

植物锥形繁殖体结构及其适应

青秀玲 ,白永飞

(中国科学院植物研究所植被与环境变化重点实验室 北京 100093)

摘要 植物的锥形繁殖体是具有吸湿芒和锐利尖端的一种繁殖体类型。锥形繁殖体结构的功能几乎在植物生活史的各个阶段上都有体现,然而,其最基本的功能是通过繁殖体的打钻作用将自身埋入土壤。从植物繁殖体的形态结构出发,对锥形繁殖体的各项功能进行了综述,重点阐述植物繁殖体打钻作用及其机制方面的研究进展,面临的主要问题和未来的研究方向。

关键词 锥形繁殖体 吸湿芒 自我埋藏 打钻作用

文章编号:1000-0933(2007)06-2547-07 中图分类号:Q945,Q948 文献标识码:A

A review on morphology and adaptative significance of trypanophorous diaspore

QING Xiu-Ling ,BAI Yong-Fei

Key Laboratory of Vegetation and Environmental Change ,Institute of Botany ,Chinese Academy of Sciences ,Beijing 100093 ,China

Acta Ecologica Sinica 2007 27 (6) 2547 ~ 2553.

Abstract :Trypanophorous diaspores are characterized by combining a hygroscopic awn and a sharply pointed tip at its base. The hygroscopic movement of the awn causes the pointed tip to penetrate into the soil and hairs presenting on the diaspores prevent them from recoiling from the soil when awn untwists again. Through the process ,seeds buried themselves into the soil to a certain depth and it is defined as drilling effect of seed or diaspore. The drilling effect is the main advantage of trypanophorous diaspore. In this paper ,ecological functions of structures associated with trypanophorous diaspore are summarized briefly ,with emphasis on the drilling effect. Various structures on the diaspores should not only be interpreted as adaptations for dispersal ,but also as controls at other stages in plant life history. The structures may serve for finishing seed after-ripening and seed burial ,enhancing seed germination and seedling establishment. Trypanophorous diaspores also can avoid damage by fire and escape predation by granivores owing to having an effective self-burial mechanism. Thus ,studies on the diaspore play an important role in understanding the adaptations of diaspore structure to environment conditions and provide theoretical evidences for the management of ecosystems.

Key Words :trypanophorous diaspore ,hygroscopic awn ,self-burial ,drilling effect

繁殖体是植物种群延续和拓展空间的重要载体。同植株上的各个构件一样,繁殖体形态结构和生理功能都会对环境变化做出响应,而表现出一系列的适应性特征。同时,作为植物生活史的起点和终点,繁殖体具有独立存在的时间和空间,本身就可以作为一个完整的个体,承担着植物适应进化的选择作用。因此,研究者们常常依据繁殖体的形态和适应特征对植物进行划分^[1,2]。植物繁殖体的散布机制包括:趋远散布机制(Telechoric dispersal mechanism)和反远散布机制(Antitelechoric dispersal mechanism)。已有相关研究工作多

基金项目:国家自然科学基金资助项目(30670346,30570304)

收稿日期:2006-06-13;修订日期:2006-11-28

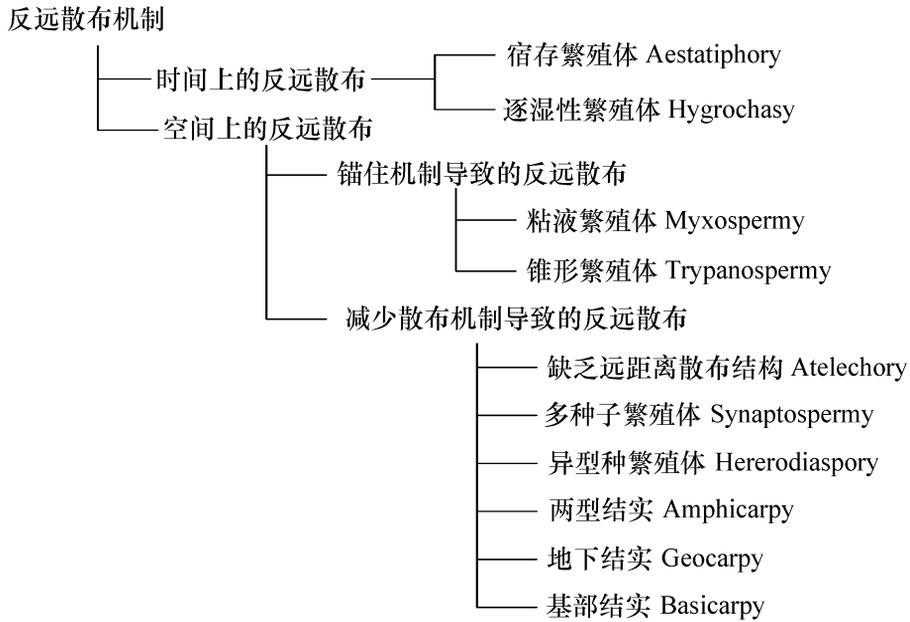
作者简介:青秀玲(1974~)女,蒙古族,内蒙古锡林浩特市人,博士,主要从事植物繁殖生态学研究。E-mail: qingxl@ibcas.ac.cn

Foundation item :The project was financially supported by National Natural Science Foundation of China (No. 30670346,30570304)

Received date 2006-06-13 ; **Accepted date** 2006-11-28

Biography QING Xiu-Ling ,Ph. D. ,mainly engaged in plant reproductive ecology. E-mail: qingxl@ibcas.ac.cn

集中于植物的趋远散布机制而忽略了反远散布机制,直到 1937 年 Zohary^[1]才首次对植物的反远散布机制进行了详细的分类:



在上述植物反远散布类型中,有一类繁殖体既可以通过附有的芒进行运动,又可以通过繁殖体基部尖端穿入土壤,被称为锥形繁殖体(Trypanophorous diaspore)。芒和基部尖端共同构成了一种叫吸湿打钻的结构,这种结构使繁殖体拥有一些独立于其它繁殖体的适应特征,也使得它在选择进化过程中的适应意义更广泛,更复杂。

关于繁殖体结构对散布的适应问题早在 18 世纪就有研究^[3]。而对锥形繁殖体而言,更多的研究是围绕着吸湿打钻结构的适应意义进行的。1937 年 Zohary^[1]列举了中东 48 种植物的繁殖体都具有吸湿打钻结构。陆续地,研究者们开始探讨这种结构各个组成部分的功能^[4-12]。许多学者提出吸湿打钻结构是对锥形繁殖体自我埋藏行为的一种适应^[4-7],然而长期以来这种假说缺乏有效的实验证据。直到 1979 年 Peart^[13]才通过埋藏试验和去芒试验初步证实了芒在埋藏时的运动作用,1981 年他又进一步证实了繁殖体上向上或向后的刚毛在埋藏中的锚住作用^[14]。此后的一些研究^[8-10,15,16],尤其是 Ghermandi^[17]的研究使人们对吸湿打钻结构的适应意义有了一个较明晰的认识。近年来,研究者们远离了只针对这种结构的研究,开始把结构和具体的环境特征联系起来,倾向于讨论锥形繁殖体在进行自我埋藏的前提下,吸湿打钻结构的差异对当地环境压力的响应^[18,19]。

到目前为止,国内仅有少数研究涉及锥形繁殖体^[20-22],而且也都局限于简单的野外调查结果,并没有进一步的实验数据加以验证。本文从锥形繁殖体的形态结构着手对锥形繁殖体结构的适应和进化问题进行了总结,并特别针对其吸湿打钻结构所产生的功能性适应行为——打钻作用(Drilling effect)进行了详细的阐述。

1 植物锥形繁殖体的结构

锥形繁殖体的结构,主要是指除种子以外的附属结构,包括芒、刚毛、柔毛等几种形态。其中芒是一个附属于心皮、颖、外稃或内稃的顶点、背部或基部延长的类似于刚毛的结构,在功能上分为吸湿的主动芒(Hygroscopically active awn)和刚性的被动芒(Rigid passive awn)。吸湿芒在形态上又由于膝曲的有无和多少,芒在各个部分的分配、弯曲度等存在很大的差异。锥形繁殖体的另一重要结构就是繁殖体基部的尖端,从形态上可分为锐尖的和钝的两种,这代表了繁殖体穿透土壤的能力。此外,毛(刚毛、柔毛)附着于繁殖体基

部、种子、芒等不同的位置构成了锥形繁殖体多种多样的形态特征。

吸湿芒是锥形繁殖体吸湿打钻结构中最重要的一部分,通常分为螺旋部和尾部(图1)。虽然吸湿芒的大小和形状在不同属内甚至同一属的不同种内都存在差异,但却具有一个共同的结构特征,即螺旋部和尾部。吸湿芒对空气的干湿度极为敏感,会随着空气的干湿变化而循环地发生扭成螺旋和打开螺旋的动作,这种现象被称为芒的吸湿运动(Hygroscopic movement)。空气湿润时,芒的螺旋部会发生顺时针的旋转打开螺旋,空气干燥时,则发生逆时针的旋转扭成螺旋。芒的尾部并不扭转,通常与螺旋部成一角度。

锥形繁殖体主要存在于牻牛儿苗科和禾本科一些属的植物中,这种特征代表了这两个不同科植物在进化上的适应趋同(图1)^[7]。在禾本科植物中,进行吸湿运动的结构是通常意义上的芒,具有一回或二回膝曲。同时,芒的基部还存在一个关节点(Articulation point),在这个位置上很容易与种子分离。除此之外,在繁殖体的基部常常存有基盘(Callus),上面附有向后方向的细硬短毛。有一些禾本科植物除了吸湿芒外还拥有刚性芒^[3]。在牻牛儿苗科植物中,进行吸湿运动的结构是心皮芒(Carpel-awn),附属于心皮,是花柱的一部分。繁殖体的基部没有基盘的结构,但仍拥有尖端(心皮尖)而且非常硬,有类似于禾本科植物基盘的作用。

2 锥形繁殖体的功能和适应

植物繁殖体的结构通常被认为是实现繁殖体趋远散布的一种适应^[23]。例如,冠毛、翅和柔毛等结构可以增加繁殖体与空气接触的表面积,降低繁殖体降落的速率,使种子被风散布得更远^[24]。钩、刺等结构可以粘或扎在动物的皮毛上,借助动物进行散布^[12]。锥形繁殖体上也有类似的结构,芒的存在可以降低繁殖体下降的速度^[25],芒上的柔毛在空气干燥时竖起增加空气浮力^[3],增强风力的散布。芒、刚毛和繁殖体基部尖端等结构可以增加动物的散布。此外,锥形繁殖体的吸湿芒也可以通过吸湿运动使繁殖体在土壤表面“行走”。例如,白茎牻牛儿苗(*Erodium moschatum*)的锥形繁殖体通过吸湿运动可以在地表移动7 cm^[9]。

但是,锥形繁殖体的结构却不仅仅是为趋远散布服务的,有些结构甚至阻止趋远散布或者和趋远散布没有必然的联系。在这之中,每一部分都分担着不同的功能。繁殖体上附有的向上或向后方向的刚毛或钩状毛有锚住作用,除了锚在动物皮毛上借助动物散布外,更重要的是可以锚住土壤^[4],阻止远距离散布。繁殖体上柔毛的覆盖可以减少由于蒸发所带来的水分损失^[13]。吸湿芒的膝曲可以指导繁殖体降落的方向,还有一些刚性芒、刚性冠毛等也具有同样的作用^[13-15]。对于繁殖体尖端的作用,大部分研究提到它可以穿透土壤表面,但多限于有裂缝的土壤^[8-11]。吸湿芒螺旋部的吸湿运动广为人知^[8-19],Peart^[13]认为芒上的柔毛本身也可以通过吸湿带动繁殖体的运动。繁殖体上刚性芒的存在可以束缚吸湿芒所发生的扭转,导致束缚被解除时释放出更大的力量^[3]。Raju和Ramaswamy^[26]在对野燕麦(*Avena fatua*)的研究表明,吸湿芒还可以通过外稃的背脉和花梗的脉管系统吸收和运输水分。

因此,锥形繁殖体的结构不仅是对散布的适应,它们的功能几乎在植物生活史的各个阶段上都有表现,是对生活史各个阶段的适应。芒通过吸收和运输水分一方面有助于颖果从植株上脱落后完成后熟,另一方面也可能促进种子萌发。Ghermandi^[17]和Schöning等^[19]在繁殖体的去芒实验中发现带有完整芒的繁殖体萌发更迅速,推测与芒增加了繁殖体的水分吸收有关。种子成熟以后,繁殖体借助芒的扭转从小穗上脱落^[26],减少繁殖体在植株上的滞留时间,这可能和避免错过适宜的建成机会有关。繁殖体降落的方向对锚住土壤有很大的影响,竖直或者以一定角度着地能够促进繁殖体的自我埋藏行为^[4,17]。而且,锥形繁殖体的小胚位于几乎

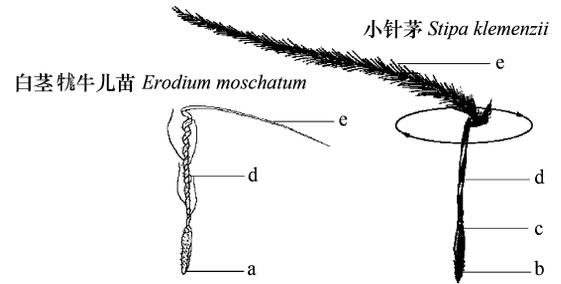


图1 白茎牻牛儿苗^[12]和小针茅锥形繁殖体的结构
Fig. 1 The configuration of trypanophorous diaspores of *Erodium moschatum*^[12] and *Stipa klemenzii*
a, 心皮尖 carpel-tip; b, 基盘 callus; c, 关节点 articulation point; d, 螺旋部 spiral portion; e, 尾部 distal portion

邻近基部尖端的位置,以这个位置充分接触土壤有利于繁殖体对水分的吸收^[27],可以获得更高的萌发率^[15]。因此具有导向作用的结构,是繁殖体自我埋藏和更好萌发的一种适应。吸湿芒在土壤表面缓慢移动,可以增加发现安全地的可能性^[28]。繁殖体的锚住作用在水平方向上表现为阻止繁殖体的远距离散布,有利于种子滞留于母株附近,是对适宜萌发地的选择^[11,12]。在垂直方向上锚住作用表现为阻止种子从埋藏的裂缝中退出^[14],辅助自我埋藏。此外,这种锚住作用还可以在种子萌发时固定住繁殖体,帮助胚根在实生苗干化死亡前穿透土壤表面^[13,14],从而增加了实生苗成活的机会。

然而,锥形繁殖体最重要的功能仍然是通过吸湿打钻结构使种子完成自我埋藏。锥形繁殖体上许多部分的结构最终都是为这个总功能服务的,通过这个特有的功能使植物形成了对环境压力的有效适应。繁殖体打钻的自我埋藏作用可以使繁殖体有效地躲避火烧和捕食所带来的损失^[18,29~31]。Schöning 等^[19]认为 *Stipa tenacissima* 的芒在种子钻入土壤以后从关节点脱离,可以避免被食谷类动物发现而取食,这是对动物捕食的一种适应。在火灾频发的西非萨旺纳草原,短梗苞茅 (*Hyparrhenia diplandra*) 吸湿芒的多样性使种子被埋藏在不同深度的土壤中,保证了不同火灾强度下都有一定数量的实生苗可以存活^[18],是对火灾的适应。

3 锥形繁殖体的打钻过程

锥形繁殖体成熟后从植株上脱落,通过芒的吸湿运动在土壤表面行走,当遇到障碍时不再移动。此时锥形繁殖体基部尖端可以穿透土壤表层,并依赖上面所附有的向上或者向后方向的细硬刚毛来锚住土壤。一旦繁殖体锚住土壤后将会固定在这个位置上,芒的吸湿运动使其在垂直方向上移动。刚毛的锚住作用使繁殖体在运动过程中只能前进不能后退,从而使繁殖体不断地进入土壤,这就是通常所指的繁殖体打钻 (Diaspore drilling) 或者种子打钻 (Seed drilling)。植物的吸湿打钻结构就是通过这个过程完成繁殖体的自我埋藏 (图 2),具有打钻作用。

3.1 打钻作用发生的机制

锥形繁殖体的打钻过程主要是指芒螺旋部的解螺旋和再扭成螺旋的过程。从细胞学的角度来看,芒螺旋部的这个动作是一种吸涨机制,它的产生是基于芒内两个邻近细胞群的拮抗行为^[12]。Stinson 和 Peterson^[2]在 1979 年以野燕麦的芒为例解释了芒吸湿运动的细胞学机制。他们指出芒螺旋部的中间区域存在着对称的加厚细胞,这些细胞高度木质化,不受环境湿度变化的影响。螺旋部的外层细胞木质素含量很低,干燥时细胞壁变薄,细胞半径变短。而细胞壁上呈螺旋状排列的纤维素微纤维的长度是恒定的,当细胞半径变短时,只有细胞长度增加才能维持纤维的原有长度。在外层细胞延长的时候,调节内外层细胞长度差异的唯一途径就是较长的外层细胞围绕内层细胞扭转成螺旋。扭转过程中,由于外层与内层的细胞束缚在一起压缩了内层细胞,这导致干燥时芒螺旋部要比湿润时短。即便如此,干燥时沿着芒外部螺旋的长度仍然比湿润时的芒螺旋部要长^[2],这是外层细胞在干燥时延长的结果。

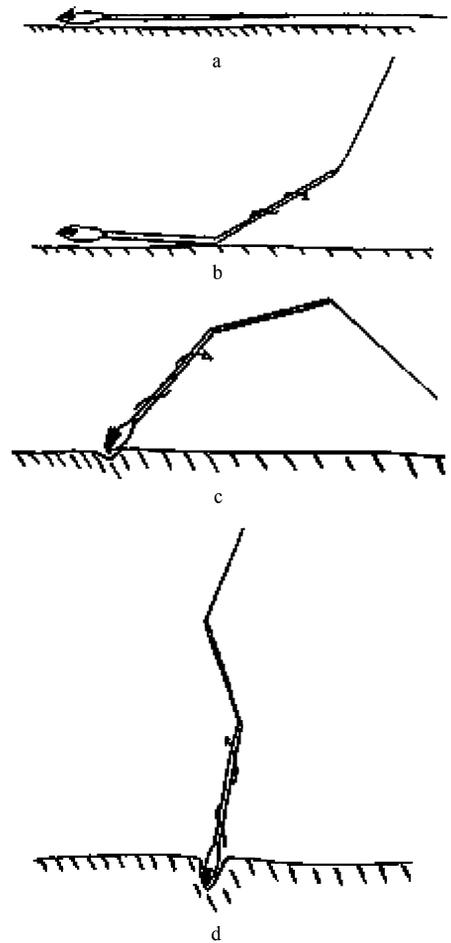


图 2 吸湿芒运动图示^[18]

Fig. 2 Diagram of the hygroscopic awn movements^[18]

a. 湿润状态 humid state b~c. 芒干燥时 the awn dries up d. 繁殖体开始埋藏入土 diaspore starts burying itself into the ground

锥形繁殖体在打钻过程中要使行为有效必将向土壤施加压力,只有这个压力大于土壤产生的抵抗力时繁殖体才能进入土壤,这类似于根穿透土壤^[33]。大多研究者认为,种子能够钻入土壤是由于芒的尾部抵在地面或者其他障碍物上的结果,这使芒被阻力束缚时获得了一个杠杆作用^[8,9,32]。因此,在锥形繁殖体打钻过程中有3种力可能发生作用,一就是解螺旋过程中芒产生的扭力,二是解螺旋过程中芒螺旋部伸长所引起的向下穿透的力^[12],三是芒尾部作为曲柄在旋转过程或者抵住障碍时所产生的杠杆力。Stinson 和 Peterson^[32]测得野燕麦的芒在解螺旋的过程中可以产生 6.5×10^{-5} Nm 的扭力。而具体这些力是协同作用于繁殖体的打钻过程,还是其中一种力起主要作用,或者是它们在不同情况下会发生转换的问题,人们并不十分清楚。此外,在繁殖体上呈螺旋形排列的毛除了锚住作用外,是否有助于芒旋转时向轴向力的转换,也值得进一步探究。

3.2 锥形繁殖体打钻的效果及其影响因素

一般来说,锥形繁殖体的打钻作用是由水引发的,少量的水甚至是露水也可以启动这个机制^[32]。一旦开始打钻后通常需要几个循环的打开螺旋和扭成螺旋的动作才能够使种子完全进入土壤。Schöning 等^[19]指出 *Stipa tenacissima* 需要 6~14 个循环来使种子进入土壤。种子没入土壤后打钻的动作并不会立即停止,而是会继续进行,直至其中的某一个环节停止运转。因此,打钻作用的结果就是使种子埋藏在一定的深度。通过打钻作用野大麦 (*Hordeum spontaneum*) 的种子可以埋藏在 2~3 cm 土壤处^[12], *Austrostipa compressa* 的种子也可以埋入 2~4 cm 的土壤中^[29]。

不同锥形繁殖体对空气湿度变化的反映也不同,有些繁殖体的芒螺旋部可以在润湿后迅速打开,有些则需要较长的时间^[8,10]。这些差异影响着繁殖体的打钻过程,主要反映在最终的埋藏深度上。Garnier 和 Dajoz^[8]发现短梗苞茅繁殖体的芒长度变化与种子埋藏深度显著相关,芒较长的繁殖体可以将自身埋藏到较深的土壤中。

打钻作用还要受到所处环境中土壤基质的影响,凋落物的覆盖或者土壤有裂缝都会影响繁殖体的埋藏^[16]。凋落物的存在被认为可以使吸湿芒在移动中获得杠杆作用,促进打钻的进行^[9]。土壤裂缝对打钻非常重要,目前尚没有研究明确指出繁殖体可以在一个没有裂缝的表面完成打钻过程。裂缝的大小也影响打钻的效果。过大的裂缝虽然可以使繁殖体掉入,但是在缝隙内却左右晃动不易锚住。裂缝过小,则需要通过繁殖体的穿透作用来移动土壤颗粒。Stamp^[8]曾设立了沙土 ($<1 \text{ mm}^3$)、中等砂砾 ($(25 \pm 2) \text{ mm}^3$)、粗砾 ($(74 \pm 6) \text{ mm}^3$)、混合土样等几种土壤基质研究了白茎牻牛儿苗繁殖体的打钻过程。他发现种子完全埋入在中等砂砾层需要 5 个干湿循环,在粗糙的砂砾层需要 8 个干湿循环,而在各种粒级的混合土壤基质里则需要 40 个干湿循环。显然中等砂砾的基质更有利于繁殖体的打钻。

4 植物锥形繁殖体的研究前景

从当前的研究来看,锥形繁殖体的自我埋藏是通过繁殖体的打钻进行的,这个过程由水分的干湿交替引发。至于其他条件是否也在这个过程中起作用,目前尚不十分清楚。曾有报道提到野大麦的长芒在风中摇摆,可以引发打钻行为把种子推进土壤裂缝^[13,34],但目前尚没有实验证实风力的这个作用。锥形繁殖体主要分布于半干旱和沙漠区,这些地区的风力通常很大,如果风在繁殖体打钻过程中确实具有一定作用,那么这个作用至少在部分地区或者部分物种内将是不可小视的,应予以重视。

锥形繁殖体的打钻作用已经普遍被人们所认识并接受^[13-19,35-38],但是到目前为止,尚没有研究对锥形繁殖体打钻的具体力学作用机制进行系统研究,这对从机制上理解植物对生存环境的适应以及植物与环境的长期协同进化问题是个缺陷。锥形繁殖体常常会钻入绵羊等放养牲畜的皮毛内影响其健康,损害皮毛的质量,这一直是困扰人们的问题^[39-41]。单一提出的生物防治等手段并不能妥当地解决这个问题,而且可能导致得不偿失,引起潜在的生态危险。打钻作用机制为此提供了理论依据,从了解打钻作用机制出发,集成相关研究是解决这个问题的关键。

繁殖体结构和环境存在协同进化的关系,繁殖体各异的植物往往分布于不同的生境条件下,换句话说,植物繁殖体的构型会反映出其生存的环境特别是土壤基质的状况。繁殖体上带有吸湿芒的植物主要分布于土

质松软或者土壤表层易裂开的地区,而繁殖体不具芒的植物则主要分布于土壤粒级组成单一或者易形成土壤结皮的地区^[6]。对于繁殖体结构与环境的适应问题尽管已有研究报导^[3],但多以描述性研究为主,以控制实验为手段开展机理性研究很少。开展这方面的研究将会加深人们对繁殖体进化和环境关系的理解。同时,拥有锥形繁殖体的植物,经常是地带性群落的优势种或者建群种。在旱生化适应的长期历史过程中,锥形繁殖体这种特定的生态适应结构,有可能是植物成为优胜者的主要原因之一^[2]。Low 和 Rebelo^[42]曾指出锥形繁殖体可能是 *Stipagrostis* 植物成为南非喀拉哈里沙漠区植物群落优势种的一个原因。因此,可以把锥形繁殖体构型和植物的地带性分布结合起来探讨植物的生态替代机制,以达到更好地管理这些生态系统的目的。此外,锥形繁殖体本身的功能众多,它们的形态代表了一系列与此相关的选择压力的折衷。锥形繁殖体功能之间的适应和补偿,以及和拥有其他繁殖体物种之间的共存等方面的研究尤为重要。

References :

- [1] Zohary M. Die verbreitungsökologischen Verhältnisse der Pflanzen Palästinas I. Die anti- telechoristischen Erscheinungen. Beihefte Zum Botanischen Zentralblatt, 1937, 56 : 1 - 155.
- [2] Yan L. Comparative research on cariopside characteristics of *Stipa* in Inner Mongolia steppe region. Journal of Arid Land Resources and Environment, 1994, 8 (4) : 76 - 79.
- [3] Agharkar S P. Über die Verbreitungsmittel der Xerohoyten Subxerophyten und Halophyten des Nordwestlichen Indiens und ihre Herkunft. Bot Jahrb 56, Beiblatt, 1920, 24 : 1 - 41.
- [4] Simpson M. Value of awn in establishment seed of *Danthonia penicillata* (Labill.) Palisot. New Zealand Journal of Science and Technology, 1952, 34 : 360 - 364.
- [5] Tothill J C. Soil temperatures and seed burial in relation to the performance of *Heteropogon contortus* and *Themeda australis* in burnt native woodland pastures in eastern Queensland. Australian Journal of Botany, 1969, 17 : 269 - 275.
- [6] Stebbins G L. Adaptive radiation of reproduction characteristics of Angiosperms II. Seeds and seedlings. Annuals Review of Ecology and Systematics, 1971, 2 : 237 - 260.
- [7] Stebbins G L. Flowering plants, evolution above the species level. Cambridge : Harvard University Press, 1974.
- [8] Stamp N E. Self-burial behaviour of *Erodium cicutarium* seeds. Journal of Ecology, 1984, 72 : 611 - 620.
- [9] Stamp N E. Efficacy of explosive vs. hygroscopic seed dispersal by an annual grassland species. American Journal of Botany, 1989, 76 : 555 - 561.
- [10] Stamp N E. Seed dispersal of four sympatric grassland annual species of *Erodium*. Journal of Ecology, 1989, 77 : 1005 - 1020.
- [11] Sindel B M, Davidson S J, Kilby M J, et al. Germination and establishment of *Themeda triandra* (Kangaroo grass) as affected by soil and seed characteristics. Australian Journal of Botany, 1993, 41 : 105 - 117.
- [12] Van Rheede van Oudtshoorn K, Van Rooyen M W. Dispersal biology of desert plants. Berlin : Springer, 1999.
- [13] Peart M H. Experiments on the biological significance of the seed-dispersal units in grasses. Journal of Ecology, 1979, 67 : 843 - 863.
- [14] Peart M H. Further experiments on the biological significance of the seed-dispersal units in grasses. Journal of Ecology, 1981, 69 : 425 - 436.
- [15] Peart M H. The effects of morphology, orientation and position of grass diaspores on seedling survival. Journal of Ecology, 1984, 72 : 437 - 453.
- [16] Peart M H, Clifford H T. The influence of diaspore morphology and soil-surface properties on the distribution of grasses. Journal of Ecology, 1987, 75 : 569 - 576.
- [17] Ghermandi L. The effect of the awn on the burial and germination of *Stipa speciosa* (Poaceae). Acta Oecologica-International Journal of Ecology, 1995, 16 (6) : 719 - 728.
- [18] Garnier L K M, Dajoz I. Evolutionary significance of awn length variation in a clonal grass of fire-prone savannas. Ecology, 2001, 82 : 1720 - 1733.
- [19] Schöning C, Espadaler X, Hensen I, et al. Seed predation of the tussock-grass *Stipa tenacissima* L. by ants (*Messor* spp.) in south-eastern Spain, the adaptive value of trypanocarp. Journal of Arid Environments, 2004, 56 : 43 - 61.
- [20] Li Y P, Chen S H. The ecobiological characteristics of reproduction of *Stipa grandis*. Journal of Inner Mongolia Institute of Agriculture & Animal Husbandry, 1996, 17 (1) : 7 - 13.
- [21] Chen S H, Li Y P, Meng J, et al. Characteristics and the eco-geographical distribution of *Stipa* spp. in grassland of Inner Mongolia. Journal of Inner Mongolia Institute of Agriculture & Animal Husbandry, 1997, 18 (1) : 40 - 46.
- [22] Meng J, Chen S H. Ecobiological characteristics of *Stipa krylovii*. Journal of Inner Mongolia Institute of Agriculture & Animal Husbandry, 1997, 18

Q) : 33 - 37.

- [23] Ridley H N. The dispersal of plants throughout the world. Ashford , Kent : L. Reeve & Company , 1930.
- [24] Burrows F M. Calculation of the primary trajectories of plumed seeds in steady winds with variable convection. *New Phytologist* , 1973 , 72 : 647 - 664.
- [25] Greene D F , Johnson E A. Seed mass and dispersal capacity in wind-dispersed diaspores. *Oikos* , 1993 , 67 : 69 - 74.
- [26] Raju M V S , Ramaswamy S N. Studies on the inflorescence of wild oats (*Avena fatua*). *Canadian Journal of Botany* , 1983 , 61 : 74 - 78.
- [27] Sheldon J C. The behavior of seeds in soil III. The influence of seed morphology and the behaviour of seedling on the establishment of plants from surface-lying seeds. *Journal of Ecology* , 1974 , 62 : 47 - 66.
- [28] Harper J L , Williams J T , Sagar G R. The behaviour of seeds in soil I. The heterogeneity of soil surfaces and its role in determining the establishment of plants from seed. *Journal of Ecology* , 1965 , 53 : 273 - 286.
- [29] Smith M A , Bell D T , Loneragan W A. Comparative seed germination ecology of *Aurolstipa compressa* and *Ehrharta calycina* (Poaceae) in a Western Australian Banksia woodland. *Australian Journal of Ecology* , 1999 , 24 : 35 - 42.
- [30] Hensen I. Life strategies in a semi-arid grassland community : mechanisms of dispersal and reproduction within *Lappiedro martiniezii-Stipetum tenacissimae* (Southeastern Spain). *Feddes Repertorium* , 1999 , 110 (3-4) : 265 - 285.
- [31] Garnier L K M , Dajoz I. The influence of fire on the demography of a dominant grass species of West African savannas , *Hyparrhenia diplandra*. *Journal of Ecology* , 2001 , 89 : 200 - 208.
- [32] Stinson R H , Peterson R L. On sowing wild oats. *Canadian Journal of Botany* , 1979 , 57 : 1292 - 1295.
- [33] Harper J L , Benton R A. The behaviour of seeds in soil II. The germination of seeds on the surface of a water supplying substrate. *Journal of Ecology* , 1966 , 54 : 151 - 166.
- [34] Gutterman Y. Seed germination in desert plants. Adaptations of desert organisms. Berlin : Springer , 1993.
- [35] Harper J L. Population biology of plants. New York : Academic Press , 1977.
- [36] Collins B S , Wein G R. Mass allocation and self-burial of *Aristida tuberculosa* florets. *Journal of the Torrey Botanical Society* , 1997 , 124 (4) : 306 - 311.
- [37] Gardener M R , Whalley R D B , Sindel B M. Ecology of *Nassella neesiana* , Chilean needle grass , in pastures on the northern tablelands of New South Wales I. Seed production and dispersal. *Australian Journal of Agricultural Research* , 2003 , 54 : 613 - 619.
- [38] Gardener M R , Whalley R D B , Sindel B M. Ecology of *Nassella neesiana* , Chilean needle grass , in pastures on the northern tablelands of New South Wales II. Seedbank dynamics , seed germination , and seedling recruitment. *Australian Journal of Agricultural Research* , 2003 , 54 : 621 - 626.
- [39] Hou T J , Liu A P. Diseases and biological control of *Stipa* L. *Grassland of China* , 1998 , (5) : 56 - 58.
- [40] Li Q F , Wei Z J , Zhao M L , et al. Harmful effect of needle grass on animal production and corresponding countermeasures. *Inner Mongolia Prataculture* , 2000 , (4) : 1 - 10.
- [41] Wang J F , Wu X H , Hou T J , et al. A discussion on using *Stenotarsonernus stipa* Lin & Liu Spnor to control the damage that *Stipa* caused. *Grassland of China* , 2000 , (1) : 45 - 46 , 69.
- [42] Low A B , Rebelo A. Vegetation of South Africa , Lesotho and Swaziland. Pretoria : Departments of Environmental Affairs and Tourism , 1996.

参考文献 :

- [2] 燕玲. 内蒙古草原区针茅属植物颖果特征的比较研究. *干旱区资源与环境* , 1994 , 8 (4) : 76 - 79.
- [20] 李银鹏, 陈世璜. 大针茅繁殖的生态生物学特性. *内蒙古农牧学院学报* , 1996 , 17 (1) : 7 - 13.
- [21] 陈世璜, 李银鹏, 孟君, 等. 内蒙古几种针茅特性和生态地理分布的研究. *内蒙古农牧学院学报* , 1997 , 18 (1) : 40 - 46.
- [22] 孟君, 陈世璜. 克氏针茅繁殖的生态生物学特性. *内蒙古农牧学院学报* , 1997 , 18 (2) : 33 - 37.
- [39] 侯天爵, 刘爱萍. 针茅属植物病害及生防利用问题. *中国草地* , 1998 , (5) : 56 - 58.
- [40] 李青丰, 卫智军, 赵萌莉. 针茅对羊皮危害及防除. *内蒙古草业* , 2000 , (4) : 1 - 10.
- [41] 王建锋, 吴新宏, 侯天爵, 等. 利用针茅狭跗线螨防治狼针草害的探讨. *中国草地* , 2000 , (1) : 45 - 46 , 69.