

水稻高温热害研究进展

杜雪树, 殷得所, 查中萍, 万丙良*

(湖北省粮食作物种质创新与遗传改良重点实验室/湖北省农业科学院粮食作物研究所, 湖北武汉 430064)

摘要 随着全球气温升高, 极端高温天气出现愈发频繁, 持续时间不断延长, 对水稻生产造成了严重的影响。笔者综述了高温热害对水稻产量和品质的影响及其生理机制, 以及水稻耐热资源鉴定和耐热 QTL 定位的相关进展。最后, 对耐热水稻育种提出了一些建议。

关键词 水稻; 高温热害; 产量; 耐热性

中图分类号 S511 文献标识码 A 文章编号 0517-6611(2017)35-0020-03

Research Advances in Rice High Temperature Stress

DU Xue-shu, YIN De-suo, ZHA Zhong-ping, WAN Bing-liang* (Hubei Key Laboratory of Germplasm Innovation and Genetic Improvement of Grain Crops/ Institute of Grain Crops, Hubei Academy of Agricultural Sciences, Wuhan, Hubei 430064)

Abstract With the global temperature rising, extreme hot weather becomes more frequent and lasts longer. It has a serious impact on rice production. We reviewed the physiological mechanism of influences of high temperature stress on rice yield and quality, and the related progresses in the identification of heat-tolerant rice germplasm resources and rice heat-tolerance QTL mapping. Finally, some suggestions for the heat-tolerant rice breeding were proposed.

Key words Rice; High temperature stress; Yield; Heat tolerance

水稻是一种性喜高温高湿的作物, 其在生长发育过程中需满足一定的积温才能顺利地抽穗扬花进而完成整个生活史。但水稻若是在孕穗后期和抽穗扬花期连续长时间遇到日平均气温在 30℃ 以上、日最高气温在 35℃ 以上, 或极端最高气温高于 38℃、相对湿度低于 70% 的天气时, 会使水稻发育进程受阻, 生理活动受到抑制, 生理功能受损, 最终导致减产, 称之为水稻高温热害。观测记录表明, 中国在 1960—2010 年的 50 年间年平均地表气温上升了 1.2℃, 预计到 2100 年还要上升 1.0~5.0℃^[1]。21 世纪以来, 我国水稻高温热害几乎每年均有不同程度的发生, 并且发生了多次严重的水稻高温热害, 给水稻生产造成了严重的损失。2003 年的高温热害, 长江流域受害面积达 3 000 万 hm², 损失稻谷达 5 000 万 t, 经济损失近百亿元。受高温热害影响当年全国稻谷产量降至近 20 年来的最低点^[1]。笔者综述了高温对水稻产量品质、生理生化等方面的影响及水稻耐高温育种当前研究进展, 拟为水稻生产及耐热育种提供参考。

1 高温热害对水稻产量的影响

高温热害对水稻的伤害程度取决于高温的强度以及高温持续的时间。一般认为高温热害分为 2 类: 一类是持续时间较长, 相对于水稻适宜生长温度较高的高温热害; 另一类是虽然持续时间较短, 但温度绝对高于水稻适宜生长温度的高温胁迫^[2]。研究发现, 水稻在生殖生长期对高温最敏感, 其中抽穗期对高温最敏感, 其次为孕穗期, 再次为灌浆期。营养生长期高温对水稻产量的影响最小^[3]。

1.1 高温热害在孕穗期对水稻的影响 水稻孕穗期是指水稻幼穗分化开始至抽穗的一段时期。曹云英等^[4-6] 研究认为, 水稻在孕穗期遇到高温热害, 会导致每穗颖花数、粒重和

结实率降低, 进而导致水稻产量的降低。这主要是因为水稻在孕穗期遇到高温, 会导致花粉发育畸形, 花药中正常的花粉数减少, 从而影响花药开裂和花粉育性, 使结实率降低, 最终影响产量。石春林等^[7] 使用华粳 1 号和特优 559 在减数分裂时期进行高温胁迫处理, 发现在 33℃ 以上时, 随着温度的升高和持续时间的延长, 结实率呈二次曲线下降。

1.2 高温热害在抽穗期对水稻的影响 抽穗期是水稻对高温热害最敏感的时期。研究^[8-17] 认为高温在以下 5 个方面对水稻产量造成影响: ①高温导致水稻颖花开花数降低。在高温低湿时, 浆片吸水膨胀受到影响, 颖花不开花。②高温影响水稻花粉内容物的充实以及花粉的吸水, 阻碍花粉膨大, 影响花药裂药, 从而影响散粉。③高温导致花粉活力下降, 进而影响花粉在柱头上的萌发。④高温影响花粉管的伸长。当温度高于 40℃ 时, 花粉管的伸长明显受到抑制。⑤高温影响受精。上述几个方面最终导致高温条件下水稻受精不良, 结实率下降, 最终影响产量。有研究表明, 在水稻盛花前后 5~7 d 遇到高温受到的影响较大。在开花当日遇到高温对水稻受精的影响较大^[18]。其中, 在开花当天遇到高温受到的影响最大, 开花前 1 d 其次^[19]。

1.3 高温热害在灌浆期对水稻的影响 水稻灌浆期是光合作用产物向籽粒运输、积累, 从而形成产量的重要时期。水稻籽粒干物质的积累是由灌浆速度和灌浆时间共同决定的。高温虽然可以提高灌浆速度, 但同时也会使灌浆时间大大缩短。总的来看, 灌浆期高温会导致水稻秕谷粒增多, 千粒重下降, 造成减产^[20]。

2 高温热害对水稻品质的影响

水稻的品质包括外观品质、加工品质、蒸煮品质和食味品质等。除受基因影响外, 水稻品质还受生态环境以及种植条件的影响。品质性状中, 垩白对环境最敏感, 整精米率、直链淀粉含量、胶稠度和糊化温度次之, 出糙率和籽粒形状等性状则较为迟钝^[21-22]。由于水稻稻米品质主要在灌浆期形成, 因此灌浆结实期的气温对稻米品质的影响最大^[23-28]。

基金项目 国家“863”计划(2014AA10A604)绿色超级稻新品种培育。
作者简介 杜雪树(1983—), 男, 湖北武汉人, 助理研究员, 硕士, 从事水稻遗传育种工作。* 通讯作者, 研究员, 博士, 从事水稻耐高温育种研究。

收稿日期 2017-10-25

吕艳梅^[23]将玉针香和湘晚粳 12 号 2 个优质稻品种在灌浆期以 37 °C 的高温处理 7 d, 垩白度分别提高了 12.2% 和 17.5%, 垩白粒率分别提高了 25.0% 和 15.7%。伏军等^[24]研究发现, 将同一品种用较低和较高 2 个温度处理, 用较高温度处理时, 和用较低温度处理相比, 稻米的腹白米率上升了 10~12 倍。研究认为, 灌浆至蜡熟期高温, 虽然加快了灌浆速度, 但缩短了灌浆时间, 使籽粒光合产物积累不足, 籽粒充实度差, 稻米垩白增加, 透明度降低。

温度和直链淀粉含量的关系在早期不同的研究观点不一。高焕晔等^[25]用 6 个不同条件处理导入空心莲子草基因组 DNA 构建的籼稻耐旱变异品系 H5, 认为随着温度的升高直链淀粉含量下降。钟旭华等^[29]和蔡水文等^[30]则认为温度和直链淀粉含量之间的关系因品种而异。进一步研究发现^[31-32], 直链淀粉含量与温度的关系同直链淀粉的类型有关。低直链淀粉含量品种, 其直链淀粉含量随着温度的升高而降低, 而中高直链淀粉含量的品种, 其直链淀粉含量随着温度的升高而升高。程方民等^[33]通过田间分期播种和人工气候箱处理相结合, 比较了 12 个品种在灌浆结实期直链淀粉含量的变化, 认为温度对直链淀粉含量的影响在齐穗开始至齐穗结束后的 20 d 左右的一段时间内最为显著。这一段时间也是气温影响整精米率和垩白的主要时期^[34]。

研究认为, 稻米品质形成期间最适温度籼稻在 22~25 °C, 粳稻在 21~24 °C。在此温度区间外, 稻米品质变劣^[35]。

3 高温热害影响水稻生长发育的生理机制

3.1 高温热害对水稻光合作用的影响 水稻产量的形成取决于光合作用的光合生产能力以及光合产物向籽粒的运输。研究认为光合作用是植物体内对温度最为敏感的过程之一。过高的温度可降低光合作用效率。

郭培国等^[36]研究了青优 19 在夜间高温胁迫下的光合作用, 发现随着高温胁迫时间的延长, 叶绿素-蛋白质复合体的结合程度和叶绿素含量均逐渐下降, 叶片的净光合作用速率降低。张桂莲等^[37]对 2 个耐热性不同的品系进行高温处理, 发现夜间高温处理导致水稻叶片气孔关闭, 降低 CO₂ 导度, 使进行光合作用的 CO₂ 供应量不足。而耐热品种在热胁迫条件下光合作用速率下降幅度相对较小, 受害更轻。当高温胁迫解除时, 耐热品种能够较快恢复。

光合作用的同化产物经韧皮部运输到籽粒后, 在一系列酶的作用下, 以淀粉的形式储存起来。在这一系列过程中, 蔗糖合成酶(SuS)、腺苷二磷酸葡萄糖焦磷酸化酶(ADP)、淀粉合成酶(StS)、淀粉分支酶(SBS)和淀粉脱支酶(DBE)的作用最为关键, 其活性决定了籽粒的灌浆速度。金正勋等^[38]研究了藤系 180、富士光、东农 415 共 3 个粳稻品种, 发现 ADPG 焦磷酸化酶和可溶性淀粉合成酶的活性表现对温度的影响反应较为迟钝, 而淀粉分支酶活性表现对温度变化的反应较为敏感, 温度过高或过低该酶的活性都会降低。李木英等^[39]比较了耐热品种 028、农大 228 和热敏感品种协青早 B、茉莉占在不同热胁迫下相关酶活性的变化, 发现胚乳淀粉

合成酶的活性高峰出现在开花后 9~12 d。在高峰期之前, 胚乳中除淀粉脱支酶外, 其余 4 种酶的活性随着温度的升高而上升。高峰期过后, 除淀粉分支酶外, 其余 4 种酶的活性较对照下降。

3.2 高温热害对水稻抗逆系统的影响 当植物遇到高温干旱等非生物逆境胁迫时, 体内会产生大量的活性氧。活性氧的积累会使膜脂过氧化, 从而破坏细胞膜系统, 导致膜通透性增加和膜功能缺失。植物受高温热害胁迫时, 体内活性氧含量增加, 从而诱导相关保护酶类, 如超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)和过氧化氢酶(CAT)等表达量上调, 活性上升。这些酶可协同清除体内的活性氧, 减轻高温对植物体的伤害。黄英金等^[40]在研究优质早籼农大 228 耐高温逼熟生理基础时发现, 随着温度的升高, 超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)和过氧化氢酶(CAT)活性升高, 这可能是高温胁迫下水稻的一种保护性生理反应。郭培国等^[36]研究发现, 随着夜间高温胁迫时间的延长, 水稻体内活性氧的含量及产生速率逐渐增加, SOD、POD 及 CAT 的活性也逐渐升高。但随着高温胁迫时间的进一步延长, 酶的活性逐渐下降。张桂莲等^[37]也观测到 SOD、POD 及 CAT 活性在高温胁迫初期上升, 随后快速下降。

4 水稻耐高温种质的发掘及 QTL 定位

发掘耐热水稻种质资源是进行耐热水稻育种的基础。科技工作者在发掘水稻耐热种质资源方面做了大量工作, 鉴定出了如 N22、Bala、T226、996、特青、IRAT118、冷水白、赣香糯等耐热水稻材料^[41-44]。万丙良等^[45]选育了 1 个细胞质雄性不育恢复系 R1056。经过自然环境及玻璃温室高温鉴定, 认为 R1056 及其杂交组合有较好的耐热性。查中萍等^[46]利用玻璃温室进行高温鉴定, 在 80 份材料中鉴定出广陆矮 15、WD-16343、44079 等 6 份材料。黎毛毛等^[47]鉴定了江西 27 份早籼材料在抽穗扬花期的耐热性, 发现 R66、洪早籼 1 号、R402 结实率下降最少; 香优早、早香玉、莲香早 3 个品种垩白粒率小于 10%, 垩白度小于 1%。这些种质资源都可以用于育种实践。

在发掘耐热水稻种质的同时, 相关学者也在水稻耐热 QTL 的定位方面做了大量的工作。陈庆全等^[43]通过构建耐热水稻品种 T226 和热敏感水稻品种 T219 的 RIL, 2 年检测到 7 个开花期耐热 QTL。其中位于第 3 染色体 RM570-RM148 标记位点之间的 QTL(*qHT3*)可用于水稻耐热性的分子标记辅助选择育种。Jagadish 等^[48]利用来自 Bala × Azucena 的籼粳交重组自交系群体鉴定出 8 个高温环境下的颖花育性 QTLs。曹志斌等^[49]利用元江普通野生稻荷花塘 3 号为供体, 籼稻恢复系蜀恢 527 为轮回亲本构建的种间近等基因系群体鉴定出位于 1 个第 5 染色体上开花期耐热 QTL: *qHTH5*, 在 F₂ 和 F₃ 代分别可以解释 8.6% 和 19.4% 的表型变异。Ye 等^[50]利用 N22 × IR64 的 BC₁F₁ 和 F₂ 群体检测到第 4 染色的上 *qHTSF4.1*, 被精细定位到 1.2 Mb 的染色体片段范围内, 并在 24 个水稻品种中得到验证, 但在不同品种中 *qHTSF4.1* 控制的耐热性仍然存在差异^[51]。Li 等^[52]首次成

功分离克隆了控制非洲稻高温抗性的主效 QTL Thermo - Tolerance1 (*OgTT1*)。TT1 显著提高了栽培水稻的高温热害下的产量性状(千粒重、结实率、单株产量)表现。

5 展望

随着全球气温升高,极端高温天气出现愈发频繁,持续时间不断延长。2016年武汉7—8月35℃以上高温天气共计26d;2017年武汉7—8月35℃以上高温天气共计28d,且多次出现40℃以上极端天气。在可预见的未来,高温热害将会成为影响水稻生产最为重要的不利环境因素之一。为应对这一挑战,笔者认为应当从以下几个方面着手:①建立简单易行、重复性好的水稻耐热性评价体系;②加大水稻耐热种质资源鉴定力度;③利用现代分子生物学技术,定位、克隆可用于分子标记辅助选择育种的水稻耐热性基因;④在水稻品种选育过程中,将水稻的耐热性放在更加重要的位置。

参考文献

- [1] PIAO S L, CIAIS P, HUANG Y, et al. The impacts of climate change on water resources and agriculture in China[J]. *Nature*, 2010, 467(7311): 43-51.
- [2] BERRY J, BJÖRKMANN O. Photosynthetic response and adaptation to temperature in higher plants[J]. *Annual Review of plant physiology*, 1980, 31(1): 491-543.
- [3] 李留勇. 不同生育期高温处理对水稻生长及产量形成的影响[D]. 武汉:华中农业大学, 2015.
- [4] 曹云英, 段骅, 杨立年, 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[J]. *作物学报*, 2008, 34(12): 2134-2142.
- [5] 曹云英, 段骅, 杨立年, 等. 抽穗和灌浆早期高温对耐热性不同水稻品种产量的影响及其生理原因[J]. *作物学报*, 2009, 35(3): 512-521.
- [6] SATAKE T, 吉田昌一. High temperature-induced sterility in indica rice at flowering[J]. *Japanese journal of crop science*, 2011, 47(1): 6-17.
- [7] 石春林, 金之庆, 汤日圣, 等. 水稻颖花结实率对减数分裂期和开花期高温的响应差异[J]. *江苏农业学报*, 2010, 26(6): 1139-1142.
- [8] 雷东阳, 陈立云, 李稳香, 等. 杂交水稻抽穗扬花期高温对结实率及相关生理特性的影响[J]. *杂交水稻*, 2006, 21(3): 68-71.
- [9] 王人民, 丁元树. 水稻抽穗和结实期的生态因子研究Ⅱ光照和温度对早稻结实与干物质生产及分配的影响[J]. *浙江农业大学学报(农业与生命科学版)*, 1991, 17(2): 169-174.
- [10] 盛婧, 陶红娟, 陈留根. 灌浆结实期不同时段温度对水稻结实与稻米品质的影响[J]. *中国水稻科学*, 2007, 21(4): 396-402.
- [11] 李训贞, 梁满中, 周广洽, 等. 水稻开花时的环境条件对花粉活力和结实的影响[J]. *作物学报*, 2002, 28(3): 417-420.
- [12] MATSUI T, OMASA K. Rice (*Oryza sativa* L.) cultivars tolerant to high temperature at flowering: Anther characteristics [J]. *Annals of botany*, 2002, 89(6): 683-687.
- [13] MATSUI T, OMASA K, HORIE T. High temperature-induced spikelet sterility of japonica rice at flowering in relation to air temperature, humidity and wind velocity conditions[J]. *Japanese journal of crop science*, 1997, 66(3): 449-455.
- [14] 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.
- [15] 陶龙兴, 谈惠娟, 王熹, 等. 超级杂交稻国稻6号对开花结实期高温热害的反应[J]. *中国水稻科学*, 2007, 21(5): 518-524.
- [16] 唐宝奎, 陈洪存. 高温热害对水稻结实率影响的调查报告[J]. *北方水稻*, 2007(2): 41-42.
- [17] 曹云英. 高温对水稻产量与品质的影响及其生理机制[D]. 扬州:扬州大学, 2009.
- [18] 吕川根, 邹江石, 胡凝, 等. 亚种间杂交稻颖花受精率与温度的相关性及其模型分析[J]. *应用生态学报*, 2005, 16(6): 1026-1032.
- [19] 朱兴明, 曾庆曦, 宁清利. 自然高温对杂交稻开花受精的影响[J]. *中国农业科学*, 1983, 16(2): 37-44.
- [20] 段骅. 高温与干旱对水稻产量和品质的影响及其生理机制[D]. 扬州:扬州大学, 2013.
- [21] 孟亚利, 高如嵩, 张嵩午. 影响稻米品质的主要气候生态因子研究

- [J]. *西北农业大学学报*, 1994, 22(1): 40-43.
- [22] 李欣, 顾铭洪, 潘学彪. 稻米品质研究 II. 灌浆期间环境条件对稻米品质的影响[J]. *江苏农学院学报*, 1989, 10(1): 7-12.
- [23] 吕艳梅. 两个优质水稻品种孕穗至灌浆期高温干旱对品质和产量性状的影响[D]. 长沙:湖南农业大学, 2015.
- [24] 伏军, 徐庆国. 水稻育种新技术研究与进展[M]. 长沙:湖南科学技术出版社, 1995.
- [25] 高煥晔, 王三根, 宗学风, 等. 灌浆结实期高温干旱复合胁迫对稻米直链淀粉及蛋白质含量的影响[J]. *中国生态农业学报*, 2012, 20(1): 40-47.
- [26] 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.
- [27] 卢碧林, 王维金. 不同生态环境条件下稻米品质的变异及主导气象因子分析[J]. *中国农学通报*, 2005, 21(4): 289-291.
- [28] 全国明, 章家恩, 许荣宝, 等. 环境生态因子对稻米品质的影响研究进展[J]. *中国农学通报*, 2006, 22(4): 158-162.
- [29] 钟旭华, 李太贵. 不同结实温度下稻米直链淀粉含量与千粒重的相关性研究[J]. *中国水稻科学*, 1994, 8(2): 126-128.
- [30] 蔡水文, 陈良碧. 温度对不同早籼稻灌浆期间直链淀粉、蛋白质积累的影响[J]. *生命科学研究*, 2004, 8(2): 145-149.
- [31] 马玉银, 王如平, 左左敏, 等. 环境因子对稻米品质性状的影响[J]. *安徽农业科学*, 2008, 36(19): 8032-8034.
- [32] CHENG F M, ZHONG L J, ZHAO N C, et al. Temperature induced changes in the starch components and biosynthetic enzymes of two rice varieties[J]. *Plant growth regulation*, 2005, 46(1): 87-95.
- [33] 程方民, 丁元树, 朱碧岩. 稻米直链淀粉含量的形成及其与灌浆结实期温度的关系[J]. *生态学报*, 2000, 20(4): 646-652.
- [34] 徐富贤, 郑家奎, 朱永川, 等. 灌浆期气象因子对杂交中籼稻米品质与外观品质的影响[J]. *植物生态学报*, 2003, 27(1): 73-77.
- [35] 程方民, 刘正辉, 张嵩午. 稻米品质形成的气候生态条件评价及我国地域分布规律[J]. *生态学报*, 2002, 22(5): 636-642.
- [36] 郭培国, 李荣华. 夜间高温胁迫对水稻叶片光合机构的影响[J]. *植物学报*, 2000, 42(7): 673-678.
- [37] 张桂莲, 陈立云, 张顺堂, 等. 高温胁迫对水稻剑叶保护酶活性和膜透性的影响[J]. *作物学报*, 2006, 32(9): 1306-1310.
- [38] 金正勋, 杨静, 钱春荣, 等. 灌浆成熟期温度对水稻籽粒淀粉合成关键酶活性及品质的影响[J]. *中国水稻科学*, 2005, 19(4): 377-380.
- [39] 李木英, 石庆华, 胡志红, 等. 高温胁迫对不同早籼品种胚乳淀粉合成酶类活性的影响[J]. *中国农业科学*, 2007, 40(8): 1622-1629.
- [40] 黄英金, 张小牛, 刘陆生, 等. 优质早籼新品种农大228耐高温逼熟生理基础研究初探[J]. *植物遗传资源科学*, 2001, 2(4): 8-11.
- [41] JAGADISH S V K, CRAUFURD P Q, WHEELER T R. Phenotyping parents of mapping populations of rice for heat tolerance during anthesis[J]. *Crop science*, 2008, 48(3): 1140-1146.
- [42] 方先文, 汤陵华, 王艳平. 水稻孕穗期耐热种质资源的初步筛选[J]. *植物遗传资源学报*, 2006, 7(3): 342-344.
- [43] 陈庆全, 余四斌, 李春海, 等. 水稻抽穗开花期耐热性 QTL 的定位分析[J]. *中国农业科学*, 2008, 41(2): 315-321.
- [44] XIAO Y H, PAN Y, LUO L H, et al. Quantitative trait loci associated with seed set under high temperature stress at the flowering stage in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. *Euphytica*, 2011, 178(3): 331-338.
- [45] 万丙良, 周亚贞, 查中萍, 等. 水稻恢复系 R1056 的耐热性鉴定及育种应用评价[J]. *湖北农业科学*, 2014, 53(4): 753-757.
- [46] 查中萍, 殷得所, 万丙良, 等. 水稻种质资源开花期耐热性分析[J]. *湖北农业科学*, 2016, 55(1): 17-19.
- [47] 黎毛毛, 余丽琴, 熊玉珍, 等. 抽穗扬花期耐热水稻种质资源的筛选鉴定[J]. *江西农业学报*, 2016, 28(6): 1-5.
- [48] JAGADISH S V K, CAIRNS J, LAFITTE R, et al. Genetic analysis of heat tolerance at anthesis in rice[J]. *Crop Sci*, 2010, 50(5): 1633-1641.
- [49] 曹志斌, 谢红卫, 聂元元, 等. 水稻抽穗扬花期耐热 QTL (*qHTHS*) 定位及其遗传效应分析[J]. *中国水稻科学*, 2015, 29(2): 119-125.
- [50] YE C R, TENORIO F A, ARGAYOSO M A, et al. Identifying and confirming quantitative trait loci associated with heat tolerance at flowering stage in different rice populations [J]. *BMC Genetics*, 2015, 16(1): 1-10.
- [51] YE C R, TENORIO F A, REDOÑA E D, et al. Fine-mapping and validating *qHTSF4.1* to increase spikelet fertility under heat stress at flowering in rice[J]. *Theoretical and applied genetics*, 2015, 128(8): 1507-1517.
- [52] LI X M, CHAO D Y, WU Y, et al. Natural alleles of a proteasome α 2 subunit gene contribute to thermotolerance and adaptation of African rice [J]. *Nature genetics*, 2015, 47(7): 827-833.