

DOI: 10.3724/SP.J.1006.2009.00110

## 开花和灌浆初期高温胁迫对国稻 6 号结实的生理影响

陶龙兴 谈惠娟 王 熹 曹立勇 宋 建 程式华\*

中国水稻研究所 / 水稻生物学国家重点实验室, 浙江杭州 310006

**摘 要:** 为研究杂交稻对开花结实期高温胁迫的生理生态适应性, 选用具代表性的主栽杂交稻组合国稻 6 号、协优 46, 人工设计极值高温 40~42℃, 自始穗期至此 15 d 每天 6 h 行热害处理, 以自然气候条件为对照, 比较研究高温胁迫对国稻 6 号与协优 46 结实的生理影响。结果表明, 国稻 6 号具较高的受孕小穗成粒效应, 即不仅不孕小穗率低, 而且秕谷率也低。国稻 6 号对开花结实期高温较协优 46 钝感, 两者在小穗育性和热害指数上的差异达到显著水平( $P<0.05$ )。究其生理原因: (1)成熟期间稻株剑叶光能转化效率及光合效率较高, 茎鞘储藏物质较丰; (2)成熟期间稻株仍具较强根系吸水能力与叶片蒸腾水平, 维持蒸腾流利于光合物质运输; (3)成熟灌浆期稻株自动调节粒间顶端优势, 增进迟开花的弱势粒充实成实粒。

**关键词:** 杂交水稻; 高温胁迫; 光合效率; 物质分配; 根系活性

## Physiological Effects of High Temperature Stress on Grain-Setting for Guodao 6 during Flowering and Filling Stage

TAO Long-Xing, TAN Hui-Juan, WANG Xi, CAO Li-Yong, SONG Jian, and CHENG Shi-Hua\*

National Key Laboratory of Rice Biology / China National Rice Research Institute, Hangzhou 310006, China

**Abstract:** For a better understanding of high temperature stress on flowering and grain setting of rice during anthesis, a new rice hybrids Guodao 6 and a leading rice hybrid Xieyou 46 were selected to study the physiological and morphological adaptability to 40–42℃ of high temperature stress. The treatment was conducted with high temperature for 6 h each day from initial heading to following 15 days, and plants under natural condition was studied as control. Guodao 6 was less sensitive to high temperature stress, showing a stable yield and spikelet fertility and lower heat injury index in the stress condition. Physiologically analyzed data showed that in Guodao 6 during maturation, there were: (1) higher flag leaf photosynthetic rate and higher transform rate from light energy to chemical energy, abundant carbohydrates stored in stem and leaf-sheath as well; (2) relatively stronger physiological activity of roots, and higher leaf transpiration rate, this enhanced translocation of photo-synthate to panicle; (3) better adjustment on “Apical grain superiority”, enhancing the filling of inferior spikelets.

**Keywords:** Hybrid rice; High temperature stress; Photosynthesis rate; Carbohydrates allocation; Roots activity

人类社会所产生的 CO<sub>2</sub> 等温室气体, 引发全球气候变暖已成不争事实。联合国政府间气候变化的评估报告指出, 从 1906 年至 2005 年的 100 年内, 全球地表气温升高 0.7℃, 如果气温升高 2℃, 人类社会就会出现巨大灾难, 不仅因海平面上升而导致部分沿海城市被淹没, 局部极端天气现象造成的生态灾难也将危及人类的安全发展。以我国稻作生产而言, 夏季持续高温天气的范围及频率将进一步增

加<sup>[1-2]</sup>, 诸如 1971 年与 2003 年发生在我国长江流域稻区水稻开花结实期出现的 38℃ 以上天气、持续 20 余天, 最高气温达 40℃ 以上, 该地区当年水稻减产 30%~40%。面对高温胁迫灾害天气, 水稻生产的抗风险栽培技术研究已成为我国稻作科技发展的前沿课题<sup>[3-7]</sup>。

国内外关于水稻高温胁迫的研究成果甚丰, 高温胁迫的敏感期、温度伤害指数、花器受害表现等

本研究由中国超级稻研究专项, 农业部农业结构调整重大技术研究专项(06-03-01B), 国家公益性行业(农业)科研专项项目(NYHYZX07-001), 中央级公益性科研院所基本科研业务费专项资金, 浙江省重点攻关项目(2008C22073), 国家自然科学基金项目(30871473)资助。

\* 通讯作者(Corresponding author): 程式华, E-mail: shcheng@mail.hz.zj.cn; Tel: 0571-63370188

第一作者联系方式: E-mail: lxtao@mail.hz.zj.cn, Tel: 0571-63370358

Received(收稿日期): 2008-01-03; Accepted(接受日期): 2008-07-11.

均有系统报道<sup>[8-15]</sup>, 近年研究者日益重视品种或组合耐热性研究, 以期寻求耐高温胁迫的育种资源<sup>[16-20]</sup>。笔者曾报道国稻6号(系统命名为内2优6号)比之同研的其他近10个组合对开花结实期高温胁迫——开花结实期连续每天9:00—15:00时段40℃高温15d具较高适应性, 主要表现小穗育性较稳定<sup>[21]</sup>。这主要得益于该组合在高温胁迫条件下似具“被动避热”的开花习性——花期集中、花时分散<sup>[22]</sup>。本文试图分析国稻6号适应高温胁迫的一些生理表现。

## 1 材料与方法

### 1.1 试验材料

在中国水稻研究所试验区种植国稻6号、协优46、两优培九、协优9308、中9优8006、II优7954、中浙优1号及汕优63等8个组合。2005年5月25日田间点(穴)直播, 每666m<sup>2</sup>播种量约为0.7~0.8kg, 依据各组合千粒重、发芽率等因素, 力求每小区有效播种粒数相同, 出苗均一。届时按穴带土移植, 盆栽于高温热害处理与常温对照处理两条件下, 进行热害指数测定<sup>[21]</sup>。2006年5月25日点(穴)直播盆栽国稻6号与协优46, 桶径30cm, 高30cm, 每桶2穴, 每穴留1苗。每桶装黏质稻田土25kg, 并按0.1%比例掺入市售饼肥。以此为材料进行花期、花时观察<sup>[22]</sup>, 及比较生理学研究。依据2005年的试验结果, 国稻6号的耐热性远高于协优46, 两者差异显著<sup>[21-22]</sup>, 故选择国稻6号与协优46两组合作为研究材料。

### 1.2 极值高温设计

沈波等<sup>[17]</sup>曾于1994—1995年7—8月高温季节的室温条件下对近千份水稻材料进行开花期耐热性鉴定, 结果有一定的重演性, 方法可行。本研究在此基础上并参考其他研究者方法<sup>[3-5, 16, 19]</sup>进行两点改进: 第一, 在温室中采用远红外加热灯管(额定功率1000W)和自动控温系统设施, 调节每日9:00—15:00室温稳定于40~42℃; 第二, 高温处理时间每日为6h(9:00—15:00, 其余时间为自然条件, 日平均温度28.4℃, 日最高温度34.1℃, 日最低温度23.4℃), 自始穗期至此15d, 对供试杂交组合进行高温处理。以各组合同期播种材料的自然温度处理为对照, 2005年对8组合进行热害指数测定试验。2005年、2006年以国稻6号与协优46为材料分析高温胁迫对结实的生理影响, 两年试验结果相似, 本文取材于2006年试验。

## 1.3 生理性状分析

1.3.1 叶片光合速率与蒸腾系数 用美国LI-6400光合系统测定仪, 自始穗期(即高温处理开始期, 下同)开始, 每周测定剑叶光合速率与蒸腾系数, 每处理取剑叶重复4次, 每叶测定10次, 求平均值<sup>[22-23]</sup>。

1.3.2 叶绿素荧光参数 先用美国OPTI-SCIENCES公司生产的叶片夹对叶片进行遮光处理30min, 继而用OS-30p叶绿素荧光仪测定叶绿素荧光参数, 与叶片光合速率测定同步进行<sup>[23-24]</sup>。

1.3.3 根系伤流强度 自始穗开始定时测定, 于地表上部10cm处切除稻株地上部, 在留茬部分的茎蘖上套以内有定量脱脂棉花的柔胶管, 收集24h伤流量<sup>[25-26]</sup>。

1.3.4 干物质积累与分配 自始穗期后, 定期切取稻株地上部, 先以小叶干重法测定单株叶面积, 再分器官测定干物质重量。各器官样本均先以105℃杀青15min, 后在80℃条件下烘干24h后称重<sup>[23-24]</sup>。

1.3.5 籽粒灌浆速率 定期取穗样, 分优势粒与弱势粒分别取粒样, 于60℃条件下烘干12h后称干物质重量<sup>[25-26]</sup>。

## 2 结果与分析

### 2.1 高温对水稻穗部性状的影响

表1中“常温”系指供试组合的稻株取样装盆但未进入设计高温, “高温”系指供试组合开花结实期经设计高温40~42℃、每天6h(9:00—15:00)处理15d的热害结果。

从表1可以看出: (1) 在常温条件下, 国稻6号与协优46小穗育性差异显著, 空壳率分别为6.9%和12.2%; 高温处理后两组合空壳率均提高, 常温处理与高温处理间差异明显( $P<0.05$ ), 国稻6号空壳率增加62%, 协优46增加107%, 表明不同组合小穗育性对热害的反应存在差异。(2) 高温处理下两组合的千粒重均高于常温处理, 增幅分别为0.6g与1.1g, 但影响不显著( $P>0.05$ )。(3) 开花齐穗期, 水稻颖花分化完成, 总颖花数定型, 极值高温处理后, 如每穗粒数下降, 则可能是颖花退化的结果。两组合高温处理与常温对照间穗粒数差异不显著, 表明花期遇极值高温未诱发颖花退化。(4) 热害指数已被一些研究者用作评价品种(组合)耐热性的重要指标<sup>[2-4]</sup>, 本试验条件下供试两组合热害指数分别为0.382与0.581, 表明它们对高温伤害的耐力有较明显的差异( $P<0.05$ )。

表 1 水稻开花至结实期高温伤害对结实率的影响  
Table 1 Effect of high temperature injury during flowering to filling stage on seed setting rate

组合 Combination	处理 Treatment	国稻 6 号 Guodao 6	协优 46 Xieyou 46
每穗粒数 No. of grains per panicle	常温处理 Nature temperature	182.3±11.2 a	160.7±8.3 a
	高温处理 High temperature	183.1± 4.9 a	164.2±7.2 a
空壳率 Infertile grain rate (%)	常温处理 Nature temperature	6.9±0.05 a	12.2±0.61 a
	高温处理 High temperature	11.2±0.14 b	25.3±0.21 b
秕谷率 Unfilled grain rate (%)	常温处理 Nature temperature	8.7±0.42 a	8.6±0.52 a
	高温处理 High temperature	36.7±1.32 b	41.5±2.01 b
结实率 Seed setting rate (%)	常温处理 Nature temperature	84.4±1.3 a	79.2±4.4 a
	高温处理 High temperature	52.1±4.6 b	33.2±3.2 b
千粒重 1000-grain weight (g)	常温处理 Nature temperature	31.4±0.71 a	25.2±0.26 a
	高温处理 High temperature	32.0±0.31 a	26.3±0.27 a
热害指数 <sup>1)</sup> Heat injury index <sup>1)</sup>		0.382 a	0.581 b

<sup>1)</sup> 热害指数 = (常温结实率 - 高温结实率)/常温结实率。同一栏中, 同一性状数据后标以不同字母者表示差异达 0.05 显著水平。  
<sup>1)</sup> Heat injury index = (Seed setting rate under normal condition - Seed setting rate under high temperature)/Seed setting rate under normal condition. Within a column for a trait, values followed by different letters are significantly different at the 0.05 probability level.

2.2 高温胁迫对剑叶光合功能的影响

从图 1-A 和 B 可以看出: (1) 与常温处理的对照稻株相比较, 国稻 6 号始穗期至黄熟期的单株绿叶面积高于协优 46, 虽然国稻 6 号与协优 46 不同, 在此期间的单株绿色面积均因剑叶及其他主要功能单叶面积扩大而略有增加, 但两组合约在始穗后 2~3

周单株绿色面积骤减, 从群体景观与个体表象考查两稻株熟相均欠佳, 国稻 6 号表现“叶黄秆青”, 协优 46 表现“叶枯秆萎”, 似“早衰”; (2) 在常温天气条件下稻株成熟过程中, 国稻 6 号的单株绿色面积始终高于协优 46; (3) 两组合经高温处理 15 d 后, 单株绿色面积急剧下降, 彼此表现无异。

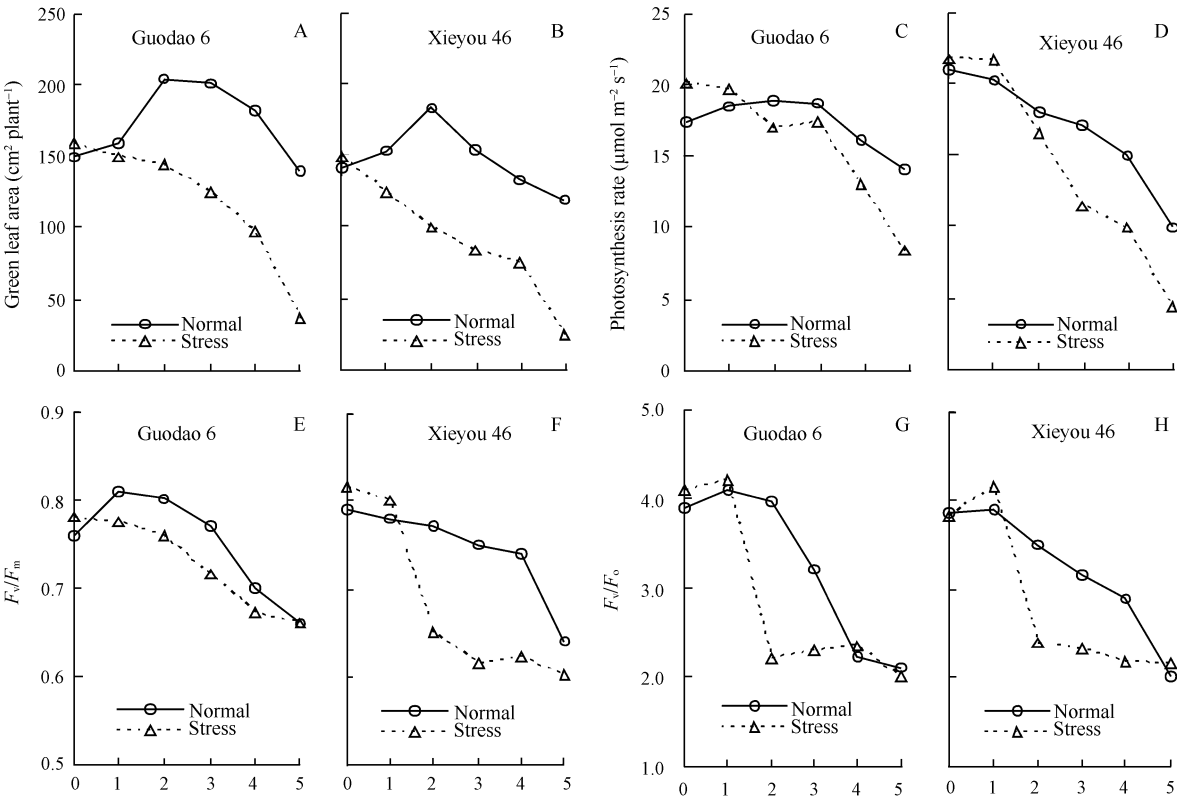


图 1 高温胁迫对结实期间单株叶面积及剑叶光合功能的影响  
Fig. 1 Effects of high temperature on green leaf area per plant and photosynthesis of flag leaf during maturation

观察两稻株剑叶的光合效率(图 1-C, D): (1) 常温对照处理条件下, 始穗期协优 46 高于国稻 6 号, 随稻株成熟, 剑叶光合效率逐降, 但国稻 6 号比协优 46 下降滞后约 2 周; 在本试验条件下协优 46 至黄熟时剑叶光合效率仅为峰值的 45%, 国稻 6 号则为峰值的 75%; (2) 两组合在高温胁迫处理后 1 周内稻株剑叶光合功能暂时增强, 此后渐降, 尤以协优 46 下降急骤。不仅降低发生的时期早, 而且幅度大, 国稻 6 号在始穗后 3 周急剧下降, 至黄熟时降至峰值的 40%, 协优 46 于始穗后第 2 周急剧下降, 黄熟时降至峰值的 15%。

近年作物学研究者常应用植物叶绿素荧光分析法判断叶片光合能力, 尤其重视用其判断作物叶片光合能力的逆境响应<sup>[23-24]</sup>。分析图 1-E 和 F 可以看出: (1) 在常温对照条件下两组合自始穗后剑叶叶绿素荧光参数  $F_v/F_m$  值从 0.8 渐降, 两组合趋势相同; (2)

但经高温胁迫处理后, 协优 46 的  $F_v/F_m$  自始穗后下降剧烈, 甚至在高温胁迫处理后 1 周便有明显下降, 相对比较国稻 6 号虽  $F_v/F_m$  值亦与日下降, 但其过程较慢。从图 1-G 和 H 可以看出在常温条件, 剑叶叶绿素荧光参数  $F_v/F_o$  值均于始穗后渐降, 高温胁迫处理始穗后 1 周急剧下降, 两组合趋势相同。

### 2.3 高温胁迫对结实期物质累积与分配的影响

从图 2 可以看出, 供试两组合无论常温对照或高温胁迫处理, 在始穗至黄熟期间稻株干物质积累与日俱增, 以穗部增重为主, 黄枯叶片与黄萎叶鞘增多。国稻 6 号因高温热害: (1) 稻株干物质积累有所下降, 单株干物质为常温对照稻株的 85.7%; (2) 单株穗重约减少 3 g; (3) 黄枯叶和叶鞘明显增加, 干重占全株重的 10%, 约比常温对照稻株增加近一倍; (4) 绿叶干重虽有所下降, 但茎鞘干重比之常温对照稻株未见明显变化。

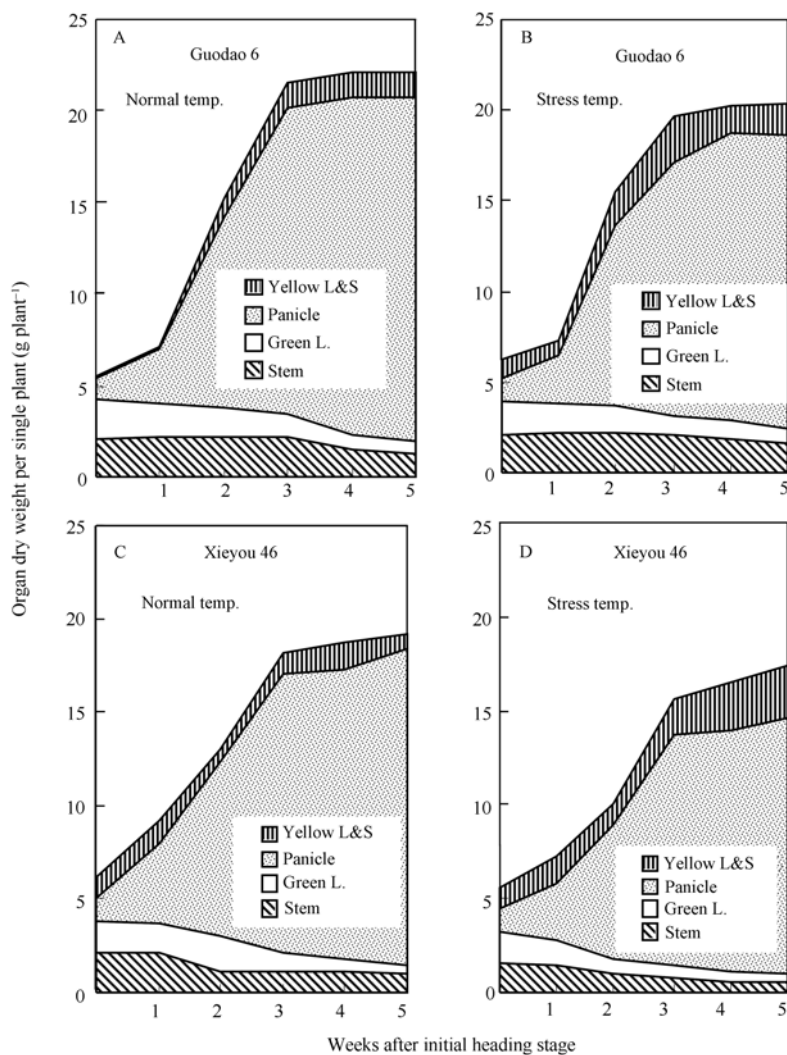


图 2 高温胁迫对稻株结实期干物质积累与分配的影响

Fig. 2 Effects of high temperature on dry matter accumulation and distribution during grain setting stage

比较图 2-C 和 D 可知, 稻株干物质累积下降明显: (1) 协优 46 因高温热害, 约为常温对照稻株的 72.9%; (2) 单株穗重比常温对照稻株下降约 5 g; (3) 单株黄叶干重明显增加, 稻株茎鞘与绿叶干重也明显下降。

## 2.4 高温胁迫对根系生理活性的影响

本文利用根系吸水能力与叶面蒸腾强度两个生理指标考查开花结实期高温胁迫对供试两组合蒸腾流的影响, 从图 3 可以看出: (1) 在常温条件下, 两组合剑叶叶面蒸腾率自始穗至黄熟期渐降, 国稻 6

号剑叶蒸腾率自始穗至黄熟期均高于协优 46(图 3-A, B); (2) 高温胁迫处理后 2 周, 两组合剑叶叶面蒸腾未降反增, 大约在高温胁迫处理 2 周后, 剑叶叶面蒸腾率渐降, 协优 46 下降更剧烈(图 3-A, B); (3) 在常温条件下, 国稻 6 号根系伤流强度高于协优 46(图 3-C, D); (4) 在高温胁迫处理后, 两组合的根系伤流强度都有短期促进, 但在高温胁迫条件下国稻 6 号稻株的根系伤流强度始终高于对照(图 3-C), 而协优 46 则在高温胁迫处理后 2 周根系伤流强度明显下降, 并低于常温对照稻株(图 3-D)。

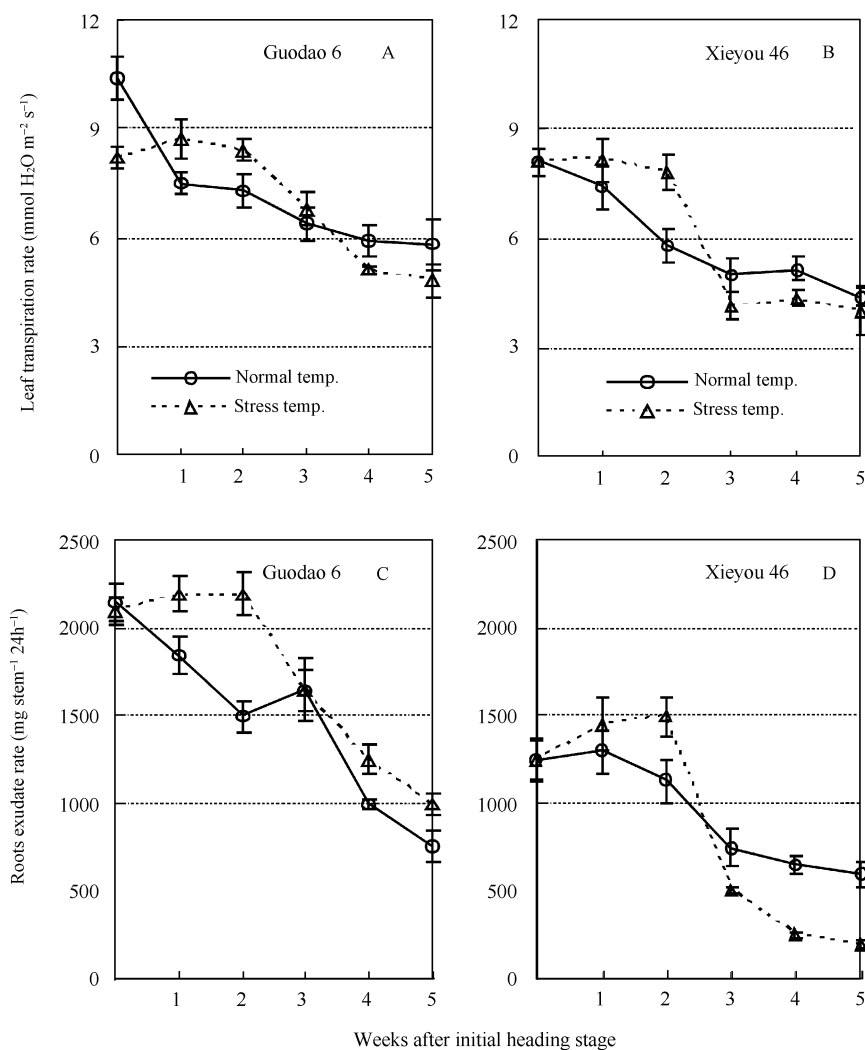


图 3 高温胁迫对结实期稻株根系活性的影响

Fig. 3 Effects of high temperature stress on roots activity during grain setting stage

## 2.5 高温胁迫对籽粒灌浆的影响

杂交稻生殖生长优势明显, 穗大粒多, 异步有序灌浆常显“阶段灌浆”(两步灌浆)现象<sup>[27]</sup>, 笔者曾从植物激素生理学方面分析, 称此生物现象为“粒间

顶端优势”, 即内源 IAA 所调控的籽粒灌浆势, 强势粒(先开花小穗)的灌浆势抑制弱势粒(后开花小穗)的灌浆势<sup>[25-26]</sup>, 这一生物学现象与水稻结实率与千粒重密切相关。本文研究表明, 开花结实期高温胁迫

迫强烈影响水稻“粒间顶端优势”。从图 4 可以看出: (1) 在常温处理条件下(图 4-A, C), 国稻 6 号籽粒灌浆势高于协优 46, 它们的强弱势粒的灌浆速率峰值分别为  $1.6 \text{ mg d}^{-1} \text{ grain}^{-1}$  与  $0.75 \text{ mg d}^{-1} \text{ grain}^{-1}$ ,  $1.40 \text{ mg d}^{-1} \text{ grain}^{-1}$  与  $0.65 \text{ mg d}^{-1} \text{ grain}^{-1}$ ; 强势粒灌浆速率峰值是弱势粒灌浆速率峰值的 2 倍, 峰期比弱势粒早 1 周; (2) 经开花结实期高温胁迫处理, 两组合的籽粒灌浆势发生明显变化, 国稻 6 号弱势粒灌浆

峰期提前 1 周(图 3-B), 与强势粒峰值差率[(强势粒灌浆速率峰值 - 弱势粒灌浆速率峰值)/强势粒灌浆速率峰值 $\times 100\%$ ]下降, 常温条件下为 53.1%, 高温胁迫条件下为 39.2%, 协优 46 籽粒灌浆势也有类似变化, 弱势粒灌浆速率峰值未明显提前(图 3-D), 强弱势粒灌浆速率峰值差率下降明显, 在自然温度条件下为 53.0(图 4-A, B), 高温胁迫处理条件下为 21.7%(图 4-C, D)。

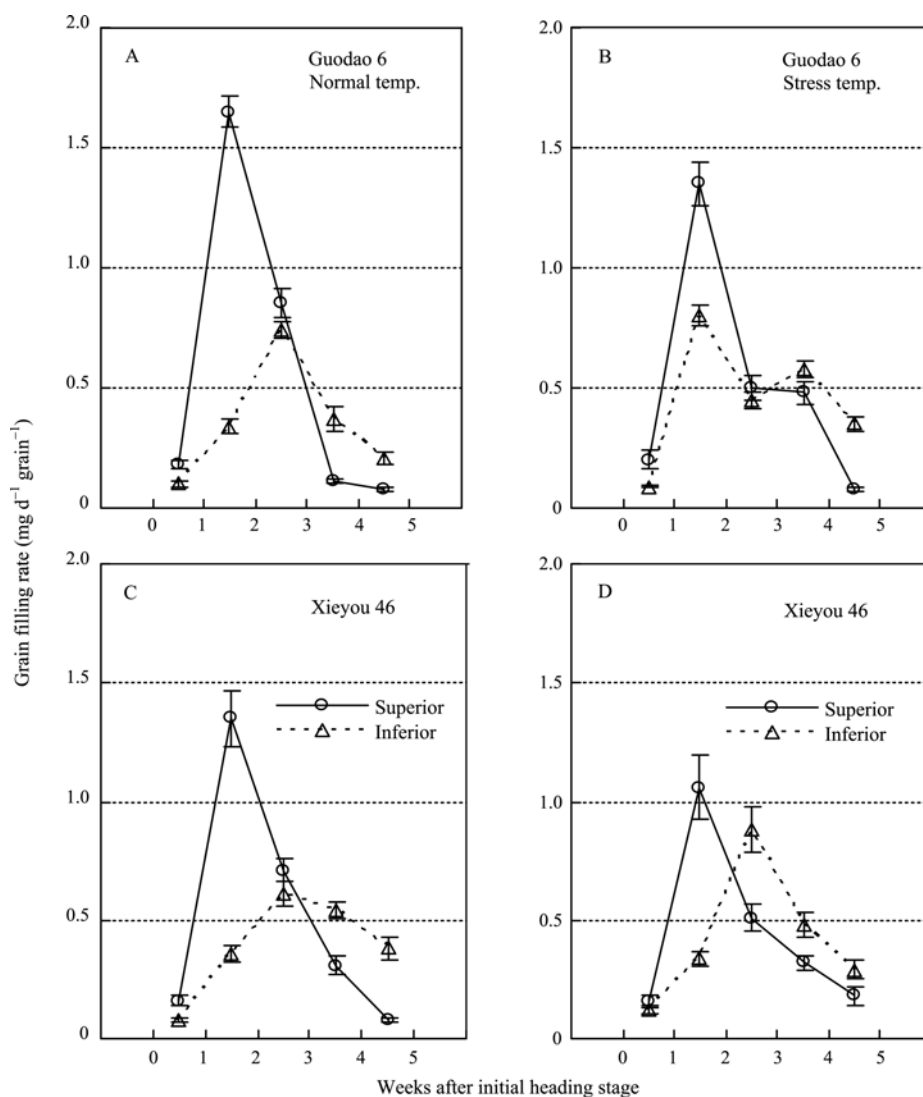


图 4 高温胁迫对水稻籽粒灌浆结实的影响

Fig. 4 Effects of high temperature stress during grain setting stage on grain filling

### 3 讨论

近年有关禾谷类作物高温胁迫的生理学研究多偏重生物化学方面, 比较突出的例子是有人选用 1,6-二磷酸果糖脂酶(IB Pase)、磷酸蔗糖化酶(SPS)和 ADP-葡萄糖焦磷酸化酶(ADPG-pase)等作研究,

指出占籽粒干物质 60%~70%的淀粉合成与这些酶的活性密切相关<sup>[28-30]</sup>; 亦有研究者提出高温胁迫条件下淀粉合成量下降, 与在胁迫条件下可溶性淀粉合酶(SSS)、束缚态淀粉合酶(GBSS)和分支酶活性下降关系密切<sup>[28-30]</sup>。另有一类研究着重分析高温胁迫的伤(毒)害效应与表徵结果, 如促进叶片叶绿素的

丧失以及光合强度的下降,削弱淀粉合成能力,高温胁迫的伤(毒)害实质诱发超氧化物歧化酶(SOD)活性下降,丙二醛(MDA)量的积累强化膜脂过氧化进程,细胞膜功能受损伤等<sup>[31-32]</sup>。这些研究揭示了高温胁迫对禾谷类作物结实的深层次影响,只是这些生化指标因分析技术复杂等因素尚不甚稳定,距育种应用有待时日。

笔者在前文已述及国稻 6 号在近 10 个供试的普栽杂交组合中热害指数最低,即在开花结实期 42℃ 高温胁迫条件下结实率最高,表现小穗较稳定育性和“被动避热”的开花习性<sup>[21-22]</sup>,本文主要以比较生理学的研究方法讨论高温胁迫对国稻 6 号与协优 46 结实的影响,以期探明国稻 6 号在高温胁迫逆境条件维持相对良好的可育小穗的成实粒率。试验结果表明供试两组合花后日渐成熟、稻株衰老过程表现无异,高温胁迫逆境伤害促进稻株成熟衰老过程,主要表现单株绿色叶面积、光合效率及叶绿素光能转化效率下降,致干物质生产下降,穗部干重积累减少。同时表现叶面蒸腾率与根系伤流强度下降,加速稻株衰老,供试两组合表现无异。在这些主流趋势下,观察到国稻 6 号在高温胁迫逆境条件下比之协优 46,似乎有 3 个对结实有益的生理学表现。

其一,形态表现“秆青叶黄”。在高温胁迫条件下国稻 6 号单株绿色叶面积及剑叶光合效率日渐下降,与协优 46 表现无异(图 1-A, D),但是,观察群体景观及考查个体表象可以直观看出国稻 6 号“秆青叶黄”,协优 46 则“叶枯秆软”,早衰易倒。此外,可表征光系统 II (PS II)的原初光能转化效率<sup>[23-24]</sup>,可变荧光( $F_v$ )与最大荧光( $F_m$ )的比值( $F_v/F_m$ )国稻 6 号高于协优 46,表现了较高的原初光能利用效率(图 1-E, F)与较高光合效率(图 1-C, D)。考查单株干物质积累与分配,则可看出成熟过程中国稻 6 号茎鞘贮藏干物质较丰(图 2)。

其二,生理表现“根活流畅”。与国稻 6 号在高温胁迫下表现“秆青叶黄”相呼应的生理优势是“根活流畅”,主要表现在高温胁迫条件下比协优 46 具有较高的叶面蒸腾率(图 4-A, B)和根系伤流强度,甚至维持与对照相似的活力水平(图 4-C, D)。可以看出,在高温胁迫逆境条件下,国稻 6 号成熟期间维持相对稳定的物质运输的“蒸腾流”。

其三,自动调节“粒间顶端优势”。在高温胁迫逆境条件下供试两组合籽粒灌浆过程表现相同的变化,自动调节了灌浆势,强势粒灌浆势下降,弱势粒灌

浆势增强。第一表现弱势粒灌浆速率峰值提升,第二表现弱势粒灌浆速率峰期提前(图 4)。缩小强弱粒的灌浆势差别可视为一个过程也是一个结果,早开花的强势粒仍保持相对灌浆优势,后开花的弱势粒能有较多光合产物(包括茎、秆的贮藏物质)灌浆结实成粒<sup>[21-22,25-26]</sup>。

## 4 结论

开花结实期 42℃ 高温胁迫下,国稻 6 号比之协优 46 不仅表现较高稳定的小穗育性,而且已受孕的小穗成粒率较高(秕谷率低),其生理原因是:(1) 灌浆成熟过程中,表征剑叶光能转化效率的  $F_v/F_m$  荧光比值以及光合效率较高,形态表现“秆青叶黄”,不仅光合生产量较高,而且茎鞘中光合储藏物质较丰;(2) 在灌浆成熟过程仍维持较强的“蒸腾流”,以保持充实的光合物质向籽粒的运输;(3) 它与协优 46 成熟灌浆期间均表现“自动调节”粒间顶端优势,缩小强弱粒间“顶端优势”,营造在逆境条件下增进弱势粒灌浆的机制。伤流强度可以作为选择抗逆组合(品种、材料)的重要特性与生理指标。

## References

- [1] He F(何方). Applied Ecology (应用生态学). Beijing: Science Press, 2003 (in Chinese)
- [2] Li J(李晶), Wang M-X(王明星), Wang Y-S(王跃思), Huang Y(黄耀), Zheng X-H(郑循华), Xu X(徐新). Advance of researches on greenhouse gases emission from Chinese agricultural ecosystem. *Chin J Atmospheric Sci* (大气科学), 2003, 27(4): 740-749 (in Chinese with English abstract)
- [3] Luo L-H(罗丽华), Liu G-H(刘国华), Xiao Y-H(肖应辉). Influences of high-temperature stress on the fertility of pollen, spikelet and grain-weight in rice. *J Hunan Agric Univ* (Nat Sci) (湖南农业大学学报·自然科学版), 2005, 31(6): 593-596 (in Chinese with English abstract)
- [4] Wang S-K(汪寿康), Wang G-W(汪更文), Wang Y-J(汪又佳). A survey on high temperature injury on rice in 2003. *Anhui Agric Sci Bull* (安徽农学通报), 2004, 10(1): 27-35 (in Chinese with English abstract)
- [5] Wang H-Y(王华银), Zhang J(张骏), Wang Z-S(王志润). Analysis and technical solution for heat injury on rice. *Anhui Agric Sci Bull* (安徽农学通报), 2004, 10(2): 24-39 (in Chinese with English abstract)
- [6] Wang C-L(王才林), Zhong W-G(钟维功). Effects of high temperature on rice seed setting rate and its countermeasure. *Jiangsu Agric Sci* (江苏农业科学), 2004, (1): 15-18 (in Chinese with English abstract)
- [7] Zheng J-C(郑建初), Zhang B(张彬), Chen L-G(陈留根). Genotypic differences in effects of high air temperature in field on rice yield components and grain quality during heading stage. *Jiangsu J Agric Sci* (江苏农业学报), 2005, 21(4): 249-254 (in Chinese)

- with English abstract)
- [8] Chinese Academy of Agricultural Sciences (中国农业科学院). China Rice Cultivation (中国稻作学). Beijing: Agriculture Press, 1986. pp 619–680 (in Chinese)
  - [9] Li X-Z(李训贞), Liang M-Z(梁满中), Zhou G-Q(周广洽). Effect of environment condition on pollen vigor and seed set during flowing time of rice. *Acta Agron Sin* (作物学报), 2002, 28(3): 417–420 (in Chinese with English abstract)
  - [10] Li C-D(李成德). An analysis on mass empty grain caused by high temperature. *Shaanxi Agric Sci* (陕西农业科学), 2003, (5): 45–47 (in Chinese with English abstract)
  - [11] Liang K-J(梁康迳), Lin W-X(林文雄), Chen Z-X(陈志雄). Heterosis and genetic correlation analysis of rice (*Oryza sativa* L.) grain weight development under different environmental conditions. *Chin J Appl Ecol* (应用生态学报), 2003, 14(12): 2200–2204 (in Chinese with English abstract)
  - [12] Matsui T, Omasa K, Horie T. High temperature at flowering inhibits swelling of pollen grains, a driving force of thecae dehiscence in rice (*Oryza sativa* L.). *Plant Prod Sci*, 2000, 3: 430–434
  - [13] Matsui T, Omasa K, Horie T. The difference in sterility due to high temperature during the flowering period among *japonica* rice varieties. *Plant Prod Sci*, 2001, 4: 90–93
  - [14] Shanghai Plant Physiology Research Institute (上海植物生理研究所). Influence of high temperature on grain setting of early rice and its countermeasure technique: II. Sensitive stage to heat injury for early rice. *Acta Bot Sin* (植物学报), 1977, 19(2): 126–128 (in Chinese)
  - [15] Lü C-G(吕川根), Wang C-L(王才林), Zong S-Y(宗寿余), Zhao L(赵凌), Zou J-S(邹江石). Effects of temperature on fertility and seed set in intersubspecific hybrid rice (*Oryza sativa* L.). *Acta Agron Sin* (作物学报), 2002, 28(4): 499–504 (in Chinese with English abstract)
  - [16] Shanghai Plant Physiology Research Institute (上海植物生理研究所). Influence of high temperature on grain setting of early rice and its countermeasure technique: I. Effect of high temperature on flowering and grain setting. *Acta Bot Sin* (植物学报), 1976, 18(3): 323–329 (in Chinese)
  - [17] Shen B(沈波), Li T-G(李太贵). Evaluation of high temperature injury on new rice variety (combination). *Seeds* (种子), 1996, 86(6): 19–20 (in Chinese with English abstract)
  - [18] Xia M-Y(夏明元), Qi H-X(戚华雄). Effects of heat injury on grain setting rate for four rice combinations. *Hubei Agric Sci* (湖北农业科学), 2004, (2): 21–22 (in Chinese with English abstract)
  - [19] Xu H-B(徐海波), Wang G-M(王光明), Wei M(隗溟). Correlation analysis of the characters of pollen grain and seed setting of rice under high temperature stress. *J Southwest Agric Univ* (西南农业大学学报), 2001, 23(3): 205–207 (in Chinese with English abstract)
  - [20] Zhang G-L(张桂莲), Chen L-Y(陈立云), Lei D-Y(雷东阳), Zhang S-T(张顺堂). Progresses in research on heat tolerance in rice. *Hybrid Rice* (杂交水稻), 2005, 20(1): 1–5 (in Chinese with English abstract)
  - [21] Tao L-X(陶龙兴), Tan H-J(谈惠娟), Wang X(王熹), Cao L-Y(曹立勇), Cheng S-H(程式华). Effects of heat injury on super hybrid rice Guodao 6 during flowering stage. *Chin J Rice Sci* (中国水稻科学), 2007, 21(5): 518–524 (in Chinese with English abstract)
  - [22] Tao L-X(陶龙兴), Tan H-J(谈惠娟), Wang X(王熹), Cao L-Y(曹立勇), Song J(宋建), Cheng S-H(程式华). Effects of high temperature stress on flowering and grain-setting characteristics for Guodao 6. *Acta Agron Sin* (作物学报), 2008, 34(4): 669–674 (in Chinese with English abstract)
  - [23] Lin S-Q(林世青), Xu C-H(许春晖), Zhang Q-D(张其德), Xu L(徐黎), Mao D-Z(毛大璋), Kuang T-Y(匡廷云). Some application of chlorophyll fluorescence kinetics to plant stress physiology, ecology and agricultural modernization. *Chin Bull Bot* (植物学通报), 1992, 9(1): 1–16 (in Chinese with English abstract)
  - [24] Ciompi S, Gentili E, Guidi L, Soldatini G F. The effect of nitrogen deficiency on leaf gas exchange and chlorophyll fluorescence parameters in sunflower. *Plant Sci*, 1996, 118: 177–184
  - [25] Wang X(王熹), Tao L-X(陶龙兴), Xu R-S(徐仁胜), Tian S-L(田淑兰). Apical-grain superiority in hybrid rice. *Acta Agron Sin* (作物学报), 2001, 27(6): 980–986 (in Chinese with English abstract)
  - [26] Wang X(王熹), Tao L-X(陶龙兴), Huang X-L(黄效林), Yu M-Y(俞美玉). Seed setting characteristics and physiological bases of subspecies hybrid rice Xieyou 9308. *Acta Agron Sin* (作物学报), 2003, 29(4): 530–533 (in Chinese with English abstract)
  - [27] Zhu Q-S(朱庆森), Zhang Z-J(张祖建), Yang J-C(杨建昌), Cao X-Z(曹显祖). Source-sink characteristics related to the yield in intersubspecific hybrid rice. *Sci Agric Sin* (中国农业科学), 1997, 30(3): 52–59 (in Chinese with English abstract)
  - [28] Badu-Apraku B, Hunter R B, Tollenaar M. Effect of temperature during grain filling on whole plant and grain yield in maize (*Zea mays* L.). *Can J Plant Sci*, 1983, 63: 357–363
  - [29] Hanft J M, Jones R J. Kernel abortion in maize. Carbohydrate concentration patterns and acid invertase of maize kernels induced to abort in vitro. *Plant Physiol*, 1986, 81: 503–510
  - [30] Chowdhury S I, Wardlaw I F. The effect of temperature on kernels development in cereals. *Aust J Agric Res*, 1978, 29: 205–223
  - [31] Tang R-S(汤日圣), Zheng J-C(郑建初), Chen L-G(陈留根), Zhang D-D(张大栋), Jin Z-Q(金之庆), Tong H-Y(童红玉). Effects of high temperature on grain filling and some physiological characteristic in flag leaves of hybrid rice. *J Plant Physiol Mol Biol* (植物生理与分子生物学学报), 2005, 31(6): 657–662 (in Chinese with English abstract)
  - [32] Huang Y-J(黄英金), Luo Y-F(罗永锋), Huang X-Z(黄兴作), Rao Z-M(饶志明), Liu Y-B(刘宜柏). Varietal difference of heat tolerance at grain filling stage and its relationship to photosynthetic characteristics and endogenous polyamine of flag leaf in rice. *Chin J Rice Sci* (中国水稻科学), 1999, 13(4): 205–210 (in Chinese with English abstract)