

DOI: 10.5846/stxb201504020659

王一峰, 靳洁, 曹家豪, 侯宏红, 李筱姣. 川西风毛菊果期资源分配对海拔的响应. 生态学报, 2016, 36(18): - .

Wang Y F, Jin J, Cao J H, Hou H H, Li X J. Study on the response of *Saussurea dzeurensis* fruiting resource allocation to differences in elevation. Acta Ecologica Sinica, 2016, 36(18): - .

川西风毛菊果期资源分配对海拔的响应

王一峰^{1,*}, 靳洁¹, 曹家豪^{1,2}, 侯宏红¹, 李筱姣¹

1 西北师范大学生命科学学院, 兰州 730070

2 甘肃省白龙江林业管理局林业科学研究所, 兰州 730050

摘要:以分布于青藏高原东缘的川西风毛菊为试验材料,研究了其不同海拔高度 16 个居群的果期资源分配。结果显示:1)随着海拔的升高,个体大小、繁殖器官生物量、营养器官生物量、根系质量、茎叶质量以及每株植物种子总数量均不断减小,但种子百粒重不断增加;2)繁殖分配和根系分配与海拔呈正相关关系,营养分配和茎叶分配与海拔呈负相关关系;3)果期繁殖分配和营养分配、根系分配和茎叶分配以及种子数量与百粒重之间均存在资源分配上的权衡。结论:1)海拔作为外界因子对川西风毛菊果期各生物量及资源分配有显著的影响;2)随着海拔的升高,川西风毛菊通过增加繁殖分配,根系分配以及种子百粒重来适应胁迫环境,提高自身的适合度。

关键词:川西风毛菊;海拔;繁殖分配;根系分配;权衡

Study on the response of *Saussurea dzeurensis* fruiting resource allocation to differences in elevation

WANG Yifeng^{1,*}, JIN Jie¹, CAO Jiahao^{1,2}, HOU Honghong¹, LI Xiaojiao¹

1 College of Life Science, Northwest Normal University, Lanzhou 730070, China

2 Institute of Forest Sciences, Bailongjiang Forestry Management Bureau, Lanzhou 730050, China

Abstract: *Saussurea dzeurensis* is a perennial herb belonging to the family Asteraceae, and is widely distributed across the eastern Qinghai-Tibet Plateau. The environmental factors affected by elevation have significant effects on the resource allocation of plants. The study of resource allocation is an important part of understanding the environmental factors that contribute to population differences and species evolution. In this study, our objective is to investigate the fruiting resource allocation of *Saussurea dzeurensis* at different elevations, ranging from 2750 to 3700 m above sea level. During the fruiting phase of September 2014, we collected samples from 16 populations of *S. dzeurensis* at 8 elevations (2750, 2900, 3050, 3200, 3300, 3500, 3600, and 3700 m). We randomly harvested 10 individuals from each population, and measured their reproductive organ, vegetative organ, root-system, and stem-leaf biomass. Then, we selected 10 capitula randomly from each population, and counted the seed number and 100-grain weight of each capitulum. All experimental data were analyzed using the statistical analysis software SPSS 20.0, and Excel 2003. The results showed that: 1) as elevation increased, the size, reproductive organ biomass, vegetative organ biomass, root-system mass, stem-leaf mass, and seed number of each individual plant decreased continuously, while the hundred grain weight increased continuously; 2) reproductive allocation and root system allocation were positively correlated with elevation, while vegetative allocation and stem-leaf allocation were negatively correlated with elevation; 3) there was a trade-off between resource allocation during reproductive allocation and

基金项目:国家自然科学基金项目(31460105);国家中医药管理局项目(201207002);甘肃省自然科学基金项目(1208RJZA126);兰州市科技局项目(2013-4-89);甘肃省生态学、生物学重点学科项目

收稿日期:2015-04-02; **网络出版日期:**2015-00-00

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: wangyifeng6481@aliyun.com

vegetative allocation, and between root system allocation and stem-leaf allocation. Conclusion: 1) as the independent variable, elevation had a significant impact on the biomass and fruiting resource allocation of *S. dzeurensis*; 2) when resources are limited, *S. dzeurensis* balanced the resource input into each of its structures; 3) as elevation increased, *S. dzeurensis* individuals adapted to increased environmental stress and improved their fitness by increasing their reproductive allocation, root system allocation, and hundred grain weight.

Key Words: *Saussurea dzeurensis*; elevation; reproductive allocation; root allocation; trade-off

植物个体在整个生长发育过程中由于各器官功能的不同,需要进行资源的合理分配来维持各器官在个体生长、发育和繁殖过程中的生理机能,使其在不同物候期具有不同的资源分配对策^[1]。资源分配的模式可以反映植物生活史特征,是生活史研究的核心问题^[2]。自然环境中可供植物利用的资源是有限的,当一定的资源分配给某个器官或行使某种功能时,就不能被其他的器官或功能所利用,因此资源分配的概念包含着权衡的思想^[3]。这种权衡包括许多生活史特征之间(如生长、繁殖和存活)的权衡、同一植株构件的大小和数量之间的权衡以及雌雄功能间的权衡等^[4]。随着海拔的变化,植物的资源分配如何变化是近几年植物生活史研究的热点问题。李钰等^[3]对高寒退化草地狼毒种群的研究发现:较大的狼毒采取以提高资源利用效率为主的适应策略,而相对较小的狼毒采取以快速生长为主的适应策略。对波缘风毛菊的研究发现:花期,波缘风毛菊在营养投资和繁殖投资之间进行权衡,选择增加繁殖投资来确保有性生殖的顺利进行;果期,波缘风毛菊选择产生更少而更大的种子来确保每粒种子的生存能力^[5]。

植物在生长过程中,难免会受到外界环境以及内部资源状况的影响,外界环境的作用可能比内在资源状况对植物的影响更大一些^[6]。环境的影响因素有很多,海拔是最主要的外界环境因子之一。海拔通过调节许多环境变量,如降水量、温度、生长季长短和资源有效性等来影响植物的生长发育,环境的这一系列变化会对植物产生一种压力,使植物的生活史对策发生一定的变化^[1]。对山西境内霍山不同海拔高度草本植物的繁殖分配模式的研究表明:繁殖分配与海拔高度呈正相关关系,与个体大小呈负相关关系^[7]。赵方等^[8]对中华山蓼不同海拔居群资源分配的研究发现:雌雄株高度、地上部分生物量和茎叶生物量以及雌株的花生物量和繁殖分配随海拔升高表现出降低的趋势,雄花的生物量和繁殖分配随海拔升高显著增加。关于海拔和繁殖分配之间的关系,目前还没有一个统一的结论。一种观点认为,高山植物在面临不利环境时,为了降低植株的死亡率,会分配更高比例的资源给营养生长以维持生存和储存,从而导致繁殖分配降低^[9];另一种观点是:有性繁殖对高山植物具有更为重要的作用,因此,高海拔地区植物的繁殖分配远远高于低海拔地区^[10]。

到目前为止,对青藏高原高寒草甸植物资源分配的研究已有很多报道,其中对龙胆属、毛茛科、虎耳草科及风毛菊属等植物的研究相对较多^[9,11-13]。风毛菊属植物主要分布在西部高海拔地区,包括青藏高原、天山、喜马拉雅山等地,大多生长于山坡草地、沙地、岩石以及路边,适应高寒地区气候,能够在比较恶劣的环境中生存,具有耐寒冷、喜阳光、在贫瘠土地上生存的能力^[14]。近年来,对风毛菊属植物资源分配的研究涉及了柳叶菜风毛菊、尖苞风毛菊、钝苞风毛菊、星状风毛菊、紫苞风毛菊、长毛风毛菊及波缘风毛菊等多个物种^[5,10,15-17]。以上关于风毛菊属植物的研究主要集中在花期资源分配与海拔高度的相关性方面,目前还未见单独对果期资源分配与海拔的相关性进行研究。本试验以川西风毛菊为研究对象,主要探讨以下3个问题:1)海拔对川西风毛菊果期各生物量的影响;2)海拔对川西风

毛菊果期资源分配的影响;3)川西风毛菊在果期资源投入中是否存在权衡现象。通过此次研究,旨在深入了解川西风毛菊果期资源分配对海拔的响应机制,以为川西风毛菊生活史策略的全面研究提供一定的理论依据。

1 材料与方法

1.1 研究材料

本试验所用材料为青藏高原东缘分布的常见种川西风毛菊(材料来源见表1)。川西风毛菊是菊科风毛

菊属植物,多年生草本,高 60—90 cm;根状茎粗,颈部被多数纤维状叶柄残迹;茎直立,有翼,翼有锯齿,被稀疏的棉毛或后脱毛;头状花序通常 7—10 个,在茎枝顶端排成伞房花序;小花白色,长 8—9 mm;瘦果长 3.5 mm;冠毛淡黄褐色,外层短,糙毛状,内层羽毛状;花果期 9—10 月,为虫媒传份植物^[18]。

表 1 植物材料来源

Table 1 Source of plant material

居群 Population	采集日期 Collection date	采集地点 Collection place	海拔 Elevation/m	生境 Habitat
1	2014-09-24	夏河至合作途中	2750	山坡灌丛
2	2014-09-24	夏河至合作途中	2750	山坡灌丛
3	2014-09-25	合作扎油沟	2900	灌丛
4	2014-09-25	合作扎油沟	2900	灌丛
5	2014-09-25	合作当周沟	3050	山坡灌丛
6	2014-09-25	合作当周沟	3050	山坡灌丛
7	2014-09-26	卓尼大峪沟	3200	山坡草地
8	2014-09-26	卓尼大峪沟	3200	灌丛
9	2014-09-26	碌曲至玛曲途中	3300	山坡草地
10	2014-09-26	碌曲至玛曲途中	3300	山坡草地
11	2014-09-27	玛曲拱坝四队	3500	灌丛
12	2014-09-27	玛曲拱坝四队	3500	灌丛
13	2014-09-27	玛曲金矿附近	3600	草地
14	2014-09-27	玛曲金矿附近	3600	草地
15	2014-09-27	玛曲阿万仓大山	3700	山坡草地
16	2014-09-27	玛曲阿万仓大山	3700	山坡草地

1.2 样地概况

试验材料采自甘肃省甘南藏族自治州的合作、卓尼、夏河、玛曲和碌曲等地。该州平均气温为 1.7 °C,年降水量为 400—800 mm,无霜期短,日照时间长,是典型的大陆性气候。甘南地区是甘肃省风毛菊属植物的主要分布地,合作、夏河、玛曲等地区风毛菊属植物资源十分丰富,往往是当地高山草甸的优势种或建群种^[19]。

1.3 研究方法

2013 年 9 月底,在甘南藏族自治州从低地到高山共选择 8 个海拔梯度,每个海拔选取两个居群,每个居群随机挖取 20 株完整样品植株,将样品分株编号带回实验室。将样品 80 °C 下烘干 24 h 后用 1/10000 天平分别称取植物的总生物量、根系重量、茎叶重量、每株头状花序总重量(以上生物量每个居群随机抽取 10 株植物测量后取平均值)、每个头状花序种子总数量、100 粒种子的重量(以上生物量每个居群随机抽取 10 个头状花序测量后取平均值)。

1.4 数据处理

个体大小用植物总生物量表示;营养器官生物量用根茎叶总干重表示;繁殖器官生物量用每株头状花序总干重表示;繁殖分配和营养分配分别为繁殖器官生物量和营养器官生物量占个体大小的比值;根系分配和茎叶分配分别为根系重量和茎叶重量占营养器官生物量的比值。实验数据采用 SPSS 20.0 和 Excel 2003 进行分析,用 Origin 8.5 作图。

2 结果与分析

2.1 不同海拔个体大小及各器官生物量的差异

分析图 1 可以发现:川西风毛菊果期的个体大小与海拔高度之间呈极显著负相关关系($P < 0.01$),即随着海拔的不断增加,川西风毛菊的个体大小不断减小。

图2显示,川西风毛菊果期的繁殖器官生物量(RB, reproductive organ biomass)和营养器官生物量(VB, vegetative organ biomass)均与海拔高度呈显著或极显著负相关关系($P(\text{RB}) = 0.015, P(\text{VB}) < 0.01$)。即随着海拔的增加,川西风毛菊对繁殖器官和营养器官的绝对资源投入均减少。

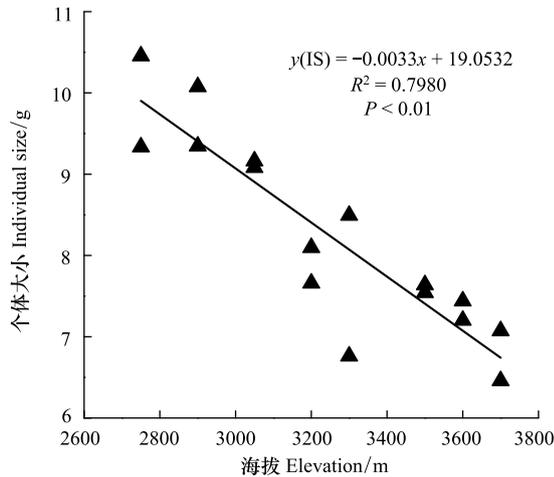


图1 个体大小与海拔的线性回归

Fig.1 Liner regression between individual size and elevation

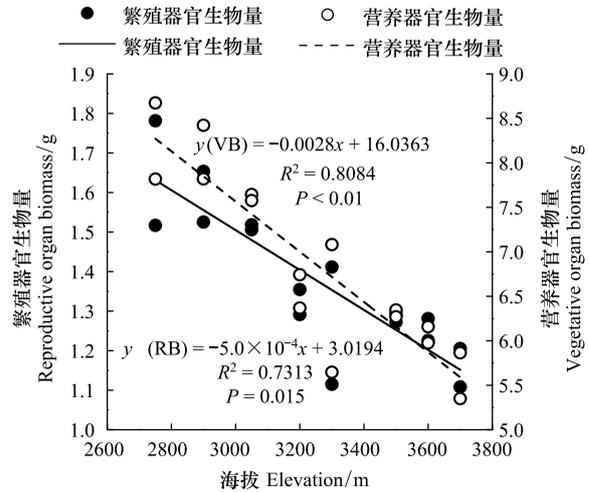


图2 繁殖器官生物量及营养器官生物量与海拔的线性回归

Fig.2 Liner regression between reproductive organ biomass, vegetative organ biomass and elevation

由图3可以看出:川西风毛菊果期的根系质量(RM, root-system mass)和茎叶质量(SM, stem-leaf mass)均与海拔高度呈显著或极显著负相关关系($P(\text{RM}) = 0.014, P(\text{SM}) < 0.01$)。说明随着海拔的增加,川西风毛菊对根系和茎叶的绝对资源投入也相应减少。

图4显示,川西风毛菊每株种子数量与海拔呈极显著负相关关系($P < 0.01$),种子百粒重与海拔呈极显著正相关关系,即随着海拔的升高,川西风毛菊每株的种子数量不断减少,但百粒重不断增加。

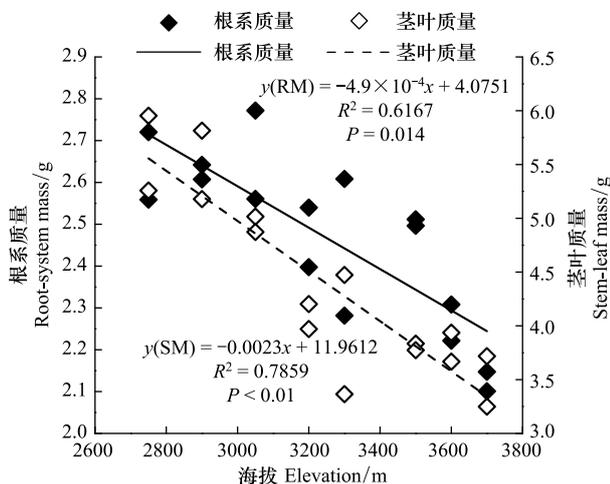


图3 根系质量及茎叶质量与海拔的线性回归

Fig.3 Liner regression between root-system mass, stem-leaf mass and elevation

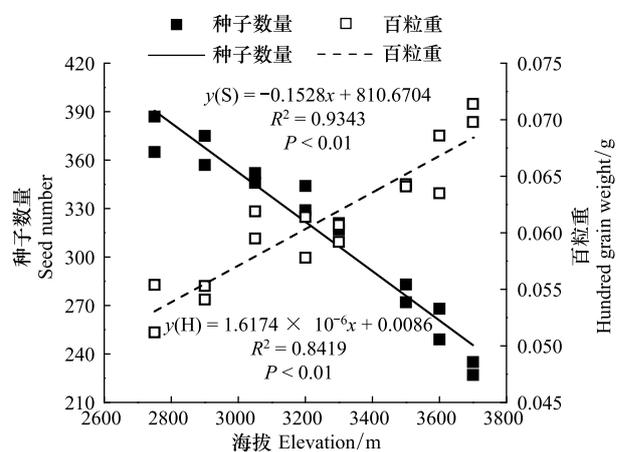


图4 每株种子数量及百粒重与海拔的线性回归

Fig.4 Liner regression between seed number of each plant, hundred grain weight and elevation

2.2 果期资源分配与海拔的关系

由图5可以看出:繁殖分配与海拔高度呈显著正相关关系($P = 0.04$),营养分配与海拔呈显著负相关关系($P = 0.04$),说明随着海拔的增加,川西风毛菊对繁殖器官的相对资源投入增加,对营养器官的相对资源投入

减少。

图 6 显示,根系分配与海拔高度呈显著正相关关系($P=0.01$),茎叶分配与海拔呈显著负相关关系($P=0.01$),说明随着海拔的增加,川西风毛菊对根系的相对资源投入不断增加,对茎叶的相对资源投入不断减小。

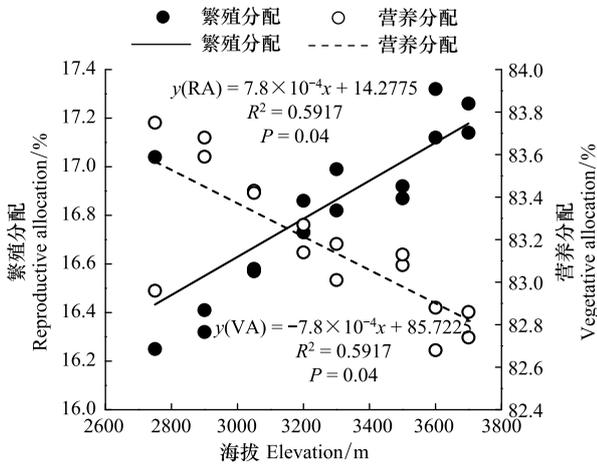


图 5 繁殖分配及营养分配与海拔的线性回归

Fig. 5 Liner regression between reproductive allocation, vegetative allocation and elevation

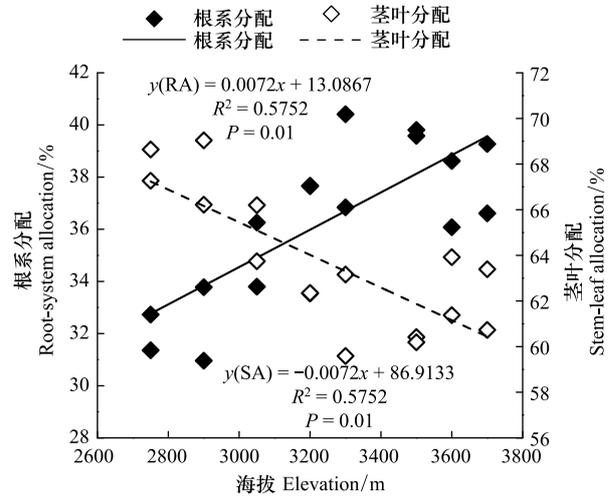


图 6 根系分配及茎叶分配与海拔的线性回归

Fig.6 Liner regression between root-system allocation, stem-leaf allocation and elevation

2.3 资源分配间的权衡

结合图 2 和图 5 可以发现,随着海拔的增加,川西风毛菊对繁殖器官和营养器官的绝对投资均在减少,但对繁殖器官的相对投资在增加,对营养器官的相对投资在减少,说明川西风毛菊果期的繁殖器官和营养器官的相对资源投入之间存在权衡关系。

结合图 3 和图 6 可以发现,随着海拔的增加,川西风毛菊对根系和茎叶的绝对资源投资都在降低,但对根系的相对投资在增加,对茎叶的相对投资在减小,说明川西风毛菊果期的根系分配和茎叶分配之间存在权衡关系。

图 7 显示,川西风毛菊每株种子数量和种子百粒重之间呈负相关关系,即说明川西风毛菊种子的数量和大小之间存在权衡关系。

3 讨论

3.1 不同海拔个体大小及各器官生物量的差异

由于植物生长的可塑性,环境因子的改变,植物在形态特征以及生理特性上都会有所变化^[15]。随着海拔的升高,植物的个体大小一般会减小^[20]。对川西风毛菊的研究结果显示个体大小与海拔之间呈负相关关系,与上述结论一致。对多种植物的研究均支持上述结论^[5,7,10,15-17]。个体大小与海拔之间的这种负相关性,一方面是因为,在高山低温环境下,植物蛋白质新陈代谢及细胞结构合成过程中存在临界温度的限制,成熟细胞结构尤其是细胞壁的合成受阻可能限制了高山植物的生长发育^[21];另一方面,青藏高原环境恶劣、气候多变、生态因子不稳定,小个体可以减少在高山极端环境

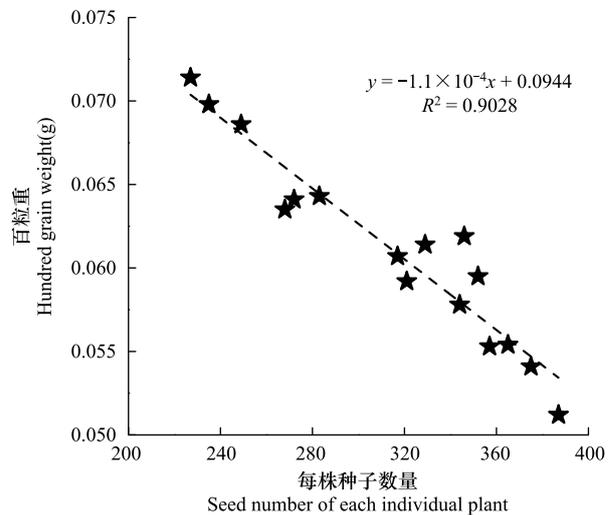


图 7 每株种子数量与百粒重的线性回归

Fig. 7 Liner regression between seed number and hundred grain weight

中的暴露,减少低温伤害,而且保持矮小体型更容易被积雪或枯枝落叶保护以避开极端低温环境^[16]。此外,高海拔地区有效积温低、光合产物积累少,植物要以小个体完成其生活史也可能是导致个体大小与海拔之间呈负相关关系的原因。因此,随着海拔的升高,川西风毛菊以减小个体大小的方式来应付环境胁迫的压力,从而适应高寒环境。理论认为,植物获取资源的总量如果降低,在可获取有限资源总量的范围内,分配给各个器官的资源总量就会减少^[20]。本研究发现,随着海拔的升高,可获取资源总量的下降,川西风毛菊的繁殖器官生物量、营养器官生物量、根系生物量、茎叶生物量均在减少,符合上述理论。有关植物种子重量与海拔之间的相关性研究,目前还没有统一的结论。有研究表明,瑞士阿尔卑斯山脉的近缘种的种子重量均随海拔的升高而增大^[22],杜燕等^[23]研究发现,不同生活型的植物中,除灌木和匍匐草本的种子重量与海拔呈负相关关系,其余生活型植物种子重量与海拔之间没有相关性。本研究发现,川西风毛菊种子百粒重与海拔之间呈正相关关系。植物种子的重量和海拔之间的相关性具有区域性和种间差异,位于不同海拔生境的种群所承受的生境选择压力也有一定的差异^[23]。海拔是一个复合环境因子,不同海拔的光照、温度、水分、土壤等生态因子均是影响植物生长发育的主要生态因子,各因子并不是孤立的,而是综合起作用^[24]。因此,川西风毛菊的个体大小、各器官生物量及种子重量等特征随海拔高度所发生的变化可能是遗传和各生态因子综合作用的结果。

3.2 果期资源分配与海拔的关系

根据最优分配(optimal-allocation)模型的理论研究,多年生草本植物的繁殖分配应随生长季节长度的增加而增大,因此随海拔的升高(生长季缩短),多年生草本植物的繁殖分配应减小^[9]。一些经验性研究也证明,对多年生植物而言,一个生长季的繁殖需要消耗亲代用于维持或贮藏功能的资源,如果在不良环境中或竞争条件下,提高当前生长季的繁殖分配则可能危及亲代的当前生存,甚至降低今后的繁殖能力^[25]。本研究结果显示,川西风毛菊的繁殖分配随海拔的升高而增加,不符合上述理论,但也与一些研究结果类似。对生长在低海拔区(600 m)的20个种以及生长在高海拔区(2700 m)的30个种进行研究,结果发现高海拔区植物的繁殖分配远远高于低海拔植物,证明与低海拔地区的植物相比,有性繁殖对高山植物具有更为重要的作用^[26]。Hautier等^[27]研究发现,处于高海拔地区的植物将更多的资源投入到繁殖器官,加大了对繁殖的投资,即投入到繁殖的绝对资源量逐渐减小,相对资源量逐渐增加。随着海拔的升高,生长条件更加恶劣,植物只有在一定范围内提高自身的繁殖分配,才能保证自身的存活和后代的延续^[28]。植物的繁殖分配不仅与海拔等环境因子有关,也与其繁殖特性有关。比如,主要以克隆生长形式增殖的植物与以种子繁殖为主的植物,在海拔梯度下其繁殖分配模式的变化会不一样。对藏北高原不同海拔四川嵩草的繁殖对策的研究表明:随海拔高度的增加,四川嵩草表现出逐步降低有性繁殖投入而增加克隆繁殖投入的策略^[29]。

针对根系分配的研究并不多。马维玲等^[30]通过对亚高山带3个海拔常见的3种功能型57种草本植物的研究验证了假设:随着海拔升高,植物将更多的生物量分配到地下部分,特别是地下储存器官,以利于萌发再生和抵御高寒环境胁迫。对川西风毛菊根系分配的研究结果也符合这一假设。随着海拔的升高,植物个体的减小,对根系分配的增加有利于从高海拔高寒养分限制的环境中吸收养分,植物通过降低地上茎和增加根系来提高根冠比,使其地下部分获得足够的养分和温度,从而适应高山风大、低温、土壤贫瘠等胁迫环境^[30]。

3.3 资源分配间的权衡

本研究发现,川西风毛菊的繁殖分配和营养分配、根系分配和茎叶分配以及种子数量和百粒重之间均存在权衡关系。对星状风毛菊、长毛风毛菊、波缘风毛菊、风毛菊、天山报春等植物的研究均发现植物在许多生物量之间存在权衡^[5,16-17,31-32]。有机体在一定时间内所获得的能量是有限的,不可能同时和等量的用于生长、生殖、维持、存储、抵抗等各种生命过程,因此植物必须权衡这些功能间的资源分配^[33]。植物种群既要最大可能的产生种子以延续后代的繁殖,又要保证亲代的存活,植物就会在营养生长和有性繁殖间进行权衡^[1];在分配给繁殖器官的有限资源里,植物必须在质和量之间进行权衡,即是产生小而多的后代还是大而少的后代。从本次实验数据可以分析得出,随着海拔的升高,川西风毛菊选择产生少而优的种子来适应青藏高原的高寒

环境,保证繁殖的成功进行。

种子的大小和数量之间的权衡会影响植物的多个方面,甚至会影响到植物的种间关系和群落结构^[34]。大的种子有竞争优势,其幼苗更耐胁迫,成活率高,而小种子在扩散方面更具有优势,可以占据更多生境^[35]。分析表明,种子大小和数量间的权衡是普遍存在的^[36]。但也有研究不支持种子大小和数量间的权衡。Schaal 和 Winn 等人的实验表明:自然种群中的一些物种个体内的种子大小和数量间表现为不相关或正相关^[37]。不同个体之间可利用资源的差异或环境异质性,可能会掩盖大小和数量之间真实的权衡关系,当资源条件变化后,植物特征之间的关系可能会发生改变,研究认为在资源有限时,生活史特征的大小和数量之间的权衡关系才更容易被发现^[31]。

参考文献 (References):

- [1] 董小刚. 高寒退化草地狼毒种群繁殖分配与繁殖对策研究 [D]. 兰州: 西北师范大学, 2011.
- [2] 刘左军, 杜国祯, 陈家宽. 不同生境下黄帚橐吾 (*Ligularia virgaurea*) 个体大小依赖的繁殖分配. 植物生态学报, 2002, 26(1): 44-50.
- [3] 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. 生态学杂志, 2013, 32(2): 241-256.
- [4] 张大勇. 理论生态学研究. 北京: 高等教育出版社, 2000.
- [5] 王一峰, 岳永成. 青藏高原东缘不同海拔波缘风毛菊资源分配及花部特征对种子数目和质量的影响. 植物生态学报, 2014, 38(4): 366-374.
- [6] Guo H, Mazer S J, Du G Z. Geographic variation in primary sex allocation per flower within and among 12 species of *Pedicularis* (*Orobanchaceae*): proportional male investment increases with elevation. *American Journal of Botany*, 2010, 97(8): 1334-1341.
- [7] 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: 自然科学版, 2007, 37(1): 77-80.
- [8] 赵方, 杨永平. 中华山蓼不同海拔居群的繁殖分配研究. 植物分类学报, 2008, 46(6): 830-835.
- [9] 王赞, 胡莉娟, 段元文, 杨永平. 岩白菜 (虎耳草科) 不同海拔居群的繁殖分配. 云南植物研究, 2010, 32(3): 270-280.
- [10] 王一峰, 裴泽宇, 刘启茜. 紫苞雪莲花期繁殖分配及花部特征与海拔高度的相关分析. 西北农林科技大学学报: 自然科学版, 2012, 40(6): 195-200.
- [11] 梁艳. 青藏高原东缘龙胆属植物繁殖分配对策研究 [D]. 兰州: 西北师范大学, 2009.
- [12] 樊宝丽, 孟金柳, 赵志刚, 杜国祯. 海拔对青藏高原东部毛茛科植物繁殖特征和资源分配的影响. 西北植物学报, 2008, 28(4): 805-811.
- [13] 高素芳. 青藏高原东缘风毛菊属 (*Saussurea* DC.) 植物的性分配和繁殖分配研究 [D]. 兰州: 西北师范大学, 2007.
- [14] 王一峰, 高宏岩, 施海燕, 王剑虹, 杜国祯. 小花风毛菊的性器官在青藏高原的海拔变异. 植物生态学报, 2008, 32(2): 379-384.
- [15] 王一峰, 刘启茜, 裴泽宇, 李海燕. 青藏高原 3 种风毛菊属植物的繁殖分配与海拔高度的相关性. 植物生态学报, 2012, 36(1): 39-46.
- [16] 王一峰, 李梅, 李世雄, 郭杰, 陈玉萍, 王瑞雪. 青藏高原东缘星状风毛菊生殖分配对海拔的响应. 植物生态学报, 2012, 36(11): 1145-1153.
- [17] 索南措, 王一峰, 李梅, 岳永成, 李毛先. 青藏高原东缘常见种长毛风毛菊 (*Saussurea hieracioides*) 的繁殖分配. 生态学杂志, 2013, 32(6): 1433-1438.
- [18] 石铸, 靳淑英. 中国植物志. 北京: 科学出版社, 1999.
- [19] 王一峰. 青藏高原东缘风毛菊属植物生态与生物学研究 [D]. 兰州: 兰州大学, 2009.
- [20] Méndez M, Traveset A. Sexual allocation in single-flowered hermaphroditic individuals in relation to plant and flower size. *Oecologia*, 2003, 137(1): 69-75.
- [21] Körner C H. *Functional Plant Ecology of High Mountain Ecosystems*. Beijing: Science Press, 2008
- [22] Pluess A R, Schütz W, Stöcklin J. Seed weight increases with altitude in the Swiss Alps between related species but not among populations of individual species. *Oecologia*, 2005, 144(1): 55-61.
- [23] 杜燕, 何华杰, 张志峰, 杨娅娟, 李涟漪, 杨湘云. 种子重量与海拔的相关性分析. 植物分类与资源学报, 2014, 36(1): 109-115.
- [24] 李怀春, 甘小洪, 张泽鹏, 张春晓, 宋茜. 不同海拔与母树大小对水青树种子生物学特性的影响. 植物分类与资源学报, 2015, 37(2): 177-183.
- [25] 梁艳, 张小翠, 陈学林. 多年生龙胆属植物个体大小与花期资源分配研究. 西北植物学报, 2008, 28(12): 2400-2407.
- [26] Fabbro T, Körner C. Altitudinal differences in flower traits and reproductive allocation. *Flora*, 2004, 199(1): 70-81.
- [27] Hautier Y, Randin C F, Stöcklin J, Guisan A. Changes in reproductive investment with altitude in an alpine plant. *Journal of Plant Ecology*, 2009, 2(3): 125-134.
- [28] 孟丽华, 王政昆, 刘春燕, 朱万龙. 高山植物圆穗蓼的繁殖资源分配. 西北植物学报, 2011, 31(6): 1157-1163.

- [29] 谢晓玲, 周蓉, 谢焕松, 沈振西, 邓自发. 藏北高原不同海拔四川嵩草克隆种群表型和繁殖对策. 草业科学, 2014, 31(12): 2270-2276.
- [30] 马维玲, 石培礼, 李文华, 何永涛, 张宪洲, 沈振西. 青藏高原高寒草甸植株性状和生物量分配的海拔梯度变异. 中国科学: 生命科学, 2010, 40(6): 533-543.
- [31] 汪洋, 杜国祯, 郭淑青, 赵志刚. 风毛菊花序、种子大小和数量之间的权衡: 资源条件的影响. 植物生态学报, 2009, 33(4): 681-688.
- [32] 何亚平, 段元文, 费世民, 刘建全, 杨慧玲. 青藏高原天山报春高寒湿地种群的花期资源分配. 应用与环境生物学报, 2008, 14(2): 180-186.
- [33] 张景光, 王新平, 李新荣, 张志山, 王刚, 王桑, 马风云. 荒漠植物生活史对策研究进展与展望. 中国沙漠, 2005, 25(3): 306-314.
- [34] Leishman M R. Does the seed size/number trade-off model determine plant community structure? An assessment of the model mechanisms and their generality. *Oikos*, 2001, 93(2): 294-302.
- [35] Moles A T, Westoby M. Seed size and plant strategy across the whole life cycle. *Oikos*, 2006, 113(1): 91-105.
- [36] Jakobsson A, Eriksson O. A comparative study of seed number, seed size, seedling size and recruitment in grassland plants. *Oikos*, 2000, 88(3): 494-502.
- [37] 张世挺, 杜国祯, 陈家宽. 种子大小变异的进化生态学研究现状与展望. 生态学报, 2003, 23(2): 353-364.