

温度对云南高原稻开花 结实生态生理反应的影响

胡 芬

(中国农业科学院农业气象研究室)

李胜林

(中国农业科学院品种资源研究室)

摘 要

在人工气候控调箱内,于开花期进行不同稻作区稻种开花结实对温度的生态生理反应的模拟试验。

本试验用5个来源于云南的高原稻种:滇榆1号、黑选5号、麻线谷、高原梗8号和老来白;3个来源于浙江和日本的平原稻种:农虎6号、越富和纵新134。试验从生态生理角度探讨了不同水稻品种开花结实与温度的关系,开花对温度的生态生理反应以及不同温度对颖花生理活性的影响。

试验结果表明,在水稻开花时遭受低温,高原品种表现出耐冷抗冷的特性,但开颖小穗的花粉生理活性受阻抑,花药不开裂,柱头上花粉数和花粉萌发数减少,致使一系列受精过程受干扰,结实率下降。而平原品种开花对低温的生态生理反应则是极少开花,甚至不开花,表现为“闷花抗冷”。至处理结束后,花粉生理活性受低温影响甚微,因此对小穗结实率的影响较小。

上述结果表明,不同水稻品种开花时对低温的不同生态生理反应,是由它们各自在不同生态环境下形成的不同新陈代谢类型和对环境的适应力所决定的。

云南地处我国西南边陲,境内地形复杂,各地气候垂直变化差异性非常显著。在这特定的气候条件与生态环境中,形成了生态类型繁多,耐冷性强,粒大质优的云南高原水稻品种。

云南高原稻与生态环境间的关系以及对温度的反应,国内已有的工作主要侧重于苗期或不同生育期的耐冷性鉴定(陈南凯,1983)和高原稻的温光反应(程侃声,1984)。而云南高原稻开花结实对温度的反应,尚缺乏深入的研究。

我们在近几年研究水稻花期低温冷害的基础上(何维勋,1979;胡芬,1981),于1984年进行了不同高原稻种和不同稻作区稻种开花结实与不同温度间关系的模拟试验。通过对开花过程、结实率的考察和对颖花生理活性的镜检,从生态生理角度分析、比较了不同高原稻种和不同稻作区稻种开花结实与温度的关系,开花对温度的生态生理反应以及不同温度对颖花生理活性的影响。

一、材料和方法

本试验在SS-400A型生物人工控调气候箱内进行,控温精度 $\pm 0.5^{\circ}\text{C}$,温度 $\pm 3\%$ 。

供试材料为我院品资所生理室提供,其中5个为云南高原稻种;3个分别来源于浙江和日本的平原稻种。播种后移栽于圆形塑料盆内($d=10$ 厘米, $h=20$ 厘米),每品种40盆,每盆5株,每隔10天追施氮、磷、钾复合肥1克,置网室中生长。云南及浙江品种在7月1日至20日进行短日照处理,每天给予自然光照9小时。抽穗后,将盆栽水稻挂牌标记。将始花1—2天的稻株移入SS-400A箱内,进行不同温度处理(表1,图1),入箱前将已开小穗剪除。

表 1 试验品种与处理温度
Table 1 Varieties and treatment temperature

供试品种	原产地	处 理 温 度 (°C)						处理天数 (天)	短日处理 (天)
		白天	晚上	白天	晚上	白天	晚上		
越 富	日 本	21	18	18	15	15	12	< 4	未
纵新 134	日 本	21	18	18	15	15	12	< 4	未
农虎 6 号	浙 江	21	18	18	15	15	12	< 4	20
黑选 5 号	云南丽江	21	18	18	15	15	12	< 4	20
高原梗 8 号	云南丽江	21	18	18	15	15	12	< 4	20
滇榆 1 号	云南大理	21	18	18	15	15	12	< 4	20
老 来 白	云南昭通	21	18	18	15	15	12	< 4	20
麻 线 谷	云南维西	21	18	18	15	15	12	< 4	20

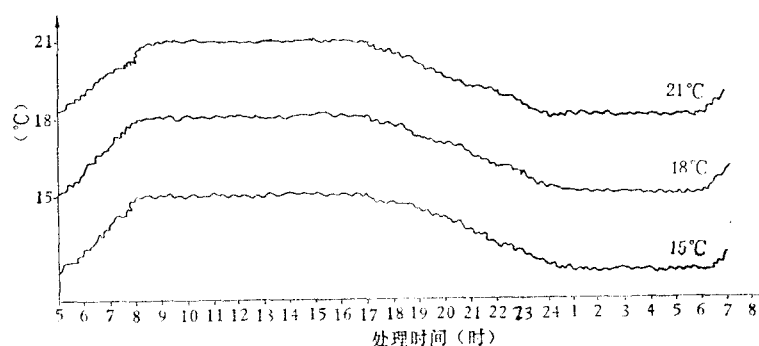


图 1 不同温度处理曲线
Fig. 1 Temperature curve of different temperature

二、试 验 设 计

1. 不同产稻区水稻开花对温度的生态生理反应

将始花 1—2 天的标记稻株放入 SS-400A 箱内, 用 15/12°C, 18/15°C 和 21/18°C 处理 4 天, 用不同色笔标记每天所开的花, 至处理结束后分别调查、统计处理期内的总开花率和闭花率, 分析、比较不同产稻区水稻开花期对温度的生态生理反应, 以确定温度对不同水稻品种开花的影响。

2. 不同来源稻种结实对温度的反应

把标记稻株放入 SS-400A 箱内, 进行不同温度处理, 连续 4 天。处理结束后, 将稻株移入网室生长, 2 星期后调查、统计各处理的结实率, 以确定温度处理的效应。

3. 不同温度对颖花生理活性的影响

在不同温度处理期内, 开颖时每天每处理各取标记颖花 6—8 朵, 剥出柱头, 用棉蓝染色后, 在显微镜下观察, 记录粘附在柱头上的花粉数和花粉萌发数。与此同时, 对其花药染色后测定花药开裂程度, 以确定温度与颖花生理活性间的相互关系及其影响程度。

三、结 果

1. 不同产稻区水稻开花对温度的生态生理反应

1) 不同来源稻种开花对温度的生态生理反应 在试验期间, 对来自不同产稻区的不同水稻品种间的开花以及与温度间的相互关系进行了观察、比较和记载, 结果如图 2。可见在同一温度处理下, 来源于不同稻作区的不同水稻品种, 在开花时对温度的生态生理反应

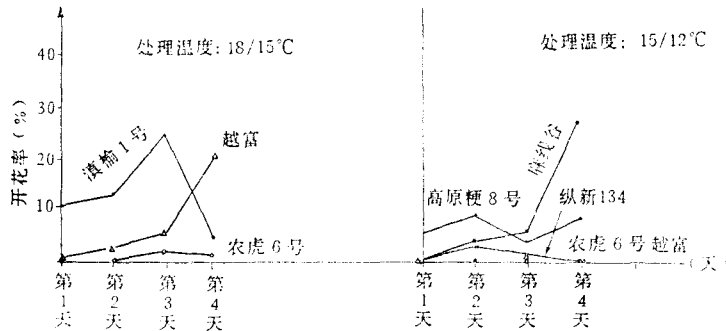


图 2 不同水稻种区水稻开花对温度的生态生理反应

Fig. 2 Ecophysiological response to temperature on blooming of difference typicalrice

是极不相同的。原产浙江的农虎 6 号 (为感温性强的水稻品种), 要求较高的开花温度。在 21/18°C 情况下, 四天低温处理期间, 开花甚少, 至处理结束时总开花率仅为 10% 左右。在 15/12°C 时, 处理期内的开花数为 0, 对低温作出了“闭花抗冷”的生理反应。但在处理结束后, 把盆栽稻株放入适宜温度条件下生长时, 当天就大量开花, 形成盛花高峰。而起源于云南的高原稻种, 对低温的反应与平原稻种农虎 6 号截然不同。在 21/18°C 情况下, 黑选 5 号在 4 天处理期内开花甚多, 至处理结束时, 总开花率达 53.3%。其他 4 个高原稻种处理期内的总开花率也都在 50% 左右。在 15/12°C 时, 5 个高原稻种仍有不同程度的开花, 其幅度为 10—26.9%。来源于日本的稻种越富、纵新 134 为感温性中等的品种, 开花对温度的生态生理反应介于上述 2 种类型之间, 属中间型。

上述结果表明, 来源于不同稻作区的水稻品种, 开花对温度的生理反应是截然不同的两种温度生态类型。主要表现在高原稻种开花对低温有较高的耐冷性, 开颖受阻程度较之平原稻为轻; 而平原稻种在开花期对低温的反应则是“闭花抗冷”。

2) 不同品种高原稻开花对温度的生态生理反应 在不同温度处理期内, 对不同品种高

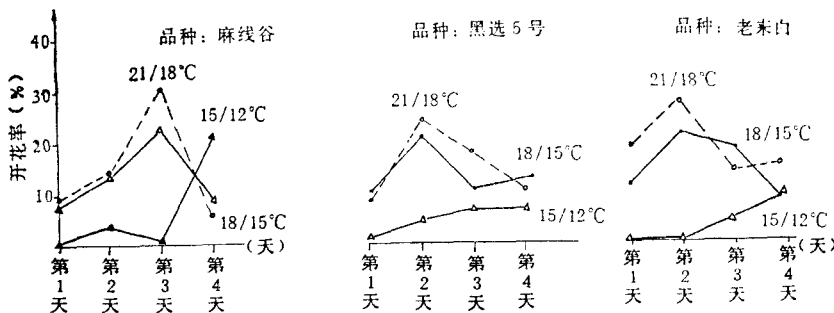


图 3 不同温度对不同品种高原稻开花的影响

Fig. 3 Effect of temperature on the blooming of difference varieties plateau rice

原稻各处理稻穗的开花情况进行了观察、统计, 结果如图 3。高原稻种麻线谷、黑选 5 号、老来白在开花时对低温有较高的耐冷性, 在温度 15℃ 的情况下, 这 3 个高原稻种都有不同程度的开花, 至处理结束时, 总开花率分别为 26.9%、19.4% 和 15.7%。这些品种依次来自海拔 2,565 米、2,450 米、1,620 米地区。可以看出品种原产地的海拔愈高, 在低温下开花率愈高, 开花过程对温度的敏感性愈低。与此同时, 还可以看到, 尽管高原稻种在花期对低温有较高的适应性, 但低温对开花仍有不良影响的, 其冷害规律是开花受阻程度随着花期温度的逐渐下降而加强。而不同品种间低温危害的程度是有差异的, 这是与各自的新陈代谢类型和生理适应力的差异密切相关的。

2. 不同品种高原稻结实对温度的反应

把标记稻株放入 SS-400A 箱内, 进行不同温度处理, 连续 4 天, 处理结束后, 将稻株移入网室生长, 2 星期后, 调查、统计各处理的结实率 (见表 2)。结果表明, 起源于同一地

表 2 不同品种高原稻结实对温度的反应

Table 2 Response to temperature on fertilization of difference varieties plateau rice

品 种	温度 (℃) 与结实率 (%)			海拔高度 (米)	开花对温度的反应 ¹⁾
	21	18	15		
老 来 白	79.1	71.4	41.3	1,620	++
高原梗 8 号	67.1	56.6	24.9	2,000	+++
滇 榆 1 号	60.6	53.8	21.8	1,800	+
麻 线 谷	60.1	41.2	19.0	2,565	+++
黑 选 5 号	40.1	28.6	15.5	2,450	++

1) + 耐冷 ++ 较耐冷 +++ 耐冷性强

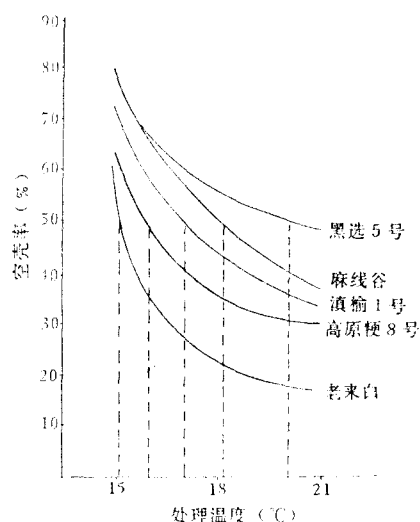


图 4 温度与不同品种高原稻结实率的关系

Fig. 4 Relation between temperature at blooming and spikelet fertility of difference varieties plateau rice

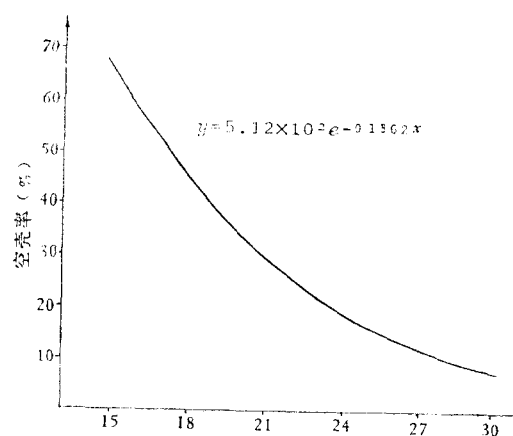


图 5 不同开花温度与不实率的关系

Fig. 5 Relation between temperature at blooming and spikelet sterility

区的高原稻种, 由于海拔高度不同和气候垂直变化的明显差异, 不同栽培品种间结实率对温度的生态生理反应也是有差异的。为了更好地评价不同品种高原稻对温度的反应特性, 我们用不实率达 50% 时的温度值来表示。老来白为 15.2℃, 高原梗 8 号为 16.1℃, 滇榆 1 号为 17.2℃, 麻线谷为 18℃, 黑选 5 号为 20.1℃ (见图 4)。

根据每天标记颖花和调查、统计的资料, 对开花温度与不实率进行相关分析, 其温度和空壳率间呈明显的负相关, 相关指数 $r = -0.9142$, 达极显著平准。空壳率 (y) 和开花温度 (x) 可以拟合成指数函数 $y = 5.12 \times 10^2 e^{-0.1382x}$, 绘成图 5。可见当开花温度在 27—30℃ 时, 空壳率均很低, 结实率在 90% 左右。开花温度在 23℃ 时, 空壳率有所增加, 表明结实已受障碍; 而当开花温度下降至 15℃ 时, 空壳率较 27℃ 时急增, 结实率大幅度下降。上述结果揭示了云南高原稻在开花期存在着一个生物学零度, 即临界温度。当开花温度低于临界温度时, 开花结实就受危害。

3. 不同温度对高原稻颖花生理活性的影响

在不同温度处理期内, 用色笔标记各处理每天所开的花, 分别在花后取开颖小穗 6—8 朵, 剥出柱头, 染色后在显微镜下观察, 统计粘附在柱头上的花粉数和萌发数, 结果如图 6、7。当开花温度为 21℃ 时, 颖花的生理活性已受到不同程度的阻抑, 表现在花药开裂受阻, 散落在柱头上的花粉数减少, 甚至有相当数量的柱头上没有散落的花粉粒。而镜检花药, 药内充

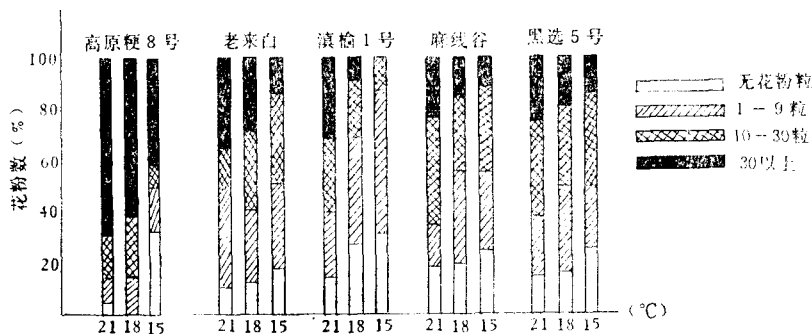


图 6 不同温度对不同品种高原稻花粉散落的影响

Fig. 6 Effect of temperature on shed pollen grain tigma of difference varieties plateau rice

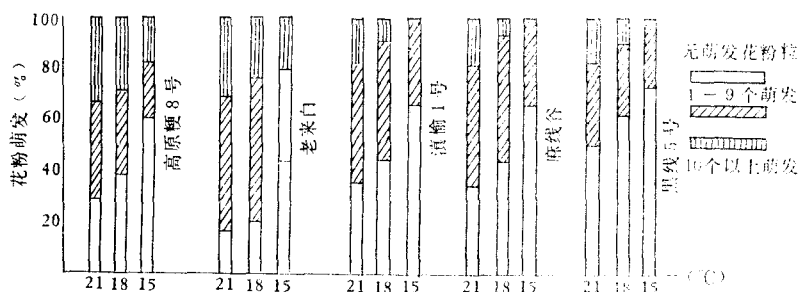


图 7 不同温度对高原稻花粉萌发的影响

Fig. 7 Effect of temperature on germinated pollen grains on stigma of difference varieties plateau rice

满了花粉粒，在所有供试高原稻种开花期都观察到了这一现象，其中滇榆 1 号，黑选 5 号和麻线谷花药开裂受阻程度较之老来白、高原粳 8 号更为严重。在 18℃、15℃ 情况下，颖花生理活性进一步受到干扰，致使花药开裂受阻，特别是柱头上花粉粒的萌发受阻尤为严重，仅为 21℃ 时的 50% 左右。

根据试验期内对花粉散落和花粉萌发的镜检、统计资料，对花期温度与颖花不育性进行了相关分析，高原稻种的开花温度与颖花不育性呈明显的负相关，达 0.01 显著平准(图 8)。颖花育性(y)和花期温度(x)可以拟合为函数 $y = 128.7 - 4.44x$ 。由此可见高原稻种的颖花生理活性是与开花温度密切相关的，其开花过程中的低温冷害是生理伤害。因此，水稻开花温度最先影响的是颖花生理活性，而颖花生理活性受阻的最终表现为结实的受害程度。所以不育花粉作为结实率低的原因有较高的机率，从而在细胞学水平上揭示了花期低温冷害的生理机理，是花药开裂受阻或受精过程的破坏，致使颖花严重不育，降低了结实率，其伤害程度随低温强度的增强而加重。

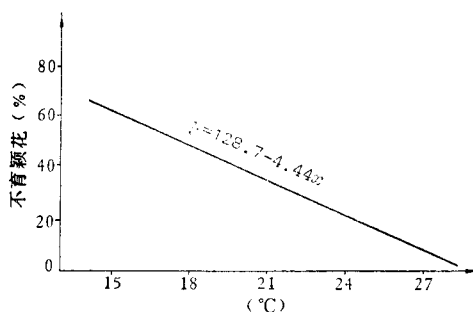


图 8 不育颖花与温度的关系

Fig. 7 Relation between temperature and sterility spikelet

四、讨 论

上述一系列试验结果表明，云南高原稻种在开花期对温度的特殊生态生理反应，确是实际生产和育种工作中的重要问题，如何估价和利用这一特性，必需从以下几个方面研究解决：

1) 低温冷害 云南高原稻在开花期对低温具有特殊的适应性，即耐冷性。但从高原稻结实率的实际情况看，即使正常年份，一般品种的空壳率亦达 20% 以上，可见高原气候条件并不是水稻生长发育的适宜生态环境。陈南凯(1983)指出在高原稻生育中期，经常出现“8 月低温”，如连续 3 天以上平均气温低于 17℃，就要发生低温冷害。本试验结果也佐证了这一点。高原稻开花期的较适宜温度为 27—23℃，如低于 23℃，一般品种开花结实就会受到伤害，其冷害规律是伤害程度随着低于适宜温度幅度的加大而加重。

2) 耐冷性的测定 试验结果表明，高原稻种在开花期遇低温其结实率的高低与开花时耐冷性的强弱无明显相关(表 2)，而与花粉生理活性密切相关(图 8)。可见高原稻开花期受低温胁迫时，如何正确地测定与评价一个水稻品种的耐冷性？仅从生态角度观察、调查其开花与否？或统计其开花百分率多少？是不能从本质上反映该品种开花结实对温度的反应的。因为在不良环境下，也有闭花授粉的，所以开花对授精来说，并不是完全必要的(潘瑞炽, 1956)。因此，我们必需从生态学的观点出发，应用生理实验方法，研究温度与高原稻种开花以及授精过程密切相关的花粉生理活性的影响，综合地分析所得的结果，才能对该品种的耐冷性有较正确的估价。

试验结果表明，不同产稻区水稻开花对温度的反应属两种不同类型的温度生态型，如何评价和利用与区域生境相适应品种开花期的抗冷性？这是农学家与农业气象工作者非常关注的问题。

众所周知，植物是一个开放系统，它没有恒定的内在调节系统(如恒定体温)和躲避不良气

候条件变化的运动能力,只能通过自身内部的代谢途径以及与外界不良环境间的相互作用,从而作出的一系列相应的生态生理反应,产生抵抗低温的防御能力的。试验结果表明,平原稻种开花期受低温($15/12^{\circ}\text{C}$)胁迫时,极少开花,甚至不开花,对低温作出了“闭花抗冷”的反应。处理结束后,低温对受精过程的影响很少,因此最终的结果是结实率较高。而高原稻种花期在 $15/12^{\circ}\text{C}$ 下,开花虽受到相当程度的阻抑,但仍有一定量的颖花开放(见图2),对低温的反应是开花耐冷。开花耐冷是对高原气候适应的结果,它具有重要的生态学意义。在水稻抽穗开花期,高原气温是偏低的。例如云南丽江(海拔2,450米),全年无平均气温稳定通过 18°C 的时段。在这种气候条件下,在开花期不耐冷的水稻品种不能完成开花、结实,繁衍后代。而高原稻种不仅能不同程度地开花,而且可不同程度地结实,本试验中5个高原稻种在 18°C 时开花的结实率分别在28.6—71.4%之间。在高原上开花温度偏低的情况下,原产于高原的水稻品种无疑比平原稻种优越。虽然象丽江那样日平均气温无稳定通过 18°C 的时段,但日最高温度可能是超过 18°C 的,短时间的较高温度给完成授粉、受精作用创造了有利时机(一般在受精0.5小时后对低温的抵抗力提高),使它们能成为高原上有生产价值的水稻品种。不过在低温下开颖之小穗,其花粉生理活性受到严重阻抑(见图6、7),致使花药不开裂,花粉粒萌发和花粉管伸长等一系列受精过程受阻或干扰,造成结实率较大幅度下降,这就是为什么开花耐冷性强的稻种不一定能正常受精的生理原因。再者,由于云南高原区终年气温偏低,高原稻对长期低温有很好的适应性。而我们的试验是在北京进行的,在低温处理前,稻株是在较高温度下生长的,这与它们在云南高原生长的生态环境差异很大,因此对不同生态环境的不适应性,即花前高温可能是增加其不实率的另一个原因。

平原稻种的闭花抗冷反应也是对平原地区在水稻抽穗开花阶段短期低温过程的一种保护性适应反应。一般情况下,秋季寒露风造成的骤然降温天气持续时间短,闭花抗冷具有重要的生态学意义,如降温过程长,也会造成产量的大幅度下降。那末,在开花期究竟哪种生态生理反应型对抗御低温冷害更有效?这要由不同稻作区的生态环境和品种的适应性两方面决定。本试验所用的8个品种是分别适应于高原和平原的气候条件的。而栽培于云南高原中海拔高度地区,具中等开花耐冷性的老来白品种,是5个供试云南高原稻种中的佼佼者,即使在 $15/12^{\circ}\text{C}$ 低温下,仍有较高的结实率(见表2),表明该品种对不同生态环境有较广泛的适应性。在进行耐冷新品种的选育工作中,应考虑选择有较广泛生态适应性的稻种作为育种材料,将为更有效地利用耐冷水稻资源于农业生产开辟广阔的途径。

参 考 文 献

- 陈南凯 1983 关于云南稻种耐冷资源的几个问题. 云南农业科技 6:6—8.
何维勋 1979 水稻花期低温冷害模拟试验. 农业气象 1(1):42—47.
胡 芬 1981 水稻花期低温冷害的气象指与机理. 中国农业科学 2:60—64.
程侃声 1984 云南稻种资源的综合研究与利用. 云南农业科技 5:3—5.
潘瑞炽 1956 水稻生理. 第378—379页, 科学出版社.

ECOPHYSIOLOGY RESPONSE TO TEMPERATURE ON BLOOMING-FERTILIZATION OF YUNNAN PLATEAU RICE VARIETIES

Hu Fen

(Chinese Academy of Agricultural Sciences Agricultural Meteorological Laboratory)

Li Shenglin

(Chinese Academy of Agricultural sciences Agricultural Crop Germplasm Resources Institute)

Ecophysiology response of difference typical rice varieties on blooming stage was conducted in the controlled chamber.

Throughout the experiments eight varieties were used: Dian Yu1, Ha xuan5, Ma xian gu, Gao yuan geng8, and Lao lai bai, plateau varieties from Yunnan; Nong huo6, Yue fu, Zang xin134, lowland varieties from Zhe Jiang and Lapan. The present study was investigation relationship of blooming-fertilization and temperature between plateau varieties and lowland varieties, ecophysiology response to temperature and effect of pollen activity to low temperature on blooming stage.

In the present experiment, difference rice varieties exposed to low temperature at blooming stage, Yunnan plateau rice varieties have cold-tolerance. However, anther dehiscence was inhibited, resulting in decreased number of pollen grains and germinated pollen grains on stigma. Reduced a series fertility course was disturbed. Spikelet sterility induced by low temperature was increased.

During the treatment, response to low temperature on blooming stage of lowland varieties were almost no blooming flower or close flower, which was named close flower-resistance cold. Therefore, effect of low temperature on spikelet fertility of these varieties was less.

The results showed that difference ecophysiology response to low temperature on blooming-fertilization of difference varieties of rice are determined by their difference in metabolic pattern and adaptability to the environment.