



芍药根茎芽发育及更新规律的形态学研究

张建军^{1,2,3}, 杨 勇^{1,2,3}, 于晓南^{1,2,3}

(1. 北京林业大学 园林学院, 北京 100083; 2. 花卉种质资源创新与分子育种北京市重点实验室, 北京 100083; 3. 国家花卉工程技术研究中心, 北京 100083)

摘 要 对芍药根茎性质及根茎芽发生、发育及成枝规律进行动态观察研究, 为揭示芍药营养繁殖特性, 提高营养繁殖效率提供理论指导。结果表明: 芍药根茎是芍药的地下短缩茎, 节间产生不定根, 节上有芽, 属于腋芽类型。根茎以根茎芽来实现每年更新生长, 最终呈现合轴分枝形态。根茎芽的叶元呈现: 鳞片—茎节—侧芽—叶—茎节—腋芽的依次发生模式, 从第 5 枚鳞片原基开始叶元由交互对生向螺旋状着生状态转变, 并一直持续到花瓣原基形成。叶片同株异型, 叶原基呈向顶式发育, 而花原基呈向基式发育。通过越冬状态下的侧芽的发育状态观察, 初步确定了根茎的茎节范围, 根茎顶部 1~2 枚根茎芽在第 2 年春天萌发成茎, 其余根茎芽则随根茎的生长发育长期处于休眠状态。越冬状态下, 顶芽顶端分生组织进入雌蕊原基分化期, 顶部 4~5 枚腋芽进入花瓣原基分化期, 而其余腋芽处于原基初始发生状态而生长停滞, 从而形成“一茎多枝”。

关键词 芍药; 根茎; 根茎芽; 预形成; 花芽

中图分类号 S682.1⁺2

文献标志码 A

文章编号 1004-1389(2018)07-1008-09

芍药(*Paeonia lactiflora*)一般被归类为块根型植物(ruborous roots), 其肥大的块根由侧根或不定根膨大而成^[1]。根茎(rhizome), 是植物的根状地下茎, 外形似根而有节。在根茎节上所产生的芽即为根茎芽(rhizome buds)^[2]。根茎芽在植株再生、生态适应性、抗逆性等生物学性状及产量等经济性状形成中所具有的重要价值而得到广泛而深入的研究^[3-7]。芍药的再生茎枝主要来源于地下短缩茎(即根茎)上的芽, 其发育质量与数量直接关系到芍药的再生、开花及越冬抗寒能力, 是其营养繁殖和观赏性状得以形成的基础^[8]。

高等植物的生长发育是由芽顶端分生组织不断产生重复单位, 即叶元(phytomer)(又称体节: metamer)的过程^[9-10]。每个叶元包括两类亚单位: 节点亚单位和节间亚单位, 前者产生侧生结构(包括叶片和腋芽), 后者形成茎结构。而且这种“节—茎—叶连续体”一旦形成, 其结构在植物的整个生长发育过程中不会改变^[11], 因而只需跟踪观察芽茎端分生组织的变化特征就能窥视其发育的全貌^[12]。通常, 植物在萌发前便在原基状态下

形成了一定数量的叶元及枝叶器官, 这种预形成(preformation)特性在多年生植物中普遍存在^[13], 一般认为, 植物预形成程度的高低与其地理分布和抗寒能力密切相关^[14]。

长期以来, 与芍药芽有关的研究主要集中在芽的顶端生长点的花芽分化过程及其与花型演变的关系^[15-16]。而其他方面, 如根茎的生物学特性、腋芽发生、发育规律及分枝特性等尚缺乏深入的认识和足够的关注, 极大阻碍了人们对根茎芽发生发育规律的研究。本研究以探讨芍药植株再生的生物学特性为目标, 通过对根茎芽顶端分生组织的形态学观察、根茎芽越冬休眠的预形成状态剖析以及根茎早期结构的显微观察, 阐明芍药根茎及根茎芽的发生和发育规律, 为掌握其根茎的变态类型和更新方式提供科学依据, 为提高芍药营养繁殖效率提供理论指导。

1 材料与方法

1.1 材料

2 a 生芍药‘大富贵’分株苗, 种植于北京林业

收稿日期: 2017-07-19 修回日期: 2017-09-20

基金项目: 北京市教育委员会科学研究与研究生培养共建项目(BLCXY201614); 国家自然科学基金(31400591)。

第一作者: 张建军, 男, 博士研究生, 研究方向为植物开花机制。E-mail: zhang727jianjun@126.com

通信作者: 于晓南, 女, 教授, 博士生导师, 研究方向为园林植物资源与育种。E-mail: yuxiaonan626@126.com

大学芍药种质资源圃(北京市昌平区小汤山镇)。

1.2 方法

1.2.1 芍药根茎的结构特征及更新方式 2014年秋季进行分株,每株留2~3个肉质根,4~5个芽。2015-10-05,剪去地上茎叶,将地下块根整体起苗,剪除老根,去除泥土及杂物,拍照观察根茎的结构和更新方式。

1.2.2 芍药根茎芽的内部结构特征观察 2015-10-05,将根茎顶部饱满根茎芽从基部切下,用清水清洗外部泥土后,在体式显微镜(Leica DFC500)下剥除芽子外鳞,进行解剖学观察。

1.2.3 根茎芽叶元发生与发育特征观察 2015-06-02至2015-09-15,每10 d取样1次,2015-09-15—2015-11-30,每5 d取样1次,直至土壤封冻。每次挖取3株长势一致的植株,取根茎最上部的饱满芽5~10个,从芽基部切下,剥除顶部外鳞片,参照艾云苾等^[15]的方法,全部用FAA固定液进行固定处理,4℃保存,备用。将固定好的材料置于体式显微镜(Leica DFC500)下,用精细显微镊将顶端组织器官层层拨开,直至露出顶端分生组织,拍照观察。

1.2.4 越冬期芍药根茎芽的预形成状态观察

2015-11-30,土壤封冻,按上述方法取芽5~10个,清水冲洗2~3次后直接置入固定液进行固定。按“1.2.3”所述方法,体式显微镜(Leica DFC500)下由芽基至芽顶逐节进行统计观察。

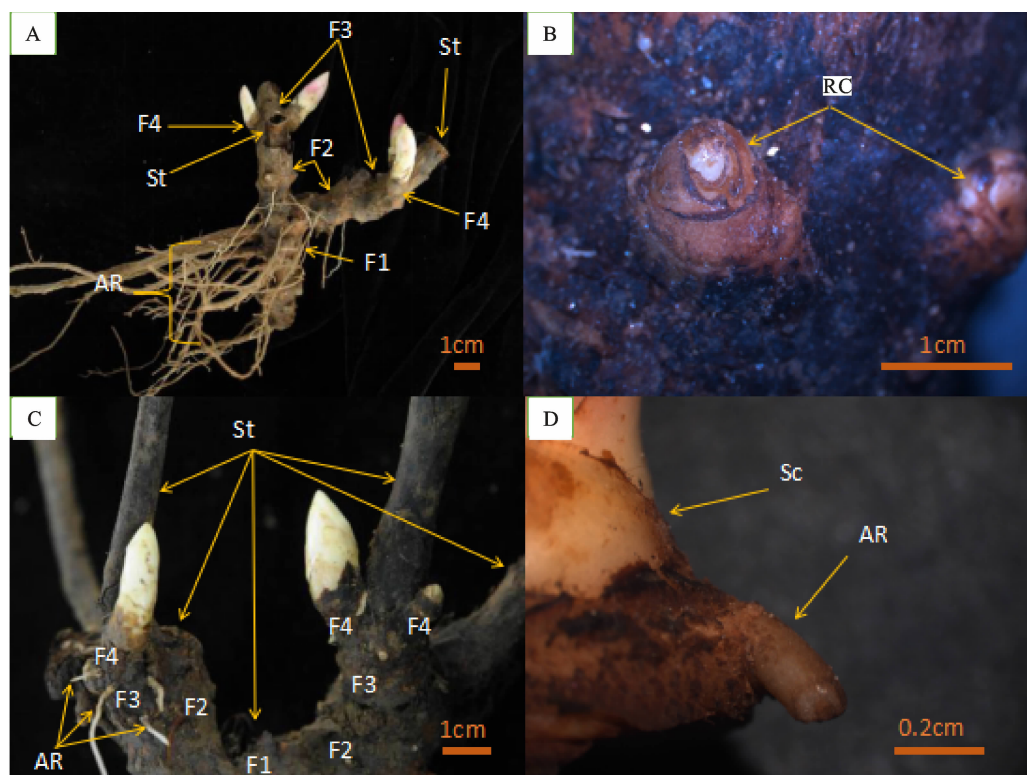
1.2.5 芍药根茎、茎及根的解剖结构观察

2015-10-05,选用芽基部直径1 cm左右的根茎芽,从根茎处开始切取根茎芽基部0.2~0.3 cm长圆柱块;同时在根茎芽第1枚叶片位置往上切取0.2~0.3 cm长圆柱块;选用直径1 cm左右粗根,洗净,切割成0.2~0.3 cm圆柱块。将以上3种材料别用FAA固定,按照艾云苾等^[15]的方法制作石蜡切片,显微观察。

2 结果与分析

2.1 芍药根茎的结构特征及更新方式

根据生长年限的不同,将上一年度形成的根茎称为母代根茎,其后产生的根茎称为子代根茎。观察发现,其基部的母代根茎(F₁)外形粗壮,表皮与根类似,其上着生有大量的不定根(图1-A)和褐色根茎芽(图1-B),其顶端可见残留的腐朽



AR. Adventitious root 不定根; St. Stem 茎; RC. Rhizome bud 根茎芽; F₁. The first generation 第1代根茎; F₂. The second generation 第2代根茎; F₃. The third generation 第3代根茎; F₄. The fourth generation 第4代根茎; Sc. Scale 鳞片

图1 芍药根茎的结构特征

Fig. 1 The root rhizome characteristics of *Paeonia lactiflora*

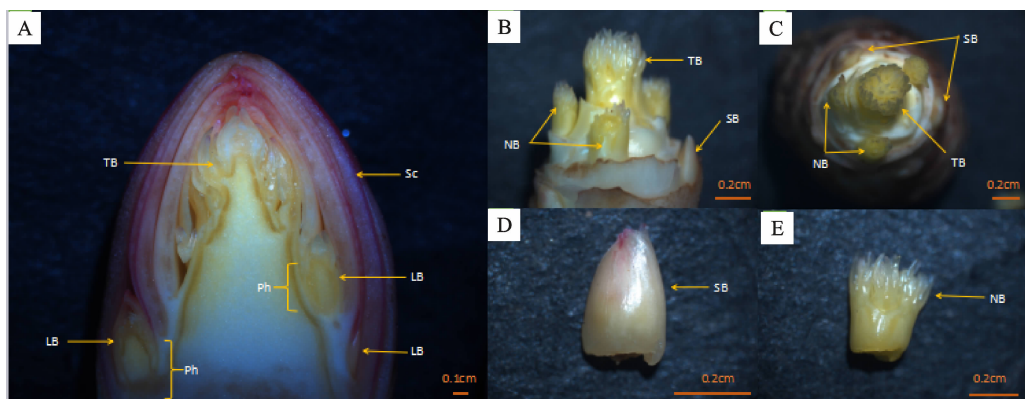
黑色的地上茎基,两侧各形成 1 个子代根茎,直径稍小于 F_1 ,为 F_2 代根茎(图 1-C),其上也着生少量的不定根。 F_2 代根茎顶端也宿存枯朽的茎秆,茎秆两侧又着生有 1~2 个子代根茎(F_3), F_3 直径亦小于 F_2 ,当年生根茎芽即着生于 F_3 的顶端,其顶端宿存的茎秆为夏季开花后所宿存(图 1-C)。根茎芽为下一年度地上更新茎枝的来源,而其基部的短缩茎段为 F_4 代根茎的早期状态。此时(秋季)这个部位也有不定根的产生(图 1-D)。

芍药的根茎由根茎芽实现更新生长,随着生长年限的增长,根茎膨大增粗,最终芍药根茎呈现类似合轴分枝的生长状态,是地上茎枝和地下块

根进行连接的枢纽。

2.2 芍药根茎芽的内部结构特征

对新鲜根茎芽进行剥鳞、切割处理并观察,结果表明,芍药根茎芽由顶芽、鳞片及鳞片腋部侧芽组成(图 2-A~C)。侧芽按其有无鳞片包被可分为鳞片芽(图 2-D)和无鳞芽(图 2-E)。进一步观察发现,芍药的顶芽由顶端生长点、叶和腋芽组成,它们最后分别发育为顶蕾、叶片和侧蕾。在侧芽中,无鳞芽常为 4~5 个,与顶芽一样,也由顶端生长点、叶和腋芽所组成。鳞片芽着生于无鳞芽下部,除多了 1 至数层鳞片外,其结构与无鳞芽一致。



Ph. Phytomer 叶元; LB. Lateral bud 侧芽; TB. Terminal bud 顶芽; Sc. Scale 鳞片; SB. Scale bud 鳞片芽; NB. Naked bud 无鳞芽

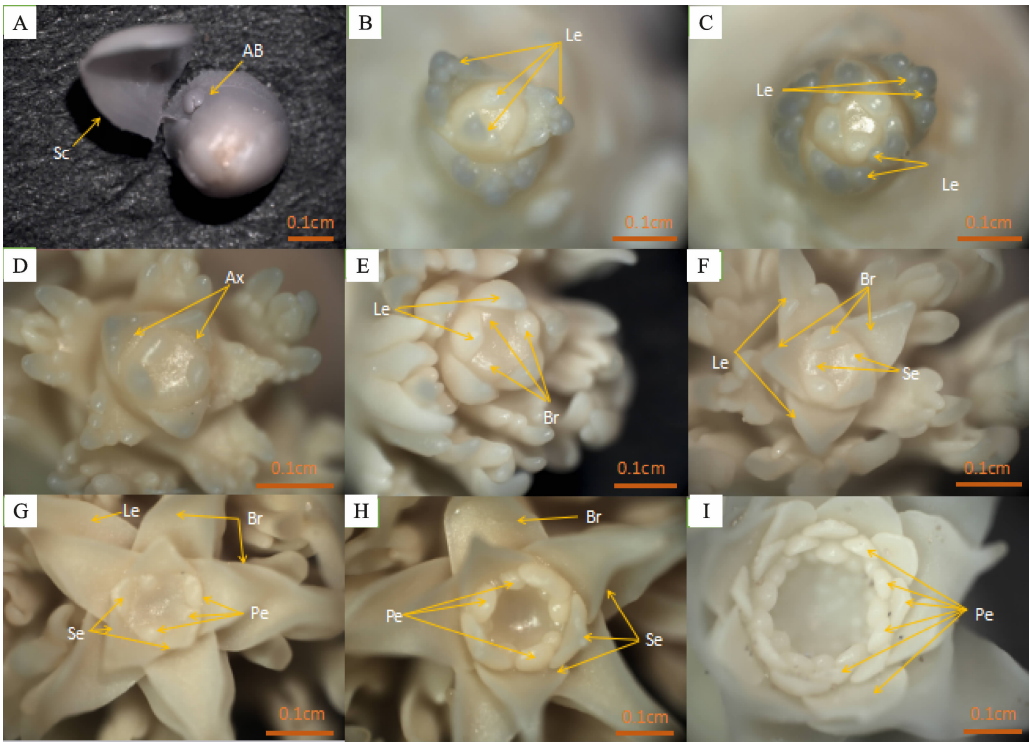
图 2 芍药根茎芽内部结构

Fig. 2 The inner structure of the rhizome buds of *Paeonia lactiflora*

2.3 芍药根茎芽叶元发生与发育特征

2.3.1 顶芽叶元发生与发育特征 6月初,从根茎处可以观察到颗粒状凸起的芽,此时芽已经形成了数枚鳞片。根茎芽基部最外层鳞片扁宽而出现膜质化脱落,上部黄白色鳞片层层紧裹,螺旋状向顶式排列,鳞片腋内有腋芽原基的形成(图 3-A)。进入 7 月份,鳞片已分化至 22~25 枚。顶端分生组织继续按照鳞片的着生顺序产生凸起,形成叶原基(图 3-B)。与鳞片原基不同的是,叶原基凸起在产生后不久其两侧逐渐形成 2 个新的凸起,形成侧小叶原基(图 3-C)。随着叶腋处腋芽原基的出现,1 个叶元单位形成,而此时顶端生长点已经产生 3 个新的叶原基(图 3-D)。随着生长的进行,在最初形成的 3 枚小叶原基的基础上各自继续分化 2 枚侧小叶原基,复叶结构形成。顶芽基部 7~8 个叶元单位所形成的叶均按照这种方式产生复叶结构,随着生长节位的升高,侧小叶原基分化程度降低,到顶部 2~3 枚叶则不产生小叶,形成单叶,因而出现同株异型叶(图 3-E)。

因而顶芽的叶元基本发生方式为叶—茎节—腋芽。随着顶端分生组织的继续增大,边缘位置最高处产生凸起,呈浅杯状,苞片原基开始形成(图 3-E),自此芍药顶芽进入生殖生长期。此时叶原基数目为 12~14 枚。此后,分生组织继续向上生长,但边缘明显快于中间,因而花托盘变宽、变深,苞片原基位于花托盘最上部边缘。从苞片原基开始,花原基呈向基式发生发育。苞片原基继续按叶原基的发生顺序产生,呈螺旋状排列。在 5 枚苞片原基突起产生后,继续在其内侧 2 枚苞片原基的交接处产生新一轮凸起,为萼片原基(图 3-F)。苞片原基和萼片原基的从形态上区分并不明显,只能根据产生的先后顺序进行区分,最先产生的 5 枚为苞片原基,随后产生的 5 枚为萼片原基。此后分生组织边缘生长进一步加快,花托盘继续扩大、加深。于最先产生的萼片原基两侧先后产生突起,第 1 轮花瓣原基开始形成(图 3-G~H)。花瓣原基层层交错排列,至 11 月初已经产生 3~4 轮花瓣原基形成(图 3-I)。



AB, Axillary bud 腋芽原基; Sc, Scale 鳞片; Le, Leaf primordium 叶原基; Br, Bract primordium 苞片原基; Se, Sepal primordium 萼片原基; Pe, Petal primordium 花瓣原基

图 3 芍药顶芽的叶元发育特征

Fig. 3 Developmental characteristics of phytomer of terminal bud in rhizome buds

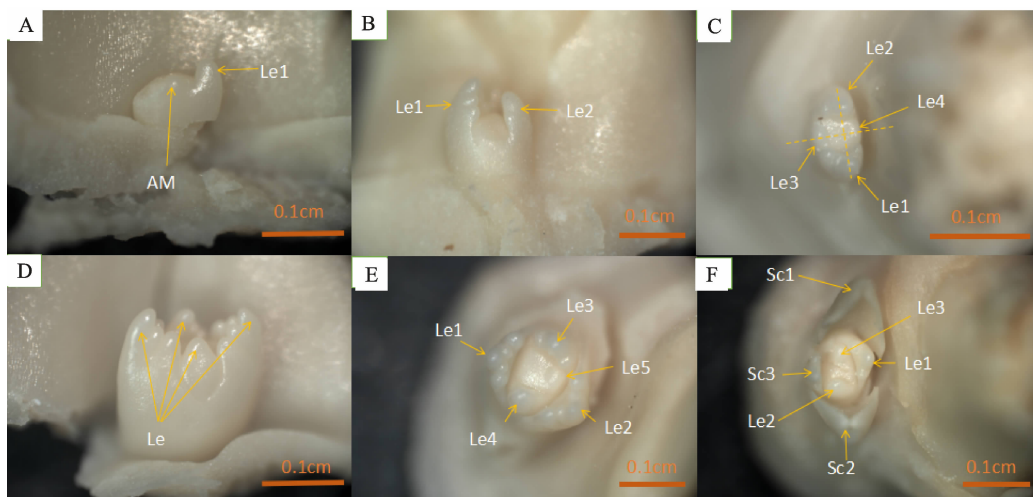
2.3.2 侧芽叶元的发生与发育特征 进一步对侧芽(鳞片芽和无鳞芽)叶元的发生、发育状况进行研究,结果表明,侧芽叶原基(或鳞片原基)和根茎芽鳞片原基的产生并不同步,在第 4 枚鳞片原基凸起出现时,鳞片腋部产生圆弧状凸起,形成早期侧芽。随后在侧芽原基一侧产生凸起,侧芽的第 1 枚鳞片或者叶原基开始形成(图 4-A)。随着原基的生长,然后在其相对 180°的位置产生侧芽的下一个叶原基或鳞片原基,此时侧芽顶端分生组织呈凸起的弧状(图 4-B)。随着 2 枚原基的增大,第 3 枚原基在 2 枚原基对称位置处出现,不久,第 4 枚原基也在第 3 枚原基的相对 180°位置出现(图 4-C~D)。而第 5 枚原基在第 2 枚和第 3 枚原基的接合处开始出现,此后便按照螺旋状的先后顺序产生(图 4-E~F)。侧芽的腋芽原基也在叶或鳞片产生后才发生,因而侧芽的叶元基本发生方式与顶芽基本相同,为叶(或鳞片)一茎节一腋芽,不同之处在于前 4 个叶元的叶片(或鳞片)以交互对生方式着生。

芍药根茎芽由侧芽发育而来,综合以上顶芽和侧芽叶元发生方式的研究结果,根茎顶部一个

完整的根茎芽的叶元发生模式为鳞片一茎节一侧芽一叶一茎节一腋芽。第 1 至第 4 枚鳞片原基按交互对生方式发生,从第 5 枚鳞片原基开始按照螺旋状排列,这种着生方式一直持续到花瓣原基的形成。

2.4 芍药越冬期根茎芽的预形成状态

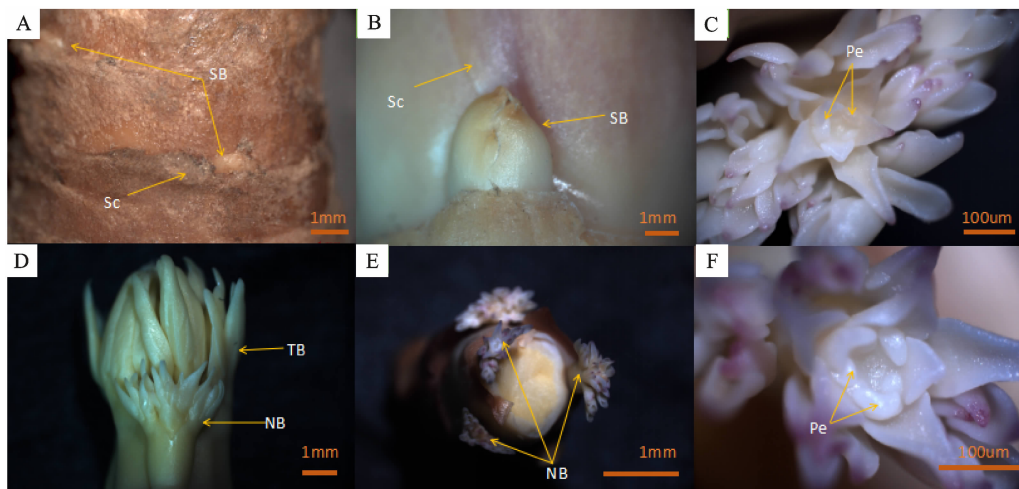
2.4.1 不同茎节侧芽的预形成状态 在“2.2”的基础上,进一步对不同茎节进行观察研究。11 月底,夜间气温下降至 0℃以下,土壤开始封冻。对这一时期的根茎芽各节位(茎节节位)腋芽的预形成状态进行观察。结果表明:由根茎向上,根茎芽 1~14 节位侧芽分化出 4~7 枚鳞片原基(图 5-A),第 15 节位侧芽分化出 3 枚鳞片,同时产生 5 枚叶原基,第 16 节位侧芽分化出 3 枚鳞片和 6 枚叶原基,第 17 节位侧芽分化出 4 枚鳞片和 7 枚叶原基,另顶端有 3 枚凸起。第 18 节位侧芽分化出 2 枚鳞片和 6 枚叶原基,顶端进入花瓣原基分化状态(图 5-B~C)。第 19~22 节位的侧芽均为裸芽,其外无鳞片包被,其顶端分生组织均进入花瓣原基分化状态(图 5-D~F)。



AM, Apical meristem 顶端分生组织; Le, Leaf primordium 叶原基; Le1, The first leaf primordium 第 1 枚叶原基; Le2, The second leaf primordia 第 2 枚叶原基; Le3, The third leaf primordium 第 3 枚叶原基; Le4, The fourth leaf primordium 第 4 枚叶原基; Le5, The fifth leaf primordium 第 5 枚叶原基; Sc1, The first scale primordium 第 1 枚鳞片原基; Sc2, The second scale primordium 第 2 枚鳞片原基; Sc3, The third scale primordium 第 3 枚鳞片原基

图 4 芍药侧芽的叶元发育特征

Fig. 4 Developmental characteristics of phytomer of lateral bud in rhizome buds



Sc, Scale 鳞片; SB, Scale bud 鳞片芽; Pe, Petal primordium 叶原基; TB, Terrminal bud 顶芽; NB, Naked bud 无鳞芽

图 5 越冬状态下不同茎节侧芽的预形成状态

Fig. 5 Preformation state of axillary buds of different stem nodes of the lateral bud

根据“2.2”中对根茎芽顶端分生组织叶元的周年发育状态的观察,具备当年更新能力的根茎顶部的根茎芽在花后才形成叶原基,且在叶原基形成前形成的鳞片多达 20 余枚,因而这部分在越冬状态下尚未形成叶原基的侧芽(鳞片芽)所在茎节便是芍药根茎的主要构成范围,由此往上的茎枝在秋季枯萎,其与根茎结合部位的 1~2 枚根茎芽因而成为根茎顶部芽,承担来年春季的抽枝展叶任务。而发育程度更低的多数根茎芽则与随着根茎的发育而长期处于休眠状态,并最终成为圆

锥状的棕褐色芽,其在一般条件下并不萌发。

2.4.2 顶芽不同节位腋芽的预形成状态 对顶芽的观察结果表明:由下往上,顶芽叶腋第 1~9 节位的腋芽仍处于圆弧状凸起的原基状态,未进入下一个分化阶段(图 6-A~B)。从第 10 节位开始,腋芽部分进入萼片(图 6-C)或分化 1~2 枚叶原基后开始进入花瓣原基分化状态,此为侧蕾的早期发育状态(图 6-D~F)。此时花托盘基部顶端分生组织的雄蕊原基内侧同时产生 5 枚凸起,为雌蕊原基分化阶段。

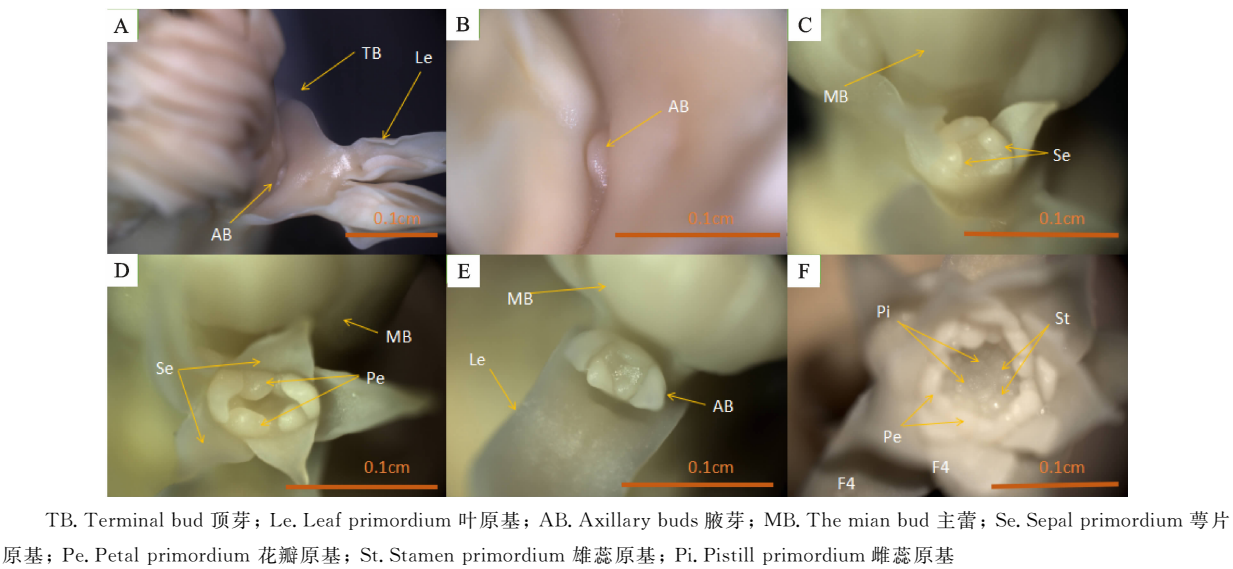


图 6 越冬状态下顶芽不同节位腋芽的预形成状态

Fig. 6 Preformation state of axillary buds of different stem nodes of the terminal bud

2.5 芍药根茎、茎及根的解剖结构特征

根据“2.3”对根茎范围界定的研究结果,截取根茎芽着生叶片的茎段,根茎芽短缩基部及与之直径相当的不定根,分别对其进行解剖观察。结果表明:根茎芽基部的解剖结构与芽上部的茎的结构类似,根茎(图 7-A~C)与茎节(图 7-D~F)

的髓部占据中央较大部分,细胞大,排列疏松。初生木质部和韧皮部主要分布在髓和皮层的中间呈环状分布,表皮较薄,并有侧芽(鳞片芽)产生(图 7-C~F)。而从根(图 7-G~I)的结构来看,表皮较厚,细胞致密,且木质部从根中央组织向四周呈辐射状排列。

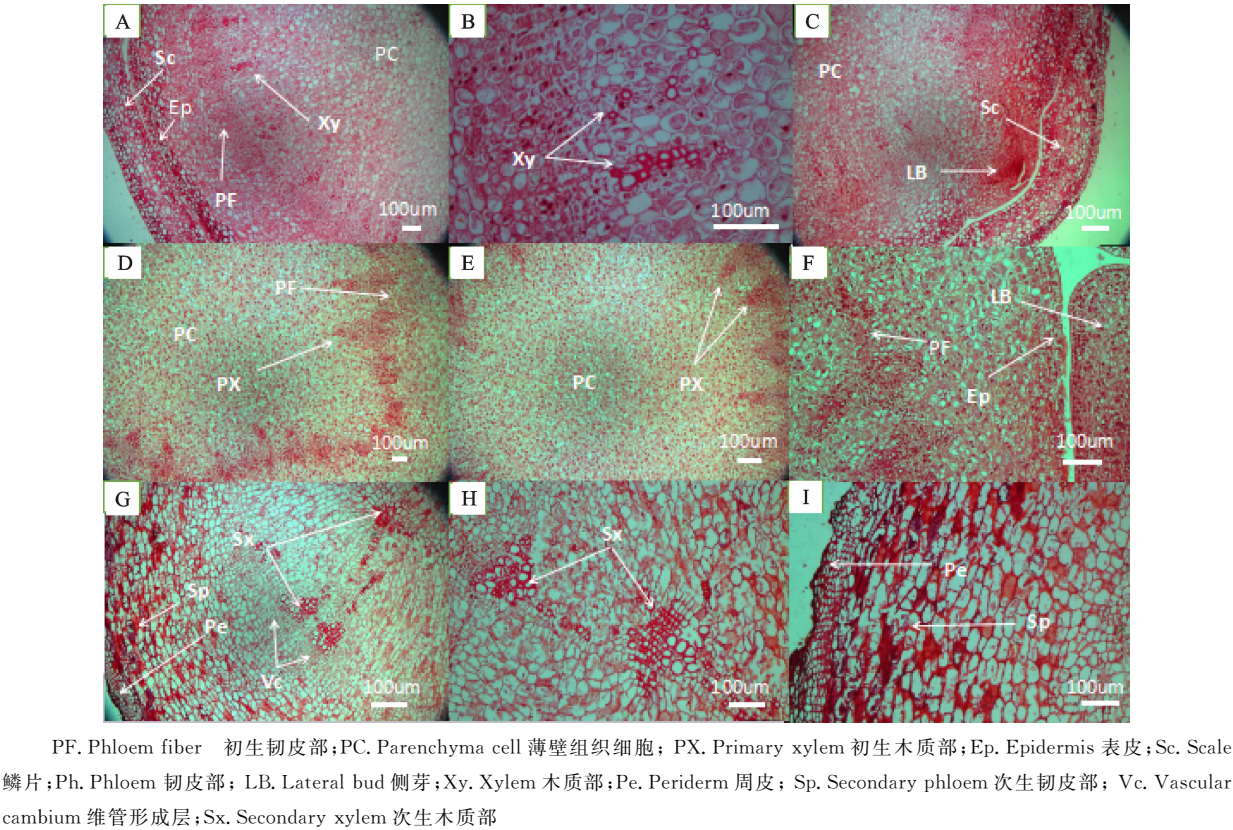


图 7 芍药根茎、茎及根的解剖结构特征

Fig. 7 Microstructure characteristics of root rhizome, stem and tuberous root of *Paeonia lactiflora*

3 讨论

芍药根茎芽是芍药更新枝的主要来源,是展叶开花的基础。目前,对于芍药根茎芽的发生和发育规律的认识有了一定的基础,基本观点为后续研究所广泛引用^[1,8,17-18],但对根茎的性质及其茎节范围,侧芽发生发育规律以至于生物学意义未引起足够的重视,因而芍药根茎芽的研究长期多围绕着顶端分生组织的分化过程和状态这个内容而未有更进一步的突破^[15-16]。确定根茎的范围及其性质是对这一规律认识的基础。本研究通过解剖观察,认为芍药根茎其实是芍药的地下变态短缩茎,其外形虽与地下肉质根相似,内部结构与地上茎相似,而与根明显不同,其通过以合轴分枝方式进行生长和发育,这与其他根茎型植物基本一致^[19]。根茎节间发生不定根,顶端 1~2 枚根茎芽具备成枝展叶能力,从而实现芍药每年 1 次的周年生长,这种根茎及其上的根茎芽和不定根便形成了一个完整的繁殖单元。因此,从这个意义上讲,芍药的芽为茎生芽,其分株繁殖实质上就是根茎的分株。

根茎芽的顶芽在形成的第 2 年春季展叶开花,因而其生命周期是 2 a,而其侧芽的生命周期呈现差异较大的 3 种发育方向:无鳞芽和其下方部分发育程度较高的鳞片芽随顶芽生长或萌发成枝而形成“一芽多茎”,或随根茎芽的鳞片的脱落而形成“一芽一茎”,其生命周期也是 2 a,因而这部分芽与顶芽一样属于茎的范畴。而其他的侧芽(均为鳞片芽)则属于根茎芽,其最上部茎节 1~2 枚芽成为来年春天具有更新能力的根茎芽,因而其生命周期是 3 a,而大部分根茎芽并不萌发成枝而于根茎上长期休眠。而此前的研究由于没有重视根茎的发育特性,缺乏对侧芽全周年发育周期的系统观察,因而所得结论与本研究并不一致^[1,17]。对根茎芽和侧芽的这种分化发育规律、生物学意义及应用价值还有待深入。

一个完整根茎芽叶元(鳞片和叶)的发育方式包括从交互对生到螺旋状着生的转变过程,而且这种转变在第 5 个叶元单位产生时就已经发生,这与此前的研究结果不同^[19]。早期的叶元发育产生大量的鳞片和侧芽,这种发育策略值得深入探讨。而顶芽的叶元主要包括叶片、腋芽和茎节。顶芽叶片的螺旋状的排列方式,可能是为获得最大光合面积而进化的结果^[20]。在根茎芽内,有叶

(鳞片)必有腋芽(侧芽),但各茎节腋芽(侧芽)的发育状况与其所处节位密切相关。对“大富贵”而言,顶芽顶部 4~5 枚腋芽在越冬状态下进入花原基状态,因而其在来年春季能形成“一茎多枝”的结构,其下腋芽原基虽然形成早,但随后发育停滞,可能是受控于顶芽的顶端优势的抑制所致^[8,21],具体发育调控机制需要进一步研究。

参考文献 Reference:

- [1] 秦魁杰. 芍药[M]. 北京:中国林业出版社,2004:38-42.
QIN K J. Peony [M]. Beijing: China Forestry Publishing House,2004:38-42.
- [2] 焦德志,么璐,黄翌月,等. 东北草地异质生境芦苇种群根茎芽年龄结构及输出规律[J]. 生态学报,2015,35(2):370-377.
JIAO D ZH, YAO L, HUANG Z Y, *et al.* Age structure and output regularity of *Phragmites australis* rhizome buds from populations occurring in heterogeneous meadow habitats in Northeast China[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2015, 35(2):370-377.
- [3] 孙玉燕,李锡香. 蔬菜变态根茎发育的分子机理研究进展[J]. 中国农业科学,2015,48(6):1162-1176.
SUN Y Y, LI X X. A review on molecular mechanism of the modified roots or stems development in vegetables[J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2015, 48(6):1162-1176.
- [4] 王振兴. 五味子地下横走茎发生机理研究[D]. 北京:中国农业科学院,2010.
WANG ZH X. Studies on the mechanism of rhizome development of *Schisandra chinensis* (Turez.) Baill[D]. Beijing: Chinese Academy of Agricultural Sciences, 2010.
- [5] 张兆军,穆春生,张继涛,等. 羊草根茎顶芽分生组织分化的动态研究[J]. 草业学报,2008,17(1):71-79.
ZHANG ZH J, MU CH SH, ZHANG J T, *et al.* A study on differentiation dynamics of *Leymus chinensis* rhizome apical bud meristems[J]. *Acta Praraculturae Sinica*, 2008, 17(1):71-79.
- [6] 邹元春,吕宪国,姜明. 湿地克隆植物根茎对变境适应的表型可塑性[J]. 湿地科学,2007,5(4):305-310.
ZOU Y CH, LÜ X G, JIANG M. Adaptive phenotypic plasticity of clonal plant rhizomes in wetlands[J]. *Wetland Science*, 2007, 5(4):305-310.
- [7] DONG M. Foraging through morphological responses in clonal herbs[D]. Utrecht: Utrecht University, 1994.
- [8] 许世磊. 芍药植株促芽的研究[D]. 山东泰安:山东农业大学,2012.
XU SH L. The study of promoting crown bud formation in herbaceous cultivars[D]. Tai'an Shandong: Shandong Agricultural University, 2012.
- [9] MUNDERMAN N L, ERASMUS R Y, LANE B, *et al.* Quantitative modeling of *Arabidopsis* development [J]. *Plant Physiology*, 2005, 139(2):960-968.

- [10] STUBBENDIECK J, BURZLAFF D F. Nature of phytomer growth in blue grama[J]. *Journal of Range Management*, 1971, 24: 154-156.
- [11] POUTEAU S, ALBERTINI C. An assessment of morphogenetic fluctuation during reproductive phase change in *Arabidopsis*[J]. *Annals of Botany*, 2011, 107(6): 1017-1027.
- [12] 方强恩, 张 勃, 师尚礼. 紫花苜蓿根颈芽发育成枝过程中叶元的发生模式研究[J]. 草业学报, 2015, 24(12): 146-154.
- FANG Q E, ZHANG B, SHI SH L. Development of phytomers produced by root rhizome shoots in *Medicago sativa*[J]. *Acta Prataculturae Sinica*, 2015, 24(12): 146-154.
- [13] DIGGLE P K. Extreme preformation in alpine *Polygonum viviparum*: an architectural and developmental analysis [J]. *American Journal of Botany*, 1997, 84: 154-169.
- [14] 方强恩. 紫花苜蓿根颈芽发育成枝及越冬休眠特性研究[D]. 兰州: 甘肃农业大学, 2016.
- FANG Q E. Study on the rules of alfalfa rhizome bud developing into shoot and its winter hardiness in the state of dormancy[D]. Lanzhou: Gansu Agricultural University, 2016.
- [15] 艾云蕊, 刘爱青, 韩 婧, 等. 冬季土壤自然封冻始期 4 个品种芍药的花芽发育状态[J]. 西北林学院学报, 2016, 31(3): 119-123, 130.
- AI Y B, LIU A Q, HUAN J, et al. Floral bud differentiation stage of 4 peony cultivars in the initia period of soil naturally frozen in winter[J]. *Journal of Northwest Forestry University*, 2016, 31(3): 119-123, 130.
- [16] 何小弟, 张远兵, 王 静, 等. 芍药花芽形态分化的解剖学观察初探[J]. 安徽农业科学, 2007(3): 719-720, 722.
- HE X D, ZHANG Y B, WANG J, et al. Anatomic observation of flora of *Paeonia lactiflora*[J]. *Journal of Anhui Agricultural Sciences*, 2007(3): 719-720, 722.
- [17] 王宗正, 章月仙. 从芍药的花芽分化试论芍药、牡丹的花型形成和演化[J]. 园艺学报, 1991(2): 163-168, 193-194.
- WANG Z ZH, ZHANG Y X. A discussion on the formation and evolution of flower type of tree peony and herb peony by observing flower bud differentiation of herb peony[J]. *Acta Horticulturae Sinica*, 1991(2): 163-168, 193-194.
- [18] BARZILAY A, ZERNAH H, KAMENETSKY R, et al. Annual life cycle and floral development of 'Sarah Bernhardt' peony in Israel[J]. *Hort Science*, 2002, 37(2): 300-303.
- [19] 汤俊兵, 肖 燕, 安树青. 根茎克隆植物生态学研究进展[J]. 生态学报, 2010(11): 3028-3036.
- TANG J B, XIAO Y, AN SH Q. Advance of studies on rhizomatous clonal plant ecology[J]. *Acta Ecological Sinica*, 2010(11): 3028-3036.
- [20] 杨艳莉. 青海扁茎早熟禾 (*Poa pratensis* var. *anceps* Gaud. cv. Qinghai) 繁殖特性的研究[D]. 西宁: 青海大学, 2009.
- YANG Y L. Study on reproductive characteristic of *Poa pratensis* var. *anceps* Gaud. cv. Qinghai[D]. Xining: Qinghai University, 2009.
- [21] 高 凯, 朱铁霞, 邓 波, 等. 顶端优势去除对菊芋物质分配规律的影响[J]. 中国草地学报, 2016, 39(1): 14-19.
- GAO K, ZHU T X, DENG B, et al. The influence of removal of apical dominance on matter allocation in *Jerusalem artichoke*[J]. *Chinese Journal of Grassland*, 2016, 39(1): 14-19.

Morphological Observation on the Development and Regeneration of Rhizome Buds in *Paeonia lactiflora*

ZHANG Jianjun^{1,2,3}, YANG Yong^{1,2,3} and YU Xiaonan^{1,2,3}

(1. College of Landscape Architecture, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China; 2. Beijing Key Laboratory for Flower Germplasm Innovation and Molecular Breeding, Beijing 100083, China; 3. National Engineer Research Center for Floriculture, Beijing 100083, China)

Abstract In order to provide theoretical guidance for improving the breeding efficiency of herbaceous peony, the occurrence, development and generation law of root rhizome and rhizome buds of *Paeonia lactiflora* 'Dafugui' were observed in this study, and the results showed that the underground rhizome is a short stature structure of the stem, which grows adventitious roots in the internodes and axillary buds in the nodes, which belong to the axillary bud. The rhizomes regenerates from rhizome buds, and forming a cohesive branch morphology. The phytomer development pattern of the rhizome bud are as follows: Scales of stem - stem - lateral buds - leaves - stems - axillary buds. The growth state of the phytomer changes from alternating pairs to spiral after the fifth leaf primordia initiated, and continued until the formation of petal primordia. The leaves are different in the same plant. Leaves primordia de-

velops from bottom to top, but flower primitive initiates from top to bottom. Through the observation of the development status of the overwintering axillary buds, the stem segment of the rhizome is preliminarily determined. The top 1—2 axillary buds have the ability to germinate in the spring, but others remain dormant for a long time. In the overwintering state, the terminal buds enter the pistil primordium differentiation stage, and the 4—5 axillary buds at the top of the main stem enter the petal primordium differentiation stage, while the rest of the axillary buds keep the original state without growth, thus multiple branches develops from one stem.

Key words *Paeonia lactiflora*; Rhizome; Rhizome buds; Preformation; Flower buds

Received 2017-07-19

Returned 2017-09-20

Foundation item Graduate Training and Development Program of Beijing Municipal Commission of Education(No. BLCXY201614); the National Natural Science Foundation of China (No. 31400591).

First author ZHANG Jianjun, male, doctoral student. Research area: flowering regulation mechanism. E-mail: zhang727jianjun@126.com

Corresponding author YU Xiaonan, female, professor, doctoral supervisor. Research area: garden plant resources and breeding. E-mail: yuxiaonan626@126.com

(责任编辑: 潘学燕 Responsible editor: PAN Xueyan)

“的、地、得”的用法

“的”常用在介宾词组,表达一种描述后的结果,通常用在名词、形容词后。例如,我们的祖国,强大的祖国,漂亮的姑娘……

“地”常用在动宾词组,也是一种描述的后果,通常用在名词、动词、形容词后。例如,部队在快速地推进、同志们紧张地开始工作……

“得”常表示一种后果,多出现在动补词组,表示一种状态,一种结果,通常用在动词后,作为动补状语出现。例如,高兴得跳起来,打得你一佛出世二佛升天……

“的”后面跟的都是名词,如“他的妈妈,可爱的花儿,谁的橡皮,清清的河水……”

“地”后面跟的都是表示动作的词,如“用力地踢,仔细地看,开心地笑笑……”

“得”前面跟的多数是动词,后面跟的都是形容词,表示怎么怎么样的,如“扫得真干净,笑得多甜啊……”

补充两点:1、如果“得”的后面是“很、真、太”等这些词,十有八九用“得”。2、有一种情况,如“他高兴得一蹦三尺高”这句话里,后面的“一蹦三尺高”虽然是表示动作的,但是它是来形容“高兴”的程度的,所以也应该用“得”。