

doi: 10.16104/j.issn.1673-1891.2024.01.002

水稻耐低温研究进展

何思序^{1,2}, 赖运平^{1*}, 杨林¹, 欧阳裕元³

(1. 成都农业科技职业学院农学院, 四川 成都 611130; 2. 西昌学院农业科学学院, 四川 西昌 615013;
3. 四川省农业科学院作物研究所, 四川 成都 610066)

摘要: 水稻是世界上的主要粮食作物之一, 低温将导致水稻发育延缓, 长期遭受低温胁迫易导致水稻枯萎死亡。全球每年约有 1 500 万 hm^2 的水稻面临低温胁迫危害, 低温冷害已成为水稻减产的主要原因之一。为系统了解水稻耐低温机理研究进展, 总结了低温对水稻细胞结构特征的影响、低温对水稻生理生化特性的影响、水稻耐低温优良品种选育和水稻耐低温的分子机理的研究现状, 并展望了水稻耐低温品种的未来选育方向。

关键词: 水稻; 耐低温; 生理生化; 细胞结构; 分子机理; 育种

中图分类号: S511 文献标志码: A 文章编号: 1673-1891(2024)01-0007-07

Progress in Studies on Cold Stress Tolerance of Rice

HE Sixu^{1,2}, LAI Yunping^{1*}, YANG Ling¹, OUYANG Yuyuan³

(1. School of Agriculture and Horticulture, Chengdu Agricultural College, Chengdu 611130, Sichuan, China;
2. College of Agricultural Sciences, Xichang University, Xichang 615013, Sichuan, China; 3. Crop Research Institute, Sichuan Academy of Agricultural Sciences, Chengdu 610066, Sichuan, China)

Abstract: Rice is one of the world's most important food crops and has a very long history of cultivation in our country. Low temperature damage to rice is one of the major causes for the decline in rice production. According to statistics, about 15 million hm^2 of rice is damaged by cold stress every year. Low temperature harm to rice has become a global natural disaster. In order to systematically understand the research progress of low temperature tolerance mechanism of rice, this paper summarizes the effects of low temperature on the structural characteristics of rice cells, the effects of low temperature on the physiological and biochemical characteristics of rice, the breeding of excellent varieties of low temperature tolerance of rice and the molecular mechanism of low temperature tolerance of rice, and look into the future breeding direction of low temperature tolerance varieties of rice.

Keywords: rice; cold stress tolerance; physiology and biochemistry; cell structure; molecular mechanism; breeding

0 引言

稻(*Oryza sativa* L.), 俗称水稻, 为禾本科一年水生草本植物。茎干直立, 高度为 0.5~1.5 m, 因品种

不同而有差异。世界上约有一半人口食用水稻, 水稻主要种植在亚洲、南欧、北美洲以及部分非洲地区。人类对于水稻的食用和耕种有相当长历史, 中国是世界上历史最悠久的水稻栽培国之一, 早在

收稿日期: 2023-09-06

基金项目: 四川省科技计划项目(2021YJ0303); 成都农业科技职业学院科研基金项目(23ZR104)。

作者简介: 何思序(2003—), 男, 四川自贡人, 本科生, 研究方向: 作物栽培与育种, e-mail: 2505033652@qq.com。

*通信作者: 赖运平(1982—), 男, 江西赣州人, 副教授, 博士, 研究方向: 作物遗传育种, e-mail: 99372646@qq.com。

6 000 多年前即有种植。现在中国的主要水稻种植区可分为 6 块区域,分别为西北稻区、东北稻区、华北稻区、华中稻区、西南稻区和华南稻区^[1]。水稻的播种方式主要有 2 种:直播和移栽。我国目前的播种方式以移栽为主,这对于水稻的秧苗素质要求较高,否则移栽后易死亡;但直播的水稻面积也呈逐年增加趋势。水稻主要分为 2 亚种:籼稻和粳稻,亚种以下的栽培品种极多。水稻富含碳水化合物以及蛋白质,含有人体所需的赖氨酸。现也有学者在选育特殊品种的水稻,以应对不同的需要,例如适用于糖尿病人所食用的水稻品种^[2]。

水稻是喜温植物,对于温度的变化极其敏感,但水稻的规模化种植常受到低温冷害的影响,每一次大规模的冷害相距时间一般为 4~5 年^[3]。据报道,全球约 1 500 万 hm^2 以上的水稻种植面积时常受到低温威胁,长期遭受低温胁迫将导致产量大幅减产^[4]。在我国南方地区,早稻极容易受到倒春寒的影响,造成叶片老化、根系受损、出苗不齐等,从而对早稻产量造成极大影响^[5]。纵观全球,低温冷害已成为全球性自然灾害^[6-9]。我国针对水稻耐低温的研究开始于 20 世纪 80 年代^[10],现在国内外学者对于水稻耐低温的研究也从未停止,包括低温对水稻细胞结构特征的影响、水稻在面临冷害时生理生化变化的变化、水稻耐低温基因的研究、水稻耐低温品种选育等。

1 低温对水稻细胞结构特征的影响

植物细胞中有许多细胞器面对低温胁迫会产生不同的变化,以此来对抗低温冷害。细胞膜的选择透过性可以控制营养物质的进入和流出,同时也是细胞最先面对外界不利因素的重要屏障^[11]。王洪春等^[12]通过对 206 个不同水稻品种的种子干胚膜脂肪酸分析发现,耐低温的水稻品种具有 2 种特性:一是亚油酸所占比例高于不耐低温品种;二是油酸所占比例低于不耐低温品种,从而可得耐低温品种

的脂肪酸不饱和指数高于不耐低温品种。冷害主要是作用于膜蛋白质,低温将蛋白质分子拆分为亚单位,并且蛋白质分子中的巯基将会被氧化成为二硫键,从而使蛋白质变性。细胞膜结构的稳定性也与耐低温性相关,相较于不耐低温的品种,耐低温性强的品种膜蛋白质结构会更加稳定,分子间的作用力也更强^[10]。在面对长时间的低温后,叶片叶肉细胞内的叶绿体会被破坏从而解体,通常叶片颜色呈现绿色—黄绿色—白色的变化过程,而耐低温品种会保留部分叶绿体^[13]。研究发现,水稻过 *Osi-SAP8* 基因表达可以在面临低温胁迫时提高叶绿素的含量以及提升低温抗性^[14]。

2 低温对水稻生理生化特性的影响

2.1 过氧化物酶(POD)活性变化

过氧化物在植物体内具有极强的氧化能力,对体内多种生物功能分子有极强的破坏作用,从而减少植物的产量。过氧化物酶(peroxidase, POD)在植物体内主要有 2 大作用:一是促进清除植物体内的过氧化物,降低氧化伤害;二是通过与过氧化氢酶、超氧化物歧化酶的协同作用提高植物的抗逆性,同时清除植物体内多余的自由基。张成良等^[15]通过对东乡野生稻苗的研究证实,POD 的活性与其清除过氧化物的能力成正相关,适当低温胁迫作用可以提高 POD 的活性,但是当温度过低时植物产生的过氧化物多于 POD 所能清除的范围,会造成膜质过氧化作用,从而对植物造成损伤。但是不同耐冷品种的水稻所能接受的低温范围不同,耐冷性强的品种在面临较强的低温胁迫时,POD 活性要强于耐冷性弱的品种,但在面临轻微低温胁迫作用时则不一定^[15]。

总体来说,耐低温品种的 POD 活性在面临低温胁迫作用时,变化趋势为“先降低,再升高,最后降低”。

2.2 丙二醛(MDA)含量变化

植物体在面对逆境胁迫时会产生大量的超氧自由基,进而发生膜脂过氧化作用,而丙二醛(malondialdehyde, MDA)是最终产物。可以根据水稻根系 MDA 的相对含量作为耐低温性的生理鉴定指标。在面临低温胁迫时,根系会受到刺激从而产生更多的自由基,进而导致膜脂过氧化,植物体内的 MDA 含量也会相应增加^[14]。在同样遭受冷害时,耐低温品种的 MDA 含量远远低于普通品种,证明在遭受冷害时耐低温品种发生的膜质过氧化作用更弱。

2.3 脱落酸(ABA)变化

脱落酸(abscisic acid, ABA)在水稻面临低温胁迫时起重要作用^[16]。在低温状态下,增加 ABA 的含量会加强 ABA 的信号,增加 ABA 的含量会启动下游 ABA 应答耐低温相关基因表达量改变,并由此提升植物对于低温逆境的耐受性。但是植物对于低温等逆境的适应、抵抗会影响植物的生长。想要加速生长就需要牺牲对于逆境的适应、抵抗等,反之亦是如此^[17]。想要减少植物因低温等逆境的减产需要找到二者的平衡点,在低温时,保持较低的 ABA 含量可以降低低温的影响。

在面临低温胁迫时,可以通过外施 ABA 提高水稻耐冷性,但水稻耐低温性提高的程度随外施 ABA 浓度不同而改变。此外,应注意外施的时期,如在水稻苗期外施 ABA 可以提高出苗率,降低低温对于水稻出苗的负面影响^[18],这可能是由于外施 ABA,促进 ABA 信号的放大,提高耐低温相关基因的表达,提高水稻的耐低温性;但若在孕穗期,外施 ABA 会产生不良影响,主要表现为外施 ABA 导致 ABA 积累,从而使大量蔗糖在花药中积累,影响蔗糖运输到花粉中,进而造成水稻不育,结实率大幅下降^[19-20]。研究表明,在叶片上外施 ABA 溶液的效果弱于浸根处理,可能是在叶片上外施 ABA 溶液时,ABA 溶液主要通过叶片表面上的气孔进入植物体内,在运输过程中会受到外界条件的影响,故 ABA

溶液浸根处理的效果强于叶片喷施^[21]。

上述研究表明,外施 ABA 可以在一定程度上调节水稻的耐低温性,但不同浓度所影响的结果不同,10 mg/L ABA 溶液浸根对耐低温性提高最为明显^[20]。

2.4 脯氨酸变化

脯氨酸是细胞体内重要的渗透调节物质,可以在一定范围内维持细胞体内正常的酸碱度,还可以稳定生物膜。在受到如冷害等外在威胁时,细胞会积累大量脯氨酸,而积累的脯氨酸在细胞将要脱水时会发挥渗透调节作用,从而阻止细胞脱水^[22]。在水稻低温胁迫时,脯氨酸含量随遭受低温胁迫时间增加而增加,此时使用壳聚糖、脱落酸、聚乙二醇、水杨酸等调节物质可以降低脯氨酸含量,减轻低温胁迫对于细胞体内渗透物质的积累、对水稻的伤害等,其中聚乙二醇对于水稻耐低温性要优于其他调节物质^[23]。

2.5 活性氧(ROS)变化

水稻细胞在面临低温等不良环境胁迫时,细胞内的氧代谢平衡会受到影响从而失调产生活性氧(reactive oxygen species, ROS),其中包括过氧化氢(H_2O_2),氢氧根离子(OH^-)和超氧阴离子(O_2^-),ROS 会造成膜质过氧化,对细胞膜系统造成损伤^[24]。ROS 会促进产生多聚不饱和脂肪酸,并产生大量的超氧自由基,进一步形成 MDA,进而对植物的细胞和组织造成伤害^[25]。所以在面临低温胁迫时,ROS 清除系统会清除细胞内的 ROS,包括蛋白质或酶类,抗氧化剂再生酶、ROS 清除蛋白、ROS 清除酶参与这一过程,同时 ROS 清除系统的基因表达在籼稻和粳稻之间存在较大的差异。赵静等^[26]根据水稻基因表达谱芯片构建了水稻在面临低温胁迫时 ROS 清除网络图。

低温逆境对于 ROS 清除蛋白基因的影响较小,与 ROS 清除酶基因的表达相似。植物细胞的各区室中基本上都有 ROS 清除酶,每个区室中不同的

ROS都具有多种 ROS清除酶。

2.6 乙烯外调节特性

乙烯是一种气体类型激素,可以调控植物对于逆境胁迫的响应。在低温处理水稻后,再对水稻外施乙烯利,与同样低温处理后但没施乙烯利的水稻相比,外施乙烯利的水稻的出苗率、秧苗高度均有明显地提高^[27]。此外,外施乙烯利的水稻耐低温基因表达量与未施的水稻存在显著差异,如水稻体内耐冷基因 *TERF2*、*OsCDPK7*、*OsLti6A* 和 *OsCOIN* 的表达量均有不同程度的上升。外施乙烯利可以显著提高水稻的存活率,同时可以在一定程度上逆转低温胁迫作用对于水稻生长的抑制作用。乙烯可以提高水稻秧苗对于磷元素的吸收,从而提升水稻体内的渗透物质脯氨酸和可溶性糖的含量^[27]。

3 水稻耐低温优良品种选育

水稻种子在低温环境下的出苗率在一定程度上可以反映水稻的耐低温性^[28]。王晓航等^[29]通过对种子在低温环境下的出苗率进行评估,对吉林省的 50 个水稻品种进行耐低温性研究,并从中筛选出了 3 个耐低温优良品种宏科 57、宏科 67 和通禾 66;同时研究发现,出芽率在 50 个品种中有显著差别,其中 27 个品种在调查结束前均已死亡,而 3 个耐低温优良品种の出芽率均在 80% 以上,符合耐冷级别 1 级。

除了将水稻种子的出苗率作为参考指标外,也可以将低温胁迫处理后水稻种子的芽长、根长、发芽指数和活力指数作为参考依据,多元化的参考可以提高结论的正确性,通过不同种子在面临低温胁迫后的生长的变化进行对比,从中选取出需要的优良品种。滕祥勇等^[29]以低温胁迫培养 15 天后的发芽率、发芽指数、活力指数为指标,从中选出了 8 个耐低温优良种质资源(W-14、W-32、W-82、W-91、Z-36、Z-59、L-8、L-45),为耐低温水稻的品种选育奠定了资源基础。

Ye 等^[30]研究发现,中国的水稻品种 B55、班吉芒、丽江河谷和匈牙利的品种 HSC55 较耐低温,大多数品种在苗期表现出中等程度耐低温能力;澳大利亚的水稻品种 Pelde、YRL39、YRM64 和非洲 WAB160、WAB38 在苗期易受低温影响,抽穗期和开花期的低温导致产量显著下降。

Li 等^[31]通过对比东稻 4 号和吉粳 88 这 2 品种在低温状态下的种子发芽率,发现东稻 4 号更耐低温,东稻 4 号在低温状态下赤霉素浓度更高,原因可能是其在转录水平上对赤霉素失活基因的表达程度较低,而对赤霉素生物合成的基因表达程度更高。同时,在低温状态下东稻 4 号 α -淀粉酶活性和可溶性糖水平高于吉粳 88。在种子发芽期,与赤霉素相比,ABA 具有拮抗作用。与吉粳 88 相比,东稻 4 号的內源性生物活性赤霉素和可溶性糖的积累以及较低的 ABA 浓度,是其在低温条件下种子发芽率增加的原因,这为耐低温品种的选择提供了理论支持。

此外,国内外学者还选育了众多品种和品系,如 Silewah、Koshihikari、M202、Norin-PL8、东乡野生稻、昆明小白谷、丽江新团黑谷,在发掘耐寒性状基因定位中发挥了重大作用^[19]。

4 水稻耐低温的分子机理

分子标记技术常用于水稻的分子辅助育种。田孟祥等^[32]通过研究粳稻 *bZIP73^{sup}* 基因与籼稻 *bZIP73^{ind}* 基因在编码区的一个碱基差别,开发了由 4 条引物组成的分子标记,并通过实验证明该分子标记可以对 *bZIP73* 基因的不同类型进行准确判断。粳稻 *bZIP73^{sup}* 基因在耐低温性功能上要强于籼稻 *bZIP73^{ind}*,所以在籼稻杂交的时候,可以通过分子技术将 *bZIP73^{sup}* 基因导入籼稻中,从而提高籼稻的耐低温性。

数量性状基因座(quantitative trait locus, QTL)定位、克隆以及相关的功能性研究可以帮助解释水

稻复杂农艺性状的遗传基础,在一定程度上为育种相关性状的改良奠定了理论基础,还可以给多基因聚合育种提供相关的分子标记 QTL^[33]。通过籼稻粳稻杂交,再对 F₁ 代花药进行离体培养,最后利用秋水仙素处理,产生双单倍体群体(doubled haploid, DH),进而进行 QTLs 分析是分子标记辅助技术的常用方法。通常情况下,粳稻的耐低温性要强于籼稻,而二者杂交产生的部分 DH 群体在耐低温性上可能会出现超亲分离现象,如粳稻型亲本 JX17 和籼稻型亲本 ZYQ8 杂交产生的 DH 群体中就广泛存在超亲分离现象,利用 DH 群体进行苗期耐冷性 QTL 分析,在 4 条不同的染色体上分别检测到了 4 个与水稻耐低温型相关的 QTLs^[34]。Hitomebore 是日本种植面积第二大的水稻品种,该品种在萌发阶段具有很强的耐低温性。日本学者远藤隆及其团队发现一个主效 QTL,命名为 qCT-4,可在低温条件下使水稻种子生活力提高 10%^[35]。

水稻苗期耐低温基因 *COLD1* 的第 4 个外显子存在一个功能性碱基变异 SNP2,相对于籼稻,粳稻的 *COLD1*^{Jap} 的等位基因对于低温的耐受性更加明显^[36]。田孟祥等^[37]通过对粳稻和籼稻的基因存在单核苷酸差异,结合扩增受阻突变体系 PCR 的技术原理设计功能标记。此技术与前人设计的限制性酶切扩增多态性序列功能标记相比,具备费用较低、操作更简单、更加节约时间和人力等优势,有望广泛应用于水稻 *COLD1* 基因的资源鉴定和分子标记辅助育种。

全基因组关联分析(genome-wide association study, GWAS)是通过对基因组中的单核苷酸多态性(single nucleotide polymorphism, SNP)作为分子遗传标记,对目标性状进行全基因组水平上的对照分析或相关性分析。逢洪波等^[36]对来自 14 个不同国家

和地区的 238 份水稻品种低温下的发芽率进行全基因组关联分析,发掘了 3 个显著性 SNP,再对 3 个 SNP 进行连锁不平衡和单倍型分析,发现 2 个芽期耐冷性候选基因(*LOC_Os04g24840* 和 *LOC_Os04g25140*)。

5 结束语

水稻作为喜温植物,对于温度的变化极其敏感,每年都会因受到“倒春寒”等恶劣环境的影响导致大幅减产,因此耐低温水稻的品种选育、耐低温基因的鉴定等成为研究的焦点。近年来,随着水稻直播技术的推广,水稻直播受到了越来越多的农户关注,但是目前主推的水稻品种芽期耐冷性不强,因此对于主推水稻品种芽期耐冷性的研究可能会是未来研究的重点。

近 20 年来,育种家以优良耐低温水稻品种作为亲本,构建了大量重组自交系、双单倍体系、回交自交系和近等基因系等群体,并从中筛选出了众多优良品种^[19],对耐低温水稻的研究起到了推进作用。2021 年, Li 等^[38]通过 211 个地方水稻品种进行分析,鉴定出了 12 个与耐低温相关的 QTL,其中有 7 个 QTL 为首次报道,这是近年来水稻耐低温性研究的一次突破性进展。虽然目前已经定位了一些水稻耐低温 QTL,但对于具体机制尚未有明确解释,这是需要攻克的地方。

未来水稻耐低温品种的选择育工作可能有 2 个方向:一是在易受低温冷害地区进行耐低温优良品种选育;二是获得更多与耐低温相关 QTL 和基因^[39],选择具有良好耐低温性的水稻作为轮回亲本,通过多代回交将 QTL 或等位基因转移到新品种中,该方法的好处是可行性强,基于现有技术基本上可以实现,但需要较长时间。

参考文献:

- [1] 王瑞彬, 赵翠萍. 中国水稻生产区域格局变动及影响分析[J]. 农业展望, 2014, 10(10): 39-43.
- [2] 蔡良俊, 徐敬洪, 宋德明, 等. 杂交水稻崇优 567 稳糖米绿色栽培技术要点[J]. 四川农业科技, 2020(12): 16-17.

- [3] 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.
- [4] 曾智驰,章司晨,石小翠,等.野生稻近等基因系应答低温胁迫的生理生化指标分析[J].广西植物,2021,41(5):813-822.
- [5] 韩龙植,乔永利,高熙宗,等.水稻幼苗期耐冷性选择对主要农艺性状的影响[J].中国水稻科学,2002,16(4):315-320.
- [6] STHAPTI B R, WITCOMBE J R. Inheritance of tolerance to chilling stress in rice during germination and plumule greening[J]. Crop Science, 1998, 38(3):660-665.
- [7] 王士强,赵海红,赵黎明,等.水稻冷害生理功能变化与调控研究进展[J].中国农学通报,2017, 33(36):1-6.
- [8] 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.
- [9] 崔迪,杨春刚,汤翠凤,等.低温胁迫下粳稻选育品种耐冷性状的鉴定评价[J].植物遗传资源学报,2012,13(5):739-747.
- [10] 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.
- [11] 马振东,石艳霞.植物抗寒性的研究进展[J].林业科技情报,2010,42(1):1-3.
- [12] 王洪春,汤章城,苏维埃,等.水稻干胚膜脂肪酸组分差异性分析[J].植物生理学报,1980(3):3-12.
- [13] 张旭.水稻生态育种[M].北京:农业出版社,1991:243-273.
- [14] KANNEGANTI V, GUPTA A K. Overexpression of OsSAP8, a member of stress associated protein (SAP) gene family of rice confers tolerance to salt, drought and cold stress in transgenic tobacco and rice[J]. Plant Molecular Biology, 2008, 66(5): 445-462.
- [15] 张成良,黄英金,陈大洲,等.东乡野生稻苗期根系耐冷性生理生化特性[J].中国农业科技导报,2007,9(2):49-52+56.
- [16] MITTLER R, BLUMWALD E. The roles of ROS and ABA in systemic acquired acclimation[J]. Plant Cell, 2015, 27(1):64-70.
- [17] SCHERES B, VAN DER PUTTEN W H. The plant perceptron connects environment to development[J]. Nature, 2017, 543(7645):337-345.
- [18] 齐光.黑龙江省主栽水稻品种苗期耐冷鉴定及ABA对苗期耐冷的调节作用[D].哈尔滨:东北农业大学,2008.
- [19] JI X, DONG B, SHIRAN B, et al. Control of abscisic acid catabolism and abscisic acid homeostasis is important for reproductive stage stress tolerance in cereals[J]. Plant Physiology, 2011, 156(2):647-662.
- [20] 刘次桃,王威,毛毕刚,等.水稻耐低温逆境研究:分子生理机制及育种展望[J].遗传,2018,40(3):171-185.
- [21] 喻平安,罗志雄,彭敏,等.外源ABA对低温胁迫下水稻幼苗活苗率的影响[J].作物研究,2022,36(5):401-405.
- [22] 马伟,霍志国,姬静华,等.壳聚糖和水杨酸混配液对移栽返青期水稻幼苗抗寒性影响及机理[J].中国稻米,2015,21(4):150-154.
- [23] 杨文飞,杜永林,顾大路,等.4种调节物质对水稻耐低温能力的影响[J].江苏农业学报,2017,33(4):739-746.
- [24] MITTAL D, MADHYASTHA D A, GROVER A, et al. Genome-wide transcriptional profiles during temperature and oxidative stress reveal coordinated expression patterns and overlapping regulons in rice[J]. PLoS One, 2012, 7(7):e40899.
- [25] PAMPLONA R. Advanced lipoxidation end-products[J]. Chemico-Biological Interactions, 2011, 192(1-2):14-20.
- [26] 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.
- [27] 徐青山,张均华,魏倩倩,等.乙烯通过调控氧化还原水平和耐冷基因表达提高早稻秧苗耐低温胁迫能力[J].土壤,2023,55(1):153-160.
- [28] 王晓航,杨祥波,张振宇,等.吉林省耐低温发芽水稻种质资源筛选与鉴定研究[J].农业开发与装备,2021(10):169-170.
- [29] 滕祥勇,王金明,李鹏志,等.耐低温低氧水稻种质资源筛选[J].种子,2022,41(7):58-64.
- [30] YE C, FUKAI S, GODWIN I, et al. Cold tolerance in rice varieties at different growth stages[J]. Crop & Pasture Science, 2009, 60(4):328-338.

- [31] LI Q, YANG A .Comparative studies on seed germination of two rice genotypes with different tolerances to low temperature [J]. Environmental and Experimental Botany, 2020, 179: 1-10.
- [32] 田孟祥, 张时龙, 何友勋, 等. 水稻耐低温基因 *bZIP73* 分子标记的开发与验证[J]. 江苏农业学报, 2019, 35(6): 1265-1270.
- [33] 张所兵, 张云辉, 林静, 等. 利用重组自交系定位水稻种子耐低温发芽 QTL[J]. 分子植物育种, 2021, 19(14): 4690-4695.
- [34] 钱前, 曾大力, 何平, 等. 水稻籼粳交 DH 群体苗期的耐冷性 QTLs 分析[J]. 科学通报, 1999, 44(22): 2402-2407.
- [35] ENDO T, CHIBA B, WAGATSUMA K, et al. Detection of QTLs for cold tolerance of rice cultivar 'Kuchum' and effect of QTL pyramiding[J]. Theoretical and Applied Genetics, 2016, 129(3): 631-640.
- [36] 逢洪波, 程露, 于茗兰, 等. 栽培稻芽期耐低温全基因组关联分析[J]. 中国农业科学, 2022, 55(21): 4091-4110.
- [37] 田孟祥, 宫彦龙, 张时龙, 等. 水稻苗期耐低温基因 *COLD1* 新功能标记的设计与验证[J]. 作物杂志, 2020(1): 55-60.
- [38] LI C, LIU J, BIAN J, et al. Identification of cold tolerance QTLs at the bud burst stage in 211 rice landraces by GWAS [J]. BMC Plant Biology, 2021, 21(1): 1-11.
- [39] 王笑, 蔡剑, 周琴, 等. 非生物逆境锻炼提高作物耐逆性的生理机制研究进展[J]. 中国农业科学, 2021, 54(11): 2287-2301.