

·学术争鸣·

DOI:10.16605/j.cnki.1007-7847.2021.07.0178

一些花序的新定义和一个新的花序分类系统 ——植物学教材质疑(六)

黎维平

(湖南师范大学 生命科学学院, 中国湖南 长沙 410081)

摘要:花序是生花的分枝结构或系统,通常是被子植物科的重要特征,与传粉密切相关。花序教学的困难可能来自各教材在花序定义和分类上存在的问题。本文重新定义了一些花序类型,如有限和无限花序、伞房花序、轮伞花序,也澄清了伞形花序、柔荑花序、头状花序和隐头花序等花序分类上的一些混乱。笔者提议将花簇生和因花序退化而形成的单花列为花序类型。最后,本文提出了一个新的花序分类系统,增加了一些分类单元。

关键词:花序;重新定义;花序新分类系统

中图分类号:Q949.4

文献标识码:A

文章编号:1007-7847(2022)01-0088-07

Redefinition of Some Inflorescence Types and a Proposal for a New Classification System of Inflorescence Questioning Botany Textbooks (VI)

LI Wei-ping

(College of Life Sciences, Hunan Normal University, Changsha 410081, Hunan, China)

Abstract: Inflorescences, the branching structures or systems that bear flowers, are usually important features of angiosperm families and closely related with pollination. Troubles in the process of inflorescence teaching may partially come from the inflorescence definitions and classification in various botany textbooks. This paper redefined some inflorescences, such as determined and indetermined inflorescences, corymb and verticillaster, and cleared up some confusion in classification of umbel, catkin, capitulum and hypanthodium. Secondly, the paper suggests that both a cluster of flowers and a single flower degenerated from an inflorescence should be regarded as types of inflorescence. Finally, a new classification of inflorescence is proposed, in which some new groups are added.

Key words: inflorescence; redefinition; a new classification system

(*Life Science Research*, 2022, 26(1): 088~094)

花稀单生,多形成花序。即使是木兰类(Magnoliids)单生的花也有人^[1-2]认为其由花序退化而成。花序是着生花的分枝结构^[3]或分枝系统^[4],它通常是被子植物科的重要特征,甚至是一个科最显著的或独有的性状,常和传粉方式密切相关,是植物形态学、植物分类学研究和植物学教学的重

点内容,已成为植物发育生物学研究的新热点^[2]。花序具有高度的多样性,其分类和类型定义是植物学教学的一个重点和难点。现有的中外植物学教材和有关术语专著^[4-5]在花序的分类和类型定义上普遍存在重大瑕疵,徒增了教学难度,有必要加以修正。

收稿日期:2021-07-13;修回日期:2021-09-12;网络首发日期:2022-01-20

基金项目:国家自然科学基金资助项目(31370265);湖南省生态学重点学科建设项目(0713);湖南省生物发育工程与新产品研发协同创新中心资助项目(20134486);“作物不育分子机制与资源创新”湖南省重点实验室资助项目(2016TP1011)

作者简介:黎维平(1959—),男,湖北荆州人,博士,湖南师范大学教授,博士生导师,主要从事菊科紫菀族系统分类研究, E-mail: lwp@hnu.edu.cn。

1 一些花序的重新定义

1.1 有限花序和无限花序

有限花序(definite inflorescence, determinate inflorescence, cymose inflorescence 或 closed inflorescence)和无限花序(indefinite inflorescence, indeterminate inflorescence, racemose inflorescence 或 open inflorescence)是花序类型的第一级划分。这两类花序名词中的“有限”和“无限”指的是什么?指的是单个顶芽生长过程持续时间的长短,即无限花序中,顶芽“无限”生长,产生多个侧芽(发育成花或分枝);而有限花序的顶芽生长“有限”,最先分化成花芽,并在其下的一个节上留下 1 至数个侧芽。侧芽发育成侧枝,侧枝的顶芽可再重复上述过程。也就是说,花序名词中的“有限”和“无限”指顶芽的生长是相对“有限”和“无限”的,而不是指花序轴延伸的“有限”和“无限”,更不是指产生花的多(“无限”)或少(“有限”)。但是,“有限”和“无限”常被误解:1)有教材^[20, 29]称有限花序顶花先开放“限制了花序轴的继续生长”,其他教材^[4, 33]也有相似的叙述。这种认识是值得商榷的。有限花序的花序轴是合轴分枝,每个顶芽的分生组织活动时间“有限”,其贡献给花序轴的只是“有限”的一小段,但是通过相继出现的各顶芽分生组织的“接力赛”,花序轴能“无限”生长;2)笔者在教学中发现,有的学生将“有限”和“无限”错误地理解为花在数量上的差异,甚至有教材也认为有限花序中的花数量通常是有限的(“there are generally a limited number of flowers”^[4]),其言下之意是无限花序的花量一般是无限的。事实上,一个花序中花数量的多少与花序类型通常没有对应关系。鉴于名词“有限花序”和“无限花序”容易引起误解,建议尽可能避免使用这种说法,将其分别改称为合轴花序(sympodial inflorescence)和单轴花序(monopodial inflorescence),因为二类花序的本质区别在于花序轴分枝方式的差异。合轴花序常被称作聚伞花序(cyme),单轴花序也可称总状类花序(racemose inflorescence)。

合轴(有限)花序中的每个芽对花序都贡献了两部分:一小段花序轴和无柄或具柄小花;而简单无限花序(简单单轴花序)的花序轴均来自顶芽;单轴(无限)复合花序则还包括各级侧枝顶芽产生的花序轴,分化成花的侧芽对花序轴无贡献。有一个极少提及的特征可区别一些单轴花序和合轴

花序,即当花序轴上苞片未退化消失时,苞片和其最近的花同侧(此花腋生),为单轴花序;苞片与花看似对生(此花顶生)则为合轴花序^[10]。

各教材^[5-7, 10-17, 19-35, 37-45]对单轴(无限)花序和合轴(有限)花序的定义不着眼于花序轴分枝方式,均突出强调两类花序中开花先后的差异。虽然一些教材也提到花序轴的特征,但多将其放在次要地位,常被学生忽略。这类定义可能带来一些误解,导致花序鉴定困难和错误。花开放顺序通常与花芽分化次序一致,这是事实,却是花序的非本质特征。合轴(有限)花序中,顶芽先分化成花芽,自然是先成熟开放,顶芽下的侧芽再分化然后开放,有人据此又称合轴花序为离心花序(centrifugal inflorescence);而单轴花序的下部花或外围花先分化先开放,故有向心花序(centripetal inflorescence)的名称^[8, 18, 20, 26, 42-43]。但是,按照花开放次序来判断花序类型,带来了诸多问题。

首先,陆时万等^[6]从不恰当的定义出发,设计了一个“单歧聚伞花序的模式图”。在其“图 4-31A”^[16]中,从 1 朵顶生花到最下部的腋生花依次标为“1”至“10”,并说明“小花序号为开花顺序”,称之为“单歧聚伞花序的模式图”。这是拘泥于“花开放顺序”去定义花序的典型错误。一方面,顶生小花最后分化却最先开放,既不符合一般生长规律,也未体现任何生物学适应意义,自然界中尚未发现如此开放顺序的花序;另一方面,除顶生花外,其余 9 朵小花都从苞片腋处发出,均来自腋生花芽,其花序轴来自顶芽的生长,为单轴分枝,“图 4-31A”是典型的总状花序,绝非合轴(有限)花序,更不能当成“模式”。

其次,单歧聚伞花序的花序轴为合轴分枝,在开花后期常常没有明显曲折,很容易被误判为总状花序,因为其形态学的顶花在空间上位于下部,先成熟先开放,看上去和总状花序没什么区别。若有限花序的分枝仍在发生,新分枝与老的花序轴有一定夹角(曲折状),较易判断其花序轴为合轴分枝,否则单纯依据花开放次序而忽略花序轴的来源进行判断就容易出错。

第三,单轴(无限)花序中,花并非总是严格按照花芽出现先后顺序依次开放。麻叶绣线菊(*Spiraea cantoniensis* Lour.)为蔷薇科绣线菊亚科的一种代表植物,是大学植物分类学实验观察的常用材料,其伞房花序^[30](有教材误记为复伞房花序^[31])下部的花晚于上部的花开放的现象较常见,学生

们常据此将其判断成合轴(有限)花序。蔷薇科苹果亚科的石楠(*Photinia serrulata* Lindl.)具有复伞房花序^[5, 11, 19, 28-29, 38, 44-45], 其花序末级分枝上的顶生小花常先于其下部的花开放, 这使得解释其为单轴(无限)复合花序成为每次实验绕不过的难关。有些教材也提到这类现象, 指出苹果(*Malus pumila* Mill.)花序中间的花先开, 不符合无限花序的定义^[6, 20, 22-23, 36, 40]。

1.2 伞房花序

伞房花序(corymb)是总状花序的变化形式, 表现为花柄不等长, 从下至上花柄逐渐变短。各教材^[4, 14, 20-21, 29]通常将其称为平顶总状花序或将模式图画为平顶的, 强调其花排成一个平面。该定义值得质疑。首先, 一些教材以照片或图片的形式呈现伞房花序, 但照片或图片显示的是菊科头状花序排成伞房状^[8, 13], 这不是伞房花序, 而属于一种混合花序(详述见下文)。其次, 教材所举的伞房花序例子, 花序都不是平顶的。豆梨(*Pyrus calleryana* Dcne.)^[16]和苹果^[16, 26]的花序常被列为伞房花序的代表, 但是这些花序都不是平顶的, 只是因为花柄由上向下稍稍增长, 使其不像伞形花序的那样呈典型球形或半球形, 但其花序表面呈现明显的弧形。伞房花序中, 下部花要到达与上部花一样的高度, 其位于花序下部的花要增加花柄长度; 更因其位于花序周缘, 要达到与上部花一样的高度, 其花柄长度须数倍于最上部花的花柄长度(根据模式图^[45]测量, 二者长度差6倍), 这样会大大增加下部花的“负担”, 而这些额外付出没有明显的价值。所以, 典型的平顶伞房花序如果不是完全没有, 也是很少见的。

伞房花序为什么要达到平顶? 平顶有什么意义? 与平顶花序相比, 麻叶绣线菊的伞房花序呈半球形, 使传粉昆虫可从更多的角度发现花序, 平顶反而对传粉不利。那么花序在什么情况下是平顶的呢? 一般是花序具异形花而模拟单花时, 小花排在一个平面, 使其看上去像一朵花, 如菊科的绝大多数头状花序、蝴蝶菜属[*Viburnum plicatum* f. *tomentosum* (Miq.) Rehder]和玉叶金花属(*Mussaenda* L.)植物的聚伞花序; 或如芫荽(*Coriandrum sativum* L.)的单个伞形花序平顶, 而不像一般的伞形花序顶为弧形、半球形、球形, 以利于传粉者停落在外围小花的辐射瓣上采访花序中的各小花。比较起来, 伞房花序的小花非异形, 完全不必排成一个平面。

讨论伞房花序是否为平顶, 不仅仅是要使其定义更准确, 更是要使其在实验教学中避免误导, 如: 学生常因麻叶绣线菊的伞房花序呈半球形而非平顶, 将其误定为伞形花序。

1.3 轮伞花序

轮伞花序(verticillaster)是唇形科的重要特征。一些教材将轮伞花序置于多歧聚伞花序^[5, 16, 20, 24, 28, 31, 34-35, 45], 另一些教材^[10, 17, 29, 36, 38]则将轮伞花序放在二歧聚伞花序内。唇形科植物通常叶对生, 两个聚伞花序生于2对生叶腋中, 所以轮伞花序不是多歧聚伞花序。在唇形科系统树基部的一些类群如紫珠属(*Callicarpa* L.)^[46]中, 聚伞花序为成对的二歧聚伞花序。但是, 以益母草(*Leonurus japonicus* Houttuyn)为代表的大多数唇形科植物, 其对生的聚伞花序花序轴第一次分枝为二歧, 接下来的多次分枝均为单歧^[4, 10, 16]。所以, 将轮伞花序归属于二歧聚伞花序也不够准确。

笔者建议弃用轮伞花序一词, 改为“对生聚伞花序(opposite cymes)”, 简称“对伞花序”。避用“轮”字的理由是: 1) 其花序为对生, 轮生是假象; 2) 重新定义的唇形科^[46]将传统的马鞭草科的紫珠属等纳入其中, 其对生二歧聚伞花序中的花序轴和小花花柄都较明显, 这使得“假轮生”也有了例外。

1.4 伞形花序、柔荑花序、头状花序和隐头花序是合轴花序还是单轴花序?

伞形花序、柔荑花序、头状花序和隐头花序在教材和术语专著^[4-45]中几乎均归入单轴花序(无限花序)类, 但是, 这些处理都显得简单化了。

1.4.1 伞形花序

伞形花序(umbel)的形成有两条路线。一是从总状花序经节间消失而来, 如五加科和伞形科的伞形花序, 其花发育是向心式, 属于单轴(无限)花序。而另一类伞形花序由聚伞花序演变而来, 其花发育为离心式, 属于合轴(有限)花序。笔者建议将伞形花序一词留给单轴型伞形花序, 而把合轴型伞形花序称为伞状聚伞花序(umbelliform cyme)。后者有罂粟科的白屈菜属(*Chelidonium* L.)、石蒜科的葱属(*Allium* L.)、夹竹桃科萝藦亚科的马利筋属(*Asclepias* L.)^[47]和冬青科的冬青属(*Ilex* L.)植物。有些教材感到困惑, 为什么伞形花序是无限花序, 而葱(*A. fistulosum* L.)的伞形花序却是离心式发育^[6, 20, 22-23, 36, 40]? 如果将葱的花序称为伞状聚伞花序, 则疑问就不复存在了。

如何区别伞形花序和伞房花序是教学的一个

难点。二者的区别常被认为是: 1) 伞形花序是圆顶, 而伞房花序是平顶; 2) 伞形花序的花柄等长, 而伞房花序的花柄异长。第一点已在上文中予以否定; 第二点也不可靠, 如上文提到的芫荽伞形花序模拟单花而平顶, 这是因为外围花柄长, 向心则花柄渐短, 可见, 伞形花序也可以花柄不等长。二花序最稳定的性状差异在于, 伞形花序的小花着生在花序轴的顶端, 而伞房花序的小花着生点有差异显著的高低之分。

1.4.2 柔荑花序

杨柳科的柔荑花序(catkin)由圆锥花序演化而来^[48], 无疑是单轴(无限)花序。而壳斗目的柔荑花序则是从聚伞花序简化而成^[47, 49], 可改称合轴柔荑花序(sympodial catkin)。

1.4.3 头状花序和隐头花序

各教材中, 头状花序的例子来自豆科植物和菊科植物^[5, 7-8, 10, 15, 23, 28, 36], 或只限于菊科植物^[6, 11-12, 16-19, 22, 24-27, 29-31, 34-35, 37, 39-43, 45]。

头状花序可分为 3 种类型。第一类是由总状花序演化而成的简单的头状花序, 如豆科含羞草亚科的合欢属(*Albizia Durazz.*)和金合欢属(*Acacia Mill.*)植物。

第二类头状花序为菊科特有。花序的发育形态解剖学结合分子系统学研究显示, 菊科的头状花序起源于聚伞圆锥状花序(thyrsoid)^[50-51], 可称篮状花序(basket)^[44], 以区别于豆科的头状花序。笔者曾设想将篮状花序放在合轴花序类。但是, 几经推敲, 最终认为篮状花序还是应置于无限花序内, 因为: 1) 篮状花序源于聚伞圆锥状花序, 而后者是聚伞花序排成圆锥花序状。在演化成篮状花序的过程中, 聚伞圆锥状花序的每个分枝退化成 1 朵花, 短缩成花序托的花序轴是一个芽发育而来的单轴分枝, 已无合轴部分, 所以篮状花序是花序轴为单轴分枝的无限花序^[50-51]; 2) 篮状花序的小花为向心式发育, 也表现出无限花序的特征^[29]; 3) 各教材的表格“被子植物形态构造的演化规律和分类原则”^[29, 34]显示, 无限花序是由有限花序演化而来, 但教材均未进一步加以解释, 令人难以理解。篮状花序可作为有限花序演化成无限花序的一个例子。

第三类为合轴头状花序(sympodial capitulum), 见于桑科和荨麻科^[47]。

桑科的隐头花序(hypanthium)是由合轴头状花序演化而成, 属于合轴(有限)花序^[29, 43, 47], 而不

是大部分教材^[5-6, 15-17, 20, 22-28, 31, 34-35, 38, 40-41, 44-45]普遍赞同的无限花序。要着重指出的是, 隐头花序被定为合轴(有限)花序, 是根据系统发育证据, 而非其雄花位于形态学下端却最后开放的现象。隐头花序雄花位于形态学下端(紧挨总苞片)且最后开放, 这是对异花传粉的适应, 是协同进化的结果, 绝非受制于花序类型。

2 几类新定义的花序

2.1 花簇生也是花序类型

有的教材^[13]将睡莲科的花单生也包括在花序内, 这有些欠妥。而另一些教材^[26, 29]把花簇生(cluster)与花单生、花序并列, 并且将白榆(*Ulmus pumila* L., 又称榆树、家榆)和紫荆(*Cercis chinensis* Bunge)当作花簇生的例子。笔者认为, 簇生符合花序的定义, 即花按一定顺序着生在花序轴上, 簇生的花序轴只是短缩而未消失, 所以簇生也是花序形式。将花簇生纳入花序范畴的另一个理由是, 花簇生是由其他花序演变(衍生)而来。白榆所在的榆属(*Ulmus* L.), 其花排成“簇状聚伞花序、短聚伞花序、总状聚伞花序或呈簇生状”^[52], 可见, 白榆的花簇生是合轴(有限)花序即聚伞花序演化类型之一, 可称之为簇生聚伞花序(fascicled cyme)。

紫荆隶属于紫荆属(*Cercis* L.), 既有总状花序又有花簇生, 而且紫荆属的姊妹属羊蹄甲属(*Bauhinia* L.)植物以总状花序为主, 紫荆的花簇生无疑是由无限花序中的总状花序演化而来, 可名为单轴簇生花序(monopodium cluster), 可简称簇生。单轴簇生花序的发生类似于叶簇生的出现, 都是通过节间极度短缩或消失(节未消失)而演化形成。

2.2 要赋予单花花序应有的名分

芸香科只有 1 片小叶的复叶被列为复叶的一个单独类型, 名为单身复叶。其名称之怪异容易引起学生的兴趣; 解释其由三出复叶两侧的小叶退化而成, 是学习叶进化的好案例。无独有偶, 各类花序中都有简化到仅含 1 朵花的花序, 它们在花序分类中却没有相应的名分。

《中国植物志》^[53]描述葱莲[*Zephyranthes candida* (Lindl.) Herb.]花着生时指出, “花单生于花茎顶端, 下有带褐红色的佛焰苞状总苞, 总苞片顶端 2 裂”。总苞为花序下的变态叶, 可是此总苞上却不是花序而是顶生的单花。这种矛盾的描述来自于一方面将其当作花序, 另一方面又因其只有 1 朵花而被看成单花顶生。若引入单花花序(sin-

gle-flower inflorescence) (花序简化为只含单朵花的概念, 则可避免上述困惑。鉴于葱莲所在的石蒜科以合轴伞形花序为主, 葱莲的花序可归入单花聚伞花序(single-flower cyme)中的单花合轴型伞形花序(single-flower synpodium umbel)。这个名词可能太长, 可缩为单花合轴伞序。石蒜科植物具单花合轴伞序的还有黄水仙(*Narcissus pseudonarcissus* L.)和黄花石蒜属(*Sternbergia* Waldst. & Kit.)等。

山毛榉科植物由二歧聚伞雌花序演化成3~5朵簇生, 许多属种进一步发展成单花聚伞花序, 如栎属(*Quercus* L.)和青冈属(*Cyclobalanopsis* Oerst.)的总苞内均只有1朵雌花。对伞花序是唇形科的显著特征, 由成对的聚伞花序构成。该科的一些属, 如黄芩属(*Scutellaria* L.)、*Eriope* Humb. & Bonpl. ex Benth.和*Hypenia* (Mart. ex Benth.) Harley^[54], 其聚伞花序简化为单朵花, 也是单花聚伞花序, 但是, Simpson^[13]将此现象不恰当地称为花单生叶腋(solitary, axillary flowers)。所以, 提出单花聚伞花序的概念对于避免混乱、加深对进化途径的理解都具必要性。

菊科蓝刺头属(*Echinops* L.)有120余种, 其篮状花序仅含1小花, 为单花篮状花序(single-flower basket)。

水稻(*Oryza sativa* L.)的小穗也只含1朵可育小花, 是单花小穗(single-flower spikelet)。

Endress等^[11]和Friis等^[12]认为, 在木兰类的木兰目-樟目分支(the Magnoliales-Laurales clade), 其基部类群数次发生过由总状花序等演化出单花的现象。由此说来, 从来就没有原始的单生花。但是, 单生花不仅见于木兰科, 还存在于八角科、腊梅科、五味子科、甚至番荔枝科等。众多类群具单生花, 是否应该将这类单花排除在花序之外值得进一步研究。

3 一个新的花序分类系统

目前, 中外各教材均将花序分为合轴(有限)花序和单轴(无限)花序, 然后在单轴花序下分出简单花序和复合花序, 最后在简单花序、复合花序和有限花序下分出各种花序类型。现有花序分类系统的不足之处在于: 1) 系统略显简单, 位于单轴型和合轴型之间的混合型、单轴型和合轴型内部花序轴分枝类型的混合等都未加考虑, 使得一些花序的名称极易产生误解, 不利于教学和学术交

流; 2) 对一些花序如伞形花序、柔荑花序等的认识过于简单; 3) 对一些花序的认识存在错误, 如菊科头状花序、桑科隐头花序。

基于上述对一些花序的重新认识, 以及对花序复杂性的较深入了解, 笔者提出一个新的花序分类系统(图1)。

3.1 花序的第一级划分: 合轴型、单轴型和混轴型花序

首先, 将花序分为合轴花序(聚伞类、有限花序类)、单轴花序(总状类、无限花序类)和混轴花序三类(图1)。

混轴花序(mixpodial inflorescence)是指花序轴的分枝既有合轴又有单轴, 通常是合轴型排成单轴状, 如: 唇形科的对伞花序排成穗状、圆锥状; 鸡屎藤属(*Paederia* L.)和葡萄属(*Vitis* L.)的聚伞花序排成聚伞圆锥状花序(图1)。

3.2 花序的第二级划分: 简单花序、复合花序和混合花序

3.2.1 简单花序

单轴花序的花序轴不分枝和合轴花序的花序轴不分枝或以相同分枝方式不断分枝, 都称为简单花序, 即简单单轴花序和简单合轴花序。

简单合轴花序包括单歧聚伞花序(螺旋状单歧聚伞花序和蝎尾状单歧聚伞花序)、二歧聚伞花序、多歧聚伞花序、合轴柔荑花序、伞状聚伞花序、单花聚伞花序、隐头花序、簇生聚伞花序等。

简单单轴花序包括总状花序、伞形花序、伞房花序、穗状花序、小穗、肉穗花序、头状花序、篮状花序、单花篮状花序、柔荑花序、单轴簇生花序(简称簇生)等。

3.2.2 复合花序

花序轴以相同方式不断分枝所形成的单轴花序即为单轴复合花序。鉴于合轴花序的花序轴通常是重复分枝的结果, 所以将反复以同一方式进行分枝的合轴花序归在简单合轴花序中, 不再单列出合轴复合花序。所以, 复合花序就限于指单轴复合花序。

单轴复合花序包括复总状花序(圆锥花序)、复穗状花序、复伞房花序、复伞形花序等。

3.2.3 合轴混合花序(混合聚伞花序)和单轴混合花序

若花序轴不断分枝, 但是分枝样式在单轴型和合轴型范畴之内发生变化, 这类花序则为合轴混合花序和单轴混合花序, 其具体花序名称中常

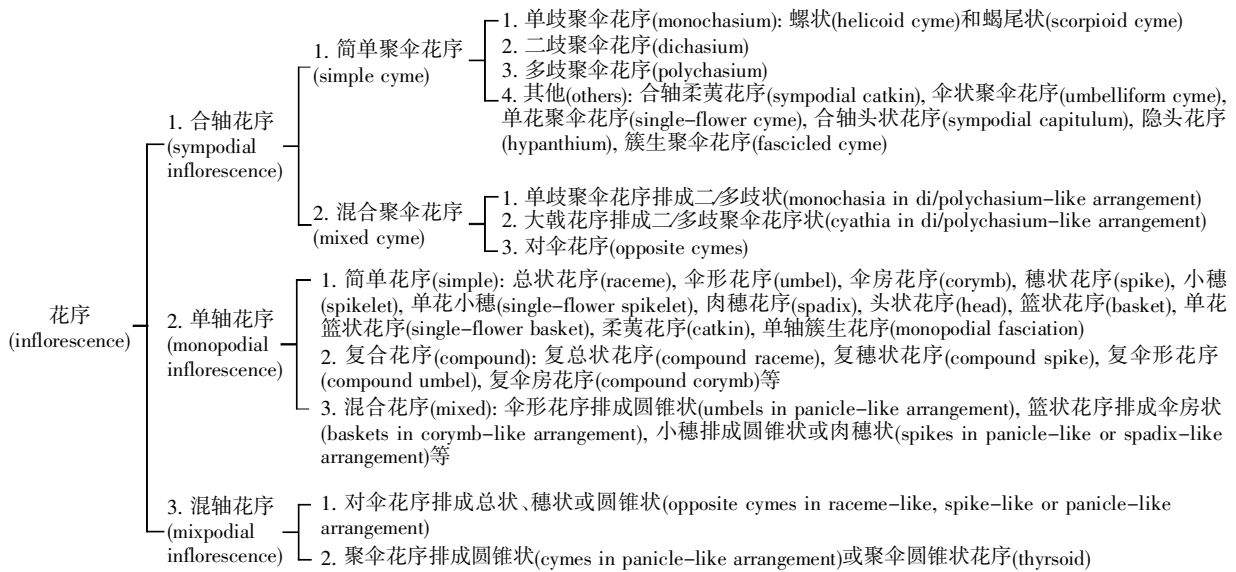


图 1 建议的花序分类新系统

Fig.1 A proposed classification system of inflorescence

含“状”字。例如,水稻“小穗排成圆锥状”的说法比水稻具圆锥花序的说法好,因为前者显示其圆锥状结构的单位是小穗(穗状花序)而不是小花。在名称中用“状”,提示其结构单位也是花序。单轴混合花序(monopodial mixed inflorescence)包括玉米(*Zea mays* L.)的雌花序(雌小穗排成肉穗状)、水稻的小穗(穗状花序)排成圆锥状、八角金盘属(*Fatsia* Decne. & Planck.)的伞形花序排成圆锥状、合欢属和金合欢属的头状花序排成圆锥状等。

2007 年全国中学生生物学联赛试题 20 为“玉米和高粱的穗状花序组成及分类单位为: A. 花 B. 小穗 C. 雄花 D. 雌花”。此题题干中的穗状花序实际上是指小穗排成肉穗状(玉米雌花序)、圆锥状[玉米雄性小穗排成圆锥状;高粱(*Sorghum bicolor* Moench)的两性、单性和中性小穗排成圆锥状]。如果学生学得扎实,理解到只有小穗是穗状花序,其结构单位是花,则应选 A。但标准答案是 B,题干的“穗状花序”是错误说法,学生必须顺应出题者错误的认识才能得分。

合轴花序中的混合花序,即混合聚伞花序(mixed cyme)包括: 1) 大多数对伞花序(轮伞花序)为单歧聚伞花序排成二歧状; 2) 珠芽景天(*Sedum bulbiferum* Makino)的单歧聚伞花序排成二歧、三歧状。

《植物学名词(第二版)》^[43]在条目“03.0502 密伞花序 fascicle”中定义,“密伞花序又称‘簇生花序’。花无柄或花柄短而密集成簇的一种多歧聚伞花序。如泽漆。”这种定义极不明确,与泽漆(*Eu-*

phorbia helioscopia L.)等大戟属(*Euphorbia* L.)植物的复杂情况相差甚远。各植物学教材^[5, 26, 29]将杯状聚伞花序排成多歧聚伞花序状,定义为密伞花序。这种表述稍明确些,但是,提出密伞花序一词没有意义: 1) 大戟属植物的杯状聚伞花序可单生,或排成单歧、二歧至多歧状,将密伞花序归在多歧聚伞花序名下不合适; 2) 密伞花序的“构成单位是杯状聚伞花序”^[29]而非花朵,所以也不是典型的多歧聚伞花序; 3) 密伞花序中的“密”字显然指构成单位(“杯状聚伞花序”)的“次级花序密集”^[29, 34]。而事实上,在大戟属各类植物中,杯状聚伞花序的排列情况复杂多变,有不少植物杯状聚伞花序的排列显得十分疏松。所以,建议弃用密伞花序一词。

大戟属植物的杯状聚伞花序,其总苞呈杯状而包被雌、雄裸花,并以总苞裂片间蜜腺(一类特殊的花外蜜腺)吸引传粉昆虫,此花序又叫杯状花序(cyanthium),是对单花的模拟;此花序又叫大戟花序,为大戟属特有。杯状花序实际上是混合聚伞花序,它可描述为“总苞内 1 中央雌花和多个周生雄性单歧聚伞花序排成多歧状”。在大戟属,杯状花序可单生,但更多为排成聚伞花序状。在泽漆中,大戟花序首先排成二歧状,再排成三歧状,最后排成五歧状;而钩腺大戟(*E. sieboldiana* Morr. & Decne.)的杯状花序则排成二歧状。

植物花序极其复杂,对其认识仍有漫长的道路要走,所以本文对花序的认识会随着植物学的发展而得到修正。

参考文献(References):

- [1] ENDRESS P K, DOYLE J A. Reconstructing the ancestral angiosperm flower and its initial specializations[J]. *American Journal of Botany*, 2009, 96(1): 22–66.
- [2] FRIIS E M, CRANE P R, PEDERSEN K R. *Early Flowers and Angiosperm Evolution*[M]. Cambridge: Cambridge University Press, 2011: 388.
- [3] PRUSINKIEWICZ P, ERASMUS Y, LANE B, *et al.* Evolution and development of inflorescence architectures[J]. *Science*, 2007, 316(5830): 1452–1456.
- [4] SINGH G. *Plant Systematics: an Integrated Approach*[M]. 3rd ed. Enfield: Science Publishers, 2010: 69–71.
- [5] 傅承新, 丁炳扬. 植物学[M]. 杭州: 浙江大学出版社(FU Cheng-xin, DING Bing-yang. Botany[M]. Hangzhou: Zhejiang University Press), 2002: 191–193.
- [6] 吴万春. 植物学[M]. 2版. 广州: 华南理工大学出版社(WU Wan-chun. Botany[M]. 2nd ed. Guangzhou: South China University of Technology Press), 2004: 212–214.
- [7] 刘胜祥, 黎维平. 植物学[M]. 北京: 科学出版社(LIU Sheng-xiang, LI Wei-ping. Botany[M]. Beijing: Science Press), 2007: 115–116.
- [8] 张守润, 杨福林. 植物学[M]. 北京: 化学工业出版社(ZHANG Shou-run, YANG Fu-lin. Botany[M]. Beijing: Chemical Industry Press), 2007: 129–131.
- [9] BERG L R. *Introductory Botany: Plants, People, and the Environment*[M]. 2nd ed. Belmont: Thomson Brooks/Cole, 2008: 178.
- [10] 刘穆. 种子植物形态解剖学导论[M]. 4版. 北京: 科学出版社(LIU Mu. Introduction to Morphology and Anatomy of Seed Plants[M]. 4th ed. Beijing: Science Press), 2008: 302–306.
- [11] 许鸿川. 植物学: 南方本[M]. 2版. 北京: 中国林业出版社(XU Hong-chuan. Botany: Southern Edition[M]. 2nd ed. Beijing: China Forestry Publishing House), 2008: 191–192.
- [12] 赵桂仿. 植物学[M]. 北京: 科学出版社(ZHAO Gui-fang. Botany[M]. Beijing: Science Press), 2009: 134–137.
- [13] SIMPSON M G. *Plant Systematics*[M]. 2nd ed. Burlington: Academic Press, 2010: 402, 487–488.
- [14] BIDLACK J E, JANSKY S H. *Stern's Introductory Plant Biology*[M]. 12th ed. New York: McGraw-Hill Companies, 2011: 130.
- [15] 胡宝忠, 张友民. 植物学[M]. 2版. 北京: 中国农业出版社(HU Bao-zhong, ZHANG You-min. Botany[M]. 2nd ed. Beijing: China Agriculture Press), 2011: 167–169.
- [16] 陆时万, 徐祥生, 沈敏健. 植物学: 上册[M]. 2版. 北京: 高等教育出版社(LU Shi-wan, XU Xiang-sheng, SHEN Min-jian. Botany (Vol. 1)[M]. 2nd ed. Beijing: Higher Education Press), 2011: 208–209.
- [17] 曲波, 张春宇. 植物学[M]. 北京: 高等教育出版社(QU Bo, ZHANG Chun-yu. Botany[M]. Beijing: Higher Education Press), 2011: 161–163.
- [18] 胡金良. 植物学[M]. 北京: 中国农业出版社(HU Jin-liang. Botany[M]. Beijing: China Agriculture University Press), 2012: 125–127.
- [19] 李春奇, 罗丽娟. 植物学[M]. 北京: 化学工业出版社(LI Chun-qi, LUO Li-juan. Botany[M]. Beijing: Chemical Industry Press), 2012: 259–261.
- [20] 王全喜, 张小平. 植物学[M]. 2版. 北京: 科学出版社(WANG Quan-xi, ZHANG Xiao-ping. Botany[M]. 2nd ed. Beijing: Science Press), 2012: 203–205.
- [21] EVERT R F, EICHHORN S E. *Raven Biology of Plants*[M]. 8th ed. New York: W. H. Freeman and Company, 2013: 461.
- [22] 李杨汉. 植物学[M]. 3版. 上海: 上海科学技术出版社(LI Yang-han. Botany[M]. 3rd ed. Shanghai: Shanghai Science and Technology Press), 2013: 279–280.
- [23] 王建书. 植物学[M]. 2版. 北京: 中国农业科学技术出版社(WANG Jian-shu. Botany[M]. 2nd ed. Beijing: China Agricultural Science and Technology Press), 2013: 236–238.
- [24] 赵建成, 李敏, 梁建萍. 植物学[M]. 北京: 科学出版社(ZHAO Jian-cheng, LI Min, LIANG Jian-ping. Botany[M]. Beijing: Science Press), 2013: 89–91.
- [25] 梁建萍. 植物学[M]. 北京: 中国农业出版社(LIANG Jian-ping. Botany[M]. Beijing: China Agriculture Press), 2014: 244–246.
- [26] 杨静慧. 植物学[M]. 北京: 中国农业出版社(YANG Jing-hui. Botany[M]. Beijing: China Agriculture University Press), 2014: 203–206.
- [27] 张宪省. 植物学[M]. 2版. 北京: 中国农业出版社(ZHANG Xian-sheng. Botany[M]. 2nd ed. Beijing: China Agriculture Press), 2014: 227–229.
- [28] 方炎明. 植物学[M]. 2版. 北京: 中国林业出版社(FANG Yan-ming. Botany[M]. 2nd ed. Beijing: China Forestry Press), 2015: 109–111.
- [29] 马炜梁. 植物学[M]. 2版. 北京: 高等教育出版社(MA Wei-liang. Botany[M]. 2nd ed. Beijing: Higher Education Press), 2015: 217, 232–235.
- [30] 王文和, 关雪莲. 植物学[M]. 北京: 中国林业出版社(WANG Wen-he, GUAN Xue-lian. Botany[M]. Beijing: China Forestry Press), 2015: 288–291.
- [31] 贺学礼. 植物学[M]. 2版. 北京: 科学出版社(HE Xue-li. Botany[M]. 2nd ed. Beijing: Science Press), 2016: 226–228.
- [32] 黄宝康, 刘忠, 王旭红, 等. 药用植物学[M]. 7版. 北京: 人民卫生出版社(HUANG Bao-kang, LIU Zhong, WANG Xu-hong, *et al.* Medical Botany[M]. 7th ed. Beijing: People's Medical Publishing House), 2016: 71–73.
- [33] MAUSETH J D. *Botany: an Introduction to Plant Biology*[M]. 6th ed. Burlington: Jones & Bartlett Learning, 2016: 243–244.
- [34] 周云龙, 刘全儒. 植物生物学[M]. 4版. 北京: 高等教育出版社(ZHOU Yun-long, LIU Quan-ru. Plant Biology[M]. 4th ed. Beijing: Higher Education Press), 2016: 167–169, 340.
- [35] 马三梅, 王永飞. 植物生物学[M]. 北京: 科学出版社(MA San-mei, WANG Yong-fei. Plant Biology[M]. Beijing: Science Press), 2017: 143–146.
- [36] 强胜. 植物学[M]. 2版. 北京: 高等教育出版社(QIANG Sheng. Botany[M]. 2nd ed. Beijing: Higher Education Press), 2017: 275.
- [37] 杨世杰, 汪矛, 张志翔. 植物生物学[M]. 3版. 北京: 高等教育出版社(YANG Shi-jie, WANG Mao, ZHANG Zhi-xiang. Plant Biology[M]. 3rd ed. Beijing: Higher Education Press), 2017: 134–135.
- [38] 朱诚. 植物生物学[M]. 北京: 北京师范大学出版社(ZHU Cheng. Plant Biology[M]. Beijing: Beijing Normal University Press), 2017: 228–230.
- [39] 黄安, 曾祥划. 植物学[M]. 北京: 中国农业出版社(HUANG An, ZENG Xiang-hua. Botany[M]. Beijing: China Agriculture University Press), 2018: 70–72.
- [40] 金银根. 植物学[M]. 3版. 北京: 科学出版社(JIN Yin-gen. Botany[M]. 3rd ed. Beijing: Science Press), 2018: 267–269.
- [41] 林宏辉. 植物生物学[M]. 北京: 高等教育出版社(LIN Hong-hui. Plant Biology[M]. Beijing: Higher Education Press), 2018: 94–96.
- [42] 崔娜, 范海延. 植物学[M]. 北京: 科学出版社(CUI Na, FAN Hai-yan. Botany[M]. Beijing: Science Press), 2019: 119–121.
- [43] 第二届植物学名词审定委员会. 植物学名词[M]. 2版. 北京: 科学出版社(The Secondary Examining and Approving Committee of Chinese Botanical Terms. Chinese Terms in Botany[M]. 2nd ed. Beijing: Science Press), 2019: 64–66.
- [44] 杨晓红. 植物学[M]. 北京: 科学出版社(YANG Xiao-hong. Botany[M]. Beijing: Science Press), 2019: 112–114.
- [45] 廖文波, 刘蔚秋, 冯虎元, 等. 植物学[M]. 3版. 北京: 高等教育出版社(LIAO Wen-bo, LIU Wei-qiu, FENG Hu-yuan, *et al.* Botany[M]. 3rd ed. Beijing: Higher Education Press), 2020: 91.
- [46] ZHAO F, CHEN Y P, SALMAKI Y, *et al.* An updated tribal classification of Lamiaceae based on plastome phylogenomics[J]. *BMC Biology*, 2021, 19(1): 2.
- [47] 王文采. 关于一些植物学术语的中译等问题(三)[J]. *广西植物* (WANG Wen-cai. On some botanic terms III[J]. *Guihaia*), 2009, 29(1): 1–6, 50.
- [48] CRONK Q C B, NEEDHAM I, RUDALL P J. Evolution of catkins: inflorescence morphology of selected Salicaceae in an evolutionary and developmental context[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2015, 6: 1030.
- [49] TCHERKEZ G. *Flowers: Evolution of the Floral Architecture of Angiosperms*[M]. Enfield: Science Publishers, 2004: 9.
- [50] POZNER R, ZANOTTI C, JOHNSON L A. Evolutionary origin of the Asteraceae capitulum: insights from Calyceraceae[J]. *American Journal of Botany*, 2012, 99(1): 1–13.
- [51] BELLO M A, ALVAREZ I, TORICES R, *et al.* Floral development and evolution of capitulum structure in *Anacyclus* (Anthemideae, Asteraceae)[J]. *Annals of Botany*, 2013, 112(8): 1597–1612.
- [52] 中国科学院中国植物志编辑委员会. 中国植物志: 第22卷[M]. 北京: 科学出版社(Editorial Board of Flora of China, Chinese Academy of Sciences. *Flora Reipublicae Popularis Sinicae* (Vol. 22)[M]. Beijing: Science Press), 1998: 335.
- [53] 中国科学院中国植物志编辑委员会. 中国植物志: 第16卷, 第1分册[M]. 北京: 科学出版社(Editorial Board of Flora of China, Chinese Academy of Sciences. *Flora Reipublicae Popularis Sinicae* (Vol. 16(1))[M]. Beijing: Science Press), 1985: 5.
- [54] HARLEY R M, ATKINS S, BUDANTSEV A L, *et al.* *Lamiaceae*[M]/KADEREIT J W. *The Families and Genera of Vascular Plants*. Heidelberg: Springer-Verlag, 2004: 167–275.