

地方稻资源 D43 的开花期耐热特性研究

李小湘, 姚奕, 潘孝武, 黎用朝, 刘文强, 刘利成, 盛新年, 康旭梅, 段永红

(湖南省农业科学院水稻研究所/农业部长江中下游籼稻遗传育种重点实验室, 长沙 410125)

摘要:水稻在抽穗开花期对高温胁迫非常敏感,通过挖掘耐热资源,培育耐热水稻品种是应对高温热害最有效的方式。前期研究发现,地方稻资源 D43 在花期连续高温条件下能保持较高的结实率。本研究在大田和人工气候室不同高温处理下,分析了 D43 的开花时间与耐热性之间的相互关系。结果表明,高温能够使水稻的开花时间提前,D43 表现出稳定的早花时特性,高温胁迫下的开花时间集中在 8:30~10:00;在开花时间段恒定高温胁迫下,D43 的结实率较低;但在大田高温和人工气候室模拟高温胁迫下,D43 的开花时间避开了日高温段,从而表现出较高的结实率;花器官形态性状包括花药开裂率、柱头上的花粉附着数、花粉萌发数与结实率之间呈显著正相关,因此可用于评价水稻的花期耐热性。

关键词:水稻;耐热性;开花时间

Heat Resistance Analysis of An Early-morning-flowering Landrace D43 at Anthesis

LI Xiao-xiang, YAO Yi, PAN Xiao-wu, LI Yong-chao,

LIU wen-qiang, LIU Li-cheng, SHENG Xin-nian, KANG Xu-mei, DUAN Yong-hong

(Hunan Rice Research Institute, Hunan Academy of Agricultural Sciences/Key Laboratory of Indica Rice Genetics and Breeding in Middle and Lower Reaches of Yangtze River, Minister of Agriculture, Changsha 410125)

Abstract: Rice is extremely sensitive to high temperature, especially at the flowering stage. Identifying new germplasm and breeding heat-resistant rice varieties are therefore essential. After multi-year evaluations, a heat-resistant rice landrace D43 have been identified in our previous research. In this study, the relationship between heat resistance and flowering opening time (FOT) was analyzed both in the field and in phytotron. The results showed that high temperature could accelerate flowering opening of different rice varieties. The landrace D43 showed early morning flowering (EMF) habit in different conditions, and the FOT of which was mainly concentrated in a period of 8:30~10:00 AM under high temperature. The spikelet fertility of D43 was relative low after exposure to invariable high temperature during flowering opening. However, the EMF habit of D43 was conducive to avoid mid-day high temperature, and therefore increased the spikelet fertility under rising high temperature conditions in the field and in phytotron. In addition, morphological traits including the anther adhesion rate, the total number and germinated number of pollens on the stigma were significantly correlated with the spikelet fertility, and therefore they could be used to evaluate rice heat resistant at anthesis.

Key words: rice; heat resistance; flowering opening time

随着全球气候变暖以及极端天气的不断发生,高温胁迫已经成为水稻生产最重要的限制因子之一^[1]。

收稿日期:2016-11-22 修回日期:2016-12-26 网络出版日期:2017-03-13

URL: <http://kns.cnki.net/kcms/detail/11.4996.S.20170313.1436.004.html>

基金项目:湖南省农业科学院-省自然科学基金委联合资助项目(14JJ6052);国家现代农业产业技术体系建设专项(nycytx-001);公益性行业(农业)科研专项(201303007)

第一作者研究方向为水稻种质资源。E-mail: xiaoxiang66196@126.com;姚奕并列第一作者

通信作者:黎用朝,研究方向为水稻育种。E-mail: yongchao_l@hotmail.com

预计到21世纪末,地球表面的平均气温将上升1.0~3.7℃^[2]。水稻各个生育期,包括营养生长期、孕穗期、抽穗开花期以及灌浆期均受到高温胁迫的影响,其中开花期对高温最为敏感,在开花当天高温处理1h就能引起水稻败育^[3]。籼稻的临界温度是33℃,气温高于33℃就会引起颖花败育率显著上升^[4]。但是,不同水稻品种的耐热性存在明显差异。P. V. V. Prasad等^[5]通过对结实率等指标的考察,筛选到了N22等强耐热种质。赵森等^[6]根据大田分期播种的结实率和人工气候室鉴定结果,筛选出IRAT109、260等耐高温爪哇稻资源。然而,目前生产上大面积推广的水稻品种耐热性尤其在生殖发育阶段的耐热性普遍较差。通过挖掘新的种质和基因资源,拓宽水稻遗传背景,培育耐(避)热的稳产水稻品种已经成为当务之急。

在抽穗开花期,高温胁迫主要影响授粉、花粉萌发以及受精等生理过程,这些过程在短时间内就可完成。T. Satake等^[7]研究表明,将水稻开花时间提前1h就能使开花过程避开中午的高温,从而保持正常的结实。开花时间指一天中颖花开放的时间,存在明显的基因型差异。不同野生稻资源的开花时间比较分散,从早晨的6:00至晚上的21:00均有分布^[8]。栽培稻品种的开花时间一般集中在上午的10:00~12:00,但品种间的差异也较大^[9-10]。利用品种间的开花时间差异,适当调整水稻品种的开花时间,是改良水稻花期耐热性的有效方式^[11-12]。T. Ishimaru等^[13]将药用野生稻的早花时特性导入粳稻品种Koshihikari,渗入系材料在高温胁迫下的败育率比受体品种下降了16.4%。

经过长期的进化和适应过程,地方稻品种具有遗传多样性丰富、生态适应性强等特点,且携带有大量有利耐逆基因。王才林等^[14]发现,地方品种小麻粘表现出强耐热性,在高温天气下结实率基本不受影响。经过多年的耐热性筛选试验,本实验室获得了一批开花期耐热水稻资源^[15],其中地方稻D43在自然高温条件下的结实率与N22相当,且开花时间比其他品种更早。本研究在大田和人工气候室不同高温处理下,分析了开花时间与耐热指标之间的相互关系,旨在从开花时间的角度解析D43的耐热机制,从而为更好地利用D43改良水稻耐热性提供依据。

1 材料与方法

1.1 材料

供试材料包括耐热水稻地方品种D43,热敏感品种湘晚粳17号,N22设为耐热对照品种。水稻种

子由湖南省水稻研究所资源室提供。

1.2 大田耐热性鉴定

大田试验于2014年在湖南省水稻研究所实验田完成。根据往年的气象资料,从4月21日开始分5期播种,不同品种的播期依生育期的不同适当微调,6月20日左右播种第6期设为对照。30d后移栽至大田,田间管理和病虫害防治按照当地水稻栽培技术进行。采用温湿度记录仪(HOBE)记载水稻冠层的温度变化,温度探头分布于大田的不同位置,每间隔30min记录1次。温度数据表明(表1),7月28日至8月1日连续5d的日最高温度在37.9℃以上,日平均温度在30.5℃以上,而9月13—17日的日最高温度低于30℃。因此选取7月28日始穗,且开花期连续5d遇上高温的植株挂牌标记,以9月13日左右始穗的植株设为对照,每个品种取3株考察结实率,4次重复。

表1 大田环境下的温度数据

Table 1 Temperature data in the field conditions

处理 Treatment	日期 (年-月-日) Date	平均温度(℃) Average temperature	温度变化范围(℃) Range of temperature
高温 High temperature	2014-07-28	31.1	25.6~38.1
	2014-07-29	31.0	24.4~38.8
	2014-07-30	31.5	25.0~39.0
	2014-07-31	30.6	25.5~40.8
	2014-08-01	30.5	25.9~37.9
对照 Control	2014-09-13	22.0	21.1~24.2
	2014-09-14	22.0	20.6~25.4
	2014-09-15	23.0	21.5~25.4
	2014-09-16	23.5	21.9~27.9
	2014-09-17	23.0	21.1~27.3

1.3 人工气候室耐热性鉴定

播种与移栽同1.2,在分蘖后期选取生长发育一致的植株用于盆栽鉴定。试验用盆的顶部直径60cm,基部直径50cm,高50cm,盆中装入干土12kg,每盆种植3株水稻。从每个品种中选取同日始穗(抽出顶端2~3cm的当天,包括主穗)的穗挂牌标记,并将植株移入自然光、风调温式人工气候室,温度精度±0.5℃。共设4个温度处理,包括适温对照、模拟自然高温、开花时间段(8:00~15:00)恒定36℃高温处理以及开花时间段恒定38℃高温处理,具体的温度设置见表2。处理5d后从人工气候室中移出,放置于网室中生长,待成熟后取样考种,每个品种每处理取9个标记穗考察结实率,4次重复。

1.4 颖花开放时间测定

在人工气候室不同处理条件下,每个品种选取开花进程一致的 15 个稻穗进行挂牌标记,于始穗后第 4 天 7:30 ~ 13:30 每隔 15 min,采用不同颜色塑料丝线标记该时段开花的颖花数,并统计不同时段开放的颖花数,颖花开放率 = 某一时段开放的颖花数/当天的颖花开放总数 $\times 100\%$ 。

1.5 花药开裂度测定

在人工气候室不同处理条件下,于始穗后第 3 天 9:00 ~ 12:00,取第 2 枝梗的上、中、下端刚开放的颖花各 20 朵,用镊子将颖壳剥开,在显微镜下观察花药的开裂情况,统计完全开裂、部分开裂和不开裂

的花药数,并计算花药开裂系数。花药开裂系数 $K = (\text{完全开裂花药数} + \text{部分开裂花药数}) / \text{镜检花药数} \times 100\%$ 。

1.6 花药附着数和萌发数的测定

在人工气候室不同处理条件下,于始穗后第 3 天 9:00 ~ 12:00,选取第 2 枝梗的上、中、下端刚开放的颖花各 10 朵,在开花后 10 min 后用镊子取下柱头,放入 FAA 固定液(27% 甲醛、5% 冰醋酸、50% 酒精以及 18% 蒸馏水)中固定,室温静置 3 h 后使用蒸馏水清洗,再用 1% I-KI 染色 3 min,在显微镜下观测柱头上附着的花粉数和花粉粒萌发数(花粉粒表面的突起长度超过花粉直径的 1/4 视为花粉粒萌发)。

表 2 人工气候室温度设置

Table 2 The temperature processing settings in phytotron

时段 Time	适温对照(℃) Optimum control	恒定高温(36℃) Invariable temperature	恒定高温(38℃) Invariable temperature	模拟自然高温 Variable temperature
01:00 ~ 05:30	25	28	28	28
05:30 ~ 06:30	26	29	29	29
06:30 ~ 07:30	26	30	30	30
07:30 ~ 08:00	27	32	33	33
08:00 ~ 08:30	27	36	38	33
08:30 ~ 09:30	27	36	38	34
09:30 ~ 10:30	28	36	38	35
10:30 ~ 11:30	29	36	38	36
11:30 ~ 13:30	29	36	38	37
13:30 ~ 15:00	30	36	38	38
15:00 ~ 16:00	29	35	36	36
16:00 ~ 17:30	28	34	35	35
17:30 ~ 19:00	27	33	33	33
19:00 ~ 21:00	27	31	31	31
21:00 ~ 23:00	26	30	30	30
23:00 ~ 01:00	26	29	29	29

2 结果与分析

2.1 大田高温胁迫下水稻的开花时间和结实情况

在适宜的温度条件下,3 个水稻品种的结实都表现正常;除湘晚粳 17 号的结实率略低(89.9%)外,N22 和 D43 的结实率都高于 90%(图 1-A)。在开花期(2014 年 7 月 28 日至 8 月 1 日)连续高温的情况下,D43 的结实率下降幅度为 4.8%,低于耐热对照品种 N22 的降幅(7.0%);敏感品种湘晚粳 17 号在高温胁迫下的结实率显著降低,下降幅度达 33.0%。结实率结果表明,地方稻品种 D43 在开花期表现强耐热,可作为供体亲本用于水稻耐热性育种。

2.2 大田环境下不同品种的开花时间

水稻的开花时间受外界环境的影响,且与品种的耐热性密切相关。如图 1-B 所示,在大田适温条件下,N22 和湘晚粳 17 号从 8:30 开始开花,11:00 ~ 11:30 达到开花峰值,13:00 之前完成颖花开放;D43 的开花起始时间与这两个品种一致,但达到开花峰值的时间提前了 1 h,随后 12:30 就完成了颖花开放。在大田高温胁迫下,各水稻品种的颖花开放时间均有所提前,N22 的开花峰值提前至 10:00 ~ 10:30,而湘晚粳 17 号则提前至 10:30 ~ 11:00;D43 在 8:00 开始开花,在 9:00 ~ 9:30 就已经达到了开花峰值,开花峰值出现的时

间比 N22 和湘晚籼 17 号提前了 1 ~ 1.5 h。分析表明,高温胁迫能够促使开花峰值提前,在不同的

环境条件下,D43 的颖花开放时间均早于 N22 和湘晚籼 17 号。

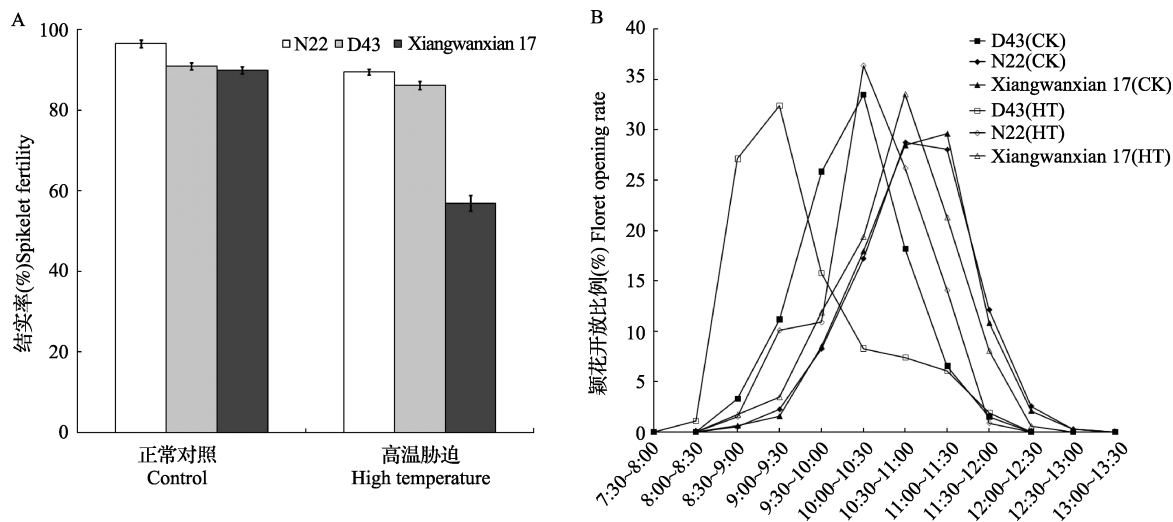


图 1 大田环境下不同品种的结实率和开花时间

Fig. 1 The spikelet fertility and floret opening time in the field condition

2.3 人工气候室不同高温处理下的结实表现

根据大田开花时间的调查结果和温度数据,推测 D43 可能通过提前开花,有效避开了中午的高温天气,从而表现出较强的耐热性。为了验证这一推测,设计了 4 种不同的温度处理,分别为适温对照(模拟自然正常温度变化),模拟自然高温处理(开花时间段的温度不断升高,最高温为 38 °C),以及开花时间段 36 °C 和 38 °C 恒定高温处理(其他时段模拟自然温度变化)。如图 2-A 所示,在适温对照条件下,3 个水稻品种的结实率都表现正常;在模拟自然高温条件下,D43 保持了较高的结实率 73.2%,高于湘晚籼 17 号(5.9%)和耐热对照品种 N22(64.4%),耐热性表现与大田结果基本一致;在 36 °C 恒定高温处理下,N22 的结实率变化较小,而 D43 和湘晚籼 17 号结实率的下降幅度分别为 28.2% 和 62.5%;随着温度的升高,结实率的下降更加明显;在 38 °C 恒定高温处理下,N22 的结实率下降了 37.0%,而 D43 的结实率仅为 30.5%,结实率下降幅度达到了 60.4%,与敏感品种湘晚籼 17 号的下降幅度(74.7%)相当。因此,D43 在模拟自然高温条件下的结实率较高,但在开花时间段恒定高温的条件下,D43 无法通过早花时避开高温,从而表现出较低的结实率。

2.4 人工气候室不同高温处理下的散粉特性

花药开裂度、柱头上的花粉附着数和萌发数是评价水稻耐热性的重要指标。如图 2-B 所示,D43 与 N22 的花药开裂度受温度的影响较小,K 值保持

在 96% 以上;而湘晚籼 17 号的花药开裂度在高温处理下显著降低,在开花时间段 38 °C 恒定高温条件下的 K 值最低(83.3%)。高温胁迫显著降低了 3 个品种的花粉附着数和萌发数(图 2-C, D; 图 3),D43 在模拟自然高温处理下的附着数和萌发数较高,分别为 47.6 和 21.7;而在 38 °C 恒定高温下的附着数和萌发数较低,分别为 31.6 和 13.3;N22 的附着数和萌发数受高温处理的影响较小,而湘晚籼 17 号的下降幅度最明显。相关分析表明,水稻的结实率、花药开裂度、花粉的附着数和萌发数之间均呈极显著正相关(表 3)。其中结实率与花药开裂率、花粉附着数、花药萌发数之间的相关系数分别为 0.86、0.93、0.91,表明水稻的受精结实与花药散粉、花粉萌发密切相关;花药开裂率与花粉附着数、花粉萌发数的相关系数分别为 0.88 和 0.78,表明花药的开裂状况决定了柱头上的花粉附着数和萌发数。另外,花粉附着数和萌发数之间的相关系数为 0.95,表明柱头上附着的花粉数与萌发数有很好的—致性。分析表明花药的开裂率、柱头上的花粉附着数和萌发数能有效反映水稻在高温下的结实情况,D43 在恒定高温处理下的花粉附着数和萌发数较低,因此结实率较低。

2.5 人工气候室不同高温处理下的开花时间

为进一步验证 D43 的耐热性与开花时间的相互关系,测定了不同温度处理条件下的开花时间变化。如图 4A 所示,D43 在适温条件下从 8:30 开始开花,10:00 ~ 10:30 达到开花峰值,出现峰值的时

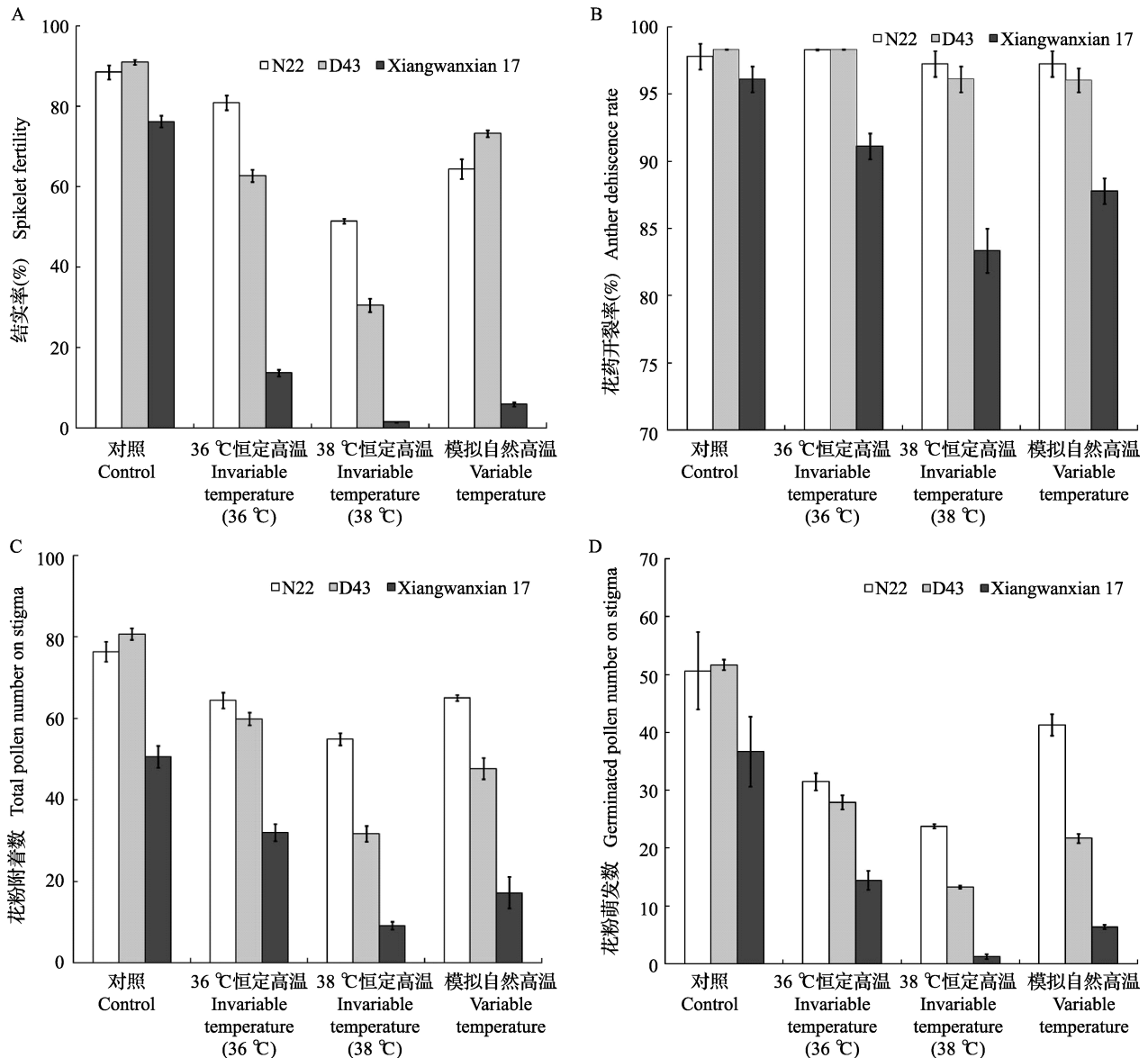


图2 人工气候室不同处理下的结实率及授粉相关指标

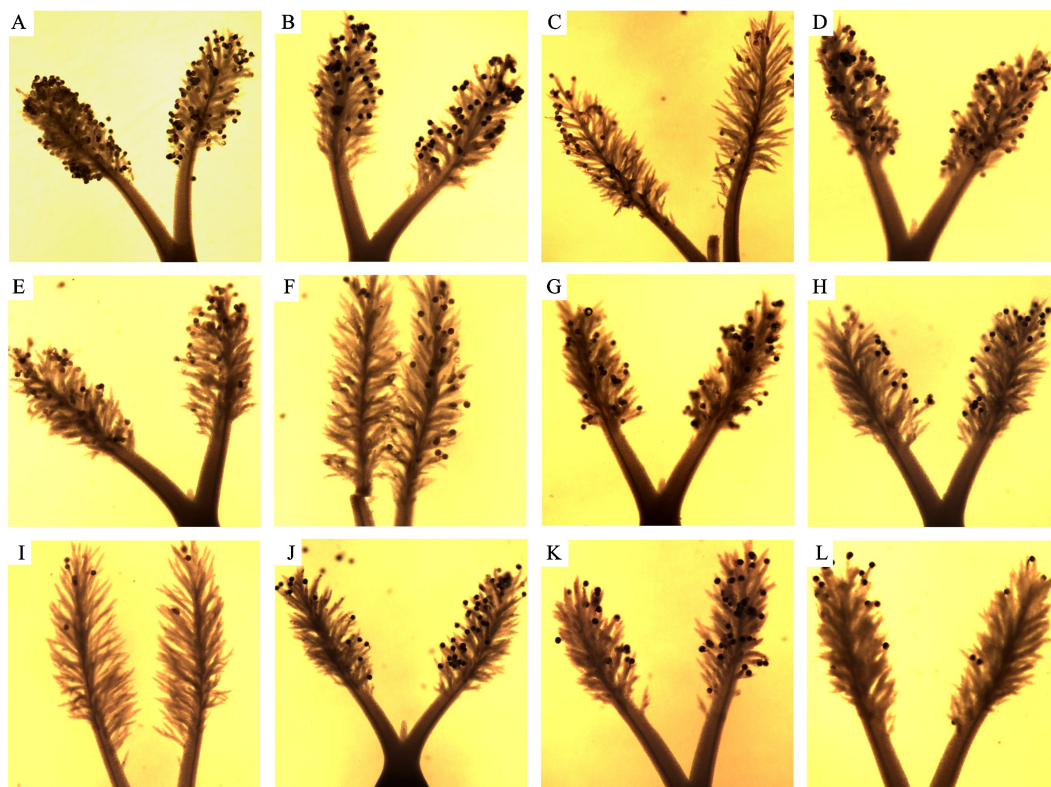
Fig. 2 The spikelet fertility and pollination related traits under different treatment in phytotron

间比 N22 和湘晚籼 17 号提前了 1 ~ 1.5 h, 调查结果与大田开花时间结果一致。高温胁迫引起开花时间提前(图 4B, C, D), D43 在不同高温处理下均表现出稳定的早花时特性, 从 8:00 开始开花, 9:00 ~ 9:30 达到开花峰值; 而 N22 和湘晚籼 17 号出现开花峰值的时间较晚, 在 10:30 ~ 11:30 之间的时间段内浮动。在模拟自然高温条件下, 9:00 ~ 9:30 的温度为 34 °C, 低于 10:30 ~ 11:30 的温度 (36 °C), 因此 D43 在开花峰值出现时的温度比 N22 和湘晚籼 17 号低。另外, D43 在高温胁迫下的开花时间非常集中, 开花峰值达到 40% 以上, 且在 8:30 ~ 10:00 就已完成 70% 以上的颖花开放; 而 N22 的开花时间比较分散, 开花峰值在 30.9% 以

下, 不同时间点的颖花开放数差异较小。综上, D43 具有开花时间早且集中分布的特点, 在大田条件或者模拟高温条件下, 大部分颖花的开放避开了 36 °C 以上的高温胁迫, 因而表现出较好的耐热性。

3 讨论

水稻的颖花开放是一个复杂的生物学过程, 包括花药开裂、花粉粒散落到柱头上、花粉萌发以及花粉管伸长等过程。单个颖花从开放到闭合约需要 45 min, 颖花闭合后 1.5 ~ 4 h 完成受精过程^[4, 16]。颖花在开放阶段对高温胁迫最敏感, 33.7 °C 以上高温处理 1 h 就能引起败育, 且败育率随处理温度的上升



A, B, C: N22, D43 和湘晚籼 17 号在适温对照条件下; D, E, F: N22, D43 和湘晚籼 17 号在 36 °C 恒定高温条件下;
G, H, I: N22, D43 和湘晚籼 17 号在 38 °C 恒定高温条件下; J, K, L: N22, D43 和湘晚籼 17 号在模拟自然高温条件下
A, B, C: The stigma of N22, D43 and Xiangwanxian 17 under optimal condition, D, E, F: The stigma of N22, D43 and Xiangwanxian 17 under invariable temperature (36 °C), G, H, I: The stigma of N22, D43 and Xiangwanxian 17 under invariable temperature (38 °C),
J, K, L: The stigma of N22, D43 and Xiangwanxian 17 under variable temperature

图 3 人工气候室不同处理下的花粉附着情况

Fig. 3 Pollens attached to the stigma under different treatment in phytotron

表 3 耐热性指标之间的相关系数

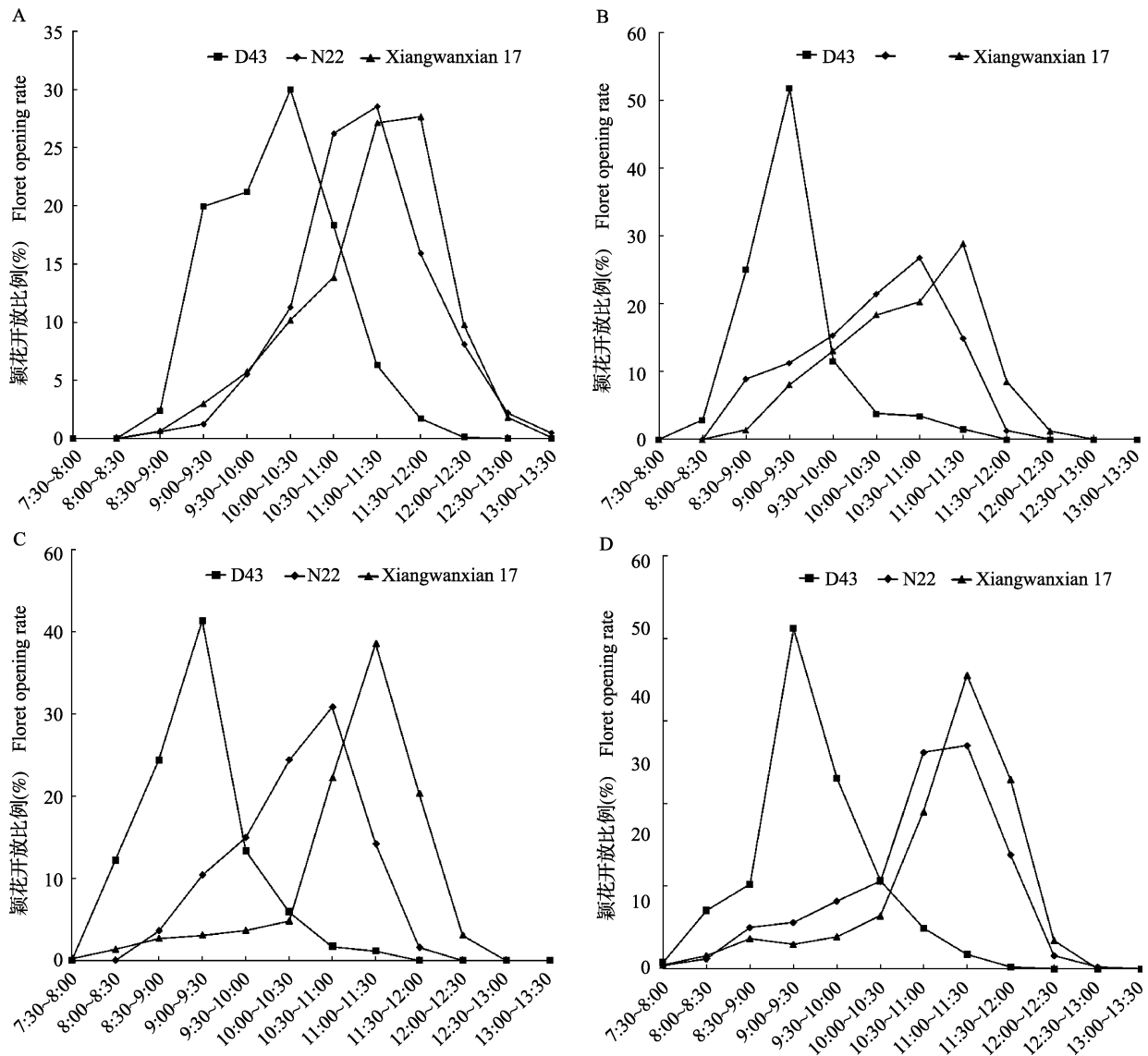
Table 3 Correlation coefficient among different indexes related to heat-tolerance

	结实率 Spikelet fertility	花药开裂率 Anther dehiscence rate	花粉附着数 Total pollen number	花粉萌发数 Germinated pollen number
结实率	1			
花药开裂率	0.86 **	1		
花粉附着数	0.93 **	0.88 **	1	
花粉萌发数	0.91 **	0.78 **	0.95 **	1

而升高^[3]。在本研究中, D43 在开花时间段恒定高温 (36 °C、38 °C) 处理下, 结实率显著低于耐热对照品种 N22, 表明 D43 对高温胁迫的耐受性并不强。水稻的开花时间存在基因型差异, 且受到温度、湿度、风速、二氧化碳浓度等环境因素的影响^[17]。本研究表明, 高温胁迫能够使所有品种的开花时间提前, 这与前人的研究结果一致^[18]。在不同的环境条件下, D43 都表现出了稳定的早花时特性, 且开花时间集中在 8:30 ~ 10:30。在大田高温以及人工气候室模拟高

温胁迫下, 大部分颖花开放时的温度均低于 34 °C, 因而结实率高于恒定高温处理下的结实率; 虽然 D43 在颖花开放后也遇上了 37.9 °C 以上高温, 但颖花闭合后的高温处理已被证明对育性的影响较小^[7, 13]。研究结果直接证明, 水稻的开花时间提前有助于避开高温胁迫, 从而表现出较高的耐热性。

水稻的开花期耐热性与花药形态结构、花粉特性以及开花时间等多种因素相关, 属于典型的数量性状, 受多基因控制。张桂莲等^[19]的研究表明, 水



A, B, C, D 分别代表适温对照, 36 °C 恒定高温, 38 °C 恒定高温、模拟自然高温条件的水稻开花时间
 A, B, C, and D represent floret opening time under optimal temperature, invariable temperature (36 °C), invariable temperature (38 °C) and variable temperature conditions, respectively

图 4 人工气候室不同处理下的水稻开花时间

Fig. 4 Floret opening time under different treatment in phytotron

稻的花药开裂能力随处理温度的升高都下降,但耐热品种 996 的下降幅度比热敏感品种 4628 要小。S. V. K. Jagadish 等^[20]发现,耐热性不同的品种之间在花药长宽、花药开裂孔径以及柱头长度等性状上存在明显差异,柱头上的花粉数目超过 20 粒(50%的萌发率,10 粒以上花粉萌发)才能保证授粉成功。本研究表明,花药的开裂率、柱头上的花粉附着数和萌发数在高温胁迫下显著下降;D43 和 N22 的花药开裂率受高温的影响较小,而湘晚籼 17 号的花药开裂率则下降明显。在模拟高温处理下,D43 的花粉附着数和萌发数分别为 47.6 和 21.7,高于在恒定 38 °C 高温处

理下的花粉附着数(31.6)和萌发数(13.3)。因为结实率与花药开裂度、花粉附着数和萌发数呈极显著正相关。因此推测,D43 的颖花开放过程避开了高温胁迫,花药开裂率、花粉附着数和萌发数受高温的影响较小,从而在模拟高温处理下表现出较高的结实率。在恒定 38 °C 高温胁迫下,D43 的花粉附着数和萌发数虽然高于 S. V. K. Jagadish 等^[20]估计的临界值,但仍然不能保证正常的育性,推测可能与花粉管的伸长受阻有关。水稻花期的耐热性鉴定是开展耐热研究的关键,但容易受到外界环境条件的影响。按照鉴定环境的不同,耐热性鉴定可分为大田自然高温和人

人工气候室高温鉴定两种方式。大田鉴定一般采取分期播种方式^[21-23],使供试材料在抽穗开花期遇上高温天气,但受到气候条件的制约,年度间重复性欠佳^[24]。人工气候室鉴定重复性较好,但处理方式在不同的研究中也差异明显,特别是处理温度的差异。大部分研究采取恒定高温处理^[25-28],以保证每朵颖花的开放均处于相同的高温胁迫下。还有一部分研究则模拟自然温度^[29-30],在开花时间段的温度不断升高,这种处理方式有利于 D43 等避热资源的筛选。另外,相对湿度也是影响水稻耐热性鉴定的重要因素,相对湿度较低时,水稻的蒸腾作用可以降低穗层温度,使穗温低于大气温度^[31-33]。在本研究中,人工气候室中的相对湿度较高,一方面导致花粉活力下降,这可能是适温条件下湘晚籼 17 号结实率偏低的主要原因;另一方面引起蒸腾作用减弱,进而导致穗温偏高,因此高温胁迫下各品种的结实率均低于大田高温下的结实率。

参考文献

- [1] Intergovernmental Panel on Climate Change. Climate Change 2007: The physical science basis. Working group I contribution to the fourth assessment report of the IPCC[M]. Cambridge: Cambridge University Press, 2007: 1-21
- [2] Intergovernmental Panel on Climate Change. Climate change 2013: The physical science basis. Fifth assessment report, Working Group I, summary for policymakers [M]. Cambridge: Cambridge University Press, 2013: 710-719
- [3] Jagadish S V K, Wheeler T R. High temperature stress and spikelet fertility in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. J Exp Bot, 2007, 58 (7): 1627-1635
- [4] Bheemanahalli R, Sathishraj R, Tack J, et al. Temperature thresholds for spikelet sterility and associated warming impacts for subtropical rice [J]. Agr Forest Meteorol, 2016, 221: 122-130
- [5] Prasad P V V, Boote K J, Allen L H, et al. Species, ecotype and cultivar differences in spikelet fertility and harvest index of rice in response to high temperature stress [J]. Field Crops Res, 2006, 95 (2-3): 398-411
- [6] 赵森, 于江辉, 周浩, 等. 抽穗开花期耐高温的爪哇稻资源筛选 [J]. 植物遗传资源学报, 2013, 14 (3): 384-389
- [7] Satake T, Yoshida S. High temperature-induced sterility in indica rice at flowering [J]. Jpn J Crop Sci, 1978, 47 (1): 6-17
- [8] Sheehy J E, Mabilangan A E, Dionora M J A, et al. Time of day of flowering in wild species of the genus *Oryza* [J]. Int Rice Res Notes, 2007, 32 (1): 12-13
- [9] Nishiyama I, Blanco L. Avoidance of high temperature sterility by flower opening in the early morning of rice plant [J]. Jpn Agr Res Quart, 1980, 2 (14): 116-117
- [10] 万国, 冯跃, 张凤娇, 等. 水稻花时性状的 QTL 定位 [J]. 核农学报, 2013, 27 (5): 562-567
- [11] Prasad P V V, Jagadish S V K. Field crops and the fear of heat stress- opportunities, challenges and future directions [J]. Procedia Environ Sci, 2015, 29: 36-37
- [12] Ishimaru T, Hirabayashi H, Sasaki K, et al. Breeding efforts to mitigate damage by heat stress to spikelet sterility and grain quality [J]. Plant Prod Sci, 2016, 19 (1): 12-21
- [13] Ishimaru T, Hirabayashi H, Ida M, et al. A genetic resource for early-morning flowering trait of wild rice *Oryza officinalis* to mitigate high temperature-induced spikelet sterility at anthesis [J]. Ann Bot, 2010, 106 (3): 515-520
- [14] 王才林, 仲维功. 高温对水稻结实率的影响及其防御对策 [J]. 江苏农业科学, 2004 (1): 15-18
- [15] 谭江, 黎用朝, 潘孝武, 等. 高温天气对水稻开花结实和品质的影响 [J]. 应用与环境生物学报, 2013 (6): 935-940
- [16] Cho J. Double fertilization in *Oryza sativa* L. and development of the endosperm with special reference to the aleurone layer [J]. Bull Nat Inst Agric Sci, 1956, 6: 61-101
- [17] Jagadish S V K, Bahuguna R N, Djanaguiraman M, et al. Implications of high temperature and elevated CO₂ on flowering time in plants [J]. Front Plant Sci, 2016, 7: 913
- [18] 周建霞, 张玉屏, 朱德峰, 等. 高温下水稻开花习性对受精率的影响 [J]. 中国水稻科学, 2014, 28 (3): 297-303
- [19] 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
- [20] Jagadish S V K, Muthurajan R, Oane R, et al. Physiological and proteomic approaches to address heat tolerance during anthesis in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. J Exp Bot, 2010, 61 (1): 143-156
- [21] 张涛, 杨莉, 蒋开锋, 等. 水稻抽穗扬花期耐热性的 QTL 分析 [J]. 分子植物育种, 2008, 6 (5): 867-873
- [22] 盘毅, 罗丽华, 邓化冰, 等. 水稻开花期高温胁迫下的花粉育性 QTL 定位 [J]. 中国水稻科学, 2011, 25 (1): 99-102
- [23] 曹立勇, 赵建根, 占小登, 等. 水稻耐热性的 QTL 定位及耐热性与光合速率的相关性 [J]. 中国水稻科学, 2003, 17 (3): 223-227
- [24] 潘孝武, 李小湘, 黎用朝, 等. 水稻生殖发育期耐热性的分子遗传机制研究进展 [J]. 生物技术通报, 2015, 31 (4): 40-46
- [25] 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
- [26] Ye C, Argayoso M A, Redoña E D, et al. Mapping QTL for heat tolerance at flowering stage in rice using SNP markers [J]. Plant Breeding, 2012, 131 (1): 33-41
- [27] Zhang G L, Chen L Y, Xiao G Y, et al. Bulk segregant analysis to detect QTL related to heat tolerance in rice (*Oryza sativa* L.) using SSR markers [J]. J Integr Agr, 2009, 8 (4): 482-487
- [28] Ye C, 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
- [29] 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
- [30] Xiao Y, Pan Y, Luo L, 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
- [31] Sathishraj R, Bheemanahalli R, Ramachandran M, et al. Capturing heat stress induced variability in spikelet sterility using panicle, leaf and air temperature under field conditions [J]. Field Crops Res, 2015, 190: 10-17
- [32] Matsui T, Kobayasi K, Yoshimoto M, et al. Stability of rice pollination in the field under hot and dry conditions in the riverina region of new south wales, Australia [J]. Plant Prod Sci, 2007, 10 (1): 57-63
- [33] Oort P J V, Saito K, Zwart S J, et al. A simple model for simulating heat induced sterility in rice as a function of flowering time and transpirational cooling [J]. Field Crops Res, 2014, 156 (156): 303-312