

# 低温冷害致灾机理研究进展及东北抗冷害防控策略

佟玉欣,常本超,李玉影,刘双全,姬景红,魏 丹

(黑龙江省农业科学院 土壤肥料与环境资源研究所/黑龙江省土壤环境与植物营养重点实验室/黑龙江省肥料工程技术研究中心,黑龙江 哈尔滨 150086)

**摘要:**为加强作物低温冷害研究,实现东北地区作物抗冷害减灾保产,探讨了低温对作物细胞分裂期到灌浆期的影响,以及不同生殖器官的冷害敏感程度。低温引起作物不孕,花粉和胚珠不孕,导致无法受精,进而影响籽粒灌浆。总结分析了低温胁迫的生理学原因,即:植物激素、糖类的变化。根据东北地区低温冷害的致灾机理,从筛选适宜作物品种、培肥地力、可降解地膜及秸秆覆盖、化学调控等方面入手,对东北地区作物抗冷害减损保产策略进行了概述。

**关键词:**低温冷害;致灾机理;防控策略

**中图分类号:**S426 **文献标识码:**A **文章编号:**1002-2767(2016)07-0138-05 DOI:10.11942/j.issn1002-2767.2016.07.0138

低温胁迫包括冷害和冻伤,是最重要的农作物非生物胁迫之一,低温胁迫可以影响作物生长和产量,也对作物种类分布和产量潜力影响深远<sup>[1]</sup>。生长期低温对很多温带作物产生重要影响<sup>[2]</sup>。例如在温带水稻生产中,低温可以导致减产30%~40%。在澳大利亚、美国、韩国和印度均发现低温导致作物产量大幅下降现象。在一些温带干旱地区,低温胁迫是作物减产和质量下降的主要原因<sup>[3]</sup>。一些非常重要的经济作物,如棉花、大豆、玉米和水稻对低温冷害都很敏感,而且这些作物在低温条件下不能存活下来。生殖生长时期的低温胁迫有很重要的社会经济影响,对粮食安全有重要意义<sup>[4]</sup>。

由于低温冷害的发生需要特殊的气候环境和地理环境,所以低温冷害的研究主要集中在与中国东北气候相似的日本、韩国、俄国等国家<sup>[5]</sup>。国外对低温冷害的研究大多是对冷害机理的研究和对抗寒性的研究。研究认为植物遭遇到低温冷害后,生物膜系统的类脂分子是反映最为明显的位置<sup>[6]</sup>。此外,也有不少关于低温冷害与植物光合因子的关系方面的研究。俄国的学者研究了玉米在低温条件下的代谢过程变化,并强调抗寒性不同的品种,其对低温冷害的反应程度也大不相同。同时,经过低温处理和未经低温处理的种子对低

温冷害的反应程度也是不尽相同的。美国、俄国、加拿大等冷害多发地区采用早熟品种,改种耐冷性较强的麦类作物或发展饲料作物以解决或减小冷害对其的威胁。

近年来,国内外关于低温冷害对作物影响的研究倍受关注,并且取得了很好的成果,已经逐渐应用于生产实践。为促进作物低温冷害研究,实现东北地区作物抗冷害减灾保产,本文就低温冷害机理研究进展及调控策略进行论述。

## 1 低温胁迫对谷物生殖发育的影响

### 1.1 生殖生长期对低温的敏感程度

生殖生长期低温胁迫使生殖器官结构和功能畸形,导致受精失败和果实不成熟。花粉形成期,尤其是小孢子时期对低温最为敏感。其他研究表明,从母孢子分化期到籽粒生长期对低温都很敏感<sup>[7-8]</sup>。在水稻低温胁迫中,花药比其它器官更为敏感,可以通过人工授粉来缓解<sup>[7]</sup>。

### 1.2 温度与生殖器官损害的关系及对产量的影响

冷害产生液压电导,使叶片含水量减少和肿胀,从而影响作物生长<sup>[9]</sup>。作物种类、作物生长阶段、温度变化幅度、冷害时间长度、光照和矿质养分不同,冷害程度也不同<sup>[10]</sup>。

从图1看出,低温可以影响开花时间,通过(1)叶子;(2)叶子到分生组织的迁移信号;(3)花;(4)改变植物形态<sup>[11]</sup>。在玉米生产中,花前或开花时遇到冷害会抑制分生组织形成,降低穗数<sup>[12]</sup>。研究表明低温胁迫导致幼穗不孕,提高花中脱落酸浓度<sup>[13]</sup>。

收稿日期:2016-06-15

基金项目:“十二五”国家科技支撑计划资助项目(2015BAD23B05-06);国际植物营养研究所资助项目(IPNI)

第一作者简介:佟玉欣(1983-),男,黑龙江省哈尔滨市人,硕士,助理研究员,从事土壤肥料与植物营养研究。E-mail:Tyxin0451@126.com。

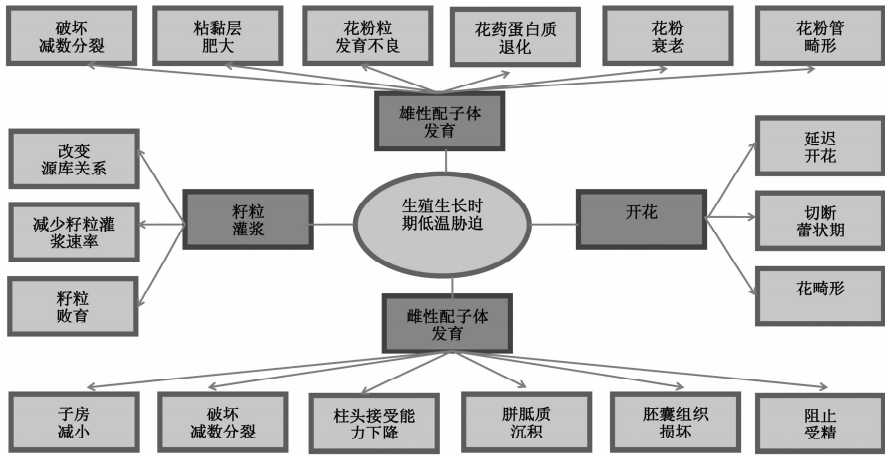


图 1 生殖生长期冷害对不同器官的损害

Fig. 1 The effects of chilling stress on different organs during reproductive phase

从减数分裂开始,雄性器官对胁迫的敏感度急剧上升,对开花、受精、受精卵的发育都有负面影响<sup>[14]</sup>。低温胁迫时,花期变短,导致孢子肥大和破裂<sup>[15]</sup>。在夜晚温度小于 10℃ 时,可减少 50% 的花粉<sup>[16]</sup>。雌性配子体对胁迫的敏感程度低于雄性配子体<sup>[17]</sup>。冻害发生时,所有品种的受精胚珠数量均减少<sup>[18]</sup>。冷害对作物的影响,是花前还是花后更严重还没有定论。水稻生产中,早开花可以减少冷害影响,晚开花会导致幼穗受精比例下降<sup>[19]</sup>。

易受影响作物,如玉米,低温延长细胞周期,减少细胞分化率<sup>[20]</sup>。冷害延长细胞分化周期,抑制叶片生长<sup>[21]</sup>。冷害减少灌浆速率和灌浆期,抑制蛋白质、矿质元素和氨基酸积累<sup>[22]</sup>,减少光合作用和碳转换速率<sup>[23]</sup>,压缩木质部和韧皮部,机械

压缩限制光合作用产物传输到种子<sup>[24]</sup>。冷害可以直接减少叶面积<sup>[25]</sup>,减少籽粒灌浆。

### 1.3 低温胁迫生殖发育失败的生理和新陈代谢原因

冷害导致新陈代谢变化,减少酶活性和酶反应速率<sup>[26]</sup>。转化酶在低温胁迫起到重要作用<sup>[26]</sup>。在受胁迫的玉米中,抑制酶活性导致了种子发育失败<sup>[26]</sup>。转化酶功能缺失导致产量下降 70%<sup>[27]</sup>。在灌浆期,冷害会抑制酶活性<sup>[28]</sup>。

在植物激素中,细胞分裂素和脱落酸在调节灌浆中起重要作用(见图 2)。环境可以改变植物激素的浓度和含量,从而影响灌浆<sup>[29]</sup>。增加脱落酸可以关闭气孔,限制细胞分裂<sup>[30]</sup>。增加外源脱落酸可以增加抗冷害能力<sup>[31]</sup>。赤霉素提升同化能力,细胞分裂素增加 30% 籽粒数量,减少不孕<sup>[32]</sup>。

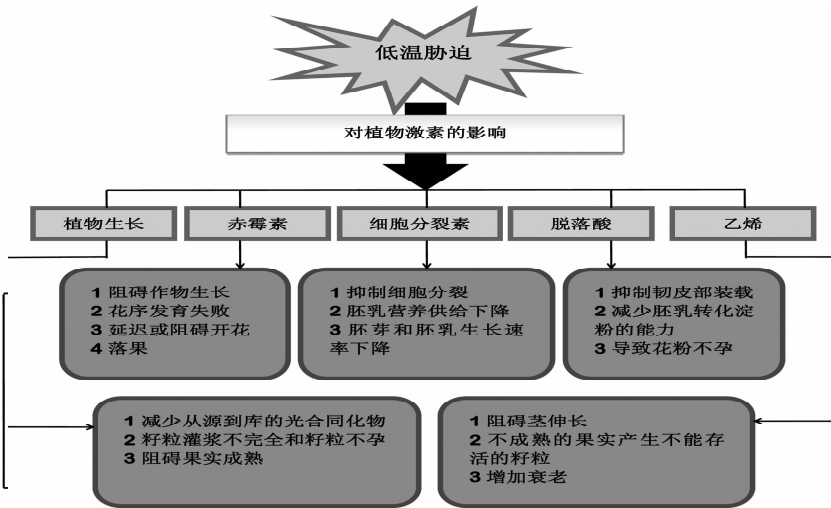


图 2 不同生育期低温胁迫对作物激素的影响

Fig. 2 The effects of cold stress on the levels of endogenous phytohormones during different growth and developmental processes

植物对环境的反应通过细胞反应来转递<sup>[33]</sup>。生物激素在低温影响上起到媒介的作用<sup>[34]</sup>。在日长变化、生物非生物胁迫下,环境刺激会导致糖浓度的变化<sup>[35-36]</sup>。低温可以导致碳水化合物质量和数量上的变化,低温时蔗糖大量产生<sup>[37]</sup>。

## 2 作物冷害防控现状

我国东北地区,地理纬度高,气候低温冷凉,作物生育期短,积温较少,不同年间波动较大<sup>[38]</sup>,作物霜前能否正常成熟,安全抽雄期是一个重要的物候指标。例如玉米物候期的调查资料表明,同一品种在高低温年份,抽雄期可差15 d左右。灌浆期是形成产量关键时期,玉米霜前能否正常成熟和产量的高低,在很大程度上决定于此期经历时间的长短和此期温度高低。玉米减产是低温造成的延迟型冷害所致,因生育期间总积温不足,主要是生育前期低温,使抽雄期延迟,致使后期生殖生长期积温不足,霜前不能正常成熟而遭减产。所以防御延迟性冷害应立足于秋霜春防。目前行之有效的措施:一是筛选早熟耐寒高产品种。二是根据现有积温分布及其变化情况,并参考无霜期,根据不同积温带确定主栽品种和搭配品种,可以防止越区种植所造成的贪青晚熟减产,克服人为造成的延迟型冷害。三是种肥施磷,促进发苗早。研究表明,磷肥对低温冷害有明显的补偿作用。四是选用偏早熟品种适期播种,提高正常成熟保证率,提高稳产性<sup>[39]</sup>。地膜覆盖也是防御冷害、霜冻的高效实用技术之一。可以使播种至营养生长期耕层地温晴天提升3~5℃,阴、雨天提升1~2℃;可增加积温180℃以上,从而使成熟期较相同品种的对照组提早15 d左右。使用该技术,能使作物提早成熟,防御冷害和霜害,可采用较常规播种的生育期长15 d,积温多200℃左右的偏晚熟品种。产量和经济效益分别提高45%和40%左右,并可以提高玉米品质<sup>[40]</sup>。研究发现施用外源聚康奈水剂有助于玉米利用有限的积温,提高籽粒灌浆速率,降低籽粒含水量,最终增加产量<sup>[41]</sup>。

在气候变化和农业生产条件变革的现实情况下,低温冷害技术研究势在必行。而各种技术措施的集成与示范,将带动东北农业发展,实现作物减灾保产,对东北农业可持续发展具有重要的意义。

## 3 作物冷害防控策略

应用化学生物物理综合调控技术,可以提升冷害灾害防控技术。针对灾害规律和灾变机理,

筛选适宜作物品种,通过培肥地力、可降解地膜及秸秆覆盖、化学调控等关键技术,集成区域抗冷害减灾综合防控技术,确定作物冷害生育时期,建立抗冷害品种库,开展不同区域综合冷害防控措施的技术示范,最终实现作物抗冷害减损保产目标。

### 3.1 作物冷害化控技术

针对东北农业生产中存在的低温问题,在作物生长发育的出苗期、拔节期、灌浆期等关键阶段,综合利用有机酸、微量元素络合物、微生物活化菌、类植物激素等物质,研制抗低温新型调节剂,提高作物出苗率、促进根系发育、改善株型结构和光合利用效率,实现稳产增产。

### 3.2 抗冷害品种筛选与播种技术

结合气象数据,根据不同品种生殖生长期冷害程度,通过脱落酸来调节冷害胁迫,筛选生殖生长期脱落酸含量低的品种。在不同区域筛选出适宜的抗冷害作物品种。为冷害防控提供技术支撑。

### 3.3 地膜、秸秆覆盖春抗冷保产防控技术

利用地膜覆盖和秸秆覆盖技术措施,人为提前作物生育时期,减少作物延迟性冷害,减少冷害对作物的影响。

### 3.4 培肥地力抗冷害减灾保产技术

通过调控氮肥施用量,控制作物生殖生长期,避免贪青晚熟造成的延迟性冷害。施用有机肥、调控磷钾肥施用量和耕层加深提高作物抗性,进而实现作物抗冷害减灾保产。

## 4 结论与展望

低温胁迫导致作物产量下降。与营养生长期相比,生殖生长期,尤其是减数分裂期对冷害更加敏感。从配子形成到受精,再到种子成熟,对低温胁迫均很敏感。低温胁迫扰乱小孢子生长,导致黏膜肥大,花粉生成时养分不均衡,最终导致不孕。低温胁迫也可以导致胚珠不孕、灌浆速率和时间下降、增加种子不孕几率,种子变小<sup>[13]</sup>。在生殖生长期,植物对低温胁迫的反应是改变碳水化合物代谢,通过脱落酸来调节冷害胁迫,筛选生殖生长期脱落酸含量低的品种,可以提高耐寒性<sup>[29]</sup>。

东北地区由于年均积温低,是中国低温冷害发生集中地区<sup>[38]</sup>。近年来由于农业生产技术的提高,如农艺措施和农业工程措施的提高。东北地区的农业生产发生了剧烈变化。种植结构发生了显著变化的同时<sup>[42]</sup>,种植密度显著提高,作物品种更替频率显著增加。农民经常自发的选择高

积温和高产量的作物品种。品种跨积温带种植现象普遍,增加了秋季冷害的几率。目前种植北线已经向北推进到北纬  $51^{\circ}\sim 52^{\circ}$ 。越往北部地区,玉米含水量越大,低温年份可达 40% 以上,北部地区甚至达到 45% 以上。低温不仅降低产量,关键是含水量大,增加发生霉变粒的机率,给农户造成很大损失。因此,针对低温冷害的致灾机理,尤其是避免在生殖生长时期的低温冷害胁迫,根据东北地区实际生产变化情况,筛选适宜作物品种,通过培肥地力、可降解地膜及秸秆覆盖、化学调控等关键技术,确定作物冷害生育时期,建立抗冷害品种库,可以为东北地区作物抗冷害减损保产奠定基础。

近年来对作物冷害机理的研究越来越深入,已有很多作物抗冷害的方法,如筛选生殖生长期脱落酸含量低的品种、化学促熟抗冷保产技术等,但这些方法只是单一方法,需要根据冷害发生区域实际情况,综合集成育种、化控、生物、耕作技术来解决冷害问题,提出避免冷害的有效手段,降低低温对作物的影响,为农业可持续发展奠定基础。相信随着农业技术的快速发展,在作物抗冷害等相关研究上必定会取得重大突破,最终推动农业的经济发展。

#### 参考文献:

- [1] Repo T, Mononen K, Alvilä L, et al. Cold acclimation of pedunculate oak (*Quercus robur* L.) at its northernmost distribution range[J]. Environmental & Experimental Botany, 2008, 63(3): 59-70.
- [2] Andaya V C, Mackill D J. Mapping of QTLs associated with cold tolerance during the vegetative stage in rice[J]. Journal of Experimental Botany, 2003, 54(392): 2579-85.
- [3] Teklehaimanot Z. Physiological Plant Ecology: Ecophysiology and Stress Physiology of Functional Groups[J]. Forestry, 2003, 77(4): 365-366.
- [4] Thakur P, Kumar S, Malik J A, et al. Cold stress effects on reproductive development in grain crops: An overview[J]. Environmental & Experimental Botany, 2010, 67(3): 429-443.
- [5] 崔一鸣, 毕伊红, 张丹丹, 等. 低温冷害研究进展[J]. 现代农业科技, 2015(24): 240-241.
- [6] Lyons J M, Graham D, Raison J K. Low temperature stress in crop plants. The role of the membrane[J]. Bioscience, 1979, 82(3): 421-430.
- [7] Satake T, Hayase H. Male sterility caused by cooling treatment at the young micro-spore stage in rice plants. 5. Estimations of pollen developmental stage and the most sensitive stage to coolness[J]. Nihon Sakumotsugaku Kai Kiji Proceedings of the Crop Science Society of Japan, 1970, 42(3): 282-2910.
- [8] Takeoka Y, Mamun A A, Wada T, et al. Reproductive adaptation of rice to environmental stress[J]. Reproductive Ad-

- aptation of Rice to Environmental Stress, 1992, 22(4): 158-169.
- [9] Aroca R, Tognoni F, Irigoyen J J, et al. Different root low temperature response of two maize genotypes differing in chilling sensitivity[J]. Plant Physiology & Biochemistry, 2001, 39(12): 1067-1073.
- [10] Arora R, Palta J P. Relative sensitivity of photosynthesis and respiration to freeze-thaw stress in herbaceous species: importance of realistic freeze-thaw protocols[J]. Plant Physiology, 1989, 89(4): 1372-9.
- [11] Borthwick H A, Heinze P H. Influence of Localized Low Temperature on Biloxi Soybean During Photoperiodic Induction[J]. Botanical Gazette, 1941, 102(4): 792-800.
- [12] Bechoux N G, Bernier P, Lejeune. Environmental effects on the early stages of tassel morphogenesis in maize (*Zea mays* L.)[J]. Plant Cell & Environment, 2000, 23(1): 91-98.
- [13] Croser J S, Clarke H J, Slddigue KHN, et al. Low-temperature stress: Implications for chickpea (*Cicer arietinum* L.) improvement[J]. Critical Reviews in Plant Sciences, 2003, 22(2): 185-219.
- [14] Boyer J S, McLaughlin J E. Functional reversion to identify controlling genes in multigenic responses: analysis of floral abortion[J]. Journal of Experimental Botany, 2007, 58(2): 267-277.
- [15] Hayase H, Satake T, Nishiyama I, et al. Male Sterility Caused by Cooling Treatment at the Meiotic Stage in Rice Plants: II. The most sensitive stage to cooling and the fertilizing ability of pistils[J]. Japanese Journal of Crop Science, 1969, 38(4): 706-711.
- [16] Issarakraisila M, Considine J A. Effects of Temperature on Pollen Viability in Mango cv. 'Kensington'[J]. Annals of Botany, 1993, 73(3): 231-240.
- [17] Saini H S, Aspinall D. Effect of Water Deficit on Sporogenesis in Wheat (*Triticum aestivum* L.)[J]. Annals of Botany, 1981, 48(5): 623-633.
- [18] Srinivasan A C, Johansen N P, Saxena. Cold tolerance during early reproductive growth of chickpea (*Cicer arietinum* L.): Characterization of stress and genetic variation in pod set[J]. Field Crops Research, 1998, 57(2): 181-193.
- [19] Cruz R P D, Federizzi L C. Rice cold tolerance at the reproductive stage in a controlled environment[J]. Scientia Agricola, 2006, 63(3): 255-261.
- [20] Francis D, Barlow P W. Temperature and the cell cycle[J]. Symposia of the Society for Experimental Biology, 1988, 42(42): 181-201.
- [21] Rymer B, Fiorani F, Kartal F, et al. Cold nights impair leaf growth and cell cycle progression in maize through transcriptional changes of cell cycle genes[J]. Plant Physiology, 2007, 143(3): 1429-38.
- [22] Nayyar H, Kaur G, Kumar S, et al. Low Temperature Effects during Seed Filling on Chickpea Genotypes (*Cicer arietinum* L.): Probing Mechanisms affecting Seed Reserves and Yield[J]. Journal of Agronomy & Crop Science, 2007, 193(5): 336-344.
- [23] Murchie E H, Yang Jianchang, Stella Habbart, et al. Are there associations between grain-filling rate and photosynthesis in the flag leaves of field-grown rice? [J]. Journal

- of Experimental Botany,2002,53(378):. 2217-2224.
- [24] Wardlaw I F. Phloem Transport and the regulation of growth of sorghum bicolor(Moench)at low temperature[J]. Plant Physiology,1981,68(2): 411-4.
- [25] Ercoli L, Mariotei M, Masoni A, et al. Growth responses of sorghum plants to chilling temperature and duration of exposure[J]. European Journal of Agronomy, 2004, 21(1): 93-103.
- [26] Levitt J. Chilling, freezing, and high temperature stresses[J]. Chilling Freezing & High Temperature Stresses, 1980, 63(3):471-497.
- [27] Cheng W H, Talierno E W, Chourey P S. The miniature1 seed locus of maize encodes a cell wall invertase required for normal development of endosperm and maternal cells in the pedicel[J]. Plant Cell, 1996, 8(6):971-983.
- [28] Cheikh N, Jones R J. Disruption of maize kernel growth and development by heat stress(role of cytokinin/abscisic acid balance)[J]. Plant Physiology, 1994, 106(1): 45-51.
- [29] Janowiak F, Dürffling K. Chilling-induced changes in the contents of 1-aminocyclopropane-1-carboxylic Acid(ACC) and its N-malonyl Conjugate(MACC) in seedlings of two maize inbreds differing in chilling tolerance[J]. Journal of Plant Physiology, 1995, 147(2):257-262.
- [30] Ober E S, Setter T L. Timing of kernel development in water-stressed maize: water potentials and abscisic acid concentrations[J]. Annals of Botany, 1990, 66(6): 665-672.
- [31] Frascaroli E, Tuberosa R. Effect of abscisic acid on pollen germination and tube growth of maize genotypes[J]. Plant Breeding, 1993, 110(3):250-254.
- [32] Guo W. Analysis on source-sink relationship after anthesis in wheat[J]. Acta Agronomica Sinica, 1995, 21: 334-340.
- [33] Rocha F R, Papini T, Flávia S J, et al. Signal transduction-related responses to phytohormones and environmental challenges in sugarcane [J]. BMC Genomics, 2007, 8(1):71.
- [34] Sawhney V K, Shukla A. Male sterility in flowering plants: Are plant growth substances involved[J]. American Journal of Botany, 1994, 81(12):1640-1647.
- [35] Roitsch T. Source-sink regulation by sugar and stress. Current Opinion in Plant Biology [J], 1999, 2 (3): 198-206.
- [36] Weber H, Borisjuk L, Wobus U. Molecular physiology of legume seed development[J]. Annual Review of Plant Biology, 2004, 56(56): 253-279.
- [37] Guy C L, Huber J L, Sc H. Sucrose phosphate synthase and sucrose accumulation at low temperature [J]. Plant Physiology, 1992, 100(1):502-8.
- [38] 矫江, 王俊河. 复合因素在黑龙江省粮食产量预报中的应用[J]. 气象, 1993(5): 50-52.
- [39] 赵洪凯, 龚文娟, 杨英良, 等. 玉米延迟型冷害及防御措施[J]. 农业科技通讯, 1979(4): 7-8.
- [40] 马延华, 王庆祥, 陈绍江. 玉米耐寒性生理生化机理与分子遗传研究进展[J]. 玉米科学, 2013(3):87-92.
- [41] 徐田军, 董志强, 高娇, 等. 聚糖素水剂对黑龙江省不同积温带玉米籽粒灌浆的影响 [J]. 应用生态学报, 2013. 24(2):451-458.
- [42] Sun J, Wu W, Tang H, et al. Spatiotemporal patterns of non-genetically modified crops in the era of expansion of genetically modified food[J]. Scientific Reports, 2015, 5: 1-7.

## Progress on Chilling Injury Causing Mechanism and Cold-resistance Strategy of Northeast China

TONG Yu-xin, CHANG Ben-chao, LI Yu-ying, LIU Shuang-quan, JI Jing-hong, WEI Dan

(Key Laboratory of Soil Environment and Plant Nutrition of Heilongjiang Province, Fertilizer Engineering Technology Research Center of Heilongjiang Province, Institute of Soil Fertilizer and Environment Resources, Heilongjiang Academy of Agricultural Sciences, Harbin, Heilongjiang 150086)

**Abstract:** Cold temperature causes the enormous agricultural losses. The reproductive period is a vital phase in the life cycle of all annual plants, and metabolism during this phase ultimately determines crop yield. Plants exposed to cold temperature during reproduction show reduced metabolic rates leading to low yields. In order to strengthen the chilling damages for crops, realize the crops resistance to chilling injury and mitigation protect produced in northeast China, the effects of low temperature on various stages of the reproductive phase were studied, from meiosis to grain filling, and temperature sensitivity of different reproductive organs. Cold temperature induced flower abortion, pollen and ovule infertility, caused breakdown of fertilization and affected seed filling, which leading to low seed set and ultimately low grain yield. Physiological and metabolic bases of cold stress, including the role of phytohormones and sugar-induced regulation were reviewed, and future research directions investigating molecular and metabolomic changes during the development of the gynoecium during cold stress suggested. Based on chilling injury causing mechanism, cold-resistance strategy in northeast China with variety screening was outlined from soil fertility, film covering, residue covering and chemical regulation.

**Keywords:** chilling injury; causing mechanism; cold-resistance strategy