

引用格式:

胡挺帅, 郑梦琪, 郑嘉琪, 罗心怡, 张志友, 潘伟槐, 郭天荣, 莫亿伟. 高温和 HgCl_2 复合处理对水稻花期生理特性和水通道蛋白基因表达的影响[J]. 湖南农业大学学报(自然科学版), 2020, 46(3): 262-270.

HU T S, ZHENG M Q, ZHENG J Q, LUO X Y, ZHANG Z Y, PAN W H, GUO T R, MO Y W. Effect of high temperature and HgCl_2 stress on physiological parameters and aquaporins genes expression in rice flowering stage[J]. Journal of Hunan Agricultural University(Natural Sciences), 2020, 46(3): 262-270.

投稿网址: <http://xb.hunau.edu.cn>



高温和 HgCl_2 复合处理对水稻花期生理特性和水通道蛋白基因表达的影响

胡挺帅, 郑梦琪, 郑嘉琪, 罗心怡, 张志友, 潘伟槐*, 郭天荣, 莫亿伟*

(绍兴文理学院生命科学学院, 浙江 绍兴 312000)

摘要:以转 *OsPIN1a* 的基因水稻‘中花 11’为材料, 设置 3 个处理: 适温处理(CK), 昼夜温度为 30 °C/28 °C; 高温处理(TR1), 昼夜温度为 38 °C/33 °C; 复合处理(TR2), 昼夜温度为 38 °C/33 °C, 配以 0.1 mmol/L HgCl_2 处理, 研究高温胁迫和水通道蛋白抑制剂(HgCl_2)对水稻花期生理特性、水通道蛋白基因表达、稻穗和剑叶相对含水量及淀粉粒发育的影响。结果表明: 与适温处理相比, 高温与 HgCl_2 胁迫均能降低稻穗和剑叶相对含水量, 降低结实率和千粒质量, 降低柱头上花粉粒数量及柱头和花粉粒的线粒体活性, 抑制 *OsTIPs* 和 *OsPIPs* 家族多个基因的表达, 使稻穗水分供给减少, 导致胚乳淀粉粒发育不良, 形成不规则圆球形, 以高温与 HgCl_2 复合处理时影响最大。水通道蛋白基因家族表达受抑制后, 加重了高温胁迫对水稻植株花期生长发育的伤害, 致使花粉粒和柱头活性下降, 导致结实率降低和籽粒充实不良。

关键词: 水稻; 高温胁迫; 水通道蛋白抑制剂(HgCl_2); 水通道蛋白基因表达; 花期; 生理特性

中图分类号: S511.01 文献标志码: A 文章编号: 1007-1032(2020)03-0262-09

Effect of high temperature and HgCl_2 stress on physiological parameters and aquaporins genes expression in rice flowering stage

HU Tingshuai, ZHENG Mengqi, ZHENG Jiaqi, LUO Xinyi, ZHANG Zhiyou, PAN Weihuai*, GUO Tianrong, MO Yiwei*
(College of Life Science, Shaoxing University, Shaoxing, Zhejiang 312000, China)

Abstract: To explore the effects of high temperature and aquaporins inhibitor (HgCl_2) treatments on the expression of aquaporins genes in flag leaves, the relative water content in panicle and flag leaves, and the development of rice endosperm, the ‘over-expression *OsPIN1a*’ rice was treated with 38 °C /33 °C and 0.1 mmol/L HgCl_2 for 6 days during the flowering period. The main physiological parameters including relative water content, seed setting rate, 1 000-grains weight, endosperm cell structure, and expression of tonoplast intrinsic proteins (OsTIPs) and plasma membrane intrinsic proteins (OsPIPs) in ears or flag leaves were measured. Results showed that, compared to optimal temperature (30 °C/28 °C) treatment, high temperature or HgCl_2 stress significantly decreased contents of relative water, seed setting rate and 1 000-grain weight, activities of mitochondrial in pollen and stigma, pollen number in stigma, and expressions of *OsTIPs* and *OsPIPs* family genes. Moreover, starch accumulation in endosperm cells was delayed and irregular shape of its granules was observed. High temperature combined with HgCl_2 stress induced more severe development inhibition and

收稿日期: 2019-08-31

修回日期: 2019-11-11

基金项目: 国家自然科学基金项目(31071353); 浙江省自然科学基金项目(LY16C130004、LY14C130003); 浙江省科技厅公益项目(LGN19C130003)

作者简介: 胡挺帅(1998—), 男, 浙江兰溪人, 助理实验师, 主要从事水稻栽培研究, 356505636@qq.com; *通信作者, 潘伟槐, 硕士, 副教授, 主要从事植物生理研究, 2270395228@qq.com; *通信作者, 莫亿伟, 博士, 教授, 主要从事植物生理与分子生物学研究, 455615189@qq.com

toxicity. In conclusion, lower expression of *OsTIPs* and *OsPIPs* family genes could aggravate the growth and the development inhibition induced by high temperature, and decreased the activity of pollen and stigmas, resulting in lower seed setting rate and poor grain filling.

Keywords: rice; high-temperature stress; aquaporins inhibitor (HgCl₂); aquaporins genes expression; flowering stage; physiological characteristics

近年来,连续高于 35 °C 的高温天气已成为中国南方水稻种植的自然灾害之一^[1]。2013 年 7 月下旬至 8 月上旬,江淮稻区出现持续异常高温天气,给水稻产量造成极大损失^[2]。前人^[3-4]研究发现,水稻抽穗开花期、花粉母细胞减数分裂期和籽粒充实期对高温胁迫最为敏感;高温引起的水分胁迫对籽粒及胚乳的发育影响较大^[5],且籽粒形态和产量还受穗期和花期水分亏损程度的影响^[6]。稻穗水分和养分主要由剑叶供给^[7],水分供应离不开水通道蛋白活性和基因的表达。水通道蛋白主要有质膜嵌入蛋白(plasma membrane intrinsic protein, PIP)、液泡膜嵌入蛋白(tonoplast intrinsic protein, TIP)、类 Nod26 嵌入蛋白(nudolin 26-like intrinsic protein, NIP)和膜嵌入小分子碱性蛋白(small basic intrinsic protein, SIP)^[8]。研究表明,在稻穗花期,*OsTIPs* 基因家族表达量最高,其次是 *OsPIP* 基因家族^[9];超表达水通道蛋白基因可提高水稻和烟草对水分胁迫的耐性,增强植物体内的水分运输速率^[10-11]。水通道蛋白抑制剂 HgCl₂ 处理可导致水分胁迫^[12],但对花期水通道蛋白活性及水分运输机制尚不清楚。为此,本研究以转 *OsPIN1a* 的基因水稻为材料,探讨高温胁迫及 HgCl₂ 处理对水稻花期的生理特性和水通道蛋白基因家族表达的影响,旨在探明花期高温胁迫和水通道蛋白活性与稻穗水分供应的关系。

1 材料与方 法

1.1 材 料

供试水稻材料中花 11 为转 *OsPIN1a* 基因水稻^[13],由绍兴文理学院生物实验中心保存。

1.2 方 法

1.2.1 试 验 设 计

2018 年,在绍兴文理学院生物实验基地进行试验。盆栽种植,常规水肥管理。从稻株主茎和次二茎处于幼穗分化第 7 期时开始,选取穗型大小基本一致的 30 个稻穗挂牌标记发育时期,采用记号笔

点颖和挂牌相结合的方法标记开花时间^[14]。参考张桂莲等^[15]的方法,在开花前 6 d 进行高温与水通道蛋白抑制剂处理:对照处理(CK),人工气候箱设置昼夜温度为 30 °C(7:00—17:00)/28 °C(17:00 至翌日 7:00),高温处理(TR1)昼夜温度为 38 °C(7:00—17:00)/33 °C(17:00 至翌日 7:00);复合处理(TR2),高温处理配以 0.1 mmol/L HgCl₂ 处理(每天 8:00,用 0.1 mmol/L HgCl₂ 喷施叶片 1 次,直到叶片有水滴下为止)。处理期间相对湿度控制在 80%左右,光照强度为 900 μmol/(m²·s)。处理结束后置于自然条件下培养。在花前 6 d 至花后 6 d 内(称前 6 d、前 4 d、前 2 d、0 d、后 2 d、后 4 d 和后 6 d,盛花期当天标记为 0 d),每隔 2 d 取稻穗或剑叶,用于试验分析。试验重复 3 次。

1.2.2 相对含水量的测定

每次随机取新鲜稻穗 5~6 个,剑叶 10~15 片,分别称量鲜质量(W_1);用清水浸泡 12 h 后,用吸水纸吸干表面水分,称重(W_2);再 105 °C 杀青 10 min,75 °C 烘干至恒重,称干质量(W_3)。计算各处理下稻穗和剑叶的相对含水量 C 。 $C=(W_1 - W_3)/(W_2 - W_3) \times 100\%$ ^[9]。试验重复 3 次。

1.2.3 柱头和花粉粒的线粒体活性染色和淀粉粒结构观察

用 50 mmol/L 磷酸缓冲液(pH 7.2)配制 0.5%詹纳斯绿 B 染液,剪取开花当天的颖花,去掉颖壳后,用詹纳斯绿 B 染液对柱头和花粉粒染色 10 min,再用磷酸缓冲液浸泡 2 次,清洗表面残留染料,在光学镜下观察有活性线粒体的染色情况。成熟籽粒干燥后,参考冯芳玖等^[13]的方法,每种处理选取 20 个稻穗,统计结实率和千粒质量,用扫描电镜(JSM-6360LV)观察不同处理籽粒中部胚乳细胞内的淀粉粒结构。试验重复 3 次。

1.2.4 水通道蛋白基因的表达分析

经 TR1 或 TR2 处理后,取剑叶中部的叶片,

用 RNA 试剂盒(Takara Bio Inc., Dalian)提取 RNA 后, 反转录获得 cDNA, 备用。

利用实时荧光定量 PCR 分析液泡膜水通道蛋白基因 *OsTIP1-1*、*OsTIP2-1*、*OsTIP2-2*、*OsTIP3-1*、*OsTIP4-1*、*OsTIP4-2*、*OsTIP4-3*、*OsTIP5-1* 和质泡膜水通道蛋白基因 *OsPIP1-1*、*OsPIP1-2*、*OsPIP1-3*、*OsPIP2-1*、*OsPIP2-4*、*OsPIP2-5*、*OsPIP2-6*、

OsPIP2-7 在处理后的相对表达量的变化。荧光定量 PCR 试剂盒为 Thermo Scientific DyNAmo ColorFlash SYBR Green qPCR Kit (Thermo), 仪器为 Stratagene Mx3005P 荧光定量 PCR 仪, 反应体系及条件参照试剂盒说明书, 以水稻 *Actin* 基因作为内参基因, 相应水通道蛋白基因定量表达 PCR 引物见表 1。

表1 水通道蛋白基因表达定量PCR检测引物序列

Table 1 The primers sequences for real time RT-PCR			
基因名称		定量 PCR 引物(5'-3')	
<i>OsTIP1-1</i>	F	CGGGCAAGAACCGATGAACTC	<i>OsPIP1-1</i>
	R	GAGGCAGAGAAGTTCCACAC	
<i>OsTIP2-1</i>	F	CAGTCGCTGAAATGTGGGTAG	<i>OsPIP1-2</i>
	R	GTATTCACATATTCTCGCCTATCACC	
<i>OsTIP2-2</i>	F	CGAGATGTCGTCGATCGTGAT	<i>OsPIP1-3</i>
	R	GGAACAAGCAACTGCTGGAGAG	
<i>OsTIP3-1</i>	F	GGGCTGGATTCACTTTATAATGG	<i>OsPIP2-1</i>
	R	CATTCGAAAGCTCAGCTCCTTC	
<i>OsTIP4-1</i>	F	CCTTCAGCAAGAACAATATTCAATCG	<i>OsPIP2-4</i>
	R	GCAGTCCTAACATGCTGCTTGCC	
<i>OsTIP4-2</i>	F	CGTAACTGTGACTCAATGAGCATG	<i>OsPIP2-5</i>
	R	GGTCTTGAGCTAGTAAATTCAGC	
<i>OsTIP4-3</i>	F	CATCGTCGCCTTCCTCTG	<i>OsPIP2-6</i>
	R	GGATGGATTATCTCTATTGGTTGGTC	
<i>OsTIP5-1</i>	F	CGTAAAGCCAAGAAAGCATGAG	<i>OsPIP2-7</i>
	R	CTCCACCAGTCAAGAGCATTAC	

1.3 数据分析

采用SPSS 15.0进行单因素方差分析。

2 结果与分析

2.1 高温与 HgCl₂ 处理对稻穗和剑叶相对含水量的影响

从图 1-a 可知, 花前稻穗相对含水量较高, 盛花期稻穗相对含水量较低, TR1 和 TR2 处理的相对

含水量分别比对照的下降了 9.62%和 22.25%, 差异均达显著水平(P<0.05)。开花当天剑叶相对含水量略有下降, 其他时间点内均保持较高的相对含水量, TR1 和 TR2 处理的剑叶相对含水量均低于对照的(图 1-b)。说明高温胁迫加快了稻穗和剑叶水分的散失; 经 TR2 处理后, 稻穗和剑叶的相对含水量更低, 说明高温结合水通道蛋白抑制剂处理能降低稻穗和剑叶的相对含水量。

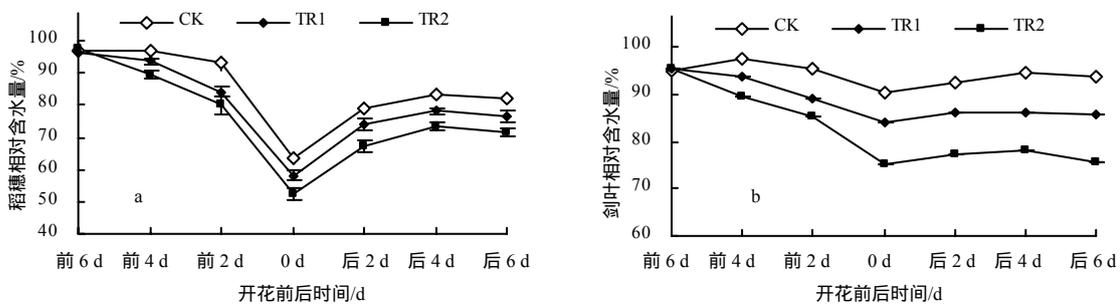


图 1 不同处理的稻穗和剑叶相对含水量

Fig.1 The relative water content of different treatments in panicle and flag leaves of rice

2.2 高温与 HgCl₂ 处理对水稻结实率和千粒质量的影响

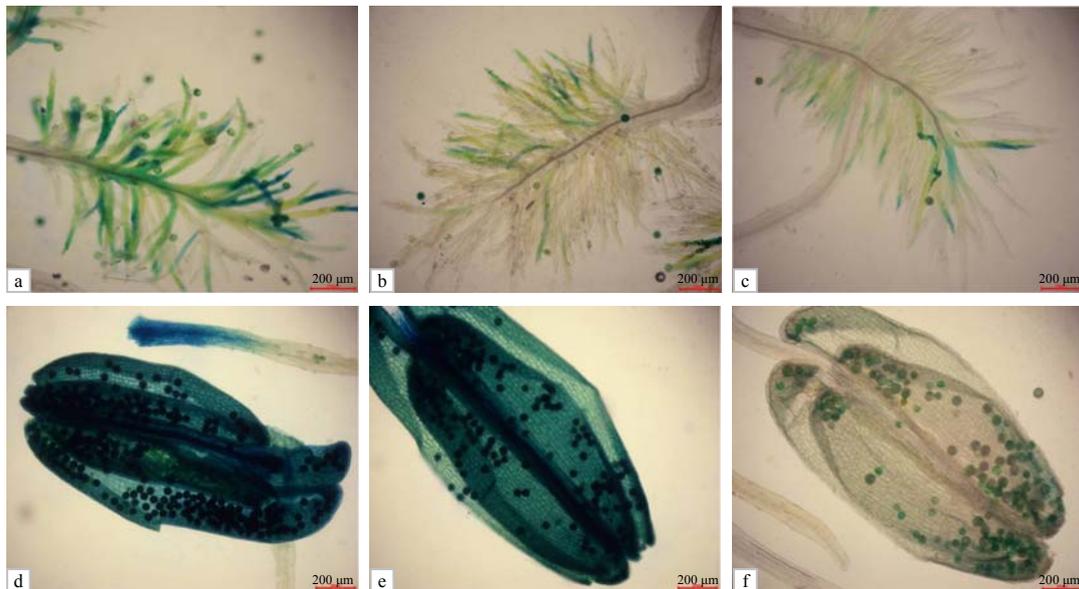
从表 2 可知,TR1 和 TR2 的结实率均显著低于 CK 的。其中,TR1 的结实率比对照的下降 25.48%,TR2 的结实率比对照的下降 43.63%。TR1 和 TR2 的千粒质量也均显著低于 CK 的,分别比对照的下降了 6.36%和 9.33%。说明高温与 HgCl₂ 胁迫对结实率和千粒质量均有较大的影响。

表2 不同处理的结实率和千粒质量

Table 2 The seed setting percentage and 1 000 grain weight of rice in different treatments

处理	结实率/%	千粒质量/g
CK	(87.67±3.06)a	(24.23±0.32)a
TR1	(65.33±2.18)b	(22.69±0.26)b
TR2	(49.42±2.45)c	(21.97±0.43)c

同列数据后不同小写字母表示在 0.05 水平差异显著。



a 适温处理下的柱头; b 高温处理下的柱头; c 高温与 HgCl₂ 复合处理下的柱头; d 适温处理下的花粉粒; e 高温处理下的花粉粒; f 高温与 HgCl₂ 复合处理下的花粉粒。

图 2 不同处理的水稻柱头与花粉粒

Fig.2 The rice pollen and stigma of different treatments

2.4 高温与 HgCl₂ 处理对剑叶液泡膜水通道蛋白基因表达的影响

从图 3 可知,花期前后 4 d 内,对剑叶 *OsTIPs* 家族中的 8 个基因表达进行分析,发现适温下 *OsTIP1-1*、*OsTIP2-2*、*OsTIP3-1*、*OsTIP4-1*、*OsTIP4-3* 和 *OsTIP5-1* 的表达量均呈先上升后下降的趋势;*OsTIP2-1* 在花前 4 d 不表达,在花前 2 d

2.3 高温与 HgCl₂ 处理对柱头和花粉粒线粒体活性的影响

从图 2 可知,在适宜温度下,柱头与花粉粒均被詹纳斯绿 B 染成深蓝绿色(图 2-a、图 2-d),有活性的线粒体集中在代谢活跃的花粉管和柱头尖端部分,萌发的花粉管染色远比不萌发的花粉管的染色深。受高温或高温与 HgCl₂ 复合处理后,花粉粒与柱头染色明显变浅,整个柱头呈淡紫色(图 2-b、图 2-c),说明其线粒体的活性明显降低;落在花柱上的花粉粒数量和萌发花粉粒的数量也明显减少(图 2-e、图 2-f),说明高温或高温与 HgCl₂ 复合处理后,线粒体活性降低,导致柱头与花粉粒的活性下降。

才逐渐表达;*OsTIP4-2* 的表达量则不断下降。说明 *OsTIPs* 不同基因间的表达模式不同。受高温胁迫后,除 *OsTIP4-3* 和 *OsTIP5-1* 外,其他基因的表达量从花前 2 d 至花后 4 d,均显著低于对照处理的;受高温与 HgCl₂ 复合处理后,*OsTIPs* 的各基因表达量下降得更快,说明高温和 HgCl₂ 复合处理更能抑制 *OsTIPs* 的表达。

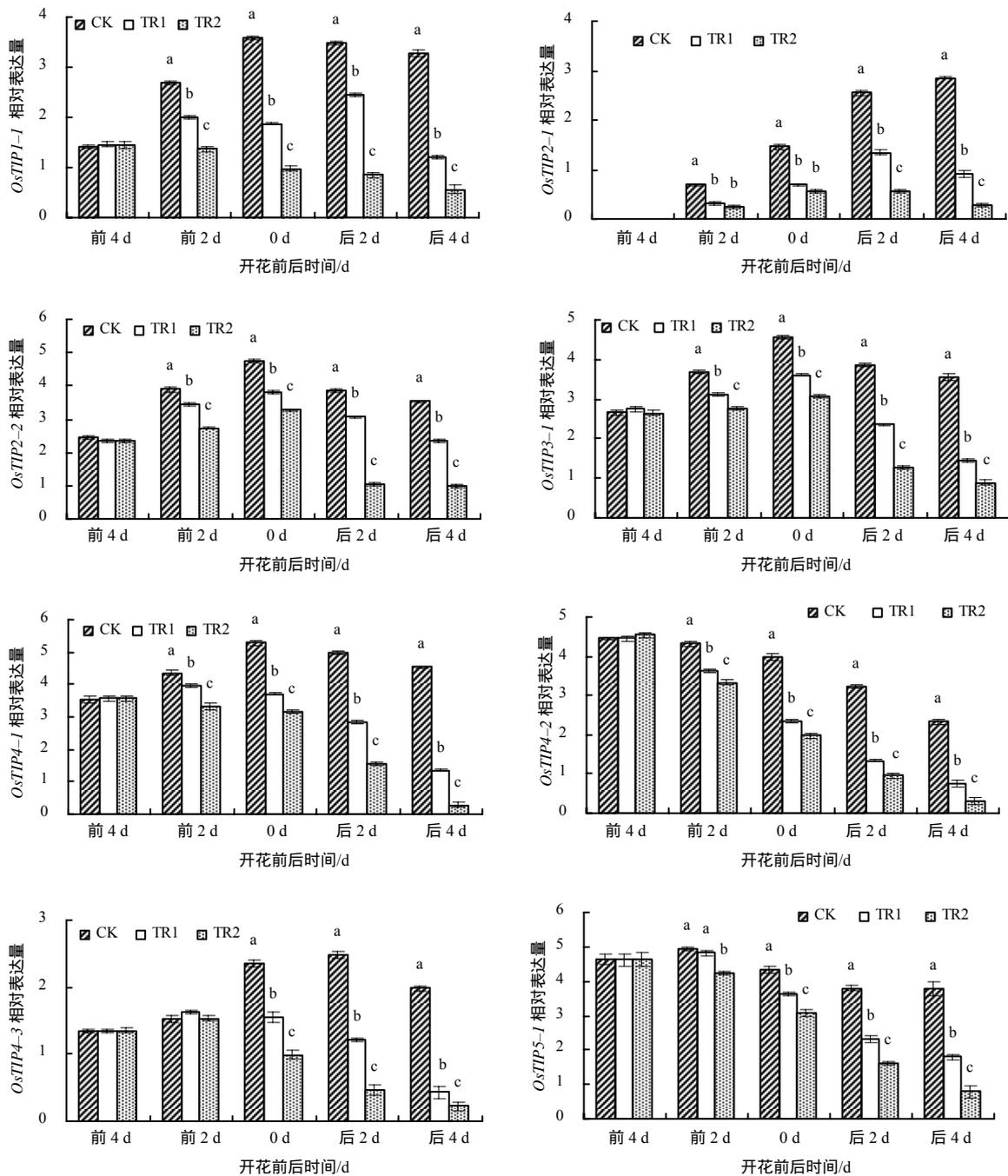


图3 不同处理的剑叶液泡膜水通道蛋白基因的相对表达量

Fig.3 The expression of *OsTIPs* of rice flag leaves with different treatments

2.5 高温与 HgCl_2 处理对质膜水通道蛋白基因表达的影响

从图4可知,适温下,*OsPIP1-1*、*OsPIP1-2*、*OsPIP1-3*、*OsPIP2-1*、*OsPIP2-4*和*OsPIP2-6*的表达量均呈现先上升后下降的趋势,并在开花当天达到最大值。*OsPIP2-5*在此期间的表达量不断增加,

*OsPIP2-7*在开花前后的表达量较高,开花当天的表达量则较低。经高温处理后,从花前2d至花后4d,各相应基因的表达量均下降;受高温与 HgCl_2 复合处理后,相关基因的表达量下降更为明显。说明剑叶质膜水通道蛋白基因的表达受高温和水通道蛋白抑制剂的影响。

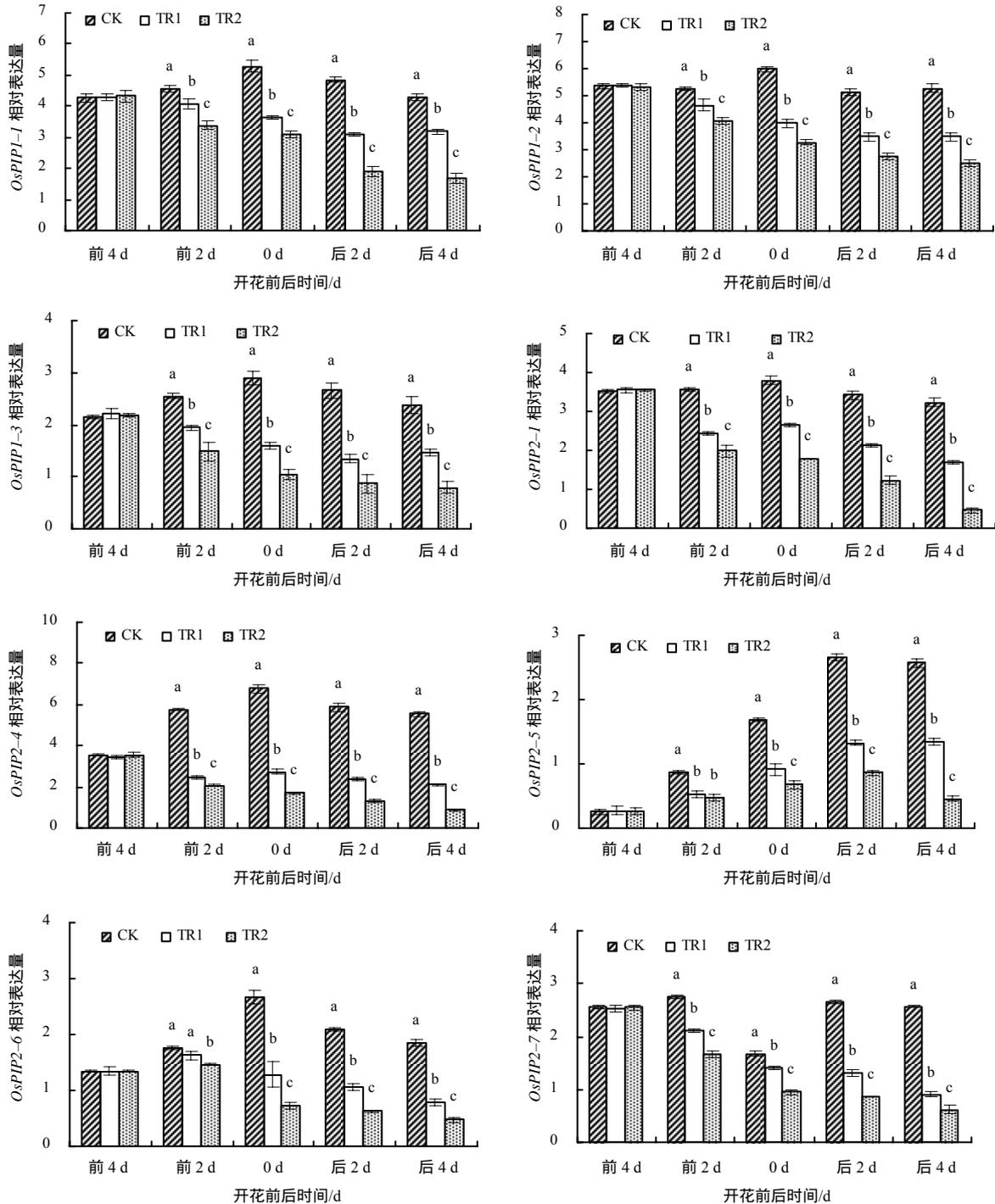


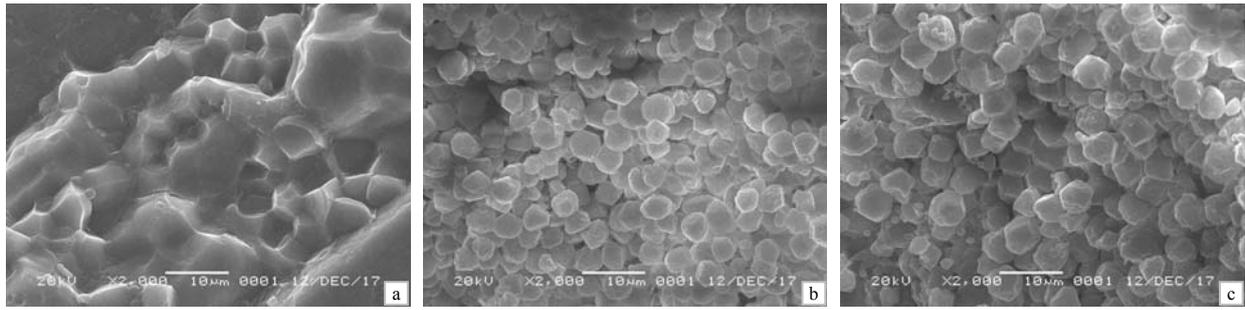
图 4 不同处理的剑叶质膜水通道蛋白基因的相对表达量

Fig.4 The expression of OsPIPs of rice flag leaves of different treatments

2.6 高温与 HgCl₂ 处理对稻米淀粉粒结构的影响

从图 5 可知,电镜观察发现,适温下,淀粉粒发育良好,各淀粉粒之间结合紧密,胚乳细胞内淀粉粒多边形晶体结构明显(图 5-a);受高温胁迫后,淀粉粒间出现明显的空隙(图 5-b),说明淀粉粒的发

育受到影响;受高温与 HgCl₂ 复合处理后,淀粉粒变成圆球形,无法形成规则的晶体结构,各淀粉粒之间不能紧密结合(图 5-c),导致充实不良,这可能是导致千粒质量降低的原因。



a 适温处理；b 高温处理；c 高温与 HgCl₂ 复合处理。

图5 不同处理的淀粉粒结构

Fig.5 The structure of starch granules of different treatments

3 结论与讨论

本研究发现,开花当天 *OsTIPs* 和 *OsPIP_s* 家族中多个基因的表达量显著高于花前和花后的,表明开花时这 2 个基因家族大量表达,这与 DING 等^[16]的研究结果基本一致。受高温和 HgCl₂ 复合处理后,剑叶 *OsTIPs* 和 *OsPIP_s* 家族表达水平均显著低于对照或高温处理的,稻穗和剑叶的相对含水量也降低,这可能与水通道蛋白基因表达及活性降低有关。如:超表达水稻质膜水通道蛋白 *OsPIP1-1* 可显著提高水稻根系导水能力^[10],超表达 *TsPIP1-1* 及 *TsTIP1-1*,可提高转基因植株的相对含水量^[17];若敲除 *AtTIP1-1*,转基因植株极易受水分胁迫的伤害^[18];可见,*OsTIPs* 和 *OsPIP_s* 的高表达与高活性的维持对稻穗和剑叶水分供应有着重要作用。本研究发现,高温与 HgCl₂ 复合处理,导致柱头上的花粉粒显著减少,这与张桂莲等^[15]的研究结果一致。高温胁迫导致花药开裂受阻,散落在柱头上的花粉粒显著减少,而耐热的突变体花粉数量和活性则优于热敏感品种^[19]。柱头上花粉粒减少直接影响最终的结实率^[20]。

本研究结果表明,高温或高温与 HgCl₂ 复合处理后,花粉粒与柱头的线粒体染色较浅或无法染色,说明高温与 HgCl₂ 胁迫后,可能使柱头和花粉粒细胞内的线粒体氧化磷酸化过程受到破坏^[21],导致柱头和花粉粒活性降低^[22]。研究发现,HgCl₂ 结合到水通道蛋白 Cys 位点后,通过抑制水通道蛋白活性,降低水分运输速率^[23]。散落在柱头上的花粉粒萌发后形成花粉管的过程是快速极性生长过程,需要充足的能量和水分供应^[24-25],需要高活性的线

粒体通过氧化磷酸化提供 ATP。当 ATP 供应或水分供应不足时,花粉管生长和受精过程受阻。此外,高温还可能引起光合产物向籽粒运输受阻,从而使结实率降低,淀粉粒充实不良。这与前人^[1,3,26]发现高温胁迫导致水稻产量、结实率和千粒质量下降的结果相一致。但高温引起的水分胁迫如何影响柱头和花粉粒活性的生理机制还需作进一步研究。

参考文献:

- [1] 徐小健,李波,刘思言,等.抽穗期高温胁迫对水稻开花习性及其结实率的影响[J].杂交水稻,2014,29(2):57-62.
XU X J,LI B,LIU S Y,et al.Effects of high temperature stress at heading stage on flowering habits and seed-setting rate in rice[J].Hybrid Rice,2014,29(2):57-62.
- [2] 张长海,汪向东,刘玲,等.2013年桐城市杂交中粳高温热害表现与成因分析[J].杂交水稻,2015,30(1):42-47.
ZHANG C H,WANG X D,LIU L,et al.Analysis on high temperature damage and its causes of medium indica hybrid rice at Tongcheng in 2013[J].Hybrid Rice,2015,30(1):42-47.
- [3] 罗丽华,刘国华,肖应辉,等.高温胁迫对水稻花粉和小穗育性及稻谷粒重的影响[J].湖南农业大学学报(自然科学版),2005,31(6):593-596.
LUO L H,LIU G H,XIAO Y H,et al.Influences of high-temperature stress on the fertility of pollen, spikelet and grain-weight in rice[J].Journal of Hunan Agricultural University(Natural Sciences),2005,31(6):593-596.
- [4] 曹云英,段骅,杨立年,等.减数分裂期高温胁迫对耐热性不同水稻品种产量的影响及其生理原因[J].作物学报,2008,34(12):2134-2142.
CAO Y Y,DUAN H,YANG L N,et al.Effect of heat-stress during meiosis on grain yield of rice cultivars

- differing in heat-tolerance and its physiological mechanism[J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2008, 34(12): 2134–2142.
- [5] XIAO Y H, PAN Y, LUO L H, et al. Quantitative trait loci associated with seed set under high temperature stress at the flowering stage in rice (*Oryza sativa* L.)[J]. *Euphytica*, 2011, 178(3): 331–338.
- [6] 张卫星, 朱德峰, 徐一成, 等. 不同水分条件下水稻籽粒形态及其与粒重的关系[J]. *作物学报*, 2008, 34(10): 1826–1835.
- ZHANG W X, ZHU D F, XU Y C, et al. Grain morphological traits measured based on vision detection technology and their relation to grain weight in rice under different water condition[J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2008, 34(10): 1826–1835.
- [7] 扈婷, 陆准, 姚林, 等. 垄厢栽培对水稻结实期剑叶生理性状和产量的影响[J]. *湖南农业大学学报(自然科学版)*, 2013, 39(1): 1–6.
- HU T, LU Z, YAO L, et al. Effects of ridge-bed cultivation on physiological characteristics of flag leaf and grain yield during grain filling[J]. *Journal of Hunan Agricultural University (Natural Sciences)*, 2013, 39(1): 1–6.
- [8] SAKURAI J, ISHIKAWA F, YAMAGUCHI T, et al. Identification of 33 rice aquaporin genes and analysis of their expression and function[J]. *Plant and Cell Physiology*, 2005, 46(9): 1568–1577.
- [9] 赵亚波, 李培纲, 陈泽恺, 等. 花期前后稻穗水分含量与水通道蛋白基因家族表达关系研究[J]. *华北农学报*, 2016, 31(2): 38–44.
- ZHAO Y B, LI P G, CHEN Z K, et al. The variation of relative water content and expression of aquaporins genes in rice panicle during before and after flowering[J]. *Acta Agriculturae Boreali-Sinica*, 2016, 31(2): 38–44.
- [10] LIU C W, FUKUMOTO T, MATSUMOTO T, et al. Aquaporin *OsPIP1;1* promotes rice salt resistance and seed germination[J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2013, 63: 151–158.
- [11] YIN Y X, WANG S B, XIAO H J, et al. Overexpression of the CaTIP1-1 pepper gene in tobacco enhances resistance to osmotic stresses[J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2014, 15(11): 20101–20116.
- [12] ZHU J J, BAI X F, ZHANG P, et al. Loss of responsiveness to osmotic stress in maize root: the effect of water channel blocker HgCl₂[J]. *Agricultural Sciences in China*, 2010, 9(8): 1230–1235.
- [13] 冯芳玖, 李静婷, 郭丹凤, 等. 年份气温差异对野生型和转 *OsPIN1a* 基因水稻胚乳发育及种子萌发的影响[J]. *核农学报*, 2015, 29(11): 2198–2207.
- FENG F J, LI J T, GUO D F, et al. Effects of different air temperature in different cropping years on development of seed endosperm and germination characteristics in ‘over-expression *OsPIN1a*’ and wild type rice[J]. *Acta Agriculturae Nucleatae Sinica*, 2015, 29(11): 2198–2207.
- [14] 李栋梁, 李小刚, 顾蕴洁, 等. 不同类型水稻品种胚乳发育的研究[J]. *中国农业科学*, 2014, 47(19): 3757–3768.
- LI D L, LI X G, GU Y J, et al. Investigation of endosperm cell development of different rice varieties[J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2014, 47(19): 3757–3768.
- [15] 张桂莲, 张顺堂, 肖浪涛, 等. 抽穗开花期高温胁迫对水稻花药、花粉粒及柱头生理特性的影响[J]. *中国水稻科学*, 2014, 28(2): 155–166.
- ZHANG G L, ZHANG S T, XIAO L T, et al. Effect of high temperature stress on physiological characteristics of anther, pollen and stigma of rice during heading-flowering stage[J]. *Chinese Journal of Rice Science*, 2014, 28(2): 155–166.
- [16] DING L, GAO L M, LIU W, et al. Aquaporin plays an important role in mediating chloroplastic CO₂ concentration under high-N supply in rice (*Oryza sativa*) plants[J]. *Physiologia Plantarum*, 2016, 156(2): 215–226.
- [17] 李伟, 韩娇, 黄升财, 等. 小盐芥 *TsPIP1;1* 与 *TsTIP1;1* 基因增强转基因水稻耐盐性[J]. *植物营养与肥料学报*, 2017, 23(4): 957–963.
- LI W, HAN J, HUANG S C, et al. *Thellungiella salsa* *TsPIP1;1* and *TsTIP1;1* enhanced the salt tolerance of transgenic rice[J]. *Journal of Plant Nutrition and Fertilizer*, 2017, 23(4): 957–963.
- [18] BEEBO A, THOMAS D, DER C, et al. Life with and without AtTIP1;1, an *Arabidopsis* aquaporin preferentially localized in the apposing tonoplasts of adjacent vacuoles[J]. *Plant Molecular Biology*, 2009, 70(1/2): 193–209.
- [19] 王明, 刘焯, 张海清, 等. 水稻光温敏核不育系育性敏感期高温对异交特性的影响[J]. *湖南农业大学学报(自然科学版)*, 2017, 43(4): 347–352.
- WANG M, LIU Y, ZHANG H Q, et al. Effect of high temperature on outcrossing characteristics at the fertile sensitive stage of photo thermo sensitive genic male sterile (PTGMS) rice lines[J]. *Journal of Hunan Agricultural University (Natural Sciences)*, 2017, 43(4): 347–352.
- [20] 谢晓金, 申双和, 李秉柏, 等. 抽穗期高温胁迫对水

- 稻开花结实的影响[J]. 中国农业气象, 2009, 30(2): 252-256.
- XIE X J, SHEN S H, LI B B, et al. Influences of high temperature stress on blooming and seed setting of rice during heading stage[J]. Chinese Journal of Agrometeorology, 2009, 30(2): 252-256.
- [21] 张彬, 芮雯奕, 郑建初, 等. 水稻开花期花粉活力和结实率对高温的响应特征[J]. 作物学报, 2007, 33(7): 1177-1181.
- ZHANG B, RUI W Y, ZHENG J C, et al. Responses of pollen activity and seed setting of rice to high temperature of heading period[J]. Acta Agronomica Sinica, 2007, 33(7): 1177-1181.
- [22] WU C, CUI K H, HU Q Q, et al. Enclosed stigma contributes to higher spikelet fertility for rice (*Oryza sativa* L.) subjected to heat stress[J]. The Crop Journal, 2019, 7(3): 335-349.
- [23] 胡皓, 江华. 水通道蛋白抑制剂和分子靶向治疗的研究进展[J]. 第二军医大学学报, 2018, 39(7): 775-779.
- HU H, JIANG H. Advances in aquaporin inhibitors and molecular targeted therapy[J]. Academic Journal of Second Military Medical University, 2018, 39(7): 775-779.
- [24] SELINSKI J, SCHEIBE R. Pollen tube growth: where does the energy come from?[J]. Plant Signaling & Behavior, 2014, 9(12): e977200.
- [25] HU W, LIU Y, LOKA D A, et al. Drought limits pollen tube growth rate by altering carbohydrate metabolism in cotton (*Gossypium hirsutum*) pistils[J]. Plant Science, 2019, 286(9): 108-117.
- [26] 蒋鹏, 熊洪, 张林, 等. 分蘖期干旱对不同施氮量和移栽密度下杂交稻产量及稻米品质的影响[J]. 湖南农业大学学报(自然科学版), 2016, 42(5): 465-471.
- JIANG P, XIONG H, ZHANG L, et al. Effect of drought stress during tillering period on grain yield and rice quality of hybrid rice under different nitrogen rates and hill densities[J]. Journal of Hunan Agricultural University (Natural Sciences), 2016, 42(5): 465-471.

责任编辑: 毛友纯
英文编辑: 柳正