

DOI: 10.5846/stxb201305311251

卢立娜, 贺晓, 李青丰, 易津, 何金军. 华北驼绒藜自然种群结实的花粉和资源限制. 生态学报, 2015, 35(6): 1706-1712.

Lu L N, He X, Li Q F, Yi J, He J J. Pollen and resource limitations to lifetime seed production in a wild population of *Ceratoides arborescens*. Acta Ecologica Sinica, 2015, 35(6): 1706-1712.

华北驼绒藜自然种群结实的花粉和资源限制

卢立娜¹, 贺晓^{2,*}, 李青丰², 易津², 何金军³

1 鄂尔多斯市林业治沙科学研究院, 东胜 017000

2 内蒙古农业大学 生态环境学院, 呼和浩特 010019

3 鄂尔多斯市林业局, 东胜 017000

摘要: 运用人工授粉、补充无机营养、去叶处理以及疏花处理研究了华北驼绒藜自然种群花粉和资源有效性对结实的影响, 并进一步探讨了该植物的选择性败育现象和繁殖对策。结果表明: 花粉来源而不是花粉数量对华北驼绒藜结实存在显著影响; 同枝授粉结实率和结实率均低于自然授粉, 异株授粉则显著高于同枝授粉和自然授粉; 异株授粉种子千粒重显著高于自然授粉和同株异枝授粉, 极显著高于同枝授粉。华北驼绒藜结实存在资源限制, 补充施肥提高了单枝开花数和结实率。随摘除叶片数量的增加, 结实率明显降低, 摘除叶片处理与对照之间均形成显著差异, 摘除 1/2 叶、3/4 叶以及去全叶处理使种子千粒重显著低于对照。人工疏花实验表明华北驼绒藜存在选择性败育现象。华北驼绒藜可根据花粉和资源的可利用性来调整性分配、授粉方式和结实以获得最大适合度, 具有复杂的繁殖对策, 表现出较好的环境适应性。

关键词: 花粉限制; 资源限制; 结实率; 千粒重; 繁殖对策; 华北驼绒藜

Pollen and resource limitations to lifetime seed production in a wild population of *Ceratoides arborescens*

LU Lina¹, HE Xiao^{2,*}, LI Qingfeng², YI Jin², HE Jinjun³

1 Ordos Forestry and Desert Control Research Institute, Dongsheng 017000, China

2 College of Eco-environmental Science, Inner Mongolia Agricultural University, Huhhot 010019, China

3 Ordos Forestry Bureau, Dongsheng 017000, China

Abstract: *Ceratoides arborescens* (Losinsk) Tsien et C. G. Ma is an important forage in the northwestern arid and semi-arid regions of China. It has rich nutrient reserves, strong resistance to drought, and is also an excellent resource for ecological reconstruction and grassland improvement. In this study, the effects of pollen and resource availability on overall seed production in a natural population of *C. arborescens* were evaluated. The experimental material was taken from Siziwang Banner, Inner Mongolia, China. The plants were 4 years old, 60 × 60 cm in size, and 10—200 cm in height. Experimental treatments included artificial pollination from different pollen sources, fertilizer addition, and different degrees of defoliation and deflowering, and the resulting seed set (seeds per plant), fruit set, and 1000-grain weight were determined. The selective abortion hypothesis and plant reproductive strategies were considered. The results were as follows: The pollen source and quality but not the total pollen numbers significantly affected the reproduction of this species. Pollens from different sources have significant impacts on fruit set, seed set, and 1000-grain weight. Self-fertilization with pollen grains from the same inflorescence yielded 10.04% fruit set, and fruit sets using pollen from a different inflorescence of the same plant and from different plants were 52.16% and 65.09%, respectively; the latter was significantly higher than in the

基金项目: 教育部创新团队发展计划项目 (IR1259)

收稿日期: 2013-05-31; 网络出版日期: 2014-04-25

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: Hexiao123@21cn.com

control and the other treatments. The 1000-grain weight from fertilizations using pollen from different plants was 1.970 g, which was significantly higher than in the control and in self-fertilizations using pollen from different inflorescences of the same plant and from the same inflorescence. The seed set in this natural population was nutrient limited. Externally supplied fertilizer increased the numbers of flowers, and increased the seed set (89.96%) and 1000-grain weight (1.879 g) significantly compared with the unfertilized control. Better nutrition can enhance female reproductive function, improving both seed yield and quality. We performed five leaf cutting treatments, including the control. As increasing percentages of leaves were cut, the seed set decreased; all of the leaf cutting treatments resulted in significantly lower seed set than in the control. As increasing percentages of leaves were cut, 1000-grain weight also decreased; cutting of half, three-fourths, and all of the leaves resulted in significantly lower 1000-grain weights than in the uncut control. The flower removal experiment indicated that seed set increased significantly but 1000-grain weight decreased significantly as more flowers were removed. There was selective abortion in *C. arborescens*. *Ceratoides arborescens* has adopted dichogamous reproduction to avoid inbreeding depression; in the absence of complete fertilization by pollen from a different plant, the flowers can be self-fertilized, which may function as a breeding safeguard mechanism to ensure reproduction when exogenous pollen is scarce. Plants of this species also improved their seed set (to increase the potential number of offspring) and increased their seed size (to enhance the quality and competitiveness of their progeny) when resources were relatively abundant, both of which are strategies to improve fitness. The statistical analyses of fruit set, seed set, and seed weight indicated that *C. arborescens* has strongly plastic responses to pollen from different sources, to supplemental fertilization, and to the cutting of leaves and flowers. To maximize its fitness, plants of this species adjust their reproductive allocations, modes of pollination, and seed sets according to pollen and resource availability. *Ceratoides arborescens* has a complex reproductive strategy that provides it with great adaptability to its environment.

Key Words: pollen limitation; resource limitation; seed set; 1000-grain weight; reproductive strategies; *Ceratoides arborescens*

植物性配置理中一个经典问题是两性花植物通常产生比果实(或种子)更多的花(或胚珠)^[1]。影响植物结实、结籽率低有众多的遗传和生态因素,如花粉限制、胚珠限制、传粉过程、受精过程、交配模式、资源限制等^[2],其中花粉和资源限制已有了一些报道^[3-5],对花粉限制有了更全面的认识,将花粉限制划分为数量限制和质量限制,常常与近交衰退联系在一起,并且深入研究了花粉限制下花的适应性和多样性变化^[6-8],而资源限制多在研究植物性别配制理论中提及^[3,9]。由于资源的有限性,植物通常都无法实现最为理想化的生活史特征,在进化过程中,植物会根据具体的环境状况而形成一套最佳的资源分配方案以使个体能有效的生产和传播后代。在资源有效性限制条件下植物会采取什么样的繁殖策略来提高适合度的研究具有重要的科学意义。

华北驼绒藜属藜科驼绒藜属,中国特有植物种,主要分布在内蒙古中东部和华北地区,其营养丰富,抗逆性强,是生态建设和改良草地的优良植物资源,目前其野生种群严重退化,种子结实率较低,败育率较高,种子生产成为制约该种植物资源大力发展的主要矛盾。为揭示其种子败育环节和原因作者已经做了一些有关大、小孢子及雌、雄配子体及胚胎发育的研究^[10-11];刘锦和韩志龙分别对花粉和激素与种子败育的相关性进行了研究^[12-13]。本文运用相应的检测方法检验自然种群中华北驼绒藜结实是否受花粉和资源可利用性影响,在花粉和资源限制下,其繁殖有什么样的对策?以便更好地了解限制种子结实的因素,为解决种子生产中存在的低产问题提供理论依据。

1 研究样地及研究材料

1.1 研究样地概况

研究样地位于内蒙古乌兰察布市四子王旗华北驼绒藜自然群落,地理位置为 E112° 10.638',

N42°10.621', 海拔 1346 m, 年降水量为 134.7—310.7 mm, 年均气温 4.5 °C, 年积温为 1800—3200 °C, 无霜期 100 d。属半荒漠草原。研究样地内华北驼绒藜居群株丛基本一致, 大小 60 cm×60 cm, 株高 100—200 cm, 长势良好, 不具备灌溉条件。

1.2 研究材料

华北驼绒藜为单性花, 雌、雄同株。雄花序为穗状花序, 细长而柔软生于叶腋, 雄花无梗, 无苞片, 雄蕊 4 枚, 离生, 花药伸出花被外, 开花第 1 天花粉活力最高为 82.54%—94%, 随散粉时间的延长均逐渐降低, 在散粉后第 7 天全部失去活力, 花粉寿命仅为 6—7 d; 雌花无梗, 柱头 2, 柱头露出 5 d 时具有微弱的活性, 6—8 d 时可授性逐渐增强, 随后减弱, 13 d 时不具有可授性; 子房上位, 倒卵形, 单心皮 1 室, 内有胚珠 1 枚。花粉和胚珠比为 1351189 ± 391779 ; 异株授粉结实率最高, 同株授粉结实率也较高, 因此, 华北驼绒藜的繁育系统以异交为主, 自(近)交亲和, 其繁育系统属于兼性异交^[14]。华北驼绒藜为半灌木, 基部分枝逐渐成长为株丛, 存在克隆繁殖现象。

2 试验设计与数据处理

2.1 补充授粉

采用人工授粉试验, 开花前标记生境、个体年龄和灌丛大小基本一致的植株 32 株。分别进行同枝授粉、同株异枝授粉、异株授粉以及自然授粉 4 个处理。

每株标记生殖枝 4 个, 共计 128 个生殖枝, 每生殖枝处理花数约 50 个, 每处理花数约 1600 个。对各生殖枝上的花分别进行人工补充授粉试验, 自散粉初期开始进行, 直至散粉末期。

同枝授粉: 雌花开花前套袋, 雌花花期授同一枝条花粉; 同株异枝授粉: 雄花开花前去雄套袋, 雌花花期授同株花粉, 直至生殖枝上全部雌花开放; 异株授粉: 在雄花开花前去雄套袋, 雌花开放授异株花粉(花粉来源于距离处理植株 25 m 以外的个体), 直至生殖枝上雌花花期结束, 以上处理授粉后 8—10 d 去袋; 自然授粉: 不进行任何处理, 自然风媒传粉。同枝授粉所选花粉为同一枝条上雄花花粉, 花粉活力均值为 30%—40%; 其他处理除自然授粉均取雄花开放当天花粉, 活力均值为 82%—94%。所选胚珠均为柱头露出后 6—7 d, 在柱头可授性最强时授粉。

授粉处理 3—4 d 采集各处理花朵用 FAA 固定, 每处理 20 朵, 用于检测置落柱头的花粉数目。

2.2 资源限制

花芽发育初期(6 月底)标记生境、个体年龄、灌丛大小均基本一致的植株, 分别进行以下试验:

2.2.1 补充施肥

对所标记的每一植株进行施肥处理, 施肥量平均为 80 g/株, 以不施肥作对照, 每处理各 30 株。肥料成分及其比例为 $\text{NO}:\text{P}_2\text{O}_5:\text{K}_2\text{O} = 3:3:2$ 。另外在植株开花初期、盛花期用含有 0.5% 的上述肥料水溶液进行叶面喷施各 1 次, 每植株用量一致, 均为 200 mL 溶液。

2.2.2 去叶片

另选 50 株, 在选定的植株上分别标记 10 个生殖枝, 对每株上每两个生殖枝的叶片均进行剪叶处理, 叶片剪除量分别为: 0 叶片、1/4 叶片、1/2 叶片、3/4 叶片及全部剪除(只留叶柄)。以不剪叶为对照。选择生殖枝时, 注意各个生殖枝上着生的叶片数量、叶面积基本一致。

记录处理前后生殖枝上花数, 处理后统计各枝条结籽率, 结实率及种子千粒重。

2.2.3 去花处理

选择植株 40 株, 并在每株中选定长势相同的生殖枝 8 个。在雄花开放前进行去除花芽处理, 随生殖枝花序的生长, 每天进行处理(雌雄同时)。疏花数量, 在去花芽时, 尽量保证所去除的花芽与生殖枝上保留花芽的一致性。

乳熟期时取样, 将成熟的果实收集, 将果皮及种皮剖开观察是否有完整的胚, 有胚的为正常种子, 计算结

籽率、结实率。

2.3 数据分析

所得试验数据均计算平均值和标准误,并进行显著性分析。所有统计分析均用 SPSS 软件进行:

$$\text{结籽率} = (\text{正常发育的种子/果实总数(胚珠数)}) \times 100\%$$

$$\text{结实率} = (\text{正常发育的种子/总花数}) \times 100\%$$

3 结果与分析

3.1 花粉限制

不同来源的花粉对华北驼绒藜结实、结籽率及种子千粒重均产生显著影响(表 1)。同枝授粉的个体无论是果实数还是饱满种子数均是最低的,结实率和结籽率分别为 10.04% 和 22.23%;其次是同株异枝授粉,其结实率和结籽率均显著低于自然授粉;而异株授粉则均显著高于同枝授粉和自然授粉。异株、同株异枝授粉对种子千粒重也都有所提高。异株花粉种子千粒重最大,显著高于自然授粉和同株异枝,极显著高于同枝授粉,同枝授粉种子千粒重最小。

表 1 补充授粉对华北驼绒藜结实的影响

Table 1 Effect of supplement pollination on seed production in *Ceratoides arborescens*

花粉来源 Source of pollens	同枝花粉 From the same inflorescence	同株异枝花粉 The different inflorescence in the same plant	异株花粉 Other plants	自然授粉 Control
处理花数 Number of flowers	1564	1624	1630	1608
柱头平均花粉数 Pollens per stigma	10	13	14	12
果实数 Fruit numbers	705	1059	1134	1007
饱满种子数 Total seeds	157	847	1061	864
结籽率 seed set/%	22.23±0.77 a	80.06±0.52 b	93.53±0.70 c	85.89±0.29 d
结实率 fruit set/%	10.04 a	52.16 b	65.09 c	53.73 d
种子千粒重 1000-Grain weight/g	1.57±0.004 a	1.810±0.001 b	1.97±0.004 c	1.86±0.002 b

处理间字母不同表示差异达显著水平($P < 0.05$)

柱头平均花粉数检测显示(表 1)人工授粉后柱头上花粉数量比自然授粉条件下柱头的花粉数量明显增加。华北驼绒藜每一朵雌花有 2 个柱头,自然状态下每一柱头平均花粉数为 12 个,即每朵花接受的平均花粉量最低约 24 粒,每一朵花仅 1 个胚珠,所以每朵花接受的花粉数远远大于其胚珠数。因此,花粉数量并不是限制华北驼绒藜结实的主要因素。

3.2 补充施肥

补充施肥有利于华北驼绒藜花芽分化,提高了华北驼绒藜单枝雌花开花数(表 2)。同时提高了结籽率,与不施肥相比差异显著。施肥使种子的千粒重显著增大。

表 2 补充施肥对华北驼绒藜花芽分化及结实的影响

Table 2 Effect of fertilizer addition on bud development and seed production in *Ceratoides arborescens*

处理 Treatment	单枝雌花开花数 Flowers per florencece	结籽率 Seeds set/%	种子千粒重 1000-Grain weight/g
不施肥 No fertilizing (CK)	617±33.65a	85.41a	1.663±0.008a
施肥 Fertilizing	694±38.85a	89.96b	1.879±0.009b

同列字母不同表示差异达显著水平($P < 0.05$)

3.3 去叶处理

摘除叶片对华北驼绒藜结实具有显著影响(表 3)。随摘除叶片量的增加,结籽率明显降低,去除 1/4、1/2 叶片与去除 3/4、全叶之间也存在显著差异。去除 1/4 叶片对种子千粒重影响不明显,但随着去除叶片数

量的增加种子千粒重显著降低。

表 3 剪除叶片对华北驼绒藜结实的影响

Table 3 Effect of cutting leaves on seed production in *Ceratoides arborescens*

观测项目 Items of observation	处理 Treatments				
	对照 Control	去 1/4 叶 Cutting off 1/4 blades	去 1/2 叶 Cutting off 1/2 blades	去 3/4 叶 Cutting off 3/4 blades	去全叶 Cutting off whole blades
总开花花数 Total flowers	489	445	582	474	479
结籽率 Seed set/%	85.53a	61.02b	48.98c	30.56d	24.75d
种子千粒重 1000-Grain weight/g	1.855±0.008a	1.820±0.004a	1.713±0.005b	1.698±0.006b	1.630±0.006b

处理间字母不同表示差异达显著水平 ($P<0.05$)

3.4 疏花数量对华北驼绒藜结实的影响

用保留的花数(去花后)计算结实率,与对照相比去除 20%的花没有明显的差异(表 4);去除 50%、80%的花则导致结实率显著提高,与对照形成极显著差异;但用去花之前的花数计算结实率,不同程度的疏花其结实率均降低,与对照之间存在显著差异。疏花处理使种子千粒重也发生变化,去除 20%的花使种子千粒重显著增大,比对照高 0.09 g,随着去除花数量的增加,千粒重显著低于对照。

表 4 疏花数量对华北驼绒藜结实的影响

Table 4 Effect of flower removal on seed production in *Ceratoides arborescens*

疏花数量/% Number of flower removal	花数量 Number of flowers		种子数 Seed numbers	结实率 Fruit set/%		种子千粒重 1000-Grain weight/g
	初始花数 Initially	去花后 After removal		去花前 Before removal	去花后 After removal	
CK	6789	6789	3638	53.58a	53.58Aa	1.88±0.2a
20	6906	5524	3045	44.11b	55.12Aa	1.97±0.01b
50	7531	3766	2674	35.51c	71.00Bb	1.81±0.02c
80	5632	2816	2618	46.48d	92.96Cc	1.63±0.02d

处理间字母不同表示差异达显著水平 ($P<0.05$)

4 讨论与结论

4.1 花粉数量和花粉质量对华北驼绒藜结实的影响

花粉质量对华北驼绒藜的结实存在显著影响。华北驼绒藜为常异花授粉植物,同株授粉也能结实。本研究同枝授粉、同株异枝授粉结籽率及种子千粒重均显著低于异株授粉,一是华北驼绒藜同一枝条上呈雌雄异熟,同枝花粉较同枝胚珠早成熟 3—5 d,柱头具有可授性时花粉活力较差,结籽率较低。二是存在着近交衰退现象。Stephenson 等的研究表明自花花粉受精产生的果实,比异花粉受精产生的果实中种子数目较少、种子败育率力也较高^[15]。因此,在长期的进化过程中,华北驼绒藜形成同枝雌雄异熟机制,当有可供选择的花粉源时,会选择异株花粉来进行受精,以避免近交衰退,提高后代的平均质量和适合度。在 *Triumf semitriloba*^[16], *Kalmia latifolia*^[17], *Clintonia borealis*^[18], *Pinus sylvestris*^[19] 和 *Asclepias speciosa*^[20] 等植物中也存在这种现象。而在缺少可选择花粉源时,同株授粉的果实也会成熟,但其后代质量较低,如 *Enterolobium cyclocarpum*^[21], Raspe 研究表明同一子房内自交、异交胚珠都存在时,自交胚珠的相对适合度较低,所结种子的败育率高^[22]。华北驼绒藜虽然采取雌雄异熟的繁殖策略来避免近交衰退,但是在缺乏异株花粉不能完成受精时采取同枝(株)授粉,这可能是一种繁殖保障机制,以保证物种的持续生存和繁衍。

人工授粉后华北驼绒藜柱头上的平均花粉数为 13 个,Harder L D^[6] 的研究表明花粉数量限制均有一个最低范围,花粉数量对结实的影响较小,而且在数量受限制条件下,花粉质量较高。对于有两个柱头单胚珠的华北驼绒藜来说,花粉量应该比较充足,结实不受花粉数量的限制。

单纯控制授粉来比较自交和异交种子产量和质量来验证花粉限制是一种比较传统的方法, Harder L D^[8] 在研究近交衰退时认为传统的方法存在偏差,因为忽略了胚珠可育性因素,最新研究借助模型消除由于胚珠限制和受精过程引起的偏差,并在兰科植物中利用了该模型验证了其有效性。Harder^[6] 的研究也表明花粉限制对种子的影响不同于胚珠和资源限制,同时受到较多因素影响,例如胚珠生产,花粉供给,花粉-雌蕊的相互作用和种子的发育等。本研究在实验设计时考虑上述因素引起的偏差,在花粉质量和胚珠质量以及授粉时间上均选择最佳质量和最适时间,以减少偏差。

4.2 华北驼绒藜自然种群的资源限制及繁殖对策

植物的繁殖不仅受花粉有效性的限制,许多研究表明资源可利用性是限制繁殖成功的另一重要因素。孟金柳^[23] 研究发现在植物繁殖阶段,当生长于具有更多可利用资源的环境中时,植物会加强对雌性功能的繁殖投入,而在胁迫环境中,植物往往会表现出偏雄的性分配模式。在本研究中,施肥提高了华北驼绒藜每生殖枝的雌花开花数量,同时结籽率和种子千粒重也显著提高,说明开花结实受营养资源的限制,增加营养可以加强对雌性功能的繁殖投入,提高种子产量和质量。随着去除叶片数量的增加结籽率、种子千粒重都显著降低,与对照形成极显著差异。去除叶片,光合作用受到严重影响,减少了光合产物的积累,可利用资源受到限制,说明从花期开始在资源受限的情况下,在结籽率和种子大小之间存在一种权衡,植株会尽量利用有限的资源来保证更多的有活力的种子。而去花处理植株的结籽率和种子千粒重均显著高于对照和去叶处理,也说明在资源相对充足的情况下,植株会通过提高结籽率(保证后代数量)和增加种子大小(保证后代质量和竞争能力)两条途径来提高适合度。

4.3 华北驼绒藜的选择性败育现象

人工疏花疏果是许多研究者经常采用的检验选择性败育的方法。此方法操作方便,易控制。植株通常会产生过多的花或者发育过多的果实,人工疏除部分花或果实后,由于缺少供选择的花、果,植株可利用的资源相对增多,将剩余的资源分配给通常情况下败育的花、果使之发育成熟,但正常情况下成熟的种子萌发率明显高于由疏花疏果后剩余胚珠发育成的种子,且幼苗存活率高。通过观察疏花后植株的结实特性,与对照比较可验证植株的选择性败育情况。根据选择性败育假说,植物有选择性地败育“低质量的果实”的特性,去除花将限制植物果实的选择性败育,也就导致“低质量的果实”获得更高的生存机会^[24]。如在 *Prunus mahaleb*^[1] 和长柄双花木 (*Disanthus cercidifolius*)^[3] 中,人工疏除部分花会提高剩余花的结实率,但去花后植株产生的果实和种子的重量都明显比对照组低。本研究采用疏花的方法,结果显示随疏花数量的增加,种子的结实率明显提高,但种子千粒重显著降低。本研究结果支持选择性败育假说,与肖宜安^[3] 的报道一致。

通过同株授粉、异株授粉、补充施肥、去花、去叶处理统计分析结实率、结籽率和种子千粒重的变化说明华北驼绒藜植株具有较强的可塑性,可根据花粉和资源的可利用性来调整性分配、授粉方式和结实以获得最大适合度,具有复杂的繁殖对策,表现出较好的环境适应性。

参考文献 (References):

- [1] Guitian J. Why *Prunus mahaleb* (Rosaceae) produces more flowers than fruits. *American Journal of Botany*, 1993, 80(11): 1305-1309.
- [2] Harder L D, Richards S A, Routley M B. Effects of reproductive compensation, gamete discounting and reproductive assurance on mating-system diversity in hermaphrodites. *Evolution*, 2008, 62(1): 157-172.
- [3] 肖宜安, 曾建军, 李晓红, 胡文海, 何平. 濒危植物长柄双花木自然种群结实的花粉和资源限制. *生态学报*, 2006, 26(2): 496-502.
- [4] 王定康, 孙桂芳, 翟书华, 陈雪, 王再. 花粉和资源限制对青阳参坐果率的影响. *广西植物*, 2011, 31(4): 469-472.
- [5] Aigner P A. Optimality modeling and fitness trade-offs: when should plants become pollinator specialists?. *Oikos*, 2001, 95(1): 177-184.
- [6] Aizen M A, Harder L D. Expanding the limits of the pollen-limitation concept: effects of pollen quantity and quality. *Ecology*, 2007, 88(2): 271-281.
- [7] Harder L D, Hobbhahn N, Richards S A. How depressed? Estimates of inbreeding effects during seed development depend on reproductive conditions. *Evolution*, 2012, 66(5): 1375-1386.
- [8] Harder L D, Aizen M A. Floral adaptation and diversification under pollen limitation. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological*

- Sciences, 2010, 365(1539): 529-543.
- [9] 张格菲. 青藏高原典型克隆植物黄帚吾(*Ligularia virgaurea*)的繁殖特征与幼苗更新研究[D]. 兰州: 兰州大学, 2012.
- [10] 卢立娜, 贺晓, 易津, 李青丰. 华北驼绒藜大小孢子的发生及雌雄配子体发育过程的解剖学研究. 西北植物学报, 2008, 28(7): 1319-1325.
- [11] 卢立娜, 贺晓, 易津, 何金军, 李继文. 华北驼绒藜胚胎发育过程及多糖变化的组织化学研究. 内蒙古大学学报: 自然科学版, 2008, 39(2): 155-160.
- [12] 刘锦. 华北驼绒藜生殖特性与种子败育相关性研究[D]. 呼和浩特: 内蒙古农业大学, 2007.
- [13] 韩智龙, 易津. 华北驼绒藜种子发育过程中内源激素变化动态的研究. 种子, 2008, 27(9): 6-9.
- [14] 卢立娜. 华北驼绒藜的繁殖生物学研究[D]. 呼和浩特: 内蒙古农业大学, 2010.
- [15] Stephenson A G. Flower and fruit abortion: proximate causes and ultimate functions. Annual Review of Ecology and Systematics, 1981, 12(1): 253-279.
- [16] Collevatti R G, Amaral M C, Lopes F S. Role of pollinators in seed set and a test of pollen limitation hypothesis in the tropical weed *Triumfetta semitriloba* (Tiliaceae). Revista Biologia Tropical, 1997, 45: 1401-1407.
- [17] Levri M A. The effect of timing of pollination on the mating system and fitness of *Kalmia latifolia* (Ericaceae). American Journal of Botany, 1998, 85(11): 1626-1630.
- [18] Dorken M E, Husband B C. Self-sterility in the understory herb *Clintonia borealis* (liliaceae). International Journal of Plant Science, 1999, 160(3): 557-584.
- [19] Karkkaainen, Savolainen O, Koski V. Why do plants abort so many developing seeds; bad offspring or bad maternal genotypes?. Evolutionary Ecology, 1999, 13(3): 305-317.
- [20] Finer M S, Morgan M T. Effects of natural rules of geitonogamy on fruit set in *Asclepias speciosa* (Apocynaceae): evidence favoring the plant's dilemma. American Journal of Botany, 2003, 90(12): 1746-1750.
- [21] Rocha O J, Aguilar G. Reproductive biology of the dry forest tree *Enterolobium cyclocarpum* (guanacaste) in costa Rica: a comparison between trees left in pastures and trees in continuous forest. American Journal of Botany, 2001, 88(9): 1607-1614.
- [22] Raspe O, Guillaume P, Jacquemart A L. Inbreeding depression and biased paternity after mixed-pollination in *Vaccinium myrtillus* L. (Ericaceae). International Journal of Plant Sciences, 2004, 165(5): 765-771.
- [23] 孟金柳. 青藏高原高寒草甸 3 种常见毛茛科植物繁殖对策的研究[D]. 兰州: 兰州大学, 2010.
- [24] 赵学杰, 谭敦炎. 种子植物的选择性败育及其进化生态意义. 植物生态学报, 2007, 27, 31(6): 1007-1018.