

DOI:10.11686/cyxb2024101

http://cyxb.magtech.com.cn

张宁, 王金牛, 罗栋梁, 等. 季节性雪被厚度对高山草甸4种优势晚花植物生物量分配的影响. 草业学报, 2025, 34(2): 67-80.

ZHANG Ning, WANG Jin-niu, LUO Dong-liang, *et al.* Effects of seasonal snow cover thickness on biomass allocation of four dominant late flowering plants in an alpine meadow. *Acta Prataculturae Sinica*, 2025, 34(2): 67-80.

季节性雪被厚度对高山草甸4种优势晚花植物生物量分配的影响

张宁^{1,2,3}, 王金牛^{1,2*}, 罗栋梁⁴, 张林⁵, 徐波⁶, 吴彦¹

(1. 中国科学院成都生物研究所, 四川 成都 610041; 2. 西藏生态安全屏障监测站网芒康生物多样性与生态站, 西藏 昌都 854000; 3. 甘肃农业大学资源与环境学院, 甘肃 兰州 730070; 4. 中国科学院西北生态环境与资源研究院, 甘肃 兰州 730000; 5. 中国科学院青藏高原研究所, 北京 100101; 6. 阿坝师范学院教师教育学院, 四川 汶川 623002)

摘要:植物生物量在个体器官的分配表征了同化产物的形成及驱动机制,且不同器官间的协同生长受外界环境及植株内部因素的共同调控。季节性雪被在生长季较短的高寒生态系统中作为调控植物生长的关键环境因子之一。本研究通过分析青藏高原东缘岷江源区高寒草甸4种优势晚花植物(线叶龙胆、条叶垂头菊、高山韭和六叶龙胆)不同器官(根、茎、叶和花)生物量分配随雪被厚度的变化,探讨了不同物种在异质性雪被下的生物量权衡及生长策略。结果表明:1)雪被厚度显著影响物种株高及各器官生物量分配,条叶垂头菊在不同雪被厚度下均生长受限,偏向于地下生物量的积累($\alpha=0.286, \alpha=0.216, P<0.05$),中雪厚度下生物量积累未能完全达到繁殖阈值,造成种群数量减少;较厚的雪被使得高山韭的花生物量、株高和总生物量增加($P<0.05$),而地上一地下生物量积累均为异速生长关系($\alpha=0.208, \alpha=0.262, P<0.05$)。随着雪被厚度的增加,繁殖器官绝对投资增大,繁殖分配减小,具有大小依赖性。2)基于性状响应模型分析得出,不同雪被厚度下生态位的变化主要体现在茎叶的资源获取能力与花的繁殖作用。条叶垂头菊、高山韭和六叶龙胆的生态位主要与地上生物量分配、地下生物量分配及地下一地上生物量分配比显著相关;雪被厚度提高了可利用资源,高山韭繁殖阈值增加,线叶龙胆繁殖阈值降低,而六叶龙胆繁殖阈值则较稳定,说明繁殖阈值的变化受多因素调控,具有物种特异性。3)高山韭深雪部位面临种子成熟风险性,繁殖阈值的提高促进了对繁殖器官的绝对投入,是典型高山晚花自交植物生长策略的代表;而线叶龙胆为异交植物,在资源丰富的中雪部位降低繁殖阈值,属于花粉风险型策略。

关键词:岷江源区;气候变化;繁殖分配;异速生长;生长策略

Effects of seasonal snow cover thickness on biomass allocation of four dominant late flowering plants in an alpine meadow

ZHANG Ning^{1,2,3}, WANG Jin-niu^{1,2*}, LUO Dong-liang⁴, ZHANG Lin⁵, XU Bo⁶, WU Yan¹

1. Chengdu Institute of Biology, Chinese Academy of Science, Chengdu 610041, China; 2. Mangkang Biodiversity and Ecological Station, Tibet Ecological Safety Monitor Network, Changdu 854000, China; 3. College of Resources and Environmental Sciences, Gansu Agricultural University, Lanzhou 730070, China; 4. Northwest Institute of Eco-Environment and Resource, Chinese Academy of Science, Lanzhou 730000, China; 5. Institute of Tibetan Plateau Research, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China; 6. College of Teacher Education, Aba Teachers University, Wenchuan 623002, China

收稿日期:2024-03-26;改回日期:2024-05-16

基金项目:西北生态环境与资源研究院冰冻圈科学国家重点实验室(SKLCS-OP-2021-06),中国国家自然科学基金项目(31400389,31971436)和中国科学院西部之光西部青年学者项目(2021XBZG_XBQNXZ_A_007)资助。

作者简介:张宁(1997-),女,山西晋城人,在读硕士。E-mail: 1344253699@qq.com

* 通信作者 Corresponding author. E-mail: wangjn@cib.ac.cn

Abstract: The distribution of plant biomass among individual organs indicates the allocation of assimilation products, and is a driving mechanism of the differential growth of different organs, regulated by both external environment and internal factors. In alpine ecosystems the growing season is short and seasonal snow cover is a critical environmental factor with wide ranging implications for regulation of plant growth. This study was conducted in the Minjiang River headwaters on the eastern edge of the Qinghai—Tibet Plateau, to elucidate the growth strategies under different patterns of seasonal snow cover and their biomass trade-offs. For this purpose, data were collected on the biomass allocation to different organs (roots, stems leaves and flowers) of four dominant late flowering herb species (*Gentiana farreri*, *Cremanthodium lineare*, *Allium sikkimense* and *Gentiana hexaphylla*). The findings revealed that: 1) The biomass of different components of the four plant species responded differently to different snow cover thicknesses. For *C. lineare*, biomass of all plant organs tended to be reduced in medium snow compared to shallow snow, with the reductions significant ($P < 0.05$) for stem and leaf biomass. Moreover, under medium snow cover, *C. lineare* biomass accumulation failed to meet the threshold for seed set, leading to a decrease in population size. By contrast, biomass of all plant organs of *G. farreri* tended to be higher in medium snow than in shallow snow, with root and leaf biomass values significantly ($P < 0.05$) increased. Similarly, *A. sikkimense* plant biomass was increased in deep snow compared to medium snow with the increases significant ($P < 0.05$) for all plant organs—roots, stems, leaves and flowers, and for plant height. In addition, *A. sikkimense* consistently exhibited allometric growth relationships between the above- and belowground biomass [$\alpha = 0.208$, $\alpha = 0.262$, $P < 0.05$, where α denotes $\lg(\text{above ground biomass}) : \lg(\text{below ground biomass})$]. Meanwhile, *G. hexaphylla* plant biomass and allocation to plant parts was not significantly different in deep snow from that in shallow snow. With increase in depth of snow cover, investment in reproductive organs increased, but reproductive allocation decreased, indicating size-dependency. 2) Based on the response-effect trait model, the variations in plant form with different snow thickness mainly reflected different resource acquisition roles of stems and leaves, as well as the reproductive function of flowers. The niches of *C. lineare*, *A. sikkimense*, and *G. hexaphylla* were significantly correlated with their aboveground biomass allocation, belowground biomass allocation, and the ratio of belowground to aboveground biomass. Thicker snow cover enhanced resource availability, leading to an increased reproductive performance for *A. sikkimense* and a decreased one for *G. farreri*, whereas *G. hexaphylla* maintained a constant reproductive performance with change in snow cover. This demonstrates that changes in reproductive performance are governed by various factors and exhibit species-specific responses. 3) When *A. sikkimense* is in locations with deep snow, it faces a ‘seed-risk’ scenario. By raising the reproductive investment, it boosts its absolute investment in reproductive organs, exemplifying the traits of a classic late-flowering alpine self-pollinating plant. Conversely, *G. farreri*, a cross-pollinating species, reduces its reproductive investment in moderately snowy areas rich in resources, following a strategy known as pollen-risking.

Key words: Minjiang headwater region; climate change; reproductive allocation; allometric growth; growth strategies

季节性雪被是影响高纬度和高海拔生态系统的重要环境因素^[1],其起始、积累与融化过程都会对局部土壤环境中的水热进行重分配,进而直接或间接影响植物生长和繁殖、生物地化循环及霜冻,乃至生态系统功能与服务等相关过程^[2]。由于地理格局和自然环境的因素导致不同厚度积雪的产生。作为土壤和大气之间的绝缘体,厚雪能为植物提供遮蔽和热稳定的越冬避难场所^[3],而浅雪则可能使植物处于恶劣的冬季环境中^[4]。积雪是土壤水资源的储存库,融雪期土壤含水量与雪被厚度间存在正向耦合关系,影响植物整个生长季的水分可利用性。植物生长季长度及物候期受雪被厚度和冻融气温的综合调控,影响植物的生境及其调控因子^[5-7]。雪被越厚,雪融时间越长,植物生长季越短,生殖物候越晚,但传粉者会根据温度、光强等做出实际物候反应,若两者时空不匹配,植

物因合适传粉者的缺乏导致结实率降低,种群数量的下降^[8]最终影响生态系统的稳定性^[9]。目前,大量研究表明雪对个体生物性状及其功能表征起着重要的调节作用,如植物生长及生物量分配^[10]、物种组成和丰富度^[11]、土壤动物及微生物的活动和组成^[12-13]、植物根系动态变化^[14]等。过去的半个世纪,全球平均地表温度上升了 $0.7\text{ }^{\circ}\text{C}$ ^[15],而多年冻土区气候变暖的速度是全球平均速度的两倍^[16],山区积雪面积不到20年就减少了13%^[17]。高寒生态系统中环境因子变化复杂,生物地化循环变化所导致的资源时空分布发生改变,季节性雪被厚度与植物生长繁殖策略的协同变化及其机理仍不清晰,定量化研究典型物种有助于预测植物群落与环境变化之间的关联性,也有助于探究生长季与非生长季之间的高寒植物全年生命周期的动态变化。

生物量综合反映植物物质与能量的积累,生物量分配是植物对储藏、繁殖和防御等不同生长代谢功能的投资^[18],主要受异质环境与物种遗传的控制^[19]。分配模式的改变有助于植物在资源限制型生境下达到最佳资源获取状态并提高其生存适合度,主要集中于地上一地下^[20]、生长—繁殖^[21]间的分配。大量研究表明植物的繁殖分配模式具有个体大小依赖性^[22],即当植株大小达到一定阈值时繁殖活动才能开始,同时繁殖资源的绝对投资随个体的增大而增大。一般情况下,随着植株个体的增加,植株对繁殖器官的绝对投资增加,但强竞争力的较大个体同时拥有较高的根、茎和叶投资,同时繁殖器官投入的增加需要额外增加繁殖器官的支持结构^[23],繁殖分配反而降低;而高海拔地区植物通常会增加繁殖器官的投入而造成植株个体变小,同时繁殖分配呈现上升趋势^[24]。另外,植物的交配系统也会对繁殖分配造成影响^[25],异交植物一般在花的吸引结构上增加投资,拥有较大的繁殖分配比例。生物量及其分配是植物基本生物学特征和功能性状之一^[26],其在多维空间上的位置可以表达物种的生态属性或组合^[27],量化物种的生态位,多物种之间的生态位分化为生物共存及生物多样性预测提供了理论基础^[28]。

青藏高原是世界上海拔最高的自然地理单元,其及周边地区以低温、强风、暴雨、强紫外线辐射等恶劣环境和短生长季为特征^[29],该地区植物在长期进化过程中表现出对高海拔环境极强的适应性。但气候变暖背景下,较高温度的出现会使得高寒地区降雪减少,导致土壤冻结的增加,即“变暖世界中更冷的土壤”^[30]。雪被对气温变化的敏感性加剧了青藏高原植被格局及生物多样性的改变^[31]。由于高海拔环境中传粉昆虫种类及活动频率的降低,倾向于异交的早花植物存在一定的传粉限制,一般拥有较长的花寿命,属于花粉风险型策略;晚花植物一般以自交为主,结籽率高,但受到环境温度与受精胚胎发育时间长短的影响而造成种子成熟困难,属于种子风险型策略^[25]。需要额外指出的是,存在许多异交的晚花植物,如线叶龙胆(*Gentiana farreri*)和蓝玉簪龙胆(*Gentiana veitchiorum*),兼具雌雄异熟和雌雄异位等避免自交的花部特征^[25]。雪被厚度不仅影响植物暴露于环境中的温度,还对生境中土壤有效水分及生长季持续期产生影响,那么这类晚花植物在不同生境下维持种群的生态适应策略是什么?青藏高原季节性雪被以不同的积雪厚度及其绝热特质、消融时序和生长季长度为植物的繁殖策略与生态适应研究提供了“天然实验室”。已有研究表明,青藏高原的增温试验支持了早花植物对气候变化的敏感响应,增温使得早花植物初花期显著提前,而中晚花则延迟^[32];春化的推迟^[33]、季风降水变化^[33]、霜冻的损害及夏季干旱加剧^[34]导致晚花植物繁殖成功率下降^[35],因此,探讨雪被变化对晚花植物个体的生长发育状况涉及种群动态与维持,有助于理解全球变化背景下的高寒草地生态系统的结构与功能,并为其可持续利用与管理提供数据支撑与科学指导。

本研究以平行于山脊自然积雪覆盖程度不同的高山草甸区为试验样地,选取青藏高原东缘岷江源区卡卡山4种典型晚花植物—线叶龙胆、条叶垂头菊(*Cremanthodium lineare*)、高山韭(*Allium sikkimense*)、六叶龙胆(*Gentiana hexaphylla*),尝试探讨以下3个问题:1)雪被厚度的变化如何影响晚花植物的个体生物量积累及不同器官间的分配权衡;2)晚花植物繁殖分配绝对投资和相对比例(繁殖器官生物量/个体生物量)的大小依赖性;3)晚花植物繁殖是否存在植株个体大小阈值及其随雪被厚度变化趋势。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究样地位于青藏高原东南缘的四川省松潘县章腊乡卡卡山顶($32^{\circ}59'03''\text{ N}$, $103^{\circ}40'12''\text{ E}$,海拔3550~4100 m),该区域位于川西高原,隶属于四川省岷江源区(图1),受西南暖湿气流和东南季风控制,是典型的山地

季风气候^[20]。该样地年平均气温为 1.8°C ,最高温出现在7月,月平均温度 11.7°C ,最低温出现在1月,月平均温度 -7.6°C ;日照时数 1827.5 h ^[30,36], $\geq 10^{\circ}\text{C}$ 的积温为 428.6°C ;年均降水量为 634.8 mm ,72%集中在6—8月。降雪发生于全年,但持续性雪被形成时间为每年12月或次年1月,雪被厚度最大可达 115 cm ^[30,37]。土壤为棕色毛毡土(pH值为 $5.42\sim 5.83$,每 kg 干土有机质含量为 $44.23\sim 62.00\text{ g}$ 、全氮含量为 $3.51\sim 5.12\text{ g}$)。植被构成表现出明显的海拔垂直地带性,由下至上表现出以岷江冷杉(*Abies faxoniana*)为主、零星分布紫果云杉(*Picea purpurea*)的亚高山针叶林;窄叶鲜卑花(*Sibiraea angustata*)、高山柳(*Salix cupularis*)、鹧鸪杜鹃(*Rhododendron zheguense*)、陇蜀杜鹃(*Rhododendron przewalskii*)为常见物种的高山灌丛^[29];草本植物有紫罗兰报春(*Primula purdomii*)、长叶火绒草(*Leontopodium longifolium*)、线叶龙胆、条叶垂头菊、高山韭、六叶龙胆等。研究样地位于卡卡山北坡,靠近山脊,由上而下形成长近 70 m 、宽近 40 m 、坡度为 $8^{\circ}\sim 15^{\circ}$ 、最大海拔差仅 10 m 的天然低洼雪床。从雪床的顶端到末端,雪被厚度自然增加,融化时间逐渐推迟,形成了一个自然的融雪梯度^[38]。

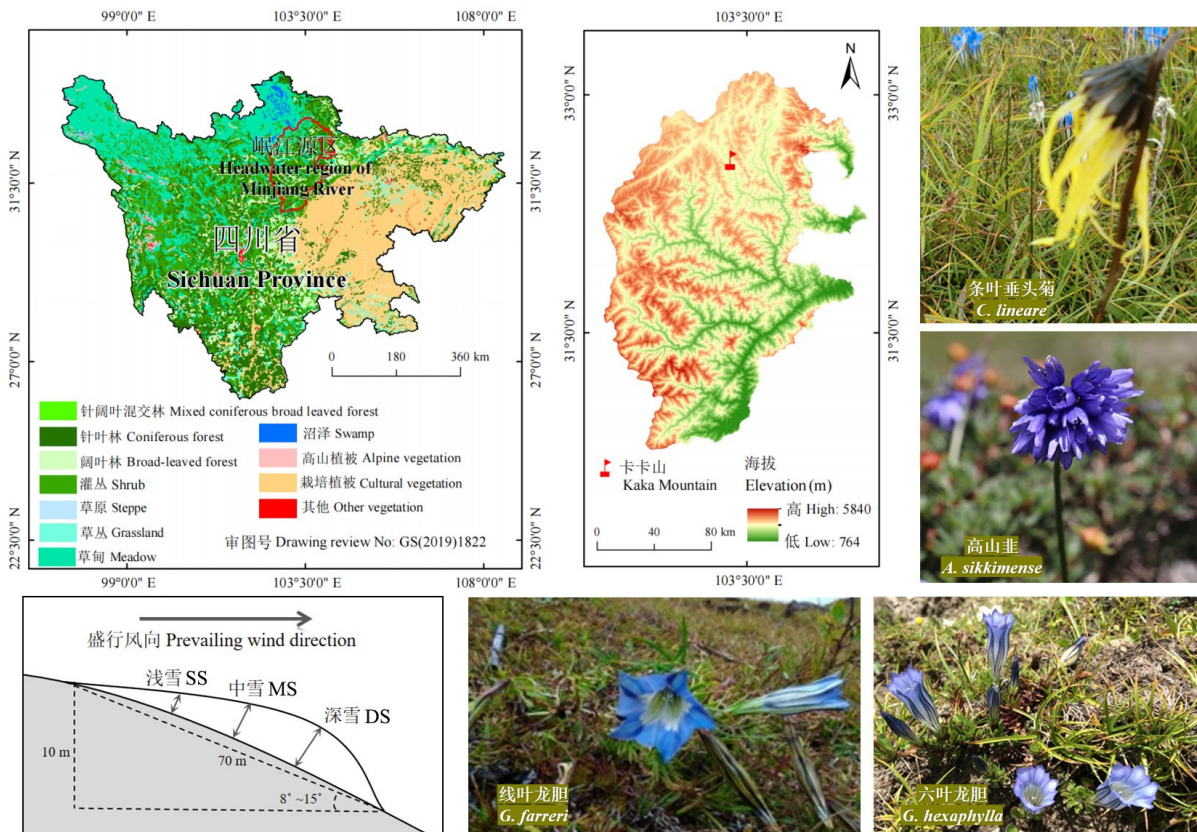


图1 研究区概况及物种照片

Fig. 1 Overview map and target species of the study area

该图基于自然资源标准地图服务网站GS(2019)1822号标准地图制作,底图边界无修改。The map was based on the standard map service website of the Ministry of Nature Resources with the drawing review No.GS(2019)1822, and the base map borders were not modified. SS:浅雪部位 Shallow snow; MS:中雪部位 Medium snow; DS:深雪部位 Deep snow. 下同 The same below.

1.2 试验设计与样品采集

依照前期观测经验的累积,由北向南沿着雪床设置了3个研究部位(表1):浅雪部位(shallow snow, SS, 靠近山脊的积雪早融部分)、中雪部位(medium snow, MS)和深雪部位(deep snow, DS, 远离山脊的积雪晚融部分)。每个研究部位分别设置1条样带,每个样带下设置平行于山脊的3个样方,总计9个样方。样方长宽均为 5 m ,不同研究部位间和同一样带内相邻样方间的间距分别是 5 m 和 1 m 。物种采集时间为2012年9月下旬,选取样带中广泛分布并正处于开花期的晚花植物线叶龙胆、条叶垂头菊、高山韭、六叶龙胆为研究对象,前2种植物仅分布在浅

雪和中雪梯度上,后 2 种植物仅分布在中雪和深雪梯度上。每个 $5\text{ m}\times 5\text{ m}$ 的样方中随机选择每种植物个体 20 株,测定其株高,选取样方内生长状况健康且相似植株采用整株挖掘法进行取样。采集植物样将每个植株按地下部分和地上部分剪开分别装袋,尽可能保持根系完整,随后地上部分分为花、茎和叶,不同器官单独烘干至恒重并记录数据。根据实际情况条叶垂头菊在中雪部位采集 20 株,其他各物种不同研究部位均为 60 株。

表 1 研究样地雪被基本信息

Table 1 Basic information on snow cover at the study sites

处理 Treatment	海拔 Elevation (m)	形成日期 Date of formation (Month/day/year)	消失日期 Date of disappearance (Month/day/year)	持续时间 Duration time (d)	最大雪厚 Maximum snow thickness (cm)
浅雪 Shallow snow, SS	3920	01/14/2012	04/28/2013	106	46
中雪 Medium snow, MS	3915	01/09/2012	05/01/2013	114	61
深雪 Deep snow, DS	3910	02/28/2012	05/13/2013	138	115

1.3 性状测定

将所取样本带回实验室,水浸洗地下部分,将每株按根、茎、叶、花分开并放于 $65\text{ }^{\circ}\text{C}$ 烘箱中烘干至恒重,用精度为 0.0001 g 的电子天平(LC-FA2004, 中国)称取重量作为各器官生物量,统计并计算各项指标,其中花生物量=繁殖器官生物量(flower biomass=reproductive biomass),营养器官生物量=茎生物量+叶生物量+根生物量(vegetative organ biomass, VB=stem biomass+leaf biomass+root biomass),总生物量=营养器官生物量+繁殖器官生物量(total biomass, TB=vegetative organ biomass+reproductive biomass),繁殖分配=繁殖器官生物量/总生物量(reproductive allocation, RA=flower biomass/total biomass),各器官生物量占比=相应器官生物量/全株植物生物量。

1.4 统计分析

使用 SPSS 对数据进行描述统计及方差分析,方差分析前对数据进行正态性检验,不满足则取对数使之满足正态性。运用单因素方差分析检验不同雪被厚度对植物各器官生物量积累的影响,各处理间为 Duncan 比较($P<0.05$);采用混合效应模型(mixed effect model),将样点作为随机变量,进行双因素方差分析,探究物种和雪被厚度及其交互作用对植物生物量累积的影响,同时以植株大小(株高或总生物量)为协变量,雪被厚度作为固定因子,同时探索植物繁殖的雪被厚度及大小依赖性影响。采用异速生长模型 $Y=\beta X^{\alpha}$ 来分析植物地上一地下以及生长—繁殖间生物量分配的相关性,方程可转化为 $\lg Y=\lg \beta+\alpha \lg X$, X 和 Y 分别表示相关生物量, β 为标准化常数, α 为异速生长指数,若 $\alpha=1$ 为等速生长关系,否则为异速生长关系;相关参数确定使用标准化主轴估计(standardized majoraxis regression, SMA)方法,由软件(S)MART Version 2.0 来计算完成,利用 R 语言 ggplot 2 完成作图。对 4 种植物下不同雪被厚度生物量及分配指标进行主成分分析(principal component analysis, PCA)以获取雪被厚度影响下的种间不同的响应因子并模拟其生态位^[14,22],拟探索雪被厚度变化对物种间造成的影响是否具有相似规律,绘图由 Origin (OriginLab 2021)完成。

2 结果与分析

2.1 雪被厚度对生物量及其分配的影响

4 种植物不同构件生物量在不同雪被厚度间响应不同(图 2)。线叶龙胆的根生物量与叶生物量在中雪部位显著高于浅雪部位($P<0.05$);条叶垂头菊则在浅雪部位拥有更多的茎、叶生物量;深雪部位高山韭的根、茎、叶与花生物量均显著高于中雪部位,而六叶龙胆不同构件生物量在不同融雪部位均无显著差异。

雪被厚度对植物总生物量影响显著,且不同构件分配比例有所不同(图 2)。线叶龙胆全株生物量随着雪被厚度的增加而增加,且根分配比例由浅雪部位的 15.1% 升高至中雪部位的 18.7% ;条叶垂头菊的全株生物量随

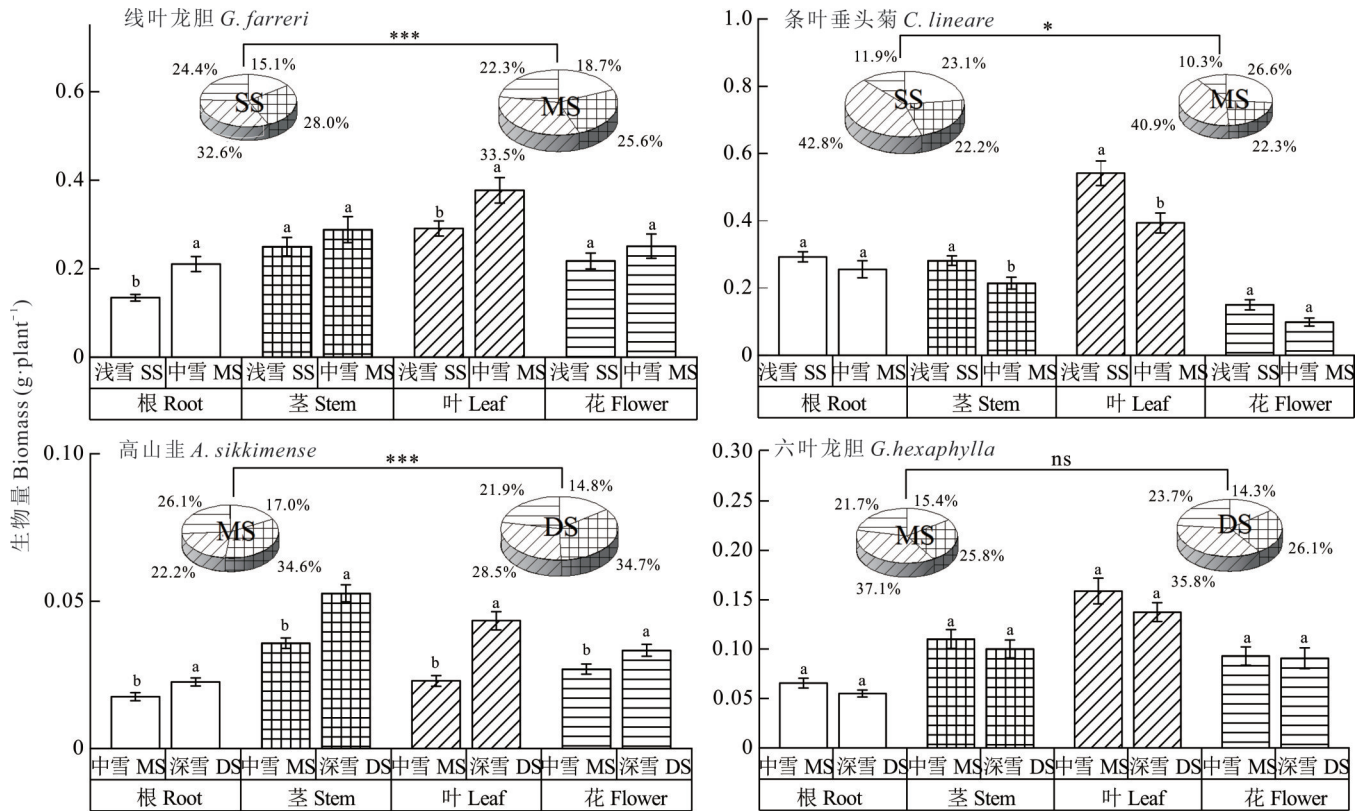


图2 雪被厚度对4种植物不同器官生物量及其分配的影响

Fig. 2 Effect of snow cover thickness on the biomass and its biomass allocation of roots, stems, leaves and flowers of *G. farreri*, *C. lineare*, *A. sikkimense* and *G. hexaphylla*

不同字母表示同一物种同一器官不同雪层下差异显著 ($P < 0.05$)。Different letters indicate the significant differences in the same organ at the same species among snow thickness ($P < 0.05$)。饼图大小表示生物量的总量,各部分占比表示相应器官占总生物量大小。The pie size represents the total biomass, and the proportion of each part represents the total biomass of the corresponding organ. ***: $P < 0.001$; **: $P < 0.01$; *: $P < 0.05$; ns: $P > 0.05$ 。下同 The same below.

雪被厚度的增加而下降,花生物量与叶生物量也随之下下降,根分配比例反而上升;高山韭全株生物量随着雪被厚度的增加而增加,花与叶分配比例在中雪部位与深雪部位显著不同,花分配比例由中雪部位的26.1%下降至深雪部位的21.9%,叶分配比例则由22.2%升高至28.5%;六叶龙胆个体总生物量及不同构件分配比例则无显著差异。

2.2 雪被厚度与物种对植物生物量的影响

物种间不同构件及总生物量差异显著(表2, $P < 0.001$),雪被厚度对植物花生物量存在显著作用($P < 0.05$),而对其他构件生物量的影响不显著($P > 0.05$),物种和雪被厚度的交互作用对根、叶、营养器官生物量和总生物量的影响均显著($P < 0.05$),对茎、花生物量的影响不显著($P > 0.05$)。除此之外,茎、叶、营养器官及总生物量受到样点的显著影响($P < 0.05$),这表明植物繁殖器官生物量积极响应雪被厚度变化引起的生境差异,各器官生物量受到物种及雪被厚度等固定因子的影响,不同雪被下样点也对生物量存在集聚影响。

2.3 雪被厚度对植物生物量积累异速生长分析

由图3可知,不同物种地上一地下生长关系对雪被厚度的响应不同。线叶龙胆地上生物量与地下生物量在浅雪部位呈异速生长关系($P < 0.05$),且地上生物量积累快于地下生物量;中雪部位地上地下生物量生长关系由异速生长变为同速生长($P > 0.05$)。浅雪与中雪部位下,线叶龙胆地上地下部分生物量SMA斜率间无显著差异,且两个融雪部位发生了截距漂移和共轴漂移。

表 2 植物物种和雪被厚度对植物不同器官生物量混合线性模型分析

Table 2 Analysis of mixed linear models on the impact of plant species and snow cover thickness on plant biomass of roots, stems, leaves and flowers

性状 Trait	物种效应 P_s	雪被厚度效应 P_T	物种 \times 雪被厚度 $P_s \times P_T$	随机效应 P_{site}
根 Root	<0.001	0.304	<0.001	0.646
茎 Stem	<0.001	0.223	0.166	<0.001
叶 Leaf	<0.001	0.181	0.020	<0.001
花 Flower	<0.001	0.044	0.922	0.951
营养器官生物量 Vegetative organ biomass	<0.001	0.083	0.006	0.003
总生物量 Total biomass	<0.001	0.098	0.031	<0.001

P_s : Species effect; P_T : Snow thickness effect; $P_s \times P_T$: Specie \times snow thickness effect; P_{site} : Random (sampling site) effect.

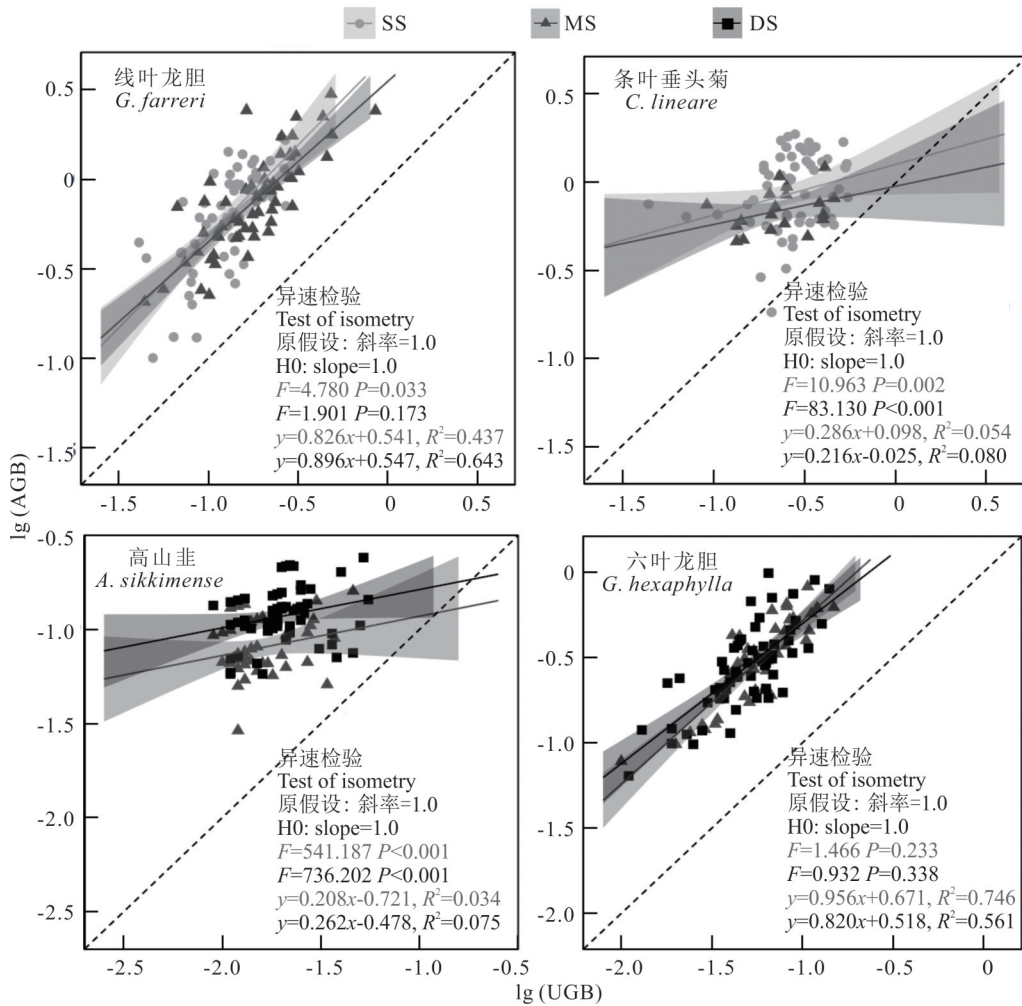


图 3 雪被厚度对 4 种植物地上地下生物量异速生长关系的影响

Fig. 3 Effects of snow cover thickness on allometric relationships between aboveground and belowground biomass of *G. farreri*, *C. lineare*, *A. sikkimense* and *G. hexaphylla*

AGB: 地上部分生物量 Aboveground biomass; UGB: 地下部分生物量 Underground biomass.

条叶垂头菊在浅雪与中雪部位的地上与地下生物量 SMA 生长斜率均与 1.0 差异显著 ($\alpha=0.286, P<0.05$; $\alpha=0.216, P<0.05$), 为异速生长关系。高山韭与条叶垂头菊表现相同, 在不同雪被厚度部位均为地下部分生物量积累快于地上部分生物量积累 ($\alpha=0.208, P<0.05$; $\alpha=0.262, P<0.05$)。六叶龙胆在中雪部位与深雪部位地

上与地下生物量均为等速生长关系,且二者 SMA 斜率无显著差异。经过进一步分析,二者生长斜率未发生截距漂移与共轴漂移,即不同雪被厚度下六叶龙胆地上地下生物量生长关系完全一致。

2.4 雪被厚度及个体大小对植物繁殖分配的影响

高山韭花生物量、株高和总生物量与雪被厚度间存在显著正相关关系,线叶龙胆和六叶龙胆株高与雪被厚度间存在显著正相关关系,条叶垂头菊总生物量和营养器官生物量、高山韭繁殖分配均随雪被厚度表现出显著负相关关系($P < 0.05$,图4)。花生物量均与总生物量、繁殖分配间呈极显著正相关关系($P < 0.001$),这表明植株个体越大,繁殖器官生物量分配越大。此外,线叶龙胆、六叶龙胆繁殖分配与总生物量间表现出显著的正相关性($P < 0.05$),高山韭则表现出显著的负相关关系($P < 0.05$),这表明不同植物繁殖分配随个体大小变化不一致。

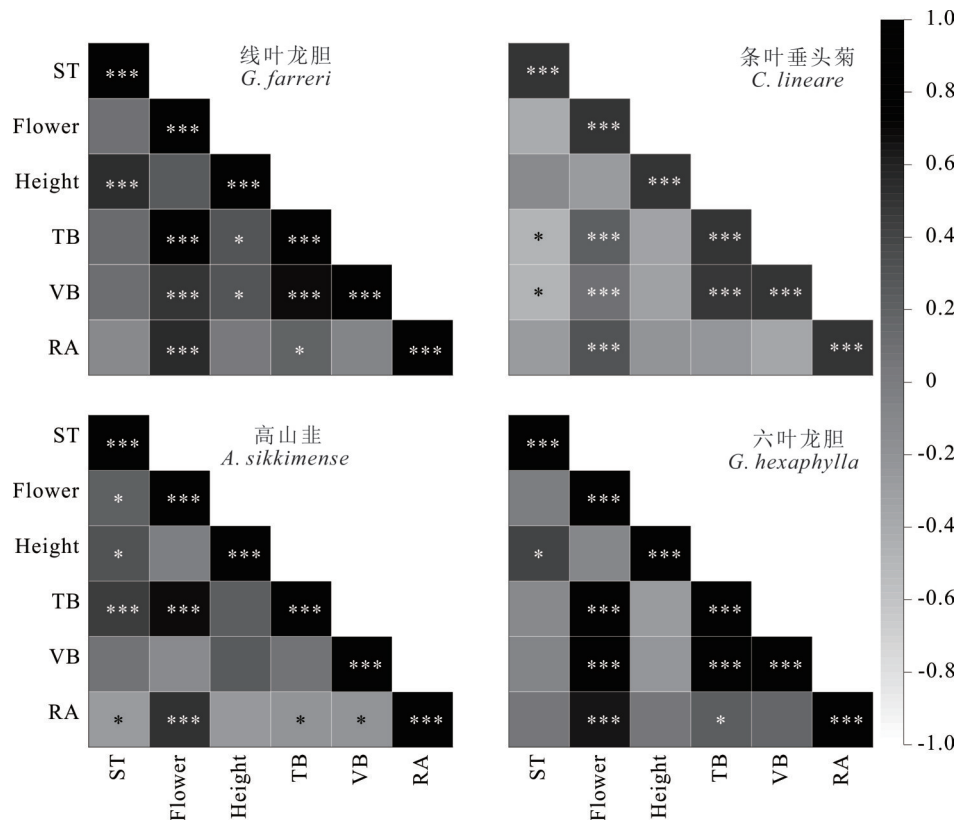


图4 雪被厚度对4种植物繁殖器官及分配的影响

Fig. 4 Effects of snow cover thickness on reproductive organs and allocation of *G. farreri*, *C. lineare*, *A. sikkimense* and *G. hexaphylla*

ST: 雪被厚度 Snow cover thickness; Flower: 花生物量 Flower biomass; Height: 株高 Plant height; TB: 总生物量 Total biomass; VB: 营养器官生物量 Vegetative organ biomass; RA: 繁殖分配 Reproductive allocation.

采用总生物量和株高表征植株大小,进一步对物种的繁殖分配进行分析,结果表明,花生物量及繁殖分配比随雪被厚度和植株大小的改变出现不同差异(表3),当以株高为协变量时,花生物量、繁殖分配均显示不存在显著的交互作用,当以总生物量为协变量时,线叶龙胆、高山韭花生物量在不同雪层下与植株大小存在显著的交互作用,植株大小对花生物量的影响随雪被厚度的改变而改变($P_T = 0.638$, $P_B < 0.001$; $P_T = 0.313$, $P_B < 0.001$),条叶垂头菊和六叶龙胆花生物量与繁殖分配均受到雪被厚度与植株大小的显著影响($P_T = 0.867$, $P_B = 0.049$, $P_T = 0.836$, $P_B = 0.049$; $P_T = 0.171$, $P_B < 0.001$, $P_T = 0.515$, $P_B = 0.047$),植株大小对繁殖器官生物量及其分配的影响随雪被厚度的改变而改变。

2.5 雪被厚度下4种晚花植物繁殖阈值的改变

4种植物营养器官生物量($\lg VB$)和繁殖器官生物量($\lg RB$)投资在不同雪被厚度下均表现出显著的正相关关

系(图 5, SS: $r=1.072, P<0.001$; MS: $r=1.160, P<0.001$; SS: $r=0.816, P<0.01$; MS: $r=0.762, P<0.001$ 、DS: $r=0.549, P<0.01$; MS: $r=1.060, P<0.001$; DS: $r=1.136, P<0.001$), 回归线与 x 轴均存在一个截距, 植株繁殖开始需要一个最小的营养器官生物量, 即存在繁殖阈值。从图中可以看出, 随着雪被厚度的增加, 线叶龙胆繁殖阈值呈减小的趋势 ($0.516>0.418$), 高山韭则增大 ($0.957<1.821$), 六叶龙胆无显著差异 ($0.510, 0.431$), 植物随机采集样点对各物种的繁殖分配无显著影响 ($P>0.05$)。

表 3 不同雪被厚度 4 种植物繁殖分配的线性混合模型分析

Table 3 Linear mixed model analysis of reproductive distribution with different snow cover thickness of *G. farreri*, *C. lineare*, *A. sikkimense* and *G. hexaphylla*

物种 Species	协变量 Covariate	繁殖分配 Reproductive distribution	雪被厚度 Snow cover thickness			雪被效应 P_T	植株大小 效应 P_H/P_B	随机效应 P_{site}
			浅雪 SS	中雪 MS	深雪 DS			
线叶龙胆 <i>G. farreri</i>	株高 Height (m)	花生物量 Flower ($g \cdot plant^{-1}$)	0.185±0.046a	0.247±0.037a	—	0.687	0.368	0.911
		繁殖分配 RA	0.233±0.022a	0.212±0.018a	—	0.665	0.531	0.956
	总生物量 TB ($g \cdot plant^{-1}$)	花生物量 Flower ($g \cdot plant^{-1}$)	0.200±0.042a	0.257±0.034a	—	0.638	<0.001	0.937
		繁殖分配 RA	0.225±0.011a	0.206±0.010a	—	0.178	0.194	0.832
条叶垂头菊 <i>C. lineare</i>	株高 Height (m)	花生物量 Flower ($g \cdot plant^{-1}$)	0.066±0.011a	0.065±0.020a	—	0.551	0.521	0.969
		繁殖分配 RA	0.082±0.017a	0.076±0.030a	—	0.422	0.540	0.865
	总生物量 TB ($g \cdot plant^{-1}$)	花生物量 Flower ($g \cdot plant^{-1}$)	0.137±0.011a	0.114±0.024a	—	0.867	0.050	—
		繁殖分配 RA	0.116±0.010a	0.096±0.022a	—	0.836	0.050	—
高山韭 <i>A. sikkimense</i>	株高 Height (m)	花生物量 Flower ($g \cdot plant^{-1}$)	—	0.025±0.005a	0.032±0.004a	0.623	0.458	0.714
		繁殖分配 RA	—	0.252±0.024a	0.227±0.017a	0.899	0.053	0.943
	总生物量 TB ($g \cdot plant^{-1}$)	花生物量 Flower ($g \cdot plant^{-1}$)	—	0.035±0.002a	0.030±0.001a	0.313	<0.001	0.931
		繁殖分配 RA	—	0.262±0.014a	0.228±0.009a	0.609	0.478	0.924
六叶龙胆 <i>G. hexaphylla</i>	株高 Height (m)	花生物量 Flower ($g \cdot plant^{-1}$)	—	0.081±0.020a	0.117±0.016a	0.621	0.266	—
		繁殖分配 RA	—	0.209±0.022a	0.252±0.018a	0.480	0.805	—
	总生物量 TB ($g \cdot plant^{-1}$)	花生物量 Flower ($g \cdot plant^{-1}$)	—	0.086±0.006a	0.097±0.005a	0.171	<0.001	0.925
		繁殖分配 RA	—	0.211±0.013a	0.223±0.011a	0.515	0.047	0.925

以株高或总生物量作为协变量, 雪被厚度作为固定因子, 样点情况作为随机因子, 用 SPSS 软件对性状指标进行分析。With plant height or total biomass as covariate, snow cover thickness as fixed factor, and sample as random factor, SPSS software was used to analyze the trait index. 不同字母表示不同雪层下差异显著 ($P<0.05$)。Different letters indicate the significant differences among snow thickness ($P<0.05$)。株高 Plant height. 花生物量 Flower biomass. TB: Total biomass; RA: 繁殖(花生物量)分配比 Reproductive allocation; P_H : 植株大小(株高)效应 Plant size (height) effect; P_B : 植株大小(小枝生物量)效应 Plant size (twig biomass) effect; P_T : 雪被厚度效应 Snow thickness effect; P_{site} : 随机(采样地点)效应 Random (sampling site) effect. SS: Shallow snow; MS: Medium snow; DS: Deep snow.

2.6 雪被厚度下的 4 种晚花植物响应与作用表征及生态位分布对比

由图 6A 可知, 不同物种所有植株性状 PCA 排序图前两轴累计解释率达到 74.8%, 可以较好地反映物种生态位与植物性状间的关系。相同环境下, 线叶龙胆与条叶垂头菊生态位较大, 高山韭与六叶龙胆所占生态位较小。条叶垂头菊相对于其他物种倾向于拥有较高的花生物量、茎生物量, 高山韭较其他物种拥有更高的地上生物量分配、繁殖分配和根生物量分配。线叶龙胆生态位大于六叶龙胆, 相同环境下, 线叶龙胆比六叶龙胆拥有更多的总生物量, 各个植物器官构件生物量也多于六叶龙胆。

由图 6B 可知, 不同雪被厚度下所有植株性状 PCA 排序图前两轴累计解释率达到 74.8%, 可以较好地反映不同雪被厚度下物种生态位与植物性状间的关系。浅雪、中雪部位物种性状值较为分散, 说明此地环境使植物性状可塑性达到最大。深雪性状值分散较小, 说明植物性状在此雪被厚度下具有一定程度的聚集, 变异较低。

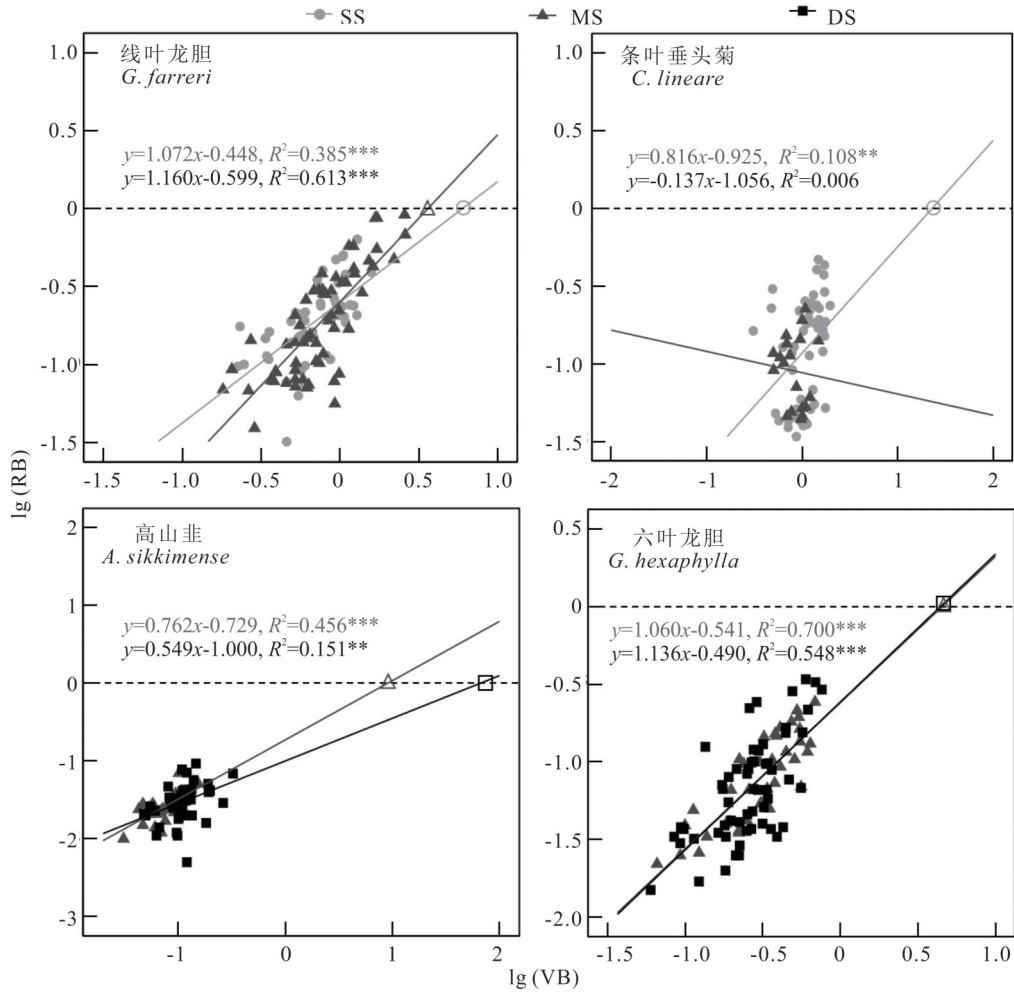


图5 雪被厚度对4种植物营养与繁殖生物量异速生长关系的影响

Fig. 5 Effects of snow cover thickness on allometric relationships between vegetative organ and reproductive biomass of *G. farreri*, *C. lineare*, *A. sikkimense* and *G. hexaphylla*

VB: 营养器官生物量 Vegetative organ biomass; RB: 繁殖生物量 Reproductive biomass.

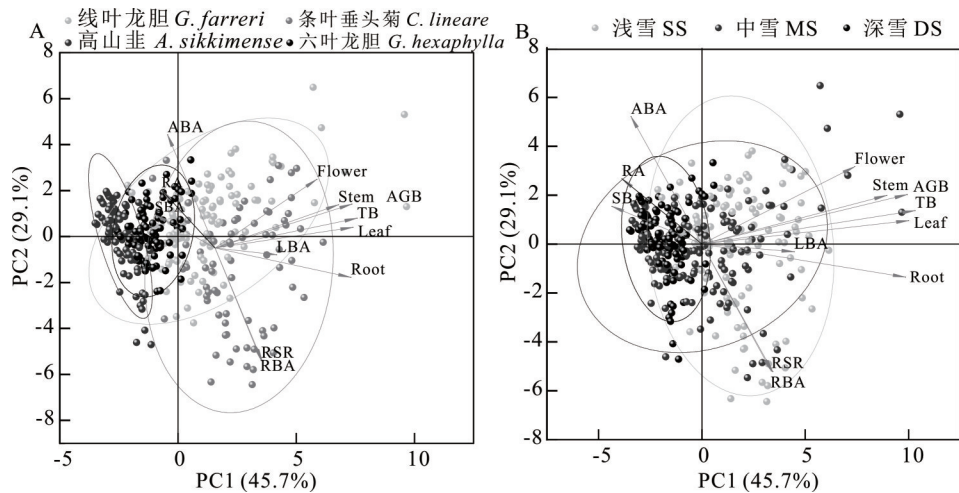


图6 4种晚花植物对高山草地环境因子变化的响应与作用性状结果

Fig. 6 Response trait and effect trait to the change of environmental factors in alpine grassland of *G. farreri*, *C. lineare*, *A. sikkimense* and *G. hexaphylla*

AGB: Aboveground biomass; TB: Total biomass; RA: Reproductive allocation; Root: 根生物量 Root biomass; Stem: 茎生物量 Stem biomass; Leaf: 叶生物量 Leaf biomass; Flower: 花生物量 Flower biomass; RBA: 根生物量分配 Root biomass allocation; SBA: 茎生物量分配 Stem biomass allocation; LBA: 叶生物量分配 Leaf biomass allocation; ABA: 地上部分生物量分配 Aboveground biomass allocation; RSR: 根冠比 Root/shoot.

3 讨论

3.1 基于性状响应—作用框架探索雪被厚度效应

多物种性状响应模型通过降维聚类获得可趋同变化的性状组合,有利于探究特定环境下趋同变异的物种特征^[39],进一步准确预测生态系统的进程。整体而言,线叶龙胆、条叶垂头菊、高山韭和六叶龙胆在研究区域内生态位有差异,主要与茎、叶、花生物量表征的生态功能差异有关,茎叶形成的最优化光截获结构可以有效提高植物的光合作用,花则影响子代繁育^[40],4个物种通过不同的资源获取及繁殖分配策略完成其自身生活史(图6A)。随着雪被厚度的增加,各指标对植物生态位的影响不同。浅雪与深雪条件下,地下、地上生物量分配及其比例与生态位显著正相关,而中雪条件下则与茎、叶、花器官绝对投资量呈现正相关,与根生物量、根生物量分配及地上一地下生物量分配呈现负相关关系。功能平衡假说^[41]认为,在养分不足或者存在胁迫的条件下,植物通常会增加地下生物量的积累,有利于植物萌发再生和抵抗高寒环境胁迫,这可能说明了中雪条件下植物生长条件较为适宜。由于地形、风及太阳辐射等非生物因素作用的不同,季节性雪被厚度在不同覆盖地区存在明显的斑块化差异^[42],积雪越厚,融雪时间越晚,从而推迟春季返青,限制了植物生长季早期的生长^[43]。有研究表明,持续雪被覆盖期间,雪层越厚,其下土壤温度越高且波动小,土壤有机质含量也越高^[20,36,44],故深雪下植物生长生态位最小,植物生长受限可能是返青推迟形成较短的植物生长季造成的。

3.2 不同雪被厚度变化下植物各器官资源积累分配策略

本研究中,不同雪被厚度下植株生物量积累及分配具有物种特异性。线叶龙胆浅雪部位生物量积累小于中雪部位,过早融雪会影响生长季节的土壤有效水分,导致生长季后期植物的水分限制^[34]。中雪部位下养分水分适宜,有利于线叶龙胆生物量的积累,地上地下生物量积累速率也由浅雪部位的异速生长变为同速生长关系。条叶垂头菊则相反,即浅雪部位生物量积累多于中雪部位,且显著表现在茎、叶生物量上,茎叶是植物的资源获取器官,一定程度上代表植物获取资源的能力^[45]。中雪部位的根生物量分配则较高,更多植物在生长受限的情况下偏向于将光合作用产物分配给地下生物量,以获得深层土壤水分及养分供应^[41],条叶垂头菊具肉质长根,中雪部位下靠发达的根系来维持植物的生殖生长。由于条叶垂头菊不同雪被厚度地上地下生物量积累速率均表现为异速生长关系,且总生物量随雪被厚度增加而减少,甚至厚雪部位无分布,推测生长期较短,且与传粉物候的不匹配是主要原因。厚雪部位具有最优的土壤状况,且拥有雪被的物理保护,高山韭厚雪生物量积累更高,各个器官生物量均在深雪部位表现出优势,且厚雪部位下拥有更高的叶、根生物量分配,尽管地上一地下生物量积累速率表现均为异速生长,生长限制未解除,但厚雪部位地上生物量积累快于中雪部位,不仅保证养分的吸收能力,且能够快速积累光合产物,有利于下一阶段的生殖生长^[23,46],由此可见厚雪部位短生长期不是造成浅雪部位无分布的原因,推测浅雪部位水分和养分不足以满足高山韭的生长需求。六叶龙胆则相反,各器官生物量在雪被厚度间无显著差异,但总生物量深雪部位略低于中雪部位,地上地下生物量积累速率完全相同,这原因可能是中雪层和深雪被厚度条件均能满足六叶龙胆的正常生长,但深雪雪被导致积雪融化较晚,影响春季绿化,限制了植物生长季早期的生长。

3.3 不同雪被厚度变化下植物繁殖分配及个体大小效应

植物生活史进化权衡理论^[47]认为,植物的可利用资源是一定或者有限的,当光合产物和养分用于某种功能或代谢过程时就不能再用于其他的功能和过程。一般情况下,随着环境胁迫程度的增强,营养器官和繁殖器官的生物量均减少,植物个体趋向变小,但营养器官生物量减少幅度强于繁殖器官,故植物繁殖分配会表现出增加的趋势^[46]。本研究高山韭结果与其相同(图4),雪被厚度与株高和总生物量间存在显著正相关关系,与繁殖分配间存在负相关关系,即高山韭繁殖分配表现出个体依赖性,也侧面说明了在恶劣的环境下,繁殖分配是植物生存的优先选择^[48]。线叶龙胆、条叶垂头菊和六叶龙胆雪被厚度与繁殖分配之间相关性不显著,这是多种因素决定的,对于许多植物而言,开花即表征由营养生长到繁殖生长的转变^[49],多年生植物生物量分配的权衡中,还需要考虑当前和未来生长,生长季的长短对植物繁殖分配也存在一定的影响^[50]。各物种花生物量与植株大小(总生物量)间显著正相关(图4和表3),说明4个物种能同时增加营养器官和繁殖器官的投资,而且雪被厚度主要通过影响线

叶龙胆和高山韭两物种的植株个体大小而影响繁殖生物量,而雪被厚度不仅对条叶垂头菊和六叶龙胆个体大小有影响,还直接作用于繁殖器官^[51]。线叶龙胆和六叶龙胆的繁殖分配与植株大小呈显著正相关关系,不具有大小依赖性,这可能是由于生境资源有效性、受干扰程度、不同植物种等外在因素以及植物本身遗传背景均对繁殖分配的个体大小依赖性有影响^[52],与Hemborg等^[53]的研究结果一致。深雪条件下土壤有机质的增多意味着高山韭可利用资源的增加,因此高山韭的繁殖阈值随着雪被厚度的增加而变大^[54],而六叶龙胆的繁殖阈值则相对稳定,这表明不同雪被厚度条件下的生境对六叶龙胆而言较为相似^[51]。线叶龙胆繁殖阈值的改变可能与异交繁殖需要更多的生物量分配有关^[46]。

4 结论

雪被厚度对植物生长繁殖存在影响。线叶龙胆浅雪部位生长受到胁迫,倾向于地下生物量积累,根生物量分配的增加有利于地下资源的获取,从而更好地完成生殖生长,中雪部位胁迫解除,株高与雪被厚度间存在显著正相关关系;条叶垂头菊和高山韭不同雪被厚度下均表现为地下生物量积累快于地上生物量积累的异速生长关系,高山韭深雪部位胁迫缓解,繁殖阈值增大,条叶垂头菊总生物量、营养器官生物量与雪被厚度间存在显著负相关关系,繁殖受到个体生物量的显著影响,中雪部位种群数量少;六叶龙胆在不同雪被厚度下生长无显著差异,繁殖阈值在不同融雪部位较稳定。基于性状响应模型分析得出,不同雪被厚度下生态位变化影响指标不同,浅雪和深雪部位主要是地上部分生物量分配、繁殖分配,中雪部位则偏向于改变植物各器官生物量来适应环境变化。

参考文献 References:

- [1] David V, Josefino C C, Ian A, *et al.* Climate change 2013: the physical science basis: Working Group I contribution to the fifth assessment report of the intergovernmental panel on climate change. Cambridge: Cambridge University Press, 2014: 317–382.
- [2] Zhang Z, Xiao P F, Zhang X L, *et al.* Analysis of the characteristics of snow albedo during the snowmelt period of the Qinghai–Tibet Plateau. *Remote Sensing Technology and Application*, 2019, 34(6): 1146–1154.
张正, 肖鹏峰, 张学良, 等. 青藏高原融雪期积雪反照率特性分析. *遥感技术与应用*, 2019, 34(6): 1146–1154.
- [3] Pauli J N, Zuckerberg B, Whiteman J P, *et al.* The subnivium: a deteriorating seasonal refugium. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 2013, 11(5): 260–267.
- [4] Aalto J, Scherrer D, Lenoir J, *et al.* Biogeophysical controls on soil-atmosphere thermal differences: implications on warming Arctic ecosystems. *Environmental Research Letters*, 2018, 13(7): 074003.
- [5] Jackson R B, Canadell J G, Ehleringer J R, *et al.* A global analysis of root distributions for terrestrial biomes. *Oecologia*, 1996, 108(3): 389–411.
- [6] Wang W, Vinocur B, Altman A. Plant responses to drought, salinity and extreme temperatures: towards genetic engineering for stress tolerance. *Planta*, 2003, 218(1): 1–14.
- [7] Niittynen P, Heikkinen R K, Luoto M. Snow cover is a neglected driver of Arctic biodiversity loss. *Nature Climate Change*, 2018, 8(11): 997–1001.
- [8] Stinson K A. Natural selection favors rapid reproductive phenology in *Potentilla pulcherrima* (Rosaceae) at opposite ends of a subalpine snowmelt gradient. *American Journal of Botany*, 2004, 91(4): 531–539.
- [9] Christiansen C T, Lafrenière M J, Henry G H R, *et al.* Long-term deepened snow promotes tundra evergreen shrub growth and summertime ecosystem net CO₂ gain but reduces soil carbon and nutrient pools. *Global Change Biology*, 2018, 24(8): 3508–3525.
- [10] Choler P. Growth response of temperate mountain grasslands to inter-annual variations in snow cover duration. *Biogeosciences*, 2015, 12(12): 3885–3897.
- [11] Carlson B Z, Choler P, Renaud J, *et al.* Modelling snow cover duration improves predictions of functional and taxonomic diversity for alpine plant communities. *Annals of Botany*, 2015, 116(6): 1023–1034.
- [12] Leinaas H P. Activity of Arthropoda in snow within a coniferous forest, with special reference to Collembola. *Ecography*, 1981, 4(2): 127–138.
- [13] Lucie Z, Bahar S, Florence B, *et al.* Microbial diversity in alpine tundra soils correlates with snow cover dynamics. *The ISME Journal*, 2009, 3(7): 850–859.

- [14] Weigelt A, Mommer L, Andraczek K, *et al.* An integrated framework of plant form and function: The belowground perspective. *New Phytologist*, 2021, 232(1): 42–59.
- [15] Dennis L H, Albert M G K T, Matilde R, *et al.* Climate change 2013: the physical science basis: Working Group I contribution to the fifth assessment report of the intergovernmental panel on climate change. Cambridge: Cambridge University Press, 2014: 159–254.
- [16] Notarnicola C. Hotspots of snow cover changes in global mountain regions over 2000–2018. *Remote Sensing of Environment*, 2020, 243(1): 111781.
- [17] Bokhorst S, Pedersen S H, Brucker L, *et al.* Changing Arctic snow cover: A review of recent developments and assessment of future needs for observations, modelling, and impacts. *Ambio*, 2016, 45(5): 516–537.
- [18] Yang D M, Mao L C, Peng G Q. Within-twig biomass allocation in evergreen and deciduous broad-leaved species: Allometric scaling analyses. *Bulletin of Botanical Research*, 2011, 31(4): 472–477.
杨冬梅, 毛林灿, 彭国全. 常绿和落叶阔叶木本植物小枝内生物量分配关系研究: 异速生长分析. *植物研究*, 2011, 31(4): 472–477.
- [19] Kerkhoff A J, Enquist B J. Ecosystem allometry: The scaling of nutrient stocks and primary productivity across plant communities. *Ecology Letters*, 2006, 9(4): 419–427.
- [20] Gao J, Wang J N, Xu B, *et al.* Plant leaf traits, height and biomass partitioning in typical ephemerals under different levels of snow cover thickness in an alpine meadow. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2016, 40(8): 775–787.
高景, 王金牛, 徐波, 等. 不同雪被厚度下典型高山草地早春植物叶片性状、株高及生物量分配的研究. *植物生态学报*, 2016, 40(8): 775–787.
- [21] Zhang N, Wang J N, Zhu N, *et al.* Plant traits of *Stellera chamaejasme* in the degraded grasslands of Mangco Lake, Tibet: Influences of altitudinal gradients and growth stages. *Xizang Science and Technology*, 2023, 45(11): 29–38.
张宁, 王金牛, 朱牛, 等. 西藏芒康山莽措湖退化草地中瑞香狼毒的植物性状: 不同海拔和发育阶段影响. *西藏科技*, 2023, 45(11): 29–38.
- [22] Bonser S P, Aarssen L W. Interpreting reproductive allometry: Individual strategies of allocation explain size dependent reproduction in plant populations. *Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics*, 2009, 11(1): 31–40.
- [23] Fabbro T, Körner C. Altitudinal differences in flower traits and reproductive allocation. *Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 2004, 199(1): 70–81.
- [24] Xue J, He J, Wang L, *et al.* Plant traits and biomass allocation of *Gentiana hexaphylla* on different slope aspects at the eastern margin of Qinghai–Tibet Plateau. *Applied Ecology and Environmental Research*, 2018, 16(2): 1835–1853.
- [25] Molau U. Relationships between flowering phenology and life history strategies in Tundra plants. *Arctic and Alpine Research*, 1993, 55(4): 391–402.
- [26] Baruah G, Molau U, Bai Y, *et al.* Community and species-specific responses of plant traits to 23 years of experimental warming across subarctic tundra plant communities. *Scientific Reports*, 2017, 7(1): 2571.
- [27] Olden J D, Poff N L, Bestgen K R. Life-history strategies predict fish invasions and extirpations in the Colorado river basin. *Ecological Monographs*, 2006, 76(1): 25–40.
- [28] Mouillot D, Graham N A J, Villéger S, *et al.* A functional approach reveals community responses to disturbances. *Trends in Ecology & Evolution*, 2013, 28(3): 167–177.
- [29] 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. *Acta Ecologica Sinica*, 2023, 43(23): 9814–9826.
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. *生态学报*, 2023, 43(23): 9814–9826.
- [30] Wang J N, Zhou T Y, Gao J, *et al.* Effect of different snow depths on plant traits at individual and functional group levels in an alpine meadow. *Pratacultural Science*, 2019, 36(4): 1126–1136.
王金牛, 周天阳, 高景, 等. 不同积雪厚度下的高山草地植物个体与功能群水平的性状. *草业科学*, 2019, 36(4): 1126–1136.
- [31] Li J H, Zhang R, Cheng B H, *et al.* Effects of nitrogen and phosphorus additions on decomposition and accumulation of soil organic carbon in alpine meadows on the Tibetan Plateau. *Land Degradation & Development*, 2020, 32(3): 1467–1477.
- [32] Chen Y, Collins S L, Zhao Y, *et al.* Warming reduced flowering synchrony and extended community flowering season in an

- alpine meadow on the Tibetan Plateau. *Ecology*, 2022, 104(1): e3862.
- [33] Zhu J, Zhang Y J, Wang W. Interactions between warming and soil moisture increase overlap in reproductive phenology among species in an alpine meadow. *Biology Letters*, 2016, 12(7): 20150749.
- [34] Berdanier A B, Klein J A. Growing season length and soil moisture interactively constrain high elevation aboveground net primary production. *Ecosystems*, 2011, 14(6): 963–974.
- [35] Wadgyamar S M, Ogilvie J E, Inouye D W, *et al.* Phenological responses to multiple environmental drivers under climate change: insights from a long-term observational study and a manipulative field experiment. *New phytologist*, 2018, 218(2): 517–529.
- [36] Zhou T Y, Wang J N, Du W T, *et al.* Litter decomposition of alpine meadow under seasonal snow cover. *Chinese Journal of Applied & Environmental Biology*, 2019, 25(1): 1–8.
周天阳, 王金牛, 杜文涛, 等. 季节性积雪下的高山草地凋落物分解. *应用与环境生物学报*, 2019, 25(1): 1–8.
- [37] Wang L H, Gao J, Wang J N, *et al.* Adaptation of traits and biomass allocation of *Pedicularis longiflora* to different slope aspects in an alpine meadow. *Chinese Journal of Applied & Environmental Biology*, 2017, 23(4): 648–657.
王丽华, 高景, 王金牛, 等. 高山草地长花马先蒿的性状和生物量分配对坡向的适应. *应用与环境生物学报*, 2017, 23(4): 648–657.
- [38] Chen W N, Wu Y, Wu N, *et al.* Changes of five alpine species' individual growth along snowmelt gradient. *Journal of Wuhan Botanical Research*, 2009, 27(6): 629–636.
陈文年, 吴彦, 吴宁, 等. 五种高山植物的个体生长在融雪梯度上的变化. *武汉植物学研究*, 2009, 27(6): 629–636.
- [39] Suding K N, Lavorel S, Chapin F S I, *et al.* Scaling environmental change through the community-level: a trait-based response-and-effect framework for plants. *Global Change Biology*, 2008, 14(5): 1125–1140.
- [40] Hou Q Z, Wen J, Li H C, *et al.* Reproductive allocation of three Gentianaceae species. *Pratacultural Science*, 2017, 34(5): 1017–1023.
侯勤正, 文静, 李昊聪, 等. 3种龙胆科植物的资源分配对策. *草业科学*, 2017, 34(5): 1017–1023.
- [41] Fan Y, Miguez-Macho G, Jobbágy E G, *et al.* Hydrologic regulation of plant rooting depth. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2017, 114(40): 10572–10577.
- [42] Slatyer R A, Umbers K D L, Arnold P A. Ecological responses to variation in seasonal snow cover. *Conservation Biology*, 2021, 36(1): e13727.
- [43] Wang X, Wang T, Guo H, *et al.* Disentangling the mechanisms behind winter snow impact on vegetation activity in northern ecosystems. *Global Change Biology*, 2017, 24(4): 1651–1662.
- [44] Sommerfeld R A, Mosier A R, Musselman R C. CO₂, CH₄ and N₂O flux through a Wyoming snowpack and implications for global budgets. *Nature*, 1993, 361(6408): 140–142.
- [45] Sun J, Ma B, Lu X. Grazing enhances soil nutrient effects: Trade-offs between aboveground and belowground biomass in alpine grasslands of the Tibetan Plateau. *Land Degradation & Development*, 2018, 29(2): 337–348.
- [46] Diggle P K, Meixner M A, Carroll A B, *et al.* Barriers to sexual reproduction in *Polygonum viviparum*: A comparative developmental analysis of *P. viviparum* and *P. bistortoides*. *Annals of Botany*, 2002, 89(2): 145–156.
- [47] Gadgil M, Solbrig O T. The concept of *r*- and *K*-selection: Evidence from wild flowers and some theoretical considerations. *American Naturalist*, 1972, 106(947): 14–31.
- [48] Vorkauf M, Kahmen A, Körner C, *et al.* Flowering phenology in alpine grassland strongly responds to shifts in snowmelt but weakly to summer drought. *Alpine Botany*, 2021, 131(1): 73–88.
- [49] Austen E J, Rowe L, Stinchcombe J R, *et al.* Explaining the apparent paradox of persistent selection for early flowering. *New Phytologist*, 2017, 215(3): 929–934.
- [50] Iwasa Y, Cohen D. Optimal growth schedule of a perennial plant. *The American Naturalist*, 1989, 133(4): 480–505.
- [51] Wang Y, Hu L J, Duan Y W, *et al.* Altitudinal variations in reproductive allocation of *Bergenia purpurascens* (Saxifragaceae). *Plant Diversity*, 2010, 32(3): 270–280.
- [52] Jongejans E, de Kroon H, Berendse F. The interplay between shifts in biomass allocation and costs of reproduction in four grassland perennials under simulated successional change. *Oecologia*, 2006, 147(2): 369–378.
- [53] Hemborg A M, Karlsson P S. Altitudinal variation in size effects on plant reproductive effort and somatic costs of reproduction. *Ecoscience*, 1998, 5(4): 517–525.
- [54] Worley A C, Harder L D. Size-dependent resource allocation and costs of reproduction in *Pinguicula vulgaris* (Lentibulariaceae). *Journal of Ecology*, 1996, 84(2): 195–206.