林业科学研究 2013,26(6):698～703
Forest Research

文章编号:1001-1498(2013)06-0698-06

油松当年生小枝异速生长规律研究

国 红, 雷相东, 刁 军

(中国林业科学研究院资源信息研究所, 北京 100091)

摘要:通过标准化主轴估计分析了10余年生油松一级枝、二级枝、三级枝的当年生小枝的异速生长规律,包括当年生小枝的节间生物量-节间长度、节间生物量-针叶生物量、节间截面积-节间生物量、节间截面积-针叶生物量两两相关关系,进而剖析了油松当年生小枝的生物量分配方式、传输模式和形态结构关系,并通过独立样本进行检验。结果表明,异速生长关系的相关关系均非常显著,观测值和预估值之间的相关系数除了节间截面积和针叶生物量外均大于0.85,说明上述异速生长关系的相关关系非常显著;一级枝、二级枝、三级枝的SMA斜率没有明显差异,说明不同级别的枝的异速生长关系是相同的;小枝生物量和叶生物量的权度关系明显小于1;叶生物量和小枝截面积的权度关系接近于1,说明二者为等速生长。

关键词:异速生长;权度关系; 标准化主轴估计; 油松

中图分类号:S791.254 **文献标识码**:A

Allometric Relationship of Current-year Shoots in *Pinus tabulaeformis*

GUO Hong, LEI Xiang-dong, DIAO Jun

(Research Institute of Forest Resource Information Techniques, Chinese Academy of Forestry, Beijing 100091, China)

Abstract: Based on Standardized major axis estimation, the allometric rules between internode biomass and internode length, between internode biomass and needle biomass, between internode sectional area and internode biomass, and between internode sectional area and needle biomass of current-year shoots on first-order branches, second-order branches and third-order branches of 10 years old *Pinus tabulaeformis* trees were analyzed by power exponent equation, and the independent data were used to test the allometric models. The results show that the correlation coefficient between predicted and observed values is higher than 0.85 except the case between sectional area and needle biomass, and the correlation is statistically significant. The size scale between internode biomass and needle biomass is less than 1, which means that the biomass allocation rate is higher for internode biomass than for needle biomass. The size scale between sectional area and needle biomass is close to 1, which means that there is symmetrical relationship between these two attributes.

Key words: allometry; scale relationship; standardized major axis estimation; *Pinus tabulaeformis*

许多研究者将树木的树冠结构看成由一系列树梢组成的模块(构件)构成[1-3]。当年生小枝是树冠中生长最活跃的部分之一。研究当年生小枝生长规律对于理解树木树冠结构及树木个体内的生物量分配模式具有重要的意义[4]。

异速生长模型,有些文献又称相对生长模型,是描述个体大小和生理属性关系的规律的模型[5-6],通常用幂指数形式来表示。树木异速生长(tree allometry)可以定义为与生长相关的树木某一部分或某一些器官的生长和尺寸之间的关系。因而异速生

收稿日期: 2013-01-15
基金项目: 国家自然科学基金青年科学基金项目(31100474)
作者简介: 国 红(1979—),女,博士,助理研究员。主要研究方向:森林经理学。

长模型可以作为研究当年生小枝结构和功能特征的重要工具。

早在 19 世纪 40 年代,Corner[7] 就开始对当年生小枝进行分析,并提出了 Corner 法则,即较大的小枝通常附着较大的叶面和果实,这一规律被广泛证实[2];Shinozaki 等[8] 提出了管道模型理论,认为小枝具有运输和支撑的双重作用,在植物体内,单位数量的管道支持单位数量的叶子,因而小枝的截面积和所支撑的叶子之间存在相关关系;Room 等[9] 指出生物量分配模式决定了树梢的结构,所以叶子生物量和小枝的生物量之间的关系需要联系起来;近年来,Takenaka[10] 对日本温带常绿阔叶树苗的当年生小枝进行了分析,Suzuki[4] 比较了 8 种落叶阔叶树的主干和一级枝长枝和短枝的当年生小枝异速生长规律的不同。国内也有较多枝叶相关关系的研究[11],研究的目的多为建立预估模型由形态参数求算枝叶生物量,针对当年生小枝的生物量和形态两两属性的相关关系的研究还不多见,李亚男等[12] 以 42 种植物为研究对象,对当年生小枝进行了异速生长规律分析,但主要是针对杜鹃花属(*Rhododendron* L.)植物,刘志国等[13] 以我国东部亚热带典型区域福建梅花山常绿阔叶林的 68 种常绿乔灌木植物为对象,进行了叶 - 小枝关系及其生态意义的研究。过去这些相关研究主要针对阔叶树,且很少对比不同级别的枝,国内相关研究较少综合探讨当年生小枝的生物量分配规律、支撑和传输作用。

本文以原产我国北部的主要造林针叶树种油松(*Pinus tabulaeformis* Carr.)为研究对象,通过破坏性测量,获取了 10 余年生(10 ~ 13 年生)油松的一级枝(72 个)、二级枝(152 个)、三级枝(146 个)的当年生小枝的节间(茎)直径、节间长度、节间生物量和针叶生物量的信息,根据标准化主轴分析对能够反映当年生小枝生物量分配模式的节间生物量 - 针叶生物量,反映传输模式的节间截面积 - 针叶生物量和反映结构功能关系的节间生物量 - 节间长度、节间截面积 - 节间生物量两两相关关系进行了分析,并用独立样本进行检验。研究的目的主要是:通过当年生小枝枝叶异速生长规律研究油松一级枝、二级枝、三级枝的当年生小枝生物量分配方式;对比一级枝、二级枝和三级枝的异速生长参数的异同;同时建立形态参数如:枝长和枝质量、叶质量的预估模型,为无损测量提供依据。

1　研究方法

1.1　异速生长公式

所收集到的当年生小枝属性包括节间(茎)直径(cm)、节间长度(cm)、针叶鲜质量(g)、节间鲜质量(g)、不同小枝属性之间的关系用方程 $Y = aX^b$ 来描述,对数线性转换成 $\ln(Y) = a + b * \ln(X) + \varepsilon$,其中 X 和 Y 分别代表所考察的不同小枝属性,a 为异速生长常数,b 为权度指数(当 $b = 1$ 时即为等速生长;当 $b \neq 1$ 时为异速生长)。

1.2　数据分析方法

异速生长模型研究的主要目的是总结两个变量之间的关系[14],斜率作为表征这种关系的主要变量在研究中重点考虑,这里斜率又被称为权度关系、尺度关系。异速生长方程经过对数线性转换为二维变量线性方程,在二维变量线性估计中通常有最小二乘估计法,属于模型 I;主轴估计和标准化主轴估计(SMA),属于模型 II。图 1 是最小二乘估计和标准化主轴估计方法的残差示意图,左边图为最小二乘估计,右边为标准化主轴估计,图中的点是实际值,实线是模型拟合数据,虚线表示残差。带箭头的直线表示残差坐标轴。Warton 等[14] 指出当研究的主要目的不是由 x 变量来预测 y,而是总结两个变量之间的关系时,也就是主要考虑斜率时,主轴估计和标准化主轴估计更适合用于研究。本文旨在研究油松当年生小枝形态和生物量两两相关关系,因而本文的数据分析采用标准化主轴估计的方法[15],估计过程由软件 Model II[16] 计算完成。

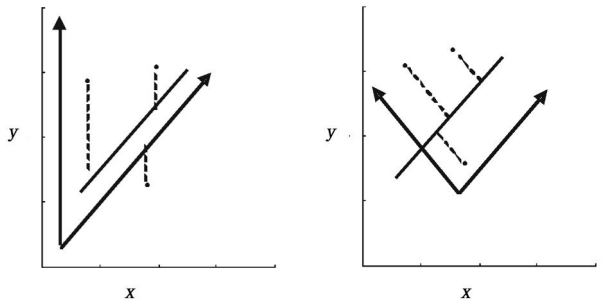


图 1　最小二乘估计法和标准化主轴估计法残差示意图
(点代表实际值,虚线代表残差,直线代表拟合数据,
带箭头直线表示残差坐标轴)

1.3　模型检验

模型检验的方法很多,本文选择平均相对残差(AARE)(式 1),均方根误差(RMSE)(式 2)和相关系数 R (式 3) 3 种统计量来检验模型的拟合优度和

误差,并观察残差分布是否有异质性。本文利用确定系数 R^2 对模型进行检验和评价(式4)。

$$AARE = \frac{1}{n}\sum_{i=1}^{n}\frac{|obs_i - est_i|}{est_i} \times 100\% \quad (1)$$

$$RMSE = \sqrt{\sum_{i=1}^{n}\frac{(obs_i - est_i)^2}{n-k}} \quad (2)$$

$$R = \frac{\sum_{i=1}^{n}(obs_i - \overline{obs})(est_i - \overline{est})}{\sqrt{\sum_{i=1}^{n}(obs_i - \overline{obs})\sum_{i=1}^{n}(est_i - \overline{est})}} \quad (3)$$

$$R^2 = \left(\frac{\sum_{i=1}^{n}(obs_i - \overline{obs})(est_i - \overline{est})}{\sqrt{\sum_{i=1}^{n}(obs_i - \overline{obs})\sum_{i=1}^{n}(est_i - \overline{est})}}\right)^2 \quad (4)$$

其中 obs_i、est_i、n、K 分别表示第 i 个观测值、第 i 个估计值、观测值数和回归模型参数个数。

2 研究材料

研究材料取自园艺奇苗圃,选用在同一块样地上的4株10年左右生油松。园艺奇苗圃位于北京市,该地春秋两季风沙大,夏天干旱炎热,降水多集中在7、8月。年降水量为631.2 mm,年平均气温12℃,年无霜期为220天。早霜出现在10月中旬,晚霜结束于3月下旬。风向以西北风为主,主要发生在冬季和春季。

从取样方法上来说,对每一株树树干上每个生长单元取1～2个一级枝进行详细测量;对每一个一级枝在每个生长单元节位选取1个二级枝详细测量,同样的方法选出三级枝。共取得一级枝72个,二级枝152个,三级枝146个,从中取80%的数据进行拟合分析,取20%的数据进行检验。

2.1 数据分析

表1列出了10年生油松一级枝、二级枝、三级枝的当年生小枝统计描述表,从表中可以看出当年生小枝的节间鲜质量、节间长度、节间直径、针叶叶质量的平均值,存在一级枝>二级枝>三级枝,因而可以得到随着分支级别的增加,小枝的生物量和长度、质量逐渐减少,相应的附着在小枝上的叶生物量也逐渐减少。

表1 一级枝、二级枝、三级枝当年生小枝统计描述

项目	一级枝		二级枝		三级枝	
	平均数	标准差	平均数	标准差	平均数	标准差
节间生物量	11.87	10.87	2.38	7.99	0.99	1.49
节间长度	25.86	11.68	13.16	68.82	8.83	6.21
节间直径	0.68	0.26	0.41	0.18	0.28	0.13
针叶生物量	14.92	12.17	4.84	20.05	2.86	2.83

注:节间生物量、节间长度、节间直径、针叶生物量单位分别g、cm、cm和g。

2.2 异速生长模型模拟

2.2.1 小枝节间生物量和节间长度的异速生长关系 表2表明,当年生小枝节间生物量与小枝长度呈显著的正相关关系($P<0.001$,一级枝、二级枝、三级枝 R^2 分别为0.81,0.88,0.92),一级枝SMA斜率为0.56,二级枝SMA斜率为0.59,三级枝为0.63,异速生长关系见图2。

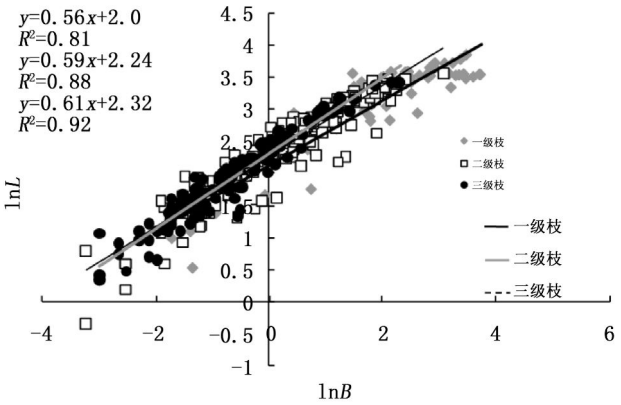


图2 节间生物量(B)和节间长度(L)异速生长关系图

2.2.2 小枝节间生物量和针叶生物量的异速生长关系 从研究结果来看(表2),当年生小枝生物量和针叶生物量之间存在显著的正相关关系($p<0.001$,一级枝、二级枝、三级枝 R^2 分别为0.78,0.77,0.80)一级枝SMA斜率0.80,95%置信度的置信区间是[0.703,0.915]。一级枝、二级枝、三级枝之间的SMA斜率分别为0.70,0.66,0.63,为异速生长关系,见图3所示。

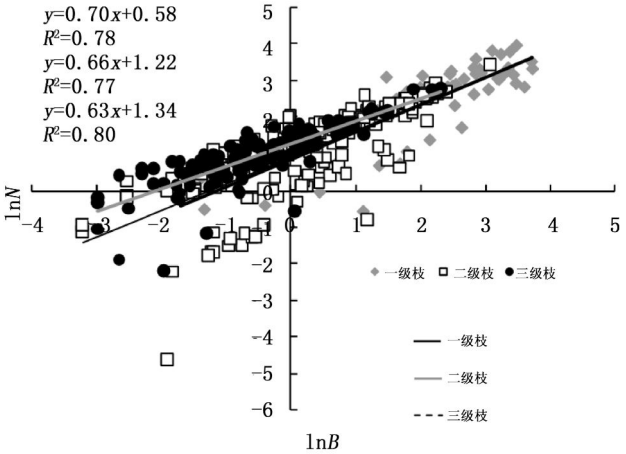


图3 节间生物量(B),和针叶生物量(N)异速生长关系图

2.2.3　节间截面积和节间生物量、针叶生物量的异速生长关系　结果表明(见表 2),当年生小枝节间截面积与节间生物量呈显著的正相关关系(p < 0.000 1,一级枝、二级枝、三级枝 R^2 = 0.84,0.72,0.70),小枝节间截面积与节间针叶生物量呈显著的正相关关系,一级枝 SMA 斜率为 1.59,95% 置信度的置信区间[1.443,1.756];二级枝 SMA 斜率为 1.45,置信区间为[1.329,1.573];三级枝 SMA 斜率为 1.44,置信区间为[1.305, 1.582]。相关关系图见图 4 所示。

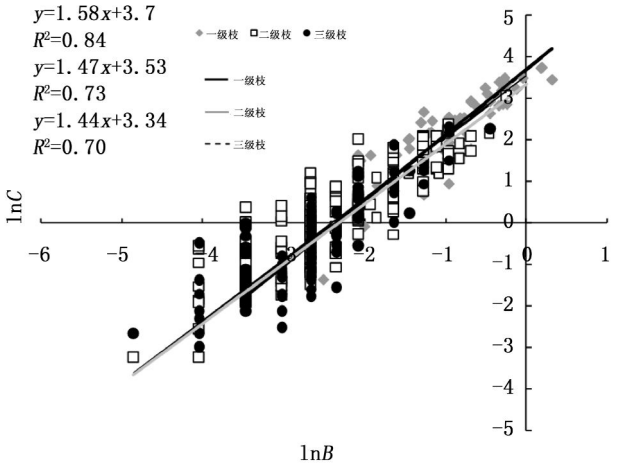


图 4　节间生物量(B)和节间截面积(C)异速生长关系图

表 2　油松当年生小枝异速生长模型参数

X	Y	枝级别	代码	样本数	a	b	R^2
节间生物量	节间长度	1	1IBL	58	2.02	0.56	0.81
		2	2IBL	136	2.24	0.59	0.88
		3	3IBL	145	2.32	0.61	0.92
	针叶生物量	1	1INB	58	0.85	0.70	0.78
		2	2INB	136	1.22	0.66	0.77
		3	3INB	145	1.34	0.63	0.80
节间横截面积	节间质量	1	1SIB	58	3.70	1.58	0.84
		2	2SIB	136	3.53	1.47	0.73
		3	3SIB	145	3.34	1.44	0.70
	针叶生物量	1	1SNB	58	3.86	1.07	0.54
		2	2SNB	136	2.72	0.98	0.55
		3	3SNB	145	3.56	0.96	0.51

注:节间生物量和节间横截面积的单位分别是 g 和 cm^2。

当年生小枝节间截面积与针叶生物量呈显著的正相关关系(p <0.000 1,一级枝、二级枝、三级枝 R^2 分别为 0.54,0.55,0.51),一级枝 SMA 斜率为 0.99,95% 置信度的置信区间[0.750,1.221];二级枝 SMA 斜率为 0.98,置信区间为[0.878,1.089],三级枝斜率 0.96,置信区间为[0.844,1.084],各级枝 SMA 斜率均接近于 1.00,因而认为节间截面积和针叶生物量具有等速生长关系,符合管道模型,相关关系图见图 5。

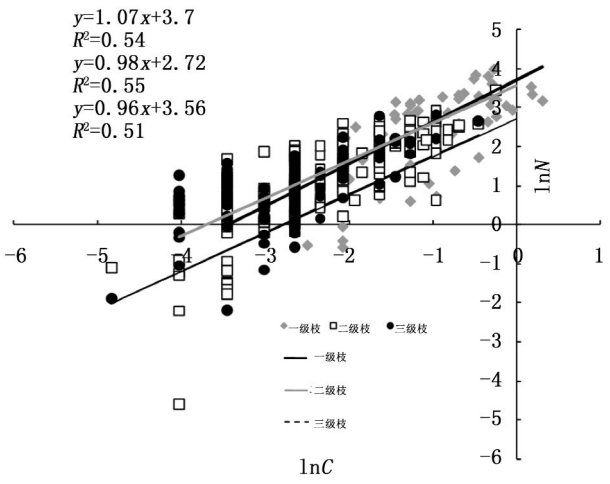


图 5　节间截面积(C)和针叶生物量(N)异速生长关系图

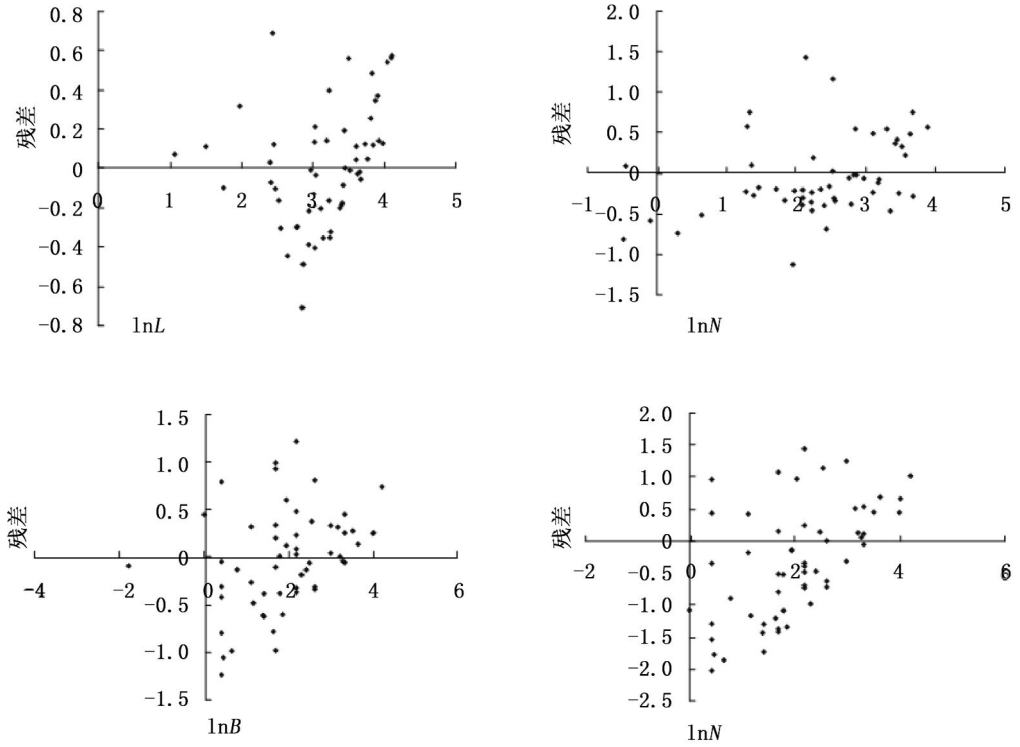
3　异速生长模型检验

好的模型的残差没有异方差性,本研究通过残差分析对油松当年生小枝的异速生长关系进行了检验,文中所有异速生长关系的残差分布通过柯尔莫哥洛夫法检验,在 95% 置信度下均满足正态分布。图 6 以一级枝为例,列出了相对应的残差分布图。

从表 3 可以看出通过样本检验,观测值和预估值之间的相关系数除了节间截面积和针叶生物量外均大于 0.85,说明上述异速生长关系的相关关系非常显著,各级枝节间质量和节间长度,节间截面积和节间质量的相关系数均在 0.85 之上,各级枝的节间质量和针叶质量的相关系数大于各级枝的节间截面积和针叶质量的相关系数,说明节间质量和针叶质量的相关关系较好。从相对误差绝对值和均方误差来看,一级枝的均方误差和平均相对残差普遍小于二级枝、三级枝,这与样本个数有关。

表 3　油松小枝节间异速生长模型统计

模型代码	检验样本数	均方误差	平均相对残差	相关系数
1IBL	14	0.37	0.097	0.87
1INB	14	1.24	0.10	0.90
1SIB	14	0.26	0.08	0.96
1SNB	14	0.74	0.19	0.76
2IBL	20	0.12	0.09	0.92
2INB	20	0.19	0.61	0.87
2SIB	20	0.73	1.49	0.86
2SNB	20	0.47	0.39	0.78
3IBL	30	0.24	0.13	0.95
3INB	30	0.44	0.32	0.93
3SIB	30	0.73	0.94	0.87
3SNB	30	0.68	1.22	0.65



L:节间长度; N:针叶生物量; B:节间生物量

图6 一级枝异速生长模型对数转换残差分布图

4 结论与讨论

本文通过幂指数方程对10余年生油松一级枝、二级枝、三级枝的当年生小枝节间生物量和节间长、节间生物量和针叶生物量、节间截面积和节间生物量及节间截面积和针叶生物量等两两属性进行了异速生长分析。经过检验,观测值和预估值之间的相关系数除了节间截面积和针叶生物量外均大于0.85,说明上述异速生长关系的相关关系非常显著,平均相对误差绝对值和均方误的结果对各异速生长模型也较好。

对比一级枝、二级枝、三级枝的截距和SMA斜率可知:

所有两两属性关系的SMA斜率对于一级枝、二级枝、三级枝的均较为相似,如:节间生物量-针叶生物量的SMA斜率分别为0.70,0.66,0.63,节间生物量-节间长度的SMA斜率分别为0.59,0.59,0.61,可以认为不同级别的枝的权度关系是一致的;

除了节间截面积-针叶生物量关系之外,其它两两属性关系的截距均有随一级枝、二级枝、三级枝的次序而递增或递减的规律,递增为节间生物量-节间长度,递减为节间横截面积-节间质量。

对于小枝的异速生长规律,本文从生物量分配、传输模式、小枝形态3个方面做出结论,由于一级枝、二级枝、三级枝SMA斜率没有明显差异,结论对各级枝均有效。

(1)生物量分配模式

尽管目前的研究结果都承认植物的节间和叶生物量大小之间存在恒定的比例关系,但究竟是异速生长[18],还是等速生长关系[19],还没有定论,从本研究来看,一级枝、二级枝、三级枝的枝叶生物量的权度关系分别为0.70,0.66,0.80,呈显著的异速生长关系,并且斜率明显小于1,表明油松当年生小枝的节间和叶生物量呈异速生长,总针叶生物量没有小枝生物量增长的快。另外,较大的枝单位生物量支撑的针叶生物量小于较小的枝,从而认为较大的枝具有较低的叶生物量分配比例和较高的枝生物量分配比率。

(2)支持和传输模式

本研究表明当年生小枝截面积和总针叶生物量之间存在显著的正相关关系,小枝截面积越大,针叶生物量越大,符合Corner规则第一条。

根据表1,一级枝、二级枝、三级枝的针叶平均长、平均质量均为一级枝>二级枝>三级枝,说明级

别越大,针叶单生物量和长度越小。符合 Corner 规则第二条。

管道模型认为节间截面积(直径)和叶总质量之间存在比例关系[8],从本研究来看是成立的。一级枝、二级枝、三级枝的 SMA 斜率分别为 1.07,0.98,0.96,与 1.00 没有明显差异,因而可以认为小枝的针叶总生物量和小枝的截面积呈等速生长关系,符合管道模型原理。

(3)小枝形态特征和生物量的关系

研究表明,小枝的长度和小枝的生物量,小枝的截面积和小枝的生物量之间均存在显著的异速生长规律,其 R^2 达到 0.80 以上,这表明机体的生物量和形态之间存在显著的相关关系,可以通过不同级别小枝的长度预测其生物量,为无损测量提供模型支持。

参考文献:

[1] Hallè F, Oldman R A A, Tomlinson P B. Tropical Trees and Forests: an Architectural Analysis[M]. Springer - Verlay, Berlin, Hei—delberg, New York, 1978

[2] White P S. Corner's rules in Eastern deciduous trees: allometry and its implications for the adaptive architecture of trees[J]. Bulletin of the Torrey Botanical Ctub, 1983, 1(10): 203—212

[3] Sprugel D G, Hinckley T M, Schaap W. The theory and practice of branch autonomy[J]. Ann Rev Ecol Syst, 1991, 22: 309 - 334

[4] Suzuki M. Size structure of current - year shoots in mature crowns [J]. Annals of Botany, 2003, 92: 339 - 347

[5] 唐守正, 李　勇. 生物数学模型的统计学基础[M]. 北京:科学出版社, 2002

[6] 韩文轩, 方精云. 相关生长关系与生态学研究中的尺度转换[J]. 北京大学学报:自然科学版, 2003, 39(4): 583 - 593

[7] Comer E J H. The durian theory or the origin of the modem tree[J]. Annals of Botany, 1949, 13: 367 - 414

[8] Shinozaki K, Yoda K, Hozumi K, *et al.* A quantitative analysis of plant form - the pipe model theory. I. basic analysis [J]. Japan Journal of Ecology, 2006, 14: 97 - 105

[9] Room P M, Maillette L, Hanan J S, Module and metamer dynamics and virtual plants[J]. Advances in Ecological Research, 1994, 25: 105 - 157

[10] Takenaka A. Structural variation in current-year shoots of broad-leaved evergreen tree saplings under forest canopies in warm temperate Japan[J]. Tree Physiology, 1997, 17: 205 - 210

[11] 王保平, 李宗然, 乔　杰, 等. 泡桐枝叶相关关系的研究[J]. 北京林业大学学报, 1998, 20(3): 128 - 133

[12] 李亚男, 杨冬梅, 孙书存, 等. 杜鹃花属植物小枝大小对小枝生物量分配及叶面积支持效率的影响: 异速生长分析[J]. 植物生态学报, 2008, 32(5): 1175 - 1183

[13] 刘志国, 蔡永立, 李　恺. 亚热带常绿阔叶林植物叶 - 小枝的异速生长[J]. 植物生态学报, 2008, 32(2): 363 - 369

[14] Warton D I, Wright I J, Falster D S, *et al.* Bivariate line-fitting methods for allometry[J]. Biological Reviews, 2006, 81: 259 - 291

[15] Falster D S, Warton D I, Wright I J. Smatr: Stan. Dardised Major Axis Tests& Routines. Version 2.0[M/OL]. Copyright 2006. Http://www. Bio. Mq. Edu. Au/Ecology/Smatr/Index. Htm1. Cited 10 Oct. 2007

[17] Preston K A, Ackedy D D. Hydraulic architecture and the evolution of shoot allometry in contrasting climates[J]. Amercan Journal of Botany, 2003, 90: 1502 - 1512

[18] Westoby M, Wright I J. Leaf size-twig size spectrumand its relationship to other important spectra of variation among species[J]. Oecologia, 2003, 135: 621 - 628

[19] Brouat C, Gibernau M, Amsellem L, *et al.* Corner's rules revisited: ontogenetic and interspecific patterns in leaf - stem allometry [J]. New Phytologist, 1998, 139: 459 - 470

[20] Reich P B, walters M B, Elswoith D S. Leaf lifespan in relation to leaf plant, and stand characteristics among diverseecosystems[J]. Ecological Monographs, 1992, 62: 65 - 392