

# 川西风毛菊花期资源分配随海拔的变化

王一峰\* 靳洁 侯宏红 赵博 曹家豪 李筱姣

西北师范大学生命科学学院, 兰州 730070

**摘要** 以分布于青藏高原东缘的川西风毛菊(*Saussurea dzeure*)为试验材料, 研究了其位于不同海拔高度的16个种群的花期资源分配。结果显示: 1)花期植物个体大小、头状花序数量、繁殖器官及营养器官生物量、花瓣质量、雌蕊及雄蕊群质量均与海拔呈负相关关系, 每个头状花序质量与海拔呈正相关关系; 2)繁殖分配和雄性分配与海拔呈正相关关系, 营养分配和雌性分配与海拔呈负相关关系; 3)花期头状花序的数量和大小、繁殖分配和营养分配以及雄性分配和雌性分配之间均存在资源分配上的权衡。由此推论: 1)海拔作为外界因子对川西风毛菊花期各生物量及资源分配有显著的影响; 2)在资源有限的情况下, 川西风毛菊权衡对各结构的资源投入, 通过增加繁殖分配和雄性分配来适应胁迫环境, 提高繁殖的成功率。

**关键词** 海拔, 繁殖分配, 川西风毛菊, 性分配, 权衡

**引用格式:** 王一峰, 靳洁, 侯宏红, 赵博, 曹家豪, 李筱姣 (2015). 川西风毛菊花期资源分配随海拔的变化. 植物生态学报, 39, 901–908. doi: 10.17521/cjpe.2015.0086

## Changes in flowering resource allocation of *Saussurea dzeurensis* with elevations

WANG Yi-Feng\*, JIN Jie, HOU Hong-Hong, ZHAO Bo, CAO Jia-Hao, and LI Xiao-Jiao

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

### Abstract

**Aims** Our objective is to study the effect of elevation on the reproductive allocation and sexual allocation of *Saussurea dzeurensis* during the flowering season.

**Methods** We used the field investigation method and dry mass method to evaluate morphological characteristics of *S. dzeurensis* at different elevations.

**Important findings** Elevation had a significant impact on the biomass and resource allocation of *S. dzeurensis*; reproductive allocation and male allocation were positively correlated with elevation, but vegetative allocation and female allocation were negatively correlated with elevation; there was a trade-off of resource allocation between capitulum number and mass, between reproductive allocation and vegetative allocation, and between male allocation and female allocation; When resources were limiting, the resource input of every structure of *S. dzeurensis* was balanced by increasing reproductive allocation and sexual allocation so that the plant can adapt to the stressful environment and have high rate of reproductive success.

**Key words** elevation, reproductive allocation, *Saussurea dzeurensis*, sexual allocation, trade-off

**Citation:** Wang YF, Jin J, Hou HH, Zhao B, Cao JH, Li XJ (2015). Changes in flowering resource allocation of *Saussurea dzeurensis* with elevations. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 39, 901–908. doi: 10.17521/cjpe. 2015.0086

植物生活史是指植物从种子萌发、幼苗定居到开始繁殖(种子形成)所经历的全部过程, 它包括植物生活周期的各个阶段, 如生长、繁殖、存活等(梁艳, 2009)。由于植物在生长过程中资源利用的有限性, 生长、繁殖等各功能间始终存在着对有限资源的竞争问题, 即有限资源如何分配的问题(王一峰等, 2012a)。对这些分配问题的不同解决方案就形成了各式各样的生活史类型, 因此资源分配的模式在

很大程度上反映了植物生活史对策(赵志刚, 2006)。近年来对资源分配的研究主要集中在繁殖分配和性分配两个方面。繁殖分配是指植物体总资源中供给繁殖部分的比例, 对它的研究主要集中在影响这种比例的因素以及繁殖分配与这些影响因素之间的关系; 性分配是指繁殖器官总资源中供给雄性器官的比例, 对它的研究主要集中在投入到繁殖中的资源如何在雌雄功能之间进行分配(郑惠尹, 2011)。影响

植物资源分配比例的因素有很多,如植物个体大小、生活史特征、遗传特性以及种群密度和环境因子等(张大勇和姜新华, 2001)。

植物的每个生活史性状在有限生态资源条件下都达到最佳是很不现实的,植物必须权衡这些性状间的资源分配,才能更好地适应复杂多变的环境。这种权衡包括繁殖和其他活动间的权衡、后代的大小与数量间的权衡以及雌雄功能间的权衡等(张大勇, 2000)。对波缘风毛菊(*Saussurea undulata*)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(王一峰和岳永成, 2014)。

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(Guo *et al.*, 2010)。对植物生长产生影响的环境因素有很多,如光照、温度、水分以及海拔等。海拔是主要的外界环境因子。随着海拔的升高,影响植物生长的许多环境变量如温度、生长季长度、资源有效性均会减少,使得不同海拔种群间的生活史对策发生变化,同时昆虫的丰富度、多样性及昆虫的活动性也会降低,可能导致高海拔植物受花粉限制,植物的个体大小一般也会随着海拔的升高而减小,因此海拔的变化对植物的生活史对策有着非常重要的影响(樊宝丽等, 2008)。关于海拔和资源分配之间的关系,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(王赟等, 2010);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(王一峰等, 2012c)。

青藏高原高寒草甸是一个独特的生态系统,其特殊的地理区域和气候条件,孕育了许多独特的植物类群(高宏岩, 2008)。截至目前,针对青藏高原高寒草甸植物的资源分配已有很多研究,其中对毛茛科、龙胆属(*Gentiana*)及风毛菊属(*Saussurea*)的研究较多(高素芳, 2007; 樊宝丽等, 2008; 梁艳, 2009)。风毛菊属植物主要分布于横断山至青藏高原及其边缘地区,为高寒草甸的重要组成植物(王一峰,

2009)。近年来,对风毛菊属植物资源分配的研究主要集中在其与海拔高度的相关性方面,涉及柳叶菜风毛菊(*S. epilobioides*)、尖苞风毛菊(*S. subuliquama*)、钝苞雪莲(*S. nigrescens*)、星状风毛菊(*S. stella*)、紫苞风毛菊(*S. purpurascens*)、长毛风毛菊(*S. hieracioides*)及波缘风毛菊(*S. undulata*)等物种(王一峰等, 2012a, 2012b, 2012c; 索南措等, 2013; 王一峰和岳永成, 2014)。川西风毛菊(*S. dzeure*)是青藏高原东缘分布的常见种植物,其分布的区域海拔范围广,是研究海拔对植物资源分配影响的理想材料。本试验以川西风毛菊为研究对象,研究了其位于不同海拔高度的16个种群的花期资源分配,主要探究以下2个问题: 1)海拔对川西风毛菊花期各生物量及资源分配的影响; 2)川西风毛菊花期的资源分配是否存在权衡现象。旨在深入了解川西风毛菊花期的资源分配对环境的适应机制,以期全面研究川西风毛菊的生活史策略提供一定的理论依据。

## 1 材料和方法

### 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)(受该区域地貌特征所限,无法在空间狭小但又足够大的海拔梯度上进行取样,因此样地所跨区域较大)。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,茎直立;头状花序通常7–10个,在茎枝顶端排成伞房花序;小花白色,管状,为两性花,长8–9 mm;瘦果长3.5 mm,花果期9–10月,为虫媒传粉植物(石铸和靳淑英, 1999)。

### 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。该自治州地处青藏高原东缘,境内草原广阔,海拔1 200–4 800 m,年平均气温为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(王一峰, 2009)。

### 1.3 取样及生物量测定

2013年8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(2 750、2 900、3 050、3 200、3 300、3 500、3 600和3 700 m),每个海拔选取2个

表1 植物材料来源  
Table 1 Source of plant material

种群 Population	采集日期 Collection date (year-month-day)	采集地点 Collection site	海拔 Elevation (m)	经纬度 Longitude and latitude	生境 Habitat
1	2013-8-21	夏河至合作途中 On the way from Xiahe to Hezuo	2 750	102.61° E, 36.45° N	山坡灌丛 Hillside shrub
2	2013-8-21	夏河至合作途中 On the way from Xiahe to Hezuo	2 750	102.60° E, 36.45° N	山坡灌丛 Hillside shrub
3	2013-8-22	合作扎油沟 Zhayou furrow in Hezuo	2 900	102.90° E, 36.87° N	灌丛 Shrub
4	2013-8-22	合作扎油沟 Zhayou furrow in Hezuo	2 900	102.81° E, 36.93° N	山坡草地 Hillside meadow
5	2013-8-22	合作当周沟 Dangzhou furrow in Hezuo	3 050	103.42° E, 34.32° N	山坡灌丛 Hillside shrub
6	2013-8-22	合作当周沟 Dangzhou furrow in Hezuo	3 050	103.41° E, 34.32° N	山坡灌丛 Hillside shrub
7	2013-8-23	卓尼大峪沟 Dayu furrow in Jonê	3 200	102.89° E, 35.95° N	山坡草地 Hillside meadow
8	2013-8-23	卓尼大峪沟 Dayu furrow in Jonê	3 200	102.86° E, 35.84° N	灌丛 Shrub
9	2013-8-23	碌曲至玛曲途中 On the way from Luqu to Maqu	3 300	103.35° E, 34.57° N	山坡草地 Hillside meadow
10	2013-8-23	碌曲至玛曲途中 On the way from Luqu to Maqu	3 300	103.30° E, 34.52° N	山坡草地 Hillside meadow
11	2013-8-24	玛曲拱坝四队 Gongbai Fourst Team in Maqu	3 500	103.31° E, 34.52° N	灌丛 Shrub
12	2013-8-24	玛曲拱坝四队 Gongbai Fourst Team in Maqu	3 500	103.32° E, 34.53° N	灌丛 Shrub
13	2013-8-24	玛曲金矿附近 Close by gold ore in Maqu	3 600	103.48° E, 34.47° N	草地 Meadow
14	2013-8-24	玛曲金矿附近 Close by gold ore in Maqu	3 600	103.45° E, 34.49° N	草地 Meadow
15	2013-8-24	玛曲阿万仓大山 Awancang Mountain in Maqu	3 700	102.40° E, 34.48° N	山坡草地 Hillside meadow
16	2013-8-24	玛曲阿万仓大山 Awancang Mountain in Maqu	3 700	102.41° E, 34.50° N	山坡草地 Hillside meadow

种群, 每个种群随机挖取20株完整样品植株, 将样品分株编号, 带回实验室统计每株头状花序数量。样品在80 ℃下烘干24 h后用1/10000天平分别称取植物的总生物量、根茎叶质量、每株头状花序总质量、每个头状花序的质量(以上生物量每个种群随机抽取10株称量后取平均值), 每朵管状小花花瓣总质量、雌蕊质量、雄蕊质量(以上生物量每个种群随机抽取20朵完整管状小花称量后取平均值)。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质量表示; 繁殖器官生物量用每株头状花序总干质量表示; 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; 雄性分配和雌性分配分别为雄蕊群生物量和雌蕊群生物量占总花干质量的比值。

1.4 统计分析

实验数据采用SPASS 20.0和Excel 2003进行分析, 用Origin 8.5作图。首先用方差分析法分析个体大小、头状花序数量及质量、繁殖器官及营养器官生物量、花瓣质量、雌蕊及雄蕊质量与海拔的相关性; 然后用方差分析法分析繁殖分配、营养分配、雄性分配及雌性分配与海拔的相关性; 最后以个体

大小作为协变量, 海拔作为固定因子, 用协方差分析法分析繁殖分配、营养分配、雄性分配及雌性分配与海拔的直接关系。

2 结果

2.1 各生物量与海拔的线性回归关系

由图1可以看出, 川西风毛菊的个体大小与海拔高度呈极显著负相关关系( $p < 0.01$ ), 即随着海拔高度的增加, 川西风毛菊的个体大小呈显著减小趋势。

图2显示: 川西风毛菊每株头状花序数量和海拔高度之间呈显著负相关关系( $p = 0.017$ ), 而每个头状花序质量和海拔高度之间呈显著正相关关系( $p = 0.039$ ), 即随着海拔高度的增加, 每株头状花序数量不断减少, 每个头状花序质量不断增加。

分析图3可以发现, 在个体水平上, 川西风毛菊的繁殖器官生物量与海拔高度呈显著负相关关系( $p = 0.022$ ), 营养器官生物量与海拔高度呈极显著负相关关系( $p < 0.01$ ), 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。

由图4可以看出, 在小花水平上, 川西风毛菊的

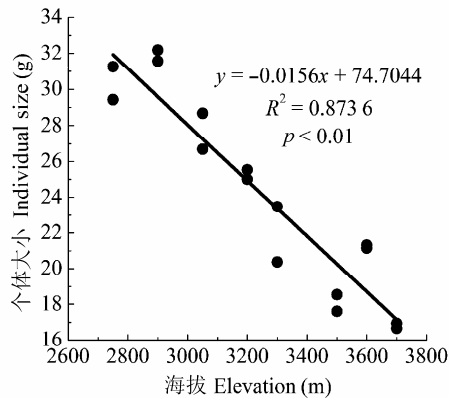


图1 个体大小与海拔的线性回归关系。

Fig. 1 Liner regression relationship between individual size and elevation.

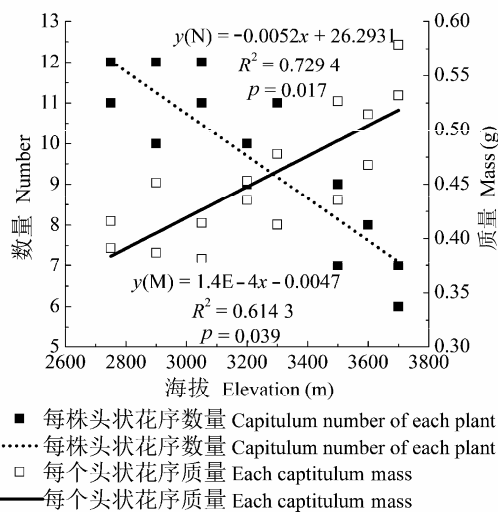


图2 每株头状花序数量及每个头状花序质量与海拔的线性回归关系。

Fig. 2 Liner regression relationship between capitulum number, capitulum mass and elevation.

雌蕊质量(MP)、雄蕊质量(MS)和花瓣质量(PM)与海拔之间均呈负相关关系(MP,  $p < 0.01$ ), MS,  $p = 0.021$ , PM,  $p < 0.01$ ), 即随着海拔高度的增加, 植物投入到雌蕊、雄蕊和花瓣的绝对资源量均在减少。

## 2.2 资源分配与海拔的线性回归关系

图5显示: 繁殖分配与海拔高度之间呈极显著正相关关系( $p < 0.01$ ), 营养分配与海拔之间呈极显著负相关关系( $p < 0.01$ ), 即随着海拔的增加, 川西风毛菊对繁殖器官的相对资源投入在增加; 对营养器官的相对资源投入在减小。

图6显示: 雄性分配与海拔之间呈显著正相关关系( $p = 0.044$ ), 雌性分配与海拔之间呈显著负相关关系( $p = 0.036$ ), 即随着海拔高度的增加, 川西风毛菊对雄蕊群的相对资源投入在增加, 对雌蕊群的

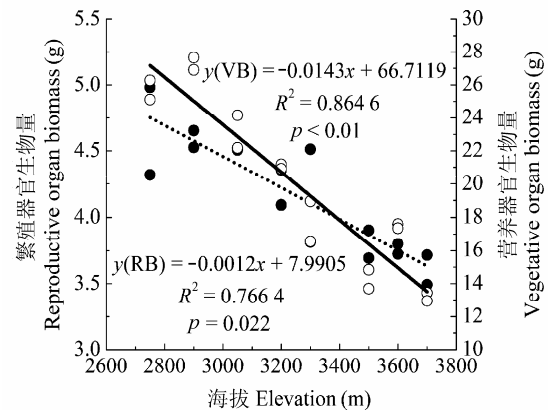


图3 繁殖器官生物量及营养器官生物量与海拔的线性回归关系。

Fig. 3 Liner regression relationship between reproductive organ biomass, vegetative organ biomass and elevation.

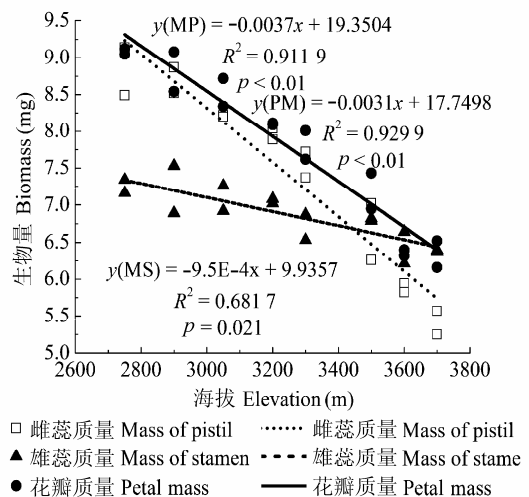


图4 雌蕊、雄蕊及花瓣质量与海拔的线性回归关系。

Fig. 4 Liner regression relationship between pistil, stamen, petal mass and elevation.

相对资源投入在减小。

以个体大小作为协变量, 海拔作为固定因子, 分析繁殖分配、营养分配、雄性分配及雌性分配与海拔的直接关系时发现, 去除个体大小的影响, 繁殖分配、营养分配、雄性分配及雌性分配与海拔仍呈正相关关系( $p < 0.05$ )。

## 2.3 生物量之间的权衡关系

通过图7可以发现, 川西风毛菊每株头状花序数量和每个头状花序质量之间呈负相关关系, 说明花的数量和大小之间存在权衡关系。

结合图3和图5可以发现, 随着海拔的增加, 川

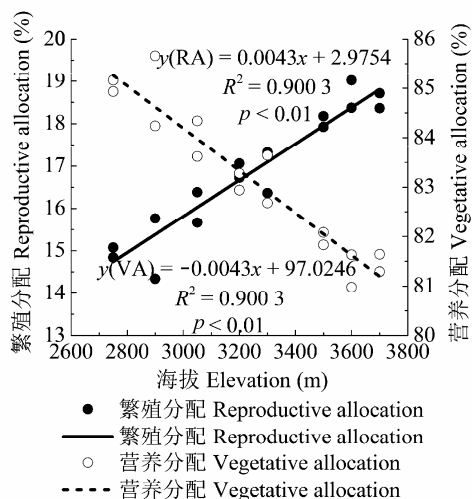


图5 繁殖分配及营养分配与海拔的线性回归关系。

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

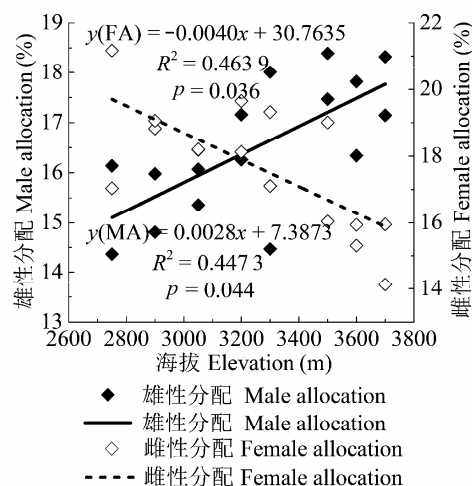


图6 雄性分配及雌性分配与海拔的线性回归关系。

Fig. 6 Liner regression relationship between male allocation, female allocation and elevation.

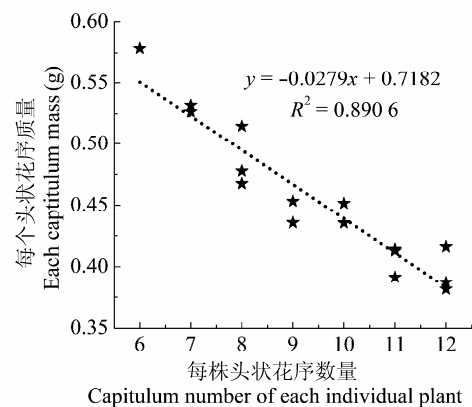


图7 每株头状花序数量与每个头状花序质量的线性回归关系。

Fig. 7 Liner regression relationship between capitulum number and capitulum mass.

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4和图6可以发现,随着海拔的增加,川西风毛菊在对雌性和雄性绝对资源投入减少的情况下,将相对较多的资源投入到雄性中,即在雌性相对资源投入和雄性相对资源投入之间存在权衡。

### 3 讨论

#### 3.1 不同海拔各生物量的差异

植物生长具有可塑性,环境因子的改变使得植物在形态特征以及生理特征上都会有所改变。青藏高原生态系统独特,环境恶劣,气候多变,生态因子不稳定,随着海拔的升高,温度降低,资源有效性降低,生长季节缩短,从而导致对植物的胁迫增强(苏梅等, 2009)。因此,随着海拔的升高,植物获取资源的总量降低,获取最大光合能量的能力也会降低,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(Méndez & Traveset, 2003)。本研究发现,川西风毛菊的个体大小、繁殖器官生物量、营养器官生物量、头状花序数量均随着海拔的升高而减少,符合上述理论。对虎耳草科岩白菜(*Bergenia purpurascens*) 6个海拔种群的研究也发现,繁殖器官生物量、营养器官生物量、地上部分总生物量、花数目等均随海拔的升高而显著降低(王赞等, 2010)。川西风毛菊每个头状花序质量随着海拔的升高在增加,但雌蕊群生物量、雄蕊群生物量及花瓣质量却随着海拔的增加而降低,说明随着海拔的增加,植物对花的保护结构(如花萼)的资源投入在不断增加,以此来保证繁殖器官在高寒环境中受到更少的物理影响,提高繁殖的成功率。对山西境内霍山不同海拔高度4种草本植物——飞廉(*Carduus nutans*)、蒲公英(*Taraxacum mongolicum*)、金莲花(*Trollius chinensis*)、车前(*Plantago asiatica*)的研究发现,植物的个体大小与海拔均呈负相关关系(张林静等, 2007),本研究结果与其一致。海拔和植物个体大小的这种负相关关系,一方面因为高海拔地区寒冷的气候条件导致植物细胞分裂的相对速率下降(Körner, 2008),另一方面由于较大的个体面临的生存危险远大于个体较小者,小个体更适宜于恶劣的生态环境,从而在竞争中取得优势,这也是

植物在长期进化过程中形成的适应环境的生活史对策(王一峰等, 2012b)。

### 3.2 资源分配与海拔的关系

达尔文学说认为, 种群是进化的单位, 但自然选择作用于个体水平, 其结果导致个体结构优化, 这主要体现在个体器官的资源分配方面(何亚平等, 2008)。影响植物资源分配的因素有很多, 包括个体大小、种群密度、温度、水分、海拔等。根据最优分配模型的理论研究, 多年生草本植物的繁殖分配应随海拔的升高(生长季的缩短)而降低(梁艳, 2009)。但本研究结果表明: 川西风毛菊的繁殖分配与海拔呈正相关关系, 与最优分配模型的理论不符, 但与张林静等(2007)提出的海拔高度与植物繁殖分配呈正相关关系的结论一致。对钝裂银莲花(*Anemone obtusiloba*) (李冰等, 2013)、狼毒(*Euphorbia fischeriana*) (张茜等, 2013)、钝苞雪莲(*Saussurea nigrescens*)、柳叶菜风毛菊、尖苞风毛菊(王一峰等, 2012b)等植物繁殖分配与海拔相关性研究的结果也支持这一结论。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(孟丽华等, 2011)。对生长在低海拔地区的20个种以及生长在高海拔地区的30个种进行研究, 结果发现高海拔地区植物的繁殖分配高于低海拔地区植物(Fabbro & Körner, 2004)。Hautier等(2009)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。

研究发现, 川西风毛菊的雄性分配与海拔呈正相关关系, 雌性分配与海拔呈负相关关系。性分配理论研究预测大个体是偏雌性分配, 小个体是偏雄性分配, 认为大个体具有更好的资源优势, 可以产生更多的胚珠和种子以提高雌性适合度(陈智发和高江云, 2011)。随着海拔的升高, 个体不断减小, 因此高海拔(小个体)植物应该是偏雄性分配。这可能是因为高海拔的低温会减低昆虫的访花频率和活动能力, 随着海拔的升高, 植物雄性分配的增加可以使投入到雄性部分的资源量相对增加, 花粉数也相应增加, 从而弥补由昆虫少并且活动能力较弱带来的不利影响(高素芳, 2007)。去除个体大小的影响, 繁殖分配和性分配与海拔之间的正相关关系仍然存在, 说明海拔对繁殖分配和性分配具有显著的影响, 这种影响不依赖于植物内部因素(如个体大小的变

化)。

### 3.3 生物量之间的权衡关系

植物权衡理论中的一个重要方面就是在给定资源的限制下, 植物需要怎样对这些总资源进行分包装, 是产生少而优的还是小而多的后代, 也就是要在质和量的投入上进行权衡(高素芳, 2007)。性分配理论中一个重要假设即认为花大小和花数量之间存在权衡关系(李燕等, 2010)。这种权衡关系目前只在少数研究中得到证实(Worley & Barrett, 2000; Caruso, 2004; Tomimatsu & Ohara, 2006)。本研究发现: 川西风毛菊头状花序的数量和质量之间存在权衡关系, 随着海拔的升高, 川西风毛菊选择产生少而优的头状花序。植物做出这种选择的原因可能是, 若将有限的资源用于形成更多的头状花序, 则在此过程中不但需要形成繁殖器官还要消耗资源形成总苞片等其他辅助结构, 因此选择将更多有效的资源投入每个头状花序中以便完善花部特征的构建, 最大限度地保证有性生殖的完成(王一峰等, 2012a)。此外, 研究发现川西风毛菊的繁殖分配和营养分配以及雌性分配和雄性分配之间也存在权衡关系, 对星状风毛菊(王一峰等, 2012a)、长毛风毛菊(索南措等, 2013)、波缘风毛菊(王一峰和岳永成, 2014)、风毛菊(汪洋等, 2009)、天山报春(*Primula nutans*) (何亚平等, 2008)等植物的研究均发现植物在许多生物量之间存在权衡。有机体在一定时间内所获得的能量是有限的, 不可能同时和等量地用于生长、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(张景光等, 2005)。

本研究得出的主要结论有: 1)随着海拔的升高, 川西风毛菊通过增加繁殖分配和雄性分配来适应高寒胁迫环境; 2)权衡不仅存在于川西风毛菊头状花序的数量和质量之间, 也存在于川西风毛菊的繁殖分配和营养分配以及雌性分配和雄性分配之间。

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

### 参考文献

- Caruso CM (2004). The quantitative genetics of floral trait variation in lobelia: Potential constraints on adaptive evolution. *Evolution*, 58, 732–740.
- Chen ZF, Gao JY (2011). Study on size-dependent sex

- allocation in *Hedychium coccineum* (Zingiberaceae). *Journal of Yunnan University (Natural Science Edition)*, 33, 594–603. (in Chinese with English abstract) [陈智发, 高江云 (2011). 红姜花 *Hedychium coccineum* 依赖个体大小的性分配研究. 云南大学学报(自然科学版), 33, 594–603.]
- Fabbro T, Körner C (2004). Altitudinal differences in flower traits and reproductive allocation. *Flora*, 199, 70–81.
- Fan BL, Meng JL, Zhao ZG, Du GZ (2008). Influence of altitude on reproductive traits and resource allocation of species of ranunculaceae at east Qinghai-Tibetan Plateau. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 28, 805–811. (in Chinese with English abstract) [樊宝丽, 孟金柳, 赵志刚, 杜国祯 (2008). 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, 28, 805–811.]
- Gao HY (2008). *Adaptive Strategies of Seven Species of Saussurea DC. in Alpine Meadow of Eastern Qinghai-Tibetan Plateau of China*. Master degree dissertation, Northwest Normal University, Lanzhou. (in Chinese with English abstract) [高宏岩 (2008). 七种风毛菊属植物在青藏高原东缘高寒草甸的适应对策. 硕士学位论文, 西北师范大学, 兰州.]
- Gao SF (2007). *Studies on the Sex Allocation and Reproductive Allocation of Saussurea DC. in the Eastern of Qinghai-Tibet Plateau*. Master degree dissertation, Northwest Normal University, Lanzhou. (in Chinese with English abstract) [高素芳 (2007). 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. 硕士学位论文, 西北师范大学, 兰州.]
- Guo H, Mazer SJ, Du GZ (2010). 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*, 97, 1334–1341.
- Hautier Y, Randin CF, Stöcklin J, Guisan A (2009). Changes in reproductive investment with altitude in an alpine plant. *Journal of Plant Ecology*, 2, 125–134.
- He YP, Duan YW, Fei SM, Liu JQ, Yang HL (2008). Resource allocation of *Primula nutans* population in the alpine wetland of the East Qinghai-Tibetan Plateau, China. *Chinese Journal of Applied & Environmental Biology*, 14, 180–186. (in Chinese with English abstract) [何亚平, 段元文, 费世民, 刘建全, 杨慧玲 (2008). 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, 14, 180–186.]
- Körner CH (2008). *Functional Plant Ecology of High Mountain Ecosystems*. Science Press, Beijing.
- Li B, Liu ZJ, Zhao ZG, Hu C, Ren HM, Wu GQ (2013). Influence of altitude on reproductive traits and reproductive allocation of different colours in *Anemone obtusiloba* populations. *Acta Prataculturae Sinica*, 22, 10–19. (in Chinese with English abstract) [李冰, 刘左军, 赵志刚, 胡春, 任红梅, 伍国强 (2013). 海拔对钝裂银莲花不同花色居群间繁殖特征及繁殖分配的影响. 草业学报, 22, 10–19.]
- Li Y, Xue L, Liu HJ, Cao GX (2010). Size-dependent sex investment in *Cardiocrinum giganteum* (Liliaceae). *Journal of Southwest University (Natural Science Edition)*, 32(12), 67–73. (in Chinese with English abstract) [李燕, 薛林, 刘虹君, 操国兴 (2010). 大百合大小依赖的性分配. 西南大学学报(自然科学版), 32(12), 67–73.]
- Liang Y (2009). *Reproductive Allocation Strategies of Gentiana in the Eastern of Qinghai-Tibet Plateau*. Master degree dissertation, Northwest Normal University, Lanzhou. (in Chinese with English abstract) [梁艳 (2009). 青藏高原东缘龙胆属植物繁殖分配对策研究. 硕士学位论文, 西北师范大学, 兰州.]
- Méndez M, Traveset A (2003). Sexual allocation in single-flowered hermaphroditic individuals in relation to plant and flower size. *Oecologia*, 137, 69–75.
- Meng LH, Wang ZK, Liu CY, Zhu WL (2011). Reproductive allocation of an alpine perennial, *Polygonum macrophyllum*. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 31, 1157–1163. (in Chinese with English abstract) [孟丽华, 王政昆, 刘春燕, 朱万龙 (2011). 高山植物圆穗蓼的繁殖资源分配. 西北植物学报, 31, 1157–1163.]
- Shi Z, Jin SY (1999). *Flora of China*. Vol. 78. Book 2. Science Press, Beijing. 191. (in Chinese) [石铸, 靳淑英 (1999). 中国植物志. 第78卷. 第2分册. 科学出版社, 北京. 191.]
- Sonamtso, Wang YF, Li M, Yue YC, Li MX (2013). Reproductive allocation of *Saussurea hieracioides* (Asteraceae), a common species in eastern margin of Qinghai-Tibet Plateau. *Chinese Journal of Ecology*, 32, 1433–1438. (in Chinese with English abstract) [索南措, 王一峰, 李梅, 岳永成, 李毛先 (2013). 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, 32, 1433–1438.]
- Su M, Qi W, Yang M, Du GZ (2009). Altitudinal differences in flower traits and reproductive allocation of *Delphinium pylzowii* (Ranunculaceae) at east Qinghai-Tibetan Plateau. *Journal of Lanzhou University (Natural Sciences)*, 45(2), 61–65. (in Chinese with English abstract) [苏梅, 齐威, 阳敏, 杜国祯 (2009). 青藏高原东部大通翠雀花的花特征和繁殖分配的海拔差异. 兰州大学学报(自然科学版), 45(2), 61–65.]
- Tomimatsu H, Ohara M (2006). Evolution of hierarchical floral resource allocation associated with mating system in an animal-pollinated hermaphroditic herb, *Trillium camtschaticense* (Trilliaceae). *American Journal of Botany*, 93, 134–141.
- Wang Y, Du GZ, Guo SQ, Zhao ZG (2009). Trade-off between size and number of capitulum and seed in *Saussurea*

- japonica*: Effects of resource availability. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 33, 681–688. (in Chinese with English abstract) [汪洋, 杜国祯, 郭淑青, 赵志刚 (2009). 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, 33, 681–688.]
- Wang Y, Hu LJ, Duan WY, Yang YP (2010). Altitudinal variations in reproductive allocation of *Bergenia purpurascens* (Saxifragaceae). *Acta Botanica Yunnanica*, 32, 270–280. (in Chinese with English abstract) [王赞, 胡莉娟, 段元文, 杨永平 (2010). 岩白菜(虎耳草科)不同海拔居群的繁殖分配. 云南植物研究, 32, 270–280.]
- Wang YF (2009). *Studies on Ecology and Biology of the Genus of Saussurea (Compositae) in the East of Qinghai-Tibetan Plateau*. PhD dissertation, Lanzhou University, Lanzhou. (in Chinese with English abstract) [王一峰 (2009). 青藏高原东缘风毛菊属植物生态与生物学研究. 博士学位论文, 兰州大学, 兰州.]
- Wang YF, Li M, Li SX, Guo J, Chen YP, Wang RX (2012a). Variation of reproductive allocation along elevations in *Saussurea stella* on East Qinghai-Xizang Plateau. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 36, 1145–1153. (in Chinese with English abstract) [王一峰, 李梅, 李世雄, 郭杰, 陈玉萍, 王瑞雪 (2012a). 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, 36, 1145–1153.]
- Wang YF, Liu QQ, Pei ZY, Li HY (2012b). Correlation between altitude and reproductive allocation in three *Saussurea* species on China's Qinghai-Tibetan Plateau. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 36, 39–46. (in Chinese with English abstract) [王一峰, 刘启茜, 裴泽宇, 李海燕 (2012). 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, 36, 39–46.]
- Wang YF, Pei ZY, Liu QQ (2012c). Correlation analysis between altitude and reproductive allocation and floral traits in *Saussurea iodostegia* Hance. *Journal of Northwest A & F University (Natural Science Edition)*, 40(6), 195–200. (in Chinese with English abstract) [王一峰, 裴泽宇, 刘启茜 (2012c). 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), 40(6), 195–200.]
- Wang YF, Yue YC (2014). Effects of resource allocation and floral traits on the number and mass of *Saussurea undulata* seeds from different elevations in eastern Qinghai-Xizang Plateau. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 38, 366–374. (in Chinese with English abstract) [王一峰, 岳永成 (2014). 青藏高原东缘不同海拔边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, 38, 366–374.]
- Worley AC, Barrett SCH (2000). Evolution of floral display in *Eichhornia paniculata* (Pontederiaceae): Direct and correlated responses to selection on flower size and number. *Evolution*, 54, 1533–1545.
- Zhang DY (2000). *Researches on Theoretical Ecology*. Higher Education Press, Beijing. (in Chinese) [张大勇 (2000). 理论生态学研究. 高等教育出版社, 北京.]
- Zhang DY, Jiang XH (2001). Mating system evolution, resource allocation, and genetic diversity in plants. *Acta Phytocologica Sinica*, 25, 130–143. (in Chinese with English abstract) [张大勇, 姜新华 (2001). 植物交配系统的进化、资源分配对策与遗传多样性. 植物生态学报, 25, 130–143.]
- Zhang JG, Wang XP, Li XR, Zhang ZS, Wang G, Wang S, Ma FY (2005). Advances and prospect of researches on desert plant life history strategies. *Journal of Desert Research*, 25, 306–314. (in Chinese with English abstract) [张景光, 王新平, 李新荣, 张志山, 王刚, 王桑, 马风云 (2005). 荒漠植物生活史对策研究进展与展望. 中国沙漠, 25, 306–314.]
- Zhang LJ, Shi YX, Pan XL (2007). Analysis of correlativity between reproductive allocation and altitude in plants. *Journal of Northwest University (Natural Science Edition)*, 37, 77–80. (in Chinese with English abstract) [张林静, 石云霞, 潘晓玲 (2007). 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), 37, 77–80.]
- Zhang Q, Zhao CZ, Ma XL, Hou ZJ, Li Y (2013). Response of reproductive allocation of *Stellera chamaejasme* population in alpine grassland to altitude. *Chinese Journal of Ecology*, 32, 247–252. (in Chinese with English abstract) [张茜, 赵成章, 马小丽, 侯兆疆, 李钰 (2013). 高寒草地狼毒种群繁殖分配对海拔的响应. 生态学杂志, 32, 247–252.]
- Zhao ZG (2006). *Reproductive Strategies of Common Species of Ranunculaceae at Alpine Meadow in Qinghai-Tibetan Plateau*. PhD dissertation, Lanzhou University, Lanzhou. (in Chinese with English abstract) [赵志刚 (2006). 青藏高原高寒草甸常见毛茛科植物繁殖对策研究. 博士学位论文, 兰州大学, 兰州.]
- Zheng HY (2011). *Size-Dependent Sex Allocation in a Hermaphrodite Herb Flowers, Hosta rectifolia (Liliaceae)*. Master degree dissertation, Sichuan Agricultural University, Ya'an. (in Chinese with English abstract) [郑惠尹 (2011). 紫萼(*Hosta ventricosa*)个体大小信赖的性分配. 硕士学位论文, 四川农业大学, 雅安.]

责任编委: 安黎哲 责任编辑: 李 敏