

冬季水淹对秋华柳的开花物候及繁殖分配的影响

苏晓磊, 曾波*, 乔普, 阿依巧丽, 黄文军

(三峡库区生态环境教育部重点实验室, 重庆市三峡库区植物生态与资源重点实验室, 西南大学生命科学学院, 重庆 400715)

摘要: 开花物候及繁殖分配是植物适应环境的重要因素, 为了解长期冬季水淹对三峡库区耐淹物种秋华柳 (*Salix variegata* Franch.) 繁殖的影响, 研究了长期冬季水淹条件下秋华柳的开花物候和繁殖分配情况。实验在 2006 年 11 月份设置了如下处理: 对照, 完全水淹 (植株置于水中, 顶部距水面 2m) 30, 60, 90, 120d 和 150d。结果表明: (1) 对照及各水淹处理的秋华柳花期都较长, 在 7—11 月份持续开花, 个体开花进程 (开花振幅曲线) 呈单峰曲线。 (2) 冬季水淹对秋华柳群体及个体的开花物候有显著影响。水淹时间越长, 始花期越晚, 花期持续时间越短 ($P < 0.05$)。 (3) 长期冬季水淹下, 秋华柳显著降低了繁殖分配比例和全株生物量及单株花序数 ($P < 0.05$)。 (4) 开花物候指数与繁殖分配的相关分析表明: 始花时间越晚的个体, 花期持续时间越短。花期持续时间越短的个体花序数越少, 致使繁殖分配越小。总的来说, 冬季水淹下, 秋华柳通过推迟开花日期、缩短花期持续时间使繁殖分配比例降低, 将更多的资源分配到生存力上, 是秋华柳对长期冬季水淹的一种适应。同时, 在长期冬季水淹后, 秋华柳仍保持一定的开花繁殖能力, 是其在应用于三峡水库消落区植被构建后产生后代延续种群的前提条件。

关键词: 三峡库区; 秋华柳; 冬季水淹; 开花物候; 繁殖分配

The effects of winter water submergence on flowering phenology and reproductive allocation of *Salix variegata* Franch. In Three Gorges reservoir region

SU Xiaolei, ZENG Bo*, QIAO Pu, Ayiqiaoli, HUANG Wenjun

Key Laboratory of Eco-environments in Three Gorges Reservoir Region (Ministry of Education), Chongqing Key Laboratory of Plant Ecology and Resources Research in Three Gorges Reservoir Region, School of Life Science, Southwest University, Chongqing 400715, China

Abstract: Flowering phenology and reproductive allocation are considered as important fitness factors. To evaluate the adaptation of *Salix variegata* Franch. to winter submergence, a complete winter submergence (top of plants 2m below water surface) and five submergence durations which included 30days, 60days, 90days, 120days and 150days were set in the experiment, and the flowering phenology and reproductive allocation were analyzed. It was found in the experiment that: (1) *S. variegata* had long flowering duration, even after winter submergence, which spanned from July to November. And flowering amplitudes of *S. variegata* were unimodal curves. (2) Winter submergence had significant effects on flowering phenology of *S. variegata* both on individual and population levels: With the increase in duration of submergence, the initiation time of flowering was delayed, the termination time of flowering was advanced, the flowering duration was shortened, but the flowering amplitudes and the culmination time of flowering were not changed obviously. (3) Long-term winter submergence had significantly decreased the reproductive allocation, the biomass of whole plant, and the inflorescence number of per plant, but the difference of single inflorescence biomass was not significant. (4) The Pearson correlation analysis between the flowering phenology and reproductive allocation indicated that: Individuals with later initiation time of flowering had shorter flowering duration, which also had less inflorescences and lower reproductive

基金项目: 国家自然科学基金资助项目 (30770406; 30500041; 30440035); 国家教育部新世纪优秀人才支持计划资助项目 (NCET-06-0773); 国家科技支撑计划资助项目 (2006BAC10B01); 重庆市科技攻关资助项目 (CSTC2007AB7049); 中国科学院西部行动计划资助项目 (KZCX2-XB2-07)

收稿日期: 2009-03-05; 修订日期: 2009-04-15

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: bzeng@swu.edu.cn

allocation. In short *S. variegata* adapted to winter submergence by allocated resources reasonably, which was essential for the survival and reproduction.

Key Words: flowering phenology; reproductive allocation; *Salix variegata* Franch.; Three Gorges Reservoir Region; winter submergence

植物的开花物候被认为是许多有花植物种群很重要的适合度因子^[1-3],对繁殖成功有重要影响^[4-5]。许多环境因素,如温度^[6]、纬度^[7]和水分胁迫^[8-9]等可以一定程度的影响开花物候。繁殖分配是植物在长期进化过程中,为满足各种重要功能,如生长、贮藏、生殖或防卫进行权衡的结果^[10]。与开花物候相似,很多环境因素,如海拔高度^[11-12]、植株大小^[13-14]及水分胁迫^[15]等也会对植物的繁殖分配产生影响。

水分胁迫(长期水淹)是三峡水库消落区内植被生存最主要的限制因素之一。三峡水库建成后,由于蓄水时间较长(5—6个月)且发生在冬季,致使库区沿岸植被大量死亡^[16]。本地物种秋华柳(*Salix variegata* Franch.)作为三峡库区消落区植被构建的备选物种,在长时间的水淹下仍能存活,且出水后表现出较强的恢复生长能力^[17]。但秋华柳在经历长期的冬季水淹后,能否开花繁殖及如何在生存与繁殖之间分配有限的资源以适应不利环境,还未见报道。而这对秋华柳应用于植被构建后,是否可以产生后代,更新种群至关重要。为此,本文在可控条件下,对不同时间长度冬季水淹后秋华柳的开花物候及繁殖分配情况进行研究,并对其开花物候相关指数与繁殖分配之间的相关性进行分析,以探讨:(1)长期冬季水淹对秋华柳的开花物候及繁殖分配造成的影响。(2)秋华柳在繁殖上对冬季水淹采取怎样的适应方式。(3)开花物候与繁殖分配之间的相关性。以进一步了解秋华柳对长期冬季水淹的适应机制,为三峡库区植被构建工作提供参考。

1 材料和方法

1.1 实验材料

秋华柳(*Salix variegata* Franch.)为杨柳科柳属植物,灌木,雌雄异株,叶宽卵状披针形或距圆形,蒴果卵状披针形,有柔毛。据观察,其1年生实生苗即可开花繁殖,约在7月初开始进行花芽的分化,其花期较长,一般在7月中旬到11月中旬持续开花,成熟植株高度约1.5—2m。其在三峡库区长江及其支流江岸都有较为广泛的分布,是优良的护堤护岸树种,对库区的水土保持和景观维护有着重要的作用。

2006年5月下旬于长江的支流嘉陵江采集秋华柳1年生实生苗(15—20cm),将实生苗统一移栽到内径25cm,高15cm的花盆中,用腐殖土和壤土(按1:4比例混匀)作为栽培基质,盆内土层厚度约为12cm,将所有的植株置于西南大学三峡库区生态环境教育部重点实验室试验基地内培养,确保所有植株处于相同的光照、温度等自然环境条件下,并进行除草、浇水等常规管理。

1.2 实验方法

2006年11月13日随机选取180株大小基本一致(高40—50cm)的秋华柳进行实验处理。首先对其进行编号,然后随机选取30株作为对照组,给予常规的管理,而其余150株置于水池中进行完全水淹(植株置于水池中,顶部距水面2m)处理,处理从2007年11月13日开始,到2007年4月13日结束。分别在植株连续水淹30,60,90,120d和150d后,从水淹池中随机抽取30株,停止对其水淹处理,置于自然环境下给予常规管理,用于测定。

1.3 开花物候

对秋华柳的开花物候从群体和个体两个水平上进行观察。以全部植株为整体,从植株中第1个花序开花开始,分别记录各植株的花序性别、植株编号、开花时间和开花数量,之后以周为单位,即每隔7d对各处理植株的开花情况进行1次观察记录。直到全部植株结束开花,即停止记录。为了避免种子的掉落,在花序成熟后即将它们收集起来,装入信封,进行相应标记。

观察和统计的开花参数主要有始花期、开花高峰期、花期持续时间和终花期。根据 Dafni^[18]等的划分,群

体(按每种水淹处理划分)水平以 25% 的个体开花视为始花期,50% 的个体开花视为群体开花高峰期,95% 的植株开花结束视为群体终花期。个体水平以第一个花序在个体上的开花时间视为始花期,个体开花数大于 50% 时视为开花高峰期,无花序开放时视为终花期。以植株每周的开花数量百分比计算植株的平均开花振幅。

1.4 繁殖分配

将收集的花序自然风干,80℃ 烘至恒重,称量每株每周收集的所有的花序重。

待所有的植株花期结束后,将秋华柳地上地下部分全部收获,80℃ 烘至恒重,称量各株地上和地下部分的生物量。因为本实验的材料在水淹之前大小基本一致,所以用地上生物量 + 地下生物量 + 花序总生物量代替植株年同化量。故繁殖分配采用下式计算:繁殖分配 = 花序总生物量/全株生物量(即:地上生物量 + 地下生物量 + 花序总生物量)

1.5 开花物候指数与繁殖分配的关系

为了解开花物候的各指数之间及它们与繁殖分配之间的关系,用 Pearson 相关性分析对全部秋华柳植株的始花期、花期持续时间、单株花序个数(开花数)及繁殖分配进行分析。

用 SPSS13.0 统计软件进行数据统计分析,采用单因素方差分析(one-way ANOVA)分析不同冬季水淹处理对秋华柳的开花物候指数及繁殖分配的影响,用 Duncan 多重比较(Duncan's multiple range test)检验不同冬季水淹时间处理间的差异显著性。用 Microsoft Excel 和 Origin7.0 软件进行图表制作。

2 结果

2.1 开花物候

2.1.1 群体水平

全部植株中最早开花的为对照组植株,于 2007 年 7 月 18 日开花,因此将 18 日记为第 1 周,以后每周的记录依次记为第 2、3、4、…周,直至记录到第 26 周所有植株开花结束。

随着水淹时间的延长,秋华柳群体的始花期呈推迟趋势,终花期逐渐提前,花期逐渐缩短,而开花高峰期差别不明显(表 1)。

雄株对照于第 1 周最早进入始花期,终花期为第 24 周,花期持续 23 周。5 种水淹处理的始花期较对照稍晚,在第 2—3 周之间,终花期都在第 23—25 周之间。只有水淹 150d 终花期为第 19 周,花期持续 16 周,明显短于对照及其它几种水淹处理。对照及 5 种水淹处理均在第 10—11 周之间进入开花高峰期。雌株对照最早进入始花期为第 3 周,花期持续 22 周。水淹 60d 第 4 周进入始花期,30、90d 和 120d 在第 6—8 周进入始花期。对照及 5 种水淹处理的终花期均在第 25—26 周之间。水淹 150d 始花期最晚为第 9 周,花期持续 16 周,明显短于其它水淹处理。对照及 5 种水淹处理均在 10—11 周进入开花高峰期。

2.1.2 个体水平

随着水淹时间的延长,秋华柳个体的始花期总体上呈推迟趋势(表 1)。雄株水淹 60、90d 与对照相比差异不显著($P=0.078$, Duncan's multiple range test),30、120d 和 150d 显著晚于对照($P<0.05$)。雌株水淹 30、60d 和 90d 与对照差别不显著($P=0.185$),120、150d 显著晚于对照($P<0.05$)。

随着水淹时间的延长,秋华柳个体的终花期总体上呈提前趋势。雄株水淹 150d 的终花期与 60、90d 相比差异不显著($P=0.05$),而显著早于对照、30d 和 120d($P<0.05$)。雌株水淹 150d 的终花期显著早于对照及 30、60、90d 和 120d($P<0.05$)。

随着水淹时间的延长,秋华柳个体的花期持续时间总体上呈缩短的趋势。雄株水淹 60、90、120d 与对照相比差别不显著($P=0.093$),水淹 150d 显著短于对照、30、60、90、120d($P<0.05$)。雌株水淹 30、60、90d 与对照的花期持续时间差异不显著($P=0.278$),水淹 120、150d 显著短于对照($P<0.05$)。无论雌雄株,对照及各处理间的开花高峰期没有显著差异($P_{雄}=0.191$, $P_{雌}=0.300$)。

表 1 不同冬季水淹时间处理后秋华柳群体、个体的开花物候 2007 年 (±标准误)

Table 1 Flowering phenology of *Salix variegata* at the population and individual level following winter submergence of different durations in 2007 (±SE)

观测项目 Subjects for analysis	水淹时间/d Duration of submergence	始花及终花期(第周/第周) Initiation/Termination time of flowering/(i-th week)	花期持续时间 Flowering duration /weeks	开花高峰期(第周) Culmination time of flowering/(i-th week)
雄株群体 Male population	对照	1/24	23	10
	30	3/23	20	10
	60	2/24	22	11
	90	3/23	20	10
	120	3/25	22	10
	150	3/19	16	10
雌株群体 Female population	对照	3/25	22	10
	30	8/25	17	11
	60	4/26	22	11
	90	7/25	18	11
	120	6/25	19	11
	150	9/25	16	10
雄株个体 Male individual	对照	3±0.5/19±0.8	16±1.1	10±0.2
	30	5±1.1/17±0.6	12±1.6	10±0.1
	60	4±0.8/19±0.8	15±1.2	11±0.5
	90	5±0.9/17±0.6	12±1.1	10±0.3
	120	5±1.0/19±0.7	14±1.4	10±0.5
	150	8±1.3/17±1.5	9±1.9	10±0.2
雌株个体 Female individual	对照	6±1.0/18±0.9	12±1.4	10±0.4
	30	8±0.6/17±0.8	9±1.1	11±0.2
	60	7±1.0/18±0.9	11±1.5	11±0.5
	90	7±0.8/17±1.1	10±1.4	11±0.6
	120	8±0.7/16±1.2	8±1.5	11±0.2
	150	10±0.6/15±0.7	5±1.0	10±0.3

雌雄株开花进程(开花振幅)在对照及各水淹处理之间基本相同均呈单峰曲线(图 1)。开花比例在开始保持平稳,然后迅速上升,到达顶峰后又迅速下降,下降一定程度后经历了短暂的波动期,最后缓慢下降。

2.2 繁殖分配

2.2.1 繁殖分配

随着水淹时间的延长,繁殖分配总体上呈减小趋势(图 2a)。雄株水淹 150d 的繁殖分配显著小于对照($P < 0.05$),而 5 种水淹处理之间差异不显著($P = 0.124$)。雌株水淹 150d 的繁殖分配显著小于对照和 30d($P < 0.05$),其他水淹处理与对照之间差异不明显($P = 0.121$)。

2.2.2 全株生物量

随着水淹时间的延长,秋华柳全株生物量总体上呈减小趋势(图 2b)。雄株 5 种水淹处理的全株生物量显著小于对照($P < 0.05$),水淹 150d 的全株生物量显著小于水淹 60d($P < 0.05$),其他水淹处理之间差异不显著($P = 0.401$)。雌株水淹 150d 的全株生物量显著小于对照、水淹 30、60、90d($P < 0.05$),150d 与 120d 差异不显著($P = 0.128$)。

2.2.3 单株花序数及单个花序生物量

随水淹时间的延长,单株花序数总体上呈减少趋势(图 3),而单个花序生物量没有显著差异。雄株 5 种水淹处理单株花序数显著小于对照($P < 0.05$),水淹 150d 单株花序数显著小于 60d($P < 0.05$)。雌株水淹 150d 的单株花序数显著小于对照、水淹 30、60、90、120d($P < 0.05$)。无论雌雄植株,对照及各水淹处理之间的单个花序生物量没有显著差异($P_{雄} = 0.076, P_{雌} = 0.056$)。

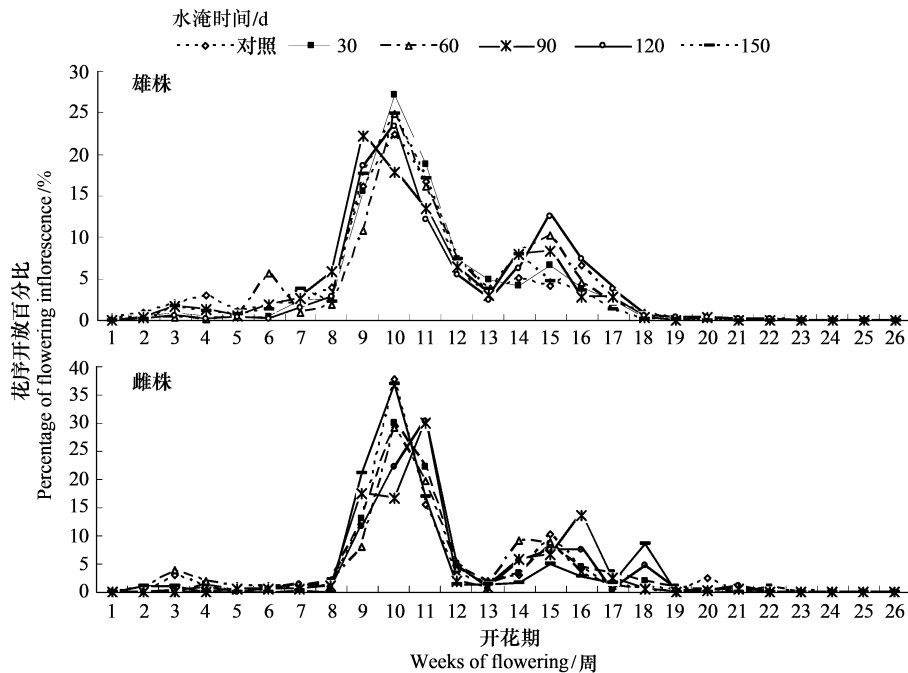


图1 不同冬季水淹时间处理后秋华柳雌雄个体的开花振幅曲线(2007)

Fig. 1 Flowering amplitudes curves of *Salix variegata* male and female individual following winter submergence of different durations in 2007

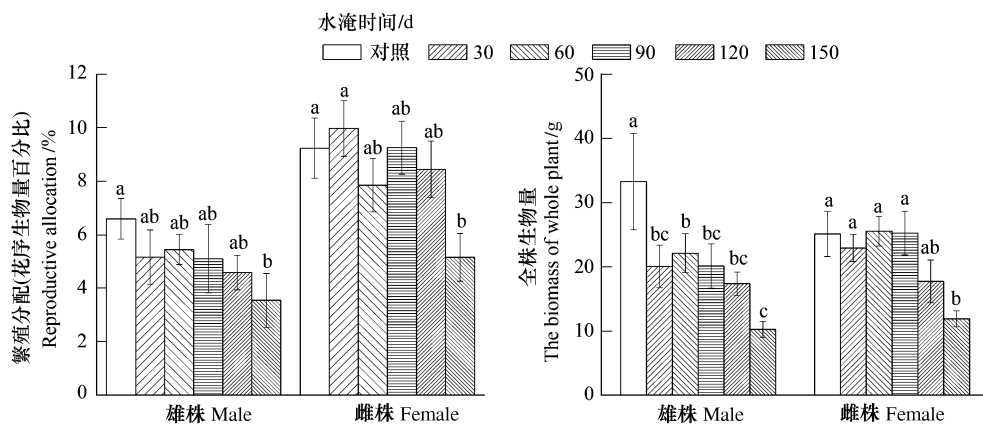


图2 不同冬季水淹时间处理后秋华柳的繁殖分配(花序生物量百分比)及全株生物量(±标准误)

Fig. 2 The reproductive allocation and the biomass of whole plant of *Salix variegata* following winter submergence of different durations (± SE)

对繁殖分配和全株生物量,标有不同字母的处理之间有显著差异(显著性水平 $P=0.05$)

2.2.4 开花物候指数与繁殖分配相关性分析

秋华柳的始花期、花期持续时间、单株花序数及繁殖分配间的 Pearson 相关性分析显示:始花期与花期持续时间、单株花序数及繁殖分配都存在极显著负相关关系。而花期持续时间与单株花序数及繁殖分配存在极显著的正相关关系,单株花序数与繁殖分配也存在极显著的正相关关系(表2)。这些关系表明:始花时间越晚的个体,花期越短。花期越短的个体花序数越少,繁殖分配就越小。

3 讨论

秋华柳的开花物候是其长期适应生存环境的结果。实验中秋华柳的花期持续长达4—5个月,在不同时间的冬季水淹处理下,其个体水平的开花物候进程(开花振幅曲线)表现出较高的相似性,都呈现单峰曲线

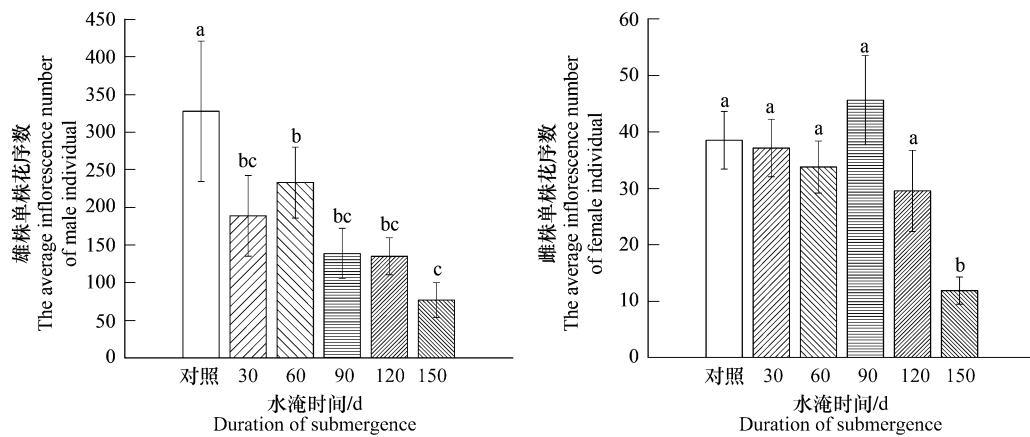


图3 不同冬季水淹时间处理后秋华柳雌雄株单株花序数(±标准误)

Fig. 3 The male and female average inflorescence number of *Salix variegata* following winter submergence of different durations (± SE)

(图1)。很多湿地植物可通过改变生命周期的长短来避免洪水的直接伤害。有的在春天或早夏便完成了生殖生长,在洪水到来前就已经完成了一个生命周期,以种子的形式存活在土壤中以躲避洪水的干扰。在外界条件适宜的情况下可迅速萌发^[19],如莎草科的 *Carex rubrum*^[20]。而像蓼科的 *Rumex palustris* 等一些植物,甚至可以改变生命循环中的某个过程,如推迟开花时间和结实时间达到避开洪水的目的^[21]。长江流域夏季汛期的来临时间一般在7月—9月份,汛期来临时沿岸的大部分秋华柳会被洪水淹没,而秋华柳的开花高峰期发生在9月末到10月初,避开了洪水高峰期,可见秋华柳与蓼科植物采取的方式是相似的。另外,各年间的洪汛发生时间存在差异,是一种长期间歇性的扰动方式,这可能是秋华柳花期持续较长的原因,即以长期持续的开花方式增加繁殖成功机率。而在高峰期后又经历一段波动可能是其适应洪汛干扰,增加繁殖成功机率的一种生殖保障。

表2 秋华柳个体水平的始花期、花期持续时间、开花数及繁殖分配的相关分析(2007)

Table 2 Pearson correlation coefficients of the initiation time of flowering, flowering duration, inflorescence number and reproductive allocation of *Salix variegata* at an individual level in 2007

项目 Item	始花期 Initiation time of flowering		花期持续时间 Flowering duration		单株花序数 Inflorescence number	
	雄 Male	雌 Female	雄 Male	雌 Female	雄 Male	雌 Female
始花期 Initiation time of flowering	—	—				
花期持续时间 Flowering duration	-0.881 **	-0.769 **	—	—		
单株花序数 Inflorescence number	-0.437 **	-0.515 **	0.509 **	0.694 **	—	—
繁殖分配 Reproductive allocation	-0.378 **	-0.613 **	0.371 **	0.726 **	0.482 **	0.752 **

*: 相关性显著(双尾检验); **: 相关性极显著(双尾检验)

实验结果显示,冬季水淹会造成秋华柳始花期推迟、花期持续时间缩短(表1),表明其开花物候在一定程度上具有可塑性,与环境条件有密切的联系^[4]。而其开花进程及开花高峰期并未因冬季水淹有所变化(图1,表1),说明植物个体的开花物候在很大程度上是由遗传因素决定的^[22]。开花物候在冬季水淹下的差异,可能是植株营养储备水平不同造成的。有研究证实秋华柳植株体内碳水化合物的储备水平会随着水淹时间的延长而降低^[23]。本实验得到了同样的结论,即水淹时间越长,植株的总生物量越小(图2b)。植物在水淹后开始进行再生长是受植株体内碳水化合物水平制约的^[24],较多的营养储备可以极大的促进植株开始恢复生长^[25]。反之,水淹时间较长的植株由于碳水化合物水平较低,出水后的恢复时间就相对较长^[17,26],而植物的营养积累达到一定水平后才能进入繁殖期^[27]。综上可以推断,长期冬季水淹使秋华柳碳水化合物储备水平

下降,开始恢复生长较晚,进入繁殖期需要的时间较长,因此始花期推迟。

冬季水淹下秋华柳繁殖分配的降低,是其在生存与繁殖之间合理分配资源的表现。资源分配理论认为,个体在关键资源的分配上是有一定限制的,它们必须在几种相互竞争的功能(即生长、维持、储存和繁殖)之间进行分配^[28],即个体生存力与生育力之间存在着权衡^[29]。这种权衡的存在是因为繁殖会耗尽个体的营养或能量^[30],从而降低了个体投资于储存的能力,这种能力对个体在不利条件下的生存非常关键^[31]。同时秋华柳为多年生木本植物,其一生中将进行多次繁殖,生活史对策属于 k 对策,倾向于将资源分配给存活^[32-33]。因此,秋华柳在长时间冬季水淹造成植株营养储备水平降低的情况下,既要产生种子延续后代,又要保证亲代的存活,在以后的生长季节继续繁殖^[12],必然会将资源更多的用于生存,对繁殖的分配将会下降,这与实验结果相符合(图 2a)。实验中不同冬季水淹时间秋华柳植株的单个花序生物量没有显著差异,而随着水淹时间的延长单株花序个数显著减少(图 3),表明秋华柳繁殖分配的降低是由花序数量的减少,而不是单个花序生物量降低造成的。同时,开花物候指数与繁殖分配的相关性分析显示:长时间冬季水淹后,秋华柳始花期推迟、花期持续时间缩短,进而单株花序数减少,导致繁殖分配降低(表 2)。

总的来说,长期冬季水淹后,秋华柳通过开花物候的改变,使繁殖分配比例有所下降,将更多的资源分配到生存中去,表现了秋华柳在不良环境中对资源的合理分配,是其对长期冬季水淹环境的一种适应,也是其应用于“三峡水库消落区”植被构建后能否进一步繁殖更新的前提条件。但冬季水淹后秋华柳产生种子的萌发情况是需要进一步探讨的。

References:

- [1] Ollerton J, Lack A. Correlation between flowering phenology, plant size and reproductive success in *Lotus corniculatus* (Fabaceae). *Plant Ecology*, 1998, 139(1): 35-47.
- [2] Abe T. Flowering phenology, display size, and fruit set in an understory dioecious shrub *Aucuba japonica* (Cornaceae). *American Journal of Botany*, 2001, 88(3): 455-461.
- [3] Xiao Y A, He P, Li X H. The flowering phenology and reproductive features of the endangered plant *Disanthus cercidilius* var. *longipes* H. T. Chang (Hamamelidaceae). *Acta Ecologica Sinica*, 2004, 24(1): 14-21.
- [4] Rathcke B, Lacey E P. Phenological patterns of terrestrial plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1985, 16: 179-214.
- [5] Primack R B. Relationships among flowers, fruits and seeds. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1987, 18: 409-430.
- [6] Mayers, J D, Lawn R J, Byth D E. Adaptation of soybean to the dry season of the tropics. I. Genotypic and environmental effects on phenology. *Australian Journal of Agricultural Research*, 1991, 42: 497-515.
- [7] Olsson K, Gren J A. Latitudinal population differentiation in phenology, life history and flower morphology in the perennial herb *Lythrum salicaria*. *Journal of Evolutionary Biology*, 2002, 15(6): 983-996.
- [8] Frederick J R, Woolley J T, Hesketh J D, Peters D B. Phenological responses of old and modern soybean cultivars to air temperature and soil moisture treatment. *Field Crops Research*, 1989, 21: 9-18.
- [9] Donatelli M, Hammer G L, Vanderlip R L. Genotype and water limitation effects on phenology, growth and transpiration efficiency in grain sorghum. *Crop Science*, 1992, 32: 781-786.
- [10] Harper J L. *Population biology of plants*. Academic Press, 1977.
- [11] Kawano S, Masuda J. The productive and reproductive biology of flowering plants. VII. Resource allocation and reproductive capacity in wild populations of *Heloniopsis orientalis*. *Oecologia(Berl)*, 1980, 45: 307-317.
- [12] Zhang L J, Shi Y X, Pan X L. Analysis of correlativity between reproductive allocation and altitude in plants. *Journal of Northwest University (Natural Science Edition)*, 2007, 37(1): 77-80.
- [13] Cao G X, Zhong Z C. The relationship between reproductive allocation, fruit set and individual size of *Camellia rosthorniana* in different communities. *Acta Phytocologica Sinica*, 2005, 29(3): 361-366.
- [14] Liu Z J, Du G Z. Size-dependent reproductive allocation of *Ligularia virgaurea* in different habitats. *Acta Phytocologica Sinica*, 2002, 26(1): 44-50.
- [15] Desclaux D, Roumet P. Impact of drought stress in the phenology of two soy bean cultivars. *Field Crops Research*, 1996, 46: 61-70.
- [16] Wang Y, Liu Y F, Liu S B, Huang H W. Vegetation Reconstruction in the Water-level-fluctuation Zone of the Three Gorges Reservoir. *Chinese*

- Bulletin of Botany, 2005, 22(5): 513-522.
- [17] Li Y, Zeng B, Ye X Q, Qiao P, Wang H F, Luo F L. The effects of flooding on survival and recovery growth of the riparian plant *Salix variegata* Franch. in Three Gorges reservoir region. Acta Ecologica Sinica, 2008, 28(5): 1923-1930.
- [18] Dafni A, Kevan P G, Husband B C. Practical Pollination Biology. Ontario, Canada: Enviroquest Ltd, Cambridge, 2005: 3-26.
- [19] Karrenberg S, Edwards P J, Kollmann J. The life history of *Salicaceae* living in the active zone of flood plains. Fresh water Biology, 2002, 47: 733-748.
- [20] van der Sman A J M, Blom C W P M, van de Steeg H M. Phenology and seed production in *Chenopodium rubrum*, *Rumex maritimus* and *Rumex palustris* as related to photoperiod in river flood plains. Canadian Journal of Botany, 1992, 70: 392-400.
- [21] Blom C W P M, Voesenek L A C J, Banga M, Engelaar W M H G, Rijnders J H G M, Van De Steeg H M, Visser E J W. Physiological ecology of river side species: Adaptive responses of plants to submergence. Annual of Botany, 1994, 74: 253-263.
- [22] Zimmerman M, Gross R S. The relationship between flowering phenology and seed set in an herbaceous perennial plant *Polemonium foliosissimum* Gray. The American Midland Naturalist, 1984, 111: 185-191.
- [23] Zhang Y H, Zeng B, Fu T F, Ye X Q. Effects of long-term flooding on non-structural carbohydrates content in roots of *Salix variegata* Franch. Journal of Southwest China Normal University(Natural Science Edition), 2006, 31(3): 153-156.
- [24] Sakar R K, Reddy J N, Sharma S G, Abdelbagi M. Physiological basis of submergence tolerance in rice and implications for crop improvement. Current Science, 2006, 91(7): 899-905.
- [25] Mommer L, Lenssen J P M, Huber H, Visser E J W, Kroon H D. Ecophysiological determinants of plant performance under flooding: a comparative study of seven plant families. Journal of Ecology, 2006, 94(6): 1117-1129.
- [26] Wang H F, Zeng B, Li Y, Qiao P, Ye X Q, Luo F L. Effects of long-term submergence on survival and recovery growth of four riparian plant species in Three Gorges Reservoir Region, China. Journal of Plant Ecology (Chinese Version), 2008, 32(5): 977-984.
- [27] Pugliese A, Kozłowski J. Optimal patterns of growth and reproductive for perennial plants with persisting or not persisting vegetative parts. Evolutionary Ecology, 1990, 4: 75-89.
- [28] Bazzaz F A. Allocation of resources in plants: state of the science and critical questions//Bazzaz F, Grace J eds. Plant Resource Allocation. San Diego: Academic Press, 1997: 1-37.
- [29] Partridge L, Harvey P H. The ecological context of life history evolution. Science, 1988, 241(4872): 1449-1455.
- [30] Ehrlén J, van Groenendael J. Storage and the delayed costs of reproduction in the understorey perennial *Lathyrus vernus*. Journal of Ecology, 2001, 89: 237-246.
- [31] Equiza M, Mirave J, Tognetti J. Differential inhibition of shoot vs. root growth at low temperature and its relationship with carbohydrate accumulation in different wheat cultivars. Annals of Botany, 1997, 80: 657-663.
- [32] MacArthur R H, Wilson E O. The Theory of Island Biogeography. Princeton: Princeton University Press, 1967.
- [33] Pianka E R. On r- and k-selection. American Naturalist, 1970, 104: 592-597.

参考文献:

- [3] 肖宜安,何平,李晓红. 濒危植物长柄双花木开花物候与生殖特性. 生态学报, 2004, 24(1): 14-21.
- [12] 张林静,石云霞,潘晓玲. 草本植物繁殖分配与海拔高度的相关分析. 西北大学学报, 2007, 37(1): 77-80.
- [13] 操国兴,钟章成. 不同群落中川鄂连蕊茶的生殖分配与个体大小之间的关系探讨. 植物生态学报, 2005, 29(3): 361-366.
- [14] 刘左军,杜国祯. 不同生境下黄帚橐吾个体大小依赖的繁殖分配. 植物生态学报, 2002, 26(1): 44-50.
- [16] 王勇,刘义飞,刘松柏,黄宏文. 三峡库区消涨带植被重建. 植物学通报, 2005, 22(5): 513-522.
- [17] 李娅,曾波,叶小齐,乔普,王海峰,罗芳丽. 水淹对三峡库区岸生植物秋华柳存活和恢复生长的影响. 生态学报, 2008, 28(5): 1923-1930.
- [23] 张艳红,曾波,付天飞,叶小齐. 长期水淹对秋华柳(*Salix variegata* Franch.) 根部非结构性碳水化合物含量的影响. 西南师范大学学报(自然科学版), 2006, 31(3): 153-156.
- [26] 王海峰,曾波,李娅,乔普,叶小齐,罗芳丽. 长期完全水淹对4种三峡库区岸生植物存活及恢复生长的影响. 植物生态学报, 2008, 32(5): 977-984.