

西山岩男 著

水稻冷害生理学

以生殖生长为中心

苏焕兰 杨桂清 译

李 泽 蜀 校

shuidao lenghai shenglixue

YISHENGZHISHENGZHANGWEI ZHONGXIN

宁夏人民出版社

水稻冷害生理学
——以生殖生长为中心

西山岩男 著
苏焕兰 杨桂清译

•
宁夏人民出版社出版
(银川市解放西街161号)
宁夏新华书店发行
宁夏新华印刷一厂印刷

•
开本787×1092 1/32 印张4.125 字数85千 插图2
1982年2月第1版 第1次印刷
印数1 — 1,600册
书号 16157·71 定价 0.49元

译 者 的 话

水稻低温冷害是我国北方稻区普遍发生的主要灾害之一，对水稻高产稳产影响很大。近年来，这种冷害的发生更加频繁，影响的范围越来越大，因此研究和预防冷害已成为我国北方稻区生产中的重要课题之一。农业科研人员从冷害的发生规律、生理机制到预防冷害的措施等许多方面，进行了广泛深入的研究，取得了一定成绩。日本是我国的近邻，气候、土壤条件与我国北方多数稻区相似。此外日本对水稻低温冷害的研究工作已有几十年的历史，研究手段先进，对水稻冷害的各类问题都研究得比较深入、细致，特别是在冷害生理及预防措施方面成绩较大，很多研究方法和结果是值得我们学习和借鉴的。

西山岩男所编著的《水稻冷害生理学》一书，综合了日本近几十年来的研究成果，特别是从生理学的角度，着重对水稻生殖生长期的各种低温冷害问题进行了比较全面的论述，并介绍了研究方法和预防途径，也指出了有争议和没有认识清楚的问题，对我国深入研究水稻冷害颇有参考价值。原文在日本《农业及园艺》上分十次发表，现按原文章节翻译成册。希望这本小册子的出版，能够对我国广大从事水稻冷害研究的科技人员有所帮助。

本译稿由宁夏农科院情报所副主任、副研究员李泽蜀先生做了校正。在译稿翻译过程中，宁夏农科院土肥所副所长、副研究员吴祖堂先生多次给予指正，在此一并致谢。

宁夏农学院

苏焕兰 杨桂清

一九八〇年十月

序 言

日本天明年间，曾因低温冷害造成过极其严重的灾荒。现在虽无天明年间冷害严重，但冷害仍然是与饥馑相关的自然灾害。因为饥馑是地球上现在和将来绝不能乐观的粮食问题，回顾一下饥馑是一种什么样的灾荒，并不是无益的。即使是现在，世界人口的20%或30%仍在遭受着饥饿，况且人口不断增长，并预报地球有变冷的趋势，所以冷害决不仅仅是以前的事。

在寒冷地区，水稻的栽培是经常要与低温做斗争的。在水稻生育的各个时期中，会遭受各种各样的低温障碍，但低温障碍不一定都能引起冷害，所以搞清造成冷害的那些低温障碍的情况，是解决冷害的第一步。本文将从生理学的角度，概述水稻生殖生长期的各种低温冷害。

目 录

译者的话

序言

一、与颖花数、受精有关的敏感时期.....	(1)
(一) 颖花数.....	(1)
(二) 受精.....	(5)
二、幼穗及秆的生育.....	(11)
(一) 幼穗及秆的生育.....	(11)
1. 幼穗	(11)
2. 秆长	(13)
(二) 颖花的异常.....	(14)
1. 白壳等	(14)
2. 畸形颖花	(15)
3. 伤谷	(18)
4. 粒重降低	(19)
5. 种谷发芽及生育的异常	(19)
三、由孕穗期低温引起的不受精.....	(20)
(一) 研究方法.....	(20)
1. 环境调节装置.....	(20)
2. 田间环境调节.....	(22)

3.有关不受精的调查方法等	(26)
(二) 低温敏感的器官	(29)
(三) 现象论的研究	(31)
1.临界温度	(31)
2.昼夜变温的影响	(34)
3.不受精的发生型 (U字型 and V字型)	(36)
4.不受精在穗上的分布	(37)
5.前历、后历	(39)
6.遮光	(42)
7.肥料	(43)
(四) 细胞形态学的研究	(48)
1.细胞形态学研究的起因	(48)
2.毡绒层肥大	(49)
3.小孢子异常	(54)
(五) 花药生理学的研究	(58)
四、抽穗延迟	(63)
(一) 抽穗延迟的危险期及温度反应	(63)
1.抽穗延迟的温度反应	(63)
2.抽穗延迟的危险期	(66)
3.主茎叶片数的增减	(68)
4.品种	(69)
(二) 幼穗分化及春化处理	(70)
1.幼穗分化	(70)
2.春化处理	(72)
(三) 肥料、药剂处理	(72)
1.肥料	(72)

2. 药剂	(73)
五、开花	(75)
(一) 开花和受精	(75)
1. 开花的温度反应	(75)
2. 开花和受精的温度反应	(77)
3. 变温、遮光	(82)
4. 开花的延迟	(82)
(二) 花粉的发芽	(83)
六、灌浆成熟	(87)
(一) 灌浆成熟的温度反应	(87)
1. 温度反应	(87)
2. 穗上位置、长日照、短日照等	(94)
(二) 抽穗前的低温与灌浆成熟	(95)
(三) 灌浆成熟与物质转运	(96)
(四) 品质	(100)
1. 断裂米	(100)
2. 茶	(102)
3. 白化米	(103)
结语	(105)
参考文献	(106)

一、与颖花数、受精有关的敏感时期

(一) 颖花数

颖花数易减少的时期，最初由高杉（1938）做了试验。他把稻子从移栽到孕穗分期放到冷藏库中，在 $12\sim 13^{\circ}\text{C}$ 的低温下连续处理5天，结果分蘖期处理的，单株颖花数最少，孕穗期次之。前者与低温抑制了分蘖有关，而后者则因产生了空壳。

福家、近藤和寺尾等（1940a※；1942）对单穗颖花数易减少的时期做了系统的研究。他们都是用细胞学的方法系统观察穗的生育，根据其生育阶段明确了敏感时期。

福家、近藤，从幼穗形成前到蜡熟初这一段时期，分别进行 14.5°C 、3天， 17°C 、5天、6.5天、10天、15天， 20°C 、5天、10天、15天等的低温处理，调查对单穗颖花数的影响，图1是其中以 17°C 处理6.5天的情况。在幼穗形成前约3周开始处理的，没有发现低温对颖花数的影响；从前2周开始处理的，颖花数减少；以后直到孕穗期处理的均减

※、a、b、c……为同一年内对同一类问题撰写文章的编号。

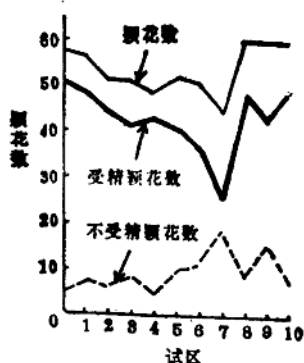


图1 颖花数与受精的低温敏感时期 (1)

(福家、近藤, 1930a)

17℃, 处理 6.5 天 试区之 1 于 8 月 19 日开始处理, 以后每周处理 1 组
0 无处理 4 幼穗形成期 7 孕穗期 9 抽穗期

少。其中在抽穗前 10 天处理的最显著, 但在抽穗前 3 天至抽穗后开始处理的, 看不出有影响。于营养生长期处理使颖花数减少的原因, 是因为一部分迟抽穗的颖花数显著减少。于颖花分化形成期处理的, 情况与此相反, 抽穗期虽没有明显延迟, 但颖花数全部减少。

寺尾等也进行了基本相同的试验。于幼穗即将形成之前到幼穗开始形成及颖花分化形成期进行低温处理, 均导致颖花数减少, 后者尤其显著。前者是由于 1 次枝梗及 2 次枝梗

减少影响了颖花数目, 而后者则是因为已分化的颖花停止发育形成空壳。图 2 是以 17℃ 处理 6 天的结果。与福家、近藤试验 (图 1) 不同的地方是在幼穗生育初期处理的 2 区颖花数没有减少。另外在此图中, 最低值出现在减数分裂之前, 这时正是幼穗即将急速伸长的时期。西泽、神田 (1976) 报道, 单穗颖花数的减少, 与 2 次枝梗退化率密切相关。

木户 (1941a, b) 调查了冷水对单穗颖花数的影响。在每个时期分别用 15℃ 冷水处理 10 天 (图 3), 颖花数减少最

多的是在抽穗前30天结束处理的，相当于幼穗分化始期。再一个低值是在抽穗前14天结束处理的，此时相当于即将减数分裂之前。与福家、近藤以室温处理的时期一致，但冷水处理的特点是孕穗期处理区的颖花数减少很轻微。这是因为幼穗已露出水面的缘故。角田、松岛确认，这时如加深水层，颖花数的减少会变得显著。松岛等又做了分别控制气温和水温的试验，报道称，在颖花分化中期以前，水温影响大。

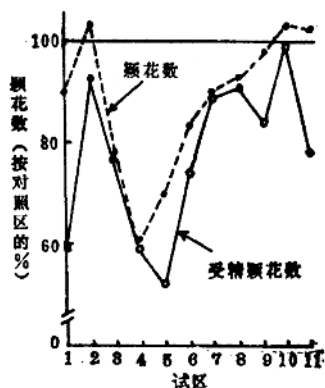


图2 颖花数与受精的低温敏感时期(2)

(寺尾等, 1940a)

17℃, 处理6天 试区 1 幼穗
长2 mm时开始处理 5 花粉母细胞
减数分裂期 6 抽穗期

关于低温对单穗颖花数影响的论文，除上述的以外，用低气温处理的试验还有：榎本、人见(1942a、b)，近藤、铃木(1948)，近藤(1952)，松岛、角田(1958)，岛崎等(1960; 1961)，石冢等(1962)，浪冈等(1973)。用低水温处理的试验还有：田中(1943c, 1962)，角田、松岛(1962)，角田(1964)等等。概括起来，颖花数的减少有两个时期，第一个时期是从幼穗分化到第1次枝梗、第2次枝梗及颖花顺次分化的时期，可能是因为低温所造成的营养不良和生育延迟。因为颖花着生在枝梗上，所以枝梗的缩

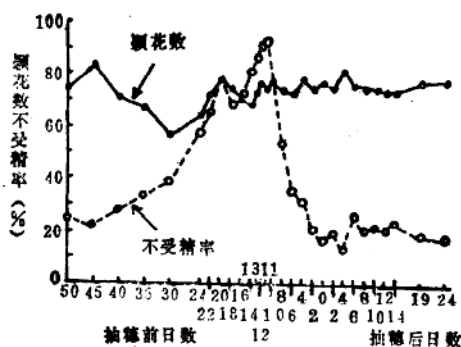


图8 冷水对颖花数及受精的影响

(木户, 1941a)

15℃, 处理10天, 抽穗前后日数为结束处理时间

短和减少, 会使颖花数减少。第1次枝梗生育延迟, 影响2次枝梗的分化, 2次枝梗分化期遇低温产生同样的结果, 而根本原因主要在于2次枝梗的减少。第二个时期是减数分裂期前后。这个时期是穗伸长的时期, 同时也是颖花本身急剧伸长的时期。这时生育受到抑制, 会使一部分颖花形成空壳。除这两个危险时期以外, 分蘖期的低温也会使颖花数减少, 可能是因为稻株生育状况不良的间接影响。但是在角田(1964)的试验中, 穗数增加, 而相反地单穗颖花数减少。这是穗数增加的结果。

另一方面也有由于低温使颖花数增加的报道。明峰、星加(1939)报道, 幼穗形成前后某种程度的低温(17~21℃)比高温(21~25℃)的颖花数还多。西泽、神田(1971)报

道，在幼穗形成以前或以后，以昼温 22°C 、夜温 15°C 处理的，比昼温 28°C 、夜温 21°C 或昼温 34°C 、夜温 27°C 处理的颖花数还多。据吉田（1973）的试验，在昼温 26°C 、夜温 18°C 到昼温 35°C 、夜温 27°C 的范围内，温度低的颖花数增多。角田（1964）报道，返青期或分蘖期的低水温，使颖花数增多，认为是由于穗数减少而产生了补偿性的颖花增多。但上述西泽、神田试验结果穗数也增加，所以仅仅用穗数增加和单穗颖花数的反比关系，一般地还不能解释。

以上都是 15°C 以上低温处理的许多例子。栉渊等（1971a）用 10°C 的低温进行处理，颖花数减少反比 15°C 处理的少。 10°C 受害轻的原因，是因为在 15°C 的情况下稻株能进行生育，对低温的敏感性较高，而在 10°C 的低温下生育停止了，躲过了敏感性高的时期。

据大谷等（1948a）用硫酸铵做追肥的试验结果，幼穗分化前追肥颖花数增加，其趋势是温度低的显著。高桥等（1955）也得到了氮肥施量少时在低温下颖花数也减少的结果。磷、钾肥在一定程度上也有这种趋势。

（二） 受 精

不育即受精障碍以及灌浆成熟不良的原因同样是冷害所造成的。1938年正式开始研究水稻冷害以前，即在按佐竹（1971）分类的冷害研究的史前时代中，认为受精的冷害敏感时期是开花期，所以关于开花期的研究很多（明峰，1909；1912；明峰，1913；小林，1927；泷口，1930；福地，1931；榎本，1933；1936；1937；寺尾，1934；柿崎，1935；1936；

小坂、安川, 1936; 星野, 1936)。例如柿崎曾叙述过:

“不育颖花产生的原因, 可能也与开花期前的影响所造成生理上的不健康状态有关, 而直接的主要原因是开花当时的低温。”另外小坂、安川(1936)在1935年岩手县冷害调查报告中认为, 因孕穗期低温抑制生育, 延迟抽穗的结果, 以致开花期遇冷害而不能受精。抽穗扬花是水稻一生中最复杂的现象, 刚一开花就受精, 所以开花自然首先引起注意。开花期的确是受精的低温敏感时期之一, 但如后述并不是最大的危险期。即使在当时已有某些研究者注意到, 开花前还存在着因低温而导致不受精的时期。例如福地(1931)推测, 在开花期以前似乎也有伤害结实的原因。又有加藤(1933)根据遮光试验, 认为分蘖盛期(茎数减少与延迟抽穗)、孕穗期(粒数减少)及灌浆成熟期(粒重减少)是日照和温度影响水稻的重要时期。斋藤、田中(1935)观察1934年秋田县冷害中发生的不受精现象, 记录为“暂时的半实稻”, 这可能是在孕穗期中未受精的。

榎本首先提出了孕穗期的低温会严重妨碍受精(1933)。但在这篇论文中没有数据。在1936年长期用冷水连续处理试验的论文中, 提出了花粉等畸形的观察结果, 并报道经人工授粉可以恢复结实, 又进一步报道由于冷水处理, 子房长度缩短, 认为胚珠的受精能力也可能下降。其后酒井(1937 a, b)明确了低温使花粉母细胞的减数分裂发生异常以及减数分裂期的低温处理会导致不受精。柿崎、木户(1938a)又把盆栽材料的大量稻穗, 分别在孕穗初期、中期或即将抽穗前的时期, 用12℃低温处理3天, 调查每穗的抽穗期, 用抽穗前天数表示低温处理时期, 探讨受精对低温的敏感性,

结果如图4。抽穗前10至11天结束处理的稻穗，不受精程度严重。这时期大体上相当于花粉母细胞的减数分裂期。高杉（1938）也报道，于移栽期到孕穗期之间，将不同生育期的稻株分别放在黑暗处，用 $12\sim 13^{\circ}\text{C}$ 的低温处理5天，发现孕穗期低温使秕粒显著增加。

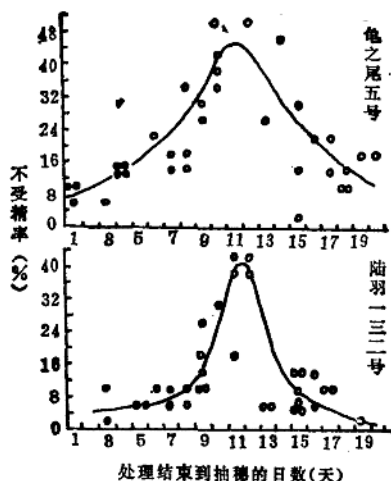


图4 受精的敏感期 (柿崎、木户, 1938)

福家、近藤 (1939a、b) 及寺尾等 (1940a, 1942) 进一步做了系统的研究后，确认了上述结果，并明确了孕穗期比开花期敏感性高，幼穗形成期的低温也可以导致不受精 (图1、2)。

如此逐渐认识了在开花期前存在着受精的冷害敏感期，根据酒井和柿崎的试验确认是减数分裂期，并据福家、近藤及寺尾等的试验肯定这是敏感性最高的时期。这项定论被以后很多研究者所支持和追认（田中，1940；1962；木户，1941a；近藤，1943b；1947a；1949b；1952；1956a；近藤、铃木，1948a；近藤、五十岚，1948；松岛、角田，1957；八柳，1960c；岛崎等，1960；石冢等，1962；松岛等，1958；1964a；角田、松岛，1962；早濑等，1969；柴田等，1970；栉渊等，1971a）。但大约在30年以后才明确最高敏感期是减数分裂期的提法并不确切。

这一进展是通过佐竹和早濑以人工气候室进行试验所取得的。他们采取了如下方法：①从播种到灌浆成熟初期，在人工气候室内种植，②在1/5000公顷的试验盆内环形播种20粒种子（佐竹，1972），只用其主茎，③按叶耳间距选择生育一致的穗，分别调查其穗上不同位置的颖花，以精确测定低温处理时颖花的生育阶段与因此所导致的不受精之间的关系。图5为结果的一例。是表示第1枝梗自上而下第1~5号颖花的。受精率最低处不论在任何位置，颖花分化阶段都是以4分子期到小孢子第1收缩期（现在称为小孢子前期；佐竹，1974）为中心。他们把这一时期命名为小孢子初期（这一命名虽然有如下缺点：①4分子期不是小孢子期，②易与小孢子前期混淆，但比其它名称简便，又无其它更好的名称，只得仍旧沿用）。从图5可知，减数分裂期受精率反较高；又于第2号颖花的细线期至偶线期中发现第二个低值点。佐竹、早濑（1974；佐竹，1976）进一步分析了这一点，证明即使在其它位置的颖花中，虽比小孢子初期的程度

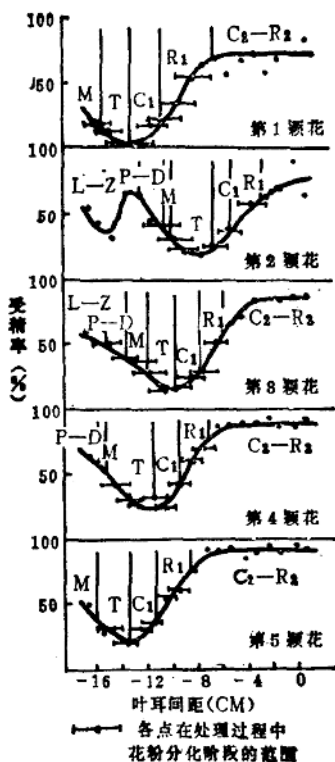


图5 按叶耳间距分别进行低温处理时,不同位置的颖花的受精率与处理过程中花粉发育时期的关系

(佐竹、早瀬, 1970)

品种: 农林20号。处理:

12℃, 8天 花粉发育时期

代号: L-Z 细线期~

粗线期 P-D 粗线终变

期 M 第1、第2分裂

C₁ 第1收缩期 C₂ 第2

收缩期 T 4分子~第1

收缩期稍前 R₁ 第1恢复期

R₂ 第2恢复期

轻,但在细线期稍前至细线期初期,也显然存在着对低温的敏感时期。

酒井(1949a)认为花药中毡绒层细胞的异常肥大,是不受精的原因,并报道毡绒层细胞肥大多发生于小孢子独立期到第1收缩期之间,(如后,细胞形态学的研究项)。虽