

DOI: 10.5846/stxb201402280346

谭凯炎, 杨晓光, 任三学, 房世波. 高温胁迫对华北地区冬小麦灌浆及产量的影响. 生态学报, 2015, 35(19): - .

Tan K Y, Yang X G, Ren S X, Fang S B. Impact of high temperature stress at the grain-filling stage on winter wheat yield. Acta Ecologica Sinica, 2015, 35(19): - .

高温胁迫对华北地区冬小麦灌浆及产量的影响

谭凯炎^{1,*}, 杨晓光², 任三学¹, 房世波¹

1 中国气象科学研究院, 北京 100081

2 中国农业大学资源与环境学院, 北京 100193

摘要: 冬小麦灌浆期高温是制约我国北方冬小麦产量的一个重要气候因素, 随着全球气候变暖, 日趋频繁的极端温度事件可能引起该地区冬小麦产量的大幅波动。为了明确冬小麦灌浆期异常高温对冬小麦产量的影响程度, 在河北固城生态与农业气象试验站自然大田条件下, 采用自由空气红外辐射增温技术, 开展了冬小麦灌浆中后期短期高温处理模拟试验。结果表明, 灌浆中后期短期高温胁迫致使冬小麦灌浆速率下降及灌浆持续时间缩短从而使粒重降低, 在消除了影响粒重的其它因素的作用后, 短期高温处理期间的午间平均冠层气温与粒重之间存在显著的负线性相关关系。高温对冬小麦产量的威胁程度由高温强度及其持续时间两个因素决定。结合了高温强度及其持续时间综合作用的高温有效度时被证明是一个能全面反映灌浆中后期高温胁迫影响的特征量。

关键词: 高温胁迫; 冬小麦; 产量; 红外辐射增温

Impact of high temperature stress at the grain-filling stage on winter wheat yield

TAN Kaiyan^{1,*}, YANG Xiaoguang², REN Sanxue¹, FANG Shibo¹

1 Chinese Academy of Meteorological Sciences, Beijing 100081, China

2 College of Resources and Environmental Sciences, China Agricultural University, Beijing 100193, China

Abstract: High air temperatures at the grain-filling stage are a critical constraining factor on winter wheat yields in Northern China. As global warming progresses, the more frequent occurrence of high temperatures may lead to large fluctuations in winter wheat yield in this region, which may be a threat to the food security of China. To evaluate the effects of unusually high temperatures at the mid to late grain-filling stage on winter wheat yield in Northern China, open field experiments with a short-term high temperature treatment were conducted at the Gucheng Ecometeorological Observation Experimental Station of the Chinese Academy of Meteorological Sciences (Dingxing County, Hebei Province, 39°08'N, 115°40'E) in 2012 and 2013. High air temperatures under the winter wheat canopy were induced using infrared radiator heaters. Two temperature increase treatments were applied each day from 11:00—15:00 for 6 or 9 days, during the mid to late grain-filling stage of winter wheat. In each temperature increase treatment, three levels of temperature increase above the ambient temperature were applied. Canopy air temperatures were recorded and the weights of 1000 kernels were sampled. High temperature stress at the mid to late grain-filling stage of winter wheat reduced the grain-filling rate and shortened the grain-filling period, resulting in a significant reduction in grain yield. After accounting for covarying factors, a significant negative linear relationship was found between grain weight and midday canopy air temperature: when the average midday canopy air temperature over 9 days rose to 32.9°C and 35.9°C, or the average midday canopy air temperature over 6 days rose to 33.8°C and 37.6°C, winter wheat grain yields decreased by 10% and 20%, respectively, compared to grain yields at the

基金项目: 公益性行业(气象)专项(GYHY201106030); 国家自然科学基金(41375118)

收稿日期: 2014-02-28; 网络出版日期: 2014-12-04

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: tanky@cams.cma.gov.cn

average midday canopy air temperature during the grain filling stage over the last 20 years in the region (30°C). A steeper drop in grain weight owing to high temperature stress was not observed because of the limited temperature increase. This study suggests that the magnitude of high temperature stress effects on winter wheat grain yields depends on both the strength and duration of the stress, which can be represented as the effective accumulated heat (summation of the hourly temperature differences above a threshold value during the mid to late grain-filling stage of winter wheat). There were significant negative linear relationships between the normalized grain weight of winter wheat and the effective accumulated heat above 30°C during the mid to late grain-filling stage ($P \leq 0.05$). This shows that the high temperature stress index is a useful parameter for quantitative evaluation of the impacts of high temperatures at the grain-filling stage on winter wheat yield. To cope with such high temperature damage at the mid to late grain filling stage, it will be necessary to adopt heat tolerant varieties and to develop cultivation and management measures to mitigate the effects of heat damage.

Key Words: High temperature stress; Winter wheat; Yield; Infrared heating

冬小麦属喜凉作物,灌浆阶段天气凉爽有利于提高千粒重^[1],但在我国冬小麦主产区小麦灌浆成熟期常会遭遇高温天气,高温危害是小麦取得高产的主要障碍之一。随着全球气候变暖,一些地区小麦灌浆期的高温胁迫发生频率增加^[2],极端温度事件将给农作物产量造成更大损失^[3],我国未来极端高温事件也将明显增加^[4],年平均高温日数呈上升趋势^[5,6],冬小麦生育后期高温危害势必对高产稳产带来更大影响,威胁我国冬小麦产量安全。关于高温胁迫对小麦的光合、生理、产量及籽粒品质的影响国内外已开展了较多的试验^[7-17],一些试验研究表明灌浆期高温胁迫致使冬小麦产量降低^[15-17],在不同灌浆阶段高温胁迫的作用不同^[18,19]。然而,针对灌浆期高温胁迫程度与冬小麦籽粒产量的定量关系研究还较少,究竟灌浆期短期高温对冬小麦产量的影响遵从何种规律,气候异常时出现极端高温是否将导致冬小麦产量陡降,以及高温胁迫对冬小麦灌浆与产量的作用机制都有待深入研究。华北地区是我国冬小麦主产区之一,本研究试图通过田间模拟高温试验探索冬小麦灌浆中后期短期高温对华北地区冬小麦产量的影响规律及其作用机制,以期评估未来极端高温事件对该地区冬小麦产量安全威胁提供科学依据。在冬小麦灌浆中后期,穗数和穗粒数已经基本确定,粒重大小决定了最终籽粒产量的高低,因此,本研究通过粒重的变化来反映产量对高温胁迫的响应。

1 材料与方法

1.1 试验设计

本研究的试验于 2012—2013 年在中国气象科学研究院河北固城生态与农业气象试验站进行,两年试验的冬小麦品种均为济麦 22,属半冬性品种。试验在大田中进行,各小区播种密度和田间管理措施完全一致,增温处理在冬小麦灌浆中后期(开花 11 d 后至成熟^[19])进行,处理前冬小麦长势基本相同,在自然状态下采用红外辐射器增温方法对小麦冠层进行辐射增温。设两组增温处理,一组为在冬小麦灌浆中后期选择 6 个晴热天进行增温处理(temperature increase 6 days:TI 6 d),另一组为在冬小麦灌浆中后期选择 9 个晴热天进行增温处理(temperature increase 9 days:TI 9 d),由于天气条件的波动,6 d 处理和 9 d 处理不一定连续。每组设 3 个增温幅度(temperature increase treatment 1 (T1), temperature increase treatment 2 (T2), temperature increase treatment 3 (T3)),通过采用不同功率红外辐射器及其安装高度产生不同增温幅度,辐射器由 3 根红外灯管并排组成,3 个增温幅度的红外辐射器功率和安装高度分别为 $3 \times 500\text{ W}$,距冠层顶部 0.6 m; $3 \times 600\text{ W}$,距冠层顶部 0.4 m; $3 \times 700\text{ W}$,距冠层顶部 0.4 m。另外设置 1 组对照(Control (CK))。每个幅度的增温处理和对照均设 3 个小区重复,每个小区的面积为 $1.5\text{ m} \times 2.0\text{ m}$,红外辐射器水平悬挂在小区中央冬小麦冠层上方,辐射器照射区域 $0.8\text{ m} \times 1.2\text{ m}$,辐射器灯管的反射罩宽度 2.5 cm,其对阳光的遮挡作用可以忽略。增温处理只在晴热天气的午间进行,时间为 10:00 至 15:00,在每个处理和对照安装 1 个带辐射罩的温度传感器,传感器安装在照射区域中央的冬小麦冠层高度处,采集器每 10 min 采集 1 次数据。

1.2 两个冬小麦生长季气候情况

根据距试验地 40 KM 的涿州农气站两个生长季各月温度距平资料(表 1),2011—2012 冬小麦生长季温度较常年偏高,而 2012—2013 冬小麦生长季温度偏低,2012—2013 季从冬小麦苗期开始气温多低于上一季,特别是起身期以后气温持续低于上年。两个生长季未出现明显的气象和病虫害灾害情况。

表 1 冬小麦生长季各月气温距平(℃)

Table 1 Monthly average temperature anomaly in growing season of winter wheat(℃)

生长季 Growing season	11 月 Nov.	12 月 Dec.	1 月 Jan.	2 月 Feb.	3 月 Mar.	4 月 Apr.	5 月 May	6 月 Jun.
2011—2012	1.8	-0.3	-0.6	-1.6	-0.6	1.7	2.1	-0.3
2012—2013	-1.3	-2.8	-2.0	-0.8	0.0	-1.9	1.0	-1.3

1.3 观测项目与方法

小麦开花后,在各处理小区的中央区域选定高度和大小相近的 40 穗,做出标记,开花 5 d 后在对照小区开始取样观测籽粒灌浆速率,每隔 4 d 取样一次,增温处理开始后,各小区同时观测。每次在每小区取 5 穗,剥出籽粒在 80 ℃ 恒温下烘干后称重,计算平均粒重,小麦成熟后考种得到最终粒重。同期的百叶箱气温、风速和空气湿度值来自本站的自动气象站观测资料。

1.4 数据处理

冠层气温小时值为小时内 6 次读数的平均,午间冠层气温平均值为 11:00—15:00 冠层气温小时值的平均。高温有效度时值为冬小麦灌浆中后期(2012 年 5 月 20 日—6 月 8 日,2013 年 5 月 26 日—6 月 18 日)冠层气温小时值中高于 30 ℃ 部分的和。为了消除年份间除灌浆中后期气温以外其它条件对粒重的影响,对两年的粒重数据进行了标准化处理,由分年取得的粒重与午间冠层平均气温的回归关系式或粒重与高温有效度时值的回归关系式计算多年平均午间冠层气温或高温有效度时值为零所对应的粒重值,然后各处理的粒重数据与它的比值即为标准化后的粒重相对值。采用 Excel 软件进行数据分析处理和作图,用 MATLAB 软件作粒重增长曲线模拟和分析,用 SPSS 统计软件进行显著性分析。

2 结果分析

2.1 短期高温胁迫对灌浆进程的影响

图 1a 为 2012 年开花 14 d 后进行 9 d 增温处理(T3)和对照的千粒重变化,图 1b 为 2013 年开花 16 d 后进行 9 d 增温处理(T2)和对照的千粒重变化。图 1 直观表明,增温后,千粒重增速较对照明显减小,同时,增温处理的籽粒增长过程比对照提前终止,增温使灌浆持续时间比对照缩短约 3 d—5 d,从观察到的冠层表征显示,增温处理没有灼伤叶片,但使叶片和麦穗提前变黄。应用 Logistic 模型模拟图 1 中的 4 条灌浆进程曲线后求得,增温处理使 2012 年最大灌浆速率从 $2.41 \text{ mg d}^{-1} \text{ grain}^{-1}$ 下降到 $2.00 \text{ mg d}^{-1} \text{ grain}^{-1}$;使 2013 年最大灌

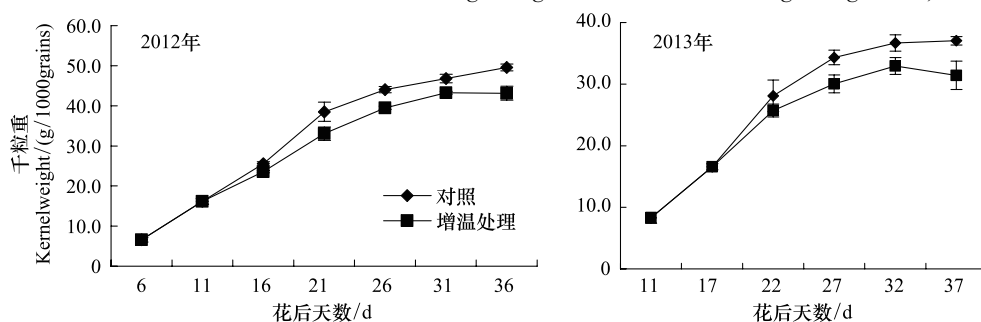


图 1 高温对灌浆进程及灌浆速率的影响

Fig.1 Impacts of high temperature on process and rate of grain filling a; 2012 年; b; 2013 年

浆速率从 $2.09 \text{ mg d}^{-1} \text{ grain}^{-1}$ 下降到 $1.70 \text{ mg d}^{-1} \text{ grain}^{-1}$ 。由此可见,灌浆期高温胁迫造成粒重下降的机制是降低灌浆速率和缩短灌浆持续时间的双重影响。

2.2 灌浆中后期短期高温对粒重的影响及高温热害阈值

2.2.1 灌浆中后期午间冠层气温与粒重的关系

表 2 给出了 2012 年和 2013 年冬小麦灌浆中后期短期(6 d 和 9 d)增温处理的冠层气温及其粒重数据。首先可见,由于两个生长季气候条件不同,两年间对照的温度和粒重均相差很大;同时从表中可看出,各组试验中,冬小麦最终粒重都随增温处理期间午间平均冠层气温的升高而减小。两年不同的背景温度条件使试验取得了更宽温度范围内粒重与冠层气温的关系数据。

表 2 灌浆中后期增温处理的午间(11:00—15:00)平均冠层气温(T)及粒重(G)

Table 2 Average canopy air temperature of midday(11:00—15:00) at mid to late grain filling stage(T) and kernel weight(G)

处理 Treatment	2012				2013			
	6 天增温 TI 6 d		9 天增温 TI 9 d		6 天增温 TI 6 d		9 天增温 TI 9 d	
	$T/^{\circ}\text{C}$	$G/(\text{mg}/\text{grain})$	$T/^{\circ}\text{C}$	$G/(\text{mg}/\text{grain})$	$T/^{\circ}\text{C}$	$G/(\text{mg}/\text{grain})$	$T/^{\circ}\text{C}$	$G/(\text{mg}/\text{grain})$
CK	33.6	$49.58 \pm 0.85\text{a}^{**}$	32.0	$49.58 \pm 0.85\text{a}^{**}$	28.2	$37.05 \pm 0.69\text{a}^{*}$	29.1	$37.05 \pm 0.69\text{a}^{*}$
T1	34.9	$44.21 \pm 0.93\text{b}$	33.4	$45.92 \pm 0.97\text{b}$	28.7	$35.27 \pm 1.02\text{b}$	30.2	$35.93 \pm 2.69\text{ab}$
T2	35.9	$44.37 \pm 1.35\text{bc}$	34.7	$44.22 \pm 1.77\text{bc}$	31.2	$32.84 \pm 0.58\text{c}$	33.7	$31.42 \pm 2.32\text{c}$
T3	39.1	$40.91 \pm 1.11\text{d}$	35.2	$43.11 \pm 1.83\text{c}$	31.7	$33.49 \pm 0.54\text{c}$	34.3	$32.22 \pm 1.62\text{bc}$

TI 6 d: temperature increase 6 days; TI 9 d: temperature increase 9 days; CK: Control; T1: temperature increase treatment 1; T2: temperature increase treatment 2; T3: temperature increase treatment 3; ** 同组处理中,不同小写字母表示在 0.05 水平差异显著; * 同组处理中,不同小写字母表示在 0.10 水平差异显著

经回归分析,分别得出各组试验中粒重与冠层气温的相关关系如下:

$$G = 94.32 - 1.3815T \quad R^2 = 0.83^{*} \quad n = 4 \quad (2012 \quad 6 \text{ d 增温}) \quad (1)$$

$$G = 64.69 - 1.003T \quad R^2 = 0.86^{*} \quad n = 4 \quad (2013 \quad 6 \text{ d 增温}) \quad (2)$$

$$G = 111.22 - 1.9374T \quad R^2 = 0.98^{**} \quad n = 4 \quad (2012 \quad 9 \text{ d 增温}) \quad (3)$$

$$G = 67.47 - 1.0472T \quad R^2 = 0.96^{**} \quad n = 4 \quad (2013 \quad 9 \text{ d 增温}) \quad (4)$$

式中: T 为增温处理期间的午间(11:00—15:00)平均冠层气温($^{\circ}\text{C}$); G 为粒重(mg/grain);

* 表示通过 $P \leq 0.10$ 的显著性检验, ** 表示通过 $P \leq 0.05$ 显著性检验。

分析表明,在不同年份、不同高温处理持续时间下,粒重与高温处理期间的平均午间冠层气温间都呈显著的负线性相关关系。

2.2.2 冬小麦灌浆中后期午间冠层气温及百叶箱气温间的关系

前面的分析中所用温度资料均为冬小麦群体冠层气温,为了与常规气象资料联系起来,本文利用冬小麦灌浆中后期每天 11:00—15:00 对照小区冠层小时平均气温和同时的百叶箱气温资料,分别分析得到冠层气温与百叶箱气温(式 5),百叶箱午间(11:00—15:00)平均气温与日平均气温(式 6)和日最高气温(式 7)间的关系如下:

$$T_a = 0.737T_{ca} + 6.10 \quad R^2 = 0.754^{***} \quad n = 226 \quad (5)$$

$$T_{md} = 1.216T_{av} - 0.53 \quad R^2 = 0.808^{***} \quad n = 109 \quad (6)$$

$$T_M = 1.006T_{md} + 1.64 \quad R^2 = 0.961^{***} \quad n = 109 \quad (7)$$

式中: T_a 为百叶箱气温; T_{ca} 为冠层气温; T_{md} 为百叶箱午间(11:00—15:00)平均气温; T_{av} 为百叶箱日平均气温; T_M 为百叶箱日最高气温;*** 表示通过 $P \leq 0.01$ 的显著性检验。

结果表明,在冬小麦灌浆中后期,气温较低时,冠层气温与百叶箱气温接近,气温较高时,冠层气温则高于百叶箱气温,天气越炎热,两者相差越大。其原因可能在于,在冬小麦灌浆中后期,土壤湿度较低,午后的冠层温度一般高于空气温度^[20],到后期,随着根系吸水能力下降,蒸腾作用减小,午间光照越强,冠层温度越高,冠

气温差越大,冠层气温也就越高高于百叶箱气温。根据观测资料,在灌浆中期以前,冠层气温一般接近或低于百叶箱气温,这可能与前期土壤湿度较高及冠层蒸腾能力较强有关。因此,式 5 只适应于冬小麦灌浆中后期午间时段。同时分析得到,午间平均气温与日平均气温和日最高气温间均存在非常密切的线性相关关系(式 6、式 7)。

根据涿州农气站历史资料分析得出,冬小麦乳熟至成熟期的多年(1991—2010)日平均气温为 23.6 ℃,该温度值可以视作为当地近 20 年冬小麦灌浆中后期的平均温度条件,由上述关系式换算成灌浆中后期午间平均冠层气温为 30 ℃。

2.2.3 试验地区冬小麦灌浆中后期短期高温热害阈值

因为两年试验冬小麦生长背景气象条件不同,造成不能将两年的粒重与冠层气温关系作统一分析。为了消除年份间除灌浆中后期气温以外其它条件对粒重的影响,分年对粒重数据进行了标准化处理(见 1.4),当地灌浆中后期午间冠层气温的多年平均值取 30 ℃(见 2.2.2)。图 2 给出了经标准化处理后两年试验中 9 天增温(a)和 6 天增温(b)的粒重相对值与平均冠层气温的关系,图 2 显示,经标准化后,两年试验数据遵从一致的相关关系,粒重相对值随冠层气温升高呈线性下降,回归关系均通过极显著检验($P \leq 0.01$),表明两年试验得到的高温减产规律相同。

根据图 2 中两组回归关系可计算出,相对于多年平均冠层气温(30 ℃),9 天高温处理期间午间平均冠层气温每升高 1 ℃,粒重降低 3.4%,6 天高温处理平均冠层气温每升高 1 ℃,粒重降低约 2.6%,这表明,高温强度相同时,持续时间较长导致更大的减产率。以当地灌浆中后期多年平均气温下的粒重作为正常值,依据通常气象灾害分级对应的减产百分率^[21],以减产 5%—10%为轻度受灾,10%—20%为中度受灾,而 20%—30%为重度受灾,分别可以得出,在冬小麦灌浆中后期,如果出现 9 天平均午间冠层气温达到 31.4 ℃、32.9 ℃和 35.9 ℃,或 6 天平均午间冠层气温达到 32 ℃、33.8 ℃和 37.6 ℃,则冬小麦将分别受到轻、中、重度高温减产危害,据此由式 5—式 7 计算出相对应的日平均最高气温分别为 31 ℃、32.1 ℃、34.4 ℃和 31.5 ℃、32.8 ℃、35.6 ℃。

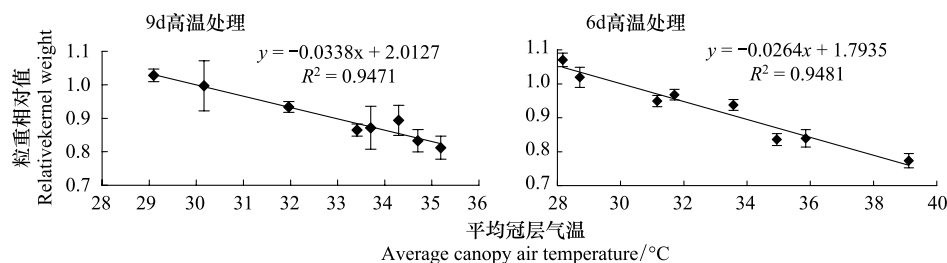


图 2 标准化后粒重相对值与灌浆中后期平均冠层气温的关系,

Fig.2 Relationship between normalized kernel weight and average canopy air temperature at mid to late grain filling stage

a: 9 d 高温处理, b: 6 d 高温处理

2.3 灌浆中后期高温积热及其与粒重的关系

前面用平均冠层气温作为特征量分析了短期高温处理对粒重的影响,它们间很好的相关关系一定程度上与增温处理均选择了晴热天气有关,如果用灌浆中后期全阶段的平均气温来表示高温程度,则可能因期间出现多个低温日而使其不能真实反映期间高温天气的热害作用。为了体现灌浆中后期全阶段所有不利于冬小麦籽粒灌浆的高温对粒重的累积影响,本文用灌浆中后期高温积热(累计高温有效度时,℃·h)来作为全阶段的高温热害特征量,即冬小麦开花 11 天后至成熟期间所有小时气温值高于某一阈值的部分的累加。本文以试验地区冬小麦灌浆中后期多年平均气温对应的午间冠层气温值(30 ℃)作为阈值,计算了两年各处理的高温有效度时值。为了消除两年间冬小麦生育期其它条件对粒重的影响,分年对粒重数据进行标准化处理后得到粒重相对值。由两年各处理灌浆中后期累计高温有效度时和粒重相对值数据得到两者关系如图 3,统计结果显示,粒重与反映灌浆中后期高温积热的有效度时值之间存在很好的线性相关关系,统计结果通过 $P \leq$

0.05 的显著性检验。分析结果表明,高温有效度时值较好地代表了灌浆中后期高温的强度及其持续时间对粒重的双重影响。按照 2.2.3 中的方法,相应地可以计算出试验地区冬小麦灌浆中后期轻、中、重高温热害对应的全阶段累计高温有效度时值分别为 144(℃·h)、215(℃·h)和 358(℃·h)。

3 结论与讨论

本研究的两年田间试验期间,分别只有 1 天的风速和湿度条件达到干热风的标准(限于篇幅,资料略),因此,试验结果表现的主要是高温胁迫的影响效应。试验结果表明,灌浆中后期短期高温可以导致产量的显著降低,粒重随高温处理期间的平均冠层气温而线性下降,这与曲曼丽早期的田间观测结果规律一致^[15],本试验中,灌浆中后期冠层气温差异是导致粒重差异的唯一因子,所以两者的相关关系更为密切。因试验处理增温幅度有限,其结果未能反映更高温度下的产量响应,但据此可以认为,在一定的温度变幅内,短期高温不至造成产量陡降。

作物受高温伤害的程度随高温强度越强或持续时间越长而越严重^[22],本研究的分析结果显示,高温胁迫引起的冬小麦籽粒减产率也随高温胁迫强度增加、胁迫时间延长而加大,可见,冬小麦遭受高温胁迫危害后的减产幅度取决于高温强度及其持续时间两个因素。本文提出的高温有效度时有机结合了高温强度和胁迫时间的综合影响,全面反映了灌浆中后期高温危害程度,随着自动气象站的普及,由小时平均温度数据计算高温有效度时值切实可行。

试验表明,高温胁迫对冬小麦灌浆的影响表现在既抑制灌浆速率,同时缩短灌浆持续时间。在高温胁迫下,光合器官的功能受到伤害以及同化物向库器官的分配受到阻碍可能是高温胁迫致使灌浆速率下降的原因^[9,23],而高温胁迫使小麦灌浆期缩短则与后期持续高温导致植株体内 SOD、POD 酶的活性下降,加速根系与地上部组织衰老有关^[24,25]。为了应对冬小麦生育后期高温危害,在生产中,除选用耐热性强的品种外,采取一定的栽培管理措施也可以减轻热害,根据研究,提高拔节期追施氮肥的比例可以延缓后期植株衰老,降低灌浆中后期高温胁迫对粒重、蛋白质质量和产量的不利影响^[26]。

小麦灌浆期高温热害是一种偶发天气现象,其发生的时期、强度和持续天数因年因地而异。控制试验表明,高温胁迫对小麦产量的影响因高温处理的灌浆阶段、高温强度及其持续时间而不同^[18,19,27],同时,冬小麦对高温的响应还与品种的耐热性密切相关^[10],因此,要全面揭示冬小麦后期高温胁迫对产量的影响规律需要开展大量的试验研究。此外,本文中给出的试验地区高温热害的部分温度阈值来自于两年试验,也需要更多观测数据的验证。

致谢:感谢中国气象科学研究院固城生态与农业气象试验站工作人员对本试验的大力协助,感谢梁宏博士在 MATLAB 软件应用上的帮助。

参考文献 (References):

- [1] 龚绍先. 粮食作物与气象. 北京: 北京农业大学出版社, 1988: 72-80.
- [2] Gouache D, Bris X L, Bogard M, Deudon O, Pagé C, Gate P. Evaluating agronomic adaptation options to increasing heat stress under climate change during wheat grain filling in France. *European Journal of Agronomy*, 2012, 39: 62-70.
- [3] Teixeira E I, Fischer G, van Velthuisen H, Walter C, Ewert F. Global hot-spots of heat stress on agricultural crops due to climate change. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2013, 170(15): 206-215.
- [4] 邓慧平, 吴正方. 气候变化对日极值气温及日雨量的影响. *地理学报*, 1996, 51(增刊): 50-57.

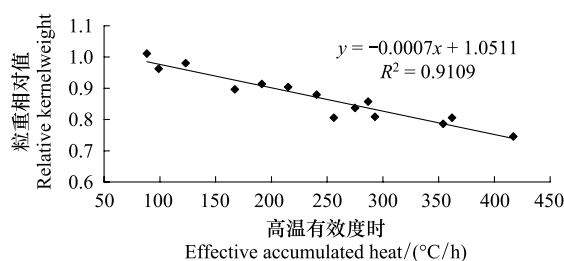


图3 标准化后粒重相对值与灌浆中后期高温有效度时的关系

Fig. 3 Relationship between normalized kernel weight and effective accumulated heat at mid to late grain filling stage

- [5] 任国玉, 陈峪, 邹旭恺, 周雅清, 王小玲, 江滢, 任福民, 张强. 综合极端气候指数的定义和趋势分析气候与环境研究, 2010, 15(4): 354-364.
- [6] 贺山峰, 戴尔阜, 葛全胜, 吴绍洪, 李明启. 中国高温致灾危险性时空格局预估. 自然灾害学报, 2010, 19(2): 91-97.
- [7] Skylas D J, Cordwell S J, Hains P G, Larsen M R, Basseal D J, Walsh B J, Blumenthal C, Rathmell W, Copeland L, Wrigley C W. Heat shock of wheat during grain filling: proteins associated with heat-tolerance. Journal of Cereal Science, 2002, 35(2): 175-188.
- [8] 陈 锋, 田纪春, 孟庆伟, 赵世杰. 短期高温胁迫对高产小麦品系灌浆后期旗叶光系统 II 功能的影响. 应用生态学报, 2006, 17(10): 1854-1858.
- [9] 戴廷波, 赵辉, 荆奇, 姜东, 曹卫星. 灌浆期高温和水分逆境对冬小麦籽粒蛋白质和淀粉含量的影响. 生态学报, 2006, 26(11): 3670-3676.
- [10] 闫素辉, 尹燕桦, 李文阳, 李 勇, 梁太波, 邬云海, 耿庆辉, 王振林. 花后高温对不同耐热性小麦品种籽粒淀粉形成的影响. 生态学报, 2008, 28(12): 6138-6147.
- [11] Labuschagne M T, Elago O, Koen E. The influence of temperature extremes on some quality and starch characteristics in bread, biscuit and durum wheat. Journal of Cereal Science, 2009, 49(2): 184-189.
- [12] Majoul-Haddada T, Bancela E, Martrea P, Triboia E, Branlard G. Effect of short heat shocks applied during grain development on wheat (*Triticum aestivum* L.) grain proteome. Journal of Cereal Science, 2013, 57(3): 486-495.
- [13] 石慧清, 龚月桦, 张东武. 花后高温对持绿型小麦叶片衰老及籽粒淀粉合成相关酶的影响. 植物生态学报, 2011, 35(7): 769-778.
- [14] 刘萍, 郭文善, 浦汉春, 封超年, 朱新开, 彭永欣. 灌浆期短暂高温对小麦淀粉形成的影响. 作物学报, 2006, 32(2): 182-188.
- [15] 曲曼丽, 王军. 冬小麦穗粒形成与气候条件的关系 2. 北京地区冬小麦籽粒重形成与温度条件的关系. 北京农业大学学报, 1984, 10(4): 421-427.
- [16] 夏国军, 崔金梅, 郭天财, 王晨阳. 小麦灌浆期间温度与千粒重关系的研究. 河南农业大学学报, 2003, 37(3): 213-216.
- [17] 谭凯炎, 房世波, 任三学. 增温对华北冬小麦生产影响的试验研究. 气象学报, 2012, 70(4): 902-908.
- [18] 于振文. 小麦产量与品质生理及栽培技术. 北京: 中国农业出版社, 2006: 347-350.
- [19] 李永庚, 于振文, 张秀杰, 高雷明. 小麦产量与品质对灌浆不同阶段高温胁迫的响应. 植物生态学报, 2005, 29(3): 461-466.
- [20] 刘云, 宇振荣, 孙丹峰, Driessen P M, 刘云慧, 王纯枝. 冬小麦冠气温差及其影响因子研究. 农业工程学报, 2004, 20(3): 63-68.
- [21] 朱自玺, 刘荣花, 方文松, 王友贺. 华北地区冬小麦干旱评估指标研究. 自然灾害学报, 2003, 12(1): 145-150.
- [22] 王建林, 关法春. 高级作物生理学. 北京: 中国农业大学出版社, 2013: 362-365.
- [23] 郑飞, 何钟佩. 高温胁迫对冬小麦灌浆期物质运输与分配的影响. 中国农业大学学报, 1999, 4(1): 73-76.
- [24] 郭天财, 王晨阳, 朱云集, 王化岑, 李九星, 周继泽. 后期高温对冬小麦根系及地上部衰老的影响. 作物学报, 1998, 24(6): 957-962.
- [25] 姜春明, 尹燕桦, 刘霞, 王振林. 不同耐热性小麦品种旗叶膜脂过氧化和保护酶活性对花后高温胁迫的响应. 作物学报, 2007, 33(1): 143-148.
- [26] 刘永环, 贺明荣, 王晓英, 张洪华. 不同氮肥基追比例对高温胁迫下小麦籽粒产量和品质的影响. 生态学报, 2009, 29(11): 5930-5935.
- [27] Gibson L R, Paulsen G M. Yield components of wheat grown under high temperature stress during reproductive growth. Crop Science, 1999, 39: 1841-1846.