

外来物种黄顶菊花器官分化的初步研究

郑书馨, 古松*, 江莎*, 任艳萍, 王永周, 赵娜

(南开大学生命科学学院, 天津 300071)

摘要:利用扫描电镜(SEM)观察了黄顶菊(*Flaveria bidentis* (L.) Kuntz)花序发育过程中蝎尾状聚伞花序、头状花序和小花的形成。黄顶菊的花序由主轴及一至三级分枝组成, 各级分枝交互对生, 形成方式相同。植株主轴和侧枝顶端的每个花序由3~6个蝎尾状聚伞花序密集而成; 每一蝎尾状聚伞花序由5~15个头状花序组成; 每一头状花序中有4~11枚小花。小花分化顺序为5个花冠原基、5个雄蕊原基和2个心皮原基。2007年, 天津地区黄顶菊的花期是7月下旬到9月下旬。7月中旬, 花序和花器官原基不断形成并分化, 至花器官成熟经历的时间约15 d。

关键词:黄顶菊; 花芽分化; 头状花序; 蝎尾状聚伞花序

中图分类号: Q944.58

文献标识码: A

文章编号: 1005-3395(2009)01-0017-07

The Observation on Floral Organ Differentiation of an Alien Species, *Flaveria bidentis* (L.) Kuntze

ZHENG Shu-xin, GU Song*, JIANG Sha*, REN Yan-ping, WANG Yong-zhou, ZHAO Na

(College of Life Science, Nankai University, Tianjin 300071, China)

Abstract: The formation of scorpioid cyme, capitulum and floret of *Flaveria bidentis* (L.) Kuntze was observed under scanning electron microscopy. The inflorescence of *F. bidentis* was composed of the main axis with three orders branches in a decussate arrangement. Scorpioid cymes (3~6) were developed at the apex of the main inflorescence axis as well as lateral axes. Each scorpioid cyme had 5~15 capitulums which was consist of 4~11 florets. For the floral development process, five petal primordia arose firstly, then five stamen primordia appeared, followed by two carpel primordia. In 2007, florescence of *F. bidentis* was from late July to late September in Tianjin. In Mid July, the inflorescence primordia and floret primordia were formed and differentiated continually, and approximately 15 days after the initiation of flower bud differentiation, individual floret was well formed.

Key words: *Flaveria bidentis* (L.) Kuntz; Flower bud differentiation; Capitulum; Scorpioid cyme

黄顶菊(*Flaveria bidentis* (L.) Kuntze)隶属菊科堆心菊族(Flaveriinae-Asteraceae)黄顶菊属(*Flaveria*)植物,是一种外来入侵种,起源于南美洲。目前,国内外对黄顶菊的研究主要集中在描述其分布及外部形态特征^[1]、生理生化特性^[2]、药物提取及鉴定^[3]、染色体核型分析^[4]等方面,而有关其生殖生物学方面的研究还未见报道。花芽分化是植物开花结实的基础,也是决定种子产量的主要环节之一^[5]。黄顶菊种子产量极高,据报道:株高233 cm的黄顶菊,成熟种子量可达36万粒^[6];种子轻而

小^[7]。花芽的分化是植物开花结果的关键,而利用物理和化学方法可明显控制花芽的分化率^[8-9]。因此,本文对黄顶菊花芽分化全过程进行形态解剖学观察,为人工控制黄顶菊的快速蔓延及制定有效的防控措施提供理论根据。

1 材料和方法

1.1 材料

黄顶菊(*Flaveria bidentis* (L.) Kuntze)生长于南开大学校园内,为1 a生植株(标本经南开大学唐廷

收稿日期: 2008-05-13 接受日期: 2008-09-18

基金项目: 天津市自然科学基金项目(07JCYBJC12400, 07JCYBJC12500);南开大学科研启动基金项目;教育部留学回国人员科研启动基金项目;国家重点基础研究发展计划项目(2007CB106802)资助

* 通讯作者 Corresponding author

贵和白玉华教授鉴定),从2007年7月末(7月25日)开始采样,此时,很少部分花已经开放。采集不同发育时期的花序以及花蕾,经FAA固定,再经戊二醛-锶酸双重固定后,乙醇系列脱水,干燥、喷金后,在S-3500N型(Japan)扫描电镜下观察并照相。

1.2 方法

对南开大学实验地、南开大学原附中足球场、河北沧州市交河镇废弃房基地(周围为农田)和天津市西青区郊外荒地4个样地生长的黄顶菊进行观察,并测量土壤水分、土壤pH值和土壤盐分含量。

土壤水分的测定 在南开大学试验地精确称取10g土样,置于105℃烘箱内24h,然后称重,每个样地重复3次。土样含水量^[10] = 湿土质量 - 干土质量 / 干土质量 × 100%。

土壤pH值测定 采用电位法^[11]进行测定。

土壤含盐量测定 采用电导率法^[11]进行测定。

2 结果

2.1 花序和花的形态及结构

天津地区黄顶菊的花期是7月下旬到9月下旬,花期很长,在这期间花器官不断形成并逐渐开放,因此在同一植株上,同一群落内表现出重叠现象。从花芽分化开始至花器官形成经历的时间很短,历时半个月左右。

黄顶菊植株由主轴和多级分枝组成,每级侧枝两两对生,每一侧枝顶端形成3~6个蝎尾状聚伞花序;每一个蝎尾状聚伞花序由5~15个头状花序组成,头状花序排列在同一平面上;每一个头状花序中有4~11枚小花,外有总苞包被,总苞长椭圆

形、具棱。花冠醒目、鲜黄色(图1)。花很小,长为2~4mm。花冠檐部5裂,辐射对称,基部联合成筒状。雄蕊5枚,与花瓣互生;雌蕊1枚,两心皮,与雄蕊等长,柱头两个,鸭嘴形。

2.2 花序和花原基的形成与分化

营养茎端向生殖茎端的转化 2007年7月下旬,黄顶菊营养茎端顶部呈锥形突起(图版I:1),其两侧产生一对叶原基。随着顶端的生长发育,营养茎端快速生长膨胀,顶端形成圆形突起,即为花序原基(图版I:2),将发育成为花序。在叶腋处形成侧枝的茎端,逐渐发育成为花序侧轴原基。

花序主轴原基的发育 花序主轴原基发生于顶端分生组织,随着进一步发育顶端变为扁圆形(图版I:3)。7月末,花序主轴原基两侧各产生一个扁平突起,为小苞片原基(图版I:3),此时顶端侧面突起不再分化为叶原基,至此花序主轴原基分化完成(图2A为侧枝的顶端分生组织,将来发育成侧枝的顶端花序)。



图1 黄顶菊的花序

Fig. 1 Inflorescence of *Flaveria bidentis*

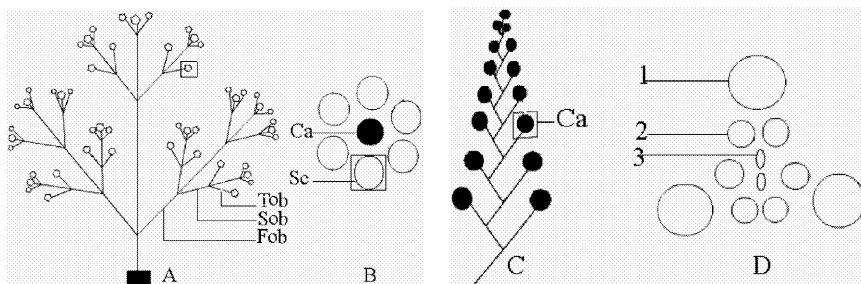


图2 黄顶菊的花序类型图

Fig. 2 Diagram of inflorescence type of *Flaveria bidentis*

A:黄顶菊花序主轴及其分枝 Main axis and branches of inflorescence;B:A图方框部分的放大,示花序轴顶端的4~6个蝎尾状聚伞花序Sc和一个头状花序Ca Magnification of the pane of A, showing 4~6 scorpioid cyme and one capitulum at the apex of inflorescence axes;C:一分支的蝎尾状聚伞花序 A branch of scorpioid cyme;D:C图方框部分的放大,示头状花序 Magnification of the pane of C, showing capitulum;D-1:第一轮1~3朵小花 1~3 florets in the first whorl;D-2:第二轮的3~6朵小花 3~6 florets in the second whorl;D-3:第三轮的1~2朵小花 1~2 florets in the third whorl.

花序侧轴原基的发生 7月末,花序主轴原基分化完成后1~2 d,在主轴对生的叶原基的叶腋处产生两个椭圆形花序侧轴原基 LI(图版 I:4),随着主轴生长锥继续向上生长,两个花序侧轴原基 LI 依次形成交互对生的一级分枝 Fob。同时,每一个花序侧轴原基 LI 顶端进一步分化形成3个圆球状突起 1', 2' 和 3'(图版 I:4),顶端的突起 2' 不断向上生长和分化产生交互对生的二级分枝 Sob,两侧的突起 1', 3' 分别形成交互对生的三级分枝 Tob。偶尔会发现具有四级分枝的花序。无论是几级分枝,其顶端最终形成蝎尾状聚伞花序原基。

在花序主轴上,花序侧轴的发生是两两对生的。当花序主轴顶端完全形成蝎尾状聚伞花序时,整个花序主轴上已形成约9~14层一级分枝。整个花序从下往上看,下面1~3(4)层具有三级分枝,4(5)~10(11)层具有二级分枝,11(12)~14层只具有一级分枝。通常,紧挨顶端蝎尾状聚伞花序原基的分枝仅具一级分枝(图2)。

蝎尾状聚伞花序原基和头状花序原基的形成与分化 花序主轴原基分化结束后1~3 d,即8月初,花序原基开始分化。花序原基顶端的发育有两种情况:(1)花序原基两侧分化出对生的椭圆形突起,即蝎尾状聚伞花序原基(图版 I:5),该原基最终形成4个分支的蝎尾状聚伞花序,其中间的突起最终形成头状花序;(2)花序原基周围分化出3个圆球形蝎尾状聚伞花序原基(图版 I:6),最终形成5或6个分支的蝎尾状聚伞花序,其中间圆形突起最终形成头状花序。本文以一个蝎尾状聚伞花序原基的发育为例说明它的形成。一个圆球形蝎尾状聚伞花序原基 Sc 形成之后,经过生长和分化形成两个圆球形突起 Ca0 和 Ca1(图版 I:7),其中一个突起如 Ca1 再进行分化,又形成两个圆球形突起 Ca1', Ca1''(图版 I:8),Ca0 发育形成头状花序原基;之后, Ca1', Ca1'' 又分别分化成两个圆球形突起 Ca2' 和 Ca3' 以及 Ca2'' 和 Ca3'', Ca2' 和 Ca2'' 分别分化形成头状花序,而 Ca3' 和 Ca3'' 继续进行生长和分化(图版 I:9,10),依此类推。按照 Ca1 的发育模式,由中心向周围生长锥的两侧交替向外分化,最终形成蝎尾状聚伞花序(图版 I:11)。其它蝎尾状聚伞花序原基几乎同时以同样的发育方式进行生长和分化,这样就形成完整的4~6个蝎尾状聚伞花序(图版 I:12)。整个蝎尾状聚伞花序上的头状花序发育的顺序是最先形成的头状花序原基首先分化

成各个小花原基(图版 I:13)。

小花原基的形成与分化在8月11日左右,最先分化出的头状花序已开始小花器官的分化与发育,到8月17日左右,完成整个分化过程。

8月11日左右,一个圆形头状花序原基形成后,其周围产生3~4枚苞片原基,顶端随着生长发育变得扁平而宽阔(图版 I:14),进而开始向心分化出2~3轮小花原基,均为扁圆球形。3个苞片原基的叶腋处分化出3个小花原基(图版 I:15),然后向里一轮再分化出3~6个小花原基,最后是中心部位分化成1~2个小花原基(图版 I:16),各个小花原基发育不同步(图版 I:17)。一般一个头状花序原基可以分化出4~11枚小花。

2.3 花器官分化的特点

各小花器官分化的顺序相同,依次为花冠、雄蕊和雌蕊。

花冠原基的发生与发育 黄顶菊的小花没有花萼,3~4枚苞片包裹着4~11枚小花原基。8月13日左右,在苞片的叶腋处分化出小花原基,随着小花原基的生长和发育,小花原基中央凹陷(图 I:18),周围形成5个突起,为花瓣原基。花瓣原基经过生长向中心覆盖(图版 I:19),8月中旬,5片花瓣顶端镊合状排列(图版 I:20),基部联合形成较长的管。此时,花冠管檐部有5个舌状的裂片,雄蕊原基微向心弯曲,心皮原基为2个半圆形突起。以后,管状花顶端呈辐射对称排列的5片花瓣展开,包含有5个雄蕊原基和2个心皮原基(图版 I:21)。

雄蕊原基的生长与发育 花瓣原基形成之后1~2 d,即8月15日左右,其内侧产生同步分化的5个圆球状突起,为雄蕊原基,与花瓣原基互生(图版 I:19)。随着雄蕊原基的进一步发育形成花药和花丝,花药向心弯曲(图版 I:21,22)。

雌蕊原基的生长与发育 雄蕊原基发育形成后1~2 d,即8月17日左右,在雄蕊原基中间出现两个半球形光滑突起即为两个心皮原基(图版 I:23)。心皮原基经过生长,发育成1个雌蕊,顶端柱头两裂,其表面具乳突(图版 I:24),基部联合形成一个子房,至此花器官分化完成。

2.4 河北和天津地区黄顶菊生长的环境因子

光照强度 2007年7月中旬~11月上旬,我们对4个样地进行了观察:黄顶菊在光照强的地方生长得较粗壮,分枝较多,花序和花器官形成较

早。而在生长茂密的杂草丛中,黄顶菊主要进行营养生长,植株矮小。

温度 天津地区,7月平均温度约为26℃,黄顶菊开始花器官的分化。8月中旬,平均温度约为27℃,此时不管是晚出土的植株还是植株矮小的黄顶菊,都进入了生殖生长时期。

土壤水分 在天津和河北的4个样地中,土壤含水量较高(22.08%)的南开大学试验地较其它3个样地的植株生长旺盛,茎干粗壮,较早进入生殖生长时期。

土壤 pH 南开大学附中原足球场周围的 pH 值平均为 8.47;西青区郊外杂草地为 8.45;交河镇废弃房基地为 8.31;南开大学实验地为 8.33,均为碱性土。

土壤盐分 4个样地中,南开大学附中原足球场周围的平均含盐量为0.36%;西青区郊外杂草地为0.22%;交河镇废弃房基地为0.11%,且随土壤深度增加而递增;南开大学实验地为0.27%,土壤含盐量随土壤深度增加而递减。根据土壤的含盐量可知^[11],其土壤属于轻度盐化土(0.1%~0.2%)到强度盐化土(0.4%~0.6%),黄顶菊在盐化土壤上生长和繁殖都很旺盛。

3 讨论

3.1 黄顶菊花序的形成与分化

黄顶菊蝎尾状聚伞花序的形成过程与一些植物如鸢尾科唐菖蒲(*Gladiolus gandavensis*)的蝎尾状聚伞花序的形成有所不同^[12],因为黄顶菊蝎尾状聚伞花序各分枝的顶端形成的是头状花序,而不是像唐菖蒲那样形成小花。黄顶菊蝎尾状聚伞花序是由顶端分生组织不断分化出的头状花序组成的,每个头状花序中包含有4~11枚小花。因此黄顶菊的花序比唐菖蒲更为复杂,产生的种子量很大,繁殖能力特别强,该特点与黄顶菊的入侵和快速蔓延及扩散密切相关。

头状花序是菊科的重要特征之一,而菊科入侵植物的头状花序在茎端会排列成各种复杂的花序,如一年蓬(*Rigerson annuus*)的圆锥花序、紫茎泽兰(*Eupatorium coelestium*)的伞房花序等^[13]。典型的蝎尾状聚伞花序是植株主轴分枝时,各分枝成左右间隔生出,而分枝与花不在同一平面上,如菊科外来入侵种加拿大一枝黄花(*Solidago canadensis*)的头状花序,在花序分枝上排列成蝎尾状,再组合成开

展的大型圆锥花序^[13]。而黄顶菊的花序是由3~6个蝎尾状聚伞花序密集于各分枝的顶端,各级分枝都是对生的蝎尾状聚伞花序。这样黄顶菊花序就可以形成庞大的枝系,遮挡其它植物生长所需的阳光,挤占它们的生存空间,使其成功入侵。

3.2 黄顶菊花的形成与分化

菊科植物花形态极为复杂,不同属、种之间,头状花序中的各小花形态不同^[14-15]。有些菊科植物头状花序中只有一种形态的花,管状花或舌状花,如蒲公英(*Taraxacum mongolicum*)的花均为舌状花;有些则是两者兼有,如向日葵(*Helianthus decapetalus*)和外来入侵种加拿大一枝黄花,它们的头状花序中边缘花为舌状,盘花为管状^[13]。对于黄顶菊头状花序中小花的形态,刘全儒^[16]报道黄菊属植物头状花序中,舌状花1(~2),雌性可育,花冠黄色,稀缺;管状花1~15,两性可育;黄顶菊头状花序具2~8朵花,舌状花花冠退化,长仅1mm左右。高贤明^[1]和 Powell^[17]报道黄顶菊边缘小花花冠短,舌片不突出或微突出于闭合的小苞片外,盘花花冠长,漏斗状。郑云翔^[18]报道了黄顶菊头状花序中边缘小花为舌状,盘花为筒状。本实验观察到黄顶菊头状花序中没有舌状花,均为管状花(图版 I:15,16),与前人的报道不同,这可能与黄顶菊的生长环境有关。在菊科植物中,有些属、种的头状花序中各小花有明确的分工,即边缘花为单性,中间花为两性,如金盏菊(*Calendula officinalis*),边缘的舌状花能结实的为雌花,中间的管状花为不结实的雄花^[15]。再如外来入侵种羽芒菊(*Tridax procumbens*)的边缘花为舌状,雌性;中央花为管状,两性^[13]。这样就很有可能产生天然的属间杂交,导致形成危害性更大的新物种。虽然黄顶菊没有观察到这种特征,但黄顶菊花期长,花粉量大,花期和大多数菊科土著植物种类交叉重叠,因此,有必要调查黄顶菊入侵地区菊科植物种类的组成,对可能产生的属间杂交问题提出必要的解决预案,做到防患于未然。

3.3 环境因子对花序和花器官形成和发育的影响

黄顶菊花序和花器官的形成和发育与各种环境因子,例如光照强度,温度,土壤水分,土壤 pH,土壤盐分等密切相关。

黄顶菊属于黄菊属植物中典型的 C₄ 植物,因此对高光强有很好的适应^[19]。2007年7月中旬~11月上旬,我们对4个样地进行了观察:黄顶菊在

光照强的地方生长得较粗壮,分枝较多,花序和花器官形成较早,这与芦站根^[20]调查结果一致。光照较强($2\ 160\ \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$)的地点,黄顶菊生长茂盛、粗壮;但在光照较差($270\ \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$)生境中,如在林内,黄顶菊生长不茂盛,且植株细长,主要表现为营养生长。这说明光照强度对黄顶菊花器官的形成和发育具有重要的意义。

在美国西南部和墨西哥北部的干燥地带,黄顶菊植株花期从春季到秋季;在可控制的温室中,黄顶菊一年都可以生长成熟,但其生长最旺盛的时期是在夏季的中期到秋季^[17],此时美国西南部7月平均气温在 $28\text{ }^{\circ}\text{C}$ 左右。而在天津地区,7月平均温度约为 $26\text{ }^{\circ}\text{C}$,相对低一些,但此时黄顶菊开始花器官的分化。8月中旬,平均温度约为 $27\text{ }^{\circ}\text{C}$,此时不管是晚出土的植株还是植株矮小的黄顶菊,都进入了生殖生长时期。因此,温度对黄顶菊花芽分化起到关键作用,但也可能与日照长短有关,还有待于进一步研究。

在美国南部和墨西哥北部,黄顶菊通常生长在临近于有短暂或持久水资源的地方,如河流、小溪、灌溉沟渠、田地、路旁、池塘^[17]。天津和河北的4个样地中,我们观察到了相同的结果。2005年6月,芦站根^[20]对衡水湖周边田地、公路两旁、北门口干地、小水沟、棉花地等黄顶菊分布较多的地方进行了样方调查,同样发现土壤含水量最高(12.88%)的小水沟样地黄顶菊生长情况较其它样地好,而且黄顶菊花器官分化较早。因此,水分也是制约黄顶菊生长和花器官分化的环境因子之一。

黄顶菊尤喜生长于碱性或石膏质的土壤中。在美国南部和墨西哥北部,黄顶菊通常生长在中度-强度盐碱或石膏质的土壤^[17];在佛罗里达,黄顶菊仅出现在pH为7.2~8.2的碱性土壤中^[21]。我们测得4个样地的土壤pH值(>8)均比原产地略高,且黄顶菊生长旺盛,分枝多,花序和花的数量很大。在西青区郊外荒地,pH值平均为8.45,有些植株高达1.9 m,且有四级分枝,整株花多达上万朵。有报道黄顶菊入侵中国后,在形态上发生了一定变化,如植株变高,小花数增加^[6]。这是否与土壤pH值有关,还有待与进一步研究。

据报道,黄顶菊常在富含盐分的生境中滋长^[17]。4个样地中,土壤均为盐化土,利于黄顶菊的生长和繁殖。因此,黄顶菊入侵河北、天津等地后仍能够在土壤盐分较高的条件下迅速生长和旺

盛繁殖。

综上所述,黄顶菊是一种喜光、喜湿、耐盐碱、生长迅速、结实量极大的杂草。其生长受到许多生长因子的限制,如一定的水湿条件、光照条件、温度以及土壤条件等。在不利于其生长的地方如郁闭度较大的林内,其不可能大规模地生长和繁殖。为此,可以通过生态措施控制黄顶菊生长,如人为干预下,人工种植阔叶树种、灌草植物,使其迅速占领空间,阻止黄顶菊的入侵。因此,对于黄顶菊的入侵性不可低估,为防止黄顶菊大规模扩散,对其生长发育动态趋势务必保持高度警惕,以防止其大规模入侵,危害农田。

参考文献

- [1] Gao X M(高贤明), Tang T G(唐廷贵), Liang Y(梁宇), et al. An alert regarding biological invasion by a new exotic plant, *Flaveria bidentis*, and strategies for its control [J]. Biodiv Sci(生物多样性), 2004, 12(2): 274-279. (in Chinese)
- [2] McKown A D, Moncalvo J M, Dengler N G. Phylogeny of *Flaveria* (Asteraceae) and inference of C_4 -photosynthesis evolution [J]. Amer J Bot, 2005, 92: 1911-1928.
- [3] Agnese A M, Montoya S N, Espinar L A, et al. Chemotaxonomic features in Argentinian species of *Flaveria* (Compositae) [J]. Biochem Syst Ecol, 1999, 27: 739-742.
- [4] Shi L R(时丽冉), Gao R Y(高汝勇), Lu Z G(芦站根), et al. The chromosome number and karyotype analysis of *Flaveria bidentis* [J]. Acta Agr Sin(草地学报), 2006, 14(4): 387-389. (in Chinese)
- [5] He J Y(贺俊英), Qiang S(强胜). Study of floral organ differentiation and embryology in *Eupatorium adenophorum* — An exotic plant [J]. Chin Bull Bot(植物学通报), 2005, 22(4): 419-425. (in Chinese)
- [6] Li X J(李香菊), Wang G Q(王贵启), Zhang C X(张朝贤), et al. The distribution, characteristics and chemical control of alien species *Flaveria bidentis* [J]. Weed Sci(草地科学), 2006, 4: 58-61. (in Chinese)
- [7] 张秀红, 李跃, 韩会智, 等. 黄顶菊生物学特性及防治对策 [J]. 河北林业技术, 2006(1): 48-49.
- [8] 张立民, 苏淑钗. 板栗的花芽分化及其影响因素研究进展 [J]. 落叶果树, 2007(1): 8-9.
- [9] Grochowska M J, Karaszewska A, Jankowska B. The pattern of hormones of intact apple shoots and its changes after spraying with growth regulators [J]. Acta Hort, 1984, 149: 25-38.
- [10] Zhu K(朱开). Study on microwave drying method instead of alcohol burning method for determination of soil specimen moisture content [J]. J Guangdong Non-ferrous Metals(广东有色金属学报), 2002, 15(1): 73-74. (in Chinese)
- [11] 鲍士旦. 土壤农化分析 [M]. 北京: 中国农业出版社, 2000: 25-98.
- [12] Tang D C(唐道城), Li H C(李宏琛). Relation between flower bud

- morphological differentiation and leaf growth on *Gladiolus hybridus* [J]. J Qinghai Univ(青海大学学报), 2002, 20(6): 36–38. (in Chinese)
- [13] Li Z Y(李振宇), Xie Y(解焱). Invasive Alien Species in China [M]. Beijing: China Forestry Publishing House, 2002: 154–175. (in Chinese)
- [14] 吴国芳, 冯志坚, 马炜梁, 等. 植物学下册 [M]. 北京: 高等教育出版社, 1991: 325–329.
- [15] 赵毓棠. 菊科植物的花和果 [J]. 生物学报, 1987, 12: 5–8.
- [16] Liu Q R(刘全儒). *Flaveria* Juss. (Compositae), A newly naturalized genus in China [J]. Acta Phytotaxon Sin(植物分类学报), 2005, 43(2): 178–180. (in Chinese)
- [17] Powell A M. Systematics of *Flaveria* (Flaveriinae-Asteraceae) [J]. Ann Miss Bot Gard, 1978, 65(2): 590–636.
- [18] 郑飞翔, 郑博颖. 黄顶菊的传播及对生态环境的影响 [J]. 杂草科学, 2007(2): 30–31.
- [19] Ku M S B, Monson R K, Littlejohn J R O. Photosynthetic characteristics of C₃-C₄ intermediate *Flaveria* species: Leaf anatomy, photosynthetic responses to O₂ and CO₂, and activities of key enzymes in the C₃ and C₄ pathways [J]. Plant Physiol, 1983, 71: 944–948.
- [20] Lu Z G(芦站根), Cui X G(崔兴国), Jiang W J(蒋文静). The primary investigation and studies on file alien invasion of *Flaveria bidentis* Kuntze in Hengshui Lake [J]. J Hengshui Univ(衡水学院学报), 2006, 8(1): 69–71. (in Chinese)
- [21] Long R W, Rhamstine E L. Evidence for the hybrid origin of *Flaveria latifolia* (Compositae) [J]. Brittonia, 1968, 20: 238–250.

图版说明

A: 顶端分生组织 Apical meristem; B: 苞片原基 Bract primordium; b: 小苞片原基 Bracteole primordium; C: 心皮原基 Carpel primordium; F: 花原基 Flowerlet primordium; I: 花序原基 Inflorescence primordium; L: 叶原基 Leaf primordium; P: 花瓣原基 Petal primordium; S: 雄蕊原基 Stamen primordium; V: 营养茎端 Vegetative apex; Ca: 头状花序原基 Capitulum primordium; LI: 侧花序轴原基 Lateral inflorescence primordium; Sc: 蝎尾状聚伞花序原基 Scorpioid cyme; St: 花柱 Style; Fob: 一级分枝 First-order branch; Sob: 二级分枝 Second-order branch; Stg: 柱头 Stigma; Tob: 三级分枝 Third-order branch.

图版 I

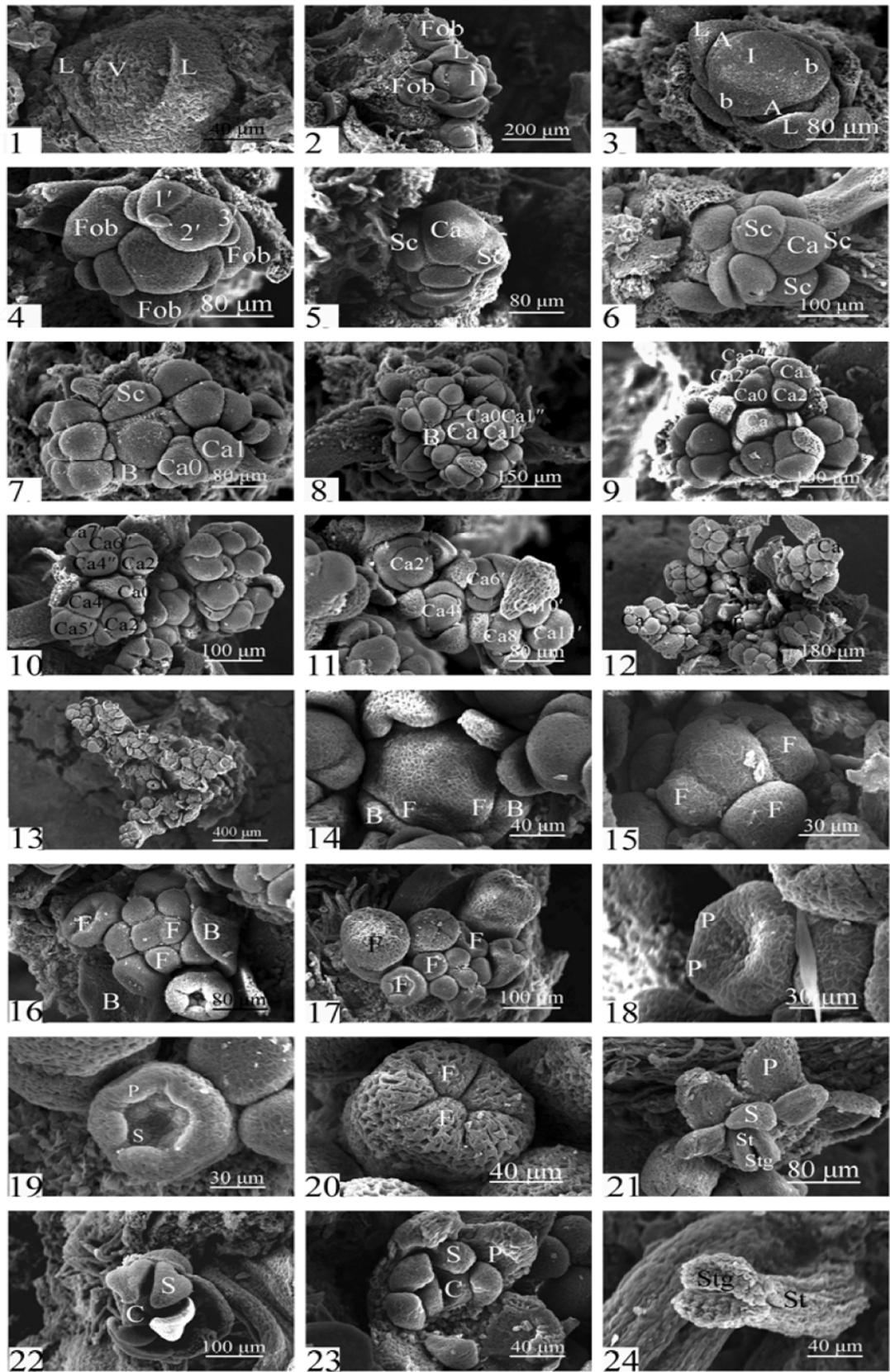
1. 营养茎端; 2. 营养茎端向生殖茎端的转化; 3. 花序主轴分化完成, 在其两侧产生小苞片原基; 4. 花序主轴原基两侧分化出一级分枝 Fob, 该原基形成 3 个突起 1', 2', 3'; 2' 不断向上生长和分化产生交互对生的二级分枝 Sob, 两侧的突起 1', 3' 分别形成交互对生的三级分枝 Tob; 5. 花序轴顶端分化出两个蝎尾状聚伞花序原基 Sc 和一个突起 Ca; 6. 花序主轴和侧枝的顶端分化出 3 个蝎尾状聚伞花序原基 Sc 和 1 个突起 Ca; 7. 1 个蝎尾状聚伞花序原基 Sc 分化为两个突起 Ca0 和 Ca1; 8. Ca1 再进行分化为两个突起 Ca1' 和 Ca1"; 9. Ca1' 和 Ca1" 分别分化成 Ca2', Ca3' 和 Ca2", Ca3"; 10. Ca3' 分

化为 Ca4' 和 Ca5', Ca3" 分化为 Ca4" 和 Ca5", Ca5" 分化为 Ca6" 和 Ca7"; 11. 一支蝎尾状聚伞花序的发育, Ca7" 分化为 Ca8" 和 Ca9", Ca9" 分化为 Ca10" 和 Ca11"; 12. 位于花序轴顶端的 6 个蝎尾状聚伞花序和 1 个头状花序; 13. 每一个头状花序原基按其形成的先后顺序逐渐发育形成花原基; 14. 头状花序原基上形成许多突起, 为小花原基; 15. 苞片叶腋处先分化出第一轮花原基; 16. 头状花序原基分化出第二轮小花原基和第三轮小花原基; 17. 各小花原基发育不同步; 18. 小花原基顶端凹陷, 边缘的 5 个突起为花瓣原基; 19. 5 个花瓣原基向中心覆盖及 5 个雄蕊原基产生; 20. 花瓣檐部镊合状排列, 基部合生; 21–22. 正在发育的雄蕊; 23. 2 个心皮原基产生; 24. 2 个心皮合生成 1 个雌蕊, 顶端柱头 2 裂和基部合生成 1 个子房。

Explanation of plates

Plate I

1. Vegetative apex; 2. The transition from vegetative to reproductive growth; 3. Completion of the main inflorescence axis differentiation, two bracteole primordia are initiated on the two sides of main inflorescence axis; 4. On the two sides of main inflorescence axis primordium, lateral inflorescence primordia are initiated. Each lateral inflorescence primordium differentiates into three protrusions called 1', 2' and 3'. 2' develops into the decussate secondary branches; 1' and 3' on the two sides of 2' differentiates into the decussate third branches respectively; 5. Apex of inflorescence axis differentiates into two scorpioid cyme primordia and one capitulum primordium; 6. Apex of inflorescence axis differentiates into three scorpioid cyme primordia and one capitulum primordium; 7. One scorpioid cyme primordium differentiates into two protrusions called Ca0 and Ca1; 8. Ca1 differentiates into two protrusions called Ca1' and Ca1"; 9. Two protrusions Ca1' and Ca1" differentiate into Ca2' and Ca3' as well as Ca2" and Ca3", respectively; 10. Two protrusions called Ca3' and Ca3" differentiate into Ca4' and Ca5' as well as Ca4" and Ca5". The protrusion Ca5" differentiates into Ca6" and Ca7"; 11. The development of a scorpioid cyme. The protrusion Ca7" differentiates into Ca8" and Ca9", the protrusion Ca9" differentiates into Ca10" and Ca11"; 12. Six scorpioid cymes and one capitulum at the apex of inflorescence axes; 13. Each capitulum primordium develops into many floral primordia in sequence of formation; 14. A capitulum primordium differentiates into many protrusions which are called flowerlet primordium; 15. The first whorl of floral primordia initiates at the axils of bracts; 16. A capitulum primordium differentiates into the second and the third whorls of flowerlet primordia; 17. The development of each flowerlet primordium is asynchronous; 18. The flowerlet primordium apex is becoming deep concave, five protrusions called petal primordia arise at the edge of the flowerlet primordium; 19. The center of flowerlet primordium is covered with five petals, five stamen primordia are initiated; 20. The limb of five petals are in a induplicate arrangement, the basal part accrete; 21–22. Developing of stamens; 23. Initiation of two carpel primordia; 24. The pistil is composed of two carpels, two stigmas at the apex, one ovary at the basal part.



郑书馨等: 图版 I

ZHENG Shu-xin, et al.: Plate I