

刘大同, 邢潇悦, 李东升, 等. 小麦穗分化不同阶段对低温胁迫的生理响应[J]. 江苏农业学报, 2017, 33(6): 1212-1219.
doi:10.3969/j.issn.1000-4440.2017.06.003

小麦穗分化不同阶段对低温胁迫的生理响应

刘大同¹, 邢潇悦², 李东升¹, 胡文静¹, 程晓明¹, 高德荣^{1,2}, 程顺和^{1,2}

(1. 江苏里下河地区农业科学研究所/农业部长江中下游小麦生物学与遗传育种重点实验室, 江苏 扬州 225007; 2. 扬州大学农学院/江苏省粮食作物现代产业技术协同创新中心, 江苏 扬州 225009)

摘要: 为明确不同冬春性小麦品种在相同穗分化进程下对低温的生理响应, 选用冬性品种烟农 19 和春性品种宁麦 4 号、扬糯麦 1 号、宁麦 13、扬麦 11、镇 10375, 研究了 -10 ℃ 人工低温胁迫下, 护颖分化期、雌雄蕊分化期、药隔分化期和四分体形成期叶片中可溶性蛋白含量、丙二醛含量、超氧化物歧化酶、过氧化物酶和过氧化氢酶活性变化。结果表明, 低温处理后, 4 个穗分化时期的可溶性蛋白含量和抗氧化酶活性均较 0 h 对照升高, 但随着低温处理时间延长而下降; 丙二醛含量呈先升后降再上升的趋势。药隔分化期对低温胁迫最为敏感。四分体形成期, 叶片生理响应不宜作为评价抗寒性的指标。与 0 h 对照相比, 烟农 19 的可溶性蛋白含量、超氧化物歧化酶、过氧化物酶和过氧化氢酶活性在低温处理后, 上升幅度和响应速率大于其他 5 个春性品种, 且丙二醛含量的增幅较小, 对低温胁迫表现出较强抗性。

关键词: 小麦; 低温; 幼穗分化; 生理特性

中图分类号: S512.1

文献标识码: A

文章编号: 1000-4440(2017)06-1212-08

The physiological response to low temperature of wheat during young spike development

LIU Da-tong¹, XING Xiao-yue², LI Dong-sheng¹, HU Wen-jing¹, CHENG Xiao-ming¹, GAO De-rong^{1,2}, CHENG Shun-he^{1,2}

(1. Institute of Agricultural Science of the Lixiahe District in Jiangsu Province/Key Laboratory of Wheat Biology and Genetic Improvement for Low and Middle Yangtze Valley, Ministry of Agriculture, Yangzhou 225007, China; 2. Co-Innovation Center for Modern Production Technology of Grain Crops, Yangzhou University, Yangzhou 225009, China)

Abstract: In order to define the physiological response of leaf to freezing temperature of different wheat cultivars during the same period of young spike development, the winterness cultivar Yannong 19 and springness cultivars Ningmai

收稿日期: 2017-07-25

基金项目: 国家现代农业产业技术体系建设专项 (CARS-3-1-1、CARS-3-2-11); 扬州市绿扬金凤人才计划项目 (yz-lyjfh2015YB109); 江苏里下河地区农业科学研究所科研基金项目 (lxh201504); 扬州市现代农业项目 (YZ2016033)

作者简介: 刘大同 (1986-), 男, 山东宁阳人, 博士, 助理研究员, 主要从事小麦的发育和生理研究。 (Tel) 15062799250; (E-mail) 15062799250@163.com

通讯作者: 高德荣, (E-mail) gdr@wheat.org.cn; 程顺和, (E-mail) 13905273926@126.com

4, Yangnuomai 1, Ningmai 13, Yangmai 11, Zhenmai 10375 were studied for the content of soluble protein and malondialdehyde (MDA), as well as the activities of superoxide dismutase (SOD), peroxidase (POD) and catalase (CAT), with the leaves treated under the low temperature stress of -10 ℃ during the glume differentiation stage, pistil and stamen differentiation stage, anther differentiation stage and the tetrad formation stage. The results showed that the soluble protein content and antioxidant activity during the four stages in the treatment of low temperature increased compared with the control, but decreased

with the prolongation of the treatment. The content of MDA increased firstly, then decreased, and finally increased. Leaves of wheat in anther differentiation stage were most sensitive to low temperature stress. While the physiological response of leaves, which in the tetrad formation stage, should not be used to evaluate the cold resistance of wheat. Compared with the control, the soluble protein content, *SOD*, *POD* and *CAT* activities of Yannong 19 were higher than those of the other five cultivars after low temperature treatment, and the increase of MDA content was small. Thus the resistance to low temperature stress showed by Yannong 19 was the strongest in these six cultivars.

Key words: wheat; low temperature; spike differentiation; physiological characteristics

小麦低温灾害是中国黄淮麦区和长江中下游麦区主要气象灾害之一。低温灾害主要包括小麦的越冬冻害、小麦旺盛生长时期的霜冻和拔节期至孕穗期发生的低温冷害,严重影响小麦的高产、稳产和粮食安全。在全球气候逐渐变暖的同时,极端气候发生频率也在增加,冬季严寒型冻害频率下降,“倒春寒”发生频率有所增加^[1]。小麦对低温胁迫的抗性机制受多因素调控,十分复杂,不同品种的抗性机制存在差异^[2-7]。一般情况下,小麦品种抗寒性表现为:冬性品种>半冬性品种>弱春性品种>春性品种^[8]。近年来,小麦品种结构布局不断改变,例如黄淮冬麦区冬性为主的小麦品种逐渐被偏春性、丰产性好而抗冻性较差的品种取代,受冻害的风险也随之加大^[9-10]。

小麦抗寒性的强弱与体内各种渗透调节物质的变化和保护酶系统密切相关。可溶性糖、可溶性蛋白等作为主要渗透调节物质,在低温胁迫下的积累有效提高了细胞液浓度,降低细胞冰点,有助于保持细胞膜结构的完整性,增加植株抗寒性^[11-12]。低温胁迫下,植物体内产生过量的活体氧(Reactive oxygen species, ROS)和自由基,致使植物体内的正常代谢遭到破坏,导致细胞损伤甚至死亡^[13-14]。植物在进化过程中形成了较完善的 ROS 清除酶系统,包括超氧化物歧化酶(*SOD*)、过氧化物酶(*POD*)和过氧化氢酶(*CAT*)等,能够防止质膜的损伤,因此抗氧化酶活性的变化可以作为抗寒鉴定的指标^[15]。由膜脂过氧化产生的丙二醛(MDA)含量可以反映机体受害程度,因而也被作为抗冻性鉴定的常用生理生化指标^[16]。

小麦受低温危害程度还与发育进程有关,有研究发现幼穗发育进程慢的小麦品种耐寒性强,而幼穗发育进程快的品种耐寒性弱^[11]。拔节孕穗期是幼穗分化和发育的关键阶段,雌雄蕊分化末期到药隔分化初期可能是小麦霜冻害的敏感时期^[17-18]。

冬春性不同的品种以及同为春性的品种间幼穗发育进程存在很大差异,而生产上遭遇低温的时期却一致。对于不同品种受低温危害的差异究竟是品种的发育进程差异还是品种本身的抗寒性差异造成的,一直存在争议,因此需要在同一发育进程下鉴定品种的抗寒性。

为在同一发育阶段探明冬性品种与春性品种之间,以及同为春性的品种之间对低温胁迫生理响应的差异,本研究在体视显微镜下解剖幼穗确定发育进程,采用盆栽和冰柜人工模拟低温胁迫的方法,分别研究了6个不同冬春性小麦品种在护颖分化期、雌雄蕊分化期、药隔分化期和四分体形成期对低温胁迫的生理响应,以期进一步解析小麦抗寒性差异的机理,为小麦品种抗寒性评价方法的建立和小麦抗寒性遗传改良提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料

以江苏淮南麦区的春性小麦品种宁麦4号、扬糯麦1号、宁麦13、扬麦11、镇10375,和具有较强适应性的冬性小麦品种烟农19为试验材料。其中宁麦4号和镇10375具有拔节早的特点,宁麦13和扬麦11均为长江中下游麦区第6次品种更换的主体品种。

1.2 试验方法

田间冻害鉴定试验于2014–2017年在江苏里下河地区农业科学研究所湾头试验基地(32°39'N, 119°42'E, 亚热带季风气候,年平均气温14.8~15.3℃,年平均降水量961~1 048 mm)进行。设置早播(9月30日左右)和适播对照(10月30日左右)。按照50%叶片达到同一等级,参照5级分类法^[19]进行冻害表型鉴定。

低温胁迫试验在卧式冷藏冷冻转换柜(海尔BC/BD-519HTK,长×宽×高为1 650 mm×745 mm×

845 mm) 内进行。挑选饱满整齐的种子先在苗盘分批播种, 萌发后进行 30 d 的 4 ℃ 低温春化, 然后移栽到盆钵中正常培养。待到拔节期, 于体视显微镜下解剖幼穗 (每次抽样观察 5 株), 确定幼穗分化时期。选取分别处于护颖分化期、雌雄蕊分化期、药隔分化期和四分体形成期的植株, 进行 -10 ℃ 低温胁迫, 处理时间分别为 0 h (对照)、6 h、12 h 和 24 h。

1.3 抗氧化酶活性和 MDA 含量、可溶性蛋白含量的测定

低温处理结束后立即取主茎展二叶 (心叶下一叶), 用氮蓝四唑 (NBT) 光还原法测定 SOD 活性, 用愈创木酚法测定 POD 活性, 用过氧化氢还原法测定 CAT 活性, 同时采用硫代巴比妥酸法测定 MDA 含量, 用考马斯亮蓝 G-250 法测定可溶性蛋白含量^[20]。以低温处理 0 h 的自然生长植株的展二叶为对照。

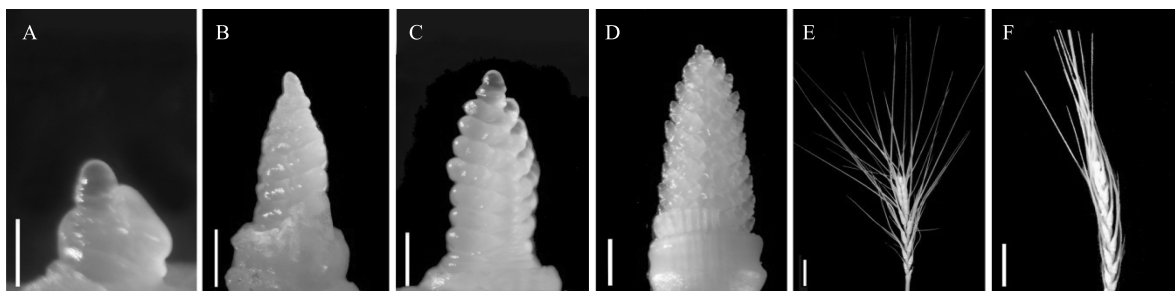
1.4 数据分析

使用 Excel 2010 进行数据整理和作图, 用 SPSS 19.0 进行方差分析。

2 结果与分析

2.1 田间幼穗分化进程及植株冻害等级调查

2014-2017 年 3 个年度冻害调查中, 早播冻害等级最大达到 5 级, 适播下冻害等级最大达到 3 级。早播宁麦 4 号的冻害等级达到 5 级, 主茎和叶片全部死亡; 适播下宁麦 4 号的冻害等级最高达 3 级, 最低为 1 级。其次, 镇 10375、扬糯麦 1 号冻害也较重, 冻害等级多次达到 4 级, 其他春性品种冻害相对较轻。烟农 19 在 3 年的调查中, 冻害等级基本都是 1 级, 表现出较强的抗寒性。早播播期内冬前同一天内取样进行幼穗解剖观察 (图 1) 发现, 宁麦 4 号和镇 10375 幼穗分化进程最快, 扬糯麦 1 号早于宁麦 13, 前两者又都早于扬麦 11, 烟农 19 最慢。因此在田间自然生长条件下, 由于品种间幼穗发育进程差异很大, 难以在同一标准下对抗寒性进行合理评价。通过分批播种获取同一发育进程的试验材料进行低温处理, 可有效解决这一问题。



A: 烟农 19; B: 扬麦 11; C: 宁麦 13; D: 扬糯麦 1 号; E: 镇 10375; F: 宁麦 4 号。

图 1 不同小麦品种幼穗分化进程

Fig.1 Observation of spike differentiation of different wheat varieties

2.2 低温胁迫下可溶性蛋白含量的变化

低温胁迫下植物体内可溶性蛋白含量的升高有利于提高抗寒性。由图 2 可见, 护颖分化期, 随着处理时间延长, 叶片中的可溶性蛋白含量逐渐升高, 烟农 19 一直呈上升趋势, 低温处理 24 h 达到最大值, 其他 5 个品种均在低温诱导 12 h 后达到最大值, 之后有所下降, 可能是蛋白质合成能力下降或蛋白质分解参与抗寒过程的缘故。雌雄蕊分化期和药隔分化期, 各品种可溶性蛋白含量均表现为先上升后下降的变化趋势。四分体形成期, 可溶性蛋白含量随着处理时间的延长逐渐上升, 并且明显高于前 3 个时期。可能是因为四分体形成期的小麦叶片抗寒性

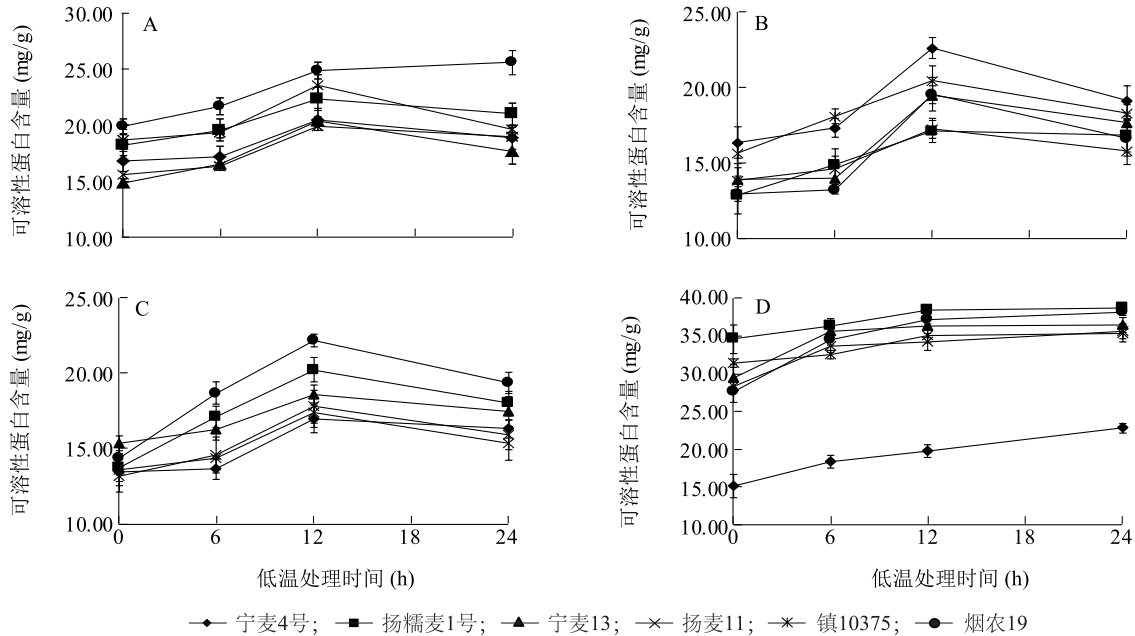
增强, 而且田间调查也表明该时期叶片很少表现出冻害, 主要是穗部受冻明显。方差分析结果表明 (表 1), 各处理间和品种间的可溶性蛋白含量的差异达极显著水平 ($P < 0.01$)。

2.3 低温胁迫下 MDA 含量的变化

低温胁迫下 MDA 的积累会破坏植物细胞膜结构, 对机体产生毒害。由图 3 可见, 护颖分化期, MDA 含量随着低温处理时间延长呈现先升后降的趋势, 其中宁麦 4 号 MDA 含量始终最高, 说明在该阶段受低温伤害较重。雌雄蕊分化期、药隔分化期和四分体形成期, MDA 含量随着低温处理时间的延长呈现出先升高后降低再升高的趋势, 并且随低温

处理时间的不断延长,对低温的抵抗能力有所下降。药隔分化期,宁麦 4 号、扬麦 11 和镇 10375 的 MDA 含量低温处理 6 h 比 0 h 大,且绝对含量是 4 个时期中最高的,反映出该时期最易受到低温伤害。方差

分析结果表明,护颖分化期、雌雄蕊分化期和药隔分化期各品种以及各时间处理之间差异达极显著水平 ($P<0.01$),而四分体时期各品种间差异不显著(表 1)。



A:护颖分化期;B:雌雄蕊分化期;C:药隔分化期;D:四分体形成期。

图2 低温处理对叶片中可溶性蛋白含量的影响

Fig.2 Effects of low temperature treatment on the soluble protein content in leaves

表1 低温处理下各生理指标的方差分析

Table 1 Variance analysis of each physiological indicator under low temperature treatment

指标	差异来源	护颖分化期	雌雄蕊原基分化期	药隔分化期	四分体形成期
可溶性蛋白含量	品种	28.20 **	11.60 **	11.10 **	111.70 **
	处理时间	37.90 **	39.30 **	34.70 **	31.40 **
SOD 活性	品种	34.30 **	4.88 **	2.96 **	17.36 **
	处理时间	44.63 **	35.30 **	44.24 **	54.56 **
POD 活性	品种	12.78 **	6.24 **	9.51 **	17.88 **
	处理时间	51.94 **	46.59 **	59.52 **	28.76 **
CAT 活性	品种	3.15 **	5.92 **	11.27 **	33.76 **
	处理时间	33.33 **	25.69 **	30.24 **	110.29 **
丙二醛含量	品种	61.01 **	46.06 **	11.40 **	2.42
	处理时间	155.61 **	25.75 **	19.29 **	19.33 **

** 表示差异极显著 ($P<0.01$)。

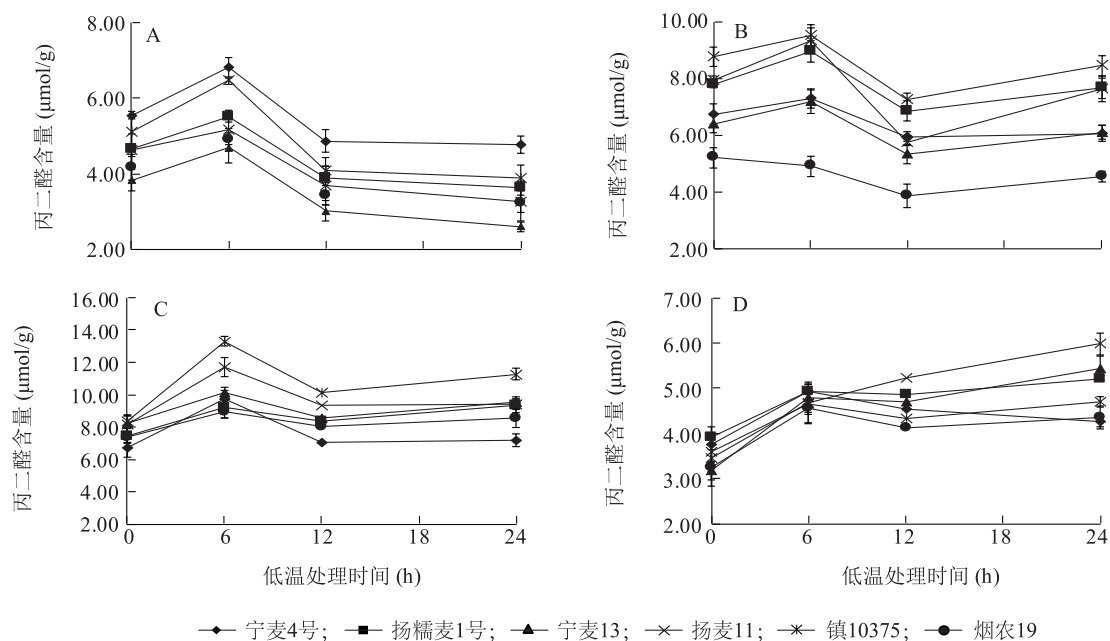
2.4 低温胁迫下 SOD 活性的变化

由图 4 可见,护颖分化期,随着低温处理时间的延长,SOD 活性呈上升趋势,可能是造成该时期

MDA 含量降低的原因。与对照相比,低温处理 24 h 烟农 19 增幅最大,扬糯麦 1 号增幅最小。雌雄蕊分化期,各品种 SOD 活性在低温处理 0 h 到 12 h 之间

呈上升趋势,处理 12 h 至 24 h 呈下降趋势,处理 24 h 后,镇 10375 的 *SOD* 活性最高,宁麦 4 号活性最低;烟农 19 增幅最大,宁麦 13 和宁麦 4 号增幅最小。方差分析结果表明,低温处理时间之间以及品种间 *SOD* 活性差异达极显著水平 ($P < 0.01$) (表

1)。药隔分化期和四分体形成期的变化趋势与雌雄蕊分化期类似,说明在这几个阶段,*SOD* 的活性会随着低温处理时间的延长有所降低,小麦的冻害情况也会进一步加重,这可能是因为长时间的低温胁迫造成小麦不可逆的伤害。



A: 护颖分化期; B: 雌雄蕊分化期; C: 药隔分化期; D: 四分体形成期。

图 3 低温处理对叶片中丙二醛含量的影响

Fig.3 Effects of low temperature treatment on the MDA content in leaves

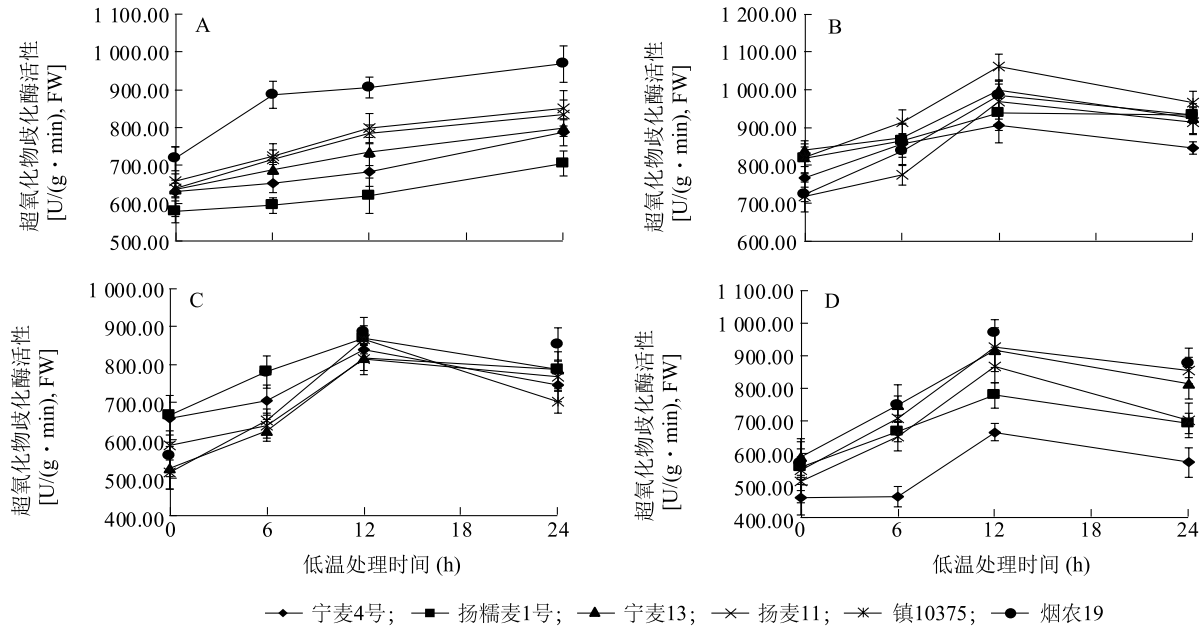
2.5 低温胁迫下 *POD* 活性的变化

由图 5 可见,护颖分化期,各品种的 *POD* 活性随低温处理时间的延长呈现逐渐升高的趋势,低温处理 24 h 和对照相比,扬麦 11 增幅最大,为 64.39%,烟农 19 增幅最小,为 21.80%。低温处理 24 h 和低温处理 12 h 相比,宁麦 4 号增幅最大,为 14.72%,镇 10375 增幅最小,为 5.77%。雌雄蕊分化期,各品种的 *POD* 活性随处理时间的延长先升高后降低。低温处理 12 h,烟农 19 的 *POD* 活性最高,为 12.32 U/(g · min),扬糯麦 1 号 *POD* 活性最低,为 9.52 U/(g · min)。药隔分化期和四分体形成期的变化趋势和雌雄蕊分化期相似,并且这 3 个时期的 *POD* 活性总体呈增强趋势。方差分析结果表明,各发育阶段处理之间及品种间 *POD* 活性差异达极显著水平 ($P < 0.01$) (表 1)。

2.6 低温胁迫下 *CAT* 活性的变化

由图 6 可见,在 4 个发育阶段随着低温处理

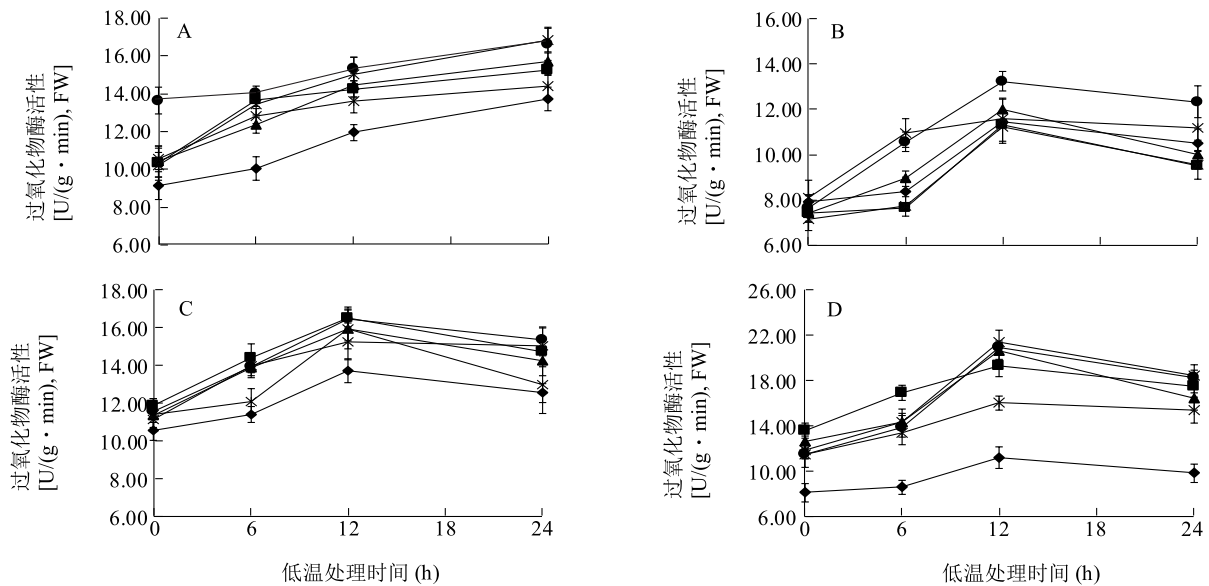
时间的延长,各品种 *CAT* 活性均呈现出先升高后降低的趋势,说明 *CAT* 活性存在一定时间限制。护颖分化期,宁麦 4 号、扬糯麦 1 号和烟农 19 低温处理 24 h 的 *CAT* 活性比低温处理 6 h 的活性低,而宁麦 13、扬麦 11 和镇 10375 低温处理 24 h 的 *CAT* 活性比低温处理 6 h 的活性高。虽然总体趋势一致,但各品种 *CAT* 活性的变化幅度存在差异。4 个时期各品种的 *CAT* 活性均在低温处理 12 h 达到最大值,其中,宁麦 4 号在雌雄蕊分化期、药隔分化期和四分体形成期低温处理 12 h 的 *CAT* 活性在 6 个品种中最小,这可能与较重的田间冻害表型具有一定联系。烟农 19 在雌雄蕊分化期、药隔分化期和四分体形成期均表现出较高的 *CAT* 活性。方差分析结果表明,4 个发育阶段各处理间以及品种间 *CAT* 活性差异达极显著水平 ($P < 0.01$) (表 1)。



A:护颖分化期;B:雌雄蕊分化期;C:药隔分化期;D:四分体形成期。

图4 低温处理对叶片中超氧化物歧化酶活性的影响

Fig.4 Effects of low temperature treatment on the SOD activity in leaves



A:护颖分化期;B:雌雄蕊分化期;C:药隔分化期;D:四分体形成期。

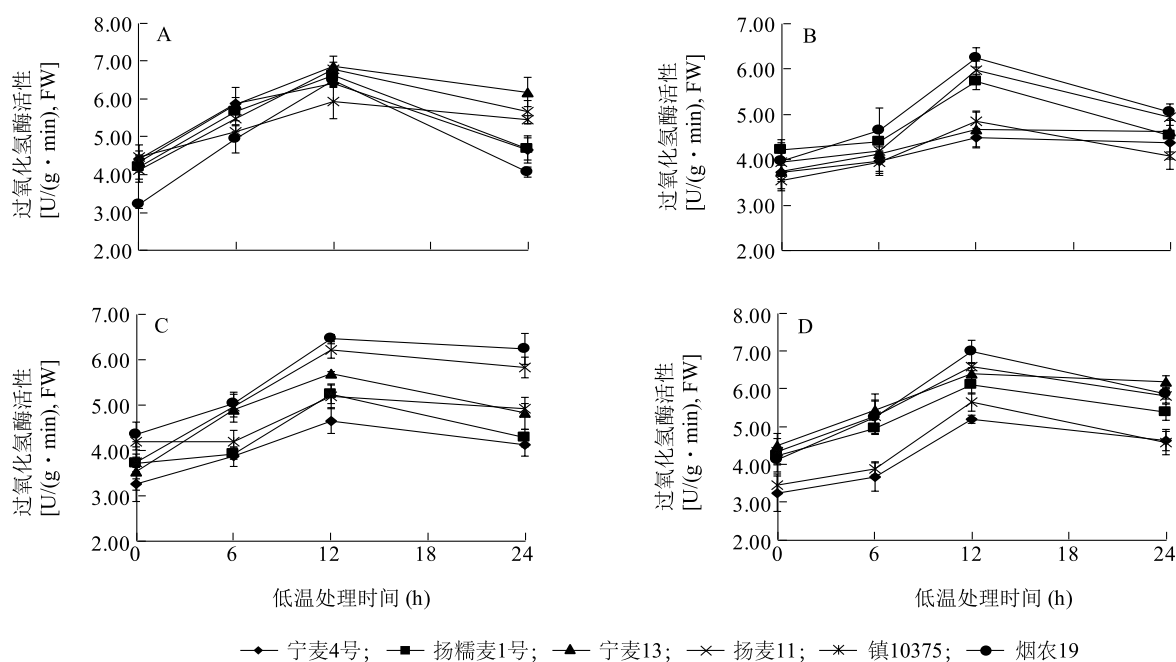
图5 低温处理对叶片中过氧化物酶活性的影响

Fig.5 Effects of low temperature treatment on the POD activity in leaves

3 讨论

渗透调节物质的积累是植物适应低温胁迫的主要方式之一。大量研究结果显示可溶性蛋白的含量

与植物抗寒性呈正相关^[21-22],本研究发现,护颖分化期和药隔分化期可溶性蛋白含量均在低温处理0~12 h 随着低温处理时间延长而上升,但在处理24 h 后下降,不同于李春燕等^[23]的研究结果,可能与



A: 护颖分化期; B: 雌雄蕊分化期; C: 药隔分化期; D: 四分体形成期。

图6 低温处理对叶片中过氧化氢酶活性的影响

Fig.6 Effects of low temperature treatment on the CAT activity in leaves

本研究选择的处理温度更低有关。可溶性蛋白含量的增加意味着在低温响应中有新的蛋白质合成,含量的下降则可能是持续低温胁迫下蛋白质的分解速率大于合成速率。四分体形成期,可溶性蛋白含量呈逐渐上升趋势,与前人研究结果^[23]一致。

正常情况下,细胞内活性氧与抗氧化防御系统之间保持动态平衡^[24]。当小麦受到冻害,体内会产生大量的活性氧和自由基,引发或加剧膜脂过氧化^[25-26]。作为膜脂过氧化的最终产物,MDA会对机体产生进一步的毒害^[27]。与此同时,这种平衡的打破激活了细胞内抗氧化防御系统,以消除对细胞膜系统的伤害。因此,MDA含量与抗氧化酶系统的活性变化是相联系的。本研究发现,4个发育时期的小麦叶片MDA含量在低温胁迫6h时较对照均有上升,此时SOD、POD和CAT的活性也在上升,说明小麦对低温胁迫有积极的响应,但其效果有所滞后;低温处理6~12h,MDA的含量明显下降,与该时期SOD、POD和CAT的活性升高是同步的;低温处理12h,护颖分化期与其他3个时期的生理指标出现分歧,护颖分化期SOD和POD活性仍继续升高,MDA含量则随之继续下降,其他3个时期,随着低温胁迫时间的延长,酶活性降低,MDA含量又逐渐上升,可能是因为活性氧产生速率超过了保护酶系

统的清除能力,导致活性氧过量积累和膜脂过氧化发生^[28]。

本研究结果表明,冬性品种烟农19对低温的生理响应迅速,表现出较强的抗寒性;宁麦4号冻害最重,在生理指标上也得以体现;其他春性品种的生理指标变化也与其冻害表型基本一致,说明本研究结果能够较准确反映不同品种对低温胁迫的响应能力。护颖分化期、雌雄蕊分化期和药隔分化期对低温的响应都较敏感,且药隔分化期最为敏感。四分体形成期MDA含量在品种间差异不显著,田间调查也很少观察到该时期叶片的冻害表型。因此四分体形成期不能根据叶片的MDA含量评价品种的冻害程度或抗寒性强弱,而要重点调查幼穗的冻害表型。

参考文献:

- [1] 王 夏. 冬小麦低温灾害影响与诊断方法研究[D]. 北京: 中国农业科学院, 2012: 1-3.
- [2] 姜丽娜, 张黛静, 宋 飞, 等. 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[J]. 生态学报, 2014, 34 (15): 4251-4261.
- [3] 王连臻, 杜小凤, 吴传万, 等. 小麦抗低温胁迫复配植物生长调节剂研发[J]. 江苏农业科学, 2015, 43 (3): 67-69.
- [4] 张志伟, 王法宏, 李升东, 等. 不同类型小麦品种孕穗期低温生

- 理反应极其抗寒性分析[J]. 麦类作物学报, 2012, 32(5): 900-906.
- [5] 张自阳,冯素伟,茹振刚,等. 河南省主推小麦品种越冬期生理生化特性比较研究[J]. 河南科技学院学报, 2012, 40(4): 1-6.
- [6] 李玉刚,宫明波,王瑞英,等. 孕穗期低温对冬小麦穗部及籽粒的影响[J]. 山东农业科学, 2016, 48(8): 55-59.
- [7] 张军,鲁敏,孙树贵,等. 拔节期低温胁迫对小麦生理生化特性和产量的影响[J]. 西北农业学报, 2014, 23(2): 73-79.
- [8] 皇甫自起,常守乾,李秀花,等. 小麦晚霜冻害的特点及预防补救技术[J]. 河南农业科学, 1996, 25(9): 6-9.
- [9] 李茂松,王道龙,张强,等. 2004-2005年黄淮海地区冬小麦冻害成因分析[J]. 自然灾害学报, 2005, 24(4): 51-55.
- [10] 郭天财,王永华. 小麦高产与防灾减灾技术[M]. 郑州:中原农民出版社, 2016: 66-68.
- [11] 孙苗苗,王志强,高翔,等. 河南主推小麦品种对低温胁迫的生理响应及耐寒性分析[J]. 麦类作物学报, 2016, 36(3): 316-324.
- [12] 康国章,岳彩凤,彭慧芳,等. 冻害胁迫对小麦叶片抗寒生理生化指标的影响[J]. 河南农业科学, 2011, 40(12): 56-60.
- [13] SUSAN W, ATUL M, VAIDAYA G B, et al. High specific activity of whole cells in an aqueous organic two phase membrane bioreactor[J]. Enzyme and Microbial Technology, 1998, 22(7): 575-577.
- [14] DAT J, VANDENABEEL S, VRANOVA E, et al. Dual action of the active oxygen species during plant stress responses[J]. Cellular and Molecular Life Sciences, 2000, 57(5): 779-795.
- [15] 潘晓云. 膜脂过氧化作为扁桃品种抗寒性鉴定指标研究[J]. 生态学报, 2002, 22(11): 1902-1911.
- [16] 刘艳阳,李俊周,陈磊,等. 低温胁迫对小麦叶片细胞膜脂质过氧化产物及相关酶活性的影响[J]. 麦类作物学报, 2006, 26(4): 70-73.
- [17] 胡新,黄绍华,黄建英. 晚霜冻害与小麦品种的关系—1998年霜冻害调查报告之一[J]. 中国农业气象, 1999, 20(3): 34-48.
- [18] 王春艳,李茂松,胡新,等. 黄淮地区冬小麦的抗晚霜冻害能力[J]. 自然灾害学报, 2006, 15(6): 211-215.
- [19] 皇甫自起,常守乾,李秀花,等. 豫东地区小麦冻害调查分析[J]. 河南农业科学, 1996, 25(4): 3-6.
- [20] 张志良. 植物生理学实验指导[M]. 北京:高等教育出版社, 1990: 259-261.
- [21] 王树刚,王振林,王平,等. 不同小麦品种对低温胁迫的反应及抗冻性评价[J]. 生态学报, 2011, 31(4): 1064-1072.
- [22] 潘杰,简令成. 植物寒害和抗寒机制中膜与蛋白质研究的进展[J]. 植物学通报, 1990, 7(1): 1-5.
- [23] 李春燕,徐雯,刘立伟,等. 药隔至开花期低温对小麦产量和生理特性的影响[J]. 麦类作物学报, 2016, 36(1): 77-85.
- [24] PRASAD T K. Mechanism of chilling-induced oxidative stress injury and tolerance: changes in antioxidant system, oxidation of proteins and lipids and protease activities [J]. Plant Journal, 1996, 10(6): 1017-1026.
- [25] BEWLEY J D. Physiological aspects of desiccation tolerance[J]. Annual Review of Plant Physiology, 1979, 30(1): 195-238.
- [26] 孙大业. 植物细胞信号转导研究进展[J]. 植物生理学通讯, 1996, 32(2): 81-91.
- [27] 陈贵,胡文玉,谢捕绶,等. 提取植物体内MDA的溶剂及MDA作为衰老指标的探讨[J]. 植物生理学通讯, 1991, 27(1): 44-46.
- [28] PRASAD T K. Role of Catalase in inducing Chilling tolerance in pre-emergent maize Seedlings [J]. Plant Physiology, 1997, 114(4): 1369-1376.

(责任编辑:陈海霞)