

水稻颖花育性的高温伤害机理及其栽培调控措施

胡秋倩¹, 闫娜¹, 崔克辉^{1,2,*}

¹作物遗传改良国家重点实验室, 农业部长江中游作物生理生态与耕作重点实验室, 华中农业大学植物科学技术学院, 武汉430070

²长江大学, 主要粮食作物产业化湖北省协同创新中心, 湖北荆州434025

摘要: 全球变暖导致的高温频发严重影响水稻生长和产量形成。研究水稻颖花育性的高温伤害机理及缓解颖花育性下降的栽培调控措施对选育耐高温品种有重要意义。本文重点综述了近年来幼穗分化期和开花期高温下水稻颖花育性下降的机理研究, 从活性氧产生和清除、糖代谢过程、激素变化等方面阐述了高温影响生殖器官发育的机理; 从花药开裂、散粉、花粉管伸长等过程阐述了花期高温导致颖花不育的机理; 概述了栽培调控措施对高温下水稻颖花育性的调控及其生理机理, 并结合现有的研究对未来高温影响颖花育性的研究方向进行了展望。

关键词: 高温胁迫; 水稻; 颖花育性; 生殖器官; 栽培调控措施

全球气候变化导致气温上升已引起全世界关注。科学家们预测到本世纪末(2081~2100年)全球气温将比20世纪(1986~2005年)上升0.3~4.8℃(IPCC 2014)。全球气候变暖可导致极端高温出现的频率及高温强度增加, 高温胁迫已逐渐成为制约农业生产和作物产量形成的主要非生物胁迫之一(Siebert等2014; Jagadish等2015)。

水稻(*Oryza sativa*)作为世界上主要的粮食作物之一, 高温对水稻产量的影响日益受到关注。通过对历史数据分析发现, 在热带水稻生长季(旱季)日均最低(夜间)气温每上升1℃, 水稻产量减少10% (Peng等2004); 在小麦和大麦作物中也发现了相似的结果(Garcia等2015)。Xiong等(2017)通过荟萃分析发现高温会导致水稻平均产量下降39.6%。Jagadish等(2015)模拟分析2006~2010年南亚地区的温度和产量数据, 发现水稻颖花育性不到5%的水稻种植面积占南亚水稻总种植面积的39.5%, 而颖花育性在5%~15%之间的占50%; 在此基础上, 温度每增加1℃将会导致颖花育性在5%~15%的水稻面积增加至62%; 当温度增加3℃, 颖花育性在24.4%的水稻面积只有0.3%。由此可见, 温度增加严重影响了水稻颖花育性和籽粒产量。因此, 阐明高温下水稻颖花育性下降的机理及其栽培调控措施对高温抗性品种的培育和栽培管理措施的改善具有重要意义。

1 植物高温抗性途径

植物通过形态结构和生理生化过程的变化来应对外界高温胁迫。植物抗热性主要包括御热性、避热性和耐热性(Jagadish等2015)。御热性(heat avoidance)是指植物主要依赖外部环境因素通过蒸腾冷却减少高温伤害(Coast等2015; Jagadish等2015; Weerakoon等2008), 如Weerakoon等(2008)发现在低湿环境下水稻可通过加强颖壳蒸腾作用来降低颖花温度, 避免花药发育受到伤害。避热性(heat escape)是指植物通过某些方式逃避高温的能力, 如在高温下水稻通过提早开花(早花)和缩短开花持续期来避免高温对颖花育性的伤害(Coast等2015; Ishimaru等2010)。此外, 水稻花药基部开裂口长、基部孔大(Matsui等2001; Kobayashi等2011)、闭颖开花(Koike等2015)和花后柱头不外露(Wu等2019)等形态特征均有利于高温下散粉和受精, 减少高温下水稻颖花育性的下降。耐热性(heat tolerance)是指植物在高温胁迫下通过生理生化的适应性变化来维持正常的生长发育(Jagadish等2015), 如高温下水稻可以通过调控细胞分裂素含量的稳

收稿 2019-10-11 修定 2020-01-07

资助 国家自然科学基金(31871541)。

致谢 华中农业大学张作林在花药结构模式图绘制中给予帮助以及提出意见。扬州大学李国辉、华中农业大学王文铖和刘磊在写作方面提出建议。

* 通讯作者(cuikeshui@hzaue.edu.cn)。

定以维持高的颖花育性(Wu等2016, 2017)。避热性和耐热性都是水稻内在的可遗传改变的一种高温适应性机制(Jagadish等2015)。

水稻高温抗性指标较多, 颖花育性(即受精和已启动灌浆的颖花占总颖花数的比例)是衡量品种是否耐热的关键指标(Prasad等2006; Jagadish等2008; Cheabu等2019)。花粉育性高(Wu等2016)、花药开裂率高(Kobayashi等2011)、柱头粘附的花粉数及花粉萌发数多(Rang等2011; Coast等2016)和花粉管伸长速率快(Jagadish等2010; Coast等2016)等特征均有利于高温下水稻保持高的颖花育性。另外, 抗氧化酶活性与植物高温抗性紧密相关, 众多研究发现高温下花育性高的植物叶片、颖花、花药、花粉和柱头等组织中抗氧化酶活性增加(Djanaguiraman等2018; Kumar等2014, 2015, 2016; Snider等2009; Zhang等2016a; Zhao等2018a, b)。脯氨酸和抗坏血酸等抗氧化物质含量增加也能降低高温对花粉育性的伤害(Kumar等2014; Djanaguiraman等2018), 进而提高颖花的育性。

2 高温导致颖花育性下降的机理

生殖器官的发育、开花散粉、花粉萌发和花粉管伸长等每个发育阶段和过程遭遇高温都会造成颖花不育。目前, 普遍认为水稻高温颖花不育主要发生在幼穗分化期和抽穗开花期。在幼穗分化期, 高温主要是通过影响雄性生殖器官发育而导致颖花不育; 在开花期, 高温主要是影响开花散粉、花粉萌发与花粉管伸长等过程(Coast等2016; Jagadish等2010; Kobayashi等2011; Li等2015)。高温对颖花和花粉育性的影响受雄性和雌性生殖器官活性氧(reactive oxygen species, ROS)累积、糖代谢、同化物供应和激素变化等的共同调节。

2.1 幼穗分化期高温影响生殖器官发育

水稻花药发育可分为14个时期(Zhang和Wilson 2009), 在花药发育的每个时期高温胁迫都可能导致花粉发育异常和败育。研究表明水稻高温最敏感时期是小孢子发生时期(图1-A和B) (Martínez-Eixarch和Ellis 2015), 这一时期的高温胁迫导致水稻花粉母细胞发育异常, 四分体无法适时分散, 生殖细胞排列紊乱, 花粉粒外膜表面脱水, 花粉粒由

球形(图1-D)变成卵圆型(邓运等2010; Djanaguiraman等2014; Kumar等2014; Wang等2019)等结构变化, 从而造成花粉败育。最近, 我们发现高温导致水稻花药4个药室小孢子发育时间不同步, 不同药室受高温破坏程度不同(未发表资料)。

高温影响到花药壁发育, 如花药表皮细胞形状不规则(Sato等2002)、排列疏松(张桂莲等2008)、花药内皮层和裂口畸形(Sato等2002)。绒毡层为小孢子发育提供营养物质, 其适时降解对花粉正常发育至关重要(Suzuki等2001)。Suzuki等(2001)发现小孢子时期高温导致四季豆绒毡层提前降解; 然而, 邓运等(2010)和Min等(2013)观察到高温胁迫延迟了水稻、棉花绒毡层细胞程序化死亡和降解, 从而导致花粉败育。因此, 高温所致的绒毡层非适时降解可导致花粉败育。

水稻穗分化期高温下花药壁和小孢子形态异常是花粉败育的重要原因。然而, Endo等(2009)观察到水稻小孢子时期高温胁迫没有影响花粉粒形状和绒毡层降解, 但减少了柱头对花粉粒的粘附; 将未经高温处理的花粉撒在柱头上, 花粉则能正常萌发, 因此穗分化期高温对花粉粒的发育可能不局限于结构变化。此外, 药隔维管束是向药室提供营养物质的主要通道(图1) (Garcia等2017), 张桂莲等(2008)观察到抽穗期高温胁迫下药隔维管束鞘细胞发育异常, 导致花粉粒同化物供应不足。然而, 花药维管系统形态发育变化对穗分化期高温的响应变化还不清楚。

2.1.1 高温影响生殖器官中活性氧的累积

正常情况下植物体内ROS的产生与清除维持动态平衡。ROS在生殖器官发育过程中的作用表现在两方面。一方面, 小孢子发育过程中ROS参与调控绒毡层细胞的程序化死亡和降解(Hu等2011), 较少的ROS不能启动绒毡层细胞的降解, 从而导致花粉败育(Yi等2016)。另一方面, 高温下花药(Zhao等2018a, b)、花粉(Djanaguiraman等2014)和绒毡层(Bagha 2014)等部位ROS过量累积, 细胞膜受到损坏, 从而导致花粉不育。由此可见, 过多或过少的ROS均不利于生殖器官的发育。

高温下花的育性与其抗氧化酶活性密切相关。高温降低了花药的超氧化物歧化酶(superoxide dis-

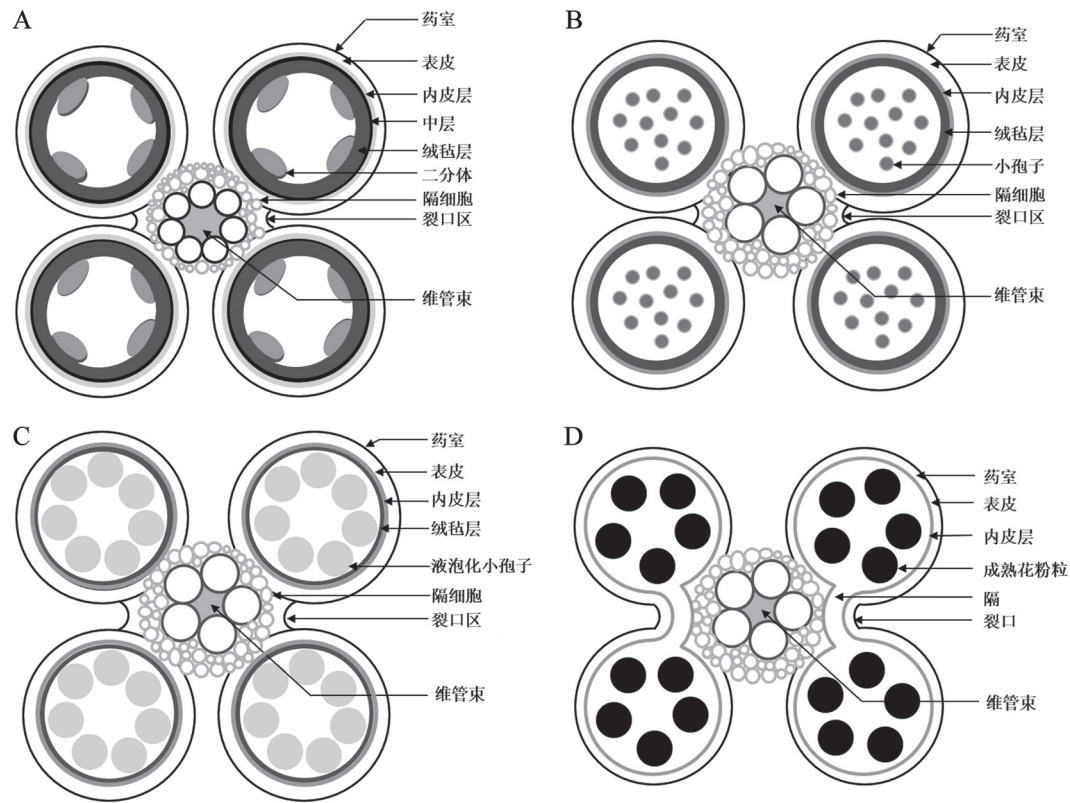


图1 适温下水稻花药结构和花粉发育的模式图(花药横切面)

Fig.1 Diagram of anther structure and pollen development under optimal temperature (anther cross section)

花药发育时期的划分和结构参考Scott等(2004)、Zhang和Wilson (2009)和Bagha (2014), 模式图参照笔者研究的花药解剖结构图片绘制。A: 水稻花药发育第8a期, 药壁有4层, 从外到内依次是表皮、内皮层、中层、绒毡层; 小孢子母细胞经历减数分裂I期形成二分体。B: 水稻花药发育第9期, 中层消失, 绒毡层开始降解; 胼胝质酶降解包围四分体的胼胝质后(第8b期), 小孢子从四分体中释放出来。C: 水稻花药发育第10期, 绒毡层变薄; 小孢子开始液泡化, 圆形的液泡化的孢子均匀排列在药室绒毡层一侧。D: 水稻发育第13期, 药壁剩一层表皮细胞和内皮层细胞, 花粉粒完全充实, 花药隔开始打开, 2个药室相通。

mutase, SOD, EC1.15.1.1)、过氧化氢酶(catalase, CAT, EC1.11.1.6)和过氧化物酶(oxidase, POD, EC1.11.1.7)等抗氧化酶活性, 花药ROS累积增加, 从而导致花粉和颖花育性下降(Zhao等2018b)。Wu等(2018)发现抗坏血酸过氧化物酶2 (ascorbate peroxidase 2, APX2, EC1.11.1.11)缺失导致水稻颖花育性下降; Suzuki等(2013)发现生殖生长期高温下*AtAPX1*缺失的拟南芥突变体结实率下降, 而在水稻中过量表达*OsAPX1*可提高高温下结实率(安辽原等2012)。这些结果表明高抗氧化酶活性可减缓高温下水稻结实率下降。然而, Suzuki等(2013)观察到*AtAPX2*缺失的拟南芥突变体在高温下结实率降幅减缓, 并认为*AtAPX2*缺失时植株体内可能启动了其他的ROS清除途径。最近Zhao等(2018b)

发现减数分裂期高温不影响水稻花药APX活性, SOD和CAT活性对高温下花药ROS迸发更为敏感。由此可见, ROS累积、抗氧化酶活性与高温下花的育性的关系非常复杂。

抗氧化酶活性和ROS积累受高温强度和持续时间的影响。Zhao等(2018a)发现随着高温处理时间的延长, 花药ROS和丙二醛(malondialdehyde, MDA)积累增加。Liu等(2016)发现长时间适度高温(28°C/20°C, 对照为25°C/18°C; 处理从花芽分化至成熟)没有影响西红柿授粉前后子房ROS积累量和SOD、CAT、APX等酶活性, 而短时间严重高温胁迫(36°C/30°C处理24 h)下授粉前子房中的抗氧化酶基因(*SOD2*、*CAT2*和*APX2*)表达上调, 同时H₂O₂和MDA含量显著增加。

2.1.2 高温破坏花器官糖代谢

植物花粉的发育和育性与其碳水化合物含量密切相关, 同化物供应不足可导致花粉育性下降, 花败育(Snider等2009; Zhang等2010b; Kaushal等2013)。成熟花粉碳水化合物主要来源于叶片光合产物, 另一方面Mamun等(2005)发现水稻花药内皮层细胞中存在叶绿体, 花药壁可能也为花粉发育提供营养物质。Kaushal等(2013)发现高温抑制了鹰嘴豆叶片蔗糖合成, 导致花药蔗糖含量下降, 花粉育性下降。水稻、鹰嘴豆花粉粒中蔗糖等可溶性糖、淀粉的积累量也会受到高温抑制, 从而导致花粉育性下降(Kaushal等2013; 曹珍珍2014)。

叶片蔗糖经韧皮部运输并通过质外体和共质体途径卸载至正在发育的花(Garicia等2017)。植物花药绒毡层与中层之间是否存在胞间连丝以及质外体和共质体途径可能与植物种类有关(Clement和Audran 1995; Mamun等2005)。在水稻花粉充实过程中, 糖的质外体运输已被证实(Zhang等2010b)但液泡化的孢子与药壁之间是否存在胞间连丝还不是很清楚(图1-C)。目前, 高温对花药蔗糖运输途径的影响及与育性关系的机理也不清楚。在蔗糖运输的质外体途径中, 蔗糖可被膜蔗糖转运蛋白(sucrose transporters, SUT)转运至库细胞(图2)。Jain等(2010)和Li等(2015)发现高温导致花药SUT3基因表达和育性同时下降, 而曹珍珍(2014)发现高温使花药SUT2和SUT3基因表达上调和育性下降, Chung等(2014)发现高温诱导SUT4基因表达上调但与育性无关。因此, 不同蔗糖转运蛋白与高温下花粉育性变化的关系还需进一步阐明。

植物花药中蔗糖参与育性调控。Kaushal等(2013)发现高温抑制了花药蔗糖磷酸合成酶和蔗糖合酶合成方向的活性, 降低了花药蔗糖含量, 从而导致育性下降。转化酶在植物高温响应及育性变化中扮演着重要角色, 转化酶活性高是植物耐高温的主要原因之一(Jain等2007, 2010; Ruan等2010; Li等2012, 2015; Liu等2016)。曹珍珍(2014)观察到水稻花药蔗糖合酶和转化酶基因表达下降, 花粉育性下降; 与蔗糖合酶相关基因(*OsSUS4*、*OsSUS5*和*OsSUS6*)表达量相比, 转化酶基因*CINI*表达量与高温下水稻花药蔗糖降解间的关系更为密切。反

义抑制烟草转化酶基因*Nin88*表达导致花粉育性降低(Goetz等2001)。这些结果表明破坏花药蔗糖代谢是导致高温下花粉育性下降的原因之一。

花粉育性与其淀粉合成关系密切。在高温条件下, 一方面热敏感品种花药的果糖激酶同工酶基因*Frk2* (曹珍珍2014)、尿苷二磷酸葡萄糖焦磷酸化酶(UDP-pyrophosphorylase, UGPase)基因*UG-Pase* (Jain等2007)和*UGP2* (Li等2015)基因表达下调, 淀粉合成所需葡萄糖供体腺苷二磷酸葡萄糖供应不足(图2)。另一方面, Jain等(2007)、曹珍珍(2014)和Li等(2015)观察到花药单糖转运蛋白(monosaccharide transporter, MST)基因*MST1*和*MST8*表达下调, 绒毡层的单糖不能及时运送到造粉体, 导致花粉发育所需的单糖供应不足(图2)。第三, 高温条件下花药颗粒结合型淀粉合成酶(granule-bound starch synthase, GBSS)基因*GBSSI*的表达量下降, 导致淀粉合成受阻(曹珍珍2014) (图2)。这些结果表明高温通过抑制淀粉合成导致花粉育性下降。高温下花粉育性受蔗糖合成与水解、淀粉合成等多个代谢途径共同调控, 高温导致糖代谢紊乱, 花粉发育所需的同化物供应不足, 从而导致花粉败育(图2)。

此外, 尿苷二磷酸葡萄糖在小孢子胼胝质沉积中发挥重要作用。水稻尿苷二磷酸葡萄糖焦磷酸化酶的*UGPI*基因表达沉默减少了减数分裂期小孢子胼胝质沉积, 导致花粉发育异常(Chen等2007)。

2.1.3 高温影响生殖器官的激素水平

水稻颖花育性与植物激素密切相关。高温下水稻幼穗、花药中赤霉素A₁ (gibberellin A₁, GA₁)、赤霉素A₃ (GA₃)、吲哚乙酸(indole-3-acetic acid, IAA)含量降低, 耐热品种幼穗和花药中GA₁、IAA和细胞分裂素降幅小于热敏感品种, 施用外源6-苄氨基嘌呤(6-benzylaminopurine, 6-BA)、IAA可提高高温下花粉育性(Sakata等2010; 张桂莲等2013; Wu等2016), 这表明高温下植株体内GA和IAA含量下降是导致花粉育性下降的因素之一。在花药发育晚期, 从绒毡层运输至中层的IAA增加, 而中层缺失的拟南芥突变体因IAA感知功能受损, 导致其毗邻组织中IAA过量积累, 从而导致花药畸形、花

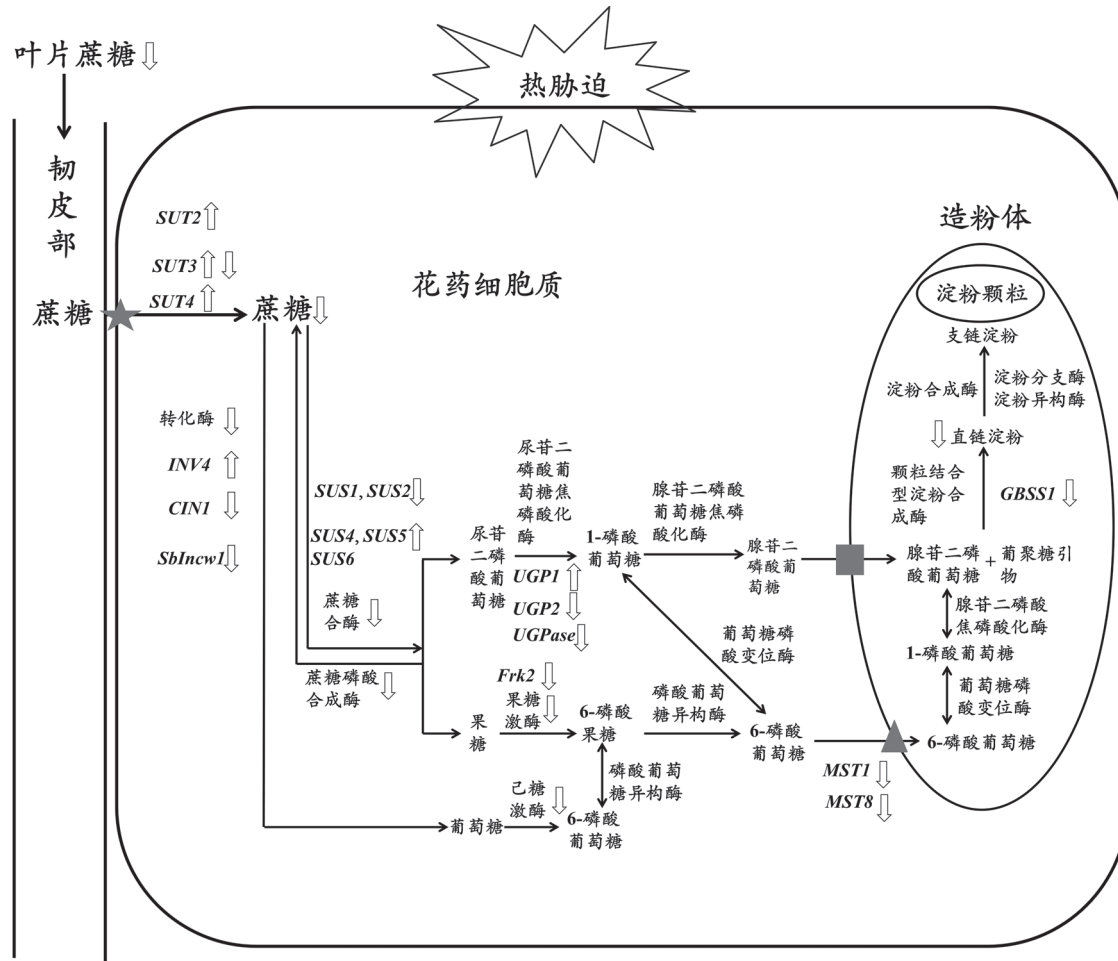


图2 高温对花药蔗糖和淀粉代谢关键酶的影响

Fig.2 Effects of high temperatures on enzymes involved in conversion of sucrose to starch in anthers

参考Macneill等(2017)并作修改, 酶活性和基因表达数据来源于文献(曹珍珍2014; Chung等2014; Jain等2007, 2010; Kaushal等2013; Karni和Aloni 2002; Li等2015)。↑、↓分别表示高温下花药相关基因表达量或酶活性增加和减少。图中★表示蔗糖转运蛋白, ▲表示6-磷酸葡萄糖转体, ■表示腺苷二磷酸葡萄糖转体。

粉败育(Cecchetti等2017), 这表明花药内IAA的不正常分布也会导致花粉败育。此外, 对茉莉酸(jasmonate acid, JA)、乙烯(ethylene, ET)、脱落酸(abscisic acid, ABA)和油菜素内酯(brassinolide, BR)激素变化感知不敏感的突变体植株比野生型更易受到高温的伤害(Raja等2019)。目前, 幼穗分化期高温下水稻花药激素变化调控花粉和颖花育性的内在机理还需进一步明确。

2.2 花期高温影响花药开裂散粉和花粉管伸长

花期高温主要通过影响水稻花药开裂、散粉、花粉寿命、柱头上的花粉萌发以及花粉管伸长等过程从而导致颖花育性下降。

2.2.1 高温影响花药开裂

花药开裂是散粉的前提, 研究表明开花期高温抑制了花药开裂(张桂莲等2008; Jagadish等2010; Kobayashi等2011; Li等2015)。究其原因, 一是高温改变了花药表皮细胞形状, 导致表皮细胞排列疏松、花药内皮层和裂口畸形(Sato等2002; 张桂莲等2008)。二是高温阻碍花粉粒膨胀从而导致花药开裂受阻。Matsui和Omasa (2002)认为花粉粒吸水膨胀是花药开裂的驱动力; 张桂莲等(2008)观察到高温下水稻耐热品种花粉粒膨胀变大, 有利于花药开裂。三是高温可能影响药壁的水分状况。Nelson等(2012)指出花药外壁脱水、内表皮加厚可导

致药室隔打开(花药发育第12期)和花药开裂。最近, Wei等(2018)发现控制拟南芥花药表皮气孔分化的*ICE1*基因功能缺失导致花药脱水受阻, 从而影响花药开裂。然而, 高温下花药、花粉粒的水分状况与花药开裂的关系还缺少直接数据支撑。四是高温可能破坏了花药IAA和JA的合成和感知过程, 如花药中IAA和JA合成和感知功能相关基因突变后会导致花药开裂受阻(Caldelari等2011; Cecchetti等2017)。但高温下激素变化与花药开裂的关系还不清楚。

2.2.2 高温影响散粉、花粉寿命以及柱头上花粉萌发

花期高温不仅阻碍花药开裂, 也导致散粉障碍, 不利于受精(吴超2016)。花药散粉时需药壁呈干燥状态, 药壁脱水受阻可能导致花粉不易散出(Pacini和Dolferus 2019)。此外, 早期的研究认为乌氏体在花药散粉中发挥重要作用, 开裂后乌氏体聚集成一层疏水层, 有利于花粉散出(Keijzer 1987), 但高温下乌氏体发育、药壁水分状况及其与散粉的关系还不清楚。

根据花粉的脱水行为, 水稻花粉属于顽拗性花粉, 不易脱水; 然而, 因花粉含水量高, 导致其对环境胁迫较为敏感(Pacini和Dolferus 2019)。研究表明花粉的抗逆性与其水分和碳水化合物含量有关, 蔗糖含量高可提高花粉对脱水的耐受性(Garica等2017), 有利于维持花粉寿命。但高温下水稻花药开裂后花粉的水分和碳水化合物含量变化与花粉寿命的关系还不清楚。

花期高温导致花粉萌发率下降(Coast等2016; Jagadish等2010; Li等2015)。其原因, 一是柱头上的花粉需要吸水后才可以正常萌发(Pacini和Dolferus 2019), 高温破坏了花粉水合作用。研究发现减数分裂期高温处理后水稻花粉不能正常黏附在柱头上(Endo等2009)。然而, 花期高温如何影响花粉与柱头的水合作用还不清楚。二是高温影响了花粉的蔗糖水解和转运。研究发现水稻*OsSUT1*突变(Hirose等2010)和烟草的转化酶基因*Nin88*被反义抑制表达后(Goetz等2001)均导致花粉萌发率下降。

2.2.3 高温影响花粉管伸长

植物花粉管伸长需要花粉粒和柱头共同提供

所需营养物质(Garica等2017)。高温可导致花粉管伸长受阻, 从而导致受精失败(Coast等2016; Shi等2018)。究其原因, 一是花药和柱头的营养物质供应受阻。高温导致甜椒花药中己糖激酶和果糖激酶活性下降, 这可能导致细胞壁合成所需的尿苷二磷酸葡萄糖合成受阻, 从而抑制花粉管伸长(Karni和Aloni 2002)。此外, 花期高温导致棉花授粉24 h后花粉管伸长所需的能量供给不足, 抑制花粉管伸长, 造成败育(Snider等2009)。二是改变花粉管的细胞壁沉积。Parrotta等(2016)观察到高温破坏了烟草伸长花粉管中的微管和细胞骨架, 从而改变花粉管顶端的囊泡运输和细胞壁沉积, 导致花粉管伸长受抑制。三是ROS水平变化。ROS在细胞壁软化和细胞伸长等生理过程中发挥重要作用, NADPH氧化酶(NAPDH oxidase, NOX, EC 1.6.3.1)可促进ROS生成, 是调节花粉管伸长的关键酶(Potocky等2007)。Snider等(2009)发现高温下授粉24 h后的棉花柱头谷胱甘肽还原酶(EC1.8.1.7)活性增加, 从而抑制了NOX活性, O_2^- 水平下降, 这可能抑制花粉管生长和伸长。Zhang等(2018)发现高温下柱头ROS含量低不利于花粉管伸长, 但Fu等(2016)则认为高温下高的柱头ROS含量会干扰花粉管伸长。由此可见, 过高或过低的ROS水平均不利于花粉管伸长。四是钙离子浓度变化。钙离子浓度与花粉管伸长密切相关(Coast等2016; Djanaguiraman等2013)。高温下陆地棉柱头的可溶性钙离子增加, 降低了NOX活性, 导致花粉管伸长受限和花败育(Snider等2009)。此外, 花粉管伸长受花粉管和花柱组织钙浓度梯度的调控(Ge等2009)。高温导致花粉磷脂酸水平降低, 导致花粉管顶端和亚顶端间钙离子浓度梯度消散, 从而导致花粉管的极性生长停滞(Monteiro等2005; Djanaguiraman等2013)。五是激素水平的变化。提高柱头内源生长素水平可减少高温对花粉管伸长的抑制作用(Zhang等2018)。由此可见, 高温抑制花粉管伸长受花粉管细胞壁沉积、花药和柱头同化物供应、ROS水平、钙离子浓度和激素水平的共同调节, 但目前对这些影响因素之间的相互关系缺乏系统的认识。

3 提高植物抗热性的栽培措施

3.1 合理施用外源生长调节剂

喷施6-BA (Wu等2016)、ABA (Mohammed等2013)、抗坏血酸(Kumar等2014)、适量水杨酸(Zhao等2018)、生长素(Sakata等2010), 抗坏血酸、生育酚、茉莉酸甲酯、油菜素内酯和三唑类混施(Fahad等2016)等调控措施均增加了高温下花粉育性和颖花育性。众多研究表明高温下外源生长调节剂的施用可分别提高花粉育性10~30个百分点、颖花育性5~32个百分点和结实率10~60个百分点(表1)。外源生长调节剂的调控程度受高温发生时间、作物种类、外源生长调节剂种类、喷施浓度和喷施时间的影响。

外源植物生长调节剂的施用可提高高温下育性的主要生理原因包括: 一是增加同化物供应, 如叶片净光合速率增加, 气孔导度增加, 呼吸作用下降(Mohammed等2013)。二是改变生殖器官ROS水

平, 减少高温伤害。外源抗坏血酸、水杨酸提高了花粉抗氧化酶活性相关的基因(*CAT*和*APX*)表达和酶活性, 减少花药ROS积累(Kumar等2014; Zhao等2018a, b)。外源NAA抑制了柱头*POX*基因表达和POD活性, 增加ROS水平, 促进花粉管伸长(Zhang等2018)。三是减少了高温对生殖器官发育的抑制。外源生长素修复了高温对花药DNA复制特许可因子*MCM5*的转录抑制及对花药壁细胞和小孢子细胞增殖的抑制(Sakata等2010)。

3.2 优化养分管理

合适的养分管理可提高高温下结实率8.5~45.9个百分点(表2)。在始穗期高温下, 叶面喷施Na₂B₄O₇和KH₂PO₄可提高结实率8.5个百分点(赵决建2005)。在幼穗分化期高温下, 与低氮素穗肥相比, 高氮素穗肥可提高热敏感品种‘两优培九’的结实率45.9个百分点(未发表资料)。在全生育期高温下, 高氮肥可分别提高热敏感水稻品种‘Koshi-hikari’的结实率13.5个百分点和中等耐热品种‘珍

表1 外源生长调节剂对高温下作物花粉育性、颖花育性和结实率的影响
Table 1 Effects of exogenous plant growth regulators on pollen and spikelet fertility and grain filling percentage of crops under high temperatures

高温处理时期	作物	喷施方法	喷施效果	参考文献
减数分裂期全天高温处理3 d	水稻	高温处理前喷酒1 000 μmol·L ⁻¹ 水杨酸, 每穗喷酒1.5~2.0 mL。	高温下花粉育性为60%, 喷施水杨酸后花粉育性为70%。	Zhao等2018b
穗分化期全天高温处理5 d (即播种后19~24 d)	大麦	于播种后18、19、21和23 d分别喷酒不同浓度(10 ⁻⁴ 、10 ⁻⁵ 和10 ⁻⁶ mol·L ⁻¹)的NAA、IAA和2,4-D。	高温下结实率为20%, 喷施10 ⁻⁶ mol·L ⁻¹ NAA和2,4-D处理的结实率在60%~80%, 分别用10 ⁻⁵ mol·L ⁻¹ 的IAA、2,4-D和NAA处理的结实率在65%~85%, 分别用10 ⁻⁴ mol·L ⁻¹ IAA和NAA处理的结实率在80%以上。	Sakata等2010
幼穗分化期全天高温处理15 d	水稻	高温处理前和处理后第2天各喷施1次, 每株20 mL 60 mg·L ⁻¹ 6-BA。	高温下颖花育性为30%, 施用6-BA后颖花育性为62%。	Wu等2016
幼穗分化期夜间高温处理15 d	水稻	在移栽后30、35和40 d分别喷施生长调节剂混合液(含有1.4 mg·L ⁻¹ 抗坏血酸、6.9 mg·L ⁻¹ 生育酚、1.8 mg·L ⁻¹ 茉莉酸甲酯、4.0 mg·L ⁻¹ 油菜素内酯和0.55 mg·L ⁻¹ 三唑类)。	高温下花粉育性为60%, 混合液施用后花粉育性为78%。	Fahad等2016
孕穗期至成熟夜间高温	水稻	于孕穗期每株喷酒100 μL 100 mg·L ⁻¹ ABA	高温下颖花育性为67%, 喷施ABA后为72%。	Mohammed等2013
花前42℃白天高温处理2 h	小麦	高温处理前喷酒400 mmol·L ⁻¹ 抗坏血酸	高温下花粉育性在10%以下, 施用抗坏血酸后花粉育性为30%~40%	Kumar等2014
花期40℃白天高温处理2 h	水稻	高温处理前5~10 min喷酒1和10 μmol·L ⁻¹ NAA	高温下耐热品种颖花育性为60%, 喷施NAA后颖花育性为68%。高温下热敏感品种颖花育性为33%, 喷施NAA后颖花育性为45%	Zhang等2018

表2 养分管理对高温下水稻结实率的影响

Table 2 Effects of fertilizer managements on grain filling percentage of rice under high temperatures

高温处理时期	处理方法	处理效果	参考文献
2003年安徽桐城始穗期自然高温	2个氮处理下磷、钾肥施用量相同, 分别为120 kg·hm ⁻² P ₂ O ₅ 、160 kg·hm ⁻² K ₂ O; 始穗期进行肥料处理分别为N1: 320 kg (N)·hm ⁻² , N2: 80 kg (N)·hm ⁻² 。	高温下N1处理结实率为56.1%, N2处理结实率为75.0%。	赵决建2005
2003年安徽桐城始穗期自然高温	水稻始穗期、齐穗期各喷施Na ₂ B ₄ O ₇ 和KH ₂ PO ₄ 混合溶液一次。用量为1 137 kg·hm ⁻² , Na ₂ B ₄ O ₇ 浓度为0.013%, KH ₂ PO ₄ 浓度为0.99%。	高温下不喷施处理结实率为66.7%, 喷施处理结实率为75.2%。	赵决建2005
始穗期前全天高温处理5 d	水稻拔节期开始喷施2.5 mmol·L ⁻¹ Na ₂ SiO ₃ 溶液, 每隔7 d喷施1次, 共喷施3次。	高温下不喷施处理‘金优63’结实率为18%, 喷施处理时结实率为30%。	吴晨阳等2013
移栽至成熟白天高温处理	不同氮处理下磷、钾肥均为0.15 g·kg ⁻¹ , 尿素为氮源, N1: 基肥0.5 g·盆 ⁻¹ , 穗分化期追施0.5 g·盆 ⁻¹ ; N2: 基肥3.0 g·盆 ⁻¹ , 穗分化期追施4.0 g·盆 ⁻¹ , 每盆13 kg土。	高温下N1处理‘Koshihikari’和‘珍汕97’结实率分别为6.8%和12.7%, N2处理‘Koshihikari’和‘珍汕97’结实率分别为20.3%和41.8%。	Xiong等2015
幼穗分化期进行白天高温处理	不同氮处理下磷、钾肥均为0.15 g·kg ⁻¹ , 尿素为氮源, 基肥1.54 g·盆 ⁻¹ , 分蘖肥0.77 g·盆 ⁻¹ , N1: 穗肥0.26 g·盆 ⁻¹ ; N2: 穗肥3.08 g·盆 ⁻¹ , 每盆10 kg土。	高温下N1处理‘两优培九’结实率7.0%, N2处理‘两优培九’结实率为52.9%。	未发表资料

汕97’的结实率29.1个百分点(Xiong等2015)。然而, 赵决建(2005)发现大田条件下, 高氮比低氮下的结实率降低18.9个百分点(赵决建2005), 这表明高温下养分对结实率的调控受高温发生与持续时间、氮肥施用时间和施肥量、品种热敏感性的共同影响(表2)。

施氮量调控水稻颖花育性的可能途径包括, 一是调控水稻的御热性, 通过提高氮素供应水平增加叶面积, 提高蒸腾速率, 从而降低冠层温度(Yan等2010; Xiong等2015)。二是提高抗氧化能力, 本实验室最近研究发现, 在穗分化期高温处理过程中增施氮素穗肥可提高水稻颖花和花药的POD酶活性, 降低花药膜脂过氧化水平, 进而提高花粉

和颖花育性(未发表资料)。此外, 喷施外源硅也可提高高温下剑叶SOD、POD和CAT活性(吴晨阳等2013)。三是促进同化物积累, 提高氮素供应水平增加了茎鞘和穗的非结构性碳水化合物浓度, 有利于受精结实(Xiong等2015)。

3.3 优化水分管理

目前有关水分调控高温下颖花育性的研究较少。轻干湿交替灌溉可提高高温下结实率2.4~7.6个百分点, 水分亏缺可提高高温下‘N22’颖花育性14.5个百分点(表3)。适当水分控制可提高高温下结实率的原因可能是提高了植物抗氧化能力和活性氧清除能力, 诱导了水稻颖花热激蛋白、花粉过敏原和β-扩张素蛋白表达(段骅等2012; Jagadish等2011)。

表3 水分管理对高温下水稻颖花育性和结实率的影响

Table 3 The effects of water management on fertility and grain filling percentage of rice under high temperatures

高温处理时期	处理方法	处理效果	参考文献
抽穗期(10%抽穗)白天高温处理20 d	高温处理期间进行水分处理, 对照保持1~2 cm浅水层; 轻干湿交替灌溉, 土壤落干至-15 kPa时复水。	2009年高温下, 对照处理‘黄华占’和‘双桂1号’的结实率分别为32.1%和18.8%, 轻干湿交替灌溉下结实率分别为39.7%和23.7%。2010年高温下, 对照处理‘黄华占’和‘双桂1号’的结实率分别为31.5%和19.8%, 轻干湿交替灌溉下结实率分别为34.3%和26.1%。	段骅等2012
抽穗期白天高温处理6 h, 处理5 d	花前3 d时开始水分亏缺处理, 植株相对含水量50%~60%, 形态上剑叶卷曲。	高温下, 正常水分供应时‘N22’颖花育性为28.6%, 水分亏缺时‘N22’颖花育性为43.1%	Jagadish等2011

3.4 高温锻炼

逆境锻炼是提高植物抗逆能力的途径之一, 水稻品种‘N22’在经过最大分蘖期至花期、幼穗分化期至花期的高温锻炼后, 抽穗期4 d的高温(40℃)处理后颖花育性比没有高温锻炼植株增加了15个百分点(Shi等2016)。关于高温锻炼提高高温下水稻颖花育性的生理生态机制研究很少, 但在小麦苗期热锻炼后发现, 高温锻炼启动了热胁迫信号传导过程, 增加热激蛋白和渗透蛋白表达, 提高叶片的抗氧化能力及叶片光合能力(Zhang等2016b)。

4 展望

已有的研究从花药发育、花粉管伸长过程中的ROS水平、糖代谢和激素水平等角度解释了水稻颖花育性的高温伤害机理, 并提出了缓解高温下水稻颖花育性下降的栽培调控措施, 这对耐高温品种的培育及栽培调控高温下的颖花育性具有重要意义。

前人认为高温下水稻生殖器官特别是花药和柱头的发育和结构异常影响到花粉和颖花育性, 然而高温影响发育的生理生化机理仍不清楚。ROS水平与花药发育, 特别是绒毡层降解以及花粉管伸长紧密相关, 调控生殖器官ROS水平将是调控高温下花粉育性和花粉管伸长的途径之一。近年来, 分子生物学家们发现了调控绒毡层降解的基因及功能蛋白(Zhang等2010a; Gomez等2015; Yi等2016), 这些基因和蛋白功能与水稻抗热性关系的生理生化基础有待进一步研究。其次, 花药发育和花粉育性与糖供应紧密相关, 然而目前缺少对高温对水稻小孢子或成熟花粉蔗糖和淀粉合成与水解、糖转运等生理过程的影响及其与颖花育性关系的系统研究。第三, 水稻花药开裂和花粉萌发直接关系到颖花育性, 然而高温影响这两个过程的生理机理研究较少。目前不少研究发现高温影响了植物体内H₂O₂、蔗糖和激素水平, 然而这些生理生化特征变化与水稻高温抗性和颖花育性间的内在关系仍不清。哪些因素是影响水稻育性的首要因素? 不同因素之间的相互关系如何? 这些都需要进一步研究。第四, ‘N22’在开花期高温抗性强(Jagadish等2010), 在幼穗分化期抗性弱(吴

超2016), 这表明同一品种幼穗分化期和开花期的高温抗性不同。虽然ROS、糖代谢和激素均调控幼穗分化期和开花期高温下水稻颖花育性, 但这种同一基因型品种不同生育期抗性差异与其高温下生理生化变化的内在联系有待进一步探究。第五, 通过优化养分管理可在一定程度上缓解高温伤害(赵决建2005; Yan等2010; Xiong等2015)。优化水分管理, 如适当干旱(Jagadish等2011)、干湿交替灌溉(段骅等2012)等也可增加高温下水稻花粉育性和产量形成。然而, 栽培措施的优化如何调控水稻高温抗性的生理生化机理有待进一步阐明。实际生产中运用不同栽培措施如水肥管理和高温锻炼来提高水稻高温抗性还很少, 栽培措施的高温抗性调控程度也有限(表2和3)。在高温抗性生理研究基础上, 优化现有栽培技术, 调控水稻生长发育过程以适应全球气候变暖所带来的高温逆境, 进而提高作物在实际生产中的高温抗性也值得探索。这些栽培管理措施如何调控水稻高温响应与抗性仍缺乏深入的理解, 其生理与分子水平机理研究有待加强。

参考文献(References)

- An LY, Niu XL, Huang LX, et al (2012). Over-expression of *OsAPX1* gene enhances heat resistance and anti-oxidant tolerance in rice. *J Agric Technol*, 14 (5): 28–32 (in Chinese with English abstract) [安辽原, 牛向丽, 黄龙翔等(2012). 过量表达*OsAPX1*基因增强水稻的抗热和抗氧化能力. 中国农业科技导报, 14 (5): 28–32]
- Bagha S (2014). The impact of chronic high temperatures on anther and pollen development in cultivated *Oryza* species (dissertation). Toronto: University of Toronto
- Caldelari D, Wang G, Farmer EE, et al (2011). Arabidopsis *lox3 lox4* double mutants are male sterile and defective in global proliferative arrest. *Plant Mol Biol*, 75: 25–33
- Cao ZZ (2014). Effects of high temperature on rice floral and grain quality in relation to carbon and nitrogen mechanism (dissertation). Hangzhou: Zhejiang University (in Chinese with English abstract) [曹珍珍(2014). 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(学位论文). 杭州: 浙江大学]
- Cecchetti V, Celebrin D, Napoli N, et al (2017). An auxin maximum in the middle layer controls stamen development and pollen maturation in Arabidopsis. *New Phytol*, 213: 1194–1207
- Cheabu S, Panichawong N, Rattanamet P, et al (2019).

- Screening for spikelet fertility and validation of heat tolerance in a large rice mutant population. *Rice Sci*, 26: 229–238
- Chen RZ, Zhao X, Shao Z, et al (2007). Rice UDP-glucose pyrophosphorylase1 is essential for pollen callose deposition and its cosuppression results in a new type of thermosensitive genic male sterility. *Plant Cell*, 19 (3): 847–861
- Chung P, Hsiao HH, Chen HJ, et al (2014). Influence of temperature on the expression of the rice sucrose transporter 4 gene, *OsSUT4*, in germinating embryos and maturing pollen. *Acta Physiol Plant*, 36: 217–229
- Clement C, Audran JC (1995). Anther wall layers control pollen sugar nutrition in *Lilium*. *Protoplasma* 187: 172–181
- Coast O, Ellis RH, Murdoch AJ, et al (2015). High night temperature induces contrasting responses for spikelet fertility, spikelet tissue temperature, flowering characteristics and grain quality in rice. *Funct Plant Biol*, 42 (2): 149–161
- Coast O, Murdoch AJ, Ellis RH, et al (2016). Resilience of rice (*Oryza* spp.) pollen germination and tube growth to temperature stress. *Plant Cell Environ*, 39 (1): 26–37
- Deng Y, Tian XH, Wu CY, et al (2010). Early signs of heat stress-induced abnormal development of anther in rice. *Chinese J Eco-Agric*, 18 (2): 377–383 (in Chinese with English abstract) [邓运, 田小海, 吴晨阳等(2010). 热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*, 18 (2): 377–383]
- Djanaguiraman M, Perumal R, Ciampitti IA, et al (2018). Quantifying pearl millet response to high temperature stress: thresholds, sensitive stages, genetic variability and relative sensitivity of pollen and pistil. *Plant Cell Environ*, 41: 993–1007
- Djanaguiraman M, Prasad PVV, Schapaugh WT (2013). High day or nighttime temperature alters leaf assimilation, reproductive success, and phosphatidic acid of pollen grain in soybean [*Glycine max* (L.) Merr.]. *Crop Sci*, 53 (4): 1594–1604
- Djanaguiraman M, Vara Prasad PVV, Murugan M, et al (2014). Physiological differences among sorghum (*Sorghum bicolor* L. Moench) genotypes under high temperature stress. *Environ Exp Bot*, 100 (2): 43–54
- Duan H, Yu ZH, Xu YJ, et al (2012). Role of irrigation patterns in reducing harms of high temperature to rice. *Acta Agron Sin*, 38 (1): 107–120 (in Chinese with English abstract) [段骅, 俞正华, 徐云姬等(2012). 灌溉方式对减轻水稻高温危害的作用. *作物学报*, 38 (1): 107–120]
- Endo M, Tsuchiya T, Hamada K, et al (2009). High temperatures cause male sterility in rice plants with transcriptional alterations during pollen development. *Plant Cell Physiol*, 50 (11): 1911–1922
- Fahad S, Hussain S, Saud S, et al (2016). Exogenously applied plant growth regulators affect heat-stressed rice pollens. *J Agron Crop Sci*, 202 (2): 139–150
- Fu GF, Feng BH, Zhang CX, et al (2016). Heat stress is more damaging to superior spikelets than inferiors of rice (*Oryza sativa* L.) due to their different organ temperatures. *Front Plant Sci*, 7: 1637
- Garcia CC, Nepi M, Pacini E (2017). It is a matter of timing: asynchrony during pollen development and its consequences on pollen performance in angiosperms—a review. *Protoplasma*, 254: 57–73
- Garcia GA, Dreccer MF, Miralles DJ, et al (2015). High night temperatures during grain number determination reduce wheat and barley grain yield: a field study. *Glob Chang Biol*, 21 (11): 4153–4164
- Ge LL, Xie CT, Tian HQ, et al (2009). Distribution of calcium in the stigma and style of tobacco during pollen germination and tube elongation. *Sex Plant Reprod*, 22 (2): 87–96
- Goetz M, Godt DE, Guivarc'h A, et al (2001). Induction of male sterility in plants by metabolic engineering of the carbohydrate supply. *Proc Natl Acad Sci USA*, 98 (11): 6522–6527
- Gomez JF, Talle B, Wilson ZA (2015). Anther and pollen development: A conserved developmental pathway. *J Integr Plant Biol* 57 (11): 876–891
- Hirose T, Zhang Z, Miyao A, et al (2010). Disruption of a gene for rice sucrose transporter, *OsSUT1*, impairs pollen function but pollen maturation is unaffected. *J Exp Bot*, 61 (13): 3639–3646
- Hu LF, Liang WQ, Yin CS, et al (2011). Rice MADS3 regulates ROS homeostasis during late anther development. *Plant Cell*, 23 (2): 515–533
- IPCC (2014). Climate change 2014: synthesis report. In: Core Writing Team, Rajendra KP, Leo M (eds). Contribution of Working Groups I, II and III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Geneva, Switzerland
- Ishimaru T, Hirabayashi H, Ida M, et al (2010). A genetic resource for early-morning flowering trait of wild rice *Oryza officinalis* to mitigate high temperature-induced spikelet sterility at anthesis. *Ann Bot*, 106 (3): 515–520
- Jagadish SVK, Craufurd PQ, Wheeler TR (2008). Phenotyping parents of mapping populations of rice for heat tolerance during anthesis. *Crop Sci*, 48 (3): 1140–1146
- Jagadish SVK, Murty MV, Quick WP (2015). Rice responses to rising temperatures—challenges, perspectives and future directions. *Plant Cell Environ*, 38 (9): 1686–1698
- Jagadish SVK, Muthurajan R, Oane R, et al (2010). Physiological and proteomic approaches to address heat toler-

- ance during anthesis in rice (*Oryza sativa* L.). J Exp Bot, 61 (1): 143–156
- Jagadish SVK, Muthurajan R, Rang ZW, et al (2011). Spikelet proteomic response to combined water deficit and heat stress in rice (*Oryza sativa* cv. N22). Rice, 4 (1): 1–11
- Jain M, Chourey PS, Boote KJ, et al (2010). Short-term high temperature growth conditions during vegetative-to-reproductive phase transition irreversibly compromise cell wall invertase-mediated sucrose catalysis and microspore meiosis in grain sorghum (*Sorghum bicolor*). J Plant Physiol, 167 (7): 578–582
- Jain M, Prasad PVV, Boote KJ, et al (2007). Effects of season-long high temperature growth conditions on sugar-to-starch metabolism in developing microspores of grain sorghum (*Sorghum bicolor* L. Moench). Planta, 227 (1): 67–79
- Karni L, Aloni B (2002) Fructokinase and hexokinase from pollen grains of bell pepper (*Capsicum annuum* L.): possible role in pollen germination under conditions of high temperature and CO₂ enrichment. Ann Bot Lond, 90: 607–612
- Kaushal N, Awasthi R, Gupta K, et al (2013). Heat-stress-induced reproductive failures in chickpea (*Cicer arietinum*) are associated with impaired sucrose metabolism in leaves and anthers. Funct Plant Biol, 40 (12): 1334–1349
- Keijzer CJ (1987). The process of anther dehiscence and pollen dispersal II. The formation and the transfer mechanism of pollenkit, cell wall development of the loculus tissues and function of orbicules in pollen dispersa. New Phytol, 105: 499–507
- Kobayashi K, Matsui T, Murata Y, et al (2011). Percentage of dehisced thecae and length of dehiscence control pollination stability of rice cultivars at high temperatures. Plant Prod Sci, 14 (2): 89–95
- Koike S, Yamaguchi T, Ohmori S, et al (2015). Cleistogamy decreases the effect of high temperature stress at flowering in rice. Plant Prod Sci, 18: 111–117
- Kumar N, Kumar N, Shukla A, et al (2015). Impact of terminal heat stress on pollen viability and yield attributes of rice (*Oryza sativa* L.). Cereal Res Commun, 43: 616–626
- Kumar N, Shankhdhar SC, Shankhdhar D (2016). Impact of elevated temperature on antioxidant activity and membrane stability in different genotypes of rice (*Oryza sativa* L.). Indian J Plant Physiol, 21 (1): 37–43
- Kumar RR, Goswami S, Gadpayle KA, et al (2014). Ascorbic acid at pre-anthesis modulate the thermotolerance level of wheat (*Triticum aestivum*) pollen under heat stress. J Plant Biochem Biot, 23 (3): 293–306
- Li X, Lawas LM, Malo R, et al (2015). Metabolic and transcriptomic signatures of rice floral organs reveal sugar starvation as a factor in reproductive failure under heat and drought stress. Plant Cell Environ, 38 (10): 2171–2192
- Li Z, Palmer WM, Martin AP, et al (2012). High invertase activity in tomato reproductive organs correlates with enhanced sucrose import into, and heat tolerance of, young fruit. J Exp Bot, 63 (3): 1155–1166
- Liu YH, Offler CE, Ruan YL (2016). Cell wall invertase promotes fruit set under heat stress by suppressing ROS-independent cell death. Plant Physiol, 172 (1): 163–180
- Macneill GJ, Mehrpouyan S, Minow M, et al (2017). Starch as a source, starch as a sink: the bifunctional role of starch in carbon allocation. J Exp Bot, 68 (16): 4433–4453
- Mamun EA, Cantrill LC, Overall RL, et al (2005). Cellular organisation in meiotic and early post-meiotic rice anthers. Cell Biol Int, 29 (11): 903–913
- Martínez-Eixarch M, Ellis RH (2015). Temporal sensitivities of rice seed development from spikelet fertility to viable mature seed to extreme-temperature. Crop Sci, 55 (1): 354–364
- Matsui T, Kagata H (2003). Characteristics of floral organs related to reliable self-pollination in rice (*Oryza sativa* L.). Ann Bot, 91 (91): 473–477
- Matsui T, Omasa K (2002). Rice (*Oryza sativa* L.) cultivars tolerant to high temperature at flowering: anther characteristics. Ann Bot, 89: 683–687
- Matsui T, Omasa K, Horie T (2001). The difference in sterility due to high temperatures during the flowering period among japonica-rice varieties. Plant Prod Sci, 4 (2): 90–93
- Min L, Zhu LF, Tu LL, et al (2013). Cotton GhCKI disrupts normal male reproduction by delaying tapetum programmed cell death via inactivating starch synthase. Plant J, 75 (5): 823–835
- Mohammed AR, Cothren JT, Tarpley L (2013). High night temperature and abscisic acid affect rice productivity through altered photosynthesis, respiration and spikelet fertility. Crop Sci, 53 (6): 2603–2612
- Monteiro D, Liu QL, Lisboa S, et al (2005). Phosphoinositides and phosphatidic acid regulate pollen tube growth and re-orientation through modulation of [Ca²⁺]_i and membrane secretion. J Exp Bot, 56 (416): 1665–1674
- Nelson MR, Band LR, Dyson RJ, et al (2012). A biomechanical model of anther opening reveals the roles of dehydration and secondary thickenings. New Phytol, 196: 1030–1037
- Pacini E, Dolferus R (2019). Pollen developmental arrest: maintaining pollen fertility in a world with a changing climate. Front Plant Sci, 10: 679
- Parrotta L, Faleri C, Cresti M, et al (2016). Heat stress affects

- the cytoskeleton and the delivery of sucrose synthase in tobacco pollen tubes. *Planta*, 243 (1): 43–63
- Peng SB, Huang JL, Sheehy JE, et al (2004). Rice yields decline with higher night temperature from global warming. *Proc Natl Acad Sci USA*, 101 (27): 9971–9975
- Potocky M, Jones MA, Bezvoda R, et al (2007). Reactive oxygen species produced by NADPH oxidase are involved in pollen tube growth. *New Phytol*, 174 (4): 742–751
- Prasad PVV, Boote KJ, Allen LH, et al (2006). Species, ecotype and cultivar differences in spikelet fertility and harvest index of rice in response to high temperature stress. *Field Crops Res*, 95 (2-3): 398–411
- Raja MM, Vijayalakshmi G, Naik ML, et al (2019). Pollen development and function under heat stress: from effects to responses. *Acta Physiol Plant*, 41: 20
- Rang ZW, Jagadish SVK, Zhou QM, et al (2011). Effect of high temperature and water stress on pollen germination and spikelet fertility in rice. *Environ Exp Bot*, 70 (1): 58–65
- Ruan YL, Jin Y, Yang YJ, et al (2010). Sugar input, metabolism, and signaling mediated by invertase: roles in development, yield potential, and response to drought and heat. *Mol Plant*, 3 (6): 942–955
- Sakata T, Oshino T, Miura S, et al (2010). Auxins reverse plant male sterility caused by high temperatures. *Proc Natl Acad Sci USA*, 107 (19): 8569–8574
- Sato S, Peet MM, Thomas JF (2002). Determining critical pre- and post-anthesis periods and physiological processes in *Lycopersicon esculentum* Mill. exposed to moderately elevated temperatures. *J Exp Bot*, 53 (371): 1187–1195
- Scott, RJ, Spielman M, Dickinson HG (2004). Stamen structure and function. *Plant Cell*, 16: S46–S60
- Shi WJ, Lawas LMF, Raju BR, et al (2016). Acquired thermo-tolerance and trans-generational heat stress response at flowering in rice. *J Agron Crop Sci*, 202 (4): 309–319
- Shi WJ, Li X, Schmidt RC, et al (2018). Pollen germination and in vivo fertilization in response to high temperature during flowering in hybrid and inbred rice. *Plant Cell Environ*, 41: 1287–1297
- Siebert S, Ewert F, Eyshi Rezaei E, et al (2014). Impact of heat stress on crop yield—on the importance of considering canopy temperature. *Environ Res Lett*, 9 (4): 044012
- Snider JL, Oosterhuis DM, Skulman BW, et al (2009). Heat stress-induced limitations to reproductive success in *Gossypium hirsutum*. *Physiol Plant*, 137 (2): 125–138
- Suzuki K, Takeda H, Tsukaguchi T, et al (2001). Ultrastructural study on degeneration of tapetum in anther of snap bean (*Phaseolus vulgaris* L.) under heat stress. *Sex Plant Reprod*, 13 (6): 293–299
- Suzuki N, Miller G, Sejima H, et al (2013). Enhanced seed production under prolonged heat stress conditions in *Arabidopsis thaliana* plants deficient in cytosolic ascorbate peroxidase 2. *J Exp Bot*, 64 (1): 253–263
- Wang YY, Tao HB, Tian BJ, et al (2019). Flowering dynamics, pollen, and pistil contribution to grain yield in response to high temperature during maize flowering. *Environ Exp Bot*, 158: 80–88
- Weerakoon WMW, Maruyama A, Ohba K (2008). Impact of humidity on temperature-induced grain sterility in rice (*Oryza sativa* L.). *J Agron Crop Sci*, 194 (2): 135–140
- Wei DH, Liu MJ, Chen H, et al (2018). INDUCER OF CBF EXPRESSION 1 is a male fertility regulator impacting anther dehydration in Arabidopsis. *PLOS Genet*, 14 (10): e1007695
- Wu BM, Li L, Qiu TH, et al (2018). Cytosolic APX2 is a pleiotropic protein involved in H₂O₂ homeostasis, chloroplast protection, plant architecture and fertility maintenance. *Plant cell reports*, 37: 833–848
- Wu C (2016). Effects of high temperature during the reproductive stages on rice yield formation and its phytohormonal basis (dissertation). Wuhan: Huazhong Agricultural University (in Chinese with English abstract) [吴超(2016). 生殖生长期高温对水稻产量形成的影响及其激素调控机理研究(学位论文). 武汉: 华中农业大学]
- Wu C, Cui KH, Hu QQ, et al (2019). Enclosed stigma contributes to higher spikelet fertility for rice (*Oryza sativa* L.) subjected to heat stress. *Crop J*, <https://doi.org/10.1016/j.cj.2018.11.011>
- Wu C, Cui KH, Wang WC, et al (2016). Heat-induced phytohormone changes are associated with disrupted early reproductive development and reduced yield in rice. *Sci Rep*, 6: 34978
- Wu C, Cui KH, Wang WC, et al (2017). Heat-induced cytokinin transportation and degradation are associated with reduced panicle cytokinin. *Front Plant Sci*, 8: 371
- Wu CY, Chen D, Luo HW, et al (2013). Effects of exogenous silicon on the pollination and fertility characteristics of hybrid rice under heat stress during anthesis. *Chin J Appl Ecol*, 24 (11): 3113–3122 (in Chinese with English abstract) [吴晨阳, 陈丹, 罗海伟等(2013). 外源硅对花期高温胁迫下杂交水稻授粉结实特性的影响. 应用生态学报, 24 (11): 3113–3122]
- Xiong DL, Ling XX, Huang JL, et al (2017). Meta-analysis and dose-response analysis of high temperature effects on rice yield and quality. *Environ Exp Bot*, 141: 1–9
- Xiong DL, Yu TY, Ling XX, et al (2015). Sufficient leaf transpiration and nonstructural carbohydrates are beneficial for high-temperature tolerance in three rice (*Oryza sativa* L.) cultivars and two nitrogen treatments. *Func Plant Biol*, 42 (4): 347–356

- Yan C, Ding YF, Wang Q, et al (2010). The impact of relative humidity, genotypes and fertilizer application rates on panicle, leaf temperature, fertility and seed setting of rice. *J Agric Sci*, 148 (3): 329–339
- Yi J, Moon S, Lee YS, et al (2016). Defective tapetum cell death 1 (DTC1) regulates ROS levels by binding to metallothionein during tapetum degeneration. *Plant Physiol*, 170 (3): 1611–1623
- Zhang CX, Fu GF, Yang XQ, et al (2016a). Heat stress effects are stronger on spikelets than on flag leaves in rice due to differences in dissipation capacity. *J Agro Crop Sci*, 202 (5): 394–408
- Zhang CX, Li GY, Chen TT, et al (2018). Heat stress induces spikelet sterility in rice at anthesis through inhibition of pollen tube elongation interfering with auxin homeostasis in pollinated pistils. *Rice*, 11: 14
- Zhang DB, Wilson ZA (2009). Stamen specification and anther development in rice. *Chin Sci Bull*, 54 (14): 2342–2353
- Zhang DS, Liang WQ, Yin CS, et al (2010a). *OsC6*, encoding a lipid transfer protein, is required for postmeiotic anther development in rice. *Plant Physiol*, 154 (1): 149–162
- Zhang GL, Chen LY, Zhang ST, et al (2008). Effects of high temperature stress on pollen characters and anther microstructure of rice. *Acta Ecol Sin*, 28 (3): 1089–1097 (in Chinese with English abstract) [张桂莲, 陈立云, 张顺堂等(2008). 高温胁迫对水稻花粉粒性状及花药显微结构的影响. *生态学报*, 28 (3): 1089–1097]
- Zhang GL, Zhang ST, Xiao LT, et al (2013). Effect of high temperature stress on physiological characteristics of anther and pollen traits of rice at flowering stage. *Acta Agron Sin*, 39 (1): 177–183 (in Chinese with English abstract) [张桂莲, 张顺堂, 肖浪涛等(2013). 花期高温胁迫对水稻花药生理特性及花粉性状的影响. *作物学报*, (1): 177–183]
- Zhang H, Liang WQ, Yang XJ, et al (2010b). Carbon starved anther encodes a MYB domain protein that regulates sugar partitioning required for rice pollen development. *Plant Cell*, 22 (3): 672–689
- Zhang XX, Zhou Q, Wang X, et al (2016b). Physiological and transcriptional analyses of induced post-anthesis thermo-tolerance by heat-shock pretreatment on germinating seeds of winter wheat. *Environ Exp Bot*, 131: 181–189
- Zhao JJ (2005). Effect of application quantity of N, P and K on resistant capability of rice against hot disaster of high temperature. *Soils Fertil*, (5): 13–16 (in Chinese with English abstract) [赵决建(2005). 氮磷钾施用量及比例对水稻抗高温热害能力的影响. *土壤肥料*, (5): 13–16]
- Zhao Q, Zhou LJ, Liu J, et al (2018a). Relationship of ROS accumulation and superoxide dismutase isozymes in developing anther with floret fertility of rice under heat stress. *Plant Physiol Biochem*, 122: 90–101
- Zhao Q, Zhou LJ, Liu J, et al (2018b). Involvement of CAT in the detoxification of HT-induced ROS burst in rice anther and its relation to pollen fertility. *Plant Cell Rep*, 37 (5): 741–757

High temperature injury on spikelet fertility and its regulation in rice

HU Qiuqian¹, YAN Na¹, CUI Kehui^{1,2,*}

¹National Key Laboratory of Crop Genetic Improvement, Key Laboratory of Crop Ecophysiology and Farming System in the Middle Reaches of the River, Ministry of Agriculture, College of Plant Science & Technology, Huazhong Agricultural University, Wuhan 430070, China

²Hubei Collaborative Innovation for Grain Industry, Yangtze University, Jingzhou, Hubei 434025, China

Abstract: The frequent occurrence of high temperature caused by global warming seriously affects the growth and yield formation of rice. It is important for breeding of high temperature resistant varieties to study the high temperature injury mechanism of rice spikelet fertility and cultivation measures to alleviate the decline of spikelet fertility. In this paper, the mechanism of the decrease of spikelet fertility in rice under high temperature during panicle initiation and flowering stages in recent years was reviewed. The mechanism of high temperature affecting the development of reproductive organs was expounded from the aspects of production and elimination of reactive oxygen species, sugar metabolism and hormones change; the mechanism of spikelet sterility caused by high temperature in flowering stage was expounded from the process of anther dehiscence, powder dispersal and pollen tube elongation; the regulation and physiological mechanism of cultivation regulation measures on spikelet fertility under high temperature were summarized. The research direction of high temperature effect on spikelet fertility in the future was prospected.

Key words: high temperature stress; rice; spikelet fertility; reproductive organs; cultivation measures

Received 2019-10-11 Accepted 2020-01-07

This work was supported by National Natural Science Foundation of China (31871541).

*Corresponding author (cuikehui@hzaue.edu.cn).