



拔节期阶段性干旱对小麦茎蘖成穗与结实的影响

李萍¹, 尚云秋¹, 林祥¹, 刘帅康¹, 王森¹, 胡鑫慧¹, 王东^{1,2}

(¹ 山东农业大学/作物生物学国家重点实验室, 山东泰安 271018; ² 淄博禾丰种业科技股份有限公司, 山东临淄 255000)

摘要:【目的】针对黄淮海地区自然降水季节分布不均、阶段性干旱频发导致小麦产量和水分利用效率低的问题, 探索拔节期阶段性干旱对冬小麦主茎和分蘖成穗与结实的影响, 可为该地区冬小麦节水栽培提供理论和技术支持。【方法】于 2017—2019 年冬小麦生长季, 在室外遮雨条件下进行盆栽试验。以小麦品种山农 29 和衡 0628 为试验材料, 在拔节后 0—10 d 期间设置 5 个水分处理: 充分供水 (CK, 保持土壤相对含水量 75%—80%, 土壤有效含水量为 42.2—46.7 mm); 拔节后 0—5 d 轻度干旱 (T1, 保持土壤相对含水量为 65%—70%, 土壤有效含水量为 33.4—37.8 mm)、重度干旱 (T2, 保持土壤相对含水量为 45%—50%, 土壤有效含水量为 15.6—20.1 mm); 拔节后 0—10 d 轻度干旱 (T3, 保持土壤相对含水量为 65%—70%, 土壤有效含水量为 33.4—37.83 mm)、重度干旱 (T4, 保持土壤相对含水量为 45%—50%, 土壤有效含水量为 15.6—20.1 mm), 测定了茎蘖幼穗发育进程及茎蘖成穗和结实性状等指标。【结果】在拔节后 0—10 d 期间不同程度干旱对小麦主茎成穗无明显影响, 但是随着干旱时间的延长和干旱程度的加大, 低位蘖 (Ⅲ和 I p) 成穗率迅速下降, 而高位蘖 (Ⅱp 和 I 1) 成穗率呈先升高后下降趋势。拔节后 0—5 d 轻度或重度干旱, 高位蘖成穗率均较高, 单位面积成穗数与 CK 无显著差异; 拔节后 0—10 d 轻度干旱, 高位蘖成穗率虽与 CK 相近, 但由于低位蘖 (Ⅲ、I p) 成穗率下降幅度较大, 导致单位面积成穗数显著降低, 山农 29 和衡 0628 单位面积穗数下降幅度分别为 4.94%—5.06% 和 6.77%—8.33%; 拔节后 0—10 d 重度干旱, Ⅱ蘖以上分蘖成穗率均下降, 山农 29 和衡 0628 单位面积成穗数下降幅度分别为 10.97%—11.52% 和 15.00%—15.55%。拔节后 0—5 d 轻度干旱, 2 个品种主茎和各蘖位分蘖的结实性、单穗产量和单位面积产量均与 CK 无显著差异。拔节后 0—5 d 重度干旱, 2 个品种各中位蘖的结实小穗数和穗粒数均显著减少, 主茎和高位蘖受影响不明显; 山农 29 各茎蘖单粒重不受影响而单穗产量显著降低; 衡 0628 各茎蘖单粒重和单穗产量显著降低; 山农 29 和衡 0628 单位面积籽粒产量均显著降低, 分别比 CK 减少 5.14%—5.46% 和 5.45%—6.24%。拔节后 0—10 d 轻度和重度干旱, 2 个品种茎蘖的总小穗数、结实小穗数、穗粒数、单粒重、单穗产量和单位面积籽粒产量均显著降低, 且以中位蘖下降幅度较大; 重度干旱处理各茎蘖的穗粒数和单穗产量及单位面积籽粒产量显著低于轻度干旱处理。山农 29 和衡 0628 单位面积籽粒产量在 T3 处理下分别比 CK 减少 12.87%—13.30% 和 15.52%—16.59%; 在 T4 处理下分别比 CK 减少 23.18%—25.92% 和 26.05%—31.22%。【结论】拔节后短时间轻度干旱 (拔节后 0—5 d 保持土壤相对含水量 65%—70%, 土壤有效含水量 33.4—37.8 mm) 对小麦成穗和结实无显著影响; 干旱时间过长、程度过大则会大幅度降低低位蘖 (Ⅲ和 I p) 成穗率、总小穗数、结实小穗数、穗粒数、单粒重和单穗产量, 导致单位面积籽粒产量显著下降。在拔节后 5 d 干旱或拔节后 10 d 轻度干旱条件下, 高位蘖 (Ⅱp 和 I 1) 成穗率有所提高, 在一定程度上可弥补干旱造成的损失, 这可能与低位分蘖受旱后成穗率降低, 群体变小, 动摇分蘖分配的营养增多、生存空间增大有关, 为生产中通过合理措施调控, 实现小麦稳产提供了理论依据。山农 29 对拔节期阶段性干旱的抗性高于衡 0628。

关键词: 冬小麦; 阶段性干旱; 主茎与分蘖; 成穗与结实; 产量

收稿日期: 2020-01-02; 接受日期: 2020-03-17

基金项目: 山东省重大科技创新工程项目 (2019JZZY010716)、山东省泰山产业领军人才项目、国家公益性行业 (农业) 科研专项 (201503130)

联系方式: 李萍, E-mail: sdauliping@163.com. 通信作者王东, E-mail: wangd@sdau.edu.cn

Effects of Drought Stress During Jointing Stage on Spike Formation and Seed Setting of Main Stem and Tillers of Winter Wheat

LI Ping¹, SHANG YunQiu¹, LIN Xiang¹, LIU ShuaiKang¹, WANG Sen¹, HU XinHui¹, WANG Dong^{1,2}

(¹ Shandong Agricultural University/State Key Laboratory of Crop Biology, Tai'an 271018, Shandong; ² Zibo HeFeng Seed Technology co., Ltd., Linzi, Shandong, 255000, China)

Abstract: **【Objective】**To address the problem of low wheat yield and water efficiency caused by irregular distribution of natural precipitation season and the frequent rate of staged drought in the Huang-Huai-Hai Plain of China, this paper provided theoretical as well as technical provisions for water-saving cultivation of winter wheat in this area by exploring the effects of water insufficiency on the main stem and tiller spikes formation and panicles traits during jointing stage. **【Method】** A 2-year pot experiment under external rain conditions was carried out from 2017 to 2019 in winter wheat growth season, and the two winter wheat varieties of Shannong 29 and Heng 0628 were used as experimental materials. The total five water treatments were set up during 0-10 d after jointing, including full irrigation treatment during whole growing season as control (CK, maintaining soil relative water content of 75%-80%, the effective soil water content of 42.2-46.7 mm), 0-5 d light drought stress after jointing (T1, maintaining soil relative water content of 65%-70%, soil availability water content of 33.4-37.8 mm), 0-5 d severe drought (T2, maintaining soil relative water content of 45%-50%, available soil water capacity is 15.6-20.1 mm), 0-10 d light drought stress after jointing (T3, maintaining soil relative water content is 65%-70%, soil availability water content of 33.4-37.8 mm), and 0-10 d severe drought stress (T4, maintaining the soil relative water content 45%-50%, availability water content of 15.6-20.1mm). **【Result】** The results revealed that different degrees of drought stress had no significant effect on the main stem of wheat during 0-10 d after jointing, the effective spike rate of low tiller (III, I p) decreased rapidly with the increasing the drought level and extension of drought time, while the effective spike rate of high tiller (II p and I 1) increased first and then decreased. Light or severe drought at 0-5 d after jointing stage, II p and I 1 were higher in effective spike rate, and there was no significant difference in spike number per unit area from CK. Although the effective spike rate of I 1 and II p was similar to that of CK in 0-10 d light drought after jointing stage, the percentage of spikes per unit area decreased significantly due to the decrease of III, I p and IV. The number of spike per unit area of Shannong 29 and Heng 0628 was decreased by 4.94%-5.06% and 6.77%-8.33%, respectively. For 0-10 d light drought after jointing, the effective rate of tiller of II and more was decreased of severe drought. The number of spikes per unit area of Shannong 29 and Heng 0628 was decreased by 10.97%-11.52% and 15.00%-15.55%, respectively. The treatment of light drought at 0-5 d after jointing stage, the panicle characteristics, single stem grain yield and grain yield per unit area of the two cultivars were not significantly different from CK. The treatment of severe drought from 0 to 5 days after jointing, the fertile spikelets number and the grain number in the two cultivars were significantly reduced, and the main stem and later occurring tillers were not affected. The single grain weight of Shannong 29 was not affected, but the yield of single stem grain yield was significantly reduced, the single grain weight and single stem grain yield of Heng 0628 was significantly reduced, the grain yield per unit area of Shannong 29 and Heng 0628 decreased significantly, which was 5.14%-5.46% and 5.45%-6.24% lower than CK, respectively. For the light and severe drought from 0 to 10 days after jointing, the spikelets number, the fertile spikelets number, grain number, single grain weight, single stem grain yield and grain yield per unit area of the two cultivars were significantly reduced; The median tillers had substantial reduction; The number of grains per ear and the yield of single-stem grain and the grain yield per unit area of severely drought-treated stems were significantly lower than those of light drought treatment. Under the T3 condition, the grain yield per unit area of Shannong 29 and Heng 0628 was decreased by 12.87%-13.30% and 15.52%-16.59%, respectively. Under the T4 condition, the grain yield per unit area of Shannong 29 and Heng 0628 decreased by 23.18%-25.92% and 26.05%-31.22%, respectively. **【Conclusion】** The above results indicated that short-term light drought after jointing (0-5 days after jointing, maintaining soil relative water content of 65%-70% and soil effective water content of 33.4-37.8 mm) had no significant effects on wheat earing and fruiting; The percent of tillers to panicle, the spikelets number, the fertile spikelets number, grain number, single grain weight and single stem grain yield of the low tillers (III, I p) would be greatly reduced, and the grain yield per unit area was significantly reduced increased drought stress and time. However, the effective spike rate of high tillers (II p and I 1) in two degrees of 0-5 d after jointing and light drought training of 0-10 d after jointing was increased to some extent, which could make up for the loss caused by drought, which might be related to the decrease of the effective spike rate of low tillers, the decrease of population size, and the increase of nutrition and living space for high tillers. Shannong 29

had the stronger potential to adapt drought stress at jointing stage than Heng 0628.

Key words: winter wheat; phased drought; main stem and tillers; spike formation and seed setting; grain yield

0 引言

【研究意义】黄淮海地区是中国小麦主产区, 其小麦生产对保障国家粮食安全具有重要作用。然而受全球气候变化的影响, 该地区干旱频繁发生, 特别是近年来随着气候变暖趋势的加剧, 冬春两季干旱发生频率和危害程度逐渐加强, 对小麦分蘖成穗和结实产生诸多不利影响, 成为该地区小麦生产的重要限制因素^[1-2]。拔节期是小麦分蘖两极分化和穗花分化的重要时期。探索拔节期不同水分条件对小麦茎蘖成穗和结实的调节作用及其生理基础, 对春季麦田合理灌溉技术的研发具有重要参考价值 and 生产指导作用。【前人研究进展】分蘖是小麦等禾本科作物的重要农艺性状。小麦在生长进程中发生无效分蘖, 造成一定的“生长冗余”^[3]。在资源受限的情况下, 这种生长冗余会对小麦生产造成不利的影响^[4]。国内外学者对分蘖成穗特性做了大量研究^[5-7]。越来越多的学者认为, 小麦产量的进一步增加主要依赖于控制无效分蘖的数量, 增加动摇分蘖的成穗率, 使茎蘖成穗率和群体质量提高^[8-10]。小麦分蘖消亡和开花结实受多基因加性效应的控制, 且易受幼穗分化过程中栽培因素和环境的影响^[11-12]。小麦拔节期不同程度干旱均影响已发生分蘖的生长发育, 最终影响分蘖的成穗与结实^[13-15]。将灌溉时间由主茎基部第一节间伸长期(拔节期)推迟到第四节间伸长期(旗叶抽出期), 即拔节期适度干旱虽然显著降低成穗数, 但增加了穗粒数、而且延缓了开花后叶片衰老、显著提高叶片净光合速率、籽粒灌浆速率、千粒重、籽粒产量和水分利用效率^[16]。然而拔节期过度干旱则会降低小麦有效穗数和穗粒数, 严重干旱条件下小麦千粒重、单株和单位面积籽粒产量亦显著降低^[17-18]。小麦主茎与不同蘖位分蘖间穗花分化存在明显的时间差, 主茎穗花分化明显早于分蘖, 低位蘖又早于高位蘖, 这种时间差造成不同茎蘖的生长条件和营养条件不同, 最终导致不同茎蘖经济产量存在明显的差异^[19]。【本研究切入点】前人关于干旱胁迫时段或胁迫程度对小麦成穗和结实影响的研究, 多采用主茎或随机采集的茎蘖, 而关于主茎和不同蘖位分蘖对拔节期干旱响应差异的研究鲜有报道。【拟解决的关键问题】本试验在盆栽条件下, 设置拔节后不同干旱程度及干旱持续时间处理, 探索拔节期短时

间干旱对主茎和不同蘖位分蘖成穗与结实特性、单茎生产力及单位面积籽粒产量的影响, 以期为黄淮海地区冬小麦节水栽培提供理论依据和技术支持。

1 材料与方法

1.1 试验设计

试验于 2017—2019 年小麦生长季, 在山东省泰安市岱岳区道朗镇试验基地遮雨棚内进行。试验点位于 116°54'E, 36°12'N, 属于温带大陆性气候, 年平均气温 13.0—13.6℃。选用冬小麦品种山农 29 (具有 10 500 kg·hm⁻² 高产潜力) 和衡 0628 (具有 9 000 kg·hm⁻² 高产潜力) 为试验材料。采用盆栽方式, 试验用土取自本地高产田 0—20 cm 耕层土, 土壤类型为粉壤土。2017—2018 年度试验土壤养分含量为有机质 15.5 g·kg⁻¹, 全氮 0.8 g·kg⁻¹, 碱解氮 85 mg·kg⁻¹, 有效磷 33.3 mg·kg⁻¹, 速效钾 126 mg·kg⁻¹; 2018—2019 年度试验土壤养分含量为有机质 15.7 g·kg⁻¹, 全氮 0.8 g·kg⁻¹, 碱解氮 88 mg·kg⁻¹, 有效磷 33.0 mg·kg⁻¹, 速效钾 124 mg·kg⁻¹。土壤过 5 mm 筛后, 称取 10 kg 装入高 26 cm、盆口直径 30 cm、盆底直径 20 cm 的棕色聚乙烯塑料盆内, 统一压实后测定土壤最大持水量, 两年度分别为 28.5% 和 27.8%。每盆施用 N、P₂O₅ 和 K₂O 含量均为 15% 的三元复合肥 4.5 g, 平铺于距盆口 10 cm 深处, 其上覆土 10 cm。播种时挑选饱满、无损、发育良好、大小一致的种子, 播种深度为 3 cm, 每盆播 9 穴, 每穴播 2 粒, 三叶一心期定苗至 1 株/穴 (180 株/m²)。拔节期追施尿素 (N 含量为 46%) 1.5 g, 追肥时用水将尿素溶解后均匀浇灌于盆内。

试验采用随机区组设计, 共 5 个处理, 每个处理种植 60 盆。设置拔节后 0—5 d 轻度干旱 (T1, 保持土壤相对含水量为 65%—70%, 土壤有效含水量为 33.4—37.8 mm)、拔节后 0—5 d 重度干旱 (T2, 保持土壤相对含水量为 45%—50%, 土壤有效含水量为 15.6—20.1 mm)、拔节后 0—10 d 轻度干旱 (T3, 保持土壤相对含水量为 65%—70%, 土壤有效含水量为 33.4—37.8 mm)、拔节后 0—10 d 重度干旱 (T4, 保持土壤相对含水量为 45%—50%, 土壤有效含水量为 15.6—20.1 mm) 4 个干旱处理, 以全生育期充分供水处理为对照 (CK, 保持土壤相对含水量为 75%—80%, 土壤有效含水量为 42.2—46.7 mm)。拔节前 5 d 开始控水, 达到目标含水量时进行相应时间的处理, 干旱

处理结束后再将土壤含水量恢复至对照水平。采用称重法控制土壤水分，每 2 d 称重一次，以相邻 2 次重量的差值确定补灌水量，以保证各盆内土壤有效含水量和土壤相对含水量控制在设定的范围内。其他管理措施尽量保持一致^[19-20]。

2017—2018 年度，试验于 2017 年 10 月 16 日播种，于 2018 年 3 月 21 日开始控水，使土壤含水量逐渐下降，T1 和 T2 处理于 3 月 26 日至 3 月 31 日正式实施干旱处理，3 月 31 日干旱处理结束后恢复至 CK 水平；T3 和 T4 于 3 月 26 日至 4 月 5 日正式实施干旱处理，4 月 5 日干旱处理结束后恢复至 CK 水平；收获时间为 2018 年 6 月 12 日。2018—2019 年度，试验于 2018 年 10 月 8 日播种，于 2019 年 3 月 29 日开始控水，使土壤含水量逐渐下降，T1 和 T2 处理于 4 月 2 日至 4 月 7 日正式实施干旱处理，4 月 7 日干旱处理结束后恢复至 CK 水平；T3 和 T4 于 4 月 2 日至 4 月 12 日正式实施干旱处理，4 月 12 日干旱处理结束后恢复至 CK 水平。

1.2 测定项目与方法

1.2.1 标记主茎和不同穗位分蘖 自小麦第一个分

蘖出现开始，用不同颜色的回形针标记主茎和新出现的分蘖。用 O 代表主茎，用 I、II、III、IV 分别代表由主茎的第 1、2、3、4 叶的叶腋中长出的分蘖，用 I p 和 I 1 分别代表由分蘖 I 上长出的第一和第二个分蘖，用 II p 代表由分蘖 II 上长出的第一个分蘖^[20]。

1.2.2 茎蘖成穗和结实性状的调查 成熟期按穗位分样，每处理取 6 盆（6 次重复），调查主茎及不同穗位分蘖的成穗和结实情况，计算每盆有效穗数、每穗总小穗数、每穗结实小穗数、每穗穗粒数、单粒重、单穗产量。每处理取 10 盆，全部收获脱粒后晾晒至含水量达 12.5% 左右时称重，计算单位面积籽粒产量。

成穗率=每盆主茎或各穗位分蘖成穗数/对应每盆主茎或各穗位分蘖最高发生数×100%。

1.2.3 茎蘖幼穗发育进程的调查 拔节期 0 d 开始，每隔 5 d 观察一次，共观察 3 次。每次取有代表性的植株 3—5 株在体视显微镜下解剖，观察其幼穗发育状态，确定其幼穗发育阶段。小麦幼穗发育时期（表 1）参照 WADDINGTON 的划分方法^[21]，发育阶段用 W 表示。

表 1 小麦幼穗发育时期

Table 1 Spike developmental score of wheat

幼穗发育时期及特征	发育阶段
Spike developmental stage and its characteristic	Developmental score
生长锥伸长期 Transition apex	1.5
单棱期 Early double ridge stage	2
二棱期 Double ridge stage	2.5
颖片原基分化期 Glume primordium present	3
外稃原基分化期 Lemma primordium present	3.25
小花原基分化期 Floret primordium present	3.5
雄蕊原基分化期 Stamen primordium present	4
雌蕊原基分化期 Pistil primordium present	4.25
心皮原基分化期 Carpel primordium present	4.5
三心皮包围胚珠期 Carpel extending round three sides of ovule	5
花柱管闭合，子房仅顶部保持开放状态 Stylar canal closing; ovarian cavity enclosed on all sides but still open above	5.5
花柱管开口，柱头突起形成 Stylar canal remaining as a narrow opening; two short round style primordia present	6
花柱开始伸长 Style begin elongation	6.5
柱头上分化出柱头分枝 Stigmatic branches just differentiating as swollen cell on styles	7
柱头分枝和子房壁上羽毛伸长 Stigmatic branches and hairs on ovary wall elongation	8
柱头分枝和子房壁上羽毛继续伸长，柱头分枝缠绕无絮 Stigmatic branches and hairs on ovary wall continue to elongate; stigmatic branches from a tangled mass	8.5
花柱和柱头分枝直立，羽状柱头分化 Styles and stigmatic branches erect; stigmatic hairs differentiating	9
花柱和柱头分枝向外展开，羽状柱头发育完全 Styles and stigmatic branches spreading outwards. Stigmatic hairs well developed	9.5
花柱向外弯曲，柱头分枝伸展，花粉落在羽状柱头上 Styles curved outwards and stigmatic branches spread wide; pollen grains an well-developed stigmatic hairs	10

1.3 数据分析

采用 Microsoft Excel 2013 和 DPS 软件进行数据处理，采用 LSD 最小显著差异比较法进行差异显著性检验。

2 结果

2.1 主茎及不同蘖位分蘖幼穗发育进程对拔节期阶段性干旱的响应

衡 0628 茎蘖幼穗发育进程与山农 29 相近，部分分蘖稍有滞后；分蘖幼穗发育进程滞后于主茎；随蘖位的升高，主茎与分蘖幼穗发育进程差异逐渐拉大(表 2)。2017—2018 年度，拔节后 0—5 d 干旱，主茎穗

分化进程处于 W5—W6 阶段，I 和 II 多处于 W4.25—W5.5 阶段或 W4—W4.5 阶段，III、I p 和 IV 多处于 W4—W5 或 W4—W4.25 阶段，高位蘖（II p 和 I I）多处于 W3.5—W4.25 或 W3—W4 阶段；拔节后 10 d，O 和 I 蘖穗分化进入 W7 期，II、III 和 I p 蘖多处于 W6.5 期，IV 和 II p 多处于 W6 期，I I 蘖多处于 W5.5 期。2018—2019 年度，拔节后干旱处理期间，主茎和各蘖位分蘖穗分化所处的阶段与前一年度相近，趋势基本一致。与充分供水相比，轻度干旱对茎蘖穗分化发育进程无显著影响，重度干旱条件下，低位蘖（III、I p）和高位蘖（IV）幼穗发育进程有所延缓。

表 2 拔节期阶段性干旱对小麦主茎及不同蘖位分蘖幼穗所处的发育进程阶段的影响
Table 2 Effects of staged drought at jointing on development process of young spike of main stem and tillers at different positions of wheat

年份 Year	品种 Cultivar	处理 Treatment	拔节 0 d 0 days after jointing stage										拔节 5 d 5 days after jointing stage										拔节 10 d 10 days after jointing stage									
			O	I	II	III	I p	IV	II p	I I			O	I	II	III	I p	IV	II p	I I			O	I	II	III	I p	IV	II p	I I		
2017-	山农 29	CK	5	4.5	4.25	4	4	4	3.5	3.5	6		5.5	5	5	5	5	4.25	4.25	4			7	7	7	6.5	6.5	6	6	5.5		
2018	Shannong29	T1	5	4.5	4.25	4	4	4	3.5	3.5	6		5.5	5.5	5	5	5	4.5	4.25	4			7	7	7	6.5	6.5	6	6	5.5		
		T2	5	4.5	4.25	4	4	4	3.5	3.5	6		5	5	5	5	4.5	4.5	4.25	4			7	7	6.5	6	6	6	6	5.5		
		T3	5	4.5	4.25	4	4	4	3.5	3.5	6		5.5	5.5	5	5	5	4.5	4.25	4			7	7	7	6.5	6.5	6.5	6	6		
		T4	5	4.5	4.25	4	4	4	3.25	3.25	6		5	5	5	5	4.5	4.5	4.25	4			7	7	6	6	6	6	5.5	5		
	衡 0628	CK	5	4.25	4	4	4	4	3.25	3.25	5.5		5.5	4.5	4.5	4.25	4.25	4	4	4			7	7	6.5	6.5	6.5	6.5	6	5.5		
	Heng0628	T1	5	4.25	4	4	4	4	3.25	3.25	5.5		5.5	4.5	4.25	4.25	4.25	4	4	4			7	7	6.5	6.5	6.5	6.5	6.5	5.5		
		T2	5	4	4	4	4	4	3.25	3.25	5.5		5	4.5	4.25	4.25	4	4	4	4			7	7	6.5	6.5	6.5	6	6	5.5		
		T3	5	4.25	4	4	4	4	3.25	3.25	5.5		5.5	4.5	4.25	4.25	4.25	4	4	4			7	7	6.5	6.5	6.5	6.5	6	5.5		
		T4	5	4.25	4	4	4	4	3.25	3.25	5.5		5	4.5	4.25	4.25	4	4	4	4			7	7	6.5	6	6	5.5	5.5	5		
2018-	山农 29	CK	4.5	4.25	4	4	4	3.5	3.5	3.25	6		5.5	5	5	5	5	4.5	4.25	4.25	7		7	7	6.5	6.5	6.5	6	5.5	5		
2019	Shannong29	T1	4.5	4.25	4	4	4	3.5	3.5	3.25	6		5.5	5.5	5	5	5	4.5	4.25	4.25	7		7	7	6.5	6.5	6.5	6	5.5	5		
		T2	4.5	4.25	4	4	4	3.5	3.5	3.25	6		5	5	5	5	4.5	4.5	4.25	4			7	7	6.5	6	6	6	5.5	5		
		T3	4.5	4.25	4	4	4	3.5	3.5	3.25	6		5.5	5.5	5	5	5	4.5	4.25	4.25	7		7	7	6.5	6.5	6.5	6.5	5.5	5		
		T4	4.5	4.25	4	4	3.5	3.5	3.25	3	6		5	5	5	5	4.5	4.5	4.25	4			7	7	6.5	6	6	5.5	5.5	5		
	衡 0628	CK	4.25	4.25	4	4	4	4	3.25	3.25	6		5.5	4.5	4.5	4.25	4.25	4	4	4			7	6.5	6.5	6.5	6.5	6	5	5		
	Heng0628	T1	4.25	4.25	4	4	4	4	3.25	3.25	6		5.5	4.5	4.25	4.25	4.25	4	4	4			7	6.5	6.5	6.5	6.5	6	5.5	5		
		T2	4.25	4.25	4	4	4	4	3.25	3.25	6		5	4.5	4.25	4	4	4	3.5	7			7	7	6.5	6.5	6.5	6	5	5		
		T3	4.25	4.25	4.25	4	4	4	3.25	3.25	6		5.5	4.5	4.25	4.25	4.25	4	4	4			7	7	6.5	6.5	6.5	6.5	5	5		
		T4	4.25	4.25	4.25	4	4	4	3.25	3.25	6		5	4.5	4.25	4	4	4	3.5	7			7	7	6	6	6	5	5	5		

2.2 主茎及不同蘖位分蘖成穗率对拔节期阶段性干旱的响应

山农 29 茎蘖成穗率较衡 0628 高；主茎与不同蘖位分蘖间比较，其成穗率 2 个品种均表现为 $O \geq I \geq II > III > Ip > IV > IIp > I1$ （表 3）。拔节期不同程度干旱对 2 个小麦品种茎蘖成穗率的影响在 2 个年度表现一致，拔节期阶段性干旱对主茎成穗率的影响较小，各处理主茎成穗率均为 100%，但对分蘖成穗率的影响较大，随着干旱程度的加剧和干旱时间的延长，低位蘖（III 和 Ip）和高位蘖（IV）成穗率迅速下降，高位蘖（IIp 和 I1）成穗率呈先增加后降低的趋势。

与 CK 相比，T1 和 T2 处理低位蘖（I 和 II）成穗率降低，高位蘖成穗率有所增加；T3 处理的低位蘖成穗率显著降低，高位蘖成穗率保持不变；T4 处理除 O 和 I 蘖外，其余分蘖成穗率均显著下降。品种之间比较，低位蘖成穗率在拔节期各干旱条件下的平均降幅表现为衡 0628（下降 6.45 个百分点）>山农 29（下降 5.19 个百分点），高位蘖的平均增幅表现为衡 0628（增加 0.14 个百分点）<山农 29（增加 3.79 个百分点）。上述结果说明山农 29 对拔节期阶段性干旱的抗性高于衡 0628，拔节后 0—5 d 轻度干旱处理可增加高位蘖成穗率，提高单位面积穗数。

表 3 拔节期阶段性干旱对小麦主茎及不同蘖位分蘖的成穗率的影响

Table 3 Effects of staged drought at jointing on percentage of ear bearing main stem and tillers at different positions of wheat (%)

年份 Year	品种 Cultivar	处理 Treatment	O	I	II	III	Ip	IV	IIp	I1
2017-2018	山农 29 Shannong29	CK	100.00a	100.00a	100.00a	79.37a	68.89a	37.78a	22.22bc	17.78b
		T1	100.00a	100.00a	100.00a	75.56ab	64.44a	40.00a	33.33a	26.67a
		T2	100.00a	100.00a	97.78ab	73.33b	55.56b	35.56b	31.11ab	24.44ab
		T3	100.00a	100.00a	95.56ab	68.89c	53.33b	33.33b	26.67abc	22.22ab
		T4	100.00a	97.78a	93.33b	66.67c	48.89c	26.67c	20.00c	12.70c
	衡 0628 Heng0628	CK	100.00a	100.00a	100.00a	75.56a	75.56a	40.00a	20.00a	17.78a
		T1	100.00a	100.00a	97.78a	73.33a	73.33a	42.22a	26.67a	22.22a
		T2	100.00a	100.00a	97.78a	68.89b	57.78b	35.56b	24.44a	22.22a
		T3	100.00a	100.00a	95.24ab	66.67b	53.33bc	33.33bc	22.22a	20.00a
		T4	100.00a	95.56a	91.11b	66.67b	40.00c	31.11c	17.78a	11.11b
2018-2019	山农 29 Shannong29	CK	100.00a	100.00a	98.41a	79.37a	52.38a	36.51a	11.11b	4.76b
		T1	100.00a	100.00a	96.83ab	77.78a	55.56a	36.51a	20.63a	11.11a
		T2	100.00a	98.41a	95.24ab	73.33b	50.79b	33.33b	17.46a	7.94ab
		T3	100.00a	98.41a	93.65ab	69.84b	47.62c	31.75b	12.70b	4.76b
		T4	100.00a	96.83a	92.06b	55.56c	46.03c	26.98c	7.94c	1.59c
	衡 0628 Heng0628	CK	100.00a	98.41a	96.83a	71.43a	44.44b	39.68a	12.70b	6.35b
		T1	100.00a	98.41a	95.24a	68.25ab	49.21a	39.68a	15.87a	12.70a
		T2	100.00a	95.24a	93.65a	65.08b	44.44b	33.33b	12.70b	9.52b
		T3	100.00a	95.24a	92.06ab	60.32c	41.27c	26.98c	12.70b	7.94b
		T4	100.00a	93.65a	90.48b	57.14d	30.16d	20.63d	3.17c	1.59c

同一年份同一品种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。下同
Values followed different letters of the same variety and column in the same year indicate significant differences at 0.05 level. The same as below

2.3 主茎及不同蘖位分蘖可见总小穗数对拔节期阶段性干旱的响应

衡 0628 茎蘖可见总小穗数高于山农 29；随蘖位的升高，可见小穗数呈明显的下降趋势，相邻蘖位

之间差异不显著（表 4）。拔节期不同程度干旱对 2 个小麦品种茎蘖可见总小穗数的影响在 2 个年度表现一致，与 CK 相比，T1 和 T2 处理茎蘖可见总小穗数和平均单茎可见总小穗数呈降低趋势，且 2 个

表 4 拔节期阶段性干旱对小麦主茎及不同蘖位分蘖可见小穗数的影响

Table 4 Effects of staged drought at jointing on spikelet number of main stem and tillers at different positions of wheat (spikelets/spike)

年份 Year	品种 Cultivar	处理 Treatment	O	I	II	III	I p	IV	II p	I 1	平均单茎可见小穗数 Average visible spikelet number per spike
2017-2018	山农 29 Shannong29	CK	18.2a	18.1a	17.5a	17.1a	16.5a	16.3a	16.1a	15.7a	17.3a
		T1	18.2a	17.9a	17.1a	16.9a	16.3a	16.1a	16.1a	15.5a	17.1a
		T2	18.0a	17.7ab	17.0ab	16.6ab	16.0ab	15.9ab	15.8a	15.3a	16.9ab
		T3	17.6a	17.2b	16.6b	16.2b	15.6b	15.4b	15.2b	14.9b	16.5b
		T4	17.3a	17.0b	16.3b	15.9b	15.5b	15.4b	15.0b	14.8b	16.4b
	衡 0628 Heng0628	CK	20.0a	19.3a	18.8a	18.2a	17.7a	17.0a	16.8a	16.5a	18.6a
		T1	19.7a	19.0a	18.4a	17.8a	17.3ab	16.5a	16.6a	16.4a	18.2a
		T2	19.4a	18.5ab	18.1ab	17.5ab	17.1ab	16.3ab	16.4a	16.1a	17.9ab
		T3	19.3a	18.3b	17.6b	17.0b	16.5bc	15.9b	15.8b	15.6b	17.6b
		T4	19.1a	17.9b	17.3b	16.7b	16.2c	15.8b	15.5b	15.4b	17.4b
2018-2019	山农 29 Shannong29	CK	19.5a	19.1a	17.9a	17.5a	17.2a	16.9a	16.7a	16.2a	18.2a
		T1	19.4a	19.0a	17.8a	17.3a	17.1a	16.8ab	16.5a	16.0a	18.0a
		T2	19.2a	18.8ab	17.4ab	17.1ab	16.7ab	16.4ab	16.3a	15.6a	17.8ab
		T3	18.9a	18.2b	16.8b	16.6b	16.4b	16.1b	15.7a	15.4a	17.3b
		T4	18.7a	17.8b	16.4b	16.3b	16.0b	15.8b	15.5b	15.4b	17.2b
	衡 0628 Heng0628	CK	21.2a	20.6a	19.7a	19.5a	19.2a	18.5a	18.1a	17.4a	20.0a
		T1	20.9a	20.5a	19.3a	19.1a	18.9ab	18.2a	17.9a	17.0ab	19.5a
		T2	20.8a	20.1ab	19.0ab	18.9ab	18.5ab	17.9ab	17.4ab	16.8ab	19.4ab
		T3	20.6a	19.4b	18.5b	18.4b	18.1b	17.4b	17.1b	16.5b	18.9b
		T4	20.3a	19.0b	18.0b	17.9b	17.7b	17.1b	16.9b	16.2b	18.8b

处理间差异不显著；T3 和 T4 处理各蘖位分蘖小穗数显著降低，主茎小穗数未受显著影响，单茎平均可见小穗数显著降低，2 个处理间差异不显著。山农 29 的 O、I、II、III、I p、IV、II p 和 I 1 的可见总小穗数在 T3 和 T4 处理下，平均降低幅度为 5.64%、6.63%、6.07%、5.79%、5.57%、6.40%、5.18% 和 1.93%，单茎平均小穗数降低了 5.03%，衡 0628 的 O、I、II、III、I p、IV、II p 和 I 1 的可见总小穗数在 T3 和 T4 处理下，平均降低幅度为 6.51%、7.27%、7.17%、7.20%、6.76%、6.46%、6.05% 和 1.88%，单茎平均小穗数降低了 5.77%。上述结果说明，与全生育期充分供水相比，拔节后 0—5 d 轻度和重度干旱对 2 个小麦品种茎蘖小穗数无显著影响，拔节后 0—10 d 干旱显著降低各成穗分蘖的小穗数，且以低位蘖（III 和 I p）和高位蘖（IV）降低

幅度较大。2 个品种之间比较，山农 29 各干旱处理茎蘖小穗数平均降幅（3.66%）小于衡 0628（4.44%）。

2.4 主茎及不同蘖位分蘖结实小穗数对拔节期阶段性干旱的响应

衡 0628 茎蘖的结实小穗数高于山农 29；随蘖位的升高，结实小穗数呈降低趋势。山农 29 的 III 和 I p 之间差异显著，其余相邻蘖位之间差异不显著；衡 0628 的 O 和 I 之间、I 和 II 之间差异显著，其余相邻蘖位之间差异不显著。拔节期不同程度干旱对 2 个小麦品种各茎蘖结实小穗数的影响表现一致，其中对主茎的影响较小，对分蘖的影响较大（表 5）。与 CK 相比，T1 处理对茎蘖结实小穗数和平均单茎结实小穗数无显著影响；T2 处理显著降低除 I 之外的低位蘖结实小穗数，对主茎与高位蘖结实小穗数无显著影响；T3 和 T4 处理显著降低茎蘖结实小穗数和单茎平均结

实小穗数, 2 个处理间无显著差异。山农 29 的 O、I、II、III、I p、IV、II p 和 I 1 结实小穗数在 T3 和 T4 处理下, 较 CK 平均降幅为 6.47%、7.76%、10.76%、9.36%、9.20%、8.44%、9.70%和 9.32%, 平均单茎结实小穗数降低 7.94%; 衡 0628 的 O、I、II、III、I p、IV、II p 和 I 1 结实小穗数在 T3 和 T4 处理下, 较 CK 平均降幅为 6.66%、9.31%、11.21%、10.56%、11.04%、11.18%、10.82%和 10.42%, 平均单茎结实小穗数降低 8.62%。上述结果说明, 与全生育期充分供水相比, 拔节后 0—5 d 轻度干旱对茎蘖的结实小穗数无显著影响, 短期重度干旱显著降低中位蘖的结实小穗数; 拔节后 0—10 d 轻度干旱和重度干旱处理均显著降低了主茎和分蘖的结实小穗数, 且低位蘖(III 和 I p)和高位蘖(IV)较其他分蘖大。品种之间比较, 山农 29 各干旱处理茎蘖结实小穗数平均降幅(5.95%)小于衡 0628(6.95%)。

2.5 主茎及不同蘖位分蘖穗粒数对拔节期阶段性干旱的响应

衡 0628 主茎穗和分蘖穗的穗粒数多于山农 29, 主茎穗粒数多于分蘖。拔节期不同程度干旱对 2 个小麦品种茎蘖穗粒数均有明显的影响, 2 年结果趋势一致, 均表现为随干旱程度增强和干旱时间延长, 穗粒数呈逐渐降低的趋势(表 6)。与 CK 相比, T1 处理各茎蘖穗粒数无显著变化; T2 处理主茎和高位蘖穗粒数无显著变化, 低位蘖穗粒数显著降低; T3 和 T4 处理主茎和各成穗分蘖的穗粒数均显著降低。T1 与 T2 处理间无显著差异, T2 与 T3 处理间无显著差异, 但均显著大于 T4 处理。各茎蘖之间比较, 2 个品种在 T2、T3 和 T4 处理下均表现为主茎穗粒数平均降幅(7.02%)<高位蘖平均降幅(8.52%)<低位蘖平均降幅(9.77%)。上述结果表明, 与全生育期充分供

表 5 拔节期阶段性干旱对小麦主茎及不同蘖位分蘖结实小穗数的影响
Table 5 Effects of staged drought at jointing on fruiting spikelet number of main stem and tillers at different positions of wheat (spikelets/spike)

年份 Year	品种 Cultivar	处理 Treatment	O	I	II	III	I p	IV	II p	I 1	平均单茎结实小穗数 Average fruiting spikelet number per spike
2017-2018	山农 29 Shannong29	CK	17.9a	17.6a	16.7a	15.9a	14.8a	14.1a	13.8a	13.1a	16.3a
		T1	17.7ab	17.4a	16.3ab	15.6ab	14.5ab	13.9ab	13.6a	13.1a	15.9ab
		T2	17.5ab	16.9ab	15.8b	15.1b	14.0b	13.5b	13.3ab	12.6a	15.6ab
		T3	17.1bc	16.5bc	15.5bc	14.8bc	13.9bc	13.3bc	12.7b	12.3b	15.3bc
		T4	16.4c	15.9c	14.5c	14.0c	13.1c	12.6c	12.1c	11.5c	14.7c
	衡 0628 Heng0628	CK	18.3a	17.3a	16.3a	15.7a	15.2a	14.5a	14.1a	13.5a	16.3a
		T1	18.0ab	16.8ab	15.9ab	15.2ab	14.7ab	13.9ab	13.8a	13.3ab	15.8ab
		T2	17.7ab	16.3ab	15.4b	14.7b	14.3b	13.7b	13.4ab	12.9ab	15.5ab
		T3	17.4b	16.2bc	15.0bc	14.4bc	13.9bc	13.3bc	12.9bc	12.5b	15.2bc
		T4	16.8b	15.3c	14.2c	13.7c	13.0c	12.7c	12.3c	11.8c	14.6c
2018-2019	山农 29 Shannong29	CK	19.2a	18.5a	17.4a	16.6a	15.6a	14.9a	14.6a	13.7a	17.3a
		T1	19.1ab	18.4a	17.2ab	16.4ab	15.4ab	14.8ab	14.3a	13.3a	17.0ab
		T2	18.7ab	17.8ab	16.5b	15.7b	14.7b	14.2b	14.0a	13.1a	16.5ab
		T3	18.3b	17.5bc	15.9bc	15.4bc	14.4bc	13.8bc	13.5bc	12.6bc	16.1bc
		T4	17.6b	16.7c	14.8c	14.7c	13.8c	13.4c	13.0c	12.2c	15.6c
	衡 0628 Heng0628	CK	19.2a	18.1a	17.1a	16.5a	16.1a	15.4a	15.0a	14.3a	17.3a
		T1	19.0a	17.9a	16.7ab	16.1ab	15.8ab	14.9ab	14.8a	14.0a	16.8ab
		T2	18.5ab	17.2ab	16.1b	15.6b	15.2b	14.5b	14.3ab	13.6ab	16.5ab
		T3	18.2b	16.8bc	15.4bc	15.1bc	14.8bc	14.0bc	13.7b	13.1bc	16.0bc
		T4	17.3b	15.9c	14.7c	14.4c	14.0c	13.1c	13.0b	12.5c	15.6c

表 6 拔节期阶段性干旱对小麦主茎及不同蘖位分蘖穗粒数的影响

Table 6 Effects of staged drought at jointing on grain number of main stem and tillers at different positions of wheat (kernels/spike)

年份 Year	品种 Cultivar	处理 Treatment	O	I	II	III	I p	IV	II p	I 1
2017-2018	山农 29 Shannong29	CK	41.6a	37.4a	34.8a	32.2a	29.5a	27.7a	25.0a	22.8a
		T1	40.9a	36.8ab	33.9ab	31.5ab	29.2ab	27.4ab	25.7a	23.0a
		T2	40.6ab	35.3bc	32.4bc	30.1bc	27.8b	26.1b	24.0ab	22.0ab
		T3	39.4b	35.0c	31.9c	29.6c	27.6b	26.0b	23.6b	21.5b
		T4	37.3c	31.9d	29.1d	27.3d	25.3c	23.7c	22.2c	20.3c
	衡 0628 Heng0628	CK	43.5a	40.8a	37.1a	34.8a	32.4a	29.0a	26.5a	25.6a
		T1	42.4a	39.5ab	36.1ab	33.8ab	31.2ab	27.6ab	26.6a	25.5a
		T2	41.5ab	38.2b	34.5bc	32.3bc	30.4bc	27.1b	25.2a	24.4a
		T3	40.3bc	37.7b	34.0c	31.7c	29.6c	26.4b	24.8b	23.5b
		T4	38.8c	34.4c	31.0d	28.9d	26.9d	24.0c	23.5c	22.2c
2018-2019	山农 29 Shannong29	CK	47.7a	43.6a	41.9a	38.9a	34.0a	31.9a	29.2a	27.2a
		T1	47.2a	43.8a	41.3ab	38.2ab	33.8ab	31.3ab	28.9a	26.9a
		T2	46.6ab	41.4b	39.3bc	36.7bc	32.1bc	30.1bc	28.4ab	26.3ab
		T3	45.2b	41.3b	38.0c	35.3c	31.9c	29.2c	27.5b	25.1b
		T4	42.4c	38.7c	35.6d	33.7d	29.4d	27.9d	26.0c	23.7c
	衡 0628 Heng0628	CK	49.1a	45.3a	42.4a	39.1a	36.5a	33.1a	31.0a	28.6a
		T1	48.5a	44.6ab	41.3ab	38.3ab	36.7a	32.5ab	31.1a	28.9a
		T2	47.1ab	42.8bc	39.6bc	36.6bc	34.0b	30.9bc	29.4ab	27.5a
		T3	45.6b	42.0c	38.4c	35.8c	33.4b	29.7c	28.5b	26.2b
		T4	43.0c	39.5d	35.6d	32.4d	30.6c	27.6d	27.2c	24.3c

水相比，拔节后 0—5 d 轻度干旱对各茎蘖穗粒数无显著影响，但重度干旱减少低位蘖和中位蘖穗粒数；拔节后 0—10 d 轻度和重度干旱均显著降低主茎和分蘖的穗粒数，且中位蘖降低幅度较大。品种之间比较，各干旱处理下山农 29 主茎穗和分蘖穗穗粒数平均降幅（6.73%）小于衡 0628（7.93%）。

2.6 拔节期阶段性干旱对主茎及不同蘖位分蘖单粒重的影响

山农 29 主茎穗和分蘖穗平均单粒重高于衡 0628；随蘖位的升高，单粒重呈逐渐降低趋势，相邻蘖位之间差异不显著。拔节期不同程度干旱对 2 个小麦品种茎蘖单粒重的影响在 2 个年度表现一致（表 7）。与 CK 相比，T1 处理主茎穗和分蘖穗的平均单粒重无显著变化；T2 处理下，山农 29 主茎穗和分蘖穗单粒重无显著变化，而衡 0628 各蘖位分蘖单粒重显著降低；

T3 和 T4 处理主茎和各蘖位分蘖单粒重均显著降低。T2 与 T3 处理间无显著差异，T3 与 T4 处理间无显著差异，T2 处理显著大于 T4 处理。山农 29 的 O、I、II、III、I p、IV、II p 和 I 1 结实小穗数在 T3 和 T4 处理下，较 CK 平均降幅为 5.96%、6.73%、8.05%、9.13%、8.84%、8.49%、7.78%和 7.04%；衡 0628 的 O、I、II、III、I p、IV、II p 和 I 1 单粒重在 T3 和 T4 处理下，较 CK 平均降幅为 6.07%、7.79%、8.94%、9.99%、9.29%、8.90%、8.56%和 8.26%。上述结果表明，与全生育期充分供水相比，拔节后 0—5 d 轻度干旱对 2 个小麦品种茎蘖单粒重无显著影响；拔节后 0—10 d 干旱显著降低主茎穗和各蘖位分蘖穗的单粒重，且以 III、I p 和 IV 蘖单粒重下降幅度较大。2 个品种之间比较，山农 29 各干旱处理茎蘖单粒重平均降幅（5.55%）小于衡 0628（7.71%）。

表 7 拔节期阶段性干旱对小麦主茎及不同蘖位分蘖单粒重的影响
Table 7 Effects of staged drought at jointing on single-kernel weight of main stem and tillers at different positions of wheat (mg/kernel)

年份 Year	品种 Cultivar	处理 Treatment	O	I	II	III	I p	IV	IIp	I 1
2017-2018	山农 29 Shannong29	CK	51.94a	50.34a	49.36a	48.17a	46.56a	45.46a	44.70a	44.00a
		T1	50.83ab	49.50ab	48.32a	47.89a	45.34a	45.39a	43.85a	43.09ab
		T2	49.85ab	49.12ab	47.89ab	45.93ab	44.57ab	44.05ab	43.17ab	42.54ab
		T3	49.28b	47.91bc	46.06bc	44.16bc	43.01bc	42.35bc	42.11bc	41.72bc
		T4	48.85b	46.05c	44.78c	43.21c	41.80c	40.92c	40.70c	40.33c
	衡 0628 Heng0628	CK	45.27ab	43.70a	42.37a	42.33a	41.57a	40.67a	39.90a	39.30a
		T1	46.43a	45.88a	43.57a	43.52a	42.05a	41.88a	41.51a	39.98a
		T2	43.07b	41.38b	39.82b	39.30b	39.52b	38.59b	37.85b	37.06b
		T3	43.00b	41.23bc	39.05bc	38.75bc	38.46bc	37.85bc	37.72b	36.11b
		T4	41.95b	39.38c	37.82c	37.32c	37.15c	36.42c	35.67b	35.10b
2018-2019	山农 29 Shannong29	CK	50.77a	50.01a	48.28a	46.39a	45.60a	44.39a	43.20a	41.25a
		T1	50.37a	48.26a	47.06a	45.44a	44.14a	43.07a	42.91ab	40.29ab
		T2	49.16ab	47.83ab	46.32ab	44.48ab	43.56ab	42.65ab	41.30ab	39.33ab
		T3	48.14bc	47.59bc	45.11bc	43.13bc	42.44bc	41.49bc	40.82b	39.04b
		T4	46.91c	45.65c	43.62c	41.34c	40.80c	39.70c	38.50c	37.42c
	衡 0628 Heng0628	CK	46.89ab	46.33a	45.11a	43.12a	41.21a	39.89a	39.72a	38.11a
		T1	48.17a	47.81a	46.88a	44.50a	42.94a	40.74a	40.22a	38.23a
		T2	45.45bc	44.05b	42.20b	40.31b	39.12b	37.71b	37.56b	36.05b
		T3	44.79c	43.42bc	41.53bc	39.67bc	37.79bc	37.04bc	36.97bc	35.30bc
		T4	43.39c	42.00c	40.23c	38.09c	36.78c	35.47c	35.25c	34.61c

2.7 拔节期阶段性干旱对主茎及不同蘖位分蘖单穗产量的影响

山农 29 主茎穗和分蘖穗的单穗产量高于衡 0628；随蘖位的升高，单穗产量呈逐渐降低趋势，相邻蘖位之间差异显著。拔节期不同程度干旱对 2 个小麦品种主茎穗和分蘖穗的单穗产量的影响 2 年结果趋势一致（表 8）。与 CK 相比，T1 处理主茎穗和分蘖穗的单穗产量无显著变化；T2 处理主茎穗和高位蘖穗的单穗产量无显著变化，低位蘖穗的单穗产量显著降低，平均单穗产量显著降低；T3 和 T4 处理的主茎穗和分蘖穗单穗产量均显著降低，T3 处理显著大于 T4 处理，但与 T2 处理无显著差异。T2、T3 和 T4 处理分别与 CK 相比，山农 29 平均单穗产量下降幅度分别为 5.14%—5.46%、8.53%—8.55%和 13.36%—16.68%，衡 0628 平均单穗产量下降幅度分别为 5.45%—6.24%、9.20%—9.69%和 12.72%—19.25%。上述结果说明，与全生育期充分供水相比，拔节后 0—5 d 轻度干旱对 2 个小麦

品种主茎穗和分蘖穗的单穗产量无显著影响，重度干旱降低低位蘖和中位蘖穗的单穗产量；拔节后 0—10 d 轻度和重度干旱均显著降低主茎穗和分蘖穗单穗产量，且以Ⅲ、I p 和Ⅳ蘖穗单穗产量下降幅度最大。2 个品种比较，山农 29 各干旱处理主茎穗和分蘖穗单穗产量平均降幅（8.09%）小于衡 0628（12.37%）。

2.8 拔节期阶段性干旱对单位面积籽粒产量及其构成因素的影响

山农 29 单位面积产量较衡 0628 高。拔节期不同程度干旱对 2 个小麦品种单位面积籽粒产量及其构成因素的影响 2 个年度表现一致，随干旱程度加剧和干旱时间延长，穗数、穗粒数和千粒重呈逐渐降低的趋势（表 9）。与 CK 相比，T1 处理单位面积产量无显著变化，T2、T3 和 T4 处理单位面积产量均显著降低。T2 处理与 CK 相比，山农 29 穗粒数显著降低，衡 0628 穗粒数和千粒重均显著降低。T3 和 T4 处理与 CK 相

表 8 拔节期阶段性干旱对小麦主茎及不同蘖位分蘖单穗产量的影响

Table 8 Effects of staged drought at jointing on grain yield of main stem and tillers at different positions of wheat (g/stem)

年份 Year	品种 Cultivar	处理 Treatment	O	I	II	III	I p	IV	II p	I l	平均单穗产量 Average yield per spike
2017-2018	山农 29 Shannong29	CK	1.75a	1.54a	1.49a	1.21a	1.14a	1.03a	0.91a	0.86a	1.38a
		T1	1.73a	1.51ab	1.42ab	1.16ab	1.10ab	1.00ab	0.94a	0.85a	1.33ab
		T2	1.69ab	1.48bc	1.39bc	1.14bc	1.07bc	0.97bc	0.86ab	0.83ab	1.30bc
		T3	1.63b	1.42c	1.32c	1.11c	1.03c	0.93c	0.83b	0.78b	1.26c
		T4	1.55c	1.34d	1.03d	0.95d	0.91d	0.82d	0.78c	0.75c	1.15d
	衡 0628 Heng0628	CK	1.65a	1.44a	1.37a	1.18a	1.05a	0.94a	0.88a	0.76a	1.28a
		T1	1.67a	1.47a	1.38a	1.18a	1.07a	0.96a	0.90a	0.79a	1.30a
		T2	1.59ab	1.33b	1.26b	1.09b	0.97b	0.86b	0.83ab	0.73ab	1.21b
		T3	1.52b	1.28b	1.21b	1.04b	0.92b	0.81b	0.75b	0.66b	1.16b
		T4	1.38c	1.16c	0.92c	0.91c	0.83c	0.74c	0.70c	0.59c	1.03c
2018-2019	山农 29 Shannong29	CK	1.97a	1.75a	1.62a	1.37a	1.29a	1.06a	0.93a	0.86a	1.58a
		T1	1.98a	1.72ab	1.59ab	1.36ab	1.29ab	1.05ab	0.91a	0.85a	1.54ab
		T2	1.92ab	1.67bc	1.53bc	1.30bc	1.22bc	1.00bc	0.89ab	0.82ab	1.50bc
		T3	1.85b	1.60c	1.46c	1.23c	1.17c	0.95c	0.85b	0.79b	1.45c
		T4	1.77c	1.54d	1.23d	1.14d	1.04d	0.89d	0.79c	0.76c	1.37d
	衡 0628 Heng0628	CK	1.86a	1.69a	1.54a	1.32a	1.17a	0.97a	0.88a	0.80a	1.50a
		T1	1.91a	1.74a	1.55a	1.35a	1.17a	0.99a	0.91a	0.81a	1.50a
		T2	1.80ab	1.60b	1.41b	1.20b	1.08b	0.90b	0.84ab	0.76ab	1.41b
		T3	1.73bc	1.54b	1.34b	1.15b	1.03b	0.86b	0.80b	0.73b	1.35b
		T4	1.67c	1.47c	1.15c	1.04c	0.95c	0.80c	0.72c	0.69c	1.31c

表 9 拔节期阶段性干旱对单位面积籽粒产量及其构成因素的影响

Table 9 Effects of staged drought at jointing on yield and its component factors of wheat

处理 Treatments		2017-2018				2018-2019			
		穗数 Spike per pot	穗粒数 Kernel per spike	千粒重 1000-kernel weight (g)	产量 Yield (g/pot)	穗数 Spike per pot	穗粒数 Kernel per spike	千粒重 1000-kernel weight (g)	产量 Yield (g/pot)
山农 29 Shannong29	CK	47.34a	34.17a	45.97a	65.50a	43.43ab	40.91a	46.69a	68.48a
	T1	48.60a	33.52ab	44.98a	64.67a	44.86a	40.05ab	46.22a	68.87a
	T2	46.60ab	32.22b	44.05ab	60.79b	42.89ab	38.76b	45.03ab	64.86b
	T3	44.80b	31.87b	42.97b	56.78c	41.29b	38.17b	43.70b	59.67c
	T4	42.20c	29.84c	42.05b	48.52d	38.43c	36.26c	42.85b	52.60d
衡 0628 Heng0628	CK	47.60a	36.52a	43.77a	61.61a	42.29a	42.09a	46.51a	63.22a
	T1	48.20a	35.34ab	44.72a	62.46a	43.14a	41.16ab	47.01a	64.63a
	T2	45.80ab	34.42b	41.57b	55.19b	40.86ab	39.72bc	43.76b	57.46b
	T3	44.17b	34.82b	40.27b	51.14c	39.57b	38.92c	42.97bc	53.41c
	T4	40.80c	31.75c	39.35b	42.17d	37.22c	37.02c	41.24c	46.75d

同一品种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
Values followed different letters in the same variety and column are significantly different at 0.05 probability level among the treatments

比,穗数、穗粒数和千粒重均显著降低,以 T4 处理降低幅度最大。上述结果表明,与充分供水相比,拔节后 0—5 d 轻度干旱对 2 个小麦品种单位面积籽粒产量及其构成因素无显著影响,重度干旱显著降低 2 个小麦品种单位面积籽粒产量;拔节后 0—10 d 轻度和重度干旱,2 个小麦品种穗数、穗粒数、千粒重和单位面积籽粒产量均显著降低。2 个品种间比较,山农 29 各干旱处理单位面积籽粒产量平均降幅(12.52%)小于衡 0628(17.62%)。

3 讨论

3.1 小麦产量构成三因素对拔节期干旱的响应

小麦拔节期是穗、叶、茎等器官同时并进,分蘖迅速向有效和无效两极分化的时期。有研究表明该时期任何程度的干旱均表现出减产效应,穗数和穗粒数显著降低,轻度干旱对千粒重无显著影响,重度干旱亦会导致千粒重显著降低^[15]。另有研究则表明拔节期轻度干旱条件下,穗数显著降低,穗粒数和千粒显著增加,产量显著增加,重度干旱条件下,穗数、穗粒数和千粒重均显著降低,产量显著降低^[22]。上述研究均说明,拔节期的水分条件不仅影响小麦的群体发育和成穗数,对穗粒数甚至粒重亦有显著影响,也反映出旺长小麦通过拔节期适度干旱可在一定程度上优化群体结构,使穗数维持在适宜的范围内,进而通过提高穗粒数和粒重增加籽粒产量。本研究结果表明,拔节后 0—5 d 期间轻度干旱对 2 个品种穗数、穗粒数、千粒重和籽粒产量均无显著影响,而拔节后 0—10 d 期间轻度或重度干旱均导致 2 个品种产量构成三因素显著降低。说明小麦拔节期短期的轻度干旱并不会对小麦产量构成带来明显的负面影响。进一步分析发现,在拔节后 0—10 d 内,不同程度干旱对主茎的成穗率无明显影响,但是随着干旱程度的加大和干旱时间的延长,Ⅲ和 I p 蘖成穗率迅速下降,而Ⅱp 和 I 1 蘖成穗率则呈先升高后下降趋势,说明Ⅲ和 I p 蘖对该阶段的干旱胁迫相对敏感。Ⅱp 和 I 1 蘖成穗率的升高在一定程度上可弥补Ⅲ和 I p 蘖成穗率下降对单位面积成穗数的影响,这可能是拔节后 0—5 d 期间轻度干旱条件下,2 个品种单位面积穗数无明显变化的原因。

3.2 茎蘖幼穗发育与成穗的关系及其对拔节期干旱的响应

分蘖是否成穗与分蘖自身生长速度、叶龄及幼穗发育程度有关^[23-24]。有研究认为分蘖与主茎的幼穗分化起步差距不能太大,与主茎穗分化起步差距多于两

期的分蘖均为无效分蘖,在水分胁迫条件下,与主茎穗分化起步差距超过一期者大多数为无效分蘖^[25]。还有研究表明小花分化期是决定分蘖是否成穗的关键时期,各成穗分蘖进入小花原基分化期的时间相差较小,而无效分蘖进入小花分化期的时间滞后,与成穗分蘖的差距较大^[26]。高翔等^[27]的研究也证明能成穗的 I、Ⅱ、Ⅲ、I p、Ⅳ、I 1 蘖与主茎在小花分化期同步,无效分蘖的穗分化在雌雄蕊分化期或更早阶段停止。唐勇金^[28]的研究则表明拔节期幼穗处于小花分化期至雌雄蕊分化期的分蘖均能成穗,主茎出现第 6 片可见叶时,分蘖叶龄在 2.5 以上且穗分化处于小花分化期者能成穗;拔节期叶龄在 3.0 以上且穗分化在小花分化期的二级分蘖少数能成穗。本研究结果表明,主茎 O 和分蘖 I 在拔节后 0 d 时处于 W4.25(雌蕊原基分化期)至 W5(三心皮包围胚珠期)或 W4.25(雌蕊原基分化期)至 W4.5(心皮原基分化期),在拔节 10 d 后二者仍保持一致,成穗率无显著差异;分蘖穗分化在拔节后 0 d 时与主茎差距大于 0.5 期者成穗率显著低于主茎;虽然Ⅱ蘖之后发生的相邻分蘖,穗分化差异较小,但是成穗率彼此间存在显著差异;在拔节期重度干旱条件下,分蘖Ⅲ和 I p 的幼穗发育进程迟缓,成穗率迅速下降。

3.3 茎蘖幼穗发育与结实的关系及其对拔节期干旱的响应

二棱期至顶端小穗形成是小穗发育的关键时期,在该阶段,随干旱胁迫程度的增加,不孕小穗率呈升高趋势^[14]。自顶端小穗形成到开花期是小花发育的关键时期,在该阶段,花粉发育早期尤其是小孢子母细胞减数分裂期易受干旱胁迫的影响,从而导致可育小花数显著降低^[29-31]。研究表明小麦在花粉减数分裂期遭受干旱胁迫,叶片水势从-0.8 MPa 下降到-2.3 MPa,小花退化数量在 70%以上,穗粒数显著降低^[32]。与充分灌水处理相比,水分胁迫程度每增加 0.2 MPa,每穗粒数减少 12.4%—58.7%,且主要集中在穗顶端和基部位^[33]。本研究在小麦拔节初期设置阶段性干旱处理,结果表明在拔节后 0—10 d 内,小麦主茎和不同蘖位分蘖幼穗分化正处于颖片原基分化期(W3)至柱头分支在柱头上分化为肿胀的细胞时期(W7)。在此阶段,主茎和不同蘖位分蘖幼穗发育受干旱胁迫影响的程度存在明显差异。拔节后 0—5 d,主茎幼穗处于三心皮包围胚珠期(W5)至花柱作为一个狭窄的开口、两个短的圆形花柱原基期(W6),无论轻度还是重度干旱,穗粒数均无明显变化;分蘖 I 和Ⅱ多处于雌蕊

原基分化期(W4.25)至花柱管关闭、子房腔仅顶部保持开放状态期(W5.5)或处于雄蕊原基分化期(W4)至心皮原基分化期(W4.5),在轻度干旱条件下穗粒数无显著变化,重度干旱条件下穗粒数显著降低;分蘖III、Ip和IV多处于雄蕊原基分化期(W4)至三心皮包围胚珠期(W5)或处于雄蕊原基分化期(W4)至雌蕊原基分化期(W4.25),在轻度干旱条件下穗粒数无显著变化,重度干旱条件下穗粒数大幅度减少;分蘖IIp和II蘖多处于小花原基分化期(W3.5)至雌蕊原基分化期(W4.25)或处于颖片原基分化期(W3)至雄蕊原基分化期(W4),无论轻度还是重度干旱,穗粒数均无明显变化。上述结果说明在小麦拔节初期主茎和各蘖位分蘖受干旱胁迫影响的程度与其幼穗发育所处的时期有关,在小麦幼穗分化的雄蕊原基分化期至三心皮包围胚珠期遭受严重干旱会显著降低其结实性,减少穗粒数,而在该阶段遭受轻度干旱,或在颖片原基分化期之前、三心皮包围胚珠期之后遭受短期(5 d)干旱对其结实性影响较小。

4 结论

小麦主茎和不同蘖位分蘖对拔节期干旱的响应存在明显差异,III、Ip和IV蘖成穗率对该阶段干旱相对敏感,下降幅度较大,这可能与干旱期间主茎和不同蘖位分蘖幼穗分化所处的时期不同有关,在小麦原基分化期至雌雄蕊原基分化期受胁迫影响最大。在小麦幼穗分化的雄蕊原基分化期至三心皮包围胚珠期遭受阶段性重度干旱(土壤相对含水量为45%—50%,土壤有效含水量为15.6—20.1 mm)对穗粒数有显著影响,而在该阶段遭受轻度干旱(土壤相对含水量65%—70%,土壤有效水含量33.4—37.8 mm)或在颖片原基分化期之前或在三心皮包围胚珠期之后遭受短期(5 d)的重度干旱对穗粒数影响都较小。在群体层面上,拔节后短时间轻度干旱对小麦成穗数和结实特性无显著影响,这与IIp和II蘖成穗率升高在一定程度上弥补了III、Ip和IV蘖成穗率下降对单位面积穗数的影响有关;但干旱时间过长、程度过大会大幅度降低III、Ip和IV蘖成穗率、总小穗数、结实小穗数、穗粒数、单粒重和单穗产量,导致单位面积籽粒产量显著下降。山农29对拔节期阶段性干旱的抗性高于衡0628。

References

[1] LI T Y, ZHANG X, GAO H X, LI B, WANG H, YAN Q Y,

OLLENBURGER M, ZHANG W F. Exploring optimal nitrogen management practices within site-specific ecological and socioeconomic conditions. *Journal of Cleaner Production*, 2019, doi: 10.1016/j.jclepro.2019.118295.

[2] YUAN Z, YAN D H, YANG Z Y, YIN J, YUAN Y. Temporal and spatial variability of drought in Huang-Huai-Hai River Basin, China. *Theoretical and Applied Climatology*, 2015, 122: 755-769.

[3] 银敏华, 李援农, 周昌明, 谷晓博, 张天乐, 杨丹, 吴国军. 调亏灌溉和分蘖干扰对冬小麦生长的补偿效应. *应用生态学报*, 2015, 26(10): 3011-3019.

YIN M H, LI Y N, ZHOU C M, GU X B, ZHANG T L, YANG D, WU G J. Compensation effects of regulated deficit irrigation and tiller disturbance on winter wheat growth. *Journal of Applied Ecology*, 2015, 26(10): 3011-3019. (in Chinese)

[4] 汪顺生, 孟鹏涛, 高传昌, 刘慧, 易嘉成. 不同灌溉方式对冬小麦/夏玉米生长发育及产量的影响. *中国农村水利水电*, 2015, 57(6): 86-90.

WANG S S, MENG P T, GAO C C, LIU H, YI J C. Effects of different irrigation methods on the growth and yield of winter wheat / summer corn. *China Rural Water and Hydropower*, 2015, 57(6): 86-90. (in Chinese)

[5] 李娜娜, 宫永超, 蒲艳艳, 张晓东, 贾文斌, 辛富刚, 裴艳婷, 丁汉凤. 不同穗型冬小麦品种分蘖成穗特性的研究进展. *中国农学通报*, 2014, 30(2): 14-18.

LI N N, GONG Y C, PU Y Y, ZHANG X D, JIA W B, XIN F G, PEI Y T, DING H F. Recent progress of formation of spike characteristics in different spike cultivars of wheat. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2014, 30(2): 14-18. (in Chinese)

[6] 倪雪峰, 朱倩, 刘涛, 闫向泉, 孟自力, 朱伟. 不同农艺措施对‘商麦156’分蘖成穗及产量的影响. *中国农学通报*, 2019, 35(16): 1-5.

NI X F, ZHU Q, LIU T, YAN X Q, MENG Z L, ZHU W. Agronomic measures affect tillering and spike formation and yield of ‘shangmai 156’. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2019, 35(16): 1-5. (in Chinese)

[7] YAN J, YU J, TAO G C, VOS J, BOUMAN B A M, XIE G H, MEINKE H. Yield formation and tillering dynamics of direct-seeded rice in flooded and nonflooded soils in the Huai River Basin of China. *Field Crops Research*, 2010, 116(3): 252-259.

[8] 佟汉文, 彭敏, 刘易科, 黄政挺, 邹娟, 朱展望, 陈冷, 陈宇庆, 高春保. 小麦分蘖成穗规律研究进展. *湖北农业科学*, 2017, 56(24): 4700-4702.

TONG H W, PENG M, LIU Y K, HUANG M T, ZOU J, ZHU Z W, CHEN L, CHEN Y Q, GAO C B. Research progress in law of spike

- formation from wheat tillers. *Hubei Agricultural Sciences*, 2017, 56(24): 4700-4702. (in Chinese)
- [9] 高尔明, 赵全志, 刘华山, 杨青华, 刘万代, 梁静静, 王春丽. 砂姜黑土小麦分蘖成穗及其调控研究. *土壤通报*, 2001, 32(3): 140-142.
- GAO E M, ZHAO Q Z, LIU H S, YANG Q H, LIU W D, LIANG J J, WANG C L. Study on tillering and earing of wheat in Shajiang black soil and its regulation. *Chinese Journal of Soil Science*, 2001, 32(3): 140-142. (in Chinese)
- [10] 王晓宇, 冯伟, 郭天财, 康国章, 王晨阳. 两种穗型小麦品种分蘖衰亡进程中茎蘖碳氮代谢的差异. *西北农业学报*, 2010, 19(11): 38-42, 57.
- WANG X Y, FENG W, GUO T C, KANG G Z, WANG C Y. Difference of carbon and nitrogen metabolism in leaves between main and tillers during tiller senescence of two spike-type winter wheat. *Acta Agriculturae Boreali-Occidentalis Sinica*, 2010, 19(11): 38-42, 57. (in Chinese)
- [11] 赵黎明, 李明, 郑殿峰, 顾春梅, 那永光, 解保胜. 灌溉方式对寒地水稻产量及籽粒灌浆的影响. *中国农业科学*, 2015, 48(22): 4493-4506.
- ZHAO L M, LI M, ZHENG D F, GU C M, NA Y G, XIE B S. Effects of irrigation methods on rice yield and grain filling in cold regions. *Scientia Agricultura Sinica*, 2015, 48(22): 4493-4506. (in Chinese)
- [12] PENG C R, XIE J S, QIU C F, QIAN Y F, GUAN X J, PAN X H. Study and application of three high and one ensuring cultivation mode of double cropping rice. *Agricultural Science & Technology*, 2012, 13(7): 1425-1430.
- [13] 崔亚坤, 王妮妮, 田中伟, 戴廷波, 陈艳萍, 袁建华. 分蘖和拔节期干旱对小麦植株氮素积累转运的影响. *麦类作物学报*, 2019, 39(3): 322-328.
- CUI Y K, WANG N N, TIAN Z W, DAI T B, CHEN Y P, YUAN J H. Effect of water deficit during tillering and jointing stages on nitrogen accumulation and translocation in winter wheat. *Journal of Triticeae Crops*, 2019, 39(3): 322-328. (in Chinese)
- [14] 张继波, 薛晓萍, 李楠, 李鸿怡, 张磊, 宋计平. 干旱胁迫对冬小麦水分关键时期的生理特性和物质生产的影响. *沙漠与绿洲气象*, 2019, 13(3): 124-130.
- ZHANG J B, XUE X P, LI N, LI H Y, ZHANG L, SONG J P. Effect of drought stress on physiological characteristics and dry matter production of winter wheat during water critical period. *Desert and Oasis Meteorology*, 2019, 13(3): 124-130. (in Chinese)
- [15] 李彦彬, 朱亚南, 李道西, 高阳. 阶段干旱及复水对小麦生长发育、光合和产量的影响. *灌溉排水学报*, 2018, 37(8): 76-82.
- LI Y B, ZHU Y N, LI D X, GAO Y. Different stage drought and rehydration on wheat growth and development, photosynthesis and yield. *Journal of Irrigation and Drainage*, 2018, 38(8): 76-82. (in Chinese)
- [16] 胡洋山, 汤颖子, 李治, 晏本菊, 任正隆, 任天恒. 小麦分蘖成穗数相关分子标记在重组自交系(RIL)群体中的有效性验证及实用性评价. *麦类作物学报*, 2018, 38(1): 8-15.
- HU Y S, TANG Y Z, LI Z, YAN B J, REN Z L, REN T H. Verification and practicability evaluation of molecular markers related to tillering number of wheat in recombinant inbred line (RIL) population. *Journal of Triticeae Crops*, 2018, 38(1): 8-15. (in Chinese)
- [17] 金欣欣, 姚艳荣, 贾秀领, 姚海坡, 申海平, 崔永增, 李谦. 基因型和环境对小麦产量、品质和氮素效率的影响. *作物学报*, 2019, 45(4): 155-164.
- JIN X X, YAO Y R, JIA X L, YAO H P, SHEN H P, CUI Y Z, LI Q. Effects of genotypes and environment on wheat yield, quality and nitrogen efficiency. *Acta Agronomica Sinica*, 2019, 45(4): 155-164. (in Chinese)
- [18] 杨文平, 单长卷, 胡喜巧, 李杰. 土壤干旱对冬小麦拔节期叶片碳代谢的影响. *河南农业科学*, 2008(9): 22-24, 28.
- YANG W P, SHAN C J, HU X Q, LI J. Effect of soil drought on carbon metabolism of winter wheat during jointing stage. *Henan Agricultural Science*, 2008(9): 22-24, 28. (in Chinese)
- [19] XU H C, CAI T, WANG Z L, HE M R. Physiological basis for the differences of productive capacity among tillers in winter wheat. *Journal of Integrative Agriculture*, 2015, 14(10): 1958-1970.
- [20] 余松烈主编. 山东小麦. 北京: 农业出版社, 1990, 80.
- YU S L. *Wheat in Shandong*. Beijing: Agricultural Publishing House, 1990, 80. (in Chinese)
- [21] ARIEL F, ROXANA S, GUSTAVO A S. Folet development and grain setting differences between modern durum wheats under contrasting nitrogen availability. *Journal of Experimental Botany*, 2013, 64(1): 169-184.
- [22] 张伟杨, 钱希旸, 李银银, 徐云姬, 王志琴, 杨建昌. 土壤干旱对小麦生理性状和产量的影响. *麦类作物学报*, 2016, 36(4): 491-500.
- ZHANG W Y, QIAN X Y, LI Y Y, XU Y J, WANG Z Q, YANG J C. Effects of soil drought on physiological characteristics and yield of wheat. *Journal of Triticeae Crops*, 2016, 36(4): 491-500. (in Chinese)
- [23] DAVIDSON D J, CHEVALIER P M. Preanthesis tiller mortality in spring wheat. *Crop Science*, 1990, 30(4): 832-836.
- [24] VAHAMIDIS P, KARAMANOS A J, ECONOMOU G. Grain number determination in durum wheat as affected by drought stress: An

- analysis at spike and spikelet level. *Annals of Applied Biology*, 2019, 174(2), 190-208.
- [25] 黄德明, 俞仲林, 路季梅, 江华山. 宁麦 3 号在高产栽培条件下分蘖幼穗的发育特征. *南京农学院学报*, 1983, 28(2): 9-21.
- HUANG D M, YU Z L, LU J M, JIANG H S. Developmental characteristics of tillering young ears of Ningmai 3 under high-yield cultivation conditions. *Journal of Nanjing Agriculture University*, 1983, 28(2): 8-21. (in Chinese)
- [26] 惠建, 袁汉民. 宁冬 11 号小麦茎蘖成穗规律研究. *农业科学研究*, 2012, 33(1): 31-35.
- HUI J, YUAN H M. Study on tillers growing into spikes of Ningdong 11 in Ningxia. *Journal of Agricultural Sciences*, 2012, 33(1): 31-35. (in Chinese)
- [27] 高翔, 宁锬, 宋哲民. 小麦高产品种幼穗分化发育特征的研究. *西北农业学报*, 1995, 4(3): 1-7.
- GAO X, NING K, SONG Z M. Study on characteristics of young spike differentiation of high-yield wheat. *Acta Agriculturae Boreali-Occidentalis Sinica*, 1995, 4(3): 1-7. (in Chinese)
- [28] 唐永金. 绵阳 11 号小麦品种分蘖成穗规律的初步研究. *耕作与栽培*, 1987, 7(5): 43-45.
- TANG Y J. Preliminary study on tillering and spike formation of wheat variety mianyang. *Tillage and Cultivation*, 1987, 7(5): 43-45. (in Chinese)
- [29] GONZÁLEN F G, TERRIL I I, FALCÓN M O. Spike fertility and duration of stem elongation as promising traits to improve potential grain number (and yield): Variation in modern Argentinean wheats. *Crop Science*, 2011, 51(4): 1693-1702.
- [30] PRIETO P, OCHAGAVÍA H, SAVIN R, GRIFFITHS S, SLAFER G A. Physiological determinants of fertile floret survival in wheat as affected by earliness per se genes under field conditions. *European Journal of Agronomy*, 2018, 99: 206-213.
- [31] ZHANG W Y, CHEN Y J, WANG Z Q, YANG J C. Polyamines and ethylene in rice young panicles in response to soil-drying during panicle differentiation. *Plant Growth Regulation*, 2017, 82: 491-503.
- [32] SAINIH S, ASPINALLI D. Effect of water deficit on sporogenesis in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Annals of Botany*, 1981, 48(5): 623-633.
- [33] VAHAMIDIS P, KARAMANOS A J, ECONOMOU G. Grain number determination in durum wheat as affected by drought stress: An analysis at spike and spikelet level. *Annals of Applied Biology*, 2019, 174(2): 190-208.

(责任编辑 杨鑫浩)