

DOI: 10.11931/guihaia.gxzw201309025

戴锡玲, 曹建国, 王全喜. 狗脊孢壁发育超微结构的研究[J]. 广西植物 2015, 35(2):187-193

Dai XL, Cao JG, Wang QX. Ultrastructure of the sporoderm development in *Woodwardia japonica* [J]. *Guihaia* 2015, 35(2):187-193

狗脊孢壁发育超微结构的研究

戴锡玲, 曹建国, 王全喜

(上海师范大学 生命与环境科学学院, 上海 200234)

摘要: 鳞毛蕨型孢子类型众多, 初步研究表明形态相似的孢子类型其孢壁发育特征存在差异, 因此有必要对各代表类群的孢壁发育进行深入研究。该文利用透射电镜对乌毛蕨科 (Blechnaceae) 狗脊 (*Woodwardia japonica*) 孢壁结构和发育的超微结构进行研究。结果表明: (1) 狗脊孢子囊的结构由外向内分别为孢子囊壁细胞、两层绒毡层细胞和孢子母细胞; (2) 狗脊孢子具乌毛蕨型 (Blechnoid type) 外壁, 表面光滑, 由两层构成, 裂缝区域具辐射状的槽; (3) 周壁属于空心型 (cavity type), 由四层构成, 从内向外分别为 P1、P2、P3 和 P4 层, 前三层叠合在一起, 层间有不同程度的空隙, P4 层与前三层之间具有明显而连续的空腔, 并隆起形成片状褶皱纹饰; (4) 有小球体和小杆共同参与孢子周壁的形成, 周壁部分或全部来源于孢子囊壁细胞。综上所述, 狗脊孢子与同属于鳞毛蕨型的贯众 (*Cyrtomium fortunei*) 和朝鲜介蕨 (*Dryothyrium coreanum*) 孢壁的发育在周壁结构、周壁各层的发育顺序、周壁来源和参与成壁的特征物质等方面存在差异。该研究有利于进一步理解蕨类植物孢壁所蕴含的分类和演化上的科学意义和价值。

关键词: 狗脊; 孢壁发育; 超微结构

中图分类号: Q944.57 文献标识码: A 文章编号: 1000-3142(2015)02-0187-07

Ultrastructure of the sporoderm development in *Woodwardia japonica*

DAI Xi-Ling, CAO Jian-Guo, WANG Quan-Xi

(College of Life and Environment Sciences, Shanghai Normal University, Shanghai 200234, China)

Abstract: There are many subtypes of spore in Dryopteroid type. Preliminary studies show that the characteristics of spore wall development vary even in the similar subtypes in the Dryopteris type. So it is necessary to study the spore wall development further of the representative species. The development of sporoderm of the fern *Woodwardia japonica* were studied using transmission electron microscope (TEM) in this study. The results were as followed: The sporangium was composed of sporangial wall cells, two layers of tapetal cells and spore mother cells from outer to the center. The mature spores of *W. japonica* possess exospore of Blechnoid type with smooth surface. The exspore consisted of two layers and there were radial canals. And the perispore was of cavity type, which consists of 4 layers, i. e. the P1, P2, P3 and P4 from the inner side to the outer side. The inner three layers, i. e. the P1, P2, P3 lied closely and narrow gaps were seen between the three layers. A broad cavity occurs between the P3 layer and P4 layer, which was the outmost layer of the perispore. The perispore forms the plicate lamellate ornamentation by local uplift. Spherules and rodlets were observed to participate the perispore formation. All or part of the perispore were derived from the material of the jacket cells of the sporangium. Although the spore type of *W. japonica*, *Cyrtomium fortunei* J. Sm. (Dryopteridaceae) and *Dryothyrium coreanum* (Christ) Tagawa (Athyraceae) belonged to the Dryopteroid type, the perispore structure devel-

收稿日期: 2014-02-27 修回日期: 2014-05-29

基金项目: 上海师范大学校理科研基金 (SK201231)

作者简介: 戴锡玲 (1973-) 女, 辽宁沈阳人, 博士, 副教授, 从事蕨类植物发育生物学研究, (E-mail) daixiling2010@shnu.edu.cn。

opment of the different layers of the perispore derivation of the perispore and the characteristic materials that form the perispore of *W. japonica* spores differed obviously from those of the ferns *Cyrtomium fortunei* and *Dryoathyrium coreanum*. The present investigation was beneficial to understand the scientific significance of the spore wall development in classification and phylogeny.

Key words: *Woodwardia japonica*; sporoderm development; ultrastructure

狗脊 (*Woodwardia japonica*) 隶属于乌毛蕨科 (Blechnaceae) 狗脊属 (*Woodwardia*)。狗脊孢子豆形, 两侧对称, 极面观椭圆形或近圆形, 赤道面观为超半圆形或椭圆形; 孢子大小为 $40 \mu\text{m} \times 50 \mu\text{m}$; 单裂缝, 裂缝长度为孢子长轴的 $2/3 \sim 3/4$; 外壁表面光滑; 由周壁形成孢子表面片状褶皱纹饰的轮廓, 有时表面具小而密的杆状附属物 (张玉龙等, 1976; 黄增泉, 1981; Tryon *et al.*, 1991; 王全喜等, 2010)。根据孢子对称性、壁层结构和表面纹饰等特征, 狗脊属孢子被归为鳞毛蕨型 (Dryopteroid-type)。鳞毛蕨型孢子具单裂缝, 外壁光滑, 由周壁形成孢子表面皱纹状、脊状、瘤块状、刺状、片状、鸡冠状和耳状等纹饰; 周壁两层, 内层紧贴外壁, 外层向外隆起形成褶皱, 在内外层之间具空隙。狗脊孢子属于具片状纹饰的鳞毛蕨型孢子, 与狗脊孢子属于同一类型的还有蹄盖蕨科 (Athyraceae) 安蕨属 (*Anisocampium*)、拟鳞毛蕨属 (*Kuniwatsukia*)、脆叶轴果蕨 (*Rhachidosorus blotianus*) 和短肠蕨属 (*Allantodia*) 的部分种、金星蕨科 (Thelypteridaceae) 针毛蕨属 (*Macrothelypteris*)、球子蕨科 (Onocleaceae) 荚果蕨属 (*Matteuccia*)、岩蕨科 (Woodsiaceae) 膀胱蕨属 (*Protowoodsia*) 以及岩蕨属 (*Woodsia*) 的部分种 (王全喜等, 2010)。鳞毛蕨型孢子种类较多, 其中, 具耳状纹饰的贯众 (*Cyrtomium fortunei*) (戴锡玲等, 2010) 和具脊状纹饰的朝鲜介蕨 (*Dryoathyrium coreanum*) (王全喜等, 2008) 的孢子壁发育过程已有研究, 而其他类型孢子纹饰的形成过程还不清楚。

本文利用透射电镜技术对我国产具片状纹饰鳞毛蕨型孢子的狗脊孢壁发育和纹饰的形成过程进行研究, 为蕨类植物的系统学和孢粉学研究提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 材料采集与固定

材料采自浙江天目山, 选择生长良好的植株上不同发育时期的材料迅速固定, 材料采集和固定同戴锡玲等 (2009) 的方法。

1.2 处理和观察

用于透射电镜观察的材料处理同戴锡玲等 (2009) 的方法。对其孢壁各发育阶段用 H-600 型透射电子显微镜观察照相。文中的数据均为测量 10 个典型材料后计算的平均值。

2 结果与分析

2.1 狗脊孢子外壁的形成

狗脊孢子囊的结构与大多薄囊蕨类植物一样, 由外向内分别为孢子囊壁细胞、两层绒毡层细胞和孢子母细胞。孢子母细胞排列紧密, 细胞核圆形且大; 绒毡层细胞为长方形, 其核明显, 为长椭圆形 (图版 I : 1)。孢子母细胞经过减数分裂形成四分孢子, 内层绒毡层侵入囊腔形成绒毡层原质团, 包围在孢子四分体周围, 四分孢子横切面为半圆形, 细胞核占孢子的绝大部分, 在近极面初始裂缝位置上孢子细胞质开始收缩 (图版 I : 2)。随着收缩, 孢子细胞质完全退出四分体痕褶, 最初的四分体痕褶纤细弯曲, 内层绒毡层完全侵入囊腔, 外层绒毡层开始退化变窄, 在近极面四分孢子之间出现不均匀分布的表面膜 (图版 I : 3)。此时由一层连续的片状体包围在四分孢子周围, 此层即为孢子外壁内层, 四分孢子之间的表面膜由纤维颗粒状物质构成 (图版 I : 4)。除四分体痕褶顶端部分外, 无定型孢粉素添加到外壁内层表面, 近极面孢粉素颗粒细小且较均匀地添加, 远极面孢粉素颗粒较大, 不均匀地添加, 此时, 孢子由半圆形收缩为不规则形, 表面粗糙, 外层绒毡层进一步降解 (图版 I : 5, 6)。在致密孢粉素的沉淀下, 除四分体痕褶顶端区域外, 孢子外壁外层逐渐增厚, 近极面厚于远极面, 孢子表面依然粗糙, 孢子囊腔中的绒毡层细胞核仍清晰可见 (图版 I : 7, 8)。随着绒毡层细胞的降解, 孢子囊壁细胞质变得浓厚, 细胞中充满染色深的球形颗粒, 颗粒直径为 $0.3 \sim 0.4 \mu\text{m}$, 这些颗粒在囊腔内壁和孢子表面也有分布 (图版 I : 9)。深色颗粒快速地添加到粗糙的孢子外壁表面并聚集, 使孢子表面呈现瘤状、疣状或颗粒状突起; 由于添加速度较快, 使孢子外壁内偶

尔会出现空腔,且在外壁外层的外侧清晰可见未完全均匀分布的孢粉素团块的痕迹(图版 II:1)。经过后期的颗粒状物快速添加,孢子四分体痕褶的顶端部分最终被成壁物质所覆盖,单裂缝形成(图版 II:2)。

在颗粒状物快速添加后,成壁物质经历沉积凝聚,使孢子表面由瘤状、疣状或颗粒状变得平坦,且横切面的孢粉素均匀分布,此时孢子外壁发育成熟。成熟孢子外壁表面光滑,由两层构成,即薄的片状内层和厚的孢粉素外层,近极面比远极面稍厚;裂缝区域具辐射状的槽;外壁内侧的深色部分由孢粉素的早期沉淀形成,外侧浅色部分为中后期的孢粉素沉积形成的(图版 II:3)。

2.2 狗脊孢子周壁的形成

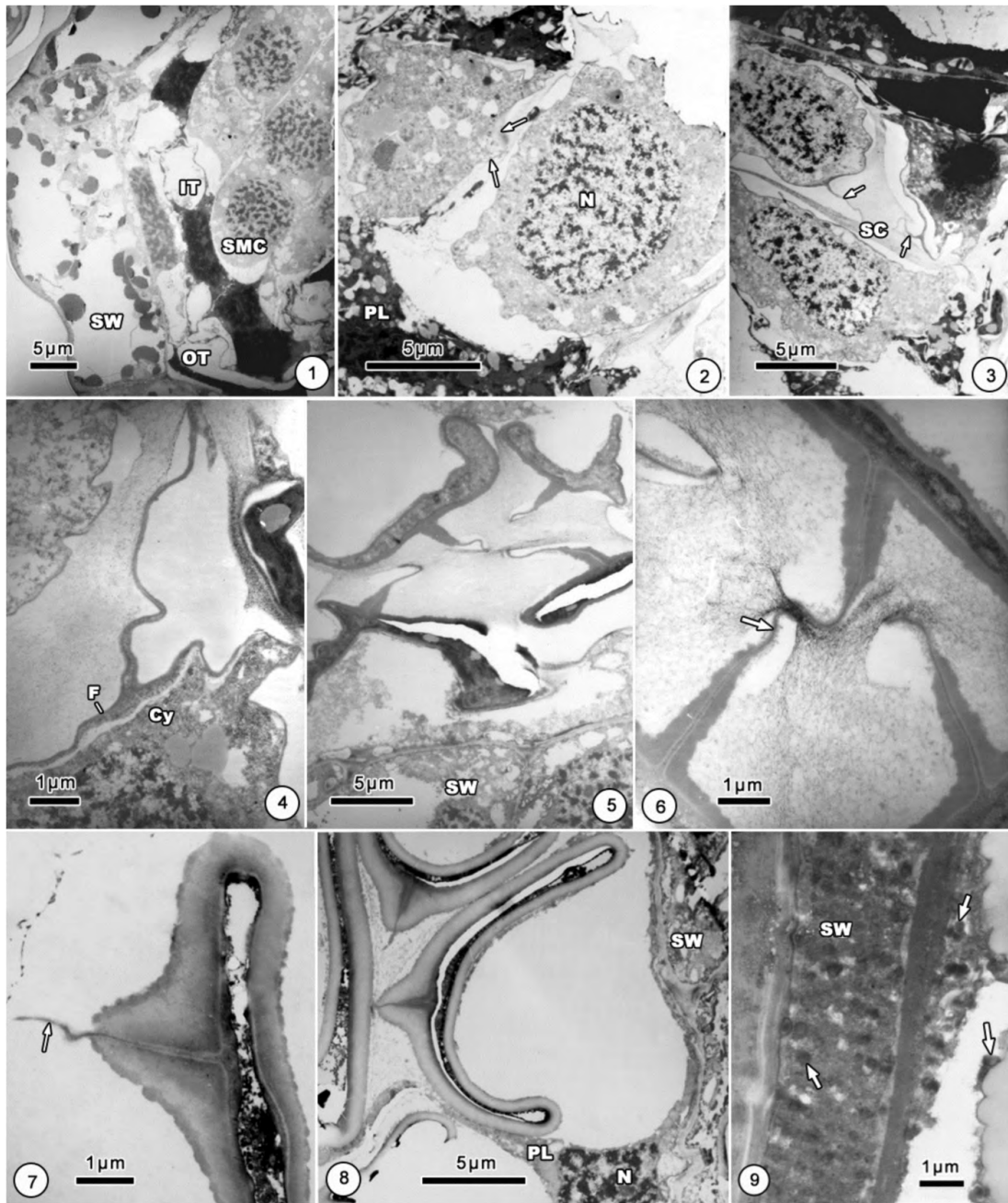
狗脊孢子周壁形成的早期阶段,在成熟孢子外壁上方出现短鳞,在短鳞表面积累了颗粒状物质(图版 II:4)。在短鳞沉积后,大量无定形的周壁物质团块不均匀地添加到孢子表面,使孢子表面出现疏松或紧实、高耸或平坦、厚薄不一的外貌,在孢子表面有时出现由球形颗粒围成的直径约 $0.5 \mu\text{m}$ 的空心球体,似小杆前体(图版 II:5,6)。短鳞不规则地紧密沉积于孢子表面,形成孢子周壁第一层(P1)的底部,其上由致密的染色深的团块覆盖,形成孢子周壁第一层(P1)的大部分,即顶部(图版 II:7)。在孢子周壁第一层(P1)形成的同时,孢子周壁的最外层,即第四层(P4)也随之形成,它是由 P1 层外侧高耸隆起的周壁物质凝缩而成的,在 P1 层表面偶尔可见空心的小杆,构成小杆的球形颗粒的轮廓,由于发生凝缩而消失(图版 II:8)。在孢子囊腔边缘近囊壁细胞内切向壁附近有大量小杆和部分小球体。小杆与孢子周壁 P1 层表面的相似,小杆和短鳞相互之间融合在一起,其间还夹杂着构成 P1 层顶部的深色球体。小球体多分散分布,直径约 $2 \mu\text{m}$,其内有直径约 $1.2 \mu\text{m}$ 的空腔,空腔内有类似于短鳞的多层同心膜结构,其表面和空腔中央有成壁物质沉积(图版 II:9,10)。周壁 P1 层和 P4 层形成后,孢子表面的片状褶皱纹饰的轮廓已经形成,由于孢子收缩导致 P1 层和 P4 层之间存在较大的空腔,在 P4 层内侧下方有少量成壁物质分布(图版 III:1)。随后, P1 层的底部短鳞由无规则排列变为垂直于孢子表面的纵向规则排列,顶部也由均质变为粗细和染色不一的柱状结构纵向排列,在 P1 层和 P4 层之间的空腔中有染色不一的团块添加到 P1 层表面(图版

III:2) 此时,在囊壁细胞内切向壁附近和孢子 P4 层表面也有这些团块或球体成层分布(图版 III:3),孢子囊内切向壁降解退化为疏松的片层状,有利于成壁物质由囊壁细胞向囊腔运输(图版 III:4),囊壁细胞中的成壁物质(如深色球体和无定型物质)可以聚集成层,该层再以螺旋状的方式卷曲成球状,直径约 $3 \mu\text{m}$,层间和球体中央有空腔,该球体可穿过降解后的囊壁细胞内切向壁进入囊腔(图版 III:5)。团块不均匀地添加到 P1 层表面,最终完全覆盖 P1 层,形成 P2 层, P1 层和 P2 层之间存在空隙,在 P4 层表面具杆状突起(图版 III:6)。在 P2 层表面继续断续地、疏松地添加与 P2 层相同的物质,形成 P3 层(图版 III:7)。至此,孢子周壁最终形成。

成熟孢子周壁较厚,与外壁结合不紧密,两者易脱离。周壁包括如下四层: P1 层较致密,表面较平坦,与孢子外壁结合较紧密,少有空隙; P2 层表面凹凸不平,与 P1 层之间略有空隙; P3 层表面平坦,但不连续,与 P2 层之间空隙较大; P4 层致密而连续,与 P3 层之间存在宽而明显的空腔,由该层形成孢子片状褶皱纹饰的轮廓。孢子细胞质中具大量大小不一的深色球形储藏物(图版 III:8,9)。

3 讨论与结论

狗脊孢子外壁由 2 层构成,表面光滑,属于典型的乌毛蕨型(Blechnoid type)外壁,与前人的研究结果一致(Tryon *et al.*, 1991; 王全喜等, 2010)。狗脊孢子周壁属于空心型(Cavity type),由四层构成,由内到外分别为 P1、P2、P3 和 P4 层,前三层叠合在一起,覆盖在外壁表面,但层间都有不同程度的空隙, P4 层与前三层之间的空隙最大,并隆起形成片状褶皱纹饰, Tryon *et al.* (1991) 认为其孢子周壁两层,内层紧贴外壁,外层向外隆起形成褶皱,在两层间具空隙。通过比较可知, Tryon *et al.* (1991) 认为的周壁内层其实是由彼此分离的三层构成的,而非一层。具空心型周壁的孢子通常是单裂缝的,外壁通常是乌毛蕨型,孢子的主要轮廓和最大的部分通常由精细的周壁形成,周壁覆盖在相对平整但较薄的外壁上,周壁外层形成隆起,周壁的层数和层的厚度存在差别,周壁可能包括一个复杂的带辐射状小柱的层。狗脊周壁 P1 层的底部即为辐射状的小柱层,这种柱状结构与许多被子植物花粉壁中的小柱(梁静南等, 2009; 席湘媛, 2001; 徐凤霞, 2002; 徐凤霞等, 2003) 类似,但花粉中的小柱是由在发育和结构中明



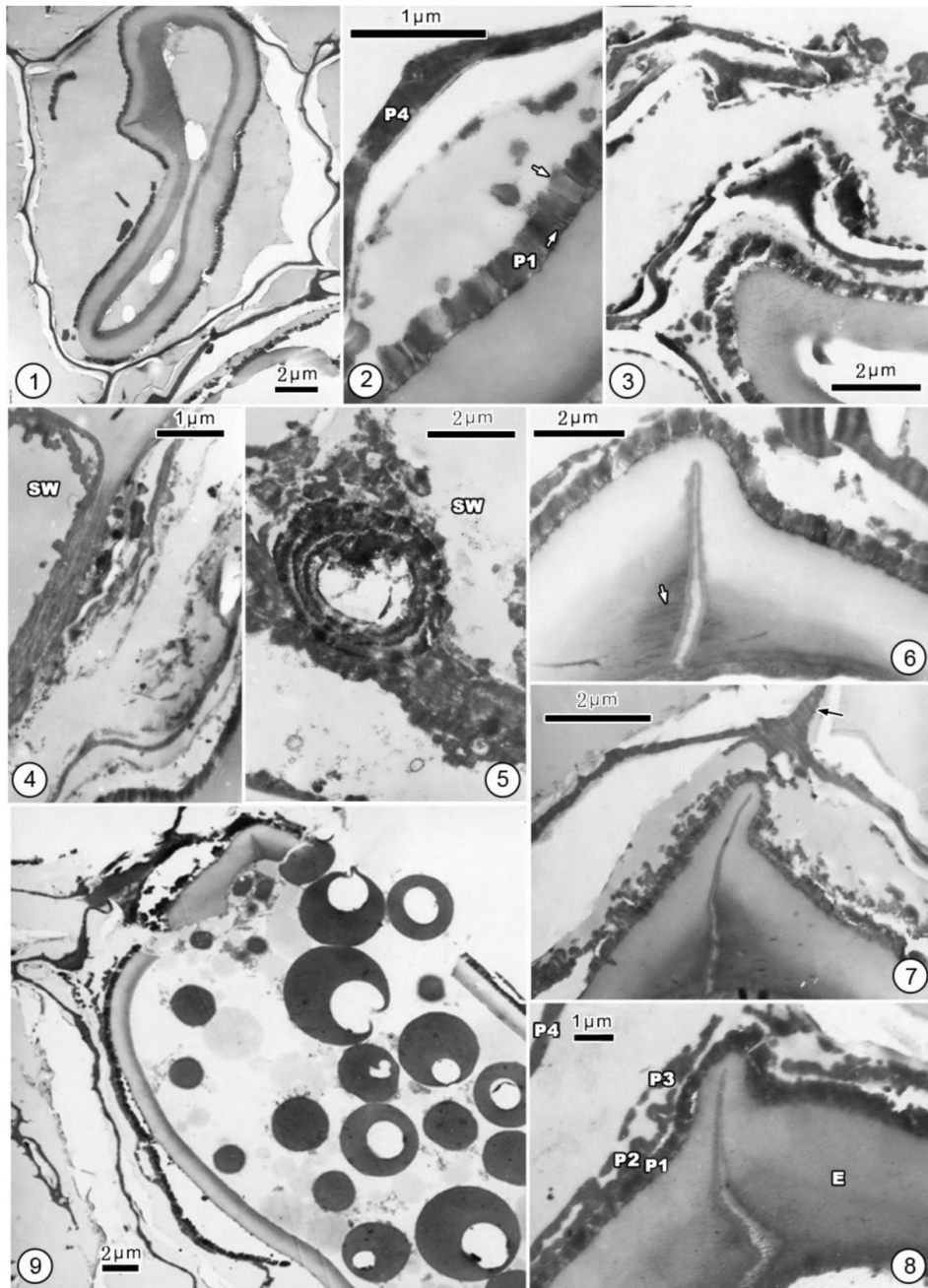
图版 I 狗脊孢壁发育的超微结构 1. 孢子母细胞时期, 示孢子囊结构; 2. 减数分裂后的四分孢子, 箭头示早期四分体痕褶形成位置; 3. 四分孢子, 箭头示纤细狭长的四分体痕褶; 4. 四分孢子; 5. 孢子外壁外层形成时期; 6-7. 孢子外壁外层形成时期, 箭头示顶端未添加孢粉素的四分体痕褶; 8. 孢子外壁外层形成时期; 9. 孢子外壁外层形成时期, 箭头示孢子囊壁细胞内、孢子囊腔和孢子表面的球体。SW. 孢子囊壁; OT. 外层绒毡层; IT. 内层绒毡层; SMC. 孢子母细胞; PL. 周原质团绒毡层; N. 细胞核; SC. 表面膜; Cy. 细胞质; F. 片状体。

Plate I Ultrastructure of the sporoderm development in *Woodwardia japonica* 1. Spore mother cell stage showing the sporangium structure; 2. Early stage of the tetraspore arrows show the laesural fold; 3. Tetraspore arrows show the line-shaped tetraspore laesural fold; 4. Tetraspore; 5. Formation of the outer layer of the exospore; 6-7. Formation of the outer layer of the exospore arrows show the laesural fold without deposition of sporopollenin on the upper part of the laesural fold; 8. Formation of the out layer of the exospore; 9. Formation of the out layer of the exospore arrows show the spherules in the sporangium wall cells in the cavity of the sporangium and on the surface of the spore. SW. Sporangium wall; OT. Outer tapetum; IT. Inner tapetum; SMC. Spore mother cell; PL. Plasmodium; N. Nucleus; SC. Surface coat; Cy. Cytoplasm; F. Sheet.

显不同于孢子周壁的外壁形成的,也许两者在机械支持或贮藏方面具有共同的功能。

属于鳞毛蕨型孢子的植物种类较多(王全喜等 2010) 将其中具片状纹饰的狗脊孢子与具耳状

纹饰的贯众孢子壁(戴锡玲等 2010)和具脊状纹饰的朝鲜介蕨孢子壁(王全喜等 2008)的发育进行比较发现,它们的孢子外壁结构相似,都为乌毛蕨型,均由周壁最外层隆起形成褶皱纹饰,周壁都属于空

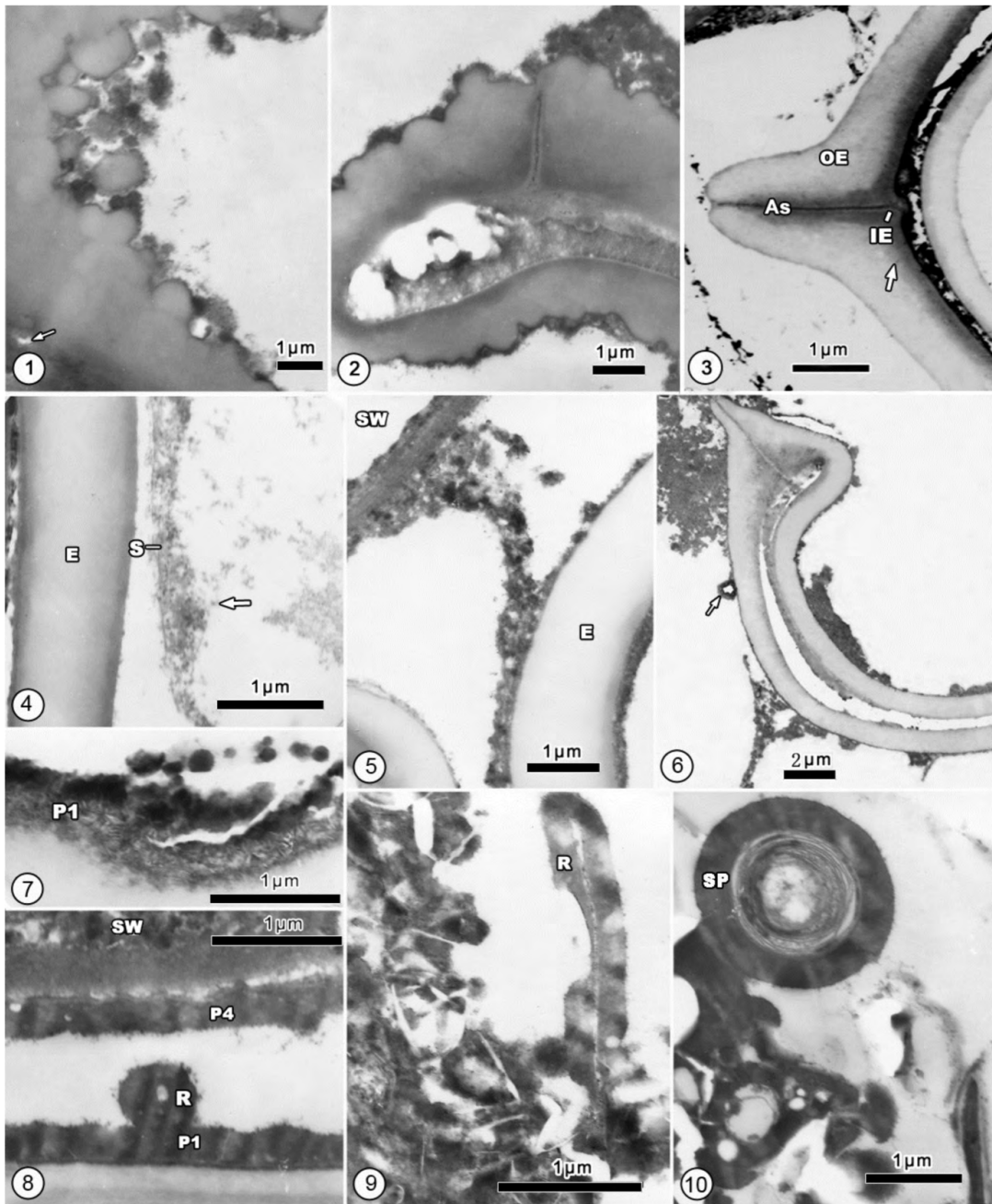


图版 II 狗脊孢壁发育的超微结构 1. 孢子外壁外层形成时期, 箭头示外壁中的空腔; 2. 孢子外壁外层形成时期; 3. 成熟孢子外壁, 箭头示槽; 4. 孢子周壁 P1 层形成时期, 箭头示颗粒状物; 5. 孢子周壁 P1 层形成时期; 6. 孢子周壁 P1 层形成时期, 箭头示小杆前体; 7. 孢子周壁 P1 层形成时期; 8. 孢子周壁 P1 和 P4 层形成时期; 9. 孢子囊腔中的小杆; 10. 孢子囊腔中的小球体。As. 裂缝; IE. 外壁内层; OE. 外壁外层; E. 外壁; S. 鳞片; SW. 孢子囊壁; R. 小杆; Sp. 小球体; P1. 周壁第一层; P4. 周壁第四层。

Plate II Ultrastructure of the sporoderm development in *W. japonica* 1. Formation of the outer layer of the exospore; arrow shows the lumen in the exospore; 2. Formation of the outer layer of the exospore; 3. Exospore of the matured spore; arrow shows the canals; 4. Formation of P1 layer of the perispore; arrow shows the granular materials; 5. Formation of P1 layer of the perispore; 6. Formation of P1 layer of the perispore; arrow shows the precursor of the rodlet; 7. Formation of P1 layer of the perispore; 8. Formation of P1 and P4 layers of the perispore; 9. Rodlet in the sporangium cavity; 10. Spherulles in the sporangium cavity. As. Apertural slit; IE. Inner exospore; OE. Outer exospore; E. Exospore; S. Scale; SW. Sporangial wall; R. Rodlet; Sp. Spherulle; P1. The first layer of perispore; P4. The fourth layer of perispore.

心型;但它们的孢壁发育方式存在如下显著不同:①周壁结构:贯众和朝鲜介蕨的孢子周壁由周壁内层和周壁外层构成,其中内层薄,外层隆起形成耳状和脊状褶皱纹饰,两层间只在褶皱下方存在空腔,褶皱之间的两层是相连的;而狗脊孢子周壁由 4 层构成,

由最外的 P4 层隆起形成片状褶皱纹饰,P4 层与其他 3 层之间存在连续的明显空腔;②周壁发育顺序:贯众和朝鲜介蕨孢子是先形成周壁内层,再形成周壁外层,即由内而外发育;而狗脊孢子是 P1 和 P4 层先形成,再是 P2 层,最后是 P3 层形成,即先两边后



图版 III 狗脊孢壁发育的超微结构 1-4. 孢子周壁 P2 层形成时期, 箭头示 P1 层底部的短鳞和顶部的柱状结构; 5. 孢子囊壁细胞中的螺旋状球体; 6. 孢子周壁 P2 层形成时期, 箭头示槽; 7. 孢子周壁 P2 和 P3 层形成时期, 箭头示片状褶皱; 8-9. 成熟孢子周壁. SW. 孢子囊壁; E. 外壁; P1. 周壁第一层; P2. 周壁第二层; P3. 周壁第三层; P4. 周壁第四层.

Plate III Ultrastructure of the sporoderm development in *W. japonica* 1-4. Formation of P2 layer of the perispore, arrows show the short scales in the base and rodlets on the top of the P1 layer; 5. Spiral spherule is seen in the sporangial wall cell; 6. Formation of P2 layer of the perispore, arrow shows the canals; 7. Formation of P2 and P3 layers of the perispore, arrow shows the lamellate fold; 8-9. Perispore of the matured spores. SW. Sporangial wall; E. Exospore; P1. The first layer of the perispore; P2. The second layer of the perispore; P3. The third layer of the perispore; P4. The fourth layer of the perispore.

中央的发育顺序;③周壁来源:朝鲜介蕨和贯众的孢子周壁来自于绒毡层残余物,狗脊孢子外壁形成时孢子囊壁细胞已有参与其形成的迹象,因此,其周壁部分或全部来源于囊壁细胞;④参与成壁的特征结构:小球(Glubule)参与了贯众孢子壁的形成,而小

球体(Spherulle)和小杆(Rodlet)共同参与了狗脊孢子壁的形成。

综上所述,形态相似的孢子其发育特征可能存在差异。因此,在进行孢子形态观察的基础上有必要对各代表类群的孢壁发育进行深入地研究,这样

有利于更深刻地理解蕨类植物孢壁所蕴含的科学意义和价值。

参考文献:

- Dai XL(戴锡玲), Cao JG(曹建国), Zhu RL(朱瑞良), *et al.*. 2009. Study on the structure and development of sporoderm of *Lygodium japonicum* (Thunb.) Sw. (Lygodiaceae) (海金沙孢子壁结构和发育的研究) [J]. *Acta Bot Boreal-Occident Sin* (西北植物学报) 27(7):1 328 - 1 334
- Dai XL(戴锡玲), Wang QX(王全喜), Zhu RL(朱瑞良). 2010. Study on the structure and development of sporoderm of *Cyrtomium fortunei* J. Sm. (Dryopteridaceae) (贯众孢子壁的结构和发育的研究) [J]. *J Shanghai Norm Univ* (上海师范大学学报) 39(4):402 - 407
- Huang TC(黄增泉). 1981. Spore Flora of Taiwan [M]. Taipei: Meit ai Col or Print Co. L td.
- Liang JN(梁静南), Liu N(刘宁). 2009. Ultrastructural observation on the pollen wall development in *Eucommia ulmoides* Oliv. (杜仲花粉壁发育的超微结构观察) [J]. *Acta Bot Boreal-Occident Sin* (西北植物学报) 29(9):1 822 - 1 827
- Tryon AF, Lugardon B. 1991. Spores of the Pteridophyta [M]. New York: Spriger-Verlag Inc
- Wang QX(王全喜), Dai XL(戴锡玲), Cao JG(曹建国). 2008. Study on the development of perispore of *Dryothyrium coreanum* (Christ) Tagawa (朝鲜介蕨孢子周壁发育的研究) [J]. *Acta Bot Boreal-Occident Sin* (西北植物学报) 28(2):289 - 297
- Wang QX(王全喜), Dai XL(戴锡玲). 2010. Spores of Polypodiales (Filicales) from China(中国水龙骨科(真蕨目)植物孢子形态的研究) [M]. Beijing(北京): Science Press(科学出版社)
- Xu XY(徐凤霞), Gong X(龚洵). 2003. Study on pollen morphology of *Alcimandra cathartii* (长蕊木兰花粉形态观察) [J]. *Guihaia* (广西植物) 23(4):321 - 322
- Xu XY(徐凤霞). 2002. Study on pollen morphology of *Parakmeria lotungensis* (乐东拟单性木兰花粉形态观察) [J]. *Guihaia* (广西植物) 22(2):157 - 159
- Xi XY(席湘媛). 2001. Ultrastructure of mature pollen in Peanut (*Arachis hypogaea*) (花生成熟花粉的超微结构) [J]. *Acta Bot Yunnan* (云南植物研究) 23(2):231 - 235
- Zhang YL(张玉龙), Xi YZ(席以珍), Zhang JT(张金谈), *et al.*. 1976. Spores of Fern China (中国蕨类植物孢子形态) [M]. Beijing(北京): Science Press(科学出版社)
- (上接第 230 页 Continue from page 230)
- Li YH(李玉晖). 2003. Study on regulating cross - incompatibility of distant hybridization in stone fruit (核果类果树远缘杂交不亲和性调控研究) [D]. Tai'an(泰安): Shandong Agric Univ (山东农业大学)
- Li YH(李玉晖), Chen XS(陈学森), Yang HH(杨红花), *et al.*. 2003. Report of distant hybridization in stone fruit crops(核果类果树远缘杂交试验初报) [J]. *J Shandong Agric Univ: Nat Sci Ed* (山东农业大学学报·自然科学版) 34(3):369 - 372
- Liang Q(梁青), Chen XS(陈学森), Zhang LJ(张立杰), *et al.*. 2006. Effects of parental cultivars on cross compatibility and embryo rescue in interspecific crosses between *Prunus avium* and *Prunus pseudocerasus* (亲本品种对樱桃远缘杂交亲和性及胚抢救的影响) [J]. *J Fruit Sci* (果树学报) 23(3):388 - 391
- Liu HF(刘焕芳), Chen XS(陈学森), Duan CG(段成国), *et al.*. 2004. Embryo rescue and identification of hybrids between sweet cherry and Chinese cherry(甜樱桃与中国樱桃杂种的胚抢救及杂种鉴定) [J]. *Acta Horti Sin* (园艺学报) 31(3):303 - 308
- Lü XL(吕秀兰), Liu YQ(刘杨青), Zhou YQ(周永清), *et al.*. 2005. Economic character and quality analysis of sweet cherry in different nature area of Sichuan(四川不同生态区甜樱桃果实经济性状及品质分析) [J]. *S Chin Fruits* (中国南方果树) 34(3):75 - 76
- Qiao YC(乔燕春), Lin SQ(林顺权), Yang XH(杨向晖), *et al.*. 2010. Identification of intraspecific and interspecific hybridizations in Loquat (*Eriobotrya*) using RAPD molecular markers(普通枇杷种内和种间杂种苗的 RAPD 鉴定) [J]. *J Fruit Sci* (果树学报) 27(3):385 - 390
- Sassa H, Nishio T, Koyama Y *et al.*. 1996. Self-incompatibility(S) alleles of the Rosaceae encode members of a distinct class of the T2/S ribonuclease superfamily [J]. *Mil Gen Genet* 250:547 - 557
- Wang R(王然), Wang CR(王成荣), Zheng KW(郑开文), *et al.*. 1992. Studies of karyotype on drupe species in Rosaceae(蔷薇科若干种核果类果树植物的核型分析) [J]. *J Laiyang Agric Coll* (莱阳农学院学报) 9(2):123 - 129
- Yang HH(杨红花), Lu JC(卢继承), Li W(李伟), *et al.*. 2006. A review of advance in distant hybridization of fruit crop's breeding (远缘杂交理论在果树育种实践中的研究进展) [J]. *J Shandong Agric Univ: Nat Sci Ed* (山东农业大学学报·自然科学版) 37(1):145 - 148
- Yü DJ(俞德浚), Lu LD(陆玲娣), Gu CZ(谷翠芝), *et al.*. 1986. The Flora of China, Vol. 38 (中国植物志第 38 卷) [M]. Beijing: Science Press (北京: 科学出版社):41 - 89
- Zeng Y(曾焯), Mou YH(牟蕴慧), Zhen CF(甄灿福), *et al.*. 2000. Preliminary study on creation and utilization in distant hybrid of plum and apricot(李、杏远缘杂交种的创造及其利用研究) [J]. *Northern Horti* (北方园艺) 6:22 - 26
- Zhang H(张辉), Liu L(刘鏊). 1998. The genetic diversity of *Castanea mollissima* and the effect of artificial selection(板栗群体的遗传多样性及人工选择的影响) [J]. *Acta Bot Yunnanica* (云南植物研究) 20(1):81 - 88
- Zhang QX(张启翔). 1987. Distant hybridization and cold breeding of Plum(I) analysis blossom pollination habits and distant hybridization in plum(梅花远缘杂交与抗寒育种(I)梅开花授粉习性及其远缘杂交的探讨) [J]. *J Beijing For Univ* (北京林业大学学报) 9(1):69 - 79