

祁连山北坡霸王花大小-数量权衡关系的坡向差异

韩玲 赵成章* 徐婷 段贝贝 郑慧玲 冯威

(西北师范大学地理与环境科学学院, 甘肃省湿地资源保护与产业发展工程研究中心, 兰州 730070)

摘要 权衡关系是植物生活史对策理论的基础, 花大小-数量的权衡关系对理解花构件的资源分配具有重要意义。本文采用 GIS 与实验生态学相结合的方法, 研究了祁连山北坡荒漠草原不同坡向霸王 (*Zygophyllum xanthoxylum*) 花大小-数量的关系。结果表明: 随着坡向由北坡向东坡、西坡、南坡转变, 草地植物群落的高度、密度、地上生物量、土壤含水量以及霸王的花大小、分枝数和枝干重呈逐渐减小趋势, 霸王的花数量和繁殖分配逐渐增大; 北坡和南坡霸王的花大小和花数量之间呈极显著负相关 ($P < 0.01$), 异速斜率显著小于 -1 , 东坡和西坡霸王的花大小和花数量之间呈显著负相关 ($P < 0.05$), 异速斜率接近于 -1 。不同坡向霸王在花大小与花数量间“此消彼长”的资源分配权衡关系, 反映了植物优化生境适应性的种群繁殖策略。

关键词 坡向; 花数量; 花大小; 霸王; 权衡; 荒漠

Trade-off relationship between the flower biomass and number of *Zygophyllum xanthoxylum* on different slope aspects in northern slope of Qilian Mountains. HAN Ling, ZHAO Cheng-zhang*, XU Ting, DUAN Bei-bei, ZHENG Hui-ling, FENG Wei (Research Center of Wetland Resources Protection and Industrial Development Engineering of Gansu Province, College of Geography and Environmental Science, Northwest Normal University, Lanzhou 730070, China).

Abstract: Trade-off is the basis of the theory on plant life-history strategies, and the trade-off between flower size and flower number is an important determinant of flower biomass allocation. In this study, GIS and the method of experimental ecology were used to study the relationship between flower size and number of *Zygophyllum xanthoxylum* in response to slope aspects located in desert grasslands on the northern slope of Qilian Mountains, Northwest China. The results showed that the height, density, above-ground biomass, soil moisture content of the plant community and flower size, twig number, dry weight of *Z. xanthoxylum* displayed a pattern of gradual decrease with the aspect turning from north, east, west to south, while the flower number and reproductive allocation of *Z. xanthoxylum* displayed a pattern of gradual increase. The flower size was highly significantly negatively correlated with flower number on the north slope and south slope ($P < 0.01$), and the slopes of the regressions were significantly less than -1 , whereas it was significantly negatively correlated with flower number on the east slope and west slope ($P < 0.05$), and the slopes of the regressions were close to -1 . The trade-off relationship of resource allocation between the flower size and flower number of *Z. xanthoxylum* in different slope aspects reflected the population reproduction strategy via optimizing habitat adaptability of plant.

Key words: slope aspect; flower number; flower size; *Zygophyllum xanthoxylum*; trade-off; desert area.

繁殖是植物生活史中最为关键的环节之一,它关系着种群的形成、发展和进化,也是生物群落和生态系统演替的基础(Hitoshi *et al.*, 2014)。受资源有限性的约束,植物在整个生命过程中,始终需要权衡有限资源在生长与繁殖等功能间的合理分配问题(王一峰等, 2014),植物功能构件的生物量分配格局是植物长期繁衍发展和自然选择的结果,具有重要的进化学意义(Pooter *et al.*, 2012)。花作为植物主要的繁殖器官,起着保护物种基因延续、支持遗传多样性等不可替代的作用,花大小往往与传粉者造访几率密切相关(Fenster *et al.*, 2004),是影响植物交配系统进化和保障繁殖的关键因素(Goodwillie *et al.*, 2010),花数量越多,产生后代的可能性就越大,繁殖适合度就越高(张茜等, 2014)。当植物所处的生态环境或遗传条件使繁殖过程受到限制时,不同繁殖方式所产生的花数量和大小在同一物种内通常会有很大变化(Zhao *et al.*, 2010),有限的资源不能同时增大花大小和数量来增强花展示,必然导致植物进行大小-数量的资源权衡,这不仅会限制植物花展示的进化(张栩佳等, 2014),而且为解释自然界花的多样性形成的生态学意义奠定了基础,体现了植物的繁殖特征和应对外界生境的生活史对策(王永建等, 2010),日益成为繁殖生态学的热点问题(任明迅等, 2012)。坡向作为重要的地形影响因子,控制着水热因子的重新分配,是修饰植被空间分布格局现象的普适性自然法则(常学礼等, 2015),不同坡向荒漠草地的水热空间组合和风等环境因子发生了梯度式的变化,必然使草地群落功能性状的分配格局发生变化(Huang *et al.*, 2015),影响着植物的气体交换及物质生产,进而改变了个体植株用于繁殖的资源数量、并对传粉昆虫的丰富度和活动频率以及植物花功能性状的构型塑造和分布格局产生了干扰和胁迫作用、特别是对花资源配置影响深远(王一峰等, 2012),为应对这些变化植物可能会通过增加繁殖分配或分枝数的生长速率来提高风险规避能力和生存适合度(张茜等, 2014),导致不同坡向植物花大小-数量的资源转换、组合和权衡存在差异,体现了全球气候变化背景下植物资源配置格局的演变趋势(王颖等, 2014)。因此,研究不同坡向植物花大小-数量的权衡关系,对认识植物对环境的敏感性与适应性机制具有重要的理论意义。

霸王(*Zygophyllum xanthoxylum*)是分布于我国

西北部干旱荒漠区的蒺藜科霸王属强旱生小灌木,是荒漠灌丛植被的主要优势种和建群种之一,其抗逆性强、生态可塑性大,具有较好的饲用价值和适口性(李亚等, 2013);霸王主茎明显,枝条多,花和根具有药用价值,异交在繁育系统中扮演着主要的角色,膜翅目昆虫是传粉过程中频率最高的访花者(Chen *et al.*, 2015),而且为吸引更多传粉者,异花授粉植物通常会在花展示上花费更多精力(Goodwillie *et al.*, 2010)。目前,国内外有众多关于植物花部的研究或评述(Katja *et al.*, 2005; Alberto *et al.*, 2011; 王一峰等, 2014; Austen *et al.*, 2015),不乏对植物花大小-数量权衡关系与海拔以及个体大小内在联系(陈学林等, 2009; 张茜等, 2014);关于霸王的研究主要集中在霸王花、叶、根等功能性状对荒漠草地生境的生理适应机制(南江等, 2014; Chen *et al.*, 2015)等,但有关坡向梯度上植物花生物量分配的研究较为薄弱,特别是不同坡向植物花大小-数量间的异速生长关系尚不明确。鉴于此,本文通过研究祁连山北坡荒漠草地不同坡向的霸王种群,探讨以下问题:(1)坡向梯度上花大小-数量存在何种关系?不同坡向是否存在差异?(2)导致这种现象的主要原因有哪些?旨在认识荒漠环境中霸王的繁殖适应对策,为解析荒漠植物生态适应机制提供理论参考。

1 研究地区和研究方法

1.1 研究区概况

研究区位于祁连山北坡中山区的甘肃省肃南县皂矾沟地区,属于山地荒漠草原,海拔 1834~2118 m,年均温 6~7 °C, ≥ 0 °C 积温为 2933~3300 °C,年降水量 173.1 mm,年蒸发量 2013.7 mm,是年降水量的 11.6 倍。土壤为山地灰漠土地,由于气候干燥和长期剥蚀的作用,形成砾石倾斜和裸岩广布的低山地貌景观。植被分布具有明显的水平分异特征,以旱生小半灌木为主,主要植物有霸王、琵琶柴(*Reaumuria soongorica*)、合头草(*Sympne gmaregelii*)、珍珠猪毛菜(*Salsola passerina*)、盐爪爪(*Kalidium foliatum*)和驼绒藜(*Ceratoides laten*),伴生植物有灌木亚菊(*Ajania fruticulosa*)、中亚紫菀木(*Asterothamnus centrali-asiaticus*)、碱韭(*Allium polyrhizum*)、黄花瓦松(*Orostachy spinosus*)、黄花补血草(*Limonium aureum*)和三芒草(*Aristida adscensionis*)等。供试草地

为灌木和旱生草本的混生群落。该研究区在2004年设为永久禁牧区,不存在家畜放牧和人类活动等干扰因素,能够真实反映坡向因素对植物生物学特性和繁殖等功能的影响。

1.2 研究材料

霸王属蒺藜科霸王属多年生灌木植物,高50~120 cm。霸王的花生于叶腋,萼片4,倒卵形、绿色;花瓣4,倒卵形或近圆形、淡黄色、长8~11 mm;花蕊8,雌雄同体,长于花瓣。受活动积温的影响,祁连山北坡荒漠草地霸王种群的花期5—6月,果期7—8月(中国科学院中国植物志编辑委员会,1999)。

1.3 取样方法

在研究区选择一组由3个相连小山组成的低山丘陵群(99°49'E—99°51'E,38°54'N—38°58'N),山的相对高度约190 m,山脚基本位于同一海拔。利用数字高程模型(DEM),将研究区划分为4个坡向,各坡向沿垂直海拔梯度(1850~2000 m)间隔25 m布置长180 m宽10 m的水平样带1条,总计20条水平样带,于2014年5月下旬霸王盛花期进行群落学调查和样品采集,过程如下:

(1)霸王地上功能性状取样。经过连续多年观察发现研究区霸王种群的花期从5月中旬至6月上旬结束,盛花期15 d左右,随着坡向从南坡到北坡的转变,霸王的开花期梯次推迟,南坡比北坡早7~8天,为了保证采集样品均在盛花期,分别于5月25日、5月28—29日和6月3日在南坡、西坡、东坡和北坡样地取样。首先在每一个水平样带内选择12株(大中小各4株)间距10 m以上、发育良好的霸王植株,然后用卷尺测量从茎基部到最高分枝的长度记为株高,南北和东西方向平均直径为冠幅,再统计当年生枝条数和所有花数量,并选取灌层中部4个方位的小枝各1枝,用修枝剪剪下装入大号塑料袋,最后将植株上其余枝条上所有的花从花梗处完整剪下并装入塑料袋,所有样品编码后带回实验室处理。室内将采摘回的植株地上部分,以小枝为单位分成花、茎、叶3部分,在80℃烘箱里烘24 h后用电子天平(0.0001 g)称重,分别获得霸王花、茎、叶的干重。

(2)草地群落学调查,先用手持GPS记录每个水平样带的经纬度,然后在样带内间隔20 m设置1个5 m×5 m的样方,分别测定草地群落植物高度和密度,最后将样方内所有植物分别齐地刈割装入

自封袋,所有样品带回实验室烘干称重,测定群落地上生物量。

(3)土壤水分采样,根据实地考察,霸王75%的根主要集中在40 cm土层内(周向睿等,2006),在每个样方内随机选取3个样点,用土钻(直径=4 cm)采集0~50 cm土层范围内的土壤样品,剔除样品中明显的植物根段和枯落物等杂质,装入编号的铝盒中,带回实验室,在105℃的烘箱内烘12 h,取出称重,计算出各样地0~50 cm土层土壤含水量。

1.4 空间数据

对研究区1:50000地形图利用ArcGIS进行数字化分析,得到栅格大小为25 m的数字高程模型(digital elevation model, DEM)。然后在DEM基础上利用Spatial Analyst模块中的Surface Analysis命令提取坡向,其中坡向采用3次有限差分方法计算得到(Skidmore, 1989),表示地表面上一点的切平面的法线矢量 n 在水平面的投影 n_{xoy} 与过该点的正北方向的夹角,最后利用提取出的坡向指标建立每块样地的数据查找表,其中坡向组别以国际划分法(陈瑶等,2006)确定(圆周角属于315°~360°和0°~45°定为正北坡向)。

1.5 数据处理

利用空间数据采集方法将坡向划分为北坡(315°—360°和0—45°)、东坡(45°—135°)、南坡(135°—225°)和西坡(225°—315°),进行霸王各性状统计分析。花数量指当年生枝条上所有花;花大小用单花干重表示,即植株所有小枝上花的总干重与花数量的比值;植株当年生小枝干重用茎、叶、花3部分干重之和表示;繁殖分配用花总干重与小枝干重的百分比来计算,生殖部分凋落的花等无法收集并且量很少也忽略不计。霸王花大小和花数量相关性的数据分析先进行以10为底的对数转换,使之符合正态分布,再用标准化主轴估计(SMA)的方法分析(Warton *et al.*, 2006),采用 $y = ax^b$,线性转换成 $\lg y = \lg a + b \lg x$,式中 x 和 y 表示两个性状参数, b 表示斜率,即异速生长参数或相对生长的指数,当 $|b| = 1$ 时,两者是等速变化关系;当 $|b|$ 显著偏离1时,两者间为不同程度的异速变化关系(Harvey *et al.*, 1991),由软件(S)MATR Version 2.0(Falster *et al.*, 2012)计算完成。对不同坡向植物功能特征的平均值比较采用单因素方差分析(ANOVA),显著性水平设为0.05,所有数据用SPSS 16.0软件进行分

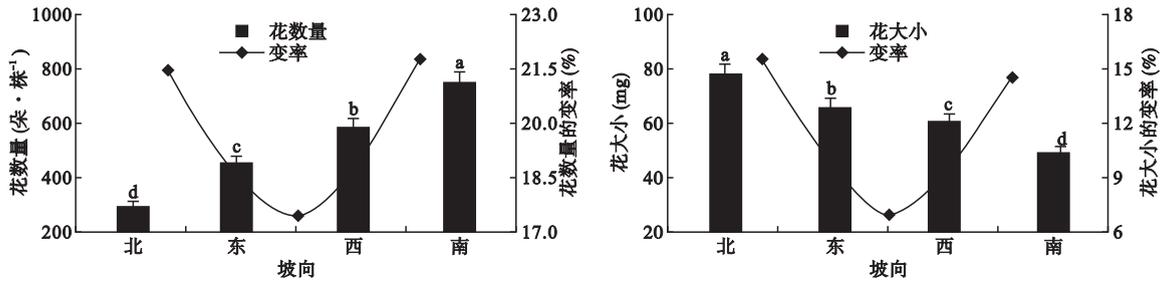


图1 霸王花大小和花数量及变率沿坡向梯度的变化

Fig.1 Changes in flower size and flower number and variability in *Zygothymus xanthoxylum* along aspect gradient

平均值±标准误差。不同小写字母表示坡向间差异显著($P < 0.05$)。

析,用 SigmaPlot 10.0 和 Excel 软件绘图。

2 结果与分析

2.1 不同坡向霸王花大小和花数量的变化

单因素方差分析表明,霸王的花大小和花数量在4个坡向均存在显著差异($P < 0.05$,图1)。随着坡向由北坡转向东、西和南坡,霸王花数量呈逐渐增加趋势,从北坡的295.47朵·株⁻¹增加至南坡的748.16朵·株⁻¹,增加了1.53倍;而霸王的花大小呈相反的变化趋势,从北坡的77.94 mg减小至南坡的49.98 mg,减小了35.87%;东西坡无显著差异($P > 0.05$);随着坡向的依次转变,霸王花数量和花大小在北-东、东-西、西-南间的变率均呈现出先减小后增大的趋势,且各个坡向间花数量的变率大于花大小的变率,花数量在南坡具有最大的变率值,花大小的变率在北坡最大。表明不同坡向的霸王花大小和花数量呈不同的生长规律。

2.2 不同坡向霸王花大小-数量的权衡关系

霸王花大小-数量的权衡关系在不同坡向存在显著差异($P < 0.05$),如图2所示。北坡和南坡霸王花大小和花数量存在极显著负相关,东坡和西坡呈显著负相关。随着坡向从北坡向东、西和南坡转变,霸王花大小-数量的SMA斜率呈先增大后减小的趋势,北坡和南坡的异速斜率显著小于-1,东西坡接近于-1。表明不同坡向的霸王花数量和单花生物量之间存在权衡关系,北坡和南坡霸王花数量的增加速度显著大于花大小减小的速度,东西坡花数量增加的速度接近花大小减小的速度。

2.3 不同坡向的草地群落特征和土壤含水量

草地群落特征和土壤含水量,通过单因素方差分析显示出不同坡向存在差异($P < 0.05$)(表1)。随着坡向由南坡向西、东、北坡转变,群落的密度、高度、地上生物量呈递增趋势;从南坡到北坡,密度和高度分别增加了1.87倍和45.9%,东西坡差异不

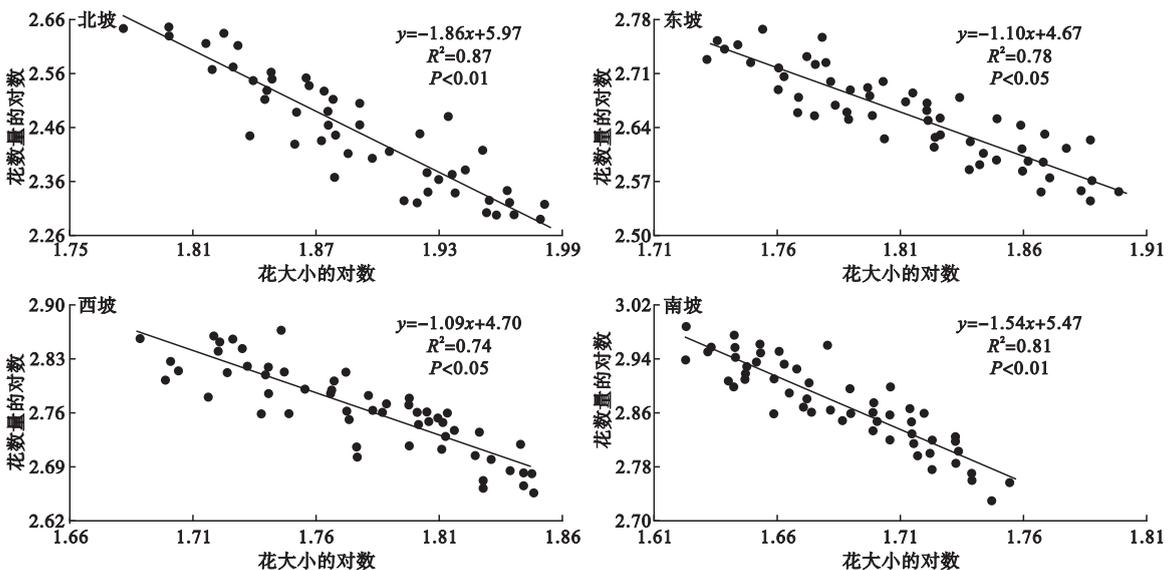


图2 不同坡向霸王花大小和花数量的关系

Fig.2 Relationship between flower size and number of *Zygothymus xanthoxylum* among different aspects

表 1 不同坡向草地群落特征和土壤含水量
Table 1 Community characteristics and soil moisture content among different aspects

坡向	群落特征			土壤含水量 (%)
	密度 (株·m ⁻²)	高度 (cm)	地上生物量 (g·m ⁻²)	
北坡	23±1.21 a	94.80±0.99 a	181.75±4.77 a	11.50±0.58 a
东坡	16±0.65 b	82.32±1.06 b	127.48±5.39 b	8.20±0.33 b
西坡	15±0.38 b	81.70±1.08 b	105.81±3.23 c	7.60±0.46 b
南坡	8±0.20 c	65.00±1.14 c	84.99±7.07 d	6.10±0.43 c

平均值±标准误。同一列不同小写字母表示坡向间差异显著 ($P < 0.05$)。下同。

显著 ($P > 0.05$); 地上生物量逐渐增加, 北坡比南坡增加了 1.14 倍; 草地土壤含水量显著增加, 从南坡

表 2 霸王生物学特征
Table 2 Principal biological characteristics of *Zygophyllum xanthoxylum*

坡向	北坡	东坡	西坡	南坡
株高 (cm)	101.50±4.07 a	73.50±2.02 b	70.33±2.66 b	68.25±2.91 c
冠幅 (cm)	142.89±6.14 a	118.63±4.93 b	126.83±5.34 b	95.25±2.75 c
枝干重 (g)	1.82±0.11 a	1.76±0.07 b	1.75±0.06 b	1.74±0.03 c
分枝数 (个·株 ⁻¹)	90.04±2.93 a	84.78±0.89 b	83.99±0.82 b	80.25±0.69 c
繁殖分配 (%)	14.09±0.35 c	20.04±1.04 b	21.67±0.07 b	26.80±1.11 a

3 讨论与结论

在资源匮乏的生境中, 植物为了达到最大遗传特征和繁殖潜力, 不同功能性状之间会对有限资源的分配存在互相牵制的权衡作用, 便构成一个复杂有序的经济谱性状的权衡关系网络 (Osnas *et al.*, 2013)。植物花大小-数量的权衡关系是植物在面对环境变化和自然选择的压力时, 在自身性状之间根据其功能需求进行的资源权衡配置, 并通过植物内部的能量获取与流动、物质循环和构型调整反作用于种群更新机制和生态系统的稳定性 (陈莹婷等, 2014), 从中可以理解和阐释植物种群进化方向和生存与繁殖的平衡作用机制。本研究发现, 随着坡向从北坡、东坡、西坡向南坡转变, 霸王花数量逐渐增多, 花大小逐渐减小 (图 1、图 2), 北坡和南坡霸王花大小-数量权衡关系呈极显著负相关 ($P < 0.01$), 异速斜率显著小于 -1, 东坡和西坡呈显著负相关 ($P < 0.05$), 异速斜率接近 -1 (图 2)。霸王花大小-数量权衡关系的坡向差异性反映了霸王应对荒漠草地异质生境的敏感性、表型可塑性和繁殖适应性。

植物在生活史中通过适时调节和控制各构件大小、数量的资源配置, 既能在一定程度上缓冲甚至屏

到北坡增加了 88.6%, 东西坡无显著差异 ($P > 0.05$)。表明, 南坡呈低矮稀疏的群落景观, 北坡植被郁闭度更大。

2.4 不同坡向霸王的生物学特征

通过单因素方差分析, 不同坡向梯度的霸王株高、冠幅、繁殖分配、分枝数和枝干重等生物学特性存在显著差异 ($P < 0.05$) (表 2)。随着坡向从南坡向西坡、东坡和北坡转变, 霸王的株高、冠幅、分枝数和枝干重呈逐渐增加趋势, 从南坡到北坡, 分别增加了 32.76%、33.34%、4.4% 和 10.87%; 霸王的繁殖分配呈逐渐减小趋势, 南坡比北坡增加了 47.43%, 这些性状值均在东西坡差异不显著 ($P > 0.05$)。

蔽异质生境的生态选择压力, 又能最大限度地降低繁殖风险 (张茜等, 2014)。研究区位于祁连山与河西走廊过渡带的荒漠草原区, 南坡光照时间长、温度较高, 土壤含水量降低, 强烈的蒸腾作用使植物体水分大量丧失, 新陈代谢活动受限、生物量积累速度缓慢 (李钰等, 2013), 为了提高自身的生存和繁殖能力, 荒漠植物会将更多同化产物分配给地下根系 (宋清华等, 2015), 限制了地上生物量的分配比例, 霸王小枝内可利用资源总量最少 (表 2), 形成了增加花数量、减小花大小的资源分配格局 (图 2)。主要原因有: (1) 面临严重的水资源限制和繁殖压力, 为了最大限度的保证繁殖成功, 霸王增大繁殖分配 (表 2), 选择了大量小花的资源权衡配置模式 (图 1), 避免了对大花支持结构的资源投资而耗费更多的能量, 实现了有限资源在花大小和数量间的优化配置, 有利于植物达到最大的繁殖潜力和遗传多样性。(2) 该坡向草地群落密度、高度和地上生物量最小 (表 1), 低矮稀疏的植被景观格局使邻体干扰较小, 有利于昆虫访花活动, 选择最小的花, 既保证了传粉效率, 又能节约资源增加花数量, 进而增强繁殖适合度, 保证后代的稳定延续, 实现了植物权衡有限资源而顺利繁殖的生活史最大目标。因此, 南坡霸王的花大小-数量权衡关系达到极显著水平 (P

<0.01)(图2),实现了有限光合产物在植物构件水平的优化配置。

植物的资源权衡机制可以调控功能性状的构建、稳固和强弱变化与替补转换,各性状之间的相互联系与作用反映了植物的生态策略和适应性、响应性功能(陈莹婷等,2014)。由于干旱和半干旱地区传粉昆虫多样性和丰富度较低,依赖于传粉服务的植物很可能受到传粉限制(陈敏等,2014)。研究区北坡太阳辐射总量和温度均较低(李钰等,2013),草地土壤含水量较高、植被高度和密度最大(表1),霸王倾向于营养生长的资源优化策略以维持有利的资源竞争地位,用更多的光合产物投入植株地上功能性状的构建,形成了更多分枝以提升光拦截效率和光合碳获取能力(表2),从而满足植株获得高度优势和拓展领地的需求,无形中降低了繁殖分配的资源比例(表2),形成了减小花数量、增加花大小的繁殖策略(图2)。主要原因有:(1)该生境处于北阴面,群落郁闭度和干扰强度较大(表1),导致强烈的传粉限制(陈敏等,2014),霸王枝叶生长格局和冠层构型虽然在纵向和横向上占据了大量空间,但在灌丛内部造成了相对隐蔽的环境,对于着生在相对背阴面及叶腋的花形成了严重的遮挡,会影响传粉昆虫的造访几率,形成了潜在的繁殖风险,使得霸王增大花大小进而增加昆虫受访机会也许是在该生境获得繁殖成功的关键。(2)面对较拥挤的灌层结构和最小繁殖分配(表2),必须权衡有限的资源以达到对顺利繁殖最有利的状态,霸王选择快速减少花数量(图1),能够缓冲资源压力,是为减少花叶的生长空间重叠和避免不必要的种内资源竞争所作出的最大适应性调整。因此,形成了与南坡相反的资源投资模式,使北坡霸王花大小-数量权衡关系达到极显著水平($P<0.01$),反映了旱生植物最适资源分配的协同转换机制,以权衡资源分配的进化响应诸多环境选择压力和约束,进而取得一定的生长繁殖优势(李亚等,2013)。

植物在异质生境下花大小-数量权衡机制是植物功能可塑性对资源胁迫的响应,也是对外界环境适应性的表现(王永健等,2010)。东坡和西坡处于阴坡到阳坡的过渡带,是植被类型的交错带,草地群落密度、高度和地上生物量无显著差异(表1),植物生长繁殖所需水分、光照、温度、昆虫传粉等环境条件适中,霸王没有太大的繁殖压力,对扩大领地与竞争力的需求也较低,因此可能会均衡花大小和数量

的资源投入(张茜等,2014)(图1),形成花大小的生长速度接近花数量增加速度的生存模式,二者相关性仅达到显著水平($P<0.05$)(图2),满足种群生活史进化需求。

繁殖是任何植物繁衍后代、延续种族最基本的行为和过程,成功的繁殖与生存的最佳组合才使其在异质生境中具有竞争优势,并形成相对的进化优势(Hitoshi *et al.*, 2014)。本研究中,南坡的霸王选择生产大量小花的资源配置模式,以充分利用环境资源为基础来规避异质生境的生存风险;北坡霸王面对较强的邻体干扰,倾向以最小的代价和风险来增加“广告”投资及降低内部营养物质竞争的植株经济谱特征。这种结果较好地验证了逆境中植物种群的动态变化、自我调整、补偿和更新的生活史策略。影响植株构件之间的资源分配还包括遗传特性、植物寿命、交配和传粉系统等因素,今后还可以从这些角度继续补充和完善霸王的资源分配策略。

参考文献

- 常学礼,吕世海,冯朝阳等. 2015. 地形对草甸草原植被生产力分布格局的影响. 生态学报, **35**(10): 3339-3348.
- 陈瑶,胥晓,张德然等. 2006. 四川龙门山西北部植被分布与地形因子的相关性. 生态学杂志, **25**(9): 1052-1055.
- 陈莹婷,许振柱. 2014. 植物叶经济谱的研究进展. 植物生态学报, **38**(10): 1135-1153.
- 陈敏,赵学勇. 2014. 野生和人工种群多枝怪柳的传粉生物学比较. 生态学杂志, **33**(12): 3169-3175.
- 陈学林,梁艳,齐威,等. 2009. 一年生龙胆属植物的繁殖分配及其花大小、数量的权衡关系研究. 草业学报, **18**(5): 58-66.
- 李钰,赵成章,董小刚等. 2013. 高寒草地狼毒枝-叶性状对坡向的响应. 生态学杂志, **32**(12): 3145-3151.
- 李亚,李得禄,朱国庆等. 2013. 民勤荒漠区霸王群落植物生态位研究. 干旱区资源与环境, **27**(1): 120-124.
- 南江,赵晓英,原慧,等. 2014. 霸王和木本猪毛菜在遮风和不遮风环境下的表型特征差异. 生态学报, **34**(20): 5758-5765.
- 任明迅,姜新华,张大勇. 2012. 植物繁殖生态学的若干重要问题. 生物多样性, **20**(3): 241-249.
- 宋清华,赵成章,史元春,等. 2015. 不同坡向甘肃臭草根系分叉数和连接长度的权衡关系. 植物生态学报, **39**(6): 577-585.
- 王一峰,刘启茜,裴泽宇,等. 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**(1): 39-46.
- 王一峰,岳成. 2014. 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, **38**(4): 366-374.

- 王永健, 方兴, 钟章成. 2010. 不同生境对蝴蝶花花部与果实特征的影响. *生态学报*, **30**(17): 4628-4635.
- 王颖, 藺吉祥, 丁雪梅, 等. 2014. 植物繁殖策略响应全球气候变化的研究进展. *北方园艺*, (19): 194-198
- 中国科学院中国植物志编辑委员会. 1999. 中国植物志: 第78卷, 第2分册. 北京: 科学出版社.
- 张茜, 赵成章, 马小丽, 等. 2014. 高寒草地狼毒种群花大小-数量的权衡关系. *植物生态学报*, **38**(5): 452-459.
- 张栩佳, 胡灵芝, 陈哲皓, 等. 2014. 花器官大小调控机制的研究进展. *植物生理学报*, **50**(6): 691-697.
- 周向睿, 周志宇, 吴彩霞. 2006. 霸王繁殖特性的研究. *草业科学*, **23**(6): 38-41.
- Alberto L, Teixido MM, Fernando V. 2011. Flower size and longevity influence florivory in the large-flowered shrub *Cistus ladanifer*. *Acta Oecologica*, **37**: 418-421.
- Austen EJ, Forrest JRK, Weis AE. 2015. Within-plant variation in reproductive investment: Consequences for selection on flowering time. *Journal of Evolutionary Biology*, **28**: 65-79.
- Chen M, Zhao XY, Zuo XA, et al. 2015. Floral traits and pollination system of *Zygophyllum xanthoxylum* in the managed and wild populations in an arid region of Northwest China. *Journal of Arid Land*, **7**: 488-500.
- Falster DS, Warton DI, Wright IJ. 2012. User's Guide to SMATR: Standardised Major Axis Tests & Routines Version 2.0. 2006. Cited 2014-03-11. <http://www.bio.mq.edu.au/ecology/SMATR/>.
- Fenster CB, Armbruster WS, Wilson P, et al. 2004. Pollination syndromes and floral specialization. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, **35**: 375-403.
- Goodwillie C, Sargent RD, Eckert CG, et al. 2010. Correlated evolution of mating system and floral display traits in flowering plants and its implications for the distribution of mating system variation. *New Phytologist*, **185**: 311-321.
- Harvey PH, Pagel MD. 1991. *The Comparative Method in Evolutionary Biology*. Oxford, UK: Oxford University Press.
- Hitoshi S, Masaya M, Megumi I. 2014. Self/nonself recognition mechanisms in sexual reproduction: New insight into the self-incompatibility system shared by flowering plants and hermaphroditic animals. *Biochemical and Biophysical Research Communications*, **45**: 1142-1148.
- Huang YM, Liu D, An SS. 2015. Effects of slope aspect on soil nitrogen and microbial properties in the Chinese Loess region. *Catena*, **125**: 135-145.
- Katja P, Ingolf SD, Stefan S, et al. 2005. Floral trait expression and plant fitness in response to below and above ground plant-animal interactions. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, **7**: 77-83.
- Osnas JLD, Lichstein JW, Reich PB, et al. 2013. Global leaf trait relationships: Mass, area, and the leaf economics spectrum. *Science*, **340**: 741-744.
- Poorter H, Niklas KJ, Reich PB. 2012. Biomass allocation to leaves, stems and roots: Meta analyses of interspecific variation and environmental control. *New Phytologist*, **193**: 30-50.
- Skidmore AK. 1989. A comparison of techniques for calculating gradient and aspect from a gridded digital elevation model. *International Journal of Geographical Information Science*, **3**: 323-334.
- Warton DI, Wright IJ, Falster DS, et al. 2006. Bivariate line-fitting methods for allometry. *Biological Reviews*, **81**: 259-291.
- Zhao ZG, Du GZ, Huang SQ. 2010. The effect of flower position on variation and covariation in floral traits in a wild hermaphrodite plant. *BMC Plant Biology*, **10**: 91.

作者简介 韩玲,女,1992年生,硕士研究生。主要从事生物地理学研究。E-mail: hling0327@163.com
责任编辑 张敏
