

DOI: 10.5846/stxb201401010002

郭红超, 严成, 魏岩. 准噶尔荒漠大翅霸王的生殖物候及结实格局. 生态学报, 2015, 35(17): - .

Guo H C, Yan C, Wei Y. Reproductive Phenology and Fruit-set Pattern of *Zygophyllum macropterum* in the Junggar Desert, Xinjiang. Acta Ecologica Sinica, 2015, 35(17): - .

准噶尔荒漠大翅霸王的生殖物候及结实格局

郭红超¹, 严成², 魏岩^{1,*}

1 新疆农业大学草业与环境科学学院, 新疆草地资源与生态重点实验室, 乌鲁木齐 830052

2 中国科学院新疆生态与地理研究所, 乌鲁木齐 830011

摘要:大翅霸王是多年生早春开花草本植物,是准噶尔荒漠地区的建群种之一。本文对野生大翅霸王的生殖物候、果实形态、结实格局和种子萌发特性进行了研究。结果表明:(1)大翅霸王的营养期生长期为 20—30 d,占整个生活周期的 1/4,生殖生长期长约 90—100 d,其中花期约占 1/2,果熟期短;(2)大翅霸王种群能产生 3 种形态的果实,可将植株分为 5 翅型、4/5 翅型和 3/4/5 翅型植株,它们分别占种群植株数的 3.45%、83.15%和 13.40%。(3)依据个体大小的变化,3 种类型果实在植株上的比例发生了显著变化。随植株个体的增大,三翅果所占比例逐渐增多,由 0 增加到 2.65%;四翅果所占比例也增多,但在二级个体上有最大比例 17.01%;五翅果所占比例最高(>80%)且没有显著变化。(4)三翅果、四翅果和五翅果内种子形态无差异,萌发率均小于 30%;划破种皮能不同程度的加速和促进种子的萌发。大翅霸王特有的生殖物候和果实的表型多样性是其对荒漠干旱地区恶劣多变环境长期适应的结果。

关键词:准噶尔荒漠;大翅霸王;生殖物候;表型多样性;结实格局

Reproductive Phenology and Fruit-set Pattern of *Zygophyllum macropterum* in the Junggar Desert, Xinjiang

GUO Hongchao¹, YAN Cheng², WEI Yan^{1,*}

1 Xinjiang Key Laboratory of Grassland Resources and Ecology, College of Grassland and Environmental Science, Xinjiang Agricultural University, Urumqi 830052, China

2 Xinjiang Ecology and Geography Research Institute, Chinese Academy of Sciences, Urumqi 830011, China

Abstract: *Zygophyllum macropterum* is a perennial herb that flowers in early spring and produces three types of fruits, which differ in the number of wings. To better understand how *Z. macropterum* has adapted to its desert habitat, its reproductive phenology, fruit morphs, fruit-set patterns, and germination characteristics were studied in a population in the Junggar Desert, Xinjiang, China. Vegetative budding of *Z. macropterum* occurred in early March, and its annual growth cycle lasted 4 months. The vegetative phase was 20—30 days, which accounted for a quarter of its annual growth cycle. Flowering in the population initiated in mid-April and peaked at the end of April, and the total blooming period lasted 45 days. The total reproductive phase was 90—100 days, of which the flowering period accounted for about one third to one half. Young fruits gradually formed during the full-bloom stage, and the mature fruiting phase lasted only 14—18 days. In early June, fruits began to crack and fall off, and the fruiting season lasted 80 days. After the fruits fell in mid-July, most of the ground parts of the plants dried, and the underground parts became dormant. Small autumn shoot sprouted at the base of the stem, and the lamina was small, pachyptic, and dark in color. The fruit of *Z. macropterum* is a capsule with membranaceous wings. The fruits hang pairwise in leaf axils and can be divided into three types based on whether they have

基金项目:国家自然科学基金(31360091, 31270436);克拉玛依市科技计划项目(SK-2012-15)

收稿日期:2014-01-01; 网络出版日期:2014-11-03

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: weiyanyan1966@163.com

three (Type 3 fruits), four (Type 4), or five (Type 5) wings. The three types differ in weight and in numbers of ovaries and seeds. Lighter fruits produce fewer seeds; hence, Type 3 and Type 4 capsules can easily disperse over a long distance by wind, whereas Type 5 fruits remain near the mother plant because of their weight. Depending on the types of fruit they produce, individual *Z. macropterum* plants are classified into Type 5 plants, Type 4/5 plants, and Type 3/4/5 plants, which occurred in the studied population at frequencies of 3.45%, 83.15%, and 13.40%, respectively. Additionally, depending on the number of growing stems, the plants can be considered class I (< 20 stems), class II (20—50 stems), or class III (> 50 stems). As the mother plants increased in size, the ratio of three-winged fruits increased from 0% to 2.65%; Type 4 fruits have the largest proportion (17.01%) on class II plants. Type 5 fruits consistently were present in high proportion (> 80%), with the largest proportion (92.9%) found in class I plants. Seeds from all fruit types had similar germination characteristics and no significant differences in morphology. The seeds were physiologically dormant because the germination rate was low (< 30%) across a temperature range. Germination occurred slowly, and seed coat scarification of all three types of seeds could promote germination at different degrees. In conclusion, the phenotypic diversity of the fruits and reproductive phenology of *Z. macropterum* may be the result of its adaptation to the extremely harsh desert environment. Studying the reproductive phenology and fruit-set patterns of plants can greatly enhance our understanding of the mechanisms of adaptation to habitats and the evolution of plant life-history strategies.

Key Words: Junggar Desert; *Zygophyllum macropterum*; reproductive phenology; phenotypic diversity; fruit-set pattern

物候学研究周而复始的自然现象,通常研究植物和动物的生命循环对季节和气候的响应^[1],在生态系统分析和植被管理中有重要地位^[2-3]。生植物候是植物生殖生态学研究的重要组成部分^[4],主要探讨植物生殖现象包括花芽绽放、开花、结实、种子传播等的发生规律,植物生植物候的研究对深入理解植物的生活史对策有重要意义。

果实异型性(Heterocarpy)是指同一植株不同部位产生不同形态或行为果实(种子)的现象^[5]。经常出现在那些生长于荒漠、盐沼等环境条件高度多变生境中的植物上,异型果实的形态特征通常决定了其在扩散、休眠、萌发及植株竞争能力等生态学行为上的差异^[6-9],并在很大程度上增强了物种在不良环境中的生存及适应能力,被认为是对时空异质环境的一种适应^[10,5]。果实异型性及其生态适应对策是植物在严酷或异质环境的选择作用下长期进化的结果,对于研究植物的生态适应机制及生活史进化等具有重要的理论价值^[11]。

大翅霸王(*Zygophyllum macropterum*)是蒺藜科早春多年生草本植物,主要分布在中国、哈萨克斯坦、吉尔吉斯斯坦、俄罗斯和塔吉克斯坦等地区,大多生长在碎石质荒漠土壤中^[12],对于维持荒漠地区脆弱的生态环境有重要的作用。野外调查发现大翅霸王种群能产生形状、结构、大小明显不同的3种翅果,但迄今为止,还未见对该现象的详细报道。为此,本研究对大翅霸王的生植物候、果实表型多样性及结实格局和种子萌发特性进行观察研究,试图探讨以下问题:(1)大翅霸王的生植物候有何特点?这些特点是如何与荒漠环境相适应的?(2)3种形态果实在种群中的分布有何规律?其果实形态结构与种子的扩散萌发有哪些联系?旨在完善对大翅霸王生植物候、结实特性及其对荒漠环境的适应对策的认识,为揭示荒漠早春开花植物的生态适应机制及生活史进化提供科学资料,为合理利用早春植物资源治理荒漠、保护生态环境提供科学依据。

1 材料与方 法

1.1 实验区自然概况

实验区位于新疆乌鲁木齐雅玛里克山,地处准噶尔盆地南缘,属于低山砾质荒漠,植被类型为小半灌木荒漠小蓬群系,天然植被以小蓬(*Nanophy tonerineum*)、散枝猪毛菜(*Salsola brachiata*)、紫翅猪毛菜(*Salsola affinis*)为主,盖度20%—30%。该地区属中温带荒漠区,春秋季节较湿润,夏季干旱,热量充足,冬季漫长而寒冷。年降水量为288 mm,蒸发量2731 mm(Φ20 cm蒸发皿);年平均气温5.3℃,年平均日较差大于11℃,最

大超过 20℃;地面温度日较差更大,其平均日振幅一般比气温平均日振幅大,10℃以上^[13]。

1.2 测定项目与方法

1.2.1 种群水平上的物候观察

采用宛敏渭和刘秀珍方法^[14],在 2012 年 3 月至 8 月及 2013 年 3 月至 8 月,连续两年分别于苗期随机标记野外居群中大翅霸王植株 30 株,对其植株生长发育各阶段的物候进行详细的观察和记录。在萌动期至结实初期每隔 3 d 观察一次,果熟期每隔 7 d 观察 1 次。

1.2.2 果实的形态特征及结实格局

(1) 果实类型的确定和种子形态

2012 年 5 月在自然种群中随机选取 30 株大小不等的大翅霸王,观察不同类型果实的形状、着生方式以及果翅的发育状况,用游标卡尺测量果实的大小。果实重量的测定以 25 颗×3 组的平均值为其平均重量,计算单果重。

2012 年 6 月随机选取收获的大翅霸王果实各 20 个,手工剥翅后观察种子的形状、颜色、着生位置。种子重量的测定以 100 粒×4 组的平均值为其平均重量,计算单粒重。以毫米纸为标准测定 20 粒种子的长度和宽度。

(2) 结实格局及果实的输出

大翅霸王为平卧型多年生草本。2012 年 5 月,于大翅霸王成熟期,在野外 3 个居群中对个体大小不同的植株进行广泛观察,共观察 73 株。依据植株当年生茎数目的不同将样本从低到高分 3 个等级:平卧茎数目<20 为 I 级;20≤平卧茎数目≤50 为 II 级;平卧茎数目>50 为 III 级。统计各级个体数目、株型和各类型果实数。

1.2.3 种子的萌发行为

(1) 种子在不同温周期下的萌发

实验设 4 个变温条件(5/2℃、15/2℃、25/15℃、30/15℃,光 12 h/暗 12 h)。以大翅霸王不同类型的种子为材料,25 粒为 1 组,3 个重复,然后置于 90 mm 垫有双重滤纸的培养皿中,加 10 mL 的蒸馏水,分别在设定的 4 个变温条件下培养 28 d。萌发过程中,以胚根突破种皮为萌发标志,每 24 h 观测 1 次并记录不同变温下的种子萌发数,将已萌发的幼苗移走。

(2) 沙藏对种子萌发的影响

将休眠的大翅霸王种子均匀放入用蒸馏水洗净的河沙(沙土湿度为 11%)中,置于塑料盒内,封好后,贮藏在 4—5℃冰箱中。沙藏时间为 4 周。沙藏结束时,将种子用蒸馏水进行清洗,后转移至培养皿中,参照(1.2.3(1))的结果,在 15/25℃下测定种子的萌发率。每隔 24 h 观测一次,持续观测 28 d。

(3) 划破种皮对种子萌发的影响

用解剖刀小心地将种皮划破,以不伤害胚为准。在 15/25℃下测定两种类型种子的萌发率。每隔 24 h 观测一次,持续观测 28 d。

1.3 数据处理

利用 SPSS18.0 软件对数据进行方差分析。

2 结果与分析

2.1 大翅霸王的生植物候

两年的观察结果表明:大翅霸王为早春开花植物,3 月初开始萌动发芽,很快长出新生茎叶,进入展叶期;3 月下旬进入现蕾期,花蕾生长在当年新萌发的复叶叶腋。新生叶随着花朵的开放而逐渐展开。始花期为 4 月 10—4 月 20 日左右,盛花期为 4 月下旬,末花期为 5 月 5 日—5 月 15 日左右,花期约 45 d。蕾期,花梗直立,花蕾绿色,呈铁锤状。开花完成后 5—10 天内花冠和苞片相继枯萎脱落,果实形成并迅速长大,花梗下弯。

盛花期内幼果逐渐形成,5月下旬果实逐渐成熟,6月上旬果实开始变色、脱落,7月中旬全部脱落。蒴果长椭圆形,具果翅,内有2—30粒种子(表1)。

表1 大翅霸王的生殖物候特点

Table 1 Reproductive phenological characteristic of *Zygophyllum macropterum*

年份 Year	现蕾 Flower bud appearing	始花期 First Flower appearing	盛花期 Full blooming	末花期 Flowering termination	初果期 First fruit appearing	果熟期 Fruit maturing	开花持续时间 Duration(day)	生活周期 life cycle(day)
2012	3/25	4/10	4/25	5/10	4/27	5/27	40	120
2013	3/20	4/5	4/19	5/2	4/23	5/21	36	112

从表1可以看出3月下旬大翅霸王即进入蕾期,4月初开花,通常2朵花生于新生叶的叶腋,花有梗,随着新叶的生长,植株下部的花先开,顶端的最后开放;植株下部的花开放后15天进入盛花期并开始结果,果期与花期重叠。5月上旬开花进入末花期,整个花期长约45 d。末花期结束两周后植株进入果熟期。大翅霸王的果熟期较短,一般只有14—18天左右,5月下旬果实开始成熟后,6月初即开始开裂、脱落散种,果期持续约80 d。7月中旬,大翅霸王的果实已基本脱落完毕,地上植株大部分干枯,地下部分处于休眠状态。由于2013年早春(3、4月份)平均气温较高,大翅霸王的始花期、初果期均有提前,开花持续时间缩短4天,全生育期缩短8天。

9月以后,大翅霸王在茎基部出现短小秋萌枝,叶片肥厚短小、色深,但随着气温降低并不能结果。

2.2 大翅霸王果实的多型性及结实格局

2.2.1 果实的多型性

大翅霸王的果实为具翅蒴果,呈倒垂状两两生于叶腋,翅膜质;果实成熟后蒴果室背开裂,种子散出。按果翅的数目可将果实分为三翅果、四翅果和五翅果3种类型。每个果翅对应一个子房,每个子房内有0—7个种子。不用类型果实含有的种子数差别很大,五翅果内种子数量为4—32个,四翅果内种子数为2—21个,三翅果内种子数只有2—12个。五翅果在、长、宽以及重量上均大于四翅果和三翅果(表2)。

表2 大翅霸王的3种类型果实的特征

Table 2 Characteristics of fruits of *Zygophyllum macropterum*

类型 Fruit type	形状 Shape	果翅数 No. of wings	长/mm Length	宽/mm Width	翅宽/mm Width of wing	果实重量/mg weight	种子数 No. of seeds
三翅型 Fruit with 3 wings	球形或卵形	3	21.93± 0.99	18.62± 0.74	8.65± 0.66	14.76	2—12
四翅型 Fruit with 4 wings	球形或卵形	4	21.67± 0.81	21.13± 0.65	9.34± 0.53	17.28	2—21
五翅型 Fruit with 5 wings	球形或卵形	5	25.21± 0.63	24.85± 0.69	11.23± 0.79	28.12	4—32

2.2.2 结实格局

(1) 果实不同类型植株上的分布

根据植株结果类型可将植株分为5翅型、4/5翅型和3/4/5翅型植株。5翅型植株只结有五翅果一种果实约占种群植株数3.45%,4/5翅型植株结有四翅果和五翅果两种果实,约占种群植株数目的83.15%,3/4/5翅型植株结有三翅果、四翅果和五翅果3种果实,约占种群植株数目的13.40%。

(2) 果实不同大小植株上的分布

依据植物当年生平卧茎数目的不同将73株样本从低到高分3个等级,73株样本中I级个体有9株;II级个体有48株;III级个体有16株。具体的株型和各类型果实数的统计结果见表3。

表 3 大翅霸王不同大小个体上 3 种类型果实的数目及其比例

Table 3 The number and ratio of three types of fruit of *Zygophyllum macropterum* plant with different sizes

等级 Class	果实总数 (Tot of fruits)/ 植株	不同类型果实数目 (No. of fruits)/植株			所占比例 Proportion/%		
		三翅型 Type III	四翅型 Type IV	五翅型 Type V	三翅型 Type III	四翅型 Type IV	五翅型 Type V
I 级 Class I	31.75±3.24 ^a	0 ^a	2.25±0.76 ^a	29.5±2.48 ^a	0 ^a	7.08 ^a	92.9 ^b
II 级 Class II	79.48±6.58 ^b	0.79±0.28 ^b	13.52±1.17 ^b	65.26±5.82 ^b	0.875 ^b	17.01 ^c	82.11 ^a
III 级 Class III	150.5±10.56 ^c	4±0.84 ^c	18.28±1.42 ^c	128.2±11.98 ^c	2.65 ^c	12.14 ^b	85.19 ^a

同一列内不同的小写字母标记的值之间差异显著 ($P < 0.05$)

同一种群中大翅霸王除了在结果类型上不同外,3 种类型果实在植株上的数量及比例也不同。果实总数 ($P = 0.000$)、三翅果实总数 ($P = 0.000$)、4 翅果实总数 ($P = 0.000$)、五翅果实总数 ($P = 0.000$) 在 3 个级别的植株中均具有显著的差异,且它们都随个体的增大而增多。三翅果实只生长在 2 级和 3 级个体上,果实比例 ($P = 0.000$) 随着个体的增大逐渐增大,四翅果实 ($P = 0.000$) 与五翅果实的比例 ($P = 0.000$) 变化有显著差异:四翅果实的比例随个体增大而增大,在 II 级植株上有最大果实比例 17.01%;五翅果实的比例在 3 个级别的植株中均在 80% 以上,果实在 II 级和 III 级上的比例无显著差异,在 I 级植株上有最大比例 92.9% (表 3)。随着植株变大,平卧茎数目增多,3 种类型果实数目之间的相互比例 (三翅:四翅:五翅) 由 0:1:13.12 变化到 0.218:1:7.02。

2.3 大翅霸王种子的萌发特性

有多态性的果实 (种子) 在形状、大小、颜色和解剖结构等形态特征以及散布、休眠、萌发及幼苗生长等生态行为上存在显著差异^[15],

大翅霸王果实每个子房室具 0—7 个种子不等,楔形种子排列于子房壁上。3 种类型果实内的种子在形态上无显著差异,本文将种子按果实类型分为三翅种子,四翅种子和五翅种子 3 种类型。

2.3.1 种子在不同温周期下的萌发

萌发实验表明,3 种种子有相同的萌发特性。在不同温变处理下,三翅、四翅和五翅种子的萌发率无显著差异 ($P > 0.01$),3 种种子都存在休眠现象;不同的温周期下,3 种种子的萌发率很低 ($< 25\%$) 且有显著差异 ($P = 0.001$),三种种子在 25 °C/15 °C 萌发率最高 (图 1)。

2.3.2 低温层积和划破种皮对种子萌发率的影响

实验结果表明低温层积处理 4 周对大翅霸王种子的萌发无显著影响。划破种皮后大翅霸王种子的萌发率有显著的提高 ($P < 0.01$),最终萌发率分别达到 79.8%、81.33% 和 79.07% (图 2)。这表明划破种皮可以有效的提高大翅霸王种子的萌发率。

3 讨论

植物生殖物候研究主要探讨植物在各种生物和非生物环境下形成的花芽绽放、开花、结实、种子传播等的发生规律,认识植物生殖与环境条件的关系,掌握植物适应和进化途径,生殖物候的选择是植物生殖成功的安全保证^[16]。大翅霸王 3 月初萌动发芽,4 月初开花,4 月底结果,6 月上旬果实脱落,整个生活史长约 4 个月。完全营养生长期时间占整个生活周期的 1/4,生殖生长期时间较长约为 90—100 d 左右,其中花期约占 1/3—

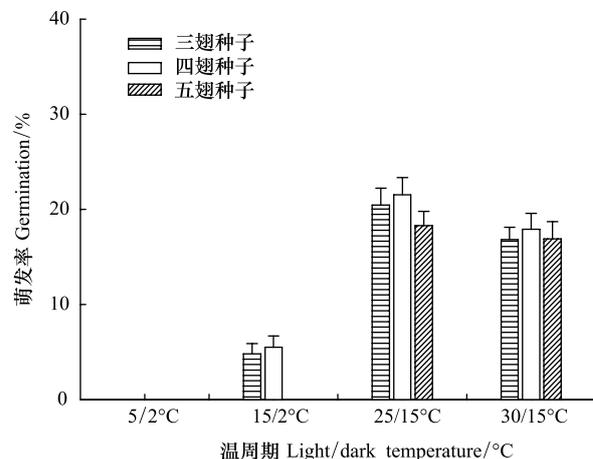


图 1 大翅霸王 3 类型果实中种子在不同变温下培养 30 d 后的最终萌发率

Fig. 1 The final germination percentage of *Zygophyllum macropterum* seeds at four alternating temperature regimes after 30 d

1/2。这与 Pías 和 Guitián, Beatley 及王焱的观点基本一致^[17-19]。大翅霸王属于逃避干旱和严酷生境的植物类型,有类短命植物的物候特点。新疆北部春季积雪消融,为早春短命植物的繁殖和生长提供了适宜的生境,大翅霸王利用这一短暂适宜生长的时间迅速萌动、现蕾和结实,而到 6、7 月份,温度急速上升,土壤和大气显著变干时,大翅霸王已结束其生活周期,从而有效地逃避了荒漠环境干热气候对其种子萌发、生长发育及繁殖所带来得高死亡风险,达到生殖成功。营养期快速的生长、较长的花期以及短暂的果熟期都保证了大翅霸王在最短的时间内结出最多的果实,在高温干旱季节来临时完成种子生产。这种将机体有限的生物量在最短时间结出较多种子的生长发育模式,是大翅霸王适应荒漠恶劣气候条件、维持种群生存繁衍的重要方式。

遗传多样性是生物多样性的基础和重要组成部分。一个物种的遗传多样性越高或遗传变异越丰富,适应环境的能力就越强,越容易扩展其分布范围和开拓新的环境。种子异型性主要发生在单次结实物种中,可能原因是多次结实可以将繁殖风险分摊到几年里^[20]。国内报道的具有异型种子的 17 个物种全部是一年生植物,对具有种子多型性的一年生植物,同一植株均产生不同形态的果实或种子^[21-23]。而大翅霸王作为多年生多次结实植物,其种群有 5 翅型、4/5 翅型和 3/4/5 翅型植株,即种群中有 3.45% 植株只结有五翅果一种果实,83.15% 植株结有四翅果和五翅果两种果实,13.40% 植株结有三翅果、四翅果和五翅果 3 种果实。果实异型性代表了一种混合策略,可以降低适合度的时间变异,具有异型果实的物种有效的增加在不可预测的生境中存活的机会。大翅霸王是首次在准噶尔荒漠发现的具有果实异型性的多年生草本植物,其果实多型性和多次结实特性的叠加使种群增加了适应荒漠恶劣多变环境的途径。

植物个体大小的表型可塑性可使植物适应不确定环境^[24-25]或持续变化的环境^[26],是植物适应异质环境的重要方式^[27]。植物结实格局和种子输出受植株个体大小的影响^[28,21,29],使适合度达到“表现最大化”^[30]。大翅霸王随着个体由小到大,3 种类型果实的数量及果实总数逐渐增多。大翅霸王 3 种类型的果实随植株由小变大在输出比例上也发生了显著变化(表 3),五翅型果实具有散布近、种子数量多的特点,其果实输出比例很大且基本不受植株个体大小的影响,可确保植株无论在适宜还是胁迫生境下都有稳定比例的五翅型果实和种子产生,有利于种群的生存和破坏后的恢复,可以避免种群的灭绝。三翅和四翅两种果实散布较远,输出比例受到植株个体大小的影响显著。小个体由于受资源限制,在维持生长的前提下,植物优先将资源分配给五翅果实,减少了变异,增加了五翅型果实的输出,保证了对已有适宜生境的占领。三翅型果实散布较远,资源有限时在小个体上无输出,输出比例随个体增大而增加,显示果实的表型多样性受个体大小影响显著,大于种子的表型多样性。

植物性状变异是环境因素和遗传因素共同作用的结果,植物在其生长过程中植株个体之间总要产生或大或小的差异,这是植物对生存环境的一种本能反应,是长期演化的结果^[31,10]。大翅霸王短的生活周期以及果实形态的多样性,是长期对选择压力作出的积极反应,是对荒漠干旱地区恶劣多变环境的长期适应的结果,使大翅霸王在荒漠环境中具有竞争优势,保证种群的延续。

参考文献 (References):

- [1] 刘志民, 蒋德明. 植物生殖物候研究进展. 生态学报, 2007, 27(3): 1233-1241.
 [2] Fresnillo Fedorenko D E, Fernández O A, Busso C A, Elia O E. Phenology of *Medicago minima* and *Erodium cicutarium* in semi-arid Argentina.

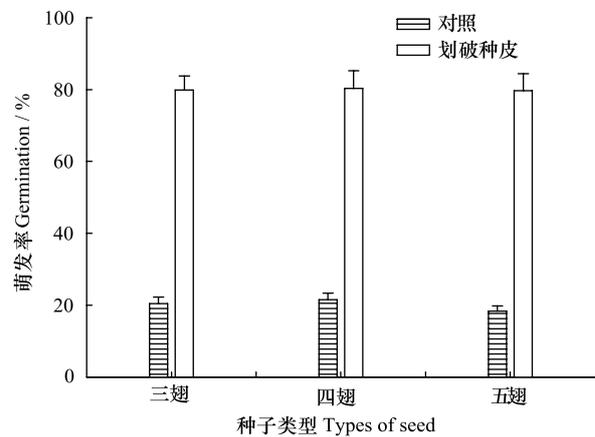


图 2 划破种皮后大翅霸王种子的最终萌发率

Fig. 2 The final germination percentage of *Zygophyllum macropterum* seeds after scarification

- Journal of Arid Environments, 1996, 33(4): 409-416.
- [3] Steyn H M, Van Rooyen N, Van Rooyen M W, Theron G K. The phenology of Namaqualand ephemeral species: the effect of sowing date. Journal of Arid Environments, 1996, 32(4): 407-420.
- [4] 苏智先, 张素兰, 钟章成. 植物生殖生态学研究进展. 生态学杂志, 1998, 17(1): 39-46, 64-64.
- [5] Venable D L. The evolutionary ecology of seed heteromorphism. The American Naturalist, 1985, 126(5): 577-595.
- [6] Venable D L, Levin D A. Ecology of achene dimorphism in *Heterotheca latifolia*. I. Achene structure, germination and dispersal. Journal of Ecology, 1985, 73(1): 113-145.
- [7] Zhang J H. Seed dimorphism in relation to germination and growth of *Cakile edentula*. Canadian Journal of Botany, 1993, 71(9): 1231-1235.
- [8] Gibson J P. Ecological and genetic comparison between ray and disc achene pools of the heteromorphic species *Prionopsis ciliata* (Asteraceae). International Journal of Plant Sciences, 2001, 162(1): 137-145.
- [9] Brändel M. Ecology of achene dimorphism in *Leontodon saxatilis*. Annals of Botany, 2007, 100(6): 1189-1197.
- [10] Harper J L. Population Biology of Plants. London: Academic Press, 1977.
- [11] Imbert E. Ecological consequences and ontogeny of seed heteromorphism. Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics, 2002, 5(1): 13-36.
- [12] 徐朗然. 中国植物志. 北京: 科学出版社, 1998, 43(1): 139-139.
- [13] 中国科学院新疆综合考察队, 中国科学院植物研究所. 新疆植被及其利用. 北京: 科学出版社, 1978: 16-22.
- [14] 宛敏渭, 刘秀珍. 中国物候观测方法. 北京: 科学出版社, 1979.
- [15] Baskin C C, Baskin J M. Seeds: Ecology, Biogeography, and Evolution of Dormancy and Germination. San Diego: Academic Press, 1998.
- [16] Rathcke B, Lacey E P. Phenological patterns of terrestrial plants. Annual Review of Ecology and Systematics, 1985, 16: 179-214.
- [17] Pías B, Guitián P. Flowering phenology and pollen-to-ovule ratio in coastal dune communities near Eurosiberian-Mediterranean border in the NW Iberian peninsula. Flora, 2001, 196(6): 475-482.
- [18] Beatley J C. Phenological events and their environmental triggers in Mojave desert ecosystems. Ecology, 1974, 55(4): 856-863.
- [19] 王焯. 新疆早春短命及类短命植物的物候观测. 干旱区研究, 1993, 10(3): 34-39.
- [20] Venable D L, Brown J S. The selective interactions of dispersal, dormancy and seed size as adaptations for reducing risk in variable environments. The American Naturalist, 1988, 131(3): 360-384.
- [21] 王宏飞, 魏岩. 紫翅猪毛菜的种子多型性及其结实格局. 生物多样性, 2007, 15(4): 419-424.
- [22] 王雷, 董鸣, 黄振英. 种子异型性及其生态意义的研究进展. 植物生态学报, 2010, 34(5): 578-590.
- [23] Wei Y, Dong M, Huang Z Y. Seed polymorphism, dormancy and germination of *Salsola affinis* (Chenopodiaceae), a dominant desert annual inhabiting Junggar Basin of Xinjiang, China. Australian Journal of Botany, 2007, 55(4): 464-470.
- [24] Solbrig O T, Simpson B B. Components of regulation of a population of dandelions in Michigan. Journal of Ecology, 1974, 62(2): 473-486.
- [25] Pianka E R. Evolutionary Ecology. 4th ed. New York: Harper and Row Publishers, 1988.
- [26] Werner P A, Platt W J. Ecological relationships of co-occurring goldenrods (*Solidago*; Compositae). American Naturalist, 1976, 110(976): 959-971.
- [27] 耿宇鹏, 张文驹, 李博, 陈家宽. 表型可塑性与外来植物的入侵能力. 生物多样性, 2004, 12(4): 447-455.
- [28] Ellison A M. Effect of seed dimorphism on the density-dependent dynamics of experimental populations of *Atriplex triangularis* (Chenopodiaceae). American Journal of Botany, 1987, 74(8): 1820-1828.
- [29] 魏岩, 王宏飞, 安沙舟. 散枝猪毛菜的果实多型性及个体大小依赖的繁殖输出. 干旱区研究, 2008, 25(3): 357-362.
- [30] Sultan S E. Phenotypic plasticity for fitness components in *Polygonum* species of contrasting ecological breadth. Ecology, 2001, 82(2): 328-343.
- [31] Stebbins G L. Variation and Evolution in Plants. New York: Columbia University Press, 1950.