

低温胁迫对水稻生长与产量品质的影响及应对措施

刘佳¹, 石凤梅¹, 马立功¹, 李易初¹, 项洪涛², 李琬², 孟庆林^{1*}

(1. 黑龙江省农业科学院植物保护研究所, 哈尔滨 150086; 2. 黑龙江省农业科学院耕作栽培研究所, 哈尔滨 150086)

摘要: 在水稻生长发育过程中, 低温胁迫是影响水稻生理生化进程并降低产量的主要非生物胁迫之一。为了提高水稻在低温胁迫条件下的抗逆性, 通过归纳低温胁迫对水稻生长发育、产量和品质的研究现状, 总结低温胁迫对水稻生理指标、产量指标及品质的影响, 分析抵御低温胁迫的应对措施和有效方法。指出目前应对低温存在的问题并提出解决方案, 以期降低低温胁迫对水稻生长造成的伤害。

关键词: 水稻; 低温胁迫; 生理指标; 产量和品质

中图分类号: S511

文献标识码: A

文章编号: 2096-5877(2022)02-0004-07

Effects of Low Temperature Stress on Growth, Yield and Quality of Rice and Countermeasures

LIU Jia¹, SHI Fengmei¹, MA Ligong¹, LI Yichu¹, XIANG Hongtao², LI Wan², MENG Qinglin^{1*}

(1. Plant Protection Institute, Heilongjiang Academy of Agricultural Sciences, Harbin 150086; 2. Institute of Crop Cultivation and Tillage, Heilongjiang Academy of Agricultural Sciences, Harbin 150086, China)

Abstract: Low temperature stress is one of the main abiotic stresses that affect the physical and chemical process and reduce the yield of rice in the process of rice growth and development. In order to improve the stress resistance of rice under low temperature stress, the research status of low temperature stress on rice growth, development, yield and quality was summarized, and the effects of low temperature stress on rice physiological index, yield index and quality were summarized, the countermeasures and effective methods to resist low temperature stress were analyzed. The problems existing in dealing with low temperature were pointed out, and solutions were put forward in order to reduce the damage caused by low temperature stress to rice production.

Key words: Rice; Low temperature; Physiological index; Yield and quality

低温是我国主要的农业气象灾害之一, 是一种常见的影响植物生长发育和产量品质的非生物胁迫因素, 严重时会导致作物死亡^[1-2], 低温胁迫可分为冷胁迫(0~15 °C)和冰冻胁迫(<0 °C)^[3]。研究表明, 植物在低温冷害胁迫下, 会出现水分状况、矿质营养、光合作用、呼吸作用和新陈代谢等生理过程的紊乱, 对植物造成严重损伤^[4]。近年来, 我国东北地区夏季低温灾害频发, 对农业生产造成很大影响, 低温可造成东北地区粮豆减产 15%~30%^[5-6]。

水稻是我国主要的粮食作物之一^[7], 年播种面积约 1.8 亿 hm², 是我国 60% 人口的主粮^[8]。水稻起源于热带/亚热带地区, 最适生长温度是 25~30 °C, 喜温不耐冷, 对低温胁迫非常敏感, 低温冷害在其生长周期内均有发生^[9], 其中, 水稻苗期温度 <15 °C 时, 低温胁迫可导致种子发芽率低、叶片黄化、降低株高和减少分蘖等, 导致水稻生理代谢受到影响^[10]; 孕穗期对低温最为敏感, 低温可导致花粉不育, 造成减产^[3, 11]; 开花期授粉期, 温度低于 17 °C, 可造成水稻烂秧、死苗, 最终严重影响水稻结实率, 导致水稻减产^[12]; 生殖生长期受低温影响, 可导致水稻授粉受精无法正常进行, 影响水稻结实和灌浆^[13]。每年全球水稻因冷害减产 5%~10%, 严重时即可减产 20%~40%^[14]。低温不仅对水稻造成明显的外部损伤, 还会对生理代谢过程造成不可逆的伤害, 如降低叶片光合能力^[15]、破坏细胞膜透性和造成电解质泄露等^[16-17]。低温是很多

收稿日期: 2021-01-02

基金项目: 黑龙江省自然科学基金优秀青年项目(YQ2019C023); 黑龙江省农业科学院国家自然科学基金培育项目(2019JJPY011)

作者简介: 刘佳(1986-), 男, 副研究员, 博士, 主要从事植物病害相关研究。

通讯作者: 孟庆林, 男, 硕士, 研究员, E-mail: mqhlhcn@126.com

国家水稻种植的主要问题,随着全球气候的不断变化,极端天气出现频次不断增加,低温胁迫对水稻生产造成的影响将愈来愈大。因此,总结低温对水稻生长发育的影响,并针对该问题提出解决方案,以期为农业生产中规避低温造成的风险,为水稻高产稳产提供科学依据。

1 低温对水稻生理指标的影响

低温不仅对水稻造成明显的外部损伤,如降低发芽率、延缓水稻植株生长发育、降低产量甚至导致死亡等^[18],还会引起一系列生理生化变化,当植物处于低温胁迫下时,植物体内氧代谢失衡,ROS急剧积累,造成超氧阴离子($O_2^{\cdot-}$)和过氧化氢 H_2O_2 的增生,细胞膜结构被破坏,MDA过量积累,对植物的细胞膜产生损害^[19]。抗氧化酶系统可有效清除自由基,延缓细胞衰老,有利于保障植物组织的正常功能。同时,低温胁迫下可溶性糖、游离脯氨酸的增加,对植物也具有保护作用,可缓解低温胁迫对植物造成伤害。

1.1 低温对水稻光合生理的影响

光合作用是植物生长发育最为基础的一种生命活动,也是捕捉太阳能进行养分积累的基础。叶片是水稻的主要光合器官,叶片的光合能力直接决定了植物生产力的高低,叶绿素是植物光合作用中起核心作用的色素,它可将光能转化为活跃化学能,其含量是反映叶片光合能力强弱的重要指标,是水稻物质积累的第一步,而低温会对其产生很大影响^[20]。温度对于光合作用的正常进行具有显著影响,研究表明,低温胁迫下大部分植物的光合速率显著降低^[21-22]。水稻光合作用对低温十分敏感,当水稻遭受低温胁迫时,会导致光能转化效率降低、叶绿素合成受到抑制等,叶绿素含量降低则会导致净光合速率降低,光合速率的高低可作为植株响应低温胁迫的表现之一,且低温对水稻造成的伤害是不可逆的,通过阻碍叶绿素的正常合成,导致光合能力下降,且不同时期,水稻对低温的响应不同^[20, 23]。水稻苗期是培育壮秧的重要时期,当苗期遇低温时,会降低幼苗净光合速率、气孔导度和蒸腾速率,导致叶绿素荧光参数发生明显变化^[20],同时低温还会引起叶片初始最小荧光(F_0)与光合系统Ⅱ非调控能量耗散系数(Φ_{No})升高,叶片光合系统Ⅱ最大潜在光化学效率(F_v/F_m)与光化学转化的实际量子效率(Φ_{psII})降低,对光合系统Ⅱ造成不可逆的伤害^[24]。水稻幼穗期是生长发育的关键时期,幼穗期及其

分蘖期遭遇低温胁迫后,叶片中叶绿素含量明显降低,光合速率、净光合速率、蒸腾速率均呈下降趋势^[25]。抽穗开花期遭遇低温,不但影响水稻受精结实,还影响叶片光合作用和叶绿素的合成能力。水稻孕穗开花期对低温最为敏感,低温胁迫下,抽穗开花期稻株叶片叶绿素含量、净光合速率、蒸腾速率、叶片气孔导度和胞间 CO_2 浓度均有不同程度的降低^[26]。

1.2 低温对水稻逆境生理指标的影响

1.2.1 低温对水稻活性氧和膜质过氧化程度的影响

在正常代谢过程中,叶绿体、线粒体和质膜上的电子传递都可能产生ROS,当植物体内ROS清除酶量不足或活性太低时,就会有ROS积累。ROS对植物的影响是双面的,通常情况下,植物体内ROS的产生和清除处于动态平衡,而使ROS维持在较低水平,不会对植物造成伤害。然而,水稻植株受到低温胁迫时,体内的氧代谢就会失调,加快ROS产生,而抗氧化系统的功能降低,致使ROS积累^[27]。生物膜是分隔细胞器或细胞与外界环境的膜系统,低温对细胞的影响首先作用于生物膜,水稻在低温逆境胁迫下,过量积累的ROS在细胞膜系统上诱发膜质过氧化,质膜受损,导致细胞膜透性增大,电解质外渗,电导率增大,积累大量的膜质过氧化产物MDA,使水稻植株遭受低温伤害^[28-29]。低温胁迫可导致水稻幼苗膜结构或功能受损,电解质外渗,电导率和MDA含量增加,并随胁迫时间延长受害越大^[30]。水稻抽穗后遇低温胁迫导致ROS积累诱发膜质过氧化物MDA含量增加和膜内物质向外渗漏,相对电导率增高^[31]。

1.2.2 低温对水稻抗氧化系统的影响

低温胁迫会导致水稻膜质过氧化、积累活性氧、影响叶片光合作用,抗氧化系统能够有效清除自由基,有利于保障植物组织的正常功能,其中SOD、POD和CAT对低温诱导氧化应激的保护作用在许多作物中都表现明显^[32]。SOD是植物抗氧化系统的第一道防线,在清除ROS方面发挥重要作用^[33]。POD是植物抗氧化系统中重要的酶类,与CAT共同作用消除由SOD作用产生过量的 H_2O_2 ,使 H_2O_2 维持在一个较低的水平。POD和CAT通过催化其底物与 H_2O_2 反应以消化 H_2O_2 ,植物在受到低温胁迫时,可诱导体内POD和CAT活性上升,从而起到保护植物的作用^[34-35]。水稻在幼苗期,低温胁迫抑制幼苗生长,水稻植株通过提高自身保护酶活性维持ROS代谢平衡,SOD、

POD和CAT作为重要的抗氧化酶,能有效清除水稻内 H_2O_2 、超氧化物阴离子等ROS^[36],但随胁迫时间延长,保护酶活性下降,清除能力降低,则影响水稻正常生长发育^[37]。项洪涛等^[38]研究指出,水稻开花期低温处理影响了水稻叶鞘保护酶活性,低温胁迫前期可促进SOD、POD和CAT活性提高,随胁迫时间延长,三种保护酶活性呈下降趋势。罗秋红等^[16]研究表明,孕穗期低温导致水稻剑叶SOD、POD和CAT活性上升,表明低温胁迫可增强水稻抗氧化酶活性,减轻细胞膜受损,叶片作为能量源仍能提供足量的同化产物,减轻低温胁迫对颖花发育的影响。

抗坏血酸-谷胱甘肽(ascorbate-glutathione, AsA-GSH)循环是植物体内清除ROS的重要途径,该系统在低温等逆境下清除植物体内ROS方面作用显著^[39]。APX是植物体内清除 H_2O_2 的主要酶类,APX以AsA为底物,将对植物体造成危害的 H_2O_2 分解成无毒的 H_2O 和 O_2 ,单脱氢抗坏血酸可通过不同途径被还原成AsA^[40]。AsA和GSH是ROS清除系统中主要的抗氧化剂^[41]。AsA-GSH循环能够有效清除 H_2O_2 和 $O_2^{\cdot-}$,AsA能够提高水稻抗逆性,降低低温胁迫产生的 H_2O_2 水平,从而提高水稻植株耐寒性^[27]。GR、APX等酶活性和AsA、GSH等抗氧化剂在保护水稻植株免受低温胁迫造成的氧化损伤方面具有重要作用,在低温胁迫下,水稻CAT、APX、GR和AsA含量保持较高水平,提高对 H_2O_2 的清除能力,抑制ROS积累,保证水稻在低温胁迫下免受膜质过氧化和氧化损伤^[40]。

1.2.3 低温对水稻渗透调节物质含量的影响

渗透调节是植物适应逆境的一种主要方式^[31]。可溶性糖是冷害条件下细胞内的保护物质,其含量大小与多数植物抗寒性呈正相关^[42-43]。一般认为可溶性蛋白含量与植物耐冷能力之间存在明显正相关,可溶性蛋白积累可以降低细胞渗透势,提高抗寒性^[44]。脯氨酸是植物蛋白质的组分之一,可作为渗透调节物质和膜稳定剂^[16]。水稻幼苗期对低温十分敏感,低温会导致脯氨酸、可溶性糖等渗透调节物质发生明显变化^[45]。研究表明,水稻开花期遇低温胁迫,渗透调节物质含量发生变化,低温促进了可溶性糖、可溶性蛋白和脯氨酸含量的增加,提高水稻抗低温的能力^[44]。水稻在持续低温胁迫条件下,可溶性糖和脯氨酸含量均有不同程度的提高,认为脯氨酸和可溶性糖含量与水稻的耐冷性密切相关,可有效反映水稻遭受冷胁迫的受害程度^[46]。

1.3 低温对水稻内源激素水平的影响

植物激素对植物生长发育和代谢起到明显的调控作用,大量的研究表明植物激素参与植物对低温的响应,包括生长促进型激素IAA、CTK,生长抑制型激素ABA、 GA_3 等,植物激素作用于水稻生长的各个方面,如籽粒的灌浆速率、分蘖成穗率和生理调控过程等^[47],且水稻在生长发育阶段中引起生理变化的某一个反应往往是各激素间协同作用的结果,而不是某一种激素单独作用的结果^[48-49]。曾研华等^[50]研究表明,灌浆期低温胁迫增加了水稻 GA_3 含量,降低了IAA和ZR含量,进而抑制胚乳细胞分裂和分化降低籽粒灌浆,同时降低谷粒同化物积累。水稻在低温胁迫下内源激素IAA、CTK、GA和ABA均能产生应激反应^[51-52]。余小芬等^[53]研究表明,在低温胁迫条件下,细胞中IAA、CTK、GA含量降低抑制水稻植株生长,促进气孔关闭,降低蒸腾作用,并维持较高的叶绿素、蛋白质等以适应环境;同时,ABA迅速积累以减少植株体内RNA和蛋白质合成,并通过ABA信号转导调节ABA/GA和ABA/IAA平衡以发挥抵御低温的调节效应。

2 低温对水稻产量和品质的影响

2.1 低温对水稻产量的影响

物质积累与水稻产量密切相关,水稻营养生长期发生低温冷害,可导致水稻生育期推迟并延迟抽穗^[54]。何洋等^[55]研究表明,低温会导致水稻分蘖期干物质积累量降低,且低温强度越大、持续时间越久,对水稻造成的危害越严重。水稻花器官正常生长发育是水稻高产稳产的关键因素,水稻花对温度极为敏感,遇低温则致使花药不能正常开裂授粉,开花期低温下水稻穗育性差,限制水稻获得高产的潜力,影响受精率,导致籽粒产量稳定性下降^[56-57]。水稻在抽穗扬花期遇低温胁迫,可导致水稻贪青晚熟,空壳增多,穗“库”对茎、叶“源”的压力下降,茎叶光合作用产物及其贮存的碳水化合物向穗部籽粒调运减少,从而导致水稻总生物量及穗生物量降低,进而造成稻穗秕粒增加,结实率大幅下降,最终导致减产,低温时间越长,造成危害越重^[58-59]。任红茹等^[60]研究指出,孕穗期低温胁迫随温度降低和处理时间延长,每穗粒数、结实率和千粒重逐渐下降,且结实率的降幅在产量构成因素中最大。赵宏伟等^[61]研究指出,孕穗期低温导致水稻干物质积累量降低35.07%~52.82%,进而导致穗粒数、结实率、千粒

重显著降低,产量减少 28.77%~33.05%。

2.2 低温对水稻品质的影响

水稻在各个生长发育阶段都有一定的最低适宜温度和最高临界温度,温度过高或过低都不利于其生长发育和干物质积累,进而影响水稻的品质^[62-63]。在诸多影响水稻品质的非生物胁迫中,温度胁迫对水稻品质影响最大^[64]。水稻的品质主要包括营养品质、研磨品质和外观品质,其中,稻米的营养成分包括蛋白质含量、直链淀粉含量和脂肪酸含量,它们是评价稻米品质的主要指标,营养成分含量会影响米饭适口性^[65]。水稻花期遇低温胁迫可影响水稻籽粒性状和淀粉理化性质,如降低蒸煮品质等^[12]。低温导致水稻拔节期和抽穗期蛋白质和直链淀粉含量增加,脂肪酸含量减少,导致食味评分降低,同时导致糙米率和精米率下降,且抽穗期受影响程度大于拔节期^[66]。褚春燕等^[65]研究表明,低温胁迫可以打破稻米中蛋白质、直链淀粉等营养物质的组成和比例进而影响稻米品质,且在孕穗前期对品质的影响最大。灌浆前期遇低温胁迫,导致水稻外观品质性状发生改变,如垩白度和垩白粒率降低、糙米粒宽和粒长降低,同时,低温还导致稻米加工品质下降,阻碍稻米蛋白质的积累,增加直链淀粉含量^[67]。低温对稻米灌浆期品质影响最大,其次是抽穗前和孕穗期^[68],这与王连敏等^[69]研究结果一致,灌浆期低温导致水稻精米率和糙米率分别降低 1%~3% 和 3%~10%,同时低温还导致稻米直链淀粉含量增加,进而导致垩白度增加,蛋白质含量降低,使水稻品质降低。

3 缓解水稻低温胁迫方法的研究进展

3.1 品种选育

低温可导致水稻生育期延迟,进而增加水稻减产的风险^[70]。由于黑龙江省早期低温频发,为了减少低温造成的减产风险,应选用耐低温的早熟品种,这有利于减轻低温危害,增加水稻的稳产性^[54]。同时,发芽势、发芽率、发芽指数等指标可作为水稻品种耐低温的鉴定指标^[71]。可通过以耐冷性强的品种为亲本与多个品种(系)进行杂交,以筛选出萌发率高、恢复能力强的水稻品种^[18]。

3.2 化学调控措施

植物激素是一种调节植物生长发育和逆境胁迫的信号物质,叶面喷施外源激素可作为调控植物抗冷性的有效途径之一^[72]。油菜素内酯(Brassinosteroids, BRs)是一类广泛存在于植物体内的生

理活性极强的植物激素,其中,2,4-表油菜素内酯(2,4-epibrassinolide, EBR)是使用最多、用途最广的一种,可以显著增强植物的抗逆性^[73]。低温胁迫下,EBR可促进水稻种子萌发,并提高芽和根部的抗氧化酶、可溶性蛋白含量,降低MDA含量,缓解水稻种子在低温胁迫下受到损伤^[74]。周伟江等^[9]在水稻苗期上得出相似结论,叶面喷施 1.0 $\mu\text{mol/L}$ EBR能够有效缓解低温胁迫对水稻幼苗的损伤,EBR可提高水稻幼苗根系内SOD、POD和CAT活性,同时抑制MDA的积累,增加可溶性蛋白含量,增强水稻幼苗的低温耐受性。王道平等^[75]研究指出,分布在碳代谢和苯丙素代谢通路中的NADP-苹果酸酶、过氧化物酶、3-磷酸甘油酸脱氢酶、烯醇化酶等均参与了EBR对低温胁迫水稻幼苗的调控,揭示EBR可通过多种途径影响水稻幼苗对低温胁迫的响应。脱落酸(ABA)是一种倍半萜植物激素,低温环境下植物体内ABA大量积累,对植物起保护作用,可提高植物的抗冷性^[76]。项洪涛等^[44, 77]研究指出,外源ABA具有抵御低温、保护作物、降低伤害的作用,可有效增加低温胁迫下水稻开花期和孕穗期的渗透调节物质和抗氧化酶活性,降低MDA含量和相对电导率,提高作物的抗冷性。低温胁迫下,外施ABA减缓叶片SOD和POD活性增加幅度,使水稻叶片SOD、POD活性尽量维持正常水平,并抑制MDA积累,进而提高水稻的耐冷性,且ABA对耐冷型品种调节效果较为明显^[34]。郁平慧等^[78]研究指出,水杨酸(SA)具有提高水稻抗逆性的作用,应用水杨酸与烯唑醇复配液可提高可溶性糖含量和SOD、CAT活性,减轻细胞膜过氧化伤害,提高叶片光合能力,提高秧苗的耐冷性。应用SA可提高低温胁迫下水稻花粉育性、籽粒干物质积累,提高灌浆速率,促进产量构成因素的形成,进而缓解低温对产量造成的损失^[61]。

3.3 水肥调控

肥料的施用对水稻产量形成有重要意义^[79]。我国北方由于环境积温不足,水稻生长发育期相对较短,如水肥施用不合理,则导致水稻植株倒伏、贪青晚熟,最终降低稻米的产量和品质^[80]。氮素是作物生长发育不可缺少的因素,它是组成植物体内各类蛋白质、核酸和磷脂的重要成分,并进一步构成原生质、细胞核和生物膜,因此氮素在生命活动中具有极其重要的作用^[81-82]。适度的氮素和水分能够增加根系表面积,促进养分吸收^[83]。余小芬等^[84]研究表明,施用氮素粒肥可维

持低温胁迫下水稻叶片较高的SOD和POD活性,减少MDA的积累和对细胞膜质的伤害,提高水稻抗低温能力。磷也是植物生长发育的必要元素之一,在细胞组成和物质代谢过程中发挥着重要作用^[85]。低温抑制水稻植株的生长发育,施用适宜的磷肥可在一定程度上增强水稻秧苗素质,提高光合能力,促进生物量积累,从而提高水稻幼苗的耐冷性,缓解低温造成的损伤^[86]。钾元素可缓解环境胁迫下植物遭受活性氧催化的氧化损伤^[87]。低温胁迫下喷施磷酸二氢钾可促进植株干物质积累,缓解产量降低,具有提高水稻抵御低温的能力,说明增施钾肥和磷肥可提高植株氮素的转移分配,提高叶片氮素积累,增强植株细胞膜对低温的防御能力,缓解低温对细胞膜的伤害^[88]。

作物对水分和养分的吸收是相对独立的生理过程,但水分和养分对作物的影响是密切相关的^[89]。水肥耦合,指以肥调水、以水促肥,在农业生产中水分与肥料协同作用,可提高水肥利用效率达到作物增产的目的^[90-91]。植物对水分和营养具有趋向性,根系向水分和营养丰富的地方生长。徐飞等^[92]研究表明,叶龄灌溉施肥模式通过合理利用降雨、节约灌溉用水量等方式,有效避免水肥流失和低温冷害发生,满足水稻生长的水肥需求,可充分发挥水肥耦合作用。刘路广等^[79]研究表明,蓄雨型间歇灌溉可促进水稻全生育期延长,适当增加施氮量可促进水稻生长发育和高产。杨志远等^[93]采用水肥“三匀”技术,即灌溉水和氮肥投入增频减量一体化的方式,结果表明,水肥“三匀”可提高水稻水、氮利用效率,与农民习惯模式相比,氮肥回收率提高20.72%~30.78%,灌溉水生产效率平均提高76.54%~117.38%。阳彬等^[94]研究指出,节水灌溉下,施肥组合为 $N_2P_2K_0$ 和 $N_2P_1K_1$ 时,可促进水稻叶片叶绿素、净光合效率和气孔导度等光合参数提高,进而提高水稻产量。

4 展 望

水稻低温冷害在我国水稻种植区域普遍存在,已成为严重影响我国水稻安全生产的非生物胁迫因素之一。选育耐低温、萌发力强的品种是解决水稻萌发阶段的关键方法,随着转录组和蛋白质网络调控技术的快速发展为水稻育种提供了技术支撑。可通过对野生稻基因进行深入挖掘,选出耐冷材料,加快培育优质、耐冷的水稻新品

种和新材料。同时,应用外源植物生长物质来提高水稻的抗逆能力已取得了一些成效,但大多研究未应用于实际生产中,因此还需要广大科研工作者对此进行深入的探索和研究,以更安全的方式提高水稻抗低温冷害能力。

参考文献:

- [1] 李文明,辛建攀,魏驰宇,等.植物抗寒性研究进展[J].江苏农业科学,2017,45(12):6-11.
- [2] 甄 熙,张 超,李云鹏.作物低温冷害指标研究进展[J].北方农业学报,2017,45(2):94-98.
- [3] Guo Z, Cai L, Liu C, et al. Global analysis of differentially expressed genes between two Japonica rice varieties induced by low temperature during the booting stage by RNA-Seq[J]. Royal Society Open Science, 2020, 7(6): 192243.
- [4] Wang J, Wang J, Wang X, et al. Proteomic response of hybrid wild rice to cold stress at the seedling stage[J]. PLoS ONE, 2018, 13(6): e0198675.
- [5] 杨霏云,张玉书,李文科,等.水稻低温冷害综合评估方法[J].应用生态学报,2017,28(10):3281-3288.
- [6] 丁国华,白良明,孙世臣,等.黑龙江自然低温下水稻苗期耐冷种质资源鉴定[J].中国稻米,2018,24(6):87-89,92.
- [7] 宋子叶,严一字,钱雪艳,等.我国抗鳞翅目害虫转基因水稻的研究进展[J].东北农业科学,2019,44(6):38-42.
- [8] 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.
- [9] Almeida D M, Almadanim M C, Lourenço T, et al. Screening for Abiotic Stress Tolerance in Rice: Salt, Cold and Drought[J]. Methods Mol. Biol., 2016, 1398: 155-182.
- [10] Ji L, Zhou P, Zhu Y, et al. Proteomic Analysis of Rice Seedlings Under Cold Stress[J]. Protein J., 2017, 36(4): 299-307.
- [11] 朱海霞,吕佳佳,闫 平,等.基于当量积温对寒地水稻生长季低温冷害年的判定[J].中国农业气象,2019,40(6):380-390.
- [12] Zhu D, Wei H, Guo B, et al. The effects of chilling stress after anthesis on the physicochemical properties of rice (*Oryza sativa* L.) starch[J]. Food Chem., 2017, 237: 936-941.
- [13] 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.
- [14] 王晓琪,姚媛媛,陈宝成,等.宛氏拟青霉提取物增强水稻抗低温胁迫的最佳施用水平[J].植物营养与肥料学报,2019,25(12):2133-2141.
- [15] Moraes de Freitas G P, Basu S, Ramegowda V, et al. Physiological and transcriptional responses to low-temperature stress in rice genotypes at the reproductive stage[J]. Plant Signaling & Behavior, 2019, 14(4): e1581557.
- [16] 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.
- [17] Zhang W J, Huang Z L, Wang Q, et al. Effects of low temperature on leaf anatomy and photosynthetic performance in different genotypes of wheat following a rice crop[J]. International Journal of Agriculture Biology, 2015, 17(6): 1165-1171.

- [18] 沈 航,陈 娇,黎佰杨,等.低温胁迫对不同杂交水稻组合苗期耐冷性及生理生化指标的影响[J].江苏农业科学,2020,48(12):59-63.
- [19] 周伟江,吴旺娉,唐才宝,等.外源油菜素内酯对低温胁迫下水稻幼苗生长及生理特性的影响[J].西北农业学报,2020,29(9):1410-1416.
- [20] Kiet H V, Nose A. Effects of temperature on growth and photosynthesis in the seedling stage of the sheath blight-resistant rice genotype 32R[J]. Plant Production Science, 2016, 19(2): 246-256.
- [21] 李 贺,姜欣悦,陈忠诚,等.外源褪黑素对低温胁迫下大豆V₁期幼苗光合荧光及抗氧化系统的影响[J].中国油料作物学报,2020,42(4):640-648.
- [22] 田礼欣,杨 晔,左师宇,等.脱落酸对低温胁迫下玉米幼苗生长和光合特性的影响[J].作物杂志,2018(6):76-82.
- [23] Shi D W, Wei X D, Chen G X. Effects of low temperature on photosynthetic characteristics in the super-high-yield hybrid rice 'Liangyoupeijiu' at the seedling stage[J]. Genet. Mol. Res., 2016, 15(4): gmr15049021.
- [24] 王亚男,范思静.低温胁迫对水稻幼苗叶片生理生化特性的影响[J].安徽农业科学,2017,45(5):8-9,13.
- [25] 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.
- [26] 马熙达,任传友,王艳华,等.孕穗开花期持续低温对不同熟期水稻气孔导度的影响[J].中国农业气象,2016,37(6):682-690.
- [27] 唐江红,邓小书,韩龙植,等.低温胁迫水稻幼芽生长及生理响应[J].西南农业学报,2019,32(6):1248-1252.
- [28] 程嘉惠,张梅丽,王 超,等.低温胁迫对4个草莓品种生理指标的影响[J].东北农业科学,2021,46(1):85-88,113.
- [29] 徐 冲,王丕武,侯立刚,等.分蘖期低温胁迫对东北水稻主栽品种产量及光合特性的影响[J].吉林农业科学,2015,40(1):10-16.
- [30] 何曙光,李华平,戴 力,等.PQQ对低温胁迫下早稻幼苗生理特性的影响[J].湖南农业科学,2020(5):17-20.
- [31] 张荣萍,马 均,陶诗顺,等.开花期低温胁迫对籼稻和粳稻抗氧化系统的影响[J].湖南师范大学自然科学学报,2018,41(2):40-47.
- [32] Hussain S, Khan F, Hussain H A, et al. Physiological and Biochemical Mechanisms of Seed Priming-Induced Chilling Tolerance in Rice Cultivars[J]. Front. Plant Sci., 2016, 7: 116-129.
- [33] 张晓旭,叶景学,侯 杰,等.夜间低温对樱桃番茄叶片氧化活性的影响[J].东北农业科学,2017,42(2):39-43.
- [34] 齐 光,佟伟霜,杨雨华,等.ABA对低温胁迫下水稻幼苗抗氧化酶活性的影响[J].湖北农业科学,2016,55(23):6079-6082,6122.
- [35] 项洪涛,王立志,王彤彤,等.孕穗期低温胁迫对水稻结实率及叶片生理特性的影响[J].农学学报,2016,6(11):1-7.
- [36] 苏如奇,徐志荣,韩瑞才,等.NO对低温胁迫下水稻幼苗生理生化特性的影响[J].江西农业大学学报,2020,42(2):213-218.
- [37] 吴立群,蔡志欢,张桂莲,等.低温对不同耐冷性水稻品种秧苗生理特性及根尖解剖结构的影响[J].中国农业气象,2018,39(12):805-813.
- [38] 项洪涛,梁晓艳,郑殿峰,等.花期低温对水稻叶鞘生理及结实率的影响[J].干旱地区农业研究,2019,37(2):114-122.
- [39] 李 进,雷 斌,翟梦华,等.棉花幼苗AsA-GSH循环对低温胁迫的响应机制研究[J].核农学报,2021,35(1):221-228.
- [40] 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 Physiol. Biochem., 2006, 44(11-12): 828-836.
- [41] 赵 静,梁建生,吴雪玲,等.高盐低温胁迫下水稻叶细胞ROS清除系统的相关基因表达[J].西北植物学报,2015,35(5):872-883.
- [42] 武 琦,邹德堂,赵宏伟,等.不同生育时期低温胁迫下水稻耐冷指标变化的研究[J].作物杂志,2012(6):95-101.
- [43] 李春燕,陈思思,徐 雯,等.苗期低温胁迫对扬麦16叶片抗氧化酶和渗透调节物质的影响[J].作物学报,2011,37(12):2293-2298.
- [44] 项洪涛,齐德强,李 琬,等.低温胁迫下外源ABA对开花期水稻叶鞘激素含量及抗寒生理的影响[J].草业学报,2019,28(4):81-94.
- [45] 王宏燕,陈 琳,马晓伟,等.低温胁迫下木醋液对水稻幼苗抗寒性的影响[J].东北农业大学学报,2019,50(2):1-8.
- [46] 郭 慧,李树杏,孙平勇,等.不同基因型水稻苗期抗氧化系统对低温胁迫的响应[J].植物科学学报,2019,37(1):63-69.
- [47] 柏 斌,吴 俊,盛文涛,等.育性敏感期低温胁迫对水稻光温敏不育系叶片内源激素的影响[J].杂交水稻,2016,31(1):57-61.
- [48] Jeon J, Kim N Y, Kim S, et al. A subset of cytokinin two-component signaling system plays a role in cold temperature stress response in Arabidopsis[J]. Biol. Chem., 2010, 285(30): 23371-23386.
- [49] Peng X, Liu H, Wang D, et al. Genome-wide identification of the *Jatropha curcas* MYB family and functional analysis of the abiotic stress responsive gene *JcMYB2*[J]. BMC Genomics, 2016, 17: 251.
- [50] 曾研华,张玉屏,潘晓华,等.花后低温对水稻籽粒灌浆与内源激素含量的影响[J].作物学报,2016,42(10):1551-1559.
- [51] 李春燕,徐 雯,刘立伟,等.低温条件下拔节期小麦叶片内源激素含量和抗氧化酶活性的变化[J].应用生态学报,2015,26(7):2015-2022.
- [52] Talanova V V, Titov A F, Topchieva L V, et al. Expression of WRKY transcription factor and stress protein genes in wheat plants during cold hardening and ABA treatment[J]. Russian Journal of Plant Physiology, 2009, 56(5): 702-708.
- [53] 余小芬,邱学礼,张素华,等.低温与氮耦合对水稻内源激素含量的影响[J].西北农林科技大学学报(自然科学版),2020,48(9):73-80.
- [54] 陶乐园,刘智蕾,刘婷婷,等.营养生长期低温持续时间与水稻生长恢复的关系[J].生态学杂志,2018,37(12):3610-3616.
- [55] 何 洋,刘 洋,方宝华,等.不同生育期温度逆境处理对早稻产量的影响[J].中国农学通报,2016,32(24):18-24.
- [56] 张荣萍,马 均,蔡光泽,等.开花期低温胁迫对四川攀西稻区水稻开花结实的影响[J].作物学报,2012,38(9):1734-1742.

- [57] Zeng Y, Zhang Y, Xiang J, et al. Effects of Low Temperature Stress on Spikelet-Related Parameters during Anthesis in Indica-Japonica Hybrid Rice[J]. *Front Plant Sci.*, 2017, 8: 1350.
- [58] 高益波, 景元书, 刘明璐, 等. 抽穗扬花期低温强度对水稻生长发育的影响与模拟[J]. *江苏农业科学*, 2018, 46(5): 53-57.
- [59] 曹超豪, 沈天花, 施翔, 等. 不同氮水平下晚稻品种响应抽穗扬花期低温的产量及生理差异[J]. *华北农学报*, 2020, 35(2): 178-186.
- [60] 任红茹, 荆培培, 胡宇翔, 等. 孕穗期低温对水稻生长及产量形成的影响[J]. *中国稻米*, 2017(4): 56-62.
- [61] 赵宏伟, 李晓, 贾琰, 等. 水杨酸对孕穗期低温胁迫寒地粳稻颖花形成的影响[J]. *东北农业大学学报*, 2019, 50(6): 1-9.
- [62] 潘熙曙, 胡定汉, 李迎征, 等. 水稻低温冷害和高温热害的发生特点及预防措施[J]. *中国稻米*, 2007(6): 52-54.
- [63] 赵冬生, 丁嵩秋, 封功能, 等. 一个受温度调控的水稻穗发育突变体[J]. *植物生理学报*, 2020, 56(10): 2149-2158.
- [64] 周倩兰, 李怡, 肖枫, 等. 水稻植株温度的研究进展与展望[J]. *杂交水稻*, 2019, 34(5): 1-6.
- [65] 褚春燕, 王锦冬, 程远, 等. 孕穗-灌浆期低温对三江平原主栽水稻品种品质的影响[J]. *中国农业气象*, 2018, 39(11): 751-761.
- [66] 吕晓, 张兵兵, 杨璐, 等. 水稻拔节期和抽穗期低温对稻米品质影响[J]. *广东农业科学*, 2020, 47(2): 1-8.
- [67] 张荣萍. 灌浆前期低温胁迫对籼粳稻产量和品质的影响[J]. *江苏农业科学*, 2015, 43(8): 63-68.
- [68] 宋广树, 孙忠富, 王夏, 等. 不同生育时期低温处理对水稻品质的影响[J]. *中国农学通报*, 2011, 27(18): 174-179.
- [69] 王连敏, 王立志, 李忠杰, 等. 灌浆阶段低温对寒地水稻碾米及外观品质的影响[J]. *黑龙江农业科学*, 2005(6): 1-4.
- [70] Wang W, Peng S, Chen Q, et al. Effects of pre-sowing seed treatments on establishment of dry direct-seeded early rice under chilling stress[J]. *AoB Plants*, 2016, 8: 74-110.
- [71] 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.
- [72] 刘果, 高丽琼, 彭彦, 等. 外源激素对低温胁迫下南美油藤幼苗叶片生理生化指标的影响[J]. *南方农业学报*, 2020, 51(9): 2181-2190.
- [73] 刘亚洁, 安黎哲. 2,4-表油菜素内酯对高山离子芥悬浮细胞抗寒性的影响[J]. *生物学杂志*, 2020, 37(6): 64-67.
- [74] 吴旺斌, 周伟江, 唐才宝, 等. 2,4-表油菜素内酯对低温胁迫下水稻种子萌发及生理特性的影响[J]. *分子植物育种*, 2020, 18(13): 4427-4434.
- [75] 王道平, 徐江, 牟永莹, 等. 表油菜素内酯影响水稻幼苗响应低温胁迫的蛋白质组学分析[J]. *作物学报*, 2018, 44(6): 897-908.
- [76] 李馨园, 杨晔, 张丽芳, 等. 外源ABA对低温胁迫下玉米幼苗内源激素含量及 *Asr1* 基因表达的调节[J]. *作物学报*, 2017, 43(1): 141-148.
- [77] 项洪涛, 王彤彤, 郑殿峰, 等. 孕穗期低温条件下ABA对水稻结实率及叶片生理特性的影响[J]. *中国农学通报*, 2016, 32(36): 16-23.
- [78] 郁平慧, 符卫蒙, 符冠富, 等. 水杨酸与烯啶醇复配对水稻秧苗耐冷性的影响[J]. *中国稻米*, 2020, 26(3): 28-31.
- [79] 刘路广, 陈扬, 吴瑕, 等. 不同水肥综合调控模式下水稻生长特征、水肥利用率及氮磷流失规律[J]. *中国农村水利水电*, 2020(12): 67-72, 76.
- [80] 徐飞, 隋文志, 张拓, 等. 叶龄调控下水肥耦合对寒地水稻生物学特征及水肥利用效率的影响[J]. *中国水稻科学*, 2020, 34(4): 339-347.
- [81] 郭晓红, 姜红芳, 兰宇辰, 等. 氮肥运筹对苏打盐碱地水稻产量和氮肥利用率的影响[J]. *核农学报*, 2020, 34(8): 1796-1804.
- [82] 唐辉, 李婷婷, 沈朝华, 等. 氮素形态对香榧苗期光合作用、主要元素吸收及氮代谢的影响[J]. *林业科学*, 2014, 50(10): 158-163.
- [83] 陈晓影, 刘鹏, 程乙, 等. 基于磷肥施用深度的夏玉米根层调控提高土壤氮素吸收利用[J]. *作物学报*, 2020, 46(2): 238-248.
- [84] 余小芬, 钱罕英, 邱学礼, 等. 低温与氮肥耦合对水稻生理指标的影响[J]. *西南农业学报*, 2020, 33(10): 2190-2197.
- [85] 马巍, 侯立刚, 赵国臣, 等. 孕穗期低温胁迫下不同磷营养对水稻生长发育影响的研究[J]. *北方水稻*, 2011, 41(5): 6-10.
- [86] 侯立刚, 马巍, 齐春艳, 等. 低温条件下磷肥对水稻幼苗耐冷性及相关生理特性的影响[J]. *东北农业大学学报*, 2013, 44(7): 39-45.
- [87] Ismail Cakmak. The role of potassium in alleviating detrimental effects of abiotic stresses in plants[J]. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, 2010, 168(4): 521-530.
- [88] 曹娜, 陈小荣, 贺浩华, 等. 幼穗分化期喷施磷钾肥对早稻抵御低温及产量和生理特性的影响[J]. *应用生态学报*, 2017, 28(11): 3562-3570.
- [89] 吴宗钊, 原保忠. 水肥耦合对水稻生长、产量及氮素利用效率的影响[J]. *水资源与水工程学报*, 2020, 31(4): 199-207, 215.
- [90] 赵明, 李从锋, 钟大森, 等. 我国多类型水肥一体化技术进展[J]. *作物杂志*, 2020(1): 199-200.
- [91] 乔一娜, 刘凯, 邓智文, 等. 不同水肥耦合处理下毛竹光合特性[J]. *热带作物学报*, 2020, 41(11): 2253-2258.
- [92] 徐飞, 隋文志, 张拓, 等. 叶龄调控下水肥耦合对寒地水稻生物学特征及水肥利用效率的影响[J]. *中国水稻科学*, 2020, 34(4): 339-347.
- [93] 杨志远, 李娜, 马鹏, 等. 水肥“三匀”技术对水稻水、氮利用效率的影响[J]. *作物学报*, 2020, 46(3): 408-422.
- [94] 阳彬, 郭碧芝, 郭荣发. 水肥耦合调控对水稻光合特性的影响[J]. *热带作物学报*, 2018, 39(7): 1311-1317.

(责任编辑:刘洪霞)