

## 粉背薯蓣雄花的形态发生

李 翌<sup>1</sup>, 杭悦宇<sup>2</sup>, 王庆亚<sup>1\*</sup>, 吴宝成<sup>2</sup>, 王筱璐<sup>2</sup>, 赵亚美<sup>2</sup>

(1. 南京农业大学 生命科学院, 南京 210095; 2. 江苏省·中科院植物研究所, 南京 210014)

**摘 要:** 通过田间观察与石蜡切片法, 对粉背薯蓣雄花的发生发育进行了形态与解剖学观察。结果表明, 粉背薯蓣雄花为功能上的单性花, 花芽分化时雄蕊原基正常启动, 随后, 3枚雄蕊正常发育, 3枚雄蕊退化。成熟雄蕊药隔分叉、变宽呈加厚短叉状, 退化雄蕊呈花丝状, 顶端分叉或膨大成瘤状。初步分析了花部构件的演变与功能的关系。对粉背薯蓣小孢子发生及雄配子体发育过程的观察表明, 花药具4个花粉囊, 花药壁发育为单子叶型, 由表皮、药室内壁、中层1层和绒毡层组成, 绒毡层为腺质型。小孢子母细胞减数分裂后胞质分裂为同时型, 四分体为四面体型排列, 偶有左右对称型排列, 成熟的花粉粒为二细胞型。

**关键词:** 粉背薯蓣; 形态解剖; 退化雄蕊; 小孢子发生; 雄配子体

中图分类号: Q944.58 文献标识码: A 文章编号: 1000-3142(2008)02-0167-06

## Ontogeny of staminate flowers in *D. collettii* var. *hypoglauca* Palibin

LI Yi<sup>1</sup>, HANG Yue-Yu<sup>2</sup>, WANG Qing-Ya<sup>1\*</sup>, WU Bao-Cheng<sup>2</sup>,  
WANG Xiao-Lu<sup>2</sup>, ZHAO Ya-Mei<sup>2</sup>

(1. College of Life Sciences, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, China; 2. Institute of Botany, Jiangsu Province and the Chinese Academy of Sciences, Nanjing 210014, China)

**Abstract:** The morphological anatomy on development of staminate flowers in *Dioscorea collettii* var. *hypoglauca* was first systematically researched by means of normal paraffin embedded sectioning and observation in field. The results showed that the floral organ were imperfect. The staminate connective were forky and thicken, however, the stamens presented filamentous with a forky or strumose apex. The evolutionary trend of flowers was discussed in this paper. The anther in *D. collettii* var. *hypoglauca* was tetrasporangiate. The anther wall was monocotyledonous type in the development, which comprised epidermis, fibrous endothecium, middle layer and glandular tapetum. The microspore mother cells underwent meiosis, and the cytokinesis was simultaneous. The tetrads were tetrahedral. Mature pollen grains were two-celled at the dispersal stage.

**Key words:** *Dioscorea collettii* var. *hypoglauca*; morphology and anatomy; staminode; microsporogenesis; microgametophyte

粉背薯蓣(*Dioscorea collettii* var. *hypoglauca*)为薯蓣科薯蓣属(*Dioscorea*)根状茎组(sect. *Stenophora*)植物, 草质缠绕性藤本, 根状茎, 花单性, 辐射对称, 雌雄异株, 很少同株(Deipublicae, 1985; 丁志遵等, 2002; 韦发南等, 1998)。根状茎组起源于喜玛

拉雅—横断山区(万金荣等, 1990), 薯蓣科特别是薯蓣属根状茎组具有较多双子叶植物的特征(Dahlgren & Clifford, 1982), 因此在整个单子叶植物系统演化中具有重要的意义。对于粉背薯蓣的形态解剖、发育等研究主要为地上茎(张美珍等, 1982)、叶

收稿日期: 2006-08-03 修回日期: 2007-01-15

基金项目: 国家自然科学基金(30270108)[Supported by the National Natural Science Foundation of China(30270108)]

作者简介: 李翌(1981-), 男, 江苏徐州人, 硕士研究生, 主要从事资源植物学研究。

\* 通讯作者(Author for correspondence)

表皮(凌萍萍等,1982)、导管内壁(赵维良等,1998)等,繁殖器官的研究主要为花粉粒(舒璞,1987),由于粉背薯蓣在东亚并主要在中国分布,因此国外研究没有涉及。薯蓣属植物花形态、花发育的研究仅见盾叶薯蓣和日本薯蓣雌花胚胎发育观察(秦慧贞等,1991;Reisuke等,2003)。本文对粉背薯蓣雄花解剖构造、小孢子发生、以及雄配子体的发育过程进行了详细研究,以期对薯蓣属植物的系统演化提供理论基础。

## 1 材料和方法

### 1.1 研究材料

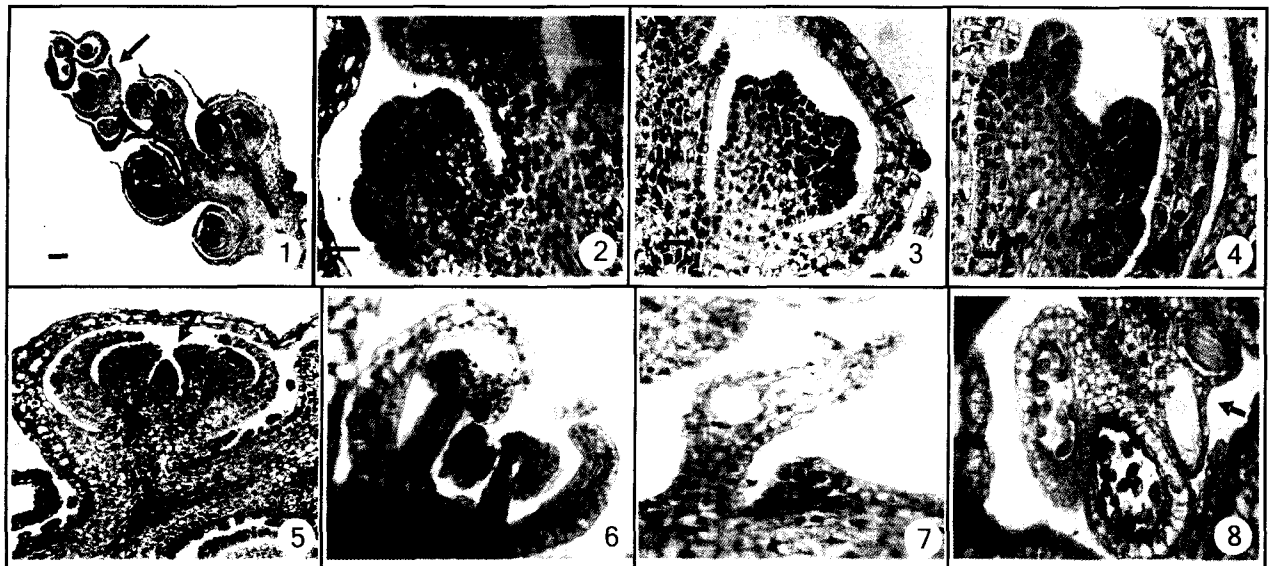
采集湖南衡山粉背薯蓣(*Dioscorea collettii*

var. *hypoglauca*, 采集号 200211045), 种植在江苏省中科院植物研究所种质圃, 经杭悦宇研究员鉴定, 凭证标本存于江苏省植物研究所。

### 1.2 研究方法

植株开花后, 随机选取开花当天的 20 朵雄花, 在 Zeiss Stemi2000-C 体视显微镜下观察。测量统计其花朵开度、花被片长度、雄蕊长度、退化雌蕊长度, 并对其形态特征进行记录。采集不同大小的雄花序直接保存于 FAA 固定液中, 以常规石蜡切片法制片, 铁矾-苏木精染色或番红-固绿对染, 切片厚度 8~10  $\mu\text{m}$ , Zeiss Axio Imager. A1 荧光正置显微镜下观察拍照。

新鲜的花粉粒撒放在贴有双面胶带的样品台上, 直接喷金, 在日立 S-3000N 扫描电子显微镜下



图版 I 1. 花序分化, 示苞片原基与花原基; 2. 示花萼原基(箭头所指); 3. 示花冠原基; 4. 示雄蕊原基(箭头所指); 5. 示雌蕊原基; 6. 示分化雄蕊; 7. 示退化雄蕊; 8. 成熟花药横切面, 示药隔空腔(箭头所指)。(1. Bar=200  $\mu\text{m}$ ; 2-8. Bar=10  $\mu\text{m}$ )

Plate I 1. Male inflorescence organ differentiation, showing the flower primordium and bract primordium; 2. Showing the calycinus primordium; 3. Showing the corolla primordium; 4. Showing the stamen primordium (arrow); 5. Showing the stigma primordium (arrow); 6. Showing the stamen differentiation; 7. Showing the staminodia; 8. Transverse section of a mature anther, showing the cavum of anther (arrow).

观察并拍照。

## 2 结果与分析

### 2.1 粉背薯蓣雄花的发生

粉背薯蓣植株从 4 月中旬开始由营养生长向生殖生长转变, 首先在叶腋中形成花序原基的生长锥, 继而花轴原基不断地向上分化, 并由基部向上依照螺旋路线, 不断地发生苞片原基和花原基(图版 I: 1)。

从纵切面观察, 可将粉背薯蓣雄花发生分为以

下几个阶段: A. 花萼、花冠分化期: 半球状的花原基伸长到一定高度时, 顶端变得平而宽, 在生长锥的四周, 由于细胞分裂的速度不等, 形成小的突起, 即花萼原基, 在纵切面上仅可见两个突起(图版 I: 2); 萼片原基在发育过程中逐渐消失, 其内侧花芽顶端组织生长锥则继续进行不等速分裂, 产生了新的突起, 即花冠原基(图版 I: 3)。花冠原基的顶端分生组织继续分裂, 分化发育成为花冠。B. 雌、雄蕊分化期: 随着萼片原基分化停止, 花瓣原基内侧雄蕊原基分化形成, 此阶段雄蕊原基较花瓣原基细胞分裂快(图

版 I : 4); 雌蕊位于花器中央, 在雄蕊原基分化形成后开始分化, 呈突起状, 随后不再进一步分化(图版 I : 5)。C. 分化完成期: 花的各部分逐渐分化完成, 可观察到花瓣伸长, 覆盖花内部器官, 形成花蕾; 成熟雄蕊花药、花丝开始分化(图版 I : 6); 退化雄蕊呈现花丝状, 顶端未出现花药而呈分叉状(图版 I : 7)。

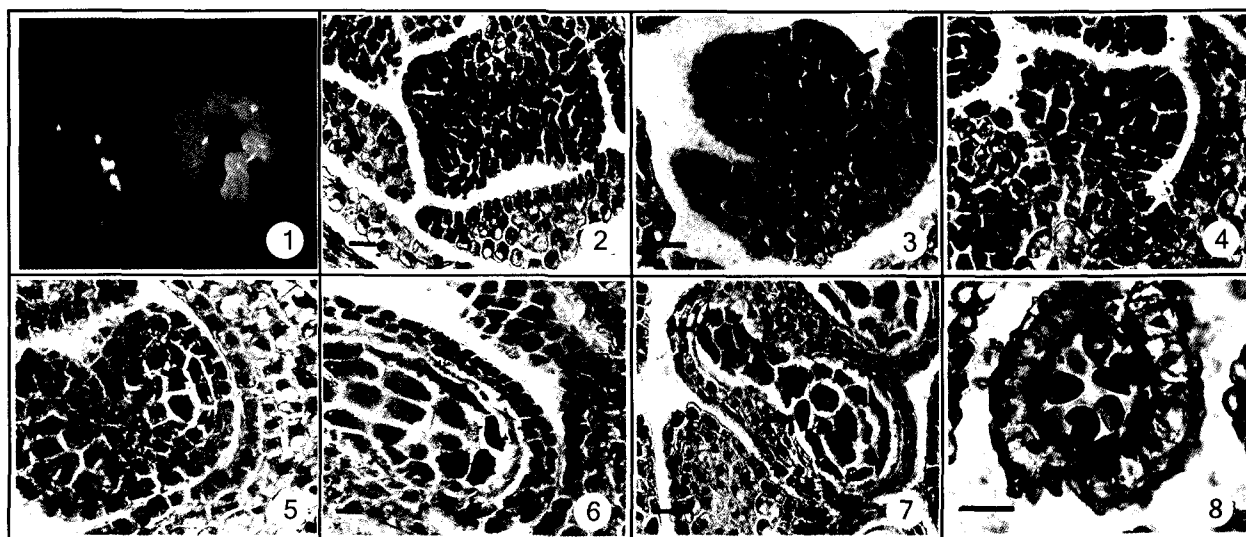
粉背薯蕨雄花花芽原基分化初期, 其两性构件即雌雄蕊原基均分化出现, 只是在花芽分化的后期, 雌蕊原基发育停滞, 不再分化; 6 枚雄蕊原基初分化

形态基本一致, 但原基分化伸长后, 正常雄蕊顶端继续进行花药的分化, 退化雄蕊顶端停止分化。

## 2.2 成熟雄花的形态构造

雄花发育形成无梗小花, 常 2~3 朵簇生于花序轴上, 近顶部常单生; 雄花序穗状, 绿色, 有棱, 横切面呈三棱形, 有时花轴延长分枝, 呈圆锥状穗状花序, 单生或 2~3 个簇生于叶腋。雄花形态解剖结构如下:

苞片: 2 枚, 薄膜质透明, 外苞片卵状披针形, 长



图版 II 1 为解剖镜下观察拍摄, 其余均为显微镜下观察拍摄。Ep. 表皮; En. 药室内壁; Mi. 中层; Ta. 绒毡层。1. 雄花; 2. 示孢原细胞(箭头所指); 3. 示孢原细胞分裂(箭头所指); 4. 示次生周缘细胞(箭头所指); 5. 示次生周缘细胞分裂(箭头所指); 6. 四层花药壁细胞, 依次为表皮、药室内壁、中层、绒毡层; 7. 示具有两核细胞的绒毡层; 8. 小孢子单核靠边期, 示药壁。(1. Bar=500  $\mu$ m; 2-8. Bar=10  $\mu$ m)

Plate II Ep. epidermis; En. endothecium; Mi. middle layer; Ta. tapetum. 1. Male flower; 2. Showing the archisporial cells (arrow); 3. Showing the division of archisporial cells (arrow); 4. Showing the secondary parietal cells (arrow); 5. Showing the division of secondary parietal cells (arrow); 6. Showing the anther wall; the epidermis, endothecium, middle layer and tapetum; 7. Showing the tapetum cells with 2 nuclei; 8. Monokaryotic side stage, showing the anther wall. (1. Bar=500  $\mu$ m; 2-8. Bar=10  $\mu$ m)

0.82 $\pm$ 0.12 mm, 宽 0.92 $\pm$ 0.07 mm, 先端渐尖; 内苞片卵形, 顶端有时 2 深裂, 长 0.92 $\pm$ 0.21 mm, 宽 1.44 $\pm$ 0.36 mm。横切面显示, 大小苞片结构相似, 由上下表皮、基本组织、维管束组成, 上下表皮细胞均为长方形, 排列成行, 部分角质化; 基本组织由几层薄壁细胞构成; 中部有维管组织结构存在。

花被: 蝶形, 基部合生成管状, 顶端 6 裂, 裂片新鲜时淡黄绿色, 干后黑色, 有少数不变黑。长 1.71 $\pm$ 0.12 mm, 宽 0.67 $\pm$ 0.06 mm; 花被管长 1.56 $\pm$ 0.20 mm, 花冠打开平展, 开度 2.8 $\pm$ 0.28 mm。横切面上, 花瓣结构主要由上下表皮、基本组织、维管束三部分构成, 上表皮层由一层横切面呈长方形的小细胞构成, 排列紧密, 核明显, 胞质浓密; 下表皮层细胞不规则, 部分角质化, 上下表皮层具气孔, 4~8 层基本组织位于上下表皮之间, 细胞较大, 排列不规

则, 无栅栏组织和海绵组织区别; 维管束外韧型, 靠近上表皮层, 呈束状排列于薄壁组织细胞中。纵切面观, 可见一些大的含有针晶簇的异细胞。

雄蕊: 3 枚, 着生于花被管基部, 长 0.70 $\pm$ 0.07 mm, 高于退化雌蕊; 花丝长, 弯曲; 花药卵圆形, 背着, 两药片分离, 向外展开; 成熟花药横切面呈蝶形, 2 室, 每室各有 2 个花粉囊, 中间由宽大的药隔组织相连接, 药隔中部为与花丝相连接的维管束; 横切面可见, 在药隔发育过程中, 一侧逐渐形成两个大的包含针晶簇的大型细胞(图版 I : 8), 从而使成熟雄蕊药隔外部形态上呈膨大状, 在开放时, 药隔约为花药宽度的 1~2 倍, 呈加厚短叉状(图版 II : 1)。退化雄蕊 3 枚, 与 3 枚正常雄蕊互生, 较正常雄蕊短小, 花丝状, 顶端呈囊状, 有时呈现叉状, 没有花药的分化。

退化雌蕊: 柱状, 顶端 3 分离, 近基部合生, 长

0.26±0.05 mm, 子房无。横切面呈圆形, 由几层薄壁细胞组成, 中间分布大量针晶束。花柱基部合生部分可见退化的花柱道细胞, 表皮细胞径向延长, 具腺细胞特征, 细胞质浓厚, 细胞核较大, 细胞着色较深。

对粉背薯蓣雄花发生发育, 特别是雄蕊形态的解剖学研究表明, 花芽原基分化初期, 六枚雄蕊原基的发生并未表现出差异, 只是在后期分化中表现出不同。三枚雄蕊发育正常, 与其互生的另外三枚雄蕊表现出退化迹象, 结构上没有花药的分化, 不能行使其原有功能。

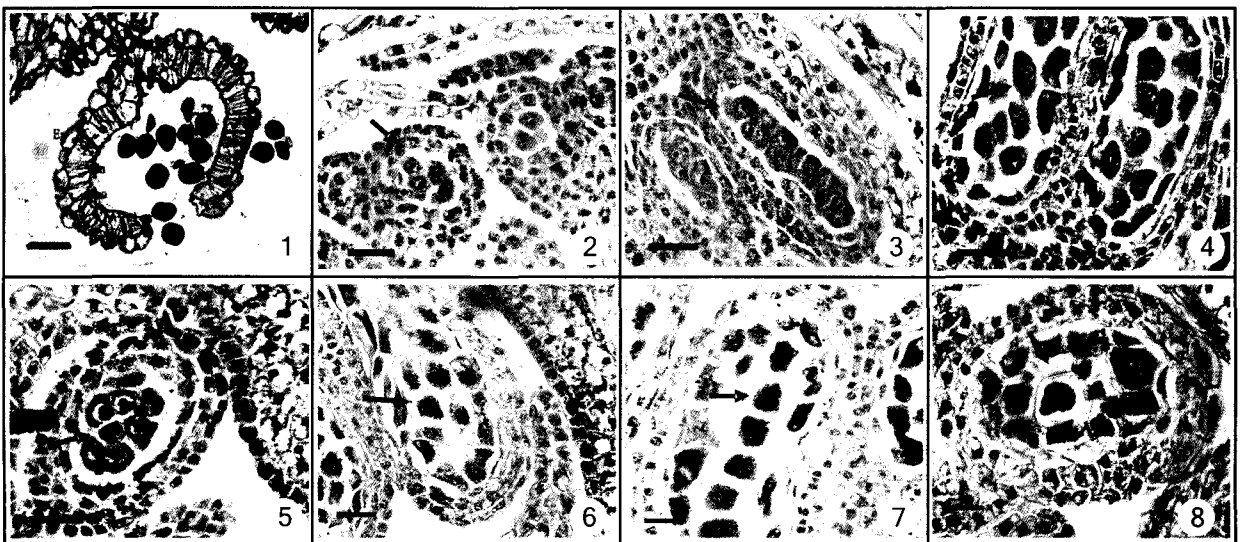
### 2.3 孢原细胞、造孢细胞的分化及花药壁的发育

粉背薯蓣雄蕊原基最初形成的幼小花药, 在发育初期构造简单。外围为一层原表皮细胞, 内侧为一群形态比较一致的分生组织细胞, 细胞排列紧密, 细胞质浓, 无液泡或只有比较小的液泡, 细胞核的体积相对较大。不久, 由于花药四个角隅的细胞分裂较快, 使花药横切面形成具有四棱的外形。以后在四棱处, 原表皮层下面的第一层细胞分化成孢原细胞, 横切面上为2~3个细胞。其细胞体积较大, 核也相对较大, 细胞质浓, 可显著地区别于周围其他细胞(图版II:2)。

随着花药的进一步分化, 孢原细胞经平周分裂, 形成内、外两层, 外层细胞组成初生周缘细胞, 内层

细胞成为初生造孢细胞(图版II:3)。初生周缘细胞进行一次平周分裂形成2层同心圆排列的次生周缘细胞(图版II:4)。外层次生周缘细胞直接分化为药室内壁, 而内层的次生周缘细胞再平周分裂一次, 向内形成绒毡层, 向外的一层将形成中层(图版II:5)。因此, 粉背薯蓣的药壁发育为单子叶型。在药室壁细胞进行平周分裂的同时也进行垂周分裂, 以扩大其药室。药壁在达到完全分化时期, 从外向内的细胞层依次是: 表皮、药室内壁、中层和绒毡层四层结构(图版II:6)。

粉背薯蓣各层药壁的细胞在小孢子母细胞减数分裂开始前已经开始分化, 伴随着小孢子母细胞减数分裂直到花粉粒的形成, 药壁各层都发生了比较复杂的变化。表皮在花药发育过程中, 只进行垂周分裂增加细胞数目以适应内部组织的迅速增长。发育早期表皮细胞横切面近方形, 细胞排列整齐。药室内壁细胞初期为略扁的长方形, 细胞的核较大, 细胞质浓, 有小的液泡。紧贴药室内壁的中层细胞为1层, 其细胞呈长而扁的形状。绒毡层细胞在横切面上近方形, 细胞质浓, 液泡小。在小孢子母细胞减数分裂的前期I, 其细胞增至最大体积, 核有丝分裂不形成细胞板而成为双核细胞, 并与药壁其他各层脱离(图版II:7)。



图版 III 1. 散粉时期, 示药壁; 2. 次生造孢细胞(箭头所指); 3. 示小孢子母细胞(箭头所指); 4. 细线期(箭头所指); 5. 终变期(箭头所指); 6. 减数分裂中期I(箭头所指); 7. 减数分裂后期I(箭头所指); 8. 末期II(箭头所指)。(Bar=10 μm)

Plate III 1. Mature pollen when shed, showing the anther wall; 2. Showing the secondary sporogenous cells (arrow); 3. Showing the microspore mother cells (arrow); 4. Leptotene (arrow); 5. Diakinesis (arrow); 6. Metaphase I (arrow); 7. Anaphase I (arrow); 8. Telephase II (arrow). (Bar=10 μm)

在小孢子单核靠边期, 表皮细胞随着花药的扩大, 在花药的横切面上呈切向延伸, 扩展成扁长形。

其细胞高度液泡化, 细胞质和细胞核位于整个细胞的中部。药室内壁在发育过程中, 逐渐的作径向伸

长,液泡化程度增高,但始终保持薄壁性,无纤维素带状次生增厚。中层细胞已逐步退化消失(图版Ⅱ:8)。花粉散播时,表皮与药室内壁仍可见,但绒毡层细胞由于供给小孢子的发育,而渐渐原位自溶,只留下残存的痕迹,所以粉背薯蓣花药属腺质绒毡层(图版Ⅲ:1)。

#### 2.4 粉背薯蓣小孢子的发生及雄配子体的发育

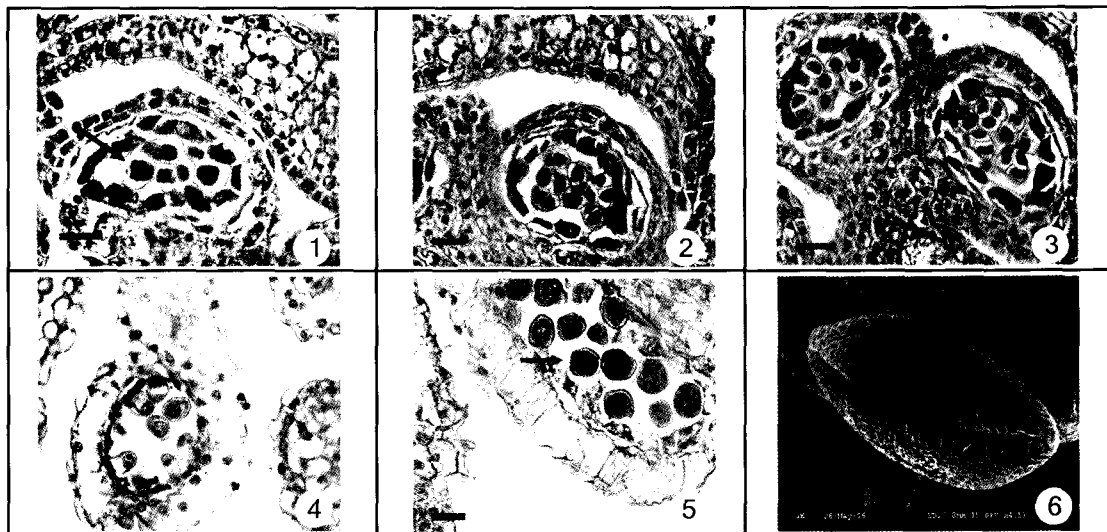
当初生周缘细胞进行平周分裂形成药壁的同时,初生造孢细胞吸收营养物质不断长大。初生造孢细胞经过多次有丝分裂形成次生造孢细胞(图版Ⅲ:2)。在药壁最内层分化为绒毡层时,次生造孢细胞则进一步发育分化形成小孢子母细胞,小孢子母细胞形态显著地与周围的药壁细胞不同,它们体积

大,细胞核也较大,细胞质浓厚,没有明显的液泡,细胞的形态为多面体(图版Ⅲ:3)。

小孢子母细胞的体积进一步增大时,由于药室细胞的延伸较快,药室容积增长较大,小孢子母细胞间彼此分离,而与绒毡层间的分离很明显,且积累胼胝质壁。从而进入减数分裂阶段(图版Ⅲ:4)。

小孢子母细胞的减数分裂前期Ⅰ所经历的时间较长,细胞内变化复杂,经各个时期而进入分裂中期。在前期Ⅰ,可看到染色体与核仁聚集成为一团,偏于核膜的一侧,核内其它部分透明。后来,染色体缩短变粗,存在于整个核中,出现终变期(图版Ⅲ:5)。

中期Ⅰ:染色体成对地排列在细胞中央的赤道板两侧,纺锤体形成,药室继续增大(图版Ⅲ:6)。



图版Ⅳ 1. 末期Ⅱ(箭头所指); 2. 示左右对称形四分体(箭头所指); 3. 示四面体形四分体(箭头所指); 4. 单核居中期; 5. 示二细胞花粉(箭头所指); 6. 成熟的花粉粒。(Bar=10 μm)

Plate IV 1. Telephase II (arrow); 2. Showing the medianly zygomorphic tetrad (arrow); 3. Showing the tetrahedral tetrad (arrow); 4. Monokaryotic microspore; 5. Showing the two-celled pollen grains (arrow); 6. Mature pollen grains. (Bar=10 μm)

后期Ⅰ:成对的染色体由于纺锤丝的牵引互相分开,分别向两极移动,达到两极(图版Ⅲ:7)。小孢子母细胞减数分裂的第一次分裂末期,细胞质并不进行分裂,直到减数分裂的第二次核分裂完成以后,才进行细胞质的分裂,最后形成四分体,四分体形成的形式为同时型。绝大部分的四分体为四面体型,偶有左右对称型排列(图版Ⅲ:8;图版Ⅳ:1-3)。

正常发育的四分体在胼胝质壁尚未溶解时,就已经开始合成自己的壁。以后胼胝质壁溶解,四个小孢子彼此分离,从四分体中游离出来,刚游离出来的小孢子有浓厚的细胞质和一个位于中央的细胞核,核所占的比例较大,刚散开不久的小孢子体积小,尚处于收缩期,形状不规则。小孢子进一步形成

壁,同时体积迅速增大,形态变为近球形。细胞核位于细胞中央,这一时期为花粉粒的单核居中期(图版Ⅳ:4)。随着体积的增大,小孢子发生液泡化,将核挤到花粉粒的边缘,这时小孢子发育为单核靠边期(图版Ⅱ:8)。紧接着,小孢子进行一次不均等的有丝分裂,分裂以后,形成两个细胞,体积较小的为生殖细胞,另一个占花粉粒体积较大部分的为营养细胞。随着生殖细胞和营养细胞之间细胞壁消失,生殖细胞浸在营养细胞的细胞质中,形成二细胞花粉(图版Ⅳ:5)。因此,粉背薯蓣的成熟花粉粒属于2-细胞型。

扫描电镜观察,粉背薯蓣花粉粒长椭圆形,二端略尖,具一条萌发沟,因此为单沟型花粉粒,其外壁

具细网状纹饰,网眼大小均匀,排列较密(图版IV:6)。

### 3 讨论

#### 3.1 粉背薯蓣雄花在系统演化上的特点

植物雄蕊的数目因植物种类而异。通常,原始的种类数目多而不定,较高等的种类趋于减少或为定数(罗中莱等,2005),因而退化雄蕊的出现应是一种进化的表现。薯蓣属植物雄花中,雄蕊数目以6枚居多,个别类群雄蕊数目3枚或不定,根状茎组在薯蓣属及薯蓣科在单子叶植物中都具有原始特征(裴鉴等,1979),粉背薯蓣雄花中雄蕊3枚成熟,3枚退化,从被子植物花器官的基本演化趋势来看,粉背薯蓣是根状茎组中较进化的衍生类群。

大多数植物单性花器官中均残留有相反性型性器官痕迹,说明多数花发育早期阶段两种性器官原基均被启动,而随后由于基因及环境、激素等因素复杂的相互作用,导致一种性器官原基发育停滞或败育,而另一种性型占优势而发育成该种单性花(娄群峰等,2002)。粉背薯蓣的雄花的发育及退化雌蕊的研究结果也正是如此,从单个花的演化角度来看,粉背薯蓣的单性花是功能上的单性,其起源上应是由两性花退化而来的。

#### 3.2 粉背薯蓣雄花雄蕊的演变及其与功能的关系

植物花部构件在数目、形态等方面的演变,是对某种传粉条件的适应而特化出来(张大勇,2004)。薯蓣属植物雄蕊在花中表现出排列1轮的6枚,这是长期进化的结果,表明薯蓣属的花器官构件在数目和构型上与传粉昆虫达到一定的适合度,Burkill(1960)曾对薯蓣属植物的花器官进行过系统研究,他认为典型的薯蓣属植物雄花中有6枚可育雄蕊,但少数种类中只有3枚可育,外轮的3枚败育或不存在,这种形态上的缺失平均地影响着整轮花。粉背薯蓣雄花中,出现了3枚短小呈花丝状的退化雄蕊,与薯蓣属雄花中6枚花药的基本特征不同,但是发育的三枚雄蕊花丝是分叉的,从而恢复了一个呈现六个点的花粉圈,这样的形式迫使传粉昆虫与可育雄蕊裂开的花粉囊的摩擦得以增加,减少了雄蕊缺失对传粉的影响。

粉背薯蓣雄花中正常雄蕊内部出现大的异型细胞,造成了药隔在空间上的膨大,同时退化雄蕊也表现出顶端分叉或瘤状等形态上的多样性,这些形态上的演变,同样增加了传粉昆虫访问时移动的障碍,

客观上被动增加了昆虫的携粉量。

#### 3.3 粉背薯蓣小孢子发生及雄配子体发育的观察

对粉背薯蓣小孢子发生及雄配子体发育过程的观察表明,花药具4个花粉囊,花药壁发育为单子叶型,由表皮、药室内壁、中层1层和绒毡层组成,绒毡层为腺质型。小孢子母细胞减数分裂后胞质分裂为同时型,四分体为四面体型排列,偶有左右对称型排列,成熟的花粉粒为二细胞型。

Davis将被子植物花药壁层的发育划分为4种类型,即基本型、双子叶型、单子叶型和退化型,并认为这是在科一级水平上的特征(Davis,1966)。秦慧贞等(1991)对于盾叶薯蓣花药壁的发育未作进一步观察,徐静等(2006)对于盾叶薯蓣胚胎学的研究认为,其花药壁的发育方式为基本型,但未见图片资料。我们的观察发现,粉背薯蓣药壁初生周缘细胞分裂形成次生周缘细胞后,外层次生周缘细胞直接分化为药室内壁,而内层的次生周缘细胞再平周分裂一次,向内形成绒毡层,向外的一层将形成中层,因此,粉背薯蓣的药壁发育可能为单子叶型。

#### 参考文献:

- 张大勇. 2004. 植物生活史进化与繁殖生态学[M]. 北京: 科学技术出版社: 148—156
- Burkill I H. 1960. The organography and the evolution of the Dioscoreaceae, the family of the yams[J]. *J Linnean Society(Botany)*, **56**: 319—412
- Davis G L. 1966. Systematic Embryology of the Angiosperms [M]. New York: John Wiley & Sons Inc, 8—10
- Deipublicae P S. 1985. Flora Reipublicae Popularis Sinicae [M]. Beijing: Science and Technology Press, **16**(1): 50—120
- Ding ZZ, Michael G. Gilbest. 2002. Flora of China [M]. Beijing: Science Press, St. louis: MBG Press: 24
- Dahlgren R, Clifford H T. 1982. A Comparative Study on the Monocotyledons [M]. London: Academic Press
- Ling PP(凌萍萍), Zhang MZ(张美珍), Qin HZ(秦慧贞). 1982. Some observations on the epidermis of Chinese *Dioscorea* and its taxonomic significance(薯蓣属叶表皮气孔类型在分类上的意义)[C]. *Bull Nanjing Bot Garden Mem Sun Yat Sen*(南京中山植物园研究论文集), 11—16
- Lou QF(娄群峰), Yu JZ(余纪柱), Chen JF(陈劲枫), et al. 2002. Studies on genetic bases and markers of sex differentiation in plants(植物性别分化的遗传基础与标记物研究)[J]. *Chin Bull Bot*(植物学通报), **19**(6): 684—691
- Luo ZL(罗中莱), Zhang DX(张奠湘). 2005. Review of heteranthery in flowering plants(异型雄蕊的研究进展)[J]. *J Trop Subtrop Bot*(热带亚热带植物学报), **13**(6): 536—542
- Pei J(裴鉴), Ding ZZ(丁志遵), Qin HZ(秦慧贞), et al. 1979. A Preliminary systematic study of *Dioscorea* sect. *Stenophora*(中国(下转第200页 Continue on page 200))

含量降低 (Pandey, 1996), 从而抑制生长, 由此可见, 银胶菊可开发为生物除草剂, 它还能杀虫, 也可作为杀虫剂。其水提取物在低浓度下, 可促进某些植物的生长, 可作为复合肥。因此, 应积极研究, 使其能开发成生物农药、生物杀虫剂及复合肥之类的有用植物, 通过资源的经济利用控制其种群的扩增。

致谢 参加野外考察的有覃家科、杜青、陈秋霞、唐海萍等同志, 在此一并致谢。

### 参考文献:

- 李振宇, 解焱. 2002. 中国外来入侵种[M]. 北京: 中国林业出版社: 168
- Adkins SW, Sowerby MS. 1996. Allelopathic potential of the weed, *Parthenium hysterophorus* in Australia[J]. *Plant Protection Quarterly*, **11**: 20—23
- Chippendale JF, Panetta FD. 1994. The cost of *Parthenium hysterophorus* L. in the Queensland cattle industry[J]. *Plant Protection Quarterly*, **9**: 73—76
- Dhawan SR, Dhawan P. 1995. Effect of aqueous foliar extracts of some trees on germination and early seedling growth of *Parthenium hysterophorus*[J]. *World Weeds*, **2**: 217—221
- Haseler WH. 1976. *Parthenium hysterophorus* L. in Australia [J]. *Pest Articles & News Summaries*, **22**: 515—517
- Hsu LM, Chiang MY. 2004. Seed germination and chemical control of parthenium weed (*Parthenium hysterophorus* L.) [J]. *Weed Sci. Bull.*, **25**(1): 11—21
- Li B(李博), Chen JK(陈家宽). 2002. Ecology of biological invasions: achievements and challenges(生物入侵生态学: 成就与挑战)[J]. *World Sci-tec R & D*(世界科技研究与发展), **24**(2): 26—36
- More PR, Vadlamudi VP, Qureshi ML. 1982. Note on the toxicity of *Parthenium hysterophorus* in livestock[J]. *Indian Journal of Animal Science*, **52**: 456—457
- Pandey DK, Kauraw LP, Bhan VM. 1993. Inhibitory effect of *Parthenium* (*Parthenium hysterophorus* L.) residue on growth of water hyacinth [*Eichhornia crassipes* (Mart.) Solms][J]. *J Chem Ecol*, **19**: 2 663—2 670
- Pandey DK, Palni LMS, Joshi SC. 2003. Growth, reproduction, and photosynthesis of ragweed parthenium (*Parthenium hysterophorus*)[J]. *Weed Sci.*, **51**: 191—210
- Pandey DK. 1996. Phytotoxicity of sesquiterpene lactone parthenin on aquatic weeds[J]. *J Chem Ecol*, **22**: 151—160
- Peng CI, Hu LA, Kao MT. 1988. Unwelcome naturalization of *Parthenium hysterophorus* L. (Asteraceae) in Taiwan [J]. *J Taiwan Museum*, **41**: 624—625
- Ramaswami PP. 1997. In: Proc. First International Conference on *Parthenium* Management, **1**: 77—80
- Singh HP, Batish D R, Pander JK, et al. 2005. Phytotoxic effects of *Parthenium hysterophorus* residues on three *Brassica* species [J]. *Weed Biology and Management*, **5**(3): 105—109
- Tamado T, Milberg P. 2000. Weed flora in arable fields of eastern Ethiopia with emphasis on the occurrence of *Parthenium hysterophorus*[J]. *Weed Res.*, **40**: 507—521
- Tudor GD, Ford AL, Armstrong TR, et al. 1982. Taints in meat from sheep grazing *Parthenium hysterophorus*[J]. *Australian Journal of Experimental Agriculture and Animal Husbandry*, **22**: 43—46
- Vikrant P, Verma KK, Rajak RC. 2006. Characterization of a phytotoxin from *Phoma herbarum* for management of *Parthenium hysterophorus* L.[J]. *J Phytopathol*, **154**(7—8): 461—468
- Wang KM(王康满), Hou YT(侯元同). 2004. *Parthenium* L. (Asteraceae) a newly naturalized redord genus in Shangdong Province(山东归化植物一新记录属——银胶菊属)[J]. *J Qufu Normal Univ*(曲阜师范大学学报), **30**(1): 83—84
- White GG. 1994. Workshop Report: parthenium weed. Cooperative Research Centre for Tr brisbane.
- Zhu SX(朱世新), Qin HN(覃海宁), Chen YL(陈艺林). 2005. Alien species of Compositae in China(中国菊科植物外来种概述)[J]. *Guihaia*(广西植物), **25**(1): 69—76
- 薯蓣属根茎组系统分类的初步研究[J]. *Acta Phytotax Sin*(植物分类学报), **17**(3): 61—72
- Qin HZ(秦慧贞), Li BY(李碧媛), Wu ZJ(吴竹君). 1991. An embryological study of *Dioscorea zingiberensis*: its characteristic and evolutionary significance(盾叶薯蓣的胚胎发育及其在演化上的意义)[A]. *Bull Nanjing Bot Garden Mem Sun Yat Sen*(南京中山植物园研究论文集)[C]. 7—14
- Reisuke T, Toshmari K, Masanori Y. et al. 2003. A rediscovery of androdioecy and pollen formation in the hermaphrodite flower in Nagaimo (*Dioscorea opposita*)[J]. *J Jpn Bot*, **78**(4): 183—190
- Shu P(舒璞). 1987. Pollen morphology of *Dioscorea* in China(中国薯蓣属花粉形态的初步研究)[J]. *Acta Phytotax Sin*(植物分类学报), **25**(5): 357—365
- Wang JR(王金荣), Ding ZZ(丁志遵), Zhou TY(周太炎), et al. 1990. Textual research of herbalism of *Dioscorea tokoro* Makino(草薷的本草考证)[J]. *J Chin Med Mat*(中药材), **13**(2): 39—41
- Wei FN(韦发南), Zou XG(邹贤桂). 1998. A classification study of Dioscoreaceae (*Dioscorea* Linn.) family from Guangxi(广西薯蓣科植物分类研究)[J]. *Guihaia*(广西植物), **18**(3): 213—225
- Xu J(徐静), Qin TC(秦天才), Zhang YD(张友德). 2006. Study on the microspore genesis and the development of male-gametogenesis of *Dioscorea zingiberensis*(盾叶薯蓣小孢子发生及雄配子体发育的研究)[J]. *J Anhui Agri Sci*(安徽农业科学), **34**(6): 1 195—1 197
- Zhao WL(赵维良), Guo ZX(郭增喜). 1998. Observation on trachea inner walls of six species of sect *Stenophora* by SEM(6种薯蓣类药材导管内壁的扫描电镜观察)[J]. *China J Chin Mat Med*(中国中药杂志), **23**(8): 454—456
- Zhang MZ(张美珍), Wu ZJ(吴竹君), Qin HZ(秦慧贞), et al. 1982. Comparative anatomy of Chinese *Dioscorea* and its meaning in sectional division(薯蓣属茎的比较解剖及在分组上的意义)[A]. *Bull Nanjing Bot Garden Mem Sun Yat Sen*(南京中山植物园研究论文集)[C]. 1—10

(上接第 172 页 Continue from page 172)