

# 全生育期增温对济麦 229 生长发育、旗叶和产量的影响

黄金鑫<sup>1,2</sup>, 刘百川<sup>1,2</sup>, 展晓孟<sup>1,2</sup>, 张玉梅<sup>1</sup>, 郭雷<sup>2</sup>, 李丹萍<sup>2</sup>,  
刘秀坤<sup>2</sup>, 刘建军<sup>2</sup>, 李豪圣<sup>2</sup>, 赵振东<sup>2</sup>, 高欣<sup>2</sup>, 曹新有<sup>2</sup>

(1. 青岛农业大学农学院, 山东青岛 266109; 2. 山东省农业科学院作物研究所/山东省农业科学院/小麦玉米国家工程研究中心/小麦育种全国重点实验室/农业农村部黄淮北部小麦生物学与遗传育种重点实验室/山东省小麦技术创新中心, 山东济南 250100)

**摘要:**为探究气候变暖对强筋优质小麦生长发育和产量的影响及机理,以强筋优质小麦济麦 229 为试验材料,以田间自然温度生长的小麦为对照,研究了全生育期增温对济麦 229 生长发育、旗叶衰老特性和产量的影响。结果表明,与对照相比较,全生育期增温使济麦 229 营养生长阶段的分蘖数、株高、倒一叶面积、叶绿素含量和地上部干物质积累量显著增加,加快了花后旗叶面积和叶绿素含量的降低速度,减少干物质向穗部转运量;增温对济麦 229 孕穗期和开花期旗叶 SOD、POD 和 CAT 活性影响较小,旗叶中 MDA 和脯氨酸含量较低,但花后旗叶 SOD 活性显著增加,POD 和 CAT 活性不同程度降低,导致 MDA、脯氨酸含量和相对电导率增加;增温使济麦 229 的穗数和千粒重分别降低了 20.3% 和 10.0%,产量减少了 24.1%,对穗粒数的影响不显著。综上,全生育期增温可促进济麦 229 的营养生长,不利于生殖生长阶段小麦旗叶的光合作用和抗氧化作用,导致旗叶加速衰老和产量降低。

**关键词:** 小麦;全生育期增温;分蘖;旗叶抗氧化;产量

中图分类号:S512.1;S311

文献标识码:A

文章编号:1009-1041(2025)01-0063-10

## Effects of Warming during the Whole Growth Period on Growth and Development, Flag Leaf and Yield of Jimai 229

HUANG Jinxin<sup>1,2</sup>, LIU Baichuan<sup>1,2</sup>, ZHAN Xiaomeng<sup>1,2</sup>, ZHANG Yumei<sup>1</sup>, GUO Lei<sup>2</sup>, LI Danping<sup>2</sup>,  
LIU Xiukun<sup>2</sup>, LIU Jianjun<sup>2</sup>, LI Haosheng<sup>2</sup>, ZHAO Zhendong<sup>2</sup>, GAO Xin<sup>2</sup>, CAO Xinyou<sup>2</sup>

(1. College of Agronomy, Qingdao Agricultural University, Qingdao, Shandong 266109, China; 2. Crop Research Institute, Shandong Academy of Agricultural Sciences/Shandong Academy of Agricultural Sciences/National Engineering Research Center of Wheat and Maize/State Key Laboratory of Wheat Breeding/Key Laboratory of Wheat Biology and Genetic Improvement in North Yellow & Huai River Valley/Shandong Provincial Technology Innovation Center for Wheat, Jinan, Shandong 250100, China)

**Abstract:** In order to explore the effects and mechanism of climate warming on the growth and yield of strong-gluten and high-quality wheat variety, Jimai 229 was used as the experimental material, and the effects of whole-growth warming on the growth and development, flag leaf senescence characteristics, and yield of Jimai 229 were investigated with the wheat grown at natural temperature in the field as control. The results showed that warming during the whole growth period increased the number of tillers, plant height, leaf area of the top leaf, SPAD value and above ground dry matter accumulation of Jimai 229 during the vegetative growth stage. However, it accelerated the decrease rate of leaf area and SPAD value of flag leaves after anthesis, and reduced dry matter translocation to spike. Warming had little effect on SOD, POD and CAT activities of flag leaves of Jimai 229 at the booting stage and

收稿日期:2024-02-10 修回日期:2024-03-13

基金项目:国家重点研发计划项目(2022YFD1200200);山东省泰山学者工程项目(tsqnz20221161, tspd20221108, tstp20240843);  
国家小麦产业技术体系专项(CARS-03-06);济南市“新高校 20 条”资助项目(202228067);山东省农业科学院农业科技  
创新工程项目(CXGC2024F01, GXGC2024E02)

第一作者 E-mail:19983828480@163.com(黄金鑫)

通讯作者 E-mail:caoxinyou@126.com(曹新有);bestgaoxin@126.com(高欣)

anthesis stages, and MDA content and Pro content in flag leaves were at low level, which resulted in significant increase in the SOD activity of flag leaves, and reduced the POD and CAT activities to different degrees after anthesis, leading to the increase in MDA and Pro contents and the relative electrolytic leakage. Warming reduced the number of spikes and the thousand-grain weight of Jimai 229 by 20.3% and 10.0%, and the yield by 24.1%, with insignificant effect on the number of grains per spike. In conclusion, warming during the whole growth period can promote the vegetative growth of Jimai 229, which is not conducive to the photosynthesis and antioxidant action of wheat flag leaves during the reproductive growth stage, leading to accelerated senescence of the flag leaves and lower yield.

**Keywords:** Wheat; Whole growth period warming; Tiller; Antioxidant of flag leaves; Yield

据报道,到 21 世纪后期,较 20 世纪全球升温可能达到 1.4~4.4 °C<sup>[1]</sup>。小麦作为世界三大粮食作物之一,为全球 40% 的人口提供了约 20% 的蛋白质和能量<sup>[2]</sup>;其产量对世界粮食安全和经济发展有重要作用<sup>[3-4]</sup>。在全球气候变暖背景下,保持小麦高产稳产对全球粮食安全具有十分重要的战略意义。

气候变暖会对小麦的物候期、生长发育和产量产生影响。研究发现,在长三角平原地区,冬小麦冠层温度升高 1.5 °C,小麦的开花期显著提前,整个生育期缩短 10 d,产量增加 16.3%<sup>[5]</sup>;对小麦整个生育期进行夜间增温处理后,小麦的株高、穗数和总生物量增加,产量增加 20.0%<sup>[6]</sup>;冬季或春季夜间增温处理的小麦旗叶具有较高的光合和活性氧清除能力,旗叶的膜脂过氧化程度减轻,植株耐受性提高,促进了产量的形成<sup>[7]</sup>。也有研究发现,花后增温后冬小麦物候期提前,灌浆期缩短,无效分蘖显著增加,小穗数、穗粒数、千粒重和产量显著降低<sup>[8-11]</sup>;使春小麦旗叶的光合参数、叶绿素含量和抗氧化酶活性显著降低<sup>[12]</sup>;碳水化合物的合成与转运速率下降,导致产量显著降低<sup>[13]</sup>。可见,增温时期对小麦的生长发育和产量的影响不一致。

研究发现,花后高温会产生过量的活性氧(ROS),使叶绿体受到氧化损伤、类囊体膜被破坏、膜相关电子载体和酶的活性被抑制<sup>[14-15]</sup>,质膜完整性丧失及细胞稳态被干扰<sup>[16]</sup>,进而触发程序性细胞死亡,导致植株提前衰老,最终使旗叶面积和叶绿素含量降低<sup>[17-19]</sup>。随着高温胁迫时间的增加,小麦旗叶净光合速率显著降低,超氧化物歧化酶(SOD)活性逐渐上升,而过氧化物酶(POD)和过氧化氢酶(CAT)活性逐渐降低<sup>[20]</sup>。灌浆期小麦旗叶功能对其产量形成尤为重要。因此,研

究小麦旗叶生理代谢过程对增温的响应具有重要意义。

前人有关气温升高对小麦生长发育和产量影响的研究多为某个阶段升温,全生育期增温对小麦不同时期的生长发育、旗叶生理特性和产量的影响鲜有报道。本试验以强筋优质小麦品种济麦 229 为材料,研究全生育期增温对其分蘖、株高、干物质的积累与分配、旗叶生理特性和产量的影响,以期为气候变暖下强筋优质小麦保持高产稳产提供理论依据及实践参考。

## 1 材料与方法

### 1.1 试验地概况

试验于 2022 年 10 月—2023 年 6 月在山东省农业科学院济南试验基地(36°42'N,117°12'E)进行。种植模式为冬小麦和夏玉米轮作,土壤类型为棕壤土,播种前 0~20 cm 耕层土壤全氮含量为 135.2 mg·kg<sup>-1</sup>,全磷含量为 209.3 mg·kg<sup>-1</sup>,全钾含量为 25.9 mg·kg<sup>-1</sup>,土壤容量为 1.13 g·cm<sup>-3</sup>。

### 1.2 试验设计

试验材料为强筋优质小麦品种济麦 229,由山东省农业科学院作物研究所小麦育种国家重点实验室提供。试验设对照(CK)和全生育期增温(HT)处理,交叉排列(图 1),重复 3 次。采用带有可拆卸高透性聚氯乙烯膜和铝箔反射膜的装置(长 4 m,宽 1.5 m,高 2 m)为小麦进行全生育期增温。透明聚氯乙烯膜的厚度为 0.1 mm,其透光率能达到 85% 左右。考虑到膜透光率会随着时间的增长逐渐降低,每个月初对聚氯乙烯膜进行更换。指定人员在日出时将铝膜卷起进行白天增温,在日落时将铝膜铺开进行夜间增温。为保护全生育期增温装置以及试验地接收的降水量一

致,雨雪天停止覆膜增温。全生育期增温处理期间,将远程温湿度采集仪(S21A-0300,徐州法拉电子科技有限责任公司)悬挂于小麦植株顶端 10 cm 处,远程温湿度采集仪每 30 min 自动记录并

上传小麦的冠层温度。小麦于 2022 年 10 月 15 日播种,小区面积为  $6 \text{ m}^2$  ( $1.5 \text{ m} \times 4.0 \text{ m}$ ),播量为  $266.7 \text{ kg} \cdot \text{hm}^{-2}$ ,行距为 25 cm。施肥和管理同当地大田。

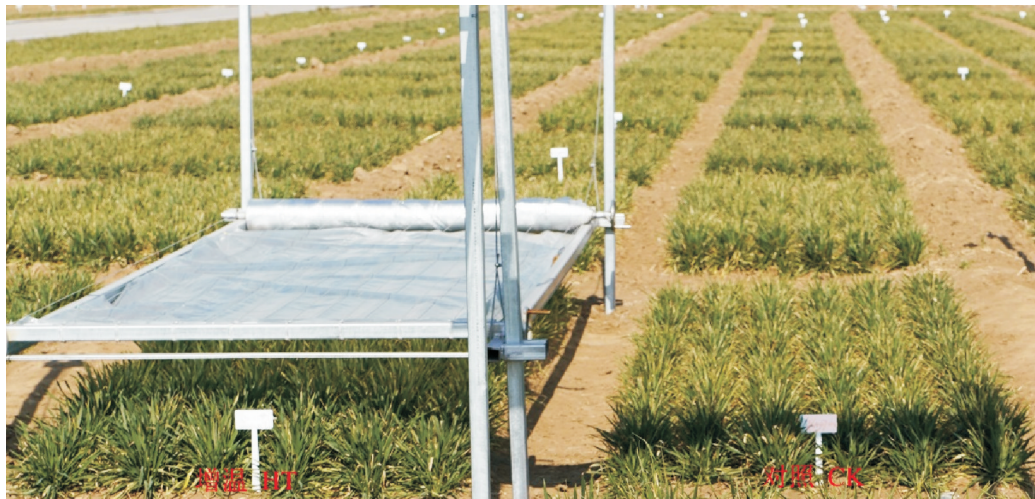


图 1 全生育期增温处理示意图

Fig. 1 Schematic diagram of warming device during the whole growth period

### 1.3 测定项目与方法

#### 1.3.1 分蘖数和株高测定

在越冬期、返青期、拔节期、开花期和成熟期每个小区选取 10 株小麦,测定分蘖数和株高,并在开花期测定有效分蘖数和无效分蘖数。

#### 1.3.2 倒一叶面积测定

在返青期、孕穗期、开花期和成熟期每个小区取 10 片倒一叶,测定其最大长度和宽度,计算叶面积( $0.83 \times \text{叶长} \times \text{叶宽}$ )。

#### 1.3.3 旗叶生理指标测定

##### (1) 叶绿素含量测定

在开花期,每个小区选取 10 片旗叶进行标记,每隔 5 d 使用便携式叶绿素测定仪(CL-01, Hansatech, 英国)进行叶绿素含量(SPAD 值)测定。

##### (2) 抗氧化酶活性测定

在孕穗期、开花期、灌浆期和成熟期,每个小区取 0.1 g 旗叶(叶片中间部分),使用 SOD、POD 和 CAT 活性检测试剂盒(北京索莱宝科技有限公司)测定旗叶 SOD、POD 和 CAT 活性。重复 3 次。

##### (3) 丙二醛(MDA)含量、脯氨酸(Pro)含量和相对电导率测定

在孕穗期、开花期、灌浆期和成熟期,每个小区取 0.1 g 旗叶(叶片中间部分),使用试剂盒(北京索莱宝科技有限公司)测定 MDA 含量和 Pro

含量。花后每隔 5 d 取样,共 5 次,参照李合生<sup>[21]</sup>的方法测定旗叶相对电导率。重复 3 次。

#### 1.3.4 地上部干物质积累量测定

在越冬期、返青期、拔节期、开花期和成熟期,每个小区取 10 株小麦,在开花期和成熟期将小麦植株分为茎、叶和穗三个部分,放置烘箱中  $105 \text{ }^\circ\text{C}$  杀青 30 min,  $80 \text{ }^\circ\text{C}$  烘干至恒重,计算地上部干物质积累量。

#### 1.3.5 花后千粒重和灌浆速率动态测定

花后每隔 5 d(遇雨天提前或延后 1 d),每个小区随机取 10 个穗,  $105 \text{ }^\circ\text{C}$  杀青 30 min,  $80 \text{ }^\circ\text{C}$  烘干至恒重,剥下籽粒称重,计算千粒重和灌浆速率(每 5 d 千粒重差除以灌浆天数)。

#### 1.3.6 不同穗位粒数和平均粒重测定

在成熟期,每个小区随机取 10 个主穗,从穗底向上编号,测定不同小穗位置的粒数和平均粒重。

#### 1.3.7 产量及其构成因素测定

在成熟期,每个小区随机选取 15 个穗,测定小穗数、可育小穗数、不育小穗数和穗粒数;随机选取 0.5 m 行长的小麦,测定穗数;按小区收获计产,测定千粒重和容重。

### 1.4 数据处理

使用 Excel 2016 对数据进行分析,用 SPSS Statistics 26 进行 ANOVA 和显著性(LSD)检验,用 Origin 2021 绘制图表。

## 2 结果与分析

### 2.1 增温对济麦 229 冠层温度的效应

与 CK 相比, HT 处理显著提高了小麦全生育期的冠层温度, 平均增温 0~2 °C, 不同月份增温效果不同, 10、11、12、1、2、3、4、5 月份分别平均

增温 0.79、0.87、0.59、0.34、0.62、0.74、1.07、1.14 °C。CK 总积温为 2 130.62 °C, HT 处理总积温为 2 306.25 °C, 差值为 175.63 °C, 平均每天增温 0.73 °C (图 2)。在济麦 229 的整个生育时期内, 该增温效果基本满足试验预期目的, 可以按设计继续进一步研究。

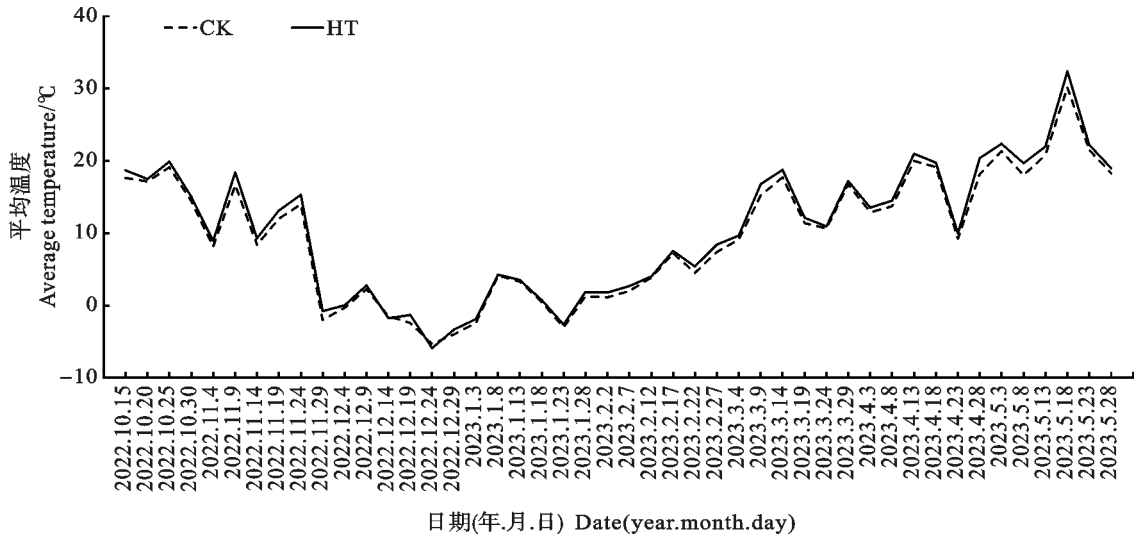


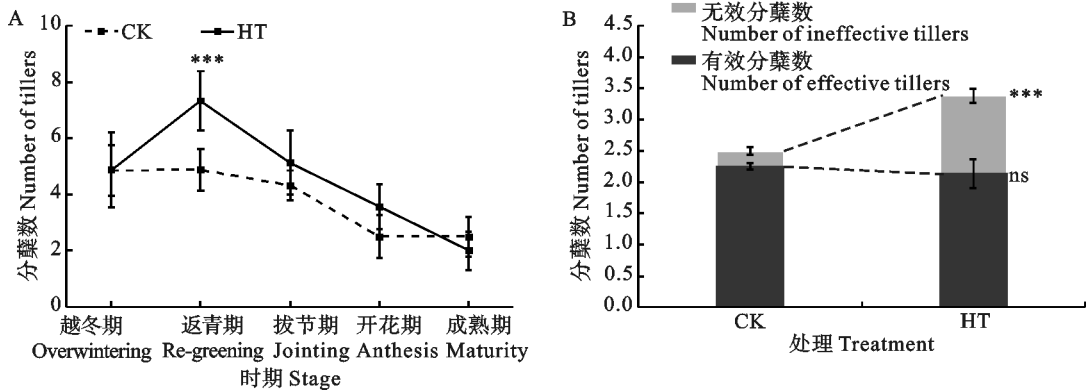
图 2 试验期间小麦冠层温度

Fig. 2 Canopy temperature of wheat during the test period

### 2.2 增温对济麦 229 不同时期分蘖数及开花期有效分蘖的影响

随生育期推移, CK 下济麦 229 的分蘖数从越冬期逐渐减少, 到开花期趋于稳定, 而 HT 处理的分蘖数先升后降, 返青期最大。返青期, HT 处理的分蘖数较 CK 增加 51.0%, 差异达到极显

著水平; 越冬期、拔节期、开花期和成熟期, CK 与 HT 处理间的分蘖数差异不显著 (图 3A)。与 CK 相比, HT 处理的无效分蘖数显著增加, 增幅 400.0%, 二者间有效分蘖数差异不显著 (图 3B)。这表明, 增温可形成较多无效分蘖, 可能会消耗植株过多养分, 不利于产量形成。



\*\*\* :  $P < 0.001$ ; ns:  $P > 0.05$ . 下同。The same below.

图 3 济麦 229 的分蘖数动态(A)及开花期分蘖数(B)

Fig. 3 Dynamic of tiller number(A) and number of tiller at anthesis(B) of Jimai 229

### 2.3 增温对济麦 229 不同时期株高的影响

越冬期、返青期和拔节期, HT 处理下济麦 229 的株高较 CK 极显著增加, 增幅为 144.2%、

31.1%和 23.0%; 开花期二者间差异不显著; 成熟期, HT 处理较 CK 显著增加, 增幅 6.5% (图 4)。这说明增温有利于济麦 229 营养生长阶段和

成熟期的株高增加。

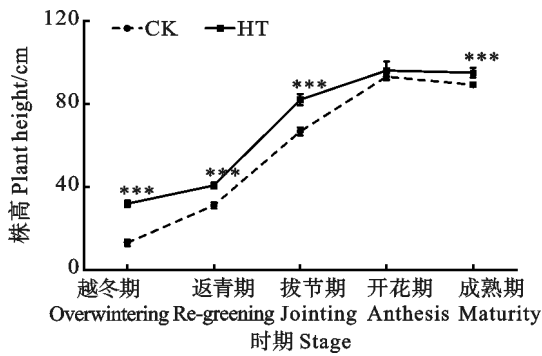
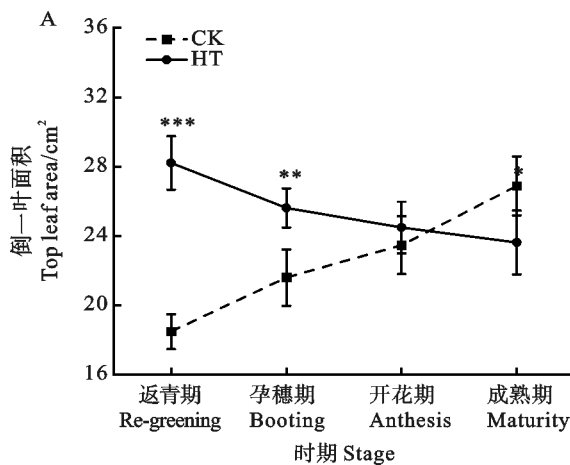


图 4 济麦 229 的株高动态

Fig. 4 Dynamic of plant height of Jimai 229



\*\* :  $P < 0.01$ ; \*\*\* :  $P < 0.001$ .

图 5 济麦 229 倒一叶面积(A)与花后旗叶叶绿素含量(B)的动态

Fig. 5 Dynamic of top leaf area(A) and SAPD value of flag leaf after anthesis(B) of Jimai 229

### 2.5 增温对济麦 229 不同时期旗叶抗氧化酶活性和膜脂质氧化程度的影响

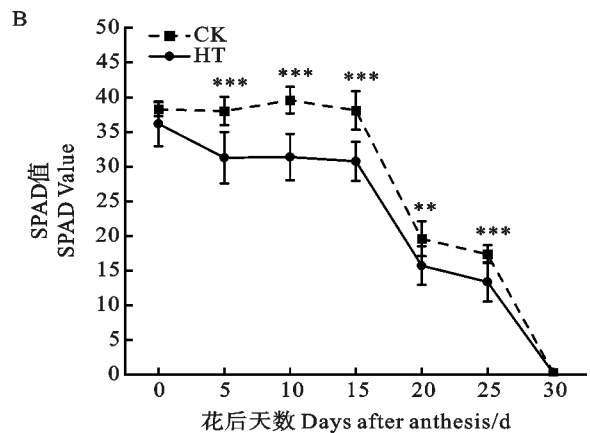
随着生育进程的推移,济麦 229 旗叶 SOD 活性先升后降,灌浆期最大(图 6A)。与 CK 相比,HT 处理的旗叶 SOD 活性在开花期显著降低,降幅 38.6%;在成熟期显著增加,增幅 24.7%;在孕穗期和灌浆期,二者间差异不显著。

CK 下济麦 229 旗叶 POD 活性先升后降,灌浆期最大;HT 处理的旗叶 POD 活性呈降一升一降趋势,孕穗期最大(图 6B)。与 CK 相比,HT 处理的旗叶 POD 活性在孕穗期差异不显著,在开花期、灌浆期和成熟期均显著降低,降幅分别为 27.5%、38.2%和 25.3%。

CK 下济麦 229 孕穗期至灌浆期旗叶 CAT 活性较为稳定,在成熟期降至最低;HT 处理的旗叶 CAT 活性先上升后下降,灌浆期最大(图 6C)。与 CK 相比,HT 处理的旗叶 CAT 活性在孕穗

### 2.4 增温对济麦 229 倒一叶面积和旗叶叶绿素含量(SPAD 值)的影响

CK 与 HT 处理的倒一叶面积随生育时期推移的变化规律不一致。CK 下济麦 229 的叶面积逐渐增加,而 HT 处理的叶面积逐渐降低。与 CK 相比,HT 处理使济麦 229 返青期和孕穗期的倒一叶面积显著增加,增幅分别为 52.7%和 15.7%;开花期和成熟期,二者间差异不显著(图 5A)。随着灌浆进程的推移,HT 处理的旗叶叶绿素含量较 CK 有不同程度的降低(图 5B)。这表明增温能显著增加济麦 229 营养生长阶段的倒一叶面积,加快花后旗叶面积及叶绿素含量下降速度。



期、开花期和灌浆期差异不显著,在成熟期显著降低,降幅 23.6%。

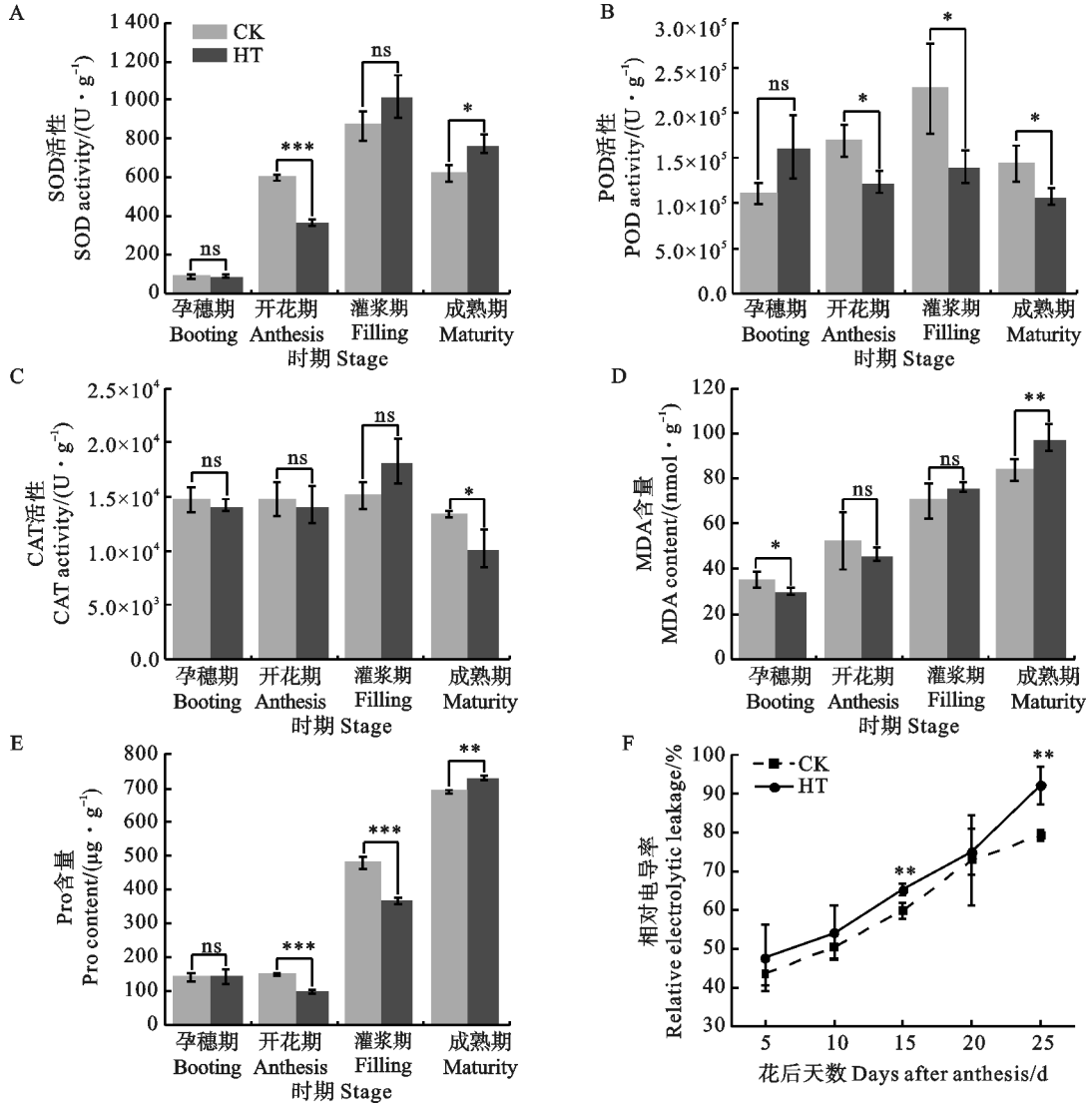
济麦 229 旗叶 MDA 含量逐渐上升,成熟期最大(图 6D)。与 CK 相比,HT 处理的旗叶 MDA 含量在孕穗期显著降低,降幅 14.4%;在成熟期显著增加,增幅 14.7%;在开花期和灌浆期,二者间差异均不显著。

CK 下济麦 229 旗叶 Pro 含量逐渐上升,成熟期最大;HT 处理的旗叶 Pro 含量先降后升,成熟期最大(图 6E)。与 CK 相比,HT 处理的旗叶 Pro 含量在孕穗期差异不显著;在开花期和灌浆期均显著降低,降幅分别为 35.2%和 23.5%;在成熟期显著增加,增幅 5.8%。

济麦 229 花后旗叶相对电导率逐渐上升(图 6F)。与 CK 相比,HT 处理显著增加了济麦 229 花后 15 d 和 25 d 旗叶的相对电导率,增幅分别为 5.4%和 13.0%,其他时间二者间差异均不显著。

综上所述,增温对济麦 229 孕穗期和开花期的旗叶抗氧化酶活性影响较小或存在促进作用,旗叶 MDA 含量和 Pro 含量较低,旗叶生长发育

良好;而到灌浆期和成熟期,增温不利于旗叶抗氧化酶活性的保持,旗叶中 MDA 含量、Pro 含量和相对电导率增加,会加速旗叶衰老。



\* :  $P < 0.05$ ; \*\* :  $P < 0.01$ ; \*\*\* :  $P < 0.001$ ; ns :  $P > 0.05$ . 下同。The same below.

图 6 济麦 229 不同时期 SOD 活性(A)、POD 活性(B)、CAT 活性(C)、MDA 含量(D)、Pro 含量(E)及花后旗叶相对电导率(F)的动态

Fig. 6 Dynamic of SOD activity(A), POD activity(B), CAT activity(C), MDA content(D), Pro content(E) and relative electrolytic leakage(F) after anthesis of Jimai 229 in different stages

### 2.6 增温对济麦 229 地上部干物质积累及分配的影响

与 CK 相比,HT 处理下济麦 229 越冬期、返青期、拔节期、开花期和成熟期地上部干物质积累量显著增加,增幅分别为 115.3%、30.5%、100.3%、48.3%和 28.3%,越冬期增幅最大;HT 处理下,开花期和成熟期的茎、叶干物质质量分别增加了 26.1%、44.4%和 47.5%、59.5%,而穗生物量分别降低了 19.2%和 13.0%,差异均达到显著水平

(图 7)。综上所述,增温使济麦 229 地上部干物质积累量显著增加,但穗生物量降低。

### 2.7 增温对济麦 229 灌浆与主穗粒数和粒重的影响

济麦 229 的籽粒干重随着灌浆进程推移呈“S”形逐渐升高。与 CK 相比,HT 处理的籽粒干重在花后不同时间点均显著降低,在成熟期,HT 处理千粒重为 33.50 g,较 CK 降低 4.7%,差异达到极显著水平(图 8A)。灌浆速率呈“缓慢—快速—缓

慢”增加趋势。与 CK 相比,HT 处理花后 0~20 d 的灌浆速率不同程度降低,花后 25 d 达到最大值,最大灌浆速率出现时间较 CK 推迟 10 d(图 8B)。综上所述,增温会推迟济麦 229 的最大灌浆速率出现时间,使籽粒千粒重降低。

济麦 229 主穗的小穗粒数和粒重均以中部小穗最大(图 8C、D)。CK 与 HT 处理间穗粒数差异不显著,但 HT 处理的粒重显著降低,降幅为 8.7%。这表明,增温对济麦 229 穗粒数的影响较小,但不利于粒重的形成。

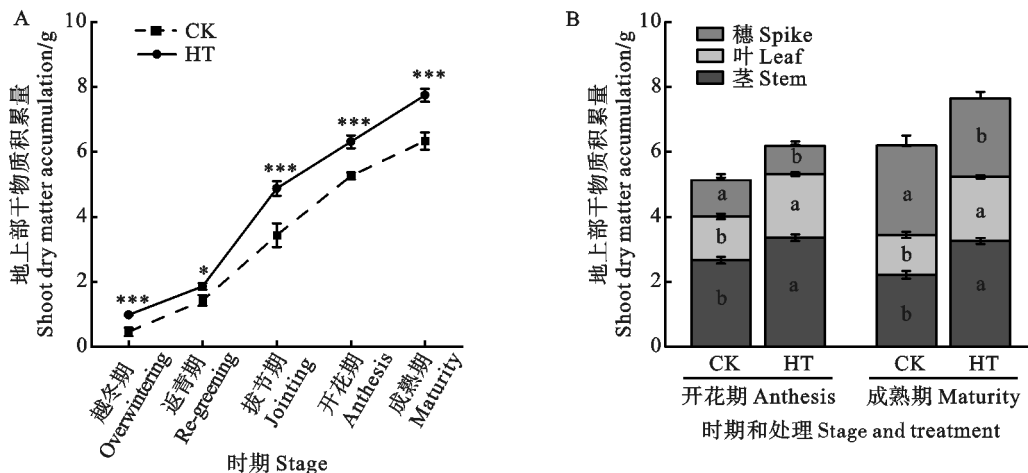


图 7 济麦 229 地上部干物质积累动态(A)与开花期和成熟期茎、叶、穗干物质质量(B)  
Fig. 7 Dynamic of shoot dry matter accumulation(A) and stem, leaf and spike dry matter accumulation at anthesis and maturity(B) of Jimai 229

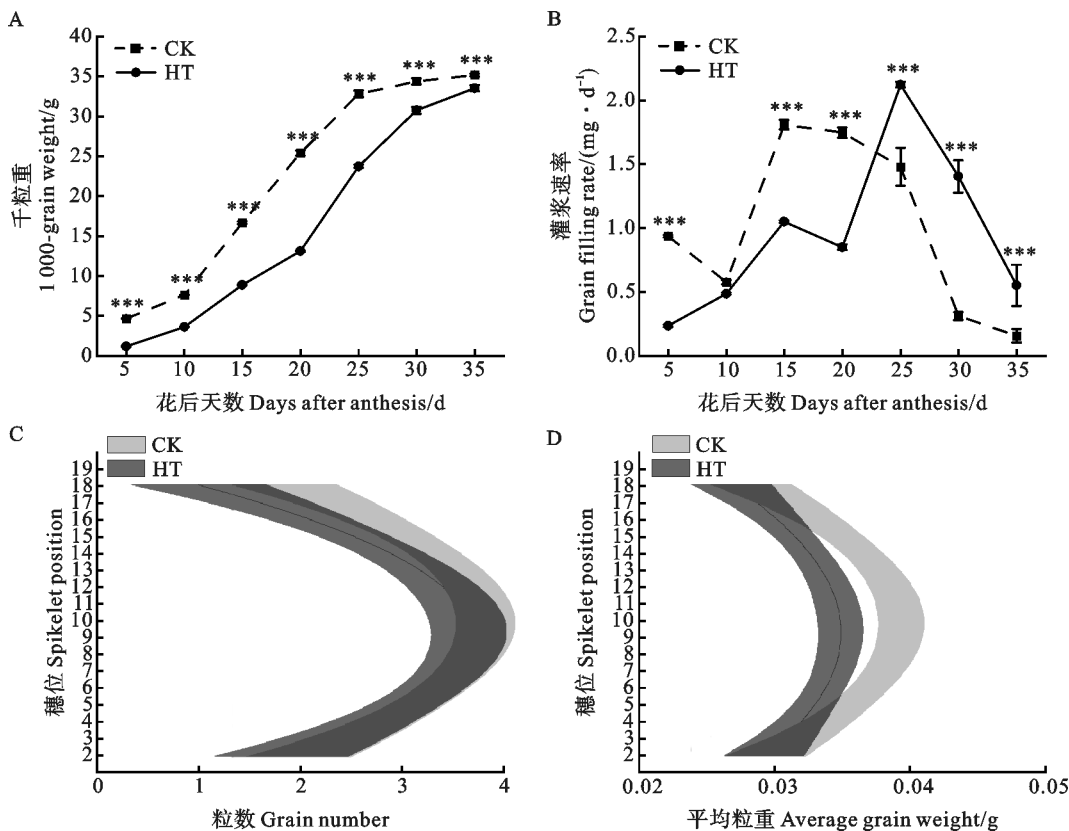


图 8 济麦 229 籽粒干重(A)、灌浆速率(B)的动态、主穗粒数(C)和粒重(D)  
Fig. 8 Dynamic of grain dry weight(A), grain filling rate(B) and grain number(C), and grain weight(D) of main spike of Jimai 229

## 2.8 增温对济麦 229 产量及其相关性状的影响

与 CK 相比, HT 处理下济麦 229 的可育小穗数显著降低(7.7%), 不育小穗数显著增加(273.8%), 而二者间小穗数和穗粒数差异不显著; HT 处理的穗

数、容重、千粒重和产量分别降低了 20.3%、1.6%、10.0% 和 24.1%, 差异均达到显著水平。这表明增温不利于济麦 229 产量的形成, 主要原因是穗数和千粒重的降低。

表 1 增温下济麦 229 的产量及产量相关性状

Table 1 Yield and yield-related traits of Jimai 229 under HT

处理 Treatment	可育小穗数 Number of fertile spikelet	不育小穗数 Number of sterile spikelet	小穗数 Number of spike	穗粒数 Number of grains per spike	穗数 Spike number/ ( $\times 10^5 \cdot \text{hm}^{-2}$ )	容重 Test weight/ ( $\text{g} \cdot \text{L}^{-1}$ )	千粒重 Thousand- kernel weight/ g	产量 Yield/ ( $\text{kg} \cdot \text{hm}^{-2}$ )
CK	16.00 $\pm$ 1.41a	1.00 $\pm$ 0.98b	17.00 $\pm$ 1.17a	43.97 $\pm$ 3.73a	73.91 $\pm$ 0.15a	808.63 $\pm$ 1.59a	33.22 $\pm$ 0.37a	7 764 $\pm$ 109a
HT	14.77 $\pm$ 1.10b	3.73 $\pm$ 1.33a	18.00 $\pm$ 1.07a	42.23 $\pm$ 2.54a	58.92 $\pm$ 4.05b	795.75 $\pm$ 1.03b	29.90 $\pm$ 0.28b	5 889 $\pm$ 74b

同列数据后不同小写字母表示处理间在 0.05 水平差异显著。

Different lowercase letters following date in the same column indicate significant difference between treatments at 0.05 level.

## 3 讨论

### 3.1 全生育期增温对冬小麦生长发育的影响

温度是影响作物生长发育的重要因素, 温度升高会对小麦的农艺性状产生影响。研究发现, 增温会显著降低冬小麦的无效分蘖数, 增加最高茎蘖数和有效分蘖数<sup>[22-23]</sup>。但高安妮等<sup>[24]</sup>认为, 气候变暖可促进冬小麦分蘖, 但会减少开花期的有效分蘖数。本研究结果与后者一致, 即全生育期增温使济麦 229 返青期的总茎蘖数极显著增加, 但开花期的有效分蘖数减少, 说明增温后无效分蘖形成较多, 这是济麦 229 穗数显著降低的原因。全生育期增温能显著增加济麦 229 营养生长阶段和成熟期的株高, 这与杨锦浩等<sup>[25]</sup>和杨卫君等<sup>[26]</sup>的研究结果相似。增温使小麦穗下部节间增长、节间变细和茎壁变薄, 既不利于小麦抗倒伏, 也会使光合产物的运输通道变长, 使光合产物运输效率降低<sup>[27]</sup>。叶面积一定程度决定了作物冠层对光照的利用能力, 进而影响干物质积累和产量形成<sup>[28]</sup>。研究发现, 分蘖期至拔节期增温有利于花后旗叶生长发育, 显著增加总绿叶面积<sup>[23]</sup>。本试验条件下, 全生育期增温有利于营养生长阶段小麦叶片的发育, 不利于花后旗叶面积和持绿时间的保持, 原因可能是前期增温减轻了小麦冻害, 促进小麦植株生长发育, 而花后增温形成热胁迫, 导致旗叶面积和叶绿素含量加速下降。作物产量与干物质积累密切相关, 营养生长阶段干物质的积累可为产量形成奠定基础<sup>[29]</sup>。冬、春季增温会增加冬小麦营养生长期的干物质积累率和干物质转运量, 使花后干物质积累量和产量增加<sup>[30-31]</sup>。也有研究发现, 营养生长期小麦群体干

物质积累量不宜过大, 否则会使小麦无效分蘖数增多, 不利于产量形成<sup>[32]</sup>。本试验中, 全生育期增温处理加快了济麦 229 的生长发育, 显著增加茎、叶和总干物质积累量, 而穗干物质质量显著降低, 原因可能是夜间温度升高使昼夜温差缩小, 增强了作物夜间呼吸作用, 使消耗的有机物质增多<sup>[33]</sup>, 导致穗干物质质量降低。

### 3.2 全生育期增温对冬小麦生殖生长阶段旗叶生理特性的影响

旗叶是小麦籽粒灌浆重要的源, 生殖生长阶段小麦旗叶正常的生理活动对产量形成至关重要。植株抗氧化能力与其体内 SOD、POD 和 CAT 等抗氧化酶活性大小及协调作用紧密相关<sup>[34]</sup>。研究表明, 营养生长阶段增温可提高小麦旗叶的抗氧化酶活性, 使花后旗叶膜脂过氧化程度减轻<sup>[35]</sup>; 灌浆期增温显著增加旗叶 MDA 含量<sup>[13]</sup>。本研究结果与之相似, 全生育期增温下济麦 229 孕穗期和开花期的旗叶 SOD、POD、CAT 活性与 CK 差异小, MDA 含量和 Pro 含量较低。这说明营养生长阶段增温能有效保持孕穗期和开花期旗叶抗氧化能力, 这可能与全生育期增温促进了济麦 229 营养生长, 使旗叶的耐热性增强以及增温下这两个生育期的温度不高、旗叶内抗氧化酶活性和相关生理活动受到的影响较小有关。而灌浆期和成熟期旗叶 SOD 活性、MDA 含量、Pro 含量和相对电导率增加, POD 和 CAT 活性显著降低。这可能是由于花后增温形成热胁迫, 旗叶内抗氧化酶活性受抑制, 导致细胞内 ROS 大量积累, 膜脂过氧化, 进而使 MDA 含量、Pro 含量和相对电导率增加。

### 3.3 全生育期增温对冬小麦产量的影响

小麦产量与单位面积穗数、穗粒数和粒重三个因素有关<sup>[36]</sup>。研究发现,花前夜间增温会增加穗粒数和千粒重,使小麦增产<sup>[28,31]</sup>;花后高温胁迫越早,导致光合产物的运输受阻越早,粒重和产量受到的影响越大<sup>[12]</sup>。本试验发现,全生育期增温处理的穗数、千粒重和产量分别降低了 20.3%、10.0% 和 24.1%,差异均达到显著水平,而穗粒数差异不显著。推测济麦 229 穗数的降低,与前期形成的较多无效分蘖有关。粒重的形成与灌浆持续时间和灌浆速率有关<sup>[37]</sup>。有研究表明,夜间增温通过提高籽粒的灌浆速率增加粒重<sup>[25]</sup>,而灌浆期高温胁迫会降低灌浆速率降低千粒重<sup>[38]</sup>。本试验中,增温下济麦 229 灌浆速率在花后 0~20 d 不同程度降低,最大灌浆速率时间推迟,表明全生育期增温不利于籽粒灌浆,使籽粒干物质积累量在花后 5~35 d 均显著降低,导致千粒重降低。

目前主流的增温方式有温室、红外装置和搭棚增温等。温室增温不能代表田间气候的综合变化;开放式红外装置增温效果虽然能代表全球变暖环境下田间气候的综合变化,但增温效果受风速的影响非常明显。因此,本研究选用搭棚增温方式进行全生育期增温处理。但仅通过设置全生育期增温单因子对小麦生长发育和产量的影响,没有综合考虑其他因素(如水分、光照等)。如果需要更深入认识全生育期增温对小麦的影响及机制,仍需进一步研究。全生育增温处理下济麦 229 产量的降低与穗数和粒重的降低有关。因此,在生产实践中可通过在营养生长期施肥保障成穗率稳定,在灌浆期浇水减弱高温对叶片光合与籽粒灌浆的影响,保持气候变暖下产量的稳定形成。

## 4 结论

全生育期增温能促进济麦 229 的营养生长,但不利于花后有效穗数的形成、籽粒灌浆及旗叶抗氧化能力,导致穗数和粒重降低,最终使产量下降。

### 参考文献:

[1] 赵宗慈,罗勇,黄建斌. 预估 21 世纪全球变暖在历史上的地位[J]. 气候变化研究进展,2022,18(5):637.  
ZHAO Z C, LUO Y, HUANG J B. Historical position of projected global warming in the 21st century [J]. *Climate Change Research*, 2022, 18(5): 637.

[2] 国家统计局. 2018 中国统计年鉴[M]. 北京: 中国统计出版社,

2018:177.

National Bureau of Statistics of China. 2018 China statistical yearbook [M]. Beijing: China Statistics Press, 2018:177.

- [3] 崔国际,王传伟,贺威,等. 外源海藻糖对灌浆期高温胁迫下小麦灌浆特性和糖组分含量的影响[J]. 应用生态学报,2023,34(11):3021.  
CUI G J, WANG C W, HE W, *et al.* Effects of exogenous trehalose on filling characteristics and sugar component content of wheat under high temperature stress during the filling period [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2023, 34(11): 3021.
- [4] 刘立涛,刘晓洁,伦飞,等. 全球气候变化下的中国粮食安全问题分析[J]. 自然资源学报,2018,33(6):927.  
LIU L T, LIU X J, LUN F, *et al.* Research on China's food security under global climate change background [J]. *Journal of Natural Resources*, 2018, 33(6): 927.
- [5] TIAN Y, CHEN J, CHEN C, *et al.* Warming impacts on winter wheat phenophase and grain yield under field conditions in Yangtze Delta Plain, China [J]. *Field Crops Research*, 2012, 134:193.
- [6] FANG S, CAMMARANO D, ZHOU G, *et al.* Effects of increased day and night temperature with supplemental infrared heating on winter wheat growth in North China [J]. *European Journal of Agronomy*, 2015, 64:67.
- [7] FAN Y, LV Z, GE T, *et al.* Night-warming priming at the vegetative stage alleviates damage to the flag leaf caused by post-anthesis warming in winter wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2021, 12:706567.
- [8] 房世波,谭凯炎,任三学. 夜间增温对冬小麦生长和产量影响的实验研究[J]. 中国农业科学,2010,43(15):3251.  
FANG S B, TAN K Y, REN S X. Winter wheat yields decline with spring higher night temperature by controlled experiments [J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2010, 43(15): 3251.
- [9] FAN Y, MA C, HUANG Z, *et al.* Heat priming during early reproductive stages enhances thermo-tolerance to post-anthesis heat stress via improving photosynthesis and plant productivity in winter wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2018, 9:805.
- [10] FAROOQ M, BRAMLEY H, PALTA J A, *et al.* Heat stress in wheat during reproductive and grain-filling phases [J]. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 2011, 30(6):491.
- [11] LOBELL D B, SIBLEY A, IVAN ORTIZ-MONASTERIO J. Extreme heat effects on wheat senescence in India [J]. *Nature Climate Change*, 2012, 2:186.
- [12] 白小艳,李永飞,陈永伟,等. 花后阶段高温胁迫对春小麦光合特性及产量的影响[J]. 西南农业学报,2023,36(5):924.  
BAI X Y, LI Y F, CHEN Y W, *et al.* Effects of high temperature at post-anthesis stage on flag leaf photosynthetic characteristics and yield of spring wheat [J]. *Southwest China Journal of Agricultural Sciences*, 2023, 36(5): 924.
- [13] 李敏,赖晨骏,李金鹏,等. 灌浆期高温对冬小麦叶源与粒库生理特征的影响[J]. 麦类作物学报,2022,42(12):1567.  
LI M, LAI C J, LI J P, *et al.* Effect of high temperature during grain filling stage on physiological properties of both leaf source and grain sink in winter wheat [J]. *Journal of Triticeae Crops*, 2022, 42(12): 1567.
- [14] ASHRAF M, HARRIS P J C. Photosynthesis under stressful

- environments: An overview [J]. *Photosynthetica*, 2013, 51(2):163.
- [15] ABDEL-DAIM I A, BEJAI S, MEIJER J. Improved heat stress tolerance of wheat seedlings by bacterial seed treatment [J]. *Plant and Soil*, 2014, 379(1):337.
- [16] HAQUE M S, KJAER K H, ROSENQVIST E, et al. Heat stress and recovery of photosystem II efficiency in wheat (*Triticum aestivum* L.) cultivars acclimated to different growth temperatures [J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2014, 99:1.
- [17] KHANNA-CHOPRA R. Leaf senescence and abiotic stresses share reactive oxygen species-mediated chloroplast degradation [J]. *Protoplasma*, 2012, 249(3):469.
- [18] 胡燕美, 苏慧, 朱玉磊, 等. 花后早期增温对小麦旗叶光合和抗氧化特性及籽粒发育的影响[J]. 麦类作物学报, 2020, 40(10):1247.
- HU Y M, SU H, ZHU Y L, et al. Effects of early warming after anthesis on photosynthesis and anti-oxidant characteristics of flag leaf and grain development of wheat [J]. *Journal of Triticeae Crops*, 2020, 40(10):1247.
- [19] SEHAR Z, MIR I R, KHAN S, et al. Nitric oxide and proline modulate redox homeostasis and photosynthetic metabolism in wheat plants under high temperature stress acclimation [J]. *Plants*, 2023, 12(6):1256.
- [20] CAVERZAN A, CASASSOLA A, BRAMMER S P. Antioxidant responses of wheat plants under stress [J]. *Genetics and Molecular Biology*, 2016, 39(1):1.
- [21] 李合生. 植物生理生化实验原理和技术[M]. 北京: 高等教育出版社, 2000.
- LI H S. Principles and techniques of plant physiological biochemical experiment [M]. Beijing: Higher Education Press, 2000.
- [22] 田云录, 陈金, 邓艾兴, 等. 开放式增温下非对称性增温对冬小麦生长特征及产量构成的影响[J]. 应用生态学报, 2011, 22(3):681.
- TIAN Y L, CHEN J, DENG A X, et al. Effects of asymmetric warming on the growth characteristics and yield components of winter wheat under free air temperature increased [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2011, 22(3):681.
- [23] 李田田. 开放式夜间增温与不同施肥处理对冬小麦生长发育及产量的影响[D]. 南京农业大学, 2021.
- LI T T. Effects of nighttime free air temperature increased and different fertilization treatments on the growth, development and yield of winter wheat [D]. Nanjing Agricultural University, 2021.
- [24] 高安妮, 娄运生, 刘迎霞, 等. 夜间增温下施生物炭和硅肥对冬小麦生长、生理及产量的影响[J]. 江苏农业科学, 2023, 51(10):57.
- GAO A N, LOU Y S, LIU Y X, et al. Influences of biochar and silicon fertilizer on growth, physiological properties and yield of winter wheat under nighttime warming [J]. *Jiangsu Agricultural Sciences*, 2023, 51(10):57.
- [25] 杨锦浩, 李宇星, 张月, 等. 夜间增温对小麦干物质积累、转运、分配及产量的影响[J]. 核农学报, 2022, 36(11):2295.
- YANG J H, LI Y X, ZHANG Y, et al. Effect of night warming at different stages on dry matter accumulation, transportation, distribution and yield of wheat [J]. *Journal of Nuclear Agricultural Sciences*, 2022, 36(11):2295.
- [26] 杨卫君, 吴高明, 高文翠, 等. 增温对北疆灌区冬小麦生长、光合和产量的影响[J]. 麦类作物学报, 2018, 38(12):1512.
- YANG W J, WU G M, GAO W C, et al. Warming effects on winter wheat in irrigation region of Northern Xinjiang [J]. *Journal of Triticeae Crops*, 2018, 38(12):1512.
- [27] SHAH L, YAHYA M, SHAH S M A, et al. Improving lodging resistance: Using wheat and rice as classical examples [J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2019, 20(17):4211.
- [28] 秦博雅, 徐雨薇, 宋庆宇, 等. 花前不同时段夜间增温对冬小麦旗叶光合特性及产量的影响[J]. 麦类作物学报, 2023, 43(8):1066.
- QIN B Y, XU Y W, SONG Q Y, et al. Effect of night warming at different stages before flowering on photosynthetic characteristics of flag leaves and yield formation of winter wheat [J]. *Journal of Triticeae Crops*, 2023, 43(8):1066.
- [29] 柯媛媛, 陈翔, 倪芊芊, 等. 小麦干物质积累与分配规律研究进展[J]. 大麦与谷类科学, 2021, 38(3):1.
- KE Y Y, CHEN X, NI Q Q, et al. Research progress of dry matter accumulation and distribution pattern in wheat [J]. *Barley and Cereal Sciences*, 2021, 38(3):1.
- [30] HU C, TIAN Z, GU S, et al. Winter and spring night-warming improve root extension and soil nitrogen supply to increase nitrogen uptake and utilization of winter wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. *European Journal of Agronomy*, 2018, 96:96.
- [31] FAN Y, LV Z, QIN B, et al. Night warming at the vegetative stage improves pre-anthesis photosynthesis and plant productivity involved in grain yield of winter wheat [J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2022, 186:19.
- [32] LIU X, MA Q, YU H, et al. Responses of plant biomass and yield component in rice, wheat, and maize to climatic warming: A meta-analysis [J]. *Planta*, 2020, 252(5):90.
- [33] WOOLFENDEN H, BOURDAIS G, KOPISCHKE M, et al. A computational approach for inferring the cell wall properties that govern guard cell dynamics [J]. *The Plant Journal*, 2017, 92(1):5.
- [34] SAVICKA M, ŠKUTE N. Effects of high temperature on malondialdehyde content, superoxide production and growth changes in wheat seedlings (*Triticum aestivum* L.) [J]. *Ekologija*, 2010, 56(1):26.
- [35] 刘秋霞, 樊永惠, 罗音, 等. 不同阶段夜间增温对小麦生长特性及产量的影响[J]. 麦类作物学报, 2021, 41(5):624.
- LIU Q X, FAN Y H, LUO Y, et al. Effect of night warming at different stages on growth characteristics and yield of wheat [J]. *Journal of Triticeae Crops*, 2021, 41(5):624.
- [36] GASPARIS S, MIŁOSZEWSKI M M. Genetic basis of grain size and weight in rice, wheat, and barley [J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2023, 24(23):16921.
- [37] BROCKLEHURST P. Factors controlling grains weight in wheat [J]. *Nature*, 1997, 266:348.
- [38] 苗永杰. 高温胁迫对小麦籽粒灌浆特性及主要品质性状的影响[D]. 北京: 中国农业科学院, 2016.
- MIAO Y J. Effects of high temperature stress on grain filling characteristics and main quality characters of wheat [D]. Beijing: Chinese Academy of Agricultural Sciences, 2016.