

DOI: 10.11931/guihaia.gxzw201403018

朴锦, 具红光, 朴钟云. 关苍术花部综合特征与繁育系统的研究[J]. 广西植物 2015, 35(2):166-172

Piao J, Ju HG, Piao ZY. Floral syndrome and breeding system of *Atractylodes japonica* [J]. *Guihaia* 2015, 35(2):166-172

关苍术花部综合特征与繁育系统的研究

朴锦^{1,2}, 具红光², 朴钟云^{1*}

(1. 沈阳农业大学园艺学院, 沈阳 11016; 2. 延边大学农学院, 吉林 延吉 133002)

摘要: 采用定点观察、运用杂交指数估算、花粉/胚珠比(P/O)测定、套袋授粉等方法,对关苍术的花部综合特征及繁育系统进行研究。结果表明:种群花期为7月下旬至9月初,单花序花期为12~17 d,小花日开放高峰期为早上7:00~8:00;花粉活力最高(90%以上)在开花后2 h以内,而此时其柱头尚无授性,柱头在开花48~72 h以内具有较强授性;花粉/胚珠比为6.690,杂交指数为5,繁育系统为专性异交,优势访花者为蜂类和蝇类;套袋和授粉实验结果表明关苍术不存在无融合生殖现象,自交和同株异花结实率很低,其繁育系统以异交为主。通过关苍术花部综合特征和繁育系统的研究,进一步了解其生物学特性,为关苍术资源保护和人工培育提供了理论基础。

关键词: 关苍术; 开花动态; 花粉活力; 柱头可授性; 繁育系统

中图分类号: Q949; S567.21 文献标识码: A 文章编号: 1000-3142(2015)02-0166-07

Floral syndrome and breeding system of *Atractylodes japonica*

PIAO Jin^{1,2}, JU Hong-Guang², PIAO Zhong-Yun^{1*}

(1. College of Horticulture, Shenyang Agricultural University, Shenyang 110161, China;

2. College of Agricultural, Yanbian university, Yanji 133002, China)

Abstract: The study on floral syndrome and breeding system of *Atractylodes japonica* was carried out with the method of fixed-point observation, pollen-ovule ratio(P/O) out-crossing index, bagging pollination, in order to provide the theoretical basis for its resource protection and artificial cultivation. The results showed that flowering period of populations was from late July to early September, the life span of individual inflorescence was 12-17 d, and the peak period of daily flowering for floret was at 7:00-8:00 a. m. Pollen vitality was the highest (above 90%) within 2 h, while stigma was no receptivity and its receptivity was the highest after flowering 48-72 h. The P/O ratio was 6.690, hybrid index was 5, breeding system was xenogamy, and the main floral visitors were bees and flies. There was no apomixes based on bagging and pollination studies, inbred and geitonogamous seed setting rate was low. So the outcrossing was the major breeding system of *A. japonica*.

Key words: *Atractylodes japonica*; flowering dynamics; pollen viability; stigma receptivity; breeding system

关苍术(*Atractylodes japonica*)属于菊科苍术属,以干燥根茎入药,具有燥湿健胃、祛风湿和明目等功效(南京中医药大学,2006)。关苍术主要分布在我

国东北,其中内蒙古、辽宁、吉林、黑龙江等省区的苍术产量约占全国总量的90%(王春亮等,2004)。目前由于过度采挖及环境变迁,再加上关苍术自身繁

收稿日期: 2014-08-14 修回日期: 2014-11-05

基金项目: 吉林省教育厅“十二五”规划项目; 延边大学校项目(2011800602013127)。

作者简介: 朴锦(1973-),女(朝鲜族),黑龙江宁安市人,硕士,副教授,主要从事中药材栽培及遗传育种研究,(E-mail) piaojin@ybu.edu.cn。

*通讯作者: 朴钟云,博士,教授,主要从事药用植物栽培研究,(E-mail) zypiaosau@163.com。

殖能力低,野生资源日益枯竭,而其人工栽培刚起步,无法满足市场需要。因此,供需矛盾日益严重,对其遗传多样性的保护有待重视。2005年吉林省发布法规将苍术列入本省重点保护的野生药材物种(丁立威,2012)。

对植物花的结构和繁育系统是认识植物生活史的前提,可以为其他的相关研究提供基础(刘林德等,2002)。植物繁育系统是指代表所有影响后代遗传组成的有性特征的总和(Wyatt,1983),包括花部综合特征、花各器官的寿命、花的开放动态及式样、自交亲和程度和交配系统(郭友好,1994)。本研究采用野外观测自然种群和栽培关苍术、显微观察、套袋授粉等方式,对关苍术的花部特征和繁育系统进行研究,旨在为道地药材资源保护、人工辅助授粉及人工培育提供理论基础。

1 试验地、材料及方法

1.1 试验地概况

野外调查点位于吉林省延吉市帽儿山和龙井市智新镇,试验地位于延边大学农学院试验基地。该地处于吉林省东部($41^{\circ}59'47'' \sim 44^{\circ}30'42''$ N, $127^{\circ}27'31'' \sim 131^{\circ}18'33''$ E)之间。属中温带半湿润气候区,大陆性季风特点明显,一年四季分明,春季干燥多风,夏季温热多雨,秋季温和凉爽,冬季漫长寒冷。年均气温 5.7°C , 年均降水量 550 mm, 年均相对湿度 62%, 平均日照时间 2 190 h。

1.2 材料与方法

1.2.1 花部综合特征及开花动态 在延边大学农学院试验基地随机选取正在盛花期的 30 朵关苍术的花,分别统计苞片层数及数量、小花数目,用游标卡尺测量花序大小、筒长、苞片长、花瓣长、花瓣宽、冠毛长、子房长度、雄蕊及雌蕊长度等。开花动态:在关苍术的始蕾期开始到终花期间,随机选择雌花和两性花各 5 株,挂牌,每天在指定时间跟踪观察其开花动态,并用相机拍摄。开花日动态:关苍术开花日动态调查是在盛花期清晨,标记 5 个即将开放的花蕾,从 6:00~18:00,每隔 1 h 观察 1 次,记录开花的小花个数。

1.2.2 关苍术花粉/胚珠比(P/O)测定 选取即将开放的 10 个两性花蕾,带回实验室。将一朵小花的全部花药放入离心管中夹碎,使花粉全部释放出来,用蒸馏水定容至 1 mL。用振荡器振 60 s 混匀,用移

液枪吸取 20 μL 花粉悬液置于载玻片上,用 Nikon E200 显微镜统计花粉数。在每花序中选取 3 朵小花,每小花重复 3 次,取平均值为小花花粉数量。关苍术小花,只有一个胚珠,所以花粉数等于花粉/胚珠比(P/O)。

1.2.3 关苍术杂交指数(OCI)的估算 随机挂牌 30 朵关苍术花,进行花序直径的测量、开花行为及形态的调查后按照 Dafni (1992) 杂交指数的确定标准进行计算。

1.2.4 花粉活力及柱头可授性的检测 关苍术花粉活力采用过氧化物酶测定法(朱波等,2011)。取花粉少量撒于载玻片上,加试剂 I (联苯胺、 α -萘酚和 Na_2CO_3 混合液)和试剂 II ($0.3\% \text{H}_2\text{O}_2$) 各 1 滴,用解剖针使花粉散开,盖上盖玻片。在 30°C 恒温箱中放置 10 min 后,在 40 倍显微镜下观察,呈红色,表示有生活力,呈黄色或无色则表示无生活力。每处理观察 3 个视野,取平均值。

柱头可授性的检测采用联苯胺—过氧化氢法。随机选取 5 个同时开放的花序,即将开花前和开花后每隔 2 h,用镊子取下柱头,浸入含有联苯胺—过氧化氢反应液的凹面载玻片中,柱头周围呈现蓝色并有大量气泡出现表示柱头具可授性。

1.2.5 套袋实验 以单个关苍术花序为单位进行以下处理:A. 对照组,不做处理,用于检测自然传粉情况;B. 不去雄直接套袋;C. 去雄,但不套袋;D. 去雄后立即套袋,用同株异花的花粉授粉;E. 去雄后套袋,用异株异花的花粉授粉;F. 去雄后立即套袋,不授粉。每处理套 10 个花序,每花序处理 10~12 个小花,瘦果成熟后统计其结籽率。

1.2.6 访花昆虫 在关苍术野外种群和栽培试验地中,在盛花期观察访关苍术花的昆虫及其访花行为及访花频率,并用相机拍摄并鉴定昆虫种类。

2 结果与分析

2.1 花部综合特征及开花动态

2.1.1 花部综合特征 关苍术为头状花序,除有顶生花序外,大多数为腋生,每株花序数为 1~6 个,全为管状小花,小花数目为 (20.2 ± 6.60) 个,叶状苞片披针形,羽状深裂,裂片刺状。总苞片 5~8 层,其形状自外向内逐渐狭窄,外层卵形,内层为披针形,全部苞片顶端锐尖,边缘有微毛。头状花序小花全为两性或全为雌性(图 1);花瓣白色,偶有花冠尖端

稍带紫色,5枚连合;子房下位,心皮2枚,花柱1枚,伸于花药管中,上部生有一圈毛;柱头2裂。

关苍术花序筒长和花序长度分别为(17.4±2.4)cm和(20.7±3.23)cm,其总苞片平均层数为(6.3±0.91),雄蕊和雌蕊长度分别为(3.8±0.52)cm和(16.0±2.00)cm,空间上相互分离(花器测量结果见表1)。两性小花中的聚药雄蕊和雌花中的退化雄蕊有明显的区别,聚药雄蕊(图2:a)是花丝互相分离而花药边缘互相连合形成空筒形,当花粉成熟后释放到筒中,之后花柱伸长过程中将花粉粒“推”出;退化雄蕊(图2:b)的花丝和花药都相互分离,能清晰看见花药,但花药不产花粉。

表1 关苍术的花部特征参数($\bar{x} \pm s, n = 30$)
Table 1 Floral parameters of *Atractylodes japonica*

花器 Floral organ	大小 Size (mm)
筒长 Cylinder length	17.4 ± 2.4
花序长度 Inflorescence length	20.7 ± 3.23
总苞片层数 Layer number of involucre bract	6.3 ± 0.91
总苞片数量 No. of involucre bract	27.1 ± 8.60
小花数目 No. of floret	20.2 ± 6.60
花序宽度 Inflorescence width	17.4 ± 4.34
花冠长度 Corolla length	12.3 ± 1.32
花冠宽度 Corolla width	2.1 ± 0.46
冠毛长度 Pappus length	8.7 ± 0.62
雄蕊长度 Stamen length	3.8 ± 0.52
雌蕊长度 Pistil length	16.0 ± 2.00
子房长度 Ovary length	5.1 ± 0.69

2.1.2 开花动态 2013年人工栽培的关苍术从6月中旬开始现蕾,始花期为7月24日,盛花期为8月8日,末花期为9月2日,而野生关苍术花期则迟1周左右。随机调查311株关苍术,其中两性花和雌花比例为145:166。关苍术雌花序花期为12~14d,两性花序花期相对较长,为14~17d(图1)。

拔除即将开放的小花的冠毛、掰开花瓣后可看见淡紫色的聚药雄蕊(图2:a),切开聚药雄蕊(图2:c),则露出椭圆型的柱头(图3:A,B);随着花柱快速生长,柱头顶破花药及花瓣,带出花粉,露出淡紫色花药,此时即为小花开放(图3:C),此后剩余的花粉继续从花药顶端溢出,花柱继续伸长,柱头开始二裂。从小花开放式样中可以看到,雄蕊与柱头相对位置变化过程(图3)。晴天时,绝大多数花在早上6:00~9:00开,7:00~8:00间形成一个开花高峰,下午基本保持原有状态。阴雨天开花时间滞后,开花高峰不明显,开花数量也明显减少(图4)。

2.2 花粉/胚珠比(P/O)

关苍术的小花花粉数为2260~12010粒,平均

6688粒,关苍术小花胚珠数为1,花粉/胚珠比等于6688。按Cruden(1977)的标准,关苍术属于专性异花授粉植物。

2.3 杂交指数

关苍术花序长宽为(20.7±3.23)mm和(17.4±4.34)mm,大于6mm,记为3;关苍术花药成熟时把花粉撒到聚药雄蕊的筒中,待雌蕊花柱伸长时,将花粉推出筒外,此时柱头还未成熟,即雌雄异熟,记为1;开花时关苍术柱头的位置显著高于花药,因此记为1。三项之和,关苍术的杂交指数(OCI)为5,繁育系统属于专性异花授粉。

2.4 花粉活力和柱头可授性

在关苍术花即将开放前1~2h,花粉活力为74.7%;花开放后2h内活力最高,在90%以上;此后活力逐渐下降,到花开放后24h仍有41.6%的花

表2 花粉活力和柱头可授性检测结果

Table 2 Pollen vitality and stigma receptivity under the different blossoming stage

开花后时间 After flowering (h)	花粉活力 Pollen vitality (%)	两性花柱头可授性 Stigma receptivity of bisexual flower	雌花柱头可授性 Stigma receptivity of female flower
开花前	74.7b	--	--
0	91.1a	--	--
2	90.3a	--	+-
4	80.8ab	--	+-
6	62.7bc	--	++
8	50.8cd	--	++
24	41.6de	+-	++
48	30.2e	++	+-
72	12.0f	++	+-
96	1.8g	+-	--

注:++可授性强;+-部分柱头具有可授性;--不具有可授性。

Note: ++ strong receptivity; +- part of receptivity; -- non receptivity.

表3 关苍术不同处理的花序结籽率

Table 3 Inflorescence seed setting rate of *A. japonica*

处理 Treatment	授粉方式 Pollination method	结籽率 Seed setting rate (%)
A	自然授粉(不做处理) Open pollination	51.3
B	不去雄、套袋 Bagged without emasculation	2.46
C	去雄、不套袋 Anthers cut without bag	49.8
D	去雄、套袋、同株异花授粉 Anthers cut, bagged, artificial geitonogamy	7.92
E	去雄、套袋、异株异花授粉 Anthers cut, bagged, artificial xenogamy	54.6
F	去雄、套袋、不授粉 Anthers cut, bagged, without pollination	0.0



图 1 关苍术开花动态 A1-A5. 雌花; B1-B5. 两性花 A1 B1. 开花第 1 天; A2 B2. 第 2 天; A3. 第 4 天; A4. 第 7 天至第 10 天; A5 B4. 第 10 天至第 12 天; B3. 第 5 天至第 6 天; B5. 第 13 天至第 14 天。
 Fig. 1 Flowering dynamic of *Atractylodes japonica* A1-A5. Female floret; B1-B5. Bisexual floret A1 B1. Bloom on the first day; A2 B2. The next day; A3. The fourth day; A4. From the 7th to 10th days; A5 B4. From the 10th to 12th days; B3. From the 5th to 6th days; B5. From the 13th to 14th days.

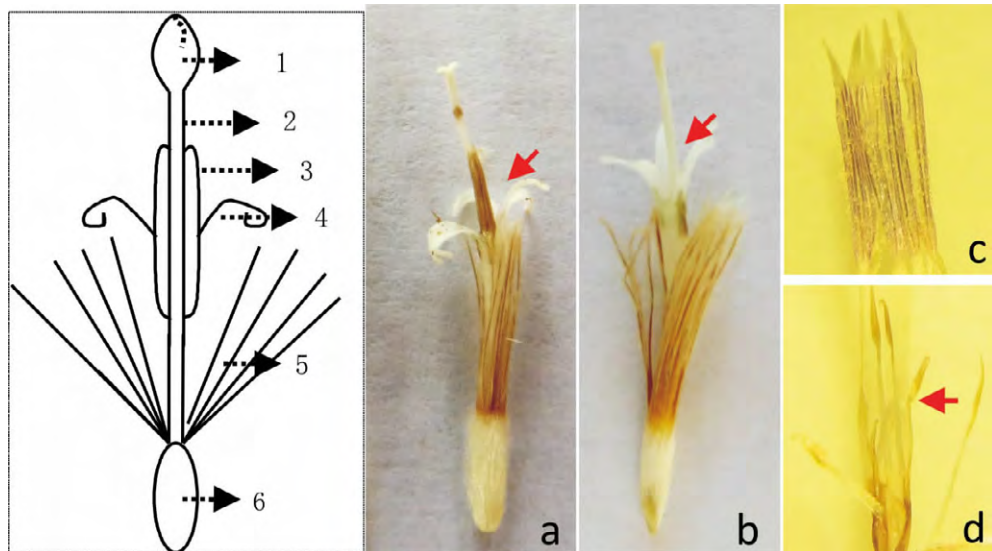


图 2 关苍术小花结构 (两性小花)
 1. 柱头; 2. 花柱; 3. 聚药雄蕊; 4. 花冠; 5. 冠毛; 6. 子房; a. 两性花; b. 雌花; c. 聚药雄蕊纵剖图; d. 退化雄蕊。
 Fig. 2 Floral structure of *A. japonica* (bisexual floret) 1. Stigma; 2. Style; 3. Synantherous stamen; 4. Corolla; 5. Pappus; 6. Ovary; a. Bisexual floret; b. Female floret; c. Longitudinal section of synantherous stamen; d. Staminodes.

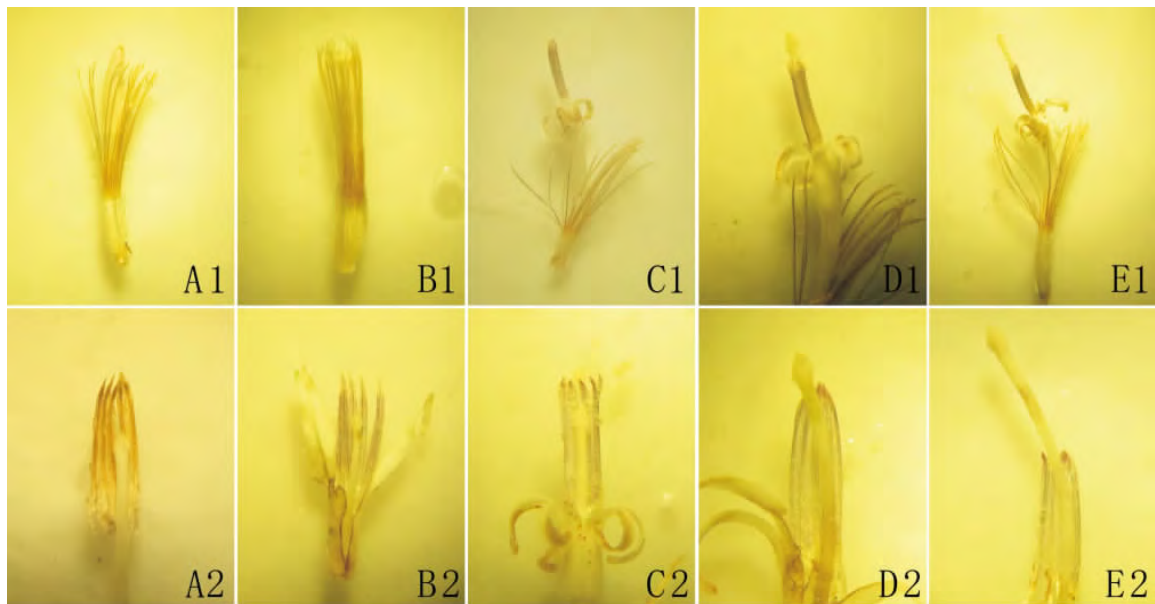


图3 关苍术小花开式样 A1-E1. 两性花开式样; A2-E2. 相应时期的聚药雄蕊纵剖。

Fig. 3 Floret display of *Atractylodes japonica* A1-E1. Display of bisexual longitudinal section of synantherous stamen at the same stage with those; A2-E2. The profile of synantherous stamen in the corresponding period.

粉有活力,但花粉量明显减少。

两性花柱头在花开后 24 h 开始具有可授性,花开后 48 ~ 72 h 内柱头可授性均强,到花开放后 96 h 仍具有可授性。雌花的柱头可授性比两性花早,花开后 2 h 开始具有可授性,6 ~ 24 h 时最强,之后逐渐下降,到 96 h 时几乎不具备可授性(表 2)。

2.5 套袋试验

从关苍术套袋和人工授粉的结果来看(表 3),去雄后立即套袋,且不授粉处理的花没结种子,说明关苍术不存在无融合生殖的现象;不去雄,直接套袋的两性花自交结籽率和同株异花授粉结籽率各为 2.46% 和 7.92%,说明关苍术偶尔存在自交现象,但其几率很低;人工异株异花授粉结籽率最高,达 54.6%,说明关苍术繁育系统为以异交为主,需要传粉媒介。套袋试验的结果和杂交指数、花粉/胚珠比检测的结果一致。

2.6 访花者

在盛花期,访花的昆虫有蜜蜂、蚂蚁、椿象、瓢虫、蝴蝶及蝇类,其中优势访花者为蜜蜂和蝇类。在 7:00 ~ 17:00 时间段内,蜜蜂和蝇类访花频繁,常见它们利用前肢紧紧抓住花瓣底部,身体降落在花柱上,将头部深入到花冠筒中,借助口器吸取花蜜,通常由花序外围小花开始,逐渐移到内部小花,停留时间一般为 6 ~ 58 s,平均停留时间为 25 s,偶有蝴蝶飞来,但停留的不多(图 5)。

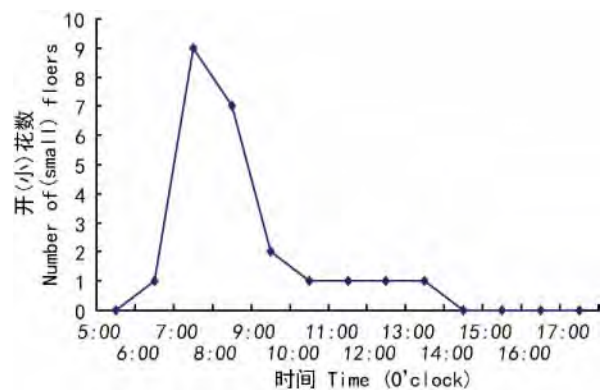


图4 关苍术开(小)花日动态

Fig. 4 Blossoming diurnal dynamics of *A. japonica*

3 讨论与结论

3.1 关苍术繁育系统

植物花的形态特征、开放式样及有性器官的开放时间长短等因素都会对植物的交配系统的发生发展具有非常重要的影响(马书荣 2005)。通过关苍术花部特征的观察、开花动态的研究,不难发现关苍术具有雌雄异熟(Dichogamy)、雌雄异位(Erkogamy)、花柱异长(Heterostyly)等避免自交的机制。

但自然界绝对自交或异交的植物类群很少(姜波等 2012),关苍术也不例外,在自然条件下两性花



图5 关苍术主要访花昆虫 a. 点蜂缘椿象; b. 短服管蚜蝇; c. 黑色斑眼蚜蝇; d. 黄钩蛱蝶;
e. 日本弓背蚁; f. 蜜蜂; g. 铜绿蝇; h. 细腹食蚜蝇; i. 异色瓢虫幼虫。

Fig. 5 Visitors of *A. japonica* a. *Riptortus clavatus*; b. *Eristalis arbustorum*; c. *Eristalis aeneus*; d. *Polygoniacaureum*;
e. *Camponotus japonicus*; f. *Apis mellifica*; g. *Lucilia cuprina*; h. *Sphaerophoria* sp.; i. *Leisaxyridis*.

直接套袋的自交结实率是 2.46%。依据 Cruden 以花粉 / 胚珠比 (P/O) 来评判繁育系统的标准, 确定关苍术为专性异花授粉。按照 Dafni (1992) 的标准, 对关苍术的杂交指数测定, 表明其有性繁育系统为专性异花授粉, 需要传粉媒介。套袋试验结果表明, 关苍术自交和同株异花结实率很低, 以异交为主, 并且观察到多种访花昆虫的存在。从以上结果来看, 花粉胚珠比、杂交指数及套袋试验来检测关苍术的繁育系统结果都是一致的, 可以断定关苍术的繁育系统为专性异花授粉, 需要传粉媒介。

3.2 关苍术传粉系统

植物的传粉系统包括花粉、柱头和传粉媒介 3 个部分组成 (Dafni, 1992)。花粉活力的保持时间和

柱头可授性的维持时间长, 且两者相遇可提高植物传粉的成功率。对关苍术的花粉活力和柱头可授性的检测结果, 两性花植株的聚药雄蕊发育初期紧紧围绕柱头和花柱, 随着花柱的伸长, 由柱头的“刷粉毛”推出成熟花粉粒, 此时花粉的活力最高, 但柱头还未具有可授性, 即花粉活力与柱头可授性不具有同步性。加上关苍术是两性花和雌花异株, 且其比例接近 1: 1, 这些特征都可能是造成关苍术异交, 且整体结实率低的原因之一。

关苍术具有花稍大, 白色, 花粉外壁有刺状雕纹等虫媒花的特点 (朴锦等, 2014)。经过野外观察, 关苍术优势访花者为蜜蜂和蝇类, 数量较多, 且单花访花时间较长。开花期间, 虽然有不少蝶类飞过, 但

很少停留访花,这可能与关苍术花并不艳丽,且有一点香气有关。Faegri *et al.* (1979) 认为,蝶类视觉敏锐,但其嗅觉不发达,更热衷于访问色泽鲜艳而气味相对淡的花朵,而蜜蜂更喜欢颜色比较浅且花蜜多的花。

3.3 关苍术的生殖补偿机制

为了生存的需要,生物往往发展出一整套必要的生殖补偿机制,保证物种繁衍的顺利进行(关文灵等 2009)。关苍术的头状花序内小花的开放为外始式,单花序所有小花开放需要 3~4 d 时间。根据花粉活力与柱头可授性检测结果,两性花柱头在开花后 24 h 开始具有可授性,48 h 时柱头可授性进一步加强。这充分说明,当关苍术外围小花开放后,已经通过雄性阶段而正处于雌性阶段,而此时内部小花则正处于雄性阶段,这与彭华胜(彭华胜等, 2007)的结论一致。访花昆虫在单花序上的访问也是由外向内,昆虫来访时携带的花粉正好先处在雌性阶段的外围小花授粉,离开时则携带内部处于雄性阶段小花的花粉。另外,关苍术雌花的柱头比两性花成熟的早,开花当天就具有强的可授性,因此,可以延长能与两性花的雄性阶段相交融的时间,增加柱头授粉的可能性。

关苍术除有性生殖以外,还可通过分株或根茎等营养生殖繁衍后代,这也是一种为保持其种群的繁殖能力的生殖补偿机制之一。

参考文献:

Cruden RW. 1977. Pollen-ovule ratios: A conservative indicator of breeding systems in flowering plants [J]. *Evolution* **31**: 32-46
 Dafni A. 1992. *Pollination Ecology: A Practical Approach* [M]. New York: Oxford University Press
 Ding LW (丁立威). 2012. Production and marketing of *Rhizoma Atractylodis* analysis (苍术产销分析) [J]. *Mod Chin Med* (中国

现代中药) **14**(6): 55-58
 Faegri K, Pijl van der L. 1979. *The principles of pollination ecology* 3rd edition [M]. Oxford: Pergamon Press
 Guan WL (关文灵), Li YF (李叶芳), Chen X (陈贤) *et al.* 2009. Flower structure and biological characteristics of flowering and pollination in *Iris japonica* (蝴蝶花花器结构和开花授粉生物学特性) [J]. *Acta Horti Sin* (园艺学报) **36**(10): 1485-1490
 Guo YH (郭友好), Chen JK (陈家宽), Yang J (杨继) *et al.* 1994. *Pollination Biology and Plant Evolution (传粉生物学与植物进化)* [M]. Wuhan (武汉): Wuhan University Press (武汉大学出版社): 232
 Jiang B (姜波), Shen ZG (沈宗根), Ruan XL (阮仙利) *et al.* 2012. Floral biology and breeding system of *Hypericum perforatum* (贯叶连翘的开花动态与繁育系统研究) [J]. *Guihaia* (广西植物) **32**(4): 457-463
 Liu LD (刘林德), Zhu N (祝宁), Shen JH (申家恒) *et al.* 2002. Comparative studies on floral dynamics and breeding system between *Eleutherococcus senticosus* and *E. sessiliflorus* (刺五加、短梗五加的开花动态及繁育系统的比较研究) [J]. *Acta Ecol Sin* (生态学报) **22**(7): 1041
 Ma SR (马书荣). 2005. A preliminary study of the pollination biology of *Catharanthus roseus* (长春花传粉生物学的研究) [D]. Harbin (哈尔滨): Northeast Forestry University (东北林业大学)
 Nanjing University of Chinese Medicine (南京中医药大学). 2006. *TCM Dictionary (中药大辞典) (上册)* [M]. Shanghai (上海): Shanghai Science and Technology Press (上海科学技术出版社): 1482-1486
 Piao J (朴锦), Wang K (王坤), Fan HM (范慧明) *et al.* 2014. The research of flowering dynamic, flower morphology and pollen viability of *Atractylodes japonica* (关苍术的开花动态、花蕊形态及花粉活力研究) [J]. *Northern Horti* (北方园艺) **12**(315): 142-145
 Peng HS (彭华胜), Wang DQ (王德群). 2007. Study on floral dynamics of *Atractylodes lancea* and *A. macrocephala* (南苍术与野生白术的开花动态研究) [J]. *Res & Pract Chin Med* (现代中药研究与实践) **22**(3): 20-22
 Wang CL (王春亮). 2004. In Inner Mongolia *Rhizoma Atractylodis* origin investigation (内蒙古苍术产地调查) [J]. *Nat Med Inform* (全国药材信息) **8**: 9
 Wyatt R. 1983. *Pollinator-plant interactions and the evolution of breeding systems* [M]. Orlando: Academic Press: 51
 Zhu B (朱波), Yuan H (苑鹤), Yu QX (俞巧仙) *et al.* 2011. Pollen vigor and development of germplasm of *Dendrobium officinale* (铁皮石斛花粉活力与种质创制研究) [J]. *Chin J Chin Mat Med* (中国中药杂志) **36**(6): 755-757

(上接第 272 页 Continue from page 272)

Li ZH (李正华), Liu RM (刘荣谟), An ZS (安芷生). 1994. Evidence from tree-ring $\delta^{13}C$ for the increasing of atmospheric concentration of CO_2 (工业革命以来大气 CO_2 浓度不断增加的树轮稳定碳同位素证据) [J]. *Chin Sci Bull* (科学通报) **39**(23): 2172-2174
 Marion H. O'Leary. 1981. Carbon isotope fractionation in plants [J]. *Phytochem* **20**(4): 553-567
 Mook WJ, Bommerson JC, Staverman WH. 1974. Carbon isotope fractionation between dissolved bicarbonate and gaseous carbon dioxide [J]. *Earth Planet Sci Lett* **22**(2): 169-176
 Rodhe H. 1990. A comparison of the contribution of various gases to the greenhouse effect [J]. *Science* **248**(4960): 1217-1219
 Wang MX (王明星), Zhang RJ (张仁健), Zheng XH (郑循华).

2000. Sources and sinks of green house gases (温室气体的源与汇) [J]. *Clim Environ Res* (气候与环境研究) **5**(1): 75-79
 Wu YY (吴沿友), Xing DK (邢德科), Liu Y (刘莹). 2011. The Characteristics of Bicarbonate Used by Plant (植物利用碳酸氢根离子的特征分析) [J]. *Earth Environ* (地球与环境) **39**(2): 273-277
 Wu YY, Xing DK. 2012. Effect of bicarbonate treatment on photosynthetic assimilation of inorganic carbon in two plant species of Moraceae [J]. *Photosynthetica* **50**(4): 587-594
 Xing DK, Wu YY. 2012. Photosynthetic response of three climber plant species to osmotic stress induced by polyethylene glycol (PEG) 6000 [J]. *Acta Physiol Plant* **34**(5): 1659-1668