Hilgardia*, 1932, **6**: 315-353

[7] Niklas KJ, Enquist BJ. Invariant scaling relationships for

interspecific plant biomass production rates and body size. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2001, **98**: 2922-2927

[8] West GB, Brown JH, Enquist BJ. A general model for the origin of allometric scaling laws in biology. *Science*, 1997, **276**: 122-126

[9] West GB, Brown JH, Enquist BJ. A general model for the structure and allometry of plant vascular systems. *Nature*, 1999, **400**: 664-667

[10] West GB, Brown JH, Enquist BJ. A general model for ontogenetic growth. *Nature*, 2001, **413**: 628-631

[11] Enquist BJ, Allen AP, Brown JH, et al. Biological scaling: Does the exception prove the rule? *Nature*, 2007, **445**: E9-E10

[12] Mori S, Yamaji K, Ishida A, et al. Mixed-power scaling of whole-plant respiration from seedlings to giant trees. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2010, **107**: 1447-1451

[13] Cheng DL, Niklas KJ. Above- and below-ground biomass relationships across 1534 forested communities. *Annals of Botany*, 2007, **99**: 95-102

[14] An H (安 慧), An Y (安 钰). Soil moisture dynamics and water balance of *Salix psammophila* shrubs in south edge of Mu Us Sandy Land. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2011, **22**(9): 2247-2252 (in Chinese)

[15] Bao Y, Zhang G. Study of adsorption characteristics of methylene blue onto activated carbon made by *Salix psammophila*. *Energy Procedia*, 2012, **16**: 1141-1146

[16] Liu F-Q (刘福全), Liu J (刘 静), Nao M (瑙珉), et al. Species-associated differences in foliage-root coupling soil-reinforcement and anti-erosion. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2015, **26**(2): 411-418 (in Chinese)

[17] Zhang P-P (张萍萍), Li Y-Y (李秧秧), Shao M-A (邵明安). Effects of sandy land water habitat and years after rejuvenation pruning on leaf functional traits of *Salix psammophila*. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2011, **22**(9): 2240-2246 (in Chinese)

[18] Yu H-C (于海春), Li Y (李 燕), Gao R-H (高润宏). Study on the carbon sinks after stumping and the patterns of productivity of *Salix psammophila*. *Forest Resources Management* (林业资源管理), 2013(3): 54-57 (in Chinese)

[19] Ma Y-Z (马玉珠), Cheng D-L (程栋梁), Zhong Q-L (钟全林), et al. Branching and metabolic exponents in seven woody plants. *Chinese Journal of Plant Ecology* (植物生态学报), 2014, **38**(6): 599-607 (in Chinese)

[20] Enquist BJ, Niklas KJ. Global allocation rules for patterns of biomass partitioning in seed plants. *Science*, 2002, **295**: 1517-1520

[21] Niklas KJ, Enquist BJ. Canonical rules for plant organ biomass partitioning and annual allocation. *American Journal of Botany*, 2002, **89**: 812-819

[22] Warton DI, Wright IJ, Falster DS, et al. Bivariate line-

fitting methods for allometry. *Biological Reviews*, 2006, **81**: 259–291

[23] Enquist BJ, Brown JH, West GB. Allometric scaling of plant energetics and population density. *Nature*, 1998, **395**: 163–165

[24] Enquist BJ, West GB, Charnov EL, *et al.* Allometric scaling of production and life history variation in vascular plants. *Nature*, 1999, **401**: 907–911

[25] Li HT, Han XG, Wu JG. Lack of evidence for 3/4 scaling of metabolism in terrestrial plants. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2005, **47**: 1173–1183

[26] Peng YH, Niklas KJ, Reich PB, *et al.* Ontogenetic shift in the scaling of dark respiration with whole-plant mass in seven shrub species. *Functional Ecology*, 2010, **24**: 502–512

[27] Price CA, Enquist BJ, Savage VM. A general model for allometric covariation in botanical form and function.

Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2007, **104**: 13204–13209

[28] Cheng D-L (程栋梁). Allometric relationship and its application in biology. *Journal of Shenyang University* (沈阳大学学报), 2009, **21**(6): 12–15 (in Chinese)

[29] Makela A, Valentine HT. Crown ratio influences allometric scaling in trees. *Ecology*, 2006, **87**: 2967–2972

[30] Niklas KJ. Reexamination of a canonical model for plant organ biomass partitioning. *American Journal of Botany*, 2003, **90**: 250–254

作者简介 陈国鹏,男,1986年生,博士研究生. 主要从事生态系统碳水循环过程研究. E-mail: chgp1986@ gmail.com

责任编辑 孙 菊
