

## 不同萌枝类型云南红豆杉幼树生物量分配及其异速生长

欧建德<sup>1</sup>, 欧家琳<sup>2</sup>, 康永武<sup>3</sup>

(1. 明溪县林业局, 福建 三明 365200; 2. 福建理工学校, 福建 福州 350000; 3. 沙县林业局, 福建 三明 365500)

**摘要:** 研究不同萌枝类型云南红豆杉器官生物量分配格局及其异速生长现象, 了解幼树的个体发育规律及适应策略。将福建明溪 4 年生萌枝云南红豆杉, 按萌枝相对高分成 3 个萌枝高度类型, 调查分析不同萌枝类型云南红豆杉幼树生物量及其分配差异, 采用标准化主轴估计法分析其异速生长关系, 揭示不同类型幼树的发育规律与适应策略。结果表明, 云南红豆杉幼树生物量及其分配格局在类型间具有显著差异, 但各器官生物量分配均表现为枝叶>茎、根, 地上部分>地下部分; 低位类型的各器官生物量、总生物量以及茎、枝叶的生物量分配比最大。幼树器官生物量间以及器官生物量与个体大小间的异速生长关系在不同类型不尽相同。不同类型根生物量与茎生物量间, 根生物量、茎生物量与个体大小间有着相同异速生长指数。不同类型幼树同时存在等速生长、异速生长现象。不同萌枝类型间幼树生物量及其分配格局差异显著, 存在着丰富遗传变异。不同类型间器官生物量分配的差异是各器官、各器官与枝大小之间异速生长和枝大小差异共同作用的结果。异速生长关系在不同萌枝类型间并不唯一, 反映着不同类型幼树生长与适应策略。建议采用低位类型发展云南红豆杉原料林。

**关键词:** 云南红豆杉; 生物量分配; 异速生长; 萌枝; 类型

**中图分类号:** S791.49

**文献标志码:** A

**文章编号:** 1001-7461(2024)02-0196-07

### Biomass Allocation and Allometry of *Taxus yunnanensis* Saplings from Different Sprout Types

OU Jian-de<sup>1</sup>, OU Jia-lin<sup>2</sup>, KANG Yong-wu<sup>3</sup>

(1. Mingxi Forestry Bureau, Sanming 365200, Fujian, China; 2. Fujian Polytechnic School, Fuzhou 350000, Fujian, China;

3. Shaxian Forestry Bureau, Sanming 365500, Fujian, China)

**Abstract:** The biomass allocation pattern and allometric relationships of *Taxus yunnanensis* saplings from different sprout types were studied to understand the ontogenetic law and adaptive strategy of the saplings. Four-year-old sprout saplings of *T. yunnanensis* growing in Minxi of Fujian Province were divided into 3 types based on the sprout relative height. Differences in saplings biomass and biomass allocation among different sprout types were investigated and analyzed. The allometric relationship was analyzed by standardized major axis analysis, and the ontogenetic law and adaptive strategy of *T. yunnanensis* saplings with different sprout types were revealed. The results showed that there existed significant differences in biomass and its allocation among different types, the biomass allocation in each organ was in the order of branch and leaf>stem and root, and the aboveground part>underground part. The highest biomass of each organ, total biomass and the highest biomass allocation ratio of stem appeared in the low type. The allometric growths relationship within organ biomass and organ biomass to individual size of the saplings among

收稿日期: 2023-02-12 修回日期: 2023-03-18

基金项目: 国家小微企业双创城市示范项目(2017(72)号); 2023 年度福建省省级科技特派员项目; 三明市 2022 年科技特派员后补助项目; 三明市 2022 年度专家“一带一”科研资助经费项目。

第一作者: 欧建德, 教授级高级工程师。研究方向: 林木育种、森林培育、森林生态、森林经理。E-mail: smmxjld@163.com

different sprout types were quite discrepant. The same allometric scaling exponent index was found between root biomass&stem biomass, root biomass, stem biomass&individual size of the samplings with different types. The saplings of different types had both isometric and allometric relationships. It is concluded that there are significant differences in biomass and its allocation among different sprout types of *T. yunnanensis* saplings, indicating the existence of abundant genetic variations. Differences of organ biomass allocation among different sprout types are the results of the joint effects of allometric growth among organs, organs and branches, and individual size difference. There is no consistency allometric growth relationship among different sprout types, it represents the growth and adaptation strategies of the saplings with different sprout types. It is suggested that low type should be adopted to develop the *T. yunnanensis* raw material forest.

**Key words:** *Taxus yunnanensis*; biomass allocation; allometry; sprouts; type

生物量是植物基本生物学特征和功能性状之一,反映了植物物质积累状况和对环境资源利用的能力<sup>[1-2]</sup>。在漫长的生存过程中植物种内进化出不同类型,类型间生长以及响应环境的机制不尽相同。植物生物量及其在各器官(根、茎、叶)的分配受遗传特性和环境因素共同影响<sup>[3-4]</sup>。各器官生物量与总生物量以及各器官生物量间的异速生长关系,反映着植物器官生物量分配生物学特征间与尺度无关的内在规律<sup>[5]</sup>,还标志植物生长和资源分配之间的关系。因此,从异速生长角度,了解植物类型间的发育规律、各器官生长速率,是科学应对植物种内类型分化策略的基础。目前植物异速生长关系主要围绕不同物种<sup>[2,6]</sup>、种内不同种源<sup>[7]</sup>或不同家系<sup>[8]</sup>层面,有关种内不同类型研究较少。

云南红豆杉(*Taxus yunnanensis*) (简称红豆杉)是紫杉烷原料林的主栽树种和珍贵用材树种<sup>[9-10]</sup>,其萌枝现象多发<sup>[11]</sup>,且分化有不同类型。植物器官有着特定功能,各器官能量与物质分配和之间关系是其重要的生物学特征。为科学应对萌枝策略,了解不同萌枝类型红豆杉生长和生物量分配的效应,揭示各类型的器官生长速率、生物量分配格局差异机制以及随个体生长的变化显得必要。萌枝相对高是影响作用红豆杉生长主导萌枝结构特征。为此,在福建省明溪县以4年生萌枝(发生萌枝)红豆杉幼树为研究对象,依照萌枝相对高将萌枝红豆杉划分为3个不同类型,分析不同类型器官生物量积累与分配格局差异,并建立各类型异速生长方程,从异速生长指数上分析类型间的变异,为科学应对红豆杉萌枝策略提供理论基础。

## 1 材料与方法

### 1.1 试验地概况

研究区地处福建省明溪县(26°8′—26°39′N, 117°4′—118°47′E),位于武夷山脉南面,丘陵、低山

地貌为主。属中亚热带海洋性季风气候,年均温18.1℃,年均降水量1786mm,5、6月降水量最多,全年平均蒸发量1364mm;年均日照时间1750.7h,年均无霜期283d,年均相对湿度81%<sup>[12]</sup>。

试验地设在福建省明溪县的4年生红豆杉(云南腾冲地理种源)人工林基地,样地海拔360m,阳坡,下坡位,平均坡度10°,土壤为山地红壤,土壤肥沃,pH5.4。原料林基地搭建2.5m高的透光度50%塑料遮阴棚。

### 1.2 性状调查与萌枝类型划分

于试验地内设置1个20m×15m的标准地,林分密度12000株·hm<sup>-2</sup>,平均地径(1.21±0.29)cm,平均树高(0.85±0.16)m,平均冠幅(0.68±0.20)m,总计136株样木。

本研究将地径最粗、茎干最高认定为主干,测量主干的地径和株高作为幼树的地径和树高;萌枝高度是指萌枝发生位置距地面距离。萌枝相对高是萌枝高度与树高的比值。采用全挖法,现场逐株称量根、茎、枝叶等器官鲜质量;带回根、茎、枝叶混合样品,于70℃下烘干至恒质量<sup>[13]</sup>,计算器官含水率,并推算生物量。单株生物量=枝叶生物量+茎生物量+根生物量。

萌枝类型划分:将参试136株幼树划分为3个不同类型,其中低位类型20株,中位类型92株,高位类型24株。类型划分标准:低位类型:0≤萌枝相对高<0.33;中低类型:0.33≤萌枝相对高<0.67;高位类型:0.67≤萌枝相对高<1.00。

### 1.3 数据处理

以单株性状值为统计单元进行标准主轴回归分析。异速生长关系可表示为式 $Y=\beta X^\alpha$ ,其中, $X$ 、 $Y$ 分别表示2个不同性状特征参数, $\beta$ 是异速常数、截距, $\alpha$ 是异速生长指数。将幂函数线性转化为 $\lg Y=\lg \beta+\alpha \lg X$ ,采用标准主轴回归分析(SMA)获取异速生长方程的参数估计<sup>[7,14]</sup>。 $\alpha=1$ 时表示 $X$ 、 $Y$ 为

等速关系; $\alpha \neq 1$  表示  $X$ 、 $Y$  为异速关系<sup>[7-8]</sup>;  $\alpha > 1$  时表示  $Y$  的增加程度大于  $X$  的增加程度,  $\alpha < 1$  时表示  $X$  的增加程度大于  $Y$  的增加程度<sup>[15]</sup>。计算异速生长方程的斜率  $\alpha$ , 并比较斜率之间以及各斜率与 1.0 的差异性<sup>[7-8]</sup>。若斜率间无显著差异, 进一步比较其截距, 并进行共轴漂移检验, 采用 Wald 方法检验不同类型幼树沿共同主轴位移差异的显著性, 计算位移量<sup>[16]</sup>。采用 R 软件的 smatr 包进行参数估算以及显著性水平检验( $\alpha = 0.05$ )<sup>[17]</sup>。

## 2 结果与分析

### 2.1 不同萌枝类型的幼树生物量的积累与分配

云南红豆杉各器官的生物量积累与分配比在不同萌枝类型间差异显著( $P < 0.05$ ) (表 1), 表明萌枝类型显著影响云南红豆杉各器官生物量积累与生物量分配格局。在生物量积累方面, 低位类型的茎、枝

叶、生物量和单株生物量最大, 中位类型次之, 高位类型最小, 且类型间差异显著; 根生物量低、中位类型显著大于高位类型。在生物量分配比方面, 低位类型的茎生物量比、地上/地下生物量比最大, 且中、高位类型较小, 之间差异不显著。枝叶生物量比低位类型显著大于高位类型, 中位类型与低、高位类型间差异不显著。高位类型的根生物量比最大, 中位类型次之, 高位类型最小, 且类型间差异显著。不同类型云南红豆杉幼树的积累和分配比总体表现为枝叶  $>$  茎、根, 地上部分  $>$  地下部分(根), 意味着云南红豆杉将较多的生物量投资分配给枝叶、地上部分, 而投资分配给地下部分(根)较少。结果(表 1)还显示, 类型间在茎、根生物量分配比的大小排序方面发生一定变化, 低位类型表现为茎  $>$  根, 中、高位类型则表现为根  $>$  茎。

表 1 云南红豆杉不同萌枝类型的生物量特征表现

Table 1 Biomass traits of *T. yunnanensis* saplings with different sprouts types

指标	器官生物量/g			单株生物量/g	器官生物量比			地上/地下生物量比
	茎	枝叶	根		茎	枝叶	根	
低位类型	31.35 $\pm$ 8.34 <sup>a</sup>	71.68 $\pm$ 22.90 <sup>a</sup>	26.13 $\pm$ 4.35 <sup>a</sup>	129.17 $\pm$ 32.85 <sup>a</sup>	0.24 $\pm$ 0.04 <sup>a</sup>	0.55 $\pm$ 0.04 <sup>a</sup>	0.21 $\pm$ 0.05 <sup>c</sup>	3.97 $\pm$ 1.07 <sup>a</sup>
中位类型	22.95 $\pm$ 11.82 <sup>b</sup>	51.49 $\pm$ 24.54 <sup>b</sup>	23.29 $\pm$ 10.26 <sup>a</sup>	97.73 $\pm$ 46.18 <sup>b</sup>	0.23 $\pm$ 0.02 <sup>b</sup>	0.52 $\pm$ 0.02 <sup>ab</sup>	0.25 $\pm$ 0.03 <sup>b</sup>	3.11 $\pm$ 0.46 <sup>b</sup>
高位类型	14.43 $\pm$ 9.23 <sup>c</sup>	32.91 $\pm$ 19.93 <sup>c</sup>	16.24 $\pm$ 8.98 <sup>b</sup>	63.58 $\pm$ 37.69 <sup>c</sup>	0.22 $\pm$ 0.02 <sup>b</sup>	0.51 $\pm$ 0.02 <sup>b</sup>	0.26 $\pm$ 0.03 <sup>a</sup>	2.87 $\pm$ 0.54 <sup>b</sup>

注: 不同小写字母表示类型间差异显著( $P < 0.05$ )。

### 2.2 不同萌枝类型的幼树器官生物量间异速生长

由表 2 可以看出, 低位类型枝叶-茎间的 SMA 斜率值 1.237,  $> 1$ , 表现为枝叶生物量增长速度大于茎的异速生长关系( $P < 0.01$ ), 中位类型 SMA 斜率值 0.970,  $< 1$ , 表现为茎生物量增长速度大于枝叶的异速生长关系( $P < 0.01$ ); 高位类型 SMA 斜率值 0.983 (95% 置信区间  $CI = (0.918, 1.053)$ ,  $P_{-1.0} = 0.620$ ), 表现为二者等速生长。不同类型枝叶-茎间异速生长指数差异显著( $P < 0.05$ )、没有共同斜率, 异速生长的轨迹发生了改变。低位类型异速生长指数显著高于中、高位类型, 枝叶生物量增长速度要显著高于中、高位类型( $P < 0.05$ ); 中、高位类型间 SMA 斜率值相近、差异不显著( $P > 0.05$ ), 类型间枝叶生物量增长速度相近。

由表 2 可以看出, 低位、高位类型根-茎间的 SMA 斜率值分别为 0.690 (95% 置信区间  $CI = (0.441, 1.080)$ ,  $P_{-1.0} = 0.103$ )、0.938 (95% 置信区间  $CI = (0.818, 1.078)$ ,  $P_{-1.0} = 0.345$ )、均为根、茎等速生长。中位类型 SMA 斜率值 0.970,  $< 1$ , 表现为茎生物量增加程度大于根的异速生长关系。不同类型根-茎间异速生长指数差异不显著( $P > 0.05$ )、有着共同斜率 0.872 (表 3), 异速生长的轨迹没有改

变。在共同斜率 0.872 下, 类型间根-茎间的截距、截距漂移差异显著( $P < 0.05$ ) (表 3); 中、高位类型的截距显著大于低位类型, 说明相同茎生物量下, 中、高位类型有着更大的根生物量, 中、高位类型间截距差异不显著( $P > 0.05$ )。低位类型沿共同主轴的位移量(2.701)显著大于中、高位类型, 表明低位类型根、茎生物量较中、高位类型增大。

由表 2 可以看出, 低位、中位类型枝叶-根间的 SMA 斜率值均  $> 1$ , 表现为枝叶生物量增加程度大于根的异速生长关系; 高位类型 SMA 斜率值为 1.047 (95% 置信区间  $CI = (0.949, 1.155)$ ,  $P_{-1.0} = 0.240$ )、为枝叶、茎等速生长。类型间异速生长指数差异显著( $P < 0.05$ )、异速生长的轨迹发生了改变。低位类型 SMA 斜率值为 1.791, 显著高于中、高位类型(1.121、1.047), 低位类型枝叶生物量增长速度要显著高于中、高位类型( $P < 0.05$ ), 中、高位类型间的斜率值相近, 增长速度相近( $P > 0.05$ )。

不同类型幼树枝叶、茎和根等器官间生长速度的大小排序不尽相同。低位类型表现为枝叶  $>$  根、茎, 根与茎间大致相当; 中位类型表现为枝叶  $>$  根  $>$  茎; 高位类型的枝叶、根、茎间增长速度相近。

表 2 不同萌枝类型云南红豆杉各器官生物量间及器官生物量与个体大小间的异速生长分析  
Table 2 Analysis of allometric growth of each organ and between each organ and individual size of *T. yunnanensis* among different sprouts types

性状	萌枝高度类型	决定系数	<i>P</i>	斜率	95%置信区间	截距	95%置信区间	<i>P</i> <sub>-1.0</sub>	类型
枝叶-茎生物量	低位类型	0.822	0.000	1.237a	1.005,1.521	0.001	-0.382,0.385	0.044	A
	中位类型	0.987	0.000	0.970b	0.948,0.993	0.396	0.366,0.426	0.012	A
	高位类型	0.976	0.000	0.983b	0.918,1.053	0.382	0.307,0.457	0.620	1
根-茎生物量	低位类型	0.126	0.124	0.690a	0.441,1.080	0.388	-0.088,0.863	0.103	1
	中位类型	0.946	0.000	0.867a	0.824,0.908	0.200	0.145,0.255	0.000	A
	高位类型	0.902	0.000	0.938a	0.818,1.078	0.133	-0.009,0.277	0.345	1
枝叶-根生物量	低位类型	0.311	0.011	1.791a	1.200,2.673	-0.693	-1.734,0.347	0.006	A
	中位类型	0.965	0.000	1.121b	1.078,1.166	0.172	0.113,0.231	0.000	A
	高位类型	0.950	0.000	1.047b	0.949,1.155	0.241	0.122,0.362	0.340	1
枝叶-单株生物量	低位类型	0.984	0.000	1.267a	1.189,1.349	-0.824	-0.991,-0.657	0.000	A
	中位类型	0.997	0.000	1.025b	1.015,1.036	-0.328	-0.348,-0.309	0.000	A
	高位类型	0.997	0.000	1.016b	0.993,1.040	-0.317	-0.358,-0.276	0.165	1
茎-单株生物量	低位类型	0.851	0.000	1.024a	0.848,1.238	-0.667	-1.077,-0.257	0.792	1
	中位类型	0.990	0.000	1.056a	1.034,1.078	-0.747	-0.789,-0.704	0.000	A
	高位类型	0.978	0.000	1.033a	0.967,1.104	-0.710	-0.830,-0.592	0.312	1
根-单株生物量	低位类型	0.337	0.004	0.707a	0.483,1.036	-0.073	-0.654,0.508	0.073	1
	中位类型	0.977	0.000	0.914a	0.885,0.944	-0.446	-0.503,-0.389	0.000	A
	高位类型	0.965	0.000	0.970a	0.894,1.053	-0.534	-0.672,-0.395	0.454	1

注:不同小写字母表示类型间差异显著( $P<0.05$ )。A 表示异速生长关系;1 表示等速生长关系。下同。

2.3 器官生物量与个体大小间异速生长

由表 2 可以看出,高位类型枝叶-个体大小(单株生物量)间 SMA 斜率值 1.016(95%置信区间 CI=(0.993,1.040), $P_{-1.0}=0.165$ )为等速生长,表明个体大小影响枝叶器官生物量分配比率不显著;其他 2 个类型 SMA 斜率在 1.025~1.267,表现为显著大于 1 的异速生长( $P<0.01$ )、枝叶生物量分配比率随个体增大而增加。不同类型间枝叶-个体大小间异速生长指数差异显著( $P<0.05$ )、没有共同斜率,异速生长的轨迹发生了改变。低位类型 SMA 斜率值为 1.267,显著高于其他 2 个类型(1.025、1.016)( $P<0.05$ ),低位类型的枝叶生长速度要显著高于其他 2 个类型。

由表 2 可以看出,低、高位类型茎-个体大小间 SMA 斜率值分别为 1.024、1.033(95%置信区间 CI 分别=(0.848,1.238)、(0.967,1.104), $P_{-1.0}$  分别=0.792、0.312),表现为等速生长,表明个体大小影响茎生物量分配比率不显著;中位类型 SMA 斜率值为 1.056,表现为斜率显著 $>1$  的异速生长关系( $P<0.01$ ),茎生物量分配比随个体增大而增加。不同类型间茎-个体大小间异速生长指数差异不显著( $P>0.05$ )、有共同斜率,异速生长轨迹没有改变。在共同斜率 1.053 下,类型间茎-个体大小间截距差异不显著( $P>0.05$ ),截距漂移差异显著( $P<0.05$ )(表 3);低位类型沿共同主轴的漂移量大(3.690),其次为中位类型(3.305),高位类型最小

(2.860),且类型间差异显著,表明茎生物量、总生物量由大至小排序依次为低位类型、中位类型、高位类型。

由表 2 可以看出,低、高位类型根-个体大小间 SMA 斜率值分别为 0.707、0.970(95%置信区间 CI 分别=(0.483,1.036)、(0.894,1.053), $P_{-1.0}$  分别=0.073、0.454),表现为等速生长,个体大小影响根生物量分配比不显著;中位类型的 SMA 斜率值为 0.970,表现为斜率显著 $<1$  的异速生长( $P<0.01$ ),根生物量分配比率随个体增大而减小。类型间根-个体大小间异速生长指数差异不显著( $P>0.05$ )、有共同斜率 0.920,异速生长的轨迹没有改变。在共同斜率 0.920 下,类型间根-个体大小间截距、截距漂移差异显著( $P<0.05$ )(表 3);中、高位类型截距显著大于低位类型( $P<0.05$ ),说明一定的个体大小情况和有限资源条件下,中、高位类型增大茎生物量的投资分配,中、高位类型间差异不显著。低位类型沿共同主轴的漂移量大(3.340),其次为中位类型(3.076),高位类型最小(2.701)且类型间差异显著,萌枝红豆杉的根生物量、总生物量由大至小的排序依次为低位类型、中位类型、高位类型。

3 讨论

3.1 生物量积累与分配

植物的生物量积累与分配是遗传因素与外部环境共同作用的结果,是植物利用资源能力和对环境



适应的体现。结果显示,不同萌枝类型云南红豆杉幼树生物量的积累与分配存在着差异,表明种内类型改变云南红豆杉生物量及其生物量分配格局,与在两面针(*Zanthoxylum nitidum*)<sup>[18]</sup>、北柴胡(*Bupleurum chinense*)<sup>[19]</sup>结论类似;这与萌枝类型改变了云南红豆杉树冠形态的空间结构,影响其光合同化能力有关,与萌枝改变云南红豆杉树冠空间

结构<sup>[11]</sup>结论类似。长期生长在相同生长环境下的不同生物量积累与分配,是种内不同类型间遗传差异的原因,为优良萌枝类型的早期选择提供理论依据。从萌枝类型的生物量积累与分配来看,低位类型的茎、枝叶以及总生物量最大,且茎、枝叶生物量分配比最大,适合以茎干利用为主的用材林和以枝叶利用为主的药用原料林培育。

表 3 不同萌枝类型云南红豆杉生物量特征沿共同主轴的截距与漂移表现

Table 3 Shift of biomass characteristics along common axis of *T. yunnanensis* among different sprouts types

性状	萌枝高度类型	共同异速生长指数	95%置信区间	截距	95%置信区间	漂移
根-茎生物量	低位类型	0.872	0.832, 0.912	0.120b	0.039, 0.200	2.701a
	中位类型			0.192a	0.140, 0.244	2.426b
	高位类型			0.205a	0.145, 0.265	2.049b
茎-单株生物量	低位类型	1.053	1.033, 1.074	-0.728a	-0.779, -0.676	3.690a
	中位类型			-0.741a	-0.782, -0.701	3.305b
	高位类型			-0.744a	-0.787, -0.702	2.860c
根-单株生物量	低位类型	0.920	0.892, 0.948	-0.518b	-0.593, -0.445	3.340a
	中位类型			-0.458a	-0.511, -0.404	3.076b
	高位类型			-0.447a	-0.502, -0.393	2.701c

生物量分配主要有最优分配理论和生物量异速分配理论 2 种。最优分配理论认为,植物在某一资源成为限制性资源时,会优先将代谢产物分配给可以获得限制性资源的器官<sup>[7]</sup>。当光照成为限制资源时,植物生物量会优先分配给枝叶、茎等获取光照资源的器官。研究结果显示,在本试验遮阴下、即光照受限时,各类型云南红豆杉生物量分配呈现出地上部分>地下部分,枝叶>茎、根,与最优分配理论吻合。生物量异速分配理论认为,植物个体较小时,更注重叶资源的分配,随着个体增大,倾向于把资源分配到茎、根中,最终趋于平衡<sup>[20-21]</sup>。相对弱小的 4 年生云南红豆杉幼树,将更多资源分配给枝叶,有利于植物制造更多的有机物质以满足自身的生长需求,符合异速分配理论。2 种理论均能同时解释本试验幼树的生物量分配格局,理论间呈现相互补充的关系,这与前人在 12 种乔木树种<sup>[22]</sup>、毛竹(*Phyllostachys edulis*)<sup>[23]</sup>以及云南松(*Pinus yunnanensis*)<sup>[7]</sup>的生物量分配方面结论相类似。

### 3.2 异速生长关系

因植物生物量分配存在着个体发育漂变<sup>[8]</sup>,生物量分配的差异可能仅仅因植株个体大小差异导致,各器官之间或器官与个体大小之间异速生长轨迹没有发生显著改变<sup>[24]</sup>。结果显示,不同类型间枝叶-茎、枝叶-根以及枝叶-个体大小之间的异速生长轨迹发生显著改变,表明种内不同类型生物量分配差异来源于器官间以及器官与个体大小之间不同的生长速度,而不仅仅由类型间个体大小的差异所致,这与云南松家系<sup>[7]</sup>的结论类似;云南红豆杉不同萌

枝类型并无一致的异速生长关系,与云南松<sup>[25]</sup>的研究结论类似,体现类型的遗传特性差异,为优良类型早期选择与遗传改良提供了可能性。结果表明,云南红豆杉不同类型幼树根-茎以及茎、根与个体大小之间有着共同的异常生长指数,与云南松家系<sup>[7]</sup>表现类似,是长期生长在相同环境下趋同适应的表现。不同类型幼树同时存在着异速生长与等速生长,异速生长关系不稳定<sup>[7]</sup>,体现种内类型的独特生物学特征,是遗传特性差异所致。不同类型间器官生物量分配的差异是各器官、各器官与枝大小之间异速生长和枝大小差异共同作用的结果。

个体大小是植物基本表征性状,是植物适应能力大小的反应<sup>[26]</sup>。研究结果显示,各萌枝类型云南红豆杉器官生物量与个体大小间具有极显著的相关关系( $P < 0.01$ ),说明个体大小显著影响着生物量的分配,抑或生物量分配存在显著的个体发育漂变<sup>[7]</sup>。其中枝叶与个体大小间异速生长指数最大,云南红豆杉将更多的生物量分配给枝叶器官,与生物量分配结果相互吻合。不同类型间茎、根与个体大小间异速生长指数差异不显著,说明种内不同类型间的幼树生长过程中没有过多地改变茎、根的生物量分配,这与云南松家系<sup>[7]</sup>结论类似;其原因是茎、根是云南红豆杉幼树阶段主要的营养、输送和支撑器官,在幼树生长发育过程发挥着重要作用,因此没有过多地改变投资茎、根的资源比例和生物量分配。中、低位类型枝叶-个体大小呈显著 $>1.0$ 的异速生长,枝叶生物量分配比率随个体增大而增加,适合以枝叶利用为主的药用原料林培育;中位类型茎-

个体大小呈显著 $>1.0$ 的异速生长,茎生物量分配比率随个体增大而增加,适合以利用茎干为主的用材林培育。

#### 4 结论

云南红豆杉在漫长的生存过程分化出不同萌枝类型,本研究率先分析幼树生长、生物量分配与异速关系的萌枝类型效应,初步明确了用材林和药用原料林的优良类型,可为同类研究提供参考借鉴。研究结果显示,不同萌枝类型间云南红豆杉生长、生物量分配格局与异速关系差异显著,体现种内类型间的遗传特性上的差异,为优良类型的早期选择与应用,以及科学应对萌枝策略提供理论支持。类型中的低位萌枝类型茎、枝叶和总生物量积累以及茎、枝叶生物量分配比最大,表现出良好用材林和以枝叶利用为主的短周期药用原料林培育特征,可在良种选育或林分结构调控过程给予关注。不同类型幼树既存在等速又具有异速关系,异速关系并不一致。异速关系在不同的萌枝类型中并不唯一,资源分配机制明显不同,体现了种内的类型特异性。不同类型间器官生物量分配的差异是各器官、各器官与枝大小之间异速生长和枝大小差异共同作用的结果。同一环境下不同萌枝类型枝叶-茎、枝叶-根以及枝叶-个体大小之间有着共同异速生长指数,体现了幼树对环境的趋同适应。同一环境下云南红豆杉类型间异速生长关系既存在着差异又有趋同适应,反映着幼树的生长和适应策略。

#### 参考文献:

- [1] POORTER H, NIKLAS K J, REICH P B, *et al.* Biomass allocation to leaves, stems and roots: meta-analyses of interspecific variation and environment control[J]. *New Phytologist*, 2012, 193(1): 30-50.
- [2] 谢然, 陶冶, 常顺利. 四种一年生荒漠植物构件形态与生物量间的异速生长关系[J]. *生态学报*, 2015, 34(3): 648-655.
- [3] POORTER H, NAGEL O. The role of biomass allocation in the growth response of plants to different levels of light, CO<sub>2</sub>, nutrients and water: a quantitative review[J]. *Australian Journal of Plant Physiology*, 2000, 27(6): 595-607.
- [4] PIKE C C, WARREN J C, MONTGOMERY R A. Allometry of early growth in selected and wild sources of white spruce, *Picea glauca* (Moench) Voss[J]. *New Forests*, 2016, 47(1): 131-141.
- [5] 韩文轩, 方精云. 幂指数异速生长机制模型综述[J]. *植物生态学报*, 2008, 32(4): 951-960.  
HAN W X, FANG J Y. Review on the mechanism models of allometric scaling laws[J]. *Journal of Plant Ecology*, 2008, 32(4): 951-960. (in Chinese)
- [6] CHEN X W, LI B L. Testing the allometric scaling relationships with seedlings of two tree species[J]. *Acta Oecologica*, 2003, 24(3): 125-129.
- [7] 李亚麒, 孙继伟, 李江飞, 等. 云南松不同家系苗木生物量分配及其异速生长[J]. *北京林业大学学报*, 2021, 43(8): 18-28.  
LI Y Q, SUN J W, LI J F, *et al.* Biomass allocation and its allometric growth of *Pinus yunnanensis* seedlings of different families[J]. *Journal of Beijing Forestry University*, 2021, 43(8): 18-28. (in Chinese)
- [8] 聂坤, 徐明, 文春玉, 等. 黔中地区不同林龄马尾松群落细根功能性状及其异速生长关系[J]. *西北林学院学报*, 2022, 37(6): 10-17.  
NIE K, XU M, WEN C Y, *et al.* Fine root functional traits and its allometric growth relationship of *Pinus massoniana* forests between different stand ages in central Guizhou[J]. *Journal of Northwest Forestry University*, 2022, 37(6): 10-17. (in Chinese)
- [9] 欧建德, 欧家琳, 吴昊宇, 等. 云南红豆杉单木生物量模型选择与树冠调控[J]. *西北林学院学报*, 2022, 37(5): 194-201.  
OU J D, OU J L, WU H Y, *et al.* Selection of single tree biomass model and canopy structure regulation of *Taxus yunnanensis*[J]. *Journal of Northwest Forestry University*, 2022, 37(5): 194-201. (in Chinese)
- [10] 欧建德, 欧家琳, 康永武. 基于树冠形态特征因子的云南红豆杉单木生物量模型拟合[J]. *西南林业大学学报: 自然科学*, 2022, 42(4): 117-124.  
OU J D, OU J L, KANG Y W. Single tree biomass simulation of *Taxus yunnanensis* plantation based on crown morphological index[J]. *Journal of Southwest Forestry University*, 2022, 42(4): 117-124. (in Chinese)
- [11] 苏磊, 苏建荣, 刘万德, 等. 云南红豆杉人工林萌枝特性[J]. *生态学报*, 2013, 33(22): 7300-7308.  
SU L, SU J R, LIU W D, *et al.* Sprouts characteristic structure of *Taxus yunnanensis* plantation[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2013, 33(22): 7300-7308. (in Chinese)
- [12] 欧建德. 杈干对幼龄期南方红豆杉生长形质及树冠结构的影响[J]. *东北林业大学学报*, 2022, 50(8): 22-27, 82.  
OU J D. Effects of forking on growth form quality and crown structure of *Taxus chinensis* var. *mairei* sapling[J]. *Journal of Northeast Forestry University*, 2022, 50(8): 22-27, 82. (in Chinese)
- [13] 臧传富, 苏建荣, 张志钧. 云南红豆杉扦插苗和实生苗的生长及光合特性[J]. *林业科学研究*, 2010, 23(3): 411-416.  
ZANG C F, SU J R, ZHANG Z J. Research of photosynthetic characteristics and the growth of seedlings and cutting stocks of *Taxus yunnanensis*[J]. *Forest Research*, 2010, 23(3): 411-416. (in Chinese)
- [14] 黄迎新, 宋彦涛, 范高华, 等. 灰绿藜形态性状与繁殖性状的异速关系[J]. *草地学报*, 2015, 23(5): 905-913.  
HUANG Y X, SONG Y T, FAN G H, *et al.* Allometric relationships between morphological and reproductive traits of *Chenopodium glaucum* [J]. *Acta Agrestia Sinica*, 2015, 23(5): 905-913. (in Chinese)
- [15] 史元春, 赵成章, 宋清华, 等. 兰州北山侧柏株高与冠幅、胸径异速生长关系的坡向差异性[J]. *生态学报*, 2015, 34(7): 1879-1885.

- [16] MILLER P M, KAUFFMAN J B. Seedling and sprout response to slash-and-burn agriculture in a tropical deciduous Forest[J]. Biotropica, 1998, 30(4): 538-546.
- [17] 林华, 陈双林, 郭子武, 等. 苦竹叶片性状及其异速生长关系的密度效应[J]. 林业科学研究, 2017, 30(4): 617-623.  
LIN H, CHEN S L, GUO Z W, *et al.* Allometric relationship among leaf traits in different stand density of *Pleioblastus amarus*[J]. Forest Research, 2017, 30(4): 617-623. (in Chinese)
- [18] 孙世荣, 柴胜丰, 蒋水元, 等. 不同类型两面针的特性研究[J]. 北方园艺, 2009(5): 236-238.
- [19] 张永刚, 韩梅, 韩志明, 等. 新类型北柴胡的生长与光合特性研究[J]. 西北农林科技大学学报: 自然科学版, 2012, 40(8): 215-222.  
ZHANG Y G, HAN M, HAN Z M, *et al.* Study on growing and photosynthetic characteristics of new varieties of *Bupleurum chinense*[J]. Journal of Northwest A&F University: Natural Science Edition, 2012, 40(8): 215-222. (in Chinese)
- [20] NIKLAS K J, ENQUIST B J. Canonical rules for plant organ bio-mass partitioning and annual allocation [J]. American Journal Botany, 2002, 89(5): 812-819.
- [21] POORTER H, NIKLAS K J, REICH P B, *et al.* Biomass allocation to leaves, stems and roots: meta-analyses of interspecific variation and environment control [J]. New Phytologist, 2012, 193(1): 30-50.
- [22] 何怀江, 叶尔江·拜克吐尔汉, 张春雨, 等. 吉林蛟河针阔混交林 12 个树种生物量分配规律[J]. 北京林业大学学报, 2016, 38(4): 53-62.  
HE H J, YEERJIANG B, ZHANG C Y, *et al.* Biomass allocation of twelve tree species in coniferous and broad-leaved mixed forest in Jiaohe, Jilin Province, Northeast China[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2016, 38(4): 53-62. (in Chinese)
- [23] 王晨, 江泽慧, 郭起荣, 等. 毛竹地上器官的生物量分配及其随个体大小变化的规律[J]. 生态学杂志, 2014, 33(8): 2019-2024.
- [24] WEINER J. Allocation, plasticity and allometry in plants[J]. Perspectives in Plant Ecology Eyoition and Systematics, 2004, 6(4): 207-215.
- [25] 朱雅静, 王雪, 王丹, 等. 不同干型云南松子代苗木生长量与异速生长分析[J]. 云南农业大学学报, 2021, 36(6): 1044-1050, 1075.  
ZHU Y J, WANG X, WANG D, *et al.* Analysis on growth and allometric growth of *Pinus yunnanensis* seedlings with different stem types[J]. Journal of Yunnan Agricultural University: Natural Science, 2021, 36(6): 1044-1050, 1075. (in Chinese)
- [26] 刘左军, 杜国祯, 陈家宽. 不同生境下黄芩囊 (*Ligularia virgaurea*) 个体大小依赖的繁殖分配[J]. 植物生态学报, 2002, 26(1): 44-50.  
LIU Z J, DU G Z, CHEN J K. Individual size-dependent reproductive distribution of *Ligularia virgaurea* in different habitats[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2002, 26(1): 44-50. (in Chinese)

(上接第 96 页)

- [24] MONTAGU K D, KEARNEY D E, SMITH R G B. The biology and silviculture of pruning planted eucalypts for clear wood production—a review[J]. Forest Ecology and Management, 2003, 179(1-3): 1-13.
- [25] 喻龙华, 厉月桥, 陈珍明, 等. 江西天然南方红豆杉群落及种群结构特征 [J]. 中南林业科技大学学报, 2021, 41(11): 164-172.  
YU L H, LI Y Q, CHEN Z M, *et al.* Community and population structure of natural *Taxus chinensis* var. *mairei* in Jiangxi Province[J]. Journal of Central South University of Forestry & Technology, 2021, 41(11): 164-172. (in Chinese)
- [26] 田红灯, 申文辉, 谭一波, 等. 不同林龄杉木人工林冠幅与生长因子的关系 [J]. 中南林业科技大学学报, 2021, 41(5): 93-101.  
TIAN H D, SHEN W H, TAN Y B, *et al.* Relationship between crown width and growth factors in Chinese fir plantation among different stand ages[J]. Journal of Central South University of Forestry & Technology, 2021, 41(5): 93-101. (in Chinese)
- [27] MOHAMMAD N, SONKAR M, PARDHI Y, *et al.* Assessment of morphological variation and association studies in *Litsea glutinosa* (Lour.) CB Rob. from Central India[J]. Journal of Sustainable Forestry, 2020, 39(2): 207-220.
- [28] ALVAREZ J A, VILLAGRA P E, VILLALBA R, *et al.* Effects of the pruning intensity and tree size on multi-stemmed *Prosopis flexuosa* trees in the central monte, Argentina [J]. Forest Ecology and Management, 2013, 310: 857-864.
- [29] LI Q, LIU Z, JIN G. Impacts of stand density on tree crown structure and biomass: a global meta-analysis[J]. Agricultural and Forest Meteorology, 2022, 326: 1-8.
- [30] MAURIN V, DESROCHERS A. Physiological and growth responses to pruning season and intensity of hybrid poplar[J]. Forest Ecology and Management, 2013, 304: 399-406.
- [31] 肖祥希. 修枝对福建柏林分生长及无节材形成的影响[J]. 林业科学研究, 2005, (1): 22-26.  
XIAO X X. Effect of stem pruning on growth and knot free timber production of *Fokienia hodginsii* plantation[J]. Forest Research, 2005, (1): 22-26. (in Chinese)