

花期低温对水稻叶鞘生理及结实率的影响

项洪涛^{1,2},梁晓艳³,郑殿峰³,李 琬²,王彤彤²,
王 畅³,王立志²,李 冰³,齐德强³

(1. 黑龙江省农业科学院博士后工作站,黑龙江 哈尔滨 150086; 2. 黑龙江省农业科学院耕作栽培研究所,黑龙江 哈尔滨 150086;
3.黑龙江八一农垦大学农学院,黑龙江 大庆 163319)

摘 要:盆栽条件下,以耐冷性不同的 2 个水稻 (*Oryza sativa* L.) 品种龙稻 5 (耐冷型) 和龙粳 11 (冷敏型) 为材料,于开花期在人工气候室进行低温 (15℃, 分别持续 1,2,3,4,5 d) 处理,研究开花期低温对不同耐冷性水稻结实率及叶鞘膜透性、抗氧化酶等生理指标的影响。结果表明:低温处理 2 d 时,龙稻 5 和龙粳 11 的花粉活力分别下降了 8.21% 和 16.10%,差异达极显著水平;低温处理 3 d 后,龙稻 5 的结实率下降到 99.90%,与 CK 相比差异达到显著水平;低温处理 1 d 后,龙粳 11 的结实率下降到 60.04%,与对照相比差异达到极显著水平。低温处理提高了水稻叶鞘相对电导率和脯氨酸、可溶性蛋白含量,处理 5 d 时各指标达最大值,与 CK 相比,龙稻 15 和龙粳 11 分别提高了 38.01% 和 20.77%、25.06% 和 84.85%、25.82% 和 23.63%。同时低温处理也提高了叶鞘超氧化物歧化酶 (SOD)、过氧化物酶 (POD) 和过氧化氢酶 (CAT) 活性,处理 3 d 时酶活性达最大值,龙稻 15 和龙粳 11 分别较 CK 提高了 10.57% 和 14.90%、86.26% 和 68.71%、17.73% 和 28.25%。综上所述,开花期低温引起水稻叶鞘膜脂过氧化程度升高,但也诱导水稻叶鞘抗氧化系统开启、保护酶活性上升以抵御低温伤害;开花期低温导致水稻花粉活力降低并引起结实率降低,耐冷品种较冷敏品种抵御能力强。

关键词:开花期低温;水稻;叶鞘;生理特性;结实率

中图分类号:S511 **文献标志码:**A

Effects of low temperature stress during flowering stage on physiological characteristics of rice leaf sheath and seed-setting rate

XIANG Hong-tao^{1,2}, LIANG Xiao-yan³, ZHENG Dian-feng³, LI Wan², WANG Tong-tong²,
WANG Chang³, WANG Li-zhi², LI Bing³, QI De-qiang³

(1. Postdoctoral Program, Heilongjiang Academy of Agricultural Sciences, Harbin, Heilongjiang 150086, China;
2. Institute of Crop Cultivation and Tillage, Heilongjiang Academy of Agricultural Sciences, Harbin, Heilongjiang 150086, China;
3. College of Agronomy, HLJ Bayi Agricultural University, Daqing, Heilongjiang 163319, China)

Abstract: Two different cold tolerant rice (*Oryza sativa* L.) cultivars Longdao 5 (cold tolerant) and Longjing 11 (cold sensitive) were planted in a pot experiment, which was conducted to explore the influence of low temperature stress on the seed-setting rate and physiological characteristics such as membrane permeability, antioxidant enzyme activities in leaf sheath under low temperature stress (15℃ for 1,2,3,4, and 5 days) during flowering stage in growth chambers. The results showed that pollen viability of Longdao 5 and Longjing 11 was significantly decreased by 8.21% and 16.10%, respectively, after treating for 2 days under low temperature. The seed-setting rate of Longdao 5 was significantly decreased to 99.90% after treating for 3 d while Longjing 11 significantly decreased

收稿日期:2018-01-18 修回日期:2018-12-08
基金项目:中国博士后基金面上项目(2016M591563);黑龙江省博士后资助基金项目(LBH-Z15197);国家自然科学基金国际合作项目(31661143012);黑龙江省自然科学基金面上项目(C2015028);黑龙江省农业科学院引进博士人员科研启动金项目(201507-07)
作者简介:项洪涛(1982-),男,黑龙江呼兰人,博士,助理研究员,主要从事作物化控及逆境生理研究工作。E-mail:xianght@163.com
梁晓艳(1992-),女,黑龙江安达人,硕士,研究方向为作物化控。E-mail:lx20124021150@126.com
通信作者:王立志(1972-),男,黑龙江讷河人,副研究员,主要从事水稻障碍型冷害机理及防控研究。E-mail:wanglizhi0451@126.com

to 60.04% after only 1 d of treatment. The low temperature treatment significantly increased the relative conductivity and contents of proline and soluble protein in rice leaf sheath that peaked after treating for 5 days. The conductivity and contents of proline and soluble protein in Longdao 5 and Longjing 11 increased by 38.01% and 20.77%, 25.06% and 84.85%, 25.82% and 23.63%, respectively, over that of CK. The low temperature treatment also increased the activities of superoxide dismutase (SOD), peroxidase (POD), and catalase (CAT) in leaf sheath, which reached maximum after treating for 3 days. Their contents in Longdao 5 and Longjing 11 increased by 10.57% and 14.90%, 86.26% and 68.71%, 17.73% and 28.25%, respectively, over CK. In summary, low temperature stress during flowering stage caused the increase of lipid peroxidation in rice sheath and induced the antioxidant production in rice sheath and increased the activity of protective enzymes to alleviate injury from the low temperature stress. The low temperature stress during flowering stage led to the decrease of pollen activity and seed setting rate, however, cold-tolerant varieties was more tolerant than cold-sensitive varieties.

Keywords: low temperature stress during flowering stage; rice; leaf sheath; physiological characteristics; seed-setting rate

水稻起源于热带,是世界第二大农作物,全球超过 50% 的人口以大米为主食^[1]。水稻是喜温作物,从热带、亚热带到温带、甚至是寒冷地区都有种植^[2]。水稻生长对水分、光照等气象条件具有一定的要求,尤其对温度条件非常敏感^[3]。在全球气候变暖的背景下,极端天气事件出现的频率发生变化,呈现出增多增强的趋势^[4],近年来我国东北地区夏季频繁发生低温,对农业生产造成很大影响。与其他禾本科作物不同,水稻更容易受到低温伤害,营养生长阶段可推迟各生育时期并延迟抽穗^[5],生殖生长过程中能引起花粉不育、降低结实率并严重减产^[6],低温对水稻生产的影响一直是水稻气象研究的重点问题^[4]。

低温危害水稻是一个极其复杂的理化进程,植物抵御冷害亦是多系统协调参与的理化反应过程;它受物种本身遗传特性影响,同时也受环境制约。耐冷性强的水稻与冷敏感水稻相比,具有相对较高的低温忍受性和适应性^[7]。低温发生时,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^[7]。低温对水稻生产最大的影响就是产量降低,主要原因是花药缩小,花药内不育花粉数量增加,结实率下降,进而影响水稻产量^[8-9]。近年来,一些学者对水稻障碍型冷害开展了相关研究,指出水稻对低温的应答主要体现在细胞膜系统受到不可逆的损害、渗透调节物质含量提高、保护酶系统发生变化等。施大伟等^[10]指出水稻抽穗期低温导致活性氧的产生和清除失衡, O_2^- 迅速积累,膜脂过氧化加剧,细胞膜发生损伤。邓化冰等^[11]指出耐冷水稻品种的 H_2O_2 和 MDA 含量显著低于冷敏感品种,这可能与耐冷品种活性氧的产生和清除相对较为均衡有关。

Xiang 等^[12]指出在一定时间内,低温能够使 SOD、POD 等保护酶活性得到提高,项洪涛等^[13]的研究也表明低温促进水稻可溶性物质含量增加。叶鞘在水稻生育进程的不同阶段,具有不同生理功能,其既是“流”器官,同时也是“源”“库”器官。作为“源”器官,在籽粒发育时期,叶鞘是非常重要的光合器官,直接影响其在灌浆期的光合能力;作为“流”器官,叶鞘是叶片光合产物向籽粒运输的必要途径;作为“库”器官,叶鞘是水稻光合产物临时性的贮藏库,对光合产物的转运及籽粒灌浆起重要作用。可见,如果抽穗开花阶段遇到逆境条件,使得叶鞘受到伤害,理化过程受阻,将直接影响到水稻产量。目前关于水稻障碍型冷害的研究多数集中在孕穗期,开花期低温的相关研究较少,尤其是开花期低温导致叶鞘生理机能变化的研究更少。因此,本试验于开花期对水稻进行低温处理,开展低温胁迫对水稻叶鞘生理特性影响的研究,以期丰富水稻耐障碍型冷害研究的生理基础,为水稻耐冷育种、高产优质生产提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 材料与试验设计

试验于 2016 年在黑龙江省寒地作物生理重点实验室进行。供试水稻为冷敏品种龙粳 11(LJ 11)和耐冷品种龙稻 5(LD 5),由黑龙江省农业科学院耕作栽培研究所作物生理室提供。4 月 26 日进行种子处理,4 月 30 日播种,5 月 25 日进行移栽,采用盆栽方式,单本栽插,每盆保苗 3 株。待植株生长至开花期(7 月 12 日左右),对正在开花的稻穗进行挂签标识,随即进入人工气候室内进行低温处理(文中以 TR 表示),处理温度为昼夜恒定 15℃,持续时

间分别是 1,2,3,4,5 d。以室外温度条件为对照(文中以 CK 表示)。2016 年 7 月 12 日到 7 月 17 日试验地区室外昼夜温度依次为:29/19℃、27/19℃、27/15℃、27/18℃、27/19℃、26/17℃。

1.2 测定项目与方法

1.2.1 取样 处理期间,对挂签标记稻穗的剑叶叶鞘进行取样,每天上午 10:30 取样一次,连续取样 5 次,取样后迅速置入液氮中,之后放在-80℃冰箱中保存,供生理指标测定使用。低温处理后每天移至室外 12 盆,直至成熟,供结实率调查使用。

1.2.2 测定指标及方法 水稻花粉活力:取有代表性的挂签标识稻穗的颖花 6 朵,每个颖花取 3 个花药,将花药用 I₂-KI 溶液染色后,观察 3 个视野的染色情况,计算花粉活力;结实率采用人工调查法;SOD、POD、CAT 的酶活性及 MDA 含量按照李合生等^[14]的方法;可溶性蛋白含量的测定采用考马斯亮蓝 G-250 染色法^[14];可溶性糖含量测定采用硫酸蒽酮比色法^[15];脯氨酸含量测定采用茚三酮比色法^[15];相对电导率测定采用张宪政^[15]的方法。

1.3 数据处理

试验所有数据处理采用 Excel 2010 和 SPSS 19.0 进行统计分析。

2 结果与分析

2.1 开花期低温对水稻生殖生长的影响

2.1.1 开花期低温对水稻花粉活力的影响 由表 1 可知,开花期低温处理后,水稻的花粉活力发生明

显变化。低温处理后,LJ 11 从 2 d 到 5 d 花粉活力下降的百分比率分别是 16.10%、33.79%、45.68%和 60.34%;而 LD5 分别是 8.21%、15.30%、18.27%和 25.04%,可以看出相同低温处理时间,LD5 的花粉活力下降幅度低于 LJ11,表明低温对 LD5 的影响小于 LJ11。方差分析结果表明:处理 1 d 时,LJ 11 和 LD 5 的花粉活力变化不显著;处理 2 d 开始,2 个水稻品种花粉活力都极显著降低。

2.1.2 开花期低温对水稻结实率的影响 由表 2 可知,开花期低温处理对水稻结实率的影响因水稻的耐冷性不同而存在差异。低温处理 1 d 到 5 d,LJ11 结实率下降的百分比率分别是4.88%、18.10%、24.39%、36.55%和 49.66%;而 LD5 分别是 0.03%、0.03%、0.06%、0.15%和 0.19%,可以看出相同低温处理时间,LD5 的结实率下降幅度低于 LJ11。方差分析表明:LJ 11 处理 1 d 时,结实率即发生极显著降低。LD 5 经低温处理 2 d 内,其结实率变化差异不显著;处理 3 d 时结实率显著降低;处理 4 d 开始,结实率达极显著降低的差异水平。

2.2 开花期低温对水稻叶鞘细胞膜抗性的影响

2.2.1 开花期低温对水稻叶鞘 MDA 含量的影响 由图 1 可知,开花期低温处理后,水稻叶鞘内 MDA 含量变化较大,随着处理时间变长,MDA 含量随之增高,同时可以看出耐冷品种 LD 5 的 MDA 含量低于冷敏品种 LJ 11。LJ 11 的 MDA 含量呈先增加后降低的变化趋势,处理 4 d 时含量最高,较 CK 高 83.12%,处理 5 d 时含量开始下降,较第 4 天降低了

表 1 开花期低温对水稻花粉活力的影响/%
Table 1 Effect of low temperature on pollen viability of rice during flowering stage

材料 Material	处理 Treatment	冷害持续时间 Duration of chilling injury/d				
		1	2	3	4	5
LJ11	TR	91.90±1.42Aa	77.65±1.93Bb	61.19±2.66Bb	50.51±2.49Bb	36.76±0.85Bb
	CK	92.88±0.84Aa	92.54±1.59Aa	92.42±0.82Aa	92.99±1.99Aa	92.70±1.52Aa
LD5	TR	98.08±0.58Aa	89.95±1.23Bb	82.44±2.50Bb	79.36±2.17Bb	73.62±0.64Bb
	CK	97.88±0.61Aa	98.00±1.26Aa	97.33±1.10Aa	97.10±0.26Aa	98.21±0.24Aa

注:平均数后的误差为标准差。采用新复极差法进行多重比较,同列不同小写字母表示处理间 0.05 水平差异显著,不同大写字母表示处理间 0.01 水平差异显著。下同。

Note:Errors following the mean values are standard error. Treatment means were separated using Duncan's multiple range test. Different lowercases and capital letters in the same column indicate significant differences at 0.05 and 0.01 levels, respectively. The same below.

表 2 开花期低温对水稻结实率的影响/%
Table 2 Effect of low temperature on seed-setting rate of rice during flowering stage

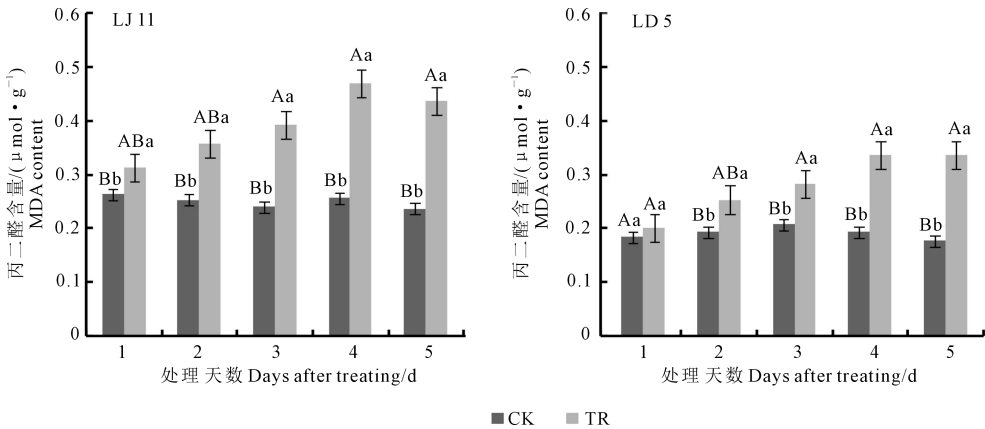
材料 Material	处理 Treatment	冷害持续时间 Duration of chilling injury/d				
		1	2	3	4	5
LJ11	TR	60.04±0.26Bb	51.69±1.41Bb	47.72±2.05Bb	40.05±0.92Bb	31.77±0.83Bb
	CK	63.12±1.15Aa	63.12±1.15Aa	63.12±1.15Aa	63.12±1.15Aa	63.12±1.15Aa
LD5	TR	99.93±0.02Aa	99.93±0.01Aa	99.90±0.01Ab	99.81±0.01Bb	99.77±0.04 Bb
	CK	99.96±0.02Aa	99.96±0.02Aa	99.96±0.02Aa	99.96±0.02Aa	99.96±0.02Aa

7.09%; 方差分析结果表明处理 2 d 内,MDA 含量显著提高,处理 3 d 开始 MDA 含量极显著提高。LD 5 的 MDA 含量整体呈增加的变化规律,处理 4 d 和 5 d 时含量相同,较第 1 天高 68.3%,处理 5 d 时含量较 CK 高 90.57%;经方差分析可知,处理 2 d 时 MDA 含量显著增加,处理 3 d 开始,MDA 含量极显著增加。

2.2.2 开花期低温对水稻叶鞘脯氨酸含量的影响 由图 2 可知,低温处理能够影响水稻叶鞘中脯氨酸含量,不同品种间差异较大。耐冷品种 LD 5 的脯氨酸含量高于冷敏品种 LJ 11,同时其变化幅度也高于 LJ 11。LJ 11 脯氨酸含量上升速率较慢,处理 5 d 与处理 1 d 相比较,其脯氨酸含量仅提高 3.99%,处理第 5 天时,较 CK 相比脯氨酸增加 25.06%;而 LD 5 的脯氨酸含量增加速率较快,处理 5 d 与处理 1

d 相比较,脯氨酸含量增加了 35.76%,处理第 5 天时,脯氨酸含量较 CK 增加 84.85%。方差分析结果表明,低温处理 1 d 开始,2 个水稻品种叶鞘中脯氨酸含量就极显著增加。

2.2.3 开花期低温对水稻叶鞘相对电导率的影响 从图 3 可以看出,低温能够提高水稻叶鞘相对电导率,冷敏品种的变化幅度高于耐冷品种。经过方差分析可知,低温处理 1 d 后,2 个水稻品种叶鞘相对电导率都显著或极显著增加。随着低温处理时间持续,冷敏品种 LJ 11 的相对电导率迅速升高,处理 5 d 与处理 1 d 相比较,其相对电导率提高了 20.22%;而耐冷品种 LD 5 的相对电导率仅提高了 5.42%。整体来看,耐冷品种的相对电导率低于冷敏品种。



注:图中小写字母表示不同处理内 0.05 水平差异显著,大写字母表示处理内 0.01 水平差异显著,下同。

Note: Different lowercases and capital letters within the same column indicate significant differences at 0.05 and 0.01 levels among treatments, respectively. The same below.

图 1 开花期低温对水稻叶鞘丙二醛(MDA)含量的影响

Fig.1 Effects of low temperature during flowering stage on MDA content in rice leaf sheath

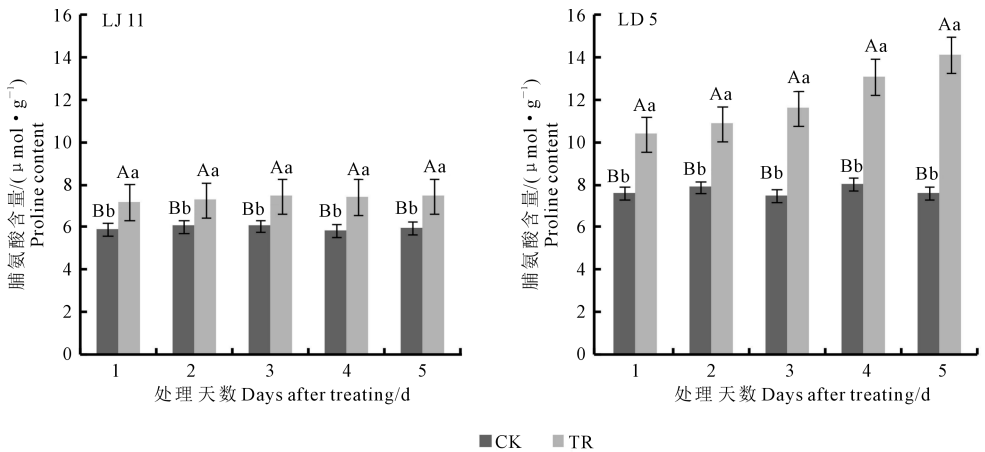


图 2 开花期低温对水稻叶鞘脯氨酸含量的影响

Fig.2 Effects of low temperature during flowering stage on proline content in rice leaf sheath

2.3 开花期低温对水稻叶鞘抗氧化系统酶活性的影响

2.3.1 开花期低温对水稻叶鞘 SOD 活性的影响

由图 4 可知,经低温处理后,水稻叶鞘的 SOD 活性先升高后降低。LJ 11 在处理 4 d 时达到最高,与 CK 相比,其活性提高了 9.23%;LD 5 在处理 3 d 时达到最高,其活性较 CK 提高了 14.90%。方差分析结果表明, LJ 11 在处理 3 d 时,SOD 酶活性显著高于 CK,其它取样时期差异不显著; LD 5 处理 2 d 内,SOD 酶活性显著高于 CK,处理 3 d 时,SOD 酶活性极显著高于 CK,到了第 4 天和第 5 天时,TR 和 CK 之间没有显著差异。

2.3.2 开花期低温对水稻叶鞘 POD 活性的影响

由图 5 可知,低温处理后,水稻叶鞘 POD 活性变化规律呈单峰曲线。LJ 11 处理 1 d 后,POD 活性明显提高,比 CK 高出 49.18%,处理第 3 天时,POD 活性达到最大值,与 CK 相比提高了 86.26%,处理第 5 天时,POD 活性降到最低,但仍较 CK 高出19.47%;方差分析结果表明低温 4 d 时,LJ 11 处理的 POD 活性显著高于 CK,其他取样时间,低温处理的 POD 活性极显著高于 CK。LD5 经低温处理后,叶鞘内的

POD 活性变化规律同 LJ11 相同,都是第 3 天达到最高值,此时处理的 POD 活性较 CK 高出 68.71%,而后 POD 活性下降,处理第 5 天时 POD 活性降到最低,此时处理的 POD 活性较 CK 高出 32.14%;方差分析结果表明低温处理后,LD5 叶鞘的 POD 活性极显著高于 CK。

2.3.3 开花期低温对水稻叶鞘 CAT 活性的影响

由图 6 可知,低温处理后水稻叶鞘内的 CAT 活性与 CK 相比呈增加的变化趋势。LJ 11 的 CAT 活性在处理 3 d 时达到最大值,与 CK 相比,CAT 活性提高 17.73%,处理 4 d 后,CAT 活性开始下降;方差分析结果表明低温 1 d 到 5 d,处理均可极显著提高 CAT 活性。LD 5 经低温处理 1 d 时,CAT 活性增加,经方差分析可知差异达到显著水平,处理 2 d 时,CAT 活性迅速上升,较处理 1 d 时,活性增加了 18.14%,处理 2~5 d 之间,叶鞘的 CAT 活性变化较小。方差分析结果表明,2 个品种处理 2~5 d 的 CAT 活性都极显著高于 CK。整体来看,耐冷品种的 CAT 活性高于冷敏品种,并且低温处理后,耐冷品种 CAT 活性上升较早、较快,而且比较稳定。

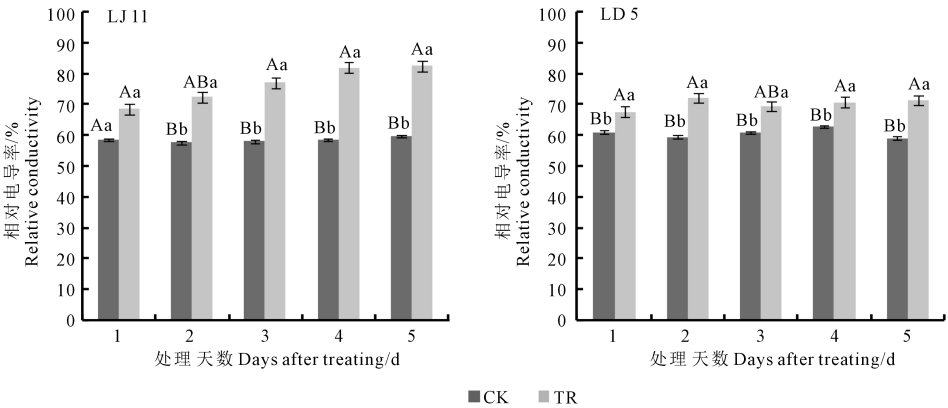


图 3 开花期低温对水稻叶鞘相对电导率的影响

Fig.3 Effects of low temperature during flowering stage on relative conductivity in rice leaf sheath

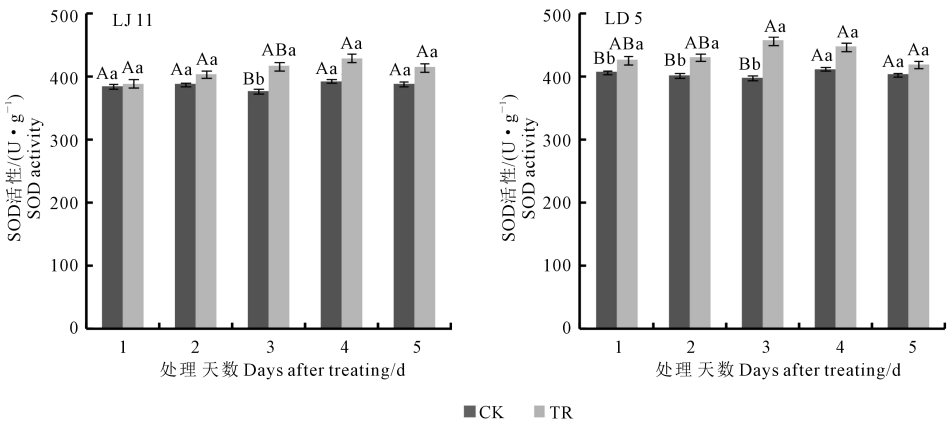


图 4 开花期低温对水稻叶鞘 SOD 活性的影响

Fig.4 Effects of low temperature during flowering stage on SOD activity in rice leaf sheath

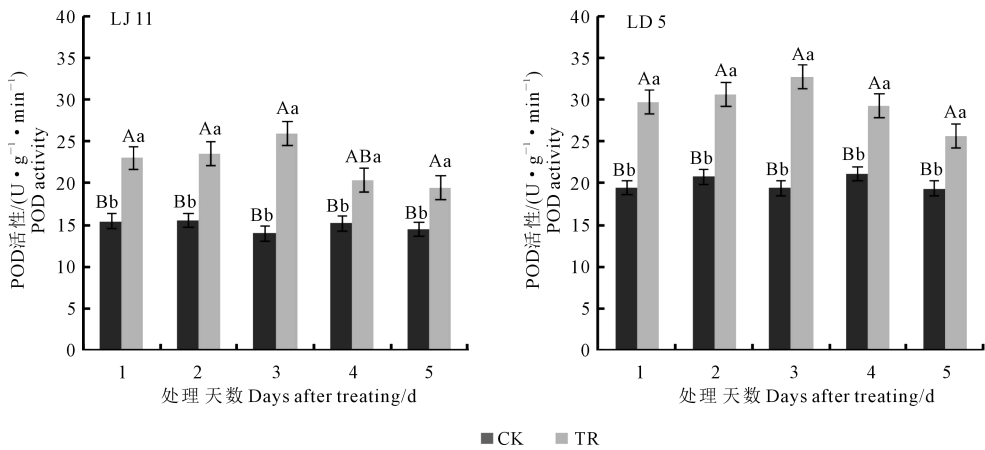


图 5 开花期低温对水稻叶鞘 POD 活性的影响

Fig.5 Effects of low temperature during flowering stage on POD activity in rice leaf sheath

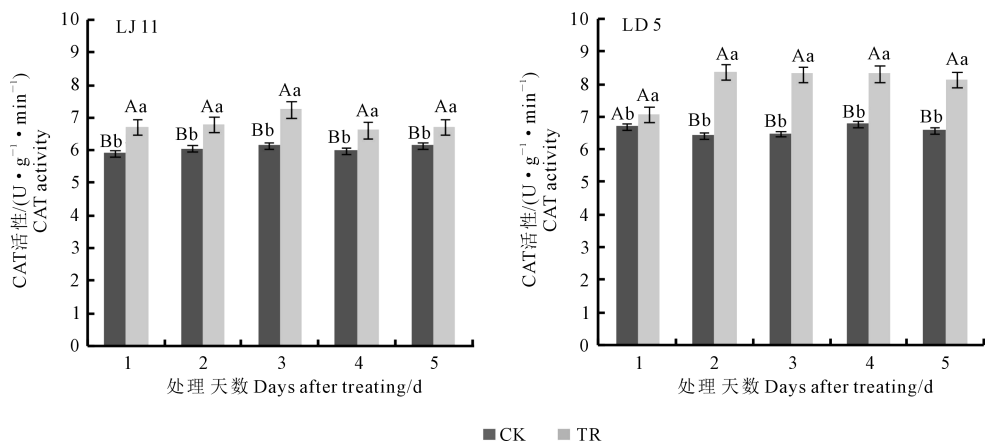


图 6 开花期低温对水稻叶鞘 CAT 活性的影响

Fig.6 Effects of low temperature during flowering stage on CAT activity in rice leaf sheath

2.4 开花期低温对水稻叶鞘可溶性糖和可溶性蛋白含量的影响

2.4.1 开花期低温对水稻叶鞘可溶性糖的影响

从图 7 可以看出,低温对水稻叶鞘可溶性糖含量具有一定影响,可溶性糖含量呈先增加后降低的变化趋势。LJ 11 的可溶性糖含量在处理 3 d 时达最大值,较 CK 增加了 34.06%,方差分析结果表明此时处理的可溶性糖含量极显著高于 CK,而其他 4 个取样时期处理和 CK 之间无显著性差异。LD 5 经低温处理后,可溶性糖含量先增加后降低,处理 1 d 时,上升幅度较小,处理 2~4 d 间,可溶性糖含量上升比例较大,并维持在同一较高范围内,处理第 5 天开始下降。经过方差分析可知,除处理第 5 天时,TR 和 CK 之间差异不显著,其他时期都达到极显著的差异水平。这与可溶性糖能提高作物抗逆性的特性有关。

2.4.2 开花期低温对水稻叶鞘可溶性蛋白的影响

图8 表明低温能提高水稻叶鞘内可溶性蛋白含量,随着处理时间延长,可溶性糖含量整体呈上升的规律。低温处理 1 d 时,2 个水稻品种的上升幅度都较小,方差分析结果表明差异不显著。LJ 11 从处理 2 d 开始,可溶性蛋白含量上升幅度较大,2~5 d 分别较 CK 增加了 9.92%、21.00%、25.45% 和 25.82%;方差分析结果表明处理 2~5 d,低温处理的可溶性蛋白含量都极显著高于 CK。LD 5 从处理 2 d 开始,可溶性蛋白上升幅度开始增大,2~5 d 分别较 CK 增加了 11.27%、19.00%、22.71% 和 23.63%;方差分析结果表明,处理 2 d 时,低温处理的可溶性蛋白含量显著高于 CK;低温第 3 天开始,处理的可溶性蛋白含量极显著高于 CK。整体来看,无论是室外 CK 还是室内低温处理,耐冷品种 LD 5 的可溶性蛋白含量都高于冷敏品种 LJ 11,这与其耐冷的特性相关。

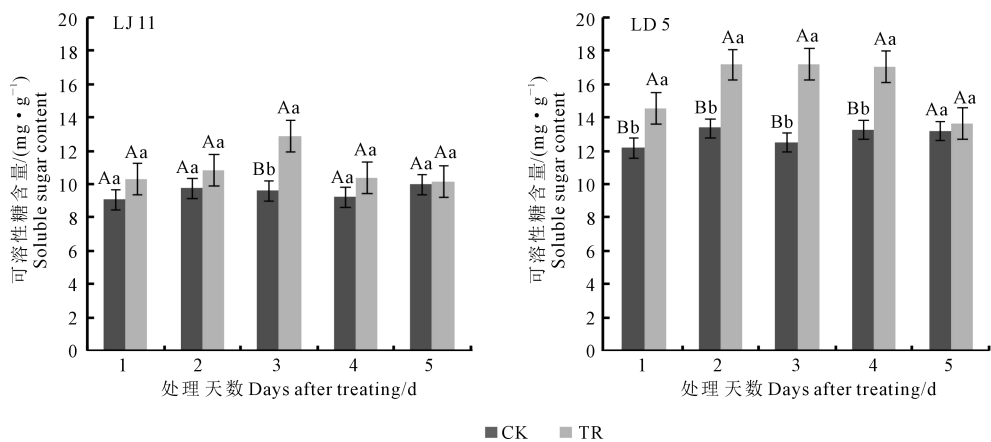


图 7 开花期低温对水稻叶鞘可溶性糖含量的影响

Fig.7 Effects of low temperature during flowering stage on soluble sugar content in rice leaf sheath

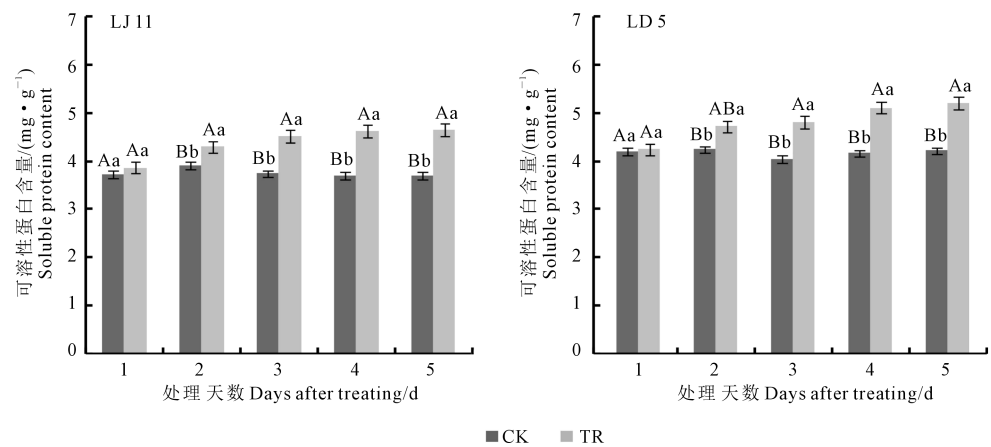


图 8 开花期低温对水稻叶鞘可溶性蛋白含量的影响

Fig.8 Effects of low temperature during flowering stage on soluble protein content in rice leaf sheath

3 讨 论

3.1 开花期低温对水稻生殖生长的影响

温度能限制农业生产发展^[16],是影响水稻生长发育的关键气象因素之一^[17],在生育期遭受低温,可引起植物体内生理代谢发生变化^[18]。同种作物的不同品种间耐冷性存在很大区别^[19],同品种不同低温持续时间和低温强度对作物结实率的影响也完全不同^[20]。如水稻生殖生长过程遇到低温,可导致发生障碍型冷害,引起幼穗分化生理机能发生紊乱,生殖生长活动受阻,结实率下降^[21]。叶昌荣等^[22]研究指出水稻孕穗期受到低温冷害后,花药缩小,花药内可育花粉数量减少,不育花粉数量增多,结实率下降。邓化冰^[11]等研究开花期低温对水稻

的影响,指出开花期低温胁迫使得水稻代谢过程遭到破坏,降低了花粉的生活力和可育性,导致水稻花粉萌发率显著降低,最终造成结实率下降。本研究结果与上述结论一致,开花期低温降低了水稻的花粉活力以及结实率,随着低温时间的延长,花粉活力降低越大;但不同品种之间存在明显的差异,耐冷品种 LD 5 和冷敏品种 LJ 11 对低温的应答不同,LD 5 下降的速率较慢,受到的伤害程度也相对较轻,这与赵国珍等^[23]的观点相同,他们指出冷胁迫可使水稻结实率显著降低,造成不同程度减产,但不同品种间存在较大差异。

3.2 开花期低温对水稻叶鞘生理性状的影响

多数研究表明低温影响作物逆境生理指标,比如可溶性物质含量^[12]、活性氧类物质含量^[24],膜透性物质含量^[13]、抗氧化酶系统^[25]等,在对水稻的研

究过程中,多数研究都集中在根系和叶片,对叶鞘的研究较少。此外,研究的受害时期以孕穗期居多,研究开花期的较少。本研究结果表明,开花期低温能够显著影响水稻叶鞘的生理性状。

3.2.1 开花期低温影响水稻叶鞘细胞膜抗性 本研究结果表明水稻开花期低温处理能够提高叶鞘内MDA含量、脯氨酸含量以及相对电导率。随着低温处理时间的延长,叶鞘内的MDA含量、脯氨酸含量以及相对电导率都呈逐渐增高的趋势,这与邓化冰等^[11]对水稻叶片的研究结果相似,其指出低温导致水稻叶片MDA含量和相对电导率显著增加,说明低温降低了植物体防御活性氧的酶促和非酶促保护系统能力,提高了自由基浓度,加剧了膜脂过氧化,导致膜结构破坏,质膜透性加大,电解质外渗,从而影响了叶片的生理生化机能,同时也指出耐冷品种能够相对保持较低的MDA和膜透性,使其膜结构及功能保持相对稳定,从而减轻了低温对水稻的伤害。另外,本研究结果还表明不同耐冷性水稻品种之间的差异较大,耐冷品种的脯氨酸含量高于冷敏品种,而MDA含量和相对电导率则低于冷敏品种,这些现象可能都是水稻叶鞘对低温抵御的反应。

3.2.2 开花期低温影响水稻叶鞘保护酶活性 邓化冰等研究指出开花期低温胁迫可导致水稻膜脂过氧化物含量迅速上升,随之体内的保护酶活性也产生变化,SOD、POD、CAT的活性呈先上升后降低的变化趋势^[24],保护酶维持较高的活性以尽量保护植株,减少低温带来的伤害。

本研究结果表明水稻开花期低温处理能够影响叶鞘保护酶活性,SOD、POD、CAT的活性呈先上升后降低的变化趋势。其中LD5的SOD活性总体表现出显著或极显著提高(1~4 d),随着处理时间增长,到处理5 d时,其活性与CK之间差异不显著;而LJ11的SOD活性仅在处理第3天时与CK之间差异显著,随后活性开始降低。LJ11和LD5的POD活性,从处理第1天开始就极显著提高,在处理第3天时达到最大值,随后开始下降。处理3 d是一个水稻叶鞘POD活性改变的临界时间,其开始下降就意味着低温造成不可逆的伤害。就CAT活性来看,LJ11响应迅速,自处理开始就极显著提高;而LD5则是处理第2天才开始极显著提高。整体

来看,低温可以导致水稻叶鞘SOD、POD、CAT活性提高,但不同品种之间存在明显差别,耐冷品种高于冷敏品种,耐冷品种SOD和CAT活性维持较高水平时间持续较长,这可能是其之所以耐冷的一个主要原因。李春燕等^[26]指出低温处理一段时间后,保护酶活性表现出持续下降的趋势,这与本研究的结果一致,同时李春燕等^[26]也表明这种持续下降的现象是由于低温对作物造成了不可恢复的伤害。就本研究结果而言,耐冷品种处理前期(1~2 d)SOD活性上升较快,中期(2~4 d)POD活性较高,后期(4~5 d)CAT活性较高,这也充分证明了SOD、POD和CAT三者协同作用可抵抗逆境伤害的观点。

3.2.3 开花期低温提高水稻叶鞘可溶性糖和可溶性蛋白含量 逆境条件下,植物为了减缓由胁迫造成的生理代谢不平衡,在细胞内大量累积一些小分子有机化合物,通过渗透调节来降低水势,以维持较高的渗透压,保证细胞的正常生理功能^[27]。可溶性糖和可溶性蛋白质是低温诱导的小分子溶质,这些物质可以参与渗透调节,并可能在维持植物蛋白质稳定方面起到重要作用^[27]。低温胁迫下可溶性糖和可溶性蛋白在植物体内会大量积累,可溶性糖通过某些糖代谢途径形成保护性物质,提高植物抵抗低温的能力^[13]。本研究结果表明,低温导致水稻叶鞘内可溶性物质含量增加,耐冷品种的可溶性糖和可溶性蛋白含量均高于冷敏品种,这与相关研究结果相似,刘祖琪等^[28]表明抗寒性强的植物体内的可溶性糖含量也相对较高。

4 结 论

1)开花期低温影响水稻生殖生长,可导致水稻花粉活力降低,同时还引起结实率降低;低温时间越长,受害程度越大,花粉活力和结实率降低的幅度越大。

2)开花期低温胁迫使得水稻叶鞘的生理性状发生改变,引起叶鞘MDA含量、脯氨酸含量和相对电导率等膜透性指标显著提高;同时低温诱导保护系统开启,叶鞘内SOD、POD、CAT活性都发生相应变化,3种保护酶协同作用清除过剩的自由基,防御或减缓低温的伤害;低温处理后,叶鞘内的可溶性糖和可溶性蛋白含量在一定时间内迅速增加,提高了水稻叶鞘抵御低温的能力。

3) 开花期低温处理后,耐冷品种比冷敏品种的花粉活力和结实率要高;耐冷品种的脯氨酸、可溶性糖、可溶性蛋白含量高于冷敏品种,而 MDA 含量和相对电导率低于冷敏品种;耐冷品种的保护酶活性也高于冷敏品种。

参 考 文 献:

[1] Alamamun E, Cantrill L C, Overall R L, et al. Mechanism of low-temperature-induced pollen failure in rice[J]. *Cell Biology International*, 2010,34(5):469-476.

[2] Almeida D M, Almadanim M C, Lourenço T, et al. Screening for abiotic stress tolerance in rice: salt, cold, and drought[J]. *Methods in Molecular Biology*, 2016,1398:155-182.

[3] Teixeira E I, Fischer G, Van Velthuizen H, et al. Global hot-spots of heat stress on agricultural crops due to climate change[J]. *Agric Forest Meteorol*, 2013,170:206-215.

[4] 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*, 2017,23(4):56-62.

[5] Cheng C, Yun K Y, Ressom H W, et al. An early response regulatory cluster induced by low temperature and hydrogen peroxide in seedlings of chilling-tolerant japonica rice[J]. *Bmc Genomics*, 2007, 8(1): 175-192.

[6] Oliver S N, Dennis E S, Dolferus R. ABA regulates apoplastic sugar transport and is a potential signal for cold-induced pollen sterility in rice[J]. *Plant & Cell Physiology*, 2007,48(9):1319-1330.

[7] 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.

[8] 邓化冰,车芳璐,肖应辉,等.开花期低温胁迫对水稻花粉性状及剑叶理化特性的影响[J].*应用生态学报*, 2011,22(1):66-72.

[9] 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*, 2016,32(11):1-7.

[10] 施大伟,张成军,陈国祥,等.低温对高产杂交稻抽穗期剑叶光合色素含量和抗氧化酶活性的影响[J].*生态与农村环境学报*, 2006,22(2):40-44.

[11] 邓化冰,王天顺,肖应辉,等.低温对开花期水稻颖花保护酶活性和过氧化物积累的影响[J].*华北农学报*, 2010,25(S2):62-67.

[12] Xiang H, Wang T, Zheng D, et al. ABA pretreatment enhances the chilling tolerance of a chilling-sensitive rice cultivar[J]. *Brazilian Journal of Botany*, 2017,40(4):853-860.

[13] 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.

[14] 李合生,孙群,赵世杰,等.植物生理生化试验原理和技术[M].北京:高等教育出版社,2000:167-169;184-185.

[15] 张宪政.作物生理研究法[M].北京:农业出版社,1992:201-202.

[16] 刘祖琪,张石城.植物抗寒分子生物学研究进展[J].*南京农业大学学报*, 1993,16(1):113-120.

[17] Aakash C, Angelica L, Björn O, et al. Global expression profiling of low temperature induced genes in the chilling tolerant Japonica Rice Jumli Marshi[J]. *Plos One*, 2013,8(12):e81729.

[18] Howell K A, Narsai R, Carroll A, et al. Mapping metabolic and transcript temporal switches during germination in rice highlights specific transcription factors and the role of RNA instability in the germination process[J]. *Plant Physiology*, 2009,149(2):961-980.

[19] Anderson M D, Prasad T K, Martin B A, et al. Differential gene expression in chilling-acclimated maize seedlings and evidence for the involvement of abscisic acid in chilling tolerance[J]. *Plant Physiology*, 1994,105(1):331.

[20] 王立志,项洪涛,王连敏,等.不同水稻品种对孕穗期低温的敏感性分析[J].*黑龙江农业科学*, 2014,(9):14-17.

[21] 王连敏.寒地水稻耐冷基础的研究(II):小孢子阶段低温对水稻结实的影响[J].*中国农业气象*, 1997,18(4):10-21.

[22] 叶昌荣,戴陆园,王建军,等.低温冷害影响水稻结实率的要因分析[J].*西南农业大学学报*, 2000,22(4):307-309.

[23] 赵国珍, Yang S J, Yea J D, 等. 冷水胁迫对云南粳稻育成品种农艺性状的影响[J].*云南农业大学学报*, 2010,25(2):158-165.

[24] 邓化冰,史建成,肖应辉,等.开花期低温胁迫对水稻剑叶保护酶活性和膜透性的影响[J].*湖南农业大学学报(自然科学版)*, 2011,37(6):581-585.

[25] 刘涛,何霞红,李成云,等.不同低温处理对元阳梯田传统水稻品种孕穗期保护酶活性的影响[J].*分子植物育种*, 2014, 12(3): 525-529.

[26] 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.

[27] 赵江涛,李晓峰,李航,等.可溶性糖在高等植物代谢调节中的生理作用[J].*安徽农业科学*, 2006,34(24):6423-6425.

[28] 刘祖琪,张石城.植物抗性生理学[M].北京:中国农业出版社, 1994,43-44.