

植物群落密度调控研究进展

张璐^{1,2}, 唐建军², 叶宝兴¹, 王根轩², 陈欣^{2,*}

(1. 山东农业大学, 泰安 271018; 2. 浙江大学生命科学学院, 杭州 310058)

摘要: 植物群落密度调控是生态学领域的研究热点。从 Yoda 提出 $-3/2$ 自疏法则以来, 围绕植物群落密度调控规律从自疏线可变性、环境因素对密度调控影响的规律等进行了大量研究。尤其是基于代谢生态学理论建立的 WBE 自疏规律提出后, 密度调控规律的争论和研究更为活跃, 其焦点主要是自疏线斜率是否存在相对恒定的 α 值和值的大小。根据国内外文献, 综述了 $-3/2$ 自疏法则、 $-4/3$ 自疏法则、质量-密度的等速比例关系和环境对密度调控规律的影响等方面的研究, 指出密度调控的机制以及胁迫条件下的密度调控及其应用是未来研究的趋势。

关键词: $-3/2$ 自疏法则; $-4/3$ 自疏法则; WBE 理论; 自疏线的可变性; 质量-密度等速比例关系; 环境影响

Advance in relationship between biomass and density of plant communities

ZHANG Lu^{1,2}, TANG Jianjun², YE Baoxing¹, WANG Genxuan², CHEN Xin^{2,*}

1 Shangdong Agricultural University, Tai'an 271018, China

2 College of Life Sciences, Zhejiang University, Hangzhou 310058, China

Abstract: Plant biomass-density relationship (B-D) has been one of the hot spots in ecology. Since Yoda's the $-3/2$ power law of self-thinning, studies focusing on B-D relationship in plant ecology have been conducted to elucidate the variability of self-thinning line and the effects of environments. The recent developed WBE model that the metabolic theory of ecology was applied to self-thinning law arose highly debates. The major questions addressed were whether slope of self-thinning line (α) is constant ($-3/2$ or $-4/3$) and how environment influences B-D relationship. In this paper we reviewed recent researches on $-3/2$ self-thinning law, $-4/3$ self-thinning law, isometric scaling of biomass-density and effects of environments on B-D relationship. It suggested that B-D relationship under stress environment and mechanisms of B-D relationship needed further studies.

Key Words: $-3/2$ self-thinning law; $-4/3$ self-thinning law; WBE theory; variability of self-thinning line; isometric scaling of biomass-density; environmental impacts

植物群落密度调控规律的研究把个体动态与整个生物群落的宏观特征联系起来, 一直是植物生态学研究领域的热点^[1-2], 并具有重要的指导植被恢复实践意义^[3]。但由于受到主观、客观诸多因素的制约, 迄今尚未形成一整套完整的、能被大多数生态学家认可的密度调控理论。植物群落密度调控规律争论的焦点集中在密度调控指数上, 有人认为密度调控指数恒定^[4-6], 也有人认为该指数具有可变性^[7-9], 并受环境因素的影响显著^[10-12]。在密度调控指数恒定论的支持者中, 有人支持 $-3/2$ 自疏法则, 认为密度调控指数为 $-3/2$ ^[4]; 有人支持 $-4/3$ 自疏法则, 认为该指数为 $-4/3$ ^[5]; 也有人支持质量-密度等速比例关系, 认为该指数为 -1 ^[6]。植物群落的密度调控指数是否存在定值, 如果存在, 该指数究竟是多少? 如果不存在, 那么其可变性的原因是什么? 环境因素如何影响密度调控规律? 上述相关课题的探讨已经成为植物群落密度调控的研究热点。

基金项目: 国家自然科学基金重点资助项目 (30730020); 国家自然科学基金资助项目 (30870405); 国家“十一五”科技支撑资助项目 (2006BAD04B01)

收稿日期: 2008-10-21; **修订日期:** 2009-03-17

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: chen-tang@zju.edu.cn

1 植物群落密度调控指数恒定论

植物群落密度调控指数恒定论支持者认为密度调控指数为一定值,即植物群落密度随质量的增加按相同的比例减少。但是植物群落密度调控指数恒定论内部存在分歧,有人认为密度调控指数为 $-3/2$,即所谓 $-3/2$ 自疏法则^[4],有人认为该值为 $-4/3$,即所谓 $-4/3$ 自疏法则^[5]。

1.1 $-3/2$ 自疏法则

Yoda 在 1963 年提出的 $-3/2$ 自疏法则最早揭示了植物种群密度调控规律。该法则是描述植物种群在自疏过程中存活个体平均重量(W)与密度(d)之间动态关系的经验规律,为植物种群所特有,广泛适用于大小悬殊、形态各异的各种植物,曾在生态学界一度引起轰动。

Yoda 在以飞蓬属植物 *Erigeron canadensis* 为实验对象的研究中,发现植物个体平均生物量与植物平均密度之间的关系为 $W = K\rho^{-\alpha}$ (K 为常数, $-\alpha$ 指在 $\text{Log}w - \text{Log}\rho$ 双对数图中自疏线的斜率)。尽管存在物种和年龄的差异, $-\alpha$ 值均接近 $-3/2$,而且截距不变,从而提出 $-3/2$ 自疏法则^[4]。Yoda 提出 $-3/2$ 自疏法则之后, White 和 Harper^[13]、Harper^[14]、White^[15]、Hutchings 和 Budd^[16] 以及 Weller^[17] 先后证实了 Yoda 的结论。此外 White 与 Gorham 研究了已发表文献中的 80 多组数据,这些数据涉及苔藓、蕨类、裸子植物、单子叶植物、双子叶植物的自疏值,结果表明,这些高等植物的自疏规律基本符合 $-3/2$ 自疏法则^[18]。Ogawa 从时间序列的角度分析了 $-3/2$ 自疏法则,验证了该法则^[19-20]。不仅如此, Hutchings 等人还证明了 $-3/2$ 自疏法则在水生植物群落中同样适用^[21-22],这似乎意味着 $-3/2$ 自疏法则具有普适性。

吴冬秀等^[23]通过把自疏线截距量化,并使之与具有生物学意义的相关参数联系,找到了自疏线截距不变的生物学原因,一定程度上解释了 $-3/2$ 自疏法则的内在机理。韩文轩等则从动力学机理上探究了 $-3/2$ 自疏法则的本质,指出植物群落的自疏规律反映了种群内的个体间非线性的相互作用,具有优势(基因或空间位置占优势)的个体在资源竞争中胜出,相反处于竞争劣势的个体则被淘汰,于是产生了植物群落的 $-3/2$ 自疏规律^[24]。

1.2 $-4/3$ 自疏法则

$-3/2$ 自疏法则成立的前提是植物各组织器官拥有相似的几何形状以及保持较长时间的郁闭^[4],但是进一步研究表明植物同速生长和全郁闭条件只能在极少情况下存在^[25]。虽然一部分人认为可以通过修改来完善 $-3/2$ 自疏法则^[26-28],但也有人开始质疑该法则的理论和经验基础,认为该法则在本质上存在错误^[17,29-34]。与此同时,越来越多的精确数据表明自疏线的斜率比起 $-3/2$ 来更加接近 $-4/3$ ^[9,29,35-36],与动物自疏线的斜率相同^[37-39],著名的贯通动植物界的普适性法则—— $-4/3$ 自疏法则应运而生。

WBE 模型为 $-4/3$ 自疏法则提供了坚实的理论基础。因为 $R = N_{\max}\bar{Q}$,又因为 WBE 理论证明了代谢速度与质量之间的比例指数为 $3/4$,所以 $R = N_{\max}\bar{Q} \propto N_{\max}\bar{M}^{3/4}$ (R 为一常数, $N_{\max}$ 为植物群落最大密度, $\bar{Q}$ 为每个植物的代谢速度, $\bar{M}$ 为平均生物量),所以 $N_{\max} \propto \bar{M}^{-4/3}$,由此得质量-密度比例指数为 $-4/3$ 。

Enquist 等在坚持 WBE 模型的基础上探究了植物资源需求与植物密度之间的机械关系,推导出植物平均质量与密度之间的比例指数为 $-4/3$ ^[5]。他们不仅通过公式理论推导出平均质量-密度的比例指数为 $-4/3$,而且还进行大量数据分析,进一步分析论证 $-4/3$ 自疏法则的可靠性,即以 $N_{\max}$ 为横坐标,以 $\bar{M}$ 为纵坐标作图,得出平均质量-密度的比例指数为 -1.341 ,其 95% 置信区间包含 $-4/3$ 但不包含 $-3/2$,证实自疏线斜率的理想值为 $-4/3$ 而非 $-3/2$ ^[5]。Enquist 等的上述结论已经被很多研究结果证明^[9,30,34]。

此外,Enquist 等还推导了单位面积植物地上部分总质量 M_{tot} 与植物最大密度 $N_{\max}$ 之间的比例关系,即 $M_{\text{tot}} = N_{\max}\bar{M} \propto N_{\max}N_{\max}^{-4/3} \propto N_{\max}^{-1/3}$,得出单位面积植物地上部分总质量 M_{tot} 与植物最大密度 $N_{\max}$ 之间的比例关系为 $-1/3$ ^[5]。同样地,他们分析论证了 M_{tot} 与 $N_{\max}$ 之间 $-1/3$ 比例指数的可靠性,以单位面积总生物量为纵坐标,以最大密度为横坐标作图,得出比例指数为 -0.325 ,接近 $-1/3$ 而不是几何模型推导的 $-1/2$ ^[5]。Lonsdale 的研究结果为其提供了佐证,对种间植物质量、密度的分析表明,地上部分总质量-密度的比例指数为 -0.379 ,与 $-1/2$ 相比更加接近 $-1/3$ ^[9]。

可见,Enquist 等从数学理论推导和数据分析两个角度入手研究植物自疏规律,得出两个结论:植物平均重量与密度的比例指数为 $-4/3$,而非 $-3/2$;植物地上部分总质量与密度的比例指数为 $-1/3$ 而非 $-1/2$,论证了 $-4/3$ 自疏法则的可靠性,从而否定了 $-3/2$ 自疏法则。

1.3 质量-密度的等速比例关系

因为植物质量-密度比例指数是代谢速度-质量比例指数的负倒数,因此可以通过分析代谢速度-质量之间的比例关系来间接得出代谢速度-质量之间的比例指数。一些研究正是通过分析代谢速度-质量之间的比例关系,得出了植物质量-密度的比例指数既非 $-3/2$,也非 $-4/3$,而是 -1 ,即质量-密度等速比例关系。

Reich 等^[6]分析 43 个物种和近 500 多个实验室控制条件下和野外条件下植物的呼吸速度和生物量的比例关系发现,植物整体的呼吸速度与植物总生物量之间的比例关系接近 1,即植物质量-密度比例指数为 -1 ,而非 $-4/3$ 或 $-3/2$,这与 $-4/3$ 自疏法则和 $-3/2$ 自疏法则相悖,表明质量-密度之间是等速比例关系。动物与植物的质量-密度比例关系不同是因为动物表面积与血管分配系统倾向于使其代谢成本最低;然而对植物而言, N 含量、 O_2 和 CO_2 的交换过程、线粒体呼吸所需的底物供给等并不是对维管分配系统的被动反应,不像动物紧紧依赖并受制于血管分配系统。

Apol 等^[40]在研究植物代谢速度异速比例关系的进化起源时,通过数学理论推导得出代谢速度-质量的比例指数应该为 1,而实验观测到的代谢速度-质量比例指数通常为 0.65—0.75,这一差异可能是因为种内和种间代谢速度异速比例指数不同。种内异速比例指数(α_{intra})与种间异速比例指数(α_{inter})之间存在如下关系: $\alpha_{\text{inter}} = \alpha_{\text{intra}} - \delta$ (δ 为种内前因子 $B_{0\text{intra}}$ 与质量 M 比例指数的负值: $B_{0\text{intra}} \propto M^{-\delta}$),其中 $\alpha_{\text{intra}} = 1$,有研究表明, $\delta \approx 0.25$,因此, $\alpha_{\text{inter}} \approx 0.75$ 。

WBE 理论认为 $-4/3$ 自疏法则具有普适性,是贯通动植物界的一般法则,但 Reich 等和 Apol 等分别通过实验方法和数学理论推导方法得出植物代谢-质量等速比例关系,表明植物代谢速度-质量的等速比例关系不同于动物的 $3/4$ 异速比例关系,而个体质量-密度关系与代谢-质量关系密切相关。因此,建立一个贯通动植物界的个体质量-密度比例关系似乎还不成熟。这给生物学家和生态学家提出了新的挑战。

2 密度调控指数和自疏线截距可变论

2.1 $-3/2$ 自疏法则的可变性

随着对植物密度调控规律研究的不断深入,人们逐渐发现 $-3/2$ 自疏线的斜率和截距并不像 Yoda 认为的那样不随物种和年龄的变化而变化,而是具有很大的可变性,其斜率和截距受到很多因素的限制。

2.1.1 $-3/2$ 自疏线斜率可变性

人们在 Yoda $-3/2$ 自疏法则的基础上进一步探讨植物自疏规律,逐渐发现植物 $-3/2$ 自疏线斜率的可变性,并探讨其可变性的影响因素。

Spruge 认为 $-3/2$ 自疏法则不是木本植物的一般法则,虽然木本植物的茎遵循 $-3/2$ 自疏法则,但地上部分总生物量-密度双对数线的斜率为 -1.24 ,而不是 $-3/2$ ^[7]。

自疏线斜率的可变性与自疏规律的表示形式有关,因此,当选取合适的参数时,自疏线斜率的可变性会降低。Lonsdale 和 Watkinson 指出 $-3/2$ 自疏法则适合于描述植物冠层体积与密度之间的关系而非植物质量与密度之间的关系,即 $v = cN^{-d}$ (其中, v 表示植物平均冠层体积, c 、 d 为常数, N 为植物密度),用植物体积和密度表示的自疏规律降低了自疏线斜率的可变性^[8]。Lonsdale 认为如果自疏规律用植物密度和高度表示,自疏线斜率的可变性可能会进一步降低^[9]。

White^[29]认为自疏线的斜率随自疏过程而变化,但最终汇聚成斜率为 $-3/2$ 的直线,所以在自疏出现的早期,自疏线的斜率会偏离理想数值 $-3/2$ 。Roderick 和 Barnes^[41]应用微积分法,动态研究了自疏规律,同样得出自疏线斜率随时间变化而变化的结论,即当植物总干重保持不变时, $\alpha = -1$;当 dn/dt 减少且 $\Sigma m/dt < 0$ 时, $\alpha > -1$;当 dn/dt 减少且 $\Sigma m/dt > 0$ 时, $\alpha < -1$ (Σm 为所有存活植物的总干重; t 为时间; n 为存活植物的数目; α 为自疏线的斜率)。Lonsdale 和 Watkinson^[12],Hutchings 和 Budd^[16]则认为, $-3/2$ 自疏线随时间

的延长将最终达到最大产量线,此时自疏线的斜率将变为 -1 。王刚和张大勇认为当植物由水平延伸转变为纵高生长时,自疏线斜率的理论值从 -1 向负无穷大无限趋近^[42]。

自疏线斜率的变化是有规律的而非随机的,如 Zeide 在对大量实验数据分析处理后,指出不能将自疏线斜率概括为一成不变的直线^[25];Weller 预测了如果植物把更多的资源用于高度生长而不是水平生长,那么在特定密度下密度制约性的死亡将减少^[17,43],从而认为自疏线斜率的变化是系统性的而非随机的。

自疏线斜率的可变性与物种有关。Weller 验证了自疏线斜率在不同植物种群(温带被子植物、热带被子植物、温带裸子植物)中存在差异,指出温带被子植物的耐荫性与自疏线斜率成正相关,但是温带裸子植物的耐荫性与自疏线斜率成负相关^[17]。Lonsdale 却得出了与 Weller 不同的观点,认为如果把裸子植物和被子植物作为整体研究,则它们的耐荫性与自疏线斜率没有正相关性;但单独以裸子植物为研究对象,发现它们的耐荫性与自疏线斜率成正相关^[9]。

自疏线斜率的可变性与植物几何学有关,如 White^[29]、Firbank 和 Watkinson^[44]、Miyaniishi 等^[45]通过建立数学模型预测,得出自疏线的斜率随着植物几何学的变化而变化。

2.1.2 $-3/2$ 自疏线截距的可变性

Yoda 认为自疏线的截距不变^[4]。一些生态学者以自疏线的截距不变为前提,进一步研究植物间的竞争机制^[13,46]。因为表达式 $W = kd^{-3/2}$ 中参数 k 的生物学意义不明确,所以对各类植物自疏线截距相差不大的原因缺乏合理而统一的解释^[47-49]。

然而,有一部分生态学者质疑自疏线截距的可变性。Bi^[50]在研究植物自疏规律时,运用了计量经济学的随机前沿分析方法,把植物自疏过程中密度制约死亡作用和非密度制约死亡作用分开,从而更加准确地估计了植物最大渐近密度。结果表明,自疏线的截距随着土壤肥沃程度的增加而增大,挑战了 Yoda 的自疏线截距不变论。

2.1.3 $-3/2$ 自疏线可变性的原因

随着植物自疏线可变性的不断被证实,自疏线可变性背后的作用机制也日益受到关注。目前解释 $-3/2$ 自疏线可变性的机制主要有:自疏线可变性的补偿机制、自疏线斜率和截距可变性的微观机理。

(1) $-3/2$ 自疏线可变性的补偿机制

Deng 等认为,目前大量数据分析表明自疏线的斜率随物种和生境的不同而变化,但这种变化并不是无章可循的任意变化。他们分析了沙漠灌木、树木、草本植物的光合量或叶子的质量与个体质量之间的异速比例关系(β),质量与密度比例关系(δ),发现尽管 β 与 δ 各自具有可变性,但是两者之间相互依存,并且存在补偿现象,即 $\beta/\delta = -1$ ^[47]。Deng 等首次证明了能量守恒是建立在 β 与 δ 之间补偿的基础上的,而不是建立在恒定不变的 β 、 δ 值基础上的^[47]。

(2) $-3/2$ 自疏线斜率和截距可变性的微观机理

因为在特定生境中生长的特定种群会受到基本的物理和生理条件的限制,因此植物自疏线斜率和截距的可变性可以从生物个体的新陈代谢速率与个体大小之间比例常数和比例指数变化的角度加以解释^[5]。

Demetrius^[51]采用定量统计学的方法,整合了能量传递的化学渗透假说,提出了解释代谢速度和个体大小之间比例常数和比例指数变化的微观机理,推导并论证了 $P = \gamma C \Delta p W^\beta$, (P 表示代谢速度, γ 表示在不同细胞中以及在不同组织中能量传递的效率, C 表示质子电导系数, Δp 表示电化学的质子梯度, W 表示个体大小, β 为比例指数)。

对绿色植物来说,比例指数 $\beta = (2\mu - 1)/\mu$,根据欧几里德表面积理论,生物体能量产生的效率与通过生物体表面能量散失的效率一致时, β 存在最小值,等于 $2/3$;当 $\mu = 1$ 时, β 取最大值 1 ,因此,对绿色植物而言, $2/3 \leq \beta \leq 1$ 。

比例常数 $\gamma C \Delta p$ 中, γ 与生物体利用的营养物质的组成和类型有关((比如营养物质是有机的还是无机的),而且与生物体内分支网络的几何学有关;比例常数在很大程度上由代谢调控的微观分子动态决定。

植物个体新陈代谢速率和个体大小之间的比例指数和比例常数的变化为解释植物群落自疏线斜率和截距的可变性奠定了微观基础。

2.2 环境对密度调控指数可变性的影响

无论 $-3/2$ 自疏法则还是 $-4/3$ 自疏法则,或质量-密度的等速比例关系,均认为自疏线是一条斜率为负的不变的直线。但有研究分析表明,环境因素可以影响植物自疏规律,使自疏规律发生变化。

Westoby 认为,在不同资源水平条件下生长的相同物种,自疏线的截距不同,这将会导致自疏线的斜率发生明显变化^[10]。Zeide 推出类似结论,指出自疏线的斜率随生存地点的不同而不同,从而把自疏线的斜率定义为植物种内竞争下的生存能力^[52]。Wang 等认为生活在不同生境压力下的植物在自然选择下进化时,自疏线斜率的理论值在 -2 和 $-3/4$ 之间变化^[53]。Hiroi 和 Monsi^[11]、Lonsdale 和 Watkinson^[12] 把自疏线斜率的环境影响因素具体化,认为自疏线的斜率与生存环境中光照强弱有关:光照较弱时自疏线的截距比光照较强时截距小,结果导致了自疏线斜率的显著变化。Xue 等也认为植物的自疏过程是光驱动的^[54]。Deng 等利用我国西北干旱半干旱地区的灌木为研究对象,发现个体大小与密度的关系沿环境中水分梯度发生变化^[55],对沙漠灌木、树木、草本植物的质量-密度关系进行分析后,得出质量-密度之间的比例指数随生存环境类型的不同而变化^[47]。Chu 等通过模拟盐分胁迫证明随着盐分胁迫程度的增大,自疏线从一条斜率为负的直线变为有峰的曲线,即在低密度条件下,质量-密度呈正相关,在高密度条件下质量-密度关系线才是斜率为负的直线^[56]。这可能是由于在盐胁迫、低密度条件下植物种间正相互作用加强,产生了“自密效应”,随着植物密度的增加,种间负相互作用大于正相互作用,“自疏效应”由此产生。因此,环境因素可以通过影响植物间的相互作用进而影响密度调控规律,密度调控规律是植物与植物之间、植物与环境之间相互作用、相互影响的外在表现。

3 关于植物密度调控理论的争论

3.1 $-3/2$ 自疏规律的争论

虽然 $-3/2$ 自疏法则的普适性得到一部分生态学者的认可,但是也有一些生态学者对该法则提出质疑。

早在 1983 年, Hutchings 就指出“ $-3/2$ 自疏法则缺少令人信服的理论依据”^[57]。

1987 年 Weller^[17] 明确地指出了该法则的缺陷:(1)用于计算质量-密度比例关系的数据不准确;(2)选用了错误的参数来度量质量-密度关系;(3)拟合方法有误;(4)计算出斜率变化范围是 -1.3 — -1.8 时,错误地认为斜率值可看作定值。

Zeide^[25] 则认为 $-3/2$ 自疏法则成立的两个条件,即植物群落全郁闭以及植物保持相似的几何形状,不能在植物生长过程中总是成立,因此 $-3/2$ 自疏法则具有局限性。

3.2 $-4/3$ 自疏规律的争论

一些实验证实了 $-4/3$ 自疏法则的理论基础(WBE 理论)的普适性,如 David 等验证了即使生活在不同生境下的植物也遵循相同的 WBE 理论,WBE 理论具有普适性^[58];Etienne 等按 WBE 理论的思路,用更加易懂的方式重新推导了代谢-质量比例关系,同样得出 $3/4$ 比例指数^[59]。

但 WBE 理论也遭到一些质疑,如 Dodds 等认为 WBE 理论在计算和概念上存在错误^[60];Kozlowski 和 Konarzewski, Kurz 等围绕 WBE 理论与 Brown 等展开激烈争论^[61-64]。最近 de Castro 和 Gaedke 的研究结果表明,由代谢生态学理论得出的 $3/4$ 比例指数并不适合湖泊中的浮游植物,这表明,代谢生态学理论还存在一定程度的局限性^[65]。

对 WBE 理论的争论动摇了 $-4/3$ 自疏规律的根基,暗示了其理论基石的不完备性,预示着需要建立一个更加完备的模型探究植物群落的自疏规律。

4 展望

植物群落密度究竟存在怎样的调控规律一直是生态学者们争论的焦点。随着对密度调控规律研究的不断深入,原有理论存在的不足和缺陷逐渐被人们发现,于是产生新的更为完善的密度调控规律,在理论推导—

实践检验—完善理论的探索过程中人们逐渐无限趋近植物群落密度调控规律的真理。

植物群落密度调控规律的研究在林业、农业、牧业的合理密植以及恢复、改良不良生态环境等方面具有重要的指导意义。不仅如此,植物群落密度调控规律的研究也对继承和发展达尔文的生存竞争学说,探索生物进化的奥秘奠定了理论基础。可以展望,密度调控规律的研究将从传统宏观方向和现代微观方向两方面进行研究,以获得完备的植物群落密度调控理论。在传统宏观方向上,继续优化数学模型,并通过野外实验和实验室模拟实验验证该模型的正确性;在现代微观方向上,从植物生理学的角度探索植物密度调控的微观生理基础,从分子生物学角度探索和明晰调控植物群落密度的关键功能基因。

References:

- [1] Silvertown J W, Doust J L. Introduction to Plant Population Ecology. 3rd ed. New York: Longman Scientific & Technical, 1993: 51-72.
- [2] Begon M, Harper J L, Townsend C R. Ecology: individuals, populations and communities. Oxford: Blackwell Science, 1996.
- [3] Grime J P. Plant strategies and vegetation processes. New York: John Wiley and Sons, 1979.
- [4] Yoda K, Kira T, Ogawa H, Hozumi K. Self-thinning in overcrowded pure stands under cultivated and natural conditions. Journal of Biology, 1963, 14: 107-129.
- [5] Enquist B J, Brown J H, West G B. Allometric scaling of plant energetics and population density. Nature, 1998, 395: 163-165.
- [6] Reich P B, Tjoelker M G, Machado J L, Oleksyn J. Universal scaling of respiratory metabolism, size and nitrogen in plants. Nature, 2006, 439: 457-461.
- [7] Sprugel D G. Density, biomass, productivity, and nutrient-cycling changes during stand development in wave-regenerated balsam fir forests. Ecological Monographs, 1984, 54(2): 165-186.
- [8] Lonsdale W M, Watkinson A R. Plant geometry and self-thinning. Journal of Ecology, 1983, 71: 285-297.
- [9] Lonsdale W M. The self-thinning rule: dead or alive? Ecology, 1990, 71(4): 1373-1388.
- [10] Westoby M. The self-thinning rule. Advances in Ecological Research, 1984, 14: 167-225.
- [11] Hiroi T, Monsi M. Dry matter economy of *Helianthus annuus* communities growing at varying densities and light intensities. Journal of Faculty of Science. University of Tokyo, 1966, 9: 241-285.
- [12] Lonsdale W M, Watkinson A R. Light and self-thinning. New Phytologist, 1982, 90: 431-445.
- [13] White J, Harper J L. Correlated changes in plant size and number in plant populations. Journal of Ecology, 1970, 58: 467-485.
- [14] Harper J L. Population Biology of Plants. London: Academic Press, 1977.
- [15] White J. Demographic factors in populations of plants // Solbrig O T ed. Demography and Evolution in Plant Populations. Berkeley, CA.: University of California Press, 1980: 21-48.
- [16] Hutchings M J, Budd C S J. Plant competition and its course through time. Bioscience, 1981, 31(9): 640-645.
- [17] Weller D E. A reevaluation of the $-3/2$ power rule of plant self-thinning. Ecological Monographs, 1987, 57(1): 23-43.
- [18] May R M. Theoretical Ecology: Principles and Applications. 2nd edition. Oxford: Blackwell Scientific Publications. 1981. 53-77.
- [19] Ogawa K. Relationship between mean shoot and root masses and density in an overcrowded population of hinoki (*Chamaecyparis obtusa* (Sieb. et Zucc.) Endl.) seedlings. Forest Ecology and Management, 2005, 213: 391-398.
- [20] Ogawa K. Time-trajectory of mean phytomass and density during a course of self-thinning in a sugi (*Cryptomeria japonica* D. Don) plantation. Forest Ecology and Management, 2005b, 214: 104-110.
- [21] Cousens R, Hutchings M J. The relationship between density and mean frond weight in monospecific seaweed stands. Nature, 1983, 301: 240-241.
- [22] Hara T, Koike F, Matsui K. Crowding effect in marine macrophytic algae populations. Journal of Plant Research, 1986, 99(3): 319-321.
- [23] Wu D X, Zhang T, Bai Y F, Wang G, Wang G X. Mechanism and universality of Yoda's $-3/2$ law of self-thinning in plant population. Chinese Journal of Applied Ecology, 2002, 13(9): 1081-1084.
- [24] Han W X, Fang J Y. Self-thinning law in plant populations: $-3/2$ vs $-4/3$. Acta Scientiarum Naturalium Universitatis Pekinensis, 2008, 44(4): 661-668.
- [25] Zeide B. Analysis of the $3/2$ power law of self-thinning. Forest Science, 1987, 33(2): 517-537.
- [26] Osawa A, Sugita S. The self-thinning rule: another interpretation of Weller's results. Ecology, 1989, 70(1): 279-283.
- [27] Hamilton N R S, Matthew C, Lemaire G. In defence of the $-3/2$ boundary rule: a re-evaluation of self-thinning concepts and status. Annals of Botany, 1995, 76: 569-577.
- [28] Zeng D H, Jiang F Q, Fan Z P, Du X J. Self thinning of even aged pure plantations of *Pinus sylvestris* var. *mongolica* on sandy soil. Acta Ecologica Sinica, 2000, 20(2): 235-242.
- [29] White J. The allometric interpretation of the self-thinning rule. Journal of Theoretical Biology, 1981, 89: 475-500.
- [30] Weller D E. The interspecific size-density relationship among crowded plant stands and its implications for the $-3/2$ power rule of self-thinning. American Naturalist, 1989, 133: 20-41.
- [31] Petraitis P S. Use of average vs total biomass in self-thinning relationships. Ecology, 1995, 76(2): 656-658.
- [32] Norberg R A. Theory of growth geometry of plants and self-thinning of plant populations: geometric similarity, elastic similarity, and different

- growth modes of plant parts. *American Naturalist*, 1988, 131: 220-256.
- [33] Osawa A, Allen R B. Allometric theory explains self-thinning relationships of mountain beech and red pine. *Ecology*, 1993, 74(4): 1020-1032.
- [34] Franco M, Kelly C K. The interspecific mass-density relationship and plant geometry. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 1998, 95(13): 7830-7835.
- [35] Peters R H. *The Ecological Implications of Body Size*. Cambridge: Cambridge University Press, 1983: 164-184.
- [36] Brown J H, Gillooly J F, Allen A P, Savage N M, West G B. Toward a metabolic theory of ecology. *Ecology*, 2004, 85(7): 1771-1789.
- [37] Damuth J. Population density and body size in mammals. *Nature*, 1981, 290: 699-700.
- [38] McMahon T A, Bonner J T. *On Size and Life*. New York: Scientific American Books, 1983.
- [39] Brown J H. *Macroecology*. Chicago: Chicago University Press, 1995.
- [40] Apol M E F, Etienne R S, Olff H. Revisiting the evolutionary origin of allometric metabolic scaling in biology. *Functional Ecology*, 2008, 22(6): 1070-1080.
- [41] Roderick M L, Barnes B. Self-thinning of plant populations from a dynamic viewpoint. *Functional Ecology*, 2004, 18(2): 197-203.
- [42] Wang G, Zhang D Y. Theories of biological competition. In: *Intraspecific competition*. Xi'an, Shanxi, China: Science and Technology Press, 1996: 28-43.
- [43] Weller D E. Self-thinning exponent correlated with allometric measures of plant geometry. *Ecology*, 1987, 68(4): 813-821.
- [44] Firbank L G, Watkinson A R. A model of interference within plant monocultures. *Journal of Theoretical Biology*, 1985, 116: 291-311.
- [45] Miyanishi K, Hoy A R, Cavers P B. A generalized law of self-thinning in plant populations. *Journal of Theoretical Biology*, 1979, 78(3): 439-442.
- [46] Morris E C. How does fertility of the substrate affect intraspecific competition? Evidence and synthesis from self-thinning. *Ecological Research*, 2003, 18(3): 287-305.
- [47] 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. *Plos One*, 2008, 3(3): e1799.
- [48] Bazzaz F A, Harper J L. Relationship between plant weight and numbers in mixed population of *Sinapis arvensis* (L.) Rabenh. and *Lepidium sativum* L. *Journal of Applied Ecology*, 1976, 13: 211-216.
- [49] Kays S, Harper J L. The regulation of plant and tiller density in a grass sward. *Journal of Ecology*, 1974, 62: 97-105.
- [50] Bi H. Stochastic frontier analysis of a classic self-thinning experiment. *Austral Ecology*, 2004, 29(4): 408-417.
- [51] Demetrius L. The origin of allometric scaling laws in biology. *Journal of Theoretical Biology*, 2006, 243(4): 455-467.
- [52] Zeide B. Tolerance and self-tolerance of trees. *Forest Ecology and Management*, 1985, 13: 149-166.
- [53] Wang G, Yuan J L, Wang X Z, Xiao S, Huang W B. Competitive regulation of plant allometry and a generalized model for the plant self-thinning process. *Bulletin of Mathematical Biology*, 2004, 66(6): 1875-1885.
- [54] Xue L, Hagihara A. Density effect, self-thinning and size distribution in *Pinus densiflora* Sieb. et Zucc. stands. *Ecological Research*, 1999, 14(1): 49-58.
- [55] Deng J M, Wang G X, Morris E C, Wei X P, Li D X, Chen B M, Zhao C M, Liu J, Wang Y. Plant mass-density relationship along a moisture gradient in north-west China. *Journal of Ecology*, 2006, 94: 953-958.
- [56] Chu C J, Maestre F T, Xiao S, Weiner J, Wang Y S, Duan Z H, Wang G. Balance between facilitation and resource competition determines biomass-density relationships in plant populations. *Ecology Letters*, 2008, 11: 1-9.
- [57] Hutchings M J. Ecology's law in search of a theory. *New Scientist*, 1983, 98: 765-767.
- [58] David A C, Kerry L J, Cole L E S. Scaling of tree vascular transport systems along gradients of nutrient supply and altitude. *Biology Letters*, 2007, 3(1): 86-89.
- [59] Etienne R S, Apol M E F, Olff H. Demystifying the West, Brown & Enquist model of the allometry of metabolism. *Functional Ecology*, 2006, 20(2): 394-399, 743.
- [60] Dodds P S, Rothman D H, Weitz J S. Re-examination of the “ $-3/4$ law” of metabolism. *Journal of Theoretical Biology*, 2001, 209: 9-27.
- [61] Kozłowski J, Konarzewski M. Is West, Brown and Enquist's model of allometric scaling mathematically correct and biologically relevant? *Functional Ecology*, 2004, 18: 283-289.
- [62] Kurz H, Sandau K, Dawson T H, Brown J H, Enquist D J, West G B. Allometric scaling in biology. *Science*, 1998, 281(5378): 751.
- [63] Brown J H, West G B, Enquist B J. Yes, West, Brown and Enquist's model of allometric scaling is both mathematically correct and biologically relevant. *Functional Ecology*, 2005, 19: 735-738.
- [64] Kozłowski J, Konarzewski M. West, Brown and Enquist's model of allometric scaling again: the same questions remain. *Functional Ecology*, 2005, 19: 739-743.
- [65] de Castro F, Gaedke U. The metabolism of lake plankton does not support the metabolic theory of ecology. *Oikos*, 2008, 117(8): 1218-1226.

参考文献:

- [23] 吴冬秀,张彤,白永飞,王刚,王根轩. $-3/2$ 方自疏法则的机理与普适性. *应用生态学报*, 2002, 13(9): 1081-1084.
- [24] 韩文轩,方精云. 植物种群的自然稀疏规律—— $-3/2$ 还是 $-4/3$? *北京大学学报(自然科学版)*, 2008, 44(4): 661-668.
- [28] 曾德慧,姜凤岐,范志平,杜晓军. 沙地樟子松人工林自然稀疏规律. *生态学报*, 2000, 20(2): 235-242.
- [42] 王刚,张大勇. *生物竞争理论*. 陕西科技出版社, 1996: 28-371.