

DOI: 10.3724/SP.J.1006.2011.00832

非对称性增温对水稻品种南粳 44 米质及关键酶活性的影响

董文军¹ 田云录¹ 张彬¹ 陈金¹ 张卫建^{1,2,*}

¹南京农业大学应用生态研究所, 江苏南京 210095; ²中国农业科学院作物科学研究所 / 农业部作物生理生态与栽培重点开放实验室, 北京 100081

摘要: 气候变暖存在明显的昼夜不同步性, 日最低气温升幅大于日最高气温升幅。利用稻田开放式增温系统在江苏南京开展了昼夜不同增温对稻米品质及其关键酶活性的影响研究。结果表明, 3 种增温处理均明显提前了水稻的灌浆结实期, 并改变了灌浆期高于 35 °C 高温的出现日期和天数, 引起稻米整精米率、垩白率、垩白度、RVA 特征谱、淀粉组分、淀粉合成关键酶活性、蛋白质含量以及蛋白质合成关键酶活性的明显变化。稻米的整精米率显著下降, 垩白率和垩白度显著增加, 总淀粉含量差异不显著, 但籽粒中直链淀粉含量显著下降, 籽粒中支/直淀粉比例显著提高。其中夜间增温的直链淀粉含量下降最多, 全天增温的支/直比提高最多, 比常规对照分别下降 4.5% 和提高 4.6%。灌浆前期 3 种增温处理均降低了籽粒 ADPG-PPase 活性, 而灌浆中后期表现不一致。增温处理对籽粒 SBE 活性的影响不明显。增温处理下稻米的峰值黏度、热浆黏度、崩解值和糊化温度呈上升趋势, 最终黏度、消解值和回复值呈下降趋势。其中, 以全天增温的峰值黏度和崩解值增幅最大, 白天增温的最终黏度和回复值降幅最大。增温处理均降低籽粒中蛋白质含量, 全天和夜间增温差异显著, 分别较常规对照降低 5.6% 和 4.0%。灌浆前期 3 种增温处理均降低籽粒 GS、GOGAT 活性, 灌浆中后期有所差异。上述结果表明, 预期的气候变暖将使稻米的加工、外观品质变劣。稻米直链淀粉含量可能受灌浆前期 ADPG-PPase 活性的影响较大, 而支链淀粉含量受 SBE 活性的影响较大。蛋白质的合成与灌浆前期 GS 和 GOGAT 活性关系密切。因此, 增温对稻米品质及关键酶的影响较为复杂。

关键词: 气候变暖; 开放式增温; 稻米品质; 淀粉; 蛋白质; 关键酶

Effects of Asymmetric Warming on Grain Quality and Related Key Enzymes Activities for Japonica Rice (Nanjing 44) under FATI Facility

DONG Wen-Jun¹, TIAN Yun-Lu¹, ZHANG Bin¹, CHEN Jin¹, and ZHANG Wei-Jian^{1,2,*}

¹Institute of Applied Ecology, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, China; ²Institute of Crop Sciences, Chinese Academy of Agricultural Sciences / Key Laboratory of Crop Physiology, Ecology & Production, Ministry of Agriculture, Beijing 100081, China

Abstract: Climate warming presents significantly asymmetric trends with greatly diurnal differences, greater temperature elevations existing for the daily mean minimum temperature than for the daily mean maximum temperature. To date, the evidence is lacking for the effects of asymmetric warming on grain quality of single cropping rice based on field experiments. We performed field warming experiment under Free Air Temperature Increased (FATI) facility to investigate the impacts of asymmetric warming on grain quality and activities of key enzymes of single cropping rice in 2008 in Nanjing, Jiangsu Province, China. The results showed that the all-day warming (AW), daytime warming (DW) and nighttime warming (NW) treatments obviously advanced the grain filling and seed setting stage and changed the beginning date and the duration of high temperature above 35°C in the stage of grain filling, consequently resulting in obvious changes of head rice rate, chalky grain rate, chalkiness, RVA characteristics, starch content and its components, protein content, and the activities of key enzymes for starch and protein syntheses. All the treatments decreased significantly head rice rate, increased significantly chalky grain rate and chalkiness of rice grain, and had no significant

本研究由国家自然科学基金项目(30771278), 江苏省自然科学基金重点项目(BK2004002), 教育部新世纪优秀人才资助计划项目(NCET-050492)和中国农业科学院院长基金项目资助。

* 通讯作者(Corresponding author): 张卫建, E-mail: zhangweij@caas.net.cn

第一作者联系方式: E-mail: dongwenjun0911@163.com

Received(收稿日期): 2010-10-13; Accepted(接受日期): 2011-01-06.

impact on the starch content of rice grain but tended to reduce the amylose content and increase the ratio of amylopectin to amylose. And the highest values of the amylose content and the ratio of amylopectin to amylose existed in the NW and AW plots which were 4.5% lower and 4.6% higher than those in the control plots in 2008, respectively. The activity of ADPG-PPase in grain decreased under the warmed plots during the early phase of rice grain filling, while had certain differences during the middle and late phases of rice grain filling. Warming treatments had no significant effect on the activity of SBE in grain. There were increasing trends of peak viscosity, hot viscosity, break down and pasting temperature, and decreasing trends of final viscosity, setback and consistency in rice grain under the warmed plots. The highest increase of peak viscosity and break down existed in the AW plots, and the highest decrease of final viscosity and consistency existed in the DW plots compared with those in control plots. The content of grain protein was decreased by warming treatments. Grain protein contents were significantly decreased by 5.6% and 4.0%, respectively in the AW and NW treatments. The activities of GS and GOGAT in grain were decreased under the warmed plots during the early phase of rice grain filling, while there were differences for them during the middle and late phase of rice grain filling. All these results suggest that milling and appearance qualities of rice would get worse under warming plots. The impact of ADPG-PPase activity was greater on amylose content and that of SBE on amylopectin content in rice during the early phase of grain filling. The protein synthesis was closely related to the activities of GS and GOGAT during the early phase of rice filling. Therefore, the effects of asymmetric climate warming on grain quality and activities of key enzymes for single cropping rice are complicated.

Keywords: Climate warming; Free air temperature increased (FATI); Rice quality; Starch; Protein; Key enzyme

近二、三十年来, 全球气候以变暖为主要特征。IPCC(2007)第 4 次评估报告显示, 在过去的 100 年地表气温已经升高了 $0.56\sim 0.92^{\circ}\text{C}$ ^[1]。模型预测显示, 与 1980—1999 年相比, 21 世纪末全球平均地表温度仍将升高 $1.1\sim 6.4^{\circ}\text{C}$ ^[1-2]。而且全球变暖存在明显的昼夜非对称性, 夜间增温幅度大于白天^[3-4]。模型预测到 2050 年我国平均气温可能升高 $1.2\sim 2.0^{\circ}\text{C}$, 到 2100 年可能升高 $2.2\sim 4.2^{\circ}\text{C}$ ^[2]。

水稻是我国重要的粮食作物, 约占粮食总产量的 40%。如今, 随着人们生活质量的不断提高, 对稻米的品质也提出了更高的要求。稻米品质受环境因素的影响较大, 尤其是环境温度^[5]。灌浆结实期日均温 >26 的天数、 <21 的天数及平均日均温与稻米品质关系密切^[6]。杨联松等^[7]认为, 糙米率、精米率和整精米率与日均温度呈极显著负相关。结实期高温可使垩白率、垩白度增加^[8]。滕中华等^[9]研究指出, 高温条件下稻米总淀粉和直链淀粉含量降低。ADPG 焦磷酸化酶(ADPG-PPase)、可溶性淀粉合酶(SSS)和淀粉分支酶(SBE)是水稻籽粒淀粉合成代谢的关键酶, 其中 ADPG-PPase 和 SSS 是水稻籽粒中淀粉生物合成的调节位点, 而 SBE 的作用是通过 α -1,6 糖苷键形成而影响支链淀粉合成^[10]。程方民等^[11]的研究认为, 在籽粒灌浆初期, 高温处理下籽粒中的蔗糖合酶(SS)、ADPG-PPase、SSS 和 SBE 的活性均不同程度地高于适温处理; 水稻籽粒灌浆过程中不同温度下籽粒中的 SS、SSS 活性差异与其淀粉积累过程的变化特征基本吻合, 且对温度影响的反应较 ADPG-PPase 敏感; 而且高温处理降低了稻米中直链淀粉占总淀粉的比率。高等植物体内 95% 以上的无机氮都是通过谷氨酰胺合成酶/谷氨酸合

成酶(GS/GOGAT)循环途径同化的, 在这个过程中 NH_4^+ 被同化为谷氨酸和谷氨酰胺^[12-13]。生成的谷氨酸则在谷氨酸-草酰乙酸转氨酶(GOT)和谷氨酸-丙酮酸转氨酶(GPT)等转氨酶催化下转化为其他氨基酸^[14], 进而合成蛋白质。黄英金等^[15]研究发现, 日均温对蛋白质的影响较大, 与蛋白质含量呈正相关, 而平均日较差则与蛋白质含量呈负相关。进一步研究发现, 在花后 1~10 d, 昼夜温差越大, GS 活性越低^[16]。由此可见, 环境温度对稻米品质及生理基础的影响较为复杂, 其机制还不完全清楚。

气候变暖不但可以提高作物生长期内的温度, 而且将通过改变作物的生育进程^[17], 影响生长期高温出现的日期和持续时间的长短, 从而影响作物的产量和品质。近年来, 国内外关于温度影响稻米品质成因的报道日益增多, 但大多数关注不同温度下水稻各种生理状况和籽粒灌浆过程中胚乳细胞结构和淀粉粒结构^[18-19], 而对非对称性增温下籽粒中淀粉、蛋白质合成代谢及关键酶活性的变化研究很少。此外, 以往的研究主要是人工控温, 且大多集中在灌浆结实期及不同日均温对稻米品质的影响, 增温幅度也往往高于气候变暖的预测值^[11]。鉴于以上研究中的不足, 为进一步揭示气候变暖对稻米品质形成的实际影响及其生理机制, 田间增温试验越来越受到重视。为此, 我们在江苏南京建立了我国的稻田开放式增温系统^[20], 进行不同昼夜增温试验, 研究非对称增温对单季稻稻米品质变化及关键酶的实际影响, 阐明非对称性增温对单季稻籽粒淀粉和蛋白质合成代谢的影响机制, 拟为未来气候背景下水稻的高产优质栽培和耐热性品种的选育提供理论依据和应对技术途径。

1 材料与amp;方法

1.1 试验区概况

试验于2008年6—10月在江苏省农业科学院(32°02'N, 118°52'E, 海拔11 m)试验站进行, 该区域属江淮单季稻作区, 为北亚热带季风气候。年平均日照时数超过1 900 h, 无霜期为237 d, 年降水量1 000~1 100 mm。2000—2008年该地年平均气温为16.7℃, 较20世纪80年代和90年代分别提高了1.5℃和0.7℃。试验区为棕壤, 土壤全氮、全磷、全钾含量分别为2.52 g kg⁻¹、0.60 g kg⁻¹和14.00 g kg⁻¹, 土壤有机质为8.24 g kg⁻¹。

1.2 试验设计及材料

供试水稻南粳44, 为早熟晚粳品种, 前茬为小麦。于5月16日播种, 6月16日双本移栽, 株行距为16.7 cm × 20.0 cm。在移栽整田前基施1 245.00 kg hm⁻²复合肥(含总养分45%, N:P₂O₅:K₂O=1:1:1), 在分蘖期和抽穗期分别施尿素(养分含量46%)折合成纯氮93.75 kg hm⁻²。田间日常管理与当地高产栽培技术规程相同。

设全天增温(AW, all-day warming)、白天增温(DW, daytime warming)、夜间增温(NW, nighttime warming)和常规对照(control)4个处理, 全天增温是指水稻从移栽到成熟全生育期内昼夜不间断增温, 白天增温是每日7:00—19:00增温, 夜间增温是每日19:00—次日7:00增温, 常规对照则是安装与增温处理相同的装置, 但不供电。小区随机区组设计, 重复3次, 小区面积为20 m², 其中有效取样面积为4 m²。

在水稻移栽前按照董文军等^[20]设计将稻田开放式增温系统安装在稻田中, 对水稻进行全生育期不间断增温。根据对温度的监测, 全天、白天和夜间增温处理分别使水稻全生育期冠层温度平均升高2.0℃、0.6℃和0.9℃。白天增温使水稻全生育期冠层白天温度平均升高1.1℃, 夜间增温使夜间温度平均升高1.8℃。

1.3 取样及测定方法

1.3.1 取样方法 在抽穗开花期, 各小区选择生长整齐一致且同日开花的稻穗挂牌标记, 并记录开花日期, 自开花第10 d起至成熟期, 每隔10 d取一次样, 每次取样时间为上午9:00—10:00, 每个处理取标记穗5个, 装入自封袋中, 并迅速放入液氮冷冻, 样取完后保存于-70℃的超低温冰箱中。水稻收获后, 将籽粒置通风干燥处自然风干3个月后, 用于稻米品质指标的测定。

1.3.2 稻米品质测定 按照中华人民共和国国家标准GB/T17891-1999《优质稻谷》^[21]测定出糙率、精米率、整精米率、垩白率、垩白度、长宽比以及精米中的粗蛋白含量。其中蛋白质含量采用凯氏定氮法测定精米中的含氮量, 再乘以换算系数5.95。按照旋光法^[22]测定总淀粉含量, 按照中华人民共和国农业部部颁标准NY147-88米质测定方法^[23]测定直链淀粉含量, 支链淀粉含量等于总淀粉含量减去直链淀粉含量。用澳大利亚Newport Scientific Co.生产的Super3型快速黏度分析仪, 按照美国谷物化学协会(AACC)规程(1995-61-02)标准方法测定米粉黏度(RVA谱)^[24]。黏度速测仪自动读出糊化开始温度(GT, 单位:℃)、峰值黏度(PKV)、热浆黏度(HPV)、最终黏度(CPV)、崩解值(BDV = PKV-HPV)、回复值(CSV = CPV-HPV)和消减值(SBV = CPV-PKV)。

1.3.3 酶活性测定 直链淀粉主要由ADPG-PPase催化而成^[25], 而支链淀粉主要受SBE的影响^[10]。GS和GOGAT的活性与水稻籽粒中蛋白质含量关系密切^[14]。因此, 参照赵全志等^[26]的方法, 取穗部上三枝一次枝梗顶粒及其倒1~2粒和二次枝梗顶粒为测试籽粒, 测定其ADPG-PPase、SBE、GS和GOGAT活性。参照Nakamura等^[27]方法略作改进测定籽粒ADPG-PPase和SBE活性, 按照马新明等^[28]的方法测定GS和GOGAT活性。

1.4 数据处理与统计分析

以上指标每个样品均重复测定2次, 取平均值, 以Microsoft Excel 2003进行数据处理和图表绘制, 用SPSS 11.5统计软件进行差异显著性分析。

2 结果与分析

2.1 昼夜不同增温的效果

水稻的灌浆期可分为前期、中期和后期^[29]。不同增温处理使水稻的生育期发生了改变, 导致水稻灌浆期冠层出现大于35℃的高温日期和天数也发生了明显的变化。表1显示, 相对于常规对照, 全天、白天和夜间增温处理使水稻灌浆期日均温分别提高4.0℃、1.4℃和1.9℃, 日较差分别降低0.5℃、-0.7℃(提高0.7℃)和1.7℃。在水稻灌浆的各个时期, 全天、白天和夜间增温处理水稻灌浆期出现大于35℃的高温日期均早于常规对照, 且分别较对照增加17、10和5 d。

2.2 水稻的生育进程及有效穗数

表2显示, 不同增温处理对水稻的生育进程、

株高及成熟期有效穗数的影响存在差异。全天、白天和夜间增温分别使水稻从移栽到始穗的日期缩短了 3、2 和 2 d, 但对始穗至成熟期仅缩短了 2、1 和 1 d, 全生育期缩短了 5、3 和 3 d。说明增温后对水稻始穗期的影响较大, 而对始穗至成熟期的影响较小。此外, 3 种增温处理对水稻的株高和有效穗数的影响均不明显。

2.3 稻米品质

2.3.1 稻米加工和外观品质 由表 3 可见, 全天、白天和夜间增温处理均降低了稻米的精米率和整精米率。其中精米率分别下降 0.3%、0.2%和 1.0%, 夜间增温差异显著, 且白天和夜间增温的差异也达显著水平; 整精米率分别下降 8.3%、5.7%和 5.5%, 差异均显著。增温对垩白的形成具有较大的影响。全

天、白天和夜间增温处理使稻米垩白率分别增加 42.1%、31.5%和 36.4%, 3 种处理间差异均显著。同时, 3 种增温处理对垩白度及垩白率的影响规律基本一致, 但是增温对稻米长宽比的影响不显著。

2.3.2 稻米总淀粉含量和组分以及 RVA 特性谱

由表 4 可见, 3 种增温处理均对稻米的总淀粉含量及其淀粉组分产生不同的影响, 但对淀粉组分的影响更明显。与常规对照相比, 全天、白天和夜间增温处理使稻米总淀粉含量分别下降 0.8%、0.1%和 1.4%, 但差异不显著; 稻米直链淀粉含量分别下降 4.3%、2.9%和 4.5%, 差异显著; 而支/直比分别提高了 4.6%、3.6%和 4.0%, 差异显著。同时, 夜间增温处理的总淀粉含量和直链淀粉含量下降的最多, 而全天增温的支/直比的增幅最大。3 种增温处理对稻

表 1 非对称性增温下水稻灌浆期冠层温度高于 35℃的天数

Table 1 Days of high temperature (>35℃) during grain filling phase of rice under asymmetric warming treatments

处理 Treatment	灌浆期大于 35 天数 Days of high temperature (>35) during grain filling			日均温 Daily mean temperature	日较差 Diurnal difference of temperature
	前期 Early phase	中期 Middle phase	后期 Late phase		
常规对照 CK	5	6	1	22.9	13.7
全天增温 AW	12	9	8	26.9	13.2
白天增温 DW	11	8	3	24.3	14.4
夜间增温 NW	6	8	3	24.8	12.0

CK: control; AW: all-day warming; DW: daytime warming; NW: nighttime warming.

表 2 非对称性增温对水稻生育进程及有效穗数的影响(移栽日期: 6 月 16 日)

Table 2 Effects of asymmetric warming on rice growth stage and effective panicles under FATI facility (Date of transplanting: June 16)

处理 Treatment	日期(移栽后天数) Date (month/day) (days after transplanting)		株高 Plant height (cm)	有效穗数 Effective panicles ($\times 10^4$ plants hm^{-2})
	始穗 Heading	成熟 Harvesting		
常规对照 CK	8/30(74)	10/14(120)	81.38 \pm 0.47 a	219.7 \pm 5.28 a
全天增温 AW	8/27(71)	10/9(115)	83.07 \pm 1.95 a	224.7 \pm 8.99 a
白天增温 DW	8/28(72)	10/11(117)	82.07 \pm 0.21 a	231.7 \pm 3.99 a
夜间增温 NW	8/28(72)	10/11(117)	84.24 \pm 1.04 a	224.7 \pm 14.98 a

同列中字母相同者差异不显著, 字母不同者差异达 0.05 显著水平。

Values within a column followed by a different letter are significantly different at the 0.05 probability level. Abbreviations are the same as given in Table 1.

表 3 非对称性增温对稻米加工品质和外观品质的影响

Table 3 Effects of asymmetric warming on rice milling quality and appearance quality under FATI facility

处理 Treatment	加工品质 Milling quality			外观品质 Appearance quality		
	出糙率 Brown rice rate (%)	精米率 Milled rice rate (%)	整精米率 Head rice rate (%)	垩白率 Chalky grain rate (%)	垩白度 Chalkiness (%)	长宽比 Length-width ratio
常规对照 CK	84.28 \pm 0.19 a	80.79 \pm 0.14 a	76.26 \pm 0.46 a	20.67 \pm 3.06 b	5.29 \pm 1.23 b	1.680 \pm 0.007 a
全天增温 AW	84.04 \pm 0.15 a	80.51 \pm 0.11 ab	69.90 \pm 1.00 b	35.67 \pm 1.59 a	11.60 \pm 0.78 a	1.680 \pm 0.007 a
白天增温 DW	84.11 \pm 0.15 a	80.66 \pm 0.12 a	71.92 \pm 1.28 b	30.17 \pm 2.46 a	9.75 \pm 0.31 a	1.694 \pm 0.003 a
夜间增温 NW	83.80 \pm 0.11 a	80.01 \pm 0.23 b	72.09 \pm 1.55 b	32.50 \pm 1.61 a	10.28 \pm 0.15 a	1.696 \pm 0.013 a

同列中字母相同者差异不显著, 字母不同者差异达 0.05 显著水平。

Values within a column followed by a different letter are significantly different at the 0.05 probability level. Abbreviations are the same as given in Table 1.

表 4 非对称性增温对稻米总淀粉含量和淀粉组分的影响

Table 4 Effects of asymmetric warming on total starch content and its components in rice under FATI facility

处理 Treatment	千粒重 1000-grain weight (g)	总淀粉含量 Starch content (%)	直链淀粉含量 Amylose content (%)	支链淀粉含量 Amylopectin content (%)	支/直比 Amylopectin/amylose ratio
常规对照 CK	27.21±0.39 a	90.85±0.32 a	17.06±0.10 a	73.79±0.37 a	4.33±0.04 b
全天增温 AW	27.04±0.04 a	90.17±0.57 a	16.33±0.10 b	73.84±0.58 a	4.52±0.05 a
白天增温 DW	27.19±0.19 a	90.75±0.40 a	16.56±0.08 b	74.19±0.47 a	4.48±0.05 a
夜间增温 NW	27.15±0.34 a	89.61±0.46 a	16.30±0.05 b	73.31±0.50 a	4.50±0.04 a

同列中字母相同者差异不显著, 字母不同者差异达 0.05 显著水平。

Values within a column followed by a different letter are significantly different at the 0.05 probability level. Abbreviations are the same as given in Table 1.

米支链淀粉含量和千粒重的影响均不明显。

稻米淀粉 RVA 谱是指一定的米粉在加热、高温和冷却过程中, 米粉的黏滞性发生一系列变化所形成的淀粉糊的黏度谱, 它是淀粉热物理特性的反映。美国、日本等国家目前均已将其作为评价稻米蒸煮食味品质优劣的一项重要指标^[30]。从表 5 可知, 全天、白天和夜间增温处理使稻米的峰值黏度分别上升 6.6%、0.9%和 2.7%, 热浆黏度增加 1.4%、0.2%和 1.8%, 崩解值增加 17.7%、7.6%和 5.0%, 糊化温度升高 1.7%、2.2%和 2.0%, 最终黏度分别下降

0.6%、2.9%和 0.2%, 消解值降低 51.8%、33.2%和 12.6%, 回复值降低 3.5%、4.1%和 0.8%。可见, 增温处理下稻米的峰值黏度、热浆黏度、崩解值和糊化温度呈上升趋势, 最终黏度、消解值和回复值呈下降趋势。3 种增温处理下, 以全天增温处理的峰值黏度和崩解值增幅最大, 白天增温的最终黏度和回复值降幅最大。方差分析发现, 相对于常规对照, 除全天增温的峰值黏度、全天与白天增温的消解值、所有增温处理的糊化温度达显著水平外, 其余各指标的差异均未达显著水平。

表 5 非对称性增温对稻米 RVA 特征谱的影响

Table 5 Effects of asymmetric warming on rice RVA characteristics under FATI facility

处理 Treatment	峰值黏度 Peak viscosity (RVU)	热浆黏度 Hot viscosity (RVU)	崩解值 Break down	最终黏度 Final viscosity (RVU)	消解值 Setback	回复值 Consistency	糊化温度 Pasting temp. ()
常规对照 CK	1940.00±1.00 c	1302.67±7.49 a	634.50±11.00 a	2233.83±17.24 a	314.67±12.65 a	931.17±11.28 a	74.13±0.01 b
全天增温 AW	2068.33±39.29 a	1321.33±23.96 a	747.00±38.21 a	2220.00±34.61 a	151.67±13.82 c	898.67±26.25 a	75.39±0.46 a
白天增温 DW	1957.83±12.72 bc	1305.25±34.25 a	682.83±45.99 a	2168.17±28.42 a	210.33±41.10 bc	893.17±6.06 a	75.78±0.20 a
夜间增温 NW	1992.50±43.69 abc	1326.50±36.85 a	666.00±7.37 a	2229.75±78.25 a	275.17±15.37 ab	924.00±25.50 a	75.59±0.11 a

同列中字母相同者差异不显著, 字母不同者差异达 0.05 显著水平。

Values within a column followed by a different letter are significantly different at the 0.05 probability level. Abbreviations are the same as given in Table 2.

2.3.3 稻米蛋白质含量 从图 1 可以看出, 3 种增温处理均改变了稻米蛋白质的含量。全天、白天和夜间增温处理使稻米蛋白质含量分别下降 5.6%、2.3%和 4.0%, 与常规对照相比, 全天和夜间增温差异均达显著水平; 且全天增温与白天增温处理之间也存在显著差异。

2.4 稻米淀粉及蛋白质合成的关键酶活性

2.4.1 ADPG 焦磷酸化酶(ADPG-PPase)和淀粉分支酶(SBE)活性 由图 2-A 可见, 水稻籽粒灌浆过程中, 全天增温和白天增温处理下籽粒 ADPG-PPase 活性变化趋势基本一致, 表现为先逐渐降低后升高并趋于稳定; 而夜间增温处理与常规对照的 ADPG-PPase 活性随灌浆进程逐渐下降。虽然不同处理的酶

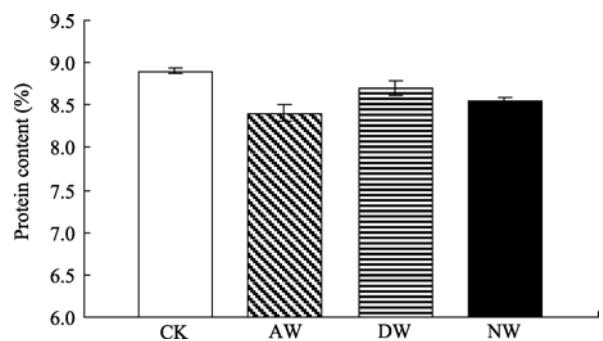


图 1 非对称性增温对稻米蛋白质含量的影响

Fig. 1 Effects of asymmetric warming on protein contents in rice under FATI facility

CK: 对照; AW: 全天增温; DW: 白天增温; NW: 夜间增温。
CK: control; AW: all-day warming; DW: daytime warming; NW: nighttime warming.

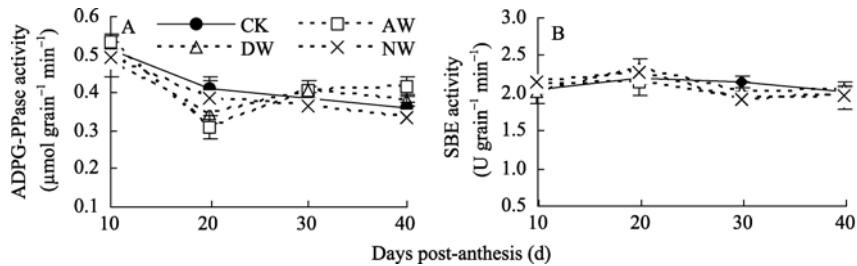


图 2 非对称性增温对水稻籽粒 ADPG-PPase (A)和 SBE (B)活性的影响

Fig. 2 Effects of asymmetric warming on the activities of ADPG-PPase (A) and SBE (B) of rice under FATI facility
缩写同图 1。Abbreviations are the same as given in Fig. 1.

活性均在花后 10 d 达到峰值, 但酶活性的大小存在差异。全天和白天增温处理的水稻籽粒酶活性在花后 20 d 前均低于常规对照, 在花后 30~40 d 均高于常规对照, 而夜间增温处理的酶活性在整个灌浆期均低于常规对照。统计分析显示, 除花后 40 d 全天和夜间增温处理差异显著外, 其余均未达显著水平。从图 2-B 可以看出, 水稻籽粒灌浆过程中, 各处理的籽粒 SBE 活性变化趋势基本一致。不同处理的酶活性达到峰值的时间均为花后 20 d, 酶活性的大小基本上没有差异。

2.4.2 谷氨酰胺合成酶 (GS) 和谷氨酸合成酶 (GOGAT) 活性 图 3-A 显示, 籽粒灌浆过程中, 不同处理的籽粒 GS 活性变化趋势基本一致, 表现

为先逐渐下降后略微升高。不同处理的酶活性达到峰值的时间均为花后 10 d, 但酶活性的大小存在差异。全天增温处理的水稻籽粒酶活性在花后 20 d 前低于常规对照, 花后 20 d 后与之相反, 而白天和夜间增温处理在整个灌浆期均低于常规对照, 但差异均不显著。

由图 3-B 可知, 籽粒灌浆过程中, 不同处理下籽粒 GOGAT 活性变化趋势基本一致, 表现为先迅速下降后略微有所上升。不同处理的酶活性均在花后 10 d 最大, 但酶活性的大小有所不同。全天、白天和夜间增温处理的水稻籽粒酶活性在花后 20 d 前低于常规对照, 花后 20 d 后与之相反, 统计分析显示, 除花后 30 d 白天增温处理的差异显著外, 其余均不显著。

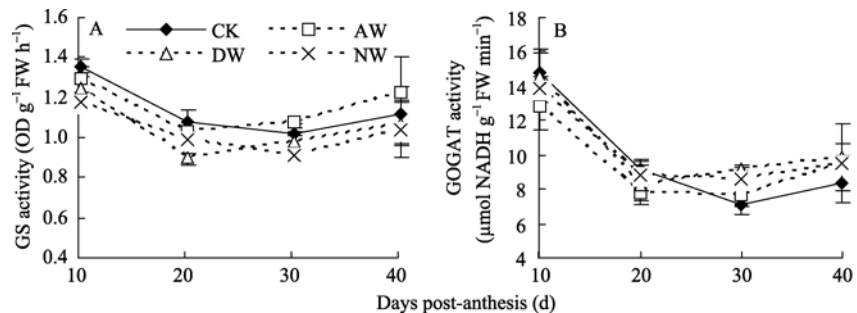


图 3 非对称性增温对水稻籽粒 GS(A)和 GOGAT(B)活性的影响

Fig. 3 Effects of asymmetric warming on the activities of GS(A) and GOGAT(B) of rice under FATI facility
缩写同图 1。Abbreviations are the same as given in Fig. 1.

3 讨论

本研究结果显示, 所有增温处理均显著提高水稻全生育期冠层温度, 平均增温幅度在 0.6~2.0°C 范围内。各处理虽对水稻从始穗到成熟的天数影响不大, 但明显缩短了水稻从移栽到始穗的天数, 导致灌浆期提前, 从而改变了灌浆期最高温大于 35°C 的出现日期和天数。增温区在灌浆的各个时期出现日最高温度大于 35°C 的概率将增大, 且概率出现最大

的是灌浆前期。全天增温处理在灌浆的前、中和后期出现日最高温大于 35°C 的天数最多, 分别比常规对照增加了 7、3 和 7 d, 出现高温的概率最大。白天增温处理出现日最高温大于 35°C 的概率主要发生在灌浆前期, 夜间增温处理出现日最高温大于 35°C 的概率相对较小。

研究认为, 随日均温度的增加, 稻米加工品质下降^[31], 同时, 日间和夜间增温也均降低水稻的加工品质^[32]。本研究也得出相类似的结论。但也有报

道认为,灌浆前期日均温度在 26°C 以上或在 21°C 以下都会使稻米的加工品质下降^[33]。本研究还发现,3种增温处理使稻米的垩白率和垩白度均增加,这与一般认为的结实期高温会提高垩白发生率的结论基本一致。但也有不同观点,认为垩白率、垩白度与日均温大于 26°C 天数呈负相关,与日均温小于 21°C 天数呈正相关^[6]。有研究认为^[34],主要是高温加速早期胚乳细胞生长和米粒充实率,周缘物质积累过快,增加了胚心和腹部的灌浆距离,而导致垩白面积增加。同时,垩白的发生可能还与灌浆期日均温的高低与出现天数有关。

水稻灌浆结实期间的温度对稻米的直、支链淀粉的含量及比率有着显著的影响^[10]。李欣等^[35]通过分期播种和人工气候箱试验表明,随温度升高,直链淀粉含量下降。Takeda等^[36]的试验也说明直链淀粉含量随穗后20 d内的温度升高而降低。本试验结果显示,增温条件下,稻米总淀粉含量呈下降趋势,直链淀粉含量显著下降,支/直比显著增加;同时,夜间增温处理的总淀粉含量和直链淀粉含量下降最多,而全天增温的支/直比增幅最大。Gomez^[37]认为直链淀粉与灌浆期温度呈正相关,而更多的学者则认为两者间关系与品种本身的遗传特性有关^[38-39]。金正勋等^[40]研究显示,灌浆成熟期高温条件下,稻米直链淀粉含量降低,ADPG-PPase和SSS的活性对温度的反应比较迟钝,而SBE活性对温度的反应较为敏感,温度过高或过低都降低该酶活性。本研究结果表明,全天和白天增温处理的水稻籽粒ADPG-PPase活性在灌浆前期均低于常规对照,灌浆中后期相反,而夜间增温处理的酶活性在整个灌浆期均低于常规对照。3种增温处理对水稻籽粒SBE活性的影响不明显。直链淀粉含量可能与ADPG-PPase活性有关,且主要受灌浆前期酶活性的影响;而支链淀粉含量可能受SBE活性的影响较大。稻米的黏性特征主要用淀粉谱特征来反映。我们的田间试验结果表明,3种增温处理均使稻米的峰值黏度、热浆黏度和崩解值呈上升趋势,最终黏度、消解值和回复值呈下降趋势。这与Shugo等^[41]、Toshio^[42]的试验结果一致,但与张国发等^[43]的研究结果不同。此外,金正勋等^[40]研究显示,RVA谱特征对灌浆成熟期温度的反应因品种和特性而异。同时我们还发现,3种增温处理下,以全天增温处理的峰值黏度和崩解值增幅最大,白天增温的最终黏度和回复值降幅最大。可见,淀粉的合成与代谢及RVA谱特征的变

化不仅和灌浆期高温出现的天数、灌浆期不同阶段高温出现的时期有关,还可能与灌浆期的昼夜温差有关。

戴云云等^[32]证实,灌浆结实期日间和夜间增温均提高稻米的蛋白质含量。周广洽等^[44]的分期播种试验则表明,温度偏高或偏低皆不利于蛋白质的形成,以结实期日均温为24时蛋白质的含量最高。另有研究发现,蛋白质主要受灌浆前中期的温度控制,而受后期的温度影响较小^[16]。而孟亚利等^[5]认为,温度对蛋白质的影响因品种不同而不同,大多数品种随结实期日均温的增加而增加,少数品种则在低温下有利于蛋白质的积累。进一步研究发现,灌浆期高温下水稻籽粒GOGAT活性显著升高,但GS活性显著降低^[14]。本试验结果显示,3种增温处理使稻米蛋白质含量呈下降趋势,白天增温处理下降的最少,全天和夜间增温差异均达显著水平;且全天增温与白天增温处理之间也存在显著差异。3种增温处理对水稻籽粒GS和GOGAT活性大小的影响存在差异。对于GS活性而言,全天增温处理的酶活性在灌浆前期低于常规对照,灌浆中后期相反,而白天和夜间增温处理在整个灌浆期均低于常规对照。对于GOGAT活性而言,全天、白天和夜间增温处理的酶活性在灌浆前期均低于常规对照,灌浆中后期相反。增温处理下GS和GOGAT活性在灌浆前期均下降,与蛋白质含量的变化一致,说明蛋白质的合成可能受灌浆前期酶活性的影响较大。相关分析发现,GOGAT活性与稻米蛋白质含量的相关系数 $r=0.533$,而GS活性与稻米蛋白质含量的相关系数更大, $r=0.770$ 。高温会改变一些与蛋白质合成有关的基因的转录水平,并导致13 kD醇溶蛋白的积累降低^[45],可能影响蛋白质的合成。由此可见,温度对水稻籽粒蛋白质的合成及关键酶的影响不仅与灌浆期不同阶段大于 35°C 的天数有关,还可能与灌浆期日均温的高低有关。此外,由于本试验运行成本较高,仅选用一个品种进行了一年试验,所得结果的普遍性还有待于进一步验证。

4 结论

在FATI系统下,各增温处理使水稻全生育期冠层温度平均提高 $0.6\sim 2.0^{\circ}\text{C}$,并明显缩短了水稻从移栽到始穗的天数,灌浆结实期提前,改变了灌浆期最高温大于 35°C 的出现日期和天数,并进一步导致稻米加工品质、外观品质、RVA特征谱、淀粉组分、

淀粉合成关键酶活性、蛋白质含量以及蛋白质合成关键酶活性明显变化。稻米的加工、外观品质显著下降, 总淀粉含量差异不显著, 直链淀粉含量显著降低, 支/直淀粉的比例显著提高。灌浆前期 3 种增温处理均降低了籽粒的 ADPG-PPase 活性, 而灌浆中后期表现不同。增温处理对籽粒 SBE 活性的影响不明显。增温处理下稻米的峰值黏度、热浆黏度、崩解值和糊化温度呈上升趋势, 最终黏度、消解值和回复值呈下降趋势。增温处理均降低了稻米蛋白质含量, 全天和夜间增温差异显著, 分别较常规对照降低 5.6% 和 4.0%。灌浆前期 3 种增温处理均降低了籽粒的 GS 和 GOGAT 活性, 灌浆中后期有所差异。

References

- [1] IPCC. Climate Change 2007: Synthesis Report: Summary for Policymakers. [2010-8-28]. <http://www.ipcc.ch/>
- [2] Qin D-H(秦大河). Climate change and drought. *Sci & Technol Rev (科技导报)*, 2009, 27(11): 3 (in Chinese)
- [3] Harvey L D D. Warm days, hot nights. *Nature*, 1995, 377: 15–16
- [4] Easterling D R, Horton B, Jones P D, Peterson T C, Karl T R, Parker D E, Salinger M J, Razuvayev V, Plummer N, Jamason P, Folland C K. Maximum and minimum temperature trends for globe. *Science*, 1997, 277: 364–367
- [5] Meng Y-L(孟亚利), Zhou Z-G(周志国). Relationship between rice grain quality and temperature during seed setting period. *Chin J Rice Sci (中国水稻科学)*, 1997, 11(1): 51–54 (in Chinese with English abstract)
- [6] Lü W-Y(吕文彦), Shao G-J(邵国军), Cao P(曹萍), Cao B-C(曹炳晨). Effect of daily mean temperature on rice quality during grain filling period. *Liaoning Agric Sci (辽宁农业科学)*, 1998, (4): 1–6 (in Chinese)
- [7] Yang L-S(杨联松), Sun M(孙明), Zhang P-J(张培江), Bai Y-S(白一松), Xu C-W(许传万), Tang Q(唐旗), She D-H(余德红). Effect of temperature and light on grain quality of medium japonica hybrid rice 80 you 121. *Hybrid Rice (杂交水稻)*, 1998, 13(6): 23–25 (in Chinese and English abstract)
- [8] Cheng F-M(程方民), Zhong L-J(钟连进). Variation of rice quality traits under different climate conditions and its main affected factors. *Chin J Rice Sci (中国水稻科学)*, 2001, 15(3): 187–191 (in Chinese and English abstract)
- [9] Teng Z-H(滕中华), Zhi L(智丽), Zong X-F(宗学凤), Wang S-G(王三根), He G-H(何光华). Effects of high temperature on chlorophyll fluorescence, active oxygen resistance activity, and grain quality in grain-filling periods in rice plants. *Acta Agron Sin (作物学报)*, 2008, 34(9): 1662–1666 (in Chinese and English abstract)
- [10] Cheng F-M(程方民), Jiang D-A(蒋德安), Wu P(吴平), Shi C-H(石春海). The dynamic change of starch synthesis enzymes during the grain filling stage and effects of temperature upon it. *Acta Agron Sin (作物学报)*, 2001, 27(2): 201–206 (in Chinese and English abstract)
- [11] Cheng F-M(程方民), Zhong L-J(钟连进), Sun Z-X(孙宗修). Effects of temperature at grain-filling stage on starch biosynthetic metabolism in developing rice grains of early-indica. *Sci Agric Sin (中国农业科学)*, 2003, 36(5): 492–501 (in Chinese and English abstract)
- [12] Hirel B, Bertin P, Quillere I, Bourdoncle W, Atgnant C, Dellay C, Gouy A, Cadiou S, Retailiau C, Falque M, Gallais A. Towards a better understanding of the genetic and physiological basis for nitrogen use efficiency in maize. *Plant Physiol*, 2001, 125: 1258–1270
- [13] Martin A, Lee J, Kichey T, Gerentes D, Zivy M, Tatout C, Dubois F, Balliau T, Valot B, Davanture M, Terce-Laforgue T, Quillere I, Coque M, Gallais A, Gonzalez-Moro M, Bethencourt L, Habash D, Lea P, Charcosset A, Perez P, Murigneux A, Sakakibara H, Edwards K, Hirel B. Two cytosolic glutamine synthetase isoforms of maize are specifically involved in the control of grain production. *Plant Cell*, 2006, 18: 3252–3274
- [14] Liang C-G(梁成刚), Chen L-P(陈利平), Wang Y(汪燕), Liu J(刘佳), Xu G-L(许光利), Li T(李天). Effects of high temperature on key enzyme activities of nitrogen metabolism and protein content during rice grain filling. *Chin J Rice Sci (中国水稻科学)*, 2010, 24(4): 398–402 (in Chinese with English abstract)
- [15] Huang Y-J(黄英金), Qi Y-X(漆映雪), Liu Y-B(刘宜柏), Chen D-Z(陈大洲). Effect of climate factors on the contents of protein and four protein fractions in early hsien rice during the milking and mature period. *Chin J Agrometeorol (中国农业气象)*, 2002, 23(2): 9–12 (in Chinese and English abstract)
- [16] Tao H-J(陶红娟). Grain Yield and Quality as Affected by High Temperature during Grain Filling Period and Physiological Mechanism in Rice. Postgraduate Dissertation of Yangzhou University, 2007 (in Chinese and English abstract)
- [17] Shi C-L(石春林), Jin Z-Q(金之庆), Ge D-K(葛道阔), Su G-L(苏高利). Gradual effects of climate change on food production and adaptation strategies in the middle and lower valley of Yangtze River. *Jiangsu J Agric Sci (江苏农业学报)*, 2001, 17(1): 1–6 (in Chinese and English abstract)
- [18] Tang X-R(唐湘如), Yu T-Q(余铁桥). Effect of temperature on rice quality and some biological and physiological properties in milking ripening period. *J Hunan Agric Coll (湖南农学院学报)*,

- 1991, 17(1): 1–9 (in Chinese and English abstract)
- [19] Tang S-X(汤圣祥), Jiang Y-Z(江云珠), Li S-S(李双盛), Yu H-Y(余汉勇), Zhang Y-K(张云康). Observation on the amyloplasts in endosperm of early *indica* rice with scanning electron microscope. *Acta Agron Sin* (作物学报), 1999, 25(2): 269–272 (in Chinese and English abstract)
- [20] Dong W-J(董文军), Deng A-X(邓艾兴), Zhang B(张彬), Tian Y-L(田云录), Chen J(陈金), Yang F(杨飞), Zhang W-J(张卫建). An experimental study on the effects of different diurnal warming regimes on single cropping rice with Free Air Temperature Increased (FATI) facility. *Acta Ecol Sin* (生态学报), 2011 (In Press) (in Chinese and English abstract)
- [21] Supervising Department of Quality and Technology of China (国家质量技术监督局). The National Standard of the People's Republic of China—High Quality Paddy (中华人民共和国国家标准—优质稻谷). GB/T17891-1999, Beijing: Standard Press of China, 1999 (in Chinese)
- [22] Shanghai Institute of Plant Physiology, Chinese Academy of Sciences/Shanghai Society of Plant Physiology (中国科学院上海植物生理研究所/上海市植物生理学会). Modern Laboratory Manual of Plant Physiology (现代植物生理学实验指南). Beijing: Science Press, 1999 (in Chinese)
- [23] Standard of Ministry of Agriculture, P. R. China (中华人民共和国农业部部颁标准). Method for Rice Quality Measurement (米质测定方法). NY147-88, Beijing: Standard Press of China, 1988. pp 4–6 (in Chinese)
- [24] American Association of Cereal Chemists (AACC). Methods 61-02 for RVA. 9th ed. St. Paul, MN: AACC, 1995
- [25] Lü B(吕冰), Guo Z-G(郭志刚), Liang J-S(梁建生). Effects of the changes of relative enzyme activities with starch synthesis in rice endosperm on amylopectin fine structure. *Sci China, Ser C: Life Sci* (中国科学 C 辑: 生命科学), 2008, 38(8): 766–773 (in Chinese)
- [26] Zhao Q-Z(赵全志), Yin C-Y(殷春渊), Ning H-F(宁慧峰), Chen J-R(陈静蕊), Qiao J-F(乔江方), Liu H(刘辉), Yang H-X(杨海霞). Effects of nitrogen regulation on grain relative plumpness of rice and relationship between grain relative plumpness and yield and grain quality. *J Henan Agric Univ* (河南农业大学学报), 2007, 41(2): 128–133 (in Chinese and English abstract)
- [27] Nakamura Y, Yuki K, Park S Y. Carbohydrate metabolism in the developing endosperm of rice grains. *Plant Cell Physiol*, 1989, 30: 833–839
- [28] Ma X-M(马新明), Li L(李琳), Zhao P(赵鹏), Xiong S-P(熊淑萍), Guo F(郭飞). Effect of water control on activities of nitrogen assimilation enzymes and grain quality in winter wheat. *Acta Phytoecol Sin* (植物生态学报), 2005, 29(1): 48–53 (in Chinese and English abstract)
- [29] Hu J(胡健), Yang L-X(杨连新), Zhou J(周娟), Wang Y-L(王余龙), Zhu J-G(朱建国). Effect of free-air CO₂ enrichment (FACE) on grain filling dynamics of rice. *Sci Agric Sin* (中国农业科学), 2007, 40(11): 2443–2451 (in Chinese with English abstract)
- [30] Wang F(王丰), Cheng F-M(程方民), Zhong L-J(钟连进), Sun Z-X(孙宗修). Difference of RVA profile among different early *indica* rice varieties and effect of temperature at grain filling stage on it. *Chin J Rice Sci* (中国水稻科学), 2003, 17(4): 328–332 (in Chinese with English abstract)
- [31] Hak Y. Grain quality characteristic for brow in rice. *Korean J Crop Sci*, 1994, 39(1): 38–44
- [32] Dai Y-Y(戴云云), Ding Y-F(丁艳锋), Liu Z-H(刘正辉), Wang Q-S(王强盛), Li G-H(李刚华), Wang S-H(王绍华). Effects of elevated night temperature by far-infrared radiation at grain filling on grain quality of rice. *Chin J Rice Sci* (中国水稻科学), 2009, 23(4): 414–420 (in Chinese with English abstract)
- [33] Li L(李林), Sha G-D(沙国栋), Lu J-H(陆景淮). Effects of temperature and light on rice quality during grain filling period. *Chin J Agrometeorol* (中国农业气象), 1989, 10(3): 33–38 (in Chinese)
- [34] Shen B(沈波), Chen N(陈能), Li T-G(李太贵), Luo Y-K(罗玉坤). Effect of temperature on rice chalkiness formation and changes of materials in endosperm. *Chin J Rice Sci* (中国水稻科学), 1997, 11(3): 183–186 (in Chinese with English abstract)
- [35] Li X(李欣), Gu M-H(顾铭洪), Pan X-B(潘学彪). A study on grain quality of rice: II. The effect of environmental factors in the period of grain filling on rice grain quality. *J Jiangsu Agric Coll* (江苏农学院学报), 1989, 10(1): 7–12 (in Chinese with English abstract)
- [36] Takeda K, Sasaki T. Temperature response of amylose content in rice varieties of Hokkaido. *Jpn J Breed*, 1988, 38: 357–362
- [37] Gomez K A. Effect of environment on protein and amylose content of rice. In: Proceedings of the Workshop of Chemical Aspects of Rice Grain Quality. Philippines: International Rice Research Institute, 1979. pp 59–65
- [38] Normita D C, Kumar I, Kaushik R P, Khush G S. Effect of temperature during grain development on stability of cooking quality components in rice. *Jpn J Breed*, 1989, 39: 299–306
- [39] Zhou D-Y(周德翼), Zhang S-W(张嵩午), Gao R-S(高如嵩), Zhu B-Y(朱碧岩). The relationship between amylase content in rice grain and temperature in grain-filling stage. *Acta Univ Agric Boreali-Occident* (西北农业大学学报), 1994, 22(2): 1–5 (in Chinese with English abstract)
- [40] Jin Z-X(金正勋), Yang J(杨静), Qian C-R(钱春荣), Liu H-Y(刘海英), Jin X-Y(金学泳), Qiu T-Q(秋太权). Effects of temperature during grain filling period on activities of key enzymes for

- starch synthesis and rice grain quality. *Chin J Rice Sci* (中国水稻科学), 2005, 19(4): 377–380 (in Chinese and English abstract)
- [41] Shugo C, Heiich K, Yuko S. Effect of temperature at ripening period on the eating quality of rice: Effect of temperature maintained in constant levels during the entire ripening period. *Jpn J Crop Sci*, 1979, 48: 475–482
- [42] Toshio T A. Relation between mean air temperature during ripening period of rice and amylographic characteristics or cooking quality. *Jpn J Crop Sci*, 1999, 68(1): 45–49
- [43] Zhang G-F(张国发), Wang S-H(王绍华), You J(尤娟), Zhang Y-X(张艳霞), Wang Q-S(王强盛), Ding Y-F(丁艳锋). Effects of relatively high temperature at grain-filling stage on rice grain's starch viscosity profile and magnesium and potassium contents. *Chin J Appl Ecol* (应用生态学报), 2008, 19(9): 1959–1964 (in Chinese with English abstract)
- [44] Zhou G-Q(周广治), Xu M-L(徐孟亮), Tan Z(谭周), Li X-Z(李训贞). Effects of ecological factors of protein and amino acids of rice. *Atca Ecol Sin* (生态学报), 1997, 17(5): 537–542 (in Chinese with English abstract)
- [45] Ma Q-L(马启林), Li Y-S(李阳生), Tian X-H(田小海), Yan S-Z(颜圣之), Lei W-C(雷慰慈), Nakata N(中田升). Influence of high temperature stress on composition and accumulation configuration of storage protein in rice. *Sci Agric Sin* (中国农业科学), 2009, 42(2): 714–718 (in Chinese with English abstract)