

徐 鹏, 贺一哲, 尤翠翠, 等. 高温胁迫导致水稻颖花败育的机理及其防御措施研究进展[J]. 江苏农业学报, 2023, 39(1): 255-265.
doi: 10.3969/j.issn.1000-4440.2023.01.029

高温胁迫导致水稻颖花败育的机理及其防御措施研究进展

徐 鹏¹, 贺一哲¹, 尤翠翠¹, 黄亚茹¹, 何海兵¹, 柯 健¹, 武立权^{1,2}

(1. 安徽农业大学农学院, 安徽 合肥 230036; 2. 江苏省现代作物生产协同创新中心, 江苏 南京 210095)

摘要: 高温胁迫导致的颖花败育已成为水稻减产的主要原因之一。因此, 开展高温胁迫导致水稻颖花败育的机理及其防御措施的研究意义重大。本文从高温影响水稻的颖花形成、花粉发育、雌雄蕊结构、开花受精及颖花生理代谢等方面综述了高温胁迫对水稻颖花育性的伤害机理, 提出相应的防御措施, 包括加强水肥管理、合理喷施外源生长调节剂和选育耐高温品种等, 并对未来水稻高温热害的研究方向进行了展望, 为开展水稻抗热栽培及合理高温防御措施的选择提供理论依据。

关键词: 水稻; 高温胁迫; 颖花败育; 防御措施

中图分类号: S511.01 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-4440(2023)01-0255-11

Research progress on the mechanism and defense measures of rice spikelet abortion caused by high temperature stress

XU Peng¹, HE Yi-zhe¹, YOU Cui-cui¹, HUANG Ya-ru¹, HE Hai-bing¹, KE Jian¹, WU Li-quan^{1,2}

(1. College of Agronomy, Anhui Agricultural University, Hefei 230036, China; 2. Jiangsu Collaborative Innovation Center for Modern Crop Production, Nanjing 210095, China)

Abstract: Spikelet abortion caused by high temperature stress has become one of the main reasons for the reduction of rice yield. Therefore, it is of great significance to carry out research on the mechanism and defense measures of rice spikelet abortion caused by high temperature stress. In this paper, the damage mechanism of high temperature stress on rice spikelet fertility was reviewed from the aspects of high temperature affecting rice spikelet formation, pollen development, gynoecium structure, flowering fertilization and spikelet physiological metabolism, and corresponding defense measures were put forward, including strengthening water and fertilizer management, reasonable spraying of exogenous growth regulators and breeding of high temperature resistant varieties, and the future research direction of high temperature heat damage in rice was prospected, which provided a theoretical basis for the development of rice heat-resistant cultivation and the selection of reasonable high-temperature defense measures.

Key words: rice; high temperature stress; spikelet abortion; defense measures

随着工业化的发展, 地表温度逐渐升高, 高温天气出现的概率与频率已显著增加^[1]。据联合国政府间气候变化专门委员会(IPCC)第5次报告, 到2035

年全球平均地表温度将升高0.3~0.7℃^[2]。高温已成为限制作物安全生产的主要因素之一。水稻(*Oryza sativa*)是重要的粮食作物, 在保障粮食安全领域发挥着关键作用^[3]。自上世纪70年代起, 长江中下游地区的水稻种植模式开始逐渐从双季稻转为单季稻, 由于生殖生长期是水稻对高温最敏感的时期, 而夏季正是单季中稻生殖生长的关键时期, 夏季持续高温已对单季中稻产量造成了严重影响^[4-5]。例如高温就曾

收稿日期: 2022-05-04

基金项目: 国家自然科学基金项目(32071946、31801286)

作者简介: 徐 鹏(1997-), 男, 安徽巢湖人, 硕士研究生, 研究方向为作物生理生态。(E-mail) 3130257393@qq.com

通讯作者: 武立权, (E-mail) wlq-001@163.com

导致湖北和江苏两省单季中稻出现大面积减产甚至绝收^[6-7]。水稻生殖生长期高温主要通过影响颖花育性进而导致水稻减产^[8]。因此开展高温胁迫导致颖花败育的研究至关重要。本文综述高温胁迫导致颖花败育的作用机理并提出防御措施和展望,旨在为开展水稻抗热栽培和合理防御措施的选择提供理论依据。

1 高温胁迫对颖花育性的影响

高温胁迫主要通过影响水稻的颖花形成、花粉发育、雄雌蕊结构以及开花受精等方面进而影响颖花育性。

1.1 对颖花形成的影响

适宜的环境温度是保证水稻穗分化期幼穗发育和颖花形成的保障。不同类型水稻对穗分化期温度的适应性不同,籼稻的最适温度约为 33.1 °C,而粳稻则为 26.0 °C 左右^[9]。碳水化合物的积累是水稻颖花形成的基础^[10],植物激素的参与也是颖花形成的关键。研究发现穗分化期高温胁迫下,在幼穗发育过程中,蔗糖代谢相关酶活性以及蔗糖转运的关键基因 *OsSUT1*、*OsSUT2* 和 *OsSUT4* 的表达量均显著下降,而细胞分裂素氧化酶基因 *OsCKX5* 和 *OsCKX9* 的表达量却显著升高,同时控制信号调节相关基因的表达量以及抗氧化酶活性也均降低^[11-15]。由此可见,穗分化期高温可能通过影响蔗糖转运、抗氧化能力以及激素代谢水平从而抑制颖花的形成。

1.2 对花粉发育的影响

水稻花粉形成是一个多因素作用、多系统参与调节的复杂过程。孢原细胞需前后经过 1 次减数分裂和 2 次有丝分裂才能形成具有育性的花粉^[16]。其中减数分裂期是水稻花粉形成过程中对高温最敏感的时期,若此时遭遇高温将增加花粉母细胞发育异常的概率并最终形成异常四分体^[17-18]。同时,高温胁迫也会使减数分裂期纺锤丝的定向排列错误,最终形成异常小孢子造成植物花粉不育^[19]。叶俊钲^[20]研究发现长日高温会导致光敏核不育水稻(58S)减数分裂时花粉细胞的微丝骨架结构遭到破坏,纺锤丝结构异常,染色体分离失败并形成异常小孢子。此外,高温通过影响减数分裂进程减少花粉数,诱导花粉变形也是导致花粉败育的重要原因^[21-22]。因此,高温可能通过影响水稻花粉母细胞的减数分裂过程从而降低水稻花粉的质量与数量导

致颖花败育。

花粉发育需通过糖代谢过程提供营养物质,高温会影响糖代谢相关酶活性,导致糖代谢紊乱影响营养物质的合成与供给。蔗糖转化酶(*INV*)是蔗糖水解的关键酶,高温胁迫会降低 *INV* 活性,蔗糖水解与淀粉积累过程受到影响致使花粉发育过程受阻导致花粉败育^[23]。同时,曹珍珍^[24]发现高温下水稻蔗糖磷酸合成酶和蔗糖合酶的合成受到影响,蔗糖含量下降。因此,蔗糖合成受阻也可能是导致水稻花粉败育的原因。此外,高温下蔗糖合成酶与转化酶相关基因表达量的变化也均与水稻颖花育性密切相关,但相关研究还未成系统。综合看来目前研究高温影响水稻花粉发育的研究仍偏少,之后应加大对这一方面的研究。

1.3 对花药的影响

1.3.1 绒毡层结构 绒毡层结构对花粉发育意义重大,其上含有的蛋白质、核酸等物质对花粉的生长发育起到了重要作用^[25]。而绒毡层却是水稻花药中对高温最敏感的结构,通常情况下,绒毡层细胞在花药的生长发育过程中会执行程序性死亡,而在高温胁迫下常发生异常降解^[26],其原因在于高温下蛋白质结构折叠异常,超出内质网相关蛋白质降解机制的承受范围^[27]。同时高温也会对内质网结构造成损伤,在形态上表现为内质网堆叠减少、结构肥大等,从而造成了内质网功能的缺失^[28]。当高温胁迫较轻时,内质网可通过未折叠蛋白质反应(UPR)来缓解高温伤害,但温度过高时,UPR 功能丧失甚至会导致细胞死亡^[29]。此外,水稻绒毡层还会分泌多种脂类物质参与花粉壁的形成^[30],绒毡层异常降解会造成花药细胞壁功能的部分缺失、花粉发育不良进而导致颖花败育^[31]。不仅如此,高温下绒毡层中影响花粉对柱头粘附作用的特异性表达基因 *YY1* 和 *YY2* 的表达量显著下调也造成了受精过程受阻并导致颖花败育^[32]。因此,高温胁迫下绒毡层异常降解会对花粉发育以及受精过程同时造成影响,在今后的研究中应将这 2 个时期联系起来以便对绒毡层功能进行更全面的分析。

1.3.2 药隔维管束结构 药隔维管束作为营养物质的运输通道,对花粉发育过程中营养物质的供给起到了重要作用。Maria 等^[33]研究发现高温易导致水稻药隔维管束鞘细胞发育异常,同化物供应不足,最终导致花粉败育,因此药隔维管束发育异常导致

的雄性不育是作物产量下降的重要原因^[34]。在水稻中,高温对不同耐热性水稻品种药隔维管束的损伤程度存在差异。例如 37 ℃ 高温下,耐热品系 996 的药隔维管束保持较好,而热敏感品系 4628 则遭到严重破坏^[35]。由此可见,药隔维管束发育好坏也可影响颖花育性,但目前穗分化期高温影响药隔维管束发育的相关报道还较少。

1.4 对雌蕊的影响

水稻雌蕊对高温的耐受性高于雄蕊,但持续高强度的高温天气也会对雌蕊造成损伤。持续高温会导致雌蕊柱头面积减少,减弱柱头对花粉的接受能力,随之也会缩短水稻的授粉时间^[36-37]。此外,持续高强度的高温胁迫也会降低雌蕊中腺嘌呤核苷三磷酸(ATP)的含量,减少花粉管延长阶段的能量供给,致使花粉管的伸长受阻^[38]。同时高温胁迫下雌蕊中活性氧(ROS)含量升高导致细胞间的信号传导过程受阻、生理代谢活动紊乱也是诱导雌蕊败育的重要原因。在水稻中,因为雌蕊的耐热性普遍高于雄蕊,学者多选取雄蕊作为试验对象,今后可选用雌蕊作为对象开展深层次的研究。

1.5 对颖花开放的影响

水稻颖花开闭在原理上就是浆片吸水膨胀和失水萎缩,浆片吸水膨大颖花打开,浆片失水萎缩颖花闭合^[39]。水稻传粉受精过程需在颖花开放后完成,颖花开放延迟或提前都有可能影响水稻的传粉受精过程^[40]。水稻花期遭遇高温,会加快颖花蒸腾速率,打破颖花水势平衡^[41],影响颖花的正常开闭。对开放前 12 h 和 1 h 的水稻浆片进行转录组学分析发现水通道蛋白编码基因 *O_s NIP2;1*、*O_s PIP1;2* 和 *O_s TIP1;1*,糖转运蛋白编码基因 *O_s MtN3*,钾转运蛋白编码基因 *O_s HAK9* 和 *O_s KOR1*,己糖激酶基因 *O_s HXK3* 以及钙调蛋白编码基因 *O_s CML15* 和 *O_s CML27* 在即将开花前均显著上调^[42]。因此高温可能通过影响以上基因的表达,从而影响颖花开闭。同时 Ca^{2+} 在时空上的动态变化也可能是高温影响颖花开闭的关键因素之一,但目前相关研究只初步探清了高温下颖花中水通道蛋白的响应机理,有关研究还需深入。此外,水稻的开花过程也受到茉莉酸类(JA)激素的调节^[43-44]。高温下水稻体内控制 JA 合成的相关基因表达下调,JA 信号通路受阻,与常温相比颖花中的 JA 含量显著下降 85%^[45]。据此推断高温可能通过调控颖花中水分以及激素的含量从

而影响水稻颖花的开闭,并最终表现为颖花开放异常的现象。例如,徐小健等^[46]观察到花期 37 ℃ 高温下水稻每日开花时间延长,开花峰值降低,开颖角度增加。但张桂莲等^[47]却发现花期 38 ℃ 高温同时降低了颖花的开放峰值以及开颖角度。针对以上研究结果的差异,可能是温度设置、品种选择不同导致的。

1.6 对花粉活性及花药开裂的影响

水稻花粉活性与花药开裂是影响颖花育性的 2 个重要因素^[48]。水稻花期遭遇 36 ℃ 高温会降低花粉活性和花药开裂系数^[49]。高温通常会抑制水稻花粉中的淀粉水解,最终降低花粉活性^[50]。花药开裂是水稻散粉的重要前提条件,花药开裂系数降低会阻碍水稻散粉^[51]。花期高温影响花药开裂的原因较多,其中花粉粒胀缩、激素和活性氧含量变化是最重要的几个原因。花粉粒吸水膨胀是花药开裂的原动力,高温胁迫会抑制花粉吸水膨胀,导致花粉粒直径缩小并使花药开裂的原动力丧失,最终抑制花药开裂^[52]。高温会影响花药中吲哚乙酸(IAA)以及 JA 的合成进而导致花药开裂受阻^[53-54]。同时,高温下水稻花药中 ROS 含量增加所引起的花药内皮层细胞次生壁加厚,也是花药开裂受阻的重要原因^[55]。目前对高温影响花药开裂的相关研究仍不够全面,尤其是高温下 IAA 和 JA 合成受阻影响花药开裂的作用机制还需进一步探究。

1.7 对花粉受精的影响

花药开裂是保证水稻花粉正常受精的关键,花粉首先需要从花药中散出,之后才能到达柱头上进行受精。高温会增大花粉黏性,导致花粉在花药中不易散出;同时颖花花丝失水萎蔫,也会导致颖花开花受阻^[56]。一般情况下,颖花柱头上只有接受大于 20 粒以上的花粉粒,才可保证花粉受精成功^[57]。高温胁迫会降低水稻柱头上的花粉数导致受精失败。并且在花粉受精过程中,花粉还需与柱头发生水合作用进行相互识别,之后才可进行受精,高温影响了这一过程,但相关机理不明^[31]。此外,在花粉受精过程中,前期所需能量主要由花粉提供,后期则主要由柱头提供^[58]。高温抑制了花药中的糖代谢过程以及同化物的转运,并因此中断了花粉受精过程中的能量供给^[38]。花粉落到柱头上后需萌发出花粉管,将精子传至雌蕊子房。高温会阻碍花粉管的萌发和伸长,进而导致受精失败。高温影响花粉

管中的胼胝质结构,致使胼胝质过早、过量累积是导致花粉管萌发受阻的重要原因^[59-60]。花粉管萌发还需信号分子参与, Ca^{2+} 是植物体内一种重要的第二信号分子,其与细胞微丝骨架在植物花粉管萌发与伸长过程中发挥着重要作用^[61]。一般情况下, Ca^{2+} 会通过直接或者间接的方式与钙调蛋白(CaM)结合,在花粉管中形成特定的 Ca^{2+} 通道,从而引导花粉管伸长^[62-63]。CaM与 Ca^{2+} 结合后会改变花粉管中 Ca^{2+} 的浓度梯度以发挥 Ca^{2+} 的第二信使作用。通常 Ca^{2+} 会聚集在花粉萌发孔周围,并形成 Ca^{2+} 特定的浓度梯度引导花粉管伸长,花粉管因其特殊的顶端生长形式,其生长速率与花粉管顶端的 Ca^{2+} 浓度呈现出正比例关系^[64]。同时, Ca^{2+} 浓度梯度的形成也引导着高尔基体小泡的定向分泌与融合,这种定向作用促使合成花粉管管壁以及质膜的相关物质不断运输到花粉管的顶端,促进花粉管顶端质膜与细胞壁的形成与发育^[65]。一方面, Ca^{2+} 浓度梯度引导着相关物质运输促进花粉管中微丝骨架的形成;另一方面,花粉管中的微丝骨架也为高尔基体分泌的囊泡的运动提供运行轨道, Ca^{2+} 与微丝骨架相互促进同时为花粉管的伸长发挥作用^[66]。但在高温胁迫下,植物花粉管中的 Ca^{2+} 浓度梯度发生变化。Yan等^[67]观察到高温胁迫后辣椒花粉母细胞大部分 Ca^{2+} 聚集在细胞质与细胞核中,这种 Ca^{2+} 在空间上的不规则分布使物质运输受阻,导致细胞微丝骨架与细胞结构发育不良。叶俊钗等^[68]观察到常温下水稻花粉管中 Ca^{2+} 分布规则,微丝骨架结构完整清晰。高温胁迫下,以烟草和拟南芥为例,其花粉管中的 Ca^{2+} 呈现出不规则分布,并因此影响了高尔基体相关功能的发挥,抑制了花粉管伸长所必须物质的运输,导致花粉管与细胞骨架所需的营养物质供给不充分,甚至出现花粉管断裂的现象^[69-70]。综上所述,高温对水稻花粉受精过程的影响是多方面的,但是目前相关机理尚未明确,尤其是高温如何通过影响水稻花粉管中 Ca^{2+} 的时空分布,进而影响花粉管萌发的相关机理尚不清晰,未来也可据此作为创新点开展更进一步的研究。

2 高温对颖花生理特性的影响

2.1 对生理调节物质的影响

水稻体内的稳态平衡是保证水稻生长发育的基础。通常情况下生物体内 ROS 含量处于动态平衡,

但高温会导致植物体内聚集大量 ROS^[71]。ROS 是一种具有较高氧化活性的分子,低含量的 ROS 可参与绒毡层降解,也可作为信号分子参与到水稻的应激反应中^[72]。然而,大量的 ROS 则会对水稻造成损伤^[73]。高温胁迫下,ROS 大量出现在水稻花粉^[74]、花药^[75]、绒毡层中^[76]。ROS 的大量聚集会改变颖花中细胞膜的通透性,从而破坏颖花的细胞结构。此外,在水稻花粉管的萌发与伸长过程中,ROS 可与过氧化物酶(POD)、IAA 等共同作用对水稻花粉管的萌发起调控作用,但过量的 ROS 会抑制花粉管的萌发与伸长^[59]。当水稻遭遇高温时,花器官中 ROS 含量升高的同时还伴随着超氧化物歧化酶(SOD)、POD 和过氧化氢酶(CAT)活性的变化^[77]。SOD、POD 以及 CAT 是 3 种重要的抗氧化酶,对维持植物体内自由基的相对平衡具有重要作用^[78]。兰旭等^[79]研究发现,花期 40 ℃ 高温下水稻颖花中 SOD 的活性随着处理时间的延长逐渐降低,POD 以及 CAT 的活性则随着处理时间的增加呈现出先上升后下降的趋势。抗氧化酶活性的这一变化趋势说明在低强度和短时间的高温胁迫下,水稻可通过自我调节的方式抵御高温胁迫。

高温下水稻颖花中其他化合物含量也会发生不同程度的变化。前人研究发现花期 37 ℃ 高温下水稻颖花中的可溶性糖、脯氨酸含量下降,丙二醛(MDA)含量升高^[80]。可溶性糖含量下降表明花药细胞内环境的稳定性被破坏,内外渗透势已失衡。脯氨酸含量的变化及作用现今仍存在争议,有观点认为高温下脯氨酸含量增加加速了蛋白质的降解从而对植物体造成损伤^[81];另一观点则认为脯氨酸含量增加起到了调节细胞内外渗透势平衡的作用^[82]。这可能是由于处理材料以及处理条件不同导致的。MDA 可抑制抗氧化酶的活性和抗氧化物的含量^[83],水稻花器官的细胞膜结构受到破坏使其含量增加^[84],造成花器官发育不良并导致颖花不育。因此在实际生产中应采取有效措施降低高温下水稻体内的 ROS 和 MDA 含量,提高抗氧化酶活性,以确保水稻高产。并且高温下以上生理指标的变化也均可作为筛选耐热水稻品种的依据。

2.2 对植物激素的影响

高温会改变水稻内源激素的含量。脱落酸(ABA)在植物体内分布广泛,除了作为植物生长发育的调节物质外,ABA 还在多种非生物胁迫中充当

信号分子^[85]。ABA 可通过提高糖类代谢与蔗糖转运调控植物对高温的应激反应,高温胁迫激发植物合成 ABA,传递高温胁迫信号^[86]。张桂莲等^[87]研究发现花期高温胁迫引起水稻花药内 ABA 含量增加,耐热品种 996 花药中 ABA 含量比热敏品种 4628 低。这说明作为一种抑制型激素,花期高温胁迫下水稻花药内保持较低含量的 ABA 更能维持其具有较高的花粉活性。另一方面,水稻幼穗发育也受到细胞分裂素(CTK)的调控。Wu 等^[88]研究发现高温下幼穗中 CTK 含量显著降低,CTK 含量的降低导致了糖代谢过程受阻,抑制了颖花形成。高温下幼穗中 CTK 合成的相关基因 *OsLOGL2* 和 *OsLOGL3* 表达量降低是导致 CTK 含量下降的重要原因,外源喷施油菜素内酯(BR)可增加内源 BR 含量进而缓解 CTK 含量的下降^[11]。因此,BR 可能与 CTK 的合成之间存在某种联系,但二者间协同作用的相关机理还尚不明确,然而关于 BR 缓解水稻高温胁迫的作用机理却较为清楚。Chen 等^[89]研究发现穗分化期 40 ℃高温显著降低了水稻幼穗中的 BR 含量,同时伴随着蔗糖转运相关基因表达量以及转运效率的下降,外源喷施 BR 提高了内源 BR 含量并因此促进了蔗糖转运相关基因 *OsSUT1*、*OsSUT2* 和 *OsSUT4* 的表达,进而缓解了穗分化期高温对颖花形成的影响。此外,BR 也可作为重要的植物激素参与到缓解水稻高温胁迫的过程中去。例如,花期高温下内源 BR

含量上升从而增强抗氧化物的合成和抑制 ROS 的产生来缓解高温对光温敏雄性不育系水稻雌蕊活性的伤害^[90]。另外,高温胁迫下不正常分布的 IAA 以及多胺含量的变化也是影响水稻颖花育性的重要因素,与 CTK 一样,IAA 也参与到水稻颖花分化的过程中,高温会导致 IAA 的不正常分布并因此降低颖花育性^[91]。多胺参与植物体内多种生理生化反应,水稻穗分化期高温胁迫下,多胺合成酶活性下降,多胺合成量降低^[92],致使植物生理代谢活动减慢,导致水稻颖花不育。以上研究结果均说明了植物激素在水稻高温胁迫的应激反应中充当着重要角色。

3 水稻高温热害的防御措施

3.1 加强水肥管理

水稻在遭遇高温的同时往往也伴随着干旱^[93],因此加强田间的水肥管理至关重要。Tian 等^[94]研究发现水稻生殖生长期遭遇高温,会使冠层处于高温环境中,进而导致穗部温度升高,影响颖花育性。在实际生产过程中,通常可采用合理密植、在开花前对大田进行深水灌溉及干湿交替灌溉的方式降低水稻冠层温度,还可采用合理施用氮、磷、钾肥的方式提高水稻耐热性(表 1)。例如,穗分化期可通过施用高氮减轻高温对水稻产量的影响,还有研究者发现在水稻抽穗扬花期也可通过追加氮肥施用量来提高水稻的抗热性,提高颖花育性。

表 1 不同水肥管理对高温下水稻生长的影响

Table 1 Effects of different water and fertilizer management on rice growth under high temperature

品种	处理	结果	参考文献
沪早 15、 扬粳 4038	穗分化期 35 ℃处理 10 d。设置低氮(每盆 0.5 g 尿素)、中氮(每盆 1.0 g 尿素)和高氮(每盆 2.0 g 尿素)3 种处理。	中氮和高氮处理显著提高两品种水稻的产量及稻米品质,中氮处理效果更为明显。施加氮肥增加了叶片的光合速率、根系氧化力和糖代谢途径关键酶的活性。	[95]
淦鑫 203	穗分化第 5 期 38 ℃高温处理 4 d。设置正常施肥水平:施氮 165 kg/hm ² ;高氮水平:分蘖肥和穗肥中的氮用量是正常施肥下的 2 倍,总施氮量为 264 kg/hm ² 。	与正常施氮相比,高温下高氮处理增加了水稻结实率、产量以及可溶性糖含量。高氮处理有助于水稻缓解高温胁迫。	[96]
扬稻 6 号、 粳稻 941	水稻穗分化第 7 期 38 ℃高温处理 4 d。设置正常施肥(氮 165 kg/hm ² 、钾 180 kg/hm ² 和磷 90 kg/hm ²)、高氮处理(分蘖肥和穗肥中的氮肥用量是正常施肥氮水平的 2 倍)2 个处理。	与高温下正常氮肥相比,高氮处理增加了水稻在高温下的单株产量以及单株有效穗数。	[97]
两优培九	水稻抽穗开花期自然高温。设置 T1(池塘水灌溉,08:00–18:00 田间保持 10 cm 水层,持续 7 d,水温为 30.5 ℃)、T2(井水灌溉,水温为 18.2 ℃,其他同 T1)、对照(池塘水灌溉,保持田间水位 10 cm,夜晚不排放,持续 7 d,期间每天 08:00 的田间平均水温为 27.2 ℃)3 个处理。	与池塘水灌溉相比,井水灌溉下,水稻的冠层温度、气温和地温更低。井水灌溉对水稻花期高温胁迫具有更好的缓解作用。	[98]
黄华占、 双桂 1 号	抽穗-灌浆期进行高温(35 ℃)处理。设置轻干湿交替灌溉(土壤水势为 15 kPa 时复水)、重干湿交替灌溉(土壤水势为 30 kPa 时复水)和水层灌溉 3 种灌溉处理。	与水层灌溉相比较,轻干湿交替灌溉显著增加了水稻的结实率、千粒质量以及产量,提高稻米品质,重干湿交替灌溉的结果则相反。	[99]

3.2 合理喷施外源生长调节剂

合理喷施外源生长调节剂是缓解高温胁迫,提高颖花育性的有效措施之一。例如喷施外源 ABA 可提高抗氧化酶活性,延缓叶绿素降解和降低细胞膜伤害进而增强水稻抗热性,高温胁迫下外源 ABA 通过调控气孔开闭及其相关基因的表达,并诱导内源 ABA 的大量合成和热激蛋白的产生来提高植物的耐热性^[100]。水稻喷施外源硅(Si)可显著增加水稻花期日最高 40 ℃ 高温下水稻剑叶的叶绿素含量,增强叶片光合作用,降低 MDA 含量,提高抗氧化酶活性、花粉活力、柱头授粉数以及花药开裂率,进而缓解高温对颖花育性的伤害^[101]。JA 是一种重要的信号分子,参与植物的各种生理生化反应,对提高高温胁迫下水稻的颖花育性具有显著作用。Chen 等^[102]研究发现,花期高温下喷施外源 JA 可提高水稻抗氧化能力、柱头鲜质量以及花粉数量,进而提高水稻产量。此外,穗分化期高温胁迫下喷施 SA 可降低花药中 ROS 含量,提高绒毡层发育相关基因 *EAT1*、*MIL2* 和 *DTM1* 的表达,抑制绒毡层的异常降解^[28]。陈燕华等^[11]发现水稻穗分化期 40 ℃ 高温下喷施外源 EBR 有助于降低颖花退化率,提高水稻的抗氧化能力和糖代谢水平。同时在极端高温条件下,施用主要由 Ca、Si、K 等组成的有机试剂优马归甲也可提高同化物的转运效率,进而缓解高温胁迫

对水稻结实的影响^[103]。综上所述,合理施用植物生长调节剂对缓解水稻高温热害,提高颖花育性具有一定的作用。

3.3 选育耐高温品种

选用或培育耐高温品种是防御高温胁迫最有效的措施,现今可通过组学分析以及数量性状座位(QTL)、单核苷酸多态性(SNP)标记等技术对耐热型水稻品种进行发掘。例如王思瑶等^[104]就曾对 190 份水稻品种在近 35 ℃ 高温下的花粉育性进行研究,发现花粉中不利于花粉萌发的基因 *UblA01*、*UblA02b* 和 *UblA04c* 在耐高温品种中的相对表达水平显著低于热敏型品种。因此,可在育种试验中突出对这几个基因的研究,从而选育出耐热性更强的水稻品种。同时,也可以利用 QTL 以及 SNP 技术克隆耐热相关基因来选育具有耐热性状的水稻品种。潘孝武等^[105]就曾通过 SNP 标记技术对 205 份水稻品种的抗热基因进行筛选,共发现 18 个耐热 QTL,其中 *qHT4-6* 与耐热性的关联度最高。此外,通过性状比较的方式也可筛选出具有更高耐热性的水稻品种。例如与粳稻相比籼稻耐热性更高,与开颖授粉品种相比闭颖授粉的水稻具有更强的耐热性^[106]。表 2 为目前部分水稻品种在穗分化期以及抽穗扬花期高温下的耐性表现,可供耐高温品种选育时参考。

表 2 部分水稻品种在高温下的性状表现

Table 2 Characters of some rice varieties under high temperature

品种	处理	结果	参考文献
Nagina 22	穗分化期和开花期分别高温处理 15 d、7 d。设置夜间高温(全天 31 ℃)、白天高温(07:00–19:00 为 38 ℃,其余时间 24 ℃)、全天高温(07:00–19:00 为 38 ℃,其余时间 31 ℃)3 个处理。	穗分化期高温下 Nagina22 的平均产量、结实率、颖花数分别下降 61.3%、56.3%、6.7%。Nagina22 具有较强的抵御花期高温的能力,但穗分化期对高温的耐性较差。	[107]
盐两优 1618、 内 5 优 8015	花期设置常温 35 ℃/30 ℃(白天/夜晚)和高温 40 ℃/35 ℃(白天/夜晚)2 个处理,处理 10 d。	与常温相比,高温降低了两水稻品种的光合速率和胞间 CO ₂ 浓度,显著降低了水稻的结实率和千粒质量,内 5 优 8015 的降幅较小。	[108]
黄华占、丰两 优 6 号	穗分化期高温处理(10:00–15:00, 40 ℃),适温处理(10:00–15:00, 32 ℃),自然条件生长,分别处理 1 d、3 d、5 d、7 d 和 9 d。	相较于适温和自然条件,高温提高了水稻的颖花退化率,降低了花粉活力以及花药开裂率。黄华占所受影响低于丰两优 6 号。	[109]
黄丝占	花期 7 d 夜间高温处理:36 ℃/25 ℃、36 ℃/29 ℃、36 ℃/33 ℃、32 ℃/25 ℃为对照。	花期夜间高温显著降低了水稻的花粉活力、花药开裂率以及结实率。	[48]
BL006、R-农白	设置 3 个处理,分别为日平均气温 26 ℃、30 ℃和 33 ℃,花期处理 3 d。	与 26 ℃处理相比,30 ℃处理,两品种水稻千粒质量均降低 1.69%;33 ℃处理,BL006 千粒质量降低 18.38%,R-农白升高 3.10%。	[110]
钱江 3 号 B、 协青早 B	花期分别进行 5 d 的高温(最高 36 ℃/最低 28 ℃)和适温(最高 26 ℃/最低 18 ℃)处理。	与适温相比,花期高温显著降低协青早 B 的花粉活力、花药开裂率以及结实率,对钱江 3 号 B 的影响不显著。	[49]
金优 63、汕优 63	花期设置常温(日均温 26.6 ℃,日最高温 29.4 ℃)和高温(日均温 33.2 ℃,日最高温 40.1 ℃)处理,共处理 5 d。	高温降低两水稻品种剑叶的光合作用、抗氧化酶活性、花粉活力和结实率,提高 MDA 含量。	[101]

4 展 望

对高温诱导水稻颖花败育及其缓解措施的研究已成为水稻栽培和育种领域的热点。本文综述了水

稻穗分化以及开花期高温诱导颖花败育的作用机制并提出防御措施(图 1)。但目前相关研究仍不够深入且依然存在较多问题。

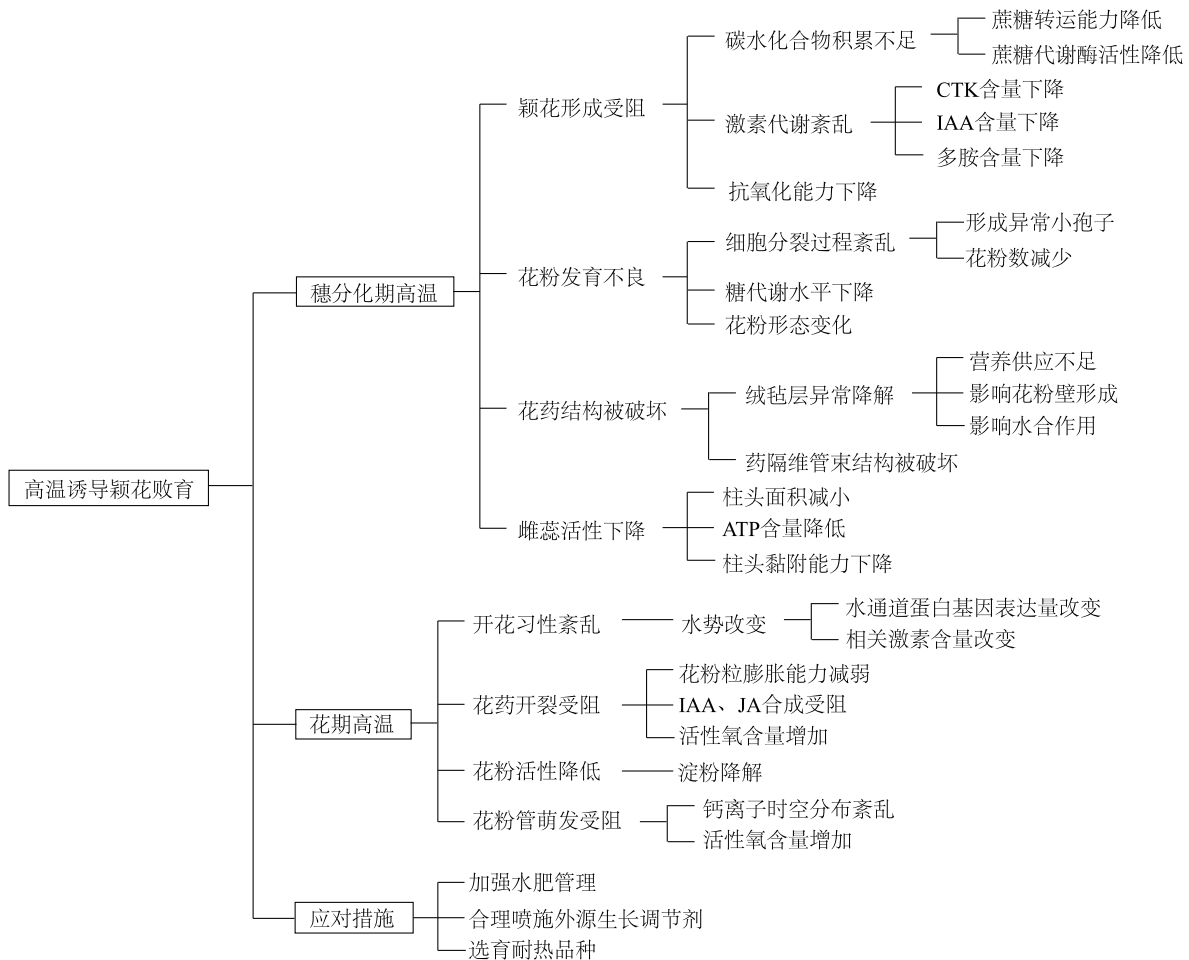


图 1 高温诱导水稻颖花败育及其防御措施

Fig.1 High temperature induced spikelet abortion in rice and its mitigation measures

4.1 高温处理方式需改进

目前,在开展高温诱导颖花败育的试验中,常使用人工气候室或气候箱进行增温。但空间狭小,所能处理的样品数都较少,并且二者一般都只能提供恒定的温湿度以及 CO_2 浓度。而在实际情况中,大田中水稻所遭遇的气候因子是复杂且多变的,所以人工气候室以及气候箱并不能较好地模拟高温天气。为解决这一问题,有学者利用增温装置在大田模拟高温天气,但需要注意设置好高温处理时间,以免水稻遭到人工以及自然双重高温胁迫的危害。除此之外,合理设置胁迫温度也是开展相关试验的必

要前提。例如一般情况下,籼稻较之粳稻具有更强的耐热性,所以在设置高温胁迫试验时应当注意品种间差异,选择合适的处理温度。

4.2 机理研究需深入

高温诱导颖花败育与 ROS、激素以及糖代谢水平密切相关(图 2)。高温下,ROS 影响绒毡层的降解、花药开裂以及花粉管的萌发,但相关分子机制仍不清楚。高温胁迫影响水稻激素和糖代谢水平近年来渐渐成为研究的重点和热点,但相关激素和糖代谢过程如何调节水稻高温热害的相关机理缺乏全面性,尤其是高温下各种激素间的相互协同和拮抗作

用仍需进一步探究。此外,花粉管内 Ca^{2+} 的分布具有时空上的位置性和动态性,正是因为这些特性的存在影响着花粉管的极性伸长和颖花育性。然而水

稻花期高温胁迫下,花粉管内 Ca^{2+} 的分布与颖花育性的具体关系亟待进一步的研究。

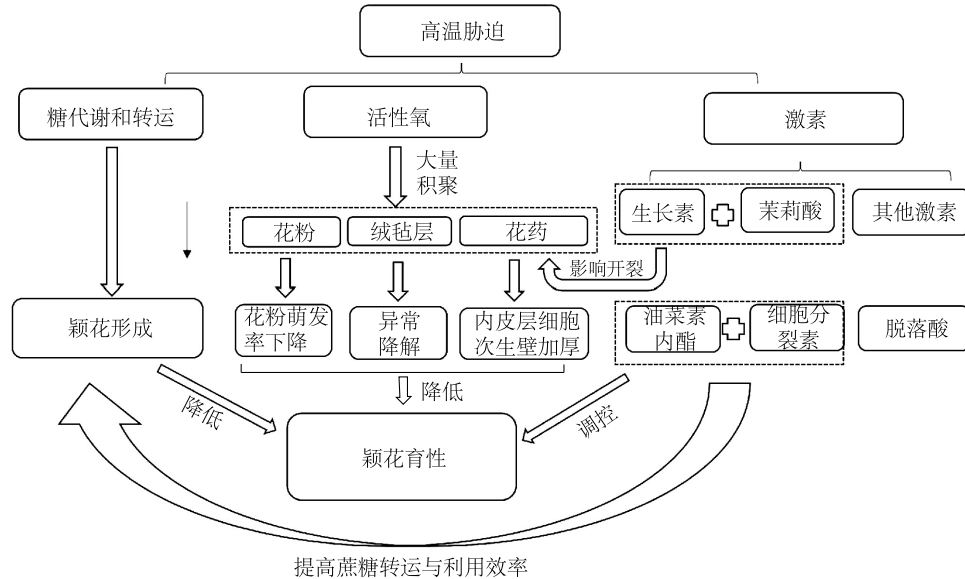


图2 高温胁迫对水稻活性氧(ROS)、糖代谢和激素的影响

Fig.2 Effects of heat stress on reactive oxygen species (ROS), glucose metabolism and hormones in rice

4.3 应对措施需优化

合理使用应对措施是缓解高温、提高颖花育性的有效手段,但目前相关措施仍需优化,例如可通过推迟播种的方法来避开水稻开花期高温,但随之会增加水稻穗分化期遭遇高温的概率。因此在选择播种期时应考虑到水稻各个生育期的进程,结合往年以及最新的气象数据,尽量避免水稻生殖生长阶段遭遇高温。此外加强水肥管理虽可以提高水稻产量,但也会带来种植成本的上升,在生产过程中应同时兼顾水稻的经济效益与产量。高温天气往往伴随着干旱,在实际生产中也应考虑到高温和干旱对水稻的双重胁迫以便选择合理的应对措施。

参考文献:

- [1] JAGADISH S V K, MURTY M V R, QUICK W P. Rice responses to rising temperatures-challenges, perspectives and future directions[J]. Plant Cell & Environment, 2015, 38(9): 1686-1698.
- [2] IPCC. Climate change 2013: The physical science basis. contribution of working group I to the fifth assessment report of the intergovernmental panel on climate change[R]. Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA: Cambridge University Press, 2014: 659-740.

- [3] 陈中督,徐春春,纪 龙,等. 2004-2014 年南方稻区双季稻生产碳足迹动态及其构成[J]. 应用生态学报, 2018, 29(11): 3669-3676.
- [4] 徐富贤,刘 茂,周兴兵,等. 长江上游高温伏旱区气象因子对杂交中稻产量与稻米品质的影响[J]. 应用与环境生物学报, 2020, 26(1): 106-116.
- [5] WANG Y L, WANG L, ZHOU J X, et al. Research progress on heat stress of rice at flowering stage[J]. Rice Science, 2019, 26(1): 1-10.
- [6] 聂江文,杨 梅,熊勤学,等. 基于 DSSAT 模型模拟高低温灾害对荆州市中稻产量的影响及对策[J]. 江西农业大学学报, 2017, 39(2): 223-229.
- [7] 任义方,高 苹,林 磊,等. 水稻高温热害气象风险区划和评估[J]. 自然灾害学报, 2017, 26(5): 62-70.
- [8] RANG Z W, JAGADISH S V K, ZHOU Q M, et al. Effect of high temperature and water stress on pollen germination and spikelet fertility in rice[J]. Environmental and Experimental Botany, 2011, 70(1): 58-65.
- [9] SÁNCHEZ B, RASMUSSEN A, PORTER J R. Temperatures and the growth and development of maize and rice: a review[J]. Global Change Biology, 2014, 20(2): 408-417.
- [10] 董明辉,顾俊荣,陈培峰,等. 麦秸还田与氮肥互作对大穗型杂交粳稻不同部位枝梗和颖花形成的影响[J]. 中国农业科学, 2015, 48(22): 4437-4449.
- [11] 陈燕华,王亚梁,朱德峰,等. 外源油菜素内酯缓解水稻穗分化

- 期高温伤害的机理研究[J].中国水稻科学,2019,33(5):457-466.
- [12] 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.
- [13] WANG Y L, ZHANG Y K, SHI Q H, et al. Decrement of sugar consumption in rice young panicle under high temperature aggravates spikelet number reduction[J].Rice Science,2020,27(1):12.
- [14] 尚蓉霞,余 欣,尤翠翠,等. 水稻孕穗期干旱-高温交叉胁迫的生理适应机制[J].甘肃农业大学学报,2019,54(6):39-46,54.
- [15] 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[J].中国水稻科学,2015,29(6):637-647.
- [16] 杨 浩,刘 晨,王志飞,等. 作物花粉高温应答机制研究进展[J].植物学报,2019,54(2):157-167.
- [17] 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[J].中国生态农业学报,2010,18(2):377-383.
- [18] MARTÍNEZ E M, ELLIS R H. Temporal sensitivities of rice seed development from spikelet fertility to viable mature seed to extreme-temperature[J].Crop Science,2015,55(1):354-364.
- [19] FRANCIS K E, LAM S Y, HARRISON B D, et al. Pollen tetrad-based visual assay for meiotic recombination in arabidopsis[J].Proc Natl Acad Sci USA,2007,104:3913-3918.
- [20] 叶俊钊. 光敏核不育水稻(58S)小孢子发生过程中微管骨架变化及水稻花粉管内微丝分布[D]. 武汉:华中农业大学,2010.
- [21] PRASAD P V, BOOTE K J, JR L A, et al. Species, ecotype and cultivar differences in spikelet fertility and harvest index of rice in response to high temperature stress[J].Field Crops Research,2006,95(2):398-411.
- [22] KUMAR N, JEENA N, SINGH H. Elevated temperature modulates rice pollen structure: a study from foothill of himalayan agroecosystem in India[J].3 Biotech,2019,9(5):175-178.
- [23] ISLAM M R, FENG B H, CHEN T T, et al. Absciscic acid prevents pollen abortion under high temperature stress by mediating sugar metabolism in rice spikelets[J].Physiologia Plantarum,2018,165(3):644-663.
- [24] 曹珍珍. 高温对水稻花器伤害和籽粒品质影响的相关碳氮代谢机理[D]. 杭州:浙江大学,2014.
- [25] 张秋云,沈亚琦,蒋文翔,等. 水稻绒毡层发育相关转录因子研究进展[J].湖北农业科学,2021,60(19):5-10,14.
- [26] HU Q Q, WANG W C, LU Q F, et al. Abnormal anther development leads to lower spikelet fertility in rice (*Oryza sativa* L.) under high temperature during the panicle initiation stage[J].BMC Plant Biology,2021,21(1):428.
- [27] LI N, ZHANG D S, LIU H S, et al. The rice tapetum degeneration retardation gene is required for tapetum degradation and anther development[J].The Plant Cell,2006,18(11):2999-3014.
- [28] FENG B H, ZHANG C X, CHEN T T, et al. Salicylic acid reverses pollen abortion of rice caused by heat stress[J].BMC Plant Biology,2018,18(1):245-260.
- [29] LIU J, HOWELL S. Endoplasmic reticulum protein quality control and its relationship to environmental stress responses in plants[J].The Plant Cell,2010,22(9):2930-2942.
- [30] 王多祥,祝万万,袁 政,等. 水稻雄性发育功能基因的发掘及应用[J].生命科学,2016,28(10):1180-1188.
- [31] ENDO M, TSUCHIYA T, HAMADA K, et al. High temperatures cause male sterility in rice plants with transcriptional alterations during pollen development[J].Plant & Cell Physiology,2009,50(11):1911-1922.
- [32] MÜLLER F, RIEU I. Acclimation to high temperature during pollen development[J].Plant Reproduction,2016,29:107-118.
- [33] MARIA V J D C, VENKATEGOWDA R, SHESHSHAYEE S, et al. Targeted phytohormone profiling identifies potential regulators of spikelet sterility in rice under combined drought and heat stress[J].International Journal of Molecular Sciences,2021,22(21):11690.
- [34] 闫振华,刘东尧,贾绪存,等. 花期高温干旱对玉米雄穗发育、生理特性和产量影响[J].中国农业科学,2021,54(17):3592-3608.
- [35] 张桂莲,陈立云,张顺堂,等. 高温胁迫对水稻花粉粒性状及花药显微结构的影响[J].生态学报,2008,28(3):1089-1097.
- [36] 李小湘,姚 奕,潘孝武,等. 地方稻资源 D43 的开花期耐热特性研究[J].植物遗传资源学报,2017,18(2):275-282.
- [37] 胡秋倩,闫 娜,崔克辉. 水稻颖花育性的高温伤害机理及其栽培调控措施[J].植物生理学报,2020,56(6):1177-1190.
- [38] SNIDER J L, OOSTERHUIS D M. How does timing, duration and severity of heat stress influence pollen-pistil interactions in angiosperms? [J].Plant Signaling & Behavior,2011,6(7):930-933.
- [39] 曾晓春,周 燮,吴晓玉. 水稻颖花开放机理研究进展[J].中国农业科学,2004,37(2):188-195.
- [40] SINGH S, LATHA K M, AHMED I M. Genotypic differences for flowering behaviour in different varietal types in rice (*Oryza sativa* L.) [J].Indian Journal of Agricultural Sciences,2006,1(1/2):203-204.
- [41] WANG W C, CUI K H, HU Q Q, et al. Response of spikelet water status to high temperature and its relationship with heat tolerance in rice[J].The Crop Journal,2021,9(6):1344-1356.
- [42] 付永琦,向妙莲,蒋海燕,等. 水稻颖花开放前浆片转录组变化[J].中国农业科学,2016,49(6):1017-1033.
- [43] 何永明,林拥军,曾晓春. 水稻颖花自然开放过程中茉莉酸(JA)生物合成的变化[J].作物学报,2012,38(10):1891-1899.
- [44] 黄俊宝,何永明,曾晓春,等. 水稻颖花开放前花器官茉莉酸水平变化及浆片茉莉酸信号基因表达分析[J].中国农业科学,2015,48(6):1219-1227.
- [45] DU H, LIU H B, XIONG L Z. Endogenous auxin and jasmonic acid levels are differentially modulated by abiotic stresses in rice [J].Frontiers in Plant Science,2013,4(397):397.
- [46] 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.
- [47] 张桂莲,刘思言,张顺堂,等. 抽穗开花期不同高温处理对水稻

- 开花习性和结实率的影响[J].中国农学通报,2012,28(30):116-120.
- [48] 张文倩,王亚梁,朱德峰,等. 花期夜温升高对水稻颖花开放及籽粒结实的影响[J].中国农业气象,2019,40(3):180-185.
- [49] 黄福灯,曹珍珍,李春寿,等. 花期高温对水稻花器官性状和结实的影响[J].核农学报,2016,30(3):565-570.
- [50] 宋有金,吴超. 高温影响水稻颖花育性的生理机制综述[J].江苏农业科学,2020,48(16):41-48.
- [51] KOBAYASHI K, MATSUI T, MURATA Y, et al. Percentage of dehiscent thecae and length of dehiscence control pollination stability of rice cultivars at high temperatures[J].Plant Production Science,2011,14(2):89-95.
- [52] MATSUI T, KOBAYASHI K, KAGATA H, et al. Correlation between viability of pollination and length of basal dehiscence of the theca in rice under a hot-and-humid condition[J].Plant Production Science,2005,8(2):109-114.
- [53] 何永明,刘遂飞,雷抒情. 水稻花药开裂前茉莉酸水平及信号途径相关基因表达的动态变化[J].江西农业大学学报,2018,40(3):429-434.
- [54] SONG S Y, CHEN Y, LIU L, et al. OsFTIP7 determines auxin-mediated anther dehiscence in rice. [J].Nature plants,2018,4(7):495-504.
- [55] JAGADISH S, MUTHURAJAN R, OANE R, et al. Physiological and proteomic approaches to address heat tolerance during anthesis in rice (*Oryza Sativa* L.) [J].Journal of Experimental Botany,2009,61(1):43-156.
- [56] MATSUI T, OMASA K, HORIE T. High temperature at flowering inhibits swelling of pollen grains, a driving force for thecae dehiscence in rice (*Oryza sativa* L.) [J].Plant Production Science,2000,3(3):430-434.
- [57] DENG F, ZENG Y L, LI Q P, et al. Decreased anther dehiscence contributes to a lower fertilization rate of rice subjected to shading stress[J].Field Crops Research,2021,273:108291.
- [58] SELINSKI J, SCHEIBE R. Pollen tube growth: where does the energy come from? [J].Plant Signaling & Behavior,2014,9(12):977200.
- [59] ZHANG C X, LI G Y, CHEN T T, et al. Heat stress induces spikelet sterility in rice at anthesis through inhibition of pollen tube elongation interfering with auxin homeostasis in pollinated pistils [J].Rice,2018,11(1):14.
- [60] 陈士强,王忠,刘满希,等. 水稻花粉萌发及花粉管生长动态[J].中国水稻科学,2007,21(5):513-517.
- [61] KREBS A, GOLDIE K, HOENGER A. Structural rearrangements in tubulin following microtubule formation [J].EMBO Reports,2005,6(3):227-232.
- [62] SANTIAGO J P, SHARKEY T D. Pollen development at high temperature and role of carbon and nitrogen metabolites[J].Plant, Cell & Environment,2019,42(10):2759-2775.
- [63] 杜兵帅,胡海文,曹庆芹,等. 钙离子对青秆花粉萌发和花粉管伸长的影响[J].电子显微学报,2018,37(6):627-636.
- [64] 于晓俊,曹绍玉,董玉梅,等. 钙结合蛋白对花粉生长发育调控研究进展[J].西北植物学报,2016,36(10):2121-2127.
- [65] PAN Y J, CHAI X, GAO Q, et al. Dynamic interactions of plant CNGC subunits and calmodulins drive oscillatory Ca^{2+} channel activities[J].Developmental Cell,2019,48(5):710-725.
- [66] WANG X H, TENG Y, WANG Q L, et al. Imaging of dynamic secretory vesicles in living pollen tubes of *Picea meyeri* using evanescent wave microscopy [J].Plant Physiology,2006,141(4):591-603.
- [67] YAN C L, WANG J B, LI R Q. Effect of heat stress on calcium ultrastructural distribution in pepper anther [J].Environmental & Experimental Botany,2002,48(2):161-168.
- [68] 叶俊钊,肖轲,姚家玲. 应用水稻花粉离体萌发体系观察花粉管内微丝分布[J].植物科学学报,2011,29(2):200-205.
- [69] PARROTTA L, FALERI C, CRESTI M, et al. Heat stress affects the cytoskeleton and the delivery of sucrose synthase in tobacco pollen tubes [J].Planta,2016,243(1):43-63.
- [70] DUAN Q, KITA D, JOHNSON E A, et al. Reactive oxygen species mediate pollen tube rupture to release sperm for fertilization in arabidopsis [J].Nature Communications,2014,5(1):1-10.
- [71] 周永海,杨丽萍,马荣雪,等. 外源褪黑素对高温胁迫下甜瓜幼苗抗氧化特性及其相关基因表达的影响[J].西北农业学报,2020,29(5):745-751.
- [72] HU L F, LIANG W Q, YIN C S, et al. Rice MADS3 regulates ROS homeostasis during late anther development [J].Plant Cell,2019,23(2):515-533.
- [73] 杨雲雲,陈鑫,陈启洲,等. 脱落酸对水稻种子萌发期耐高温胁迫的诱抗效应[J].华北农学报,2021,36(3):185-194.
- [74] DJANAGUIRAMAN M, PERUMAL R, CIAMPITTI I A, et al. Quantifying pearl millet response to high temperature stress: thresholds, sensitive stages, genetic variability and relative sensitivity of pollen and pistil [J].Plant, Cell & Environment,2018,41(5):993-1007.
- [75] ZHAO Q, ZHOU L J, LIU J C, et al. Relationship of ROS accumulation and superoxide dismutase isozymes in developing anther with floret fertility of rice under heat stress [J].Plant Physiology and Biochemistry,2018,122:90-101.
- [76] BAGHA S. The impact of chronic high temperatures on anther and pollen development in cultivated oryza species [D]. Canada Toronto: University of Toronto,2014.
- [77] KAUSHAL N, AWASTHI R, GUPTA K, et al. Heat-stress-induced reproductive failures in chickpea (*Cicer arietinum*) are associated with impaired sucrose metabolism in leaves and anthers [J].Functional Plant Biology,2013,40(12):1334.
- [78] 刘航江,袁新捷,陈国兴. 高温胁迫下梗稻产量因子的变化以及对抗氧化酶活性的影响[J].云南农业大学学报(自然科学),2021,36(1):14-21.
- [79] 兰旭,顾正栋,丁艳菲,等. 花期高温胁迫对水稻颖花生理特性的影响[J].中国水稻科学,2016,30(6):637-646.
- [80] 高健,王亚梁,孙磊,等. 2,4-表油菜素内酯缓解水稻花期

- 高温胁迫的生理机制[J].中国稻米,2019,25(3):70-74.
- [81] 马永战,邹 琦,程炳嵩. 小麦的高温伤害与高温适应——II. 高温对麦苗游离脯氨酸含量的影响[J].山东农业大学学报,1986,17(4):1-8.
- [82] PONGPRAYOON W, CHA U S, PICHA KUM A, et al. Proline profiles in aromatic rice cultivars photoautotrophically grown in responses to salt stress[J].International Journal of Botany,2008,4(3):41-49.
- [83] 苏小雨,高桐梅,李 丰,等. 不同耐热基因型芝麻苗期对高温胁迫的生理响应机制[J].华北农学报,2021,36(6):96-105.
- [84] 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.
- [85] 苏晓帅,张宝华,刘佳静,等. 小麦 SAPs 家族分析及 TaSAP1;1 耐盐和低磷胁迫功能研究[J].植物遗传资源学报,2022,23(3):857-871.
- [86] HUANG Y C, NIU C Y, YANG C R, et al. The heat-stress factor HSFA6b connects ABA signaling and ABA-mediated heat responses[J].Plant Physiology,2016,17(2):1182-1199.
- [87] 张桂莲,张顺堂,萧浪涛,等. 水稻花药对高温胁迫的生理响应[J].植物生理学报,2013,49(9):923-928.
- [88] WU C, CUI K H, WANG W C, et al. Heat-induced cytokinin transportation and degradation are associated with reduced panicle cytokinin expression and fewer spikelets per panicle in rice[J].Frontiers in Plant Science,2017,8:371.
- [89] CHEN Y H, CHEN H Z, XIANG J, et al. Rice spikelet formation inhibition caused by decreased sugar utilization under high temperature is associated with brassinolide decomposition[J].Environmental and Experimental Botany,2021,190:104585.
- [90] CHEN J, FEI K, ZHANG W, et al. Brassinosteroids mediate the effect of high temperature during anthesis on the pistil activity of photo-thermosensitive genetic male-sterile rice lines[J].The Crop Journal,2021,9(1):11.
- [91] TANG R S, ZHENG J C, JIN Z Q, et al. Possible correlation between high temperature-induced floret sterility and endogenous levels of IAA, GAs and ABA in rice (*Oryza sativa* L.) [J].Plant Growth Regulation,2008,54(1):37-43.
- [92] 曹云英,陈艳红,李卫振,等. 水稻减数分裂期幼穗激素、多胺和蛋白质对高温的响应[J].植物生理学报,2015,51(10):1687-1696.
- [93] WASSMANN R, JAGADISH S V K, HEUER S, et al. Climate change affecting rice production: the physiological and agronomic basis for possible adaptation strategies[J].Advances in Agronomy,2009,101:101.
- [94] TIAN X H, MATSUI T, LI S H, et al. Heat-induced floret sterility of hybrid rice (*Oryza sativa* L.) cultivars under humid and Low wind conditions in the field of Jiangnan basin, China [J].Plant Production Science,2010,13(3):243-251.
- [95] 段 骅,傅 亮,剧成欣,等. 氮素穗肥对高温胁迫下水稻结实和稻米品质的影响[J].中国水稻科学,2013,27(6):591-602.
- [96] 杨 军,陈小荣,朱昌兰,等. 氮肥和高温对早稻淦鑫 203 产量、SPAD 值及可溶性糖含量的影响[J].江西农业大学学报,2015,37(5):759-764.
- [97] 杨 军,陈小荣,朱昌兰,等. 氮肥和孕穗后期高温对两个早稻品种产量和生理特性的影响[J].中国水稻科学,2014,28(5):523-533.
- [98] 江晓东,华梦飞,胡 凝,等. 不同水源灌溉对水稻高温热害影响的微气象学分析[J].中国农业气象,2019,40(4):260-268.
- [99] 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[J].作物学报,2012,38(1):107-120.
- [100] HUANG Y C, NIU C Y, YANG C R, et al. The heat stress factor HSFA6b connects ABA signaling and ABA-mediated heat responses[J].Plant Physiology,2016,2016:860.
- [101] 吴晨阳,陈 丹,罗海伟,等. 外源硅对花期高温胁迫下杂交水稻授粉结实特性的影响[J].应用生态学报,2013,24(11):3113-3122.
- [102] CHEN J, MIAO W, FEI K, et al. Jasmonates alleviate the harm of high-temperature stress during anthesis to stigma vitality of photo-thermosensitive genetic male sterile rice lines [J]. Frontiers in Plant Science,2021,12:634959.
- [103] 吴晨阳,马国辉,付义川,等. 优马归甲对水稻高温下结实率降低的减轻效应[J].中国生态农业学报,2011,19(6):1483-1485.
- [104] 王思瑶,田清源,张林安,等. 不同水稻花粉育性耐高温的差异比较研究[J].生命科学研究,2021,25(5):400-405.
- [105] 潘孝武,黎用朝,刘文强,等. 水稻资源开花期耐热性的全基因组关联分析[J].植物遗传资源学报,2021,22(2):407-415.
- [106] KOIKE S, YAMAGUCHI T, OHMORI S, et al. Cleistogamy decreases the effect of high temperature stress at flowering in rice [J]. Plant Production Science,2015,18(2):111-117.
- [107] 宋有金,吴 超,李子煜,等. 水稻产量对生殖生长阶段不同时期高温的响应差异[J].中国水稻科学,2021,35(2):177-186.
- [108] 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.
- [109] 王亚梁,张玉屏,朱德峰,等. 水稻穗分化期高温胁迫对颖花退化及籽粒充实的影响[J].作物学报,2016,42(9):1402-1410.
- [110] 陈建珍,闫浩亮,刘 科,等. 大穗型水稻品种抽穗开花期遭遇高温后的结实表现[J].中国农业气象,2018,39(2):84-91.

(责任编辑:张震林)