

南瓜两性花的形态与结构研究

黄玉源

(广西大学农学院, 南宁 530005)

缪汝槐, 张宏达

(中山大学生命科学院, 广州 510275)

5642-101

摘要 对南瓜的两性花进行外部形态及结构的研究, 结果表明: 南瓜的两性花可有子房上位花、子房半下位花和子房下位花三种类型: 花萼、花冠均为5, 合瓣; 雄蕊3, 其中有两枚各由两个雄蕊合生而成, 分离和部分联合, 花药结构特殊, 花粉发育正常; 雌蕊具有单个或两个柱头及花柱, 子房壁结构正常, 上方的子房壁表皮发育完好, 具气孔器, 胚珠在外形上也发育正常。两性花与单性花同生长在一个植株上, 可以连续多代稳定地遗传, 萌生当代植株的种子来源于上一代雌花。这对探讨被子植物的系统进化关系有着重要的意义。

关键词 南瓜; 两性花; 形态; 结构; 进化

Morphological and histological study on bisexual flower of *Cucurbita moschata*

Huang Yuyuan

(School of Agriculture, Guangxi University, Nanning 530005)

Miao Ruhuai Chang Hungta

(School of Life Sciences, Zhongshan University, Guangzhou 510275)

Abstract The morphology and structure of the bisexual flower of *Cucurbita moschata* (Duth) Poir have been studied. The results show the bisexual flower of *C. moschata* held three types of ovaries that were superior, half-inferior and inferior ovary. The calyx consisted of 5 sepals and the corolla was synpetalous of 5 petals. The androecium were consisted of 3 stamens, two of which were connate, separating or partial combination. The structure of anther was special. Pollen development was normal. The stigma and style could be single or double. The epidermis of the ovary wall above the receptacle developed well, possessing stomatal apparatus. The structure of the ovary wall as well as the ovule development was normal. Both bisexual and unisexual flower together grew in one individual. Bisexual flower could continue inherit stably for many generations. The seeds that germinated the plant of bisexual flower came from the pistillate flower of the inferior ovary. These findings will be of important value in the study of angiosperm systematics and evolution.

Key words *Cucurbita moschata*; bisexual flower, morphology; structure; evolution

1998-04-08 收稿

第一作者简介: 黄玉源, 男, 1959年出生, 副教授, 博士, 主要从事植物学教学与科研工作。

以往人们都认为葫芦科 (Cucurbitaceae) 植物的主要特征之一, 即基本上为单性花, 雌雄同株或异株, 仅有裂瓜 (*Schizopepon brymiaefolius*) 等个别的种为两性花, 因而在许多专著及教科书中谈及该科植物的特征时都认为花单性, 罕见或极罕见两性, 而尤以南瓜 (*Cucurbita moschata* (Duch.) poir.) 等作为单性花的典型代表^[1~7]。过去有关南瓜乃至南瓜属 (*Cucurbita*) 其它种花方面的研究均主要在环境条件、栽培措施等对雄花或者雌花的形成、两者的比例和产量的关系等方面^[8~18], 未见提及两性花及其详细的研究报道。本文作者在近几年发现南瓜也具有两性花, 对这一现象的深入研究, 将有助于了解葫芦科的系统发育过程及其在植物界的演化地位, 对于揭示被子植物的起源及演化过程也将具有重要的意义。

1 材料和方法

1993~1996 年连续 4 年于 5、6 月间, 在广西南宁市郊区取材, 立即进行外部形态学的观察记录, 并拍照; 用 FAA 溶液固定, 对花的各主要部位进行解剖结构的研究, 以常规石蜡切片法制片, 切片厚度 10~16 μm , 以硝酸-铬酸溶液对表皮进行离析制片。结合徒手切片法制片。OLYMPUS-AHBS 型万能显微镜观察并拍照; JEM-1200EX/S 型电子显微镜对花粉进行扫描观察。同时, 部分结构与单性花进行比较研究。

2 结果

南瓜的两性花中, 具有子房上位花、子房半下位花和子房下位花三种类型 (图版 I: 1~6)。从几年的观察表明, 南瓜的两性花性状是可以多代稳定地遗传。两性花与单性花同生长在一个植株上, 萌生这一代植株的种子是来自于上一代的雌花。

2.1 花梗

花梗长 30.6~32.2 cm; 直径 1.02~1.12 cm, 其外部被短粗毛。

2.2 花托

2.2.1 子房上位花

花托比雄花的略膨大, 花盘状结构紧贴花托, 厚度 0.18 cm, 生于雌蕊周围, 宽 0.9 cm, 但雌花的这一结构在花萼筒及子房之上, 且相当发达, 仅剩下花柱的位置, 厚度为 0.8 cm, 为前者的 4.5 倍左右。

2.2.2 子房半下位花

花托明显下凹。与花萼筒组织合生。花盘状结构与子房上位花近似, 在不与花萼筒组织愈合的上半分子房的周围, 但宽度要小。

2.2.3 子房下位花

花托下凹为托杯与花萼组织合生, 花盘状结构生于花柱的周围, 厚约 0.2 cm。

2.3 花萼

筒状, 裂片为 5 条, 线形, 绿色, 长约 4.1 cm, 宽 0.3 cm, 被柔毛; 但在子房上位花中, 有的在上部呈宽的叶状, 似雌花的形态。萼片中间有一条主脉。子房半下位花的花萼下凹, 一半与子房组织愈合, 厚度为 0.1 cm; 上方的一半为裂片部分, 生于子房的周围。子房下位花的情况与子房半下位花的相似。但花萼筒大部分与子房壁组织愈合。

2.4 花冠

花瓣 5, 钟状, 联合。橙黄色, 长 9.3~12 cm, 直径 11.8~12.6 cm, 裂片长为 3.7~4.2 cm, 宽

约 5.83 cm。子房半下位花的花冠长度及宽度较子房上位花要大些、每一花瓣片各有 3 条纵脉从基部直达上部。

2.5 雄蕊

花丝：3 枚，着生于花冠筒内侧，花盘状结构之外围，花丝长度：三种子房类型的花其花丝长度均为 1.0~1.3 cm。花丝从基部往上至 0.3 cm 处为联合，其上部的花丝分离，其中、有两枚分别是由两条花丝合生而成，合生的花丝直径较大。

在雌蕊上方花丝的横切面观，大的直径为 2.8~3 mm，小的为 1.38~1.51 mm。向上逐渐变细，在花药的基部大的花丝直径为 1.52 mm，小的仅 0.82 mm。大的花丝、外有角质层，表皮细胞近圆形和方形、体积较大，直径 24.6~34.6 μm ，内约 3 层细胞较小，排列紧密，内接约 6 层体积较大的细胞、直径 73.8~126.7 μm ，近长方形，有些已破裂，但在近维管束处的 5~6 层较小的细胞，较紧密的排列。维管束为两个束合二为一，呈近长方形，但两个维管束之间有明显的连接痕迹，即有一凹陷区。为多组导管群组成的木质部，每组 (3) 4~6 个导管、在向外侧 (远轴面) 的每组导管处，韧皮部组织向外扩展呈半圆形，但内侧较平。为双韧维管束 (图版 I：7)。单个花丝的结构与两个合生的花丝在结构上大体相近似，但前者花丝直径仅为后者的一半，维管束为一个，近椭圆形，直径也为后者的一半，导管组的数目也近为后者的一半 (图版 I：8)。在横切面观，每个花丝在近中轴处成一个角状向内，有的在边缘也形成一些小的角。而在外方为近弧形。

花药：在开花时间较长，雌蕊较大的花中，为雄蕊分离；而在较小雌蕊的花中，花药基部呈分离状态，而上部合生 (图版 I：1)，随着雌蕊的进一步生长，上部花药也逐渐分开，而呈三枚分离的雄蕊 (图版 I：2, 3)。子房上位花的花药长 1.32~2.3 cm；子房半下位花的花药长 1.6~2.3 cm；子房下位花的花药长 1.3~2.1 cm。

横切面观近圆形，由 3 个花药相靠合而成，中间有明显的表皮相隔开，表皮的外方紫红色，在 3 个花药相靠合的中轴处有较大的空隙，3 个花药大致呈三角形在近轴面相靠。每个花药外方表层细胞特化为条形，在每个花药的外缘 (远轴面) 表面多处形成下凹，在大的花药 (即两个合生的) 有 5 个下凹的穴，其中一个大花药的凹穴形成两个花粉囊，内有发育正常的花粉。而其它的凹穴仅是呈内折的一条线状结构，两相临的表皮相靠合，有的在其基底处也有一个小的空腔，未见有花粉 (图版 II：9)；而另一枚大花药的外缘仅见一个花粉囊，其余 4 个为线状凹穴。在小的花药 (单个雄蕊的)、外缘仅有两个凹穴，其中一个为花粉囊、另一个为线状穴 (图版 II：10)。在每个凹穴的外层为上述长条形细胞，在穴与穴之间为一个较宽的、在平周向由 3 层条形细胞排列而成的结构；而在每个穴的外面一边有一为单层细胞组成的长条形结构，似凹穴外裂开的口。

上述表层条形细胞各结构的排列方式在各雄蕊中是很有规律的。在表层细胞之内为 4~6 层长方形至近圆形的小细胞，紧密排列，约在第 9 层处为小形维管束，近圆形，直径 123~162.36 μm ，3~6 个小导管，周围染色较深的近圆形细胞 6~7 层，为韧皮部。这些小维管束沿着花药外围呈一半环状排列，一般两穴之间有一个，偶尔在线状穴的底部也有，但在花粉囊底部无。在这环维管束的内方，约有 22 层，呈近长形的较大的薄壁细胞，排列较疏松，或相互紧密排列成行而与另一行相连，行之间为网眼状。在中间大维管束处约 3~4 层细胞体积变小，排列紧密，大维管束结构似花丝的情况 (图版 II：9, 10)。

花粉：子房上位花、子房半下位花和子房下位花的花粉均为球形，具散孔，孔具盖，盖上具一刺，花粉直径为 87~136 μm 。散孔约 11 个，外壁有刺，刺长约 10 μm (图版 II：11, 12, 13)。与单性的雄花结构一致 (图版 II：14)。仅子房下位花的花粉稍大些。

2.6 雌蕊

2.6.1 子房上位花

2.6.1.1 柱头

似由两瓣组成的盘状结构, 中间下凹, 边缘为乳突, 在一处为一裂口, 橙红色, 厚 0.47~0.52 cm, 直径 0.96 cm, 体积较雌花柱头略小些 (图版 I: 2, 3)。

在纵切面观, 外围为长条形细胞组成的柱头毛, 由多层细胞呈纵向排列。共长 578.10~1 057.80 μm , 有的在基部相连似网状。在柱头毛上方可见一些花粉已经萌发, 花粉管较长, 有的已达 592.86 μm 。在柱头毛基部接着为 5~6 层近圆形的小细胞, 排列较疏松, 内接多层较大的近圆形的薄壁细胞, 其中有一些分枝的维管组织与花柱的维管组织相连 (图版 II: 15, 16)。

2.6.1.2 花柱

近圆柱形, 表面光滑, 长度 1~1.2 cm, 直径 0.35~0.5 cm。幼小时稍有些弯曲, 长大后伸直。

为实心型花柱。表皮较薄, 细胞近狭长形, 内接约 3 层近长方形的细胞, 较小, 呈纵向排列, 向内约 30 层较大的近椭圆形的薄壁细胞, 排列较疏松; 接着位于中间的是引导组织, 宽 774.92~806 μm , 细胞呈狭长形, 较小, 纵向排列, 长 35.67~39.36 μm , 宽 12.38~14.82 μm (图版 III: 17)。维管束在引导组织的两侧, 宽 282.90~319.81 μm 。木质部主要由螺旋导管组成, 约有 6 条导管, 韧皮部也为双韧维管束式排列 (图版 III: 18)。

2.6.1.3 子房

着生于花托之上 (图版 I: 1, 2, 3), 近圆球形, 呈黄白色和淡黄色, 子房表面有稀疏的白色斑点。

在表皮的顶面观, 可见表皮细胞呈不规则的多边形, 气孔器发育完整, 为单环型^[19] (图版 II: 19), 每 mm^2 约有 118 个气孔器; 在横切面观, 外方角质层较厚, 表皮细胞小, 近圆形, 排列紧密; 在表皮的少数部位有下陷区, 内有一腺体。表皮内紧接约 11 层小细胞, 近圆形, 细胞质浓, 排列紧密; 约在第 12 层左右细胞体积逐渐增大, 在约 18 层细胞以内, 各层为较大的薄壁细胞, 细胞核明显, 有小的胞间隙; 在近子房处, 有约 3 层的细胞体积逐渐变小, 外围为一层排列较齐的细胞, 为子房壁之内表皮。在子房壁的薄壁组织中富含淀粉粒, 其中也夹杂有极少数染为深紫色的细胞, 可能含单宁类物质。在薄壁组织约 30~33 层细胞处为一环状排列的较大的维管束 (可能是背缝及腹缝维管束), 长约 615 μm , 宽约 516.63 μm , 在垂周方向有 5~6 层, 平周方向约 8 层导管。大的导管直径 43.02~56.62 μm 。双韧维管束, 但多数情况内方韧皮部组织多于外方的; 筛管分子每侧约 30 至 40 个, 与木质部之间有约 6 层小的薄壁细胞 (图版 III: 20)。在子房壁薄壁组织中有许多小的, 直径 98.42~184.5 μm 的维管束, 有的仅 1~2 个导管, 但仍为双韧的; 在其外围的几层薄壁细胞常呈多环状排列。在一个直径 2.3 cm 的子房中, 具有直径约 1.23 cm 的子房室, 内有透明的胶状物质及胚珠, 在直径为 1.78 cm 的子房中, 也具有明显的子房室和幼小的胚珠。在前者的子房室中, 已具有长 0.3~0.7 cm, 宽 0.18~0.35 cm 的大小不等的胚珠多数 (图版 III: 21), 但胎座仅生于一个部位, 近似中轴胎座, 而在对照雌花直径 2.1 cm 的子房中, 也具有类似于两性花子房室的情况, 胎座情况也相似, 但胚珠明显少且小于子房室直径为 2.3 cm 的两性花 (图版 II: 22)。单性花的子房为下位, 子房壁完全与花萼等组织愈合。

2.6.2 子房半下位花

柱头、花柱情况与子房上位花类似, 近球形的子房有约 1.8 cm 长度的部分陷于花托及花萼筒中, 且与这些组织愈合。而上半部约有 1.16 cm 长度不与花萼筒组织愈合, 但这部分子房的直径为

1.39 cm, 较之与花托等愈合部分的子房直径 1.7 cm 要小些 (图版 II: 4)。

表皮、子房壁横切面及子房室结构与子房上位花情况一致。纵切面观的结构, 表皮细胞近长方形, 紧接着有 9 层小细胞, 近圆形, 在第 10 层以内为近圆形的薄壁细胞。维管束较多为纵向的, 有部分为横向的; 在从外向内约 639.6 μm 左右处, 为较大的维管束, 纵向排列, 有约 6 层导管, 主要为环纹和螺纹导管。大的约 3 层在外侧, 较小的在内侧。在内、外两侧韧皮部, 每边有 3~5 层的筛管分子, 约 110.7~135.32 μm (图版 III: 23)。小的维管束较多, 仅 1~2 层导管。下部与花萼筒相连处, 子房壁组织与花萼筒组织是愈合的, 但可见子房外层的细胞明显小、且颜色较深 (内含物多), 而花萼的薄壁细胞较大, 颜色浅, 形成了一个较为明显的界线 (图版 III: 24)。但在子房与花萼筒接口处, 上述界线不明显。近子房室处的结构也似外方表皮处情况, 但仅约 3~4 层细胞且体积较小, 内侧近轴面的表皮细胞比外侧的小。

2.6.3 子房下位花

柱头和花柱有两种情况: (1) 仅一枚花柱和一个柱头, 其形态与子房上位花近似 (图版 I: 5); (2) 两枚花柱, 近圆形, 分离, 每枚长 1.6 cm, 直径 0.6 cm, 柱头明显为两个, 但在内侧有些贴合 (图版 I: 6)。

花柱着生在花托杯之上, 子房整个下陷于花托杯中, 且外层与其组织愈合, 但可见子房壁与托杯的界线。子房壁结构及胚珠形态与子房上位花相似, 不同处在于表皮组织与花托及花萼筒 (托杯) 愈合。

3 讨论

关于现有的被子植物究竟是两性花的最原始还是单性花的最原始, 至今仍在争论之中, 其中, 多心皮学派和恩格勒学派为两种不同观点的主要代表^[6,19-21]。另外, 有的学者认为柔荑花序类原始, 不由木兰目等演化而来, 但后者也不与前者存在直接的演化关系, 而象蕁菜科、葫芦科、冬青科等单性花的类群则可能由花各部数目较多的两性花类如五桠果目、蔷薇目等进化而来^[4,6,22]。过去人们在争论这些问题时, 往往是以各科植物现在能观察到的较稳定的性状及结合各地质时期的植物化石情况等加以比较、分析, 并作出推论的^[20,23]。很少有象本文所研究的南瓜材料这样, 在一个种内同时存在分类学上认为在演化过程中是最保守的花的性状上有如此大变化的现象, 即在一直认为是典型的单性花、雌雄同株的种中, 发现了如此性状多样的两性花现象。这对于探讨单性花植物与两性花植物之间的演化关系具有重要的价值。

如果认为木兰目为现有被子植物中最原始的类群, 即两性花比单性花原始, 雌蕊及雄蕊各自分离的比合生的原始, 且从多数进化到少数, 子房上位比子房下位原始的话^[20,23], 则南瓜的两性花现象则可以解释为返祖现象。如果认为单性花原始, 且能进化出两性花性状的话^[20], 则南瓜这种两性花现象则也可以认为是一种进化的现象; 或者也可以认为, 即使原来是由如蕁菜科等其中具有两性花的类群进化成单性花的南瓜属^[6], 而由于环境因子等因素又再次进化到两性花的性状^[21]。这些都是值得进一步研究的。

如果是返祖现象, 一般只是偶尔在某一代的一些个体中出现, 而且出现的返祖性状一般均很弱, 发育也不健全, 下一代该性状即消失或逐渐消失, 因为进化的性状是最适于现代环境的, 而且在基因组上占了主导地位, 所以表现型就维持该物种现有的外部形态特征^[21]。

然而南瓜的两性花, 雄蕊的花丝及花药在结构上发育正常, 两性花的花粉是发育完整的花粉, 与单性花的花粉在结构组成上也是一致的, 只是半下位花的花粉比子房上位的两性花及单性花的花粉要

大些。均与过去的报道相同⁽²⁴⁾。柱头发育虽不比单性的雌花那样粗大, 但仍是完善的, 其柱头毛及其它各种组织发达, 花粉可在其上正常萌发出相当长的花粉管; 花柱各组织发育正常, 其中的维管系统和引导组织相当发达, 子房, 无论是子房上位、半下位或是子房下位的, 均具有发育良好的胚珠, 且与单性雌花近同样大体积的子房相比, 胚珠的数目及体积还均要多和大些。子房壁结构发育很好, 内含物丰富, 维管系统发达; 而且在托杯上方的表皮中有发育完善的气孔器。上述这些与前面所提的遗传学、进化生物学方面的理论并不一致。特别值得注意的是南瓜的这种两性花性状是稳定的, 可以多代遗传的; 而且两性花和单性花同生于一条瓜藤上, 萌生这一植株的种子是其上一代子房下位的雌花所形成。这很值得植物进化生物学及分子遗传学方面深思, 因为一个物种要从两性花进化到发育很完善的单性花或从单性花进化到两性花的性状, 并不是几百年就能完成的, 而是要经过漫长的地质年代^(20,25,26,27), 尤其象早在 1 亿年前就已发育得相当完整的被子植物系统来说, 更是如此, 因为在 1 亿年前, 被子植物在其系统发育过程中就已经具有了两性花、单性花、离瓣及合瓣花等可为分类学不同的学派认为是原始的、较进化的和很进化的各种类群, 其中许多种类至今在形态结构上均未有多少变化^(26,27,29)。那么, 如果认为多心皮学派正确, 或者起码认为单性花的冬青科、葫芦科等由两性花的多心皮类逐渐演化而来的话, 则说明历时如此之久, 现在两性花的基因仍未因时代的变迁和多代的进化过程而消失, 而是仍能正常地表达出性状来, 而且是同时在一个植株上与进化的单性花性状同时表达, 这对于过去的理论来说^(20,21), 是一个新颖的事实, 可能会给传统的生物演化方面的观点增加新的内容。

如果认为南瓜的两性花现象不是返祖现象, 而是在某一时期的又一次再进化出新性状的话, 则说明, 近代仍具备着植物在花的性状上发生大的演化的条件。当然这种演化过程可能很早就已经开始进行了。

南瓜两性花于花托杯上方的子房壁表皮的气孔器与叶的气孔器类型有所不同⁽³⁰⁾, 这对于常见的子房下位的雌花, 看不到子房壁表皮的现象而言, 也是一个有意义的发现。

南瓜两性花的花药结构很特殊, 与常见的几种花药结构类型明显不同^(5,23)。

一般认为, 葫芦科由西番莲目或堇菜目演化而来; 也有认为葫芦科与西番莲科同来自于堇菜目^(6,19,22), 本研究的结果可能更支持后一种观点。但现在南瓜的两性花究竟是一种返祖现象还是一个进化的现象? 还有待从基因的水平加以研究才能确定。

参 考 文 献

- 1 中国科学院昆明植物研究所. 云南植物志 (第六卷). 北京: 科学出版社, 1995
- 2 李树刚, 梁畴芬主编. 广西植物志 (第一卷). 南宁: 广西科学技术出版社, 1991
- 3 贺士元主编. 河北植物志 (第二卷). 石家庄: 河北科学技术出版社, 1988
- 4 华东师范大学, 东北师范大学. 植物学 (下册). 北京: 人民教育出版社, 1982
- 5 高信曾, 汪劲武. 植物学简明教程. 北京: 人民教育出版社, 1982
- 6 汪劲武. 种子植物分类学. 北京: 高等教育出版社, 1985
- 7 P. K. Gupta. Systematic Botany. Atma Ram & Sons. 1981
- 8 祝明福, 孙丽珍. 特种南瓜规范化栽培技术要点. 上海农业科技, 1996, (1): 10~11
- 9 陈源闽, 崔世茂, 王若菁等. 籽用南瓜结果时期果实发育规律研究. 华北农学报, 1997, 12 (1): 72~76

- 10 王若菁, 赵清岩, 张魁英等. 内蒙古阿荣旗籽用南瓜种质资源调查. 内蒙古农牧学院学报, 1996, 17 (3): 48~51
- 11 Lau T C, Stephenson A G. Effects of soil nitrogen on pollen production, pollen grainsize, and pollen performance in *Cucurbita pepo* (Cucurbitaceae). Am. J. bot, columbus, Ohio, Botanical society of America, 1993, 80 (7): 763~768
- 12 Swiader J M, Sipp S K, Brown R E. Pumpkin (*C. moschata*), growth, flowering and fruiting response to nitrogen and potassium sprinkler fertigation in sandysoil. *J. Am soc. Hortic Sci. Alexandria, Va.* 1994, 119 (3): 414~419
- 13 Nesmith D S, Hoogenboom G. Variation in the onset of flowering of summer squash as a function of days and heat units. *J. Am. Soc. Hortic Sci. Alexandria, Va.* 1994, 119 (2): 249~252
- 14 Woodsom W D, Fargo W S. Interactions of temperature and squash bug density (Hemiptera: coreidae) on growth of seedling squash. *J. Econ. Entomol, Lanham, Md; Entomological society of America*, 1991, 84 (3): 886~890
- 15 Krishnamoorthy H N, Sandooja T K. Biochemical composition of the developing male and female flower buds of *Cucurbita pepo* L. Horyana. *J. Hortic. sci. Hissar; K, Singh*, 1983, 12 (3 / 4): 228~230
- 16 冯华卫, 陈 萍. 杂交南瓜采种技术. 蔬菜, 1996, (4): 20
- 17 马成权, 杨 文, 于仙芹等. 籽实型南瓜品种及栽培技术. 现代化农业, 1996, (3): 3
- 18 Nesmith D S, Hoogenboom G D, Groff D W. Staminate and pistillate flower production of summer squash in response to planting date. *Hortscience. Alexandria, Va: The American society of Horticultural science*, 1994, 29 (4): 256~257
- 19 [英] C. A 斯特斯. 植物分类学与生物系统学 (韦仲新等译). 北京: 科学出版社, 1986
- 20 李星学, 周志炎, 郭双兴. 植物界的发展和演化. 北京: 科学出版社, 1981
- 21 陈家宽, 杨 继主编. 植物进化生物学. 武汉: 武汉大学出版社, 1994
- 22 张宏达. 种子植物系统分类提纲. 中山大学学报 (自然科学版), 1986, (1): 1~7
- 23 [美] 托马斯 L, 罗斯特等. 植物生物学 (周纪纶等译). 北京: 高等教育出版社, 1981
- 24 王伏雄, 钱南芬等. 中国被子植物花粉形态. 北京: 科学出版社, 1995
- 25 [英] M. A 霍尔. 植物结构、功能和适应 (姚壁君等译). 北京: 科学出版社, 1987
- 26 路安民, 张芝玉. 对于被子植物进化问题的述评. 植物分类学报, 1978, 16 (4): 1~15
- 27 D H, Volentune. *Taxonomy phytogeography and Evolution* New york, Acmdemic Press, 1972
- 28 张宏达. 再论华夏植物区系. 中山大学学报 (自然科学版), 1994, 22 (2): 1~3
- 29 浅间一男. 被子植物的起源 (谷祖纲等译). 北京: 海洋出版社, 1988
- 30 E. G. 卡特. 植物解剖学 (李正理等译). 北京: 科学出版社, 1986