

浙江天童木本植物Corner法则的检验：个体密度的影响

章建红¹ 史青茹^{2,3} 许洛山^{2,3} 赵延涛^{2,3} 仲 强^{2,3} 张富杰⁴ 阎恩荣^{2,3*}

¹浙江省宁波市农业科学研究院, 浙江宁波 315040; ²华东师范大学环境科学系, 上海 200241; ³浙江天童森林生态系统国家野外科学观测研究站, 浙江宁波 315114; ⁴宁波市鄞州区林业技术管理服务站, 浙江宁波 315100

摘 要 Corner法则反映了植物枝叶大小和数量配置的构型策略, 但是, 对于个体密度如何影响枝叶关系的理解仍不够深入。该研究选择浙江天童的25个植物群落, 通过比较枝大小(横截面积)-叶大小(总叶面积)关系和枝大小(横截面积)-枝数量(分梢密度)关系, 分析个体竞争对植物Corner法则的影响。结果显示: 1)在不同密度区间, 枝横截面积和总叶面积均显著异速正相关。2)个体水平上, 枝大小-叶大小回归方程的截距在低密度区间显著小于高密度区间, 表明在枝大小一定的条件下, 高密度群落的植物当年生枝条会支撑更大的总叶面积; 而物种水平上, 枝大小-叶大小回归方程的截距在不同密度区间没有显著性差异。3)枝横截面积与分梢密度显著负相关, 且各密度区间也存在显著小于-1的共斜率。4)个体水平和物种水平的分析结果都显示, 枝横截面积与分梢密度回归方程的截距在不同密度区间无显著差异, 表明高密度植物并没有比低密度植物在单位大小枝条上配置更多的分枝。总之, 植物枝大小-叶大小关系和枝大小-枝数量关系各自在不同的密度区间具有共同的变化斜率, 反映了天童地区植物Corner法则不随个体密度变化而改变。但是, 枝叶关系回归方程截距的改变表明, 个体竞争的加大会使植物在枝叶大小的配置策略上进行调整, 从而可能通过生态位分化促进物种共存。

关键词 异速生长, 群落密度, Corner法则, 个体竞争, 枝叶关系

Testing of Corner's rules across woody plants in Tiantong region, Zhejiang Province: effects of individual density

ZHANG Jian-Hong¹, SHI Qing-Ru^{2,3}, XU Ming-Shan^{2,3}, ZHAO Yan-Tao^{2,3}, ZHONG Qiang^{2,3}, ZHANG Fu-Jie⁴, and YAN En-Rong^{2,3*}

¹Ningbo Academy of Agricultural Science, Ningbo, Zhejiang 315040, China; ²Department of Environment Science, East China Normal University, Shanghai 200241, China; ³Tiantong National Forest Ecosystem Observation and Research Station, Ningbo, Zhejiang 315114, China; and ⁴Forestry Technical Management Service Station, Yinzhou District, Ningbo, Zhejiang 315100, China

Abstract

Aims Corner's rules reflect the architectural strategies of plants with respect to deployment of twig size and leaf size, as well as of the number of twigs and leaves. The objective of this study was to examine how Corner's rules would vary among plants with different individual densities.

Methods The study site is located in the Tiantong National Forest Park (29.87° N, 121.65° E), Zhejiang Province. We measured twig cross-sectional area (twig size), total leaf area (leaf size per twig), and the number of twigs at a given twig size (branching intensity) in woody plants across 25 plots differing in stem density to examine the effects of individual competition on Corner's rules. The standardized major axis (SMA) analysis was conducted to determine the quantitative relationships of twig size with leaf size and branching intensity.

Important findings Significant, positive allometric relationships between cross-sectional area and total leaf area were found in individual plants across all communities. There was no significant difference among communities of different density intervals in the slope of the linear regression between cross-sectional area and total leaf area of individual plants, and the common slope of the regressions was significantly greater than 1 ($p < 0.001$). The intercept was significantly greater for plants in communities with higher density than in those with lower density ($p < 0.001$), indicating that plants in a high density community support greater total leaf area than in a low density community for a given twig size. In contrast, a significant, negative allometric scaling relationship was found between branching intensity and cross-sectional area in individual plants across different communities. Also, no

significant difference was found among plants in communities of different density intervals in the slope of the regression between branching intensity and cross-sectional area, and the common slope of the regressions was significantly less than -1 ($p < 0.001$). The intercept for the regression relationship between twig area and branching intensity was the same among plants in communities of different density intervals ($p > 0.05$), suggesting that plants in a high density community do not deploy more twigs per twig size than in a low density community. In summary, this study demonstrated that plants responded to changes in individual density by maintaining an invariant regression slope for the twig size-leaf size relationship and the twig size-branching intensity relationship, and that the Corner's rules were not affected by individual density of the communities in the Tiantong region. However, changes in the intercept of the regression between twig size and leaf size indicate that deployment strategies between twig and leaf sizes could be adjusted with increasing individual plant competition, thus structuring species coexistence through niche differentiation.

Key words allometric growth, community density, Corner's rules, individual competition, twig-leaf relationship

枝叶大小(枝横截面积和叶面积)关系被认为是植物生活史对策的主要生态维度之一(Givnish, 1987; Westoby *et al.*, 2002)。由于叶在物质合成和能量代谢, 以及枝在水分养分运输和机械支撑等方面的重要作用, 枝叶大小和数量关系反映了植物枝叶在物质投资方面的配置模式, 也可间接地反映植物生态位的使用情况。因为一定的叶量须由一定大小的枝来支撑, 因此, 枝叶大小间存在正相关关系。这一生态现象最初由Corner (1949)发现, 被命名为Corner法则。其内容包含两方面, 一, 树枝越粗, 则其单位横截面积支撑的叶面积越大; 二, 树枝分叉越密, 则分梢愈细; 反之亦然。

枝叶的大小和数量关系可采用异速生长方程 $y = bx^a$ 来拟合。该方程经对数转换后, 可线性化为 $\log(y) = \log(b) + a\log(x)$, 其中, x 和 y 分别代表所考察的不同枝叶属性, b 代表属性关系的截距, a 为斜率(Harvey & Pagel, 1991)。该线性方程的斜率和截距的变化情况常被用来描述不同植物类群的枝叶大小和数量的配置模式。以枝大小-叶大小关系为例, 斜率大于1或小于1反映了两个截然相反的异速生长关系。在枝大小增加的情况下, 前者表示叶大小的增加多于枝大小的增加比率, 后者表示叶大小的增加少于枝大小的增加比率。与异速关系相比, 斜率等于1表示叶大小和枝大小的增长比率相同(等速生长关系)。该线性方程截距的变化可反映不同比较对象中一定枝大小所支撑的叶的多少(Westoby & Wright, 2003; Sun *et al.*, 2006)。

现有的研究已对植物枝叶大小关系沿水分、海拔和植被发育梯度, 以及植物生活型间的变化进行了大量检验。这些研究均表明, 植物枝叶关系在不

同环境中或不同的植物生活型间具有类似的变化趋势, 在异速生长方程中表现为具有共同的斜率, 但截距随环境变化而有一定的显著改变。在这些枝叶关系中, 共同的斜率反映了植物枝叶关系Corner法则的普适性, 截距的改变反映了植物枝叶配置模式对改变的环境或植物生活型的差异所进行的调整。例如, 枝大小-枝数量关系的研究显示, 分梢密度(单位支撑枝上的小枝数量)与其横截面积显著负相关, 回归方程在灌木和乔木间具有共同的斜率, 但灌木的截距显著高于乔木, 反映了在相同的枝条大小下, 灌木比乔木具有更高的枝数量(许月等, 2012)。关于枝叶大小关系的研究发现, 枝横截面积与其支撑的总叶面积间显著正相关, 在不同生境中, 植物枝叶大小回归方程间的斜率也无显著差异, 但其截距差异显著。一般而言, 在湿润(Preston & Ackerly, 2003; Westoby & Wright, 2003)、低海拔(Sun *et al.*, 2006)或演替后期(Yan *et al.*, 2013)生长的植物, 其单位枝横截面积所支撑的叶面积大于比较干旱、高海拔或演替前期的植物。

尽管植物枝叶关系的Corner法则在较大尺度的不同植被类型和不同植物类群间进行了较多的检验(Pickup *et al.*, 2005; Sun *et al.*, 2006; Yang *et al.*, 2008), 但在局域尺度上的群落学效应没有得到充分检验。理论上来说, 枝叶的配置除受环境因素和植物本身固有的特征影响外, 对于共存在一起的植物来说, 其枝叶关系也可能受到种间和种内竞争的影响。例如, 当群落间的光、水和养分等资源相当时, 个体密度的增大意味着资源竞争的加剧, 从而发生自疏效应, 在此过程中, 具有合理枝叶配置的植物会在竞争中占据优势。根据生态位理论, 共存

物种间只有通过生态位的进一步分化来促进资源的更合理利用和分配, 从而达到群落稳定。那么, 群落个体密度增加导致的生态位分化是否也在植物枝叶关系中得到体现呢?

植物枝叶Corner法则背后的生态机理包括器官发育限制(Harvey & Pagel, 1991)、管道模型(Shinozaki *et al.*, 1964)和结构分形自相似(West *et al.*, 1997)等科学假说。器官发育限制假说认为, 器官之间发育的关联性限制了其独立进化能力, 选择压力迫使不同的器官朝相反方向进化。管道模型和结构分形自相似假说认为, 在植物体内, 输水微管具有固定的横截面积, 树干内单位数量的微管支持树冠内一定的叶面积。自然选择的压力促使植物器官间按最优化的方向进化, 使得其与外界环境的交换面积和新陈代谢效率最大化(Niklas, 1994; Enquist & Niklas, 2001, 2002)。基于此, 我们预测, 在群落内部, 当立木密度增大时, 即使个体间资源竞争加剧, 也仍不足以改变由器官发育限制和器官分形结构自相似性所决定的植物枝叶关系, Corner法则的普适性仍然成立(预测1)。即: 枝大小和叶大小显著正相关, 单位大小支撑枝上的枝条大小和数量间显著负相关(Corner, 1949; Westoby & Wright, 2003; Sun *et al.*, 2006)。与之相比, 竞争效应的生态位分离过程可能会在枝叶的配置方式上得到体现(预测2)。随着群落中个体数的增多, 个体间对资源(光、水、养分)的竞争逐渐加剧。由于单位大小枝条上能够支撑更多叶面积的植物会在光线竞争(Keddy *et al.*, 1997; Meziane & Shipley, 1999a, 1999b)和水分竞争(Givnish, 1987)中占据优势, 相对于低密度群落, 高密度群落中的植物应具有更大的选择优势, 在单位大小枝条上配置更大的叶面积。类似的, 当单位支撑枝上的分枝大小一定时, 相对于低密度群落, 高密度群落植物应该具有更高的分枝数, 这是由于在光线竞争激烈的环境中, 多的分枝可以提高叶片配置的机动性, 从而更有利于捕获未被充分利用的闲置空间, 比如林下光斑(Kleiman & Aarssen, 2007)。

为验证以上科学预测, 本研究选择浙江天童常绿阔叶林中具有不同立木密度的25个20 m × 20 m群落, 将其划分为2–3个密度等级, 分别比较了个体和物种水平上的枝大小-叶大小关系和枝大小-枝数量关系, 分析群落个体密度大小对枝叶Corner法则

的影响。

1 材料和方法

1.1 研究区域概况和样地描述

研究地位于浙江省宁波市天童国家森林公园(29.87° N, 121.65° E), 该区域属浙东低山丘陵, 土质为红黄壤, 成土母质为中生代的沉积岩、部分酸性火成岩以及石英砂岩和花岗岩的残积风化物。土壤厚薄不一, 一般在1 m以下。气候属于中亚热带湿润季风气候, 雨量充沛, 年平均气温16.2 °C, 年降水量1 389.7 mm, 年无霜期230–240天(宋永昌和王祥荣, 1995)。

本研究在公园内的酸枣沟区域选择了立地条件基本一致, 森林发育成熟, 群落类型一致, 但群落个体密度具有差异的25个群落作为调查样地, 每个样地投影面积为20 m × 20 m, 样方内胸径大于1 cm的立木个体数的变化区间为72–198。2009年样地建立后, 针对各样地内胸径≥1 cm的每木个体进行了群落学特征调查, 记录了种名、树高, 胸径和冠幅等。25个样地内木本植物总计有27科76种, 常绿种由薄叶润楠(*Machilus leptophylla*)和灰柯(*Lithocarpus henryi*)占据乔木层, 灌木层则由黄丹木姜子(*Litsea elongata*)、山矾(*Symplocos sumuntia*)、毛柄连蕊茶(*Camellia fraterna*)和细枝柃(*Eurya loquaiana*)等占优势。少量落叶植物南酸枣(*Choerospondias axillaris*)和枫香树(*Liquidambar formosana*)位于乔木层。群落高度一般在15–24 m, 分层明显, 可以分为4 m以下的灌木层、4–12 m的亚乔木层和12 m以上的乔木层。

1.2 枝叶取样和测量

2010年7–10月, 在植物生长旺季, 选择25个样地内胸径≥1 cm的所有木本植物进行小枝和叶片取样。4 m以下个体, 直接从冠层外部剪取3–5个无明显小枝损失的枝条, 4 m以上的个体, 使用高枝剪或爬树等方法获取树冠不同方位的枝条3个。对于获得的每个大枝, 定义枝条末端(最外层的当年生枝)为第1层级枝条, 向内第2层级为支撑枝。在现场, 依次测量第2层级枝条的直径、长度和分枝数(第1层级枝条数), 以及每个分枝的直径大小。最后, 在每个枝条的2级枝上, 随机采集1个当年生枝条, 记录当年生叶片数目, 然后放入塑封袋, 编码后带回天童生态站实验室进一步处理。

样品带回实验室后,在6 h内完成以下枝叶形态指标的测量:对于每个当年生枝条,首先分别用直尺、游标卡尺测量其长度和最粗直径,然后,清点和摘除着生其上的叶片。待分别称量完枝条和叶片的鲜质量后,再用叶面积仪(LI-3100C, LI-COR, Lincoln, USA)逐一测量当年生枝上每个叶片的叶面积,所有叶片面积之和为该枝条所支撑的总叶面积。尔后,各样品置于烘箱中烘干后称量干质量,以备其他分析。

1.3 数据处理

从两个方面分析群落立木密度大小对植物枝叶Corner法则的影响。首先,由于研究对象为天然林,无法人为控制密度区组,我们按照25个群落个体立木密度的变异范围,按照等距离的原则,以42为间隔等分,将所有样方按密度区间72–114、114–156和156–198划分为3组。其次,排除小灌木,只考察较大个体枝叶Corner法则的密度效应。较大个体的筛选以样方中胸径大于10 cm的个体为标准,此时,25个样方立木密度的变化范围为6–23,按照折中处理,个体密度按6–15和15–24划分为两组。

在枝大小-叶大小关系中,枝大小用当年生枝的横截面积表示,叶片大小为当年生枝上所支撑的所有叶片面积之和。在枝条大小-数量关系中,枝条大小用分枝(0级枝)的横截面积表示,分枝数用分梢密度(branching intensity)表示,是指单位体积支撑枝上的分梢数,在假定支撑枝为圆柱时,体积由其横截面积乘以长度获得(许月等, 2012),本研究指的是单位体积1级枝上支撑的0级枝数量。

如引言所述,枝大小-叶大小关系和枝大小-数量关系线性化后,回归方程的参数估计采用标准化主轴估计(standardized major axis estimation, SMA)方法(Falster *et al.*, 2006),由软件(S)MATR Version 2.0 (Falster *et al.*, 2006, <http://www.bio.mq.edu.au/ecology/SMATR>)计算完成。每一个回归斜率的置信区间根据Pitman (1939)的方法计算求得。回归斜率与1或-1的显著性检验根据Warton和Weber (2002)的方法判断。在完成线性回归后,对回归斜率进行异质性检验,如果组间没有差异性,则表示其有共同斜率(Warton & Weber, 2002; Warton *et al.*, 2006),此后,再进行ANOVA分析,利用成对比较检验(Tukey)分析不同密度区间的线性回归方程y轴截距的差异。

以所有个体为研究对象,由于优势种个体数较多,将掩盖微生境对稀有种枝叶关系的影响;相反,以所有物种为研究对象,一方面,放大了稀有种在群落中的重要性,另一方面,物种水平的分析建立在物种均值的基础上,忽略了种内变异的影响。因此,本研究在物种水平和个体水平同时分析不同密度区组间枝叶大小关系和小枝大小与数量关系的差异(Reich & Oleksyn, 2004; Liao *et al.*, 2012)。

另外,3个密度区间和2个密度区间,叶面积(总叶面积与单叶面积)、枝横截面积、分梢密度的差异性比较分别采用单因素方差分析和独立样本t检验,在SPSS 18.0中完成。

2 结果

2.1 枝大小-叶大小关系

在个体水平,3个密度区间中枝横截面积和总叶面积间均呈显著的正相关关系,回归斜率均显著大于1 ($p < 0.01$, 图1A),体现了异速生长关系,且各密度区间存在共斜率1.21 (95% CI = (1.18, 1.23), $p = 0.14$)。但是,3个密度区间中,枝大小-叶大小回归方程的截距具有显著差异,低密度区间显著小于中密度和高密度区间(表1),表明随着群落内个体数量的增加,种内种间竞争加剧,在枝横截面积一定的条件下,高密度群落的植物当年生枝条会支撑更大的总叶面积。不同立木密度植物的差异性比较显示,高密度区间显著低于低、中密度区间($p < 0.05$),而植物的总叶面积高密度区间显著大于低、中密度区间($p < 0.05$, 表2)。然而,物种水平上的分析结果显示,枝横截面积和总叶面积为等速生长关系($p > 0.05$),且不同密度区间截距没有显著性差异(表2, 表3)。

在仅考虑胸径大于10 cm的个体时,枝横截面积与总叶面积之间依然为显著的正相关关系(图1B),低密度区间的回归斜率为1.13 (95% CI = (1.04, 1.23), $p < 0.01$)(表1),为异速生长关系($p < 0.01$);高密度区间的回归斜率1.08,其95%置信区间为0.99–1.17 ($p < 0.01$),表明了等速的生长关系($p > 0.05$)。虽然斜率变化稍有不同,但异质性检验显示,两个密度区间存在共斜率1.10 (95% CI = (1.04, 1.17), $p = 0.41$)(表1)。类似的,枝大小-叶大小回归方程的截距在高密度区间显著大于低密度区间(表1),该结果进一步表明,对于单位大小的枝横截面积,

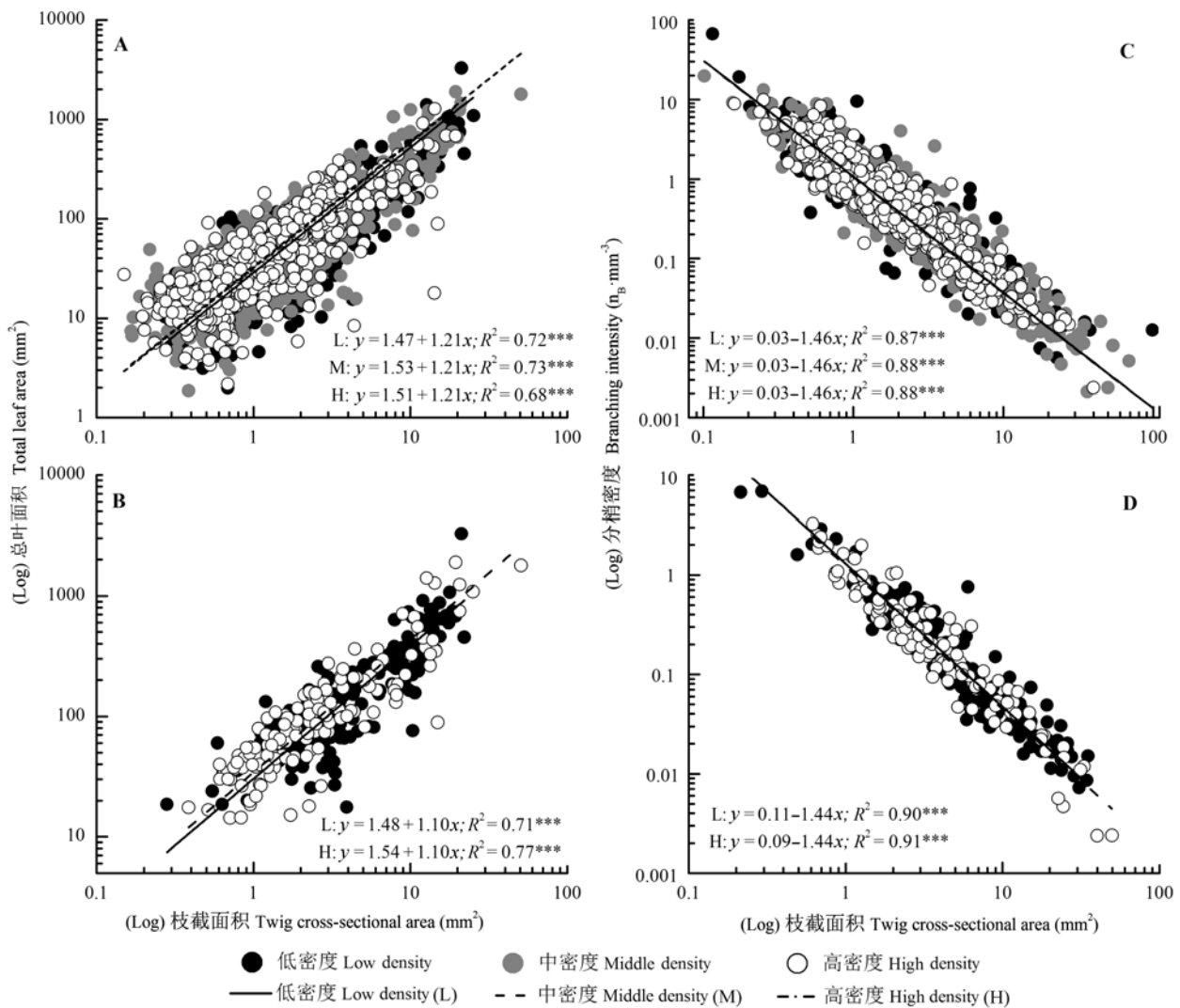


图1 个体水平不同密度区间植物当年生枝横截面积与其支撑的总叶面积的回归关系(A、B), 以及枝横截面积与分梢密度的回归关系(C、D)。A和C为所有个体; B和D为大个体。***, $p < 0.001$ 。

Fig. 1 Regression relationships between total leaf area and twig cross-sectional area (A and B) and between branching intensity and twig cross-sectional area (C and D) at individual level. A and C are for all individuals, and B and D are for large-sized individuals only. ***, $p < 0.001$.

高密度群落的植物比低密度群落的植物枝条支撑了更多的叶面积。不同立木密度区间差异性比较显示, 高、低密度区间植物的枝横截面积和总叶面积都没有显著差异($p > 0.05$), 但低密度到高密度区间有降低趋势(表2)。物种水平的分析结果显示, 枝横截面积与总叶面积间为等速生长关系($p > 0.05$), 且两个密度区间的截距并没有显著差异(表3)。

2.2 小枝大小-数量关系

枝大小-数量关系是Corner法则的第二个方面, 当考虑所有个体时, 3个密度区间的所有植物的枝横截面积与分梢密度之间呈现显著的负相关关系, 回归斜率均显著小于-1 ($p < 0.01$)(图1C), 体现了明显

的异速配置关系, 且各密度区间存在共斜率-1.46 (95% CI = (-1.48, -1.44), $p = 0.74$)(表1), 反映了枝叶关系Corner法则第二方面也不随个体竞争的加大而显著改变。本研究发现, 密度竞争对枝条大小和数量的配置模式也无显著影响, 枝条横截面积与分梢密度回归方程的截距在3个密度区间中没有显著性差异($p > 0.05$, 图1C, 表2), 物种水平上的分析也得到类似的结果(表3), 表明当单位支撑枝上的分枝大小一定时, 相对于低密度群落, 高密度群落植物没有配置更多的分枝, 不支持本研究的科学预测。

对于胸径大于10 cm的个体, 2个密度区间内所有植物的枝横截面积与分梢密度之间也呈显著的负

表1 个体水平上不同立木密度区间植物枝横截面积与总叶面积关系, 以及枝横截面积与分梢密度关系的标准主轴估计回归参数

Table 1 Summary of regression parameters based on standardized major axis estimation for scaling relationships between total leaf area and twig cross-sectional area and between branching intensity and twig cross-sectional area for individual plants in communities differing in stem density

	数据组 Data group	密度区间 Density interval	个体数 Individual number	分组斜率(置信区间) Group slope (CI)	截距 Intercept
枝横截面积-总叶面积 Twig cross-sectional area-total leaf area	全部个体 All individuals	L (72–114)	933	1.24 (1.20–1.28) ^{a*}	1.47 ^b
		M (114–156)	1 414	1.20 (1.17–1.23) ^{a*}	1.53 ^a
		H (156–198)	709	1.18 (1.13–1.23) ^{b*}	1.51 ^a
	大个体 Large-sized individuals	L (6–15)	178	1.13 (1.04–1.23) ^{a*}	1.48 ^b
		H (15–24)	142	1.08 (0.99–1.17) ^b	1.54 ^a
枝横截面积-分梢密度 Twig cross-sectional area- branching intensity	全部个体 All individuals	L (72–114)	933	–1.45 (–1.48– –1.42) ^{a*}	0.03 ^a
		M (114–156)	1 414	–1.46 (–1.49– –1.44) ^{b*}	0.03 ^a
		H (156–198)	709	–1.46 (–1.50– –1.43) ^{a*}	0.03 ^a
	大个体 Large-sized individuals	L (6–15)	178	–1.42 (–1.50– –1.36) ^{a*}	0.90 ^a
		H (15–24)	142	–1.46 (–1.53– –1.40) ^{b*}	0.91 ^a

分组斜率和截距栏中, 不同字母代表不同密度组间存在显著差异($p < 0.05$)。*, 表示分组斜率与1或–1存在显著差异($p < 0.05$)。L、M和H, 分别代表低密度、中密度和高密度区间。

In the columns of group slope and intercept, different letters indicate that significant differences between density intervals ($p < 0.05$). * indicates that group slope significantly deviates from 1 or –1 ($p < 0.05$). L, M, and H represent the low, medium, and high density intervals, respectively.

表2 不同立木密度区间的枝叶性状(平均值±标准误差)

Table 2 Twig and leaf traits for plants in communities differing in stem density (mean ± SE)

	数据组 Data group	密度区间 Density interval	个体水平 Individual level	物种水平 Species level
总叶面积 Total leaf area (mm ²)	全部个体 All individuals	L (72–114)	84.79 ± 5.15 ^a (L–M, 0.82)	136.53 ± 39.62 ^a (L–M, 0.63)
		M (114–156)	88.29 ± 3.72 ^a (M–H, 0.00)	185.43 ± 43.01 ^a (M–H, 0.65)
		H (156–198)	68.20 ± 3.60 ^b (L–H, 0.04)	131.01 ± 28.60 ^a (L–H, 1.00)
	大个体 Large-sized individuals	L (6–15)	222.94 ± 23.32 ^a (L–H, 0.28)	243.55 ± 115.72 ^a (L–H, 0.85)
		H (15–24)	185.86 ± 25.36 ^a	220.05 ± 66.08 ^a
枝截面积 Twig cross-sectional area (mm ²)	全部个体 All individuals	L (72–114)	2.21 ± 0.09 ^a (L–M, 0.57)	3.02 ± 0.39 ^a (L–M, 0.59)
		M (114–156)	2.10 ± 0.07 ^a (M–H, 0.03)	3.93 ± 0.93 ^a (M–H, 0.75)
		H (156–198)	1.79 ± 0.08 ^b (L–H, 0.00)	3.17 ± 0.56 ^a (L–H, 0.99)
	大个体 Large-sized individuals	L (6–15)	5.51 ± 0.36 ^a (L–H, 0.07)	4.23 ± 0.89 ^a (L–H, 0.67)
		H (15–24)	4.39 ± 0.50 ^a	5.03 ± 1.49 ^a
分梢密度 Branching intensity (No. mm ^{–3})	全部个体 All individuals	L (72–114)	0.88 ± 0.08 ^a (L–M, 0.11)	0.77 ± 0.14 ^a (L–M, 1.00)
		M (114–156)	0.74 ± 0.03 ^a (M–H, 0.91)	0.76 ± 0.14 ^a (M–H, 0.87)
		H (156–198)	0.78 ± 0.04 ^a (L–H, 0.39)	0.65 ± 0.14 ^a (L–H, 0.83)
	大个体 Large-sized individuals	L (6–15)	0.32 ± 0.06 ^a (L–H, 0.24)	0.75 ± 0.27 ^a (L–H, 0.39)
		H (15–24)	0.41 ± 0.05 ^a	0.52 ± 0.10 ^a

L、M和H, 分别代表低密度、中密度和高密度区间; 后两列中不同字母代表不同密度组间存在显著差异($p < 0.05$), 括号内数字为不同组间差异性显著检验的 p 值。

L, M, and H represent the low, medium, and high density intervals, respectively. Different letters in the latter two columns indicate that significant differences exist between density intervals ($p < 0.05$), values in parentheses are the p value for testing the significance of differences between density intervals.

相关关系, 回归斜率均显著小于–1 ($p < 0.01$, 图1D), 具有显著的异速生长关系, 且各密度区间之间存在共斜率–1.44 (95% CI = (–1.49, –1.39), $p =$

0.47) (表1)。同样, 枝条横截面积与分梢密度回归方程的截距在2个密度区间没有显著性差异($p > 0.05$, 图1D, 表2), 与物种水平上的结果一致(表3)。

表3 物种水平上不同立木密度区间植物枝横截面积与总叶面积关系, 以及枝横截面积与分梢密度关系的标准主轴估计回归参数**Table 3** Summary of regression parameters based on standardized major axis estimation for scaling relationships between total leaf area and twig cross-sectional area and between branching intensity and twig cross-sectional area for plants in communities differing in stem density at species level.

	数据组 Data group	密度区间 Density interval	物种数 Species number	回归系数 R^2 Regression coefficient	分组斜率(置信区间) Group slope (CIs)	共斜率(置信区间) Common slope (CIs)	截距 Intercept
枝截面积-总叶面积 Twig cross-sectional area-total leaf area	全部个体 All individuals	L (72–114)	59	0.65***	1.10 (0.94–1.28) ^a	1.01 (0.98–1.15)	1.53 ^a
		M (114–156)	59	0.82***	1.05 (0.94–1.18) ^a		1.61 ^a
		H (156–198)	37	0.76***	1.06 (0.90–1.26) ^a		1.56 ^a
	大个体 Large-sized individuals	L (6–15)	28	0.77***	1.13 (0.94–1.38) ^a	1.07 (0.96–1.20)	1.54 ^a
		H (15–24)	35	0.86***	1.04 (0.92–1.19) ^a		1.57 ^a
枝截面积-分梢密度 Twig cross-sectional area-branching intensity	全部个体 All individuals	L (72–114)	59	0.72***	–1.78 (–2.04– –1.54) ^{a*}	–1.60 (–1.47– –1.73) [§]	0.12 ^a
		M (114–156)	59	0.78***	–1.57 (–1.78– –1.38) ^{a*}		0.04 ^a
		H (156–198)	37	0.80***	–1.46 (–1.70– –1.26) ^{a*}		0.03 ^a
	大个体 Large-sized individuals	L (6–15)	28	0.96***	–1.28 (–1.39– –1.19) ^{a*}	–1.33 (–1.25– –1.4) [§]	0.16 ^a
		H (15–24)	35	0.92***	–1.42 (–1.58– –1.28) ^{a*}		0.12 ^a

L、M和H, 分别代表低密度、中密度和高密度区间。***, $p < 0.001$ 。分组斜率和截距栏中, 不同字母代表不同组间存在显著差异($p < 0.05$)。*和§, 分别代表分组斜率和共斜率与1或–1存在显著差异($p < 0.05$)。L, M, and H represent the low, medium, and high density intervals, respectively. ***, $p < 0.001$. In the columns of group slope and intercept, different letters indicate that significant differences exist between density intervals ($p < 0.05$). * and § indicate that group slope and common slope significantly deviate from 1 or –1 ($p < 0.05$).

3 讨论

本研究通过检验群落立木密度对Corner法则两个方面的影响发现, 个体密度增大既没有显著改变植物枝大小和叶大小的正相关关系, 也没有改变枝大小和分梢密度的负相关关系, 且此两方面的异速生长关系方程在不同密度区组间各自具有共同的斜率, 证明了在天童地区森林中, 植物枝叶关系Corner法则的存在具有普遍性, 不存在密度制约效应。因此, 本研究科学预测1得到了验证, 即: 当密度增大时, 个体间加剧的资源竞争不足以改变由器官发育限制和器官分形结构自相似性所决定的植物枝叶关系。

具体来说, 无论考虑所有个体还是仅考虑大个体, 当年生枝横截面积与总叶面积均呈显著的正相关, 且在各密度区间中具有共同斜率。个体水平的分析显示, 回归斜率显著大于1反映了显著的正向异速生长关系, 即: 在所有的密度区间, 植株对总叶面积的投入显著高于对枝横截面积的投入。此结果与其他枝叶大小关系研究的结果基本一致 (Ackerly & Donoghue, 1998; Preston & Ackerly, 2003; Westoby & Wright, 2003; Sun *et al.*, 2006; Normand *et al.*, 2008; Yang *et al.*, 2009)。研究表明,

造成这种正向枝叶生长关系的原因往往与植物的机械力学和水分运输机制有关 (Niklas, 1992; Enquist *et al.*, 1999; 刘志国等, 2008; Normand *et al.*, 2008; Olson *et al.*, 2009)。本研究中的植物群落均位于天童的酸枣沟区域, 该地段属于坡谷类型, 水分供应充足, 空气和土壤湿度较大。在这类生境, 由于不存在干旱胁迫的压力, 且可能有水分供应过剩的压力, 环境选择偏利于具有较大水分蒸腾能力的植物, 在枝叶大小投资预算中, 那些将单位物质投资偏向于叶片大小的扩展, 而牺牲支撑枝条大小扩展的植物更有利于适应水分充足的环境。因此, 在枝横截面积和总叶面积关系中, 其回归斜率会显著大于1。这种现象也可以从研究群落的优势物种往往具有较大的单叶面积得到反映, 如薄叶润楠、灰柯、黄丹木姜子等。然而, 物种水平的分析显示, 枝横截面积与总叶面积回归斜率与1没有显著差异, 为等速生长。此结果与Brouat等(1998)的研究结果一致。本研究中个体水平与物种水平上斜率的差异, 可能是由于数据分析方法不同造成的。个体水平上的分析突出了优势种, 掩盖了稀有种的影响, 比如该地区的优势种黄丹木姜子, 单独研究其枝横截面积-总叶面积的关系, 发现呈异速生长关系。从目前的很多研究看, 到底枝大小和叶大小是等速生长还是异速生长,

与所研究地区的环境条件、物种的属性以及数据处理的方法有关,这一问题有待今后进一步探讨。

本研究发现,植物当年生枝横截面积与总叶面积关系在各密度区间具有共同斜率,反映了枝叶关系Corner法则第一方面不随群落立木密度的增加而显著改变。这与我们的预测一致,即:当立木密度增大时,即使群落内个体间资源竞争加剧,但不足以改变由器官发育限制,以及由器官分形结构自相似性所决定的植物枝大小和叶大小的正相关关系。也就是说,即使个体密度很大,也无法改变植物在枝叶大小上的协调关系,植物的枝大小和叶大小间始终维持着一个固有的平衡特征。其原因可能如下:1)枝叶形态和生理的关联性;一定大小的叶面积必须要由一定大小的枝来支撑,两者间必须保持大小的匹配,满足机械力学和水分动力学的要求,才能保持机械支撑的平衡,以及水分运输和蒸腾的协调(Givnish, 1987; Westoby *et al.*, 2002)。2)枝叶器官的发育限制;器官之间发育的关联性限制了其独立进化能力(Harvey & Pagel, 1991)。3)结构分形自相似的限制;自然选择的压力促使植物器官间按最优化的方向进化,由于提高水分运输效率的需要,总叶面积与枝的输导面积相对应,使得枝满足输导能力的导管横截面积与其所支撑的总叶面积必须成比例(Shinozaki *et al.*, 1964; Zimmermann, 1983; Niklas, 1994; Brouat *et al.*, 1998; Enquist & Niklas, 2001, 2002)。

对植物枝大小和数量关系的研究发现,在各密度区间,枝横截面积与分梢密度显著负相关,各密度区间具有显著小于-1的共同回归斜率。枝大小和数量关系的回归斜率偏离-1,表明生在1级枝上的分梢密度减少的速率显著大于0级枝大小的增大速率,这与前期研究结果类似(许月等, 2012)。枝大小和数量负相关反映了枝条在大小和数量配置方面的权衡,这也是Corner法则第二方面的主要特征,枝“大小-数量”权衡是植物内在的生物量分配限制的结果。植物将有限的资源分配给枝大小的增长往往是以牺牲其数量为代价的(Takenaka, 2000),因此,在一定生物量下,枝大小和数量的选择存在着权衡,即:分梢的配置要么由较少的粗梢组成,要么由较多的细梢组成。因此,本研究中不同密度区间共同斜率的存在反映了枝大小和数量的这种权衡关系不随个体间竞争的强弱而发生改变。也就是说,植物

枝叶关系Corner法则第二方面也不随个体竞争的加大而显著改变,可能仅仅是植物适应环境选择的结果。

与科学预测1得到完全证明相比,本研究的科学预测2仅得到部分验证,密度竞争导致枝叶配置方式的差异仅体现在Corner法则的第一方面。本研究科学预测2期望,当立木密度增大时,群落内个体间的资源竞争加剧,由其导致的生态位分离过程可能会在枝叶的配置方式上得到体现。该预测在个体水平枝大小和叶大小关系结果中得到了验证,即:枝大小-叶大小回归方程的截距在高密度区间显著大于低密度区间(图1A、1B)。此结果说明,无论是考虑所有个体,还是只考虑大个体,在单位大小枝条上,高密度群落植物比低密度群落植物支撑了更大的叶面积。造成这种现象的原因可能如下:随着群落内个体密度增大,光竞争更加剧烈,为了获得更多的碳收获从而生产更多的物质,植物必须加大对单位枝横截面积上承载的总叶面积的投资,要么植物枝变细变长,要么叶变薄变大(表1, 表2)。叶面积的增大意味着叶片捕获光的能力增强,从而保证植物将更多的光能转化为用于自身生长的化学能(Reich *et al.*, 1991, 1992; Wright *et al.*, 2001)。因此,在资源竞争激烈的环境中,具有以上物质投资策略的物种具有竞争选择的优势。但是,对不同密度区间均值的差异比较表明,个体水平高密度区间比低、中密度区间总叶面积更小(表2)。这看似与我们的标准主轴估计结果相悖,但实际上并没有,均值差异性主要强调个体竞争导致资源不足对植物的影响,而标准主轴估计研究强调的是在枝横截面积一定时,随着个体间竞争强度加剧,总叶面积是否增大。需要指出的是,标准主轴估计方法是固定一个变量,看另一个变量的变化情况。而密度竞争导致的枝叶配置方式截距的差异在物种水平并没有得到验证,可能是由于物种水平的分析建立在物种均值的基础上,忽略了种内变异的影响,从而导致不同密度区间枝叶配置方式差异性的消失。

本研究的科学预测2第二方面没有得到验证,即枝大小-枝数量关系不随个体密度的加大而显著改变,可能仅仅是植物适应环境选择的结果,其深层次的生态生理机制,值得未来深入探讨。

基金项目 国家自然科学基金(31270475和31070383)和宁波市重大科技攻关项目(2012C1-

0027)。

致谢 感谢华东师范大学郭明和康蒙等同学在野外和室内分析工作中给予的帮助。

参考文献

- Ackerly DD, Donoghue MJ (1998). Leaf size, sapling allometry, and Corner's rules: phylogeny and correlated evolution in maples (*Acer*). *The American Naturalist*, 152, 767–791.
- Brouat C, Gibernau M, Amsellem L, McKey D (1998). Corner's rules revisited: ontogenetic and interspecific patterns in leaf-stem allometry. *New Phytologist*, 139, 459–470.
- Corner E (1949). The durian theory or the origin of the modern tree. *Annals of Botany*, 13, 367–414.
- 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.
- Enquist BJ, West GB, Charnov EL, Brown JH (1999). Allometric scaling of production and life-history variation in vascular plants. *Nature*, 401, 907–911.
- Falster DS, Warton DI, Wright IJ (2006). *User's guide to SMATR: Standardised Major Axis Tests & Routines Version 2.0*. <http://www.bio.mq.edu.au/ecology/SMATR/>. (7 April 2011, date last accessed). Cited 2014-01-13.
- Givnish TJ (1987). Comparative studies of leaf form: assessing the relative roles of selective pressures and phylogenetic constraints. *New Phytologist*, 106(Suppl.), 131–160.
- Harvey PH, Pagel MD (1991). *The Comparative Method in Evolutionary Biology*. Oxford University Press, Oxford, UK.
- Keddy P, Twolan-Strutt L, Shipley B (1997). Experimental evidence that interspecific competitive asymmetry increases with soil productivity. *Oikos*, 80, 253–256.
- Kleiman D, Aarssen LW (2007). The leaf size/number trade-off in trees. *Journal of Ecology*, 95, 376–382.
- Liao JX, Chen J, Jiang MX, Huang HD (2012). Leaf traits and persistence of relict and endangered tree species in a rare plant community. *Functional Plant Biology*, 39, 512–518.
- Liu ZG, Cai YL, Li K (2008). Studies on the leaf size-twigh size spectrum of subtropical evergreen board-leaved woody species. *Journal of Plant Ecology (Chinese Version)*, 32, 363–369. (in Chinese with English abstract) [刘志国, 蔡永立, 李恺 (2008). 亚热带常绿阔叶林植物叶-小枝的异速生长. *植物生态学报*, 32, 363–369.]
- Meziane D, Shipley B (1999a). Interacting determinants of specific leaf area in 22 herbaceous species: effects of irradiance and nutrient availability. *Plant, Cell & Environment*, 22, 447–459.
- Meziane D, Shipley B (1999b). Interacting components of interspecific relative growth rate: constancy and change under differing conditions of light and nutrient supply. *Functional Ecology*, 13, 611–622.
- Niklas KJ (1992). *Plant Biomechanics: an Engineering Approach to Plant form and Function*. University of Chicago Press, Chicago.
- Niklas KJ (1994). *Plant Allometry: the Scaling of Form and Process*. University of Chicago Press, Chicago.
- Normand F, Bissery C, Damour G, Lauri PÉ (2008). Hydraulic and mechanical stem properties affect leaf-stem allometry in mango cultivars. *New Phytologist*, 178, 590–602.
- Olson ME, Aguirre-Hernández R, Rosell JA (2009). Universal foliage-stem scaling across environments and species in dicot trees: plasticity, biomechanics and Corner's rules. *Ecology Letters*, 12, 210–219.
- Pickup M, Westoby M, Basden A (2005). Dry mass costs of deploying leaf area in relation to leaf size. *Functional Ecology*, 19, 88–97.
- Pitman EJG (1939). A note on normal correlation. *Biometrika*, 31, 9–12.
- Preston KA, Ackerly DD (2003). Hydraulic architecture and the evolution of shoot allometry in contrasting climates. *American Journal of Botany*, 90, 1502–1512.
- Reich PB, Oleksyn J (2004). Global patterns of plant leaf N and P in relation to temperature and latitude. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 101, 11001–11006.
- Reich PB, Uhl C, Walter MB, Ellsworth DS (1991). Leaf life-span as a determinant of leaf structure and function among 23 Amazonian tree species. *Oecologia*, 86, 16–24.
- Reich PB, Walter MB, Ellsworth DS (1992). Leaf life-span in relation to leaf, plant, and stand characteristics among diverse ecosystems. *Ecological Monographs*, 62, 365–392.
- Shinozaki K, Yoda K, Hozumi K, Kira T (1964). A quantitative analysis of plant form—the pipe model theory. I. Basic analysis. *Japanese Journal of Ecology*, 14, 97–105.
- Song YC, Wang XR (1995). *Vegetation and Flora of Tiantong National Forest Park Zhejiang Province*. Shanghai Scientific and Technical Document Publishing House, Shanghai. (in Chinese with English abstract) [宋永昌, 王祥荣 (1995). 浙江天童国家森林公园的植被和区系. 上海科学技术文献出版社, 上海.]
- Sun SC, Jin DM, Shi PL (2006). The leaf size-twigh size spectrum of temperate woody species along an altitudinal gradient: an invariant allometric scaling relationship. *Annals of Botany*, 97, 97–107.
- Takenaka A (2000). Shoot growth responses to light microenvironment and correlative inhibition in tree seedlings under a forest canopy. *Tree Physiology*, 20, 987–991.
- Warton DI, Weber NC (2002). Common slope tests for bivariate errors-in-variables models. *Biometrical Journal*, 44, 161–174.
- Warton DI, Wright IJ, Falster DS, Westoby M (2006). Bivariate line-fitting methods for allometry. *Biological Reviews*, 81,

- 259–291.
- West GB, Brown JH, Enquist BJ (1997). A general model for the origin of allometric scaling laws in biology. *Science*, 276, 122–126.
- Westoby M, Falster DS, Moles AT, Vesk PA, Wright IJ (2002). Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 33, 125–159.
- Westoby M, Wright IJ (2003). The leaf size-twig size spectrum and its relationship to other important spectra of variation among species. *Oecologia*, 135, 621–628.
- Wright IJ, Reich PB, Westoby M (2001). Strategy shifts in leaf physiology, structure and nutrient content between species of high- and low-rainfall and high- and low-nutrient habitats. *Functional Ecology*, 15, 423–434.
- Xu Y, Yang XD, Xie YM, Xu YL, Chang SX, Yan ER (2012). Twig size-number trade-off among woody plants in Tian-tong region, Zhejiang Province of China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 36, 1268–1276. (in Chinese with English abstract) [许月, 杨晓东, 谢一鸣, 徐艺露, Chang SX, 阎恩荣 (2012). 浙江天童木本植物小枝的“大小-数量”权衡. 植物生态学报, 36, 1268–1276.]
- Yan ER, Wang XH, Chang SX, He FL (2013). Scaling relationships among twig size, leaf size and leafing intensity in a successional series of subtropical forests. *Tree Physiology*, 33, 609–617.
- Yang DM, Li GY, Sun SC (2008). The generality of leaf size versus number trade-off in temperate woody species. *Annals of Botany*, 102, 623–629.
- Yang DM, Li GY, Sun SC (2009). The effects of leaf size, leaf habit, and leaf form on leaf/stem relationships in plant twigs of temperate woody species. *Journal of Vegetation Science*, 20, 359–366.
- Zimmermann MH (1983). *Xylem Structure and the Ascent of Sap*. Springer-Verlag, Berlin.

特邀编委: 王国宏 责任编辑: 李 敏