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

树木大小和竞争对青岛市5种主要造林树种生物量分配的影响

于洋 李奇昌 金光泽 逄晨 崔君滕 钟杰超 赵芸 宋昱君 耿鹏飞

Effects of tree size and competition on biomass allocation of five major afforestation tree species in Qingdao, Shandong Province of eastern China

Yu Yang, Li Qichang, Jin Guangze, Pang Chen, Cui Junteng, Zhong Jiechao, Zhao Yun, Song Yujun, Geng Pengfei

引用本文:
于洋, 李奇昌, 金光泽, 逄晨, 崔君滕, 钟杰超, 赵芸, 宋昱君, 耿鹏飞. 树木大小和竞争对青岛市5种主要造林树种生物量分配的影响[J]. 北京林业大学学报, 2025, 47(10):32–41. doi: 10.12171/j.1000–1522.20250118
Yu Yang, Li Qichang, Jin Guangze, Pang Chen, Cui Junteng, Zhong Jiechao, Zhao Yun, Song Yujun, Geng Pengfei. Effects of tree size and competition on biomass allocation of five major afforestation tree species in Qingdao, Shandong Province of eastern China[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2025, 47(10):32–41. doi: 10.12171/j.1000–1522.20250118

在线阅读 View online: https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20250118

您可能感兴趣的其他文章

Articles you may be interested in

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

邻域竞争对长白落叶松生物量及其分配的影响

Effects of neighborhood competition on biomass and its allocation of *Larix olgensis*

北京林业大学学报, 2025, 47(4): 92–102. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20230322

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

天然云冷杉林树木生长与树木大小、竞争和树种多样性的关系

Relationship between tree growth and tree size, competition as well as species diversity in spruce–fir natural forests

北京林业大学学报, 2024, 46(5): 64–72. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20220409

邻近木多样性与竞争对天然云冷杉林树木生长的影响

Effects of neighboring tree diversity and competition on tree growth in natural spruce–fir forests

北京林业大学学报, 2024, 46(8): 111–121. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20230236

两种竞争指数对杉木生长和生物量评估的影响

Effects of two types of competition indices on growth and biomass assessment of *Cunninghamia lanceolata*

北京林业大学学报, 2025, 47(5): 72–82. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20230230

DOI:10.12171/j.1000−1522.20250118

树木大小和竞争对青岛市 5 种主要造林树种生物量分配的影响

于 洋[1] 李奇昌[1] 金光泽[1] 逄 晨[2] 崔君滕[2] 钟杰超[2]
赵 芸[2] 宋昱君[2] 耿鹏飞[3]
（1. 东北林业大学生态学院，黑龙江 哈尔滨 150040；2. 青岛林业调查规划设计院有限公司，山东 青岛 266061；
3. 国际竹藤中心三亚研究基地，海南 三亚 572000）

摘要:【目的】探究树木发育阶段与竞争的综合作用对树木生物量分配的影响，为崂山地区人工林生态系统功能优化提供理论依据。**【方法】**以青岛崂山地区 5 种主要造林树种（黑松、赤松、杨树、刺槐和麻栎）为研究对象，按 5 cm 的径级间隔划分样树，并采用 Hegyi 单木竞争指数量化样树的竞争强度，划分为 5 个竞争等级。通过采伐测定树木各器官生物量，研究不同树种树木生物量分配分布特征及其对树木大小和竞争的响应。**【结果】**叶生物量在树冠中上层占比最高，枝生物量则在中下层占比最高；干生物量占比最大（44.1%～69.9%），而叶生物量占比最小（0.8%～13.1%）；除赤松外，其他树种的地下生物量随地上生物量的增加而增加，且回归斜率大小为刺槐 > 黑松 > 麻栎 > 杨树；在竞争压力下，刺槐干和叶的投资显著增加，黑松则优先增加根的投资；树种、径级与竞争强度的交互作用显著影响树木各器官的分配格局。**【结论】**树木生长过程中各器官的生物量分配策略因树种的生理特性而异，速生树种与其他树种在竞争响应中的策略也不同；树木生物量分配受树种特性、发育阶段与环境压力协同作用的影响。本研究为进一步探索生物和非生物因素对树木生物量分配的调控机制以及人工林生态系统的功能优化提供了科学依据。

关键词：生物量分配；竞争；冠层；径级；人工林
中图分类号：S758.2 **文献标志码：**A **文章编号：**1000−1522(2025)10−0032−10
引文格式：于洋，李奇昌，金光泽，等. 树木大小和竞争对青岛市 5 种主要造林树种生物量分配的影响［J］. 北京林业大学学报，2025，47(10)：32−41. Yu Yang, Li Qichang, Jin Guangze, et al. Effects of tree size and competition on biomass allocation of five major afforestation tree species in Qingdao, Shandong Province of eastern China[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2025, 47(10): 32−41.

Effects of tree size and competition on biomass allocation of five major afforestation tree species in Qingdao, Shandong Province of eastern China

Yu Yang[1] Li Qichang[1] Jin Guangze[1] Pang Chen[2] Cui Junteng[2] Zhong Jiechao[2]
Zhao Yun[2] Song Yujun[2] Geng Pengfei[3]
(1. School of Ecology, Northeast Forestry University, Harbin 150040, Heilongjiang, China;
2. Qingdao Forestry Survey and Design Institute Co., Ltd, Qingdao 266061, Shandong, China;
3. Sanya Research Base, International Centre for Bamboo and Rattan, Sanya 572000, Hainan, China)

Abstract: ［**Objective**］This paper explores the comprehensive effects of tree development stage and competition on biomass allocation of trees, so as to provide a theoretical basis for the optimization of functions of plantation ecosystem in the Laoshan area of eastern China. ［**Method**］Taking five main afforestation tree species in the Laoshan area of Qingdao, i.e. *Pinus thunbergii*, *Pinus densiflora*, *Populus*

收稿日期: 2025−04−08 **修回日期:** 2025−05−01
基金项目: 黑龙江省自然科学基金项目（TD2023C006）。
第一作者: 于洋。主要研究方向：森林生态学。Email: yuyangnefu@126.com 地址：150040 黑龙江省哈尔滨市香坊区和兴路 26 号东北林业大学生态学院。
责任作者: 金光泽，博士生导师，教授。主要研究方向：森林生态学。Email: taxus@126.com 地址：同上。
本刊网址: http://j.bjfu.edu.cn；http://journal.bjfu.edu.cn

przewalskii, *Robinia pseudoacacia*, and *Quercus acutissima* as the research objects, we divided the sample trees in plot into diameter classes at 5 cm intervals, quantify the competition intensity of sample trees using Hegyi's single tree competition index, and divide them into five competition levels. By harvesting and measuring the biomass of various tree organs, this study investigated the characteristics of biomass allocation and distribution among different tree species, as well as their responses to tree size and competition. [**Result**] Leaf biomass was concentrated in the upper and middle layers of tree crown, while the proportion of branch biomass was the highest in the middle and lower layers. The proportion of trunk biomass was the largest (44.1%−69.9%), while the proportion of leaf biomass was the smallest (0.8%−13.1%); Except for *Pinus densiflora*, the underground biomass of other tree species increased with the increase of aboveground biomass, and the regression slope was *Robinia pseudoacacia* > *Pinus thunbergii* > *Quercus acutissima* > *Populus przewalskii*. Under competitive pressure, the investment in trunk and leaves of *Robinia pseudoacacia* increased significantly, while *Pinus thunbergii* preferentially increased the investment in roots. The interaction among tree species, diameter class, and competition intensity significantly affected the allocation patterns of various tree organs. [**Conclusion**] The biomass allocation strategies of each organ during tree growth vary according to the physiological characteristics of tree species, and the strategies of fast-growing tree species in the competitive response are also different from those of other tree species. Tree biomass allocation is affected by synergistic effect of tree species characteristics, developmental stages and environmental pressures. This study provides basic data and scientific basis for further exploring the regulatory mechanisms of biotic and abiotic factors on the biomass allocation of trees and the functional optimization of plantation ecosystems.

Key words: biomass allocation; competition; crown layer; diameter class; plantation

植物生物量是森林生态系统的关键生态指标，不仅能够用于评估生态系统的生产力、物质循环和能量流动，还与多种生态功能密切相关，在一定程度上能够反映出森林的经营水平与开发利用价值[1]。生物量分配是指植物将碳及其他资源分配到不同器官（如叶、茎、根）的过程，此过程是植物适应环境、优化资源利用的核心策略，反映了植物在生长、繁殖和生存之间的权衡[2]。植物通过生物量分配策略实现资源的最优配置，使其能够在不同的生境中达到最佳生长状态[3]。

树木大小是影响生物量分配模式的关键因素之一。随着树木生长，其资源获取能力和环境适应策略发生显著变化，进而导致生物量在各器官和树冠各高度层之间的分配差异[2]。对于较小的树木，生物量优先分配至叶片以最大化光合效率，从而支持其快速生长和提升资源获取能力。相比之下，较大的树木则将更多的生物量投入树干，以支撑其庞大的冠层结构，同时增加根系投资以确保水分和养分的有效获取[4]。这种分配策略有利于提高光、水分和养分等资源的吸收和利用效率[2]。此外，树冠不同高度层的枝、叶生物量分配也表现出明显的阶段性特征。随着树木大小增加，树冠上层的枝、叶生物量通常呈现先增加后稳定的趋势[5]。竞争在森林生态系统中无处不在，同时也是决定森林空间结构的重要因素[6]。在全球气候变化背景下，树木间的竞争加剧可能会导致生物量分配模式的适应性调整，从而影响生态系统的功能和稳定性[7]。竞争通过改变光照条件影响器官间的生物量分配。在光竞争激烈的环境中，树木可能优先将生物量分配至树干以支持高生长，从而增加对光资源的获取能力[8]。竞争会通过影响冠层发育来调控生物量分配模式[9]，随着竞争强度增加，树木可能会增加根系投资以提高资源获取效率，同时通过减少繁殖器官生物量来降低能量消耗[10]，但这种分配策略可能会牺牲树木地上部分的生长，从而导致树木整体生长速率下降。还有一些研究也发现树木生物量的积累与分配可能会受到林龄[11]、地形因素[12]以及气候条件[13]等因素的影响。

树木大小和竞争是森林生态系统的两个关键驱动因素，树木大小反映了树木的生长阶段和资源获取能力，竞争则改变树木获取资源的可利用性，虽然有研究表明竞争、植物大小和生物量有相关关系[14]，但是目前关于树木大小和竞争对树木生物量分配的影响机制的研究还较少。本文以青岛市 5 种主要造林树种：黑松（*Pinus thunbergii*）、赤松（*Pinus densiflora*）、杨树（*Populus przewalskii*）、刺槐（*Robinia pseudoacacia*）、麻栎（*Quercus acutissima*）为研究对象，针对不同径级的样树，测定其竞争指数和各器官生物量，探讨以下问题：（1）树木不同径级间枝、叶生

物量的垂直分布特征，以及各器官之间(干、枝、叶、根)的生物量分配差异；(2)竞争强度对树木各器官生物量分配比例的影响；(3)径级和竞争是否共同调节了树木的生物量分配策略。旨在为了解生物和非生物因素对树木生物量分配的调控机制以及人工林生态系统功能优化提供基础数据和科学依据。

1 研究区概况与研究方法

1.1 研究区概况

试验地点位于中国山东省青岛市崂山区林场，地处山东半岛南端(36°05′～36°19′N，120°24′～120°42′E)，森林覆盖率达 64%，林木总蓄积量为 50 万 m^3。该地区的地带性植被为暖温带落叶阔叶林，其中黑松人工林是崂山地区的主要森林类型，主要树种包括黑松、刺槐、赤松、麻栎等。土壤母岩主要为中生代花岗岩酸性岩类及喷发熔岩基性岩类，土壤类型以棕壤为主。崂山属温带海洋性季风气候，年平均气温为 11.9℃，年均降水量约 800 mm，年日照时数为 2 622.3 h。

1.2 数据采集

于 2022 年 7 月在崂山区林场内选取了 5 种主要造林树种(黑松、赤松、杨树、刺槐、麻栎)作为研究对象，每个树种选取 12 至 18 株生长状况良好的样树进行采伐(表 1)。根据胸径(DBH)大小，将样树按 5 cm 间隔划分为 4 个径级：Ⅰ(7 cm < DBH ≤ 12 cm)；Ⅱ(12 cm < DBH ≤17 cm)；Ⅲ(17 cm < DBH ≤ 22 cm)；Ⅳ(DBH > 22 cm)。

以样树为中心，设置半径为 5 m 的样方，调查样方内胸径 ≥ 5 cm 的所有乔木作为竞争木，记录竞争木物种、胸径以及与样树距离。样树采伐后，测量其树高，并将树干按 2 m 分段(在 1.3 至 2.0 m 处额外增加一段)，每段底部(包括梢头木)截取圆盘，分别称取木段和圆盘的鲜质量作为树干鲜质量。将树冠按高度平均分为上、中、下 3 层，每层树枝从木段上分离，叶片从树枝上完全分离，现场分别称取枝和叶的鲜质量。将每株样树中均匀采集的圆盘、叶和枝的样本送至实验室。根系生物量采用人工挖掘法测定，先挖掘树桩，再挖掘其余根系至根尖，将全部树根挖净，去掉根上附着的泥沙，洗净，用纸或布把附着的水吸干，分别测定其鲜质量。由于小根(直径 < 5 mm)对根系总生物量的影响不大且全部挖掘出来非常困难，所以只对直径 ≥ 5 mm 的树根进行挖掘[15]。将所有采集的样本在 85 ℃ 恒温干燥箱中烘干至质量恒定，计算各部分的含水率，并通过鲜质量换算得到各器官的干质量。地上生物量为干生物量、枝生物量和叶生物量之和，地下生物量为根生物量。根冠比为根生物量与地上生物量之比。

1.3 数据处理

1.3.1 竞争强度

在众多竞争指数中，Hegyi 提出的有关距离的预测模型得到了普遍的认可和广泛的应用[16]。因此，本文采用 Hegyi 单木竞争指数[17]。

$$CI_i = \sum_{j=1}^{N} \frac{D_j}{D_i} \times \frac{1}{S_{ij}}$$

式中：j、i 分别表示竞争木与样树，CI_i 为对象木竞争指数，D_j 为竞争木胸径，D_i 为样树胸径，N 为竞争木的株数，S_{ij} 为样树和竞争木之间的距离。CI 值越大，表示样树受到的竞争强度越大。为了反映树木的平均竞争水平，取样树竞争指数的平均值作为林木竞争指数[16]，根据 CI 大小划分为 5 个竞争强度：1(CI ≤ 8)、2(8 < CI ≤ 16)、3(16 < CI ≤ 24)、4(24 < CI ≤ 32)和 5(32 < CI ≤ 40)。

1.3.2 数据分析

利用 SPSS 27.0 软件对各器官生物量分配参数进行统计分析，采用最小显著差异法检验 5 种树种在不同径级和冠层高度的枝叶生物量分配差异，显著性水平设为 $\alpha = 0.05$。为使数据符合正态分布，本研究将地上生物量和地下生物量进行以 10 为底的对数转换后再进行数据分析，采用标准化主轴估计法(standardized major axis，SMA)检验地上生物量和地下生物量相关关系是否显著。采用 Warton 研究方法判定地上和地下生物量间相关关系的斜率与 1 或 −1 是否存在显著差异[18]，计算利用了 smatr Version

表 1 5 种树种样树基本特征（平均值 ± 标准差）

Tab. 1 Basic characteristics of sample trees of five tree species (mean ± SD)

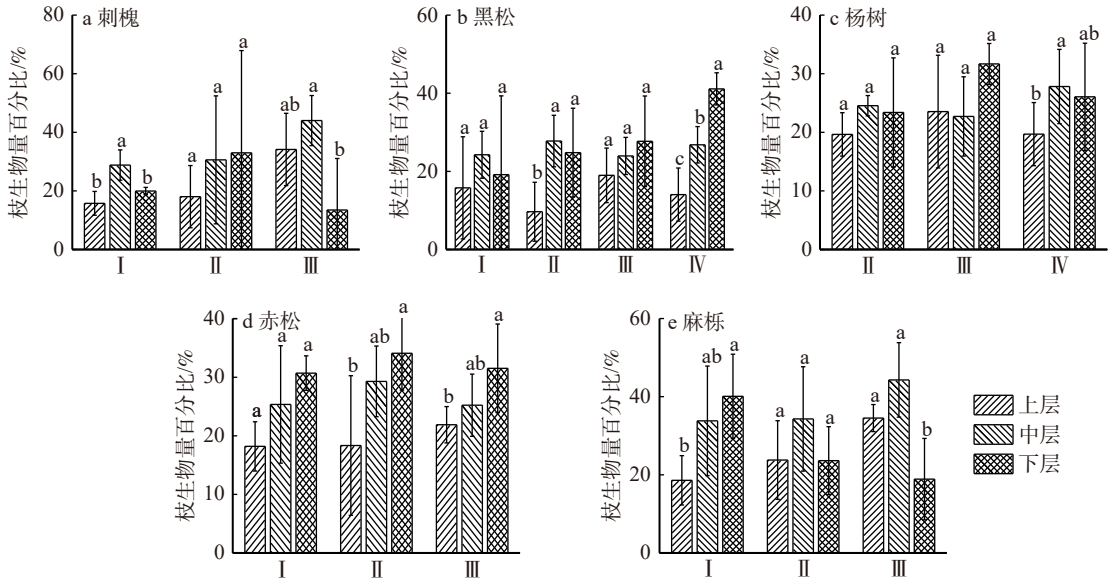
树种	株数	胸径/cm	树高/m	竞争强度
刺槐 *Robinia pseudoacacia*	12	16.5 ± 5.0	10.6 ± 1.9	7.0 ± 6.6
黑松 *Pinus thunbergii*	18	15.9 ± 5.7	8.2 ± 2.2	11.9 ± 6.0
杨树 *Populus przewalskii*	16	21.0 ± 5.0	14.7 ± 1.7	2.7 ± 1.5
赤松 *Pinus densiflora*	12	16.0 ± 4.9	9.3 ± 2.2	3.4 ± 2.1
麻栎 *Quercus acutissima*	12	15.2 ± 4.0	9.0 ± 1.7	12.1 ± 12.1

2.0。利用一般线性方程 $y = b + ax$ 和非线性方程 $y = ax^b$ 拟合竞争指数和生物量分配之间的关系。通过比较方程的调整决定系数(R^2_{adj})评估模型拟合效果。采用多因素方差分析检验树种、径级、竞争强度及其交互作用对树木各器官生物量比例的影响。所有绘图均在 R 4.4.2 软件中完成。

2　结果与分析

2.1　5 种树种不同径级间枝、叶生物量分配

5 种树种中，树冠中、下层枝生物量占比较大(图 1)，而叶生物量则大部分集中于树冠的中上层(图 2)。刺槐树冠中层的枝生物量占比在小径级时显著大于上下层，在大径级时显著大于下层，而树冠下层叶生物量占比较小但与中上层差异不显著。随着径级增加，黑松和赤松不同树冠高度层间的上层枝生物量占比显著小于下层；在径级Ⅱ中黑松树冠中层叶生物量占比显著大于上下层，而在径级Ⅲ中赤松树冠下层叶生物量占比显著小于中上层。杨树树冠不同高度层间的枝叶生物量占比在小径级时差异不显著，只在径级Ⅳ时，树冠中上层的枝生物量分配差异显著。麻栎枝生物量占比在小径级时上层显著小于下层，而在大径级时上层显著大于下层。



罗马字母分别代表 4 个径级：Ⅰ(7 cm < DBH ≤ 12 cm)，Ⅱ(12 cm < DBH ≤17 cm)，Ⅲ(17 cm < DBH ≤ 22 cm)和Ⅳ(DBH > 22 cm)。不同小写字母表示相同径级内不同冠层高度之间生物量百分比具有显著差异($p < 0.05$)。下同。

图 1　5 种树种不同径级不同冠层高度的枝生物量分配

Fig. 1　Branch biomass allocation in five tree species with different diameter classes and heights of crown layer

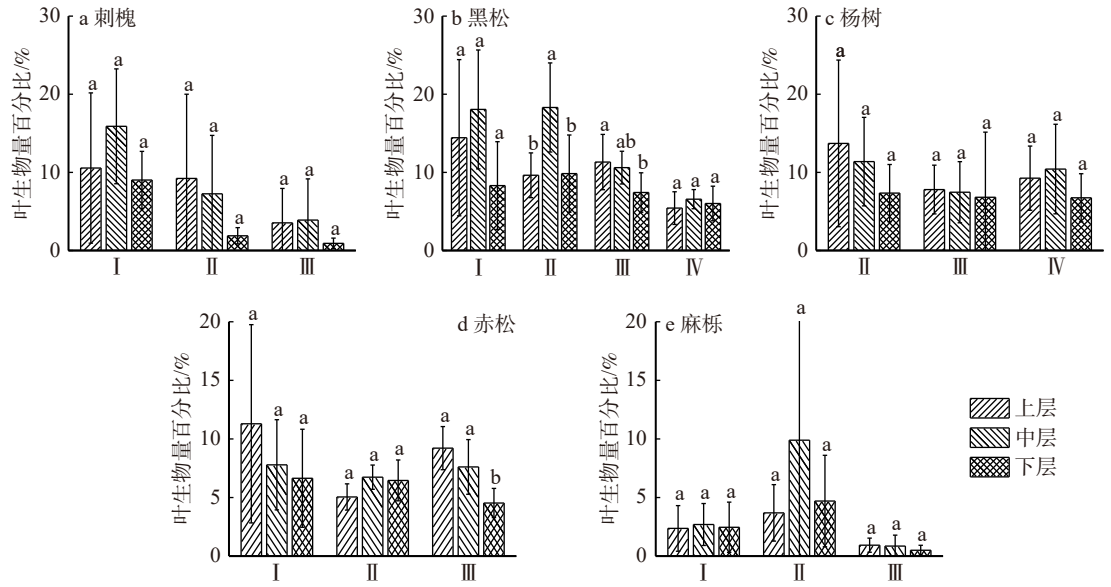


图 2　5 种树种不同径级不同冠层高度的叶生物量分配

Fig. 2　Leaf biomass allocation in five tree species with different diameter classes and heights of crown layer

2.2 5 种树种不同径级间不同器官的生物量分配

5 种树种中干生物量所占的比例最大(44.1% ~ 69.9%)，而叶生物量占的比例最小(0.8% ~ 13.1%)，各器官生物量的分配比例大小为干 > 根 > 枝 > 叶(图 3)。随着径级增加，刺槐的树干生物量百分比显著减小，根生物量百分比显著增加；黑松的叶生物量百分比随着径级增加显著减少，杨树和赤松的根生物量百分比随径级增加显著减少(图 3)。

除赤松外，其他树种地上生物量与地下生物量呈显著正相关关系，即地下生物量随地上生物量的增加而增加，且 4 种树种的回归斜率大小为刺槐 > 黑松 > 麻栎 > 杨树(图 4)。刺槐、杨树和麻栎地上生物量与地下生物量相关关系的斜率分别为 1.24、0.69 和 0.72，与 1 有显著差异($p < 0.05$)，呈异速生长关系；黑松地上生物量与地下生物量相关关系的斜率为 1.12，与 1 无显著差异，呈等速生长关系；其中，刺槐的结果拟合效果最好，赤松的结果拟合效果最差(图 4)。

2.3 竞争强度对 5 种树种生物量分配的影响

刺槐和黑松的竞争强度与器官生物量百分比有显著的相关关系(图 5a, b)。刺槐的竞争强度与干、枝、叶、根生物量占比以及根冠比均符合非线性关系($p < 0.05$)。具体而言，干和叶生物量占比随着竞争强度的增加而显著增加($p < 0.05$)，而枝、根生物量占比和根冠比随着竞争强度的增加而显著减少(图 5a)。黑松只有根生物量占比和根冠比与竞争强度符合线性关系($p < 0.01$)，且根生物量占比和根冠比均随着竞争强度的增加而显著增加(图 5b)。而其他 3 种树种不同器官的生物量百分比与竞争强度之间的关系均不显著。

2.4 树种、径级和竞争强度对各器官生物量占比及根冠比的影响

不同树种对各器官生物量百分比的影响极显著($p < 0.01$)，不同径级对各器官生物量百分比及根冠比的影响显著($p < 0.05$)，不同竞争强度对各器官生物量百分比及根冠比的影响极显著($p < 0.001$)(表 2)。树种和径级的交互作用以及树种和竞争强度的交互作用对树木各器官生物量百分比及根冠比的影响均极显著($p < 0.001$)；径级和竞争强度的交互作用对树木干生物量百分比和枝生物量百分比的影响均显著($p < 0.05$)，而对叶生物量百分比、根生物量百分比和根冠比的影响不显著；树种、径级和竞争强度三者的交互作用对树木各器官生物量百分比及根冠比的影响均极显著($p < 0.01$)(表 2)。

3 讨 论

3.1 树木大小对枝、叶生物量垂直分布的影响

树冠垂直空间分布也会影响树木枝叶对光照的吸收，从而影响生物量分配[19]。自树冠顶部到树冠底层，光照、温度和水分等生态因子存在明显差异。不同冠层高度的植物叶片在光照、水分吸收和化学元素利用等方面均存在差异，而植物对资源的高效

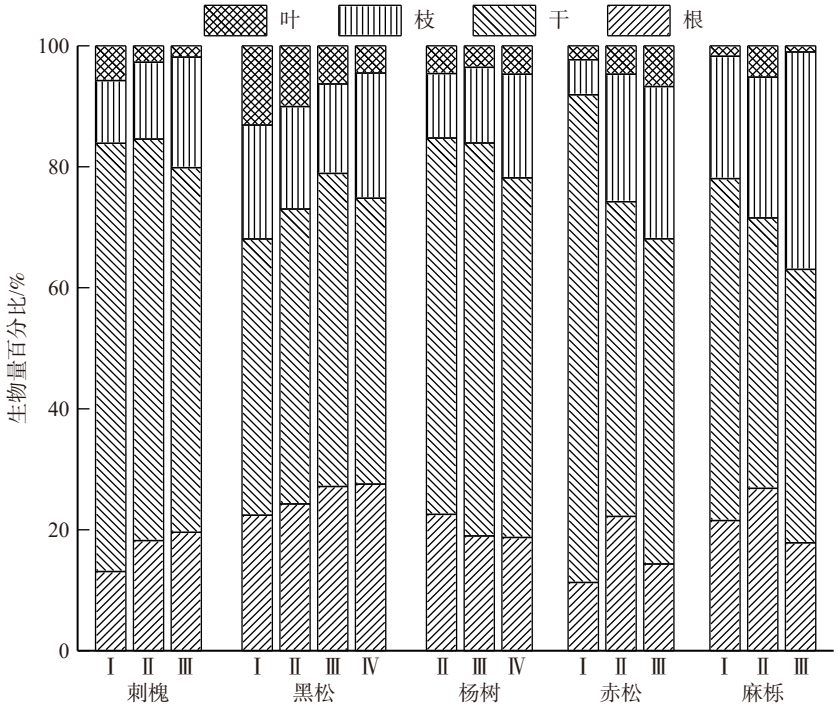
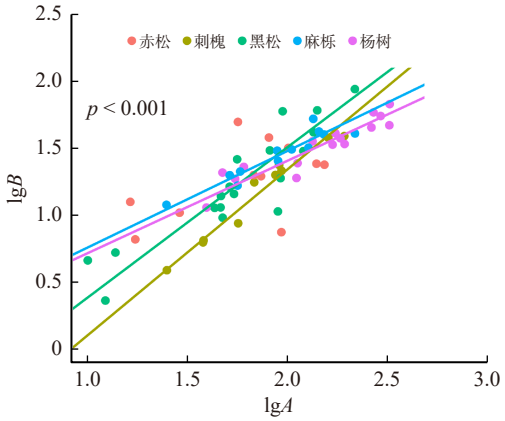


图 3 5 种树种不同器官间的生物量分配特征

Fig. 3 Biomass allocation characteristics among different organs of five tree species



A. 地上生物量; *B*. 地下生物量。

图 4　5 种树木地上生物量和地下生物量相关关系

Fig. 4　Correlations between aboveground biomass and belowground biomass of five tree species

分配和利用存在权衡关系，投资策略也不同[20]。本研究中，5 种树种的叶生物量多集中于树冠中上层，而枝生物量则主要集中在树冠中下层，这与其他研究的结果一致[21]。这可能是因为树冠上层叶片能够截获更多的光照，从而有更高的光合作用效率[22]，因此树木叶生物量更倾向于分布在光照条件较好的树冠中上层。而随着树木生长，树冠的生长空间减小，树枝开始交错生长，中下层的树枝可能通过延长积累时间和适应遮阴环境，使得树冠中下层成为枝生物量积累的主要区域[23]。黑松和赤松的上层枝生物量随树木径级增大而变得显著小于下层，表明随着树木生长，下层枝生物量随着时间一直在积累[24]。而杨树在小径级时枝叶垂直分布均匀，但随着径级增加，上层枝生物量占比显著小于中层，这可能是因为上层枝受到光照强度高引起水分缺失导致的。在小径级时，麻栎树冠上层的枝生物量百分比显著小于下层，然而在大径级时上层显著大于下层，这可能是因为麻栎下层的部分树枝脱落而导致[25]。

3.2　树木大小对不同器官生物量的影响

本研究发现不同树种各器官之间的生物量分配存在显著差异，5 种树种各器官生物量的分配比例大小为干 > 根 > 枝 > 叶，这与一些研究结果一致[26]。树干生物量百分比均最高（44.1% ~ 69.9%），反映了树干作为树木结构支撑和资源运输核心的生态优先级[27]。此外，叶生物量占比最小（0.8% ~ 13.1%），这可能与叶片作为光合作用的主要器官，其个体相对较小，数量较多且代谢旺盛有关[28]。刺槐的树干生物量占比随径级增加显著减小，这与前人的研究结果一致[29]，说明刺槐在早期通过快速积累树干生物量以抢占林分垂直空间，而在后期将生物量分配给其他器官以增强资源的吸收和利用效率。除黑松外，其他 4 个树种的枝生物量占比逐渐增加，说明树木枝生物量的积累和分配会受到树木大小的影响，这可能与树木为了支撑其树冠结构和增加受光面积。

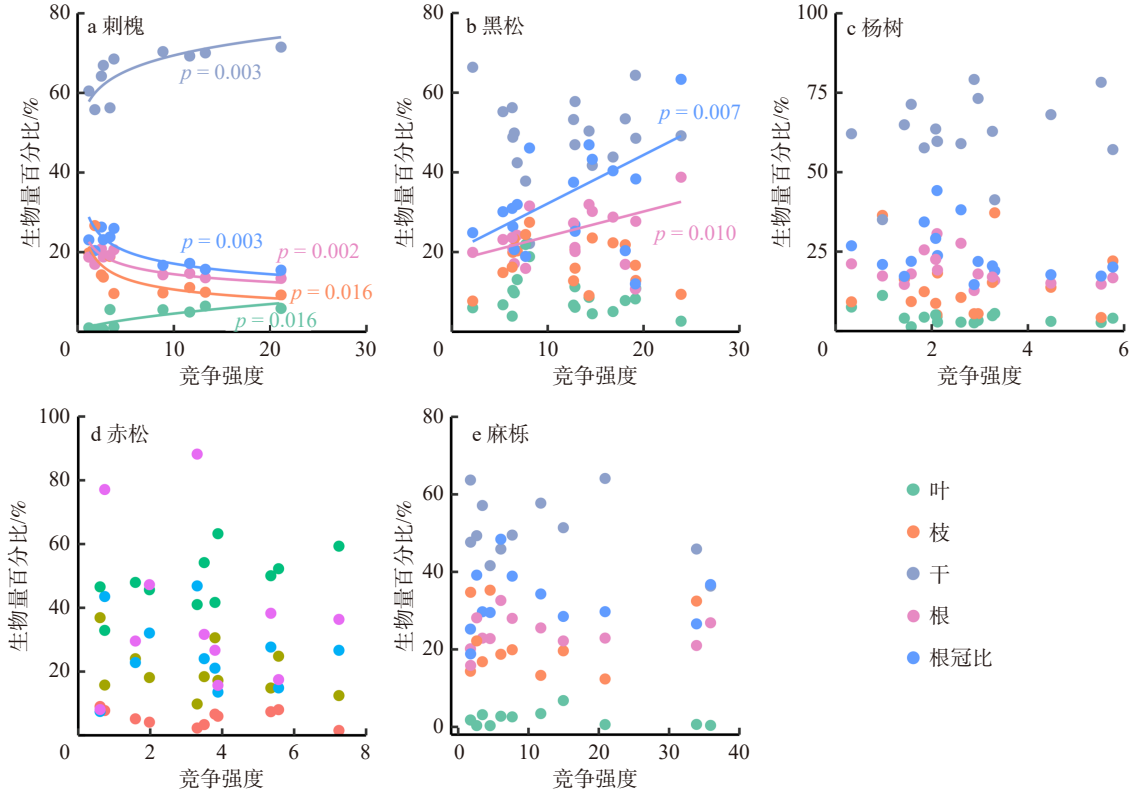


图 5　5 种树种各器官生物量百分比与竞争强度的相关关系

Fig. 5　Correlations between the percentage of each organ biomass and competition intensity of five tree species

表 2 树种、径级和竞争强度影响各器官生物量占比和根冠比的方差分析

Tab. 2 Variance analysis of the effects of tree species, diameter class and competition intensity on biomass proportion of each organ and root-shoot ratio

指标	干生物量百分比	枝生物量百分比	叶生物量百分比	根生物量百分比	根冠比
树种	11.198***	4.951**	8.989**	4.753**	2.846**
径级	44.697***	7.41***	4.279*	18.578***	9.476***
竞争强度	71.125***	2.487	11.419***	15.348***	7.081***
树种 × 径级	26.93***	6.505***	4.218**	9.077***	4.785***
树种 × 竞争强度	20.211***	5.1***	7.489***	9.293***	4.978***
径级 × 竞争强度	4.052***	2.661**	1.702	1.501	0.937
树种 × 径级 × 争强度	24.455***	4.569***	2.882**	6.594***	3.446***

注：*表示$p < 0.05$，**表示$p < 0.01$，***表示$p < 0.001$。

从而增加树枝生长有关[25]。刺槐叶生物量占比的下降可能是由于落叶阔叶树种对冠层遮阴的适应性响应[30]，而根生物量百分比随径级增加显著增加，可能是为了强化根系以增强其抗旱性[31]。

树木地上–地下生物量分配是净碳获取和资源分配的综合体现[32]。除赤松外，其余 4 个树种的地上与地下生物量均呈显著正相关关系，这与他人研究的结果相符[33]。但是不同树种具有不同的异速生长指数，说明不同树种并没有完全一致的生长速率与分配速率，即树种间的异速生长关系具有一定的物种特异性[34]。刺槐的异速生长斜率显著大于 1，表明其将更多的资源分配给地上部分以快速占据垂直空间，这与速生树种通过快速地上扩张以增强竞争力的生态策略一致[35]。而黑松的地上生物量与地下生物量呈等速生长关系，表明生物量在地上生物量和地下生物量间的分配关系出现了趋同进化[36]。杨树和麻栎地上生物量与地下生物量呈异速生长关系且异速生长斜率显著小于 1，表明其将更多的生物量分配给根部以吸收更多的土壤养分[4]。

3.3 竞争强度对不同器官生物量及根冠比的影响

本研究中，刺槐和黑松各器官的生物量占比与竞争强度存在显著关系，表明植物会调整自身的生物量分配策略，以适应环境变化和竞争压力[37]。刺槐干、叶生物量占比随竞争强度增加显著上升，而枝、根生物量占比及根冠比显著下降，这与范高华等[38]的尖头叶藜（*Chenopodium acuminatum*）随竞争增加将分配更多的光合产物给主干，而抑制枝生长的研究结果一致。此外，董利虎等[21]的研究也表明，随竞争增加，红松（*Pinus koraiensis*）的树叶生物量占总生物量的百分比有增大的趋势。这些结果表明，植物将通过优先投资地上光合和支撑器官（干、叶）来应对光资源竞争，同时减少枝结构冗余和地下资源消耗。刺槐各器官生物量占比与竞争强度呈显著的非线性关系，表明其资源分配策略对竞争强度的响应存在阈值[20]。而黑松根生物量占比及根冠比随竞争强度线性增加，反映其在竞争压力下强化根系投资以维持水分和养分吸收能力的策略。李冰等[39]发现随竞争加剧，浙江楠（*Phoebe chekiangensis*）会增加根系生物量及其分配比例。本研究中，除刺槐和黑松外，其他树种器官分配与竞争强度无显著的相关关系，这与 Li 等的研究结果一致[40]，这可能是因为该地区位于暖温带且靠近海洋，温湿度适宜且土壤肥力较高，树木可以通过摄取充足的养分来应对竞争压力；也可能是杨树、赤松和麻栎作为群落中的优势树种，其菌根中的微生物可以使其得到充足的必需元素来应对环境中的资源限制[41]。

赵厚本等[28]发现，4 种树的枝生物量百分比均随径级的增加而增加，干生物量百分比均随径级的增加而减少；黧蒴（*Castanopsis fissa*）和中华锥（*C. chinensis*）的叶生物量百分比随径级增加而增加，而千年桐（*Aleurites montana*）和华润楠（*Machilus chinensis*）则相反；华润楠的根生物量百分比随径级增加而增加，与其他 3 种树种相反。本研究也发现，树种与径级的交互作用对树木各器官生物量百分比及根冠比的影响均极显著，这与之前的一些研究成果相似[42]，表明树种和径级是影响生物量分配的重要因素，且它们之间存在复杂的交互作用。树种与竞争强度的交互作用对树木各器官生物量百分比及根冠比的影响也极显著。随竞争强度的增加，臭冷杉（*Abies nephrolepis*）树干生物量占单株生物量的比例逐渐减小，枝叶生物量比例逐渐增大，但粗根生物量的占比基本保持不变[43]；而红松的树干生物量占整株生物量的比例逐渐减小，细根生物量的占比逐渐增大，而活枝、针叶及粗根生物量的占比与竞争强度的关系不显著[44]，表明树种和竞争是影响生物量分配的重要因素且它们之间存在复杂的交互作用。

径级和竞争强度的交互作用对树木干生物量百分比和枝生物量百分比的影响均显著，这与陈东升等[45]对日本落叶松（*Larix kaempferi*）的研究相同，而对叶生物量百分比的影响不显著，这可能是因为树叶在生长和积累的同时还会有树叶衰老脱落[25]。本研究发现树木大小、树种和竞争强度及其交互作用对树木各器官生物量百分比及根冠比的影响显著，表明树种、径级和竞争强度是影响生物量分配的重要因素，且它们共同作用调控着植物的生物量分配策略。

4　结　　论

本研究探究了 5 种树种生物量分配特征及其对树木大小和竞争的响应。树冠垂直高度显著影响枝、叶的生物量分配，叶集中分布于光资源占优的中上层，而枝则在中下层占比最高，反映了植物枝、叶在树冠不同高度层的生长策略不同。5 种树种各器官生物量的分配比例大小均为干 > 根 > 枝 > 叶。而随着径级增加，刺槐通过降低干生物量占比来实现对枝、根的结构补偿，表现了在树木生长过程中不同器官间生物量分配策略的适应性调整。刺槐在竞争压力下优先增加干、叶投资，降低枝、根的投资；黑松通过提升根生物量占比来增强资源获取能力，体现了速生树种与其他树种在竞争响应中的策略分化。树种特性、发育阶段与环境压力的交互作用显著影响树木生物量分配格局，表明树木生物量分配是多种因素共同作用的结果。本研究为进一步探索生物和非生物因素对树木生物量分配的调控机制提供了科学依据，未来的研究需结合长期观测数据，进一步探索和量化环境对树木生物量分配的调控机制。

参　考　文　献

[1] Zhao D, Kane M, Markewitz D, et al. Additive tree biomass equations for midrotation loblolly pine plantations[J]. Forest Science, 2015, 61(4): 613−623.

[2] Poorter H, Niklas K J, Reich P B, et al. Biomass allocation to leaves, stems and roots: meta-analyses of interspecific variation and environmental control[J]. New Phytologist, 2012, 193(1): 30−50.

[3] 常云妮, 李宝银, 钟全林, 等. 三种功能型林木幼苗生物量分配及其与细根和叶片养分关系 [J]. 生态学杂志, 2022, 41(11): 2090−2097.
Chang Y N, Li B Y, Zhong Q L, et al. Biomass allocation of three functional types of forest tree seedlings and their relationships with nutrients in fine roots and leaves[J]. Chinese Journal of Ecology, 2022, 41(11): 2090−2097.

[4] Deng C, Ma F, Xu X, et al. Allocation patterns and temporal dynamics of Chinese fir biomass in Hunan Province, China[J]. Forests, 2023, 14(2): 286.

[5] Anten N P, Schieving F. The role of wood mass density and mechanical constraints in the economy of tree architecture[J]. The American Naturalist, 2010, 175(2): 250−260.

[6] Aguirre O, Hui G Y, von Gadow K, et al. An analysis of spatial forest structure using neighbourhood-based variables[J]. Forest Ecology and Management, 2003, 183(1−3): 137−145.

[7] Valladares F, Niinemets Ü. Shade tolerance, a key plant feature of complex nature and consequences[J]. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics, 2008, 39(1): 237−257.

[8] Coomes D A, Allen R B. Effects of size, competition and altitude on tree growth[J]. Journal of Ecology, 2007, 95(5): 1084−1097.

[9] He L, Zhang X, Wang X, et al. Tree crown affects biomass allocation and its response to site conditions and the density of *Platycladus orientalis* Linnaeus plantation[J]. Forests, 2023, 14(12): 2433.

[10] Rehling F, Sandner T M, Matthies D. Biomass partitioning in response to intraspecific competition depends on nutrients and species characteristics: a study of 43 plant species[J]. Journal of Ecology, 2021, 109(5): 2219−2233.

[11] Ai X, Yang X, Zhang Z, et al. Biomass allocation, carbon content change and carbon stock distribution of Scots pine (*Pinus sylvestris* var. *mongholica*) plantation forests at different stand ages and densities in the sandy area of western Liaoning Province, China[J]. Peer J, 2025, 13: e19232.

[12] Zhang X S, Zhou C N, Lu J. Influence of topography, soil properties and plant community on the biomass of *Abies georgei* var. *smithii* seedlings in southeast Tibet[J]. Journal of Mountain Science, 2022, 19(9): 2664−2677.

[13] Gong H D, Song W C, Wang J F, et al. Climate factors affect forest biomass allocation by altering soil nutrient availability and leaf traits[J]. Journal of Integrative Plant Biology, 2023, 65(10): 2292−2303.

[14] Laird R A, Aarssen L W. Size inequality and the tragedy of the commons phenomenon in plant competition[J]. Plant Ecology, 2005, 179: 127−131.

[15] Wang C K. Biomass allometric equations for 10 co-occurring tree species in Chinese temperate forests[J]. Forest Ecology and Management, 2006, 222(1−3): 9−16.

[16] 邹春静, 韩士杰, 张军辉. 阔叶红松林树种间竞争关系及其营林意义 [J]. 生态学杂志, 2001, 20(4): 35−38.
Zou C J, Han S J, Zhang J H. Competition relationship among tree Species in broad-leaved Korean pine mixed forest and its significance for managing the forest[J]. Chinese Journal of Ecology, 2001, 20(4): 35−38.

[17] 周泽宇, 周超凡, 胡兴国, 等. 基于距离相关 Hegyi 指数的云冷杉天然林单木胸径生长模型 [J]. 北京林业大学学报, 2023, 45(10): 59−69.
Zhou Z Y, Zhou C F, Hu X G, et al. Single tree DBH growth model of spruce-fir natural forest based on distance related Hegyi

index[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2023, 45(10): 59−69.

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

[19] Schmid I. The influence of soil type and interspecific competition on the fine root system of Norway spruce and European beech[J]. Basic and Applied Ecology, 2002, 3(4): 339−346.

[20] 田俊霞, 魏丽萍, 何念鹏, 等. 温带针阔混交林叶片性状随树冠垂直高度的变化规律 [J]. 生态学报, 2018, 38(23): 8383−8391.
Tian J X, Wei L P, He N P, et al. Vertical variation of leaf functional traits in temperate forest canopies in China[J]. Acta Ecologica Sinica, 2018, 38(23): 8383−8391.

[21] 董利虎, 李凤日, 贾炜玮. 林木竞争对红松人工林立木生物量影响及模型研究 [J]. 北京林业大学学报, 2013, 35(6): 15−22.
Dong L H, Li F R, Jia W W. Effects of tree competition on biomass and biomass models of *Pinus koraiensis* plantation[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2013, 35(6): 15−22.

[22] Valladares F. Light heterogeneity and plants: from ecophysiology to species coexistence and biodiversity biodiversity[M]//Esser K, Lüttge U, Beyschlag W, et al. Progress in botany. Berlin Heidelber: Springer, 2003, 64: 439−471.

[23] Ackerly D, Knight C, Weiss S, et al. Leaf size, specific leaf area and microhabitat distribution of chaparral woody plants: contrasting patterns in species level and community level analyses[J]. Oecologia, 2002, 130: 449−457.

[24] Xiao C W, Ceulemans R. Allometric relationships for below-and aboveground biomass of young Scots pines[J]. Forest Ecology and Management, 2004, 203(1−3): 177−186.

[25] 彭玉华, 郑威, 申文辉, 等. 不同径级广西红锥人工林生物量及分配特征 [J]. 河南农业大学学报, 2019, 53(3): 343−348.
Peng Y H, Zheng W, Shen W H, et al. Diameter scaling biomass distribution patterns of *Castanopsis hystrix* plantation in Guangxi[J]. Journal of Henan Agricultural University, 2019, 53(3): 343−348.

[26] 付德刚, 乔显娟, 王新媛, 等. 林龄对黑松人工林植被层生物量分配的影响 [J/OL]. 分子植物育种, 2023: 1−10[2025−01−23]. https://link.cnki.net/urlid/46.1068.S.20231007.1317.006.
Fu D G, Qiao X J, Wang X Y, et al. Effect of forest age on biomass allocation of the vegetation layer of *Pinus thunbergii* Parlatore artificial forest[J/OL]. Molecular Plant Breeding, 2023: 1−10[2025−01−23]. https://link.cnki.net/urlid/46.1068.S.20231007.1317.006.

[27] 冯宜明, 王零, 赵维俊, 等. 不同林分密度云杉人工林碳储量及其分配格局 [J]. 中南林业科技大学学报, 2022, 42(12): 112−121.
Feng Y M, Wang L, Zhao W J, et al. Carbon storage and distribution of *Picea asperata* plantations with different stand densities[J]. Journal of Central South University of Forestry & Technology, 2022, 42(12): 112−121.

[28] 赵厚本, 周光益, 李兆佳, 等. 南亚热带常绿阔叶林 4 个常见树种的生物量分配特征与异速生长模型 [J]. 林业科学, 2022, 58(2): 23−31.
Zhao H B, Zhou G Y, Li Z J, et al. Biomass allocation and allometric growth models of four common tree species in southern subtropical evergreen broad-leaved forest[J]. Scientia Silvae Sinicae, 2022, 58(2): 23−31.

[29] Liu R, Yang X J, Gao R R, et al. Allometry rather than abiotic drivers explains biomass allocation among leaves, stems and roots of *Artemisia* across a large environmental gradient in China[J]. Journal of Ecology, 2021, 109(2): 1026−1040.

[30] 沈燕, 田大伦, 闫文德, 等. 湖南沅陵天然次生白栎 + 檫木 + 杉木群落生物量及其分布规律 [J]. 中南林业科技大学学报, 2011, 31(5): 44−51.
Shen Y, Tian D L, Yan W D, et al. Biomass and its distribution of natural secondary *Quercus fabri* + *Sassafras tsumu* + *Cunninghamia lanceolata* community in Yuanling County, Hunan Province[J]. Journal of Central South University of Forestry & Technology, 2011, 31(5): 44−51.

[31] Wang W F, Shang J Z, Ræbild A, et al. Effects of nitrate assimilation in leaves and roots on biomass allocation and drought stress responses in poplar seedlings[J]. Forests, 2024, 15(5): 779.

[32] Martin-Guay M O, Paquette A, Reich P B, et al. Implications of contrasted above-and below-ground biomass responses in a diversity experiment with trees[J]. Journal of Ecology, 2020, 108(2): 405−414.

[33] 刘坤, 曹林, 汪贵斌, 等. 银杏生物量分配格局及异速生长模型 [J]. 北京林业大学学报, 2017, 39(4): 12−20.
Liu K, Cao L, Wang G B, et al. Biomass allocation patterns and allometric models of *Ginkgo biloba*[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2017, 39(4): 12−20.

[34] 赵广, 韩学琴, 王雪梅, 等. 修枝对辣木株高−地径异速生长关系的影响 [J]. 生态学杂志, 2018, 37(2): 391−398.
Zhao G, Han X Q, Wang X M, et al. Effects of pruning on allometric relationship between height and basal diameter of *Moringa oleifera*[J]. Chinese Journal of Ecology 2018, 37(2): 391−398.

[35] Krause C, Plourde P Y, Marty C. Biomass allocation and growth of young black spruce (*Picea mariana* (Mill.) BSP) trees[J]. Canadian Journal of Forest Research, 2025, 55: 1−15.

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

[37] 廖丹, 王艺彤, 雷晶晶, 等. 雌雄异株克隆植物髭脉槭对种间竞争的性别差异响应 [J]. 植物生态学报, 2024, 48(12): 1623−1636.
Liao D, Wang Y T, Lei J J, et al. Gender-specific responses to interspecific competition in the dioecious clonal plant *Acer*

barbinerve[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2024, 48(12): 1623−1636.

[38] 范高华, 崔桢, 张金伟, 等. 密度对尖头叶藜生物量分配格局及异速生长的影响 [J]. 生态学报, 2017, 37(15): 5080−5090.
Fan G H, Cui Z, Zhang J W, et al. Effects of population density on the biomass allocation and allometric growth of *Chenopodium acuminatum*[J]. Acta Ecologica Sinica, 2017, 37(15): 5080−5090.

[39] 李冰, 杨振亚, 唐辉, 等. 林分密度对毛竹林下浙江楠幼苗生长和生理特性的影响 [J]. 东北林业大学学报, 2022, 50(8): 1−4.
Li B, Yang Z Y, Tang H, et al. Effects of stand density on growth and physiological characteristics of *Phoebe chekiangensis* seedling under moso bamboo forest[J]. Journal of Northeast Forestry University, 2022, 50(8): 1−4.

[40] Li Q C, Liu Z L, Jin G Z. Impacts of stand density on tree crown structure and biomass: a global meta-analysis[J]. Agricultural and Forest Meteorology, 2022, 326: 109181.

[41] Fargione J, Tilman D. Plant species traits and capacity for resource reduction predict yield and abundance under competition in nitrogen-limited grassland[J]. Functional Ecology, 2006, 20: 533−540.

[42] Shan L P, Oduor A M O, Huang W, et al. Nutrient enrichment promotes invasion success of alien plants via increased growth and suppression of chemical defenses[J]. Ecological Applications, 2024, 34(1): e2791.

[43] 汪金松, 范秀华, 范娟, 等. 林木竞争对臭冷杉生物量分配的影响 [J]. 林业科学, 2012, 48(4): 14−20.
Wang J S, Fan X H, Fan J, et al. Effects of tree competition on the biomass partitioning of *Abies nephrolepis*[J]. Scientia Silvae Sinicae, 2012, 48(4): 14−20.

[44] 汪金松, 范秀华, 范娟, 等. 地上竞争对林下红松生物量分配的影响 [J]. 生态学报, 2012, 32(8): 2447−2457.
Wang J S, Fan X H, Fan J, et al. Effect of aboveground competition on biomass partitioning of understory Korean pine (*Pinus koraiensis*)[J]. Acta Ecologica Sinica, 2012, 32(8): 2447−2457.

[45] 陈东升, 孙晓梅, 金英博, 等. 林龄和竞争对日本落叶松各组分生物量异速关系的影响 [J]. 生态学报, 2020, 40(3): 843−853.
Chen D S, Sun X M, Jin Y B, et al. Effects of stand age and competition on allometric relationships for biomass partitioning in *Larix kaempferi* plantation[J]. Acta Ecologica Sinica, 2020, 40(3): 843−853.

（责任编辑　孟　瑶
责任编委　臧润国）