

# 草地早熟禾幼穗分化过程及 开花习性的观察

刘 露, 胡玉咏, 王兆龙

(上海交通大学农业与生物学院, 上海 200240)

**摘要:** 试验观察了草地早熟禾 *Poa pratensis* 的幼穗分化过程和开花习性, 将草地早熟禾幼穗分化过程划分为 5 个时期: 第一苞原基分化期, 一次枝梗原基分化期, 二、三次枝梗原基分化期, 小穗及颖花原基分化期, 雌雄蕊形成期。草地早熟禾整个穗的开花过程历时约 1 周, 总穗轴上一次枝梗的开花顺序是自上而下, 小穗上颖花的开花顺序是自下而上; 各枝梗上开花顺序是顶端花先开, 然后再自下而上直至顶端倒数第 2 穗上颖花开完为止。根据幼穗分化时期与物候期的关系, 针对草地早熟禾穗发育和种子产量形成的调控措施应在不同的物候期进行。

**关键词:** 草地早熟禾; 幼穗分化; 开花习性

**中图分类号:** S688.4

**文献标识码:** A

**文章编号:** 1001-0629(2009)07-0050-06

目前, 我国的草类育种工作还处于初级发展阶段<sup>[1]</sup>, 我国种植的草坪草品种基本上都是由美、欧等发达国家育成, 而我国地域辽阔、气候土壤条件差异较大, 由于植物的地域适应性限制, 国外的优良品种在我国各地区出现了一定程度的不适应症状。因此, 针对我国特殊的气候土壤条件, 选育适应性好的优良草坪植物新品种是我国草坪产业发展壮大的根本。近几年, 我国已陆续登记或审定了一些草坪植物新品种, 但由于这些新品种在种子生产上存在一定的障碍, 导致种子产量和质量与国外相比存在较大差距, 而限制了它们的进一步推广与应用。草坪植物的种子产量是由每公顷穗数、每穗粒数以及粒质量构成的, 提高有效穗数、增加每穗结实粒数和粒质量是禾本科植物种子增产的关键<sup>[2]</sup>。幼穗发育的好坏, 直接影响到小穗数、小花数、种子产量和品质、籽粒饱满度和整齐度等因素<sup>[3]</sup>。因此草坪植物幼穗的分化与发育是其种子产量与品质形成的重要基础。云锦凤等<sup>[2]</sup>对冰草 *Agropyron cristatum* 的生长锥分化、幼穗形成及小孢子发育做了观察研究并将冰草的幼穗分化划分为 8 个时期; 毛培胜等<sup>[4]</sup>对

老芒麦 *Elymus sibiricus* 的幼穗分化做了观察研究; 李煜祥等<sup>[5]</sup>对糖蜜草 *Melinis minutifeora* 的幼穗分化及花和果实形态进行了研究。草地早熟禾 *Poa pratensis* 在草坪建植中的地位日趋显著, 因而对该草的研究亦显重要<sup>[6]</sup>。近些年, 虽然有针对草地早熟禾的一些研究<sup>[7-12]</sup>, 但还没有针对其幼穗分化和开花习性的相关研究报道。试验旨在阐明草地早熟禾的幼穗分化及开花习性, 为草地早熟禾的种子生产提供理论依据。

## 1 试验材料与方法

### 1.1 幼穗分化的观察

试验以上海交通大学试验农场 2004 年种植的草地早熟禾种子生产植株为研究对象, 于 2008 年春季返青后, 每隔 2 3 d 取样 1 次, 每次随机取 20 个枝条, 在解剖镜 (Motic SMZ168-TL) 下解剖观察其生长锥的变化, 并在显微镜 (Motic BA300) 下进行显微拍照。

### 1.2 颖花结构和开花习性的观察

研究对象

。 收稿日期: 2008-09-09  
基金项目: 上海市科技兴农重点攻关项目 [沪农科攻字 (2006) 第 4-5 号]  
作者简介: 刘露 (1985-), 女, 安徽阜阳人, 在读硕士生, 研究方向: 草坪草越夏管理与种子生产。  
E-mail: liulu2006@sju.edu.cn  
通信作者: 王兆龙 E-mail: turf@sju.edu.cn

同上。2008年4月下旬开始对选定分蘖进行挂牌定点观察,每天观察开花规律及习性,直到全穗开花完毕。取单个颖花在解剖镜下解剖观察小花结构。

## 2 结果与分析

### 2.1 幼穗分化过程

草地早熟禾幼穗分化的过程是连续进行的,根据各阶段生长和分化的形态特征不同,可将其划分为5个时期(各时期所处物候期见表1)。

1) 第一苞原基分化期:在茎尖生长点的基部、顶叶原基的内侧开始出现突起(即第一苞原基)。第一苞原基的分化出现,是生殖生长的标志性起点。随后,生长锥逐渐增大,长度超过宽度,呈锥体。(图1-1)。

2) 一次枝梗原基分化期:第一苞原基不断增大形成环状,生长锥相继分化出第二苞、第三苞……原基(图1-2)。之后,第一苞原基腋部向外突出形成一次枝梗原基,标志着幼穗分化进入一次枝梗原基分化期;随后渐次向上分化,最后达生长锥顶部(图1-3)。

3) 二、三次枝梗原基分化期:一次枝梗原基的分化后期,在生长锥的中下部,一次枝梗原基基部出现突起,形成二次枝梗原基并渐次向上分化(图1-4)。当顶部的一次枝梗原基分化出二次枝梗原基时,生长锥中下部的二次枝梗原基又产生二次枝梗原基突起(图1-5,6)。

4) 小穗及颖花原基分化期:在二、三次枝梗原基形成之后不久,幼穗顶部的枝梗原基基部分化出小穗原基,之后,小穗原基不断生长,在其基部逐渐分化出颖片原基(外颖和内颖),随之,在小穗原基腋处颖片原基上方分化出外稃原基,而后在小穗原基腋处外稃原基上方分化出馒头状颖花原基(为此小穗的第1朵颖花原基),继而在此朵颖花原基侧上方小穗原基腋处渐渐分化出该小穗第2朵颖花的外稃原基及颖花原基,此后是第3朵、第4朵……(图1-7,8,9)。另外,据连续观察发

现:从整个幼穗来看,穗轴顶端的枝梗较早分化出颖花原基,再渐次向下分化;而在每个二次或三次枝梗原基上,则是最顶端小穗上颖花原基发育最早,接着便是从下而上发育直至顶端数第2小穗上的颖花原基发育完为止。

5) 雌雄蕊形成期:颖花原基形成后不久,渐渐分化出4个半球形突起(即3个雄蕊原基中间包裹着1个雌蕊原基)(图1-10,11,12);之后雌蕊原基的突起渐渐分化成一个圆形凹陷,而3个雄蕊原基突起则逐渐发育成四棱形(药隔)(图1-13);最后雌蕊原基发育成子房、花柱和柱头,雄蕊原基发育成花丝和花药(图1-14,15,16,17,18)。此后,处于孕穗阶段的花序仍不断分化生长直至发育成成熟穗。

表1 草地早熟禾幼穗的各分化时期所在物候期

分化时期	物候期(月-日)
第一苞原基分化期	返青期(3-06-3-08)
一次枝梗原基分化期	返青期(3-09-3-15)
二、三次枝梗原基分化期	返青期(3-16-3-22)
小穗及颖花原基分化期	拔节期(3-23-3-30)
雌雄蕊形成期	孕穗期(3-31-4-20)

### 2.2 开花习性

草地早熟禾(小花特征见表2)从穗完全抽出到整个穗开花完毕要1周时间。从整穗来看,开花顺序是从上到下开放,上位枝梗的颖花开花早于下位枝梗;直接着生在穗轴上的小穗开花最早(第1、2天开放);从同个一次枝梗来看,直接着生在一次枝梗上小穗的颖花开花早于着生在二次枝梗上小穗的颖花;而从每个小枝梗来看,顶端小穗的颖花先开,然后从下到上开放,顶端数第2个小穗上的颖花最晚开放;对每个小穗来说,基部(靠近外颖)第1朵颖花最先开放,渐次向上,最顶端的颖花最晚开放。各枝梗间开花虽然有先后顺序,但在上部枝梗小穗上的颖花还没开完的情况下,下部枝梗小穗上也会出现颖花开放。试验选取一个较为典型的穗,记录了该穗上各小穗的开花顺序(图2)。

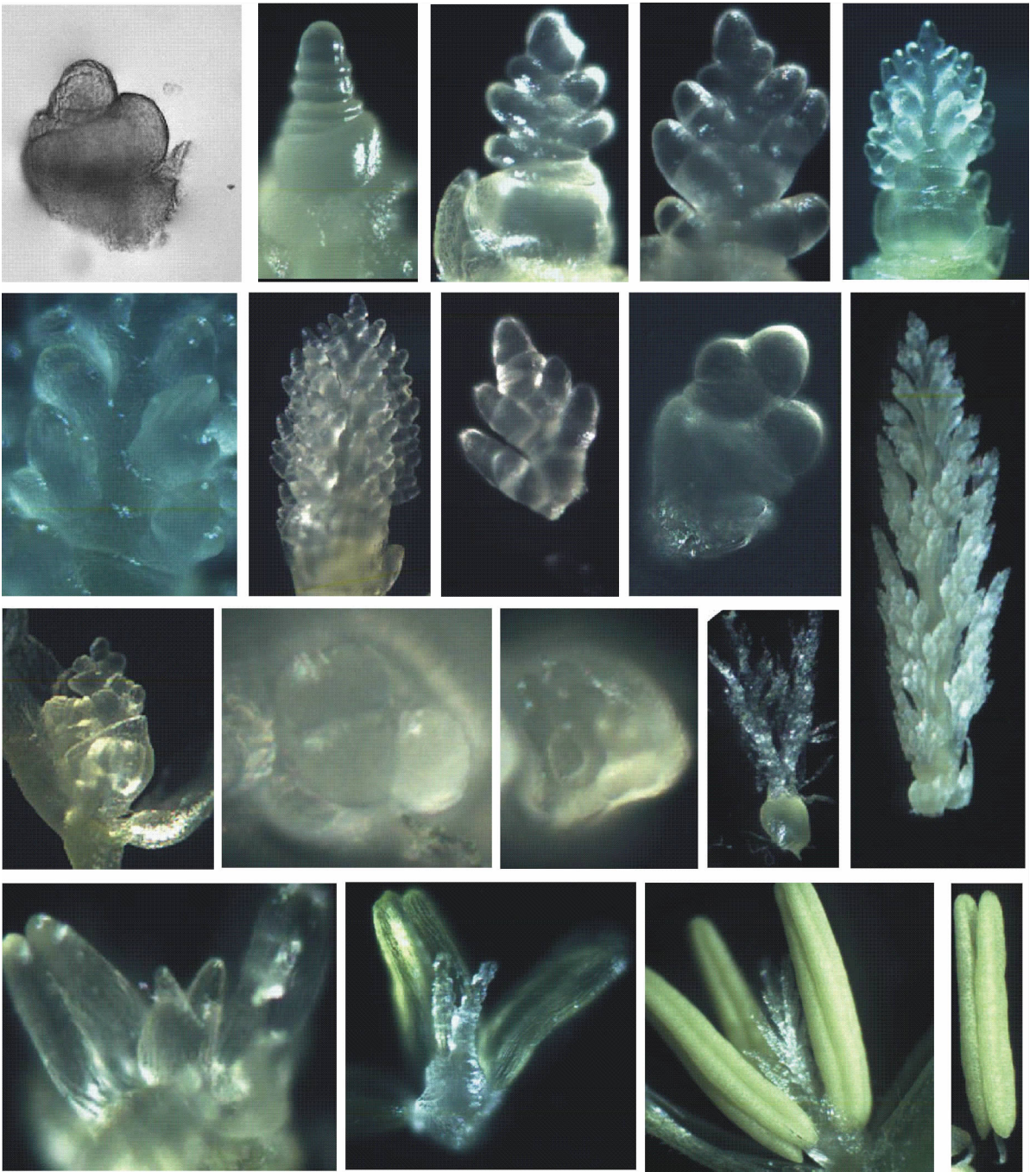


图1 草地早熟禾幼穗分化各时期

注:1. 第一苞原基分化期,  $\times 100$ ; 2. 生长锥在第一苞原基分化期之后的继续分化过程,  $\times 100$ ; 3. 一次枝梗原基分化期,  $\times 100$ ; 4. 二次枝梗原基分化期,  $\times 100$ ; 5. 三次枝梗原基分化期,  $\times 40$ ; 6. 二、三次枝梗原基局部放大,  $\times 100$ ; 7. 小穗及颖花原基分化期的穗,  $\times 40$ ; 8. 小穗原基分化,  $\times 100$ ; 9. 颖花原基分化,  $\times 200$ ; 10. 雌雄蕊形成期的穗,  $\times 15$ ; 11. 雌雄蕊形成期的小穗,  $\times 40$ ; 12. 雌雄蕊分化初期(横观),  $\times 200$ ; 13. 雄蕊药隔形成期(横观),  $\times 100$ ; 14. 雌蕊柱头分化出二枝状,  $\times 100$ ; 15. 雌蕊柱头分化至初具羽毛形态,  $\times 100$ ; 16. 雌雄蕊分化完成,  $\times 50$ ; 17, 18. 分别为雌、雄蕊,  $\times 50$ 。

表 2 草地早熟禾的颖花特征

雄蕊	花药	花丝	雌蕊	柱头
3 枚	黄色或淡紫色,长约 2 mm	长约 3 mm	1 枚	2 枚,羽毛状,白色

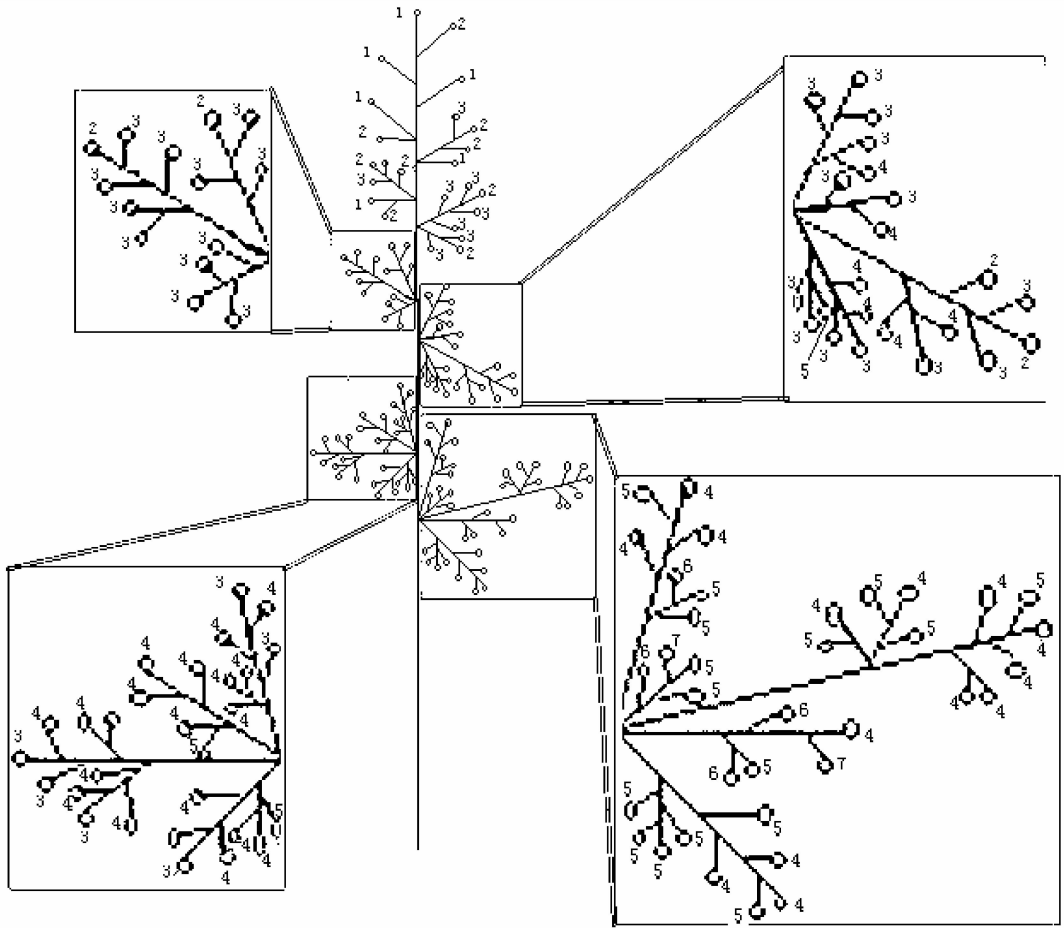


图 2 草地早熟禾花序各小穗开花顺序模式(1 表示第 1 天开花,2 表示第 2 天开花……依次类推)

### 3 讨论和结论

**3.1 幼穗分化** 出于粮食生产的需求,人们对禾本科作物幼穗分化的研究进行的较早,丁颖等<sup>[13]</sup>在 1959 年即对水稻 *Oryza sativa* 的幼穗发育做了观察研究,并将幼穗发育过程划分成 8 个时期:第一苞分化期、一次枝梗原基分化期、二次枝梗原基及颖花原基分化期、雌雄蕊形成期、花粉母细胞形成期、花粉母细胞减数分裂期、花粉充实期和花粉完成期。国内禾本科牧草或草坪草的幼穗分化研究则较少。李煜祥等<sup>[5]</sup>对糖蜜草

*Melinis minutiflora* 幼穗分化过程的划分则与丁颖等相似:将糖蜜草幼穗分化发育和过程划分为第一苞原基形成期,第一次枝梗原基形成期,第二、三次枝梗原基形成期,小穗及颖花原基形成期,雌雄蕊原基形成期,花粉母细胞形成期,花粉母细胞减数分裂期,花粉充实期,花粉成熟期 9 个时期。云锦凤等<sup>[3]</sup>在 1989 年对冰草的生长锥分化、幼穗形成及小孢子发育做了观察研究并将冰草的幼穗分化划分为 8 个时期:初生期、伸长期、结莢期、小穗突起期、颖片突起期、小花突起期、雌

雄蕊形成期和抽穗始期。章崇玲等<sup>[14]</sup>将多花黑麦草 *Lolium multiflorum* 幼穗生长锥的分化过程划分为伸长期、单棱期、二棱期、护颖原基分化期、小花原基分化期、雌雄蕊原基分化期、药隔分化期和抽穗期 8 个时期。毛培胜等<sup>[3]</sup>对老芒麦 *Elymus sibiricus* 幼穗分化过程的划分也分为 8 个时期:初生期、伸长期、结节期、二棱期、小穗突起期、颖片突起期、小花突起期和雌雄蕊形成期。

冰草、多花黑麦草、老芒麦皆为穗状花序,水稻与糖蜜草为圆锥花序。本试验所涉及到的草地早熟禾属圆锥花序,其幼穗分化过程与特征与水稻和糖蜜草相对较为接近。

草地早熟禾一次枝梗原基均是从分化的苞原基腋部产生;当一次枝梗原基分化到一定程度时,其原基基部出现环状突起,这就是二次枝梗原基;二次枝梗原基逐渐生长并在一次枝梗原基两侧呈现锥状,穗中至下部一些二次枝梗原基基部分化出三次枝梗原基。由于水稻一次枝梗原基发育到一定程度时,下部出现两排突起(二次枝梗及颖花原基),而没有三次枝梗原基分化的过程,因此水稻在一次枝梗原基分化期之后是二次枝梗原基及颖花原基分化期,而草地早熟禾则有明显的二、三次枝梗原基分化期。

当草地早熟禾幼穗的二、三次枝梗原基发育到一定程度,这些枝梗原基基部出现突起,即小穗原基。接着小穗原基逐渐分化成颖片原基进而是颖花原基。由于水稻 1 个小穗即为 1 朵颖花(另外 2 朵颖花退化),所以水稻没有“小穗原基”分化期;糖蜜草的二、三次枝梗原基发育到一定程度时产生小穗原基,接着再由小穗原基分化产生颖片原基和颖花原基等。因此参照糖蜜草的幼穗分化期,也将草地早熟禾划分出小穗及颖花原基分化期。但草地早熟禾与糖蜜草不同,糖蜜草的小穗原基只分化出 2 朵颖花原基(第 1 小花不育,第 2 小花可育),草地早熟禾小穗原基可分化出 56 朵可育颖花原基。之后,颖花原基逐渐分化成雌雄蕊原基,直至成熟。

因此,根据草地早熟禾幼穗分化的顺序与分化所经历的时间间隔等因素,将草地早熟禾的幼穗分化过程划分为第一苞原基分化期,一次枝梗

原基分化期,二、三次枝梗原基分化期,小穗及颖花原基分化期和雌雄蕊形成期。

### 3.2 颖花分化顺序与开花先后顺序的关系

江苏农学院<sup>[15]</sup>对水稻稻穗上各颖花的开花顺序进行了观察后发现:颖花的开花顺序与颖花发育的顺序一样。同一穗上,上位的一次枝梗上的颖花原基开始分化花器官早,下位的迟;在同一个一次枝梗上,上位的二次枝梗上的颖花原基开始分化早,下位的迟;同一个枝梗上的颖花原基,顶端的分化最早,以后由下向上,顶端的第 2 朵颖花最迟。李煜祥等<sup>[4]</sup>对糖蜜草开花习性的观察得出略有不同的结果:整穗从上到下开花;每一小枝梗顶端第 1 朵颖花先开,然后从下到上开放,倒数第 2 朵颖花最慢开;与颖花的发育顺序一致。试验中,草地早熟禾与水稻的颖花分化及开花顺序一致:从整穗来看,枝梗的开花顺序是从上到下开放,上位枝梗的颖花开花早于下位枝梗;直接着生在穗轴上的小穗开花最早(第 1、2 天开放);从同一个一次枝梗来看,直接着生在一次枝梗上小穗的颖花开花早于着生在二次枝梗上小穗的颖花;而从每一个小枝梗来看,顶端小穗的颖花先开,然后从下到上开放,顶端数第 2 个小穗上的颖花最晚开放。对每个小穗来说,基部第 1 朵颖花最先开放,渐次向上,最顶端的颖花最晚开放。

### 3.3 幼穗分化过程与物候期之间关系

从表 1 可以看出,幼穗分化的前几段时期(第一苞原基分化期,一次枝梗原基分化期,二、三次枝梗原基分化期)都于返青期完成,可见返青期是幼穗分化的主要时期。而拔节期是小穗和颖花原基发育的关键时期,这与云锦凤等<sup>[2]</sup>对冰草幼穗分化所处物候期的观察基本一致。Harc<sup>[16]</sup>研究表明,在高羊茅 *Festuca elata* 小穗形成期和小花形成期分别使用植物生长调节剂 Paclobutrazol(PP333)和 Flurprimidol(EL500)进行处理可提高种子产量。由于草地早熟禾小穗及颖花原基分化期是在拔节期,因此增加其分化颖花数的调控措施应在拔节期使用。刘克礼等<sup>[17]</sup>研究表明:高施磷量处理对春小麦的雌雄蕊形成期有延长的趋势,从而提高了小花结实率,增加穗粒数,因此建议适当增施磷肥以促进幼穗分化,争取大穗,从而提高产量。草



地早熟禾的雌雄蕊形成期是在孕穗期,因此提高雌雄蕊发育和小花结实率的调控措施应在拔节期末孕穗期初进行,以达到提高小花结实率并增加种子产量的目的。

## 参考文献

- [1] 崔国文. 中国牧草育种工作的发展、现状与任务[J]. 草业科学, 2008, 25(1): 38-42.
- [2] 华北农业大学农学系. 小麦穗分化[J]. 生命世界, 1976(4): 25-28.
- [3] 云锦凤, 米福贵, 杜建才. 冰草茎生长锥分化、幼穗形成及小孢子发育[J]. 中国草地, 1989(5): 30-35.
- [4] 毛培胜, 韩建国, 刘刚. 老芒麦幼穗的分化过程[J]. 中国草地, 2004(5): 16-21.
- [5] 李煜祥, 叶绣珍. 糖蜜草幼穗分化发育, 及花和果实形态的研究[J]. 热带亚热带植物学报, 1994(2): 38-43.
- [6] 孙建华, 王彦荣, 李世雄. 草地早熟禾不同品种生长与分蘖特性的研究[J]. 草业学报, 2003, 12(4): 20-25.
- [7] 王辉珠. 主要冷地型草坪草种子生产技术研究[J]. 草业学报, 1997, 6(2): 14-18.
- [8] 柴琦, 王彦荣, 孙建华. 坪用草地早熟禾 28 个品种扩展性的比较研究[J]. 草业学报, 2001, 11(4): 81-87.
- [9] 王佳珍, 韩建国, 周禾, 等. 品种及施肥对草地早熟禾

种子产量要素和产量的影响[J]. 草业科学, 2006, 23(7): 90-95.

- [10] 王生银, 李泽西, 白贺兰, 等. 硅肥提高草地早熟禾抗旱性的效应及机制[J]. 草业科学, 2008, 25(2): 116-120.
- [11] 王晨, 左昆, 柴琦, 等. 干旱条件下硅对草地早熟禾生长初期的影响[J]. 草业科学, 2008, 25(7): 114-117.
- [12] 刘晓静, 柳小妮. 多效唑和烯效唑对草地早熟禾一些生化指标及其抗性的影响[J]. 草业学报, 2006, 15(2): 48-53.
- [13] 丁颖, 李乃铭, 徐雪宾. 水稻幼穗发育和谷粒充实过程的观察[J]. 农业学报, 1959(10): 59-85.
- [14] 章崇玲, 梁祖铎. 多花黑麦草幼穗分化进程对种子生产性状的影响[J]. 种子, 1997(5): 21-24.
- [15] 浙江农业大学. 实用水稻栽培学[M]. 上海: 上海科学技术出版社, 1981: 106.
- [16] Hare M D. Effects of time and rate of application of the growth regulators paclobutrazol and flurprimidol on seed yield in tall fescue[C]. the X VII International Grassland Congress, Austracia/New Zealand, 1993: 1658-1660.
- [17] 刘克礼, 高聚林, 张铁山, 等. 春小麦幼穗分化进程及其与植株生长发育的关系[J]. 麦类作物学报, 2003, 23(3): 58-63.

## Observation of spike differentiation and flowering characteristics in Kentucky bluegrass

LIU Lu, HU Yu-yong, WANG Zhao-long

(College of Agriculture and Biology, Shanghai Jiao Tong University, Shanghai 200240, China)

**Abstract:** The spike differentiation and flowering characteristics in Kentucky bluegrass (*Poa pratensis*) were closely observed periodically throughout the development stages. The whole spike differentiation could be divided into 5 stages, which were the differentiation stage of first bract primordium, the differentiation stage of primary branch primordium, the differentiation stage of secondary and third branches primordium, the differentiation stage of spikelet and floret primordium, the stage of stamen and pistil primordium formation. The whole flowering progress in a spike of Kentucky bluegrass lasted about one week. The flowering order of the branches in the spike cob was from up to down, but the flowering order of florets in a single spikelet was from down to up, the flowering order of each branch was that the top flower blossomed first and then in bottom-up order till the flower in the top of penultimate spike came into blossom. According to the relationships between spike differentiation stages and phenophase, the regulation practices for spike differentiation and yield formation in Kentucky bluegrass should focus on the specific phenophases.

**Key words:** Kentucky bluegrass; spike differentiation; flowering characteristics