

水稻器官形态和干物质积累对穗分化不同时期高温的响应

王亚梁[#] 张玉屏[#] 朱德峰^{*} 向镜 陈惠哲 张义凯

(中国水稻研究所 水稻生物学国家重点实验室, 杭州 310006; [#] 共同第一作者; ^{*} 通讯联系人, E-mail: cnrice@qq.com)

Response of Rice Organ Morphology and Dry Matter Accumulation to High Temperature at Different Panicle Initiation Stages

WANG Ya-liang[#], ZHANG Yu-ping[#], ZHU De-feng^{*}, XIANG Jing, CHEN Hui-zhe, ZHANG Yi-kai

(State Key Laboratory of Rice Biology, China National Rice Research Institute, Hangzhou 310006, China; [#] The authors contributed equally to this work; ^{*} Corresponding author, E-mail: cnrice@qq.com)

WANG Yaliang, ZHANG Yuping, ZHU Defeng, et al. Response of rice organ morphology and dry matter accumulation to high temperature at different panicle initiation stages. *Chin J Rice Sci*, 2016, 30(2): 161–169.

Abstract: A pot experiment in controlled-environment chambers was conducted to determine the effects of high temperature(40℃) on the rice organ morphology and dry matter accumulation during panicle initiation stage. Two mid-*indica* rice cultivars(Huanghuazhan, heat-tolerant; Fengliangyou 6, heat-sensitive) were planted and exposed to high temperature(40℃, 10:00–15:00), and normal temperature(32℃, 10:00–15:00) during branch-spikelet differentiation stage(I) and pollen mother cell formation-meiosis stage(II), meanwhile rice was grown in ambient conditions as CK. The results indicated that, 1) at stage I high temperature inhibited panicle initiation, extending the panicle initiation stage by 2.5–8.8 d, while at stage II, by 6.8–7.1d, which shortened the length of the top internode and reduced the heading degree, especially in Fengliangyou 6. 2) Heat stress at panicle initiation stage significantly decreased the number and the size of spikelets, which might be due to the significant difference in treatment period. High temperature at stage I inhibited spikelet differentiation, while at stage II, heat stress mainly promoted spikelet degeneration, the degeneration rate of the two cultivars were up to 50%, with ‘Fengliangyou6’ having a higher ratio. High temperature exposure at stage II also significantly declined the size of anther, and the spikelet fertility. 3) High temperature promoted the growth of the top three leaves, especially at stage II. Heat stress at the two stages had no significant effect on the leaf photosynthesis and dry matter accumulation of single main stem. Heat stress(40℃) exerted no significant influence on dry matter accumulation of culm, leaves and panicle at stage I, but significantly decreased the dry matter accumulation of culm and panicle at stage II, leading to upper-internode tillering and resultant dry matter accumulation.

Key words: rice; panicle initiation stage; heat stress; organ morphology; dry matter accumulation

王亚梁, 张玉屏, 朱德峰, 等. 水稻器官形态和干物质积累对穗分化不同时期高温的响应. 中国水稻科学, 2016, 30(2): 161–169.

摘要: 为明确水稻穗分化期高温对生长发育所造成的影响,以耐热籼稻黄华占和热敏感籼稻丰两优6号为材料,利用人工气候箱在穗分化期进行40℃(10:00–15:00)高温处理,以人工气候箱32℃适温处理为参考,室外环境温度为对照(CK),研究枝梗-颖花分化期(I期)和花粉母细胞形成-减数分裂期(II期)高温胁迫对水稻器官形态及干物质积累的影响。结果表明:1) I期高温抑制幼穗分化,使穗分化期延长2.5~8.8 d; II期高温阻碍水稻抽穗,导致穗分化期延长6.8~7.1 d,显著缩短上部节茎,降低抽穗度,其中热敏感品种降幅大于耐热品种;2) 穗分化期高温处理显著降低每穗颖花数和颖花大小,颖花数下降原因在不同处理时期存在差异, I期高温减少颖花分化数;而 II期高温显著加速颖花退化,两个品种退化幅度均达50%以上,并显著降低了花药大小和颖花受精率,热敏感品种丰两优6号受高温影响要大于耐热品种;3) 高温对叶片生长有促进作用, II期高温处理表现尤为明显,两个时期高温处理对上3叶净光合速率和水稻单茎干物质积累没有显著影响。I期高温不同部位间干物质积累无显著差异,而 II期高温显著降低茎鞘和穗部干物质积累,但高温导致高位分枝发生,积累了一部分干物质,整体上单茎干物质积累量并没有显著下降。

关键词: 水稻; 穗分化期; 高温胁迫; 器官形态; 干物质积累

中图分类号: Q948.112⁺.2; S511.01

文献标识码: A

文章编号: 1001-7216(2016)02-0161-09

夏季频繁的38℃以上高温天气对我国长江中下游稻区中稻的生长和籽粒结实造成不利的影响, 水稻开花期对高温胁迫最敏感,此期遇到高温会导致水稻结实率显著下降^[1-4]。我国研究人员对克服

收稿日期: 2015-09-16; 修改稿收到日期: 2016-01-14。

基金项目: 公益性行业(农业)专项(201203029); 现代农业产业技术体系建设专项(CARS-01-09B)。

花期高温伤害提出了一系列栽培措施,如推迟播期^[5],选用耐热品种^[6],喷施生长调节剂^[7],合理水肥管理^[8-9]等。其中,推迟播期使水稻开花期避开高温是生产上最为有效的栽培方式,然而随着气候变化的加剧,高温天气出现了提前的趋势,如2013年夏季高温天气比往年提前了20多天,极端高温达40℃以上,且持续时间长达10~15 d^[10]。播期的推迟和高温天气的提前导致水稻在穗分化期遇到高温天气的几率增加。

目前为止,穗分化期高温的研究主要集中在减数分裂期。研究发现^[11],减数分裂期高温处理会降低每穗粒数、结实率和千粒重,进而导致产量下降,并且热敏感品种受高温影响要大于耐热品种。报道指出减数分裂期是颖花退化的重要时期。魏金连等^[12]研究表明,减数分裂期夜间高温会造成颖花退化数增加,降低每穗粒数。邓运等^[13]指出减数分裂期高温处理导致花粉量减少、花粉开裂及授粉性能下降,是水稻结实率下降的主要原因,随着减数分裂期高温持续时间的增加,水稻结实率降幅增大^[14]。曹云英等^[11]研究表明,减数分裂期高温导致千粒重下降与颖花变小有关。目前研究大多集中在结实率方面。穗分化期是水稻生长中最重要的时期,这个阶段水稻需要大量的物质积累,上3叶开始分化生长,穗和茎节快速伸长。然而,穗分化期高温对水稻生长发育的影响鲜有报道。

为此笔者参考2013年长江中下游高温强度及持续天数,以耐热籼稻黄华占和热敏感籼稻丰两优6号为试验材料,在穗分化期通过智能人工气候箱模拟40℃高温,连续处理10 d,研究颖花分化期和花粉母细胞形成期高温胁迫对水稻茎、叶、穗、花药的形态性状及干物质积累的影响。由于水稻同一植株不同分蘖间生育期具有不一致性,为此试验主要选取生长一致的主茎为对象进行考查,以期明确穗分化不同时期高温对水稻生长所造成的影响,为气候变化大环境下水稻高温伤害机理和抗逆栽培提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 供试品种与种植方法

在2014年试验的基础上,试验于2015年在中国水稻研究所盆栽试验场进行。基于2013年及2014年品种表现及耐热性评价结果,选择耐热籼稻品种黄华占(主茎共14片叶,节间数为5)和热敏感

水稻品种丰两优6号(主茎共14片叶,节间数为5)为试验材料,两个品种生育期基本一致。于5月22日播种,大田育秧,6月17日选长势一致的秧苗移栽到盆中,每盆2穴,每穴2苗,每品种种植150盆。塑料盆规格为20 cm×18 cm×25 cm,每盆装过筛土8 kg,土壤pH 5.93,有机质28.26 g/kg,全氮1.50 g/kg,碱解氮128.24 mg/kg,全磷0.87 g/kg,有效磷44.8 mg/kg,全钾25.27 g/kg,速效钾130 mg/kg。每盆施复合肥(1:2:1)4.0 g作基肥,移栽后施尿素0.5 g作为分蘖肥,穗分化开始时施复合肥2.25 g作为穗肥。其余管理措施与一般高产栽培一致。

1.2 高温处理

试验设计分3个温度处理,即高温(40℃)、适温(32℃)及常温(CK)。高温处理和适温处理均在人工气候箱中进行,人工气候箱四周采用超白钢化玻璃,维持光照与外界自然光照一致,根据盆栽场湿度设置人工气候箱湿度(75%),常温处理在室外进行。高温处理方法如下:7:00—10:00为36.5℃,10:00—15:00为40℃,15:00—17:00为36.5℃,17:00—次日7:00为33.0℃,日平均温度为36.5℃。适温处理方法如下:7:00—10:00为28.5℃,10:00—15:00为32℃,15:00—17:00为28.5℃,17:00—次日7:00为25℃,日平均气温为28.5℃。常温处理(CK)日平均温度为28.4℃,10:00—15:00平均温度为32.9℃。参考叶龄模式^[15]在枝梗-颖花分化期及花粉母细胞形成期-减数分裂期进行高温处理,记为Ⅰ期和Ⅱ期,分别高温(40℃)及适温(32℃)处理10 d,每品种每处理30盆。Ⅰ期高温处理水稻叶龄为11.1叶,结束时水稻叶龄约为12.1叶,黄华占处理时间为7月14日—7月24日,丰两优6号处理时间为7月15日—7月25日。Ⅱ期在剑叶心叶抽出时开始处理,处理结束时水稻剑叶从叶枕抽出,叶枕距为0~1 cm。黄华占处理时间为7月28日—8月7日,丰两优6号处理时间为7月29日—8月8日,处理期间保持盆栽土壤水分含量一致。

1.3 测定项目与方法

1.3.1 叶龄记载

水稻移栽后,对所有主茎蘖挂牌,每隔5 d记录叶龄,以掌握水稻生长进程。

1.3.2 始穗期调查

试验以主茎为考查对象,穗抽出20%记为该主茎的始穗期。3盆为1个样本,10次重复。

1.3.3 抽穗特性的调查

每处理选取大小一致的主茎穗,从稻穗破口开始每天测量穗抽出长度(穗顶与剑叶叶耳之间的距离),至稻穗不再伸长时停止测量,取主茎考查抽出长度、株高(穗顶到茎基部长)、穗长及各茎节长度(从下到上分别为第1节间~第5节间),并计算抽穗度和抽穗速率,5个主茎为1个样本,3次重复。

抽穗度(%)=(穗抽出长度/穗长)×100 1)

抽穗速率=每天穗伸长长度/测量天数 2)

1.3.4 颖花分化与退化及颖花大小

主茎稻穗抽出约1/2左右,采用松岛省三痕迹法^[16],选取大小一致的新鲜主茎穗考查每穗颖花数与退化数,退化的颖花为具有白色的小颖花状痕迹,部分可用肉眼观察计数,部分颖花退化数痕迹较小的在体式显微镜(奥林巴斯 SZX9)下观察计数,每8个穗为1个样本,3次重复。每穗颖花分化数为每穗颖花数和每穗颖花退化数的总和。

颖花大小参考张卫星等方法^[17]进行测定。

1.3.5 花药形态与大小

稻穗抽出20%,每处理选取大小一致的穗,每穗上、中、下部位各取2个颖花在体式显微镜(奥林巴斯 SZX9)下观察花药形态,拍照。利用测量微尺测量花药长度和宽度。3个穗为一个样本,3次重复。

1.3.6 颖花受精率

水稻开花后15d,利用籽粒灯光检测仪器(RGVC10A,日本佐竹公司)考查受精率,在仪器下颖花内部子房膨大则为已受精颖花,子房未膨大则为未受精颖花,每5个主茎穗为一个样本,3次重复。受精率=受精颖花数/(受精颖花数+未受精颖花数)

1.3.7 上3叶叶面积及净光合速率

当每处理主茎大部分穗抽出20%后,每处理选取大小一致的主茎穗考查上3叶长度和宽度(叶片最宽处的宽度),计算叶片面积。并利用LI-6400便携式光合作用仪(LI-COR, Lincoln, NE, 美国)测量净光合速率,5个主茎为1个样本,3次重复。叶面积=叶片长度×叶片宽度×0.75。

1.3.8 单茎干物质生产

2014年观察到Ⅱ期高温处理后出现高节位分枝(从水稻第2或第3节间上产生的分枝)。2015年在主茎抽穗20%左右时,选取大小一致的主茎,

将叶片、穗、茎鞘及高节位分枝分解,在105℃下杀青15 min,于80℃下烘干并称量,计算单茎总干物质积累量。5个主茎为1个样本,3次重复。

1.4 数据统计与分析

采用Excel进行数据统计,用SAS 9.2软件进行方差分析,Duncan新复极差法检验处理间差异。

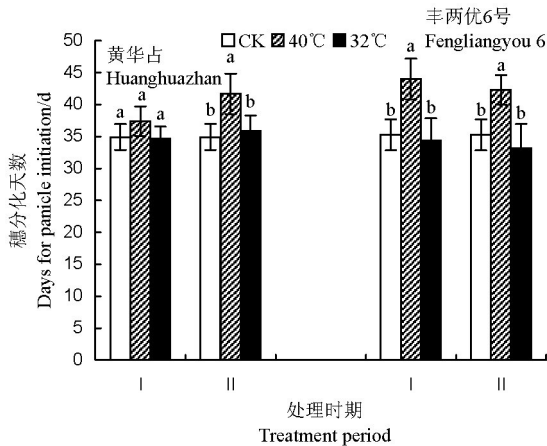
2 结果与分析

2.1 高温对水稻幼穗分化天数的影响

如图1所示,高温对幼穗分化天数的影响存在处理和品种间差异。Ⅰ期高温处理,黄华占和丰两优6号幼穗分化天数分别比CK增加了2.5 d(7.1%)和8.8 d(25.1%),Ⅱ期高温处理黄华占和丰两优6号幼穗分化天数分别比CK增加6.8 d(19.4%)和7.1 d(20.2%)。两品种32℃适温处理的水稻幼穗分化天数均与CK无显著差异。在Ⅰ期,耐热品种受高温影响较小,而Ⅱ期高温处理显著延长了两个品种幼穗分化天数,品种间差异较小。

2.2 高温对水稻抽穗特性的影响

高温对抽穗特性的影响见表1。Ⅰ期高温处理两个品种抽穗度和抽穗速率与CK及适温处理相比不存在显著差异。而Ⅱ期高温处理黄华占抽穗



Ⅰ一枝梗-颖花分化期;Ⅱ一花粉细胞形成-减数分裂期。不同小写字母表示处理间在0.05水平上差异显著(新复极差法,n=10)。下同。

I, Branch-spikelel differentiation stage; II, Pollen mother cell for mation-meiosis stage. Different lowercase letters indicate significant difference among treatments at 0.05 level by SSR (n=10). The same as below.

图1 不同穗分化高温对水稻幼穗分化天数的影响

Fig. 1. Effects of high temperature at different panicle development pe-riods on days for panicle initiation in rice.

度和抽穗速率分别比 CK 下降 37.1%和 67.2%，丰两优分别比 CK 下降 53.2%和 75.6%。说明Ⅱ期高温处理使水稻抽穗受阻，热敏感品种所受影响要大于耐热品种。

2.3 高温对株高和茎节伸长的影响

高温对株高和茎节长度的影响存在处理时期及品种间差异(表 2)。与 CK 相比，Ⅰ期高温处理两个品种株高和每茎节长度变化不显著，而Ⅱ期高温处理黄华占和丰两优 6 号株高分别降低 13.5%和 36.8%，穗长缩短 9.5%和 22.0%，各茎节长度有不同程度下降，其中第 5 节间下降最为显著，黄华占和丰两优 6 号分别比 CK 降低 27.1%和 59.3%。除

Ⅱ期 32℃适温处理丰两优 6 号株高比 CK 显著下降(11.5%)外，其余适温处理与 CK 相比无显著差异。由此可知，Ⅱ期高温处理显著抑制了穗下节间(第 5 茎节)生长，造成株高显著下降。

2.4 高温对上 3 叶叶面积及光合速率的影响

穗分化期是上 3 叶生长的重要时期，上 3 叶在抽穗期完成生长并具有稳定的光合能力，穗形成期高温对水稻上 3 叶叶面积和光合速率的影响如表 3。Ⅰ期高温处理下两个品种上 3 叶叶面积与对照相比不存在显著差异，Ⅱ期高温处理使上 3 叶叶面积有所增加，其中倒 1 叶增幅最大，黄华占倒 1 叶叶面积比CK增加17.0%，丰两优6号比CK增加22.8%，

表 1 不同穗分化期高温处理对水稻抽穗特性的影响(平均数±标准差)

Table 1. Effects of high temperature at different panicle development periods on rice heading(Mean±SD).

时期 TP	处理温度 TT	黄华占 Huanghuazhan		丰两优 6 号 Fengliangyou 6	
		抽穗度	抽穗速率	抽穗度	抽穗速率
		HD/%	HS/(cm·d ⁻¹)	HD/%	HS/(cm·d ⁻¹)
Ⅰ	CK	96.6±4.9 a	6.7±1.8 a	100.0±0.0 a	7.8±0.8 a
	40℃	99.9±0.5 a	5.4±0.5 a	100.0±0.0 a	7.9±2.1 a
	32℃	99.0±2.8 a	5.8±0.6 a	99.8±1.2 a	7.4±1.9 a
Ⅱ	40℃	60.8±10.1 b	2.2±0.8 b	46.8±11.6 b	1.9±0.9 b
	32℃	96.5±5.3 a	5.4±1.8 a	100.0±0.0 a	8.2±1.6 a

TP—处理时期；TT—处理温度；HD—抽穗度；HS—抽穗速率。不同小写字母表示处理间在 0.05 水平上差异显著(新复极差法)。样本数=3。下同。

TP, Treatment period; TT, Treatment temperature; HD, Heading degree; HS, Heading speed. Different lowercase letters indicate significant difference among treatments at 0.05 level by SSR (n=3). The same as below.

表 2 水稻穗分化不同时期高温处理对株高和茎节伸长的的影响

Table 2. Effects of high temperature at different panicle development periods on plant height and internode growth in rice. cm

品种与时期	处理温度	株高	穗长	第 5 节间长	第 4 节间长	第 3 节间长	第 2 节间长	第 1 节间长
Cultivar and TP	TT	Plant height	Panicle length	5th IL	4th IL	3rd IL	2nd IL	1st IL
黄华占 Huanghuazhan								
I	CK	86.8±1.8 a	25.0±1.1 a	34.3±2.4 a	13.9±0.5 b	7.5±0.2 b	3.9±0.6 b	2.2±0.3 a
	40℃	85.3±3.1 a	23.0±2.5 a	32.8±2.2 a	14.7±0.5 ab	7.5±1.0 b	4.6±0.9 ab	2.7±0.7 a
	32℃	90.8±1.6 a	24.8±0.5 a	35.1±1.0 a	15.5±0.4 a	7.5±0.8 b	5.4±0.3 a	2.5±0.5 a
II	40℃	75.1±2.7 b	22.6±0.2 b	25.0±1.5 b	13.5±0.6 b	6.7±0.3 b	4.9±0.6 ab	2.3±0.1 a
	32℃	88.5±1.2 a	24.0±0.7 a	33.6±1.5 a	14.1±1.0 ab	9.6±0.3 a	5.0±1.0 a	2.6±1.2 a
丰两优 6 号 Fengliangyou 6								
I	CK	103.6±2.0 a	29.5±0.7 a	37.1±0.6 a	18.1±0.1 a	11.0±1.0 b	5.8±0.7 ab	2.2±0.4 a
	40℃	103.1±4.4 a	24.3±1.3 b	36.7±3.1 a	19.8±0.7 a	17.1±0.6 a	3.1±0.3 b	2.0±0.6 a
	32℃	102.7±3.8 a	23.5±0.4 b	33.9±3.7 a	18.6±0.9 a	16.3±0.6 a	7.7±2.0 a	2.7±0.4 a
II	40℃	65.5±2.7 c	23.0±0.2 b	15.1±0.3 b	12.7±1.0 c	7.8±0.4 c	7.2±0.4 a	2.4±0.3 a
	32℃	91.6±0.8 b	25.7±1.4 b	32.8±0.9 a	14.8±0.6 b	12.1±0.7 b	5.0±0.2 ab	2.1±0.3 a

IL—茎节长。
IL, Internode length.

表3 穗分化不同时期高温处理对上3叶叶面积及净光合速率的影响

Table 3. Effects of high temperature at different panicle development periods on area of top three leaves and photosynthetic rate of rice.

品种和时期 Cultivar and TP	处理温度 TT	叶面积 Leaf area/cm ²			净光合速率 Net photosynthetic rate/(μmol·m ⁻² s ⁻¹)		
		剑叶	倒 2 叶	倒 3 叶	剑叶	倒 2 叶	倒 3 叶
		Flag leaf	Second leaf	Third leaf	Flag leaf	Second leaf	Third leaf
黄华占 Huanghuazhan							
I	CK	71.8±5.1 b	63.0±1.0 a	40.8±1.7 a	29.1±2.9 a	26.0±2.0 a	17.7±2.0 a
	40℃	73.7±3.9 b	69.7±4.6 a	41.6±3.4 a	28.7±0.3 a	23.7±1.2 ab	16.5±1.0 a
	32℃	68.3±2.3 b	64.3±1.1 a	36.1±1.8 a	26.1±2.1 a	19.2±1.9 b	15.0±2.1 a
II	40℃	84.0±3.7 a	68.2±5.2 a	38.7±6.2 a	27.4±1.7 a	26.6±0.8 a	19.2±1.8 a
	32℃	72.9±2.7 b	67.8±7.9 a	43.2±3.6 a	26.9±0.6 a	20.8±1.2 b	16.7±2.0 a
丰两优 6 号 Fengliangyou 6							
I	CK	64.1±4.3 b	57.3±6.5 a	38.1±5.5 b	26.2±1.4 a	23.6±3.4 a	15.1±1.0 b
	40℃	65.2±5.8 b	66.9±4.5 a	44.4±4.5 a	26.3±0.4 a	25.0±1.7 a	20.6±1.7 a
	32℃	63.3±3.0 b	67.9±4.8 a	47.4±8.2 a	27.6±1.3 a	21.0±2.1 a	16.0±1.6 b
II	40℃	78.7±2.9 a	81.9±2.0 a	49.5±2.0 a	24.5±1.0 a	22.1±1.3 a	14.2±1.0 b
	32℃	60.2±6.4 b	58.9±2.3 a	42.4±4.5 a	26.5±2.2 a	24.4±1.2 a	15.8±0.9 b

表 4 水稻穗分化不同时期高温对每穗颖花形成的影响

Table 4. Effect of high temperature at different panicle development periods on rice spikelet formation.

品种和时期	处理温度	颖花分化数	颖花退化数	颖花数	颖花长度	颖花宽度
Cultivar and TP	TT	No. of differentiated spikelets	No. of degenerated spikelets	No. of spikelets	Spikelet length /mm	Spikelet width /mm
黄华占 Huanghuazhan						
I	CK	413.4±26.8 a	150.7±5.4 b	262.8±26.4 a	8.7±0.1 a	2.1±0.1 a
	40℃	315.1±21.3 b	122.2±11.1 c	192.9±21.3 b	8.8±0.1 a	2.1±0.0 a
	32℃	396.2±30.2 a	124.0±42.9 c	272.2±25.5 a	8.6±0.1 a	2.1±0.0 a
II	40℃	403.1±38.3 a	221.5±26.5 a	181.6±14.2 b	8.0±0.2 b	2.1±0.0 a
	32℃	389.8±18.9 a	135.3±11.5 bc	254.5±12.9 a	8.7±0.0 a	2.2±0.1 a
丰两优 6 号 Fengliangyou 6						
I	CK	352.5±27.3 a	71.7±10.3 b	280.8±24.3 a	9.0±0.1 a	2.5±0.0 a
	40℃	228.4±18.7 b	46.8±14.5 c	181.6±25.6 b	8.8±0.2 a	2.4±0.1 b
	32℃	334.9±27.6 a	83.5±21.3 b	251.4±41.6 a	8.7±0.2 a	2.5±0.0 a
II	40℃	333.6±27.1 a	208.4±40.2 a	125.2±20.7 c	6.8±0.2 b	2.5±0.1 b
	32℃	342.4±8.9 a	105.2±5.6 b	237.2±14.5 b	8.7±0.1 a	2.5±0.0 a

32℃适温处理与 CK 无显著差异。从上 3 叶净光合速率上看,高温对两个品种上 3 叶净光合速率并没有造成显著的影响。表明 II 期高温会促进叶片生长,增加叶片面积,对叶片净光合速率不存在显著影响。

2.5 高温对颖花形成的影响

表 4 表明, I 期高温处理下黄华占颖花分化数分别比 CK 下降 23.8%, 比 32℃ 适温处理下降 20.5%。丰两优 6 号比 CK 下降 35.2%, 比适温处理下降 31.8%。II 期高温处理两个品种颖花分化数与 CK 及适温处理相比不存在显著差异。从颖花退化上看, I 期高温处理黄华占颖花退化数比 CK 及适

温处理分别下降 18.9% 和 1.5%; 丰两优 6 号颖花退化数比 CK 及适温处理下降了 34.7% 和 44.0%。而 II 期高温处理黄华占颖花退化数比 CK 及 32℃ 适温处理分别增加了 46.9% 及 63.9%。丰两优 6 号颖花退化数比 CK 及适温处理分别增加了 190.6% 和 112.6%。高温对颖花分化和退化的影响造成了颖花数的差异, I 期高温处理后黄华占每穗颖花数分别比 CK 及适温处理低 26.6% 和 29.1%。丰两优 6 号每穗颖花数分别比 CK 及适温处理低 35.3% 和 27.8%。II 期高温处理后黄华占每穗颖花数分别比 CK 低 30.8%, 比适温处理低 28.6%; 丰两优 6 号每穗颖花数分别比 CK 低 55.4%,

表 5 穗分化不同时期高温对水稻花药大小的影响

Table 5. Effects of high temperature at different panicle development periods on rice anther size.

处理时期 TP	处理温度 TT	黄华占 Huanghuazhan		丰两优 6 号 Fengliangyou 6	
		长	宽	长	宽
		Length/mm	Width/mm	Length/mm	Width/mm
I	CK	2.4±0.0 a	0.4±0.0 a	2.1±0.0 a	0.4±0.0 a
	40℃	2.2±0.1 a	0.4±0.0 a	2.2±0.1 a	0.4±0.0 a
	32℃	2.3±0.1 a	0.4±0.0 a	2.1±0.1 a	0.4±0.0 a
II	40℃	1.4±0.0 b	0.3±0.0 a	1.6±0.1 b	0.3±0.0 a
	32℃	2.2±0.1 a	0.4±0.0 a	2.3±0.2 a	0.4±0.0 a

比适温处理低 48.7%。从颖花大小上看,高温主要对颖花长度造成影响,I 期高温处理黄华占颖花长度与 CK 相比无显著差异,II 期高温处理黄华占颖花长度比 CK 下降 8.0%,丰两优 6 号比 CK 下降 24.4%。说明穗分化期高温造成每穗颖花数下降的原因主要是 I 期高温处理抑制颖花分化,而 II 期高温处理加剧颖花退化。每穗颖花数受高温影响在 II 期表现最为敏感,并且 II 期高温处理导致颖花显著变小,热敏感品种每穗颖花数和颖花大小所受影响要大于耐热品种。

2.6 高温对花药大小的影响

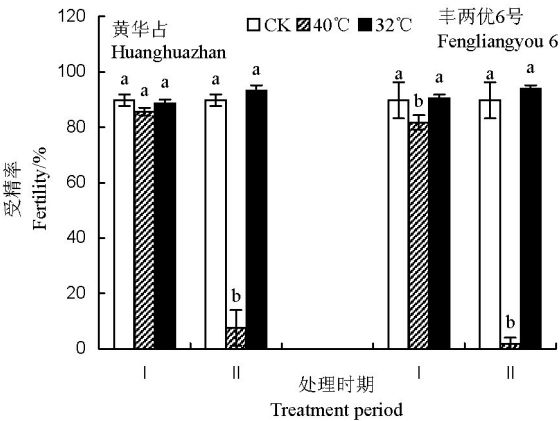
由表 5 可知,高温对花药大小的影响在处理时期间存在差异。I 期高温处理花药长度和宽度与 CK 及适温处理相比无显著差异,而 II 期高温处理黄华占花药长度和宽度分别比 CK 下降 41.7%和 25.0%,丰两优 6 号花药长度和宽度分别比 CK 下降 30.4%和 25.0%,品种间差异不显著。

2.7 高温对水稻受精率的影响

高温对花器官的影响造成了受精率下降(图 2)。I 期高温处理两个品种水稻受精率降幅较小,与 CK 及适温处理相比无显著差异。而 II 期高温黄华占受精率比 CK 降低 91.6%,丰两优 6 号受精率降低 98.1%。说明颖花分化期高温处理对受精率影响不大,花粉母细胞形成期高温处理对受精结实影响最大,且热敏感品种所受影响要大于耐热品种。

2.8 高温对抽穗期干物质积累的影响

试验中发现 I 期高温对水稻茎鞘、叶、穗部性状的影响并没有 II 期高温处理显著,II 期高温处理导致水稻茎节显著缩短,但出现了高节位分枝,成为了新的营养输入中心,对干物质分配造成了影响。如表 6 所示,高温对单茎干物质积累及分配的影响存在处理及品种间差异。I 期高温处理两个品种单茎干物质积累与 CK 及适温处理相比无显著差异,II 期高温处理黄华占茎鞘和穗部干物质积累



不同小写字母表示处理间在 0.05 水平上差异显著(新复极差法, n = 3)。

Different lowercase letters indicate significant difference among treatments at 0.05 level by SSR (n=3).

图 2 水稻穗分化不同时期高温处理对受精率的影响

Fig. 2. Effect of high temperature at different panicle development periods on rice fertility.

分别比 CK 下降 25.3%和 52.6%,丰两优 6 号茎鞘和穗部干物质积累分别比 CK 下降 17.4%和 60.9%。对主茎主体来说,II 期高温处理使干物质积累下降,但 II 期高温处理使水稻出现高位分枝现象,积累了一部分干物质,使单主茎总干物质积累与 CK 及适温处理相比无显著差异。可见,穗分化期高温对水稻干物质积累影响较小,主要影响了不同部位的干物质分配。

3 讨论

温度是影响作物生长发育进程最关键的因子,崔读昌等[18]指出平均气温升高 1℃,全国水稻生育期平均缩短 7.6d,另有模型表明气候变暖 2℃,水稻生育期将缩短 14~15 d[19]。董文军等[20]对水稻移栽后进行增温发现水稻抽穗时间提前,但现有研究并没有明确穗分化期高温胁迫对生育期及抽穗时期

表 6 水稻穗分化不同时期高温对单茎干物质积累的影响

Table 6. Effect of high temperature at different panicle development periods on rice dry matter accumulation of main stem.

		干物质积累				单主茎
品种和时期 Cultivar and TP	处理温度 TT	Dry matter accumulation/g				总干物质积累 Dry matter accumulation of main stem/g
		茎鞘 Culm and sheath	叶 Leaf	穗 Panicle	高节位分枝 Upper internode branch	
黄华占 Huanghuazhan						
I	CK	2.53±0.20 a	1.18±0.32 a	0.76±0.22 a	0.00±0.00 b	4.48±0.98 a
	40℃	2.44±0.20 a	1.22±0.16 a	0.62±0.12 a	0.00±0.00 b	4.28±0.40 a
	32℃	2.32±0.28 a	1.28±0.18 a	0.57±0.22 ab	0.00±0.00 b	4.17±0.51 a
II	40℃	1.89±0.25 b	1.14±0.17 a	0.36±0.10 b	0.86±0.12 a	4.25±0.51 a
	32℃	2.65±0.31 a	1.29±0.27 a	0.67±0.09 a	0.00±0.00 b	4.61±0.93 a
丰两优 6 号 Fengliangyou 6						
I	CK	2.23±0.52 a	1.42±0.24 a	0.64±0.20 a	0.00±0.00 b	4.29±0.85 a
	40℃	2.09±0.16 ab	1.09±0.17 a	0.67±0.13 a	0.00±0.00 b	3.85±0.34 a
	32℃	1.92±0.40 ab	1.02±0.23 a	0.79±0.27 a	0.00±0.00 b	3.73±0.66 a
II	40℃	1.84±0.21 b	1.14±0.18 a	0.25±0.19 b	0.92±0.21 a	4.15±0.27 a
	32℃	2.27±0.23 a	1.31±0.23 a	0.76±0.11 a	0.00±0.00 b	4.34±0.37 a

的影响。本研究表明,颖花分化期高温处理 10 d 使黄华占和丰两优 6 号抽穗日期推迟了 2.5 d 和 8.8 d,减数分裂期高温处理使抽穗日期推迟了 6.8 d 和 7.1 d。结合穗长、抽穗速率、抽穗度以及各茎节长度的变化,颖花分化期高温处理抽穗期延迟可能与高温胁迫导致水稻幼穗分化变慢有关。笔者在颖花分化期 40℃高温处理 10 d 后进行取样,剥穗观察后发现,颖花分化期高温处理后穗长要显著小于 CK 及 32℃适温处理,说明高温抑制了水稻幼穗生长发育。而花粉母细胞形成期高温处理使抽穗期延迟,与节间缩短有关,穗下节间显著缩短,水稻抽穗受阻,抽穗速率显著降低,包颈现象严重。

穗分化期是水稻茎、叶、穗及花器官生长的重要时期,各器官生长存在密切的联系。试验中 I 期茎鞘和穗生长较缓慢,而 II 期为茎鞘和穗快速生长期^[21]。研究发现高温对叶片生长有一定的促进作用,这与张玉屏等^[22]的研究一致,即 I 期高温对水稻影响不大,主要降低了颖花分化数,然而 II 期高温却显著缩短了上部节间长,并大幅增加了颖花退化数,这可能与水稻叶片强蒸腾作用降低叶表温度有关,温度降低避免了高温胁迫对叶片伤害,而适宜的高温促进了叶片生长。张彩霞等^[23]对水稻花期进行 40℃高温处理,发现水稻不同部位温度不一,叶片一般比空气温度低 4~5℃,而茎鞘和穗部温度则达到 38~39℃,高温胁迫主要发生在茎鞘和穗部。本研究在穗形成期进行高温处理得到了类似的结果。报道指出^[24-26],叶片生长、茎节伸长、颖花形成、花药发育与赤霉素、生长素、细胞分裂素、脱落酸、乙

烯等激素含量存在密切关系。研究表明^[27],高温胁迫会导致水稻抗氧化能力下降,进而导致水稻细胞受到伤害。高温胁迫条件下,内源激素在不同器官的含量变化及其调控作用与受氧化伤害程度有待于进一步研究。

物质积累与分配是影响水稻器官生长的重要因素,有研究表明^[28]抽穗前茎鞘物质积累下降是节间缩短的主要原因,试验中发现上 3 叶叶片光合速率和干物质积累降幅未达显著水平,高温主要影响了干物质分配。有研究表明^[29],高温促进了呼吸作用,夜间高温对呼吸作用的促进作用尤其明显,试验中发现 40℃高温处理延长了水稻穗分化时期,弥补了一定的干物质损失。高温下 II 期高温处理物质分配发生了显著变化。叶片物质积累比例增加,穗部干物质积累显著下降,颖花退化数大幅增加,花药发育不良,然而穗部干物质积累量降低与颖花退化,花药发育不良的先后关系需要进一步研究确定。颖花退化导致库容减小,干物质分配向茎鞘和叶片集中,而 II 期高温处理出现的高节间分枝成为了新的营养输入中心,原来主茎上部节间物质积累减小,节间充实受阻也是节间缩短的重要原因,物质分配向高位茎节偏移在水稻生长后期表现尤为突出,主茎上部稻穗包颈致死,而高节间分枝穗发育良好,且能够开花结实,这与前人研究^[30]发现花期高温导致高位节间出现的结果类似。生产中如果遇到重大的高温胁迫伤害,蓄养高位分枝,并合理进行水稻管理,能够弥补一定的产量损失。高节间分枝出现的生理生化原因是作者今后研究的重点。

目前认为减数分裂期是颖花退化最敏感的时期,然而曹云英等^[11]报道减数分裂期高温处理主要降低了颖花结实率,而每穗粒数的降幅并不大;李倩等^[31]报道穗分化期第三期高温 40℃处理 10 d 颖花退化率也没有本研究Ⅱ期高温处理高。我们还发现从花粉母细胞形成期开始高温处理导致花药发育畸形,比较而言在花粉母细胞形成期开始高温处理受高温胁迫影响要大于减数分裂期。高温胁迫条件下,颖花数和受精率所表现出的品种差异,可以为水稻品种穗分化期耐热性评价提供参考,结合水稻花期高温对水稻结实率的影响,对水稻品种及种质资源进行不同时期耐热性综合评价,筛选耐高温水稻品种及种质,选育和利用耐热品种可以有效减少夏季极端高温对产量造成的损失。

生产上及时的水肥管理调控可以有效避免高温对穗分化造成的伤害,高温天气白天灌深水可以降低茎鞘和穗部的温度,而夜晚保持浅水层,以降低灌水层温度而防止呼吸作用造成的干物质损失^[8,32]。外源激素如水杨酸等的施用也对减小高温的伤害具有显著的效果^[33],外源激素对克服穗分化期高温的作用要进一步研究。目前随着我国信息技术的发展,结合高温预警系统合理安排种植品种和播期,避免在水稻高温敏感时期遇到高温天气可以减少高温天气对水稻生产造成的伤害。

参考文献:

- [1] 李勇, 杨晓光, 叶清, 等. 全球气候变暖对中国种植制度可能影响:Ⅸ.长江中下游地区单双季稻高低温灾害风险及其产量影响. *中国农业科学*, 2013, 46(19): 3997-4006.
Li Y, Yang X G, Ye Q, et al. The possible effects of global warming on cropping systems in china:Ⅸ. The risk of high and low temperature disasters for single and double rice and its impacts on rice yield in the Middle-lower Yangtze plain. *Sci Agric Sin*, 2013, 46(19): 3997-4006. (in Chinese with English abstract)
- [2] 徐富贤, 张林, 熊洪, 等. 杂交中稻开花期高温对结实率影响及其与组合库源结构和开花习性的关系. *作物学报*, 2015, 41(6): 946-955.
Xu F X, Zhan L, Xiong H, et al. Effects of high temperature during flowering period on seed setting rate and its relationship with sink to source ratios and flowering habit of mid-season hybrid rice. *Acta Agron Sin*, 2015, 41(6): 946-955. (in Chinese with English abstract)
- [3] 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. *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. *Chin J Agrometeorol*, 2009, 30(2): 252-256. (in Chinese with English abstract)
- [4] 周建霞, 张玉屏, 朱德峰, 等. 高温下水稻开花习性对受精率的影响. *中国水稻科学*, 2014, 28(3): 297-303.
Zhou J X, Zhang Y P, Zhu D F, et al. Influence of flowering characteristics on spikelet fertility under high temperature. *Chin J Rice Sci*, 2014, 28(3): 297-303. (in Chinese with English abstract)
- [5] 盛婧, 陈留根, 朱普平, 等. 不同水稻品种抽穗期对高温的响应及避热的调控措施. *江苏农业学报*, 2006, 22(4): 325-330.
Sheng J, Chen L G, Zhu P P, et al. Responses of rice varieties to high temperature at heading stage and methods for heat escape. *Jiangsu J Agric Sci*, 2006, 22(4): 325-330. (in Chinese with English abstract)
- [6] 胡声博, 张玉屏, 朱德峰, 等. 杂交水稻耐热性评价. *中国水稻科学*, 2012, 26(6): 751-756.
Hu S B, Zhang Y P, Zhu D F, et al. Evaluation of heat resistance in hybrid rice. *Chin J Rice Sci*, 2012, 26(6): 751-756. (in Chinese with English abstract)
- [7] Eszter H, Gabriella S, Tibor J. Induction of abiotic stress tolerance by salicylic acid signaling. *J Plant Growth Reg*, 2007 (26): 290-300.
- [8] 段骅, 俞正华, 徐云姬, 等. 灌溉方式对减轻水稻高温危害的作用. *作物学报*, 2012, 38(1): 107-120.
Duan H, Yu Z J, Xu Y J, et al. Role of irrigation patterns in reducing harms of high temperature to rice. *Acta Agron Sin*, 2012, 38(1): 107-120. (in Chinese with English abstract)
- [9] 段骅, 傅亮, 尉成欣, 等. 氮素穗肥对高温胁迫下水稻结实和稻米品质的影响. *中国水稻科学*, 2013, 27(6): 591-602.
Duan H, Fu L, Ju C X, et al. Effects of application of nitrogen as panicle-promoting fertilizer on seed setting and grain quality of rice under high temperature stress. *Chin J Rice Sci*, 2013, 27(6): 591-602. (in Chinese with English abstract)
- [10] 唐恬, 金荣花, 彭相瑜, 等. 2013年夏季我国南方区域性高温天气的极端性分析. *气象*, 2014, 40(10): 1207-1215.
Tang T, Jin L H, Peng X Y, et al. Analysis on extremely high temperature over southern china in summer 2013. *Meteorol Mon*, 2014, 40(10): 1207-1215. (in Chinese with English abstract)
- [11] 曹云英, 段骅, 杨建昌, 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. *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. *Acta Agron Sin*, 2008, 34(12): 2134-2142. (in Chinese with English abstract)
- [12] 魏金连, 潘晓华, 邓强辉. 不同生育阶段夜温升高对双季水稻产量的影响. *应用生态学报*, 2010, 21(2): 331-337.
Wei J L, Pan X H, Deng Q H. Effects of night time temperature increase at different growth stages on double season rice grain yield. *Chin J Appl Ecol*, 2010, 21(2): 331-337. (in Chinese with English abstract)
- [13] 邓运, 田小海, 吴晨阳, 等. 热害胁迫条件下水稻花药发育异常的早期特征. *中国生态农业学报*, 2010, 18(2): 377-383.
Deng Y, Tian X H, Wu C Y, et al. Early signs of heat stress-induced abnormal development of anther in rice. *Chin J Eco-Agric*, 2010, 18(2): 377-383. (in Chinese with English abstract)

- stract)
- [14] 石春林, 金之庆, 郑建初, 等. 减数分裂期高温对水稻颖花结实率影响的定量分析. 作物学报, 2008, 34(4): 627-631.
Shi C L, Jin Z Q, Zhen J C, et al. Quantitative analysis on the effects of high temperature at meiosis stage on seed-setting rate of rice florets. *Acta Agron Sin*, 2008, 34(4): 627-631. (in Chinese with English abstract)
- [15] 凌启鸿, 蔡建中, 苏祖芳. 叶龄余数在稻穗分化进程鉴定中的应用价值. 中国农业科学, 1980, (4): 1-11.
Ling Q H, Cai J Z, Su Z F. The practical value of using the "leaf index" and "leaf remainder" in determining the stages of panicle differentiation in rice plant. *Sci Agric Sin*, 1980, (4): 1-11. (in Chinese with English abstract)
- [16] 松岛省三. 稻作的理论与技术. 庞城译. 北京: 农业出版社, 1966: 121-133.
Matsushima S. Theory and Technology of Rice Cultivation. Pang C Trans. Beijing: Agriculture Press, 1966: 121-133. (in Chinese)
- [17] 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. 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. *Acta Agron Sin*, 2008, 34(10): 1826-1835. (in Chinese with English abstract)
- [18] 崔读昌. 气候变暖对水稻生育期影响的情景分析. 应用气象学报, 1995, 6(3): 361-365.
Cui D C. The scenario analysis of possible effect of warming climate on rice growth period. *Quarterly J Appl Meteorol*, 1995, 6(3): 361-365. (in Chinese with English abstract)
- [19] 宁金花, 申双和. 气候变化对中国农业的影响. 现代农业科技, 2009, (12): 251-255.
Ning J H, Shen S H. Effects of climate change on agriculture in China. *Mod Agric Sci Technol*, 2009, (12): 251-255. (in Chinese with English abstract)
- [20] 董文军, 邓艾兴, 张彬, 等. 开放式昼夜不同增温对单季稻影响的试验研究. 生态学报, 2011, 31(8): 2169-2177.
Dong W J, Deng A X, Zhang B, et al. An experimental study on the effects of different diurnal warming regimes on single cropping rice with Free Air Temperature Increased (FA-TI) facility. *Acta Ecol Sin*, 2011, 31(8): 2169-2177. (in Chinese with English abstract)
- [21] 杨弘远. 水稻生殖生物学. 杭州: 浙江大学出版社, 2005: 22-23.
Yang H Y. Rice reproduction biology. Zhejiang: Zhejiang University Press, 2005: 22-23. (in Chinese)
- [22] 张玉屏, 朱德峰, 林贤青, 等. 高温对水稻剑叶生长和气孔导度影响. 江西农业大学学报, 2012, 34(1): 1-4.
Zhang Y P, Zhu D F, Lin X Q, et al. Effect of high temperature stress on leaf growth and stomatal conductance in rice. *Acta Agric Univ Jiangxiensis*, 2012, 34(1): 1-4. (in Chinese with English abstract)
- [23] Zhang C X, Fu G F, Yang Y J, et al. Heat stress effects are stronger on spikelets than on flag leaves in rice due to differences in dissipation capacity. *J Agron Crop Sci*, 2015: 0931-2250.
- [24] 官华忠. 水稻包穗的遗传研究. 福州: 福建农林大学, 2011.
Guan H Z. Genetic studies on panicle enclosure in rice (*Oryza sativa* L.). Fujian: Fujian Agriculture and Forestry University, 2011. (in Chinese with English abstract)
- [25] 魏育明, 郑有良. 内源激素对小麦可育小花数的调控. 四川农业大学学报, 1998, 16(3): 289-293.
Wei Y M, Zheng Y L. The regulation of phytohormone in determination of fertile floret number in wheat. *J Sichuan Agric Univ*, 1998, 16(3): 289-293. (in Chinese with English abstract)
- [26] Sakata T, Oshino T, Miura S, et al. Auxins reverse plant male sterility caused by high temperatures. *PNAS*, 2010, 107(19): 8569-8574.
- [27] 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. 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. *Chin J Rice Sci*, 2014, 28(2): 155-166. (in Chinese with English abstract)
- [28] 凌启鸿, 张洪程, 苏祖芳, 等. 稻作新理论. 北京: 科学出版社, 1994: 68-72.
Ling Q H, Zhang H C, Su Z F, Ling L. The new theory on rice technology. Beijing: Science press, 1994: 67-72.
- [29] Laza M R C, Sakai H, Cheng, W G, et al. Differential response of rice plants to high night temperatures imposed at varying developmental phases. *Agric For Meteorol*, 2015(209): 69-77.
- [30] 上海植物生理研究所人工气候室. 高温对早稻开花结实的影响及其防治: II. 早稻开花期高温对开花结实的影响. 植物学报, 1976, 18(4): 323-329.
Laboratory of Phytotron, Shanghai Institute of Plant Physiology. The influence of high temperature on the flowering and fruiting of high temperature on the flowering and fruiting of early rice and its control: II. The influence of high temperature on the flowering-fruiting of early rice during the flowering stage. *Acta Bot Sin*, 1976, 18(4): 323-329. (in Chinese with English abstract)
- [31] 李倩. 昼夜高温下水稻根源激素响应特征及其与产量的关系. 武汉: 华中农业大学, 2012.
Li Q. Responses of hormones to high day and night temperatures and their relationships with yield. Wuhan: Huazhong agricultural university, 2012. (in Chinese with English abstract)
- [32] 张彬, 郑建初, 黄山, 等. 抽穗期不同灌水深度下水稻群体与大气的温度差异. 应用生态学报, 2008, 19(1): 87-92.
Zhang B, Zheng J C, Huang S, et al. Temperature differences of air-rice plant under different irrigated water depth at spiking stage. *Chin J Appl Ecol*, 2008, 19(1): 87-92. (in Chinese with English abstract)
- [33] 符冠富, 张彩霞, 杨雪芹, 等. 水杨酸减轻高温抑制水稻颖花分化的作用机理研究. 中国水稻科学, 2015, 29(6): 637-647.
Fu G F, Zhang C X, Yang X Q, et al. Action mechanism by which SA alleviates high temperature-induced inhibition to spikelet differentiation. *Chin J Rice Sci*, 2015, 29(6): 637-647. (in Chinese with English abstract)