

DOI: 10.11913/PSJ.2095-0837.2017.60884

汪成忠, 马菡泽, 宋志平, 杨继, 韩继刚, 钱剑林, 胡永红, 李兆玉. ‘凤丹’生物量分配的季节动态及其受株龄和遮荫的影响[J]. 植物科学学报, 2017, 35(6): 884~893

Wang CZ, Ma HZ, Song ZP, Yang J, Han JG, Qian JL, Hu YH, Li ZY. Seasonal dynamics of biomass allocation of *Paeonia ostii* ‘Fengdan’ and the effects of tree age and shading[J]. *Plant Science Journal*, 2017, 35(6): 884~893

## ‘凤丹’生物量分配的季节动态及其受株龄和遮荫的影响

汪成忠<sup>1,2,3</sup>, 马菡泽<sup>2</sup>, 宋志平<sup>2</sup>, 杨继<sup>2</sup>, 韩继刚<sup>3</sup>, 钱剑林<sup>1</sup>, 胡永红<sup>3\*</sup>, 李兆玉<sup>4</sup>

(1. 苏州农业职业技术学院, 江苏苏州 215008; 2. 复旦大学生物多样性研究所, 上海 200438; 3. 上海辰山植物园, 中国科学院上海辰山植物科学研究中心, 上海市资源植物功能基因组学重点实验室, 上海 201602; 4. 安徽凤丹产业技术创新战略联盟, 安徽铜陵 244000)

**摘要:** 生物量分配动态研究对了解作物产量形成机制具有重要意义。‘凤丹’是以杨山牡丹(*Paeonia ostii* T. Hong et J. X. Zhang)为原种形成的新型木本油料作物, 其产量形成机制尚不明确。本文采取破坏性取样策略, 研究不同株龄‘凤丹’生物量分配的季节动态以及遮荫对产量的影响。结果显示, ‘凤丹’生物量在果熟期达到最大值, 总生物量随株龄增大而增加, 但其增长速率趋势则相反。‘凤丹’根和茎的生物量分配在休眠期最大, 而叶生物量分配最大值出现在果熟期; 繁殖分配仅为3.24% ~ 6.85%, 但随株龄增大而增加(4年生果实生物量为 $(7.74 \pm 0.31)$ g/株, 8年生果实生物量为 $(26.81 \pm 0.44)$ g/株)。‘凤丹’单株年同化总量为161.21 ~ 232.34 g, 种子收获指数为2.71% ~ 6.87%, 收获指数与株龄呈正相关( $R^2 = 0.8178$ )。‘凤丹’营养生长和总生物量在遮荫条件下有所降低, 但繁殖生物量和收获指数在30%遮阳处理中显著增加(种子增产3.66 g/株, 产量提高389.36%)。本研究表明‘凤丹’年周期内的源与库结构呈动态变化, 株龄对‘凤丹’的生物量分配及产量有明显效应, 适度遮荫可提高‘凤丹’的产量。

**关键词:** 生物量分配; 收获指数; 株龄; 遮荫处理; ‘凤丹’

中图分类号: Q945

文献标识码: A

文章编号: 2095-0837(2017)06-0884-10

## Seasonal dynamics of biomass allocation of *Paeonia ostii* ‘Fengdan’ and the effects of tree age and shading

Wang Cheng-Zhong<sup>1,2,3</sup>, Ma Han-Ze<sup>2</sup>, Song Zhi-Ping<sup>2</sup>, Yang Ji<sup>2</sup>, Han Ji-Gang<sup>3</sup>, Qian Jian-Lin<sup>1</sup>, Hu Yong-Hong<sup>3\*</sup>, Li Zhao-Yu<sup>4</sup>

(1. Suzhou Polytechnic Institute of Agriculture, Suzhou, Jiangsu 215008, China; 2. Institute of Biodiversity Sciences, Fudan University, Shanghai 200438, China; 3. Shanghai Chenshan Botanical Garden, Shanghai Chenshan Plant Science Research Center, CAS, Shanghai Key Laboratory of Plant Functional Genomics and Resources, Shanghai 201602, China; 4. Anhui Fengdan Industrial Technology Innovation Strategic Alliance, Tongling, Anhui 244000, China)

**Abstract:** The study of biomass accumulation and distribution is of great significance to understand the mechanisms of crop yield formation. ‘Fengdan’ is a new woody oilseed crop originated from *Paeonia ostii* T. Hong et J. X. Zhang, though its production mechanism remains unclear. In the study, destructive sampling was applied to test the seasonal variations in biomass accumulation and allocation of different organs of ‘Fengdan’ plant in an annual

收稿日期: 2017-06-19, 退修日期: 2017-07-17。

基金项目: 江苏省农业三新工程项目(SXGC[2017]241); 上海市绿化市容局科技专项(G152424); 上海市科学技术委员会创新行动计划(14JC1403902); 2016年中共铜陵市委政策研究室软课题(SWZY16R001)。

This work was supported by grants from Jiangsu Province, Three New Agricultural Projects (SXGC[2017]241), Shanghai Green City Bureau of Science and Technology (G152424), Shanghai Science and Technology Commission Innovation Action Plan (14JC1403902), and 2016 CPC Tongling Municipal Policy Research Institute Soft Issue (SWZY16R001).

作者简介: 汪成忠(1982-), 男, 博士研究生, 讲师, 主要从事植物繁育生物学研究(E-mail: snwcz@qq.com)。

\* 通讯作者(Author for correspondence. E-mail: huyonghong@csnbgsh.cn)。

cycle between different aged populations and under different shading treatments. Plant biomass of each age and each organ varied in different seasons and reached the highest levels during the mature fruit stage. Total biomass increased with tree age, whereas the relative growth rate displayed the reverse tendency. Biomass allocation of plant parts changed in different stages; the roots and stem exhibited the highest values during bud dormancy, whereas the highest value in the leaf occurred at the mature fruit stage. The reproductive allocation was only 3.24% – 6.85% of total biomass, but this increased with age (fruit biomass was  $(7.74 \pm 0.31)$  g/plant for a 4-year-old fruit, but  $(26.81 \pm 0.44)$  g/plant for an 8-year-old fruit). Total assimilation in the annual cycle ranged from 161.21 g to 232.34 g and the seed harvest index was 2.71% – 6.87%, which was positively correlated with tree age ( $R^2 = 0.8178$ ). Under shading treatments, the biomass of the root, stem, leaf, or whole plant decreased slightly, but the reproductive biomass and harvest index increased significantly to 3.66 g per plant and 389.36%, respectively, under 30% shading treatment. These findings demonstrate that the source-sink relationship in the ‘Fengdan’ plant changed dynamically over the annual cycle, tree age had a significant effect on biomass allocation and yield, and moderate shading may be more suitable for growth.

**Key words:** Biomass allocation; Harvest index; Tree age; Shading treatment; ‘Fengdan’

植物在完成生活史过程中，必须在生长、繁殖等功能之间对有限资源进行协调，即资源分配(resource allocation)，又称生物量分配(biomass allocation)<sup>[1]</sup>。研究资源分配规律，既有助于认识植物生活史策略和生态适应性<sup>[2,3]</sup>，又能为作物产量形成机制的解析奠定基础。作物产量由收获器官生物量占生长季总积累生物量的比例决定，通常用收获指数来表征。一年生植物的源-库结构(source-sink unit)关系相对简单，其生物量分配可简化为营养与繁殖两个部分，其收获指数容易估测。多年生植物的收获指数则较难估算。多年生植物的生物量分配既要满足当年的营养和繁殖，又要为下一年的生长发育准备资源，因而其源-库关系随发育时期而动态调整<sup>[4]</sup>。年龄是影响多年生植物生物量分配的重要因素<sup>[5,6]</sup>。植物年龄越大个体也越大，对支撑其越冬成活和次年生长发育的资源需求量也就越大。植物幼龄时的生产力随年龄增大而上升，但成年以后的生产力则随年龄增大而逐渐下降<sup>[7]</sup>。显然，资源分配与年龄的关系研究对了解多年生木本作物的产量构成要素具有重要意义。此外，环境条件会显著影响植物的资源分配。植物总是按照生长与繁殖最优的模式进行资源分配，即：当限制因子来自地下(如养分和水分等)，植物倾向于投入更多资源到根中；反之，当限制因子来自地上(如光照和温度等)，植物则将更多资源分配到地上部分<sup>[8]</sup>。

2011年卫生部发布了“关于批准元宝枫籽油和牡丹籽油作为新资源食品的公告”。自此，油用牡丹作为新型木本油料作物开始受到关注。到2016年，全国油用牡丹种植面积已超过 $2.0 \times 10^4 \text{ hm}^2$ ，牡丹籽年产量近 $6.0 \times 10^7 \text{ kg}$ 。与此同时，牡丹籽油年加工能力已超过 $1.5 \times 10^8 \text{ kg}$ <sup>[9]</sup>。牡丹籽原料不足已严重制约了牡丹籽油的产业发展。导致这种局面的根本原因在于与油用牡丹生产应用密切相关的基础研究严重不足，特别是对油用牡丹产量的形成机制知之甚少，因而无法采取有效措施来快速提高产量<sup>[10]</sup>。‘凤丹’是以杨山牡丹(*Paeonia ostii* T. Hong et J. X. Zhang)为原种形成的栽培类群<sup>[11]</sup>，具有结实率高、耐湿热、适应性强、病虫害少等特点，在中国大部分地区有引种栽培，是当前油用牡丹主栽类型之一。为了解油用牡丹的资源分配规律，以及株龄和环境因子(遮荫)对资源分配的影响，本研究采用破坏性取样策略，通过分析自然条件下4年生、6年生和8年生‘凤丹’以及4年生‘凤丹’在不同遮荫程度下各器官生物量变化规律，以期回答以下问题：(1)‘凤丹’生物量累积和分配规律；(2)株龄对资源分配的效应；(3)遮荫处理对‘凤丹’产量的影响。

## 1 材料与方法

### 1.1 实验材料

‘凤丹’为亚灌木，以种子繁殖为主，从播种

到定植一般需要2年时间。前2年为苗期；3—5年为幼年期，以营养生长为主，少量开花结实；5年之后进入成年期，大量开花结实。*‘凤丹’*有“长一尺，退八寸”的枯梢特性。*‘凤丹’*的年周期可分为芽萌动与花蕾期(2—3月)、花期(3—4月)、果实发育期(4—7月)、果熟期(7—8月)、落叶期(10月)、休眠期(11月—次年1月)。本研究材料取自安徽省铜陵市凤凰山牡丹园( $30^{\circ}52'14.28''N$ ,  $118^{\circ}01'13.39''E$ )，该园种植有4—9年生*‘凤丹’*种群，各株龄*‘凤丹’*均按株行距为 $60\text{ cm} \times 60\text{ cm}$ 种植，密度 $2000\text{ 株}/667\text{ m}^2$ ，所有植株均以2年生实生苗定植。以苗期2年+定植时间计算株龄，即定植2年的株龄即为4龄。

## 1.2 实验方法

### 1.2.1 取样

于2015年1—10月，选择栽培历史清楚、植株生长整齐、面积大于 $500\text{ m}^2$ 的4龄、6龄、8龄的*‘凤丹’*田各一块作为实验种群，分别在休眠期(1月25日)、开花期(4月5日)、果熟期(8月15日)和落叶期(10月15日)对种群进行破坏性取样。每次每个种群随机取5个样株，挖取整株(包括全部根系)，现场用水冲洗去掉泥土后带回实验室。此外，于2015年5月初在凤凰山牡丹园选择4龄*‘凤丹’*种群进行遮荫处理，分别设3种不同遮荫：不遮荫(CK, 100%光照强度)、一层遮阳网(70%光照强度)、二层遮阳网(50%光照强度)，遮阳网高度离牡丹40cm，且四周均遮荫。每个光梯度处理面积为 $40\text{ m}^2$ (150株)，3个重复，实验期间所有*‘凤丹’*均进行相同的水分和施肥管理，于8月中旬果熟期进行采样。

### 1.2.2 指标检测

在实验室将植株的根、茎、叶和繁殖器官(花或果实、种子、果壳)分开，在 $65^{\circ}\text{C}$ 下干燥至恒重后分别称重，通过检测和计算获得如下指标：

根生物量(Mroot)；茎生物量(Mstem)；叶生物量(Mleaf)；繁殖生物量(花或果实)(Mrepro)；地上生物量(Mabove) = Mstem + Mleaf + Mrepro；总生物量(Mtotal) = Mabove + Mroot；根分配(R/T) = Mroot/Mtotal × 100%；茎分配(S/T) = Mstem / Mtotal × 100%；叶分配(L/T) = Mleaf / Mtotal × 100%；繁殖(器官)分配(RMR) = Mrepro/Mtotal × 100%；地上部分分配(A/T) = Mabove/Mtotal；收获指数(HI) = 收获器官生物量/当年总同化量。

### 1.2.3 数据处理

数据分析之前，对不符合正态分布的数据进行log或sqrt转换。采用多因子方差分析(ANOVA)来检验株龄、发育时期及其交互作用对生物量变化的效应，使用one-way ANOVA检验器官、遮荫处理的效应。如果检验结果显示存在明显效应，则采用多重比较来检验两两之间的差异。所有数据分析由统计软件SPSS 19.0完成。

## 2 结果与分析

### 2.1 ‘凤丹’生物量累积动态

ANOVA分析结果显示，在年周期中，*‘凤丹’*不同发育时期的生物量及其增长趋势明显不同，且株龄效应明显(表1)。*‘凤丹’*总生物量从休眠期开始逐渐增加，至果熟期达到最大，随后因落籽、落叶而下降；总生物量随龄级上升而增大(图1)，但增长率趋势相反[增长率 = (落叶期/休眠期 - 1) × 100%]，4龄植株增长最快(321%)，8龄最小(42%)(表2)。

不同器官的生物量变化趋势不尽相同。根系生物量从休眠到花期变化不大，之后增加明显，至果熟期达到最大值(图2: a)，在年周期中根生物量净增加了 $5.11\sim40.50\text{ g}$ ，其中4龄植株增长快(294%)，8龄仅增长了5%左右(表2)。茎生物量

表1 ‘凤丹’生物量积累多因素方差分析

Table 1 Multivariate analysis of the biomass accumulation of the ‘Fengdan’ plant

因素 Factor	d.f.	生物量(g) Biomass		生物量增长量(g) Biomass accumulation		增长率(%) Growth rate	
		F	P	F	P	F	P
株龄 Tree age	2	30.69	< 0.00001	73.85	< 0.00001	4.79	0.0099
发育时期 Development period	3	61.21	< 0.00001	0.01	0.9851	6.4	0.0023
株龄 × 发育时期 Tree age × Development period	6	1.09	0.3717	0.92	0.4554	8.94	< 0.00001

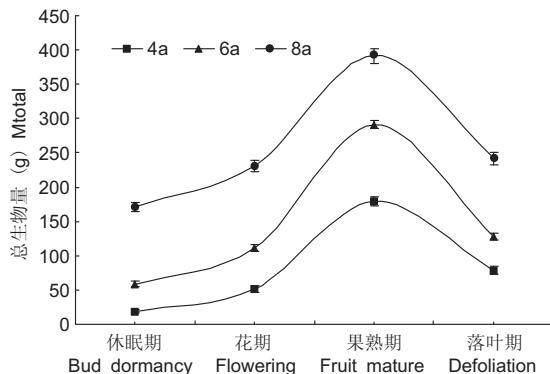


图1 ‘凤丹’不同发育阶段总生物量变化

Fig. 1 Total biomass in the ‘Fengdan’ plant at different developmental stages

增长趋势与根类似(图2: b)，但6龄茎增长最快(325%)。所有株龄‘凤丹’的叶生物量在花期都较低，随后快速增加，在果熟期达到最大值，其中6龄植株的叶生物量最大，4龄植株的叶生物量显著大于8龄(图2: c)。‘凤丹’的繁殖器官生物量(花和果实)明显随株龄增大而增加(图2: d)。

## 2.2 ‘凤丹’生物量分配

ANOVA分析表明，株龄、发育时期都显著影响‘凤丹’的生物量分配(表3)。在年周期中，根生物量分配(R/T)呈现先降低后增加的趋势(8年生植株落叶期根除外)，休眠期R/T值最大(4年

表2 ‘凤丹’净生物量增长量和增长率  
Table 2 Net biomass increase and growth rate of the ‘Fengdan’ plant

株龄 Tree age	总生物量 增长量(g) Total biomass growth	总生物量 增长率 Total biomass growth rate	根生物量 增长量(g) Root biomass growth	根生物量 增长率 Root biomass growth rate	茎生物量 增长量(g) Stem biomass growth	茎生物量 增长率 Stem biomass growth rate
4年生 4a	60.03 ± 5.67 b	321% ± 16% a	40.50 ± 4.80 a	294% ± 14% a	7.71 ± 2.31 c	16% ± 18% b
6年生 6a	69.50 ± 7.13 a	118% ± 8% b	22.58 ± 2.95 b	48% ± 2% b	36.31 ± 3.69 b	325% ± 15% a
8年生 8a	71.21 ± 6.01 a	42% ± 3% c	5.11 ± 0.86 c	5% ± 1% c	50.53 ± 1.66 a	89% ± 3% c

注: 表中数据均为平均值 ± 标准误, 同列数值后不同小写字母表示处理间在  $P < 0.05$  水平上的差异显著性, 下同。

Note: All data in the table are average values ± SD. Values with the different case letters indicate significant differences at the  $P < 0.05$  level. Same below.

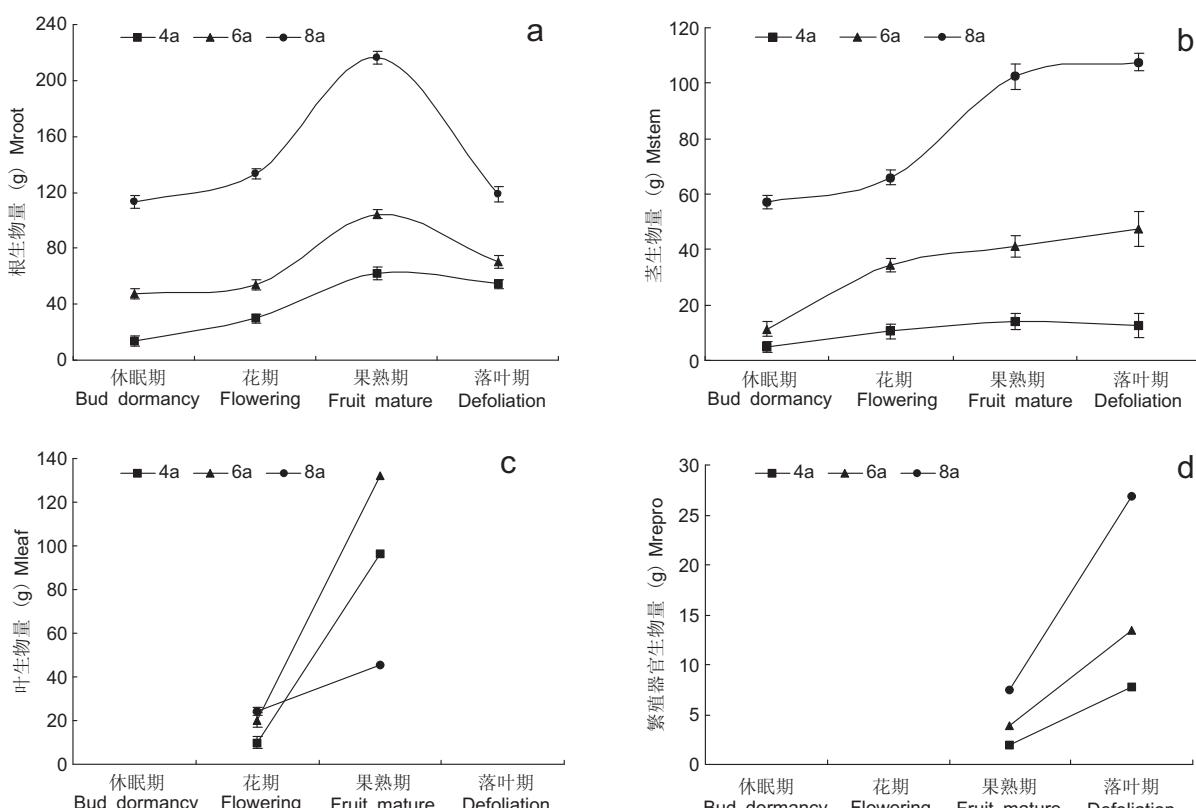


图2 ‘凤丹’不同器官生物量累积动态

Fig. 2 Accumulation dynamics of biomass in different organs of the ‘Fengdan’ plant

生休眠期除外)(图3); 茎生物量分配(S/T)与根分配类似; 叶生物量分配(L/T)均在果熟期达到最大值。‘凤丹’的繁殖分配(RMR)总体较低, 仅占总生物量的3.24%~6.85%(表3), RMR(果实或种子)随株龄上升而增加(图3)。图3还显示, 休眠期地下生物量比例最高, 而地上生物量比例在果熟期最高, 但8龄‘凤丹’的地下与地上生物量比

例总体变化不大。

### 2.3 收获指数

年周期中, ‘凤丹’同化总量(生物量净增加=果熟期-休眠期)为161.21~232.34 g, 其中储藏在果实中的为7.74~26.81 g, 储藏在种子中的为4.37~15.16 g。如果以果实为收获器官(如山东菏泽等地直接出售果实), 则收获指数为4.80%~12.15%;

表3 ‘凤丹’各器官生物量分配  
Table 3 Biomass allocation of various organs in the ‘Fengdan’ plant

株龄 Plant age	发育时期 Development period	根分配 R/T	茎分配 S/T	叶分配 L/T	繁殖分配 RMR	营养分配 VOR	地上部分分配 A/T
4年生 4a	休眠期 Bud dormancy	74.02% ± 2.15%	25.98% ± 2.15%	0	0	100%	25.98% ± 2.15%
	花期 Flowering	57.17% ± 0.51%	20.10% ± 0.54%	19.06% ± 0.53%	3.66% ± 0.08%	96.34% ± 0.08%	42.83% ± 0.51%
	果熟期 Fruit mature	34.32% ± 0.17%	7.80% ± 0.12%	53.58% ± 0.36%	4.30% ± 0.15%	95.70% ± 0.15%	65.68% ± 0.17%
	落叶期 Defoliation	81.22% ± 0.36%	18.78% ± 0.36%	0	0	100%	18.78% ± 0.36%
6年生 6a	休眠期 Bud dormancy	80.86% ± 0.47%	19.14% ± 0.47%	0	0	100%	19.14% ± 0.47%
	花期 Flowering	47.99% ± 0.28%	30.52% ± 0.61%	18.07% ± 0.30%	3.42% ± 0.29%	96.58% ± 0.29%	52.01% ± 0.28%
	果熟期 Fruit mature	35.88% ± 0.12%	14.15% ± 0.09%	45.38% ± 0.17%	4.59% ± 0.09%	95.41% ± 0.09%	64.12% ± 0.12%
	落叶期 Defoliation	59.56% ± 0.37%	40.44% ± 0.37%	0	0	100%	40.44% ± 0.37%
8年生 8a	休眠期 Bud dormancy	66.53% ± 0.12%	33.47% ± 0.12%	0	0	100%	33.47% ± 0.12%
	花期 Flowering	57.63% ± 0.20%	28.56% ± 0.14%	10.56% ± 0.07%	3.24% ± 0.15%	96.75% ± 0.15%	42.37% ± 0.20%
	果熟期 Fruit mature	55.39% ± 0.07%	26.20% ± 0.15%	11.56% ± 0.08%	6.85% ± 0.09%	93.15% ± 0.09%	44.61% ± 0.07%
	落叶期 Defoliation	52.43% ± 0.26%	47.57% ± 0.26%	0	0	100%	52.43% ± 0.26%

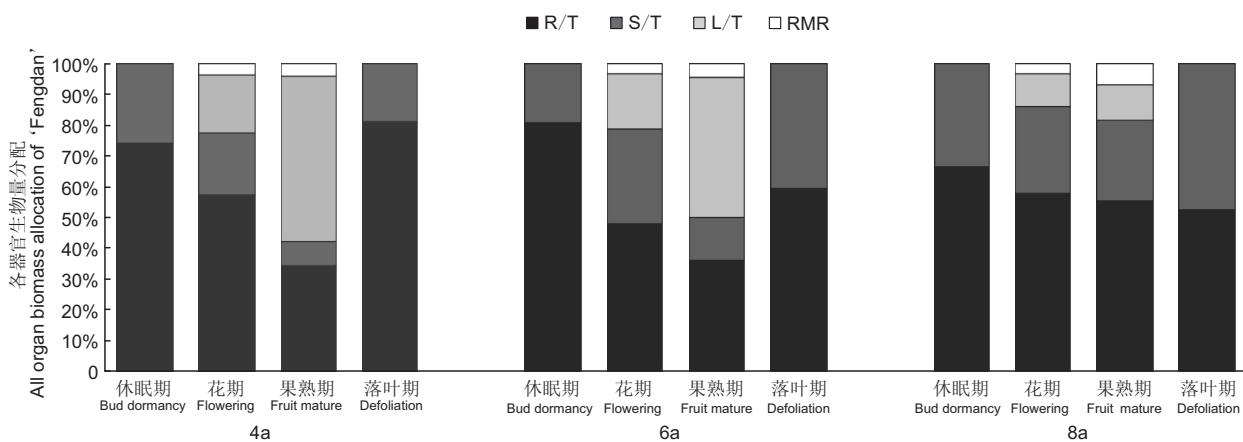


图3 ‘凤丹’各器官不同生长时期的生物量分配比例

Fig. 3 Distribution of biomass in different organs of the ‘Fengdan’ plant at different growth stages

以种子为收获对象,则收获指数为2.71%~6.87%。不同株龄的收获指数明显不同,8年生‘凤丹’收获指数最高(表4)。

进一步的拟合分析显示,收获指数与株龄呈正相关( $R^2 = 0.8178$ ,图4),‘凤丹’收获指数 $y = 0.0597 \ln(x) - 0.0567$ 。

#### 2.4 遮荫处理效应

ANOVA分析表明,遮荫处理影响‘凤丹’生物量增长及在各器官中的分配(表5)。随着遮荫程度加剧,根、茎、叶的生物量和总生物量均不同程度下降,而果实生物量则在单层遮阳网处理下显著增加。 $R/T$ 在双层遮阳网处理下最大, $S/T$ 随着遮荫程度加剧逐渐降低, $L/T$ 最大值出现在单层遮阳网遮荫处理中,RMR在一层遮阳网处理下达到最大

值。单层遮阳网处理下果实增产6.80 g/株,产量提高341.71%,种子增产3.66 g/株,产量提高389.36%,此时繁殖分配也最高(图5)。

### 3 讨论

传统牡丹栽培模式主要聚焦于如何提高根皮(“丹皮”,药用牡丹)产量或花色、开花数量(观赏牡丹),而油用牡丹生产则需要尽可能提高结果率和籽粒产量。生物量分配规律,尤其是繁殖、生长、储藏功能结构的分配比例及其影响因子的解析,对采取相应措施来提高收获指数具有重要指导作用。本研究初步明确了‘凤丹’生物量增长及分配的年周期变化规律,发现株龄和遮荫处理对产量有显著效应。

表4 ‘凤丹’收获指数  
Table 4 Harvest index of various organs in the ‘Fengdan’ plant

株龄 Tree age	同化总量(g) Total assimilation	种子生物量 Biomass of seeds	种子收获指数 $H/I$ of seeds	果实生物量 Biomass of fructification	果实收获指数 $H/I$ of fructification
4年生 4a	161.21 ± 1.03 c	4.37 ± 0.18 c	2.71% ± 0.10% c	7.74 ± 0.31 c	4.80% ± 0.17% c
6年生 6a	232.34 ± 1.04 a	8.99 ± 0.26 b	3.87% ± 0.12% b	13.37 ± 0.27 b	5.76% ± 0.13% b
8年生 8a	220.63 ± 0.90 b	15.16 ± 0.25 a	6.87% ± 0.09% a	26.81 ± 0.44 a	12.15% ± 0.16% a

表5 遮荫对‘凤丹’生物量的影响  
Table 5 Effects of shading on biomass in the ‘Fengdan’ plant

处理 Treatment	各器官生物量 Organ biomass(g)						总生物量 $M_{total}$
	根生物量 Mroot	茎生物量 Mstem	叶生物量 Mleaf	果实生物量 Mrepro	种子生物量 Dseed	果壳生物量 Dshell	
对照 CK	34.80 ± 1.03 a	14.32 ± 1.62 a	8.18 ± 0.84 a	1.99 ± 0.10 b	0.94 ± 0.09 b	1.05 ± 0.07 b	59.29 ± 3.43 a
一层遮阳网 One layer of shading	26.29 ± 1.25 b	12.42 ± 0.70 b	9.73 ± 0.55 a	8.79 ± 0.60 a	4.60 ± 0.30 a	4.19 ± 0.27 a	57.23 ± 3.01 a
二层遮阳网 Two layers of shading	26.09 ± 0.86 c	7.22 ± 0.37 c	5.60 ± 0.46 b	1.37 ± 0.15 b	0.56 ± 0.07 b	0.81 ± 0.05 b	40.29 ± 2.57 b

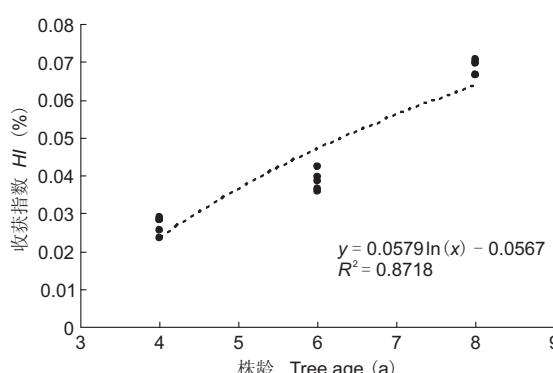


图4 ‘凤丹’株龄与收获指数的关系

Fig. 4 Relationship between plant age and harvest index of the ‘Fengdan’ plant

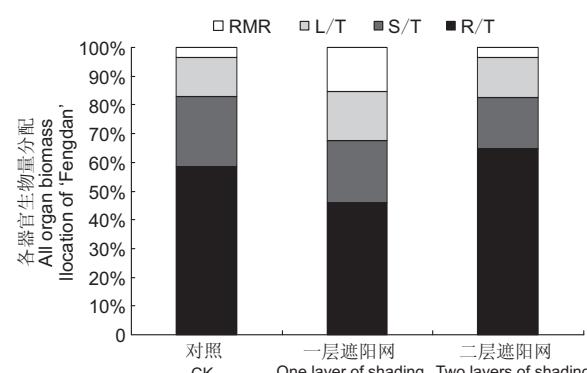


图5 不同遮荫处理对‘凤丹’各器官生物量分配的影响

Fig. 5 Effects of different shading treatment on the biomass allocation of various organs

### 3.1 年周期内‘凤丹’生物量积累与分配动态

生物量变化既体现了植物通过光合作用积累能量的能力，又反映了生活史不同阶段植物的源-库结构动态<sup>[12,13]</sup>。作为多年生小灌木，‘凤丹’在年周期内存在生长期与休眠期的交替，本研究考察了其中4个关键时期的生物量变化：休眠期(芽萌动前)、花期、果熟期、落叶期。休眠期‘凤丹’植株主要由根和茎两部分构成，它们为芽萌动和花的早期生长发育准备了营养，此时充当“源”功能。花期‘凤丹’叶片生物量快速增长，主要由叶片来行使“源”功能，而此时根和茎的生物量都略有增加，它们已从“源”转变为“库”，说明此时“库”结构包括花、根和茎。叶片生物量在果熟期达到最大值，为根、茎和果实等“库”结构提供资源。落叶期茎的生物量略有增加，仍然是“库”结构，但此时根生物量却明显下降，显示根已是“源”结构。因此，在果熟期和落叶期，生物量分配主要集中在根和茎中，为越冬和来年‘凤丹’生长发育储藏养分。‘凤丹’年周期内这种源-库结构变化在其他物种中也有报道<sup>[14-16]</sup>。不同的是，我们发现在年周期后期，‘凤丹’根已在为其他结构提供资源。我们推测主要是此时绝大部分叶片已经脱落，但芽正在发育，仍需要消耗资源。特别是不同株龄‘凤丹’的分枝数目不同，假定每个小枝的雏形“芽”大小相对稳定，那么株龄越大芽发育过程消耗的资源也越多，根是植株此时的库结构，因而其生物量下降也越多(图2: a)。显然，‘凤丹’不同发育时期生物量的变化不仅揭示了其源-库结构动态，也间接反映了‘凤丹’植株内的养分转移式样。进一步分析‘凤丹’植株年周期中不同结构内营养元素和碳水化合物含量及其变化，将有助于充分了解‘凤丹’养分转移式样和源-库结构，从而为生产措施(如施肥时期、施肥量)提供直接指导。

### 3.2 株龄效应

多年生植物生物量分配通常随着株龄的不同而发生改变，这方面的研究多关注一些多年生的高大乔木，如杉木、刺槐和油松<sup>[17,18]</sup>。这些研究表明，通常随着年龄的增长，植株总生物量大多呈增长趋势，至于根、茎和叶分配随年龄而改变，是因为这些研究选取的年龄结构差异较大，所以未能总结出一致的规律或趋势<sup>[28,29]</sup>。生物量因树种、株龄、生育期以及环境不同而变化<sup>[19-21]</sup>。本研究发现不

同株龄‘凤丹’在不同发育时期的生物量积累动态明显不同，总生物量随着株龄增大而增大，但生物量增长率随株龄增大而下降(表2)，株龄效应明显。这符合多年生木本植物的一般规律：植物个体大小随年龄增长而增大，但生长速率随株龄增大而下降<sup>[22,23]</sup>。‘凤丹’有“枯枝退梢”习性，而且不同株龄植株的当年生小枝(果枝)的大小没有明显差异(作者未发表数据)，暗示‘凤丹’个体大小随年龄变化主要表现在分枝数量上(表2)。分枝越多，叶片数量及叶生物量越大，总的“源”结构越大，同化量也越大。相应地高龄植株的根、茎生物量都显著较大(图2: a、b)。然而，随着株龄增大，‘凤丹’根的净增长下降而茎净增长增加(表2)，表现出相反的趋势。生物量分配变化趋势进一步表明，低龄‘凤丹’植株花期和果熟期的叶生物量比例较高，高龄植株则根和茎生物量比例较高。这些结果说明，低龄植株主要以营养生长为主，而且尽量将同化量分配到根和茎中，使得根和茎的生长速率都较快，而高龄植株的同化量主要用于维持当年生小枝的营养生长和繁殖，这使得茎增长明显，根则较慢增长。

通常认为，多年生木本植物随着株龄增大，其地上生物量比例增大<sup>[24,25]</sup>，繁殖生物量的绝对量增加但相对比例下降<sup>[26,27]</sup>，即所谓地上与地下部分、营养与繁殖结构的异速生长关系。本研究发现，尽管不同株龄‘凤丹’的繁殖分配总体上都较低，但无论是繁殖器官生物量还是繁殖数量比例均随着株龄增大而增大，异速生长关系不明显。出现这种现象的原因可能是，当年生小枝除了在生长发育初期(萌芽)需要消耗其他结构储藏资源外，其他阶段基本上依赖自身生长过程中叶片积累的同化物，基于营养(资源)就近分配原则，小枝繁殖结构的生长发育主要依赖自身同化物，几乎不需要其它构件提供资源，因此单个当年生小枝的营养与繁殖分配与年龄无关。株龄越大、果枝数越多，整株的繁殖分配就越多。

### 3.3 遮荫效应

遮荫降低了到达植物表面的太阳总辐射量，也改变了地表温度、空气温度及相对湿度，因而影响植物的生长发育。郑国生等<sup>[28]</sup>、周曙光等<sup>[29]</sup>认为适度遮光有利于牡丹的生长，而蔡艳飞等<sup>[30]</sup>发现适度遮荫(50% ~ 100%自然光强)不影响油用牡丹

的生长与产量,但过度遮荫(15%~25%自然光强)会抑制其净光合速率,造成严重减产。本研究结果则显示,适度遮荫提高了‘凤丹’产量,过度遮荫导致其减产(表5)。植物在遮荫环境下形态的调整对于植株能否适应遮荫环境起到了至关重要的作用。本研究中,与对照相比,单层遮阳网处理下‘凤丹’的叶片生物量、果实生物量和地上总生物量都明显升高,而根的生物量明显下降。叶片是光合器官,叶片生物量提高意味着总光合效率提高和“源”增大;而根、茎和果实为“库”结构,根生物量下降茎生物量也略有下降,因而果实生物量上升。这说明‘凤丹’在应对遮荫条件时,不仅调整了株高与叶片生长<sup>[31, 32]</sup>,而且还调节了源-库的分配比例关系。当过度遮荫时,与对照相比,‘凤丹’地上部分及总生物量都明显下降,其他结构的生物量也略有下降,但没有显示出明显减少繁殖分配而提高营养生长分配的生活史策略,这与蔡艳飞等<sup>[30]</sup>的研究结果不太一致,也说明过度遮荫不利于‘凤丹’的生长发育。

前人的研究表明,适当遮荫的林缘生境和林窗生境是‘凤丹’最适宜生长环境<sup>[30]</sup>,因而建议在实际生产中对牡丹进行适当遮荫处理。然而,本研究结果显示,遮荫影响‘凤丹’根的生物量。对于多年生的‘凤丹’而言,根是其越冬生长、形成花芽和分枝的“源”结构,根生物量的下降使得年周期早期的“源”大小下降,会影响到次年‘凤丹’的产量。因此,应尽量控制遮荫强度或缩短遮荫时间,即适度遮荫,以利于后期同化物的积累和向根、茎的分配,增大下一个年周期早期的“源”,保障芽的分化发育与越冬成活,从而实现高产、稳产。

### 3.4 ‘凤丹’的收获指数及产量预期

收获指数(HI)反映了作物群体光合同化物转化为经济产品的能力,是评价作物品种产量水平和栽培成效的重要指标。草本作物的收获指数相对容易测定<sup>[33, 34]</sup>,而多年生木本作物,因为源-库结构复杂,较少测定其收获指数。本研究根据‘凤丹’年周期同化总量,首次估算了‘凤丹’的收获指数,发现随着株龄增加‘凤丹’的收获指数增大(表4)。拟合分析结果显示,收获指数与株龄呈正相关( $R^2 = 0.8178$ ,图4),说明‘凤丹’在未达到丰产期年龄前,株龄越大收获指数越高。但多大年龄的‘凤丹’处于丰产期目前尚不可知,需要进一步

研究来确定‘凤丹’的丰产年龄,从而准确预期‘凤丹’的产量和收获指数。

### 参考文献:

- [1] Weiner J. Allocation, plasticity and allometry in plants[J]. *Perspect Plant Ecol*, 2004, 6(4): 207–215.
- [2] Grime JP, Hodgson JG, Hunt R. *The Abridged Comparative Plant Ecology*[M]. London: Unwin Hyman, 1990.
- [3] Taylor DR, Aarssen LW, Loehle C. On the relationship between r/K selection and environmental carrying capacity: a new habitat template for plant life history strategies[J]. *Oikos*, 1990, 58(2): 239–250.
- [4] 艾沙江·阿不都沙拉木, 谭敦炎, 吾买尔夏提·塔汉. 新疆郁金香营养生长、个体大小和开花次序对繁殖分配的影响[J]. 生物多样性, 2012, 20(3): 391–399.
- [5] Aysajan Abdusalam, Tan DY, Omarzat Tahan. Effects of vegetative growth, plant size and flowering order on sexual reproduction allocation of *Tulipa sinkiangensis* [J]. *Biodiversity Science*, 2012, 20(3): 391–399.
- [6] Bond BJ. Age-related changes in photosynthesis of woody plants[J]. *Trends Plant Sci*, 2000, 5(8): 349–353.
- [7] Niinemets Ü. Stomatal conductance alone does not explain the decline in foliar photosynthetic rates with increasing tree age and size in *Picea abies* and *Pinus sylvestris*[J]. *Tree Physiol*, 2002, 22(8): 515–535.
- [8] Portsmuth A, Niinemets Ü, Truu L, Pensa M. Biomass allocation and growth rates in *Pinus sylvestris* are interactively modified by nitrogen and phosphorus availabilities and by tree size and age[J]. *Can J For Res*, 2005, 35(10): 2346–2359.
- [9] 郭连金, 薛苹萍, 邵兴华, 田玉清, 肖志鹏. 香果树根萌芽生长特性及影响因子分析[J]. 植物科学学报, 2015, 33(2): 165–175.
- Guo LJ, Xue PP, Shao XH, Tian YQ, Xiao ZP. Growth characteristics and influencing factors of *Emmenopterys henryi* root sprouts[J]. *Plant Science Journal*, 2015, 33(2): 165–175.
- [10] 刘德晶, 焦晓旭. 油用牡丹产业发展现状及对策[J]. 西部林业科学, 2015, 44(2): 170–173.
- Liu DJ, Jiao XX. New thoughts on the development of the oil peony industry in China [J]. *Journal of West China Forestry Science*, 2015, 44(2): 170–174.
- [11] 韩继刚, 李晓青, 刘炤, 胡永红. 牡丹油用价值及其应用前景[J]. 粮食与油脂, 2014, 27(5): 21–25.
- Han JG, Li XQ, Liu Z, Hu YH. Potential applications of tree peony as an oil plant[J]. *Cereals & Oils*, 2014, 27(5): 21–24.
- [12] Yuan JH, Cornille A, Giraud T, Cheng FY, Hu YH. Independent domestications of cultivated tree peonies from dif-

- ferent wild peony species [J]. *Molecular Ecology*, 2014, 23(1): 82–95.
- [12] Sadras VO, Denison RF. Do plant parts compete for resources? an evolutionary viewpoint [J]. *New Phytol*, 2009, 183(3): 565–574.
- [13] Kudo G, Ida TY. Carbon source for reproduction in a spring ephemeral herb, *Corydalis ambigua* (Papaveraceae) [J]. *Funct Ecol*, 2010, 24(1): 62–69.
- [14] Rafiq MY, Jalani BS, Rajanaidu N, Kushairi A, Puteh A, Latif MA. Stability analysis of oil yield in oil palm (*Elaeis guineensis*) progenies in different environments [J]. *Genet Mol Res*, 2012, 11(4): 3629–3641.
- [15] Huth NI, Banabas M, Nelson PN, Webb M. Development of an oil palm cropping systems model: lessons learned and future directions [J]. *Environ Model Softw*, 2014, 62(C): 411–419.
- [16] Teh CK, Ong AL, Kwong QB. Genome-wide association study identifies three key loci for high mesocarp oil content in perennial crop oil palm [J]. *Sci Rep-UK*, 2016, 6: 19075.
- [17] 彭鸿. 林龄和立地对渭北黄土高原刺槐和油松人工林的影响 [J]. 西北林学院学报, 2001, 16(3): 1–6.  
Peng H. Effects of age and site goodness on the growth of black locust (*Robinia pseudoacacia* L.) and Chinese pine (*Pinus tabulaeformis* Carr.) plantations on the Weibei Loess Plateau [J]. *Journal of Northwest Forestry University*, 2001, 16(3): 1–6.
- [18] 侯振宏, 张小全, 徐德应, 于澎涛. 杉木人工林生物量和生产力研究 [J]. 中国农学通报, 2009, 25(5): 97–103.  
Hou ZH, Zhang XQ, Xu DY, Yu PT. Study on biomass and productivity of Chinese fir plantation [J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2009, 25(5): 97–103.
- [19] 李晓清, 高捍东, 李荣伟, 曹小军, 罗阳富. 金沙江干热河谷希蒙德木造林技术及幼林生物量分配 [J]. 西南林学院学报, 2007, 27(2): 23–26.  
Li XQ, Gao HD, Li RW, Cao XJ, Luo YF. On silvicultural techniques and biomass allocation of young plantation of *Simmondsia chinensis* in dry-hot valley of Jinshajiang river [J]. *Journal of Southwest Forestry College*, 2007, 27(2): 23–26.
- [20] 黄云奉, 刘屹, 黄世友, 何邦亮, 陈丽洁, 黎燕琼. 不同林龄马尾松生长及生物量分配研究 [J]. 四川林业科技, 2015, 36(4): 72–75.  
Huang YF, Liu Y, Huang SY, He BL, Chen LJ, Li YQ. A study of effect of different forest ages on growth and biomass allocation of Masson's pines [J]. *Journal of Sichuan Forestry Science and Technology*, 2015, 36(4): 72–75.
- [21] Noh NJ, Son Y, Lee SK, Seo KW, Heo SJ, Yi MJ, et al. Carbon and nitrogen storage in an age-sequence of *Pinus densiflora* stands in Korea [J]. *Science China Life Sciences*, 2010, 53(7): 822–830.
- [22] Li XD, Yi MJ, Son Y, Park PS, Lee KH, Son YM, et al. Biomass and carbon storage in an age-sequence of Korean pine (*Pinus koraiensis*) plantation forests in central Korea [J]. *J Plant Biol*, 2011, 54(1): 33–42.
- [23] 代海军, 何怀江, 赵秀海, 张春雨, 汪金松, 杨松. 阔叶红松林两种主要树种的生物量分配格局及异速生长模型 [J]. 应用与环境生物学报, 2013, 19(4): 718–722.  
Dai HJ, He HJ, Zhao XH, Zhang CY, Wang JS, Yang S. Biomass allocation patterns and allometric models of two dominant tree species in broad-leaved and Korean pine mixed forest [J]. *Chinese Journal of Applied and Environmental Biology*, 2013, 19(4): 718–722.
- [24] Enright NJ. Age, reproduction and biomass allocation in *Rhopalostylis sapida* (Nikau Palm) [J]. *Austral Ecology*, 2010, 10(4): 461–467.
- [25] Li H, Li C, Zha T. Patterns of biomass allocation in an age-sequence of secondary *Pinus bungeana* forests in China [J]. *Forest Chron*, 2014, 90(2): 169–176.
- [26] 郭伟, 邓巍, 燕雪飞, 潘星极, 陈红霞. 植物生殖分配影响因素的研究进展 [J]. 东北农业大学学报, 2010, 41(9): 150–155.  
Guo W, Deng W, Yan XF, Pan XJ, Chen HX. Research advances on impact factors of plant reproductive allocation [J]. *Journal of Northeast Agricultural University*, 2010, 41(9): 150–155.
- [27] 王一峰, 刘启茜, 裴泽宇, 李海燕. 青藏高原 3 种风毛菊属植物的繁殖分配与海拔高度的相关性 [J]. 植物生态学报, 2012, 36(1): 39–46.  
Wang YF, Liu QQ, Pei ZY, Li HY. Correlation between altitude and reproductive allocation in three *Saussurea* species on China's Qinghai-Tibetan Plateau [J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2012, 36(1): 39–46.
- [28] 郑国生, 何秀丽. 夏季遮荫改善大田牡丹叶片光合功能的研究 [J]. 林业科学, 2006, 42(4): 27–32.  
Zheng GS, He XL. Studies on the photosynthetic improvement in the leaves of field tree peony through shading treatment in summer [J]. *Scientia Silvae Sinicae*, 2006, 42(4): 27–32.
- [29] 周曙光, 孔祥生, 张妙霞, 王丽亚, 王福云, 周桂勤. 遮光对牡丹光合及其他生理生化特性的影响 [J]. 林业科学, 2010, 46(2): 56–60.  
Zhou SG, Kong XS, Zhang MX, Wang LY, Wang FY, Zhou GQ. Effects of shading on photosynthesis and other physiological and biochemical characteristics in tree peony [J]. *Scientia Silvae Sinicae*, 2010, 46(2): 56–60.
- [30] 蔡艳飞, 李世峰, 王继华, 熊灿坤, 宋杰, 李树发. 遮荫对油用牡丹植株生长和光合特性的影响 [J]. 西北植物学报, 2016, 36(8): 1623–1631.  
Cai YF, Li SF, Wang JH, Xiong CK, Song J, Li SF. Effect

- of shading on growth and photosynthetic characteristic of oil peony [J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2016, 36(8): 1623–1631.
- [31] 姜自红, 刘中良, 江生泉. 稻秆还田与氮肥配施对小麦产量和收获指数的影响[J]. 天津农业科学, 2016, 22(1): 9–12.  
Jiang ZH, Liu ZL, Jiang SQ. Effects of straw mulching and nitrogen fertilizer on grain yield and harvest index of winter wheat [J]. *Tianjin Agricultural Sciences*, 2016, 22(1): 9–12.
- [32] 钟蕾. 不同收获指数型水稻品种产量构成整齐性及生育后期光合特性的差异性分析[J]. 江西农业大学学报, 2012, 34(4): 627–634.  
Zhong L. Comparative analysis on the yield component uniformity and photosynthesis characteristics during later growth stages in rice varieties with different harvest indexes [J]. *Acta Agriculturae Universitatis Jiangxiensis*, 2012,
- 34(4): 627–634.
- [33] 朱慧森, 邹新平, 玉柱, 高文俊, 王永新, 佟莉蓉, 许庆方. 青贮玉米生产性能对收获期的响应及收获指数的探讨 [J]. 畜牧兽医学报, 2015, 46(8): 1375–1382.  
Zhu HS, Zhou XP, Yu Z, Gao WJ, Wang YX, Tong LR, Xu QF. Response of productive qualities of corn silage to harvest time and exploration of harvest index of corn silage [J]. *Acta Veterinaria et Zootechnica Sinica*, 2015, 46(8): 1375–1382.
- [34] 卢坤, 申鸽子, 梁颖, 符明联, 贺斌. 适合不同产量的环境下油菜高收获指数的产量构成因素分析 [J]. 作物学报, 2017, 43(1): 82–96.  
Lu K, Shen GZ, Liang Y, Fu ML, He B. Analysis of yield components with high harvest index in brassicanapus under environments fitting different yield levels [J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2017, 43(1): 82–96.

(责任编辑: 张平)