ACTA ECOLOGICA SINICA

沙鞭(禾本科)种子在沙丘上的萌发策略 及幼苗的耐干燥特性

黄振英,董鸣,张淑敏

(中国科学院植物研究所植被数量生态学开放研究重点实验室,北京 100093)

摘要:沙鞭是鄂尔多斯高原流动沙丘上分布的多年生禾草。对位于沙层不同深度的种子萌发和幼苗出土进行了测定。结果表明, 种子的萌发和幼苗的出土随着沙埋深度的增加而减少,最高的幼苗出土率来自 $0.\,5\!\sim\!2.\,0~\mathrm{cm}$ 浅层沙埋的种子,并且沙埋的深度 影响种子萌发的时间。沙埋越深,越多的种子不能萌发并且处于强迫休眠的状态。但是,当被埋较深种子上层的沙层被移走使种 子位于较浅的沙层时,种子能够克服强迫休眠。种子的强迫休眠还能够通过改善沙层中的空气含量来克服。在自然生境中,沙丘 的流动性能够使萌发后的幼苗整个暴露在空气中遭受干旱胁迫,或者萌发后的幼苗在因无后续的降雨而变干。但是,沙鞭在幼 苗的早期具有忍受干燥,在下次水合后能够恢复生长的能力。幼根的长度和干燥时间影响幼苗的生长恢复率。 关键词:沙鞭:沙埋深度;种子萌发和幼苗出土:强迫休眠:沙蚀;幼苗耐干燥极限点

Strategies of seed germination on sand dune and seedling desiccation tolerance, of Psammochloa villosa (Poaceae)

HUANG Zhen-Ying, DONG Ming, ZHANG Shu-Min (Laboratory of Quantitative Vegetation Ecology, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing, 100093, China). Acta Ecologica Sinica, 2004, 25(2):298~303.

Abstract: Psammochloa villosa is a sand dune perennial grass mainly distributed in the moving sand dunes of Ordos Plateau, China. This species is one of the pioneer plants of sandland vegetation succession, and is usually found in sand dune habitats. It occurs in large sand covered areas where desertification is becoming quite serious.

A general survey indicated that seed germination is quite low and slow, and only a few new seedlings each growing season can be found in their natural habitats. Hardly any research has been done on the strategies and adaptation of L. racemosus seed germination and seedling emergence in sand, which are important for the survival of this plant under extreme sandy desert conditions with unpredictable, small amounts and distribution of rain. To this end, we studied seed germination and seedling emergence from different depths of sand and seedling desiccation tolerance after a period of drought.

Sand depth influences both seed germination and seedling emergence. The deeper the seed in the sand, the lower was the germination and seedling emergence. Higher percentages of seedling emergence were obtained from the shallowly buried seeds, ranging from $0.5 \sim 2.0 \mathrm{cm}$, because it increases soil contact and relative humidity around the seeds, thus enhancing the probability of germination. Seedlings of some germinated seeds cannot emerge to the sand surface. This may be because the seeds do not have enough energy to grow to the surface. Later they decompose in the soil.

The deeper the seeds were buried, the more remained ungerminated and in the condition of enforced dormancy. Many factors may cause enforced dormancy. Poor aeration at the greater sand depth has been shown to be one of the causal factors of enforced dormancy of P. villosa seeds. However, the seeds were able to overcome the enforced dormancy when the upper sand

基金项目:国家重大基础研究发展规划资助项目(G2000018607);国家自然科学基金重点资助项目(30330130);中国科学院知识创新工程重要方 向资助项目(KSCX2-SW-H7)

收稿日期:2004-02-14;修订日期:2004-06-24

作者简介:黄振英(1970~),男,新疆乌鲁木齐市人,博士,研究员,主要从事种子生态学研究。E-mail: zhenying@ns.ibcas.ac.cn

Foundation item: National Basic Research Program of China (No. G2000018607); Key Program of National Natural Science Foundation of China (No. 30330130); Key Project of Chinese Academy of Sciences (No. KSCXZ-SW-117)

Received date:2004-06-24

Biography: HUANG Zhen-Ying, Ph. D, Professor, mainly engaged in seed ecology. E-mail: zhenying@ns. ibcas. ac. cn

layer was removed and the buried seeds were at the suitable sand depth for germination, or meliorate the sand aeration content at greater depths. This enforced dormancy may have ecological advantages for *P. villosa* by maintaining a long-term seed bank in the sandy soil, in that seedlings can be produced when erosion reduces the depth of sand and the seeds become exposed to a suitable depth for germination.

In natural habitats, the germinated seedlings may be wholly exposed to the air by sand erosion and undergo drought stress. However, the young seedlings have the ability to resist drought and start to recover after rehydration. The root length at dehydration and drying periods from 7 to 60 days influenced seedling revival ability. The later the stage of seedling development, the longer is the root and the smaller is the endosperm that remains. Further field observations need to be done in order to study the importance of the present findings on the ecological adaptations of this species to its natural habitats.

Key words: *Psammochloa villosa*; depths of sand burial; seed germination and seedling emergence, enforced dormancy; sand erosion; point of no return of seedling desiccation tolerance

文章编号:1000-0933(2005)02-0298-06 中图分类号:Q142,Q948 文献标识码:A

对于植物的生长和发育来说,流动性沙丘是最极端的环境之一[1]。在流沙生境中,沙埋(sand accretion)和沙蚀(sand erosion)是影响植物定居和繁衍的两个最重要的特征。Maun 和 Riach 认为植物种子和幼苗遭受沙埋可能是影响植物种类在此生境下建成的重要因素之一[2]。种子能够从一定深度沙埋条件下萌发和长出幼苗[3~6]以及能够在被沙埋或沙蚀后迅速适应和生长[7],是能够成功在流动沙丘上定居的植物的重要生态生理特征。

沙鞭($Psammochloa\ villosa$ (Trin.) Bor)是禾本科沙鞭属根茎多年生草本植物,主要分布在我国北方荒漠地区和蒙古国境内 [8.9]。沙鞭在长期适应干旱、沙埋等环境胁迫时形成了典型的旱生沙生特征,因此对流动沙丘有很强的适应性,属沙地植物群落的优势种 [9]。其主要生境类型为流动和半流动沙丘(地),以及沙地半灌木丛中。作为对沙丘流动性的生态适应特性之一,沙鞭能够通过根状茎进行快速的克隆生长。研究表明,沙鞭的克隆整合特性和克隆生长特性对它在水分短缺、养分贫瘠、生境斑块化和经常扰动的沙化草地环境的生存能力有重要贡献 [10.11]。对 4种固沙植物固沙能力的测定表明,沙鞭由于其较大的地下生物量配置,其固沙能力表现为最强 [12]。

在鄂尔多斯高原毛乌素沙地,当年降雨量达到约 $400 \, \mathrm{mm}$ 时,沙鞭就能够通过有性繁殖过程而产生大量的种子。沙鞭的种子在每年 $9 \sim 10$ 月间成熟,成熟后的种子萌发率较低,处于非深度生理休眠状态。4 星期的低温层积处理能够有效地加速和提高种子在 $20 \sim 30$ 飞间萌发。对低温贮藏的需求可能是种子对冷荒漠生境的生态适应。实验还表明,划伤颖果的果皮和种皮,以及不同程度的部分移走胚乳也能够不同程度地加速和提高种子的萌发。但是,幼苗的生长特性也显著地受到了移走胚乳的影响 [13]。

本文是沙鞭种子萌发生态学研究的一部分。主要的研究目的是 $_{1}(1)$ 探讨沙埋深度或其它生态因子对种子萌发和幼苗出土的影响 $_{1}(2)$ 萌发出土的幼苗对干燥胁迫的忍耐程度,测定萌发后的幼苗是否在干旱缺水或者被沙蚀而暴露的情况下,能够忍受干燥脱水而存活一定的时间。

1 材料与方法

沙鞭成熟的颖果(以下简称种子)于 2002 年 $10\sim11$ 月间采自中国科学院植物研究所内蒙古伊克昭盟鄂尔多斯沙地草地生态研究定位站。定位站($39^{\circ}02'N;109^{\circ}51'E$)位于内蒙古自治区鄂尔多斯高原南部,海拔 1355m。年平均气温为 $6.0\sim8.5$ °C,年降雨量为 358.3mm,集中在 $6\sim9$ 月份。

采收后的种子用布袋贮藏于自然通风的室内。2003 年 1 月将种子转移至 -18° C 贮藏或根据具体实验要求贮藏在各种温度条件下。因为新成熟的种子具有非深度生理休眠,因此在沙埋实验开始前,对种子进行 4 星期的低温沙藏以打破休眠 [13]。种子的萌发实验以每组 25 粒,4 个重复。将种子置于直径为 50mm 垫有双层滤纸,1.5ml 蒸馏水的培养皿中培养,并在实验中补充因蒸发而丧失的水分。种子的萌发以胚根的出现为标志 [14]。

1.1 沙埋对种子萌发,幼苗出土的影响

8 个长宽高分别为 28cmimes 17. 5cmimes 12cm 的 P. V. C. 培养盒用来进行种子在沙层不同深度萌发的实验。实验所用的沙子用蒸馏水进行清洗以除去盐分。实验中沙土的含水量保持在 $13\%\sim16\%$ 。

1.1.1 不同深度种子萌发和幼苗的出土 在 8 个培养盒中,分别将种子放于沙层表面 $(0~{\rm cm})$ 以及埋在沙层下 $0.5,1,2,4{\rm cm}$ 和 $8{\rm cm}$ 进行培养。用一层塑料薄膜覆盖培养盒以防止水分蒸发。将培养盒放置在恒定温度为 $25^{\circ}{\rm C}$ 的培养箱进行培养。在沙层表面接受到的光彩处据为 $100\mu{\rm E}/({\rm m}^2 \cdot {\rm s})$ 。

培养至第 28 天,培养盒内已经连续 7d 无新的幼苗出土,将其中 4 个培养盒中的种子萌发情况和进行统计。分别将已萌发

并出土、萌发但未出土、未萌发的种子进行记录。将未萌发的种子放入培养皿中,在 25 ℃ 和光照的条件下进行培养。

- 1.1.2 上层沙土移走对种子萌发和幼苗出土的影响 培养 28d 后,对另外 4 个培养盒中的种子的出苗率记录并将出土的幼苗移走。然后,进行如下实验处理:将位于沙层下 $2\sqrt{4\sqrt{8}}$ 你种子上层的沙层移走,上方只保留 0.5cm 的沙层。将在此深度已萌发的幼苗(包括出土的和未出土的幼苗)进行记录并且移走。将培养盒重新放入培养箱中进行培养,培养条件同样为 25°C 和光照。培养至第 21 天,培养盒内已经连续 7d 无新的幼苗出土,对幼苗的出土率进行检测。
- 1. 1. 3 通气对被埋种子萌发的影响 位于 $2.4 \, \mathrm{cm}$ 和 $8 \, \mathrm{cm}$ 等较深处种子的萌发率和出苗率比位于 $0.0.5 \, \mathrm{cm}$ 和 $1 \, \mathrm{cm}$ 等较浅处种子的低,因此本实验的目的是探讨在实验室的条件下,通气是否能够促进位于较深处种子的萌发率和出苗率。实验设计如下:分别将通气用气石埋在位于 $2.4 \, \mathrm{cm}$ 和 $8 \, \mathrm{cm}$ 处种子的沙层下。将气石通过塑料管线与实验室的空气气源相接。因此种子能够从下方获得稳定的空气流。将没有外接空气源的种子作为对照。培养期间实验室的最低和最高气温分别为 $19.5 \, \mathrm{cm}$ 和 $28.5 \, \mathrm{cm}$ 。培养 $14 \, \mathrm{d}$ 后,培养盒内已经连续 $7 \, \mathrm{d}$ 无新的幼苗出土,检测种子的萌发率和出苗率。

1.2 不同发育阶段的幼苗对干燥脱水的忍耐性

选择大小相对相同的种子进行萌发。将种子置于直径 $90\,\mathrm{mm}$ 的培养皿中,用 $5\,\mathrm{ml}$ 的蒸馏水进行培养,并在实验中补充因蒸发而丧失的水分。培养条件为在 $25\,\mathrm{C}$ 和光照。当幼根长出后,将萌发出的幼苗从培养皿中移走。将萌发出的幼苗根据其幼根的长短分成 $5\,\mathrm{C}$ 个组,即: $0\,\mathrm{C}$ 1, $1\,\mathrm{C}$ 2, $2\,\mathrm{C}$ 3, $3\,\mathrm{C}$ 4 mm 和 $4\,\mathrm{C}$ 5 mm 。随后将这些幼苗放在敞口的培养皿中在实验室条件下进行干燥。在整个干燥过程中,利用温度-湿度计对室温和室内相对空气湿度进行动态监测和记录。在幼苗干燥脱水期间,室温的变化范围为 $14\,\mathrm{C}$ 25 C ,相对空气湿度为 $10\,\mathrm{M}\,\mathrm{C}$ 15 $\mathrm{M}\,\mathrm{S}$ 。对幼苗每天进行称重,用来确定其脱水速度。分别通过 $7\,\mathrm{M}\,\mathrm{M}$ 30 或 $60\mathrm{d}$ 的干燥,将不同时间干燥后的幼苗(每组 $20\,\mathrm{C}$ 分幼苗,4 组重复)在 $25\,\mathrm{C}$ 和光照条件下用蒸馏水重新进行水合。只有当幼根开始伸长后,幼苗才被认为恢复了活力。对幼苗的恢复率的百分率进行记录,对干燥之前的幼根的长度以及干燥时间对幼苗恢复活力的影响进行比较。

1.3 数据分析

实验结果以百分率士标准误差表达。或者根据具体实验要求检测种子萌发或幼苗生长的差异程度,通过单因子方差(Oneway ANOVA)或双因子方差(Two-way ANOVA)检验差异显著性,如果 ANOVA 差异显著,再利用 Tukey's 检验来确定平均值之间的差异性[15]。

2 研究结果

- 2.1 沙埋对种子萌发,幼苗出土的影响
- 2. 1. 1 不同深度种子萌发和幼苗的出土 种子在土壤表面(0cm)的萌发率达到最高,从 $0.5\sim8$ cm,随着种子被埋越深,其萌发率就越低(图 1)。幼苗的出土率随着种子被埋的不同深度而表现出显著性的差异。种子被埋越深,幼苗出土率就越低。当种子被埋 8cm 深时,无幼苗出土(图 1)。值得注意的是,尽管最大的种子萌发率和幼苗生长率出现在位于沙层表面的种子,但是,幼苗的根却不能扎入沙层。

将位于不同沙层深度的未萌发的种子放入培养皿中在 25° C 光下进行培养。结果表明,种子被埋越深,越多的种子处于强迫休眠状态。原来位于 8cm 处的种子处于强迫休眠的百分率最高。不同沙层深度处于强迫休眠状态的种子的百分率的差异是显著的(P < 0.05)(图 1)。

- 2. 1. 2 上层沙土移走对种子萌发和幼苗出土的影响 培养 28d 后,将位于沙层下 2,4cm 和 8cm 处种子的上层沙层移走,只保留 0.5cm 的沙层覆盖在种子上方。通过培养,原先位于 2,4cm 和 8cm 处的种子分别经过 4d,6d 和 9d 后,新的幼苗萌发出土。移去上层沙层后的 3 处种子的最终幼苗出土率(包括移去沙层前的幼苗)相似(约 60%)(图 2)。
- **2.1.3** 通气对被埋种子萌发的影响 从沙层下方通气能够显著地提高 4 cm 和 8 cm 处的种子萌发率,但是在 2 cm 处的种子萌发却无显著提高(P = 0.1037)(图 3)。4 cm 处的出苗率显著提高,但 2 cm(P = 0.0941)和 8 cm 处的出苗率却无显著提高(图 3)。

2.2 不同发育阶段的幼苗对干燥脱水的忍耐

重新水合后,干燥的幼苗开始吸水,幼根开始继续生长。从 $0\sim1 \mathrm{mm}$ 到 $4\sim5 \mathrm{mm}$,根在脱水前的长度越长,那么幼苗的生长恢复率就越低(图4),当根的长度达到 $5 \mathrm{mm}$ 或更长后,幼苗的生长恢复率为0。干燥的时间也影响着幼苗的生长恢复率,从 $7 \mathrm{d}$ 到 $60 \mathrm{d}$,干燥时间越长,幼苗的生长恢复率就越低(图4)。当干燥时间长于 $60 \mathrm{d}$ 后,没有幼苗能够恢复生长。通过双因子方差分析表明,干燥前根的长度、干燥时间以及二者的相互作用都显著地影响着幼苗生长的恢复率(表1)。

3 讨论

在流动沙丘上,种子被传播以后的命运会如何?除了部分被动物掠食外,一些种子会沿着植物落叶或者其它沉积物而积累在沙层表面**了的污染,指**会随着沙层的运动而被埋于不同的深度[16]。许多因素会影响被沙埋种子的萌发。对于沙蒿属(Artemisia)的光敏感种子来说,穿透沙层的光照强度、土壤温度、土壤水分含量等综合因素调节着种子在不同沙层深度的萌

发^[4~6]。研究表明,沙层的深度影响着沙鞭种子的萌发。从 $0\sim 8\mathrm{cm}$,种子被埋越深,萌发率就越低,从 83%到 3%。根据野外观察,通常情况下,沙丘的表层由于阳光照射造成的高温而使沙层表面迅速变干,很难出现大量种子在沙表面大量出现的现象。沙层表面种子的高萌发率出现在偶尔发生的连续阴雨的天气中,尽管具有很高的萌发率,但是在沙层表面萌发的种子,其幼根却很难扎入沙层。这表明种子需要浅层的沙埋,这样有助于增加种子与周围土壤的接触以及提高相对的湿度,对提高种子萌发提供可能性。

幼苗的出土与沙层对种子的沙埋深度呈负相关。从 $0\sim 4\mathrm{cm}$,种子被埋越深,则出苗率就越低。在 $8\mathrm{cm}$ 的深度,没有幼苗萌发出土。研究还发现,一些萌发的幼苗不能长出沙层表面。例如,在沙层下 $4\mathrm{cm}$ 处的种子,有 19%的种子萌发,但是只有 2%的幼苗能够长出沙层表面。这可能是由于部分种子没有足够的能量长出地表。它们随后可能在地表下死亡并且腐烂。有时种子的质量和大小可能影响幼苗在沙层的不同深度出土[17]。

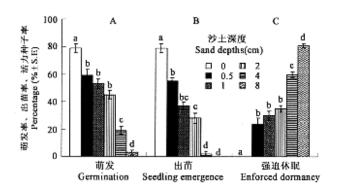


图 1 被埋于不同沙层深度的沙鞭种子的(A)萌发率,(B)出苗率,(C)处于强迫休眠状态的具有活力种子的百分率

Fig. 1 Percentage of (A) germinated seeds, (B) emerged seedlings, and (C) remaining viable seeds in enforced dormancy, of *Psammochloa villosa*, at different depth of sand burial

根据 Tukey 检验. 每一组中由不同小写字母标记的值之间的差异是显著的(P < 0.05) Values in each group followed by different lower case letters are significantly (P < 0.05) different, according to Tukey's test

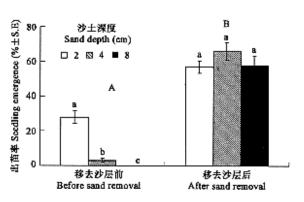


图 2 沙鞭种子(A)位于沙层表面以下 2,4cm 和 8cm 处以及(B)将上层的沙层移走,只保留 0.5cm 厚的沙层覆盖种子后的出苗率

Fig. 2 Percentage of *Psammochloa villosa* seedling emergence of (A) seeds located at 2,4cm and 8cm below the sand surface and (B) after sand removal and leaving the seeds only 0.5cm below the sand surface

Tukey 检验同图 1(P < 0.05) Values in each group followed by different lower case letters are significantly (P < 0.05) different, according to Tukey's test

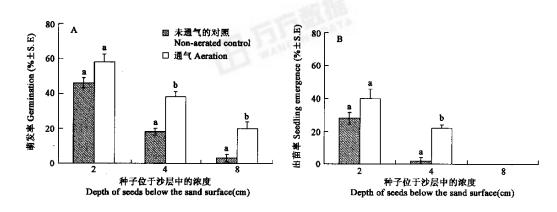


图 3 通气处理对位于沙层下 2,4cm 和 8cm 的沙鞭种子(A)萌发率和(B)出苗率的影响

Fig. 3 Influences of aeration treatment on percentage of germination (A), and seedling emergence (B), of *Psammochloa villosa* caryopses located 2, 4cm or 8cm below the sand surface

根据 Tukey 检验,每一图相同深度由不同小写字母标记的值之间的差异是显著的(P < 0.05) Means with the different lower case letters in the same depth of same graph are significantly different at P < 0.05, according to Tukey's test

种子被 $\overline{m{u}}$ 的种子进入强迫休眠状态。在 $8 \mathrm{cm}$ 深处,81%的种子处于强迫休眠状态。相似的结果也在 6 种 1 年生

沙丘植物中观察到,即种子随着沙埋深度的增加,强迫休眠的程度也增加[18]。许多原因,例如土壤 O_2 和 CO_2 含量,土壤通气情况等能够导致强迫休眠的发生[19]。研究结果表明,在较深土壤深度不良的通气状态是导致沙鞭种子进入强迫休眠的原因之一。这种强迫休眠对沙鞭维持一个长期的土壤种子库种子来说具有生态学优势,并且当种子暴露在合适的萌发土壤深度时具有生长出幼苗的潜能。这种现象在新疆大赖草($Leymus\ racemosus$)、蒿属几种沙丘植物的种子萌发实验中也被观察到 $[4\sim6.20]$ 。这种沙层移动的调节机制导致土壤种子库中在同一时间只有部分种子的萌发和幼苗的出现,与野外调查结果一致。

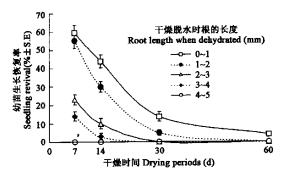


图 4 干燥时根长度以及干燥时间对沙鞭幼苗生长恢复率的影响 Fig. 4 Effect of root length at initial dehydration and period of desiccation on final revival percentage of *Psammochloa villosa* seedlings

表 1 干燥时的根长、干燥时间以及二者的相互作用对沙鞭幼苗生长恢复率的双因子方差分析

Table 1 Two-way ANOVA analysis of effects of lengths of roots at dehydration, drying periods, and their interaction on the percentages of revived seedlings of *Psammochloa villosa*

变差来源	自由度	平方和	均方	F 值	P 值
Source of variation	$\mathrm{d}f$	SS	MS	F-Value	$P ext{-Value}$
根长 Root length	4	1.042	0.261	139.34	70.001
干燥时间 Period of desiccation	3	1.093	0.364	194.88	20.001
根长×干燥时间 Root length×period of desiccation	12	0.660	0.055	29.420	0.001

沙层的运动是影响植物的幼苗在沙丘上定居的主要因素之一,而沙蚀往往因为使幼苗的根系脱水而杀死幼苗[16]。但是研究结果却表明,沙鞭的幼苗能够在被干燥脱水相当长时间后仍然具有生存和重新生长的能力。周期性脱水和重新水合对种子在萌发前的作用已有许多研究报道[21~24]。但是,脱水对不同发育阶段的幼苗的影响的研究则较少[25~29]。根据 Evenari 等人[30]的定义,耐脱水的"极限点"是指在种子萌发和幼苗生长的早期阶段能够忍受干燥脱水,重新水合后又能够恢复生长而不死亡,当幼苗生长到一定程度后,干燥脱水会造成幼苗的不可逆转的永久死亡。 $Anastatica\ hierochuntica\ L.\ (十字花科)的幼苗在其幼根生长到 4~6mm 时,仍然能够忍受 1 星期的干燥脱水而不死亡[25]。野生大麦,<math>Hordeum\ spontaneum\ C.\ Korch\ (禾本科)的幼苗即使其最长的根达到了 50mm,仍然能够忍受干燥脱水 3 个星期,在重新水合后会长出不定根[26]。在以色列 Negev 荒漠分布的 1 年生植物 <math>Schismus\ arabicus\ Nees\ (禾本科)$ 的幼苗在其根达到 $1~2mm\ 或者更长时进行干燥脱水一段时间,在重新水合后幼苗能够继续生长[31],而新疆大赖草的幼苗恢复生长率是由幼苗的生长长度、干燥时间、胚乳的大小以及颖果的大小等因子共同$

就象 S. arabicus 的幼苗一样,沙鞭的幼苗在早期只发育出一条根。两个因子影响着沙鞭幼苗在干燥后的生长恢复率:干燥前幼根的程度以及干燥时间的长短。干燥时间越长,重新水合后幼苗的恢复率就越低。脱水干燥前,根的长度越长,那么在重新水合后幼苗的恢复率就越低。这可能和剩余的胚乳的量相关,根发育的越长,剩余的胚乳就越少。在对 $Hordeum\ spontaneum$ 的研究中发现,与胚相连的的胚乳量越少,那么幼苗在忍耐干燥后的恢复生长的比率就越低[28]。

沙鞭幼苗的耐干燥脱水能力具有重要的生态学意义。在鄂尔多斯高原沙鞭的自然生境的流动沙丘上,降雨的时间和降雨量是不可预测的[32]。沙鞭种子萌发出的幼苗可能由于无后续的降雨,或者由于沙蚀的作用将幼苗的根暴露出地表,而使整个幼苗受到干燥脱水的影响。但是,在达到耐干燥脱水的"极限点"之前,干燥的幼苗在遇到下次雨水后具有重新恢复生长的能力。因此,沙鞭幼苗的存活率可能由于其耐干燥脱水能力而提高。

References:

决定的[29]。

- [1] Danin A. Plants of Desert Dunes. Adaptations of desert organisms. Berlin, Heidelberg, New York: Springer-Verlag, 1996.
- [2] Maun M A, Riach S. Morphology of caryopses, seedlings and seedling emergence of the grass *Calamovilfa longifolia* from various depths in sand. *Oecologia*, 1981, 49:137~142.
- [3] Maun M A, Lapierre J. The effects of burial by sand of Ammophila breviligulata. J. Ecol., 1984.872~839.
- [4] Huang Z Y, Gutterman Y. Artemisia monosperma achene germination in sand: effects of sand depth, sand/moisture content, cyanobacterial sand crust and temperature. J. Arid Environ., 1998, 38:27~43.
- [5] Huang Z Y, Gutterman Y. Comparison of germination strategies of *Artemisia ordosica* with its two congeners from deserts of China and Israel. *Acta Bot Sin.*, 2000, 42:71~80.
- [6] Huang 万数据man Y, Hu Z H, et al. Seed germination in Artemisia sphaerocephala I. The influence of environmental factors.

 Acta Phytoecologica Sinica, 2001, 25(2):239~246.

- [7] Harris D, Davy A J. Seedling growth in Elymus farctus after episodes of burial with sand. Annals Bot., (London), 1987,60:587~593.
- 8] Liu Y X. Flora in Desertis Reipublicae Populorum Sinarum. Volume I. Beijing: Science Press, 1985. 357.
- [9] Ma Y Q. Flora of Inner Mongolia (Vol. 5) 2nd ed. Huhhot: Inner Mongolia People Press, 1994. $115\sim152$.
- [10] Dong M, Alaten B. Clonal plasticity in response to rhizome serving and heterogeneous resource supply in the rhizomatous grass *Psammochloa villosa* in an Inner Mongolian dune, China. *Plant Ecol.*, 1999, 141;53~58.
- [11] Dong M, Alaten B, Xing X, et al. Genet Features and Ramet Population Features in the Rhizomatous Grass Species Psammochloa villosa. Acta Phytoecologica Sinica, 1999,23:302~310.
- [12] Roels B, Donders S, Werger M, et al. Relation of wind-induced sand displacement to plant biomass and plant sand-binding capacity. Acta Bot. Sin., 2001, 43:979~982.
- [13] Huang Z. Adaptation strategies of seed dormancy and germination of *Psammochloa villosa*, a sand dune grass inhabiting Ordos Plateau, China. *Acta Bot. Boreal.-Occident. Sin.*, 2003, 23(7):1128~1133.
- [14] Côme D. Germination. In: P Mazliak Eds. Croissance et développement. Physiologie végétale I. Hermann, Paris, 1982. 129~225.
- [15] Sokal R R, Rohlf E J. Biometry. 3nd ed. Freeman: San Francisco, CA., 1995.
- [16] Maun M A. Adaptations of plants to burial in coastal sand dunes. Canadian J. Bot., 1998, 76: 713~738.
- [17] Zhang J, Maun M A. Effect of partial removal of endosperm on seedling sizes of *Panicum virgatum* and *Agropyron psammophilum*. Oikos, 1989, 56:250~255.
- [18] Pemadasa M A, Lovell P H. Factors controlling germination of some dune annuals. J. Ecol., 1975, 63:41~59.
- [19] Harper J L. Population Biology of Plants. Academic Press, London, 1977.
- [20] Huang Z Y, Dong M, Gutterman Y. Caryopses dormancy, germination and seedling emergence in sand, of *Leymus racemosus* (Poaceae), a perennial sand dune grass inhabiting the Junggar Basin of Xinjiang, China. *Australian J. Bot.*, 2004, 52(4):519~528.
- [21] Baskin J M, Baskin C C. Effect of wetting and drying cycles on the germination of seeds of Cyperus inflexus. Ecology, 1982,63:248~
- [22] Baskin C C, Baskin J M. Seeds. Ecology, Biogeography, and Evolution of Dormancy and Germination. Academic Press, San Diego., 1998.
- [23] Debaene-Gill S B, Allen P S, White D B. Dehydration of germinating ryegrass seeds can alter rate of subsequent radicle emergence. J. Exp. Bot., 1994, 278:1301~1307.
- [24] Dubrovsky J G. Seed hydration memory in Sonoran Desert cacti and its ecological implications. Am. J. Bot., 1996, 83:624~632.
- [25] Friedman J, Stein Z, Rushkin E. Drought tolerance of germination seeds and young seedlings of Anastatica hieronchuntica L. Oecologia, 1981.51:400~403.
- [26] Gutterman Y, Gozlan S. Amounts of winter or summer rain triggering germination and 'the point of no return' of seedling desiccation tolerance of *Hordeum spontaneum*. *Plant and Soil*, 1998, **204**:223~234.
- [27] Gutterman Y. Genotypic and phenotypic germination survival strategies of ecotypes and annual plant species in the Negev Desert of Israel. In: M Black, K J Bradford and J Vazquez-Ramos Eds. Seed Biology: Advances and Applications. Proceedings of 6th International Workshop on Seeds, Merida, Mexico, 24~28 January 1999. CABI Publishing, Wallingford, 2000. 389~399.
- [28] Gutterman Y. Survival Strategies of Annual Desert Plants. Adaptations of Desert Organisms. Springer-Verlag, Berlin, 2002.
- [29] Huang Z Y, Gutterman Y. Seedling desiccation tolerance of *Leymus racemosus* (Gramineae) (wild rye), a sand dune grass inhabiting the Junggar Basin of Xinjiang, China, *Seed Sci. Res.*, 2004,14:233~239.
- [30] Evenari M, Shanan L, Tadmor N. The Negev, the challenge of a desert. Cambridge: MA, Harvard University Press, 1971.
- [31] Gutterman Y. Drought tolerance of the dehydrated root of *Schismus arabicus* seedlings and regrowth after rehydration, affected by caryopses size and duration of dehydration. *Isr. J. Plant Sci.*, 2001, 49:123~128.
- [32] Zhang X. Principles and optimal models for development of Maowusu Sandy Grassland. Acta Phytoecologica Sinica, 1994, 18:1~16.

参考文献:

- [6] 黄振英,Gutterman Y, 胡正海,等. 白沙蒿种子萌发特性的研究 Ⅱ. 影响种子在沙土中萌发的环境因素. 植物生态学报,2001,**25**(2): 239~246.
- [8] 刘瑛心. 中国沙漠植物志(第1卷). 北京:科学出版社,1985.
- [9] 马毓泉.内蒙古植物志(第5卷).第2版.呼和浩特:内蒙古人民出版社,1994**.**
- [11] 董鸣,阿拉腾宝,邢雪荣,等. 根茎禾草沙鞭的克隆基株及分株种群特征. 植物生态学报,1999,23:302~310.
- [13] 黄振英. 鄂尔多斯高原固沙禾草沙鞭种子休眠和萌发与环境的关系. 西北植物学报(祝贺胡正海教授执教 50 年专集),2003,**23**(7):1128 ~1133.
- [32] 张新时,毛乌素沙地的生态背景及其草地建设的原则与优化模式,植物生态学报,1994, $18:1\sim16$.