

# 外源海藻糖对高温胁迫下穗分化期水稻叶片生理特性及产量的影响

徐鹏<sup>1</sup>, 贺一哲<sup>1</sup>, 方双文<sup>1</sup>, 朱铁忠<sup>1</sup>, 武立权<sup>1,2</sup>, 尤翠翠<sup>1\*</sup>

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

**摘要:** 该研究以耐热型水稻品种 Nagina22 和热敏型水稻品种 YR343 为供试材料, 采用盆栽试验, 设置喷施清水+常温处理(NT0)、喷施清水+穗分化期高温胁迫(HT0), 以及分别喷施 5、10、15、20 mmol·L<sup>-1</sup> 外源海藻糖+高温胁迫(分别记为 HT1、HT2、HT3、HT4) 共 6 个处理, 分析外源海藻糖对高温胁迫下穗分化期水稻叶片叶绿素含量、光合气体交换参数、抗氧化酶活性、渗透调节物质含量、活性氧含量等生理特性, 以及籽粒产量及其构成因素的影响, 为水稻抗热栽培和耐热品种的选育提供理论依据。结果表明: (1) 在高温胁迫下水稻穗分化期, 2 个水稻品种叶片的叶绿素含量、光合气体交换参数及渗透调节物质含量均降低, 叶片 MDA 和 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 含量以及 O<sub>2</sub><sup>-</sup> 的产生速率均上升, 叶片抗氧化酶活性呈先增后降的趋势, 最终显示水稻籽粒产量及其构成因素显著下降。(2) 喷施外源海藻糖能显著增加高温胁迫下穗分化期水稻的每穗粒数、千粒重和结实率, 从而提高籽粒产量, 其中弱势粒千粒重和结实率的增幅高于强势粒, 外源海藻糖最适喷施浓度为 15 mmol·L<sup>-1</sup>。(3) 喷施适宜浓度外源海藻糖可提高水稻叶片叶绿素含量, 促进光合速率, 增强抗氧化酶 SOD、POD、CAT 活性, 增加可溶性糖、可溶性蛋白含量, 降低 MDA、H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 含量以及 O<sub>2</sub><sup>-</sup> 的产生速率, 缓解穗分化期高温胁迫对水稻的伤害而提高产量。研究发现, 在高温胁迫条件下, 水稻穗分化期外源喷施 15 mmol·L<sup>-1</sup> 的海藻糖能够较好地改善水稻叶片光合生理特性, 提高渗透调节能力, 增强抗氧化酶系统活性, 从而提高水稻耐热性和籽粒产量。

**关键词:** 水稻; 穗分化期; 高温胁迫; 外源海藻糖; 叶片生理特性; 产量

**中图分类号:** Q945.78; S511 **文献标志码:** A

## Effects of Exogenous Trehalose on Leaf Physiological Characteristics and Yield of Rice at Panicle Initiation Stage under High Temperature Stress

XU Peng<sup>1</sup>, HE Yizhe<sup>1</sup>, FANG Shuangwen<sup>1</sup>, ZHU Tiezhong<sup>1</sup>, WU Liquan<sup>1,2</sup>, YOU Cuicui<sup>1\*</sup>

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

**Abstract:** In this study, Nagina22 (a heat-resistant rice variety) and YR343 (a heat-sensitive rice variety) were selected as test varieties. Six treatments were set: spray water + normal temperature treatment (NT0), spray water + high temperature stress at panicle initiation stage (HT0), and spray exogenous trehalose + high temperature stress (HT1, HT2, HT3, HT4) at 5, 10, 15, 20 mmol·L<sup>-1</sup>, respectively. The effects of exogenous trehalose on chlorophyll content, photosynthetic gas-exchange parameters, antioxidant enzyme activities, osmotic regulatory substance content, active oxygen content and yield of rice

收稿日期: 2022-11-16; 修改稿收到日期: 2023-02-16

基金项目: 国家自然科学基金(32071946); 安徽省高等学校科学研究项目(2022AH050902)

作者简介: 徐鹏(1997-), 男, 在读硕士研究生, 研究方向为水稻生理生态。E-mail: 3130257393@qq.com

\* 通信作者: 尤翠翠, 讲师, 硕士生导师, 研究方向为水稻生理生态。E-mail: youcuicui516@126.com

during panicle initiation stage under high temperature stress, were analyzed to provide theoretical basis for developing heat-resistant rice cultivation and breeding heat-resistant varieties. The results show that: (1) under high temperature stress at panicle initiation stage, the contents of chlorophyll, photosynthetic gas exchange parameters and osmotic regulatory substances in the leaves of the two rice varieties decreased, while the contents of MDA and  $H_2O_2$  in the leaves, as well as the production rate of  $O_2^-$  increased, and the activities of antioxidant enzymes in the leaves increased first and then decreased; which resulted in a significant decline in the kernels yield and its constituent factors. (2) Application of exogenous trehalose could significantly increase the number of grains per panicles, 1000-grain weight and seed setting rate of rice at panicle initiation stage under high temperature stress, thus improving yield. The 1000-grain weight and seed setting rate of the inferior spikelets were higher than that of the superior spikelets. The optimal concentration of exogenous trehalose was  $15 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ . (3) Exogenous trehalose spray with appropriate concentration can improve the chlorophyll content of rice leaves, promote the photosynthetic rate, enhance the activities of antioxidant enzymes SOD, POD and CAT, increase the contents of soluble sugar and soluble protein, and reduce the contents of MDA,  $H_2O_2$  and the production rate of  $O_2^-$ , so as to alleviate the damage to rice caused by high temperature stress at panicle initiation stage and improve the yield. It was found that exogenous application of  $15 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  trehalose could improve the photosynthetic physiological characteristics of rice leaves, enhance osmotic regulation ability, enhance the activity of antioxidant enzyme system, and thus improve the heat resistance and grain yield of rice under high temperature stress at the panicle initiation stage. The results can provide a theoretical basis for developing heat-resistant cultivation and breeding of heat-resistant rice varieties.

**Key words:** rice; panicle initiation stage; high temperature stress; exogenous trehalose; leaves physiological characteristics; yield

水稻(*Oryza sativa* L.)是重要的粮食作物,保障其产量是维护粮食安全的重要举措<sup>[1]</sup>。随着工业化的发展,温室效应逐渐加剧,因全球气候变暖所导致的高温天气已成为限制水稻实现高产的重要因素<sup>[2]</sup>。花期是水稻对高温最敏感的时期,在生产过程中,一些地区会通过推迟播种时间来避开花期高温,但却增加了穗分化期遭遇高温天气的风险<sup>[3]</sup>。穗分化期是水稻生长发育的关键时期,若此时遭遇高温易造成水稻减产<sup>[4-5]</sup>。因此,如何缓解水稻穗分化期高温所带来的减产问题已成为目前研究的重点和热点,开展相关研究意义重大。

海藻糖是一种非还原性双糖,广泛存在于自然界各种生物中,它在生物体内的重要作用使得它具有“生命之糖”的美誉。海藻糖主要参与植物的非生物胁迫响应。李金花等<sup>[6]</sup>研究表明,通过添加外源海藻糖可以保护逆境胁迫下生物体中蛋白质等大分子结构和功能的稳定,维持生物体正常的生命活动。植物体内海藻糖的积累还可提高光合作用及抗氧化能力<sup>[7-8]</sup>,如庞椿朋等<sup>[9]</sup>研究发现  $40 \text{ }^\circ\text{C}$  高温处理下,外源喷施海藻糖能显著提高番茄叶片的叶绿素含量及净光合速率,显著降低了叶片丙二醛(MDA)含量。在玉米中,外源喷施海藻糖显著提高了干旱条件下玉米幼苗根系的抗氧化活性<sup>[10]</sup>。在水稻中,李

佳馨等<sup>[11]</sup>发现干旱条件下外源喷施海藻糖显著增强了稻种的抗氧化能力,进而提高了稻种的萌发率。邹德堂等<sup>[12]</sup>发现碱胁迫下外源喷施海藻糖提高了水稻幼苗的抗氧化酶活性,降低了MDA含量。然而,目前关于穗分化期高温胁迫下海藻糖调控水稻叶片生理特性及产量的研究依然甚少。

本研究选用耐热性不同的水稻品种为材料,探讨喷施不同浓度海藻糖对穗分化期高温胁迫下水稻产量及叶片生理特性的影响,进而分析这些变化与水稻抗高温能力的关系,以期通过施用外源海藻糖缓解水稻穗分化期高温热害提供参考。

## 1 材料和方法

### 1.1 供试材料

供试水稻品种 Nagina22(N22)为国际公认的耐高温品种;YR343为热敏感品种(安徽某公司选育,连续多年试验表现出对高温敏感)。两水稻品种生育期相近,全生育期均为 130 d 左右。

### 1.2 试验地概况

试验于 2022 年 5 月 18 日—9 月 29 日在安徽农业大学皖中综合试验站( $117.23^\circ\text{E}$ ,  $31.48^\circ\text{N}$ )以及安徽农业大学人工气候室进行,试验用土为安徽省庐江县郭河镇多年种植的稻田土(典型沙壤土),

有机质含量  $28.76 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ , 碱解氮、有效磷和速效钾含量分别为  $62.45$ 、 $14.66$  及  $222 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ , 土壤 pH 值为  $6.78$ 。

### 1.3 材料培养与处理

试验采用盆栽方式, 盆高  $35 \text{ cm}$ , 盆内径  $20 \text{ cm}$ , 盆内装磨碎过筛土  $13 \text{ kg}$ , 于 5 月 18 日播种育秧, 6 月 7 日移栽于盆钵中, 每盆 3 穴, 每穴 1 苗。全生育期每盆施尿素、 $\text{Ca}(\text{H}_2\text{PO}_4)_2$  和  $\text{KCl}$  分别为  $4.0$ 、 $2.0$ 、 $2.7 \text{ g}$ , 尿素按基肥: 穗肥为  $6:4$  的比例分期施用,  $\text{Ca}(\text{H}_2\text{PO}_4)_2$  全部作基肥,  $\text{KCl}$  按基肥: 穗肥为  $5:5$  的比例分期施用。

试验在水稻穗分化期(倒一叶心将抽出时)进行喷施处理。共设置 6 个处理, 分别为喷施清水+常温处理(NT0); 喷施清水+高温处理(HT0); 其余分别为喷施  $5$ 、 $10$ 、 $15$ 、 $20 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  外源海藻糖+高温处理, 分别记为 HT1、HT2、HT3、HT4。其中, 常温处理为白天(8:00—18:00)  $32 \text{ }^\circ\text{C}$ , 夜间(18:00—次日 8:00)  $25 \text{ }^\circ\text{C}$ ; 高温处理为白天(8:00—18:00)  $38 \text{ }^\circ\text{C}$ , 夜间(18:00—次日 8:00)  $30 \text{ }^\circ\text{C}$ 。所有处理的光照度白天均为  $14\ 000 \text{ Lx}$ , 晚上为  $0 \text{ Lx}$ ; 相对湿度白天为  $75\%$ , 夜间为  $80\%$ 。每个品种每个处理各设置 10 盆, 共计 120 盆, 连续温度处理 9 d(花粉母细胞形成至花粉充实期, 此时为水稻穗分化期对高温最敏感时段)。各品种各处理水稻叶面早、中、晚各喷施 1 次, 至叶片正反面均湿润(小水珠将要落下)。每  $100 \text{ mL}$  溶液含有  $0.02 \text{ mL}$  吐温-20, 喷施完第 2 天将水稻盆栽移至人工气候室进行高温处理。因 2022 年安徽夏季遭遇高温天气, 因此在温度处理完成后将各处理水稻移至人工气候室常温处理下直至成熟。

### 1.4 测定项目与方法

**1.4.1 籽粒产量及其构成因素** 在水稻成熟期, 随机取各处理 90 穗, 分别考察其每穗粒数、千粒重及结实率, 并对每盆进行测产。千粒重和结实率的考察需区分强/弱勢粒, 定义穗顶部 3 个一次枝梗上的籽粒为强势粒(superior spikelets, SS), 穗基部 3 个一次枝梗上的二次枝梗着生的籽粒为弱勢粒(inferior spikelets, IS)。

**1.4.2 叶片光合气体交换参数** 采用 LI-6400 便携式光合仪(美国, Li-COR 公司), 于高温处理第 9 天上午 9:00—11:30 测定水稻剑叶的净光合速率( $P_n$ )、气孔导度( $G_s$ )、胞间  $\text{CO}_2$  浓度( $C_i$ )、蒸腾速率( $T_r$ ), 每个处理随机选择 5 片剑叶测定。

**1.4.3 叶片生理指标** 分别于高温处理的第 1、3、5、7、9 天 18:00 后取水稻叶片置液氮冷冻后放入

$-80 \text{ }^\circ\text{C}$  冰箱保存, 用于各项生理指标的测定。其中, 叶绿素含量采用丙酮提取法测定; 超氧化物歧化酶(SOD)的活性用 NBT 光化还原法测定, 过氧化物酶(POD)的活性采用愈创木酚氧化法测定, 过氧化氢酶(CAT)的活性采用紫外吸收法测定; 可溶性糖含量采用蒽酮比色法测定, 可溶性蛋白含量采用考马斯亮蓝 G-250 染色法测定; MDA 含量采用酸性硫代巴比妥酸法测定; 过氧化氢( $\text{H}_2\text{O}_2$ )含量采用高锰酸钾法测定; 超氧阴离子( $\text{O}_2^-$ )产生速率采用羟胺氧化的方法测定<sup>[13-14]</sup>。

### 1.5 数据处理

采用 Excel 2019 软件和标准方差分析(ANOVA)进行数据处理和统计学分析, 均值间差异显著性采用 SPSS 24.0 最小显著差异(LSD)法进行检验。

## 2 结果与分析

### 2.1 外源海藻糖对高温胁迫下穗分化期水稻产量及其构成因素的影响

由表 1 可知, 与 NT0 相比, HT0 处理下 N22 和 YR343 的每穗粒数、强势粒和弱勢粒的千粒重、结实率以及每盆产量均显著降低。喷施不同浓度海藻糖处理均能不同程度地提高高温胁迫下水稻籽粒产量及其构成因素, 且均随着海藻糖处理浓度的增加而先升高后降低, 并均以 HT3 处理的效果最为显著。与 HT0 处理相比, 在 HT3 处理下, N22 和 YR343 的每穗粒数分别显著提高  $16.1\%$  和  $21.4\%$ , 每盆产量分别显著提高了  $17.8$  和  $12.5 \text{ g}$ 。同时, HT3 处理下 N22 强、弱勢粒结实率则较 HT0 分别显著提高了  $35.4\%$  和  $39.9\%$ , 千粒重分别显著提高了  $5.2\%$  和  $9.2\%$ ; HT3 处理下 YR343 的强、弱勢粒结实率较 HT0 分别显著提高了  $35.9\%$  和  $46.8\%$ , 而其千粒重则分别显著提高了  $18.7\%$  和  $24.1\%$ 。另外, 进一步对粒位间比较发现, 喷施海藻糖处理对高温胁迫下穗分化期弱勢粒灌浆状况改善效果优于强势粒。喷施  $15 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  海藻糖(HT3 处理)的增产效果最好。

### 2.2 外源海藻糖对高温胁迫下穗分化期水稻光合气体交换参数的影响

表 2 显示, 与 NT0 相比, HT0 处理下两水稻品种的  $P_n$ 、 $G_s$ 、 $C_i$  以及  $T_r$  均显著降低; 与 HT0 相比, HT3 处理下 N22 和 YR343 的  $P_n$ 、 $G_s$ 、 $C_i$  和  $T_r$  均显著升高, 上升幅度分别为  $19.3\%$ 、 $39.0\%$ 、 $13.0\%$ 、 $10.2\%$  和  $26.5\%$ 、 $13.8\%$ 、 $13.9\%$ 、 $12.2\%$ 。同时, 品种间比较发现, HT3 处理下 N22 的  $P_n$ 、 $C_i$ 、 $T_r$  这 3

表 1 外源海藻糖对高温胁迫下穗分化期水稻籽粒产量及其构成因素的影响

Table 1 Effects of exogenous trehalose on rice kernels yield and its constituent factors at panicle initiation stage under high temperature stress

品种 Variety	处理 Treatment	每穗粒数 Grains per panicle	千粒重 1000-Grain weight/g		结实率 Seed setting rate/%		每盆产量 Yield per pot/g
			强势粒 SS	弱势粒 IS	强势粒 SS	弱势粒 IS	
N22	NT0	103±1.7a	19.1±0.2a	16.8±0.2a	93.3±2.0a	88.9±0.3a	42.1±0.6a
	HT0	87±4.7c	17.3±0.1d	15.2±0.2d	50.9±3.1e	45.1±1.0e	16.9±1.1e
	HT1	91±2.1bc	17.3±0.2cd	15.5±0.1c	53.5±0.6de	55.4±2.5d	20.4±1.1d
	HT2	94±2.5b	17.6±0.1c	16.2±0.1b	59.2±1.2c	57.8±1.2cd	27.9±1.1c
	HT3	101±2.5a	18.2±0.2b	16.6±0.1a	68.9±1.5b	63.1±1.7b	34.7±1.2b
	HT4	94±3.2b	17.4±0.1cd	16.3±0.1b	58.2±4.9cd	59.1±1.1c	28.2±2.2c
YR343	NT0	182±3.5a	26.3±0.2a	23.9±1.2a	82.8±0.5a	73.9±1.5a	89.3±1.4a
	HT0	145±4.2c	18.2±0.1f	14.1±0.2d	23.1±0.8d	18.6±0.6d	12.6±0.5e
	HT1	159±3.6b	18.8±0.2e	16.1±0.3c	26.9±2.1c	22.2±1.2c	17.1±0.6d
	HT2	173±9.6a	19.2±0.2d	17.2±0.1b	30.3±0.9b	25.9±0.6b	22.3±1.7c
	HT3	176±2.6a	21.6±0.6b	17.5±0.5b	31.4±0.9b	27.3±1.1b	25.1±0.9b
	HT4	162±2.1b	20.2±0.2c	17.3±0.1b	30.3±1.1b	27.6±0.6b	22.1±0.6c

注:数据为平均值±标准差(SD);同一品种不同小写字母表示处理间在 0.05 水平差异显著( $P<0.05$ )。下同

Note: Data are mean±SD, and different normal letters within the same variety indicate significant differences among treatments at 0.05 level ( $P<0.05$ ). The same as below

表 2 外源海藻糖对穗分化期高温胁迫下水稻光合气体交换参数的影响

Table 2 Effects of exogenous trehalose on photosynthetic gas-exchange parameters of rice under high temperature stress at panicle initiation stage

品种 Variety	处理 Treatment	净光合速率 $P_n/(\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1})$	气孔导度 $G_s/(\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1})$	胞间 $\text{CO}_2$ 浓度 $C_i/(\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1})$	蒸腾速率 $T_r/(\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1})$
N22	NT0	12.5±0.36a	0.68±0.07a	348±8.89a	6.49±0.31a
	HT0	8.8±0.75c	0.41±0.02c	284±11.51c	5.31±0.12c
	HT3	10.5±0.52b	0.57±0.02b	321±10.50b	5.85±0.06b
YR343	NT0	10.3±0.96a	0.51±0.04a	305±7.37a	5.73±0.11a
	HT0	6.8±0.53c	0.29±0.03b	238±5.57c	4.52±0.25c
	HT3	8.6±0.32b	0.33±0.02b	271±7.23b	5.07±0.14b

项指标的提升幅度低于 YR343,但  $G_s$  的提升幅度却高于 YR343。

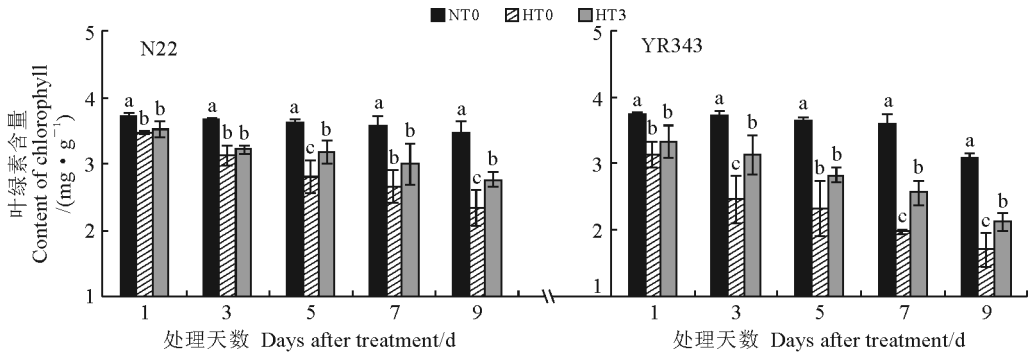
### 2.3 外源海藻糖对高温胁迫下穗分化期水稻叶片叶绿素含量的影响

如图 1 所示,与 NT0 处理相比,N22 和 YR343 叶片的叶绿素含量在 HT0 处理不同时期均显著下降,且下降幅度随着处理时间逐渐增大,于高温处理第 9 天时分别达到 32.7% 和 44.9%。同时,与 HT0 处理相比,HT3 处理均不同程度地提高了两品种水稻叶片中的叶绿素含量;N22 在 HT3 处理期间一直保持着较高的叶绿素含量,在处理第 9 天时叶片叶绿素含量相较于 HT0 处理显著提高

18.2%;YR343 的叶绿素含量在 HT3 处理下也均高于同时期的 HT0 处理,在处理第 9 天时显著提升 24.5%。可见,在 HT3 处理下,YR343 叶片中的叶绿素含量增加幅度更为明显,但是在高温处理的过程中,N22 相较于 YR343 始终保持着较高的叶绿素含量水平。

### 2.4 外源海藻糖对高温胁迫下穗分化期水稻叶片抗氧化酶活性的影响

由图 2 可知,与 NT0 处理相比,HT0 处理下 N22 和 YR343 的 SOD、POD 以及 CAT 活性呈现出先升后降的趋势,且 SOD、POD 活性变化多达到显著水平,而 CAT 活性始终无显著变化。在 HT3



竖线代表均值±标准差,同一处理天数内不同字母表示处理间在 0.05 水平差异显著 ( $P < 0.05$ )。下同

图 1 外源海藻糖对高温胁迫下穗分化期水稻叶片叶绿素含量的影响

The vertical bars indicate mean±standard deviation (SD); Different letters on the same treatment day indicate significant difference among treatments at 0.05 level ( $P < 0.05$ ). The same as below

Fig. 1 Effects of exogenous trehalose on the content of chlorophyll in rice leaves under high temperature stress at panicle initiation stage

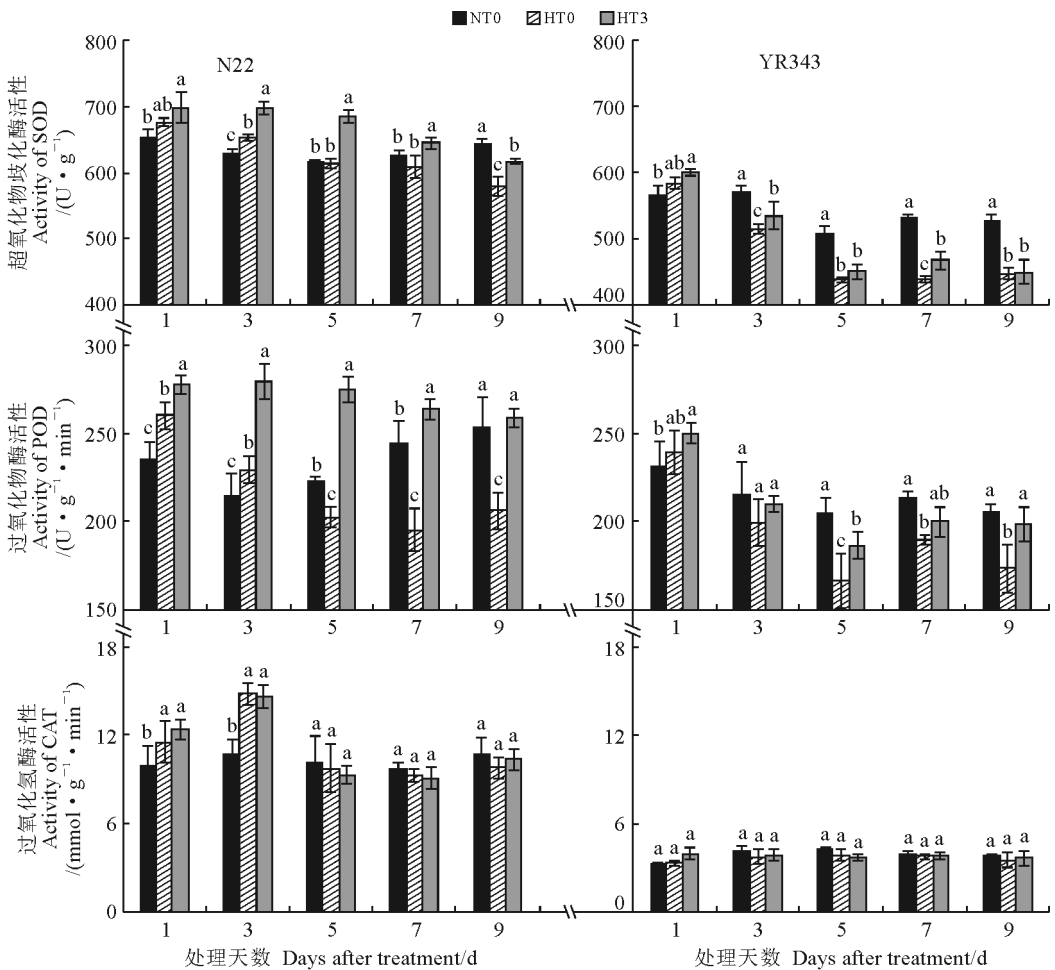


图 2 外源海藻糖对高温胁迫下穗分化期水稻叶片抗氧化酶活性的影响

Fig. 2 Effects of exogenous trehalose on the activities of antioxidant enzymes in rice leaves under high temperature stress at panicle initiation stage

处理下,N22 的 SOD 活性在整个处理期间均高于同期 HT0 处理,且除处理第 1 天外增幅均达到显著水平,在处理第 5 天时增幅达到 11.81%;POD 活性在

处理期间均显著高于同期 HT0 处理,增幅明显大于 SOD 活性,并于处理第 3 天时达到最大值,此时比 HT0 处理显著增加 21.9%;CAT 活性在处理期

间与 HT0 处理均无显著差异。同时, YR343 叶片中的 SOD 和 POD 活性也均比同期 HT0 处理不同程度提高, 但仅在个别时期增幅达到显著水平, 其 CAT 活性则始终未出现显著变化。另外, 通过进一步品种间比较发现, 在穗分化期高温胁迫下, 耐热型品种 N22 较于 YR343 均保持着较高的抗氧化酶活性, 在 HT3 处理下 N22 叶片中 3 种抗氧化酶活性的提升幅度也高于同时期的 YR343, 但 N22 以及 YR343 的 CAT 活性的增幅均未达到显著水平。

### 2.5 外源海藻糖对高温胁迫下穗分化期水稻叶片渗透调节物质含量的影响

图 3 显示, 与 NT0 相比, HT0 处理下两水稻品种叶片中的可溶性糖含量均呈现先升后降趋势, 除第 1 天外均不同程度降低, 并在处理第 7~9 天均显著降低, 且 YR343 降幅更大; N22 叶片的可溶性蛋白含量除第 1 天上升外均不同程度下降, YR343 则持续显著下降。在 HT3 处理下, N22 叶片中的可溶性糖和可溶性蛋白含量均比 HT0 不同程度上升, 且分别于第 5 和第 3 天开始皆显著高于同期 HT0 处理, 其可溶性糖和可溶性蛋白含量于处理第 9 天分别比同期 HT0 处理显著增加 20.6% 和 17.7%。同时, HT3 处理也提高了 YR343 叶片中的可溶性糖及可溶性蛋白含量, 且分别于处理第 3 天和第 1 天开始显著高于同期 HT0 处理, 其于

处理第 9 天时分别比同期 HT0 处理显著提高 69.6% 和 65.6%。可见, 在 HT3 处理下, YR343 叶片可溶性蛋白和可溶性糖对于海藻糖的敏感性均要高于 N22, 但是在高温胁迫处理的过程中 N22 一直保持着较高的可溶性糖以及可溶性蛋白含量。

### 2.6 外源海藻糖对高温胁迫下穗分化期水稻叶片丙二醛含量的影响

从图 4 可知, 与 NT0 处理相比, HT0 处理显著提高了各个时期两水稻品种叶片中的 MDA 含量, 且 YR343 的增幅明显大于 N22。与 HT0 处理相比, HT3 处理显著降低了 N22 和 YR343 叶片中的 MDA 含量, N22 和 YR343 在处理第 1~9 天的降幅分别为 12.0%~21.7% 和 4.5%~12.1%, 除处理第 5 天外, YR343 降幅程度均低于同时期 N22。另外, 在品种间比较发现, N22 叶片中 MDA 含量在 HT3 和 HT0 处理下一直保持着较低水平, 这可能正是 N22 具有更强耐热性的原因之一。

### 2.7 外源海藻糖对高温胁迫下穗分化期水稻叶片过氧化氢含量及超氧阴离子产生速率的影响

从图 5 来看, 与 NT0 处理相比, HT0 处理下两水稻品种叶片中  $H_2O_2$  含量均显著增加, 且 YR343 的含量更高增加幅度更大, N22 和 YR343 增幅在处理第 9 天时分别达到 27.03% 和 108.74%; 与 HT0 相比较, N22 和 YR343 叶片中的  $H_2O_2$  含量在 HT3

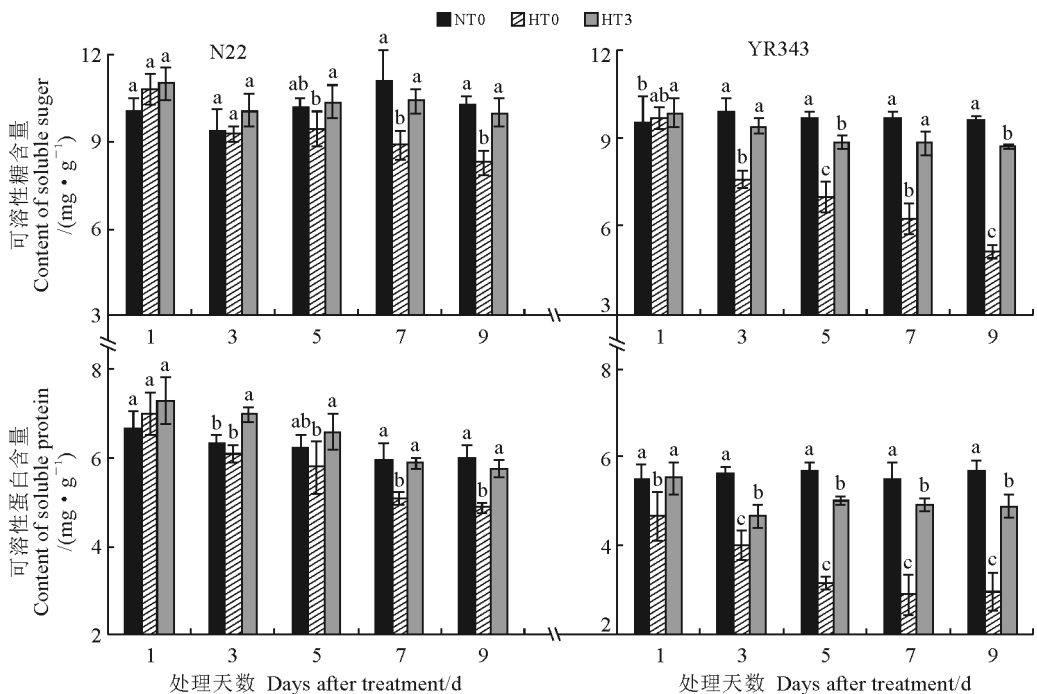


图 3 穗分化期高温胁迫下外源海藻糖对水稻叶片渗透调节物质含量的影响

Fig. 3 Effects of exogenous trehalose on the contents of osmotic regulatory substances in rice leaves under high temperature stress at panicle initiation stage

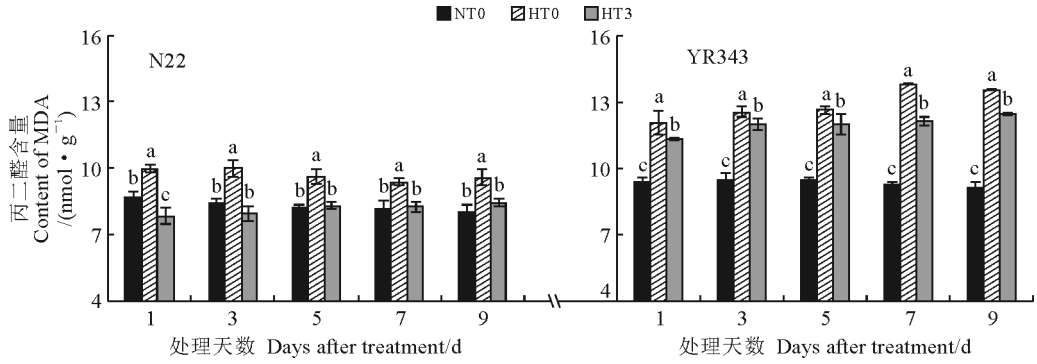


图 4 外源海藻糖对穗分化期高温胁迫下水稻叶片丙二醛含量的影响

Fig. 4 Effects of exogenous trehalose on the content of MDA in rice leaves under high temperature stress at panicle initiation stage

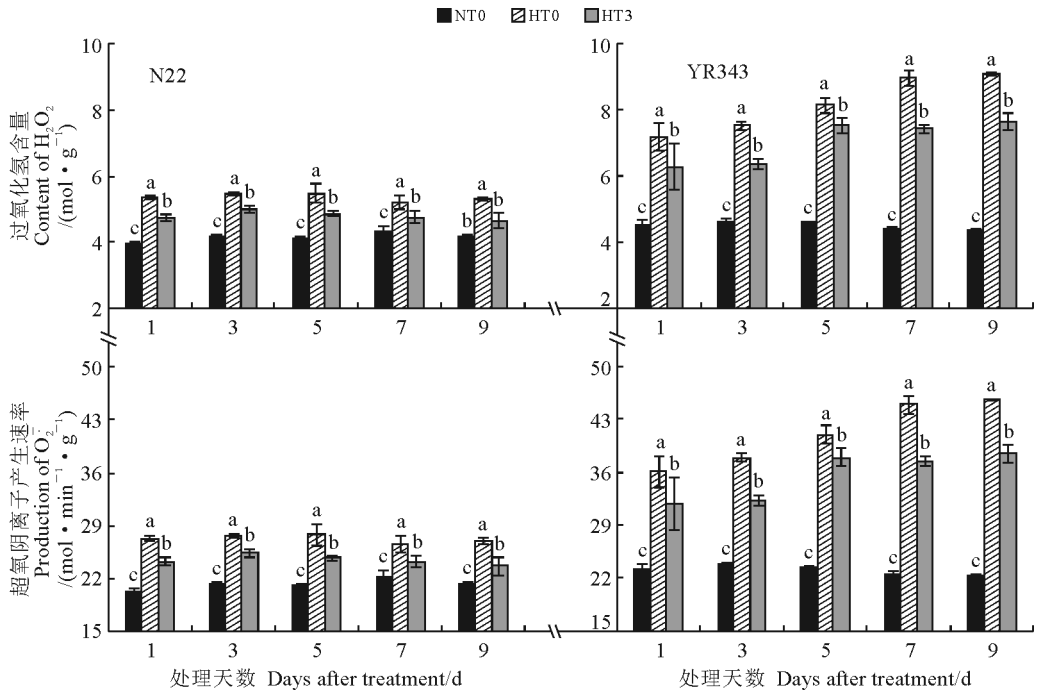


图 5 外源海藻糖对穗分化期高温胁迫下水稻叶片过氧化氢含量及超氧阴离子产生速率的影响

Fig. 5 Effects of exogenous trehalose on the content of  $H_2O_2$  and production rate of  $O_2^-$  in rice leaves under high temperature stress at panicle initiation stage

处理下均显著降低,两者在处理第 9 天的降幅分别为 12.6% 和 15.9%;品种间比较发现,在 HT3 处理下,YR343 叶片中  $H_2O_2$  的整体降幅大于 YR343,但整个处理期间 N22 叶片中均保持着较低的  $H_2O_2$  含量。同时,与 NT0 处理相比,HT0 处理下两水稻品种叶片中的  $O_2^-$  的产生速率均显著大幅度增高,且 YR343 增加幅度更大;与 HT0 相比较,N22 和 YR343 叶片中  $O_2^-$  的产生速率在 HT3 处理下均显著降低,在处理第 9 天时降幅分别为 12.1% 和 15.6%;品种间比较发现,在 HT3 处理下,YR343 叶片中  $O_2^-$  产生速率整体降幅大于 N22,但整个处

理期间 N22 叶片中均保持着较低的  $O_2^-$  产生速率。因此,在高温胁迫过程中,N22 受到的过氧化伤害较轻,这可能是 N22 具有更强耐热性的重要原因。

### 3 讨论

#### 3.1 外源喷施海藻糖对水稻叶片光合特性的影响

光合作用是维持作物生长发育的关键生理活动,水稻穗分化期只有进行正常的光合作用才能维持糖代谢水平的稳定,从而保证水稻稳产<sup>[15-17]</sup>。甄博等<sup>[18]</sup>研究发现水稻孕穗期 38 °C 高温胁迫会使光合特性受到影响,其  $P_n$ 、 $G_s$ 、 $C_i$ 、 $T_r$  以及叶绿素含量

均呈下降趋势并最终导致水稻减产。本研究也发现类似现象,在穗分化期 38 °C 高温胁迫下,两水稻品种叶片的  $P_n$ 、 $G_s$ 、 $C_i$ 、 $T_r$  以及叶绿素含量均显著下降,两品种水稻的产量及其构成因素也均显著降低,且热敏感品系 YR343 所受影响大于耐高温品系 N22。因此,可推断光合作用减弱是导致水稻减产的原因之一。通常情况下,植物叶片中的叶绿素含量与光合作用关系密切,较高的叶绿素含量是植物拥有较强光合作用的保证<sup>[19-20]</sup>。Shahbaz 等<sup>[21]</sup> 研究发现外源喷施海藻糖提高了盐胁迫下水稻的叶绿素含量,并增强了其逆境下的光合能力。Zhao 等<sup>[22]</sup> 发现高温胁迫下,外源海藻糖对于改善芍药的叶绿体结构以及提高光合作用具有显著效果。因此穗分化期高温胁迫下外源喷施海藻糖可能通过提高叶片中的叶绿素含量进而提高水稻光合能力并最终实现增产,其中弱势粒的提升幅度高于强势粒。耐高温品系 N22 保持较高的叶绿素含量以及光合能力可能正是其在高温胁迫下保持较高产量的原因之一。

### 3.2 外源喷施海藻糖对水稻叶片抗氧化能力的影响

维护作物叶片生理平衡是保证其产量稳定的关键因素之一。研究发现非生物逆境易导致水稻等作物叶片生理失衡,并对产量造成威胁<sup>[23-25]</sup>。海藻糖因其特殊结构(由  $\alpha$ 、 $\alpha$ -1,1-糖苷键连接的两葡萄糖分子)对各种环境变化的感知不敏感,因此具有了良好的抗逆效果。在植物遭遇逆境时,海藻糖可通过提高抗氧化能力以及维持渗透压平衡等形式来增强植物的抗逆能力<sup>[26-28]</sup>。

SOD、POD、CAT 是 3 种重要的抗氧化酶,对清除逆境下植物体内活性氧等有害物质具有重要作用<sup>[29]</sup>。谢晓金等<sup>[30]</sup> 研究发现花期高温胁迫处理下水稻叶片中 SOD 活性呈现先升后降趋势。本研究也发现了这一规律,穗分化期高温胁迫下两水稻品种叶片中抗氧化酶活性均呈现出先升后降趋势,耐高温品系 N22 相较于热敏感品系 YR343 一直保持着更高的抗氧化酶活性。王迪等<sup>[31]</sup> 研究发现高温胁迫下喷施海藻糖可通过提高抗氧化酶活性来增强

小麦幼苗的耐热性。本研究发现高温胁迫下喷施 15 mmol · L<sup>-1</sup> 的外源海藻糖显著提高了水稻叶片中的抗氧化酶活性,并因此提升了水稻产量。但外源喷施海藻糖处理下,N22 叶片中抗氧化酶活性的提升并不明显且产量在高温处理下也出现显著下降,这说明 N22 对穗分化期高温的抵抗能力有限,此结论与宋有金等<sup>[32]</sup> 的研究结果相似。

可溶性糖和可溶性蛋白是两种重要的渗透调节物质,Shahbaz 等<sup>[21]</sup> 研究发现外源喷施海藻糖可显著提高盐胁迫下水稻中渗透调节物质含量。本研究结果也发现穗分化期高温胁迫下外源喷施 15 mmol · L<sup>-1</sup> 的海藻糖能够显著增加两水稻品种叶片中的可溶性糖和可溶性蛋白含量,并且 N22 在处理期间一直保持着较高的可溶性糖和可溶性蛋白含量。逆境下 MDA、H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 以及 O<sub>2</sub><sup>-</sup> 的积累会降低水稻的抗氧化能力,从而对水稻的生长发育造成不良影响<sup>[33]</sup>。陈文康等<sup>[34]</sup> 研究发现高温下外源喷施海藻糖有显著缓解膜脂过氧化物积累的作用。在本研究中,外源喷施海藻糖降低了两水稻品种的 MDA 和 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 含量以及 O<sub>2</sub><sup>-</sup> 的产生速率,N22 在高温胁迫处理期间保持着较低的 MDA 和 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 含量以及 O<sub>2</sub><sup>-</sup> 产生速率,这可能是其在高温胁迫下能保持较高产量的原因之一,但具体机制还需深入研究。

## 4 结 论

在水稻穗分化期高温胁迫条件下,喷施适宜浓度外源海藻糖可对穗分化期高温热害起有效缓解作用,其中喷施 15 mmol · L<sup>-1</sup> 的海藻糖处理效果最为显著。这可能是由于喷施海藻糖首先可以显著提高水稻叶片的叶绿素含量,提高植株的光合效率,进而促进植株的生长;其次,可以提高叶片中抗氧化酶类活性,有效清除活性氧自由基等过氧化物,缓解高温胁迫造成的过氧化伤害,进而促进水稻产量的提升。本研究结果为水稻穗分化期高温热害的防控及调控措施提供了新的选择。

### 参考文献:

[1] 何旋清,黄凤凰,余敏祥,等. 水稻粒长新基因 *GL12-1* 定位与利用分析[J]. 西北植物学报, 2022, 42(8): 1 301-1 306.  
HE N Q, HUANG F H, YU M X, *et al.* Genetic identification and utilization of a novel rice grain length gene *GL12-1* [J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2022, 42

(8): 1 301-1 306.

[2] RABARA R C, MSANNE J, BASU S, *et al.* Coping with inclement weather conditions due to high temperature and water deficit in rice: An insight from genetic and biochemical perspectives [J]. *Physiologia Plantarum*, 2020, 172 (2): 487-504.



- [3] 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.
- [4] 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.
- CHEN Y H, WANG Y L, ZHU D F, *et al.* Mechanism of exogenous brassinolide in alleviating high temperature injury at panicle initiation stage in rice[J]. *Chinese Journal of Rice Science*, 2019, **33**(5): 457-466.
- [5] 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.
- SHANG R X, YU X, YOU C C, *et al.* Adaptation physiological mechanism of rice under dual stress of drought and high temperature in booting stage[J]. *Journal of Gansu Agricultural University*, 2019, **54**(6): 39-46+54.
- [6] 李金花, 张春艳, 刘浩, 等. 海藻糖的特性及其在植物抗性中的应用[J]. 江西农业学报, 2011, **23**(6): 25-27.
- LI J H, ZHANG C Y, LIU H, *et al.* Characteristics of trehalose and its application in improving stress tolerance of plants[J]. *Acta Agriculturae Jiangxi*, 2011, **23**(6): 25-27.
- [7] PELLNY T K, GHANNOUM O, CONROY J P, *et al.* Genetic modification of photosynthesis with *E. coli* genes for trehalose synthesis[J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2004, **2**(1): 71-82.
- [8] 李佳馨, 李霞, 谢寅峰. 外源海藻糖增强高表达转玉米 C<sub>4</sub> 型 PEPC 水稻耐旱性的机制[J]. 植物学报, 2021, **56**(3): 296-314.
- LI J X, LI X, XIE Y F. Mechanism on drought tolerance enhanced by exogenous trehalose in C<sub>4</sub>-PEPC rice[J]. *Chinese Bulletin of Botany*, 2021, **56**(3): 296-314.
- [9] 庞椿朋, 叶亮, 马健, 等. 海藻糖对高温下番茄幼苗叶片光合作用的调控作用[J]. 江苏农业科学, 2017, **45**(21): 143-146.
- PANG C P, YE L, MA J, *et al.* Regulation of trehalose on photosynthesis of tomato seedling leaves at high temperature[J]. *Jiangsu Agricultural Sciences*, 2017, **45**(21): 143-146.
- [10] 叶玉秀, 陆大雷, 王飞兵, 等. 干旱胁迫下外源海藻糖对糯玉米幼苗生理特性的影响[J]. 玉米科学, 2020, **28**(3): 80-86.
- YE Y X, LU D L, WANG F B, *et al.* Effects of exogenous trehalose on physiological characteristics in waxy maize seedlings under drought stress[J]. *Journal of Maize Sciences*, 2020, **28**(3): 80-86.
- [11] 李佳馨, 谢寅峰, 李霞, 等. 海藻糖对转 C<sub>4</sub> 型 PEPC 水稻种子萌发耐旱性的影响[J]. 核农学报, 2021, **35**(12): 2 879-2 892.
- LI J X, XIE Y F, LI X, *et al.* Effects of trehalose on seed germination of C<sub>4</sub>-PEPC transgenic rice for drought tolerance[J]. *Journal of Nuclear Agricultural Sciences*, 2021, **35**(12): 2 879-2 892.
- [12] 邹德堂, 王烁, 孙健, 等. 外源海藻糖对碱胁迫下不同品种水稻幼苗生长及生理特性的影响[J]. 东北农业大学学报, 2020, **51**(6): 1-9.
- ZOU D T, WANG S, SUN J, *et al.* Effect of exogenous trehalose on seedling growth and physiological characteristics of different rice varieties under alkali stress[J]. *Journal of Northeast Agricultural University*, 2020, **51**(6): 1-9.
- [13] 张宪政, 陈凤玉. 植物生理学实验技术[M]. 沈阳: 辽宁科学技术出版社, 1994.
- ZHANG X Z, CHEN F Y. *Experimental Technology of Plant Physiology*[M]. Shenyang: Liaoning Science and Technology Press, 1994.
- [14] 李合生. 植物生理生化实验原理和技术[M]. 北京: 高等教育出版社, 2000.
- LI H S. *Principles and Techniques of Plant Physiological and Biochemical Experiments*[M]. Beijing: Higher Education Press, 2000.
- [15] 马凤仪, 赵宝平, 张茹, 等. 燕麦植株生长及叶片生理活性对土壤镉胁迫的响应[J]. 西北植物学报, 2022, **42**(8): 1 347-1 354.
- MA F Y, ZHAO B P, ZHANG R, *et al.* Response of oat plant growth and leaf physiological activity to soil cadmium stress[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2022, **42**(8): 1 347-1 354.
- [16] XU G W, ZHAO X H, JIANG M M, *et al.* Nitrogen forms and irrigation regimes interact to affect rice yield by regulating the source and sink characteristics[J]. *Agronomy Journal*, 2021, **113**(5): 4 022-4 036.
- [17] 姚佳瑜, 于吉祥, 王志琴, 等. 水稻内源油菜素甾醇对施氮量的响应及其对颖花退化的调控作用[J]. 作物学报, 2021, **47**(5): 894-903.
- YAO J Y, YU J X, WANG Z Q, *et al.* Response of endogenous brassinosteroids to nitrogen rates and its regulatory effect on spikelet degeneration in rice[J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2021, **47**(5): 894-903.
- [18] 甄博, 郭瑞琪, 周新国, 等. 孕穗期高温与涝对水稻光合特性和产量的影响[J]. 灌溉排水学报, 2021, **40**(4): 45-51.
- ZHEN B, GUO R Q, ZHOU X G, *et al.* The effects of thermal and waterlogging stresses at booting stage on photosynthesis and yield of rice[J]. *Journal of Irrigation and Drainage*, 2021, **40**(4): 45-51.
- [19] 李方舟, 张海生, 杨婷婷, 等. 大豆鼓粒期叶片荧光参数与叶绿素含量的关系[J]. 核农学报, 2022, **36**(12): 2 519-2 527.
- LI F Z, ZHANG H S, YANG T T, *et al.* Relationship between fluorescence parameters and chlorophyll content in soybean leaves at pod filling stage[J]. *Journal of Nuclear Agricultural Sciences*, 2022, **36**(12): 2 519-2 527.
- [20] GUJJAR R S, BANYEN P, CHUEKONG W, *et al.* A synthetic cytokinin improves photosynthesis in rice under drought stress by modulating the abundance of proteins related to stomatal conductance, chlorophyll contents, and rubi-

- sco activity [J]. *Plants* (Basel, Switzerland), 2020, **9** (9): E1106.
- [21] SHAHBAZ M, ABID A, MASOOD A, *et al.* Foliar-applied trehalose modulates growth, mineral nutrition, photosynthetic ability, and oxidative defense system of rice (*Oryza sativa* L.) under saline stress[J]. *Journal of Plant Nutrition*, 2017, **40**(4): 584-599.
- [22] ZHAO D Q, LI T T, HAO Z J, *et al.* Exogenous trehalose confers high temperature stress tolerance to herbaceous peony by enhancing antioxidant systems, activating photosynthesis, and protecting cell structure[J]. *Cell Stress and Chaperones*, 2019, **24**(1): 247-257.
- [23] 张灵巧, 朱梦婷, 彭 颖, 等. 麦冬和青绿薹草对土壤苯并[a]芘的去除率及叶片生理响应特征[J]. *西北植物学报*, 2022, **42**(7): 1 198-1 207.
- ZHANG L Q, ZHU M T, PENG Y, *et al.* Removal rate of benzo[a]pyrene from soil and characteristics of leaf physiological response by ophiopogon japonicus and carex breviculmis[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2022, **42**(7): 1 198-1 207.
- [24] BAMAGOOS A, ALHARBY H, FAHAD S. Biochar coupling with phosphorus fertilization modifies antioxidant activity, osmolyte accumulation and reactive oxygen species synthesis in the leaves and xylem sap of rice cultivars under high-temperature stress[J]. *Physiology and Molecular Biology of Plants*, 2021, **27**(9): 2 083-2 100.
- [25] YANG X J, CHEN Y Q, HU Z C, *et al.* Alginate oligosaccharides alleviate the damage of rice leaves caused by acid rain and high temperature[J]. *Agronomy*, 2021, **11**(3): 500.
- [26] MÁRQUEZ M J, DAVIDE R, SONIA B. Structural and vibrational characterization of anhydrous and dihydrated species of trehalose based on the FTIR and FTRaman spectra and DFT calculations[J]. *Journal of King Saud University-Science*, 2018, **30**(2): 229-249.
- [27] GÓMEZ L D, GILDAY A, FEIL R, *et al.* AtTPS<sub>1</sub>-mediated trehalose 6-phosphate synthesis is essential for embryogenic and vegetative growth and responsiveness to ABA in germinating seeds and stomatal guard cells[J]. *The Plant Journal*, 2010, **64**(1): 1-13.
- [28] BRUMFIEL G. Cell biology: Just add water[J]. *Nature*, 2004, **428**(6 978): 14-15.
- [29] 李世玉, 程登虎, 闫 星, 等. 外源 SNP 对盐胁迫下甜瓜幼苗生长及抗氧化酶活性的影响[J]. *西北植物学报*, 2022, **42** (6): 994-1 002.
- LI S Y, CHENG D H, YAN X, *et al.* Effect of exogenous SNP on the growth and antioxidant enzyme activities in melon seedlings under salt stress[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2022, **42**(6): 994-1 002.
- [30] 谢晓金, 李秉柏, 申双和, 等. 高温胁迫对‘扬稻 6 号’剑叶生理特性的影响[J]. *中国农业气象*, 2009, **30**(1): 84-87.
- XIE X J, LI B B, SHEN S H, *et al.* Influence of high temperature stress on some physiological characteristics of flag leaves of rice variety ‘Yangdao 6’[J]. *Chinese Journal of Agrometeorology*, 2009, **30**(1): 84-87.
- [31] 王 迪, 罗 音, 高亚敏, 等. 外施海藻糖对高温胁迫下小麦幼苗膜脂过氧化的影响[J]. *麦类作物学报*, 2016, **36**(7): 925-932.
- WANG D, LUO Y, GAO Y M, *et al.* Effects of exogenous trehalose on the membrane lipid peroxidation in wheat seedlings under heat stress[J]. *Journal of Triticeae Crops*, 2016, **36**(7): 925-932.
- [32] 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.
- SONG Y J, WU C, LI Z Y, *et al.* Differential responses of grain yields to high temperature in different stages of reproductive growth in rice[J]. *Chinese Journal of Rice Science*, 2021, **35**(2): 177-186.
- [33] 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.
- YANG Y Y, CHEN X, CHEN Q Z, *et al.* Priming effects of abscisic acid on high temperature stress tolerance in rice at seed germination stage[J]. *Acta Agriculturae Boreali-Sinica*, 2021, **36**(3): 185-194.
- [34] 陈文康, 张莹莹, 卢 俊, 等. 海藻糖对高温胁迫龙须菜的生理及基因表达的影响[J/OL]. *水产学报*, 2022: 1-11. [2022-09-15]. <https://kns.cnki.net/kcms/detail/31.1283.S.20220914.1111.004.html>.
- CHEN W K, ZHANG Y Y, LU J, *et al.* Effects of trehalose on the physiological parameters and gene expression of high-temperature stressed *Gracilariopsis lemaneiformis* [J/OL]. *Journal of Fisheries of China*, 2022: 1-11. (2022-09-15). <https://kns.cnki.net/kcms/detail/31.1283.S.20220914.1111.004.html>.

(编辑:裴阿卫)