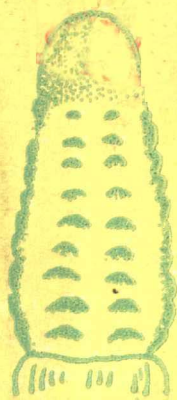


玉米穗分化图册

王琰 陈冲 尉德铭 编



农业出版社

玉米穗分化图册

王瑛 陈冲 尉德铭 编

玉米穗分化图册

王瑛 陈冲 尉德铭 编

* * *

责任编辑 赵源林

农业出版社出版 (北京朝内大街130号)

新华书店北京发行所发行 农业出版社印刷厂印刷

787×1092毫米 32开本 1印张 4插图 20千字

1986年5月第1版 1986年5月北京第1次印刷

印数 1—1,600册

统一书号 16144·3180 定价 0.41元

编 者 的 话

北京市农林科学院作物研究所玉米栽培研究室，于七十年代末，开始对北京地区夏播玉米的生长发育规律及栽培技术进行了较为深入的研究。夏玉米的雌雄穗发育中分化过程及其与外部形态指标的对应关系，是较为重要的组成部分。我们在连续四年的时间内，参阅国内外有关文献的基础上，通过多点取样解剖和观察，并借助扫描电子显微镜的先进手段，拍摄并整理出一套较为完整的玉米雌穗和雄穗发育过程图片。

目前国内外有关文献中，对于玉米的雌穗雄穗分化过程中各时期的分期标准，形态指标，起止时间，生长锥某些部分的发生部位，以至于分化时期的名称等，均未统一。我们以玉米的雌穗和雄穗在分化过程中的不同时期所具有的形态特征，作为划分各时期的形态指标，指明了各时期的起止界限，提出相应的名称，借此与广大从事玉米科研和教学的同志们商榷。

“夏玉米生长发育规律及栽培技术研究”课题是由陈国平和王瑛共同主持的。夏玉米穗分化过程的观察研究和图片拍摄由王瑛、陈冲、尉德铭完成。参加工作的还有张月蓉、杨洪友、陈国平等。本图册由王瑛、陈冲执笔。

本图册的编写承蒙郑丕尧教授指导，有关电镜扫描和照片拍摄，承蒙北京大学电镜室等单位协助，在此一并致谢。

由于水平有限，遗漏谬误之处在所难免，敬请读者批评指正。

编者 1985年7月

目 录

一、概述	1
二、玉米雄穗和雌穗的分化过程.....	4
(一) 雄穗的分化过程	4
(二) 雌穗的分化过程	11
三、玉米雌雄穗分化与形态指标的对应关系	17
(一) 雌雄穗间的对应关系	17
(二) 雌雄穗分化与叶片的对应关系	18
四、环境条件对雌穗发育的影响.....	23
(一) 光温条件对雌穗发育的影响	23
(二) 肥力条件和密度对雌穗发育的影响	24
主要参考文献	26

一、概 述

玉米，学名 *Zea mays* L. 是一年生禾本科作物。其植株高大，叶片宽而长，根系发达，雌雄同株异花。玉米植株分根、茎、叶、花（穗）、籽粒等器官，每个器官都有各自的生长发育规律，同时作为一个整体，各器官间在生长发育时又具有密切的关系。

玉米的生长是有一定阶段性的，其阶段的划分是以其生理及形态等诸方面发生较大的变化来确定的。从播种到籽粒成熟，从栽培的角度上讲，可谓玉米的一生。根据其物质积累与分配以及形态上的变化，可划分为苗期（从出苗到拔节）、穗期（拔节至散粉）、花期（散粉至花丝凋萎）和粒期（花丝凋萎到籽粒成熟）四个阶段。雄穗和雌穗是玉米的重要繁殖器官，其生长发育过程，即穗分化过程，也有着内在的规律性。这种规律性不仅在其本身发育形成过程中有明显的形态特征，同时与外部的营养器官存在一定的同伸关系。在玉米穗分化过程中，环境条件的变化，也会对其生长发育造成影响，从而直接或间接地影响到果穗和籽粒的大小。所以对于玉米雄穗和雌穗分化过程的研究，是玉米栽培技术理论研究的重要内容。

多年来，国内外学者对玉米的雄穗和雌穗分化发育过程

及其形态特征，进行了大量的研究。自十九世纪中叶开始，到二十世纪初，除了对玉米生理学和解剖学方面的研究以外，对有关花序及小花的个体发育的形态特征，以及对子房、柱头、胚珠的形态解剖等方面的研究，不断地取得进展。

J. Kempton (1913) 研究了玉米花序的结构。他首次明确地提出了玉米雌性花序中小穗双性的问题。

在E. Miller (1919) 和 P. Weatheruax (1916, 1917, 1923, 1930) 的研究工作中，特别详细地观察了花序、小穗和小花的形态。P. Weatheruax 根据对大量玉米变种的观察，对雌性花进行了详细的分析。认为玉米的雄花和雌花都是完全花。雌花在母细胞形成以前，保留有发育不完全的雄性成分，而雄花中雌性成分的退化时间相对要早得多。这进而说明了玉米早期发育阶段雄性和雌性小穗的同源性。E. Miller (1919) 研究了穗轴上双排小穗的形成过程，指明了在个体发育中，小穗和小花的形成是一个连续的过程，并对这一过程进行了描述。

O. Bonnet (1940, 1948, 1953, 1954) 进一步指明了雄性小穗和雌性小穗以及小花的发育过程，并用光学显微镜摄制了雄穗和雌穗各阶段分化过程的详图。O. Bonnet 的研究是比较系统的，对以后的研究工作起了很大的作用。

苏联学者 Ф. М. Куперман (1959) 在前人工作的基础上，对玉米器官建成的一般规律，进行了较为详尽的观察和阐述，较明确地划分了雄、雌穗分化时期，并提出了形态特征的理论依据，对我国开展这方面的研究工作有很大的影响。

近年来，我国的科学技术工作者，对玉米的雄穗和雌穗的分化过程，也作了大量的研究。胡昌浩（1972）、刘百韬（1976）、山东省北镇农业学校（1976）、山东省昌潍农业专科学校（1977）、贺绳武（1980）、河北省藁县农业科学研究所（1980）等，对于夏播、春播及早、中、晚熟三种不同类型玉米品种的雌穗和雄穗的分化过程，以及与营养器官的同伸关系，进行了观察研究，从而提高了我国玉米栽培技术的理论水平。

在大量参阅国内外有关文献的基础上，1978—1981年，北京市农林科学院作物研究所玉米栽培研究室以京早7号、京早107和京黄113等品种为试验材料，作不同播期处理，通过系统的观察，并以显微镜和电子显微镜进行扫描照像，研究玉米穗分化过程，据此提出了雌雄穗每一时期的分化过程及形态特征。

随着科研手段的不断改进和理论研究的逐步深入，对于玉米穗分化过程的研究，将更富有针对性和预见性，不仅仅局限在形态解剖观察研究方面，而且将会重点考虑到生态因子对穗分化的影响，以及人为控制可能性等理论研究方面。

二、玉米雄穗和雌穗的分化过程

根据现代植物形态学的观点，所有植物的器官都是同源轴性衍生结构，玉米也不例外。

玉米的雄性和雌性花序在早期发生时，雌雄同源同体现象是非常明显的，雌性花中的雄性部分和雄性花中的雌性部分，在花序形成过程中都能发育到相当的程度，只是到了分化后期，即性器官的发育形成期，才逐渐成为单性花，最后形成茎顶端圆锥状的雄性花序和茎中部节间叶腋处的肉穗状雌性花序。雄穗和雌穗的分化形成，是一个连续发育变化的过程，就整个花序而言，虽然有快慢重叠现象，但它的顺序性、阶段性和规律性，是比较明显的。

玉米穗分化过程大致可分为生长锥分化始期、生长锥裂片分化期、小穗分化期、小花分化期和性器官发育形成期。在每一期内，根据其形态和生理上的主要变化，又可分为若干分期。现将雄穗和雌穗分化过程的分期附图片说明如下：

（一）雄穗的分化过程

1. 生长锥分化始期

玉米萌发出苗后，经过一段时间的营养生长，主茎顶端的分生组织在完成茎节与幼叶分化以后，由营养生长点分化为生殖生长点。雄穗原始体虽已分化，但并未伸长，故称为

生长锥分化始期，也称生长锥未伸长期。其形态特征是茎顶生长锥基部宽阔，顶部光滑，呈圆馒头状。生长锥的宽度稍大于高度，在生长锥的基部叶原始体环状排列（图1）。

经过多次观察，发现夏播玉米京早7号在6片叶全部展开之前的一段时间里，其雄穗生长锥呈尖顶状，明显地区别于分化始期的馒头状。随着生长锥基部向上不断分化出叶和茎节，生长锥开始由尖顶状变化为馒头状。可以肯定的是，尖顶状的生长锥是营养生长点。而馒头状的生长锥是否能从形态上说明其已进入分化，目前尚未得到统一的认识，有待进一步探索。

2. 生长锥裂片分化期

当生长锥稍微伸长，高度略大于宽度时，这就标志着裂片分化期的开始。生长锥的表面仍然是比较光滑的，随着生长锥的不断伸长，在原来非常光滑的基部表面，开始出现了皱褶，并由下向上不断发展。接着，皱褶渐变为条纹状环形突起，通常称之为裂片（也称节片），因而把生长锥分化的这个时期，称为裂片期（图2）。生长锥的基部节片将形成叶突起，中部节片将形成穗轴节片，而生长锥基部的叶突起以上、中部节片以下，将陆续分化出雄穗分枝原基。

从形态上看，当生长锥出现明显的节片时，就标志着裂片分化期的结束。该期延续时间一般为3—6天。北京夏播京早7号玉米，约在播种后22天左右，展开叶7片。由于品种和气候条件的差别，各地玉米进入此期的时间和展开的叶片数有所不同。山东省夏播丹玉6号及鲁三9号玉米，约在出苗后19天左右，全展叶6片左右。

随着生长锥的伸长，茎基部第一和第二节间开始慢慢伸长，即进入玉米拔节期。从营养物质运输和分配中心及器官生长发育的状态上看，玉米生长进入了一个新的转折时期，即生殖生长和营养生长同时并进的时期。自玉米拔节后，其器官生长有了比较明显的变化，茎叶迅速生长，根系大量产生，雄穗和雌穗相继分化发育。这时玉米对于肥水条件的要求日益迫切，如果底肥和种肥不足，苗期便会出现脱肥现象，所以，应及时追肥灌水，为培育壮株创造良好的营养条件。

3. 小穗分化期

可分为小穗原基期和小穗形成期。

①小穗原基期 在生长锥主轴的上部及中部，沿着自下而上的顺序，于环形节片（裂片）的腋间，陆续出现圆苞状的突起，称为小穗原基（或称小穗原始体）。环形突起的节片以后发展为主轴的节片。在生长锥的基部（叶突起以上），亦以自下而上的顺序，在环形突起的节片腋间，出现分枝状突起，即为雄穗分枝原基，其分化过程与主轴相同，只是在时间上稍晚于主轴（图3）。在观察判断穗分化时期时，一般是以主轴中部的分化状态为划分标志的。

②小穗形成期 小穗原基形成以后，其中部出现凹陷，并迅速分裂形成两个成对排列的发育不完全的小穗。其中一个形体较大，将来发育成有柄小穗；另一个形体较小，将来发育成为无柄小穗。有柄小穗的发育程度高且速度快，无柄小穗发育迟缓（图4）。

当主轴小穗的护颖原基明显可见时，就标志着玉米雄穗已经进入小穗形成期。与此同时，生长锥基部的分枝原基迅

速形成，继而发育为雄穗分枝，然后以与主轴相同的顺序，先形成成对排列的不完全小穗。当不完全小穗形成后，护颖、内外颖原基继续分化、伸长，并逐步上包，此时一个完全的小穗发育形成，同时也标志着小穗分化期的终止。

从小穗原基的出现，到小穗的完全形成，这段时期称为小穗分化期。持续时间仅有4—7天。夏播京早7号、丹玉6号及鲁三9号等品种，已展开8片叶，节间正在迅速伸长，玉米的全株生长进入了一个较快的阶段。一些补偿性的栽培措施可在此期内进行。

4. 小花分化期

小花分化期是玉米穗分化的一个重要时期。在这一时期内，分化是很强烈的，形态的变化也比较复杂。不仅有花原始体形成，还有花器的出现以及双性花向单性花的转变。为了易于区别和说明，将此期分为三个时期，即：小花分化始期，雌雄蕊形成期和雄长雌退期。

①小花分化始期 当幼穗中部的小穗出现内外颖片不久，在小穗顶端又分化形成了上下两个大小不等的小花原基（或称小花原始体），小花分化期以此为开始。上下两朵小花与主轴顺向排列。上位花发育速度较快。由于下位花被护颖包住，外表只能看到上位花（图5）。由图中还可明显看到小穗分化的不均衡性所造成的影响，有柄小穗已分化出小花原基，而无柄小穗上的小花原基则刚刚开始分化。

②雌雄蕊形成期 小花原基继续分化，形成了三个雄蕊原始体，在三个雄蕊原始体的中央，借助表面膜层的活动，形成了一个形体较大的雌蕊突起（或称雌蕊原始体）。此时雄穗

上表现出两性花的特点。

花器的出现，说明了穗分化进入了更高的阶段，而两性花的同时产生，也反映出玉米的原始特征。同时从图 5 (b) 中也可以看到，位于有柄小穗上的上位花，雌蕊和雄蕊原始体皆已形成，而无柄小穗上所形成的上位花，雌蕊与雄蕊原始体还正在分化，尚未形成。

当雄穗进入小花分化期的同时，在小花的基部，护颖强烈伸长，并逐渐覆盖住上下两朵小花 (图 6)，还可看到雄穗主轴与分枝在分化时期上的差异。当主轴的中部和下部已进入雌雄蕊形成期，护颖明显伸长，几乎覆盖住上位花的时候，基部雄穗分枝及主轴顶端上着生的小花刚刚处于小花分化始期，护颖尚未伸长。在发育程度上较主轴的中下部几乎晚一个分化时期。雄穗的这种由主轴中下部逐步向上分化的方式称为向顶式分化。雌穗的分化方式也是如此。

当雄穗进行内部分化的同时，植株营养体也迅速生长，主茎节间强烈地伸长，根层发展到 5—6 层。夏播京早 7 号可见叶 12—14 片，全展叶已有 9—10 片 (播种后 27 天左右)。晚熟品种如金皇后和白马牙等，可见叶为 13—15 片，全展叶 10 片。雌雄蕊分化期的持续时间，大约为 4—5 天，因为这时玉米的叶片似有簇生的趋势，在生产上称之为小喇叭口期。如果能及时追施氮肥，可使穗位叶片及穗上叶片的面积增大，促进穗分化发育的进程。

③雄长雌退期 雌雄蕊原始体形成后，两者的体积均有增长，但是雄蕊原始体的发育速度和程度大大超过了雌蕊原始体而居主导地位。雌蕊原始体发育逐步衰退、停止乃至消

失。由于雄蕊原始体的继续发育和雌蕊原始体的消失，玉米雄穗由双性花变为单性花。此期称为雄长雌退期（图7）。

雄长雌退是逐步进行的。在雌雄蕊形成的过程中，雌蕊原基的体积甚至大于雄蕊原基，但进入雄长雌退时期，却明显地看出雄蕊原基的发育程度和体积远远超过了雌蕊原基。尽管如此，雌蕊原基并没有停止发育，甚至出现了花丝突起。这就是说，此时玉米的雄花穗还未真正成为单性花，而单性花还是在以后的时期内形成的。在田间或温室中，由于条件的影响，偶而见到雄穗上长出了雌穗，也说明了雄穗分化的不彻底性以及返祖遗传的顽固性。

玉米雄长雌退期大约持续3—4天。与小穗分化期相比，小花分化期所持续的时间较长，约7—9天。

5. 性器官发育形成期

雄穗小花分化期之后，便进入性器官发育形成期，这是雄穗分化过程中的最后一个时期。在这一时期中，将要完成雄穗花器的建成，同时形成雄性配子体，从而进入有性世代。这一时期可分为花药形成期、花粉母细胞四分体期和花粉粒形成期。

①花药形成期 雄蕊原基继续分化，形体开始呈半圆球形，很快伸长成圆柱状，最后呈方柱形，并沿纵向分裂形成花药的药隔，这一过程称之为花药形成期（图8）。

当药隔出现后，花药的雏形已基本形成，花药外壁呈半透明状，颜色黄绿，内含清浆物质。一旦花药形成，位于三个花药中央的雌蕊原基只留有痕迹，此时玉米的雄蕊完全变成了单性花。与此同时，小花基部的护颖强烈伸长，以至全部

覆盖住上下两朵小花，整个玉米雄性花序形成。

由于在分化过程中的不平衡性，有柄小穗所分化成的小花形体较大，无柄小穗所分化的小花形体较小。由一个小穗所形成的上下位花的发育程度，形体大小也有差异，上位花发育快且形体大，下位花发育慢，体积也较小，这种不平衡性可延续到开花以前。

夏播京早7号玉米，花药形成期在播种后35—37天，抽雄前11—12天，全展叶13—14片。山东省丹玉6号玉米，花药形成期在夏播出苗后33天，抽雄前10天，全展叶10片。鲁三9号玉米在山东省夏播出苗后35天，抽雄前14天，全展叶11片。

②花粉母细胞四分体期 花药形成以后，花药内的细胞继续分化，逐渐形成花粉母细胞。花粉母细胞经过减数分裂（第一次分裂），染色体数目减少一半。后又经过一次正常分裂（第二次分裂），形成四个小孢子即四分体。玉米由花粉母细胞形成四分体的这段时间，称为四分体期。这段时间虽然短促，但是对于玉米的生长发育却十分重要。四分体期，玉米雌穗正处在小花分化期，外部营养器官生长迅猛，全展开叶13—14片（京早7号），其余叶片簇集在植株顶部，形似喇叭，故称大喇叭口期。由于营养器官和生殖器官强烈地生长发育，玉米对于肥水条件的要求非常迫切，是玉米需肥需水的临界期。在农业上广泛采用大喇叭口期追肥灌水，目的就在于保花争粒，促进叶片生长，为玉米后期形成经济产量奠定基础。

③花粉粒形成期 四分体形成后，再经过一系列的细胞

分裂和成熟过程，逐渐形成花粉粒（图9）。其形状为球形，具有粗糙的外壳及小而明显的发芽孔（具盖的单孔式），与其他禾谷类作物的花粉很相似。花粉粒内含有较浓的细胞质，细胞质内各具一个营养核和生殖核，初时两核体积相似，以后营养核增大，体积超过生殖核。在花粉粒成熟散落之前，生殖核分裂成两个新月形的、两端尖的雄配子体——精子。在精子形成过程中，营养核逐渐退化消失，待至花粉粒成熟时就更难以察见。因此在即将成熟的花粉粒中，有三个核，即一个近乎圆形的营养核、两个窄而弯的精子。此时花粉粒已经成熟。

随着穗轴节片强烈伸长，整个雄穗的体积亦迅速增大。据观察，其长度约为小花分化期时的10倍左右。当雄穗由颈节伸出顶叶时，便进入抽雄穗期，这时雄穗的分化过程随之结束。

（二）雌穗的分化过程

雌穗开始分化的时间较晚，约比雄穗晚10天左右，其分化过程与雄穗大体相似，可分为生长锥分化始期、裂片分化期、小穗分化期、小花分化期和性器官发育形成期。

1. 生长锥分化始期

当雄穗的分化发育到达小花分化期时，位于茎中部节叶腋处的雌穗生长锥开始分化，但未伸长，称为分化始期。此时的生长锥基部宽阔，顶部光滑，其外形似雄穗尚未伸长的生长锥，只是在形体上比雄穗生长锥稍圆而体积较小（图10a）。

2. 生长锥裂片分化期

当生长锥基部分化出节、节间和苞叶原基之后不久，生长锥的体积开始增大并向上伸长，由扁圆形变为圆锥形，高度大于宽度，随后，生长锥的中部和下部出现环形皱褶（图10b），称为裂片。

这一时期恰与雄穗的小花分化期对应，持续3—4天。

3. 小穗分化期

雌穗裂片出现后，生长锥便进入小穗分化期。这一时期可分为小穗原基期和小穗形成期两个时期。

①小穗原基期 在生长锥裂片的腋部，开始出现圆苞状的突起，称之为小穗原基（图11a）。在生长锥的基部所分化出的节、节间和苞叶原基，将进而分化成穗部的营养器官穗柄和苞叶，不能再分化出小穗原基。值得指出的是，通过电子显微镜扫描观察，十分清楚地看到小穗原基圆苞状的突起，是从生长锥表面所形成的裂片的腋部出现的，并非有些文献中所述的是由裂片直接形成的。从图中还可以看到，圆苞状小穗原基不断膨大，把裂片夹在两个突起中间，但裂片本身仍然明显可见，裂片将来形成穗轴节片。

整个雌穗的分化顺序与雄穗相同，亦是向顶式分化，即从生长锥基部开始，依次向上进行（图11b）。生长锥基部的小穗原基已出现护颖原基，而上部的小穗原基刚刚分化形成。所以，在一个处于分化状态中的玉米穗上，往往可以观察到几个不同的分化时期，但是确定时期的标准，是以穗中下部所处的分化期为准的。

②小穗形成期 小穗原基继续分化，沿纵向一分为二逐