

水稻(短种)的阶段发育及其对结实器官形成影响的研究*

生物系植物生理組

水稻是我国主要粮食作物,也是高产作物,研究其发育特性及结实器官形成过程中的规律与其必需的外界环境条件的影响,对于水稻丰产措施和优良品种的选育等工作都可提供必要的参考资料〔2、4、5、6、7、8、9、10、11〕。在我組学习米丘林农业生物学的理論基础上,希望通过研究工作更好地学习李森科的植物阶段发育理論。試驗系从1956年4月开始至1957年10月,前后进行四次,并于1957年整理部分資料簡报〔1〕。工作性质是通过水稻单一品种試驗借以学习工作方法,为开展今后的研究打好基础。本文是将我們两年来的初步試驗結果报导出来。因为我們的工作經驗还很少,理論水平还很低,錯誤和缺点在所难免,尙希讀者多多指正。

一、材料与試驗方法

(一)試驗材料:

本試驗采用的材料是广东农科分院贈給的水稻“短种”,这是广东潮安晚造地方品种,对光照长短的反应十分敏感,是一个很严格的短日性品种。

(二)春化处理的設計和方法:

见于水稻春化与小麦春化不同,前者应給以較高的溫度,因此对于萌动后的种子春化发生很大的困难。只有降低种子含水量才可以在較高溫下不至于萌发烂苗,当春化处理时,过分压低种子含水量能否发生春化效果又是疑問,因此我們設計了两种春化措施。

1)种子春化:使萌动的种子含水量为22%—26%左右,分14—16°C、19—21°C、24—26°C、29—31°C及34—36°C五組溫度,分別以6、12、20不同天数进行春化处理,对照組在播种前浸种催芽,共16組。于1957年5月13日同时播于瓷缸中,每組两缸,每缸定苗后为4—5株。缸中土壤为一般稻田土,每缸施以腐熟的花生麸18克、过磷酸鈣5克及硫酸銨3克为基肥(其它試驗組所用的瓷缸,土壤肥料均同)。缸的大小,直径为28厘米,高亦是28厘米。出苗后給予3小时短日照以滿足其光照阶段要求。根据各組

* 参加本項研究的有下列同志:于志忱、傅家瑞、何国樑、馬炳章、陈小彭、叶鈺坤、何国藩、李景周、黃紹明、林林。

植株发育期的迟早, 来确定其春化效果。

2) 幼苗春化: 种子浸种催芽后播种于盛有沙土的大型指管中(直径为 1.8 厘米, 高 7—8 厘米), 出苗后分别给以 12—14°C、22—24°C、32—34°C 和室温(对照) 四组不同温度, 分别以 6、12 和 20 不同天数在室内充足的散光下进行幼苗春化处理。处理期间给以 14 小时光照, 使幼苗保持在第一阶段——春化阶段内, 分批春化处理完毕后于 1959 年 5 月 28 日同时将指管去掉移植于瓷缸泥土中, 移植后给以 10 小时短日照, 以利其光照阶段发育, 视其开花期迟早以确定其春化效果。

(三) 光照阶段分析的设计和方 法:

1) 植株对不同光照长度反应的测定: 将种子直播瓷缸中, 待出苗后培育在 8、9、10、12、12.5、13、16 小时及自然日照八种不同光照长度条件下, 观察其抽穗期的迟早, 以测定植株对各种光照长度的反应, 并确定“短种”品种在光照阶段所要求的最适光照长度和临界光照长度。

2) 植株光照阶段光感期的开始和结束的测定: 为了探索植株对光照长度反应的光感期开始和结束, 这次试验工作在两年内共进行过四次, 四次播种日期为: 1956 年 4 月下旬、9 月下旬、1957 年 5 月下旬及 3 月中旬。光照处理设计分为两大类: 第一类在植株出苗后分别经过不同天数的短日照(8 小时)处理, 然后移至长日照(16 小时或 24 小时)中, 比较各组的抽穗日期以判断光感期的结束; 第二类与前者相反, 在植株出苗后分别经过不同天数的长光照(16 小时或 24 小时)处理, 然后再移至短日照中, 借以判断光感期的开始, 至于两类分别处理的天数的具体安排见于表 4。

(四) 不同光照长度对结实器官形成之影响的研究方法:

当种子出苗后即培育在 8、10、11、12、14 小时和自然日照下, 经一周后即开始系统地观察生长锥, 以双目解剖镜进行大体解剖观察和固定切片, 制成永久标本进行内部解剖观察, 每组开始分化者逐日采取 10 余株样品以供剥生长锥观察之用, 每组每次都可完成 5 至 10 个样品的观察纪录, 固定切片样品每组逐日或隔 1 至 2 日固定一次, 每组固定 6 株, 经石蜡切片, 苏木精染色制成玻片, 以备系统观察。

此外经长光照处理某些天数的样品和在光感期测定中的某些关键性的组别的样品, 也进行固定切片观察以资对证。由于客观的原因, 切片方面的工作尚未能完成, 本文只取其中一部分资料。

以上各项试验工作中所用的长光照, 例如 24 小时连续光照和 16 小时光照, 系在自然日照之外, 再继以电灯光照补充, 补充光照的设备是在每平方米内置 100 瓦的电灯泡一个, 灯高距植株顶部约 2 市尺, 各次试验所用的短日照系将自然日照的长度从朝夕两端缩短, 缩短的方法大部分是将植株移入通风良好的暗室内, 极小部分是用黑幕遮盖。至于自然日照的长度因植株播种季节不同而异, 根据广州地区每天可照时数及曙暮光的长度, 在 5 至 10 月间实际的自然日照长度分别为 13.8—14.3, 14.3—14.4, 14.3—14.0, 14.0—13.5, 13.4—12.7, 12.6—12.1 小时[3]。

观察纪录各发育期所用的标准系以植株主轴为观察对象, 达到 50% 时为准则, 在收获时, 测定各光照试验组的穗长、每穗枝数、粒数及不实率等。

二、試驗結果与討論

(一) 水稻“短种”对春化反应:

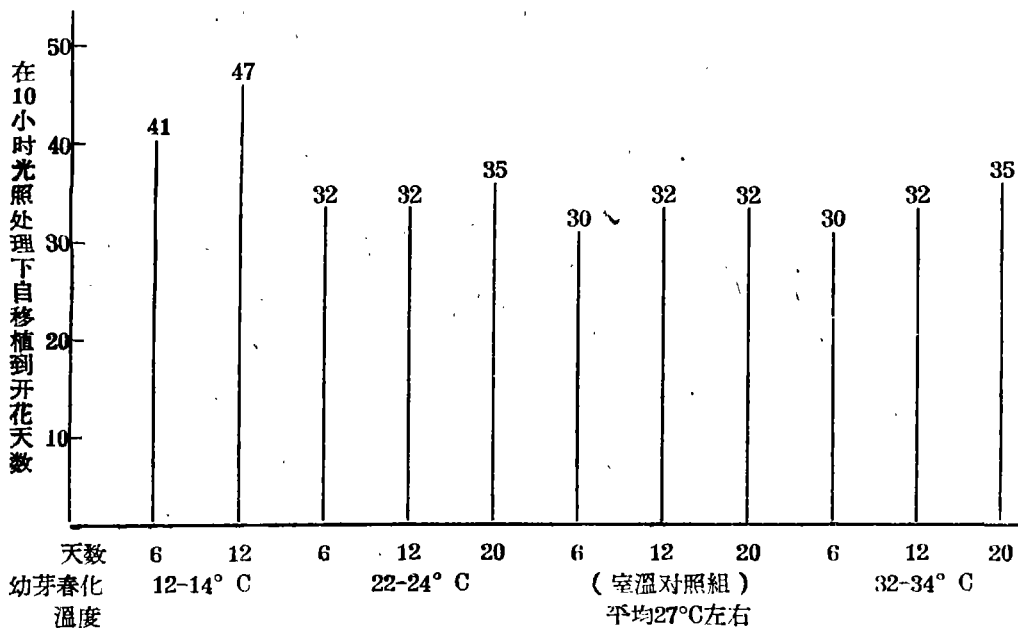
先从水稻短种的种子春化处理的試驗結果来看(表I)。給以不同温度, 不同天数处理, 在10小时光照下的植株所有春化处理組与对照組相比較, 无论分蘖、拔节、抽穗和开花各期天数的相差无几, 也就是說春化反应很不明显, 以抽穗期来比較各春化处理組与对照組之比在温度25℃左右者基本相同, 从播种到抽穗都是35至36天, 其余各組相差仅为1至3天。

表1 水稻“短种”經种子春化处理后在8小时日照下对植株发育的比較
(1957年5月13日播种)

春化 温度	发育 春化 天数	分蘖日期	拔节日期	抽穗		开花日期
				日期	播种至抽穗 天数	
14—16℃	6天	3/6	14/6	18/6	36	21/6
	12天	3/6	12/6	18/6	36	19/6
	20天	31/5	14/6	18/6	36	20/6
19—21℃	6天	1/6	14/6	19/6	37	20/6
	12天	2/6	14/6	20/6	33	21/6
	20天	2/6	13/6	20/6	38	21/6
24—26℃	6天	29/5	12/6	17/6	35	20/6
	12天	2/6	13/6	18/6	36	20/6
	20天	2/6	13/6	17/6	33	19/6
29—31℃	6天	2/6	12/6	17/6	35	20/6
	12天	1/6	12/6	18/6	36	21/6
	20天	1/6	12/6	18/6	36	21/6
34—36℃	6天	1/6	12/6	19/6	37	21/6
	12天	2/6	13/6	18/6	36	20/6
	20天	29/5	13/6	18/6	36	20/6
对	照	3/6	14/6	17/6	35	19/6

再从水稻“短种”幼苗春化处理的试验结果来看(图1), 给以不同温度, 不同天数, 在14小时长日照下进行幼苗处理后移植于10小时短日照下使其顺利地通过光照阶段。经过幼苗春化处理的各组与其对照组比较, 以开花期而论, 除低温组(12—14°C)外其余各组都与其对照的开花天数相同或延迟两三天, 即便与未经春化处理的直播植株(10小时光照组数据见表2)相比, 其开花天数亦没有显著的不同。因此我们认为“短种”品种在22—34°C之间的温度内春化反应没有显明效果, 至于在较低温度(12—14°C)下春化处理的植株与对照组比较, 其开花期有显著的延迟, 在12°C—14°C处理20天者, 没有等到开花即行死亡, 而6天和12天者虽然开花但不结实, 这样事实只能说明水稻“短种”的幼苗在较低温度下受到寒害的影响, 不可与春化反应相提并论。

图1 水稻“短种”幼苗在14小时光照下经不同春化处理后的开花天数



关于水稻的春化阶段是否存在以及春化反应是否明显的问题, 在我们单一品种的试验结果中, 不可能得出正确的结论, 只就“短种”这一个晚造品种来说, 以它的种子春化及幼苗春化试验结果和光照阶段感光期的开始来看, 我们认为依其本性而论, 是没有春化阶段的, 即是有, 亦是很短。水稻“短种”系一种广东潮安地区的晚造品种, 它的短日性是严格的, 当晚造播种季节正值长日照时期, 因此在秧苗时期及插秧后的返青时期, 都由于幼苗不能满足光照阶段所需要的光照条件(约12—12.5小时日照)以致停留在植株的营养生长时期, 亦可以叫做第一发育阶段, 等到秋季日照转短以后, 当日照长度适合于植株光照阶段发育要求时, 便开始作用于植株, 经过植株生长锥的量变到质变过程, 将转入生殖器官形成时期, 这就是由第一阶段转入第二阶段——光照阶段。因此水稻“短种”第一发育阶段的存在或延续时期的长短, 不是决定于第一阶段的温度条件而是决定于光照阶段所适合的光照长度条件的存在或到来的迟早。

(二) 光照阶段的分析:

1) 不同光照长度对于“短种”的光照阶段发育的影响: 水稻“短种”对光照长度的反应非常敏感, 因光照长度的不同而有显著的差异(表2)。自8—11小时光照长度都可以很顺利地导致着“短种”植株光照阶段的通过, 它们的抽穗期都是在出苗后30—33天之间, 其中以10小时日照处理者最为迅速(30天)。在12小时日照下植株亦能相当顺利地地完成其光照阶段的发育, 只是较10小时日照的抽穗期或开花期都延迟了7天之久。至于在12.5小时日照处理下的植株, 拔节期显著地延迟(出苗后49天), 直到试验结束时尚未抽穗开花。在13小时光照或以上的植株全部不拔节不抽穗。从我们三次试验结果来看, 水稻“短种”光照阶段有效光长度为8—12小时的短日照, 其中以10小时日照的效应最大, 12.5小时以上的日照长度则不能导致植株进入光照阶段, 因此水稻“短种”光照阶段的临界光照长度约为12.5小时。

表2 水稻“短种”对不同光照长度的反应(第三次试验1957年5月至7月)

光照长度 发育时期 (日/月)	三叶期	分蘖期	拔节期	抽穗期		开花期
				日期	出苗后天数	
8小时	4/6	13/6	19/6	29/6	32天	30/6
9小时	4/6	13/6	19/6	28/6	31天	29/6
10小时	4/6	13/6	18/6	27/6	30天	28/6
11小时	4/6	13/6	19/6	30/6	33天	1/7
12小时	4/6	13/6	22/6	4/7	37天	5/7
12.5小时	4/6	13/6	16/7	—	—	—
13小时	4/6	13/6	—	—	—	—
自然日照	4/6	13/6	—	—	—	—
14小时	4/6	13/6	—	—	—	—
16小时	4/6	13/6	—	—	—	—

在自然界中植株接受外界光照条件, 其光照长度是逐日变化的, 而我们的试验设计都是以不变的光照长度处理的, 究竟植株对此二者光照条件的反应是否有着显著的不同? 为了回答这个问题我们做了如下的试验, 兹将处理设计与试验效果列入表3。

乙组与丙组的抽穗期相同(7月23日), 自处理期至抽穗期为26天, 这说明乙、丙两组都是同样顺利地同时完成了他们的光照阶段, 因此可以肯定: 不变的光长度和渐变的光长度对于植株的作用是没有显明的不同, 至于甲组的抽穗期或开花期比乙、丙两组延迟了2天这是因为甲组从12小时光照开始的, 而12小时日照对于光照阶段的通过不若8小时的那样顺利, 因此甲组比乙组抽穗期延迟了两天是可以理解的。

表 3 水稻“短种”对其光照阶段有效光长度渐变处理的反应

(1957年5月至7月)

处 理 設 計				試 驗 結 果				
組別	出苗后处于自然日照下的天数	光长度渐变处理期 (出苗后第31天→第54天)	处于自然日照下 自出苗后第31天起至試驗結束止	抽 穗 期			开 花 期	
				日期	出苗后 天 数	自处理期至 抽穗期天数	日 期 (日/月)	出 苗 后 天 数
甲	30	由12小时逐日减10分钟变为8小时	同 上	25/7	53	23	26/7	53
乙	30	由8小时逐日加10分钟变为12小时		23/7	56	26	24/7	57
丙	30	自始至終 10 小时 (对照)		23/7	56	26	24/7	57

2) 对“短种”光感期开始与结束的测定: 水稻“短种”对于短日照的敏感反应, 在其生育过程中有一定的阶段性。从表4試驗結果看来, 当植株出苗后处在8小时短日照下13天以内(指表4中5—13天), 移至长日照中都不能抽穗开花, 这说明給以植株13天的短日照, 它們还不能通过光照阶段, 因此不可能抽穗开花。当植株获得14—15天的短日照后虽然移至长日照下, 但是有10%的植株可以抽穗开花, 16天以上者全部抽穗开花, 因此我們认为水稻“短种”经过16天8小时短日照的照射即可通过光照阶段, 但是16天以后移至长日照下虽然植株可以通过光照阶段, 可是长日照对于植株的发育速度还起着阻滞作用, 延缓了抽穗和开花的日期, 延缓的天数随短日照处理天数的减少而增加, 直到24—25天以后(四次試驗的結果中有3次是24—25天)移至长日照下才可以与对照(8小时)的抽穗期一致, 这样可以说明植株在8小时日照下, 经过24—25天之后, 植株对任何光照长度均不起敏感作用。由此看来, “短种”对光照长度的光感期的结束是在出苗后24天。

当植株处在16小时长日照下, 由于得不到短日照的发育条件, 始終停留在营养阶段, 这就是說, 植株在长日照控制下, 不可能进入光照阶段, 这种长日照控制对水稻“短种”从出苗第一天起就发生阻滞作用, 延缓的天数随长日照处理天数而递增。在8小时短日照下的植株(对照), 在出苗后32天抽穗; 停留在16小时长日照下仅一天而轉入8小时日照的植株, 其抽穗期就是33天, 这就说明了植株出苗后第一天就对光照长度发生敏感作用。因此我們认为, 水稻“短种”光照阶段光感期是从出苗后就可以开始。这样看来, 当植株幼苗期沒有长日照存在也就沒有第一阶段可言; 反之, 第一阶段要求长日照的条件, 这个条件的存在越长第一阶段则越长。

从穗的发育情况来看, 当植株过早地从长日照移入短日照(8小时)中, 穗长与每穗枝数减少, 每穗总粒数显著降低, 而不实率却显著增加; 而经过32天的长日照处理, 然后移入短日照中的植株, 其穗的发育則显著良好(表5)。由此可见, 植株出苗后即处在长日照下, 第一阶段的发育过程得以持續进行, 約莫经过一个月的时期, 将有利于植株的生长和发育, 因而获得了穗长与每穗粒数增加以及不实率减少的效果。尽管我們可以給予短日照, 使植株迅速地进入第二阶段, 可是对于保証植株正常的生长发育和提高产量, 通过第一阶段的发育过程对于水稻(短种)却是完全必要的。当植株处在长日照中经过12天或者更长的时间, 然后才移入短日照中, 都是经过26天左右便达到抽穗期;

可是, 接受长日照天数較少的植株, 在移入短日照后須經26天以上的天数才能抽穗。可见第一阶段的存在是有利于稻穗正常发育的。

表 4 在长、短光照經過不同天数处理后移至短、长光照下植株发育期
(日/月)的比較 (第三次試驗1957年5月至7月)

开始的光照长度	处 理 的 天 数	发育时期 移入的光照长度	三叶期	分蘖期	拔节期	抽 穗 期		开花期
						日 期	出苗后的天数	
8 小 时	5	16 小 时	4/6	12/6	—	—	—	—
	8		4/6	12/6	—	—	—	—
	11		4/6	12/6	—	—	—	—
	12		4/6	12/6	—	—	—	—
	13		4/6	12/6	—	—	—	—
	14		4/6	12/6	23/6*	6/7*	40	7/7
	15		4/6	13/6	23/6	6/7*	40	7/7
	17		4/6	13/6	29/6	2/7	35	3/7
	18		4/6	13/6	19/6	2/7	35	3/7
	19		4/6	13/6	19/6	2/7	35	3/7
	20		4/6	13/6	19/6	2/7	35	3/7
	21		4/6	13/6	19/6	2/7	35	3/7
	22		4/6	13/6	19/6	2/7	35	3/7
	23		4/6	13/6	19/6	2/7	35	3/7
	24		4/6	13/6	20/6	2/7	35	3/7
	25		4/6	13/6	19/6	1/7	34	2/7
	26		4/6	13/6	19/6	29/6	32	30/6
	27		4/6	13/6	19/6	29/6	32	29/6
	30		4/6	13/6	19/6	29/6	32	30/6
8 小时光照处理			4/6	13/6	19/6	29/6	32	30/6
16 小 时	1	8 小 时	4/6	13/6	20/6	30/6	33	1/7
	2		4/6	13/6	19/6	1/7	34	2/7
	3		4/6	13/6	19/6	30/6	33	2/7
	4		4/6	13/6	20/6	30/7	33	2/7
	6		4/6	13/6	21/6	1/7	34	2/7
	9		4/6	13/6	22/6	3/7	36	4/7
	12		4/6	13/6	27/6	5/7	38	6/7
	15		4/6	13/6	27/6	8/7	41	9/7
	24		4/6	13/6	6/7	14/7	47	15/7
	27		4/6	13/6	9/7	16/7	49	17/7
	32		4/6	13/6	14/7	25/7	58	26/7
16 小时光照处理			4/6	13/6	—	—	—	—

* 仅达10%者

表 5 不同长日照处理天数对稻穗发育的影响(20个样品的平均值)

植株先处于16小时中 经过下列不同天数后 移入8小时短日照中	穗长(厘米)	每穗枝数	每穗总粒数	不实率(%)
3	15.4	4.7	39.5	97.9
6	15.7	4.7	41.8	93.3
9	16.1	5.0	40.3	94.9
12	16.0	5.1	42.5	80.1
15	17.9	5.5	54.5	46.7
32	18.9	7.1	77.2	19.2

3) 不同光照长度对结实器官发育的影响: 关于水稻结实器官发育过程的研究是以剥生长锥的方法逐日观察和固定切片标本相对照, 系统地检查生长锥和幼穗分化的变化并结合不同日照长度对植株生长锥和幼穗的发育情况加以比较, 兹将水稻“短种”光照阶段不同的有效光长度对其结实器官的形成过程的发育速度与生长锥的长度比较如下。

生长锥从开始分化起到花器官完全形成止, 在8小时日照下约需12—14天。当给以10小时日照, 生长锥分化和幼穗形成较为迅速, 比8小时者提前1—2天。在11小时日照下的植株, 其生长锥分化和幼穗形成的过程为15—18天, 比前者延迟约3天。至于在12小时光照下者自生长锥开始分化到结实器官完全形成共需时约17—16天, 比10小时者慢5—7天。总起来说, 在这4个不同光照长度处理下的植株, 其生长锥和幼穗形成过程约为10—18天, 以10小时者为最快, 8小时次之, 11—12小时者又次之。

不同光长度对已分化的生长锥长度的影响, 一般来说, 日照较长者(11—12小时), 其生长锥的长度是比较长些。

了解水稻晚造品种的光照阶段规律无论对于农业生产实践和良种选育研究工作, 都有重要意义, 例如象水稻“短种”这一类型的品种, 当我们了解他们光照阶段有效光长度, 临界光长度, 光感期的开始与结束, 生长锥分化的开始及幼穗发育过程等规律, 这些资料〔1〕对于播种期及插秧期的决定, 如何把第一阶段与第二阶段的配合协调, 使其生长与发育平衡, 以符合于生产的要求; 〔2〕对于排灌、追肥, 如何掌握阶段发育过程, 尤其是生长锥分化及幼穗形成的过程, 合理安排排灌追肥等农业措施, 将对于丰产有决定性的意义; 〔3〕对于品种在不同纬度地区的引种与驯化更有指导意义; 〔4〕对于杂交育种工作不只是提供了品种发育特性的资料, 同时我们可以控制它的发育条件, 叫它在那天开花, 就可以在那一天开花, 这对于有性杂交的进行提供了方便的工作条件。

四、总 结

1) 水稻“短种”, 无论种子春化或幼苗春化, 从15°—35℃温度, 从6—20天的春化处理, 没有明显的春化效果。但幼苗在12—14℃的温度下春化6、12、20天都因受到低温寒害, 不等程度地延迟了抽穗或出现早期死亡。

2) 水稻“短种”对光照长度的反应很灵敏,其有效光感长度为8—12小时,植株在10小时日照下,光照阶段发育的通过很迅速,从出苗到抽穗仅为30天,12.5小时约为“短种”的光照长度的临界度,超过这个光照长度,就不能抽穗开花。

3) 在有效光照长度范围内,固定的光照长度和渐变的光照长度对于植株通过光照阶段的发育无明显差异。

4) 水稻“短种”在短日照下,对光照长度光感期是从出苗后第一天到第24天结束,但植株在8小时短日照下,经过16天以上即可完成它的光照阶段发育,可以抽穗开花。

5) 水稻“短种”在8、10、11及12小时光照长度下培育,出苗后9—13天(12小时者为9—17天)生长锥开始分化,再经10—18天可以完成从生长锥到幼穗形成的全部过程,以10小时光照处理者为最快,仅需10—13天就完成了结实器官形成的整个过程。

参 考 文 献

[1] 中山大学生物系植物生理教研组, 1957. 光照长度对水稻“短种”结实器官形成的作用. 科学通报, 19: 589—590.

[2] 王仲产, 黄家漳, 何伟, 1958. 水稻“短种”光照阶段发育特性的初步分析(简报), 广东科联第一期, 13—18.

[3] 付家瑞, 1959. 光照长度对海岛棉发育的影响初步报告, 中山大学学报 4: 76—91.

[4] 唐锡华, 刘日新, 1956. 水稻结实器官的形态建成, 植物生物学通讯 5: 60—64.

[5] 唐锡华, 刘日新, 1955. 稻穗的发育形态, 植物学报 4(2): 167.

[6] 唐锡华, 刘日新, 1956. 水稻茎生长点分化与光照发育阶段的关系, 植物学报, 5(3): 279—296.

[7] 唐锡华, 1959. 关于春作物的春化发育阶段, 植物学报 8(2): 144—153.

[8] 唐锡华等, 1955. 水稻光照阶段分析初步试验, 植物生理学通讯, 1955年第3期.

[9] 裴辉塔, 严富准, 1959. 越南几种水稻的光照阶段的研究, 植物生理学通讯, 第3期, 1—22页.

[10] 杜布洛维娜(B.A.) 1956. 某些水稻品种光照阶段的研究结果, 苏联农业科学, 1956, 10, 524—527.

[11] 瑪德日洛娃(Л.А.) 1956. 水稻器官发生的主要阶段及其若干特性, 苏联农业科学, 1957, 5: 229—235.