

# 应用结构方程模型解析影响黄连木果实产量和种子命运的因素

郭洪岭<sup>1,2</sup> 李志文<sup>2</sup> 肖治术<sup>1\*</sup>

1 (中国科学院动物研究所农业虫害综合治理研究国家重点实验室, 北京 100101)

2 (湖南农业大学植物保护学院, 长沙 410128)

**摘要:** 果实(种子)产量和质量是影响植物种群更新的重要因素。为了探明影响黄连木果实产量和种子命运的因素以及这些影响因素之间的相互作用, 作者于2009年对河南省济源市45株黄连木(*Pistacia chinensis*)结果样树的植株特征、果实特征、果实产量和种子命运等进行了测定, 并用结构方程模型进行综合分析。结果表明: (1)黄连木果实产量与树高、树冠面积和果序大小等特征成正相关, 但与胸径、果实大小相关性不显著; (2)与捕食者饱和假说的预测不一致, 单株果实产量对黄连木广肩小蜂(*Eurytoma plotnikovi*)的种子捕食率(即虫蛀率)无显著直接负向效应; (3)树高和果实大小对虫蛀率为显著直接正向效应, 胸径对虫蛀率为显著直接负向效应, 显示黄连木广肩小蜂对植株特征和果实特征有一定的选择能力; (4)空壳率与虫蛀率成显著负相关, 空壳果实越多, 越易逃避黄连木广肩小蜂的寄生, 空壳果实的存在对完好种子起到了一定保护作用, 可能是黄连木防御昆虫寄生的重要机制; (5)空壳率和虫蛀率对种子完好率有显著直接负向效应, 而胸径、果序大小和果实产量对完好率为间接正向效应, 树高和果实大小为间接负向效应。可见, 黄连木植株特征和果实特征均不同程度地影响其果实产量和昆虫寄生, 从而影响黄连木的种子质量和种群更新。

**关键词:** *Pistacia chinensis*, 植株特征, 果实特征, 果实败育, 种子捕食, 结构方程模型

## Factors influencing the fruit crops and seed fates of *Pistacia chinensis*: the results of structural equation modeling

Hongling Guo<sup>1,2</sup>, Zhiwen Li<sup>2</sup>, Zhishu Xiao<sup>1\*</sup>

1 State Key Laboratory of Integrated Pest Management, Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101

2 College of Plant Protection, Hunan Agricultural University, Changsha 410128

**Abstract:** Seed production and quality are important factors influencing population regeneration in many seed plants. We used structural equation modeling to investigate how plant and fruit traits interact with each other to influence the fruit crops and seed fates of *Pistacia chinensis*. From May to September 2009, we sampled 45 fruiting female trees and measured plant traits (height, DBH and crown area), fruit traits (infructescence size, fruit size) and the fruit crop of each sampled tree in Jiyuan City of Henan Province, Central China. The fruit crops of *P. chinensis* were positively correlated with tree height, crown area and infructescence size but not significantly correlated with DBH or fruit size. The fruit crop of an individual tree had no negative direct effect on the infestation of seeds by wasps (*Eurytoma plotnikovi*). Such a direct effect would be predicted by the predator satiation hypothesis. Tree height and fruit size had a positive direct effect on the seed predation rate, but a significant negative correlation was found between the seed predation rate and the rate of seedlessness. Our results indicate that seedless fruits may serve as a defensive mechanism against insect seed predators. In addition, both seedless and insect-infested fruits had a negative direct effect on seed survival, and DBH, infructescence size and fruit crop had a positive indirect effect on seed survival. However, tree height and fruit size had negative indirect effects on seed survival. In conclusion, we have shown

收稿日期: 2013-06-14; 接受日期: 2013-11-05

基金项目: 国家自然科学基金(31240470)和中国科学院知识创新工程重要方向项目(KSCX2-EW-N-05)

\* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: xiaozs@ioz.ac.cn

that both plant and fruit traits can strongly influence fruit crops and insect seed predation and subsequently determine the seed quality and population regeneration of *P. chinensis*.

**Key words:** *Pistacia chinensis*, plant traits, fruit traits, fruit abortion, pre-dispersal seed predation, structural equation modeling

在自然界,植物果实(种子)产量呈现明显的年和空间变化,即大小年现象(Kelly & Sork, 2002)。这是植物应对种子捕食者危害的适应防御对策,即广为接受的捕食者饱和假说(predator satiation hypothesis)。该假说预测果实(种子)欠收可导致捕食者种群显著降低,而丰产年份由于捕食者种群无法消耗所有的种子,从而保证有更多的种子存活来维持种群更新(Janzen, 1971; Traveset, 1993; Kelly, 1994; Ramos-Ordoñez *et al.*, 2010)。Jones和Comita(2010)研究发现当相邻植株密度高时,目标植株和邻近植株的果实产量也可造成种子捕食者产生饱和效应。Mezquida和Olano(2013)发现斑块水平的果实产量会对昆虫种子捕食产生负影响。

果实(种子)产量和质量受多种生物和非生物因素的影响,如资源可利用性(Sutherland, 1986)、授粉效率(Aizen, 1997)、性比(Aizen, 1997; Strawbridge *et al.*, 1997; Bertin & Kerwin, 1998; Carlsson-Graner *et al.*, 1998)、病虫害危害(Carlsson-Graner *et al.*, 1998)、气候条件(Vergeer & Kunin, 2011)等。同一植物种群内不同个体的形态差异可显著影响个体繁殖成功率(Cariveau *et al.*, 2004; Irwin, 2006; Jacquemyn & Brys, 2010):例如树高、胸径、冠幅等植株特征,果穗粒数和果实大小等果实特征均影响果实产量(吴志庄等, 2012)。另外,昆虫对种子的捕食也是影响果实产量和质量的重要因素(Kolb *et al.*, 2007; Liu *et al.*, 2011; Mezquida & Olano, 2013)。反过来,植株特征和果实特征也会对昆虫的产卵选择和种子捕食等产生重要影响。例如,昆虫种子捕食者常选择较大的果实进行产卵,以便后代发育时有更多的营养供应(Sallabanks & Courtney, 1992; Reader, 1993; 王学等, 2008; Mezquida & Olano, 2013)。

黄连木(*Pistacia chinensis*)隶属于漆树科黄连木属,为温带树种,自然分布于我国华北、华东、中南、西南、华南、西北等区域,近年来在河南、河北、山西、陕西、安徽等省份有大面积的栽培和推广,是我国亟待开发的重要生物质能源树种(秦飞等, 2007; Wang *et al.*, 2009; 吴志庄等, 2012)。黄

连木种子的脂肪含量高达35%以上,常受到专性寄生性害虫——黄连木广肩小蜂(*Eurytoma plotnikovi*)的严重危害(柴立英等, 2006; Liu *et al.*, 2011)。以往的研究表明黄连木属(*Pistacia*)植物易产生大量空壳果实,而授粉效率低、败育和单性结实是空壳果实形成的重要原因(Crane, 1973; Grundwag, 1975)。例如,Verdú和García-Fayos(1998)发现水资源可利用性和授粉效率对乳香黄连木(*P. lentiscus*)果实败育和单性结实有显著影响,且果实(种子)败育可减轻种子小蜂的危害,从而认为空壳果实是防御种子小蜂危害的重要机制;Liu等(2011)研究表明空壳果实和虫蛀果实所占比例超过黄连木果实产量的一半以上,也主要是由于单性结实和果实败育造成的。

吴志庄等(2012)研究发现黄连木果实产量是一个综合数量性状,虫蛀率、土壤肥力、果穗粒数等是影响单株产量的重要因子。然而,有关影响黄连木果实产量和种子命运的因素及这些因素对黄连木种群更新的影响仍缺少深入研究。本研究以河南济源市大沟河林场、大山林场、南窑林场、元山林场内的黄连木为对象,对45株黄连木结果样树的植株特征、果实特征、果实产量和种子命运等进行了测定,通过构建结构方程模型(structural equation modelling)来分析和揭示影响黄连木果实产量和种子命运的因素及这些因素之间的相互作用,为黄连木的种群更新和经济利用提供依据。

## 1 方法

### 1.1 研究地概况

河南济源市地处太行山南端,属于温带大陆性季风气候,年平均气温13.2–14.0°C;年降雨量400–600 mm。植被为暖温带落叶阔叶林,乔木树种主要有黄连木、刺槐(*Robinia pseudoacacia*)、侧柏(*Platycladus orientalis*)、栓皮栎(*Quercus variabilis*)等;灌木树种主要有黄刺玫(*Rosa xanthina*)、卵叶鼠李(*Rhamnus bungeana*)、荆条(*Vitex negundo* var. *heterophylla*)、酸枣(*Ziziphus jujuba* var. *spinosa*)、黄

栌(*Cotinus coggygria*)和胡枝子(*Lespedeza bicolor*)等(秦飞等, 2007; 赵亚洲等, 2010)。

## 1.2 研究系统

黄连木属于雌雄异株, 风媒传粉。在济源地区, 4月中下旬为花期, 雄花发生早于雌花, 花序簇生。受粉后1–2周内, 果实迅速膨大发育至成熟时大小, 但种胚7月中下旬才开始发育。黄连木果实初期为绿色, 7月中旬后部分变成粉红色, 接近成熟时变成蓝绿色。蓝绿色的果实含饱满种子, 而不变色的红果含空壳种子或虫蛀种子。成熟果实为卵圆形核果, 每果含1粒种子(秦飞等, 2007; Liu *et al.*, 2011; 吴志庄, 2012)。黄连木种子小蜂在4月底开始羽化, 可延续到7月底。产卵期为5月中下旬至7月初, 卵产于幼果内壁, 每果产1–3粒。卵孵化后, 初孵幼虫在幼果内壁及幼果仁上爬动吸食营养, 发育缓慢; 当种胚发育时, 1龄幼虫开始大量取食种胚, 2–3天即可转入2龄幼虫。在大多数情况下, 单个种子只有1头老熟幼虫, 可在种子内滞育越冬, 可存活1–4年才羽化(柴立英等, 2006; 作者观测记录)。

## 1.3 实验设计

2009年5月初, 根据济源太行山区黄连木的分布和当年结实情况, 分别在大沟河林场(18株)、大山林场(6株)、南窑林场(16株)、元山林场(5株)共选取45株黄连木作为调查样树, 测定各样树的树高、胸径和树冠面积等植株特征。7月底至8月初, 对所有样树的果实产量进行估计: 首先计数每株样树上所有相似果枝数量, 随机选取4个果枝, 计数每果枝上果序数量, 最后选取10–20个果序计数果实数。9月上旬果实成熟后, 每株样树收集果实500–1,000个, 其中100或200个用于测定果实大小和果实(种子)状态, 其余的用于观测种子小蜂的羽化情况。

果实大小包括果实长度(纵径)、果实宽度(横径)、果实厚度, 用游标卡尺测量, 精确到0.01 mm。将果实小心剖开以观察种子发育情况, 可分为3种状态: 完好(种胚正常发育, 饱满, 果皮呈蓝绿色)、空壳(种胚未发育或未正常发育, 果皮呈粉红色)、虫蛀(种胚正常发育但被小蜂寄生, 果皮呈粉红色)。

## 1.4 数据分析

本研究中, 果实大小由果实长度( $F_l$ )、果实宽度( $F_w$ )和果实厚度( $F_t$ )共同决定, 计算公式如下(Liu *et al.*, 2011):

$$\text{果实大小} = F_l \times F_w \times F_t \quad (1)$$

果实产量由样树所有相似果枝数量( $N_b$ )、每果枝平均果序数量( $N_i$ )和每果序平均果实数量( $N_f$ )共同决定, 计算公式如下(Liu *et al.*, 2011):

$$\text{果实产量} = N_b \times N_i \times N_f \quad (2)$$

我们运用结构方程模型分析黄连木树高、胸径、树冠面积、果实大小和果序大小(单个果序平均果实数)对果实产量和种子命运的影响。结构方程模型整合了因素分析与路径分析两种统计方法, 可以同时检验模型中所包含的显性变量、潜在变量、误差变量之间的关系, 进而获得自变量对因变量的直接影响、间接影响和总影响(Mitchell, 1992; Scheiner *et al.*, 2000; Grace, 2006; 吴明隆, 2009)。

我们构建了黄连木植株特征、果实特征与果实产量和种子命运之间相互关系的初始预测模型(图1A)。在该模型中, 由于受到遗传和环境因素的影响, 植株特征间和果实特征间均存在相关效应(Campbell, 1996)。我们假设黄连木植株特征和果实特征对果实产量和种子命运有直接效应, 并通过果实产量、空壳率和虫蛀率对种子完好率有间接效应。此外, 我们运用路径删除和指定搜索(specification search)方法并结合卡方值( $\chi^2$ , 非显著性,  $P > 0.05$ )、渐进残差均方和平方根(RMSEA, 其值一般小于0.05)、比较适配指数(CFI, 其值一般大于0.9)、AIC值(其值越小表示模型适配度越好)等指标选出最优模型(Grace, 2006; 吴明隆, 2009)。模型的构建和优化均在AMOS 17.0中进行。采用Pearson法对各测量参数进行相关性及显著性分析。分析前, 对百分比数据进行反正弦转换, 对果实产量和植株特征等数据进行对数转换。数据分析在SPSS 11.5(SPSS Inc., Chicago, IL, USA)中进行。

## 2 结果

### 2.1 植株特征、果实特征、果实产量及种子命运的相关性

在所有测定变量中(表1), 黄连木树高、胸径和树冠面积两两之间成显著正相关( $P < 0.001$ ), 而果序大小与果实大小相关性不显著。果实产量与树高( $r = 0.343$ ,  $P = 0.021$ )、树冠面积( $r = 0.319$ ,  $P = 0.033$ )成显著正相关, 与胸径的相关性不显著; 果

表1 黄连木植株特征、果实特征、果实产量和种子命运等变量的综合统计(平均值±标准误)

Table 1 General statistics (mean ± SE) of plant and fruit traits, fruit crops and seed fates of *Pistacia chinensis* in Jiyuan City, Henan Province

变量 Variables	均值±标准误 Mean ± SE	变量范围 Range
树高 Tree height (m)	7.67 ± 0.29	3.82–12.40
胸径 DBH (cm)	14.05 ± 1.06	5.60–37.70
树冠面积 Crown area (cm <sup>2</sup> )	92.83 ± 10.41	16.79–333.83
果序大小 Inflorescence size	112.01 ± 4.67	55.05–214.77
果实大小 Fruit size (cm <sup>3</sup> )	0.122 ± 0.004	0.07–0.19
果实产量 Log (crop)	4.49 ± 0.11	2.25–5.59
空壳率 Seedless rate (%)	54.73 ± 3.89	11–99
虫蛀率 Insect-infested rate (%)	22.36 ± 3.29	0–85
完好率 Sound rate (%)	22.91 ± 3.13	0–73.50

实产量与果序大小成显著正相关( $r = 0.327, P = 0.039$ ), 但与果实大小的相关性不显著。

种子完好率与树高、胸径和树冠面积相关性不显著, 与果序大小成显著正相关( $r = 0.338, P = 0.033$ ), 而与果实大小成显著负相关( $r = -0.453, P = 0.002$ ), 与果实产量的相关性不显著。种子空壳率与树高( $r = -0.371, P = 0.012$ )、胸径( $r = -0.317, P = 0.034$ )、树冠面积( $r = -0.318, P = 0.033$ )等成显著负相关, 与果序大小( $r = -0.380, P = 0.016$ )和果实产量( $r = -0.449, P = 0.002$ )成显著负相关, 与果实大小相关性不显著。种子虫蛀率与树高、胸径、树冠面积及果序大小、果实产量等的相关性不显著, 但与果实大小呈显著正相关( $r = 0.501, P < 0.001$ ), 与种子空壳率呈显著负相关( $r = -0.647, P < 0.001$ )。

2.2 植株特征和果实特征对果实产量的影响

黄连木植株特征(树高、胸径和树冠面积)两两之间的相关效应显著( $r > 0.75$ ), 果序大小与树高和树冠面积的相关效应显著。果序大小( $r = 0.465$ )对果实产量有显著直接正向效应, 胸径和果实大小对果实产量的直接正向效应不显著(表2, 图1B)。上述特征对果实产量的总效应大小表现为果序大小>胸径>果实大小(表2)。

2.3 植株特征和果实特征对种子命运的影响

胸径( $r = -0.278$ )和果序大小( $r = -0.330$ )对空壳率有显著的直接负向效应(表2, 图1B), 二者对空壳率的总效应大小表现为胸径>果序大小(表2)。

树高( $r = 0.394$ )和果实大小( $r = 0.437$ )对虫蛀率有显著的直接正向效应, 胸径( $r = -0.388$ )为显著的

表2 黄连木植株特征和果实特征对果实产量和种子命运的直接影响、间接影响和总影响(标准化路径系数) Province

变量 Variables	果实产量 Log(crop)			空壳率 Seedless rate (%)			虫蛀率 Insect-infested rate (%)			完好率 Sound rate (%)		
	直接影响 Direct effect	间接影响 Indirect effect	总影响 Total effect	直接影响 Direct effect	间接影响 Indirect effect	总影响 Total effect	直接影响 Direct effect	间接影响 Indirect effect	总影响 Total effect	直接影响 Direct effect	间接影响 Indirect effect	总影响 Total effect
树高 Tree height	-	-	-	-	-	-	0.394*	-	-	-	-	-0.377
胸径 DBH	0.244	-	0.244	-0.278*	-	-0.278	-0.388*	0.123	-0.265	-	0.497	0.497
树冠面积 Crown area	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
果序大小 Inflorescence size	0.465**	-	0.465	-0.469**	-	-0.469	-	0.197	0.197	-	0.222	0.222
果实大小 Fruit size	0.181	-	0.181	-	-	-	0.437**	-0.034	0.403	-0.111	-0.386	-0.497
果实产量 Log(crop)	-	-	-	-	-	-	-0.184	-	-0.184	-	0.177	0.177
空壳率 Seedless rate (%)	-	-	-	-	-	-	-0.603**	-	-0.603	-0.874**	0.577	-0.297
虫蛀率 Insect-infested rate (%)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-0.957**	-	-0.957
决定系数 Coefficient of determination (R <sup>2</sup> )	0.309	-	-	0.297	-	-	0.577	-	-	0.822	-	-

\*  $P < 0.05$ ; \*\*  $P < 0.001$ ; - 无影响 No effect.

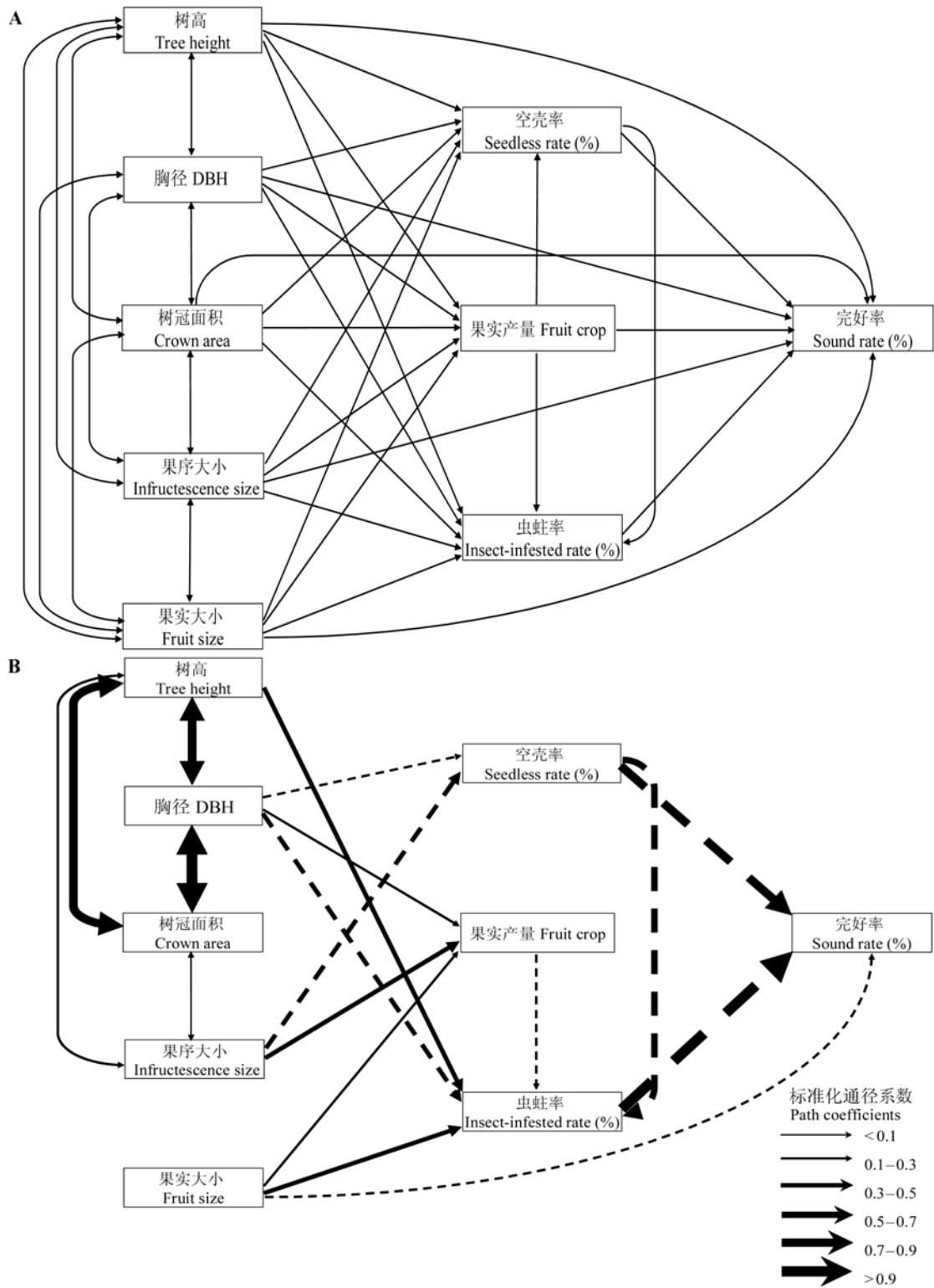


图1 黄连木植株特征和果实特征对果实产量和种子命运的影响路径图。A: 初始预测模型; B: 最优模型。实线代表正效应, 虚线代表负效应, 双向箭头代表特征间的相互作用, 单箭头的宽度代表标准化通径系数的大小。  
 Fig. 1 Path diagram for the effects of plant and fruit traits on fruit crop and seed fates of *Pistacia chinensis* in Jiyuan City, Henan Province. A, Initial prediction model; B, Optimization model. Positive effects are indicated by solid lines and negative effects by dashed lines. Double-headed arrows indicate correlations between traits. The widths of the arrows in Model B indicate the magnitude of the standardized path coefficients.

直接负向效应,而果实产量对种子虫蛀率的直接负向效应不显著(表2,图1B)。胸径、果序大小和果实产量等对虫蛀率为间接正向效应,树冠面积和果实大小对虫蛀率为间接负向效应(表2,图1B)。空壳率( $r = -0.603$ )对虫蛀率有显著的直接负向效应(表2,图1B)。上述特征对种子虫蛀率的总效应大小表现为空壳率>果实大小>树高>胸径>果序大小>果实产量(表2)。

空壳率( $r = -0.874$ )和虫蛀率( $r = -0.957$ )对完好率为显著的直接负向效应,果实大小对完好率的直接负向效应不显著(表2,图1B)。胸径、果序大小和果实产量对完好率为间接正向效应,树高和果实大小为间接负向效应(表2)。上述特征对完好率的总效应大小表现为虫蛀率>果实大小>胸径>树高>空壳率>果实产量>果序大小(表2)。

### 3 讨论

#### 3.1 植株特征和果实特征对果实产量的影响

我们发现果序大小对黄连木果实产量有显著的直接正向效应,即果实产量随果序大小(或单个果序的平均果实数)的增加而增加。吴志庄等(2012)也发现果穗粒数是影响黄连木单株产量的重要因素。黄连木的这一结实策略可能与其风媒传粉的特性相适应:通常花序越大,雌花数量越多,受粉成功率就越高,最终果实产量就越高。同样地,Weber和Kolb(2012)发现桔梗科植物牧根草(*Phyteuma spicatum*)的单株种子产量也随着果序大小的增加而增加。通常,果实(种子)大小和果实产量之间可能存在某种生态或进化上的平衡(Primack, 1987)。然而,本研究中我们没有发现黄连木果实产量与果实大小之间存在负相关关系,故不支持果实产量与果实大小之间存在权衡的理论预测(Kelly, 1994)。

此外,树高和树冠面积对黄连木的果实产量也存在显著影响,且树高、DBH、树冠面积两两之间成显著正相关,与吴志庄等(2012)的研究结果一致。这表明随着树龄的增加,植株所吸收的养分更多地被用于繁殖过程,以利于果实(种子)的形成和发育。由于黄连木不同植株个体间的果实产量存在显著差异,当年结实的个体,次年通常不结实(作者多年观测记录),因此植株特征对果实产量的影响效应可能由非同步大小年所导致。

#### 3.2 植株特征和果实特征对种子命运的影响

我们的结果表明,果实大小对黄连木广肩小蜂的种子捕食率(即虫蛀率)有显著的直接正向效应,说明黄连木广肩小蜂对果实大小有一定的选择能力。果实越大,昆虫所获取的营养就越多,可以发育得更好,其个体也就越大。有研究表明昆虫的个体大小与其存活、繁殖和竞争能力等呈正相关(Reader, 1993; 王学等, 2008)。然而,黄连木的单株果实产量对虫蛀率的负向效应不显著(表3),不支持捕食者饱和假说。这可能是由于单株黄连木果实产量越大越容易吸引黄连木广肩小蜂寄生,从而造成严重危害。对黄连木广肩小蜂来说,选择果实数较多的个体产卵可能有利于节省自身找寻适合产卵果实的时间,并通过增加后代的繁殖数量以提高适合度(Östergård *et al.*, 2007)。Herrera(1998)曾对地中海地区食果鸟类和新鲜果实的种群动态进行长期研究,也发现食果鸟类的种群变化对结实大小年没有明显响应。此外,黄连木树高对虫蛀率有显著的直接正向效应,而胸径却是显著的直接负向效应,说明黄连木广肩小蜂对树高和胸径有一定的选择性,但选择机制尚需进一步研究。

虫蛀率和空壳率对完好率有显著直接负向效应,而胸径、果序大小和果实产量对完好率为间接正向效应,树高和果实大小为间接负向效应。这说明虫蛀果实和空壳果实是影响黄连木种子质量和种群更新的关键因素,植株特征和果实特征对黄连木种子质量和种群更新也有一定的影响。此外,我们发现空壳率和虫蛀率之间呈显著负相关,说明空壳果实对完好果实起到了一定保护作用。而且,空壳率与单株果实产量之间成显著负相关,这可能与个体受粉成功率有关。通常,个体受粉成功率越高,种胚正常发育的可能性越大,从而导致空壳率降低,果实产量增加。因此,空壳果实的存在可能是雌雄异株植物有效防御昆虫种子捕食者危害的一种重要机制(Wright, 1994)。Verdú和García-Fayos(1998)研究也发现由单性结实所造成的空壳果实可降低昆虫对种子的捕食率,从而对完好果实起到保护作用。

综上所述,黄连木植株特征和果实特征均会不同程度影响其果实产量和种子命运,从而影响黄连木种群更新。本研究所构建的结构方程模型为线性模型,描述黄连木植株特征、果实特征、果实产量

和种子命运等变量间的线性关系。这些变量间也可能存在非线性关系,因此上述变量间的非线性关系需进一步研究。以往的研究表明花粉供应、性比、资源分配等可直接影响雌雄异株植物的果实形成和果实产量,而局部植株的密度、空间分布、土壤条件和气候条件等对果实形成和果实产量的影响亦不能忽视(Sutherland, 1986; Aizen, 1997; Carlsson-Granér *et al.*, 1998; Vergeer & Kunin, 2011)。

**致谢:** 本研究得到了济源市大沟河林场、绍原大山林场、南窑林场和愚公元山林场的大力支持,吴俊、周华健参与了野外调查,李国梁、严川在数据分析中给予了帮助,在此一并表示感谢。

### 参考文献

- Aizen MA (1997) Influence of local floral density and sex ratio on pollen receipt and seed output: empirical and experimental results in dichogamous *Alstroemeria aurea* (Alstroemeriaceae). *Oecologia*, **111**, 404–412.
- Bertin RI, Kerwin MA (1998) Floral sex ratios and gynodioecy in *Aster* (Asteraceae). *American Journal of Botany*, **85**, 235–244.
- Campbell DR (1996) Evolution of floral traits in a hermaphroditic plant: field measurements of heritabilities and genetic correlations. *Evolution*, **50**, 1442–1453.
- Cariveau D, Irwin RE, Brody AK, Garcia-Mayeya LS, Von Der Ohe A (2004) Direct and indirect effects of pollinators and seed predators to selection on plant and floral traits. *Oikos*, **104**, 15–26.
- Carlsson-Granér U, Elmqvist T, Ågren J, Gardfjell H, Ingvarsson P (1998) Floral sex ratios, disease and seed set in dioecious *Silene dioica*. *Journal of Ecology*, **86**, 79–91.
- Chai LY (柴立英), Lü WY (吕文彦), Du KS (杜开书), Xie JL (谢金良) (2006) Bionomics and occurrence of *Eurytoma plotnikovi*. *Chinese Bulletin of Entomology* (昆虫知识), **43**, 567–570. (in Chinese with English abstract)
- Crane JC (1973) Parthenocarpy—a factor contributing to the production of blank Pistachio. *Hortscience*, **5**, 388–390.
- Grace, JB (2006) *Structural Equation Modelling and Natural Systems*. Cambridge University Press, New York.
- Grundwag M (1975) Seed set in some *Pistacia* L. (Anacardiaceae) species after inter- and intra-specific pollination. *Israel Journal of Botany*, **24**, 205–211.
- Herrera CM (1998) Long-term dynamics of Mediterranean frugivorous birds and fleshy fruits: a 12-year study. *Ecological Monographs*, **68**, 511–538.
- Irwin RE (2006) The consequences of direct versus indirect species interactions to selection on traits: pollination and nectar robbing in *Ipomopsis aggregata*. *The American Naturalist*, **167**, 315–328.
- Jacquemyn H, Brys R (2010) Temporal and spatial variation in flower and fruit production in a food deceptive orchid: a five-year study. *Plant Biology*, **12**, 145–153.
- Janzen DH (1971) Seed predation by animals. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, **2**, 465–492.
- Jones FA, Comita LS (2010) Density-dependent predispersal seed predation and fruit set in a tropical tree. *Oikos*, **119**, 1841–1847.
- Kelly D (1994) The evolutionary ecology of mast seeding. *Trends in Ecology and Evolution*, **9**, 465–470.
- Kelly D, Sork VL (2002) Mast seeding in perennial plants: why, how, where? *Annual Review of Ecology and Systematics*, **33**, 427–447.
- Kolb A, Ehrlén J, Eriksson O (2007) Ecological and evolutionary consequences of spatial and temporal variation in pre-dispersal seed predation. *Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics*, **9**, 79–100.
- Liu QX, Wen LZ, Zhou HJ, Wu Q, Harris MK, Xiao ZS (2011) Effects of seed wasps and seedless fruits on fruit and oil yields of *Pistacia chinensis* as a biofuel tree. *Acta Entomologica Sinica* (昆虫学报), **54**, 1133–1139.
- Mezquida ET, Olano JM (2013) What makes a good neighborhood? Interaction of spatial scale and fruit density in the predator satiation dynamics of a masting juniper tree. *Oecologia*, **173**, 483–492.
- Mitchell RJ (1992) Testing evolutionary and ecological hypotheses using path-analysis and structural equation modelling. *Functional Ecology*, **6**, 123–129.
- Östergård H, Hambäck PA, Ehrlén J (2007) Pre-dispersal seed predation: the role of fruit abortion and selective oviposition. *Ecology*, **88**, 2959–2965.
- Primack RB (1987) Relationships among flowers, fruits, and seeds. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **18**, 409–430.
- Qin F (秦飞), Guo TB (郭同斌), Liu ZG (刘忠刚), Song MH (宋明辉) (2007) Literature review of researches on *Pistacia chinensis* Bunge. *Nonwood Forest Research* (经济林研究), **25**, 90–96. (in Chinese with English abstract)
- Ramos-Ordoñez MF, Márquez-Guzmán J, Coro Arizmendi M (2010) Parthenocarpy and seed production in Burseraceae. In: *Desert Plants: Biology and Biotechnology* (ed. Ramawat KG), pp. 231–239. Springer, Berlin-Heidelberg.
- Reader RJ (1993) Control of seedling emergence by ground cover and seed predation in relation to seed size for some old-field species. *Journal of Ecology*, **81**, 169–175.
- Sallabanks R, Courtney SP (1992) Frugivory, seed predation, and insect-vertebrate interactions. *Annual Review of Entomology*, **37**, 377–400.
- Scheiner SM, Mitchell RJ, Callahan HS (2000) Using path analysis to measure natural selection. *Journal of Evolutionary Biology*, **13**, 423–433.
- Strawbridge M, Bell RW, McComb JA, Barrett-Lennard EG (1997) Influence of sex ratio and sexual lability on seed production in the dioecious perennial shrub *Atriplex amnicola* (Chenopodiaceae). *Animal Production Science*, **37**, 661–666.

- Sutherland S (1986) Floral sex ratios, fruit-set, and resource allocation in plants. *Ecology*, **67**, 991–1001.
- Traveset A (1993) Deceptive fruits reduce seed predation by insects in *Pistacia terebinthus* L. (Anacardiaceae). *Evolutionary Ecology*, **7**, 357–361.
- Verdú M, García-Fayos P (1998) Ecological causes, function and evolution of abortion and parthenocarpy in *Pistacia lentiscus* (Anacardiaceae). *Canadian Journal of Botany*, **76**, 134–141.
- Vergeer P, Kunin WE (2011) Life history variation in *Arabidopsis lyrata* across its range: effects of climate, population size and herbivory. *Oikos*, **120**, 979–990.
- Wang F, Xiong XR, Liu CZ (2009) Biofuels in China: opportunities and challenges. *In Vitro Cellular and Developmental Biology: Plant*, **45**, 342–349.
- Wang X (王学), Xiao ZS (肖治术), Zhang ZB (张知彬), Pan HC (潘红春) (2008) Insect seed predation and its relationships with seed crop and seed size of *Quercus mongolica*. *Acta Entomologica Sinica* (昆虫学报), **51**, 161–165. (in Chinese with English abstract)
- Weber A, Kolb A (2012) Local plant density, pollination and trait-fitness relationships in a perennial herb. *Plant Biology*, **15**, 334–343.
- Wright MG (1994) Unpredictable seed-set: a defence mechanism against seed-eating insects *Protea* species (Proteaceae). *Oecologia*, **99**, 397–400.
- Wu ML (吴明隆) (2009) *Structural Equation Modelling: Operation and Application of AMOS* (结构方程模型: AMOS的操作与应用). Chongqing University Press, Chongqing (in Chinese)
- Wu ZZ (吴志庄), Li YQ (厉月桥), Wang ZJ (汪泽军), Liu QZ (刘巧哲), Zhang ZX (张志翔) (2012) Analysis on influence factors of individual yield in *Pistacia chinensis* Bunge. *Nonwood Forest Research* (经济林研究), **30**, 23–27. (in Chinese with English abstract)
- Zhao YZ (赵亚洲), Xin YF (辛雅芬), Ma QY (马钦彦), Zhang CY (张春雨) (2010) Population sex ratio and spatial distribution of dioecious tree species *Pistacia chinensis*. *Chinese Journal of Ecology* (生态学杂志), **29**, 1087–1093. (in Chinese with English abstract)

(责任编辑: 陈小勇 责任编辑: 周玉荣)