

寒地水稻耐冷性研究进展

刘琪, 栾春晶, 李修平* (佳木斯大学生命科学学院, 黑龙江佳木斯 154000)

摘要 水稻是我国最重要的粮食作物之一, 寒地水稻因具有良好的口感而受到广大消费者的喜爱, 冷害是对寒地水稻生产最重要的危害之一。我国北方稻区芽期、苗期和孕穗期遭遇低温环境常导致发芽率低、幼苗生根少、叶片枯黄和结实率降低。培育寒地水稻是使寒地水稻抵御寒冷地区低温环境的一种有效的解决方法。从水稻芽期、苗期和孕穗期的耐冷性鉴定、耐冷性基因定位 2 个方面综述耐冷研究的相关进展, 为寒地水稻育种奠定理论基础。

关键词 寒地水稻; 芽期; 苗期; 孕穗期; 耐冷性; 基因定位

中图分类号 S511 **文献标识码** A

文章编号 0517-6611(2021)12-0005-03

doi: 10.3969/j.issn.0517-6611.2021.12.002

开放科学(资源服务)标识码(OSID):



Research Progress on Cold Tolerance of Rice in Cold Region

LIU Qi, LUAN Chun-jing, LI Xiu-ping (School of Life Sciences, Jiamusi University, Jiamusi, Heilongjiang 154000)

Abstract Rice is one of the most important food crops in China. Because of its good taste, rice in cold regions is loved by consumers. Chilling injury is one of the most important hazards to rice production in cold regions. The low temperature environment encountered in the bud, seedling and booting stages of rice areas in northern China often results in low germination rate, less rooting of seedlings, yellow leaves and reduced seed setting rate. Cultivating rice in cold regions is an effective solution to make rice in cold regions resist the low temperature environment in cold regions. This article summarized the related progress of cold tolerance research from two aspects: the identification of cold tolerance at the bud stage, seedling stage and booting stage, and cold tolerance gene mapping, laying a theoretical foundation for rice breeding in cold regions.

Key words Rice in cold region; Bud stage; Seedling stage; Booting stage; Cold tolerance; Gene mapping

水稻作为世界上重要的粮食作物, 世界上 50% 以上的人口以大米为食。而我国更是以水稻作为重要粮食作物之一, 提高水稻产量一直是水稻育种和栽培面临的主要任务。在我国现在资源短缺的情况下, 通过研究栽培出水稻的抗寒潜力显得尤为重要。

寒地水稻在我国水稻生产中占有举足轻重的地位, 北方是优质粳稻区的主产区。我国的水稻种植产业主要布局在北方, 而北方的胁迫因素以低温冷害为首要因素, 特殊的地理位置和气候变化导致低温冷害频发。低温冷害导致水稻丧失发芽力, 使其生长缓慢, 数量最大可高达 50% 以上, 更严重可导致绝产。曾宪国等^[1]研究表明, 随着低温时间及低温强度的增加, 水稻的减产率也显著增加, 所以筛选抗寒水稻品种、提高水稻高产稳产是提升我国水稻总产量最有效的途径, 也是全球公认的最有效的方法。最近各项研究进展, 水稻抗寒性取得了一些重要进展, 在低温条件下, 水稻的各期生理机制发生了重大变化如光合速率、呼吸作用及蒸腾速率的变化等。因此, 笔者从水稻不同生育期耐冷性鉴定和耐冷性基因定位 2 个方面对寒地水稻耐冷研究的相关进展进行了综述, 以期对寒地水稻的挖掘和利用提供科学依据。

1 不同生育期耐冷性鉴定方法

1.1 芽期耐冷性鉴定 姚晓云等^[2]将试验材料打破休眠后, 采用人工气候箱进行白天 15 ℃ 处理 14 h, 夜晚 10 ℃ 处理 10 h 的低温胁迫, 进行 2 次重复试验对水稻芽期耐冷性进行鉴定, 其中评价指标以发芽率为标准。邓鑫等^[3]于待催芽箱将芽长催至 5 mm 时, 作为试验材料, 分别置于 3 和 5 ℃ 低温培养 10 d, 处理结束后放回 20 ℃ 且有光照的室内恢复生

长 10 d, 调查死苗率; 并将耐冷程度分为极强(所有秧苗均成活)、强(成苗率 ≤ 30%)、中(30% < 死苗率 ≤ 50%)、弱(死苗率 > 50%)、极弱(苗全部死亡)5 个等级, 评价标准为苗的表现症状。白雪峰等^[4]以 5 ℃ 为低温胁迫, 处理 10 d 后, 放到 20~30 ℃ 室内环境, 10 d 后清点死苗数量, 以死苗率为评价指标。唐双勤^[5]在早稻芽期设置了 5、8 和 10 ℃ 3 个低温梯度, 又设置了 3、5、7 和 10 d 4 个时间梯度, 研究结果表明死苗率随着处理温度的降低和持续天数的增加而增加, 8 ℃ 处理 10 d 是最适宜进行耐冷性鉴定试验, 其确定的依据是死苗率的方差和变异幅度计算的结果。石晗^[6]对 118 份水稻材料进行发芽期耐冷性试验, 并以低温处理后的发芽率为评价鉴定指标, 筛选出低温发芽率 80% 以上的材料有 33 份, 经研究发现发芽率与发芽系数、相对发芽率和相对发芽系数都呈极显著的正相关, 其中发芽率与发芽系数的相关系数最大。夏秀忠等^[7]以 5 ℃ 低温处理 10 d, 再置于 20 ℃ 的有阳光的环境下恢复 7 d, 然后统计其死苗率, 并以此作为芽期耐冷性鉴定的依据; 耐冷评级标准划分: 1 级(强), 死苗率 20.0% 以下; 3 级(较强), 死苗率 20.0%~29.9%; 5 级(中等), 死苗率 30.0%~59.9%; 7 级(弱), 死苗率 60.0%~94.9%; 9 级(极弱), 死苗率大于 95.0%。

1.2 苗期耐冷性鉴定 沈航等^[8]取不同杂交水稻种子共 100 粒为供试材料, 灭菌后放置在 27 ℃ 条件下, 在 0.8% 琼脂糖培养基上培养, 待幼苗长至 3 叶 1 心时, 留取 50 株长势相近的幼苗, 分别移至温度为 6、11、16 ℃ 低温条件下培养 12 d, 测量苗高、根长, 统计死亡率, 12 d 后, 将温度为 6、11 ℃ 条件下的水稻幼苗全部移至 27 ℃ 条件下, 恢复生长 7 d, 统计死苗率。惠建等^[9]挑选了整齐一致的两叶一心期幼苗置于光照培养箱以 8 ℃ 低温冷处理 4 d 后, 于 20~30 ℃ 恢复生长 6 d, 并将可以在白天 28 ℃、夜晚 24 ℃ 的光照条件下正常生

作者简介 刘琪(1996—), 女, 黑龙江齐齐哈尔人, 硕士研究生, 研究方向: 作物遗传育种与生物技术。* 通信作者, 副教授, 博士, 硕士生导师, 从事作物遗传育种与生物技术研究。

收稿日期 2020-12-24; **修回日期** 2021-01-24

长的水稻苗作为对比对象,测量死叶率、叶片赤枯度、叶片卷曲度、苗高、根长、侧根长、主根数(大于4 cm的不定根)、侧根数(小于4 cm的不定根)、苗干重及根干重,进行耐冷性鉴定。宋广树等^[10]将长至一叶一心的秧苗培育在8、10和12℃的低温下连续处理2、4和6 d后进行取样,然后测定其根系活力值,结果发现,在处理天数相同,当温度逐步提高后,根系活力同样也呈上升趋势。郑加兴等^[11]把在温室中成长为3叶期的幼苗转至在温度10℃、光照3 000 lx(12 h/d)基准的人工气候箱处理5 d后,转移至26℃气候箱中恢复7 d,计算苗期成活率,以成活率来衡量苗期耐冷性。夏瑞祥等^[12]以3~5℃进行低温处理48 h,发现双亲和回交群体中不同单株的根电导率在低温处理后存在明显差异,低温处理后不耐冷的个体根中的电解质泄漏较多,导致电导率相应增大,而耐冷植株的电导率比较小而且变化不大。苗得雨^[13]将恒温下生长的2.1~2.5叶龄的秧苗置于12~13℃的3 cm深度的低温水池进行冷处理10 d后,在自然条件下恢复生长7 d,最后幼苗期耐冷性以叶赤枯萎度为指标。

1.3 孕穗期耐冷性鉴定 当花粉母细胞进行减数分裂,并逐渐发展成小孢子的阶段被称为水稻孕穗期,同时在剑叶与倒二叶叶枕的间距处于-4~4 cm时称为水稻孕穗阶段^[14],且在这一过程中存在10~12 d的抽穗期。当水稻处于孕穗期时,可以用花药长和宽、有效穗数、低温处理后的平均结实率作为主要耐冷指标^[15]。张景龙等^[16]采用16℃的江水串灌,要求灌溉的水温维持且在16℃时灌满,水深达到15 cm时停止灌溉,时间直至各试验组别中最后品种的抽穗期结束,每组冷灌时间为35~40 d,成熟后以株高为鉴定指标,并记录每株穗长、穗着粒数、空壳粒数和成粒重,进行耐冷性鉴定。王麒等^[17]将试验材料置于15℃的人工气候室,对孕穗期水稻进行低温处理7 d,以水稻空壳率为鉴定标准,对水稻耐冷性进行评级。王怀昕等^[18]选用剑叶叶枕与下一叶叶距为±1 cm的孕穗期水稻为试验材料,低温19~21℃冷处理7 d后室温生长,以相对结实率为耐冷指标进行衡量。王金明等^[19]进行孕穗期的自然低温鉴定和孕穗期的冷水胁迫鉴定,分别以田间20℃和冷水19℃进行低温处理,都以自然结实率为指标进行孕穗期耐冷性鉴定。王立志等^[20]以水稻空壳率作为孕穗期的耐冷鉴定指标,将已经在15℃低温下处理4 d的孕穗期水稻,转移至室温并采用常规方式处理,等待其成熟后计算水稻空壳率。曾宪国等^[21]对水稻孕穗期进行了恒温15℃、变温15℃以及变温18℃的冷处理,以成熟后水稻空壳率为鉴定指标,得出在处理温度相同的条件下,水稻空壳率随着孕穗期进行低温处理的时间增加而增加,同一品种水稻空壳率的发生随着温度的降低而成反比。

2 不同生育期耐冷性基因定位

2.1 芽期耐冷性基因定位 刘睿琦等^[22]以低温处理又恢复后的第7天测量的根数、根长、芽长及幼芽存活率为鉴定指标,共检测出3个控制芽期耐冷性数量性状(QTL),分别位于水稻第1、2和6号染色体;通过对比发现,该研究定位到的qBL6位置与Dai等^[14]以“昆明小白谷”与“日本晴”构建

NILs群体定到的生殖期耐冷QTLqRCT6b的位置相近。杨洛森等^[23]利用104个SSR标记构建的遗传连锁图谱,检测到控制芽期耐冷性的1个加性QTL位于4号染色体,贡献率为16.84%,控制芽期耐冷性的上位性QTL有2对,累计贡献率为19.3%。陈玮等^[24]通过RIL群体,检测具有控制水稻芽期耐冷性的QTLs存在4个,其中,基因qSCT-11的效应值最高,试验结果表明,在温度10℃的条件下处理13 d,对耐冷性状的表达率高达26%~30%,被检测到的LOD值可达16~19,表现为正加性效应;增效等位基因存在于亲本Lemont中,基因Rm202与基因QTLqSCT-11为紧密连锁的SSR标记,该主效QTL的增效基因可在分子辅助标记中选择为目标基因,应用于寒地水稻耐冷性状中处于芽期上的遗传改进。巩迎军等^[25]研究发现在BIL群体中,有2个芽期耐冷相关的性状呈分布连续,属于数量性状遗传,但两性状之间的相关性表现为不明显;检测到的控制低温发芽的4个QTL贡献率为6.72%~12.78%;芽期耐冷性相关的4个QTL,其贡献率达6.61%~14.93%。张璜^[26]定位的发芽期耐冷QTL位于第11号染色体上,这个位点的LOD值可达10.65,可以解释19.1%的表型变异,该位点很可能是一个发芽期耐冷的主效QTL。邓久英^[27]对RILs群体进行水稻芽期耐冷性基因定位研究,检测到了分别位于1、2、3、4、7、9号染色体上的7个QTLs,结果表明水稻中的芽期耐冷性受多基因联合控制的数量性状。楼巧君^[28]在3次试验中共检测到了14个芽期耐冷性相关的QTL,分别检测在8条不同的染色体上,其中1、4、8号染色体上分别有2条,3号染色体上检测到4条,这些QTL在3次试验中的联合贡献率分别高达62.04%、54.22%和24.17%。

2.2 苗期耐冷性基因定位 我国研究人员通过对水稻的成苗率、枯萎率、苗重和根系性状等与苗期耐冷性状相关的鉴定指标进行QTL定位研究。屈婷婷等^[29]在试验中检测到了3个与苗期耐冷相关的QTLs,贡献率分别是18.3%、7.9%和24.4%,同时检测到8个控制苗期耐冷性上的互作位点,8对内有2对贡献率可达15%,这2对互作的增效基因型均为来自2个不同亲本的重组基因型,该研究证实了水稻的苗期耐冷是多基因控制的数量性状,基因的上位性互作是重要的遗传基础之一。芦楚涵^[30]在水稻苗期检测到的3个苗期耐冷性主效QTL分别为qSH7、qRL7-1和qSR7-1,其贡献率均超过20%。吴爱婷等^[31]以低温处理的幼苗死苗率为苗期耐冷性鉴定指标,构建了2套群体遗传连锁图谱,并采用完备区间作图法对水稻苗期进行耐冷性QTL检测,在2套RIL群体中共检测到了4个与苗期耐冷性相关的主效QTL。张斌^[32]通过使用全基因组关联分析法,检测到一个主效的苗期耐冷QTL,并利用图位克隆的方法对该基因进行精准定位,对改良籼稻不育系苗期耐冷性有重要的应用价值。刘欣等^[33]对三叶期幼苗低温处理5 d后恢复7 d,以耐冷级别、叶枯萎度、苗成活率为标准进行完备区间作图,以分子标记连锁分析的方法共检测到6个控制水稻苗期抗冷性的相关QTLs,这些QTLs具有比较高的耐冷表型贡献率。彭强等^[34]以苗期死亡率为指标,分别在第6、11和12号染色体上发现了3个控制

苗期耐冷性的 QTL,这 3 个 QTL 的 LOD 值分别为 3.194 3、4.688 2 和 3.797 0,对应表型变异的解释率分别为 5.662 7%、8.549 6% 和 12.787 7%。钱前等^[35]利用粳粳杂交 DH 群体为试验材料,分别在水稻第 1、2、3 和 4 号染色体上检测到 4 个与苗期耐冷相关的 QTLs,且彼此的表现时间不同,体现出了水稻耐冷复杂的遗传机制。詹庆才等^[36-37]研究发现了 2 个主要效应 QTLs,这些 QTLs 中控制的表型最小变异仅为 3.82%,最大的可达 34.66%,其中 RM160 位点是位于第 9 序列染色体上,是一个可以同时抵御冷环境下的幼苗生长迟滞、植株缺绿、枯萎和死苗等生长问题的多效基因位点。

2.3 孕穗期耐冷性基因定位 周晨等^[38]对 4 个孕穗期不耐冷的品种进行自然低温和人工气候室低温处理,在水稻第 10 号染色体上研究定位到了 3 个孕穗期耐冷主效 QTL,并发现这 3 个 QTL 之间存在遗传互作。杨洛森^[39]在对照和冷水胁迫的条件下,分别共检测到 32 和 29 个耐冷 QTL,在 2 个条件共同作用下检测到 8 个 QTL,且根据 QTL 相关性分析表明,与对照环境相比,冷水胁迫处理可以显著提高 QTL 的相关性,且环境越多,这种相关度联系越紧密。雷建国^[40]对孕穗期水稻进行自然低温处理,共检测到 8 个孕穗期耐冷结实 QTL,分别位于水稻第 3 号(2 个)、4 号、5 号、6 号、7 号、8 号和 9 号染色体上,在 2 次重复试验中,可重复检测到 6 个耐冷 QTL,可以说明 13.4% 和 25.3% 的表型变异,与前人研究相对比,其中有 5 个 QTL 可能为新检测到的。武浩^[41]通过杂交试验,获得 F3 分离家系和 BC1F2 回交分离群体进行孕穗期耐低温鉴定,其中有 4 个主效 QTL,分别位于第 2 号、4 号(2 个)和 8 号染色体上,在 2 个不同世代群体中均可被检测。潘英华^[42]对水稻耐冷基因进行精细定位并克隆了一个候选基因 *qCTB4-1-1*,通过测序比对发现,当水稻孕穗期遭受低温时,该基因通过保持花粉室的完整,从而减少败育花粉数,最终保证主穗结实率,因此判断出该基因能够提高水稻生殖生长期的耐冷性。荆豪争^[43]以水稻孕穗期单株结实率作为耐冷鉴定指标,得到 8 个与孕穗期耐冷相关的 QTL,分别位于第 2 号、3 号、6 号、8 号(2 个)、10 号(2 个)和 11 号染色体;孕穗期耐冷性鉴定最后以特定颖花结实率为指标,结果发现耐冷性相关的 QTL 有 12 个,分别分布于第 1 号、2 号(2 个)、3 号、6 号、7 号、8 号(5 个)和 11 号染色体。

3 展望

通过整理水稻耐冷性的鉴定方法和筛选抗寒基因,可以了解到已经在一些方面取得一定的进展,但是由于水稻耐冷鉴定方法及抗寒基因表型的多样性,构建较全的抗寒基因图谱仍存在一定的距离,所以进一步研究低温冷害对水稻减产和影响是非常重要的。通过对水稻抗寒基因进行筛选,有助于进一步地从基因层面上了解水稻的耐冷性应答机理,对水稻相关性状进行遗传结果分析,可以从根本上提高水稻耐冷性,为后续水稻抗寒或冷敏感基因的研究以及改良水稻抗寒品质提供理论基础,对新型耐冷品种的培育、寒地水稻低温适应性的提高以及高纬度地区农业的生产具有十分重要的意义。

参考文献

- [1] 曾宪国,项洪涛,王立志,等.孕穗期不同低温对水稻空壳率的影响[J].黑龙江农业科学,2014(6):19-22.
- [2] 姚晓云,熊运华,黄永萍,等.低温环境下水稻种子活力 QTL 鉴定[J].江西农业大学学报,2020,42(4):633-640.
- [3] 邓鑫,王亮,徐伟豪,等.低温胁迫下优质稻种芽期耐冷性及不同时期抗氧化酶活性研究[J].延边大学农学报,2020,42(1):45-51.
- [4] 白学峰,柳洪良,朴雪梅,等.优质水稻新品种芽期耐冷性鉴定[J].北方水稻,2020,50(2):22-24.
- [5] 唐双勤.芽期低温、淹水胁迫对早籼稻生长特性与产量的影响[D].南昌:江西农业大学,2019.
- [6] 石晗.不同类型水稻种质资源农艺性状鉴定与抗逆性筛选[D].武汉:华中农业大学,2017.
- [7] 夏秀忠,张宗琼,杨行海,等.广西水稻地方品种耐冷性鉴定及相关分析[J].植物遗传资源学报,2016,17(6):969-975.
- [8] 沈航,陈娇,黎佰杨,等.赵正武.低温胁迫对不同杂交水稻组合苗期耐冷性及生理生化指标的影响[J].江苏农业科学,2020,48(12):59-63.
- [9] 惠建,吕学莲,白海波,等.粳粳交水稻重组自交系苗期耐冷材料的鉴定与筛选[J].种子,2019,38(12):76-80.
- [10] 宋广树,孙蕾,杨春刚,等.吉林省水稻幼苗期低温处理对根系活力的影响[J].中国农学通报,2012,28(3):33-37.
- [11] 郑加兴,马增凤,宋建东,等.普通野生稻苗期耐冷性 QTL 的鉴定与分子定位[J].中国水稻科学,2011,25(1):52-58.
- [12] 夏瑞祥,肖宁,洪义斌,等.东乡野生稻苗期耐冷性的 QTL 定位[J].中国农业科学,2010,43(3):443-451.
- [13] 苗得雨.寒地水稻品种不同时期耐冷性比较研究[J].现代农业科技,2009(5):155,158.
- [14] DAI L Y, LIN X H, YE C R, et al. Identification of quantitative trait loci controlling cold tolerance at the reproductive stage in Yunnan landrace of rice. Kunmingxiaobaigu[J]. Breeding science, 2004, 54(3):253-258.
- [15] 李娜,周晨.水稻孕穗期耐冷研究展望[J].广东蚕业,2019,53(12):16-17.
- [16] 张景龙,孟昭河,郑桂萍,等.寒地水稻孕穗期耐冷性的鉴定[J].现代化农业,2010(4):27-29.
- [17] 王麒,冯延江,曾宪楠,等.黑龙江省水稻品种(系)孕穗期耐冷性 SSR 标记的筛选[J].东北农业大学学报,2010,41(3):1-5.
- [18] 王怀昕,王敏,陈世建,等.水稻温敏核不育系孕穗期和开花期耐冷性评价[J].种子,2016,35(8):99-100.
- [19] 王金明,杨春刚,金国光,等.水稻种质资源萌发期与孕穗期耐冷性鉴定[J].东北农业科学,2016,41(2):1-4.
- [20] 王立志,孟英,项洪涛,等.寒地粳稻孕穗期耐冷性与形态指标相关分析[J].黑龙江农业科学,2016(5):13-17.
- [21] 曾宪国,项洪涛,王立志,等.孕穗期不同低温对水稻空壳率的影响[J].黑龙江农业科学,2014(6):19-22.
- [22] 刘睿琦,邹安东,吴光亮,等.利用重组自交系高密度遗传图谱定位水稻芽期耐冷 QTL[J].农学报,2020,10(7):7-14.
- [23] 杨洛森,王敬国,刘化龙,等.寒地粳稻发芽期和芽期的耐冷性 QTL 定位[J].作物杂志,2014(6):44-51.
- [24] 陈玮,李炜.水稻 RIL 群体芽期耐冷性基因的分子标记定位[J].武汉植物学研究,2005,23(2):116-120.
- [25] 巩迎军,阮雯君,荀星,等.水稻芽性耐冷性的 QTL 分析[J].分子植物育种,2009,7(2):273-278.
- [26] 张强.水稻抗寒性分析评价及 QTL 初步定位[D].武汉:华中农业大学,2010.
- [27] 邓久英.水稻芽期和苗期耐冷性 QTLs 鉴定[D].长沙:湖南农业大学,2009.
- [28] 楼巧君.水稻耐冷性遗传基础研究[D].武汉:华中农业大学,2006.
- [29] 屈婷婷,陈立艳,章志宏,等.水稻粳粳交 DH 群体苗期耐冷性基因的分子标记定位[J].武汉植物学研究,2003,21(5):385-389.
- [30] 芦楚涵.黑龙江省水稻种质资源苗期耐旱性和耐冷性的鉴定及 QTL 分析[D].哈尔滨:东北农业大学,2019.
- [31] 吴爱婷,宋佳谕,胡涛,等.超级稻沈农 265 苗期耐冷性 QTL 定位[J].核农学报,2018,32(8):1477-1482.
- [32] 张斌.水稻苗期耐冷性状的基因组关联分析及主效 QTL 的精细定位与应用[D].北京:中国农业科学院,2018.
- [33] 刘欣,覃宝祥,曾伟,等.水稻苗期耐冷相关性状 QTLs 的初步定位[J].分子植物育种,2015,13(5):968-976.
- [34] 彭强,张大双,吴健强,等.水稻苗期耐冷性的 QTL 定位分析[J].贵州农业科学,2015,43(5):11-13,18.

- ence and engineering, 2017, 274: 10–12.
- [18] YANG J Z, QI Y, LI H Y, et al. Comparison of nitrogen and phosphorus purification effects of different wetland plants on eutrophic water[J]. IOP conference series earth and environmental science, 2018, 113: 12–42.
 - [19] 刘足根, 张萌, 李雄清, 等. 沉水-挺水植物镶嵌组合的水体氮磷去除效果研究[J]. 长江流域资源与环境, 2015, 24(S1): 171–181.
 - [20] COLEMAN J, HENCH K, GARBUTT K, et al. Treatment of domestic wastewater by three plant species in constructed wetlands[J]. Water, air, and soil pollution, 2001, 128: 283–295.
 - [21] FRASER L H, CARTY S M, STEER D A. A test of four plant species to reduce total nitrogen and total phosphorus from soil leachate in subsurface wetland microcosms[J]. Bioresource technology, 2004, 94(2): 185–192.
 - [22] 刘文杰, 许兴原, 何欢, 等. 4 种湿地植物对人工湿地净化生活污水的影响比较[J]. 环境工程学报, 2016, 10(11): 6313–6319.
 - [23] ABOU-ELELA S I, GOLINELLI G, ABOU-TALEB E M, et al. Municipal wastewater treatment in horizontal and vertical ows constructed wetlands[J]. Ecological engineering, 2013, 61: 460–468.
 - [24] BARCO A, BORIN M. Treatment performance and macrophytes growth in a restored hybrid constructed wetland for municipal wastewater treatment[J]. Ecological engineering, 2017, 107: 160–171.
 - [25] MOORE M T, LOCKE M A, KRÖGER R. Using aquatic vegetation to remediate nitrate, ammonium, and soluble reactive phosphorus in simulated runoff[J]. Chemosphere, 2016, 160: 149–154.
 - [26] DENG Y, NI F Q. Review of ecological floating bed restoration in polluted water[J]. Journal of water resource and protection, 2013, 5(12): 1203–1209.
 - [27] 马立珊, 骆永明, 吴龙华, 等. 浮床香根草对富营养化水体氮磷去除动态及效率的初步研究[J]. 土壤, 2000, 32(2): 99–101.
 - [28] 井艳文, 胡秀琳, 许志兰, 等. 利用生物浮床技术进行水体修复研究与示范[J]. 北京水利, 2003(6): 20–22.
 - [29] HU G J, ZHOU M, HOU H B, et al. An ecological floating-bed made from dredged lake sludge for purification of eutrophic water[J]. Ecological engineering, 2010, 36(10): 1448–1458.
 - [30] YU X M, LI Z H, ZHAO S, et al. Biomass accumulation and water purification of water spinach planted on water surface by floating beds for treating biogas slurry[J]. Journal of environmental protection, 2013, 4(11): 1230–1235.
 - [31] LIU J L, LIU J K, ANDERSON J T, et al. Potential of aquatic macrophytes and artificial floating island for removing contaminants[J]. Plant biosystems, 2016, 150(4): 702–709.
 - [32] KEIZER-VLEK H E, VERDONSCHOT P F M, VERDONSCHOT R C M, et al. The contribution of plant uptake to nutrient removal by oating treatment wetlands[J]. Ecological engineering, 2014, 73: 684–690.
 - [33] NAKAI S, INOUE Y, HOSOMI M, et al. Growth inhibition of blue-green algae by allelopathic effects of macrophytes[J]. Water science and technology, 1999, 39(8): 47–53.
 - [34] DELLAGRECA M, FIORENTINO A, ISIDORI M, et al. Antialgal *ent*-labdane diterpenes from *Ruppia maritima*[J]. Phytochemistry, 2000, 55(8): 909–913.
 - [35] GRECA M D, MONACO P, PREVITERA L, et al. Allelochemical activity of phenylpropanes from *Acorus gramineus* [J]. Phytochemistry, 1989, 28(9): 2319–2321.
 - [36] 李文朝. 浅型富营养湖泊的生态恢复——五里湖水生植被重建实验[J]. 湖泊科学, 1996, 8(S1): 1–10.
 - [37] 董志龙, 刘娟. 富营养化浅水湖泊修复探讨: 以巢湖湖水环境修复为例[J]. 甘肃科技, 2008, 24(21): 102–104.
 - [38] 马剑敏, 严国安, 任南, 等. 东湖围隔(栏)中水生植被恢复及结构优化研究[J]. 应用生态学报, 1997, 8(5): 535–540.
 - [39] YAN Z Q, SONG B R, ZHANG L, et al. Effects of submerged plants on the growth of eutrophic algae and nutrient removal in constructed wetlands[J]. Open access library journal, 2016, 3(10): 1–11.
 - [40] STUART CHAPIN F III, WALKER B H, HOBBS R J, et al. Biotic control over the functioning of ecosystem[J]. Science, 1997, 277(5325): 500–504.
 - [41] BEKLIÖGLÜ M, INCE O, TUZUN I. Restoration of the eutrophic Lake Eymir, Turkey, by biomanipulation after a major external nutrient control I[J]. Hydrobiologia, 2003, 490(1/2/3): 93–105.
 - [42] 罗虹. 沉水植物、挺水植物、滤食性动物对富营养化淡水生态系统的修复效果[D]. 上海: 华东师范大学, 2009.
 - [43] HEADLEY T R, TANNER C C. Constructed wetlands with floating emergent macrophytes: An innovative stormwater treatment technology[J]. Critical reviews in environmental science and technology, 2012, 42(21): 2261–2310.
 - [44] MALTAIS-LANDRY G, MARANGER R, BRISSON J. Effect of artificial aeration and macrophyte species on nitrogen cycling and gas flux in constructed wetlands[J]. Ecological engineering, 2009, 35(2): 221–229.
 - [45] NGUYEN X C, CHANG S W, NGUYEN T L, et al. A hybrid constructed wetland for organic-material and nutrient removal from sewage: Process performance and multi-kinetic models[J]. Journal of environmental management, 2018, 222: 378–384.
 - [46] HERRERA-CÁRDENAS J, NAVARRO A E, TORRES E. Effects of porous media, macrophyte type and hydraulic retention time on the removal of organic load and micropollutants in constructed wetlands[J]. Journal of environmental science and health: Part A, 2016, 51(5): 380–388.
 - [47] ZHENG Y C, WANG X C, GE Y, et al. Effects of annual harvesting on plants growth and nutrients removal in surface-flow constructed wetlands in northwestern China[J]. Ecological engineering, 2015, 83: 268–275.
 - [48] HOLCOVÁ V, ŠÍMA J, EDWARDS K, et al. The effect of macrophytes on retention times in a constructed wetland for wastewater treatment[J]. International journal of sustainable development & world ecology, 2009, 16(5): 362–367.
 - [49] HENARES M N P, CAMARGO A F M. Treatment efficiency of effluent prawn culture by wetland with floating aquatic macrophytes arranged in series[J]. Brazilian journal of biology, 2014, 74(4): 906–912.
 - [50] SUN W, ZHAO H L, WANG F, et al. Effect of salinity on nitrogen and phosphorus removal pathways in a hydroponic micro-ecosystem planted with *Lythrum salicaria* L.[J]. Ecological engineering, 2017, 105: 205–210.
 - [51] LI K, LIU L L, YANG H X, et al. Phytoremediation potential of three species of macrophytes for nitrate in contaminated water[J]. American journal of plant sciences, 2016, 7(8): 1259–1267.
 - [52] IAMCHATURAPATRI J, YI S W, RHEE J S. Nutrient removals by 21 aquatic plants for vertical free surface-flow (VFS) constructed wetland[J]. Ecological engineering, 2007, 29(3): 287–293.
 - [53] DAI Y R, JIA C R, LIANG W, et al. Effects of the submerged macrophyte *Ceratophyllum demersum* L. on restoration of a eutrophic waterbody and its optimal coverage[J]. Ecological engineering, 2012, 40: 113–116.
 - [54] 王瑜. 穗花狐尾藻、金鱼藻及圆顶珠蚌对白洋淀水质影响: 围隔试验[D]. 保定: 河北大学, 2011.
 - [55] CAICEDO J R, VAN DER STEEN N P, ARCE O, et al. Effect of total ammonia nitrogen concentration and pH on growth rates of duckweed (*Spirodela polyrrhiza*) [J]. Water research, 2000, 34(15): 3829–3835.
 - [56] GÜSEWELL S, BOLLENS U. Composition of plant species mixtures grown at various N:P ratios and levels of nutrient supply[J]. Basic and applied ecology, 2003, 4(5): 453–466.
 - [57] TANNER C C. Plants as ecosystem engineers in subsurface-flow treatment wetlands[J]. Water science and technology, 2001, 44(11/12): 9–17.

(上接第7页)

- [35] 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.
- [36] 詹庆才, 曾曙珍, 熊伏星, 等. 水稻苗期耐冷性 QTLs 的分子定位[J]. 湖南农业大学学报(自然科学版), 2003, 29(1): 7–11.
- [37] 詹庆才, 朱克永, 陈祖武, 等. 利用水稻 F₂ 分离群体进行苗期耐冷性数量性状基因定位[J]. 湖南农业大学学报(自然科学版), 2004, 30(4): 303–306.
- [38] 周晨. 利用染色体单片段代换系定位水稻孕穗期耐冷性相关 QTL [D]. 扬州: 扬州大学, 2019.
- [39] 杨洛姝. 水稻孕穗期耐冷性 QTL 的遗传解析[D]. 哈尔滨: 东北农业大学, 2018.
- [40] 雷建国. 低温胁迫下水稻耐冷性 QTL 定位及差异表达基因分析[D]. 南昌: 江西农业大学, 2018.
- [41] 武浩. 水稻孕穗期耐冷性 QTL 初步定位和粒宽基因 qGW5.2 的定位验证[D]. 南京: 南京农业大学, 2016.
- [42] 潘英华. 水稻芽期、孕穗期耐冷性关联分析、耐冷基因克隆与功能验证[D]. 北京: 中国农业大学, 2015.
- [43] 荆豪争. 云南水稻地方品种昆虫小白谷重组近交系孕穗期耐冷性 QTL 定位[D]. 武汉: 华中农业大学, 2014.