

刘畅, 王维领, 赵 灿, 等. 小麦倒春寒研究现状及展望[J]. 江苏农业学报, 2022, 38(4): 1115-1122.
doi: 10.3969/j.issn.1000-4440.2022.04.031

小麦倒春寒研究现状及展望

刘畅, 王维领, 赵 灿, 李国辉, 许 轲, 霍中洋

(扬州大学农学院/江苏省作物栽培生理重点实验室/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: 倒春寒天气是制约中国黄淮和长江中下游冬麦区实现高产稳产的重要气象因子之一。本文综述了倒春寒对小麦产量和品质的影响, 倒春寒胁迫下小麦穗数和穗粒数降低的生理原因, 小麦倒春寒抗性评价研究进展。提出了对小麦倒春寒抗性进行分类研究的观点, 总结了减缓倒春寒危害的主要栽培措施, 并从小麦倒春寒抗性种质鉴定和品种改良、小麦倒春寒抗性的生理和分子机制、小麦不同器官的抗寒机制、倒春寒风险评估及防灾减灾措施等角度进行了展望, 为小麦倒春寒抗性的改良和栽培调控提供理论参考。

关键词: 小麦; 倒春寒; 生理机制; 抗性评价; 缓解措施

中图分类号: S512.1 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-4440(2022)04-1115-08

Research progress and prospect of cold spell in later spring in wheat

LIU Chang, WANG Wei-ling, ZHAO Can, LI Guo-hui, XU Ke, HUO Zhong-yang

(College of Agriculture, Yangzhou University/Jiangsu Key Laboratory of Crop Cultivation and Physiology/Jiangsu Co-Innovation Center for Modern Production Technology of Grain Crops, Yangzhou 225009, China)

Abstract: Cold spell in later spring is one of the important meteorological factors restricting the production of wheat in Huanghuai region and the middle and lower reaches of the Yangtze River. In this paper, the effects of cold spell in later spring on wheat yield and grain quality, the physiological reasons for the decrease of wheat spike number and grain number under the late spring coldness, and the research progress of the late spring coldness resistance evaluation were reviewed. The viewpoint of classification research on the resistance of wheat to cold spell in later spring was put forward, and the main cultivation measures to alleviate the harm of the cold spell in later spring were summarized. Finally, germplasm identification and variety improvement of wheat resistant to late spring coldness, the physiological and molecular mechanisms of wheat response to the cold spell in later spring, cold resistance mechanisms of different organs of wheat, risk assessment and disaster prevention and mitigation measures were prospected to provide theoretical basis for the genetic improvement and cultivation regulation of wheat resistant to the cold spell in later spring.

Key words: wheat; cold spell in later spring; physiological mechanism; resistance evaluation; mitigation measure

收稿日期: 2022-03-30

基金项目: 中国博士后科学基金面上项目(2021M692721); 江苏省博士后科研资助计划项目(2021K342C); 江苏省农业科技自主创新基金项目[CX(21)2001]; 江苏省重点研发计划项目(BE2020319、BE2019377、BE2021361); 江苏省高校优势学科建设工程资助项目(PAPD)

作者简介: 刘畅(1998-), 女, 山西朔州人, 硕士, 主要研究方向为小麦低温生理。(E-mail) 550697503@qq.com。王维领为共同第一作者。

通讯作者: 霍中洋, (E-mail) huozy69@163.com

在中国黄淮和长江中下游冬麦区, 倒春寒天气多发生于2月中下旬至4月上中旬, 常与冬小麦的关键生长发育阶段(拔节期-孕穗期)相吻合。处于拔节期-孕穗期的小麦植株已完成春化和光周期阶段, 其生长迅速, 抗寒性较差^[1-2]。因此, 严重的倒春寒天气往往能够引起小麦产量的大幅度降低^[3]。近年来, 由于全球气候变暖, 冬小麦种植由冬性半冬性品种逐渐转换为(偏)春性品种, 其冬春生长快,

起身拔节早,遭遇倒春寒的概率增大^[4-5]。另外,在全球气候变暖背景下,气温发生大幅度波动(冷暖骤变)的可能性增加,小麦遭受倒春寒的风险升高^[6]。因此,倒春寒天气已成为制约中国黄淮和长江中下游冬麦区实现高产稳产的重要气象因子之一。

围绕“倒春寒威胁小麦生产”这一重要科学问题,国内外科研工作者开展了大量研究,取得了显著进展。本文综述倒春寒天气对小麦产量和品质的影响,倒春寒引起小麦穗数和穗粒数降低的生理原因,小麦倒春寒抗性的评价标准和方法,以及缓减倒春寒危害的主要栽培措施等方面的研究进展,并对未来预防小麦倒春寒的研究方向进行展望,为小麦倒春寒抗性的改良和调控提供理论支持。

1 倒春寒对小麦产量和品质的影响

1.1 倒春寒对小麦产量及其构成因素的影响

倒春寒天气对小麦产量的危害程度与其发生的强度、持续时间、发生时期以及品种抗性、植株长势、土壤肥水状况等因素密切相关。比如,遭遇倒春寒危害后小麦的减产幅度与倒春寒发生的强度和持续时间正相关^[7-8],而与品种抗性、土壤含水量高低负相关^[9-10],且倒春寒发生越早,危害越重^[11]。陈翔等^[12]通过分析和总结前人的研究结果指出,小麦遭遇倒春寒危害后通常减产10%~30%,而遭遇重度倒春寒危害后减产幅度可达50%以上。但任德超等^[13]研究发现,多穗型品种临汾7203、鲁资0885299在经历倒春寒胁迫(冻害)后产量不降反增,单株产量平均较对照提高36.4%和38.4%。由此可见,在种植品种和栽培措施复杂多变的背景下难以准确预测倒春寒对小麦生长和产量的影响。

倒春寒对小麦产量构成因素的影响与其发生强度和时期有一定关联。吴青霞等^[14]研究指出,拔节期(幼穗发育至药隔形成期)低温[0℃/-4℃(昼/夜),3 d]后小麦穗数、穗粒数和千粒质量较对照均显著降低,其中穗数的下降幅度最为明显,其次为穗粒数。席凯鹏等^[15]研究发现,拔节期冻害(-3~-5℃,5 h)明显降低小麦穗粒数、穗数和千粒质量,但其降低幅度从大到小依次为穗粒数、穗数和千粒质量。高艳等^[11]调查研究了拔节期和孕穗期倒春寒对45个小麦品种产量性状的影响,结果表明,拔节期冻害(-3℃,42 h)主要影响了成熟期小麦的有

效穗数,而孕穗期冷害(0.6℃,42 h)主要引起穗粒数的降低。李春燕等^[7]研究结果表明,拔节期冻害(-2℃,24 h)显著降低小麦穗数,对粒质量和穗粒数影响不显著;孕穗期冷害(0℃,24 h)主要降低穗粒数,对粒质量和穗数影响不显著;而开花期冷害(6℃,48 h)显著降低粒质量,对穗数和穗粒数无显著影响。张玉雪^[16]研究发现,穗粒数、粒质量下降分别是孕穗期、开花期低温胁迫降低小麦产量的主要因素。总结前人的研究结果可知,拔节期倒春寒(一般<0℃)引起小麦减产的主要原因是穗数和穗粒数的下降,而当降温强度较大时,穗数降低是减产的主要贡献因素(因为在此情形下,整个幼穗直接受冻死亡);孕穗期和开花期倒春寒(一般>0℃)引起减产的主要原因是穗粒数和粒质量降低。因此,拔节期遭遇倒春寒时应注重“保穗促花”,而孕穗期和开花期遭遇倒春寒时应注重“增粒提重”。

另外,值得注意的是,当小麦幼穗遭遇倒春寒危害时,一般多为上部和下部小穗死亡或者不结实,很少有中部小穗死亡或不结实而上部和下部小穗结实的情况。这种现象虽然与不同穗层温度存在差别及各部位小穗发育不同步有一定关系,但在整体上反映了小麦幼穗上部和下部的小穗对低温的敏感性要高于中部小穗^[17]。因此,提高上、下部小穗的抗寒性是缓减倒春寒危害的重要途径。

1.2 倒春寒对小麦籽粒品质的影响

倒春寒对小麦籽粒的外观、营养和加工品质均有一定的影响^[12]。小麦遭受低温冻害后主茎和大分蘖受冻死亡,潜伏芽会迅速萌发生长,后期“青穗”增多。新生分蘖(青穗)虽然在一定程度上可以弥补产量的损失,但由于其灌浆不足,籽粒偏小,造成籽粒整体外观品质(整齐度、长度、宽度、直径等)下降^[15,18]。在营养品质方面,Li等^[9]研究指出,拔节期低温(较环境温度下降8℃)对籽粒蛋白质含量无影响,但稍微提高淀粉含量。然而,有研究结果表明,拔节期和孕穗期冷冻胁迫显著提升小麦籽粒中蛋白质含量,显著降低淀粉含量,且随着胁迫程度的加重而呈现出相应升高或降低的趋势^[15,18-19]。Labuschagne等^[20]发现在灌浆期低温胁迫下(5.5℃,3 h)也有相似的现象。谭植等^[21]研究指出,拔节期低温胁迫不利于籽粒B型淀粉粒的生长(尤其是2.8~10.0 μm的淀粉粒)。余徐润等^[22]研究发现,拔节期低温胁迫虽然促进了胚乳发育早期淀粉

的积累,但在后期胚乳的充实度要低于对照组。在加工品质方面,秦毛毛等^[19]等研究指出,总体上小麦面粉粗蛋白含量、湿面筋含量、面团吸水率均随冷冻胁迫级别的增加而提高;而籽粒容重、面团稳定时间、糊化品质随冷冻胁迫级别的增加而降低。因此,在倒春寒灾害频发的背景下,如何保持中国本就捉襟见肘的小麦籽粒(专用面粉)的商品价值亟需深入思考。

2 倒春寒胁迫下小麦穗数和穗粒数降低的生理原因

穗数和穗粒数降低是倒春寒引起小麦产量下降的主要原因,阐明倒春寒胁迫下小麦穗数和穗粒数下降的生理机制,可为小麦倒春寒抗性的改良与调控提供重要的理论基础。

2.1 倒春寒胁迫下小麦穗数降低的生理原因

幼穗受冻死亡是倒春寒引起小麦成熟期穗数下降的根本原因,而细胞结构尤其是膜系统遭受破坏是倒春寒引起小麦幼穗死亡的主要因素^[23-24]。冷冻胁迫主要通过以下4个方面破坏细胞膜结构和功能:①热力学因素。低温会从热力学上抑制细胞膜的流动性,使细胞膜由半流动状态转变为晶体或半晶体状态,改变镶嵌在膜中的蛋白质构象,引起大量与膜相关的生理活动无法正常进行^[25]。②机械损伤。冻害发生的主要原因是低温引起细胞结冰^[26]。在自然降温过程中,细胞液浓度较低的质外体一般会早于细胞内部结冰^[27]。随着零度以下低温的持续,质外体冰晶不断生长扩大,挤压细胞,破坏细胞膜结构^[28]。③脱水胁迫。质外体冰晶的形成和融合会引起质外体细胞液浓度的迅速上升,细胞内外的水势梯度逐渐形成,细胞内的水分向细胞间隙迁移,引起细胞脱水收缩,进而导致膜的超微结构发生变化,主要包括原生质膜破裂、片层相位到 H_{II} 相位的相变、断裂突跃伤害等^[23-24]。④氧化胁迫。低温胁迫会诱导小麦产生大量活性氧(ROS),如单线态氧(1O_2)、超氧阴离子自由基(O_2^-)和过氧化氢(H_2O_2)等^[29]。当ROS含量超过一定阈值时会破坏膜脂的结构和功能,引起细胞代谢紊乱^[30]。因此,缓解倒春寒胁迫引起的热力学影响、质外体结冰(机械损伤和脱水伤害)以及ROS过量积累可能是提高小麦幼穗抗寒性的重要生理途径。

2.2 倒春寒胁迫下小麦穗粒数降低的生理原因

拔节期-孕穗期是小花分化和发育的关键时期^[31]。研究结果表明,拔节期和孕穗期小麦遭遇倒春寒会加重小穗和小花的退化,导致结实率降低,穗粒数下降^[3,7,21]。Oliver等^[32]研究发现,水稻雄蕊较雌蕊对低温更加敏感,低温主要是抑制了水稻花粉的发育而引起结实率的下降。张玉雪^[16]在小麦中的研究发现,拔节期和孕穗期低温胁迫同样显著降低了花粉粒活性。这主要是因为低温胁迫明显抑制了花粉囊绒毡层的解体,导致花药中淀粉和蛋白质代谢异常;另外,拔节期-孕穗期低温还会对花粉母细胞的减数分裂过程(如染色体配对等)有所影响,导致雄配子发育异常^[33]。Zhang等^[34]研究指出,孕穗期低温胁迫显著下调幼穗蔗糖转化酶(CWINV)编码基因的表达量及其活性,抑制了蔗糖向花粉囊的转运,进而阻碍了花粉的正常发育。近期的研究结果表明,拔节期低温胁迫严重抑制光合同化物向穗部的转运和分配,进而影响小麦穗部小花的正常发育^[35]。可见,减少光合同化物向穗部转运和分配以及穗部蔗糖向花粉囊转运是倒春寒引起小麦穗粒数降低的重要生理基础。

植物激素脱落酸(ABA)在低温抑制蔗糖向花粉囊转运过程中具有重要作用^[34,36]。积累ABA是植物响应低温胁迫时的重要生理现象,对于提高植物抗寒性具有十分重要的作用^[34]。对于小麦而言,为了在遭遇倒春寒时能够存活下来,积累ABA以提高自身抗寒性是其应激反应,但代价是面临后代数量减少(花粉育性下降导致结实率降低)的风险。因此,促进低温胁迫解除后ABA的降解,促进蔗糖向花粉囊的转运是提高倒春寒胁迫下穗粒数的技术途径。除ABA外,植物激素如生长素、赤霉素和茉莉酸在低温诱导的小麦雄性不育过程也具有一定的作用^[37]。张自阳等^[38]和王智煜等^[39]研究发现,遭遇春季低温胁迫后结实率较高的品种矮抗58较结实率较低的品种郑麦366的幼穗在低温胁迫下具有较高的可溶性蛋白含量和抗氧化酶(超氧化物歧化酶、过氧化物酶和过氧化氢酶)活性,说明低温胁迫下幼穗的渗透调节能力和抗氧化能力与其结实率紧密相关。

3 小麦倒春寒抗性评价

筛选倒春寒抗性存在显著差异的品种,对研究

小麦抵御倒春寒的生理和分子机制十分重要,更是小麦倒春寒抗性遗传改良的基础。若要筛选倒春寒抗性存在差异的品种,首先要明确衡量和评价小麦品种倒春寒抗性的标准。

3.1 小麦品种冬春性与倒春寒抗性的评价

小麦抗寒性和冬春性是品种的两种特性,两者之间没有必然的关联性^[40]。小麦春化基因(*Vrn*)在调控低温诱导的抗寒基因表达过程中具有重要作用^[41]。因此,越冬期小麦抗寒性与品种冬春性显著相关,一般依次表现为冬性品种>半冬性品种>春性品种;而已经完成春化作用的拔节期小麦抗寒性与品种冬春性没有显著的相关性^[42-44]。但也有研究指出,小麦倒春寒抗性与其冬春性紧密相关^[45-47]。笔者选用 24 个在黄淮和长江中下游麦区大面积种植的小麦品种,在拔节期进行冷冻胁迫处理,结果表明,拔节期叶片抗寒性与其冬春性紧密相关,即抗寒性表现为半冬性品种>弱春性品种>春性品种;但拔节期幼穗抗寒能力与其冬春性的紧密性要远低于叶片。可见,品种冬春性仅能在一定程度上反映其倒春寒抗性。

3.2 小麦不同器官与倒春寒抗性的评价

研究结果表明,小麦地上部各器官抗寒能力存在差异,具体表现为:叶片>茎秆>幼穗^[26]。这与春季低温冻害常常引起成熟期穗数和穗粒数下降而引起小麦产量大幅度降低的情况相一致^[17, 48]。茎秆受冻会影响营养物质的运输和转移,间接影响幼穗的生长发育以及产量的形成。因此,幼穗和茎秆应当是小麦遭遇倒春寒时的重点研究对象。在评价小麦倒春寒抗性时,幼穗和茎秆的冻伤率以及结实率应作为主要的考察指标。目前,关于小麦抵御倒春寒机制的研究主要以叶片为对象,针对幼穗和茎秆响应倒春寒机制的研究还相对缺乏^[38]。

3.3 小麦幼穗发育进程与倒春寒抗性的评价

小麦幼穗的发育阶段可划分为 8 个时期^[31]。研究结果表明,小麦幼穗的抗寒能力在各发育阶段有所不同,总体上表现为随着分化进程的推进而呈现出逐渐减弱的趋势^[5, 42]。针对小麦个体而言,主茎和各分蘖的抗寒力往往表现为,主茎<大分蘖<小分蘖。因而,在比较小麦品种倒春寒抗性时应将各品种幼穗控制在同一发育时期内。研究发现,当小麦幼穗发育至药隔形成期时其抗寒能力开始大幅度降低,在此之前或之后其抗寒性变化幅度相对较

小^[5, 49]。从生产上低温发生的概率以及幼穗对低温的敏感程度两方面考虑,药隔形成期是较为恰当的进行倒春寒抗性比较的时期^[2, 5, 42]。

3.4 倒春寒胁迫后再生穗对小麦产量损失的补偿效应与倒春寒抗性的评价

严重的低温冻害会引起小麦主茎以及大分蘖(原生穗)的死亡,导致原本在正常生长条件下不能成穗的分蘖或腋芽成长为有效穗(再生穗)。Liu 等^[17]和 Li 等^[48]的研究结果显示,孕穗期和抽穗期低温胁迫下再生穗对小麦籽粒产量损失的补偿程度[统一按照再生穗产量/(对照组产量-原生穗产量)×100%计算]分别为 13%~30% 和 15%~22%。由此可见,主茎或大分蘖受冻死亡后新分蘖的产生能力对小麦籽粒产量的挽回具有重要意义。然而,新分蘖的产生能力并不能反映小麦植株的抗寒能力。再生穗对低温冻害后产量损失的补偿效应反而会在一定程度上影响品种倒春寒抗性的评价。因此,当以产量性状评价小麦倒春寒抗性时,应区分原生和再生穗对籽粒产量的贡献。

3.5 小麦倒春寒抗性的划分类型及评价指标

在笔者查阅文献时发现,依照不同的评价指标可将同一个品种划分为抗倒春寒或感倒春寒。这种现象虽然与试验处理方法(降温强度、处理时期等)有一定关系,但主要还是因为小麦倒春寒抗性的界定和划分不明确。为此,通过总结前人的研究结果,笔者认为可将小麦倒春寒抗性划分为 3 种类型:①耐冻型,耐冻性较强的品种在遭受倒春寒时植株受到的伤害较小,主要体现在茎蘖死亡率和叶片枯死程度较低,结实率较高等,代表性品种有济麦 22、百农 207 和矮抗 58 等^[38, 50];②补偿型,补偿性较强的品种主要指即使在遭受倒春寒时茎蘖死亡率和叶片枯死程度高,但在倒春寒过后其产生新分蘖的能力很强,最终产量相对较高,比如豫麦 18 和临汾 7203^[13, 51];③避冻型:具有避冻特性的品种其起身拔节期晚,穗分化迟,将其低温敏感期与倒春寒频发期错开,进而避免倒春寒的危害,比如周麦 23、豫麦 13^[11, 42]。

将小麦倒春寒抗性划分为不同类型后,再明确与其相对应的评价指标较为合适。比如,耐冻型品种的评价指标可包括幼穗冻伤(死)率、叶片受冻指数、小花退化数等形态学直接指标和抗氧化酶(如超氧化物歧化酶、抗坏血酸过氧化物酶等)活性、渗

透调节物质(如游离氨基酸、甜菜碱等)含量等生理生化间接指标^[5,52-53];而补偿型品种的主要形态学评价指标为再生穗个数及其对产量的贡献率等。由于形态学指标较生理生化指标更直接、直观且相对稳定,鉴定时应以形态学指标为主,生理生化指标为辅^[2]。在实际生产和科学研究中,应根据不同的目的选择不同类型的品种作为供试材料。比如,在实际生产中,应选择种植避冻型品种,以避免或减轻倒春寒引起的产量损失;在研究小麦抵御倒春寒的生理和分子机制时,应选择耐冻型品种;而补偿型品种受冻后迅速产生新分蘖的生理生化及分子机制同样值得深入探究。

4 缓减倒春寒危害的主要栽培措施

4.1 品种选择

选择种植避、耐倒春寒的品种是避免或减轻倒春寒危害的首选措施。由于全球气候变暖和上下茬口紧张等问题,黄淮和长江中下游冬麦区小麦的种植逐渐偏春性化^[4]。春性小麦的春季抗冻性整体上还是弱于冬性和半冬性小麦。因此,在品种选择上还是要符合当地的生态环境,否则会提高遭遇倒春寒危害的风险。在此基础上,选择种植抗倒春寒(避冻、耐冻或补偿)品种。根据前人的报道,春季耐冻型的品种主要有矮抗 58、百农 207、济麦 22、连麦 8 号、烟农 19、山农 28、淮麦 20 等^[12,47],春季补偿型品种有豫麦 18、临汾 7203、鲁麦 0885299 等^[13,51],春季避冻型品种有周麦 23、豫麦 13 等^[11,42]。

4.2 灾前防御

减轻倒春寒对小麦产量的影响应该以预防为主,其中主要预防措施有:①培育壮苗。培育壮苗是提高小麦植株抗寒性的根本途径,适时播种和适量施肥是培育壮苗的前提保障^[54]。②降温前灌水。由于水的比热容量较大,其对外界温度的响应相对缓慢,因此灌水有利于保持土壤温度,维持低温胁迫下根系活性,提高植株抗冻性^[55]。③提前镇压。镇压不仅能控制小麦植株的长势,还能激活植株的防御系统,提高抗逆能力^[56]。Si 等^[57]研究结果表明,镇压能够改善低温胁迫下小麦叶片的抗氧化能力和光合性能。④喷施生长抑制型激素或生长调节剂。ABA、水杨酸、茉莉酸等植物激素在调控植物生长和防御方面具有重要作用。在倒春寒来临前

喷施 ABA、水杨酸、多效唑等植物激素或生长调节剂能够有效提高小麦植株的抗寒性^[29,58]。⑤干旱锻炼。植物在响应干旱和低温胁迫时具有很多交叉机制,如诱导 ABA、蔗糖、脯氨酸积累等^[59]。研究结果表明,在低温胁迫前进行适度的干旱锻炼,有利于提高小麦植株的抗冻能力,且适度干旱锻炼本身对小麦产量无显著影响,甚至可以提高小麦产量^[60-61]。可见,在水资源日益匮乏的背景下,干旱锻炼是干旱和半干旱地区值得大面积推广的栽培技术。除了以上提到的预防措施外,还有一些其他栽培措施,如烟熏法、遮盖法等^[55]。

4.3 灾后补偿

倒春寒引起小麦受灾后,可采取一定的措施挽回部分产量,其中主要的栽培措施有:①灾后灌水。皇甫自起等^[54]研究发现,在小麦遭遇严重倒春寒后进行灌水(灌透灌足)能够明显促进再生分蘖的产生和生长,极显著的挽回产量。②灾后追肥。遭受倒春寒危害后追肥同样有利于促进再生分蘖的形成。李春燕等^[58]研究指出,当主茎冻死率达 90%~100%时,应追施尿素 225 kg/hm² 以上;主茎冻死率达 70%左右时,应追施尿素 150 kg/hm² 以上;主茎冻死率达 40%~50%时,应追施尿素 75 kg/hm² 以上。但是,小麦遭遇倒春寒后是否施用恢复肥以及恢复肥的用量还应考虑群体的大小^[62]。皇甫自起等^[54]和张玉雪^[16]等研究结果同样表明,小麦受冻后追肥能够明显挽回产量。③喷施生长促进型激素或营养物质。油菜素内酯(又称芸苔素内酯)、赤霉素、细胞分裂素等植物激素在促进腋芽萌发和生长方面具有重要的调控作用,而糖类、氨基酸等碳氮类营养物质可为小麦的恢复生长提供物质和能量^[58,63-64]。小麦受冻后外源喷施赤霉素、油菜素内酯、磷酸二氢钾、糖可以在一定程度上挽回产量^[54,65]。

5 研究展望

(1)种质鉴定和品种改良。品种倒春寒抗性的改良是预防倒春寒危害最有效、经济和直接的途径。曹文昕等^[45]研究发现,近年来育成品种的倒春寒抗性整体上较早期品种有所提高,但提高幅度十分有限。因此,深入研究小麦抵御倒春寒(耐、避、补偿)的生理和分子机制,挖掘控制小麦倒春寒抗性的关键基因位点对改良小麦品种倒春寒抗性至关重要。

鉴定优良的种质资源是开展小麦倒春寒抗性研究的基础工作。药隔形成期是进行品种倒春寒抗性鉴定的重要时期^[5,26]。但有研究结果表明,根据不同的幼穗发育时期进行倒春寒抗性评价,品种的倒春寒抗性表现并不一致^[66]。为此,在进行倒春寒抗性比较时,不仅要在同一穗发育时期进行,还应在多个穗发育时期进行,以保证筛选到真正优良的种质资源。

(2)小麦倒春寒抗性的生理和分子机制。小麦越冬期和拔节期抗寒性存在紧密的关系^[47],明确小麦越冬期和拔节期抗寒性存在密切关系的生理和分子基础,对阐明小麦倒春寒抗性的生理和分子机制十分重要。另外,倒春寒胁迫下小麦幼穗和穗粒数降低的生理和分子机制需要进一步研究。低温胁迫下冷响应蛋白(如脱水蛋白、抗冻蛋白、热激蛋白等)的表达水平、抗氰呼吸容量、抗氧化能力、膜脂及碳氮代谢响应对小麦抗寒能力均有着重要影响,要进行深入和全面的研究^[23,28,67-68],并在此基础上,应用现代基因编辑技术对小麦倒春寒抗性进行改良。

(3)小麦不同器官的抗寒机制。小麦根、茎、叶、穗等器官对小麦产量的获得均有着重要贡献,其中任何一个器官的受冻都可能是倒春寒制约小麦产量形成的重要因素。同步提升各器官的抗寒性对增强小麦倒春寒抗性十分重要。作为不同类型的器官,根、叶片、幼穗和茎秆响应低温的机制可能存在较大差异。明确叶片、幼穗、茎秆和根系响应低温的共有机制,可为同步提升各器官抗寒能力提供理论依据。冻前和冻后灌水是缓解倒春寒危害的有效措施,说明根活力的保持对提高小麦抗寒性以及受灾后植株的恢复生长有着十分重要的作用^[55,69]。在今后研究中,应加强根部响应低温机制的研究。

(4)倒春寒风险评估及防灾减灾技术。倒春寒危害的预警监测和风险评估对小麦防灾减灾技术的制定有着重要的指导意义。倒春寒危害程度受种植品种、群体质量、土壤状况、生育时期等众多因素影响,且幼穗受冻具有较强的隐蔽性,无疑增加了对其进行精确预测和评估的难度^[12]。但随着小麦倒春寒抗性生理生态机制的研究以及遥感(RS)、地理信息系统(GIS)、数理统计、模型演算等技术的开创和发展,有望大幅提高倒春寒危害的预警监测和风险评估精确度^[59,66,70]。虽然前人已经针对倒春寒建立了相应的防灾减灾技术体系,但具体的防灾减灾措

施尚需根据不同生态环境、土壤条件和群体质量等进行系统地研究,这将有利于形成更为规范、标准的防控技术体系。

参考文献:

- [1] 杨文刚,黄永学,刘可群,等.倒春寒气象指标及等级划分研究[J].湖北农业科学,2018,612(15):51-55.
- [2] 刘方方,万映秀,曹文昕,等.小麦倒春寒抗性鉴定研究进展[J].植物遗传资源学报,2021,22(5):1193-1199.
- [3] 刘璇,王瑞丽,周伟,等.春季低温对冬小麦穗部发育和粒重的影响[J].河南农业大学学报,2013,47(4):373-380.
- [4] 李克南,杨晓光,慕臣英,等.全球气候变暖对中国种植制度可能影响Ⅷ——气候变化对中国冬小麦冬春性品种种植界限的影响[J].中国农业科学,2013,46(8):1583-1594.
- [5] ZHONG X, MEI X, LI Y, et al. Changes in frost resistance of wheat young ears with development during jointing stage[J]. Journal of Agronomy and Crop Science, 2008, 194(5): 343-349.
- [6] ZOHNER C M, MO L, RENNER S S, et al. Late-spring frost risk between 1959 and 2017 decreased in North America but increased in Europe and Asia[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences, 2020, 117(22): 12192-12200.
- [7] 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.
- [8] JI H, XIAO L, XIA Y, et al. Effects of jointing and booting low temperature stresses on grain yield and yield components in wheat[J]. Agricultural and Forest Meteorology, 2017, 243: 33-42.
- [9] LI X, PU H, LIU F, et al. Winter wheat photosynthesis and grain yield responses to spring freeze[J]. Agronomy Journal, 2015, 107(3): 1002-1010.
- [10] 王洋洋,贺利,任德超,等.基于主成分-聚类分析的不同水分冬小麦晚霜冻害评价研究[J].作物学报,2022,48(2):448-462.
- [11] 高艳,唐建卫,殷贵鸿,等.倒春寒发生时期和次数对冬小麦产量性状的影响[J].麦类作物学报,2015,35(5):687-692.
- [12] 陈翔,于敏,蔡洪梅,等.小麦倒春寒研究现状与进展[J].应用生态学报,2021,32(8):2999-3009.
- [13] 任德超,胡新,黄绍华,等.晚霜冻害对不同类型小麦产量性状的影响[J].河南农业科学,2011,40(5):55-58.
- [14] 吴青霞,杨林,邵慧,等.药隔期低温胁迫对小麦生理及产量的影响[J].麦类作物学报,2013,33(4):752-757.
- [15] 席凯鹏,杨娜,王珂,等.拔节期霜冻胁迫对不同小麦品种源库特性的影响[J].麦类作物学报,2020,40(5):601-608.
- [16] 张玉雪.春季低温对小麦产量的影响及施氮的防御补救效应研究[D].扬州:扬州大学,2018.
- [17] LIU L, XIA Y, LIU B, et al. Individual and combined effects of jointing and booting low-temperature stress on wheat yield[J]. European Journal of Agronomy, 2020, 113: 125989.
- [18] LIU L, SONG H, SHI K, et al. Response of wheat grain quality to low temperature during jointing and booting stages—On the impor-

- tance of considering canopy temperature[J]. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2019, 278: 107658.
- [19] 秦毛毛,刘艳喜,张 琨,等. 倒春寒对优质强筋小麦品种郑麦366品质的影响[J]. *河南农业科学*, 2021, 50(3): 42-48.
- [20] LABUSCHAGNE M T, ELAGO O, KOEN E. The influence of temperature extremes on some quality and starch characteristics in bread, biscuit and durum wheat[J]. *Journal of Cereal Science*, 2009, 49(2): 184-189.
- [21] 谭 植,闫素辉,刘良柏,等. 拔节期低温对小麦穗花发育与籽粒淀粉粒分布的影响[J]. *西北农业学报*, 2021, 30(5): 637-644.
- [22] 余徐润,郝 朵,顾清钦,等. 春季低温对小麦颖果发育的影响[J]. *麦类作物学报*, 2020, 40(7): 796-805.
- [23] RUELLAN E, VAULTIER M, ZACHOWSKI A, et al. Cold signalling and cold acclimation in plants[J]. *Advances in Botanical Research*, 2009, 49(8): 35-150.
- [24] 吴 楚,何开平. 植物中冰冻引起的脱水伤害及其保护措施[J]. *湖北农学院学报*, 2001, 21(3): 76-82.
- [25] PIRZADAH T B, MALIK B, REHMAN R U, et al. Signaling in response to cold stress[M] //HAKEEM K, REHMAN R, TAHIR I. *Plant signaling: Understanding the molecular crosstalk*. New Delhi: Springer, 2014: 193-226.
- [26] 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.
- [27] RAJASHEKAR C B, BURKE M J. Freezing characteristics of rigid plant tissues (development of cell tension during extracellular freezing) [J]. *Plant Physiology*, 1996, 111(2): 597-603.
- [28] 王维刚,赵 灿,李国辉,等. 水杨酸在植物抵御低温胁迫中的作用[J]. *植物生理学报*, 2021, 56(12): 2585-2594.
- [29] WANG W, WANG X, ZHANG J, et al. Salicylic acid and cold priming induce late-spring freezing tolerance by maintaining cellular redox homeostasis and protecting photosynthetic apparatus in wheat[J]. *Plant Growth Regulation*, 2020, 90: 109-121.
- [30] 彭姣凤,张 磊. 光氧化的成因及其削减机制[J]. *生命科学研究*, 2000, 4(2): 83-90.
- [31] 崔金梅,吉凌芬. 冬小麦幼穗分化不同时期形态特征的图解[J]. *植物学报*, 1985, 3(4): 60-64.
- [32] OLIVER S N, DONGEN J, ALFRED S C, et al. Cold-induced repression of the rice anther-specific cell wall invertase gene *OSINV4* is correlated with sucrose accumulation and pollen sterility[J]. *Plant Cell and Environment*, 2005, 28(12): 1534-1551.
- [33] 高 芸,张玉雪,马 泉,等. 春季低温对小麦花粉育性及粒数形成的影响[J]. *作物学报*, 2021, 47(1): 104-115.
- [34] ZHANG W, WANG J, HUANG Z, et al. Effects of low temperature at booting stage on sucrose metabolism and endogenous hormone contents in winter wheat spikelet[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2019, 10: 498.
- [35] 柯媛媛,陈 翔,张乐乐,等. 药隔期低温胁迫对小麦干物质积累、转运和分配及产量的影响[J]. *安徽农业大学学报*, 2021, 48(5): 701-706.
- [36] 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 and Cell Physiology*, 2007, 48(9): 1319-1330.
- [37] 刘海英,冯必得,茹振钢,等. BNS 和 BNS366 小麦雄性不育与内源激素的关系[J]. *中国农业科学*, 2021, 54(1): 1-18.
- [38] 张自阳,王智煜,王 斌,等. 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[J]. *华北农学报*, 2019, 34(4): 130-139.
- [39] 王智煜,李迎迎,胡雅倩,等. 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[J]. *江苏农业科学*, 2019, 47(10): 114-116.
- [40] 曹新有,刘建军,程敦公,等. 小麦品种冬春性、抗寒性与广适性的关系[J]. *麦类作物学报*, 2012, 32(6): 1210-1214.
- [41] DHILLON T, PEARCE S P, STOCKINGER E J, et al. Regulation of freezing tolerance and flowering in temperate cereals: The VRN-1 connection[J]. *Plant Physiology*, 2010, 153(4): 1846-1858.
- [42] 钟秀丽,王道龙,吉田久,等. 冬小麦品种抗霜冻力的影响因素分析[J]. *作物学报*, 2007, 33(11): 1810-1814.
- [43] 张淑娟,李根英,宋国琦,等. 小麦春季抗寒性研究进展[J]. *山东农业科学*, 2017, 49(6): 157-162.
- [44] 赵 鹏,钟秀丽,王道龙,等. 冬小麦抗霜性与抗冻性的关系[J]. *自然灾害学报*, 2006, 15(6): 281-285.
- [45] 曹文昕,万映秀,张琪琪,等. 黄淮麦区主要推广小麦品种抗寒性的演变规律[J]. *麦类作物学报*, 2015, 35(1): 57-63.
- [46] 关雅楠,黄正来,张文静,等. 低温胁迫对不同基因型小麦品种光合性能的影响[J]. *应用生态学报*, 2013, 24(7): 1895-1899.
- [47] 席吉龙,王 珂,杨 娜,等. 不同小麦品种对晚霜冻的响应及抗霜性评价[J]. *干旱地区农业研究*, 2020, 38(1): 125-132.
- [48] LI X, LI Y, ZHU X, et al. Modulation of photosynthate supply by CO₂ elevation affects the post-head-emergence frost-induced grain yield loss in wheat[J]. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 2019, 205: 54-64.
- [49] 曾正兵,钟秀丽,王道龙,等. 冬小麦拔节后幼穗低温敏感期的鉴定[J]. *自然灾害学报*, 2006, 15(6): 297-300.
- [50] 姚永伟,韩巧霞,张奥深,等. 不同冬小麦品种拔节期抗冻性差异及相关基因表达分析[J]. *麦类作物学报*, 2020, 40(12): 1455-1460.
- [51] WU Y, ZHONG X, HU X, et al. Frost affects grain yield components in winter wheat[J]. *New Zealand Journal of Crop and Horticultural Science*, 2014, 42(3): 194-204.
- [52] 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.
- [53] 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.
- [54] 皇甫自起,常 守,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(9):5-8.
- [55] 杜长峰,孙建楠. 霜冻的分类与预防方法[J]. 现代农业科技, 2010, 19(19):271-271.
- [56] SI T, WANG X, HUANG M, et al. Double benefits of mechanical wounding in enhancing chilling tolerance and lodging resistance in wheat plants[J]. *Plant Biology*, 2019, 21(5): 813-824.
- [57] SI T, WANG X, WU L, et al. Nitric oxide and hydrogen peroxide mediate wounding-induced freezing tolerance through modifications in photosystem and antioxidant system in wheat[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2017, 8: 1284.
- [58] 李春燕,李东升,宋森楠,等. 小麦阶段性冻害的生理机制及预防途径研究进展[J]. 麦类作物学报, 2010, 30(6): 1175-1179.
- [59] 李洁,武杭菊,胡景江,等. 干旱-低温交叉逆境下小麦渗透调节能力的变化与交叉适应的关系[J]. 干旱地区农业研究, 2009, 27(6): 149-153.
- [60] LI X, TOPBJERG H B, JIANG D, et al. Drought priming at vegetative stage improves the antioxidant capacity and photosynthesis performance of wheat exposed to a short-term low temperature stress at jointing stage[J]. *Plant and Soil*, 2015, 393(1/2): 307-318.
- [61] 张伟杨,钱希昉,李银银,等. 土壤干旱对小麦生理性状和产量的影响[J]. 麦类作物学报, 2016, 36(4): 491-500.
- [62] 李春燕,朱新开,王龙俊,等. 小麦苗期、拔节期冻害诊断与防御补救措施[J]. 江苏农业科学, 2014, 42(1): 71-72.
- [63] XU H, LIAN L, WANG F, et al. Brassinosteroid signaling may regulate the germination of axillary buds in ratoon rice[J]. *BMC Plant Biology*, 2020, 20(1):76.
- [64] BARBIER F F, DUN E A, KERR S C, et al. An update on the signals controlling shoot branching[J]. *Trends in Plant Science*, 2019, 24(3):220-236.
- [65] 郭兰,王子君,刘贺梅,等. 小麦晚霜冻害形成机制与预警防御系统研究[J]. 农业灾害研究, 2014(7): 41-42.
- [66] 张豫. 黄淮海地区不同小麦品种低温抗性比较研究[D]. 新乡:河南师范大学, 2017.
- [67] 冯汉青,赵玲,庞海龙,等. 低温胁迫下交替呼吸途径对小麦幼根生长及氧化压力的调节作用[J]. 西北师范大学学报(自然科学版), 2020, 56(4):78-83.
- [68] WANG W, WANG X, LV Z, et al. Effects of cold and salicylic acid priming on free proline and sucrose accumulation in winter wheat under freezing stress[J]. *Journal of Plant Growth Regulation*, 2021[2021-07-08]. <https://doi.org/10.1007/s00344-021-10412-4>.
- [69] 卫秀英,欧行奇,李新华,等. 黄淮地区冬春季低温胁迫对小麦生理特性的影响[J]. 湖北农业科学, 2009, 48(1): 47-54.
- [70] XIE Y, WANG C, YANG W, et al. Canopy hyperspectral characteristics and yield estimation of winter wheat (*Triticum aestivum*) under low temperature injury[J]. *Scientific Reports*, 2020, 10(1):244.

(责任编辑:张震林)