

黑龙江省水稻冷害发生情况及生理机制

王立志¹, 孟英¹, 项洪涛¹, 洛育¹, 邸树峰¹, 谢光², 田树刚³

(1. 黑龙江省农业科学院 耕作栽培研究所, 黑龙江 哈尔滨 150086; 2. 宝清县夹信子镇农业技术中心, 黑龙江 宝清 155600; 3. 开磷集团, 贵州 贵阳 550000)

摘要:为深入细致地研究黑龙江省水稻冷害生理机制, 介绍了全世界种植水稻的 110 多个国家中大约有 24 个国家经常遭受冷害的威胁。我国从南到北种植水稻的省份, 也不同程度的遭受冷害带来的产量损失, 黑龙江省是水稻冷害发生最为严重; 分析水稻发生冷害的原因是细胞器发生结构上的改变, 酶、激素和其它生理指标根据不同程度的冷害而发生浓度变化; 指出当前黑龙江省水稻冷害发生类型主要是孕穗期障碍型冷害; 提出深入系统研究黑龙江省水稻冷害生理机制的研究思路。

关键词: 黑龙江省; 水稻; 冷害; 生理机制

中图分类号: S511 **文献标识码:** A **文章编号:** 1002-2767(2016)04-0144-07 **DOI:** 10.11942/j.issn1002-2767.2016.04.0144

自 2011 年开始, 黑龙江省粮食产量超越河南省, 成为全国第一产粮大省。黑龙江省粮食产量的提高与水稻种植面积增加带来的产量提高有着直接的关系。水稻是黑龙江省重要的粮食作物, 2011 年水稻播种面积为 $2.945 \times 10^6 \text{ hm}^2$, 年总产量为 2.0×10^6 万 kg, 2013 年播种面积增加到 $3.175 \times 10^6 \text{ hm}^2$, 总产量达到 2.22×10^6 万 kg, 商品量超过 70%, 我国北京、上海、天津、苏州、杭州等城市居民食用的大米绝大多数黑龙江省的粳稻品种^[1]。但黑龙江省位于中国的最北端, 气候条件复杂多样, 5-9 月份是当地水稻的生育阶段, 这段时期气温在年际间出现较大波动, 在水稻生长发育过程中阶段性低温时有发生^[2]。黑龙江省水稻低温冷害的发生一直都比较严重。近 40 a 就发生了 9 次严重的冷害^[3]。因此, 深入细致地研究黑龙江省水稻冷害生理机制十分必要, 本文综述了黑龙江省和国内外水稻冷害的发生情况和冷害生理机制的相关研究。

1 水稻冷害发生情况及分布

冷害是指作物在其生长所需适温以下至冰点以上温度范围内所发生的生长停滞或生育障碍现象^[4]。目前广泛认为水稻的冷害类型主要有 3 种: 延迟型冷害、障碍型冷害和混合型冷害。延迟

型冷害通常是水稻在较长时间内遭遇较低温度, 生育延迟所造成的; 障碍型冷害主要是指从幼穗形成期到抽穗开花期, 最主要是减数分裂期, 遇到短时间的异常低温, 使花器的分化受到破坏, 花粉败育, 造成空壳; 若在抽穗开花期遇到阶段性低温, 就会出现颖花不开, 花药不开裂, 花粉不发芽, 最后籽粒不结实, 产量就会大幅度下降。障碍型冷害在黑龙江省一般发生在水稻的孕穗期和抽穗开花期, 如果这段生育时期温度低于 17°C 就会发生障碍型冷害^[5-11]。混合型冷害是指在同一年生育周期内, 延迟型冷害和障碍型冷害共同发生的冷害类型。

1.1 国外水稻冷害的发生情况

全球种植水稻的国家有 110 多个, 主要有马来西亚、泰国、中国、菲律宾、日本、孟加拉国、缅甸、越南、美国等^[12]。这些国家水稻生育期间的冷水灌溉和遭受低温天气和是产生冷害的主要途径^[13]。相关研究表明, 世界范围内每年约有 1500 万 hm^2 以上的水稻种植区域会受到低温威胁, 其中受到严重危害的有 24 个国家。这些国家分布在亚洲、中东、欧洲、北美洲以及澳洲等^[14]。亚洲岛国日本是冷害发生较为严重的国家之一, 主要是因为其发生的频率较高, 据统计在过去的 90 a 中, 日本大约有 22 a 受到冷害的影响^[15], 1988 年北海道地区遭遇低温, 导致其东北地区的水稻收获指数为 85%, 与日本平均水平 97% 相比低 12%, 全日本稻米产量减产巨大, 高达 8.62×10^4 万 kg, 经济损失 2 635 亿日元。1993 年的低温冷害迫使日本当年大量进口大米, 当年的稻谷

收稿日期: 2015-10-27

第一作者简介: 王立志(1972-), 男, 辽宁省昌图县人, 在读博士, 副研究员, 从事作物生理研究。E-mail: 18645146186@163.com。

通讯作者: 孟英(1970-), 女, 博士, 研究员, 从事水稻栽培和生物育种研究。

总产量减少了近 28%^[16]。

在澳大利亚由于生殖生长阶段的低温,水稻产量的损失一般是 $0.5 \sim 2.5 \text{ t} \cdot \text{hm}^{-2}$,最大损失量可达到总产量的 75%^[17]。每年由于低温给澳大利亚大米加工厂带来的经济损失大约是 23.2 亿^[18]。水稻在低纬度的国家和地区同样会发生冷害,分析其原因主要是因为高海拔导致的,比如南韩的山丘栽培区域,水稻从出芽到成熟都受到低温的威胁,在生殖生长的关键时期受到极端低温的影响,产量下降达到 26%^[19]。菲律宾在水稻生长季节,北部山区经常会出现 $16 \sim 17^\circ\text{C}$ 低温,有超过 2 万 hm^2 的水稻生长受到威胁,导致严重的障碍型冷害;印度尼西亚的水稻田中,有 50 万 hm^2 种植在海拔 500 m 以上的山地,这些区域中每月最低的气温范围在 $12.8 \sim 16.6^\circ\text{C}$,在水稻生殖生长期间的会带来障碍型冷害;尼泊尔是世界上海拔最高的稻区之一,128 万 hm^2 的水稻田大部分都分布在海拔 1 000 m 以上,夏季 6-8 月份 15°C 以下的极端低温经常出现,常带来严重的冷害;印度分布在长年受低温危害的丘陵地带的水稻面积有 180 万 hm^2 ,从播种、发芽、分蘖、出穗到灌浆成熟每个阶段均可发生。巴西是除亚洲以外的水稻最大生产国,巴西有 60% 的水稻种植在在最南部洲的南里奥格兰德地区,像乌拉圭和阿根廷一样,这里种植的水稻品种基本上都是籼稻,在低温年水稻产量下降可达到 25%^[20]。

1.2 国内水稻冷害的发生情况

我国种植水稻的地区范围分布广泛,相关调查结果显示从 $\text{N}53^\circ27' \sim 18^\circ90'$ 均可,但在不同的生育时期,几乎都会受到不同程度的冷害胁迫^[21-22]。在东北地区,水稻生产过程中每 4 年左右就会发生 1 次冷害^[23]。长江中下游及华南地区,水稻生育进程中除了受“五月害”外,危害更为严重的是“寒露风”的影响^[24]。全国出现严重冷害年损失稻谷 50 亿~100 亿 kg。所以,水稻冷害对农业生产存在着很大的危害,研究解决水稻冷害问题非常重要,对保障国家粮食安全、促进经济发展具有非常重要的意义。

根据地理位置,丁颖对我国稻作区划分为华中、西南、华南、华北、东北、西北六个主要的稻作带。各不同地区内冷害发生后会导致所有作物减产,但水稻的减产幅度都远远超过其它作物^[25]。纵观水稻生产现状,每隔 2~3 a,由于苗期低温造

成的烂秧、死苗和生殖生长期低温导致的空秕粒就会发生 1 次,尤其是各区的水稻孕穗期、开花期的障碍性冷害和灌浆结实期的延迟型冷害通常是大量减产的关键因子。

1.3 黑龙江省水稻冷害的发生情况

黑龙江省地理位置处于中国的最北端,纬度较高,气候类型为大陆性季风气候,年平均气温在 $-5 \sim 4^\circ\text{C}$,是我国气温最低的省份。黑龙江省热量资源不足,南北之间的差异较大,年际间积温变化在 $\pm 300^\circ\text{C} \cdot \text{d}$ 左右。积温每减少 $100^\circ\text{C} \cdot \text{d}$ 时,粮食减产幅度在 8%~10%,所以粮食生产量受温度高低的制约,其中水稻产量受温度影响变化最大。自 20 世纪 90 年代以来,黑龙江省大发生了 7 次冷害,其中 2002 年为最重的 1 年,水稻减产幅度在 30% 以上,个别地区高达 50% 以上。1969、1972、1976 三年发生的延迟型冷害,平均减产率也在 40% 左右。这 3 a 平均 $\geq 10^\circ\text{C}$ 的积温:北部黑河市是 $1\,871^\circ\text{C} \cdot \text{d}$,较常年积温 $2\,120^\circ\text{C} \cdot \text{d}$ 减少了 $249^\circ\text{C} \cdot \text{d}$;南部的泰来县是 $2\,588^\circ\text{C} \cdot \text{d}$,较常年积温 $2\,883.4^\circ\text{C} \cdot \text{d}$ 减少了 $295.4^\circ\text{C} \cdot \text{d}$ 。另外,黑龙江省障碍型冷害发生较为严重,7 月上旬至 8 月上旬正是不同地区水稻处于孕穗期和开花期,此时遇到日平均气温低于 $18 \sim 20^\circ\text{C}$ 的连续低温 2 d 以上,就会导致障碍型冷害的发生。据统计,黑龙江省各县在 7 月上旬至 8 月上旬的一个月时间里出现日平均气温低于 20°C 和 18°C 的天数是随纬度和海拔的增高而增加的。北部黑河低于 20°C 的天数高达 24.5%,低于 18°C 的天数为 17.8%;海拔较高的林口县低于 20°C 的天数高达 36.6%,低于 18°C 的天数为 9.5%;而同纬度的阿城低于 20°C 的天数只有 9.5%,低于 18°C 的天数为 2.4%;中部汤原县低于 20°C 的天数是 24.9%,低于 18°C 的天数为 6.6%。由此看出,黑龙江省越北部地区种植水稻的稳产性越低,北部黑河的稳产性仅为 50%,而南部的泰来和宁安县就高达 80% 以上^[15]。

2 水稻耐冷性的生理基础

2.1 水稻低温胁迫下细胞器的变化

低温对植物的危害是一个非常复杂的生理过程,然而植物抵抗低温胁迫的能力又是一个多系统的综合的生理反应过程。它不仅受物种本身遗传基因的控制,也受到环境的制约。耐冷性强的水稻与冷敏感水稻相比,具有相对较高低温冷害

忍受性和适应性,即水稻的抗冷性。当遭遇冷害时,植物细胞的结构和细胞内各物质将发生一系列形态和生理生化等方面的适应性变化,以维持其正常生长^[26]。水稻对冷害的应答主要体现为根系吸收水分和矿质营养的能力下降、细胞膜系统受到不可逆的损害、同化物代谢失衡以及呼吸作用异常等。

Lyons 和 Raiso^[27] 提出冷害最先损害细胞膜,膜系统受损后逐步造成植物功能失衡以及代谢变化。膜结构遭到破坏后渗透势随之增加,继而导致各细胞器受到损坏,这是植物对低温的适应性变化。王洪春等^[28]指出,对于膜脂不饱和脂肪酸的含量及不饱和程度而言,抗冷品种都高于冷敏感的品种。低温能够促使各种质体膜由液晶态转为凝胶态,导致膜透性增大,使得质体内离子大量外渗,最终破坏离子平衡;同时,与膜结合的一些酶类的活性受到破坏,氧化磷酸化解偶联,代谢失衡。水稻短期受到低温后恢复到 20℃,植株能够恢复正常生长;如果低温持续时间较长,植株会因受害而死亡。其它作物的研究也得出相同的结论:杨凤仙等^[29]对低温处理条件下的棉叶细胞进行超微结构观察,叶绿体是棉叶细胞中对低温最敏感的细胞器,其次是液泡。这一结论与董合铸等人^[30]在观察小麦叶片细胞在冷害胁迫下的细胞器变化结果一致。张静等^[31]研究番茄低温处理时发现,叶绿体超微结构受到损伤,叶绿体部分膜解体破裂,类囊体片层结构排列紊乱,变形或扭曲,细胞内出现较大的淀粉粒和大量嗜银颗粒的积累。所以,低温逆境会导致番茄细胞膜系统和细胞结构受到破坏。植物在低温条件下叶绿体整体会变成弓形或者变成圆形,叶绿体的内、外膜会因为严重变形而难以区分,个别叶绿体膜甚至会解体,叶绿体基质片层大部分排列开始出现紊乱而影响生长发育。

液泡膜的透性在低温胁迫下可以发生改变,其内部的自由水甚至可以形成冰晶。液泡是受冷害最危险的细胞器,但处于低温条件下的液泡具有一定抗冷缓冲能力,其能够通过自身的适应性变化来降低或避免损伤。大多数液泡内含有多层膜状结构或小泡,一部分位于液泡的内部,另外一部分与液泡膜相连。作物遇到低温胁迫时,液泡将胞质通过吞噬、水解等过程形成具有渗透性的化合物来提高液泡浓度,避免形成冰冻造成

损伤^[32];

线粒体是植物呼吸作用的重要场所也是植物体内的动力工厂。低温胁迫下整个线粒体剖面呈紊乱状态,内外双层膜遭到破坏,胞间连丝膨大变形,嵴结构模糊不清,粗糙的内质网卷曲成空心圆状,淀粉粒破裂、变形或相互融合。杨福愉等人^[33]在研究抗冷与不抗冷水稻线粒体膜流动性的比较时发现,水稻线粒体膜流动性与它们的抗冷性具有一定的相关性,抗冷程度越弱,膜的流动性越小。所以,开展低温胁迫对水稻细胞器影响的研究,为水稻耐冷提供解剖学和形态学依据。

2.2 水稻低温胁迫下酶与激素的变化

低温下植物光合速率降低有两方面的原因,一是光合速率本身对温度的敏感度响应^[34],二是低温胁迫是光合产物输出受阻,在叶绿体中形成累积,这样产生反馈来抑制光合速率^[35]。在低温下,一些参与水稻光合磷酸化和卡尔文循环的酶,例如 RuBP 羧化酶、NADP-3-磷酸甘油醛脱氢酶和 FBPase(果糖 1,6 二磷酸酯酶)的活性受到不同程度的抑制^[36]。另外,低温条件导致可溶性碳水化合物积累,减少了从细胞质返回叶绿体的磷循环,影响 ATP 的合成,抑制光合作用功效^[37]。作物抗氧化酶活性和抗氧化剂含量与低温的耐受性有关,低温条件下水稻耐冷品种高于冷敏感品种,受到的伤害也相对较少^[38],但是在低温下无论是耐冷品种还是不耐冷品种它们的光合速率和 PSⅡ 的光化学效率均会降低^[39-40]。

耐冷性强的水稻品种酶活性明显高于不耐冷的品种。可溶性糖含量、SS、SPS 活性的变化在低温条件下具有相同的趋势。水稻品种的耐冷性与碳代谢酶活性变化规律相一致^[41]。

保护酶系统是指植物体内存在的一系列可以防止自由基对植物造成毒害的具有清除活性氧自由基功能的酶。植物细胞可以产生的 O_2^- 、 OH^- 、 H_2O_2 等自由基而细胞自身还存在一套清除这些自由基的保护酶类,如 SOD、POD、CAT,还有细胞内源抗氧化剂,像 GSH、ASA 等。相关报道指出水稻幼苗中的 SOD、POD、CAT 的酶活性随温度的下降而降低,抗冷品种下降的幅度小于冷敏感品种,相同条件下 GSH、ASA 的含量也表现出相同的变化趋势^[42]。

ABA、GA₃ 等植物激素对植物遭受低温胁迫可以起到调控作用,尤其是 ABA 的抗寒作用非

常明显^[43-46]。许多试验均证明了内源 ABA 水平增加、外源 ABA 水平的提高都课题有道水稻的抗寒能力提高,因此提出 ABA 可以代替低温诱导抗寒基因的表达、mRNA 的积累、合成抗寒特异性蛋白。也有报道指出低温处理水稻幼苗,随着温度的逐渐下降,ABA 的含量逐渐升高,所以水稻的抗冷性与内院 ABA 呈正相关的关系。研究结果还得出施用 ABA 可提高可溶性糖、脯氨酸含量,提高过氧化物酶和过氧化物歧化酶活性,降低电导率和 MDA 含量,所以,水稻的抗寒性得到提高^[46-48]。水稻抗寒性还与游离脱落酸(F-ABA)和结合脱落酸(C-ABA)的相互消长有关。水稻组织中 F-ABA 和 C-ABA 消长与水稻抗寒力的提高或丧失与有依存关系,与内源 GA 的水平也存在相关性。低温首先诱导 ABA/GA3 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^[49]。

2.3 水稻低温胁迫下其它生理指标的变化

水稻植株对逆境有一种普遍的反应就是游离脯氨酸产生积累。当水稻处于低温、干旱、盐渍等逆境条件下生长时,其体内会大量积累脯氨酸。脯氨酸的累积提高了细胞质渗透调节物质,对降低细胞酸度、稳定生物大分子结构起到良好作用,同时积累的脯氨酸也能够充当能量库来协调细胞氧化还原势的生理生化作用^[50]。Smimif 指出在逆境胁迫条件下,植物体内脯氨酸具有清除活性氧的作用。蒋明义通过试验证实了这一结论,并首次提出了脯氨酸对活性氧的清除具有一定的专一性^[51]。通常条件下,水稻体内游离脯氨酸含量较少,但是游离脯氨酸含量在经过低温处理后会迅速提高^[52-55]。水稻体内的脯氨酸在强光、重金属、紫外辐射等环境胁迫条件下也会大量累积,脯氨酸积累与活性氧的产生有较好的相关性^[56]。游离脯氨酸具有水势高、水溶性好、在细胞内积累无毒性等特点,所以低温胁迫条件下植株可以积累游离脯氨酸作为防脱水剂来保护植物。水稻品种可以通过低温胁迫诱导增加游离脯氨酸含量的来增强耐冷性。在人工培养基中加入外源脯氨酸,愈伤组织对低温抗性可以得到加强,因为生物膜过氧化作用在加入外源脯氨酸时被有效地降低。

钙可以起到防止膜损伤和渗漏、稳定膜结构、维持膜的完整性的作用。 Ca^{2+} 在植物生育进程

中起着关键的调节作用,也是胞内的第二信使物质。钙实现其第二信使功能是通过调控植物细胞内游离 Ca^{2+} 的浓度,该调控效能来自于细胞钙的稳衡作用。低温条件迫使细胞中的 Ca^{2+} 含量快速增加,促使 CaM 及其它钙结合蛋白基因的表达。李美茹试验结果表明 CaCl_2 能显著提高水稻幼苗的抗寒性,在低温处理条件下(4°C),对照苗的成活率只有 50.2%,而用 CaCl_2 处理的幼苗成活率达 100%^[57]。在低温胁迫条件下(4°C , 36 h)缺 Ca^{2+} 的水稻幼苗,细胞膜功能及超微结构均遭到严重破坏。但加入适量的 Ca^{2+} 于培养液中,效果非常突出,不但提高了 SOD、POD、CAT 的活性,还可以降低 MDA 含量和电解质渗漏率,从而保护叶绿体和线粒体超微结构的完整性。另外采用 CaM 特异性抑制剂 CPZ 可以部分抑制水稻秧苗的丙二醛含量、电解质渗漏率、 Ca^{2+} 浓度的降低,同时 SOD、POD 和 CAT 活性也可以获得提高,从而表明 Ca^{2+} 对水稻幼苗膜的保护作用与 CaM 具有一定的相关性^[58]。

Bertin 等^[59]研究发现水稻幼苗在低温胁迫后,不同品种秧苗的存活率与电解质渗漏率关系密切,因此电解质渗漏率可采用作为评价水稻耐冷性的一个指标。

由于遭受低温冷害时,水稻的细胞膜是内部组织受害的首要部位,细胞膜的理化性质变化可以直接导致细胞电解质渗漏,所以用电质渗漏率检测耐冷与冷敏感材料膜透性之间存在的差异。王春艳等^[60]利用人工气候室对水稻秧苗进行 6°C 和 15°C 低温处理 2 d 后,检测植株体内可溶性糖及电导率的变化情况。试验结果表明:低温特别是强度较大的低温可导致电解质大量渗出,可溶性糖含量显著降低,并且不同品种之间存在较大的差异。

还有相关报道指出溢出量与品种耐冷性之间有密切的关系,提出溢出量可作为耐冷性评价指标的观点,此外再生茎重、MDA 含量、花药长度等指标在冷害的研究中也有被提出来加以应用的^[61-66]。

3 水稻孕穗期障碍型冷害发生机制

发生在孕穗期的障碍型冷害是指在水稻从幼穗分化至受精完成过程中遭遇的冷害,导致花粉不能正常发育而影响正常开花授粉,籽粒发育不完全而形成空瘪粒,最终给产量带来极大损失的

冷害类型。Terao H. 在研究孕穗期障碍型冷害发生原因的试验中首次发现经过低温处理后的水稻,不能正常结实,但是采用健康花粉授粉后可以正常结实,从而明确了孕穗期水稻发生障碍型冷害是因为雄性器官受到危害,而雌性器官受到的影响非常微弱^[67],Satake T、Ito N 等通过试验证明了这一结论^[68-69]。Sakai K. 通过试验进一步发现了减数分裂期受冷后花药绒毡层细胞膨大异常,并由此得出这种膨大是低温导致颖花不育的主要原因^[70]。Nishimura I. 用电子显微镜观察了小孢子时期的绒毡层细胞,证实了低温能够使得绒毡层细胞膨大,并且绒毡层细胞核萎缩解体、内质网膨大,细胞壁解体,除了相关的细胞器在形态上存在异常现象,在数量上也出现了猛增的趋势^[71]。Ito N. 等在花粉母细胞时期对水稻进行低温处理,出现花药发育停止、花粉不成熟、开花后花粉留在药腔中、很少甚至没有花粉落到柱头上、即使落在柱头上的花粉也不能萌发等现象,总结出冷害导致不育的最主要原因是因为花粉发育不健全而致花药不开裂散粉^[72]。Satake 认为水稻要进行正常受精,柱头上萌发的花粉数至少有 1~50 个^[73]。

4 黑龙江省水稻生理研究思路

冷害给寒地水稻生产带来极大的危害。延迟型冷害通过控制品种熟期和早育稀植的推广基本得到解决。障碍型冷害发生有多种不确定因素,如气候条件、地形地势、品种类别、种植周围小环境等等,给研究带来困难。在全球气候变暖的发展趋势下,寒地粳稻在孕穗期所受的障碍型冷害会不会随着气候变暖而逐渐减轻,障碍型冷害的发生规律是否会有新的变化趋势。

根据前人的研究,黑龙江省水稻孕穗期障碍型冷害的生理机制研究应首先从细胞器的变化研究着手,通过电子显微镜观察细胞膜、叶绿体、线粒体、类囊体和液泡的形态结构和数量的变化;测定参加氧化还原的各种酶活性的改变,如 RuBP 羧化酶、NADP-3-磷酸甘油醛脱氢酶、FBPase(果糖 1,6 二磷酸酯酶)、SOD、POD、CAT、GSH、ASA;还要了解与之相关的 ABA、GA₃ 等激素水平的变化;除此之外,与代谢变化相关的生理指标也会出现变化,如可溶性糖、SS、SPS、游离脯氨酸、Ca²⁺、MDA、电解质渗漏率等。在充分掌握黑龙江省水稻出现障碍型冷害随之变化的细胞结

构、酶水平、激素水平和其它各种生理指标的变化外,对水稻孕穗开花期的花粉活性的检测是必不可少的。笔者提出对黑龙江省水稻材料进行系统的耐冷筛选,得出极端耐冷和极端冷敏感材料,在孕穗开花期进行冷处理后,使之与一份常规材料进行杂交,两份冷处理的材料与常规材料分别做父本和母本,在受精过程动态密集取样,可得出水稻发生冷害,是由于花粉活性降低,还是由于雌蕊变化引起的。

参考文献:

- [1] 中国人民共和国国家统计局官方网站. 统计数据查询[EB/OL]. <http://www.stats.gov.cn/>.
- [2] 王立志,王春艳,李忠杰,等. 黑龙江水稻冷害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.
- [3] 王连敏,曾宪国,王立志,等. 黑龙江省水稻冷害 I 冷害发生的时间规律[J]. 黑龙江农业科学, 2009(1):12-14.
- [4] Kuroki M, Saito K, Matsuba S, et al. A quantitative trait locus for cold tolerance at the booting stage on rice chromosome[J]. Theoretical and Applied Genetics, 2007, 115: 593-600.
- [5] 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.
- [6] 齐光. 黑龙江省主栽水稻品种苗期耐冷性鉴定及 ABA 对苗期耐冷的调节作用[D]. 哈尔滨:东北农业大学, 2008.
- [7] 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.
- [8] 王江. 低温冷害对黑龙江省水稻栽培的影响及预防措施[J]. 现代农业科技, 2012(9):92.
- [9] 徐成怀,程筱华. 低温冷害对水稻的影响及防御措施[J]. 安徽农学通报, 2007, 13(10):159-160.
- [10] 胡春丽,李辑,林蓉,等. 东北水稻障碍型低温冷害变化特征及其与关键生育期温度的关系[J]. 中国农业气象, 2014, 35(3):323-329.
- [11] 陈书强,杨丽敏,赵海新,等. 寒地水稻低温冷害防御技术研究进展[J]. 沈阳农业大学学报, 2012, 43(6):693-698.
- [12] 熊振民. 中国水稻[M]. 北京:中国农业科技出版社, 1992.
- [13] 王春乙,郭建平,杨宝珠. 日本水稻冷害防御技术的适应性[J]. 气象科技, 2000(1):55-59.
- [14] Sthapit B R, Witcombe J R. Inheritance of tolerance to chilling stress in rice during germination and plumule greening[J]. Crop Sci., 1998, 38(3):660-665.
- [15] Kaneda C, Beachell H M. Breeding rice for cold tolerance[J]. Saturday Seminar Paper Philippines International Rice Research Institute, Los Ba-nos, 1974.
- [16] 王连敏,王春艳,王立志,等. 寒地水稻冷害及防御[M]. 哈尔滨:黑龙江科学技术出版社, 2008.
- [17] Singh R P, Brennan J P, Farrell T, et al. Economic analysis of breeding for improved cold tolerance in rice in Australia[J]. Aust. Agribus. Rev., 2005, 13:1-9.
- [18] Farrell T C, Williams R L, Fukai S. The cost of low tem-

- perature to the NSW rice industry[J]. Proc. 10th Aust. Agron. Conf., 2001, 1: 1300-1430.
- [19] Lee M H. Low temperature tolerance in rice[J]. the Korean experience, 2001: 109-117.
- [20] Lima M G S, Lopes N F, Zimmer P D, et al. Enzyme expression in indica and japonica rice cultivars under saline stress[J]. Acta Sci. Biol. Sci., 2012, 34: 473-481.
- [21] 韩龙植, 高熙宗, 朴宗泽. 水稻耐冷性遗传与基因定位研究概况与展望. 中国水稻科学, 2002, 16 (2): 193-198.
- [22] 陈一清, 高铸九. 水稻品种耐冷性鉴定[J]. 上海农业学报, 1990, 6(1): 65-72.
- [23] 王冬妮, 郭春明, 刘实等. 吉林省水稻延迟型低温冷害气候风险评价与区划[J]. 气象与环境科学, 2013, 29 (1): 103-107.
- [24] 熊振民, 闵绍楷, 王国梁, 等. 早籼品种苗期耐冷性研究[J]. 中国水稻科学, 1990, 4(2): 75-78.
- [25] 丁颖. 我国稻作区域的划分[C]. 丁颖稻作论文选集. 北京: 农业出版社, 1983.
- [26] 宋冬明, 贺梅, 孟昭河, 等. 水稻冷害研究现状及育种策略分析[J]. 北方水稻, 2011, 141 (2): 71-73.
- [27] Lyons J M, Raiso J K. Oxidative activity of mitochondria isolated from plant tissues sensitive and resistant to chilling injury[J]. Plant Physiol, 1970, 45: 386-389.
- [28] 王洪春, 汤章成, 李锦数, 等. 水稻干胚膜膜脂脂肪酸组分差异分析[J]. 植物生理学报, 1980, 6(3): 227-236.
- [29] 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, 2001(6): 116-117.
- [30] 董合铸, 孙龙华. 不同抗寒性小麦品种的麦苗在冰冻后叶片细胞亚显微结构的变化[J]. 植物学报, 1980 (4): 339-324.
- [31] 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(2): 108-110.
- [32] 张毅, 戴俊英, 苏正淑. 灌浆期低温对玉米籽粒的伤害作用[J]. 作物学报, 1995, 21(1): 71-75.
- [33] 杨福愉, 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.
- [34] Long S P, East T M, Baker N R. Chilling damage to photosynthesis in young Zea mays: I. Effect of light and temperature stress on photosynthetic CO₂ assimilation[J]. J Exp Bot, 1983, 34: 177-188.
- [35] Azcon B J. Inhibition of photosynthesis by carbohydrates in wheat leaves[J]. Plant Physiol, 1983, 73: 681-686.
- [36] Maruyama S, Yatomi N, Nakamura Y. Response of rice leaves to low temperature: Changes in basic biochemical parameters[J]. Plant Cell Physiol, 1990, 31(3): 303-309.
- [37] Labate CA, Adcocck M D, Leegood R C. Effects of temperature on the regulation of photosynthetic carbon assimilation in leaves of maize and barley[J]. Planta, 1990, 181: 547-554.
- [38] Huang M, Guo Z. Responses of antioxidative system to chilling stress in two rice cultivars differing in sensitivity[J]. Biol Plant, 2005, 49: 81-84.
- [39] 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: 828-836.
- [40] Wang G L, Guo Z F. Responses of photorespiration to chilling stress in rice with different chilling tolerance[J]. Acta Agron Sin, 2005, 31(5): 725-729.
- [41] Wang G L, Guo Z F. Effects of chilling on photosynthetic rate and the parameters of chlorophyll fluorescence in two rice cultivars differing in sensitivity[J]. Chin J Rice Sci, 2005, 19(4): 381-383.
- [42] 刘鸿先, 曾绍西, 王以柔, 等. 低温对杂优水稻及其亲本幼苗中超氧化物歧化酶的影响[J]. 植物学报, 1987, 29(3): 262-270.
- [43] 彭艳华, 刘成运, 卢大炎, 等. 低温胁迫下凤眼莲叶片的适应[J]. 武汉植物研究, 1992, 10(2): 123-127.
- [44] 孙小镭, 高俊凤, 王志峰, 等. 脱落酸在提高蔬菜抗寒性上的应用效果[J]. 山东蔬菜, 2003(4): 43-44.
- [45] Irving R M, Lanphear F O. Regulation of cold hardiness[J]. Plant Physiol, 1970, 45: 684-686.
- [46] 吴楚, 王政权. 脱落酸及其类似物与植物抗寒性之间的关系[J]. 植物生理学通讯, 2000, 36 (6): 562-567.
- [47] 李智念, 王光明, 曾之文. 水稻等作物抗寒中 ABA 的相关研究[J]. 耕作与栽培, 2003(3): 17-19.
- [48] 詹嘉红, 蓝宗辉. 外源 ABA 对低温胁迫水稻过氧化物酶同工酶的影响[J]. 生物技术, 2003, 13(1): 7-9.
- [49] Waldman M, Rikin A, Dorrat A, et al. Hormonal regulation of morphogenesis and cold-resistance II. Effect of cold acclimation and exogenous abscisic acid on gibberlic acid and abscisic acid activities in Alfalfa seedling[J]. J EXP Bot, 1975, 26: 853-859.
- [50] 赵福庚, 刘友良. 胁迫条件下高等植物体内脯氨酸代谢及调节的研究进展[J]. 植物学通报, 1999, 16(5): 9-16.
- [51] Smirnoff N, Cunbes Q J. Hydroxy radical scavenging activity of compatible solutes [J]. Phytochem, 1989, 28: 1057.
- [52] 蒋明义, 郭绍川, 张学明. 氧化胁迫下稻苗体内积累的脯氨酸的抗氧化作用[J]. 植物生理学报, 1997, 23 (4): 347-352.
- [53] 龚明, 刘友良, 朱培仁. 低温下稻苗叶片中蛋白质及游离氨基酸的变化[J]. 植物生理学通讯, 1989, 25(4): 18-22.
- [54] 张岩. 水稻低温生理及抗冷性的研究[D]. 延边: 延边大学, 2007.
- [55] 路运才, 王森, 杜景红, 等. 外源硅对低温胁迫下水稻幼苗生长的影响及其生理机制[J]. 安徽农学通报, 2014, 20(22): 42-43.
- [56] 李进. 低温胁迫下水稻幼苗抗寒生理指标分析[J]. 安徽农学通报, 2014, 20(12): 21-22.
- [57] 李美茹, 刘鸿先, 王以柔. 植物抗冷性分子生物学研究进展[J]. 热带亚热带植物学报, 2000, 8(1): 70-80.
- [58] 梁颖, 王三根. Ca²⁺ 对低温下水稻幼苗膜的保护作用[J]. 作物学报, 2001, 27(1): 59-63.

- [59] Bertin P, Kinet J M, Borharmont J. Evaluation of chilling sensitivity in different rice varieties. Relationship between screening procedures applied during germination and vegetative growth[J]. Euphytica, 1996, 89: 201-210.
- [60] 王春艳, 王立志, 李锐, 等. 黑龙江水稻冷害 VII 苗期低温对水稻秧苗电导率及可溶性糖含量的影响[J]. 黑龙江农业科学, 2010(5): 21-22.
- [61] 张建华, 廖新华, 叶昌荣, 等. 粳稻低温再生茎重与耐冷性关系[J]. 西南农业学报, 1999, 12(1): 14-19.
- [62] 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.
- [63] 陈善娜, 梁斌, 张蜀君, 等. 云南高原水稻幼苗的抗冷性与其活性氧清除系统的关系[J]. 云南植物研究, 1995, 17(4): 452-458.
- [64] 曾韶西, 王以柔, 刘鸿先. 低温下黄瓜幼苗子叶疏氢基(SH)含量变化与膜脂过氧化[J]. 植物学报, 1991, 33(1): 50-54.
- [65] 王以柔, 刘鸿先, 李平, 等. 在光照和黑暗条件下低温对水稻幼苗光和器官膜脂过氧化作用的影[J]. 植物生理学报, 1986, 12(3): 244-251.
- [66] Tanno H, Kiuchi H, Hirayama Y, et al. Developmnet of a simple testing method for cool weather tolerance at the flowering stage of rice using an air conditioned room[J]. Japan J Crop Sci, 2000, 69: 43-48.
- [67] Terao H, Otani Y, Shiraki M, et al. Physiological studies of the rice Plant with special Reference to the crop failure caused by the occurrence of unseanable low temperature. II. Panicles affected by low temperature at different stages of their development[J]. Proc. Crop Sci. Soc. Japan, 1940, 12: 177-195.
- [68] Satake T, Koike S. Male sterility caused by cooling treatment at the flowering stage in rice plants. I. The stage and organ susceptible to cool treatment[J]. Japan Jour. Crop Sci. , 1983, 52(2): 207-214.
- [69] Ito N, Hayashi H, Satake T, et al. Male sterility caused by cooling treatment at the meiotic stage in stage in rice plants. III. Male zbnormalities at anthesis[J]. Proc Crop Sci Soc. Japan, 1970, 39 (1): 60-64.
- [70] Sakai K. Cyto-histological and thcemmatological studies on sterility of rice in northern part of Japan, with special reference to abnormal hypertrophy of tapetal cell due to low temperature[J]. Rep. Hokkaido Agric. Exp. Stat. , 1949, 43: 1-46.
- [71] Nishimura I. Male sterility caused by cooling treatment at the young microspore stage in rice plants. VI. Electron microscopical observation on normal tapetal cells the critical stage[J]. Proc Crop Sci Soc Japan, 1970, 39(6): 474-479.
- [72] Ito N. Male sterility caused by cooling treatment at the young microspore stage in rice plants XV Effect of moderate cooling before or after the critical stage on the sterility induced by cooling at the critical stage[J]. Proc. Crop Sci. Soc. Japan, 1976, 45(4): 558-562.
- [73] Satake T. Determination of the most sensitive stage to sterile-cool injury in rice plants[J]. Hokkaido National Agricultural Experiment Station, 1976, 113: 1-35.

Occurrence and Physiological Mechanism of Rice Chilling Injury in Heilongjiang

WANG Li-zhi¹, MENG Ying¹, XIANG Hong-tao¹, LUO Yu¹, DI Shu-feng¹, XIE Guang², TIAN Shu-gang³

(1. Tillage Cultivation Institute of Heilongjiang Academy of Agricultural Sciences, Harbin, Heilongjiang 150086; 2. Agricultural Technology Center of Jiaxinzi Town, Baoqing, Heilongjiang 155600; 3. Kailin Group, Guiyang Guizhou 550000;)

Abstract: In order to study the physiological mechanism of rice chilling injury, there were 110 countuies planting rice, about 24 countries in them were harmed by chilling injury. Rice yield was reduced when chilling injury was occurred in provinces of planting rice in China, Heilongjiang province was the most serious province of chilling injury; The cause of rice chilling injury were the structure change of organelles, the concentration change of enzymes, hormones and other physiological indexes; The main chilling of Heilongjiang was sterile-type chilling injury at booting stage; The research approach of physiological mechanism for chilling injury in Heilongjiang province was put forward.

Keywords: Heilongjiang province; rice; chilling injury; physiological mechanism

(该文作者还有王连敏、王春艳、李忠杰、李锐, 单位同第一作者; 王萍, 单位为黑龙江省农业科学院信息中心)