

DOI: 10.11931/guihaia.gxzw201711026

引文格式: 王满堂, 赵志刚, 周显辉, 等. 展毛翠雀花期繁殖特征和生物量分配对放牧的响应 [J]. 广西植物, 2018, 38(10): 1391–1398
WANG MT, ZHAO ZG, ZHOU XH, et al. Responses of reproductive traits and biomass allocation in *Delphinium kamaonense* var. *glabrescens* at flowering stage to grazing [J]. *Guihaia*, 2018, 38(10): 1391–1398

展毛翠雀花期繁殖特征和生物量分配对放牧的响应

王满堂¹, 赵志刚², 周显辉², 程栋梁^{3*}

(1. 枣庄学院 城市与建筑工程学院, 山东 枣庄 277160; 2. 兰州大学 生命科学学院, 兰州 730000; 3. 福建师范大学 地理科学学院, 福州 350007)

摘要: 生物量分配影响植物生长和繁殖, 是植物生活史研究的重要内容。为了了解植物生活史性状对放牧的响应, 该研究以青藏高原高寒草甸毒杂草展毛翠雀为对象, 分析了放牧干扰对展毛翠雀的花期繁殖分配和性分配的影响。结果表明: 放牧显著降低了展毛翠雀的总生物量、个体大小和繁殖投入; 放牧未改变展毛翠雀的营养部分与繁殖部分的等速生长关系, 但显著增加了繁殖部分的生物量分配和总花数; 展毛翠雀的个体大小与总花数呈显著的正相关关系, 但与性分配呈显著的负相关关系; 展毛翠雀的总花数与单花大小、单花的花瓣比例均表现出负相关关系, 表明总花数与单花大小之间、总花数与单花的花瓣比例之间均存在权衡。因此, 在放牧条件下, 展毛翠雀的繁殖分配和性分配均表现出显著的可塑性。

关键词: 性分配, 青藏高原, 高寒草甸, 个体大小, 权衡, 等速生长

中图分类号: Q948.1 文献标识码: A 文章编号: 1000-3142(2018)10-1391-08

Responses of reproductive traits and biomass allocation in *Delphinium kamaonense* var. *glabrescens* at flowering stage to grazing

WANG Mantang¹, ZHAO Zhigang², ZHOU Xianhui², CHENG Dongliang^{3*}

(1. College of City and Civil Engineering, Zaozhuang University, Zaozhuang 277160, Shandong, China; 2. College of Life Science, Lanzhou University, Lanzhou 730000, China; 3. College of Geographical Science, Fujian Normal University, Fuzhou 350007, China)

Abstract: Biomass allocation influences many aspects of plant growth and reproduction, and is a major element in the research of plant life history. Focusing on *Delphinium kamaonense* var. *glabrescens*, a weed in the alpine meadow on the Qinghai-Tibet Plateau, we studied the influence of grazing on the reproductive and sexual allocation at flowering stage. The results showed that grazing significantly affected the total above-ground biomass, vegetative biomass and reproductive biomass of the plant. There was an isometric scaling relationship between the vegetative and the reproductive

收稿日期: 2018-03-18

基金项目: 国家自然科学基金(31370589); 山东省自然科学基金(ZR2013CL027); 枣庄学院国家预研基金(2015YY07) [Supported by the National Natural Science Foundation of China (31370589); Natural Science Foundation of Shandong (ZR2013CL027); Pre-National Natural Science Foundation of Zaozhuang University (2015YY07)].

作者简介: 王满堂(1980-), 男, 山东枣庄人, 博士, 副教授, 主要从事植物生态学研究, (E-mail) wangmantang@aliyun.com.

*通信作者: 程栋梁, 博士, 教授, 主要从事植物代谢生态学研究, (E-mail) chengdl02@aliyun.com.

biomass, and grazing significantly increased reproductive allocation. There was a significant positive correlation between the individual size and the total number of flowers, but a significant negative correlation between vegetative biomass and sexual allocation. Grazing had no significant effects on sexual allocation. There were significant negative correlations between the total number of flowers and single flower size, and the total number of flowers and the proportion of flower petals in a single flower. These results indicated that there were trade-offs between the total number of flowers and single flower size, and between the total number of flowers and the proportion of flower petals in a single flower. Both reproductive and sexual allocations showed significant plasticity in response to grazing.

Key words: sex allocation, Tibetan Plateau, alpine meadow, vegetative biomass, trade-off, isometric relationship

生长和繁殖是植物的两个最重要的活动。植物生长就是从环境中获取资源,并对有限的资源进行功能间的分配,进而完成繁殖过程。植物如何对有限的资源进行分配,特别是繁殖分配和性分配,已成为现代生态学研究的核心问题之一(Westley, 1993; Zhang & Jiang, 2002; Zhao et al, 2006; Guo et al, 2010)。有限资源在植物营养和繁殖结构间的分配存在一定的权衡。营养部分(V)和繁殖部分(R)投入的权衡关系如何受到环境变化的影响是植物繁殖对策研究的主要问题之一。大多学者使用经典的异速模型 $Y = bx^a$ 来研究植物繁殖部分和营养部分的关系(Zhao et al, 2006; Weiner et al, 2009a; Guo et al, 2012),其中Y与x分别为植物的繁殖部分和营养部分,a为异速生长指数,b为异速生长常数。较多研究发现繁殖部分与营养部分之间异速生长关系的变化是由环境的差异引起的,如海拔(Zhao et al, 2006; Guo et al, 2012)、土壤养分(Ohlson, 1988)、干扰(Welham & Setter, 1998)、pH(Méndez & Karlsson, 2004)的影响。近年来,随着人类活动对生态环境的影响日益加剧,关于生物影响因素如植食或放牧对其影响的研究成为热点(李西良等,2015)。

繁殖结构不同器官之间也存在生物量分配的权衡,如植物的雌雄两个功能之间资源投入的比例。近年来,性分配研究集中在外因(环境因子)和内因(植物个体大小)对性分配的影响(Klinkhamer et al, 1997; Guo et al, 2010)。有研究发现性分配为大小依赖的,较大个体偏雌性功能投入(Hiroshi & Masashi, 2006; Zhao et al, 2008; Guo et al, 2010),但也有研究结果表明较大个体偏雄性功能投入(Mazer & Dawson, 2001; Ishii, 2004)。此外,植物

可根据环境因子来调节性分配以获得最大的适合度(Charnov & Bull, 1977),在胁迫环境下植物倾向减少雌性功能投入而相对地增加雄性分配(Klinkhamer et al, 1997; Zhang & Jiang, 2002)。权衡普遍存在于植物同一构件的大小和数量之间,目前大多研究集中在种子大小与数量、叶数量和叶面积之间的权衡关系(Kleiman & Aarssen, 2007; Chen et al, 2009)。虫媒植物的单花大小、花瓣大小影响着植物对传粉者的吸引力和繁殖成功。构建较大的花将增加花自身维持(如呼吸作用)资源的耗费,而同一个体同时开放较多的花会引起同株异花授粉和花粉贴现(Harder & Barren, 1995; Galen, 1999)。因此,植物花数量与花大小之间的权衡关系受到关注(Caruso, 2004)。青藏高原东北缘的高寒草甸是我国重要的牧场。近年来,草地严重退化,毒杂草比例升高,牧草比例降低(李小伟等, 2003;金樑等,2014)。要保护青藏高原的生态,恢复退化的草地,需要充分了解毒杂草的生活史特征对放牧干扰的响应。本研究以生长在青藏高原高寒草甸的展毛翠雀为对象,从资源分配的角度研究放牧对展毛翠雀花期繁殖分配和性分配的影响,主要解决以下几个问题:(1)放牧对展毛翠雀的个体大小与花期繁殖投入及其之间关系的影响;(2)放牧对展毛翠雀的个体大小与性分配及其之间关系的影响;(3)展毛翠雀的总花数与单花大小之间的关系。

1 材料与方 法

1.1 材料

展毛翠雀 (*Delphinium kamaonense* var. *glabres-*

cens) 隶属于毛茛科翠雀属, 分布于西藏东部、四川西部、青海南部和东南部、甘肃西南部, 生长在海拔2 500~4 200 m 高山草地, 是高寒草甸一种典型的毒杂草。展毛翠雀是多年生虫媒两性花植物, 专性异交(赵志刚和杜国祯, 2003), 花为蓝色至蓝紫色, 花梗顶端毛较密, 萼距钻形, 长于萼片, 花期在7—8月。

1.2 研究地概况

采样点位于甘肃省甘南藏族自治州玛曲县城郊约4.5 km处(101°53' E, 35°58' N)。该地位于青藏高原东北缘, 玛曲县城以西, 黄河以北, 平均海拔3 570 m, 坡度约为3°, 该地属大陆性季风气候; 年均气温约1.2 °C, 最冷月份1月, 平均气温-10 °C, 最热月份7月, 平均气温11.7 °C; 年均降水量约620 mm, 主要集中6—8月。全年日照约2 580 h, 有霜期约270 d。土壤类型为高寒草甸土, 地上植被为典型的高寒草甸, 主要物种有禾本科的波伐早熟禾(*Poa poophagorum*)等, 莎草科的线叶嵩草(*Kobresia capillifolia*)、高山嵩草(*Kobresia pygmaea*)等, 菊科的风毛菊属(*Saussurea*)以及毛茛科的展毛翠雀等。生长季为每年的4—10月。

1.3 实验设计

禁牧草地为1999年5月国家“天保工程”以来的围栏封育草地。禁牧草地用围栏防止家畜进入, 围栏内实行植物生长季内完全禁牧, 冬季放牧。围栏外草地常年放牧。

2003—2005年, 每年7月底于展毛翠雀的花中前期, 在围栏内和围栏外随机采样, 取地上整株植物。对于多花的个体, 由于花期不同步, 我们选取所有花都处在花期且1~2朵花处在盛花期的个体。每年围栏内外随机各取19~23株。对采集的样品, 统计总花数, 全部样品在80 °C下烘烤48 h后用电子天平(0.000 1 g)称重, 称量部分为花、地上重(茎、叶)、雄蕊、雌蕊(心皮)。

1.4 数据分析

植株总生物量是指植物地上营养部分(V)和繁殖部分(R)生物量干重的总和。个体大小用植株地上营养部分(茎、叶)生物量干重表示, 繁殖投入为总花干重。单花大小即单花重, 以植株个体所有开放花(处在盛花期的花, 不包括花蕾期的

花)生物量干重的均值表示, 总花数则指植株的花的总数量(包括花蕾和正在开放的花)。性分配为处在盛花期的花的雄蕊干重与上雌蕊(心皮)干重的比值。单花的花瓣比例是指处在盛花期的花的花瓣干重与该单花的干重比值。

不同放牧干扰下展毛翠雀的总生物量、个体大小之间的差异用方差分析; 不同放牧干扰下展毛翠雀繁殖投入之间的差异(个体大小作为协变量)用协方差分析。总花数与单花大小、总花数与单花的花瓣比例之间关系采用偏相关(partial correlation)分析方法, 在控制植株个体大小的情况下进行统计分析。

利用异速模型 $Y = bx^a$ 来分析功能性状间的关系。通常用取对数后的线性函数 $\lg Y = \lg b + a \lg x$ 来表示。式中, Y 与 x 分别为相关的功能性状。如果异速生长指数(a)与1.0没有显著差异, 说明二者之间是等速的关系, 大于1.0或者小于1.0, 说明二者之间是异速关系。本研究对不同放牧干扰下, 繁殖部分与营养部分、个体大小和总花数、个体大小和性分配之间的异速生长关系进行分析。所有回归分析均使用标准主轴回归方法(standardized major axis, SMA)来计算, 使用standardized major axis tests and routines (SMATR)软件检测不同放牧干扰间是否存在共同斜率(common slope), 比较不同放牧干扰间的截距和斜率的差异(Falster et al, 2003; Warton et al, 2006)。使用SPSS 17.0软件进行偏相关分析和方差分析。以上所有的作图由Origin 9.0软件完成。

2 结果与分析

2.1 放牧对展毛翠雀的总生物量的影响

由图1可知, 放牧对展毛翠雀的总生物量有显著影响($F = 5.720, P < 0.05$), 禁牧区(无放牧干扰)展毛翠雀的总生物量显著大于放牧区(放牧干扰)展毛翠雀的生物量。放牧对展毛翠雀的个体大小有显著影响($F = 7.484, P < 0.05$), 禁牧区展毛翠雀的个体大小显著大于放牧区展毛翠雀的个体大小。协方差分析, 发现放牧对展毛翠雀的繁殖投入(即总花重)有显著影响($F = 13.757, P <$

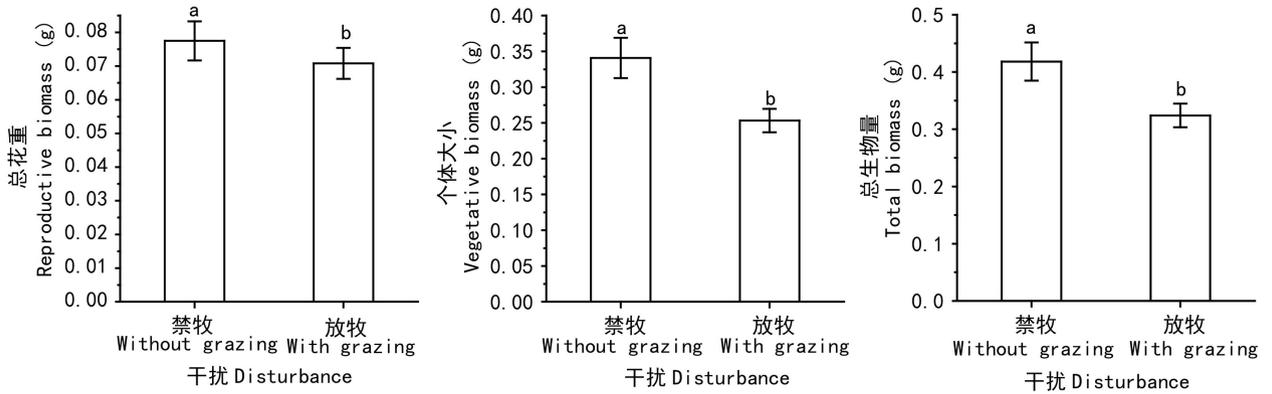


图 1 放牧干扰下展毛翠雀的总生物量、个体大小、繁殖投入(总花重)柱状图

Fig. 1 Effects of grazing on the total biomass, vegetative biomass and reproductive biomass in *Delphinium kamaonense* var. *glabrescens*

0.05), 禁牧区展毛翠雀的总花重显著大于放牧区展毛翠雀的总花重。放牧显著地影响植物功能性状特征, 不仅展毛翠雀的总生物量变小, 营养部分(即个体大小)和繁殖部分(即总花重)也变小, 与李西良等(2015)的研究结果一致。

2.2 放牧干扰对个体大小与繁殖投入关系的影响

由表 1 和图 2 可知, 放牧与禁牧处理下, 展毛翠雀的个体大小(营养部分)与繁殖投入(总花重)均呈显著的正相关关系, 斜率与 1.0 均无显著差异($P>0.05$), 表明展毛翠雀的个体大小和繁殖部分呈显著的等速生长关系。放牧与禁牧处理下的展毛翠雀的个体大小和繁殖部分的异速生长指数无显著差异($P>0.05$), 具有共同斜率 0.996 2, 表明不同放牧强度下, 随营养器官生物量的增加, 其繁殖部分生物量的增加速率一样; 然而, 截距即异速生长常数具有显著的差异($P<0.05$), 放牧显著增加了营养部分与繁殖部分的异速生长常数, 表明在给定的营养器官生物量值, 放牧区展毛翠雀的繁殖投入绝对值显著高于禁牧区植物。因此, 放牧降低了展毛翠雀的个体大小(营养器官生物量), 但增加了繁殖部分生物量。

2.3 放牧对展毛翠雀的个体大小与总花数关系的影响

由表 2 和图 3 可知, 展毛翠雀的个体大小与总花数呈显著的正相关关系。放牧与禁牧处理下, 展毛翠雀的个体大小与总花数的异速生长指数无显著差异($P>0.05$)。具有共同斜率 1.081, 表明不

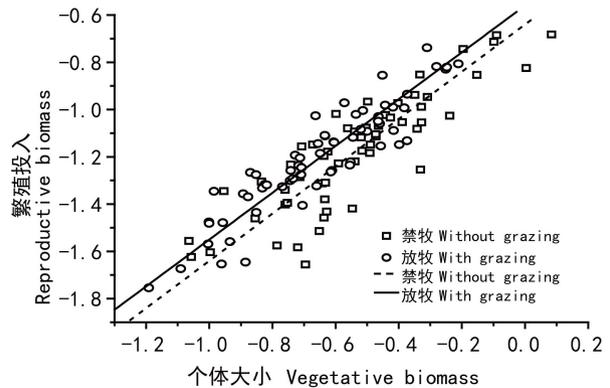


图 2 不同放牧下展毛翠雀个体大小与繁殖投入之间的关系

Fig. 2 Effects of grazing on the relationships between vegetative biomass (log-transformed) and reproductive biomass (log-transformed) in *Delphinium kamaonense* var. *glabrescens*

同放牧强度下, 随个体大小增加, 其总花数增加的速度一样; 而截距即异速生长常数有显著的差异($P<0.05$), 放牧显著增加了个体大小与总花数的异速生长常数, 表明在给定的展毛翠雀个体大小值下, 放牧区展毛翠雀的总花数大于禁牧区的。因此, 放牧干扰显著增加展毛翠雀的总花数。

2.4 放牧干扰对展毛翠雀的个体大小与性分配关系的影响

由表 3 和图 4 可知, 展毛翠雀的个体大小与性分配呈显著的负相关关系, 表明展毛翠雀的性分

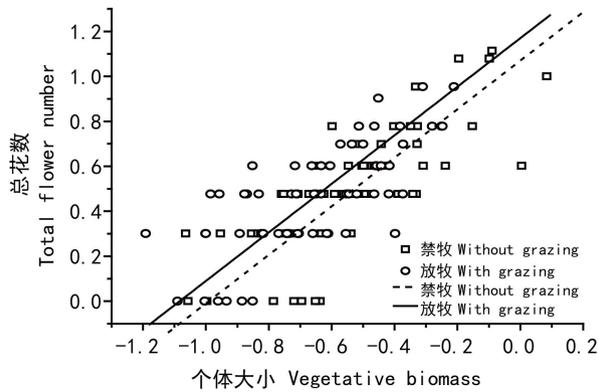


图3 不同放牧下展毛翠雀个体大小与个体总花数之间的关系

Fig. 3 Effects of grazing on the relationships between vegetative biomass (log-transformed) and total number of flowers (log-transformed) in *Delphinium kamaonense* var. *glabrescens*

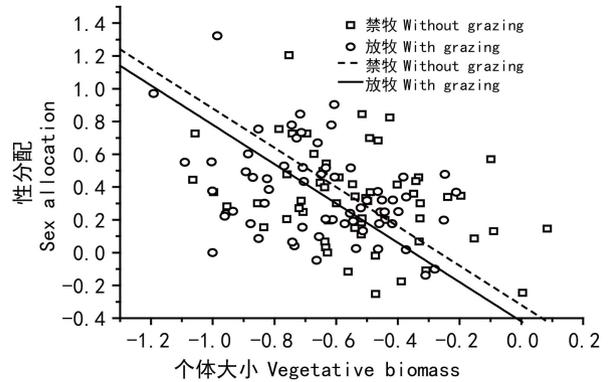


图4 不同放牧干扰下展毛翠雀个体大小与性分配之间的关系

Fig. 4 Effects of grazing on the relationships between vegetative biomass (log-transformed) and sexual allocation (log-transformed) in *Delphinium kamaonense* var. *glabrescens*

配随着个体大小的增加而显著减小,大个体偏雌性功能投入。放牧与禁牧处理下,展毛翠雀的个体大小与性分配的异速生长指数无显著差异($P > 0.05$),具有共同斜率 -1.204 ,表明不同放牧强度下,随个体大小的增加,其性分配减小的速度一样;放牧对个体大小与性分配的异速生长常数(即截距)也没有显著影响($P > 0.05$)。放牧干扰对展毛翠雀的花期性分配无显著影响,花期性分配只与个体大小有关。

2.5 总花数与单花大小、总花数与单花的花瓣比例之间的关系

由表4可知,展毛翠雀的总花数与单花大小、总花数与单花的花瓣比例之间均表现出负相关关系,表明总花数与单花大小之间和单花的花瓣比例与总花数之间均存在权衡(trade-off)。展毛翠雀是典型的专性异交虫媒花,假如其总花数降低,单花大小增加并且单花花瓣比例升高,可以吸引更多的昆虫传粉,符合自然选择。

3 讨论与结论

3.1 放牧对展毛翠雀个体大小的影响

本研究结果发现,禁牧区由于存在很强的植

物种间竞争,特别是与禾本科、莎草科植物竞争光资源,展毛翠雀为了获得更多的光资源需要一个大的个体。放牧区由于牛羊选择性捕食,毒杂草适口性差,牛羊不吃,周围牧草被牛羊吃掉,种间的光竞争很弱。此外,放牧区的展毛翠雀容易被牛羊践踏,大的个体风险也大。因此,放牧区展毛翠雀的个体大小比禁牧区的小。王向涛等(2010)研究发现,该区域土壤的总氮含量与放牧没有显著的关系,土壤全磷含量与放牧有关且中牧地区全磷含量最高。因此,该地区不管禁牧区还是放牧区,土壤养分比较充足。因此,推测土壤营养元素不是影响展毛翠雀个体大小的主要因素。

3.2 放牧对展毛翠雀的花期繁殖分配的影响

本研究结果表明展毛翠雀的个体大小和繁殖部分呈显著的正相关关系,大个体具有更多的营养和繁殖构件,表明展毛翠雀的繁殖分配为个体大小依赖的,与其他关于多年生草本植物的研究结果一致(Zhang & Jiang, 2002; Zhao et al, 2006; Guo et al, 2012)。本研究展毛翠雀的营养部分和繁殖部分回归直线的斜率为1.0,即二者为等速生长,反映了植物将生物量分配到繁殖部分和营养部分的比例不随植物个体大小改变。放牧与禁牧处理下展毛翠雀的个体大小和繁殖部分的异速生

表 1 不同放牧干扰下展毛翠雀个体大小与繁殖生物量的回归分析
Table 1 Regression analysis between vegetative biomass and reproductive biomass in *Delphinium kamaonense* var. *glabrescens* under different grazing practices

不同处理 Different treatments	斜率 a Slope a (95% CI)	截距 lgb Interception lgb (95% CI)	样本量 Sample number	R^2	P
禁牧 Without grazing	0.999 (0.876, 1.141)	-0.640 (-0.718, -0.562)	59	0.749	0.000
放牧 With grazing	0.994 (0.898, 1.101)	-0.556 (-0.627, -0.486)	63	0.840	0.000

注: 营养部分生物量、繁殖生物量干重都经对数转换。

Note: Data of vegetative biomass and reproductive biomass were log-transformed.

表 2 不同放牧干扰下展毛翠雀个体大小与个体总花数的回归
Table 2 Regression analysis between vegetative biomass and total number of flowers in *Delphinium kamaonense* var. *glabrescens* under different grazing practices

不同处理 Different treatments	斜率 a Slope a (95% CI)	截距 lgb Interception lgb (95% CI)	样本量 Sample number	R^2	P
禁牧 Without grazing	1.125 (0.951, 1.332)	1.097 (0.985, 1.210)	59	0.593	0.000
放牧 With grazing	1.035 (0.870, 1.232)	1.144 (1.018, 1.270)	63	0.533	0.000

注: 营养部分生物量、个体总花数都经对数转换。

Note: Data of vegetative biomass and total number of flowers were log-transformed.

表 3 不同放牧干扰下展毛翠雀个体大小与性分配的回归
Table 3 Regression analysis between vegetative biomass and sexual allocation in *Delphinium kamaonense* var. *glabrescens* under different grazing practices

不同处理 Different treatments	斜率 a Slope a (95% CI)	截距 lgb Interception lgb (95% CI)	样本量 Sample number	R^2	P
禁牧 Without grazing	-1.168 (-1.498, -0.911)	-0.299 (-0.478, -0.119)	59	0.103	0.013
放牧 With grazing	-1.237 (-1.565, -0.978)	-0.445 (-0.652, -0.238)	63	0.143	0.002

注: 营养部分生物量、性分配都经对数转换。

Note: Data of vegetative biomass and sexual allocation were log-transformed.

长指数无显著差异,即不同放牧强度下,随营养器官生物量的增加,其繁殖部分生物量的增加速率一致,表明放牧对个体大小依赖的繁殖分配关系没有显著影响。但是,在给定的营养器官生物量值,放牧区展毛翠雀的繁殖投入绝对值显著大于禁牧区的,放牧增加了展毛翠雀的繁殖投入,这可

能因为禁牧区展毛翠雀种间竞争大,特别是光竞争,植物需要投入更多的资源到营养部分;而放牧区由于展毛翠雀是毒草,牛羊不吃,而周围的牧草种类被牛羊啃食,展毛翠雀面临的种间竞争小,不需要投入过多的资源给营养部分。此外,在放牧区,投入更多的资源到营养部分,被牛羊践踏后面

表 4 总花数与单花大小、单花的花瓣比例与总花数之间的偏相关分析

Table 4 Partial correlation between the total number of flowers and single flower size, the total number of flowers and the proportion of flower petals in a single flower

控制变量 Control variable	总花数与单花大小的关系 Relationships between flower numbers and single flower size		控制变量 Control variable	单花的花瓣比例与总花数的关系 Relationships between flower numbers and the proportion of flower petals in a single flower	
个体大小 Vegetative biomass	偏相关系数 Correlation	-0.732 * *	个体大小 Vegetative biomass	偏相关系数 Correlation	-0.266 * *
	显著性(双侧) Significance (2-tailed)	0.000		显著性(双侧) Significance (2-tailed)	0.003
	df	119		df	119

注: * 表示 $P < 0.05$, ** 表示 $P < 0.01$ 。

Note: * means $P < 0.05$, ** means $P < 0.01$.

临的风险更大,因而增加繁殖部分的投入可以提高展毛翠雀的适合度。

3.3 放牧对展毛翠雀的性分配的影响

本研究展毛翠雀的总花数与个体大小呈显著正相关,为个体大小依赖的,大个体的总花数要多。放牧显著增加展毛翠雀的总花数,这样可以吸引更多的昆虫传粉。展毛翠雀的花期性分配与个体大小呈显著的负相关,性分配为个体大小依赖的,这与其他植物的研究结果一致(Hiroshi & Masashi, 2006; Zhao et al, 2008; Guo et al, 2010)。大个体的展毛翠雀偏雌性生长,偏向雌性投入以产生更多的胚珠,生产更多的种子获得更高的适合度。大个体是偏雌性分配,而小个体是偏雄性分配,在一次结实及多年生植物中是普遍现象(Klinkhamer et al, 1997)。

本研究中,个体大小随放牧强度的增加而减小,而个体大小与性分配呈负相关性,那么放牧区生长的展毛翠雀个体普遍偏小,小个体的性分配是偏雄性。放牧区由于周围植物在开花前就被吃掉,作为虫媒花,展毛翠雀需要投入更多的雄性资源吸引昆虫传粉,因此小个体的展毛翠雀适合度更高。禁牧区生长的展毛翠雀个体普遍偏大,大个体的性分配偏雌性。在禁牧区展毛翠雀不需要投入更多的资源吸引昆虫传粉,但由于周围种间竞争压力大,需要投入更多的心皮,以便产生更多

的种子,提高适合度,因此在给定的繁殖器官生物量下(总花重),放牧区展毛翠雀的个体(营养部分生物量)偏大。植物在不同的环境下表现出的异速轨迹的改变被称作分配的“真正可塑性(true plasticity)”,而异速轨迹不变,仅仅由于个体大小的不同所引起的分配变化被称作“表观可塑性(apparent plasticity)”(Weiner, 2004; Weiner et al, 2009b)。因而,放牧对展毛翠雀性分配的影响为表观可塑性,而对展毛翠雀的花期繁殖分配的影响为真正可塑性。

3.4 展毛翠雀的总花数与单花大小、总花数与单花的花瓣比例之间的权衡关系

由于展毛翠雀的个体大小与总花数呈显著的正相关关系,因此我们采用偏相关分析的方法来控制植物个体大小的影响,发现展毛翠雀的单花大小与总花数之间存在权衡关系,与其他的研究结果一致。如Caruso(2004)发现蓝色半边莲(*Lobelia siphilitica*)的花数目与花大小之间存在显著的负遗传相关;陈学林等(2009)发现一年生龙胆属植物也存在这种权衡。我们还需要进一步研究植物是否普遍具有这种权衡对策。本研究发现,展毛翠雀的总花数与单花的花瓣比例之间也存在权衡关系,花的数目增多,将减少对花瓣的资源投入。总花数对未来花展示的适应性进化是有利还是有害,还需要更多的研究来说明。

参考文献:

- CARUSO CM, 2004. The quantitative genetics of floral trait variation in *Lobelia*: potential constraints on adaptive evolution [J]. *Evolution*, 58(4):732-740.
- CHARNOV EL, BULL J, 1977. When is sex environmentally determined? [J]. *Nature*, 266(5065):828-830.
- CHEN H, NIKLAS KJ, YANG D, et al, 2009. The effect of twig architecture and seed number on seed size variation in subtropical woody species [J]. *New Phytol*, 183(4):1212-1221.
- CHEN XL, LIANG Y, QI W, et al, 2009. Studies on reproductive allocation, floral size and its trade-off with floral number of annual *Gentiana* [J]. *Acta Pratac Sin*, 18(5):58-66. [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 [J]. *草业学报*, 18(5):58-66.]
- FALSTER DS, WARTON DI, WRIGHT IJ, 2003. (S) MATR: Standardised major axis tests and routines. <http://www.bio.mq.edu.au/ecology/SMATR>. Cited 2013-05-09
- GALEN C, 1999. Why do flowers vary? The functional ecology of variation in flower size and form within natural plant populations [J]. *Bioscience*, 49(8):631-640.
- GUO H, MAZER JS, 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 [J]. *Am J Bot*, 97(8):1334-1341.
- GUO H, WEINER J, MAZER SJ, et al, 2012. Reproductive allometry in *Pedicularis* species changes with elevation [J]. *J Ecol*, 100(2):452-458.
- HARDER LD, BARREN SCH, 1995. Mating cost of large floral displays in hermaphrodite plants [J]. *Nature*, 373(6514):512-515.
- HIROSHI T, MASASHI O, 2006. Evolution of hierarchical floral resource allocation associated with mating system in an animal-pollinated hermaphroditic herb, *Trillium camschatcense* (Trilliaceae) [J]. *Am J Bot*, 93(1):134-141.
- ISHII HS, 2004. Increase of male reproductive components with size in an animal-pollinated hermaphrodite, *Nartheicum asiaticum* (Liliaceae) [J]. *Funct Ecol*, 18(1):130-137.
- JIN L, SUN L, CUI HJ, et al, 2014. Correlation between the distribution characteristics of poisonous plants and *Ochotona curzoniae*, *Myospalax baileyi* in the east of Tibetan Plateau Alpine meadow ecosystem [J]. *Acta Ecol Sin*, 34(9):2208-2215. [金樑, 孙莉, 崔慧君, 等, 2014. 青藏高原东缘高寒草原有毒植物分布与高原鼠兔、高原麝鼠的相关性 [J]. *生态学报*, 34(9):2208-2215.]
- KLEIMAN D, AARSEN WL, 2007. The leaf size/number trade-off in trees [J]. *J Ecol*, 95(2):376-382.
- KLINKHAMER PG, JONG TJD, METZ H, 1997. Sex and size in cosexual plants [J]. *Trend Ecol Evolut*, 12(7):260-265.
- LI XL, LIU ZY, HOU XY, et al, 2015. Plant functional traits and their trade-offs in response to grazing: A review [J]. *Chin Bull Bot*, 50(2):159-170. [李西良, 刘志英, 侯向阳, 等, 2015. 放牧对草原植物功能性状及其权衡关系的调控 [J]. *植物学报*, 50(2):159-170.]
- LI XW, SUN K, MA RJ, et al, 2003. Gannan natural grassland poisonous plants and prevention and cure countermeasures [J]. *Pratac Sci*, 20(10):60-63. [李小伟, 孙坤, 马瑞君, 等, 2003. 甘南州天然草场有毒植物及其防治对策 [J]. *草业科学*, 20(10):60-63.]
- MAZER SJ, DAWSON KA, 2001. Size-dependent sex allocation within flowers of the annual herb *Clarkia unguiculata* (Onagraceae): ontogenetic and among-plant variation [J]. *Am J Bot*, 88(5):819-831.
- MÉNDEZ M, KARLSSON PS, 2004. Between-population variation in size-dependent reproduction and reproductive allocation in *Pinguicula vulgaris* (Lentibulariaceae) and its environmental correlates [J]. *Oikos*, 104(1):59-70.
- OHLSON M, 1988. Size-dependent reproductive effort in three populations of *Saxifragahirculus* in Sweden [J]. *J Ecol*, 76(4):1007-1016.
- WARTON DI, WRIGHT IJ, FALSTER DS, et al, 2006. Bivariate line-fitting methods for allometry [J]. *Biol Rev*, 81(2):259-291.
- WANG XT, ZHANG SH, CHEN DD, et al, 2010. The effects of natural grazing intensity on plant community and soil nutrients in alpine meadow [J]. *Acta Agrestia Sin*, 18(4):510-516. [王向涛, 张世虎, 陈懂懂, 等, 2010. 不同放牧强度下高寒草甸植被特征和土壤养分变化研究 [J]. *草地学报*, 18(4):510-516.]
- WELHAM RA, SETTER CVJ, 1998. Comparison of size-dependent reproductive effort in two dandelion (*Taraxacum officinale*) populations [J]. *Can J Bot*, 76(1):166-173.
- WEINER J, 2004. Allocation, plasticity and allometry in plants [J]. *Perspect Plant Ecol Evol Syst*, 6(4):207-215.
- WEINER J, CAMPBELL LG, PINO J, et al, 2009a. The allometry of reproduction within plant populations [J]. *J Ecol*, 97(6):1220-1233.
- WEINER J, ROSENMEIER L, MASSONI ES, et al, 2009b. Is reproductive allocation in *Senecio vulgaris* plastic? [J]. *Botany*, 87(5):475-481.
- WESTLEY LC, 1993. The effect of inflorescence bud removal on tuber production in *Helianthus tuberosus* L. (Asteraceae) [J]. *Ecology*, 74(7):2136-2144.
- ZHANG DY, JIANG XH, 2002. Size-dependent resource allocation and sex allocation in herbaceous perennial plants [J]. *J Evol Biol*, 15(1):74-83.
- ZHAO ZG, DU GZ, 2003. Characteristics of the mating system and strategies for resource allocation in Ranunculaceae [J]. *J Lanzhou Univ (Nat Sci Ed)*, 39(5):70-74. [赵志刚, 杜国祯, 2003. 毛茛科植物交配系统的特征与花期资源分配对策 [J]. *兰州大学学报(自然科学版)*, 39(5):70-74.]
- ZHAO ZG, DU GZ, ZHOU XH, et al, 2006. Variations with altitude in reproductive traits and resource allocation of three Tibetan species of Ranunculaceae [J]. *Aust J Bot*, 54(7):691-700.
- ZHAO ZG, MENG JL, FAN BL, et al, 2008. Size-dependent sex allocation in *Aconitum gymmandrum* (Ranunculaceae): physiological basis and effects of maternal family and environment [J]. *Plant Biol*, 10(6):694-703.