



朱玉磊,张琪悦,苏慧,杜狄展,宋有洪. 小麦倒春寒:从生理响应到综合减灾技术[J]. 中国农业大学学报,2025,30(09):37-50.

ZHU Yulei, ZHANG Qiyue, SU Hui, DU Dizhan, SONG Youhong. Late spring coldness in wheat (*Triticum aestivum* L.): From physiological response to comprehensive mitigation strategies[J]. *Journal of China Agricultural University*, 2025, 30(09): 37-50.

DOI: 10.11841/j.issn.1007-4333.2025.09.04

## 小麦倒春寒:从生理响应到综合减灾技术

朱玉磊<sup>1</sup> 张琪悦<sup>1</sup> 苏慧<sup>1</sup> 杜狄展<sup>1</sup> 宋有洪<sup>1,2\*</sup>

(1. 安徽农业大学 农学院,合肥 230036;

2. 江西农业大学 农学院,南昌 330045)

**摘要** 近年来倒春寒的发生频率和强度呈上升趋势,成为制约小麦(*Triticum aestivum* L.)高产优质的主要胁迫因子。为全面了解倒春寒对小麦生产的危害机制和防控措施,以“小麦”和“倒春寒”、“低温”、“冷害”和“晚霜冻”,或者“wheat”、“*Triticum aestivum* L.”和“low temperature”、“late spring coldness”和“spring frost”等为关键词,在中国知网和 Web of Science 数据库检索了2000—2024年小麦倒春寒的相关文献,系统分析倒春寒对小麦生长发育、产量与品质的影响,以及小麦应对倒春寒的生理机制及综合防控措施。结果表明:小麦拔节-孕穗期对低温最敏感,是最易遭受倒春寒危害的时期,此阶段低温会导致植株生长发育受阻、幼穗发育迟缓、籽粒产量下降和品质劣化,如蛋白质含量降低、淀粉合成受阻等。倒春寒对小麦植株影响的生理机制包括低温胁迫引发的光合抑制、细胞膜损伤、活性氧爆发及激素网络失衡,而小麦会通过抗氧化防御、调控渗透调节物质和信号转导等途径响应低温胁迫。在小麦倒春寒防控方面,分子标记辅助育种、栽培管理优化及外源物质调控等措施均可有效缓解倒春寒的危害。未来应重视缓解小麦倒春寒的生物技术研究,建议加强多学科交叉,开发精准预警系统和智能防控技术,以全面应对气候变化对小麦安全生产带来的挑战。

**关键词** 小麦;倒春寒;生理响应;抗寒品种;栽培管理

中图分类号 S512.1

文章编号 1007-4333(2025)09-0037-14

文献标志码 A

## Late spring coldness in wheat (*Triticum aestivum* L.): From physiological response to comprehensive mitigation strategies

ZHU Yulei<sup>1</sup>, ZHANG Qiyue<sup>1</sup>, SU Hui<sup>1</sup>, DU Dizhan<sup>1</sup>, SONG Youhong<sup>1,2\*</sup>

(1. School of Agronomy, Anhui Agricultural University, Hefei 230036, China;

2. School of Agricultural Sciences, Jiangxi Agricultural University, Nanchang 330045, China)

**Abstract** In recent years, the frequency and intensity of late spring coldness (LSC) have been on the rise, posing a significant constraint on the high yield and quality of wheat (*Triticum aestivum* L.). To comprehensively understand the damage mechanisms and control measures of LSC on wheat production, relevant literature published from 2000 to 2024 were retrieved from the CNKI and Web of Science databases by taking such as “wheat”, “*Triticum aestivum* L.”, “low temperature”, “late spring coldness”, “cold damage”, and “spring frost” as keywords. The review focused on the impacts of LSC on wheat growth, yield, and quality, as well as the physiological and biochemical mechanisms underlying wheat responses to LSC and integrated mitigation approaches. The results indicate that: The jointing to booting stage is the most sensitive period to low

收稿日期: 2025-05-20

基金项目: 安徽省教育厅高等学校自然科学研究项目(2023AH051038);“十四五”国家重点研发计划(2023YFD2301501);安徽省大学生创新训练项目(S202410364042)

第一作者: 朱玉磊(ORCID:0000-0002-3716-5613),讲师,主要从事作物生理生态与模拟研究,E-mail:zhuyulei2011@126.com

通讯作者: 宋有洪(ORCID:0000-0001-7163-149X),教授,主要从事作物生理生态与模拟研究,E-mail:uqysong@163.com

temperatures, during which wheat is highly vulnerable to LSC damage. LSC can cause impeded wheat plant growth and development, delayed spikelet differentiation, reduced yield, and deteriorated grain quality, including impaired protein quality and disrupted starch biosynthesis. The physiological mechanisms of LSC damage involve photosynthetic inhibition, cell membrane damage, reactive oxygen species accumulation, and hormonal imbalance. Wheat plants respond to LSC through antioxidant defense, osmotic regulation, and signal transduction pathways. Mitigation strategies, such as marker-assisted breeding, optimized cultivation practices, and the application of exogenous substance, have proven effective in alleviating LSC damage. Future research should emphasize biotechnological approaches to enhance LSC resilience in wheat. We recommend interdisciplinary collaboration to develop precise early-warning systems and intelligent mitigation technologies, thereby addressing the challenges posed by climate change to sustainable wheat production.

**Keywords** *Triticum aestivum* L.; late spring coldness; physiological response; cold-resistant cultivars; cultivation management

倒春寒(late spring coldness, LSC)在我国(不包括香港、澳门及台湾地区,下同)一般发生在3月下旬—4月上旬,此时正是小麦(*Triticum aestivum* L.)幼穗药隔形成、减数分裂和四分体形成的关键时期,植株对低温非常敏感,温度一旦低于植株的耐受范围,就会影响小麦幼穗的发育和产量的形成<sup>[1]</sup>。倒春寒已成为我国小麦主产区主要的气象灾害之一。1981—2019年,我国小麦主产区共发生14次晚春寒流,频率高达50%<sup>[2]</sup>。2013年4月上旬,西北地区东部、华北、黄淮、江淮等地先后出现3次强降温过程,低温持续2~3 d,小麦幼穗受到不同程度伤害,穗粒数降低严重,最终引起产量下降<sup>[3]</sup>。黄淮麦区分别于2009、2013、2015、2018和2020年发生过大规模的倒春寒<sup>[4-6]</sup>,位于黄淮平原的山东南部、河南、江苏、安徽部分地区春季低温冷/冻害发生频率超过30%<sup>[7-8]</sup>。倒春寒不仅是我国小麦产区生产的主要限制因子,在其他国家也是危害小麦生产的重要因素。据估算,澳大利亚因春季低温对大田作物和园艺作物等造成的经济损失每年约在1.2亿~7.0亿澳元,1960—1990和2010—2019年澳大利亚小麦孕穗期阶段频繁发生的倒春寒事件平均导致10%的产量损失,甚至某些农田损失比例≥85%<sup>[9-10]</sup>。2007年,美国东部春季霜冻导致农作物经济损失高达1.1亿美元<sup>[11]</sup>。目前,倒春寒对小麦幼穗的伤害最敏感期并没有一致的定论,从时间分布来看,倒春寒高发期与小麦拔节-孕穗的关键生育期高度重合<sup>[12-13]</sup>,比如雌雄蕊分化期<sup>[2,14]</sup>、药隔期<sup>[15-19]</sup>、拔节期<sup>[20-25]</sup>和孕穗期<sup>[1,22-23,26-28]</sup>。原因可能是不同地区和不同类型的小麦对低温的敏感期有所差异造成的<sup>[1,14,20,22]</sup>。这也说明春季小麦生产中可能发生倒春寒的时间段较长,对小麦生产危害极大。因此,探究倒春寒

危害机制和应对措施对保障粮食安全具有重要的意义。

已有研究发现,气候变暖与小麦春季低温加剧之间存在着看似矛盾的相关关系。以澳大利亚为例,尽管自1960年以来气温以0.17℃/10年的速度上升,但澳大利亚南部地区的霜冻季节时间却延长了26 d,小麦主产区的霜冻相关生产风险增加了30%<sup>[9]</sup>。这种气候变暖背景下作物春季低温灾害加剧的现象,在美国和我国同样存在,已成为全球农业面临的重大挑战<sup>[29-30]</sup>。分析原因可能是暖冬现象使小麦抗寒锻炼不足,进一步加重了倒春寒的危害程度。气候变化不仅导致小麦倒春寒的发生频率增加,还使其发生时间更加不确定<sup>[31]</sup>。通过对1958—2017年安徽省北部地区的气象数据分析发现,倒春寒产生的伤害主要受降温前的温度、降温时间、温度的降幅、最低温度和低温持续时间5个参数的影响,并将小麦倒春寒的发生分为“陡降陡升”、“陡降缓升”、“缓降陡升”及“缓降缓升”4种模式。气候变化背景下,倒春寒的新特征的研究可为农业气象灾害预警提供科学依据,而抗寒种质创新和栽培技术研发则可促进小麦生产的可持续发展<sup>[13]</sup>。目前,小麦倒春寒研究大多集中在小麦产量和抗氧化酶活性、渗透物质等生理响应机制方面,而对品质的影响、激素响应机制的研究报道较少,在抗性品种应用及栽培防控措施总结方面也略有不足。本研究以小麦倒春寒相关关键词检索中国知网和Web of Science数据库,统计2000—2024年以来发表的有关文献,系统分析倒春寒对小麦生长发育、产量及品质的危害,总结小麦植株在遭受倒春寒之后的光合作用、细胞膜系统、抗氧化系统、激素的响应和防御机制,以及生产中品种筛选、栽培

管理和化学调控等综合减灾技术,并对生物技术应用于小麦倒春寒缓解进行展望,旨在全面了解倒春寒对小麦生产的危害机制和防控措施,以期为小麦高产稳产提供参考依据。

1 文献数据来源

以“小麦”和“倒春寒”、“低温”、“冷害”和“晚霜冻”,或者“wheat”、“*Triticum aestivum* L.”和“low temperature”、“late spring coldness”和“spring frost”等为关键词,通过检索中国知网(<https://www.cnki.net>)及 Web of Science 数据库(<https://www.webofscience.com>)共获得 2000—2024 年小麦倒春寒相关文献 107 篇。

2 倒春寒对小麦生长发育的危害

2.1 小麦生长发育受阻

Xiao 等<sup>[32]</sup>通过 4 年的人工气候室控制试验,将小麦 6 种物候温度响应函数(Linear、Bilinear、Triangular、Trapezoidal、Bell-shaped 和 Sin)与 WheatGrow 模型结

合后发现,拔节期和孕穗期的低温胁迫会导致抽穗期显著延迟。此外,倒春寒还会显著延缓小麦的生育进程,抽穗期推迟 3~5 d,并导致穗部细胞失水萎蔫,增加幼穗死亡率<sup>[33-34]</sup>。孕穗期遭遇倒春寒会导致穗的异常发育,出现白穗、半截穗等现象<sup>[28,35]</sup>(表 1),并显著抑制幼穗中蔗糖转化酶(CWINV)编码基因的表达与相关酶的活性,阻碍蔗糖向花粉囊的运输<sup>[36]</sup>。任德超等<sup>[21]</sup>研究发现,随着低温发生时间的推迟,‘济麦 22’小穗穗位高度降低,穗长缩短,粒数和千粒重降低,而株高和单株成穗数增加;气温从-1—-9℃持续降低时,小穗穗高、株高降低,穗粒数均显著降低。柯媛媛等<sup>[17]</sup>指出,药隔期 2.0 和-2℃分别持续 4 h 的低温胁迫可显著降低小麦干物质的积累量,与正常温度相比,‘烟农 19’在 2.0 和-2℃处理下干物质积累分别降低了 33.4%、46.2% 和 54.7%,‘新麦 26’则分别降低了 50.1%、59.3% 和 72.4%;同时,低温胁迫也显著降低小麦的穗粒数、千粒重及籽粒产量,其中‘烟农 19’在 2.0 和-2℃处理下分别减产 56.1%、86.4% 和 98.1%,‘新麦 26’分别减产 96.2%、98.1% 和 98.5%。

表 1 倒春寒发生后小麦主茎小穗的 5 级冻害标准<sup>[28]</sup>

Table 1 Five-level freezing injury standard for wheat main stem spikelets after late spring coldness

| 级数<br>Level | 图像<br>Image                                                                         | 受害描述<br>Description of injury |
|-------------|-------------------------------------------------------------------------------------|-------------------------------|
| 0           |  | 幼穗未受伤害                        |
| 1           |  | <1/3 的幼穗受伤害                   |
| 2           |  | 1/3~1/2 的幼穗受伤害                |
| 3           |  | 1/2~3/4 的幼穗受伤害                |
| 4           |  | >3/4 的幼穗受伤害或全部冻死              |

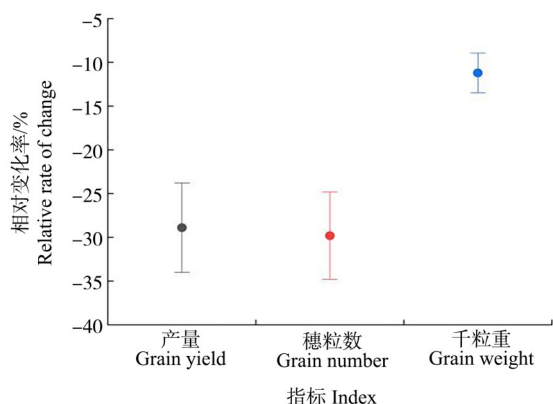
倒春寒会导致小麦叶片出现水渍状斑块,严重时叶片出现黄化、干枯现象<sup>[37]</sup>,茎秆会表现为节间缩短、机械强度降低,易倒伏<sup>[13]</sup>。在拔节或孕穗期受低温胁迫后,‘泰山6426’、‘泰山4033’和‘济麦22’的上部功能叶片表皮叶肉细胞受破坏严重,排列松散,保卫细胞和副卫细胞变形,气孔变大<sup>[23]</sup>。小麦雌雄生殖器官与配子体的功能异常及不可逆败育是低温导致雌、雄不育的主要原因<sup>[38]</sup>,表现为花药绒毡层异常肥大空泡化、质体中淀粉与蛋白质异常积累,以及出现花粉管发育不良等特征<sup>[27, 39]</sup>。若倒春寒发生在生殖生长后期,则会导致籽粒颜色深暗、表皮皱缩、结实率和品质下降<sup>[40]</sup>。已有研究指出,评价拔节期小麦植株抗寒性,应以幼穗受冻情况为主要指标,叶片受冻指标为辅<sup>[41-42]</sup>,因为-2℃处理的幼穗受冻表型发生明显变化,平均冻伤率为24.5%,而叶片受冻较轻或尚未受冻(叶片受冻指数为0.087~0.283),-4℃处理的幼穗平均冻伤率为48.6%,叶片受冻指数为0.338~0.647<sup>[41]</sup>。

## 2.2 对产量及构成因素的影响

倒春寒显著降低了小麦穗粒数和千粒重,最终造成严重减产<sup>[1, 22, 24, 43-44]</sup>。孕穗期遭遇0℃低温胁迫24h可使春性品种‘扬麦16’和半冬性品种‘徐麦30’产量下降18.8%~23.23%,穗粒数较未遭受低温的对照显著降低了11.3%~11.8%,千粒重变化不显著<sup>[1]</sup>。孙苗苗等<sup>[22]</sup>以河南省12个主推小麦品种为材料进行拔节期低温冻害(-6℃)和孕穗期低温冷害(0℃)处理,发现小麦穗粒数、千粒重、产量比未经低温处理的对照分别降低了21.1%、38.8%、27.2%和14.9%、5.8%、58.4%。Li等<sup>[43]</sup>在田间对拔节期小麦植株进行低温胁迫2d(4℃白天/2℃黑夜),低温抗性品种‘XM21’和低温敏感品种‘XZ24’的穗粒数和产量分别降低2.9%~5.9%和4.6%~13.9%( $P<0.05$ ),对千粒重的影响不显著。还有研究表明,倒春寒会损害幼穗和小花的发育,导致小花退化和不育小穗增加,从而降低穗粒数<sup>[45-49]</sup>。以‘徐麦30’为材料,低温处理24h后,发现孕穗期0℃处理的小穗退化率(19.0%)高于药隔期-2℃(16.7%)和开花期6℃低温处理(14.9%),说明小麦孕穗期对低温更加敏感,低温影响了花粉粒的形成,导致退化小穗数增加和穗粒数下降<sup>[1]</sup>。药隔期2和-2℃处理下,低温抗性品种‘烟农19’主茎穗的下、中、上部小穗总粒数分别降低40.7%、18.8%、35.0%和70.4%、32.5%、15.0%( $P<0.05$ );而低温敏感品种‘新麦26’分别降低62.5%、7.9%、

20.0%和100%、42.2%、100%( $P<0.05$ )<sup>[15]</sup>。说明在产量构成因素中,拔节期和孕穗期低温对小麦穗粒数的危害显著高于对千粒重的危害<sup>[1, 43, 50]</sup>。综合分析已发表的数据分析后发现同样的趋势,即倒春寒显著降低小麦穗粒数、千粒重和产量,对产量的显著降低主要是因为降低了穗粒数,其中小麦的产量、穗粒数和千粒重减少幅度分别达到28.9%、30.0%和11.2%(图1)<sup>[1-2, 15, 17, 19, 21-22, 24-25, 41, 43-45, 51]</sup>。很多研究表明,对小麦产量及其组成因素而言,与拔节期相比,孕穗期遭受低温胁迫对后期产量和品质的影响更大。拔节期低温导致‘扬麦16’(春性)和‘徐麦30’(半冬性)的单株产量分别比对照处理降低4.6%~56.4%和3.1%~44.6%,而孕穗期低温则导致2个品种的单株产量降幅分别达13.9%~85.2%和3.2%~85.9%<sup>[50]</sup>。但吴青霞等<sup>[19]</sup>研究发现,对拔节期小麦-4℃(夜温)/0℃(昼温)处理3d后,籽粒产量平均降低68.4%。李春燕等<sup>[1]</sup>研究表明,在人工智能温室低温处理后,拔节期低温(-2℃持续1d)导致小麦减产25.6%,高于孕穗期低温(0℃持续1d)减产21.0%。其可能是品种或者人为设置温度持续不变导致的,持续的低温通常会造成无法恢复的严重伤害<sup>[50]</sup>。倒春寒导致产量损失的程度与低温强度、持续时间均呈显著正相关,且低温强度与持续时间二者的交互作用对产量影响更大<sup>[50, 52]</sup>。比如,孕穗期遭受-2、-4和-6℃的低温,穗粒数分别降低7.0%、8.9%和64.0%<sup>[50]</sup>。Subedi等<sup>[53]</sup>在抽穗后将小麦置于2℃/10℃环境0、3、6和12d发现,随着低温持续时间加长结实率持续下降。Fuller等<sup>[37]</sup>通过人为控制的低温试验发现,-3℃处理2h即可对旗叶和穗部造成伤害,当温度降至-5和-7℃时,伤害程度加剧,最终导致10%~100%的产量损失。

倒春寒造成的小麦减产存在显著的时空差异,黄淮麦区平均减产显著高于长江中下游麦区和西南麦区,冬性品种损失显著低于弱冬性和春性品种<sup>[12-13]</sup>。黄淮麦区倒春寒发生的年际频率高达40.0%<sup>[54]</sup>,灾害严重年份(如2018年)受灾面积可达小麦播种面积的41.8%,产量损失可达50.0%以上<sup>[18]</sup>。黄淮麦区不仅面临更高的春季霜冻暴露风险,同时表现出更强的产量敏感性,该区域冬小麦产量对霜冻的响应系数达到(1.7~2.1)%/(℃·d),即累积霜冻每日下降1℃,将导致减产1.7%~2.1%<sup>[55]</sup>。



图中数据来源于文献[1-2]、[15]、[17]、[19]、[21-22]、[24-25]、[41]、[43-45]和[51]。

The data shown in this figure are collected from references [1-2], [15], [17], [19], [21-22], [24-25], [41], [43-45], [51].

图1 倒春寒下小麦产量、穗粒数和千粒重的相对变化率

Fig. 1 The relative change rates of grain yield, grain number and grain weight in wheat under late spring coldness

### 2.3 品质性状变化

倒春寒不仅降低小麦产量,还会显著改变籽粒品质性状,对优质强筋小麦影响尤甚<sup>[46]</sup>。在外观品质方面,拔节初期小麦植株经 $-4^{\circ}\text{C}$ 低温胁迫后,收获后的多数小麦品种籽粒长宽比、圆度和不育小穗数增加,籽粒直径、面积、千粒重和籽粒产量下降<sup>[56]</sup>,其中粒宽比粒长更易受低温影响<sup>[57]</sup>。在加工品质方面,总体上粗蛋白含量、湿面筋含量和面团吸水率均随春季冻害程度加深而升高;籽粒容重和面团稳定时间则随冻害程度加深而降低,面粉质量整体下降<sup>[58]</sup>。在营养品质方面,倒春寒导致氨基酸组成失衡,必需氨基酸比例下降<sup>[59]</sup>,面粉中蛋白质含量随春季冻害程度加深而升高<sup>[58]</sup>,但矿质元素吸收受阻,锌、铁等微量元素含量降低<sup>[60]</sup>。

随着温度降低和持续时间延长,小麦籽粒的蛋白质和淀粉积累量下降,总蛋白、白蛋白、球蛋白、麦醇溶蛋白和谷蛋白含量均降低<sup>[61]</sup>。在淀粉代谢方面,低温显著抑制腺苷二磷酸葡萄糖焦磷酸化酶(AGPase)、可溶性淀粉合成酶(SSS)、颗粒结合淀粉合成酶(GBSS)和淀粉分支酶(SBE)等关键淀粉合成酶的活性<sup>[62-63]</sup>,导致直链淀粉、支链淀粉和总淀粉含量均下降<sup>[57]</sup>。低温胁迫通过阻碍营养器官中氮化合物与非结构性碳水化合物的合成,干扰矿质元素的吸收与转运,从而影响籽粒品质<sup>[64]</sup>。Zhang等<sup>[65]</sup>研究发现,小麦孕穗期低温 $-2.0$ 和 $2^{\circ}\text{C}$ 胁迫24 h均会导致小麦籽粒饱满度下降,蔗糖合成酶(SUS)和AGPase活性显著

降低,进而造成直链淀粉与支链淀粉含量显著减少。Liu等<sup>[57]</sup>进一步揭示了低温虽能提升小麦蛋白质含量并改善加工品质,但会降低淀粉含量且损害外观品质。

## 3 小麦对倒春寒的生理生化响应机制

### 3.1 光合作用

倒春寒发生后不仅导致小麦叶片光合速率( $P_n$ )和相关参数的变化,也降低了叶片的叶绿素含量和荧光参数<sup>[21, 23, 25]</sup>。在拔节前期,当温度 $<-9^{\circ}\text{C}$ 持续1、3和5 d时,叶片SPAD均显著降低,解除低温后第5天叶片SPAD恢复正常,与对照无显著差异;在拔节后期,当温度 $<-5^{\circ}\text{C}$ ,叶片SPAD显著降低,低温解除后第3天小麦叶片SPAD就逐渐恢复正常<sup>[21]</sup>。无论是拔节期还是孕穗期进行低温处理,不同耐寒品种小麦的叶绿素含量均呈下降趋势, $P_n$ 、蒸腾速率( $T_r$ )和叶片气孔导度( $G_s$ )均显著下降,胞间 $\text{CO}_2$ 浓度( $C_i$ )则大幅升高<sup>[23]</sup>。对‘周麦18’和‘众麦1号’进行拔节期 $0^{\circ}\text{C}$ 低温处理后,其叶片的气体交换参数、叶绿素荧光参数( $F_v/F_m$ 和 $qP$ )和叶绿素含量均显著降低,低温持续24 h后, $P_n$ 下降36.5%和30.9%,48 h后下降57.0%和49.2%<sup>[25]</sup>。孙东岳等<sup>[18]</sup>以‘烟农19’和‘新麦26’为供试材料进行盆栽试验,相比常温对照,药隔期进行低温处理,2个品种旗叶的SPAD、 $P_n$ 、 $G_s$ 、 $T_r$ 均显著下降( $P<0.05$ ), $C_i$ 则显著高于常温对照。春季低温导致光系统II(PSII)反应中心D1蛋白降解, $F_v/F_m$ 下降<sup>[23]</sup>,电子传递链受阻,使叶片 $P_n$ 下降且随着低温胁迫程度加深呈降低趋势<sup>[66]</sup>。光合参数的变化直接影响作物的同化产物积累,最终导致产量下降<sup>[23]</sup>。拔节初期低温胁迫( $<0^{\circ}\text{C}$ )使小麦功能叶受到伤害,影响有机物质合成,改变植株的源库关系,进而影响籽粒胚乳细胞增殖与充实过程中有机营养的供应,导致后期籽粒不能正常形成和发育,使籽粒形态发生变化<sup>[21]</sup>。倒春寒引起的光合抑制主要源于叶绿体超微结构的改变(基粒片层排列紊乱和淀粉粒积累减少)、叶肉细胞光合酶活性下降以及气孔导度降低<sup>[23]</sup>。倒春寒发生时,冬小麦的叶绿素和叶绿素荧光参数均优于春小麦<sup>[67]</sup>。倒春寒发生后,抗寒品种表现出较快的光合恢复能力,这与PSII修复机制的高效运作密切相关<sup>[60]</sup>。

### 3.2 细胞膜系统

当春季低温降至 $0^{\circ}\text{C}$ 以下时(冻害),植株细胞

膜脂由液晶态转为凝胶态,膜流动性降低,膜蛋白功能紊乱<sup>[33]</sup>。王瑞霞等<sup>[23]</sup>研究表明,倒春寒使小麦叶片细胞膜透性增加,电解质外渗率显著升高。同时,膜脂相变,不饱和脂肪酸(如亚油酸和亚麻酸)含量下降,饱和脂肪酸含量上升,降低了膜的低温适应性。膜结合酶活性也受影响, $H^+$ -ATPase活性下降,破坏了跨膜质子梯度<sup>[12, 68]</sup>。不同抗性品种的膜系统响应存在显著差异,抗性品种能维持较高的膜不饱和脂肪酸含量和 $H^+$ -ATPase活性<sup>[13]</sup>。此外,低温诱导的质膜蛋白构象变化被认为是冷信号感知的起始事件<sup>[16]</sup>。在细胞层面,低温导致膜脂相变,膜透性增加,电解质外渗率升高<sup>[69]</sup>。在拔节期持续低温胁迫下,相对膜透性呈先增加后降低的趋势<sup>[24]</sup>。

### 3.3 抗氧化系统

春季低温胁迫会诱导小麦植株细胞产生大量的活性氧(ROS),ROS过量积累与脂质发生过氧化反应产生膜脂过氧化产物丙二醛(MDA),MDA含量越高表示膜脂过氧化程度越高,细胞膜受损越严重<sup>[18-19]</sup>。低温胁迫使超氧阴离子( $O_2^{\cdot-}$ )产生的速率提高2.0~3.0倍, $H_2O_2$ 含量增加1.5~2.0倍,引发DNA、蛋白质和脂质氧化损伤<sup>[67, 70]</sup>。ROS可通过抗氧化酶系统清除,抗氧化酶系统呈现双相响应:短期(<24 h)的低温均可诱导SOD、POD和CAT活性显著升高<sup>[67]</sup>,长期胁迫则导致酶活性下降<sup>[16]</sup>。例如,药隔期低温( $-4\text{ }^{\circ}\text{C}$ )处理使小麦旗叶SOD、CAT活性显著下降,MDA含量显著增加<sup>[18]</sup>。也有研究表明,低温胁迫可提高拔节期小麦功能叶抗氧化酶活性,但MDA含量仍会增加<sup>[71]</sup>。拔节初期小麦植株经 $-4\text{ }^{\circ}\text{C}$ 胁迫后,功能叶生理指标对产量的决定系数( $R^2$ )达到0.9,其中SOD活性和可溶性糖含量是影响籽粒产量的主导因素<sup>[56]</sup>。拔节期持续低温胁迫下,供试小麦品种叶片中的SOD、POD、CAT活性和可溶性糖含量均有不同程度的升高,MDA含量则先降低后升高<sup>[24]</sup>。拔节期对小麦植株进行人工模拟 $0\text{ }^{\circ}\text{C}$ 低温胁迫后,叶片SOD、POD、CAT酶活性呈现出先升后降的趋势<sup>[25]</sup>。对冬小麦拔节期 $-6\text{ }^{\circ}\text{C}$ 低温和孕穗期 $0\text{ }^{\circ}\text{C}$ 低温处理后发现,强耐寒性品种的SOD、POD、CAT活性增幅大于弱耐寒性品种,而MDA含量的变化则相反<sup>[22]</sup>。药隔期低温胁迫(白天 $0\text{ }^{\circ}\text{C}$ 和夜晚 $4\text{ }^{\circ}\text{C}$ )3 d后,小麦叶片MDA含量,以及SOD和POD活性均呈现上升趋势,

其中‘淮麦20’、‘皖麦38’、‘西农979’和‘矮丰3号’的MDA含量增幅均较小,而SOD、POD活性增幅较大,表现出较低的细胞膜受损程度和较强的耐寒性<sup>[19]</sup>。小麦药隔期、孕穗期和开花期3个阶段低温处理后,叶片MDA含量均随胁迫程度加重而升高<sup>[1]</sup>。

### 3.4 渗透调节物质

倒春寒会诱导小麦产生多种保护性蛋白和渗透调节物质,如可溶性糖、脯氨酸等,以应对低温胁迫<sup>[68]</sup>。其中,脯氨酸是主要的渗透调节物,在低温驯化过程中具有特殊功能,其积累能有效防止细胞在低于 $0\text{ }^{\circ}\text{C}$ 的低温中因胞外结冰而导致的水分流失,保护细胞膜系统的完整性<sup>[72]</sup>。此外,低温胁迫后小麦植株的碳水化合物代谢呈现复杂变化,蔗糖、葡萄糖、果糖、海藻糖和棉子糖等通过与脂质双分子层相互作用发挥生物膜保护功能,抗寒品种的可溶性糖的积累更为显著<sup>[36, 73-74]</sup>。果聚糖作为高度水溶性的渗透调节物质,能有效阻止细胞质内冰晶的形成,从而提高生物膜的稳定性,其积累水平与小麦耐寒性呈显著正相关<sup>[75]</sup>。

在拔节期持续低温( $1\text{ }^{\circ}\text{C}$ )胁迫下,脯氨酸含量呈先增加后降低,可溶性蛋白质含量则呈增加趋势<sup>[24]</sup>。拔节期 $0\text{ }^{\circ}\text{C}$ 低温胁迫处理后,脯氨酸含量和可溶性蛋白含量均显著上升<sup>[25]</sup>。对冬小麦拔节期低温( $-6\text{ }^{\circ}\text{C}$ )和孕穗期低温( $0\text{ }^{\circ}\text{C}$ )处理后发现,耐寒性强的小麦品种的叶片中可溶性糖、可溶性蛋白和脯氨酸含量的增幅均大于耐寒性弱的品种<sup>[22]</sup>。药隔期低温胁迫后,小麦叶片的脯氨酸和可溶性蛋白含量均呈现不同程度升高,其中耐寒性较强的品种‘淮麦20’、‘皖麦38’、‘西农979’和‘矮丰3号’的增幅最大,细胞膜受损程度较低<sup>[19]</sup>。小麦在药隔期、孕穗期和开花期3个阶段低温处理后,叶片可溶性蛋白、游离脯氨酸和脱落酸含量均随胁迫程度加重而升高<sup>[1]</sup>。药隔期和孕穗期低温胁迫后,小麦植株的钾、钙及铝的积累量较未遭受低温胁迫处理的对照上升,但随着胁迫时间延长,钾和钙的积累量下降;开花期低温胁迫下,植株钾和钙的积累量呈现先升后降,铝积累量则呈下降趋势<sup>[1]</sup>。这些渗透调节物质通过多种机制增强小麦抗寒性,包括降低细胞水势、稳定生物大分子结构、清除活性氧以及促进脯氨酸合成<sup>[60]</sup>。低温胁迫下,脯氨酸、谷胱甘肽(GSH)和抗坏血酸(ASA)等抗氧化物质通过清除

氧自由基和调节渗透平衡来维持膜系统的稳定性<sup>[72]</sup>。其中抗坏血酸-谷胱甘肽(ASA-GSH)循环在活性氧清除过程中发挥着关键作用,低温条件下,参与抗坏血酸和谷胱甘肽代谢酶类的积累量会显著增加,以增强低温下小麦植株对ROS胁迫的抗性<sup>[76]</sup>,尤其是脱氢抗坏血酸还原酶(DHAR)和谷胱甘肽还原酶(GR)活性变化最为显著。

### 3.5 植物激素调控

耐寒性强的小麦品种中脱落酸(ABA)含量的增加可作为细胞内化学信号,在冷驯化过程中合成新的蛋白质来提高小麦的抗寒性<sup>[77]</sup>。外源ABA可以通过触发ABA信号诱导保护性酶SOD、CAT和POD的积累以消除ROS,从而减轻植物体内细胞膜损伤以提高植物的耐寒性<sup>[78]</sup>。当温度降至0℃时,水杨酸(SA)在提高作物的耐寒性方面也发挥重要的作用<sup>[79]</sup>,其主要是通过抑制ROS的产生和促进ROS的消除来缓解低温损伤<sup>[80]</sup>。茉莉酸(JA)主要通过协调抗氧化物质和次生代谢物的合成提高作物的耐寒性<sup>[81]</sup>。Li等<sup>[48]</sup>研究发现,孕穗期低温通过诱导ABA积累,调控蔗糖代谢酶活性和相关基因表达,引起幼穗蔗糖异常积累,进而负调控小麦粒数和产量形成。在孕穗期遭受短暂低温1d,小麦幼穗中的SA浓度呈上升趋势,但随着低温时间从1d延长到3d,SA浓度开始降低,这表明低温胁迫下SA的调控作用具有瞬时性<sup>[74]</sup>。JA在小麦孕穗期2℃低温下与正常温度的对照相比无显著变化,而在-2℃低温下含量显著上升,表明2℃低温下通过增加JA含量可提高小麦幼穗的抗氧化酶活性,缓解ROS伤害<sup>[74]</sup>。小麦药隔期、孕穗期和开花期3个阶段低温处理后,叶片的ABA随胁迫程度加重(从0℃降到-2℃)而升高,赤霉素(GA<sub>3</sub>)含量下降<sup>[1]</sup>。拔节期-3和-5℃低温胁迫处理当天,小麦叶片的内源激素ABA含量随着胁迫程度加重呈现出先升高后降低的趋势,处理结束后第3天叶片ABA含量较处理当天升高,处理结束后第6天与对照接近,而GA含量在低温处理当天均下降,处理3d后含量升高,处理6d后含量又降低<sup>[20]</sup>。整合转录组、代谢组和生理学已有研究发现,小麦倒春寒处理后植株中差异基因显著富集的通路主要是植物激素合成通路,有意思的是2℃(0℃以上)低温处理后小麦植株主要通过诱导ABA/SA信号以维持幼穗的正常生长,-2℃(0℃以下)则主要通过促进JA生成实现

低温生存<sup>[74]</sup>。内源激素的平衡是维持低温胁迫下小麦幼穗生长的重要因素,而孕穗期持续低温可导致ABA和JA的浓度大幅度升高,IAA和GA浓度的显著下降,引起激素失衡,延缓小麦幼穗的生长发育,导致籽粒败育<sup>[74]</sup>。

## 4 小麦倒春寒缓解措施

### 4.1 抗寒品种鉴定及选育

Zhang等<sup>[49]</sup>通过调查田间倒春寒发生后不同小麦品种的小穗损失量与产量变化,建立了小麦品种倒春寒抗性的评价方法与指标,并筛选出‘烟农19’、‘国麦9号’和‘山农17’3个倒春寒抗性较强且产量稳定的品种,‘郑麦895’、‘新麦26’、‘郑麦366’、‘郑麦8329’和‘泛麦5号’5个敏感品种,该方法可从田间栽培角度简便、快速地评估不同小麦品种的倒春寒抗性。有研究表明,小麦倒春寒抗性有耐冻型(‘淮麦20’、‘江麦816’和‘济麦22’)<sup>[41]</sup>、补偿型(‘临汾7203’和‘豫麦18’)<sup>[35,82]</sup>和避冻型(‘周麦23’和‘豫麦13’)<sup>[4,83]</sup>。倒春寒发生时耐冻型品种的叶片受冻指数、幼穗冻伤率和主茎产量降幅整体上表现较低,补偿型品种在倒春寒发生后具有快速产生新分蘖的能力,避冻型品种因为穗分化迟使得低温敏感期能错过倒春寒频发期。王树刚等<sup>[56]</sup>对20个冬小麦品种在拔节期进行-4℃低温处理,以籽粒产量下降幅度作为小麦抗冻性评价的标准,筛选出强抗冻类型小麦品种,主要包括‘济麦19’、‘济麦20’、‘良星99’、‘山农1135’、‘山农8355’、‘泰山23’、‘泰山9818’、‘汶农6号’和‘烟农21’。张军等<sup>[24]</sup>以‘小偃22’等5个冬小麦品种为材料,对其在拔节期低温胁迫下叶片中SOD、POD、CAT活性、相对电导率、MDA、可溶性糖、可溶性蛋白质和脯氨酸等生理指标进行测定,经隶属函数分析,将供试材料分成抗寒性较强的品种(‘小偃22’和‘矮抗58’)和抗寒性差的品种(‘西农509’、‘郑麦366’和‘郑麦9023’)。‘众麦1号’的耐低温特性显著优于‘周麦18’,原因是低温胁迫下‘众麦1号’可积累更多的脯氨酸和可溶性蛋白,同时具有较高水平的抗氧化酶活性,可减轻逆境下小麦受伤害程度,维持较高的光合效率并获得较高的产量,因此拔节期0℃低温胁迫24h后‘周麦18’和‘众麦1号’的单株产量较未受胁迫的对照分别下降31.0%和19.1%,48h后分别下降56.9%和46.6%<sup>[25]</sup>。孙苗

苗等<sup>[22]</sup>以‘郑麦 366’、‘郑麦 7698’和‘矮抗 58’等 12 个河南省主推小麦品种为试验材料,分析了拔节期低温(−6℃)和孕穗期低温(0℃)处理对不同小麦品种叶片生理指标、产量及其构成要素的影响,发现孕穗期耐寒性强的小麦品种在拔节期抗性不一定强,建议结合 2 个时期的综合表现评价小麦品种春季的耐寒性。药隔期低温胁迫后,小麦单株产量下降幅度较大,平均降幅为 68.4%,其中‘淮麦 20’、‘皖麦 38’、‘西农 979’和‘矮丰 3 号’表现出较好的春季耐寒性,单株产量降幅均<65.0%,而‘陕麦 139’、‘郑麦 366’、‘小偃 22’和‘郑麦 9023’单株产量降幅较大(>70.0%),耐寒性相对较差<sup>[19]</sup>。在生理指标中,SOD、POD 活性、脯氨酸含量和可溶性蛋白含量与产量的关联度高,可作为春季低温下小麦耐寒性鉴定的重要指标<sup>[19]</sup>。

传统育种主要通过田间抗寒性鉴定和杂交育种培育抗寒品种,我国已成功选育出多个具有倒春寒抗性的小麦品种,如‘济麦 22’、‘西农 100’和‘周麦 18’等<sup>[12,15,36,84]</sup>。近年来,小麦倒春寒相关基因的研究已经很多。小麦第 5 染色体组已被报道存在耐寒性 QTL<sup>[14,85-91]</sup>。小麦抗寒性关键基因 *Fr-1* (*Fr-A1*、*Fr-B1*)和 *Fr-2* (*Fr-D1*)被报道位于染色体 5A、5B 和 5D 上<sup>[86,89-90]</sup>,其中 *Fr-1* 被定位在春化基因 *Vrn-1* 附近,它们具有相似的调控抽穗开花时间的功能<sup>[88]</sup>。薛辉等<sup>[14]</sup>对黄淮麦区小麦品种进行关联分析发现,利用鉴定得到的优异等位变异进行聚合育种具有很大的应用潜力,生产上大面积推广的品种已聚合较多的耐倒春寒优异等位变异,比如‘郑麦 366’(聚合 4 个优异等位变异)、“郑麦 9023”(3 个)、“百农 207”(4 个)和“新麦 26”(3 个)等。已有研究表明,耐冷型小麦品种在遭遇低温胁迫时,其抗氧化酶编码基因表达上调、酶活性增强且 ROS 含量降低<sup>[92]</sup>,而转录组与代谢组联合分析进一步揭示,ABA/JA 激素信号通路和脯氨酸生物合成途径在小麦耐冷调控中发挥了关键作用<sup>[74]</sup>。蛋白质组学研究也发现,低温胁迫会诱导小麦中参与信号转导和碳水化合物代谢等相关蛋白的上调表达<sup>[74,93]</sup>。生物技术为小麦倒春寒抗性提升提供了创新解决方案。CRISPR/Cas9 基因组编辑技术已成为调控抗逆关键基因的有效工具<sup>[94]</sup>,能对小麦基因组进行精准编辑,改善农艺性状并增强非生物胁迫抗性<sup>[95]</sup>。Tian 等<sup>[96]</sup>通过克隆 *TaSnRK2.3* 基因并验证

其功能发现,过表达该基因能诱导冷胁迫响应基因表达并改善生理指标。王维领等<sup>[41]</sup>以黄淮和长江中下游麦区 24 个小麦主要品种为试验材料研究发现,越冬期叶片受冻指数和拔节期低温处理下叶片受冻指数呈显著正相关,因此,可通过表型组学测定越冬期光谱预测小麦倒春寒发生程度。这些研究成果为小麦倒春寒抗性育种提供了重要理论依据,未来应加强基因编辑等现代生物技术在小麦抗寒品种选育中的应用。

#### 4.2 栽培管理措施

针对倒春寒对小麦生产的严重威胁,除抗寒种质选择外,田间管理上已形成一套系统的栽培管理防控技术体系。在预防措施方面,播期调控是关键手段,黄淮海地区推迟播种 7~10 d 可有效避开春季低温敏感期,显著降低小麦冻害风险<sup>[55]</sup>。但延迟物候期可能使灌浆期遭遇高温或干旱胁迫<sup>[97]</sup>,错过最适开花灌浆期会导致更严重的产量损失<sup>[98]</sup>,所以精准调控物候期对平衡多重气候风险至关重要。整地和播后镇压可提升小麦幼苗质量,从而增强小麦春季抗倒春寒的能力,地膜覆盖能提高地温 2.0~3.0℃,秸秆覆盖可缓冲夜间温度骤降<sup>[46,99]</sup>。肥水管理是缓解小麦倒春寒危害的重要措施。拔节期前后追施氮肥可显著提升主茎营养缓解低温导致的穗粒数减少,增施磷钾肥能增强抗寒性,但要避免氮肥过量<sup>[100]</sup>。药隔期−4℃低温处理下,磷肥后移比磷肥全部基施可显著增加‘新麦 26’的穗粒数<sup>[18]</sup>。配施适宜的钼肥与磷肥可通过增加叶片中可溶性糖、可溶性蛋白和抗坏血酸含量来增强小麦抗寒能力<sup>[101]</sup>。灾前还可通过增加土壤湿度提高小麦植株对倒春寒的抗性<sup>[102]</sup>。营养生长阶段适度的干旱锻炼也能提高拔节期的倒春寒抗性<sup>[43]</sup>。小麦倒春寒发生前中后灌水均能有效减轻穗粒数、粒重和产量损失<sup>[46-47]</sup>。深入研究肥水运筹提高小麦抗寒能力的作用机理,明确适宜的肥水运筹模式,有助于缓解倒春寒对小麦的伤害。通过延迟播种日期来推迟春季低温敏感阶段或使用冬季休眠期延长的品种可能是避开春季倒春寒和最大限度地减少倒春寒损害的有效策略<sup>[55]</sup>。

#### 4.3 化学调控

小麦孕穗期遭遇低温胁迫前,叶面喷施  $\text{KH}_2\text{PO}_4$  可保护幼穗细胞结构、提高抗氧化能力,从而缓解倒春寒危害<sup>[28]</sup>。在幼穗分化时期倒春寒处

理后喷施  $\text{KH}_2\text{PO}_4$  可提高低温胁迫下小麦功能叶片和根系的生理活性,进而缓解小麦穗粒结实的损失<sup>[26, 103]</sup>。汪强等<sup>[104]</sup>研究发现,拔节期 0℃低温胁迫后喷施细胞分裂素类物质,如 6-BA,可显著降低叶片初始荧光,提高叶片  $P_n$  等指标,增加穗粒数、千粒重和产量。小麦孕穗期低温发生前喷施亚硒酸钠溶液相比低温处理前喷施清水可显著增加‘郑麦 366’的穗粒数、粒重和产量<sup>[2]</sup>。海藻糖(Tre)处理能通过增强能量供应和次生代谢物合成提高抗寒性<sup>[105]</sup>,同时改善源-库关系,既可提高叶片  $P_n$  又能增强幼穗抗氧化能力。Tre 处理表现出多重保护机制:通过提高氧化还原酶活性和非酶抗氧化剂含量减少 ROS 积累<sup>[105]</sup>;促进磷酸基团和氢键形成维持细胞膜的完整性<sup>[106]</sup>;协调蔗糖分解与运输<sup>[36]</sup>。此外,外源施加渗透调节物质(如海藻糖、脯氨酸)可通过调节碳氮代谢和维持膜稳定性显著提高小麦耐寒性<sup>[105]</sup>,这为抗寒技术开发提供了新思路。另外,张文静等<sup>[107]</sup>研究发现,6-BA、壳寡糖、2,4-表油菜素内酯、冠菌素和水复配剂外源施用可提升小麦春季抗寒性的协同效应。未来应加强新型抗寒调节剂研发和精准施用技术研究。

## 5 总结与展望

倒春寒对小麦产量与品质的威胁日益加剧,现有研究已阐明其生理机制,并建立了多层次的防控技术体系。抗寒品种选育与分子设计育种相结合,显著提升了遗传改良效率。此外,播期调控、肥水管理和化学调控等栽培管理措施的应用对于增加倒春寒的抗性也非常有效。然而,气候变化导致倒春寒的发生更具不确定性,当前防控技术仍存在适应性不足、成本高等问题。未来研究应重点关注以下方向:1)深入解析幼穗抗寒分子机制,挖掘关键基因资源,并开发基因功能标记用于小麦分子辅助育种;2)开发基于物联网的精准预警与智能决策系统;3)优化抗寒剂配方与施用技术,降低倒春寒对小麦的危害;4)推动农艺措施与数字技术的深度融合,构建具有区域适应性的防控模式,比如在大田生产中,将外源化学调控物质与无人机飞防相结合,对防控倒春寒具有良好的应用前景。

## 参考文献 References

[1] 李春燕,徐雯,刘立伟,雷晓伟,杨景,周冬冬,朱新开,郭文善. 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

Li C Y, Xu W, Liu L W, Lei X W, Yang J, Zhou D D, Zhu X K, Guo W S. Effect of short-time low temperature from anther connective stage to anthesis on wheat yield and physiological characteristics[J]. *Journal of Triticeae Crops*, 2016, 36(1): 77-85 (in Chinese)

[2] 王永锋,李歌星,赵新亮,刘明久,张自阳. 硒对郑麦 366 雌雄蕊原基分化期抗倒春寒能力的影响[J]. 安徽农业科学, 2022, 50(19): 25-28

Wang Y F, Li G X, Zhao X L, Liu M J, Zhang Z Y. Effects of selenium on low temperature stress resistance of Zhengmai 366 at stamen and pistil differentiation stage[J]. *Anhui Agricultural Science*, 2022, 50(19): 25-28 (in Chinese)

[3] 姜艳,赵秀兰. 2013 年春季气候对农业生产的影响[J]. 中国农业气象, 2013, 34(3): 374-376

Jiang Y, Zhao X L. Effect of spring climate on agricultural production in 2013 [J]. *Chinese Journal of Agronomy*, 2013, 34(3): 374-376 (in Chinese)

[4] 高艳,唐建卫,殷贵鸿,韩玉林,黄峰,王丽娜,于海飞,李楠楠,张倩,杨光宇,李新平. 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

Gao Y, Tang J W, Yin G H, Han Y L, Huang F, Wang L N, Yu H F, Li N N, Zhang Q, Yang G Y, Li X P. Effect of different periods and frequency of late spring coldness on winter wheat yield related traits[J]. *Journal of Triticeae Crops*, 2015, 35(5): 687-692 (in Chinese)

[5] 钱永兰,王建林,郑昌玲,杨霏云,宋艳玲,宋迎波. 近 50 年华北地区冬小麦低温灾害的时空演变特征[J]. 生态学杂志, 2014, 33(12): 3245-3253

Qian Y L, Wang J L, Zheng C L, Yang F Y, Song Y L, Song Y B. Spatial-temporal change of low temperature disaster of winter wheat in north China in last 50 years[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2014, 33(12): 3245-3253 (in Chinese)

[6] 赵虹,王西成,胡卫国,曹廷杰,刘钊,陈渝. 黄淮南片麦区小麦品种利用现状及建议[J]. 河南农业科学, 2016, 45(8): 18-24, 38

Zhao H, Wang X C, Hu W G, Cao T J, Liu Z, Chen Y. Status and suggestion of wheat variety utilization in southern Huang-Huai wheat region [J]. *Journal of Henan Agricultural Sciences*, 2016, 45(8): 18-24, 38 (in Chinese)

[7] 胡新,任德超,倪永静,黄建英,宋吉青,武永峰. 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): 575-580

Hu X, Ren D C, Ni Y J, Huang J Y, Song J Q, Wu Y F. Impacts of late frost on grain yield and its components of winter wheat[J]. *Chinese Journal of Agrometeorology*, 2014, 35(5): 575-580 (in Chinese)

[8] 罗新兰,张彦,孙忠富,杜克明,宋广树. 黄淮平原冬小麦霜冻害时空分布特点的研究[J]. 中国农学通报, 2011, 27(18): 45-50

Luo X L, Zhang Y, Sun Z F, Du K M, Song G S. Spatial and temporal distribution of winter wheat frost injury in Huanghuai Plain [J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2011, 27(18): 45-50 (in Chinese)

[9] Crimp S, Zheng B, Khimashia N, Gobbett D L, Chapman S, Howden M, Nicholls N. Recent changes in southern Australian frost occurrence: Implications for wheat production risk [J/OL]. *Crop & Pasture Science*, (2016-08-17). DOI: 10.1071/CP16056

[10] Ferrante A, Cullis B R, Smith A B, Able J A. A multi-environment trial analysis of frost susceptibility in wheat and barley under Australian frost-prone field conditions [J/OL]. *Frontiers in Plant Science*, (2021-08-19). DOI: 10.3389/fpls.2021.722637

[11] Warmund M R, Guinan P, Fernandez G. Temperatures and cold damage to

- small fruit crops across the eastern United States associated with the April 2007 freeze [J/OL]. *Hort Science*, (2008-10-01). DOI: 10.21273/HORTSCI.43.6.1643
- [12] 陈翔, 于敏, 蔡洪梅, 吴宇, 张乐乐, 柯媛媛, 许辉, 李金才. 小麦倒春寒研究现状与进展[J]. *应用生态学报*, 2021, 32(8): 2999-3009
- Chen X, Yu M, Cai H M, Wu Y, Zhang L L, Ke Y Y, Xu H, Li J C. Current status and research advances of late spring coldness in wheat[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2021, 32(8): 2999-3009 (in Chinese)
- [13] 李桐, 付连双, 刘鑫, 李卓夫, 秦鹏, 张占国, 王晓楠. 冬小麦抗寒性鉴定的低温处理方式和鉴定指标的研究[J]. *麦类作物学报*, 2019, 39(7): 851-858
- Li T, Fu L S, Liu X, Li Z F, Qin P, Zhang Z G, Wang X N. Study on low temperature treatment methods and the identification index of cold resistance screening of winter wheat[J]. *Journal of Triticeae Crops*, 2019, 39(7): 851-858 (in Chinese)
- [14] 薛辉, 余慷, 马晓玲, 刘晓丹, 宋艳红, 朱保磊, 刘冬成, 张爱民, 詹克慧. 黄淮海区小麦品种耐倒春寒相关性状的评价及关联分析[J]. *麦类作物学报*, 2018, 38(10): 1174-1188
- Xue H, Yu K, Ma X L, Liu X D, Song Y H, Zhu B L, Liu D C, Zhang A M, Zhan K H. Assessment and genome-wide association analysis of resistance to late-spring coldness in winter wheat from the Yellow and Huai valley of China[J]. *Journal of Triticeae Crops*, 2018, 38(10): 1174-1188 (in Chinese)
- [15] 陈翔, 于敏, 王捧娜, 代雯慈, 翁颖, 蔡洪梅, 吴宇, 许辉, 郑宝强, 李金才. 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): 575-587
- Chen X, Yu M, Wang P N, Dai W C, Weng Y, Cai H M, Wu Y, Xu H, Zheng B Q, Li J C. 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): 575-587 (in Chinese)
- [16] Jiang G, Hassan M A, Muhammad N, Arshad M, Chen X, Xu Y H, Xu H, Ni Q Q, Liu B B, Yang W K, Li J C. Comparative physiology and transcriptome analysis of young spikes in response to late spring coldness in wheat (*Triticum aestivum* L.)[J/OL]. *Frontiers in Plant Science*, (2022-02-03). DOI: 10.3389/fpls.2022.811884
- [17] 柯媛媛, 陈翔, 张乐乐, 张妍, 许辉, Hassan M A, 江港, 林非非, 魏凤珍, 李金才. 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
- Ke Y Y, Chen X, Zhang L L, Zhang Y, Xu H, Hassan M A, Jiang G, Lin F F, Wei F Z, Li J C. 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): 701-706 (in Chinese)
- [18] 孙东岳, 许辉, 刘倩倩, 许波, 吴兆晨, 魏凤珍, 陈翔, 李金才. 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): 123-132
- Sun D Y, Xu H, Liu Q Q, Xu B, Wu Z C, Wei F Z, Chen X, Li J C. 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): 123-132 (in Chinese)
- [19] 吴青霞, 杨林, 邵慧, 冉从福, 杨子博, 余静, 李立群, 李学军. 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
- Wu Q X, Yang L, Shao H, Ran C F, Yang Z B, Yu J, Li L Q, Li X J. 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): 752-757 (in Chinese)
- [20] 李春燕, 徐雯, 刘立伟, 杨景, 朱新开, 郭文善. 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
- Li C Y, Xu W, Liu L W, Yang J, Zhu X K, Guo W S. 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): 2015-2022 (in Chinese)
- [21] 任德超, 胡新, 陈丹丹, 张建涛, 倪永静, 刘红杰, 黄绍华, 李国强. 不同低温处理对小麦光合特性和产量性状的影响[J]. *中国农学通报*, 2016, 32(21): 44-50
- Ren D C, Hu X, Chen D D, Zhang J T, Ni Y H, Liu H J, Huang S H, Li G Q. Effects of different low temperature treatments on photosynthetic characteristics and yield traits of wheat[J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2016, 32(21): 44-50 (in Chinese)
- [22] 孙苗苗, 王志强, 高翔, 龚璞, 辛泽毓, 林同保. 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
- Sun M M, Wang Z Q, Gao X, Gong P, Xin Z Y, Lin T B. Cold tolerance evaluation of wheat varieties in Henan based on their physiological response to low temperature stress[J]. *Journal of Triticeae Crops*, 2016, 36(3): 316-324 (in Chinese)
- [23] 王瑞霞, 闫长生, 张秀英, 孙果忠, 钱兆国, 元晓蕾, 牟秋焕, 肖世和. 春季低温对小麦产量和光合特性的影响[J]. *作物学报*, 2018, 44(2): 288-296
- Wang R X, Yan C S, Zhang X Y, Sun G Z, Qian Z G, Qi X L, Mou Q H, Xiao S H. Effect of low temperature in spring on yield and photosynthetic characteristics of wheat[J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2018, 44(2): 288-296 (in Chinese)
- [24] 张军, 鲁敏, 孙树贵, 杜万里, 刘洋, 武军, 陈新宏. 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
- Zhang J, Lu M, Sun S G, Du W L, Liu Y, Wu J, Chen X H. Changes of physiological and biochemical parameters and grain yield at jointing stage of wheat under low temperature stress [J]. *Acta Agriculturae Boreali-Occidentalis Sinica*, 2014, 23(2): 73-79 (in Chinese)
- [25] 张磊, 李国领, 张建周, 张德奇. 拔节期低温胁迫对小麦生理特性和产量的影响[J]. *河南农业科学*, 2017, 46(11): 13-18
- Zhang L, Li G L, Zhang J Z, Zhang D Q. Effects of low temperature stress on physiological characters and yield of two wheat varieties at jointing stage [J]. *Journal of Henan Agricultural Sciences*, 2017, 46(11): 13-18 (in Chinese)
- [26] 代雯慈, 王捧娜, 翁颖, 黄谨卫, 于敏, 吴宇, 蔡洪梅, 郑宝强, 李金才, 陈翔. 倒春寒逆境下叶面喷施磷酸二氢钾对小麦穗粒结实的影响[J]. *中国农业气象*, 2023, 44(10): 889-902
- Dai W C, Wang P N, Weng Y, Huang J W, Yu M, Wu Y, Cai H M, Zheng B Q, Li J C, Chen X. Effects of foliar spraying  $\text{KH}_2\text{PO}_4$  on wheat grain setting characteristics under late spring coldness[J]. *Chinese Journal of Agrometeorology*, 2023, 44(10): 889-902 (in Chinese)
- [27] 高芸, 张玉雪, 马泉, 苏盛楠, 李春燕, 丁锦峰, 朱敏, 朱新开, 郭文善. 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
- Gao Y, Zhang Y X, Ma Q, Su S N, Li C Y, Ding J F, Zhu M, Zhu X K, Guo W S. Effects of low temperature in spring on fertility of pollen and formation of grain number in wheat[J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2021, 47: 104-115 (in Chinese)
- [28] 苏慧, 李金鹏, 胡燕美, 朱玉磊, 李金才, 宋有洪. 喷施  $\text{KH}_2\text{PO}_4$  对孕穗期低温胁迫下小麦叶片抗氧化特性与幼穗冻害的影响[J]. *麦类作物学报*, 2021, 41(5): 585-593

- Su H, Li J P, Hu Y M, Zhu Y L, Li J C, Song Y H. Effect of spraying  $\text{KH}_2\text{PO}_4$  on leaf physiological characteristics and freezing damage of young spike of cold stress at wheat booting stage[J]. *Journal of Triticeae Crops*, 2021, 41(5): 585-593 (in Chinese)
- [29] Gu L H, Hanson P J, Mac Post W, Kaiser D P, Yang B, Nemani R, Pallardy S G, Meyers T. The 2007 eastern US spring freeze: Increased cold damage in a warming world?[J]. *BioScience*, 2008, 58(3): 253-262
- [30] Li X, Jiang D, Liu F. Winter soil warming exacerbates the impacts of spring low temperature stress on wheat[J]. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 2016, 202(6): 554-563
- [31] Pearce R S. Plant freezing and damage[J/OL]. *Annals of Botany*, (2001-04-01). DOI: 10.1006/anbo.2000.1352
- [32] Xiao L J, Liu B, Zhang H X, Gu J Y, Fu T Y, Asseng S, Liu L L, Tang L, Cao W X, Zhu Y. Modeling the response of winter wheat phenology to low temperature stress at elongation and booting stages[J/OL]. *Agricultural and Forest Meteorology*, (2021-03-16). DOI: 10.1016/j.agrformet.2021.108376
- [33] Cheong B E, William Wing H H, Biddulph B, Wallace X, Rathjen T, Rupasinghe T W T, Roessner U, Dolferus R. Phenotyping reproductive stage chilling and frost tolerance in wheat using targeted metabolome and lipidome profiling[J/OL]. *Metabolomics*, (2019-10-20). DOI: 10.1007/s11306019-1606-2
- [34] Thakur P, Kumar S, Malik J A, Berger J D, Nayyar H. Cold stress effects on reproductive development in grain crops: An overview[J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2010, 67(3): 429-443
- [35] 任德超, 胡新, 黄绍华, 葛君, 赵敬领, 朱培培, 张福娟. 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
- Ren D C, Hu X, Huang S H, Ge J, Zhao J L, Zhu P P, Zhang F J. Influence of spring frost on different ear types of wheat yield component[J]. *Journal of Henan Agricultural Sciences*, 2011, 40(5): 55-58 (in Chinese)
- [36] Zhang W J, Wang J Q, Huang Z L, Mi L, Xu K F, Wu J J, Fan Y H, Ma S Y, Jiang D G. Effects of low temperature at booting stage on sucrose metabolism and endogenous hormone contents in winter wheat spikelet[J/OL]. *Frontiers in Plant Science*, (2019-04-18). DOI: 10.3389/fpls.2019.00498
- [37] Fuller M P, Fuller A M, Kaniouras S, Christophers J, Fredericks T. The freezing characteristics of wheat at ear emergence[J]. *European Journal of Agronomy*, 2007, 26(4): 435-441
- [38] Kiran A, Kumar S, Nayyar H, Sharma K D. Low temperature-induced aberrations in male and female reproductive organ development cause flower abortion in chickpea[J]. *Plant, Cell & Environment*, 2019, 42(7): 2075-2089
- [39] Tang Z, Zhang L, Yang D, Zhao C, Zheng Y. Cold stress contributes to aberrant cytokinesis during male meiosis I in a wheat thermosensitive genic male sterile line[J]. *Plant, Cell & Environment*, 2011, 34(3): 389-405
- [40] Crome M G, Wright H W. Effects of frost during grain filling on wheat yield and grain structure[J]. *New Zealand Journal of Crop and Horticultural Science*, 1998, 26(4): 279-290
- [41] 王维领, 刘畅, 张雨婷, 段瑞华, 赵灿, 李国辉, 许轲, 霍中洋. 不同基因型小麦品种倒春寒抗性分析及评价[J]. *麦类作物学报*, 2022, 42(10): 1220-1230
- Wang W L, Liu C, Zhang Y T, Duan R H, Zhao C, Li G H, Xu K, Huo Z Y. Analysis and evaluation of resistance to late spring coldness in different genotypes of wheat[J]. *Journal of Triticeae Crops*, 2022, 42(10): 1220-1230 (in Chinese)
- [42] 刘方方, 万映秀, 曹文昕, 张琪琪, 李耀, 李炎, 张平治. 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
- Liu F F, Wan Y X, Cao W X, Zhang Q Q, Li Y, Li Y, Zhang P Z. Advances on identification of wheat cold tolerance in spring[J]. *Journal of Plant Genetic Resources*, 2021, 22(5): 1193-1199 (in Chinese)
- [43] Li X N, Topbjerg H B, Jiang D, Liu F L. 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): 307-318
- [44] Wang W L, Wang X, Zhang J, Huang M, Cai J, Zhou Q, Dai T B, Jiang D. Salicylic acid and cold priming induce late-spring freezing tolerance by maintaining cellular redox homeostasis and protecting photosynthetic apparatus in wheat[J/OL]. *Plant Growth Regulation*, 2020, 90(1): 109-121
- [45] 岳俊芹, 张素瑜, 李向东, 邵运辉, 方保停, 葛胜修, 王汉芳, 张德奇, 杨程, 时艳华, 秦峰. 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): 105-110
- Yue J Q, Zhang S Y, Li X D, Shao Y H, Fang B T, Ge S X, Wang H F, Zhang D Q, Yang C, Shi Y H, Qin F. Effect of low temperature stress on chlorophyll fluorescence parameters and yield of wheat[J]. *Journal of Triticeae Crops*, 2021, 41(1): 105-110 (in Chinese)
- [46] 陈襄礼, 李林峰, 王重锋, 邵瑞鑫. 小麦倒春寒发生特点及防御措施初探[J]. *河南农业科学*, 2014, 43(02): 35-37, 42
- Chen X L, Li L F, Wang C F, Shao R X. Preliminary study on characteristics of late spring coldness and its defensive measures in wheat[J]. *Journal of Henan Agricultural Sciences*, 2014, 43(2): 35-37, 42 (in Chinese)
- [47] 沈跃鹏, 周玉琴, 赵国轩, 赵鹏飞. 倒春寒后灌水对小麦产量及构成三因素的影响[J]. *农业科技通讯*, 2019, (10): 68-69
- Shen Y P, Zhou Y Q, Zhao G X, Zhao P F. Effects of water irrigation after late spring cold on wheat yield and its components[J]. *Bulletin of Agricultural Science and Technology*, 2019, (10): 68-69 (in Chinese)
- [48] Li X N, Pu H C, Liu F L, Zhou Q, Cai J, Dai T B, Cao W X, Jiang D. Winter wheat photosynthesis and grain yield responses to spring freeze[J]. *Agronomy Journal*, 2015, 107(3): 1002-1010
- [49] Zhang Y, Cai H M, Liu L Z, Xu H, Chen X, Li J C. Screening of varieties resistant to late-spring coldness in wheat and effects of late-spring coldness on the ultrastructure of wheat cells[J/OL]. *Agronomy*, (2023-12-07). DOI: 10.3390/agronomy13123011
- [50] Ji H T, Xiao L J, Xia Y M, Song H, Liu B, Tang L, Cao W X, Zhu Y, Liu L L. 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
- [51] Li P F, Ma B L, Xiong Y C, Zhang W Y. Morphological and physiological responses of different wheat genotypes to chilling stress: A cue to explain yield loss[J]. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 2017, 97(12): 4036-4045
- [52] Liu L L L, Xia Y M, Liu B, Chang C Y, Xiao L J, Shen J, Tang L, Cao W X, Zhu Y. Individual and combined effects of jointing and booting low-temperature stress on wheat yield[J/OL]. *European Journal of Agronomy*, (2019-12-19). DOI: 10.1016/j.eja.2019.125989
- [53] Subedi K D, Gooding M J, Gregory P J. Cultivar variation in boron accumulation and grain set in wheat under the influence of cold temperature[J]. *Annals of Applied Biology*, 2001, 138(1): 97-101
- [54] 李茂松, 王道龙, 钟秀丽, 王春艳, 苏常红, 赵鹏, 阎旭雨, 渡边好昭, 吉田久. 冬小麦霜冻害研究现状与展望[J]. *自然灾害学报*, 2005, 14(4): 72-78
- Li M S, Wang D L, Zhong X L, Wang C Y, Su C H, Zhao P, Yan X Y, Kiribuchi-Otobe C K, Yoshida H. Current situation and prospect of research on frost of winter wheat[J]. *Journal of Natural Disasters*, 2005, 14(4): 72-

- 78 (in Chienese)
- [55] Xiao L J, Liu L L, Asseng S, Xia Y M, Tang L, Liu B, Cao W X, Zhu Y. Estimating spring frost and its impact on yield across winter wheat in China [J]. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2018, 260-261: 154-164
- [56] 王树刚, 王振林, 王平, 王伟伟, 黄玮, 武玉国, 尹燕桦. 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
- Wang S G, Wang Z L, Wang P, Wang H W, Huang W, Wu Y G, Yin Y P. Freeze resistance analysis of different wheat cultivars based on the relationships between physiological indices and grain yield [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2011, 22(6): 1477-1484 (in Chinese)
- [57] Liu L L, Song H, Shi K J, Liu B, Zhang Y, Tang L, Cao W X, Zhu Y. Response of wheat grain quality to low temperature during jointing and booting stages: On the importance of considering canopy temperature [J/OL]. *Agricultural and Forest Meteorology*, (2019-08-21). DOI: 10.1016/j.agrformet.2019.107658
- [58] 秦毛毛, 刘艳喜, 张琨, 赵梦琪, 周正富, 吴政卿, 陈锋, 雷振生. 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
- Qin M M, Liu Y X, Zhang K, Zhao M Q, Zhou Z F, Wu Z Q, Chen F, Lei Z S. Effect of late spring coldness on quality of high-quality strong gluten wheat Zhengmai 366 [J]. *Journal of Henan Agricultural Sciences*, 2021, 50(3): 42-48 (in Chinese)
- [59] Ruelland E, Vaultier M N, Zachowski A, Hurry V. Chapter 2 cold signalling and cold acclimation in plants [J]. *Advances in Botanical Research*, 2009(49): 35-150
- [60] Theocharis A, Clément C, Barka E A. Physiological and molecular changes in plants grown at low temperatures [J]. *Planta*, 2012, 235(6): 1091-1105
- [61] Zhang C H, Gu K J, Gu D X, Zhang S M, Wu J J. Quantifying the effect of low-temperature events on the grain quality formation of wheat [J/OL]. *Journal of Cereal Science*, (2021-06-08). DOI: 10.1016/j.jcs.2021.103257
- [62] Sharma D, Tiwari R, Gupta V K, Rane J, Singh R. Genotype and ambient temperature during growth can determine the quality of starch from wheat [J]. *Journal of Cereal Science*, 2018, 79: 240-246
- [63] Zhang W J, Zhao Y, Li L Y, Xu X, Yang L, Luo Z, Wang B B, Ma S Y, Fan Y H, Huang Z L. The effects of short-term exposure to low temperatures during the booting stage on starch synthesis and yields in wheat grain [J/OL]. *Frontiers in Plant Science*, (2021-07-09). DOI: 10.3389/fpls.2021.684784
- [64] Zheng B Y, Chenu K, Dreccer M F, Chapman S C. Breeding for the future: what are the potential impacts of future frost and heat events on sowing and flowering time requirements for Australian bread wheat (*Triticum aestivum*) varieties? [J]. *Global Change Biology*, 2012, 18(9): 2899-2914
- [65] Zhang A M, Li Z H, Zhou Q R, Zhao J W, Zhao Y, Zhao M T, Ma S Y, Fan Y H, Huang Z L, Zhang W J. An integrated physiology and proteomics analysis reveals the response of wheat grain to low temperature stress during booting [J]. *Journal of Integrative Agriculture*, (2023-11-10). DOI: 10.1016/j.jia.2023.12.003
- [66] 刘绿洲, 张妍, 张林, 蔡洪梅, 于敏, 魏凤珍, 陈翔, 李金才. 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): 58-70
- Liu L, Zhang Y, Zhang L, Cai H M, Yu M, Wei F Z, Chen X, Li J C. 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, 42(9): 5379-5395 (in Chinese)
- [67] Ejaz I, Pu X Y, Naseer M A, Bohoussou Y N D, Liu Y, Farooq M, Zhang J T, Zhang Y H, Wang Z M, Sun Z C. Cold and drought stresses in wheat: a global meta-analysis of 21st century [J/OL]. *Journal of Plant Growth Regulation*, 2023, (2023-03-13). DOI: 10.1007/s00344-023-10960-x
- [68] Su H, Tan C, Liu Y H, Chen X, Li X R, Jones A, Zhu Y L, Song Y H. Physiology and molecular breeding in sustaining wheat grain setting and quality under spring cold stress [J/OL]. *International Journal of Molecular Sciences*, (2022-11-15). DOI: 10.3390/ijms232214099
- [69] Zhu J K. Abiotic stress signaling and responses in plants [J]. *Cell*, 2016, 167(2): 313-324
- [70] Caverzan A, Casassola A, Brammer S P. Antioxidant responses of wheat plants under stress [J]. *Genetics and Molecular Biology*, 2016, 39(1): 1-6
- [71] 姜丽娜, 张黛静, 宋飞, 刘佩, 樊婷婷, 余海波, 李春喜. 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
- Jiang L N, Zhang D J, Song F, Liu P, Fan T T, Yu H B, Li C X. Evaluation of cold resistance of different wheat varieties based on physiological responses of leaves to low temperature at the jointing stage [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2014, 34(15): 4251-4261 (in Chinese)
- [72] Kosová K, Vitámvás P, Prášil I T, Renaud J. Plant proteome changes under abiotic stress: Contribution of proteomics studies to understanding plant stress response [J]. *Journal of Proteomics*, 2011, 74(8): 1301-1322
- [73] Fürtauer L, Weiszmann J, Weckwerth W, Nägele T. Dynamics of plant metabolism during cold acclimation [J/OL]. *International Journal of Molecular Sciences*, (2019-10-30). DOI: 10.3390/ijms20215411
- [74] Su H, Wang Z X, Li X R, Li J P, Zhu Y L, Jones A, Song Y H. Regulation of spikelet developmental responses to chilling and freezing stress mediated by differential sugar metabolism in winter wheat [J/OL]. *Environmental and Experimental Botany*, (2024-08-20). DOI: 10.1016/j.envexpbot.2024.105936
- [75] Krasensky J, Jonak C. Drought, salt, and temperature stress-induced metabolic rearrangements and regulatory networks [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2012, 63(4): 1593-1608
- [76] Hasanuzzaman M, Borhannuddin Bhuyan M H M B, Anee T I, Parvin K, Nahar K, Al Mahmud J, Fujita M. Regulation of ascorbate-glutathione pathway in mitigating oxidative damage in plants under abiotic stress [J/OL]. *Antioxidants (Basel)*, (2019-09-09). DOI: 10.3390/antiox8090384
- [77] Raza A, Charagh S, Najafi-Kakavand S, Abbas S, Shoaib Y, Anwar S, Sharifi S, Lu G, Siddique K H M. Role of phytohormones in regulating cold stress tolerance: Physiological and molecular approaches for developing cold-smart crop plants [J/OL]. *Plant Stress*, (2023-03-23). DOI: 10.1016/j.plst.2023.100152
- [78] Qin T, Tian Q Z, Wang G F, Xiong L M. LOWER TEMPERATURE 1 enhances ABA responses and plant drought tolerance by modulating the stability and localization of C2-domain ABA-related proteins in Arabidopsis [J/OL]. *Molecular Plant*, (2019-05-16). DOI: 10.1016/j.molp.2019.05.002
- [79] Saleem M, Fariduddin Q, Janda T. Multifaceted role of salicylic acid in combating cold stress in plants: A review [J]. *Journal of Plant Growth Regulation*, 2021, 40(2): 464-485
- [80] 王维领, 赵灿, 李国辉, 许珂, 姜东, 霍中洋. 水杨酸在植物抵御低温胁迫中的作用 [J]. 植物生理学报, 2020, 56(12): 2585-2594
- Wang W L, Zhao C, Li G H, Xu K, Jiang D, Huo Z Y. Role of salicylic acid in plant response to cold stress [J]. *Plant Physiology Journal*, 2020, 56(12): 2585-2594 (in Chinese)
- [81] Hewedy O A, Elsheery N I, Karkour A M, Elhamouly N, Arafa R A, Mahmoud G A, Dawood M F A, Hussein W E, Mansour A, Amin D H, Allakhverdiev S I, Zivcak M, Brestic M. Jasmonic acid regulates plant

- development and orchestrates stress response during tough times[J/OL]. *Environmental and Experimental Botany*, (2023-02-08). DOI: 10.1016/j.envexpbot.2023.105260
- [82] Wu Y F, Zhong X L, Hu X, Ren D C, Lv G H, Wei C Y, Song J Q. Frost affects grain yield components in winter wheat[J]. *New Zealand Journal of Crop and Horticultural Science*, 2014, 42(3): 194-204
- [83] 钟秀丽,王道龙,吉田久,胡新,赵鹏,韩立帅,王晓光,黄绍华,黄建英,孙忠富. 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
- Zhong X L, Wang D L, Ji T J, Hu X, Zhao P, Han L S, Wang X G, Huang S H, Huang J Y, Sun Z F. Analysis on the factors affecting frost resistance for winter wheat[J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2007, 33(11): 1810-1814 (in Chinese)
- [84] 李春燕,白昕晨,杨秋萍,王伟伟,刘曙东,奚亚军. 黄淮麦区南片两个国审小麦品种穗分化特性及抗倒春寒能力的鉴定与分析[J]. 陕西农业科学, 2024, 70(3): 36-41, 47
- Li C Y, Bai X C, Yang Q P, Wang W W, Liu S D, Xi Y J. Identification and analysis of panicle differentiation characteristics and cold tolerance ability of two wheat varieties in southern Huang-Huai wheat region[J]. *Shanxi Journal of Agricultural Sciences*, 2024, 70(3): 36-41, 47 (in Chinese)
- [85] Dhillon T, Pearce S P, Stockinger E J, Distelfeld A, Li C X, Knox A K, Vashegyi I, Vágújfalvi A, Galiba G, Dubcovsky J. Regulation of freezing tolerance and flowering in temperate cereals: The *VRN-1* connection[J]. *Plant Physiology*, 2010, 153(4): 1846-1858
- [86] Li Q, Byrns B, Badawi M A, Diallo A B, Danyluk J, Sarhan F, Laudencia-Chingcuano D, Zou J T, Fowler D B. Transcriptomic insights into phenological development and cold tolerance of wheat grown in the field[J]. *Plant Physiology*, 2018, 176(3): 2376-2394
- [87] Pang Y L, Wu Y Y, Liu C X, Li W H, St Amand P, Bernardo A, Wang D F, Dong L, Yuan X F, Zhang H R, Zhao M, Li L Z, Wang L M, He F, Liang Y L, Yan Q, Lu Y, Su Y, Jiang H M, Wu J J, Li A F, Kong L R, Bai G H, Liu S B. High-resolution genome-wide association study and genomic prediction for disease resistance and cold tolerance in wheat[J/OL]. *Theoretical and Applied Genetics*, (2021-06-01). DOI: 10.1016/j.molp.2020.07.008
- [88] Sieber A N, Longin C F H, Leiser W L, Würschum T. Copy number variation of *CBF-A14* at the *fr-A2* locus determines frost tolerance in winter durum wheat[J/OL]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2016, 129(6): 1087-1097
- [89] Soleimani B, Lehnert H, Babben S, Keilwagen J, Koch M, Arana-Ceballos F A, Chesnokov Y, Pshenichnikova T, Schondelmaier J, Ordon F, Börner A, Perovic D. Genome wide association study of frost tolerance in wheat[J/OL]. *Scientific Reports*, (2022-03-28). DOI: 10.1038/s41598-022-08706-y
- [90] Tóth B, Galiba G, Fehér E, Sutka J, Snape J W. Mapping genes affecting flowering time and frost resistance on chromosome 5B of wheat[J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2003, 107(3): 509-514
- [91] Zhu J, Pearce S, Burke A, See D R, Skinner D Z, Dubcovsky J, Garland-Campbell K. Copy number and haplotype variation at the *VRN-A1* and central *FR-A2* loci are associated with frost tolerance in hexaploid wheat[J/OL]. *Theoretical and Applied Genetics*, (2014-03-14). DOI: 10.1007/s00122-014-2290-2
- [92] Xu J, Li Y, Sun J, Du L, Zhang Y, Yu Q, Liu X. Comparative physiological and proteomic response to abrupt low temperature stress between two winter wheat cultivars differing in low temperature tolerance[J]. *Plant Biology*, 2013, 15(2): 292-303
- [93] Xu K, Zhao Y, Gu J, Zhou M, Gao L, Sun R X, Wang W W, Zhang S H, Yang X J. Proteomic analysis reveals the molecular mechanism underlying the cold acclimation and freezing tolerance of wheat (*Triticum aestivum* L.)[J/OL]. *Plant Science*, (2022-03-02). DOI: 10.1016/j.plantsci.2022.111242
- [94] Bhat M A, Ahmad Mir R, Kumar V, Shah A A, Zargar S M, Rahman S, Jan A T. Mechanistic insights of CRISPR/Cas-mediated genome editing towards enhancing abiotic stress tolerance in plants[J/OL]. *Physiologia Plantarum*, (2021-02-11). DOI: 10.1111/pp1.13359
- [95] Kim D, Alptekin B, Budak H. CRISPR/Cas9 genome editing in wheat[J]. *Functional & Integrative Genomics*, 2018, 18(1): 31-41
- [96] Tian S J, Mao X G, Zhang H Y, Chen S S, Zhai C C, Yang S M, Jing R L. Cloning and characterization of *TaSnRK2.3*, a novel *SnRK2* gene in common wheat[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2013, 64(7): 2063-2080
- [97] Liu B, Liu L, Tian L, Cao W, Zhu Y, Asseng S. Post-heading heat stress and yield impact in winter wheat of China[J/OL]. *Global Change Biology*, (2013-11-20). DOI: 10.1111/gcb.12442
- [98] Fredericks T M, Christopher J T, Harvey G L, Sutherland M W, Borrell A K. Current and emerging screening methods to identify post-head-emergence frost adaptation in wheat and barley[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2012, 63(15): 5405-5416
- [99] Si T, Wang X, Huang M, Cai J, Zhou Q, Dai T, Jiang D. Double benefits of mechanical wounding in enhancing chilling tolerance and lodging resistance in wheat plants[J]. *Plant Biology*, 2019, 21(5): 813-824
- [100] 陈翔,林涛,林非非,张妍,苏慧,胡燕美,宋有洪,魏凤珍,李金才. 黄淮麦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): 243-250
- Chen X, Lin T, Lin F F, Zhang Y, Su H, Hu Y M, Song Y H, Wei F Z, Li J C. Research progress on damage mechanism and prevention and control measures of late spring coldness of wheat in Huanghuai region[J]. *Journal of Triticeae Crops*, 2020, 40(2): 243-250 (in Chinese)
- [101] Nie Z J, Li S Y, Hu C X, Sun X C, Tan Q L, Liu H E. Effects of Molybdenum and phosphorus fertilizers on cold resistance in winter wheat[J/OL]. *Journal of Plant Nutrition*, 2015, 38(5): 808-820
- [102] 任德超,李国强,倪永静,刘红杰,陈丹丹,胡新. 低温对不同土壤湿度下小麦植株性状和产量影响研究[J]. 中国农学通报, 2016, 32(18): 23-27
- Ren D C, Li G Q, Ni Y J, Liu H J, Chen D D, Hu X. Effect of low-temperature on wheat plant traits and yield under different soil moisture[J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2016, 32(18): 23-27 (in Chinese)
- [103] 黄伟祥,代雯慈,陈甜甜,蔡洪梅,翁翥,唐志伟,尹春,王捧娜,郑宝强,李金才,陈翔. 喷施  $\text{KH}_2\text{PO}_4$  提高倒春寒胁迫小麦功能叶片和根系的生理活性[J]. 植物营养与肥料学报, 2024, 30(6): 1222-1233
- Huang W, Dai W, Chen T, Cai H, Weng Y, Tang Z, Yin C, Wang P, Zheng B, Li J, Chen X. Spraying  $\text{KH}_2\text{PO}_4$  enhances the physiological activity of wheat flag leaves and roots to alleviate the damage caused by late spring coldness[J]. *Journal of Plant Nutrition and Fertilizers*, 2024, 30(6): 1222-1233 (in Chinese)
- [104] 汪强,黄正来,张文静,刘明超,周晓楠,刘亮. 新美洲星和6-BA对低温胁迫下小麦光合和产量的影响[J]. 麦类作物学报, 2015, 35(9): 1269-1274
- Wang Q, Huang Z L, Zhang W J, Liu M C, Zhou X N, Liu L. Effect of spraying 6-BA and New Meizhouxing on photosynthesis and yield of wheat after rice under low temperature stress[J]. *Journal of Triticeae Crops*, 2015, 35(9): 1269-1274 (in Chinese)
- [105] Liang Z M, Luo J, Wei B, Liao Y C, Liu Y. Trehalose can alleviate decreases in grain number per spike caused by low temperature stress at the booting stage by promoting floret fertility in wheat[J]. *Journal of Agronomy*

and Crop Science, 2021, 207(4): 717-732

- [106] Benaroudj N, Lee D H, Goldberg A L. Trehalose accumulation during cellular stress protects cells and cellular proteins from damage by oxygen radicals[J]. *The Journal of Biological Chemistry*, 2001, 276(26): 24261-24267

- [107] 张文静, 杨丽, 李凌雨, 黄正来, 马尚宇, 樊永惠. 一种提高小麦春季抗寒

性的复配剂、施用方法及其应用: ZL 202110988134.9 [P]. 2022-07-19

Zhang W J, Yang L, Li L Y, Huang Z L, Ma S Y, Fan Y H. A compound formulation improving spring cold resistance of wheat: Preparation, application and field effects: ZL 202110988134.9 [P]. 2022-07-19 (in Chinese)

责任编辑: 吕晓梅



**第一作者简介:** 朱玉磊, 农学博士, 安徽农业大学农学院农学系讲师, 主要从事作物生理生态与模拟研究工作。2018年 Plant Modeling Application 国际会议大会组织联络员。主持国家自然科学基金青年基金项目1项, 安徽省教育厅自然科学基金项目2项, 安徽农业大学人才项目1项; 参与国家“十三五”和“十四五”重点研发计划各2项, 在 *Theoretical and Applied Genetics*、*Molecular Breeding*、*Frontiers in Plant Science*、《作物学报》、《中国农业科学》、《麦类作物学报》、《华北农学报》等期刊以第一作者、通讯作者或参与发表学术论文30余篇。



**通讯作者简介:** 宋有洪, 农学博士, 江西农业大学农学院教授, 兼职安徽农业大学农学院博士生导师, 智慧农业专业负责人, 主要从事作物生理生态、模拟与智慧农业研究工作, 澳大利亚昆士兰大学兼职首席研究员; 中国自动化学会智慧生态委员会副主任委员; 江西省“双千计划”领军人才; 2025年 *Crop/Plant Models, Big Data and Application* 联合国际会议共同主席、2018年 Plant Modeling Application 国际大会共同主席; 主持国家级课题4项、省级课题2项。担任 *Crop & Pasture Science* 副主编, *npj Sustainable Agriculture* 编委。在 *New Phytologist*, *Plant Phenomics*, *Field Crops Research*, *Crop Journal* 等中英文期刊发表高水平论文100余篇; 作为编委参与国家“十四五”规划教材《农业模型学》编写, 参与 Springer Nature 出版社教材“*Legume Genomics: Methods and Protocol*”编写。