

小麦倒春寒抗性鉴定研究进展

刘方方, 万映秀, 曹文昕, 张琪琪, 李 耀, 李 炎, 张平治
(安徽省农业科学院作物研究所 / 安徽省农作物品质改良重点实验室, 合肥 230031)

摘要: 倒春寒严重影响小麦的产量和籽粒品质。降低倒春寒危害, 采取农业防御技术费时费力且减害效果不明显, 培育抗倒春寒品种是最经济有效的途径。而抗寒育种依赖于科学、准确、快速、系统的倒春寒抗性鉴定评价体系。本文从鉴定方法、鉴定时期、鉴定指标、评价标准等方面对小麦春季抗寒性研究进行了综述, 介绍目前倒春寒抗性鉴定研究现状, 并解析小麦倒春寒抗性鉴定的分子生物学基础; 提出应以产量性状为评价指标, 在小麦拔节期、孕穗期和开花期分别进行倒春寒抗性评价, 筛选综合抗性强的优异种质资源, 解析其分子遗传机理, 通过创新再利用, 为选育抗倒春寒小麦品种提供新材料。

关键词: 小麦; 倒春寒; 抗性鉴定

Advances on Identification of Wheat Cold Tolerance in Spring

LIU Fang-fang, WAN Ying-xiu, CAO Wen-xin, ZHANG Qi-qi, LI Yao, LI Yan, ZHANG Ping-zhi
(Crop Research Institute, Anhui Academy of Agricultural Sciences/ Anhui Provincial
Key Laboratory of Crop Quality Improvement, Hefei 230031)

Abstract: The freezing caused by low-temperature in spring seriously destabilizes the yield production and grain quality of the common wheat. However, such currently techniques show some limitations including laborious-and timeconsuming as well as less effective reduction of the cold damage. It is of great significance to establish a simple, scientific, rapid and systematic evaluation methods and indices system of wheat tolerance to late spring coldness for avoiding the impairment of the late spring coldness on wheat. In this paper, the methods, periods, indicators and evaluation criteria to identify wheat late spring coldness resistance were summarized, which of the molecular biological basis were parsed, and proposed that it is necessary to perform systematical evaluation of the late spring coldness resistance at jointing, booting and flowering stage, respectively, screening of allelic variation and analysis of underlying molecular mechanism for further utilization in wheat breeding program to develop wheat cultivars with high and stable yield in China.

Key words: wheat; late spring coldness; cold resistance identification

小麦倒春寒指小麦在拔节至开花这段时期遇到的低温冷(冻)害(多发生于2月中下旬至4月上中旬)。此时小麦已完成春化阶段的发育, 抗寒能力降低^[1]。小麦受倒春寒影响主要表现为: 幼穗冻死在叶鞘内形成哑巴穗^[2]; 只有穗轴抽出形成光秆

穗; 幼穗上半部分或下半部分局部受冻不结实形成不完整穗^[3]。近年来, 受全球气候变化的影响^[4], 温室效应加剧, 冬、春季气温升高, 致使小麦品种向春性化发展, 同时也加快了小麦春季生长速度, 导致其关键生育期(拔节期-孕穗期-开花期)提前, 对春

收稿日期: 2021-01-13 修回日期: 2021-03-15 网络出版日期: 2021-03-31

URL: <http://doi.org/10.13430/j.cnki.jpgr.20210113001>

第一作者研究方向为小麦分子育种, E-mail: liuff0510@163.com

通信作者: 张平治, 研究方向为小麦遗传育种, E-mail: 1101824228@qq.com

基金项目: 安徽省科技重大专项(202003a06020010); 国家小麦产业技术体系项目(CARS-3-2-14)

Foundation projects: Major Special Science and Technology Project of Anhui Province(202003a06020010), National Wheat Industry Technology System Project(CARS-3-2-14)

季低温敏感性增加,一旦遭遇倒春寒,很容易发生冻害^[5-6]。此外,全球变暖也会大大增加极端温度事件(高温、低温)发生的频率和强度^[7]。在2001-2021年的21年里,有9年我国小麦的主产区遭受了倒春寒,发生频率高达40%^[8-10],发生在2005年、2009年、2013年、2015年、2018年和2020年的倒春寒均对小麦造成了严重危害,其中2004-2005年度,黄淮和长江中下游两大麦区发生倒春寒面积达406.7万hm²,几近绝收面积约达26.7万hm²^[11-12]。在2012-2013年度,黄淮麦区遭受60年一遇的特重倒春寒,仅3月下旬到4月下旬就发生了10次,受灾面积达总播种面积的41.8%,安徽省部分优质小麦品种受灾后几近绝收,由此退出了主导品种的行列。研究表明即使在最佳种植条件下倒春寒的发生也会导致小麦减产10%^[13]。倒春寒不仅造成小麦严重减产^[14-15],还会使小麦籽粒品质劣化^[16-17]。

为了缓解倒春寒对小麦产生的影响,目前采取的防控措施主要为:一培育壮苗^[18];二补肥浇水^[19];三喷施叶面肥^[20]。然而现有防御技术费时费力且减害效果不明显。生产实践证明,培育、种植抗倒春寒品种是最经济有效的途径。因此,开展小麦倒春寒抗性鉴定及评价,一方面有助于筛选出抗倒春寒小麦新品种,对降低生产风险具有重要的现实意义;另一方面筛选出的优异种质资源有助于开展遗传机理的研究。目前,国内外开展小麦倒春寒抗性鉴定的报道较多,特别是有关倒春寒抗性鉴定的指标筛选等。然而由于评价方法各异,田间试验与室内鉴定结果不一致等诸多问题,难以直接准确的评价小麦的倒春寒抗性,亟需建立统一、规范的评价标准来应对这一难题。本文对小麦倒春寒抗性鉴定方法与指标做了综合介绍和分析,以期以后的抗倒春寒育种工作提供理论指导。

1 小麦倒春寒抗性鉴定

1.1 小麦倒春寒抗性鉴定方法

小麦倒春寒抗性的鉴定就是对小麦的抗倒春寒能力做出评价,以期达到筛选抗性品种的目的,其鉴定方法可分为田间直接鉴定法和人工模拟鉴定法。

1.1.1 田间直接鉴定法 田间直接鉴定法是指在自然低温条件下,对应试小麦材料的形态学特征或产量损失情况进行评估,并以此判断其抗倒春寒性强弱的方法。胡新等^[21]指出竖叶型、叶色深绿、分蘖力强的品种较抗倒春寒。任德超等^[22]发现早熟的大穗品种比晚熟的中穗品种抗倒春寒能力强。武永

峰等^[23]和靖金莲等^[24]通过考察自然霜冻发生后穗部的产量性状,指出穗粒数、千粒重和籽粒容重均可作为田间直接鉴定的指标。这种方法简单易行,鉴定结果也与实际的生产情况接近,但由于年度间自然降温变幅较大,鉴定结果难以重复。一般需要多年的重复试验才能较准确地评价一个品种的倒春寒抗性。因此,该方法所需时间长、重复性差。另外,多位研究者指出应在相同的幼穗发育时期进行小麦倒春寒抗性鉴定,而自然霜冻发生时因不同品种(系)发育期不一致,难以将抗霜冻品种与避霜冻品种分开。所以不宜用此方法鉴定筛选抗倒春寒材料。

1.1.2 人工模拟鉴定法 人工模拟鉴定法是将小麦放在可人工控制温度及其他环境的条件下如冰柜^[25]、低温培养箱^[26]、人工智能霜箱^[27-29]、低温春化室^[30]或人工气候室内^[31-32],在不同小麦的同一发育时期,人为造成试验所需的低温胁迫环境,并通过研究小麦的生长发育、生理过程或者产量性状的变化来评价小麦倒春寒抗性的方法。

人工模拟鉴定法可以设置不同的低温强度,逆境条件容易控制,由于试验条件基本一致,用这种方法获得的鉴定结果可靠性高、重复性好,可以进行年际间的比较且能进行不同发育期的鉴定,是研究者们比较常用的一种抗寒性鉴定方法。但是此方法易受设备投资大、能源消耗高、容量不足等因素的限制。如冰柜、小麦春化室和低温培养箱虽使用普遍,但可设置的低温强度有限,且受冰柜和低温培养箱的空间限制不能对大批材料进行鉴定。人工气候室可以设置不同的低温强度,模拟的条件较其他设备更接近自然低温,但设备投资和能源消耗高。

综上,基于自然霜冻的不可预知性,若要建立可靠的小麦倒春寒抗性鉴定标准,只能在模拟条件下开展。利用人工气候室鉴定是小麦倒春寒抗性室内鉴定、评价最可行且最准确的方法。

1.2 小麦倒春寒抗性鉴定时期

小麦倒春寒抗性与发育时期有关,且存在一个低温敏感期^[33-34]。为减少不同发育时期造成的误差,确保鉴定结果的准确性,应该选择相同的发育时期进行小麦倒春寒抗性的研究,特别是在小麦幼穗对低温最敏感的时期。目前,小麦倒春寒抗性鉴定多以拔节期^[35]、孕穗期^[36]和开花期^[37]3个生育时期以及雌雄蕊分化期、药隔期和四分体期^[38]3个幼穗发育时期作为低温处理期。不同时期发生的低温

对小麦生长发育和产量的影响不同,不同时期的鉴定结果也有较大差异^[39-41]。一部分学者认为随着发育进程的推进,幼穗抗霜冻能力逐渐减弱,开花期是对低温最敏感的时期;另一部分学者则认为发育进程中间有一个低温敏感期在这个时期之后抗霜力又增强。关于小麦对倒春寒的敏感期还未有明确的定论,因此,需要根据不同的研究目的结合生产上易发生倒春寒的时间,选择适当的鉴定时期。

1.3 小麦倒春寒抗性鉴定温度和时间

研究表明倒春寒对小麦的危害不仅与发育时期有关,还与低温强度^[35]和持续时间^[42]有关。在小麦生产中,倒春寒灾害分为零上低温冷害和零下低温冻害两种类型,结合持续天数将倒春寒划分为轻度、中度和重度 3 级。不同的低温强度对小麦不同发育时期性状影响不同。Ji 等^[43]研究发现轻度低温冷害(2~6℃)主要降低穗粒数^[44],极端低温(-6~-2℃)同时降低穗数和穗粒数。倒春寒鉴定一般设定的温度为-6~4℃,持续时间为12~72 h。不同研究因处理温度和时长各不相同,鉴定结果差异较大,无法进行比较分析。目前,关于小麦倒春寒抗性适合的鉴定温度和时间阈值范围尚无明确定论。

1.4 小麦倒春寒抗性鉴定指标

1.4.1 小麦倒春寒抗性鉴定的形态指标 拔节期后小麦开始进入营养生长和生殖生长两旺期,此时小麦的抗寒能力较越冬期会明显降低^[1]。小麦各器官的抗寒能力由弱到强依次为幼穗→茎节→茎秆→叶尖→叶身→分蘖节,所以霜冻后,幼穗最先受害。学者们一般都选择受倒春寒最严重器官的相关指标作为参考,如幼穗、茎和心叶。胡新等^[21]最早提出用幼穗冻伤率作为倒春寒抗性评价指标,并将幼穗冻伤严重度分为 5 个等级:未发现明显冻伤的为 1 级,冻伤小于 1/3 的为 2 级,介于 1/3~1/2 的为 3 级,大于 1/2 但未全部冻死的为 4 级,幼穗全部冻死的为 5 级。在此基础上,钟秀丽等^[34]提出用幼穗死伤率来判定不同品种的抗霜冻能力,但是没有进行等级划分。王春艳等^[33]提出按幼穗的冰点来判定不同品种的抗霜冻能力,将小麦的抗霜冻能力分为 4 个等级:-4℃以上抗性弱,-5~-4℃抗性较弱,-6~-5℃抗性较强,-6℃以下抗性强。除此之外,叶型、叶色、株高^[21]等均与小麦的倒春寒抗性有密切关系。

1.4.2 小麦倒春寒抗性鉴定的产量性状指标 小麦拔节期至开花期遇低温会使其总小穗数减少、

不育小穗数增加、穗粒数降低、畸形小穗的籽粒干瘪,出现异形穗、残缺穗和无效穗等^[19,36]。因此可依据低温对小麦穗部结实率影响大小来鉴定不同小麦品种的耐倒春寒能力^[45-46],筛选耐倒春寒的小麦种质资源。在此基础上,薛辉等^[26]提出用结实率耐受度(TSR)来评价小麦倒春寒抗性,并划分为 3 个等级:耐倒春寒($TSR \geq 0.9$)、中耐倒春寒($0.9 > TSR \geq 0.7$)和不耐倒春寒($TSR < 0.7$)。此外,武永峰等^[23]构建的死穗率、残穗率和残穗指数也可作为鉴定冬小麦倒春寒抗性的指标,死穗率、残穗率和残穗指数与实际产量均呈负效应,值越大实际产量越低。

1.4.3 小麦倒春寒抗性鉴定的生理生化指标 生物膜是细胞与环境之间物质交换、信息传递的界面,各种逆境胁迫(特别是低温)对细胞的伤害始于细胞膜。受低温胁迫时,通过膜的生理生化变化来反映其抗性的强弱,是植物抗性能力最基本的反映。研究发现,在低温胁迫下 SOD 活性、POD 活性、脯氨酸含量及可溶性蛋白含量升高^[47-48],且这些指标的变化与产量的关联度高,因此可作为春季低温下小麦耐寒性鉴定的重要指标。然而,另一些研究认为冬小麦抗霜冻能力与叶片可溶性糖含量之间无显著相关性^[34]且各生理指标在不同发育时期的表现也不一致^[41]。因此,单一指标很难准确全面地反映品种间抗逆性的强弱,应该采用多种指标来综合评价作物的抗逆性。进一步研究认为可用所测指标变化百分数的隶属函数值来评价小麦的抗寒性^[49]。隶属函数法提供了一条在测定多项指标的基础上综合评价材料抗寒性的有效途径。

光合作用是对低温最敏感的生理过程之一。低温引起的叶绿素含量^[35]、叶片实际光化学效率($\Phi PSII$)和光化学猝灭系数(qP)下降^[32],以及气孔和非气孔因素是导致光合速率显著下降的主要原因,进而降低小麦干物质积累,最终导致产量下降。王瑞霞等^[39]研究表明 Pn 、 Tr 、 G_s 、胞间 CO_2 浓度及 F_v/F_m 也可作为评价品种春季抗寒性的生理指标。

综上,简单、易行、稳定、可靠的抗寒性鉴定指标,能有效的提高小麦倒春寒抗性鉴定的准确性。形态学及产量指标为直接指标,生理生化指标为间接指标。形态学及产量指标都较生理生化指标更直观且更稳定,但产量指标更能反映实际生产情况。因此,鉴定时应以产量指标为主,形态学及生理生化指标为辅,其结果更具代表性。

2 小麦倒春寒抗性鉴定分子生物学基础

小麦的倒春寒抗性是非常复杂的数量性状,涉及很多基因、microRNAs 的调控以及激素、离子、代谢物等含量的变化。随着 DNA 测序和生物信息学等技术的发展,基因组学、转录组学、蛋白质组学、表型组学等组学手段为系统开展小麦倒春寒抗性机制解析提供了理想的研究方法。薛辉等^[26]利用 660K SNP 芯片对 107 份小麦品种进行全基因组关联分析,得到了多个与耐倒春寒相关的优异等位变异位点,通过对这些优异等位变异进行聚合育种可以改善小麦的倒春寒耐性。Han 等^[50]通过对药隔期低温胁迫后的叶片进行差异蛋白组学分析,结果鉴定出 70 个差异蛋白点,其中有 52 个上调表达的蛋白点和 18 个下调表达的蛋白点,C2H2 锌指蛋白、冷诱导蛋白、Cu/Zn 超氧化物歧化酶等在响应春季倒春寒中发挥了重要作用。Zhang 等^[51]对倒春寒耐受性差异明显的 2 个小麦品种进行低温处理后差异蛋白组学研究,发现了 43 个差异表达蛋白,这些差异表达蛋白可能是造成这 2 个品种倒春寒耐受性差异的原因之一。Kang 等^[52]用 Affymetrix 小麦基因芯片分析药隔形成初期低温胁迫的表达谱变化,发现表达水平变化在 2 倍以上的有 600 个基因,其中有 102 个基因表达水平改变 8 倍以上,这些基因编码多种蛋白如:冷诱导蛋白、CBF 转录因子、钙依赖蛋白激酶、Na⁺/H⁺ 逆向运输蛋白、水通道蛋白和一些代谢酶等。Zhang 等^[53]对冷胁迫后的小麦幼穗进行转录组分析,鉴定出了 12 个冷应答基因,为解析幼穗的倒春寒抗性提供了理论基础。Song 等^[54]对处于雌雄蕊分化期的小麦幼穗进行低温胁迫的 miRNA 转录组分析,共鉴定了 192 个保守的 miRNAs 和 9 个新的 miRNAs,冷处理样品中有 34 个保守的和 5 个新的 miRNAs 明显差异表达,大部分是涉及花发育的转录因子,如 *ARF*、*SPB*、*MADS-box*、*MYB*、*SPX*、*TCP* 和 *PPR*,这些基因的异常表达会导致生殖器官的败育。此外,也有研究表明小麦抗倒春寒能力不同的原因可能与 miRNA 调控光形态建成转导途径和开花过程的靶基因表达模式不同有关^[55]。

由于小麦倒春寒抗性机制的复杂性和组学的高通量,几乎每个研究都能筛选到成百上千的差异表达基因。但是目前对筛选出的差异表达基因进行后续功能验证的研究很少。迄今为止还未见小麦抗倒春寒相关基因克隆的报道。

3 问题与展望

频繁发生的倒春寒,已经成为限制小麦生产的重大气候灾害之一。降低倒春寒危害,采取农业措施相当困难,通过遗传改良提高小麦倒春寒抗性是最经济有效的途径。目前小麦倒春寒抗性鉴定方法多但不够系统,指标多但不够准确,鉴选的可靠性较差,难以有效指导育种工作及相关理论研究,使得春季抗寒分子机理研究进展缓慢。因此,建立系统的小麦倒春寒抗性鉴定评价方法,筛选优异种质资源并开展遗传机理的研究已成为小麦研究中的热点和难点。

小麦的倒春寒抗性鉴定时期直接影响抗性资源的筛选效率与准确性。根据小麦的生长发育特征及春季低温发生的时期,可将小麦倒春寒抗性鉴定分为拔节期抗性鉴定、孕穗期抗性鉴定和开花期抗性鉴定。不同发育时期发生的低温对小麦生长发育和产量的影响不同,发生在早期(拔节期)的倒春寒主要影响穗数,发生在晚期(孕穗期及开花期)的倒春寒主要影响穗粒数。为了正确、全面、快速地确定品种的倒春寒抗性,应以产量性状为评价指标,分别在小麦的拔节期、孕穗期和开花期设置不同的低温强度,筛选出各发育时期合适的鉴定指标和处理强度,在此基础上分别鉴定小麦各发育时期的倒春寒抗性,并比较分析不同发育时期倒春寒抗性鉴定结果的匹配性,完善小麦倒春寒抗性鉴定评价体系。

在基础研究方面,利用筛选的优异种质资源构建遗传连锁群体,利用新的分子标记技术对目标基因进行精细定位并克隆将会是未来小麦抗倒春寒遗传研究的一个重要方向。随着分子标记技术的飞速发展,小麦 660K、90K 芯片的开发和利用将会使相关 QTL 的定位更加精确,为小麦抗倒春寒基因的克隆提供了技术支持。

参考文献

- [1] Fuller M P, Fuller A M, Kaniouras S, Christophers J, Fredericks T. The freezing characteristics of wheat at ear emergence. *European Journal of Agronomy*, 2007, 26 (4): 435-441
- [2] Shroyer J P, Mikesell M E, Paulsen G M. Spring freeze injury to Kansas wheat. Kansas State University, Manhattan, New York, 1995
- [3] Barton D A, Cantrill L C, Law A M K, Phillips C G, Sutton B G, Overall R L. Chilling to zero degrees disrupts pollen formation but not meiotic microtubule arrays in *Triticum aestivum* L. *Plant, Cell & Environment*, 2014, 37 (12): 2781-2794

- [4] Frederiks T M, Christopher J T, Fletcher S E H, Borrell A K. Post head-emergence frost resistance of barley genotypes in the northern grain region of Australia. *Crop & Pasture Science*, 2011, 62(9): 736-745
- [5] Li X N, Cai J, Liu F L, Zhou Q, Dai T B, Cao W X, Jiang D. Wheat plants exposed to winter warming are more susceptible to low temperature stress in the spring. *Plant Growth Regulation*, 2015, 77: 11-19
- [6] Zhong X, Mei X, Li Y, Yoshida H, Sun Z. Changes in frost resistance of wheat young ears with development during jointing stage. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 2008, 194(5): 343-349
- [7] Augspurger C K. Reconstructing patterns of temperature, phenology, and frost damage over 124 years: Spring damage risk is increasing. *Ecology*, 2013, 94(1): 41-50
- [8] 钟秀丽. 近 20 年来霜冻害的发生与防御研究进展. *中国农业气象*, 2003, 24(1): 4-6
Zhong X L. Occurrence and prevention of frost injury in recent two decades. *Chinese Journal of Agrometeorology*, 2003, 24(1): 4-6
- [9] 陈翔, 林涛, 林非非, 张妍, 苏慧, 胡燕美, 宋有洪, 魏凤珍, 李金才. 黄淮麦区小麦倒春寒危害机理及防控措施研究进展. *麦类作物学报*, 2020(2): 243-250
Chen X, Lin T, Lin F F, Zhang Y, Su H, Hu Y M, Song Y H, Wei F Z, Li J C. Research progress on damage mechanism and prevention and control measures of late spring coldness of wheat in Huanghuai Region. *Journal of Triticeae Crops*, 2020(2): 243-250
- [10] 张璐云, 王帅, 王文晴, 陈晋, 崔喜红. 倒春寒与北方冬小麦生育期时空关联特征分析. *中国农业资源与区划*, 2020, 41(10): 79-88
Zhang L Y, Wang S, Wang W Q, Chen J, Cui X H. Spatiotemporal correlation between spring frost and growth period in main wheat producing areas in northern China. *Chinese Journal of Agricultural Resources and Regional Planning*, 2020, 41(10): 79-88
- [11] 张淑娟, 宋国琦, 高洁, 李玉莲, 张荣志, 李玮, 王姣, 陈明丽, 韩小东, 李根英. 小麦春季抗寒性研究进展. *山东农业科学*, 2017, 49(6): 157-162
Zhang S J, Song G Q, Gao J, Li Y L, Zhang R Z, Li W, Wang J, Chen M L, Han X D, Li G Y. Research advances on cold resistance of wheat (*Triticum aestivum* L.) in spring. *Shandong Agricultural Sciences*, 2017, 49(6): 157-162
- [12] Zhang X F, Zheng Y F, Wang C Y, Chen H L, Ren Z H, Zou C H. Spatial distribution and temporal variation of the winter wheat late frost disaster in Henan China. *Acta Meteorologica Sinica*, 2011, 25(2): 249-259
- [13] Li X N, Pu H C, Liu F L, Zhou Q, Cai J, Li X N, Cao W X, Jiang D. Winter wheat photosynthesis and grain yield responses to spring freeze. *Agronomy Journal*, 2015, 107(3): 1002-1010
- [14] Al-Issawi M, Rihan H Z, El-Sarkassy N, Fuller M P. Frost hardness expression and characterisation in wheat at ear emergence. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 2013, 199(1): 66-74
- [15] Thakur P, Kumar S, Malik J A, Berger J D, Nayyar H. Cold stress effects on reproductive development in grain crops: an overview. *Environmental and Experimental Botany*, 2010, 67(3): 429-443
- [16] Liu L L, Song H, Shi K J, Liu B, Zhang Y, Tang L, Cao W X, Zhu Y. Response of wheat grain quality to low temperature during jointing and booting stages: on the importance of considering canopy temperature. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2019, 278: 107658-107658
- [17] 秦毛毛, 刘艳喜, 张琨, 赵梦琪, 周正富, 吴政卿, 陈锋, 雷振生. 倒春寒对优质强筋小麦品种郑麦 366 品质的影响. *河南农业科学*, 2021, 50(3): 42-48
Qin M M, Liu Y X, Zhang K, Zhao M Q, Zhou Z F, Wu Z Q, Chen F, Lei Z S. Effect of late spring coldness on quality of high-quality strong gluten wheat Zhengmai 366. *Journal of Henan Agricultural Sciences*, 2021, 50(3): 42-48
- [18] 安晓东, 靖金莲, 阎翠萍, 刘玲玲, 李世平, 黄丽波, 王全亮, 单杰. 冬小麦不同品种倒春寒抗性差异鉴定分析. *山西农业科学*, 2017, 45(2): 156-159
An X D, Jing J L, Yan C P, Liu L L, Li S P, Huang L B, Wang Q L, Shan J. The appraisal analysis of differences between varieties resistant to frozen injury of coldness in later spring on winter wheat. *Journal of Shanxi Agricultural Sciences*, 2017, 45(2): 156-159
- [19] 李玉刚, 宫明波, 王瑞英, 李振清, 迟红梅, 张继余, 盖红梅. 孕穗期低温对冬小麦穗部及籽粒的影响. *山东农业科学*, 2016, 48(7): 55-59
Li Y G, Gong M B, Wang R Y, Li Z Q, Chi H M, Zhang J Y, Gai H M. Influences of low temperature at booting stage on spikes and grains of winter wheat. *Shandong Agricultural Sciences*, 2016, 48(7): 55-59
- [20] 苏慧, 李金鹏, 胡燕美, 朱玉磊, 李金才, 宋有洪. 喷施 KH_2PO_4 对孕穗期低温胁迫下小麦叶片抗氧化特性与幼穗冻害的影响. *麦类作物学报*, 2021, 41(5): 585-593
Su H, Li J P, Hu Y M, Zhu Y L, Li J C, Song Y H. Effect of spraying KH_2PO_4 on leaf physiological characteristics and freezing damage of young spike of cold stress at wheat booting stage. *Journal of Triticeae Crops*, 2021, 41(5): 585-593
- [21] 胡新, 黄绍华, 黄建英, 肖召杰. 晚霜冻害与小麦品种的关系: 1998 年霜冻害调查报告之一. *中国农业气象*, 1999, 20(3): 28-30
Hu X, Huang S H, Huang J Y, Xiao Z J. Influence of late frost on different wheat cultivars-the first report of investigation on late frost injury to wheat in 1998. *Chinese Journal of Agrometeorology*, 1999, 20(3): 28-30
- [22] 任德超, 胡新, 黄绍华, 熊坤, 赵敬领, 朱培培. 黄淮麦区不同类型小麦品种抗晚霜冻害研究. *安徽农业科学*, 2008, 36(14): 5819-5820
Ren D C, Hu X, Huang S H, Xiong K, Zhao J L, Zhu P P. Resistance comparison of different types of wheat varieties to late frostbite in Huanghuai wheat producing area. *Journal of Anhui Agricultural Sciences*, 2008, 36(14): 5819-5820
- [23] 武永峰, 胡新, 钟秀丽, 吕国华, 任德超, 宋吉青. 农田尺度下冬小麦晚霜冻害空间差异及原因分析. *中国农业科学*, 2014, 47(21): 4246-4256
Wu Y F, Hu X, Zhong X L, Lv G H, Ren D C, Song J Q. Study on spatial differences of late frost injury to winter wheat and its reasons at field scale. *Scientia Agricultura Sinica*, 2014, 47(21): 4246-4256
- [24] 靖金莲, 安晓东, 刘玲玲, 阎翠萍, 李世平, 王全亮, 黄丽波. 倒

- 春寒对晋南冬小麦主要性状的影响分析. 山西农业科学, 2017, 45(9): 1415-1419
- Jing J L, An X D, Liu L L, Yan C P, Li S P, Wang Q L, Huang L B. Analysis on effect of later spring coldness on main traits of winter wheat in south Shanxi. *Journal of Shanxi Agricultural Sciences*, 2017, 45(9): 1415-1419
- [25] 王树刚, 王振林, 王平, 王宏伟, 李府, 黄玮, 武玉国, 尹燕桦. 不同小麦品种对低温胁迫的反应及抗冻性评价. 生态学报, 2011, 31(4): 1064-1072
- Wang S G, Wang Z L, Wang P, Wang H W, Li F, Huang W, Wu Y G, Yin Y P. Evaluation of wheat freezing resistance based on the responses of the physiological indices to low temperature stress. *Acta Ecologica Sinica*, 2011, 31(4): 1064-1072
- [26] 薛辉, 余慷, 马晓玲, 刘晓丹, 宋艳红, 朱保磊, 刘冬成, 张爱民, 詹克慧. 黄淮麦区小麦品种耐倒春寒相关性状的评价及关联分析. 麦类作物学报, 2018, 38(10): 1174-1188
- Xue H, Yu K, Ma X L, Liu X D, Song Y H, Zhu B L, Liu D C, Zhang A M, Zhan K H. Assessment and genome-wide association analysis of resistance to late-spring coldness in winter wheat from the yellow and Huai Valley of China. *Journal of Triticeae Crops*, 2018, 38(10): 1174-1188
- [27] 任德超, 胡新, 黄绍华, 葛君, 赵敬领, 朱培培, 张福娟. 晚霜冻害对不同小麦产量性状的影响. 河南农业科学, 2011, 40(5): 55-58
- Ren D C, Hu X, Huang S H, Ge J, Zhao J L, Zhu P P, Zhang F J. Influence of spring frost on different ear types of wheat yield component. *Journal of Henan Agricultural Sciences*, 2011, 40(5): 55-58
- [28] 任德超, 胡新, 陈丹丹, 张建涛, 倪永静, 刘红杰, 黄绍华, 李国强. 不同低温处理对小麦光合特性和产量性状的影响. 中国农学通报, 2016, 32(21): 44-50
- Ren D C, Hu X, Chen D D, Zhang J T, Ni Y J, Liu H J, Huang S H, Li G Q. Effects of different low temperature treatments on photosynthetic characteristics and yield traits of wheat. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2016, 32(21): 44-50
- [29] 武永峰, 胡新, 任德超, 史萍, 游松财. 晚霜冻胁迫后冬小麦株高降低及其与籽粒产量关系. 中国农业科学, 2018, 51(18): 41-56
- Wu Y F, Hu X, Ren D C, Shi P, You S C. Reduction of plant height in winter wheat and its relationship with grain yield under late frost stress. *Scientia Agricultura Sinica*, 2018, 51(18): 41-56
- [30] 张军, 孙树贵, 王亮明, 王秀娟, 杨群会, 陈新宏. 孕穗期低温对冬小麦生理生化特性和产量的影响. 西北植物学报, 2013, 33(11): 2249-2256
- Zhang J, Sun S G, Wang L M, Wang X J, Yang Q H, Chen X H. Physiological and biochemical characteristics and grain yield of winter wheat under low temperature at booting stage. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2013, 33(11): 2249-2256
- [31] 张志伟, 王法宏, 李升东, 冯波, 司纪升, 张宾, 孔令安, 王峥. 不同类型小麦品种孕穗期低温生理反应及其抗寒性分析. 麦类作物学报, 2012, 32(5): 900-906
- Zhang Z W, Wang F H, Li S D, Feng B, Si J S, Zhang B, Kong L A, Wang Z. Analysis on the physiological reaction to low temperature at booting stage and their cold resistance of different types of wheat varieties. *Journal of Triticeae Crops*, 2012, 32(5): 900-906
- [32] 刘蕾蕾, 纪洪亭, 刘兵, 马吉锋, 肖浏骏, 汤亮, 曹卫星, 朱艳. 拔节期和孕穗期低温处理对小麦叶片光合及叶绿素荧光特性的影响. 中国农业科学, 2018, 51(23): 4434-4448
- Liu L L, Ji H T, Liu B, Ma J F, Xiao L J, Tang L, Cao W X, Zhu Y. Effects of jointing and booting low temperature treatments on photosynthetic and chlorophyll fluorescence. *Scientia Agricultura Sinica*, 2018, 51(23): 4434-4448
- [33] 王春艳, 李茂松, 胡新, 王道龙, 吉田久. 黄淮地区冬小麦的抗晚霜冻害能力. 自然灾害学报, 2006, 15(6): 211-215
- Wang C Y, Li M S, Hu X, Wang D L, Ji T J. Spring frost resistance of winter wheat in Huang-Huai area. *Journal of Natural Disasters*, 2006, 15(6): 211-215
- [34] 钟秀丽, 王道龙, 吉田久, 胡新, 赵鹏, 韩立帅, 王晓光, 黄绍华, 黄建英, 孙忠富. 冬小麦品种抗霜冻力的影响因素分析. 作物学报, 2007, 33(11): 1810-1814
- Zhong X L, Wang D L, Ji T J, Hu X, Zhao P, Han L S, Wang X G, Huang S H, Huang J Y, Sun Z F. Analysis on the factors affecting frost resistance for winter wheat. *Acta Agronomica Sinica*, 2007, 33(11): 1810-1814
- [35] 陈思思, 李春燕, 杨景, 徐雯, 朱新开, 郭文善, 封超年. 拔节期低温冻害对扬麦 16 光合特性及产量形成的影响. 扬州大学学报: 农业与生命科学版, 2014, 35(3): 59-64
- Chen S S, Li C Y, Yang J, Xu W, Zhu X K, Guo W S, Feng C N. Effect of low temperature at jointing stage on photosynthetic characteristics and yield in wheat cultivar Yangmai 16. *Journal of Yangzhou University: Agricultural and Life Science Edition*, 2014, 35(3): 59-64
- [36] 刘璇, 王瑞丽, 周伟, 方保停, 郑宏远, 张艳林, 詹克慧. 春季低温对冬小麦穗部发育和粒重的影响. 河南农业大学学报, 2013(4): 373-380
- Liu X, Wang R L, Zhou W, Fang B T, Zheng H Y, Zhang Y L, Zhan K H. Effect of spring low temperature on ear development and grain weight of winter wheat. *Journal of Henan Agricultural University*, 2013(4): 373-380
- [37] 李春燕, 徐雯, 刘立伟, 雷晓伟, 杨景, 周冬冬, 朱新开, 郭文善. 药隔至开花期低温对小麦产量和生理特性的影响. 麦类作物学报, 2016, 36(1): 77-85
- Li C Y, Xu W, Liu L W, Lei X W, Yang J, Zhou D D, Zhu X K, Guo W S. Effect of short-time low temperature from anther connective stage to anthesis on wheat yield and physiological characteristics. *Journal of Triticeae Crops*, 2016, 36(1): 77-85
- [38] 张自阳, 王智煜, 王斌, 王志伟, 朱启迪, 霍云凤, 茹振钢, 刘明久. 春季穗分化阶段低温处理对不同小麦品种幼穗结实性及生理特性的影响. 华北农学报, 2019, 34(4): 130-139
- Zhang Z Y, Wang Z Y, Wang B, Wang Z W, Zhu Q D, Huo Y F, Ru Z G, Liu M J. Effects of low temperature treatment at spring spike differentiation stage on young ear fruiting and physiological characteristics of different wheat varieties. *Acta Agriculturae Boreali-Sinica*, 2019, 34(4): 130-139
- [39] 王瑞霞, 闫长生, 张秀英, 孙果忠, 钱兆国, 闫晓蕾, 牟秋焕, 肖世和. 春季低温对小麦产量和光合特性的影响. 作物学报, 2018, 44(2): 288-296
- Wang R X, Yan C S, Zhang X Y, Sun G Z, Qian Z G, Qi X L, Mou Q H, Xiao S H. Effect of low temperature in spring on yield and photosynthetic characteristics of wheat. *Acta Agronomica Sinica*, 2018, 44(2): 288-296
- [40] 高艳, 唐建卫, 殷贵鸿, 韩玉林, 黄峰, 王丽娜, 于海飞, 李楠

- 楠, 张倩, 杨光宇, 李新平. 倒春寒发生时期和次数对冬小麦产量性状的影响. 麦类作物学报, 2015, 35(5): 687-692
- Gao Y, Tang J W, Yin G H, Han Y L, Huang F, Wang L N, Yu H F, Li N N, Zhang Q, Yang G Y, Li X P. Effect of different periods and frequency of late spring coldness on winter wheat yield related traits. Journal of Triticeae Crops, 2015, 35(5): 687-692
- [41] 孙苗苗, 王志强, 高翔, 龚璞, 辛泽毓, 林同保. 河南主推小麦品种对低温胁迫的生理响应及耐寒性分析. 麦类作物学报, 2016, 36(3): 316-324
- Sun M M, Wang Z Q, Gao X, Gong P, Xin Z Y, Lin T B. Cold tolerance evaluation of wheat varieties in Henan based on their physiological response to low temperature stress. Journal of Triticeae Crops, 2016, 36(3): 316-324
- [42] 陈贵菊, 陈明丽, 王福玉, 高国良, 江涛, 尹逊利, 李根英, 宋国琦. 药隔期低温对小麦生长发育的影响. 山东农业科学, 2015, 47(2): 25-28
- Chen G J, Chen M L, Wang F Y, Gao G L, Jiang T, Yin X L, Li G Y, Song G Q. Influences of low temperature in connectivum period on wheat growth and development. Shandong Agricultural Sciences, 2015, 47(2): 25-28
- [43] Ji H T, Xiao L J, Xia Y M, Song H, Liu B, Tang L, Cao W X, Zhu Y, Liu L L. Effects of jointing and booting low temperature stresses on grain yield and yield components in wheat. Agricultural and Forest Meteorology, 2017, 243: 33-42
- [44] 吴青霞, 杨林, 邵慧, 冉从福, 杨子博, 余静, 李立群, 李学军. 药隔期低温胁迫对小麦生理及产量的影响. 麦类作物学报, 2013, 33(4): 752-757
- Wu Q X, Yang L, Shao H, Ran C F, Yang Z B, Yu J, Li L Q, Li X J. Effects of low temperature stress at anther connective formation phase on physiological characteristics and yield of wheat. Journal of Triticeae Crops, 2013, 33(4): 752-757
- [45] 王智煜, 李迎迎, 胡雅倩, 张自阳, 朱启迪, 刘明久. 四分体期低温胁迫对 2 个小麦品种幼穗结实率及生理特性的影响. 江苏农业科学, 2019, 47(10): 114-116
- Wang Z Y, Li Y Y, Hu Y Q, Zhang Z Y, Zhu Q D, Liu M J. Effects of low temperature stress on seed-set rate and physiological characteristics of two wheat cultivars in tetrad stage. Jiangsu Agricultural Sciences, 2019, 47(10): 114-116
- [46] 陈巧艳, 李迎迎, 陈刘平, 欧行奇, 赵星星, 张自阳, 刘明久, 朱启迪. 低温胁迫对不同小麦品种结实率和活性氧代谢的影响. 江苏农业科学, 2018, 46(11): 63-65
- Chen Q Y, Li Y Y, Chen L P, Ou X Q, Zhao X X, Zhang Z Y, Liu M J, Zhu Q D. Influences of low temperature stress on setting rate and active oxygen metabolism of different wheat varieties. Jiangsu Agricultural Sciences, 2018, 46(11): 63-65
- [47] 李晓林, 白志元, 杨子博, 王培, 钟丽洁, 李学军. 黄淮麦区部分主推冬小麦品种越冬及拔节期的抗寒生理研究. 西北农林科技大学学报: 自然科学版, 2013, 41(1): 40-48
- Li X L, Bai Z Y, Yang Z B, Wang P, Zhong L J, Li X J. Cold resistant physiology of some main wheat varieties at wintering and jointing stages in Huanghuai area. Journal of Northwest A & F University: Natural Science Edition, 2013, 41(1): 40-48
- [48] 姜丽娜, 张黛静, 宋飞, 刘佩, 樊婷婷, 余海波, 李春喜. 不同品种小麦叶片对拔节期低温的生理响应及抗寒性评价. 生态学报, 2014, 34(15): 4251-4261
- Jiang L N, Zhang D J, Song F, Liu P, Fan T T, Yu H B, Li C X. Evaluation of cold resistance of different wheat varieties based on physiological responses of leaves to low temperature at the jointing stage. Acta Ecologica Sinica, 2014, 34(15): 4251-4261
- [49] 姜丽娜, 马建辉, 樊婷婷, 宋飞, 刘佩, 余海波, 李欣, 李春喜. 孕穗期低温对小麦生理抗寒性的影响. 麦类作物学报, 2014, 34(10): 1373-1382
- Jiang L N, Ma J H, Fan T T, Song F, Liu P, Yu H B, Li X, Li C X. Effects of low temperature at booting stage on physiological cold resistance of wheat. Journal of Triticeae Crops, 2014, 34(10): 1373-1382
- [50] Han Q, Kang G, Guo T. Proteomic analysis of spring freeze-stress responsive proteins in leaves of bread wheat (*Triticum aestivum* L.). Plant Physiology and Biochemistry, 2013, 63: 236-244
- [51] Zhang S J, Song G Q, Li Y L, Gao J, Wang J, Chen G J, Li H S, Li G Y, Zhao Z D. Comparative proteomic analysis of cold responsive proteins in two wheat cultivars with different tolerance to spring radiation frost. Frontiers of Agricultural Science and Engineering, 2014, 1(1): 37-45
- [52] Kang G Z, Li G Z, Yang W P, Han Q X, Ma H Z, Wang Y H, Ren J P, Zhu Y J, Guo T C. Transcriptional profile of the spring freeze response in the leaves of bread wheat (*Triticum aestivum* L.). Acta Physiologiae Plantarum, 2013, 35(2): 575-587
- [53] Zhang S J, Song G Q, Gao J, Li Y L, Guo D, Fan Q Q, Sui X X, Chu A S, Huang C Y, Liu J J, Li G Y. Transcriptome characterization and differential expression analysis of cold-responsive genes in young spikes of common wheat. Journal of Biotechnology, 2014, 189: 48-57
- [54] Song G Q, Zhang R Z, Zhang S J, Li Y L, Gao J, Han X D, Chen M L, Wang J, Li W, Li G Y. Response of microRNAs to cold treatment in the young spikes of common wheat. BMC Genomics, 2017, 18(1): 212-226
- [55] 张自阳, 王斌, 王智煜, 王志伟, 朱启迪, 茹振刚, 刘明久. 雌雄蕊原基分化期低温胁迫下两个小麦品种幼穗 miRNA 表达谱分析. 华北农学报, 2021, 36(1): 81-94
- Zhang Z Y, Wang B, Wang Z Y, Wang Z W, Zhu Q D, Ru Z G, Liu M J. Analysis of miRNA expression profile in young ear of two wheat varieties under low temperature stress at the female stamen primordium differentiation stage. Acta Agriculturae Boreali-sinica, 2021, 36(1): 81-94