

金沙江干热河谷车桑子生殖枝 生物量分配的性别差异

卢雪佳, 刘方炎, 高成杰, 李 昆*

(中国林业科学研究院 资源昆虫研究所, 昆明 650224)

摘 要:以车桑子生殖枝为材料,通过野外调查、取样以及各器官生物量的测定,研究金沙江干热河谷地区车桑子不同性别植株生殖枝生物量分配特征。结果表明:(1)金沙江干热河谷地区车桑子种群雄:雌性别比为 0.11,极显著的偏离 1:1($P<0.001$),种群偏雌性。(2)车桑子生殖枝的形态特征和生物量分配特征均具有显著的性别差异;雌性植株生殖枝花朵生物量和总生物量显著高于雄性和两性植株($P<0.05$),而后两者之间无显著差异;生殖枝生殖分配具有显著的性别差异($P<0.05$),但生殖枝叶生物量无性别差异。(3)生殖枝生物量大小与花朵生物量、营养生物量均呈极显著正相关关系($P<0.001$)。营养生物量与花朵生物量之间为显著正相关关系($P<0.01$),生殖分配与生殖枝大小无相关关系。研究认为,车桑子生殖枝营养生长与生殖生长不具有权衡关系,且生殖分配不具有个体大小依赖性,特定生物量分配模式可能是对金沙江干热河谷区资源利用、环境适应的一种特殊形态模式。

关键词:车桑子;性别比;生物量;生殖分配;权衡

中图分类号:Q944.3 **文献标志码:**A

Gender Differences in Biomass Allocation of Reproductive Twigs of *Dodonaea viscosa* in the Dry-hot Valley of Jinsha River

LU Xuejia, LIU Fangyan, GAO Chengjie, LI Kun*

(Research Institute of Resource Insects, Chinese Academy of Forestry, Kunming 650224, China)

Abstract: Based on field investigation, sample collection and determination of biomass in various organs, we studied the biomass distribution characteristics of reproductive twigs of *Dodonaea viscosa* in the dry-hot valley of Jinsha River. The results showed that: (1) female plants in *D. viscosa* population in the dry-hot valley of Jinsha River had significant advantages, and the sex ratio of male/female was 0.11, which showed a very significant deviation from the ratio of 1:1 ($P<0.001$). (2) The morphological characteristics and biomass allocation traits of the twigs were gender-different. The flower biomass and total biomass of female reproductive twigs were significantly higher than those of male and bisexual twigs ($P<0.05$), but there was no significant difference for biomass distribution between male and bisexual. Gender differences have been found in reproductive distribution, but not in leaves biomass of reproductive twigs. (3) There was a significant positive correlation between reproductive biomass of twigs and flower biomass, as well as vegetative biomass and flower biomass ($P<0.001$), but there was no significant correlation be-

收稿日期: 2018-08-01; 修改稿收到日期: 2018-09-18

基金项目: “十二五”国家科技计划(2015BAD07B0404); 2017 国家重点研发计划(2017YFC0505101)

作者简介: 卢雪佳(1993—), 女, 在读硕士研究生, 主要从事防护林的研究。E-mail: 1771836520@qq.com

* 通信作者: 李 昆, 研究员, 主要从事西南干热河谷地区植被恢复研究。E-mail: caflikun@163.com

tween reproductive allocation and the size of reproductive twigs. Our results indicated that there was no trade-off between vegetative growth and reproductive growth, and reproductive allocation was not dependent on individual size. This biomass allocation model of *D. viscosa* might be an adaptation to the special environment of the dry-hot valley of Jinsha River.

Key words: *Dodonaea viscosa*; sex ratio; biomass; reproductive allocation; trade-off

不同性别植株在长期的进化中形成了不同的生存、生长、繁殖及资源配置的特征^[1]。性别分配理论认为,植物对一种性别的资源投入增多,会导致对另一种性别的资源投入的减少^[2]。何梅等^[1]总结出干旱胁迫下,大部分雌雄异株植物中雄株表现出更好的生长特征,且具有更高的抗性和适应性。不同生境中雌雄个体的生长状况不同,如肥沃、湿润等优良环境中雌株长势较好,养分缺乏、干旱等恶劣环境中雄株长势较好。由于雌雄异株植物的雌株、雄株对资源的需求、获取及分配存在差异,使得植物能在有限环境中获得相应能量得以生存、生长和繁殖^[3]。此外,雌雄异株植物不同性别对生殖投入状况的差异,及对环境胁迫如光照、水分、温度及干扰程度等不同的响应均可能导致雌雄株生长差异,进而引起性别比的失衡^[1,3]。

植物构件之间存在一定的权衡关系。在资源一定的条件下,植物的营养和繁殖生长则需进行权衡^[4]。在特定生境中,植物将产生的能量在生殖生长和营养生长之间进行优化分配,使得植物的生长、生殖具有更高的生态适应性^[5]。生殖枝是植物生长最活跃的部分,包含花、果、叶和枝,生殖枝的生物量分配特征对研究植物生活史对策具有重要意义^[4]。

车桑子(*Dodonaea viscosa*)是无患子科(Sapindaceae)车桑子属的灌木或小乔木。其具有耐干旱、萌生能力强、根系发达和丛生性等生长习性,是一种良好的保水固土植物^[6-7]。车桑子在干热河谷地区植被恢复方面发挥着重要作用,具有较高的生态价值。据报道,车桑子为雌雄异株植物^[8],但在野外调查中发现,车桑子除雌株、雄株外,还存在兼有雄蕊和雌蕊的“两性”植株。本研究以车桑子生殖枝为对象,探讨了不同性别植株形态特征差异、生物量积累及分配特征,以及营养生长与生殖生长之间的关系,为深入理解车桑子生殖特性及其对于干热河谷环境的生态适应性提供科学资料。

1 材料和方法

1.1 研究区概况

研究区位于云南省楚雄自治州元谋县金沙江干

热河谷区(101°51'18"E,25°40'05"N,海拔 1 220 m)。年降水量 634.0 mm,年平均温度 21.9 ℃,极端高温为 42.0 ℃,极端低温为-0.8 ℃,干湿季分明,年蒸发量远远大于年降水量,特点为既干又热^[9-10]。主要植被类型为滇榄仁(*Terminalia franchetii*)、余甘子(*Phyllanthus emblica*)、车桑子(*D. viscosa*)、扭黄茅(*Heteropogon contortus*)、云贵卷柏(*Selaginella mairei*)、九死还魂草(*Selaginella pulvinata*)等植物组成的稀树灌木草丛。

1.2 样本选取

本研究中,生殖枝定义为末端生殖枝,即从小枝最顶端到第一个分叉处,通常不分枝。生殖枝由生殖器官(果/花)和营养器官(叶+茎)组成,所以生殖枝可以划分为果/花、叶和茎三部分。于 2017 年 10 月(车桑子为盛花期),在车桑子集中分布区,选择人为干扰少的山坡,每隔 20 m 随机设置 1 个 10 m×10 m 的样地,共设置 12 个,调查样地内株高 1 m 以上所有车桑子不同性别植株个体数、分枝数、株高、冠幅(东西冠幅和南北冠幅的平均数)等。随机选取不同性别车桑子植株,采集完整的生殖枝。每一性别选择 6~10 棵植株,每个植株选取 8~13 个生殖枝,测量枝长、枝基茎、花朵数。按性别将每个样品的花序、叶片(含叶柄)和枝,分别装在信封内,放在 80 ℃烘箱内烘干 48 h 至恒重,记录干重。本实验中,生物量均以干重表示。营养器官生物量为叶+枝的干重,生殖器官生物量为花序的干重,生殖枝总生物量为营养器官生物量+生殖器官生物量。相关参数计算:生殖器官生物量比=生殖器官生物量/生殖枝总生物量,即生殖分配。

1.3 数据分析

利用卡方检验性别比与 1:1 的差异,进行每个生殖枝各性状特征的算术平均值计算。对于性别之间的性状差异,先用非参数检验每组是否符合正态分布,对于服从正态分布的,用 One-way ANOVA 进行方差分析,LSD 进行多重比较。对于不服从正态分布的用非参数检验进行比较。对生殖生物量、营养生物量及生殖分配与生殖枝总生物量之间、生殖生物量与营养生物量之间进行相关性分析和线性

回归分析。SPSS19.0 进行数据分析,Excel 进行制图。

2 结果与分析

2.1 车桑子群体性别比

在所调查的车桑子群落中,每个样地中(100 m²)平均有车桑子植株(12.8±4.75)丛,其中雌株(9.2±5.46)丛、雄株(1.0±0.45)丛、两性植株(2.2±1.25)丛,(0.6±0.12)丛未繁殖植株(表 1)。雄株和雌株的比例为 0.11,经卡方检验, $\chi^2=21.712$, $P<0.001$,极显著偏离了性别比 1:1,且种群偏雌性。车桑子的地径、冠幅和分枝数不具有性别差异。雌株的平均株高显著大于雄株和两性植株($P<0.05$),但后两者之间没有显著差异。

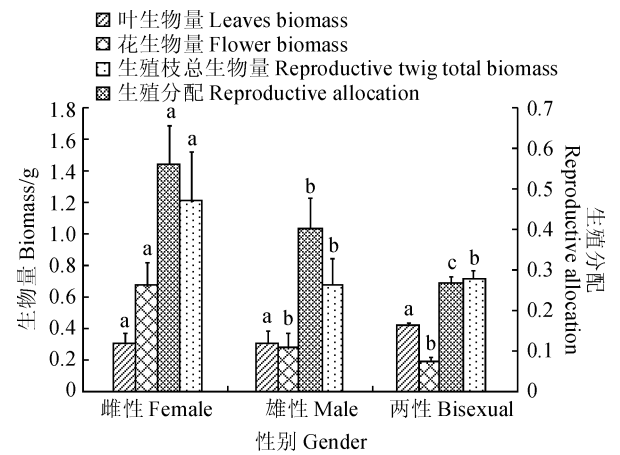
2.2 车桑子生殖枝的形态特征

不同性别车桑子的生殖枝叶片数、花朵数和茎生物量存在显著差异($P<0.05$),生殖枝长度、基茎无显著差异(表 2)。其中,雌性植株生殖枝茎生物量干重显著高于雄性和两性($P<0.05$)但雄性和两性生殖枝之间无显著差异;而叶数与茎生物量相反,雌性植株生殖枝显著低于雄性和两性($P<0.05$)。雄性植株生殖枝花朵数显著大于雌性和两性($P<0.05$),且雌性植株和两性植株的生殖枝之间差异不显著。

2.3 车桑子生殖枝生物量积累及分配的性别差异

在生殖枝水平上,车桑子叶片生物量均值表现为两性>雌性>雄性,但不同性别之间差异不显著

(图 1)。车桑子生殖枝花朵生物量表现为雌性>雄性>两性,而总生物表现为雌性>两性>雄性,雌性生殖枝花朵生物量和总生物量均显著高于雄性生殖枝和两性生殖枝($P<0.05$),而雄性和两性之间差异不显著。且雄性和两性之间差异不显著。车桑子生殖分配表现为雌性>雄性>两性,具有明显的性别差异,且 3 种不同性别之间均存在显著差异($P<0.05$)。



不同小写字母表明差异显著($P<0.05$)
图 1 生殖枝水平上叶生物量、花朵生物量、生殖分配和生殖枝总生物量
Different normal letters indicate significant differences($P<0.05$)

Fig.1 The leaf biomass, flower biomass, reproductive allocation and reproductive twig total biomass at reproductive twig level

表 1 每个样地车桑子生长概况

Table 1 A survey of growth of *D. viscosa* in each sample plot

性别 Gender	株/丛数 Plant/cluster number	分枝数 Branching number	株高 Plant height/cm	地径 Ground diameter/cm	冠幅 Crown width/cm
雌性 Female	9.2±5.46a	9.29±1.61a	132.37±30.08a	1.10±0.25a	90.02±20.41a
雄性 Male	1.0±0.45b	7.50±1.22a	80.00±11.55b	0.78±0.39a	68.38±37.20a
两性 Bisexual	2.2±1.25b	10.17±1.51a	100.29±14.15b	0.80±0.35a	72.29±8.67a

注:不同小写字母表明差异显著($P<0.05$),下同
Note: Different normal letters indicate significant differences($P<0.05$). The same as below

表 2 生殖枝各构件指标特征

Table 2 Reproductive twig features of various components

性别 Gender	叶数 Leaf number	花朵数 Flower number	枝茎 Twig diameter/mm	枝长 Twig length/cm
雌性 Female	8.82±5.15b	29.16±9.82b	1.88±0.30a	10.34±2.95a
雄性 Male	15.08±6.38a	74.12±20.25a	1.70±0.11a	8.83±1.80a
两性 Bisexual	15.25±0.92a	39.34±15.22b	1.69±0.14a	9.13±0.61a

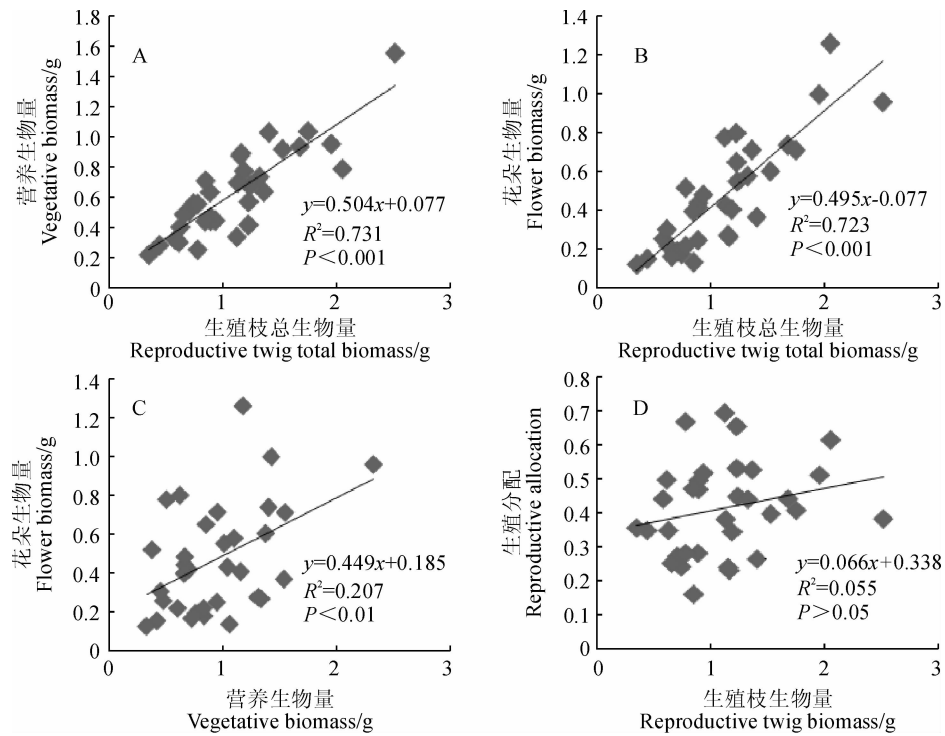


图 2 生殖枝大小与生殖分配的关系

Fig. 2 The relationship between reproductive twig size and reproductive allocation

2.4 生殖分配与生殖枝大小的关系

车桑子生殖枝营养器官(包括叶片和枝干)和花朵的生物量与生殖枝总生物量之间均呈极显著的线性正相关关系($R^2=0.731, P<0.001$,图 2,A ; $R^2=0.723, P<0.001$,图 2,B),即生殖枝总生物量越大,其营养器官和花朵的生物量越大。营养器官(叶片和枝)与花朵生物量之间也呈显著的线性正相关关系($R^2=0.207, P<0.01$,图 2,C),即生殖器官干重随着营养器官干重增加而成一定比例增加。经过最优回归拟合,可得出车桑子生殖分配与生殖枝总生物量之间不存在显著的关系($R^2=0.055, P>0.05$,图 2,D)。即在生殖枝水平上,生殖分配并不会随着生殖枝的大小变化而变化。

3 讨论

3.1 车桑子生殖分配的性别差异

以往的研究结果表明植物用于生殖、生长和防御活动等的结构特征的资源配置存在性别差异^[11-15]。其中,水淹、海拔及特殊生境等均能造成生殖分配模式的性别差异^[16-18]。一般来说,雌性生殖分配往往高于雄性,因为雄性生殖活动仅持续到散粉结束,而雌性的生殖活动从开花一直到种子产生^[11]。Leigh A 等^[19]总结了前人的研究,表明雌雄异株植株中大部分雌性植株生殖分配大于雄性,极

少一部分风媒植物雌株和雄株生殖分配相等,雄性 *Gynatrix pulchella* 则因每枝花朵大、花数多、叶少,而表现为雄性生殖分配大于雌性。本研究中,车桑子雌性生殖枝的花朵生物量、生殖枝总生物量及生殖分配均显著高于雄性。由此可知,车桑子的这种生殖分配模式符合一般规律。进一步表明,干热河谷地区车桑子通过增加生殖投入保证其生殖活动的进行,进而保证种群的繁衍。不同性别的资源分配模式也受生长需求的影响而存在差异,如 *Mercurialis annua* 雄性为获取更多的氮,更多的资源分配给根系而减少生殖投入;而雌性为获取更多的资源,将更多的资源分配给能够获取碳的器官;造成了雌性比雄性大,种群偏雌^[20]。不同性别的生殖投入的差异被认为是植物种群性别比偏离的主要原因之一^[17]。樊艳欣等^[17]认为高海拔地区冬瓜杨(*Populus purdomii*)和川滇柳(*Salix magnifica*)的叶与生殖结构的权衡关系被破坏从而导致性别比失衡。研究表明高山地区 *Aciphylla simplicifolia* 的生物量获取是有限的,而雌株生殖投入高于雄株,就会使得雌花数减少或雌性存活率降低,从而造成种群偏雄^[18,21]。此外,环境因素也影响种群的性别比。有试验表明, *Silene otites* 雄株对干旱胁迫更敏感,干旱胁迫下雄株的死亡数多于雌株,使得种群性别比发生变化^[22]。本研究中,车桑子雌株株高显著高于

雄株,冠幅、地径等稍高于雌株,种群性别比失衡且显著偏雌。一方面表明可能车桑子雄株对于热环境更敏感,更加脆弱,而雌株具有更好的适应性。另一方面,因为金沙江干热河谷地区光资源丰富,植物更趋向于碳的捕获。我们在野外观察到雌花无花瓣且发育过程中一直到果期中期,雌花都是绿色,因此车桑子雌花和早期的果也可能进行光合作用,并进行资源的积累。这可能补偿了雌性生殖过程中需要的较大成本^[23]。而车桑子雌、雄植株生殖枝的生殖器官生物量与营养器官生物量之间不存在权衡,则可能是导致种群偏雌的原因。由此可见,车桑子雌株能更好地适应干热河谷特殊环境并能够进行良好的生殖活动。但植物种群性别比失衡可能限制未来的种群发展^[11],因此,未来仍需对车桑子种群进行连年观测。此外,植物性别功能目的不同可能导致植物的生殖分配模式的差异,如雄性是为了交配成功,雌性是为了繁衍后代。尽管在生态系统中,植物的繁育系统比较复杂,但雌雄的适合度却是一定的,因此植物个体通常被认为是只具有雄性功能或雌性功能^[2,19,24]。本研究发现了车桑子同时具有雌蕊和雄蕊的两性植株,其生殖分配最低,生长状况较差。表明两性植株并不能很好地适应干热环境。而车桑子的这种两性植株是否真正具有两性功能,还需要进一步研究。

3.2 车桑子生殖分配与生殖枝大小的关系

植物的营养生长和生殖生长须从已获得的有限资源中获取能量^[4]。植物生殖分配格局是物种与环境如温度、水分、光照等共同长期作用的结果^[25]。在以往的研究中,植物的生殖器官生物量会随着个体大小的变化而变化。本研究中,生殖枝大小对花朵生物量、营养器官生物量均有显著影响,呈极显著的线性正相关关系。即随着生殖枝个体的增大其可利用资源越多,分给营养器官、有性生殖器官的资源越多。这一现象与黄帚橐吾(*Ligularia virgaurea*)、垂穗披碱草(*Elymus nutans*)及胡卢巴属(*Trigonella*)短命植物的研究结果一致^[26-28]。此外,本研究中,车桑子营养器官生物量与花朵生物量呈线性正相关,表明生殖器官生物量增加与营养器官的生物量增加是呈一定比例的,生殖生长是建立在营养生长的基础上的。胡卢巴属(*Trigonella*)4种植物(*T. cancellata*、*T. monantha*、*T. orthoceras*和 *T. arcuata*)、水青树(*Tetracentron sinense* Oliv.)以及冰草(*Agropyron cristatum*)均出现了类似情况^[28-30]。但也有研究表明植物对生殖生物量

的投入随着个体增大而增大,但这是建立在植株的营养生长必须到一定大小的基础上即存在一个“阈值”,如 Weiner 研究的一年生短命植物和藜芦(*Veratrum nigrum*)^[31-32]。本研究中,车桑子生殖期花朵生物量与营养生物量存在线性回归关系但无正的 x 轴截距,表明车桑子繁殖并不存在“阈值”。可能是干热河谷恶劣的环境使得车桑子需要迅速进入繁殖状态,获得繁殖的优先权。通常生殖分配与个体生物量大小表现出一定的关系,一类如小花风毛菊(*Saussurea parviflora*)、黄帚橐吾(*L. virgaurea*)、白刺属(*Nitraria*)植物及多年生龙胆属(*Gentiana*)植物生殖分配随个体大小的增大而减小^[25-26,33-34];一类如较高海拔的紫翅猪毛菜(*Salsola affinis*)和较低海拔的钠猪毛菜(*Salsola nitraria*)等植物生殖分配随着个体大小的增加而增加^[35];另一类如:缙云山马尾松(*Pinus massoniana*)及华北驼绒藜(*Ceratoides arborescen*)等植物,生殖分配随着个体的增加先增加后减小^[36-37];还有一类如垂穗披碱草(*E. nutans*)、秋华柳(*Salix variegata*)、短命植物伊利郁金香(*Tulipa iliensi*)和棱叶韭(*Allium caeruleum*)等植物,生殖分配与植物大小没有明显关系^[16,27,38]。本研究中,车桑子生殖分配与生殖枝大小并没有显著的相关性,属于最后一种类型。虽然车桑子生殖器官生物量会随着生殖枝大小而变化,但生殖分配并不会随着生殖枝大小变化而变化。表明车桑子在生殖期生殖枝水平上的营养生长和生殖生长是不存在权衡的。这与低海拔地区部分常绿杜鹃和黄帚橐吾(*L. virgaurea*)等植物的研究存在差异^[4,26]。一方面可能是因为金沙江干热河谷地区,既干又热的生境特点使得植物受到环境胁迫的影响比较大。植物既要保持营养生长使得植株得以生存,又要保持一定的生殖生长来使种群得以维持。生殖生长和营养生长出现的协同关系,说明可能受到遗传因素占主导地位的影响,生殖分配比例更趋向于一定。另一方面,例如,研究表明鼠李(*Rhamnus davurica*)在树枝、植株及种群水平的营养和生殖生长不存在权衡^[39];高山鼠李(*Rhamnus alpinus*)在小枝水平和树枝水平也未检测到生殖成本^[12];杞柳(*Salix integra*)雌株在小枝水平和整个植株水平,生殖资源投入的增加并没有导致营养生长资源投入的减少^[13],则可能是由于植物各水平的构件自组织化水平不同,生殖资源可能发生转移,植物营养和生殖生长之间的权衡可能被隐藏起来,就不易被检测到。

综上所述,元谋地区车桑子种群偏雌。车桑子在生殖枝形态特征、生物量积累及生物量分配方面具有性别差异。生殖枝越大则分配给营养生长、生殖生长的资源越多。生殖枝水平上的生殖生长与营

养生长之间并不存在权衡关系。生殖分配与生殖枝大小之间不存在明显关系。可能是车桑子对元谋干热河谷地区特殊环境的一种适应特性。

致谢:感谢国家林业局元谋荒漠生态系统研究站刘昆友同志在样地调查、样品采集等方面提供的帮助。

参考文献:

- [1] 何 梅, 孟 明, 施大伟, 等. 雌雄异株植物对干旱胁迫响应的性别差异[J]. 植物资源与环境学报, 2015, **24**(1): 99-106.
HE M, MENG M, SHI D W, *et al.* On gender difference of dioecious plant in response to drought stress [J]. *Journal of Plant Resources and Environment*, 2015, **24**(1): 99-106.
- [2] 赵志刚, 杜国桢, 刘左军. 雌雄同花植物的性分配[J]. 生态学报, 2005, **25**(10): 2 725-2 733.
ZHAO Z G, DU G Z, LIU Z J. Sex allocation in hermaphroditic plants [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2005, **25**(10): 2 725-2 733.
- [3] 陈 娟, 李春阳. 环境胁迫下雌雄异株植物的性别响应差异及竞争关系[J]. 应用与环境生物学报, 2014, **20**(4): 743-750.
CHEN J, LI C Y. Sex-specific responses to environmental stresses and sexual competition of dioecious plants [J]. *Chinese Journal of Applied and Environmental Biology*, 2014, **20**(4): 743-750.
- [4] 张艳茹, 陈 红, 王海洋. 低海拔常绿杜鹃小枝繁殖分配与异速生长关系研究[J]. 西南大学学报(自然科学版), 2016, **38**(3): 77-82.
ZHANG Y R, CHEN H, WANG H Y. The relationships between within-twig reproductive allocation and allometric scaling in evergreen rhododendron at low altitude [J]. *Journal of Southwest University* (Natural Science Edition), 2016, **38**(3): 77-82.
- [5] POORTER H, NIKLAS K J, *et al.* Biomass allocation to leaves, stems and roots: meta-analyses of interspecific variation and environmental control [J]. *New Phytologist*, 2011, **193**(1): 30-50.
- [6] 金振洲. 云南元江干热河谷半萨王纳植被的植物群落学研究[J]. 广西植物, 1999, **19**(4): 289-302.
JIN Z Z. A phytosociological study on the semi-savanna vegetation in the dry-hot valleys of Yuanjiang River, Yunnan [J]. *Guihaia*, 1999, **19**(4): 289-302.
- [7] 王雪梅, 闫帮国, 刘刚才, 等. 元谋干热河谷车桑子种子休眠与萌芽的空间变异特征研究[J]. 热带亚热带植物学报, 2016, **24**(4): 375-380.
WANG X M, YAN B G, LIU G C, *et al.* Spatial variation in seed dormancy and germination of *Dodonaea viscosa* in Yuanmou dry-hot valley, China [J]. *Journal of Tropical and Subtropical Botany*, 2016, **24**(4): 375-380.
- [8] 张 琴, 刘利文, 李俊清, 等. 云南干热河谷区裸地植被恢复过程中车桑子的种群特征[J]. 西南农业学报, 2016, **29**(9): 2 234-2 238.
ZHANG Q, LIU L W, LI J Q, *et al.* Characteristics of *Dodonaea viscosa* population regenerated in abandoned cropland of Yuanmou dry-hot valleys [J]. *Southwest China Journal of Agricultural Sciences*, 2016, **29**(9): 2 234-2 238.
- [9] 王小庆, 刘方炎, 李 昆, 等. 元谋干热河谷滇榄仁群落林下物种多样性与幼苗更新特征[J]. 浙江农林大学学报, 2011, **28**(2): 241-247.
WANG X Q, LIU F Y, LI K, *et al.* Species diversity and seedling regeneration of three *Terminalia frachetii* communities in the hot-dry Yuanmou valley [J]. *Journal of Zhejiang A & F University*, 2011, **28**(2): 241-247.
- [10] 张荣祖. 横断山区干旱河谷[M]. 北京: 科学出版社, 1992: 40-86.
- [11] NICOTRA A B. Reproductive allocation and the long-term costs of reproduction in *Siparuna grandiflora*, a dioecious neo-tropical shrub [J]. *Journal of Ecology*, 1999, **81**(1): 138-149.
- [12] BANUELOS M J, OBESO J R. Resource allocation in the dioecious shrub *Rhamnus alpinus*: the hidden costs of reproduction[J]. *Evolutionary Ecology Research*, 2004, **6**(3): 397-413.
- [13] TOZAWA M, UENO N, SEIWA K. Compensatory mechanisms for reproductive costs in the dioecious tree *Salix integra* [J]. *Botany-botanique*, 2009, **87**(3): 315-323.
- [14] BUCKLEY N E, AVILA SAKAR G. Reproduction, growth, and defense trade-offs vary with gender and reproductive allocation in *Ilex glabra* (Aquifoliaceae) [J]. *American Journal of Botany*, 2013, **100**(2): 357-364.
- [15] 翟飞飞, 孙振元. 木本植物雌雄株生物学差异研究进展[J]. 林业科学, 2015, **51**(10): 110-116.
ZHAI F F, SUN Z Y. Progress in study on sexual differences of woody dioecious plants [J]. *Scientia Silvae Sinicae*, 2015, **51**(10): 110-116.
- [16] SU X, ZENG B, LIN F, *et al.* How does long-term complete submergence influence sex ratio and resource allocation of a dioecious shrub, *Salix variegata*, Franch [J]. *Ecological Engineering*, 2016, **87**(2 016): 218-223.
- [17] 樊艳欣, 姜永雷, 陈 珂, 等. 贡嘎山高海拔上优势杨柳科植物性别比例与繁殖特性[J]. 应用与环境生物学报, 2018, **24**(4): 704-710.
FAN Y X, JIANG Y L, CHEN K, *et al.* Sex ratio patterns and reproductive characteristics in Salicaceae species along Gongga Mountain [J]. *Chinese Journal of Applied and Environmental Biology*, 2018, **24**(4): 704-710.
- [18] PICKERING C M, ARTHUR J M. Patterns of resource allocation in the dioecious alpine herb *Aciphylla simplicifolia* (Apiaceae) [J]. *Austral Ecology*, 2003, **28**(5): 566-574.
- [19] LEIGH A, COSGROVE M, NICOTRA A. Reproductive al-

- location in a gender dimorphic shrub: anomalous female investment in *Gynatrix pulchella* [J]. *Journal of Ecology*, 2006, **94**(6): 1 261-1 271.
- [20] HARRIS M S, PANNELL J R. Roots, shoots and reproduction: sexual dimorphism in size and costs of reproductive allocation in an annual herb[J]. *Proceedings Biological Sciences*, 2008, **275**(1 651): 2 595-2 602.
- [21] PICKERING C M, HILL W. Reproductive ecology and the effect of altitude on sex ratios in the dioecious herb *Aciphylla simplicifolia* (Apiaceae) [J]. *Australian Journal of Botany*, 2002, **50**(3): 289-300.
- [22] SOLDAAT L L, LORENZ H, TREFFLICH A. The effect of drought stress on the sex ratio variation of *Silene otites* [J]. *Folia Geobotanica*, 2000, **35**(2): 203-210.
- [23] OBESO J R. The costs of reproduction in plants [J]. *New Phytologist*, 2002, **155**(3): 321-348.
- [24] 张大勇, 姜新华. 植物交配系统的进化、资源分配对策与遗传多样性[J]. 植物生态学报, 2001, **25**(2): 130-143.
ZHANG D Y, JIANG X H. Mating system evolution, resource allocation, and genetic diversity in plants [J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2001, **25**(2): 130-143.
- [25] 杨亚军, 王一峰, 祁如林, 等. 青藏高原东缘小花风毛菊花期繁殖分配的海拔差异[J]. 四川大学学报(自然科学版), 2018, **55**(1): 207-213.
YANG Y J, WANG Y F, QI R L, *et al.* Reproductive allocation changes from *Saussurea parviflora* in eastern edge of Qinghai-Tibet Plateau at various altitudes during flowering [J]. *Journal of Sichuan University* (Natural Science Edition), 2018, **55**(1): 207-213.
- [26] 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[J]. 植物生态学报, 2002, **26**(1): 44-50.
LIU Z J, DU G Z, CHEN J K. Size-dependent reproductive allocation of *Ligularia virgaurea* in different habitats [J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2002, **26**(1): 44-50.
- [27] 杜国祯, 孙国钧, 王兮之, 等. 垂穗披碱草个体大小依赖的繁殖分配与种群密度的关系[J]. 草业学报, 1999, **8**(2): 26-33.
DU G Z, SUN G J, WANG X Z, *et al.* The relationship between reproductive allocation in individual size dependent and population density of *Elymus nutans* [J]. *Acta Prataculturae Sinica*, 1999, **8**(2): 26-33.
- [28] 姚 红, 谭敦炎, 胡卢巴属 4 种短命植物个体大小依赖的繁殖输出与生活史对策[J]. 植物生态学报, 2005, **29**(6): 954-960.
YAO H, TAN D Y. Size-dependent reproductive output and life-history strategies in four ephemeral species of *Trigonella* [J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2005, **29**(6): 954-960.
- [29] 王 东, 甘小洪, 张雪梅, 等. 水青树不同径级个体构件水平上的生殖配置研究[J]. 林业科学研究, 2017, **30**(4): 667-673.
WANG D, GAN X H, ZHANG X M, *et al.* Reproductive allocation in each DBH class for *Tetracentron siense* Oliv. at individual modules level [J]. *Forest Research*, 2017, **30**(4): 667-673.
- [30] TIAN D, PAN Q, SIMMONS M, *et al.* Hierarchical reproductive allocation and allometry within a perennial bunch grass after 11 years of nutrient addition [J]. *PloS One*, 2012, **7**(9): 1-9.
- [31] WEINER J, CAMPBELL L G, PINO J, *et al.* The allometry of reproduction within plant populations [J]. *Journal of Ecology*, 2009, **97**(6): 1 220-1 233.
- [32] 廖万金, 张全国, 张大勇. 不同海拔藜芦种群繁殖特征的初步研究[J]. 植物生态学报, 2003, **27**(2): 240-248.
LIAO W J, ZHANG Q G, ZHANG D Y. A preliminary study on the reproductive features of *Veratrum nigrum* along an altitudinal gradient [J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2003, **27**(2): 240-248.
- [33] 李清河, 辛智鸣, 高婷婷, 等. 荒漠植物白刺属 4 个物种的生殖分配比较[J]. 生态学报, 2012, **32**(16): 5 054-5 061.
LI Q H, XIN Z M, GAO T T, *et al.* Reproductive allocation in four desert species of genus *Nitraria* L. [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2012, **32**(16): 5 054-5 061.
- [34] 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[J]. 西北植物学报, 2008, **28**(12): 2 400-2 407.
LIANG Y, ZHANG X C, CHEN X L. Individual size and resource allocation in perennial *Gentiana* [J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2008, **28**(12): 2 400-2 407.
- [35] 刘尊驰, 刘华峰, 赵 丹, 等. 紫翅猪毛菜、钠猪毛菜不同个体大小繁殖分配差异及随海拔的变化[J]. 生态学报, 2015, **35**(18): 5 957-5 965.
LIU Z C, LIU H F, ZHAO D, *et al.* Influence of altitude and difference of different-sized individuals on reproductive allocation in *Salsola affinis* C. A. Mey. and *Salsola nitraria* Pall. [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2015, **35**(18): 5 957-5 965.
- [36] 陈劲松, 苏智先. 缙云山马尾松种群生物量生殖配置研究[J]. 植物生态学报, 2001, **25**(6): 704-708.
CHEN J S, SU Z X. Reproductive allocation of biomass in *Pinus massoniana* at Jinyun Mountain [J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2001, **25**(6): 704-708.
- [37] 王普昶, 易 津, 韩智龙, 等. 华北驼绒藜种群生殖分配格局的研究[J]. 干旱区资源与环境, 2008, **22**(12): 174-179.
WANG P C, YI J, HAN Z L, *et al.* Patterns of reproductive biomass allocation of the *Ceratoides arborescens* population [J]. *Journal of Arid Land Resources and Environment*, 2008, **22**(12): 174-179.
- [38] 陶 冶, 张元明. 准噶尔荒漠 6 种类短命植物生物量分配与异速生长关系[J]. 草业学报, 2014, **23**(2): 38-48.
TAO Y, ZHANG Y M. Biomass allocation patterns and allometric relationships of six ephemeroid species in Junggar Basin, China [J]. *Acta Prataculture Sinica*, 2014, **23**(2): 38-48.
- [39] 王 娟, 张春雨, 赵秀海, 等. 雌雄异株植物鼠李的生殖分配[J]. 生态学报, 2011, **31**(21): 6 371-6 377.
WANG J, ZHANG C Y, ZHAO X H, *et al.* Reproductive allocation in dioecious shrub, *Rhamnus davurica* [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2011, **31**(21): 6 371-6 377.

(编辑:裴阿卫)