

小桐子传粉生物学研究

杨 清^{1,2}, 彭代平¹, 段柱标¹, 王正良¹, 孙启祥³

(1 中国科学院西双版纳热带植物园, 云南 勐仑 666303 2 中国林业科学研究院、国际竹藤网络中心 研究生院, 北京 100091; 3 中国林业科学研究院 林业研究所, 国家林业局林木培育重点实验室, 北京 100091)

摘要: 对小桐子 *Jatropha curcas* 访花昆虫种类与访花行为、花粉活力、交配系统等试验观测的结果表明: 该植物的访花昆虫有 17 种, 其中 11 种为有效传粉昆虫, 主要传粉者为意大利蜂 *Apis mellifera*, 中华蜜蜂 *Apis cerana* 和迁粉蝶 *Catopsilia pomona*, 昆虫访花高峰每天有 2 次, 第 1 次于花开后 2 h (10:00—12:00) 左右, 第 2 次为 16:00—17:00, 花刚开放花粉就具有较高的活力, 5 d 以后还可达 37.1%; 柱头于开花当日便具有可授性, 可授期可延续到花后 6 d 左右; 人工自花和异花授粉的结果率分别为 87.93% 和 86.66%, 明显高于自然传粉的结果率, 去雄后自然传粉的结果率为 68.28%, 明显低于自然条件下的结果率, 表明小桐子不存在自交不亲和, 但具有异花传粉的倾向, 其结果率高低与柱头接受到的花粉数量有一定的相关性。

关键词: 小桐子; 繁殖生物学; 访花机制; 花粉活力; 柱头可授性; 交配系统

中图分类号: Q944.43

文献标识码: A

文章编号: 1001-411X(2007)03-0062-05

Study on Pollination Biology of *Jatropha curcas* (Euphorbiaceae)

YANG Qing^{1,2}, PENG Dai-ping¹, DUAN Zhu-biao¹, WANG Zheng-liang¹, SUN Qi-xiang³

(1 Xishuangbanna Tropical Botanic Gardens, the Chinese Academy of Sciences, Menglin 666303, China 2 Graduate School of Chinese Academy of Forestry & International Centre for Bamboo and Rattan Beijing 100091, China 3 Institute of Forestry, Chinese Academy of Forestry/Key Laboratory of Forest Cultivation, State Forestry Administration Beijing 100091, China)

Abstract Pollination biology of *Jatropha curcas* (Euphorbiaceae) was studied by recording floral visitor species and their behavior, fruit set and seed production, visiting frequency and duration. The results showed that 17 species of floral visitors were recorded during the observation period and 11 species of them were pollinators. *Apis mellifera*, *Apis cerana* and *Catopsilia pomona* were the most effective pollinators due to their higher visiting frequencies. There were two floral visiting peaks at 10:00—12:00 and 16:00—17:00 in everyday. The pollen activities of flowers had 5–6 d. The fruit sets of artificial self-pollination, artificial cross-pollination and natural pollination were 87.93%, 86.66% and 76.42%, respectively, which indicated *Jatropha curcas* was self-compatible and tended to cross-pollination.

Key words *Jatropha curcas*; pollination biology; floral visiting mechanism; pollen activity; stigma receptivity; mating system

小桐子 *Jatropha curcas* L., 又名膏桐、麻疯树、黑皂树、木花生、油芦子、老胖果等, 属大戟科 Euphorbiaceae 麻疯树属 *Jatropha* 落叶灌木或小乔木。原产热

带美洲, 现在我国云南、海南、广东、广西、四川和贵州有栽培或逸野^[1]。该植物种仁的油质量分数可达 61.5%, 是热带地区一种极为适宜的生物柴油原料

收稿日期: 2006-11-29

作者简介: 杨 清 (1969—), 男, 副研究员, 博士研究生; 通讯作者: 孙启祥 (1964—), 男, 研究员, 博士, E-mail: sunqx@263.net

基金项目: 中国科学院方向性项目“能源植物资源筛选评价与小桐子规模化种植关键技术研究”(KSCX2-YW-G-027); 中国科学院“西部之光”人才培养项目“能源植物小桐子育种与高产栽培研究”

植物^[2-3]。此外,小桐子的种子含有多种活性成分,具有重要的农药和医药价值,是一种极具有综合开发价值的生物质能植物材料^[69]。Dehagan等^[10]认为蛾类是其重要访花昆虫,当在温室无人工授粉条件下,小桐子不结实,但自花授粉可结实。Heller^[11]在塞内加尔(西非国家)观察到同一个花序里面,其雄花比雌花要晚开放,并认为这种机制促进了异交授粉。但Kiefer^[12]在塞内加尔西部佛得角(非洲最西端的岬角)没有观察到这种现象,认为这种机制有可能是受环境的影响。总之,有关小桐子传粉生物学方面的报道不多,且存在诸多争议,特别是鲜见繁育系统检测方面的报道。本文对小桐子的访花昆虫种类与数量、访花频率、花粉活力及柱头可授性、访花机制及其不同授粉方式的结实率以及相互关系作了研究,并在此基础上探求其访花机制与交配系统的关系,以期为提高小桐子种子产量和遗传品质,进一步完善小桐子的生殖生物学理论提供依据。

1 材料与方法

1.1 研究地点

观察样点设在中国科学院西双版纳热带植物园小桐子栽培试验地内。地点位于西双版纳勐腊县勐仑镇,21°41'N,101°25'E,海拔600m,属热带季风气候,干湿季分明,11月—次年4月为干旱季,5—10月为雨季,年均温21.8℃,≥10℃积温7459℃,最热月(7月)均温23.9℃,最冷月(1月)均温13.9℃,绝对最低温3.7℃,绝对最高温40.5℃;年降雨量1454mm,雨季降雨量占全年的86%,冬春多雾,雾日平均145.5d,年平均相对湿度85%;土壤为砖红壤土,pH4.6^[13]。

1.2 研究方法

1.2.1 访花昆虫的种类和访花频率 参照Kudo等^[14]和Spina等^[15]的方法,于盛花期选择6个花序,从7:00—19:00进行连续观察,共观察5d,记录访花昆虫的类别和访花频率。采集访花昆虫,毒瓶杀死,阴干制成标本,鉴定到科或种,体视镜下检查昆虫携带的花粉情况。

1.2.2 花粉活力和柱头可授性测定 用于定位观察的居群占地约0.53hm²,距其最近的居群约800m。花粉活力测定用过氧化酶法^[16],去雌后保留雄花套袋,逐日测定,直到雄花自然掉落为止,每次取5朵花,每朵花制成5个片,在体视镜下每个片计3个视野。花粉活力率(或花粉萌发率)=有萌发活力的花粉粒数目/花粉粒总数×100%,每次设3个重复,取平均值。柱头可授性测定用去雄套袋法,间隔不同天数人工授粉后再套袋,7d后去袋,30d后检查坐果

率,设3个重复,每次测定50~100个雌花。

1.2.3 繁育系统检测 按照Cruden^[17]的方法统计花粉胚珠比,设开花前套袋、人工自花授粉后套袋、开花前去雄不套袋、居群内人工异花授粉和居群内自然授粉等处理,检测小桐子的基本繁育系统。套袋用“无纺布”制成,试验均在主花序上进行,每个处理重复3次,每次雌花数量为50~200朵,授粉后1个月统计结果率。

2 结果与分析

2.1 访花昆虫的种类及访花频率

通过5d的观察和适当采集访花昆虫标本(每种采集3~5个,以避免影响种群及其访花行为)鉴定,观察记录到的访花昆虫共17种(表1)。根据这些昆虫的访花数量、行为及其频率不同,将它们分为3种不同的访花类型:(1)迁粉蝶*Catopsilia pomona*、中华蜜蜂*Apis cerana*、意大利蜂*Apis mellifera*,其数量占访花昆虫的大多数;(2)其他蜂类和蝇类,包括黑足细条蜂*Habrophotula nigripes*、金环胡蜂*Vespa mandarinia*、眼蝶*Mycalesis* sp、泥蜂*Sphecid* sp、黄京蚁*Oecophylla smaragdina*、蚁科*Formicidae* sp(1种)、大头丽蝇*Chrysomya megacephala*等多种蜂类和蝇类,种类虽多,数量很少;(3)其他访花者,如芒果果核象甲*Sternochetes mangiferae*、猎蝽*Panthous excellens*。

表 1 小桐子花期访花昆虫名录及其访花方式

Tab 1 List of floral visitor during the flowering period of *Jatropha curcas*

访花昆虫 floral visitors	访花方式 flower visited way
中华蜜蜂 <i>Apis cerana</i>	盗蜜、采集花粉、传粉
意大利蜂 <i>Apis mellifera</i>	盗蜜、采集花粉、传粉
黑足细条蜂 <i>Habrophotula nigripes</i>	盗蜜、采集花粉、传粉
黄绿彩带蜂 <i>Nomia strigata</i>	盗蜜、采集花粉、传粉
金环胡蜂 <i>Vespa mandarinia</i>	采集花粉、传粉
泥蜂 <i>Sphecid</i> sp (1种)	采集花粉、传粉
黄京蚁 <i>Oecophylla smaragdina</i>	捕食
蚁科 <i>Formicidae</i> sp (2种)	捕食
迁粉蝶 <i>Catopsilia pomona</i>	盗蜜、传粉
眼蝶 <i>Mycalesis</i> sp (1种)	盗蜜、传粉
芒果果核象甲 <i>Sternochetes mangiferae</i>	捕食
象鼻虫科 <i>Curculionidae</i> sp (1种)	捕食
大头丽蝇 <i>Chrysomya megacephala</i>	传粉
红蝽 <i>Dindymus</i> sp (1种)	捕食
猎蝽 <i>Panthous excellens</i>	捕食

红蜡 *Dindymus* sp.、蚁科(另 1 种)等仅在个别居群偶尔观察到。从访花昆虫的活动规律来看,上午 9:00 开始有昆虫访花,一直持续到下午 18:00 每天有 2 次高峰期(图 1),一次是上午(10:00—12:00),另一次是下午(16:00—17:00),一般访花高峰期出现在每日的最高气温到来之前或之后。

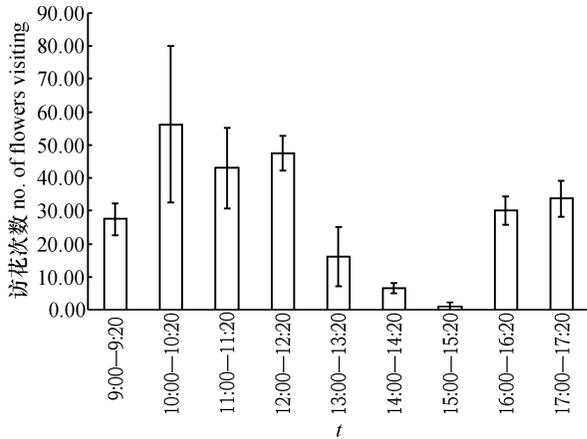


图 1 不同时间段昆虫访花次数

Fig 1 The number of insect visiting flowers at different time

从昆虫在雌花、雄花的停留时间、访花频率以及体视镜下观察体表是否有花粉可知,有 11 种访花昆虫具有传粉作用,中华蜜蜂、意大利蜂、迁粉蝶、黄绿彩带蜂 *Naniv strigata*、黑足细条蜂、金环胡蜂、泥蜂(1 种)、大头丽蝇是有效传粉者,在访花过程中用足或喙碰触花药及柱头,在吸取花蜜、采集花粉时完成了传粉工作。在花期访花的传粉昆虫中,迁粉蝶的访花频率最高,访花次数占整个访花昆虫的 60% 以上,且停留时间较长,一般为 30~90 s 最长的可达 180 s 是最有效的传粉者;中华蜜蜂、意大利蜂访花频率也较高,访花次数占整个访花昆虫的 20% 以上,不同的蜜蜂个体在停留时间上有很大的差异,一般不会超过 10 s 一个中华蜜蜂在一朵花上的最长停留时间达 35 s 而最短的几乎未在花上停留,仅仅是钻进去即出来,但已完成了传粉行为,也是最有效的传粉者。蚁类访花主要是偷取花蜜或捕食,因其运动能力限制,不是有效传粉者。芒果果核象甲、红蜡、猎蜡等昆虫主要是危害小桐子嫩叶(枝),可能在无意识的访花小桐子过程中,会带走少量的花粉粒,对小桐子的传粉贡献也是极其有限的。

2.2 花粉活力测定

试验结果表明,小桐子花粉在开花后就具有活力,1 d 后还保持较高的萌发率(>90%),3 d 后花粉萌发率下降到 67.31%,3.5 d 后花粉萌发率开始急剧下降,到第 4 d 花粉萌发率下降到 39.40%,但到 5 d 以后花粉萌发率还可达 37.11%(图 2)。说明

小桐子花粉在自然状态下在较长的时间还具有活力。所以,在人工授粉和杂交育种中,如需要贮藏花粉,只要控制在低温、黑暗的冰箱中 4℃ 冷藏的条件下,就完全可满足生产与科研的需要。

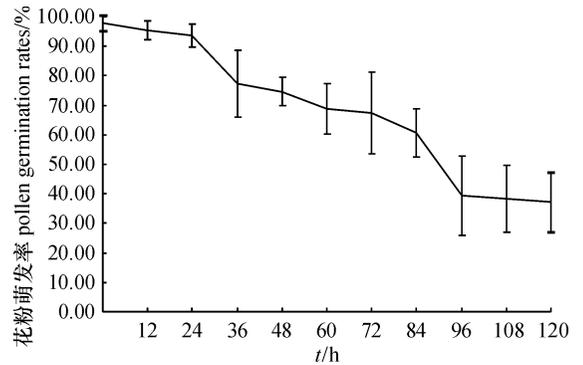


图 2 花粉萌发率变化

Fig 2 Variation of pollen germination rates

2.3 柱头可授性检测

自然条件下,由于访花昆虫的访花活动频繁,使小桐子的结果率达 76.42%。随机取 500 个成熟果实,共剥出种子 1427 粒,其中饱满种子 1256 粒,饱满种子率为 88.02%,平均每果实含种子 2.85 粒。选取饱满种子,测定其种子活力为 100%,饱满种子在模拟自然条件下的萌发率达 96% 以上。

小桐子开花后,柱头无明显分泌物,其基部周围有少量花蜜,雌花、雄花一般在早晨 8:00 左右开始开放,直到 11:00 开放完毕,开花当日上午 10:00 左右,蜜腺开始分泌蜜汁,蜜汁的分泌可延续到 3 d 左右。授粉后的柱头,其形态无明显变化,只是在授粉 3~4 h 后,柱头顶端开始变黑。柱头可授性的检测结果(表 2)表明:开花当日,柱头便具有可授性,结果率可达 50%,花后第 2 d 授粉的结果率最高,达 60%,以后逐日下降,花后第 6 d 授粉的结果率仍有 13.33%,也就是说,柱头的可授期可延续到花后 6 d 左右。

表 2 小桐子柱头可授性的检测结果

Tab 2 Stigma receptivity of *Jatropha curcas*

t^1 / d	花朵数 no of flower	结果数目 no of fruit	结果率 fruit-setting rates %
1	30	15	50.00
2	25	15	60.00
3	35	19	54.28
4	30	13	43.33
5	35	12	34.28
6	30	4	13.33

1)指开花至授粉的时间

2.4 繁育系统检测

2.4.1 无性繁殖 在小桐子居群附近都随处可见实生苗,在自然条件下通过挖根观察,没有发现以根

茎进行无性繁殖的现象, 说明小桐子主要是以种子进行有性繁殖的. 利用茎杆扦插, 其繁殖成活率达 95% 以上, 定植当年就开花结果.

2.4.2 有性生殖 在野外种群中布设的所有载玻片上均未观察到小桐子的花粉粒, 说明小桐子不是风媒花. 利用套袋、去雄和人工授粉对小桐子的基本繁育系统做了检测 (表 3), 从表 3 可见: 小桐子在开花前套袋 (隔离访花者) 的条件下, 结果为 0 在自然条件下, 结果率达 76.42%, 明显高于去雄不套袋的结果率和授粉后套袋的结果率, 并具有显著性差异; 人工授粉比自然传粉的结果率显著提高, 且差异显著. 同时, 人工授粉后不套袋的结果率也明显高于

人工授粉后套袋的结果率, 这是因为雌花授粉后, 访花昆虫还继续为其传粉, 为柱头带去更多的花粉, 并对结果率产生了显著影响, 说明结果率的高低与花的柱头接受到的花粉数量有一定相关性, 也与访花者的种类、数量和访花行为有关. 另外, 人工自花 (套袋) 传粉条件下可获得一定的结果率 (51.58%), 且自花授粉和异花授粉的结果率没有差异性, 这表明小桐子不存在自交不亲和, 但就 1 朵花来说, 缺乏自动的自花授粉机制. 在调查和试验中都发现有少量果实中只有 1~2 粒种子, 也有的种子是空粒, 这也从一个侧面说明了小桐子结实率的高低与花的柱头接受到的花粉数量有关.

表 3 小桐子的基本繁育系统检测

Tab 3 Fruit sets under different pollination treatment

处理方法 ¹⁾ treatments	结果率 ²⁾ fruit set rates/%
对照 control	76.42 ± 3.148 b
开花前套袋 sheathing before bombing	0.00 e
去雄后自然授粉 natural pollination after emaculation	68.28 ± 2.923 c
人工自花授粉后套袋 sheathing after artificial self-pollination	51.58 ± 2.888 d
人工异花授粉后套袋 sheathing after emaculation crossing-pollination	52.64 ± 3.422 d
人工自花授粉后不套袋 artificial self-pollination and no sheathing	86.66 ± 3.519 a
人工异花授粉后不套袋 artificial cross-pollination and no sheathing	87.93 ± 4.033 a

1) 对照为不作任何处理的自然授粉; 2) 数据后具不同字母表示差异显著 (平均值 ± 标准误, $P < 0.05$, F 检验)

3 讨论

3.1 访花昆虫种类与访花频率

生殖成功是植物适应环境条件的重要组成部分. 在有性生殖中, 植物花的生物学特征与其传粉机制相适应; 有效的访花是以大量的花粉、有效的传媒和处于可授期的柱头为前提^[18]. 花的颜色、形状和气味均可能是植物引诱昆虫访花的因素; 花粉和蜜汁是昆虫访花的重要酬物^[15-19-20]. 小桐子的花朵不足 1 cm, 颜色为黄色、淡绿, 上位子房, 花形态没有特化, 这些特征使得它提供的酬物适合于不同的昆虫采食. 记录的访花昆虫达 17 种, 从访花行为和携带花粉的情况来看, 有效传粉昆虫只有 11 种, 与 Dehagan 等^[10]认为蛾类是主要传粉昆虫的研究结果不一致, 说明小桐子传粉昆虫不是唯一的, 可能与当地的昆虫种类和气候有关. 参照 Bawa 等^[21]对传粉者类型的划分, 小桐子应属于多种不同昆虫访花的植物, 包括意大利蜂和中华蜜蜂在内的蜂类、蝴蝶类和蝇类都可能是传粉者, 在植物与昆虫之间尚未形成恒定的组合. 蜂类、蝇类和蝴蝶类的活动范围较大, 对小桐子居群内的异花传粉是有效的, 而蚁类访花偷取花蜜, 受运动能力限制, 不是有效传粉者. 同时, 花

粉胚珠比为 6 500~7 000 参照 Cuden^[17]的划分方法, 应属于兼性异花传粉植物.

3.2 雌、雄花空间分布与传粉机制

Heller^[11]研究认为, 同一个花序里面, 雄花比雌花要晚开放, 这种机制促进了异交授粉. 笔者通过观察发现, 同一个花序里面, 多数情况是雄花比雌花晚开放, 但也有部分是雌花比雄花晚开放, 与 Heller^[11]的研究结果存在差异性, 而与 Kiefer^[12]的研究结果一致. 说明雌花和雄花开放的先后顺序与环境有一定的相关性. 从开花过程来看, 1 朵花的花药在开花第 2~3 d 便脱落, 而柱头的可授性及蜜腺的分泌时间也可持续 2~3 d 这表明小桐子可能有雄蕊后熟的趋向.

作为一个花序, 雌花与雄花的开放有先后, 相差 2~3 d 但在自然状态下, 柱头可授期和花粉的活力可保持 2~3 d 甚至更长, 这已经缩小了雌花与雄花开放的差异性, 促进了异交授粉的可能性. 同时, 在同一花序的盛花期, 都存在雄花与雌花同时开放的现象, 并不存在雄花与雌花花期不遇的情况, 况且同一植株也有多个花序同时开放, 所以, Heller 认为雄花比雌花晚开放从而促进异交授粉的观点是值得商榷的. 两性花中, 雄蕊和雌蕊在空间上的分离是一种

促进远交的机制^[18], 加上传粉昆虫(蜂类、蝶类、蝇类)活动范围较大和活动频率大, 才是促进小桐子异交授粉的主要因素。

3.3 传粉昆虫与结实率

小桐子不存在幼果脱落现象, 其结实率的高低主要受访花者限制。试验证明人工授粉可显著提高结实率, 这也表明自然条件下传粉者数量不足或传粉效率低^[22-23]。小桐子的花粉量比较大, 萌发率较高, 在体内可以得到很好的保持(在花谢之前萌发率仍保持在80%以上), 花粉离体4h后下降很少, 在4℃保存10d还有60%的萌发率, 表明当天的花粉在整个单花期都有效, 居群内长时间的花期又可保证花粉的供应, 花粉活力较高并且持续6d以上, 在昆虫重复访花时可增加柱头的授粉机会^[24]。在自然状态下, 未授粉的雌花花瓣一般在开花后2~3d开始闭合, 一旦花瓣闭合, 柱头不可能再接受花粉。虽然柱头的可授期可延续到花后5d但对柱头来说, 因花瓣自然闭合, 其有效可授期也只有2~3d。不过, 在可授期内一直有花蜜分泌, 可吸引昆虫重复访花。

小桐子每年花期较长(长达半年), 有2次集中的盛花期, 可引进蜜蜂, 使授粉效率提高, 能增加果实产量。

致谢: 中国科学院西双版纳热带植物园的杨大荣研究员对访花昆虫进行鉴定并提出宝贵修改意见, 特此致谢!

参考文献:

[1] 丘华兴. 中国植物志: 44卷[M]. 北京: 科学出版社, 1996: 148

[2] 钟志权. 小桐子: 一种大有希望的能源植物[J]. 热带植物研究, 1984, 25: 62-65

[3] BANERJEE, CHOWDHURY A R, MISRA G, et al. *Jatropha* seed oils for energy [J]. *Biomass*, 1985, 8(4): 277-282

[4] GUBITZ G M, MITTELBACH M, TRABIM. Exploitation of the tropical oil seed plant *Jatropha curcas* L. [J]. *Bioresour Technol*, 1999, 67(1): 73-82

[5] FOIDL N, SANCHEZ M, SANCHEZ M. *Jatropha curcas* L. as a source for the production of biofuel in Nicaragua [J]. *Bioresour Technol*, 1996, 58(1): 77-82

[6] 黄德如, 黄自强, 郭似旋, 等. 麻疯树毒素的分离及其某些性质[J]. 生物化学与生物物理进展, 1991, 18(2): 149-151

[7] 杨忠, 殷崇麟, 范崇正, 等. 麻疯树籽提取物杀灭钉螺的实验研究[J]. 中国血吸虫病防治杂志, 2003, 15(5): 364-366

[8] 杨燕, 程忠跃, 高竹琴, 等. 麻疯树素浸杀钉螺卵效果观察[J]. 实用寄生虫病杂志, 2000, 8(2): 59-60

[9] 曾庆海, 程忠跃, 黄四喜, 等. 麻疯树素的灭螺效果研究[J]. 华中华医学杂志, 2000, 24(3): 123-124

[10] DEHAGAN B, WEBSTER G L. Morphology and infra generic relationships of the genus *Jatropha* (Euphorbiaceae) [J]. *University of California Publications in Botany*, 1979, 14: 79-85

[11] HELLER J. Studies on genotypic characteristics and propagation and cultivation methods for physic nuts (*Jatropha curcas* L.) [J]. *Indian Phytopathol*, 1988, 41(3): 505

[12] KIEFER J. Die Pflanzengattung (*Jatropha curcas* L.)-Emteprodukt Verwendungsalternativen wirtschaftliche Überlegungen[D]. Stuttgart University Hohenheim, 1986

[13] 李红梅. 西双版纳纳仑地区40余年气候变化[J]. 气象, 2001, 27(10): 20-24

[14] KUDO G, MAEDA T, NARITA K. Variation in floral sex allocation and reproductive success within inflorescences of *Corydalis ambigua* (Fumariaceae): Pollination efficiency or resource limitation? [J]. *Ecol*, 2001, 89(1): 48-56

[15] SPIRA T P, SNOW A A, WIGHAM D F, et al. Flower visitation, pollen deposition, and pollen tube competition in *Hibiscus moscheutos* (Malvaceae) [J]. *Amer J Bot*, 1992, 79(4): 428-433

[16] 张志良. 植物生理学实验指导[M]. 北京: 高等教育出版社, 1990: 241-242

[17] CRUDEN R W. Pollen-ovule ratio, pollen size, and the ratio of stigmatic area to the pollen-bearing area of the pollinator: a hypothesis [J]. *Evolution*, 1981, 35: 964-974

[18] 郭友好. 访花生物学与植物进化[M]// 陈家宽, 杨继. 植物进化生物学. 武汉: 武汉大学出版社, 1994: 232-280

[19] 钦俊德. 昆虫与植物的关系[M]. 北京: 科学出版社, 1987: 188-204

[20] 曹坤芳. 植物生殖生态学透视[J]. 植物学通报, 1993, 10(2): 15-23

[21] BAWA K S, BULLOCK S H, PERRY D R, et al. Reproductive biology of tropical lowland rain forest trees 2. Pollination systems [J]. *Amer J Bot*, 1985, 72(3): 346-356

[22] BIERZYCHUDEK P. Pollinator limitation of plant reproductive effort [J]. *Amer Nat*, 1981, 117: 838-840

[23] JANZEN D H. Self and cross pollination of *Encyclia cordigera* (Orchilaceae) in Santa Rosa National Park, Costa Rica [J]. *Biotropica*, 1980, 12: 72-74

[24] COLE F R, FIRMAGE D H. The floral ecology of *Palutera blphariglotis* [J]. *Amer J Bot*, 1983, 71: 700-710

责任编辑 李晓卉