麦类作物学报 2026,46(10):1373－1386
Journal of Triticeae Crops doi: 10.7606/j.issn.1009-1041.2026.10.12

网络出版时间:2026-09-21
网络出版地址:https://link.cnki.net/urlid/61.1359.S.20260921.1109.004

氮密调控下小麦茎蘖的“源-库”协调机制研究

马瑞琦[1],刘阿康[2],徐哲莉[3],王德梅[1],王艳杰[1],刘希伟[1],陶志强[1],
刘 影[1],李辉利[3],李 勇[4],王振林[4],赵广才[1],常旭虹[1]

(1.中国农业科学院作物科学研究所/农业农村部作物生理生态重点实验室,北京 100081;2.全国农业技术推广服务中心粮食作物技术处,北京 100125;3.石家庄市农林科学研究院赵县实验基地,河北石家庄 051530;4.山东农业大学农学院/作物生物学国家重点实验室,山东泰安 271018)

摘 要:为明确栽培措施对小麦分蘖生产力的影响机理及品种间响应差异,通过裂区设计,探究了不同施氮量与种植密度对大穗型品种师栾02-1与多穗型品种泰山27茎蘖光合性能、氮代谢酶活性及穗粒重的效应。结果表明,氮肥与密度通过调控“源-库”关系影响小麦群体质量,其效应在品种间存在显著差异。品种间比较,师栾02-1对氮素更敏感,施氮后,其强势粒的GS活性增幅(9.6%～30.0%)明显高于泰山27(1.2%～11.6%);泰山27光合性能更稳定,其旗叶光合速率(P_n)绝对值更高,且花后P_n维持率(77.5%～83.6%)显著高于师栾02-1(71.5%～78.3%),说明多穗型品种可维持较长的群体“源”时长。增加密度导致两个品种的穗粒重均下降,但师栾02-1高位蘖(如3N)的穗粒重降幅更大,高达88.0%;泰山27的分蘖成穗能力更强,在高密度下虽穗粒重下降,但成穗率较高。综上所述,师栾02-1在“中低密度、高氮”条件下,通过充分发挥其氮素响应潜力,实现单穗产量与总产量的最大化;而泰山27则更适合在“中高密度、适氮”条件下,利用其较强的分蘖优势,实现群体产量的稳定。因此,实现小麦高产高效栽培,必须基于品种的源-库特性,实施差异化的氮密运筹策略。

关键词:小麦;施氮量;种植密度;穗粒重;分蘖成穗

中图分类号:S512.1;S311 **文献标识码**:A **文章编号**:1009-1041(2026)10-1373-14

Study on the “Source-Sink” Coordination Mechanism of Wheat Stems and Tillers under Nitrogen-Density Management

Ma Ruiqi[1], Liu Akang[2], Xu Zheli[3], Wang Demei[1], Wang Yanjie[1], Liu Xiwei[1], Tao Zhiqiang[1], Liu Ying[1], Li Huili[3], Li Yong[4], Wang Zhenlin[4], Zhao Guangcai[1], Chang Xuhong[1]

(1. Institute of Crop Sciences, Chinese Academy of Agricultural Sciences/Key Laboratory of Crop Physiology and Ecology, Ministry of Agriculture, Beijing 100081, China; 2. National Agricultural Technology Extension Service Center, Beijing 100081, China; 3. Shijiazhuang Academy of Agriculture and Forestry Sciences Zhaoxian Experimental Base, Zhaoxian, Hebei 051530, China; 4. Agronomy College, Shandong Agricultural University/State Key Laboratory of Crop Biology, Tai'an, Shandong 271018, China)

Abstract: To clarify the mechanisms by which cultivation measures affect wheat tiller productivity and the differential responses between varieties, a split-plot experiment was conducted to investigate the effects of nitrogen application rates and planting densities. The study focused on a large-spike variety, Shiluan 02-1, and a multi-spike variety, Taishan 27, analyzing stem-tiller photosynthetic performance, nitrogen metabolism enzyme activity, and grain weight per spike. The results indicated that nitrogen and density regulate population quality by modulating “source-sink” relationships, with signifi-

收稿日期:2025-09-10 修回日期:2025-09-25
基金项目:国家重点研发计划项目(2023YFD2300202);国家现代农业产业技术体系项目(CARS-03-16);国家自然科学基金项目(32071952)
第一作者 E-mail:18234475334@163.com(马瑞琦);2291594066@qq.com(刘阿康)
通讯作者 E-mail:changxuhong@caas.cn(常旭虹);zhaogc1@163.com(赵广才)

cant varietal differences observed. Shiluan 02-1 exhibited higher sensitivity to nitrogen. Following nitrogen application, the increase in glutamine synthetase(GS) activity in its dominant grains(9.6%—30.0%) was significantly greater than that in Taishan 27(1.2%—11.6%). Conversely, Taishan 27 demonstrated more stable photosynthetic performance, maintaining higher absolute flag leaf photosynthetic rates(P_n). Its post-anthesis P_n maintenance rate was significantly higher(77.5%—83.6%) compared to Shiluan 02-1(71.5%—78.3%), indicating that the multi-spike variety can sustain a longer duration of population "source" activity. Increased planting density reduced grain weight per spike for both varieties; however, the reduction was more drastic for high-position tillers(e.g., 3N) in Shiluan 02-1, reaching up to 88.0%. Taishan 27 possessed a stronger tiller-to-spike conversion ability; although individual spike weight decreased under high density, it maintained a higher spike formation rate. In summary, Shiluan 02-1 maximizes yield under "medium-low density and high nitrogen" conditions by fully exploiting its nitrogen response potential. In contrast, Taishan 27 is better suited for "medium-high density and moderate nitrogen" conditions, utilizing its tillering advantage to ensure stable population yield. Therefore, achieving high-yield and high-efficiency wheat cultivation requires differentiated nitrogen and density management strategies tailored to the specific source-sink characteristics of each variety.

Keywords: Wheat; Nitrogen application; Planting density; Grain weight per spike; Tillering and panicle formation

旗叶是小麦生育后期光合产物的主要来源，对籽粒形成的贡献高达 80%。合理施氮能显著提高小麦叶片光合速率，延长光合时间，利于光合同化物积累[1]。氮肥与种植密度对小麦光合作用存在互作效应，适宜的密度可提高群体数量和叶面积，从而提高产量；氮肥则通过提高个体光合速率提高群体光合性能[2]。高肥、低密度与低肥、高密度均能有效增加小麦产量，当施氮量为 205.5 kg·hm^{-2}，适宜密度为 3.75×10^6 株·hm^{-2}；当施氮量为 285 kg·hm^{-2} 时，适宜密度为 3.0×10^6 株 hm^{-2}[2-3]。晋南旱地 0～270 kg·hm^{-2} 施氮量间，小麦旗叶叶绿素含量和净光合速率随施氮量增加而提高[4]。施氮可促进叶绿素合成及光合功能，提高叶片保护酶 POD、SOD 活性，降低细胞膜脂过氧化，延缓叶片衰老[5]。小麦开花后 17 d 之内的旗叶叶绿素含量随种植密度增加而降低[6]。只有适宜的密度才能保证旗叶叶绿素含量较高、群体光合能力最强[7-8]。GS(谷氨酰胺合成酶)是植物氮代谢关键酶，提高其活性可促进植株的氮代谢、运转及氨基酸合成和转化[9]。

目前，关于栽培措施对小麦主茎和分蘖生理差异的研究较少。本研究拟采用大田裂区试验，分析不同氮密组合下，两个不同穗型小麦品种的分蘖类型及其生理特性差异，明确栽培措施对单茎蘖生长的效应，为提高小麦产量的栽培措施制定提供参考依据。

1 材料与方法

1.1 试验点概况

试验于 2019—2021 年在中国农业科学院作物科学研究所北京试验基地(39°57′N，116°19′E)进行。土壤质地为壤土，pH 为 7.3。0～20 cm 耕层土壤基础养分状况见表 1，小麦生长季气象数据见图 1。

1.2 试验设计

供试小麦为大穗型品种师栾 02-1(C_1)和多穗型品种泰山 27(C_2)。试验采用裂区设计，主区为 3 个施氮量：N_0(0 kg·hm^{-2})、N_1(120 kg·

表 1 耕层(0～20 cm)土壤基础养分

Table 1 Basic nutrient contents in soil(0～20 cm)

年度 Year	有机质 Organic matter/(g·kg^{-1})	全氮 Total nitrogen/(g·kg^{-1})	碱解氮 Nitrogen hydrolysis/(mg·kg^{-1})	速效磷 Available phosphorus/(mg·kg^{-1})	速效钾 Available potassium/(mg·kg^{-1})
2019—2020	11.6	1.3	124.4	12.5	181
2020—2021	22.3	1.9	112.8	15.6	190

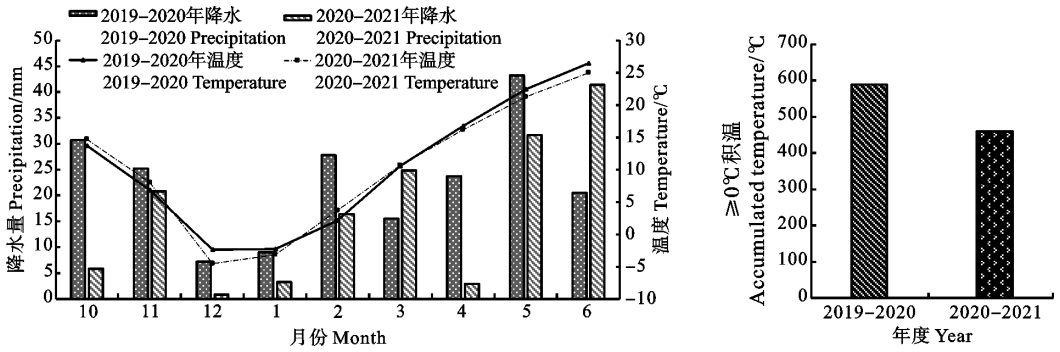


图 1　2019—2021 两个小麦生长季气象资料及播种到越冬前≥0 ℃积温

Fig. 1　Meteorological data and ≥0 ℃ accumulated temperature before over-wintering stage of the two growing seasons of wheat in 2019—2021

hm^{-2})和 N_2(240 kg·hm^{-2})；副区为 3 个种植密度：D_1(低密度，180 万株·hm^{-2})、D_2(中密度，270 万株·hm^{-2})和 D_3(高密度，360 万株·hm^{-2})；副副区为 2 个品种。小区面积 15 m^2，每个处理 3 次重复。

分别于 2019 年 10 月 2 日、2020 年 10 月 15 日播种，2020 年 6 月 15 日、2021 年 6 月 13 日收获。试验用氮肥为尿素(46% N)，磷肥为重过磷酸钙(46% P_2O_5)，钾肥为硫酸钾(50% K_2O)。磷、钾肥用量分别为 153 kg·hm^{-2}、112.5 kg·hm^{-2}。全部磷、钾肥及 50%的氮肥作为底肥施入，剩余 50%氮肥于拔节期随水追施。于小麦越冬前期、拔节初期和开花期浇水，浇水量分别为 750 m^3·hm^{-2}、750 m^3·hm^{-2}、450 m^3·hm^{-2}。其余管理措施同一般高产田。为减小连续不施氮肥对试验造成的影响，本试验选择了同一试验地点的相邻地块进行不同年度试验。

1.3　测定项目与方法

1.3.1　生育期气象资料

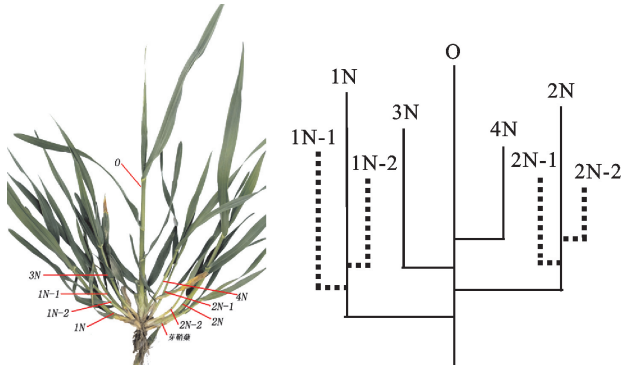
采用 HY-ZD6A 环境监测系统记录小麦生育期间每日温度和每日降水量。

1.3.2　小麦分蘖级别划分

于三叶期开始每小区选取长势一致且无病害的小麦 100 株，使用不同颜色标牌按照分蘖发生顺序分别标记不同级别的分蘖，记录分蘖发生消亡及生长情况，同时用于成熟期不同蘖位的区分。茎蘖表示方法：主茎用“O”表示；由主茎上长出的一级分蘖按先后顺序分别用“1N、2N、3N、……”表示；由 1N 长出的二级分蘖用“1N-1、1N-2、……”表示，由 2N 长出的二级分蘖用“2N-1、2N-2、……”表示；余下的依此类推。部分处理存在芽鞘蘖，本研究均计入 1N 结果中。

1.3.3　粒位划分

粒位取样方法参考李豪圣[10]穗位的划分，先



O：主茎；1N、2N、3N、4N：按次出现的第一、二、三、四个一级分蘖；1N-1、1N-2、2N-1、2N-2、：1N、2N 长出的第一、第二个二级分蘖。下同。

O: Main stem; 1N, 2N, 3N, and 4N: The first, second, third, and fourth primary shoots that occur sequentially; 1N-1, 1N-2, 2N-1, and 2N-2: The first and second shoots that emerge from 1N and 2N. The same in table 2.

图 2　分蘖发生示意图

Fig. 2　Schematic diagram of tiller formation

确定中部穗，即中间两侧各 3 个小穗，中部穗以下小穗定义为下部穗，中部穗以上小穗定义为上部穗。粒位的划分，每小穗第 1、第 2 花位粒定义为强势粒，剩余花位粒定义为弱势粒。

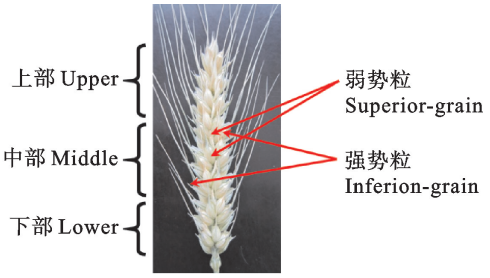


图 3 取样粒位示意图

Fig. 3 Diagram of sampling grain positions of wheat

1.3.4 含氮量测定

用海能 k9840 自动凯氏定氮仪测定叶片及植株氮含量[11]。

1.3.5 生理指标测定

旗叶净光合速率：采用 Li-6400 型便携式光合测定仪，于小麦开花后 7 d 和 21 d 选取整齐、受光方向相近、生长一致已标记蘖位的旗叶进行测定。

光合色素含量：分别于小麦开花后 7 d 和 21 d 上午 8:30—9:00，选取已标记的小麦 10 株，按蘖位分别取旗叶用浸提法测定光合色素含量。

氮代谢相关酶活性：开花期采用试剂盒按蘖位取旗叶测定谷氨酸合酶(GOGAT)活性；按粒位取籽粒测定谷氨酰胺合成酶(GS)活性。

1.3.6 各粒位籽粒数量及重量测定

成熟期取标记植株，分别测定各茎蘖不同粒位籽粒数量和重量，合计即分别为穗粒数和单穗产量。

1.4 数据分析

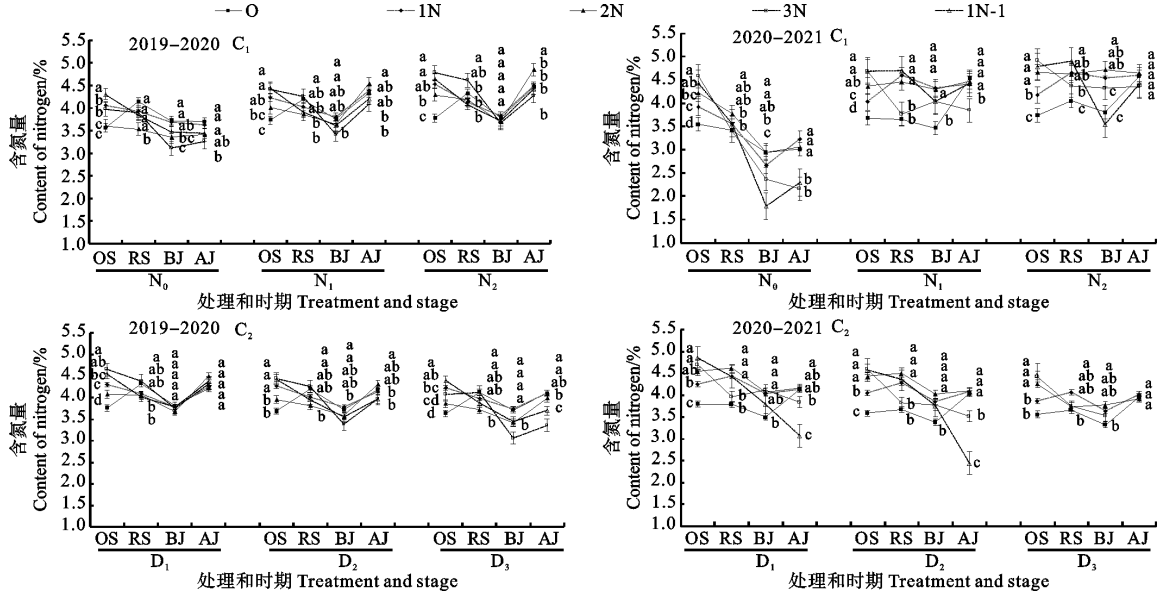
采用 Excel 2013 整理数据并作图，用 SPSS 19.0 进行统计分析，显著性分析采用 Duncan 新复极差法。

2 结果与分析

2.1 小麦不同茎蘖叶片含氮量分析

与不施氮肥相比，施氮可以提高越冬至拔节期各主要成穗蘖位叶片含氮量，主茎、1N、2N 增幅范围为 0.85%～69.70%，3N 和 1N-1 增幅最高可达 130%，且施氮量越高，增幅越大(图 4)。

随种植密度提高，各茎蘖叶片含氮量呈降低趋势。与低密度 D_1 相比，高密度 D_3 条件下越冬至拔节期主茎、1N、2N 叶片含氮量降低了 1.4%～19.1%，3N 和 1N-1 叶片含氮量降低了 3.4%～22.3%。拔节前主茎叶片含氮量低于其他蘖位叶片，拔节后各茎蘖叶片含氮量均迅速上升，且施氮处理的主茎叶片含氮量高于其他蘖位叶片，逐渐消亡的分蘖叶片的含氮量低于可成穗分蘖叶片的含氮量。各茎蘖叶片的含氮量对种植密度的响应程度总体小于对氮肥的响应。



C_1：师栾 02-1；C_2：泰山 27；OS：越冬期；RS：返青期；BJ：拔节前；AJ：开花后。相同时期折点处不同字母表示不同蘖位间差异显著($P<0.05$)。下同。

C_1: Shiluan 02-1; C_2: Taishan 27; OS: Over-wintering stage; RS: Re-greening stage; BJ: Before jointing stage; AJ: After jointing stage. Different letters above break points in same period indicate significant differences among different tiller positions($P<0.05$). The same in below.

图 4 不同处理对各茎蘖叶片含氮量的影响

Fig. 4 Effects of different treatments on nitrogen content in leaves from each tiller

成熟期植株含氮量受施氮量、密度、品种及其互作的影响显著(表 2)。增加施氮量可提高各茎蘖含氮量，提高种植密度则显著降低茎蘖含氮量，低位蘖受影响小于高位蘖。主茎和 1N 含氮量均低于其他分蘖，表明蘖位越高，氮素含量越高。

2.2　不同处理对不同茎蘖旗叶净光合速率及光合色素含量的影响

2.2.1　对旗叶净光合速率的影响

增施氮肥可提高旗叶光合速率，延缓其下降速度(图 5)。与不施氮相比，施氮后各茎蘖旗叶花

表 2　成熟期植株各茎蘖含氮量

Table 2　Nitrogen content of each tiller in 2019－2021 growth seasons　　%

处理 Treatments		O		1N		2N		3N		1N-1		4N	1N-2	2N-1
		2020	2021	2020	2021	2020	2021	2020	2021	2020	2021	2020	2020	2020
$N_0D_1C_1$		0.45h	0.31g-k	0.55fg	0.38de	0.53fg	0.36	0.50	0.35	0.54e	0.36	0.49	0.45	0.49
$N_0D_1C_2$		0.30i	0.28i-k	0.32j	0.29ef	0.31h	0.26	0.27	—	0.32g	0.27	—	—	0.37
$N_0D_2C_1$		0.43h	0.26jk	0.59ef	0.29ef	0.54fg	0.28	0.44	—	0.51e	0.34	—	—	0.50
$N_0D_2C_2$		0.45h	0.32g-k	0.46i	0.31ef	0.50g	0.34	0.56	—	0.45f	—	—	—	0.61
$N_0D_3C_1$		0.45h	0.24k	0.48hi	0.25f	0.62d	0.33	0.62	—	0.53e	0.30	—	—	—
$N_0D_3C_2$		0.34i	0.29h-k	0.32j	0.30ef	0.31h	—	—	—	0.31g	—	—	—	—
$N_1D_1C_1$		0.69cd	0.42d-g	0.65d	0.45cd	0.61d	0.49	0.81	0.55	0.73c	0.41	0.74	0.65	0.68
$N_1D_1C_2$		0.45h	0.39d-h	0.51gh	0.37de	0.55f	0.43	0.57	0.54	0.55e	0.40	—	—	0.49
$N_1D_2C_1$		0.68cd	0.39d-h	0.78ab	0.50bc	0.74bc	0.45	0.76	—	0.88b	0.48	0.69	—	0.70
$N_1D_2C_2$		0.71c	0.36f-j	0.77bc	0.37de	0.63d	0.41	0.69	—	0.57de	0.39	—	—	0.50
$N_1D_3C_1$		0.61ef	0.37e-i	0.56f	0.43cd	0.76bc	0.44	1.00	—	0.99a	0.52	—	—	0.69
$N_1D_3C_2$		0.61ef	0.36g-j	0.63de	0.35d-f	0.59de	0.38	—	—	0.62d	—	—	—	—
$N_2D_1C_1$		0.92a	0.66a	0.81a	0.63a	0.86a	0.72	0.95	0.79	0.92b	0.64	0.82	0.80	0.84
$N_2D_1C_2$		0.66d	0.47cde	0.73c	0.50bc	0.73bc	0.56	0.71	0.47	0.79c	0.65	—	0.70	0.66
$N_2D_2C_1$		0.76b	0.54bc	0.74c	0.58ab	0.75bc	0.48	0.80	0.70	0.89b	0.53	—	—	0.82
$N_2D_2C_2$		0.58f	0.49bcd	0.66d	0.45cd	0.72c	0.50	—	0.57	0.73c	0.58	—	—	0.55
$N_2D_3C_1$		0.65de	0.58ab	0.73c	0.68a	0.77b	0.59	0.80	—	0.76c	0.60	—	—	0.67
$N_2D_3C_2$		0.51g	0.47cdef	0.49hi	0.60ab	0.56ef	0.54	—	—	0.52e	0.59	—	—	—
N	N_0	0.40c	0.28c	0.45c	0.30c	0.47c	0.31	0.48	0.35	0.44c	0.32	0.49	0.45	0.49
	N_1	0.63b	0.38b	0.65b	0.41b	0.65b	0.43	0.77	0.55	0.72b	0.44	0.72	0.65	0.61
	N_2	0.68a	0.54a	0.69a	0.57a	0.73a	0.57	0.82	0.63	0.77a	0.60	0.82	0.75	0.71
D	D_1	0.58b	0.42a	0.60b	0.44a	0.60b	0.47	0.64	0.54	0.64b	0.46	0.68	0.65	0.59
	D_2	0.60a	0.39a	0.67a	0.42a	0.65a	0.41	0.65	0.64	0.67a	0.46	0.69	—	0.61
	D_3	0.53c	0.39a	0.54c	0.44a	0.60b	0.46	0.81	—	0.62b	0.50	—	—	0.68
C	C_1	0.63a	0.42a	0.65a	0.47a	0.69a	0.46	0.74	0.60	0.75a	0.46	0.69	0.63	0.67
	C_2	0.51b	0.38b	0.54b	0.39b	0.54b	0.43	0.56	0.53	0.54b	0.48	—	0.70	0.53
方差分析 Analysis of variance														
N		479.85**	176.98**	534.84**	241.79**	893.61**				548.28**				
D		30.58**	NS	154.25**	NS	19.96**				8.26**				
C		495.74**	6.68*	427.38**	12.06**	419.99**				713.33**				
N×D		44.35**	NS	54.26**	5.00*	36.46**				37.66**				
N×C		52.98**	7.42**	59.92**	NS	11.47**				24.18**				
D×C		101.47**	NS	18.13**	NS	48.74**				19.06**				
N×D×C		18.35**	NS	36.09**	NS	9.30**				10.30**				

2020：2019—2020 年度；2021：2020—2021 年度；N：氮水平；D：密度水平；C：品种；同列数据后不同字母表示不同处理间差异显著($P<0.05$)；*：$P<0.05$；**：$P<0.01$。下同。

2020：2019—2020 year；2021：2020—2021 year；N：Nitrogen level；D：Density level；C：Cultivar；Different letters following data indicates significant differences among treatments；*：$P<0.05$；**：$P<0.01$. The same below.

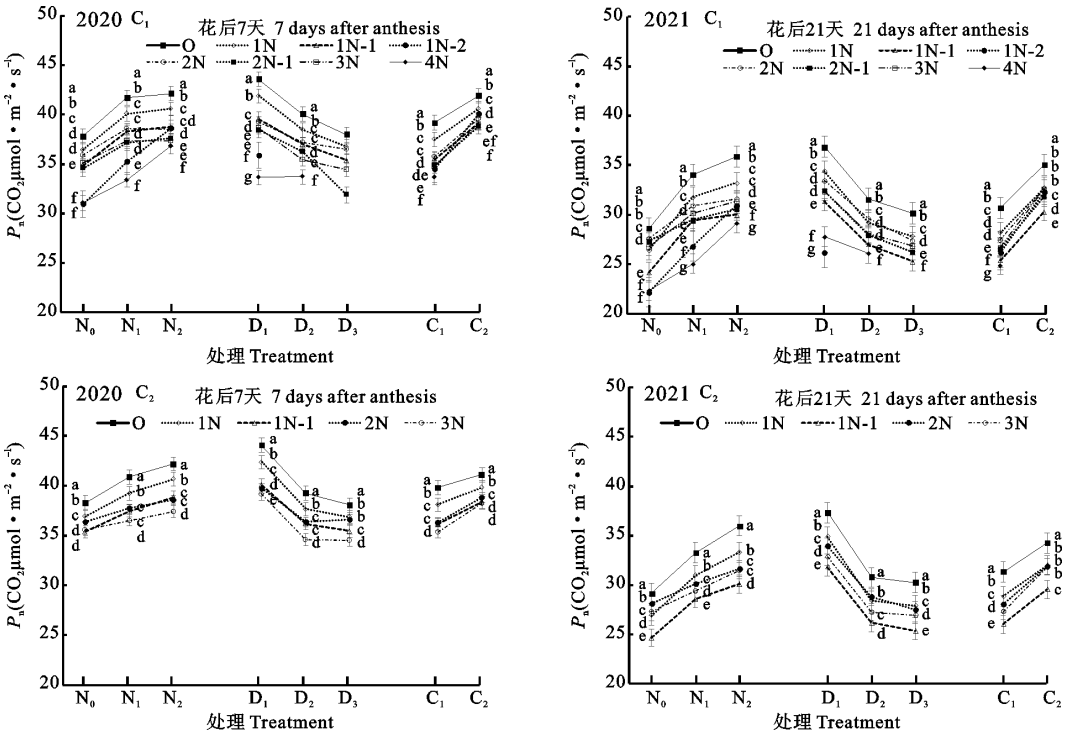


图 5 2019—2021 年不同处理对各茎蘖旗叶光合速率的调控效应

Fig. 5 Regulation effect of different treatments on Pn of flag leaf of each tiller in 2019—2021 growth seasons

后 7 d 光合速率增幅为 6.4%～24.8%，花后 21 d 增幅为 7.8%～39.5%。N_2 较 N_0 处理花后 21 d 各茎蘖旗叶光合速率的下降幅度降低 2.1～10.0 个百分点，有利于光合产物的积累。随着蘖位升高，各分蘖旗叶光合速率逐渐降低，与主茎之间的差异增大。N_0 和 N_2 条件下，花后 7 d 各分蘖与主茎旗叶光合速率间最大差异分别为 18.1%和 12.7%，花后 21 d 分别为 21.6%和 16.4%。表明施氮可以缩小各级分蘖与主茎旗叶间光合速率的差异，提高各茎蘖旗叶之间的净光合速率整齐性和一致性。施氮量对主茎、1N、2N 旗叶光合速率的影响规律基本一致，对 1N-1、2N-1 和 3N 的影响程度相近，对 1N-2 和 4N 的影响程度相近。

与低密度 D_1 相比，D_2 密度下各茎蘖旗叶花后 7 d 的 P_n 降低 5.3% ～ 8.4%，花后 21 d 降低 6.1%～15.2%；D_3 密度下各茎蘖花后 7 d P_n 降幅为 6.9%～17.1%，花后 21 d 降幅为 17.0%～19.4%。表明增加种植密度降低花后各茎蘖旗叶光合速率，不利于光合产物积累；随着蘖位升高，各分蘖旗叶光合速率逐渐降低，与主茎之间的差距增大。

比较两个品种发现，泰山 27 的旗叶光合速率高于师栾 02-1，泰山 27 和师栾 02-1 各茎蘖花后 21 d 的 P_n 值分别为花后 7 d P_n 值的 77.5%～83.6%和 71.5%～78.3%，说明师栾 02-1 的 P_n 下降幅度更大。

2.2.2 对光合色素含量的影响

施氮量增加，各茎蘖旗叶光合色素含量均有不同程度提高(表 3)。与 N_0 相比，N_1 和 N_2 处理叶绿素 a 的增幅分别为 3.2%～21.4%和 8.8%～27.0%，叶绿素 b 增幅分别为 3.9%～22.4%和 6.9%～3.3%，类胡萝卜素分别为 1.7%～14.5%和 2.1%～15.0%。随施氮量增加，主茎、1N、2N、1N-1 等成穗蘖的 Chla/Chlb 呈先增后降的变化趋势。与主茎相比，不施氮条件下各分蘖的叶绿素 a、b 及类胡萝卜素含量分别降低 10.9%～33.3%、18.5%～28.2%、2.8%～29.3%；施氮条件下则分别降低 4.3%～29.8%、5.7%～25.0%、3.9%～33.8%，表明增施氮肥可以缩小各分蘖与主茎间叶绿素 a、b 含量的差距，增大其类胡萝卜素含量的差距，其中，主茎、1N、2N、1N-1 受影响较小，其他分蘖受影响较大。

增加种植密度，各茎蘖旗叶光合色素含量均有不同程度降低。与 D_1 相比，D_2 和 D_3 处理各茎蘖旗叶叶绿素 a 含量分别降低 4.1%～12.6%和 6.6%～22.8%，叶绿素 b 降低 6.2%～12.8%和 13.5%～20.9%，类胡萝卜素降低 1.3%～4.6%和 4.5%～11.2%。与主茎相比，低密度 D_1 时 1N、

表 3　不同处理下各茎蘖旗叶的光合色素含量

Table 3　Photosynthetic pigments of flag leaf of each tiller with different treatments　　mg · g^{-1}

处理 Treatments		茎蘖 Tiller												
		O		1N		2N		3N		1N-1		4N	1N-2	2N-1
		2020	2021	2020	2021	2020	2021	2020	2021	2020	2021	2020	2020	2020
N_0	Chla	4.36	4.24	3.88	3.78	3.71	3.62	3.13	3.43	3.21	3.33	3.01	3.17	2.39
	Chlb	1.45	1.49	1.18	1.21	1.16	1.19	1.13	1.03	1.09	1.04	1.09	1.15	1.10
	Chla+Chlb	5.81	5.73	5.06	4.99	4.87	4.81	4.26	4.46	4.29	4.38	4.10	4.33	3.49
	Chla/Chlb	3.06	2.85	3.29	3.11	3.21	3.05	2.76	3.31	2.95	3.19	2.77	2.76	2.72
	Car	0.59	0.58	0.58	0.56	0.57	0.55	0.55	0.60	0.54	0.56	0.51	0.46	0.53
N_1	Chla	4.74	4.60	4.69	4.46	3.84	4.24	3.47	3.97	3.90	3.76	2.90	3.28	3.53
	Chlb	1.39	1.44	1.35	1.43	1.24	1.11	1.22	1.05	1.23	1.28	1.13	1.24	1.16
	Chla+Chlb	6.14	6.04	6.04	5.89	5.08	5.35	4.69	5.02	5.13	5.04	4.02	4.52	4.69
	Chla/Chlb	3.43	3.19	3.50	3.12	3.10	3.83	2.87	3.79	3.15	2.94	2.57	2.64	3.04
	Car	0.62	0.60	0.60	0.57	0.58	0.63	0.56	0.63	0.56	0.54	0.53	0.50	0.54
N_2	Chla	5.18	5.01	4.72	4.80	4.15	4.46	3.70	4.11	3.49	3.93	3.56	3.85	3.78
	Chlb	1.56	1.62	1.45	1.43	1.38	1.28	1.26	1.12	1.26	1.12	1.21	1.33	1.25
	Chla+Chlb	6.74	6.63	6.18	6.23	5.53	5.73	4.96	5.23	4.76	5.05	4.77	5.18	5.04
	Chla/Chlb	3.32	3.09	3.27	3.36	3.07	3.49	2.93	3.65	2.77	3.52	2.95	2.89	3.02
	Car	0.64	0.62	0.61	0.62	0.59	0.64	0.57	0.62	0.57	0.64	0.54	0.45	0.55
D_1	Chla	5.09	4.85	4.59	4.51	4.22	4.42	3.72	4.32	4.03	4.12	3.20	3.54	3.71
	Chlb	1.60	1.68	1.47	1.50	1.41	1.35	1.28	1.08	1.31	1.28	1.16	1.26	1.24
	Chla+Chlb	6.69	6.53	6.07	6.01	5.63	5.77	5.00	5.40	5.34	5.40	4.35	4.80	4.95
	Chla/Chlb	3.18	2.88	3.12	3.00	3.01	3.29	2.90	3.99	3.08	3.22	2.76	2.79	2.99
	Car	0.64	0.61	0.62	0.61	0.60	0.63	0.58	0.66	0.58	0.60	0.53	0.46	0.55
D_2	Chla	4.67	4.53	4.36	4.37	3.79	4.05	3.30	3.80	3.50	3.69	2.78	—	3.32
	Chlb	1.42	1.47	1.31	1.30	1.25	1.16	1.18	1.01	1.21	1.14	1.08	—	1.16
	Chla+Chlb	6.10	6.00	5.66	5.67	5.04	5.21	4.48	4.81	4.70	4.83	3.85	—	4.48
	Chla/Chlb	3.30	3.09	3.34	3.36	3.07	3.48	2.80	3.75	2.91	3.23	2.58	—	2.86
	Car	0.62	0.60	0.60	0.60	0.58	0.61	0.56	0.63	0.56	0.59	0.52	—	0.54
D_3	Chla	4.52	4.47	4.34	4.16	3.70	3.85	2.99	3.39	3.07	3.22	—	—	2.10
	Chlb	1.38	1.40	1.21	1.27	1.12	1.07	1.07	0.94	1.07	1.02	—	—	1.04
	Chla+Chlb	5.90	5.87	5.55	5.43	4.81	4.92	4.06	4.33	4.14	4.23	—	—	3.14
	Chla/Chlb	3.32	3.20	3.59	3.28	3.31	3.62	2.80	3.62	2.88	3.15	—	—	3.03
	Car	0.60	0.59	0.57	0.55	0.56	0.58	0.52	0.58	0.53	0.55	—	—	0.51
C_1	Chla	4.62	4.55	4.34	4.20	3.86	4.02	3.30	3.72	3.42	3.59	3.09	3.38	3.00
	Chlb	1.42	1.44	1.30	1.34	1.21	1.16	1.16	0.95	1.16	1.11	1.14	1.24	1.13
	Chla+Chlb	6.03	5.99	5.63	5.54	5.07	5.18	4.46	4.66	4.58	4.70	4.23	4.62	4.13
	Chla/Chlb	3.30	3.16	3.35	3.13	3.21	3.46	2.84	3.93	2.93	3.24	2.72	2.74	2.98
	Car	0.60	0.59	0.58	0.56	0.56	0.58	0.54	0.60	0.54	0.57	0.53	0.48	0.53
C_2	Chla	4.90	4.69	4.53	4.49	3.95	4.20	3.62	3.95	3.65	3.76	—	3.99	3.59
	Chlb	1.52	1.59	1.36	1.37	1.31	1.22	1.27	1.08	1.22	1.19	—	1.35	1.24
	Chla+Chlb	6.42	6.28	5.89	5.86	5.25	5.42	4.88	5.03	4.87	4.95	—	5.34	4.82
	Chla/Chlb	3.24	2.94	3.35	3.28	3.04	3.44	2.85	3.68	2.98	3.17	—	2.96	2.89
	Car	0.64	0.61	0.62	0.61	0.60	0.63	0.59	0.64	0.57	0.59	—	0.43	0.57

Chla:叶绿素 a ;Chlb:叶绿素 b;Car:类胡萝卜素。

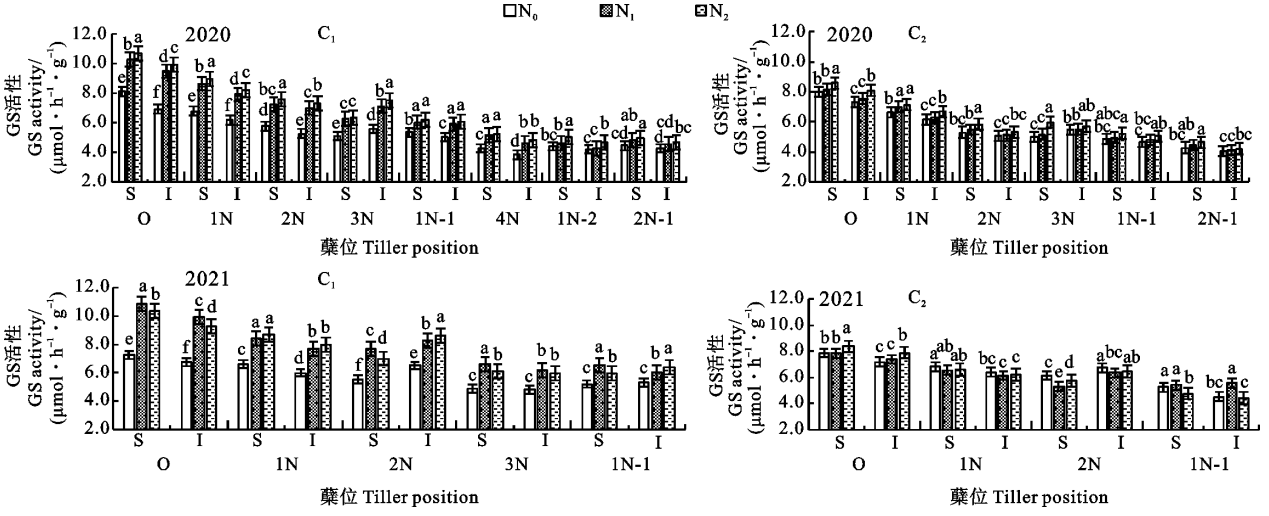
Chla: Chlorophyll a; Chlb: Chlorophyll b; Car: Carotenoid.

2N、1N-1、3N 的叶绿素 a 含量平均降幅分别为 8.3%、12.3%、14.8%、14.6%，叶绿素 b 平均降幅分别为 9.4%、8.5%、16.6%、19.9%；D_3 处理的上述茎蘖中叶绿素 a 和叶绿素 b 含量平均降幅分别为 5.4%、19.0%、27.3%、22.9%和 11.2%、12.0%、21.2%、17.4%。这表明增加密度，各分蘖光合色素含量与主茎的差异增大。泰山 27 名茎蘖旗叶的光合色素含量均高于师栾 02-1。

2.3 不同处理对不同茎蘖籽粒 GS 活性的影响

与不施氮肥相比，施氮肥可显著提高师栾 02-1 和泰山 27 各茎蘖籽粒中 GS 活性，其中强势粒增幅为 9.6%～30.0%和 1.2%～11.6%，弱势粒增幅为 6.6%～40.6%和 2.3%～12.4%，这可能是施氮肥条件下师栾 02-1 籽粒蛋白质含量高于泰山 27 的主要原因。各茎蘖强势粒、弱势粒的 GS 酶活性均随蘖位增高而降低(图 6)。不施氮条件下，师栾 02-1 的 1N、2N、1N-1、3N 的强势粒和弱势粒的 GS 活性较主茎分别降低 14.1%、27.4%、29.6%、34.7%和 12.2%、16.2%、37.3%、23.6%；施氮条件下平均分别降低 17.5%、31.2%、28.8%、38.6%和 18.0、22.1%、39.3%、31.2%。

随种植密度的提高，两个品种两年度各茎蘖籽粒的 GS 活性均呈先升后降的趋势(图 7)。与 D_1



S：强势粒；I：弱势粒。相同蘖位图柱上不同字母表示差异显著($P<0.05$)。下同。

S: Superior grain; I: Inferior grain. The same in figure 7. Different letters above columns of same tiller position mean significant differente($P<0.05$).

图 6 施氮量对籽粒 GS 活性的影响

Fig. 6 Effect of nitrogen application rate on GS activity of grain

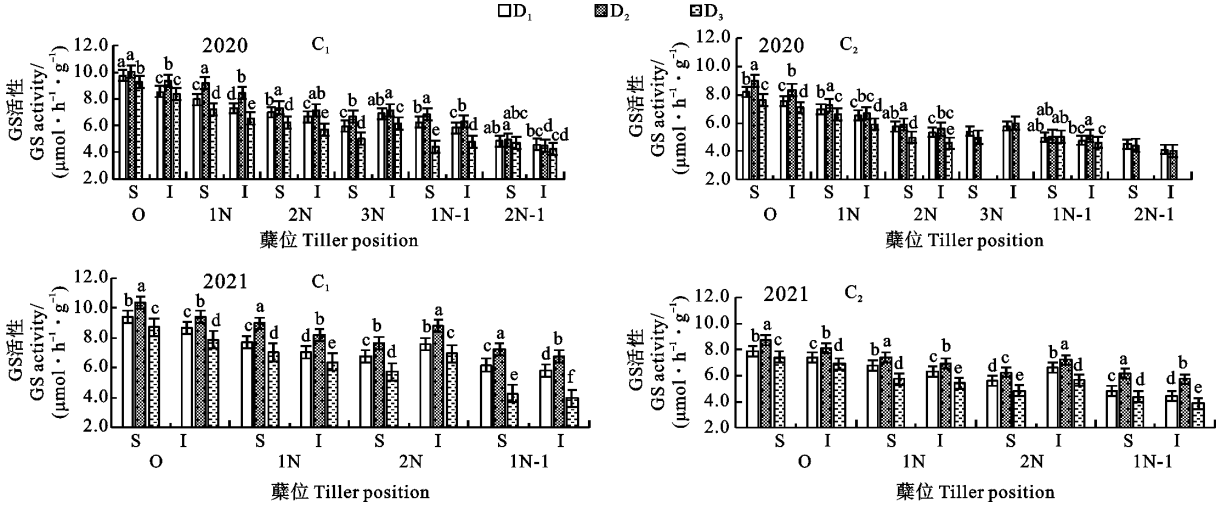


图 7 种植密度对籽粒 GS 活性的影响

Fig. 7 Effect of planting density on GS activity of grain

相比,D_2 密度下 O、1N、2N、1N-1、3N 的强势粒和弱势粒 GS 活性分别升高 8.4%、11.3%、7.9%、12.8%、15.6%和 9.6%、11.0%、9.2%、15.3%、12.3%;D_3 密度下 O、1N、2N、1N-1 强势粒和弱势粒 GS 活性分别降低 6.4%、9.7%、13.5%、10.6%和 5.9%、10.9%、13.0%、16.5%。这表明氮肥和密度对高位茎蘖籽粒 GS 活性的影响大于低位茎蘖,茎蘖位越高,其籽粒 GS 活性对氮肥和密度越敏感。

2.4　不同处理对旗叶谷氨酸合成酶(GOGAT)活性的影响

两个品种各茎蘖位旗叶 GOGAT 活性均存在显著差异(图 8、图 9),不施氮条件下,主茎旗叶 GOGAT 活性分别为一、二级蘖位旗叶的 1.4～

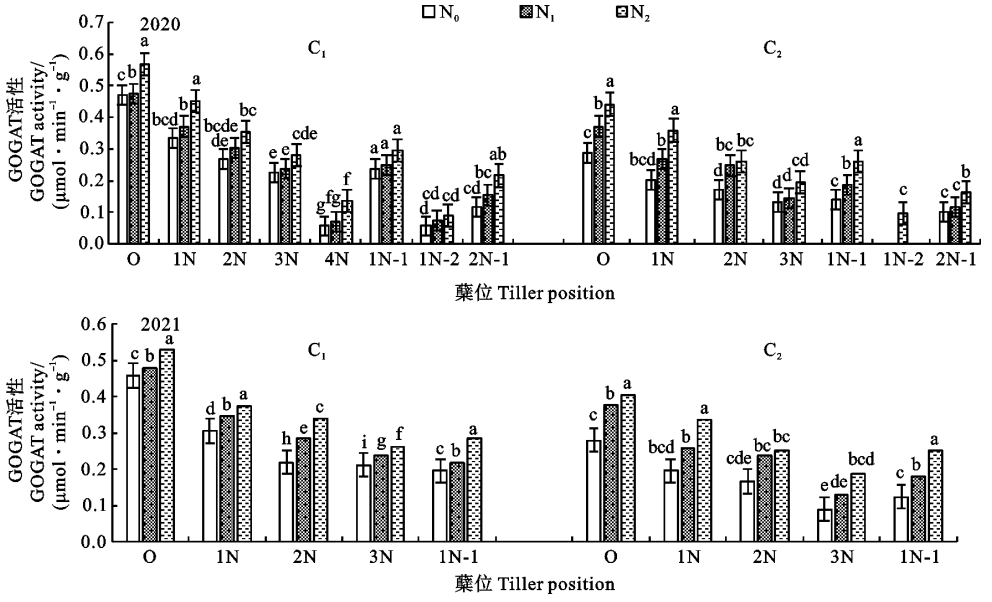


图 8　施氮量对旗叶 GOGAT 活性的影响

Fig. 8　Effect of nitrogen application rate on GOGAT activity of flag leaves

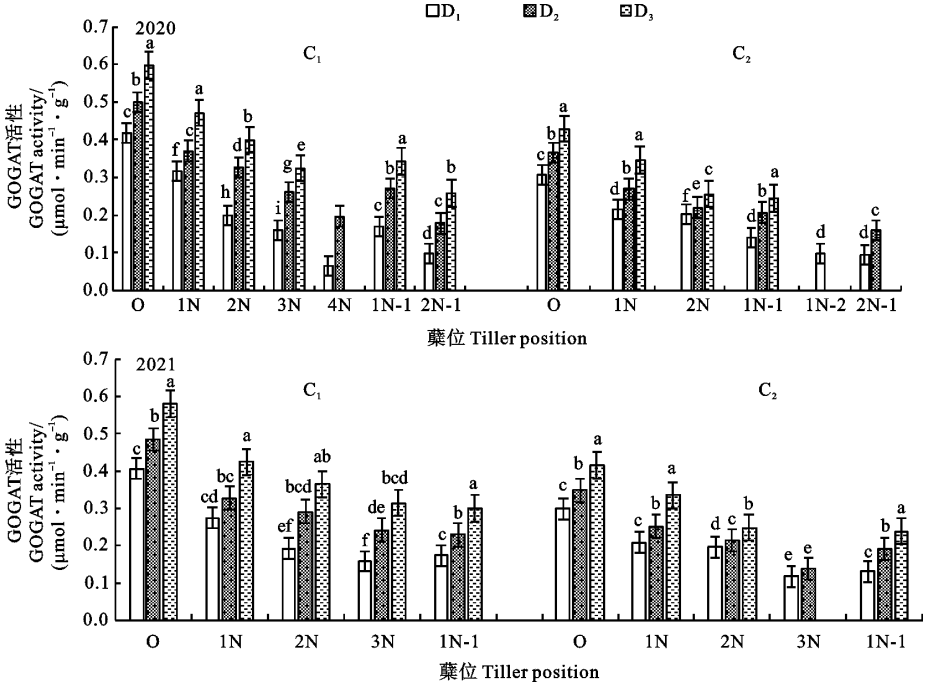


图 9　种植密度对旗叶 GOGAT 活性的影响

Fig. 9　Effect of planting density on GOGAT activity of flag leaves

8.4 倍、2.0～8.4 倍，且二级蘖位旗叶 GOGAT 活性普遍低于 0.3 μmol · min^{-1} · g^{-1}。各茎蘖旗叶 GOGAT 活性均随着施氮量的增加而增加，与不施氮相比，施氮 240 kg · hm^{-2} 条件下，主茎、一级蘖位、二级蘖位 GOGAT 活性分别增加 15.5%～52.9%、21.9%～139.2%、23.5%～103.8%，主茎旗叶 GOGAT 活性分别为一级、二级蘖位旗叶的 1.2～4.2 倍、1.6～6.3 倍，表明施氮 240 kg · hm^{-2} 可缩小各级分蘖与主茎旗叶 GOGAT 活性的差异。

各茎蘖旗叶 GOGAT 活性均随播种密度增加而增加，但响应程度存在较大差异，D_3 较 D_1 和 D_2 处理主茎、一级蘖位、二级蘖位的 GOGAT 活性分别提高 41.1%、26.5%～103.7%、72.5%～164.7% 和 19.1%、16.2%～33.0%、18.9%～44.4%，说明增加密度对一级、二级分蘖 GOGAT 活性的促进作用大于主茎。密度由 D_1 增至 D_3，一级、二级分蘖与主茎旗叶 GOGAT 活性差异分别减小 3.3～19.6、8.9～19.8 个百分点，说明增加密度会缩小各级分蘖旗叶与主茎 GOGAT 活性的差异。师栾 02-1 旗叶的 GOGAT 活性高于泰山 27。

2.5 不同处理对穗粒重的影响

穗粒重以主茎最高，随蘖位升高而呈现降低趋势，整体表现为 O＞1N ＞2N＞3N＞1N-1。施氮对 2020 年穗粒重效应不显著，2021 年明显增加（图 10）；增密则显著降低穗粒重（图 11）。与不施氮相比，施氮 240 kg · hm^{-2} 下两年平均 O、1N、2N、3N、1N-1 的穗粒重增幅分别为 8.2%、11.0%、7.4%、19.8%、17.0%。与 D_1 相比，D_2 密度下 O、1N、2N、3N、1N-1 的穗粒重降幅分别为 10.5%、10.1%、21.0%、43.9%、23.8%；D_3 密度下降幅分别为 17.5%、16.3%、31.8%、88.0%、51.8%。增加密度，与主茎穗粒重相比，1N、2N、3N、1N-1 的穗粒重平均依次降低 9.4%、43.5%、76.1%、59.5%，表明蘖位越高，与主茎的差异越大，群体整齐度降低。

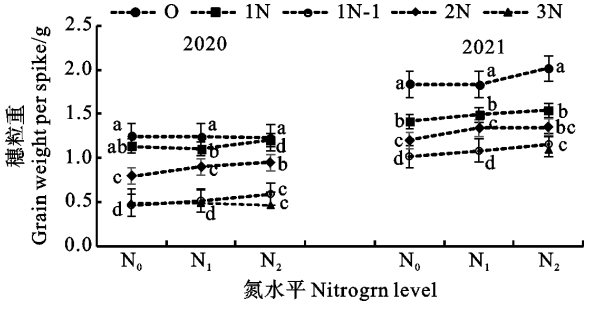


图 10 氮肥对各茎蘖穗粒重的影响

Fig. 10 Effect of nitrogen application rate on the grain weight per spike of tillers

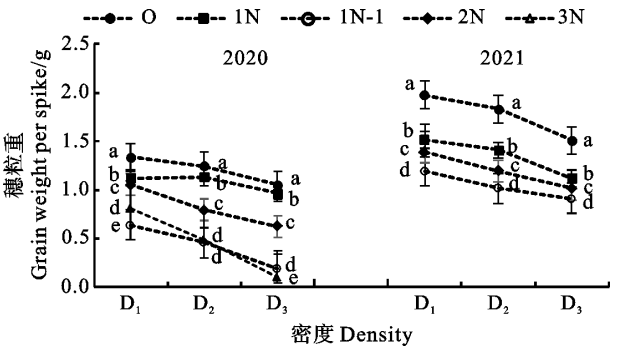


图 11 种植密度对各茎蘖穗粒重的影响

Fig. 11 Effect of planting density rate on the grain weight per spike of tillers

综上所述，密度对单穗粒重的调控效应高于氮肥。

小麦单穗粒重与叶绿素 a＋b、类胡萝卜素含量呈正相关关系，叶绿素 a/b 在 1.5 左右更有助于提升小麦的穗粒重（图 11）。

3 讨论

3.1 氮密组合对小麦茎蘖含氮量的影响

碳、氮代谢作为植物生命活动的两大核心过程，其协同与平衡调控着小麦的生长发育与产量建成，对分蘖成穗率具有关键作用[12]。从源-库关系与竞争力的角度看，分蘖的氮素营养状况是其能否成为有效“库”并最终成穗的重要因素。王晓宇等[9]的研究指出，分蘖全氮含量接近主茎时，其成穗概率高达 90%以上，即那些在早期氮素获取中占据优势的分蘖，能建立起更强的光合“源”能力，从而在后续的资源分配中持续受益，形成正反馈。相反，拔节后小分蘖因在竞争中处于劣势，氮含量显著降低，最终因“源”不足而衰亡。增施氮肥则通过改善整体氮素供应，提高了拔节后期叶片的氮含量，实质上是缓解了分蘖间的竞争压力，为更多分蘖提供了成为有效“库”的机会。本试验在成熟期的结果，则从“养分再分配”与“生殖生长优先”的层面提供了更深层次的解释。两个品种均表现为主茎和 1N 植株（籽粒除外）的含氮量显著低于其他分蘖，且含氮量随蘖位升高而增加。这一现象并非简单的氮素吸收差异，而是植株源－库转换与养分再动员策略的体现。低位成

穗蘖作为植株的“主力军”，其发育时间早，在灌浆期承担了将体内储存的氮素等营养物质向籽粒（终极“库”）高效转运的重任，也是导致其成熟期含氮量降低的根本原因。

此外，施氮量对各茎蘖含氮量的显著影响，以及品种间（师栾 02-1＞泰山 27）的差异，揭示了氮素利用效率的遗传多样性。师栾 02-1 在相同施氮水平下表现出更高的叶片含氮量，暗示其可能具备更强的氮素吸收能力或更高效的氮素在体内的转运与分配机制。这为未来通过遗传改良和栽培调控协同提升小麦氮肥利用效率提供了重要的理论依据。拔节后期，主茎、1N、2N＞3N＞1N-1 的叶片含氮量梯度，清晰地反映了植株营养中心的转移规律。在拔节这一关键时期，主茎和早期低位分蘖是植株生长的“优先保障对象”，它们在资源分配中享有最高优先级，而高位分蘖则处于相对次要的地位，这种发育时序上的差异最终决定了不同茎蘖的贡献度。

从越冬期至拔节前，各茎蘖叶片氮含量呈现整体下降趋势，且遵循主茎＞1N＞2N 的等级序列，这不仅是前人研究的再现[9]，更是植株发育时序主导的资源分配策略的体现。氮含量的普遍下降则标志着植株正从营养构建阶段向生殖准备阶段过渡。进入拔节期，植株的资源分配策略展现出显著的环境可塑性。本试验发现，施氮处理下，部分关键茎蘖（尤其是 2N 与 1N-1）的叶片氮含量出现显著回升，其增幅甚至超过主茎。这一现象揭示了在关键生育期，充足的氮素供应能触发植株的“功能补偿”。氮肥不仅满足了基本生长需求，更通过提升在低氮条件下可能走向衰亡的高位蘖的功能叶片的光合潜能，显著提高了其成穗的可能性。与此同时，种植密度作为另一关键环境因子，通过加剧种内竞争，对氮素分配产生了截然不同的影响。密度增加导致的单株营养面积缩小，引发了资源稀释效应，使得各茎蘖氮含量普遍下降[13]。然而，本试验进一步揭示，这种响应并非均质化，而是体现了植株在胁迫下的“生存权衡”。面对资源限制，植株通过发育可塑性，主动抑制非核心茎蘖的生长，将稀缺的氮素向主茎和 1N 等高成穗概率的穗位集中。

3.2　氮密组合对旗叶光合性能的影响

小麦旗叶作为籽粒灌浆最主要的“源”，其光合性能的强弱与动态变化，是植株源-库关系动态调控的核心体现。本研究与前人工作[14-15]共同揭示了一个基础性的表现：主茎旗叶的光合能力（叶绿素含量、净光合速率）始终处于顶端，并随蘖位升高而递减。主茎与低位蘖在发育早期便获得了更多的资源，构建了更优越的光合结构，从而奠定了其在整个生育期中的“源”优势地位。氮肥与种植密度作为两大关键栽培措施，通过重塑植株的资源分配，深刻影响着这一局面，但其作用机制截然不同。

施氮肥的本质是赋能与均衡。在氮素限制下，植株内部的激烈竞争加剧了茎蘖间光合性能的不平等。增施氮肥则通过解除资源瓶颈，不仅普遍提升了各茎蘖旗叶的叶绿素含量和光合速率[16-17]，更重要的是，它显著缩小了各级分蘖与主茎间的光合速率差异，这表明，充足的氮素供应能激发植株的群体生产潜力，使更多分蘖从边缘成员转变为有效贡献者。同时氮肥对主茎、1N、2N 旗叶光合速率的影响规律及变幅相近，对 1N-1、2N-1 和 3N 的影响相近，对 1N-2 和 4N 的影响比较接近。然而，氮肥的效应并非均质化，它加大了主茎与分蘖间类胡萝卜素含量的差距。这意味着在氮素充足时，植株会优先强化主茎等核心“源”的光保护系统。在低密度（D_1）基础上适度增加密度，可能因良性竞争而略微缩小分蘖与主茎的光合差距，这是一种对群体结构的优化。然而，当密度过高（D_3）时，资源稀释与荫蔽胁迫成为主导因素。此时，植株通过加速高位蘖的衰老，将有限资源向主茎集中，导致群体光合性能的两极分化加剧，旗叶光合速率的下降幅度显著增大。这表明，存在一个密度胁迫阈值，超过该阈值，栽培措施将从促进转向抑制。

3.3　氮密组合对 GS、GOGAT 的影响

谢祝捷等[18]发现，叶片谷氨酰胺合成酶活性与籽粒蛋白质含量关系更为密切，这揭示了“源”器官在氮素供给中的决定性地位。叶片 GS 作为氮同化的关键限速酶，其活性直接决定了向籽粒这一终极“库”输送氮素的效率，是品质形成的上游总开关。不同基因型品种在氮代谢策略上表现出显著的源－库关系偏好。马冬云等[19]和王晓宇等[9]的研究对比，恰好揭示了两种截然不同的策略：大穗型品种采用“集中投资”策略，将有限的氮资源高度集中于主茎和少数优势分蘖，并通过维持核心“源”的功能持久性，确保对少数大穗的持续、高强度氮素供应，以追求单穗品质和重量的最大化，且在籽粒灌浆后期，其旗叶的 NR、GS、

GOGAT 活性下降更为平缓。相反，多穗型品种则采取“分散投资”策略，通过提高更多茎蘖叶片的 GS 活性，以支持更多数量穗子的发育，追求的是群体产量的最大化。

本试验中，氮肥和密度作为关键的环境调控因子，通过影响植株的氮代谢酶活性，深刻地重塑了其“源－库”关系。施氮肥的本质是潜力激活。施氮显著提高了各茎蘖籽粒的 GS 活性，但品种间的响应差异巨大。师栾 02-1（大穗型）的强势粒和弱势粒 GS 活性分别提高了 9.6%～30.0% 和 6.6%～40.6%，而泰山 27（多穗型）仅提高了 1.2%～11.6% 和 2.3%～12.4%。这不仅解释了为何氮肥调控下师栾 02－1 的籽粒蛋白质含量更高，更揭示了大穗型品种对氮肥具有更高的响应潜力和可塑性。然而，这种潜力并非无限，本试验及 Mahmood 等[20]的研究均发现，GS 活性在施氮量达到 240 kg·hm^{-2} 后趋于平稳。

种植密度则扮演着“结构调节器”的角色。本研究发现，密度对酶活性的影响呈非线性特征，中密度下各茎蘖籽粒 GS 活性升高（1.4%～15.7%），而高密度下则普遍降低（0.5%～18.4%），即适度竞争具有优化效应，而过度竞争则会抑制。高密度加剧了种内竞争，导致植株优先保障主茎和低位蘖的氮代谢功能，而高位蘖因其竞争劣势，其酶活性对密度变化更为敏感。王晓宇等[9]发现不能成穗分蘖的旗叶 GS 活性显著低于主茎，这些无效分蘖的存在严重降低了群体的氮素利用效率。因此，Zhang et al.[21]提出的“增密减氮”策略，就是要协同调控氮肥与密度，实现“源－库”关系的最优化。通过适度增加密度（＋6×10^5 株·hm^{-2}）优化群体结构，提高光能和氮素的截获效率，同时减少氮肥投入（－60 kg·hm^{-2}），实现产量的稳定或提高。这表明，未来的高产高效栽培，应从单纯依赖资源投入，转向通过精准的栽培管理，充分挖掘和利用品种自身的遗传潜力与生理可塑性。具体而言，在生产中应通过调控，抑制高位分蘖等无效或低效生长，充分发挥主茎、1N 和 2N 等低位分蘖的“核心源”作用，实现氮素资源向籽粒的高效转运与积累，达到提质增产与绿色可持续发展的双重目标。

3.4 氮密组合对单穗粒重的影响

大量研究[22-24]与本试验结果一致地表明，主茎穗粒重最高，各分蘖随蘖位升高而递减，形成一个主茎＞低位蘖（1N，2N，3N）＞ 高位蘖（1N-1，2N-1）的稳定等级序列。例如，低位蘖（1N-3N）单穗粒重仅较主茎下降 10.5%～15.7%，而高位蘖（4N，1N-1，1N-2）的降幅则达 28.0%～33.0%。这是因为主茎与低位蘖发育早，在营养生长的资源争夺战中占据了先机，优先建立了强大的“源（光合系统）”与“库（穗分化能力）”，从而在整个生育期中维持了其生产力优势。在氮素限制下，植株内部的资源竞争加剧了茎蘖间的不平等。增施氮肥则通过提高资源，显著提升了各茎蘖的穗粒重，更重要的是，它拉平了群体内的生长能力梯度。本试验中，施氮使 1N-1 蘖与主茎的穗粒重差异缩小了 7.4%，效果远大于对低位蘖的调控。这表明，充足的氮素供应能有效激活高位蘖的产量潜力，使其从潜在的无效分蘖转变为有效贡献者。首先，密度增加，资源稀释，群体重塑，导致所有茎蘖的单穗粒重下降。从低密度（D_1）增至中密度（D_2），1N 蘖与主茎的穗粒重差异缩小了 7.1%，这可能是适度竞争的优化效应，可促使 1N 蘖更充分地发挥其潜力，使群体结构更趋合理。然而，当密度进一步增至高密度（D_3）时，过度竞争的胁迫效应开始主导，此时，植株将稀缺资源向主茎高度集中，而放弃高位蘖。数据清晰地揭示了这一点：从 D_1 到 D_3，2N、3N、1N-1 蘖与主茎的穗粒重差距非但没有缩小，反而扩大了 19.6%、51.5% 和 30.0%。

基于对各茎蘖生理功能定位与产量贡献价值的综合评估，我们提出一个基于功能分型的茎蘖精细化管理框架，将茎蘖划分为三个功能组别进行定向调控：

第一组（主茎、1N、2N）：核心功能组。该组分蘖具有高光合性能和高产量贡献的稳定特征。应予优先保障，重点利用，最大化其个体生产潜力。

第二组（1N-1、2N-1、3N）：潜力调控组。该组分蘖生产力具有高度的环境可塑性，是群体实现超补偿或适应性调节的关键。栽培上可通过精准的氮密运筹，激发其产量潜力，使其成为群体产量的有效补充。

第三组（1N-2、4N）：冗余抑制组。该组分蘖需通过农艺措施限制其发生发展，以优化群体源库关系，实现资源的高效配置。

4 结论

施氮通过缩小主茎与分蘖间的叶绿素含量差距，实现群体光合潜力的均质化，为更多分蘖贡献

产量提供可能;同时,通过增大类胡萝卜素含量的差异,优化主茎及低位蘖的表现。增密导致分蘖旗叶光合性能不稳定,与主茎的差异被放大。实现小麦高产稳产的生理学基础,在于通过合理的氮密组合,在群体均质化与核心强化之间寻求最佳平衡点。这种平衡能够优化群体结构,稳定各茎蘖旗叶的光合功能,提高群体光合性能的整齐度与协同性,最终将个体的生理优势高效转化为群体的产量优势。

参考文献:

[1]王贺正,张 均,吴金芝,等. 不同氮素水平对小麦旗叶生理特性和产量的影响[J]. 草业学报,2013,22(4):69.
Wang H Z,Zhang J,Wu J Z,*et al*. Effects of different levels of nitrogen on physiological characteristics of flag leaves and grain yield of wheat [J]. *Acta Prataculturae Sinica*,2013,22(4):69.

[2]曹 倩,贺明荣,代兴龙,等. 氮密互作对小麦花后光合特性及籽粒产量的影响[J]. 华北农学报,2012,27(4):206.
Cao Q,He M R,Dai X L,*et al*. Effects of interaction between nitrogen and density on photosynthetic characteristics after anthesis and grain yield of winter wheat [J]. *Acta Agriculturae Boreali-Sinica*,2012,27(4):206.

[3]张婧霖. 不同施氮量和种植密度对小麦新品种阜麦 8 号产量的影响[J]. 安徽农学通报,2013,19(15):29.
Zhang J L. Effects of different nitrogen application rates and planting densities on yield of new wheat variety Fumai 8 [J]. *Anhui Agricultural Science Bulletin*,2013,19(15):29.

[4]李廷亮,谢英荷,洪坚平,等. 施氮量对晋南旱地冬小麦光合特性、产量及氮素利用的影响[J]. 作物学报,2013,39(4):704.
Li T L,Xie Y H,Hong J P,*et al*. Effects of nitrogen application rate on photosynthetic characteristics,yield,and nitrogen utilization in rainfed winter wheat in southern Shanxi [J]. *Acta Agronomica Sinica*,2013,39(4):704.

[5]郭改玲. 春小麦衰老特性与氮肥调控的研究[D]. 呼和浩特:内蒙古农业大学,2006.
Guo G L. Study on Senescence and regulation with nitrogen in spring wheat (*Triticum aestivum* L.) [D]. Hohhot: Inner Mongolia Agricultural University,2006.

[6]王瑞英,于振文,姜 东. 冬小麦旗叶衰老过程中光合色素变化及调控[J]. 莱阳农学院学报,1997,14(3):172.
Wang R Y,Yu Z W,Jiang D. Changes and regulation of photosynthetic pigment and photosynthetic rate during senescence of flag leaf in winter wheat [J]. *Journal of Qingdao Agricultural University*(*Natural Science*),1997,14(3):172.

[7]张黛静,马 雪,王晓东,等. 品种与密度对豫中地区小麦光合生理特性及光能利用率的影响[J]. 麦类作物学报,2014,34(3):388.
Zhang D J,Ma X,Wang X D,*et al*. Effects of variety and density on photosynthetic traits and light utilization efficiency of wheat in middle Henan Province [J]. *Journal of Triticeae Crops*,2014,34(3):388.

[8]郑宝强,王小燕,孙伟男. 播期和密度对郑麦 9023 旗叶光合特性、干物质积累和产量的影响[J]. 湖北农业科学,2015,54(13):3093.
Zheng B Q,Wang X Y,Sun W N. Effect of sowing date and plant density on photosynthetic characteristics of flag leaf,dry biomass accumulation and grain yield of Zhengmai 9023 [J]. *Hubei Agricultural Sciences*,2015,54(13):3093.

[9]王晓宇,冯 伟,郭天财,等. 两种穗型小麦品种分蘖衰亡进程中茎蘖碳氮代谢的差异[J]. 西北农业学报,2010,19(11):38.
Wang X Y,Feng W,Guo T C,*et al*. Difference of carbon and nitrogen metabolism in leaves between main caulis and tillers during tiller senescence of two spike-type winter wheat [J]. *Acta Agriculturae Boreali-Occidentalis Sinica*,2010,19(11):38.

[10]李豪圣,曹新有,宋健民,等. 不同小麦品种粒重和蛋白质含量的穗粒位效应分析 [J]. 作物学报,2017,43(2):240.
Li H S,Cao X Y,Song J M,*et al*. Effects of spikelet and grain positions on grain weight and protein content of different wheat varieties [J]. *Acta Agronomica Sinica*,2017,43(2):240.

[11]戴宏林,吴小骏. 用凯氏定氮法测定植物干样品中的氮含量[J]. 江苏农学院学报,1995,16(3):70.
Dai H L,Wu X J. Determination of nitrogen content in dried plant samples by the Kjeldahl method [J]. *Journal of Yangzhou University*(*Agricultural and Life Science Edition*),1995,16(3):70.

[12]郭天财,盛 坤,冯 伟,等. 种植密度对两种穗型小麦品种分蘖期茎蘖生理特性的影响[J]. 西北植物学报,2009,29(2):350.
Guo T C,Sheng K,Feng W,*et al*. Effects of plant density on physiological characteristics of different stems during tillering stage in two spike-types winter wheat cultivars [J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*,2009,29(2):350.

[13]罗春梅. 从不同蘖位分蘖間的差异探討小麦分蘖成穗的生理原因[J]. 植物生理学通讯,1965,1(3):21.
Luo C M. Discussion on the physiological reasons of wheat tillering into panicles from the differences between tillers at different tillering positions [J]. *Plant Physiology Communications*,1965,1(3):21.

[14]赵广才. 冬小麦主茎和分蘖的植株性状及分蘖合理利用的研究[J]. 莱阳农学院学报,1993,10(1):5.
Zhao G C. Studies on plant characters of main stem and tillers and tillers to rational use in winter wheat [J]. *Journal of Laiyang Agricultural College*,1993,10(1):5.

[15]赵会杰,邹 琦,郭天财,等. 密度和追肥时期对重穗型冬小麦品种 L906 群体辐射和光合特性的调控效应[J]. 作物学报,2002,28(2):270.
Zhao H J,Zou Q,Guo T C,*et al*. Regulating effects of density and top-dressing time of nitrogen on characteristics of radiation transmission and photosynthesis in canopy of massive-spike winter wheat variety L906 [J]. *Acta Agronomica*

Sinica,2002,28(2):270.

[16]马建辉,张利霞,姜丽娜,等.氮肥和密度对冬小麦光合生理和物质积累的影响[J].麦类作物学报,2015,35(5):674.
Ma J H,Zhang L X,Jiang L N,*et al*. Effect of nitrogen and density on photosynthetic physiology and matter accumulation of winter wheat [J]. *Journal of Triticeae Crops*,2015,35(5):674.

[17]曹翠玲,李生秀.供氮水平对小麦生殖生长时期叶片光合速率、NR 活性和核酸含量及产量的影响[J].植物学通报,2003,38(3):319.
Cao C L,Li S X. Effect of nitrogen level on the photosynthetic rate,NR activity and the contents of nucleic acid of wheat leaf in the stage of reproduction [J]. *Chinese Bulletin of Botany*,2003,38(3):319.

[18]谢祝捷,姜 东,曹卫星,等.花后土壤水分状况对小麦籽粒淀粉和蛋白质积累关键调控酶活性的影响[J].植物生理与分子生物学学报,2003,29(4):309.
Xie Z J,Jiang D,Cao W X,*et al*. Effects of post-anthesis soil water status on the activities of key regulatory enzymes of starch and protein accumulation in wheat grains [J]. *Acta Photophysiologica Sinica*,2003,29(4):309.

[19]马冬云,郭天财,查菲娜,等.种植密度对两种穗型冬小麦旗叶氮代谢酶活性及籽粒蛋白质含量的影响[J].作物学报,2007,33(3):514.
Ma D Y,Guo T C,Zha F N,*et al*. Effects of planting density on activities of nitrogen metabolism enzymes in flag leaves and grain protein content in winter wheat with two spike types [J]. *Acta Agronomica Sinica*,2007,33(3):514.

[20]Mahmood H,Cai J,Zhou Q,*et al*. Optimizing nitrogen and seed rate combination for improving grain yield and nitrogen uptake efficiency in winter wheat [J]. *Plants*,2022,11(13):1745.

[21]Zhang X Q,Du S Z,Xu Y J,*et al*. Reducing N application by increasing plant density based on evaluation of root,photosynthesis,N accumulation and yield of wheat [J]. *Agronomy*,2021,11(6):1080.

[22]黄德明,俞仲林,路季梅,等.宁麦 3 号在高产栽培条件下分蘖幼穗的发育特性[J].南京农业大学学报,1983,6(2):9.
Huang D M,Yu Z L,Lu J M,*et al*. A preliminary study of the differentiation and development of the tiller's spike of Ningmai 3 under high yielding cultivation condition [J]. *Journal of Nanjing Agricultural University*,1983,6(2):9.

[23]李珍珍,周 伟,张培培,等.播种密度和方式对机插籼稻分蘖成穗的影响[J].核农学报,2021,35(3):722.
Li Z Z,Zhou W,Zhang P P,*et al*. Effect of seeding density and method on tillering characteristics of mechanical transplanting in indica rice [J]. *Journal of Nuclear Agricultural Sciences*,2021,35(3):722.

[24]李福建,徐东忆,刘凯丽,等.耕作方式对稻茬小麦幼苗茎蘖生长生理和生产力的影响[J].华北农学报,2022,37(1):58.
Li F J,Xu D Y,Liu K L,*et al*. Effects of tillage methods on growth and physiology of seedlings stem and tillers and their productivity of wheat in rice stubble [J]. *Acta Agriculturae Boreali-Sinica*,2022,37(1):58.