

开花期水稻功能叶片高温稳定性

李海霞¹ 陈卫卫¹ 唐红玲¹ 陈镇¹ 张英杰² 曾汉来¹

1. 华中农业大学植物科学与技术学院/农业部长江中游作物生理生态与耕作重点实验室, 武汉 430070;

2. 襄阳职业技术学院, 襄阳 441050

摘要 以光合作用高温稳定性差异明显的籼型水稻品种蜀恢 527 和特籼占 25 为材料, 研究开花期高温对其功能叶片相关生理特性的影响。结果表明: 高温胁迫下光合作用高温稳定型品种蜀恢 527 的净光合速率及结实率降幅较小, 叶片脯氨酸积累量增幅较大, 细胞膜伤害率明显较低; 同时剑叶 Rubisco 大亚基、小亚基和 Rubisco 粗酶液中总蛋白质含量的 50.0 °C 热稳定性均较高。Rubisco 的大、小亚基中, 以小亚基的稳定性对温度变化反应最为敏感, 可为水稻抽穗开花期耐热性资源鉴定、评价及机制研究提供一定的参考。

关键词 水稻; 开花期; 高温胁迫; 光合作用高温稳定性; 结实率; 生理特性

中图分类号 S 511.01 **文献标识码** A **文章编号** 1000-2421(2014)03-0007-05

随着全球气候变暖趋势加快, 高温胁迫已成为影响作物生产的主要灾害因素之一。高温影响水稻的最敏感时期为抽穗开花期。近年来, 有关抽穗开花期高温对水稻产量、品质影响的相关研究较多, 已成为作物生态生理理论与应用研究热点^[1-8]。

光合作用是植物干物质的生产之源, 对高温反应也比较敏感, 在其他胁迫症状出现之前就可以完全受到抑制^[9-10]。Rubisco-1, 5-二磷酸核酮糖羧化酶/加氧酶(ribulose-1, 5-bisphosphate carboxylase/oxygenase, Rubisco) 为调节光合和光呼吸及决定 C₃ 植物光合碳代谢方向和效率的关键酶, 为植物光合器官-叶片中的主要功能蛋白质, 由 8 个叶绿体基因组编码的大亚基(Lsu) 和 8 个核基因组编码的小亚基(Ssu) 组成, 其蛋白合成及功能结构的形成对很多环境因素都较敏感^[11-12]。叶片的 Rubisco 酶含量与其活化程度协调制约着光合速率, 在酶量不是很充足的情况下光合能力随 Rubisco 含量的增加而增强, 并且不同品种间存在差异^[13-14]。以前的研究大多是关于高温对 Rubisco 酶活性变化的影响, 但对水稻不同品种间 Rubisco 大、小亚基含量的热稳定性及高温对其含量影响的研究却不多。

笔者所在课题组前期经过对几十份水稻品种材料进行光合作用高温稳定性评价, 筛选出 2 个有显著差异的代表性品种——蜀恢 527 和特籼占

25^[15-16], 在此基础上, 本研究通过人工植物气候箱对这 2 个水稻品种在抽穗开花期给予高温处理, 探讨其结实率、脯氨酸含量、伤害率及 Rubisco 大、小亚基和 Rubisco 粗酶液中总蛋白含量等生理特性, 以为水稻抽穗开花期耐热性鉴定与资源筛选、高温稳定性生理基础等研究提供一定的参考依据。

1 材料与方法

1.1 材料处理

选取光合作用高温稳定性好、“光合午休”程度较轻的蜀恢 527 及高温敏感品种特籼占 25^[15-16], 于 5 月中旬在武昌按常规方法播种和育秧, 20 d 秧龄时, 一部分移栽于大田进行光合速率测定, 一部分移栽于盆栽钵中, 置于草地自然光温条件下生长。始穗期分别在 HP1500GS-B 全智能人工植物气候箱(武汉瑞华) 中进行平均温度 34.0、25.5 °C 人工光温处理。气候箱设置为温差 8 °C 的变温处理, 光照时间为 06:00—20:00, 光照强度为 8 000 lx 以上, 相对湿度 85%。处理 10 d 后, 移出气候箱, 分成 2 组: 一组置于自然条件下直至结实, 用于调查结实率; 另一组用于生理指标的测定, 剪取生长一致的剑叶和倒 2 叶, -70 °C 保存, 剑叶用于 Rubisco 大、小亚基热稳定性分析, 倒 2 叶用于脯氨酸含量和电导率测定(用于电导率测定的样品现取现测)。

收稿日期: 2013-08-26

基金项目: 国家自然科学基金项目(31371600)

李海霞, 博士, 研究方向: 植物生理生化, E-mail: lihx2011@mail.hzau.edu.cn

通信作者: 曾汉来, 教授, 研究方向: 水稻生态生理, E-mail: zenghl@mail.hzau.edu.cn

1.2 净光合速率测定

在晴朗高温无风天气,用英国 PPS 公司的 CIRAS-I 型便携式光合速率测定仪于 09:00—17:00 每 1.5~2.0 h 对供试品种主茎剑叶(完全展开)距叶尖 1/3 至 1/2 处进行光合速率测定。每个品种每次测定 5 株,每株重复 3 次,定株测定,取各时间点的平均值作为各品种的净光合速率值。

1.3 细胞膜伤害率和脯氨酸含量测定

按照王学奎^[17]的方法,电导率用 DDS-307 电导率仪测定,细胞膜伤害率 = [(处理电导率 - 对照电导率) / (处理煮沸后电导率 - 对照电导率)] × 100%; 用茚三酮比色法测定脯氨酸含量。

1.4 剑叶 Rubisco 大、小亚基和粗酶液中总蛋白质含量的测定

参考赖学华^[18]、卓敏^[19]和赵军等^[12]的方法制备 Rubisco 粗酶液,略有修改。超低温保存材料用液氮研磨成细粉,置于 10 mL 离心管中,立即以 9:1(V/m)的比例加入 4℃ 保存的提取液,充分振荡,4℃、13 000 r/min 离心 15 min 2 次,取上清液即 Rubisco 粗酶液于 -70℃ 保存备用。适温处理的叶片粗酶液在 50.0℃ 下分别处理 0、10、20、30、60 min 后,1 200 r/min 离心 20 min,取上清液进行 Rubisco 大、小亚基热稳定性与总蛋白质含量的测定。粗酶液中总蛋白质含量测定按照 Bradford^[20]

方法进行。

按照 Laemmli^[21]的方法用 12% 分离胶、4% 浓缩胶的不连续系统进行 SDS-PAGE 垂直电泳。加入 marker 及 0、0.75、2.25、3.75 和 7.5 μg 牛血清白蛋白(BSA)一起电泳,凝胶置于考马斯亮蓝 R-250 染色液中染色过夜,然后用脱色液脱色直至蛋白条带清晰,照相后用 1Dscan EX 软件根据 marker 分析 Rubisco 大、小亚基的分子质量。

挖取 Rubisco 大、小亚基及 BSA 标准蛋白带,分别浸泡在装有 800 μL 甲酰胺的玻璃试管中,50.0℃ 水浴 5 h,用酶标仪在 595 nm 处测定这些溶液的光密度,然后根据 BSA 标准蛋白带的含量计算 Rubisco 大、小亚基的蛋白含量^[22-23]。

2 结果与分析

2.1 剑叶净光合速率(Pn)日变化

通过测定剑叶的光合速率日变化发现,蜀恢 527 所有时间点的 Pn 都显著高于特粘占 25(表 1)。在中午高温强光条件下,2 个水稻品种的 Pn 均发生了明显的下降,即都存在光合“午睡”现象,13:00 左右为其光合速率最低点。但是当 13:00 与 09:00 的 Pn 相比时,特粘占 25 下降幅度较大,达 42.6%,而蜀恢 527 下降幅度较小为 15.9%,表明蜀恢 527 光合作用高温稳定性好于特粘占 25。

表 1 不同水稻品种剑叶光合速率日变化

Table 1 Diurnal changes of the net photosynthetic rate (Pn) in flag leaves of different rice varieties μmol/(m²·s)

品种 Varieties	时刻 Time					13:00 与 09:00 相比 Pn 下降幅度/% Decrease range of Pn at 13:00 and 09:00
	09:00	11:00	13:00	15:00	17:00	
蜀恢 527 Shuhui 527	17.6±0.5	17.1±0.1	14.8±0.3	15.5±0.5	16.0±0.4	15.9
特粘占 25 Texianzhan 25	14.8±0.2	14.2±0.2	8.5±0.8	8.8±0.7	9.5±0.3	42.6

2.2 水稻结实率

因为本研究是在抽穗开花期才进行高温处理,所以高温主要影响结实率,对每株穗数和每穗粒数无显著影响。相对结实率(高温结实率/对照结实率×100%)是评价水稻耐热性的一般评价方法。蜀恢 527 的相对结实率明显大于特粘占 25(表 2),说明前者的耐热性强于后者。

2.3 叶片脯氨酸含量和伤害率

从表 3 可看出,在对照及高温处理下蜀恢 527 植株内的脯氨酸水平平均高于特粘占 25;此外,蜀恢 527 对照的水平也明显高于高温处理下的特粘占 25 水平。高温胁迫可明显促进体内脯氨酸的积累,蜀

恢 527 和特粘占 25 的增幅分别为 60.0% 和 26.0%(表 3),此外蜀恢 527 的细胞膜伤害率也明显低于敏感型品种特粘占 25(表 4),表明叶片脯氨酸含量与细胞膜伤害率可以反映品种的高温稳定性能。

2.4 剑叶 Rubisco 大、小亚基和粗酶液中总蛋白质含量

用 SDS-PAGE 垂直电泳分离 Rubisco 的 Lsu 和 Ssu, Rubisco 粗酶液(泳道 1-4, 5-12)在电泳图谱(图 1)上仅显现出 2 条较明显的蛋白带,分子质量约为 50、14 ku,表明这 2 条带即为 Rubisco 的 Lsu 和 Ssu^[24]。

表 2 高温对不同水稻品种结实率的影响

Table 2 Effect of high temperature on seed setting rate of different rice varieties %

品种 Varieties	结实率 Seed setting rate		相对结实率 Relative seed setting rate
	25.5 °C	34.0 °C	
	蜀恢 527 Shuhui 527	86.3±3.5	
特粘占 25 Texianzhan 25	79.2±1.8	3.5±0.7	4.4

表 3 高温对水稻倒二叶脯氨酸含量的影响

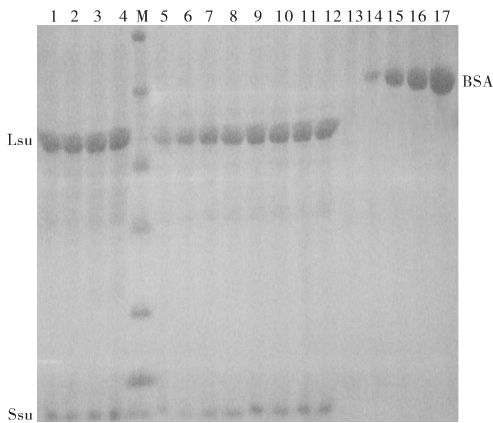
Table 3 Impact of high temperature on proline contents in rice second-top leaves

品种 Varieties	脯氨酸含量/(μg/g) Proline content		增幅/% Increasing rate
	25.5 °C	34.0 °C	
	蜀恢 527 Shuhui 527	51.6±4.8	
特粘占 25 Texianzhan 25	31.9±4.0	40.2±3.1	26.0

表 4 高温对水稻倒二叶伤害率的影响

Table 4 Impact of high temperature on cell membrane damage rate of rice second-top leaves

品种 Varieties	处理 Treatments	电导率/(μS/cm) Electric conductivity		伤害率/% Damage rate
		常温 Normal temperature	煮沸 Boiling	
		蜀恢 527 Shuhui 527	34.0 °C	
特粘占 25 Texianzhan 25	25.5 °C	72.3±1.2	945.0±45.0	41.7
	34.0 °C	102.7±1.1	1 112.5±27.5	
	25.5 °C	84.8±4.1	1 069.5±53.5	



泳道 1、11、9、7、5 和 3、12、10、8、6 分别为特粘占 25(25.5 °C)和蜀恢 527(25.5 °C)在 50.0 °C 下处理 0、10、20、30 和 60 min 的 Rubisco 粗酶液；泳道 2 和 4 分别为特粘占 25 处理(34.0 °C)和蜀恢 527 处理(34.0 °C)；以上泳道为等鲜质量上样；泳道 13~17 分别为 0.00、0.75、2.25、3.75 和 7.50 μg 的牛血清白蛋白(BSA)；M 为 marker，从下到上分子质量依次为 14.4、18.4、25.0、35.0、45.0、66.2 和 116.0 ku；Lsu 为 Rubisco 大亚基，Ssu 为 Rubisco 小亚基。Lanes 1, 11, 9, 7, 5 and 3, 12, 10, 8, 6 indicate Rubisco-extracting solution from Texianzhan 25 (25.5 °C) and Shuhui 527 (25.5 °C) treated 0, 10, 20, 30 and 60 min at 50.0 °C, respectively; Lanes 2 and 4 indicate Texianzhan 25 and Shuhui 527 treatment (34.0 °C), respectively; Equal fresh weight was run in lanes mentioned upwards; Lanes 13-17 show 0.00, 0.75, 2.25, 3.75 and 7.50 μg BSA, respectively; M correspond to molecular weight protein marker, the seven bands from the bottom up correspond to 14.4, 18.4, 25.0, 35.0, 45.0, 66.2 and 116.0 ku, respectively. Lsu and Ssu show large subunit of Rubisco and small subunit of Rubisco, respectively.

图 1 水稻剑叶 Rubisco 大、小亚基的 SDS-PAGE 电泳图谱

Fig. 1 SDS-PAGE profiles of Rubisco

Lsu and Ssu in rice flag leaves

1) 体外高温处理。对适温处理(25.5 °C)的蜀恢 527 和特粘占 25 剑叶的 Rubisco 粗酶液在 50.0 °C 下分别处理 0、10、20、30 和 60 min，先测定粗酶液中总蛋白质含量，再用 SDS-PAGE 法分离 Lsu 和 Ssu(图 1)，分析 Rubisco 的 Lsu、Ssu 和粗酶液中总蛋白质含量的热稳定性(图 2)。结果表明：在 50.0 °C 不同时间处理下，Rubisco 粗酶液的总蛋白含量和 Lsu、Ssu 的含量在 2 个品种剑叶中都有下降，下降幅度随高温处理时间延长而加大，但蜀恢 527 下降幅度始终小于特粘占 25，其中 Ssu 含量的变化表现更为明显。可见，在离体条件下蜀恢 527 剑叶的总蛋白含量及 Lsu、Ssu 含量的热稳定性高于特粘占 25。

2) 体内高温处理。对供试品种抽穗开花期植株进行高温(34.0 °C)、适温(25.5 °C)处理后，先测定剑叶 Rubisco 粗酶液中总蛋白质含量，再用 SDS-PAGE 法分离 Lsu 和 Ssu(图 1，泳道 1-4)，分析高温对剑叶粗酶液总蛋白含量和 Lsu、Ssu 含量及其比率的影响(表 5)。结果表明，蜀恢 527 剑叶粗酶液总蛋白和 Lsu 和 Ssu 的相对含量都明显高于特粘占 25。此外，高温处理使 Ssu 的相对含量下降，但蜀恢 527 下降幅度比特粘占 25 小，同时 Lsu/Ssu 比值上升，且温度稳定型品种蜀恢 527 比敏感型品种特粘占 25 上升快，说明 Ssu 对温度变化更敏感。

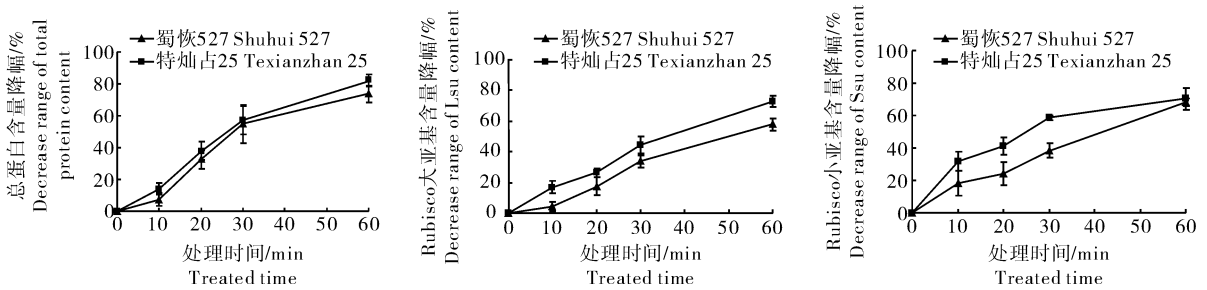


图 2 粗酶液总蛋白含量和 Rubisco 大、小亚基含量 50.0 °C 热失活曲线

Fig. 2 Decrease range of contents of total protein in Rubisco-extracting solution, Lsu and Ssu at 50.0 °C

表 5 高温对剑叶粗酶液总蛋白含量和 Rubisco 大、小亚基含量及其比率的影响

Table 5 Effects of high temperature on total protein content in Rubisco-extracting solution, Lsu and Ssu and the Lsu/Ssu ratio in flag leaves

品种 Varieties	总蛋白相对含量/% Relative total protein content		Lsu 相对含量/% Relative content of Lsu		Ssu 相对含量/% Relative content of Ssu		Lsu/Ssu 比值 Lsu/Ssu ratio	
	25.5 °C	34.0 °C	25.5 °C	34.0 °C	25.5 °C	34.0 °C	25.5 °C	34.0 °C
	蜀恢 527 Shuhui 527	100.0 ± 1.9	129.8 ± 3.8	100.0 ± 4.4	113.4 ± 1.7	100.0 ± 2.2	95.4 ± 3.3	4.4 ± 0.4
特粘占 25 Texianzhan 25	100.0 ± 3.4	70.5 ± 1.4	100.0 ± 3.7	96.0 ± 4.4	100.0 ± 6.8	78.5 ± 2.6	3.6 ± 0.0	4.4 ± 1.3

3 讨论

本研究中光合作用高温稳定性不同的 2 个水稻品种都存在光合“午睡”现象,只是高温稳定型品种所有时间点的 Pn 都比敏感型品种高,且 Pn 最低点与最高点的下降幅度较小,与吴艳洪等^[15]的研究基本相符。此外,高温胁迫后,稳定型品种的相对结实率明显大于敏感型品种,表明田间自然条件下抽穗开花期剑叶光合能力越强的水稻品种,其耐热性越强,若开花期遭遇高温对结实率的影响越小^[3]。

植物中游离脯氨酸含量和细胞膜伤害率一直是倍受关注的 2 个抗逆性指标,也是鉴定植物抗逆性强弱的 2 个常用方法。高温处理后,稳定型品种体内脯氨酸含量的积累得到促进,且增幅较大;同时细胞膜伤害率明显较小,表明高温胁迫对高温稳定型品种的影响较弱,脯氨酸含量和细胞膜伤害率可以反映品种的高温稳定性能^[3,6,25]。

本研究表明,高温稳定型品种的 Lsu、Ssu 和 Rubisco 粗酶液中总蛋白含量的 50.0 °C 热稳定性均高于敏感型品种,并且高温对稳定型品种的总蛋白、Lsu 和 Ssu 合成的影响比对敏感型品种小得多,品种间存在差异。此外,高温处理使 Ssu 的相对含量都下降,蜀恢 527 下降幅度比特粘占 25 小,同时 Lsu/Ssu 比值上升,说明 Ssu 对温度变化更敏感,与赵军等^[12]对水稻进行低温处理后的研究结果一致。Ssu 由核基因组编码后在细胞质中合成再通过叶绿体膜运输进入叶绿体间质,而 Lsu 由叶绿体基因组

编码并在叶绿体中合成。马晓娣等^[26]的研究证明高温逆境下高温敏感型品种叶绿体被膜被破坏的时间晚于细胞核膜,而高温稳定型品种细胞核膜及叶绿体被膜的热稳定性都高于敏感型品种,这些研究从细胞生物学的角度解释了 Ssu 对温度变化的敏感性和高温对蜀恢 527 剑叶总蛋白、Lsu 和 Ssu 合成的影响程度比特粘占 25 小的原因。由此可看出, Ssu 对温度变化的稳定性可为水稻抽穗开花期耐热性资源鉴定、评价及高温稳定性生理机理研究提供一定的参考。

参 考 文 献

- [1] 曹云英,段骅,杨立年,等. 抽穗和灌浆早期高温对耐热性不同籼稻品种产量的影响及其生理原因[J]. 作物学报, 2009, 35(3): 512-521.
- [2] 崔娜. 花期高温胁迫对杂交中籼稻主要生理特性和产量结构影响的研究[D]. 合肥: 安徽农业大学图书馆, 2011.
- [3] 李敏, 马均, 王贺正, 等. 水稻开花期高温胁迫条件下生理生化特性的变化及其与品种耐热性的关系[J]. 杂交水稻, 2007, 22(6): 62-66.
- [4] 李倩. 昼夜高温下水稻根源激素响应特征及其与产量的关系[D]. 武汉: 华中农业大学图书馆, 2012.
- [5] 孙雯. 气候变暖对中国水稻生产的影响[D]. 南京: 南京农业大学图书馆, 2011.
- [6] 张桂莲, 陈立云, 张顺堂, 等. 抽穗开花期高温对水稻剑叶理化特性的影响[J]. 中国农业科学, 2007, 40(7): 1345-1352.
- [7] 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.

- [8] 周伟辉. 水稻耐热性生理机理和耐热资源的鉴定与筛选[D]. 杭州:浙江大学图书馆,2011.
- [9] AL-KHATIB K, PAULSEN G M. Photosynthesis and productivity during high-temperature stress of wheat genotypes from major world regions[J]. *Crop Sci*, 1990, 30: 1127-1132.
- [10] BERRY J, BJÖRKMAN O. Photosynthetic response and adaptation to temperature in higher plants[J]. *Ann Rev Plant Physiol*, 1980, 31: 491-543.
- [11] JENSEN R G, BAHN J T. Ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase-oxygenase[J]. *Annu Rev Plant Physiol*, 1977, 28: 379-400.
- [12] 赵军, 王以柔, 李美茹, 等. 低温锻炼对水稻幼苗叶片中 Rubisco 的影响[J]. *植物生理学报*, 1997, 23(2): 123-129.
- [13] MAKINO A, MAE T, OHIRA K. Enzymic properties of ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase purified from rice leaves[J]. *Plant Physiol*, 1985, 79: 57-61.
- [14] 毛伟华, 蒋德安, 翁晓燕, 等. 水稻不同品种光合作用与 Rubisco 的关系[J]. *浙江农业学报*, 1999, 11(3): 114-118.
- [15] 吴艳洪, 李海霞, 董红霞, 等. 水稻光合能力的高温稳定性评价指标与遗传分析[J]. *华中农业大学学报*, 2011, 30(1): 8-12.
- [16] 曾汉来, 吴艳洪, 李海霞, 等. 一种对水稻光合能力高温稳定性的检测方法: 中国, ZL200910062963.3[P]. 2010-12-29.
- [17] 王学奎. 植物生理生化实验原理和技术[M]. 2版. 北京: 高等教育出版社, 2006.
- [18] 赖学华. RubisCO 纯化、大小亚基片段克隆与小麦灌浆期蛋白质周转研究[D]. 杨凌: 西北农林科技大学图书馆, 2005.
- [19] 卓敏. 水稻叶片 Rubisco 纯化、抗体制备及火箭免疫电泳定量分析方法研究[D]. 长沙: 湖南农业大学图书馆, 2001.
- [20] BRADFORD M M. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding[J]. *Anal Biochem*, 1976, 72: 248-254.
- [21] LAEMMLI U K. Cleavage of structural proteins during the assembly of the head of bacteriophage T4[J]. *Nature*, 1970, 227: 680-685.
- [22] MAKINO A, MAE T, OHIRA K. Colorimetric measurement of protein stained with coomassie brilliant blue R on sodium dodecyl sulfate-polyacrylamide gel electrophoresis by eluting with formamide[J]. *Agric Biol Chem*, 1986, 50: 1911-1912.
- [23] MURCHIE E H, HUBBART S, CHEN Y, et al. Acclimation of rice photosynthesis to irradiance under field condition[J]. *Plant Physiol*, 2002, 130: 1999-2010.
- [24] 王玉忠, 邵继荣, 刘永胜, 等. 温敏失绿突变体水稻 1103s 在失绿过程中全叶蛋白的变化[J]. *植物学报*, 1999, 41(5): 519-523.
- [25] 陈秀晨, 王士梅, 朱启升, 等. 水稻品种耐热性与相关生化指标的关联分析[J]. *农业环境科学学报*, 2010, 29(9): 1633-1639.
- [26] 马晓娣, 王丽, 汪矛, 等. 不同耐热性小麦品种在热锻炼和热胁迫下叶片相对电导率及超微结构的差异[J]. *中国农业大学学报*, 2003, 8(5): 4-8.

High temperature stability of functional leaves of rice at flowering stage

LI Hai-xia¹ CHEN Wei-wei¹ TANG Hong-ling¹ CHEN Zhen¹ ZHANG Ying-jie² ZENG Han-lai¹

1. Key Laboratory of Middle Yangtze River Crop Physiology Ecology and Production, Ministry of Agriculture/College of Plant Science and Technology of Huazhong Agricultural University, Wuhan 430070, China;

2. Xiangyang Vocational and Technical College, Xiangyang 441050, China

Abstract Effects of high temperature at flowering stage on the related physiological characteristics of functional leaves of rice were studied using indica rice varieties—Shuhui 527 and Texianzhan 25 as samples, which had significant differences in high temperature stability of photosynthesis. The results showed that under heat stress, Shuhui 527 with high temperature tolerance of photosynthesis presented small decreasing ranges of net photosynthetic rate and seed setting rate, large increasing range of proline cumulative level in leaves and significantly lower membrane injury rate. In addition, the thermal stability at 50.0 °C of large subunit of Rubisco (Lsu), small subunit of Rubisco (Ssu) and total protein content in Rubisco-extracting solution of flag leaves was high in Shuhui 527. Between Lsu and Ssu, the stability of Ssu was more sensitive to changes in temperature. The thermal stability of Ssu could provide a reference for studies on the identification, evaluation and mechanism of high temperature tolerance of rice at flowering stage.

Key words rice; flowering stage; heat stress; high temperature stability of photosynthesis; seed setting rate; physiological characteristics

(责任编辑: 张志钰)