

广宁红花油茶花器官发生

孙佩光¹, 奚如春², 钟燕梅², 李文锋², 骈瑞琪³, 陈晓阳²

(1 北京林业大学 生物科学与技术学院, 北京 100083; 2 广东省森林植物种质创新与利用重点实验室, 华南农业大学 林学院, 广东 广州 510642; 3 华南农业大学 公共基础课实验教学中心, 广东 广州 510642)

摘要:利用扫描电镜观察了山茶科 Theaceae 山茶属 *Camellia* 红山茶组广宁红花油茶 *Camellia semiserrata* Chi. 的花器官发生过程. 广宁红花油茶花被片呈螺旋形发生, 心皮原基发生于环状分生组织, 4~5 枚心皮原基同时发生, 在后来的发育过程中, 心皮原基发育成合心皮雌蕊, 心皮原基纵向伸长发育成合生花柱, 柱头布满乳凸状细胞, 柱头浅裂, 一般 3~5 裂; 雄蕊原基分为内轮雄蕊原基和外轮雄蕊原基, 内轮雄蕊原基一般 15~21 枚同时发生于环状分生组织, 外轮雄蕊原基也发生于环状分生组织, 外轮雄蕊原基分为 3~5 层, 其基部 1/3~1/2 合生, 外轮雄蕊原基中同层的同时发生, 不同层的雄蕊原基发生次序不同; 广宁红花油茶的花器官发生与山茶科厚皮香亚科 Ternstroemiaceae 杨桐属 *Adinandra* Jack 的阔叶杨桐 *Adinandra latifolia* L. K. Ling 和猪血木 *Euryodendron excelsum* H. T. Chang 明显不同. 该研究为山茶属甚至于山茶科的系统发育与演化提供了花器官方面的依据.

关键词:广宁红花油茶; 花器官发生; 心皮原基; 雄蕊原基; 分化
中图分类号:Q945.45 **文献标志码:**A **文章编号:**1001-411X(2012)04-0507-06

Floral Organogenesis in *Camellia semiserrata*

SUN Pei-guang¹, XI Ru-chun², ZHONG Yan-mei², LI Wen-feng², PIAN Rui-qi³, CHEN Xiao-yang²

(1 College of Biological Science and Biotechnology, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China;
2 Guangdong Key Laboratory for Innovative Development and Utilization of Forest Plant Germplasm, College of Forestry, South China Agricultural University, Guangzhou 510642, China;
3 The Fundamental Curriculum Experimental Teaching Center, South China Agricultural University, Guangzhou 510642, China)

Abstract: The floral development of the Theaceae species, *Camellia semiserrata* Chi. was observed under scanning electron microscope (SEM) for the first time up to date. Both perianth were initiated spirally and centripetally; in the species four to five carpel primordial arose from a ring meristem; in the flowering developmental process the carpels in *C. semiserrata* Chi. developed nearly into syncarpous gynoecium, and the carpels developed into connate stylus. The surface of stigma had a lot of papilla cells, and it was divided into 3–5 clefts. The stamen was divided into two wheels, and the internal stamen primordia all developed on a ring meristem; 15–21 stamen primordia in the inner whorl first arose simultaneously; the outer whorl of stamen primordia was divided into 3–5 layers; the same layer developed simultaneously on a ring meristem; different layers irregularly initiated; in the flowering development process the outer stamen primordia developed nearly into 1/3–1/2 of based connate stamens. The floral development of *C. semiserrata* Chi. is distinctly different from those of *Adinandra latifolia* (Theaceae) and *Euryodendron excelsum* (Ternstroemiaceae, Theaceae). This study provides evidence from floral organogenesis about the further study on the phylogeny of *Camellia* and even of Theaceae.

收稿日期:2012-03-09
作者简介:孙佩光(1980—),男,博士研究生;通信作者:陈晓阳(1958—),男,教授,博士,E-mail:xychen@scau.edu.cn.
基金项目:广东省自然科学基金团队项目(9351064201000002);国家自然科学基金(30872052);国家“十一五”科技支撑计划(2009BADB1B010202).

Key words: *Camellia semiserrata*; floral ontogeny; carpellary primordia; stamen primordia; differentiation

广宁红花油茶 *Camellia semiserrata* Chi. 属于山茶科 Theaceae 山茶属 *Camellia* 红山茶组, 又名广宁油茶、南山茶、华南红花油茶. 近年来关于油茶生物学性状的研究逐渐增多, 但大多集中在油茶花粉形态、花芽分化、雌雄配子体发育、花粉活力及萌发条件、开花生物学、生殖生态等方面的研究^[1-8], 目前鲜见有广宁红花油茶花器官发育的相关报道, 作为华南地区一个重要的木本食用油料树种和优良的庭院观赏树种, 研究其花器官发育, 有助于加深对其生殖过程的理性认识, 为后期的花期管理、胚胎发育、杂交育种等研究奠定基础, 通过与山茶科其他物种花器官发育的比较, 可以为山茶科的系统分类和系统进化等研究提供证据.

1 材料与方法

广宁红花油茶不同发育时期的花芽材料于2011年6—12月采自广东省云浮市南山森林公园, 材料经 FAA [V(甲醛): V(冰醋酸): V(乙醇) = 5: 5: 90] 固定 24 h 以上, 转入乙醇处理 2 ~ 10 h, 甚至可以过夜, 在体视镜下解剖, 暴露所要观察的部分, 置于乙醇中待用 [以上 φ (乙醇) = 70%], 之后用 0.1 mol/L 磷酸缓冲液 (PBS, pH 7.2) 清洗 6 次 (20 min/次), 然后依次经 φ 为 30%、50%、70%、80%、95%、100%、100% 的乙醇梯度脱水, 每次 15 ~ 20 min, 之后经过乙醇-乙酸异戊酯系列脱水, 最后将材料装入滤纸袋, BAL-TEC CPD030 仪器上 CO₂ 临界点干燥, 粘台、喷金, 在华南农业大学测试中心使用 FEI-XL30 环境扫描电子显微镜进行扫描观察并拍照.

2 结果与分析

2.1 花原基和花被片的发生

广宁红花油茶每年2月初—4月底萌发大量嫩梢, 5月初新梢顶端和腋芽处会产生半圆形的花原基, 一般每个枝梢顶端会产生1~2个花原基. 初始时花原基顶部较小, 随着花原基的不断生长, 在其一侧逐渐产生第1个苞片, 不久在其相对的另一侧产生第2个苞片, 依次按照这种顺序产生7~8枚萼片, 这些萼片按照顺时针覆瓦状交错排列在花原基周围, 先发生的萼片包裹着后发生的萼片 (图1a、1b), 萼片初始期大小不等, 直到花芽发育为成熟的花朵时两者相差不大, 最先发生的2个花被片较小,

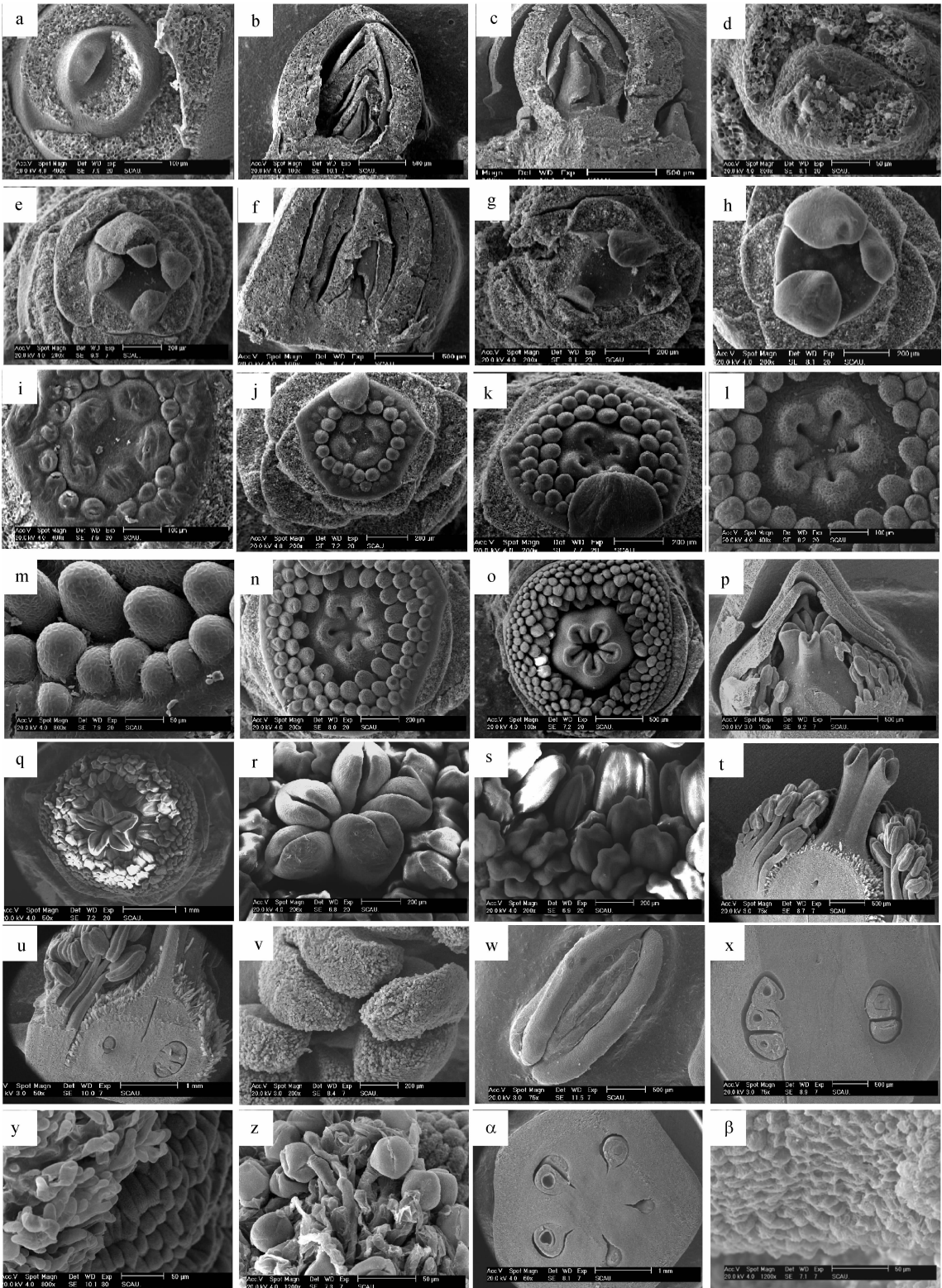
一般为长0.3~0.7 cm, 后发生的6~8枚较大, 一般花朵成熟时萼片长为0.5~2.5 cm, 6月初广宁红花油茶的萼片已经分化完成, 故其萼片原基分化期应为5月初—6月初.

6月初, 广宁红花油茶6~8个萼片分化完成 (图1b、1c), 此后花原基纵向生长加快 (图1d), 6月下旬—7月初, 在萼片内侧花原基周围依次产生6~8个半圆形凸起, 这些凸起顺时针方向相互交错覆瓦状排列在花原基四周, 半圆形凸起纵向生长快于横向生长, 7月中旬半圆形凸起逐渐发育成薄舌状的花瓣 (图1e、1f), 花瓣分化完成后, 花原基中心逐渐变得平坦, 此时花瓣原基呈现不规则的多边形 (如四边形或五边形) (图1g).

2.2 雄蕊的发生

花瓣原基分化完成之后, 花原基中心呈现不规则的五角形, 随后花原基中心部位出现一个环状分生组织, 由4个 (或5个) 半球形凸起组成, 以花原基中心为中心, 环状排列成一个心皮原基圈 (图1h、1i). 随着心皮原基不断径向生长, 半球形的凸起逐渐发育成乳凸状凸起, 稍后不久在心皮原基圈周围又分化出一些新的环状分生组织, 慢慢变成半球形凸起, 即内轮雄蕊原基, 内轮雄蕊原基同时发生于环状分生组织, 其分化稍晚于心皮原基, 初始时内轮雄蕊原基以半球形凸起环状排列于心皮原基周围, 经过径向和侧向生长, 内轮雄蕊原基伸长和变粗, 其远轴面生长速度快于近轴面的生长速度, 故内轮雄蕊原基多向近轴面弯曲 (图1i、1j、1k), 8月中旬左右这轮雄蕊原基变成形状如手指状, 向内弯曲, 环状排列在心皮原基圈周围 (图1l、1m).

广宁红花油茶的雄蕊群分为内轮雄蕊和外轮雄蕊, 内轮雄蕊为单轮, 离生, 外轮雄蕊可分为3~5层, 基部1/3~1/2合生. 内轮雄蕊和外轮雄蕊原基发育不同时, 7月初—7月中旬, 心皮原基开始分化不久, 内轮雄蕊原基便开始分化, 内轮雄蕊原基围绕着心皮原基环状排列成内轮雄蕊原基群. 7月中旬—7月下旬, 心皮原基和内轮雄蕊原基均已分化完成 (图1i、1j), 此时内轮雄蕊原基由半球形凸起变成乳凸状凸起, 与此同时在内轮雄蕊原基外侧又开始出现一些环状分生组织, 主要是一些半球形凸起呈环状排列在内轮雄蕊原基外围, 即第1层外轮雄蕊原基.



a:苞片分化顶面观;b,c:苞片分化期花芽纵剖面;d:花原基凸起;e:花瓣分化期;f:花瓣分化纵切面观;g:花原基变平;h:心皮原基和内轮雄蕊原基出现;i:外轮雄蕊原基出现;j~l:发育中的心皮原基和雄蕊原基;m:发育中的雄蕊原基;n:进一步发育中的心皮原基和雄蕊原基;o:心皮原基纵向生长;p:发育中的心皮原基和雄蕊原基纵切面;q:柱头分化顶面观;r:柱头分化局部观;s:发育中的花粉囊;t:柱头与花粉囊分化纵切面;u:子房纵切面;v:11月下旬的柱头;w:11月下旬的花粉囊;x:11月下旬的子房纵切面;y:柱头上乳突状细胞;z:花粉在柱头上萌发;α:子房横切面;β:成熟花柱表面纹饰。

图1 广宁红花油茶花器官发育扫描电镜照片

Fig. 1 SEM photographs of floral development of *Camellia semiserrata*

7月底—8月初,在第1层外轮雄蕊原基的外侧又出现一层新的外轮雄蕊原基,此时内轮雄蕊原基和第1层外轮雄蕊原基均呈拇指状,以花原基为中心弯曲环状排列成雄蕊原基圈,此时的内轮雄蕊原基与第1层外轮雄蕊原基形态相同,大小稍有差异.8月上旬左右在第1层雄蕊原基的外围又出现1层新的半球形凸起,并成环状排列于第1层外轮雄蕊原基外围,按照这种次序在第1层雄蕊原基外围依次产生2~4层雄蕊原基群,内外轮雄蕊原基按照发育时间不同,其大小差异明显,先发生的雄蕊原基大于后发生的雄蕊原基,但其初始分化时形态几乎一致,均起源于环状分生组织,呈半球形凸起,围绕着心皮原基群环状排列成一个雄蕊原基群.外轮雄蕊原基的顶端生长细胞分裂旺盛,远轴端生长速度快于近轴端,外轮的2~3层雄蕊原基经过一段时间的生长后也向内弯曲,新形成的和后形成的雄蕊原基均向近轴端弯曲,环状排列在花原基周围,形成3~5圈环状结构(图1n、1o).8月初,雄蕊原基顶部细胞的横向分裂加快,内轮雄蕊原基头部逐渐呈现扁平状,底部变成柱状,开始了花丝和花药的分化,稍后指状的雄蕊原基顶部和中部开始膨大变宽,上端逐渐发育成花药,下端呈柱状的发育成花丝,无毛,成熟花柱和花药表面纹饰均为脑纹状,花药具4个药囊(图1o、1p、1s、1β).

广宁红花油茶内轮雄蕊原基基部离生,排列在花原基周围,而它外侧后发生的几层雄蕊原基基部1/3~1/2合生.8月底,几层外轮雄蕊原基均分化完成,外轮雄蕊原基的基部逐渐开始合生成肉质状组织,几层雄蕊原基群花丝同基部肉质状组织相连,叠加成一个圆筒形雄蕊原基群,此后随着外轮雄蕊原基的纵向生长,其基部肉质状组织也随之伸长,花朵成熟时,外轮雄蕊原基群的基部肉质状组织长度约为花柱长度的1/3~1/2,外轮雄蕊明显可见花药和花丝的分化,其花丝长度稍短于内轮雄蕊,花药稍小于内轮雄蕊的花药(图1p、1t、1u).由于发育时间关系,内轮雄蕊花粉先于外轮雄蕊花粉成熟(图1t、1u),外轮雄蕊原基不同层雄蕊的花药和花丝大小不尽相同,同时分化的雄蕊的花药和花丝差异不明显,7~9枚花瓣基部与圆筒形雄蕊群合生,覆瓦状排列在圆筒状雄蕊群外围,成熟的花朵完成受精后,花瓣、内轮雄蕊群和外轮的圆筒状的雄蕊群一起脱落,一般成熟的广宁红花油茶花朵内轮雄蕊为15~21

个,单轮排列,外轮雄蕊群雄蕊数变异较大,数目从190~400个不等.

2.3 雌蕊的发生

广宁红花油茶的雌蕊由3~5心皮组成.7月中旬,在花瓣分化完成后,花原基顶端变得平坦(图1g),此后不久,在花原基平坦区域,距离中心大约1/3位置,几乎同时出现4或5个半球形凸起(图1h),初始时这些凸起均呈半球形,7月中旬—7月下旬,在第1层外轮雄蕊原基的外侧又出现一层新的外轮雄蕊原基,心皮原基由乳凸状凸起变成条状凸起,呈环状排列于花原基中心.心皮原基由乳凸状凸起变成条状凸起后,其条状凸起中部的纵向生长和横向生长速度明显加快,具体表现在条状凸起中部靠花原基一侧稍微向内凹陷,7月底—8月初,心皮原基由条状凸起逐渐变成半圆形或扇形凸起.8月初—8月中旬,随着几个心皮原基基部的横向生长速度加快,其基部愈合速度也加快.从8月中旬到8月下旬,心皮原基的基部不断增大,其远轴端生长速度较快,心皮原基的基部慢慢开始愈合,稍后顶部开始聚拢,具体表现为心皮原基由环状排列的扇形心皮原基群逐渐变成一个基部愈合并膨大、口部褶皱的瓮状心皮原基愈合体(图1n、1o、1p).

8月底,心皮原基基部愈合,此时内轮雄蕊原基和外轮雄蕊原基均呈拇指状,此后雄蕊原基顶端开始变宽并分化为花药和花丝,心皮原基基部膨大成子房,顶部伸长,发育成花柱和柱头.9月初,心皮原基基部发育成子房,子房上密被细绒毛,雌蕊原基经过纵向伸长发育成花柱和柱头(图1q、1r、1t、1u),柱头浅裂,一般3~5裂,初始时柱头上面的乳凸状细胞并非十分明显(图1r),经过一段时间发育其柱头逐渐成熟,成熟的柱头顶端布满乳凸状细胞,这些乳凸状细胞大大增加了柱头表面积,使得柱头能够粘附大量花粉顺利完成受精过程(图1y、1z),11月下旬其花药已经成为四棱形,花药具4个长条状的花药囊,内含大量花粉粒,此时子房内的胚珠已经发育成型,花瓣还未展开,胚珠内含物均为液态(图1v、1w、1x、1α).广宁红花油茶的子房属于上位子房,子房一般3~5室,子房室数目与柱头的裂数相同,每室3~6粒种子.

综上所述,广宁红花油茶花器官形成是一个连续的分化和发育过程,在不同的器官发育阶段,其花器官表现出不同的形态特征,可以简单总结为表1.

表1 广宁红花油茶花器官不同发育时期的形态特征
Tab.1 Features of floral development of *Camellia semiserrata*

分化时间	花器官分化形态特征
6月初	6~8个萼片分化完成
6月下旬—7月初	花原基周围依次产生6~8个半圆形凸起,花瓣原基开始分化
7月初—7月中旬	花瓣原基分化完成,花原基中心变成不规则多边形(如四边形或五边形)
7月中旬	花原基中心部位出现一个环状分生组织,心皮原基开始分化;此后不久,心皮原基外围出现新的环状分生组织,内轮雄蕊原基开始分化,内轮雄蕊原基围绕着心皮原基环状排列成内轮雄蕊原基群
7月中旬—7月下旬	心皮原基和内轮雄蕊原基均已分化完成,此时心皮原基由乳凸状凸起变成条状凸起,条状凸起中部向花原基一侧稍微凹陷,内轮雄蕊原基由半球形凸起变成乳凸状凸起,同时在内轮雄蕊原基外围分化出第1层外轮雄蕊原基
7月底—8月初	心皮原基由条状凸起逐渐变成半圆形或扇形凸起,在第1层外轮雄蕊原基的外侧又出现1层新的外轮雄蕊原基,此时内轮雄蕊原基和第1层外轮雄蕊原基均呈拇指状
8月初—8月上旬	几个心皮原基基部横向生长速度加快,心皮原基基部开始愈合,第1层雄蕊原基外围依次产生2~4层雄蕊原基群,雄蕊原基顶部细胞的横向分裂加快
8月上旬—8月中旬	心皮原基基部逐渐愈合,内轮雄蕊原基头部逐渐呈现扁平状,底部变成柱状,稍后指状的雄蕊原基顶部和中部开始膨大变宽,上端逐渐发育成花药,下端发育成花丝,外轮雄蕊原基同时依次分化
9月初	心皮原基基部发育成子房,雌蕊原基经过纵向伸长发育成柱头和花柱,外轮雄蕊原基依次分化出花药和花丝
11月下旬	花药呈四棱形,子房内胚珠发育成形,胚珠内含物为液态,花瓣未展开,柱头布满乳凸状细胞

3 讨论与结论

本研究结果表明,广宁红花油茶花被片呈螺旋形发生,4~5枚心皮原基同时发生于环状分生组织,初始时4~5枚心皮原基离生,在后来的发育过程中,心皮原基底部逐渐愈合,心皮原基纵向伸长发育成合生花柱,柱头浅裂,一般3~5裂,子房为上位子房,被绒毛.雄蕊原基分为内轮雄蕊原基和外轮雄蕊原基,内轮雄蕊原基同时发生于环状分生组织,离生;外轮雄蕊原基分为3~5层,其基部1/3~1/2连生为肉质状组织,外轮雄蕊原基中,同层的雄蕊原基同时发生,不同层的雄蕊原基发生次序有别.本研究结果与文献[9-10]描述的“广宁红花油茶花两性,花芽红褐色,密披黄褐色短绒毛,花艳丽红色,苞被片10枚,木质化,花后脱落,最长2 cm,外被短绢毛,花瓣6~9枚,宽倒卵形,顶端凹入,长4~5 cm,基部连生,雄蕊多数3~5裂,内裂离生,外裂雄蕊与花瓣合生,花柱3~5裂,子房密披银白色短毛,长7~10 cm”等形态特征相一致.

广宁红花油茶花器官发育特征可以为山茶属红山茶组植物的系统进化和分类提供证据.其花器官发育过程既体现了山茶属比较原始类群的特征,同

时又存在一些进化类群的特征,如:小苞片和萼片密集排列组成由小到大的连续系列,小苞片为2片,包被片于花后脱落,外轮花丝基部1/2或1/3合生,花柱合生等.这些特征均符合闵天禄等^[11]描述的山茶属植物在系统演化中进化类群的特征,而广宁红花油茶的雄蕊分为内轮和外轮,内轮雄蕊一般为15~21枚,外轮雄蕊群雄蕊变异较大,数目190~400个不等,这些特征却代表着山茶属较原始的类群.但从总体来看,山茶属的演化路径表现为从心皮不完全合生至合生,花柱离生至合生,子房5室至3室,果期完全发育至仅1室发育,雄蕊不定数,基部或中下部合生至高度合生,然而有些物种原始与进化性状共存,因而他们的分类学位置容易引起争议,也使得山茶属植物的演化途径显得复杂^[11-12].

山茶属植物的分类主要以形态学为依据,即以它们的根、茎、叶、花、果的差异来划分,然而,由于形态指标易受地形、土壤、气候等环境因素的影响,而有些物种在形态上原始和进化性状并存,因此单纯地以形态性状为依据也是造成分歧的主要原因^[11].近几十年来,扫描电子显微镜(SEM)的广泛应用,使得人们能够更准确、更有效地比较研究花器官发生和发育的过程,从而提供更加可靠的花演化的证

据^[13]. 花器官发生与发育过程的特征对于研究被子植物的花和各个器官的起源与进化有着重要意义, 系统进化学者也非常重视花发育信息在系统学中的价值^[14]. 通过比较不同属植物花器官发生, 可以为研究科属间的演化关系以及各属间的进化地位提供证据.

目前, 山茶属植物中仅见阔叶杨桐 *Adinandra latifolia* L. K. Ling, 猪血木 *Euryodendron excelsun* H. T. Chang 等植物有花器官发生方面的文献报道, 通过比较可以发现广宁红花油茶与阔叶杨桐、猪血木等植物具有一定的共同点: 1) 三者均为两性花, 花被片均为 10, 各部位发生时都是螺旋向心发生, 在花器官成熟时都是覆瓦状排列; 2) 雄蕊原基的出现均以环形雄蕊原基的方式发生; 3) 三者子房均为中轴胎座, 且心皮的发生都早于雄蕊原基^[15-16]. 广宁红花油茶和阔叶杨桐、猪血木等花器官发育又存在不同点, 具体表现为广宁红花油茶为 4~5 心皮, 阔叶杨桐为 5 心皮, 猪血木的子房是由 3 心皮愈合而成的典型的中轴胎座; 广宁红花油茶雄蕊群为 2 轮, 内轮离生, 外轮 1/3~1/2 合生, 阔叶杨桐和猪血木的雄蕊均为 1 轮, 且阔叶杨桐和猪血木的雄蕊均为 5 束, 从阔叶杨桐和猪血木的花器官发生过程来看, 其二者可能起源于较近的祖先, 在系统演化上可能是关系比较近类群, 而广宁红花油茶的雄蕊群发育数目和发育过程都较阔叶杨桐和猪血木复杂, 按照闵天禄等^[11]关于山茶属演化趋势的推断, 雄蕊由不定多数(极多)到少数(20~15 枚)代表了山茶属植物主要演化趋势, 由此可见, 在山茶属的系统演化过程中, 广宁红花油茶可能处于较原始类群, 而阔叶杨桐和猪血木可能处于较进化类群. 要讨论广宁红花油茶与山茶属其他物种的亲缘关系和演化过程, 目前资料还远远不足, 还需要对山茶属其他一些物种的花器官发生过程进行研究. 另外本研究没有观察到萼片原基和花瓣原基分化期, 仅观察到了其分化完成的状态, 故在以后研究中需要对这两个时期的分化过程进行相关的补充.

致谢:广东省云浮市林业科学研究所的练启岳所长在试验样品采集、华南农业大学测试中心陈新芳老师在电镜扫描过程中给予了帮助和指导, 谨此致谢!

参考文献:

[1] 何汉杏, 康文星, 何秀春. 普通油茶及其优树生殖生态研究[J]. 经济林研究, 2002, 20(4): 10-13.

[2] 袁德义, 谭晓风, 胡青素, 等. 油茶花粉特性及其不同贮藏条件下生活力的研究[J]. 浙江林业科技, 2008, 28(5): 66-69.

[3] 何春燕, 谭晓风, 袁德义, 等. 7 种油茶花粉数量及花粉萌发率的测定[J]. 中南林业科技大学学报, 2009, 29(1): 74-78.

[4] 廖婷, 袁德义, 袁军, 等. 4 个油茶优良无性系花器特征及花粉萌发率[J]. 中南林业科技大学学报, 2010, 30(9): 51-54.

[5] 李春林, 姚小华, 杨水平, 等. 普通油茶花粉形态及花粉管活体萌发的研究[J]. 中国油料作物学报, 2011, 33(3): 242-246.

[6] 李春林, 杨水平, 姚小华, 等. 普通油茶无性系花粉离体萌发特性[J]. 林业科学研究, 2011, 24(2): 212-217.

[7] 王湘南, 蒋丽娟, 陈永忠, 等. 油茶花芽分化的形态解剖学特征观测[J]. 中南林业科技大学学报, 2011, 31(8): 22-27.

[8] 袁德义, 邹锋, 谭晓风, 等. 油茶花芽分化及雌雄配子体发育的研究[J]. 中南林业科技大学学报, 2011, 31(3): 65-70.

[9] 郑万均. 中国树木志: 第 3 卷[M]. 北京: 中国林业出版社, 1997: 3035-3040.

[10] 庄瑞林. 中国油茶[M]. 2 版. 北京: 中国林业出版社, 2008: 3-4.

[11] 闵天禄, 张文驹. 山茶属植物的进化与分布[J]. 云南植物研究, 1996, 18(1): 1-13.

[12] 罗春清, 谭晓风, 漆龙霖. 山茶属植物分类综述[J]. 中南林学院学报, 1999, 19(3): 78-81.

[13] 孙坤, 陈家宽, 陈之端. 被子植物系统学中花发育研究的进展及对今后研究的思考[J]. 植物分类学报, 1998, 36(6): 79-89.

[14] 郑宏春, 路安民, 胡正海. 商陆属植物的花器官发生[J]. 植物分类学报, 2004, 42(4): 352-364.

[15] 张瑞菊, 马海英, 王跃华. 山茶科濒危植物猪血木的花器官发生(英文)[J]. 云南植物研究, 2007, 29(6): 648-654.

[16] 张瑞菊, 马海英, 王跃华. 阔叶杨桐的花器官发生(山茶科)[J]. 广西植物, 2008, 28(2): 160-163.

【责任编辑 李晓卉】