

## 青藏高原特有植物露蕊乌头 (毛茛科) 从冰期避难所 扩张后繁殖资源分配的变化\*

蓝 舵<sup>1</sup>, 张 婵<sup>2</sup>, 赵明富<sup>1</sup>, 杨永平<sup>2</sup>, 段元文<sup>2\*\*</sup>

(1 云南农业大学植物保护学院, 云南 昆明 650201; 2 中国科学院昆明植物研究所, 云南 昆明 650201)

**摘要:** 物种分布范围的形成是进化生态学研究的基本问题之一, 但植物的资源分配策略是否与物种边界形成有关一直没有相关研究。青藏高原特有植物露蕊乌头在末次最大冰期时有 4 个避难所, 但冰期后只有一个避难所的种群发生了扩张并最终形成了现代分布格局。以露蕊乌头的避难所种群 (同仁种群) 和扩张后邻近分布区边缘的两个种群 (兴海种群和海北种群) 为研究对象, 通过比较避难所种群和边缘种群的资源分配方式, 探讨露蕊乌头的资源分配与该植物分布区及边界形成的关系。结果发现: 1) 兴海和海北种群的营养结构 (包括根、植株高度和茎叶生物量) 均显著低于同仁种群, 海北种群的繁殖结构 (花数量和花生生物量) 显著低于同仁和兴海种群, 但海北和兴海的繁殖分配均显著高于同仁种群; 2) 3 个种群的繁殖资源与个体大小呈现显著的正相关关系, 投入到繁殖资源的比例 (繁殖分配) 与个体大小呈显著的负相关关系。对露蕊乌头的研究结果一方面进一步证明了个体大小依赖的繁殖分配, 但不符合“植物开始繁殖必须达到一定的大小 (阈值)”这一结论, 这可能与露蕊乌头的生活史特征有关; 而另一方面, 露蕊乌头在扩张过程中逐渐增加了对繁殖资源投资的比例, 说明胁迫生境中有性繁殖对该植物具有更为重要的意义, 且露蕊乌头在扩张过程中可能逐渐实现繁殖产出最大化, 并可能在边缘种群实现最优繁殖分配进而最终形成该物种分布区的边界, 但这一结论仍需在更多的植物类群中验证。

**关键词:** 露蕊乌头; 避难所; 扩张; 繁殖分配; 边界

中图分类号: Q 948

文献标识码: A

文章编号: 2095-0845(2014)05-661-07

## Changes in Reproductive Allocation after Expansion from the Glacial Refugium and Implications for the Distribution Range in the Qinghai-Tibet Plateau Native Herb, *Gymnaconitum gymnandrum* (Ranunculaceae)\*

LAN Duo<sup>1</sup>, ZHAO Ming-Fu<sup>1</sup>, ZHANG Chan<sup>2</sup>, YANG Yong-Ping<sup>2</sup>, DUAN Yuan-Wen<sup>2\*\*</sup>

(1 College of Plant Protection, Yunnan Agricultural University, Kunming 650201, China; 2 Kunming Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Kunming 650201, China)

**Abstract:** A fundamental goal of ecology and evolution is to explain patterns of species distribution and abundance. However, the way in which stable distribution ranges are shaped by natural selection is still poorly understood, especially whether patterns of resource allocation have contributed to the range size and the formation of range boundary received little attention. For annual herb, the maximum reproductive allocation is predicted to be 50%, and thus we predicted that reproductive allocation might contribute to the formation of range boundary since plant will enhance allocations to reproduction in stressful environments. In this study, we presented our data on resource allocation be-

\* 基金项目: 国家自然科学基金 (31270434)

\*\* 通讯作者: Author for correspondence; E-mail: duanyw@mail.kib.ac.cn

收稿日期: 2014-01-16, 2014-03-25 接受发表

作者简介: 蓝 舵 (1986-) 男, 在读硕士研究生, 主要从事高山植物的繁殖生态学研究。

tween population from the glacial refugium and those from the marginal populations in *Gymnaconitum gymnandrum*, an alpine biennial native to the Qinghai-Tibet Plateau, aiming to find the contribution of resource allocation to the formation of range boundary. Our results showed that resource allocations to vegetative organs, including roots, plant height and stem-leaf biomass, were significantly higher in the refugium population than in the two marginal populations, and allocations to reproductive organs, including flower number and flower biomass, were significantly lower in one marginal population (Haibei population) than in the other marginal population (Xinghai population) and the refugium population (Tongren population). However, reproductive allocation was significantly higher in the marginal populations than in the refugium population. In addition, in each of the three populations, we found a positive relationship between the plant size and flower biomass but a negative relationship between the plant size and reproductive allocation. Our results indicated a size-dependent reproductive allocation in *G. gymnandrum*, but we did not find a size threshold for reproduction in each of the three populations of this plant, which might be attributed to the life history of this biennial herb. We also suggested that reproductive allocation was increased during the process of range expansion and may rise to the optimal reproductive allocation in the marginal populations, which suggested the important role of sexual reproduction for plants in more stressful environments and the formation of range boundary. However, these conclusions need to be further proved in other plant species.

**Key words:** *Gymnaconitum gymnandrum*; Refugium; Expansion; Reproduction allocation; Range boundary

资源分配模式是植物生活史的一个重要特征,通常来讲,植物在整个生活史过程中获得的资源量是有限的,而植物分配给一种功能或者结构的资源就不能用于其他功能或者结构,因此有限的资源如何分配到植物的生长、繁殖和防御等各功能之间以及各个功能间的资源分配竞争在植物整个的生长过程中如何权衡一直是生活史研究的热点问题之一(张大勇,2000,2003)。繁殖分配是指植物个体在特定时间段内(如一个生长季节)用于繁殖的净同化产物的比例,即同化产物向其繁殖器官分配的比例。已有的研究表明,植株的个体大小、交配系统、生活史特征、遗传特性及个体间的竞争(种群密度)和环境中的资源有效性都会影响植物的资源分配策略(Hutchings, 1997; Bazzaz 等, 2000; 张大勇, 2003)。尽管受多种因素影响,植物的繁殖资源分配仍然呈现出一定的规律性,通常情况下在胁迫环境中植物会增加对繁殖资源的投资比例。例如,高海拔地区的生态环境被认为不利于植物的生长和繁殖(Körner, 2003),但随海拔的升高,植物的繁殖资源的投入比例通常呈现增加的趋势,表明在胁迫环境中性繁殖对植物具有更为重要的意义(Fabbro 和 Körner, 2004; 赵方和杨永平, 2008; 范邓妹和杨永平, 2009; Fan 和 Yang, 2009)。

对一个物种而言,与分布区中心的种群相比,位于分布区边缘的种群通常表现出较高的片段化程

度并包含较少的个体数量(Brown 等, 1995),而这种现象会导致两种不同的后果。第一,如果分布区边缘的种群与分布区中心的种群完全没有基因交流且边缘种群的片段化程度非常严重,那么阿利效应和遗传漂变会阻止边缘种群对当地环境的适应(Holt 和 Keitt, 2005);第二,如果边缘种群能与中心种群进行基因交流,那么持续的基因交流会阻止边缘种群对当地环境的适应能力(Lenormand, 2002)。尽管这两个结果的成因不同,但最终均会阻止种群进一步扩张并形成物种分布区的边界。因此,对于一个具体的物种而言,与分布区中心的种群相比,位于分布区边缘的种群同样处于一种胁迫的生境中,但这种胁迫是针对一个具体的物种而不是对多数植物。对物种分布区中心和边缘的繁殖分配比较研究,既能加深我们对植物繁殖策略的认识,又能拓宽我们对物种分布区形成的理解。然而确定一个物种分布区的边缘相对容易,但如何确定该物种分布区的中心则较为困难。例如,是利用该物种分布区的中心位置来决定,还是利用种群的遗传多样性来决定?近10年来,我国在植物分子谱系地理学研究方面取得了长足的发展,特别是针对青藏高原及周边高山地区分布的植物开展了大量研究(Qiu 等, 2011; Liu 等, 2012)。目前研究表明许多植物在冰期时存在避难所,而在最后一次大冰期后,不同的植物甚至同种植物的不同种群表现出不同的进化反应(扩张

或者不扩张), 这些研究为植物分布区中心和边缘种群繁殖分配策略的比较研究提供了基础。经过前期的观察和调查, 我们发现毛茛科植物露蕊乌头因其自身的两个特点成为研究分布区中心和边缘种群繁殖分配策略的一个模式材料。首先, 露蕊乌头在最后一次大冰期时存在 4 个避难所, 但在冰期过后只有一个避难所发生了扩张并最终形成了现代分布格局 (Wang 等, 2009)。其次, 露蕊乌头是两年生植物, 整个生活史过程中仅仅发生一次开花结实现象, 不存在当前繁殖投资与将来繁殖投资的权衡问题; 而理论模型预测短命植物的最优繁殖分配是 50% (张大勇, 2003), 因此我们推测露蕊乌头可能在扩张过程中不断增加对繁殖器官的投资而在边缘种群达到了最优繁殖分配最终导致形成分布区的边界。

为验证这一假设, 本研究以露蕊乌头冰期避难所附近的种群和向西、北两个方向扩张后分别形成的一个分布区边缘附近的种群为对象, 比较了 3 个种群的形态特征和繁殖资源分配, 重点回答如下问题: (1) 露蕊乌头从冰期避难所向外扩张后的形态特征发生了什么变化? (2) 露蕊乌头从冰期避难所扩张后的繁殖资源分配发生了什么变化?

## 1 材料和方法

### 1.1 研究材料

露蕊乌头为毛茛科两年生草本植物, 广泛分布在青藏高原地区。露蕊乌头因其独特的形态特征 (如退化的萼片、暴露的雄蕊和柱头) 和生活史特征 (两年生) 而被认为是乌头属中最为独特的类群 (Wang 等, 2001); 而最近露蕊乌头亚属被认为应该提升到属级水平 (露蕊乌头属) (Wang 等, 2013)。露蕊乌头的花被蓝紫色, 花期 6-8 月。已有的研究表明熊蜂是露蕊乌头的主要传粉者 (张挺峰等, 2006), 但是露蕊乌头可通过虫媒和风媒两种传粉方式产生种子 (Duan 等, 2009)。

### 1.2 研究点概况

冰期后露蕊乌头发生扩张的避难所在青海省同仁县附近, 因此本研究在同仁县县城附近选了一个种群 (以下简称同仁种群) ( $35^{\circ}21'05.2''$  N,  $101^{\circ}56'58.5''$  E, 2 804 m)。该种群位于同仁县城附近的弃耕地上, 主要的伴生植物为细叶亚菊 (*Ajania tenuifolia*)、微孔草 (*Microula sikkimensis*) 和披碱草 (*Elymus dahuricus*) 等。

冰期后同仁县避难所的种群向南、西和北 3 个方向发生了扩张, 其中向南的最远种群扩张到了四川的九寨沟附近, 向西的最远种群扩张到了青海省兴海县附近,

而向北的最远种群扩张到了青海省祁连县附近 (Wang 等, 2009)。受条件限制, 我们选择了向北和向西两支, 其中向西方向选择了位于青海省南部的兴海县附近的一个种群作为研究对象 (以下简称兴海种群) ( $35^{\circ}31'54.85''$  N,  $99^{\circ}49'55.90''$  E, 3 468 m), 向北选择了距离祁连县约 100 km 的中国科学院海北高寒草甸生态系统定位观测站附近的一个种群作为研究对象 (以下简称海北种群) ( $37^{\circ}36'45.50''$  N,  $101^{\circ}18'48.46''$  E, 3 204 m)。兴海县位于青海省南部, 隶属海南藏族自治州, 年均气温  $-0.5\sim 6.1^{\circ}\text{C}$ , 年均降水量 425 mm 左右, 具有显著的高原大陆性气候特征。海北站位于青藏高原东北部祁连山谷地, 站区属于典型的高原大陆性气候, 年内没有绝对无霜期, 相对无霜期约为 20 d。海北站年平均气温  $-1.7^{\circ}\text{C}$ , 年降水量 426~860 mm, 其中 80% 的降水发生在 5-9 月。植被类型为青藏高原典型的地带性植被: 以金露梅 (*Potentilla fruticosa*) 为建群种的高寒灌丛草甸和以嵩草属 (*Kobresia*) 植物为建群种的高寒嵩草草甸。

### 1.3 研究方法

同仁和海北两个种群于 2012 年 7 月至 8 月采集, 兴海种群于 2013 年 7 月采集。每个种群的大部分植株处于花期时, 随机挖取每个地点的植株各 20 株。为了避免因取样时间的不同而引起的开花数量不同对实验结果的影响, 我们在采样时选择的植株主枝上花蕾数和开花数的比例是 1:1。在采集植株前, 首先用米尺测量植株的高度, 然后统计每个植株上的花数量 (包括花蕾和已开放的花)。测量结束后将植株连根挖出并小心除去茎叶和根中可能混杂的任何杂草、土壤或其他杂质, 然后装在纸袋内带回实验室。

室内将地上部分分为繁殖器官和地上营养器官两部分, 繁殖器官部分包括所有花蕾、已开放的花和花梗, 将这两部分和根分别装在纸袋内并在  $60^{\circ}\text{C}$  烘箱里烘 48 h 至恒重, 然后用电子天平 ( $0.0001\text{ g}$ ) 称量每部分的重量。

### 1.4 数据分析

在繁殖分配的研究中, 通常用地上部分总生物量或营养器官生物量代表植株个体大小 (Weiner 等, 2009), 因此本研究中以植株地上营养器官总生物量 (V) 表示植株个体大小, 繁殖分配 (RA) 为营养器官生物量与总生物量的比例。所有数据分析采用 SPSS 16.0 for Windows 统计软件包进行。利用单因素方差分析及 Post-hoc LSD 比较 3 个种间的差异, 并用 Linear Regression 进行线性回归分析。

## 2 结果

### 2.1 露蕊乌头的器官特征

在研究的 3 个露蕊乌头种群中, 同仁种群的植株高度 ( $74.41 \pm 4.26\text{ cm}$ , 平均值  $\pm$  标准误,

下同)显著高于兴海 ( $19.44 \pm 1.24$ ) cm 和海北 ( $15.83 \pm 1.06$ ) cm 两个种群,但兴海和海北种群的植株高度没有显著差异(图1)。根生物量和茎叶生物量在3个种群均存在显著差异,其中同仁种群(根生物量:  $0.27 \pm 0.03$  g, 茎叶生物量:  $1.60 \pm 0.23$  g)最大,兴海种群(根生物量:  $0.14 \pm 0.02$  g, 茎叶生物量:  $0.73 \pm 0.10$  g)次之,海北种群(根生物量:  $0.04 \pm 0.01$  g, 茎叶生物量:  $0.23 \pm 0.03$  g)最小(图1)。同仁(花数量:  $19.19 \pm 1.86$  朵, 花生物量:  $0.32 \pm 0.03$  g)和兴海(花数量:  $20.45 \pm 2.62$  朵, 花生物量:  $0.33 \pm 0.03$  g)两个种群的花数量以及花生物量均没有显著差异,但显著高于海北种群(花数量:  $7.65 \pm 0.83$ , 花生物量:  $0.11 \pm 0.01$  g);而对于繁殖分配,海北( $0.30 \pm 0.01$ )和兴海( $0.28 \pm 0.01$ )两个种群不存在显著差异,但均显著高于同仁种群( $0.16 \pm 0.01$ ) (图1)。

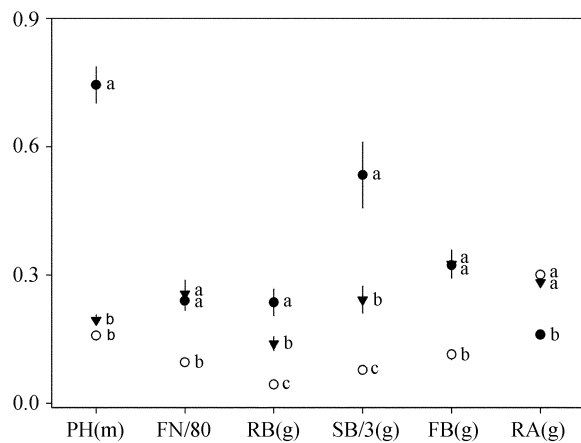


图1 同仁(黑圆点)、海北(空白点)和兴海(三角形)三个种群的植株高度(PH/80)、花数量(FN/80)、根生物量(RB)、茎叶生物量(SB)、花生物量(FB)和繁殖分配(RA)。

图中有相同字母的值代表在0.05水平没有显著差异

Fig. 1 Root biomass (RB), flower biomass (FB), stem-leaf biomass (SB), reproduction allocation (RA), flower number (FN/80) and plant height (PH/80) in the Tongren (black dots), Haibei (open dots) and Xinghai (triangles) populations. Values with the same letter indicate no significant difference at the 0.05 level

## 2.2 繁殖特征与个体大小的关系

将海北、兴海和同仁3个种群的茎叶生物量和花生物量、繁殖分配分别进行相关分析。露蕊乌头的茎叶生物量和花生物量在同仁( $R=0.808$ ,  $P<0.0001$ )、海北( $R=0.934$ ,  $P<0.0001$ )和兴

海( $R=0.886$ ,  $P<0.0001$ )3个种群均呈现极显著的正相关关系(图2),而露蕊乌头的茎叶生物量和繁殖分配在同仁( $R=-0.787$ ,  $P<0.0001$ )、海北( $R=-0.493$ ,  $P=0.027$ )和兴海( $R=-0.594$ ,  $P=0.006$ )3个种群则表现出显著的负相关关系(图2)。

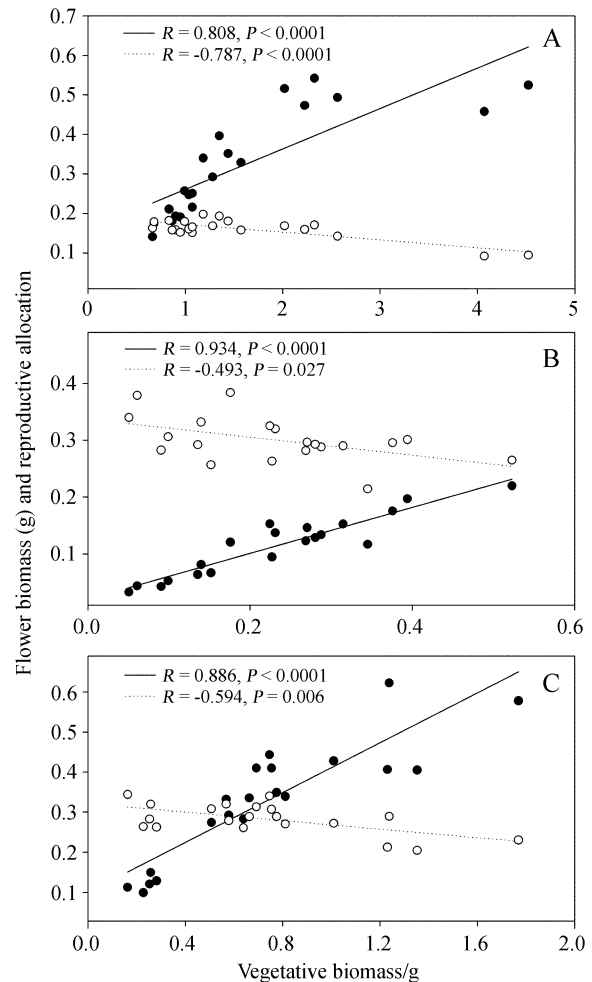


图2 同仁(A)、海北(B)和兴海(C)三个种群露蕊乌头的茎叶生物量与花生物量和繁殖分配的关系(其中实心点表示繁殖器官生物量,空心点表示繁殖分配)

Fig. 2 Relationships between stem-leaf biomass and flower biomass (black dots) and reproductive allocation (open dots) in Tongren (A), Haibei (B) and Xinghai (C)

## 3 讨论

### 3.1 露蕊乌头的形态特征与繁殖分配

分析个体大小依赖的繁殖策略是理解植物繁殖资源分配的第一步(Weiner等,2009),已有的研究表明繁殖分配与个体大小之间可能存在负

相关、正相关或无关三种关系。例如直立萎陵菜 (*Potentilla recta*) (Soule 和 Werner, 1981) 和欧洲金莲花 (*Trollius europaeus*) (Hemborg 和 Karlsson, 1998) 的繁殖分配都随个体的增大而减小, 而另一些物种的繁殖分配则与个体大小正相关 (刘左军等, 2002; Hautier 等, 2009; 王一峰等, 2012) 或不存在相互依赖关系 (Hemborg 和 Karlsson, 1998)。我们对露蕊乌头的研究表明, 随植株个体增大, 3 个种群投入到花的资源越高, 但比例却显著降低, 进一步证明了植物个体大小依赖性的繁殖分配 (Sato, 2002; Zhang 和 Jiang, 2002)。繁殖分配与个体大小负相关可能与繁殖代价与个体大小成正比有关, 繁殖代价的增大能在一定程度上解释资源对繁殖支持结构 (即营养器官) 分配的增加 (Reekie, 1998)。在高山环境中, 植物在生长过程中面临多种复杂且不稳定的外界环境因素干扰, 随个体的增大, 植株受动物取食、踩踏以及强风、冰雹等袭击的可能性也增大, 因此大个体植株的繁殖代价通常较高, 相应地需要对繁殖支持结构投入更多的资源, 从而使繁殖分配降低。露蕊乌头主要分布在青藏高原地区, 而恶劣的环境条件可能是导致植物繁殖分配随个体大小增大而降低的原因之一。

露蕊乌头是两年生草本植物, 对于这类短命草本植物, 营养器官生物量和繁殖器官生物量通常表现出一种简单的线性回归关系, 且回归线可能会经过原点或具有正的横坐标截距 (Weiner 等, 2009)。如果回归线具有正的横坐标截距, 表明该物种必须生长到一定大小才会开始繁殖, 即进行繁殖的植株个体大小存在一个阈值 (Hemborg 和 Karlsson, 1998; Weiner, 1988)。露蕊乌头 3 个种群的花生物量随营养器官生物量的增大而增加, 但繁殖器官生物量与营养器官生物量的回归分析结果表明在 3 个种群的横坐标截距均小于 0 (图 2), 所以我们的研究结果不支持“植物开始繁殖必须达到一定的大小 (阈值)”这一结论。导致这一结果的原因可能与露蕊乌头的生活史特征有关, 高山环境的生长季节较短 (Körner, 2003), 而两年生植物需要在较短的生长季节内完成从种苗到结实的全部生活史阶段, 因此可能存在营养生长和繁殖同时进行的现象而使得露蕊乌头的繁殖分配与营养器官的关系偏离了“植

物开始繁殖必须达到一定的大小 (阈值)”这一结论, 但这一推论需要更多的证据来证明。

对露蕊乌头 3 个种群的研究表明, 同仁种群的植株高度、根生物量、营养器官生物量均显著高于海北和兴海两个种群 (图 1), 而同仁和兴海两个种群的花数量和生物量显著高于海北种群, 但兴海和海北两个种群的繁殖分配均显著高于同仁种群。这些研究结果表明, 植株的个体越大, 投入到繁殖的资源越多, 但比例却呈降低的趋势 (Sato, 2002; Zhang 和 Jiang, 2002)。兴海和海北两个种群的海拔高于同仁种群, 而通常情况下, 随海拔的升高植株的生长环境条件更加恶劣, 可获取的资源总量降低, 因此高海拔种群的植株大小通常小于低海拔种群 (Fabbro 和 Körner, 2004; 赵方和杨永平, 2008; Fan 和 Yang, 2009; Hautier 等, 2009), 在高海拔种群露蕊乌头植株大小表现出降低的趋势, 但投入到繁殖器官的资源比例却显著增加。一方面, 个体增大后分配到繁殖的资源降低可能是由于较大的个体更容易受到干扰 (如动物取食和践踏、强风袭击等), 因此个体较大植株的繁殖代价也相应增大, 进而表现为对繁殖支持结构 (营养器官) 的分配增加以及对繁殖结构投资的降低 (Reekie, 1998); 而另外一方面, 我们的研究表明在高海拔地区, 植物会将更多的资源分配到繁殖器官 (花), 进一步证明了有性繁殖对植物具有更为重要的意义 (Fabbro 和 Körner, 2004; 赵方和杨永平, 2008; 范邓妹和杨永平, 2009; Fan 和 Yang, 2009)。

### 3.2 露蕊乌头分布区及边界的形成

物种边界形成的决定因子通常包括生物和非生物因素, 且通常与物种的生态位有关 (Sexton 等, 2009), 这些因子包括天敌释放的选择压力、对当地气候环境的生理适应 (Gaston, 2009)、决定濒危或者扩张动态的栖息地结构 (Holt 等, 2005)、交配系统 (Herlihy 和 Eckert, 2005; Moeller, 2006) 和遗传多样性 (Eckert 等, 2008) 等。大量的理论模型预测了多种导致物种边界形成的方式, 如竞争排斥、阿利效应、杂交和基因流限制 (Sexton 等, 2009)。最近的理论模型发现, 当花粉限制从分布区中心到边缘增加时或生境可利用性和近交衰退从分布区中心到边缘减少时, 自交与不扩散的进化联合支持物种分布区形成稳定的边界

(Sun 和 Cheptou, 2012)。但很少有研究利用物种的繁殖分配模式来解释物种分布区及边界的形成机制。繁殖产出最大化的分配模型被认为是最优的分配模型 (King 和 Roughgarden, 1983), 对一年生植物而言, 如果假定营养器官和繁殖器官的光合产物转换效率相同并忽略开花期的生物量转移且植物的净光合速率与营养器官的生物量呈正比, 那么植物在生长季结束时繁殖生物量等于营养器官的生物量, 此时的繁殖分配等于 50%, 即为一年生植物的最优繁殖分配, 但实际情况下一年生植物的繁殖分配通常低于这一预测值 (张大勇, 2003)。露蕊乌头为两年生植物, 在整个生活史过程中只发生一次开花现象, 因此一年生植物的繁殖分配策略应该可以在两年生植物中使用。在我们的研究中, 海北和兴海两个种群并非露蕊乌头从同仁种群扩张后的向北和向西的边缘种群, 但露蕊乌头海北和兴海两个种群的繁殖分配均显著高于同仁种群, 表明该植物在扩张过程中逐渐增加了对繁殖资源投资的比例, 这一结果可以说明露蕊乌头在扩张过程中逐渐实现繁殖产出最大化, 并可能在边缘种群实现最优繁殖分配进而导致扩张行为的停止, 最终形成该物种分布区的边界, 但这一结论仍需在更多的植物中验证。

**致谢** 感谢王赟在野外采样过程中的大力支持, 以及王林林对文章初稿提出的意见和建议!

### [参 考 文 献]

- 张大勇, 2000. 理论生态学研究 [M]. 北京: 高等教育出版社
- 张大勇, 2003. 植物生活史进化与繁殖生态学 [M]. 北京: 科学出版社
- Bazzaz FA, 1996. *Plants in Changing Environments: Linking Physiological, Population, and Community Ecology* [M]. Australia: Cambridge University Press
- Bazzaz FA, Ackerly DD, Reekie EG, 2000. Reproductive allocation in plants [A]. In: Fenner M (ed.), *Seeds: the Ecology of Regeneration in Plant Communities* [M]. Oxford: CABI Publishing, 1—29
- Brown JH, Mehlman DW, Stevens GC, 1995. Spatial variation in abundance [J]. *Ecology*, **76**: 2028—2043
- Duan YW, Zhang TF, He YP *et al.*, 2009. Insect and wind pollination of an alpine biennial *Aconitum gymnandrum* (Ranunculaceae) [J]. *Plant Biology*, **11**: 796—802
- Eckert CG, Samis KE, Loughheed SC, 2008. Genetic variation across species' geographical ranges: the central-marginal hypothesis and beyond [J]. *Molecular Ecology*, **17**: 1170—1188
- Fabbro T, Körner C, 2004. Altitudinal differences in flower traits and reproductive allocation [J]. *Flora*, **199**: 70—81
- Fan DM (范邓妹), Yang YP (杨永平), 2009. Reproductive performance in two populations of *Polygonum viviparium* (Polygonaceae) under different Habitats [J]. *Acta Botanica Yunnanica* (云南植物研究), **31**: 153—157
- Fan DM, Yang YP, 2009. Altitudinal variations in flower and bulbil production of an alpine perennial, *Polygonum viviparum* (Polygonaceae) [J]. *Plant Biology*, **11**: 493—497
- Gaston KJ, 2009. Geographic range limits: achieving synthesis [J]. *Proceeding of the Royal Society B-biological Sciences*, **276**: 1395—1406
- Hautier Y, Randin CF, Stockin J *et al.*, 2009. Changes in reproductive investment with altitude in an alpine plant [J]. *Journal of Plant Ecology*, **2**: 125—134
- Hemborg AM, Karlsson PS, 1998. Altitudinal variation in size effects on plant reproductive effort and somatic costs of reproduction [J]. *Ecoscience*, **5**: 517—525
- Herlihy CR, Eckert CG, 2005. Evolution of self-fertilization at geographical range margins? A comparison of demographic, floral and mating system variables in central versus peripheral populations of *Aquilegia canadensis* (Ranunculaceae) [J]. *American Journal of Botany*, **92**: 744—751
- Holt RD, Keitt TH, Lewis MA *et al.*, 2005. Theoretical models of species' borders: single species approaches [J]. *Oikos*, **108**: 18—27
- Holt RD, Keitt TH, 2005. Species border: a unifying theory in ecology [J]. *Oikos*, **108**: 18—27
- Hutchings MJ, 1997. Resource allocation patterns in clonal herbs and their consequences for growth [A]. In: Bazzaz FA, Grace J (eds.), *Plant Resource Allocation* [M]. New York: Academic Press, 161—186
- King D, Roughgarden J, 1983. Energy allocation patterns of the California grassland annuals *Plantago erecta* and *Clarkia rubicunda* [J]. *Ecology*, **64**: 16—24
- Körner C, 2003. Carbon limitation in trees [J]. *Ecology*, **91**: 4—17
- Leomand T, 2002. Gene flow and the limits to natural selection [J]. *Trends in Ecology and Evolution*, **17**: 183—189
- Liu JQ, Sun YS, Ge XJ *et al.*, 2012. Phylogeographic studies of plants in China: Advances in the past and directions in the future [J]. *Journal of Systematics and Evolution*, **50**: 267—275
- Liu ZJ (刘左军), Du GZ (杜国祯), Chen JK (陈家宽), 2002. Size-dependent reproductive allocation of *Ligularia virgaurea* in different habitats [J]. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), **26**: 44—50
- Moeller DA, 2006. Geographic structure of pollinator communities, reproductive assurance, and the evolution of self-pollination [J]. *Ecology*, **87**: 1510—1522

- Qiu YX, Fu CX, Hans PC, 2011. Plant molecular phylogeography in China and adjacent regions: Tracing the genetic imprints of Quaternary Climate and environmental change in the world's most diverse temperate flora [J]. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **59**: 225—244
- Reekie EG, 1998. An explanation for size-dependent reproductive allocation in *Plantago major* [J]. *Canadian Journal of Botany*, **76**: 43—50
- Sato H, Yahara T, 1999. Trade-offs between flower number and investment to a flower in selfing and outcrossing varieties of *Impatiens hypophylla* (Balsaminaceae) [J]. *American Journal of Botany*, **86**: 1699—1707
- Sato T, 2002. Size-dependent resource allocation among vegetative propagules and male and female functions in the forest herb *Laportea bulbifera* [J]. *Oikos*, **96**: 453—462
- Sexton JP, McIntyre PJ, Angert AL *et al.*, 2009. Evolution and ecology of species range limits [J]. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, **40**: 415—436
- Soule JD, Werner PA, 1981. Patterns of resource allocation in plants, with special reference to *Potentilla recta* L. [J]. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, **108**: 311—319
- Sun S, Cheptou PO, 2012. Life-history traits evolution across distribution ranges: how the joint evolution of dispersal and mating system favor the evolutionary stability of range limits? [J]. *Evolutionary Ecology*, **26**: 771—778
- Wang LY, Richard J, Abbott *et al.*, 2009. History and evolution of alpine plants endemic to the Qinghai-Tibetan Plateau: *Aconitum gymnantrum* (Ranunculaceae) [J]. *Molecular Ecology*, **18**: 709—721
- Wang WC (王文采), Fu DZ (傅德志), Li LQ (李良千) *et al.*, 2001. Ranunculaceae [A]. In: Wu ZY, Raven PH (eds.), *Floral of China* [M]. Beijing: Science Press; St. Louis: Missouri Botanical Garden. Vol. **6**: 133—438
- Wang W, Liu Y, Yu SX *et al.*, 2013. *Gymnaconitum*, a new genus of Ranunculaceae end endemic to the Qinghai-Tibetan Plateau [J]. *Taxon*, **62**: 713—722
- Wang YF (王一峰), Liu QQ (刘启茜), Pei ZY (裴泽宇) *et al.*, 2012. Correlation between altitude and reproductive allocation in three *Saussurea* species on China's Qinghai-Tibetan Plateau [J]. *Chinese Journal of Plant Ecology* (植物生态学报), **36**: 39—46
- Weiner J, 1988. The influence of competition on plant reproduction [A]. In: Lovett DJ, Lovett DL (eds.), *Plant Reproductive Ecology: Patterns and Strategies* [M]. New York: Oxford University Press, 228—245
- Weiner J, Lesley GC, Joan P *et al.*, 2009. The allometry of reproduction within plant populations [J]. *Journal of Ecology*, **97**: 1220—1233
- Zhang DY, Jiang XH, 2002. Size-dependent resource allocation and sex allocation in herbaceous perennial plants [J]. *Journal Evolutionary Biology*, **15**: 74—83
- Zhang TF (张挺峰), Duan YW (段元文), Liu JQ (刘健全), 2006. Pollination ecology of *Aconitum gymnantrum* (Ranunculaceae) at two sites with different altitudes [J]. *Acta Phytotaxonomica Sinica* (植物分类学报), **44**: 362—370
- Zhao F (赵方), Yang YP (杨永平), 2008. Reproductive allocation in a dioecious perennial *Oxyria sinensis* (Polygonaceae) along altitudinal gradients [J]. *Journal of Systematics and Evolution*, **46**: 830—835



全国中文核心期刊、全国优秀农业期刊

## 《中国种业》征订启事

《中国种业》是由农业部主管, 中国农业科学院作物科学研究所和中国种子协会共同主办的全国性、专业性、技术性种业科技期刊。

刊物目标定位: 以行业导刊的面目出现, 并做到权威性、真实性和及时性。覆盖行业范围: 大田作物、蔬菜、花卉、林木、果树、草坪、牧草、特种种植、种子机械等, 信息量大, 技术实用。

读者对象: 各级种子管理、经营企业的领导和技术人员, 各级农业科研、推广部门人员, 大中专农业院校师生, 农村专业户和广大农业生产经营者。

月刊, 大 16 开, 每期 8 元, 全年 96 元。国内统一刊号: CN 11-4413/S, 国际标准刊号: ISSN 1671-895X, 全国各地邮局均可订阅, 亦可直接汇款至编辑部订阅, 挂号需每期另加 3 元。

邮发代号: 82-132

地址: 北京市中关村南大街 12 号 中国种业编辑部 邮编: 100081

电话: 010-82105796 (编辑部) 010-82105795 (广告发行部) 传真: 010-82105796

网址: www.chinaseedqks.cn E-mail: chinaseedqks@sina.com chinaseedqks@163.com