

柯媛媛,陈翔,倪芊芊,张乐乐,刘绿洲,许辉,魏凤珍,李金才.低温逆境胁迫下小麦 ROS 代谢及调控机制研究进展[J].大麦与谷类科学, 2021,38(1):1-6,21.https://doi.org/10.14069/j.cnki.32-1769/s.2021.01.001.

低温逆境胁迫下小麦 ROS 代谢及调控机制研究进展

柯媛媛¹,陈翔¹,倪芊芊¹,张乐乐¹,刘绿洲¹,许辉¹,魏凤珍¹,李金才^{1,2*}

(1. 安徽农业大学农学院 / 农业部华东地区作物栽培科学观测站,安徽合肥 230036;

2. 江苏省现代作物生产协同创新中心,江苏南京 210095)

摘要:全球气候变暖背景下低温逆境是限制小麦稳产丰产与优质的主要农业气象灾害之一。低温胁迫导致细胞内活性氧(reactive oxygen species, ROS)代谢失衡,高浓度的活性氧会引起蛋白质、膜脂、DNA 及其他细胞组分的氧化损伤甚至导致细胞死亡,从而对植株叶片的光合作用、穗部小花发育和根系生理等产生抑制作用,最终导致小麦产量下降。本文系统阐述了 ROS 的产生、功能与清除,从小麦叶片生理、穗部发育与根系生理等方面总结了低温胁迫下 ROS 对小麦生长发育的影响,并对未来的研究进行展望,以期为我国小麦生产上防灾减灾和提质增效提供理论支撑。

关键词:小麦;低温;活性氧

中图分类号:S512.1 Q945 Q25

文献标志码:A

文章编号:1673-6486-20200817

小麦(*Triticum aestivum* L.)是世界三大粮食作物之一,其籽粒营养丰富。全球约 60%的人口以小麦为主食,其稳产、丰产对保障全球粮食安全具有重要意义^[1]。随着全球人口大幅度增长,预计到 2050 年粮食作物产量需增加 60%才能满足全球人口的粮食需求,而小麦产量年均增长率要达到 2.4%^[2-3]。工业革命以来,全球气候变暖已是不争的事实,联合国政府间气候变化专门委员会(IPCC)气候变化与土地特别报告(Special Report on Climate Change and Land, SRCL)指出,2006—2015 年全球陆地平均气温相较于 1850—1900 年约升高了 1.53℃,预计到 2100 年将再上升 1.5℃以上^[4]。而气候变化导致极端低温事件出现的频率、强度和持续时间不断增加^[5]。低温逆境主要包括零上冷害和零下冻害,其中倒春寒对黄淮海区的小麦生产造成的危害较大。据报道,我国黄淮海区河南省和山东省倒春寒一般发生频率达 30%以上,最高年份甚至达到 70%^[6]。因此,低温

逆境已成为限制小麦生产的主要非生物胁迫因素,影响着小麦的丰产稳产与优质。

植物会产生一系列生理生态变化响应低温逆境,一般认为由逆境胁迫引起的活性氧(reactive oxygen species, ROS)积累进而导致的氧化胁迫是影响植物正常生长发育的主要原因^[7]。ROS 是植物响应非生物胁迫网络中的重要组成部分,它是化学性质活泼、氧化能力极强的氧代谢物及其衍生的含氧物质的总称,主要包括超氧阴离子(O₂⁻)、过氧化氢(H₂O₂)、羟自由基(·OH)和单线态氧(¹O₂)等^[8]。由低温引起的 ROS 在小麦不同器官的积累均会影响小麦的生长发育。研究发现,过量 ROS 通过影响叶片的光合作用和呼吸作用降低“源”器官的生产,同时导致“库”器官小麦穗部花药的氧化损伤,进而败育影响结实。低温引起的 ROS 积累还会导致小麦根系细胞膜受损、膜质产生脱脂化及磷脂游离,阻碍根系养分吸收,从而导致减产。因此,明确低温胁迫下小麦体内 ROS 代谢机制,对保障小麦生产的高产和稳产具有重要意义。本文系统阐述了 ROS 的产生、功能与清除,从小麦叶片生理、穗部发育与根系生理等方面总结了低温胁迫下 ROS 对小麦生长发育的影响,并对未来的研究进行展望,以期为我国小麦生产的防灾减灾与提质增效提供理论参考。

收稿日期:2020-12-25

基金项目:“十三五”国家重点研发计划课题(2017YFD0300408);安徽省科技重大专项(202003b06020021);安徽省自然科学基金(2008085QC122);安徽省省级大学生创新训练项目(S202010364127)。

作者简介:柯媛媛(1996—),女,硕士研究生,主要从事作物生理生态研究。E-mail: keyuanyuan916@163.com。

* 通信作者:李金才(1964—),男,教授,博士生导师,主要从事作物生理生态研究。E-mail: ljcs122423@126.com。

1 低温胁迫下活性氧作用机制

1.1 ROS的产生

逆境胁迫下 ROS 在质膜、细胞壁、线粒体、叶绿体和过氧化物酶体等各种亚细胞室中均可产生(图 1)^[9] ,其中叶绿体、线粒体等具有高度氧化代谢活性的细胞器更是产生 ROS 的主要来源^[10]。叶绿体类囊体中 PS I 和 PS II 反应中心是产生 ROS 的主要场所^[11]。低温胁迫会改变叶绿体内 PS I 的还原状态,使其产生高水平的 ROS,并对光合机构造成破坏^[12-14],从而降低植株对光能的吸收效率,同时抑制暗反应中 CO₂ 的固定,原本传递给烟酰胺腺嘌呤二核苷酸磷酸(氧化型, NADP⁺)的电子泄露给氧分子,使其发生单电子还原,产生大量 ROS。

在植物的非光合组织中,线粒体是 ROS 产生的关键来源。植物线粒体电子传递链上的许多位点都

能产生 ROS,其包括 4 种复合物,分别是 NADH 脱氢酶(复合物 I)、琥珀酸脱氢酶(复合物 II)、辅酶 Q- 细胞色素 bc1 还原酶(复合物 III)和细胞色素 c 氧化酶(复合物 IV),其中复合物 I 和复合物 III 是 ROS 产生的主要位点^[15]。低温胁迫会导致其组分的抑制或修饰,最终导致电子载体的过度还原,从而引发 ROS 的生成。其中,小部分电子自呼吸链酶复合体 I 和 III 漏出,生成具有较强氧化作用的 O₂⁻,并通过特定的化学反应生成·OH、H₂O₂^[16]。

此外,低温胁迫导致细胞内产生的 ROS 可作为重要的信号分子参与细胞逆境响应过程,传递低温信号^[17],并受质膜上 Ca²⁺ 激活调节,通过细胞质中 Ca²⁺ 浓度的变化来将外界刺激转化成植物可以感知的内部信号^[18],介导植物完成一系列生理生化反应,从而实现植物对低温环境刺激的感知和响应。

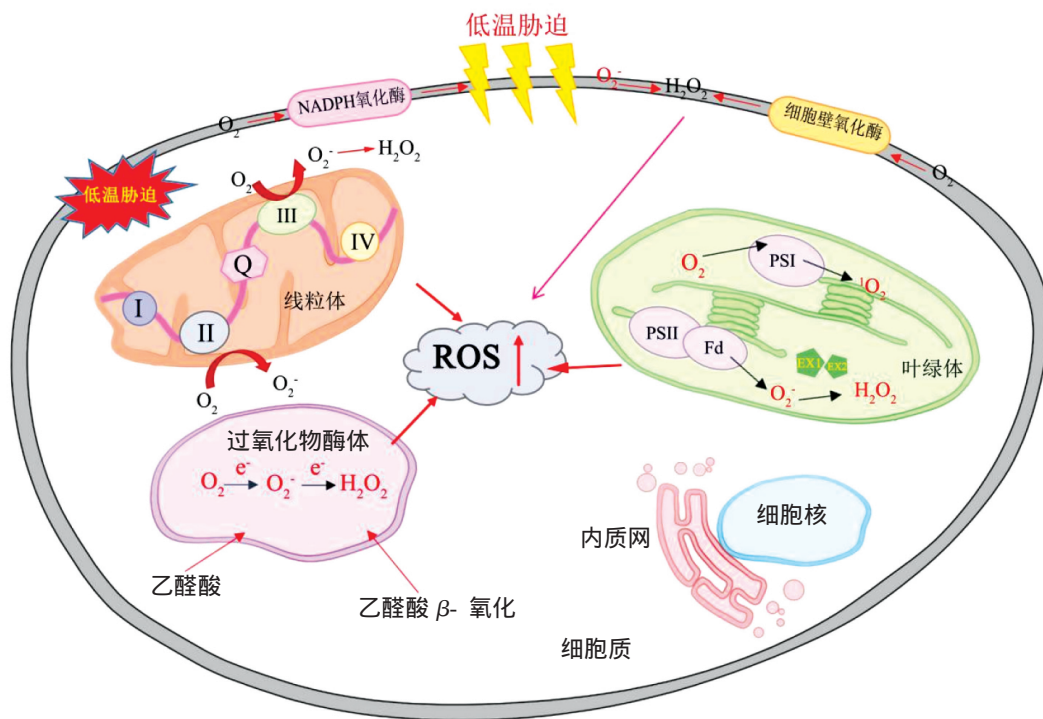


图 1 低温胁迫下细胞内 ROS 的产生(改自王福祥等^[19])

1.2 ROS的功能

在正常环境下生长的小麦体内,ROS 的生成与消除可通过调节其抗氧化酶系统来维持动态平衡^[8]。轻中度低温胁迫下,ROS 在植物体内起着关键的调控作用,可作为信号分子感应外界低温环境的变化,诱导植物表达防御基因,从而激发抗氧化系统发挥作用,消除过量 ROS 的不利影响^[8]。但随着低温胁迫持续时间和强度的增加,小麦体内 ROS 的积累

达到一定阈值,超出细胞自身的清除能力,此时 ROS 便转换为“细胞杀手”,使小麦整个氧化还原系统的代谢紊乱^[20]。重度低温胁迫下,ROS 会触发细胞程序性死亡信号^[21]。细胞程序性死亡(programmed cell death,PCD)是植物生长周期中的必要过程,虽然不利于作物产量形成,但它可以消除受损细胞,重新分配营养物质,从而为作物生长提供有利条件^[22]。此外,ROS 可通过调节离子通道的关闭、改变细胞

内的氧化状态及与受体蛋白结合等方式来发挥第二信使的调控作用^[23]。

1.3 ROS的清除

小麦的抗氧化系统主要包含酶促系统和非酶促系统(图2),可缓解因ROS过度积累对细胞造成的氧化损伤。低温胁迫下,小麦抗氧化防御系统被激活,且通过体内酶活性的改变来抵御低温胁迫。在这些抗氧化酶系统中,超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)和过氧化氢酶(CAT)是最主要的3种抗氧化酶,三者协同作用可有效减缓低温逆境下小麦的氧化损伤。SOD是ROS清除的第一道防线,它是首个响应逆境胁迫和参与反应的酶,可催化体内的 O_2^- 发生歧化反应,将 O_2^- 转化为 O_2 和 H_2O_2 ,减

轻自由基造成的伤害,维持细胞膜结构和功能的稳定性^[24]。POD能够以酚类物质为底物分解 H_2O_2 ^[25]。而CAT作为一种多功能酶,主要负责过氧化物酶体中 H_2O_2 的清除^[26]。此外,非酶物质如抗坏血酸(AsA)、谷胱甘肽(GSH)、脯氨酸、类黄酮等可与ROS直接反应或作为酶的底物清除ROS。AsA-GSH循环可通过AsA/脱氢型抗坏血酸(DHA)、GSH/氧化型谷胱甘肽(GSSG)和还原型辅酶(NADPH)/NADP⁺的氧化还原来不断生成AsA和GSH,从而维持细胞内ROS的代谢平衡^[19]。因此,小麦遭遇低温逆境时,可以通过增强抗氧化系统有效地清除ROS,从而维持小麦植株的正常生命活动。

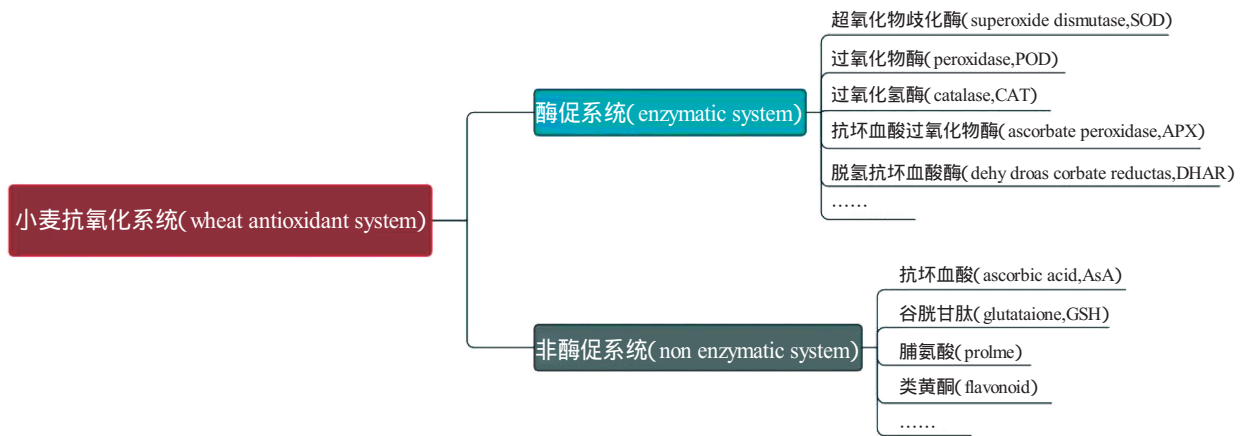


图2 小麦抗氧化防御系统

2 低温胁迫下 ROS 对小麦生长发育的影响

2.1 叶片

作为对低温最敏感的生理过程之一,光合作用是小麦产量形成的基础,小麦生物量的90%以上来自光合产物^[27-28]。叶片是小麦进行光合作用的主要器官,低温胁迫会破坏叶片叶绿体结构,造成叶片光合器官的损伤,对光能的吸收、传递和利用效率降低(图3)^[29]。叶绿体对低温非常敏感,其不仅是进行光合作用的细胞器,还是环境胁迫的传感器^[30]。叶绿体类囊体中PS和PS反应中心是ROS产生的主要场所^[29]。而低温能改变叶绿体内PS的还原状态,原本传递给NADP⁺的电子泄露给氧分子,使其发生单电子还原,产生大量的ROS^[32]。另外,叶绿体中产生的 1O_2 会引起核基因表达的重新编程,导致失绿和PCD,并通过2种与类囊体膜相关的核编码叶绿体蛋白质EXECUTER1(EX1)和EX2,诱导

相关反应^[33]。

2.2 穗部

作为小麦光合同化物的主要储存器官,穗分化的小穗数和小花数与产量的关系极为密切。倒春寒发生时,小麦穗部正处于生长发育的敏感时期^[34],当外界环境低温达到一定的阈值时,花药内产生大量ROS,可引起小麦花药氧化还原体系的紊乱,造成花药的氧化胁迫(图3)。大量研究表明,花药内ROS的过量积累是引起花药败育的主要因素之一^[35-36]。刘子涵等研究发现,D²型细胞质是细胞质雄性不育小麦的重要胞质来源,ROS的过量积累诱导抗氧化酶基因的异常表达,造成小麦绒毡层细胞的延迟凋亡和小孢子的结构异常,最终导致D²型细胞质雄性不育系的花粉败育^[37]。Wang等研究发现,小麦生理型雄性不育系中花药内 O_2^- 的生成速率和 H_2O_2 的含量均显著高于相应的保持系^[35]。张自阳等研究发现,小麦的抗氧化酶系统不能及时清除具有危害的 O_2^- 和

H₂O₂ 使小麦幼穗组织细胞受到伤害,导致穗部结实率下降^[38]。因此,低温逆境下小麦花药内会积累大量 ROS,造成花药的氧化损伤,导致正常发育的花药发生细胞凋亡,最终导致小花败育无法结实。

2.3 根系

根系是小麦吸收水分和运输土壤 N、P、K 等矿物质营养的主要器官,其生理活性直接影响小麦地上部的生长和生物量的积累,进而影响小麦的产量和品质^[39]。低温胁迫会导致小麦根系细胞中 ROS 代谢失调,根系活力下降,地上部分生长迟缓(图 3)。裴红宾等研究表明,低温胁迫后小麦根系 SOD 和 POD 活性显著提高,这可能是因为低温导致小麦根细胞中 ROS 积累,从而激活体内的抗氧化酶系统产生适应性反应,调节其生理代谢过程,减缓逆境伤害,但随着胁迫时间的延长,保护酶系统受到抑制^[40]。

冯汉清等研究发现,小麦根系中 H₂O₂ 和 MDA 含量不断上升,导致小麦根系的细胞死亡和生长减缓^[41]。张文静等研究指出,分蘖期和拔节期低温胁迫,小麦根系产生应激反应,SOD、POD 和 CAT 活性均显著提高,且抗寒性强的品种对于低温胁迫的适应调节能力强于抗寒性弱的品种^[42]。此外,低温胁迫会导致根系细胞膜的脂质过氧化程度加剧,细胞内营养物质流失,透性增大,相对电导率升高,造成小麦根系膜系统结构的损伤。姜丽娜等研究表明,低温胁迫后小麦根系相对电导率均升高,说明随着胁迫温度的降低,根系细胞膜受伤害程度增大^[43]。因此,低温胁迫下根系中的 ROS 大量积累,致使膜脂中不饱和脂肪酸发生过氧化作用,造成膜系统结构及功能的损伤,最终导致小麦的根系养分吸收受阻,地上部生长缓慢,植株细弱。

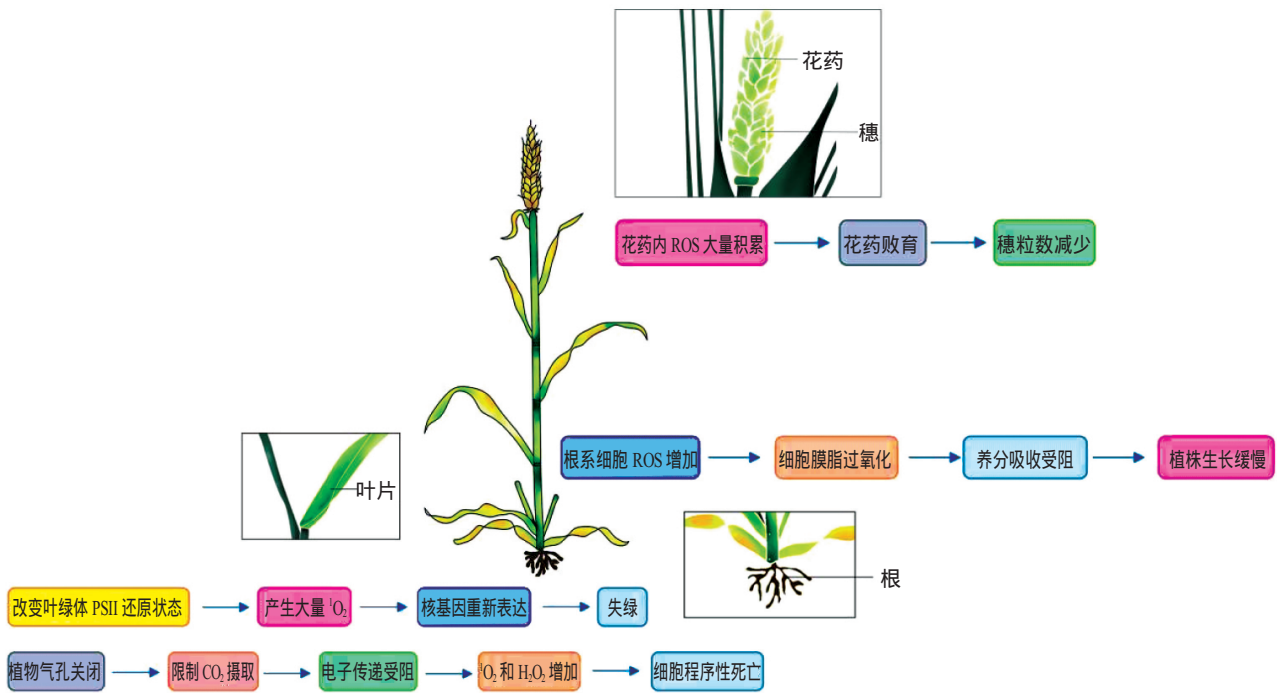


图 3 ROS 对小麦植株的伤害

3 外源化调剂在低温胁迫下小麦 ROS 清除中的应用

应用外源化学调控物质可以通过激活小麦抗氧化系统来增强小麦抗寒能力,是缓解低温胁迫的有效手段。荆恩恩等发现外源氯化胆碱(CC)可减少 MDA 含量和降低 O₂^{·-} 产生速率,增强 SOD、POD 和 CAT 活性,有效减少膜脂损伤和缓解低温胁迫对小

麦的伤害^[44]。还有研究表明,外源水杨酸(SA)、脱落酸(ABA)、茉莉酸(AsA)、茉莉酸甲酯(JA)可显著降低低温胁迫后小麦叶片 H₂O₂ 的含量和 O₂^{·-} 的产生速率,提高植株的抗寒能力^[45-46]。Foyer 等研究表明,低温胁迫下外源 ABA 通过上调小麦叶片和分蘖节中 AsA-GSH 循环中关键酶的活性并诱导编码 *vtc1* 基因的表达,进而减轻冷胁迫所诱导的氧化胁迫对植物的伤害^[47]。因此,应用外源化学调控物质可降低低

温逆境下植物体内 ROS 的含量和产生速率,增强小麦的耐寒能力,在一定程度上减缓或抑制低温对小麦的胁迫作用。然而,ABA、SA 等化调剂使用成本较高,无法在实际生产中大范围推广和应用。因此,在未来的研究中,应寻找效益好且可大批量投入大田生产中的化调物质,同时与无人机飞防相结合,提升我国小麦栽培管理和生产服务能力。

4 结论与展望

作为世界三大粮食作物之一,小麦的丰产稳产与优质对保障全球粮食安全具有极其重要的意义。尤其在全球变暖的趋势下,低温事件频发,严重影响小麦生产。本文系统阐述了低温胁迫下小麦植株活性氧的作用机制,基于源库理论从叶片、穗部、根系等方面阐述活性氧对小麦的危害机理以及小麦抗氧化系统对活性氧的清除机制。研究表明,ROS 作为信号分子,除了介导环境胁迫的响应外,对调控植物的发育进程也起着重要作用,且与不同类型的植物激素产生关联。此外,也有相关研究利用 ROS 来提高转录因子表达量、增加转录因子稳定性、增强转录因子结合 DNA 能力来调节转录因子的功能^[48],进一步调节逆境响应相关基因表达,从而改善植物抗逆性,维持作物的稳产和高产。通过基因工程技术调控活性氧的水平来提高植物的抗逆性会有很广泛的应用前景,但当前仍有许多问题尚待进一步阐释,对 ROS 在响应非生物胁迫方面的研究还需要进行深入探索。

参考文献:

- [1] BRUINSMA J. The Resource Outlook to 2050: By How Much do Land, Water and Crop Yields Need to Increase by 2050? [C]/FAO Expert Meeting on How to Feed the World in 2050. Rome: Food and Agriculture Organization(FAO), 2009: 1- 33.
- [2] PARRY A J M, REYNOLDS M, SALVUCCI E M, et al. Raising yield potential of wheat. . Increasing photosynthetic capacity and efficiency[J]. Journal of Experimental Botany, 2011, 62(2): 453- 467.
- [3] RAY D K, MUELLER N D, WEST P C, et al. Yield trends are insufficient to double global crop production by 2050[J]. PLoS One, 2013, 8(6): e66428.
- [4] 张卫建, 陈长青, 江瑜, 等. 气候变暖对我国水稻生产的综合影响及其应对策略[J]. 农业环境科学学报, 2020, 39(4): 805- 811.
- [5] LIU L L, SONG H, SHI K J, et al. Response of wheat grain quality to low temperature during jointing and booting stages—On the importance of considering canopy temperature [J]. Agricultural and Forest Meteorology, 2019, 278: 107658.
- [6] 罗新兰, 张彦, 孙忠富, 等. 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.
- [7] XU S, LI J L, ZHANG X Q, et al. Effects of heat acclimation pretreatment on changes of membrane lipid peroxidation, antioxidant metabolites, and ultrastructure of chloroplasts in two cool- season turfgrass species under heat stress[J]. Environmental & Experimental Botany, 2006, 56(3): 274- 285.
- [8] MITTLER R. Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance [J]. Trends in Plant Science, 2002, 7(9): 405- 410.
- [9] QI J S, WANG J L, GONG Z Z, et al. Apoplastic ROS signaling in plant immunity[J]. Current Opinion in Plant Biology, 2017, 38: 92- 100.
- [10] MITTLER R, VANDERSUWERA S, GOLLERY M, et al. Reactive oxygen gene network of plants[J]. Trends in Plant Science, 2004, 9(10): 490- 498.
- [11] ASADA K. Production and scavenging of reactive oxygen species in chloroplasts and their functions[J]. Plant Physiology, 2006, 141(2): 391- 396.
- [12] PAUL P, MESIHOVIC A, CHATURVEDI P, et al. Structural and functional heat stress responses of chloroplasts of *Arabidopsis thaliana*[J]. Genes, 2020, 11(6): 650.
- [13] 王海波, 黄雪梅, 张昭其. 植物逆境胁迫中活性氧和钙信号的关系[J]. 北方园艺, 2010(22): 189- 194.
- [14] 赵丽英, 邓西平, 山仑. 活性氧清除系统对干旱胁迫的响应机制[J]. 西北植物学报, 2005, 25(2): 413- 418.
- [15] CHEN Q, VAZQUEZ E J, MOGHADDAS S, et al. Production of reactive oxygen species by mitochondria: central role of complex [J]. Journal of Biological Chemistry, 2003, 278(38): 36027- 36031.
- [16] 景亚武, 易静, 高飞, 等. 活性氧: 从毒性分子到信号分子——活性氧与细胞的增殖、分化和凋亡及其信号转导途径[J]. 细胞生物学杂志, 2003(4): 197- 202.
- [17] 简令成, 王红. Ca²⁺ 在植物细胞对逆境反应和适应中的调节作用[J]. 植物学通报, 2008, 25(3): 255- 267.
- [18] 刘聪, 董腊媛, 林建中, 等. 逆境胁迫下植物体内活性氧代谢及调控机理研究进展[J]. 生命科学研究, 2019, 23(3): 253- 258.
- [19] 王福祥, 肖开转, 姜身飞, 等. 干旱胁迫下植物体内活性氧的作用机制[J]. 科学通报, 2019, 64(17): 1765- 1779.
- [20] 高媛, 薛艳红, 刘士平. 植物抗氧化动态平衡研究进展[J]. 生物资源, 2019, 41(1): 14- 21.
- [21] 陈翔, 林涛, 林非非, 等. 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.

- [22] MITTLER R. ROS are good[J]. Trends in Plant Science,2017,22(1):11- 19.
- [23] CZARNOCKA W,KARPINSKIA S. Friend or foe? Reactive oxygen species production,scavenging and signaling in plant response to environmental stresses[J]. Free Radical Biology & Medicine,2018,122:4- 20.
- [24] 戴甲培,石悦. 活性氧双向生物学效应和机制[J]. 中南民族大学学报(自然科学版),2012,31(3):43- 51.
- [25] 曾秀存,刘自刚,史鹏辉,等. 白菜型冬油菜铜锌超氧化物歧化酶(Cu/Zn-SOD)基因的克隆及其在低温条件下的表达[J]. 作物学报,2014,40(4):636- 643.
- [26] 郭慧,李树杏,孙平勇,等. 不同基因型水稻苗期抗氧化系统对低温胁迫的响应[J]. 植物科学学报,2019,37(1):63- 69.
- [27] 黄儒. 低温下外源SA对冬小麦东农冬麦1号抗氧化系统的影响[D]. 哈尔滨:东北农业大学,2014.
- [28] MAKINO A. Photosynthesis,grain yield,and nitrogen utilization in rice and wheat[J]. Plant Physiology,2011,155(1):125- 129.
- [29] 刘蕾蕾,纪洪亭,刘兵,等. 拔节期和孕穗期低温处理对小麦叶片光合及叶绿素荧光特性的影响[J]. 中国农业科学,2018,51(23):4434- 4448.
- [30] 王瑞霞,闫长生,张秀英,等. 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.
- [31] MULINEAUX P,KARPINSKI S. Signal transduction in response to excess light:getting out of the chloroplast[J]. Current Opinion in Plant Biology,2002,5(1):43- 48.
- [32] 张金尧. 活性氧介导缺锌胁迫下玉米根系生长发育的研究[D]. 武汉:华中农业大学,2019.
- [33] CHOUDHURY F K,RIVERO R M,BLUMWALD E,et al. Reactive oxygen species,abiotic stress and stress combination [J]. The Plant Journal,2017,90(5):856- 867.
- [34] 余徐润,郝朵,顾清钦,等. 春季低温对小麦颖果发育的影响[J]. 麦类作物学报,2020,40(7):796- 805.
- [35] WANG S P,ZHANG G S,ZHANG Y X,et al. Comparative studies of mitochondrial proteomics reveal an intimate protein network of male sterility in wheat (*Triticum aestivum* L.)[J]. Journal of Experimental Botany,2015,66(20):6191- 6203.
- [36] 卢奕霏,顾迎港,陈威,等. 高温胁迫对小麦花药活性氧代谢的影响[J]. 麦类作物学报,2020,40(4):488- 493.
- [37] 刘子涵,石晓艺,闫鹏娇,等. D³型细胞质雄性不育小麦绒毡层细胞程序化死亡与活性氧代谢[J]. 中国农业科学,2017,50(21):4071- 4086.
- [38] 张自阳,王智煜,王斌,等. 春季穗分化阶段低温处理对不同小麦品种幼穗结实性及生理特性的影响[J]. 华北农学报,2019,34(4):130- 139.
- [39] 王永华,王玉杰,冯伟,等. 两种气候年型下不同栽培模式对冬小麦根系时空分布及产量的影响[J]. 中国农业科学,2012,45(14):2826- 2837.
- [40] 裴红宾,张永清,上官铁梁. 根区温度胁迫对小麦抗氧化酶活性及根苗生长的影响[J]. 山西师范大学学报(自然科学版),2006(2):78- 81.
- [41] 冯汉青,赵玲,庞海龙,等. 低温胁迫下交替呼吸途径对小麦幼根生长及氧化压力的调节作用[J]. 西北师范大学学报(自然科学版),2020,56(4):78- 83.
- [42] 张文静,刘亮,黄正来,等. 低温胁迫对稻茬小麦根系抗氧化酶活性及内源激素含量的影响[J]. 麦类作物学报,2016,36(4):501- 506.
- [43] 姜丽娜,张黛静,林琳,等. 低温对小麦幼苗干物质积累及根系分泌物的影响[J]. 麦类作物学报,2012,32(6):1171- 1176.
- [44] 荆恩恩,高翔,李宗震,等. 氯化胆碱对小麦幼苗耐低温能力的生理调控效应[J]. 麦类作物学报,2018,38(6):748- 755.
- [45] 伍琳. 异丙隆对小麦低温耐性的影响及外源物质对冻药害的缓解效应研究[D]. 南京:南京农业大学,2014.
- [46] 李速. 外源水杨酸提高小麦抗寒性的应用研究[D]. 哈尔滨:东北农业大学,2015.
- [47] FOYER C H,NOCTOR G. Redox sensing and signalling associated with reactive oxygen in chloroplasts, peroxisomes and mitochondria[J]. Physiologia Plantarum,2003,119(3):355.
- [48] MARINHO S H,REAL C,CYRNE L,et al. Hydrogen peroxide sensing,signaling and regulation of transcription factors [J]. Redox Biology,2014,2:535- 562.

(下转第21页)

因与监控对策[J]. 农学学报,2015(5):33-38.
[5] 魏凤珍,王成雨,李金才. 沿淮地区生态条件分析与稻茬麦
应变抗逆栽培技术规程[J]. 安徽农业科学,2007,35(11):
3196-3197.

[6] 黄龙兵,张红星,王 昕,等. 沿海地区气候因素对小麦病害
的影响[J]. 农业工程技术,2017,37(35):71-72.
[7] 郭志刚,蒋小平,朱华强,等. 江苏省近期淮南小麦品种更换
进程及特点分析[J]. 江苏农业科学,2002(3):9-12.

Selection of Red-skinned Wheat Varieties Suitable for Growing in Sheyang County, Jiangsu Province Under Early and Late Sowing Conditions

XU Nian-long, ZHOU Na-na, XU Meng-bin, ZHOU Xing, WANG Zhen, WANG Sheng
(Institute of Agricultural Sciences for Agricultural Reclamation, Yancheng 224314, China)

Abstract: A field trial was conducted to select wheat cultivars suitable for growing in Sheyang County, Jiangsu Province under early and late sowing conditions. Sixteen red-skinned wheat cultivars were sown at an earlier (October 25, 2019) or later date (November 5, 2019) on Xinyang Farm, Sheyang County; their growth periods, agronomic traits, disease resistance, and yields under the two sowing dates were measured and analyzed. As a result, wheat whole growth period varied in the range of 221~225 days in the early sowing group and 213~217 days in the late one; the wheat cultivar Yangmai 23 had the shortest growth period, while the variety Huamai No.6 had the longest. In terms of yield, the early sowing group varied between 591.67 and 739.67 kg/667 m², with the varieties Huamai No.6 and Yangmai 15 having the highest and lowest yields, respectively; and the late sowing group varied between 637 and 707.67 kg/667 m², with the varieties Yangmai 23 and Yangmai 27 attaining the highest and lowest yields, respectively. Without any disease control measures taken, the incidence of rust was significantly higher in the early sowing group than in the late one. Under the early sowing condition, rust occurred very severely on the varieties Huamai No.7, Yangjiang Mai 580-1, and Ningmai 13 (the control); however, this disease occurred lightly on the variety Huamai No.6 in both early and late sowing groups, showing its significant resistance to rust. During the wheat growth season of 2019—2020, due to the weather being relatively warm in winter and relatively cold in spring, the early sowing group had a lower level of average yield and a significantly larger range of yield variations among varieties than the late one. The varieties Yangmai 23 and Huamai 1430 showed the best performance; their yields ranked first in both early and late sowing groups, and Gibberella and rust both occurred lightly on them.

Key Words: Sheyang County Jiangsu Province; Red-skinned wheat; Sowing date; Selection

(上接第6页)

Research Progress of the Metabolism of Reactive Oxygen Species and its Regulation Mechanisms in Wheat Under Low Temperature Stress

KE Yuan-yuan¹, CHEN Xiang¹, NI Qian-qian¹, ZHANG Le-le¹, LIU Lyu-zhou¹, XU Hui¹,
WEI Feng-zhen¹, LI Jin-cai^{1,2}

(1. College of Agriculture, Anhui Agricultural University / East China Crop Cultivation Scientific Observation Station of Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Hefei 230036, China; 2. Jiangsu Modern Crop Production Collaborative Innovation Center, Nanjing 210095, China)

Abstract: In the overall situation of global warming, low temperature stress is one of the main agrometeorological disasters preventing wheat from attaining stable and high yields and high grain quality. Low temperature stress leads to metabolic imbalance in reactive oxygen species (ROS) in cells. High concentration of ROS can cause the oxidative damage of proteins, membrane lipids, DNA, and other cell components, even leading to cell death. Thus, imbalanced ROS metabolism in cells inhibits the photosynthesis of plant leaves, floret development of panicle, and root physiology, ultimately leading to a decline in wheat yield. This paper systematically elucidates the production, function, and elimination of ROS. The effects of ROS on wheat growth and development under low temperature stress are summarized in the aspects of wheat leaf physiology, ear development, and root physiology. The future research in this field is also envisioned, so as to provide theoretical support for wheat production in China with respect to prevention and reduction of disasters, and improvement of wheat quality and production efficiency.

Key Words: Wheat; Low temperature; Reactive oxygen species