

假俭草花序发育的形态学观察及其与物候期和积温的对应关系

宗俊勤, 牛佳伟, 徐芳, 陈静波, 郭爱桂, 郭海林, 刘建秀^①

[江苏省中国科学院植物研究所(南京中山植物园) 国家林业和草原局暖季型草坪草种质创新与利用工程技术研究中心, 江苏 南京 210014]

摘要: 采用连续取样法对假俭草品种‘渝西’(*Eremochloa ophiuroides* ‘Yuxi’) 花序发育的形态特征变化进行了观察, 并对花序发育各时期对应的物候期和 ≥ 5 °C 积温进行了分析。结果显示: 假俭草的花序发育是一个连续变化的过程, 可依次划分为 8 个时期: 生长锥初生期、生长锥伸长期、苞叶原基分化期、小穗原基分化期、小穗分化期、小花分化期、雌雄蕊形成期和开花期; 其中, 生长锥初生期对应返青期, 生长锥伸长期对应孕穗初期, 苞叶原基分化期至小花分化期 4 个时期对应孕穗期, 雌雄蕊形成期对应抽穗期, 开花期对应始花期。生长锥初生期的生长锥呈半球状突起, 进入生殖生长后, 生长锥伸长发育成半透明的圆柱状穗轴原基, 表面连续形成并排排列的苞叶原基, 随后在苞叶原基基部产生半透明球状小穗原基, 进而小穗原基基部形成碗状颖片原基; 穗轴外侧的 2 列小穗为有柄小穗并最终退化, 而中间 2 列小穗为无柄小穗, 每个小穗发育出 1 个雄性花原基和 1 个两性花原基; 而后雌蕊原基由半球状逐渐发育成四棱柱状花药, 雌蕊原基由小突起逐渐发育成柱头、花柱和子房, 最后花药和柱头伸出颖外, 小花开放。花序中上部小穗分化最早, 后依次向上、向下进行, 花序基部小穗分化最晚, 每个小穗分化出 1 朵雄花和 1 朵两性花, 其开花顺序是自中上部小穗上的小花向花序两端开放。生长锥初生期、生长锥伸长期、苞叶原基分化期、小穗原基分化期、小穗分化期、小花分化期、雌雄蕊形成期和开花期的假俭草生长锥平均长度分别为 201、415、1 065、2 169、3 024、8 534、28 148 和 155 097 μm , 单个生殖枝的平均叶片数分别为 4.2、4.4、4.3、4.5、4.4、4.5、4.5 和 4.5 枚。生长锥初生期持续时间约 55 d, 其他时期持续时间约 4 或 5 d, 对应的 ≥ 5 °C 积温为 1 217.5 °C ~ 1 888.5 °C; 当 ≥ 5 °C 积温达到 1 217.5 °C 时, 假俭草进入生长锥伸长期, 该时期是假俭草从营养生长转向生殖生长的转折点。根据观察结果, 建议将 ≥ 5 °C 积温作为判断假俭草花序发育的指标之一。

关键词: 假俭草; 花序发育; 形态特征; 物候期; ≥ 5 °C 积温

中图分类号: Q944.58; S564+.4 文献标志码: A 文章编号: 1674-7895(2021)05-0050-08

DOI: 10.3969/j.issn.1674-7895.2021.05.06

Morphological observation on inflorescence development of *Eremochloa ophiuroides* and its corresponding relationships with phenophase and accumulated temperature ZONG Junqin, NIU Jiawei, XU Fang, CHEN Jingbo, GUO Aigui, GUO Hailin, LIU Jianxiu^① (National Forestry and Grassland Administration Engineering Research Center for Germplasm Innovation and Utilization of Warm-season Turfgrasses, Institute of Botany, Jiangsu Province and Chinese Academy of Sciences, Nanjing 210014, China), *J. Plant Resour. & Environ.*, 2021, 30(5): 50-57

Abstract: The variations of morphological characteristics of inflorescence development of *Eremochloa ophiuroides* ‘Yuxi’ were observed by using a continuous sampling method, and the phenophase and accumulated temperature of ≥ 5 °C corresponding to each stage of inflorescence development were

收稿日期: 2021-03-22

基金项目: 科技基础资源调查专项(SQ2016FY326000402); 省属公益类科研院所自主科研项目(JSPKLB202049); 江苏省水利科技项目(2019061)

作者简介: 宗俊勤(1980—), 男, 江苏大丰人, 硕士, 副研究员, 主要从事经济禾草种质挖掘与创新应用方面的研究。

^①通信作者 E-mail: turfunit@aliyun.com

引用格式: 宗俊勤, 牛佳伟, 徐芳, 等. 假俭草花序发育的形态学观察及其与物候期和积温的对应关系[J]. 植物资源与环境学报, 2021, 30(5): 50-57.

analyzed. The results show that the inflorescence development of *E. ophiuroides* is a process of continuous variation, which is successively divided into eight stages: cone primary stage, cone extension stage, bract primordium differentiation stage, spikelet primordium differentiation stage, spikelet differentiation stage, floret differentiation stage, pistil and stamen formation stage and flowering stage; in which, the cone primary stage corresponds to the re-greening stage, the cone extension stage corresponds to the initial booting stage, the four stages from bract primordium differentiation stage to floret differentiation stage correspond to the booting stage, the pistil and stamen formation stage corresponds to the heading stage, and the flowering stage corresponds to the initial flowering stage. The cone has hemispherical protuberance at the cone primary stage, after entering reproductive growth, the cone elongates and develops into a translucent cylindrical spike stalk primordium, and the surface continuously forms bract primordium arranged side by side, and then translucent globular spikelet primordium is produced at the base of bract primordium, and bowl-shaped glume primordium is formed at the base of spikelet primordium; the two lines of spikelets on the outer side of the spike stalk are petiolate spikelets and finally degenerated, while the two lines of spikelets in the middle are sessile spikelets, and each spikelet develops a male flower primordium and a bisexual flower primordium; after that the stamen primordium gradually develops from hemispherical to quadrilateral anther, the pistil primordium gradually develops from small protuberance into stigma, style and ovary, and finally the anther and stigma extend out of the glume, and the floret opens. The middle and upper spikelets of the inflorescence differentiate the earliest, and then proceed upward and downward in turn, the spikelets at the base of the inflorescence differentiate the latest, and each spikelet differentiates into a male flower and a bisexual flower, and its flowering order is from the florets in the middle and upper spikelets to both ends of the inflorescence. The average length of cone of *E. ophiuroides* in cone primary stage, cone extension stage, bract primordium differentiation stage, spikelet primordium differentiation stage, spikelet differentiation stage, floret differentiation stage, pistil and stamen formation stage and flowering stage is 201, 415, 1 065, 2 169, 3 024, 8 534, 28 148 and 155 097 μm , respectively, and the average number of leaf per reproductive branch is 4.2, 4.4, 4.3, 4.5, 4.4, 4.5, 4.5 and 4.5, respectively. The duration of the cone primary stage is about 55 d, while that of other stages is about 4 or 5 days, and the corresponding accumulated temperature of $\geq 5\text{ }^{\circ}\text{C}$ is 1 217.5 $^{\circ}\text{C} - 1\ 888.5\text{ }^{\circ}\text{C}$; when the accumulated temperature of $\geq 5\text{ }^{\circ}\text{C}$ reaches 1 217.5 $^{\circ}\text{C}$, *E. ophiuroides* will turn into the cone extension stage, and this stage is the turning point of *E. ophiuroides* from vegetative growth to reproductive growth. According to the observation results, it is suggested that the accumulated temperature of $\geq 5\text{ }^{\circ}\text{C}$ can be used as one of indexes to judge the inflorescence development of *E. ophiuroides*.

Key words: *Eremochloa ophiuroides* (Munro) Hack.; inflorescence development; morphological characteristics; phenophase; accumulated temperature of $\geq 5\text{ }^{\circ}\text{C}$

假俭草 [*Eremochloa ophiuroides* (Munro) Hack.] 又称懒人草^[1],为禾本科(Poaceae)蜈蚣草属(*Eremochloa* Buse)多年生草本植物,主要分布于中国长江流域及以南地区,是起源于中国的优质暖季型草坪草之一^[2-3]。假俭草的生态适应能力较强,并具有耐酸铝、耐贫瘠、病虫害少等优点^[4-5],与杂草的竞争力强,可广泛用于庭院、公共绿地及护坡草坪的建植^[3,6]。

目前,国内外对于假俭草的研究主要集中于抗逆性、解剖学、结实性、形态学、遗传多样性及坪用价值等方面^[7-15],而对于假俭草生殖性状尚缺乏广泛而深入的研究。刘建秀等^[16]比较了中国假俭草的结实性,发现假俭草的种子产量主要取决于花序密度,从营养生长转向生殖生长是决定花序密度的重要过程,

且其结实率和百粒质量也对种子产量有一定的影响。刘金平等^[17]的研究结果显示:假俭草在种植后的第3年花序最多、种子产量最高,合理施肥可成倍提高种子产量,而花序发育状况直接影响植株的小穗数、小花数及雌雄蕊质量,并最终影响种子产量。假俭草自然结实率低、种子产量低、种子价格昂贵,严重制约了假俭草种业的规模化发展以及该草种的大面积推广与应用^[17-18]。

解析植物花序发育过程对于植物种子生产的栽培调控和种子增量具有重要意义。植物生长期或某个发育期一般需要具有特定阈值的活动积温,积温既可以反映农作物对热量的需求,又可以在农业气象预报中预报作物的发育时期,并影响植物花序的生长发

育^[19-21]。植物器官受光照和温度等外界环境因子影响,由营养生长向生殖生长转变,此阶段的典型标志是生长锥开始显著伸长并最终发育成穗轴^[22]。而植物花序发育状况受与种子产量和品质相关的重要经济性状影响,如花序密度、单位花序小穗数、单位花穗小花数、结实率和种子饱满度等,也就是说,花序发育阶段是植物种子产量和品质形成的关键时期,其发育状况最终影响着种子产量和品质^[23]。因此,了解假俭草的花序发育过程,对于指导假俭草种子生产具有重要意义。

作者以自主选育的假俭草品种‘渝西’(*E. ophiuroides* ‘Yuxi’)为研究材料,通过连续取样对其花序发育过程进行持续观察,根据各时期花序形态的变化划分不同时期;并分析花序发育各时期与对应的物候期和积温的关系,以期弄清假俭草花序生长发育规律,为假俭草种子生产关键技术研发以及草坪学科发展提供基础研究资料。

1 材料和方法

1.1 材料

于2010年4月选取生长相对一致的假俭草品种‘渝西’的匍匐茎,剪成含4个节的茎段,采用条栽的方法种植于江苏省中国科学院植物研究所草业研究中心试验苗圃(东经118°28′、北纬32°02′,海拔30~40 m),种植面积4 m²。观测当年(2014年)的年平均气温15.45℃,极端最高温37.5℃,极端最低温-8.0℃,年降水量1443.3 mm;种植地为沙质土壤,假俭草生长期采用常规水肥管理。

1.2 方法

1.2.1 花序发育过程观察 于2014年4月15日至7月15日连续取样观测。每天从样地中随机选取包含2~5枚叶片、生长状况基本一致的健康茎尖40枚,用解剖针将茎尖轻轻拨开,置于Olympus SZX12体视解剖镜(日本Olympus公司)下观察,并随机挑选解剖后无损伤的茎尖30枚进行观察和测量;对目标视野拍照,并利用目镜测微尺(100 μm)和台尺(10 μm)测量生长锥的长度。根据假俭草花序发育的形态特征变化,结合禾本科植物总状花序的分期方法^[24-25]和库彼尔曼^[26]对植物结实器官形成规律的划分原则,对假俭草花序发育过程进行划分。在取样时同步观察假俭草的物候期和开花习性,并统计取样

生殖枝上成熟叶片的数量。

1.2.2 花序发育期的起止日期和有效积温的统计 以60%茎尖进入某一时期作为该时期的开始期,以达到下一时期标准的前一天作为该时期的结束期,据此记录假俭草花序发育各时期的持续时间。气象数据均来自中国气象数据网(<http://data.cma.cn/site/index.html>),仅选取取样期间南京地面气象观测站的逐日平均气温数据,并统计各时期≥5℃积温;花序发育各时期所需≥5℃积温为假俭草返青日起至花序发育某一时期开始前一天≥5℃的日平均气温之和^[27]。

2 结果和分析

2.1 假俭草的花序发育过程

观察结果表明:在南京地区,假俭草于4月中旬返青后,生长锥即开始形成,此时期的生长锥仅为半球状的突起。生长锥刚形成时并不立即伸长,仅外部包裹的叶原基不断分化出叶片,该时期为营养生长期。随着假俭草植株的进一步生长发育,生长锥由初生期进入伸长期,植株进入生殖生长阶段,经过持续不断的形态特征变化,最终完成花序发育过程并形成总状花序。

假俭草大约在6月中旬进入孕穗期,7月中旬进入开花期,其生殖生长可持续至10月份,单个生殖枝最多可发育出3个花序。根据假俭草花序发育各时期的形态特征变化,按分化顺序可将其花序发育过程划分为8个时期:生长锥初生期、生长锥伸长期、苞叶原基分化期、小穗原基分化期、小穗分化期、小花分化期、雌雄蕊形成期和开花期,各时期花序的形态特征见图版I。

2.1.1 生长锥初生期 此时期生长锥呈半球状突起,外部被2层闭合的幼叶包裹,不断向外分化出叶原基,生长锥尚未分化(图版I-1)。此时植株正处于返青期,对外界环境条件的改变不敏感,且主要进行营养生长,是植株由营养生长向生殖生长转变的基础;该时期生长锥平均长度201 μm,单个生殖枝的平均叶片数为4.2枚,持续时间约55 d。

2.1.2 生长锥伸长期 此时期生长锥不再分化出叶原基,茎尖逐渐由半球状突起转变为半透明的圆柱状穗轴原基,并逐渐加粗、伸长,最终突破外部包裹的叶原基(图版I-2)。此时期标志着假俭草植株进入生

殖生长阶段;该时期生长锥平均长度 415 μm ,单个生殖枝的平均叶片数为 4.4 枚,持续时间约 5 d。

2.1.3 苞叶原基分化期 此时期随生长锥的伸长,在其顶端下方的表面连续形成并排排列的环状突起,即苞叶原基(图版 I-3);随着苞叶原基的进一步发育,假俭草的幼穗呈扁平状(图版 I-4)。该时期生长锥平均长度 1 065 μm ,单个生殖枝的平均叶片数为 4.3 枚,持续时间约 5 d。

2.1.4 小穗原基分化期 此时期生长锥继续伸长到一定长度,在中上部的苞叶原基基部产生半透明球状突起,即小穗原基(图版 I-5),并逐渐向上下 2 个方向进行分化;小穗原基与外部的苞叶原基呈 4 列半球状突起并列于幼穗穗柄上,可区分出花序的正反面(图版 I-6)。该时期生长锥平均长度 2 169 μm ,单个生殖枝的平均叶片数为 4.5 枚,持续时间约 4 d。

2.1.5 小穗分化期 此时期随着穗轴的进一步生长发育,中部的小穗原基基部形成碗状突起,即颖片原基(图版 I-7);内外颖开始生长但并未覆盖花原基,最后发育成颖片。颖片原基的出现,标志着该穗轴上的小穗数已基本确定,单个穗轴上的平均小穗数为 39.4 个;在穗轴外侧的 2 列小穗为有柄小穗,平均小穗数为 19.7 个;而中间的 2 列小穗则为无柄小穗,平均小穗数也为 19.7 个(图版 I-8);有柄小穗最终退化,仅存披针形小穗柄与花序轴贴生,而无柄小穗则孕育出小花原基;此时的生长锥仍处于生长分化状态,但分化速度较为缓慢。该时期生长锥平均长度 3 024 μm ,单个生殖枝的平均叶片数为 4.4 枚,持续时间约 4 d。

2.1.6 小花分化期 此时期在颖片原基和外稃原基出现后,无柄小穗上发育形成了 2 个小花原基(图版 I-9),此时雌蕊和雄蕊尚未分化;随着小花原基的发育,其中 1 个小花原基分化为雄性花,位于无柄小穗基部靠近颖片的位置,包含 3 个雄蕊原基;另外 1 个小花原基分化为两性花,包含 1 个雌蕊原基和 3 个雄蕊原基(图版 I-10);随着小花原基进一步的生长发育,颖片呈覆瓦状并完全将无柄小穗包围。总体上,假俭草的 1 个无柄小穗可以发育出 2 朵小花,第 1 花为仅包含 3 枚雄蕊的单性花,第 2 花为包含 1 枚雌蕊和 3 枚雄蕊的两性花。该时期生长锥平均长度 8 534 μm ,单个生殖枝的平均叶片数为 4.5 枚,持续时间约 4 d。

2.1.7 雌雄蕊形成期 此时期无柄小穗上的第 1 花

和第 2 花的雌蕊原基均由半球状变为球状,进一步发育成方形柱状,进而生长为四棱柱状花药,其颜色由半透明状转变为黄绿色,且第 1 花的雌蕊发育较第 2 花稍慢,第 2 花的雌蕊原基由小突起逐渐发育出二叉状柱头,并慢慢生长发育成羽状;早期的二叉状雌蕊上形成很多小突起,在显微镜下呈颗粒状,随后发育出柱头、花柱和子房;同时,颖片、外稃也在发育,颖片的发育比其他器官快,2 片外稃分别紧紧保护着第 1 花和第 2 花并共同发育,成熟时间较颖片略慢(图版 I-11~13)。该时期生长锥平均长度 28 148 μm ,单个生殖枝的平均叶片数为 4.5 枚,持续时间约 5 d。

2.1.8 开花期 此时期花序的大小和形状已基本固定,花药由黄绿色转变为黄色,第 2 花花丝伸长,并将第 2 花的花药顶至柱头上方;在柱头生长过程中子房也不断膨大,最终形成羽状柱头,并与花药一起逐渐伸出颖外(图版 I-14);此时,花药开裂,柱头向两侧弯曲并进入授粉状态,柱头伸出后逐渐变为红褐色,花药完成散粉后转变为棕色(图版 I-15,16);最后,第 1 花的花药也被花丝顶出颖外并逐渐开裂,形成发育完全的无柄小穗(图版 I-17)。该时期生长锥平均长度 155 097 μm ,单个生殖枝的平均叶片数为 4.5 枚,持续时间约 4 d。

2.2 假俭草花序发育与物候期和积温的关系

假俭草花序发育各时期对应的物候期、持续时间及 ≥ 5 $^{\circ}\text{C}$ 积温见表 1。结果显示:从假俭草花序发育对应的物候期看,生长锥初生期对应返青期,生长锥伸长期对应孕穗初期,苞叶原基分化期、小穗原基分化期、小穗分化期和小花分化期 4 个时期对应孕穗期,雌雄蕊形成期对应抽穗期,开花期对应始花期。

在观测期间,假俭草返青后其生长锥即开始形成,经过 55 d 的营养生长,当 ≥ 5 $^{\circ}\text{C}$ 积温达 1 217.5 $^{\circ}\text{C}$ 时,生长锥由初生期进入伸长期,标志着假俭草正式进入生殖生长阶段。进入生殖生长阶段后,分别经过 5、10、14、18 和 22 d 的生长发育,假俭草由生长锥伸长期依次进入苞叶原基分化期、小穗原基分化期、小穗分化期、小花分化期和雌雄蕊形成期,而从返青后进入上述 5 个发育时期所需的 ≥ 5 $^{\circ}\text{C}$ 积温分别为 1 352.5 $^{\circ}\text{C}$ 、1 475.0 $^{\circ}\text{C}$ 、1 571.5 $^{\circ}\text{C}$ 、1 667.5 $^{\circ}\text{C}$ 和 1 769.5 $^{\circ}\text{C}$ 。最终,返青期结束后经过 27 d 的生长发育, ≥ 5 $^{\circ}\text{C}$ 积温达到 1 888.5 $^{\circ}\text{C}$,假俭草进入开花期。

2.3 假俭草的开花习性

结果显示:假俭草花序轴较长,从花序开始开花

到整个花序开花结束需 4 d(表 1)。从整个花序来看,开花顺序是从中上部小穗上的小花向花序两端逐次开放;中上部小穗上的小花开花时间早于两端小穗

上的小花,基部小穗的分化时间最晚;每个小穗开花完成需 1~2 d,通常花序顶部的小穗分化成 1 个发育不完全的小花。

表 1 假俭草花序发育各时期对应的物候期、持续时间和 $\geq 5\text{ }^{\circ}\text{C}$ 积温

Table 1 The phenophase, duration and accumulated temperature of $\geq 5\text{ }^{\circ}\text{C}$ corresponding to each stage of inflorescence development of *Eremochloa ophiuroides* (Munro) Hack.

发育期 Developmental stage	物候期 Phenophase	日期 Date (MM-DD)		持续 时间/d Duration	$\geq 5\text{ }^{\circ}\text{C}$ 积温 ¹⁾ Accumulated temperature of $\geq 5\text{ }^{\circ}\text{C}$ ¹⁾
		起 Beginning	止 End		
生长锥初生期 Cone primary stage	返青期 Re-greening stage	04-15	06-09	55	1 217.5
生长锥伸长期 Cone extension stage	孕穗初期 Initial booting stage	06-10	06-14	5	1 352.5
苞叶原基分化期 Bract primordium differentiation stage	孕穗期 Booting stage	06-15	06-19	5	1 475.0
小穗原基分化期 Spikelet primordium differentiation stage	孕穗期 Booting stage	06-20	06-23	4	1 571.5
小穗分化期 Spikelet differentiation stage	孕穗期 Booting stage	06-24	06-27	4	1 667.5
小花分化期 Floret differentiation stage	孕穗期 Booting stage	06-28	07-01	4	1 769.5
雌雄蕊形成期 Pistil and stamen formation stage	抽穗期 Heading stage	07-02	07-06	5	1 888.5
开花期 Flowering stage	始花期 Initial flowering stage	07-07	07-11	4	—

¹⁾ 返青日起至花序发育某一时期开始前一天 $\geq 5\text{ }^{\circ}\text{C}$ 的日平均气温之和 The sum of daily average temperature of $\geq 5\text{ }^{\circ}\text{C}$ from the date of re-greening to the day before a certain stage of inflorescence development. —: 无测定数据 No measurement datum.

3 讨论和结论

禾本科植物的花序均由小穗组成,但不同种类的花序类型不同,在结构上亦具有不同的特征,导致学者们对禾本科植物花序发育时期的划分缺乏统一的标准。在禾本科植物的花序发育过程研究中,已有学者们对具有穗状花序的冰草 [*Agropyron cristatum* (Linn.) Gaertn.]^[23]、多花黑麦草 [*Lolium multiflorum* Lam.]^[28]、老芒麦 (*Elymus sibiricus* Linn.)^[29]、长穗偃麦草 [*Elytrigia elongata* (Host) Nevski]^[30]、梭罗草 [*Roegneria thoroldiana* (Oliv.) Keng]^[31] 和披碱草 (*Elymus dahuricus* Turcz.)^[32] 等种类的花序发育时期进行了划分,大致可分为初生期、伸长期、单棱期、双棱期、小穗突起期、颖片突起期、小花突起期、雌雄蕊形成期和抽穗期等时期;程晓丽等^[33] 则将狗牙根 [*Cynodon dactylon* (Linn.) Pers] 的花序发育过程分为营养生长期、穗轴发生期、苞叶原基分化期、小穗原基分化期、小穗分化期、小花分化期、颖片和内外稃发育期及花药和柱头形成期 8 个时期。相对而言,对具有总状花序的禾本科种类花序发育过程缺乏广泛的研究。澹台国银等^[24] 将扁穗牛鞭草 [*Hemarthria compressa* (Linn. f.) R. Br.] 的总状花序发育过程划分为初生期、伸长期、结节期、小穗分化期、小花分化

期和孕穗期 6 个时期;金明等^[25] 将薏苡 (*Coix lacryma-jobi* Linn.) 的总状花序发育过程划分为伸长期、分枝分化期、小穗分化期、小花分化期和雌雄蕊建形成期 6 个时期;而在本研究中,作者通过观察假俭草花序发育的形态特征变化,参考库彼尔曼^[26] 的划分原则,结合扁穗牛鞭草^[24] 和薏苡^[25] 的观察结果,将假俭草花序发育过程划分为 8 个时期,即生长锥初生期、生长锥伸长期、苞叶原基分化期、小穗原基分化期、小穗分化期、小花分化期、雌雄蕊形成期和开花期。可见,在禾本科植物中,不仅各类花序的花序发育过程划分存在差异,同类花序的花序发育过程划分也存在差异。另外,假俭草的花序属于典型的总状花序,其花序发育过程与扁穗牛鞭草^[24] 和薏苡^[25] 类似,但又有其独有的特点,且假俭草花序发育中间时期划分与狗牙根花序发育过程中间时期划分^[33] 一致,表明花序不同类型的禾本科植物的花序发育过程也具有一定的共性。

禾本科植物由营养生长转向生殖生长,是植株繁殖器官(种子)形成的关键时期,决定了其繁殖器官的产量和品质,因此,准确认识和判断花序发育时期以及各时期的典型形态特征,对植物种子生产具有十分重要的意义。一般来讲,在作物栽培学领域通过判断叶龄可使一些作物品种的生育进程模式化、各生育时期的生长指标数量化、栽培调控措施规范化^[34-37]。

作者在对假俭草花序发育过程的研究中,尝试对假俭草的叶龄与发育时期进行关联分析,但由于假俭草兼有无性繁殖和有性繁殖的特点,且具有典型的匍匐生长特性,在抽穗之前不断发出新叶,导致假俭草植株的总叶片数与花序发育各时期之间无明显关联性,因此,叶龄并不适合作为判定假俭草花序发育状态的形态指标,但是否可以利用其他营养器官形态指标判定假俭草的花序发育状态,还有待广泛的观察和细致的研究。

相关研究结果^[38-41]表明:积温是影响植物生长发育状况的重要气候因子之一,可广泛应用于农作物的花期预报、栽培措施实施以及品种选育等方面。本研究结果表明:在2014年假俭草花序发育过程中,当 $\geq 5\text{ }^{\circ}\text{C}$ 积温达到 $1\ 217.5\text{ }^{\circ}\text{C}$ 时,假俭草开始由营养生长阶段转入生殖生长阶段。因此,在返青期开始至生长锥初生期开始期间, $\geq 5\text{ }^{\circ}\text{C}$ 积温达到 $1\ 217.5\text{ }^{\circ}\text{C}$ 的日期可以作为判断假俭草转入生殖生长的初步依据。由于在本研究中作者仅统计了当年积温值数据,研究结果具有一定的局限性,因而,判断假俭草生长时期转变的积温数据还需进行更多年份的数据积累和综合分析。

参考文献:

- [1] HANNA W W. Centipedegrass—"lazy man's grass"—is adaptable, tough, and low maintenance (so why doesn't it get more respect?) [J]. Diversity, 2000, 16(1/2): 33-34.
- [2] 李西,毛凯. 假俭草研究概况 [J]. 草业科学, 2000, 17(5): 13-17.
- [3] 樊丛梅,孙洪海. 优良草坪品种:假俭草 [J]. 江苏林业科技, 1990(4): 49-50.
- [4] BRAMAN S K, DUNCAN R R, ENGELKE M C. Evaluation of turfgrass selections for resistance to fall armyworms (Lepidoptera: Noctuidae) [J]. HortScience, 2000, 35(7): 1268-1270.
- [5] PARK B J, ASANO Y. Resistance of turfgrasses to the lawn cutworm *Spodoptera depravata* (Butler) [J]. Japanese Journal of Applied Entomology and Zoology, 2003, 47(4): 165-168.
- [6] 陶理志. 堤防护坡的优良水土保持植物:假俭草 [J]. 中国水土保持, 2016(7): 34-36.
- [7] 王丹,宣继萍,朱小晨,等. 假俭草抗寒性与体内碳水化合物、脯氨酸、可溶性蛋白含量的关系 [J]. 草地学报, 2010, 18(6): 816-822.
- [8] 宣继萍,郭海林,刘建秀,等. 中国假俭草种质资源抗寒性初步鉴定 [J]. 草业学报, 2003, 12(6): 110-114.
- [9] 刘一明,郇恒福,丁西朋,等. 55份不同生态型假俭草的耐盐性评价 [J]. 草业科学, 2017, 34(11): 2261-2271.
- [10] HOOK J E, HANNA W W. Drought resistance in centipedegrass cultivars [J]. HortScience, 1994, 29(12): 1528-1531.
- [11] 胡鸣礼,王兆龙. 不同淹水深度对假俭草生长的影响 [J]. 安徽农业科学, 2019, 47(14): 105-108.
- [12] 白史且,荀文龙,张新全,等. 不同居群假俭草叶片比较解剖学的研究 [J]. 北京林业大学学报, 2003, 25(2): 36-40.
- [13] 刘建秀,朱雪花,郭爱桂,等. 中国假俭草种质资源主要性状变异及其形态类型 [J]. 草地学报, 2004, 12(3): 183-188.
- [14] 白史且. 中国假俭草遗传多样性研究 [D]. 成都:四川大学生命科学学院, 2002: 28-36.
- [15] 丁小球,胡玉佳. 假俭草的形态特征及其草坪质量评价 [J]. 草原与草坪, 2006(1): 49-53.
- [16] 刘建秀,朱雪花,郭爱桂,等. 中国假俭草结实性的比较分析 [J]. 植物资源与环境学报, 2003, 12(4): 21-26.
- [17] 刘金平,游明鸿,毛凯,等. 假俭草花序形成和结实率影响因素的研究 [J]. 中国种业, 2004(11): 34-35.
- [18] HANNA W W, BURTON G W. Cytology, reproductive behavior, and fertility characteristics of centipedegrass [J]. Crop Science, 1978, 18: 835-837.
- [19] 郝荣庭. 果树栽培学总论 [M]. 3版. 北京:中国农业出版社, 2000: 69-71.
- [20] 张宁,敖妍,苏淑钗,等. 文冠果花性别分化过程中形态与解剖结构特征和气象因子分析 [J]. 西北植物学报, 2018, 38(10): 1846-1857.
- [21] 马春晖,韩建国,孙洁峰,等. 光温因子对结缕草种子产量性状的影响 [J]. 草地学报, 2005, 13(1): 9-15.
- [22] TANAKA W, PAUTLER M, JACKSON D, et al. Grass meristems II: inflorescence architecture, flower development and meristem fate [J]. Plant Cell Physiology, 2013, 54(3): 313-324.
- [23] 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, 11(5): 30-35.
- [24] 澹台国银,陈灵鸷,杨春华,等. 扁穗牛鞭草幼穗分化过程及与外部形态关系的研究 [J]. 中国草地学报, 2014, 36(3): 10-15.
- [25] 金明,章洁琼,邹军,等. 薏苡幼穗分化与叶片生长的相关性研究 [J]. 种子, 2017, 36(10): 83-86.
- [26] 库彼尔曼. 植物的结实器官形成规律 [J]. 生物学通报, 1955(6): 22-27.
- [27] 孙吉雄. 草坪学 [M]. 北京:中国农业出版社, 1995: 10-11.
- [28] 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.
- [29] 毛培胜,韩建国,刘刚. 老芒麦幼穗的分化过程 [J]. 中国草地, 2004, 26(5): 15-20.
- [30] 杨金贵,米福贵,闫利军,等. 长穗偃麦草花序分化过程的观察 [J]. 中国草地学报, 2012, 34(2): 47-51.
- [31] 李长慧,李淑娟,张静,等. 梭罗草幼穗分化过程的观察 [J]. 草业科学, 2013, 30(8): 1189-1193.
- [32] 谢菲,李造哲,马青枝,等. 披碱草幼穗分化的观察 [J]. 中国草地学报, 2014, 36(3): 16-21.
- [33] 程晓丽,刘建秀. 狗牙根花序发育过程的形态学观察 [J]. 植物资源与环境学报, 2007, 16(2): 40-43.

- [34] 凌启鸿, 苏祖芳, 张洪程, 等. 水稻品种不同生育类型的叶龄模式[J]. 中国农业科学, 1983(1): 9-18.
- [35] 杨从党, 李刚华, 李贵勇, 等. 云南省立体生态稻区水稻叶龄模式建立[J]. 西南农业学报, 2013, 26(4): 1372-1377.
- [36] 张锦熙, 刘锡山, 阎润涛. 小麦冬春品种类型及各生育阶段主茎叶数与穗分化进程变异规律的研究[J]. 中国农业科学, 1986(2): 27-35.
- [37] 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.
- [38] 邓环, 马德栗, 徐洪海, 等. 老河口市砂梨花期的物候特点分析[J]. 中国农学通报, 2015, 31(20): 181-185.
- [39] 郭连云, 赵年武. 贵德县梨树始花期与气象因子的相关分析及预报模型[J]. 中国农学通报, 2016, 32(7): 147-151.
- [40] 李荣平, 刘晓梅, 周广胜, 等. 盘锦湿地芦苇物候特征及其对气候变化的响应[J]. 气象与环境学报, 2006, 22(4): 30-34.
- [41] 柏秦凤, 王景红, 屈振江, 等. 陕西苹果花期预测模型研究[J]. 中国农学通报, 2013, 29(19): 164-169.

(责任编辑: 郭严冬)

图版说明 Explanation of Plate

图版 I 假俭草花序发育过程: 1. 生长锥初生期, 箭头示分化出的叶原基; 2. 生长锥伸长期, 箭头示圆柱状穗轴原基; 3. 苞叶原基分化期, 箭头示生长锥下方的环状突起; 4. 苞叶原基分化期, 箭头示苞叶原基; 5. 小穗原基分化期, 花序正面, 箭头示无柄小穗原基和有柄小穗原基; 6. 小穗原基分化期, 花序背面, 箭头示有柄小穗原基; 7. 小穗分化期, 箭头示颖片原基; 8. 小穗分化期, 箭头示无柄小穗和有柄小穗; 9. 小花分化期, 箭头示小花原基; 10. 小花分化期, 箭头示雄蕊原基和雌蕊原基; 11. 雌雄蕊形成期, 箭头示柱头和第2花透明花药; 12. 雌雄蕊形成期, 第1花, 箭头示透明花药; 13. 雌雄蕊形成期, 箭头示第1花和第2花; 14. 开花期, 第2花, 箭头示白色柱头、黄绿色花药和子房; 15. 开花期, 箭头示第2花开裂后的棕色花药、白色柱头和第1花黄绿色花药; 16. 开花期, 箭头示第2花受粉后棕色柱头和第1花黄绿色花药; 17. 发育完全的小穗, 箭头示无柄小穗上的第1花、第2花、外稃和颖片以及退化的有柄小穗。

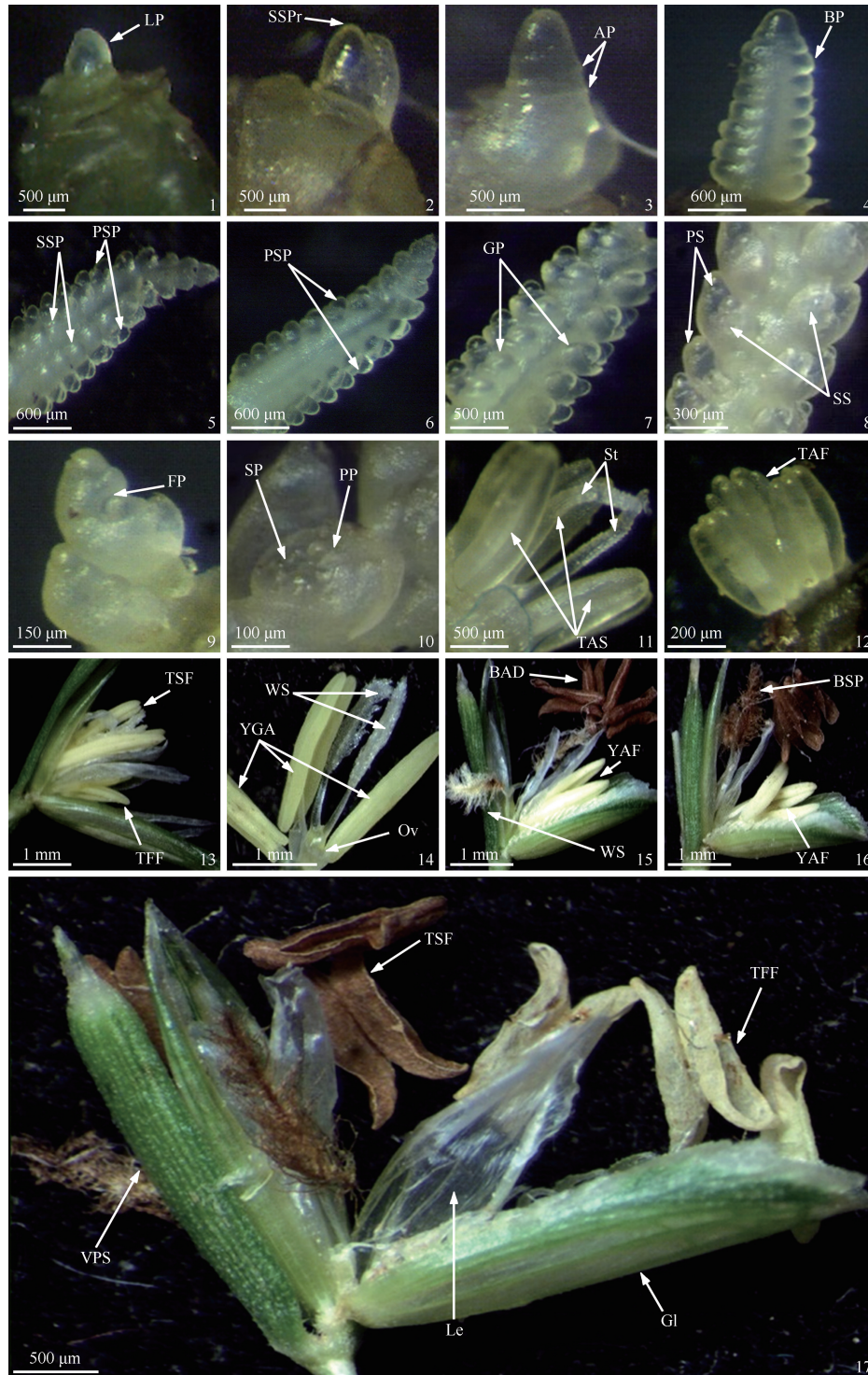
Plate I The inflorescence development process of *Eremochloa ophiuroides* (Munro) Hack.: 1. Cone primary stage, arrow shows the differentiated leaf primordium; 2. Cone extension stage, arrow shows the cylindrical spike stalk primordium; 3. Bract primordium differentiation stage, arrows show the annular protuberance at the lower part of the cone; 4. Bract primordium differentiation stage, arrow shows the bract primordium; 5. Spikelet primordium differentiation stage, the front side of inflorescence, arrows show the sessile spikelet primordium and petiolate spikelet primordium; 6. Spikelet primordium differentiation stage, the back side of inflorescence, arrows show the petiolate spikelet primordium; 7. Spikelet differentiation stage, arrows show the glume primordium; 8. Spikelet differentiation stage, arrows show the sessile spikelet and petiolate spikelet; 9. Floret differentiation stage, arrow shows the floret primordium; 10. Floret differentiation stage, arrows show the stamen primordium and pistil primordium; 11. Pistil and stamen formation stage, arrows show the stigma and translucent anther of the second flower; 12. Pistil and stamen formation stage, the first flower, arrow shows the translucent anther; 13. Pistil and stamen formation stage, arrows show the first flower and the second flower; 14. Flowering stage, the second flower, arrows show the white stigma, yellow-green anther and ovary; 15. Flowering stage, arrows show the brown anther after dehiscence of the second flower, white stigma and yellow-green anther of the first flower; 16. Flowering stage, arrows show the brown stigma after pollination of the second flower and yellow-green anther of the first flower; 17. The fully developed spikelet, arrows show the first flower, the second flower, lemma and glume of sessile spikelet and vestigial petiolate spikelet.

AP: 环状突起 Annular protuberance; BAD: 第2花开裂后棕色花药 Brown anther after dehiscence of the second flower; BP: 苞叶原基 Bract primordium; BSP: 受粉后棕色柱头 Brown stigma after pollination; FP: 小花原基 Floret primordium; Gl: 颖片 Glume; GP: 颖片原基 Glume primordium; Le: 外稃 Lemma; LP: 叶原基 Leaf primordium; Ov: 子房 Ovary; PP: 雌蕊原基 Pistil primordium; PS: 有柄小穗 Petiolate spikelet; PSP: 有柄小穗原基 Petiolate spikelet primordium; SP: 雄蕊原基 Stamen primordium; SS: 无柄小穗 Sessile spikelet; SSP: 无柄小穗原基 Sessile spikelet primordium; SSPr: 穗轴原基 Spike stalk primordium; St: 柱头 Stigma; TAS: 第2花透明花药 Translucent anther of the second flower; TAF: 第1花透明花药 Translucent anther of the first flower; TFF: 第1花 The first flower; TSF: 第2花 The second flower; VPS: 退化的有柄小穗 Vestigial petiolate spikelet; WS: 白色柱头 White stigma; YAF: 第1花黄绿色花药 Yellow-green anther of the first flower; YGA: 第2花黄绿色花药 Yellow-green anther of the second flower.

宗俊勤, 等: 假俭草花序发育的形态学观察及其与物候期和积温的对应关系
ZONG Junqin, et al: Morphological observation on inflorescence development of *Eremochloa ophiuroides* and its corresponding relationships with phenophase and accumulated temperature

图版 I

Plate I



See the explanation at the end of the text