2017-08-25 DOI: 10.3724/SP.J.1145.2016.08026 http://www.cibj.com/
应用与环境生物学报 Chin J Appl Environ Biol 2017, 23 (4): 0648-0657

高山草地长花马先蒿的性状和生物量分配对坡向的适应*

王丽华[1, 2#] 高 景[2, 3#] 王金牛[2, 4**] 徐 波[1, 2] 孙 建[5] 朱忠福[6] 许积层[7] 吴 彦[2**]

[1]阿坝师范学院 阿坝 623202
[2]中国科学院成都生物研究所 成都 610041
[3]中国科学院大学 北京 100049
[4]国际山地综合发展中心 加德满都
[5]中国科学院地理科学与资源研究所 北京 100101
[6]九寨沟国家自然保护区管理局 阿坝 623400
[7]海口市土地测绘院 海口 570125

摘 要 长花马先蒿(*Pedicularis longiflora*)是一种传统药用植物,广泛分布在高山草地及溪流旁等处. 为了更好地开发、利用和保护该药用植物,从植物性状和生物量分配着手,探讨其对环境变化的适应性,首先测定不同坡向基本环境因子,然后对比不同坡向长花马先蒿的叶片性状、叶片数目、株高及其之间的相关性和权衡关系,其次从生物量分配的角度探究该植物对不同坡向的适应对策,进而阐述该植物性状及生物量指标与环境因子的回归关系,最后从功能性状到个体生物量进行尺度上推. 结果表明,长花马先蒿主要通过调整比叶面积适应不同的坡向生境,西南坡植株的比叶面积为(175.272 ± 6.597) cm^2/g,比东南坡植株大. 长花马先蒿成对器官生物量之间均为等速生长关系($\alpha = 1$),给定茎生物量时,西南坡植株的叶生物量相对更大,形成更有利于光合作用的适应对策,而东南坡植株更多地投入到繁殖器官,使种群得以更好延续,其生物量分配受等速生长关系的限制,同时在环境因子的影响下,存在着“最优分配”. 温度和群落内竞争是影响该植物性状和生物量分配的主要因素,从药用植物资源保育的角度考虑,长花马先蒿人工繁育过程需要适宜的生长温度,并减少群落内的物种竞争. 因此,在环境因子的作用下长花马先蒿的性状和生物量分配存在一定的权衡和适应,这可为该药用资源的开发和利用提供支撑. (图5 表5 参55)

关键词 环境因子; 叶片性状; 株高; 权衡; 等速生长; 最优分配理论
CLC Q949.777.808

Adaptation of traits and biomass allocation of *Pedicularis longiflora* to different slope aspects in an alpine meadow*

WANG Lihua[1, 2#], GAO Jing[2, 3#], WANG Jinniu[2, 4**], XU Bo[1, 2], SUN Jian[5], ZHU Zhongfu[6], XU Jiceng[7] & WU Yan[2**]

[1]*Aba Teachers University*, Aba 623002, China
[2]*Chengdu Institute of Biology, Chinese Academy of Sciences*, Chengdu 610041, China
[3]*University of Chinese Academy Sciences*, Beijing 100049, China
[4]*International Center for Integrated Mountain Development (ICIMOD)*, Kathmandu, Nepal
[5]*Institute of Geographical Sciences and Natural Resources Research, Chinese Academy of Sciences*, Beijing 100101, China
[6]*Jiuzhaigou National Nature Reserve Administration*, Aba 623400, China
[7]*Haikou Land Surveying and Mapping Institute*, Haikou 570125, China

Abstract The traditional Chinese herbal medicine *Pedicularis longiflora* is distributed in alpine meadows or beside streams as a typical alpine plant. For better protecting and utilizing *P. longiflora*, it is crucial to study its adaptation to environmental changes, which was investigated in this study with a focus on the differentiation of the plant functional traits and biomass allocation of *P. longiflora* at two slope aspects. By measuring the detailed environmental factors at two slope aspects in an alpine meadow of Mt. Kaka, the eastern Tibetan Plateau, firstly, leaf traits, leaf number, and plant height of *P. longiflora* as

收稿日期 Received: 2016-08-19 接受日期 Accepted: 2016-09-14
*国家自然科学基金项目(31400389)、中国博士后科学基金项目(2014M552385)和国际科技合作项目(2013DFR90670)资助 Supported by the National Natural Science Foundation of China (31400389), the China Postdoctoral Science Foundation (2014M552385), and the International Sci-tech Cooperation Program of China (2013DFR90670)
#共同第一作者 Co-first authors
**通讯作者 Corresponding author (E-mail: wangjn@cib.ac.cn; wuyan@cib.ac.cn)

well as their correlation and trade-off relationships between the south-east and south-west slopes were compared. Secondly, the adaptation strategies of *P. longiflora* to comparable habitats were explored from the biomass partitioning perspective at different slope aspects. Furthermore, regression analysis was performed to assess the relationships among the traits, biomass indices, and environmental factors. Lastly, the study was scaled up from plant traits to individual biomass for comprehensive understanding of the ecological adaptability of *P. longiflora*. The results showed that *P. longiflora* mainly adapted to environmental changes through specific leaf area (SLA), which was 175.272 ± 6.597 cm^2/g greater at the south-west slope than that of the individuals at the south-east slope. Isometric scaling (α = 1) existed in paired organ biomass of *P. longiflora,* indicating that genetic regulation played a crucial role in biomass partitioning. In addition, with fixed stem biomass, *P. longiflora* had relatively greater leaf biomass for better photosynthesis at the south-west slope than at the south-east slope. At the south-east slope, *P. longiflora* allocated more biomass to reproductive organs to enhance their population maintenance. Temperature and competition within the community were the major factors influencing and regulating biomass allocation and morphological traits of *P. longiflora*. Biomass allocation of *P. longiflora* was mainly constrained by the isometric scaling rule, while optimal partitioning also existed due to regulation of environmental factors. From the perspective of conserving and cultivating the alpine herbal medicine resource, temperature and species competition need to be carefully controlled in the community in the practical artificial breeding. Therefore, the results of this study showed trade-offs of *P. longiflora* traits and biomass allocation and adaptation to environmental changes, which provides basis for the development and utilization of this medicinal resource.

Keywords environmental factor; leaf trait; plant height; trade-off; isometric scaling; optimal partitioning theory

植物的性状可以分为全株植物性状、枝干性状、地下性状和叶性状[1]. 植物的叶片直接影响着物质和能量的交换，因此作为植物重要的物质生产场所，叶片的生长规律直接影响着植物的光合和蒸腾作用效率，其性状能够直接反映植物适应环境变化所形成的生存对策[2-5]. 植物结构的变化引起功能的改变，其生物量分配的变化也是一系列植物性状对环境变化适应的结果[6]. 植物的生物量分配是其吸收和储存碳、水及营养物质以供未来利用的驱动力之一[7]，其分配模式在不同选择压力下的差异反映了植物多样化的生态适应策略[8]. 例如，不同的土壤养分元素对植物生物量分配的影响有差异，氮（N）、磷（P）、硫（S）的降低会使根生物量分配比例增加，而钾（K）、镁（Mg）、锰（Mn）的缺失会降低根的生物量分配比例[9]. 干旱条件下的植物将更多的生物量分配到地下部分以增强对水分的吸收[9-10]，并且通常具有较小的比叶面积和较低的株高，以减小蒸发，并缩短根部水分到达叶片的距离[11-13]. 另外，株高与植物的竞争活力和生殖能力也有关[14]，较高的株高有利于对光照的竞争及种子的扩散[15].

目前，关于生物量分配的理论主要有最优分配理论和相关生长假说，前者认为植物通过自我调节，调整不同器官的生物量分配来获取相应的限制性资源（光照、温度及水分等），进而维持较高的生长速率[7, 16]，后者认为相关生长关系（Allometric relationship）作为基本规律广泛地存在于生物界中，揭示了某种或某一类生物的部分与整体或部分与部分间的差异和对比[17-19]，也可认为相关生长是生长和分配的量化关系，而大部分分配问题是由相关生长关系造成的[9]. 最优分配理论能够很好地解释环境变化对生物量分配的影响[9]，植物受到水分胁迫时将增加根生物量的分配，受到光照胁迫时将增加地上器官的生物量分配，但由于物种特异性，建立准确统一的模式比较困难，并且可能受植物个体大小的影响[6]. 相关生长分析能够很好地区分环境因子和个体大小对生物量分配的影响[6, 20]，并且能够通过比较成对变量的斜率和截距，明确环境变化对变量的影响[21]. Enquist和Niklas通过相关生长分析，提出等速生长假说，认为在个体或者群落水平地上–地下生物量等速变化，且不受环境因子的影响[22]. 因此，可以将两种理论结合起来，指导我们探究不同坡向植物的生物量分配格局的变化，进一步明确其生态适应策略.

坡向作为重要的地形因子，影响着温度、光照、风、水分和养分等因子的再分布，形成局域的环境梯度[23-24]，进而深刻地影响着高山生态系统的结构与功能[25]，是研究植物性状和生物量分配问题的天然试验场[26-28]. 通过研究不同坡向植物的叶片性状–株高–生物量分配及其权衡关系，以及进行尺度的上推，可以更全面地明确植物所具有的天然属性和可塑性，以及全球变化背景下植物对不同坡向生境的具体生态适应策略及其适合度.

长花马先蒿（*Pedicularis longiflora*）隶属于玄参科马先蒿属，作为一种典型的高山植物广泛地分布于青藏高原地区，生长于海拔2 700-5 300 m的高山草地及溪流旁等处[29]. 据报道，从该植物中提取出的肌苷、腺嘌呤核苷及黄酮类化合物，具有抗菌消炎、抗氧化、治疗糖尿病等功效[30-33]. 目前，仅有少量对退化生境内马先蒿属植物的研究[34]，从高山植物资源开发利用的角度来看，关于该物种的生态适应性以及人工栽培的适宜生境条件尚不明确，亟待研究并获取相关基础数据. 因此，本研究基于对不同坡向具体环境因子的测定，获取长花马先蒿叶片性状、叶片数目、株高及不同器官的生物量数据，从生物量分配和功能性状的角度理解长花马先蒿对不同坡向的适应对策，拟探究以下问题：1）不同坡向长花马先蒿的叶性状、叶片数目与株高的相关性及其成对性状的权衡的量化；2）不同坡向长花马先蒿各器官或部分生物量对比及其相关生长分析；3）长花马先蒿的叶性状、株高及生物量指标与不同环境因子之间的关系. 阐明以上问题可以明确长花马先蒿对不同坡向的响应及适应性，以更好地开发、利用和保护这一特殊药用植物资源，同时也为高山野生植物资源的生态保育及可持续利用提供基础研究数据和科学支撑.

1 材料与方法

1.1 区域概况

试验地位于川西高原松潘县卡卡山(32.98° N, 103.67° E), 海拔3 950 m, 属于青藏高原东缘岷山山脉的一部分. 该区受西南暖湿气流和东南季风控制, 属于典型的山地季风气候, 年均气温5.7 ℃, 1月均温–7.6 ℃, 7月均温9.7 ℃, 无绝对无霜期, 年均太阳辐射时数1 827.5 h, ≥10 ℃年积温428.6 ℃, 年均降雨量718 mm. 土壤为棕色草毡土, 土壤pH 5.42-5.83, 有机质 44.23-62.00 g/kg干土, 全氮3.51-5.12 g/kg干土, 平均土层厚度63 cm [35-36]. 原生乔木为岷江冷杉(*Abies fargesii* var. *faxoniana*); 灌木有窄叶鲜卑花(*Sibiraea angustata*)、鹧鸪杜鹃(*Rhododendron zheguense*)和鹧鸪柳(*Salix zhegushanica*), 以及零星分布的紫果云杉(*Picea purpurea*)等; 草本植物主要有黑褐穗薹草(*Carex atrofusca*)、长花马先蒿、长叶火绒草(*Leontopodium junpeianum*)、高原毛茛(*Ranunculus tanguticus*)、甘肃马先蒿(*P. kansuensis*)、川西小黄菊(*Pyrethrum tatsienense*)和紫罗兰报春(*Primula purdomii*)等[35-37]; 广泛分布有大量苔藓植物, 常见种主要有黄色真藓(*Bryum pallescens*)、绒叶青藓(*Brachythecium velutinum*)、小酸土藓(*Oxystegus cuspidatus*)、拟丛净口藓(*Gymnostomum anoectangioide*)、尖叶美叶藓(*Bellibarbula obtusicuspis*)、韩氏紫萼藓(*Grimmia handelii*)、漆光镰刀藓(*Drepanocladus vernicosus*)等.

1.2 试验设计与取样方法

于2015年7-8月选择卡卡沟高山草地不同的坡向西南坡—东南坡, 取样点位于山脊线两侧. 采用嵌套设计, 每个坡向选取3个5 m × 5 m的小区. 空气温度在地表以上1.5 m处测定, 土壤温度分为地表下10 cm、20 cm进行测定, 使用Spectrum数显温度计(精确到0.1 ℃)进行温度的测定, 土壤水分通过TDR土壤水分仪测定(地表下10 cm), 每个小区3个重复测量, 相关数据详见表1. 测度的植物性状指标为单叶质量(Individual leaf mass, ILM)、单叶面积(Individual leaf area, ILA)、比叶面积(Specific leaf area, SLA)、株高(Plant height, PH)和叶片数(Leaf number, LN). 在每个小区随机选取5个0.5 m × 0.5 m样方进行群落调查, 之后在每个小区选取30株处于盛花期的植物, 测定其株高和叶片数, 采用全株挖掘法进行取样, 尽可能保证根系完整, 每一植株采集2-3片完全伸展, 且无病虫害、无机械损伤的成熟叶片[14, 38-39]. 采用平板扫描仪(CanoScan 5600F, Canon, Tokyo, Japan)扫描植株鲜叶样品, 然后借助Photoshop CS4和Matlab7.9计算单叶面积. 将所取植株带回实验室, 水浸洗植株地下部分土壤, 将植株分为根、茎、叶、花四类, 分别放入纸袋中, 连同扫描后的叶片于105 ℃杀青30 min后, 在80 ℃条件下烘干至恒重. 用电子天平称量干重(精确到0.000 1 g), 根据Vile等的方法[40]计算比叶面积(叶面积/叶干重), 并计算生物量分配, 将花视为繁殖构件.

1.3 权衡值计算

成对性状之间存在权衡, 为了定量地表示成对性状的权衡, 采用Bradford & D'Amato建立的一套计算权衡值的方法[41]. 计算权衡值首先对性状观测值标准化, 以避免单位的不同, 同时还可看作性状A的相对收益. 对某一性状A, 其标准化值A_{std}的计算方法如下:

$$A_{std} = \frac{A_{OBS} - A_{min}}{A_{max} - A_{min}}$$

A_{OBS}、A_{max}、A_{min}分别为性状A的观测值、最大值、最小值. 单个植株的权衡值可用成对性状标准值的均方根误差(Root mean square error, RMSE)表示, 而RMSE在二维坐标轴(图1)中, 可看做成对性状标准值的坐标到对角线(1:1)的距离.

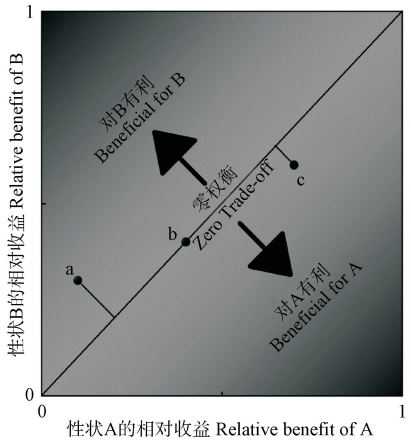


图1 成对性状(A和B)之间的权衡值[42-43]. 对角线处的权衡值为0, RMSE等于点到对角线的距离, 距离越大, 权衡值也越大, 点与对角线的相对位置表明权衡的倾向性. 图中a、b、c三点的权衡值排序为a > c > b = 0, a点权衡倾向于性状B, c点权衡倾向于性状A.

Fig. 1 Illustration of the trade-off between paired traits [42-43]. The trade-off is represented by the root mean square error (RMSE) of paired traits. RMSE is the distance from the coordinate of paired traits to the diagonal line (1:1 line) where the trade-off is zero. The farther the distance is, the larger the trade-off is. Additionally, the relative position of the coordinate to the diagonal line indicates which trait is more beneficial. The order for the trade-off of dot a, b and c is a > c > b = 0. And the trade-off of dot a is more beneficial for trait B, however the trade-off of dot c is more beneficial for trait A.

表1 两种坡向生境概况对比

Table 1 Comparisons of general information at two different slope aspects

坡向 Slope aspect	盖度 Cover (r/%)	Shannon指数 Shannon index	均匀度指数 Evenness index	T_{air}/℃	T_{10}/℃	T_{20}/℃	VWC_{10}/%
西南坡 SW	75 ± 1.7a	1.555 ± 0.101b	0.786 ± 0.007a	10.0 ± 0.3b	8.4 ± 0.1a	8.3 ± 0.04a	65.77 ± 0.81b
东南坡 SE	72 ± 3.6a	2.108 ± 0.055a	0.815 ± 0.014a	13.9 ± 0.2a	7.8 ± 0.1b	8.2 ± 0.04a	70.17 ± 0.53a

T_{air}、T_{10}、T_{20}分别为空气温度, 地表下10 cm、20 cm处的土壤温度; VWC_{10}为地表下10 cm处的土壤体积含水量; 不同字母表示差异显著($P < 0.05$).
T_{air}, T_{10} and T_{20} are air temperature, and soil temperature at 10 cm and 20 cm soil depth below horizon, respectively; VWC_{10} was soil volumetric moisture at 10 cm soil depth below horizon. Different letters indicate significant difference ($P < 0.05$).

1.4 数据处理

相关生长分析前，先对生物量数据进行以10为底的对数转换使之符合正态分布. 根据相关生长模型$y = \beta x^{\alpha}$对不同坡向长花马先蒿的成对生物量进行分析，方程可转化为$\lg y = \lg \beta + \alpha \lg x$，$x$和$y$分别表示某器官生物量，$\beta$为标准化常数，$\alpha$为异速生长指数. $\alpha = 1$为等速生长关系，$\alpha \neq 1$为异速生长关系[17-18]. 相关生长模型的参数估计及其置信区间的计算均采用标准化主轴估计（Standardized major axis estimation，SMA）方法[44]. 然后，根据Warton和Weber的方法[45]对不同坡向的α进行异质性检验，如果α没有异质性，则给出一个共同斜率，若α不同则表明异速生长关系完全不同，α相同再进行截距漂移检验和共轴漂移检验. 如果截距不同但斜率相同，则发生了截距漂移；截距相同且沿着共同轴漂移，则发生了共轴漂移；截距相同且同轴，表明植物的x/y在不同生境下具有完全相同的相关生长关系[46-47]. 参数估计、截距漂移检验、共轴漂移检验及α的方差分析均利用软件SMATR Version 2.0完成，不同坡向长花马先蒿的叶片性状和绝对生物量的方差分析，环境及群落因子的主成分分析（Principal component analysis，PCA），以及叶片性状与生物量之间的回归分析均使用SAS 9.2完成，作图在OriginPro 2016中完成.

2 结果

2.1 不同坡向长花马先蒿的性状、性状间的相关性及权衡关系

如图1所示，每个坡向的3个小区之间长花马先蒿的叶片性状、叶片数目和株高差异均不显著（$P > 0.05$）. 西南坡长花马先蒿的单叶质量比东南坡植株低17.81%，差异极显著（$P = 0.006$），两种生境植株的单叶面积相差不足1%，使得西南坡植株的比叶面积（175.272 ± 6.597）cm^2/g比东南坡（136.532 ± 3.628）cm^2/g高22.1%，差异极显著（$P < 0.001$）. 西南坡和东南坡植株的叶片数目分别为14（13.99）和15（14.74），差异较小（$P > 0.05$）；西南坡植株株高仅比东南坡植株高出0.39 cm，差异亦不显著（$P > 0.05$）. 不同坡向长花马先蒿的单叶质量

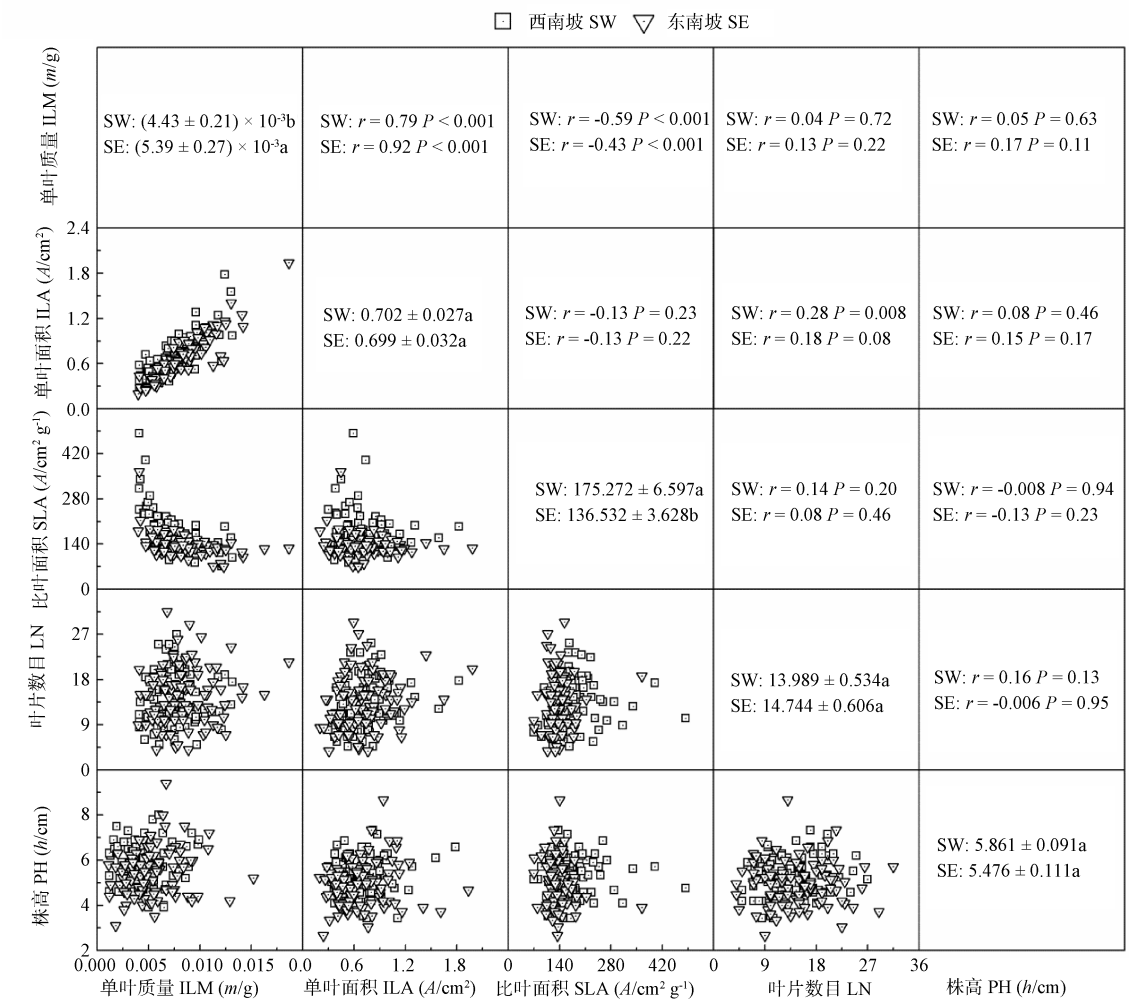


图2 不同坡向长花马先蒿的叶片性状、叶片数目和株高的变化及其相关性. 对角线处为平均值 ± 标准误，不同字母表示差异显著；r为相关系数. ILM：单叶质量；ILA：单叶面积；SLA：比叶面积；LN：叶片数目；PH：株高；SW：西南坡；SE：东南坡.

Fig. 2 Variation of leaf traits, leaf numbers and plant height of *P. longiflora* and their correlations at different slope aspects. Diagonal line is mean ± SE, and different letters indicate significant difference; r is correlation coefficient. ILM: Individual leaf mass; ILA: Individual leaf area; SLA: Specific leaf area; LN: Leaf number; PH: Plant height; SW: South-west slope; SE: South-east slope.

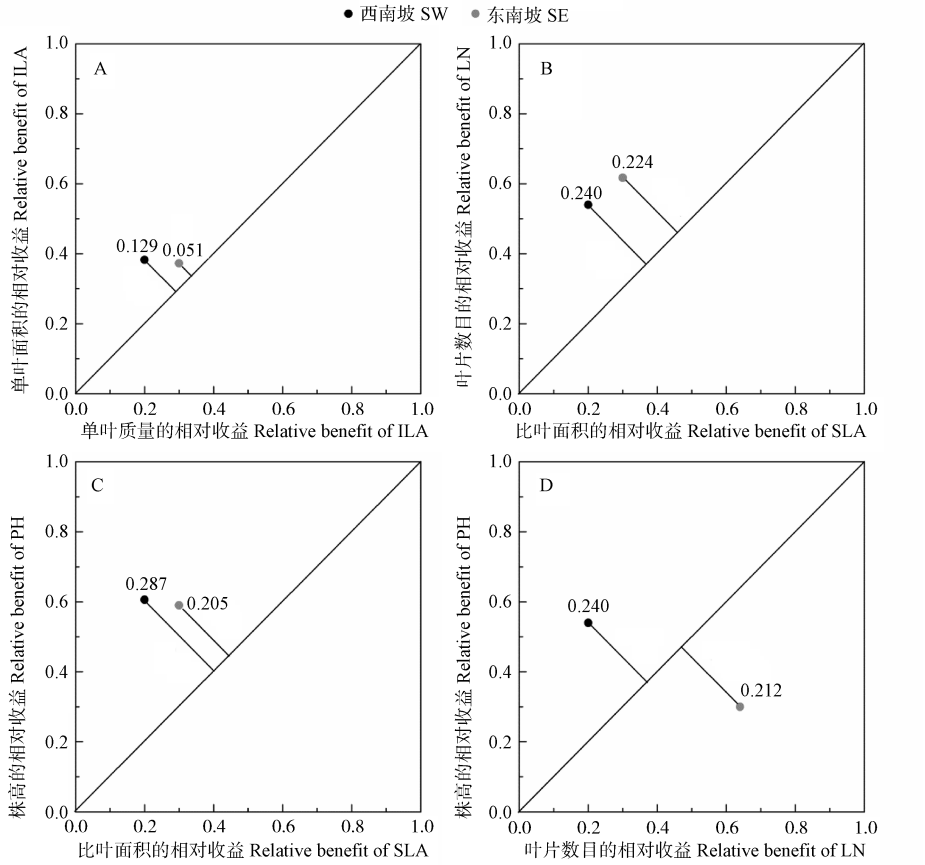


图3 不同坡向长花马先蒿成对性状间的权衡. ILM: 单叶质量; ILA: 单叶面积; SLA: 比叶面积; LN: 叶片数目; PH: 株高.
Fig. 3 Trade-offs of the paired traits of *P. longiflora* at different slope aspects. ILM: Individual leaf mass; ILA: Individual leaf area; SLA: Specific leaf area; LN: Leaf number; PH: Plant height.

与单叶面积均为极显著正相关($P < 0.001$), 而单叶质量与比叶面积则为极显著负相关($P < 0.001$). 西南坡植株的单叶面积与叶片数目为极显著正相关($P = 0.008$), 东南坡植株的两性状之间并不显著($P = 0.08$). 其余性状间均无显著性相关关系($P > 0.05$)(图2).

不同坡向长花马先蒿的单叶质量–单叶面积, 比叶面积–叶片数目及比叶面积–株高之间的权衡具有趋同性(即偏好同一性状), 权衡倾向分别为单叶面积、 叶片数目和株高, 而叶片数目–株高之间的权衡值在不同坡向差异不大, 但在西南坡偏好于株高, 在东南坡偏好于叶片数目. 此外, 西南坡植株单叶质量–单叶面积的权衡值为东南坡植株的2.53倍, 变化较大, 西南坡植株比叶面积–叶片数目和比叶面积–株高的权衡值比东南坡植株分别高出7.1%和40%(图3).

2.2 不同坡向下长花马先蒿的各部分生物量对比及相关生长关系

西南坡长花马先蒿的总生物量、茎生物量、叶生物量、花生物量、根生物量和地上生物量的均值分别比东南坡植株低0.029 g(17.67%)、0.012 g(28.42%)、0.007 g(14.7%)、0.009 g(34.14%)、0.002 g(4.42%)和0.027 g(24.09%), 其中叶生物量和根生物量在两种生境中无显著性差异($P > 0.05$)(图4). 西南坡植株的根、茎、叶和花器官生物量占总生物量的百分比分别为37.01%、21.63%、28.39%和12.97%(表2), 与之相比, 东南坡植株增大了茎和花的投资(茎: +2.18%, $P = 0.06$; 花: +3.24%, $P = 0.005$), 相应地减少了根和叶的投资(根: –3.66%, $P = 0.02$; 叶: –1.76%, $P = 0.17$). 东南坡植株地上器官生物量百分比也相应地比西南坡植株高出3.66%($P = 0.02$), 根冠比显著低于西南坡($P = 0.03$).

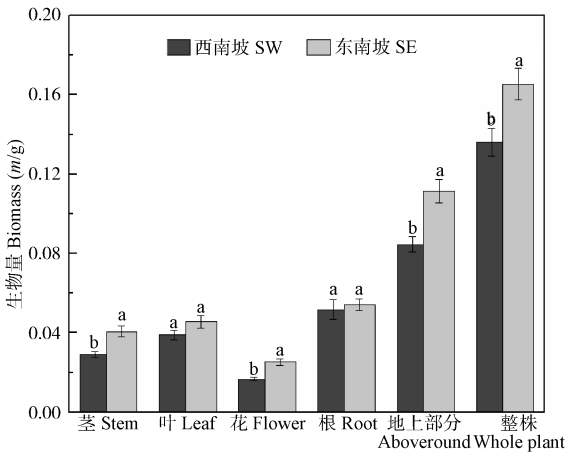


图4 不同坡向长花马先蒿各器官生物量、地上及整株生物量对比. 不同字母表示差异显著, 误差棒为标准误
Fig. 4 Organ biomass, aboveground and the whole plant biomass of *P. longiflora* at two different slope aspects. Different letters indicate significant difference, and the bar is standard error.

长花马先蒿成对生物量之间的相关生长分析(表3)表

明，不同坡向，除根与花生物量外（西南坡：$P = 0.351$，东南坡：$P = 0.132$），其余成对生物量（取对数）之间的相关性均显著. 根与茎生物量、茎与叶生物量、叶与花生物量及地下与地上生物量之间在不同坡向均发生了截距漂移和共轴漂移，它们在不同坡向的拟合曲线均有共同轴（t检验，$P > 0.05$），但截距均有显著差异（Wald检验，$P < 0.05$），共同轴斜率均与1无显著差异（χ^2检验，$P > 0.05$），即成对器官呈现等速生长关系. 根与叶生物量及茎与花生物量在不同坡向的拟合曲线也具有共同轴，斜率分别为0.882和0.92，与1差异不显著（根与叶：$\chi^2 = 3.549$，$P = 0.063$；茎与花：$\chi^2 = 1.28$，$P = 0.258$），且截距也无显著的坡向差异（根与叶：Wald = 0.02，$P = 0.888$；茎与花：Wald = 0.442，$P = 0.506$），而前者在不同坡向的拟合曲线并无显著的共轴漂移（Wald = 1.874，$P = 0.171$），后者在不同坡向的拟合曲线则发生了极显著的共轴漂移（Wald = 12.267，$P < 0.001$）.

表2 不同坡向长花马先蒿的生物量百分比及根冠比
Table 2 Biomass fraction of *P. longiflora* and root : shoot ratio at two different slope aspects

参数 Parameter	西南坡 SW	东南坡 SE	F	P
根生物量百分比 Root biomass percent	37.01% ± 1.22%	33.35% ± 1.03%	5.27	0.02
茎生物量百分比 Stem biomass percent	21.63% ± 0.84%	23.81% ± 0.79%	3.55	0.06
叶生物量百分比 Leaf biomass percent	28.39% ± 0.86%	26.63% ± 0.96%	1.86	0.17
花生物量百分比 Flower biomass percent	12.97% ± 0.70%	16.21% ± 0.88%	8.30	0.005
地上生物量百分比 Aboveground biomass percent	62.99% ± 1.22%	66.65% ± 1.03%	5.27	0.02
根冠比 Root : shoot ratio	0.67 ± 0.06	0.53 ± 0.02	4.96	0.03

2.3 长花马先蒿的性状及生物量与环境因子之间的回归关系

由图5A可知，特征值大于1的主成分有2个，且累积贡献率达75.8%，因此选择前两个主成分做进一步分析. 主成分$Z1$

表3 不同坡向长花马先蒿成对生物量间的相关生长指数及等速生长检验
Table 3 Allometric scaling exponents and the test of isometry between the paired coupled biomass of *P. longiflora* at two slopes

因变量 vs. 自变量 y vs. x	坡向 Slope	R^2	P	斜率α	截距 lgβ	共同轴斜率 Common slope	等速生长检验 Test of isometry		截距漂移检验 Intercept drift test		共轴漂移检验 Coaxial drift test	
							χ^2	P	Wald	P	Wald	P
RB vs. SB	SW	0.151	< 0.001	1.028	0.277	0.946	0.717	0.397	4.934	0.026	6.796	0.009
	SE	0.328	< 0.001	0.710	−0.023							
RB vs. LB	SW	0.236	< 0.001	0.947	0.037	0.882	3.549	0.063	0.020	0.888	1.874	0.171
	SE	0.202	< 0.001	0.820	−0.153							
RB vs. FB	SW	0.010	0.351	0.936	0.370	——	——	——	——	——	——	——
	SE	0.026	0.132	0.823	0.058							
SB vs. LB	SW	0.419	< 0.001	0.921	−0.234	0.923	1.776	0.183	5.488	0.019	12.267	< 0.001
	SE	0.326	< 0.001	0.926	−0.148							
SB vs. FB	SW	0.042	0.052	0.911	0.090	0.920	1.280	0.258	0.442	0.506	23.034	< 0.001
	SE	0.073	0.010	0.929	0.091							
LB vs. FB	SW	0.131	< 0.001	0.989	0.352	0.996	0.003	0.958	6.588	0.010	10.941	0.001
	SE	0.113	0.001	1.004	0.258							
BGB vs. AGB	SW	0.214	< 0.001	1.203	−0.020	1.124	3.208	0.073	5.713	0.017	7.049	0.008
	SE	0.301	< 0.001	1.059	−0.259							

RB：根生物量；SB：茎生物量；LB：叶生物量；FB：花生物量；BGB：地下生物量；AGB：地上生物量. SW：西南坡；SE：东南坡.
RB: Root biomass; SB: Stem biomass; LB: Leaf biomass; FB: Flower biomass; BGB: Belowground biomass; AGB: Aboveground biomass. SW: South west slope; SE: South east slope.

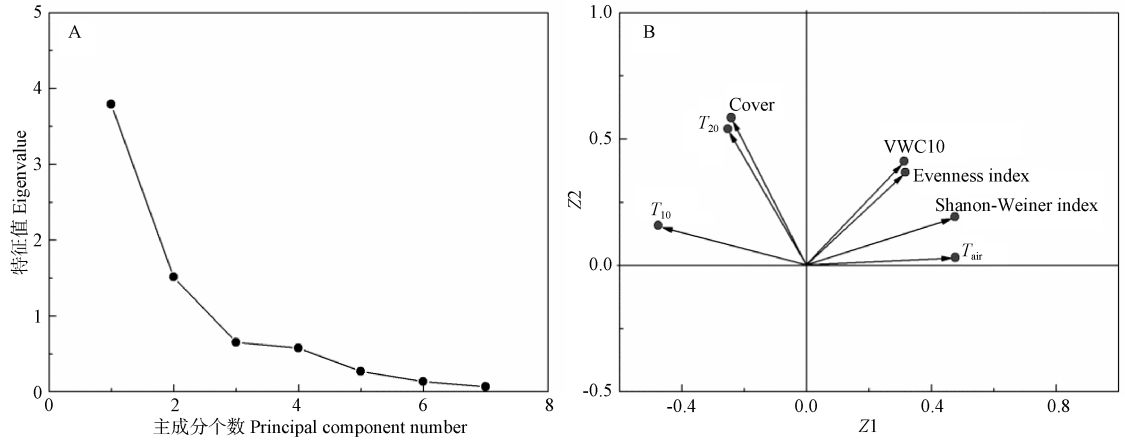


图5 环境因子和群落特征的主成分分析：碎石图（A）和载荷因子图（B）. T_{air}、T_{10}、T_{20}分别为空气温度，地表下10 cm、20 cm处的土壤温度；VWC_{10}为地表下10 cm处的土壤体积含水量；不同字母表示差异显著（$P < 0.05$）.
Fig. 5 Principal Component Analysis of environment factors and community characteristics: (A) scree plot and (B) load factor graph. T_{air}, T_{10} and T_{20} are air temperature, and soil temperature at 10 cm and 20 cm soil depth below horizon, respectively; VWC_{10} was soil volumetric moisture at 10 cm soil depth below horizon. Different letters indicate significant difference ($P < 0.05$).

主要由Shannon-Weiner指数，空气温度及土壤下10 cm处温度组成，可解释原变量的54.2%，主成分*Z*2主要包括群落盖度及均匀性指数，土壤下10 cm处水分含量及20 cm处的温度，可解释原变量的21.6%（图5B）. 长花马先蒿的株高、茎生物量、叶生物量、花生物量及地上生物量与*Z*1、*Z*2具有极显著的逐步回归关系（$P < 0.01$），比叶面积、总生物量与主成分具有显著的逐步回归关系（$P < 0.05$），而叶片数目与主成分无显著的回归关系（$P > 0.05$），无主成分进入根生物量的逐步回归方程. 同时，*Z*1对因变量的解释力度（偏R^2）均强于*Z*2，*Z*1对生物量指标具有正反馈作用（*Z*1 parameters > 0），对性状指标（叶片数目除外）有负反馈作用（*Z*1 parameters < 0），*Z*2对所有指标（茎生物量、比叶面积及株高除外）均为负反馈作用（*Z*2 parameters <0）.

表4 主成分与植物性状及生物量指标的逐步回归方程

Table 4 Stepwise regression equations between principal components and traits & biomass indexes

因变量 Dependent variable	自变量系数 Independent variable coefficient		截距 Intercept	R^2	P
	主成分*Z*1	主成分*Z*2			
茎生物量 SB	0.00308 (0.486)	—	0.0348	0.486	< 0.001
叶生物量 LB	0.00205 (0.311)	−0.00287 (0.244)	0.0422	0.555	0.001
花生物量 FB	0.00237 (0.388)	−0.00223 (0.137)	0.0209	0.525	0.002
地上生物量 AGB	0.00751 (0.533)	−0.00603 (0.138)	0.0979	0.671	< 0.001
总生物量 TB	0.00725 (0.317)	−0.00622 (0.093)	0.1510	0.410	0.011
比叶面积 SLA	−8.277 (0.317)	—	155.902	0.317	0.010
株高 PH	−0.172 (0.507)	—	2.778	0.507	0.002
叶片数目 LN	—	−0.836 (0.143)	14.367	0.143	0.101

“—” 表示该自变量没有进入方程，括号内为偏R^2.

“—” indicates the independent variable does not entry into the model, and it is partial R^2 in the brackets.

2.4 长花马先蒿叶片性状和个体生物量之间的回归关系

长花马先蒿的生物量指标均和叶片性状及叶片数目尺度具有极显著的回归关系（表5，$P < 0.001$）. 所有的生物量指标中，花生物量模型的决定系数最低（0.119），其余生物量模型的决定系数均在0.3以上. 叶片数目均进入各个生物量模型中，且在所有自变量中对因变量的解释力度（偏R^2）最高，单叶面积进入了除茎生物量外的其他因变量的模型中，仅个别生物量的回归模型中纳入了单叶质量和比叶面积，而株高则没有进入任何因变量的模型.

3 讨论

3.1 不同坡向长花马先蒿的叶片性状和株高

植物的比叶面积，通常与潜在相对生长速率和单位质量光合速率正相关，较低比叶面积的植株对叶片的防御结构投资相对较多[14, 39]. 一般情况下，植物在资源丰富的生境比在资源贫瘠生境中具有更高的比叶面积[14]. 植物的株高是其光照竞争能力的关键因素，也与生态系统其他关键因子（如碳储存能力）有关[48]. 本研究中，西南坡物种多样性、空气温度及土壤水分含量均低于东南坡，土壤温度则高于东南坡（表1）. 与光合作用有关的比叶面积和株高，均表现为西南坡植株高于东南坡植株（尽管株高的差异并不显著），形成更有利于进行光合作用的适应对策. 这可能由于西南坡植物群落内部竞争较大，对光照竞争较为关键，并且西南坡的土壤温度更高，有利于矿质元素的运输，提高了N、P等元素的有效性；另外，西南坡为迎风坡，降雨量一般大于东南坡，而其土壤水分含量低于东南坡则可能由于西南坡水分蒸发较大，也使得植株单叶面积–单叶质量的权衡更多地倾向于单叶面积（图3A），形成较大的水气接触面积，进而使得西南坡植株的比叶面积高于东南坡植株（图2），所以西南坡植株具有更强的资源俘获能力. 两个坡向植株的比叶面积、叶片数目与株高之间并无显著的线性相关关系（图2），说明与光资源获取的3个形态性状之间的变化并非是简单的协同. 根据权衡分析的结果，西南坡植株采取株高>叶片数目>比叶面积的投资偏好策略，东南坡的植株则采取了叶片数目>株高>比叶面积的投资偏好策略（图3B、C、D），然而两个坡向植株的叶片数目和株高并无显著差异，可能是长花马先蒿形态性状的调节受自身遗传控制，其叶片数目和株高可塑性较小，也表明比叶面积是植物对环境变化较直接的反映.

3.2 不同坡向长花马先蒿的生物量分配规律

生物量分配格局对植物个体的生长和后代繁殖及其之间的权衡关系具有重要影响[49]，而影响生物量分配格局的因素有很多，如植物的生物学特性、物候变化和环境异质性等[50]. 从绝对生物量来看，东南坡植株的总生物量及各部分生物量均高于西南坡植株（图4）. 东南坡植物群落盖度均低于西南坡，虽然多样性指数高于西南坡，但均匀度更高（表

表5 长花马先蒿叶片性状、株高与生物量指标间的逐步回归方程

Table 5 Stepwise regression equations between leaf traits, plant height and biomass of *P. longiflora*

因变量 Dependent variable	自变量系数 Independent variable coefficient				截距 Intercept	R^2	P
	叶片数目 LN	单叶质量 ILM	单叶面积 ILA	比叶面积 SLA			
茎生物量 SB	0.0018 (0.333)	2.504 (0.06)	—	4.89×10^{-5} (0.016)	−0.013	0.408	< 0.001
叶生物量 LB	0.0024 (0.580)	1.757 (0.133)	0.012 (0.010)	—	−0.014	0.723	< 0.001
花生物量 FB	0.0005 (0.076)	—	0.004 (0.011)	2.96×10^{-5} (0.031)	0.013	0.119	< 0.001
地上生物量 AGB	0.0048 (0.486)	2.622 (0.007)	0.030 (0.114)	—	−0.012	0.607	< 0.001
根生物量 RB	0.0017 (0.278)	—	0.015 (0.042)	—	0.012	0.320	< 0.001
总生物量 TB	0.0057 (0.451)	—	0.060 (0.103)	—	0.015	0.554	< 0.001

“—” 表示该自变量没有进入方程，括号内为偏R^2.

“—” indicates the independent variable does not entry into the model, and it is partial R^2 in the brackets.

1)，东南坡种间竞争弱于西南坡，并且西南坡处于迎风坡，面临风的胁迫较强，造成额外的生物量消耗和损失，均可导致东南坡植株绝对生物量大于西南坡植株. 从生物量分配比例看，由于西南坡植物群落内竞争较大，该坡长花马先蒿增大了根和叶生物量的分配比例（表2），可以更多地将土壤中的水分和营养输送到光合器官，进而增大对光照的获取. 东南坡长花马先蒿增大了茎和花生物量的分配比例，有利于成熟期的植株支撑更多的地上生物量，对繁殖器官进行更多的投资，使种群得以更好的延续.

本研究中，成对生物量之间在不同坡向均有共同斜率（根与花除外）且为等速生长关系，可能由于植物生长中的遗传调控作用，是植物自身的特点，也即生长过程中各器官具有协调一致的生长关系（表3）[50]. 植物在等速生长的模式下，总是尽可能调整自身的生长方式，来适应环境的改变，以维持自身功能的实现和种群的延续[51]. 孙建也认为在植物自身的生物量分配受等速生长关系的约束，但由于资源的限制，生物量分配会做出相应的调整以更好的适应环境[16]. 相关生长分析结果（表3）也表明资源运输能力一定时，西南坡植株将更多的资源分配到根和叶中，以满足在群落竞争较大的生境获取更多的资源. 由于不同坡向的植株株高和叶片数目差异并不显著，并且植株均处于盛花期，可排除生活史的差异造成的植株在不同坡向的生存策略不同. 然而，对生存策略机理机制的探究，还需要结合光合生理生态特性、次生代谢产物及营养元素的动态特征深入研究.

3.3 长花马先蒿性状及生物量指标与环境因子之间的回归关系

植物的生物量分配及性状的权衡是理解植物对生境变化的适应对策的关键[16]，生境变化主要包括光照、温度、水分、养分及CO_2等环境因子的改变，还包括生物因子的变化，如植物的个体发育阶段，群落内部竞争的差异等[9]. 本研究通过主成分分析将环境及群落因子降维，找出了对生境差异贡献较大的主成分$Z1$（54.2%）和$Z2$（21.6%）. 由于西南坡和东南坡土壤水分含量均在65%以上，可见水分并不是限制因子. 温度和群落内部竞争均会影响生物量的分配格局[52-54]，在空气温度较高的东南坡，长花马先蒿增大了支撑和繁殖器官的投资比例，而在群落竞争较大的西南坡则增大了根和叶片的投资，而且具有较高的比叶面积. 结合逐步回归分析的结果，温度和群落内部竞争，是长花马先蒿各部分器官生物量分配的关键因子，并且对其形态性状具有一定的影响. 因此，我们在以后的道地药材——长花马先蒿的培育中，要格外关注温度和群落内竞争这两个因素.

3.4 长花马先蒿的叶片性状到个体生物量的尺度推绎

植物叶片作为维持陆地生态系统功能的基本要素，既是植物光合作用和物质生产的主要场所，也是大气–植物系统能量交换的基本单元[38, 55]，并且植物的功能性状和生物量之间存在着共轭的变化[39]. 另外，叶片性状是陆地生态系统物质循环模型的重要参数之一，是气候变化的重要指示器，对叶片性状的深入研究，可以为大尺度模拟以及气候变化预测提供精确的参数率定. 因此，可尝试将植物个体性状尺度（尤其是叶片性状）推绎至植株生物量，进而通过性状和生物量综合表征植物对环境变化的适应和响应对策. 本研究中，除花生物量（R^2 = 0.119）外，其余各部分及总的生物量均可通过叶片性状及株高得到很好的拟合，决定系数均达到0.3以上（表5），但用于表征植物对环境变化的适应和响应策略，还存在解释力度不强的问题，在以后的研究中则应增加样本量和优势物种及种群，并且尝试多种非线性拟合方法来解决.

综上，长花马先蒿的叶片数目和株高可塑性较小，主要通过调整比叶面积适应不同的坡向生境. 长花马先蒿的生物量分配受等速生长关系的限制，同时在环境因子的影响下，存在着“最优分配”. 从药用植物资源保育的角度考虑，东南坡无疑是长花马先蒿生长繁殖的最佳生境，人工繁育过程需要合适的生长温度，并减少群落内的竞争. 另外，将植物个体性状尺度（尤其是叶片性状）扩展至植株生物量，利用个体性状和生物量综合表征植物对环境变化的适应和响应对策是可行的.

参考文献 [References]

1 孟婷婷, 倪健, 王国宏. 植物功能性状与环境和生态系统功能[J]. 植物生态学报, 2007, **31** (1): 150-165 [Meng TT, Ni J, Wang GH. Plant functional traits, environments and ecosystem functioning [J]. *Chin J Plant Ecol*, 2007, **31** (1): 150-165]

2 Westoby M, Wright IJ. The leaf size-twig size spectrum and its relationship to other important spectra of variation among species [J]. *Oecologia*, 2003, **135** (4): 621-628

3 Rozendaal DMA, Hurtado VH, Poorter L. Plasticity in leaf traits of 38 tropical tree species in response to light; relationships with light demand and adult stature [J]. *Funct Ecol*, 2006, **20** (2): 207-216

4 Bernard-Verdier M, Navas ML, Vellend M, Violle C, Fayolle A, Garnier E. Community assembly along a soil depth gradient: contrasting patterns of plant trait convergence and divergence in a mediterranean rangeland [J]. *J Ecol*, 2012, **100** (6): 1422-1433

5 史元春, 赵成章, 宋清华, 杜晶, 陈静, 王继伟. 兰州北山刺槐枝叶性状的坡向差异性[J]. 植物生态学报, 2015, **39** (4): 362-370 [Shi YC, Zhao CZ, Song QH, Du J, Chen J, Wang JW. Slope-related variations in twig and leaf traits of *Robinia pseudoacacia* in the northern mountains of Lanzhou [J]. *Chin J Plant Ecol*,2015, **39** (4): 362-370]

6 Mccarthy MC, Enquist BJ. Consistency between an allometric approach and optimal partitioning theory in global patterns of plant biomass allocation [J]. *Funct Ecol*, 2007, **21** (4): 713-720

7 Poorter H, Niklas KJ, Reich PB, Oleksyn J, Poot P, Mommer L. Biomass allocation to leaves, stems and roots: meta-analyses of interspecific variation and environmental control [J]. *New phytologist*, 2012, **193** (1): 30-50

8 Weiner J. Allocation, plasticity and allometry in plants [J]. *Persp Plant Ecol Evol Syst*, 2004, **6** (4): 207-215

9 平晓燕, 周广胜, 孙敬松. 植物光合产物分配及其影响因子研究进展[J]. 植物生态学报, 2010, **34** (1): 100-111 [Ping XY, Zhou GS, Sun JS. Advances in the study of photosythate allocation and its controls [J]. *Chin J Plant Ecol,* 2010, **34** (1): 100-111]

10 Marcelis LFM, Heuvelink E, Goudriaan J. Modelling biomass production and yield of horticultural crops: a review [J]. *Sci Horticult*, 1998, **74** (1-2): 83-111

11 Tyree MT, Ewers FW. The hydraulic architecture of trees and other

woody-plants [J]. *New Phytol*, 1991, **119** (3): 345-360

12 刘金环, 曾德慧, Lee DK. 科尔沁沙地东南部地区主要植物叶片性状及其相互关系[J]. 生态学杂志, 2006, **25** (8): 921-925 [Liu JH, Zeng DH, Lee DK. Leaf traits and their interrelationships of main plant species in southeast Horqin sandy land [J]. *Chin J Ecol, 2006,* **25** (8): 921-925]

13 党晶晶, 赵成章, 李钰, 侯兆疆, 董小刚. 祁连山高寒草地甘肃臭草叶性状与坡向间的关系[J]. 植物生态学报, 2015, **39** (1): 23-31 [Dang JJ, Zhao CZ, Li Y, Hou ZJ, Dong XG. Relationship between leaf traits of Melica przewalskyi and slope aspects in alpine grassland of Qilian Mountains, China [J]. *Chin J Plant Ecol,* 2015, **39** (1): 23-31]

14 Cornelissen JHC, Lavorel S, Garnier E, Díaz S, Buchmann N, Gurvich DE, Reich PB, Steege HT, Morgan HD, Heijden MGaVD, Pausas JG, Poorter H. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide [J]. *Austr J Bot*, 2003, **51** (4): 335-380

15 Falster DS, Westoby M. Plant height and evolutionary games [J]. *Trends Ecol Evol*, 2003, **18** (7): 337-343

16 孙建. 西藏高寒草地植被生物量及其分配机制研究[D]. 成都: 中国科学院水利部成都山地灾害与环境研究所, 2013 [Sun J. Study on the biomass characteristics and their allocation mechanism in Tibetan alpine grassland [D]. Chengdu: Institute of Mountain Hazard and Environment, Chinese Academy Science, 2013]

17 Niklas KJ, Enquist BJ. Invariant scaling relationships for interspecific plant biomass production rates and body size [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2001, **98** (5): 2922-2927

18 Niklas KJ. Modelling below- and above-ground biomass for non-woody and woody plants [J]. *Ann Bot*, 2005, **95** (2): 315-321

19 李春萍, 李刚, 肖春旺. 异速生长关系在陆地生态系统生物量估测中的应用 [J]. 世界科技研究与发展, 2007, **29** (2): 51-57 [Li CP, Li G, Xiao CW . The application of allometric relationships in biomass estimation in terrestrial ecosystems [J]. *World Sci-Tech Res Dev,* 2007, **29** (2): 51-57]

20 Cheng DL, Niklas KJ. Above- and below-ground biomass relationships across 1534 forested communities [J]. *Ann Bot*, 2007, **99** (1): 95-102

21 Wright IJ, Reich PB, Westoby M. Strategy shifts in leaf physiology, structure and nutrient content between species of high- and low-rainfall and high- and low-nutrient habitats [J]. *Funct Ecol*, 2001, **15** (4): 423-434

22 Enquist BJ, Niklas KJ. Global allocation rules for patterns of biomass partitioning in seed plants [J]. *Science*, 2002, **295** (5559): 1517-1520

23 Körner C. Alpine Plant Life: Functional Plant Ecology of High Mountain Ecosystems [M]. 2nd ed. New York: Springer, 2003

24 Pauli H, Gottfried M, Lamprecht A, Niessner S, Rumpf S, Winkler M, Steinbauer K, Grabherr G. The Gloria Field Mannual-standard Multi-summit Approach, Supplementary Methods and Extra Approaches [M]. 5th ed. Vienna: GLORIA-Coordination, Austrian Academy of Sciences & University of Natural Resources and Life Sciences, 2015

25 Wipf S. Phenology, growth, and fecundity of eight subarctic tundra species in response to snowmelt manipulations [J]. *Plant Ecol*, 2010, **207** (1): 53-66

26 吴彦, Onipchenko VG. 雪被对川西高山植被坡向性分异的影响[J]. 生态学报, 2007, **27** (12): 5120-5129 [Wu Y, Onipchenko VG. The impact of snow-cover on alpine vegetation type of different aspects in the west of Sichuan Province [J]. *Acta Ecol Sin,* 2007, **27** (12): 5120-5129]

27 Li X, Nie Y, Song X, Zhang R, Wang G. Patterns of species diversity and functional diversity along the south- to north-facing slope gradient in a sub-alpine meadow [J]. *Commun Ecol*, 2011, **12** (2): 179-187

28 刘旻霞, 马建祖. 甘南高寒草甸植物功能性状和土壤因子对坡向的响应[J]. 应用生态学报, 2012, **23** (12): 3295-3300 [Liu MX, Ma JZ. Responses of plant functional traits and soil factors to slope aspect in alpine meadow of South Gansu, Northwest China [J]. *Chin J Appl Ecol*, 2012, **23** (12): 3295-3300]

29 中国科学院中国植物志编辑委员会. 中国植物志[M]. 北京: 科学出版社, 1963 [Delectis Florae Reipublicae Popularis Sinicae, Agendae Academiae Sinicae Edita. Flora Reipublicae Popularis Sinicae [M]. Beijing: Science Press, 1963]

30 王长增, 贾忠建. 长花马先蒿核苷类成分研究[J]. 兰州大学学报, 1996, **32** (4): 91-95 [Wang CZ, Jia ZJ. Purine nucleosides from *Pedicularis longiflora*. *J Lanzhou Univ*, 1996, **32** (4): 91-95]

31 褚洪标, 谭宁华, 彭才圣. 马先蒿属植物研究概述[J]. 中国中药杂志, 2009, **34** (19): 2536-2546 [Chu HB, Tan NH, Peng CS. Progress in research on *Pedicularis* plants [J]. *Chin J Chin Mat Med*, 2009, **34** (19): 2536-2546]

32 Zhao XH, Han F, Li YL, Zhou GY, Yue HL. Semi-preparative separation and purification of three flavonoids from *Pedicularis longiflora* var. *tubiformis* (klotzsch) p. C. Tsoong by HSCCC [J]. *J Liq Chromatogr Relat Technol*, 2013, **36** (13): 1751-1761

33 Yatoo MI, Dimri U, Gopalakrishan A, Saminathan M, Dhama K, Mathesh K, Saxena A, Gopinath D, Husain S. Antidiabetic and oxidative stress ameliorative potential of ethanolic extract of pedicularis longiflora rudolph [J]. *Int J Pharmacol*, 2016, **12** (3): 177-187

34 陈哲, 周华坤, 赵新全, 温军, 叶鑫, 杨元武. 高寒草甸退化对甘肃马先蒿生长状况与花期资源分配的影响[J]. 生态环境学报, 2010, **19** (12): 2800-2807 [Chen Z, Zhou HK, Zhao XQ, Wen J, Ye X, Yang YW. The effect of alpine meadow degradation on *Pedicularis kansuensis's* growth and resource allocation in blooming date [J]. *Ecol Environ Sci*, 2010, **19** (12): 2800-2807]

35 胡霞, 吴宁, 吴彦, 左万庆, 郭海霞, 王金牛. 川西高原季节性雪被覆盖对窄叶鲜卑花凋落物分解和养分动态的影响[J]. 应用生态学报, 2012, **23** (5): 1226-1232 [Hu X, Wu N, Wu Y, Zuo WQ, Guo HX, Wang JN. Effects of snow cover on the decomposition and nutrient dynamics of *Sibiraea angustata* leaf litter in western Sichuan Plateau, Southwest China [J]. *Chin J Appl Ecol,* 2012, **23** (5): 1226-1232]

36 Wang JN, Shi FS, Xu B, Wang Q, Wu Y, Wu N. Uptake and recovery of soil nitrogen by bryophytes and vascular plants in an alpine meadow [J]. *J Mount Sci*, 2014, **11** (2): 475-484

37 Liu L, Wu Y, Wu N, Xu JJ, Mao Y, Luo P, Zhang L. Effects of freezing and freeze-thaw cycles on soil microbial biomass and nutrient dynamics under different snow gradients in an alpine meadow (Tibetan Plateau) [J]. *Pol J Ecol*, 2010, **58** (4): 717-728

38 Pérez-Harguindeguy N, Díaz S, Garnier E, Lavorel S, Poorter H, Jaureguiberry P, Bret-Harte MS, Cornwell WK, Craine JM, Gurvich DE, Urcelay C, Veneklaas EJ, Reich PB, Poorter L, Wright IJ, Ray P, Enrico L, Pausas JG, De Vos AC, Buchmann N, Funes G, Quétier F, Hodgson JG, Thompson K, Morgan HD, Ter Steege H, Sack L, Blonder B, Poschlod P, Vaieretti MV, Conti G, Staver AC, Aquino S, Cornelissen JHC. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide [J]. *Austr J Bot*, 2013, **61** (3): 167-234

39 高景, 徐波, 王金牛, 周海燕, 王彦星, 吴彦. 南方灌草丛典型灌木不同叶片性状的相关性及其对不同光环境的响应[J]. 生态学杂志, 2015, **34** (9): 2424-2431 [Gao J, Xu B, Wang JN, Zhou HY, Wang YX, Wu N. Correlations among leaf traits of typical shrubs and their responses to different light environments in shrub-grassland of southern China [J]. *Chin J Ecol*, 2015, **34** (9): 2424-2431]

40 Vile D, Garnier E, Shipley B, Laurent G, Navas ML, Roumet C, Lavorel S, Diaz S, Hodgson JG, Lloret F, Midgley GF, Poorter H, Rutherford MC, Wilson PJ, Wright IJ. Specific leaf area and dry matter content estimate thickness in laminar leaves [J]. *Ann Bot*, 2005, **96** (6): 1129-1136

41 Bradford JB, D'amato AW. Recognizing trade-offs in multi-objective land management [J]. *Front Ecol Environ*, 2012, **10** (4): 210-216

42 Sun J, Wang HM. Soil nitrogen and carbon determine the trade-off of the above- and below-ground biomass across alpine grasslands, Tibetan Plateau [J]. *Ecol Ind*, 2016, **60**:1070-1076

43 Lu N, Fu BJ, Jin TT, Chang RY. Trade-off analyses of multiple ecosystem services by plantations along a precipitation gradient across Loess Plateau landscapes [J]. *Landscape Ecol*, 2014, **29** (10): 1697-1708

44 Warton DI, Wright IJ, Falster DS, Westoby M. Bivariate line-fitting methods for allometry [J]. *Biol Rev Cambr Philos Soc*, 2006, **81** (2): 259-291

45 Warton DI, Weber NC. Common slope tests for bivariate errors-in-variables models [J]. *Biometr J*, 2002, **44** (2): 161-174

46 Falster DS, Warton DI, Wright IJ. User's Guide to Smatr: Standardised Major Axis Tests & Routines [M]. 2006. http://wwwbiomqeduau/ecology/SMATR

47 陶冶, 张元明. 准噶尔荒漠6种类短命植物生物量分配与异速生长关系[J]. 草业学报, 2014, **23** (2): 38-48 [Tao Y, Zhang YM. Biomass allocation patterns and allometric relationships of six ephemeroid species in Junggar Basin, China [J]. *Acta Pratacult Sin*, 2014, **23** (2): 38-48]

48 Moles AT, Warton DI, Warman L, Swenson NG, Laffan SW, Zanne AE, Pitman A, Hemmings FA, Leishman MR. Global patterns in plant height [J]. *J Ecol*, 2009, **97** (5): 923-932

49 Reekie EG, Bazzaz FA. Reproductive Allocation in Plants [M]. Burlington: Academic Press, 2005

50 丁建林, 韩越, 包维楷, 向双. 岷江百合的生物量分配对策及其海拔效应[J]. 应用与环境生物学报, 2014, **20** (2): 254-260 [Ding JL, Han Y, Bao WK, Xiang S. Biomass allocation strategies of *Lilium regale* and their altitudinal effects. *Chin J Appl Environ Biol*, 2014, **20** (2): 254-260]

51 李钰, 赵成章, 侯兆疆, 马小丽, 张茜. 高寒退化草地狼毒种群个体大小与茎、叶的异速生长[J]. 生态学杂志, 2013, **32** (2): 241-246 [Li Y, Zhao CZ, Hou ZJ, Ma XL, Zhang Q. Body size and stem- and leaf allometry of *Stellera chamaejasme* in degraded alpine grassland [J]. *Chin J Ecol*, 2013, **32** (2): 241-246]

52 Vogel JG, Bond-Lamberty BP, Schuur EaG, Gower ST, Mack MC, O'connell KEB, Valentine DW, Ruess RW. Carbon allocation in boreal black spruce forests across regions varying in soil temperature and precipitation [J]. *Global Change Biol*, 2008, **14** (7): 1503-1516

53 Wang XP, Fang JY, Zhu B. Forest biomass and root-shoot allocation in northeast china [J]. *For Ecol Manage*, 2008, **255** (12): 4007-4020

54 Berendse F, Moller F. Effects of competition on root-shoot allocation in plantago lanceolata l.: adaptive plasticity or ontogenetic drift? [J]. *Plant Ecol*, 2009, **201** (2): 567-573

55 Garnier E, Laurent G, Bellmann A, Debain S, Berthelier P, Ducout B, Roumet C, Navas ML. Consistency of species ranking based on functional leaf traits [J]. *New Phytol*, 2001, **152** (1): 69-83