

瑞香狼毒对青藏高原东部高寒草甸主要物种 花粉萌发和种子结实的花粉化感效应

孙 庚, 罗 鹏, 吴 宁*

(中国科学院成都生物研究所 生态恢复重点实验室, 成都 610041)

摘要: 花粉化感是一类特殊的化感作用, 能够抑制其它物种的花粉萌发和种子结实。研究了瑞香狼毒 (*Stellera chamaejasme*) 花粉水浸提液对其它物种花粉萌发和种子结实的潜在化感抑制作用, 包括: 在实验室中, 用一系列浓度的狼毒花粉水浸提液对与它同花期的其它 6 个物种 (秦艽 (*Gentiana macrophylla* Pall. var. *fetissowii*), 湿生扁蕾 (*Gentianopsis paludosa* (Hook. f.) Ma var. *paludosa*), 鳞叶龙胆 (*Gentiana squarrosa* Ledeb.), 椭圆叶花锚 (*Halenia elliptica* D. Don var. *elliptica*), 高原毛茛 (*Ranunculus tanguticus* (Maxim.) Ovcz. var. *tanguticus*) 和鹅绒委陵菜 (*Potentilla anserina* L. var. *anserina*)) 以及自身花粉进行测试, 测定花粉萌发率; 在野外, 在其它 4 个物种 (秦艽, 湿生扁蕾, 鳞叶龙胆和椭圆叶花锚) 的柱头上施用上述浓度的狼毒花粉水浸提液, 观察种子结实率。实验室的花粉萌发试验证明, 狼毒花粉对自身花粉萌发没有自毒作用, 而其它受试的所有物种的花粉萌发率随着狼毒花粉浸提液浓度的增加呈显著地非线性降低。大约 3 个狼毒花粉的浸提液就可以抑制受试的多数物种的 50% 的花粉萌发。在野外试验中, 发现受试的 4 个物种种子结实率随狼毒花粉浸提液浓度的增加呈显著地非线性降低。狼毒可能通过花粉化感对其周围其它物种的有性繁殖存在抑制作用, 但其它物种可能通过花期在季节或昼夜上的分异避免受到狼毒花粉化感作用的影响, 或者通过无性繁殖来维持种群繁衍。

关键词: 花粉化感; 花粉萌发; 瑞香狼毒; 种子结实

Pollen allelopathy of *Stellera chamaejasme* on pollen germination and seed set of main species in a High-frigid Meadow on the Eastern Qinghai-Tibetan Plateau

SUN Geng, LUO Peng, WU Ning*

Key Laboratory of Mountain Ecological Restoration and Bioresource Utilization, Chengdu Institute of Biology, Chinese Academy of Sciences, Chengdu 610041, China

Abstract: Pollen allelopathy is a kind of special allelopathy that may inhibit pollen germination and seed set of sympatric species which receive allelopathic pollens. The present study focused on assessing potential effects of pollen extract from *Stellera chamaejasme* on pollen germination and seed set of several sympatric species. It also included in-vitro research on the effects of pollen extract from *S. chamaejasme* on six sympatric species, namely *Gentiana macrophylla* var. *fetissowii*, *Gentianopsis paludosa* var. *paludosa*, *Gentiana squarrosa*, *Halenia elliptica* var. *elliptica*, *Ranunculus tanguticus* var. *tanguticus* and *Potentilla anserina* var. *anserine*, as well as pollen from itself. Field experiments on the effects of pollen extract with the same regime of concentration on the seed set of four sympatric species namely *G. macrophylla*, *G. paludosa*, *G. squarrosa* and *H. elliptica*, were also carried out. The result of in-vitro experiments showed that pollen of *S. chamaejasme* was not autotoxic, whereas the pollen germination of all the sympatric species decreased nonlinearly as the concentrations of pollen extract from *S. chamaejasme* was increased. The pollen extract of three-grained pollens of *S. chamaejasme* in general, inhibited 50% of pollen germination of most of the focal species. The result from field experiments

基金项目: 中国科学院重要方向性项目 (KZCX2-YW-418, KSCX2-YW-Z-0959-01); 国家科技支撑计划项目 (2006BAC01A15); 中国科学院知识创新工程重大项目专题 (KZCX2-XB2-02-02-03); 中国科学院“西部之光”人才培养计划西部博士资助项目; 中国科学院成都生物研究所重点实验室开放课题

收稿日期: 2009-07-27; 修订日期: 2009-11-09

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: wuning@cib.ac.cn

showed that the seed set of four sympatric species decreased nonlinearly as the concentration of pollen extract from *S. chamaejasme* was increased. It can be inferred that *S. chamaejasme* may therefore have negative impact on sexual multiplication of the sympatric species through pollen allelopathy. However, these species could sustain themselves by avoiding pollen allelopathy of *S. chamaejasme* through either seasonal divergence or diurnal flowering phonologies and through asexual reproduction.

Key Words: pollen allelopathy; pollen germination; seed set; *Stellera chamaejasme* L.

花粉化感是以种间花粉散布为媒介,某种花粉对其它物种花粉萌发、花粉管伸长、花柱、胚珠发育以及幼苗萌发、生长产生负效应的一种现象^[1-9]。目前,虽然发现了一些具有花粉化感作用的物种,比如农作物,像玉米(*Zea mays* L. var. *chalquiñocónico* Hernández);野草,像猫尾草(*Phleum pratense* L.)、橘色山柳兰(*Hieracium aurantiacum* L.)、黄色山柳兰(*H. pratense*)和银胶菊(*Parthenium hysterophorus* L.)^[1,3,9-12]。

瑞香狼毒隶属于瑞香科狼毒属。它主要生长于海拔 1000—4200 m,干燥向阳山坡以及高山、亚高山草地、灌丛或松林下^[13]。在我国,它广泛分布于西北、西南、东北、华北各省,以及台湾省等地,主要分布于青海省的天然草地,四川省的甘孜州、阿坝州天然草场以及凉山州的西北部的高山、亚高山草甸区^[13]。

目前国内外对瑞香狼毒的研究很多,但集中在药用价值^[14-15]以及种群分布格局和散布机制上^[16-17],而对其生态学效应的研究不多^[18]。

狼毒是一种具有很强入侵性的毒草。据不完全统计,目前仅在中国西部就有 133 万 hm^2 。它已经成为我国危害最严重的草地杂草之一^[19]。目前在青藏高原东部高寒草甸上狼毒危害比较严重,大面积可食的禾草和嵩草被狼毒取代。而且,在过度放牧的背景下,狼毒危害面积还在不断蔓延。狼毒蔓延将产生怎样的生态学效应,值得研究。

狼毒的花较大,花朵鲜艳,能够吸引大量传粉昆虫;在青藏高原东部的高山草甸,狼毒花期从每年的 6—8 月份,花期较长;当地物种丰富,与狼毒同花期的物种很多;狼毒的头状花序的每个小花都能产生大量花粉,这些花粉对人眼、鼻、喉有较强烈而持久的辛辣性刺激^[20]。同时,据观察,在青藏高原东部的高山草甸,存在丰富、大量的传粉昆虫,种间的花粉传播行为频繁发生。假设狼毒可能通过花粉化感作用抑制同花期的其它物种的花粉萌发和种子结实,进而对其它物种种群的有性繁殖产生负作用。

1 研究方法

1.1 研究区域和样地设置

研究地点位于四川省松潘县朶米寺附近(北纬 $32^{\circ}53'$,东经 $103^{\circ}40'$,海拔 3190 m)。研究地年均温 2.8°C ;最冷月 1 月份均温 -7.6°C ,最热月 7 月份均温 9.7°C 。当地没有绝对无霜期。每年的日照时数平均为 1827.5 h。 0°C 以上积温为 428.6°C 。年均降水量 717.7 mm,其中 72% 的降水分布在 6—8 月份。整个研究区域是典型的高寒草甸,嵩草属(*Kobresia* spp.)和早熟禾属(*Poa* spp.)的物种占优势。其它的常见物种包括,草本:圆穗蓼(*Polygonum macrophyllum* D. Don var. *macrophyllum*),秦艽(*Gentiana macrophylla* Pall. var. *fetissowii*),湿生扁蕾(*Gentianopsis paludosa* (Hook. f.) Ma var. *paludosa*),鳞叶龙胆(*Gentiana squarrosa* Ledeb.),椭圆叶花锚(*Halenia elliptica* D. Don var. *elliptica*),蓝钟花(*Cyananthus hookeri* C. B. Cl. var. *grandiflorus* Marq.),小米草(*Euphrasia pectinata* Ten.),川西翠雀花(*Delphinium tongolense* Franch.),高原毛茛(*Ranunculus tanguticus* (Maxim.) Ovcz. var. *tanguticus*)和鹅绒委陵菜(*Potentilla anserina* L. var. *anserina*),高山龙胆(*Gentiana algida* Pall.),小柴胡(*Buplerum tenue* Buch-Han. ex D. Don),条叶银莲花(*Anemone trullifolia* var. *linearis* (Bruhl) Hand.-Mazz.),红花芹(*Tongoloo dunnii* (Boiss.) Wolff),矩镰夹苜蓿(*Medicago archiducis-nicolai*)和甘青老鹳草(*Geranium pylzowianum* Maxim);灌木:蒙古绣线菊(*Spiraea mongolica* Maxim. var. *mongolica*),平枝栒子(*Cotoneaster horizontalis* Decne)。土壤属于亚高山草甸土,其中含有 19% 粘粒,66% 粉粒

和 15% 沙粒。

2007 年 6 月初,在研究地进行群落调查。研究地单位面积上的物种密度见表 1。同时,观察狼毒与其它物种间的传粉行为。

1.2 狼毒花粉浸提液对同花期其它物种花粉萌发率影响试验

室内花粉萌发试验物种选择:选择 6 种研究地主要物种进行花粉萌发室内研究,包括秦艽、湿生扁蕾、鳞叶龙胆、椭圆叶花锚、高原毛茛和鹅绒委陵菜。同时,用狼毒花粉浸提液对自身花粉进行萌发测试。

花粉萌发培养基的制备:培养基是均一化的 1% 的乳酸琼脂以及 100 $\mu\text{g/g}$ H_3BO_4 、300 $\mu\text{g/g}$ CaCl_2 和 100 $\mu\text{g/g}$ KH_2PO_4 的混合物。混匀后的培养基用 0.1 mol L^{-1} NaOH 调节 pH 到 5.8。培养基高压灭菌消毒后密封保存在 4 $^{\circ}\text{C}$ 下备用。此培养基在野外较高温

度时呈液态,在 20 $^{\circ}\text{C}$ 室温下凝固成固态。它能够提

高潜在的花粉化感物质的均质性,同时不影响花粉的萌发,并能通过为细胞膜内磷脂提供碳水化合物减少花粉的失活。

狼毒花粉浸提液的制备:从野外采集足够数量的成熟的狼毒花,尽快用 4 $^{\circ}\text{C}$ 的冰盒带回实验室。准确称取 0.0001 g 狼毒花粉,稀释,在 200(20 倍物镜 $\times$ 10 倍目镜)显微镜下计数。称量 25000000 个狼毒花粉,置于 100 mL 容量瓶中,加蒸馏水定容到 100 mL,制成 100 mL 250000 个花粉/mL 的贮存溶液。在 4 $^{\circ}\text{C}$ 下浸提 12h,使之通过 20 μm 滤网以滤去花粉。分别取上述滤液 0.4,4,8,12,20, 40,80mL,与培养基溶液一起加于 1L 容量瓶中,制成 0.1,1,2,3, 5,10,20 个花粉/ μL 的花粉浸提——培养基混合液备用。保存于 4 $^{\circ}\text{C}$ 下。用培养基对照。

对同花期其它物种花粉萌发的影响试验:把上述不同浓度的花粉浸提——培养基混合液加到经灭菌处理的培养皿中,溶液混匀摊平至小于 1mm 厚,封口膜密封,用 4 $^{\circ}\text{C}$ 冰盒带至野外。每个研究物种每个浓度设置 8 个重复,即 8 个表面皿(考虑到菌类污染容易发生;若无污染,只观察 5 个重复)。在野外,取受试物种的花粉,加入到上述培养皿中,并尽可能使之分散均匀。立即带回实验室。在室温 20 $^{\circ}\text{C}$ 左右萌发 8 h;加入乙醇,阻止花粉管继续伸长。萌发期间不断观察,去除被微生物污染的培养皿(由于细菌和真菌的生长速度快于花粉萌发,可以区分两者)。用 200 倍的显微镜观察,估计萌发的花粉(花粉管完整,延长至超过花粉直径即算萌发)的百比例。

1.3 狼毒花粉浸提液对同花期其它物种种子结实率影响试验

野外种子结实率试验物种选择:选择 4 个物种进行研究,包括秦艽、湿生扁蕾、鳞叶龙胆和椭圆叶花锚。

对同花期其它物种种子结实率的影响试验:应用贮存液配制浓度分别为 1,3,5,10,20 个花粉/ μL 狼毒花粉浸提液,加到其它物种柱头上进行试验。同时,设置两个对照组,一个是以蒸馏水作对照组(用 0.1 mol L^{-1} HCl 调节 pH 至 5.8),一个以完全不作处理作对照组。浸提液和蒸馏水用 4 $^{\circ}\text{C}$ 的冰盒带至野外。在 7 月中旬狼毒盛花期进行试验。在花柱上施加浸提液或蒸馏水之前 1—3d,用罩袋(可阻止花粉传播)把花与外界隔离开。在上述样地设置下随机选取 50 个样方;在每个样方内,每个物种每个浓度随机选 1 个植株,每个植株的花序上选 1—10 朵花的花柱;去掉该植株上其它的花或花序,保证每个植株上有相等数量的花或花序。取下罩袋后,用针头在柱头上施加半滴狼毒花粉浸提液。1h 后,用小刷子在受试物种的柱头上涂抹自种花粉,保证足够多得自种花粉。重新安置罩袋;在花开过之后,移去罩袋。在 500 m 外的无狼毒样地上,用蒸馏水做类似试验,并作无任何处理对照。种子成熟后收集、干燥和计数。用蒸馏水的试验中,各物种的种子结实率是以蒸馏水处理中的种子结实数除以无任何对照处理中平均的种子结实数;用狼毒花粉浸提液的试验中,各物种

表 1 研究地物种的密度

Table 1 Species density in the study area	
物种 Species	物种密度 Density/(unit m^{-2})
瑞香狼毒 <i>S. chamaejasme</i>	19
秦艽 <i>G. macrophylla</i>	6
湿生扁蕾 <i>G. paludosa</i>	37
鳞叶龙胆 <i>G. squarrosa</i>	31
椭圆叶花锚 <i>H. elliptica</i>	8
高原毛茛 <i>R. tanguticus</i>	42
鹅绒委陵菜 <i>P. anserina</i>	73

的种子结实率是以一系列狼毒花粉浸提液处理中的种子结实数除以蒸馏水处理中平均的种子结实数。

2 结果

2.1 狼毒花粉浸提液对狼毒和同花期其它物种花粉萌发的影响

研究结果发现,狼毒花粉对自身花粉的萌发没有显著影响(图 1)。

其它 6 个主要物种(包括秦艽、湿生扁蕾、鳞叶龙胆、椭圆叶花锚、高原毛茛和鹅绒委陵菜)的花粉萌发率均随狼毒花粉浸提液浓度的增加而呈非线性降低,5 个狼毒花粉浸提液对其它物种花粉萌发有显著抑制作用(图 2a—j)。它们的 50% 花粉萌发抑制所需的狼毒花粉浸提液浓度数据见表 2。50% 花粉萌发抑制需要最低浸提液浓度的物种是椭圆叶花锚,需 $0.7 \mu\text{L}^{-1}$;最高的是高原毛茛,需 $3.7 \mu\text{L}^{-1}$ 。除了高原毛茛之外,多数物种在 $3 \mu\text{L}^{-1}$ 浓度时,就有 50% 的花粉不能萌发。

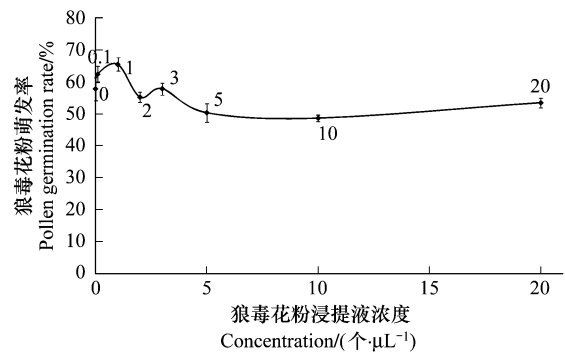


图 1 狼毒花粉浸提液对狼毒花粉萌发的影响

Fig. 1 Impact of pollen extract from *S. chamaejasme* on its own pollen germination

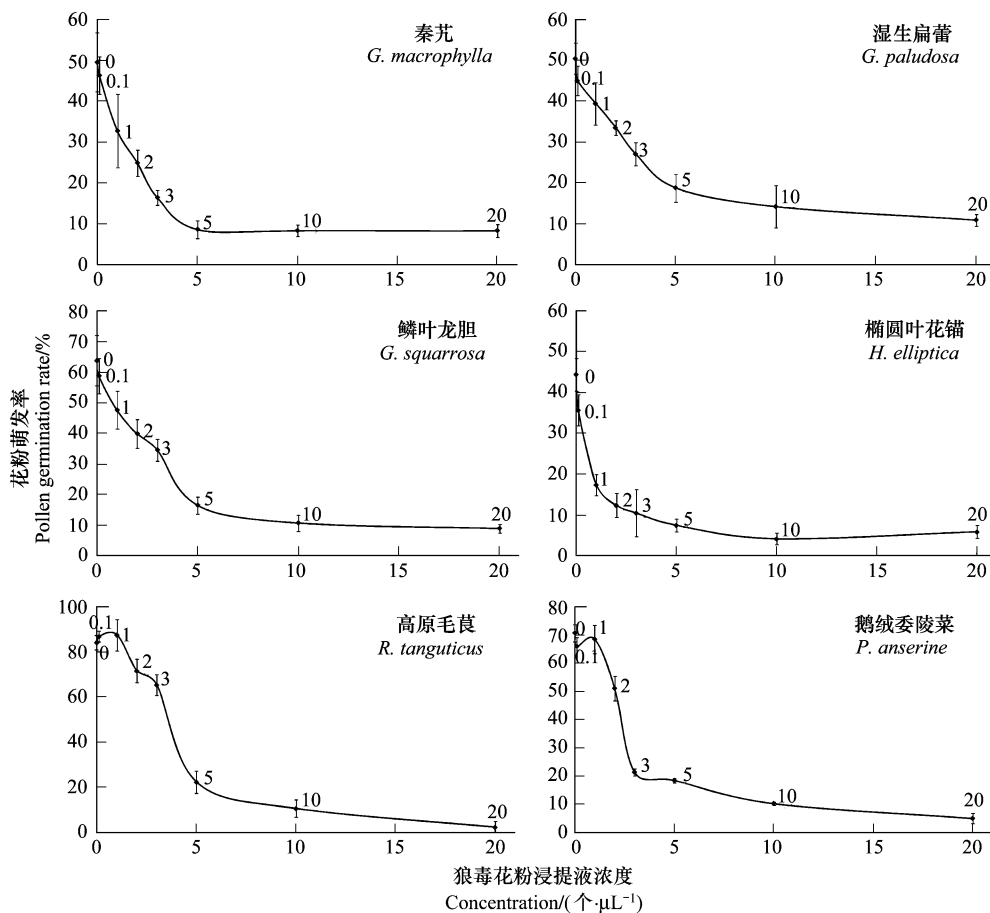


图 2 a—j 狼毒花粉浸提液对几个主要物种花粉萌发的影响

Fig. 2 Impact of pollen extract from *S. chamaejasme* on pollen germination of *G. macrophylla* (a), *G. paludosa* (b), *G. squarrosa* (c), *H. elliptica* (d), *R. tanguticus* (e) and *P. anserine* (f)

2.2 狼毒花粉浸提液对同花期其它物种种子结实率的影响

设置的 2 个对照组,即不作任何处理对照组和在柱头上加入蒸馏水的对照组,的种子结实率稍有不同

(设定不作任何处理对照组种子结实率为 100%)(表 3)。

表 2 抑制 50% 其它物种花粉萌发所需的狼毒花粉浸提液浓度

Table 2 Pollen extract concentration from <i>S. chamaejasme</i> that inhibit 50% pollen germination of the sympatric species			
物种 Species	浓度 Concentration/(个 μL^{-1})	物种 Species	浓度 Concentration/(个 μL^{-1})
秦艽 <i>G. macrophylla</i>	2.0	湿生扁蕾 <i>G. paludosa</i>	3.2
鳞叶龙胆 <i>G. squarrosa</i>	3.1	椭圆叶花锚 <i>H. elliptica</i>	0.7
高原毛茛 <i>R. tanguticus</i>	3.7	鹅绒委陵菜 <i>P. anserina</i>	2.3

表 3 不作任何处理对照组和加入蒸馏水对照组种子结实率比较

Table 3 Comparison of seed set between control and distilled water treatment		
物种 Species	不作任何处理对照组 Control treatment/%	加入蒸馏水对照组 Distilled water treatment/%
秦艽 <i>G. macrophylla</i>	100	89.80 ± 16.8
湿生扁蕾 <i>G. paludosa</i>	100	85.20 ± 25.5
鳞叶龙胆 <i>G. squarrosa</i>	100	94.60 ± 19.4
椭圆叶花锚 <i>H. elliptica</i>	100	95.40 ± 35.8

其它 4 个主要物种(包括秦艽、湿生扁蕾、鳞叶龙胆和椭圆叶花锚)的种子结实率均随狼毒花粉浸提液浓度的增加而呈非线性降低(以不作任何处理为对照组)(图 3a—f)。1 个狼毒花粉的浸提液通常不会影响其它物质的种子结实;在有 5 个狼毒花粉时,受试 4 个物种种子结实率降低 40% 到 65%。

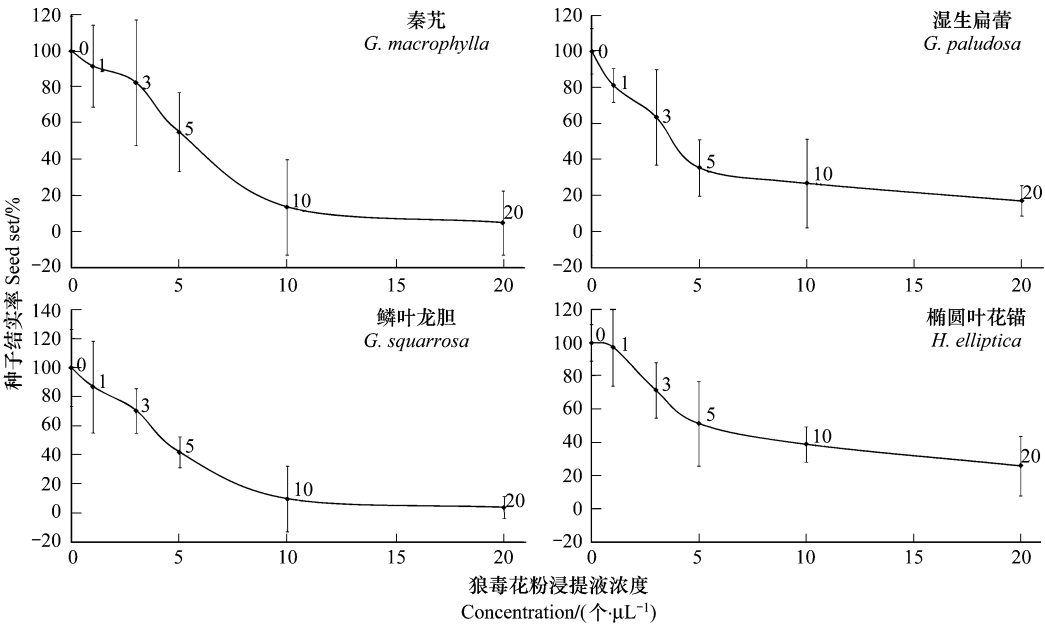


图 3 狼毒花粉浸提液对几个主要物种种子结实的影响

Fig. 3 Impact of pollen extract from *S. chamaejasme* on seed set of *G. macrophylla*, *G. paludosa*, *G. squarrosa* and *H. elliptica*

3 讨论

3.1 在实验室中狼毒对自身和同花期其它物种花粉萌发的影响

狼毒花粉浸提液没有对自身的花粉萌发产生负影响(图 1)。一般来说,种群不会产生干扰自身有性繁殖的特质。这与土壤中的情况不太一样。在土壤中,自毒是一种影响种间竞争的常见的化感作用方式。狼毒花粉对自毒效应的缺乏可能表明,在狼毒花粉内可能含有抗御花粉化感物质的成分存在。

50% 花粉萌发抑制需要最低浸提液浓度的物种是椭圆叶花锚,只需 0.7 个 μL^{-1} ;最高的是高原毛茛,需要 3.7 个 μL^{-1} (表 2)。这可能暗示椭圆叶花锚的花粉萌发更容易受到狼毒花粉化感物质的抑制,而高原毛

莨正好相反。除了高原毛茛之外,多数物种在 $3 \mu\text{L}^{-1}$ 浓度时,就有 50% 的花粉不能萌发(表 2),表明 3 个狼毒花粉的浸提液即有较强的花粉萌发抑制作用。

受试的 6 个物种的花粉萌发率均随狼毒花粉浸提液浓度的增加呈非线性降低(图 2a—f)。这种非线性曲线被认为是花粉化感的特征曲线^[1,5,7]。除了花粉化感之外,还有一些其它的因素也可以影响花粉的萌发率,比如培养基的毒性、不适当的浸润和渗透压、缺氧和极端的 pH,它们可能导致花粉和花粉管的破裂^[5]。而花粉化感作用允许花粉浸润并保持完整,但却抑制花粉的萌发。同很多化感物质一样,花粉化感物质导致非线性降低。而其它因素,比如 pH 和其它一些因素都将导致花粉萌发率的线性降低^[10,21-22]。

花粉质量可能随环境条件的变化而改变,尤其是对那些花期较长的物种,花粉质量在整个花期可能会发生较大变化^[23]。如果考虑到狼毒花期较长,那么在整个花期,狼毒花粉质量可能发生较大变化,进而对其它物种花粉萌发的影响可能不同。因此有必要进一步研究狼毒花粉在不同年份和不同开花时间的影响。同时,不同种群的狼毒间花粉质量也可能存在显著差异,因此有必要进行跨地区的研究。在本研究中,狼毒花粉是从种群水平上,即不同狼毒植株上,采集、试验的;受试物种的花粉也是在种群水平上取得的。因此,狼毒种群内个体间花粉化感的差异,或者受试物种个体间对花粉化感的相应差异还有待研究。此外,在实验室中用狼毒花粉浸提液作的研究与实际的野外条件有两方面差别:一是在柱头上,狼毒花粉产生的是一个异质性的环境;二是即使狼毒花粉散落在柱头上,仍然可能没有溶液将其中的化感物质传递到柱头上。

3.2 狼毒花粉浸提液对同花期其它物种种子结实率的影响

研究发现,与不作任何处理对照组相比,加入蒸馏水对照组种子结实率略有下降,可见加入蒸馏水对种子结实有一定影响,但是影响不大(表 3)。在有 5 个狼毒花粉时,受试 4 个物种种子结实率降低 40% 到 65% (图 3a—d)。狼毒的花粉浸提液与真正的花粉的效果肯定不会完全一致,但是,已有的研究表明,真正花粉的化感效果强于花粉浸提液^[7],所以 5 个狼毒花粉的浸提液可能大大降低种子的结实率。1 个狼毒花粉的浸提液通常不会影响其它物质的种子结实(图 3a—d)。这与实验室中的结果有所不同(图 2a—f),实验室中,相同的花粉浸提液的效果更明显。已有研究发现,实验室中花粉浸提液的毒性和对有性繁殖的影响更大^[7]。本文研究结果与之相似。

与实验室中花粉萌发率降低的非线性曲线相似,种子结实率降低的曲线也是非线性的(图 3a—f)。在以异种花粉散布为媒介的各种作用中,梗塞可能是最容易与花粉化感作用相区别的^[5]。是否梗塞是一种常见现象有待证明^[24-25],至少在本研究中,种子结实率的降低不是由于狼毒花粉的梗塞作用造成的,因为在实验中应用的是狼毒花粉的浸提液。而且,即使应用真正的狼毒花粉到其它物种的柱头上,梗塞现象导致的种子结实率的降低也不应该是非线性的。因为梗塞应该是一对一的影响,即一粒花粉导致一个种子不能结实;梗塞不会导致花粉萌发率和种子结实率的非线性降低。而花粉化感则不同:一粒狼毒花粉可以抑制超过一粒受试物种花粉的萌发,它的影响范围也超过一粒受试物种花粉的大小。因此,种子结实率的非线性降低说明有花粉作用存在。这种非线性可能是花粉化感作用的特征曲线^[8,12]。

通过实验室的花粉萌发试验证明狼毒花粉浸提液对受试的所有 6 个物种的花粉萌发都有显著的抑制作用。在野外试验中,发现 4 个物种种子结实率随狼毒花粉浸提液浓度的增加呈显著的非线性降低。这些结果强烈暗示狼毒可能具有花粉化感作用,并可能降低某些物种种子结实率,影响其有性繁殖。

但是,狼毒通过花粉化感对其它物种种群的影响仍然是不确定的。第一、其它物种的柱头上是否有足够多的狼毒花粉产生抑制作用,仍有待研究。第二、周围的物种可能通过花期在季节或昼夜上的分异避免受到狼毒花粉化感作用的影响。在花期不重叠的那段时间,其它物种仍然可能产生维持种群数量足够的有性繁殖体。第三、其它物种可能通过无性繁殖来维持甚至增加种群数量,比如匍匐冰草^[26]。

致谢: 感谢 Nakul Chettri 和 Bandana Shakya 对英文摘要的润色。

References:

- [1] Thomson J D, Andrews B J, Plowright R C. The effect of a foreign pollen on ovule development in *Diervilla lonicera* (Caprifoliaceae). New

- Phytologist, 1982, 90(4): 777-783.
- [2] Jimenez J J, Schultz K, Anaya A L, Hernandez J, Espejo O. Allelopathic potential of corn pollen. *Journal of Chemical Ecology*, 1983, 9(8): 1011-1025.
- [3] Ortega R C, Anaya A L, Ramos L. Effects of allelopathic compounds of corn pollen on respiration and cell division of watermelon. *Journal of Chemical Ecology*, 1988, 14(1): 71-86.
- [4] Anaya A L, Hernandezbautista B E, Jimenezestrada M, Velascoibarra L. Phenylacetic acid as a phytotoxic compound of corn pollen. *Journal of Chemical Ecology*, 1992, 18(6): 897-905.
- [5] Murphy S D. The determination of the allelopathic potential of pollen and nectar// Linskens H F, Jackson J F, eds. *Modern Methods of Plant Analysis: Plant Toxin Analysis*. New York: Springer-Verlag, 2000: 333-357.
- [6] Murphy S D, Aarssen L W. Reduced seed set in *Elytrigia repens* caused by allelopathic pollen from *Phleum Pratense*. *Canadian Journal of Botany-Revue Canadienne De Botanique*, 1995, 73(9): 1417-1422.
- [7] Murphy S D, Aarssen L W. Allelopathic pollen extract from *Phleum Pratense* L. (Poaceae) reduces germination, in-vitro, of pollen of sympatric species. *International Journal of Plant Sciences*, 1995, 156(4): 425-434.
- [8] Murphy S D, Aarssen L W. Allelopathic pollen of *Phleum pratense* reduces seed set in *Elytrigia repens* in the field. *Canadian Journal of Botany*, 1995, 73(9): 1417-1422.
- [9] Goolsbey A. Poison pollen from Death Camas. *American Bee Journal*, 1998, 138(6): 459-460.
- [10] Murphy S D, Aarssen L W. Pollen allelopathy among sympatric grassland species: *in vitro* evidence in *Phleum pratense* L. *New Phytologist*, 1989, 112(2): 295-305.
- [11] Murphy S D, Aarssen L W. In-vitro allelopathic effects of pollen from 3 *Hieracium* species (Asteraceae) and pollen transfer to sympatric *Fabaceae*. *American Journal of Botany*, 1995, 82(1): 37-45.
- [12] Murphy S D, Aarssen L W. Allelopathic pollen extract from *Phleum pratense* L. (Poaceae) reduces seed set in sympatric species. *International Journal of Plant Sciences*, 1995, 156(4): 435-444.
- [13] Editorial board of Flora of China. *Flora of China*. Beijing: Science Press, 1998: 124-136.
- [14] Yu F L, Ge Q Y, Hao N B, Wu C S. The chemical constituents from the leaves and stems of *Stellera chamaejasme*. *Chinese Bulletin of Botany*, 1998, 15(5): 66-67.
- [15] Lu Q, Jia X Z, Liang J, Wang Y, Zhang X Y. Study on Biological activity of extraction from the root of *Stellera chamaejasme*. *Forest Research*, 2004, 17(4): 447-452.
- [16] Xing F, Song R. Population distribution pattern and dynamics of poisonous *Stellera chamaejasme* on grassland. *Pratacultural Science*, 2002, 19(1): 16-19.
- [17] Xing F, Wang Y H, Guo J X. Spatial distribution patterns and dispersal mechanisms of the seed population of *Stellera chamaejasme* on degraded grasslands in Inner Mongolia, China. *Acta Ecologica Sinica*, 2004, 24(1): 143-148.
- [18] Zhou S Q, Huang Z J, A R. Preliminary Study of the Allelopathy of *Stellera Chamaejasme*. *Grassland of China*, 1998, (4): 52-55.
- [19] Huang Z J, Zhou S Q. Grassland important poisonous plant: *Stellera chamaejasme*. *Sichuan Grassland*, 1993, (4): 24-27.
- [20] Zhang M N, Liu Y X, Wang M Z. Research progress of *Stellera chamaejasme* L. *Medical Journal of Shanxi Province*, 2000, 29(3): 213-215.
- [21] Jennings D L, Topham P B. Some consequences of raspberry pollen dilution for its germination and for fruit development. *New Phytologist*, 1971, 70(2): 371-380.
- [22] Gudin S, Arene L. Influence of the pH of stigmatic exudate on male-female interaction in *Rosa hybrida* L. *Sexual Plant Reproduction*, 1991, 4(2): 110-112.
- [23] Gudin S, Arene L, Bulard C. Influence of season on rose pollen quality. *Sexual Plant Reproduction*, 1991, 4(2): 113-117.
- [24] Kohn J P, Waser N M. The effect of *Delphinium nelsonii* pollen on seed set in *Ipomopsis aggregata*, a competitor for hummingbird pollination. *American Journal of Botany*, 1985, 72(8): 1144-1148.
- [25] Kwak M M, Jennersten O. Bumblebee visitation and seed set in *Melampyrum pratense* and *Viscaria vulgaris*: heterospecific pollen and pollen limitation. *Oecologia*, 1991, 86(1): 99-104.
- [26] Murphy S D. The role of pollen allelopathy in weed ecology. *Weed Technology*, 2001, 15(4): 867-872.

参考文献:

- [13] 中国植被编辑委员会. 中国植被. 北京: 科学出版社, 1998: 124-136.
- [14] 于凤兰, 戈巧英, 郝乃斌, 吴承顺. 瑞香狼毒茎叶化学成分研究. *植物学通报*, 1998, 15(5): 66-67.
- [15] 吕全, 贾秀贞, 梁军, 汪跃, 张星耀. 狼毒根提取物的生物活性测定. *林业科学研究*, 2004, 17(4): 447-452.
- [16] 邢福, 宋日. 草地有毒植物狼毒种群分布格局及动态. *草业科学*, 2002, 19(1): 16-19.
- [17] 邢福, 王艳红, 郭继勋. 内蒙古退化草原狼毒种子的种群分布格局与散布机制. *生态学报*, 2004, 24(1): 143-148.
- [18] 周淑清, 黄祖杰, 阿荣. 狼毒的异株克生现象的初步研究. *中国草地*, 1998, (4): 52-55.
- [19] 黄祖杰, 周淑清. 草地重要有毒植物——狼毒. *四川草原*, 1993, (4): 24-27.
- [20] 张美妮, 刘玉玺, 王明正. 瑞香狼毒研究进展. *山西医学杂志*, 2000, 29(3): 213-215.