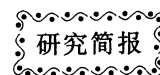


DOI: 10.3724/SP.J.1006.2012.01734



开花期低温胁迫对四川攀西稻区水稻开花结实的影响

张荣萍^{1,2} 马 均^{1,*} 蔡光泽² 孙永健¹

¹ 四川农业大学水稻研究所 / 农业部西南作物生理生态与耕作重点实验室, 四川温江 611130; ² 西昌学院, 四川西昌 615013

摘 要: 以 3 种籼稻品种和 3 种粳稻品种为试验材料, 利用人工气候室在开花期进行低温胁迫处理, 研究了低温胁迫对攀西稻区籼、粳稻开花和结实及两者间关系的影响。结果表明, 开花期低温胁迫下籼稻和粳稻的开花习性、花药和花粉特性和结实表现不同。常规粳稻开花对低温有较强的耐冷性。低温胁迫下籼稻品种(组合)花药体积、花药开裂率、可育花粉率、柱头着花粉数和柱头花粉萌发率较对照降低幅度均比粳稻品种(组合)大; 籼稻品种(组合)各产量构成因素较对照降低幅度比粳稻品种(组合)大。相关分析表明, 结实与水稻花药和花粉主要性状有密切关系。开花期低温胁迫影响花药和花粉发育成熟, 使花药不能正常开裂、散粉不足, 可育花粉率和柱头花粉萌发率降低, 直接影响受精结实, 成为结实率降低的主要原因之一。

关键词: 籼稻; 粳稻; 低温; 开花期; 开花; 结实

Effects of Low Temperature Stress during Flowering Stage on Flowering and Seed Setting of Rice in Panxi Region, Sichuan Province

ZHANG Rong-Ping^{1,2}, MA Jun^{1,*}, CAI Guang-Ze², and SUN Yong-Jian¹

¹ Rice Research Institute, Sichuan Agricultural University / Key Laboratory of Crop Physiology, Ecology, and Cultivation in Southwest, Ministry of Agriculture, Wenjiang 611130, China; ² Xichang College, Xichang 615013, China

Abstract: An experiment was conducted in growth chamber with low temperature treatments during flowering stage using three *indica* and three *japonica* rice varieties (combinations) to study the effects of low temperature stress on flowering and setting. The results showed that there were different responses and characteristics of flowering, anther, pollen, setting, and their relationship between *indica* and *japonica* to low temperature stress during flowering stage. The conventional *japonica* rice had high cold tolerance to low temperature. In comparison with control, the reduction range of the anther volume, anther dehiscence rate, pollen fertility rate, pollen number on stigma and germination rate of pollen on stigma of *indica* rice varieties (combinations) under low temperature stress was larger than that of *japonica* rice varieties (combinations). Under low temperature stress during flowering stage, the reduction range of yield components of *indica* rice varieties (combinations) was greater than that of *japonica* rice varieties (combinations). The correlation analysis showed a close relation between the seed setting of rice and the main characters of anther and pollen. It is clear that low temperature stress affects the development and maturation of anther and pollen, further blocks anther dehiscence, resulting in insufficient pollen dissemination on stigma. Meanwhile, low temperature stress also reduces pollen viability and germination ability, and directly affects fertilization and seed setting, which is one of the major reasons for reducing seed setting rate.

Keywords: *Indica* rice; *Japonica* rice; Low temperature; Flowering period; Flowering; Seed setting

水稻是世界第二大粮食作物, 年种植面积约 1.5 亿公顷^[1], 而低温冷害是稻作生产中的一个世界性问题, 据报道全世界每年有 1 500 万公顷以上的稻作受到低温威胁, 共有 24 个国家存在严重的低温冷害问题^[2-4]。低温冷害也是我国稻作生产中的一大限制因子, 在我国北方稻区, 以

及南方高海拔稻区每 3~5 年就发生一次较大的低温冷害^[5-7], 全国因低温每年要损失稻谷 50~100 亿千克^[8]。四川省盆周山区的攀西高原地区海拔较高, 抽穗扬花期遭遇低温冷害问题尤为突出, 给该区粳稻和籼稻生产带来严重威胁^[9]。国内外学者就水稻苗期或孕穗期耐冷水稻资源的鉴定

本研究由四川省教育厅青年基金项目“攀西高原稻区籼、粳稻耐冷性生理研究”(09ZB076)资助。

* 通讯作者(Corresponding author): 马均, E-mail: majunp2002@163.com

第一作者联系方式: E-mail: zhzhrrpp@163.com

Received(收稿日期): 2012-01-16; Accepted(接受日期): 2012-06-06; Published online(网络出版日期): 2012-07-03.

URL: http://www.cnki.net/kcms/detail/11.1809.S.20120703.0858.201209.0_006.html

和耐冷性评价指标的筛选及遗传机理开展了大量研究^[10-14], 前人研究已表明, 水稻在减数分裂期遭受低温胁迫会造成小花退化或花粉发育不全而使花药不开裂散粉和花粉不育, 导致严重减产^[13-14]。前人关于生育后期特别是抽穗开花期温度对水稻开花和结实影响的研究, 籼稻主要集中在高温方面, 对粳稻主要是耐冷资源的鉴定和耐冷性评价指标的筛选, 而关于低温对籼稻和粳稻、杂交稻和常规稻枝梗开花习性、花药和花粉特性, 及开花与结实的比较和关系方面的研究较少。本试验主要探讨开花期低温胁迫对攀西稻区籼、粳稻开花和结实及两者间关系的影响及其伤害机理, 旨在为攀西高原稻区水稻生产中减轻和防御抽穗开花期低温伤害提供理论参考。

1 材料与方法

1.1 试验材料

选用立体气候明显的攀西高原稻区的西昌广泛推广种植的籼稻、粳稻两种类型的品种(组合) 6 个(表 1), 其品种开花持续时间基本一致, 抽穗 7~8 d 后开花基本结束。

表 1 供试水稻品种
Table 1 Varieties of rice used in the experiment

类型 Type	品种 Variety
杂交籼稻	冈优 527, 汕优 63
Hybrid <i>indica</i> rice	Gangyou 527, Shanyou 63
常规籼稻	昌米 011
Conventional <i>indica</i> rice	Changmi 011
杂交粳稻	云光 101
Hybrid <i>japonica</i> rice	Yunguang 101
常规粳稻	楚粳 26, 合系 22-2
Conventional <i>japonica</i> rice	Chujing 26, Hexi 22-2

1.2 试验设计

1.2.1 试验方法 试验于 2009 年和 2010 年在西昌学院试验农场和人工气候室进行, 因 2009 年为预备试验, 所以本文主要用 2010 年数据。

种子消毒浸种 2 d, 于 3 月 15 日播种, 采用湿润育秧, 四叶一心时移栽, 小区面积 $6.0 \text{ m} \times 2.6 \text{ m} = 15.6 \text{ m}^2$, 小区间隔 30 cm, 3 次重复。以每穴 2 苗移栽, 常规粳稻为 $16.7 \text{ cm} \times 13.3 \text{ cm}$ (45 万穴 hm^{-2}), 常规籼稻和杂交粳稻为 $20.0 \text{ cm} \times 16.7 \text{ cm}$ (30 万穴 hm^{-2}), 杂交籼稻为 $20 \text{ cm} \times 20 \text{ cm}$ (25 万穴 hm^{-2})。按当地常规栽培技术进行田间管理。

当材料进入孕穗期(即剑叶叶枕距处于 $-2 \sim -5 \text{ cm}$)时, 每品种选取 50 穴生育进程和长势基本一致的稻株, 带泥移栽入盆钵, 盆钵高 35 cm, 直径 30 cm, 每盆装过筛沙壤土 18 kg, 施肥量按每 1 kg 土施纯氮 0.02 g, P_2O_5 0.008 g, K_2O 0.024 g, 每盆 1 穴, 每品种 50 盆。移栽后及时补水以保持盆钵中有浅水层, 摆放于露天农场空地待试验用。

1.2.2 试验处理 当盆钵中各品种稻株抽穗第 1 天时, 选择同日抽穗且发育良好的单穗挂牌标记, 每品种、每处理各取 15 盆分别移入人工气候室低温处理, 楚粳 26、合系 22-2、昌米 011、云光 101、冈优 527、汕优 63 开始处

理的时间分别为 7 月 20 日、7 月 21 日、7 月 25 日、7 月 26 日、7 月 29 日、8 月 1 日。人工气候室设定程序自动控制, 白天相对湿度 70%, 晚上相对湿度 75%, 光照 $150 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, 光照处理时间为 8:00~20:00。设 18°C 和 15°C 两个低温处理, 18°C 低温处理的最低温度和最高温度分别为 14°C 和 22°C , 15°C 低温处理的最低温度和最高温度分别为 11°C 和 19°C ; 室外放置的对照处理 7 月 20 日至 8 月 5 日平均最低温度、平均最高温度和平均温度分别为 19.5°C 、 30.1°C 和 23.7°C (图 1), 低温处理 5 d 后移至室外自然条件下至成熟。

1.3 测定项目与方法

处理第 2 天下午 18:00 开始从标记穗中用记号笔标记第 2 天将要开花的特定位颖花, 即穗上最顶部的 3 个一次枝梗上从上往下数的第 3、第 4 和第 5 朵颖花, 每个穗上共有特定颖花 9 朵, 第 2 天上午 9:00~11:30 和下午 4:00~6:00 分别从每个材料中随机选 40~60 个来自不同穗子的特定位颖花用于测定。

1.3.1 花药大小 用镊子剥取即将开颖的特定颖花 15 个置载玻片上, 在显微镜下测定花药的长度(L)和宽度(W), 并利用公式 $V=0.34LW^2$ 计算花药体积。

1.3.2 花药花粉数和花药开裂率 剥取即将开颖的花药 10 个于离心管中, 加入 10%蔗糖溶液 1~2 滴, 用玻棒压花药使其破裂, 再加入 10%蔗糖 5 mL, 稍微振荡后经 40 目铜丝网过滤在刻度离心管中离心(100 转 min^{-1}) 5 min, 弃去上清液后再用 10%蔗糖定容, 将花粉粒悬浮液滴在血球计数板上, 在显微镜下观察计数, 重复 5 次, 求其平均值, 即为花药花粉数(A)^[15]。取当天开花但已闭颖的 15 个花药为材料, 经上述各步骤, 得到残留在花药中的花粉数(B)。A-B=花药开裂率^[15]。

1.3.3 可育花粉率 剥取即将开颖的花药 10 个于载玻片上, 加 2~3 滴 1% I-KI 溶液, 用镊子将其捣碎混匀, 在显微镜下随机选取 15 个视野统计可育花粉(全染)率与不育花粉(不染)率^[15]。

1.3.4 花粉直径 剥取即将开颖的花药 6 个于载玻片上, 用镊子轻压使花粉散出, 在显微镜下测定花粉粒的直径, 每个花药的测定尽量在 5 min 内完成, 以防止花粉粒失水收缩。

1.3.5 柱头着粉数与柱头花粉萌发率 剥取当天已开花的雌蕊 20 只于载玻片上, 用醋酸洋红染色, 在显微镜下观察柱头上粘着的花粉数^[15]。另取当天开花的雌蕊 20 只, 置载玻片上, 于 25°C 、80%湿度条件下保湿培养, 24 h 后用 1% I-KI 溶液染色, 显微镜下观察柱头上花粉发芽数并计算花粉萌发率^[15]。

1.3.6 开花习性观察 每处理选取标记穗 5 穗, 记载每穗不同粒位颖花开花顺序。

1.3.7 考种 成熟时各品种取标记穗 30 穗考种, 测定每穗粒数、结实率、秕粒率、特定颖花结实率、千粒重, 计算标记穗的相对成穗率、相对结实率和相对冷敏指数。

标记穗相对成穗率(%)=[穗实粒数 5 粒以上(包括 5 粒)的有效穗/标记穗总穗数]×100

相对结实率(%)=(低温处理结实率/对照结实率)×100

相对冷敏指数(%)=[(对照结实率-低温处理结实率)/对照结实率]×100

1.4 数据处理与分析

用 Microsoft Excel 2003 整理数据, 在 SPSS11.5 中统计分析。

2 结果与分析

从第一个品种楚粳 26 进入人工低温气候室到最后一个品种汕优 63 离开的日期分别为 7 月 20 日和 8 月 5 日。在供试材料低温处理期间, 室外日平均气温都在 21.6~25.0℃ 范围内(图 1), 供试品种的室外开花结实未受到持续低温影响, 可作为开花期低温处理的自然对照(CK)。

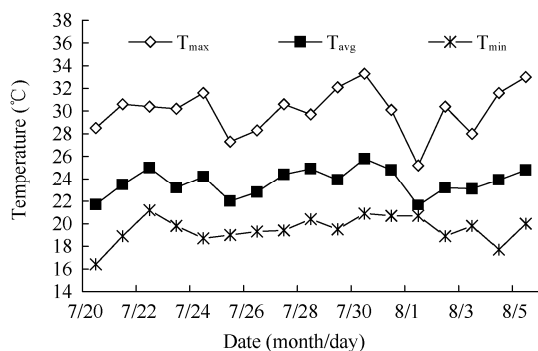


图 1 西昌 7 月 20 日至 8 月 5 日的气温变化(2010)

Fig. 1 Changes of air temperature from July 20 to August 5 in Xichang (2010)

T_{\max} 为日最高气温, T_{avg} 为日平均气温, T_{\min} 为日最低气温。
 T_{\max} stands for daily maximum temperature, T_{avg} stands for daily average temperature, T_{\min} stands for daily minimum temperature.

2.1 低温胁迫对籼、粳稻开花习性的影响

如图 2 和图 3 所示, 对照抽穗后 5 d 时 6 个水稻品种(组合)一次枝梗颖花开花率均大于 49%; 抽穗后 7 d 时均大于 90%。而低温处理下均较对照显著降低, 但不同类型的水稻开花时对温度的反应极不相同。杂交籼稻冈优 527、汕优 63 开花要求较高的温度, 在 18℃ 处理 5 d 期间总开花率分别为 6.09% 和 0; 在 15℃ 处理 5 d 期间开花率均为 0。但在低温处理结束后, 把处理稻株移到对照条件下生长时就开始大量开花, 抽穗后 7 d 时 18℃ 和 15℃ 处理下杂交籼稻的一次枝梗颖花开花率冈优 527 为 36.00% 和 16.68%, 汕优 63 为 20.73% 和 7.79%。而常规粳稻对低温的反应与杂交籼稻截然不同, 在 18℃ 和 15℃ 处理 5 d 期间开花相对较多, 楚粳 26 总开花率达 28.51% 和 22.87%, 合系 22-2 总开花率达 35.02% 和 30.09%; 处理结束后 2 d 时, 总开花率均在 45% 以上。而常规粳稻昌米 011 和杂交粳稻云光 101 开花对低温的反应介于上述两种类型之间。不同

低温处理对二次枝梗颖花开花的影响与一次枝梗相似, 但对第一次枝梗颖花开花影响更大(图 4 和图 5)。

由此可知, 不同类型的籼稻和粳稻品种(组合), 开花

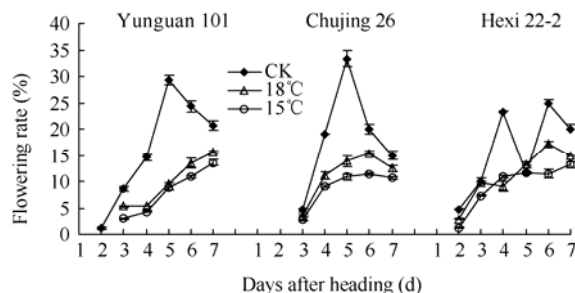


图 2 温度对籼稻一次枝梗开花的影响

Fig. 2 Effect of temperature on the flowering of first panicle branches of indica rice

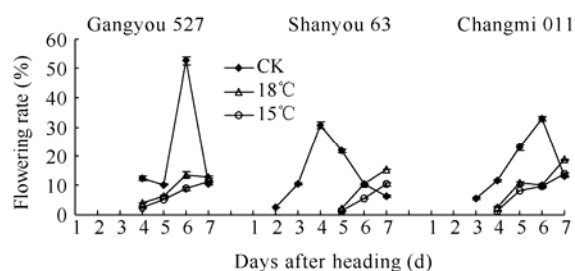


图 3 温度对粳稻一次枝梗开花的影响

Fig. 3 Effect of temperature on the flowering of first panicle branches of japonica rice

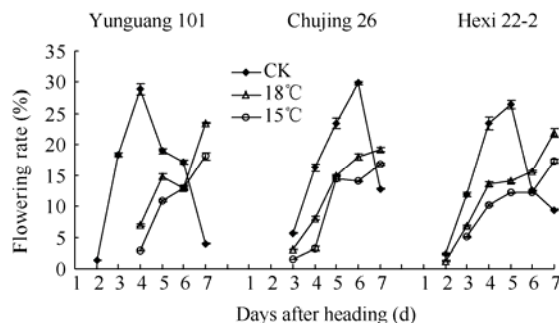


图 4 温度对籼稻二次枝梗开花的影响

Fig. 4 Effect of temperature on the flowering of secondary branches of indica rice

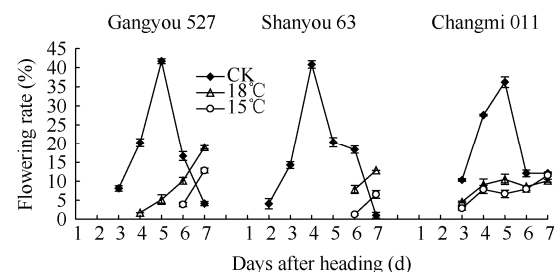


图 5 温度对粳稻二次枝梗开花的影响

Fig. 5 Effect of temperature on the flowering of secondary branches of japonica rice

对温度的反应是完全不同的两种温度生态类型: 常规粳稻开花对低温有较高的耐冷性, 颖受阻程度较杂交粳稻轻。

2.2 低温胁迫对籼、粳稻花药性状的影响

随胁迫温度降低, 水稻花药长度、花药宽度和花药体积较对照降低幅度增大(表 2)。18℃和 15℃处理下花药长度较对照降低幅度为汕优 63 (19.53%和 29.72%)>冈优 527 (18.90%和 25.97%)>昌米 011 (17.65%和 23.50%)>云光 101 (17.14%和 22.89%)>楚粳 26 (14.28%和 18.69%)>合系 22-2 (13.94%和 18.17%), 差异均达显著水平。低温胁迫下的花药宽度除 18℃处理的常规粳稻与对照差异不显著外, 花药宽度均比对照显著减小, 18℃处理与 15℃处理间差异显著。经相关分析发现, 花药体积与花药长度和花药宽度均呈极显著正相关(相关系数分别为 0.9799**和 0.9671**), 可见, 低温胁迫对花药长度和花药宽度的影响较大, 从而使得花药体积较对照显著降低, 18℃和 15℃处理下降幅为汕优 63 (43.18%和 66.59%)>冈优 527 (37.80%和 57.80%)>昌米 011 (36.36%和 55.45%)>云光 101 (32.81%和 49.64%)>楚粳 26 (24.90%和 38.02%)>合系 22-2 (22.08%和 33.18%)。表明粳稻花药受低温胁迫的伤害相对籼稻小, 其花药体积较大, 低温胁迫下花药长度缩短率和花药宽度缩小率较小。

2.3 低温胁迫对籼、粳稻花粉性状的影响

开花期 18℃和 15℃低温处理下, 籼稻品种(组合)花药中的总花粉数均比对照显著减少, 降幅汕优 63>冈优 527>昌米 011; 而粳稻中除 15℃处理下云光 101 和楚粳 26 比对照显著降低外, 其余差异不显著(表 3)。低温胁迫对可育花粉率的影响也明显, 18℃和 15℃处理下可育花粉率较对照下降幅度为汕优 63 (41.45%和 62.60%)>冈优 527 (34.45%和 61.13%)>昌米 011 (12.89%和 38.33%)>云光 101 (11.50%和 36.02%)>楚粳 26 (6.91%和 17.60%)>合系 22-2 (4.67%和 16.93%), 除 18℃处理下常规粳稻合系 22-2 与对照差异不显著外, 其余均达显著水平; 18℃处理与 15℃处

理间差异显著(表 3)。

低温胁迫下水稻花药开裂率较对照显著降低(降幅为汕优 63>冈优 527>昌米 011>云光 101>楚粳 26>合系 22-2), 18℃处理下比对照低 8.74~22.24 个百分点, 15℃处理下比对照低 19.88~44.02 个百分点(表 3)。开花期低温胁迫下花粉直径均比对照显著降低, 且汕优 63>冈优 527>昌米 011>云光 101>楚粳 26>合系 22-2, 15℃处理显著低于 18℃处理。经相关分析发现, 花粉直径与花药开裂率呈极显著正相关(相关系数 $r=0.9955^{**}$)。18℃处理下除杂交籼稻柱头着花粉数显著减少外, 其余品种与对照差异不显著; 而 15℃处理下各品种水稻柱头着花粉数比对照均显著减少, 降低幅度为汕优 63 (34.29%)>冈优 527 (31.25%)>昌米 011 (26.67%)>云光 101 (21.21%)>楚粳 26 (18.42%)>合系 22-2 (16.13%)。进一步分析表明水稻柱头的着花粉粒数由花药开裂率决定, 二者呈极显著正相关(相关系数 $r=0.8755^{**}$)。

低温胁迫下水稻柱头花粉萌发率均比对照显著降低, 18℃和 15℃处理下降低幅度为汕优 63 (40.01%、74.10%)>冈优 527 (34.56%和 67.48%)>昌米 011 (22.14%和 53.30%)>云光 101 (20.47%和 48.24%)>楚粳 26 (17.90%和 37.50%)>合系 22-2 (17.79%和 36.88%), 15℃处理显著低于 18℃处理(表 3)。经相关分析发现, 柱头花粉萌发率与柱头着花粉数、可育花粉率均呈极显著正相关(相关系数分别为 $r=0.8564^{**}$ 和 $r=0.9455^{**}$), 可见柱头花粉萌发率主要受柱头着花粉数和可育花粉率 2 个因素影响。

2.4 低温胁迫对籼、粳稻产量构成的影响

开花期低温胁迫下, 各处理间单穗产量差异达极显著水平($F=26.46^{**}$, $\text{Sig}=0.000$), 18℃和 15℃处理下单穗产量较对照显著降低, 降低幅度为汕优 63 (48.74%和 79.37%)>冈优 527 (47.60%和 73.72%)>昌米 011 (41.03%和 57.45%)>云光 101 (26.49%和 55.35%)>楚粳 26 (22.55%和 35.51%)>合系 22-2 (19.15%和 31.84%); 15℃处理显著低于 18℃处理(表 4)。

表 2 开花期低温胁迫对花药性状的影响

Table 2 Effects of low temperature stress during flowering stage on the anther characters of rice

性状 Trait	处理 Treatment	冈优 527 Gangyou 527	汕优 63 Shanyou 63	昌米 011 Changmi 011	云光 101 Yunguang 101	楚粳 26 Chujing 26	合系 22-2 Hexi 22-2
花药长 Anther length (cm)	Control	3.06±0.12 a	2.97±0.05 a	3.04±0.09 a	3.36±0.21 a	3.28±0.08 a	3.51±0.01 a
	18℃	2.48±0.25 b	2.39±0.08 b	2.50±0.42 b	2.78±0.14 b	2.81±0.06 b	3.02±0.11 b
	15℃	2.26±0.02 c	2.09±0.14 c	2.32±0.25 c	2.59±0.13 c	2.67±0.17 b	2.87±0.15 b
花药宽 Anther width (cm)	Control	0.45±0.01 a	0.42±0.08 a	0.46±0.12 a	0.47±0.24 a	0.48±0.15 a	0.51±0.11 a
	18℃	0.39±0.06 b	0.35±0.02 b	0.41±0.25 b	0.42±0.02 b	0.45±0.03 a	0.48±0.35 a
	15℃	0.34±0.12 c	0.28±0.11 c	0.36±0.09 c	0.38±0.03 c	0.42±0.08 b	0.46±0.04 b
花药体积 Anther volume (cm ²)	Control	0.21±0.01 a	0.18±0.05 a	0.22±0.02 a	0.25±0.10 a	0.26±0.02 a	0.31±0.05 a
	18℃	0.13±0.21 b	0.10±0.10 b	0.14±0.11 b	0.17±0.14 b	0.19±0.08 b	0.24±0.02 b
	15℃	0.09±0.01 c	0.06±0.17 c	0.10±0.06 c	0.13±0.08 c	0.16±0.04 c	0.21±0.22 c

标以不同字母的值差异达 5%显著水平。

Values followed by different letters are significantly different at 5% probability level.

表 3 开花期低温胁迫对水稻花粉性状的影响
Table 3 Effects of low temperature stress during flowering stage on the pollen characters of rice

性状 Trait	处理 Treatment	冈优 527 Gangyou 527	汕优 63 Shanyou 63	昌米 011 Changmi 011	云光 101 Yunguang 101	楚粳 26 Chujing 26	合系 22-2 Hexi 22-2
总花粉数 Total pollen number	Control	2645±2.10 a	3950±1.24 a	2448±1.35 a	3044±0.58 a	4697±1.48 a	2673±1.02 a
	18℃	2522±0.96 b	3705±1.56 b	2346±2.12 b	2974±3.02 ab	4601±1.03 ab	2628±2.52 a
	15℃	2388±2.30 c	3477±2.41 c	2255±2.23 c	2902±1.15 b	4498±2.89 b	2574±1.02 a
花药开裂率 Anther dehiscence rate (%)	Control	85.12±0.20 a	86.80±0.25 a	86.10±0.10 a	85.72±0.15 a	88.24±0.54 a	87.78±0.11 a
	18℃	62.88±0.14 b	57.42±0.27 b	70.10±0.18 b	73.51±0.26 b	77.90±0.06 b	79.04±0.04 b
	15℃	41.10±0.18 c	35.23±0.10 c	57.70±0.05 c	60.50±0.02 c	67.84±0.03 c	67.90±0.41 c
可育花粉率 Pollen fertility rate (%)	Control	86.67±0.12 a	85.82±1.01 a	87.03±1.35 a	87.64±0.74 a	90.07±0.25 a	92.21±1.12 a
	18℃	56.81±1.02 b	50.25±1.85 b	75.81±0.12 b	77.56±0.05 b	83.85±0.13 b	87.90±0.84 a
	15℃	33.69±0.41 c	32.10±1.36 c	53.67±0.25 c	56.07±1.62 c	74.22±0.12 c	76.60±0.24 b
花粉直径 Pollen diameters (μm)	Control	45.20±0.04 a	46.00±0.08 a	45.71±0.13 a	45.49±0.05 a	46.70±0.10 a	46.39±0.15 a
	18℃	34.71±0.07 b	32.20±0.15 b	38.11±0.02 b	39.69±0.03 b	41.82±0.07 a	42.31±0.23 a
	15℃	26.50±0.11 c	23.71±0.06 c	32.30±0.01 c	33.61±0.14 c	37.09±0.11 b	37.2±0.04 b
柱头着粉数 Pollen number in stigma	Control	32±2.07 a	35±1.11 a	30±0.74 a	33±0.36 a	38±1.51 a	31±1.02 a
	18℃	26±0.30 b	28±0.56 b	27±0.85 a	30±0.77 a	35±1.24 a	29±1.15 a
	15℃	22±0.81 c	23±0.44 c	22±1.22 b	26±0.39 b	31±0.33 b	26±0.15 b
柱头花粉萌发率 Germination rate of pollen in stigma (%)	Control	76.10±0.18 a	75.33±0.09 a	76.68±0.31 a	75.71±0.02 a	77.39±0.78 a	78.12±1.04 a
	18℃	49.80±1.56 b	45.19±0.05 b	59.70±0.24 b	60.21±0.31 b	63.54±0.77 b	64.22±0.52 b
	15℃	24.75±0.35 c	19.51±0.09 c	35.81±0.10 c	39.19±0.14 c	48.37±1.08 c	49.31±2.04 c

标以不同字母的值差异达 5%显著水平。

Values followed by different letters are significantly different at 5% probability level.

从产量构成因素看,低温胁迫对杂交籼稻每穗粒数影响较大,对粳稻尤其是常规粳稻每穗粒数影响相对较小。而低温胁迫对每穗实粒数的影响更明显,籼、粳稻的每穗实粒数较对照均显著降低,18℃和 15℃处理下降幅度为汕优 63 (45.28%和 76.40%)>冈优 527 (44.20%和 69.97%)>昌米 011 (37.24%和 52.03%)>云光 101 (21.92%和 49.76%)>楚粳26 (17.96%和 27.74%)>合系 22-2 (14.95%和 24.57%);15℃处理也显著低于 18℃处理。全穗结实率、特定颖花结实率较对照也显著降低,秕粒率显著增加,18℃和 15℃处理下秕粒率分别是对照的 1.30~1.94 倍和 1.65~2.29 倍。与对照相比,18℃处理对千粒重影响均不明显,15℃处理下千粒重显著降低,降幅为汕优 63 (19.71%)>冈优 527 (12.26%)>昌米 011 (12.11%)>云光 101 (9.81%)>楚粳 26 (8.42%)>合系 22-2 (5.73%)(表 4)。经相关分析可知,结实率、特定颖花结实率、千粒重与产量均呈极显著正相关,相关系数 r 分别为 0.876**、0.905**和 0.721**,而秕粒率与结实率、特定颖花结实率、千粒重、产量均呈极显著负相关,相关系数 r 分别为-0.960**、-0.941**、-0.532**和-0.784**。另外经灰度关联度分析可知,水稻主要产量要素与产量的关联度为特定颖花结实率(关联系数=0.6328)>结实率(关联系数=0.5947)>千粒重(关联系数=0.4573)>每穗粒数(关联系数=0.4235)>秕粒率(关联系数=0.2833),说明低温胁迫主要是通过影响其结实率,尤其

是特定颖花结实率的降低,导致产量降低。

根据相对结实率和相对冷敏感指数可知(表 4),抽穗开花期各品种相对耐冷性为合系 22-2>楚粳 26>云光 101>昌米 011>冈优 527>汕优 63。从图 6 也可看出,不同类型水稻品种间的结实率对低温的耐冷性是有差异的。为了更好地评价不同类型品种对低温胁迫的反应特性,用空壳率达 50%时的温度值来表示。冈优 527 为 18.5℃,汕优 63 为 18.7℃,昌米 011 为 17.9℃,云光 101 为 16℃,楚粳 26 和合系 22-2 均小于 15℃。说明粳稻的耐冷性强于籼稻,但同一类型品种耐冷性也不同。

2.5 花药和花粉主要性状与结实特征的关系

经相关分析发现(表 5),花药长度、花药宽度、花药体积、花药开裂率、花粉直径、可育花粉率、柱头着花粉数、柱头花粉萌发率与结实率均呈极显著正相关(相关系数 r 分别为 0.8926**、0.8892**、0.8604**、0.9494**、0.9519**、0.9561**、0.7921**和 0.9012**),与秕粒率均呈极显著负相关(相关系数 r 分别为-0.8860**、-0.9617**、-0.9122**、-0.8583**、-0.8708**、-0.7961**、-0.6490**和-0.9051**),与单穗产量均呈极显著正相关(相关系数 r 分别为 0.6390**、0.5038**、0.5107**、0.8116**、0.8267**、0.6848**、0.8813**和 0.8475**)。可知,水稻花药和花粉各主要性状与其籽粒结实之间有密切关系。

表 4 开花期低温胁迫对水稻结实和产量构成的影响

Table 4 Effects of low temperature stress during flowering stage on the seed setting and yield components of rice

性状	处理	冈优 527	汕优 63	昌米 011	云光 101	楚粳 26	合系 22-2
Trait	Treatment	Gangyou 527	Shanyou 63	Changmi 011	Yunguang 101	Chujing 26	Hexi 22-2
标记穗相对成穗率	Control	97.50±0.02 a	96.00±0.15 a	99.00±0.50 a	97.01±0.10 a	98.02±0.08 a	98.40±0.12 a
Relative spike rate of marked spike (%)	18℃	75.04±0.15 b	71.14±0.04 b	80.15±0.01 b	82.48±0.18 b	87.40±0.20 b	88.11±0.21 b
	15℃	70.21±0.10 b	65.18±0.6 b	73.38±0.05 b	77.72±0.15 b	80.91±0.17 b	82.25±0.02 b
每穗粒数	Control	152.50±1.12 a	187.00±0.10 a	140.80±0.05 a	139.50±0.38 a	131.90±0.28 a	120.50±0.12 a
Spikelets per panicle	18℃	141.90±1.09 b	172.33±0.72 b	131.20±0.12 a	130.50±1.15 a	125.50±0.34 a	116.78±1.08 a
	15℃	133.80±0.35 b	150.15±0.19 c	123.75±0.58 b	125.82±0.24 b	120.80±1.26 b	113.60±0.05 a
每穗实粒数	Control	117.77±0.01 a	139.05±0.03 a	105.94±0.11 a	109.82±0.23 a	106.06±0.12 a	98.64±0.01 a
No. of filled grains per panicle	18℃	65.72±0.21 b	76.09±0.05 b	66.49±0.02 b	85.75±0.16 b	87.01±0.07 b	83.89±0.12 b
	15℃	35.37±0.13 c	32.81±0.22 c	50.82±0.03 c	55.17±0.11 c	76.64±0.08 c	74.40±0.17 c
结实率	Control	77.23±0.04 a	74.36±0.03 a	75.24±0.12 a	78.72±0.28 a	80.41±0.10 a	81.86±0.08 a
Seed setting rate (%)	18℃	46.31±0.02 b	44.15±0.15 b	50.68±0.12 b	65.71±0.05 b	69.33±0.01 b	71.84±0.18 b
	15℃	26.43±0.03 c	21.85±0.25 c	41.07±0.34 c	43.81±0.33 c	63.44±0.21 c	65.49±0.11 c
特定颖花结实率	Control	89.68±0.03 a	91.12±0.05 a	87.51±0.14 a	90.35±0.01 a	92.82±0.08 a	92.16±0.19 a
Special fertility percentage (%)	18℃	56.50±0.18 b	45.37±0.21 b	58.80±0.11 b	64.30±0.10 b	71.41±0.06 b	75.60±0.03 b
	15℃	31.10±0.11 c	30.40±0.12 c	36.30±0.05 c	56.67±0.08 c	68.90±0.22 b	73.30±0.17 b
秕粒率	Control	5.48±0.02 c	6.59±0.14 c	6.05±0.08 c	5.64±0.22 c	4.48±0.05 c	3.77±0.06 c
Blighted grain rate (%)	18℃	10.64±0.16 b	13.58±0.13 b	9.81±0.20 b	8.70±0.10 b	6.56±0.05 b	4.89±0.04 b
	15℃	12.56±0.06 a	16.18±0.18 a	12.44±0.25 a	11.08±0.10 a	8.17±0.09 a	6.23±0.07 a
千粒重	Control	26.56±0.04 a	23.86±0.22 a	23.99±0.15 a	23.36±0.08 a	25.76±0.14 a	23.46±0.07 a
1000-grain weight (g)	18℃	24.94±0.02 a	22.35±0.15 a	22.54±0.20 a	21.99±0.09 a	24.32±0.77 a	22.30±0.16 a
	15℃	23.24±0.08 b	20.86±0.02 b	21.28±0.31 b	20.76±0.04 b	22.99±0.02 b	21.20±0.07 b
单穗产量	Control	3.13±0.01 a	3.32±0.03 a	2.54±0.11 a	2.57±0.09 a	2.73±0.05 a	2.31±0.02 a
Yield of single panicle (g)	18℃	1.64±0.05 b	1.70±0.04 b	1.50±0.08 b	1.89±0.04 b	2.12±0.03 b	1.87±0.06 b
	15℃	0.82±0.15 c	0.68±0.01 c	1.08±0.02 c	1.15±0.09 c	1.76±0.01 c	1.58±0.07 c
相对结实率	18℃	59.97	59.38	67.36	83.47	86.22	87.76
RSSR (%)	15℃	34.23	29.39	54.58	55.70	78.90	80.01
相对冷敏指数	18℃	40.03	40.62	32.64	16.53	13.78	12.24
RCSI (%)	15℃	65.77	70.61	45.42	44.30	21.10	19.99

标以不同字母的值差异达 5%显著水平。

Values followed by different letters are significantly different at 5% probability level. RSSR: relative seed setting rate; RCSI: relative cold sensitivity index.

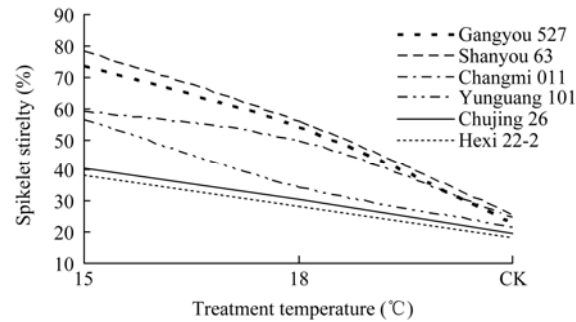


图 6 开花期不同处理温度与水稻空壳率的关系

Fig. 6 Relationship between different temperature treatments during flowering stage and empty grain rate

3 讨论

3.1 开花期低温胁迫对籼、粳稻开花的影响

水稻花器官正常发育是水稻获得高产的关键因素，而花器官也是水稻抽穗开花期对低温最敏感、最容易受损伤的器官。开花期遇到低温冷害会使水稻抽穗开花推迟^[16]。本研究结果表明，低温胁迫下籼、粳稻开花均推迟，开花受阻程度随开花期胁迫温度的降低而增强。低温胁迫下籼稻尤其是杂交籼稻开花率显著降低，甚至不开花，而粳稻尤其是常规粳稻开花受低温不良影响程度均较籼稻小。说明不同类型的水稻品种，开花对温度的生理反应是截然

表 5 水稻的花药、花粉性状与产量要素的关系
Table 5 Relationship of traits of rice anther and pollen with yield components

性状 Trait		结实率 Seed setting rate	秕粒率 Blighted grain rate	产量 Yield
花药长 Anther length	方程 Equation r	$y=447197x-64.2943$ 0.8926**	$y=-8.4733x+32.0210$ -0.8860**	$y=1.5102x-2.2830$ 0.6390**
花药宽 Anther width	方程 Equation r	$y=298.7942x-65.1082$ 0.8892**	$y=-59.0953x+33.2132$ -0.9617**	$y=8.9761x-1.8444$ 0.5038**
花药体积 Anther volume	方程 Equation r	$y=259.3494x+14.8757$ 0.8604**	$y=-50.7867x+17.3060$ -0.9122**	$y=7.9750x+0.5264$ 0.5107**
花药开裂率 Anther dehiscence rate	方程 Equation r	$y=1.1492x-21.2537$ 0.9494**	$y=-0.2078x+23.133$ -0.8583**	$y=0.0424x-1.0835$ 0.8116**
花粉直径 Pollen diameters	方程 Equation r	$y=2.6076x-40.7560$ 0.9519**	$y=-0.4743x+26.7981$ -0.8708**	$y=0.9698x-1.8326$ 0.8267**
可育花粉率 Pollen fertility rate	方程 Equation r	$y=0.9455x-7.7675$ 0.9561**	$y=-0.1749x+21.0107$ -0.9051**	$y=0.0319x-0.3747$ 0.6848**
柱头着花粉数 Pollen number in stigma	方程 Equation r	$y=2.6335x-9.6074$ 0.7921**	$y=-0.4530x+20.4454$ -0.6490**	$y=0.1109x-1.0151$ 0.8813**
柱头花粉萌发率 Germination rate of pollen in stigma	方程 Equation r	$y=0.9543x+5.8665$ 0.9012**	$y=-0.1706x+18.1407$ -0.7961**	$y=0.0369x-0.1802$ 0.8475**

*表示差异达显著水平($P<0.05$); **表示差异达极显著水平($P<0.01$)。

*, ** indicate significant difference at $P=0.05$ and $P=0.01$, respectively.

不同的两种温度生态类型。低温胁迫下常规粳稻开花对低温有较高的耐冷性和适应性,表现出“开花耐冷”。本试验结果还表明低温胁迫下水稻一次枝梗颖花开花受阻程度较二次枝梗颖花大,原因可能一方面来自水稻枝梗自身基因的控制,这与徐福荣等^[17]提出的一次枝梗颖花较二次枝梗颖花对低温更加敏感的结果一致;另一方面是稻穗通常先从主轴上开花,然后从上向下各枝梗依此开花,而本试验是抽穗后第一天就开始低温处理,一次枝梗开花直接受低温影响时间较二次枝梗早且长,部分二次枝梗开花时低温处理已经结束。

前人研究提出耐冷性与花药长度的缩短率显著正相关^[17-19]。而本试验结果表明,低温胁迫下水稻花药长度、花药宽度和花药体积均比对照有不同程度的降低,且花药长度和花药宽度与花药体积均呈极显著正相关。耐冷性较强的粳稻品种的花药体积较大,低温胁迫下花药长度缩短率和花药宽度缩小率明显都比籼稻小,说明低温胁迫下花药宽度及缩小率与品种耐冷性也有关,但是否可以作为水稻耐冷鉴定指标还需要进一步研究。

前人研究发现抽穗开花期低温冷害的表现主要是花药发育不成熟,花粉活力降低^[20-22]。本研究结果表明,开花期低温胁迫下籼稻花粉直径、花药开裂率较对照降低幅度均比粳稻尤其是常规粳稻明显;且水稻花粉直径与花药开裂率呈极显著正相关,进一步证明了花粉粒膨胀对花药开裂的驱动作用^[23]。前人研究提出水稻每个柱头上至少需要接受 20 个以上的花粉才能保证正常受精及结实^[24]。本试验中 18℃ 和 15℃ 两个低温处理下杂交籼稻的柱头着

粉数均较对照显著降低,而常规籼稻、粳稻的柱头着粉数仅在 15℃ 低温处理下显著降低;且柱头着花粉数主要由花药开裂率决定。水稻颖花对低温最敏感的是花粉,花粉对温度的敏感时期是在开花前 3~8 d,这段时间是花粉淀粉充实期^[20]。开花期花药已基本形成,总花粉数受低温胁迫的影响程度相对小些,而低温胁迫下籼稻品种(组合)可育花粉率和柱头花粉萌发率较对照显著降低幅度比籼稻品种(组合)大;且水稻柱头花粉萌发率与柱头着花粉数、可育花粉率均呈极显著正相关。说明开花期低温胁迫主要影响花粉的发育成熟,会造成花粉充实度和直径减小,花药正常开裂散粉的驱动能力减弱,使花药开裂受阻,导致散发到柱头上的花粉不足,且花粉发育受阻程度及育性伤害程度是籼稻品种(组合)较粳稻大,杂交稻较常规稻大。

3.2 开花期低温胁迫对籼、粳稻结实的影响

水稻是一种低温敏感作物,在生长发育期若遇到低温,产量会受到严重伤害^[22,25-26]。本试验结果表明,低温胁迫下不同类型水稻品种每穗粒数、千粒重在 18℃ 低温处理下变化不明显,但 15℃ 低温处理下除常规粳稻合系 22-2 外,均比对照显著降低。而低温胁迫下每穗实粒数、结实率、特定颖花结实率与对照相比均显著降低,秕粒率显著增加,且籼稻品种尤其是杂交籼稻各产量构成因素变化幅度比粳稻品种(组合)大。说明粳稻品种尤其是常规粳稻产量构成因素受低温胁迫影响相对籼稻小,耐冷性较强。低温胁迫主要是通过使其降低结实率,尤其是降低特定颖花结实率,导致产量降低,故可将特定颖花结实率代替传统的整穗结实率作为评价水稻品种耐冷性指标,

减轻水稻品种选育工作量。

高健强等^[16]和 Satio 等^[27]研究提出低温处理下相对结实率可作为水稻品种耐冷性主要鉴定指标和分级标准。本试验根据相对结实率、相对冷敏感指数和 50%空壳率时的温度值, 各品种相对耐冷性为合系 22-2>楚粳 26>云光 101>昌米 011>冈优 527>汕优 63。显然不同类型品种间结实率对温度的耐冷性是有差异的^[28-29], 常规粳稻对低温胁迫有相对较高的适应性, 杂交粳稻次之, 再次是常规籼稻, 杂交籼稻耐冷性最弱; 但同一类型品种耐冷性也有不同, 籼稻中也会有耐冷性比粳稻更强的。所以攀西稻区在品种选育工作上要多注重粳稻新品种的选育, 大田生产中选择耐冷性较强的品种是减少低温冷害导致减产的关键。

3.3 开花期低温胁迫下开花与籽粒结实的关系

本研究结果表明, 不同类型的水稻低温处理后花药长度、花药宽度、花药体积、花药开裂率、花粉直径、可育花粉率、柱头着花粉数、柱头花粉萌发率均与结实率呈极显著直线正相关, 而与秕粒率呈极显著直线负相关。说明影响水稻结实率降低的主要原因可能是低温胁迫影响花药发育成熟, 花粉粒直径变小使花药不能正常开裂散粉, 可育花粉率和柱头花粉萌发率降低; 影响秕粒增多的主要原因可能是花药发育不全致花药体积变小和柱头花粉萌发率降低; 进而水稻授粉受精结实过程受阻。

References

- [1] Zhou X-Y(周锡跃), Xu C-C(徐春春), Li F-B(李凤博), Fang F-P(方福平). Status quo and trends of world's rice industry development and its enlightenment to China. *Res Agric Modern* (农业现代化研究), 2010, 31(5): 525–528 (in Chinese with English abstract)
- [2] Khan D R, MacKill D J, Vergara B S. Selection for tolerance to low temperature induced spikelet sterility at anthesis in rice. *Crop Sci*, 1986, 26: 694–698
- [3] Sthapit B R, Witcombe J R. Inheritance of tolerance to chilling stress in rice during germination and plumule greening. *Crop Sci*, 1998, 38: 660–665
- [4] Xiong Z-M(熊振民), Cai H-F(蔡洪法). Chinese Rice (中国水稻). Beijing: China Agricultural Science and Technology Press, 1992. pp 3–15 (in Chinese)
- [5] Dai L-Y(戴陆园), Ye C-R(叶昌荣), Yu T-Q(余腾琼), Xu F-R(徐福荣). Studies on cold tolerance of rice, *Oryza sativa* L.: I. Description on types of cold injury and classifications of evaluation methods on cold tolerance in rice. *Southwest China J Agric Sci* (西南农业学报), 2002, 15(1): 41–45 (in Chinese with English abstract)
- [6] Han L-Z(韩龙植), Koh H-J(高熙宗), Piao Z-Z(朴钟泽). Status and prospects of genetic and QTLs analysis for cold tolerance in rice. *Chin J Rice Sci* (中国水稻科学), 2002, 16(2): 193–198 (in Chinese with English abstract)
- [7] Chen Y-Q(陈一清), Gao Z-J(高铸九). Identification of cold tolerant rice varieties. *Acta Agric Shanghai* (上海农业学报), 1990, 6(1): 65–72 (in Chinese with English abstract)
- [8] Ying C-S(应存山). China Rice Germplasm Resources (中国稻种资源). Beijing: Chinese Agricultural Science and Technology Press, 1993. pp 71–75 (in Chinese)
- [9] Yin C-X(尹灿先). Problems and countermeasures of cold weather damage to rice of Xichang city. *Xichang Agric* (西昌农业), 2003, (3): 15 (in Chinese)
- [10] Han L-Z(韩龙植), Zhang S-Y(张三元), Qiao Y-L(乔永利), Ruan R-C(阮仁超), Zhang J-G(张俊国), Cao G-L(曹桂兰), Koh H-J(高熙宗). QTL analysis of root traits at the seedling stage in rice under cold water irrigation. *Acta Agron Sin* (作物学报), 2005, 31(11): 1415–1421 (in Chinese with English abstract)
- [11] Liu C-W(刘昌文), Guo G-Z(郭桂珍), Yang C-G(杨春刚), Cao G-L(曹桂兰), Zhang J-G(张俊国), Zhang S-Y(张三元), Han L-Z(韩龙植). Difference of cold tolerance for japonica rice varieties from different places of the world under cold water irrigation. *J Plant Genet Resour* (植物遗传资源学报), 2008, 9(1): 25–31 (in Chinese with English abstract)
- [12] Jiang X-H(蒋向辉), Yu X-Q(余显权), Zhao F-S(赵福胜), Zhao D-G(赵德刚). Study of cold tolerance of Guizhou cold-tolerant rice varieties during heading stage. *J Mountain Agric & Biol* (山地农业生物学报), 2004, 23(4): 288–292 (in Chinese with English abstract)
- [13] Han L-Z(韩龙植), Qiao Y-L(乔永利), Zhang Y-Y(张媛媛), Cao G-L(曹桂兰), Yea J-D(芮钟斗), Koh H-J(高熙宗). Identification of QTLs for cold tolerance at the booting stage in rice. *Acta Agron Sin* (作物学报), 2005, 31(5): 653–657 (in Chinese with English abstract)
- [14] Ye C-R(叶昌荣), Dai L-Y(戴陆园), Liao X-H(廖新华), Zhang J-H(张建华), Kudou S(工藤悟), Tanno H(丹野久). The variation of the anther size and the number of pollens caused by low temperature and their relationships to the cold tolerance in *Oryza sativa* L. *Southwest China J Agric Sci* (西南农业学报), 1996, 9(3): 1–6 (in Chinese with English abstract)
- [15] Wang X(王熹), Que R-F(阙瑞芬). Physiological study on the pollen development of large-grain type of indica rice. *Acta Agron Sin* (作物学报), 1981, 7(3): 171–177 (in Chinese with English abstract)
- [16] Gao J-Q(高健强), Yu X-Q(余显权), Zhao F-S(赵福胜), Tan Z-D(谭智丹), Chen N-G(陈能刚), Zheng Y-F(郑燕飞). Identification index for cold tolerance of Hybrid rice at the booting and flowering stage. *Guizhou Agric Sci* (贵州农业科学), 2006, 34(5): 21–23 (in Chinese with English abstract)
- [17] Xu F-R(徐福荣), Dai L-Y(戴陆园), Ye C-R(叶昌荣). Research overview and prospects of rice cold tolerance. *Crops* (作物杂志), 2000, (1): 4–5 (in Chinese)
- [18] Wang H-Y(王怀义), Xiong J-H(熊建华), Zhang S-Z(张思竹), Kunihiro Y(国广泰史), Horisue N(堀末登). Relationship between anther length and cold tolerance of rice (*Oryza sativa* subsp japonica). *Southwest China J Agric Sci* (西南农业学报), 1988, 1(2): 65–67 (in Chinese with English abstract)
- [19] Ye C-R(叶昌荣), Xiong J-H(熊建华), Dai L-Y(戴陆园), Tanno

- H(丹野久). Application of anther size to evaluation of cold tolerance in rice. *Southwest China J Agric Sci* (西南农业学报), 1996, 3(1): 1–4 (in Chinese with English abstract)
- [20] Wang L-M(王连敏), Wang L-Z(王立志), Zhang G-M(张国民). Effect of cooling temperature at flowering stage on spikelet fertility of rice plant. *Chin J Agrometeorol* (中国农业气象), 1997, 18(5): 9–11 (in Chinese with English abstract)
- [21] Ye C-R(叶昌荣), Dai L-Y(戴陆园), Wang J-J(王建军), Zeng Y-W(曾亚文), Yu T-Q(余腾琼). Analysis of the major factors affecting the fertility of rice at low temperature. *J Southwest Agric Univ* (西南农业大学学报), 2000, 22(4): 307–309 (in Chinese with English abstract)
- [22] Dai L-Y(戴陆园), Lin X-H(林兴华), Ye C-R(叶昌荣), Akira K(加藤明), Satto K(齐藤浩二), Ye T-Q(余腾琼), Xu F-R(徐福荣), Zhang D-P(张端品). Studies on cold tolerance of rice, *Oryza sativa* L.: III. Molecular basis for special fertility percentage as evaluation increterior of cold tolerance. *Acta Agron Sin* (作物学报), 2003, 29(5): 708–714 (in Chinese with English abstract)
- [23] Matsui T, Omasa K, Horie T. Mechanism of anther dehiscence in rice (*Oryza sativa* L.). *Ann Bot*, 1999, 84: 501–506
- [24] Ekanayake I J, Steponkus P L, De Datta S K. Sensitivity of pollination to water deficits at anthesis in upland rice. *Crop Sci*, 1990, 30: 310–314
- [25] Andaya V C, Tai T H. Fine mapping of the qCTS12 locus, a major QTL for seed ling cold tolerance in rice. *Theor Appl Genet*, 2006, 113: 467–475
- [26] Li G-S(李国生), Su Z-F(苏祖芳), Zhang Y-J(张亚洁). Effects of temperature on yield components during heading and flowering period. *Gengzuo yu Zaipei* (耕作与栽培), 1995, (5): 39–42 (in Chinese)
- [27] Satio K, Miura K, Nagano K, Hayano Saito Y, Araki H, Kato A. Identification of two closely linked quantitative trait loci for cold tolerance on chromosome 4 of rice and their association with anther length. *Theor Appl Genet*, 2001, 103: 862–868
- [28] Dai L-Y(戴陆园), Kariya K(刈屋国男), Ye C-N(叶昌荣), Jse K(伊势一男), Tanno H(丹野久), Yu T-Q(余腾琼), Xu F-R(徐福荣), Ma C-W(麻纯文). Studies on cold tolerance of rice, *Oryza sativa* L.: II. Evaluation on cold tolerance of Yunnan rice genetic resources. *Southwest China J Agric Sci* (西南农业学报), 2002, 15(3): 47–52 (in Chinese with English abstract)
- [29] Li X(李霞), Dai C-C(戴传超), Cheng R(程睿), Chen T(陈婷), Jiao D-M(焦德茂). Identification for cold tolerance at different growth stages in rice (*Oryza sativa* L.) and physiological mechanism of differential cold tolerance. *Acta Agron Sin* (作物学报), 2006, 32(1): 76–83 (in Chinese with English abstract)