

水稻耐冷性遗传及基因定位研究概况与展望

韩龙植<sup>1</sup> 高熙宗<sup>2,3</sup> 朴钟泽<sup>4</sup>

(<sup>1</sup> 中国农业科学院 作物品种资源研究所, 北京 100081; <sup>2</sup> 汉城大学校 农业生命科学大学 农学科, 韩国 水原 441-744; <sup>3</sup> 汉城大学校 农业生命科学大学 分子遗传育种研究中心, 韩国 水原 441-744; <sup>4</sup> 上海市农业科学院 作物育种栽培研究所, 上海 201106)

Status and Prospects of Genetic and QTLs Analysis for Cold Tolerance in Rice

HAN Long-zhi<sup>1</sup>, KOH Hee-jeong<sup>2,3</sup>, PIAO Zhong-ze<sup>4</sup>

(<sup>1</sup> Institute of Crop Germplasm Resources, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081, China; <sup>2</sup> School of Plant Science, College of Agriculture & Life Science, Seoul National University, Suwon 441-744, Korea; <sup>3</sup> Center for Plant Molecular Genetics and Breeding Research, College of Agriculture & Life Science, Seoul National University, Suwon 441-744, Korea; <sup>4</sup> Institute of Crop Breeding and Cultivation, Shanghai Academy of Agricultural Sciences, Shanghai 201106, China)

**Abstract** Genetic research on germinability at low temperature, cold tolerance at seedling, booting and flowering stage in rice, and recently expounded progress on quantitative traits loci (QTLs) analysis for cold tolerance in rice were reviewed. Research direction on cold tolerance of rice in the future was suggested.

**Key words**: rice; cold tolerance; genetics; quantitative trait locus

**摘 要** 综述了水稻低温发芽力、幼苗期、孕穗期和开花期耐冷性等遗传研究概况和近年来在水稻耐冷性数量性状基因定位 (QTLs) 研究方面所取得的进展, 并展望了今后的水稻耐冷性研究方向。

**关键词**: 水稻; 耐冷性; 遗传; 数量性状位点

中图分类号: Q943; S511.034 文献标识码: A 文章编号: 1001-7216 (2002) 02-0193-06

所谓冷害就是指作物在它生长所需的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害现象。水稻尽管在最低温度 810℃、最高温度 4050℃ 范围内能够维持生长, 但水稻生长所需的适宜温度为 1518℃ 至 3033℃, 粳稻和籼稻分别在 15℃ 和 18℃ 以下就发生冷害。目前水稻从南纬 34° 的南美洲大西洋沿岸至北纬 53°27' 的黑龙江漠河、从平原至海拔 2700 m 范围内广泛栽培, 冷害普遍发生在高纬度亚寒带地区与热带和亚热带高海拔地区。据统计, 我国东北三省、韩国北部和日本北海道等地区平均 34 年就发生一次较大的冷害, 小的冷害频繁发生, 从而严重影响水稻生产的稳定与发展。水稻从种子发芽到成熟的整个生长发育期间都在发生低温冷害, 具体表现为种子发芽不良、生育受抑制和拖延、减数分裂期和花粉形成期低温引起不育、开花期的拖延和授精不良、结实率下降等。根据水稻各个生育期所发生的冷害特点, 水稻耐冷性可分为低温发芽力、幼苗低温生长力、幼苗赤枯程度、低温发根力、低温发蘖力、低温养分吸收能力、低温开花能力、低温出穗延迟率、幼穗分化期耐冷性、孕穗期和开花期耐冷性、成熟期耐冷性等。对于水稻耐冷性研究, 最早日本从 20 世纪 30 年代开始就着手研究<sup>[1]</sup>, 美国 California、菲律宾 IRRI、韩国和中国等国家和地区直到 6070 年代才引起重视。经几十年的研究, 在水稻耐冷性遗传理论研究方面已取得较大成绩, 近年又随着分子生物学的迅速发展, 水稻耐冷性状基因定位方面的研究结果相继也有一些报道。并且, 通过耐冷稻种资源的筛选与育种途径, 把生产上应用的水稻品种的耐冷性不断进行改良和更新。但目前低温冷害仍然是影响亚寒带地区与热带和亚热带高海拔地区水稻生产的主要危害之一, 我国因低温冷害使稻谷每年减产 3050 亿 kg<sup>[2]</sup>。因此, 在继续加强水稻耐冷性品种资源筛选和育种研究的同时, 深入开展水稻耐冷性基础理论研究, 这

将为水稻耐冷性品种选育提供更丰富而可靠的理论依据。本文在详细综述水稻耐冷性遗传及基因定位研究概况的基础上, 对今后的研究提出了展望和建议, 以供水稻耐冷性的深入研究作参考。

1 水稻耐冷性遗传研究

1.1 低温发芽力

低温发芽力一般指在 1315℃ 低温下 36 d 后的发芽势<sup>[1]</sup>, 或用 14℃ ± 1℃ 低温下测定的发芽率与 32℃ ± 1℃ 常温下测定的发芽率的相对比值来表示<sup>[1]</sup>。Sasaki (1974)<sup>[3]</sup>将低温下与常温下的发芽率相对比值作为低温发芽力指标, 利用 Iburiwase × Hokkai 95 杂交后代研究结果表明, F<sub>2</sub> 和 F<sub>3</sub> 代群体低温发芽力接近正态分布的连续分布, 在 F<sub>2</sub> 代虽然遗传力较低, 但在 F<sub>3</sub> 代表现为较高的遗传力。进一步研究表明, 在低于 15℃ 的低温下, 粳稻品种的低温发芽力由 4 个基因所控制, 分别与 *wx* (I) *d-2* (II) *d-6* (IV) *I-Bf* 等标记基因相连锁<sup>[1]</sup>。Jun 等<sup>[5]</sup>研究指出, 低温发芽力主要由基因累加效应所控制, 在 F<sub>2</sub> 代呈连续分布, 其平均值偏向于低温发芽力较高的亲本。Kang 等<sup>[6]</sup>利用屯内稻等 10 个水稻品种研究结果表明, 在室内 13℃ 恒温下的低温发芽系数与田间自然条件旱直播下的发芽系数呈高度相关 (*r* = 0.5111 \*\*), 还有一些研究表明, 低温发芽力与稃尖色相互独立, 而与芒的有无无

收稿日期 2001-05-14, 修改稿收到日期 2002-01-21。  
基金项目: 国家自然科学基金资助项目 (30070421); 韩国科学财团资助项目 (981-0601-001-2); 国家“十五”科技攻关计划资助项目 (2001BA511B)。  
第一作者简介: 韩龙植 (1962 - ), 男, 博士, 副研究员。

见遗传相关<sup>[7]</sup>或相互独立<sup>[8]</sup>。

### 1.2 幼苗期耐冷性

水稻幼苗期耐冷性鉴定方法有:将在常温下生长的 34 叶龄秧苗放置在 13℃ 低温 23 cm 深的冷水池里,处理 10 d<sup>[9]</sup>,或在 512℃ 低温下,处理 27 d 后,根据幼苗的赤枯程度 (0~9) 来评价耐冷性程度<sup>[9,10]</sup>。粳稻 3 叶期在 10℃/6℃ (昼/夜) 低温下,连续处理 7 d,或 6 叶期在同样低温下连续处理 5 d 后,以幼苗卷叶程度来评价耐冷性的粳稻幼苗耐冷性鉴定<sup>[11]</sup>等。

研究表明,在低温条件下幼苗的赤枯现象是由于低温导致呼吸相关酶活性和呼吸基质供给量的减少,水分和养分的吸收受阻所引起的叶绿素形成变缓慢,已经形成的叶绿素被分解等原因所致<sup>[12]</sup>。Chung<sup>[13]</sup>利用 Shionai 20 与耐冷性弱的品种间杂交获得的 4 个组合研究结果表明,F<sub>2</sub> 群体的幼苗期耐冷性表现为以双亲中间值为中心的接近正态分布的连续分布;Li 和 Rutger<sup>[14]</sup>研究指出,在低温下 F<sub>1</sub> 和 F<sub>2</sub> 代水稻幼苗长势呈显性和超显性,可能受 45 对基因的控制,并且低温下幼苗生长势的遗传力为中等 (57% 和 70%),受基因累加效应和基因累加互作效应的控制。还有研究表明,幼苗早期生育的耐冷性受细胞质的影响较大<sup>[15]</sup>;在 5℃ 低温下,处理 34 d 时,叶色分离比例为 3:1,受单基因控制<sup>[9]</sup>;在 10℃ 条件下处理 5 d,幼苗期耐冷性分离比例为 3:1,耐冷性为完全显性<sup>[9]</sup>;Kwak (1980) 用 12℃ 冷水处理时,分离比例为 3:1,耐冷性为显性 (*Cts1*)。利用 6 个粳粳杂交组合,3 叶期在 10℃/6℃ (昼/夜) 低温下,处理 7 d 的卷叶程度分离比例为 15:1,均由 2 对重复基因所控制,耐冷性为完全显性<sup>[16]</sup>;低温下幼苗期黄化现象是由 *chs1*、*chs2* 和 *chs3* 等 3 个基因所控制<sup>[17]</sup>;利用早粳品种 3 叶期在 6℃ 下处理 48 h,其耐冷性均由 1 对显性基因所控制<sup>[18]</sup>。在平均自然气温为 12.416.4℃ 和 14℃ 的人工气候箱内鉴定的水稻幼苗期耐冷性表现为以双亲中间值为中心或稍稍倾向于强耐冷性亲本的连续分布<sup>[19]</sup>。三系杂交稻苗期耐冷性倾向于不育系,受父本影响较小<sup>[2]</sup>。以上有些不一致的研究结果,可能是由于试验所利用的低温处理条件和耐冷性评价标准以及试验材料耐冷性程度不同所致。

### 1.3 孕穗期耐冷性

水稻孕穗期耐冷性一般用低温处理下的结实率或空瘪率来表示。其鉴定方法有:将冷水均匀地流灌水稻全生育期的长期冷水灌溉;从早熟品种的幼穗分化期处理至晚熟品种抽穗期 (3040 d) 的中期冷水灌溉<sup>[20,21]</sup>;减数分裂期前后用 1516℃ 的 30 cm 深冷水处理 57 d 的短期深冷水处理<sup>[22]</sup>;从插秧后 25 d 起,用 1720℃ 冷水 (深度 510 cm) 处理至成熟期<sup>[8]</sup>。还有利用高海拔地区自然低温 (17.520.1℃,云南) 下的耐冷鉴定,仅在水稻冷敏感期用 18℃ 冷水串流灌溉的地下深冷水串流灌溉鉴定;用温度控温装置,使冷水温度保持在 19℃ ± 2℃ 的恒温冷水循环灌溉鉴定;在孕穗期用 15℃ 冷水处理 67 d 的短期深冷水鉴定<sup>[23]</sup>;当幼穗长度 1 cm 左右时,放置在 20 cm 深水槽内,用 19℃ ± 0.5℃ 冷水处理至见穗为止的短期冷水鉴定<sup>[24]</sup>;孕穗期在冷凉深水槽用 14.5℃ ± 0.2℃ 冷水进行短期处理<sup>[25]</sup>等。

经研究表明,在低世代 (Somewake Aomori 5 组合 F<sub>2</sub> 和 F<sub>3</sub> 代) 水稻耐冷性表现为较高的狭义遗传力 (0.639, 0.835);

耐冷性与 *gl* 和 *Sp* 连锁群相互独立,与属 *Pl* 连锁群的 *Rp* 基因和所属连锁群还未弄清的芒基因 *An* 相连锁;由具有基因累加效应的 57 对显性基因所控制<sup>[26]</sup>。对 Somewake 与由 Nagao 和 Takahashi 育成的具有标记基因的 6 个测验种杂交获得的 F<sub>3</sub> 代进行 8 个连锁群的连锁分析表明,水稻耐冷性与 *d2* (II) *gh* (VI) *nl* (IX) *bc* (XI) 相连锁,由 4 个以上主效基因所控制<sup>[27]</sup>。水稻耐冷性与位于 9 个连锁群的 20 个标记基因有着连锁关系<sup>[28]</sup>;在低温处理下水稻 F<sub>2</sub> 不育率呈连续分布,耐冷性与 *Pr* (II) *Rc* (IV) *bc* (VI) 和 *Hg* (VII) 相连锁,最少由 6 个主效基因所控制<sup>[29]</sup>。小山田等 (1968) 对从 Somewake 获得的中间亲本材料进行遗传分析结果表明,水稻耐冷性受多基因控制;齐藤等 (1968) 利用 F<sub>2</sub> 与 F<sub>3</sub> 的相关、亲子回归和耐冷性选拔所获得的遗传进度来估算出耐冷性遗传力结果,比 Toriyama 和 Futsuhara<sup>[26]</sup> 估算出的遗传力低;Shibuya (1973) 研究指出,在日本东北地区栽培的耐冷性水稻品种都具有对雄性核不育 (GMS) 起恢复作用的 MS-4 基因。戴陆圆等利用日本晴与昆明小白谷配制的杂交后代研究结果表明,昆明小白谷的耐冷性有效因子为 3 对;利用昆明小白谷与十和田配制的杂交后代研究结果表明,12 对主效基因参与调控结实率性状<sup>[30]</sup>;曾亚文等<sup>[31]</sup>利用昆明小白谷与大理早粳配制的杂种后代研究结果表明,粳粳杂种结实率可能受 12 对基因所控制,其中 1 对主效基因控制着耐冷基因的表达,不同稻作区不同世代育性分布规律的总趋势表现为基本一致,即随着世代的增加,耐冷主效基因有累加趋势,而耐冷主效基因和微效基因表达上有一些差异。

### 1.4 开花期耐冷性

水稻开花期耐冷性鉴定方法有:从抽穗期开始,在 15-17℃ 低温下处理 10 d 的开花授粉期障碍型冷害鉴定<sup>[32]</sup>;开花期在 21℃/21℃ (昼/夜) 低温下,处理 5 d<sup>[33]</sup>的方法等。经研究表明,F<sub>2</sub> 代分离群体的开花期耐冷性 (结实率) 呈连续分布,F<sub>2</sub> 代开花期耐冷性选择效果较高<sup>[33]</sup>;三系杂交稻始穗期、灌浆期耐冷性倾向于不育系,受父本影响较小<sup>[2]</sup>。

### 1.5 耐冷性双列杂交遗传分析

双列杂交分析是在数量性状遗传研究中较常用的方法。为了弄清水稻耐冷性的遗传规律,一些学者就运用双列杂交分析方法探讨了水稻耐冷性的遗传现象。Lee<sup>[7]</sup>研究认为,低温发芽能力是显性度小,具有基因累加效应的数量性状,非等位基因间的互作较小,在低温发芽能力强的品种中具有较多的隐性基因,而在低温发芽能力较弱的品种中具有较多的显性基因。Kang 等<sup>[6]</sup>利用 6 个亲本的双列杂交分析结果表明,6 个亲本都表现为母本效应,低温发芽力高的亲本表现隐性效应,而低温发芽能力低的亲本则表现显性效应。Kim 和 Choi<sup>[8]</sup>研究报道,在冷水处理条件下,抽穗期延迟率、秆长缩短率、穗伸出度、初期生长率等耐冷性状 F<sub>1</sub> 杂种优势为 31%~43%,其优势方向为出穗延迟、秆长和穗伸出度收缩程度轻、初期植株生长影响较少,并且越是异型结合的基因型则对低温的抵抗力就越强,控制秆长缩短率的非等位基因间不存在互作,而控制抽穗天数、秆长、株高伸长率和穗伸出度的非等位基因之间存在互作;抽穗期和抽穗延迟率呈超显性,而其他耐冷性状呈部分显性。Kaw 等<sup>[34,35]</sup>研究指出,在冷水处理下,幼苗的赤枯程度、抽穗天数、秆长、穗长、穗粒数和结实率主要受基因累加效应的影响;其一般配合力与亲本

自身的耐冷性有着密切相关,而特殊配合力与杂交组合的耐冷性程度没有明显的相关关系。 $F_2$  分离群体耐冷性与对照相比较,在冷水处理条件下表现为更大的表现型变异,一般配合力和特殊配合力因环境而有所不同<sup>[6]</sup>。Han 和 Koh<sup>[7,38]</sup> 研究表明,在冷水条件下的分蘖期和孕穗期生物干物重和作物生长速度与亲本自身的性状值呈显著的正相关;株高、秆长和秆长的缩短率具有较高的狭义遗传力(0.7290.744),而株高缩短率、作物生长速度、生物干物重及其减少率以及穗数减少率具有较低的狭义遗传力(0.0480.478);利用 RAPD 标记所计算出的亲本间遗传类似性与  $F_1$  生物干物重及其杂种优势、生物干物重减少率及其杂种优势有着显著的负相关,而与结实率及其杂种优势、结实率的降低率及其杂种优势有着显著的正相关。曾亚文等<sup>[9]</sup> 研究指出,不同稻作区亲本品种及其杂交组合的主要经济性状及其一般配合力(GCA)和特殊配合力(SCA)存在明显差异,但结实率则相反。

### 1.6 耐冷性性状间相关关系

水稻耐冷性性状间的相关性研究目的就是耐冷性状的相关关系有效地利用于相关耐冷性的间接选择。Li (1981) 研究表明,低温发芽力与成熟期耐冷性(0.372\*\*)、幼苗期耐冷性与成熟期耐冷性(0.328\*\*)、插秧期耐冷性与开花期耐冷性(0.326\*)有着显著的正相关。幼苗期低温反应与生育中后期的低温反应有着密切的正相关<sup>[1]</sup>,低温下幼苗活力与早熟性和大粒种有着密切相关<sup>[2]</sup>。李太贵(1981) 研究报道,芽期的耐冷性与苗期和开花期的耐冷性呈极显著正相关,其相关系数分别为 0.439\*\* 和 0.372\*\* ;Wu (1978,1981) 研究表明,出穗延迟率与减数分裂期耐冷性有着显著的负相关(-0.561\*),出穗期耐冷性与减数分裂期耐冷性有着显著的正相关(0.640\*\*)。利用籼稻和粳稻品种进行各个生育时期耐冷性相关分析结果,未见明显的规律性<sup>[40,41]</sup>。近藤(1952) 认为籼稻和粳稻障碍型耐冷性与长期冷水灌溉下的田间耐冷性有着密切相关;Kang 等<sup>[6]</sup> 认为在冷水处理下  $F_2$  代结实率与秆长有着较高的正相关( $r = 0.261^*$ )。利用两个籼粳交后代  $F_3$  系统研究结果表明,幼苗期耐冷性(赤枯程度)与低温下的分蘖期耐冷性呈显著的正相关(0.2925\*、0.3047\*),又与低温下的结实率呈显著的正相关(0.3016\*、0.4345\*)<sup>[42]</sup>。减数分裂期、出穗期、幼苗期、生育抑制等各个生育期耐冷性性状间未见明显的相关关系<sup>[43]</sup>。昆明小白谷/大理早粳  $F_3$  和  $F_4$  分离群体在不同稻作区每穗粒数、总粒数与结实率均呈极显著的正相关<sup>[44]</sup>;杂交稻的耐冷性与恢复系呈显著的正相关<sup>[45]</sup>。

对耐冷性与花器性状的相关性研究结果表明,低温下水稻不育率与柱头上的发芽花粉粒数有着密切相关<sup>[46,29]</sup>,水稻品种间存在明显的花药和柱头长度差异,花药花粉粒数与花药长度呈极显著正相关(0.936\*\*)。 $F_3$  耐冷性与  $F_2$  花药长度有着密切正相关<sup>[47,48]</sup>。花药花粉粒数、充实花粉粒数和结实率与花药长度有着显著的正相关,花药长度可作为耐冷性强弱的选择指标;杂种后代  $F_4$  花药长度与  $F_5$  平均不育系数的相关程度比  $F_3$  花药长度与  $F_4$  平均不育系数的相关程度、 $F_2$  花药长度与  $F_3$  平均不育系数的相关程度更为密切;从  $F_4$  开始对花药长度进行纯系选拔较有效<sup>[49]</sup>。花药长度与花药内的总花粉粒数呈极显著的正相关(0.831\*\*)、花药长度和

花药内的可育花粉数与耐冷性呈极显著正相关(0.853\*\*、0.915\*\*),花粉大小与耐冷性呈显著的正相关(0.750\*\*) <sup>[50,51]</sup>。

还有一些研究表明,在冷水处理下水稻生物干物重、作物生长速率(CGR)与出穗天数呈显著负相关,而与秆长、穗数和穗伸出度呈显著正相关;生物干物重的冷水反应(冷水区与对照区耐冷性性状的相对比值,CRI)与秆长和穗伸出度呈显著正相关,而与出穗天数的 CRI 呈显著负相关。CGR、秆长、穗粒数、结实率和穗伸出度的 CRI 与出穗天数呈显著负相关,结实率的 CRI 与秆长、穗长和穗粒数呈显著负相关<sup>[9]</sup>。11℃低温下,处理 1 d 或 2 d,水稻再生茎与结实率呈极显著正相关(0.872\*\*、0.865\*\*),低温再生茎重可作为粳稻耐冷评价指标<sup>[52]</sup>。耐冷稻种在冷害条件下颖壳变窄,花药大小相对稳定,结实率较高,花药长短与结实率呈负相关或极显著负相关;而极弱耐冷品种(十和田)则呈极显著正相关<sup>[9]</sup>。

### 1.7 水稻耐冷性选择效果

水稻耐冷性选择效果是育种工作者在实际育种研究中非常关注的问题。为了获得在实际育种中能够有效地被利用的具有较高选择效果的耐冷选拔指标,一些研究者进行了在低温条件下的有关耐冷性状的选择效果分析。研究表明,在低世代选择低温发芽力较高的个体,其当代表现为幼苗初期生育良好,初期发根能力较强;又表现为出穗期较早,穗数少,腹白率高,米质良好的特性,并且株型和倒伏性并不差,产量也不下降<sup>[3,4]</sup>。在  $F_3$  代(Somewake×Aomori 5 组合)选择孕穗期耐冷性强的系统,其下一代表现为秆长,穗大,蘖少,而选择孕穗期耐冷性弱的系统,其下一代则表现为秆短,穗小,蘖多<sup>[6,53]</sup>。在  $F_3$ 、 $F_4$  代进行孕穗期耐冷性选拔,其选择效果较高,并且对系统的选择效果比对个体的选择效果更佳,在  $F_4$  选拔获得的系统群与未选拔的系统群相比较,虽然未见产量差异,但秆和穗表现较长,穗数见少<sup>[54]</sup>。水稻出穗期越早,秆越长,穗粒数越多,其孕穗期耐冷性就越强;在  $F_2$  代孕穗期耐冷性具有较高的遗传力(realized heritability)(0.53),并有较高的选择效果,对低温不育的选拔效率为-9.4%<sup>[55]</sup>。Sasaki (1980) 研究指出, $F_3$  代的孕穗期耐冷性选择效果比在  $F_2$  代选择更佳。籼粳杂交  $F_2$  代中表现耐冷的类型中包含籽粒较长,稃毛较少的偏粳类型,因此通过籼粳杂交途径来改良籼稻品种的苗期耐冷性具有可行性<sup>[6]</sup>。利用两个籼粳交后代(密阳 23 Tong 88-7、密阳 233 / TR22183),以自然低温下水稻幼苗期耐冷性(赤枯程度)为依据,在  $F_3$  代向耐冷性强弱两个极端方向选择结果表明,幼苗期耐冷性强的系统比幼苗期耐冷性弱的系统在低温下表现为更强的分蘖期耐冷性(叶赤枯度)和孕穗期耐冷性(结实率),并且表现为更高的产量和品质<sup>[9]</sup>,由此认为通过幼苗期耐冷性来间接选择分蘖期和孕穗期耐冷性具有一定的可行性。籼粳杂种后代在温凉粳稻区粳型性状发生变异的同时,伴随着耐冷基因的累加,而在籼粳交错区和籼稻区则有利于粳型性状的遗传分化<sup>[44]</sup>。以上研究结果,可有效地应用于水稻育种,具有重要的指导意义。

## 2 水稻耐冷性 QTLs 分析

近十年来,利用分子生物学方法的水稻耐冷性研究进展

较快。研究表明,在 56℃ 条件下水稻幼苗期耐冷性与 RC167 和 RC235 mRNA 有着密切相关<sup>[56,57]</sup>。Le 和 Kiyoharu<sup>[56]</sup>以日本晴和 IR36 为试验材料,在 3 叶期 6℃ 和 25℃ 温度下处理并分离出 pBC121、pBC442、pBC591、pBC601 等 4 种 cDNA,并指出低温下这些 cDNA 在耐冷性强的日本晴中积累较多。利用两个籼粳杂交组合 F<sub>3</sub> 系统进行幼苗活力 QTL 分析结果表明,控制 18℃ 下幼苗活力的 QTL 基因分别位于 1、3、5、9 染色体上,而 25℃ 下幼苗活力的 QTL 基因位于 1、3 染色体上<sup>[58]</sup>。在 18℃ 低温下,控制幼苗生长的 QTL 基因位于 1 和 3 染色体上<sup>[58]</sup>;在 18℃ 低温下,控制幼苗生长的 QTL 基因位于 5 染色体上<sup>[60]</sup>。利用 DH 群体,对在 610℃ 低温下的水稻苗期耐冷性进行 QTL 分析结果表明,在 1、2、3、4 染色体上分别检测到与苗期耐冷性有关的 4 个 QTLs<sup>[61]</sup>。对由南京 11 巴拉拉组合 F<sub>1</sub> 花药培养获得的 DH 群体进行芽期耐冷性基因定位研究表明,在 7 染色体上的 G379b- RG4 区间存在与耐冷性有关的基因 (Ct57)<sup>[62]</sup>。Li<sup>[63,64]</sup>利用籼粳稻杂种,运用 RFLP 标记定位了 3 个与低温敏感不育性有关的 QTL。Saito<sup>[65]</sup>以日本水稻品种 Norin-PL8 为耐冷亲本,在 3、4 染色体上找到与孕穗期耐冷性有关的 QTLs;Kato (1997) 也在 1、3、4、6、10、11 染色体上找到与水稻孕穗期耐冷性有关的 QTLs。叶昌荣等<sup>[66]</sup>利用 55 个 RFLP 探针,对农林 20 冲腿组合 F<sub>3</sub> 系统在 19℃ 冷水处理下进行孕穗期耐冷性 QTL 分析结果表明,其 QTL 主要分布在 1、3、4、5、6、7、8、10 和 12 染色体上,在 3 和 7 染色体上具有较大的 QTL。低温发芽力、幼苗低温生长能力、幼芽低温抵抗性和幼苗期耐冷性都表现为数量性状,而控制这些耐冷性的 QTLs 表现不一致,即控制低温发芽力的 QTLs 主要分布在 5、6、7 染色体上;控制幼苗低温生长能力的 QTLs 主要分布在 1、3、7 染色体上;控制幼芽低温抵抗性的 QTLs 主要分布在 1、8、12 染色体上;控制幼苗期耐冷性的 QTLs 主要分布在 1、8 染色体上<sup>[67]</sup>。利用 98 个微卫星标记 (microsatellite marker) 对 Milyang 23 Stejaree 45 组合的 RILs (F<sub>8</sub>, 175 个系统) 进行耐冷性状的 QTL 分析结果,在 1、12 染色体上找到与穗伸出度相关的耐冷性 QTL 各 1 个;在 5 染色体上找到与秆长缩短率相关的 QTL 1 个;在 12 染色体上找到与结实率和颖花数减少率相关的 QTL 各 1 个;在 11 染色体上找到与低温发芽率相关的耐冷性 QTL 1 个;在 6 染色体上找到与低温出芽率相关的 QTL 1 个<sup>[68]</sup>。

### 3 展望与建议

(1) 水稻耐冷性是较复杂的数量性状,在各生育时期表现出不同的冷害反应,并且各生长器官对低温的抵抗反应以及对整个植株体生长发育的影响程度也不一样。根系作为吸收养分的主要营养器官,其生长因温度条件不同而有着明显的差异,根系生长的发达与否直接影响到水稻生长发育的好坏。因此,在低温条件下发根能力和养分吸收能力是评价水稻耐冷性的重要指标。但至今对水稻耐冷性研究局限于地上部的研究,而对地下部根系的研究因各种条件的限制开展得极少,应该引起关注和重视。

(2) 至今提出的低温下发芽力、幼苗赤枯程度、卷叶程度、花药长度、再生茎重、不育指数、结实率等水稻耐冷性评价指标,除个别指标外,多数指标的遗传研究基本停留在品种和杂交后代遗传变异分析和与包括结实率在内的有关耐

冷农艺性状的相关分析上,而对这些指标在实际育种中即在杂交后代中的选择效果的探讨甚少。为了使各种耐冷指标能够有效地应用于实际水稻耐冷育种当中,今后要深入探讨在杂交后代中各种耐冷指标的直接选择效果及其对不育指数和结实率以及其他耐冷性状所产生的间接选择效果。

(3) 因生态气候条件不同,水稻耐冷性类型也不一样。Heu 和 Ham<sup>[69]</sup>根据生态气候条件和冷害发生的特点,将水稻耐冷性分为北海道型、水原型、台北一季稻型、台北二季稻型、热带高岭地型和孟加拉国型等 6 大类,并指出因各地区生态气候条件不同,当地所需的水稻品种耐冷性类型也就不一样。我国东北地区耐冷性是水稻生育初期和后期平均最低温度低于 17℃,是生育中期平均最低温度超过 17℃ 的北海道类型,而南方高海拔地区水稻耐冷性是整个生育时期始终有低温危害的热带高岭地类型。因此,在东北地区表现耐冷性较强的水稻品种未必在南方高海拔地区仍表现较强的耐冷性。来自不同生态区的水稻耐冷基因源所具有的耐冷主效基因不一样的可能性较大,应该分别进行其耐冷基因的定位研究。

(4) 通过籼粳交的常规育种和三系、两系杂交稻育种是实现高产或超高产的有效途径。但目前推广应用的籼粳交常规籼稻品种和杂交籼稻组合虽然产量高,株型好,抗病性强,但耐冷性较弱,在亚寒带与温带、亚热带和热带高海拔地区栽培时,受低温冷害的危险性较大<sup>[60]</sup>,因此,其栽培范围受到较大限制。目前早春低温和连续阴雨等不良天气所造成的烂秧现象是造成我国南方常规籼稻和杂交籼稻减产的主要因素之一<sup>[8,44,70]</sup>。若要稳定和大力发展具有较高增产潜力的籼粳交水稻品种,提高其耐冷性是亟待要攻克的主要育种目标之一。今后要加强籼粳交后代耐冷性、杂种一代耐冷性与恢复系和不育系的关系、耐冷性配合力、杂交稻耐冷指标等遗传研究,为耐冷籼粳交水稻育种提供可靠的理论依据。

(5) 随着分子生物学的快速发展,水稻耐冷性 QTLs 分析有了较大进展,但至今主要集中于粳稻耐冷基因源的耐冷基因定位研究,而对野生稻和籼稻耐冷基因的定位研究至今未见报道。研究表明,野生稻当中含有丰富的耐冷基因。在极端最低温度 -8.5℃ 下,东乡野生稻近地表的茎秆及地表以下的茎节仍保持旺盛的生命力<sup>[71]</sup>,东乡野生稻苗期耐冷性强于粳稻品种,在日平均气温为 16.9℃、14.9℃、16.0℃ 的连续 3 d 自然低温下仍表现出 70% 以上的结实率<sup>[72]</sup>。籼稻品种的耐冷性一般明显弱于粳稻品种<sup>[61,73]</sup>,但不能排除籼稻所具有的有些耐冷基因的效应比粳稻耐冷基因的效应更强的可能性。籼稻中也有耐冷性较强的水稻品种。如籼稻品种 China1039 在冷水处理条件下表现较强的生长能力,不比粳稻品种逊色<sup>[66,37]</sup>。今后要在加强野生稻和籼稻耐冷基因源发掘的同时,积极开展野生稻和籼稻耐冷基因的定位研究,弄清其耐冷基因在染色体上的具体位点,一方面为耐冷基因的克隆与转基因提供素材,另一方面将与耐冷性密切相连锁的分子标记提供于分子标记辅助选择育种,以提高水稻耐冷性育种效率。

### 参考文献:

1 Nishiyama I. Effects of temperature on the vegetative growth of rice

- plants. In : Proceedings of the Symposium on Climate and Rice. Manila :IRRI, 1976. 159 - 185.
- 2 Liu J F (刘建丰), Chen L Y (徐立云). Status and prospects of cold tolerance in rice. *Crop Res* (作物研究), 1996, 10 (2): 41 - 43. (in Chinese)
  - 3 Sasaki T. Studies on breeding for germinability at low temperature of rice varieties adapted to direct sowing cultivation in flooded paddy field in cool region. *Bull Hokkaido Pref Agric Experi Station*, 1974, 24 : 1 - 90.
  - 4 Sasaki T, Honma H. Studies on breeding for germinability at low temperature of rice varieties adapted to direct sowing cultivation in flooded paddy field in cool region. VI. Effectiveness of individual selection for germinability at low temperature on some agronomic characters in early segregating generations. *Japan J Breeding*, 1977, 27 (2): 105 - 115.
  - 5 Jun B T, Kim J I, Cho S Y. Studies on the inheritance of quantitative characters in rice. VIII. Analysis on the low temperature germination in diallel cross of F<sub>2</sub> generation. *Korean J Breeding*, 1987, 19 (3): 240 - 244. (in Korean with English abstract)
  - 6 Kang J R, Kim H Y, Lim S J, Ko M S. Genetic analysis on low temperature germinability of rice seeds. *Korean J Breeding*, 1996, 41 (Suppl 1): 12 - 13. (in Korean with English abstract)
  - 7 Lee H S. Studies on the seed germinability of rice (*Oryza sativa* L.) at low temperature with special reference to varietal improvement. PhD thesis. Hokkaido : Japan Hokkaido University, 1970. 1 - 167.
  - 8 Kim C H, Choi H C. Present status, problems and future prospects in rice breeding for cold tolerance. In : Summarization of Agricultural Experiment. [S. l. ]: [S. n. ], 1982. 22 - 37. (in Korean)
  - 9 Nagamine T. Genic control of tolerance to chilling injury at seedling stage in rice (*Oryza sativa* L.). *Japan J Breeding*, 1991, 41 : 35 - 40.
  - 10 Sohn J K, Chung G S, Lim M S. Studies on the inheritance of several characters related to cold tolerance in rice. *Korean J Breeding*, 1979, 11 (1): 58 - 64. (in Korean with English abstract)
  - 11 Xu Y B (徐云碧), Shen Z T (申宗坦). Study on screening technique for cold tolerance at the seedling stage in rice (*Oryza sativa* L.). *Acta Agric Univ Zhejiang* (浙江农业大学学报), 1990, 16 (1): 25 - 30. (in Chinese with English abstract)
  - 12 Kwack B H, Kim C. Induction of red discoloration in rice var. Tongil with certain metabolic inhibitors. *J Korean Soc Crop Sci*, 1974, 15 : 115 - 121. (in Korean with English abstract)
  - 13 Chung G S. The rice cold tolerance program in Korea. In : Report of a Rice Cold Tolerance Workshop. Manila : IRRI, 1979. 7 - 19.
  - 14 Li C C, Rutger J N. Inheritance of cool temperature seedling vigor in rice and its relationship with other agronomic characters. *Crop Sci*, 1980, 20 : 295 - 298.
  - 15 Sasahara T, Kambayashi, Komiya K, Kim C. Inheritance of cold tolerance at early growing and maturing stages in rice (*Oryza sativa* L.). *Japan J Breeding*, 1982, 32 : 311 - 316.
  - 16 Xu Y B (徐云碧), Shen Z T (申宗坦). Genetic study on cold tolerance at seedling stage between indica and japonica rice. *Sci Agric Sin* (中国农业科学), 1989, 22 (5): 14 - 18. (in Chinese with English abstract)
  - 17 Chuong P V, Omura T. Studies on the chlorosis expressed under low temperature condition in rice, *Oryza sativa* L. *Bull Inst Trop Agr, Kyushu Univ*, 1982, 5 : 1 - 58.
  - 18 Xiong Z M (熊振民), Min S K (闵绍楷), Wang G L (王国梁), et al. Genetic analysis of cold tolerance at the seedling stage of early rice (*O. sativa* L. subsp. *indica*). *Chinese J Rice Sci* (中国水稻科学), 1990, 4 (2): 75 - 78. (in Chinese with English abstract)
  - 19 Han L Z. Genetic analysis of growth response to cold water and selection effect by cold tolerance at seedling stage in rice (*Oryza sativa* L.). PhD thesis. Seoul Seoul National University, 1999. 1 - 109.
  - 20 Toriyama K, Futsuhara Y. Genetic studies on cool tolerance in rice. II. Relations between cool tolerance and the other characters. *Japan J Breeding*, 1961, 11 (3): 191 - 198. (in Japanese with English abstract)
  - 21 Futsuhara Y, Toriyama K. Studies the testing methods of cold resistance in rice. *Japan J Breeding*, 1964, 14 : 166 - 172.
  - 22 Tsunoda K, Fujimure K, Nakahori T, Oramada Z. Studies on the testing method for cool-tolerance in rice plants. I. An improved method by means of short term treatment with cool and deep water. *Japan J Breeding*, 1968, 18 (1): 33 - 40.
  - 23 Dai L Y (戴陆圆), Ye C R (叶昌荣), Xiong J H (熊建华), Wang H Y (王怀义). Methods for evaluating cold tolerance in rice. *Chinese J Rice Sci* (中国水稻科学), 1999, 12 (1): 62. (in Chinese)
  - 24 Zhang S Y (张三元), Li C (李 彻), Shi Y H (石玉海), et al. The study of cold resistance of rice varieties in Jilin Province. *Sci Agric Jilin* (吉林农业科学), 1996, (1): 16 - 53. (in Chinese with English abstract)
  - 25 Jiang M N (姜妙南). Cold tolerance of main rice varieties at the booting stage in Yanbian. *Sci Agric Jilin* (吉林农业科学), 1993, (2): 81 - 86. (in Chinese)
  - 26 Toriyama K, Futsuhara Y. Genetic studies on cool tolerance in rice. I. Inheritance of cool tolerance. *Japan J Breeding*, 1960, 10 (3): 143 - 153.
  - 27 Futsuhara Y, Toriyama K. Genetic studies on cool tolerance in rice. III. Linkage relations between genes controlling cool tolerance and marker gene of Nagao and Takahashi. *Japan J Breeding*, 1966, (4): 231 - 242.
  - 28 Takahashi M. Functioning of major genes of rice as an aid in understanding genetic phenomena of agronomic importance. *Indian J Genet*, 1974, 34A : 1104 - 1116.
  - 29 Sawada S. Studies of sterile-type cool injury in rice plants with special reference to the mechanism and inheritance of sterility. *Res Bull Obihiro Zotech, Uni Ser*, 1978, 1 (10): 837 - 883.
  - 30 Dai L Y (戴陆圆), Ye C R (叶昌荣), Xu F R (徐福荣), et al. Genetic analysis on cold tolerance characteristics of Yunnan rice landrace (*Oryza sativa* L.) Kunmingxiaobaigu. *Chinese J Rice Sci* (中国水稻科学), 1999, 13 (2): 73 - 76. (in Chinese with English abstract)
  - 31 Zeng Y W (曾亚文), Shen S Q (申士全), Lin X H (林兴华), Xu F R (徐福荣). Cold tolerance at the booting stage of the hybrids of indica and japonica with strong cold tolerance. *J Huazhong Agric Univ* (华中农业大学学报), 2000, 19 (5): 411 - 416. (in Chinese with English abstract)
  - 32 Lee J H. Screening methods for cold tolerance at crop experiment station phytotron and at Chuncheon. In : Report of a Rice Cold Tolerance Workshop. Manila : IRRI, 1979. 77 - 90.
  - 33 Khan D R, Mackill D J, Vergara B S. Selection for tolerance to low temperature induced spikelet sterility at anthesis in rice. *Crop Sci*, 1986, 26 : 694 - 698.
  - 34 Kaw R N, Visperas R M, Moon H P, Yae J D. Estimates of combining ability for vegetative stage cold tolerance in rice. *Korean J Breeding*, 1986, 18 (1): 48 - 52.
  - 35 Kaw R N, Moon H P, Yae J D, Visperas R M. Estimates of combining ability for cold tolerance at reproductive stage in rice. *Korean J Breeding*, 1989, 21 (3): 188 - 195.
  - 36 Jun B T, Yea J D. Studies on the inheritance of quantitative characters in rice. II. Combining ability analysis for several agronomic characters of rice in F<sub>2</sub> generation 7 parents diallel cross grown at irrigated cold water and natural condition. *Korean J Breeding*, 1984, 16 (2): 143 - 149.
  - 37 Han L Z, Koh H J. Genetic analysis of growth response to cold water irrigation in rice. *Korean J Crop Sci*, 2000, 45 (1): 26 - 31.
  - 38 Han L Z, Koh H J. Correlation between genetic similarity and heterosis of growth characters under cold-water irrigation in rice. *Korean J Breeding*, 2001, 33 (2): 119 - 125. (in Korean with English abstract)
  - 39 Zeng Y W (曾亚文), Shen S Q (申士全), Xu F R (徐福荣), et al. Genetic study of the main agronomic characters of 5 cold tolerance standard varieties of Yunnan rice (*Oryza sativa* L.) under different

- ecotopes. *J Southwest Agric Univ* (西南农业大学学报), 2000, 22 (2): 97–101. (In Chinese with English abstract)
- 40 Choi H O, Lee J H. Studies on low temperature injury at each growth stage in rice plant. *J Korean Soc Crop Sci*, 1976, 21 (2): 203–210.
  - 41 Heu H. Studies on physiological and ecological characteristics of indica japonica rice varieties (— Emphasizing temperature response —). In: Summarization of Agricultural Experiment 20 (Crop). [s. l.]: [s. n.], 1978. 1–47. (In Korean with English abstract)
  - 42 Han L Z, Koh H J. Relationship between seedling cold-tolerance and some agronomic traits in rice. *Korean J Breeding*, 1999, 31 (Suppl 1): 31–32. (In Korean)
  - 43 Lee H S, Cho H Y, Lim P K, Heu H. Studies on the effect of low temperature treatment at meiotic, heading and seedling stage in paddy rice. *J Korean Soc Crop Sci*, 1974, 15: 85–97.
  - 44 Zeng Y W (曾亚文), Shen S Q (申士全), Xu F R (徐福荣), et al. Genetic variation of cold tolerance characters of Yunnan rice landraces at indica and japonica rice cropping regions. *Chinese J Rice Sci* (中国水稻科学), 2000, 14 (3): 133–138. (In Chinese with English abstract)
  - 45 Liu G H (刘国华), Chen L Y (陈立云), Li G T (李国泰). Analysis on physiological biochemical characteristics of cold tolerance in newly-developed late hybrid rice combinations and their restorers. *Hybrid Rice* (杂交水稻), 1993, 4: 32–35. (In Chinese with English abstract)
  - 46 Moriwaki T. Studies on responses of rice plants to cold water irrigation. I. On varietal differences of the number of pollens adhered on the stigma. *Japan J Sci*, 1958, 27: 43–44.
  - 47 Suzuki S. Cold tolerance in rice plants with special reference to the floral characters. I. Varietal differences in anther and stigma lengths and the effects of planting densities on these characters. *Japan J Breeding*, 1981, 31 (1): 57–64. (In Japanese with English abstract)
  - 48 Suzuki S. Cold tolerance in rice plants with special reference to the floral characters. II. Relations between floral characters and the degree of cold tolerance in segregating generation. *Japan J Breeding*, 1982, 32 (1): 9–16. (In Japanese with English abstract)
  - 49 Wang H Y (王怀义), Zhang S Z (张思竹), Xiong J H (熊建华), et al. Relationship between anther length and cold tolerance of rice (*Oryza sativa* subsp. *japonica*). *J Southwest China Agric Sci* (西南农业学报), 1988, 1 (2): 65–67. (In Chinese with English abstract)
  - 50 Ye C R (叶昌荣), Dai L Y (戴陆圆), Liao X H (廖新华), Zhang J H (张建华). The variation of the anther size and the number of pollens caused by low temperature and their relationships to the cold tolerance in *Oryza sativa* L. *J Southwest China Agric Sci* (西南农业学报), 1996, 9 (3): 1–6. (In Chinese with English abstract)
  - 51 Ye C R (叶昌荣), Liao X H (廖新华), Dai L Y (戴陆圆), et al. Factors related to cold tolerance at booting stage in *Oryza sativa* L. *Chinese J Rice Sci* (中国水稻科学), 1998, 12 (1): 6–10. (In Chinese with English abstract)
  - 52 Zhang J H (张建华), Liao X H (廖新华), Ye C R (叶昌荣), et al. Relationship between the regenerated culm weight under low temperature and the cold tolerance in japonica rice. *J Southwest China Agric Sci* (西南农业学报), 1999, 12 (1): 14–19. (In Chinese with English abstract)
  - 53 Futsuhara Y, Toriyama K. Genetic studies on cool tolerance in rice. V. Effectiveness of individual and line selections for cool tolerance. *Japan J Breeding*, 1971, 21 (4): 181–188.
  - 54 Futsuhara Y, Toriyama K. Genetic studies on cool tolerance in rice. IV. Direct and indirect effects of selection for cool tolerance. *Japan J Breeding*, 1969, 19 (4): 286–292.
  - 55 Moon H P, Neil Rutger J. Combining ability analysis and selection effective for tolerance to cold-induced sterility in rice. *Korean J Crop Sci*, 1988, 33 (4): 412–419. (In Korean with English abstract)
  - 56 Le T B, Kiyoharu O. Molecular cloning and characterization of genes related to chilling tolerance in rice. *Plant Physiol*, 1992, 99: 1146–1150.
  - 57 Hitoshi Y, Akira K. Cold-induced accumulation of RNAs and cloning of cDNAs related to chilling injury in rice. *Breeding Sci*, 1994, 44: 361–365.
  - 58 Redona E D, Mackill D J. Quantitative trait locus analysis of rice seedling vigor in japonica and indica genetic backgrounds. In: Third International Rice Genetic Sym. Manila: IRRI, 1995. Poster 64.
  - 59 Miura K, Saito K, Nagamine T, Yano M. QTL analysis for agronomic trait by using RFLP markers in rice. VI. Chromosomal location of loci for a tolerance to chilling injury at seedling stage. *Breeding Sci*, 1994, 44 (Suppl 1): 237.
  - 60 Kim K M, Sohn J K, Kato A, Oono K. Detection of a QTL for growth of seedling at a suboptimal low temperature in rice by genetic map. *Korean J Breeding*, 1997, 29 (Suppl 1): 26–27. (In Korean with English abstract)
  - 61 Qian Q (钱前), Zeng D L (曾大力), He P (华平), et al. QTL analysis of the rice seedling cold tolerance in a double haploid population derived from anther culture of a hybrid between indica and japonica rice. *Chinese Sci Bulletin* (科学通报), 1999, 44 (22): 2402–2405. (In Chinese with English abstract)
  - 62 Yan C J (严长杰), Li X (李欣), Cheng Z K (程祝宽), et al. Identification of QTL for cold tolerance at early seedling stage in rice (*Oryza sativa* L.) via RFLP markers. *Chinese J Rice Sci* (中国水稻科学), 1999, 13 (3): 134–138. (In Chinese with English abstract)
  - 63 Li H B, Zhang Q F, Liu A M, et al. A genetic analysis of low temperature-sensitive sterility in indica-japonica rice hybrids. *Plant Breeding*, 1996, 115: 305–309.
  - 64 Li H B, Wang J, Liu A M, et al. Genetic basis of low-temperature-sensitive sterility in indica-japonica hybrids of rice as determined by RFLP analysis. *TAG*, 1997, 95: 1092–1097.
  - 65 Saito K, Miura K, Nagano K, et al. Chromosomal location of quantitative trait loci for cool tolerance at the booting stage in rice variety "Norin-PL8". *Breeding Sci*, 1995, 45: 337–340.
  - 66 Ye C R (叶昌荣), Kato A, Saito K, et al. QTL analysis of cold tolerance at the booting stage in Yunnan rice variety Chongtui. *Chinese J Rice Sci* (中国水稻科学), 2001, 15 (1): 13–16.
  - 67 Suh J P, Suh H S. Detection of gene (s) for cold tolerance of early growth stages in weedy rice by molecular and morpho-physiological markers. *Korean J Breeding*, 1998, 30 (Suppl 1): 124–125. (In Korean with English abstract)
  - 68 Jeong E G. Molecular genetic analysis of quantitative trait loci related to cold tolerance in rice. PhD thesis. Kangwon: Kangwon National University, 2001. 1–89. (In Korean with English abstract)
  - 69 Heu M H, Ham Y S. Meteorological constraints and countermeasures in rice breeding (— Breeding for cold tolerance —). *Korean J Breeding*, 1982, 27 (4): 371–384. (In Korean with English abstract)
  - 70 Zhang X (张旭), Lin D X (林道宣), Chen Z M (陈钊明), et al. Studies on cold tolerance at seedling stage in two line hybrid rice. *Guangdong Agric Sci* (广东农业科学), 1991, (3): 3–6. (In Chinese)
  - 71 Jiang W Z (姜文正), Tu Y W (涂英文), Ding Z H (丁忠华), et al. Studies on Dongxiang wild rice. In: Theses of Wild Rice Genetic Resources (野生稻资源研究论文选编). Beijing: China Science and Technology Press (中国科学技术出版社), 1990. 51–55. (In Chinese)
  - 72 Chen D Z (陈大洲), Xiao Y Q (肖叶青), Zhao S X (赵社香), et al. Studies on cold tolerance of seedling and heading stage in Dongxiang wild rice. *Acta Agric Jiangxi* (江西农业学报), 1996, 8 (1): 1–6. (In Chinese)
  - 73 Xu Y B, Shen Z T. Screening criterion for cold tolerance at the seedling stage. *IRRN*, 1988, 13 (4): 13–14.