

# 糜子幼穗分化的形态、进程及与植株外部形态的关系

刘福在

(内蒙古伊克昭盟农业科学研究所)

## 提 要

糜子幼穗分化经历六个时期：0、茎叶原基分化期，I、第一苞原期，II、枝梗系统分化期，III、小穗、小花原基分化期，IV、雌雄蕊原基分化期，V、花粉粒分化形成期。其中，我们重点对V期作了观察。糜子幼穗分化的进程因品种熟性与播期差别很大。多元相关分析表明：分化进程在0~IV各期受日平均温度与品种熟性影响，在V期受日平均温度与出现 $\geq 30^{\circ}\text{C}$ 高温日数影响。花序顶部小穗比基部小穗提早分化一个时期，分化速度也要快一些。内部穗分化与植株外部形态的关系表现为：I~V期的叶龄、出现叶及I~IV期的叶龄余数与植株主茎总叶数成线性关系。伸长节在各期也因主茎总叶数而异。不论植株总叶数多少，V期，最后一叶出现，叶龄余数相近(1.5)；开花期叶片全部展开，穗颈节伸长。叶龄指数贯彻穗分化始终，不受植株总叶数影响，是推断穗分化进程较准确的指标。

糜子 (*Panicum miliaceum*) 是我国一个古老的农作物，至今仍是我国北方一些干旱地区的主要作物之一。有关糜子结实器官建成的资料很少。五十年代苏联З. П. 罗斯托夫采娃和我国金芝兰做了一些工作，说明了幼穗发育的一般形态和组织分化〔1〕〔2〕〔3〕。1980年以来，我们围绕糜子结实器官的建成做了多方面的观察研究工作。本文进一步描述了幼穗分化的形态过程，并报道了其进程特点及与外部形态关系的研究结果。

## 材 料 与 方 法

供观察品种有极早熟到晚熟的四个品种，并设置了不同的播期处理(参见表1)。材料种植于本所达拉特旗试验场(东经 $110^{\circ}20'$  北纬 $40^{\circ}24'$ )。黄河淤积土类，中壤土质，肥力基础较好，穗分化期间灌水两次，并追施一定数量的氮、磷速效肥料。

观察时间从生殖生长之前开始到开花结束。一般，生殖生长之前隔两天观察一次，进入生殖后，隔一天观察一次。1980、1981年选中间类型5~10株，1982年随机取样20株。穗分化阶段划分标准：个体发育以主茎及主茎花序顶部为准，群体发育以超过样株一半为准。

本文1985年5月8日收到

表1 糜子各种分化期进入时间和经历日数(1981)

品种* (生育期)	播期 (月·日)	0		I		II		III		IV		V		开花期 (月·日)	I至开 花期日 数(天)	0至开 花期日 数(天)
		时间 (月·日)	日数 (天)	时间 (月·日)	日数 (天)	时间 (月·日)	日数 (天)	时间 (月·日)	日数 (天)	时间 (月·日)	日数 (天)	时间 (月·日)	日数 (天)			
内糜三号 (120天)	5.20	5.29	25	6.23	4	6.27	9	7.6	7	7.13	7	7.20	8	7.28	35	60
	6.9	6.16	17	7.3	4	7.7	6	7.13	6	7.19	7	7.26	8	8.3	31	48
	6.29	7.7	13	7.20	3	7.23	4	7.17	5	8.1	5	8.6	11	8.17	28	41
伊盟二黄 糜子 (110天)	5.20	5.29	21	6.18	4	6.23	5	6.28	8	7.6	8	7.14	8	7.22	33	54
	6.9	6.16	17	7.3	4	7.7	5	7.12	6	7.18	5	7.23	9	8.1	30	47
	6.29	7.7	11	7.18	3	7.21	4	7.25	5	7.30	5	8.4	8	8.12	25	36
内糜二号 (95天)	5.20	5.29	19	6.17	3	6.20	5	6.25	8	7.3	9	7.12	8	7.20	33	52
	6.9	6.16	14	6.30	4	7.4	6	7.10	5	7.15	4	7.19	9	7.28	28	42
	6.29	7.7	11	7.18	2	7.20	2	7.22	5	7.27	5	8.1	6	8.7	20	31
伊盟 73-11-3 (80天)	5.20	5.29	17	6.15	2	6.17	3	6.20	5	6.25	8	7.3	9	7.12	27	44
	6.9	6.16	12	6.28	2	6.30	4	7.4	5	7.9	4	7.13	8	7.21	23	35
	6.29	7.7	10	7.17	2	7.19	3	7.22	4	7.26	4	7.30	7	8.6	20	30
变异系数(CV)			29		29		39		22		30		15		18	22

\*各品种生育期指在本观察点5月20日播种出苗至成熟的天数

花粉分化的细胞学观察采用压碎法。减数分裂用孚尔根染色法,单核、双核期用I—KI染色,部分双核期和三核期通过水合三氯乙醛预处理,醋酸苏本精染色,丁香油(另加乳酸、水合三氯乙醛)压片。

## 结果与分析

### 一、糜子幼穗分化的形态发育

糜子的幼穗分化在形态上经历六个时期:

1. 茎叶原基分化期(0) 为生长锥营养叶与茎节原基分化时期。当第一叶露出时,生长锥很小,为直径0.05毫米的半球体(版图I.1)。出苗后第三天,生长锥明显增大,为直径0.08毫米的半球体。以后生长锥无明显增大,在进入生殖生长之前,宽约0.10毫米,高约0.08毫米(版图I.2、3)。

2. 第一苞原基期(I) 与水稻相似,当生长锥转入生殖生长时,第一苞原基明显可鉴。此时,生长锥明显增大,宽约0.13毫米,高约0.10毫米(版图I.4)。无伸长现象。

3. 枝梗系统分化期(II) 首先在第一苞原基相对位置出现较小的苞叶原基,很快分化出第一个一级枝梗裂片(版图I.5);以后轮回式向顶产生苞叶原基和一级枝梗裂片,越向上,苞叶原基越不明显(版图I.6、7)。在一级枝梗裂片的两侧交替分化二级枝梗原基。在最下部的二级枝梗原基基部也能看到苞叶原基(版图I.8、9)。以后的枝梗分化发生在生长锥顶部小穗分化以后。当顶部枝梗分化小穗时,基部分化三级枝梗;顶部小穗分化雌雄蕊原基时,基部分化四、五级枝梗。一至三级枝梗为向顶式分化,四、五级枝梗从花序中下部开始向两边发展。在一级枝梗分化之初,生长锥宽约0.2毫米,高约0.5毫米。

4. 小穗、小花原基分化期(III) 生长锥最顶端枝梗首先分化小穗原基,先后

出现第一颖与第二颖(版图 I. 10)。其时生长锥高约 1 毫米。在第二颖相对位置分化出一花外稃和一花原基(版图 I. 11、12)。稍后, 一花原基分化出内稃及雌雄原基, 其雄蕊原基可进一步进行药隔分化。以后除其外稃, 其他部分全部退化。在第一花相对位置上分化出第二花外稃和第二花原基。原小穗轴发生退化, 被挤到一边(版图 I. 13)。小穗分化在花序上的顺序为离顶式。

5. 雌雄蕊原基分化期(IV) 二花正常发育。几乎在二花内稃形成的同时, 分化出三个雄蕊原基和一个雌蕊原基(版图 I. 14、15)。此期生长锥高度为 4 毫米。以后雄蕊原基继续进行药隔分化形成四室花药(版图 I. 16、17)。雌蕊与雄蕊同时开始分化。在二花内稃相对一方雌蕊原基基部分化出心皮, 心皮逐渐分化成子房壁和柱头。原雌蕊原基生长点分化成胚珠翻向下边, 被心皮包住(版图 I. 16、17、18、19)。约在柱头原基形成时, 可以见到浆片。此期, 幼穗开始强烈生长。

6. 花粉粒分化形成期(V) 这一时期以花药内部造孢细胞有丝分裂结束、最初花粉母细胞形成开始, 至花粉成熟止。性细胞分化过程同一般禾本科植物(版图 II. 7~15)。花药长度与花粉细胞分化密切相关。当花药长约 0.5 毫米时, 小孢子母细胞已经形成, 呈淡黄色, 柱头与花药等长, 顶部可见最初的腺毛(版图 II. 1)。当花药长约 1 毫米时, 减数分裂完成第一次分裂, 形成二分体(版图 II. 2)。当花药长约 1.1 毫米时, 减数分裂结束, 形成四分体(版图 II. 3)。当花药长约 1.3 毫米时, 进入单核期(版图 II. 4)当花药长约 2.1 毫米时, 小孢子完成第一次核分裂, 进入双核期(版图 II. 5)。当花药长约 2.6 毫米时, 小孢子完成第二次核分裂, 进入三核期(版图 II. 6)。当花药长约 2.8 毫米时, 完成雄配子的分化过程, 花粉成熟。柱头随花粉分化不断增长, 直到开花前才发育完善。此期最初幼穗长为 5~10 厘米。在此期间, 花序基部高次枝梗的小穗和小花发生退化。

## 二、糜子幼穗分化的进程特点

### 1. 品种熟性与播期对进程的影响

糜子幼穗分化的进程极易受品种熟性与播期的影响。表 1 资料表明: 早熟品种或晚播处理, 使营养生长阶段、生殖生长阶段及总分化过程的经历天数大幅度缩短。生殖生长各阶段也有这种趋势。比较各阶段经历天数变异系数看出: 营养生长阶段大于生殖生长阶段; 生殖生长阶段, 枝梗系统分化期大于其他分化期。说明糜子幼穗分化过程, 营养生长阶段与枝梗系统分化期更易受品种熟性与环境影响。

### 2. 品种熟性与不同播期的温度差别对进程影响的多元相关分析

各穗分化期经历天数与品种熟性(以马育华介绍的方法〔4〕求得的出苗至开花的有效积温表示)、日平均温度、 $\geq 30^{\circ}\text{C}$  高温日数多元相关分析表明: I~IV 期受品种熟性与日平均温度影响( $R=0.8142-0.9382$ ,  $P<0.01$ ), 前者为正影响, 后者为负影响。V 期与品种熟性无关, 主要受日平均温度和  $\geq 30^{\circ}\text{C}$  高温日数影响( $R=0.7521$   $P<0.01$ ), 前者为负影响, 后者为正影响。值得注意的是高温气候对性细胞发育有明显的抑制作用。

### 3. 花序顶部小穗与基部小穗发育的进程差别

糜子花序较长, 小穗多, 小穗分化由顶部向基部发展需较长的时间。因此在同一花

序上,小穗发育在进程上有较大的差别。这种差别曾由Φ·M库别尔曼所指出〔5〕。我们对不同品种的观察表明:顶部小穗比基部小穗大体早分化一个时期,分化速度也要快一些。

据这种进程差别,就整个花序而言,I~Ⅲ期以花序枝梗分化为主要内容,Ⅲ~V期以小穗小花分化为主要内容,V至开花期以雌雄蕊形态建成和性细胞分化为主要内容。

### 三、糜子幼穗分化与植株外部形态的关系

#### 1. 与植株生育期的关系

拔节期(第一节伸长0.5厘米),幼穗的分化时期因品种熟性和播期不同而异。5月下旬播种,中熟种第一苞原期与拔节期相一致,晚熟种尚处营养生长阶段,极早熟种进入枝梗系统分化期。6月下旬播种,晚熟种第一苞原期与拔节期相一致,其他类型品种都在这之前进入生殖生长,极早熟种甚至进入雌雄原基分化期。抽穗期,不论品种熟性与播期,幼穗分化程度相近,为单核中期至双核初期。

#### 2. 与主茎叶片、节间发育状态的关系

植株主茎叶片的多少受品种熟性和茎叶原基分化期的温度影响( $R=0.8830$ ,  $P<0.01$ )。本观察材料叶数变化在10~15叶之间。各分化期叶片发育状态与植株总叶数有关。回归分析表明:在各穗分化期,出现叶与总叶数成线性关系( $\gamma=0.9425-0.9760$ ,  $P<0.01$ ),到V期最后一叶出现;叶龄也与植株总叶数成线性关系( $r=0.8874-0.9996$ ,  $P<0.01$ ),开花期最后一叶展开。I~IV期,叶龄余数与植株总叶数成线性关系( $\gamma=0.7138-0.9735$ ,  $P<0.01$ );V期,不论叶数多少趋一定值,平均1.5,开花期成0值。各分化期伸长节数也因植株总叶数而变化,开花期最后一节(穗颈节)伸长。

#### 3. 叶龄指数对幼穗分化进程推断的应用

从上述分析看出,除V期外,其他各期外部形态都受品种与环境的影响,不能找到直接推断穗分化进程的外部指标。叶龄指数作为较恒定准确的推断指标,近年在我国得到普遍应用。本研究叶龄指数计算结果列于表2。结果表明,叶龄指数可以贯穿穗分化的始终,各期观察值不论品种与播期都稳定在一个相似的值上,差异很小。相关分析表明不受植株总叶数影响。因此,叶龄指数可以作为推断糜子穗分化进程的较恒定准确的指标。

### 四、糜子幼穗分化与丰产栽培的关系

糜子幼穗分化易受气温条件的影响。根据一个地区的自然条件与品种特性确定适宜的播期,对糜子丰产栽培是十分重要的。首先要使枝梗系统分化期处于较低的气温条件,以延长分化期,增加分枝数,形成大穗。生产中要以适时早播实现这一目的。其次,要使花粉分化形成期避开高温干旱气候。我国西北地区7月中上旬多高温干旱,往往使花粉败育,花梢不实。在内蒙西部地区,中早熟种6月上旬播种,中晚熟种5月中旬播种,则可避开这一不良气候。

糜子的丰产栽培,在穗分化期间要注意两个时期的水肥管理。I~Ⅲ期是枝梗系统形成阶段,当幼穗分化进入I期要及时灌水,并重点施肥一次,对促进大穗形成有重

表 2 糜子各穗分化期叶龄指数观察结果

品种	年份与播期 (年、月、日)	I	II	III	IV	V	开花期
内糜三号	81.5.20	0.45	0.51	0.62	0.68	0.89	1.00
	81.6.9	0.44	0.51	0.62	0.72	0.93	1.00
	81.6.29	0.42	0.50	0.63	0.72	0.87	1.00
	82.5.21	0.43	0.53	0.60	0.71	0.86	1.00
	82.6.20	0.44	0.47	0.61	0.71	0.89	1.00
伊盟 二黄糜子	81.5.20	0.45	0.53	0.60	0.76	0.91	1.00
	81.6.9	0.43	0.53	0.59	0.71	0.88	1.00
	81.6.29	0.42	0.49	0.61	0.68	0.90	1.00
内糜二号	81.5.20	0.44	0.53	0.60	0.75	0.90	1.00
	81.6.9	0.44	0.50	0.59	0.72	0.87	1.00
	81.6.29	0.42	0.49	0.57	0.70	0.85	1.00
	82.5.21	0.40	0.48	0.60	0.73	0.88	0.99
	82.6.20	—	—	0.58	0.69	0.85	0.99
伊盟 73-11-3	81.5.20	0.42	0.50	0.62	0.72	0.87	1.00
	81.6.9	0.43	0.53	0.58	0.71	0.87	1.00
	81.6.29	0.44	0.53	0.58	0.68	0.86	1.00
	82.5.21	—	0.48	0.58	0.71	0.88	1.00
	82.6.20	—	—	0.58	0.69	0.85	1.00
极 差		0.05	0.06	0.06	0.08	0.06	0.01
变异系数(CV)		8	4	8	1	1	0
95%置信范围		0.42-0.44	0.50-0.52	0.59-0.61	0.70-0.72	0.87-0.89	1.00
平 均		0.43	0.51	0.60	0.71	0.88	1.00

要作用。V至开花期是花器建成与性细胞分化阶段,且营养器官强烈生长,花序不同部位小穗发育两极分化。在V期要进行第二次水肥管理。这对减少小穗退化与小花不育提高结实率有重要作用。糜子是耐旱作物,穗分化期间有此两次管理基本满足了生长发育的水肥要求。

近年,我们根据糜子穗分化特点,采取上述早播措施和水肥管理方法并结合稀植措施,取得了明显的增产效果。

### 参 考 文 献

- [1] Ф·М·库别尔曼等著(葵可译), 1955年, 禾本科植物结实器官的形成阶段, 科学出版社, 157~175。
- [2] 金芝兰, 1958, 糜子生殖器官的发育形态和组织分化 I. 花序和花的发育形态, 植物学报, 7(4): 12~18。
- [3] 金芝兰, 1965年, 糜子生殖器官的发育形态和组织分化. 花序和花的组织发生, 植物学报, 13(9): 213。
- [4] 马育华著, 1979, 《田间试验和统计方法》, 农业出版社, 205。
- [5] Ф·М·库别尔曼, (葵可译) 1949, 禾本科植物穗原始体发育的不均衡性, 《科学文摘》(植物学) 1955, (8), 17。

STUDIES ON THE MORPHOLOGICAL AND DURATION CHANGES OF  
DIFFERENTIATING PANICLES OF BROOM CORN MILLET ( PANICUM  
MILIACEUM ) AND THEIR RELATIONSHIP WITH THE OUTER  
MORPHOLOGY OF THE PLANT

Liu Fuzai

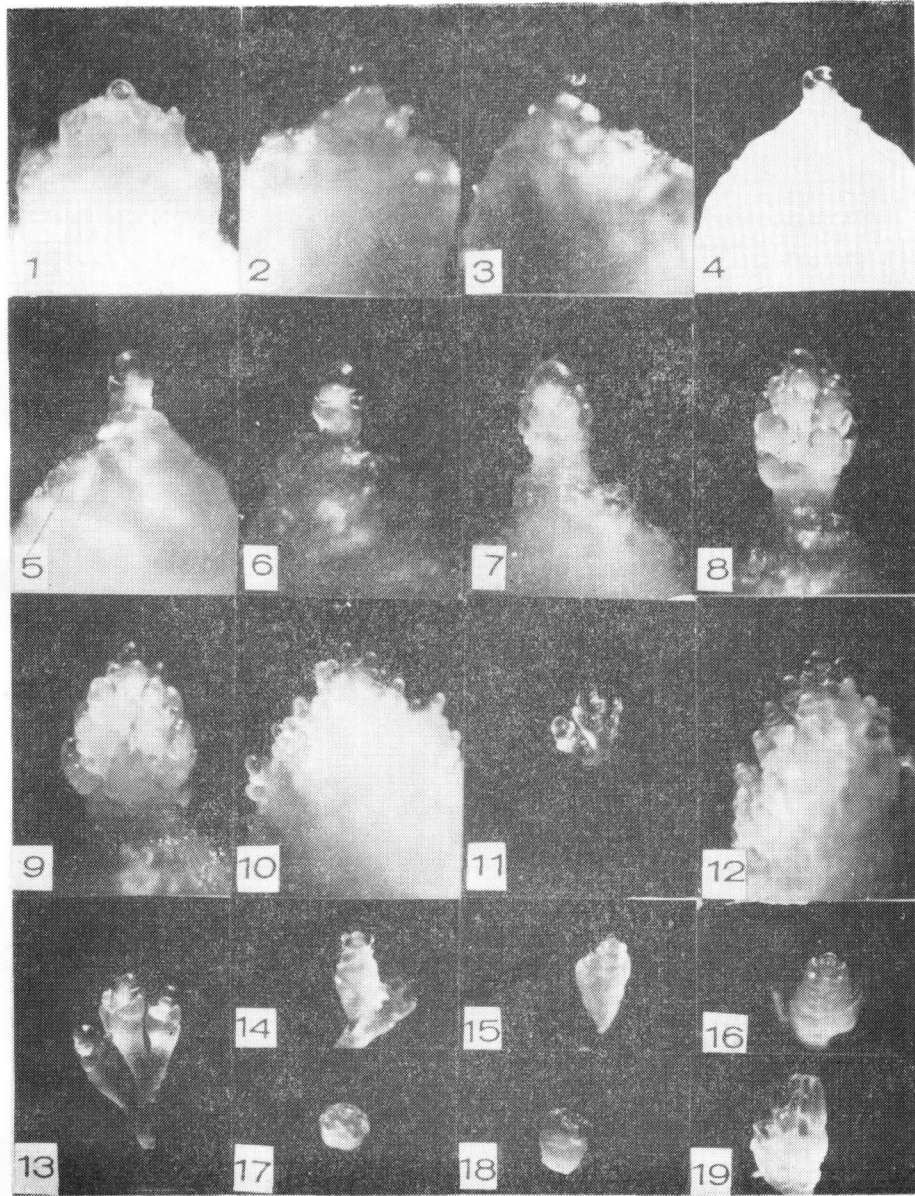
( *Agricultural Research Institute of Yi-Meng of the Inner  
Mongolia Autonomous Region* )

ABSTRACT

Panicle-differentiation of the millet are divided into 6 stages according to morphological changes. They are: O. differentiation of stems and leaves primordium. I. formation of the first primordia. II. differentiation of panicle branches. III. differentiation of spikelets and florets. IV. differentiation of stamens and pistil. V. differentiation and formation of pollens.

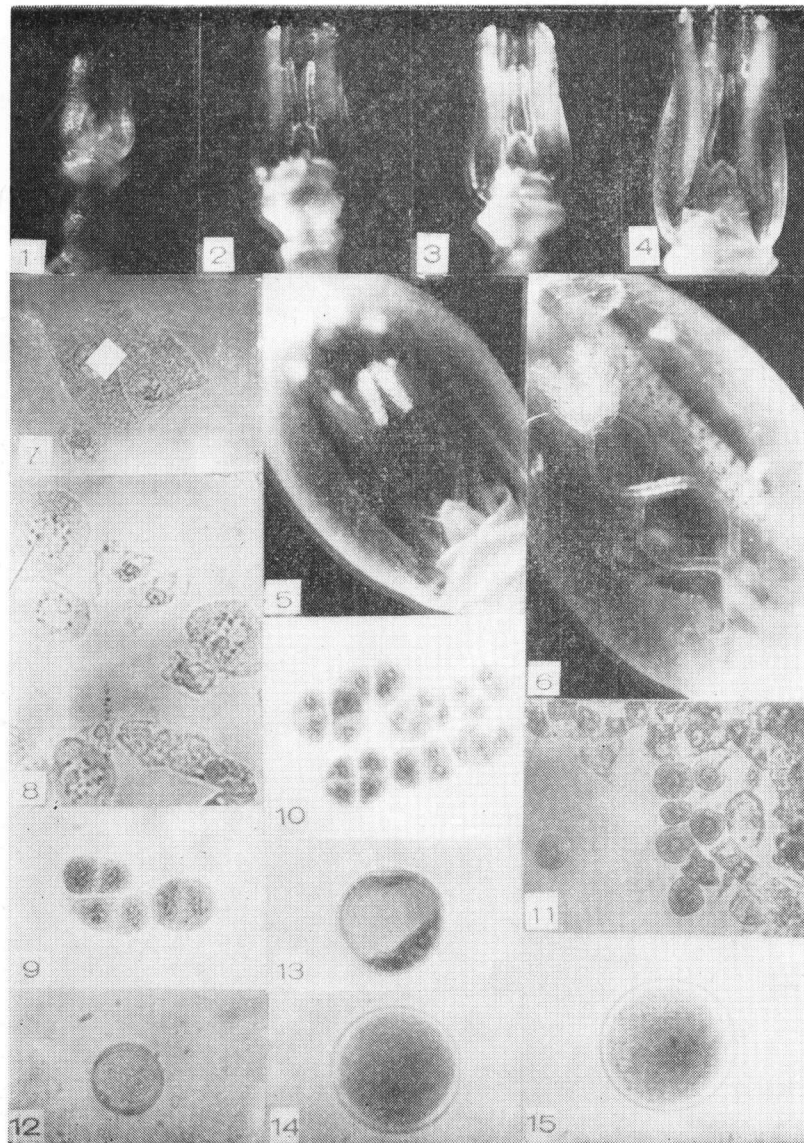
Durations of the different stages are affected greatly by the varieties and the sowing time. It was shown by multiple correlation analysis that durations are closely related with maturity and mean temperature in the I - IV stages and with mean temperature and days with temperature ever 30°C in the V. stage. The differentiation of top spikelets in a panicle are earlier than the lower ones by one stage and a little faster.

The total leaf number of the main stem is linear with the appearance and expansion of leaves in all stages, and with leaf remainder in the I-IV stages. But no matter the total leaf number is larger or smaller the last leaf always appears at the V. stage, with leaf remainder close to 1.5, and the last leaf always expands, and the last internode always elongates of the flowering time. Leaf age index is a parameter least affected by the total leaf number from the beginning to the end of the panicle differentiation period, hence a very reliable index to deduct the panicle differentiation stage. The result of this studies indicated that the leaf age index at the different stages are: I. 0.42~0.44, II. 0.50~0.52, III. 0.59~0.61, IV. 0.70~0.72, V. 0.87~0.89.



### 图版一

图1~3: 营养生长锥。图1为刚出苗时的形态, 图3为进入生殖生长之前的形态 图4: 第一苞原期。最后一营养叶低于生长锥, 其相对位置分化出苞叶原基。 图5~7: 一级枝梗的分化。可见第一苞原基及枝梗下的苞叶原基。 图8~9: 二级枝梗的分化。图8最下一级枝梗基部分化的二级枝梗亦能看到苞叶原基。 图10: 护颖分化。 图11: 一花外稃分化。 图12: 一花原基突起。 图13: 右边小穗可见二花外稃分化; 中间小穗可见一花内稃, 二花原基突起, 小穗轴生长点退化被挤到一边; 左边小穗可见一花雌蕊原基。 图14~15: 雌雄蕊原基分化 图16~19: 花药与雌蕊的分化过程。 图16药隔分化与雌蕊的心皮分化; 图17、药隔形成, 心皮进一步分化, 中间亮点为胚珠原基; 图18、心皮两角突起; 图19、花柱突起。(全部照片×26.4。)



图版二

图 1~6: 不同花粉粒分化时期的小花照片 (移去第一护颖、第二护颖、一花外稃、二花外稃和二花外稃一方的一雄蕊), 依次为花粉母细胞最初形成、二分体期、四分体期、单核期、双核期、三核期。  
×26.4。

7~15: 不同花粉粒分化时期的细胞照片, 依次为初期的花粉母细胞、花粉母细胞变圆、二分体、四分体、花粉充实、单核、双核、三核、开花时的花粉粒。图 7: 11×264, 图 12: 15×462。

图版说明

(上接封三王群瑛图片的图版说明)

- 图 1: 掖单 2 号第三叶下表皮细胞和气孔器; 400×      图 2: 掖单 2 号果穗叶下表皮细胞和气孔器; 400×  
 图 3: 掖单 2 号第三叶梯纹—孔纹导管; 560环×      图 4: 掖单 2 号果穗叶梯纹—孔纹导管; 560×  
 图 5: 掖单 2 号单环细胞; 1500×      图 6: 掖单 2 号二环细胞; 1500×      图 7: 掖单 2 号三环细胞; 1500×  
 图 8: 掖单 2 号五环细胞; 1500×      图 9: 掖单 2 号六环细胞; 1500×      图 10: 鲁原单 4 号单环细胞; 1500×  
 图 11: 鲁原单 4 号二环细胞; 1500×      图 12: 鲁原单 4 号三环细胞; 1500×      图 13: 鲁原单 4 号四环细胞; 1500×  
 图 14: 鲁原单 4 号七环细胞; 1500×