油菜缺硼花而不实原因的探讨①

褚天铎

（中国农业科学院土壤肥料研究所，北京 100081）

陈家驹（福建农业科学院土壤肥料研究所，福洲 350013）

刘昌智（中国农业科学院油料作物研究所，武汉 430062）

徐光壁（南京农业大学，南京 210014）

摘 要

油菜花而不实的机理性原因，系由于缺硼导致油菜生殖器官形态结构变异、授粉行为障碍、无机元素失衡和生化代谢紊乱等综合作用的结果。花药内壁纤维层受损坏和子房少硼是其中的关键性因素。

关键词 油菜 缺硼 花而不实

早在1923年Warigton就已证实硼是植物必需的营养元素之一[9]。Thomas分析王百合花药中含B为16μ g/g，为雌蕊的46%[7]。Bertrand和Silberstein(1938)，Glenk和Wagener(1960)均认为子房和柱头含硼量比花的任何部分都高。Visser(1956)发现花粉中硼的含量水平受花粉发育时期硼供应的影响。此外，Sisler用^{14}C标记的蔗糖证明缺硼使^{14}C蔗糖运转率下降，这一影响是在植物外部形态表现出缺硼症状之前就已发生[6]。1953年菅野发现日本被称为油菜奇病的不实现象是因缺硼引起[5]。柴田昌英进一步报道，在日本当土壤缺硼时甘蓝型油菜发生"萎缩不实"病[4]。我国自50年代中期推广甘蓝型油菜(*Brassica napus*)后，历年都有结实率低造成减产甚至绝产的现象。1966年任沪生等在湖北浠水和蕲春发现缺硼是引起油菜"萎缩不实生理机能病"的原因[1]，尔后陆续被进一步证实并对症状特征进一步进行描述。同时在生产上推广应用硼肥，取得了明显增产效果。然而，油菜缺硼造成"花而不实"的机制性原因并未得到充分阐明，尤其是对优质油菜(低芥酸—单低或低芥酸、低硫甙—双低)品种的硼素营养与"花而不实"问题的报道甚少。本文综合福建农业科学院土壤肥料研究所、中国农业科学院油料作物研究所、南京农业大学以及中国农业科学院土壤肥料研究所等单位近期的工作，选用普通油菜、单低油菜和双低油菜3种类型，通过田间、土培、水培等方式，采用植物形态解剖，无机、生化分析方法，由多个侧面探讨油菜缺硼"花而不实"的原因。

一、引起"花而不实"的供B水平

"花而不实"是指油菜可正常抽苔开花，但花后结实很少或不能结实，而不是指不能抽苔

① 本文为农业部75-03-02-01专题的部分研究内容。
收稿日期：1995-09-04。

或抽苔后不能开花。因此为了得到符合本研究要求的试材，首先进行了试材培养。以极度缺硼的土壤为基础，基础土壤水溶性B(热水浸提比色法测定)为0.186mg/kg，在此基础上将土壤水溶性B调到0.2、0.3、0.4、0.6、0.7、0.8、1.0、1.5、2.0、2.5、4.0mg/kg，然后以不同水溶性B含量的土壤进行油菜盆栽，油菜品种选用福油2号(单低)、单低1号、双低46号，观察结实情况。结果看出，土壤水溶性B在0.3mg/kg以下，可以得到符合要求的试材。当土壤水溶性B为0.2mg/kg时，油菜可以正常开花，无种子的空角果达75%以上。田间试验结果也看出，土壤水溶性B为0.20mg/kg时出现花而不实；土壤水溶性B为0.34mg/kg时开花趋于正常，当B为0.5mg/kg时，无缺硼症状。因此本研究以土壤水溶性B 0.2mg/kg为缺硼、土壤水溶性B 0.5～0.9mg/kg为供硼适量。

二、不同油菜基因型对B营养的反映

作物的不同品种有其固有的遗传特性，而遗传特性也影响油菜植株中硼的浓度和吸硼能力。在相同条件下，单低或双低油菜品种植株硼的浓度和单株吸硼量均低于普通油菜(表1)，因此在硼缺乏时更容易表现缺硼症状。江苏省主栽油菜品种宁油7号(普通)地上部植株B浓度为19.0mg/kg，而宁油8号(单低)植株地上部B浓度为7.8mg/kg；821品种(普通)单株吸收B量为414.9μg，而低芥2号只有252.7μg。当土壤水溶性B为0.3mg/kg时821品种无死苗现象，只表现轻微的“花而不实”；在相同条件下，84004品种(双低)则大量死苗且表现明显的“花而不实”。

表 1 不同品种植株B浓度(mg/kg)

Table 1 The B concentration of rape varieties(mg/kg)

品种 Varieties	根 Root	茎 Stem	叶 Leaf	子房 Ovary	种子 Seed
821	9.1	7.4	7.7	10.3	10.6
低芥2号	8.2	6.6	6.6	8.8	10.4

油菜对硼的吸收是以被动吸收为主，因此油菜吸收硼与根量和吸硼强度有密切关系。在缺硼土壤上宁油7号(普通)每克干根的吸B量为110.63μg，折算每天每克干根吸收B0.44μg；宁油8号(单低)每克干根吸B量仅为60.21μg，折算每天每克干根吸B0.24μg。在硼适量情况下，宁油7号吸B强度每天每克干根吸B1.13μg，而宁油8号只有0.56μg。单低油菜吸硼量及吸硼强度明显低于普通油菜。此外，由根量也可以看出，在水培试验中正常供B，宁油7号每株油菜的根量为0.61g，宁油8号为0.65g；在水培营养液中除去B继续培养16天，宁油7号每株油菜的根量增加1.99g，宁油8号增加1.51g。表明普通油菜更耐缺硼。

三、缺硼对花器形态的影响

根据不同土壤水溶性B含量的盆栽试验进行筛选，以B含量0.20mg/kg为缺硼处理，以土壤水溶性B0.9mg/kg为供硼正常处理，观察缺硼对花器形态的影响。在缺硼情况下，油菜花具有萼片、花瓣、花丝、花药、子房、柱头等花器，且花朵能正常开放。缺硼与供硼正常花器的存在情况

没有明显区别，但缺硼植株的花器较瘦小、子房及花萼的绿色较淡，子房绿色素含量比正常供硼的子房低72%，花瓣、花药的黄色也较淡。

观察花药的形态，正常供硼的花药丰满、端部弯曲度较大，缺硼植株花药较小，端部弯曲度小。缺硼植株的雌蕊瘦小不充实、花柱不挺直、柱头小、柱头毛呈短管状排列稀疏；供硼正常植株的花柱挺直、柱头毛呈乳头状排列紧密(图1、2)。

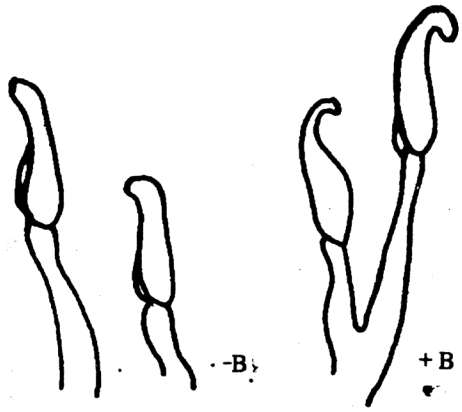

图1 花药
Fig.1 Anther

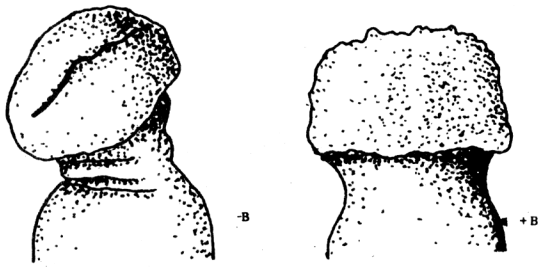

图2 花柱及柱头(×100)
Fig.2 Style and stigma(×100)

花药中花粉的形态观察看出，供硼正常时花粉饱满、花粉棘整齐、平滑、花粉沟窄且浅；缺硼植株的花粉不饱满，表面粗糙，花粉沟深陷，缺硼时畸形花粉增多(图3)。正常供硼时甘油4号

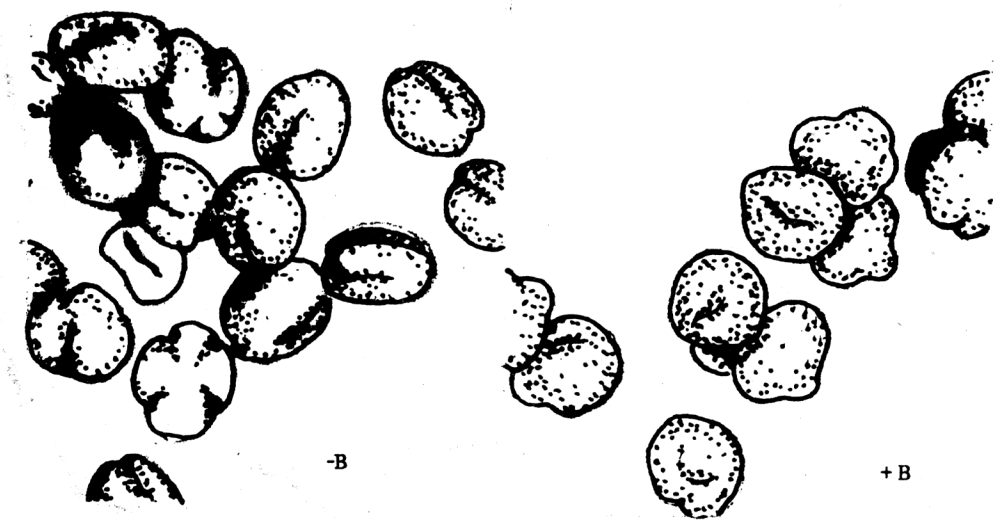

图3 花粉(×600)
Fig.3 Pollens

(普通)正常花粉率为(91.1±1.0)%,84004(双低)正常花粉率(92.7±1.1)%;缺硼时甘油4号正常花粉率降至(62.7±1.50)%,而84004仅为(54.2±1.1)%。用孢粉染色剂对花粉进行染色以判断其是否具有活力,结果表明在供B水平由0.18mg/kg至0.7mg/kg一系列B不同浓度的处理中,花粉着色率在91.0%~98.2%之间,证明供B水平的差异对花粉的活力影响不大。但是有活力的花粉并不都能正常萌发。比较花粉萌发率看出,供硼正常植株的花粉萌发率为51.2%,缺硼花粉萌发率仅为33.6%,表明缺硼对花粉萌发有一定影响。但是,无论缺B与否,已萌发的花粉在花粉管中,均可以看到一个营养核和由生殖分裂形成的两个精子(图4)。说明缺硼并没有影响已萌发花粉的雄配子的形成。

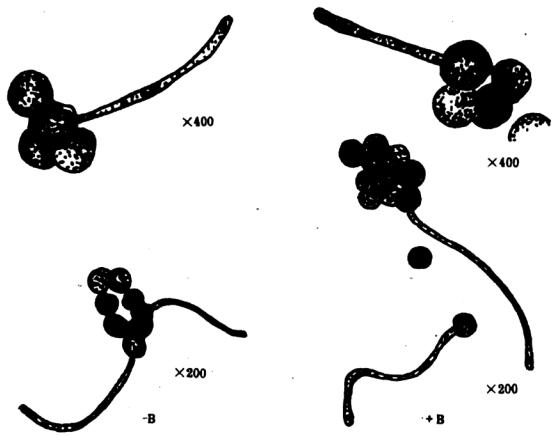

图4 萌发的花粉及花粉管

Fig.4 Sprouted Pollen and tube

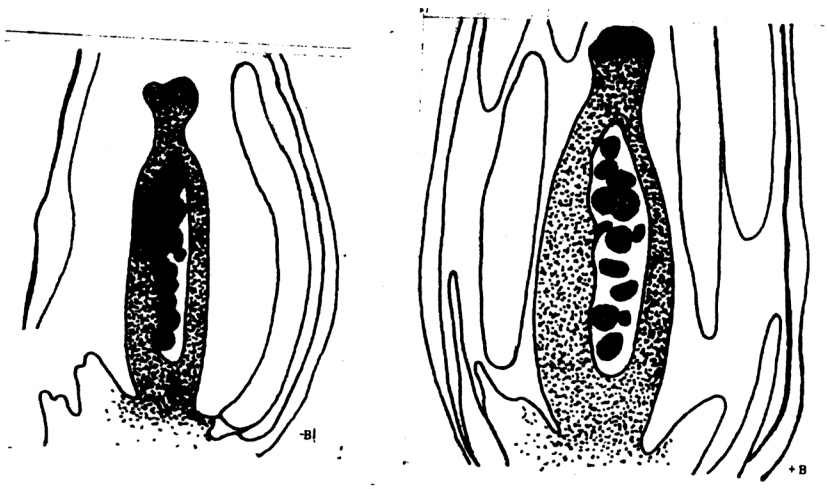

图5 子房纵切面(×16)

Fig.5 Vertical section of ovary

四、缺硼对花器解剖结构的影响

对供硼正常及缺硼植株的雌蕊作石蜡切片观察。从纵切面上子房的部位可以看出，子房壁、胎座、胚珠及子房内隔膜等各部分均已分化，只是缺硼植株胚珠的数量较少(图5)。在可以形成胚珠的胚囊中，能看到卵细胞、反足细胞和极核。由此可以看出，缺硼也未影响已分化的胚囊中雌配子的形成。从雌蕊纵切面的花柱部位可以看出，缺B植株花柱扭曲、花柱内的导管断

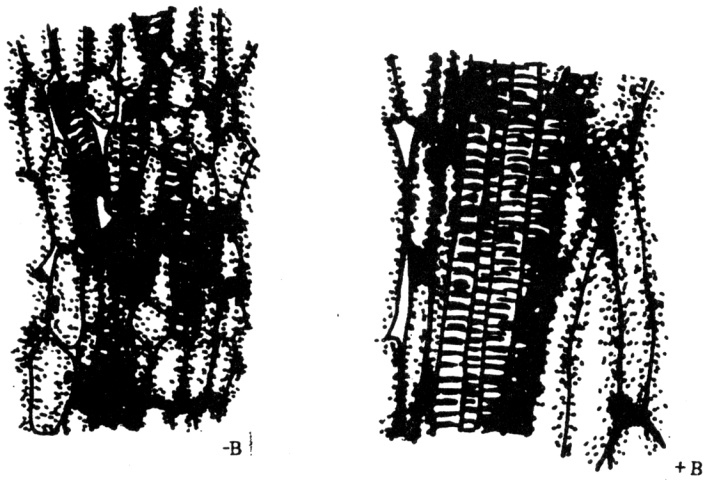

图6 花柱纵切面(×240)

FIg.6 Vertical section of style

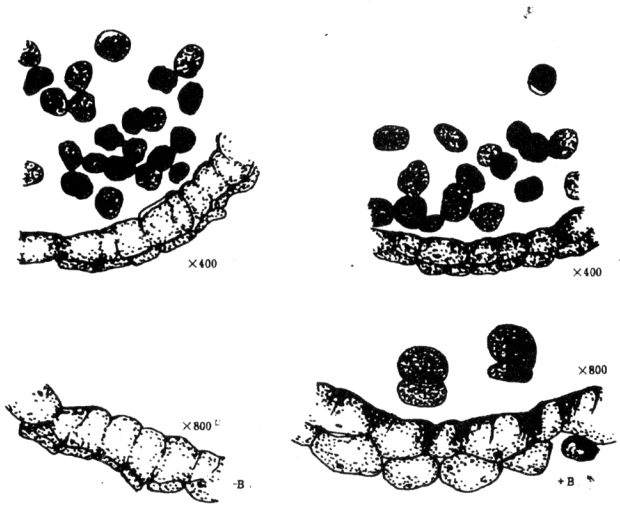

图7 花药横切面(部分)

Fig.7 Cross section of anther

裂、导管腔被糖类物质填塞(图6)。同样,从花药的横切面上看到,缺B药室内壁毡绒层增厚,由毡绒层分化成花粉母细胞的进程迟缓,花粉母细胞经四分体形成花粉粒的进程也较迟缓。药室内壁细胞严重损伤,大部分细胞的壁融失,细胞变形、细胞核消失(图7),药室内壁细胞几乎没有条状或脊状的纤维质次生加厚的壁。

五、缺硼造成授粉行为的障碍

在雌性器官方面,由雌蕊柱头压片看出,正常供硼植株的柱头上附着较多花粉,缺硼柱头上花粉很少,而且柱头上附着花粉的数量与供硼水平有关(表2)。在授粉过程中,需要足够数量的花粉附着在柱头上,才能完成正常的受精。同时,花粉管需穿过花柱组织伸入胚囊,精子才能顺利与卵细胞融合,而缺硼植株花柱扭曲,导管断裂,阻碍了花粉管的顺利伸展。

表 2 供B水平与柱头附着花粉量的关系

Table 2 Relationship between B levels and the numbers of pollen grain in stigma

供B水平(mg/kg) B Levels	0.18	0.30	0.70	1.50
每个柱头的花粉粒数 Potlen grainge per stigma	0	19	61	146

在雄性器官方面,由于药室内壁细胞除与药室表皮接触的一面外,其它各面有条状或脊状次生壁;次生壁为纤维质,在花粉成熟时花药受空气湿度的影响,药室内壁不均一收缩,使花药反卷,成熟的花粉即弹散于花药的表面。缺硼时药室内壁细胞破坏、失去收缩弹散能力,花粉成熟时花药仍将大部分花粉包于花药内,无法授粉。此外花粉母细胞形成四分体后常贴联成块,不形成单个花粉,这样即使有粉块落在柱头上,粉块中的许多花粉并不能直接与柱头接触,因而花粉并不能顺利萌发。

高等植授粉行为包括,花药内成熟的花粉通过媒介(虫、风、水等)附着在柱头上,并萌发伸出花粉管,花粉管穿过柱头和花柱的组织进入胚囊,并通过珠孔与卵细胞接触,排放精子完成受精作用这一多个环节的全过程。在缺硼时,花药失去弹散能力排粉受阻,柱头附着花粉能力低,花粉萌发后花粉管在柱头、花柱内穿行困难,这样在授粉行为的多个环节受阻,致使整个授粉行为不能顺利完成。

六、缺硼植株花器的生理生化反映

缺硼植株花器中硼的含量明显降低,其中子房(包括花柱和柱头)降低的尤为明显,其含B量仅为正常植株的22.2%(表3)。柱头和子房中硼的含量的高低对刺激落在柱头上的花粉的萌发具有重要作用。在开花时柱头分泌物中要有一定浓度的B存在[8],因此一般认为在柱头和柱头道中含有较高浓度的B,有利花粉萌发、花粉管的生长和受精作用。

表 3　开花期花器含B量（mg/kg）

Table 3　The B contents of floral organ at flowering stage

花药 Anther		子房 Ovary		子房柄 Gynophore	
+B	-B	+B	-B	+B	-B
80.28	31.39	32.39	7.32	18.28	7.9

硼素对糖的运转有很大影响。在缺硼情况下叶片可溶性糖含量为4.31%，供硼正常时叶片可溶性糖含量只有2.55%。同时缺硼也制约了糖的运转，在缺硼时主枝、分枝中可溶性糖为1.46%、花序中为2.04%，在供硼正常时主枝、分枝可溶性糖增加到3.64%、花序中增加到2.34%。分析每一朵花中不同花器的糖含量（表4）可以看出，缺硼时糖在花冠、花药中滞留，子房中糖的浓度略有降低，说明在缺硼时花器各部分糖的运转、分配和代谢也有不正常现象。分析油菜子房氨基酸组分，在17种氨基酸中除9种与硼水平不同，变化不明显外，其余8种与硼水平有关（表5），特别是脯氨酸和丙氨酸。缺硼对子房中脯氨酸的含量只有正常供硼子房的3.1%，而子房柄中脯氨酸含量又比正常供硼子房柄高145.8%；子房柄中丙氨酸的含量比正常供硼子房柄高960.0%。这表明缺硼时油菜氨基酸代谢也存在着紊乱现象。

表 4　不同花器可溶性糖量（%）

Table 4　The contents of soluble sugar in floral organ

花冠 Corolla		花药 Anther		子房 Ovary	
+B	-B	+B	-B	+B	-B
12.49	13.34	12.34	14.69	8.68	8.61

对缺硼和供硼正常油菜子房的元素分析（表6）看出，缺硼引起子房中Pb、Sn、Mo、Cu、Mg、Zn、Al增加，B、P、K、Fe、Ca、Cr、Si、Ti、Mn降低。在含量降低的元素中，与作物生长代谢密切有关的B、P、K、Ca减少幅度较大；而容易引起毒害的Pb、Sn、Mo、Cu的含量大幅度增加，无疑对油菜的代谢和结实会产生一定影响。

表 5　子房和子房柄中的氨基酸含量（%）

Table 5　The contents of amino acid in ovary and gynophore

氨基酸种类 Amino acid	子房 Ovary		子房柄 Gynophore	
	+B	-B	+B	-B
丙氨酸 Ala.	1.34	1.19	0.10	1.06
丝氨酸 Ser.	1.08	0.96	0.85	0.85
苏氨酸 Thr.	1.09	0.93	0.87	0.81
苯丙氨酸 Phe.	1.21	0.98	0.90	0.84
脯氨酸 Pro.	0.32	0.01	0.24	0.59
谷氨酸 Glu.	4.17	5.25	4.13	4.58
精氨酸 Arg.	1.52	2.08	1.27	1.23
酪氨酸 Tyr.	0.60	0.84	0.41	0.42

表 6 子房无机元素含量(mg/kg)

Table 6 The contents of inorgaiic element in ovary

元素 Element	含量 Content		元素 Element	含量 Content	
	+B	-B		+B	-B
B	32.90	7.30	Pb	0	6.26
P	9000	6500	Sn	0	8.49
K	11100	8000	Mo	2.20	4.87
Fe	103.60	83.49	Cu	1.40	2.79
Ca	6501	5455	Mg	35.49	43.35
Cr	28.01	24.19	Zn	36.39	43.47
Si	212.60	190.20	Al	499.20	568.40
Ti	1.71	1.54			
Mn	43.57	41.99			
Ba	0	0			

七、小 结

油菜缺硼"花而不实"系缺硼导致生殖器官形态解剖变化、无机元素失衡和生化代谢紊乱的综合结果。而花药药室内壁破坏、散粉困难、子房少硼影响花粉管萌发伸长；花柱扭曲，花粉管延伸受阻，造成授粉行为的障碍是"花而不实"的直接原因。

参 考 文 献

1 任沪生，陈仲西，肖昌珍，1980：油菜萎缩不实病防治研究。中国科学院微量元素学术交流会汇刊，科学出版社，87～98。

2 陈家驹等，1991：油菜缺硼花而不实机理的研究，福建省农科院学报，6(2)：33～38。

3 伊 稍 K(李正理译)，1973：种子植物解剖学，上海人民出版社。

4 柴田昌英，1958：菜种篇，养贤堂，东京，154～157。

5 高井康雄主编(教光明等译)，1988：植物营养技术。农业出版社，267。

6 Sisler E C, Dugger W M and Gauch H G 1956: The role of boron in the translocation of organic conpounds in plants. Plant Physiol. 31:11～17.

7 Thomas W H 1952: Boron contents of floral parts and the effects of boron on pollen germination and tube growth of Lilum species. M.S. Thesis Univ. Maryland.

8 Vasil I K 1964: Effect of boron on pollen germination and tube growth. In H. F. Linskens (ed). Pollen physiology and fertilization. North-Holand Amsterdam.

9 Warington K 1923: Effect of boric acid borax on the broad bean and certain other plants. A bn. Botany(hondon)37:629～672.

STUDY ON REASON OF FLORAL STERILITY OF RAPE UNDER BORON DEFICIENT CONDITION

Chu Tianduo

(Soil and Fertilizer Inst., CAAS, Beijing 100081)

Chen Jiaju

(Soil and Fertilizer Inst. Fujian AAS, 350003)

Liu Changzhi

(Oil Crops Research Inst., CAAS, 430062)

Xu Guangbi

(Nanjing Agric. Univ., 210014)

Summary

Reason of floral sterility of rape under boron deficient condition was explored. Result showed boron deficiency caused the unnormal morphological change of reproductive organ, especially the disorderly tissue structure of fiber layer of anther which induced the difficulty of pollen distribution. The unnormal development of ovary, pollen tube and style makes the obstacle in pollination. In addition, the imbalanced supply of inorganic nutrients and the disorder of biochemical metabolism were also influenced seed formation.

Key Words Rape B-deficiency Floral sterility