

除草剂对杂草微观进化及多样性的影响*

郭水良 赵铁桥

(浙江师范大学生物学系, 金华 321004)

摘要 本文归纳了除草剂作用下杂草种下分化的机理及影响这一过程的内外因素,指出除草剂作用下农田杂草多样性的特点及杂草遗传和多样性变化研究的理论意义。

关键词 杂草,抗药性,微观进化,生物多样性

Influences of herbicide application on weed microevolution and diversity/Guo Shuilang, Zhao Tiejiao//CHINESE BIODIVERSITY. —1997 5(4) 301~306

The mechanisms of herbicides on weed genetic differentiation and the factors relevant to the process were analysed. The characteristics of field weed diversity and the theoretical values of the study on weed genetics and diversity under the influences of herbicides were discussed in this paper.

Key words weed, herbicide-resistance, microevolution, biodiversity

Author's address Department of Biology, Zhejiang Normal University, Jinhua 321004

自50年代发现竹节花(*Commelina diffusa*)对2,4-D产生抗药性后,报道的抗药性杂草种类不断增加,其分布也日趋扩大。由此涉及到三氮苯类、磺酰脲类、苯氧羧酸类、取代脲类、咪唑酮类、腈类、有机磷类、脲类、联吡啶类、苯氧基类、有机砷类、二硝基苯胺类、氨基甲酸酯类和吡嗪啉酮类等14类除草剂,抗性杂草已多达113种^[1]。我国黄炳球等也报道稗草(*Echinochloa crusgalli*)对丁草胺(Butachlor)和禾草丹(Benthiocarb)产生了抗药性^[2];钱希发现牛筋草(*Elyusine indica*)对氟乐灵(trifluralin)、猪殃殃(*Galium aparine* var. *tenerum*)、麦家公(*Lithospermum arvense*)对2,4-D产生了抗性^[1]。抗药性杂草的产生,直接危害了农业生产,已引起植保工作者的重视。另一方面,从进化生物学的角度分析,杂草在除草剂作用下抗药性生物型的产生,实际上是杂草的种下分化现象,丰富了杂草在基因水平上的多样性。研究影响这种分化现象的内在机理和影响这种过程的内外因素,将会完善对进化过程的了解,拓宽生物多样性研究的领域,也为抗药性杂草的管理提供理论指导。

1 除草剂作用下杂草种下分化的机理

关于除草剂作用下杂草种下分化的途径有两种观点。一种认为杂草在除草剂长期单一使用这种选择压下,产生抗药性基因型,并将此遗传给子代,由具有抗药性的杂草个体形成抗性种群。另一种观点认为,在田间杂草种群中,本来就存在着具有抗药性基因的杂草个体,但是它们的竞争力不如敏感型个体,正常情况下,抗药性生物型在杂草种群中其个体所占的比例很小。长期单一地使用某一种除草剂或某一类除草剂时,敏感性生物型个体数量剧减,结果抗药性杂草个体缺乏同种敏感性生物型竞争,迅速繁衍,形成抗性杂草种群^[3]。具体来讲,抗性生物型个体的产生过程有3种类型。

1.1 除草剂作用位点发生变化 对二硝基苯胺类、三氮苯类、咪唑酮类和磺酰脲类等除草剂的抗性杂草研究表明,除草剂作用位点发生遗传修饰后,其植株对除草剂的敏感性下降。例如,三氮苯类除草剂是光合作用抑制剂,抗这类除草剂的杂草种类很多,其作用点在光系统Ⅱ反应中心的一个由叶绿体基因 *PsbA* 编码的 D-I 蛋白上,杂草对这类除草剂产生抗性,是由于叶绿体基因 *PsbA* 发生变化,使它编码的 D-I 蛋白在第 264 位上氨基酸发生变化,从而失去与三氮苯类除草剂的结合力。不同植物,D-I 蛋白的改变情况不同,例如在绿穗苋(*Amaranthus hybridus*),D-I 蛋白在第 264 位上的丝氨酸被甘氨酸取代,而在烟草,该位上的氨基酸被苏氨酸取代^[4,5]。磺酰脲类和咪唑酮类除草剂的作用位点是乙酰乳酸合成酶(ALS),研究表明,对这类除草剂的抗性杂草中,它们的 ALS 编码基因发生改变,结果使 ALS 酶蛋白中有几个不同位点的氨基酸发生取代,而抗药性的程度则取决于 ALS 上氨基酸取代的位点及该位点上取代氨基酸的种类^[6]。

1.2 杂草对除草剂的解毒力提高 不少杂草通过降解除草剂或与除草剂共轭或清除除草剂产生的有毒产物而产生抗性。苘麻(*Abutilon theophrasti*)对三氮苯类中的莠去津的抗性是通过谷胱甘肽与该除草剂的共轭作用,繁缕(*Stellaria media*)对二甲四氯丙酸的抗药性可能是由于在抗药性的生物型中,有较多的二甲四氯丙酸经过轭合作用转化为轭合物,这种轭合物对杂草具有解毒作用^[1]。

1.3 对除草剂的隔离作用 对除草剂及其代谢毒物的隔离作用和区隔化作用可以提高杂草对除草剂的抗性。所谓隔离作用是指隔离除草剂使其在作用点以外的区域。百草枯(*paraquat*)属于联吡啶类除草剂,它的作用部位在叶绿体,而在百草枯抗药性生物型中,百草枯被粘合在其他组织中,使其不能与作用点相结合。瑞士黑麦草的澳大利亚生物型对禾草灵(*Diclofop-methyl*)产生抗性,是由于禾草灵酸被截留在液泡中,形成一个禾草灵库,降低了其他部位的毒性浓度和乙酰-辅酶 A 羧化酶的含量^[7]。

2 影响杂草产生抗药性的内外因素

选择压是指影响和改变植物种群遗传组成的外界压力。对杂草来讲,影响杂草种群的遗传结构的外界选择因素多种多样,有气候条件、轮作制度、耕作方式和各种除草措施等,其中长期单一地使用除草剂是当前杂草产生种下分化的最重要的选择压。不同种类的除草剂对同一种杂草或同一种除草剂对不同种类的杂草的选择压是不同的,一般来讲,作物播后苗前使用能够控制整个生育期杂草发生的除草剂,其防效高,能使某种杂草基本不结实,这种除草剂对该类杂草具有较高的选择压。例如,磺酰类除草剂绿磺隆(*Chlorsulfuron*)对看麦娘(*Alopecurus aequalis*)、日本看麦娘(*Alopecurus japonicus*)和罔草(*Beckmannia syzigachne*)便具有较高的选择压。而残效期短的苗后除草剂,施药以后出苗的杂草均能结实,选择压就小,例如百草枯,2,4-D 等。其次,除草剂的药效、残效期长短、喷施频率、施用时间和剂量等,都会影响到除草剂对杂草的选择压和抗药性发展的速度。再次,杂草的种子库也影响到抗性杂草种群出现的速度。在土壤中,杂草种子寿命越长,则先期残存的敏感性杂草种子的缓冲作用越大,因而能够降低抗性杂草种群的发展速度。在免耕条件下,许多杂草种子留于土表,种子平均寿命仅为 1 年,没有种子库,抗性杂草种群发展速度快,例如欧洲千里光(*Senecio vulgaris*)在果园中容易对除草剂产生抗性,而在玉米田中,该杂草种子经耕作混入土壤种子库中,不容易产生抗性^[1]。就内因来讲,杂草种群中抗性基因型的最初频率因杂草种类和抗性类型而不同,它影响到抗药性种群的发展速度。对三氮苯类抗药性生物型的最初频率约为 $10^{-10} \sim 10^{-20}$,而对抗磺酰脲

类杂草的基因型的最初频率为 $10^{-6} \sim 10^{-8}$, 因此, 抗三氮苯类除草剂杂草种群出现需要持续施药 10 年以上, 而抗磺酰脲类除草剂种群的出现仅需要 3 ~ 4 年时间。分析目前能够产生抗性的杂草种类, 发现具有一些共同的特性: 1) 生物型多为一年生。从进化的角度来分析, 生活史短而繁殖迅速的植物能够获得一定程度的灵活性, 杂草受到除草剂的作用, 其基因型的组合发生变化是以一个世代为时间来计算的, 因此, 一年生植物的突变率和基因重组率比多年生植物的要高; 2) 传粉以自花授粉方式为主, 在除草剂选择压下, 大部分敏感性个体被除掉, 存下少量的抗性个体, 可以通过自花授粉产生大量种子, 使抗性个体迅速形成抗性种群。另外, 在除草剂作用下, 即使抗性植株生存下来, 它们的营养生长常会受到削弱。但由于自花授粉比异花授粉消耗的能量少, 故此时以自花授粉也会表现出选择上的优势; 3) 个体具有较大的可塑性。研究表明, 这些杂草在除草剂作用下易产生抗药性生物型。例如繁缕是一种基因型复杂的广布杂草, 其花瓣数目、大小和发育的柱头变异极大。龙葵 (*Solanum nigrum*) 和芥 (*Capsella bursa-pastoris*) 等也是有较大的可塑性种类, 它们在遗传上的多样性还可从分子水平上表现出来。藜 (*Chenopodium album*) 的同工酶变化多样, 这类杂草多数容易对多种除草剂产生抗药性; 4) 生长发育上, 常表现为出苗期长, 繁殖力强, 结籽多, 生活史短和移后容易存活繁衍等。

3 杂草抗性生物型的一些共同特征

一般来讲, 在外形上难以区分同种杂草的抗性生物型和敏感生物型, 但是也有一些类型在形态上发生变化, 例如: 芥的抗性生物型, 在叶片和短角果的外形上与敏感性生物型明显不同; 龙葵的抗性生物型, 叶片的形态、短柔毛的数量、花冠的大小、花萼裂片的形态和大小、浆果的颜色和大小也不同。其它例子还有藜、小苋 (*Amaranthus hybridus*)、平俯滨藜 (*Chenopodium patula*)、狼把草 (*Bidens tripartita*)、田菊 (*Cirsium arvense*)、欧洲千里光、母菊属中 *Matricaria perforata* 和蓼属 (*Polygonum*) 中的一些种。甚至在蓼属、苋属和藜属中的一些抗性生物型, 由于它们与同种的敏感生物型在外形上发生很大的变化, 分类学工作者已考虑对它们进行分类研究工作^[8]。

当人工选择某一性状时, 选择出的个体和种群的生态适合度常不如其野生种, 几乎所有的栽培作物都是如此。杂草在除草剂选择压下产生的抗性生物型, 情况也不例外。与敏感生物型相比, 抗性生物型的生态适合度较低, 故在没有除草剂作用下, 同一种杂草的抗性生物型的竞争力弱于敏感生物型。Conard 和 Radosevich 按不同比例种植欧洲千里光和苋的抗性生物型与敏感生物型植株, 计测其生物量, 以此来找出两种生物型的生态适合度。发现在非竞争状态下, 欧洲千里光和苋的抗药性生物型每株的干物质重量比敏感性生物型分别少 2.5% 和 40%; 两种生物型在田间竞争的胜负, 取决于两种生物型各自的最终繁殖量。试验表明, 在任何竞争水平条件下, 敏感生物型的生态适合度总是高于抗性生物型。Holt 对三氮苯类除草剂具有抗性的欧洲千里光的生长发育和营养分配情况进行了研究, 发现该种的敏感性生物型在植株高度、干物质量和繁殖器官的生物量等方面都超过抗性生物型植株。研究还表明, 欧洲千里光的抗性生物型比敏感生物型的光合作用速率低^[9]。人们预测, 在不使用除草剂的条件下, 具有 98% 抗性生物型的欧洲千里光种群转化成具有 98% 敏感性生物型的种群, 需要 9 ~ 10 代。又例如绿穗苋的两种生物型, 在高光强度条件下, 敏感性生物型植株干物质的积累要比抗性生物型的高出 40%。在光饱和条件下, 敏感性生物型和抗性生物型相比, 相对生长率提高 3.5%, 完全叶的 CO_2 固定率高 20%, 植株同化率高 19%^[10]。杂草抗药性生物型和敏感性生物型对温度的反应也不同。例如, 低温条件下, 苋的敏感性生物型的活力比抗性生物型的活力强, 当

温度达到 26 ~ 36℃ 范围内, 敏感性生物型的植株生长速率最高, 干物质积累最多, 叶绿素 a/b 的比例下降, 这表明高温条件下, 敏感性生物型的生长仍具有优势^[11]。

4 除草剂对杂草遗传多样性的影响及其研究的理论意义

4.1 进化生物学的窗口 目前, 人们对进化的认识, 主要是从现有的不同空间和不同生物类群间发现和认识生命系统的演化过程。这种从空间的异性认识时间上的变异性, 终究是一种间接认识生命发展过程进化的方法, 而对杂草在除草剂作用下遗传的研究, 可以直接地在短时间内认识它在环境选择压下的种下分化机理, 了解影响这种过程的内外因素, 预测杂草的进化趋势。杂草学家和生物进化学家 Stebbins 早就指出, 未来的优势植物, 必定是能够定居于人造环境中的植物, 研究这些植物, 将使我们洞察植物界进化的未来途径^[12]。

研究除草剂作用下杂草抗性种群的产生过程, 是居群遗传学的极好研究内容。英国数学家 Hardy 和德国遗传学家 Weinberg 分别在 1908 年和 1909 年提出, 在一个含无限、随机交配的居群中, 如果没有突变、迁移和选择等因素的影响, 则不论初始基因或基因型频率是什么, 经过传一代之后, 居群就能获得一个平衡的基因和基因型频率, 并一代代保持恒定^[9]。哈代-温伯格平衡反映了自然居群的遗传保守性, 是一种理想状态。从居群的定义来看, 可以将某一农田中的某个种的所有杂草看成是一个居群, 这些杂草常常是一年生、自花授粉(或以自花授粉为主), 并且存在着少量的抗性个体, 完全没有随机交配的条件, 除草剂的长期单一使用在敏感性个体与抗性个体间又是一种极强的选择。很明显, 在这样环境中的杂草居群, 远偏移了哈代-温伯格平衡, 具有极高的进化趋势。

选择的结果使不同的基因型对后代在供量上有差别, 它是引起居群基因频率发生定向改变的最重要的因素。在农田杂草防除实践中, 除草剂的长期单一使用、控制杂草的方式、残效期的长短、施药频率和剂量等都是同一种杂草的敏感生物型与抗性生物型间进行选择的因素。而杂草的敏感性生物型种子产量、寿命、它们在土壤种子库中的数量则是影响居群遗传结构改变的缓冲力量。抗性基因型的最初频率是一个影响抗性种群的重要因素, 它直接影响着抗性生物型群体出现的速度。目前, 人们已经能够分析出不同的杂草的最初抗性基因型频率, 并根据抗性生物型与敏感生物型的生态适合度、选择压等因素来预测农田环境中杂草抗性生物型的发展速度(即杂草种下分化的速度)。例如 Gressel 在 1990 年提出了以下模型来预测除草剂施用后抗性杂草的发生率。

$$N_n^R = N_0^R \left(1 + \frac{f^* a}{n} \right)^n$$

式中: N_n^0 是指没有用除草剂时杂草种群中抗药性植株的比例; N_n^R 经过几年除草剂使用后, 抗性植株的比例; f : 竞争性繁殖适合度, 是抗性生物型与敏感性生物型在种子萌发、出苗率、传粉、种子产量、生存力的相对测度, 通过田间试验, 在无除草剂作用下进行测定; μ : 选择压, 指除草剂对杂草的抗性生物型与敏感性生物型的选择性指数; n : 表示年份^[8]。

早在 50 年代, 科学家从昆虫对杀虫剂的抗药性分析, 预示除草剂的长期单一使用, 也会导致抗性杂草的产生, 不久便报道了抗药性杂草的事例。与杀虫剂作用下抗性昆虫产生过程相比, 由于杂草的生活周期比昆虫的长, 因此抗性杂草的产生速度也慢。影响杂草种下分化的因素也不止除草剂这一种, 重金属污染对杂草种群遗传结构的影响, 与除草剂对杂草的影响有类似之处, 但相比较, 由于土壤重金属这种选择因子具有持续性的特点, 故重金属污染下杂草种下分化的速度要比除草剂作用下的种下分化速度普遍来得快。这表明, 生物在强大的人工选

择因素下,产生种下分化是一种普遍性的现象,分化的速度则与种群结构、选择压的大小有关^[13]。

4.2 进一步拓宽人们关于生物多样性研究的范围 Baker 曾准确地给杂草下过定义:杂草是一类其种群主要分布于人为干扰了的环境中的植物(不包括栽培的植物)。人们普遍认为,杂草抗逆性极强,难以根除。仅此不够,还应该认识到,杂草的顽强生命力是基于对被人为干扰了的农田环境的适应。当轮作制度和耕作方式发生改变、选种技术提高、除草剂大规模使用,农田杂草群落会随之发生变化,有一些杂草因为不能适应变化了的农田生境而被逐出农田。这样的杂草也会面临濒危的境地。Hibig 曾报道,在原西德的马格德堡和哈勒,有 85 种杂草被看作为是濒危植物,分析 Saxony 地区的濒危植物种类,发现杂草中的 50% 面临濒危;在巴伐利亚州,有 1/3 的乡土杂草(Agrestal weed)被列为濒危植物,约占该州濒危植物总数的 15%。国外已经有保护农田濒危杂草的工作。在 Munsingen 附近的 Beutenlay 农田保护区,人们用 3 熟制方式,种植象荞麦、斯卑尔脱小麦(Spelt)、亚麻和饲料谷物一类的作物,结果在农田中,杂草种类丰富起来,一些在中欧已经稀少的钙土杂草(例如 *Asperula arvensis*, *Bifora radians*, *Bupleurum rotundifolium*, *Lathyrus nissolia*, *Legousia speculum-veneria*, *Orlayaya grandifolra* 和 *Scandix pecten-veneris*)在这里生长。在荷兰、瑞士、奥地利等国,均有保护濒危杂草的农田保护区。由于除草剂使用等原因,一些竞争力弱的阳生性杂草(也包括一些喜酸性或喜钙性杂草)在农田中消失,但偶尔出现在田边, Schumacher 进行了连续几年的试验,禁止在田边使用除草剂,结果在试验区域的田边,象 *Legousia hybrida* 和 *Stachys annua* 一类的稀少杂草又重新大量出现。人们还设想在某些地区的农田中,禁止精耕细作或者除草剂仅限喷于农田而不能对农田周围的杂草喷施,目的是保护濒危的杂草种类^[14]。作者对金衢盆地稻田杂草调查时注意到,1988 年在金华地区的一些水稻田中尚有水车前杂草的分布,由于几年来除草剂的连续使用,现在在该地区已经很难找到水车前的植株了。目前,生物多样性研究工作者比较重视对濒危植物的保护,但忽视对杂草在生物多样性研究中应有地位的认识。在我国,是否存在需要保护的原先被认为是杂草的种类,特别是区域性杂草,有待于进一步调查研究^[15]。

除草剂的大规模使用,深刻地影响着农田杂草物种的多样性。一个明显的趋势是农田中杂草种类在减少,特别是象麦仙翁(*Agrostemma githago*)一类的史前期杂草已难在农田里发现,而少数适应变化了的农田环境的杂草,常是一些喜氮耐阴的杂草,它们的个体数特别多^[14]。由于除草剂的长期单一使用,杂草群落结构变化迅速,这增加了杂草防除的难度。杂草综合治理的目的是总体上控制杂草的发生总量,维持农田杂草的多样性,利用杂草种群间相互制约,不使某一种恶性杂草占有绝对优势。

在生物多样性日益丧失的今天,人们考虑较多的是现今生物受到的威胁,而对生物将来的进化及其命运考虑得不多。除草剂长期单一的使用,一方面对敏感性杂草的生存构成了威胁,另一方面也导致杂草抗性生物型的产生,在基因水平上丰富了杂草的多样性。

任何事物都是一分为二的,抗性杂草令人讨厌,但其体内的抗性基因却是极为宝贵的遗传资源,通过常规育种和生物工程技术,将抗除草剂基因导入作物,培育抗除草剂的作物品种,这将使除草剂使用范围扩大。通过杂交,人们已经将抗性杂草中的抗除草剂特性转移到了油菜上,培育出了抗三氮苯类的油菜品种,应用基因工程技术,已成功地培育出抗磺酰脲类除草剂的烟草、番茄、甜菜、油菜、紫花苜蓿、莴苣、瓜类品种,抗三氮苯类的大豆品种,抗溴苯腈的烟草品种,抗草丁膦的烟草、番茄、马铃薯和油菜品种^[8]。在科研上,抗性杂草是极难得的植物分子生物学和遗传学实验材料。

但是,杂草抗性生物型在生态适合度和竞争能力上大多数弱于同种的敏感性生物型,故它们容易在自然条件下被淘汰。如何保护已经产生的抗性生物型,使它们的抗性基因为农业生产服务,也是生物多样性保护工作者的一项重要研究内容。

不少杂草与作物的亲缘关系很近,例如小米(*Setaria italica*)和狗尾草(*S. viridis*)等,杂交常在这些种类间发生。因此,杂草作为作物种质资源的一个贮藏库^[13],人们利用杂草的一些优良遗传基因,已培养出不少优良的作物品种。应用除草剂降低农田杂草多样性,是否还有其他负作用?也有待于思考。

杂草是植物界进化程度最高的类群,受到自然和人工双重选择因素的作用,它们的生存是基于人们对环境的不断干预。由于人类对环境干预强度的增加,在其它植物多样性下降的同时,杂草这类“新生事物”的进化速度在加快,总体上的多样化程度在提高^[16,17]。生物多样性研究不能轻视对杂草多样性的研究。

4.3 为抗性杂草种群管理提供理论指导 研究除草剂长期、单一的使用,杂草种群抗性产生的机理和影响这种过程的内外因素,能为人们合理地使用除草剂,延缓抗性生物型的产生提供理论指导。具体地讲,根据除草剂作用位点,除草剂在杂草中的降解方式和抗性基因的最初频率,了解某种杂草或某类杂草在除草剂作用下是否容易产生抗性;根据杂草防除的经济阈值进行防除,最大限度的降低杂草的选择压,延缓抗性杂草的产生^[1]。

参 考 文 献

- 1 钱希. 杂草抗药性研究的进展. 生态学杂志, 1997, 16(3): 58 ~ 62
- 2 黄炳球, 林韶湘, 肖整玉等. 稗草对丁草胺和禾草丹的抗药性机制研究. 杂草学报, 1994, 8(2): 1 ~ 5
- 3 姚建仁, 唐正辉. 杂草抗性机制的研究. 世界农业, 1991, 10: 32 ~ 36
- 4 Ajiani C, D Kirilovsky, M Picaud et al. Molecular analysis of psbA mutations responsible for various herbicide resistance phenotypes in synechocystis. *Plant Molecular Biology*, 1989, 13: 469 ~ 480
- 5 Hirschberg J, L McIntosh. Molecular basis of herbicide resistance in *Amaranthus hybridus*. *Science*, 1983, 222: 1346 ~ 1349
- 6 Mazur B J, S C Falck. The development of herbicide resistant crops. *Annual Review of plant physiology and plant molecular biology*, 1989, 40: 441 ~ 470
- 7 Vaughn K C, M A Vaughan, P Camilleri. Lack of cross-resistance of paraquat-resistant hairy fleabane (*Conyza bonariensis*) to other toxic oxygen generators indicates enzymic protection is not the resistance mechanism. *Weed Science* 37: 5 ~ 11
- 8 黄建中. 农田杂草抗药性——产生机理、测定技术、综合治理. 北京: 中国农业出版社, 1995: 35 ~ 87, 244 ~ 274, 340 ~ 342
- 9 Holt J S, H M Lebaron. Signification and distribution of herbicide resistance. *Weed Technology*, 1990, 4(1): 141 ~ 149
- 10 Ahrens W H, E W Stoller. Competition, growth rate and CO₂ fixation in triazine-susceptible and resistant smooth pig weed (*Amaranthus hybridus*). *Weed Science*, 1983, 31: 438 ~ 444
- 11 Vencill W K, C L Foy, D M Orcutt. Effects of temperature on triazine-resistant weed biotypes. *Environmental and Experimental Botany*, 1987, 27(4): 472 ~ 480
- 12 G L 史坦宾斯. 植物的变异和进化. 复旦大学遗传学研究所译, 上海: 上海科学技术出版社, 1963: 455 ~ 456
- 13 H I OKA, H Morishima. Ecological genetics and the evolution of weeds. In: Holzener W, M Numata(eds.), *Biology and Ecology of Weeds*. Dr. W Junk publishers, 1982: 73 ~ 85
- 14 Hibig W. Preservation of agrestal weeds. In: Holzener W, M Numata(eds.), *Biology and Ecology of Weeds*. W Junk publishers, 1982: 57 ~ 59
- 15 郭水良, 李扬汉. 杂草的基本特点及其在丰富栽培地生物多样性中的作用. 自然资源, 1996, 3: 48 ~ 53
- 16 陈家宽, 杨继. 植物进化生物学. 武汉: 武汉大学出版社, 1994: 67 ~ 79
- 17 顾德兴. 杂草的形成. 南京农业大学学报, 1987, 10(3): 23 ~ 29