

引用格式:

许金科, 谢琴, 魏曼琳, 彭仟, 苏益, 萧浪涛, 蔺万煌. 高温条件下早籼稻灌浆期生理变化与垩白形成的关系[J]. 湖南农业大学学报(自然科学版), 2024, 50(1): 36–42.

XU J K, XIE Q, WEI M L, PENG Q, SU Y, XIAO L T, LIN W H. Relationship between physiological changes and chalkiness formation in early *indica* rice under high temperature conditions[J]. Journal of Hunan Agricultural University(Natural Sciences), 2024, 50(1): 36–42.

投稿网址: <http://xb.hunau.edu.cn>



高温条件下早籼稻灌浆期生理变化与垩白形成的关系

许金科¹, 谢琴^{1,2}, 魏曼琳¹, 彭仟¹, 苏益¹, 萧浪涛¹, 蔺万煌^{1*}

(1.植物激素与生长发育湖南省重点实验室, 湖南 长沙 410128; 2.湘南学院药学院, 湖南 郴州 423099)

摘要: 为探究高温条件下水稻垩白形成的生理机制, 以高垩白性状湘早籼24号(X24)及其来源亲本湘早籼11号(X11, 高垩白性状)和湘早籼7号(X7, 低垩白性状)为材料进行盆栽试验, 在抽穗后第6天移入温室, 进行为期15 d的高温处理(27~42 °C), 以常温处理(23~37 °C)作为对照, 研究灌浆期高温条件下剑叶净光合速率、籽粒灌浆速率、籽粒直链淀粉含量及淀粉合成相关基因的相对表达量等的变化。结果表明: 高温条件下X7、X11和X24的稻米垩白度比常温对照处理的分别增加了2.53、4.82、6.66个百分点; 高温造成X11和X24的叶片净光合速率在抽穗后第8、12、16天显著低于常温对照的, 而X7的叶片净光合速率在抽穗后第16天反而高于常温对照的; 高温条件下水稻在抽穗后第8天灌浆速率加快, 并在抽穗后第12天达到最大值, 较常温处理的提前了4~8 d; 基因相对表达量差异分析表明, X11和X24籽粒淀粉合成相关基因*OsSSIIIa*、*OsAGPSL2*和*GBSSI*在抽穗后第12、16天的表达显著下调, 导致籽粒直链淀粉含量降低及垩白度增加。

关键词: 早籼稻; 高温胁迫; 垩白; 生理特性; 淀粉合成

中图分类号: S511.01

文献标志码: A

文章编号: 1007-1032(2024)01-0036-07

Relationship between physiological changes and chalkiness formation in early *indica* rice under high temperature conditions

XU Jinke¹, XIE Qin^{1,2}, WEI Manlin¹, PENG Qian¹, SU Yi¹, XIAO Langtao¹, LIN Wanhuang^{1*}

(1.Hunan Provincial Key Laboratory of Phytohormones and Growth Development, Changsha, Hunan 410128, China; 2.College of Pharmacy, Xiangnan University, Chenzhou, Hunan 423099, China)

Abstract: To investigate the physiological mechanism of rice chalkiness formation under high temperature conditions, a pot experiment was conducted using high chalkiness trait Xiangzaoxian 24 (X24) and its parents Xiangzaoxian 11 (X11, high chalkiness trait) and Xiangzaoxian 7 (X7, low chalkiness trait) as materials. On the 6th day after heading(DAH), the rice was moved to a greenhouse for 15 days of high temperature treatment(HT), with outdoor normal temperature treatment(NT) as a control. The changes in net photosynthetic rate of flag leaves, grain filling rate, grain amylose content, and relative expression levels of starch synthesis related genes under HT was studied during the filling period. The results showed that the chalkiness of X7, X11, and X24 under HT increased by 2.53, 4.82, and 6.66 percentage points compared to the NT, respectively. High temperature caused the net photosynthetic rate of X11 and X24 to be significantly lower than that of the control on the 8th, 12th, and 16th DAH, while the net photosynthetic rate of X7 leaves was higher than that of the control on the 16th DAH. The grain filling rate of HT increased on the 8th DAH and reached its maximum value on the 12th DAH, which was 4-8 days earlier than that of the control. The analysis of gene expression differences showed that the expression levels of genes *OsSSIIIa*, *OsAGPSL2*, and *GBSSI* related to starch synthesis in X11 and X24 grains were significantly down-regulated

收稿日期: 2023-06-11

修回日期: 2024-01-21

基金项目: 湖南省自然科学基金项目(2022JJ30288); 长沙市自然科学基金项目(kq2202220)

作者简介: 许金科(1994—), 女, 湖南邵阳人, 硕士研究生, 主要从事植物生理与分子生物学研究, 1767780391@qq.com; *通信作者, 蔺万煌, 博士, 教授, 主要从事植物生理与分子生物学研究, linwhat@hunau.edu.cn

on the 12th and 16th DAH, which leading a decrease in amylose content and an increase in chalkiness in rice grain.

Keywords: early *indica* rice; high temperature stress; chalkiness; physiological characteristics; starch synthesis

稻米垩白性状是稻米重要的外观品质之一。有研究^[1]表明, 垩白不仅受复杂的遗传网络的调控, 同时也受温度、光照等环境因素的影响。灌浆期是水稻产量和米质形成的关键时期, 其间高温胁迫会制约水稻产量和品质的提高^[2-3], 导致整精米率下降, 垩白粒率和垩白面积显著增加^[4-6]。报道^[7]显示, 2003年夏季中国持续10~20 d的高温, 造成水稻总产量损失约 5.18×10^7 t。全球平均气温呈明显升高的趋势, 预计在21世纪末全球平均气温将比1986—2005年高0.3~4.8 °C^[8]。在这种气候条件下, 水稻在灌浆期极易受到高温胁迫, 稻米产量和品质将降低^[9-10]。研究高温对水稻籽粒灌浆的影响, 有利于在全球气候变暖条件下改良优质水稻栽培措施, 以提高稻米产量和品质。

高温胁迫下水稻抗氧化能力下降, 叶片受光抑制和光氧化的影响, 光合速率降低。张桂莲等^[11]研究发现, 水稻灌浆结实前期高温处理后水稻剑叶的光合作用和膜透性等生理特性出现异常, 高温胁迫打破了水稻正常的生理平衡。淀粉是稻米的主要成分, 是决定稻米品质的最重要因素。胚乳直链淀粉含量是决定水稻籽粒外观、食味和蒸煮品质等理化性质的关键因素^[12]。淀粉积累是一个复杂的生理过程, 需要许多淀粉生物合成的关键酶, 这些酶活性的降低会抑制谷物的充实过程, 直接或间接影响垩白的形成^[13-14]。然而, 高温条件下水稻籽粒灌浆及胚乳成分发生怎样的变化, 特别是淀粉生物合成途径相关基因的表达仍然不甚明了。鉴于此, 笔者以湘早籼24号及其来源亲本湘早籼11号和湘早籼7号为材料, 研究水稻灌浆期高温对水稻叶片净光合速率、籽粒灌浆动态和直链淀粉含量的影响, 分析淀粉生物合成相关基因的差异表达, 旨在为解析高温条件下水稻灌浆期生理动态变化与垩白形成的关系提供参考依据。

1 材料与方法

1.1 材料

湘早籼24号(X24, 高垩白性状)^[15]及其来源亲本湘早籼11号(X11, 高垩白性状)^[16]和湘早籼7号

(X7, 低垩白性状)^[17]种子均由湖南省农业科学院水稻研究所提供。

DNA maker、2×EasyTaq® PCR SuperMix、HiPure Plant RNA Mini Kit试剂盒、反转录试剂盒购自北京全式金生物技术股份有限公司; 2×SYBR Green qPCR Master Mix试剂盒购自上海美吉生物医药科技有限公司; 其他生化试剂均购自生工生物工程(上海)股份有限公司。

主要仪器设备有凝胶成像系统ProteinSimple、CFX96/CFX connect/384定量PCR仪Bio-Rad和Spark多功能酶标仪Tecan。

1.2 方法

1.2.1 材料种植及高温处理

供试水稻材料均种植于湖南农业大学。采用盆栽试验。2020年5月14日播种, 6月6日移栽, 每盆3穴, 每穴2苗, 常规水肥管理。当稻株始穗时, 选同日抽穗且发育良好的单穗进行挂牌标记, 于齐穗后第6天将栽培盆移入玻璃温室内进行持续15 d的高温处理(HT, 27~42 °C); 以室外自然条件下生长的盆栽水稻为对照(NT, 23~37 °C), 处理期间的温度变化如图1所示。

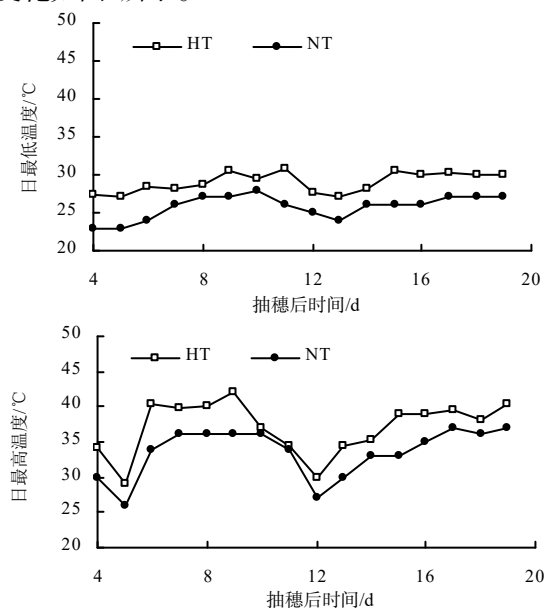


图1 水稻灌浆期各处理的最低温度和最高温度

Fig.1 The lowest and highest temperatures of each treatment during the rice filling stage

1.2.2 样品采集和前处理

在抽穗后第8、12、16天取样,每个品种每次取同一天挂牌标记的3个稻穗上部1/2长度的籽粒(除去空秕粒)和剑叶,单独混为1个样,每个处理3次重复。液氮冷冻,置于-80℃冰箱保存,用于相关生理指标及其基因表达量的检测。分别于抽穗后第4、8、12、16、20、24、28、32天17:00—18:00取挂牌标记的穗上部分籽粒,每30粒籽粒为1组,取3组的平均值计算籽粒鲜质量;将籽粒置于70℃烘箱烘干至恒重,称量干质量,计算籽粒含水量。取烘干的籽粒手工去壳、研磨成细粉过筛(孔径0.18 mm),用于直链淀粉含量的测定。待水稻成熟后,将剩余的挂牌稻穗株全部采回,晒干后贮藏3个月以上,用于稻米垩白度的测定。

1.2.3 籽粒灌浆速率的测定

将抽穗后第4、8、12、16、20、24、28、32天的新鲜籽粒干燥并称量,按照文献[18]的方法计算每个阶段的籽粒灌浆速率。

1.2.4 光合作用相关指标的测定

采用Li-6400便携式光合系统分析仪(Li-Cor)于抽穗后第8、12、16天10:30—12:00测定剑叶顶端1/2~1/3处的净光合速率(Pn)、胞间CO₂浓度(Ci)、气孔导度(Gs)和蒸腾速率(Tr),测定时设置光照度为53 000 lx。

1.2.5 直链淀粉含量和垩白度的测定

称取已研磨成细粉过筛的糙米干样0.1 g,参照焦桂爱等^[19]的方法测定直链淀粉含量。将采收晒干后贮藏3个月以上的水稻籽粒,经去糙和精碾后按照文献[20-21]的方法测定稻米垩白度。

1.2.6 荧光定量PCR

取抽穗后第8、12、16天的籽粒0.1~0.2 g,采用RNA提取试剂盒提取水稻籽粒总RNA。RNA浓度经酶标仪检测合格后,采用反转录试剂盒合成cDNA,获得的cDNA作为基因扩增的模板。以水稻 β -Actin作为内参基因,进行荧光定量PCR,3次重复。qPCR引物设计如表1所示。采用2^{- $\Delta\Delta C_t$} 法计算基因的相对表达量。

表1 qPCR引物序列

Table 1 qPCR primer sequences

基因	正向引物(5'-3')	反向引物(5'-3')
<i>OsSSIIIa</i>	CTGAGCAAAACATGTCCTTTGA	GTCCATGAAAACCCACAATTGA
<i>GBSSI</i>	AACGTGGCTGCTCCTTGAA TACCATATCATGTGCTCCCATC	TTGGCAATAAGCCACACACA AGGAAGCTGGTATCAACTTTCA
β -Actin	CTTCATAGGAATGGAAGCTGCGGGTA	CGACCACCTTGATCTTCATGCTGCTA

1.3 数据分析

采用 Excel 2016进行数据整理与作图;采用 SPSS 22.0对各组数据进行差异显著性分析。

2 结果与分析

2.1 灌浆期高温处理对水稻籽粒千粒质量及垩白度的影响

从表2可以看出,高温条件下,X7、X11和X24垩白度增加了2.53、4.82和6.66个百分点,千粒质量降低了6.95%、14.18%和7.29%。说明灌浆期高温处理显著降低了水稻籽粒千粒质量,提高了稻米垩白度。

表2 高温条件下供试早籼稻的千粒质量和垩白度

Table 2 The 1 000-grain weight and chalkiness in tested early *indica* rice under high temperature conditions

品种	处理	千粒质量/g	垩白度/%
X7	NT	21.15±0.09	0.55
	HT	(19.68±0.33)*	3.08
X11	NT	26.30±0.12	43.20
	HT	(22.57±0.17)*	48.02
X24	NT	22.23±0.23	37.37
	HT	(20.61±0.15)*	44.03

“*”表示同一品种不同处理间的差异有统计学意义($P < 0.05$)。

2.2 高温条件下水稻籽粒含水量的动态变化

籽粒灌浆速率与籽粒含水量关系密切,当籽粒含水量下降到一定的值时,籽粒灌浆停止,籽粒质

量达到最大值^[22]。有研究^[23]表明, 垩白度较高的品种在灌浆过程中通常会出现2次快速脱水过程, 第1次快速脱水在抽穗后第6~10天, 第2次是在抽穗后第20~24天。从表3可以看出, 常温条件下的X7、X11和X24第2次快速脱水分别在抽穗后第24~32天、第

28~32天和第24~28天; 而高温条件下, X11和X24籽粒第2次快速脱水分别出现在抽穗后第20~24天、第16~20天, 比常温对照均提前了8 d, X7则没有出现明显的第2次快速脱水。说明高温使得籽粒第2次快速脱水提前可能是垩白形成的重要原因。

表3 不同温度条件下供试早籼稻籽粒的含水量

抽穗后 时间/d	X7的含水量		X11的含水量		X24的含水量	
	NT	HT	NT	HT	NT	HT
4	59.03±0.01	59.03±0.01	62.46±0.12	62.46±0.12	62.55±0.48	62.55±0.48
8	45.41±0.12	45.46±3.11	51.41±0.54	53.35±0.03	45.82±3.36	44.60±0.27
12	30.88±0.53	29.69±1.40	34.98±0.22	32.64±1.45	39.43±1.70	30.62±0.84
16	27.79±0.38	26.07±0.32	30.00±0.78	28.67±1.51	29.17±1.71	29.97±0.01
20	25.45±0.03	26.55±2.37	25.55±0.03	28.19±0.04	21.37±0.12	26.10±0.11
24	25.69±0.78	25.86±1.23	23.33±0.77	22.58±1.10	23.16±0.88	26.23±0.56
28	20.68±0.25	25.28±1.74	24.80±0.65	24.01±1.70	18.48±0.03	26.64±0.50
32	18.47±0.37	24.35±3.09	17.88±0.74	23.21±3.08	17.83±0.21	25.28±0.09

2.3 高温条件下籽粒灌浆速率的动态变化

分析表4、表5的数据可以看出, 不同垩白性状的早籼稻品种籽粒的干物质积累和灌浆速率具有明显差异。高温条件下水稻籽粒干物质在抽穗后第

4~12天积累最快, 并在第16天达到最大值, 比常温对照提前了4~8 d达到最大值。高温条件下水稻籽粒在第8~12天的灌浆速率急剧增加, 之后急剧下降, 在第20天灌浆速率下降至负值水平, 随后才有所上

表4 不同温度条件下供试早籼稻籽粒的千粒干物质质量

抽穗后 时间/d	X7籽粒的干物质质量		X11籽粒的干物质质量		X24籽粒的干物质质量	
	NT	HT	NT	HT	NT	HT
4	4.34±0.41	4.34±0.41	5.26±0.74	5.26±0.74	4.01±0.82	4.01±0.82
8	11.50±0.75	12.21±1.50	14.64±0.96	14.83±0.98	12.63±2.21	13.32±0.37
12	17.68±0.40	18.51±0.30	22.63±0.06	24.21±0.28	15.38±0.05	18.91±0.75
16	18.65±2.63	19.97±0.80	27.41±0.70	25.85±0.27	20.05±1.09	20.72±0.20
20	21.36±2.02	18.63±1.97	28.50±0.32	24.12±1.15	23.46±1.39	20.27±0.14
24	21.47±0.55	18.75±0.23	28.37±2.09	24.00±3.59	22.03±0.65	20.31±0.10
28	20.07±0.79	17.85±0.43	27.56±1.22	23.53±3.59	20.61±1.24	18.55±0.10
32	20.68±0.35	18.11±0.94	27.13±0.51	23.00±1.81	20.23±1.31	17.85±0.90

表5 不同温度条件下供试早籼稻单粒的灌浆速率

抽穗后 时间/d	X7籽粒的灌浆速率		X11籽粒的灌浆速率		X24籽粒的灌浆速率	
	NT	HT	NT	HT	NT	HT
8	1.79±0.09	1.59±0.25	2.34±0.10	2.15±0.07	2.15±0.10	1.79±0.14
12	1.55±0.10	1.95±0.30	2.00±0.20	2.59±0.07	1.38±0.20	1.94±0.17
16	0.24±0.20	0.37±0.13	1.19±0.07	0.34±0.10	0.59±0.10	0.70±0.24
20	0.68±0.10	-0.34±0.09	0.27±0.05	-0.36±0.20	1.22±0.13	-0.36±0.21
24	0.03±0.13	0.02±0.07	-0.16±0.07	-0.19±0.07	-0.23±0.14	0.01±0.18
28	0.03±0.13	0.02±0.07	-0.16±0.07	-0.19±0.07	-0.58±0.14	0.01±0.18
32	-0.14±0.14	-0.15±0.06	-0.06±0.09	0.09±0.05	-0.08±0.23	-0.11±0.11

升, 灌浆速率急剧波动。而常温对照处理的水稻籽粒灌浆速率没有出现大起大落现象, 在第20天灌浆速率仍处于较高水平, 直到第24、28、32天灌浆速率才降至负值水平。

2.4 高温条件下水稻剑叶光合作用参数的变化

分析图2可知, 水稻抽穗后的第8、12、16天剑叶净光合速率(P_n)呈下降趋势, 高温条件下垩白度高的水稻品种X11和X24净光合速率显著低于常温对照组的, 而低垩白的水稻品种X7在高温条件下, 抽

穗后的第16天净光合速率反而高于常温对照组的, 说明高温抑制水稻净光合速率是垩白发生的重要原因。高温条件下, X11和X24的气孔导度(G_s)减小, 气孔阻力增加, 叶片蒸腾速率(T_r)和胞间 CO_2 浓度(C_i)降低, 导致剑叶光合作用降低。对低垩白的水稻品种X7而言, 剑叶气孔导度(G_s)和胞间 CO_2 浓度(C_i)受高温影响相对较小, 降低了高温对蒸腾速率和净光合速率的影响, 因而减缓了垩白的发生。

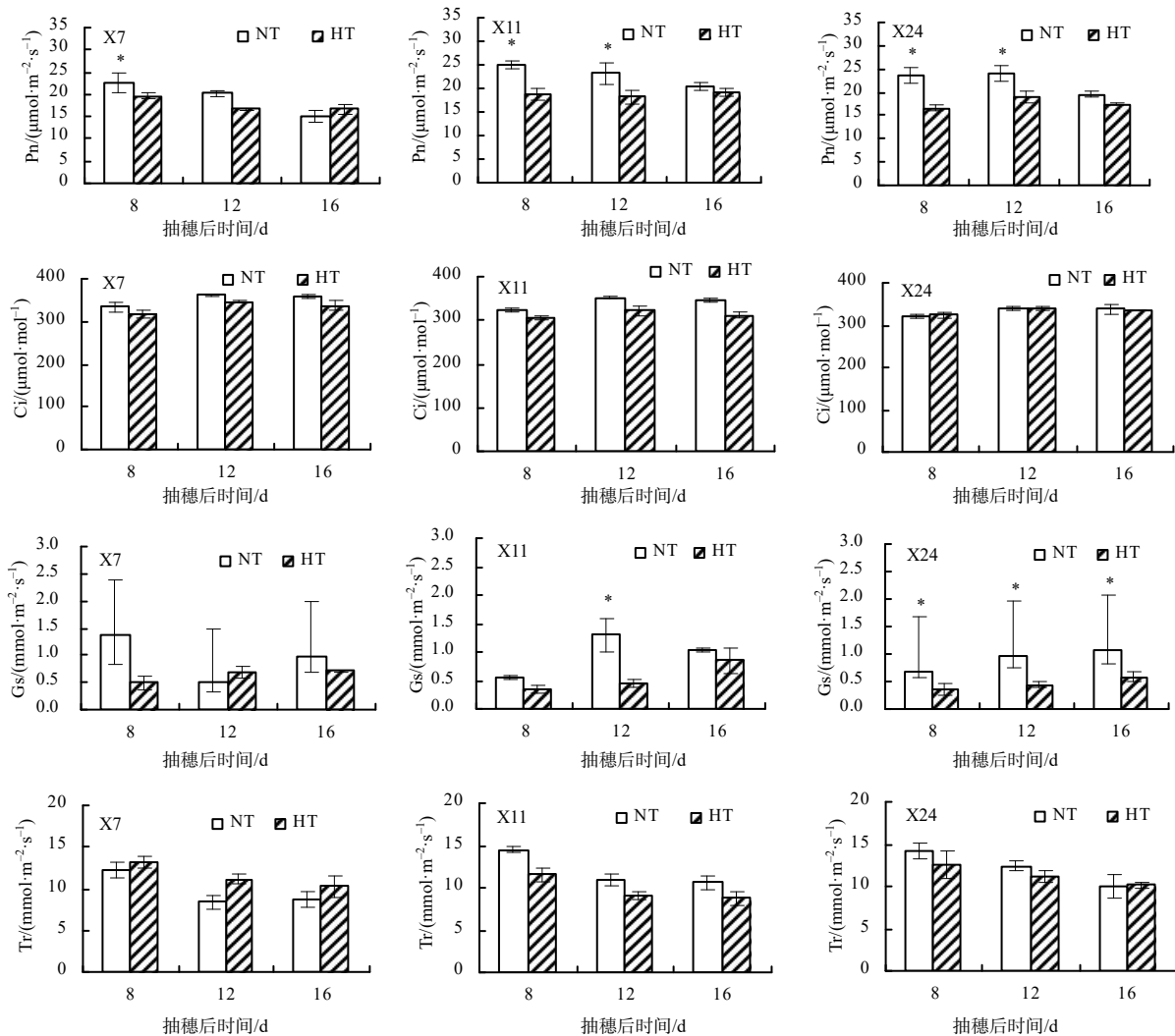


图2 不同温度条件下供试早籼稻的光合参数

Fig.2 The photosynthetic characteristics in tested early *indica* rice under different temperature conditions

2.5 高温条件下灌浆期稻米直链淀粉含量和垩白性状差异

由表6可知, 在高温条件下, 低垩白水稻品种X7稻米直链淀粉含量在抽穗后第8、12、16、20、24、28、32天均低于NT的, 而高垩白的水稻品种X11和X24稻米直链淀粉含量在抽穗后第8、12、16

天均高于NT的, 并在抽穗后第20、24、28、32天低于NT的。与常温对照组相比, 高温处理组籽粒的直链淀粉含量在抽穗后第20、24、28、32天, X11分别降低了17.12%、19.13%、26.58%、29.80%, X24分别降低了16.31%、13.96%、15.20%、12.57%。

表6 不同温度条件下供试早籼稻籽粒的直链淀粉含量

抽穗后 时间/d	X7的直链淀粉含量		X11的直链淀粉含量		X24的直链淀粉含量	
	NT	HT	NT	HT	NT	HT
8	19.15±0.36	14.85±0.39	8.69±0.62	9.32±0.23	14.31±0.83	16.38±0.66
12	20.04±1.29	16.04±0.76	14.14±0.15	18.10±0.55	14.28±0.79	15.64±0.79
16	23.62±0.75	18.37±0.71	17.14±0.57	18.34±0.29	15.42±0.93	18.33±0.65
20	25.57±2.09	19.55±0.51	22.26±1.47	18.45±1.02	23.97±0.09	20.06±1.02
24	25.00±2.09	20.00±0.51	23.00±1.47	18.60±1.02	24.00±0.09	20.65±1.02
28	22.36±1.72	18.76±1.30	24.49±1.08	17.98±0.78	24.80±1.59	21.03±0.84
32	23.65±0.98	21.27±1.39	25.64±0.40	18.00±0.54	24.27±1.05	21.22±0.24

2.6 高温条件下籽粒淀粉合成相关基因表达差异分析

从表7可以看出, 高温条件下, 高垩白水稻品种X11和X24籽粒中支链淀粉合成基因*OsSSIIIa*、ADP-葡萄糖焦磷酸化酶大亚基2基因*OsAGPL2*和颗粒结合淀粉合成酶基因*GBSSI*在抽穗后第12、16

天的表达均下调, 而低垩白水稻品种X7籽粒中除*OsSSIIIa*在抽穗后第16天和*OsAGPL2*在抽穗后第8、16天的表达量有下调外, 其他情况下3个基因的表达量均为上调。推测高温胁迫使得籽粒淀粉合成相关基因的表达差异引起水稻籽粒胚乳淀粉合成异常, 从而产生了垩白。

表7 高温与常温条件下水稻籽粒淀粉合成相关基因的相对表达量差值

抽穗后 时间/d	<i>OsSSIIIa</i>			<i>OsAGPL2</i>			<i>GBSSI</i>		
	X7	X11	X24	X7	X11	X24	X7	X11	X24
8	0.12	0.94*	0.42*	-0.15	0.11	-0.16	0.34	0.56*	0.28
12	0.07	-0.45*	-0.85*	0.27*	-0.71*	-1.08*	0.24	-0.63*	-0.97*
16	-0.41*	-0.99*	-0.52*	-0.82*	-0.54*	-1.08*	0.45*	-0.67*	-0.55*

“*”表示同一品种同一基因在HT与NT的相对表达量差异有统计学意义($P < 0.05$)。

3 结论与讨论

南方早籼稻籽粒灌浆期正值夏季高温, 高温诱发稻米垩白的发生与籽粒灌浆动态密切相关。灌浆速率变化起伏大, 最大灌浆速率出现早, 高温促进籽粒的2次快速脱水使得灌浆周期缩短, 稻米垩白更容易发生^[23]。本研究发现, 高垩白性状水稻品种X11和X24在高温条件下出现了2次快速脱水, 且第2次快速脱水分别提前到抽穗后第20~24天、16~20天出现, 比常温对照处理提前了8 d。XIE等^[24]的研究结果显示, 稻米垩白在抽穗后第20天开始出现, 与本研究高温条件下籽粒的第2次快速脱水基本吻合。可见, 高温条件加快了籽粒脱水和灌浆速率, 缩短了籽粒灌浆时间, 导致籽粒灌浆不充分、不连续, 干物质积累下降, 垩白增加。

水稻在高温胁迫下易发生叶绿体结构受损、光合色素降解、光合作用相关酶活性降低、光合速率下降^[25]。高温胁迫对植物光合作用的影响包括气孔

因素和非气孔因素, 在30~35 °C高温下水稻净光合速率下降的主要原因为气孔因素, 而近40 °C或以上高温使PSII遭到破坏和光化学效率降低是影响光合作用的非气孔因素^[26-27]。本研究中, 高温条件(27~42 °C)下, 高垩白性状水稻品种X11和X24叶片气孔导度(G_s)减小, 气孔阻力增加, 叶片蒸腾速率(T_r)和胞间CO₂浓度(C_i)降低, P_n 下降, 引起同化物供应不足, 属于高温胁迫下光合作用受阻的气孔因素, 而低垩白性状水稻品种X7能够通过提高气孔导度和蒸腾速率来缓解高温对光合作用的抑制。本试验中对于高温胁迫影响光合作用的非气孔因素有待进一步研究。

高温处理可导致水稻籽粒直链淀粉含量降低和垩白的增加^[28]。SHI等^[29]研究发现白天和夜间高温处理后淀粉代谢相关酶活性降低, 淀粉颗粒形成异常, 垩白度增加。淀粉生物合成中的可溶性淀粉合酶(*OsSSIIIa*)、支链淀粉酶(*OsPUL*)、分支酶(*OsBEI*)和淀粉合成酶*GBSSI*等的活性影响籽粒中

淀粉的组成和籽粒的充实程度^[12,14]。其中, *OsSSIIIa* 主要调控稻米糊化温度和胶稠度^[30], *OsPUL* 和 *OsBEI* 主要影响稻米的糊化性质^[31]。腺苷二磷酸葡萄糖焦磷酸化酶(*ADPGase*)控制高等植物淀粉生物合成途径中的限速步骤, 其活性降低能抑制淀粉粒的形成, 导致籽粒扁平皱缩、淀粉粒发育不全或淀粉体较小^[32-33]。本研究中, 高温条件下, 高垩白性水稻品种 X11 和 X24 籽粒中的 *OsSSIIIa*、*OsAGPSL2* 和 *GBSSI* 在抽穗后第12、16天的表达量明显下调, 表明其编码的淀粉合成相关蛋白酶减少, 使得水稻籽粒直链淀粉含量降低及垩白度增加。

综上所述, 水稻籽粒灌浆期高温导致垩白率提高可能与叶片的光合特性、籽粒灌浆速率、籽粒脱水速率、籽粒直链淀粉含量及淀粉合成相关基因的表达相关, 且这些生理生化过程受水稻遗传特性的调控。

参考文献:

- [1] 杨仁崔, 梁康迳, 陈青华. 稻米垩白直感遗传和杂交稻垩白米遗传分析[J]. 福建农林大学学报(自然科学版)(原福建农学院学报), 1986, 15(1): 51-54.
- [2] VINO CUR B, ALTMAN A. Recent advances in engineering plant tolerance to abiotic stress: achievements and limitations[J]. *Current Opinion in Biotechnology*, 2005, 16(2): 123-132.
- [3] LIN C J, LI C Y, LIN S K, et al. Influence of high temperature during grain filling on the accumulation of storage proteins and grain quality in rice (*Oryza sativa* L.)[J]. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 2010, 58(19): 10545-10552.
- [4] 张国发, 王绍华, 尤娟, 等. 结实期不同时段高温对稻米品质的影响[J]. *作物学报*, 2006, 32(2): 283-287.
- [5] ZHAO Q, DU X X, HAN Z Y, et al. Suppression of starch synthase I (SSI) by RNA interference alters starch biosynthesis and amylopectin chain distribution in rice plants subjected to high temperature[J]. *The Crop Journal*, 2019, 7(5): 573-586.
- [6] 李健陵, 林育炯, 张晓艳, 等. 抽穗期和乳熟期高温对水稻剑叶理化特性以及产量和品质的影响[J]. *农业现代化研究*, 2013, 34(1): 109-113.
- [7] 田小海, 罗海伟, 周恒多, 等. 中国水稻热害研究历史、进展与展望[J]. *中国农学通报*, 2009, 25(22): 166-168.
- [8] IPCC. Working Group I Contribution to The IPCC Fifth Assessment Report, Climate Change 2013: The Physical Science Basis[M]. Cambridge: Cambridge University Press, 2013.
- [9] LYMAN N B, JAGADISH K S V, NALLEY L L, et al. Neglecting rice milling yield and quality underestimates economic losses from high-temperature stress[J]. *PLoS One*, 2013, 8(8): e72157.
- [10] BUTARDO V M Jr, SREENIVASULU N, JULIANO B O. Improving rice grain quality: state-of-the-art and future prospects[J]. *Methods in Molecular Biology*, 2019, 1892: 19-55.
- [11] 张桂莲, 廖斌, 汤平, 等. 灌浆结实期高温对水稻剑叶生理特性和稻米品质的影响[J]. *中国农业气象*, 2014, 35(6): 650-655.
- [12] NAKAMURA Y. Towards a better understanding of the metabolic system for amylopectin biosynthesis in plants: rice endosperm as a model tissue[J]. *Plant and Cell Physiology*, 2002, 43(7): 718-725.
- [13] KATO T, SHINMURA D, TANIGUCHI A. Activities of enzymes for sucrose-starch conversion in developing endosperm of rice and their association with grain filling in extra-heavy panicle types[J]. *Plant Production Science*, 2007, 10(4): 442-450.
- [14] CHEN Y, WANG M, OUWERKERK P B F. Molecular and environmental factors determining grain quality in rice[J]. *Food and Energy Security*, 2012, 1(2): 111-132.
- [15] 曾德洪, 彭美媛, 李茂扬, 等. 中熟早籼新品种湘早籼24号的选育研究[J]. *湖南农业科学*, 1997(2): 16-18.
- [16] 曹德洪, 彭美媛, 李茂阳, 等. 中熟早籼新品种湘早籼11号的选育研究[J]. *湖南农业科学*, 1991(2): 4-7.
- [17] 廖松贵, 杨远柱, 龙天建. 中熟早籼新品种湘早籼7号的特征特性及栽培技术[J]. *湖南农业科学*, 1990(2): 7-9.
- [18] LIU E B, ZENG S Y, ZHU S S, et al. Favorable alleles of *GRAIN-FILLING RATE1* increase the grain-filling rate and yield of rice[J]. *Plant Physiology*, 2019, 181(3): 1207-1222.
- [19] 焦桂爱, 胡培松, 唐绍清, 等. 稻米直链淀粉含量的简易测定方法[J]. *中国稻米*, 2009, 15(3): 23-24.
- [20] 萧浪涛, 李东晖, 蔺万煌, 等. 一种测定稻米垩白性状的客观方法[J]. *中国水稻科学*, 2001, 15(3): 206-208.
- [21] 陈丁山, 程鹏, 李东晖, 等. 基于计算机图像处理的稻米垩白测定系统的研究[J]. *湖南农业大学学报(自然科学版)*, 2011, 37(5): 469-473.

- [14] 齐小敏, 任晓敏, 李梅, 等. 肌原纤维蛋白结合态羧甲基赖氨酸的体外消化特性[J]. 食品研究与开发, 2020, 41(11): 10–16.
- [15] 廖一, 孙禹凡, 彭新辉, 等. 紫苏油多层乳液的制备及乳液油脂体外消化特性[J]. 食品科学, 2022, 43(12): 58–65.
- [16] DING M Z, LIU L J, ZHANG T, et al. Effect of interfacial layer number on the storage stability and in vitro digestion of fish oil-loaded multilayer emulsions consisting of gelatin particle and polysaccharides[J]. Food Chemistry, 2021, 336: 127686.
- [17] ALMINGER M, AURA A M, BOHN T, et al. In vitro models for studying secondary plant metabolite digestion and bioaccessibility[J]. Comprehensive Reviews in Food Science and Food Safety, 2014, 13(4): 413–436.
- [18] PAPAS A M. Antioxidant Status, Diet, Nutrition, and Health[M]. Boca Raton: CRC Press, 2019.
- [19] YI J, LI Y, ZHONG F, et al. The physicochemical stability and invitro bioaccessibility of beta-carotene in oil-in-water sodium caseinate emulsions[J]. Food Hydrocolloids, 2014, 35: 19–27.
- [20] MALAKI NIK A, WRIGHT A J, CORREDIG M. Micellization of beta-carotene from soy-protein stabilized oil-in-water emulsions under in vitro conditions of lipolysis[J]. Journal of the American Oil Chemists' Society, 2011, 88(9): 1397–1407.
- [21] LIN L, TAO N P, SU H, et al. Migration of nutrients and formation of micro/nano-sized particles in Atlantic salmon(*Salmo salar*) and bighead carp(*Aristichthys nobilis*) head soups[J]. Food Bioscience, 2020, 36: 100646.

责任编辑: 邹慧玲
英文编辑: 柳正

(上接第42页)

- [22] 王余龙, 蔡建中. 水稻籽粒受容活性及其控制途径 II. 籽粒含水率与¹⁴C光合产物分配及转化的关系[J]. 江苏农学院学报, 1990, 11(4): 27–31.
- [23] 蔺万煌, 萧浪涛, 吴顺. 早籼稻籽粒灌浆动态与稻米垩白形成关系的研究[J]. 中国农学通报, 2002, 18(1): 13–16.
- [24] XIE Q, XU J K, HUANG K, et al. Dynamic formation and transcriptional regulation mediated by phytohormones during chalkiness formation in rice[J]. BMC Plant Biology, 2021, 21(1): 308.
- [25] 黄英金, 张宏玉, 郭进耀, 等. 水稻耐高温逼熟的生理机制及育种应用研究初报[J]. 科学技术与工程, 2004, 4(8): 655–658.
- [26] 宋丽莉, 赵华强, 朱小倩, 等. 高温胁迫对水稻光合作用和叶绿素荧光特性的影响[J]. 安徽农业科学, 2011, 39(22): 13348–13353.
- [27] 张文怡, 白涛, 何东, 等. 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.
- [28] YAMAKAWA H, HIROSE T, KURODA M, et al. Comprehensive expression profiling of rice grain filling-related genes under high temperature using DNA microarray[J]. Plant Physiology, 2007, 144(1): 258–277.
- [29] SHI W J, YIN X Y, STRUIK P C, et al. High day- and night-time temperatures affect grain growth dynamics in contrasting rice genotypes[J]. Journal of Experimental Botany, 2017, 68(18): 5233–5245.
- [30] PANDEY M K, RANI N S, MADHAV M S, et al. Different isoforms of starch-synthesizing enzymes controlling amylose and amylopectin content in rice (*Oryza sativa* L.)[J]. Biotechnology Advances, 2012, 30(6): 1697–1706.
- [31] TIAN Z X, QIAN Q, LIU Q Q, et al. Allelic diversities in rice starch biosynthesis lead to a diverse array of rice eating and cooking qualities[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2009, 106(51): 21760–21765.
- [32] LEE S K, HWANG S K, HAN M, et al. Identification of the ADP-glucose pyrophosphorylase isoforms essential for starch synthesis in the leaf and seed endosperm of rice (*Oryza sativa* L.)[J]. Plant Molecular Biology, 2007, 65(4): 531–546.
- [33] TANG X J, PENG C, ZHANG J, et al. ADP-glucose pyrophosphorylase large subunit 2 is essential for storage substance accumulation and subunit interactions in rice endosperm[J]. Plant Science, 2016, 249: 70–83.

责任编辑: 毛友纯
英文编辑: 柳正