

梁友,王津,王思进,等. 稻田环境因子对水稻生长发育和产量、品质形成的影响研究进展[J]. 江苏农业科学,2022,50(24):1-9.
doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2022.24.001

稻田环境因子对水稻生长发育和产量、品质形成的影响研究进展

梁友,王津,王思进,赵灿,宋杰辉,霍中洋

(扬州大学农学院/农业农村部长江流域稻作技术创新中心/江苏省作物栽培生理重点实验室/
江苏省粮食作物现代产业技术协同创新中心/扬州大学水稻产业工程技术研究院,江苏扬州 225009)

摘要:光照、温度、水分和氮素作为影响水稻生长发育的重要环境因子,其主要通过调节根系生物量和根系活力以及叶片活力、衰老进程等影响水稻内生长激素含量、酶活性和光合作用效率,最终影响水稻产量和品质的形成。本文探讨了在稻田环境因子胁迫下水稻根系、叶片发生的变化,发现环境因子胁迫会使水稻根系生长和叶片光合受抑,加速衰老,进一步影响了水稻产量和品质形成。本文展望了应对未来气候变化挑战和实现水稻绿色高效栽培及节水减肥等战略需要加强的研究方向:(1)在研究上开拓新思路,深入探究环境因子对水稻生长发育和产量、品质形成的影响机制;(2)在栽培上提出新技术、新方法,加大研发投入与技术推广,通过栽培管理手段降低环境因子胁迫对水稻的影响;(3)在育种上开发针对性水稻品种,于分子层面挖掘水稻耐阴、耐冷、耐热、抗旱基因并加以利用。

关键词:环境因子;根系;光合作用;产量形成;稻米品质

中图分类号:S511.04 **文献标志码:**A **文章编号:**1002-1302(2022)24-0001-08

水稻(*Oryza sativa* L.)是我国主要的粮食作物之一,全国有 60% 以上的人口以稻米为主食^[1],维持水稻产业稳定发展和稻米持续高产对社会经济可持续发展意义重大。水稻产量和品质除受品种自身性质影响外,还与田间环境因子密切相关,其中水稻产量及品质形成主要受气候因子(光照、温度)和栽培措施(水、肥运筹)的影响^[2-3]。随着人类活动日渐频繁,温室气体大量排放,极端气候频发,时有连阴雨、低温或高温天气发生。有研究表明,近 50 年以来江苏省太阳总辐射量和日照时数呈降低趋势^[4]。太阳辐射作为重要能量来源,是影响作物产量的关键因素之一,作物截留辐射量和自身生物量决定了光能利用率和最大生产力^[5]。光照通过影响叶片光合速率间接影响作物生物量和产量^[6],光照不足会抑制水稻光合作用,造成水稻植株生长减缓,碳水化合物合成和转运受抑。作为

一种起源于热带沼泽地区的喜温作物,水稻还易受温度胁迫,低温使水稻植株和根系内与植物生长发育相关的多种酶合成被抑制,不利于水稻产量和品质的最终形成^[7];高温则会破坏叶片光合组织,加速叶片衰老。因此,研究光照和温度胁迫对水稻的影响对实现水稻高产稳产具有极其重要的意义。

氮肥施用和水管理是调控水稻产量和品质形成的重要栽培手段,其中,氮素是保证水稻产量持续增长的关键因素,氮素不足会使水稻叶片的叶绿素含量、光合速率、根系活力和酶活性下降,并降低库容扩大能力,加速植株衰老^[8-9]。大量施氮在一定范围内虽能有效提高作物产量,但却导致了土壤硝酸盐大量残留,造成资源浪费和环境污染。此外,水稻作为农业用水大户,其消耗的水量占农业用水量的 70%^[10],水资源日益短缺加深了当前水稻的种植困境。水、肥胁迫不仅会影响水稻的株高、茎蘖、根系等农艺性状^[11-12],还可调节水稻根系和植株内多种离子、激素和酶的合成与转运^[13],并最终影响水稻的产量和品质。因此,适宜的水肥协同调控是保证水稻高质优产的重要栽培措施。

本文在对前人主要研究成果进行阐述的基础上,系统总结光、温、水、肥等稻田环境因子对水稻生长发育、产量和稻米品质形成影响的研究进展,探讨稻田环境因子影响水稻生长发育的机制,并对

收稿日期:2022-06-27

基金项目:国家重点研发计划(编号:2018YFD0300802);江苏省重点研发计划(编号:BE2020319);江苏省碳达峰碳中和科技创新专项资金(编号:BE2022424)。

作者简介:梁友(1989—),男,江苏宝应人,博士,助理研究员,从事作物逆境生理及调控研究。E-mail:liangyou19892009@163.com。

通信作者:霍中洋,博士,教授,主要从事水稻高产优质高效栽培研究。E-mail:huozhongyang@163.com。

今后的研究工作提出展望。在环境气候变化挑战日益严峻和国家农业节水减氮战略背景下,提出相应的解决方法和稻田节水减氮管理策略,以期在水稻生产管理工作提供理论依据和实践参考。

1 稻田环境因子对水稻生长发育的影响

1.1 稻田环境因子对水稻根系生长的影响

植物根系的作用在于吸收并转运生长所需的营养和水分,合成部分激素、氨基酸和其他有机物等,水稻根系生物量和根系氧化力能显著影响水稻源库强度和化合物合成能力,进而影响水稻产量和品质^[7,14]。根系生物量和根系氧化力是根系形态学和生理学最重要的 2 个特征,根系生物量与养分、水分吸收能力密切相关;较高的根系氧化力则是保证根系生物量、根系和地上部生长及离子吸收的必要条件之一,且水稻地上生物量、灌浆期叶片光合速率和高产等均与根系氧化力密切相关^[15]。有研究表明,光照和温度是影响水稻根系形态和生理活动的关键气候因素。光照度降低不仅使水稻根系长度、数量、表面积和体积等形态指标显著降低,还会导致根系对环境中的 NH_4^+ 或 NO_3^- 的吸收能力降低^[16],阻碍根系向冠层输送营养物质和激素等,影响冠层碳水化合物的合成,抑制水稻籽粒灌浆充实。温度作为田间最不可控的环境因子,能影响水稻根系酶活性和激素的合成与转运。温度过高或过低均会造成水稻根系活力和酶活性降低,细胞分裂素(CTK)和赤霉素(GA)等激素化合物的合成与转运受阻,而脱落酸(ABA)等促进植株衰老的激素合成增加,使水稻发育受抑,生长迟滞^[17-18]。

水分和氮素是调控水稻根系生长的重要环境因子,二者相互影响,相辅相成。合理的田间含水量能促进根系生长并提高根系活力,保证根系生物量;适宜的施氮水平能通过提高根系伤流强度和根系活力延缓根系衰老,显著提升水稻根系生物量和根系活力^[19-20]。水分可通过影响水稻根系来影响植株生长。根源激素一般通过蒸腾系统输送到地上部分调节水稻生长发育,缺水不仅会抑制蒸腾作用,导致激素运输受抑;还会加速根系脱落酸(ABA)合成,促使叶片气孔关闭,并减少根系中氨基酸和生长激素的合成,限制水稻生长^[21-22]。长期淹水则易诱导水稻根系有毒物质积累、细胞能量代谢失衡、细胞质酸化,抑制根系营养物质的吸收和激素的合成^[23],同时会导致田间氧化还原电位和

pH 值显著变化,硝化作用减弱,不利于氮素转化为促进根系伸长的 NO_3^- ^[3,24]。氮素同样可以调控水稻根系生长。缺氮情况下水稻根系生物量、根系体积和根系活力均显著降低;施氮水平过高不仅会抑制水稻根系生长,还可能因硝态氮累积中毒,加快根系老化,导致无效分蘖增加,氮素过高或过低均不利于根系生长^[20,25]。近年研究发现,适度干旱可提升土壤硝化势和氧化还原电位,使田间土壤处于硝态氮和氨态氮混合状态,改善水稻根系形态生理,促进水稻根系生长发育^[26];增加水稻根系形态和氧化力,提高水稻根系氮肥利用率,增加水稻灌浆期叶片光合作用水平和籽粒酶活性^[27-28]。

1.2 稻田环境因子对水稻光合及生理特性的影响

光合作用是水稻积累干物质的主要途径,光照、温度、水分和氮素均能显著影响水稻光合作用。光照主要通过影响水稻叶绿素合成和光能转化关键酶活性影响水稻光合效率,进而干扰水稻光合产物积累,强光或弱光均不利于水稻光合产物积累。光照过强会导致叶绿素失活、细胞破坏,进而降低叶片光合效率并加速衰老^[29]。弱光处理的水稻叶片,其叶绿素含量虽会升高,但叶绿体电子传递能力和核酮糖-1,5-二磷酸羧化酶 Rubisco 活性均显著下降^[30],气孔导度和蒸腾速率也明显降低^[31],最终导致叶片光反应过程受抑、细胞间 CO_2 含量降低,叶片光合能力下降。温度也是影响光合作用生理过程最明显的环境因素之一,温度能直接影响水稻体内酶活性,破坏叶绿素,加速叶片衰老。群体温度过高会通过改变水稻叶片中叶绿素含量和内部酶活性以及抑制光合产物输送来影响光合作用^[32],高温还会导致水稻叶片气孔关闭,降低气孔导度^[33],使细胞间 CO_2 浓度降低,影响光反应进程,导致叶片净光合效率降低。

水分和氮素等人为因子也能通过影响水稻叶片气孔导度、叶绿素含量、光反应过程和 Rubisco 活性等影响植物叶片光合速率。田间水分不足易导致叶片水势降低、气孔导度下降和叶绿体萎缩,进而降低细胞间 CO_2 浓度和 Rubisco 羧化位点 CO_2 量,导致光能和 CO_2 利用率降低^[34];水分胁迫还可以通过影响植株内 Rubisco 活性和光系统 II(PS II)结构抑制光合作用^[35]。长期处于淹水状态会导致水稻叶片叶绿素分解加速,净光合速率下降^[36],不利于水稻自身光合产物形成。水稻叶片叶绿体中储存有大量氮素^[37],缺乏氮素会导致叶片内叶绿素

含量降低, Rubisco 活性降低, 光合效率也随之下降。反之, 增加氮素能提升叶绿体体积, 增加气孔导度, 提高 Rubisco 活性, 改善水稻叶片光合效率^[38]。因此, 保证土壤干湿适宜和氮素充足供应是提高水稻叶片光合作用效率的有效手段。

水稻高产不仅与光合效率密切相关, 还需实现光合产物在生长中心的合理分配, 才能满足水稻的正常生长发育需求。植物激素作为调控光合产物运输和分配的重要信息物质, 其种类和浓度与水稻光合效率息息相关。有研究表明, 水分胁迫能够显著降低水稻叶片的蒸腾作用并抑制根系中的细胞分裂素 (CTK) 合成, 导致 CTK 向地上部运输量减少, 最终影响水稻茎的正常生长^[39]; 水分胁迫还能显著增加水稻叶、茎和根系中 ABA 的积累, 降低叶片中玉米素 (Z) 和玉米素核苷 (ZR) 的总含量^[27, 39-40]。蔗糖合酶 (SuS)、腺苷二磷酸葡萄糖焦磷酸化酶 (AGP)、淀粉合酶 (StS)、淀粉分支酶 (SBE) 和淀粉脱支酶 (DBE) 是光合产物分配和蔗糖向淀粉转化的关键作用酶, 其活性与籽粒灌浆和淀粉积累速率呈显著正相关。高温下水稻叶片腺苷二磷酸葡萄糖焦磷酸化酶 (AGP) 活性和蔗糖浓度增加, 而 SuS 活性降低, 淀粉积累量降低^[41]; 在适度土壤干旱条件下, 水稻籽粒灌浆过程中 SuS、可溶性淀粉合酶 (SSS) 和 SBE 的活性显著增强, 土壤持续干旱则会导致酶活性下降, 不利于淀粉转化和积累^[40]。水分和高温复合胁迫还会导致水稻抗氧化酶活性下降, 活性氧积累增加, 细胞膜结构和功能受到破坏, 质膜透性增加^[42], 使叶片生理生化机能受到伤害。因此, 水分和温度胁迫能通过调控激素浓度和酶活性加速水稻叶片衰老, 进而影响水稻光合作用和光合产物转化、积累, 减少水稻光合物质积累。

2 稻田环境因子对水稻产量形成的影响

2.1 稻田环境因子对水稻茎蘖的影响

稻田环境因子不仅会影响水稻正常的生长发育, 也会影响水稻最终产量。水稻单位面积产量是由穗数、穗粒数、结实率和千粒质量四要素构成, 四要素协调发展是取得高产的重要保证^[43], 特别是有效穗数对水稻产量有决定性影响, 保证有效穗数是获得水稻高产的前提。有效穗数主要由水稻养分期的分蘖动态、地上生物量和地下氮素吸收能力决定^[44]。水稻秧田期至孕穗期间光照和温度均能显著影响水稻分蘖数, 水稻分蘖适宜温度为 23 ~

28 ℃, 低于 20 ℃ 水稻即停止分蘖^[42, 45]。氮素和水也是影响水稻分蘖的重要因素, 淹水、干旱条件以及缺乏氮素情况下根系活动受抑, 激素合成和转运受阻, 营养物质不足也会导致水稻分蘖降低。水稻分蘖芽的形成和生长受生长素 (IAA)、CTK 和 ABA 等激素和超氧化物歧化酶 (SOD)、过氧化氢酶 (CAT)、过氧化物酶 (POD) 等调控^[11, 46-47]。缺乏光照和氮素会导致水稻根系光合产物和矿质营养不足, 相关激素基因表达量降低^[11], 进而抑制分蘖芽形成。淹水或干旱会导致 ABA 等促进水稻衰老的激素含量升高, 促分蘖相关激素含量降低, 有毒物质积累, 增加无效分蘖^[48]; 高温或低温会导致 SOD、CAT 等清除个体内活性氧和自由基的相关酶活性降低, 加速水稻分蘖衰老^[46]。因此, 光照、温度、水分和氮素可通过影响个体内激素合成和酶活性抑制水稻分蘖形成和生长, 最终降低茎蘖成穗率。

2.2 稻田环境因子对水稻颖花分化的影响

水稻颖花量是决定水稻丰产和稳产的重要因素, 水稻结实率和穗粒数取决于穗部颖花分化和退化 2 个过程。水稻颖花分化和退化, 受到气候条件、水、肥和栽培条件等多方面影响^[49-50]。光照、温度、湿度等气候因子均能影响颖花开放, 但颖花分化和退化主要受温度影响。在水稻穗分化期高温胁迫会抑制花药发育, 降低花药内游离氨基酸、可溶性蛋白质、抗坏血酸 (ASA) 等物质的含量, 使花粉活力降低甚至败育^[47, 49], 导致颖花分化受阻而退化增多, 空粒率大幅提高, 穗粒数和结实率降低。持续低温也影响水稻颖花分化, 低温胁迫会导致水稻细胞膜透性增加, 活性氧大量积累, SOD、POD 等抗氧化酶活性降低, 使花药发育受阻, 无法正常开裂, 花粉量和柱头花粉萌发率也降低, 直接影响受精, 引起花粉不育^[51], 降低颖花量, 最终导致水稻结实率下降。

水分和氮素也是影响颖花形成和分化的重要因素。水稻花期干旱易致花药开裂, 不利于花粉发育和传粉^[52], 并最终导致花粉败育和受精不良。同时, 干旱胁迫还会导致水稻花粉中油菜素甾醇 (BRs) 和多胺 (PAs) 含量降低^[53], 而减数分裂期低水平的油菜素甾醇、多胺和高水平的乙烯 (ETH) 是促进颖花退化的关键因素^[54], 因此, 干旱、水淹和高温可通过调控水稻内源激素含量抑制颖花分化, 促进颖花退化, 进而降低水稻穗粒数和结实率。有研究表明, 在穗分化期适当增施氮肥能有效调节碳氮平衡, 提高水稻群体总颖花量^[55], 氮素水平过高或

过低均不利于颖花分化^[56]。氮素可通过影响水稻穗分化期碳氮平衡来调控颖花量,增施氮肥可显著增加库器官中非结构性碳水化合物,而非结构性碳水化合物与水稻颖花量呈显著正相关^[57]。氮素还可以通过提高水稻体内 CTK 和 IAA 含量延长穗分化时间,增加每穗颖花量^[58],减少颖花退化,提高穗粒数。激素是影响水稻颖花分化和退化的重要因素,水分和氮素管理均能影响水稻激素合成和分配,适宜的水分和氮素条件能促进颖花分化并减少退化,而干旱、缺氮则会对穗分化期的水稻产生胁迫,不利于水稻颖花分化并增加退化,进而降低水稻群体质量,使水稻穗粒数和结实率下降。

2.3 稻田环境因子对水稻籽粒充实的影响

水稻籽粒灌浆过程是光合产物被源器官输送到籽粒并在胚乳中合成淀粉的过程,决定着水稻产量和稻米品质。水稻籽粒在灌浆前期粒质量增长较快,后期粒质量增长变缓,呈典型的“S”形曲线。籽粒灌浆受最大灌浆速率时期、平均灌浆速率、灌浆活跃期、起始势等影响,与叶片光合能力、籽粒库容量和输导组织运输能力等密切相关^[59]。叶片光合作用产生的碳水化合物作为籽粒灌浆物质的主要来源,从茎鞘(源)向籽粒(库)的转运量占水稻籽粒总量的 40% 以上^[60],转运速率也是影响水稻产量的重要因素。光合作用受光照影响最大,光合产物量也与光照度呈显著正相关。光照度下降会导致叶绿体电子传递能力和 Rubisco 活性均显著下降^[30],导致光反应受抑,光合产物合成受阻,影响同化物向籽粒运输。弱光条件下水稻碳氮代谢失调,空秕粒显著增加,灌浆速率和灌浆相对起始势降低^[61],源端同化物产量降低,产物灌浆速率和效率下降,水稻籽粒灌浆能力随之下降。因此,光照不足会减少水稻植株籽粒灌浆,使水稻穗粒数、结实率和千粒质量下降。高温会缩短水稻灌浆持续期,减弱光合产物积累和转运,还可降低籽粒中蔗糖-淀粉代谢酶活性,从而影响水稻籽粒中胚乳细胞发育和淀粉体充实程度^[62];高温还会加速叶片衰老,降低叶片光合寿命,抑制光合产物输送,不利于籽粒灌浆充实。

水、氮条件对水稻碳水化合物合成、转运和积累也有显著影响。干旱和淹水均不利于水稻碳水化合物合成和转运,进而干扰籽粒淀粉充实过程。有研究表明,干旱和淹水均能影响水稻叶片光合作用,干扰光合产物正常合成,使得源端物质生产量减少;干旱还会降低茎鞘内非结构性碳水化合物的

运输效率^[60],阻碍库端碳水化合物的积累量。同时,花粉中催化蔗糖降解的 SuS,影响淀粉合成的 AGP 和 StS 活性也随干旱胁迫而降低^[52],诱导水稻库强和灌浆速率比同步下降。因此,水分胁迫可通过影响水稻源-库两端同化物供应和需求影响籽粒灌浆。氮素是影响植物叶片光合能力以及根系合成激素、酶、氨基酸等物质的关键营养元素,缺氮会直接降低水稻叶片光合效率,加速叶片衰老,间接影响水稻体内多种酶、激素和氨基酸的合成与转运。氮素能够显著提高水稻代谢能力、光合作用效率,促进灌浆期各种物质合成,有利于水稻颖花发育并扩大库容^[63],缺氮在极大程度上抑制了水稻叶片光合作用和籽粒灌浆物质合成。氮素还会影响水稻灌浆关键酶蔗糖磷酸合成酶 (SPS)、AGP 和 IAA 等激素合成,其中 IAA 可调节细胞伸长和蛋白质合成,促进灌浆和同化物向籽粒运输^[64],缺氮会降低这些与糖代谢和淀粉合成相关酶的活性和激素含量,进而影响籽粒灌浆过程。同时,有研究发现,叶片衰老与籽粒灌浆进程同步进行,叶片衰老不仅缩短了叶片生理功能期,同时也限制了光合产物的生成及向籽粒的转运,影响籽粒的灌浆进程^[65]。弱光、氮素、温度和水分胁迫可增加水稻叶片内活性氧积累量,降低抗氧化酶活性,加速叶片衰老。因此,稻田环境因子还可以通过加速叶片衰老,抑制叶片光合作用,从而降低籽粒灌浆能力。

3 稻田环境因子对稻米品质形成的影响

3.1 稻田环境因子对稻米加工和外观品质的影响

水稻生产一般以优质高产为首要目标,除了产量,稻米品质也是决定农民经济回报的重要因素,稻米品质形成受品种遗传特性和环境条件影响。稻米品质主要通过加工(糙米、精米和整精米率)、外观(垩白度和垩白粒率)、蒸煮食味(直链淀粉含量和 RVA 谱特征值)及营养(蛋白质和氨基酸含量)品质来衡量。稻米主要成分包括淀粉、蛋白质和少量脂肪,淀粉含量及其支直比、蛋白质含量和氨基酸含量是影响稻米加工、外观、食味和营养品质的最主要因素^[66]。

水稻加工和外观品质与淀粉充实度、直链淀粉含量呈显著相关,淀粉充实不良,直链淀粉含量降低,支链淀粉占比增加,均会导致水稻碎米率和垩白度增加,加工、外观品质变劣。也有研究认为氨基酸含量可控制稻米加工品质优劣,稻壳中氨基酸

含量增加有利于提高稻米糙米率和精米率^[67]。光照和温度是影响稻米加工和外观品质重要的气候因子,氮素和水分管理是影响稻米品质重要的人为环境因子。稻田环境因子变化会影响水稻加工和外观品质,弱光、高温、干旱和缺氮会导致水稻精米率和整精米率下降,垩白度和垩白粒率升高^[31,57,61,68-69]。弱光和缺氮会降低叶片光合效率,使碳水化合物合成减少,高温、干旱和缺氮会影响如 SPS、SS 等蔗糖-淀粉代谢酶的活性,降低库容,使碳水化合物运输、转化和积累受抑,导致水稻颖壳变小,籽粒灌浆充实不良,淀粉体排列疏松。有研究表明,结实期弱光处理会使稻米蛋白质和氨基酸含量升高,而直链淀粉和总淀粉含量降低^[31,70];缺氮则会导致蛋白质含量显著降低,而直链淀粉含量增加^[57,66]。水稻籽粒硬度与蛋白质含量呈正相关^[57],稻米透性与直链淀粉含量呈正相关^[71]。硬度增加有利于提高水稻碾磨品质,进而提高精米率和整精米率;随着稻米透性增加,其垩白度则降低,外观品质变优。因此,弱光和缺氮不仅可以通过干扰籽粒灌浆使稻米加工、外观品质下降,还可以影响籽粒蛋白质含量和淀粉结构组成,最终影响水稻精米率、整精米率和垩白度。

适度干旱可提高籽粒内蔗糖代谢酶活性并降低内源 ETH 含量,有利于淀粉积累并降低垩白度,但重度干旱对水稻籽粒的影响相反^[69]。SBE 活性是影响直链淀粉合成的关键酶,高温和干旱会导致 SBE、StS 等蔗糖代谢酶活性下降,胚乳发育和淀粉体充实受抑,直链淀粉含量也下降^[62,72];低温也会导致 SuS、SBE 活性下降^[2],与高温对籽粒淀粉积累的影响基本一致。因此,干旱和温度胁迫能够通过降低光合作用和蔗糖代谢酶活性减少籽粒淀粉合成,增加淀粉体空隙,使碎米率、垩白度和垩白粒率增加。

综上所述,稻田环境因子主要通过影响水稻光合作用、籽粒灌浆速率和淀粉充实度调节水稻加工和外观品质,同时还可以通过影响稻米蛋白质和淀粉组成影响水稻精米率、整精米率和垩白度。

3.2 稻田环境因子对稻米蒸煮食味和营养品质的影响

稻米蒸煮食味品质和营养品质主要受淀粉和蛋白质含量及其组分变化的影响,蛋白质和直链淀粉含量均与蒸煮食味呈负相关,且蛋白质对食味值的影响大于直链淀粉^[73]。蛋白质和直链淀粉含量增加,米饭硬度增加,黏度和弹性降低,色泽变差,

食味品质变劣^[74]。稻米食味品质还与淀粉黏滞特性有显著关系,水稻淀粉峰值黏度和崩解值高,消减值和峰值时间低,食味品质则优^[73],而淀粉黏滞特性主要受直链淀粉和支链淀粉的比例影响。稻米营养物质包括淀粉、蛋白质、脂肪、维生素和矿物质等,但主要以蛋白质及其组分含量作为衡量稻米营养品质的标准。如稻米中清蛋白、球蛋白和谷蛋白含有精氨酸、甘氨酸和赖氨酸等人体必需氨基酸,且主要存在于蛋白体 II (PB-II) 中,易被人体消化,属优质蛋白;而醇溶蛋白存在于蛋白体 I (PB-I) 中,对蛋白分解酶有较强的抵抗力,并能降低米饭食味,属于劣质蛋白^[75]。

淀粉总量及直链和支链淀粉比值主要影响米饭蒸煮食味品质,直链淀粉占比增加,胶稠度、消减值和峰值时间增加,热浆黏度、糊化温度和崩解值降低,食味变劣;蛋白质及其组分既是稻米营养品质的重要评价指标,其含量高低也直接影响稻米蒸煮食味品质。蛋白质在胚乳中以蛋白体的形式填充在淀粉颗粒之间,抑制淀粉糊化和膨胀,使米饭黏度降低,硬度增加,食味变劣;同时蛋白质还会影响淀粉成浆,降低米粉黏滞特性^[66]。光照、温度、水分和氮素等稻田环境因子均能显著影响水稻淀粉支直比和蛋白质含量,进而影响稻米蒸煮食味和营养品质。前人研究表明,弱光、高温和干旱会使稻米中直链淀粉含量降低,蛋白质含量增加^[61,72];缺氮则会使直链淀粉含量增加,蛋白质含量降低^[57]。稻田环境因子胁迫对稻米直链淀粉和蛋白质含量的影响相反,但蒸煮食味和营养品质主要受蛋白质影响,直链淀粉对蒸煮食味品质的影响远小于蛋白质^[73],因此在弱光、高温和干旱胁迫下稻米蒸煮食味品质往往显著降低,而缺氮会提升稻米食味品质。氮素对淀粉合成影响的机制与其他环境因子类似,氮素会显著提高籽粒中 SS 和蔗糖酸性转化酶 (AI) 活性,并抑制 SPS 活性,进而调控直链和支链淀粉含量,影响稻米淀粉总含量和精细结构^[68]。

氮素是蛋白质和氨基酸的重要组成成分,弱光会导致水稻植株体内碳氮代谢失调^[61],水稻茎、叶、穗中氮素含量增加,因此弱光处理能够增加籽粒中蛋白质的合成。高温胁迫下稻米籽粒中蛋白质质量占籽粒总干物质质量的相对比值增加,高温胁迫还会限制籽粒灌浆后期贮藏蛋白积累,且高温胁迫的水稻籽粒蛋白含量显著低于常温下稻米籽粒蛋白含量^[75-76]。干旱对稻米蛋白质的影响及其机制前

人研究的较少,可能是重度干旱诱导水稻个体内逆境氨基酸合成,进而提高稻米中蛋白质含量。氮素对稻米氨基酸和蛋白质含量的影响最显著,增施氮素能显著提高稻米中苏氨酸、缬氨酸、蛋氨酸等 7 种人体必需氨基酸和清蛋白、球蛋白和谷蛋白等稻米主要蛋白组分含量^[75,77],氮素供应不足则会因缺乏原料使氨基酸和蛋白质合成受抑。氮素不足主要影响谷蛋白和醇溶蛋白,缺乏氮素时籽粒中谷蛋白的前提物质 57 ku 前体亚基 (pro - glutelin)、37 ku 酸性亚基 (α - glutelin)、22 ku 碱性亚基 (β - glutelin) 和醇溶蛋白的 13 ku 亚基组分含量显著降低^[75],进而影响谷蛋白和醇溶蛋白合成。醇溶蛋白是直接影响米饭食味品质的劣质蛋白,氮素不足能显著降低醇溶蛋白含量,因此米饭硬度下降,黏性提高,食味品质上升。尽管已明确证明蛋白质对稻米蒸煮食味品质有影响,但稻米饭食味品质与蛋白组分之间的关系可能相对复杂,醇溶蛋白也只是其中一个因素,其他影响食味品质的因素还有待进一步探究。

综上所述,稻田环境因子可通过影响稻米中直链淀粉和蛋白质含量来影响稻米蒸煮食味和营养品质,且主要通过影响不同蛋白质含量实现对食味和营养品质的调控。

4 展望

综上所述,光照、温度、水分和氮素管理对水稻生长发育和产量、品质形成均有影响,主要通过影响水稻体内激素合成、酶活性等影响物质合成、转运、同化和积累,并最终实现对水稻产量和品质的调控。这是一个复杂且有序的生理生化过程,这一过程涉及水稻在不同条件下的生长发育、根系形态建成、光合作用、酶和激素调节机制、源库协调、物质转运与积累和品质形成等特性。想要充分了解环境因子对水稻影响的具体机制以及减少其对水稻危害程度的应对策略还需要进行大量的研究工作。在保障水稻正常生长发育和优质高产的前提下,为了应对未来气候变化挑战以及实现水稻绿色高效栽培、稻田节水减肥战略,应当在研究上开拓新思路,在栽培上提出新技术、新方法,在育种上开发针对性的新品种;因此,本文提出以下 3 个想法:

(1) 关于稻田环境因子对水稻生长发育和产量、品质形成的影响,在试验方面多只改变一种变量,却没考虑到变量引起的其他环境因素变化,即试验设计和实施方案存在问题。如田间遮阴处理

不仅会改变光照度,还会改变光质、群体内温湿度和 CO_2 浓度等,而其他因素对水稻生长也有或多或少的影响,如未能控制好变量,则试验取得的结果与真实结果间将有较大差异。在研究内容方面,目前关于稻田因子对水稻影响的研究多集中在生理生态方面,如叶绿素、根系活力、气孔导度、茎蘖等,对于内源激素和酶活性的研究也多侧重于水稻某组织的影响引起的生理活性物质变化,相对基础片面,系统性不强。未能考虑稻田环境因子对水稻整株内源激素和矿质元素吸收的影响,及其对水稻抗逆基因表达量的影响。因此,采用适当的试验环境、研究方法和研究内容尤为重要,目前关于稻田环境胁迫后水稻的响应机制及其复杂的调控网络还未见详细阐明,从长远看,采用正确的试验方法,深入探究其内在机制和机理,能够为我们利用栽培手段调控水稻生长发育和应对自然灾害挑战提供理论依据和技术支持。

(2) 目前关于提高氮素和水分利用率已有较多研究,其中主要围绕轻干湿交替灌溉展开。前人的研究表明,轻干湿交替灌溉技术既能节约水的用量,提高氮素利用率,还能显著提高水稻光合、灌浆以及颖花分化等关键酶的活性并有促进激素合成的作用^[3,27-28,50]。轻干湿交替灌溉是在保证水稻优质高产前提下解决缺水和氮素利用率低下的重要途径,应当进一步深入探究并推广应用。随着温室气体大量排放,极端气候在全国各地时有发生,在极端气候发生后的补救措施尤为重要,因此使用栽培手段减小极端气候对水稻的不利影响具有重要意义。如淹水处理可改善因低温导致的水稻秧苗叶片光合酶活性下降的问题^[78];合理施用氮肥可减轻弱光和高温对水稻光合、灌浆的胁迫伤害,延缓植株衰老等^[61,79]。研究新技术、新方法以实现水稻绿色高效和节水减肥的工作是一个重要的研究方向,关于利用栽培手段降低极端气候对水稻危害的研究也有实际意义。

(3) 应对稻田环境的胁迫影响还需要在水稻育种方面做出努力。目前已发现部分水稻品种存在耐阴、耐寒、耐旱基因,且已育出如早优系列、寒优 7 号等耐寒耐旱水稻,因此,深入发掘水稻对某一种或多种逆境因子的耐性基因并在分子水平上进行调控切实可行。近年来,我国在水稻生物学、进化与基因组学和激素生物学等领域已取得长足进步,同时我国在作物基因组编辑技术领域也取得了突破性进展。因此,在保证水稻优质高产的前提下,

挖掘提高水稻氮素和水分利用率的关键基因,改良水稻耐性,选育出能够适应恶劣气候,并能提高水、氮利用率的水稻品种也是一个研究思路。同时,也可以根据往年的气候数据,选择适合当地种植的抗旱、耐冷等水稻品种。

参考文献:

- [1] 朱德峰,张玉屏,陈惠哲,等. 中国水稻高产栽培技术创新与实践[J]. 中国农业科学,2015,48(17):3404–3414.
- [2] Ahmed N, Maekawa M, Tetlow I J. Effects of low temperature on grain filling, amylose content, and activity of starch biosynthesis enzymes in endosperm of basmati rice [J]. Australian Journal of Agricultural Research, 2008, 59(7):599.
- [3] 吴龙龙,田 仓,张 露,等. 稻田水氮氧环境因子对水稻生长发育、光合作用和氮利用的调控研究进展[J]. 应用生态学报, 2021, 32(4):1498–1508.
- [4] 沈 瑱,曾 燕,肖 卉,等. 江苏省日照时数的气候特征分析[J]. 气象科学,2007,27(4):425–429.
- [5] Murchie E H, Pinto M, Horton P. Agriculture and the new challenges for photosynthesis research[J]. The New Phytologist, 2009, 181(3):532–552.
- [6] Yamori W, Kondo E, Sugiura D, et al. Enhanced leaf photosynthesis as a target to increase grain yield; insights from transgenic rice lines with variable Rieske FeS protein content in the cytochrome b6/f complex[J]. Plant, Cell & Environment, 2016, 39(1):80–87.
- [7] Yang J C, Zhang H, Zhang J H. Root morphology and physiology in relation to the yield formation of rice [J]. Journal of Integrative Agriculture, 2012, 11(6):920–926.
- [8] 钟旭华,黄农荣. 水稻结实期根系活性与稻米垩白形成的相关性初步研究[J]. 中国水稻科学,2005,19(5):471–474.
- [9] 张自常,谷 涛,李永丰,等. 不同氮水平下不同种稗草对水稻产量形成的影响[J]. 应用生态学报,2016,27(11):3559–3568.
- [10] 刘金山,戴 健,刘 洋,等. 过量施氮对旱地土壤碳、氮及供氮能力的影响[J]. 植物营养与肥料学报,2015,21(1):112–120.
- [11] 黄星瑜,刘小红,匡志明,等. 氮素敏感时期水稻分蘖芽的转录分析[J]. 植物营养与肥料学报,2021,27(7):1247–1257.
- [12] 肖 新,朱 伟,肖 靓,等. 不同水肥管理对水稻分蘖期根系特征和氮磷钾养分累积的影响[J]. 土壤通报,2016,47(4):903–908.
- [13] 高志红,林浴霞,张宇鹏,等. 不同水分胁迫和氮素形态对水稻生长及木质部液流离子含量的影响[J]. 华北农学报,2021,36(2):146–153.
- [14] Irshad A, Cheema Z A, Farooq M. Influence of nitrogen on the interference of barnyard grass (*Echinochloa crusgalli*) with fine grain aromatic rice [J]. Archives of Agronomy and Soil Science, 2008, 54(5):493–505.
- [15] Yang J C, Zhang J H, Wang Z Q, et al. Activities of key enzymes in sucrose – to – starch conversion in wheat grains subjected to water deficit during grain filling [J]. Plant Physiology, 2004, 135(3):1621–1629.
- [16] 王 丽,邓 飞,郑 军,等. 水稻根系生长对弱光胁迫的响应[J]. 浙江大学学报(农业与生命科学版),2012,38(6):700–708.
- [17] Zahedi M, Jenner C F. Analysis of effects in wheat of high temperature on grain filling attributes estimated from mathematical models of grain filling [J]. The Journal of Agricultural Science, 2003, 141(2):203–212.
- [18] 刘永霞,岳延滨,刘 岩,等. 基于生物量的水稻根系生长动态模型[J]. 江苏农业学报,2011,27(4):704–709.
- [19] 赵全志,高尔明,黄丕生,等. 水稻穗颈节与基部节间伤流的比较及其氮素调控研究[J]. 作物学报,2001,27(1):103–109.
- [20] 汪 强,樊小林, Klaus D, 等. 不同水分条件下水稻根系生长与产量变化关系研究[J]. 中国农学通报,2006,22(11):106–111.
- [21] Kang S Z, Zhang J H. Controlled alternate partial root – zone irrigation: its physiological consequences and impact on water use efficiency [J]. Journal of Experimental Botany, 2004, 55(407):2437–2446.
- [22] 蔡昆争,吴学祝,骆世明,等. 抽穗期不同程度水分胁迫对水稻产量和根叶渗透调节物质的影响[J]. 生态学报,2008,28(12):6148–6158.
- [23] Bailey – Serres J, Fukao T, Gibbs D J, et al. Making sense of low oxygen sensing [J]. Trends in Plant Science, 2012, 17(3):129–138.
- [24] 沈淮东,柏彦超,茅正芳,等. 不同水·氮条件对水稻根系生长的影响[J]. 安徽农业科学,2008,36(8):3166–3168.
- [25] 张凤翔,周明耀,周春林,等. 水肥耦合对水稻根系形态与活力的影响[J]. 农业工程学报,2006,22(5):197–200.
- [26] 陈 云,刘 昆,李婷婷,等. 结实期干湿交替灌溉对水稻根系、产量和土壤的影响[J]. 中国水稻科学,2022,36(3):269–277.
- [27] 徐国伟,陆大克,刘聪杰,等. 干湿交替灌溉和施氮量对水稻内源激素及氮素利用的影响[J]. 农业工程学报,2018,34(7):137–146.
- [28] 徐国伟,吕 强,陆大克,等. 干湿交替灌溉耦合施氮对水稻根系性状及籽粒库活性的影响[J]. 作物学报,2016,42(10):1495–1505.
- [29] Dai X B, Cao S Q, Xu X M, et al. Study on a mutant with low content chlorophyll b in a high yielding rice and its photosynthesis properties [J]. Acta Botanica Sinica, 2000, 42(12):1289–1294.
- [30] 李 霞,严建民,季本华,等. 光氧化和遮荫条件下水稻的光合生理特性的品种差异[J]. 作物学报,1999,25(3):301–308.
- [31] 刘 博,韩 勇,解文孝,等. 灌浆结实期弱光对水稻产量、生理及品质的影响[J]. 中国稻米,2008,14(5):36–40.
- [32] 刘春溪,孙 备,王国骄,等. 开放式增温对梗稻光合作用和叶绿素荧光参数的影响[J]. 生态环境学报,2018,27(9):1665–1672.
- [33] Erice G, Irigoyen J J, Pérez P, et al. Effect of elevated CO₂, temperature and drought on photosynthesis of nodulated alfalfa during a cutting regrowth cycle [J]. Physiologia Plantarum, 2006, 126(3):458–468.
- [34] Galle A, Florez – Sarasa I, Tomas M, et al. The role of mesophyll conductance during water stress and recovery in tobacco (*Nicotiana sylvestris*): acclimation or limitation? [J]. Journal of Experimental Botany, 2009, 60(8):2379–2390.
- [35] Nishiyama Y, Murata N. Revised scheme for the mechanism of

- photoinhibition and its application to enhance the abiotic stress tolerance of the photosynthetic machinery[J]. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 2014, 98(21): 8777–8796.
- [36] 周永进, 王 斌, 许有尊, 等. 孕穗期淹水胁迫对早稻生长发育及产量的影响[J]. *中国稻米*, 2013, 19(4): 86–90.
- [37] Mae T. Physiological nitrogen efficiency in rice: nitrogen utilization, photosynthesis, and yield potential[J]. *Plant and Soil*, 1997, 196: 201–210.
- [38] Raven J A. Regulation of pH and generation of osmolarity in vascular plants: a cost–benefit analysis in relation to efficiency of use of energy, nitrogen and water[J]. *New Phytologist*, 1985, 101(1): 25–77.
- [39] Dello I R, Linhares F S, Scacchi E, et al. Cytokinins determine *Arabidopsis* root–meristem size by controlling cell differentiation[J]. *Current Biology*, 2007, 17(8): 678–682.
- [40] Yang J C, Zhang J H, Wang Z Q, et al. Activities of enzymes involved in sucrose–to–starch metabolism in rice grains subjected to water stress during filling[J]. *Field Crops Research*, 2003, 81(1): 69–81.
- [41] Cheng F M, Zhong L J, Zhao N C, et al. Temperature induced changes in the starch components and biosynthetic enzymes of two rice varieties[J]. *Plant Growth Regulation*, 2005, 46(1): 87–95.
- [42] Pandey V, Shukla A. Acclimation and tolerance strategies of rice under drought stress[J]. *Rice Science*, 2015, 22(4): 147–161.
- [43] 张洪程. 水稻机械化精简化高产栽培[M]. 北京: 中国农业出版社, 2014: 64–65.
- [44] Belder P, Spiertz J H J, Bouman B A M, et al. Nitrogen economy and water productivity of lowland rice under water–saving irrigation[J]. *Field Crops Research*, 2005, 93(2/3): 169–185.
- [45] 刘奇华, 周学标, 杨连群, 等. 生育前期遮光对水稻灌浆期剑叶生理特性及籽粒生长的影响[J]. *应用生态学报*, 2009, 20(9): 2135–2141.
- [46] 徐 强, 马晓鹏, 吕廷波, 等. 分蘖期干旱胁迫对水稻光合特性及产量的影响[J]. *干旱地区农业研究*, 2020, 38(1): 133–139.
- [47] 兰 旭, 顾正栋, 丁艳菲, 等. 花期高温胁迫对水稻颖花生理特性的影响[J]. *中国水稻科学*, 2016, 30(6): 637–646.
- [48] 詹 可, 邹应斌. 水稻分蘖特性及成穗规律研究进展[J]. *作物研究*, 2007, 21(5): 588–592.
- [49] 王亚梁, 张玉屏, 朱德峰, 等. 水稻穗分化期高温胁迫对颖花退化及籽粒充实的影响[J]. *作物学报*, 2016, 42(9): 1402–1410.
- [50] 陈培峰, 韩立宇, 顾俊荣, 等. 灌溉方式与施氮量对杂交粳稻颖花形成及籽粒充实的影响[J]. *核农学报*, 2017, 31(8): 1604–1611.
- [51] 罗秋红, 吴 俊, 柏 斌, 等. 孕穗期低温灌溉对水稻剑叶和颖花生理特征的影响[J]. *华北农学报*, 2020, 35(3): 111–118.
- [52] 段 骅, 苏京平, 傅 亮, 等. 耐热耐旱性不同水稻品种的农艺和生理性状[J]. *植物生理学报*, 2015, 51(10): 1658–1668.
- [53] Podlešáková K, Ugena L, Spíchal L, et al. Phytohormones and polyamines regulate plant stress responses by altering GABA pathway[J]. *New Biotechnology*, 2019, 48: 53–65.
- [54] Zhang W Y, Zhu K Y, Wang Z Q, et al. Brassinosteroids function in spikelet differentiation and degeneration in rice[J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2019, 61(8): 943–963.
- [55] 凌启鸿. 作物群体质量[M]. 上海: 上海科学技术出版社, 2000: 40–41.
- [56] 林忠成, 李土明, 吴福观, 等. 基蘖肥与穗肥氮比例对双季稻产量和碳氮比的影响[J]. *植物营养与肥料学报*, 2011, 17(2): 269–275.
- [57] 汪本福, 余振渊, 程建平, 等. 氮素对水稻产量和品质形成的影响研究进展[J]. *华中农业大学学报*, 2022, 41(1): 76–83.
- [58] Takei K, Ueda N, Aoki K, et al. AtIPT3 is a key determinant of nitrate–dependent cytokinin biosynthesis in *Arabidopsis*[J]. *Plant and Cell Physiology*, 2004, 45(8): 1053–1062.
- [59] 蔡一霞, 徐大勇, 朱庆森. 稻米品质形成的生理基础研究进展[J]. *植物学通报*, 2004, 39(4): 419–428.
- [60] 陈宾宾, 邹德堂, 赵宏伟, 等. 水、氮互作对水稻碳水化合物形成、运转和累积的影响[J]. *灌溉排水学报*, 2015, 34(7): 34–39.
- [61] 任万军, 杨文钰, 徐精文, 等. 弱光对水稻籽粒生长及品质的影响[J]. *作物学报*, 2003, 29(5): 785–790.
- [62] Yamakawa H, Hakata M. Atlas of rice grain filling–related metabolism under high temperature: joint analysis of metabolome and transcriptome demonstrated inhibition of starch accumulation and induction of amino acid accumulation[J]. *Plant and Cell Physiology*, 2010, 51(5): 795–809.
- [63] Zhang H, Li H W, Yuan L M, et al. Post–anthesis alternate wetting and moderate soil drying enhances activities of key enzymes in sucrose–to–starch conversion in inferior spikelets of rice[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2011, 63(1): 215–227.
- [64] Kende H, Zeevaert J A D. The five “classical” plant hormones[J]. *The Plant Cell*, 1997, 9(7): 1197–1210.
- [65] 刘光明, 赵 灿, 蒋 岩, 等. 施氮量对水稻库源协同衰老特征的影响[J]. *植物生理学报*, 2022, 58(1): 173–185.
- [66] 孙 涛, 同拉嘎, 赵书宇, 等. 氮肥对水稻胚乳淀粉品质、相关酶活性及基因表达量的影响[J]. *中国水稻科学*, 2018, 32(5): 475–484.
- [67] Wei H Y, Zhu Y, Qiu S, et al. Combined effect of shading time and nitrogen level on grain filling and grain quality in japonica super rice[J]. *Journal of Integrative Agriculture*, 2018, 17(11): 2405–2417.
- [68] 徐富贤, 郑家奎, 朱永川, 等. 川东南高温伏旱区杂交中稻品种库源结构对稻米整精米率与垩白粒率的影响[J]. *作物学报*, 2004, 30(5): 432–437.
- [69] 刘 凯, 张 耗, 张慎凤, 等. 结实期土壤水分和灌溉方式对水稻产量与品质的影响及其生理原因[J]. *作物学报*, 2008, 34(2): 268–276.
- [70] 杜彦修, 季 新, 张 静, 等. 弱光对水稻生长发育影响研究进展[J]. *中国生态农业学报*, 2013, 21(11): 1307–1317.
- [71] Deng F, Li Q P, Chen H, et al. Relationship between chalkiness and the structural and thermal properties of rice starch after shading during grain–filling stage[J]. *Carbohydrate Polymers*, 2021, 252: 117212.
- [72] 金正勋, 杨 静, 钱春荣, 等. 灌浆成熟期温度对水稻籽粒淀粉合成关键酶活性及品质的影响[J]. *中国水稻科学*, 2005, 19(4): 377–380.

刘琳帅,卞景阳,孙兴荣,等. 水稻低温冷害的研究进展[J]. 江苏农业科学,2022,50(24):9-15.

doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2022.24.002

水稻低温冷害的研究进展

刘琳帅^{1,2}, 卞景阳^{1,2}, 孙兴荣^{1,2}, 邵 凯^{1,2}, 刘 凯^{2,3}, 来永才^{2,3}, 姜树坤⁴

(1. 黑龙江省农业科学院大庆分院,黑龙江大庆 163316; 2. 国家耐盐碱水稻技术创新中心东北分中心,黑龙江大庆 163316;
3. 黑龙江省农业科学院,黑龙江哈尔滨 150086; 4. 黑龙江省农业科学院齐齐哈尔分院,黑龙江齐齐哈尔 161006)

摘要:低温胁迫被认为是严重影响水稻生产的重要非生物胁迫之一,明确水稻生长发育对低温胁迫的响应机制并加以利用,进而在生产上采取耐冷栽培措施或培育出耐冷性较强的水稻新品种对土壤的充分利用和水稻生产的安全性都具有重要意义。本文介绍了低温胁迫对水稻生长发育、产量形成和稻米品质的影响,从细胞结构、蔗糖-淀粉代谢途径、抗氧化系统、分子机制等方面总结了近年来水稻低温冷害研究中所取得的进展,对减轻水稻低温冷害的调控措施及应对冷害的相关研究现状作了概述,进一步提出未来深入开展水稻低温逆境研究的建议,即从不同观测水平上结合不同的生育期综合研究低温响应机制,完善多基因转化技术,构建更好的多基因表达载体,简化分子标记技术,加强 QTL 筛选与生产的联系,将 QTL 筛选与育种同步进行,在耐冷性评价中增加品质因素的权重。

关键词:低温冷害;水稻;产量;品质;进展;生理机制

中图分类号:S511.01 **文献标志码:**A **文章编号:**1002-1302(2022)24-0009-07

我国有超过 65% 的人口以稻米为主食^[1]。据统计,2012—2016 年我国水稻的年平均种植面积超过 3 000 万 hm²,占到全国粮食作物年均种植面积的 26.9%^[2]。冷害是指作物受到低于其生长适宜温度胁迫而出现的生长发育受阻或者停滞的现象,在世界多国都有发生^[3]。“倒春寒”和“寒露风”时常危害我国长江中下游和华南地区的双季稻生产^[4]。东北地区平均每 4 年就会发生 1 次范围较大的冷害

造成粮食减产,影响粮食生产^[5]。政府间气候变化专门委员会第 5 次评估报告(IPCC_AR5)指出,随着全球气候变暖和极端天气的频繁发生,低温冷害风险也可能增长^[6],增加农业生产不稳定性。20 世纪 30 年代日本开始从事水稻耐冷性研究^[7],至今国内外学者针对低温胁迫影响水稻的特征和机理进行了大量研究。本文综述了低温胁迫对水稻生产的影响、低温冷害的生理机制、应对水稻低温冷害研究等方面的进展,并对水稻耐冷性研究的前景提出了展望。

1 低温冷害对水稻生产的影响

1.1 低温冷害对稻米产量的影响

20 世纪 40 年代有日本学者依据水稻生长发育响应低温胁迫的不同原因,首次提出了水稻冷害的

收稿日期:2022-03-15

基金项目:黑龙江省农业科学院科技攻关项目(编号:2021YYF043);黑龙江省农业科学院“农业科技创新跨越工程”专项(编号:HNK2019CX02);黑龙江省省属科研院所科研业务费项目(编号:CZKYF2020A001)。

作者简介:刘琳帅(1987—),男,黑龙江大庆人,硕士,主要从事水稻耕作栽培与气候变化研究。E-mail:15546385701@163.com。

[73]陶 钰,姚 宇,王坤庭,等. 穗肥氮素用量与结实期遮光复合作用对常规粳稻品质的影响[J]. 作物学报,2022,48(7):1730-1745.

[74]Huang S J,Zhao C F,Zhu Z,et al. Characterization of eating quality and starch properties of two Wx alleles japonica rice cultivars under different nitrogen treatments[J]. Journal of Integrative Agriculture, 2020,19(4):988-998.

[75]韩展誉,管弦悦,赵 倩,等. 灌浆温度和氮肥及其互作效应对稻米贮藏蛋白组分的影响[J]. 作物学报,2020,46(7):1087-1098.

[76]Yamakawa H,Hirose T,Kuroda M,et al. Comprehensive expression profiling of rice grain filling-related genes under high temperature

using DNA microarray[J]. Plant Physiology,2007,144(1):258-277.

[77]马兆惠,李 坤,程海涛,等. 表观直链淀粉和蛋白质双低型粳稻食味的关联性状分析[J]. 沈阳农业大学学报,2019,50(1):10-18.

[78]王文霞,陈丽明,王海霞,等. 淹水缓解直播早粳稻苗期低温冷害的生理特性研究[J]. 中国水稻科学,2021,35(2):166-176.

[79]Tang S,Zhang H X,Liu W Z,et al. Nitrogen fertilizer at heading stage effectively compensates for the deterioration of rice quality by affecting the starch-related properties under elevated temperatures [J]. Food Chemistry,2019,277:455-462.