

小麦耐热性研究现状与展望(综述)^①

徐如强^② 孙其信 张树榛
(植物遗传育种系)

摘 要 高温胁迫是小麦高产稳产的一个重要限制因素,小麦耐热性的研究具有十分重要的理论与实践意义。本文对迄今有关的重要成果进行了阐述,包括:①高温对小麦生长发育、产量和品质的影响;②高温对小麦主要生理生化过程的影响;③小麦的耐热性表现;④耐热性遗传。最后还就此作了总结评述。

关键词 小麦; 高温胁迫; 耐热性

中图分类号 S512.1; S332.5

Current Status and Prospective on the Investigation of Heat Tolerance in Wheat

Xu Ruqiang Sun Qixin Zhang Shuzhen
(Dept. of Plant Genetics & Breeding)

Abstract High-temperature stress is a major constraint to higher and stable productivity of wheat, there is of great theoretical and practical significance in investigating heat tolerance in wheat. Achievements up to now that are related is elaborated, including:

① the impact of high-temperature on the growth and development, yield and grain quality, and ② on the physiological or biochemical processes; as well as ③ the performances of heat tolerance; and ④ the genetic control of heat tolerance. Additionally, comment and summary were conducted.

Key words wheat; high-temperature stress; heat-tolerance

小麦属于喜凉习性作物,在生长季节内(尤其生育后期)易受到异常高温天气造成的热胁迫影响,导致籽粒产量下降和品质变劣。我国的黄、淮、海河流域和新疆一带等小麦主产区灌浆期间经常出现干热风天气,此时气温高达 32℃ 以上,可使该区域小麦种植面积的三分之二发生危害,一般使小麦减产 10%~20%。在我国的北方和长江中下游冬麦区的小麦生产,也时常发生高温天气直接的明显影响,出现“高温逼熟”灾害^[1]。近年来,全球气候的日趋变暖已引起人们的普遍关注。我国气候变化对农业的影响及其对策课题组^[2]研究指出,在我国未来气候变暖的条件下,不但干热风等灾害性天气的出现将更加频繁,高温对小麦生产的直接危害也将变得明显和突出。因此,重视并了解小麦的热胁迫反应及其耐热性将具有十分重要的理论与实践意义。

收稿日期: 1996-09-12

①国家自然科学基金资助项目 39670462

②徐如强,北京圆明园西路 2 号中国农业大学(西校区),100094

1 热胁迫

温度是小麦完成其生长发育周期的主要生态环境因素之一,小麦在长期的演变进化过程中也逐渐形成要求一定的温度条件才能保证完成其发育过程。从生物学角度讲,小麦的不同生育阶段或生命活动过程均有一定的最低、最适和最高温度即三基点温度。一般认为最高温度即为保证完成其生育的最高临界温度。但就小麦生产而言,当环境温度高于小麦生育的最适温度要求时,就开始不利于其最终的干物质生产或者说导致其生产潜力降低,从此意义上可认为是对小麦生产构成了热胁迫。

1.1 高温对小麦生长发育、产量和籽粒品质的影响

较高的温度条件一般促进小麦的生长发育进程,导致生育期变短而使各性状的生长、分化和发育时间也相应减少,不利于这些性状的形成。在以色列利用对光周期效应迟钝的春小麦品种进行的研究结果^[3],小麦出苗至二棱期、二棱至开花期和开花至成熟期三个生育时期在冬季播种条件下的平均日均气温依次为 13.0, 11.8 和 16.2℃时,其平均持续天数依次为 37.0, 66.3 和 54.8 d;而在夏季播种条件下的平均日均气温依次为 25.1, 24.4 和 23.4℃时,其平均持续天数依次仅为 19.9, 19.8 和 35.1 d。从小麦不同时期的发育性状来讲,出苗至分蘖期较高的温度主要减少其分蘖数目^[4,5];拔节至开花期的高温则导致单株穗数^[6,7]、穗粒数或每穗小穗数^[4,6~12]和粒重^[9]等性状减少或降低,此外还使株高降低和总干物重下降^[6]以及开花日期提早^[8],最终可使产量明显下降。在此期用高于正常环境平均日均气温(约 15℃) 2~7℃的温度处理小麦品种“Yecora 70”,估计温度平均每升高 1℃约使籽粒产量下降 3%~4%^[6];小麦开花后至成熟期的植株形态已基本建成,此期的温度条件主要影响籽粒的发育及其品质性状,在开花后不久因高温的影响可导致籽粒败育、畸形以及籽粒变小^[13,14],而其后的灌浆成熟期高温能加快灌浆进程、缩短灌浆期而使粒重降低^[3,6,8,9,15~22]。在灌浆期平均日均气温 15.8~27.7℃范围内,温度每升高 1℃约使灌浆时间缩短 3.1 d 和单粒重下降 2.8 mg^[15]。高温对籽粒发育的影响一般也使其品质性状发生改变,因高温导致的粒重下降通常会伴随籽粒蛋白质相对含量的提高^[23~26],但高温能使籽粒醇溶蛋白合成数量增加而提高醇溶蛋白与麦谷蛋白含量之比,而使其面团强度、面包体积和评分等有关烘烤品质变劣^[26~29]。在灌浆期温度 15~30℃范围内,蛋白质与淀粉含量之比虽随温度升高而提高,但当温度接近 30℃时,二者的合成数量均会下降,只是淀粉要比蛋白质下降得多^[24]。可见,高温对小麦品质的影响也是不利的。

1.2 高温对小麦主要生理生化过程的影响

植株的外部形态表现高温损伤之前,其生理生化过程往往已受到明显的影响^[31~33]。一般而言,高温通过扰乱植株的正常生命活动而不利于其最终的干物质生产。

光合作用通常可能是植物遭受高温损伤的首要生理过程^[32]。高温对光合活动的主要效应通常是加速其衰老过程,这包括光合活动的受阻及其组成成分的降解等^[34,35]。对种植在 22/17℃(昼/夜)适温条件下的 10 个小麦品种,分别在营养生长期和生殖生长期用 32/27℃(昼/夜)高温处理 2 周,其结果分别使光合速率平均降低 32%和 11%、总生物产量平均降低 32%和 15%,最终致使粒重分别平均降低 20%和 23%,并发现光合速率的降低与产量减

少呈显著高度正相关^[36]。

在一定温度范围内植物呼吸作用随温度的提高而增加的速度一般大于其光合作用提高的速度^[37],从而不利于干物质的积累。小麦籽粒干物质在高温条件下因呼吸作用增强造成的损失占产量的损失可达25%^[16]。对夏播小麦幼苗(三叶期)的研究发现,34℃时叶片的光合速率与呼吸速率几乎相等^[38]。

高温可增强光合产物由营养器官向穗部的运输,使刚开始的灌浆速率表现短暂增加,但以后会因呼吸作用的增加而抵消上述作用^[16]。籽粒发育时期的高温在处理初期虽能提高N和P向籽粒的运输,但这一过程很快就会受阻而使籽粒总的养分含量降低^[19,24]。此外,高温能抑制细胞分裂素在根部的合成及其向茎叶的运输,并认为根部高温可能比大气高温对茎、叶和籽粒生长发育的影响更大,有可能是茎叶早衰的直接原因^[39]。事实上,根的许多作用包括养分和水分的吸收、代谢物的同化与合成及其运输对温度都比较敏感^[40]。

2 小麦耐热性表现

生产实践表明,不同小麦品种对高温的反应或者说耐热性存在差异。小麦的耐热性既表现在许多性状及植株个体构成的不同水平上,同时还随小麦生育时期的不同有所变化^[17,36,41]。

2.1 不同发育时期或性状的耐热性差异

据研究^[3,4,6,8,17,36],在小麦的整个生长发育过程中,从发育期的角度来讲,以穗发育期对高温最敏感,籽粒发育期次之,营养生长期最小;就发育性状而言,则表现为穗粒数对高温最敏感,粒重次之,单株穗数最小。但若根据高温造成的产量损失,以穗粒数影响最大,单株穗数次之,粒重最小^[3]。

2.2 不同生理生化过程的耐热性差异

植物光合作用过程的PSII很容易受高温损伤,而PSI的活性则比较稳定^[42]。对小麦品种“Newton”在开花后用一系列不同的高温条件下进行处理,发现籽粒灌浆速率比灌浆持续期的变化要小^[34]。另外,灌浆速率在15~25℃温度范围内随温度升高而增加,灌浆持续时间则表现缩短^[21]。由此可见,灌浆速率要比灌浆持续时间较耐高温。研究还发现,短暂的高温处理并不影响籽粒氮素的绝对含量,而其相对含量增加,说明籽粒淀粉比蛋白质的合成积累易受高温影响^[18]。

2.3 品种间的耐热性差异

在高温条件下对不同小麦品种进行对比研究,耐热品种一般表现具有较稳定的光合速率和光合持续时期^[36,43,44]、稳定的DNA合成能力^[45]和蛋白质活性^[46]、较高的细胞膜热稳定性^[47]以及能合成特异的热休克蛋白^[48,49]等。上述诸多因素使耐热品种在高温胁迫下能维持较高的产量水平或稳定性。根据细胞膜的热稳定性将供试品种分为耐热和不耐热两组,这两组在美国北部大平原的中、北部两个试点的产量无差异,但耐热组在南部试点较热的环境条件下比不耐热组的产量高出21%^[47]。

2.4 热锻炼作用

植物处于高温条件下一定时间(即热锻炼)后会发生各种生理生化变化,使之能更好地

忍耐以后出现的高温胁迫^[32]。据研究^[50],在 20/15℃(昼/夜)温度条件下生长的小麦叶片,其 30 min 高温处理的致死温度大致为 45℃,而在 40/25℃下热锻炼 9 d 后其致死温度超过 52℃,说明热锻炼有助于提高小麦的抗热能力,这对在自然变温环境下生存的小麦品种而言有十分重要的生物学意义。热锻炼可提高细胞膜^[51,52]、酶活性^[53]和线粒体电子传递^[54]的稳定性,并能通过改变叶绿体中类囊体的超微结构而增加其可溶性基质化合物的稳定性^[42],从而改善有机体的耐热性。研究同时表明,不同小麦品种对热锻炼作用的反应也有差异。据研究,热锻炼可使耐热品种的细胞膜脂肪酸的饱和度比热敏感品种显著增加^[55]。从 80 年代以来对植物热休克(HS)反应的大量研究已证实,热休克诱导的热休克蛋白(HSPs)的合成与植物耐热性的获得有平行关系,而热锻炼则是热休克蛋白产生的条件。最近的研究已证实,耐热与热敏感小麦品种的 HSPs 表达存在明显的差异,例如耐热品种“Mustang”比热敏感品种“Sturdy”能多合成一些分子量 15~18 kD 和 33~40 kD 的特异 HSPs^[48,49,56]。

3 小麦耐热性遗传

小麦的耐热性存在遗传变异^[41,57],有关其遗传研究也正在取得进展。最近,先后采用不同的耐热性测定方法或指标对普通小麦耐热性的配合力进行了研究,均发现该性状存在显著或极显著的一般配合力效应(GCA)、特殊配合力效应(SCA)和反交效应(R),并指出显著的反交效应是由于质核互作和(或)母体影响^[58~60]。这些结果说明耐热性的遗传控制是比较复杂的,该性状的遗传既受加性效应基因和非加性效应基因控制,反交效应也起十分重要的作用,从而提示人们今后对耐热性状改良的亲本组配过程中应注意父母本的选择。对 60 个普通小麦正、反交组合的分析结果表明,耐热性具有较高的杂种优势,通过杂种优势利用途径改良这一复杂性状可能是快速有效的途径^[60]。此外,本文作者还利用 20 种异源细胞质对 5 个普通小麦核亲本品种的 46 个同核异质系研究发现,异源种属细胞质对普通小麦的耐热性不但有显著影响,像高大山羊草、柱穗山羊草和栽培二粒小麦的细胞质等可明显改善核亲本的耐热性,这对未来充分利用种质资源用于小麦的遗传改良具有重要意义^[60]。

细胞膜热稳定性能较好地反映小麦的耐热性,属于数量遗传性状^[61]。孙其信等首次利用膜热稳定测定法对四倍体硬粒小麦的耐热性基因进行了染色体定位研究,发现品种 Langdon 的耐热性与染色体 3A,4A,5A,3B 和 4B 有关^[62]。对六倍体普通小麦品种“Hope”的研究则表明,其耐热性基因主要存在于部分同源群 2 和 3 的染色体上^[63]。近年来,由于越来越多的证据表明热休克蛋白(HSPs)在小麦耐热性表现中起重要作用,小麦品种“中国春”控制 HSPs 的基因多存在于部分同源群 3,4 和 7 的染色体上^[64]。从上述研究看,部分同源群 3 的染色体似与小麦的耐热性有很大关系。

4 问题与展望

小麦的生长发育过程一般是伴随气温的逐渐升高而完成的,从而因高温引起的产量损失很容易被人们忽视。若高温导致小麦生产出现明显危害(例如高温逼熟),则已通常造成了小麦严重减产。小麦开花后获得最大粒重的适宜温度(此处指开花后的平均温度)大约为

15℃^[21,22],从此意义上看小麦生产中的热胁迫影响可能是经常性的。值得一提的是,对我国北方小麦的“午睡”现象进行研究指出,午间高温是引起“午睡”现象的重要起因之一,并估计因“午睡”可使小麦的生物学产量损失达30%以上^[65,66]。因此,在我国小麦主产区“春末夏初气温高”的气候特点条件下^[26],有必要充分重视热胁迫对我国小麦高产和稳产构成的限制性危害。

小麦的耐热性是一复杂生物学性状,对某一具体品种耐热性的认识既受评价指标或性状、生育时期以及高温处理时间等综合因素的影响,温度与其他环境因子例如光、水或湿度等的互作也对研究结果有很大影响。因此,深入了解小麦的耐热性尚需做大量而艰苦的工作。首先,探讨可靠而简便的耐热性鉴定方法是深入开展耐热性研究及其遗传改良的先决条件。利用直接鉴定方法^[3,67,68~70]观测的结果比较客观,但一般难以排除其他环境因子的干扰及对基因型差异的影响(田间鉴定),或需昂贵的鉴定设备而不能对大批材料同时进行鉴定(模拟田间鉴定);而间接鉴定方法^[59,71,72]则相反。因此,目前建立一套包括直接和间接鉴定方法在内的可靠易行的鉴定技术体系是必要的。作者目前已进行了积极探讨并取得了初步进展^[60]。其次,进一步深入开展耐热性作用机制研究将有助于指导今后有效地进行耐热性遗传改良,还将有助于探索和改良耐热性鉴定方法。目前这方面已从生理生化角度进行了许多探讨而提供了宝贵资料,从而为耐热性育种实践奠定了一定基础。但许多试验使用突然的休克或离体组织等手段进行研究,这与自然条件下绝大多数情况对整株有机体的渐进高温影响是有差异的,也不便于直接考察耐热性作用过程与产量形成的关系。因此,结合育种和生产实践对这方面进行探讨将有十分重要的意义。第三,随着耐热性鉴定技术的不断发展完善,促使人们加快了解耐热性的遗传规律以便为开展耐热性改良提供指导。至今这方面的研究仅是初步的、也有一定的局限性,但其成果对今后的研究具有积极的指导意义。

参 考 文 献

- 1 金善宝主编. 中国小麦品种及其系谱. 北京:农业出版社,1983
- 2 气候变化对农业的影响及其对策课题组. 气候变化对农业的影响及其对策. 北京大学出版社,1993
- 3 Shpiler L, Blum A. Differential reaction of wheat cultivars to hot environments. *Euphytica*,1986,35: 483~492
- 4 Warrington I J, et al. Temperature effects at three development stages on the yield of the wheat ear. *Aust J Agri Res*, 1977, 28: 11~27
- 5 Kanani P K, Jadon B S. Variability for high temperature tolerance in bread wheat. *Indian J Agric Sci*, 1985, 55:63~66
- 6 Fischer R A, Maurer O R. Crop temperature modification and yield potential in a dwarf spring wheat. *Crop Sci*, 1976, 16:855~859
- 7 He Zhonghu, Rajaram S. Differential responses of bread wheat characters to high temperature. *Euphytica*,1994,72:197~203
- 8 Johnson R C, Kanemasu E T. Yield and development of winter wheat at elevated temperatures. *Agro J*, 1983, 75:561~565
- 9 Smika D E, Shawcroft R W. Preliminary study using a wind tunnel to determine the effect of hot wind

- on a wheat crop. *Field Crops Research*, 1980, 3: 129~135
- 10 Rahman M S, Wilson J H. Determination of spikelet number in wheat: II. Effect of varying temperature on ear development. *Aust J Agric Res*, 1978, 29: 459~467
 - 11 Friend D J C. Ear length and spikelet number of wheat grown at different temperatures and light intensities. *Can J Bot*, 1965, 43: 345~353
 - 12 Frank A B, Bauer A. Effects of air temperature and water stress on apex development in spring wheat. *Crop Sci*, 1987, 27: 113~116
 - 13 Tashiro J, Wardlaw I F. The response to high temperature shock and humidity changes prior to and during the early stages of grain development in wheat. *Aust J Pl Physiol*, 1990, 17: 551~561
 - 14 Hashikawa K. Studies on the ripening of wheat: VI. The influence of temperature on endosperm formation. *Proc Crop Sci Soc Japan*, 1962, 30: 228~231
 - 15 Wiegand C L, Cuellar J A. Duration of grain filling and kernel weight of wheat as affected by temperature. *Crop Sci*, 1981, 21: 95~101
 - 16 Wardlaw I F, et al. Factors limiting the rate of dry matter accumulation in the grain of wheat grown at high temperatures. *Aust J Pl Physiol*, 1980, 7: 387~400
 - 17 Wardlaw I F, et al. The tolerance of wheat to high temperatures during reproductive growth: I. Survey procedures and general response patterns; I. Grain development. *Aust J Agric Res*, 1989, 40: 1~24
 - 18 Bhullar S S, Jenner C F. Differential responses to high temperature of starch and nitrogen accumulation in the grain of four cultivars of wheat. *Aust J Pl Physiol*, 1985, 12: 363~375
 - 19 Ford M A, et al. Effects of variation in ear temperature on growth and yield of spring wheat. *Ann Appl Biol*, 1976, 82: 317~333
 - 20 Dawson I A, Wardlaw I F. The tolerance of wheat to high temperatures during reproductive growth: II. Booting to anthesis. *Aust J Agric Res*, 1989, 40: 965~980
 - 21 Spiertz J H J. Grain growth and distribution of dry matter in the wheat plants as influenced by temperature, light energy and ear size. *Neth J Agric Sci*, 1974, 22: 207~220
 - 22 Chowdhury S I, Wardlaw I F. The effect of temperature on kernel development in cereals. *Aust J Agric Res*, 1978, 29: 205~223
 - 23 Campbell C A, et al. Effect of nitrogen, temperature, growth stage, and duration of moisture stress on yield components and protein content of Manitou spring wheat. *Can J Pl Sci*, 1981, 61: 549~563
 - 24 Solfield I, et al. Factors influencing the rate and duration of grain filling in wheat. *Aust J Pl Physiol*, 1977, 4: 785~797
 - 25 Kolderup F. Effects of temperature, photoperiod, and light quantity on protein production in wheat grains. *J Sci Food and Agric*, 1975, 26: 583~592
 - 26 金善宝主编. 小麦生态理论与应用. 杭州: 浙江科技出版社, 1992
 - 27 Blumenthal C S, et al. Seasonal changes in wheat-grain quality associated with high temperatures during grain filling. *Aust J Agric Res*, 1991, 42: 21~30
 - 28 Blumenthal C S, et al. Growth environment and wheat quality: the effect of heat stress on dough properties and gluten proteins. *J of Cereal Sci*, 1993, 18: 3~21
 - 29 Randall P J, Moss H J. Some effects of temperature regime during grain filling on wheat quality. *Aust J Agric Res*, 1990, 41: 603~617
 - 30 Finney K F, Fryer H C. Effect on loaf volume of temperature during the fruiting period of wheat.

- Agron J. 1958,50:28~34
- 31 Alexandrov V Y, Cytophysiological and cytoecological investigations of heat resistance of plant cells toward the action of high and low temperature. *Quart Rev Biol*, 1964,39:35~77
- 32 Levitt J. Response of plants to environmental stresses. New York: Academic Press, 1980
- 33 McWilliams J R. Adaptaion of plants to water and high temperature stress; summary and synthesis, adaptation to high temperature stress. In: Turner J C, Kramer P J eds. *Adaptation of plants to water and high temperature stress*. New York: John Wiley and Sons Inc. , 1980,444~447
- 34 Al-khatib K, Paulsen G M. Mode of high temperature injury to wheat during grain development. *Pl Physiol*, 1984, 61:363~368
- 35 Harding S A, et al. Photosynthetic decline from high temperature stress during maturation of wheat: I. Interaction with senescence processes; II. interaction with source and sink processes. *Pl Physiol*, 1990,92: 648~658
- 36 Al-khatib K, Paulsen G M. Photosynthesis and productivity during high temperature stress of wheat genotypes from major world regions. *Crop Sci*, 1990,30: 1127~1132
- 37 潘瑞炽,董愚得编. 植物生理学(下册). 北京:人民教育出版社,1979
- 38 苏德荫等. 高温对夏播小麦幼苗的生理障碍. *山西农业科学*,1983,(5): 8~9
- 39 Kuroyanagi T, Paulsen G M. Mediation of high-temperature injury by roots and shoots during reproduction growth of wheat. *Plant Cell Environ*,1988, 11: 517~523
- 40 Nielsen K F. Roots and root temperatures. In:Carson E W ed. *The plant root and its environment*. Charlottesville: Univ Press of Virginia,1974
- 41 Rawson H M. High-temperature-tolerant wheat; a description of variation and a search for some limitations to productivity. *Field Crop Res*, 1986,14: 197~212
- 42 Santarius K A. Sites of heat sensitivity in chloroplasts and differential in activation of cyclic and non-cyclic photophosphorylation by heating. *J Therm Biol*, 1975, 1:101~107
- 43 Mashiringwani N A, Schweppenhauser M A. Phenotypic characters associated with yield adaptation of wheat to a range of temperature condition. *Field Crop Res*, 1992,29:69~77
- 44 Sayed O H, et al. Photosynthetic responses of different varieties of wheat to high temperature: I. Effect of growth temperature on development and photosynthetic performance; II. Effect of heat stress on photosynthetic electron transport. *J of Experimental Botany*, 1989,40(2) :625~638
- 45 Das P K. Developmental stability and thermosensitivity of different varieties of wheat. *Nucleus*, 1973, XVI :175~179
- 46 勃列日涅夫主编. 董玉琛等译. 世界小麦. 北京:农业出版社, 1982
- 47 Shanahan J F, et al. Membrane thermostability and heat tolerance of spring wheat. *Crop Sci*, 1990, 30(2): 247~251
- 48 Zivy M. Genetic variability for heat shock proteins in common wheat. *Theor Appl Genet*, 1987,74: 209~213
- 49 Krishan M et al. Heat shock protein synthesis and thermal tolerance in wheat. *Pl Physiol*, 1989,9: 140~145
- 50 邹琦. 小麦高温伤害与高温适应. *植物学报*,1988,30(4): 388~395
- 51 马永战,邹琦等. 高温锻炼与解除对冬小麦叶片细胞膜热稳定性的影响. *山东农业大学学报*,1988, 19(2): 55~58
- 52 周人纲等. 高温锻炼对小麦细胞膜热稳定性的影响. *华北农学报*,1993,8(3):33~37

- 53 Shcherbakova A M, et al. Electrophoretic patterns and thermostability of some proteins from heat-hardened wheat. *J Therm Biol*, 1982,7:111~115
- 54 Lin T Y, Markhart A H. Temperature effects on mitochondria respiration in *Phaseolus acutifolius* and *Phaseolus vulgaris*. *Pl Physiol*, 1990,94:54~58
- 55 杨景峰,程炳高等. 高温低湿对小麦膜脂脂肪酸组分的影响. *植物学报*, 1984, 26(4): 386~391
- 56 Weng J, Nguyen H T. Differences in the heat-shock response between thermotolerant and thermosusceptible cultivars of hexaploid wheat. *Theor Appl Genet*, 1992, 84:941~946
- 57 Sisodia N S, et al. Variability for high temperatures tolerance in wheat. In: Ramanujam S Editor. *Proceedings of the fifth international wheat genetics symposium*. New Delhi, 1978,216~224
- 58 Porter D R, Nguyen H T. Genetic control of acquired high temperature tolerance in winter wheat. *Euphytica*, 1995,83:153~157
- 59 Moffatt J M, et al. Wheat high temperature tolerance during reproductive growth: I. Evaluation by chlorophyll fluorescence; II. Genetic analysis of chlorophyll fluorescence. *Crop Sci*, 1990,30:881~889
- 60 徐如强. 小麦耐热性研究. 北京农业大学博士学位论文, 1995
- 61 Blum A. *Plant breeding for stress environments*. Florida: CRC Press, 1988, 79~98
- 62 Sun Q X, Quick J S. Chromosomal location of genes for heat tolerance in tetraploid wheat. *Cereal Research Communications*, 1991,19(4): 431~437
- 63 徐如强,孙其信,张树榛. 普通小麦品种 Hope 细胞膜热稳定性基因的染色体定位. *遗传*, 1996,18(4): 1~3
- 64 Porter D R, et al. Chromosomal location of genes controlling heat shock proteins in hexaploid wheat. *Theor Appl Genet*, 1989, 78:873~878
- 65 韩风山等. 小麦午睡原因的研究: I. 大田生态因子与午睡的关系. *作物学报*, 1984, 10(2): 137~143
- 66 韩风山等. 小麦午睡原因的研究: II. 形成小麦午睡生态生理因素作用的综合分析. *作物学报*, 1988, 14(4): 296~302
- 67 Midmore D J, et al. Wheat in tropical environments: I. Phasic development and spike size. *Field Crop Res*, 1982, 5:185~200
- 68 Midmore D J, et al. Field wheat in tropical environments: II. Crop growth and grain yield. *Field Crops Res*, 1984,8:207~227
- 69 Brucker P L, Froberg R C. Stress tolerance and adaptation in spring wheat. *Crop Sci*, 1987, 27: 31~36
- 70 Ehdaie B, et al. Differential responses of landrace and improved spring wheat genotypes to stress environments. *Crop Sci*, 1988, 28:838~842
- 71 Chen H H, et al. Adaptability of crop plants to temperature stress. *Crop Sci*, 1982,22:719~725
- 72 Saadalla M M, et al. Heat tolerance in winter wheat: I. Hardening and genetic effects on membrane thermostability; II. Membrane thermostability and field performance. *Crop Sci*, 1990,30:1243~1251