

ISSN 1000-0933  
CN 11-2031/Q

# 生态学报

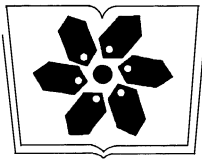
## Acta Ecologica Sinica



第32卷 第13期 Vol.32 No.13 **2012**

中国生态学学会  
中国科学院生态环境研究中心  
科学出版社

主办  
出版



# 生态学报

(SHENGTAI XUEBAO)

中国科学院科学出版基金资助出版

第 32 卷 第 13 期 2012 年 7 月 (半月刊)

## 目 次

砂质潮间带自由生活海洋线虫对缺氧的响应——微型受控生态系研究.....	华 尔, 李 佳, 董 洁, 等 (3975)
植物种群自疏过程中构件生物量与密度的关系 .....	黎 磊, 周道玮, 盛连喜 (3987)
基于景观感知敏感度的生态旅游地观光线路自动选址.....	李继峰, 李仁杰 (3998)
基于能值的沼气农业生态系统可持续发展水平综合评价——以恭城县为例.....	杨 谨, 陈 彬, 刘耕源 (4007)
内蒙古荒漠草原植被盖度的空间异质性动态分析.....	颜 亮, 周广胜, 张 峰, 等 (4017)
典型草地的土壤保持价值流量过程比较.....	裴 厦, 谢高地, 李士美, 等 (4025)
长沙市区马尾松人工林生态系统碳储量及其空间分布.....	巫 涛, 彭重华, 田大伦, 等 (4034)
厦门市七种药用植物根围 AM 真菌的侵染率和多样性 .....	姜 攀, 王明元 (4043)
Cd、低 Pb/Cd 下冬小麦幼苗根系分泌物酚酸、糖类及与根际土壤微生物活性的关系 .....	贾 夏, 董岁明, 周春娟 (4052)
凉水保护区土壤产类漆酶-多铜氧化酶细菌群落结构 .....	赵 丹, 谷惠琦, 崔岱宗, 等 (4062)
盐渍化土壤根际微生物群落及土壤因子对 AM 真菌的影响.....	卢鑫萍, 杜 茜, 闫永利, 等 (4071)
菌丝室接种解磷细菌 <i>Bacillus megaterium</i> C4 对土壤有机磷矿化和植物吸收的影响.....	张 林, 丁效东, 王 菲, 等 (4079)
闽江河口不同河段芦苇湿地土壤碳氮磷生态化学计量学特征.....	王维奇, 王 纯, 曾从盛, 等 (4087)
高山森林三种细根分解初期微生物生物量动态.....	武志超, 吴福忠, 杨万勤, 等 (4094)
模拟降水对古尔班通古特沙漠生物结皮表观土壤碳通量的影响 .....	吴 林, 苏延桂, 张元明 (4103)
铁皮石斛组培苗移栽驯化过程中叶片光合特性、超微结构及根系活力的变化 .....	濮晓珍, 尹春英, 周晓波, 等 (4114)
不同产量水平旱地冬小麦品种干物质累积和转移的差异分析.....	周 玲, 王朝辉, 李富翠, 等 (4123)
基于作物模型的低温冷害对我国东北三省玉米产量影响评估.....	张建平, 王春乙, 赵艳霞, 等 (4132)
黄土高原 1961—2009 年参考作物蒸散量的时空变异.....	李 志 (4139)
莫莫格湿地芦苇对水盐变化的生理生态响应.....	邓春暖, 章光新, 李红艳, 等 (4146)
不同蚯蚓采样方法对比研究.....	范如芹, 张晓平, 梁爱珍, 等 (4154)
亚洲玉米螟成虫寿命与繁殖力的地理差异.....	涂小云, 陈元生, 夏勤雯, 等 (4160)
黑河上游天然草地蝗虫空间异质性与分布格局.....	赵成章, 李丽丽, 王大为, 等 (4166)
苦瓜叶乙酸乙酯提取物对斜纹夜蛾实验种群的抑制作用.....	骆 颖, 凌 冰, 谢杰峰, 等 (4173)
长江口中国花鲈食性分析.....	洪巧巧, 庄 平, 杨 刚, 等 (4181)
基于线粒体控制区序列的黄河上游厚唇裸重唇鱼种群遗传结构.....	苏军虎, 张艳萍, 娄忠玉, 等 (4191)
镉暴露对黑斑蛙精巢 ROS 的诱导及其蛋白质氧化损伤作用机理 .....	曹 慧, 施蔡雷, 贾秀英 (4199)
北方草地牛粪中金龟子的多样性.....	樊三龙, 方 红, 高传部, 等 (4207)
合肥秋冬季茶园天敌对假眼小绿叶蝉和茶蚜的空间跟随关系.....	杨 林, 郭 骅, 毕守东, 等 (4215)
植被、海拔、人为干扰对大中型野生动物分布的影响——以九寨沟自然保护区为例.....	张 跃, 雷开明, 张语克, 等 (4228)
基于社会网络分析法的生态工业园典型案例研究.....	杨丽花, 佟连军 (4236)
基于生命周期的户用沼气系统可用能核算——以广西恭城瑶族自治县为例.....	齐 静, 陈 彬, 戴 婧, 等 (4246)
<b>专论与综述</b>	
水文情势与盐分变化对湿地植被的影响研究综述 .....	章光新 (4254)
松嫩碱化草甸土壤种子库格局、动态研究进展 .....	马红媛, 梁正伟, 吕丙盛, 等 (4261)
一种新的景观扩张指数的定义与实现 .....	武鹏飞, 周德民, 官辉力 (4270)
<b>研究简报</b>	
华山新麦草光合特性对干旱胁迫的响应.....	李 倩, 王 明, 王雯雯, 等 (4278)
美丽海绵提取物防污损作用 .....	曹文浩, 严 涛, 刘永宏, 等 (4285)

期刊基本参数: CN 11-2031/Q \* 1981 \* m \* 16 \* 306 \* zh \* P \* ¥ 70.00 \* 1510 \* 37 \* 2012-07



封面图说: 涵养水源——在长白山南坡的峭壁上, 生长在坡面上的森林所涵养的水源还在汨汨地往下流个不停, 深红色的落叶掉在了苔藓上, 这里已经是长白山的深秋了。虽然雨季已经过去了很久, 但是林下厚厚的枯枝落叶层、腐殖质层、苔藓草本层所涵养的水分还在不间断地流淌, 细细的水线在壁下汇成了溪、汇成了河。涵养水源是森林的主要生态功能之一。

彩图提供: 陈建伟教授 北京林业大学 E-mail: cites.chenjw@163.com



DOI: 10.5846/stxb201106010736

黎磊, 周道玮, 盛连喜. 植物种群自疏过程中构件生物量与密度的关系. 生态学报, 2012, 32(13): 3987-3997.

Li L, Zhou D W, Sheng L X. Allometric relationship between mean component biomass and density during the course of self-thinning for *Fagopyrum esculentum* populations. Acta Ecologica Sinica, 2012, 32(13): 3987-3997.

## 植物种群自疏过程中构件生物量与密度的关系

黎 磊<sup>1</sup>, 周道玮<sup>2,\*</sup>, 盛连喜<sup>1</sup>

(1. 东北师范大学城市与环境科学学院, 国家环境保护湿地生态与植被恢复重点实验室, 长春 130024;

2. 中国科学院东北地理与农业生态研究所, 长春 130012)

**摘要:** 不论是在对植物种群自疏规律还是在对能量守恒法则的研究中, 个体大小 ( $M$ ) 大多针对植物地上部分生物量, 地下部分和构件生物量及其动态十分重要又多被忽视。以 1 年生植物荞麦为材料研究了自疏种群地下部分生物量、包括地下部分的个体总生物量以及各构件生物量与密度的关系。结果表明: 平均地上生物量和个体总生物量与密度的异速关系指数 ( $\gamma_{\text{above-ground}}$  和  $\gamma_{\text{individual}}$ ) 分别为 -1.293 和 -1.253, 与 -4/3 无显著性差异 ( $P > 0.05$ ), 为 -4/3 自疏法则提供了有力证据; 平均根生物量-密度异速指数  $\gamma_{\text{root}}$  (-1.128) 与 -1 无显著性差异 ( $P > 0.05$ ), 与最终产量恒定法则一致; 平均茎生物量-密度异速指数  $\gamma_{\text{stem}}$  (-1.263) 接近 -4/3 ( $P > 0.05$ ), 平均叶生物量-密度异速指数  $\gamma_{\text{leaf}}$  (-1.524) 接近 -3/2 ( $P > 0.05$ ), 分别符合 -4/3 自疏法则与 -3/2 自疏法则; 而繁殖生物量与密度的异速关系指数  $\gamma_{\text{reproductive}}$  (-2.005) 显著小于 -3/2、-4/3 或 -1 ( $P < 0.001$ )。因此, 不存在一个对植物不同构件普适的生物量-密度之间的关系。光合产物在地上和地下构件的生物量分配格局以及构件生物量与地上生物量之间特异的异速生长关系导致不同构件具有不同的自疏指数。无论对于地上生物量还是个体总生物量, 荞麦种群能量均守恒, 而对于地下生物量, 荞麦种群能量不守恒。

**关键词:** 异速指数; 生物量-密度关系; 能量守恒法则; -3/2 自疏法则; -4/3 自疏法则

## Allometric relationship between mean component biomass and density during the course of self-thinning for *Fagopyrum esculentum* populations

LI Lei<sup>1</sup>, ZHOU Daowei<sup>2,\*</sup>, SHENG Lianxi<sup>1</sup>

1 State Environmental Protection Key Laboratory of Wetland Ecology and Vegetation Restoration, College of Urban and Environmental Sciences, Northeast Normal University, Changchun 130024, China

2 Northeast Institute of Geography and Agroecology, Chinese Academy of Science, Changchun 130012, China

**Abstract:** Body size ( $M$ ) was specifically referred to above-ground biomass of individual plant for both power law of self-thinning and energy equivalence law for plant populations in most studies. Little is known about the biomass-density relationships with respect to below-ground part and other plant components, such as stem, leaf and reproductive part during the course of self-thinning, although they were very important. The self-thinning law can also be defined as component biomass, below-ground biomass and total biomass when all biomasses of all yield components are measured, such as leaf, stem, reproductive biomass and below-ground biomass. Subsequently, the competition effects of total biomass or each plant component can be observed during the course of self-thinning as required. Since growth in plants is a modular process, it is rational ecologically to examine biomass-density relationships not only at population and individual levels, but also at plant part level.

The growth patterns of plant components, such as stems, leaves and reproductive parts, as well as roots, in

基金项目: 国家 973 基础研究重点项目 (2011CB403203)

收稿日期: 2011-06-01; 修订日期: 2011-11-15

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: zhoudaowei@neigae.ac.cn

relationship with plant density were studied with *Fagopyrum esculentum* populations in a pot experiment. There were 3 plant densities (8000, 24000 and 48000 plants/m<sup>2</sup>) with 4 replicates in a randomized complete design. There were 6 harvesting times with 4 pots being destructively harvested at each harvesting time. Results showed that the values of self-thinning exponents were -1.293 and -1.253 for mean above-ground biomass and total biomass, respectively, during the course of population development. These values, which were not significantly different from -4/3, can be regarded as evidence in favor of the -4/3 power law of self-thinning. The allometric exponents were -1.128, -1.263, -1.524 and -2.005 for mean biomass of roots, stems, leaves and reproductive parts, respectively. There were no significant difference between  $\gamma_{\text{root}}$  and -1 ( $P > 0.05$ ),  $\gamma_{\text{stem}}$  and -4/3 ( $P > 0.05$ ),  $\gamma_{\text{leaf}}$  and -3/2 ( $P > 0.05$ ), but  $\gamma_{\text{reproductive}}$  was significantly different from -3/2, -4/3 or -1. It is suggested that there is no universal biomass-density relationship associated with plant components. Competition within the population affects plant development and alters the biomass allocation patterns of plants and may lead to different biomass-density relationships for plant components in the population. Specific allometric relationships between plant component biomass and above-ground biomass can also resulted in slopes of the self-thinning lines which are different from -3/2 or -4/3. Populations of *Fagopyrum esculentum* obeys the law of energy equivalence during the course of self-thinning for above-ground biomass or total biomass, but for below-ground biomass.

**Key Words:** allometric exponent; biomass-density relationship; energy equivalence law; -3/2 power law of self-thinning; -4/3 power law of self-thinning

自疏,即同龄植物种群的密度制约死亡现象<sup>[1]</sup>,是一个重要的植物种群数量动态过程<sup>[2-3]</sup>,普遍存在于自然和人工植物种群<sup>[4]</sup>。自疏过程中存活个体的平均生物量与种群密度之间动态关系的经验规律可以用异速方程表示<sup>[5]</sup>:

$$M = kN^{\gamma} \quad (1)$$

式中, $M$ 为平均个体生物量, $N$ 为密度, $k$ 和 $\gamma$ 为常数。长期以来,自疏指数 $\gamma$ 值一直是生态学者们争论的焦点。植物生态学家主要有两种倾向:Yoda 基于欧几里得几何首次提出-3/2 自疏法则,并得到许多研究者的认可<sup>[6-11]</sup>;近年来,Enquist 等利用 WBE 理论模型和植物种群的能量守恒法则推导出平均植物大小-最大种群密度的比例指数应该是-4/3,而并非-3/2,并且通过大量数据分析得到证实<sup>[12-17]</sup>。然而,-3/2 自疏法则和-4/3 自疏法则的理论和经验基础都受到了普遍质疑<sup>[12,16,18]</sup>

从 Yoda 和 Enquist 对自疏法则的定义来看,方程(1)中  $M$  表述的是平均植物个体大小或生物量。然而,Yoda 在以草本植物为实验对象的自疏研究中仅测定植物地上部分生物量,Enquist 在对-4/3 自疏法则的推导过程中也只利用植物地上部分干重的数据。因此,方程(1)中的  $M$  仅限于植株地上部分,并不能代表包括根在内的植物个体大小。无论是-3/2 自疏法则还是-4/3 自疏法则都仅仅是反映个体地上生物量与密度的最大组合边界线。只有极少数的相关研究涉及到植物的地下部分<sup>[16,19-20]</sup>。虽然对根系的研究存在操作上的困难<sup>[21]</sup>,但是由于根在维管植物生长过程中起着不可替代的作用,因此研究根的动态对于理解植物种群或群落密度随时间的变化规律极为必要<sup>[22]</sup>。有研究表明,植物个体根生物量与种群密度的关系呈异速比例关系,而并非简单的线性关系<sup>[16,19-20]</sup>,因此地下部分的生长可能会对个体总生物量-密度异速关系线的斜率产生影响。因为邻体植物对地上的光竞争和对地下的水分与矿质营养竞争机制不同<sup>[11]</sup>,所以分别检验地上部分、地下部分和全株的自疏关系十分必要。

在植物种群自疏规律的研究过程中,不仅根生物量-密度关系多被忽略,植物体茎、叶和繁殖器官等部分的自疏关系也一直未受到重视。绝大多数植物都具有复杂的、自相似特征的构件系统。竞争作用不仅可以通过降低出生率、增加死亡率的方式影响植物种群数量动态<sup>[23]</sup>,而且可以在构件水平上改变植物各个功能部分的生长速度、形状和数量,影响个体的生物量分配格局,从而可能导致植物不同构件具有特异的生物量-密度关系<sup>[24]</sup>。因此,植物大小-密度关系不仅表现为种群水平和个体水平,也可以表现为构件水平<sup>[25]</sup>。

本研究的目的是从个体和构件两个水平重新分析植物种群的自疏规律,并回答以下问题:植物种群在自疏过程中(1)各构件的生物量与密度之间存在怎样的关系?是否存在一个对植物各构件普适的生物量-密度之间的关系?(2)个体水平和构件水平的生物量-密度关系是否可以用 $-3/2$ 或 $-4/3$ 自疏法则解释?(3)根、茎、叶和繁殖器官的生物量-密度关系是否存在差异?原因何在?(4)个体水平和构件水平的生物量-密度关系是否存在差异?原因何在?

## 1 研究地区与研究方法

### 1.1 自然概况

实验样地设在中国科学院长岭草地农牧生态研究站( $123^{\circ}44' E, 44^{\circ}40' N$ ),土壤类型为沙壤土,为半干旱、半湿润温带大陆性季风气候,春季干旱多风,夏季炎热多雨,6—8月平均气温超过 $20^{\circ}C$ ,年平均气温为 $4.6—6.4^{\circ}C$ ,年平均降水量为 $449.5 mm$ ,且60%集中在夏季,年平均水面蒸发量为降水量的3倍,降雨在年度和季节间存在波动和不均一分布。该地区光热比较充分,而且雨热同季,适于植物生长。

### 1.2 实验材料

荞麦为1年生蓼科草本植物,喜湿,喜光,喜温,对土壤的选择不太严格,以排水良好的沙壤土为最适合。其茎直立,茎粗一般 $0.4—0.6 cm$ ,茎高 $60—150 cm$ 。多分枝;叶片呈圆肾形;直根系,有一条较粗大、垂直向下生长的主根。生育期短,播种后3—5d就能出苗。适应性广,抗逆性强,分布于欧洲和亚洲,中国各地都有栽培,有时为野生,生于荒地或路旁。

实验用荞麦种子于2009年6月购自吉林省松原市长岭县春雨种子公司。播种前储存于室温干燥环境中。经发芽实验测试,种子发芽率为95%。

### 1.3 研究方法

将沙壤土和农家肥按5:1比例充分混合(混合土N含量为0.2%,P含量为0.09%,K含量为0.15%),然后将土肥混合物装入直径和高分别28 cm和30 cm的圆柱形塑料花盆,土层高( $23 \pm 1$ )cm,花盆中土量固定(干土重约11 kg/盆)。将少量沙壤土过筛并均匀地铺在土表,使土表保持平坦,避免产生空间异质性。设有3个播种密度:8000(D1)、24000(D2)和48000(D3)株/ $m^2$ ,即500、1500和3000株/盆,通过种子的发芽率和千粒重计算出所需播种的种子数。采用完全随机区组设计。于2009年7月24日播种,每个处理24盆,以保证4个重复和6次收获。为了形成随机空间分布格局,将种子均匀撒播于土表,并覆土约2 cm。第1次取样后,在每盆周围围以遮阴布,并随着植物的生长及时调整遮阴布高度,使其低于植冠约2.5 cm,目的是减小边缘效应<sup>[19-20,26]</sup>。苗出齐后第3天间苗,尽可能地使苗数与设置密度一致。后期管理为常规浇水、锄草,分别于8月8日、8月23日和9月7日使用敌百虫杀虫。

共6次收获:8月5日、8月15日、8月25日、9月4日、9月16日和9月26日。每次收获于每个处理的4个区组各随机选择1盆进行破坏性取样,共取12盆。为了估算存活个体的密度以及避免边缘效应,采用直径为10.5 cm的铁制圆筒作为样方,于花盆中心取样。先将样方内的所有植株齐地面剪割,然后在固定面积内取根。记录每个样方内个体数( $n$ )。将所有个体均分为根、茎、叶和繁殖部分,用水洗净根,然后将各部分分别包装, $80^{\circ}C$ 烘箱内烘干48 h后称重。

### 1.4 数据分析

数据通过SPSS软件(version 13.0, SPSS Inc., Chicago, Illinois)进行方差分析(One-way ANOVA)检验其差异显著性。One-way ANOVA先进行方差齐性检验,若方差不齐( $P < 0.05$ ),则将数据进行log转换,使其符合正态分布,然后分析不同密度处理对各时期植物个体总生物量、各器官生物量和生物量分配比例的影响,并采用Duncan多重比较进行所需的后续检验。

利用前述的个体大小-密度关系公式( $M = kN^y$ ),将数据进行双对数(log-log)转化,对 $\log M - \log N$ 之间的关系进行线性回归,其中M包括平均地上、地下和个体总生物量,以及平均根、茎、叶和繁殖生物量。由于本实验测定的主要指标:生物量和密度都有一定的误差,所以在分析它们之间的异速关系时选用了标准主轴回

归(SMA;Standardised major axis regression)的方法,去除变量误差对回归系数的影响,用 SMA 分析生物量-密度异速关系指数与常量-1、-4/3 和-3/2 之间的差异显著性。平均构件生物量与平均地上生物量的关系可以用幂函数表示<sup>[27]</sup>,即为异速生长关系:

$$M_x = gM^h$$

(2)

$M_x$  随着  $M^h$  的  $h$  次方而增长,式中  $M_x$  为平均构件生物量, $M^h$  为平均地上生物量, $g$  为系数, $h$  为构件特异的相对生长系数。若  $h = 1$ ,个体呈等速生长,若  $h \neq 1$ ,呈异速生长。也先将数据进行 log-log 转化,然后进行线性回归,用 SMA 分析平均构件生物量-平均地上生物量异速关系指数与常量 1 之间的差异显著性。

相关指标的计算方法:种群密度( $N$ ) = 样方内个体数( $n$ )/ 样方面积( $s$ ),单位面积总地上生物量( $B$ ) = 样方内总地上生物量( $b$ )/ 样方面积( $s$ ),平均地上生物量( $M$ )= 单位面积总地上生物量( $B$ )/种群密度( $N$ ),个体平均生物量以及平均根、茎、叶和繁殖生物量的计算方法同理。生物量分配比例为各器官生物量占总生物量的百分比。

2 结果与分析

2.1 生物量和密度的时间动态

不同密度处理下,荞麦个体死亡速率大不相同,较高密度种群的个体死亡速率较高,不同处理间密度的差异随着时间的推移逐渐减小(图 1)。在植物生长的各阶段,处于较低密度植株的个体生物量以及根、茎、叶和繁殖器官生物量均较大。低密度条件下,植物体各部分生物量积累速率均较大(图 2)。

2.2 生物量分配的时间动态

随着荞麦个体的生长,根生物量分配比例先减小后增加,茎生物量分配比例先增加后减小,而叶和繁殖器官的生物量分配比例随着个体的生长先逐渐增加,最终达到平稳状态(图 3)。与处于较低密度(log-log)种群的个体相比,生长于较高密度的植株具有更大的根(log-log)和茎生物量分配比例以及更小的叶和繁殖器官生物量分配比例(图 3)。

2.3 平均构件生物量与平均地上生物量的异速关系

平均根、茎、叶和繁殖生物量与平均地上生物量之间均呈显著的异速关系( $P < 0.001$ ),相对生长系数  $h$  分别为 0.873,0.977,1.188 和 1.612,系数  $g$  分别为-0.881,-0.359,-0.480 和-0.496(图 4,表 1)。由 95% 置信区间可以看出(表 1), $h_{\text{root}}$ 、 $h_{\text{leaf}}$  和  $h_{\text{reproductive}}$  均与 1 有显著性差异: $h_{\text{root}}$  小于 1( $P < 0.001$ ),而  $h_{\text{leaf}}$  和  $h_{\text{reproductive}}$  大于 1( $P < 0.001$ );但是  $h_{\text{stem}}$  与 1 无显著性差异( $P > 0.05$ )。这说明,只有茎随着个体地上生物量

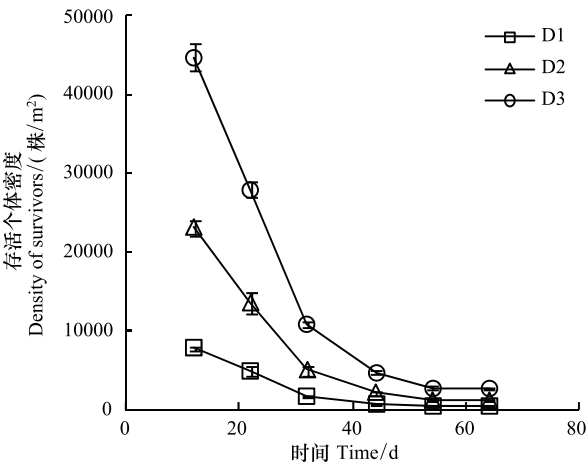


图 1 3 个密度处理下荞麦存活个体密度的时间轨迹  
Fig.1 Time trajectories for three populations with three initial densities of *Fagopyrum esculentum*

表 1 荞麦个体各构件生物量与地上部分生物量间异速关系(logM<sub>x</sub>-logM)的相关参数

回归关系 Regression relationship	异速指数 Allometric exponent ( $h$ )	95% 置信区间 95% CI	系数 Coefficient ( $g$ )	95% 置信区间 95% CI	$R^2$	$n$
地下-地上 Below-ground-above-ground	0.873	0.812, 0.937	-0.881	-0.954, -0.807	0.909	72
茎-地上 Stem-above-ground	0.977	0.959, 0.995	-0.359	-0.380, -0.338	0.994	72
叶-地上 Leaf-above-ground	1.188	1.155, 1.222	-0.480	-0.513, -0.448	0.988	64
繁殖-地上 Reproductive-above-ground	1.612	1.546, 1.681	-0.496	-0.559, -0.433	0.975	60



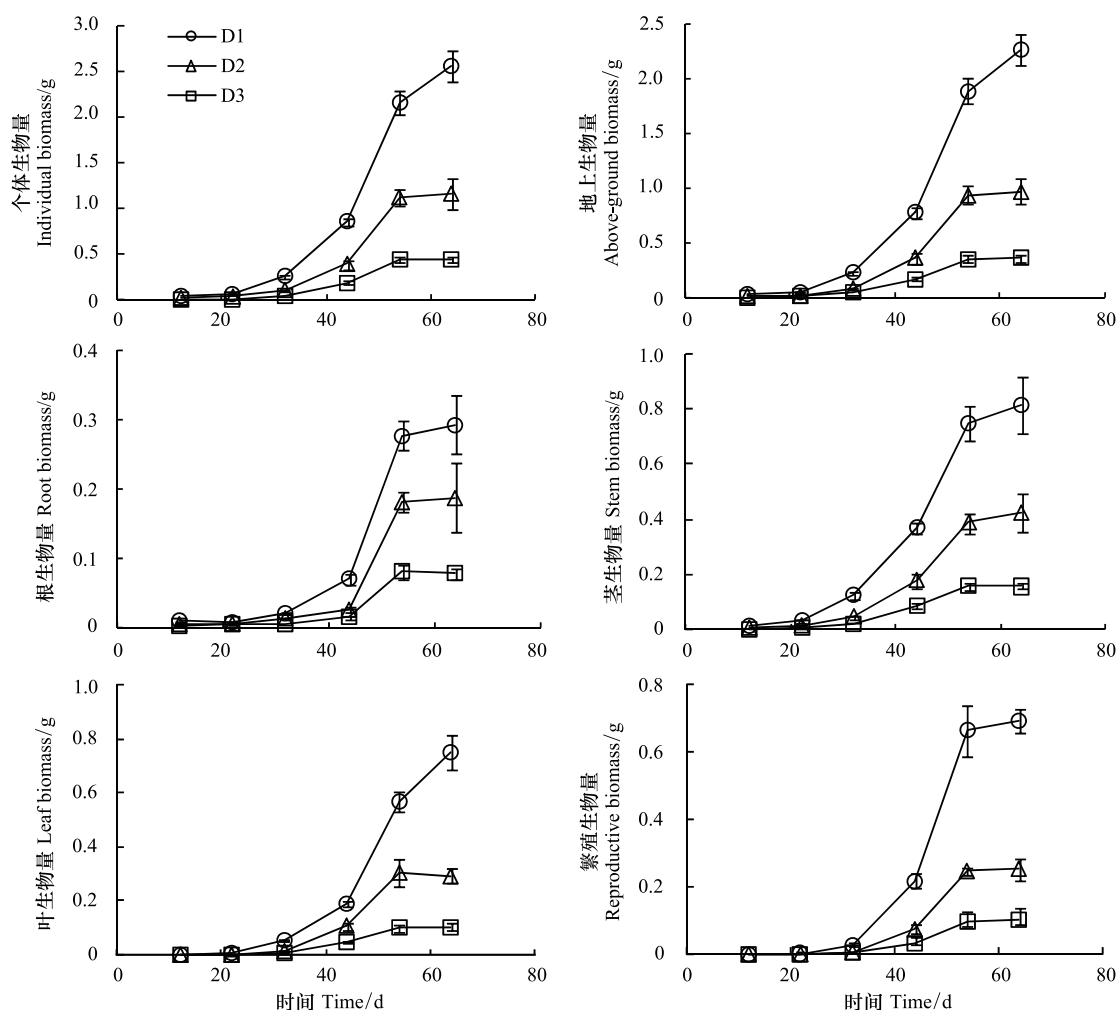


图2 不同密度处理下荞麦个体各部分的生物量积累动态

Fig. 2 Dynamics of biomass accumulation pattern of different components of *Fagopyrum esculentum* under different initial densities

的增长呈等速生长模式,而根、叶以及繁殖器官随着个体地上生物量的增长按异速模式生长,其中繁殖器官的生长速率最大,叶其次,根最小。

## 2.4 平均地上生物量和平均个体生物量与密度的关系

平均地上生物量和平均个体生物量与密度的异速关系指数  $\gamma$  分别为-1.293 和-1.253 (图5,表2)。由95%置信区间可以看出(表2),  $\gamma_{\text{shoot}}$  和  $\gamma_{\text{individual}}$  均与-4/3 无显著性差异 ( $P > 0.05$ ),这说明平均地上生物量和平均个体生物量与密度的关系均遵循-4/3 自疏法则。

表2 荞麦个体各部分生物量与存活个体密度间异速关系 ( $\log y - \log N$ ) 的相关参数Table 2 Relative parameters of allometric relationships between biomasses of plant parts and density ( $\log y - \log N$ ) of *Fagopyrum esculentum*

y 变量 y variable	斜率 Slope $\gamma$	95% 置信区间 95% CI	截距 Intercept ( $\log k$ )	95% 置信区间 95% CI	$R^2$	n
地上生物量 Above-ground biomass	-1.293	-1.364, -1.226	3.718	3.469, 3.966	0.950	72
个体生物量 Individual biomass	-1.253	-1.325, -1.185	3.653	3.403, 3.903	0.946	72
地下生物量 Below-ground biomass	-1.128	-1.239, -1.028	2.363	1.983, 2.744	0.845	72
茎生物量 Stem biomass	-1.263	-1.337, -1.193	3.272	3.012, 3.531	0.943	72
叶生物量 Leaf biomass	-1.524	-1.645, -1.412	3.899	3.497, 4.302	0.910	64
繁殖生物量 Reproductive biomass	-2.005	-2.202, -1.826	5.264	4.618, 5.910	0.873	60

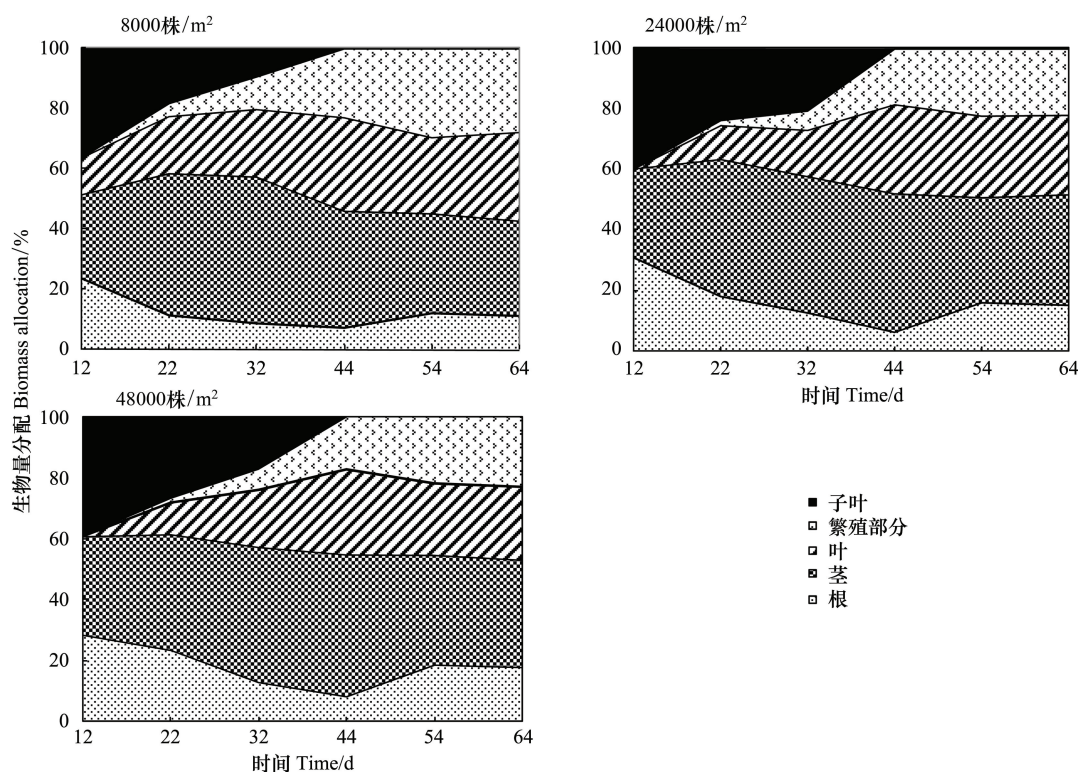


图3 不同密度处理下荞麦个体生物量分配的时间动态

Fig. 3 Dynamics of biomass allocation of *Fagopyrum esculentum* under different initial densities

## 2.5 平均构件生物量与密度的关系

平均根、茎、叶和繁殖器官生物量与密度的异速关系指数  $\gamma$  分别为-1.128、-1.263、-1.524 和-2.005 (图5, 表2)。由95%置信区间可以看出(表2),  $\gamma_{\text{root}}$  与-1 无显著性差异 ( $P > 0.05$ ), 这说明平均根生物量与密度的异速关系遵循最终产量恒定法则;  $\gamma_{\text{stem}}$  与-4/3 无显著性差异 ( $P > 0.05$ ), 说明平均茎生物量与密度的关系遵循-4/3 自疏法则;  $\gamma_{\text{leaf}}$  与-3/2 无显著性差异 ( $P > 0.05$ ), 因此平均叶生物量与密度的关系遵循-3/2 自疏法则; 而繁殖器官生物量与密度的异速关系指数  $\gamma_{\text{reproductive}}$  显著小于-3/2、-4/3 或-1 ( $P < 0.001$ )。

## 3 讨论

### 3.1 平均构件生物量与密度的关系

本研究为不同密度一年生植物种群个体和构件的竞争相互作用提供了相关信息。在植物生活史的各个阶段, 光合产物在地上和地下构件的分配格局以及各构件生物量与地上部分生物量之间特定的异速关系导致不同构件种群的自疏指数大不相同。自疏指数的差异是自疏过程中植物体各部分存在特异异速生长模式的反映, 也是植物体内有限资源分配的体现。虽然-3/2 自疏法则的推导是以植物生长的空间几何模型为基础, 但是光合产物在不同构件的分布比例的不同可以导致自疏线斜率偏离-3/2, 这是因为方程(2)中相对生长系数  $h$  对于不同构件具有不同值。因此, 并不存在一个对植物不同构件普适的生物量-密度之间的关系。

结果表明, 根自疏线斜率的95%置信区间下限(-1.028)接近-1, 而地上部分自疏线斜率(-1.293)小于-1, 可见在整个自疏过程中种群地下部分最终产量保持恒定, 而地上产量逐渐增加。由此可以推断, 在本实验设定的密度梯度下, 植物体根生物量的下降刚好可以被密度的增加所补偿, 存活植株的密度已达到地下资源能够被充分利用的程度。Morris 研究了不同基质营养元素含量对毛罗勒 (*Ocimum basilicum* L.) 自疏线的影响, 其中 F0 (无营养添加) 和 F2 (较高营养添加) 的根自疏线斜率为-1, 与本实验所得结果一致, 而 F1 (较低营养添加) 的根自疏线斜率为-1.32。Morris 指出, 自疏是植物在密集状态下竞争的最终结果, 因此自疏种群所经历的生物量与密度的关系线可能是在这种状态下竞争作用的净剩余结果。为了确定总体竞争的变化, 需要



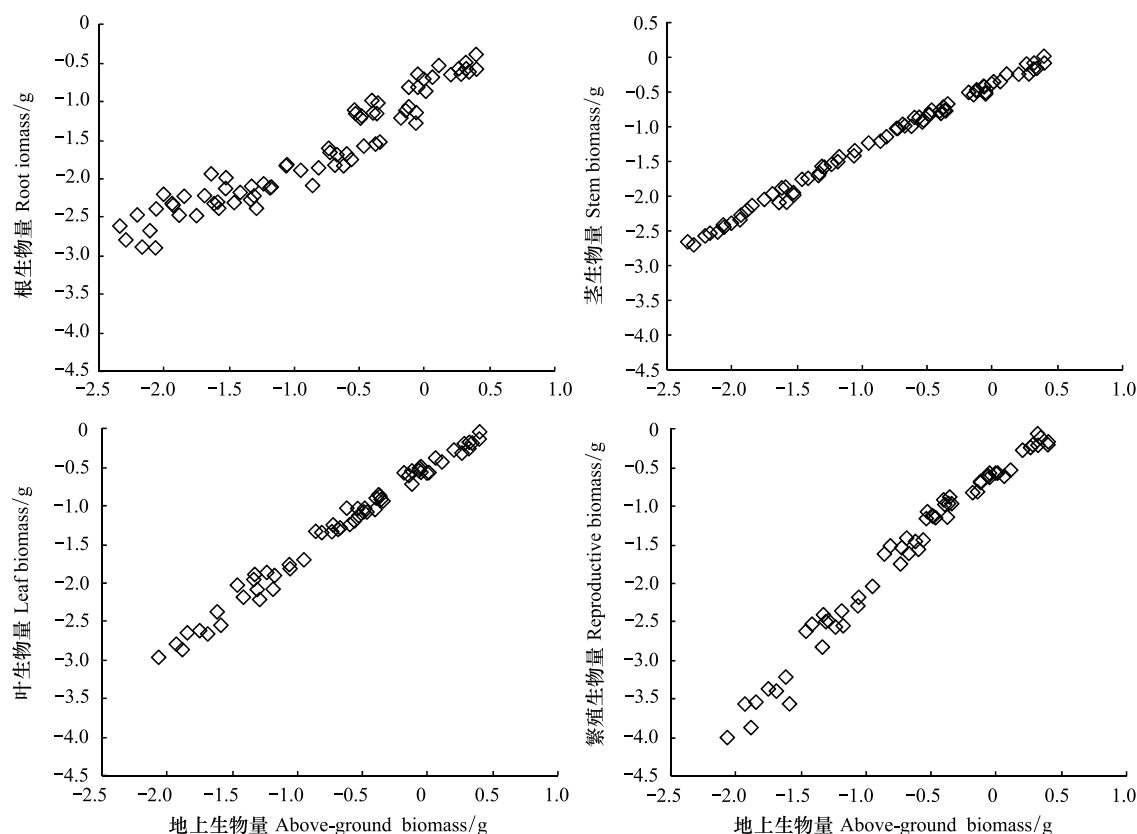


图4 荞麦个体各构件生物量与地上部分生物量的异速关系(log-log)

Fig. 4 Allometric relationships between biomasses of plant parts and above-ground biomass of (log-log) *Fagopyrum esculentum* under three densities

在同一水平对自疏种群的地上竞争和根竞争进行比较。通常的方法是根据植物个体资源获取器官的相对分配比例来推断地上和地下竞争的强度<sup>[19,28]</sup>。本研究,植物个体的地上竞争相对较强,种群的自疏过程主要是由植物的地上竞争所引起的。这表明,地上竞争在植物生长过程中增强导致个体的死亡,而根竞争对自疏的影响不大。

LogM-logN 回归可以反映自疏过程。地上部分和茎自疏线斜率的 95% 置信区间包含 -4/3,说明 -4/3 自疏关系不仅适用于植物地上部分,同样也适用于茎群体和基于茎生物量的比例关系。植物种群需要在自疏过程中维持相对稳定的结构和能量平衡<sup>[16]</sup>。根据能量守恒定律的一般模型,  $R = N_{\max} Q \propto M^{-3/4} M^{3/4} = M^0$  ( $R$  为植物种群在单位面积里对资源利用的速率,  $Q$  为每个体资源平均利用速率),其中  $R$  为常量,在任何环境中均保持恒定<sup>[12]</sup>。换句话说,随着植物的生长,一旦个体受到资源的限制,那么单位面积的资源供给率或生产力将不随个体大小而改变。本研究表明,茎和地上部分的比例指数  $\gamma$  的值比起根和其他构件更接近预测值 -4/3,可见单位面积内地上部分和茎的总的代谢率(或能量利用率)与个体生物量无关,只受环境资源供给的限制。Schmitt 等、Dudley 和 Schmitt 认为,竞争导致光合产物向植物的茎转移。本研究也表明,高竞争胁迫下,生物量向植物的茎增加。因此,在整个实验过程中,茎生物量-密度比例指数(-1.263)小于-1,茎产量随着密度的增加而增加。Xue 和 Hagihara 的实验结果也支持这一结论。

叶片是植物能量和物质转化的重要场所,也是生态系统物质循环和能量流动的主要驱动者<sup>[32]</sup>。叶生物量可以同时反映植物的光合能力和对土壤中水分以及营养物质的吸收能力<sup>[33]</sup>。一些研究者表明,高密度植物种群发生自疏主要与个体叶生物量以及叶生物量与个体生物量的比例指数有关<sup>[33]</sup>,自疏发生的种群中个体叶生物量与种群密度成反比<sup>[34-36]</sup>,个体叶生物量随着密度的增加而减小,导致资源利用速率降低、叶片生物量-密度比例指数减小,这与本研究所得到的叶自疏线斜率绝对值(1.524)远大于根和茎的自疏线斜率绝对

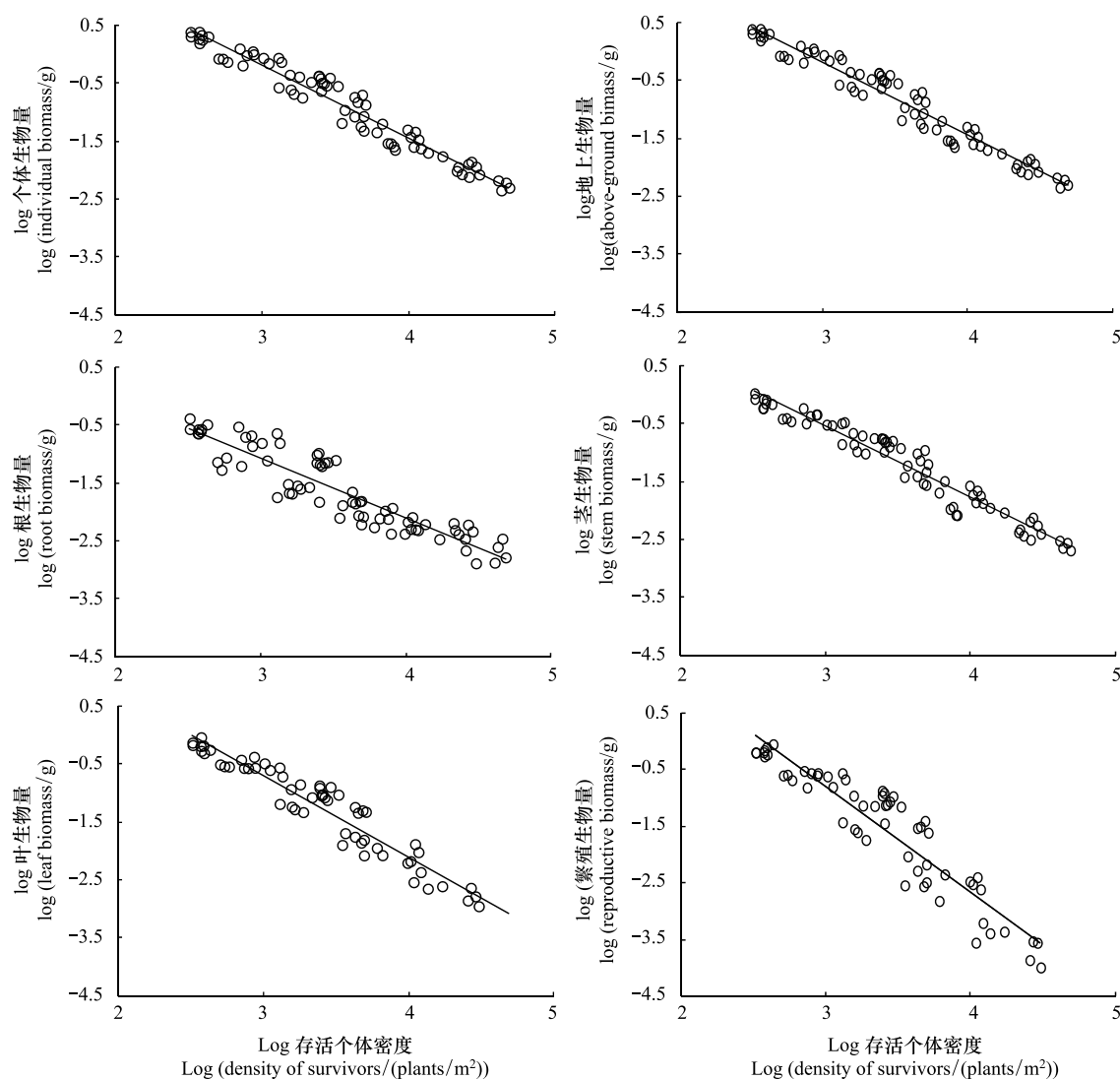


图5 荞麦个体各部分生物量与存个体密度间异速关系(log-log)的时间轨迹

Fig. 5 Time trajectories for allometric relationships between component biomass and density of survivors (log-log) of *Fagopyrum esculentum*

值的结果相符。这说明叶受到的密度制约调控大于根和茎受到的密度制约调控。由于随着密度的增加和个体的生长,冠层底部的叶片受到遮阴而急剧脱落,因此较高密度下植物体叶的生物量分配比例较小,这同样也可以作为叶自疏线斜率相对较小的有利证据。然而,有研究发现多年生植物叶生物量-密度比例指数一般为 $-1$ <sup>[37-38]</sup>。最新研究表明,植物代谢速率从根本上受到光合产物的限制,与植物叶片密切相关<sup>[32]</sup>;在植物个体发育过程中,植物的代谢指数随着生物量的增加显著下降,而其代谢指数与植物的生物量分配格局密切相关<sup>[39]</sup>。这意味着植物生物量-密度比例指数主要受叶片生物量以及植物生物量分配格局的影响。

本研究发现,繁殖器官的自疏线斜率( $-2.005$ )最小,而繁殖生物量-地上生物量比例指数( $1.612$ )最大。当荞麦处于低密度时,其“行为”更像“ $r$ ”策略物种,分配更多的资源给繁殖器官(高繁殖努力)的生长;而当处于高密度时,其“行为”更像“ $k$ ”策略物种,分配更多的资源给竞争结构的生长(茎和根),减小对繁殖器官的分配。Hawthorn 和 Cavers, Schimid 和 Harper 同样也认为,增加密度会导致繁殖分配比例的下降。这种现象产生的原因是基于一个简单的事实,即植物个体平均大小随着密度的增加而减小。任何植物进行繁殖之前,其个体生物量都必须达到或超过一个“最低界限”,即所谓的“最小个体大小”,植物的繁殖努力会随着个体大小的增加而呈渐近线的形式增加<sup>[42]</sup>。许多学者的研究都为个体大小依赖的繁殖输出提供了有力的证据。因

此,高密度胁迫下植物体的低繁殖努力以及自疏过程中较大的相对生长系数  $h$  共同决定着繁殖器官的自疏规律。然而亦有研究表明,高密度条件下植物将更多的资源分配给繁殖器官<sup>[43]</sup>以及繁殖分配比例不受密度的影响<sup>[44]</sup>。

### 3.2 平均地上生物量和平均个体生物量与密度的关系

Harper 指出,植物种群对密度抑制的反应先是通过其个体构件的可塑性调节,然后就是贯穿植物一生的死亡率的调节,其表现就是 Yoda 等所给出的  $-3/2$  自疏法则<sup>[4,45]</sup>。然而本研究发现,荞麦平均地上生物量-密度 ( $M-N$ ) 的比例指数为  $-1.293$ ,其 95% 置信区间包含  $-4/3$  但不包含  $-3/2$ ,该结果不但有力地证实了  $-4/3$  自疏法则的可靠性,也为代谢理论以及植物种群能量守恒定律提供了间接证据。越来越多的实测数据表明,自疏线的斜率比起  $-3/2$  来更加接近  $-4/3$ <sup>[13-16,46-49]</sup>,与动物自疏线的斜率相同<sup>[49-51]</sup>。Franco 和 Kelly 利用植物几何关系也推导出自疏指数为  $-4/3$ ,并为大量数据所支持<sup>[52]</sup>。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,但地上部分生物量-密度双对数线的斜率为  $-1.24$ ,而不是  $-3/2$ 。已知的植物生长机制、个体与环境之间的资源交流、个体间的竞争关系等,与 Yoda 的几何相似生长模型的解释有着诸多矛盾之处<sup>[4]</sup>。 $-3/2$  自疏法则成立的前提是植物各组织器官具有相似的几何形状以及保持冠层完全郁闭<sup>[5]</sup>,由此可知 Yoda 定律属于“等速生长模型”,即它认为植物生长是几何相似的,植物在空间的 3 个方向的生长速度成比例。但是进一步研究表明,这两个假设条件在现实种群中只能在极少情况下成立<sup>[54]</sup>,由于机械与生态的原因,植冠的形状随植物的生长而变化,这一点已得到  $-3/2$  自疏法则的支持者和反对者的一致承认<sup>[12,44-55]</sup>。因此,在现实种群中植物地上部分更可能遵循  $-4/3$  自疏法则,植物种群内的个体大小-密度关系是植物个体新陈代谢过程受环境资源供给和植物体内疏导效率限制的结果。但需要指出的是,最近也有一些研究者持有不同的观点,例如 Roderick 和 Barnes 应用微积分法,得出了自疏线斜率会随自疏过程而变化的结论;而 Reich 等通过分析 43 个物种,近 500 多个实验室控制条件下和野外条件下植物呼吸速率和生物量的比例关系,发现植物整体的呼吸速率与植物总生物量之间的比例关系接近 1,即植物生物量-密度的比例指数为  $-1$ ,生物量-密度之间是等速比例关系。

生物的能量守恒定律阐明了种群每单位面积能量利用速率不依赖于个体平均生物量<sup>[12]</sup>。邓建明认为,结合植物种群个体间几何关系和代谢理论,可以预测植物个体的代谢速率-个体大小的异速指数可能随物种特异性和环境胁迫在  $1/2-3/4$  范围内变化,而冠层密集种群的  $M-N$  异速指数则在  $-2-4/3$  之间变化。本研究表明,无论对于地上生物量还是个体总生物量,荞麦种群能量均守恒,而对于地下生物量,荞麦种群能量不守恒。这主要是竞争类型(地上或地下竞争)决定植物地上和地下生物量分配变化而导致的。通常认为自疏过程中个体的死亡是由于光竞争所导致的<sup>[58]</sup>。植物个体之间存在对光资源的不对称性竞争<sup>[59-63]</sup>,导致邻体间的相互影响不成比例<sup>[60]</sup>。当它们共同对光竞争时,种群中大的个体压迫小的个体,小个体植物由于受到单方面遮光会逐渐死亡或极度黄化,其叶片在冠层中的高度低于维持植株碳平衡所需的高度,最后导致小个体低于光补偿点而死亡<sup>[28,64]</sup>。最近有研究表明,在光竞争占主导时,植物地上生物量与种群密度间的关系式  $M \propto N^r$  中  $r$  等于  $-4/3$ ,而地下资源占主导时,植物地下生物量-密度的异速比例指数为  $-4/3$ 。尽管如此,不论是在对植物种群自疏规律还是在对能量守恒定律研究中,其中  $M$  通常都是针对植物的地上部分生物量<sup>[5,12]</sup>。因此,我们应该主要依据植物的限制性资源和竞争类型来决定  $-3/2$  自疏法则、 $-4/3$  自疏法则以及 Enquist 的能量守恒定律适用于植物的哪部分生物量。在研究植物自疏及其代谢调控规律时,应该重视不同植物部分的研究,尤其是在植物以地下竞争为主的情况下。

致谢:澳大利亚 Wagga Wagga 农业研究所首席科学家李光棣研究员对写作给予帮助,特此致谢。

### References:

- [1] Reynolds J H, Ford E D. Improving competition representation in theoretical models of self-thinning: a critical review. *Journal of Ecology*, 2005, 93: 362-372.
- [2] 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, 2005, 214: 104-110.
- [ 3 ] Analuddin K, Suwa R, Hagihara A. The self-thinning process in mangrove *Kandelia obovata* stands. Journal of Plant Research, 2009, 122: 53-59.
- [ 4 ] 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.
- [ 5 ] Yoda K, Kira T, Ogawa H, Hozumi K. Self-thinning in overcrowded pure stands under cultivated and natural conditions. Journal of Biology of Osaka City University, 1963, 14: 107-129.
- [ 6 ] White J, Harper J L. Correlated changes in plant size and number in plant populations. Journal of Ecology, 1970, 58: 467-485.
- [ 7 ] Harper J L. Population biology of plants. London: Academic Press, 1977.
- [ 8 ] Gorham E. Shoot height, weight and standing crop in relation to density of monospecific stands. Nature, 1979, 279: 148-150.
- [ 9 ] White J. Demographic factors in populations of plants, in Demography and Evolution in Plant Populations // O. T. Solbrig, ed. Berkeley, California: University of California Press, 1980: 21-48.
- [ 10 ] Westoby M. The self-thinning rule. Advance in Ecological Research. 1984, 14, 167-225.
- [ 11 ] Ogawa K. Relationships 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.
- [ 12 ] Enquist B J, Brown J H, West G B. Plant energetics and population density. Nature, 1998, 395: 163-165.
- [ 13 ] Franco M, Kelly C. The interspecific mass-density relationship and plant geometry. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 1998, 95: 7830-7835.
- [ 14 ] Enquist B J, Niklas K J. Invariant scaling relations across tree-dominated communities. Nature, 2001, 410: 655-660.
- [ 15 ] Brown J H, Gillooly J F, Allen A P, Savage V M, West G B. Toward a metabolic theory of ecology. Ecology, 2004, 85: 1771-1789.
- [ 16 ] 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.
- [ 17 ] Pretzsch H. Species-specific allometric scaling under self-thinning: evidence from long-term plots in forest stands. Oecologia, 2006, 146: 572-583.
- [ 18 ] 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.
- [ 19 ] Morris E C. Density-dependent mortality induced by low nutrient status of the substrate. Annals of Botany, 1999, 84, 95-107.
- [ 20 ] Morris E C. Self-thinning lines differ with fertility level. Ecological Research, 2002, 17, 17-28.
- [ 21 ] Yu W T, Yu Y Q. Advances in the research of underground biomass. Chinese Journal of Applied Ecology, 2001, 12(6): 927-932.
- [ 22 ] Bai Y Y, Zhang W P, Jia X, Wang N, Zhou L, Xu S S, Wang G X. Variation in root:shoot ratios induced the differences between above and belowground mass-density relationships along an aridity gradient. Acta Oecologica, 2010, 36: 393-395.
- [ 23 ] Li Z F, Wang G. The effects of intraspecific competition on the relationship between height growth and biomass of annual plants. Journal of Lanzhou University (Natural Sciences), 2002, 38(2): 141-146.
- [ 24 ] Li X, Feng H F, Chen F X. Time-trajectory of mean component weight and density in self-thinning *Pinus densiflora* stands. European Journal of Forest Research, 2010, 129: 1027-1035.
- [ 25 ] Kerr G. Effects of spacing on the early growth of planted *Fraxinus excelsior* L. Canadian Journal of Forest Research, 2003, 33: 1196-1207.
- [ 26 ] Morris E C. Effect of Localized placement of nutrients on root competition in self-thinning populations. Annals of Botany, 1996, 78: 353-364.
- [ 27 ] Kira T, Ogawa H, Hozumi K, Koyama H, Yoda K. Intraspecific competition among higher plants. V. Supplementary notes on the C-D effect. J. Inst. Polytech. Osaka City. Univ. Ser D 7:1-14.
- [ 28 ] Wang T H. The study of plant phenotypic plasticity and life-history strategies. Changchun: Northeast Normal University, 2006.
- [ 29 ] Schmitt J, McCormac A C, Smith H. A test of the adaptive plasticity hypothesis using transgenic and mutant plants disabled in phytochrome-mediated elongation responses to neighbors. American Naturalist, 1995, 146: 937-953.
- [ 30 ] Dudley S A, Schmitt J. Testing the adaptive plasticity hypothesis: density-dependent selection on manipulated stem length in *Impatiens capensis*. American Naturalist, 1996, 147, 445-456.
- [ 31 ] Xue L, Hagihara A. Density effects on organs in self-thinning *Pinus densiflora* Sieb. et Zucc. stands. Ecological Research, 2008, 23: 689-695.
- [ 32 ] Cheng D L, Zhong Q L, Lin M Z, Jin M F, Qian R F. The advance of allometric studies on plant metabolic rate and biomass. Acta Ecologica Sinica, 2011, 31(8): 2312-2320.
- [ 33 ] 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: 1-7.
- [ 34 ] Long J N, Smith F W. Relation between size and density in developing stands: a description and possible mechanisms. Forest Ecology and Management, 1984, 7:191-206.
- [ 35 ] Osawa A, Allen R B. Allometric theory explains self-thinning relationships of mountain beech and red pine. Ecology, 1993, 74: 1020-1032.
- [ 36 ] Niklas K J, Midgley J J, Enquist B J. A general model for mass-growth-density relations across tree-dominated communities. Evolutionary Ecology Research, 2003, 5: 459-468.
- [ 37 ] Olesen B, Jensen K S. Biomass-density patterns in the temperate seagrass *Zostera marina*. Marine Ecology Progress Series, 1994, 109: 283-291.
- [ 38 ] Osawa A, Allen R B. Allometric theory explains self-thinning relationships of mountain beech and red pine. Ecology, 1993, 74: 1020-1032.

- [39] Peng Y H, Niklas K J, Reich P B, Sun S C. Ontogenetic shift in the scaling of dark respiration with whole-plant mass in seven shrub species. *Functional Ecology*, 2010, 24(3): 502-512.
- [40] Hawthorn W R, Cavers P B. Dry weight and resource allocation patterns among individuals in populations of *Plantago major* and *P. rugelii*. *Canadian Journal of Botany*, 1982, 60: 2424-2439.
- [41] Schmid B F, Harper J L. Clonal growth in grassland perennials I. Density and pattern dependent competition between plants with different growth forms. *Journal of Ecology*, 1985, 73: 793-808.
- [42] Weiner J. Allocation, plasticity and allometry in plants. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 2004, 6: 207-215.
- [43] Weiner J, Thomas S C. Size variability and competition in plant monocultures. *Oikos*, 1986, 47: 211-222.
- [44] Zhu Z H, Wang G. Studies on the phenotypic plasticity and reproductive allocation in *Avena sativa* L. *Journal of Lanzhou University (Natural Sciences)*, 2002, 38(1): 76-83.
- [45] Harper J L. A Darwinian approach to plant ecology. *Journal of Ecology*, 1967, 55: 247-270.
- [46] White J. The allometric inter-rotation of the self-thinning rule. *Journal of Theoretical Biology*, 1981, 89: 475-500.
- [47] Peters R H. The Ecological Implications of Body Size. Cambridge: Cambridge University Press, 1983: 164-184.
- [48] Lonsdale W M. The self-thinning rule: dead or alive? *Ecology*, 1990, 71(4): 1373-1388.
- [49] Damuth J. Population density and body size in mammals. *Nature*, 1981, 290: 699-700.
- [50] McMahon T A, Bonner J T. On Size and Life. New York: Scientific American Books, 1983.
- [51] Brown J H. Macroecology. Chicago: Chicago University Press, 1995.
- [52] Deng J M. Variations in the law of allometric scaling for plant stands across a moisture gradient. Lanzhou: Lanzhou University, 2007.
- [53] 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.
- [54] Zeide B. Analysis of the  $-3/2$  power rule of plant self-thinning. *Forest Science*, 1987, 33: 517-537.
- [55] Furnas R E. A Resource Theory of Self-thinning in Plant Populations. New York: Cornell University, 1981.
- [56] Roderick M L, Barnes B. Self-thinning of plant populations from a dynamic view point. *Functional Ecology*, 2004, 18(2): 197-203.
- [57] 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.
- [58] Huey R B, Carlson M, Crozier L, Frazier M, Hamilton H, Harley C, Hoang A, Kingsolver J G. Plants versus animals: Do they deal with stress in different ways? *Integrative and Comparative Biology*, 2002, 42: 415-423.
- [59] Sackville Hamilton N R, Matthew C, Lemaire C. In defence of the  $-3/2$  boundary rule: a re-evaluation of self-thinning concepts and status. *Annals of Botany*, 1995, 76: 569-577.
- [60] Adler F R. A model of self-thinning through local competition. *Proceedings of the National Academy of Science of United States of America*. 1996, 93: 9980-9984.
- [61] Kikuzawa K. Theoretical relationships between mean plant size, size distribution and self-thinning under one-sided competition. *Annals of Botany*, 1999, 83: 11-18.
- [62] Arenas F, Fernandes C. Size structure and dynamics in a population of *Sargassum muticum* (Phaeophyceae). *Journal of Phycology*, 2000, 30: 1012-1020.
- [63] Stoll P, Weiner J, Muller-Landau H, Muller E, Hara T. Size symmetry of competition alters biomass-density relationships. *Proceedings of the Royal Society Biology Series B*. 2002, 269, 2191-2195.
- [64] Fu L H, Zhang J G, Duan A G, Sun H G, He C Y. Review of studies on maximum size-density rules. *Chinese Journal of Plant Ecology*. 2008, 32(2): 501-511.

#### 参考文献:

- [4] 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.
- [19] 宇万太, 于永强. 植物地下生物量研究进展. *应用生态学报*, 2001, 12(6): 927-932.
- [23] 李仲芳, 王刚. 种内竞争对一年生植物高生长与生物量关系的影响. *兰州大学学报(自然科学版)*, 2002, 38(2): 141-146.
- [28] 王天慧. 植物表型可塑性及生活史对策研究. 长春: 东北师范大学, 2006.
- [32] 程栋梁, 钟金林, 林茂兹, 金美芳, 钱瑞芳. 植物代谢速率与个体生物量关系研究进展. *生态学报*, 2011, 31(8): 2312-2320.
- [45] 朱志红, 王刚. 燕麦表型可塑性与繁殖分配的研究. *兰州大学学报(自然科学版)*, 2002, 38(1): 76-83.
- [52] 邓建明. 水分梯度条件下植物群体调控的异速比例变化规律. 兰州: 兰州大学, 2007.
- [64] 付立华, 张建国, 段爱国, 孙洪刚, 何彩云. 最大密度法则研究进展. *植物生态学报*, 2008, 32(2): 501-511.

CONTENTS

Responses of sandy beach nematodes to oxygen deficiency: microcosm experiments .....	HUA Er, LI Jia, DONG Jie, et al (3975)
Allometric relationship between mean component biomass and density during the course of self-thinning for <i>Fagopyrum esculentum</i> populations .....	LI Lei, ZHOU Daowei, SHENG Lianxi (3987)
Automatic site selection of sight-seeing route in ecotourism destinations based on landscape perception sensitivity .....	LI Jifeng, LI Renjie (3998)
Emergy evaluation for sustainability of Biogas-linked agriculture ecosystem: a case study of Gongcheng county .....	YANG Jin, CHEN Bin, LIU Gengyuan (4007)
Spatial heterogeneity of vegetation coverage and its temporal dynamics in desert steppe, Inner Mongolia .....	YAN Liang, ZHOU Guangsheng, ZHANG Feng, et al (4017)
Soil conservation value flow processes of two typical grasslands .....	PEI Sha, XIE Gadi, LI Shimei, et al (4025)
Spatial distribution of carbon storage in a 13-year-old <i>Pinus massoniana</i> forest ecosystem in Changsha City, China .....	WU Tao, PENG Chonghua, TIAN Dalun, et al (4034)
Colonization rate and diversity of AM fungi in the rhizosphere of seven medicinal plants in Xiamen .....	JIANG Pan, WANG Mingyuan (4043)
Effects of Cd, Low Concentration Pb/Cd on the contents of phenolic acid and simple glucides exuding from winter wheat seedlings root and the relationship between them and rhizosphere soil microbial activity .....	JIA Xia, DONG Suiming, ZHOU Chunjuan (4052)
The community structure of laccase-like multicopper oxidase-producing bacteria in soil of Liangshui Nature Reserve .....	ZHAO Dan, GU Huiqi, CUI Daizong, et al (4062)
Effects of soil rhizosphere microbial community and soil factors on arbuscular mycorrhizal fungi in different salinized soils .....	LU Xinping, DU Qian, YAN Yongli, et al (4071)
The effects of inoculation with phosphate solubilizing bacteria <i>Bacillus megaterium</i> C4 in the AM fungal hyphosphere on soil organic phosphorus mineralization and plant uptake .....	ZHANG Lin, DING Xiaodong, WANG Fei, et al (4079)
Soil carbon, nitrogen and phosphorus ecological stoichiometry of <i>Phragmites australis</i> wetlands in different reaches in Minjiang River estuary .....	WANG Weiqi, WANG Chun, ZENG Congsheng, et al (4087)
Dynamics of soil microbial biomass during early fine roots decomposition of three species in alpine region .....	WU Zhichao, WU Fuzhong, YANG Wanqin, et al (4094)
Effects of simulated precipitation on apparent carbon flux of biologically crusted soils in the Gurbantunggut Desert in Xinjiang, Northwestern China .....	WU Lin, SU Yangui, ZHANG Yuanming (4103)
Changes in photosynthetic properties, ultrastructure and root vigor of <i>Dendrobium candidum</i> tissue culture seedlings during transplantation .....	PU Xiaozhen, YIN Chunying, ZHOU Xiaobo, et al (4114)
Analysis of dry matter accumulation and translocation for winter wheat cultivars with different yields on dryland .....	ZHOU Ling, WANG Zhaohui, LI Fucui, et al (4123)
Impact evaluation of low temperature to yields of maize in Northeast China based on crop growth model .....	ZHANG Jianping, WANG Chunyi, ZHAO Yanxia, et al (4132)
Spatiotemporal variations in the reference crop evapotranspiration on the Loess Plateau during 1961—2009 .....	LI Zhi (4139)
Eco-physiological responses of <i>Phragmites australis</i> to different water-salt conditions in Momoge Wetland .....	DENG Chunnuan, ZHANG Guangxin, LI Hongyan, et al (4146)
Comparative study of different earthworm sampling methods .....	FAN Ruqin, ZHANG Xiaoping, LIANG Aizhen, et al (4154)
Geographic variation in longevity and fecundity of the Asian corn borer, <i>Ostrinia furnacalis</i> Guenée (Lepidoptera: Crambidae) .....	TU Xiaoyun, CHEN Yuansheng, XIA Qinxin, et al (4160)
Analysis on grasshopper spatial heterogeneity and pattern of natural grass in upper reaches of Heihe .....	ZHAO Chengzhang, LI Lili, WANG Dawei, et al (4166)
Inhibition effects of ethyl acetate extracts of <i>Momordica charantia</i> leaves on the experimental population of <i>Spodoptera litura</i> .....	LOU Ying, LING Bing, XIE Jiefeng, et al (4173)
Feeding habits of <i>Lateolabrax maculatus</i> in Yangtze River estuary .....	HONG Qiaoqiao, ZHUANG Ping, YANG Gang, et al (4181)
Genetic structure of <i>Gymnodontichus pachycheilus</i> from the upper reaches of the Yellow River as inferred from mtDNA control region .....	SU Junhu, ZHANG Yanping, LOU Zhongyu, et al (4191)
Toxicity mechanism of Cadmium-induced reactive oxygen species and protein oxidation in testes of the frog <i>Rana nigromaculata</i> .....	CAO Hui, SHI Cailei, JIA Xiuying (4199)
The diversity of scarab beetles in grassland cattle dung from North China .....	FAN Sanlong, FANG Hong, GAO Chuanbu, et al (4207)
Spatial relationships among <i>Empoasca vitis</i> (Gothé) and <i>Toxoptera aurantii</i> (Boyer) and natural enemies in tea gardens of autumn-winter season in Hefei suburban .....	YANG Lin, GUO Hua, BI Shoudong, et al (4215)
Effects of vegetation, elevation and human disturbance on the distribution of large- and medium-sized wildlife: a case study in Jiuzhaigou Nature Reserve .....	ZHANG Yue, LEI Kaiming, ZHANG Yuke, et al (4228)
Research of typical EIPs based on the social network analysis .....	YANG Lihua, TONG Lianjun (4236)
Exergy-based life cycle accounting of household biogas system: a case study of Gongcheng, Guangxi .....	QI Jing, CHEN Bin, DAI Jing, et al (4246)
<b>Review and Monograph</b>	
The effects of changes in hydrological regimes and salinity on wetland vegetation: a review .....	ZHANG Guangxin (4254)
Advances in research on the seed bank of a saline-alkali meadow in the Songnen Plain .....	MA Hongyuan, LIANG Zhengwei, LÜ Bingsheng, et al (4261)
A new landscape expansion index: definition and quantification .....	WU Pengfei, ZHOU Demin, GONG Huili (4270)
<b>Scientific Note</b>	
Response of photosynthetic characteristics of <i>Psathyrostachys huashanica</i> Keng to drought stress .....	LI Qian, WANG Ming, WANG Wenwen, et al (4278)
The antifouling activities of <i>Callyspongia</i> sponge extracts .....	CAO Wenhao, YAN Tao, LIU Yonghong, et al (4285)



# 《生态学报》2012 年征订启事

《生态学报》是中国生态学学会主办的自然科学高级学术期刊,创刊于 1981 年。主要报道生态学研究原始创新性科研成果,特别欢迎能反映现代生态学发展方向的优秀综述性文章;研究简报;生态学新理论、新方法、新技术介绍;新书评介和学术、科研动态及开放实验室介绍等。

《生态学报》为半月刊,大 16 开本,280 页,国内定价 70 元/册,全年定价 1680 元。

国内邮发代号:82-7 国外邮发代号:M670 标准刊号:ISSN 1000-0933 CN 11-2031/Q

全国各地邮局均可订阅,也可直接与编辑部联系购买。欢迎广大科技工作者、科研单位、高等院校、图书馆等订阅。

通讯地址:100085 北京海淀区双清路 18 号 电 话:(010)62941099; 62843362

E-mail: shengtaixuebao@rcees.ac.cn 网 址: www.ecologica.cn

编辑部主任 孔红梅 执行编辑 刘天星 段 靖

生 态 学 报  
(SHENGTAI XUEBAO)  
(半月刊 1981 年 3 月创刊)  
第 32 卷 第 13 期 (2012 年 7 月)

ACTA ECOLOGICA SINICA  
(Semimonthly, Started in 1981)  
Vol. 32 No. 13 (July, 2012)

编 辑	《生态学报》编辑部 地址:北京海淀区双清路 18 号 邮政编码:100085 电话:(010)62941099 www.ecologica.cn shengtaixuebao@rcees.ac.cn	Edited by	Editorial board of ACTA ECOLOGICA SINICA Add:18, Shuangqing Street, Haidian, Beijing 100085, China Tel:(010)62941099 www.ecologica.cn Shengtaixuebao@rcees.ac.cn
主 编	冯宗炜	Editor-in-chief	FENG Zong-Wei
主 管	中国科学技术协会	Supervised by	China Association for Science and Technology
主 办	中国生态学学会 中国科学院生态环境研究中心 地址:北京海淀区双清路 18 号 邮政编码:100085	Sponsored by	Ecological Society of China Research Center for Eco-environmental Sciences, CAS Add:18, Shuangqing Street, Haidian, Beijing 100085, China
出 版	科 学 出 版 社 地址:北京东黄城根北街 16 号 邮政编码:100071	Published by	Science Press Add:16 Donghuangchenggen North Street, Beijing 100717, China
印 刷	北京北林印刷厂	Printed by	Beijing Bei Lin Printing House, Beijing 100083, China
发 行	科 学 出 版 社 地址:东黄城根北街 16 号 邮政编码:100717 电话:(010)64034563 E-mail:journal@cspg.net	Distributed by	Science Press Add:16 Donghuangchenggen North Street, Beijing 100717, China Tel:(010)64034563 E-mail:journal@cspg.net
订 购	全国各地邮局	Domestic	All Local Post Offices in China
国外发行	中国国际图书贸易总公司 地址:北京 399 信箱 邮政编码:100044	Foreign	China International Book Trading Corporation Add:P. O. Box 399 Beijing 100044, China
广告经营 许 可 证	京海工商广字第 8013 号		



ISSN 1000-0933  
CN 11-2031/Q

国内外公开发行

国内邮发代号 82-7

国外发行代号 M670

定价 70.00 元