

网络出版时间:2025-05-29

网络出版地址:https://link.cnki.net/urlid/61.1359.s.20250528.1531.012

药隔期低温对小麦植株形态和产量性状的影响及抗寒性评价

郭绪雨,王洋,杨富晶,陈勤歌,李毅龙,赵越,
邵磊磊,周昊,王海容,牛娜,马翎健

(西北农林科技大学农学院,陕西杨凌 712100)

摘要:为探讨倒春寒对小麦植株形态和产量性状的影响,以 C112-8、矮抗 58、百农 207 等 18 个小麦品种(系)为试验材料,在药隔期通过低温培养箱低温胁迫模拟倒春寒,分析倒春寒发生后小麦的叶片和穗部冻害、株高和产量的变化及不同材料的抗寒性。结果表明,药隔期低温胁迫后小麦叶片发黄,叶面积减小,株高降低,穗变小。低温胁迫导致穗数、穗粒数和千粒重下降,最终降低产量。通过对 13 个性状进行主成分分析,提取出 3 个特征值大于 1 的主成分,其累计贡献率达 82.954%。基于隶属函数综合值(D 值)对 18 个小麦材料进行聚类分析,其中矮抗 58、宝研 12 和菏麦 918 对倒春寒抗性较强,衡麦 H195105、农大 1980、郑麦 366、西农 529、陕麦 139、泰科麦 0311、西农 20、婴泊 700 和百农 207 对倒春寒抗性中等,其余材料的抗性较弱。

关键词: 小麦;药隔期;植株形态;产量性状;抗寒性

中图分类号:S512.1;S311

文献标识码:A

文章编号:1009-1041(2026)01-0101-13

Effects of Low Temperature at the Anther Interval Formation Stage on Plant Morphology and Yield Traits of Wheat and Coldness Resistance Evaluation

GUO Xuyu, WANG Yang, YANG Fujing, CHEN Qinge, LI Yilong, ZHAO Yue,
SHAO Leilei, ZHOU Hao, WANG Hairong, NIU Na, MA Lingjian

(Northwest A&F University College of Agronomy, Yangling, Shaanxi 71200, China)

Abstract: To investigate the effects of late spring coldness on wheat plant morphology and yield traits, 18 wheat varieties(lines), including C112-8, Aikang 58, and Bainong 207, were used as experimental materials. During the anther interval formation stage, low temperature stress was simulated using a low-temperature incubator to mimic late spring coldness. The study analyzed changes in leaf and spike frost damage, plant height, and yield after the occurrence of late spring coldness, as well as the cold resistance of different wheat materials. The results showed that wheat leaf yellowed, leaf area decreased, plant height decreased, and spike type decreased after low temperature stress treatment. Low temperature stress resulted in the decrease of panicle number, grain number per spike and 1 000-grain weight, and finally decreased the yield. Through principal component analysis of 13 traits three principal components with characteristic values greater than 1 were extracted, and their cumulative contribution rate reached 82.954%. Cluster analysis was conducted on the 18 wheat materials based on the comprehensive value of membership functions(D value), where Aikang 58, Baoyan 12, and Hemai 918 exhibited strong resistance to late spring coldness. Hengmai H195105, Nongda 1980, Zhengmai 366, Xinong 529, Shaanmai 139, Taikemai 0311, Xinong 20, Yingbo 700, and Bainong 207 showed medium resistance to late spring coldness, while the remaining wheat materials had weaker

收稿日期:2025-02-26

修回日期:2025-04-07

基金项目:陕西省重点产业创新链项目(2021ZDLNY01-01)

第一作者 E-mail: gxy15923691292@163.com(郭绪雨)

通讯作者 E-mail: malingjian@nwsuaf.edu.cn(马翎健)

resistance.

Keywords: Wheat; Anther interval formation stage; Plant morphology; Yield traits; Coldness resistance

作为全球广泛种植的三大粮食作物之一,小麦(*Triticum aestivum* L.)备受关注。倒春寒是影响小麦高产优质的重要因素,尤其是随着气候变化的加剧,其危害呈加重趋势^[1]。据统计,黄淮海区在1981—2000年间有5年发生倒春寒,在2001—2021年间有9年发生倒春寒^[2-4]。2013年3月至4月期间,黄淮海区甚至连续10次遭受了自1995年以来最严重的倒春寒,受灾面积比例高达41.8%^[4]。由此可见,倒春寒已经成为制约小麦生产发展的重要问题。

倒春寒通常发生在每年的3月下旬到4月上旬。春季气温回升后,冷空气的突然侵入,导致地表温度骤降至0℃以下^[5]。此时,小麦正处于拔节至孕穗期,对低温极其敏感,抗寒能力大幅下降^[6],一旦遭遇倒春寒,小麦叶片就易受冻,小花停止发育,幼穗受伤或死亡,部分小穗不结实甚至全穗不结实,造成结实率降低,严重影响小麦产量的形成^[7-8]。小麦对倒春寒的抗性是一个复杂且多变的性状,受品种特性、幼穗发育进程、体内生理状况等多个因素共同作用^[9]。刘绿洲等^[10]认为,小麦倒春寒抗性研究应在幼穗的低温敏感时期进行。曾正兵等^[6]通过跟踪调查小麦幼穗抗冻能力随发育进程的变化,发现进入药隔期后幼穗的抗冻能力急剧下降。刘大同等^[11]通过人工模拟低温环境,研究了幼穗在护颖原基分化期、雌蕊分化期、药隔形成期和四分体形成期对低温胁迫的生理响应,发现药隔形成期是幼穗对低温胁迫最为敏感的时期。因此,对小麦倒春寒抗性研究宜在该时期进行。

前人关于倒春寒对小麦生长发育影响的研究,主要集中在生理生化指标上,如活性氧代谢^[12]、光合特性^[13]、内源激素^[14]等方面,但有关倒春寒对小麦植株形态如叶片形态、穗部形态、节间长度、株高等方面的影响研究相对较少。本研究选用18个来自黄淮海区的小麦品种(系)为试验材料,利用低温培养箱模拟倒春寒,分析药隔期低温胁迫后小麦植株形态和产量性状的变化特点,并对不同小麦材料的药隔期抗寒能力进行评价,以为生产上抗倒春寒小麦品种的鉴定和筛选提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料及设计

选用18个来自黄淮海区的品种(系)作为试验材料(表1)。采用盆栽方式种植,盆栽土取自大田耕层。盆栽桶底部留3个排水孔,盆高28 cm,内径为30 cm。每盆装干土8 kg,施用有机肥3 g和复合肥3 g,浇水沉实土壤后于2023年10月15日播种。每盆播种12粒小麦,于3叶期定苗,每盆留苗8株,越冬前挂牌标记主茎,于室外自然条件下生长,参照田间管理措施进行管理,直至2024年6月10日成熟收获。

基于叶龄余数诊断法(倒二叶伸出1~2 cm左右)结合镜检观察,在药隔期将每个小麦材料划分为对照组(CK)和低温处理组(LT),每组设置3个重复。其中,CK组继续在室外自然条件下(平均温度约为25℃/10℃,昼/夜)生长;LT组则移入低温培养箱模拟倒春寒进行低温胁迫。初始温度设置为10℃,随后以2℃·h⁻¹的速度缓慢降温,待温度降至-2℃后维持48 h。低温胁迫结束后,以2℃·h⁻¹的速度升温至10℃,过夜后将盆栽桶搬回室外自然环境中恢复生长,直至小麦成熟收获。整个低温胁迫处理期间,培养箱内光周期12 h/12 h(昼/夜),光照强度12 000 lx,相对湿度70%。各小麦材料具体低温胁迫处理日期见表1。

1.2 测定项目与方法

1.2.1 叶冻害等级调查

低温处理结束后7 d(冻害症状完全显现),根据小麦区域试验冻害5级标准进行叶片冻害程度调查^[15]:1级,叶片无冻害;2级,叶片受冻发黄面积不超过1/3;3级,叶片受冻发黄面积介于1/3~1/2范围;4级,叶片受冻发黄面积介于1/2~2/3范围;5级,叶片受冻发黄面积大于2/3。调查对象为主茎顶部三片叶,以每株主茎顶部3片叶的冻害等级平均值作为该主茎叶片冻害程度的最终观察值。每个小麦材料调查15株主茎。叶片冻害指数计算公式如下:

冻害占比=各冻害等级的茎蘖数/总茎蘖数×100%。

表 1 试验材料及低温处理时间

Table 1 Test materials and the duration of low-temperature treatment

材料 Materials	代号 Code	春化类型 Vernalization type	类型 Type	来源 Origin	低温处理时间(月-日) Duration of low-temperature treatment(month-day)	
					开始 Start	结束 End
农大 1980 Nongda 1980	ND1980	半冬性 Semi-winterness	品种 Variety	北京 Beijing	3-27	3-30
农大 753 Nongda 753	ND753	半冬性 Semi-winterness	品种 Variety	北京 Beijing	3-29	4-1
大地 18 Dadi 18	DD18	半冬性 Semi-winterness	品种 Variety	安徽 Anhui	3-30	4-2
矮抗 58 Aikang 58	AK58	半冬性 Semi-winterness	品种 Variety	河南 Henan	3-27	3-30
百农 207 Bainong 207	BN207	半冬性 Semi-winterness	品种 Variety	河南 Henan	3-30	4-2
郑麦 366 Zhengmai 366	ZM366	半冬性 Semi-winterness	品种 Variety	河南 Henan	3-30	4-2
婴泊 700 Yingbo 700	YB700	半冬性 Semi-winterness	品种 Variety	河北 Hebei	3-30	4-2
衡麦 H195105 Hengmai H195105	HMH195105	半冬性 Semi-winterness	品系 Line	河北 Hebei	3-27	3-30
宝研 12 Baoyan 12	BY12	半冬性 Semi-winterness	品种 Variety	陕西 Shaanxi	3-27	3-30
陕麦 139 Shaanmai 139	SM139	半冬性 Semi-winterness	品种 Variety	陕西 Shaanxi	3-27	3-30
西农 20 Xinong 20	XN20	半冬性 Semi-winterness	品种 Variety	陕西 Shaanxi	3-27	3-30
西农 529 Xinong 529	XN529	半冬性 Semi-winterness	品种 Variety	陕西 Shaanxi	3-29	4-1
C112-8	C112-8	半冬性 Semi-winterness	品系 Line	陕西 Shaanxi	3-30	4-2
泰科麦 33 Taikemai 33	TKM33	半冬性 Semi-winterness	品种 Variety	山东 Shandong	3-27	3-30
裕田麦 126 Yutianmai 126	YTM126	半冬性 Semi-winterness	品种 Variety	山东 Shandong	3-29	4-1
荷麦 617 Hemai 617	HM617	半冬性 Semi-winterness	品系 Line	山东 Shandong	3-27	3-30
荷麦 918 Hemai 918	HM918	半冬性 Semi-winterness	品系 Line	山东 Shandong	3-27	3-30
泰科麦 0311 Taikemai 0311	TKM0311	半冬性 Semi-winterness	品系 Line	山东 Shandong	3-27	3-30

冻害发生率=达到冻害级别的茎蘖数/总茎蘖数×100%。

叶片冻害指数=∑(2级以上冻害等级×冻害发生率)/(冻害5级×100%)。

1.2.2 穗部冻害等级调查

成熟期根据胡新的方法^[16](略有改动)调查每盆小麦所有麦穗受冻程度。穗部冻害也划分为5级:1级,穗部无冻害;2级,受冻穗长小于整穗的1/3;3级,受冻穗长介于整穗的1/3~1/2范围;4级,受冻穗长介于整穗的1/2~2/3范围;5级,受冻穗长大于整穗的2/3。每个材料以盆为单位调查,每盆为一个生物学重复,重复3次。穗部冻害指数计算公式如下:

冻害占比=各冻害等级的穗数/每盆总穗数×100%。

冻害发生率=达到冻害级别的穗数/每盆总穗数×100%。

穗部冻害指数=∑(2级以上冻害等级×冻害发生率)/(冻害5级×100%)。

1.2.3 植株形态调查

小麦开花后15 d,每个材料的CK组和LT组各测量10株长势一致的小麦主茎旗叶和倒二叶的长度、宽度,并计算叶面积。叶面积=叶长×叶宽×0.77^[17]。叶片长度量取叶耳至叶尖的直线长度,宽度量取叶片最宽处。成熟期测量主茎各个节间长度、穗茎长、穗长、穗宽及株高,每个处理调查10株长势一致的主茎。

1.2.4 产量性状调查

成熟期调查主茎穗的退化小穗数、结实小穗数、总小穗数、穗粒数、穗干重、穗粒重,每个处理调查10株;并统计每盆成穗率、穗数、产量和千粒重,每个处理统计3盆。

1.3 数据处理与分析

1.3.1 抗寒性评价及方法

采用主成分分析和隶属函数分析法进行抗寒性评价,计算公式如下^[18-20]:

(1)耐寒系数=LT组测定值/CK组测定值×100%。

(2) 隶属函数值: $\mu(X_j) = (X_j - X_{\min}) / (X_{\max} - X_{\min})$, X_j 表示第 j 个综合指标; $X_{\min}$ 和 $X_{\max}$ 表示第 j 个综合指标的最小值和最大值。

(3) 权重: $W_j = P_j / \sum_{j=1}^n P_j$, W_j 表示第 j 个综合指标在所在综合指标中的重要程度即权重; P_j 为各小麦材料第 j 个综合指标的贡献率。

(4) 隶属函数综合值: $D = \sum_{j=1}^n [\mu(X_j) \times W_j]$, D 值为各小麦材料在低温胁迫条件下耐寒性的综合评价值。

1.4 数据处理

使用 Excel 2021 进行数据处理, 使用 SPSS 27 进行显著性、相关性和主成分分析, 使用 Origin 2024 进行绘图。

2 结果与分析

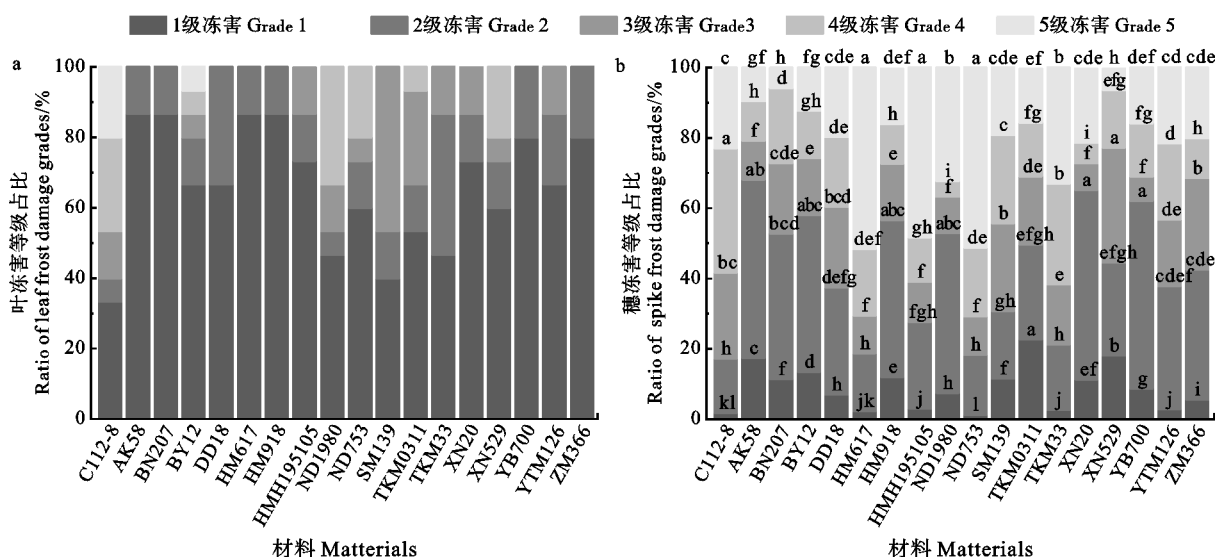
2.1 药隔期低温下小麦叶片及穗部的冻害程度

药隔期低温胁迫下, 不同小麦材料的叶片和穗部冻害程度存在差异(图 1 和表 2)。从叶片冻害情况(图 1a)来看, 各小麦材料的叶片冻害等级主要集中在 1~3 级, 仅 C112-8 和 BY12 出现 5 级冻害; 叶片冻害指数为 0.05~0.52, 叶片冻害率 13.33%~66.67%, 其中 C112-8 的叶片冻害指数和冻害率最高, AK58、BN207、HM617 和 HM918 的叶片冻害指数和冻害率最低。从穗部冻害情况(图 1b)来看, 各小麦材料穗部冻害等级均

有分布, 其中 ND753 的 5 级冻害穗占比最高, BN207 的 5 级冻害穗占比最低; 穗部冻害指数 0.45~0.80, 其中 HM617 和 ND753 的穗部冻害指数最高 AK58 的穗部冻害指数最低; 穗部冻害率 77.01%~98.07%, 其中 ND753 和 TKM0311 的穗部冻害发生率分别最高和最低。总体来看, 穗部冻害程度普遍高于叶片, 表明小麦穗部对药隔期低温胁迫更为敏感。

2.2 药隔期低温胁迫对小麦叶片形态的影响

与 CK 相比, 药隔期低温胁迫下, 所有小麦材料叶片的最终长度、宽度和叶面积均下降(图 2)。其中, 旗叶长度下降 2.47%~19.40%, 降幅最大的是 YTM126, 最小的是 TKM0311; 旗叶宽度下降 3.64%~19.75%, 降幅最大的是 C112-8, 最小的是 HM617; 旗叶面积下降 12.95%~28.77%, 降幅最大的是 YTM126, 最小的是 HM617。倒二叶长度下降 9.89%~30.64%, 降幅最大的是 ZM366, 最小的是 ND753; 倒二叶宽下降 1.34%~17.39%, 降幅最大的是 TKM0311, 最小的是 AK58; 倒二叶面积下降 13.28%~36.24% 之间, 降幅最大的是 HMH195105, 最小的是 AK58。小麦材料旗叶最终长、宽及面积的平均降幅分别为 10.85%、11.16% 和 20.82%, 倒二叶分别为 15.30%、8.45% 和 22.34%。整体来看, 低温胁迫对叶片长度的影响大于宽度, 对倒二叶的影响高于旗叶。



不同字母表示同等级冻害下不同材料间在 0.05 水平下存在显著差异。

Different letters indicate significant differences among different materials at the same frost damage grade at 0.05 level.

图 1 小麦叶片和穗部冻害等级的分布

Fig. 1 Distribution of frost damage grades in wheat leaves and spikes

表 2 低温胁迫下小麦叶片和穗部的冻害指数和冻害发生率

Table 2 Freezing injury index and freezing injury rate of wheat leaves and spikes under low temperature stress

材料 Materials	冻害指数 Freezing injury index		冻害发生率 Freezing injury rate/%	
	叶片 Leaves	穗部 Spikes	叶片 Leaves	穗部 Spikes
C112-8	0.52	0.72	66.67	98.25
AK58	0.05	0.45	13.33	82.59
BN207	0.05	0.51	13.33	88.53
BY12	0.21	0.51	33.34	86.50
DD18	0.13	0.62	33.33	92.99
HM617	0.05	0.80	13.33	97.70
HM918	0.05	0.52	13.33	87.69
HMH195105	0.13	0.75	26.66	97.04
ND1980	0.37	0.60	53.33	92.55
ND753	0.25	0.80	40.00	98.77
SM139	0.33	0.62	60.00	88.40
TKM0311	0.27	0.50	46.67	77.01
TKM33	0.24	0.74	53.33	97.33
XN20	0.13	0.52	26.66	88.34
XN529	0.25	0.49	40.00	81.62
YB700	0.08	0.54	20.00	91.34
YTM126	0.16	0.64	33.33	97.16
ZM366	0.08	0.60	20.00	94.37

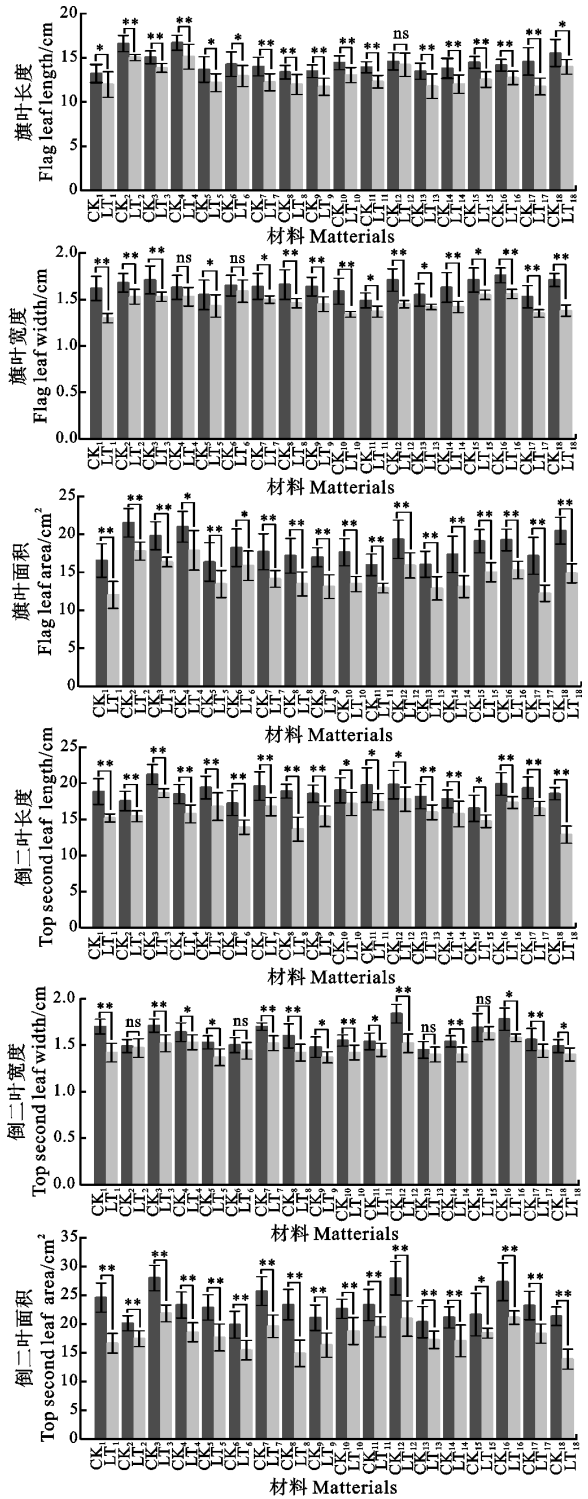
2.3 药隔期低温胁迫对小麦株高的影响

药隔期低温胁迫导致小麦株高及各个节间长度均下降(图 3)。与 CK 相比,低温胁迫后 C112-8、AK58、DD18 等 8 个小麦材料的第 I 节间长度显著下降,其余材料变化均不显著。低温胁迫后第 II、III、IV、V 节间长度均显著下降,平均降幅分别为 24.96%、21.38%、19.66%、18.41%。其中,第 II 节间长度下降幅度为 2.63%~40.57%,降幅最大的是 ND753,最小的是 AK58;第 III 节间长度下降幅度为 8.35%~36.37%,降幅最大的是 DD18,最小的是 AK58;第 IV 节间长度下降幅度为 13.76%~43.89%,降幅最大的是 HMH195105,最小的是 AK58;第 V 节间长度下降幅度为 7.22%~42.41%,降幅最大的是 DD18,最小的是 BY12。综上,药隔期低温胁迫明显会抑制小麦各个节间的伸长,进而显著降低株高。

2.4 药隔期低温胁迫对小麦穗部性状的影响

2.4.1 药隔期低温胁迫对小麦穗长、穗宽、穗干重及穗粒重的影响

药隔期低温胁迫导致小麦穗长、穗宽、穗干重及穗粒重均显著下降(表 3),各性状平均降幅分



CK₁~CK₁₈ 及 LT₁~LT₁₈ 中的 1~18 分别指 C112-8、AK58、BN207、BY12、DD18、HM617、HM918、HMH195105、ND1980、ND753、SM139、TKM0311、TKM33、XN20、XN529、YB700、YTM126、ZM366; * : $P<0.05$; * * : $P<0.01$;ns: $P>0.05$ 。图 3 同。

1~18 in CK₁~CK₁₈ and LT₁~LT₁₈ refer to C112-8, AK58, BN207, BY12, DD18, HM617, HM918, HMH195105, ND1980, ND753, SM139, TKM0311, TKM33, XN20, XN529, YB700, YTM126, ZM366, respectively; * : $P<0.05$; * * : $P<0.01$;ns: $P>0.05$. The same in figure 3.

图 2 药隔期低温胁迫后小麦旗叶和倒二叶的叶片长度、宽度及面积的变化

Fig. 2 Changes of leaf length, width, and area of flag leaf and top second in wheat under low temperature stress at the anther interval formation stage

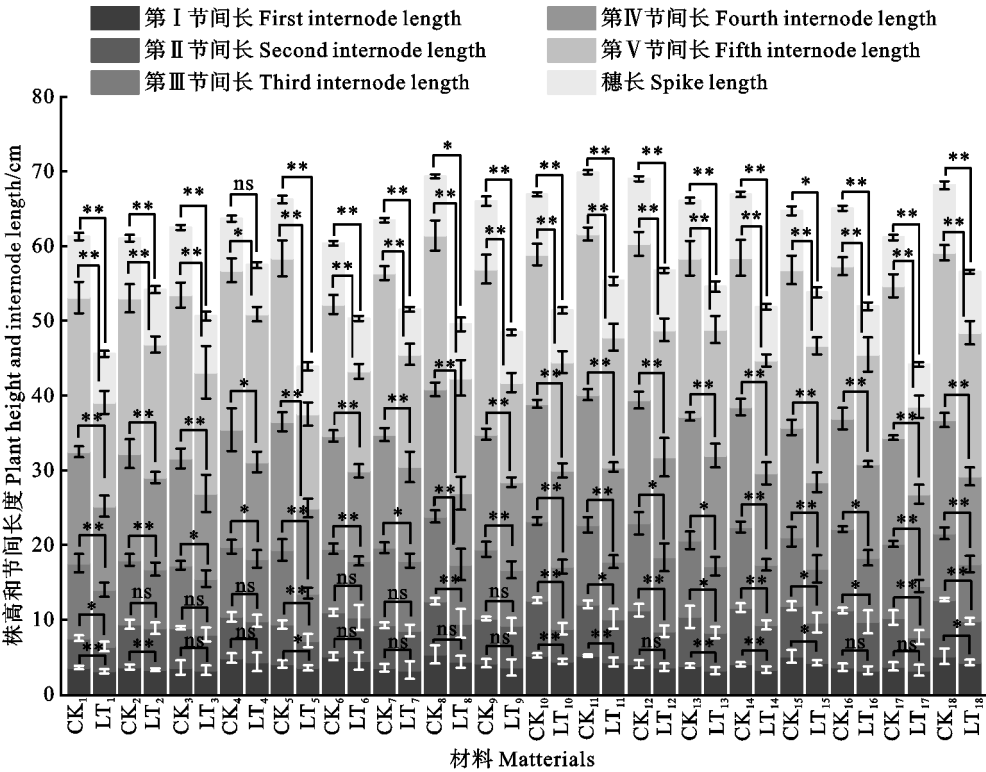


图 3 药隔期低温胁迫下小麦节间长度和株高的变化

Fig. 3 Changes of internode length and plant height under low temperature stress at the period of anther interval formation

表 3 药隔期低温胁迫下小麦穗长、穗宽、穗干重及穗粒重的变化

Table 3 Changes of spike length, spike width, dry weight per spike and grain weight per spike at the period of anther interval formation in wheat under low temperature stress

材料 Materials	穗长 Spike length/cm		穗宽 Spike width/mm		穗干重 Dry weight per spike/g		穗粒重 Grain weight per spike/g	
	CK	LT	CK	LT	CK	LT	CK	LT
C112-8	8.19±0.49	6.51±0.41**	14.42±1.43	8.11±1.20**	3.16±0.39	0.85±0.24**	2.48±0.35	0.53±0.16**
AK58	8.03±0.46	7.35±0.49**	12.88±0.60	11.61±0.80**	2.89±0.19	1.93±0.09**	2.44±0.35	1.16±0.24**
BN207	9.03±0.35	7.51±0.60**	12.33±0.82	10.33±0.79*	2.51±0.37	1.32±0.19**	1.57±0.35	0.77±0.11**
BY12	6.92±0.40	6.57±0.41	11.71±0.79	10.17±1.04	2.80±0.53	1.52±0.21**	2.38±0.51	1.17±0.22**
DD18	7.87±0.50	6.36±0.56**	12.42±0.69	11.01±0.72**	2.16±0.52	1.04±0.30**	1.77±0.38	0.71±0.28**
HM617	8.18±0.33	6.98±0.35**	12.32±0.47	8.76±1.25**	2.98±0.59	0.89±0.36**	1.84±0.45	0.56±0.28**
HM918	7.08±0.32	6.01±0.32**	12.07±0.49	10.24±0.79**	1.91±0.24	1.30±0.17**	1.48±0.20	0.89±0.23**
HMH195105	7.92±0.26	7.19±0.92*	10.91±0.48	9.61±1.52*	2.02±0.21	0.95±0.41**	1.56±0.18	0.78±0.23**
ND1980	9.10±0.64	6.71±0.40**	11.35±0.92	8.81±1.31**	2.15±0.64	1.08±0.18**	1.59±0.53	0.76±0.15**
ND753	8.06±0.28	6.92±0.42**	9.44±0.29	7.08±0.48**	2.05±0.14	0.69±0.15**	1.69±0.12	0.51±0.15**
SM139	8.26±0.28	7.53±0.55**	13.25±0.85	11.54±1.49**	3.08±0.37	1.48±0.28**	2.39±0.42	1.18±0.30**
TKM0311	8.73±0.34	7.94±0.31**	12.43±0.57	10.95±0.91**	3.18±0.34	1.75±0.24**	2.46±0.28	1.28±0.34**
TKM33	7.74±0.38	5.76±0.72**	11.73±0.46	9.79±1.58**	2.92±0.43	0.87±0.39**	2.14±0.49	0.66±0.30**
XN20	8.51±0.36	7.17±0.36**	12.12±0.33	11.10±1.37*	2.57±0.47	1.35±0.26**	1.89±0.40	1.08±0.27**
XN529	7.92±0.59	7.14±0.67*	12.50±0.87	10.53±1.16**	3.16±0.73	1.57±0.30**	2.64±0.66	1.04±0.30**
YB700	7.77±0.34	6.47±0.52**	12.13±0.46	10.36±0.77**	2.59±0.35	1.34±0.26**	2.13±0.30	0.95±0.28**
YTM126	6.47±0.37	5.62±0.30**	10.95±0.46	9.42±1.70**	1.96±0.23	0.83±0.20**	1.62±0.33	0.65±0.14**
ZM366	9.05±0.55	8.16±0.27**	12.55±1.29	10.91±0.93**	2.58±0.48	1.17±0.37**	1.98±0.45	0.91±0.30**

* 和 ** 表示对照与低温处理间差异在 0.05 和 0.01 水平显著。表 4 和 5 同。

* and ** mean significant difference between CK and LT at 0.05 and 0.01 levels, respectively. The same in Fig. 4 and Fig. 5.

别为 13.91%、17.11%、52.66% 和 56.38%。其中,穗长下降幅度为 5.06%~26.26%,降幅最大的是 ND1980,最小的是 BY12;穗宽下降幅度为 9.86%~43.76%,降幅最大的是 C112-8,最小的是 AK58;穗干重下降幅度为 31.94%~73.10%,降幅最大的是 C112-8,最小的是 HM918;穗粒重下降幅度为 39.86%~78.63%,降幅最大的为 C112-8,最小的是 HM918。

2.4.2 药隔期低温胁迫对小麦穗部结实性状的影响

药隔期低温胁迫处理显著增加了小麦的退化小穗数,显著降低结实小穗数和每小穗粒数(表 4)。与 CK 相比,低温胁迫后退化小穗数增加 84.21%~960.00%,平均增幅 263.93%,增幅最大的是 YB700,增幅最小的是 BN207;结实小穗数下降 6.29%~40.46%,平均降幅 21.31%,降幅最大的是 TKM33,最小的是 XN20;每小穗粒数下降 18.00%~50.00%,平均降幅 32.50%,降幅最大的为 C112-8,最小的为 XN529。药隔期低温胁迫对小麦的总小穗数影响较小,仅有 HM617 和 SM139 的总小穗数发生显著变化。因此,药隔期低温胁迫可能主要通过增加退化小穗数、减少结实小穗数和每小穗粒数,影响小麦穗部结实。

2.5 药隔期低温胁迫对小麦产量性状的影响

与 CK 相比,低温胁迫后小麦的穗数、穗粒数、千粒重及产量均下降(表 5),平均降幅分别为 21.66%、45.52%、17.99% 及 70.50%。其中,穗数下降 11.28%~27.79%,降幅最大的是 TKM0311,最小的是 AK58;穗粒数下降 27.71%~68.44%,降幅最大的是 C112-8,最小的是 XN20;千粒重下降 2.85%~32.97%,降幅最大的是 ND753,最小的是 BN207;产量下降 58.91%~81.82%,降幅最大的是 C112-8,最小的是 AK58。这说明药隔期低温胁迫会抑制小麦产量形成,导致产量构成因素均减少,进而引起小麦减产。

2.6 小麦药隔期抗寒性评价

2.6.1 小麦不同农艺性状间抗寒系数相关性

对各性状的抗寒系数进行相关性分析,结果表明,药隔期低温胁迫后,小麦产量与穗粒数、穗数、成穗率、株高及穗宽呈显著或极显著正相关;穗粒数与第 V 节间长、穗茎长、穗长和穗宽呈显著或极显著正相关;千粒重与总小穗数呈显著负相关,与旗叶宽和旗叶面积呈不显著正相关(图 4)。这表明药隔期低温胁迫后小麦的不同农艺性状间

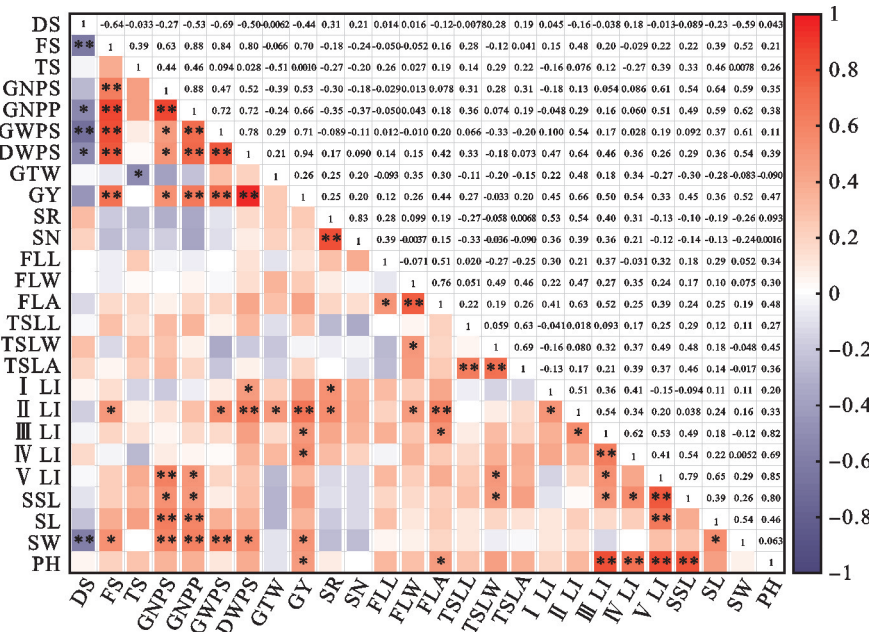
表 4 药隔期低温胁迫对小麦穗部结实性状的影响
Table 4 Effects of grain setting traits of wheat spikes at the period of anther interval formation under low temperature stress

材料 Materials	退化小穗数 Degraded spikelet		结实小穗数 Fertile spikelet		总小穗数 Total spikelet		每小穗粒数 Grain number per spikelet	
	CK	LT	CK	LT	CK	LT	CK	LT
C112-8	3.00±0.94	10.10±1.73**	19.20±1.69	12.00±1.83**	22.20±1.32	22.10±1.20	2.35±0.32	1.17±0.16**
AK58	1.80±0.79	5.40±2.46**	19.70±1.42	16.30±3.06**	21.50±1.18	21.80±1.32	2.56±0.26	2.02±0.29**
BN207	3.40±0.97	6.40±1.71**	17.60±2.07	14.50±1.84**	21.00±1.94	20.90±1.85	2.40±0.29	1.51±0.19**
BY12	2.10±0.99	6.40±1.26**	21.30±2.58	17.60±1.78**	23.40±1.90	24.00±1.05	2.30±0.26	1.75±0.21**
DD18	3.00±0.82	6.20±1.93**	17.00±2.00	13.50±2.22**	20.00±1.25	19.70±2.16	2.77±0.29	1.74±0.43**
HM617	1.10±0.88	9.80±3.08**	17.80±1.62	11.30±3.86**	18.90±1.37	21.10±1.20**	2.65±0.21	1.36±0.28**
HM918	1.90±0.32	3.50±1.27**	15.50±1.27	13.80±1.62*	17.40±1.07	17.30±1.06	2.64±0.16	1.60±0.54**
HMH195105	2.00±0.67	5.50±2.37**	16.60±1.17	13.10±2.13**	18.60±1.07	18.60±1.58	2.17±0.18	1.66±0.20**
ND1980	1.20±0.92	4.20±1.03**	19.30±2.00	16.60±1.65**	20.50±1.35	20.80±0.92	2.50±0.31	1.72±0.16**
ND753	1.90±0.57	7.30±2.71**	16.50±1.27	12.00±2.58**	18.40±1.07	19.30±1.16	2.19±0.13	1.40±0.25**
SM139	2.90±0.88	6.30±2.06**	16.50±1.18	14.40±2.12*	19.40±0.52	20.70±0.95**	3.15±0.22	2.42±0.56**
TKM0311	1.10±0.57	3.30±1.49**	19.10±0.99	17.30±1.89*	20.20±0.63	20.60±1.07	3.04±0.17	2.19±0.29**
TKM33	1.60±0.52	7.70±1.83**	17.30±1.06	10.30±2.79**	18.90±0.99	18.00±1.70	2.91±0.26	1.56±0.40**
XN20	1.80±0.42	3.80±1.32**	15.90±1.79	14.90±1.85	17.70±1.57	18.70±1.42	2.72±0.14	2.09±0.34**
XN529	1.80±0.63	5.90±2.47**	20.50±1.35	16.80±3.36**	22.30±1.06	22.70±2.54	2.41±0.36	1.97±0.26**
YB700	0.50±0.53	5.30±1.89**	19.60±1.07	13.90±2.51**	20.10±0.99	19.20±0.92	2.53±0.24	1.71±0.16**
YTM126	2.00±0.82	6.30±1.77**	18.00±1.15	13.10±1.52**	20.00±0.82	19.40±1.65	2.75±0.21	1.62±0.13**
ZM366	3.40±0.84	7.40±2.46**	17.90±1.60	14.30±2.26**	21.30±1.06	21.70±1.16	2.20±0.25	1.66±0.17**

表 5 药隔期低温胁迫下小麦产量性状的变化

Table 5 Changes of wheat yield and its components at the period of anther interval formation under low temperature stress

材料 Materials	穗数 Spike number		穗粒数 Grain number per spike		千粒重 1 000-grain weight/g		产量 Grain yield/(g · pot ⁻¹)	
	CK	LT	CK	LT	CK	LT	CK	LT
C112-8	26.67±1.53	21.67±2.52*	45.00±6.34	14.20±3.71**	54.47±0.58	36.87±1.51**	57.33±1.87	10.42±0.93**
AK58	23.67±1.15	21.00±1.00*	50.60±7.34	33.00±8.11**	47.61±0.86	36.09±0.05**	49.21±0.84	20.22±1.03**
BN207	27.67±0.58	23.00±1.00**	42.10±6.21	21.70±2.63**	36.82±0.39	35.77±0.13*	41.83±0.33	14.52±0.28**
BY12	30.33±1.53	24.67±0.58**	49.00±8.94	31.00±6.09**	48.58±0.36	37.40±0.42**	54.78±1.77	20.96±0.93**
DD18	31.67±1.53	23.67±2.89*	47.10±7.87	23.80±7.93**	37.55±0.32	28.98±0.49**	53.48±2.10	14.92±1.04**
HM617	35.67±1.15	28.33±1.53**	47.20±5.25	16.10±7.91**	38.62±0.71	33.89±0.75**	58.67±0.52	12.52±1.48**
HM918	35.33±0.58	27.33±2.52*	41.00±5.37	25.40±4.86**	36.16±0.23	34.64±0.54*	51.04±0.76	18.63±0.80**
HMH195105	30.33±0.58	24.00±2.65*	36.10±4.53	22.10±6.08**	43.50±0.53	35.44±1.03**	46.34±0.68	11.31±1.30**
ND1980	26.67±1.53	22.00±2.00*	48.40±8.73	28.40±3.24**	32.79±0.61	27.32±0.48**	41.81±0.82	12.19±0.68**
ND753	34.67±1.53	27.33±1.53**	36.10±2.77	16.90±4.58**	47.20±0.47	31.64±0.68**	56.13±0.99	11.97±0.34**
SM139	23.33±1.53	17.33±1.53**	52.10±6.28	34.30±7.35**	45.14±0.67	35.02±0.52**	52.44±1.22	16.50±0.99**
TKM0311	24.00±1.00	17.33±1.53**	58.20±5.07	38.30±8.45**	42.53±0.21	34.52±1.33**	57.32±1.69	18.53±1.22**
TKM33	31.00±1.00	23.33±1.53**	50.30±5.38	16.40±7.03**	42.18±0.16	39.62±0.41**	55.02±1.10	12.52±1.24**
XN20	23.33±1.53	17.33±2.08**	43.30±6.29	31.30±7.59**	48.09±0.47	35.13±0.69**	45.39±1.20	14.98±0.12**
XN529	22.33±2.08	16.33±0.58**	49.70±10.03	33.60±9.28**	44.30±0.68	32.33±1.23**	48.98±2.44	14.42±1.00**
YB700	24.33±1.53	20.00±2.65	49.70±6.15	23.90±5.74**	41.83±0.89	40.40±0.71	50.46±1.38	17.78±1.46**
YTM126	32.33±0.58	24.67±2.08**	49.40±4.72	21.20±2.74**	31.83±0.38	29.87±0.40**	51.45±0.94	13.50±1.08**
ZM366	23.67±1.15	18.00±2.65*	39.60±7.34	24.00±5.60**	50.29±0.60	37.20±0.37**	45.62±0.79	12.59±0.82**



DS:退化小穗;FS:结实小穗;TS:总小穗数;GNPS:每小穗粒数;GNPP:穗粒数;GWPS:穗粒重;DWPS:穗干重;GTW:千粒重;GY:产量;SR:成穗率;SN:穗数;FLL:旗叶长;FLW:旗叶宽;FLA:旗叶面积;TSLL:倒二叶长;TSLW:倒二叶宽;TSLA:倒二叶面积;I LI:第 I 节间长;II LI:第 II 节间长;III LI:第 III 节间长;IV LI:第 IV 节间长;V LI:第 V 节间长;SSL:穗茎长;SL:穗长;SW:穗宽;PH:株高。
*, $P<0.05$; **, $P<0.01$ 。

DS: Degraded spikelet; FS: Fertile spikelet; TS: Total spikelets; GNPS: Grain number per spikelet; GNPP: Grain number per spike; GWPS: Grain weight per spike; DWPS: Dry weight per spike; GTW: 1 000-grain weight; GY: Grain yield; SR: Spike rate; SN: Spike number; FLL: Flag leaf length; FLW: Flag leaf width; FLA: Flag leaf area; TSLL: Top second leaf length; TSLW: Top second leaf width; TSA: Top second leaf area; I LI: I internode length; II LI: II internode length; III LI: III internode length; IV LI: IV internode length; V LI: V internode length; SSL: Length of internode below spike; SL: Spike length; SW: Spike width; PH: Plant height. *, $P<0.05$; **, $P<0.01$.

图 4 低温胁迫下不同农艺性状间相关性

Fig. 4 Correlation among different agronomic traits under low temperature stress

都存在一定的相关性,各性状在小麦倒春寒抗性中所起的作用不尽相同,若直接用某一性状进行小麦药隔期抗寒性评价,则难以得到客观结果。为弥补单一性状评价的不足,进一步采用主成分分析方法对小麦药隔期抗寒性进行综合评价。

2.6.2 主成分分析

剔除相关性相对较小的性状,使得 KMO(抽样适合性检验)值大于 0.6,筛选出结实小穗数、每小穗粒数、穗粒数、穗干重、千粒重、穗粒重、产量、穗长、穗宽、穗茎长、第 V 节间长、株高及成穗率共

13 个性状,利用 SPSS 对其抗寒系数进行主成分分析,提取到 3 个特征值大于 1 的主成分,其综合贡献率分别为 42.050%、25.795%、15.109%,累计贡献率达 82.954%(表 6),表明这 3 个主成分可以代表 13 个性状的绝大部分信息。主成分 1(PC1)中载荷较大的因子依次为穗粒数、每小穗粒数、穗干重、产量、穗粒重和结实小穗数,主要反映了小麦的产量性状;主成分 2(PC2)中载荷较大的因子依次为第 V 节间长、株高和穗茎长,主要反映了小麦的植株形态;主成分 3(PC3)主要反映了成穗率和千粒重两个性状。

表 6 小麦各农艺性状的主成分载荷
Table 6 Principal component loadings of agronomic traits in wheat

项目 Item	性状 Trait	主成分 Principal component		
		PC1	PC2	PC3
载荷	结实小穗数 Fertile spikelet	0.830	−0.395	−0.191
Load	每小穗粒数 Grain number per spikelet	0.869	0.062	−0.351
	穗粒数 Grain number per spike	0.922	−0.168	−0.278
	穗干重 Dry weight per spike	0.856	−0.333	0.286
	千粒重 1 000-grain weight	−0.062	−0.392	0.724
	产量 Grain yield	0.848	−0.117	0.459
	穗宽 Spike width	0.776	−0.282	−0.006
	第 V 节间长 V internode length	0.568	0.774	0.068
	穗茎长 Spike stem length	0.544	0.673	0.056
	株高 Plant height	0.555	0.706	0.372
	成穗率 Spikelet rate	−0.113	0.144	0.798
	穗长 Spike length	0.669	0.320	−0.240
	穗粒重 Grain weight per spike	0.837	−0.462	0.132
	特征值 Eigenvalue	5.467	3.353	1.964
贡献率 Contribution rate/%		42.050	25.795	15.109
累计贡献率 Accumulated rate/%		42.050	67.845	82.954

2.6.3 综合评价

根据公式计算得到各小麦材料相关指标的隶属函数值 $\mu(X_j)$ 、权重值 W_j 及各小麦材料的综合抗寒能力大小 D 值(表 7)。药隔期低温胁迫后供试小麦材料的 D 值在 0.21~0.88 之间,其中 AK58 的 D 值最大,C112-8 的 D 值最小。根据 D 值进行聚类分析(图 5),将 18 个小麦材料划分为三类:AK58、BY12、HM918 为强抗倒春寒材料;HMH195105、XN529、ZM366、ND1980、SM139、TKM0311、XN20、YB700、BN207 为中抗倒春寒材料;C112-8、ND753、HM617、DD18、TKM33、YTM126 为弱抗倒春寒材料。

3 讨论

倒春寒是影响小麦生长发育的重要非生物胁迫之一。研究发现,倒春寒会导致小麦叶面积下降、叶色发黄甚至局部坏死^[21]。本研究同样发现,药隔期−2℃低温胁迫 48 h 后,不同小麦材料叶片出现不同程度的受冻发黄,但叶片冻害发生率整体较低,仅有两个小麦材料叶片出现 5 级冻害。整体而言,小麦叶片整体受冻发黄程度较轻。此外,所有小麦材料均出现叶片长度下降、宽度变窄及叶面积显著下降的现象,且小麦叶片长度降幅相对宽度降幅更大,这或许与低温胁迫阻碍细胞伸长有关。与旗叶相比,药隔期低温对倒

表 7 各小麦材料的综合指标值、 W_j 、 $\mu(X_j)$ 、 D 值及综合评价

Table 7 Values of different materials comprehensive index, W_j , $\mu(X_j)$, D value, and comprehensive valuation

材料 Materials	PC1	PC2	PC3	$\mu(X_1)$	$\mu(X_2)$	$\mu(X_3)$	D 值 D value	综合评价 Valuation
C112-8	-2.36	-0.23	-0.10	0.00	0.41	0.44	0.21	L
AK58	0.76	1.71	0.93	0.86	0.94	0.81	0.88	H
BN207	0.40	-0.05	1.35	0.76	0.46	0.95	0.70	M
BY12	0.38	1.93	0.41	0.76	1.00	0.62	0.81	H
DD18	0.25	-1.74	-0.69	0.72	0.00	0.23	0.41	L
HM617	-1.66	0.17	0.63	0.19	0.52	0.70	0.39	L
HM918	1.25	-0.58	1.48	1.00	0.31	1.00	0.79	H
HMH195105	0.45	-0.74	-0.96	0.78	0.27	0.14	0.50	M
ND1980	0.46	-1.59	0.46	0.78	0.04	0.64	0.53	M
ND753	-1.11	-0.09	-1.24	0.35	0.45	0.04	0.32	L
SM139	0.58	0.31	-1.23	0.81	0.56	0.04	0.59	M
TKM0311	0.87	0.04	-0.59	0.90	0.48	0.27	0.65	M
TKM33	-1.51	0.40	0.88	0.23	0.58	0.79	0.44	L
XN20	1.07	-0.09	-0.72	0.95	0.45	0.22	0.66	M
XN529	0.11	1.05	-1.35	0.69	0.76	0.00	0.58	M
YB700	0.13	0.03	1.41	0.69	0.48	0.97	0.68	M
YTM126	-0.12	-1.35	0.45	0.62	0.11	0.64	0.46	L
ZM366	0.06	0.80	-1.14	0.67	0.69	0.07	0.57	M
权重 Index weight				0.51	0.31	0.18		

H: 强抗倒春寒; M: 中抗倒春寒; L: 弱抗倒春寒。图 5 同。

H: High later spring coldness resistance ; M: Medium later spring coldness resistance; L: Low later spring coldness resistance. The same in figure 5.

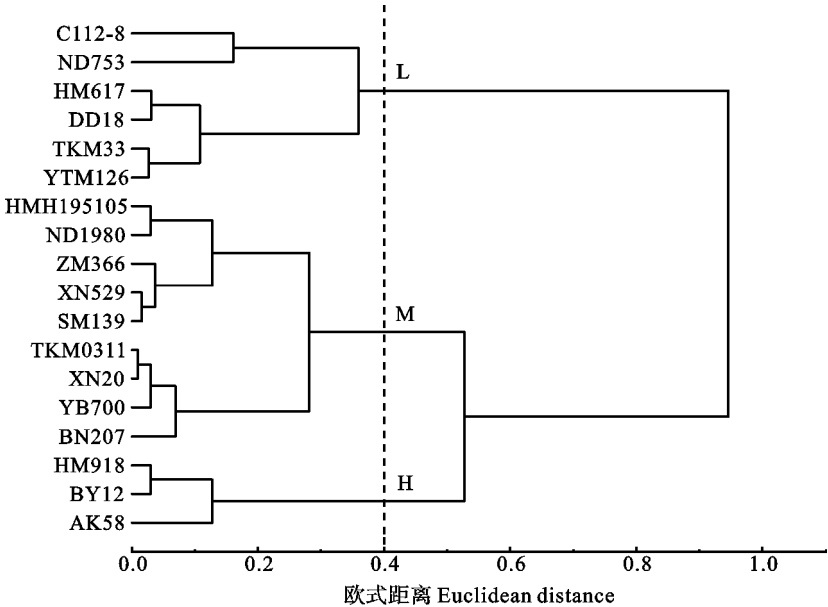


图 5 不同小麦材料 D 值聚类分析图

Fig. 5 Dendrogram based on D value of different wheat materials

二叶的影响更为显著,这可能是因为药隔期恰好处于倒二叶生长阶段^[22],此时倒二叶部分暴露于空气中,更容易受到气温变化的影响。

倒春寒通常会引起小麦穗部形态发生变化,最终引起产量下降^[23]。胡新等^[16]提出,可以根据穗部形态的变化来进行冻害等级评价;欧行奇

等^[24]通过调查田间冻穗率衡量小麦的倒春寒抗性。本研究结合穗部冻害等级和冻穗率,并将其转换为冻害指数,能更全面地反映穗部的抗寒性。冻害指数越大,代表穗部在药隔期的抗寒性越差。研究结果显示,药隔期低温胁迫后小麦穗部受冻程度严重,所有供试材料穗部冻害发生率整体偏高,且均出现 5 级冻害。但不同小麦材料的穗部冻害指数不同,在药隔期低温胁迫下表现出不同的抗寒性。此外,药隔期低温胁迫还导致各小麦材料均出现小穗退化不结实现象,进而引起穗长变短、穗宽变窄以及穗变小,且相较于穗长,低温胁迫对穗宽的影响更大。其原因在于,药隔期低温胁迫导致小穗小花退化,引起穗部出现缺粒^[25]。穗上部小花退化导致的缺粒则会造成穗长变短,而穗上部、中部或是基部的缺粒都会引起颖壳紧贴穗轴,导致穗宽变窄。

小麦茎秆是光合同化物贮藏和转运的主要营养器官。低温胁迫会抑制小麦节间的伸长,导致株高降低^[26]。本研究中,同样发现药隔期低温胁迫使得小麦各节间长度下降,导致株高显著降低。这可能是植物为了减少茎部暴露在冷空气中的长度,防止茎在低温环境中结冰的一种适应策略^[27]。岳俊芹等^[28]研究发现,拔节期低温胁迫导致小麦倒一至倒三节间长度显著下降,其中倒一节间的长度降幅最为显著。本研究与前人研究结果一致,药隔期低温导致小麦各节间长度降幅整体表现为 $V > IV > III > II > I$, 其中第 V 节间长度下降最显著,这不仅是导致株高降低的主要原因,还可能会导致麦穗部分或全部滞留在叶鞘中,无法正常抽穗。相比之下,小麦基部第 I 节间的降幅并不显著,这可能是因为在药隔期时小麦基部第 I 节间已经基本定长,受低温胁迫影响较小。因此,本研究认为靠近基部的节间在药隔期具有较强的抗寒性,而上部节间抗寒性较差。

小麦产量主要由穗数、穗粒数和千粒重决定。遭遇倒春寒后小麦一般减产 10%~30%,而遭遇重度倒春寒后小麦减产可达 50%以上^[29]。吴青霞等^[30]研究表明,药隔期低温胁迫引起的小麦减产主要归因于单株穗数的显著下降。柯媛媛等^[31]则认为,药隔期低温胁迫造成小麦减产的主要原因是穗粒数的减少,低温对穗数的影响并不显著。本研究中,小麦药隔期经 -2℃ 低温处理后,不同小麦材料的穗数、穗粒数和千粒重均出现了不同程度的下降。其中,穗粒数的显著降低是

减产的主要原因,其次是穗数的减少,与前人研究存在一定的差异,可能是由于本研究中低温胁迫处理的温度更低且持续时间更长所致,导致部分弱苗或分蘖死亡,进而降低了成穗率。长时间的低温胁迫还可能引起花粉败育,进而增加退化小穗数,最终导致穗粒数显著下降,这与高芸等^[32]关于春季低温对小麦花粉育性的影响研究结果相符。此外,本研究发现,低温胁迫对千粒重的影响相对较小,虽然不同材料间千粒重的降幅存在显著差异,但整体来看千粒重降幅与产量降幅之间并未呈现出显著的相关性。这可能是因为当穗粒数降低到一定程度时,植株会将更多的养分转运给剩余的少数籽粒,从而在一定程度上减缓了粒重的降低。然而,尽管粒重的降低有所缓解,却并不能抵消穗粒数严重减少对产量的负面影响,因此小麦的产量最终仍然显著降低^[33]。

小麦的倒春寒抗性是一个复杂的性状,受多种因素的影响,且不同品种的抗性机制也不尽相同。因此,仅依赖单一的性状指标来评估小麦的倒春寒抗性强弱显然不够全面和精确,应采取一种综合性的评价策略,结合多个性状来全面考量小麦的倒春寒抗性。主成分分析在作物品质、抗性等多指标综合评价中被广泛应用,可将多个指标转换成少数且彼此独立的新指标^[34]。因此,本研究利用主成分分析对不同小麦材料进行药隔期抗寒性综合评价,发现 18 个小麦材料在药隔期低温胁迫后产量降幅和穗部受冻指数高低与抗寒综合评价值 D 值基本相符,即 D 值高的小麦材料在药隔期低温胁迫后产量降幅和穗部冻害指数较低,表现出较高的药隔期抗寒能力。这说明通过主成分分析的方法评估小麦的倒春寒抗性是可靠的。

本研究在大田盆栽条件下,利用低温培养箱人工模拟倒春寒,在药隔期对 18 个小麦材料进行 -2℃ 低温胁迫 48 h。利用培养箱鉴定小麦品种倒春寒抗性,能够提供一个精确可控的实验环境,模拟倒春寒的极端气候条件,且能够统一在药隔期这一低温敏感时期进行低温胁迫,避免了由于不同品种幼穗发育进程不一致导致胁迫处理时期不同,从而无法有效评估小麦品种抗倒春寒能力的情况。培养箱鉴定法的试验周期短,可控性和可重复性强,收集数据方便^[35],但无法完全模拟田间复杂的生态条件,如土壤肥力、田间小气候等,由此可能导致鉴定结果与田间表现存在差异。为了弥补培养箱鉴定的不足,未来将结合气象数

据,优化培养箱鉴定的低温模式,并将培养箱鉴定与田间自然鉴定相结合,综合评价小麦品种的抗倒春寒能力。

4 结论

药隔期-2℃低温胁迫48 h后,18个小麦材料的叶片和穗部均有不同程度的冻伤,叶片长度、宽度及面积、节间长度、株高显著降低。此外,穗数、穗粒数和千粒重均不同程度下降,并最终导致产量降低。通过主成分分析和聚类分析,从18个小麦材料筛选到矮抗58、宝研12和荷麦918三个对倒春寒抗性较强的材料。

参考文献:

- [1]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.
GAO Y, TANG J W, YIN G H, *et al.* Effect of different periods and frequency of late spring coldness on winter wheat yield related traits [J]. *Journal of Triticeae Crops*, 2015, 35(5):687.
- [2]钟秀丽.近20年来霜冻害的发生与防御研究进展[J].中国农业气象,2003,24(1):4.
ZHONG X L. Occurrence and prevention of frost injury in recent two decades [J]. *Agricultural Meteorology*, 2003, 24(1):4.
- [3]陈翔,林涛,林非非,等.黄淮海区小麦倒春寒危害机理及防控措施研究进展[J].麦类作物学报,2020,40(2):243.
CHEN X, LIN T, LIN F F, *et al.* Research progress on damage mechanism and prevention and control measures of late spring coldness of wheat in Huang-Huai Region [J]. *Journal of Triticeae Crops*, 2020, 40(2):243.
- [4]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.
LIU F F, WAN Y X, CAO W X, *et al.* Advances on identification of wheat cold tolerance in spring [J]. *Journal of Plant Genetic Resources*, 2021, 22(5):1193.
- [5]赵虹,王西成,胡卫国,等.黄淮南片麦区小麦倒春寒冻害成因及预防措施[J].河南农业科学,2014,43(8):34.
ZHAO H, WANG X C, HU W G, *et al.* Genetic analysis and countermeasures of wheat late-spring-coldness injury in south Huang-Huai wheat region [J]. *Journal of Henan Agricultural Sciences*, 2014, 43(8):34.
- [6]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(S1):297.
ZENG Z B, ZHONG X L, WANG D L, *et al.* Identification of young ear's low temperature sensitive phase after jointing stage of winter wheat [J]. *Journal of Natural Disasters*, 2006, 15(S1):297.
- [7]BARTON D A, CANTRILL L C, LAW A M K, *et al.* Chilling to zero degrees disrupts pollen formation but not meiotic microtubule arrays in *Triticum aestivum* L. [J]. *Plant, Cell & Environment*, 2014, 37(12):2781.
- [8]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.
LIU X, WANG R L, ZHOU W, *et al.* Effect of spring low temperature on ear development and grain weight of winter wheat [J]. *Journal of Henan Agricultural University*, 2013, 47(4):373.
- [9]陈思琪,孙敬爽,麻文俊,等.植物低温胁迫调控机制研究进展[J].中国农学通报,2022,38(17):51.
CHEN S Q, SUN J S, MA W J, *et al.* Regulation mechanism of low temperature stress on plants: Research progress [J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2022, 38(17):51.
- [10]刘绿洲,张妍,张林,等.药隔期低温胁迫对小麦功能叶超微结构及光合特性的影响[J].中国农业气象,2023,44(1):58.
LIU L Z, ZHANG Y, ZHANG L, *et al.* Effects of low temperature stress during the anther differentiation period on leaf anatomical structure and photosynthetic characteristics of wheat [J]. *Chinese Journal of Agrometeorology*, 2023, 44(1):58.
- [11]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.
LIU D T, XING X Y, LI D S, *et al.* The physiological response to low temperature of wheat during young spike development [J]. *Jiangsu Journal of Agricultural Sciences*, 2017, 33(6):1212.
- [12]孙东岳,许辉,刘倩倩,等.磷素后移对药隔期倒春寒小麦旗叶光合及抗氧化系统的影响[J].中国农业气象,2023,44(2):123.
SUN D Y, XU H, LIU Q Q, *et al.* Effects of phosphorus fertilizer postpone on photosynthesis and antioxidant system of wheat flag leaves under late spring coldness at connectivum stage [J]. *Chinese Journal of Agrometeorology*, 2023, 44(2):123.
- [13]ZHANG Y, LIU L Z, CHEN X, *et al.* Effects of low-temperature stress during the anther differentiation period on winter wheat photosynthetic performance and spike-setting characteristics [J]. *Plants*, 2022, 11(3):389.
- [14]JANECZKO A, POCIECHA E, DZIURKA M, *et al.* Changes in content of steroid regulators during cold hardening of winter wheat—Steroid physiological/biochemical activity and impact on frost tolerance [J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2019, 139:215.
- [15]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.
LI C Y, XU W, LIU L W, *et al.* Changes of endogenous hormone contents and antioxidative enzyme activities in wheat leaves under low temperature stress at jointing stage [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2015, 26(7):2015.
- [16]胡新,任德超,倪永静,等.冬小麦籽粒产量及其构成要素随晚霜冻害变化规律研究[J].中国农业气象,2014,35(5):575.
HU X, REN D C, NI Y J, *et al.* Impacts of late frost on grain yield and its components of winter wheat [J]. *Chinese Journal of Agrometeorology*, 2014, 35(5):575.
- [17]李浩然,李慧玲,王红光,等.冬小麦叶面积测算方法的再探讨[J].麦类作物学报,2018,38(4):455.
LI H R, LI H L, WANG H G, *et al.* Further study on the

- method of leaf area calculation in winter wheat [J]. *Journal of Triticeae Crops*, 2018, 38(4): 455.
- [18] 周广生, 梅方竹, 周竹青, 等. 小麦不同品种耐湿性生理指标综合评价及其预测[J]. 中国农业科学, 2003, 36(11): 1378. ZHOU G S, MEI F Z, ZHOU Z Q, *et al.* Comprehensive evaluation and forecast on physiological indices of waterlogging resistance of different wheat varieties [J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2003, 36(11): 1378.
- [19] 白志英, 李存东, 孙红春, 等. 小麦代换系抗旱生理指标的主成分分析及综合评价[J]. 中国农业科学, 2008, 41(12): 4264. BAI Z Y, LI C D, SUN H C, *et al.* Principal component analysis and comprehensive evaluation on physiological indices of drought resistance in wheat substitution [J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2008, 41(12): 4264.
- [20] 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. WANG S G, WANG Z L, WANG P, *et al.* Evaluation of wheat freezing resistance based on the responses of the physiological indices to low temperature stress [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2011, 31(4): 1064.
- [21] VALLURU R, LINK J, CLAUPEIN W. Consequences of early chilling stress in two *Triticum* species: plastic responses and adaptive significance [J]. *Plant Biology*, 2012, 14(4): 641.
- [22] 李存东, 曹卫星, 罗卫红, 等. 小麦叶片出生与穗分化关系的研究[J]. 中国农业科学, 2000, 33(1): 33. LI C D, CAO W X, LUO W H, *et al.* Relationship between leaf emergence on main stem and spike differentiation stages in wheat [J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2000, 33(1): 33.
- [23] 乔玉强, 曹承富, 杜世州, 等. 淮北地区小麦主栽品种对低温胁迫的响应及抗寒性评价[J]. 中国农学通报, 2018, 34(27): 22. QIAO Y Q, CAO C F, DU S Z, *et al.* Main wheat cultivars in Huaibei area: Response to low temperature stress and cold resistance evaluation [J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2018, 34(27): 22.
- [24] 欧行奇, 李璐, 李新华, 等. 强筋小麦品种耐倒春寒性状分析[J]. 种子, 2020, 39(7): 137. OU X Q, LI L, LI X H, *et al.* Analysis of late spring coldness tolerance of strong gluten wheat variety [J]. *Seed*, 2020, 39(7): 137.
- [25] LIN F F, LI C, XU B, *et al.* Late spring cold reduces grain number at various spike positions by regulating spike growth and assimilate distribution in winter wheat [J]. *The Crop Journal*, 2023, 11(4): 1272.
- [26] 靖金莲, 安晓东, 刘玲玲, 等. 倒春寒对晋南冬小麦主要性状的影响分析[J]. 山西农业科学, 2017, 45(9): 1415. JING J L, AN X D, LIU L L, *et al.* Analysis on effect of later spring coldness on main traits of winter wheat in south Shanxi [J]. *Journal of Shanxi Agricultural Sciences*, 2017, 45(9): 1415.
- [27] 李志民, 王传宽. 木本植物木质部的冻融栓塞应对研究进展[J]. 植物生态学报, 2019, 43(8): 635. LI Z M, WANG C K. Research progress on responses of xylem of woody plants to freeze-thaw embolism [J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2019, 43(8): 635.
- [28] 岳俊芹, 张素瑜, 李向东, 等. 低温胁迫对小麦叶绿素荧光参数及产量的响应[J]. 麦类作物学报, 2021, 41(1): 105. YUE J Q, ZHANG S Y, LI X D, *et al.* Effect of low temperature stress on chlorophyll fluorescence parameters and yield of wheat [J]. *Journal of Triticeae Crops*, 2021, 41(1): 105.
- [29] 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. CHEN X, YU M, CAI H M, *et al.* Current status and research advances of late spring coldness in wheat [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2021, 32(8): 2999.
- [30] 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. WU Q X, YANG L, SHAO H, *et al.* Effects of low temperature stress at anther connective formation phase on physiological characteristics and yield of wheat [J]. *Journal of Triticeae Crops*, 2013, 33(4): 752.
- [31] 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. KE Y Y, CHEN X, ZHANG L L, *et al.* Effects of low temperature stress at anther connective stage on dry matter accumulation, translocation and distribution and grain yield of wheat [J]. *Journal of Anhui Agricultural University*, 2021, 48(5): 701.
- [32] 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. GAO Y, ZHANG Y X, MA Q, *et al.* Effects of low temperature in spring on fertility of pollen and formation of grain number in wheat [J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2021, 47(1): 104.
- [33] 陈翔, 于敏, 王捧娜, 等. 药隔期倒春寒对小麦主茎穗不同穗粒位结实数与粒重的影响[J]. 中国农业气象, 2023, 44(7): 575. CHEN X, YU M, WANG P N, *et al.* Effects of late spring coldness during the anther differentiation period on grain number and weight of wheat main stem at different spikelet and grain position [J]. *Chinese Journal of Agrometeorology*, 2023, 44(7): 575.
- [34] 牛雪婧, 王新栋, 王金萍, 等. 高粱地方种质资源表型多样性分析及综合评价[J]. 植物遗传资源学报, 2024, 25(4): 562. NIU X J, WANG X D, WANG J P, *et al.* Genetic diversity and comprehensive evaluation of sorghum germplasm based on phenotypic traits [J]. *Journal of Plant Genetic Resources*, 2024, 25(4): 562.
- [35] 张乐乐, 陈翔, 柯媛媛, 等. 冬小麦抗倒春寒性能鉴定方法和指标的比较[J]. 中国农业气象, 2021, 42(2): 146. ZHANG L L, CHEN X, KE Y Y, *et al.* An inclusive comparison of identification methods and indices of winter wheat tolerance against late spring coldness [J]. *Chinese Journal of Agrometeorology*, 2021, 42(2): 146.