

DOI: 10.3724/SP.J.1006.2026.51093

测墒补灌下小麦分蘖发生和成穗对施氮量的响应

高沛阳¹ 李瑾璇¹ 董宇奎² 石玉¹ 张振¹ 张永丽^{1,*}

¹ 小麦育种全国重点实验室 / 农业农村部作物生理生态与耕作重点实验室 / 山东农业大学农学院, 山东泰安 271018; ² 兰陵县农业技术推广中心, 山东临沂 277700

摘 要: 为明确测墒补灌节水条件下施氮量对小麦分蘖发生和成穗调控的生理机制, 于 2020—2022 年, 在测墒补灌条件下研究 0、130、180 和 230 kg hm⁻² 四个氮肥施用量对济麦 22 分蘖发生期间分蘖节横截面积、主茎光合生产能力、分蘖成穗期间 ¹³C 同化物在各茎蘖分配的调控效应, 分析氮肥施用量与分蘖发生和成穗的关系。结果表明, 相比于不施氮和施氮量为 130 kg hm⁻², 施氮量为 180 kg hm⁻² 显著提高了小麦分蘖节横截面积和反式玉米素(tZ)含量、降低了生长素(IAA)和脱落酸(ABA)含量, 提高了越冬期和返青期主茎顶部展开叶光合能力, 越冬期群体总茎蘖数两试验年度平均值比不施氮和施氮量为 130 kg hm⁻² 分别提高了 35.1%和 14.3%; 拔节期群体总茎蘖数两试验年度平均值比不施氮和施氮量为 130 kg hm⁻² 分别提高了 80.6%和 22.2%。当施氮量为 180 kg hm⁻² 时, ¹³C 同化物在 I、II 和 III 蘖的分配量显著高于不施氮处理, 籽粒产量两试验年度平均值与不施氮和施氮量为 130 kg hm⁻² 相比分别提高 47.9%和 19.2%。当施氮量提高到 230 kg hm⁻² 时, 上述各指标与施氮量为 180 kg hm⁻² 无显著差异, 但氮肥偏生产力显著降低。相关性分析表明, 小麦分蘖节横截面积、反式玉米素含量和顶部展开叶净光合速率与群体总茎蘖数和群体穗数均呈极显著正相关, ¹³C 同化物在各茎蘖的分配量与群体穗数呈极显著正相关。因此, 增加分蘖节横截面积和反式玉米素含量、提高叶片光合能力和 ¹³C 同化物在各茎蘖的分配量是提高穗数和籽粒产量的重要生理基础。综上, 在本试验测墒补灌节水条件下, 施氮量为 180 kg hm⁻² 提高了小麦分蘖节横截面积、反式玉米素含量和主茎顶部展开叶光合能力, 促进了光合同化物在 I、II 和 III 蘖的分配, 从而获得了较高的穗数和籽粒产量, 因此, 180 kg hm⁻² 是本试验条件下高产高效的适宜施氮量。

关键词: 小麦; 测墒补灌; 施氮量; 分蘖发生; 分蘖成穗

Response of wheat tillering and spike formation to nitrogen rate under supplementary irrigation based on soil moisture content

Gao Pei-Yang¹, Li Jin-Xuan¹, Dong Yu-Kui², Shi Yu¹, Zhang Zhen¹, and Zhang Yong-Li^{1,*}

¹ State Key Laboratory of Wheat Breeding / Key Laboratory of Crop Physiology, Ecology and Tillage, Ministry of Agriculture and Rural Affairs / College of Agriculture, Shandong Agricultural University, Tai'an 271018, Shandong, China; ² Lanling County Agricultural Technology Extension Centre, Linyi 277700, Shandong, China

Abstract: To elucidate the physiological mechanisms by which nitrogen rate regulates wheat tillering and spike formation under water-saving irrigation with supplemental irrigation guided by soil moisture measurements, we evaluated four nitrogen rates (0, 130, 180, and 230 kg hm⁻²) in wheat cultivar Jimai 22 from 2020 to 2022. We assessed the cross-sectional area of the tillering node, the photosynthetic capacity of the uppermost fully expanded leaves on the main stem, and ¹³C-assimilate partitioning among stems and tillers during tillering and spike formation. Compared with 0 and 130 kg hm⁻², 180 kg hm⁻² significantly increased tillering-node cross-sectional area and trans-zeatin (tZ) content, decreased indole-3-acetic acid (IAA) and abscisic acid (ABA) contents, and enhanced the photosynthetic capacity of the uppermost fully expanded leaves at the overwintering and regreening

本研究由山东省自然科学基金项目(ZR2023MC131)资助。

This study was supported by the Natural Science Foundation of Shandong Province (ZR2023MC131).

* 通信作者(Corresponding author): 张永丽, E-mail: zhangyl@sdaa.edu.cn

第一作者联系方式: E-mail: 2502599289@qq.com

Received (收稿日期): 2025-11-20; Accepted (接受日期): 2026-02-27; Published online (网络出版日期): 2026-03-11.

URL: <https://link.cnki.net/urlid/11.1809.S.20260311.1342.006>

This is an open access article under the CC BY-NC-ND license (<http://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/4.0/>).

stages. Total tillers per population at overwintering increased by 35.1% and 14.3% under 180 kg hm⁻² relative to 0 and 130 kg hm⁻², respectively; at jointing, the corresponding increases were 80.6% and 22%. The allocation of ¹³C-assimilates to tillers I, II, and III under 180 kg hm⁻² was significantly higher than under 0 kg hm⁻², and the mean grain yield across the two years was 47.9% and 19.2% higher than that under 0 and 130 kg hm⁻², respectively. Increasing the nitrogen rate to 230 kg hm⁻² did not further improve these traits compared with 180 kg hm⁻², but significantly reduced nitrogen partial factor productivity. Correlation analysis showed that tillering-node cross-sectional area, trans-zeatin content, and net photosynthetic rate of the uppermost fully expanded leaves were significantly and positively correlated with total tillers per population and spike number, and that ¹³C-assimilate allocation to tillers was significantly and positively correlated with spike number. These results indicate that increasing tillering-node cross-sectional area and trans-zeatin content, enhancing leaf photosynthetic capacity, and promoting assimilate allocation to tillers provide key physiological bases for improving spike number and grain yield. Overall, under the soil-moisture-guided water-saving irrigation regime used here, 180 kg hm⁻² was the optimal nitrogen rate for achieving high yield and high nitrogen-use efficiency.

Keywords: wheat; supplemental irrigation based on soil moisture measurement; nitrogen fertilizer rate; tillering occurrence; tiller into spikes

穗数是小麦籽粒产量的重要构成因素之一^[1], 小麦分蘖的产生以及存活数量决定了最终穗数, 进而影响小麦籽粒产量^[2]。氮肥对小麦分蘖发生和成穗具有重要的调控作用, 然而在土壤水分条件不同的情况下, 氮肥对小麦的影响存在差异^[3]。华北平原作为我国小麦主产区之一, 小麦生育期间降水不能满足其高产需求^[4], 发展节水灌溉是该生态区节约水资源、保证小麦高产的重要措施。在小麦关键生育时期依据土壤墒情进行补灌, 使土壤含水量达到适宜水平, 并施用适量的氮肥可提高小麦穗数, 保证小麦高产^[5], 但目前在此测墒补灌节水栽培条件下施氮量对小麦分蘖发生和成穗调控机理的研究仍不足, 需深入阐明。反式玉米素(trans-zeatin, tZ)、脱落酸(abscisic acid, ABA)和生长素(indole-3-acetic acid, IAA)等植物激素对小麦分蘖发生具有十分重要的调控功能^[6-7]。小麦分蘖发生过程中, 分蘖芽的生长与反式玉米素(tZ)含量呈显著正相关, 与生长素(IAA)含量呈显著负相关^[8]。分蘖期间 ABA 含量降低、tZ/ABA 值升高, 有利于促进分蘖发生, 使小麦穗数增加^[9]。土壤水分和氮素可以通过影响小麦根系的激素水平来间接影响作物的籽粒产量^[10]。小麦分蘖发生与分蘖节面积密切相关^[11], 亦与光合产物的供应有关。借助碳同位素示踪技术可以有效明确小麦茎蘖间光合同化物的转运和分配差异^[12-13]。有研究表明, ¹⁴C 光合产物在分蘖期主要分配给主茎, 这是造成小麦植株分蘖发生数较少的原因; ¹⁴C 光合产物在拔节期主茎中的分配量显著减少, 但仍比分蘖高^[14]。施氮量对小麦分蘖发生有显著影响, 但在不同灌水条件下的调控效应不同。在小麦拔节期灌水 30 mm 条件下, 施氮量从 180 kg hm⁻² 减少到 120 kg hm⁻² 时, 群体茎蘖数没有显著差异, 但补灌

至 60 mm 水时, 成熟期施氮 120 kg hm⁻² 处理下的茎蘖数提高^[15]。在小麦全生育期进行 3 次喷灌, 在单次灌溉量为 22.5 t hm⁻² 的条件下, 239.8 kg hm⁻² 的施氮量可以合理调控冬小麦的分蘖, 优化群体结构^[16]。前人关于施氮量对小麦分蘖成穗的影响多是在定量或充分灌水条件下进行的, 而测墒补灌节水栽培条件下氮素对小麦分蘖成穗的调控效应尚不明确, 其生理机制亦有待进一步深入阐明。本研究在测墒补灌节水栽培条件下, 研究施氮量对小麦分蘖发生以及成穗的调控效应, 探明其生理机制, 旨在为华北平原节水栽培背景下小麦优化施氮, 提高穗数和产量提供依据。

1 材料与方法

1.1 试验地概况

试验于 2020—2021 年在山东省泰安市肥城市边院镇南仇村(35°5'N, 116°5'E)进行, 2021—2022 年在山东省泰安市山东农业大学实验农场(35°5'N, 116°5'E)和肥城市边院镇南仇村(35°5'N, 116°5'E) 2 个地点开展。两处试验地的土壤类型均属于壤土, 前茬作物均为玉米, 玉米收获后, 将玉米秸秆全部粉碎并还田处理。边院镇南仇村试验地(2020—2021 年) 0~20 cm 土层的有机质、碱解氮、速效磷和速效钾含量分别为 10.28 g kg⁻¹、104.42 mg kg⁻¹、34.54 mg kg⁻¹ 和 115.05 mg kg⁻¹。实验农场试验地(2021—2022 年)的相应含量分别为 11.47 g kg⁻¹、109.12 mg kg⁻¹、33.78 mg kg⁻¹ 和 103.45 mg kg⁻¹。小麦季月降水量和月平均气温见图 1。

1.2 材料与方法

本试验以济麦 22 为供试材料。4 个氮肥处理设置如下: N0 (0 kg hm⁻²)、N130 (130 kg hm⁻²)、N180

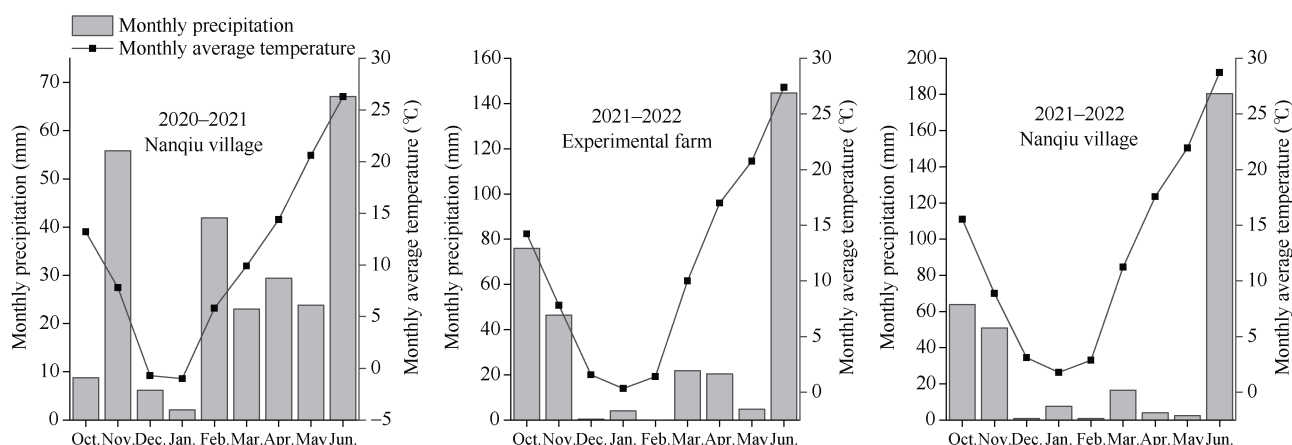


图 1 月降水量和月平均温度

Fig. 1 Monthly precipitation and mean monthly temperature

(180 kg hm⁻²)和 N230 (230 kg hm⁻²), 3 次重复。小区面积 33 m², 其中长 15.0 m、宽 2.2 m, 相邻两小区之间设宽度为 2.2 m 的隔离区, 同时播种相同品种的小麦。105 kg hm⁻² 的 P₂O₅ 与 105 kg hm⁻² K₂O 作底肥施用。N0、N130、N180 和 N230 处理分别施用 0、65、90、115 kg hm⁻² 纯氮作底肥氮, 拔节期各处理追施纯氮量与底肥施氮量相同。分别选用尿素、(NH₄)₂HPO₄ 和 K₂SO₄ 作为氮肥、磷肥和钾肥。2020 年 10 月 10 日完成播种, 每公顷播种 180 万株, 2021 年 6 月 4 日进行收获。2021 年秋季因降水过多导致小麦播期延后, 实验农场与边院镇南仇村分别于 2021 年 10 月 23 日和 2021 年 10 月 25 日进行播种, 每公顷播种密度相应增加至 300 万株, 收获日期分别为 2022 年 6 月 6 日和 2022 年 6 月 8 日。其余田间管理措施均参照高产田常规管理。

各处理均在小麦拔节期和开花期浇水前用土钻取 0~40 cm 土层土壤样品, 每 20 cm 为一层, 3 次重复。土壤样品采集后立即装入铝盒, 用烘干法测定土壤质量含水量, 依据公式 $M = 10 \times \beta \times H \times (\alpha_1 - \alpha_2)$ 计算需要补灌的水量。式中 M 为补灌水量, β 为土壤容重, H 为土层深度(本试验为 40 cm), α_1 为目标土壤质量含水量, α_2 为灌水前土壤质量含水量。灌水前土壤质量含水量 = (鲜土质量 - 干土质量) / 干土质量 × 100%; 目标土壤质量含水量 = 目标土壤相对含水量(本试验为 70%) × 田间持水量。在水龙带出水口安装水表计量灌水量。

1.3 测定项目与方法

1.3.1 分蘖标记和群体茎蘖数 小麦三叶期后, 依据分蘖出现的早晚顺序, 采用颜色各异的挂牌对主茎和各蘖位分蘖进行标记。主茎用 O 标识, 一级

第一至第四分蘖分别用 I、II、III、IV 表示; I_p 代表 I 蘖分化出的第一个二级分蘖, 后续新生的分蘖均划入其他分蘖范畴, 不再进行单独标记。

越冬期与拔节期, 每个处理选取 20 株具有代表性的小麦植株作为样本, 重复 3 次。调查各蘖位分蘖发生数量及计算群体总茎蘖数。

成熟期, 同样每个处理选取 20 株具有代表性的小麦植株作为样本, 设置 3 次重复。调查单株各蘖位成穗数及计算群体成穗数。

1.3.2 分蘖节横截面积 越冬期选取有代表性的小麦植株分蘖节, 将其放入福尔马林-醋酸-乙醇固定液(Formalin-Acetic acid-Alcohol fixative, FAA)中进行固定处理。制作分蘖节横截面显微切片时, 采用石蜡包埋法; 随后在显微镜下开展观察与测量工作。鉴于分蘖节横截面积的形状接近椭圆形, 故使用椭圆面积公式来计算其面积。计算公式为: $S = \pi ab/4$ 式中, S 为椭圆面积(mm²), a 、 b 分别为椭圆的长半轴长(mm)和短半轴长(mm)。

1.3.3 分蘖节内源激素含量 分蘖期取小麦分蘖节于无菌取样袋, 液氮速冻后置于 -80℃ 保存待用。采用超高效液相色谱-串联质谱法测定分蘖节生长素(IAA)、脱落酸(ABA)和反式玉米素(tZ)含量^[17-18]。

1.3.4 不同茎蘖干物质重和 ¹³C 同化物分配量

小麦拔节期于晴朗无云天气的上午 09:00 至 11:00 进行 ¹³C 标记。将整株小麦由透明自封袋实施密封处理, 使用注射器将 50 mL 纯度为 99% 的 ¹³CO₂ 气体注入到上述密封装置中, 光合作用持续 60 min 后, 剩余 ¹³CO₂ 用 1 mol L⁻¹ 的 NaOH 溶液完成吸收过程, 随即移除密封装置。于标记后 7 d 和成熟期分别进行样品采集, 将标记后 7 d 样品分为主茎、I、

II、III、I_p 蘖及其他分蘖, 将成熟期各茎蘖分为籽粒与营养器官。样品烘干后用 MM400 混合球磨仪研磨(Retsch, 德国)。将 Isoprime100 稳定同位素质谱仪(Elementar, 德国)和 Vario MICRO cube 元素分析仪(Elementar, 德国)联用, 测定 ¹³C 含量。利用公式计算 ¹³C 丰度(F_i)。

$$F_i(\%) = \frac{(\delta^{13}\text{C} + 1000) \times R_{\text{PBD}}}{(\delta^{13}\text{C} + 1000) \times R_{\text{PBD}} + 1000} \times 100$$

其中 R_{PBD} 为碳同位素的标准比值, δ 为同位素比值的相对偏差, 1000 为将 δ¹³C 的千分比单位转换为无量纲比值的关键系数。

单茎(籽粒、营养器官) ¹³C 同化物分配量(kg) = [¹³C 丰度(标记样品) - ¹³C 丰度(未标记样品)] × 单茎(籽粒、营养器官)质量(kg) × 单茎(籽粒、营养器官)全碳含量 × 100%

1.3.5 群体分蘖成穗数调查 于小麦成熟期调查 20 株不同蘖位成穗数并计算群体穗数, 进行 3 次重复。

1.3.6 光合参数 于小麦越冬期、返青期、拔节期和开花后选择天气条件晴朗无云的上午, 在 09:00—11:00, 采用 Li-6400 便携式光合测定仪测定净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)和蒸腾速率(T_r)。越冬期和返青期测定主茎顶部展开叶, 拔节期测定各茎蘖顶部展开叶, 开花后测定主茎、I 和 II 蘖旗叶。

1.3.7 穗数、籽粒产量和氮肥偏生产力 各处理在小麦成熟期选取 4 m² 的样方, 进行 3 次重复, 调查穗数, 脱粒后测定籽粒产量。氮肥偏生产力(partial factor productivity of nitrogen, PFPN)计算公式如下:

氮肥偏生产力(kg kg⁻¹) = 小麦籽粒产量(kg hm⁻²) / 总施氮量(kg hm⁻²)

1.4 数据处理

采用 Excel 2016 和 SPSS 26 软件进行统计分析。采用单因素方差分析和 LSD 法进行方差分析和多重比较(α = 0.05), 用 Origin 2021 软件作图。

2 结果与分析

2.1 各蘖位分蘖数对施氮量的响应

2020—2021 年越冬期在各处理下 I 和 II 蘖的分蘖发生数无显著差异, III 和 I_p 蘖分蘖发生数以 N180 处理显著高于 N0 和 N130 处理, N180 处理下群体总茎蘖数比 N0 和 N130 处理分别增加 17.96% 和 12.24%; 拔节期 I_p、IV、其余蘖分蘖发生数均以 N180 处理显著高于 N0 和 N130 处理, N180 处理下

群体总茎蘖数与 N0 和 N130 相比分别增加 50.59% 和 10.93%。两生育时期在 N230 处理下 II、III、I_p 和 IV 蘖分蘖发生数和群体总茎蘖数均与 N180 处理无显著差异(表 1)。

2021—2022 年越冬期 I、II、III、I_p 蘖分蘖发生数和拔节期 I、II、III、I_p、IV、其余蘖分蘖发生数均以 N180 处理显著高于 N0 和 N130 处理。相较于 N0 和 N130 处理, N180 处理下小麦越冬期群体总茎蘖数在实验农场分别提高 42.68% 和 13.29%, 在南仇村则分别提高 44.05% 和 17.20%; 拔节期群体总茎蘖数在实验农场分别增加 94.22% 和 26.79%, 在南仇村分别增加 98.79% 和 28.13%。两生育时期 N230 处理 I、II、III 和 I_p 蘖的分蘖发生数和群体总茎蘖数与 N180 处理相比均无显著差异(表 1)。

试验结果表明, 与施氮量为 0 kg hm⁻² 和 130 kg hm⁻² 相比, 施氮量为 180 kg hm⁻² 促进了各蘖位分蘖发生, 进而提高了群体总茎蘖数, 为获得较高穗数奠定了基础; 施氮量增至 230 kg hm⁻² 时对各蘖位分蘖发生无显著促进作用。

2.2 分蘖节内源激素含量和横截面积对施氮量的响应

2.2.1 内源激素含量和比值 两年度 N180 处理的 tZ 含量显著高于 N0 和 N130 处理, IAA 和 ABA 含量则显著低于 N0 和 N130 处理。与 N0 和 N130 处理相比, 2020—2021 年 N180 处理的 tZ 含量分别提高 54.65% 和 21.43%, IAA 和 ABA 含量分别降低 22.35% 和 9.51%、29.18% 和 24.39%; 2021—2022 年 N180 处理的 tZ 含量分别提高 95.34% 和 28.36%, IAA 和 ABA 含量分别降低 29.26% 和 18.5%、28.84% 和 22.83% (图 2)。

N180 处理的 tZ/IAA 和 tZ/ABA 值亦显著高于 N0 和 N130 处理, 2020—2021 年 N180 处理的 tZ/IAA 和 tZ/ABA 值比 N0 和 N130 处理分别提高 99.42% 和 34.25%、120.83% 和 60.61%; 2021—2022 年 N180 处理的 tZ/IAA 和 tZ/ABA 值比 N0 和 N130 处理分别提高 175.78% 和 57.45%、173.91% 和 65.79%。在 N230 处理下, 各内源激素含量及其比值与 N180 处理无显著差异(图 2)。表明施氮量为 180 kg hm⁻² 时, 可通过提高 tZ 含量、tZ/IAA 和 tZ/ABA 值, 来促进分蘖发生, 从而提高群体总茎蘖数。

2.2.2 各茎蘖分蘖节横截面积 N180 处理下, 2 个生长季内小麦主茎、I、II 和其余蘖的分蘖节横截

表 1 不同处理下各蘖位分蘖发生数和群体总茎蘖数
Table 1 Tiller number at each position and total stems/tillers per plant under different treatments

年份和地点 Year and location	生育时期 Growth stage	处理 Treatment	各蘖位分蘖数 Number of tillers per tiller position ($\times 10^4 \text{ hm}^{-2}$)				其余分蘖 Other tillers		群体总茎蘖数 Population total stem number ($\times 10^4 \text{ hm}^{-2}$)
			O	I	II	III	I _p	IV	
2020–2021 南仇村 2020–2021 Nanqiu village	越冬期	N0	180 a	180 a	163.8±16.0 a	81.0±6.7 c	66.6±2.0 c	—	671.4±10.3 c
	Wintering	N130	180 a	180 a	167.4±10.7 a	102.6±4.7 b	75.6±2.6 b	—	705.6±16.1 b
		N180	180 a	180 a	167.4±10.3 a	136.8±3.0 a	127.8±2.4 a	—	792.0±13.2 a
	拔节期	N230	180 a	180 a	171.0±8.5 a	140.4±4.0 a	129.6±2.3 a	—	801.0±7.6 a
		N0	180 a	180 a	180.0±0.0 a	145.8±8.3 b	122.4±4.6 c	75.6±3.2 c	1067.4±15.4 c
	Jointing	N130	180 a	180 a	180.0±0.0 a	172.8±2.1 a	145.8±5.7 b	120.6±4.4 b	1449.0±6.9 b
		N180	180 a	180 a	180.0±0.0 a	180.0±0.0 a	171.0±4.2 a	163.8±5.8 a	1607.4±16.9 a
	N230	180 a	180 a	180.0±0.0 a	180.0±0.0 a	180.0±0.0 a	176.4±4.4 a	165.6±3.3 a	1623.6±4.5 a
2021–2022 实验农场 2021–2022 Experimental farm	越冬期	N0	300 a	201.0±7.2 b	153.0±3.3 c	63.0±3.3 c	—	—	717.0±5.7 c
	Wintering	N130	300 a	213.0±13.4 b	159.0±10.7 b	120.0±6.3 b	21.0±9.0 b	—	903.0±17 b
		N180	300 a	246.0±8.1 a	207.0±6.0 a	159.0±2.6 a	111.0±5.4 a	—	1023.0±8.1 a
	拔节期	N230	300 a	252.0±8.5 a	210.0±6.2 a	165.0±10.1 a	111.0±1.9 a	—	1038.0±8.8 a
		N0	300 a	222.0±3.7 c	192.0±4.5 c	153.0±5.7 c	84.0±5.0 c	6.0±1.5 c	1038.0±9.0 c
	Jointing	N130	300 a	255.0±3.5 b	240.0±10.0 b	222.0±6.3 b	189.0±6.9 b	123.0±2.6 b	1590.0±9.3 b
		N180	300 a	273.0±5.0 a	255.0±1.7 a	243.0±8.7 a	213.0±3.2 a	156.0±7.8 a	2016.0±14.0 a
	越冬期	N230	300 a	273.0±6.3 a	258.0±8.9 a	246.0±11.1 a	216.0±17.4 a	159.0±8.4 a	2031.0±14.0 a
		N0	300 a	183.0±1.8 c	141.0±6.0 c	570.0±5.9 c	—	—	681.0±2.1 c
	Wintering	N130	300 a	207.0±7.5 b	168.0±5.5 b	93.0±3.9 b	69.0±1.9 b	—	837.0±9.5 b
		N180	300 a	237.0±1.7 a	192.0±4.1 a	147.0±3.3 a	105.0±8.8 a	—	981.0±10.0 a
	拔节期	N230	300 a	240.0±10.5 a	201.0±4.2 a	150.0±6.2 a	105.0±1.9 a	—	999.0±13.3 a
2021–2022 南仇村 2021–2022 Nanqiu village	越冬期	N0	300 a	216.0±4.5 c	180.0±6.3 c	141.0±9.6 c	78.0±3.3 c	6.0±1.5 c	990.0±4.1 c
	Wintering	N130	300 a	252.0±6.6 b	234.0±6.0 b	186.0±11.7 b	183.0±8.6 b	123.0±6.5 b	1536.0±3.4 b
		N180	300 a	273.0±7.7 a	249.0±4.9 a	234.0±9.6 a	216.0±10.4 a	153.0±14.3 a	1968.0±9.8 a
	N230	300 a	273.0±8.6 a	246.0±3.8 a	237.0±13.8 a	213.0±6.9 a	156.0±9.5 a	546.0±7.9 a	1971.0±10.8 a

不同小写字母表示数值间在 0.05 概率水平差异显著。O: 主茎; I: 第 1 个一级分蘖; II: 第 2 个一级分蘖; III: 第 3 个一级分蘖; IV: 第 4 个一级分蘖; “—”: 没有分蘖发生。N0: 施氮量为 0 kg hm^{-2} ; N130: 施氮量为 130 kg hm^{-2} ; N180: 施氮量为 180 kg hm^{-2} ; N230: 施氮量为 230 kg hm^{-2} 。

Different lowercase letters indicate significant differences at $P < 0.05$. O: main stem; I: first primary tiller; II: second primary tiller; III: third primary tiller; IV: fourth primary tiller; “—”: no tiller occurred. N0: 0 kg hm^{-2} ; N130: 130 kg hm^{-2} ; N180: 180 kg hm^{-2} ; N230: 230 kg hm^{-2} .

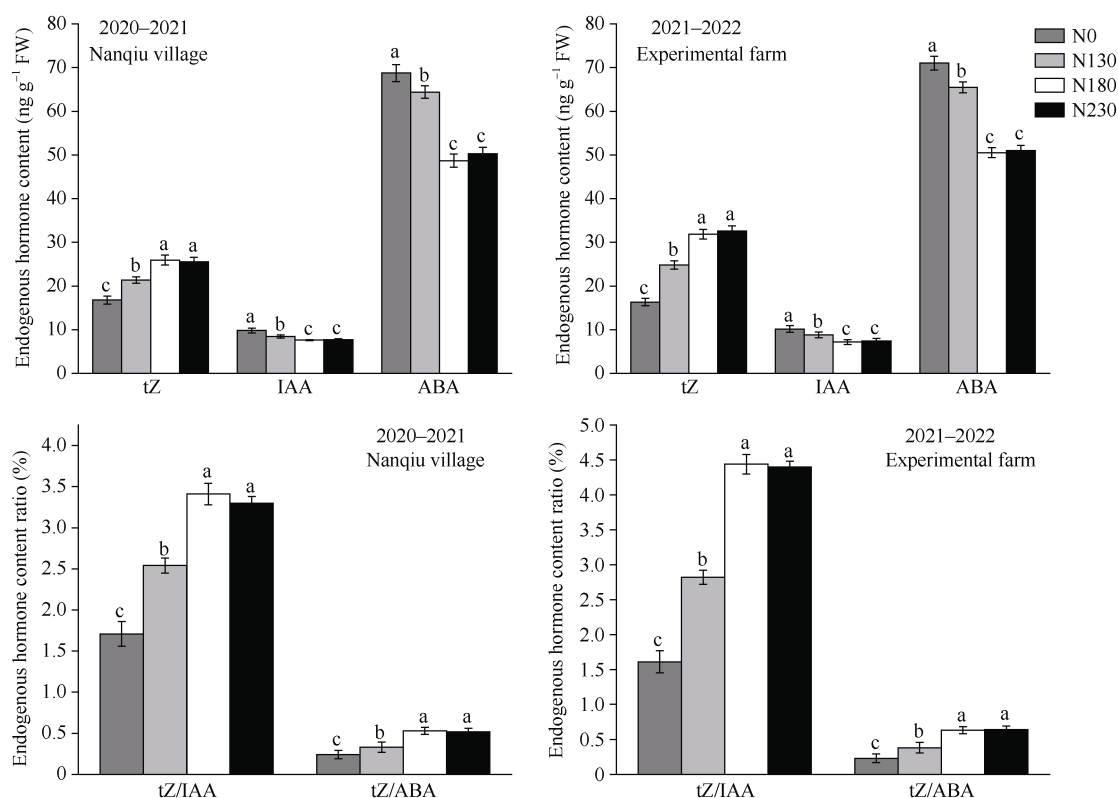


图 2 不同处理下分蘖节内源激素含量和比值

Fig. 2 Endogenous hormone contents and ratios in tillering nodes under different treatments

处理同表 1。tZ: 反式玉米素; IAA: 生长素; ABA: 脱落酸。不同小写字母表示数值间在 0.05 概率水平差异显著。

Treatments are the same as those given in Table 1. tZ: trans-zeatin; IAA: indole-3-acetic acid; ABA: abscisic acid. Different lowercase letters indicate significant differences at $P < 0.05$.

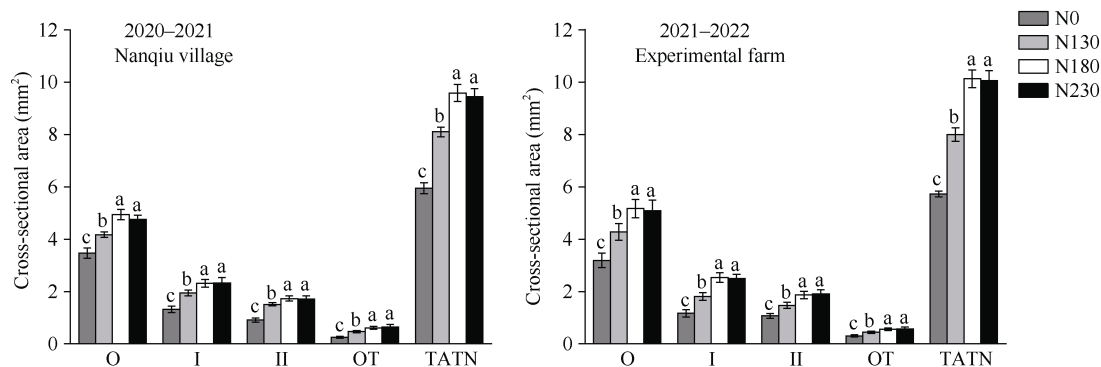


图 3 不同处理下分蘖节横截面积

Fig. 3 Cross-sectional area of the tillering node under different treatments

处理同表 1。O: 主茎; I: 第 1 个一级分蘖; II: 第 2 个一级分蘖; OT: 其余蘖; TATN: 分蘖节总面积。不同小写字母表示数值间在 0.05 概率水平差异显著。

Treatments are the same as those given in Table 1. O: main stem; I: first primary tiller; II: second primary tiller; OT: other tillers; TATN: total area of tiller nodes. Different lowercase letters indicate significant differences at $P < 0.05$.

面积均显著高于 N0 和 N130 处理。具体来看, 2020—2021 年 N180 处理的分蘖节总面积比 N0 和 N130 处理分别提高 61.18% 和 18.40%, 2021—2022 年的提升幅度则分别达到 76.79% 和 26.63%, 但该指标与 N230 处理无显著差异(图 3)。表明施氮量为 180 kg hm^{-2} 比施氮量为 0 kg hm^{-2} 和 130 kg hm^{-2} 提高了各

茎蘖分蘖节横截面积, 是其分蘖数较高的主要原因; 当施氮量增加至 230 kg hm^{-2} , 未能增加其分蘖节横截面积。

2.3 叶片光合特性对施氮量的响应

2.3.1 越冬期和返青期主茎顶部展开叶片光合特性

N180 处理下, 小麦越冬期主茎顶部展开叶片

的净光合速率较 N0 和 N130 处理分别提高 51.27% 和 30.93%; 返青期主茎顶部展开叶片的净光合速率较 N0 和 N130 分别提高 40.19% 和 22.25%, 且与 N230 处理相比无显著差异; 气孔导度和蒸腾速率呈现相似的变化趋势(图 4)。表明施氮量为 180 kg

hm^{-2} 提高了越冬期和返青期主茎的光合生产能力, 可以为分蘖提供更多的光合同化物, 促进分蘖发生; 而施氮量增加至 230 kg hm^{-2} , 未能进一步促进其主茎顶部展开叶片的光合能力, 导致其分蘖数无显著增加。

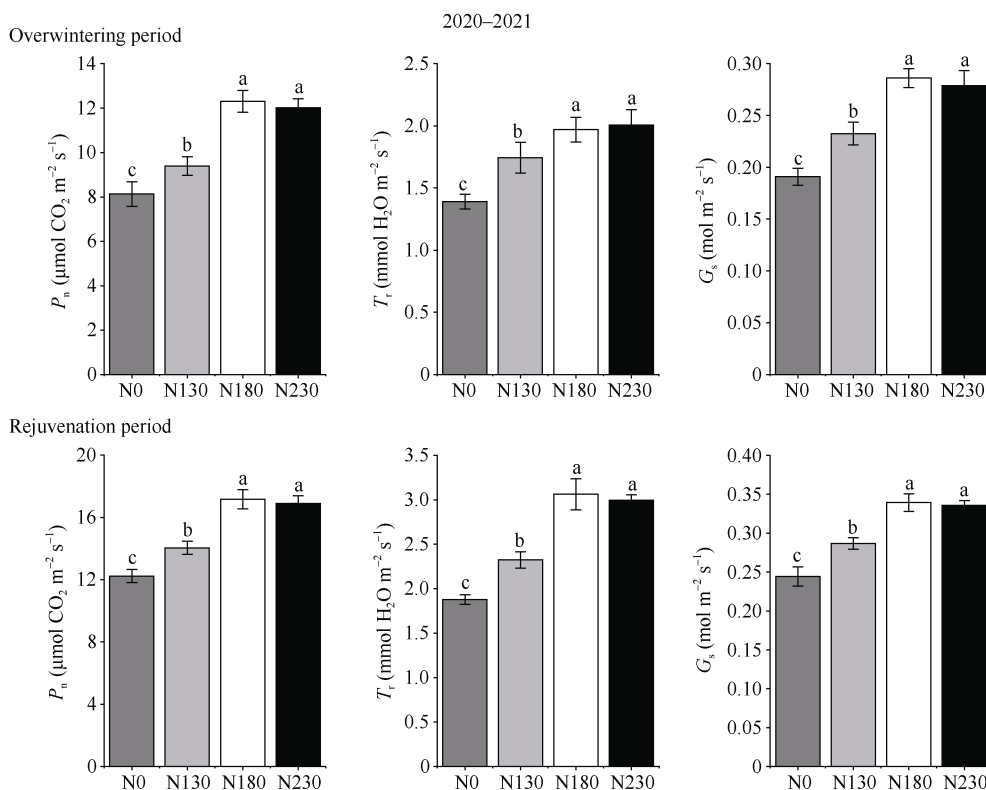


图 4 不同处理下主茎顶部展开叶光合参数

Fig. 4 Photosynthetic parameters of the uppermost fully expanded leaf on the main stem under different treatments

处理同表 1。 P_n : 净光合速率; T_r : 蒸腾速率; G_s : 气孔导度。不同小写字母表示数值间在 0.05 概率水平差异显著。

Treatments are the same as those given in Table 1. P_n : net photosynthetic rate; T_r : transpiration rate; G_s : stomatal conductance. Different lowercase letters indicate significant differences at $P < 0.05$.

2.3.2 拔节期各茎蘖顶部叶片光合特性 N180 处理下, 拔节期主茎、I、II 和 III 蘖顶部叶片的净光合速率显著高于 N0 和 N130 处理, 其中主茎净光合速率比 N0 和 N130 分别提高 24.80% 和 12.29%、I 蘖分别提高 14.72% 和 7.57%、II 蘖分别提高 23.30% 和 8.40%、III 蘖分别提高 18.66% 和 9.95%; N180 处理各茎蘖顶部展开叶片的气孔导度和蒸腾速率亦显著高于 N0 和 N130 处理。N180 处理各茎蘖顶部叶片的上述光合参数与 N230 处理相比, 则无显著差异(图 5)。表明施氮量为 180 kg hm^{-2} 可提高各茎蘖光合能力, 促进其成穗; 施氮量增加至 230 kg hm^{-2} 时, 对各茎蘖光合能力促进作用不显著。

2.4 不同茎蘖 ^{13}C 同化物分配对施氮量的响应

N180 处理下, 小麦主茎、I、II 和 III 蘖的干物

质重和 ^{13}C 同化物在各茎蘖分配量标记后 7 d 和成熟期均比 N0 处理显著提高, N180 处理的成熟期主茎、I 蘖和 II 蘖籽粒中 ^{13}C 同化物分配量比 N0 处理分别增加 32.88%、34.55% 和 26.00% (表 2)。表明施氮量为 180 kg hm^{-2} 促进了光合产物在籽粒中分配, 有利于产量的提高。

2.5 不同茎蘖成穗对施氮量的响应

在 2 个生长季的 3 个试验地点中, 与 N0 和 N130 处理相比, N180 处理下, 小麦 I、II 和 III 蘖的成穗数均显著增加; 群体穗数方面, 2020—2021 年较 N0 和 N130 处理分别增加 43.61% 和 8.83%, 2021—2022 年较 N0 和 N130 处理两试验地点平均增加 28.90% 和 17.37%; N230 处理不同茎蘖成穗数和群体穗数与 N180 处理均无显著差异(表 3)。表明与施氮量为

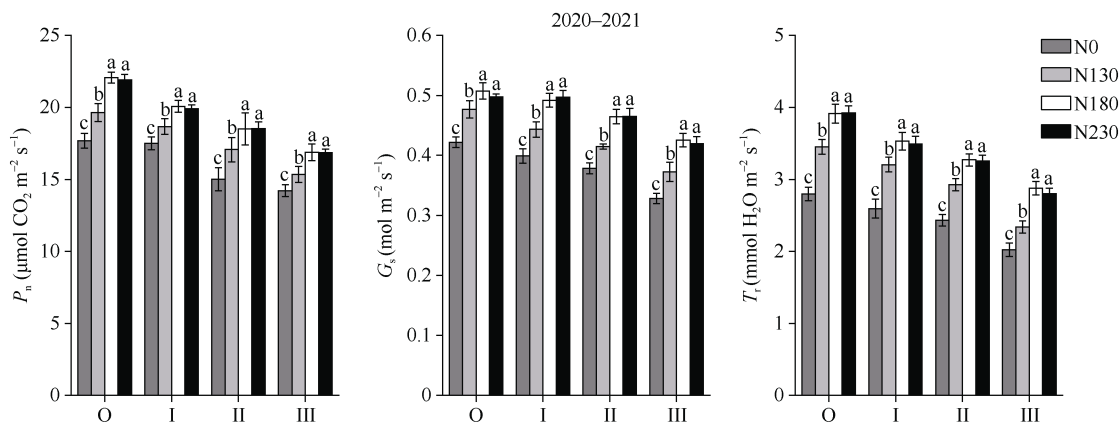


图 5 不同处理下各茎蘖光合参数
Fig. 5 Photosynthetic parameters of the main stem and tillers under different treatments
处理同表 1。 P_n : 净光合速率; T_r : 蒸腾速率; G_s : 气孔导度。 O: 主茎; I: 第 1 个一级分蘖; II: 第 2 个一级分蘖; III: 第 3 个一级分蘖。不同小写字母表示数值间在 0.05 概率水平差异显著。
Treatments are the same as those given in Table 1. P_n : net photosynthetic rate; T_r : transpiration rate; G_s : stomatal conductance. O: main stem; I: first primary tiller; II: second primary tiller; III: third primary tiller. Different lowercase letters indicate significant differences at $P < 0.05$.

表 2 不同处理下各茎蘖干物质重和 ^{13}C 同化物分配
Table 2 Dry matter weight and ^{13}C assimilate partitioning among stems and tillers under different treatments

处理 Treatment	单株不同茎蘖干物质重 Dry matter accumulation of different stems and tillers (kg hm ⁻²)					其余分蘖 Other tillers
	O	I	II	III		
标记后 7 d 7 days after marking						
N0	4338±71 b	3042±29 b	2754±53 b	1494±49 b	1638±24 a	
N180	5148±41 a	3546±20 a	3384±39 a	1854±86 a	1026±42 b	
成熟期籽粒 Maturity grain						
N0	3132±33 b	2556±56 b	2052±25 b	—	—	
N180	3744±74 a	3384±48 a	2862±62 a	1818±61 a	—	
成熟期营养器官 Maturity nutritive organ						
N0	3726±51 b	3096±65 b	2574±89 b	—	—	
N180	4572±45 a	3942±68 a	3276±72 a	2286±22 a	—	

处理 Treatment	¹³ C 同化物在各茎蘖分配量 Distribution of ¹³ C assimilate in different stems and tiller (g hm ⁻²)					¹³ C 同化物积累量 Accumulation of ¹³ C assimilates (g hm ⁻²)
	O	I	II	III	其余分蘖 Other tillers	
标记后 7 d 7 days after marking						
N0	1494±62 b	1386±26 b	918±53 b	414±29 b	792±38 a	5004±62 b
N180	2142±82 a	1512±31 a	1224±44 a	630±40 a	396±83 b	5904±38 a
成熟期籽粒 Maturity grain						
N0	1314±26 b	990±39 b	900±44 b	—	—	3204±26 b
N180	1746±69 a	1332±53 a	1134±27 a	558±36 a	—	4770±61 a
成熟期营养器官 Maturity nutritive organ						
N0	324±26 b	216±30 b	144±18 b	—	—	684±69 b
N180	360±53 a	252±49 a	162±40 a	72±21 a	—	846±55 a

处理同表 1。 O: 主茎; I: 第 1 个一级分蘖; II: 第 2 个一级分蘖; III: 第 3 个一级分蘖; “—”: 没有分蘖发生。不同小写字母表示数值间在 0.05 概率水平差异显著。
Treatments are the same as those given in Table 1. O: main stem; I: first primary tiller; II: second primary tiller; III: third primary tiller; “—”: no tiller occurred. Different lowercase letters indicate significant differences at $P < 0.05$.

表 3 不同处理下各茎蘖成穗数
Table 3 Spike number per main stem and tiller under different treatments

年份和地点 Year and location	处理 Treatment	不同茎蘖成穗数 Spike number of different stems and tillers ($\times 10^4 \text{ hm}^{-2}$)				群体穗数 Population spike number ($\times 10^4 \text{ hm}^{-2}$)
		O	I	II	III	
2020–2021 南仇村 2020–2021 Nanqiu village	N0	180 $\pm$ 0.0 a	167.4 $\pm$ 9.0 b	131.4 $\pm$ 7.2 c	—	478.8 $\pm$ 16.1 c
	N130	180 $\pm$ 0.0 a	176.4 $\pm$ 2.7 a	154.8 $\pm$ 6.0 b	129.6 $\pm$ 3.4 b	631.8 $\pm$ 12.1 b
	N180	180 $\pm$ 0.0 a	180.0 $\pm$ 0.0 a	180.0 $\pm$ 0.0 a	147.6 $\pm$ 6.5 a	687.6 $\pm$ 6.5 a
	N230	180 $\pm$ 0.0 a	180.0 $\pm$ 0.0 a	180.0 $\pm$ 0.0 a	145.8 $\pm$ 9.2 a	685.8 $\pm$ 9.2 a
2021–2022 实验农场 2021–2022 Experimental farm	N0	300 $\pm$ 0.0 a	126.0 $\pm$ 8.1 c	99.0 $\pm$ 4.6 c	—	525.0 $\pm$ 12.6 c
	N130	300 $\pm$ 0.0 a	153.0 $\pm$ 5.9 b	111.0 $\pm$ 4.7 b	12.0 $\pm$ 2.3 b	573.0 $\pm$ 12.8 b
	N180	300 $\pm$ 0.0 a	231.0 $\pm$ 7.4 a	129.0 $\pm$ 1.9 a	21.0 $\pm$ 2.7 a	684.0 $\pm$ 11.9 a
	N230	300 $\pm$ 0.0 a	228.0 $\pm$ 10.7 a	126.0 $\pm$ 6.2 a	21.0 $\pm$ 3.5 a	678.0 $\pm$ 4.4 a
2021–2022 南仇村 2021–2022 Nanqiu village	N0	300 $\pm$ 0.0 a	120.0 $\pm$ 7.7 c	93.0 $\pm$ 4.4 c	—	513.0 $\pm$ 12.0 c
	N130	300 $\pm$ 0.0 a	153.0 $\pm$ 3.6 b	105.0 $\pm$ 1.8 b	9.0 $\pm$ 1.5 b	567.0 $\pm$ 4.5 b
	N180	300 $\pm$ 0.0 a	204.0 $\pm$ 10.1 a	123.0 $\pm$ 6.0 a	27.0 $\pm$ 2.3 a	654.0 $\pm$ 6.9 a
	N230	300 $\pm$ 0.0 a	198.0 $\pm$ 2.3 a	120.0 $\pm$ 4.5 a	27.0 $\pm$ 2.9 a	645.0 $\pm$ 4.8 a

处理同表 1。O: 主茎; I: 第 1 个一级分蘖; II: 第 2 个一级分蘖; III: 第 3 个一级分蘖; “—”: 没有分蘖发生。不同小写字母表示数值间在 0.05 概率水平差异显著。
Treatments are the same as those given in Table 1. O: main stem; I: first primary tiller; II: second primary tiller; III: third primary tiller; “—”: no tiller occurred. Different lowercase letters indicate significant differences at $P < 0.05$.

0 kg hm⁻² 和 130 kg hm⁻² 相比, 施氮量为 180 kg hm⁻² 可以促进 I、II 和 III 蘖成穗, 增加了群体穗数; 施氮量增加至 230 kg hm⁻² 时, 对各茎蘖成穗均有促进作用, 但群体穗数未能增加。

2.6 小麦穗数、籽粒产量、氮肥偏生产力和水分利用效率对施氮量的响应

N180 处理下, 小麦籽粒产量显著高于 N0 和 N130 处理, 2020—2021 年籽粒产量比 N0 和 N130 处理分别增加 45.14% 和 17.43%, 2021—2022 年两试验地点平均籽粒产量比 N0 和 N130 分别增加 49.36% 和 20.11%; 2020—2021 年和 2021—2022 年 3 个试验地

点 N180 处理的水分利用效率均显著高于 N0 和 N130 处理, 而 N230 处理的籽粒产量和水分利用效率均与 N180 处理无显著差异, 氮肥偏生产力随施氮量增加而降低(图 6)。表明本试验条件下施氮量为 180 kg hm⁻² 可获得较高产量、水分利用效率和氮肥利用效率。

2.7 相关性分析

小麦分蘖节横截面积、反式玉米素含量和叶片净光合速率与群体总茎蘖数和群体穗数均呈极显著正相关, ¹³C 同化物分配量与群体穗数呈极显著正相关。分蘖节横截面积、反式玉米素含量、净光合速率和 ¹³C 同化物的分配量均与籽粒产量和水分利用

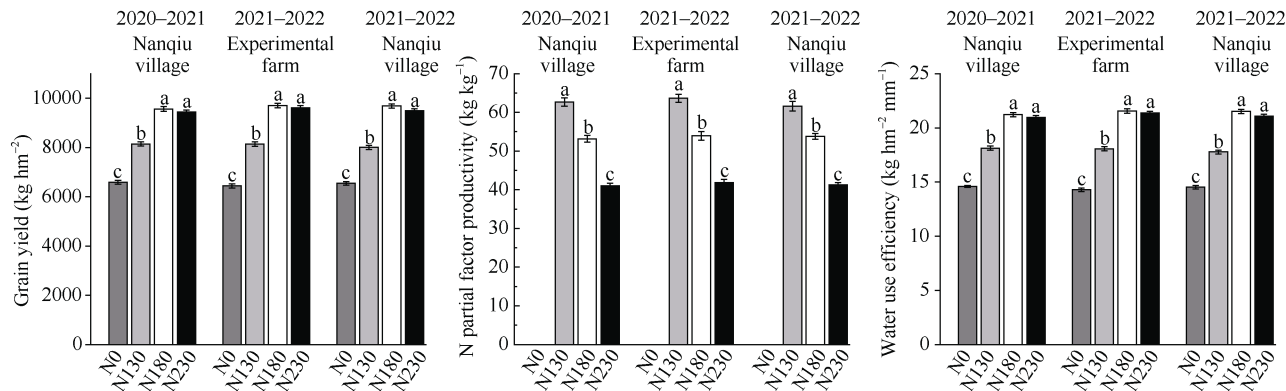


图 6 不同处理下籽粒产量、氮肥偏生产力和水分利用效率
Fig. 6 Grain yield, N partial factor productivity, and water use efficiency under different treatments

处理同表 1。不同小写字母表示数值间在 0.05 概率水平差异显著。
Treatments are the same as those given in Table 1. Different lowercase letters indicate significant differences at $P < 0.05$.

效率呈极显著正相关(表 4)。表明增加分蘖节横截面积和反式玉米素含量、提高叶片光合能力、促进 ^{13}C

同化物在各茎蘖的分配是本试验条件下小麦高产高效的重要生理基础。

表 4 各指标间的相关系数

Table 4 Correlation coefficient among traits

指标 Index	分蘖节横截面积 Tiller node area	tZ	IAA	ABA	P_n	^{13}C 同化物分配量 ^{13}C assimilate distribution amount
群体总茎蘖数 Number of tillers	0.959**	0.955**	-0.947**	-0.880**	0.838**	—
群体穗数 Spike number	0.923**	0.916**	-0.961**	-0.849**	0.867**	0.996**
籽粒产量 Grain yield	0.977**	0.988**	-0.927**	-0.937**	0.961**	0.998**
水分利用效率 Water use efficiency	0.951**	0.964**	-0.958**	-0.953**	0.960**	0.998**

P_n : 净光合速率; tZ: 反式玉米素; IAA: 生长素; ABA: 脱落酸。*、**分别表示在 0.05 和 0.01 水平相关性显著。

P_n : net photosynthetic rate; tZ: trans-zeatin; IAA: indole-3-acetic acid; ABA: abscisic acid. *, ** mean significant correlation at $P < 0.05$ and $P < 0.01$, respectively.

3 讨论

3.1 不同灌水条件下施氮量对小麦分蘖发生的影响

植物激素是调控小麦分蘖的重要活性物质^[19]。玉米素通过减弱顶端分生组织对腋芽的抑制作用,从而促进分蘖芽的萌发。提高玉米素含量有利于分蘖发生,且提高了穗下节维管束数量和面积,加大了韧皮部和木质部物质输送,有利于分蘖成穗^[20]。而 IAA 和 ABA 对分蘖发生有抑制作用。杨东清^[21]研究发现,低氮处理下小麦分蘖节 tZ 和 IAA 含量较高氮处理下降,而 GA_3 和 ABA 含量上升。小麦分蘖节 tZ、IAA 和 ABA 含量在不同灌溉条件下具有显著差异,节水灌溉比不灌水降低了 IAA 和 ABA 含量,但充分灌溉与节水灌溉和不灌水相比, tZ 含量升高 36.58% 和 144.59%; IAA 含量降低 15.31% 和 37.49%; ABA 含量低 15.20% 和 24.20%^[22]。在充分灌水条件下,氮浓度为 7 mmol L^{-1} 时增加了分蘖节和分蘖芽的内源细胞分裂素含量,进而促进分蘖发生和分蘖芽生长^[23]。本试验在拔节期和开花期将 0~40 cm 土层土壤相对含水量补灌至 70% 的节水条件下研究表明,施氮量为 180 kg hm^{-2} 与施氮量为 0 kg hm^{-2} 和 130 kg hm^{-2} 相比增加了 tZ 含量,降低了 IAA 和 ABA 含量, tZ/IAA 和 tZ/ABA 值提高,有利于促进小麦各蘖位分蘖发生,提高群体茎蘖数。

本试验相关性分析表明,小麦分蘖除与内源激素含量有关外,亦与分蘖节横截面积和主茎顶部展开叶光合强度呈显著正相关, 180 kg hm^{-2} 的施氮处理下,小麦分蘖节横截面积较大、主茎顶部展开叶光合能力较强,是其 I、II、III 和 I-p 蘖分蘖发生数

量较多,且群体总茎蘖数较高的主要原因。

3.2 不同灌水条件下施氮量对小麦不同茎蘖成穗的影响

小麦分蘖成穗受灌溉和施氮的影响很大,灌溉量和施氮量对其分蘖成穗具有极其重要的调控作用,春季灌溉有利于小麦群体增大,但过早灌溉会使大小蘖之间养分竞争加剧,不利于大茎的发育,从而使成穗率降低^[24]。在充分灌水条件下,施氮量为 210 kg hm^{-2} 比不施氮和施氮量为 150 kg hm^{-2} 增加了穗数^[25]。本试验在测墒补灌条件下研究表明,施氮量为 180 kg hm^{-2} 的小麦群体穗数显著高于不施氮和施氮量为 130 kg hm^{-2} ,其主要原因是在施氮量为 180 kg hm^{-2} 下, II 蘖和 III 蘖成穗数较高。

本试验利用 ^{13}C 同位素示踪技术深入研究表明,施氮量 180 kg hm^{-2} 较施氮量 0 kg hm^{-2} 促进光合同化物向主茎、I、II 和 III 蘖分配,是其成穗较多的主要原因。而施氮量 230 kg hm^{-2} 与 180 kg hm^{-2} 相比,分蘖数和成穗数无显著差异。

3.3 不同灌水条件下施氮量对小麦籽粒产量和氮肥偏生产力的影响

水分和氮肥是调控作物生长的重要因素,合理灌溉和科学施氮可以大幅度提高作物产量,而水、氮过量和长期干旱胁迫则会降低肥料利用效率,加重资源浪费和环境污染^[26]。优化氮肥管理对于提高小麦籽粒产量具有重要意义^[27],适量的氮肥供应有利于冬小麦生长,使其籽粒产量增加,但过量施氮则不会进一步增加其籽粒产量^[28]。有研究表明,全生育期不灌溉条件下,随施氮量增加,穗数、穗粒数、籽粒产量呈先增后降的变化趋势,在施氮量为 180 kg hm^{-2} 时达到最高;而返青后补灌改善了土壤

水分状况, 上述指标在施氮量为 180 kg hm^{-2} 和 240 kg hm^{-2} 均保持较高水平^[29]。Li 等^[30]研究发现, 灌溉量为 120 mm , 施氮量从 195 kg hm^{-2} 增加至 240 kg hm^{-2} , 小麦籽粒产量均无显著变化, 氮肥偏生产力降低 20.10% 。本试验在测墒补灌节水栽培条件下深入研究了各茎蘖产量, 施氮量为 180 kg hm^{-2} 比不施氮和施氮量 130 kg hm^{-2} 均显著提高了籽粒产量。将施氮量提高至 230 kg hm^{-2} 时, 籽粒产量与施氮量 180 kg hm^{-2} 无显著差异; 氮肥偏生产力显著低于施氮量 180 kg hm^{-2} 。

4 结论

在本试验节水栽培条件下, 施氮量为 180 kg hm^{-2} 比施氮量为 0 kg hm^{-2} 和 130 kg hm^{-2} 提高了分蘖节横截面积和 tZ 含量, 促进了分蘖发生, 提高了群体总茎蘖数; 提高了拔节期各茎蘖顶部叶片光合能力, ^{13}C 同化物在各茎蘖的分配, 获得了较高的穗数、籽粒产量和氮肥偏生产力。继续增加施氮量至 230 kg hm^{-2} , 穗数和籽粒产量无显著变化, 但氮肥偏生产力降低。本试验条件下, 小麦高产高效的适宜施氮量为 180 kg hm^{-2} , 拔节期与开花期的适宜补灌总量为 101 mm 。

References

- [1] 严艳鸽, 张水勤, 李燕婷, 等. 葡聚糖改性尿素对冬小麦产量和肥料氮去向的影响. 中国农业科学, 2023, 56: 287–299.
Yan Y G, Zhang S Q, Li Y T, et al. Effects of dextran modified urea on winter wheat yield and fate of nitrogen fertilizer. *Sci Agr Sin*, 2023, 56: 287–299 (in Chinese with English abstract).
- [2] Xie Q, Mayes S, Sparkes D L. Optimizing tiller production and survival for grain yield improvement in a bread wheat $\times$ spelt mapping population. *Ann Bot*, 2016, 117: 51–66.
- [3] 张经廷, 吕丽华, 董志强, 等. 华北冬小麦开花期补灌的增产效应及其影响因素. 作物学报, 2019, 45: 1746–1755.
Zhang J T, Lyu L H, Dong Z Q, et al. Yield-increasing effect of supplementary irrigation at winter wheat flowering and its influencing factors based on water and nitrogen coupling in North China. *Acta Agron Sin*, 2019, 45: 1746–1755 (in Chinese with English abstract).
- [4] Yang X L, Chen Y Q, Pacenka S, et al. Effect of diversified crop rotations on groundwater levels and crop water productivity in the North China Plain. *J Hydrol*, 2015, 522: 428–438.
- [5] 李传梁, 于振文, 张娟, 等. 测墒补灌条件下施氮量对小麦干物质积累转运和产量的影响. 麦类作物学报, 2023, 43: 1039–1046.
Li C L, Yu Z W, Zhang J, et al. Effect of nitrogen application rates on dry matter accumulation, transportation and yield of wheat under the conditions of soil moisture measurement and supplementary irrigation. *J Triticeae Crops*, 2023, 43: 1039–1046 (in Chinese with English abstract).
- [6] Cai A D, Zhang W J, Xu M G, et al. Soil fertility and crop yield after manure addition to acidic soils in South China. *Nutr Cycl Agroecosyst*, 2018, 111: 61–72.
- [7] Yeh S Y, Chen H W, Ng C Y, et al. Down-regulation of cytochrome oxidase 2 expression increases tiller number and improves rice yield. *Rice*, 2015, 8: 36.
- [8] 蔡铁, 徐海成, 尹燕桦, 等. 外源 IAA、 GA_3 和 ABA 影响不同穗型小麦分蘖发生的机制. 作物学报, 2013, 39: 1835–1842.
Cai T, Xu H C, Yin Y P, et al. Mechanisms of tiller occurrence affected by exogenous IAA, GA_3 , and ABA in wheat with different spike-types. *Acta Agron Sin*, 2013, 39: 1835–1842 (in Chinese with English abstract).
- [9] 杨文钰, 韩惠芳, 任万君, 等. 烯效唑拌种对小麦分蘖期间内源激素及糖氮比的影响. 作物学报, 2005, 31: 760–765.
Yang W Y, Han H F, Ren W J, et al. Effects of uniconazole waterless-dressing seed on endogenous hormones and C/N ratio at tillering stage of wheat. *Acta Agron Sin*, 2005, 31: 760–765 (in Chinese with English abstract).
- [10] Liu Y, Liao Y C, Liu W Z. High nitrogen application rate and planting density reduce wheat grain yield by reducing filling rate of inferior grain in middle spikelets. *Crop J*, 2021, 9: 412–426.
- [11] Shang Q S, Wang Y P, Tang H, et al. Genetic, hormonal, and environmental control of tillering in wheat. *Crop J*, 2021, 9: 986–991.
- [12] Yang H K, Xiao Y, He P, et al. Straw mulch-based no-tillage improves tillering capability of dryland wheat by reducing asymmetric competition between main stem and tillers. *Crop J*, 2022, 10: 864–878.
- [13] Ali S, Xu Y Y, Ma X C, et al. Cultivation modes and deficit irrigation strategies to improve ^{13}C carbon isotope, photosynthesis, and winter wheat productivity in semi-arid regions. *Environ Sci Pollut Res*, 2019, 26: 5539–5553.
- [14] 周羊梅, 郭文善, 封超年, 等. 不同生育时期小麦茎蘖光合产物的分配. 麦类作物学报, 2004, 24: 60–63.
Zhou Y M, Guo W S, Feng C N, et al. Characteristics of photosynthate distribution between main stem and tillers of wheat at different stages. *J Triticeae Crops*, 2004, 24: 60–63 (in Chinese with English abstract).
- [15] 殷修帅, 王仕稳, 邓西平, 等. 不同施氮水平下拔节期灌溉对旱地冬小麦的群体动态、产量及耗水特性的影响. 水土保持研究, 2018, 25(5): 179–186.
Yin X S, Wang S W, Deng X P, et al. Effect of irrigation on population dynamics, yield and water consumption characteristics of winter wheat at elongation stage under different nitrogen application levels in dryland. *Res Soil Water Conserv*, 2018, 25(5): 179–186 (in Chinese with English abstract).
- [16] 周琦, 李岚涛, 张露露, 等. 氮肥和播种量互作对冬小麦产量、生长发育和生态场特性的影响. 作物学报, 2023, 49: 3100–3109.
Zhou Q, Li L T, Zhang L L, et al. Effects of interaction of nitrogen level and sowing rate on yield, growth, and ecological field characteristics of winter wheat. *Acta Agron Sin*, 2023, 49: 3100–3109 (in Chinese with English abstract).
- [17] Yang R C, Yang T, Zhang H J, et al. Hormone profiling and transcription analysis reveal a major role of ABA in tomato salt

- tolerance. *Plant Physiol Biochem*, 2014, 77: 23–34.
- [18] Wang Q, Cai W J, Yu L, et al. Comprehensive profiling of phytohormones in honey by sequential liquid-liquid extraction coupled with liquid chromatography-mass spectrometry. *J Agric Food Chem*, 2017, 65: 575–585.
- [19] 刘阿康, 马瑞琦, 王德梅, 等. 覆膜和补施氮肥对晚播冬小麦冬前植株生长及群体质量的影响. *作物学报*, 2022, 48: 1771–1786.
- Liu A K, Ma R Q, Wang D M, et al. Effects of filming and supplemental nitrogen fertilizer application on plant growth and population quality of late sowing winter wheat before winter. *Acta Agron Sin*, 2022, 48: 1771–1786 (in Chinese with English abstract).
- [20] 蒲丽霞. 秸秆覆盖条件下二氢赤霉素对旱地小麦分蘖成穗及产量的影响. 四川农业大学硕士学位论文, 四川雅安, 2025.
- Pu L X. Effects of Dihydrogibberellin on Tillering, Ear Formation and Yield of Dryland Wheat under Straw Mulching. MS Thesis of Sichuan Agricultural University, Ya'an, Sichuan, China, 2025 (in Chinese with English abstract).
- [21] 杨东清. 细胞分裂素参与氮素调控小麦分蘖发育的作用机制及构建合理群体结构的化控途径. 山东农业大学博士学位论文, 山东泰安, 2016.
- Yang D Q. Effect of Cytokinin and Nitrogen on Development of Tiller Bud and Chemical Control Pathway in Constructing Rational Population Structure. PhD Dissertation of Shandong Agricultural University, Tai'an, Shandong, China, 2016 (in Chinese with English abstract).
- [22] 冯连杰, 于振文, 张永丽, 等. 灌溉对小麦分蘖发生和不同茎蘖光合同化物生产分配及成穗的影响. *作物学报*, 2023, 49: 1653–1667.
- Feng L J, Yu Z W, Zhang Y L, et al. Effects of irrigation on tiller occurrence, photo-assimilates production and distribution in different stem and tillers and spike formation in wheat. *Acta Agron Sin*, 2023, 49: 1653–1667 (in Chinese with English abstract).
- [23] 郭念. 氮对小麦分蘖发生的影响. 西北农林科技大学硕士学位论文, 陕西杨凌, 2024.
- Guo N. Effect of Nitrogen on Tillering of Wheat. MS Thesis of Northwest A & F University, Yangling, Shaanxi, China, 2024 (in Chinese with English abstract).
- [24] 周吉红, 毛思帅, 孟范玉, 等. 春季灌水和追氮对北京冬小麦生长发育和产量的影响. *麦类作物学报*, 2021, 41: 1548–1555.
- Zhou J H, Mao S S, Meng F Y, et al. Effect of irrigation and nitrogen topdressing in spring of wheat in Beijing suburb. *J Triticeae Crops*, 2021, 41: 1548–1555 (in Chinese with English abstract).
- [25] 聂浩亮, 黄少辉, 杨军芳, 等. 氮肥管理及氮素形态对强筋冬小麦产量、品质及氮肥利用效率的影响. *麦类作物学报*, 2024, 44: 1590–1598.
- Nie H L, Huang S H, Yang J F, et al. Effects of nitrogen management and form on yield, processing quality and nitrogen use efficiency of strong gluten winter wheat. *J Triticeae Crops*, 2024, 44: 1590–1598 (in Chinese with English abstract).
- [26] 赵财, 王巧梅, 郭瑶, 等. 水氮耦合对地膜玉米免耕轮作小麦干物质积累及产量的影响. *作物学报*, 2018, 44: 1694–1703.
- Zhao C, Wang Q M, Guo Y, et al. Effects of water-nitrogen coupling patterns on dry matter accumulation and yield of wheat under no-tillage with previous plastic mulched maize. *Acta Agron Sin*, 2018, 44: 1694–1703 (in Chinese with English abstract).
- [27] Yao Z, Zhang W S, Wang X B, et al. Agronomic, environmental, and ecosystem economic benefits of controlled-release nitrogen fertilizers for maize production in Southwest China. *J Clean Prod*, 2021, 312: 127611.
- [28] Du Y D, Niu W Q, Zhang Q, et al. A synthetic analysis of the effect of water and nitrogen inputs on wheat yield and water-and nitrogen-use efficiencies in China. *Field Crops Res*, 2021, 265: 108105.
- [29] 赵凯男, 吴金芝, 黄明, 等. 返青后补灌与氮肥用量对旱地小麦产量及水氮利用效率的影响. *中国农业科学*, 2023, 56: 3383–3398.
- Zhao K N, Wu J Z, Huang M, et al. Effects of supplemental irrigation after regreening and nitrogen fertilizer application rates on wheat yield, water and nitrogen use efficiency in dryland. *Sci Agric Sin*, 2023, 56: 3383–3398 (in Chinese with English abstract).
- [30] Li J P, Zhang Z, Yao C S, et al. Improving winter wheat grain yield and water-/nitrogen-use efficiency by optimizing the micro-sprinkling irrigation amount and nitrogen application rate. *J Integr Agric*, 2021, 20: 606–621.