

DOI: 10.11913/PSJ.2095-0837.2021.30229

万小霞, 孙李勇, 邹璇, 陈瑶, 蒋政, 尹增芳. 深山含笑分枝成花规律及其系统演化证据[J]. 植物科学学报, 2021, 39(3): 229~237  
 Wan XX, Sun LY, Zou X, Chen Y, Jiang Z, Yin ZF. Branching and flowering regularity of *Michelia maudiae* Dunn with systematic and evolutionary evidence[J]. *Plant Science Journal*, 2021, 39(3): 229~237

# 深山含笑分枝成花规律及其系统演化证据

万小霞, 孙李勇, 邹璇, 陈瑶, 蒋政, 尹增芳\*

(南京林业大学南方现代林业协同创新中心, 南京林业大学生物与环境学院, 南京 210037)

**摘要:** 以 10 年生深山含笑 (*Michelia maudiae* Dunn) 为材料, 研究其年生长发育节律、芽的种类、混合芽分化、分枝类型和成花规律。结果显示: (1) 深山含笑芽可为分未分化芽和分化芽, 其中分化芽包括营养芽、混合芽和花芽。 (2) 年生长周期依次划分为营养芽生长期、混合芽分化期、混合芽快速膨大期、混合芽/花芽发育滞缓期、开花启动期和开花期。 (3) 分枝类型为同生-预生分枝混合型; 同生分枝的枝条当年形成混合芽, 发育形成短枝并在枝顶成花, 而预生分枝的枝条当年不分化形成混合芽。 (4) 不同分枝类型的枝条成花率具有显著性差异。同生分枝的枝条顶芽抽枝成花概率最高, 预生分枝的枝条侧芽抽枝成花率最低。研究结果表明, 深山含笑不同分化状态的芽发育形成不同的分枝类型, 并且同生-预生分枝特征及成花规律具有观赏性状培育的参考价值与系统演化意义。

**关键词:** 深山含笑; 芽; 分枝性状; 成花规律; 系统演化证据

中图分类号: Q949.747.1

文献标识码: A

文章编号: 2095-0837(2021)03-0229-10

## Branching and flowering regularity of *Michelia maudiae* Dunn with systematic and evolutionary evidence

Wan Xiao-Xia, Sun Li-Yong, Zou Xuan, Chen Yao, Jiang Zheng, Yin Zeng-Fang\*

(Co-Innovation Center for Sustainable Forestry in Southern China, College of Biology and the Environment, Nanjing Forestry University, Nanjing 210037, China)

**Abstract:** We investigated the annual growth and development rhythms, bud types, mixed bud differentiation, branching pattern, and flowering regularity of 10-year-old *Michelia maudiae* Dunn trees. Results showed that: (1) *M. maudiae* had undifferentiated and differentiated buds. The differentiated buds included vegetative, mixed, and flower buds. (2) The annual growth cycle was successively divided into vegetative bud growth, mixed bud differentiation, mixed bud rapid expansion, mixed bud/flower bud development retardation, flowering initiation, and flowering periods. (3) The branching pattern was mixed sylleptic and proleptic type. Sylleptic branches generated mixed buds that developed into annual axillary brachyblasts, where the flower initiated. Proleptic branches did not differentiate to form mixed buds in the same year. (4) The flower-bud formation probability of the different types of branches differed significantly. The terminal bud of the sylleptic branches had the highest flower-bud formation probability, while the axillary bud of the proleptic branches had the

收稿日期: 2020-10-19, 修回日期: 2020-11-06。

基金项目: 江苏省林业科技创新与推广项目(LYKJ[2019]44); 江苏省自然科学基金项目(BK20171451); 江苏高校优势学科建设工程项目(PAPD)。

This work was supported by grants from the Jiangsu Forestry Science and Technology Innovation and Promotion Project (LYKJ [2019]44), Natural and Science Foundation of Jiangsu Province (BK20171451), and Priority Academic Program Development of Jiangsu Higher Education Institutions (PAPD).

作者简介: 万小霞(1995-), 女, 硕士研究生, 研究方向为植物发育生物学(E-mail: 824965244@qq.com)。

\* 通讯作者(Author for correspondence. E-mail: zfyin@njfu.edu.cn)。

lowest. Thus, in *M. maudiae*, buds in different differentiation states developed into different types of branches. The sylleptic-proleptic branching characteristics and flower-forming laws have reference value and systematic evolutionary significance for the cultivation of ornamental traits.

**Key words:** *Michelia maudiae*; Bud; Branching traits; Flowering regularity; Systematic evolutionary evidence.

木兰科(Magnoliaceae)是被子植物最原始的一个类群,约有2~17属240余种,分布范围广及美洲、亚洲的温带、亚热带和热带地区,存在较多的性状交叉和形态变异,在属的界限和种的确定上有较大的争议<sup>[1~3]</sup>。在Dandy、刘玉壶和Nooteboom的分类系统中,花的着生位置是木兰科植物分类的重要依据<sup>[4~8]</sup>。含笑属(*Michelia*)因其花腋生、花药侧向开裂、雌蕊群具柄等较为进化的特征,从木兰属中独立出来,是木兰科中较为进化的类群<sup>[9]</sup>。

茎的分枝模式(branching pattern)决定了植物构型(plant architecture),其具有物种特异性,处于严格的遗传控制之下,不仅是理解植物生态适应性的重要性状,还具有一定的系统分类价值<sup>[10~12]</sup>。在木兰科植物分类研究中,分枝习性受到了相当程度的关注。Figlar<sup>[13]</sup>观察发现木兰亚属(subg. *Magnolia*)为同生分枝(syllepsis);与之不同的是,玉兰亚属(subg. *Yulania*)、含笑属和南洋含笑属(*Elmerrillia*)均属于预生分枝(prolepsis),且关系密切。此后,在木兰科植物属或亚属的划分上,分枝习性均被看作一种重要的分类性状<sup>[14, 15]</sup>。

深山含笑(*Michelia maudiae* Dunn),别名野厚朴、光叶白兰花、莫氏含笑,隶属于木兰科含笑属,原产于云南、浙江南部和广西等中亚热带地区<sup>[16]</sup>。该植物枝叶茂密、花色洁白,是优良的园林观赏物种。近年来,有关深山含笑的研究主要集中于种质资源保育及创制、化学组分等方面<sup>[17~19]</sup>,对其基本的分枝成花规律知之甚少。因此,本研究对深山含笑的芽种类、分枝情况及成花规律等进行了全面系统的研究,旨在为含笑属植物的系统演化位置的确定提供新的证据。

## 1 材料与方法

### 1.1 实验材料及实验地概况

实验在南京林业大学校园(32°04'46"N, ©Plant Science Journal

118°48'28"E)中进行,选取树体无病虫害、生长状况良好的10年生深山含笑为试验材料。

实验地位于湿润的北亚热带气候带,四季分明、雨水充沛。年平均温度15.4°C,年平均降水量1000 mm,年平均日照时长约为2213 h<sup>[20]</sup>。

### 1.2 实验方法

#### 1.2.1 物候期观测

参照蒋政等<sup>[21]</sup>的方法进行深山含笑物候观测,以混合芽/花芽的生长状态为依据划分物候期。

#### 1.2.2 芽的类型及分枝类型确定

参照赵天榜等<sup>[22]</sup>和陈建业等<sup>[23]</sup>的方法对深山含笑的芽种类和分枝性状进行观察、拍照记录。

#### 1.2.3 成花短枝解剖结构观察

于2019年6~7月初每隔3 d采1次样,随后采样时间间隔约10 d,每次采10枚混合芽,小心剥去混合芽外层的环状托叶,在Nikon SMZ18体视显微镜下进行解剖并拍照,判断关键发育阶段后放入50%的FAA固定液(50%乙醇:冰醋酸:福尔马林的体积比为90:5:5)中固定24 h,后转入70%酒精溶液并放入4°C冰箱中进行保存。采用常规石蜡切片法制片,番红-固绿染色,用Nikon 50i荧光显微镜观察深山含笑混合芽分化阶段的解剖结构特征。

#### 1.2.4 成花规律的调查

根据1.2.2中调查的分枝情况,从校园里选取3株长势良好、花量均衡的深山含笑,在树冠中层四周标记4种类型的当年生枝条,即同生分枝的顶芽抽枝枝条、同生分枝的侧芽抽枝枝条、预生分枝的顶芽抽枝枝条和预生分枝的侧芽抽枝枝条。每种枝条分别选取10枝进行挂牌标记,观测4种类型枝条上叶的生长数量(从当年生新枝展出的第1枚叶开始计数)和枝上成花的位置及数量,并计算4种枝条的成花率,即某种类型枝条成花量占枝条总数的比率。观测记录统一在上午8:00~10:00进行。

### 1.2.5 数据分析

利用 Excel 2016、Origin 2018、SPSS 22.0 和 R 语言软件进行数据处理及统计分析, 采用 Tukey 检验进行多重比较分析, Photoshop 软件作图。

## 2 结果与分析

### 2.1 年生长物候动态

观测结果显示, 4~5月, 深山含笑顶芽进行营养生长, 抽枝长叶, 顶端优势明显, 5月底顶芽暂时停止展叶。6月初可见顶芽基部膨大, 显示侧芽开始萌动。随后侧芽开始横向生长, 6月中旬左右, 随着顶芽的最外层环状托叶开裂, 侧芽露出。7月初, 侧芽芽体明显增长变粗, 显示混合芽的形态特征。7~9月侧生混合芽生长量增幅较大, 但10~12月侧生混合芽生长相对缓慢。12月底, 在具有退化叶片的环状托叶脱落至最后一层时, 侧生混合芽转变为仅具1枚苞片的花芽。次年1月花芽生长量较小, 2月份花芽急剧膨大, 长宽生长量与之前相比有所增加(图1)。花芽在3月10号左右露白, 花朵开放, 进入春季开花期, 3月中旬为盛花期, 3月底为末花期, 开花期历时约20 d。根据芽的生长动态,

深山含笑在南京地区的年生长周期可划分为6个阶段, 即营养生长期(4~5月), 混合芽分化期(6~7月初), 混合芽快速膨大期(7~9月), 混合芽/花芽发育滞缓期(10月~次年1月), 开花启动期(2~3月初)和开花期(3月)。

### 2.2 芽的类型

本研究发现, 深山含笑当年生枝条上有未分化芽和分化芽。未分化芽位于叶腋处, 虽然无明显的芽体结构(图2: B), 但解剖观察发现, 叶腋处枝条表皮内有明显的分生细胞团(图2: D)。分化芽是进一步发育形成各类特殊器官的芽, 根据后续发育形成器官的不同, 可分为营养芽、混合芽和花芽(图2: A~C)。

营养芽分为顶生营养芽和侧生营养芽。在营养生长期, 顶生营养芽芽体长圆锥状, 侧生营养芽狭卵球状, 先端渐尖, 环状托叶革质, 无毛, 里面包含未展开的叶(图2: A、B)。营养芽的纵切面观察结果显示, 深山含笑芽端有典型的原套和原体分区结构, 顶端分生组织细胞体积小, 细胞质较浓, 托叶细胞组织分化成熟度高于叶片(图2: E)。

混合芽分为顶生混合芽和侧生混合芽。顶生营养芽和侧生混合芽被环状托叶包裹, 形成顶生混合芽, 芽体圆锥状, 基部有明显的突起(图3: A、

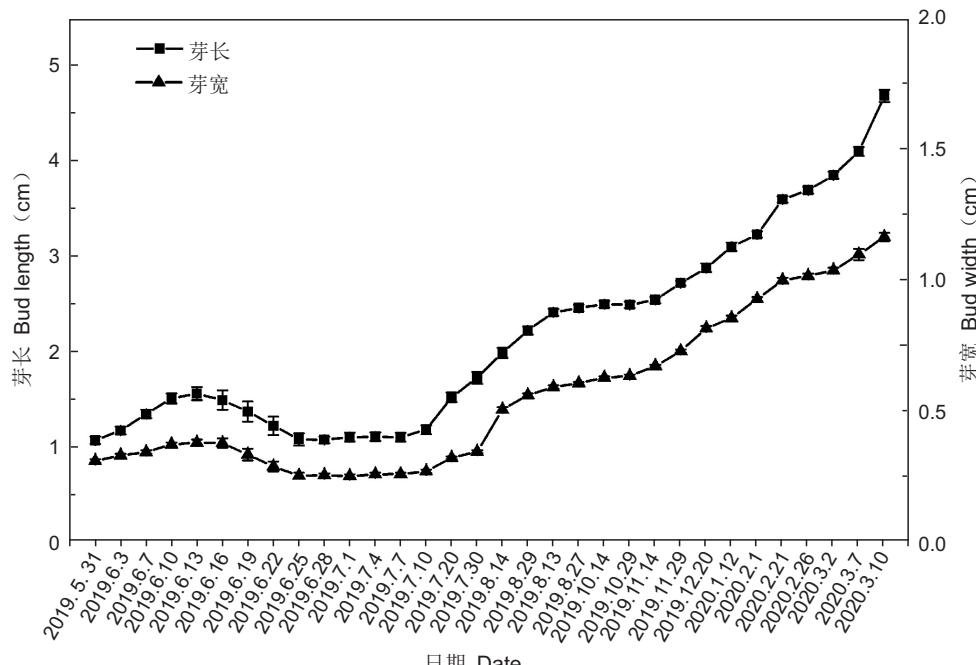
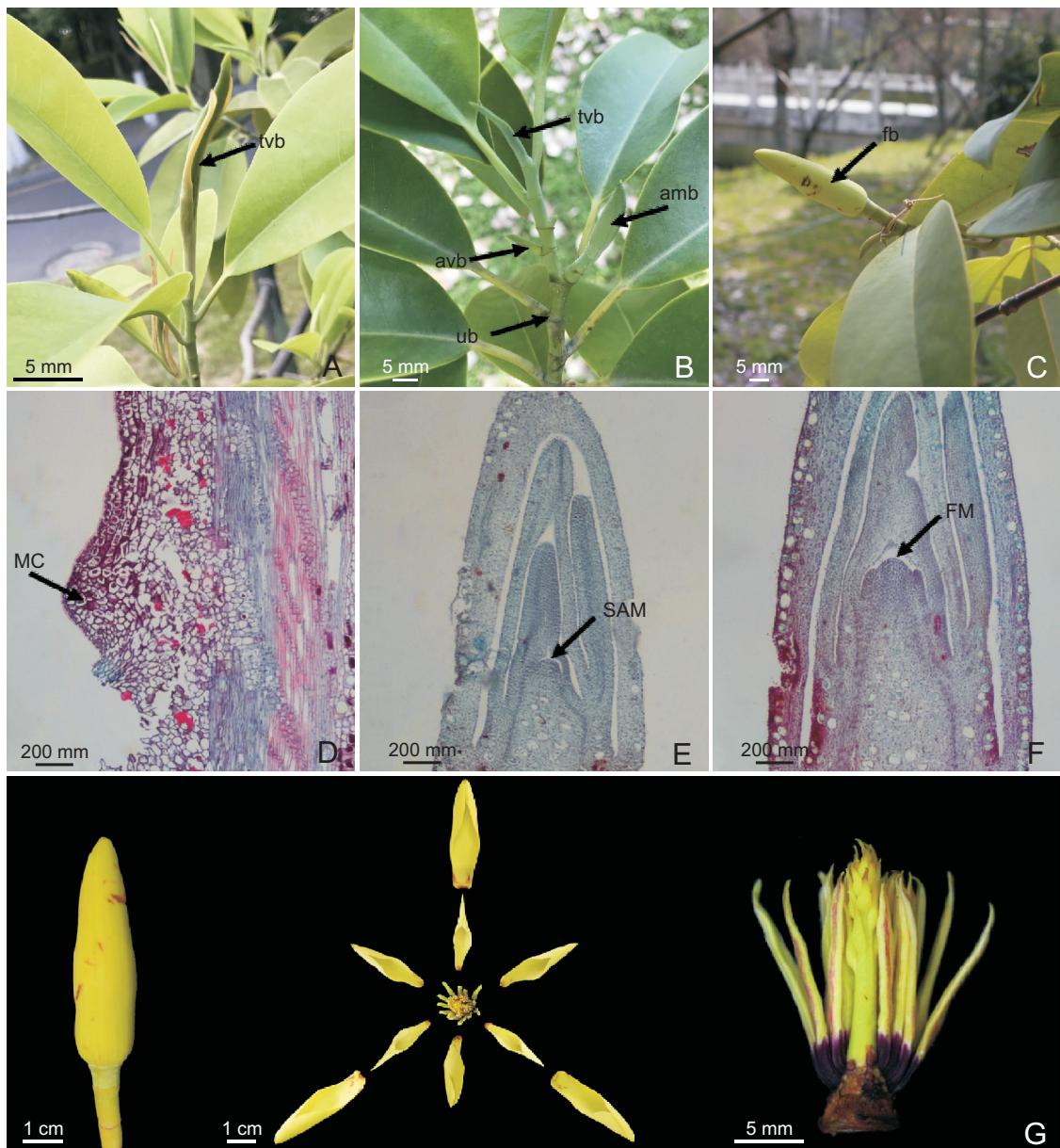


图 1 深山含笑年生长周期混合芽/花芽长宽变化

Fig. 1 Changes in mixed/flower bud length and width during annual growth cycle in *Michelia maudiae*



A: 当年生枝条, 示顶生营养芽; B: 当年生枝条, 示顶生营养芽、侧生营养芽、侧生混合芽和未分化芽; C: 当年生生殖枝, 示花芽; D: 枝条纵切面, 示叶腋处分生细胞群; E: 营养芽的纵切面, 示芽端解剖结构; F: 侧生混合芽的纵切面, 示花端解剖结构; G: 花芽解剖, 示花的形态结构。tvb: 顶生营养芽; avb: 侧生营养芽; amb: 侧生混合芽; ub: 未分化芽; fb: 花芽; MC: 分生细胞; SAM: 顶端分生组织; FM: 花分生组织。

A: Annual branch, showing terminal vegetative bud; B: Annual branch, showing terminal vegetative bud, axillary vegetative bud, axillary mixed bud, and undifferentiated bud; C: Annual reproductive branch, showing flower bud; D: Longitudinal section of branch, showing meristematic cells in axil of leaves; E: Longitudinal section of vegetative bud, showing anatomical structure of bud; F: Longitudinal section of axillary mixed bud, showing anatomical structure of flower bud; G: Flower bud dissection, showing morphological structure of flower bud. tvb: Terminal vegetative bud; avb: Axillary vegetative bud; amb: Axillary mixed bud; ub: Undifferentiated bud; fb: Flower bud; MC: Meristematic cell; SAM: Apical meristem; FM: Floral meristem.

图 2 深山含笑芽的类型  
Fig. 2 Types of buds in *Michelia maudiae*

B)。图 2F 展示了侧生混合芽解剖结构, 芽内的生长锥呈明显的圆球状, 表明芽端完成了成花转变。随着顶生混合芽环状托叶的脱落, 侧生混合芽暴露出来, 芽体先端圆钝, 绿色、无毛, 一般发育形成

4 层环状托叶及刺状退化的叶片(图 3: D)。

当侧生混合芽的环状托叶脱落至最后一层时, 即可称为花芽(图 2: C); 花芽着生于当年生枝侧枝枝顶, 由 1 层帽盔状托叶、花梗、花托、花被

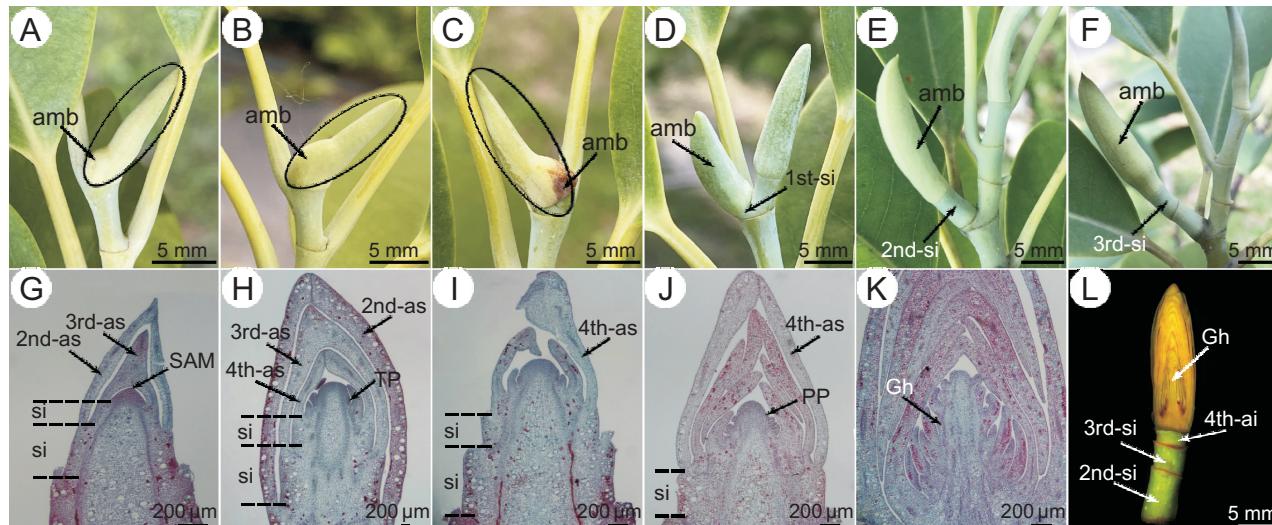
片、雄蕊群和雌蕊群组成(图2: G)。

### 2.3 分枝模式

#### 2.3.1 腋生短枝的形成

深山含笑在混合芽分化期, 顶芽基部出现明显的突起(图3: A)。本研究经过解剖学观察, 发现其基部芽已分化形成3枚叶片(图3: G), 后期芽逐渐生长体积增大(图3: B), 芽端分化叶片至4枚。纵切面观察结果表明, 芽端生长锥由早期的圆锥状(图3: G)特化为半圆球状, 已分化形成花被片原基(图3: H)。在混合芽膨大期, 顶生芽的外层环状托叶脱落, 侧生混合芽与

顶生营养芽分开(图3: C、D), 此时芽端雄蕊原基发育形成(图3: I)。图3D显示侧生混合芽形成后期的形态特征, 此时可观察到第1节间, 雌蕊原基开始分化(图3: J)。随着雌蕊原基的逐渐分化, 最外层环状托叶脱落, 混合芽发育形成第2节间, 侧生混合芽芽体长度随之增加(图3: E), 此阶段还可观察到雌蕊群柄的结构(图3: K)。后期第2、3枚环状托叶逐渐脱落, 依次形成第3和第4节间(图3: F、L)。混合芽在进入发育滞缓期后, 顶端形成花芽的结构(图3: L), 至此腋生短枝发育成熟。



A ~ C: 当年生枝条, 示不同发育时期的侧生混合芽形态; D ~ F: 当年生枝条, 示腋生短枝的形成; G ~ K: 侧生混合芽纵切面, 示不同发育时期芽的结构特征变化; L: 短枝形态。amb: 侧生混合芽; si: 短节间; 1st-si: 第1短节间; 2nd-si: 第2短节间; 3rd-si: 第3短节间; 4th-si: 第4短节间; 2nd-as: 第2层环状托叶; 3rd-as: 第3层环状托叶; 4th-as: 第4层环状托叶; SAM: 顶端分生组织; TP: 花被片原基; SP: 雄蕊原基; PP: 雌蕊原基; Gh: 雌蕊群柄。

A ~ C: Annual branch, showing axillary mixed bud form in different developmental stages; D ~ F: Annual branch, showing axillary short branch form; G ~ K: Longitudinal section of axillary mixed bud, showing changes in bud characteristic structure in different development stages; L: Short branch form. amb: Axillary mixed bud; si: Short internode; 1st-si: First short internode; 2nd-si: Second short internode; 3rd-si: Third short internode; 4th-si: Fourth short internode; 2nd-as: Second annular stipule; 3rd-as: Third annular stipule; 4th-as: Fourth annular stipule; SAM: Apical meristem; TP: Tepal primordium; SP: Stamen primordium; PP: Pistil primordium; Gh: Gynoecium handle.

图3 深山含笑腋生短枝的形成

Fig. 3 Formation of axillary short branches in *Michelia maudiae*

#### 2.3.2 分枝性状

深山含笑当年生1级新枝来源于去年形成的营养芽。顶生的营养芽发育形成的枝条为1级主枝, 侧生的营养芽发育形成1级侧枝。在1级主、侧枝形成过程中, 部分侧芽会形成混合芽。随着侧生混合芽发育的进行, 其环状托叶渐次脱落, 构成节间较短的枝条, 即2级新枝。据观察, 深山含笑芽发育后形成4种分枝性状: (1)1级主、侧枝上均无侧生混合芽发育而成的2级新枝(图4: A); (2)

仅1级主枝上有侧生混合芽, 形成腋生短枝即2级枝, 1级侧枝上无侧生混合芽(图4: B); (3)1级主、侧枝上均有侧生混合芽, 可发育为2级新枝(图4: C); (4)仅1级侧枝上有侧生混合芽形成的2级新枝(图4: D)。根据Figlar<sup>[13]</sup>分枝类型的划分, 深山含笑既有同生分枝型又有预生分枝型。显然, 其分枝类型属于同生-预生分枝混合型。

### 2.4 成花规律

如图5所示, 在不同分枝类型的枝条上, 花芽

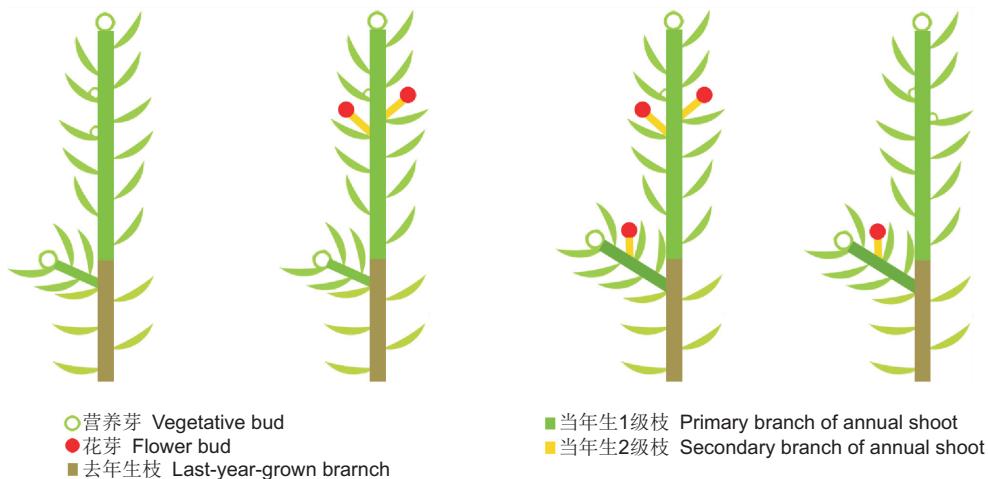
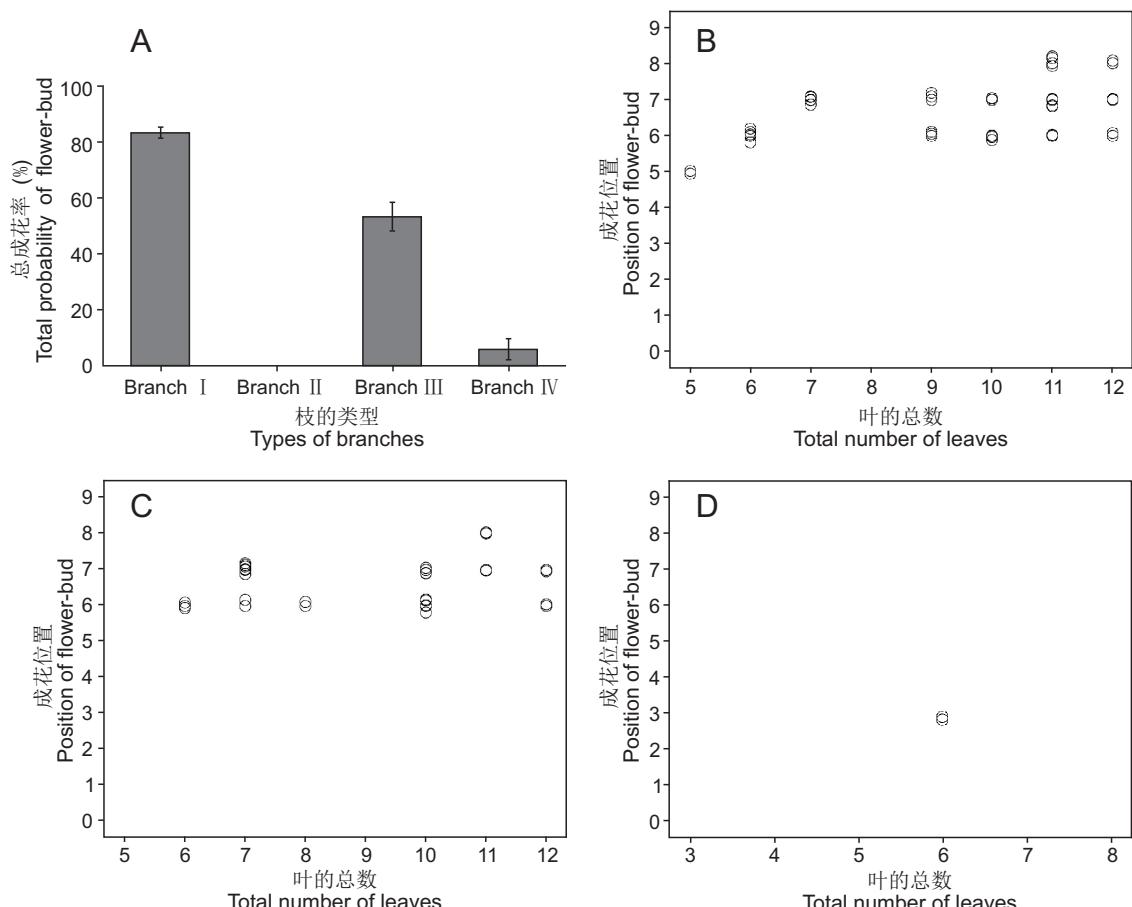


图 4 深山含笑的分枝性状  
Fig. 4 Branching traits of *Michelia maudiae*



A: 不同分枝类型枝的成花率; B ~ D: Branch I 、Branch III 和 Branch IV 成花的位置。a~c 表示在 0.05 水平上差异显著。  
A: Probability of flower-bud of different types of branches; B ~ D: Position of flower-bud of Branch I , Branch III , and Branch IV , respectively. a ~ c indicate significant differences at 0.05.

图 5 4 种类型枝的成花规律  
Fig. 5 Flowering regularity of four types of branches

分化率具有差异。同生分枝的顶芽抽枝枝条(Branch I)、同生分枝的侧芽抽枝枝条(Branch II)、预生分枝的顶芽抽枝枝条(Branch III)和预生分枝的侧芽抽枝枝条(Branch IV)花芽分化率分别为83.33%、0%、53.33%和6.67%。方差分析和多重比较结果表明,不同类型枝的成花率具有显著差异( $P < 0.05$ )(图5: A)。统计枝上成花的具体位置可知,同生/预生分枝的顶芽抽枝枝条上花芽的位置是在第5~8枚叶腋处,花芽着生在第7枚叶腋处的数量最多(图5: B、C);侧芽抽枝枝条能成花的数量是最少的,偶然成花的位置在第3枚叶腋处(图5: D)。综上所述,深山含笑同生分枝的顶芽抽枝枝条上成花概率最高,其次是预生分枝的顶芽抽枝枝条,侧芽抽枝枝条成花概率始终是最低的;侧生短枝枝顶成花的位置普遍在5~8枚叶腋处。

### 3 讨论

#### 3.1 含笑属植物分枝方式的系统演化

木兰科是研究被子植物起源和早期演化的代表类群,既保留了原始性状,又表现出进化的特征,属于典型的“异步进化”<sup>[24]</sup>。含笑属作为木兰科中比较进化的分类群,其茎的分枝方式基本以单轴分枝为主,相较于玉兰亚属的合轴分枝方式更为原始。在一些含笑属植物中也观察到顶生花现象,如南亚含笑(*M. doltsopa* Buch.-Ham. ex DC.)、金叶含笑(*M. foveolata* Merr. ex Dandy)、云南含笑(*M. yunnanensis* Franch. ex Finet et Gagnep.)等<sup>[3, 24]</sup>,其顶芽成花之后,下方的腋芽将取代顶芽发育成新的主枝,分枝方式表现出由单轴分枝向合轴分枝演化的趋势。此外,Figlar<sup>[13]</sup>在木兰科分枝模式中引入了同生分枝和预生分枝的概念:同生分枝是指当年生2级新枝着生于1级新枝上,预生分枝是指当年生1级新枝着生于前一年生1级枝上;并认为含笑属和玉兰亚属植物茎的分枝方式均为预生分枝。与Figlar的观点不同,本研究结果显示深山含笑和其他含笑属植物一样,花芽实质上是着生于腋生短枝的枝顶,即当年生1级枝上的侧生混合芽未经休眠直接形成2级枝,因此其分枝方式为同生-预生分枝混合型。对玉兰亚属的研究表明,其大部分仅有顶生花,分枝方式为预生分枝;有些种如星花玉兰(*Yulania stellata* (Maxim.) N. H. Xia)、望春玉兰(*Y. biondii* (Pampolini) D. L. Fu)和舞钢玉兰(*Y. wugangensis* (T. B. Chao, W. B. Sun & Zhi X. Chen) D. L. Fu)等除了顶生花,还有腋生花,其分枝习性也体现了同生分枝的特征<sup>[22]</sup>。由此可见,含笑属和玉兰亚属之间茎的分枝形式存在交叉重叠,证实了这两个分类群之间亲缘关系较近,和分子系统学的研究结果一致<sup>[2, 25, 26]</sup>,在一定程度上为含笑属植物的系统演化提供了佐证。

wicz) N. H. Xia)、望春玉兰(*Y. biondii* (Pampolini) D. L. Fu)和舞钢玉兰(*Y. wugangensis* (T. B. Chao, W. B. Sun & Zhi X. Chen) D. L. Fu)等除了顶生花,还有腋生花,其分枝习性也体现了同生分枝的特征<sup>[22]</sup>。由此可见,含笑属和玉兰亚属之间茎的分枝形式存在交叉重叠,证实了这两个分类群之间亲缘关系较近,和分子系统学的研究结果一致<sup>[2, 25, 26]</sup>,在一定程度上为含笑属植物的系统演化提供了佐证。

#### 3.2 枝叶性状与深山含笑成花的相关性

早期芽的形态从营养生长转为生殖生长是无法用肉眼观察的,需等到花器官原基发生后期才能辨别花芽和叶芽,这给栽培管理等相关研究带来了一定的困难,因此,探究植株外部形态和花发生之间的关系是有必要的。研究表明芽的内部结构与植株外部形态存在一定的相关性<sup>[27~30]</sup>。李志娟等<sup>[29]</sup>初步确定野生萱草(*Hemerocallis lilioasphodelus* 'LC7')花芽形态建成期和基生叶的展叶数量具有相关性,认为该植物起始于12片基生叶发育期;黄开顺等<sup>[30]</sup>研究了八角(*Illicium verum* Hook. f.)的开花特性与规律,发现枝的不同部位和枝的类型都会影响成花率。在本研究中,深山含笑同生分枝的顶芽抽枝枝条成花的能力最强,预生分枝的顶芽抽枝枝条成花能力居中,侧芽抽枝枝条最弱,基本不成花,这很可能与其顶端优势、营养是否充分有关。深山含笑同生/预生分枝的顶芽抽枝枝条上成花的位置最低为第5枚基生叶处,最高为第8枚基生叶处。显然,在枝上展叶5枚之前可以进行一定的施肥来增加营养,促进腋芽成花转变;枝上叶数达到第9枚时可进行去顶,使营养充分供应给花芽,以增加开花数量,提升深山含笑的观赏价值。

#### 参考文献:

- [1] Shi S, Jin H, Zhong Y, He X, Huang Y, et al. Phylogenetic relationships of the Magnoliaceae inferred from cpDNA *matK* sequences [J]. *Theor Appl Genet*, 2000, 101(5~6): 925~930.
- [2] Sun LY, Jiang Z, Wan XX, Zou X, Yao XY, et al. The complete chloroplast genome of *Magnolia polytepala*: comparative analyses offer implication for genetics and phylogeny of *Yulania* [J]. *Gene*, 2020, 736: 144410.
- [3] 王亚玲, 崔铁成, 张寿洲. 木兰科植物系统学研究进展 [J]. 西北林学院学报, 2003, 18(2): 22~28.
- Wang YL, Cui TC, Zhang SZ. The studying progress of *Yulania* [J]. *Northwest Forestry University Journal*, 2003, 18(2): 22~28.

- classification in Magnoliaceae [J]. *Journal of Northwest Forestry University*, 2003, 18(2): 22–28.
- [4] Dandy JE. The genera of Magnoliaceae [J]. *Kew Bull*, 1927, 7: 257–264.
- [5] Dandy JE. Magnoliaceae [M]// Hutchinson J, ed. *The Genera of Flowering Plants: Vol. I*. Oxford: Clarendon Press, 1964: 50–57.
- [6] 刘玉壶. 木兰科分类系统的初步研究 [J]. 植物分类学报, 1984, 22(2): 89–109.  
Liu YH. A preliminary study on the taxonomy of the family Magnoliaceae [J]. *Journal of Systematics and Evolution*, 1984, 22(2): 89–109.
- [7] Nooteboom HP. Notes on Magnoliaceae I [J]. *Blumea*, 1985, 31: 65–121.
- [8] 李捷. 木兰科植物的分支分析 [J]. 云南植物研究, 1997, 19(4): 342–346.  
Lin J. A cladistic analysis of Magnoliaceae [J]. *Acta Botanica Yunnanica*, 1997, 19(4): 342–346.
- [9] 张新华, 夏念和. 含笑属(木兰科)植物花粉形态及其系统学意义 [J]. 广西植物, 2008, 28(3): 311–316.  
Zhang XH, Xia NH. Pollen morphology of *Michelia* and its systematic significance [J]. *Guizhou Botany*, 2008, 28(3): 311–316.
- [10] Reinhardt D, Kuhlemeier C. Plant architecture [J]. *Eebo Rep*, 2002, 3(9): 846–851.
- [11] Maiti R, Rodriguez HGM, Kumari A, Diaz JCG. Perspectives of branching pattern and branching density in 30 woody trees and shrubs in Tamulipan Thornscrub, Northeast of Mexico [J]. *Forset Res*, 2015, 4: 4.
- [12] Chomicki G, Coiro M, Renner SS. Evolution and ecology of plant architecture: integrating insights from the fossil record, extant morphology, developmental genetics and phylogenies [J]. *Ann Bot-London*, 2017, 120(6): 855–891.
- [13] Figlar RB. Proleptic branch initiation in *Michelia* and *Magnolia* subgenus *Yulania* provides basis for combinations in subfamily Magnoliaceae [C]// Liu YH, Fan HM, Chen ZY, Wu QG, Zeng QW, eds. *Proceedings of the International Symposium on the Family Magnoliaceae*. Beijing: Science Press, 1998: 14–25.
- [14] 龚润, 施苏华, 潘跃芝, 黄椰林, 尹擎. 中国木兰亚科植物的主要分类性状观察 [J]. 云南植物研究, 2003(4): 447–456.  
Gong X, Shi SH, Pan YZ, Huang YL, Yin Q. An observation on the main taxonomic characters of subfamily Magnolioideae in China [J]. *Acta Botanica Yunnanica*, 2003(4): 447–456.
- [15] Figlar RB, Nooteboom HP. Notes on Magnoliaceae IV [J]. *Blumea*, 2004, 49: 87–100.
- [16] Xia NH, Liu YH, Nooteboom HP. Magnoliaceae [M]// Wu CY, Raven PH, eds. *Flora of China: Vol. 7*. Beijing: Science Press; Saint Louis: Missouri Botanical Garden Press, 2008: 83.
- [17] 黄利斌, 窦全琴, 董筱昀, 张敏, 李晓储. 深山含笑新品种‘锦绣含笑’ [J]. 林业科学, 2016, 52(9): 154–154.  
Huang LB, Dou QQ, Dong XY, Zhang M, Li XC. A new variety of *Michelia maudiae* ‘Jinxiu’ [J]. *Scientia Silvae Sinicae*, 2016, 52(9): 154–154.
- [18] 柴弋霞, 胡希军, 张冬林, 刘晓玲, 刘彩贤, 金晓玲. 紫花含笑与含笑、深山含笑和阔瓣含笑杂交亲和性分析 [J]. 园艺学报, 2018, 45(10): 1970–1978.  
Chai YX, Hu XJ, Zhang DL, Liu XL, Liu CX, Jin XL. Studies on compatibility of interspecific hybridization between *Michelia crassipes* and *M. fig*, *M. maudiae*, *M. platypetala* [J]. *Acta Horticulturae Sinica*, 2018, 45(10): 1970–1978.
- [19] 赵广华, 肖强, 洪健. 深山含笑叶过氧化物酶对双酚A清除效应研究 [J]. 天然产物研究与开发, 2019, 31(2): 338–344.  
Zhao GH, Xiao Q, Hong J. Studies on functions of the removing bisphenol A by peroxidase from the leaves of *Michelia maudiae* Dunn [J]. *Natural Product Research and Development*, 2019, 31(2): 338–344.
- [20] Sun LY, Jiang Z, Ju Y, Zou X, Wan XX, et al. A potential endogenous gibberellin-mediated signaling cascade regulated floral transition in *Magnolia × soulangeana* ‘Changchun’ [J]. *Mol Genet Genomics*, 2020, 296: 207–222.
- [21] 蒋政, 孙李勇, 刘旭, 刘晨妮, 尹增芳. 常春二乔玉兰春夏季开花节律及营养效应研究 [J]. 植物研究, 2019, 39(2): 192–199.  
Jiang Z, Sun LY, Liu X, Liu CN, Yin ZF. Nutritional effect and rhythm of spring and summer flowering in *Magnolia soulangeana* ‘Changchun’ [J]. *Bulletin of Botanical Research*, 2019, 39(2): 192–199.
- [22] 赵天榜, 高炳振, 傅大立, 周惠茹, 陈志秀. 舞钢玉兰芽种类与成枝成花规律的研究 [J]. 武汉植物学研究, 2003, 21(1): 81–90.  
Zhao TB, Gao BZ, Fu DL, Zhou HR, Chen ZX. Study on bud types and rules of flower bud differentiation and branches’ forming in *Yulania wugangensis* [J]. *Journal of Wuhan Botanical Research*, 2003, 21(1): 81–90.
- [23] 陈建业, 鲁国荣, 宁玉霞, 赵天榜, 陈志秀. 木兰属等3属植物的芽种类、结构与成枝规律研究 [J]. 中国农学通报, 2012, 28(34): 46–52.  
Chen JY, Lu GR, Ning YX, Zhao TB, Chen ZX. Study on the bud species, anatomical structure and the growth rule of branch forming in *Magnolia* Linn., *Yulania* Spach and *Michelia* Linn. [J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2012, 28(34): 46–52.
- [24] 曾庆文, 高泽正, 张奠湘. 焕镛木花部数量变异和腋生花现

- 象[J]. 热带亚热带植物学报, 2001, 9(4): 306-310.
- Zeng QW, Gao ZZ, Zhang DX. Numerical variation of flower parts and the axillary flowers in *Woonyoungia septentrionalis* (Dandy) Law [J]. *Journal of Tropical and Subtropical Botany*, 2001, 9(4): 306-310.
- [25] Shen YM, Chen K, Gu CH, Zheng SY, Ma L. Comparative and phylogenetic analyses of 26 Magnoliaceae species based on complete chloroplast genome sequences [J]. *Can J Forset Res*, 2018, 48: 1456-1469.
- [26] Li YF, Sylvester SP, Li M, Zhang C, Li X, et al. The complete plastid genome of *Magnolia zenii* and genetic comparison to Magnoliaceae species [J]. *Molecules*, 2019, 24(2): 261.
- [27] 张盟, 苗英婧, 李玉帆, 贾桂霞. 新铁炮百合与东方百合杂种成花诱导关键时期的确立[J]. 园艺学报, 2016, 43(4): 735-742.
- Zhang M, Miao YJ, Li YF, Jia GX. Determination of the critical period of floral induction for hybrid plants between *Lilium × formolongi* and oriental hybrid lily [J]. *Acta Horticulturae Sinica*, 2016, 43(4): 735-742.
- [28] 赵云芳, 代佳灵, 高素萍, 雷霆, 蒋雨兰, 等. 蓝花丹花芽分化外部形态与解剖结构的关系[J]. 南京林业大学学报(自然科学版), 2018, 42(6): 203-208.
- Zhao YF, Dai JL, Gao SP, Lei T, Jiang YL, et al. Flower bud differentiation process and its characteristics of morphology and anatomical structure in two type stigma of *Plumbago auriculata* [J]. *Journal of Nanjing Forestry University (Natural Sciences Edition)*, 2018, 42(6): 203-208.
- [29] 李志娟, 付宝春, 王云山, 吕英民. 萱草花芽分化过程中外部形态及营养物质特征[J]. 分子植物育种, 2019, 17(18): 6135-6141.
- Li ZJ, Fu BC, Wang YS, Lü YM. External morphology characteristics and nutrient changes involved in *Hemerocallis* flower bud differentiation [J]. *Molecular Plant Breeding*, 2019, 17(18): 6135-6141.
- [30] 黄开顺, 梁海英, 梁晓静, 李开祥, 梁文汇, 刘明霞. 八角开花特性与规律研究[J]. 浙江林业科技, 2019, 39(1): 43-48.
- Huang KS, Liang HY, Liang XJ, Li KX, Liang WH, Liu MX. Flowering characteristics of *Illicium verum* [J]. *Journal of Zhejiang Forestry Science and Technology*, 2019, 39(1): 43-48.

(责任编辑:周媛)