

# 种子异型植物异子蓬的生殖分配和结实格局

王雷<sup>1,2</sup> 董鸣<sup>1</sup> 黄振英<sup>1\*</sup>

<sup>1</sup>中国科学院植物研究所植被与环境变化国家重点实验室, 北京 100093; <sup>2</sup>中国科学院新疆生态与地理研究所荒漠与绿洲生态国家重点实验室, 乌鲁木齐 830011

**摘要** 选择能产生异型果实和种子的一年生盐生植物异子蓬(*Suaeda aralocaspica*)为研究对象, 研究其生殖分配和结实格局。结果表明, 异子蓬具有较高的生殖分配和规律性的“谨慎型”结实格局。异子蓬的生殖分配高达56%。在资源充裕时, 该植物对扁圆形棕色种子(采取机会主义的萌发策略)的投资多于双凸镜形黑色种子(采取谨慎的萌发策略)的投资。异子蓬的花序类型为二歧聚伞花序, 单个果序含果实(种子)的数目为1–15个, 最多可分为4级。果序内果实的分布具有一定的规律: 第一级1个果实, 第二级2个, 第三级4个, 第四级8个。异子蓬优先将资源供给黑色种子的果实, 利用不同类型种子的发育顺序, 首先保证黑色种子的产出。具有较高的生殖分配和采取“谨慎”的生殖策略是异子蓬与其所处盐漠环境长期适应的结果。

**关键词** 结实格局, 盐生植物, 生殖分配, 种子异型性, 异子蓬

## Reproductive allocation and fruit-set pattern of seed-heteromorphic plant *Suaeda aralocaspica*

WANG Lei<sup>1,2</sup>, DONG Ming<sup>1</sup>, and HUANG Zhen-Ying<sup>1\*</sup>

<sup>1</sup>State Key Laboratory of Vegetation and Environmental Change, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China; and <sup>2</sup>State Key Laboratory of Desert and Oasis Ecology, Xinjiang Institute of Ecology and Geography, Chinese Academy of Sciences, Ürümqi 830011, China

### Abstract

**Aims** *Suaeda aralocaspica* is an annual halophyte native to the inland salt desert of the Junggar Basin, Xinjiang, China. It produces two clearly defined types of fruits and seeds on the same plant. Our objective was to investigate reproductive allocation and fruit-set pattern of this species.

**Methods** We randomly selected 11 plants of *S. aralocaspica* in a population and measured the canopy diameter, shoot length, and root length and biomass allocation. We randomly selected 30 primal branches, 30 secondary branches and 30 tertiary branches, and then counted the fruit number for different node sites. We also determined the position of each fruit (seed) in the infructescence for three consecutive growing seasons.

**Important findings** *Suaeda aralocaspica* had high biomass allocation to reproductive organs and a regular fruit-set pattern that is a cautious strategy. The reproductive allocation of biomass in *S. aralocaspica* plants reached 56%, which is much higher than that of most annual and perennial plants. A greater proportion of biomass was allocated to oblate brown seeds (opportunistic germination strategy) than to elliptical black seeds (cautious germination strategy). The inflorescence (dichasium) may contain from one to fifteen fruits in one to four orders. The first order contains a single fruit, the second order two fruits, the third four and the fourth eight. *Suaeda aralocaspica* allocated resources first to black-seeded fruits. Thus, *S. aralocaspica* has high reproductive allocation and a cautious reproductive strategy that is adapted to the salt desert.

**Key words** fruit-set pattern, halophyte, reproductive allocation, seed heteromorphism, *Suaeda aralocaspica*

种子异型性是指同一植株产生不同形状或生态学行为种子的现象(Venable, 1985)。目前种子异型性的研究主要集中在异型种子的萌发和休眠特性、传播特点, 以及异型种子产生的植株差异(Mandák, 1997; 王雷等, 2010)。目前除了菊科种子异型植物

(产生外围果和中央果)和地上下结实植物(产生地上果实和地下果实)的结实格局比较清楚外, 其他种子异型植物的结实格局尚不明确(Cheplick, 1987; Imbert, 2002)。从植物生殖生态学的角度来研究种子异型性, 有助于我们理解异型种子的个体发生

差异。

生殖分配指一株植物一年中所同化的资源用于生殖的比例(Silvertown, 1982)。植物的生殖分配受生活型和年龄等植物本身的因素影响,同时也受光照、水分等环境因子的影响(方炎明, 1996; Guterman, 2002)。植物通过生殖分配来协调生殖与生存的关系(方炎明等, 2004)。生殖分配也是植物生活史对策的一个方面的表现(张大勇, 2004)。对种子异型植物来说, 生殖分配不仅要看总的分配比例, 还要看分配给每种类型果实或种子多少资源。种子异型植物不同类型种子的比例(数目或质量比)不仅代表了生殖分配本身, 还预示着后代采取不同生存策略的频率(Sadeh *et al.*, 2009)。因此, 全面了解种子异型植物的生殖分配格局, 有助于更好地理解种子异型植物的生活史对策。

结实格局指植株果实的分布情况, 包括各级分枝的结实情况和果序水平上的结实情况(方炎明, 1996)。植物的结实格局不仅受自身因素的影响, 还受到外部生物因素(捕食者、传粉昆虫等)和非生物因素(光照、温度和水分等)的影响(Stephenson, 1981; 方炎明, 1996)。对种子异型植物来说, 结实格局可能更为复杂, 因为还涉及不同类型果实的分布格局。种子异型植物分为地上下结实植物和地上种子异型植物(Mandák, 1997; 高蕊和魏岩, 2007)。对于地上下结实植物, 一般来说地下结一种类型的果实, 地上结另外一种类型的果实(Cheplick & Quinn, 1982; 高蕊和魏岩, 2007)。而地上下结实植物 *Catananche lutea* (菊科)地下有2种类型的果实, 地上有3种类型的果实, 共有5种类型的果实(Ruiz de Clavijo & Jiménez, 1998)。对于地上种子异型植物, 不仅在分枝水平上有不同规律, 还因果序类型的不同而呈现出不同的分布规律(Imbert *et al.*, 1996; Mandák & Pyšek, 1999; 吴雪莲, 2006; 孙华之等, 2008)。

异子蓬(*Suaeda aralocaspica*)是荒漠一年生植物, 同一植株上能够产生两种不同类型的果实和种子。大型果产生扁圆形的棕色种子, 小型果产生双凸镜形的黑色种子(Wang *et al.*, 2008)。异子蓬传播和萌发结果表明: 棕色种子果实传播较远, 以开拓新的生境, 同时棕色种子能够在较宽条件下快速萌发, 所以棕色种子及其果实采取的是“机会主义策略”; 而黑色种子果实主要分布在母株周围, 并

且黑色种子萌发缓慢, 有部分黑色种子休眠, 采取的是“谨慎策略”(王雷, 2010)。我们以异子蓬为例, 研究种子异型植物的生殖分配和结实格局。针对研究目标, 我们提出以下科学问题: 1)异子蓬植株的生殖分配比例是多少? 是否高于一般的一年生植物? 2)生物量分配给哪种类型的种子更多? 3)异子蓬各级分枝上果实的分布有什么规律? 含不同类型种子的果实所占的比例是多少? 4)在果序水平上, 不同类型的果实有什么分布规律?

## 1 材料和方法

### 1.1 实验材料

新疆阜康地区自然分布的异子蓬种群(86°57' E, 44°19' N; 海拔429 m)植株。

### 1.2 研究地概况

研究区是内陆冷荒漠, 具有典型的温带荒漠气候。年平均气温是6.4 °C, 最高气温40.9 °C, 最低气温-40.3 °C, 最热的月份(7月)平均气温26.5 °C, 最冷的月份(1月)平均气温-19.3 °C。年降水量134.3 mm, 年潜在蒸发量为1 965 mm, 无霜期为175天。

0-5、5-10和10-30 cm土层的平均盐分含量分别为5.64%、5.29%和2.29%。0-5 cm土层最低和最高盐分含量为1.93%和7.85%。0-1 cm土层最高盐分含量可达22.38% (王雷, 2010)。

### 1.3 实验方法

#### 1.3.1 植株大小和生殖分配

2007年10月, 在新疆阜康异子蓬生境内随机选取大小不等的异子蓬植株11株, 测定冠幅和株高。然后将植株完整地挖出, 测量根长。植株带回实验室后, 每株植物都分成根、茎和叶(异子蓬10月份的成熟植株仅有少量绿色肉质叶, 其余叶已经枯萎, 不易与茎分离, 故将这两部分合在一起)、果实3部分。各部分分别装在牛皮纸袋中, 在75 °C下烘干48 h, 称量干重。果实部分在称完干重后将种子与果皮分离, 再称量每株种子重量。利用以下公式对异子蓬的生殖分配进行计算:

生殖分配=繁殖器官生物量/植株总生物量 (Harper, 1977)。文中繁殖器官指果实。

#### 1.3.2 结实格局

2007年9月下旬果实尚未完全成熟时, 在异子蓬自然种群不同植株(至少80株)上随机选取各级分枝各30枝。确定各级分枝的标准: 直接与根部相连

的枝称为一级分枝, 直接生长在一级分枝上的枝称为二级分枝, 直接生长在二级分枝上的枝称为三级分枝。统计每个分枝的结实情况。具体方法: 从每个分枝的顶端开始, 第一个果序与分枝接触的位置算作第一个节点, 以此类推, 从上到下, 统计每个节点果序上的含棕色种子的果实数、含黑色种子的果实数以及尚无法确定种子类型的果实(有的果实内种子的种皮尚未形成, 无法判别种子类型; 有的果实内没有种子, 败育。无法辨别种子类型的果实只统计在总果实数中)。再根据每个分枝各节点的统计数据来计算每个分枝的总果实数、总的含棕色种子的果实数和总的含黑色种子的果实数。

为了解不同类型种子在果序水平上的分布规律, 连续三年(2007–2009年)在异子蓬不同植株(至少50株)上随机选取不同的果序, 调查每个果序上不同类型种子的空间分布格局。

#### 1.4 数据分析

植株大小、生物量和种子数的数据以平均值±标准误差表达。采用SPSS 13.0做双因素方差分析(two-way ANOVA)来分析不同等级的分枝和果实类型对果实数目的影响。统计每个节点棕色种子果实所占比例时, 是将每个级别分枝同一节点位置的果实数累计后再计算出一个总的棕色种子果实所占的比例。因为异子蓬每个分枝的每个节点上一般只有1–4个果实, 计算每个节点棕色种子果实所占比例时, 达不到统计所要求的最小样本数, 所以不适合分开计算每个分枝每个节点上棕色种子果实所占的比例。

## 2 结果

### 2.1 植株大小和生物量

在调查的植株中, 冠幅最大可以达到61.0 cm, 最小只有27.0 cm, 平均为44.2 cm。植株高度为15.5–33.5 cm, 平均22.8 cm。根长的范围是9.5–15.5 cm, 平均为12.1 cm。

在调查的植株中, 单株生物量的变化范围为5.57–39.23 g, 平均值为26.28 g。根重范围为0.30–1.39 g, 平均值只有0.81 g。茎叶两部分总的重量变化范围是2.15–39.39 g, 平均为11.57 g。果实部分3.12–26.73 g, 平均为13.90 g。

异子蓬单株总的种子质量为0.29–8.73 g, 平均为3.21 g。单株棕色种子质量的变化范围为0.23–

5.24 g, 单株黑色种子质量的变化范围为0.06–5.49 g。

异子蓬每个果实里只有1粒种子。异子蓬单株总的种子数目平均为1 586个, 单株棕色种子的数目平均为877个, 而单株黑色种子的数目平均为708个。

### 2.2 二型性果实和种子的分布格局

分枝水平、果实类型及二者交互作用都显著影响果实数目的变化(表1)。异子蓬单株有5–7个一级分枝, 10–20个二级分枝, 20–60个三级分枝。分析各级分枝每个分枝上总的果实数, 一级分枝总的果实数最高, 为59个; 三级分枝总的果实数最低, 为32个。各级分枝含棕色种子的果实数也有类似的规律, 一级分枝最高, 为37个; 三级分枝最低, 为15个。含黑色种子的果实, 一级分枝为13个, 三级分枝为9个。在一级和二级分枝中含棕色种子的果实数目都要高于含黑色种子的果实数目, 而在三级分枝中含棕色种子的果实数目和含黑色种子的果实数目没有显著差异( $p = 0.08$ ) (图1)。

异子蓬各级分枝上每个节点上单个果序的果实数平均为1–4个。在一、二级分枝中, 棕色种子果实数大约占总果实数的80% (图2, 图3), 而在三级分枝中变化较大, 大部分都低于80% (图4)。

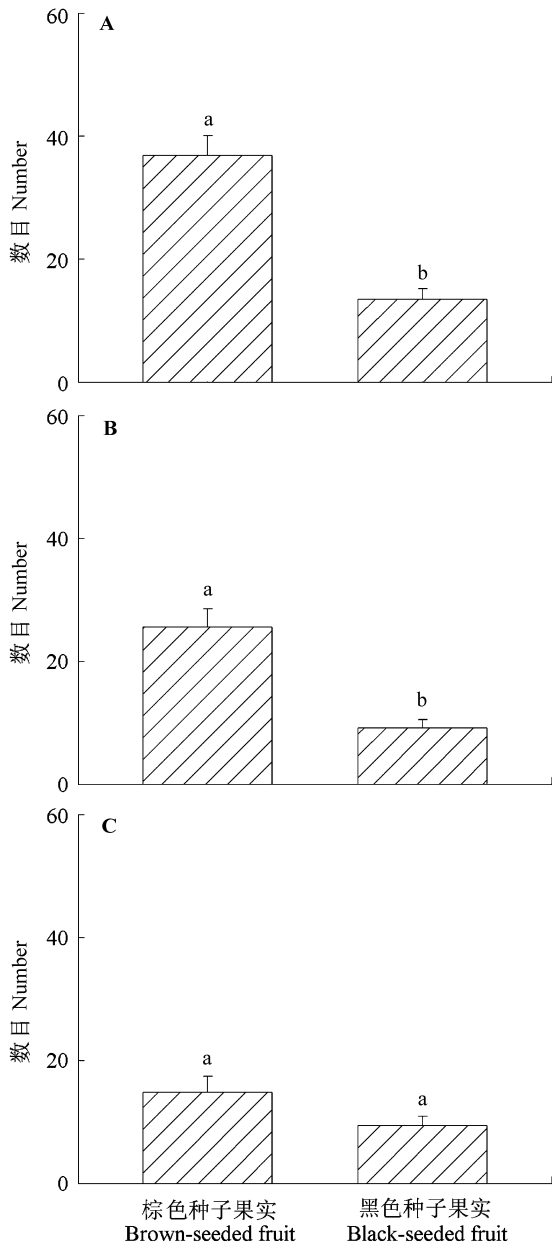
对异子蓬果序水平上含不同类型种子的果实的数目和位置进行分析。异子蓬单个果序含果实的数目为1–15个。含不同类型种子的果实在分布上具有一定规律, 黑色种子的果实总是分布在中间位置。每个分枝的顶端只有一个果实, 它可能是棕色种子的果实, 也可能是黑色种子的果实。

对异子蓬果序的果实数和不同类型果实的相对位置进行分析, 结合异子蓬花期的观察, 确定异子蓬的花序类型是二歧聚伞花序。每个果序中果实的数目和分布有4种情况: 1)果序只有一级。总果

表1 分枝水平和果实类型对异子蓬果实数目影响的双因素方差分析

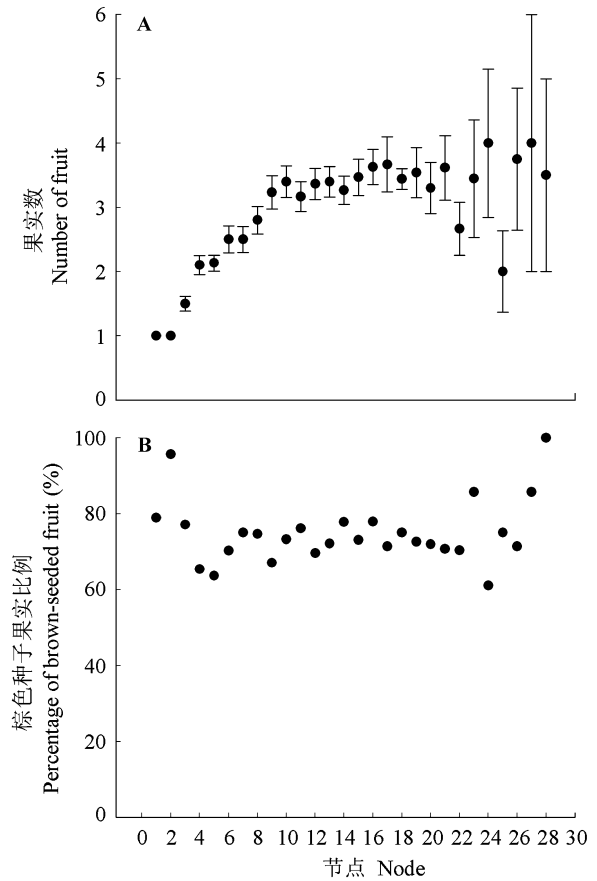
Table 1 Two-way ANOVA of effects of branch level and fruit type on fruit number of *Suaeda aralocaspica*

	<i>df</i>	<i>SS</i>	<i>MS</i>	<i>F</i>	<i>p</i>
分枝 Branch (B)	2	68.253	34.126	13.869	0
果实类型 Fruit type (F)	1	111.410	111.410	45.278	0
分枝×果实类型 B×F	2	25.439	12.720	5.169	0.007



**图1** 异子蓬单株一级分枝(A)、二级分枝(B)和三级分枝(C)的果实数(平均值±标准误差)。不同小写字母表示同级分枝上果实数差异显著( $p < 0.05$ )。  
**Fig. 1** Fruit number of primary (A), secondary (B) and tertiary (C) branches of individual *Suaeda aralocaspica* (mean ± SE). Different lower case letters indicate significant difference in fruit number at same branch level ( $p < 0.05$ ).

实数为1, 可能是棕色种子的果实, 也可能是黑色种子的果实, 棕色种子和黑色种子果实出现的概率是4:1; 2)果序分为两级, 第一级为黑色种子, 第二级为棕色种子。总果实数为3, 棕色种子果实有2个, 黑色种子果实有1个; 3)果序分为三级, 第一级和第



**图2** 异子蓬一级分枝不同节点位置的果实数(A)和棕色种子果实所占的比例(B) (平均值±标准误差)。  
**Fig. 2** Fruit number (A) and brown-seeded fruits percentage (B) of primary branch of *Suaeda aralocaspica* for different node sites (mean ± SE).

二级为黑色种子, 第三级为棕色种子。总果实数为7, 棕色种子果实有4个, 黑色种子果实有3个; 4) 果序分为四级, 第一级、第二级和第三级为黑色种子, 第四级为棕色种子。总果实数为15, 棕色种子果实有8个, 黑色种子果实有7个(图5)。

### 3 讨论

#### 3.1 生殖分配

资源在生殖与营养器官之间的分配受到自身因素和环境因子的调控(方炎明, 1996)。单次结实植物一般把同化产物的20%–40%分配到生殖部分, 多次结实的植物每年分配0–20% (Silvertown, 1982)。异子蓬是具有异型性种子的单次结实植物, 其生殖分配平均为56%。这说明异子蓬的生殖分配不仅高于一般的多次结实植物, 也高于一般的单次结实植

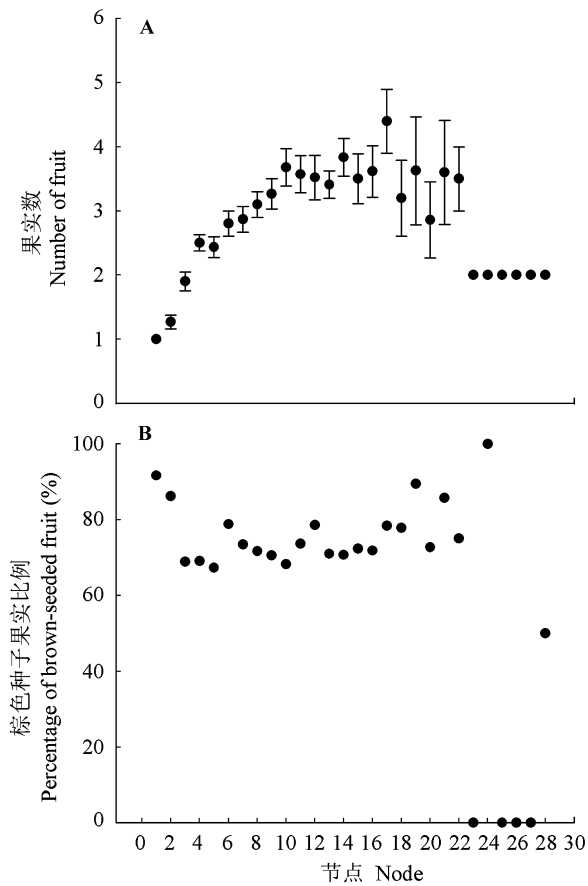


图3 异子蓬二级分枝不同节点位置的果实数(A)和棕色种子果实所占的比例(B) (平均值±标准误差)。  
**Fig. 3** Fruit number (A) and brown-seeded fruits percentage (B) of secondary branch of *Suaeda aralocaspica* for different node sites (mean ± SE).

物。异子蓬生长在新疆准噶尔盆地南缘, 生境为盐渍化荒漠。处在严酷的生境条件下, 异子蓬将大部分的光合产物分配到生殖部分。这样较高的生殖投资可以产生更多的果实和种子, 确保在多变严酷环境中后代的延续。用于生殖部分的资源越多, 生殖力越强, 因此可以认为生殖分配直接影响到异子蓬的适合度表现。

异子蓬单株果实的平均质量为13.90 g, 而单株种子的平均质量只有3.21 g。当然, 这是在果实尚未完全成熟时测定的结果。异子蓬在果实成熟的中期将多半的资源用在果实除种子外的其他部分, 说明果实其他部分虽然对子代的产生没有直接影响, 但是对适合度有间接影响。对异子蓬来说, 果实其他部分的影响可能主要有两方面, 即光合作用和种子传播。异子蓬果实含有叶绿素, 可以进行光合作用

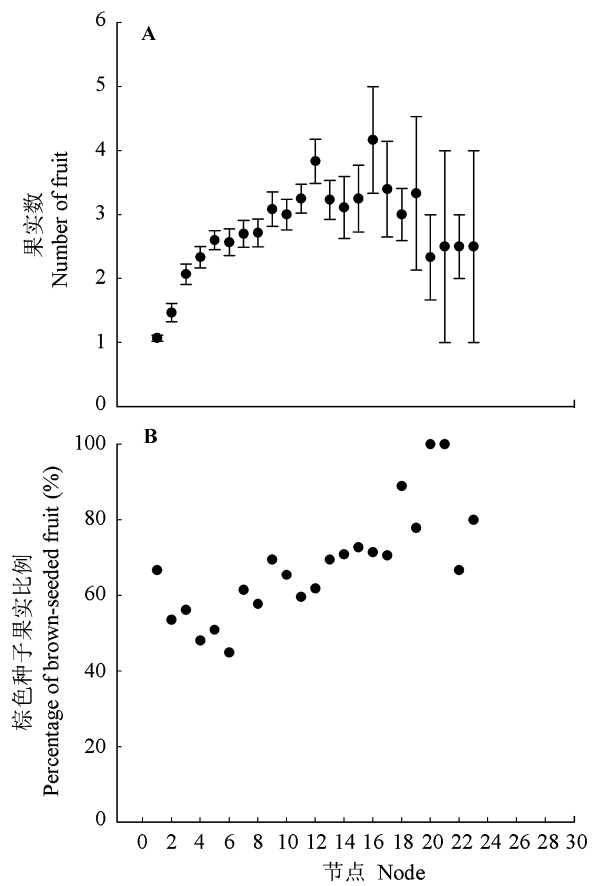


图4 异子蓬三级分枝不同节点位置的果实数(A)和棕色种子果实所占的比例(B) (平均值±标准误差)。  
**Fig. 4** Fruit number (A) and brown-seeded fruits percentage (B) of tertiary branch of *Suaeda aralocaspica* for different node sites (mean ± SE).

(王雷等, 未发表数据)。特别是生长后期, 异子蓬的叶片逐渐萎缩, 花和果实成为光合作用的主要器官(Boyd *et al.*, 2007; 王雷等, 未发表数据)。Bazzaz和Carlson (1979)报道, 有些植物的果实既是生殖器官, 同时又起到营养器官的作用。这种功能上的重叠不会造成资源竞争, 而是一种进化的生活史对策, 是异子蓬在盐渍荒漠中成功生存的适应性表现。另一方面就是种子的传播。异子蓬果实完全成熟后, 果皮膜质, 球形中空, 易于风传播。

异子蓬对异型种子的投资也不完全一样。从分枝水平来看, 一级分枝和二级分枝上棕色种子的数目都显著多于黑色种子的数目。此外, 通过野外调查我们发现, 含棕色种子的果实长约8 mm, 而含黑色种子的果实长仅为3 mm。这说明异子蓬对含棕色种子果实的投资多于含黑色种子果实的投资。与黑

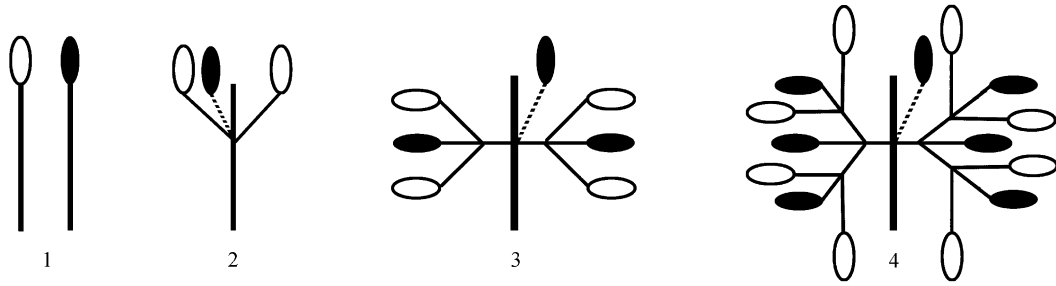


图5 异子蓬果序中棕色和黑色种子果实的4种分布模式图。竖直的粗线, 分枝; 其余实线, 果枝; 虚线, 第一个果实的果枝。1, 结1个果实; 2, 结3个果实; 3, 结7个果实; 4, 结15个果实。

Fig. 5 Distribution model of brown- and black-seeded fruits in *Suaeda aralocaspica* infructescence. Straight thick line, branch; other real line, fruit branch; broken line, fruit branch of the first fruit. 1, one fruit; 2, three fruits; 3, seven fruits; 4, 15 fruits.

色种子果实相比, 棕色种子果实多出的投资一部分用来增加种子的干物质(单粒棕色种子的质量高于黑色种子质量), 其余的资源被用来增加果实的尺寸。异子蓬含棕色种子的中空球形果实的直径大于黑色种子的, 更易于被风传播(王雷, 2010)。

### 3.2 结实格局

植物的结实格局有不同的分析方法(Webb & Bawa, 1985; Mandák & Pyšek, 1999; 吴雪莲, 2006)。有的将植物分成上、中、下3层来分析结实规律, 比如对 *Atriplex sagittata* (Mandák & Pyšek, 1999)。也有的根据植株生物量大小, 分成不同等级来比较结实的异同, 比如对紫翅猪毛菜(*Salsola affinis*)的研究(王宏飞和魏岩, 2007)。这两种分析方法只能粗略揭示趋势, 不能更细致、准确地分析规律。因此, 对异子蓬结实格局的分析, 我们在分枝和果序两个层次上进行。

双因素方差分析结果表明: 分枝等级和果实类型显著影响果实的数目。从一级分枝到三级分枝, 果实数目逐渐减少。其中, 一级分枝和二级分枝中棕色种子果实数显著多于黑色种子果实数, 三级分枝中不同类型果实间没有显著差异。具体表现在各级分枝不同位置的果实数和不同类型果实所占的比例。果实和种子的格局受资源限制的影响, 同时还受资源分配等级性的影响(Lee, 1989; Diggle, 1995)。对于异子蓬的不同等级的分枝来说, 植物的资源优先分配到一级分枝, 其次是二级分枝, 最后才是三级分枝。我们推测, 对于资源供应相对充裕的一级分枝和二级分枝来说, 果实和种子发育存在较小的资源限制。所以除了产生一定数量的黑色种

子的果实数目外, 更多的资源用来产生棕色种子的果实。对于资源限制严重的三级分枝来说, 植物优先将资源分配给黑色种子的果实, 剩余部分才分配给棕色种子的果实, 这导致三级分枝上棕色种子果实的比例明显少于一级分枝和二级分枝上棕色种子的果实。

虽然《中国植物志》(李安仁, 1979)和《新疆植物志》(毛祖美, 1994)记载异子蓬的花序类型是团伞花序, 但是我们通过观察确定异子蓬的花序类型是二歧聚伞花序。《中国植物志》和《新疆植物志》记载异子蓬的花是单性花, 但是我们对花和果序的观察结果显示, 异子蓬花内同时存在雌蕊和雄蕊, 子房内有胚珠, 花粉有活力, 而且花序上有几朵花就会形成几个果实。据此我们断定异子蓬的花不可能是单性花, 应该是两性花。总结起来, 异子蓬果序水平上果实的分布有4种格局, 即: (1) 1个果实; (2) 3个果实; (3) 7个果实和(4) 15个果实。异子蓬果序水平的结实具有一定的规律。以第三种格局为例, 首先形成1个黑色种子果实, 然后形成两侧的2个黑色种子果实, 最后形成4个棕色种子果实。比较特殊的是结1个果实的情况。结1个果实时, 有可能是棕色种子果实, 也有可能是黑色种子果实, 两种果实的比例在4:1左右。从果序水平上来看, 异子蓬植株首先形成黑色种子的果实, 在资源充裕的情况下再形成棕色种子的果实。这说明异子蓬在资源受到限制时, 先形成持“谨慎策略”的黑色种子果实。异子蓬在资源受到较小限制时, 除了形成一部分黑色种子果实外, 大部分的资源用来形成持“机会主义策略”的棕色种子果实。

综上所述, 不管是从不同等级的分枝水平来看, 还是从果序水平来看, 异子蓬优先将资源供给黑色种子的果实, 利用不同类型果实(种子)的发育顺序, 首先保证黑色种子的产出, 以保障后代的成功延续。异子蓬的黑色种子具有生理休眠, 能形成土壤种子库, 可以避免环境因子或人为扰动造成的种群灭绝(Wang *et al.*, 2008)。所以, 异子蓬在采取“两头下注”策略的生存对策的同时, 结实格局采取的是一种“谨慎策略”, 这在其他的种子异型植物上也有体现(Cheplick & Quinn, 1982; Mandák & Pyšek, 2001)。

致谢 国家自然科学基金(30970461和31100295)资助。

### 参考文献

- Bazzaz FA, Carlson RW, Harper JL (1979). Contribution to reproductive effort by photosynthesis of flowers and fruits. *Nature*, 279, 554–555.
- Boyd CN, Franceschi VR, Chuong SDX, Akhiani H, Kiirats O, Smith M, Edwards GE (2007). Flowers of *Bienertia cycloptera* and *Suaeda aralocaspica* (Chenopodiaceae) complete the life cycle performing single-cell C<sub>4</sub> photosynthesis. *Functional Plant Biology*, 34, 268–281.
- Cheplick GP (1987). The ecology of amphicarpic plants. *Trends in Ecology and Evolution*, 2, 97–101.
- Cheplick GP, Quinn JA (1982). *Amphicarpum purshii* and the “pessimistic strategy” in amphicarpic annuals with subterranean fruit. *Oecologia*, 52, 327–332.
- Diggle PK (1995). Architectural effects and the interpretation of patterns of fruit and seed development. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 26, 531–552.
- Fang YM (方炎明) (1996). *Plant Reproductive Ecology* (植物生殖生态学). Shandong University Press, Ji'nan. (in Chinese)
- Fang YM (方炎明), Zhang XP (张晓平), Wang ZS (王中生) (2004). Reproductive ecology of *Liriodendron chinense*: reproductive allocation and life-history strategy. *Journal of Nanjing Forestry University (Natural Sciences Edition)* (南京林业大学学报(自然科学版)), 28(3), 71–74. (in Chinese with English abstract)
- Gao R (高蕊), Wei Y (魏岩) (2007). Amphicarpic of *Ceratocarpus arenarius* (Chenopodiaceae) in Junggar desert. *Acta Botanica Yunnanica* (云南植物研究), 29, 300–302. (in Chinese with English abstract)
- Gutterman Y (2002). *Survival Strategies of Annual Desert Plants*. Springer-Verlag, Berlin.
- Harper JL (1977). *Population Biology of Plants*. Academic Press, London.
- Imbert E (2002). Ecological consequences and ontogeny of seed heteromorphism. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 5, 13–36.
- Imbert E, Escarré J, Lepart J (1996). Achene dimorphism and among-population variation in *Crepis sancta* (Asteraceae). *International Journal of Plant Sciences*, 157, 309–315.
- Lee TD (1989). Patterns of fruit and seed production in a Vermont population of *Cassia nictitans* L. (Caesalpiniaceae). *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 116, 15–21.
- Li AR (李安仁) (1979). *Flora of China, Tomus 25 No. 2* (中国植物志第二十五卷第二分册). Science Press, Beijing, 114. (in Chinese)
- Mandák B (1997). Seed heteromorphism and the life cycle of plants: a literature review. *Preslia*, 69, 129–159.
- Mandák B, Pyšek P (1999). Effects of plant density and nutrient levels on fruit polymorphism in *Atriplex sagittata*. *Oecologia*, 119, 63–72.
- Mandák B, Pyšek P (2001). Fruit dispersal and seed banks in *Atriplex sagittata*: the role of heterocarpy. *Journal of Ecology*, 89, 159–165.
- Mao ZM (毛祖美) (1994). *Flora Xinjiangensis, Tomus 2 No. 1* (新疆植物志第二卷第一分册). Xinjiang Science & Technology & Hygiene Publishing House, Ürümqi, 57. (in Chinese)
- Ruiz de Clavijo E, Jiménez MJ (1998). The influence of achene type and plant density on growth and biomass allocation in the heterocarpic annual *Catanache lutea* (Asteraceae). *International Journal of Plant Sciences*, 159, 637–647.
- Sadeh A, Guterman H, Gersani M, Ovadia O (2009). Plastic bet-hedging in an amphicarpic annual: an integrated strategy under variable conditions. *Evolutionary Ecology*, 23, 373–388.
- Silvertown JW (1982). *Introduction to Plant Population Ecology*. Longman Press, London.
- Stephenson AG (1981). Flower and fruit abortion: proximate causes and ultimate functions. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 12, 253–279.
- Sun HZ (孙华之), Tan DY (谭敦炎), Qu RM (曲荣明) (2008). Characteristics of heteromorphic achenes of *Garhadiolus papposus*, an ephemeral Asteraceae species, with reference to their adaptations to desert environment. *Biodiversity Science* (生物多样性), 16, 353–361. (in Chinese with English abstract)

- Venable DL (1985). The evolutionary ecology of seed heteromorphism. *The American Naturalist*, 126, 577–595.
- Wang HF (王宏飞), Wei Y (魏岩) (2007). Seed polymorphism and fruit-set patterns of *Salsola affinis*. *Biodiversity Science* (生物多样性), 15, 419–424. (in Chinese with English abstract)
- Wang L (王雷) (2010). *Regeneration Strategies of Plant Populations in Salt Temperate Desert: Adaptation Analysis of Suaeda aralocaspica Seed* (温带内陆盐漠植物种群更新策略-异子蓬种子的适应性分析). PhD dissertation, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing. (in Chinese with English abstract)
- Wang L (王雷), Dong M (董鸣), Huang ZY (黄振英) (2010). Review of research on seed heteromorphism and its ecological significance. *Chinese Journal of Plant Ecology* (植物生态学报), 34, 578–590. (in Chinese with English abstract)
- Wang L, Huang ZY, Baskin CC, Baskin JM, Dong M (2008). Germination of dimorphic seeds of the desert annual halophyte *Suaeda aralocaspica* (Chenopodiaceae), a C<sub>4</sub> plant without Kranz anatomy. *Annals of Botany*, 102, 757–769.
- Webb CJ, Bawa KS (1985). Patterns of fruit and seed production in *Bauhinia unguolata* (Leguminosae). *Plant Systematics and Evolution*, 151, 55–65.
- Wu XL (吴雪莲) (2006). *Fruit Polymorphism with Reference to Its Ecological Adaptive Strategy in Ephemeral *Diplychocarpus strictus** (短命植物异果芥的果实多态性及其生态适应对策研究). Master degree dissertation, Xinjiang Agricultural University, Ürümqi. (in Chinese with English abstract)
- Zhang DY (张大勇) (2004). *Plant Life-History Evolution and Reproductive Ecology* (植物生活史进化与繁殖生态学). Science Press, Beijing. (in Chinese)

特邀编委: 王彦荣 责任编辑: 李 敏