

孕穗期低温对冬小麦生理生化特性和产量的影响

张 军¹, 孙树贵¹, 王亮明¹, 王秀娟¹, 杨群会^{1,2}, 陈新宏^{1,2*}

(1 西北农林科技大学 农学院, 陕西杨陵 712100; 2 陕西省植物遗传工程育种重点实验室, 陕西杨陵 712100)

摘 要: 为明确孕穗期低温对小麦生理生化特性和产量的影响, 以‘小偃 22’等 5 个冬小麦品种为材料, 对其在低温 (2±1) °C 胁迫下叶片中超氧化物歧化酶(SOD)活性、过氧化物酶(POD)活性、过氧化氢酶(CAT)活性、丙二醛(MDA)含量、相对电导率、可溶性糖含量、脯氨酸含量和可溶性蛋白含量等生理指标进行测定, 并测定单株产量。结果表明: (1)与对照相比, 低温胁迫 24 h 和 48 h 后, 供试品种叶片 SOD 活性、POD 活性、CAT 活性、MDA 含量、相对电导率、可溶性糖含量和脯氨酸含量均显著增加, 而可溶性蛋白含量显著降低。(2)低温胁迫使各品种单株籽粒产量和单株穗粒数显著下降, 但对小穗数和千粒重的影响不大。(3)经隶属函数分析, ‘小偃 22’、‘矮抗 58’和‘西农 509’属于抗寒性较强的品种, 而‘郑麦 9023’和‘郑麦 366’为抗寒性较弱的品种, 这与它们在试验中的籽粒产量表现相符。研究发现, 与抗寒性弱的小麦品种相比, 抗寒性强的品种在相同低温下具有相对较高的保护酶活性、较强的渗透调节物质积累能力和较低的质膜破坏程度, 这是其在低温胁迫后能维持较高产量的生理基础。

关键词: 小麦; 孕穗期低温; 生理生化特性; 产量; 抗寒性分析

中图分类号: Q945. 78

文献标志码: A

Physiological and Biochemical Characteristics and Grain Yield of Winter Wheat under Low Temperature at Booting Stage

ZHANG Jun¹, SUN Shugui¹, WANG Liangming¹, WANG Xiujuan¹,
YANG Qunhui^{1,2}, CHEN Xinhong^{1,2*}

(1 College of Agronomy, Northwest A&F University, Yangling, Shaanxi 712100, China; 2 Shaanxi Key Laboratory of Genetic Engineering for Plant Breeding, Yangling, Shaanxi 712100, China)

Abstract: This paper aims at probing the effect of low temperature stress at booting stage of winter wheat on its physiological and biochemical characteristics and grain yield. ‘Xiaoyan 22’ and other 4 cultivars were taken as tested materials. The superoxide dismutase (SOD) activity, peroxidase (POD) activity, catalase (CAT) activity, relative conductivity, MDA content, the soluble sugar content, the soluble protein content and the proline content were investigated after different time treatments (0 h, 24 h, 48 h), and the grain yield of 5 tested cultivars were also investigated. The results showed that: (1) After being chilled for 24 and another 24 hours, compared with the contrast, the SOD activity, POD activity, CAT activity, MDA content, relative conductivity, soluble sugar and proline contents increased significantly in the both chilled leaves; while the soluble protein content decreased significantly. (2) Low temperature stress at booting stage significantly decreased grain yield and the number of grain per ear, but the effects on the number of spike and

收稿日期: 2013-08-05; 修改稿收到日期: 2013-09-25

基金项目: 陕西省自然科学基金研究计划重点项目(2013JZ007); 农业部 948 项目(2013-Z28); 西北农林科技大学唐仲英育种基金

作者简介: 张 军(1987—), 男, 在读硕士研究生, 主要从事小麦抗逆生理研究。E-mail: bjzhangjun@126.com

* 通信作者: 陈新宏, 研究员, 博士生导师, 主要从事小麦远缘杂种与作物遗传育种研究。E-mail: cxh2089@126.com

1000-grain weight was less significant. (3) Based on fuzzy mathematics method, 'Xiaoyan 22', 'Aikang 58' and 'Xinong 509' belong to high cold resistance group, and the other 2 cultivars, 'Zhengmai 9023' and 'Zhengmai 366', belong to low cold resistance group. Which is accordance with the production in this experiment. Compared with low resistance wheat cultivars, the high cold resistance wheat cultivars showed higher antioxidation enzymes, lower negative effects on the cellular membranes, and higher osmotic adjustment, which may be the major physiological traits to have a relatively higher production after the low temperature stress.

Key words: wheat; low temperature stress at booting stage; physiological and biochemical characteristics; yield; cold resistance analysis

寒害是影响小麦生长发育的主要气象灾害之一。根据小麦受寒害时期不同,可将寒害分为冬季冻害、早春冻害以及孕穗期冷害 3 种类型^[1]。小麦生长进入孕穗阶段后,低于 4℃ 的温度就可能对小麦旗叶和幼穗造成严重伤害^[2]。近年来在全球气候变化不稳定的背景下,中国小麦主产区春季常有极端低温出现,严重影响了中国小麦生产^[3-4]。选用抗寒性好的品种是减轻寒害的有效途径之一。前人对小麦抗寒性生理鉴定指标进行了大量研究,大致可以归纳为 3 类:一是与抗氧化作用相关的 SOD、POD、CAT 等保护酶活性^[5];二是与生物膜透性相关的电导率、MDA 含量等^[6];三是与渗透调节相关的可溶性糖、可溶性蛋白、脯氨酸等^[7]。这为小麦抗寒性鉴定提供了较好的参考和指导,但这些研究仅限于不同生育时期低温胁迫后的生理生化反应,而缺乏与其对应的产量因子测定。鉴于作物抗寒性是受遗传基础和环境因素共同作用的结果^[8],因此要准确评价小麦抗寒性,很有必要将生理生化指标和产量结合起来进行分析。为此,本试验通过盆栽后室内低温处理方式,探究孕穗期低温对不同品种小麦叶片生理生化特性的影响,运用隶属函数对各品种抗寒性进行分析,结合产量表现对供试品种的抗寒性做出综合评价,以期小麦品种抗寒性评价、生产上抗寒性品种选用提供理论依据和技术方法。

1 材料和方法

1.1 材料与培养

试验于 2012~2013 年在西北农林科技大学东院试验田进行。供试品种为黄淮海区主推的 8 个小麦品种,分别为'小偃 22'、'郑麦 366'、'矮抗 58'、'西农 509'、'郑麦 9023'。其中,'郑麦 9023'和'西农 509'为春性品种,其他为半冬性品种。种子均由陕西省植物遗传工程育种重点实验室提供。种子精选后于 2012 年 11 月 15 日播于装满肥沃耕层土、施足基肥的盆中,盆直径 30 cm、高 30 cm,埋入试验田

后大田土壤和盆内土壤持平。3 叶期定苗,每盆留苗 12 株,拔节前剪去分蘖留主茎,拔节期结合浇水每盆施 2.0 g 尿素,低温胁迫结束后土壤含水量维持在田间持水量的 60%~80%,扬花后期搭建防鸟网,其他管理同大田,2013 年 6 月 2 日收获。

1.2 低温胁迫处理

根据实际幼穗发育进程观察结果,待小麦生长至孕穗期后,将盆移入人工气候室进行低温胁迫处理。气候室内温度(2±1)℃、光照度 6 000 lx、空气相对湿度 70%。低温持续处理设置 24 h 和 48 h 两个水平,分别于处理结束(24 h 和 48 h)后取第一片完全展开叶测定各项指标。以大田盆栽小麦作为对照,取样期间昼夜平均温度为 16℃。低温处理结束后,将小麦移至自然条件下,直至成熟收获。

1.3 测定指标及方法

超氧化物歧化酶(SOD)活性测定采用氮蓝四唑(NBT)比色法^[9];过氧化物酶(POD)活性测定采用愈创木酚比色法^[10];过氧化氢酶(CAT)活性测定采用过氧化氢法测定^[11];叶片相对膜透性用相对电导率表示,而相对电导率采用电导仪测定法^[9];丙二醛含量测定采用硫代巴比妥(TBA)比色法^[12-13];可溶性糖含量测定采用蒽酮比色法^[9];可溶性蛋白含量测定采用考马斯亮蓝 G-250 染色法^[9];脯氨酸含量测定采用酸性茚三酮法^[9]。

小麦成熟后及时收获,调查单株小穗数、穗粒数。

1.4 抗寒性评价

参考模糊数学中的隶属函数法^[14]进行品种抗旱性综合评价,公式如下:

$$u(X_{ij}) = (X_{ij} - X_{\min}) / (X_{\max} - X_{\min})$$
 (与抗寒性呈正相关的指标)

$$u(X_{ij}) = 1 - (X_{ij} - X_{\min}) / (X_{\max} - X_{\min})$$
 (与抗寒性呈负相关的指标)

式中, $u(X_{ij})$ 为第 i 个品种,第 j 天相对百分数的隶属度; X_{ij} 为第 i 个品种,第 j 天某一指标测定值与其

对应对照值的百分数; $X_{\max}$ 、 $X_{\min}$ 为供试品种某一指标在某一天最大值和最小值的相对百分数。

1.5 数据处理

采用 Excel 软件进行数据统计、作图,SPSS 软件进行方差分析。

2 结果与分析

2.1 低温对孕穗期小麦叶片保护酶活性的影响

SOD 普遍存在动植物体内,是一种清除超氧阴离子自由基的酶。由图 1,A 可知,低温胁迫后引起各小麦品种叶片中 SOD 活性不同程度的增加,且均显著高于相应对照($P<0.05$)。其中,在低温处理 24 h 和 48 h 后,各品种中均以‘矮抗 58’升幅最大,分别为 57.94%和 76.19%;‘郑麦 366’升幅最小,分别为 13.35%和 28.84%;其余品种升幅介于二者之间。由此可见,不同品种的 SOD 活性对低温的响应能力存在差异,但均有较大幅度提高,以此来抵御低温逆境所造成的伤害。

POD 与 SOD 和 CAT 一起协同清除过量的自由基,减轻质膜过氧化,以增强植物的抗逆性。低温胁迫后各供试品种的 POD 活性有不同程度的增加,也均与对照呈显著性差异(图 1,B)。其中,低温胁迫 24 h 后,各品种之间以‘西农 509’升幅(48.32%)最大,‘矮抗 58’升幅(为 11.49%)最小;低温胁迫 48 h 后,与 24 h 后相比,除‘小偃 22’和‘矮抗 58’的 POD 活性继续增加外,其余 3 个品种均下降,并以‘郑麦 366’的降幅(13.87%)最大。这说明持续低温胁迫 48 h 后,‘小偃 22’和‘矮抗 58’的叶片 POD 仍保持较强抗氧化能力,而其余 3 个小麦品种的叶片抗氧化能力减弱,但仍有一定的清除效应。

CAT 能够清除植物受到胁迫时产生的 H_2O_2 ,其活性常与植物的抗逆性相关。由图 1,C 可得,低温胁迫后 5 个小麦品种的叶片 CAT 活性均有不同程度增大,且较相应对照均差异显著。其中,低温胁迫 24 h 后,‘郑麦 9023’的增幅(297.18%)最大,‘西农 509’最小(29.73%);低温胁迫 48 h 后,与 24 h 后相比,除‘小偃 22’和‘矮抗 58’的 CAT 活性继续增加外,其余 3 个品种几乎与 24 h 时持平。这表明持续 48 h 低温抑制了这 3 个小麦品种清除活性氧的能力,但在胁迫末期 CAT 活性仍维持在较高的水平,从而将活性氧的伤害限制在一定范围之内。

2.2 低温对孕穗期小麦叶片丙二醛含量和相对电导率的影响

MDA 是质膜氧化的主产物之一,其含量可

以反映植物细胞膜系统的受损程度。由图 2,A 可知,与常温对照相比,低温胁迫 24 h 和 48 h 后供试品种的 MDA 含量均有不同幅度的增加,且较对应对照均呈显著性差异。其中,低温处理 24 h 和 48 h 后,各品种中均以‘郑麦 9023’的 MDA 升幅最大,分别为 158.75%和 343.50%,均以‘小偃 22’的增幅最小,分别为 36.71%和 21.26%;与处理 24 h 后相比,低温处理 48 h 后的‘小偃 22’和‘矮抗 58’的 MDA 含量出现下降,而另外 3 个品种其含量继续

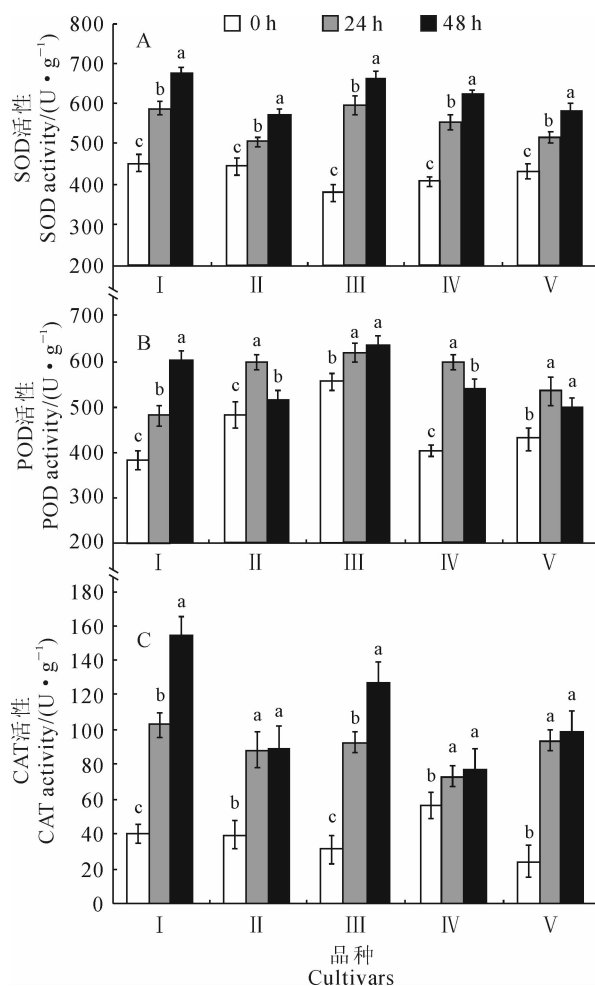


图 1 低温胁迫下孕穗期小麦叶片保护酶活性的变化
I ~ V 依次代表品种‘小偃 22’、‘郑麦 366’、‘矮抗 58’、‘西农 509’
和‘郑麦 9023’,而不同小写字母表示同一品种不同
处理时间间差异达 0.05 显著水平;下同

Fig. 1 Changes of SOD, POD and CAT activities in
leaves of winter wheat cultivars at booting
stage under low temperature stress

I ~ V in the chart stand for ‘Xiaoyan 22’, ‘Zhengmai 366’,
‘Aikang 58’, ‘Xinong 509’ and ‘Zhengmai 9023’ respectively,
while different normal letters indicate significant difference
of same cultivar between different time treatments
at 0.05 level; The same as below

增加。这表明低温加剧了小麦膜脂过氧化,各品种植株已经受到活性氧的伤害,但品种间所受到的伤害程度不同。

植物受到逆境影响时,质膜透性增大,从而细胞内电解质外渗,以致植物细胞浸提液的电导率增大。由图 2,B 可知,低温胁迫后 5 个小麦品种的相对电导率均呈增大趋势;低温处理 24 h 和 48 h 后,各小麦叶片的相对电导率较对照呈统计学显著性。其中,低温处理 24 h 和 48 h 后,各品种中均以‘郑麦 366’的相对电导率升幅最大,分别为 318.75% 和 418.75%,均以‘小偃 22’升幅最小,分别为 57.91% 和 75.45%,而其余品种介于二者之间。这表明低温胁迫显著改变了各小麦品种细胞膜的选择通透性,从而使得细胞内物质大量外渗,表现为相对电导率的增加,但增幅在品种之间存在差异。

2.3 低温对孕穗期小麦叶片渗透调节物质含量的影响

植物在逆境条件下,会主动积累一些可溶性糖降低冰点和渗透势,以适应外界条件的变化。由图

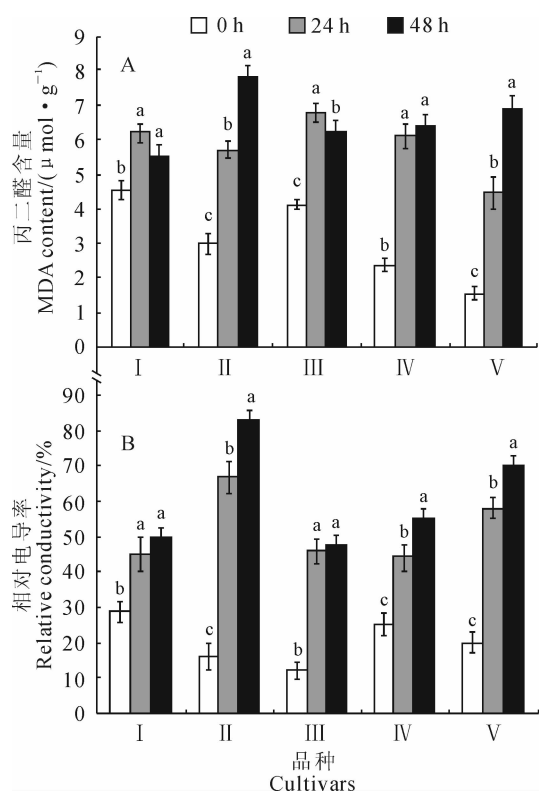


图 2 低温胁迫下孕穗期小麦叶片丙二醛含量和相对电导率的变化

Fig. 2 Changes of MDA content and relative conductivity in leaves of winter wheat cultivars at booting stage under low temperature stress

3,A 可知,低温胁迫后 5 个品种的可溶性糖含量呈增加趋势,低温胁迫 24 h 和 48 h 后均较相应对照差异显著。其中,各品种的可溶性糖含量在低温胁迫 24 h 和 48 h 后均以‘矮抗 58’的升幅最大,分别为 221.52% 和 326.58%,均以‘郑麦 366’的升幅最小,分别为 16.94% 和 25.13%;低温胁迫 48 h 后,与 24 h 相比,‘小偃 22’、‘矮抗 58’和‘西农 509’可溶性糖含量增幅较大,其余 2 个品种几乎没有增加。这说明持续低温胁迫下 5 个小麦品种的可溶性糖积累能力不同,但总体含量随着胁迫时间的持续而增加,均表现出对低温逆境的积极响应。

植物在低温条件下也会积累较多的脯氨酸以稳定原生质胶体及组织内代谢过程,有防止细胞脱水的作用。与常温对照相比,低温 24 h 和 48 h 后小

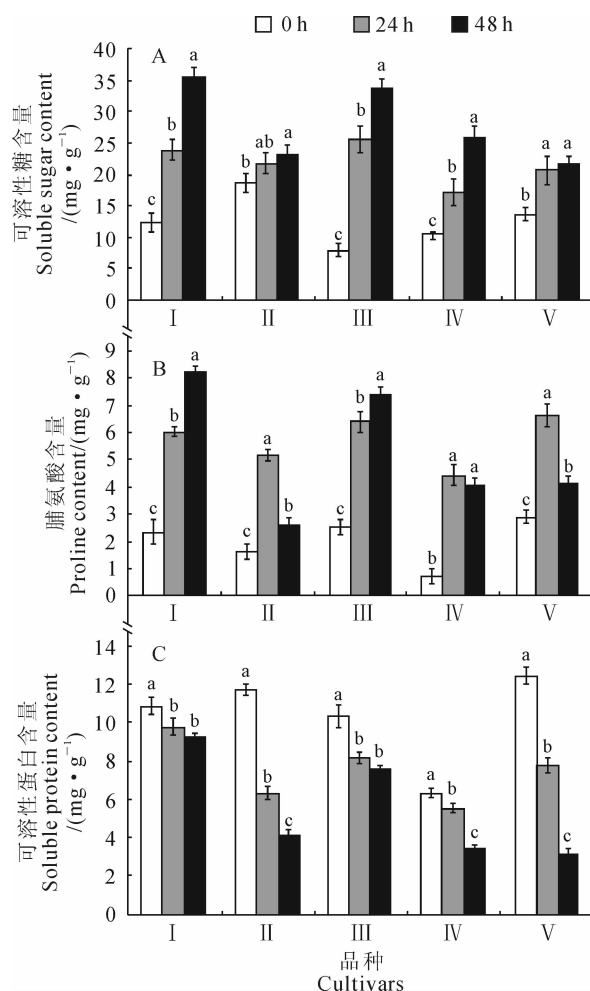


图 3 低温胁迫下孕穗期小麦叶片渗透调节物质含量的变化

Fig. 3 Changes of soluble sugar, proline and soluble protein contents in leaves of winter wheat cultivars at booting stage under low temperature stress

麦叶中脯氨酸含量较对照显著增加,但各品种增加幅度有异(图 3,B)。其中,低温处理 24 h 后,各品种脯氨酸含量以‘西农 509’升幅最大(552.94%),而‘郑麦 9023’升幅最小(132.06%);低温处理 48 h 后,与 24 h 相比,除‘小偃 22’和‘矮抗 58’脯氨酸含量继续增加外,其余 3 个品种脯氨酸含量均有不同程度的下降。由此看出,低温胁迫后品种间脯氨酸变化趋势不尽一致。

另外,持续低温胁迫处理后,5 个小麦品种的可溶性蛋白均呈下降趋势,且它们低温处理 24 h 和 48 h 后的叶中可溶性蛋白含量均较对照差异显著(图 3,C)。其中,低温胁迫 24 h 和 48 h 后,各品种可溶性蛋白含量降幅最大的均是‘郑麦 366’,依次为 46.04%和 74.70%,降幅最小的均是‘小偃 22’,依次为 10.03%和 15.09%,其余品种介于二者之间。这可能是孕穗期小麦抗寒能力普遍下降所致。

2.4 孕穗期低温对小麦籽粒产量及其结构的影响

由表 1 可看出,与自然温度下的对照相比,孕穗期低温造成各品种小麦穗粒重均显著下降,并随着低温胁迫时间的延长而增加,且胁迫时间之间也存在显著差异。其中,低温胁迫 24 h 后,除‘小偃 22’外,其余品种穗粒重均下降到相应对照 1/3 左右;胁迫 48 h 后,各品种穗粒重进一步下降,但仍以‘小偃

22’减产幅度最低,而以‘郑麦 9023’和‘郑麦 366’减产幅度较大,下降高达 7/10 左右。各产量因素变化比较而言,本试验条件下孕穗期低温对小麦单株产量和穗粒数影响作用最大,而对千粒重和小穗数的影响相对较小。

2.5 小麦品种抗寒性综合分析

表 2 结果表明,用所测指标变化百分数的隶属函数值来评价小麦孕穗期的抗寒性,品种间差异非常显著,同一品种不同指标的隶属函数值也存在较大差异。每一品种的各测定指标的隶属值平均后得到的综合值,其值越大,该品种的抗寒性就越强。根据综合值,将 5 个供试品种可分为 2 类:第 1 类为‘小偃 22’、‘矮抗 58’和‘西农 509’,属抗寒性强的品种;第 2 类为‘郑麦 9023’和‘郑麦 366’,属抗寒性弱的品种。这与本试验条件下各品种的单株减产情况较为一致,也与田间遭受寒害后各品种的形态表现相对应。

3 讨 论

以往对小麦抗寒机理的研究多集中在越冬期^[15-16]和起身拔节期^[17-18]低温胁迫下小麦生理生化变化,而关于孕穗期低温^[19]的报道相对较少,且缺乏低温胁迫后对应的产量表现。由于作物的特殊用途,其抗逆性不仅体现在遭受逆境胁迫后仍能

表 1 孕穗期低温胁迫下的小麦产量及其结构

Table 1 The grain yield and its components of winter wheat cultivars at booting stage under low temperature stress

品种 Cultivar	处理时间 Treatment /h	小穗数 Spikelet number	穗粒数 The number of spike	千粒重 1000-grain weight	穗粒重 Kernel weight per ear	单株减产率 Reduction rates/%
小偃 22 Xiaoyan 22	0(CK)	17a	45a	40.81a	1.82a	
	24	16a	34b	40.34a	1.38b	24.44
	48	16a	27c	40.19a	1.09c	40.00
郑麦 366 Zhengmai 366	0(CK)	17a	47a	39.79a	1.87a	
	24	15b	29b	39.52a	1.15b	38.30
	48	15b	14c	39.06a	0.56c	70.21
矮抗 58 Aikang 58	0(CK)	17a	46a	41.30a	1.90a	
	24	17a	31b	41.05a	1.28b	32.61
	48	16a	22c	41.11a	0.91c	52.17
西农 509 Xinong 509	0(CK)	16a	48a	39.37a	1.87a	
	24	15a	32b	39.25a	1.28b	31.53
	48	15a	22c	39.07a	0.91c	51.41
郑麦 9023 Zhengmai 9023	0(CK)	15a	42a	39.05a	1.64a	
	24	14a	25b	38.89a	0.98b	40.48
	48	14a	11c	38.81a	0.43c	73.81

注:数据后不同字母表示同一品种处理间在 0.05 水平下差异显著。CK. 自然温度。

Note:The same letters after values mean the differences of same cultivar among treatments in significant at the 0.05 level. CK. Natural temperature.

表 2 低温胁迫后小麦叶片各生理指标的隶属值

Table 2 Member values of different indexes of wheat cultivar leaves under low temperature stress

	处理 Treatment /h	品种 Cultivar				
		小偃 22 Xiaoyan 22	郑麦 366 Zhengmai 366	矮抗 58 Aikang 58	西农 509 Xinong 509	郑麦 9023 Zhengmai 9023
SOD 活性 SOD activity	24	0.37	0.01	1.00	0.52	0.14
	48	0.44	0.01	1.00	0.51	0.12
POD 活性 POD activity	24	0.62	0.35	0.01	1.00	0.36
	48	1.00	0.01	0.15	0.53	0.18
CAT 活性 CAT activity	24	0.54	0.35	0.65	0.01	1.00
	48	0.88	0.32	0.99	0.01	1.00
MDA 含量 MDA content	24	0.99	0.65	0.82	0.19	0.01
	48	0.99	0.57	0.91	0.53	0.01
相对电导率 Relative electric conductivity	24	1.00	0.01	0.14	0.93	0.49
	48	1.00	0.01	0.35	0.87	0.49
可溶性糖 Soluble sugar content	24	0.37	0.01	1.00	0.24	0.16
	48	0.54	0.01	1.00	0.42	0.10
脯氨酸 Proline content	24	0.34	0.22	0.06	1.00	0.01
	48	0.47	0.04	0.33	1.00	0.01
可溶性蛋白 Soluble protein content	24	1.00	0.01	0.69	0.93	0.23
	48	1.00	0.17	0.80	0.48	0.01
综合值 Valuation	24	0.65	0.2	0.54	0.6	0.3
	48	0.79	0.14	0.69	0.55	0.24
排名 Range	24	1	5	3	2	4
	48	1	5	2	3	4

维持较好的生理适应性,而且能够提供相对较高的产量。因此本研究将低温胁迫后的产量和生理生化指标相结合,这样就使得抗寒性评价更加准确和全面。

植物在逆境胁迫下活性氧的产生与清除的平衡被破坏,过剩的活性氧对膜系统造成损伤,生物体可通过 SOD、POD 和 CAT 等一系列保护酶的协同作用使体内的自由基保持在较低水平^[18,20]。小麦在遭受低温胁迫时,叶片中的 SOD、POD 和 CAT 活性升高,以消除活性氧对细胞的伤害^[21-22]。本研究中,在连续 24 h 低温胁迫下,供试小麦品种的叶片 SOD、POD 和 CAT 活性均呈上升趋势,表明在一定的胁迫程度内 3 种酶能够保持协调一致从而能有效地清除活性氧;而持续 48 h 低温后,与 24 h 后相比较,各品种的 SOD 和 CAT 活性继续增加,而 POD 除‘小偃 22’和‘矮抗 58’外,另外 3 个小麦品种其活性下降,这可能与这 3 个品种的自身较弱的抗寒性有关,最终导致 POD 与 SOD 和 CAT 不能有效地协同起来清除自由基。

在低温胁迫下植物体内活性氧会大量积累,植

物可通过调节自身清除系统来维持平衡,但当植物体内活性氧的积累速率超出保护酶的清除速率,并达到一定限度时就引起膜脂过氧化,从而对植物造成伤害^[21]。本研究中,从 MDA 含量变化来看,低温胁迫后虽然小麦植株抗氧化能力有所增强,但活性氧的积累与清除的平衡已被打破,植物已遭受到低温的伤害;值得一提的是,在低温 48 h 后,与 24 h 后相比,‘小偃 22’和‘矮抗 58’的 MDA 的含量出现下降,这可能是其 POD 活性继续增加的结果。另外,植物遭受逆境后细胞膜透性增大,细胞内电解质外渗,细胞浸提液电导率增大^[9,23]。本研究中随着低温胁迫时间的延长,供试品种的叶片相对电导率呈增加趋势,且不同品种增加的幅度不同,这说明品种间抗寒性存在差异,这与王瑞^[24]、张淑霞^[25]等研究结果一致。

同时在低温胁迫下,植物体内还通过积累可溶性糖、氨基酸和可溶性蛋白等有机渗透调节物质来应对胁迫对植物造成的伤害^[7,22]。可溶性糖的增加可以提高细胞液浓度,防止细胞脱水,进而帮助植物度过逆境^[20]。本研究中,低温胁迫后小麦叶片内可

溶性糖含量迅速增加,且随着胁迫时间的持续其含量进一步提高,这可能与其作为渗透调节物质和信号物质的双重作用有关;脯氨酸在低温胁迫下起调节渗透压、降低冰点和增强膜的稳定性等作用^[26]。本研究中,低温胁迫 24 h 后各小麦品种脯氨酸含量较对照均显著增加,而低温 48 h 后,‘西农 509’、‘郑麦 366’和‘郑麦 9023’的脯氨酸含量出现下降趋势,这可能是这 3 个品种孕穗期抗寒性较差,致使叶片受严重低温伤害。低温胁迫下植物还会合成冷响应蛋白来提高抗寒性^[27],也有研究认为植物在低温胁迫下细胞内水解酶活性高于合成酶类,导致可溶性蛋白含量下降^[28]。本研究中 5 个供试品种的可溶性蛋白含量均呈下降趋势,说明低温胁迫对小麦叶片可溶性蛋白的影响,其分解大于合成,因而整体表现出蛋白的负效应,这和王树刚等^[18]研究结果基本一致。由此也表明冬小麦在孕穗期普遍抗寒性下降。

植物遭受低温逆境后,细胞分裂减慢甚至停止,不同器官的“源-库”关系发生变化,进而造成植物组织生长停止、落花落果、枯萎或减产等^[29]。本研究中,随着低温处理时间的延长,供试小麦品种的单株籽粒产量有不同程度的下降。这表明低温抑制了小麦幼穗四分体的形成,进而影响产量。而对于产量构成因素而言,低温胁迫使单株粒数显著下降,但对

其千粒重的影响不大。这可能是低温胁迫在降低单穗粒数的同时,相对提高了每粒的物质供应量,故千粒重减少幅度很小。由于本试验未涉及分蘖,至于孕穗期低温对分蘖穗是否有同样的抑制效应,还有待于进一步研究。

作物的抗逆性是一个受诸多因素综合影响的复杂数量性状,且不同品种的抗逆机理不尽相同,从而使得不同品种在逆境胁迫下某一指标的具体响应也不尽相同。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^[30]。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。将其应用于小麦抗寒育种,可以提高抗寒性筛选的时效性和准确性。本研究中,用所测指标的相对百分数来计算其隶属函数值,避免了因各品种对照值差异而引起的误差。在本试验 5 个供试品种,‘小偃 22’的函数隶属值最高,而‘郑麦 366’隶属函数值最低。这与各品种在实际生产中的表现一致。‘小偃 22’自 1998 年审定推广以来,至今仍是陕西省以种植面积占绝对优势的第一主栽品种^[31],较强的抗逆适应性是其具有如此长久生命力的原因之一;而‘郑麦 366’于 2008、2013 年在安徽等地就遭受到低温灾害,尤其是倒春寒^[32],使其受到较明显的寒害,严重影响了产量。

参考文献:

- [1] ZHONG X L(钟秀丽). Occurrence and prevention of frost injury in recent two decades[J]. *Chinese Agro-meteorology*(中国农业气象), 2003, **24**(1): 4-6(in Chinese).
- [2] WANG Y H(王永华), LI J C(李金才), WEI F ZH(魏凤珍), *et al.* Types of freeze injury and diagnostic characteristics of winter wheat and prevention measure and salvage measure[J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin*(中国农学通报), 2006, **22**(4): 345-348(in Chinese).
- [3] YANG SH Y(杨尚英). The world climate changes to affect to agriculture[J]. *Journal of Anhui Agricultural Sciences*(安徽农业科学), 2006, **34**(2): 303-304(in Chinese).
- [4] SHEN Y X(申玉香), TAO H(陶 红), WANG H Y(王海洋), *et al.* The effect of global warming on the wheat grown along the coast [J]. *Journal of Jiangsu Agricultural Sciences*(江苏农业科学), 1999, (6): 18-20(in Chinese).
- [5] SHEN M(沈 漫), WANG M M(王明麻), HUANG M R(黄敏仁). Advances in research on chilling resistance mechanisms of plants[J]. *Chinese Bulletin of Botany*(植物学通报), 1997, **14**(2): 1-8(in Chinese).
- [6] BOHN M, LUTHJE S. Plasma membrane lipid alterations induced by cold acclimation and abscisic acid treatment of winter wheat seedlings differing in frost resistance[J]. *Plant Physiol.*, 2007, (164): 146-156.
- [7] CHEN X J(陈新建), CHEN ZH K(陈占宽), LIU G SH(刘国顺), *et al.* Advances in study on molecular mechanisms of plant response to water stress and genetic engineering of stress tolerance[J]. *Journal of Tropical and Subtropical Botany*(热带亚热带植物学报), 2000, **8**(1): 81-90(in Chinese).
- [8] ZHAO Y T(赵玉田), LIANG B W(梁博文). Identification of the cold hardiness of winter wheat[J]. *Scientia Agricultura Sinica*(中国农业科学), 1987, **20**(6): 74-80(in Chinese).
- [9] 李合生. 植物生理生化实验原理和技术[M]. 北京: 高等教育出版社, 2000: 167-263.

- [10] REN X L(任小林), LI J R(李嘉瑞). Changes of active oxygen and some physiological indexes in the process of maturation and senescence of apricot fruits[J]. *Plant Physiology Communications* (植物生理学通讯), 1991, **27**(1): 34–36(in Chinese).
- [11] 邹琦. 植物生理学实验指导[M]. 北京: 中国农业出版社, 2000.
- [12] 中国科学院上海植物生理研究所, 上海市植物生理学会. 现代植物生理学实验指南[M]. 北京: 科学出版社, 1999: 303.
- [13] 西北农业大学植物生理生化教研组. 植物生理学实验指导[M]. 西安: 陕西科技出版社, 1987: 113–115.
- [14] GIANNOPOLITIS N, STANLEY K R. Superoxide dismutases I. Occurrence in higher plants[J]. *Plant Physiology*, 1977, **59**: 309–314.
- [15] JIANG L N(姜丽娜), ZHANG D J(张黛静), SHAO Y(邵云), *et al.* Effect of low temperature on physiological indexes in leaves of different winter wheat varieties in over-wintering stage[J]. *Acta Agriculturae Boreali-Occidentalis Sinica* (西北农业学报), 2013, **22**(5): 9–14(in Chinese).
- [16] WANG X N(王晓楠), FU L SH(付连双), LI ZH F(李卓夫), *et al.* Morphogenesis and physiological basis in wheat cultivars with different levels of cold-resistance during cold acclimation and freezing period[J]. *Acta Agronomica Sinica* (作物学报), 2009, **35**(7): 1 313–1 319(in Chinese).
- [17] XU H CH(徐海成), YIN Y P(尹燕坪), CAI T(蔡铁), *et al.* Responses of winter wheat tillers at different positions to low temperature stress at stem elongation stage and their freezing resistance evaluation[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2013, **24**(8): 2 197–2 204(in Chinese).
- [18] WANG SH G(王树刚), WANG ZH L(王振林), WANG P(王平), *et al.* Evaluation of wheat freezing resistance based on the responses of the physiological indices to low temperature stress[J]. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 2011, **31**(4): 1 064–1 072(in Chinese).
- [19] ZHANG ZH W(张志伟), WANG F H(王法宏), LI SH D(李升东), *et al.* Analysis on the physiological reaction to low temperature at booting stage and their cold resistance of different types of wheat varieties[J]. *Journal of Triticeae Crops* (麦类作物学报), 2012, **32**(5): 900–906(in Chinese).
- [20] LI CH Y(李春燕), CHEN S S(陈思思), XU W(许雯), *et al.* Effect of low temperature at seedling stage on antioxidation enzymes and cytoplasmic osmoticum of leaves in wheat cultivar Yangmai 16[J]. *Acta Agronomica Sinica* (作物学报), 2011, **37**(12): 2 293–2 298(in Chinese).
- [21] KACPERSKA A. Mechanism of cold acclimation in herbaceous plant[J]. *Plant Cold Hardiness and Freezing Stress*, 1978, (1): 139–153.
- [22] COUÉE I, SULMON C, GOUESBET G, *et al.* Involvement of soluble sugars in reactive oxygen species balance and responses to oxidative stress in plants[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2006, **57**: 449–459.
- [23] CAMPOS K F, CARVALHO K, SOUZA F S, *et al.* Drought tolerance and antioxidant enzymatic activity in transgenic ‘Swingle’ citrumelo plants over-accumulating proline[J]. *Environ. Exp. Bot.*, 2011, **72**: 242–250.
- [24] WANG R(王瑞), MA F M(马凤鸣), LI C F(李彩凤), *et al.* Effect of low temperature stress on proline, malondialdehyde contents and electric conductivity of maize seedling[J]. *Journal of Northeast Agricultural University* (东北农业大学学报), 2008, **39**(5): 20–23(in Chinese).
- [25] ZHANG SH X(张淑霞), ZHONG Y H(钟阳和), WEI SH Q(魏淑秋). The cold resistance of two winter wheat cultivars appraised by the freezing method in a experiment room[J]. *Chinese Journal of Eco-Agriculture* (中国生态农业学报), 2003, **11**(3): 38–40(in Chinese).
- [26] TANG ZH CH(汤章城). The accumulation of proline and its possible significance in plants under adverse situation[J]. *Plant Physiology Communication* (植物生理学通讯), 1984, **10**(1): 15–20(in Chinese).
- [27] ZHAO J(赵军), ZHAO Y T(赵玉田), LIANG B W(梁博文). Changes of the content of the soluble proteins and functions of winter wheat leaves during cold hardening[J]. *Scientia Agricultura Sinica* (中国农业科学), 1994, **27**(2): 57–61(in Chinese).
- [28] GAO Y(高媛), QI X H(齐晓花), YANG J H(杨景华), *et al.* The response mechanism of cold stress in higher plants[J]. *Northern Horticulture* (北方园艺), 2007, (10): 58–61(in Chinese).
- [29] 潘瑞炽. 植物生理学(第4版)[M]. 北京: 高等教育出版社, 2001.
- [30] NIU F X(钮福祥), HUA X X(华希新), GUO X D(郭小丁), *et al.* Studies on several physiological indexes of the drought resistance of sweet potato and its comprehensive evaluation[J]. *Acta Agronomica Sinica* (作物学报), 1996, **22**(4): 392–398(in Chinese).
- [31] ZHANG J(张军), SUN SH G(孙树贵), LU M(鲁敏), *et al.* Analysis on genetic diversity of Xiaoyan 22 and its derived lines by SSR[J]. *Journal of Triticeae Crops* (麦类作物学报), 2013, **33**(5): 889–893(in Chinese).
- [32] 谢兰光. 小麦白穗的原因与对策[EB/OL]. [2013-04-28]. http://www.ahnjtg.com/content.asp?id=2591&Class_ID=30.