

# 小麦抗寒机制的研究进展

张敏<sup>1</sup>, 蔡瑞国<sup>1\*</sup>, 贾秀领<sup>2</sup>, 王文颇<sup>1</sup>, 王岩岩<sup>1</sup>

(1. 河北科技师范学院生命科技学院, 河北 昌黎 066600; 2. 河北省农林科学院粮油作物研究所, 石家庄 050035)

**摘要:** 全球气候变暖背景下小麦发生冻害的潜在危险在加大, 提高小麦抗寒性是保障小麦生产的重要措施。近期农业科学研究者就小麦抗寒性的生理机制展开了大量研究, 取得了一定的研究成果。本文将前人研究中细胞膜稳定性、抗氧化酶系统、渗透调节物质、水分代谢与小麦抗寒性的关系机制等方面的进展作一总结和评述, 以便于在此方面开展更系统、更深入的研究工作。

**关键词:** 小麦; 抗寒性; 生理机制

中图分类号: S512.1

文献标识码: A

文章编号: 1003-8701(2016)04-0037-06

## Research Progress on Physiological Mechanism of Cold Resistance of Wheat

ZHANG Min<sup>1</sup>, CAI Ruigu<sup>1\*</sup>, JIA Xiuling<sup>2</sup>, WANG Wenpo<sup>1</sup>, WANG Yanyan<sup>1</sup>

(1. College of Biological Science, Hebei Science and Technology Normal College, Changli 066600; 2. Institute of Food and Oil Crops, Hebei Academy of Agricultural and Forestry Sciences, Shijiazhuang 050035, China)

**Abstract:** Under the background of global climate warming, the potential danger of cold injury to wheat is increasing, so that to improve the cold resistance of wheat is very essential in agriculture production. Recently agricultural researchers developed many studies on physiological mechanism and regulatory measures of cold resistance in wheat and obtained certain achievement. The recent results of relation mechanism among membrane stability, antioxidant enzyme system, osmotic adjustment substance, and water metabolism with cold resistance, as well as the effects of plant growth regulators on cold resistance in wheat were summarized and evaluated in the paper, which was conducive to carry out more systematical and deep research work in this field for the future.

**Key words:** Wheat; Cold resistance; Physiological mechanism

小麦是我国重要的粮食作物, 其产量高低事关国家粮食安全。全球气候变暖背景下, 小麦冻害发生的潜在危险在加大<sup>[1]</sup>, 严重影响小麦的高产和稳产。据报道, 1990~2014年黄淮地区小麦冻害发生频率高, 危害面积大, 仅商丘市2013年4月份的一场强寒流袭击就导致该市86.5%的麦田受冻, 总产比上年减少30%<sup>[2]</sup>。因此, 急需阐明小麦抗寒的生理生化机制, 研发相关技术措施, 用来指导小麦育种和栽培实践, 减少低温对我国小麦生产的危害。近期, 科研工作者针对此问题于室内或大田条件下开展了大量研究, 特别是在低温情况下小麦细胞膜脂的相变、渗透调节物质的

合成和抗氧化代谢的改变等方面取得了一定的研究成果。为更好地开展下一步工作, 本文对前人关于此方面的新近进展进行总结和评述, 并指出下一步应该考虑的问题和开展的工作, 以期未来科研工作在此方面开展更系统、更深入的工作。

### 1 低温下小麦细胞膜组成与结构的改变

植物体感受低温的部位是细胞膜, 细胞膜是生物体和细胞器与环境之间的界面结构, 在维持植物体正常生理生化过程中起着重要作用。前人研究表明, 临界低温会引起膜脂的相变, 使膜从流动液晶态转变为固态、凝胶态, 造成膜收缩, 而这种变化的结果会引起细胞膜透性的增加及膜酶和酶系功能的改变, 导致细胞代谢的变化和功能紊乱, 最终造成对植物体的伤害<sup>[3]</sup>。另有研究表明, 冰冻损伤不是首先引起质膜膜脂的变化, 而是首先破坏了质膜上的主动运输体系, 推

收稿日期: 2016-03-20

基金项目: 公益性行业(农业)科研专项经费项目(201203033); 秦皇岛市科技支撑计划项目(201401A064)

作者简介: 张敏(1980-), 女, 实验师, 硕士, 主要从事作物逆境栽培生理和种子质量检验研究。

通讯作者: 蔡瑞国, 男, 博士, 副教授, E-mail: cairuigu@126.com

测是ATP酶<sup>[4-5]</sup>。

### 1.1 脂肪酸的不饱和度和类型

最近小麦研究结果表明,膜脂脂肪酸的不饱和程度与小麦的抗寒性存在明显相关。这是因为增加膜脂中不饱和脂肪酸含量就可以降低相变温度,增加膜脂的流动性,从而有利于膜脂在低温下的稳定,提高小麦的抗寒性<sup>[6]</sup>。谢冬微等<sup>[7]</sup>利用抗寒性强的东农冬麦1号和抗寒性弱的济麦22的对比试验结果表明,东农冬麦1号分蘖节脂肪酸的不饱和度、不饱和脂肪酸含量/饱和脂肪酸含量和不饱和指数在室外-18.7~-23.6℃和室内-20~-25℃开始升高,与济麦22产生明显差异;进一步分析发现棕榈酸和亚麻酸比其他脂肪酸在抗寒力方面具有更大的贡献。

### 1.2 糖蛋白的积累与分布区域的变化

膜蛋白是细胞膜的主要组成成分之一,包括糖蛋白、载体蛋白和酶等。近期,关于小麦糖蛋白和ATP酶与其抗寒性之间的关系展开了一定的研究。简令成等<sup>[8]</sup>的研究结果表明,抗寒锻炼过程中小麦幼苗细胞表面糖蛋白在内质网和核膜分布量的增加,以及糖蛋白输入胞间连丝的动态变化是与小麦植株抗寒力的提高和保持稳定密切相关的。简令成等<sup>[9]</sup>发现低温处理后,冬小麦质膜糖蛋白由颗粒状间隔分布变为分散分布于质膜之中,这种变化可能导致膜脂和膜蛋白的相互关系的改变,从而改变质膜的特性和功能,有利于保持膜的稳定性及避免细胞内结冰。弭忠祥等<sup>[10]</sup>采用定位电镜观察低温锻炼后小麦细胞表面糖蛋白的动态变化,发现低温诱导能够引起小麦细胞表面糖蛋白的合成积累,抗寒性强的冬小麦较非抗寒性的春小麦糖蛋白的增厚现象更明显。最近徐雯等<sup>[11]</sup>报道,低温处理半冬性小麦和春性小麦后二者叶片组织细胞表面均出现一层薄糖蛋白层,结构疏松呈丝状,半冬性小麦品种的表面糖蛋白层保持时间长于春性品种。且随着处理温度的降低和处理时间的延长,细胞壁表面糖蛋白大部分脱落到细胞间隙或凝集成块状进入细胞内部。上述结果说明,低温胁迫造成小麦糖蛋白不同程度的变化(含量、位置、形状等的变化)可能是不同小麦品种抗寒性存在差异的生理原因之一。

### 1.3 三磷酸腺苷酶活性的变化

质膜三磷酸腺苷酶(ATPase)是质子泵,在细胞代谢过程中起着重要作用,被称为植物生命活动过程的主宰酶,包括H<sup>+</sup>-ATPase、Mg<sup>2+</sup>-ATPase、Ca<sup>2+</sup>-ATPase等类型。周人纲等<sup>[12]</sup>指出小麦低温敏

感品种的叶绿体、线粒体和细胞溶质中ATP酶活性均高于耐寒品种,冷冻处理后其ATP水平下降速度大于耐寒品种。这样在低温来临时,低温敏感品种消耗较多的ATP来抵抗外界的冷胁迫。ATP消耗量大,导致呼吸底物的消耗量大,这是造成死亡的原因之一。王红等<sup>[13]</sup>指出低温胁迫下,小麦幼苗质膜Mg<sup>2+</sup>-ATPase活性降低,并且推测ATPase不仅是低温伤害的初始部位,而且是低温恢复的一个前提条件。质膜Ca<sup>2+</sup>-ATPase能及时反馈各种刺激引起的Ca<sup>2+</sup>升高,是胞内Ca<sup>2+</sup>稳态的主要维持者。王红等<sup>[14]</sup>结果表明,低温处理降低冬小麦幼苗质膜Ca<sup>2+</sup>-ATPase的活性,而抗寒锻炼可提高冬小麦幼苗质膜Ca<sup>2+</sup>-ATPase在低温下的稳定性。刘炜等<sup>[15]</sup>指出20℃下生长的冬小麦幼苗的Ca<sup>2+</sup>-ATPase活性主要定位于质膜上;小麦幼苗质膜的Ca<sup>2+</sup>-ATPase在不同温度处理表现出不同的变化趋势;处理温度越低Ca<sup>2+</sup>-ATPase活性降低越快,而且冬小麦比春小麦的Ca<sup>2+</sup>-ATPase活性降低缓慢;还指出经抗寒锻炼的小麦幼苗,其质膜上Ca<sup>2+</sup>-ATPase的活性高于未经锻炼的小麦幼苗。综上所述,低温逆境下质膜Ca<sup>2+</sup>-ATPase活性的大小及其稳定性,是决定植株本身抗寒能力大小的关键,而且抗寒锻炼可提高冬小麦幼苗质膜Ca<sup>2+</sup>-ATPase在低温下的稳定性。

前人研究表明,提高膜的冷稳定性是增强植物抗寒力的根本途径。那么怎么调控膜系统使其抗寒性增加呢?由以上可以看出,通过调控不饱和脂肪酸和膜磷脂的含量、ATP酶活性以及糖蛋白,可以一定程度上增加小麦的抗寒性。

## 2 低温下小麦体内抗氧化酶系的变化

### 2.1 超氧化物歧化酶(SOD)

SOD作为植物体内防御活性氧侵害的第一道防线,能歧化超氧阴离子自由基(O<sub>2</sub><sup>-</sup>)形成过氧化氢(H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>)和O<sub>2</sub>,从而清除O<sub>2</sub><sup>-</sup>对植物的毒害作用,维持活性氧动态平衡,保持植物的正常生长发育。前人在其他作物上的研究结果表明,逆境胁迫时植物抗逆性的高低与植物体内能否维持较高的SOD活性水平有关<sup>[16]</sup>。近期,科研工作者关于低温胁迫下小麦中的SOD活性变化开展了研究。盆栽条件下人工低温处理的结果表明,低温胁迫后拔节期小麦植株体内SOD活性升高,以增强对逆境的适应能力,且不同小麦品种对逆境的适应能力不同<sup>[17-19]</sup>。刘艳阳<sup>[20]</sup>和王树刚等<sup>[21]</sup>研究指出小麦苗期低温胁迫下,SOD活性也表现为增加的

趋势,而且小麦抗寒性越强,SOD酶活性越高,但增加幅度小于拔节期处理。

前人关于自然条件下小麦不同生育时间的SOD活性的变化也展开了一定研究。王晓楠等<sup>[22]</sup>把小麦越冬期具体分为低温驯化阶段和封冻阶段;随着温度的降低,SOD表现为先升高后降低的趋势;在整个越冬期,表现为抗寒性强的冬麦品种SOD活性高于抗寒性弱的品种。冯玉磊等<sup>[23]</sup>结果表明,提高寒地冬小麦返青期SOD活性,能减轻膜脂过氧化程度,增强抗寒性。李晓林等<sup>[24]</sup>研究指出越冬期的SOD活性冬性品种大于半冬性,弱春性品种表现最低;拔节期SOD活性有所增加,而后下降。同时,李晓林等认为小麦越冬期抗寒性与拔节期的抗寒性的生理机制存在差异,指出SOD可以作为小麦抗倒春寒的指标。

## 2.2 过氧化物酶(POD)

前人关于小麦不同生育阶段POD活性变化的结果表明,低温驯化阶段和封冻阶段,随生育期进程的推进,POD活性呈现先升高后降低的趋势,POD活性与品种抗寒性有一定的相关性<sup>[22]</sup>。卫秀英等<sup>[25]</sup>的研究结果表明,越冬期抗寒性较强品种的POD活性低于抗寒性较弱品种,而拔节期、孕穗期和抽穗期抗寒性较强品种则反而高于抗寒性较弱品种,据此指出POD活性与田间抗寒性关系不密切。而冯玉磊等<sup>[23]</sup>的结果表明,返青期返青率较低的小麦品种的POD活性比其余品种增加幅度大。

人为低温处理的结果表明,不同品种在低温胁迫下POD活性变现趋势不一样,大部分品种呈现增加趋势,小部分出现降低趋势,指出POD酶活性只能作为鉴定小麦材料抗寒性的参考指标<sup>[20,26]</sup>。李勇超等<sup>[26]</sup>研究指出在不同的温度胁迫下,POD活性呈现逐步降低的趋势。最近研究结果表明,低温胁迫下小麦POD活性都表现为增加趋势,且增幅存在品种间差异<sup>[19,27]</sup>,苗期的增加幅度小于拔节期<sup>[21]</sup>。

## 2.3 过氧化氢酶(CAT)

CAT的主要作用是催化 $H_2O_2$ 分解为 $H_2O$ 与 $O_2$ ,避免 $H_2O_2$ 与 $O_2$ 在铁螯合物作用下反应生成有害的 $\cdot OH$ ,是清除过氧化氢的主要酶类。陈贻竹<sup>[28]</sup>报道,不同植物在 $0^\circ C$ 下处理3~4 d,其叶片的CAT活性变现趋势存在差异。最近关于小麦的研究结果表明,低温胁迫0~24 h的进程中,小麦叶片中CAT活性呈上升趋势,随胁迫程度加重,CAT变化稍缓<sup>[27]</sup>,当 $-5^\circ C$ 处理48 h后其活性显

著低于对照<sup>[29]</sup>。小麦在苗期和返青拔节期低温胁迫下,功能叶和叶鞘中的CAT活性均出现升高现象,但增幅存在基因型差异<sup>[21]</sup>。

以上可见,SOD、POD和CAT活性在低温胁迫下总体的表现趋势是一致的,但是随着胁迫程度和胁迫时间的延长,趋势便显出差异,而且研究多集中在单个酶活变化的方面,对于各种抗氧化酶综合平衡方面研究较少,有待于进一步的研究,力争从分子水平找出他们存在差异的理论基础,为小麦抗寒性的调控提供理论依据。此外,关于低温逆境下小麦抗氧化物质(主要包括抗坏血酸、维生素E及还原性谷胱甘肽等)的研究较少。

## 3 低温下小麦渗透调节物质的积累

渗透调节是植物在逆境胁迫时出现的一种调节方式,由细胞生物合成和吸收累积某些物质来完成其调节过程。在逆境条件下,细胞内主动积累溶质来降低细胞液的渗透势,以防止细胞过度失水。渗透调节物质主要包括可溶性糖、可溶性蛋白、脯氨酸和甜菜碱等。

### 3.1 可溶性糖

前人在其他植物上的研究结果表明,细胞内可溶性糖的积累可增加细胞液浓度,降低水势,他与抗寒性相关的生理生化过程,有助于抗寒性的增强;同时还具有保护蛋白质避免低温所引起的凝固作用,进一步提高植物抗寒性。近期在小麦上的研究结果表明,小麦在幼苗和拔节期遭受低温胁迫后,叶片中可溶性糖含量在冬性小麦中表现为增加趋势,春小麦中表现为降低趋势<sup>[17,24,30]</sup>。牛明功等<sup>[18]</sup>研究指出随着胁迫时间的延长,可溶性糖含量表现为先上升后降低的趋势。而李春燕等<sup>[27]</sup>研究指出随着胁迫时间的延长和胁迫强度显著增加后,小麦叶片中的可溶性糖仍表现增加的趋势,是否与可溶性糖转运途径受阻有关需进一步明确。

前人关于自然生长条件下低温对小麦可溶性糖含量影响的结果表明,低温驯化阶段和封冻期,抗寒品种叶片和叶鞘的可溶性糖含量显著高于抗寒性较差的小麦品种<sup>[22,31]</sup>。另有研究指出,无论是在越冬期还是在返青期,半冬性品种的叶片可溶性糖含量均高于春性品种,而且越冬期的可溶性糖含量高于拔节期<sup>[24,32]</sup>。而卫秀英等<sup>[25]</sup>研究指出,在越冬期抗寒性强的品种的可溶性糖含量都低于抗寒性弱的品种。可见,前人的研

究结果存在差异,有待进一步证实。

### 3.2 可溶性蛋白质

可溶性蛋白质的亲水性较强,能增加细胞的保水能力,从而提高植物抗寒性。前人的研究结果表明,低温胁迫对植物体内可溶性蛋白含量的影响存在两方面的作用:一方面,低温胁迫会诱导植物体内生成一些其他的可溶性蛋白,如冷响应蛋白,表现为对植物体内可溶性蛋白的正效应;另一方面,低温胁迫条件下,植物细胞产生自溶水解酶或溶酶体,释放出水解酶,加速蛋白质的分解而无等速的合成,导致蛋白质匮乏,表现为对植物体内可溶性蛋白的负效应。小麦方面的研究结果表明,苗期低温胁迫使小麦叶片中可溶性蛋白含量明显高于对照,且随温度的降低和处理时间(1~24 h)的延长呈上升趋势,表现出对低温逆境的适应性<sup>[27]</sup>。王树刚、姜丽娜等<sup>[21,33-34]</sup>研究结果表明,在低温胁迫3 d的条件下,不同生育时期的小麦叶片可溶性蛋白含量均有明显下降,而且苗期低温处理降低的幅度大于拔节期,说明低温胁迫条件对小麦功能叶和茎内可溶性蛋白含量的影响,其负效应已远远超过正效应,导致小麦功能叶和茎内蛋白质匮乏,进而导致束缚水的含量下降以及原生质的弹性下降。而陈贵等<sup>[30]</sup>指出低温胁迫下蛋白质含量的变化趋势在不同类型的小麦中表现不一致。

小麦在自然生长条件的低温驯化期,小麦品种的可溶性蛋白的含量都表现出升高的趋势,抗寒性强的品种可溶性蛋白的含量高于抗寒性弱的品种,分蘖节的可溶性蛋白含量高于叶片,这说明在冷驯化的过程中,大量的可溶性蛋白向分蘖节处富集<sup>[35]</sup>。卢太白等<sup>[31]</sup>研究也指出可溶性蛋白质含量与冬小麦抗寒性存在较显著的相关性。

### 3.3 脯氨酸

前人对低温胁迫下植物体内脯氨酸的变化进行了大量的研究,但是结果存在争议。一种认为在低温胁迫下脯氨酸的累积能力与品种的抗寒能力成正相关<sup>[36-37]</sup>,一种认为在低温胁迫下脯氨酸的累积能力与品种的抗寒力成负相关<sup>[38-39]</sup>,指出脯氨酸累积高峰出现晚的品种,适应抗寒性强;还有认为低温胁迫下脯氨酸的累积不稳定<sup>[40-41]</sup>。那么,小麦在低温胁迫下,脯氨酸呈现怎样的变化趋势呢?

前人研究结果表明,低温胁迫下,小麦品种的抗冷性与脯氨酸含量呈正相关,而且升幅较高的品种抗寒性相应也较强<sup>[42]</sup>。且随温度的降低和处

理时间的延长呈上升趋势,表现出对低温逆境的适应性<sup>[27]</sup>。低温胁迫期间,脯氨酸含量的变化存在品种间差异,半冬性小麦迅速积累脯氨酸,弱春性小麦的脯氨酸积累则较缓<sup>[17]</sup>。

在小麦自然生育期内,抗寒性强品种的脯氨酸含量明显高于抗寒性弱品种<sup>[24-25,31]</sup>,分蘖节的脯氨酸含量显著高于叶片<sup>[35,43]</sup>。而王晓楠等<sup>[22]</sup>指出在低温驯化阶段,小麦品种叶、叶鞘、分蘖节处脯氨酸含量随时间推移均呈升高趋势,同一品种各个部位脯氨酸含量差异不显著,不同品种同一部位脯氨酸含量差异也不显著,所以低温胁迫下植株体内脯氨酸含量呈增加趋势是冬小麦对低温的一种普遍反应,与抗寒性相关性不大。脯氨酸与抗寒性是否有关系有待进一步研究证实。

## 4 低温下小麦植株含水量的变化

低温胁迫下植物组织含水量的降低是植物对低温的一种适应,这样能减轻因细胞间或者细胞内结冰对植株造成的伤害。同时,植物保持活力也需要一定的水分含量。王晓楠等<sup>[22]</sup>研究指出低温胁迫下小麦各个部位的含水量均降低,抗寒性强品种的叶片和叶鞘的含水量小于敏感品种,但是其分蘖节含水量大于敏感品种分蘖节的含水量。而于晶和王涛<sup>[43-44]</sup>研究表明抗寒性较强的冬麦1号越冬前分蘖节的含水量均低于抗寒性弱的济麦22。王涛<sup>[44]</sup>还指出相对含水量和自由水/束缚水比值更能反映出膜受损情况,更适合作为冬小麦抗寒的评价指标。可见,前人研究一致认为保持分蘖节和植株其他部位一定含水量是提高小麦抗冻性的重要性状,但是不同抗寒性品种间含水量的高低存在争议。抗寒性小麦是如何保持较低的含水量的呢?简令成<sup>[5]</sup>在两个强抗寒性冬小麦品种抗寒锻炼过程中,不仅观察到质膜过滤内陷弯曲活动,还发现了两个现象:一是质膜内陷与液胞膜相连,二是质膜上的部分膜脂被释放出来,在质膜旁边形成嗜饿颗粒。在抗寒锻炼前,液泡内水流向细胞外时有可能在细胞质中发生结冰危害,而抗寒锻炼后,当内陷的质膜与液胞膜相连接时,水就可以通过这种排水渠道直接流到细胞外,从而避免水在细胞内结冰的危险。

## 5 存在问题和研究展望

总体来讲,小麦抗寒性研究是一个前景广阔而研究相对薄弱的领域。以往大多数小麦抗寒性研究都是在室内试验基础上进行的,室内试验环

境一般是理想的,容易控制的,没有大田试验环境的多变性、难预测性。而在实际生产中,小麦大面积种植是在田间进行的,因此在田间试验基础上进行小麦抗寒性的研究,可以更真实反映出小麦在抗寒方面的生理生化机制,为小麦安全生产提供理论依据和技术途径,减少因小麦冻害而带来的损失。

### 参考文献:

- [ 1 ] 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.
- [ 2 ] 杨 超,袁培祥.黄淮地区小麦冻害发生情况与预防措施[J].现代农业科技,2014(2):95-96.
- [ 3 ] Lyons J M. Chilling injury in plants[J]. Annual Review of Plant Physiology, 1973(24): 445-466.
- [ 4 ] Palta J P, P H Li. Plant Cold Hardiness and Freezing Stress[M]. New York: Academic Press, 1978: 93-115.
- [ 5 ] 简令成.植物抗寒机理研究的新进展[J].植物学通报,1992,9(3):17-22.
- [ 6 ] 王纪元.不同抗寒性小麦品种的抗性与膜脂流动性的研究[J].生物技术,1998,8(2):28-30.
- [ 7 ] 谢冬微,王晓楠,付连双,等.低温胁迫对冬小麦分蘖节膜脂脂肪酸的影响[J].麦类作物学报,2013,33(4):746-751.
- [ 8 ] 简令成,孙龙华,史国顺.抗寒锻炼中不同抗寒性小麦细胞膜糖蛋白的细胞化学研究[J].实验生物学报,1991,24(3):249-257.
- [ 9 ] 简令成,孙龙华.冬小麦抗寒锻炼中质膜脂质和糖蛋白分布变化的电镜观察[J].植物学报,1993,35(5):337-341.
- [ 10 ] 弭忠祥,胡宝忠,王学东,等.低温诱导小麦叶片细胞表面糖蛋白的变化[J].植物研究,1998,18(2):189-193.
- [ 11 ] 徐 雯,杨 景,郑明明,等.低温胁迫下分蘖期小麦叶片细胞结构及表面糖蛋白的变化[J].麦类作物学报,2014,34(3):403-411.
- [ 12 ] 周人纲,郭兰凯,李玉英,等.ATP酶和膜透性在小麦耐寒过程中的作用[J].华北农学报,1989(S1):62-68.
- [ 13 ] 王 红,孙德兰,简令成.小麦幼苗质膜  $Mg^{2+}$ -ATP酶活性与低温损伤及其恢复的关系[J].电子显微学报,1999,18(2):157-164.
- [ 14 ] 王 红,孙德兰,卢存福,等.抗寒锻炼对冬小麦幼苗质膜  $Ca^{2+}$ -ATPase 的稳定作用[J].植物学报,1998,40(12):1098-1101.
- [ 15 ] 刘 炜,孙德兰,王 红,等.2℃低温下抗寒冬小麦与冷敏感春小麦幼苗细胞质膜  $Ca^{2+}$ -ATPase 活性比较[J].作物学报,2002,28(2):227-229.
- [ 16 ] 陈鸿鹏,谭晓风.超氧化物歧化酶(SOD)研究综述[J].经济林研究,2007,25(1):59-65.
- [ 17 ] 陈 龙,吴诗光,李淑梅,等.低温胁迫下冬小麦拔节期生化反应及抗性分析[J].华北农学报,2001,16(4):42-46.
- [ 18 ] 牛明功,王 贤,陈 龙,等.干旱、渍涝和低温胁迫对小麦生理生化特性的影响[J].种子,2003(4):19-21.
- [ 19 ] 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.
- [ 20 ] 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.
- [ 21 ] 王树刚,王振林,王 平,等.基于生理指标与籽粒产量关系的小麦品种抗冻性分析[J].应用生态学报,2011,22(6):1477-1484.
- [ 22 ] 王晓楠,付连双,李卓夫,等.低温驯化及封冻后不同抗寒性小麦品种的形态建成及生理基础分析[J].作物学报,2009,35(7):1313-1319.
- [ 23 ] 冯玉磊,王晓楠,付连双,等.寒地冬小麦返青期抗氧化特性[J].麦类作物学报,2012,32(3):547-550.
- [ 24 ] 李晓林,白志元,杨子博,等.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[J].西北农林科技大学学报,2013,41(1):1-9.
- [ 25 ] 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):47-50.
- [ 26 ] 李勇超,卫秀英,白利杰,等.低温胁迫对小麦品种过氧化物酶的影响[J].湖北农业科学,2009,48(5):1067-1069.
- [ 27 ] 李春燕,陈思思,徐 雯,等.苗期低温胁迫对扬麦16叶片抗氧化酶和渗透调节物质的影响[J].作物学报,2011,37(12):2293-2298.
- [ 28 ] 陈贻竹.低温对植物叶片中超氧化物歧化酶、过氧化氢酶和过氧化氢水平的影响[J].植物生理学报,1988,14(4):323-328.
- [ 29 ] 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.
- [ 30 ] 陈 贵,康宗利,张立军.低温胁迫对小麦生理生化特性的影响[J].麦类作物学报,1998,18(3):42-43.
- [ 31 ] 卢太白,吕金印,陆和平,等.越冬及返青期冬小麦叶片中可溶性蛋白质、氨基酸含量与抗寒性的关系[J].西北农业学报,2009,18(1):56-59.
- [ 32 ] 薛 香,吴玉娥,郜庆炉.不同类型小麦品种的主要抗寒性生理指标[J].贵州农业科学,2011,39(7):68-70.
- [ 33 ] 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.
- [ 34 ] 姜丽娜,马建辉,樊婷婷,等.孕穗期低温对小麦生理抗寒性的影响[J].麦类作物学报,2014,34(10):1373-1382.
- [ 35 ] 王金伟,刘 灿,李卓夫,等.低温驯化期冬小麦生理指标变化的比较[J].东北农业大学学报,2009,40(9):1-5.
- [ 36 ] 陈 璇,李金耀,马 纪,等.低温胁迫对春小麦和冬小麦叶片游离脯氨酸含量变化的影响[J].新疆农业科学,2007,44(5):553-556.
- [ 37 ] Levitt J. Responses of plants to environmental stress: chilling, freezing and high temperature stress[M]. New York: Academic Press, 1980: 498-507.
- [ 38 ] 杨亚军,郑雷英,王新超.冷驯化和ABA对茶树抗寒力及其体内脯氨酸含量的影响[J].茶叶科学,2004,24(3):177-182.
- [ 39 ] 陈雅君,崔国文,富象乾.低温对苜蓿品种幼苗体内游离脯

- 氨酸含量的影响[J]. 中国草地, 1996(6):46-47, 50.
- [40] 魏娜, 欧小平, 董丽. 10种宿根花卉抗寒性研究初报[J]. 中国农学通报, 2008, 24(7): 314-317.
- [41] 李莉, 任金平, 曲柏宏, 等. 水分胁迫对苹果梨叶片可溶性糖、脯氨酸含量的影响[J]. 吉林农业科学, 2007, 32(1): 51-54.
- [42] 陈翠莲, 马平福. 抗冷性不同的小麦、水稻品种脯氨酸含量的比较试验[J]. 华中农业大学学报, 1982, 8(2): 176-179.
- [43] 刘灿, 王金伟, 李卓夫, 等. 低温驯化阶段不同抗寒性冬小麦品种生理代谢的比较[J]. 东北农业大学学报, 2009, 40(11): 14-17.
- [43] 于晶, 张林, 崔红, 等. 高寒地区冬小麦东农冬麦1号越冬前的生理生化特性[J]. 作物学报, 2008, 34(11): 2019-2025.
- [44] 王涛, 王晓楠, 王明芳, 等. 低温下冬小麦水分含量的变化与抗寒性鉴定[J]. 作物杂志, 2015(1): 61-66.
- (责任编辑: 王昱)

## 2017年《黑龙江农业科学》征订启事

《黑龙江农业科学》是黑龙江省农业科学院主办的综合性科技期刊。是全国优秀期刊、黑龙江省优秀期刊。现已被中国核心期刊(遴选)数据库、中国学术期刊综合评价数据库等多家权威数据库收录。

本刊内容丰富, 栏目新颖, 信息全面, 可读性强。月刊, 每月10日出版, 国内外公开发行。国内邮发代号14-61, 每期定价12.00元, 全年144.00元; 国外发行代号M8321, 每期定价12.00美元, 全年144.00美元。

热忱欢迎广大农业科研工作者、农业院校师生、国营农场及农业技术推广人员、管理干部和广大农民群众踊跃订阅。全国各地邮局均可订阅, 漏订者可汇款至本刊编辑部补订。汇款写明订购份数、收件人姓名、详细邮寄地址及邮编。另有合订本珍藏版欢迎订购。2007年合订本每册定价80.00元, 2008~2009年合订本每册定价90.00元, 2010~2015年合订本每册定价180.00元, 邮费各10.00元, 售完为止。

地 址: 哈尔滨市南岗区学府路368号《黑龙江农业科学》编辑部 邮 编: 150086

电 话: 0451-86668373 投稿网址: www.haasep.cn