

四川大头茶种群生殖生态学研究*

II. 种群生物量生殖配置格局研究

苏智先

钟章成

(四川师范学院生物多样性研究中心 南充 637002)

(西南师范大学生物地理研究所 重庆 630715)

摘要 在缙云山亚热带常绿阔叶林不同演替系列中,对四川大头茶乔木种群的生物量生殖配置格局及其影响因子进行了系统研究。研究结果表明,四川大头茶种群不同生殖阶段的生物量生殖配置格局各异。同一生殖周期内,蕾花果期之 RA 值在不同演替系列中分别为:常绿阔叶林43.03%、40.79%和41.45%;针阔混交林4.13%、5.62%和35.51%;四川大头茶纯林9.32%、9.12%和31.63%。四川大头茶种群的生殖周期长达14个月之久,在整个生殖周期中, RA 值呈现“高→低→渐高→高”的动态变化规律,根据 RA 值的大小与其生殖年龄的关系,缙云山四川大头茶种群的生殖期分为4个时期。虽然稳定生殖期的 RA 值相对稳定,但随其群落演替系列不同而异,种群密度与其 RA 值显著相关,密度过大和过小其 RA 值较低。光和土壤是影响其种群生物量 RA 的重要因子,光照强度与 RA 显著正相关,土壤厚度与 RA 具负相互关系。

关键词: 生殖配置格局, RA 动态, 生殖阶段, 乔木种群, 四川大头茶, 演替系列, 常绿阔叶林。

STUDIES ON THE REPRODUCTIVE ECOLOGY OF

Gordonia Acuminata POPULATIONII. THE PATTERNS OF REPRODUCTIVE ALLOCATION ON
THE BIOMASS IN THE POPULATION

Su Zhixian

(Research Center of Biodiversity, Sichuan Normal College, Nanchong, 637002, China)

Zhong Zhangcheng

(Institute of Biogeography, Southwest Normal University, Chongqing, 630715, China)

Abstract Systematically deals with the patterns of reproductive allocation on the biomass and the affecting factors in the tree populations of *Gordonia acuminata* in the different kinds of successional series of subtropical evergreen broad-leaves forest Jinyun Mountain, Chongqing, China. The results show that there were significant differences in the patterns of reproductive allocation on the biomass between the reproductive phases at the same reproductive period of *Gordonia acuminata* population. The reproductive values among the flower bud phase, the flower phase and the fruit phase, which is at the same reproductive period in the different successional series, were studied. In evergreen broad-leaves forest,

* 国家自然科学基金资助项目。

收稿日期:1996-10-05,修改稿收到日期:1997-08-08。

they were 43.03%, 40.79% and 41.45% respectively in the open dry forest, they were 41.13%, 5.62% and 35.51% respectively in the pure forest of *Gordonia acuminata*, they were 9.32%, 9.12% and 31.63% respectively. The reproductive period of *Gordonia acuminata* was about 14 months long. The reproductive value emerged the dynamic law "high→low→high by degrees →high" in the reproductive period. The reproductive phases of *Gordonia acuminata* population in Jinyun Mountain were divided into four stages according to the relationship between the ages of the trees and the reproductive value. Though the reproductive value was relative steady in the stable reproductive phases, the reproductive value was different with the successional series. The population density related to its reproductive value. However, the density was too big or small, all of the reproductive values of the population were low as well. Light and soil were two important factors affecting the population biomass. Both light intensity and the reproductive value were positively related, and soil thickness was negatively related to the reproductive value.

Key words: the patterns of reproductive allocation, dynamics of reproductive allocation, reproductive phases, tree population, *Gordonia acuminata*, successional series, evergreen broad-leaves forest.

植物种群的更新和种群中植物个体生活史的完成依赖于生殖过程。植物在生殖过程中,其生殖配置的格局和怎样调节其生殖配置以适应特定生存环境,则为生殖生态学研究的重要任务。生殖配置的研究,国内外已有一些报道^[1~25],但多为草本、灌木,以及热带和温带木本植物。而亚热带常绿阔叶林乔木种群生殖配置的研究,尚无报道。

本研究以缙云山常绿阔叶林不同演替系列中的四川大头茶(以下简称大头茶)种群为对象,探讨该种群在不同群落中的生物量生殖配置格局及其影响因子。

1 原理与方法

1.1 生殖配置原理 生殖配置(reproductive allocation)系指生物种群在其生殖过程中,任一生殖周期(整个生活史周期,或一个生殖季节,或一个生殖季节内的一个昼夜周期或几周时间)内,生殖耗费或积累的能量(或物质)占该生存阶段内总资源量的比例或数量。常用“RA”表示。根据RA的定义,在具体研究和计测RA值时,有3种不同的理解和度量层次:即现存生殖配置(standing RA),短期生殖配置(short-term RA)和生命周期生殖配置(lifetime RA)。

配置理论(theory of allocation)认为,每种生物均需要各种基础活动配置资源,这些资源的配置可归为3种用途即生长(growth)、维持(maintenance)和生殖(reproduction)。这些竞争性功能是相互独立的(trade-off)。如果总资源量是相对恒定的,对生物生殖所必需的资源配置量的增加,必然导致其它两个过程(即维持和生长)资源配置量的减少。因此,在特定生态环境中,其种群的生殖配置格局是研究种群生态适应机理的重要参数。

1.2 生殖配置的计测方法 目前,植物生殖配置的计测方法有2,即RA和RE,RE(reproductive effort)则为植物由营养生长向生殖生长转化过程中,对生殖的投资。RE涉及到资源的转化^[20]。本研究仅测定大头茶种群的RA值。研究样地设在重庆缙云山,总样地面积为8000m²。样地环境资料详见文献^[6]。

生物量配置的研究方法 首先测定其年净生长量,即用年轮法确定其当年生长量,然后,把当年生长的枝、叶产量进行统计,再加上老叶的凋落部分(本研究将当年生新枝产量连同生殖器官部分分别进行统计)。生殖器官则采用在不同群落(常绿阔叶林、针阔混交林、大头茶纯林和林缘旷地中的大头茶)演替系列中选择标准样树,分别进行每月(生殖阶段)定期定位取样,将采回的生殖器官及其附属结构,以及生殖枝

和生殖枝上的叶分别称重后,在60℃烘箱内烘48 h至恒重,再用荷兰产“L420P型”电子天平称其干重。其RA值用下式进行计算:

$$RA = \frac{\text{生殖器官} + \text{生殖附属结构} + \text{凋落生殖器官}}{\text{营养体年净生长量} + \text{凋落营养体} + \text{生殖器官总量}} \times 100\% \quad (1)$$

2 结果和讨论

大头茶种群的生物量配置与其生殖阶段、生殖器官发育时间(RA在时间序列上的变化)、生殖年龄、群落类型、种群密度、土壤厚度、光因子等密切相关。

2.1 不同生殖阶段的生物量配置 缙云山大头茶种群的初次生殖(即第1次生殖)年龄为10a,该种群进入生殖期后,每年均可开花结实,但不同生殖阶段其生物量生殖配置格局各异。

2.1.1 大头茶种群蕾期生物量配置 探索缙云山4类大头茶群落中,相同龄级(50a)的个体年净生物产量在不同器官(根R、茎S、枝B、叶L、蕾F_b)中的配置(图1)研究表明,大头茶种群之根和茎的生物量配置很低(<15%),尤其是林缘旷地中,其根和茎的生物量配置<5%;叶的生物量配置达65.97%(林缘旷地),但常绿阔叶林中,仅32.10%;枝的生物量配置居叶、根和茎之间;可见,叶是营养器官中最重要的功能器官,是生殖过程中营养物质的主要供应者。从生物量RA来看,常绿阔叶林中,其RA值达43.03%,为叶的1.3倍,是枝的3倍。其它群落中的生物量RA均小于常绿阔叶林,其主要原因在于,常绿阔叶林中,每个花蕾枝(即当年生幼枝)和每片当年生叶之重量均小于针阔混交林和大头茶纯林,且每个花蕾的重量(干重)大于针阔混交林(表1),故其RA较大。

2.1.2 大头茶种群花期生物量配置 大头茶种群花期之生物量配置格局与其蕾期相似,但生殖器官和营养器官的相对配置量有较小的波动(图2),在常绿阔叶林中,该种群的根、茎、枝和叶的配置略有升高,分别为8.63%、2.45%、14.75%和33.38%,而花期的生物量配置比蕾期低2.24%,原因在于,每朵花的干重比蕾轻,其数量也较蕾少,其次是每个花枝的干重比蕾枝重,故其RA略有降低。林缘旷地和大头茶纯林中,种群之生物量配置规律与常绿阔叶林相似,只有针阔混交林中大头茶种群之RA略有上升(从蕾期的4.13%上升为5.62%),但叶之生物量配置降低2.09%,就种群整体水平而言,该时期营养器官生物量配置略有升高,生殖器官略有下降,为其座果期(12月)贮存能量和物质。因大头茶种群相邻生殖周期间无间期,故种群充分利用生殖阶段间的营养调节,以便持续繁衍后代,而不影响种群兴衰。

2.1.3 大头茶种群果期生物量配置 缙云山各群落演替系列中,大头茶种群果期的生物量生殖配置格局与前两个时期相比,有显著变化:①营养器官的生物量配置下降,尤其是针阔混交林、大头茶纯林和林缘旷地中,该种群之叶生物量配置大幅度下降(图3),分别降低了22.38%、12.81%和24.36%;②生殖配置显著升高,常绿阔叶林、针阔混交林、大头茶纯林和林缘旷地,其种群之RA值分别为41.45%、35.51%、31.63%和39.97%。生殖配置随其生殖构件干物质重量增加而增大,其中,林缘旷地和针阔混交林中升高较快,大头茶纯林次之,常绿阔叶林升高最小。

大头茶种群不同生殖阶段生殖配置比较分析(以50a个体均值为例)。常绿阔叶林中,根的生物量配置为8.41%~8.63%,其变幅为0.22%;茎在3个生殖阶段的配置为2.39%~2.45%,为营养器官中配置量最低的,且变幅也小(0.06%);枝之配置为14.07%~14.75%,虽高于根和茎,但变幅也较小(0.68%);叶之生物量配置居营养器官之首,变幅在32.10%~33.38%之间,一直保持高配置水平,以保证其持续地向

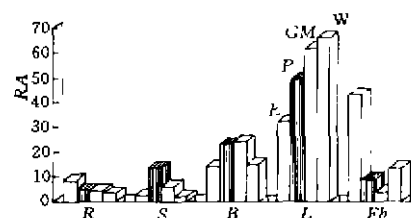


图1 大头茶种群蕾期的生物量配置
Fig. 1 Biomass allocation in the period of flower bud-ding of *Gordonia acuminata* population

E:常绿阔叶林 evergreen broad-leaved forest; GM:针阔混交林 theropencedrymion; P:大头茶纯林 pure forest of *Gordonia acuminata*; W:林缘旷地中的大头茶, *Gordonia acuminata* in forest edge wilderness; R:根 root; S:茎 stem; B:枝 branch; L:叶 leaf; F_b:蕾 flower bud.

表1 大头茶蕾期3类构件生物量配置比较

Table 1 Comparison on the biomass allocation between the three kinds of the module of *Gordonia acuminata* in the flower budding phase

群落类型 Types of communities	花蕾 Flower bud (g/per flower bud)	蕾枝 Branch of flower budding	1年生叶 Annual leaf (g/per leaf)	蕾/枝 Flower bud per branch
常绿阔叶林 ^①	0.2961	0.4140	0.5540	4.3
针阔混交林 ^②	0.2120	0.8090	0.7520	4.4
大头茶纯林 ^③	0.3671	0.7784	0.7496	4.1

①Evergreen broad-leaved forest, ②Theropencedrymion, ③Pure forest of *Gordonia acuminata*.

其它器官(尤其是生殖器官)输送营养物质, RA 值在3个阶段分别为43.03%、40.79%和41.45%。大头茶纯林中,叶在蕾期和花期均在49%~50%水平上,但在果期仅有37.08%,其它营养器官变化较小。RA 值在3个生殖阶段分别为9.32%、9.12%和31.63%。针阔混交林中,大头茶种群叶之生物量配置的变幅较大(61.30%、59.21%和36.83%),RA 在蕾期、花期和果期的变幅为4.13%、5.62%和35.51%。林缘旷地的大头茶种群中,叶之生物量配置的变幅也较大,在45.74%~71.40%间波动。而 RA 由蕾期、花期的13.70%、9.01%,增大到果期的39.97%。常绿阔叶林相对稳定,但竞争特别强烈,故生物量配置在生殖过程中一直保持其稳定状态,而其它种群(大头茶纯林种群除外)中,因非生物因子作用较大、生物量在各生殖阶段的配置量有较大波动,大头茶纯林虽较针阔混交林和林缘旷地稳定,但种内竞争十分强烈,密度太大,加之人为干扰,生物量配置虽在营养器官中相对稳定,但 RA 值变幅较大,对种群自身发展极为不利,在生殖小年(如1994年)有相当一部分个体结实数太少。

2.2 种群生物量生殖配置动态 以3个群落中50 a 大头茶各月 RA 的平均值对其时间(月)作图(图4)。该图反映了缙云山大头茶种群在1个生殖周期内的生物量生殖配置动态。研究表明,在8月(盛蕾期)、9月(初花期)和10月(盛花期)系其生殖周期中的1个生殖配置(RA 值)次高峰。11月为末花期,而幼果尚未形成,其生物量 RA 值最低(7%~9%之间);12月为座果期,RA 值略为升高;2月以后,温度升高,光合生产力增强,有机物供应量增大,RA 值逐渐升高,尤其是5月之后,其 RA 值呈直线上升,在果熟期(7月)达最高峰,RA 值达33%~43%。由此可见,大头茶种群在其生殖周期中,生物量生殖配置(RA)呈现“高→低→渐高→高”的变化趋势。

2.3 生殖年龄与生物量生殖配置 以缙云山大头茶种群各龄级之果期生物量生殖配置对其年龄(a)作图(图5),从图5得知,在10~50 a 之间,其 RA 值随年龄增大逐渐递增,在50~75 a 之间,其 RA 值在42%上下波动,当树龄>75 a 时,RA 值随龄级增大而逐渐降低。由此可见,缙云山大头茶种群的年龄在10 a 左右,其

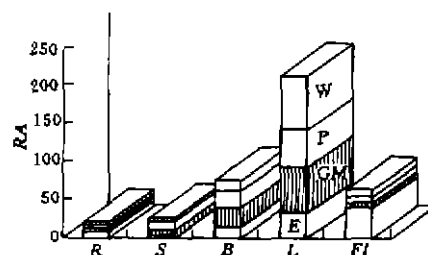


图2 大头茶种群花期生物量配置

Fig. 2 Biomass allocation in the period of flowering of *Gordonia acuminata* population
R: 根 root; S: 茎 stem; B: 枝 branch; L: 叶 leaf; F1: 花 flower

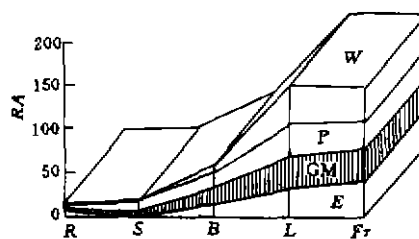


图3 大头茶种群果期生物量配置

Fig. 3 Biomass allocation in the fruiting phase of *Gordonia acuminata* population
R: 根 root; S: 茎 stem; B: 枝 branch; L: 叶 leaf; F1: 果实 fruit.

生殖器官发育成熟, 在50 a 以下时, 其 RA 值较低, 尤其在40 a 以下, $RA < 25\%$; 45~50 a, 其 RA 值为30%~42%; 50~75 a 时, 生殖值相对稳定; >75 a 时, RA 值降低。根据其生殖年龄和生物量生殖配置值大小, 可把缙云山大头茶种群的生殖期分为幼龄生殖期(<40 a), 过渡生殖期(40~50 a), 稳定生殖期(50~75 a)和生殖衰退期(>75 a)等4个时期。

2.4 不同种群间的生物量生殖配置 现以缙云山大头茶同龄(50 a)种群在群落(常绿阔叶林 E, 针阔混交林 GM, 大头茶纯林 P 和林缘旷地 W)中的 RA 值(各群落中50 a 大头茶 RA 的平均值)进行比较(图6), 从而揭示各种群之环境对 RA 的影响, 以及生物量 RA 在不同环境中配置的可塑性。研究表明, 每类种群中, 生物量 RA 在其稳定生殖年龄阶段是相对稳定的, 例如在常绿阔叶林中, 该种群之生物量 RA 值在蕾期(F_0)、花期(F_1)、果期(F_2)分别为43.03%、40.79%和41.45%(图6), 其均值为 $41.786 \pm 0.87(\%)$ 。其它3个种群中, RA 在不同生殖阶段差异较大, 但每个生殖阶段之 RA 在同一种群内的同龄个体间变化不大(表2), $CV < 20$, 其中, 果期 CV 值较蕾期和花期小。可见, 果期生物量生殖配置相对稳定, 但种群间仍有较大差异, 其 CV 值大小排序为: $E < P < GM < W$ 。

缙云山各类大头茶种群的平均生物量生殖配置为: 蕾期19.76%, 花期16.46%, 果期36.78%, 各生殖阶段的变异系数分别为18.45、19.91和16.46。

2.5 生物量生殖配置与种群密度 缙云山大头茶种群在果期的生物量生殖配置(RA)与其种群密度显著相关(图7)。研究表明, 密度<1250株/hm²时, RA 值随密度增大而升高; 密度在1250~2260株/hm²时, RA 值保持在40%~42%的水平上, 当密度增大至2260株/hm²以上时, RA 值迅速下降, 尤其是密度>4250株/hm²时, RA 值呈直线下降, 林内自疏现象十分强烈, 很多大头茶个体之树冠仅存很少的枝叶, 且存留在顶端, 中部和下部几无枝叶。密度在1250~2250株/hm²范围内的个体, 大多属于50 a 左右的个体, 树冠发育正常, 树冠之间刚达到触而未及的程度, 光资源得到了充分利用, 种群生殖力也能得到较大发挥, 即其种群密度和生物量生殖配置达到最佳组合。

2.6 生物量生殖配置与土壤厚度 缙云山大头茶种群之 RA 值, 在其它条件基本一致时, 其大小与土壤厚度(x)呈负相关关系(式(2)~(5)), 当土壤厚度≤30 cm 时, RA 值≥35%; 当土壤厚度≥80 cm 时, 其 RA 值

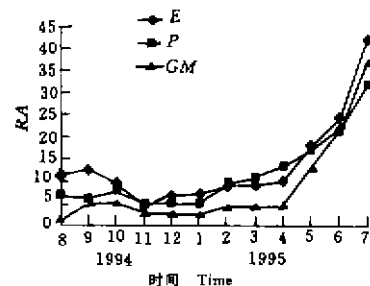


图4 大头茶种群的生物量生殖配置动态

Fig. 4 Changes in the reproductive allocation of the biomass of *Gordonia acuminata* population
E: 常绿阔叶林 evergreen broad-leaved forest; GM: 针阔混交林 theropencedrymion; P: 大头茶纯林 pure forest of *Gordonia acuminata*

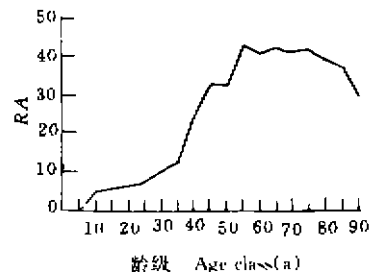


图5 大头茶种群不同龄级的生物量生殖配置

Fig. 5 Reproductive allocation on the biomass of *Gordonia acuminata* population at the different age classes in Jinyun Mountain

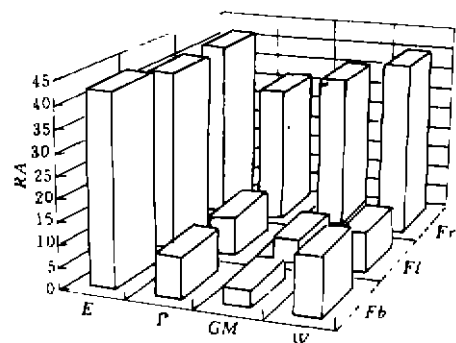


图6 大头茶各种群之生物量生殖配置

Fig. 6 Reproductive allocation on the biomass in the different populations of *Gordonia acuminata*

<20%。经检验,模型中 RA 与 x 之相关系数均达到极显著水平。

表2 大头茶种群的 RA 和 CV

Table 2 Relationship between the reproductive allocation and the variation coefficient of the biomass at the different reproductive phases of *Gordonia acuminata* population in Jinyun Mountain

群落类型 Types of communities	蕾期 Flower budding		花期 Flowering		果期 Fruiting	
	RA	CV	RA	CV	RA	CV
常绿阔叶林 ^①	43.03	9.73	40.97	9.89	41.45	8.77
针阔混交林 ^②	4.13	13.44	5.62	13.16	35.51	11.74
大头茶纯林 ^③	9.32	10.83	9.12	11.51	31.63	10.56
林缘旷地的大头茶林 ^④	13.70	16.98	9.01	17.26	39.97	15.90

①Evergreen broad-leaved forest, ②Theropencedrymion, ③Pure forest of *Gordonia acuminata*, ④*Gordonia acuminata* in forest edge wilderness

表3 大头茶生物量生殖配置与光因子的关系

Table 3 Light factor relates to the reproductive allocation on the biomass of *Gordonia acuminata*

生境类型 Types of site	年龄(a) Age	光照(%) Illumination	$RA(\%)$		
			F_b	F_f	F_r
GM ₁	50	≥90	6.19	10.20	41.37
GM ₂	50	≤60	4.13	5.62	35.61
P ₁	70	>80	7.50	8.21	39.41
P ₂	70	<60	7.12	7.37	31.87
A ₁	15	≥90	3.56	4.06	19.17
A ₂	15	<60	1.29	1.89	9.58

F_b : 蕾期 Flower budding phase; F_f : 花期 Flowering phase; F_r : 果期 Fruiting phase

$$RA_b = 43.6017 - 0.3175x_p, \quad r = -0.8802, \quad r_{0.001(3)} = 0.8471 \quad (2)$$

$$RA_{pm} = 43.2671 - 0.3583x_{pm}, \quad r = -0.8974, \quad r_{0.001(3)} = 0.8471 \quad (3)$$

$$RA_m = 38.7522 - 0.3261x_m, \quad r = -0.9103, \quad r_{0.001(7)} = 0.8982 \quad (4)$$

$$RA_n = 44.7950 - 0.4333x_n, \quad r = 0.9265, \quad r_{0.001(6)} = 0.9249 \quad (5)$$

2.7 生物量生殖配置与光因子 在缙云山不同大头茶群落中(甚至同一群落中)的不同光照条件下,生物量生殖配置差异甚大,故在缙云山大头茶3类群落中,各择其生境条件(除光因子外)一致的同龄样树一对(表3),研究其 RA 与光因子间的关系。研究结果表明,每对样树间,仅因光照条件的差异,而导致其 RA 值在各生殖阶段发生显著变化。如针阔混交林中的 GM₁ 和 GM₂ 样树间,虽其年龄均为 50 a,由于照度不同,其 RA 值在 F_b 、 F_f 和 F_r 生殖阶段,分别相差达 2.06%、4.58% 和 5.76%;在大头茶人工群落中,均为 15 a 的大头茶,其中, A₁ 位于样地的向阴面, A₂ 位于背阴面,照度相差达 30%。两样树之生物量 RA 值相差达 2.75 倍 (F_b)、2.148 倍 (F_f) 和 2 倍 (F_r)。大头茶纯林中,两样树间照度仅相差 20%、 RA 值在 F_b 、 F_f 和 F_r 各阶段相差 0.8%、0.84% 和 12.7%。由此可见,如果其它环境因子相对稳定,其光因子差异愈大,相同龄级的大头茶样树间 RA 值变化也愈大。故光因子是影响大头茶生物量生殖配置的重要因素,且该现象在缙云山大头茶群落中普遍存在。

参 考 文 献

- 江 洪. 云杉种群生态学. 北京: 中国林业出版社, 1992
- 苏智先. 生殖生态学的概念及其研究内容. 常绿阔叶林生态学研究. 重庆: 西南师范大学出版社, 1988

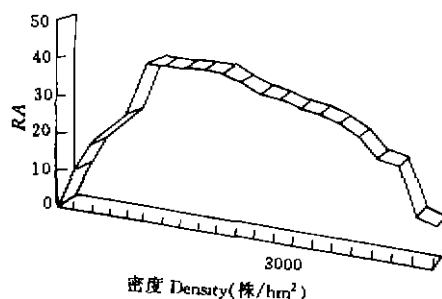


图7 大头茶种群的生殖配置与其种群密度的关系

Fig. 7 Relationship between the reproductive allocation and the density in *Gordonia acuminata* population

- 3 苏智先. 生殖生态学研究现状与发展趋势. 四川师范学院学报(自然科学版), 1990, 9(3): 37~44
- 4 苏智先等. 生态学概论. 北京: 高等教育出版社, 1993
- 5 苏智先等. 缙云山慈竹种群生物量结构研究. 植物生态学与地植物学学报, 1991, 15(3): 240~252
- 6 苏智先等. 四川大头茶种群生殖生态学研究 I. 生殖年龄、生殖年龄结构及其影响因素研究. 生态学报, 1996, 16(5): 518~524
- 7 钟章成. 常绿阔叶林生态学研究. 重庆: 西南师范大学出版社, 1988
- 8 钟章成. 四川大头茶种群若干生态学问题研究. 植物生态学报, 1995, 19(2): 1~13
- 9 Abrahamson W G. On the comparative allocation of biomass, energy, and nutrients in plant. *Ecology* 1982, 63(4): 980~991
- 10 Aker G L. Regulation of flower, fruit and seed production by a monocarpic perennial, *Yucca whipplei*. *J. Eco.* 1982, 70: 357~372
- 11 Allen G A & Antos J A. Relative reproductive effort in males and females of the dioecious shrub *Oenleria cerasiformis*. *Oecologia*. 1982, 76: 111~118
- 12 Antos, J A & Allen G A. Biomass allocation among reproductive structure in the dioecious shrub *Oenleria cerasiformis* functional interpretation. *J. Eco.* 1994, 82: 21~29
- 13 Chiariello N & Roughgarden J. Storage allocation in seasonal races of an annual plant: optimal versus actual allocation. *Ecology*, 1984, 65(4): 1290~1301
- 14 Douglas D A. The balance between vegetative and sexual reproduction of *Mimulus primuloides* (Scrophulariaceae) at different altitude in California. *J. Eco.* 1971, 69: 295~310
- 15 Harper J L. The reproductive strategies of higher plants. 1. The concept of strategy with species reference to *Senecio vulgaris*. *J. Eco.* 1970, 58: 681~698
- 16 Harper J L. *Population biology of plants*. Academic press, London, 1977
- 17 Hegazy A K. Age-specific survival, mortality and reproduction, and prospect for conservation of *Limonium delicatulum*. *J. App. Eco.* 1992, 29: 549~557
- 18 Jonasson S. Resource allocation in relation to leaf retention time of the wintergreen *Rhododendron lapponicum*. *Ecology*, 1995, 76(2): 475~485
- 19 Korpelainen H. Sex ratio and resource allocation among sexually reproducing plants of *Rubus chamaemorus*. *Annal of Botany*, 1994, 74: 627~632
- 20 Reekie E G & Bazzaz F A. Reproductive effort in plants. 3. Effect of reproduction on vegetative activity. *Am. Nat.* 1987, 129: 909~919
- 21 Reekie E G & Bazzaz F A. Cost of reproductive allocation as reduced growth in genotypes of two congeneric species with contrasting life histories. *Oecologia*, 1992, 90: 21~26
- 22 Ruiters C & McKenzie B. Seasonal allocation and efficiency patterns of biomass and resources in the perennial geophyte *Sparaxis grandiflora*, *Subspecies fimbriata* (Iridaceae) in lowland coastal fynbos, South Africa. *An. Bot.* 1994, 74: 63
- 23 Silvertown J W. *Introduction to plant population ecology*. Blackwell scientific publications, Oxford, 1982
- 24 Silvertown J W & Dausl J L. *Introduction to plant population biology*. Blackwell scientific publications, Oxford, 1993
- 25 Willson M F. *Plant reproductive ecology*. John wiley & Sons, New York, 1983