

# 水青树不同径级个体构件水平上的生殖配置研究

王东<sup>1,2</sup>, 甘小洪<sup>1,2\*</sup>, 张雪梅<sup>1,2</sup>, 童佳惠<sup>2</sup>, 陈杨<sup>1,2</sup>, 吴小松<sup>2</sup>

(1. 西华师范大学西南野生动植物资源保护教育部重点实验室, 四川南充 637009; 2. 西华师范大学生命科学学院, 四川南充 637009)

**摘要:** [目的] 通过对濒危植物水青树的生殖配置进行研究, 探讨其生殖与生存之间的权衡关系, 揭示其生活史对策及其濒危机制。 [方法] 对固定样地内的不同径级水青树个体的标准生殖枝生物量进行观测, 对不同径级个体的差异采用多重比较分析, 对生殖配置 (RA)、生殖构件与营养构件生物量采用相关性分析和线性回归分析, 对种子数量与千粒质量进行相关性分析。 [结果] (1) 随径级的增大, 水青树的生殖和营养投入呈现同增同减的趋势, 没有明显的权衡关系; (2) 水青树的生殖分配 (RA) 随径级的变化呈现先上升后下降的趋势; (3) 水青树的生殖投入与营养投入、叶生物量之间呈显著正相关, 而其 RA 与营养投入、叶生物量之间呈显著负相关; (4) 生殖构件各组中, 种子生物量所占比重均为最小, 且远远低于生殖的附属结构 (果序轴和果皮); 种子数与种子大小之间存在权衡关系。 [结论] 在构件水平上, 水青树的营养投入对生殖投入具有促进作用; 其生殖期可划分为生殖初期、生殖生长期、生殖高峰期和生殖衰退期等 4 个时期; 其种子特征在生殖不同时期分别采取不同的生活史对策, 可能是水青树在长期演化发展过程中形成的生殖适应性对策。

**关键词:** 水青树; 构件; 径级; 生殖配置

中图分类号: S792.99

文献标识码: A

文章编号: 1001-1498(2017)04-0667-07

## Reproductive Allocation in Each DBH Class for *Tetracentron sinense* Oliv. at Individual Modules Level

WANG Dong<sup>1,2</sup>, GAN Xiao-hong<sup>1,2</sup>, ZHANG Xue-mei<sup>1,2</sup>, TONG Jia-hui<sup>2</sup>, CHEN Yang<sup>1,2</sup>, WU Xiao-song<sup>2</sup>

(1. Key Laboratory of Southwest China Wildlife Resources Conservation of Ministry of Education, China West Normal University, Nanchong 637009, Sichuan, China;

2. College of Life Sciences China West Normal University, Nanchong 637009, Sichuan, China)

**Abstract:** [Objective] The purpose of this study is to explore the reproductive allocation (RA) of *Tetracentron sinense* Oliv. and the relationship between reproductive and vegetative investment, and thus investigate the life history strategies and reasons causing this species endangered. [Method] Using fixed-area sampling plot in Meigu Dafengding Nature Reserve, the reproductive modules biomass of individuals with different DBH (diameter at breast height) class were collected and measured. Multiple comparison analysis was conducted to compare the differences in reproductive investment and allocation among different DBH class. The relationships between RA, reproductive modules biomass and the nutrient modules biomass were analyzed by correlation and linear regression analysis. [Result] (1) With increasing DBH, the reproductive and vegetative investment showed the same changing trend, and no trade off appeared between them; (2) At the level of modules, the RA value increased at the beginning and then decreased with increasing DBH; (3) The reproductive investment was positively correlated with the vegetative investment or leaf biomass significantly. However, RA was negatively correlated with the vegetative investment or leaf

收稿日期: 2016-09-05

基金项目: 国家自然科学基金项目: “种子遗传质量是否是限制水青树种群更新的根本原因? —以美姑龙窝水青树种群为例” (NO. 31370367); 四川省教育厅自然科学重点项目: “濒危植物水青树种群更新限制的影响机制研究” (NO. 12ZA169)

作者简介: 王东 (1990—), 男, 硕士, 主要从事植物与资源保护利用研究。E-mail: 746269286@qq.com

\* 通讯作者: Author for correspondence; E-mail: bhgan@cwnu.edu.cn

biomass significantly; (4) For the reproductive module, RA was significantly and negatively correlated with the dry weight of the shaft infructescence axis biomass. In contrast, there was a significantly positive correlation between seed biomass and pericarp biomass. A trade-off existed between seed quantity and size. [ **Conclusion** ] Vegetative investment had a promotional effect on the reproductive investment. The reproductive period of *T. sinense*. could be divided into four periods: initial, increment, peak, and decline phases. The seeds at different reproductive phases may have different life history strategies, reflecting the reproductive adaptation strategies during the process of evolution and development in this species.

**Keywords:** *Tetracentron sinense* Oliv. ; modules; DBH class; reproductive allocation

植物种群更新和种群中植物个体生活史的完成都依赖于生殖过程。植物生殖过程中的生殖分配格局以及植物如何调节其生殖分配以适应其生活型和年龄变化的动态,是生殖生态学研究的重要任务<sup>[1]</sup>。植物将有限的资源按一定的比例分配给营养构件(茎、叶)或者生殖构件(花或花序、果实或果序等)<sup>[2]</sup>,投入到某一构件的资源量增加必然会降低投入到其它构件的资源量,即在植物的不同功能构件之间存在着一种权衡关系(trade off)。例如,植物如果增加投入到生殖(花或果)的资源(即生殖投入)时,就会降低投入到营养生长(茎、叶和根)上的资源(即营养投入)。其中,植物生殖构件的生物量占整个植物地上总生物量的比例被定义为生殖分配(reproductive allocation, 缩写为 RA)<sup>[3]</sup>。植物的生殖分配通常与植株个体大小、生殖年龄密切相关<sup>[4]</sup>。由于植物可供生殖的资源是有限的,竞争同一资源库的两个或多个生殖器官各构件或组分之间也应存在权衡关系<sup>[5]</sup>,这种权衡关系可能存在于雄性与雌性功能之间,也可能存在于构件的数量与大小之间,如每果种子数量与大小之间<sup>[6-7]</sup>。研究植物的生殖分配格局及其构件各组分之间的权衡关系,有助于揭示其生殖与生存的相互关系,对于探讨植物的生活史适应对策具有重要的意义<sup>[8]</sup>。

水青树(*Tetracentron sinense* Oliv.)是水青树科(Tetracentraceae)仅有的一种高大落叶乔木。其花序穗状,下垂,生于短枝顶端,与叶对生或互生,花小,黄绿色,直径1~2 mm,无梗,常4朵成一簇;果实为蓇葖果长椭圆形,长3~5 mm,种子4~6,条形,长2~3 mm;花期6—7月,果期9—10月。主要分布在我国西南和华中地区,多呈零星散布,种群更新困难,被列为国家二级重点保护植物<sup>[9]</sup>。目前,有关水青树生殖生态学方面的研究主要集中在繁育系统、传粉生态学、种子和幼苗生态学等方面<sup>[10-17]</sup>,而关于水青树种群生殖分配方面的研究还缺乏相关报

道,其生殖投入和生殖分配随生殖年龄的变化情况至今尚不清楚。

目前,植物生殖分配的研究大多集中在草本植物和灌木方面<sup>[1,18]</sup>,对乔木树种的生殖分配研究报道相对较少。基于构件理论,乔木树种1个生殖枝就相当于1株树的基本单元—构件(modules),一棵大树通常被认为是由基本构件单位不断重复而形成的多层次复合结构体<sup>[19-20]</sup>。在构件水平上研究小枝内部的资源分配与构型特征是乔木植物生活史对策研究的重要内容之一<sup>[21-22]</sup>。因此,本文采用固定样方法和典型抽样法,通过对四川省美姑大风顶自然保护区水青树不同径级个体标准生殖枝的生殖分配进行研究,在构件水平上探讨以下两个问题:(1)水青树的生殖投入和生殖分配随生殖年龄的变化规律如何?(2)水青树生殖构件和营养构件之间、生殖构件内各组分之间是否存在权衡关系?通过这些研究,探讨水青树的生活史适应对策及其致濒机制,为水青树种质资源的有效保护和管理提供科学参考。

## 1 研究地区与研究方法

### 1.1 自然概况

研究地区位于四川省美姑县大风顶自然保护区龙窝保护站(103.20°~103.50° E, 28.85°~28.81° N)。该地区属中亚热带季风湿润气候,寒冷、湿润、多雨。年均气温9.6℃,年最高气温在7月,7月平均气温19.5℃。年平均降水量1100 mm左右,年均相对湿度80%左右。

2014年6月,参照王娟等<sup>[23]</sup>的研究方法在龙窝保护站海拔2100~2200 m区域的水青树种群建立150 m × 250 m的固定样地(3.75 hm<sup>2</sup>; 103.14°~103.14° E, 28.77°~28.78° N),坡向为东北坡,坡度30°,群落郁闭度40%,群落高度19.2 m。样地植被类型为落叶阔叶林,其乔木层以水青树为优势

种,伴生有连香树(*Cercidiphyllum japonicum* Sieb. et Zucc.)、珙桐(*Davidia involucrata* Baill.)和五裂槭(*Acer oliverianum* Pax)等;灌木层以桦叶荚蒾(*Viburnum betulifolium* Batal.)为优势种,伴生有银叶杜鹃(*Rhododendron argyrophyllum* Franch.)等;草本层主要以高山委陵菜(*Potentilla contigua* Soják)为优势种,伴生有蝎子草(*Girardinia diversifolia* subsp. *sub-orbiculata* (Chen) Chen et Friis)、天名精(*Carpesium abrotanoides* L.)、东方草莓(*Fragaria orientalis* Lozinsk.)、蛇莓(*Duchesnea indica* (Andr.) Focke)、假楼梯草(*Lecanthus peduncularis* (Wall. ex Royle) Wedd.)和细风轮菜(*Clinopodium gracile* (Benth.) Matsum.)等。

## 1.2 样地调查及采样

2015年4月对样地内所有胸径(DBH)≥1 cm的水青树个体的胸径、树高、冠幅、枝下高等进行观测。由于缺乏水青树解析木资料,因此参照张远东等<sup>[24]</sup>、李怀春等<sup>[17]</sup>的研究方法(以胸径大小代表水青树植株的年龄),以10 cm为间隔划分胸径等级,共分出9级:J1 (DBH < 20 cm)、J2 (20 ~ 29 cm)、J3 (30 ~ 39 cm)、J4 (40 ~ 49 cm)、J5 (50 ~ 59 cm)、J6 (60 ~ 69 cm)、J7 (70 ~ 79 cm)、J8 (80 ~ 89 cm)、J9 (DBH ≥ 90 cm)。参照苏智先<sup>[1]</sup>和董艳红<sup>[25]</sup>的研究方法,于花期(7月)和果期(10月),每个径级选取3株水青树,从其东北方向(向阳)的树冠中层分别采集3个当年生标准生殖枝(n=9)。分离叶片、花序(或果序)和枝条,装于信封中带回实验室。

## 1.3 构件观测

生殖构件(花序)和营养构件(叶、枝)经80℃烘箱至恒重后,放入干燥锅中冷却,用电子天平称重(精确到0.001 g)。果序构件经自然风干后,细分为果序轴、果皮和种子三部分,并测量果序轴长度、统计种子数;从每个标准枝中,随机选取300粒种子,用精度为0.01 mm的电子数显游标卡尺测量其长度、宽度、厚度;并测定干质量。

## 1.4 数据处理

生殖配置(RA)是指生殖的资源量占总资源或营养资源投入量的比例<sup>[3,22]</sup>,用下式进行计算:

$$RA = \frac{\text{构件生殖器官生物量}}{\text{构件营养器官总生物量} + \text{构件生殖器官生物量}} \times 100\%$$

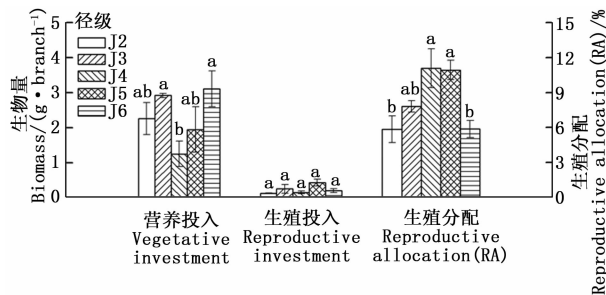
运用IBM SPSS Statistics 21.0统计软件对数据

进行分析。在满足方差齐性的情况下,对不同径级个体水青树各构件生物量、生殖构件各组分生物量、RA和种子千粒质量采用单因素方差分析方法中的Duncan检验进行多重比较;若不满足方差齐性的要求,则采用Dunnett's进行多重比较;对RA、生殖构件生物量与营养构件生物量之间进行相关性分析和线性回归分析;对种子数量和种子千粒质量进行相关性分析。

## 2 结果与分析

### 2.1 营养和生殖投入随径级的变化动态

经连续2年调查发现,水青树种群内J1径级的植株均未有生殖现象;J7、J8、J9径级的花序过早脱落,因此分析其生殖与营养投入时缺少上述4个径级的资料。



注:不同小写字母表示不同径级差异显著( $p < 0.05$ )。

Note: Different small letter means significant difference among different DBH class ( $p < 0.05$ ).

图1 水青树营养投入、生殖投入和RA随径级的变化动态

Fig. 1 Dynamic changes of vegetative and reproductive investment of *T. sinense* with the increase of diameter class

由图1可知,水青树的营养投入和生殖投入随径级变化整体上基本呈现出同增同减的趋势,营养投入呈现上升→下降→上升的趋势,生殖投入没有明显的波动趋势。其中,营养投入的最小值出现在J4,其与J3、J6之间具有显著性差异,而与其他径级之间差异不显著;其余径级相互之间差异均不显著。在生殖投入方面,各径级之间均没有显著性差异。

### 2.2 生殖分配随径级的变化动态

随着径级的不断增大,水青树生殖枝的RA值呈现先上升后下降的趋势,在J2→J4期间逐渐增加,在J4径级达到最大值,J5径级保持相对稳定,之后迅速减小。其中,J2、J6分别与J4、J5之间差异显著,J3与其余径级之间、J4与J5之间差异均不显著(图1)。

## 2.3 生殖构件生物量、RA 与营养构件生物量之间的相关性分析

经 Pearson 相关性和线性回归分析发现,水青树生殖枝的生殖总投入量分别与营养投入、叶生物量

之间呈显著直线正相关性( $P < 0.05$ , 图 2 - A, B); RA 分别与营养投入、叶生物量之间呈极显著直线负相关性( $P < 0.01$ , 图 2 - C, D)。

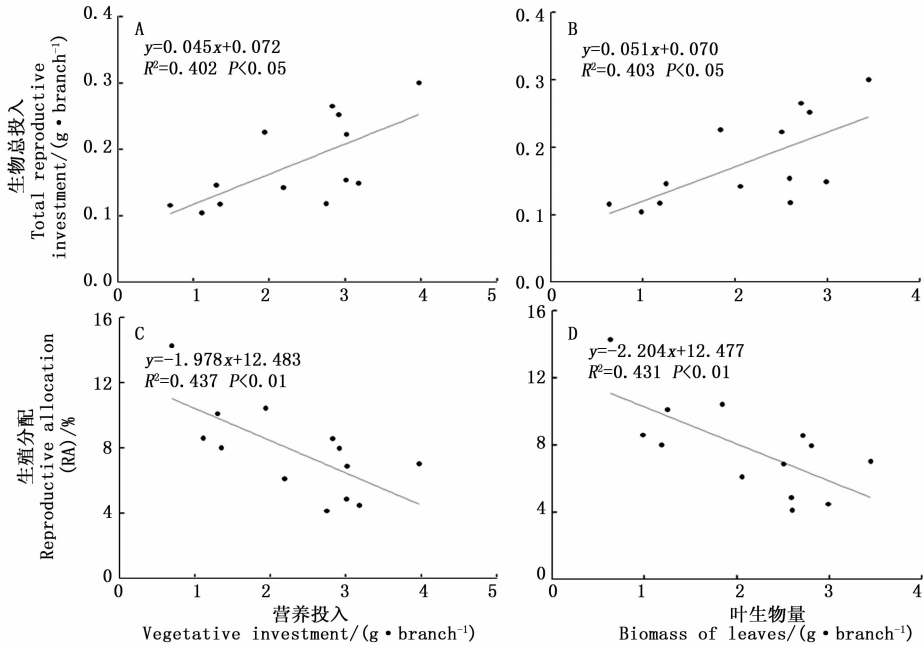


图 2 水青树生殖构件生物量、RA 与营养构件生物量之间的线性回归分析

Fig. 2 Linear regression analysis between the vegetative moduals biomass and reproductive biomass or RA in *T. sinense*.

## 2.4 水青树生殖构件各组分的变化动态及其权衡关系

水青树的生殖构件可以分为果序轴、果皮和种子三部分。其果皮生物量所占比重随着径级的增大呈现出“低→高→低”的变化趋势,与 RA 的变化趋势基本一致;果序轴生物量比重随径级的增大呈现“高→低→高”的趋势,恰好与 RA、果皮变化趋势相反;对果皮和果序轴生物量所占比重而言,J3、J4 之间差异均不显著,分别与其余径级之间差异显著,其余各径级之间差异均不显著(图 3)。种子生物量所占比重随径级的增大呈现先下降后上升的趋势,与 RA、果皮变化趋势基本相反;其中最小值出现在 J5 径级,仅为 2.52%,其与 J4 之间差异不显著,分别于其余径级之间差异显著,其余各径级之间差异均不显著(图 3)。同一径级下,果序各组分所占生殖投入的比重之间均有显著性差异;其中种子生物量所占比重均为最小,且远远低于生殖的附属结构(果序轴和果皮);除 J6 外,其果序轴生物量占比均为最大(图 3)。

相关性分析结果表明,水青树生殖枝 RA 值与果序轴干质量之间存在极显著负相关性( $P < 0.01$ ),种子生物量与果皮干质量之间存在极显著的

正相关性( $P < 0.01$ )。

随着径级的增大,水青树生殖枝的种子数量呈现出先缓慢上升有逐级下降的趋势,在 J3 时达到最大值,在 J6 时达到最小;其中,J3 径级的种子数与其他各径级的种子数具有极显著性差异,其他各径级之间则无显著性差异。

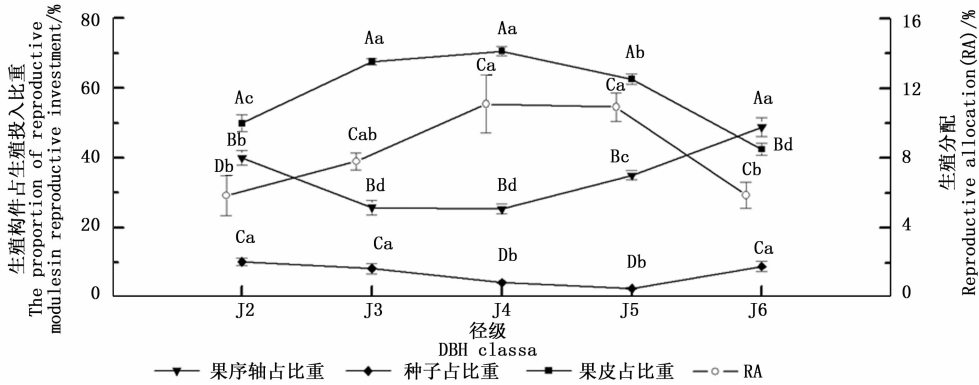
种子的千粒质量随径级的增大呈现出先缓慢下降,然后从 J3→J4 成明显增加的趋势, J4→J6 呈逐渐下降的趋势(图 4),在 J4 时达到最大值。方差分析表明各径级之间种子千粒质量没有显著性差异。

整体上看,种子千粒质量随种子数量的增加有减少趋势,随种子数量的减小而有所增加。相关性分析表明,两者之间存在显著的负相关关系( $P < 0.05$ )。

## 3 讨论

### 3.1 生殖投入的变化规律

多年生植物一般需生长到一定大小才能开始生殖,即进行生殖的植株个体大小存在一个阈值<sup>[26-28]</sup>。研究发现,水青树在 J1 径级时,不具有生殖现象,直到 J2 径级才有生殖现象,这表明水青树进行生殖所需的个体大小阈值为 DBH = 20 cm 的个

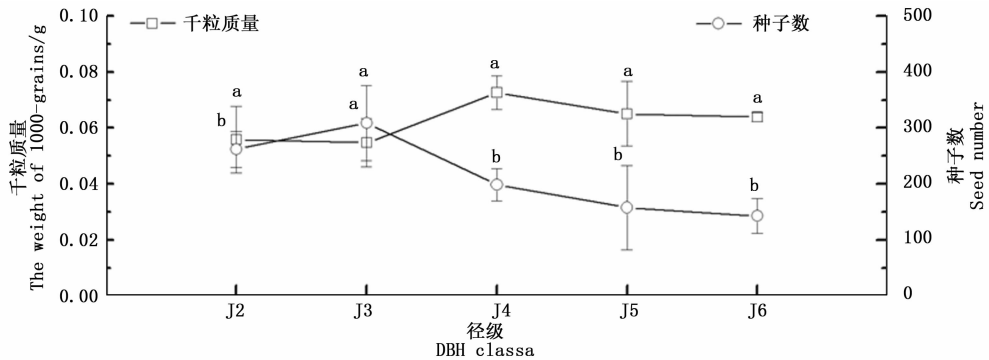


注:不同小写字母表示不同径级差异显著( $p < 0.05$ ),不同大写字母表示同一径级差异显著( $p < 0.05$ )。

Different small letter means significant difference a different DBH class ( $p < 0.05$ ), Different big letter means significant difference among individuals in same DBH class ( $p < 0.05$ ).

图3 生殖构件占生殖投入比重和生殖分配随径级动态变化

Fig. 3 Dynamic changes of the proportion of reproductive modules accounted for reproductive investment and RA with the increase of diameter class



注:不同小写字母表示不同径级差异显著( $p < 0.05$ )。

Note: Different small letter means significant difference among different DBH class ( $p < 0.05$ ).

图4 水青树种子数和千粒质量随径级变化动态

Fig. 4 Dynamic change of seed number and the weight of 1000-grains of *T. sinense* with the diameter class.

体;在 J2 径级之前主要进行营养生长,为后期的生殖生长积累营养物质和能量。

对多年生植物而言,生殖投入量通常随个体的增大而增加。本文研究发现,水青树生殖枝的生殖投入随径级的增大没有明显的变化趋势,营养投入的变化呈现上下波动的趋势,其结果与麻疯树 (*Jatropha curcas*)<sup>[29]</sup> 的变化趋势一致。

个体营养生长与生殖生长之间的对立统一关系一直是生殖生态学研究中的一个经典问题。水青树生殖枝的生殖总投入量与营养投入、叶生物量之间呈显著正相关关系,与麻疯树 (*Jatropha curcas*)<sup>[29]</sup>、冰草 (*Agropyron cristatum*)<sup>[30]</sup> 的研究结果相似;生殖总投入量也与叶生物量之间呈显著正相关性,这表明水青树生殖枝的营养投入对其生殖投入具有促进效应,这一促进作用主要体现在营养投入和生殖投入基本呈现同增同减的趋势。

### 3.2 生殖分配的变化规律

植物的生殖分配受年龄等植物本身因素的影响<sup>[8,31]</sup>。热带棕榈 (*Astrocaryum mexicanum*) 和四川大头茶 (*Gardonia acuminata*) 等多年生木本植物的生殖分配会随年龄的增长呈直线增加趋势<sup>[32,33]</sup>,而冷杉 (*Abies fabri*) 的生殖分配会随年龄增长呈直线下降趋势<sup>[34]</sup>。濒危植物疏花水柏枝 (*Myricaria laxiflora*)<sup>[35]</sup>、马尾松 (*Pinus massoniana*)<sup>[18]</sup> 和四合木 (*Tetraena mongolica*)<sup>[4]</sup> 的生殖分配却随植株年龄的增大呈现出先上升后下降的趋势。本文研究发现,水青树生殖枝的 RA 值随径级的变化呈现先上升后下降的趋势,其结果与濒危植物疏花水柏枝 (*Myricaria laxiflora*)<sup>[35]</sup>、四合木 (*Tetraena mongolica*)<sup>[4]</sup> 相似,而不同于热带棕榈 (*Astrocaryum mexicanum*)<sup>[29]</sup>、四川大头茶 (*Gardonia acuminata*)<sup>[33]</sup> 和冷杉 (*Abies fabri*)<sup>[34]</sup>。

徐庆等<sup>[4]</sup>研究发现,四合木种群的生殖期根据其生殖年龄和生殖分配大小可分为生殖起动期、生殖增长期、生殖高峰期和生殖衰退期;其生殖值和生殖分配均随年龄增加呈现先上升后下降的趋势,其最大值出现在生殖高峰期,而在生殖衰退期呈现逐渐下降的趋势。我们研究发现,水青树 RA 值的最小值出现在 J2 径级, J2→J3、J3→J4 之间均呈逐渐增加的趋势,在 J4→J5 达到最大值并保持相对稳定, J6 径级迅速减小。由此表明,水青树的生活史过程中也可以将其生殖期划分为类似的四个时期: J2(20 ≤ DBH < 30 cm) 为生殖起动期, J3(30 ≤ DBH < 40cm) 为生殖增长期, J4、J5(40 ≤ DBH < 60 cm) 为生殖高峰期, J6 径级之后(60 ≤ DBH) 为生殖衰退期。

在植物的生殖配置研究中,营养生长和生殖分配之间是否存在权衡关系常常是研究的一个热点问题。有研究表明,对多年生植物而言,其幼龄和高龄阶段通常会选择较低的 RA 以保证其个体的生长和存活<sup>[36,37]</sup>;在较为合适的胸径或者是年龄阶段时,生殖投入量适度, RA 最大,能获得最大的生殖产量而耗用相对较少的资源量,具有较高的生殖效率,以保证其个体繁衍和种群的扩张<sup>[29]</sup>。我们发现,水青树的生殖分配与其营养投入之间存在显著或极显著负相关关系, 其在生殖起动期和生殖衰退期均具有较低的 RA 值,在生殖高峰期具有较高的 RA 值,可能正是水青树为了更好地保证其个体的生长存活和其种群的扩张而形成的生殖适应性机制。

### 3.3 生殖构件内各组分之间的权衡关系

Reekie<sup>[38]</sup>认为:生殖分配随个体大小增加而减少,或许是由于生殖代价随个体大小增大的一个直接结果,代价的增大可以部分地解释为对生殖附属结构的分配增加。研究发现,水青树生殖构件生物量配置的比例始终呈现果皮 > 果序轴 > 种子的趋势;随着径级的增大其果皮所占比例呈现与 RA 值一致的变化趋势,而果序轴和种子所占比例呈现相反的趋势,这表明水青树生殖构件各组件在生物量配置方面存在较为明显的权衡关系。果序轴和果皮作为水青树生殖构件的生殖附属结构,在生殖不同时期均利用了生殖投入的大量资源,尤其是高龄时期将大量的资源投入到附属结构,其投入到种子中真正用于生殖后代的资源将越来越少。有研究表明长期进化形成的小种子虽有利于传播和散布,但不利于种子和幼苗的存活<sup>[11]</sup>。所有径级的水青树投

入到种子的生殖分配比例都是最小的,其生殖附属结构占据了生殖分配大量资源,将导致其种子和幼苗的适合度降低,这可能是限制水青树种群自然更新的一个主要因素。

种子资源投入有两种截然相反的策略,即产生少量的大种子以便在竞争中占优势,和产生大量小种子以占据更多的安全位<sup>[39]</sup>。水青树生殖构件中,其种子千粒质量和种子数量呈现显著负相关性,与玉簪(*Hosta plantaginea*)的研究结果相似<sup>[5]</sup>;在生殖增长期(J3),水青树种子千粒质量相对最小,而种子数量在整个生殖期中处于最大值,这表明水青树在此时期采取了产生大量小种子的 r-对策,这正好与桃金娘(*Rhodomyrtus tomentosa*)的研究结果相似<sup>[40]</sup>,通过这种方式可以占据更多的生态位,有助于水青树种群的扩散和增大;在生殖盛期(J4),其千粒质量相对最大,而种子数相对最小,这表明此时水青树采用了产生少量大种子的策略,这也与阴生灌木九节(*Psychotria rubra*)的研究结果相似<sup>[41]</sup>,可以将大部分的能量用于提高种子的质量,以保证后代在竞争中的优势,符合典型的以“质”取胜的 k-对策。水青树种子特征在生殖的不同时期分别采取不同的生活史对策,以分别适应种群的扩散和种群的持续发展这也与 Acosta 等发现多年生灌木 *Cistus ladanifer* 种子的特征相类似<sup>[42]</sup>,可能是水青树在长期的演化发展过程中所形成的生殖适应性机制。

## 4 结 论

(1)水青树生殖枝的营养投入对其生殖投入具有促进作用,两者之间不存在明显的权衡关系。

(2)水青树生殖枝 RA 值随径级的增大呈现先增加后减小的趋势,其生殖期可划分为生殖初始期、生殖增长期、生殖高峰期和生殖衰退期等 4 个时期。

(3)水青树生殖构件各组分之间存在明显的权衡关系;所有径级投入到种子的生殖分配均为最小,其生殖附属结构占据了生殖分配的大量资源,可能是限制水青树种群自然更新的一个主要因素。

(4)水青树种子特征在生殖的不同时期分别采取不同的生活史对策,可能是水青树在其演化发展过程中形成的生殖适应性对策。

## 参考文献:

- [1] 苏智先,钟章成.四川大头茶种群生殖生态学 II.种群生物量生殖配置格局研究[J].生态学报,1998,18(4):45-51.
- [2] Suter M. Reproductive allocation of *Care flava* reacts differently to

- competition and resources in designed plant mixture of five species [J]. *Plant Ecology*. 2008, 201(2):481-489.
- [3] Karlsson PS, Mendez M. The resource economy in plant reproduction. In: Reekie EG, Bazzaz FA (eds) *Reproductive allocation in plants* [M]. Elsevier, Amsterdam, 2005:21-49.
- [4] 徐庆, 刘世荣, 臧润国, 等. 中国特有植物四合木种群的生殖生态特征-种群生殖值及生殖分配研究[J]. *林业科学*, 2001, 37(2):36-41.
- [5] 操国兴, 严娟, 李燕, 等. 玉簪花序水平上雌性适合度成分变化及种子数量与大小权衡关系研究[J]. *西南大学学报:自然科学版*, 2007, 29(6):147-150.
- [6] Campbell DR. Experimental tests of sex allocation theory in plants [J]. *Trends in Ecology and Evolution*. 2000, 15:227-232.
- [7] Lloyd D G. Selection of offspring size at Independence and other Size versus number strategies [J]. *American Naturalist*, 1987, 129: 800-817.
- [8] 方炎明, 张晓平, 王中生. 鹅掌楸生殖生态研究: 生殖分配与生活史对策[J]. *南京林业大学学报: 自然科学版*, 2004, 28(3): 71-74.
- [9] Fu DZ, Bruce B. *Tetracentraceae*. *Flora of China* [M]. Beijing: Science Press. 2001, 6: 125
- [10] 傅立国, 金黎明. *中国植物红皮书* [M]. 北京: 科学出版社, 1992: 590-591
- [11] 罗靖德, 甘小洪, 贾晓娟, 等. 濒危植物水青树种子的生物学特性[J]. *云南植物研究*, 2010, 32(3):204-210.
- [12] 徐亮, 李策宏, 熊铁一. 不同水分条件下水青树种子萌发特性研究[J]. *种子*, 2006, 25(11):33-35.
- [13] 周佑勋. 水青树种子的需光萌发特性[J]. *中南林业科技大学学报*, 2007, 27(5):54-57.
- [14] 甘小洪, 田茂洁, 罗雅杰. 濒危植物水青树种子的萌发特性研究[J]. *西华师范大学学报: 自然科学版*, 2008, 29(2):132-135.
- [15] 曹玲玲, 甘小洪, 何松. 不同种源及基质对水青树种子萌发及幼苗初期生长的影响[J]. *广西植物*, 2012, 32(5):656-662.
- [16] Gan X H, Cao L L, Zhang X, et al. Floral biology, breeding system and pollination ecology of an endangered tree *Tetracentron sinense* Oliv. (Trochodendraceae) [J]. *Botanical Studies*, 2013, 54:50.
- [17] 李怀春, 甘小洪, 张泽鹏, 等. 不同海拔与母树大小对水青树种子生物学特性的影响[J]. *植物分类与资源学报*, 2015, 37(2): 177-183
- [18] 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.
- [19] Herrera J. Allocation of reproductive resources within and among florescence of *Lavandula stoechas* (Lamiaceae) [J]. *American Journal of Botany*, 1991, 78(6):789-794
- [20] Newell EA. Direct and delayed costs of reproduction in *Aesculus californica* [J]. *Journal of Ecology*, 1991, 79(2):365-378.
- [21] Bazzaz FA, Grace J. *Plant resource allocation* [M]. San Diego, Academic Press, 1997: 1-37
- [22] Osada N. Crown development in a pioneer tree *Rhus trichocarpa* in relation to the structure and growth of individual branches [J]. *New Phytologist*, 2006, 172(4):667-78.
- [23] 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):6371-6377.
- [24] 张远东, 刘彦春, 刘世荣, 等. 基于年轮分析的不同恢复途径下森林乔木层生物量和蓄积量的动态变化[J]. *植物生态学报*, 2012, 36(2):117-125.
- [25] 董艳红. 松嫩平原原布麻种群生殖生态学特性时空格局的研究[D]. 东北师范大学, 2007.
- [26] 王赞, 胡莉娟, 段元文, 等. 岩白菜(虎耳草科)不同海拔居群的繁殖分配[J]. *云南植物研究*, 2010, 32(3):270-280.
- [27] Hemborg A M, Karlsson PS. Altitudinal variation in size effects on plant reproductive effort and somatic cost of reproduction [J]. *Ecoscience*, 1998, 5(4):517-525
- [28] Weiner J. *The Influence of Competition on Plant Reproduction* [M]//Lovett Doust L eds. *Plant Reproductive Ecology: Patterns and Strategies*. New York: Oxford University Press, 1998, 228-245.
- [29] 何亚平, 费世民, 蔡小虎, 等. 麻疯树构件的生殖配置研究[J]. *四川林业科技*, 2009, 30(3):1-7.
- [30] Tian D, Pan QM, Simmons M, et al. Hierarchical reproductive allocation and allometry within a perennial bunchgrass after 11 years of nutrient addition [J]. *Plos One*, 2012, 7(9):e42833.
- [31] Gutterman Y. *Survival Strategies of Annual Desert Plants* [M]. Springer-Verlag, Berlin. 2002.
- [32] Pinero D, Sarukhan J, Alberdi P. The cost of reproduction in a tropical palm, *Astrocaryum mexianum* [J]. *Journal of Ecology*, 1982, 70(2):473-481.
- [33] 孙凡, 钟章成. 四川大头茶繁殖分配及其环境适应性的关联度研究[J]. *植物生态学报*, 1997, 21(1):46-54.
- [34] Kohyama T. Studies on the *Abies* population of Mt. Shimagare. II. Reproductive and life history traits [J]. *Botanic Magazine Tokyo*, 1982, 95(2):167-181.
- [35] Fang-Qing Chen, Zong-Qiang Xie. Reproductive allocation, seed dispersal and germination of *Myricaria laxiflora*, an endangered species in the Three Gorges Reservoir area [J]. *Plant Ecology*, 2007, 191:67-75.
- [36] Sampson DA, Werk K. Size-dependent effects in the analysis of reproductive effort in plants [J]. *The American Naturalist*. 1986, 127(5):667-680.
- [37] Shipley, B., Dion, J. The allometry of seed production in herbaceous angiosperms [J]. *The American Naturalist*. 1992, 139(3): 467-483.
- [38] Reekies EG. An explanation for size dependent reproductive allocation in *Plantago major* [J]. *Canadian Journal of Botany*. 1998, 76(1):43-50.
- [39] Willson, M F. *Plant Reproductive Ecology* [M]. Wiley, New York, 1983. 1-90.
- [40] 孙儒泳. *动物生态学原理* [M]. 北京: 北京师范大学出版社, 1992, 198-200.
- [41] 任海, 彭少麟, 孙谷畴, 等. 广东中部两种常见灌木的生态学比较[J]. *植物生态学报*, 1997, 21(4):91-97.
- [42] Acosta FJ, Delgado JA, López F, et al. Functional features and ontogenetic changes in reproductive allocation and partitioning strategies of plant modules [J]. *Plant Ecology*, 1997, 132(1):71-76.