北京林业大学学报
JOURNAL OF BEIJING FORESTRY UNIVERSITY

塔里木盆地典型荒漠灌木枝叶异速生长关系

张芙宁 吴明玥 纪旭 刘娜 胡舒萍 贾昕

Allometry relationship of branches and leaves of typical desert shrubs in the Tarim Basin, Xinjiang of northwestern China

Zhang Funing, Wu Mingyue, Ji Xu, Liu Na, Hu Shuping, Jia Xin

引用本文:
张芙宁, 吴明玥, 纪旭, 刘娜, 胡舒萍, 贾昕. 塔里木盆地典型荒漠灌木枝叶异速生长关系[J]. 北京林业大学学报, 2025, 47(8):77–87. doi: 10.12171/j.1000–1522.20250036
Zhang Funing, Wu Mingyue, Ji Xu, Liu Na, Hu Shuping, Jia Xin. Allometry relationship of branches and leaves of typical desert shrubs in the Tarim Basin, Xinjiang of northwestern China[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2025, 47(8):77–87. doi: 10.12171/j.1000–1522.20250036

在线阅读 View online: https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20250036

您可能感兴趣的其他文章
Articles you may be interested in

干旱环境3种荒漠灌木叶绿素荧光参数动态
Dynamics of chlorophyll fluorescence parameters under drought condition for three desert shrub species
北京林业大学学报, 2020, 42(8): 72–80. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20190316

云南松不同家系苗木生物量分配及其异速生长
Biomass allocation and its allometric growth of *Pinus yunnanensis* seedlings of different families
北京林业大学学报, 2021, 43(8): 18–28. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20200142

江西省吉安地区火炬松地上生物量分配特征及模型研建
Characteristics of aboveground biomass allocation and model construction for loblolly pine in Ji’an Region, Jiangxi Province of eastern China
北京林业大学学报, 2022, 44(12): 41–51. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20210400

坡向对冀北山地蒙古栎幼树生长及生物量分配的影响
Effects of aspect on growth and biomass allocation of *Quercus mongolica* saplings in the mountain area of northern Hebei Province, northern China
北京林业大学学报, 2023, 45(12): 49–58. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20230160

塔里木河流域野生植物资源的县域分布格局及其影响因素
County-level distribution patterns and influencing factors of wild plant resources in the Tarim River Basin of northwestern China
北京林业大学学报, 2025, 47(7): 92–101. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20250106

黄栌幼苗根系构型对土壤养分胁迫环境的适应性研究
Adaptability response of root architecture of *Cotinus coggygria* seedlings to soil nutrient stress
北京林业大学学报, 2020, 42(3): 65–77. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20190218

DOI:10.12171/j.1000−1522.20250036

塔里木盆地典型荒漠灌木枝叶异速生长关系

张芙宁[1]　吴明玥[1]　纪　旭[1]　刘　娜[1]　胡舒萍[1]　贾　昕[1,2,3]
（1. 北京林业大学水土保持学院，北京 100083；2. 宁夏盐池毛乌素沙地生态系统国家定位观测研究站，北京 100083；
3. 北京林业大学林木资源高效生产全国重点实验室，北京 100083）

摘要:【目的】通过分析塔里木盆地典型荒漠灌木枝叶异速生长关系，揭示其形态与结构的生境适应策略。**【方法】**于 2023 年 7—8 月，以 3 种无同化枝灌木（黑果枸杞、泡泡刺、白刺）和 4 种具有同化枝的灌木（刚毛柽柳、多枝柽柳、塔里木柽柳、沙生柽柳）为研究对象，利用标准主轴回归分析了叶性状间、枝性状间以及枝−叶性状间异速生长关系，并重点检验异速生长指数（*b*）在两类群间和种间的差异。**【结果】**（1）叶面积与叶干质量生长关系在类群间和物种间差异不显著，均呈等速生长。（2）枝体积与干质量的 *b* 值在类群间和无同化枝物种间均差异显著；而在具有同化枝的物种间无显著差异，共同斜率为 1.125，枝体积的生长速度显著快于枝干质量。（3）荒漠灌木枝长度与枝直径的 *b* 在类群间和种间均无显著差异，共同斜率为 1.490，枝长度的生长速度显著快于枝直径。（4）荒漠灌木枝干质量生长速度总体上显著快于叶干质量（b = 0.876），个别物种（泡泡刺、沙生柽柳）表现出等速生长，而塔里木柽柳叶干质量与枝干质量无显著相关性。**【结论】**荒漠灌木叶面积−叶干质量、枝长度−枝直径、叶干质量−枝干质量异速生长关系不受光合器官形态影响，而枝体积−枝干质量异速生长关系在有无同化枝的类群间差异显著，总体反映了植物形态与结构在适应环境中的趋同和分化特征。研究结果加深了对荒漠植物生长规律和环境适应机制的认识，为荒漠地区开展植被生态建设提供了科学依据。

关键词：异速生长；荒漠灌木；同化枝；塔里木盆地；种间差异；适应策略
中图分类号：S792；Q948.1　　**文献标志码：**A　　**文章编号：**1000−1522(2025)08−0077−11
引文格式：张芙宁，吴明玥，纪旭，等. 塔里木盆地典型荒漠灌木枝叶异速生长关系［J］. 北京林业大学学报，2025，47(8)：77−87. Zhang Funing, Wu Mingyue, Ji Xu, et al. Allometry relationship of branches and leaves of typical desert shrubs in the Tarim Basin, Xinjiang of northwestern China［J］. Journal of Beijing Forestry University, 2025, 47(8): 77−87.

Allometry relationship of branches and leaves of typical desert shrubs in the Tarim Basin, Xinjiang of northwestern China

Zhang Funing[1]　Wu Mingyue[1]　Ji Xu[1]　Liu Na[1]　Hu Shuping[1]　Jia Xin[1,2,3]
(1. School of Soil and Water Conservation, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China;
2. Yanchi Ecological Research Station of the Mu Us Desert, Beijing 100083, China;
3. National Key Laboratory for Efficient Production of Forest Resources, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China)

Abstract:［**Objective**］This paper examines allometry relationship of branches and leaves of typical desert shrub species in the Tarim Basin, Xinjiang of northwestern China, aiming to reveal their morphological and structural adaptation strategies.［**Method**］During July−August 2023, we investigated three shrub species (*Lycium ruthenicum, Nitraria sphaerocarpa*, *N. tangutorum*), which had assimilative branches, and four shrub species (*Tamarix hispida*, *T. ramosissima*, *T. tarimensis*, *T. taklamakanensis*), which did not have assimilative branches. We used the standardized major axis regression analysis (SMA) to examine the

收稿日期: 2025−02−06　**修回日期:** 2025−03−20
基金项目: 第三次新疆综合科学考察项目 (2022xjkk0201)。
第一作者: 张芙宁。主要研究方向：植物异速生长。Email：jpxzfnbjfu@163.com　地址：100083 北京市海淀区清华东路 35 号北京林业大学水土保持学院。
责任作者: 贾昕，教授，博士生导师。主要研究方向：植物间相互作用、植物多样性和生态系统碳水循环。Email：xinjia@bjfu.edu.cn　地址：同上。
本刊网址: http://j.bjfu.edu.cn；http://journal.bjfu.edu.cn

allometry relationship among leaves, branches, and branch-leaf traits, with a particular focus on testing differences in allometric scaling exponent (*b*) between the two functional groups and among species. [**Result**] (1) The relationship between leaf area and leaf dry mass growth showed no significant differences between groups and species, with all showing isometric growth. (2) The relationship between branch volume and dry mass showed significant differences among groups and between species with and without assimilating branches. Groups with assimilating branches exhibited higher *b* values. However, no significant difference in *b* was found among species with assimilating branches, with a common value of 1.125, indicating that branch volume increased significantly faster than branch dry mass. (3) There was no significant difference in length and diameter of desert shrub branches between groups and species, with *b* consistently estimated at 1.490. The growth rate of branch length was significantly faster than that of branch diameter. (4) Overall, branch dry mass grew significantly faster than leaf dry mass (b = 0.876) for desert shrubs, although some species (*N. sphaerocarpa* and *T. taklamakanensis*) exhibited isometric growth, while there was no significant correlation between leaf dry mass and branch dry mass for *T. tarimensis*. [**Conclusion**] The allometry relationship of leaf area-leaf dry mass, branch length-branch diameter, and leaf dry mass-branch dry mass are not influenced by morphology of photosynthetic organs. However, the allometry relationship between branch volume and branch dry mass differs significantly between functional groups based on the presence or absence of assimilative branches. These findings highlight both convergent and divergent morphological and structural adaptations of desert shrubs in response to their environment. The research results have deepened our understanding of growth patterns and environmental adaptation mechanisms of desert plants, providing a scientific basis for vegetation ecological construction in desert areas.

Key words: allometry; desert shrubs; assimilative branch; the Tarim Basin; interspecies difference; adaptation strategy

植物性状反映植物存活、生长和繁殖对环境的适应性，广泛用于研究植物对环境的适应策略[1]。性状间关系的研究有助于揭示植物适应策略中的功能权衡与协同作用[2−4]。枝和叶片是植物性状研究中常用的基本单元[5−6]。作为植物光合与蒸腾作用的主要器官，叶片的形态结构影响着生态系统生产力和养分循环[7−8]。同时，叶片性状在功能群间和种间存在高度差异，是植物适应环境的重要指标[9]。枝则兼具运输和支持功能[10−11]，其形态特征影响着水分和养分的运输效率以及机械稳定性[12]。枝和叶片性状共同决定了冠层结构和光资源获取策略，进而影响植物生长和竞争能力[13−14]。因此，探讨枝与叶片的性状及其关系，对揭示植物的资源分配和生长策略具有重要意义。

异速生长关系表征植物不同器官或形态特征的相对生长速率差异，与植物资源分配模式和环境适应性密切相关[15−17]。例如，常绿阔叶植物的叶、根、茎之间的氮、磷含量呈异速生长关系，通过优化各器官的养分分配可提高整体养分利用效率[18]；而在不同立地条件下，沙柳丛生枝、茎、叶生物量分配的异速生长关系则因土壤含水率而呈显著差异，反映出植物通过调整器官相对生长速率来适应水分环境变化[19]。异速生长关系可用幂函数表征，已被广泛应用于探讨植物生长以及形态性状之间的关联。例如，WBE（west、brown 和 enquist）模型[20]认为，植物叶生物量随茎生物量和根生物量的增加而不成比例增长，其异速生长指数的理论值为 3/4。然而，与这些理论预测值相比，异速生长指数的实测值种间变异性更高[21−22]，这反映了不同物种对环境适应的差异性。目前，大多数物种异速生长关系研究聚集于拟合物种特异的经验参数[23−24]，而对资源受限环境下不同物种或植物类群表现出的异速生长模式及其适应意义的探讨仍不足。因此，对比异速生长关系的种间或功能群间差异，有助于揭示植物生长策略的多样性，并有助于精准估算群落结构与功能。

荒漠植物长期生存在干旱、高温、强风、强辐射等胁迫环境中，演化出了独特的形态和生理特征[25−26]。部分荒漠灌木叶片退化[27]，形成同化枝，成为主要光合器官。研究表明，同化枝在中亚荒漠地区的梭梭（*Haloxylon ammodendron*）、柽柳（*Tamarix chinensis*）、膜果麻黄（*Ephedra przewalskii*）等典型旱生灌木中广泛存在[28−29]。同化枝不仅能促进植物的生长、碳固定和水分利用[30]，还有助于维持生态系统结构与功能[31]。已有研究主要聚焦于同化枝的解剖

结构和光合生理特性[32−33]，对其形态和性状指标间异速生长关系的研究较少。具有同化枝的植物和其他植物在异速生长关系上存在怎样的共同规律或差异仍不清楚，这制约了对胁迫环境中特殊结构植物适应环境机制的深入理解。此外，量化荒漠灌木的枝叶异速生长关系，有利于补充和完善植物生长模型，为生物量和植物碳库调查提供参数依据。

塔里木盆地分布着我国最大的流动沙漠——塔克拉玛干沙漠。荒漠灌木是该区重要的植物类群，其中一些优势种叶片退化，但具有同化枝，如柽柳属（*Tamarix*）植物，另一些则无同化枝，但具有叶片，如白刺属（*Nitraria*）植物。因此，塔里木盆地是对比分析荒漠灌木枝形态特征及其异速生长规律的理想区域。本研究以塔里木盆地典型荒漠灌木为研究对象，分析枝叶异速生长关系及其在类群间（有、无同化枝）和物种间的共同性与差异，为深入认识荒漠植物的形态与结构适应策略提供科学依据。

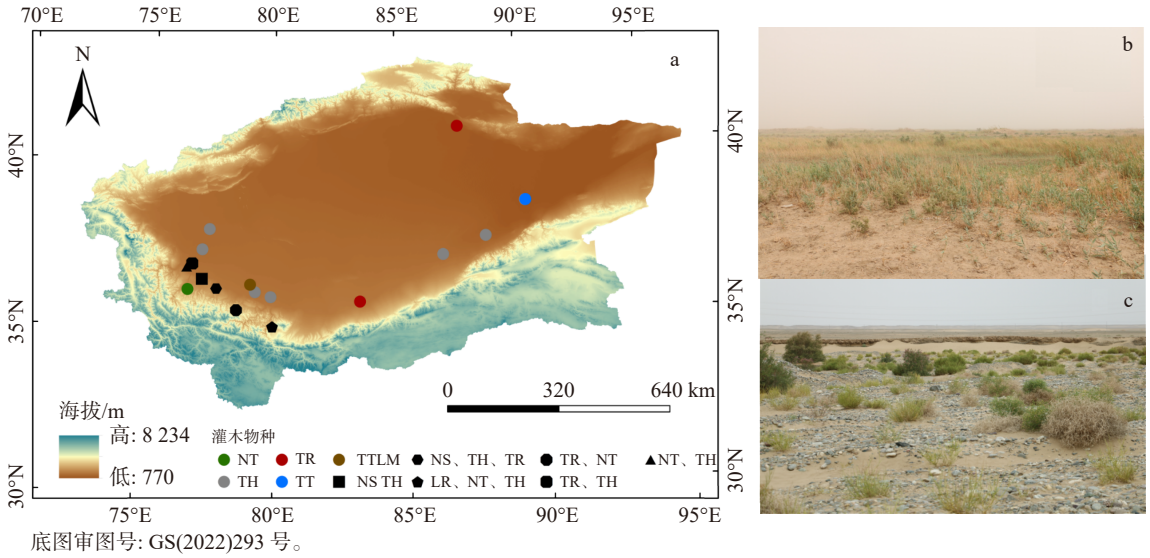
1　研究区概况与研究方法

1.1　研究区概况

研究区域位于新疆维吾尔自治区塔里木盆地（36°21′～41°32′N，76°30′～88°28′E，海拔高度 737～2 578 m），采样点主要分布于巴音郭楞蒙古自治州、喀什地区、和田地区等（图 1）。研究区属暖温带荒漠气候，年平均气温 9～11° C，极端高温达 40 ℃ 以上，极端低温低于−20 ℃[34]。区域内降水集中在夏季，年平均降水量小于 100 mm，而年均蒸发量高于 2 000 mm[35]。调查采样区域植物以旱生灌木、超旱生灌木和草本植物为主，优势植物包括多枝柽柳（*T. ramosissima*）、刚毛柽柳（*T. hispida*）、白刺（*N. tangutorum*）、骆驼刺（*Alhagi camelorum*）、黑果枸杞（*Lycium ruthenicum*）、花花柴（*Karelinia caspia*）、白麻（*Apocynum pictum*）、芦苇（*Phragmites australis*）和胀果甘草（*Glycyrrhiza inflata*）等。

1.2　野外采样和测量

2023 年 7—8 月在喀什地区、和田地区及巴音郭楞蒙古自治州南部选择典型荒漠灌木群落开展调查与采样。共选取采样点 17 个，采集对象包括 3 种无同化枝灌木：黑果枸杞（缩写为 LR）、泡泡刺（*N. sphaerocarpa*，NS）、白刺（NT），以及 4 种具有同化枝的灌木：刚毛柽柳（TH）、多枝柽柳（TR）、沙生柽柳（*T. taklamakanensis*，TTLM）、塔里木柽柳（*T. tarimensis*，TT）。每个灌木物种选择 3 株以上高度和冠幅中等的植株，依据植物性状测量采集手册[36]，每株在冠层中部不同方位采集 3 个以上生长良好、未受干扰、长短不一的当年生枝条，对于具有同化枝的植物，则为包含同化枝和木质化枝的末端枝条（图 2）。在室内，利用游标卡尺测量枝直径（以枝中部表示平均直径，精度 0.01 cm）和长度（精度 0.1 cm）。将枝条上所有叶片（包括同化枝）平铺于 A4 纸上拍照扫描，A4 纸上带有 2 cm × 2 cm 的黑色小方块作为参照物，而后使用 ImageJ 软件测量记录每个枝上的总叶投影面积（下文统称叶面积；对于具有同化枝的植物，叶面积指同化枝的投影面积）。最后，将所有枝叶样品分别放入信封袋中，带回实验室后放入 120 ℃ 烘箱中杀青，再将温度调至 80 ℃ 烘干至质量恒定，



a 为研究区位置与采样点分布图。LR.黑果枸杞 *Lycium ruthenicum*；NS.泡泡刺 *Nitraria sphaerocarpa*；NT.白刺 *N. tangutorum*；TR.多枝柽柳 *Tamarix ramosissima*；TTLM. 沙生柽柳 *T. taklamakanensis*；TT.塔里木柽柳 *T. tarimensis*；TH. 刚毛柽柳 *T. hispida*。下同。b 与 c 图为调查区域典型生境。

图 1　研究区域概况

Fig. 1　Overview of study area

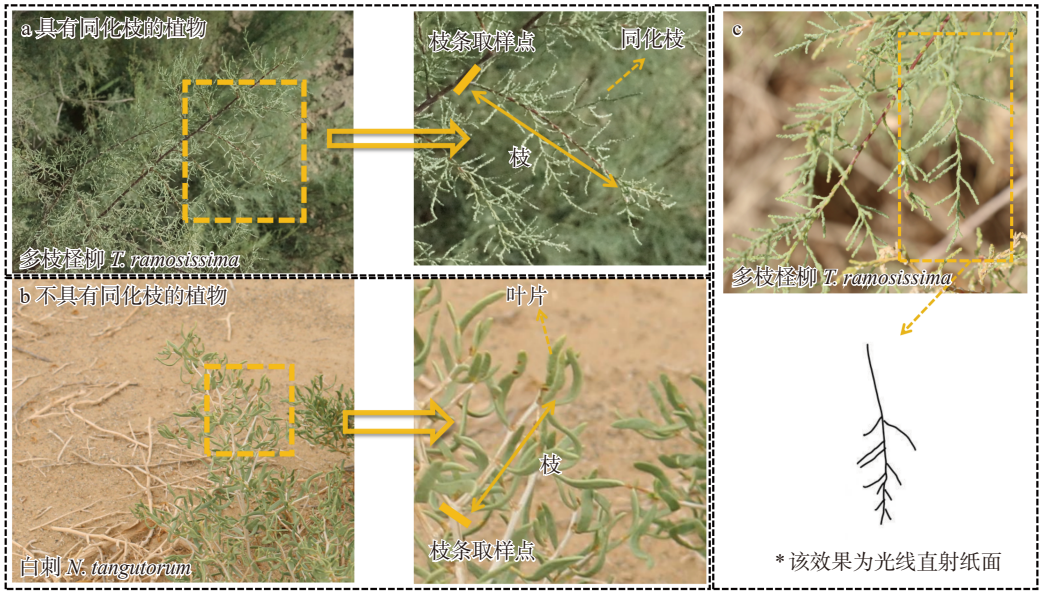


图 2 枝条采样示例及同化枝投影面积示意图

Fig. 2 Examples of branch sampling and schematic diagram of assimilative twig projected area

记录枝干质量(精度 0.001 g; 对于具有同化枝的植物, 枝干质量指木质化枝的干质量)和总叶干质量(精度 0.001 g; 下文统称叶干质量; 对于具有同化枝的植物, 叶干质量指同化枝的干质量)。枝体积由枝长度和枝直径计算得到。

1.3 数据分析

本研究利用幂函数方程经对数转换后的表达式 $\lg y = b\lg x + \lg a$ 拟合异速生长关系。在分析前, 对枝长度、枝直径、枝体积、枝干质量、叶面积和叶干质量等指标进行对数转换。使用 R 语言(4.3.3 版本)的“smatr”软件包[37]进行标准化主轴回归分析(standardized major axis regression analysis, SMA), 计算异速生长关系的斜率(即异速生长指数, 斜率 $b = 1$ 时为等速生长关系, 斜率 $b > 1$ 或 $b < 1$ 时为异速生长关系)和截距, 通过 Pitman[38]方法计算回归斜率和截距的置信区间。类群间(有、无同化枝)或种间斜率差异则采用 Warton 等[39]方法进行异质性检验。利用 Wald 检验判断共同斜率下截距是否存在显著差异。在分析时, 首先检验类群间 SMA 斜率差异。若无显著异质性($P > 0.05$), 则计算其共同斜率, 并在共同斜率下检验两个类群的截距差异。随后, 进一步检验每个类群内种间 SMA 斜率差异。若物种间斜率无显著异质性($P > 0.05$), 则计算物种的共同斜率, 并在该斜率下检验各物种的截距差异。最后, 单独拟合每一物种的回归方程。

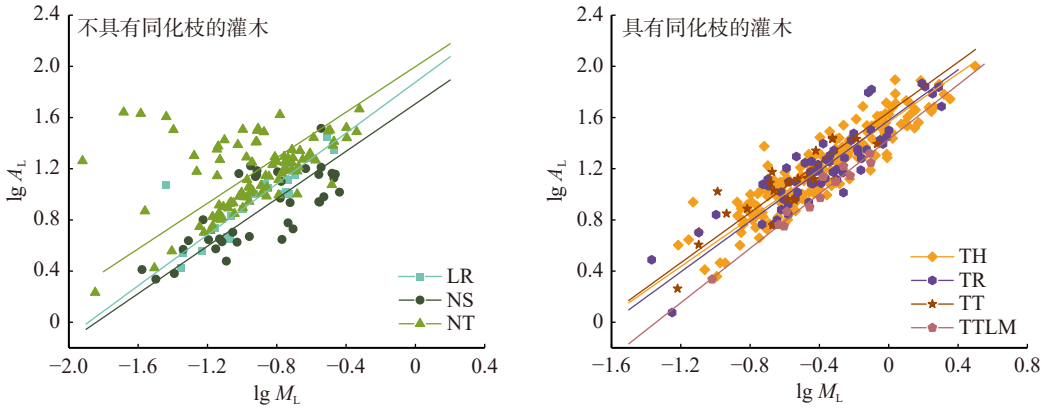
2 结果与分析

2.1 荒漠灌木叶面积与叶干质量异速生长关系

叶面积与叶干质量的 SMA 斜率在类群间($P = 0.653$)和种间(无同化枝的物种, $P = 0.793$; 具有同化枝的物种, $P = 0.410$)均无显著差异, 总体上表现为等速生长。具体而言, 类群共同斜率 0.964(95%CI = 0.918 ~ 1.012), 与 1 差异不显著($P = 0.306$); 无同化枝的物种共同斜率 0.927(95%CI = 0.815 ~ 1.049, $P = 0.588$); 具有同化枝的物种共同斜率 0.971(95%CI = 0.919 ~ 1.018, $P = 0.342$)(图 3)。截距在类群间($P < 0.001$)显著不同, 具有同化枝的物种截距总体较小。在两个类群内, 种间截距差异均显著($P < 0.001$)。无同化枝的物种中, 白刺(1.998, 95%CI = 1.827 ~ 2.168)截距最大, 泡泡刺(1.707, 95%CI = 1.507 ~ 1.908)最小; 具有同化枝的物种中, 塔里木柽柳(1.641, 95%CI = 1.484 ~ 1.798)的截距最大, 沙生柽柳(1.430, 95%CI = 1.357 ~ 1.502)的最小。分别拟合每个物种的 SMA 关系, 发现所有物种的叶面积与叶干质量均呈等速生长(表 1)。

2.2 荒漠灌木枝性状异速生长关系

枝体积与枝干质量的 SMA 斜率在类群水平上差异显著($P = 0.001$), 具有同化枝的类群枝体积与枝干质量 SMA 斜率(1.137, 95%CI = 1.071 ~ 1.208)大于另一类群(0.918, 95%CI = 0.826 ~ 1.021)。在两类群内部, 具有同化枝的物种间 SMA 斜率差异不显著, 共同斜率为 1.125(95%CI = 1.064 ~ 1.189, $P = 0.218$), 且显著大于 1($P < 0.001$), 表明枝体积生长速度显著大于枝干质量(图 4)。不同物种间枝体积与枝干质量 SMA 截距差异显著($P < 0.001$), 其中, 塔里木柽柳枝截距最大(0.771, 95%CI = 0.534 ~ 1.009), 沙生柽柳最小(0.593, 95%CI = 0.422 ~ 0.765)。而无同化枝的物种间枝体积与枝干质量



M_L. 叶干质量，g；A_L 叶面积，cm^2。

图 3　塔里木盆地不同灌木物种叶面积与叶干质量的生长关系

Fig. 3　Growth relationship between leaf area and leaf dry mass for different shrub species in the Tarim Basin

表 1　塔里木盆地 7 个灌木物种叶面积与叶干质量的标准主轴回归分析

Tab. 1　Standard major axis regression analysis of leaf area and leaf dry mass for seven shrub species in the Tarim Basin

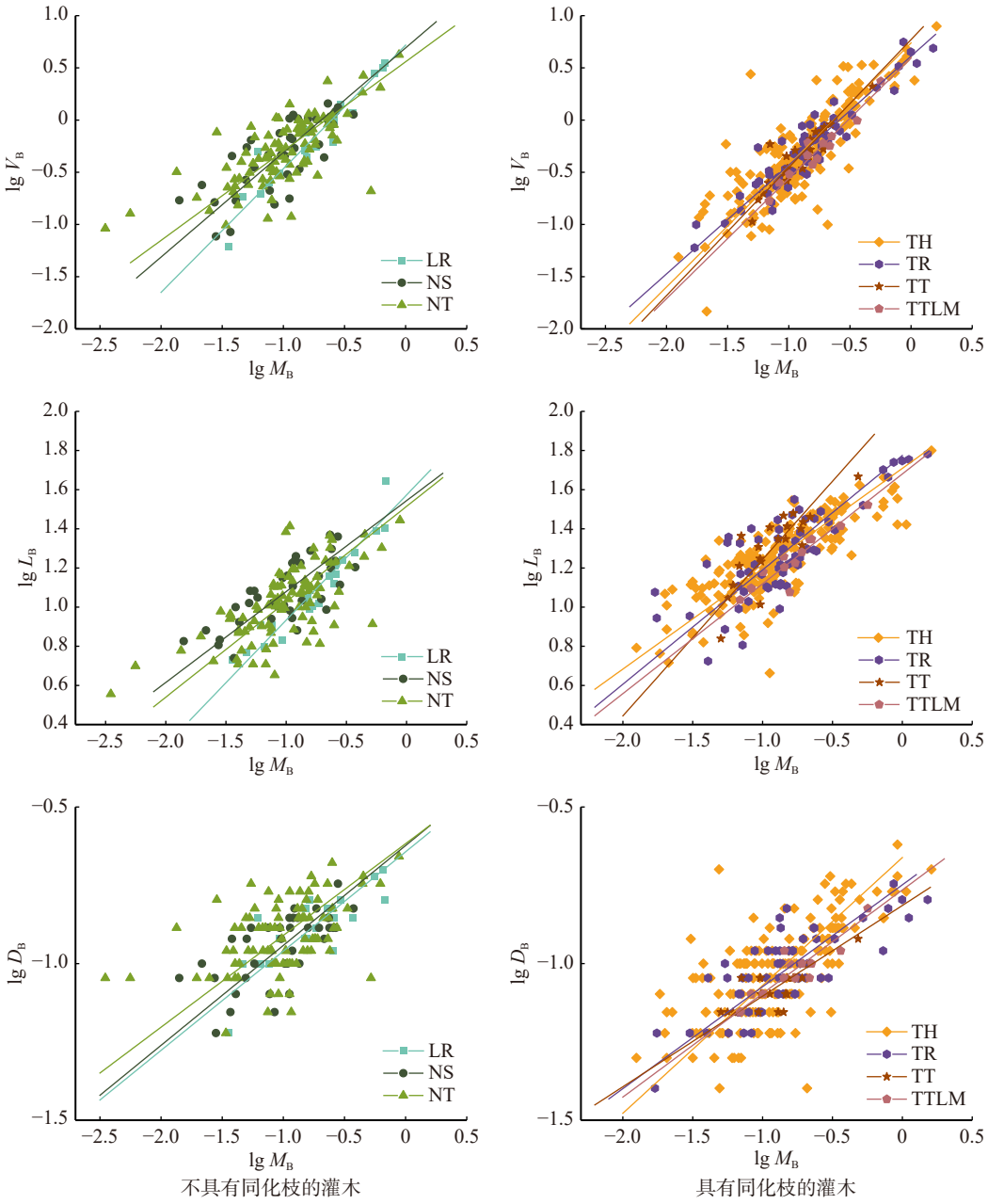
物种	SMA斜率(95%置信区间)	SMA截距(95%置信区间)	R^2	n
黑果枸杞 LR	0.994（0.761 ~ 1.298）	1.876(1.616 ~ 2.135）	0.684	21
泡泡刺 NS	0.927（0.740 ~ 1.162）	1.707（1.507 ~ 1.908）	0.558	37
白刺 NT	0.890（0.738 ~ 1.074）	1.998（1.827 ~ 2.168）	0.175	93
刚毛柽柳 TH	0.942（0.886 ~ 1.003）	1.566(1.536 ~ 1.597）	0.823	180
多枝柽柳 TR	0.987(0.881 ~ 1.105）	1.578(1.521 ~ 1.635）	0.807	62
塔里木柽柳 TT	0.980(0.772 ~ 1.244）	1.641(1.484 ~ 1.798）	0.749	21
沙生柽柳 TTLM	1.065（0.928 ~ 1.223 ）	1.430(1.357 ~ 1.502）	0.961	12

SMA 斜率差异显著(P = 0.011)，无共同斜率(图 4)。单物种分析发现，黑果枸杞和刚毛柽柳的枝体积与枝干质量 SMA 斜率显著大于 1，表明枝体积的生长速度显著大于枝干质量；而白刺枝体积生长速度显著小于枝干质量(表 2)。尽管泡泡刺、多枝柽柳、塔里木柽柳和沙生柽柳枝体积与枝干质量 SMA 斜率大于 1，但与 1 差异并不显著(表 2)。

枝长度与枝干质量的 SMA 斜率在类群间差异不显著，共同斜率 0.529(95%CI = 0.498 ~ 0.562，P = 0.183)，显著小于 1(P < 0.001)，表明枝长度的生长速度显著小于枝干质量。共同斜率下，具有同化枝的植物截距显著更大(P < 0.001)。而两类群内部，物种间斜率差异显著(无同化枝的物种间，P = 0.011；具有同化枝的物种间，P = 0.016)，无共同斜率(图 4)。单物种水平上，黑果枸杞、泡泡刺、白刺、刚毛柽柳、多枝柽柳和沙生柽柳的枝长度与枝干质量 SMA 斜率均显著小于 1(表 2)，枝长度的生长速度显著小于枝干质量。塔里木柽柳的枝长度与枝干质量 SMA 斜率小于 1，但差异不显著(表 2)。

枝直径与枝干质量的 SMA 斜率在类群水平上差异显著(P = 0.002)，无同化枝类群 SMA 斜率为 0.299(95%CI = 0.261 ~ 0.341)，小于具有同化枝的类群(0.385，95%CI = 0.354 ~ 0.419)。无同化枝的物种间 SMA 共同斜率为 0.298(95%CI = 0.261 ~ 0.341，P = 0.826)，且显著小于 1(P < 0.001)，表明枝干质量的生长速度显著大于枝直径(图 4)。白刺截距(−0.617，95%CI = −0.676 ~ −0.557)显著大于(P < 0.001)类群内其他物种。具有同化枝的植物 SMA 斜率差异显著(P = 0.030)，无共同斜率(图 4)。单物种水平上，所有物种的枝直径与枝干质量均呈 SMA 斜率显著小于 1 的异速生长(表 2)。

枝长度与枝直径的 SMA 斜率在类群间差异不显著，共同斜率 1.490(95%CI = 1.368 ~ 1.622，P = 0.073)，且显著大于 1(P < 0.001)，表明枝长度的生长速度显著快于枝直径。在两类群内部，无同化枝的物种间 SMA 斜率差异不显著(P = 0.793)，共同斜率为 1.663(95%CI = 1.436 ~ 1.916)，且显著大于 1(P < 0.001)。黑果枸杞截距(2.872，95%CI = 2.283 ~ 3.460)显著大于其他物种(P < 0.001)。具有同化枝的物种间 SMA 斜率差异显著(P < 0.001)，无共同斜



M_B. 枝干质量，g；V_B. 枝体积，cm^3；L_B. 枝长度，cm；D_B. 枝直径，cm。

图 4 塔里木盆地不同灌木物种枝体积、长度、直径与枝干质量的生长关系

Fig. 4 Growth relationship between branch volume, branch length, branch diameter and branch dry mass for different shrub species in the Tarim Basin

率(图 5)。所有物种枝长度与枝直径的 SMA 斜率均显著大于 1(表 2)。

2.3 荒漠灌木枝−叶间异速生长关系

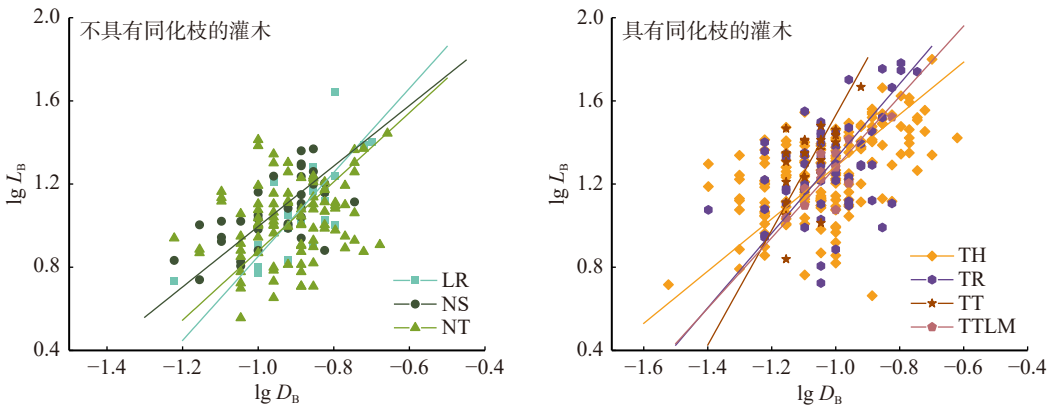
叶干质量与枝干质量的 SMA 斜率在类群间($P = 0.137$)和种间(无同化枝的物种，$P = 0.334$；具有同化枝的物种，$P = 0.319$)均无显著差异，并总体上表现为异速生长。具体而言，类群共同斜率 0.876(95%CI = 0.820 ~ 0.937)，与 1 差异显著($P < 0.001$)；无同化枝物种的共同斜率 0.826(95%CI = 0.750 ~ 0.914，$P = 0.001$)；具有同化枝物种共同斜率 0.902(95%CI = 0.831 ~ 0.973，$P = 0.033$)(图 6)。截距在类群间差异显著($P < 0.001$)，不具同化枝的物种截距总体较大。在两个类群内，种间截距差异均显著($P < 0.001$)。无同化枝的物种中，泡泡刺(0.042，95%CI = −0.133 ~ 0.217)截距最大，黑果枸杞(−0.344，95%CI = −0.448 ~ −0.240)最小；具有同化枝的物种中，刚毛柽柳(0.409，95%CI = 0.323 ~ 0.495)截距最大，多枝柽柳(0.341，95%CI = 0.217 ~ 0.466)最小。从 R^2 来看，塔里木柽柳的叶干质量与枝干质量相关性较低(表 3)。黑果枸杞、白刺、刚毛柽柳和多枝柽柳的叶干质量与枝干质量 SMA 斜率均显著小于 1(表 3)，表明叶干质量的生长速度显著小于枝干质量。泡泡刺叶干质量与枝干质量 SMA 斜率小于 1，沙生柽柳 SMA 斜率大于 1，但均与 1

表 2　塔里木盆地 7 个荒漠灌木物种枝性状间标准主轴回归分析

Tab. 2　Standard major axis regression analysis of branch traits for seven shrub species in the Tarim Basin

变量	物种	SMA斜率（95%置信区间）	SMA截距（95%置信区间）	R^2	n
枝体积–枝干质量	黑果枸杞 LR*	1.184（1.018～1.377）	0.718（0.568～0.868）	0.901	21
	泡泡刺 NS	1.002（0.803～1.250）	0.691（0.450～0.933）	0.576	37
	白刺 NT*	0.855（0.738～0.992）	0.559（0.421～0.697）	0.494	93
	刚毛柽柳 TH*	1.169（1.079～1.267）	0.739（0.647～0.832）	0..703	180
	多枝柽柳 TR	1.043（0.953～1.141）	0.612（0.524～0.700）	0.878	62
	塔里木柽柳 TT	1.226（1.000～1.502）	0.771（0.534～1.009）	0.818	21
	沙生柽柳 TTLM	1.152（0.959～1.383）	0.593（0.422～0.765）	0.932	12
枝直径–枝干质量	黑果枸杞 LR*	0.317（0.239～0.419）	−0.643（−0.718～−0.567）	0.652	21
	泡泡刺 NS*	0.319（0.247～0.413）	−0.623（−0.713～−0.534）	0.430	37
	白刺 NT*	0.293（0.244～0.352）	−0.617（−0.676～−0.557）	0.212	93
	刚毛柽柳 TH*	0.408（0.367～0.454）	−0.662（−0.704～−0.619）	0.487	180
	多枝柽柳 TR*	0.325（0.277～0.382）	−0.749（−0.798～−0.699）	0.612	62
	塔里木柽柳 TT*	0.289（0.213～0.393）	−0.815（−0.890～−0.729）	0.582	21
	沙生柽柳 TTLM*	0.331（0.243～0.451）	−0.765（−0.849～−0.681）	0.800	12
枝长度–枝干质量	黑果枸杞 LR*	0.640（0.557～0.734）	1.573（1.499～1.647）	0.918	21
	泡泡刺 NS*	0.464（0.369～0.585）	1.544（1.427～1.660）	0.541	37
	白刺 NT*	0.487（0.419～0.568）	1.515（1.433～1.596）	0.462	93
	刚毛柽柳 TH*	0.513（0.469～0.560）	1.709（1.664～1.754）	0.640	180
	多枝柽柳 TR*	0.584（0.501～0.681）	1.775（1.690～1.859）	0.644	62
	塔里木柽柳 TT	0.799（0.615～1.038）	2.043（1.843～2.243）	0.696	21
	沙生柽柳 TTLM*	0.561（0.431～0.730）	1.680（1.559～1.801）	0.857	12
枝长度–枝直径	黑果枸杞 LR*	2.020（1.465～2.786）	2.872（2.283～3.460）	0.536	21
	泡泡刺 NS*	1.454（1.121～1.886）	2.450（2.084～2.816）	0.411	37
	白刺 NT*	1.662（1.362～2.030）	2.540（2.231～2.848）	0.069	93
	刚毛柽柳 TH*	1.256（1.108～1.425）	2.540（2.375～2.705）	0.272	180
	多枝柽柳 TR*	1.796（1.424～2.264）	3.119（2.684～3.553）	0.181	62
	塔里木柽柳 TT*	2.762（1.881～4.056）	4.292（3.115～5.469）	0.327	21
	沙生柽柳 TTLM*	1.697（1.099～2.620）	2.978（2.200～3.756）	0.595	12

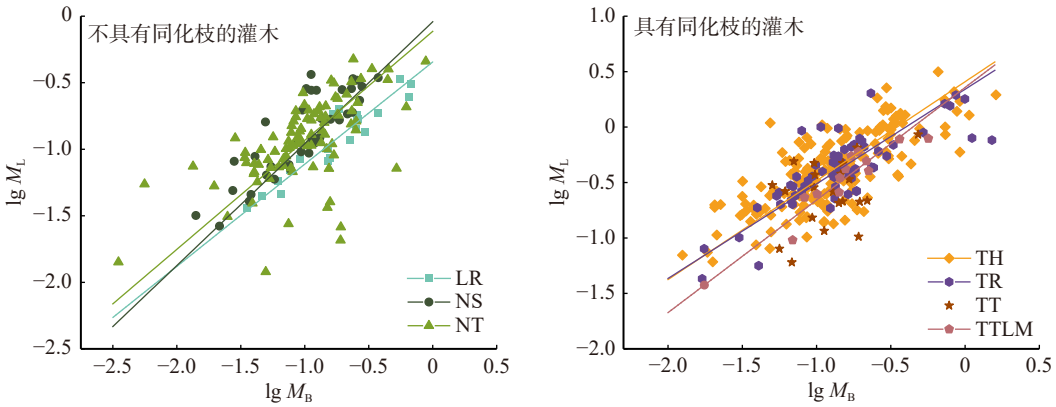
注：*表示SMA斜率与1差异显著（$P<0.05$）。下同。



L_B. 枝长度，cm；D_B. 枝直径，cm。

图 5　塔里木盆地不同灌木物种枝长度与枝直径的生长关系

Fig. 5　Growth relationship between branch length and branch diameter for different shrub species in the Tarim Basin



M_B. 枝干质量，g；M_L. 叶干质量，g。

图 6 塔里木盆地不同灌木物种叶干质量与枝干质量的生长关系

Fig. 6 Growth relationship between leaf dry mass and branch dry mass for different shrub species in the Tarim Basin

无显著差异(表 3)。

3 讨 论

3.1 塔里木盆地荒漠灌木叶异速生长关系

荒漠灌木叶面积与叶干质量呈等速生长，且在类群间和物种间表现出一致规律(图 3，表 2)。这表明荒漠灌木叶面积与叶干质量的等速生长关系不受光合器官形态差异的影响。在相似生境中，植物倾向于采用相似的“投资–收益”策略。以往研究[40]指出，叶面积(收益)与叶干质量(成本)呈异速生长指数小于 1 的异速生长关系，即呈现“收益递减”规律，这与本研究结果不一致。“收益递减”理论认为，植物投入更多资源用于机械支持和保护组织(如叶柄、叶脉、表皮层等)，从而使比叶面积随叶生物量的增长而下降，进而导致叶面积与叶干质量呈异速关系。而本研究中，荒漠灌木均无叶柄等叶片结构，叶片能够将更多资源用于光合作用，从而使总叶面积的增长速度与总叶干质量的增长速度保持一致。而在相同的叶面积与叶干质量生长规律下，具有同化枝的植物单位叶干质量的叶面积较小，即比叶面积(叶面积/叶干质量)更低。比叶面积与叶片的资源获取和水分利用能力密切相关[41]。具有同化枝的物种可能具有更厚的叶片、更高的叶肉组织密度，从而在资源有限的环境中维持生长并有效减少水分蒸腾损失。由于荒漠灌木叶面积与叶干质量关系具有共同的等速生长关系，便于叶生物量和叶面积之间相互换算[42]，并且在未来估算塔里木盆地荒漠植物碳吸收和碳贮存过程中，可使用一致的异速生长指数，从而简化计算。

3.2 塔里木盆地荒漠灌木枝异速生长关系

在类群和物种水平上，不同类型荒漠灌木的枝长度与枝直径间均呈异速生长关系，且两个水平上枝长度增长速度均快于枝直径(图 5，表 2)。这意味着，在相似气候和土壤条件下[43]，荒漠灌木对枝长度与直径的资源分配比例相对一致。长度与直径的异速增长体现了植物在机械稳定性、水分运输和光竞争之间的权衡[44]。通过增加枝长度，荒漠植物扩展了冠层生长空间，提高了光资源获取能力，增加了种子的扩散范围，从而有利于荒漠植物的生长和繁殖[45]。而即使相对较慢的直径增长速率也足以保证枝拥有足够的机械强度和水分、养分运输能力。

荒漠灌木枝体积与枝干质量的异速生长指数在

表 3 塔里木盆地 7 个灌木物种叶干质量与枝干质量的标准主轴回归分析

Tab. 3 Standard major axis regression analysis of leaf dry mass and branch dry mass for seven shrub species in the Tarim Basin

物种	SMA斜率(95%置信区间)	SMA截距(95%置信区间)	R^2	n
黑果枸杞 LR*	0.768(0.653 ~ 0.903)	−0.344(−0.448 ~ −0.240)	0.884	21
泡泡刺 NS	0.916 (0.767 ~ 1.093)	0.042 (−0.133 ~ 0.217)	0.731	37
白刺 NT*	0.819 (0.694 ~ 0.967)	−0.114 (−0.264 ~ 0.035)	0.358	93
刚毛柽柳 TH*	0.892 (0.809 ~ 0.983)	0.409(0.323 ~ 0.495)	0.566	180
多枝柽柳 TR*	0.853 (0.731 ~ 0.996)	0.341(0.217 ~ 0.466)	0.639	62
塔里木柽柳 TT	1.259 (0.820 ~ 1.934)	0.557(0.025 ~ 1.090)	0.151	21
沙生柽柳 TTLM	1.015 (0.736 ~ 1.399)	0.357(0.089 ~ 0.625)	0.785	12

两个类群间及部分物种间存在显著差异(图 4,表 2),这可能是由于光合器官形态的分化而产生的,即每类和每个物种荒漠灌木具有不同的枝生长模式,在以枝干质量推测枝体积时应采用类群或者物种特异的参数。具有同化枝的物种在类群水平上表现出枝体积的生长速度快于枝干质量的生长规律,即枝组织密度(枝干质量/枝体积)逐渐降低。低组织密度枝通常具有较高比例的薄壁组织和更大的管腔结构[46],有利于增强枝条的水分储存能力。因此,具有同化枝的植物在生长过程中可能逐渐提高枝条的水分含量,以适应环境中的水分胁迫,通过这种方式增强自身的生存能力。而多枝柽柳、塔里木柽柳和沙生柽柳表现出枝体积与枝干质量等速生长的特征,与类群水平的异速生长规律不同,这可能与这些植物生长在高盐碱胁迫和多风多沙埋的沙丘环境中有关。高盐碱环境增加了多枝柽柳和塔里木柽柳代谢压力,从而可能降低枝碳投入,使得植物将更多的能量投资于养分代谢,导致枝每单位体积的干质量更接近于均值[47]。沙丘环境中的风沙和干旱可能促使沙生柽柳通过维持较低的干质量和体积比例来降低水分损失[48],同时确保枝条的灵活性以抵御沙埋。在无同化枝的类群中,白刺枝体积的生长速度慢于枝干质量,与其他物种不同,这可能意味着在白刺生长过程中更倾向于增强组织密度和木质化来提高抗损害能力[49]。这些发现为理解胁迫环境下的枝适应性生长策略提供了初步线索,未来研究需进一步测量荒漠灌木的多种生理生态特征,从而深入评估胁迫环境对枝木质化和纤维化的影响。

3.3　塔里木盆地荒漠灌木枝–叶异速生长关系

荒漠灌木枝干质量的增长速度快于叶干质量,且类群间异速生长关系无显著差异(图 6,表 3)。生物量在植物各器官的分配方式是植物适应环境的结果[50]。也有研究[51]发现,叶干质量与枝干质量呈等速生长关系,但此类研究对象通常为生长在资源丰富、气候适宜的环境中的常绿或落叶植物。这些植物的生长环境通常限制较少,其枝的支持与运输功能需求相对较低,叶片与枝之间的资源分配趋于稳定比例,因而呈现出等速生长关系。然而,对于荒漠灌木来说,由于长期受到干旱、高温、强风等外在胁迫条件的影响,植物需要在力学支持与功能性需求之间实现更高效的资源权衡。在生长过程中,叶片对于枝的支持和运输需求显著增加,尤其是在应对强风力和水分胁迫的情况下,枝需具备更高的机械强度(如木质化比例增加)和更强的导水能力(如木质部的扩展)。因此,枝生物量更可能随叶片增长呈非线性增长,以满足这种胁迫环境下的功能需求[52]。本研究中,荒漠灌木类群叶干质量与枝干质量均呈现出相似的异速规律,说明荒漠灌木在适应荒漠环境中虽然存在形态和结构的差异,但生长模式具有趋同性[53]。此外,尽管类群差异和物种差异并不明显,但泡泡刺和沙生柽柳的叶干质量与枝干质量呈等速生长,而塔里木柽柳叶干质量与枝干质量之间关联性不大,说明这 3 类植物的生物量分配关系在适应环境中出现了物种水平的分异。

4　结　　论

(1)塔里木盆地荒漠灌木叶面积与叶干质量呈等速生长,表明这种生长模式不受光合器官形态的影响。在荒漠灌木碳储量估算中,可以用叶面积快速换算叶干质量,以简化计算。

(2)荒漠灌木枝长度与枝直径呈异速生长,在类群和物种水平上呈一致规律,荒漠灌木主要通过增加枝长度拓展生长空间,促进光资源获取和种子扩散。

(3)荒漠灌木枝体积与枝干质量关系可能受到光合器官形态差异影响,因而在类群间存在显著差异。具有同化枝的类群异速生长指数更大。在类群内部,具有同化枝的荒漠灌木物种枝体积增长速度快于枝干质量,通过降低组织密度以提高枝的水分保持与储存能力。

(4)荒漠灌木叶干质量与枝干质量呈异速生长,类群间与种间差异不显著。荒漠灌木向枝分配资源使其增加速度快于叶片,表明这些植物主要通过枝生物量积累实现地上部分生长,并抵御强风、沙埋等胁迫条件。

参　考　文　献

[1] Krishna M, Winternitz J, Garkoti S C, et al. Functional leaf traits indicate phylogenetic signals in forests across an elevational gradient in the central Himalaya[J]. Journal of Plant Research, 2021, 134(4): 753−764.

[2] Westoby M, Falster D S, Moles A T, et al. Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species[J]. Annual Review of Ecology and Systematics, 2002, 33: 125−159.

[3] Li L, McCormack M L, Ma C, et al. Leaf economics and hydraulic traits are decoupled in five species-rich tropical-subtropical forests[J]. Ecology Letters, 2015, 18(9): 899−906.

[4] Ma X Z, Wang X P. Biomass partitioning and allometric relations of the *Reaumuria soongorica* shrub in Alxa steppe desert in NW China[J]. Forest Ecology and Management, 2020, 468: 118178.

[5] Yang D M, Niklas K J, Xiang S, et al. Size-dependent leaf area ratio in plant twigs: implication for leaf size optimization[J]. Annals of Botany, 2010, 105(1): 71−77.

[6] 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.
Li Y N, Yang D M, Sun S C, et al. Effects of twig size on biomass allocation within twigs and on lamina area supporting efficiency in *Rhododendron*: al-lmetric scaling analyses[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2008, 32(5): 1175−1183.

[7] 刘艳杰, 刘玉龙, 王传宽, 等. 东北温带森林 5 个羽状复叶树种叶成本−效益关系比较 [J]. 植物生态学报, 2023, 47(11): 1540−1550.
Liu Y J, Liu Y L, Wang C K, et al. Comparison of leaf cost-benefit relationship for five pinnate compound-leaf tree species in temperate forests of northeast China[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2023, 47(11): 1540−1550.

[8] Guo X C, Niklas K J, Li Y R, et al. Diminishing returns: a comparison between fresh mass vs. area and dry mass vs. area in deciduous species[J]. Frontiers in Plant Science, 2022, 13: 832300.

[9] 张建玲, 于明含, 孙慧媛, 等. 毛乌素沙地不同龄级黑沙蒿 (*Artemisia ordosica*) 枝叶功能性状对干旱的响应 [J]. 中国沙漠, 2024, 44(2): 90−98.
Zhang J L, Yu M H, Sun H Y, et al. Response of functional characters of *Artemisia ordosica* at different ages to drought in Mu Us Sandy Land[J]. Journal of Desert Research, 2024, 44(2): 90−98.

[10] 李豪, 马如玉, 强波, 等. 胡杨当年生小枝茎构型对展叶效率的影响 [J]. 植物生态学报, 2021, 45(11): 1251−1262.
Li H, Ma R Y, Qiang B, et al. Effect of current-year twig stem configuration on the leaf display efficiency of *Populus euphratica*[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2021, 45(11): 1251−1262.

[11] 鲁进, 李峥, 冯真, 等. 西宁市丁香属植物小枝茎构型对展叶效率的影响 [J]. 生态学杂志, 2024, 43(2): 424−432.
Lu J, Li Z, Feng Z, et al. Effects of stem architecture on leaf expansion efficiencies of twigs for different *Syringa* species in Xining City[J]. Chinese Journal of Ecology, 2024, 43(2): 424−432.

[12] 张宁, 王金牛, 石凝, 等. 岷江源区两种优势针叶树当年生小枝性状与生物量分配随海拔的分异规律 [J]. 生态学报, 2023, 43(23): 9814−9826.
Zhang N, Wang J N, Shi N, et al. Differentiation patterns of current-year twig traits and biomass allocation of two dominant coniferous trees along an altitudinal gradient on the eastern edge of the Tibetan Plateau[J]. Acta Ecologica Sinica, 2023, 43(23): 9814−9826.

[13] Honda H, Fisher J B. Tree branch angle: maximizing effective leaf area[J]. Science, 1978, 199: 888−890.

[14] Weraduwage S M, Chen J, Anozie F C, et al. The relationship between leaf area growth and biomass accumulation in *Arabidopsis thaliana*[J]. Frontiers in Plant Science, 2015, 6: 167.

[15] Niklas K J. Plant allometry: is there a grand unifying theory?[J]. Biological Reviews, 2004, 79(4): 871−889.

[16] 贺纪正, 曹鹏, 郑袁明. 代谢异速生长理论及其在微生物生态学领域的应用 [J]. 生态学报, 2013, 33(9): 2645−2655.
He J Z, Cao P, Zheng Y M. Metabolic scaling theory and its application in microbial ecology[J]. Acta Ecologica Sinica, 2013, 33(9): 2645−2655.

[17] 翟军团, 李秀, 韩晓莉, 等. 胡杨茎叶化学计量和异速生长关系特征随发育阶段变化的性别差异 [J]. 西北植物学报, 2022, 42(9): 1570−1582.
Zhai J T, Li X, Han X L, et al. Sex dimorphism in allometric growth relationships of stoichiometric characteristics on *Populus euphratica* with different developmental stages[J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2022, 42(9): 1570−1582.

[18] 蔡妙莹, 张非凡, 李雪琴, 等. 6 种阔叶树幼苗不同器官的碳、氮和磷化学计量特征及其异速关系 [J]. 生态学报, 2025, 45(9): 4380−4390.
Cai M Y, Zhang F F, Li X Q, et al. Stoichiometric characteristics of carbon, nitrogen and phosphorus in different organs of 6 broad-leaf tree seedling[J]. Acta Ecologica Sinica, 2025, 45(9): 4380−4390.

[19] 王岳, 刘中华, 于明含, 等. 毛乌素沙地不同立地条件沙柳生物量异速生长规律 [J]. 干旱区研究, 2025, 42(2): 289−298.
Wang Y, Liu Z H, Yu M H, et al. Biomass allocation in *Salix psammophila* and the response to different site conditions in the Mu Us Sandy Land[J]. Arid Zone Research, 2025, 42(2): 289−298.

[20] Enquist B J, West G B, Charnov E L, et al. Allometric scaling of production and life history variation in vascular plants[J]. Nature, 1999, 401: 907−911.

[21] Chen S B, Li J L, Sun J, et al. “Diminishing returns” and leaf area-biomass scaling of ferns in subtropical ecosystems[J]. Frontiers in Plant Science, 2023, 14: 1187704.

[22] Li X, Li M, Xu L, et al. Allometry and distribution of nitrogen in natural plant communities of the Tibetan Plateau[J]. Frontiers in Plant Science, 2022, 13: 845813.

[23] 陈国鹏, 杨克彤, 王立, 等. 甘肃南部 7 种高寒杜鹃生物量分配的异速生长关系 [J]. 植物生态学报, 2020, 44(10): 1040−1049.
Chen G P, Yang K T, Wang L, et al. Allometric relations for biomass partitioning of seven alpine *Rhododendron* species in south of Gansu[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2020, 44(10): 1040−1049.

[24] 马玉珠, 程栋梁, 钟全林, 等. 7 种木本植物的分支指数与代谢指数 [J]. 植物生态学报, 2014, 38(6): 599−607.
Ma Y Z, Cheng D L, Zhong Q L, et al. Branching and metabolic exponents in seven woody plants[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2014, 38(6): 599−607.

[25] 李善家, 王子濠, 苏培玺, 等. 荒漠植物性状权衡策略及功能多样性研究进展 [J]. 生态学报, 2022, 42(18): 7308−7320.
Li S J, Wang Z H, Su P X, et al. Research progress on the trade-off strategy and functional diversity of desert plants[J]. Acta Ecologica Sinica, 2022, 42(18): 7308−7320.

[26] 邢鹏, 臧永新, 闵孝君, 等. 塔克拉玛干沙漠南缘防护林和自然群落中多枝柽柳的光合特征及水分利用效率 [J]. 应用生态学报, 2019, 30(3): 768−776.
Xing P, Zang Y X, Min X J, et al. Photosynthetic characteristics and water use efficiency of *Tamarix ramosissima* in shelterbelt and natural communities in south fringe of Taklamakan Desert,

China[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2019, 30(3): 768−776.

[27] Ávila-Lovera E, Zerpa A J, Santiago L S. Stem photosynthesis and hydraulics are coordinated in desert plant species[J]. New Phytologist, 2017, 216(4): 1119−1129.

[28] Orlovsky N, Birnbaum E. The role of *Haloxylon* species for combating desertification in Central Asia[J]. Plant Biosystems, 2002, 136(2): 233−240.

[29] Meng H H, Yin B F, Li Y G, et al. Differences and allometric relationships among assimilative branch traits of four shrubs in Central Asia[J]. Frontiers in Plant Science, 2022, 13: 1064504.

[30] Bossard C C, Rejmanek M. Why have green stems[J]. Functional Ecology, 1992, 6(2): 197.

[31] Zhou X, Yang M, Liu Z, et al. Dynamic allometric scaling of tree biomass and size[J]. Nature Plants, 2021, 7(1): 42−49.

[32] 张利刚, 曾凡江, 刘波, 等. 绿洲−荒漠过渡带四种植物光合及生理特征的研究 [J]. 草业学报, 2012, 21(1): 103−111.
Zhang L G, Zeng F J, Liu B, et al. Study of the photosynthesis characteristics and physical signs of four plants at the desert-oasis ecotone[J]. Acta Prataculturae Sinica, 2012, 21(1): 103−111.

[33] 王飞, 郭树江, 张卫星, 等. 不同年代梭梭同化枝解剖结构特征及其对土壤条件的响应 [J]. 西北植物学报, 2021, 41(3): 473−479.
Wang F, Guo S J, Zhang W X, et al. Anatomic structure characteristics of assimilating shoots of *Haloxylon ammodendron* in different ages and their response to soil conditions[J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2021, 41(3): 473−479.

[34] 毛东雷, 雷加强, 李生宇, 等. 策勒绿洲−沙漠过渡带小气候的空间差异 [J]. 中国沙漠, 2013, 33(5): 1501−1510.
Mao D L, Lei J Q, Li S Y, et al. Spatial difference of microclimate in the oasis-desert ecotone in Cele, Xinjiang, China[J]. Journal of Desert Research, 2013, 33(5): 1501−1510.

[35] 加沙来提·阿塔吾拉, 鲁艳, 张波, 等. 塔里木盆地南缘绿洲−沙漠过渡带 8 种植物 C、N、P 生态化学计量特征的季节变化 [J]. 生态学报, 2024, 44(19): 8605−8616.
Jiashalaiti A, Lu Y, Zhang B, et al. Seasonal variation of C, N, and P ecological stoichiometric characteristics of 8 plant species in the oasis-desert transitional zone on the southern margin of the Tarim Basin[J]. Acta Ecologica Sinica, 2024, 44(19): 8605−8616.

[36] Cornelissen J H C, Lavorel S, Garnier E, et al. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide[J]. Australian Journal of Botany, 2003, 51(4): 335.

[37] Warton D I, Duursma R A, Falster D S, et al. Smatr 3: an R package for estimation and inference about allometric lines[J]. Methods in Ecology and Evolution, 2012, 3(2): 257−259.

[38] Pitman E J G. A note on normal correlation[J]. Biometrika, 1939, 31(1/2): 9−12.

[39] Warton D I, Weber N C. Common slope tests for bivariate errors-in-variables models[J]. Biometrical Journal, 2002, 44(2): 161−174.

[40] Niklas K J, Cobb E D, Spatz H C. Predicting the allometry of leaf surface area and dry mass[J]. American Journal of Botany, 2009, 96(2): 531−536.

[41] Vile D, Garnier É, Shipley B, et al. Specific leaf area and dry matter content estimate thickness in laminar leaves[J]. Annals of Botany, 2005, 96(6): 1129−1136.

[42] Enquist B J, Niklas K J. Global allocation rules for patterns of biomass partitioning in seed plants[J]. Science, 2002, 295: 1517−1520.

[43] Xie J B, Tang L S, Wang Z Y, et al. Distinguishing the biomass allocation variance resulting from ontogenetic drift or acclimation to soil texture[J]. PLoS One, 2012, 7(7): e41502.

[44] Niklas K J, Kerchner V. Mechanical and photosynthetic constraints on the evolution of plant shape[J]. Paleobiology, 1984, 10(1): 79−101.

[45] Zeng T, Fan H K, Jin G Z, et al. Are shade tolerance and canopy gradient affecting twig-leaf trait scaling relationships in temperate forests[J]. Journal of Plant Ecology, 2024, 17(6): rtae082.

[46] Ziemińska K, Westoby M, Wright I J. Broad anatomical variation within a narrow wood density range: a study of twig wood across 69 Australian angiosperms[J]. PLoS One, 2015, 10(4): e0124892.

[47] Cheeseman J M. Mechanisms of salinity tolerance in plants[J]. Plant Physiology, 1988, 87(3): 547−550.

[48] Stratton L, Goldstein G, Meinzer F C. Stem water storage capacity and efficiency of water transport: their functional significance in a Hawaiian dry forest[J]. Plant, Cell & Environment, 2000, 23(1): 99−106.

[49] King D A, Davies S J, Tan S, et al. The role of wood density and stem support costs in the growth and mortality of tropical trees[J]. Journal of Ecology, 2006, 94(3): 670−680.

[50] 杨昊天, 李新荣, 刘立超, 等. 荒漠草地 4 种灌木生物量分配特征 [J]. 中国沙漠, 2013, 33(5): 1340−1348.
Yang H T, Li X R, Liu L C, et al. Biomass allocation patterns of four shrubs in desert grassland[J]. Journal of Desert Research, 2013, 33(5): 1340−1348.

[51] Sun S C, Jin D M, Shi P J. The leaf size-twig size spectrum of temperate woody species along an altitudinal gradient: An invariant allometric scaling relationship[J]. Annals of Botany, 2006, 97(1): 97−107.

[52] Li G Y, Yang D M, Sun S C. Allometric relationships between *Lamina* area, *Lamina* mass and petiole mass of 93 temperate woody species vary with leaf habit, leaf form and altitude[J]. Functional Ecology, 2008, 22(4): 557−564.

[53] 李金明, 叶玉媛, 刘锦春. 重庆地区几种常见单叶与复叶树种叶内生物量分配及异速生长分析 [J]. 植物科学学报, 2021, 39(1): 76−84.
Li J M, Ye Y Y, Liu J C. Analysis of leaf biomass allocation and allometric growth of several common single-leaf and compound-leaf tree species in the Chongqing area[J]. Plant Science Journal, 2021, 39(1): 76−84.

（责任编辑　孟　瑶
责任编委　孟　平）