

抽穗期高温胁迫对不同水稻品种产量构成和品质的影响

季平¹ 刘金龙¹ 柳浩¹ 匡佳丽¹ 叶世河¹
龙莎¹ 杨洪涛¹ 彭勃¹ 徐晨² 刘晓龙¹

¹宜春学院生命科学与资源环境学院/江西省高等学校农业工程技术研究中心, 336000, 江西宜春;

²吉林省农业科学院农业资源与环境研究所, 130033, 吉林长春)

摘要 为系统研究抽穗期高温胁迫对水稻产量构成以及稻米品质的影响,以江西省普遍推广种植的8个水稻品种为材料,测定各水稻品种在抽穗期高温胁迫下(38℃/32℃,昼/夜)抽穗期、穗部性状、产量构成和稻米品质的差异。结果表明,抽穗期高温胁迫下,水稻抽穗期缩短,穗部发育受到抑制,穗长和穗重显著下降。高温胁迫导致各品种产量下降了27.44%~40.33%,产量构成中以千粒重的下降幅度较大。高温胁迫导致籽粒淀粉和蔗糖含量、糙米率、精米率和整精米率下降,葡萄糖和果糖含量、垩白粒率及垩白度升高。黄华占和湘两优900在抽穗期高温胁迫下的产量损失较小,与对照处理相比,有较高的穗长、穗重和穗粒数,以及较小的籽粒淀粉和蔗糖含量下降幅度。产量损失较大的品种为粤王丝苗和湘两优2号。高温胁迫下水稻品种各指标的综合抗逆系数与产量损失高度一致。综上,抽穗期高温胁迫对水稻产量形成和稻米品质的影响具有一致性,产量损失较大的品种其稻米品质受影响也较大。

关键词 水稻; 高温胁迫; 抽穗期; 产量; 品质

随着全球气候变暖趋势的加剧,高温热害已逐渐成为作物生长发育的主要限制因子之一^[1]。水稻是全世界重要的粮食作物,长江中下游地区是我国重要的水稻主产区,但水稻生长季中绝大多数时间都处于炎热的夏季,逐渐升高的平均气温和时有发生极端高温天气给水稻的生长发育和产量形成带来了严重的高温胁迫^[2]。据统计,全球气温每升高1℃,水稻的产量将下降3.2%^[3]。近60年来,江西省年平均气温显著上升,累计升温约0.94℃,极端高温天气发生频次也显著增加,且持续时间较长^[4]。高温天气的开始时间、持续时间、极端最高温度和最大升温幅度是长江中下游地区水稻高温热害的主要影响因子^[5]。因此,提高水稻耐热性保证水稻稳产对于维护国家粮食安全意义重大。

水稻在不同生长阶段对高温胁迫的抗性具有差异性,种子萌发期和营养生长期对高温胁迫的抗性较强,生殖生长阶段对高温胁迫最敏感^[6]。水稻在孕穗期遭遇高温胁迫将影响幼穗发育,降低穗部枝梗数和穗长^[7-8]。抽穗开花期高温胁迫会影响水稻花粉活性,阻碍花粉管发育,影响减数分裂,降低

结实率^[9-10]。灌浆结实期高温胁迫会影响淀粉合成、蔗糖分解、氮代谢等酶活性和基因表达水平,进而抑制水稻籽粒淀粉合成,扰乱蔗糖分解进程,导致千粒重下降^[11-12]。高温胁迫还会降低精米率,增加垩白粒率和垩白度,严重影响稻米品质,降低水稻经济效益^[2,13]。深入研究水稻的耐热生理机制对于探索提高水稻耐热性具有重要意义。

目前,减轻水稻高温热害的主要措施有选用耐热性强的水稻品种、调整播期以避免高温天气、调整水肥管理方式以及喷施外源物质等^[14]。耐热水稻种质资源的选育是解决作物应对高温热害环境的主要技术途径之一。近年来,国内外学者从生长发育和生理代谢等多方面鉴定并筛选了许多耐热水稻种质资源,例如黄华占、国稻6号、996、扬稻6号、D优527、II优7号、赣香糯和渝优1号等^[15-16]。其中,黄华占在抽穗期能够忍受日均温度大于35℃的高温条件,能够保持较高的花粉育性、结实率和千粒重,减产率明显低于热敏感品种双桂1号^[17]。国稻6号在开花及灌浆初期对高温胁迫具有较高的抗性,在40~42℃的高温条件下,国稻6号

作者简介:季平,主要从事作物逆境生理研究, E-mail: jipingteng@163.com; 刘金龙为共同第一作者,主要从事作物逆境生理研究, E-mail: 3275268807@qq.com

刘晓龙为通信作者,研究方向为作物对逆境响应的生理和分子机制, E-mail: lx1032202@163.com

基金项目:江西省自然科学基金(20202BABL213046);江西省教育厅科技项目(GJJ190868)

收稿日期:2022-06-14;修回日期:2022-07-28;网络出版日期:2023-09-12

能够提高叶片光合效率, 促进茎鞘部位物质积累, 并通过调节弱势粒的充实过程提高千粒重, 降低减产率^[18]。此外, 扬稻 6 号、D 优 527、II 优 7 号和渝优 1 号等品种在抽穗开花期能够忍受日平均气温大于 35 °C 的高温环境, 保持较高的结实率^[19-21]。抽穗开花期是水稻籽粒形成的关键时期, 在抽穗开花期研究不同水稻种质资源生长发育、生理代谢和籽粒形成等过程对高温胁迫的响应机制和差异性, 是鉴定水稻耐热性的重要时期和方法, 也是耐热水稻品种选育的重要方向。据此, 本研究通过在人工气候室中精确控制温度, 研究抽穗期高温胁迫对不同水稻品种产量构成、淀粉含量和稻米品质的影响, 并利用抗逆系数评价抽穗期高温胁迫对水稻多个生长发育和生理代谢指标的影响程度, 为耐热水稻种质资源的筛选和鉴定提供理论基础。

1 材料与方法

1.1 供试材料

供试水稻材料为江西省普遍推广种植的 8 个水稻品种, 分别为黄华占 (C1)、虾稻 1 号 (C2)、绣占 15 (C3)、粤王丝苗 (C4)、Y 两优 1577 (C5)、湘两优 900 (C6)、泰优 390 (C7) 和湘两优 2 号 (C8)。其中 C1~C4 为常规籼稻品种; C5~C8 为杂交籼稻品种, 均由江西省高等学校农业工程技术研究中心提供。各品种生育期见表 1。

表 1 不同水稻品种的生育期
Table 1 Growth period of different rice cultivars d

品种 Variety	生育期 Growth period	品种 Variety	生育期 Growth period
C1	136	C5	136
C2	122	C6	139
C3	122	C7	121
C4	121	C8	139

1.2 试验设计

试验于 2021 年 5-9 月在宜春学院现代农业研究所和江西省高等学校农业工程技术研究中心实验室进行, 水稻前期的培养在宜春学院现代农业研究所采用盆栽方式进行, 高温处理在江西省高等学校农业工程技术研究中心的人工气候室进行。5 月 1 日播种, 供试水稻品种的种子用 0.1% (V/V) 的 HgCl₂ 充分消毒 10 min, 然后用蒸馏水冲洗 5 次, 于 30 °C 恒温箱中浸种 48 h, 去掉多余水分, 保持湿润状态于培养皿中催芽 24 h。选取出芽一致的种

子播种于装有草炭土 (有机质 30.91 g/kg、全氮 2.3 g/kg、速效磷 20.56 mg/kg、速效钾 142.39 mg/kg) 的黑色育苗杯中进行育秧, 育秧 25 d 后移栽。选择均匀一致的壮苗移栽至桶中, 桶高 28 cm、内径 25 cm, 塑料桶内装有稻田土, 采自宜春学院现代农业研究所水稻田 (有机质 26.32 g/kg、全氮 1.93 g/kg、速效磷 15.25 mg/kg、速效钾 106.85 mg/kg), 土壤经粉碎、过筛、风干并混匀装入桶中, 每桶装土 10 kg, 秧苗移栽前施底肥 3.5 g, 底肥为复合肥 (含 N、P、K 各 15%)。秧苗移栽时每桶 2 穴, 每穴 3 苗。移栽后于自然条件下培养, 全生育期保持浅水层, 严格防控病虫害。

各供试水稻品种培养至孕穗期, 调查水稻的抽穗情况, 以穗顶露出剑叶叶枕 1 cm 为标准记为抽穗, 记录各品种的始穗期 (群体抽穗达 10%) 和齐穗期 (群体抽穗达 80%)。参照前期^[8]试验方法, 每个品种在始穗期将水稻分别移入高温环境 (HS) 和对照环境 (CK), 在人工气候室中进行高温处理。人工气候室采用远红外热风机 (额定功率 2000 W) 和自动控温系统调节温室, 白色 LED 灯管提供光照。根据前人^[22-23]对江西省水稻高温热害的研究, 在每天 9:00-16:00 设置 38 °C 的高温胁迫, 其他时间设置为 32 °C。对照组环境设置为白天 (7:00-19:00) 32 °C, 夜晚 (19:00-7:00) 26 °C, 温度上下波动约 0.5 °C。相对湿度设置为 80%, 光照时间均为 12 h 光/12 h 暗, 光照强度为 450 μmol/(m²·s), 每天早上 9:00 和下午 16:00 开门通风 10 min。处理 8 d 后移出, 置于自然环境中培养至成熟, 每个处理 3 次重复, 每个重复种植 2 盆。成熟后采集水稻植株进行考种, 收集籽粒用于品质指标的测定。

1.3 测定项目与方法

1.3.1 产量结构 收获期将水稻植株于根部剪断, 自然风干后测定每穴的有效穗数, 将所有穗剪下后随机选取 10 个穗测定穗长、穗重。将穗脱粒、去杂质 (不去空秕粒), 分为实粒和瘪粒, 测定每穴的实粒数、秕粒数、实粒重和秕粒重, 计算总粒数、总粒重、每穗总颖花数、结实率、千粒重、收获指数和产量。收获指数 (%) = 总粒重 / (总粒重 + 茎秆干重) × 100, 每穴产量 (g/穴) = (穗数 × 穗粒数 × 结实率 × 千粒重) / 100 000。

1.3.2 籽粒生理指标 以不同处理的水稻实粒为

材料，脱壳后磨碎，按照苏州梦溪生物医药科技有限公司生产的试剂盒，根据说明书要求，采用酶标仪（iMark，赛默飞世尔科技有限公司）测定淀粉、蔗糖、葡萄糖和果糖含量^[12,24]。

1.3.3 籽粒品质 稻谷置于室温风干后，按照 GB/T 17891-2017^[25]测定稻米的出糙率、精米率、整精米率、垩白粒率和垩白度。

1.4 数据处理

计算各水稻品种不同指标在高温胁迫下的抗逆系数，抗逆系数=胁迫处理测定值/对照测定值。采用 Excel 2016 软件进行数据的统计和分析，采用 Origin 2016 软件进行绘图，利用 SPSS 21.0 软件进行数据的显著性差异分析和相关性分析，显著性差异水平为 $P < 0.05$ 。

2 结果与分析

2.1 高温胁迫对不同水稻品种抽穗时间的影响

由表 2 可知，水稻在抽穗期遭遇高温胁迫会导致抽穗时间缩短，不同水稻品种的抽穗期缩短 1~3 d。高温胁迫下，供试水稻品种中 C1、C3 和 C7 的抽穗期缩短 1 d，C2、C4 和 C5 的缩短 2 d，C8 的缩短 3 d，C6 的没有缩短。

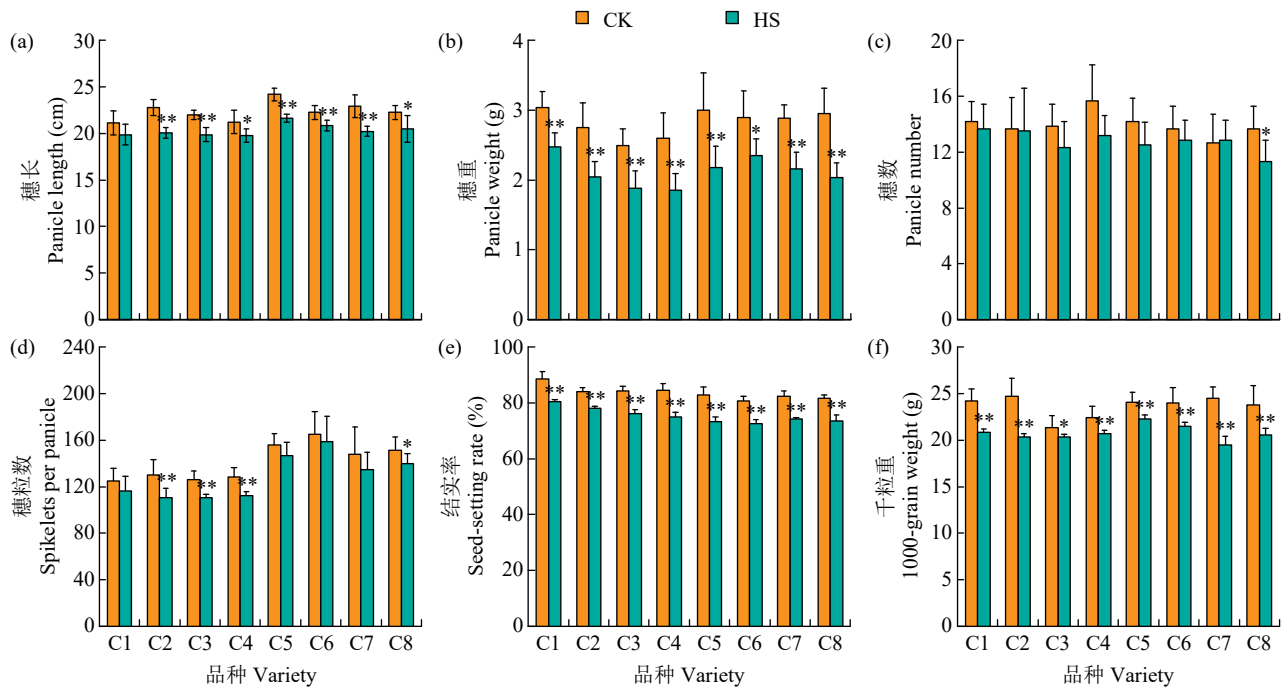
表 2 不同水稻品种的抽穗期

Table 2 Heading stages of different rice cultivars

品种 Variety	始穗期 Initial heading stage	月-日 month-day	
		齐穗期 Full heading stage	对照 CK
C1	07-23	08-01	07-31
C2	07-14	07-22	07-20
C3	07-15	07-24	07-23
C4	07-13	07-22	07-20
C5	07-25	08-04	08-02
C6	07-26	08-04	08-04
C7	07-13	07-21	07-20
C8	07-25	08-04	08-01

2.2 抽穗期高温胁迫对不同水稻品种穗部发育和产量构成的影响

由图 1 可知，抽穗期高温胁迫对水稻穗部发育指标影响明显。高温胁迫下，供试水稻品种中除 C1 外，其他品种的穗长较对照均显著或极显著下降（图 1a）；所有供试水稻品种的穗重较对照均显著或极显著下降，抽穗期高温胁迫导致水稻的穗重分别下降了 18.85%~31.12%（图 1b）。其中，穗重下降幅度较大的是 C4 和 C8，较小的是 C1 和 C6。抽穗期高温胁迫对水稻穗数影响较小，供试水稻品种中仅 C8 达显著差异水平（图 1c）。高温胁迫下，



“*” 和 “**” 分别表示同一品种的不同处理在 0.05 和 0.01 水平上差异显著，下同。
 “*” and “**” indicate significant differences at $P < 0.05$ and $P < 0.01$ levels between different treatments in the same rice variety, respectively, the same below.

图 1 抽穗期高温胁迫下不同水稻品种穗部生长指标和产量构成的差异

Fig.1 Differences of panicle growth and yield components of different rice varieties under heat stress during heading stage

水稻的穗粒数在品种间存在差异性,供试水稻品种中 C2、C3、C4 和 C8 的穗粒数较对照显著下降,其他品种较对照差异不显著(图 1d)。抽穗期高温胁迫对水稻结实率和千粒重影响明显,所有供试水稻品种的结实率和千粒重较对照均显著或极显著下降(图 1e 和 1f)。抽穗期高温胁迫导致水稻的结实率和千粒重分别下降了 4.55%~11.49% 和 4.60%~20.49%。

2.3 抽穗期高温胁迫对不同水稻品种产量和收获指数的影响

抽穗期高温胁迫对水稻收获指数和产量影响明显(图 2a)。除 C3 外,其他品种的收获指数较对照均显著下降,高温胁迫导致水稻的收获指数下降了 6.75%~15.18%(图 2b)。抽穗期高温胁迫导致水稻产量明显下降,所有供试水稻品种的产量较对照均极显著下降(图 2c)。高温胁迫导致水稻品

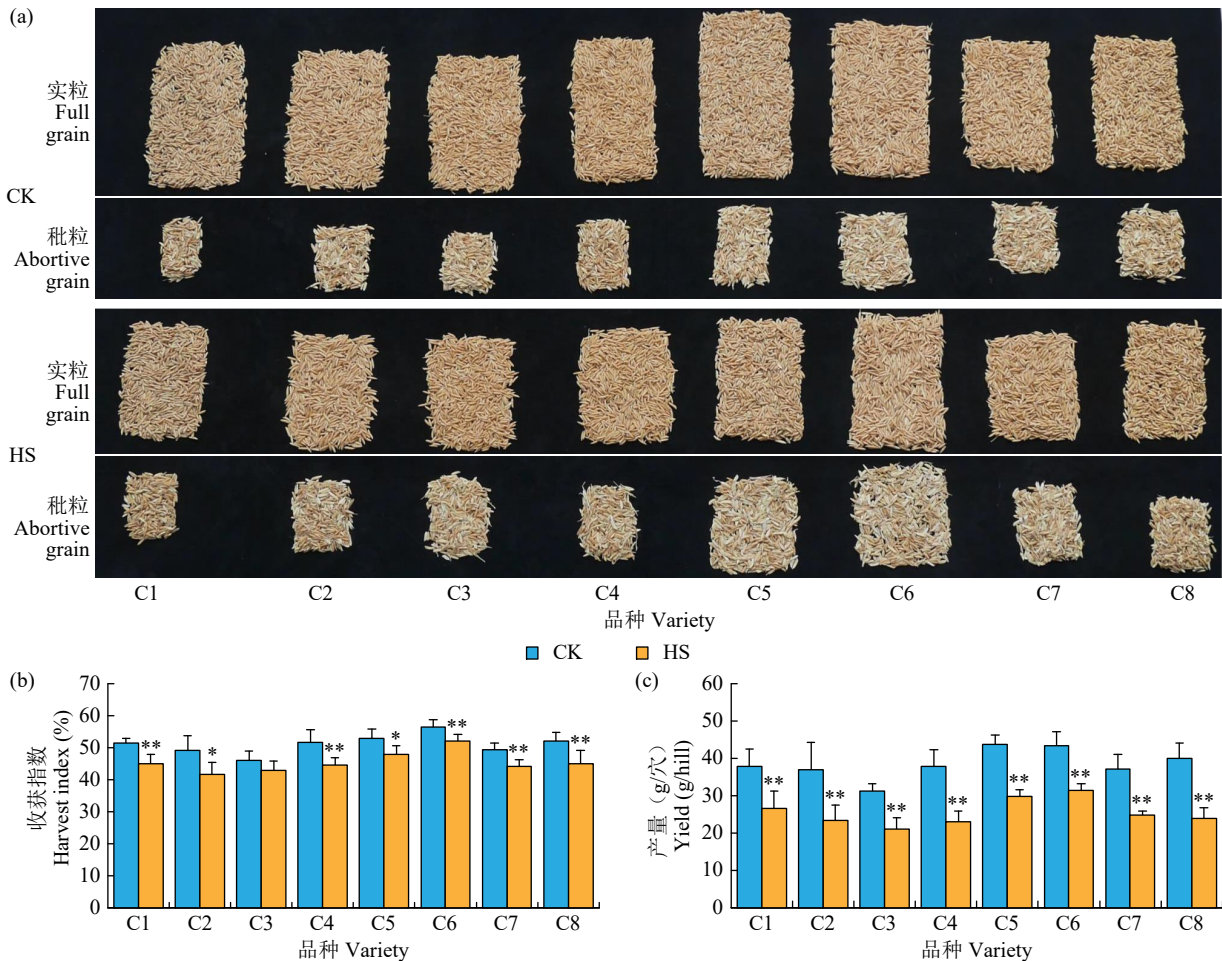


图2 抽穗期高温胁迫对不同水稻品种产量的影响

Fig.2 Effects of heat stress on yields in different rice varieties during heading stage

种 C1~C8 的产量分别下降了 29.51%、36.45%、32.56%、39.36%、31.94%、27.44%、33.23%和 40.33%(图 2c)。

2.4 抽穗期高温胁迫对水稻籽粒淀粉和糖类物质含量的影响

高温胁迫导致水稻籽粒总淀粉含量明显下降,各供试水稻品种在高温胁迫下总淀粉含量较对照均极显著下降($P < 0.01$),高温胁迫导致籽粒淀粉含量下降了 14.60%~39.96%(图 3a)。其中,高

温胁迫下籽粒淀粉含量下降幅度较大的品种为 C4 和 C8,下降比例高于 30%;较小的为 C1、C5 和 C6,下降比例均低于 20%。抽穗期高温胁迫导致籽粒蔗糖含量呈下降趋势,供试水稻品种中 C1 和 C6 的淀粉含量较对照差异不显著,其他品种显著下降(图 3b)。抽穗期高温胁迫导致葡萄糖和果糖含量均呈增加趋势,所有供试水稻品种在高温胁迫下的葡萄糖和果糖含量较对照均达显著差异水平(图 3c, 3d)。

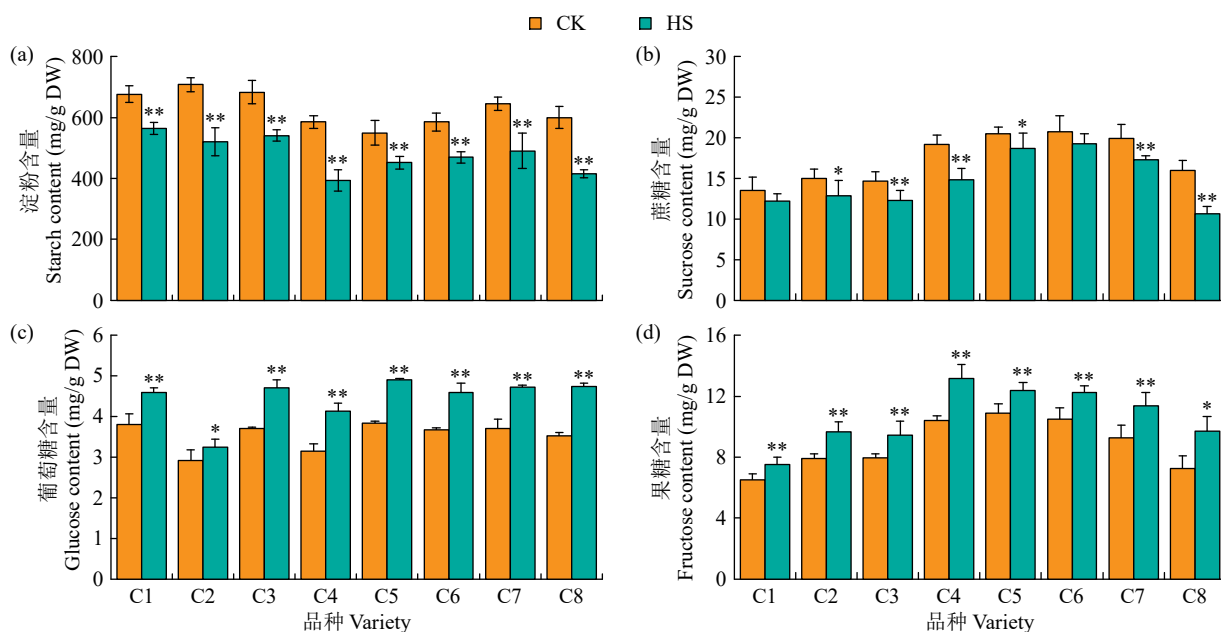


图 3 抽穗期高温胁迫对不同水稻品种籽粒淀粉和糖类物质含量的影响

Fig.3 Effects of heat stress on starch and sucrose contents in different rice varieties during heading stage

2.5 抽穗期高温胁迫对不同水稻品种稻米外观和加工品质的影响

由表 3 可知，抽穗期高温胁迫导致水稻糙米率、精米率和整精米率下降，垩白粒率和垩白度上升。水稻籽粒的糙米率下降了 7.84%~13.90%，精米率下降了 6.56%~11.81%，整精米率下降了 7.56%~11.88%，垩白粒率增加了 18.81%~38.05%，垩白度增加了 14.97%~34.43%。高温胁迫下，供试水稻品

种的糙米率和整精米率较对照均显著下降 ($P < 0.05$)，垩白粒率和垩白度较对照均显著增加 ($P < 0.05$)。高温胁迫下，仅 C7 的整精米率较对照差异不显著 ($P > 0.05$)，其他水稻品种的整精米率较对照均显著下降 ($P < 0.05$)。高温胁迫下，常规品种的糙米率、精米率和整精米率较对照的平均下降幅度以及垩白粒数和垩白度较对照的平均增加幅度高于杂交品种，品种 C1 的糙米率、精米率

表 3 抽穗期高温胁迫对不同水稻品种稻米外观和加工品质的影响

Table 3 Effects of heat stress on appearance and milling quality in rice grain of different rice varieties during heading stage %

品种 Variety	糙米率 Brown rice rate		精米率 Milled rice rate		整精米率 Head rice rate		垩白粒率 Chalky kernel rate		垩白度 Chalkiness	
	对照 CK	高温 HS	对照 CK	高温 HS	对照 CK	高温 HS	对照 CK	高温 HS	对照 CK	高温 HS
C1	77.88±3.66	71.47±3.49*	72.37±2.31	67.62±2.35**	68.13±5.55	62.63±2.18*	8.48±1.25	10.37±0.63**	3.78±0.56	4.80±0.51**
C2	74.35±3.34	64.02±2.63**	64.33±3.07	57.50±3.08**	57.82±3.02	51.90±1.19**	14.87±1.79	18.20±1.32**	5.10±0.63	6.47±0.22**
C3	78.98±3.28	70.98±2.69**	71.20±2.95	63.07±1.75**	63.95±1.98	56.35±2.16**	12.38±2.00	15.87±0.48**	4.03±0.61	5.32±0.23**
C4	72.08±1.16	62.35±1.79**	66.47±3.36	58.62±2.04**	58.80±1.96	52.05±1.71**	15.90±1.60	20.78±1.24**	5.82±0.52	7.80±0.33**
C5	70.78±3.99	65.23±2.92*	70.68±3.10	64.20±1.48**	64.63±2.99	59.75±3.39*	13.18±2.04	16.28±0.99**	5.15±1.10	6.20±0.44*
C6	71.12±3.88	64.80±4.00*	69.65±4.94	63.12±1.48*	65.30±2.89	58.85±1.80**	10.47±1.07	13.03±0.54**	4.17±0.77	5.03±0.22*
C7	76.10±4.18	69.95±3.08*	68.33±5.50	62.70±2.70*	59.28±5.83	54.30±1.51	17.72±1.86	21.05±1.26**	8.02±0.79	9.22±0.46**
C8	78.57±3.37	71.27±1.90**	69.78±5.07	63.78±1.99*	62.57±1.94	56.50±1.76**	17.92±1.68	24.73±1.43**	8.08±0.39	10.87±0.56**

“*”和“**”分别表示同一品种的不同处理间在 0.05 和 0.01 水平上差异显著。

“*” and “**” indicate the significant differences at 0.05 and 0.01 levels between different treatments in the same rice variety, respectively.

和整精米率较对照的下降幅度较小。

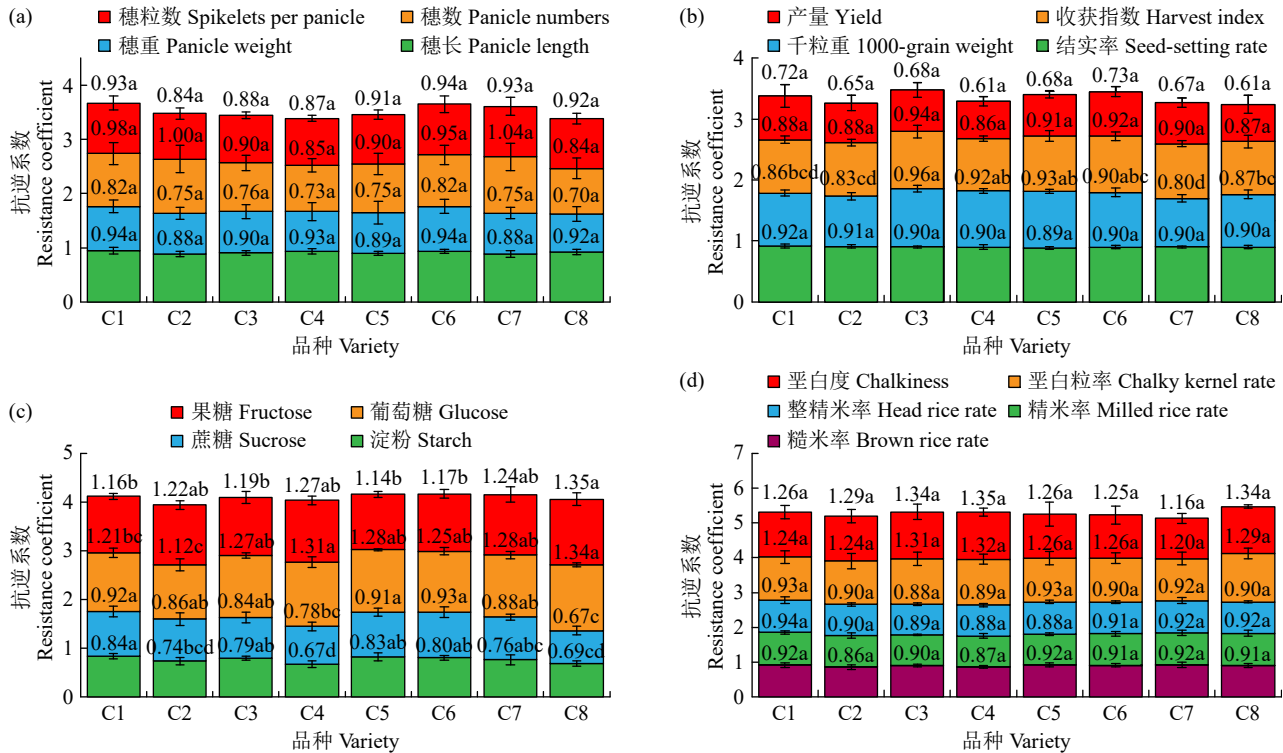
2.6 抽穗期高温胁迫下不同水稻品种各指标的抗逆系数

由图 4 可知，抽穗期高温胁迫对水稻产量构成指标的影响程度具有差异性，对产量、穗重和千粒

重的影响较大，对穗数和穗长影响较小。其中，千粒重的抗逆系数在不同品种间差异显著 ($P < 0.05$)，其他指标在不同品种间差异不显著。抽穗期高温胁迫下，不同水稻品种淀粉、蔗糖、葡萄糖和果糖含量的抗逆系数差异显著 ($P < 0.05$)；不

同水稻品种的籽粒糙米率、精米率、整精米率、垩白粒率和垩白度的抗逆系数在不同水稻品种间差异不显著 ($P>0.05$)。从各品种抗逆系数的平均

值来看, 高温胁迫下呈下降趋势的指标的抗逆系数表现为 $C1>C6>C5>C7>C3>C2>C4>C8$, 与产量的结果一致, 且 C8 和 C4 的葡萄糖、果糖、



不同小写字母表示不同品种间在 0.05 水平上差异显著。

Different small letters indicate significant differences between different rice varieties at 0.05 level.

图 4 抽穗期高温胁迫下不同水稻品种各指标的抗逆系数

Fig.4 The resistance coefficient of each index in different rice varieties under heat stress during heading stage

垩白粒率和垩白度的抗逆系数也较高。

3 讨论

生殖生长阶段是水稻对高温胁迫最敏感的时期, 此时的高温胁迫会影响水稻拔节孕穗, 抑制水稻幼穗发育, 降低结实率, 并通过影响淀粉合成降低千粒重, 最终导致产量和品质下降^[8,10]。抽穗开花期高温胁迫是造成水稻减产的关键, 此时高温胁迫会影响水稻花粉活性、降低花粉粒数、影响减数分裂进程, 并影响籽粒灌浆, 导致结实率严重下降^[9,26-28]。本研究结果表明, 抽穗期高温胁迫影响水稻抽穗进程, 导致抽穗时间缩短, 穗长和穗重均显著下降, 这可能是因为高温胁迫降低叶绿素含量, 影响光合作用, 抑制光合产物从叶片向穗部运输, 导致穗部器官发育因能量和有机物质供给不足而发育缓慢, 与前人^[29-30]研究结果基本一致。同时, 抽穗期高温胁迫导致所有供试水稻品种的结实率、千粒重和产量均显著下降, 长时间的高温胁迫

可导致水稻产量下降, 最高达 40%, 进一步验证了前人^[8,31]的研究结果。不同水稻品种的穗数和穗粒数在高温胁迫下的下降幅度不一致, 这与不同品种对高温胁迫响应机制的差异性有关^[32-33]。此外, 抽穗期高温胁迫影响了稻米品质, 淀粉含量下降, 蔗糖、葡萄糖和果糖含量增加, 稻米外观和加工品质下降, 这与前人^[34-35]研究结果基本一致。以上研究结果表明, 抽穗期高温胁迫通过影响水稻抽穗开花的多个生理代谢过程降低其结实率, 通过影响籽粒灌浆进程降低千粒重, 影响产量和稻米品质。探索高温对水稻抽穗开花期的伤害机制以进一步挖掘抽穗开花期耐热强且稳定的水稻品种资源是缓解热害的有效措施。

高温胁迫对水稻的伤害因不同品种而异, 不同类型水稻品种在不同生育期对高温胁迫的生长和生理响应不一致^[2]。粳稻品种 Nipponbare 的幼苗在 45 °C 条件下 72 h 即表现为叶片全部枯萎, 而耐熟籼稻品种 HT54 在 48 °C 条件下能够存活 79 h^[36]。

抽穗开花期高温胁迫导致耐热水稻品种 N22 柱头上的花粉粒下降了 55%，粳稻品种 Moroberekan 下降了 85%，对籼稻品种 IR64 花粉粒的影响较小；抽穗开花期高温胁迫下水稻品种 Moroberekan、IR64 和 N22 的结实率分别为 18%、48%和 72%^[37]。抽穗结实期高温胁迫下，耐热水稻品种能够保持良好的灌浆速率，降低高温对粒重的影响来保持产量稳定^[38-39]。本试验中，高温胁迫下，不同水稻品种的产量均显著下降，但品种间存在差异性，产量损失较小的品种有湘两优 900 和黄华占，较大的品种有粤王丝苗和湘两优 2 号，进一步说明选择耐热性强的水稻品种在高温环境下水稻高产栽培技术中的重要优势。从生长发育状况来看，产量损失最小的品种湘两优 900 在抽穗期高温胁迫下的抽穗时间没有缩短，而产量损失最大的品种湘两优 2 号抽穗时间缩短了 3d，说明高温胁迫对抽穗进程的影响与后期的产量形成密切相关，保证高温胁迫下水稻完整的抽穗进程是水稻高产稳产的关键环节。因此，调整播期以使水稻在抽穗期避开高温胁迫在田间生产中根据地域情况予以广泛推广^[7]。从穗发育状况来看，产量损失较大的品种湘两优 2 号，其穗部生长发育指标受高温胁迫影响较大，而产量损失较小的品种湘两优 900 的穗重下降幅度较小，说明高温胁迫通过一系列途径抑制抽穗期水稻的穗部生长发育，高温胁迫下不同水稻品种穗部生长发育指标的差异性可能与高温胁迫影响稻穗碳氮代谢、酶活性、激素水平和基因表达有关^[40]，其影响机制有待于进一步探究。水稻的最终产量与穗数、穗粒数、结实率和千粒重等产量构成息息相关^[41]，本试验中，产量损失较大的品种粤王丝苗和湘两优 2 号的产量构成指标下降幅度较大，产量、穗重和千粒重等指标的抗逆系数较小，说明其受高温胁迫的影响较大。所有品种的结实率和千粒重均显著下降，抗逆系数在品种间无显著差异，说明结实率和千粒重下降是抽穗期高温胁迫导致水稻减产的共同因素。

高温胁迫通过影响光合作用、酶活性和基因表达水平等多种途径影响淀粉合成和氮代谢过程，进而影响直链和支链淀粉含量以及籽粒中碳水化合物含量，最终影响稻米食味品质^[12,42]。水稻在抽穗结实期遭遇高温胁迫将明显影响稻米品质，直链淀粉含量升高^[34]或下降^[43]，糙米率和精米率下降，垩白度增加^[44]。本研究结果表明，抽穗期高温胁迫导

致籽粒总淀粉和蔗糖含量下降，葡萄糖和果糖含量增加，说明抽穗期高温胁迫影响了水稻籽粒中的蔗糖转运和分解过程，蔗糖含量下降的结果可能是由于高温胁迫影响此时期的光合作用，抑制光合产物向籽粒的转运效率^[31]。水稻籽粒中的葡萄糖和果糖含量在高温胁迫下显著升高，这主要与高温胁迫影响淀粉合成酶活性，抑制葡萄糖向淀粉转化有关^[45]。供试品种中，产量损失较大的品种粤王丝苗和湘两优 2 号淀粉和蔗糖含量的抗逆系数较小，这与前面穗重和千粒重的结果一致，说明热敏感品种籽粒淀粉形成过程受高温胁迫影响更大，更加剧了产量损失。同时，抽穗期高温胁迫导致所有供试水稻品种的糙米率、精米率和整精米率明显下降，常规籼稻品种的下跌幅度高于杂交籼稻品种。黄华占属耐热水稻品种，其在高温胁迫下能够保持较高的结实率，本试验中，黄华占在高温胁迫下的产量损失较小，糙米率、精米率、整精米率、垩白率和垩白度下降幅度也较小。然而，产量损失较大的 2 个品种粤王丝苗和湘两优 2 号，其籽粒垩白率和垩白度受高温胁迫影响较大。以上结果表明，抽穗期高温胁迫对水稻籽粒外观和碾磨品质的影响与产量构成具有一定的协同性，这可能与高温胁迫影响了齐穗期至灌浆初期水稻籽粒内淀粉形成初期的酶活性和编码基因的表达有关^[4]。未来研究中可利用不同稻米品质特性的水稻资源为材料深入探究灌浆期高温胁迫下水稻籽粒内蔗糖的转运和分解、淀粉合成和降解等代谢过程的生理及分子机制。本试验中，粤王丝苗和湘两优 2 号的综合抗逆系数与产量损失具有高度一致性，说明高温胁迫对水稻生长发育、产量和稻米品质的影响具有高度协同性，耐高温水稻品种的选育应综合考虑产量、食味品质和外观品质等多个指标，培育产量损失较小且品质优良的水稻品种。

4 结论

抽穗期高温胁迫缩短水稻抽穗期，降低穗长、穗重和结实率，影响葡萄糖向淀粉转化，降低千粒重，导致水稻减产。抽穗期高温胁迫对水稻产量构成和稻米品质的影响具有一致性，黄华占和湘两优 900 能够保持较高的产量和品质，是抽穗期耐热性强的水稻品种，粤王丝苗和湘两优 2 号在抽穗期对高温胁迫较敏感。

参考文献

- [1] Zhao C, Liu B, Piao S L, et al. Temperature increase reduces global yields of major crops in four independent estimates. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2017, 114: 9326-9331.
- [2] Xu Y F, Chu C C, Yao S G. The impact of high-temperature stress on rice: challenges and solutions. *The Crop Journal*, 2021, 9(5): 963-976.
- [3] Janni M, Gulli M, Maestri E, et al. Molecular and genetic bases of heat stress responses in crop plants and breeding for increased resilience and productivity. *Journal of Experimental Botany*, 2020, 71: 3780-3802.
- [4] 刘文英, 孙素琴, 刘冬梅, 等. 1959-2020年江西省持续区域性高温过程特征. *气象与减灾研究*, 2021, 44(4): 251-256.
- [5] 杨建莹, 霍治国, 王培娟, 等. 江西早稻高温热害等级动态识别及时空变化特征. *应用生态学报*, 2020, 31(1): 199-207.
- [6] 张卫建, 陈长青, 江瑜, 等. 气候变暖对我国水稻生产的综合影响及其应对策略. *农业环境科学学报*, 2020, 39(4): 805-811.
- [7] 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. *中国水稻科学*, 2021, 35(2): 177-186.
- [8] 刘晓龙, 季平, 杨洪涛, 等. 脱落酸对水稻抽穗开花期耐高温胁迫的诱抗效应. *植物学报*, 2022, 57(5): 596-610.
- [9] 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.
- [10] Wang Y L, Wang L, Zhou J X, et al. Research progress on heat stress of rice at flowering stage. *Rice Science*, 2019, 26(1): 1-10.
- [11] Zhang C X, Feng B H, Chen T T, et al. Heat stress-reduced kernel weight in rice at anthesis is associated with impaired source-sink relationship and sugars allocation. *Environmental and Experimental Botany*, 2018, 155: 718-733.
- [12] 成臣, 曾勇军, 程慧煌, 等. 齐穗至乳熟期不同温度对水稻南粳9108籽粒激素含量、淀粉积累及其合成关键酶活性的影响. *中国水稻科学*, 2019, 33(1): 57-67.
- [13] Lyman N B, Jagadish K S, Nalley L L, et al. Neglecting rice milling yield and quality underestimates economic losses from high-temperature stress. *PLoS ONE*, 2013, 8: e72157.
- [14] 段骅, 佟卉, 刘燕清, 等. 高温和干旱对水稻的影响及其机制的研究进展. *中国水稻科学*, 2019, 33(3): 206-218.
- [15] 徐富贤, 周兴兵, 蒋鹏, 等. 利用杂交水稻开花比例鉴定耐高温性的方法. *中国生态农业学报*, 2017, 25(9): 1335-1344.
- [16] 杨军, 章毅之, 贺浩华, 等. 水稻高温热害的研究现状与进展. *应用生态学报*, 2020, 31(8): 2817-2830.
- [17] 曹云英, 段骅, 杨立年, 等. 抽穗和灌浆早期高温对耐热性不同籼稻品种产量的影响及其生理原因. *作物学报*, 2000, 35(3): 512-521.
- [18] 陶龙兴, 谈惠娟, 王熹, 等. 开花和灌浆初期高温胁迫对国稻6号结实的生理影响. *作物学报*, 2009, 35(1): 110-117.
- [19] 池忠志, 郑家国, 姜心禄, 等. 四川杂交籼稻品种耐热性研究. *中国稻米*, 2010, 16(3): 14-15.
- [20] 杨梯丰, 张少红, 王晓飞, 等. 水稻抽穗开花期耐热种质资源的筛选鉴定. *华南农业大学学报*, 2012, 33(4): 585-588.
- [21] 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. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2018, 122: 90-101.
- [22] Shi P, Tang L, Wang L, et al. Post-heading heat stress in rice of South China during 1981-2010. *PLoS ONE*, 2015, 10: e0130642.
- [23] Huang J, Zhang F M, Xue Y, et al. Recent changes of rice heat stress in Jiangxi province, southeast China. *International Journal of Biometeorology*, 2017, 61: 623-633.
- [24] Ahmed N, Tetlow I J, Nawaz S, et al. Effect of high temperature on grain filling period, yield, amylose content and activity of starch biosynthesis enzymes in endosperm of basmati rice. *Journal of the Science and Food Agricultural*, 2015, 95(11): 2237-2243.
- [25] 中华人民共和国国家质量监督检验检疫总局, 中国国家标准化管理委员会. 优质稻谷: GB/T 17891-2017. 北京: 中国标准出版社, 2017.
- [26] Shi W, Li X, Schmidt R C, et al. Pollen germination and in vivo fertilization in response to high-temperature during flowering in hybrid and inbred rice. *Plant Cell and Environment*, 2018, 41: 1287-1297.
- [27] Zhang C, Li G, Chen 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. *Rice*, 2018, 11(1): 14.
- [28] 王强, 陈雷, 张晓丽, 等. 水稻生殖生长阶段不同时期高温热害对产量损失的影响. *中国稻米*, 2017, 23(4): 78-80.
- [29] 甄博, 周新国, 陆红飞, 等. 拔节期高温与涝交互胁迫对水稻生长发育的影响. *农业工程学报*, 2018, 34(21): 105-111.
- [30] 唐汇春, 谢晓金. 不同生育期高温对水稻物质转运及产量结构的影响. *江西农业学报*, 2022, 34(2): 1-7.
- [31] 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. *南方农业学报*, 2021, 52(1): 20-27.
- [32] 石春林, 骆宗强, 江敏, 等. 减数分裂期高温对水稻穗粒数影响的定量分析. *中国水稻科学*, 2017, 31(6): 658-664.
- [33] 闫浩亮, 王松, 王雪艳, 等. 不同水稻品种在高温逼熟下的表现及其与气象因子的关系. *中国水稻科学*, 2021, 35(6): 617-628.
- [34] 张桂莲, 张顺堂, 王力, 等. 抽穗结实期不同时段高温对稻米品质的影响. *中国农业科学*, 2013, 46(14): 2869-2879.
- [35] 何国成, 张桂莲, 蔡志欢, 等. 花后不同时段高温对水稻籽粒充实的影响. *植物生理学报*, 2017, 53(8): 1539-1544.
- [36] Liu J P, Zhang C C, Wei C C, et al. The RING finger ubiquitin E3 ligase *OsHTAS* enhances heat tolerance by promoting H₂O₂-induced stomatal closure in rice. *Plant Physiology*, 2016, 170: 429-443.
- [37] Jagadish S V K, Muthurajan R, Oana R, et al. Physiological and proteomic approaches to address heat tolerance during anthesis in rice (*Oryza sativa* L.). *Journal of Experimental Botany*, 2010, 61: 143-156.
- [38] Liao J L, Zhang H Y, Shao X L, et al. Identification on heat tolerance of backcross recombinant lines and screening of backcross introgression lines with heat tolerance at milky stage in rice. *Rice Science*, 2011, 18: 279-286.
- [39] 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. *Journal of Experimental Botany*, 2017, 68: 5233-5245.
- [40] 王亚梁, 张玉屏, 曾研华, 等. 水稻穗形成期高温影响的研究进展. *浙江农业科学*, 2014(11): 1681-1685.
- [41] Liu X L, Xie X Z, Zheng C K, et al. RNAi-mediated suppression of the abscisic acid catabolism gene *OsABA8ox1* increases abscisic acid content and tolerance to saline-alkaline stress in rice (*Oryza sativa* L.). *The Crop Journal*, 2022, 10(2): 354-367.
- [42] 王云霞, 杨连新. 水稻品质对主要气候变化因子的响应. *农业*

- 环境科学学报, 2020, 39(4): 822-833.
- [43] Kato K, Suzuki Y, Hosak Y, et al. Effect of high temperature on starch biosynthetic enzymes and starch structure in japonica rice cultivar "Akitakomachi" (*Oryza sativa* L.) endosperm and palatability of cooked rice. *Journal of Cereal Science*, 2019, 87: 209-214.
- [44] Siddik M A, Zhang J, Chen J, et al. Responses of indica rice yield and quality to extreme high and low temperatures during the reproductive period. *European Journal of Agronomy*, 2019, 106: 30-38.
- [45] 王军可, 王亚梁, 陈惠哲, 等. 灌浆初期高温影响水稻籽粒碳氮代谢的机理. *中国农业气象*, 2020, 41(12): 774-784.

Effects of Heat Stress on Yield Components and Quality in Different Rice Varieties during Heading Stage

Ji Ping¹, Liu Jinlong¹, Liu Hao¹, Kuang Jiali¹, Ye Shihe¹, Long Sha¹,
Yang Hongtao¹, Peng Bo¹, Xu Chen², Liu Xiaolong¹

(¹College of Life Science and Resources and Environment, Yichun University/Engineering Technology Research Center of Jiangxi Universities and Colleges for Selenium Agriculture, Yichun 336000, Jiangxi, China; ²Institute of Agricultural Resources and Environment, Jilin Academy of Agricultural Sciences, Changchun 130033, Jilin, China)

Abstract In order to systematically analyzed the effects of heat stress on yield components and rice quality during heading stage, eight rice varieties widely planted in Jiangxi province were used as materials, and the differences of heading time, panicle characteristics, yield components and rice quality among different rice varieties were measured under heat stress (38 °C/32 °C, day/night) at heading stage. The results showed that heat stress during heading stage induced the shortened of heading time, panicle development was inhibited, panicle length and panicle weight decreased significantly. Heat stress caused yield loss by 27.44%-40.33% among different rice varieties, respectively, and the 1000-grain weight was the largest decline index of yield components under heat stress. Heat stress caused decrease of the contents of starch and sucrose, as well the rates of brown rice, milled rice and head rice, while the contents of glucose and fructose, chalky kernel and chalkiness were significantly increased induced by heat stress. The yield loss of Huanghuazhan and Xiangliangyou 900 were less than other rice varieties under heat stress during heading stage, which was expressed by smaller shortened of heading time, higher panicle length, panicle weight and more spikelets, as well as smaller decline of the starch and sucrose content. The yield loss of Yuewangsimiao and Xiangliangyou 2 were more than other rice varieties under heat stress. The resistance coefficient in multiple indices of each rice variety was highly consistent with the yield loss under heat stress. Taken together, there was consistency of effects induced by heat stress between yield formation and rice quality, which indicated that rice varieties with higher yield loss suffered from severe effects in rice quality induced by heat stress.

Key words Rice; Heat stress; Heading stage; Yield; Quality