

三种高寒植物幼苗生物量分配及 性状特征对光照和养分的响应

武高林^{1,2}, 陈敏², 杜国祯^{2,*}

(1. 西北农林科技大学 中国科学院水利部水土保持研究所黄土高原土壤侵蚀与旱地农业国家重点实验室, 杨凌 712100;
2. 兰州大学干旱与草地生态教育部重点实验室, 兰州大学生命科学学院, 兰州 730000)

摘要: 为了解高寒植物幼苗对生境资源异质性的适应策略, 以高寒草甸中常见的 3 种草本植物大耳叶风毛菊 (*Saussurea macrota*)、甘西鼠尾草 (*Salvia przewalskii*) 和千里光 (*Senecio scandens*) 为材料, 比较研究了这 3 种植物幼苗对不同光照和养分资源的响应。结果表明: 光照和养分异质性显著影响了 3 种植物幼苗的性状特征和生物量分配, 并存在一定的交互影响。随着光照的降低, 3 个物种的幼苗的生物量和根分配呈现降低趋势, 但是其株高、比叶面积、叶分配、茎分配却逐渐升高。在低养分条件下, 3 个物种幼苗的总生物量、株高、比叶面积和叶分配均降低, 而根分配却显著增加。对于光照和养分资源异质性而言, 光照异质性对高寒植物生物量分配和性状特征的改变具有更大的影响。喜阴物种大耳叶风毛菊和喜光物种甘西鼠尾草比中性生境物种千里光表现出了较大的性状特征和生物量分配的可塑性指数。

关键词: 光照; 养分; 生物量分配; 形态性状; 大耳叶风毛菊; 甘西鼠尾草; 千里光

Response of biomass allocation and morphological characteristics to light and nutrient resources for seedlings of three alpine species

WU Gaolin^{1,2}, CHEN Min², DU Guozhen^{2,*}

1 Northwest Sci-Tech University of Agriculture and Forestry, State Key Laboratory of Soil Erosion and Dryland Farming on the Loess Plateau, Institute of Soil and Water Conservation of Chinese Academy of Sciences and Ministry of Water Resources, Yangling 712100, China

2 Key Laboratory of Arid and Grassland Ecology of Ministry of Education, School of Life Sciences of Lanzhou University, Lanzhou 730000, China

Abstract: Microhabitat variety shows significant effects on plant morphological performances. To understand adaptation strategy of alpine species to resources heterogeneity, response of biomass allocation and morphological characteristics to nutrient and light heterogeneity were studied for three component species (*Saussurea macrota*, *Salvia przewalskii* and *Senecio scandens*) in alpine meadow of the Qinghai-Tibetan Plateau. Results showed that light and nutrient availability both had significant effects on biomass allocation and morphological characteristics. And, there were some interaction effects between them. For all seedling morphological performances in this study, there was a significant difference among species. There were lower biomass and root allocation, and higher individual height, specific leaf area, leaf allocation and stem allocation in lower light availability. Biomass, height, specific leaf area, leaf allocation all decreased in lower nutrient availability, but root allocation increased significantly. Results revealed that light availability play a more important role in acting on seedling biomass allocation and morphological plasticity than nutrient availability in alpine meadow. Finally, sciophilous species *Saussurea macrota* and light-loving species *Salvia przewalskii* presented larger plasticity indexes in biomass allocation and morphological characteristics than neutral-habitat species *Senecio scandens*.

Key Words: light; nutrient; biomass allocation; morphological characteristics; *Saussurea macrota*; *Salvia przewalskii*;

基金项目: 国家自然科学基金资助项目 (30900177, 90202009)

收稿日期: 2008-09-24; 修订日期: 2009-02-20

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: guozdu@lzu.edu.cn

Senecio scandens

植物局部特化的生物量分配格局和形态特征对资源异质性的响应是植物种群克服环境异质性的的重要途径之一^[1-3]。植物形态对资源异质性的响应是植物在异质和变化的环境中存活和提高竞争力所必需的^[4-8]。生物量分配是植物生活史理论中的中心概念,是植物对不同环境适应的主要对策之一^[2,4]。当受到光照或营养的限制时,植物就会通过适当地改变其生物量分配和形态特征来提高其生存适合度和竞争能力^[8-9]。植物在植株水平和构件单元水平间的形态响应的差异对物种的存活、生长和繁殖具有重要的贡献^[10],响应能力较高的物种更有可能成为广布种,有利于其在新生境中的散布和拓殖^[11]。林缘和林下的光环境的差异,常常被认为是比较典型的植物对光变化响应能力研究的对比性生境^[12],植物在不同光照生境下一般会表现出不同的形态适应特征。不同环境条件下,植物不同表型结构对环境选择做出反应,在植物生长与繁殖,种群生存与维持等功能方面实现种群个体各器官生物量投资的优化配置来适应多样化的环境。植物构件生长是更高层次的形态响应,特别是在幼苗期,面对同样的资源条件,形态响应能力较强的物种,对生境条件的具有更强的适应性,资源可获得性也强,因而其幼苗也具有更大的竞争存活优势。研究表明,植物的形态变化主要是由其所在生境的资源异质性引起,主要包括水分、养分和光照等^[13-15],环境因素对草地的物种丰富度有着重要的影响^[15-16],而光照和养分资源的异质性是影响高寒地区常见物种幼苗更新和生长的主要环境因子^[17-19]。为了比较研究物种对光照生境差异的形态特征适应性变化,选择了青藏高原东部高寒草甸常见的3种草本植物-喜阴的大耳叶风毛菊、喜光的甘西鼠尾草和中性生境的千里光为研究对象,对3种植物的实生苗在不同光照、养分资源条件下的生物量分配格局和性状特征的可塑性进行了研究,分析了3种植物是如何通过调整其形态生长特性来适应光照和养分资源变化,探讨3个物种在不同资源条件下的形态可塑性响应特征,以及物种间的形态可塑性差异。为高寒草地植物群落中常见种在不同生境下更新及生长策略研究提供一定基础。

1 材料与方法

1.1 研究地点概况

本实验于2005年5月至9月在兰州大学高寒草甸生态系统野外定位研究站进行,地理坐标为北纬34°55′,东经102°53′,海拔高度为3000m,年平均气温2.0℃,年降水量为557mm左右,最低温出现在12月至翌年2月份,平均气温为-8.9℃;最高温出现在6—8月份3月,平均气温为11.5℃;全年 $\geq 0^{\circ}\text{C}$ 的积温为1730℃左右。年均降水量为557mm,降雨主要集中在7—9月份。该地区为以莎草科(Cyperaceae)的嵩草属(*Kobresia* Willd.)和禾本科(Gramineae)的羊茅属(*Festuca* L.)、早熟禾属(*Poa* L.)、剪股颖属(*Agrostis* L.)的一些种和菊科(Compositae)的风毛菊属(*Saussurea* DC.)等若干属和毛茛科(Ranunculaceae)的银莲花属(*Anemone* L.)的一些种为优势种并伴以其他杂草的典型高寒草甸的植被类型。

1.2 研究材料

实验材料为青藏高原东部高寒草甸区的3种常见的多年生野生草本植物:大耳叶风毛菊(*Saussurea macrota*),主要分布在林下或林缘,属于喜阴物种;甘西鼠尾草(*Salvia przewalskii*),主要分布在林缘草地和灌丛中,属于喜光物种;千里光(*Senecio scandens*),分布生境较广,属于中性生境物种。种子采集地点位于甘肃省甘南藏族自治州境内,采集时间是2004年8月到10月份,采集的种子贮存在牛皮纸信封中,在室温下贮存直至实验使用。

1.3 研究方法

实验方法参照 Shipley 和 Meziane^[20],在户外进行盆栽,利用洗净的细河沙作为生长基质,把萌发4d后的幼苗移种到内径为15cm,高为23cm的花盆中,在每个花盆中均匀地移植5株幼苗,并使其保持一定距离以避免幼苗间对资源的相互竞争,放入已用遮荫网进行光照处理的实验地中,光照强度分别为:当地自然光照的50%,(L50)、12%(L12)和5%(L5),该处理分别为模拟裸露草地、林缘草地和林下草地中的光照强度;养分处理包括高养分N100和低养分N10(100%和10%改良霍格兰营养液)两个处理,全强度改良霍格兰营养

液的各营养元素的比例约为 N,210; P,31; K, 234; Ca, 160; Mg, 48; S, 64; Fe, 0.6; Mn, 0.5; Cu, 0.2; Zn, 0.5; B, 0.5; Mo,0.61 ($\mu\text{mol/mol}$)。实验布置为光照和养分的交叉组合,在两个养分处理下分别设置了 3 个光照处理,分别为 N10L50、N10L12、N10L5、N100L50、N100L12 和 N100L5。每种每处理条件下重复 10 个花盆,每隔 2d 加 1 次营养液,隔 1 天喷灌 1 次,保持花盆的湿润。2005 年 5 月初种植,根据不同的萌发出土时间,在 8 月下旬至 9 月上旬之间陆续收获植物样品。每个物种在每个处理下分别有 10 个花盆重复,每个花盆中一般出土幼苗为 5 株。本实验取实生幼苗出土后 80d 的植株作为研究对象,为了消除固定格局的影响,采取花盆的随机取样,从处理的 10 个花盆中,随机选取不同花盆内的幼苗作为研究对象。在每个处理下的 10 个花盆中随机取 7~10 株大小长势相同的植株。将其分成根、茎和叶部分,叶面积是通过扫描仪扫描新鲜叶片后利用 Leaf area 软件处理计算,根、茎、叶在 70 °C 48h 条件下烘干,并用 10^{-4} 的电子天平称重。植物的总生物量、株高、生物量分配和比叶面积的分析均采用生长到 80d 的植株样进行测量。

1.4 数据分析

总生物量;株高(H);叶分配(Leaf allocation, LA) = 叶生物量/整株生物量;茎分配(Stem allocation, SA) = 茎生物量/整株生物量;根分配(Root allocation, RA) = 根生物量/整株生物量^[1];比叶面积(Specific leaf area, SLA) = 叶面积/叶生物量;表型可塑性指数(Phenotypic plasticity index, PI) = 处理中某一性状的最高值减去最低值后除以最高值^[21]。采用(Three-Way ANOVA)单变量方差分析方法分析物种、光照、养分对每个变量的主效应及其交互效应。所有的统计分析都是采用 SPSS13.0 软件包完成。

2 结果与分析

2.1 3 种植物幼苗性状特征对光照和养分变化的响应

光照差异对 3 个物种幼苗的所有性状均表现了显著的影响($P < 0.001$),除茎分配外的其他性状对养分变化也呈显著差异($P < 0.001$),且所有性状在物种间呈显著差异($P < 0.001$)。光照和养分对幼苗的总生物量和株高产生显著的交互影响($P < 0.001$),光照和物种对幼苗的总生物量、SLA、株高和茎分配均产生了显著的交互影响($P < 0.001$),而养分和物种只对幼苗的总生物量产生了显著的交互作用($P < 0.001$)。光照、养分和物种三者对幼苗总生物量($P < 0.001$)、株高($P < 0.01$)和茎分配($P < 0.05$)也存在一定的交互作用。相对于养分来说,光照对这 3 种植物幼苗形态特征的变化表现出了相对较大的作用(表 1)。

表 1 光照、养分和物种对各个性状影响的方差分析结果

Table 1 Results of Univariate ANOVA with light, nutrients and species on each trait

参数 Parameter	光照 L	养分 N	物种 Sp	光照 × 养分 L × N	光照 × 物种 L × Sp	养分 × 物种 N × Sp	光照 × 养分 × 物种 L × N × Sp
总生物量 TB	644.5 ***	180.8 ***	815.1 ***	147.2 ***	123.7 ***	20.3 ***	29.4 ***
比叶面积 SLA	896.6 ***	16.7 ***	31.3 ***	0.4ns	27.7 ***	4.3 *	1.2ns
株高 Height	20.1 ***	47.6 ***	167.2 ***	8.2 ***	8.6 ***	0.8ns	4.6 **
叶分配 LA	89.1 ***	16.7 ***	78.8 ***	0.4ns	1.6ns	2.4ns	2.3ns
茎分配 SA	47.8 ***	0.3ns	160.6 ***	0.5ns	5.1 ***	0.1ns	3.2 *
根分配 RA	120.6 ***	15.1 ***	9.9 ***	0.9ns	1.2ns	2.3ns	3.7ns

Sp: species, L: light, N: nutrient; F value and significance (P) are shown; ns: $P > 0.05$; * $P < 0.05$; ** $P < 0.01$; *** $P < 0.001$;下同

研究物种的生物量,植株高度比叶面积都受到光照($P < 0.001$)和养分($P < 0.001$)的显著影响,在物种间表现出显著的差异($P < 0.001$),且存在交互影响(表 1)。3 种植物的生物量对光照和养分差异的响应存在显著差异:50%光照 > 12%光照 > 5%光照,一般是高养分 > 低养分,即 3 个物种的生物量随光照和养分的增加而增加,但光照对生物量的影响远远大于养分的影响。3 个物种都是在 50% 光照的高养分条件下达到最大值。且物种间存在显著差异:甘西鼠尾草最大,千里光最小。株高随着光照的降低而增加,且在高养分下具有较高的个体。对于物种间,甘西鼠尾草最大,大耳叶风毛菊最小(图 1, A)。大耳叶风毛菊和甘西鼠尾草的株高在低光照和高养分条件下达到最大值,而千里光则是在中等光照(12% 光照)和低养分条件下达到最

大值(图 1, B)。比叶面积随着光照的降低而增加,且在高养分条件下具有较高的比叶面积。大耳叶风毛菊和甘西鼠尾草在低光照和高养分条件下达到最大值,而千里光则是在低光照和低养分条件下达到最大值(图 1, C)。

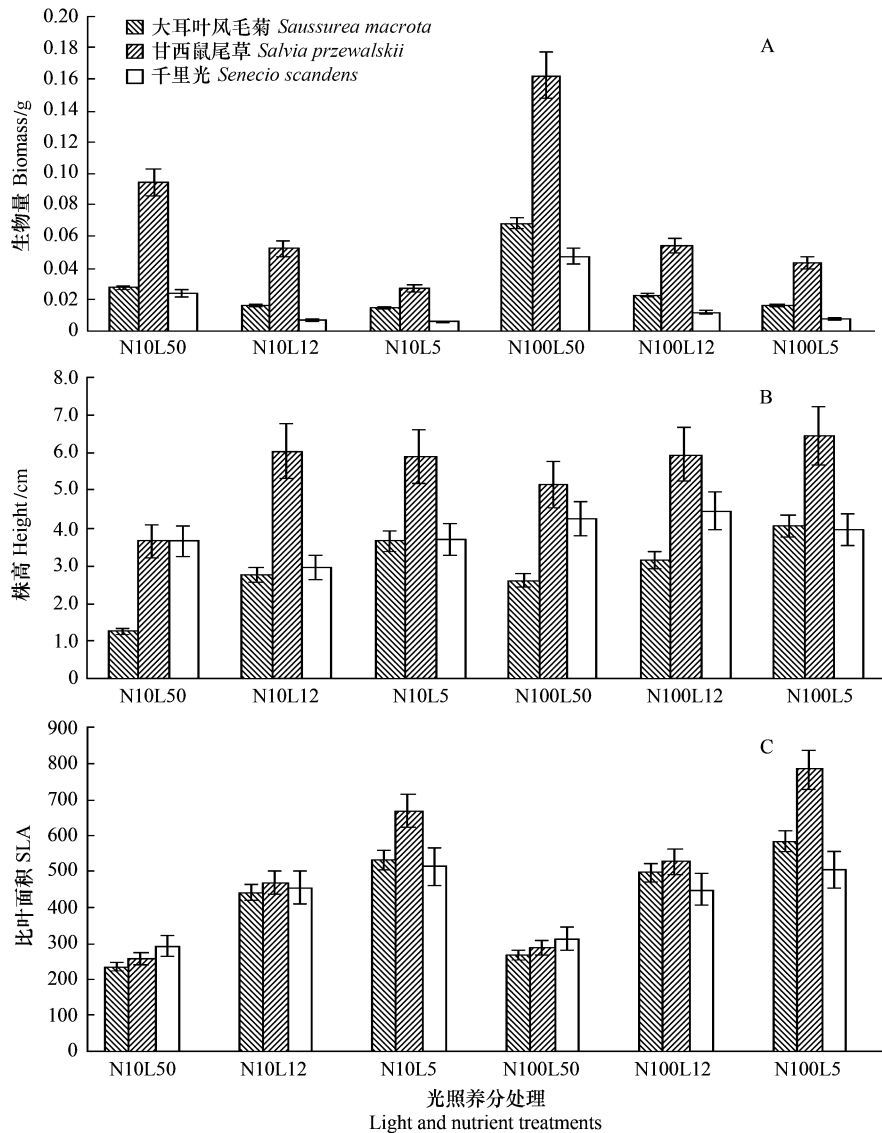


图 1 大耳叶风毛菊、甘西鼠尾草和千里光 3 种植物在 80d 的平均生物量(A)、株高(B)、比叶面积(C)对光照和养分处理的响应

Fig. 1 Mean biomass (A), height (B) and specific leaf area (SLA, C) response to light and nutrient treatments from three species (*Saussurea macrota*, *Salvia przewalskii* and *Senecio scandens*) at 80 d

L50、L12 和 L5 分别表示 50% 的自然光照条件; 12% 的自然光照条件和 5% 的自然光照条件; N10 和 N100 表示低养分条件和高养分条件

2.2 3 种植物幼苗生物量分配对光照和养分变化的响应

幼苗的叶分配和根分配的变化受到光照($P < 0.001$)、养分($P < 0.001$)和物种差异($P < 0.001$)的显著影响,但是 3 个因子之间对幼苗叶和根分配的可塑性没有任何显著的交互作用(表 1)。低光照下,幼苗具有较大的叶分配和较小的根分配;而高光照下,幼苗则具有较大的根分配和较小的叶分配。在这 3 种植物中,大耳叶风毛菊具有最大的幼苗叶分配和最小的根分配,而千里光则正好相反,具有最大的根分配和最小的叶分配(图 2, A,B,C)。

幼苗的茎分配的变化受到光照($P < 0.001$)和物种($P < 0.001$)及其两者交互作用($P < 0.001$)的显著影响。而养分条件的变化对幼苗茎分配的变化则没有任何的作用(表 1)。3 个物种的幼苗都是在低光照下

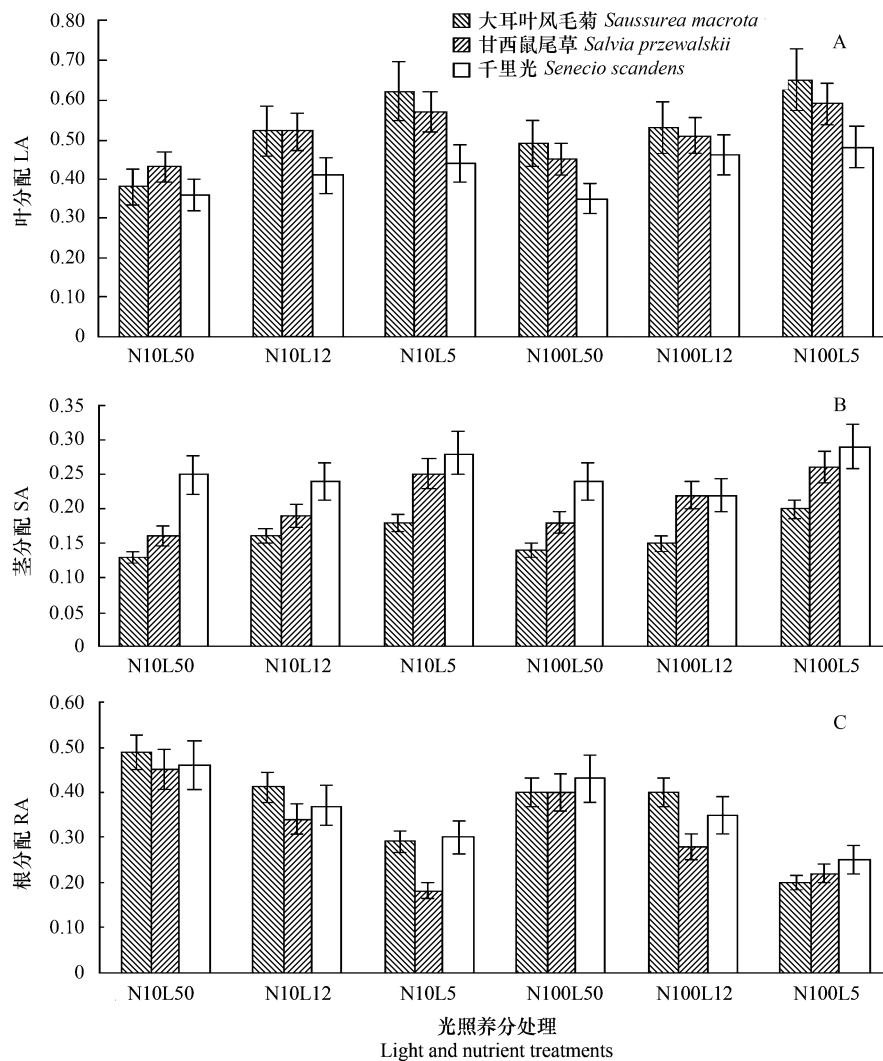


图2 大耳叶风毛菊、甘西鼠尾草和千里光3种植物在80d的平均叶分配(A)、茎分配(B)和根分配(C)对光照和养分处理的响应

Fig. 2 Mean leaf allocation (LA, A), stem mass ratio (SA, B) and root mass ratio (RA, C) response to light and nutrient treatments from three species (*Saussurea macrota*, *Salvia przewalskii* and *Senecio scandens*) at 80 d

L50、L12 和 L5 分别表示 50% 的自然光照条件; 12% 的自然光照条件和 5% 的自然光照条件; N10 和 N100 表示低养分条件和高养分条件

具有较高的茎分配, 千里光具有最大的茎分配, 大耳叶风毛菊呈现了最小的茎分配。在低光照和低养分条件下, 3 个物种都具有最大的幼苗茎分配(图 2A, B, C)。

从上结果可以得知, 在研究的几个幼苗形态性状中, 受到光照与物种交互作用显著影响的性状明显多于受到养分与物种交互作用影响的性状。说明了这些物种的形态特征可塑性响应对光照条件的变化存在较大的种间差异, 而相对于养分条件的变化则其种间的形态可塑性差异较小。

2.3 3 种植物幼苗的形态可塑性指数比较

从不同的光照和养分处理下 3 种植物的生物量分配、比叶面积和株高的表型可塑性指数大小发现, 喜阴的大耳叶风毛菊和喜光的甘西鼠尾草都比中性生境生长的千里光表现出了相对较高的形态可塑性, 其中, 比叶面积的可塑性指数呈现最大。千里光的所有性状可塑性都比较低, 均呈现了最小值(表 2)。

3 讨论

植物形态性状对资源变化的响应是植物行为中的一个重要特性, 在植物对异质环境的适应过程中发挥了重要的作用, 植物在特定的生境下能够采取相应的形态性状调整策略来增加其生存适合度^[4-5, 8-9]。本实验结果表明, 随着光照的降低, 3 个物种的幼苗的生物量和根分配呈现降低趋势, 但是其株高、比叶面积、叶分配、

茎分配却逐渐升高。因为当植物受到光照条件的限制时,植物就会将更多的资源分配到地上部分,通过增加其高度、叶分配、茎分配和叶面积来获取更多的光照资源用以提高其光竞争能力和生存适合度^[4,10,20]。在低养分条件下,3 个物种幼苗的总生物量、株高、比叶面积和叶分配均降低,而根分配均却显著增加。而在高养分下,幼苗将更多的生物量分配到地上部分来获取光照资源,这些幼苗相对具有更高的高度、比叶面积和叶分配等。在养分丰富条件下,植物通常表现出更高的生长速率^[17],产生更大的生物量^[17,21],并分配较少资源到植物的根部^[18,21]。

表 2 3 种植物 80d 的株高、比叶面积、叶生物量比、茎生物量比和根生物量比在不同光照和养分处理下的表型可塑性指数

Table 2 Phenotypic plasticity index (Mean $\pm$ SE) for LMR, SMR, RMR, Height, SLA of three studied species at 80 d

物种 Species	株高 Height	比叶面积 SLA	叶生物量比 LMR	茎生物量比 VSMR	根生物量比 RMR
大耳叶风毛菊 <i>Saussurea macrota</i>	0.61 $\pm$ 0.05 *	0.61 $\pm$ 0.06 *	0.42 $\pm$ 0.03 _{ns}	0.31 $\pm$ 0.02 _{ns}	0.64 $\pm$ 0.06 *
甘西鼠尾草 <i>Salvia przewalskii</i>	0.61 $\pm$ 0.03 _{ns}	0.63 $\pm$ 0.08 **	0.39 $\pm$ 0.03 _{ns}	0.36 $\pm$ 0.03 _{ns}	0.59 $\pm$ 0.08 **
千里光 <i>Senecio scandens</i>	0.35 $\pm$ 0.05 **	0.48 $\pm$ 0.04 *	0.34 $\pm$ 0.04 *	0.18 $\pm$ 0.04 **	0.43 $\pm$ 0.07 **

对于这 3 种植物生物量分配和形态性状的变化,无论是在种内还是种间,光照差异均比养分差异表现出了更大的作用。中性生境下的物种千里光在低光照条件下的生物量只是高光照条件下的 10%。而喜阴物种大耳叶风毛菊和喜光物种甘西鼠尾草在低光照条件下的生物量大约是高光照条件下的 35%,其的变化明显小于千里光。喜光和喜阴物种则具有相对较小的生物量调节,但是具有较高的形态性状和生物量分配可塑性,说明这两个物种可以在变化的光生境下通过其形态性状和生物量分配的调节来保持其较大的生物量和竞争优势,因为在密度较高的草地群落种,具有较大生物量的植物个体通常具有较大的竞争优势^[4]。而中性生境下的物种千里光,在变化的光生境下,表现了较小的形态特性和生物量分配的可塑性响应,在低光照下保持了较小的生物量。形态性状和生物量分配可塑性较强的物种具有较宽的生态幅和拓殖能力^[6,19],从而缓解新生境的选择压力^[22]。形态性状的可塑性响应是物种能够占据广阔分布区和多样化生境的重要原因之一^[5]。因此,具有高可塑性的物种将会面临较小的选择压力,物种可以通过其形态响应来争取较大的光照利用的时空异质性,提高其存活适合度。

本研究表明,在低光照条件下,高养分供给对不同植物生物量变化没有影响或影响不显著。只有在高光照条件下,高养分才对植物生物量呈现出显著影响。一般植物在低光照下的生物量会下降,而叶的生物量分配、比叶面积和株高会增加^[23],来获取更多的光照资源。因此,在低光照限制条件下,光照作用足以掩盖养分利用差别对植物生长的全部效益,而养分利用差别的影响仅只是在光照满足植物生长后才表现出来^[24]。在低养分条件下,这些植物则会将更多的资源分配到根系部分,来获取更多的地下养分资源提高其竞争能力和生存适合度^[1-2]。其它也研究表明,青藏高原东部高寒草地的常见组分种的生物量分配、生长速率、根系形态和叶形态等方面对光照和养分的变化表现出了显著的响应^[17-19]。

植物在异质生境下的性状特征和生物量分配的响应是植物种群克服环境资源胁迫的重要途径之一^[1,3,8],而植物幼苗则是通过其性状特征和生物量分配格局对光照和养分资源改变的响应来提高其存活和竞争能力,从而将资源缺乏的负面影响减少到最小。由于植物生境的异质性,植物形态上的适应性生长、繁殖策略的研究应该与环境因子和植物群落的变化格局结合起来,研究植物物种在种群或群落中的具体生长特性和生物量分配格局模式对植物种群和群落结构的影响。因此,植物形态性状和生物量分配格局策略的研究对于探讨植物群落的物种多样性维持有重要的生态学意义。

References:

- [1] Bazzaz F A, Grace J. Plant Resource Allocation. New York: Academic Press, 1997.

- [2] Weiner J. Allocation, plasticity and allometry in plants. *Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics*, 2004, 6: 207-215.
- [3] Zhang D Y. *Plant Life-history Evolution and Reproductive Ecology*. Beijing: Science Press, 2004.
- [4] Tilman D. *Plant strategies and the dynamics and structure of plant communities*. Princeton, New Jersey, Princeton University Press, 1988.
- [5] Sultan S E. Phenotypic plasticity for plant development, function and life history. *Trends in Plant Science*, 2000, 5: 537-542.
- [6] Bazzaz F A. *Plants in changing environments: Linking physiological, population, and community ecology*. Australia, Cambridge University Press, 1996.
- [7] Niu K C, Luo Y J, Choler P, Du G Z. The role of biomass allocation strategy on diversity loss due to fertilization. *Basic and Applied Ecology*, 2008, 9: 485-493.
- [8] Wu G L, Du G Z. Advances in plant morphological growth strategy. *World Sciences-Technology Research & Development*, 2007, 29: 47-51.
- [9] Sultan S E. What has survived of Darwin's theory? Phenotypic plasticity and the Neo-Darwinian legacy. *Evolutionary Trends in Plants Science*, 1992, 6: 61-71.
- [10] Navas M L, Garnier E. Plasticity of whole plant and leaf traits in *Rubia perigrina* in response to light, nutrient and water availability. *Acta Oecologica*, 2002, 23: 375-383.
- [11] Lu X M, Zhou C F, An S Q, Fang C, Zhao H, Yang Q, Yan C. Phenotypic plasticity, allometry and invasiveness of plants. *Chinese Journal of Ecology*, 2007, 26: 1438-1444.
- [12] Song L X, Tao J P, Wang W, Xi Y, Wang Y J, Ran C Y. The ramet population structure of the clonal bamboo *Fargesia nitida* in different canopy conditions of subalpine dark coniferous forest in Wolong Nature Reserve, China. *Acta Ecologica Sinica*, 2006, 26(3): 730-736.
- [13] Herrera C M. Selection on floral morphology and environmental determinants of fecundity in a hawk-moth pollinated violet. *Ecological Monographs*, 1993, 63: 251-275.
- [14] Urbas P, Zobel K. Adaptive and inevitable morphological plasticity of three herbaceous species in a multi-species community: field experiment with manipulated nutrients and light. *Acta Oecologica*, 2000, 21: 139-147.
- [15] Suding K N, Collins S L, Gough L, Clark C M, Cleland E E, Gross K L, Milchunas D G, Pennings S C. Functional-and abundance-based mechanisms explain diversity loss due to N fertilization. *Proceedings of the National Academy of Sciences(USA)*, 2005, 102: 4387-4392.
- [16] Yang H Y, Rao S, Hu F H, Chen P A, Ji C J, Zhu B, Zuo W Y, Li X R, Shen H H, Wang Z H, Tang Y H, Fang J Y. Plant species richness of alpine grasslands in relation to environmental factors and biomass on the Tibetan Plateau. *Biodiversity Science*, 2004, 12: 200-205.
- [17] Wu G L, Chen M, Zhou X H, Wang Y F, Du G Z. Response of morphological plasticity of three herbaceous seedlings to light and nutrition in the Qinghai-Tibetan Plateau. *Asian Journal of Plant Sciences*, 2006, 4: 635-642.
- [18] Wu G L, Du G Z, Chen M, Sun D S. Response of seedling root of six herbaceous species to light and nutrient in alpine meadow of Qinghai-Tibetan Plateau. *International Journal of Botany*, 2006, 2: 395-401.
- [19] Wu G L, Chen M, Du G Z. Effects of nutrient and light on seedling with different ecological breadth morphological plasticity of four *Saussurea* species. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2008, 19: 1708-1713.
- [20] Shipley B, Meziane D. The balanced-growth hypothesis and the allometry of leaf and root biomass allocation. *Functional Ecology*, 2002, 16: 326-331.
- [21] McConnaughay K D M, Coleman J S. Biomass allocation in plants: ontogeny or optimality? a test along three resource gradients. *Ecology*, 1999, 80: 2581-2593.
- [22] Geng Y P, Zhang W J, Li B, Chen J K. Phenotypic plasticity and invasiveness of alien plants. *Biodiversity Science*, 2004, 12: 447-455.
- [23] Poorter L. Growth response of 15 rain-forest tree species to a light gradient: the relative importance of morphological and physiological traits. *Functional Ecology*, 1999, 13: 396-410.
- [24] Meekins J F, McCarthy B C. Effects of population density on the demography of an invasive plant (*Alliaria petiolata*, Brassicaceae) population in a southeastern Ohio forest. *American Midland Naturalist*, 2002, 147: 256-278.

参考文献:

- [3] 张大勇. 植物生活史进化与繁殖生态学. 北京: 科学出版社, 2004.
- [8] 武高林, 杜国祯. 植物形态生长对策研究进展. *世界科技研究与发展*, 2007, 29: 47-51.
- [11] 陆霞梅, 周长芳, 安树青, 方超, 赵晖, 杨茜, 颜超. 植物的表型可塑性、异速生长及其入侵能力. *生态学杂志*, 2007, 26: 1438-1444.
- [12] 宋利霞, 陶建平, 王微, 席一, 王永健, 冉春燕. 卧龙亚高山暗针叶林不同林冠环境下华西箭竹分株种群结构特征. *生态学报*, 2006, 26(3): 730-736.
- [16] 杨元合, 饶胜, 胡会峰, 陈安平, 吉成均, 朱彪, 左闻韵, 李轩然, 沈海花, 王志恒, 唐艳鸿, 方精云. 青藏高原高寒草地植物物种丰富度及其与环境因子和生物量的关系. *生物多样性*, 2004, 12: 200-205.
- [19] 武高林, 陈敏, 杜国祯. 营养和光照对不同生态幅毛菊属植物幼苗形态可塑性的影响. *应用生态学报*, 2008, 19: 1708-1713.
- [22] 耿宇鹏, 张文驹, 李博, 陈家宽. 表型可塑性与外来植物的入侵能力. *生物多样性*, 2004, 12: 447-455.