麦类作物学报 2026,46(10):1387－1398
Journal of Triticeae Crops doi: 10.7606/j.issn.1009-1041.2026.10.13

网络出版时间:2026-06-16
网络出版地址:https://link.cnki.net/urlid/61.1359.S.20260615.1430.004

倒春寒胁迫后小麦腋芽萌发与生长特征及其对产量的补偿效应

张钰曼,鄢世杰,石光辉,倪春阳,赵 灿,王维领,许 轲,霍中洋
(扬州大学/江苏省粮食作物现代产业技术协同创新中心/江苏省作物栽培生理重点实验室,江苏扬州 225009)

摘 要:为了解倒春寒胁迫后小麦潜伏腋芽萌发生长成穗对产量的补偿作用,通过人工智能温室对小麦不同穗发育阶段植株进行不同时长的冻胁迫来模拟倒春寒灾害,并结合不同的追氮量处理,分析了倒春寒发生后小麦腋芽萌发和生长特征变化及其对产量的影响。结果表明,药隔形成期和四分体期冻胁迫均促进了小麦潜伏腋芽萌发生长,且随胁迫时长及追氮量的增加,萌发腋芽的数量及其生长速率呈升高趋势。与主茎相比,冻胁迫后再生分蘖(由腋芽萌发伸长形成)生长量显著降低,茎高、茎粗、叶数、叶面积、开花期和成熟期地上部干物质分别降低 40.67%、24.51%、54.55%、54.15%、67.33%和 63.69%;再生分蘖的开花期和成熟期穗部干物质分配比例及花后干物质贡献率分别增加了 101.59%、11.06%和 13.75%;再生穗(由再生分蘖形成)穗形较小,穗长、每穗小穗数、穗粒数、千粒重和单穗产量分别降低 22.71%、14.86%、49.51%、20.05%和 59.50%。胁迫发生时期愈晚,再生分蘖的生长量和穗形愈小,但生长量和穗形大小随胁迫时长的延长以及追氮量的增加呈升高趋势。不同追氮处理下再生分蘖的成穗率为 32.52%～66.35%,对损失产量的补偿效应为 12.06%～70.89%,整体表现为胁迫程度愈重、追氮量愈大,再生分蘖的成穗率及对产量的补偿效应愈高。总之,倒春寒胁迫后产生的再生分蘖虽然生长量小,但其收获指数较高,对产量损失具有显著的补偿效应,而充足的营养供应是提高再生分蘖可利用性的重要保障。

关键词:小麦;倒春寒;追氮量;再生分蘖;物质积累;产量;补偿效应
中图分类号:S512.1;S311 **文献标识码**:A **文章编号**:1009-1041(2026)10-1387-12

Axillary Bud Sprouting and Growth Characteristics in Wheat Following Late Spring Coldness Stress and Their Compensatory Effect on Yield

Zhang Yuman, Yan Shijie, Shi Guanghui, Ni Chunyang,
Zhao Can, Wang Weiling, Xu Ke, Huo Zhongyang
(Yangzhou University/Jiangsu Co-Innovation Center for Modern Production Technology of Grain Crops/Jiangsu Key Laboratory of Crop Genetics and Physiology, Yangzhou, Jiangsu 225009, China)

Abstract: To understand the compensatory effect of the germination and earing of latent axillary buds in wheat on yield after late spring cold stress, artificial intelligence greenhouses were used to simulate late spring coldness by applying freezing stress of different durations to wheat plants at different panicle development stages. Combined with different topdressing nitrogen levels, the changes in the germination and growth characteristics of wheat axillary buds and their effects on yield after late spring coldness were analyzed. The results showed that freezing stress at both the anther septum formation stage and the tetrad stage promoted the germination and growth of latent axillary buds in wheat, and the number of germinated axillary buds and their growth rate increased with the extension of stress duration and the increase of topdressing nitrogen amount. Compared with the main stem, the growth

收稿日期:2026-03-04 修回日期:2026-04-06
基金项目:国家自然科学基金项目(32301937);江苏省高等学校基础科学(自然科学)研究面上项目(23KJB210016);江苏高校优势学科建设工程资助项目(PAPD);江苏省研究生科研与实践创新项目(KYCX25_4031)
第一作者 E-mail:3364609782@qq.com(张钰曼)
通讯作者 E-mail:wangwl@yzu.edu.cn(王维领)

of regenerated tillers(formed by the germination and elongation of axillary buds) after freezing stress was significantly reduced: plant height, stem diameter, number of leaves, leaf area, and aboveground dry matter at the flowering stage and maturity stage decreased by 40.67%, 24.51%, 54.55%, 54.15%, 67.33%, and 63.69%, respectively. The panicle distribution ratio and post-anthesis dry matter contribution rate of regenerated tillers at the flowering stage and maturity stage increased by 101.59%, 11.06%, and 13.75%, respectively. The regenerated panicles(formed by regenerated tillers) had a smaller panicle shape, with panicle length, number of spikelets per spike, number of grains per panicle, 1 000-grain weight, and yield per panicle decreasing by 22.71%, 14.86%, 49.51%, 20.05%, and 59.50%, respectively. The later the stress occurred, the smaller the growth and panicle shape of regenerated tillers; however, the growth and panicle shape increased with the extension of stress duration and the increase of topdressing nitrogen amount. The earing rate of regenerated tillers under different treatments ranged from 32.52% to 66.35%, and the compensatory effect on yield loss ranged from 12.06% to 70.89%. Overall, the more severe the stress, and the higher the topdressing nitrogen amount, the higher the earing rate of regenerated tillers and their compensatory effect on yield. In conclusion, although the regenerated tillers produced after late spring coldness have small growth, they have a high harvest index and a significant compensatory effect on yield loss, and sufficient nutrient supply is an important guarantee for improving the availability of regenerated tillers.

Keywords: Wheat; Late spring coldness; Nitrogen topdressing rate; Regenerative tillers; Biomass accumulation; Yield; Compensation effect

黄淮海和长江中下游地区是中国小麦的主产区，地处于中国南北过渡地段，易受大陆性季风气候影响，农业气象灾害频繁发生，其中每年 3—4 月份的倒春寒天气已经成为严重影响与制约该区域小麦生产的主要气象灾害之一[1]。此时小麦生长进入拔节—孕穗期，小麦幼穗处于快速生长和分化阶段，其组织幼嫩、含水量较高，对低温十分敏感，其抗寒性往往弱于叶、茎等器官[2-4]。遭遇倒春寒胁迫后小麦叶片等器官往往无明显受害症状，但整个幼穗或部分小穗已受冻死亡，进而导致显著减产。小麦遭受倒春寒危害后会减产 10%～30%，严重时减产可达 50%以上[5]。2001—2020 年中国山东、河南、江苏、安徽等 7 省小麦因倒春寒减产约 3.1%，年均总减产量近 272.9 万吨[6]。在全球气候变暖背景下，种植品种春性化、低温锻炼不足、生育期提前、春季气温波动大等因素增加了小麦遭遇倒春寒危害的风险[7]。因此，加强关于倒春寒方面的研究对气候变化条件下中国乃至全球小麦的安全生产具有重要意义。

在正常情况下，小麦植株每片叶与节的连接处存在腋芽，但由于“顶端优势”的存在，仅部分低节位的腋芽可萌发、伸长形成分蘖，而其他腋芽则处于休眠状态[8]。然而，遭遇倒春寒伤害后，主茎和大分蘖幼穗或部分小穗的死亡打破了“顶端优势”，部分潜伏腋芽可以萌发、伸长形成分蘖，并最终成穗，从而在一定程度上弥补了倒春寒引起的产量损失[9]。多名研究者认为这与源库关系转变、碳水化合物的转移再分配有关，严重的低温胁迫会使部分分蘖死亡，并促使碳和氮向根系、幼蘖和腋芽迁移，使得腋芽中的幼蘖和新分蘖生长迅速，最终形成穗状花序[10-11]。在此期间，植株通过激活抗氧化酶系统、调整代谢途径、调控信号转导与基因表达来响应低温胁迫[12]。除小麦自身调节外，加强肥水管理是灾后重要补救措施，因而小麦遭遇倒春寒灾害时可以通过追施肥料，促进腋芽的萌发生长，进而缓解产量损失[13-14]。尽管先前的研究表明小麦潜伏腋芽萌发生长成穗可以有效补偿倒春寒引起的产量损失，但针对不同时期和强度的倒春寒胁迫后小麦腋芽的萌发生长特征及其对氮肥的响应缺乏系统分析。本研究拟于不同穗发育阶段，模拟不同强度的倒春寒胁迫，并结合不同追氮量处理，探究倒春寒胁迫后小麦腋芽萌发生长及产量特征及其对产量的补偿效应，以期为小麦抗倒春寒栽培措施的优化提供理论参考。

1　材料与方法

1.1　材料种植

选取江苏省主推小麦品种宁麦 13 为供试材料。试验于 2024—2025 年在扬州大学盆栽试验场进行,小麦采用盆栽方式在自然环境下生长。盆钵直径为 25 cm,高 22 cm,每盆装土 9 kg(土壤 pH 值为 7.72,电导率为 2.34 ms·cm^{-1},全氮、速效钾、有效磷和有机质含量分别为 1.01 g·kg^{-1}、194.99 mg·kg^{-1}、143.51 mg·kg^{-1}、18.46 g·kg^{-1});盆底均匀钻 6 个小孔,防止渍水发生。土壤用水浇透沉实后,于 11 月 8 日每盆均匀播种 24 粒小麦种子,于两叶期间苗,每盆留 12 株。每盆基施尿素、磷酸二氢钾各 1.5 g,分蘖期(三叶一心)追施尿素 0.3 g,拔节期追施尿素 0.3 g。肥料均溶于水后施入土壤。每盆浇水量保持一致,其他管理措施与大田基本一致。

1.2　试验设计

在体式镜下对小麦幼穗的发育进程进行动态观察,当幼穗发育至药隔形成期(P1)和四分体期(P2)时,将材料分别分为 3 组。其中,1 组继续放置在自然环境下生长,作为对照(CK);另外 2 组利用人工智能温室(北京易盛泰和科技人工气候室;温度控制范围为−10～45 ℃,温度恒定性保持±0.5～1.0 ℃,温度均匀性保持±1 ℃;相对湿度控制范围 50%～95%;光照强度范围 150～500 μmol·m^{-2}·s^{-1};温室规格 5 m×2 m×3 m) 进行冻胁迫处理来模拟倒春寒。冻胁迫处理具体设置:首先将温度降至 4 ℃,之后以每小时下降 2 ℃的速度进行降温,当温度降至设定温度时(P1 降温至−4 ℃,P2 降温至−2 ℃),分别持续保持低温 8 h(S1)和 24 h(S2)。冻胁迫处理结束后将气候室温度升至 4 ℃,过夜后将材料搬出智能温室,在自然环境中进行恢复生长。恢复 1 d 后,将 S1 和 S2 处理平均分为 3 组,分别追施 0 g(N0)、0.42 g(总施氮量的 20%,N1)、1.05 g(总施氮量的 50%,N2)尿素,而后继续生长至成熟期收获。本试验共形成 13 个处理(表 1),每处理 30 盆,共计 360 株。在温度处理过程中,智能温室光周期设置为 10 h,光合有效辐射约为 300 μmol·m^{-2}·s^{-1},湿度控制在 75%左右。

表 1　试验处理组

Table 1　Experimental treatment groups

处理名称 Treatment name	冻胁迫时期 Coldness at different stages	冻胁迫时长 Coldness duration	胁迫后追氮量 Nitrogen topdressing amount after stress
CK	\	\	\
P1S1N0	药隔形成期 Anther connective phase(P1)	8 h (S1)	0 g(N0)
P1S1N1			0.42 g(N1)
P1S1N2			1.05 g(N2)
P1S2N0		24 h (S2)	0 g(N0)
P1S2N1			0.42 g(N1)
P1S2N2			1.05 g(N2)
P2S1N0	四分体期 Tetrad phase(P2)	8 h (S1)	0 g(N0)
P2S1N1			0.42 g(N1)
P2S1N2			1.05 g(N2)
P2S2N0		24 h (S2)	0 g(N0)
P2S2N1			0.42 g(N1)
P2S2N2			1.05 g(N2)

1.3　测定项目与方法

1.3.1　幼穗冻伤率测定

冻胁迫后第 7 天,各处理分别取 10 株小麦,用解剖针和解剖刀将叶鞘剥离后通过体式镜观察主茎与分蘖幼穗受冻情况。幼穗颜色发白干枯、无弹性时判定为冻伤幼穗,计算幼穗冻死率。重复 3 次。

1.3.2　腋芽长度、干重、生长速率与萌发总数测定

在冻胁迫处理前选择长势一致的 10 株小麦进行标记,于冻胁迫处理后第 0、3、6、9、15 天剥掉母茎上的叶鞘,观察腋芽萌发情况,用游标卡尺测量其长度;随后用解剖刀将腋芽切下,105 ℃杀青 30 min 后,在 80 ℃条件下烘干至恒重,称重并记录。计算各处理腋芽从打破休眠至胁迫处理后第 15 天的干重增长率,记为腋芽生长速率。冻胁迫处理后动态标记各处理超出叶鞘 1 cm 长的腋芽,于处理后第 25 天统计腋芽萌发总数,计算萌发腋芽数。重复 3 次。

1.3.3　农艺指标测定

动态标记主茎(对照组)和再生分蘖(冻胁迫处理组)的叶龄,统计出叶数,直至开花期;用 SPAD 仪(SPECTRUM,美国)测定叶绿素相对含量,测定对象为全展顶一叶,在叶片上、中、下处读取数值后取平均值作为最终值;将茎上的所有叶片用剪刀剪下,用台式叶面积仪(Li-3100C,美国)测定叶面积并计算单茎叶面积;用游标卡尺测量节间粗(茎基部第二节间粗);用米尺测量茎基部

至穗顶部(不含芒)长度,记为茎高。每 10 个单茎为 1 个生物学重复,重复 3 次。

1.3.4 干物质积累与分配参数测定

将开花期主茎与再生分蘖单茎分为穗、茎鞘、叶片三部分,将成熟期单茎分为籽粒、颖壳+穗轴、茎鞘+叶片三部分,分别放置于 105 ℃烘箱中杀青 30 min 后,在 80 ℃下烘干至恒重,称重并记录。每 10 个单茎为 1 个生物学重复,重复 3 次。计算干物质的积累、转运和分配参数[15-16]。

营养器官花前贮藏物质转运量=开花期营养器官干重-成熟期营养器官干重

营养器官花前贮藏物质对籽粒产量的贡献率=花前贮藏干物质转运量/成熟期籽粒干重×100%

花后干物质积累量=成熟期籽粒干重-营养器官花前贮藏物质转运量

花后干物质积累量对籽粒产量的贡献率=花后干物质积累量/成熟期籽粒干重×100%

1.3.5 产量性状调查

于成熟期将 CK 组主茎穗和冻胁迫处理组再生分蘖的穗剪下,调查穗长、每穗小穗数、穗粒数、粒重等穗部参数,每 10 个单茎为 1 个生物学重复,重复 3 次。统计 30 株小麦原生分蘖与再生分蘖总产量,按单株计产,计算再生分蘖对产量的补偿率[17]。

再生分蘖成穗率=有效再生分蘖穗数/腋芽萌发总数×100%

再生分蘖产量补偿率=再生分蘖产量/冻胁迫后原生分蘖减少产量×100%

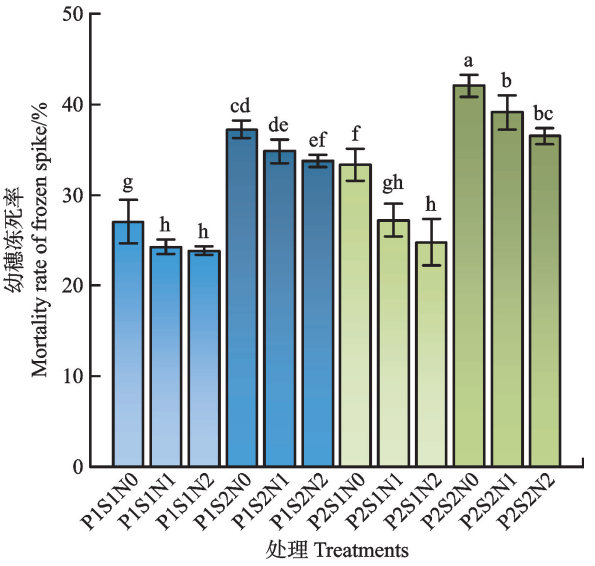
1.4 数据处理

用 Microsoft Excel 2016 进行数据整理;用 Origin 2021 软件进行绘图;用 SPSS 27.0 统计分析软件进行方差分析。

2 结果与分析

2.1 不同冻胁迫处理下小麦幼穗受冻程度及氮肥的缓解效应

不同冻胁迫时长下小麦幼穗冻死率存在明显差异,S1 和 S2 组的幼穗冻死率分别为 26.75%和 37.24%(图 1)。在相同时长下,P1 组的幼穗冻死率(30.16%)略低于 P2 组(33.83%),差异不明显,这可能与冻胁迫强度的设置有关。冻胁迫后追施氮肥可在一定程度上缓解幼穗的受冻程度,N1 和 N2 下平均幼穗冻死率分别为 31.36%和 29.72%,低于 N0(34.91%)。



图柱上不同小写字母表示不同处理间差异显著($P<0.05$)。

Different lowercase lettersabove the columns indicate significant differences among treatments ($P < 0.05$).

图 1 不同处理下小麦的幼穗冻死率

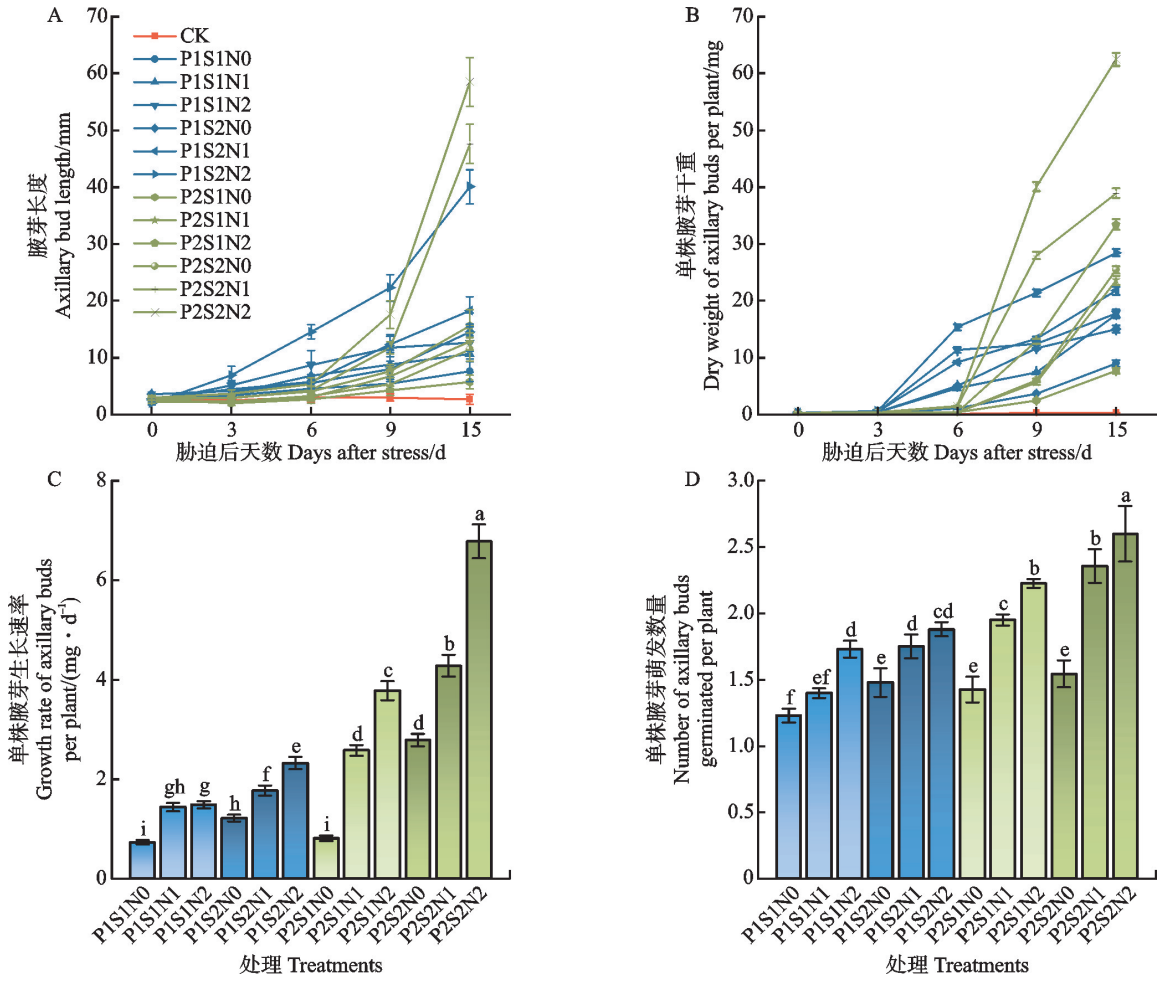
Fig. 1 Mortality rate ofwheat spike under different treatments

2.2 不同冻胁迫处理下小麦腋芽萌发与生长特征及对氮肥的响应

冻胁迫后小麦腋芽打破休眠,开始伸长生长,干重随之增加,而 CK 组腋芽长度和干重均未发生明显变化(图 2A 和图 2B)。不同冻胁迫时期处理下腋芽打破休眠时间的早晚不同,P1 和 P2 组腋芽分别于冻胁迫结束 3 和 6 d 后开始打破休眠,其长度和干重逐渐增加。冻胁迫时期越晚(P1→P2)、胁迫时长越长(S1→S2)、胁迫后追氮量越多(N0→N1→N2),腋芽打破休眠后的生长速率越快,破除休眠的腋芽数量愈多(图 2C、图 2D)。P1、P2、S1、S2 组下腋芽平均生长速率分别为 1.50、3.50、1.81 和 3.19 mg·d^{-1};单株腋芽萌发数量分别为 1.52、2.04、1.67 和 1.89 个;N1、N2 组的腋芽平均生长速率较 N0 组分别提高 81.74%和 159%,腋芽萌发数量分别提高 34.06%和 54.35%。

2.3 不同冻胁迫处理下小麦再生分蘖的农艺指标特征及对氮肥的响应

与 CK 组的主茎相比,冻胁迫后产生的再生分蘖的茎高(40.05 cm)、茎粗(0.319 cm)、叶面积(63.69 cm^2)、叶数(5 片)、SPAD(48.17)等农艺指标均显著下降(表 2)。除叶数外,再生分蘖的农艺指标均不同程度受胁迫时期、时长、追氮量及其互作的影响。其中,胁迫时期对茎高、茎粗、叶



A: 冻胁迫后第 0 天～第 15 天腋芽长度动态变化; B: 冻胁迫后第 0 天～第 15 天单株腋芽干重动态变化; C: P1 组第 3 天～第 15 天单株腋芽生长速率,P2 组第 6 天～第 15 天单株腋芽生长速率; D: 冻胁迫后第 25 天单株腋芽萌发数。图柱上不同小写字母表示不同处理间差异显著($P<0.05$)。

A: Dynamic changes in axillary bud length from 0 to 15 d after coldness stress; B: Dynamic changes in dry weight of axillary buds per plant from 0 to 15 d after coldness stress; C: Growth rate of axillary buds per plant in the P1 group from days 3 to 15, and in the P2 group from days 6 to 15; D: Number of axillary buds germinated per plant at 25 d after coldness stress. Different lowercase letters above the columns indicate significant differences among treatments($P<0.05$).

图 2　不同处理下小麦腋芽萌发生长特征

Fig. 2　Sprouting and growth characteristics of wheat axillary buds under different treatments

面积的影响最显著,表现为 P1 组的再生分蘖茎高(44.59 cm)、茎粗(0.372 cm)和叶面积(96.38 cm^2)显著高于 P2 组。相同冻胁迫时期下,随着冻胁迫时长延长、胁迫后追氮量增加,茎高、茎粗、叶面积呈上升趋势,S2 组的 3 个指标值较 S1 组分别增加 13.03%、4.94%和 20.69%;N1 组的 3 个指标值较 N0 组分别增加 13.52%、10.42%和 9.86%,N2 组的 3 个指标分别增加了 19.43%、17.54%和 21.66%。再生分蘖的 SPAD 值主要受胁迫后追氮量的影响,对胁迫时期和时长的响应不显著,N1 和 N2 组的 SPAD 值较 N0 组分别增加了 4.98%和 17.00%。各因素条件下再生分蘖的出叶数量均为 5 片,说明春季冻胁迫下再生分蘖的叶数可能不易受栽培措施的调控。

2.4　不同冻胁迫处理下小麦再生分蘖的物质积累与分配特征及对氮肥的响应

由图 3A、图 3B 可知,开花期和成熟期小麦再生分蘖的地上部干物质积累量相较于同时期 CK 的主茎显著降低,平均降幅分别为 67.51%和 63.69%。再生分蘖干物质积累量显著受冻胁迫时期、时长和追氮量的影响。随着冻胁迫时期的推迟,再生分蘖干物质积累量下降,P2 组的开花期和成熟期干物质积累量较 P1 组分别降低了 4.63%和 10.29%;相同冻胁迫时期下,随胁迫时长与追

氮量的增加，再生分蘖的干物重积累量呈上升趋势，S2 组的开花期和成熟期干物质积累量较 S1 组分别增加 18.18%和 6.22%，N1 组较 N0 组分别增加了 11.97%和 8.70%，N2 组较 N0 组分别增加了 24.51%和 18.22%。

与 CK 组主茎相比，开花期和成熟期再生分蘖的干物质分配比例发生了明显的变化，整体呈现为生殖器官(穗)分配比例增大，而营养器官(茎鞘＋叶片)分配比例降低(图 3C、图 3D)。进一步分析发现，开花期和成熟期再生分蘖的干物质分配比例受冻胁迫时期、胁迫时长、胁迫后追氮量的影响。开花期 P1 组的穗干物质分配比例(37.66%)高于 P2 组(33.30%)；S2 组穗干物质分配比例(38.52%)高于 S1 组(32.44%)，而叶片和茎鞘干物质分配比例的变化趋势整体上与之相反，其中 P1 组受冻胁迫时长的影响更大；冻胁迫后追氮提高了茎干物质分配比例，降低了穗干物质分配比例，而对叶片无明显影响。尽管 P1 和 P2 组下成熟期再生分蘖的穗干物质分配比例相近(分别为 68.60%和 67.23%)，但 P2 组再生分蘖的收获指数(44.43%)显著低于 P1 组(53.14%)。再生分蘖成熟期营养器官干物质分配比例随冻胁迫时长与追氮量的增加而增加，其中 P1 组受冻胁迫时长与追氮量的影响较 P2 组更大。开花期和成熟期 P1、P2 组再生分蘖的干物质分配变化趋势基本一致。

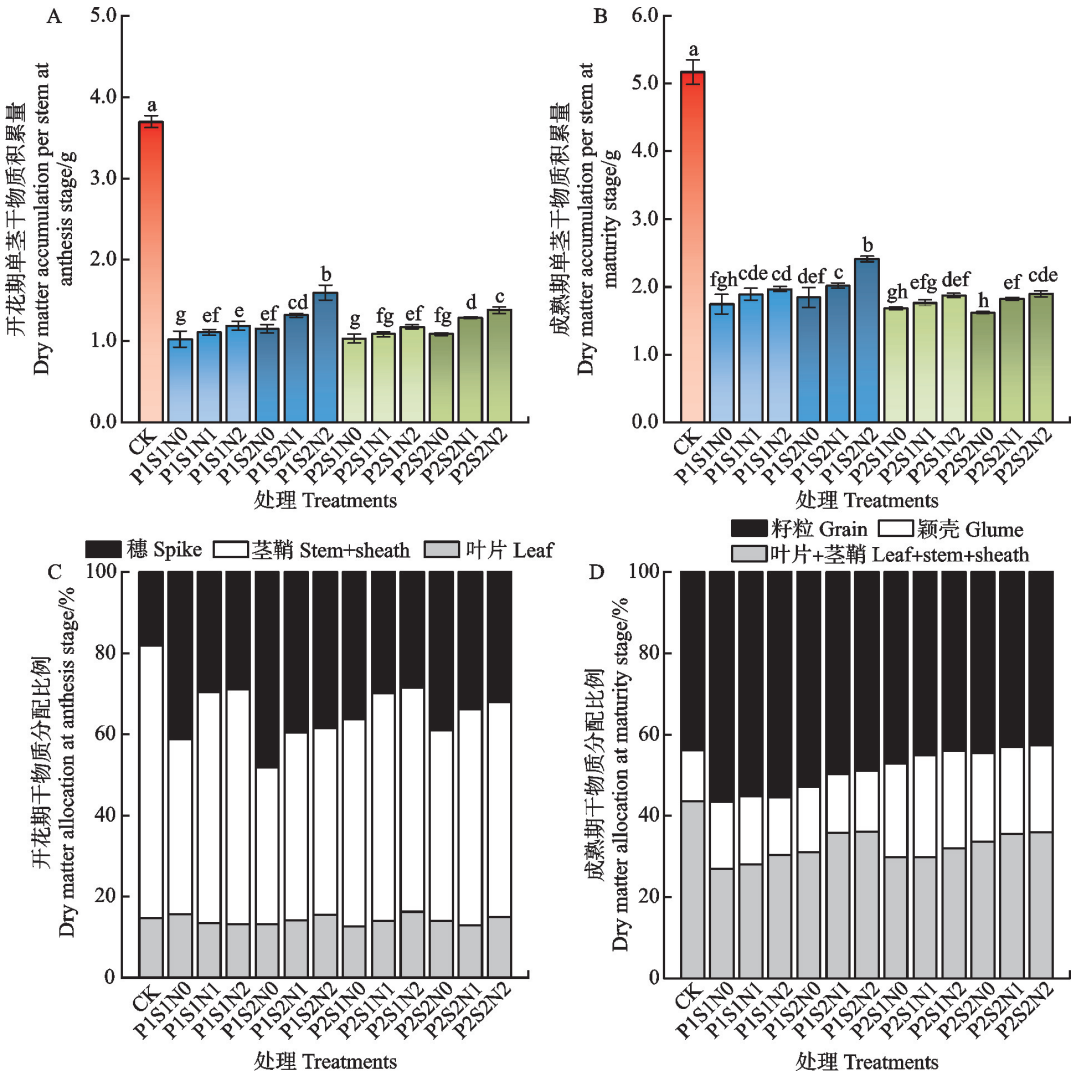
表 2 小麦主茎和再生分蘖农艺指标

Table 2 Agronomic traits of the wheat main stem and regenerated tillers

处理 Treatment	茎高 Stem length/cm	茎粗 Stem diameter/cm	叶数 Leaf number	叶面积 Leaf area/cm^2	SPAD
CK	67.51±1.78a	0.422±0.028a	11.00±0.00a	138.93±12.05a	55.88±1.30a
P1S1N0	38.03±2.40de	0.341±0.014c	4.87±0.12b	75.40±3.71e	48.63±5.16abc
P1S1N1	40.33±1.07d	0.363±0.030bc	4.80±0.17b	91.97±2.12d	49.57±4.10abc
P1S1N2	44.50±2.30c	0.384±0.015ab	4.87±0.15b	98.24±4.37cd	56.27±4.89a
P1S2N0	44.01±1.29c	0.351±0.040bc	4.83±0.12b	102.30±2.19bc	43.27±0.64c
P1S2N1	50.33±0.12b	0.388±0.015ab	4.83±0.12b	103.48±3.46bc	48.40±2.29abc
P1S2N2	50.35±0.26b	0.405±0.010a	4.93±0.06b	106.88±1.64b	50.60±5.14abc
P2S1N0	29.53±4.03g	0.233±0.009f	4.83±0.12b	21.79±1.90h	44.09±4.58c
P2S1N1	35.77±1.66e	0.262±0.025def	4.87±0.15b	26.31±1.32gh	46.92±5.74bc
P2S1N2	37.44±0.50de	0.284±0.007d	4.93±0.06b	32.63±2.93g	52.98±5.30ab
P2S2N0	32.78±0.33f	0.242±0.017ef	4.80±0.10b	31.07±1.40g	43.53±4.01c
P2S2N1	37.43±0.95de	0.275±0.035de	4.93±0.06b	31.52±1.53g	43.57±3.67c
P2S2N2	40.12±1.54d	0.298±0.010d	4.90±0.17b	42.74±2.68f	50.20±5.22abc
			F 值 *F* value		
P	243.422**	216.376**	0.081	561.921**	3.004
S	70.961**	4.537	0.002	187.307**	0.383
N	50.874**	16.917**	0.821	68.405**	9.301**
P×S	16.605**	0.179	0.002	18.393**	4.491*
P×N	0.454	0.047	1.119	4.540*	0.157
S×N	0.667	0.162	0.642	12.523**	0.495
P×S×N	2.395	0.048	0.344	10.097**	0.149

P：冻胁迫时期；S：冻胁迫持续时长；N：胁迫后追氮量；P×S：冻胁迫时期与时长互作；P×N：胁迫时期与追氮量互作；S×N：冻胁迫时长与追氮量互作；P×S×N：冻胁迫时期、时长与追氮量互作。同列数据后不同小写字表示处理间差异显著($P<0.05$)。**：$P<0.01$；*：$P<0.05$。表 3 同。

P: Coldness at different stages; S: Coldness duration; N: Nitrogen topdressing amount after stress; P×S: Interaction between coldness stage and duration; P×N: Interaction between coldness stage and nitrogen topdressing amount; S×N: Interaction between coldness duration and nitrogen topdressing amount; P×S×N: Interaction among coldness stage, duration, and nitrogen topdressing amount. Different lowercase letters following the values in the same column indicate significant differences among treatments($P<0.05$). **: $P<0.01$; *: $P<0.05$. The same in table 3.



A:主茎与再生分蘖开花期单茎地上部干物质积累; B: 主茎与再生分蘖成熟期单茎地上部干物质积累; C: 主茎与再生分蘖开花期干物质分配特征; D: 主茎与再生分蘖成熟期物质分配特征。图中不同小写字母表示不同处理间差异显著($P<0.05$)。

A: Characteristics of dry matter accumulation in the main stem and individual regenerated tillers at anthesis stage; B: Characteristics of dry matter accumulation in the main stem and individual regenerated tillers at maturity stage; C: Characteristics of dry matter allocation in the main stem and regenerated tillers at anthesis stage; D: Characteristics of dry matter allocation in the main stem and regenerated tillers at maturity stage. Different lowercase letters indicate significant differences among treatments($P<0.05$).

图 3　小麦主茎和再生分蘖干物质积累和分配特征

Fig. 3　Characteristics of dry matter accumulation and allocation in the wheat main stem and regenerated tillers

与 CK 组主茎相比,再生分蘖花前干物质转运量、花前干物质贡献率和花后干物质积累量分别降低 69.19%、25.28%和 54.42%,而花后干物质贡献率升高 13.74%,以上指标均显著受冻胁迫时期、胁迫时长与胁迫后追氮量的影响(表 3)。随冻胁迫时期的推迟,再生分蘖花前干物质贡献率降低,花后干物质贡献率升高;相同胁迫时期下,随着胁迫时长与追氮量的增加,再生分蘖花前干物质贡献率升高,花后干物质贡献率降低。其中 P1 组花前干物质贡献率较 P2 组降低了 22.59%,花后干物质贡献率升高了 9.53%;S2 组花前干物质贡献率较 S1 组增加了 48.10%,花后干物质贡献率降低 12.96%;N1、N2 组的花前干物质贡献率较 N0 组分别增加了 10.9%、21.20%,花后干物质贡献率分别降低 3.41%、6.60%。

2.5　不同冻胁迫处理下小麦再生分蘖穗部特征、产量补偿效应及对氮肥的响应

再生穗的各穗部指标远低于 CK 组主茎穗(图 4),平均穗长、每穗小穗数、穗粒数、千粒重和单穗产量分别减少 1.92 cm、2.45 个、31.61 个、7.78 g 和 1.43 g。再生穗的每穗小穗数显著受追氮量的影响,N1、N2 组的每穗小穗数较 N0 组

分别增加了 1.37%、6.13%，不同冻胁迫时期与时长下再生穗的每穗小穗数无显著差异。再生穗的穗粒数与单穗产量显著受胁迫时期与追氮量的影响，不受胁迫时长的影响。P2 组的穗粒数、单穗产量较 P1 组分别降低了 18.30%、38.84%；N1 组的穗粒数、单穗产量较 N0 组分别增加了 1.45% 和 8.00%，N2 组分别增加了 3.78% 和 11.79%。处理间穗长和千粒重均无显著差异。

表 3 小麦主茎和再生分蘖干物质转运特征

Table 3 Dry matter translocation charateristics from vegetative organs after anthesis in the main stem and regenerated tillers of wheat

处理 Treatment	单茎花前干物质 Pre-anthesis dry matter per stem		单茎花后干物质 Post-anthesis dry matter per stem	
	TA/g	CR/%	AA/g	CR/%
CK	0.80±0.03a	35.23±2.58ab	1.47±0.11a	64.77±2.58de
P1S1N0	0.27±0.03cd	26.95±3.20cd	0.72±0.07b	73.05±3.20bc
P1S1N1	0.30±0.02cd	28.44±3.43cd	0.75±0.08b	71.56±3.43bc
P1S1N2	0.31±0.02c	28.55±2.95cd	0.78±0.06b	71.45±2.95bc
P1S2N0	0.28±0.04cd	28.85±4.20cd	0.69±0.12b	71.15±4.20bc
P1S2N1	0.31±0.04c	30.41±3.35bcd	0.70±0.01b	69.59±3.35bcd
P1S2N2	0.41±0.06b	34.87±4.44ab	0.77±0.06b	65.13±4.44de
P2S1N0	0.11±0.03f	14.04±3.54e	0.68±0.04b	85.96±3.54a
P2S1N1	0.12±0.02f	14.70±2.82e	0.67±0.04b	85.30±2.82a
P2S1N2	0.12±0.01f	14.66±1.76e	0.70±0.03b	85.34±1.76a
P2S2N0	0.18±0.01e	25.29±1.27d	0.51±0.02c	74.71±1.27b
P2S2N1	0.25±0.01d	31.97±1.77abc	0.53±0.02c	68.03±1.77cde
P2S2N2	0.30±0.01cd	37.18±2.83a	0.54±0.04c	62.82±2.83e
		F 值 *F* value		
P	182.875**	41.978**	46.397**	41.978**
S	21.208**	7.885**	1.123	7.885**
N	77.744**	97.339**	24.437**	97.339**
P×S	1.038	0.553	1.113	0.553
P×N	20.305**	43.327**	11.349**	43.327**
S×N	9.137**	4.874*	0.072	4.874*
P×S×N	0.964	1.076	0.451	1.076

TA：转运量；AA：积累量；CR：对籽粒贡献率。

TA: Transferamount; AA: Accumulation amount; CR: Contribution rate to grain.

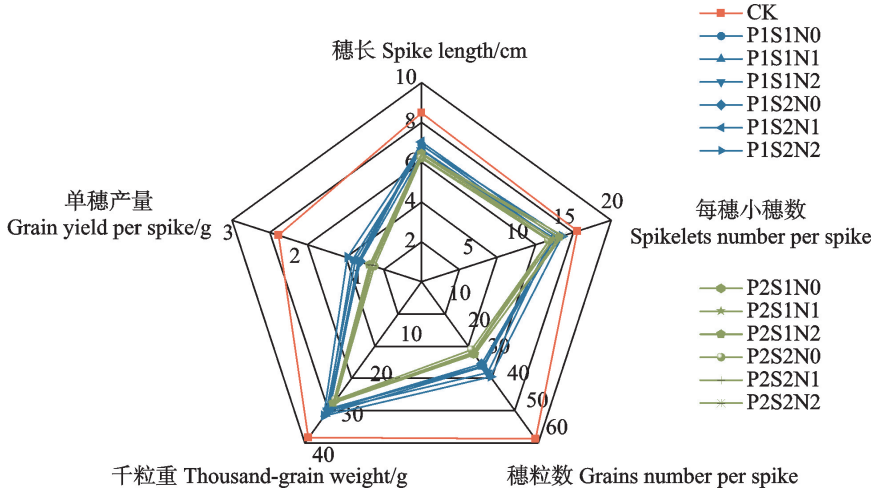


图 4 小麦主茎与再生分蘖成熟期穗部性状及产量构成

Fig. 4 Spike traits and yield components of the main stem and regenerated tillers atmaturity stage of wheat

所有冻胁迫处理下再生分蘖的平均成穗率为48.45%,平均补偿率为 39.57%,再生分蘖成穗率与产量补偿率呈正相关(表 4)。再生分蘖单株产量与补偿率随冻胁迫程度的增加、胁迫后施氮量的增大而升高。其中,P2 组平均再生分蘖成穗率和补偿率分别为 59.98%和 47.97%,高于 P1 组;S2 组成穗率和补偿率较 S1 组分别增加了 12.05%和 8.23%;N1 组成穗率和补偿率较 N0 组分别增加了 25.43%和 108%,N2 组分别增加了 32.16%和 223%。

表 4　小麦单株再生分蘖成穗率与产量补偿率

Table 4　Spike-bearing rate and compensation rate of regenerated tiller of individual wheat plant

处理 Treatment	再生分蘖成穗率 Spike-bearing rate of regenerated tiller/%	单株原生籽粒重 Grain weight per plant of original tiller/g	单株再生籽粒重 Grain weight per plant of regenerated tiller/g	再生分蘖补偿率 Compensation rate of regenerated tiller/%
CK	\	8.37	\	\
P1S1N0	32.52	5.81	0.31	12.06
P1S1N1	37.86	6.17	0.52	23.86
P1S1N2	40.63	7.12	0.63	50.51
P1S2N0	34.06	5.66	0.49	18.13
P1S2N1	40.48	5.84	0.71	29.79
P1S2N2	47.57	6.80	0.83	52.64
P2S1N0	43.26	6.10	0.48	21.25
P2S1N1	59.74	6.41	0.92	51.46
P2S1N2	60.20	6.92	1.00	68.87
P2S2N0	52.82	5.78	0.62	23.83
P2S2N1	65.96	6.00	1.22	51.56
P2S2N2	66.35	6.39	1.40	70.82

3　讨论

3.1　倒春寒胁迫下小麦腋芽的萌发与生长特征

腋芽可根据植物不同的生长状态选择继续生长发育或者休眠,期间受到环境、营养物质、植物激素、遗传因子等多种因素的综合调控[18]。当小麦植株受到冻胁迫伤害时,其自身的调节和再生能力增强,分蘖节处的潜伏腋芽迅速生长发育,使产量损失得以补偿。研究发现,小麦植株遭遇冬、春四次寒潮后潜伏芽萌动,再生分蘖在冻后 5～7 d 出生,冻害越重,再生分蘖数越多[19]。在本研究中,春季冻胁迫后小麦腋芽开始萌发的平均时间为 4.5 d,P1 组的腋芽打破休眠开始伸长时间早于 P2 组,但腋芽的生长速率及萌发数量要显著低于 P2 组。这可能是由于 P1 组的单株原生分蘖数多,胁迫后有更多有效叶片进行正常的光合作用和物质运输,因而植株恢复生长速度较快[20],有利于腋芽打破休眠,但由于幼穗冻死率低、存活原生小分蘖数量多,相同营养条件下分配到腋芽处的营养物质少于 P2 组,因此 P1 组腋芽打破休眠后的生长速率以及腋芽萌发总量低于 P2 组。除冻胁迫时期外,破除休眠的腋芽生长速率和数量与冻胁迫程度均呈正相关。这也与受损原生分蘖中营养物质的转移再利用有关。冻胁迫时长越长,原生分蘖冻死率越高,可转移至腋芽处的营养物质越多,越有利于增加腋芽的生长速率与萌发数量。

冻胁迫后适宜的温度、水分和营养可为小麦再生分蘖的生长提供良好外在条件[21]。在生产上,小麦遭遇倒春寒胁迫后,追施肥料尤其是氮肥是促进腋芽萌发与生长的重要栽培措施[22]。本研究表明,春季冻胁迫后追施氮肥显著增加了小麦腋芽的生长速率及数量,这与前人的研究结果相一致[23]。虽然氮素本身并不直接激活调控分蘖原基,但可作为信号调节糖类物质、植物激素(如细胞分裂素)等刺激再生分蘖生长,也可作为营养物质影响植物体内营养资源的分配,为分蘖发生和生长发育创造了良好的营养条件,其供应水平直接影响分蘖形成和发育过程[24-25]。然而在本研究中,追施氮肥对腋芽开始萌发的时间早晚没有明显影响。这可能是因为冻胁迫后小麦根系活力较低,需要一段恢复期后才能吸收与利用氮肥,从而导致追施的氮肥无法及时发挥肥效。

3.2　倒春寒胁迫下小麦再生分蘖的生长特征

现有研究虽已证实,倒春寒胁迫下潜伏腋芽

可萌发形成再生分蘖，并部分成穗以实现产量补偿，但有关再生分蘖(穗)的农艺参数、干物质分配特征及其对氮肥的响应，尚缺乏针对性研究。由于再生分蘖的生育进程快，发育时间少，其茎高、茎粗、叶数、叶面积、干物质积累量等农艺参数均大幅低于 CK 组主茎。随着冻胁迫时长及追氮量的增加，再生分蘖的生长量显著提高，说明春季冻胁迫下再生分蘖的生长除受到发育时间的影响外，还受到营养物质供应强度的影响。尽管本研究所测定的农艺指标大都受到冻胁迫时期、时长以及追氮量的影响，但各处理下再生分蘖的单茎平均出叶数均为 5 片，说明春季冻胁迫下小麦再生分蘖的出叶数比较稳定，较难通过栽培措施进行调节，而冻胁迫处理组间叶面积存在显著差异。以上结果可能与叶热间距有关[26]，随着发育时间的推迟，叶热间距降低，即表现为出叶速度快，但气温高于 25 ℃时，叶片的生长受到抑制[27-29]，因此 P2 组再生分蘖出叶速度快于 P1 组，但叶面积小于 P1 组。由此可见，遭遇倒春寒胁迫后可通过栽培措施增加再生分蘖的叶面积，进而提升再生分蘖的光合能力，为产量形成打下物质基础。

小麦的产量形成与干物质积累过程及其分配密切相关。与 CK 组主茎相比，虽然春季冻胁迫下再生分蘖开花期和成熟期干物质积累量显著降低，但生殖器官的物质分配占比及收获指数显著升高。在生产中，小麦、玉米等作物的收获指数主要受花后干物质积累与分配的影响[30]。本研究发现，再生分蘖花后干物质积累量占总干物质积累量的比例较 CK 组的主茎显著升高，对产量的贡献率和收获指数也均提高，这主要与环境温度引起的再生分蘖穗发育进程加快有关[31]。然而随着冻胁迫时长的延长以及胁迫后追氮量的增加，再生分蘖成熟期的穗干物质分配比例有所降低，这与再生分蘖得到营养物质增加，叶面积增大，粒叶比降低有关[32]。由于 P2 组再生分蘖的成熟时间要显著晚于 P1 组再生分蘖，生育后期高温可引起植株的早衰，灌浆时间缩短，源库关系失衡，导致穗的物质分配比例降低[33]。因此，本研究不同处理间物质分配特征的差异不仅与开花前后干物质的积累量有关，可能还与植株的衰老进程有一定关系。

3.3 倒春寒胁迫下再生分蘖对损失产量的补偿效应

庞其敬等[34]指出，在大田条件下拔节期冻胁迫后早套播小麦再生分蘖平均成穗率为 53.9%。在本研究中，春季冻胁迫下小麦植株的再生分蘖平均成穗率为 48.45%，均高于正常小麦大田生产的茎蘖成穗率[35]，表明春季冻胁迫下小麦再生分蘖的生产效率较高。分蘖是否能够成穗与分蘖自身生长速度以及幼穗发育程度密切相关，而分蘖的生长发育又受到生长环境的显著影响[36]。随着冻胁迫时长以及追氮量的增加，再生分蘖的成穗率亦呈上升趋势。综合来看，在满足一定的发育时间要求下，营养供应是提高再生分蘖发育速度和成穗率的关键因素。

虽然再生分蘖成穗率高，但其穗形及单穗产量较 CK 组主茎穗显著下降，在各穗部指标中，再生分蘖的穗粒数降幅最大，为 49.51%，而每穗小穗数仅下降 14.86%，这与庞其敬等[34]的研究结果相一致，说明分化小花数或结实率较低是再生分蘖产量不高的主要原因。进一步分析发现，P1、N1 和 N2 组的再生分蘖穗粒数显著高于 P2、N0 组，表明发育时间和营养物质是影响再生分蘖穗粒数及单穗产量的重要因素。据报道，倒春寒胁迫下再生分蘖对小麦籽粒产量损失的补偿程度可达 13%～30%[10,37]，春季冻胁迫下再生分蘖对产量损失的补偿率在 12.06%～70.82%，再次证明再生分蘖对产量有较高的补偿效应。值得注意的是，本研究中的最高补偿率高于前人研究，这可能与品种类型、胁迫与施肥处理设置有关[37-38]。在本研究所探究的三因素(冻胁迫时期、时长和追氮量)中，追氮量对再生分蘖产量的正向调节作用要高于冻胁迫时期和时长。因此，加强倒春寒胁迫后营养物质的供应对提高再生分蘖产量，挽回产量损失至关重要。

尽管再生分蘖对倒春寒引起的产量损失有显著的补偿效应，但在实际生产上仍有一些不容忽视的潜在问题。根据观察，再生分蘖收获指数高，茎秆生物量不足，抗倒伏能力差；再生分蘖的成熟期明显推迟，若与原生分蘖一起收获，对籽粒品质会有显著的不利影响，若延迟收获，则会加剧多熟制地区茬口矛盾。此外，随着工业肥料投入的增多，生产成本与生态成本升高；再生分蘖生长状况与春季气候条件相关性较大，有较强不确定性，可调控性有限。因此，从抗灾、高产稳产的栽培策略看，应在培育冬前适龄、壮苗、足苗上下功夫，为确保中期稳长、构筑高产群体质量奠定良好基础，积极利用生长调节剂、镇压等手段提高植株抗逆能

力,变被动减灾应变管理为主动防灾、抗灾。

参考文献:

[1]赵 虹,王西成,胡卫国,等. 黄淮南片麦区小麦倒春寒冻害成因及预防措施[J]. 河南农业科学,2014,43(8):34.
Zhao H,Wang X C,Hu W G,*et al*. Genetic analysis and countermeasures of wheat late-spring-coldness injury in south Huang-Huai wheat region [J]. *Journal of Henan Agricultural Sciences*,2014,43(8):34.

[2]刘 畅,王维领,赵 灿,等. 小麦倒春寒研究现状及展望[J]. 江苏农业学报,2022,38(4):1115.
Liu C,Wang W L,Zhao C,*et al*. Research progress and prospect of cold spell in later spring in wheat [J]. *Jiangsu Journal of Agricultural Sciences*,2022,38(4):1115.

[3]Zhong X,Mei X,Li Y,*et al*. Changes in frost resistance of wheat young ears with development during jointing stage [J]. *Journal of Agronomy and Crop Science*,2008,194(5):343.

[4]Wu Y F,Liu B H,Gong Z H,*et al*. Predicting yield loss in winter wheat due to frost damage during stem elongation in the central area of Huang-Huai plain in China [J]. *Field Crops Research*,2022,276:108399.

[5]陈 翔,于 敏,蔡洪梅,等. 小麦倒春寒研究现状与进展[J]. 应用生态学报,2021,32(8):2999.
Chen X,Yu M,Cai H M,*et al*. Current status and research advances of late spring coldness in wheat [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*,2021,32(8):2999.

[6]Zhao Y X,Xiao L J,Tang Y N,*et al*. Spatio-temporal change of winter wheat yield and its quantitative responses to compound frost-dry events:An example of the Huang-Huai-Hai Plain of China from 2001 to 2020 [J]. *Science of the Total Environment*,2024,940:173531.

[7]Zohner C M,Mo L D,Renner S S,*et al*. Late-spring frost risk between 1959 and 2017 decreased in North America but increased in Europe and Asia [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*,2020,117(22):12192.

[8]Shimizu-Sato S,Mori H. Control of outgrowth and dormancy in axillary buds [J]. *Plant Physiology*,2001,127(4):1405.

[9]Li X N,Li Y F,Zhu X C,*et al*. Modulation of photosynthate supply by CO_2 elevation affects the post-head-emergence frost-induced grain yield loss in wheat [J]. *Journal of Agronomy and Crop Science*,2019,205(1):54.

[10]Liu L L,Xia Y M,Liu B,*et al*. Individual and combined effects of jointing and booting low-temperature stress on wheat yield [J]. *European Journal of Agronomy*,2020,113:125989.

[11]Xiao L J,Liu L L,Asseng S,*et al*. Estimating spring frost and its impact on yield across winter wheat in China [J]. *Agricultural and Forest Meteorology*,2018,260-261:154.

[12]陈 翔,胡雨喆,陈甜甜,等. 小麦抗低温逆境化控技术研究进展[J]. 植物营养与肥料学报,2023,29(8):1543.
Chen X,Hu Y Z,Chen T T,*et al*. Progress of chemical regulation on wheat resistance to low temperature stress [J]. *Plant Nutrition and Fertilizer Science*,2023,29(8):1543.

[13]Zheng J C,Dai H J,Huang X Y,*et al*. Resistance identification and nitrogen management of wheat under late spring coldness [J]. *Agronomy Journal*,2024,116(1):349.

[14]武龙洋. 小麦倒春寒综合防控技术[J]. 现代农村科技,2025(5):15.
Wu L Y. Comprehensive prevention and control technology of late spring cold in wheat [J]. *Xiandai Nongcun Keji*,2025(5):15.

[15]姜 东,谢祝捷,曹卫星,等. 花后干旱和渍水对冬小麦光合特性和物质运转的影响[J]. 作物学报,2004,30(2):175.
Jiang D,Xie Z J,Cao W X,*et al*. Effects of post-anthesis drought and waterlogging on photosynthetic characteristics,assimilates transportation in winter wheat [J]. *Acta Agronomica Sinica*,2004,30(2):175.

[16]柯媛媛,陈 翔,张乐乐,等. 药隔期低温胁迫对小麦干物质积累、转运和分配及产量的影响[J]. 安徽农业大学学报,2021,48(5):701.
Ke Y Y,Chen X,Zhang L L,*et al*. Effects of low temperature stress at anther connective stage on dry matter accumulation,translocation and distribution and grain yield of wheat [J]. *Journal of Anhui Agricultural University*,2021,48(5):701.

[17]Yang H,Li Y P,Qiao Y Z,*et al*. Low light stress promotes new tiller regeneration by changing source-sink relationship and activating expression of expansin genes in wheat [J]. *Plant,Cell & Environment*,2023,46(5):1562.

[18]邢武俊,马琦龙,刘周斌. 植物分枝发育研究进展[J]. 分子植物育种,2024. https://link.cnki.net/urlid/46.1068.S.20240430.1552.016.
Xing W J,Ma Q L,Liu Z B. Research progress on plant branch development [J]. *Molecular Plant Breeding*,2024. https://link.cnki.net/urlid/46.1068.S.20240430.1552.016.

[19]柳林景,蒋植才,唐元庆. 小麦冻害后的生育特点及综防技术初探[J]. 上海农业科技,1996(5):18.
Liu L J,Jiang Z C,Tang Y Q. Preliminary study on growth characteristics and integrated control techniques of wheat after freezing injury [J]. *Shanghai Agricultural Science and Technology*,1996(5):18.

[20]Mcmaster G S,Wilhelm W W,Bartling P N S. Irrigation and culm contribution to yield and yield components of winter wheat [J]. *Agronomy Journal*,1994,86(6):1123.

[21]潘建社,刘素琴,潘兆星,等. 小麦再生蘖的产量成因研究初报[J]. 河南农业科学,2003(10):10.
Pan J S,Liu S Q,Pan Z X,*et al*. Preliminary study on reasons of yield farming of wheat reproductive tillers [J]. *Journal of Henan Agricultural Sciences*,2003(10):10.

[22]朱玉磊,张琪悦,苏 慧,等. 小麦倒春寒:从生理响应到综合减灾技术[J]. 中国农业大学学报,2025,30(9):37.
Zhu Y L,Zhang Q Y,Su H,*et al*. Late spring coldness in

wheat(*Triticum aestivum* L.): From physiological response to comprehensive mitigation strategies [J]. *Journal of China Agricultural University*, 2025, 30(9): 37.

[23]吕宝顺,王明霞,高玉峰,等. 氮肥对小麦产量及品质的效应[J]. 陕西农业科学,2022,68(5):7.
Lu B S, Wang M X, Gao Y F, *et al*. Effect of nitrogen fertilizer on yield and quality of wheat [J]. *Shaanxi Journal of Agricultural Sciences*, 2022, 68(5): 7.

[24]陆俊梅. 季节性降温对小麦产量的影响及应对措施研究[J]. 江西农业学报,2022,34(9):26.
Lu J M. Effects of seasonal cooling on wheat yield and countermeasures [J]. *Acta Agriculturae Jiangxi*, 2022, 34(9): 26.

[25] Takei K, Sakakibara H, Taniguchi M, *et al*. Nitrogen-dependent accumulation of cytokinins in root and the translocation to leaf: Implication of cytokinin species that induces gene expression of maize response regulator [J]. *Plant and Cell Physiology*, 2001, 42(1): 85.

[26]严美春,曹卫星,罗卫红,等. 小麦地上部器官建成模拟模型的研究[J]. 作物学报,2001,27(2):222.
Yan M C, Cao W X, Luo W H, *et al*. A simulation model of above-ground organ formation in wheat [J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2001, 27(2): 222.

[27] Kirby E, Perry M W. Leaf emergence rates of wheat in aMediterranean environment [J]. *Australian Journal of Agricultural Research*, 1987, 38(2): 455.

[28]Krenzer E G J, Nipp T L. Mainstem leaf development and tiller formation in wheat cultivars [J]. *Agronomy Journal*, 1991, 83(4): 667.

[29]Hotsonyame G K, Hunt L A. Sowing date and photoperiod effects on leaf appearance in field-grown wheat [J]. *Canadian Journal of Plant Science*, 1997, 77(1): 23.

[30]吕广德,王瑞霞,牟秋焕,等. 玉米小麦周年氮肥运筹对砂浆黑土区小麦干物质及氮素积累分配和产量的影响[J]. 麦类作物学报,2020,40(8):972.
Lü G D, Wang R X, Mu Q H, *et al*. Effect of annual nitrogen fertilization on dry matter and nitrogen accumulation and yield of winter wheat in mortar black soil [J]. *Journal of Triticeae Crops*, 2020, 40(8): 972.

[31]刘党校,张 睿,刘新伦,等. 覆膜对冬小麦穗分化进程的影响[J]. 西北农业学报,2002,11(2):82.
Liu D X, Zhang R, Liu X L, *et al*. The effect on spike differentiation of winter wheat by mulching plastic film [J]. *Acta Agriculturae Boreali-Occidentalis Sinica*, 2002, 11(2): 82.

[32]傅兆麟,刘东华. 小麦源·库关系的研究[J]. 安徽农业科学,2005,33(8):1477.
Fu Z L, Liu D H. Research on the relationship between the source and sink of wheat [J]. *Journal of Anhui Agricultural Sciences*, 2005, 33(8): 1477.

[33]Kim J, Shon J, Lee C K, *et al*. Relationship between grain filling duration and leaf senescence of temperate rice under high temperature [J]. *Field Crops Research*, 2011, 122(3): 207.

[34]庞其敬,钱群一,张海泉,等. 套播小麦拔节期主茎穗夭折后分蘖特性的初步观察与合理利用[J]. 上海农业科技,1996(5):15.
Pang Q J, Qian Q Y, Zhang H Q, *et al*. Preliminary observation and rational utilization of tillering characteristics of interplanting wheat after the main stem ear died at jointing stage [J]. *Shanghai Agricultural Science and Technology*, 1996(5): 15.

[35]佟汉文,彭 敏,刘易科,等. 小麦分蘖成穗规律研究进展[J]. 湖北农业科学,2017,56(24):4700.
Tong H W, Peng M, Liu Y K, *et al*. Research progress in law of spike formation from wheat tillers [J]. *Hubei Agricultural Sciences*, 2017, 56(24): 4700.

[36]李 萍,尚云秋,林 祥,等. 拔节期阶段性干旱对小麦茎蘖成穗与结实的影响[J]. 中国农业科学,2020,53(20):4137.
Li P, Shang Y Q, Lin X, *et al*. Effects of drought stress during jointing stage on spike formation and seed setting of main stem and tillers of winter wheat [J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2020, 53(20): 4137.

[37]Wu Y F, Zhong X L, Hu X, *et al*. Frost affects grain yield components in winter wheat [J]. *New Zealand Journal of Crop and Horticultural Science*, 2014, 42(3): 194.

[38]王维领,刘 畅,张雨婷,等. 不同基因型小麦品种倒春寒抗性分析及其评价[J]. 麦类作物学报,2022,42(10):1220.
Wang W L, Liu C, Zhang Y T, *et al*. Analysis and evaluation of resistance to late spring coldness in different genotypes of wheat [J]. *Journal of Triticeae Crops*, 2022, 42(10): 1220.