

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 hm^2 ,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. 淹水缓解直播早籼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.

2 个分类即延迟型冷害与障碍型冷害,此后又有学者对以上 2 个类型的冷害进行了比较详尽的阐述,即水稻的延迟型冷害是指水稻营养生长期遭受低温冷害,从而影响幼穗的分化和阻碍出穗,最终使得水稻产量降低;障碍型冷害指的是从幼穗分化到受精完成的过程中水稻植株遭受低温冷害,从而影响水稻的开花授粉使得空瘪粒增多,最终使得水稻产量降低^[8]。

分蘖能力是单株水稻良好发育的重要指标,也是田间群体优良的基础,是产量形成的重要因素,生长环境的低温胁迫对水稻分蘖的发生具有明显的抑制作用,并且在抽穗期对低温胁迫的敏感程度要高于分蘖期^[9],不同水稻品种对低温的敏感度不同,低温胁迫低于 3 d 对水稻的最大分蘖数影响不大,但 3~6 d 的低温处理将严重影响水稻分蘖的发生,从而降低产量^[10]。

水稻籽粒从灌浆到成熟,淀粉和蛋白质等营养物质的不断积累是产量形成的基础。在籽粒灌浆阶段遇到的低温冷害属于延迟型冷害^[11],灌浆期受到低温胁迫主要导致灌浆进程受阻,籽粒干物质积累量理论最大值下降,最终造成水稻减产^[12]。

1.2 低温冷害对稻米品质的影响

稻米的品质是由品种遗传特性、生长环境条件和稻米储藏条件综合作用的结果^[13]。在诸多生长环境条件因子中,温度对稻米品质的影响是最大的^[14]。

结实期的低温胁迫环境会显著增加稻米垩白度、垩白粒率、垩白大小等稻米的主要外观品质指标,从加工品质来看,低温胁迫会显著降低水稻籽粒粒长和粒宽,降低糙米率、精米率^[15]。

低温冷害会影响稻米的食味品质。籽粒中淀粉的物理化学性质与其口感、食味关系密切,稻米 RVA 谱特征值与食味品质具有较好的相关性^[16]。稻米淀粉 RVA 曲线用来描述淀粉浆在加热和冷却过程中黏滞性的变化特征,包括峰值黏度、消减值、糊化温度、崩解值等特征值^[17]。RVA 谱各特征值与直链淀粉含量存在显著相关性^[18]。峰值黏度和崩解值与食味呈正相关,消减值与食味呈负相关^[19]。大量研究表明,低温条件处理会导致稻米中直链淀粉、蛋白质含量增加,影响稻米食味品质^[15]。低温冷害会导致稻米的消减值升高、崩解值降低,但耐冷性差异大的水稻品种 RVA 谱特征值差异显著^[20]。

2 低温影响水稻生长发育的生理机制

2.1 低温对花器官的影响

花器官的正常发育是水稻生产中的关键因素,直接影响最终的稻米产量^[21]。20 世纪 30 年代,有学者在水稻孕穗期低温冷害试验中第 1 次发现低温胁迫处理会影响水稻的结实率,当使用未经低温胁迫处理的水稻健康花粉对试验植株进行授粉后发现原处理水稻植株是可以正常结实的,明确了孕穗期低温胁迫主要影响的是雄性器官,对雌性器官的影响相对较弱^[22]。后续通过一系列试验证明了该结论^[23]。有学者在低温胁迫下对花药进行深入研究,发现其细胞在减数分裂时出现过度生长现象,从而认为绒毡层细胞畸形是籽粒不结实的问题所在^[24]。又有学者通过观察小孢子时期的绒毡层,证实了其细胞异常膨大是由低温胁迫导致^[25]。对花药分化期的水稻植株作低温胁迫时发现花药停育、不散粉、花粉畸形等,由此认为冷害后水稻不结实或结实差的主要原因是花粉受到影响^[26]。以上研究表明,水稻花器官对温度十分敏感,并且低温冷害发生在花期会严重影响到水稻的抽穗和结实。

2.2 低温对细胞结构的影响

冷害最先损害细胞膜,低温会导致各种质体膜由液晶态转为凝胶态,使得膜透性增大、质体内离子大量外渗,破坏细胞内离子平衡,继而导致细胞器受到损伤^[27]。

杨凤仙等利用棉花叶片细胞观察其在低温处理后的微观结构变化,提出叶绿体对低温最为敏感,液泡对低温的敏感程度仅次于叶绿体^[28]。董合铸等在冷害胁迫下观察小麦叶片细胞内细胞器变化后得到一致的结论^[29]。低温冷害会导致叶绿体的部分膜解体破裂,类囊体片层结构排列紊乱,超微结构受到损伤,个别叶绿体膜甚至会解体,导致细胞膜系统和细胞结构受到破坏^[30]。

线粒体是细胞内有氧呼吸的主要场所,低温胁迫会破坏其剖面结构,出现嵴的结构模糊不清、淀粉粒变形破裂,影响线粒体的正常功能。杨福愉等在研究耐低温性差异较大的水稻品种线粒体膜流动性比较时发现,耐冷的品种线粒体膜的流动性要高于非耐冷品种^[31]。同时有研究表明,水稻抗冷品种细胞膜脂中不饱和脂肪酸的不饱和程度及含量都较高^[32]。

水稻细胞受到冷害胁迫时,液泡会通过排水、吸收溶质等方法提高细胞液浓度和渗透压,阻止冰

晶的形成从而避免细胞损伤^[33]。

2.3 淀粉代谢途径关键酶

通常情况下糙米中淀粉含量占糙米总质量的 90% 以上,稻谷产量形成的过程同时也是淀粉在籽粒中累积的过程^[34]。籽粒中淀粉的累积受不同品种稻米遗传特性的影响,但温度对酶活性的影响同样存在^[35]。籽粒淀粉积累过程首先是光合产物以糖的形式转移到籽粒,后通过相关酶合成淀粉并积累^[36],目前已知有 33 种酶与蔗糖-淀粉代谢途径相关,其中蔗糖合酶(SUS)、淀粉合酶(STS)、腺苷二磷酸葡萄糖焦磷酸化酶(AGP)、淀粉脱支酶(DBE)和淀粉分支酶(SBE)的活性能显著影响淀粉累积,淀粉合酶又分为可溶性淀粉合酶(SSS)和颗粒结合型淀粉合酶(GBSS)^[37]。可溶性淀粉合酶多数时间是以游离态存在于胚乳淀粉体,通过催化葡萄糖分子转移到葡聚糖从而使淀粉链得到延长^[38]。低温胁迫会影响淀粉合成酶的活性,从而导致成熟籽粒中直链淀粉含量发生变化,在灌浆前期淀粉合成酶活性与成熟期直链淀粉含量呈正相关,在灌浆中、后期淀粉合成酶活性与成熟期直链淀粉含量呈负相关,并且这种影响会随着低温胁迫强度的增加而加重^[39]。以上研究都说明灌浆期是水稻籽粒的淀粉积累关键时期,灌浆期遭受低温会对淀粉积累造成严重影响,低温冷害会使相关酶的活性降低,灌浆受阻,最终导致淀粉累积量减少,直链与支链淀粉比发生变化。

2.4 低温对抗氧化系统的影响

活性氧(ROS)是氧代谢的副产物,在调控生物生长发育和响应逆境胁迫中起关键作用。植物体内的抗氧化系统包括酶促系统和非酶促系统 2 类,酶促系统主要包括超氧化物歧化酶(SOD)、谷胱甘肽还原酶(GR)、过氧化氢酶(CAT)、过氧化物酶(POD)、抗坏血酸过氧化物酶(APX)、单脱氢抗坏血还原酶(MDHAR)、脱氢抗坏血酸还原酶(DHAR)等,非酶促系统主要由抗坏血酸(AsA)、还原性谷胱甘肽(GSH)和类胡萝卜素(Car)等构成^[40]。SOD 能够催化 O_2^- 发生歧化反应生成 H_2O_2 和 O_2 ^[41]。POD 能够清除植物体内的 H_2O_2 ;CAT 能歧化 H_2O_2 生成 H_2O 和 O_2 ,并且在所有的酶中 CAT 具有最高的转换率,一分子的 CAT 1 min 可以将大约 600 万个 H_2O_2 转换成 H_2O 和 O_2 ^[40]。APX 可以利用 AsA 作为电子传递体通过抗坏血酸-谷胱甘肽循环(AsA-GSH)清除 H_2O_2 。APX 对 H_2O_2 的亲性和比 CAT 和 POD 更高,在胁迫下对 ROS 的清除发挥重

要作用^[40]。GR 是 AsA-GSH 循环的关键酶,通过维持 GSH 含量的稳定在抗氧化防御系统中发挥关键作用^[42]。正常情况下,活性氧能够被各种抗氧化防御机制清除,但低温胁迫会打破活性氧产生和清除的代谢平衡,导致活性氧对细胞造成损伤,抗氧化系统也会受到逆境胁迫的影响,低温胁迫能够引起植物体内 ROS 水平升高,积累的 ROS 会对碳水化合物、脂质、蛋白质和 DNA 造成伤害,并最终导致细胞的死亡^[43]。目前普遍认为耐低温胁迫的水稻品种细胞内抗氧化酶活性和抗氧化剂含量较多^[5,44-45]。

2.5 低温对其他生理指标的影响

激素调控可以帮助植物应对低温胁迫环境,目前研究表明尤其以脱落酸(ABA)的作用效果明显^[46],因此普遍认为 ABA 可以代替低温诱导 mRNA 的积累、抗寒基因的表达、合成抗寒特异性蛋白。低温首先诱导脱落酸与赤霉素比值提高,之后改变基因表达,诱导抗寒特异蛋白的产生,最后提高水稻的抗寒能力,同时水稻耐冷性还还与结合脱落酸(C-ABA)和游离脱落酸(F-ABA)的相互消长有关^[47]。

研究发现在短期低温胁迫时谷氨酰胺合成酶(GS)响应最早,谷草转氨酶(GOT)和谷丙转氨酶(GPT)响应较晚,在长期低温胁迫下 GOT 及 GPT 活性显著下降,但 GS 活性仍维持在较高水平。说明在短期低温胁迫下,水稻组织通过增强氮同化过程,通过促进蛋白质合成适应低温环境,而长期低温胁迫下籽粒中氮同化过程受到阻碍,影响氨基酸和蛋白质的合成,导致籽粒粗蛋白含量下降。籽粒全氮和蛋白氮含量与 GS、GOT、GPT 活性呈显著正相关,与淀粉颗粒结合蛋白含量和干物质质量呈显著负相关,淀粉颗粒结合蛋白与 GS 活性呈显著负相关,与籽粒干物质质量呈显著正相关。

低温胁迫影响水稻的光合作用,首先是核酮糖二磷酸(RuBP)羧化酶和果糖-1,6-二磷酸酯酶(FBPase)等参与水稻卡尔文循环和光合磷酸化的酶活性受到抑制^[48]。同时由于低温胁迫阻碍光合产物输出,光合产物在叶绿体中大量累积,降低了叶绿体磷的含量,影响 ATP 合成,产生反馈抑制光合作用速率^[49]。

3 应对水稻低温冷害的研究

3.1 耐冷性评价

如何科学地鉴定和评价水稻耐冷性对选育耐

冷水稻品种、解决低温冷害具有重要的意义。目前对水稻耐冷性的评价主要依据水稻的幼苗枯死率、叶片卷曲度、叶色褪绿程度、叶绿素含量、脯氨酸含量、丙二醛含量、电导率、电解质渗透率等形态指标和生理生化指标间接或直接反映水稻受冷胁迫的程度。耿立清等对部分黑龙江省水稻进行了研究,结果表明抽穗期临界温度为 $17 \sim 18\text{ }^{\circ}\text{C}$,孕穗期的临界温度为 $18\text{ }^{\circ}\text{C}$,开花期临界温度为 $20\text{ }^{\circ}\text{C}$,灌浆期临界温度为 $18\text{ }^{\circ}\text{C}$ ^[50]。张莉萍等提出孕穗期、抽穗期和开花期的冷害临界温度分别为 17 、 17 、 $20\text{ }^{\circ}\text{C}$ ^[51]。

水稻秧苗遇冷害后会有电解质渗漏,电解质渗漏的多寡与幼苗的存活率呈显著正相关,因此可以通过电解质渗漏比率鉴定水稻品种的耐冷性^[52]。也有学者认为花药长度可以作为不同品种间耐冷性鉴定的指标^[53-54]。

相对于形态指标,生理指标测定较繁琐,重复性较差。韩龙植等研究认为,水稻苗期耐冷性与孕穗期耐冷性相关,苗期耐冷性鉴定结果可以作为孕穗期耐冷性的重要间接评价指标,并通过低温处理水稻种子 7 、 14 d 后调查种子发芽率、平均发芽天数、发芽系数等,并用发芽率来评价发芽期耐冷性^[55]。潘孝武等研究认为,水稻苗期耐冷性与孕穗期耐冷性呈正相关,可以根据冷胁迫恢复生长 1 周后幼苗死亡率鉴定水稻苗期的耐冷性^[56]。也有研究提出低温胁迫下水稻的相对结实率可作为不同品种耐冷性差异的主要鉴定指标和分级标准^[21]。王丽艳等以水稻芽期、苗期表型指标的比值作为评比依据,通过隶属函数的方法对不同水稻做抗冷鉴定,认为发芽势、发芽率、发芽指数、株高、根干质量、根表面积和根体积可作为水稻品种耐低温性的鉴定指标^[57]。郭涛等利用 $14\text{ }^{\circ}\text{C}$ 温度处理 17 d 的种子发芽率作为评比依据,将种质资源耐低温发芽能力划分为强、中、弱 3 个等级^[58]。王林等根据处理空秕率(X),将水稻品种耐冷性划分为 1 级($0.1\% \leq X \leq 15.0\%$)、 3 级($15.1\% \leq X \leq 30.0\%$)、 5 级($30.1\% \leq X \leq 45.0\%$)、 7 级($45.1\% \leq X \leq 60.0\%$)、 9 级($X \geq 60.1\%$),依次评价为强耐冷型、耐冷型、中间型、敏感型和高敏感型 5 个类型^[59]。

刘昌文等通过对冷水胁迫下粳稻主要耐冷性状的鉴定评价和不同来源粳稻品种的聚类分析,阐明了不同来源粳稻品种的耐冷性差异和相似性^[60]。杨志奇通过对我国不同地区的粳稻品种进行孕穗期耐冷性鉴定及聚类分析,明确了不同省份粳稻品

种耐冷特性遗传背景的差异性^[61]。

3.2 耐冷遗传

水稻的耐冷性是由多基因控制的数量性状,受基因型与生长环境共同影响。选育耐冷品种是防御冷害最为有效的方法之一,耐冷性基因定位是进行耐冷新品种分子标记辅助育种的前提^[62]。得益于分子标记技术的迅速发展,水稻耐冷遗传机制和基因定位研究取得了较快的发展,人们通过不同的水稻重组自交系检测到了不同生育期大量耐冷性相关的 QTL^[63]。

低温诱导基因表达的蛋白通常分为 2 种类型,一是与耐冷性直接相关的功能性蛋白,另一类是调控性蛋白^[64]。冷胁迫下大麦 *HVA1* 基因产生的蛋白质能够对细胞膜起到良好的保护作用,Babu 等将 *HVA1* 基因转入水稻后,发现转基因阳性植株在低温胁迫下损伤较轻^[65]。陈能刚等将细胞分裂素生物合成步骤中的一个关键限速酶基因转入水稻中,发现转基因阳性植株在孕穗期和开花期受到低温胁迫时,相对电导率的变化量和细胞器受低温伤害均小于对照^[66]。韩龙植等研究发现,粳粳杂交 F_2 和 F_3 代水稻幼苗期进行耐冷性筛选不会对穗数产生显著影响,但选择获得的幼苗期耐冷性强的 F_2 群体的孕穗期耐冷性(结实率)及 F_3 代系统群的分蘖期耐冷性(赤枯度)和孕穗期耐冷性(结实率)均显著强于随机个体群和冷敏系统群,水稻幼苗期以叶赤枯度来选择幼苗期耐冷性强的个体是获得高产耐冷后代材料的有效途径^[67]。李亚非等研究认为,在 $15\text{ }^{\circ}\text{C}$ 持续 6 d 的低温胁迫强度下,不同品种粳稻的空壳率发生最大程度离散,可被用于耐冷品种资源的选育^[68]。

3.3 耐低温栽培调控技术

近年来,随着冷害发生的增多和低温胁迫研究的深入,不少学者将研究转向指导农业生产,并取得了一些研究进展。杨军等在早稻生产降温期采取 $8 \sim 10\text{ cm}$ 水层灌水结合喷施 $0.3\% \text{ KH}_2\text{PO}_4$ 的措施有效防御了低温伤害,减少了 6% 的产量损失^[69]。徐呈祥研究认为低温锻炼可以使细胞内渗透调节物质增多,细胞膜更稳定,基因表达响应增强,低温信号转导被激活,可以提高植物耐冷性^[70]。李跃娜研究认为低温下增磷可提高水稻抗氧化能力,减轻低温对叶绿素含量、净光合速率等光合指标的影响^[71]。曹娜等在早稻幼穗分化期低温期间采用日排夜灌 $8 \sim 10\text{ cm}$ 水层,能有效防止叶片叶绿

素含量、净光合速率、蒸腾速率等光合指标的下降,提高水稻抗氧化能力,增产达 5.2%^[72]。赵静等研究认为,覆膜生产的水稻各生育阶段冠层气温明显提高,尤其在返青期和分蘖末期^[73]。

通常情况下水稻植株内含脯氨酸含量较低,低温胁迫后植株通过积累脯氨酸清除活性氧的同时防止细胞脱水。研究表明在人工培养基中加入外源脯氨酸,愈伤组织耐冷性得到加强,并且脯氨酸对活性氧的清除具有一定的专一性^[74]。不仅是低温胁迫,在重金属、强光等胁迫条件下植物体内也会积累脯氨酸。

也有研究指出随着水稻幼苗胁迫温度的下降,幼苗叶片中的 ABA 含量逐渐升高,由此判断水稻的抗冷性与内源 ABA 含量呈正相关的关系,ABA 可提高细胞可溶性糖及脯氨酸含量、SOD 活性及水稻的抗寒能力^[46]。前人研究发现,Ca²⁺ 可以提高水稻幼苗的抗寒性^[50]。在 4℃ 处理下,经过 CaCl₂ 处理的水稻幼苗组织中 SOD、POD 的催化效率得到提高,丙二醛(MDA)含量及电解质渗漏率降低,叶绿体及线粒体结构保持完整,幼苗全部成活,而对照组成活率只有 50.2%。梁颖研究认为,低温冷害条件下,二烷基乙醇羧酸酯(DA-6)可提高水稻幼苗存活率 15.5%^[75]。也有研究表明,将芸薹素内酯(BRs)添加在种衣剂中能有效抵御苗期冷害^[76]。Kratsch 等研究发现,外源 H₂O₂ 有助于减轻或阻止低温胁迫下细胞受到活性氧的伤害,从而提高植物的耐冷性^[77]。Bhattacharjee 在随后的研究中发现,外源 H₂O₂ 处理主要是通过增加 SOD、CAT、POD 的活性来达到植物耐冷的作用^[78]。

4 展望

水稻对低温胁迫响应的过程有序而复杂,涉及形态建成、酶、激素、源库协调等相关机制。目前低温冷害对水稻生理机能变化的研究很多,但从植株营养角度出发的研究较少。建议从水稻群体、个体、组织、器官、细胞和分子等不同水平上,结合不同的生育期综合研究其冷害响应机制,重视低温对水稻植株矿质元素含量变化的研究,并在耐冷性评价中增加产量和品质因素的权重。

基因编辑技术可以直接对基因在分子层面加以改良,它可以在不改变原有基因组整体稳定性的基础上实现被改良的基因中不存在外源 DNA 成分,是水稻育种的发展方向。植物耐冷性是一种涉及

众多微效基因的数量性状,通过转移单个基因往往只能获得部分抗性,因此,必须考虑将多个耐冷基因同时转入水稻中。要在已有的耐冷基因转化体系上进行改进,完善多基因转化技术,构建更好的多基因表达载体,使用更为有效的多基因转化方法,在获得转基因阳性植株的基础上结合常规杂交育种,加快应用于生产实践的步伐。

水稻耐冷相关的数量性状位点已经定位了很多,目前用于耐冷育种生产还存在很多困难。首先,在进行 QTL 定位时多采用少量的标记来构建遗传图谱,图谱的饱和度偏低,所检测到的 QTL 置信区间很大,标记与 QTL 连锁较松散。同时,研究者构建群体的亲本组合不同,采用不同种类的分子标记进行定位,导致不同研究检测出的 QTL 之间的内在联系知之甚少。最后是 QTL 定位与育种脱节,研究中常用的亲本并不是生产上推广应用的优良品种。一旦在一个群体中发现有益的 QTL 后还需要与生产上推广应用的优良品种进行回交并标记辅助选择,增加了品种选育时间,而且在不同的遗传背景下,由于上位性的作用或者与 QTL 相连锁的标记在不同亲本间多态性的消失,导致耐冷基因的选择效率降低。

将来要简化分子标记技术,推广检测过程的自动化、规模化和快速化。在研究中多构建特殊的遗传材料,消除群体内背景遗传因子的干扰,以提高 QTL 定位的精确性。充分发掘不同环境不同群体定位 QTL 之间的内在联系。加强 QTL 筛选与生产的联系,选择生产上推广应用的优良品种作为作图亲本,将 QTL 筛选与育种同步进行。

参考文献:

- [1] 章秀福,王丹英,方福平,等. 中国粮食安全和水稻生产[J]. 农业现代化研究,2005,26(2):85-88.
- [2] 联合国粮食及农业组织. 水稻种植面积统计数据[EB/OL]. (2021-06-24)[2022-03-15]. <https://www.fao.org/faostat/zh/#data/GR>.
- [3] 郑东虎,王兴国. 植物冷害分子机理的研究进展[J]. 延边大学农学学报,1997,19(4):209-214.
- [4] 吴立,霍治国,姜燕,等. 气候变暖背景下南方早稻春季低温灾害的发生趋势与风险[J]. 生态学报,2016,36(5):1263-1271.
- [5] 郭丽颖,耿艳秋,金峰,等. 寒地水稻低温冷害防御栽培技术研究进展[J]. 作物杂志,2017(4):7-14.
- [6] Pachauri R K, Allen M R, Barros V R, et al. Climate change 2014: synthesis report. Contribution of working groups I, II and III to the

- fifth assessment report of the intergovernmental panel on climate change[R]. Geneva, Switzerland: IPCC, 2014.
- [7] 聂元元, 蔡耀辉, 颜满莲, 等. 水稻低温冷害分析研究进展[J]. 江西农业学报, 2011, 23(3): 63–66.
- [8] 张茂松, 张加云, 吉文娟, 等. 基于 GIS 的水稻低温冷害精细化风险区划——以玉溪市红塔区为例[J]. 西南农业学报, 2014, 27(4): 1723–1728.
- [9] Chen C, Huang J L, Zhu L Y, et al. Varietal difference in the response of rice chalkiness to temperature during ripening phase across different sowing dates[J]. Field Crops Research, 2013, 151: 85–91.
- [10] 王立志, 王春艳, 李忠杰, 等. 黑龙江水稻冷害 IV 分蘖期低温对水稻分蘖的影响[J]. 黑龙江农业科学, 2009(4): 18–20.
- [11] 王连敏, 王立志, 王春艳, 等. 黑龙江水稻冷害 VI 寒地水稻障碍型冷害鉴定过程的启发[J]. 黑龙江农业科学, 2010(2): 20–22.
- [12] 刘琳叶, 卞景阳, 孙兴荣, 等. 大庆地区粳稻品质性状分析与评价[J]. 黑龙江农业科学, 2019(10): 1–3.
- [13] 崔 晶, 松江勇次, 楠谷彰人. 优质食味米生产理论与技术[M]. 北京: 中国农业出版社, 2019.
- [14] Jiang H, Liu T, Chen Q S. Dynamic monitoring of fatty acid value in rice storage based on a portable near-infrared spectroscopy system[J]. Spectrochimica Acta (Part A: Molecular and Biomolecular Spectroscopy), 2020, 240: 118620.
- [15] 王士强. 寒地水稻孕穗期耐冷性差异及外源物质调控研究[D]. 沈阳: 沈阳农业大学, 2016.
- [16] Matsue Y, Odahara K, Hiratsumi M. Differences in amylose content, amylographic characteristics and storage proteins of grains on primary and secondary Rachis branches in rice[J]. Japanese Journal of Crop Science, 1995, 64(3): 601–606.
- [17] 贾 良, 丁雪云, 王平荣, 等. 稻米淀粉 RVA 谱特征及其与理化品质性状相关性的研究[J]. 作物学报, 2008, 34(5): 790–794.
- [18] 李 刚, 邓其明, 李双成, 等. 稻米淀粉 RVA 谱特征与品质性状的相关性[J]. 中国水稻科学, 2009, 23(1): 99–102.
- [19] 蔡一霞, 朱庆森, 徐 伟, 等. 结实期水分胁迫对水稻强、弱勢粒主要米质性状及淀粉黏滞谱特征的影响[J]. 作物学报, 2004, 30(3): 241–247.
- [20] 朱振华, 金基永, 袁平荣, 等. 不同海拔条件下耐冷性粳稻品种的稻米淀粉 RVA 谱特性[J]. 中国水稻科学, 2010, 24(2): 151–156.
- [21] 高健强, 余显权, 赵福胜, 等. 杂交水稻孕穗期和开花期耐冷性鉴定指标研究[J]. 贵州农业科学, 2006, 34(5): 21–23.
- [22] Mitui S. Physiological studies of the rice plant with special reference to the crop failure caused by the occurrence of unseasonable low temperature. VII. Photosynthetic efficiency of rice varieties[J]. Japanese Journal of Crop Science, 1940, 12(3): 228–232.
- [23] Satake T, Koike S. Sterility caused by cooling treatment at the flowering stage in rice plants. I. The stage and organ susceptible to cool temperature[J]. Japanese Journal of Crop Science, 1983, 52(2): 207–214.
- [24] Pacini E, Guarnieri M, Nepi M. Pollen carbohydrates and water content during development, presentation, and dispersal: a short review[J]. Protoplasma, 2006, 228(1): 73.
- [25] Satake T, Shibata M. Male sterility caused by cooling treatment at the young microspore stage in rice plants. XXX. Four components participating in fertilization[J]. Japanese Journal of Crop Science, 1992, 61(3): 454–462.
- [26] Satake T. Male sterility caused by cooling treatment at the young microspore stage in rice plants. XXX. Relation between fertilization and the number of engorged pollen grains among spikelets cooled at different pollen developmental stages[J]. Japanese Journal of Crop Science, 1991, 60(4): 523–528.
- [27] 张海燕. 植物冷害机理综述[J]. 山西师大学报(自然科学版), 1998, 12(1): 64–67.
- [28] 杨凤仙, 董俊梅, 杨晓霞. 低温胁迫下棉叶绿体、液泡超微结构的变化[J]. 山西农业大学学报(自然科学版), 2001, 21(2): 116–117.
- [29] 董合铸, 孙龙华, 简令成. 不同抗寒性小麦品种的麦苗在冰冻——化冻后叶片细胞亚显微结构的变化[J]. 植物学报, 1980, 22(4): 339–342, 414–415.
- [30] 张 静, 朱为民. 低温胁迫下番茄细胞超微结构的变化[J]. 河南农业科学, 2012, 41(2): 108–110, 114.
- [31] 杨福临, 邢菁如, 陈文雯, 等. 抗冷与不抗冷水稻线粒体膜流动性的比较[J]. 植物学报, 1986, 28(6): 607–614.
- [32] 王洪春, 汤章城, 苏维埃, 等. 水稻干胚膜脂脂肪酸组分差异性分析[J]. 植物生理学报, 1980, 6(3): 227–236.
- [33] 张 巽. 低温胁迫对玉米出苗和灌浆的影响及其化学调控[D]. 太谷: 山西农业大学, 2016.
- [34] 杨建昌, 彭少兵, 顾世梁, 等. 水稻灌浆期籽粒中 3 个与淀粉合成有关的酶活性变化[J]. 作物学报, 2001, 27(2): 157–164.
- [35] 王贺正, 马 均, 李旭毅, 等. 水分胁迫对水稻籽粒灌浆及淀粉合成有关酶活性的影响[J]. 中国农业科学, 2009, 42(5): 1550–1558.
- [36] Nakamura Y, Yuki K. Changes in enzyme activities associated with carbohydrate metabolism during the development of rice endosperm[J]. Plant Science, 1992, 82(1): 15–20.
- [37] Ye J B, Mao D, Cheng S Y, et al. Comparative transcriptome analysis reveals the potential stimulatory mechanism of terpene trilactone biosynthesis by exogenous salicylic acid in *Ginkgo biloba*[J]. Industrial Crops and Products, 2020, 145: 112104.
- [38] 程方民, 钟连进, 孙宗修. 灌浆结实期温度对旱籼水稻籽粒淀粉合成代谢的影响[J]. 中国农业科学, 2003, 36(5): 492–501.
- [39] Lin L S, Huang J, Zhang L, et al. Effects of inhibiting starch branching enzymes on molecular and crystalline structures of starches from endosperm different regions in rice[J]. Food Chemistry, 2019, 301: 125271.
- [40] Gill S S, Tuteja N. Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance in crop plants[J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2010, 48(12): 909–930.
- [41] Blokhina O, Virolainen E, Fagerstedt K V. Antioxidants, oxidative damage and oxygen deprivation stress: a review[J]. Annals of

- Botany, 2003, 91(2): 179–194.
- [42] Liu J J, Lin S H, Xu P L, et al. Effects of exogenous silicon on the activities of antioxidant enzymes and lipid peroxidation in chilling – stressed cucumber leaves [J]. Agricultural Sciences in China, 2009, 8(9): 1075–1086.
- [43] Wang C Q, Liu T, Xu H J. Effect of selenium on ascorbate – glutathione metabolism during PEG – induced water deficit in *Trifolium repens* L. [J]. Journal of Plant Growth Regulation, 2011, 30(4): 436–444.
- [44] Shu D F, Wang L Y, Duan M, et al. Antisense – mediated depletion of tomato chloroplast glutathione reductase enhances susceptibility to chilling stress [J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2011, 49(10): 1228–1237.
- [45] Guo Z, Ou W, Lu S, et al. Differential responses of antioxidative system to chilling and drought in four rice cultivars differing in sensitivity [J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2006, 44(11/12): 828–836.
- [46] 段思阳, 王美玲, 张喜春, 等. 外源脱落酸和水杨酸及赤霉素对番茄幼苗抗寒性的影响 [J]. 北京农学院学报, 2020, 35(3): 50–56.
- [47] Buhrow L M, Cram D, Tulpan D, et al. Exogenous abscisic acid and gibberellic acid elicit opposing effects on *Fusarium graminearum* infection in wheat [J]. Phytopathology, 2016, 106(9): 986–996.
- [48] 赖日芳, 栗书莹, 岑振博, 等. 低温下不同香稻品种苗期的形态生理响应 [J]. 中国稻米, 2019, 25(2): 24–28.
- [49] Gent M. Dynamic carbohydrate supply and demand model of vegetative growth: response to temperature, light, carbon dioxide, and day length [J]. Agronomy, 2018, 8(2): 21.
- [50] 耿立清, 王嘉宇, 陈温福. 孕穗 – 灌浆期低温对水稻穗部性状的影响 [J]. 华北农学报, 2009, 24(3): 107–111.
- [51] 张莉萍, 黄少锋, 王丽萍, 等. 2002 年黑龙江省东部水稻冷害解析 [J]. 黑龙江农业科学, 2004(1): 39–42.
- [52] 陈琳. 木醋液对低温胁迫下水稻幼苗主要生理生化指标的影响 [D]. 哈尔滨: 东北农业大学, 2019.
- [53] 戴陆园, 张建华, 叶昌荣, 等. 水稻耐冷性与低温条件下的溢泌量及再生茎重的关系 [J]. 西南农业学报, 1998, 11(1): 7–11.
- [54] Tanno H, Kiuchi H, Hirayama Y, et al. Development of a simple testing method for cool weather tolerance at the flowering stage of rice using an air conditioned room [J]. Japanese Journal of Crop Science, 2000, 69(1): 43–48.
- [55] 韩龙植, 张三元. 水稻耐冷性鉴定评价方法 [J]. 植物遗传资源学报, 2004, 5(1): 75–80.
- [56] 潘孝武, 李小湘, 黎用朝, 等. 湖南早籼稻品种芽期和苗期耐冷性初步研究 [J]. 杂交水稻, 2015, 30(5): 59–64.
- [57] 王丽艳, 唐金敏, 郑桂萍, 等. 水稻萌发期和幼苗期耐低温指标体系构建及综合评价 [J]. 中国农业科技导报, 2019, 21(10): 58–65.
- [58] 郭涛, 王海凤, 薛芳, 等. 耐低温发芽水稻种质资源筛选 [J]. 山东农业科学, 2020, 52(1): 37–41.
- [59] 王林, 揭春玉, 吴尧, 等. 水稻品种抽穗扬花期耐冷性鉴定与评价方法初探 [J]. 中国稻米, 2019, 25(5): 75–78.
- [60] 刘昌文, 郭桂珍, 杨春刚, 等. 冷水胁迫下不同地理来源梗稻品种的耐冷性差异 [J]. 植物遗传资源学报, 2008, 9(1): 25–31.
- [61] 杨志奇. 中国梗稻地方品种孕穗期耐冷性鉴定及遗传多样性分析 [D]. 北京: 中国农业科学院, 2009.
- [62] 陈慧珍, 江卫平, 谢蔚, 等. 水稻耐冷性研究进展及建议 [J]. 湖北农业科学, 2015, 54(2): 257–261.
- [63] 姜树坤, 王立志, 杨贤莉, 等. 基于高密度 SNP 遗传图谱的梗稻芽期耐低温 QTL 鉴定 [J]. 作物学报, 2020, 46(8): 1174–1184.
- [64] 詹庆才, 曾曙珍, 熊伏星, 等. 水稻苗期耐冷性 QTLs 的分子定位 [J]. 湖南农业大学学报 (自然科学版), 2003, 29(1): 7–11.
- [65] Babu R C, Zhang J X, Blum A, et al. *HVA1*, a *LEA* gene from barley confers dehydration tolerance in transgenic rice (*Oryza sativa* L.) via cell membrane protection [J]. Plant Science, 2004, 166(4): 855–862.
- [66] 陈能刚, 余显权, 赵德刚, 等. 转 *ipt* 基因水稻植株耐冷性研究 [J]. 西南农业学报, 2006, 19(2): 255–259.
- [67] 韩龙植, 乔永利, 张三元, 等. 水稻幼苗活力性状的低温反应数量性状基因座检测 [J]. 遗传学报, 2007, 34(3): 239–246.
- [68] 李亚非, 王连敏, 曹桂兰, 等. 不同低温胁迫下梗稻耐冷种质的孕穗期耐冷性比较 [J]. 植物遗传资源学报, 2010, 11(6): 691–697.
- [69] 杨军, 黄淑娥, 曹娜, 等. 降温期灌水和叶面喷施磷酸二氢钾对早稻产量的影响 [J]. 应用与环境生物学报, 2018, 24(5): 1132–1138.
- [70] 徐呈祥. 提高植物抗寒性的机理研究进展 [J]. 生态学报, 2012, 32(24): 7966–7980.
- [71] 李跃娜. 低温胁迫下不同磷素营养水平对水稻生理特性及产量的影响 [D]. 长春: 吉林大学, 2011.
- [72] 曹娜, 熊强强, 陈小荣, 等. 幼穗分化期低温条件下灌水对早稻温度调节、产量形成及相关生理特性的影响 [J]. 核农学报, 2018, 32(4): 760–770.
- [73] 赵静, 陈晓飞, 席联敏, 等. 水稻覆膜灌溉对生态环境的影响研究 [J]. 灌溉排水学报, 2005, 24(3): 8–11.
- [74] 王立志, 孟英, 项洪涛, 等. 黑龙江省水稻冷害发生情况及生理机制 [J]. 黑龙江农业科学, 2016(4): 144–150.
- [75] 梁颖. DA – 6 对水稻幼苗抗冷性的影响 [J]. 山地农业生物学报, 2003, 22(2): 95–98.
- [76] 苏前富, 张伟, 王巍巍, 等. 种衣剂添加芸薹素内酯预防玉米冷害药害试验分析 [J]. 玉米科学, 2013, 21(1): 137–140.
- [77] Kratsch H A, Wise R R. The ultrastructure of chilling stress [J]. Plant, Cell & Environment, 2000, 23(4): 337–350.
- [78] Bhattacharjee S. Heat and chilling induced disruption of redox homeostasis and its regulation by hydrogen peroxide in germinating rice seeds (*Oryza sativa* L, cultivar Ratna) [J]. Physiology and Molecular Biology of Plants, 2013, 19(2): 199–207.