

# 增温对青藏高原冬小麦干物质积累转运及氮吸收利用的影响

郑成岩<sup>1</sup> 邓艾兴<sup>1</sup> LATIFMANESH Hojatollah<sup>1</sup> 宋振伟<sup>1</sup> 张俊<sup>1</sup> 王利<sup>2</sup>  
张卫建<sup>1\*</sup>

<sup>1</sup>中国农业科学院作物科学研究所/农业部作物生理生态重点实验室, 北京 100081; <sup>2</sup>西藏职业技术学院, 拉萨 850000

**摘要** 青藏高原是气候变化的敏感区, 该区域作物生产受气候变暖的影响较大, 但至今仍缺乏相关的田间实证研究。探讨青藏高原作物生长发育对气候变暖的响应特征, 对该区域作物生产技术的创新具有重要意义。该研究以高产优质冬小麦 (*Triticum aestivum*) 品种‘山冬6号’为试验材料, 在拉萨市农业科学研究所科研基地进行田间远红外增温试验, 研究了日平均气温升高1.1 °C对冬小麦物质分配和转运的影响。研究表明: 增温处理下, 播种至开花阶段群体水平的干物质积累速率、籽粒干物质分配比例和开花前贮藏同化物转运量对籽粒产量的贡献率分别比对照提高了27.5%、5.6%和68.6%, 但是开花至成熟期群体水平的干物质积累速率和籽粒干物质分配量无显著差异; 增温提高了冬小麦的氮积累能力, 成熟期氮向籽粒的分配比例及开花期营养器官中贮存的氮向籽粒的转运率均高于对照处理, 分别高6.0%和5.5%; 与对照相比, 增温处理的收获指数无显著差异, 但籽粒产量、氮吸收效率、氮肥偏生产力和氮收获指数均显著高于对照。该试验预期升温1.1 °C将促进高海拔地区冬小麦干物质向籽粒分配和转运, 有利于冬小麦高产和氮高效利用。

**关键词** 气候变化; 开放式增温; 冬小麦; 籽粒产量; 氮利用效率

**引用格式:** 郑成岩, 邓艾兴, LATIFMANESH Hojatollah, 宋振伟, 张俊, 王利, 张卫建 (2017). 增温对青藏高原冬小麦干物质积累转运及氮吸收利用的影响. 植物生态学报, 41, 1060–1068. doi:10.17521/cjpe.2017.0021

## Warming impacts on the dry matter accumulation, and translocation and nitrogen uptake and utilization of winter wheat on the Qinghai-Xizang Plateau

ZHENG Cheng-Yan<sup>1</sup>, DENG Ai-Xing<sup>1</sup>, LATIFMANESH Hojatollah<sup>1</sup>, SONG Zhen-Wei<sup>1</sup>, ZHANG Jun<sup>1</sup>, WANG Li<sup>2</sup>, and ZHANG Wei-Jian<sup>1\*</sup>

<sup>1</sup>Institute of Crop Sciences, Chinese Academy of Agricultural Sciences/Key Laboratory of Crop Physiology & Ecology, Ministry of Agriculture, Beijing 100081, China; and <sup>2</sup>Tibet Vocational Technical College, Lhasa 850000, China

### Abstract

**Aims** Global warming is expected to be the strongest in high altitude mountainous areas, which are more ecologically fragile and economically marginalized. The Qinghai-Xizang Plateau is among such areas most vulnerable to global warming, and more than 80% of its population depends on subsistence agriculture. The aim of this study is to understand the impacts of warming on indigenous crop production, which can help to devise better strategies for crop adaptation and food security in this area.

**Methods** A field warming experiment using a facility of free air temperature increase was conducted to simulate the predicted warming level in Caigongtang town, Lhasa City, China. The experiment consisting of two treatments (warmed and non-warmed) was performed using a completely random design with three replicates. An infrared heater (180 cm in length and 20 cm in width) of 1 500 W was suspended 1.5 m above the ground in each warmed plot. In each non-warmed plot, a ‘dummy’ heater of same dimensions was also suspended to mimic the shading effects. The warming treatment was performed from the sown date to the harvest date. We measured dry matter and nitrogen accumulation, partition and translocation of winter wheat (*Triticum aestivum*) using ‘Shandong 6’ under warming and control treatments.

**Important findings** Results showed that, with 1.1 °C increase in daily mean air temperature during winter wheat growing season, the dry matter accumulation rate at population level from sowing to anthesis stage, grain dry

收稿日期Received: 2017-01-22 接受日期Accepted: 2017-08-29

\* 通信作者Author for correspondence (E-mail: zhangweijian@caas.cn)

matter partition ratio and contribution of dry matter translocation amount to grain after anthesis were 27.5%, 5.6% and 68.6% higher, respectively, in the warmed plots than those in the non-warmed plots. Meanwhile, warming increased nitrogen accumulation rate at population level of winter wheat. Nitrogen distribution proportions in grain and nitrogen translocation efficiency from vegetative organs to grain after anthesis in the warmed treatment were 6.0% and 5.5% higher than those in the non-warmed treatment, respectively. Compared with non-warmed treatment, warming decreased harvest index by 3.1%, though the difference was not statistically significant. Grain yield, nitrogen uptake efficiency, nitrogen partial factor productivity and nitrogen harvest index were 8.1%, 20.8%, 8.1% and 6.0% higher, respectively, in the warmed plots than those in the non-warmed plots. In conclusion, an increase in daily mean air temperature of about 1.1 °C can enhance plant growth during the pre-anthesis phase by mitigating the low temperature limitation, and accelerate dry matter and nitrogen partition and translocation to the grain after anthesis in winter wheat. These results suggest that warming may benefit winter wheat production through increasing nitrogen use efficiency in high altitude areas.

**Key words** climate change; free air temperature increase; winter wheat; grain yield; nitrogen use efficiency

**Citation:** Zheng CY, Deng AX, Latifmanesh H, Song ZW, Zhang J, Wang L, Zhang WJ (2017). Warming impacts on the dry matter accumulation, and translocation and nitrogen uptake and utilization of winter wheat on the Qinghai-Xizang Plateau. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 41, 1060–1068. doi: 10.17521/cjpe.2017.0021

全球气候正经历一个逐渐变暖的过程, 在过去的100年间, 全球地表平均气温升高了0.74 °C。据预测, 21世纪全球平均气温还将升高2.0–5.4 °C (IPCC, 2014)。在2016年中国杭州G20大会上, 尽管中美签订了碳减排的联合行动计划, 但到21世纪末地球表层平均气温仍将上升1.5 °C以上。受全球气候变暖的影响, 近50年来我国年平均气温已上升了1.1 °C, 并且冬季、中高纬度和高海拔地区的增温尤其显著(丁一汇等, 2006; Pepin *et al.*, 2015)。IPCC报告认为气候变暖将对全球农业, 尤其是对适应性低、调整能力差、生产异常脆弱地区的农业产生重大影响(IPCC, 2014)。青藏高原被称为世界“第三极”, 对气候变化反应敏感, 近50年来, 该地区增温幅度达1.9 °C, 明显高于全国平均水平(丁一汇等, 2006)。该地区社会经济发展主要以农业为主, 当地居民缺乏应对气候变化的知识和经验, 受气候变化及其灾害的影响较大(沈开艳和徐美芳, 2012)。因此, 探讨青藏高原作物生长发育对气候变暖的响应特征, 对该区域作物生产技术的创新具有重要意义。

温度是大多数作物生长发育的主要驱动因子, 气候变暖改变了作物生长发育的温度环境, 进而影响了作物产量和区域布局(Badeck *et al.*, 2004)。基于历史数据的分析和模型模拟, 有研究发现, 由于气温升高, 全球小麦(*Triticum aestivum*)产量从1980年到2008年已经降低了5.5% (Lobell *et al.*, 2011), 而且平均气温每升高1.0 °C, 小麦产量就会降低0.5% (You *et al.*, 2009)。但也有学者研究认为, 温度升高可以减少小麦花前冷害的发生和避开灌浆期高温胁迫,

有利于小麦产量的提高(Sadras & Monzon, 2006; Sommer *et al.*, 2013)。由于当前模型研究在反映区域气候变暖影响方面存在一定的局限性和不确定性(Aronson & McNulty, 2009), 需要进一步开展田间试验, 以定量分析气温升高对作物的影响及其机制。有研究表明: 在田间开放式增温条件下, 增温1.5 °C以下, 华北地区小麦生育期缩短, 但是有利于小麦地上部物质积累和粒重增加, 籽粒产量提高12.0%–16.3% (Tian *et al.*, 2012; Chen *et al.*, 2014)。肖国举等(2011)和张凯等(2016)的试验表明, 增温0.5–2.5 °C的条件下, 西北半干旱区小麦全生育期显著缩短, 穗粒数和粒重减少, 产量降低0.5%–45.5%, 而且增温幅度越高, 减产越明显。可见, 不同区域的研究结果差异较大, 而对气候变暖响应脆弱的青藏高原的相关研究尚未见报道, 特别是冬小麦干物质和氮在不同器官中的分配及花后转运对温度升高的响应等诸多问题有待进一步研究。本文利用开放式远红外增温系统开展田间增温试验, 研究青藏高原冬小麦干物质和氮的积累速率、分配及转运的变化规律, 分析增温对冬小麦籽粒产量和氮利用率的影响, 以期青藏高原作物生产应对气候变暖的技术创新提供理论和技术支撑。

## 1 材料和方法

### 1.1 试验地概况

本研究于2011–2012年冬小麦生长季, 在西藏自治区拉萨农业科学研究所试验基地(29.64° N, 91.22° E)进行开放式增温试验(图1)。试验地海拔

doi: 10.17521/cjpe.2017.0021



图1 麦田远红外开放式增温(FATI)系统。

Fig. 1 Free air of temperature increased (FATI) facility with infrared radiation in winter wheat field.

3 673 m, 属典型的高原温带半干旱季风气候区, 年降水量442 mm, 降水主要集中在5–9月, 冬小麦生长季年降水量260 mm; 平均年日照时间3 100 h以上, 无霜期110天左右, 年平均气温7.8 °C, 气温日较差大, 春季气温回升较慢。试验地土壤为沙壤土, 耕土层深厚, 其pH值7.0, 有机质21.8 g·kg<sup>-1</sup>, 全氮0.8 g·kg<sup>-1</sup>, 碱解氮64 mg·kg<sup>-1</sup>, 速效钾71.0 mg·kg<sup>-1</sup>, 速效磷31.2 mg·kg<sup>-1</sup>。

## 1.2 试验设计

试验选用当地高产冬小麦‘山冬6号’, 设全天增温(warmed)和不增温(non-warmed)两个处理, 采用随机区组设计, 重复3次。全天增温指冬小麦从播种到收获全生育期内昼夜不间断增温。小区面积为5 m × 6 m = 30 m<sup>2</sup>, 小区之间设置5 m宽的保护区。试验参照Nijs等(1996)的FATI系统, 设计了麦田开放式主动增温系统。该系统增温小区全生育期地下5 cm温度和冠层温度的日变化趋势基本与不增温对照区温度的变化相似。系统采用远红外辐射加热管

作为热量供给源, 通过加热管释放的红外长波辐射来提高麦田微环境下的温度。增温系统分为远红外加热部分、动力部分、控制部分和温度监测部分。远红外加热部分, 由额定功率为1 500 W的远红外加热黑体管(长1.8 m, 直径1.8 cm)、铁制支架和白色不锈钢反射罩(长2 m, 宽0.2 m)三部分组成, 加热黑体管悬挂于距地面1.5 m处。常温对照处理的上方悬挂白色不锈钢反射罩, 以避免遮光造成的影响。温度监测仪器(ZDR-41, 杭州泽大仪器有限公司, 测量精度为± 0.1 °C)由2个温度传感器组成, 实时自动记录冬小麦冠层的温度数据, 监测时间间隔为20 min。该系统的增温效果显著, 在4 m<sup>2</sup>的有效增温区域内, 增温处理小区全生育期日平均气温升高1.1 °C, 但增温处理开花和成熟期的0–20 cm土壤含水量与对照处理无显著差异(Zheng *et al.*, 2016)。本研究中, 增温和对照区地下5 cm和冠层温度的日变化趋势(灌浆期中期: 2012年6月26日)基本一致(图2), 能够客观地模拟田间实际气温变化特征。为避免取样干扰, 在播种后将有效增温的4 m<sup>2</sup>区域平均分为4个1 m<sup>2</sup>的区域, 其中2个用于植株和土壤取样, 另外2个用于测定冬小麦产量。播前底肥为每公顷施纯氮105 kg、P<sub>2</sub>O<sub>5</sub> 100 kg、K<sub>2</sub>O 80 kg, 拔节期每公顷开沟追施105 kg纯氮。留苗密度180株·m<sup>-2</sup>, 分别于越冬、拔节和开花期按当地高产田进行灌水管理, 全生育期无水分胁迫。

## 1.3 测定项目和方法

### 1.3.1 地上部单茎干物质积累与氮积累测定

观测记录增温和对照处理的开花期(6月2日和6月16日)及成熟期(7月27日和8月7日)日期。于各处理的开花期和成熟期进行冬小麦单位面积群体数调查,

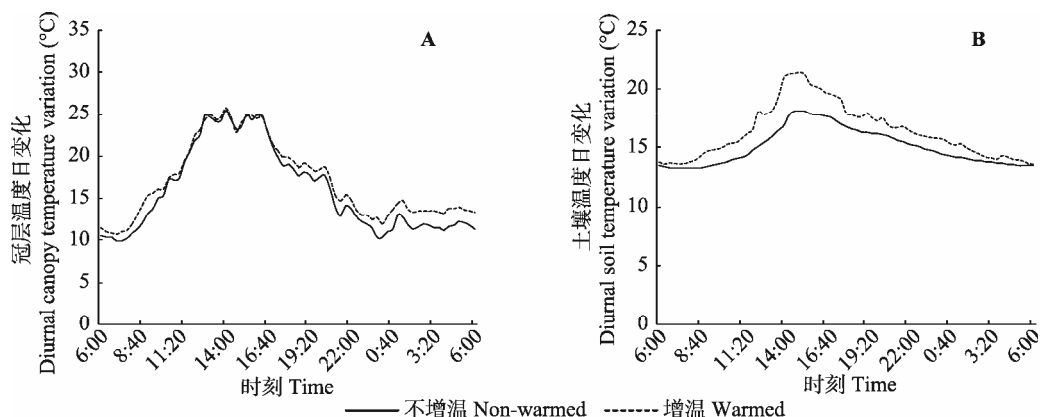


图2 灌浆期冬小麦冠层温度日变化(A)和土壤5 cm深处温度日变化(B)。

Fig. 2 Diurnal variations of temperatures on winter wheat canopy (A) and in soil layer of 5 cm (B) at filling stage.

并连续取30个冬小麦单茎。在开花期, 将冬小麦单茎分为穗、叶片、茎秆+叶鞘3部分; 在成熟期将冬小麦单茎分为籽粒、叶片、茎秆+叶鞘和颖壳+穗轴4部分。样品于烘干箱80℃烘至恒质量, 称干质量。之后, 将开花期和成熟期的烘干样品粉碎, 采用浓H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>消煮-半微量凯氏定氮法测定植株全氮含量, 计算植株氮积累量。

开花至成熟期的个体干物质积累速率= (成熟期的单茎干物质积累量-开花期的单茎干物质积累量)/开花至成熟的天数

不同器官氮积累量=氮含量×干物质质量

开花至成熟期的个体氮积累速率= (成熟期的单茎氮积累量-开花期的单茎氮积累量)/开花至成熟的天数

### 1.3.2 地上部群体干物质积累与转运

冬小麦植株干物质积累与转运的计算公式(姜东等, 2004)如下:

开花至成熟期的群体干物质积累速率= (成熟期的群体干物质积累量-开花期的群体干物质积累量)/开花至成熟的天数

营养器官开花前贮藏同化物运转量=开花期干质量-成熟期干质量

营养器官开花前贮藏同化物运转率(%) = (开花期干质量-成熟期干质量)/开花期干质量×100

开花后同化物积累输入籽粒量=成熟期籽粒干质量-营养器官开花前贮藏物质运转量

开花前贮藏同化物转运量对籽粒产量的贡献率(%) = 开花前营养器官贮藏物质转运量/成熟期籽粒干质量×100

开花后同化物积累输入籽粒量对籽粒产量的贡献率(%) = 开花后同化物积累输入籽粒量/成熟期籽粒干质量×100

### 1.3.3 籽粒产量和收获指数

冬小麦收获后晒干称质量计算籽粒产量, 籽粒含水量为12.5%。

收获指数(%) = 籽粒产量/成熟期地上部总生物量×100

### 1.3.4 氮效率计算

植株群体氮积累与转运及氮利用效率的计算公式(王月福等, 2003; Stevens *et al.*, 2005)为:

开花至成熟期的群体氮积累速率= (成熟期的群体氮积累量-开花期的群体氮积累量)/开花至成

熟的天数

营养器官氮运转量=开花期营养器官氮积累量-成熟期营养器官氮积累量

营养器官氮运转率(%) = 营养器官氮运转量/开花期营养器官氮积累量×100

开花后氮积累输入籽粒量=成熟期籽粒氮积累量-营养器官氮运转量

开花前营养器官氮转运量的贡献率(%) = 营养器官氮运转量/成熟期籽粒氮积累量×100

开花后氮积累输入籽粒量的贡献率(%) = 开花后氮输入籽粒量/成熟期籽粒氮积累量×100

氮吸收效率(kg·kg<sup>-1</sup>) = 地上部植株氮总积累量/施氮量

氮肥偏生产力(kg·kg<sup>-1</sup>) = 籽粒产量/施氮量

氮收获指数(%) = 成熟期籽粒氮积累量/成熟期地上部植株氮积累总量×100

## 1.4 数据处理和分析方法

用Microsoft Excel 2003软件进行数据计算和作图, 用SPSS 11.5统计分析软件进行数据统计分析, 用最小显著性差异法(LSD法)进行差异显著性检验。

## 2 结果和分析

### 2.1 不同生育阶段植株干物质和氮积累速率

由图3A可以看出, 增温处理的个体干物质积累速率在播种至开花期与对照无显著差异, 在开花至成熟期显著低于对照, 降低了35.7%; 而增温处理的群体干物质积累速率在播种至开花期显著高于对照, 提高了27.5%, 在开花至成熟期与对照无显著差异(图3B)。上述结果表明增温不利于冬小麦个体开花后的干物质积累, 但是增温显著提高了冬小麦群体数(Zheng *et al.*, 2016), 因此提高了开花前群体水平的干物质积累量; 同时, 开花至成熟期群体物质积累速率也较高, 为获得高的籽粒产量奠定了基础。

由图3C可以看出, 增温处理的个体氮积累速率在播种至开花期与对照亦无显著差异, 在开花至成熟期比对照降低了16.3%; 而增温处理的群体水平氮积累速率在播种至开花和开花至成熟期均显著高于对照, 分别提高了21.5%和49.5% (图3D)。这些结果表明增温虽然不利于冬小麦个体开花后氮的积累, 但是提高了群体水平冬小麦对氮的吸收积累能力。

### 2.2 成熟期干物质在不同器官中的分配

由表1可以看出, 增温处理成熟期籽粒的干物

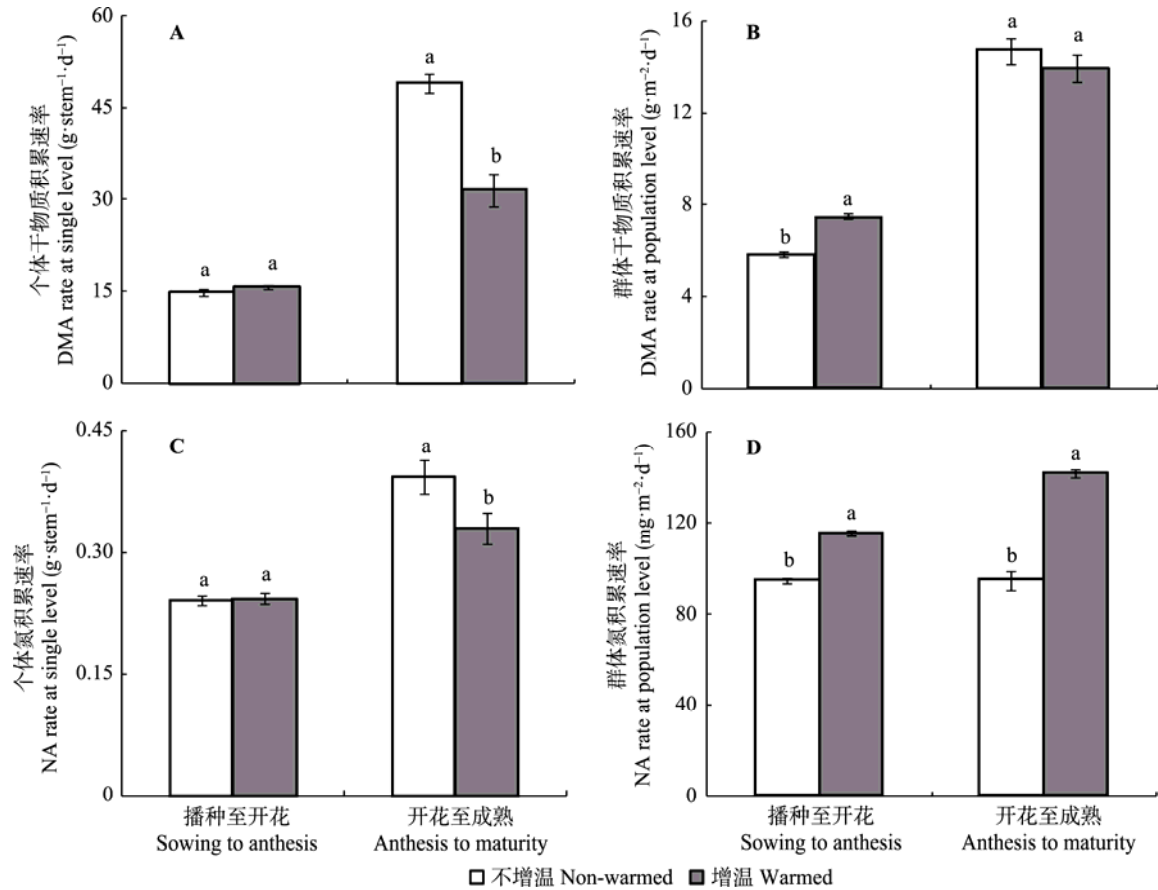


图3 冬小麦不同发育阶段地上部干物质积累速率(A和B)和氮积累速率(C和D)对全天增温的响应(平均值±标准误差)。DMA, 干物质积累; NA, 氮积累。不同小写字母表示差异达5%显著水平。

Fig. 3 Responses of dry matter accumulation rate (A and B) and nitrogen accumulation rate (C and D) during different developmental stage to all-day warming in winter wheat (mean ± SE). DMA, dry matter accumulation; NA, nitrogen accumulation. Different lowercase letters in the figure are significant at 5% level.

质分配比例显著高于对照处理, 提高了5.6%; 茎秆+叶鞘的分配量和分配比例均显著低于对照处理, 穗轴+颖壳及叶片的分配量和分配比例, 以及籽粒的干物质分配量与对照处理无显著差异, 表明适度的温度升高有利于干物质向籽粒分配, 其营养器官干物质分配比例低; 对照处理的光合产物过多地滞留于茎秆和叶鞘等营养器官。

2.3 成熟期氮在不同器官中的分配

由表2可以看出, 成熟期冬小麦各器官中氮积

累量和分配比例为: 籽粒>茎秆+叶鞘>穗轴+颖壳>叶片。增温处理籽粒的分配比例显著高于对照处理, 提高了6.0%; 茎秆+叶鞘的分配量和分配比例均显著低于对照处理; 穗轴+颖壳及叶片的分配量和分配比例以及籽粒的分配量与对照处理无显著差异, 表明温度升高促进了氮向籽粒中的分配, 有利于籽粒中氮的积累。

2.4 开花后营养器官中的物质向籽粒中的转运

由表3可以看出, 增温的营养器官开花前贮藏

表1 冬小麦成熟期干物质在不同器官中的分配对全天增温的响应(平均值±标准误差)

Table 1 Responses of dry matter partition among different winter wheat organs at maturity to all-day warming (mean ± SE)

处理 Treatment	籽粒 Grain		穗轴+颖壳 Spike axis + glume		叶片 Leaf		茎秆+叶鞘 Stem + sheath	
	分配量 Distribution amount (g·stem <sup>-1</sup> )	分配比例 Distribution ratio (%)	分配量 Distribution amount (g·stem <sup>-1</sup> )	分配比例 Distribution ratio (%)	分配量 Distribution amount (g·stem <sup>-1</sup> )	分配比例 Distribution ratio (%)	分配量 Distribution amount (g·stem <sup>-1</sup> )	分配比例 Distribution ratio (%)
不增温 Non-warmed	2.59 ± 0.04 <sup>a</sup>	42.88 ± 0.45 <sup>b</sup>	0.64 ± 0.02 <sup>a</sup>	10.53 ± 0.40 <sup>a</sup>	0.27 ± 0.01 <sup>a</sup>	4.49 ± 0.08 <sup>a</sup>	2.54 ± 0.05 <sup>a</sup>	42.09 ± 0.27 <sup>a</sup>
增温 Warmed	2.33 ± 0.05 <sup>a</sup>	45.28 ± 0.08 <sup>a</sup>	0.56 ± 0.02 <sup>a</sup>	10.98 ± 0.36 <sup>a</sup>	0.21 ± 0.01 <sup>a</sup>	4.09 ± 0.30 <sup>a</sup>	2.04 ± 0.04 <sup>b</sup>	39.65 ± 0.10 <sup>b</sup>

同列中不同小写字母表示处理间差异达5%显著水平。

Values followed by different lowercase letters within the same column are significant at 5% level.

表2 冬小麦成熟期氮在不同器官中的分配对全天增温的响应(平均值±标准误差)  
Table 2 Responses of plant nitrogen partition among winter wheat organs at maturity to all-day warming (mean ± SE)

处理 Treatment	籽粒 Grain		穗轴+颖壳 Spike axis + glume		叶片 Leaf		茎秆+叶鞘 Stem + sheath	
	分配量 Distribution amount (g·stem <sup>-1</sup> )	分配比例 Distribution ratio (%)	分配量 Distribution amount (g·stem <sup>-1</sup> )	分配比例 Distribution ratio (%)	分配量 Distribution amount (g·stem <sup>-1</sup> )	分配比例 Distribution ratio (%)	分配量 Distribution amount (g·stem <sup>-1</sup> )	分配比例 Distribution ratio (%)
不增温 Non-warmed	56.34 ± 0.76 <sup>a</sup>	73.26 ± 0.63 <sup>b</sup>	4.62 ± 0.25 <sup>a</sup>	6.01 ± 0.35 <sup>a</sup>	2.88 ± 0.11 <sup>a</sup>	3.75 ± 0.12 <sup>a</sup>	13.05 ± 0.26 <sup>a</sup>	16.98 ± 0.40 <sup>a</sup>
增温 Warmed	55.18 ± 0.55 <sup>a</sup>	77.68 ± 0.27 <sup>a</sup>	4.31 ± 0.18 <sup>a</sup>	6.07 ± 0.29 <sup>a</sup>	1.88 ± 0.14 <sup>a</sup>	2.65 ± 0.19 <sup>a</sup>	9.66 ± 0.13 <sup>b</sup>	13.60 ± 0.20 <sup>b</sup>

同列中不同小写字母表示处理间差异达5%显著水平。  
Values followed by different lowercase letters within the same column are significant at 5% level.

表3 开花后营养器官干物质向籽粒的转运量和开花后积累量对全天增温的响应(平均值±标准误差)  
Table 3 Responses of dry matter translocation amount from vegetative organs to grain and dry matter accumulation amount after anthesis to all-day warming (mean ± SE)

处理 Treatment	不增温 Non-warmed	增温 Warmed
营养器官开花前贮藏同化物转运量 DMTA (kg·hm <sup>-2</sup> )	1 164.95 ± 48.69 <sup>b</sup>	2 126.69 ± 129.66 <sup>a</sup>
开花前贮藏同化物转运率 DMTR (%)	8.51 ± 0.52 <sup>b</sup>	12.96 ± 0.91 <sup>a</sup>
开花前贮藏同化物转运量对籽粒 贡献率 CDMTAA (%)	13.29 ± 0.93 <sup>b</sup>	22.40 ± 1.67 <sup>a</sup>
开花后同化物积累输入籽粒量 DMAAA (kg·hm <sup>-2</sup> )	7 635.10 ± 293.44 <sup>a</sup>	7 390.02 ± 309.59 <sup>a</sup>
开花后同化量对籽粒贡献率 CDMAAAG (%)	86.71 ± 0.93 <sup>a</sup>	77.60 ± 1.67 <sup>b</sup>

同列中不同小写字母表示处理间差异达5%显著水平。  
Values followed by different lowercase letters within the same column are significant at 5% level. CDMAAAG, contribution of dry matter assimilation amount after anthesis to grain; CDMTAG, contribution of dry matter translocation amount to grain; DMAAA, dry matter accumulation amount after anthesis; DMTAA, dry matter translocation amount; DMTR, dry matter translocation ratio.

同化物转运量、转运率和开花前贮藏同化物转运量对籽粒的贡献率显著高于对照处理, 分别提高了82.6%、52.3%和68.6%; 增温处理的开花后干物质同化量对籽粒的贡献率低于对照, 但其开花后干物质积累量与对照处理无显著差异。上述结果表明温度升高提高了开花前贮藏同化物的转运能力, 增加了籽粒中来自开花前干物质的比例, 冬小麦开花后同化物的积累量也较高, 有利于获得较高的籽粒产量。

2.5 开花后营养器官中的氮向籽粒中的转运

籽粒中的氮来源于两部分, 一部分为开花前贮存在营养器官于开花后转移到籽粒中的氮, 一部分为开花后植株吸收同化的氮。表4显示, 增温处理营养器官中的氮转运量和转运率显著高于对照处理, 分别高出20.6%和5.5%; 增温处理的开花前转运量对籽粒贡献率低于对照, 其开花后氮积累量和开花后氮积累量对籽粒贡献率显著高于对照。上述结果

表4 开花后营养器官氮向籽粒的转运量和开花后积累量对全天增温的响应(平均值±标准误差)  
Table 4 Responses of plant nitrogen translocation amount from vegetative organs to grain and plant nitrogen accumulation amount after anthesis to all-day warming (mean ± SE)

处理 Treatment	不增温 Non-warmed	增温 Warmed
营养器官氮转运量 NTA (kg·hm <sup>-2</sup> )	149.92 ± 3.37 <sup>b</sup>	180.79 ± 2.24 <sup>a</sup>
营养器官氮转运率 TE (%)	67.34 ± 0.77 <sup>b</sup>	71.07 ± 0.31 <sup>a</sup>
开花前转运量对籽粒贡献率 CP (%)	75.24 ± 0.69 <sup>a</sup>	70.61 ± 0.26 <sup>b</sup>
开花后氮积累量 NAA (kg·hm <sup>-2</sup> )	49.37 ± 2.08 <sup>b</sup>	75.24 ± 0.94 <sup>a</sup>
开花后积累量对籽粒贡献率 CPNAA (%)	24.76 ± 0.69 <sup>b</sup>	29.39 ± 0.26 <sup>a</sup>

同列中不同小写字母表示处理间差异达5%显著水平。  
Values followed by different lowercase letters within the same column are significant at 5% level. CP, contribution proportion; CPNAA, contribution proportion of nitrogen accumulation after anthesis; NAA, nitrogen accumulation after anthesis; NTA, nitrogen translocation amount; TE, translocation efficiency.

表明温度升高促进了开花期营养器官中贮存的氮向籽粒中的转运, 同时提高了植株开花后的氮吸收积累量以及对籽粒的贡献率, 这是增温处理籽粒氮积累高的生理基础。

2.6 籽粒产量和氮利用率

由表5可以看出, 增温处理的籽粒产量显著高于对照, 提高了8.1%, 但收获指数与对照处理无显著差异。增温处理的氮吸收效率、氮肥偏生产力和氮收获指数均高于对照处理, 分别提高了20.8%、8.1%和6.0%。表明适度的温度升高能够促进小麦对氮的吸收利用, 有利于籽粒产量和氮利用率的提高, 达到高产高效。

3 讨论

作物生产能力和同化产物向经济器官的运转能力是影响作物产量形成的两个关键因素。研究表明, 小麦籽粒中干物质约有1/3来源于开花前营养器官贮藏物质的转运, 2/3来自开花后功能叶片的光合产物积累(牟会荣等, 2008)。而外界环境对作物干物质



表5 冬小麦籽粒产量和氮素利用效率对全天增温的响应(平均值±标准误差)  
Table 5 Responses of grain yield and nitrogen use efficiency of winter wheat to all-day warming (mean ± SE)

处理 Treatment	籽粒产量 Grain yield (kg·hm <sup>-2</sup> )	收获指数 Harvest index (%)	氮吸收效率 NUE (kg·kg <sup>-1</sup> )	氮肥偏生产力 NPFP (kg·kg <sup>-1</sup> )	氮收获指数 NHI (%)
不增温 Non-warmed	8 800.04 ± 246.65 <sup>b</sup>	41.22 ± 0.54 <sup>a</sup>	1.30 ± 0.02 <sup>b</sup>	41.91 ± 1.17 <sup>b</sup>	73.26 ± 0.63 <sup>b</sup>
增温 Warmed	9 516.71 ± 220.48 <sup>a</sup>	39.94 ± 0.67 <sup>a</sup>	1.57 ± 0.01 <sup>a</sup>	45.32 ± 1.05 <sup>a</sup>	77.68 ± 0.27 <sup>a</sup>

同列中不同小写字母表示处理间差异达5%显著水平。  
Values followed by different lowercase letters within the same column are significant at 5% level. NHI, nitrogen harvest index; NPFP, nitrogen partial factor productivity; NUE, nitrogen uptake efficiency.

积累、转运和产量有重要影响。Ercoli等(2008)研究表明,水分胁迫可使小麦植株的干物质积累能力降低,开花前干物质向籽粒转移比例提高。而适度的干旱有利于茎鞘等营养器官中同化产物向籽粒中的再转运(Yang *et al.*, 2000; 陈晓远和罗远培, 2001)。温度是作物生长发育的主要气象因子,温度升高会导致土壤含水量降低和小麦生育期缩短,影响小麦不同生育阶段的物质积累和籽粒产量(Tian *et al.*, 2012; Chen *et al.*, 2014; 张凯等, 2016)。在西北地区雨养条件下的研究表明,温度升高使0–20 cm土壤含水量降低了12.81%–31.96%,生育期缩短7–11天,不利于小麦拔节之后叶和茎秆的干物质积累,成熟期叶和穗的干物质分配比例显著低于对照处理(张凯等, 2016),导致千粒重和籽粒产量降低(张凯等, 2015)。本试验结果表明,在青藏高原区灌溉充足的条件下,增温对开花期和成熟期0–20 cm土壤含水量无显著影响;从冬小麦个体和群体两个水平的干物质积累进行分析,全生育期增温处理不利于冬小麦个体开花之后干物质的积累,但是开花前群体的物质积累能力高于对照。其原因是:在本试验无水胁迫条件下,适度增温提高了冬小麦生育期的最低温度,减缓了拔节之前低温对冬小麦生长发育的限制,分蘖数和有效穗数显著增加。该结果与Fang等(2012)和石姣姣等(2015)的研究结果一致。本研究结果还表明,增温处理下,干物质向籽粒的转运量和转运比例高于对照处理,这在一定程度上减轻了开花后个体光合能力下降对产量的影响。而且,成熟期干物质向籽粒的分配比例显著高于对照处理,弥补了开花后贮藏干物质向籽粒的转运量较小而造成的产量损失,有利于产量的提高。

氮的吸收利用对作物产量有重要的影响。研究发现,作物开花前的氮积累量和开花至成熟期的干物质积累量与产量显著正相关,提高作物产量的关键在于提高开花前的氮积累量(Ntanos & Koutroubas, 2002; Jiang *et al.*, 2004)。温度影响根的呼吸、

各种酶的活性等,从而影响氮的吸收速率。研究表明,小麦根吸收氮的适宜温度是20–25 °C,小麦根对氮的吸收随温度升高而加快,但温度超过40 °C时,氮吸收速率就会下降(陈丹丹, 2012)。廖建雄和王根轩(2000)研究发现高温胁迫引起小麦营养器官含氮量显著降低,而Gebbing等(1998)、Tahir和Nakata(2005)的研究表明,花后温度适度升高有利于籽粒氮的积累,但是高于32 °C籽粒氮含量随温度升高而下降。前人虽然研究了花后增温对小麦氮吸收积累的影响,但不能完全反映全球增温背景下小麦对氮的吸收和利用情况。本试验设置了冬小麦全生育期增温处理,温度升高1.1 °C促进了群体水平冬小麦对氮的吸收积累及开花期营养器官中贮存的氮向籽粒中的转运,其籽粒中的氮分配比例高于对照处理。这可能与冬小麦生育期的背景温度有关。本研究的试验区年平均气温在7.4 °C,最高气温低于30 °C,因此增温1.1 °C,加快了冬小麦地上部生长(图3B),可能提高了根系的生物量和根系活力,有利于冬小麦群体对氮的吸收积累及向籽粒的转运分配。

氮利用效率是联系氮积累与物质生产和产量的重要指标,提高干物质生产效率和氮生产效率是遗传改良和栽培调控的重点(徐富贤等, 2009)。本研究中,增温处理的氮吸收效率、氮肥偏生产力和氮收获指数均高于对照处理,适度增温促进了冬小麦对氮的吸收利用,有利于籽粒产量和氮利用率的同步提高,实现高产高效。其原因可能在于增温处理使冬小麦前期生长速率加快,加大了冬小麦根系对氮的吸收(Tian *et al.*, 2014)。本试验结果还表明,增温处理的氮积累能力和开花后氮的转运效率高,促进了营养器官中氮的输出和向籽粒中的转运,从而提高了氮利用效率。对照处理开花前氮转运量对籽粒贡献率虽然较高,但其开花前干物质积累量低于增温处理,开花前积累的氮并未有效地促进物质生产,导致植株对氮的吸收效率低下,加之开花后干物质向穗部分配不合理,造成对照处理碳氮在营养器

官冗余。

## 4 结论

日平均气温升高1.1 °C, 提高了冬小麦群体干物质积累能力、籽粒干物质分配比例和开花前贮藏同化物转运量对籽粒产量的贡献率; 增加了冬小麦群体氮积累量、成熟期氮向籽粒的分配比例及开花期营养器官中贮存的氮向籽粒的转运率; 其籽粒产量和氮吸收效率分别比对照提高了8.1%和20.8%。本试验预期升温1.1 °C将促进青藏高原等高海拔地区冬小麦干物质和氮向籽粒分配和转运, 有利于冬小麦高产和氮高效利用。

**基金项目** 国家重点研发计划(2016YFD0300803)、国家公益性行业(农业)专项(201503116-10)、国家自然科学基金(31201179)和中国农业科学院创新工程(CAAS-XTCX2016019-03和Y2016XT01-03)。

## 参考文献

- Aronson EL, McNulty SG (2009). Appropriate experimental ecosystem warming methods by ecosystem, objective, and practicality. *Agricultural and Forest Meteorology*, 149, 1791–1799.
- Badeck FW, Bondeau A, Böttcher K, Doktor D, Lucht W, Schaber J, Sitch S (2004). Responses of spring phenology to climate change. *New Phytologist*, 162, 295–309.
- Chen DD (2012). *Effects of Different Day and Night Temperature Enhancement After Anthesis on Quality and Physiological Mechanism of Wheat Under Free Air Controlled Condition*. Master degree dissertation, Nanjing Agricultural University, Nanjing. (in Chinese with English abstract) [陈丹丹 (2012). 花后开放式增温对小麦品质的影响及其生理机制. 硕士研究论文, 南京农业大学, 南京.]
- Chen J, Tian YL, Zhang X, Zheng CY, Song ZW, Deng AX, Zhang WJ (2014). Nighttime warming will increase winter wheat yield through improving plant development and grain growth in North China. *Journal of Plant Growth Regulation*, 33, 397–407.
- Chen XY, Luo YP (2001). Study on the compensatory effect of rewetwatering during the flowering stage after previous water stress in winter wheat. *Acta Agronomica Sinica*, 27, 513–516. (in Chinese with English abstract) [陈晓远, 罗远培 (2001). 开花期复水对受旱冬小麦的补偿效应研究. 作物学报, 27, 513–516.]
- Ding YH, Ren GY, Shi GY, Gong P, Zheng XH, Zhai PM, Zhang DE, Zhao ZC, Wang SW, Wang HJ, Luo Y, Chen DL, Gao XJ, Dai XS (2006). National assessment report of climate change (I). Climate change in China and its future trend. *Advances in Climate Change Research*, 2(1), 3–8. (in Chinese with English abstract) [丁一汇, 任国玉, 石广玉, 宫鹏, 郑循华, 翟盘茂, 张德二, 赵宗慈, 王绍武, 王会军, 罗勇, 陈德亮, 高学杰, 戴晓苏 (2006). 气候变化国家评估报告(I): 中国气候变化的历史和未来趋势. 气候变化研究进展, 2(1), 3–8.]
- Ercoli L, Lulli L, Mariotti M, Masoni A, Arduini I (2008). Post-anthesis dry matter and nitrogen dynamics in durum wheat as affected by nitrogen supply and soil water availability. *European Journal of Agronomy*, 28, 138–147.
- Fang SB, Tan KY, Ren SX, Zhang XS, Zhao JF (2012). Field experiments in North China show no decrease in winter wheat yields with night temperature increased by 2.0–2.5 °C. *Science China Earth Sciences*, 55, 1021–1027.
- Gebbing T, Schnyder H, Kühbauch W (1998). Carbon mobilization in shoot parts and roots of wheat during grain filling: Assessment by <sup>13</sup>C/<sup>12</sup>C steady-state labelling, growth analysis and balance sheets of reserves. *Plant, Cell & Environment*, 21, 301–313.
- IPCC (Intergovernmental Panel on Climate Change) (2014). Working group I contribution to the fifth assessment report of the intergovernmental panel on climate change. In: Stocker TF, Qin DH, Plattner G, Tignor M, Allen SK, Boschung J, Nauels A, Xia Y, Bex V, Midgley PM eds. *Climate Change in 2013: The Physical Science Basis*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Jiang D, Xie ZJ, Cao WX, Dai TB, Jing Q (2004). Effects of post-anthesis drought and water-logging on photosynthetic characteristics, assimilates transportation in winter wheat. *Acta Agronomica Sinica*, 30, 175–182. (in Chinese with English abstract) [姜东, 谢祝捷, 曹卫星, 戴廷波, 荆奇 (2004). 花后干旱和渍水对冬小麦光合特性和物质运转的影响. 作物学报, 30, 175–182.]
- Jiang LG, Dai TB, Jiang D, Cao WX, Gan XQ, Wei SQ (2004). Characterizing physiological N-use efficiency as influenced by nitrogen management in three rice cultivars. *Field Crops Research*, 88, 239–250.
- Liao JX, Wang GX (2000). The effects of increasing CO<sub>2</sub>, temperature and drought on the chemical composition of wheat leaves. *Acta Phytocologica Sinica*, 24, 744–747. (in Chinese with English abstract) [廖建雄, 王根轩 (2000). CO<sub>2</sub>和温度升高及干旱对小麦叶片化学成分的影响. 植物生态学报, 24, 744–747.]
- Lobell DB, Schlenker W, Costa-Roberts J (2011). Climate trends and global crop production since 1980. *Science*, 333, 616–620.
- Mu HR, Jiang D, Dai TB, Jing Q, Cao WX (2008). Effect of shading on photosynthesis and chlorophyll fluorescence characters in wheat flag leaves. *Scientia Agricultura Sinica*, 41, 599–606. (in Chinese with English abstract) [牟会荣, 姜东, 戴廷波, 荆奇, 曹卫星 (2008). 遮荫对小麦旗叶光合及叶绿素荧光特性的影响. 中国农业科学, 41, 599–606.]
- Nijs I, Kockelbergh F, Teughels H, Blum H, Hendrey G,

doi: 10.17521/cjpe.2017.0021



- Impens I (1996). Free air temperature increase (FATI): A new tool to study global warming effects on plants in the field. *Plant, Cell & Environment*, 19, 495–502.
- Ntanos DA, Koutroubas SD (2002). Dry matter and N accumulation and translocation for *indica* and *japonica* rice under Mediterranean conditions. *Field Crops Research*, 74, 93–101.
- Pepin NR, Bradley S, Diaz HF, Baraer M, Caceres EB, Forsythe N, Fowler H, Greenwood G, Hashmi MZ, Liu XD, Miller JR, Ning L, Ohmura A, Palazzi E, Rangwala I, Schöner W, Severskiy I, Shahgedanova M, Wang MB, Williamson SN, Yang DQ (2015). Elevation-dependent warming in mountain regions of the world. *Nature Climate Change*, 5, 424–430.
- Sadras VO, Monzon JP (2006). Modelled wheat phenology captures rising temperature trends: Shortened time to flowering and maturity in Australia and Argentina. *Field Crops Research*, 99, 136–146.
- Shen KY, Xu MF (2012). On the rapid development of Tibet's characteristic agriculture under climate change. *Journal of Tibet University*, 27(2), 32–39. (in Chinese with English abstract) [沈开艳, 徐美芳 (2012). 气候变化条件下的西藏特色农业跨越式发展研究. 西藏大学学报, 27(2), 32–39.]
- Shi JJ, Jiang XD, Shi HB, Chen YJ, Yuan JK, Jiang M (2015). Effects of winter warming treatments on photosynthesis and yield of wheat. *Journal of Triticeae Crops*, 35, 352–356. (in Chinese with English abstract) [石姣姣, 江晓东, 史宏斌, 陈元珺, 袁久坤, 姜鸣 (2015). 冬季增温对田间小麦光合作用及产量的影响. 麦类作物学报, 35, 352–356.]
- Sommer R, Glazirina M, Yuldashev T, Otarov A, Ibraeva M, Martynova L, Bekenov M, Kholov B, Ibragimov N, Kobilov R, Karaev S, Sultonov M, Khasanova F, Esanbekov M, Mavlyanov D, Isaev S, Abdurahimov S, Ikramov R, Shezdyukova L, de Pauw E (2013). Impact of climate change on wheat productivity in Central Asia. *Agriculture Ecosystems Environment*, 178, 78–99.
- Stevens WB, Hoefl RG, Mulvaney RL (2005). Fate of nitrogen-15 in a long-term nitrogen rate study II. Nitrogen uptake efficiency. *Agronomy Journal*, 97, 1046–1053.
- Tahir ISA, Nakata N (2005). Remobilization of nitrogen and carbohydrate from stems of bread wheat in response to heat stress during grain filling. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 191, 106–115.
- Tian YL, Chen J, Chen CQ, Deng AX, Song ZW, Zheng CY, Hoogmoed W, Zhang WJ (2012). Warming impacts on winter wheat phenophase and grain yield under field conditions in Yangtze Delta Plain, China. *Field Crops Research*, 134, 193–199.
- Tian YL, Zheng CY, Chen J, Chen CQ, Deng AX, Song ZW, Zhang BM, Zhang WJ (2014). Climatic warming increases winter wheat yield but reduces grain nitrogen concentration in East China. *PLOS ONE*, 9, e95108. doi: 10.1371/journal.pone.0095108.
- Wang YF, Yu ZW, Li SX, Yu SL (2003). Effects of soil fertility and nitrogen application rate on nitrogen absorption and translocation, grain yield, and grain protein content of wheat. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 14, 1868–1872. (in Chinese with English abstract) [王月福, 于振文, 李尚霞, 余松烈 (2003). 土壤肥力和施氮量对小麦氮吸收运转及籽粒产量和蛋白质含量的影响. 应用生态学报, 14, 1868–1872.]
- Xiao GJ, Zhang Q, Zhang FJ, Luo CK, Wang RY (2011). The impact of rising temperature on spring wheat production in the Yellow River irrigation region of Ningxia. *Acta Ecologica Sinica*, 31, 6588–6593. (in Chinese with English abstract) [肖国举, 张强, 张峰举, 罗成科, 王润元 (2011). 增温对宁夏引黄灌区春小麦生产的影响. 生态学报, 31, 6588–6593.]
- Xu FX, Xiong H, Xie R, Zhang L, Zhu YC, Guo XY, Yang DJ, Zhou XB, Liu M (2009). Advance of rice fertilizer-nitrogen use efficiency. *Plant Nutrition and Fertilizer Science*, 15, 1215–1225. (in Chinese with English abstract) [徐富贤, 熊洪, 谢戎, 张林, 朱永川, 郭晓艺, 杨大金, 周兴兵, 刘茂 (2009). 水稻氮利用效率的研究进展及其动向. 植物营养与肥料学报, 15, 1215–1225.]
- Yang JC, Zhang JH, Huang ZL, Zhu Q, Wang L (2000). Remobilization of carbon reserves is improved by controlled soil-drying during grain filling of wheat. *Crop Science*, 40, 1645–1655.
- You LZ, Rosegrant MW, Wood S, Sun DS (2009). Impact of growing season temperature on wheat productivity in China. *Agricultural and Forest Meteorology*, 149, 1009–1014.
- Zhang K, Wang RY, Feng Q, Wang HL, Zhao H, Zhao FN, Yang FL, Lei J (2015). Effects of simulated warming and precipitation change on growth characteristics and grain yield of spring wheat in semi-arid area. *Transactions of the CSAE*, 31 (Supp.1), 161–170. (in Chinese with English abstract) [张凯, 王润元, 冯起, 王鹤龄, 赵鸿, 赵福年, 阳伏林, 雷俊 (2015). 模拟增温和降水变化对半干旱区春小麦生长及产量的影响. 农业工程学报, 31(增刊1), 161–170.]
- Zhang K, Wang RY, Wang HL, Zhao H, Qi Y, Zhao FN, Lei J (2016). Effects of simulated warming on dry matter production and distribution of rainfed spring wheat in semi-arid area. *Transactions of the CSAE*, 32, 223–232. (in Chinese with English abstract) [张凯, 王润元, 王鹤龄, 赵鸿, 齐月, 赵福年, 雷俊 (2016). 模拟增温对半干旱雨养区春小麦物质生产与分配的影响. 农业工程学报, 32, 223–232.]
- Zheng CY, Chen CQ, Zhang X, Song ZW, Deng AX, Zhang BM, Wang L, Mao NW, Zhang WJ (2016). Actual impacts of global warming on winter wheat yield in Eastern Himalayas. *International Journal of Plant Production*, 10, 159–174.

责任编辑: 倪 健 责任编辑: 王 葳



扫码向作者提问