

引用格式:

张文怡, 白涛, 何东, 陈杏, 梁万慧, 易镇邪, 刘红梅. 抽穗期高温胁迫对水稻花药花粉和光合特性的影响[J]. 湖南农业大学学报(自然科学版), 2022, 48(4): 379–385.

ZHANG W Y, BAI T, HE D, CHEN X, LIANG W H, YI Z X, LIU H M. Effects of high temperature stress at heading stage on pollen and photosynthetic characteristics of rice anthers[J]. Journal of Hunan Agricultural University(Natural Sciences), 2022, 48(4): 379–385.

投稿网址: <http://xb.hunau.edu.cn>



抽穗期高温胁迫对水稻花药花粉和光合特性的影响

张文怡, 白涛, 何东, 陈杏, 梁万慧, 易镇邪, 刘红梅*

(湖南农业大学农学院, 湖南 长沙 410128)

摘 要: 以热钝感品种创两优丰占、中间型品种 Y 两优 1 号和热敏感品种农香 32 为试验材料, 于抽穗期利用人工气候室进行高温处理(最高温度 39.0 °C、相对湿度 75%~80%、光照度 5.0×10^5 lx), 通过测定高温处理与对照处理(大田栽培)花粉、花药的性状与光合特性及外观品质等, 分析抽穗期高温胁迫对水稻花粉、花药及光合特性的影响。结果表明: 与对照相比, 高温胁迫下创两优丰占、Y 两优 1 号、农香 32 花药长分别增加了 7.93%、10.96%、106.56%, 花药宽增加了 30.99%、56.79%、106.54%, 花药体积分别增加了 84.62%、167.92%、764.00%; 花粉直径分别增加了 5.83、3.50、2.60 μm ; 可育花粉率分别下降 19.97%、23.12%、29.19%, 柱头着粉数分别减少了 10、8、9 个, 柱头花粉萌发率分别下降 39.09%、39.83%、41.47%; 3 个品种整精米长分别降低 4.59%、5.66%、13.12%, 宽分别降低 2.01%、3.18%、10.42%, 长宽比分别降低了 2.44%、2.55%、3.33%, 结实率分别下降了 23.39%、24.59%、49.49%, 千粒质量分别下降了 8.92%、16.86%、17.79%; 3 个水稻品种在高温胁迫下叶绿素荧光参数 F_v/F_m 分别下降了 7.87%、8.24%、17.98%, Φ_{PSII} 分别下降了 19.05%、20.00%、24.14%, q_L 分别下降了 30.00%、33.33%、40.00%, Y_{NO} 平均上升了 5.33%、7.46%、11.27%, 表明其有效光能利用率、光反应中心活性和热耗散调节能力下降, 胁迫解除后, F_v/F_m 、 Φ_{PSII} 、 q_L 缓慢升高, Y_{NO} 缓慢降低。综上可知, 高温胁迫下水稻花药和花粉膨大, 花粉活力和柱头花粉萌发率降低, 有效光能利用率降低; 在高温胁迫下, 热钝感品种较热敏感品种具有较好的花粉活性和散落特性以及光合特性, 这可能是水稻耐高温的关键因素。

关 键 词: 水稻; 高温胁迫; 花药; 花粉; 光合特性; 结实性状

中图分类号: S511.01

文献标志码: A

文章编号: 1007-1032(2022)04-0379-07

Effects of high temperature stress at heading stage on pollen and photosynthetic characteristics of rice anthers

ZHANG Wenyi, BAI Tao, HE Dong, CHEN Xing, LIANG Wanhui, YI Zhenxie, LIU Hongmei*

(College of Agronomy, Hunan Agricultural University, Changsha, Hunan 410128, China)

Abstract: The heat-insensitive cultivar Chuangliangyou fengzhan, the intermediate cultivar Y liangyou 1 and the heat-sensitive cultivar Nongxiang 32 were used as experimental materials, and an artificial climate chamber was used for high temperature treatment at the heading stage(the maximum treatment temperature was 39.0 °C; relative humidity 75%-80%; light intensity 5.0×10^5 lx). The effects of high temperature stress at heading stage on pollen, anther and photosynthetic characteristics of rice were analyzed by measuring the characteristics, photosynthetic characteristics and appearance quality of pollen and anther under high temperature treatment and control treatment(field cultivation). The results showed that under high temperature stress, anther length of three rice varieties increased by 7.93%, 10.96% and 106.56%, and anther width

收稿日期: 2021-11-16

修回日期: 2022-06-23

基金项目: 国家重点研发计划项目(2018YFD0301005); 湖南省大学生创新性实验计划项目(S202010537022); 湖南省农业农村厅项目(湘财农指[2020]64 号)

作者简介: 张文怡(1996—), 女, 重庆永川人, 硕士研究生, 主要从事水稻生理生化研究, 19112129315@163.com; *通信作者, 刘红梅, 博士, 副教授, 主要从事作物学研究, liuhongmei@hunau.edu.cn

increased by 30.99%, 56.79% and 106.54%, respectively. The anther volume increased by 84.62%, 167.92% and 764.00%, respectively. The pollen diameter increased by 5.83 μm , 3.50 μm and 2.60 μm , respectively. The fertile pollen rate decreased by 19.97%, 23.12% and 29.19%, stigma pollen number decreased by 10, 8 and 9, and stigma pollen germination rate decreased by 39.09%, 39.83% and 41.47%, respectively. The whole rice length of three varieties decreased by 4.59%, 5.66%, 13.12%, and width decreased by 2.01%, 3.18%, 10.42%, respectively. The length-width ratio decreased by 2.44%, 2.55% and 3.33%, respectively. The seed setting rate decreased by 23.39%, 24.59% and 49.49%, and the thousand grain weight decreased by 8.92%, 16.86% and 17.79%, respectively. Under high temperature stress, the chlorophyll fluorescence parameters of three rice varieties F_v/F_m decreased by 7.87%, 8.24%, 17.98%, Φ_{PSII} decreased by 19.05%, 20.00%, 24.14%, q_L decreased by 30.00%, 33.33%, 40.00%, respectively. Y_{NO} increased by 5.33%, 7.46% and 11.27%, respectively, indicating that its effective light energy utilization rate, photoreaction center activity and heat dissipation regulation ability decreased. With the stress relieved, F_v/F_m , Φ_{PSII} , q_L slowly increased, Y_{NO} slowly decreased, indicating that the effective light energy utilization rate, light reaction center activity and heat dissipation regulation ability slowly recovered. In conclusion, heat-insensitive cultivars had better pollen activity, scatter characteristics and photosynthetic characteristics than that of heat-sensitive cultivars, which may be the key factors of rice height tolerance.

Keywords: rice; high temperature stress; anther; pollen; photosynthetic characteristics; fruiting traits

近年随着极端天气出现频率的逐渐增加, 高温已成为影响作物生长、限制水稻优质安全生产的重要因素, 因此, 研究高温胁迫对水稻的影响具有一定的现实意义。

前人^[1-2]研究指出, 孕穗期高温导致水稻减产的程度与高温的强度及持续时间密切相关, 温度越高、持续时间越长, 花粉活力和散落特性受损越严重^[3]。高温胁迫导致水稻叶片 PS II 反应中心受到破坏或部分失活, 产生光抑制^[4]。高温对 PS II 反应中心的影响主要表现为加速叶绿素和类胡萝卜素的降解, 影响叶绿素体内的蛋白质合成, 引起类囊体膜结构的变化, 减弱光系统 II 的电子传递^[5], 最终引起 F_v/F_m 、 Φ_{PSII} 、 q_L 、 Y_{NO} 等叶绿素荧光参数发生变化。

本研究中, 以 3 个高温耐受能力不同的水稻品种为试验材料, 通过分析抽穗期高温胁迫对水稻花药、花粉、光合特性、结实率的影响, 探索水稻的耐高温机制, 旨在为水稻生产防御高温危害、筛选耐热品种提供参考。

1 材料与方法

1.1 供试材料

供试的创两优丰占、Y 两优 1 号、农香 32 分别为热钝感、中间型、热敏感品种, 均由湖南农业大学水稻科学研究所提供。

1.2 方法

试验于 2020 年在湖南农业大学水稻科学研究

所试验田和人工气候室进行。2020 年 5 月 21 日播种, 6 月 21 日移栽至钵钵中(钵钵内径 190 mm、高度 200 mm), 每钵 20 株, 每个品种 36 钵。于抽穗初期(7 月 11 日, 少数穗破口 1~2 cm, 大部分穗即将破口), 每个品种随机选取 18 钵移入人工气候室进行高温处理, 其余 18 钵(对照组)一直置于大田培养。

高温处理: 06:00—09:00 和 20:00—24:00, 31.0 $^{\circ}\text{C}$; 09:00—12:00, 37.0 $^{\circ}\text{C}$; 12:00—16:00, 39.0 $^{\circ}\text{C}$; 16:00—20:00, 36.0 $^{\circ}\text{C}$; 24:00—翌日 06:00, 28.0 $^{\circ}\text{C}$ 。光照度 $5.0 \times 10^5 \text{ lx}$, 日光照 14 h, 相对湿度 75%~80%。连续处理 6 d 后, 将盆栽移回至试验田。于处理前 1 d、处理 1~6 d, 移回大田恢复培养 1~3 d, 每个品种分别选取 3 株植株的穗的花药、花粉、剑叶等进行检测, 3 次重复。

1.3 测定项目与方法

1.3.1 花药与花粉性状的测定

花药长和宽的测定: 用镊子从每个品种的 3 株处理穗分别剥取 6 个即将开颖的颖花, 置于载玻片上, 滴加 1% I-KI 溶液染色, 在载有测微尺的光学显微镜下测定花药的长(L)和宽(W), 利用公式 $V=0.34LW^2$ 计算花药体积(V)。

可育花粉率的测定: 从每个品种的 3 株处理穗分别取 6 个即将开颖的花药置于载玻片上, 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 10 个视野, 统计可育花粉数, 计算可育花粉率。

花粉直径的测定：从每个品种的 3 株处理穗分别取 6 个即将开颖的花药置于载玻片上，用镊子轻压使花粉散出，在显微镜下随机选取 10 个花粉粒测定直径，每个花药的测量尽量在 5 min 内完成，以防止失水收缩。

柱头着粉数的测定：从每个品种的 3 株处理穗分别剥取 10 个当天已开花的雌蕊于载玻片上，用乙酸洋红染色，在显微镜下计数柱头上粘着的花粉数。

柱头花粉萌发率的测定：从每个品种的 3 株处理穗分别取 10 个当天开花的雌蕊置载玻片上，于 25 ℃、相对湿度 80%的条件下培养，30 min 后用 1% I-KI 溶液染色，显微镜下计数柱头上花粉发芽数，计算花粉萌发率^[6]。

1.3.2 光合特性的测定

叶绿素荧光参数的测定：处理期间每天 08:00—09:00，从每个品种的 3 株处理穗分别选取具有代表性的剑叶 10 片，暗适应 20 min 以上，采用 XJJQ977-FP110 手持式叶绿素荧光仪测定并计算最大光能利用效率 F_v/F_m 、实际光能利用效率 Φ_{PSII} 、光化学淬灭系数 q_L 、非调节性能量耗散的量子产量 Y_{NO} 。

叶绿素含量的测定：从每个品种的 3 株处理穗分别选取具有代表性的剑叶，避光保存至取样箱，剪掉功能叶尖端和底端部各 2 cm，抽取主叶脉，剪碎剩余部分，称取 0.20 g，加入 10 mL 95% 乙醇提取，避光静置 24 h 后转移到 25 mL 容量瓶，定容。用 UV-450 紫外可见分光光度计分别测定样品 665、649 nm 处的吸光度值，并计算叶绿素 a 和叶绿素 b 的含量^[7]。

1.3.3 粒形及结实性状

水稻成熟时，分别取处理组、对照组的所有穗进行考种，测定粒长、粒宽、结实率、千粒质量等指标。

1.4 数据分析

运用 Excel 2016 进行数据整理；采用 SPSS 25.0 进行差异显著性分析。

2 结果与分析

2.1 高温胁迫对水稻花药的影响

由表 1 可知，高温胁迫下水稻花药的长、宽、体积均有所增加。与处理前相比，处理第 6 天创两优丰占、Y 两优 1 号、农香 32 的花药长增

表 1 高温胁迫下 3 个供试水稻品种的花药特性

Table 1 Anther characteristics of three tested rice varieties under high temperature stress				
品种	处理时间	花药长/mm	花药宽/mm	花药体积/mm ³
创两优丰占	处理前	(2.27±0.09)b	(0.71±0.09)b	(0.39±0.10)c
	第 1 天	(2.27±0.11)b	(0.82±0.14)ab	(0.53±0.16)bc
	第 2 天	(2.37±0.11)a	(0.87±0.11)a	(0.61±0.17)ab
	第 3 天	(2.39±0.03)a	(0.86±0.09)a	(0.60±0.12)ab
	第 4 天	(2.40±0.03)a	(0.72±0.03)b	(0.42±0.03)c
	第 5 天	(2.40±0.05)a	(0.93±0.07)a	(0.71±0.10)ab
	第 6 天	(2.45±0.03)a	(0.93±0.08)a	(0.72±0.11)a
Y 两优 1 号	处理前	(2.28±0.16)b	(0.81±0.15)c	(0.53±0.21)c
	第 1 天	(2.37±0.06)ab	(0.87±0.13)c	(0.62±0.16)bc
	第 2 天	(2.37±0.08)ab	(0.96±0.16)bc	(0.75±0.23)bc
	第 3 天	(2.46±0.10)a	(1.06±0.27)abc	(0.98±0.50)abc
	第 4 天	(2.47±0.15)a	(1.14±0.17)ab	(1.09±0.28)ab
	第 5 天	(2.51±0.17)a	(1.21±0.16)ab	(1.26±0.34)a
	第 6 天	(2.53±0.12)a	(1.27±0.21)a	(1.42±0.48)a
农香 32	处理前	(1.83±0.31)c	(0.62±0.13)d	(0.25±0.12)c
	第 1 天	(2.44±0.06)b	(0.85±0.09)bc	(0.61±0.12)bc
	第 2 天	(2.49±0.14)b	(0.98±0.11)bc	(0.82±0.23)b
	第 3 天	(2.49±0.13)b	(0.83±0.11)c	(0.60±0.16)bc
	第 4 天	(2.59±0.18)b	(0.93±0.11)bc	(0.76±0.17)b
	第 5 天	(2.63±0.24)b	(1.02±0.08)b	(0.94±0.16)b
	第 6 天	(3.78±0.42)a	(1.28±0.23)a	(2.16±0.79)a

同一品种同列数据不同字母表示处理间的差异有统计学意义($P < 0.05$)。

幅分别为 7.93%、10.96%、106.56%；花药宽增幅分别为 30.99%、56.79%、106.45%；花药体积增幅分别为 84.62%、167.92%、764.00%。可见，高温导致水稻花药膨大，且热敏感品种的增幅大于热钝感品种。

2.2 高温胁迫对水稻花粉特性的影响

由表 2 可以看出，高温胁迫下花粉直径均有所增加。与处理前相比，处理第 6 天，创两优丰占、Y 两优 1 号、农香 32 的花粉直径分别增加 5.83、3.50、2.60 μm 。随着处理时间的延长，水稻可育花

粉率下降，至处理第 6 天，创两优丰占、Y 两优 1 号、农香 32 的可育花粉率降幅分别为 19.97%、23.12%、29.19%。高温胁迫下柱头着粉数减少，至处理第 6 天，3 个品种的柱头着粉数分别减少了 10、8、9 个。随着高温处理时间的延长，柱头花粉萌发率逐渐降低，处理第 1 天，3 个品种的柱头花粉萌发率分别下降了 1.20%、8.01%、2.65%；至处理第 6 天，分别下降了 39.09%、39.83%、41.47%，差异均达显著水平。说明高温胁迫下热钝感品种的花粉特性较热敏感品种相对稳定。

表 2 高温胁迫下 3 个供试水稻品种的花粉特性

Table 2 Pollen characteristics of three tested rice varieties under high temperature stress

品种	处理时间	花粉直径/ μm	可育花粉率/%	柱头着粉数/个	柱头花粉萌发率/%
创两优丰占	处理前	(44.00 \pm 4.56)c	(91.90 \pm 12.84)a	(28 \pm 2.04)a	(68.83 \pm 9.04)a
	第 1 天	(44.63 \pm 3.68)bc	(85.96 \pm 15.08)ab	(28 \pm 1.07)a	(67.63 \pm 3.59)a
	第 2 天	(47.88 \pm 3.28)ab	(82.12 \pm 10.06)bc	(26 \pm 1.64)a	(58.98 \pm 5.23)ab
	第 3 天	(49.13 \pm 2.05)a	(80.88 \pm 8.47)bc	(21 \pm 4.60)b	(50.36 \pm 27.50)bc
	第 4 天	(49.75 \pm 3.22)a	(79.71 \pm 4.57)bc	(19 \pm 3.39)b	(41.43 \pm 18.09)cd
	第 5 天	(49.63 \pm 2.43)a	(76.70 \pm 11.14)bc	(19 \pm 6.19)b	(29.81 \pm 3.63)d
	第 6 天	(49.83 \pm 3.12)a	(73.55 \pm 8.22)c	(18 \pm 5.42)b	(29.74 \pm 4.96)d
Y 两优 1 号	处理前	(45.38 \pm 3.12)c	(94.92 \pm 5.48)a	(26 \pm 2.69)a	(60.13 \pm 10.35)a
	第 1 天	(46.25 \pm 2.89)bc	(94.23 \pm 6.77)a	(25 \pm 3.17)ab	(52.12 \pm 4.17)ab
	第 2 天	(51.33 \pm 11.68)a	(92.36 \pm 7.06)ab	(23 \pm 2.12)b	(48.25 \pm 7.49)bc
	第 3 天	(49.38 \pm 3.19)ab	(91.68 \pm 9.02)ab	(23 \pm 3.27)b	(44.00 \pm 17.55)c
	第 4 天	(47.13 \pm 3.34)bc	(86.74 \pm 12.83)ab	(21 \pm 4.02)bc	(36.12 \pm 15.55)d
	第 5 天	(47.88 \pm 3.82)bc	(82.72 \pm 9.51)bc	(19 \pm 5.34)cd	(33.01 \pm 16.12)d
	第 6 天	(48.88 \pm 3.14)ab	(72.97 \pm 12.31)c	(18 \pm 3.75)d	(20.30 \pm 5.32)e
农香 32	处理前	(44.13 \pm 2.36)b	(100.00 \pm 0.00)a	(24 \pm 3.96)a	(57.74 \pm 11.97)a
	第 1 天	(45.00 \pm 4.08)ab	(93.92 \pm 7.81)ab	(22 \pm 5.04)ab	(55.09 \pm 16.38)ab
	第 2 天	(45.25 \pm 3.62)ab	(92.24 \pm 8.55)ab	(20 \pm 3.60)ab	(51.84 \pm 9.72)ab
	第 3 天	(45.50 \pm 4.53)a	(91.82 \pm 11.19)ab	(20 \pm 2.00)b	(48.74 \pm 3.64)bc
	第 4 天	(46.50 \pm 3.16)a	(89.21 \pm 17.95)ab	(16 \pm 1.87)c	(45.55 \pm 5.80)bc
	第 5 天	(46.50 \pm 1.75)a	(80.88 \pm 24.36)b	(16 \pm 2.92)c	(42.34 \pm 6.50)c
	第 6 天	(46.73 \pm 3.22)a	(70.81 \pm 17.75)c	(15 \pm 2.50)c	(16.27 \pm 5.58)d

同一品种同列数据不同字母表示处理间的差异有统计学意义($P < 0.05$)。

2.3 高温胁迫对水稻光合特性的影响

2.3.1 对叶绿素荧光参数的影响

由表 3 可知，高温胁迫下 F_v/F_m 、 Φ_{PSII} 、 q_L 随高温处理时间延长呈下降趋势，而 Y_{NO} 持续升高。处理第 1 天，创两优丰占、Y 两优 1 号、农香 32 的 F_v/F_m 降幅分别为 1.12%、1.18%、4.49%；处理第 6 天，降幅分别为 7.87%、8.24%、17.98%。处理第 1 天，3 个品种的 Φ_{PSII} 降幅分别为 4.76%、

6.67%、6.90%；处理第 6 天，降幅分别为 19.05%、20.00%、24.14%。处理第 1 天，3 个品种的 q_L 分别降低了 10.00%、8.33%、20.00%；处理第 6 天， q_L 分别降低了 30.00%、33.33%、40.00%。处理第 1 天， Y_{NO} 分别上升了 1.33%、1.49%、2.82%；处理第 6 天，分别增加了 5.33%、7.46%、11.27%。高温处理结束，移至大田后 F_v/F_m 、 Φ_{PSII} 、 q_L 缓慢升高， Y_{NO} 缓慢降低。恢复 3 天后，较处理第 6 天，创两优丰占、Y 两优

1 号、农香 32 的 F_v/F_m 的增幅分别为 4.88%、3.85%、6.85%； Φ_{PSII} 增幅分别为 23.53%、8.33%、4.55%； q_L 增幅分别为 14.29%、12.50%、22.22%； Y_{NO} 降幅分别为 1.27%、2.78%、5.06%。

可见，热钝感品种凭借良好的自身调节能力，随着胁迫解除，其光合机能部分恢复，而热敏品种的 PSII 反应中心部分已受损伤或失活，其恢复程度不及热钝感品种。

表 3 高温胁迫下 3 个供试水稻品种的叶绿素荧光参数

Table 3 Chlorophyll fluorescence parameters of three tested rice varieties under high temperature stress					
品种	处理时间	F_v/F_m	Φ_{PSII}	q_L	Y_{NO}
创两优丰占	处理前	(0.89±0.02)a	(0.21±0.01)a	(0.10±0.01)a	(0.75±0.01)c
	第 1 天	(0.88±0.01)ab	(0.20±0.01)ab	(0.09±0.01)ab	(0.76±0.01)bc
	第 2 天	(0.88±0.01)ab	(0.20±0.01)ab	(0.09±0.03)ab	(0.77±0.02)bc
	第 3 天	(0.86±0.01)b	(0.19±0.01)b	(0.08±0.01)b	(0.78±0.01)b
	第 4 天	(0.82±0.01)c	(0.18±0.01)b	(0.08±0.0)b	(0.78±0.02)b
	第 5 天	(0.82±0.01)c	(0.17±0.01)c	(0.08±0.02)b	(0.78±0.01)b
	第 6 天	(0.82±0.02)c	(0.17±0.01)c	(0.07±0.01)c	(0.79±0.01)a
	恢复第 1 天	(0.84±0.03)bc	(0.19±0.01)b	(0.08±0.01)b	(0.79±0.03)a
	恢复第 2 天	(0.85±0.01)bc	(0.21±0.01)a	(0.08±0.02)b	(0.78±0.01)b
	恢复第 3 天	(0.86±0.02)b	(0.21±0.02)a	(0.08±0.01)ab	(0.78±0.01)b
Y 两优 1 号	处理前	(0.85±0.03)a	(0.30±0.01)a	(0.24±0.01)a	(0.67±0.01)d
	第 1 天	(0.84±0.03)ab	(0.28±0.01)ab	(0.22±0.01)ab	(0.68±0.01)c
	第 2 天	(0.83±0.02)ab	(0.28±0.01)ab	(0.21±0.01)ab	(0.69±0.01)bc
	第 3 天	(0.82±0.01)b	(0.28±0.1)ab	(0.20±0.01)ab	(0.69±0.01)bc
	第 4 天	(0.82±0.01)b	(0.26±0.01)b	(0.18±0.01)b	(0.70±0.01)b
	第 5 天	(0.81±0.01)bc	(0.25±0.01)b	(0.18±0.01)b	(0.71±0.01)ab
	第 6 天	(0.78±0.02)c	(0.24±0.01)c	(0.16±0.01)c	(0.72±0.01)a
	恢复第 1 天	(0.80±0.03)bc	(0.25±0.01)b	(0.16±0.01)c	(0.71±0.01)ab
	恢复第 2 天	(0.80±0.01)bc	(0.25±0.01)b	(0.18±0.01)b	(0.70±0.01)b
	恢复第 3 天	(0.81±0.01)bc	(0.26±0.01)b	(0.18±0.01)b	(0.70±0.01)b
农香 32	处理前	(0.89±0.01)a	(0.29±0.02)a	(0.15±0.03)a	(0.71±0.03)d
	第 1 天	(0.85±0.03)b	(0.27±0.03)ab	(0.12±0.04)b	(0.73±0.02)cd
	第 2 天	(0.84±0.02)b	(0.26±0.03)ab	(0.12±0.02)b	(0.74±0.04)c
	第 3 天	(0.80±0.01)bc	(0.25±0.04)b	(0.11±0.03)b	(0.75±0.01)bc
	第 4 天	(0.77±0.02)c	(0.24±0.01)b	(0.08±0.01)c	(0.75±0.01)bc
	第 5 天	(0.75±0.02)c	(0.23±0.0)2b	(0.07±0.05)c	(0.78±0.02)ab
	第 6 天	(0.73±0.03)d	(0.22±0.02)c	(0.09±0.03)bc	(0.79±0.03)a
	恢复第 1 天	(0.75±0.04)c	(0.21±0.03)c	(0.09±0.01)bc	(0.77±0.04)ab
	恢复第 2 天	(0.76±0.02)bc	(0.23±0.02)b	(0.10±0.02)b	(0.76±0.02)b
	恢复第 3 天	(0.78±0.01)bc	(0.23±0.03)b	(0.11±0.02)b	(0.75±0.02)bc

同一品种同列数据不同字母示处理间的差异有统计学意义($P < 0.05$)。

2.3.2 高温胁迫对叶绿素 a、叶绿素 b 含量及其比值的影响

由表 4 可知，高温胁迫下，随着处理时间的延长，叶绿素 a、叶绿素 b 含量均呈下降趋势，其中，处理第 1 天，创两优丰占、Y 两优 1 号、农香 32 的叶绿素 a 含量分别下降了 3.78%、6.83%、8.96%；处理第 6 天，分别下降了 35.74%、36.10%、38.81%。高温对叶绿素 b 含量的影响较小，从而导致叶绿素 a 与叶绿素 b 的比值降低。处理第 1 天，创两优丰占、Y 两优 1 号、农香 32 的

叶绿素 a 与叶绿素 b 的比值分别降低了 1.94%、3.74%、3.64%；处理第 6 天，分别下降了 20.54%、20.56%、33.05%。高温处理结束后，叶绿素 a、叶绿素 b 含量均缓慢升高。恢复第 3 天较处理第 6 天，创两优丰占、Y 两优 1 号、农香 32 的叶绿素 a 含量的增幅分别为 39.57%、22.90%、25.00%；叶绿素 b 含量的增幅分别为 17.58%、5.19%、2.90%。综上可知，高温主要通过降低叶绿素 a 含量来影响叶绿素 a 与叶绿素 b 的比值，热敏感品种的降幅大于热钝感品种的。

表 4 高温胁迫下 3 个供试水稻品种的叶绿素含量

Table 4 Chlorophyll content of three tested rice varieties under high temperature stress

品种	处理时间	叶绿素 a 含量/(mg·g ⁻¹)	叶绿素 b 含量/(mg·g ⁻¹)	叶绿素 a/叶绿素 b
创两优丰占	处理前	(2.91±0.13)a	(1.13±0.05)a	(2.58±0.25)a
	第 1 天	(2.80±0.15)ab	(1.12±0.02)a	(2.53±0.12)a
	第 2 天	(2.25±0.24)bc	(1.10±0.04)b	(2.04±0.14)b
	第 3 天	(2.02±0.25)bc	(0.96±0.03)c	(2.11±0.07)b
	第 4 天	(1.88±0.16)c	(0.93±0.02)c	(2.03±0.18)b
	第 5 天	(1.87±0.16)c	(0.93±0.05)c	(2.02±0.20)c
	第 6 天	(1.87±0.17)c	(0.91±0.04)d	(2.05±0.19)c
	恢复第 1 天	(2.18±0.25)b	(0.98±0.06)c	(2.22±0.05)ab
	恢复第 2 天	(2.21±0.23)b	(0.99±0.05)c	(2.23±0.20)ab
	恢复第 3 天	(2.61±0.20)b	(1.07±0.03)b	(2.44±0.19)ab
Y 两优 1 号	处理前	(2.05±0.15)a	(0.96±0.02)a	(2.14±0.04)ab
	第 1 天	(1.91±0.10)b	(0.93±0.03)a	(2.06±0.14)b
	第 2 天	(1.86±0.02)b	(0.79±0.04)b	(2.37±0.02)a
	第 3 天	(1.75±0.04)bc	(0.77±0.05)c	(2.28±0.26)ab
	第 4 天	(1.61±0.09)bc	(0.79±0.06)b	(2.05±0.24)b
	第 5 天	(1.57±0.18)bc	(0.80±0.01)b	(1.98±0.14)b
	第 6 天	(1.31±0.28)c	(0.77±0.01)c	(1.70±0.18)c
	恢复第 1 天	(1.57±0.3)5bc	(0.78±0.02)c	(2.01±0.18)b
	恢复第 2 天	(1.61±0.13)bc	(0.79±0.03)b	(2.03±0.01)b
	恢复第 3 天	(1.61±0.04)bc	(0.81±0.05)b	(1.99±0.17)b
农香 32	处理前	(2.68±0.16)a	(0.75±0.02)a	(3.57±0.24)a
	第 1 天	(2.44±0.08)b	(0.71±0.04)b	(3.44±0.23)a
	第 2 天	(2.33±0.05)b	(0.71±0.04)b	(3.29±0.21)ab
	第 3 天	(2.22±0.25)b	(0.70±0.02)b	(3.17±0.27)ab
	第 4 天	(2.00±0.27)bc	(0.70±0.03)b	(2.88±0.21)bc
	第 5 天	(1.81±0.30)bc	(0.69±0.01)bc	(2.62±0.24)bc
	第 6 天	(1.64±0.29)c	(0.69±0.01)bc	(2.39±0.25)c
	恢复第 1 天	(2.15±0.26)b	(0.68±0.02)c	(3.14±0.10)ab
	恢复第 2 天	(1.93±0.20)bc	(0.70±0.01)b	(2.77±0.07)bc
	恢复第 3 天	(2.05±0.16)bc	(0.71±0.01)b	(2.90±0.18)b

同一品种同列数据不同字母示处理间的差异有统计学意义($P < 0.05$)。

2.4 高温胁迫对水稻外观品质和结实率的影响

从表 5 可知,抽穗期高温胁迫导致整精米长、整精米宽、长/宽、千粒质量、结实率均显著降低。创两优丰占、Y 两优 1 号、农香 32 的整精米长分别降低了 4.59%、5.66%、13.12%;整精米宽分别降低了 2.01%、3.18%、10.42%;整精米长

宽比分别降低了 2.44%、2.55%、3.33%;千粒质量分别降低了 8.92%、16.86%、17.79%;结实率分别降低了 23.39%、24.59%、49.49%。综上所述可知,高温不仅会显著降低水稻的结实率和千粒质量,还会导致水稻的外观品质显著下降,热敏感品种的降幅大于热钝感品种的。

表 5 高温胁迫下 3 个供试水稻品种的外观品质和结实率

Table 5 The appearance quality and seed setting rate of three tested rice varieties under high temperature stress

品种	组别	整精米粒长/mm	整精米粒宽/mm	整精米长宽比	千粒质量/g	结实率/%
创两优丰占	处理	(6.24±0.20)*	(1.95±0.05)*	(3.20±0.09)*	(20.93±1.62)*	(61.55±6.35)*
	对照	6.54±0.17	1.99±0.08	3.28±0.10	22.98±1.32	80.34±5.49
Y 两优 1 号	处理	(6.50±0.12)*	(2.13±0.10)*	(3.06±0.07)*	(22.09±1.07)*	(58.33±3.71)*
	对照	6.89±0.14	2.20±0.15	3.14±0.11	26.57±1.58	77.35±5.28
农香 32	处理	(7.02±0.78)*	(1.72±0.08)*	(4.07±0.45)*	(22.74±3.03)*	(39.17±9.13)*
	对照	8.08±0.49	1.92±0.06	4.21±0.06	27.66±2.93	77.55±6.70

“*”示同一品种处理间的差异有统计学意义($P < 0.05$)。

3 结论与讨论

本研究结果表明：水稻抽穗期高温胁迫后花药的长、宽、体积及花粉直径均增加，热敏品种增加的幅度大于热钝感品种；可育花粉率、柱头着粉数和柱头花粉萌发率均下降，导致花粉活力和可育性降低，结实率下降。高温胁迫使叶绿素荧光参数的 F_v/F_m 、 Φ_{PSII} 、 q_L 下降，光系统 PSII 的有效光能利用效率下降， Y_{NO} 显著上升，说明高温胁迫下水稻光保护能力下降，易受到光损伤。

前人研究结果^[8-12]表明，水稻抽穗期遭遇高温会影响花粉成熟和发芽，使得受精率降低而形成空秕粒，最后结实率和千粒质量降低。高温胁迫导致水稻花粉膨大畸形，不育花粉数量增多，可育花粉率下降^[13]。高温使得花粉粒具有黏性，黏性花粉粒堵塞于裂药基部而留在花药内，加上可育花粉率下降，最后导致柱头花粉萌发率也随之下降^[14-15]。本研究发现，热钝感品种柱头着粉数和花粉萌发率高于热敏品种，说明热钝感品种花粉对高温不敏感，高温胁迫处理下仍能保持正常的花粉萌发率。可见，抽穗期高温胁迫后可育花粉率和花粉萌发率可作为水稻耐热性鉴定的重要指标。

植物的叶绿素含量与光合作用密切相关，在温度胁迫时叶片活性氧的积累导致叶绿素 a 降解，叶绿素结构和功能遭到破坏，叶片捕捉和利用光能的能力降低^[16]。高温导致叶绿素 a/叶绿素 b 下降，类囊体的垛叠程度降低，光系统 II 电子传递减弱^[17]。本研究发现，热钝感品种有较好的抗逆能力，能够在原有基础上保持正常水平，受高温影响较小，且能够在解除胁迫后逐渐恢复正常水平；热敏感品种的叶绿素含量和部分叶绿素荧光参数下降快，且解除胁迫后难以恢复到正常水平，影响正常生长发育。

本研究从花药、花粉和光合特性响应角度初步探讨了水稻的耐热性，但水稻耐热生理机制涉及到基因、蛋白质、代谢物等复杂的分子生化调控网络，还需要从基因组、蛋白组及代谢组等多组学角度进行更深入的探究。

参考文献：

- [1] PENG S B, HUANG J L, SHEEHY J E, et al. Rice yields decline with higher night temperature from global warming[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2004, 101(27): 9971-9975.
- [2] YANG J, XIONG W, YANG X G, et al. Geographic

variation of rice yield response to past climate change in China[J]. *Journal of Integrative Agriculture*, 2014, 13(7): 1586-1598.

- [3] 郭建茂, 李淑婷, 谢晓燕, 等. 安徽省一季稻抽穗开花期高温热害分布规律[J]. *江苏农业科学*, 2018, 46(5): 275-280.
- [4] 甄博, 周新国, 陆红飞, 等. 高温与涝交互胁迫对水稻孕穗期生理指标的影响[J]. *灌溉排水学报*, 2019, 38(3): 1-7.
- [5] 陈锋, 田纪春, 孟庆伟, 等. 短期高温胁迫对高产小麦品系灌浆后期旗叶光系统 II 功能的影响[J]. *应用生态学报*, 2006, 17(10): 1854-1858.
- [6] 张荣萍, 马均, 蔡光泽, 等. 开花期低温胁迫对四川攀西稻区水稻开花结实的影响[J]. *作物学报*, 2012, 38(9): 1734-1742.
- [7] 萧浪涛, 王三根. *植物生理学实验技术*[M]. 北京: 中国农业出版社, 2005: 110-114.
- [8] SATAKE T, LEE S Y, KOIKE S, et al. Male sterility caused by cooling treatment at the young microspore stage in rice plants. XXVIII. Prevention of cool injury with the newly devised water management practices. Effects of the temperature and depth of water before the critical stage[J]. *Japanese Journal of Crop Science*, 1988, 57(1): 234-241.
- [9] WU C, CUI K H, TANG S, et al. Intensified pollination and fertilization ameliorate heat injury in rice (*Oryza sativa* L.) during the flowering stage[J]. *Field Crops Research*, 2020, 252: 107795.
- [10] 杨波, 田露, 李琦, 等. 水分和高温复合胁迫对水稻幼苗光合生理特性的影响[J]. *作物杂志*, 2015(5): 111-115.
- [11] 何迷, 李小波, 施继芳, 等. 低温对水稻光合特性的影响[J]. *湖南农业科学*, 2020(8): 12-15.
- [12] 张桂莲, 张顺堂, 肖浪涛, 等. 花期高温胁迫对水稻花药生理特性及花粉性状的影响[J]. *作物学报*, 2013, 39(1): 177-183.
- [13] WU Q, LIU X, YIN D D, et al. Constitutive expression of *OsDof4*, encoding a C₂-C₂ zinc finger transcription factor, confers its distinct flowering effects under long- and short-day photoperiods in rice (*Oryza sativa* L.)[J]. *BMC Plant Biology*, 2017, 17(1): 166.
- [14] ZHANG Z J, XIAO W F, QIU J R, et al. Nystose regulates the response of rice roots to cold stress via multiple signaling pathways: a comparative proteomics analysis[J]. *PLoS One*, 2020, 15(9): e0238381.
- [15] RATIVA A G S, DE ARAÚJO A T Jr, DA SILVA FRIEDRICH D, et al. Root responses of contrasting rice genotypes to low temperature stress[J]. *Journal of Plant Physiology*, 2020, 255: 153307.
- [16] 吴思佳, 李仁英, 谢晓金, 等. 抽穗期高温对水稻叶片光合特性、叶绿素荧光特性和产量构成因素的影响[J]. *南方农业学报*, 2021, 52(1): 20-27.
- [17] 邓化冰, 车芳璐, 肖应辉, 等. 开花期低温胁迫对水稻花粉性状及剑叶理化特性的影响[J]. *应用生态学报*, 2011, 22(1): 66-72.

责任编辑：毛友纯
英文编辑：柳 正