

## 小麦‘兰考矮早八’茎蘖分蘖节的内源激素差异及其密度调控效应

冯伟, 徐丽娜, 朱云集, 王晨阳, 郭天财\*

河南农业大学/国家小麦工程技术研究中心, 郑州450002

**摘要:** 选用分蘖成穗率低的大穗型品种‘兰考矮早八’, 研究主茎和两分蘖间分蘖节部位的激素差异与分蘖成穗的关系及其密度调控效应。结果表明, 在分蘖两极分化过程中, 不同茎蘖间分蘖节中IAA和ZR含量及其IAA/ABA和ZR/ABA比值为主茎>分蘖I>分蘖II, 而ABA含量为分蘖II>分蘖I>主茎。ZR含量、ABA含量及其IAA/ABA和ZR/ABA比值与分蘖成穗关系密切, 较高的ZR含量、IAA/ABA和ZR/ABA比值以及较低ABA含量有利于分蘖成穗, 反之则将导致分蘖衰亡。随种植密度增加和蘖位升高, 激素含量及其平衡在分蘖与主茎间差距加大, 分蘖弱势程度更突出, 进而导致分蘖衰亡, 且分蘖衰亡时间提前。

**关键词:** 冬小麦; 大穗型; 种植密度; 分蘖成穗; 内源激素

## Differences of Endogenous Hormones in Tillering Node between Main Stem and Tillers and Their Regulation by Density in Wheat ‘LanKao Aizao 8’

FENG Wei, XU Li-Na, ZHU Yun-Ji, WANG Chen-Yang, GUO Tian-Cai\*

National Engineering Research Center for Wheat/Henan Agricultural University, Zhengzhou 450002, China

**Abstract:** The relationship between the endogenous hormones in tillering node and of the tillers, and its regulation by planting densities were investigated with wheat (*Triticum aestivum* L.) ‘Lankao Aizao 8’. The results showed that the contents of IAA and ZR, the ratio of IAA/ABA and ZR/ABA in tillering node appeared as main stem>tillers I>tillers II during tiller polarizing stage, but ABA content was on the contrary. The higher contents of IAA, ZR and ratios of IAA/ABA and ZR/ABA in tillering node benefited tillering and earing, but higher ABA content had opposite effect. With the increase of planting density and high tillers position, the difference of contents and balance of hormones between the main stem and tillers enhanced, which lead to the earlier death of tillers.

**Key words:** winter wheat; large spike-type; planting density; tillering and earing; endogenous hormones

近年来, 小麦超高产研究已成为我国主产区一个研究热点, 而且攻关产量指标不断提高。大穗型小麦品种穗粒数多, 穗粒重高, 并且在次生根数量、根系活力和光合速率等方面占有较大的优势(王志芬等1997; 郭天财等2004), 选用单穗粒重高的大穗型品种是实现超高产目标的一个有效途径(赵会杰等2001)。但大穗型品种一般分蘖成穗率较低, 在栽培实践中常因单位面积穗数不足而限制其产量潜力发挥。冬小麦分蘖生长与衰亡是一个相当复杂生理过程, 很多学者从环境因子、栽培措施以及同化物竞争等方面进行了深入研究。研究表明, 引起分蘖衰亡可能是内源激素决定的, 而与营养物质竞争关系不大(Laude等1967; Thorne和Wood 1987), 同化物运输分配对分蘖发育的影响实质也是内源激素在起调节作用(Brenner和Cheikh 1995)。马兴林和梁振兴(1997, 1998)研究发现, 分蘖内源玉米素核苷酸(zeatin ri-

boside, ZR)和玉米素(zeatin, Z)含量以及脱落酸(abscisic acid, ABA)含量与主茎相应激素的差异显著加大, 成为对应分蘖衰亡的先兆。激素对分蘖的作用更取决于激素间相对含量, 分蘖衰亡前和衰亡过程中内源吲哚乙酸(indole-3-acetic, IAA)与细胞分裂素类物质的比值IAA/(ZR+Z)均增大, 而IAA/ABA和(ZR+Z)/ABA值减小。朱云集等(2002)以2种穗型品种为试验材料也得出相似的结果, 分蘖内源激素与主茎保持同步变化, 差距值稳定, 最终能够成穗, 而两者差距过大, 则分蘖难以成穗, 且激素变化的始期在幼穗分化二棱期。为此, 本试验在前人研究基础上, 以曾连年创高产典型的大穗型小麦品种‘兰考矮早八’为材料, 研究了不同

收稿 2011-01-21 修定 2011-04-26

资助 现代农业(小麦)产业技术体系(MATS)专项经费和河南省重大科技攻关计划(102101110200)。

\* 通讯作者(E-mail: tcguo888@sina.com; Tel: 0371-63558205)。

种植密度下分蘖节内源激素的变化特征及其与分蘖成穗的关系,以期进一步探明该类品种分蘖成穗的生理机制,为大穗型小麦品种高产栽培提供理论依据和技术参考。

## 材料与方法

试验于2007~2008年在河南农业大学科教示范园(郑州)进行。试验地土壤为壤质土,前茬田菁掩底。0~30 cm土壤含15.7 g·kg<sup>-1</sup>有机质、50.85 mg·kg<sup>-1</sup>碱解氮、124 mg·kg<sup>-1</sup>速效磷和74.8 mg·kg<sup>-1</sup>速效钾。耕地前施120 kg·hm<sup>-2</sup>纯N、86 kg·hm<sup>-2</sup> P<sub>2</sub>O<sub>5</sub>和120 kg·hm<sup>-2</sup> K<sub>2</sub>O,拔节期结合灌水追施70 kg·hm<sup>-2</sup>纯N。氮、磷、钾肥分别为尿素、磷酸二铵和氯化钾。供试品种为目前黄淮冬麦区大面积推广的单穗重在2 g以上、但分蘖成穗率极低的小麦(*Triticum aestivum* L.)大穗型品种‘兰考矮早八’。种植密度分别为每公顷150.0万株(D1)、262.5万株(D2)和375.0万株(D3)。10月18日播种,20 cm等行距种植。小区面积为5 m×2.9 m,随机区组排列,3次重复。三叶期定苗,4月下旬灌水1次,5月防治病虫害2次,其他栽培管理同高产麦田。

各小区选取与生长发育一致的植株,分主茎和第一分蘖(分蘖I)和第二分蘖(分蘖II)挂牌标记。主茎幼穗发育二棱末期至柱头伸长期每隔4~6 d取样1次,2月26日(返青期)第1次取样,3月12日为拔节前期,3月18日为拔节中期,3月23日为拔节后期,3月27日结束。取主茎和分蘖I、分蘖II的分蘖节部位鲜样约1 g,测定激素含量,3次重复,样品于液氮中速冻后-40 °C保存。内源激素IAA、ZR+Z、ABA提取与测定按何钟佩(1993)建立的间接酶联

免疫吸附(ELISA)方法进行,试剂盒由中国农业大学化控研究中心提供。

使用SPSS 13.0和Microsoft Excel 2003软件对有关数据进行分析并作图。

成熟期在每小区选取3个1 m双行样点调查穗数,计算单株成穗数。D1、D2和D3密度的成穗数分别为2.83、1.92和1.09,差异达显著水平。根据幼穗发育观察、茎蘖标记跟踪及最终成穗数结果可判定,D1密度下主茎、分蘖I和分蘖II均发育成穗;D2密度下主茎和分蘖I均发育成穗,而分蘖II衰亡;D3密度下只有主茎发育成穗,而分蘖I和分蘖II均衰亡,依据以上主茎和分蘖的成穗状况划分为有效穗和无效穗两类。

## 实验结果

### 1 小麦‘兰考矮早八’主茎和分蘖IAA含量的变化

图1表明,各密度处理下主茎和2个分蘖的分蘖节中IAA含量均呈现单峰曲线变化(D3处理分蘖II除外),且于3月6日达峰值。主茎IAA含量高于分蘖I和分蘖II的,两分蘖间差异与密度处理密切相关。D1处理下主茎和两分蘖变化趋势相同,仅在3月6日和3月23日主茎较分蘖I和分蘖II差异显著。D2处理下,主茎和分蘖I的IAA含量变化同步,而分蘖II显著低于主茎和分蘖I。D3处理下分蘖I和分蘖II数值相差不大且均显著低于主茎。不同茎蘖IAA含量整体表现为D3>D2>D1,结合密度增加分蘖数减少的试验结果可知,高IAA含量具有抑制分蘖发生的趋势。

成穗蘖与衰亡蘖IAA含量在不同时期的差异(图2)显示,在所测各时期成穗蘖与衰亡蘖IAA含量

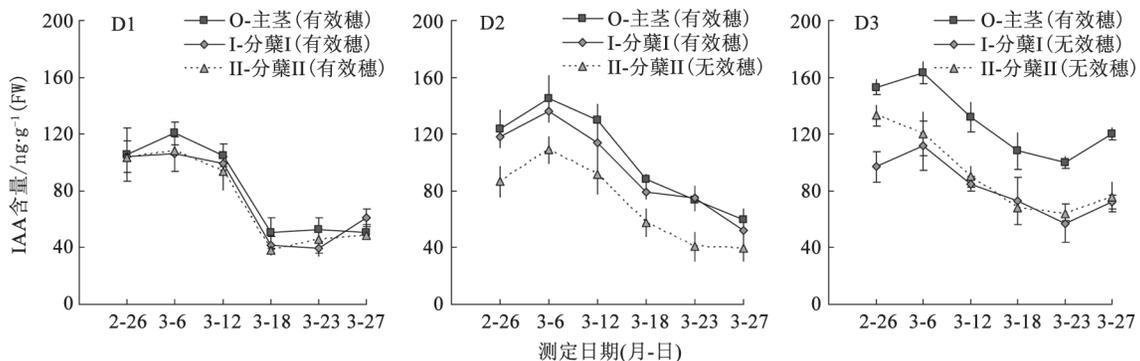


图1 不同密度下小麦分蘖节IAA含量的变化

Fig.1 Changes in IAA contents in tillering node of wheat with different planting densities

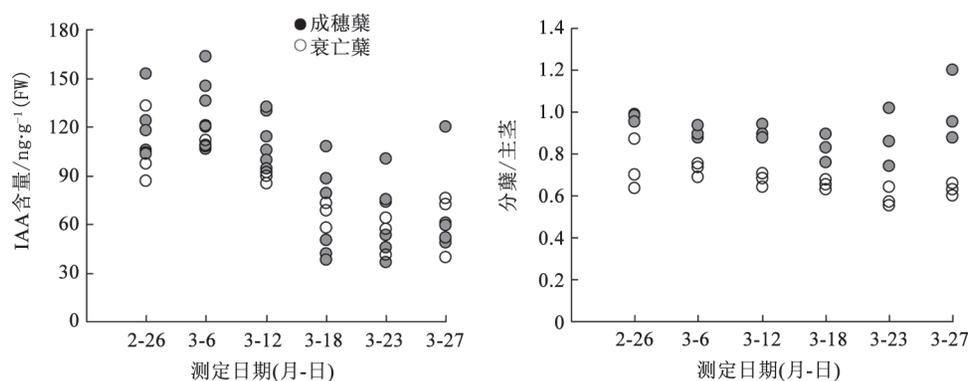


图2 成穗蘖和衰亡蘖的分蘖节IAA含量及其分蘖/主茎比值的归类分析

Fig.2 The classification analysis of IAA contents in tillering node of effective and ineffective tillers and their ratios of tiller/main stem

数值分布无规律性,表明分蘖节中IAA含量与分蘖成穗的关系不大。成穗蘖分蘖的IAA含量/主茎比值均大于衰亡蘖的,且两者间最小差值按测定日期依次为0.15、0.07、0.09、0.06、0.08和0.14,这表明分蘖的IAA含量与主茎间差异过大不利于分蘖生长及其幼穗发育,影响最终成穗。

## 2 小麦‘兰考矮早八’主茎和分蘖ZR含量的变化

如图3所示,分蘖节ZR含量随时间延长呈单峰曲线,于3月18日达峰值,不同密度处理表现一致。ZR含量整体表现为主茎>分蘖I>分蘖II,茎蘖间差异随种植密度而表现不同。D1处理下两分蘖ZR含量与主茎保持相对一致的变化趋势,且数值差异很小( $P>0.05$ ); D2处理分蘖I的ZR含量与主茎,且没有显著差异,而分蘖II的ZR含量则显著降低; D3处理下主茎ZR含量显著高于分蘖,但两分蘖间差异不大( $P>0.05$ )。可见,随密度增加,主茎优势

更加明显,随蘖位升高,ZR含量下降,从而导致其细胞分裂和生长速度减慢,影响最终成穗。

图4可见,2月26日的衰亡蘖的分蘖节中ZR含量就已经低于成穗蘖,在3月18日两者间差异相对较小。随拔节进行,6次测定日期的成穗蘖中ZR含量最低分别为12.20、11.59、13.70、17.15、14.10和11.40  $\text{ng}\cdot\text{g}^{-1}$  (FW),而衰亡蘖ZR含量最高值均低于以上各值。在所测定时期成穗蘖ZR含量占主茎的百分比均显著高于衰亡蘖,成穗蘖的分蘖/主茎比均高于0.86,而衰亡蘖的分蘖/主茎比均小于0.76。由此可见,小麦分蘖的分蘖节ZR含量的降低和分蘖与主茎差距的加大是造成分蘖衰亡的重要原因。

## 3 小麦‘兰考矮早八’主茎和分蘖ABA含量的变化

结果(图5)表明,3月18日之前,3种密度下ABA含量变化趋势相同,分蘖节ABA含量处于较

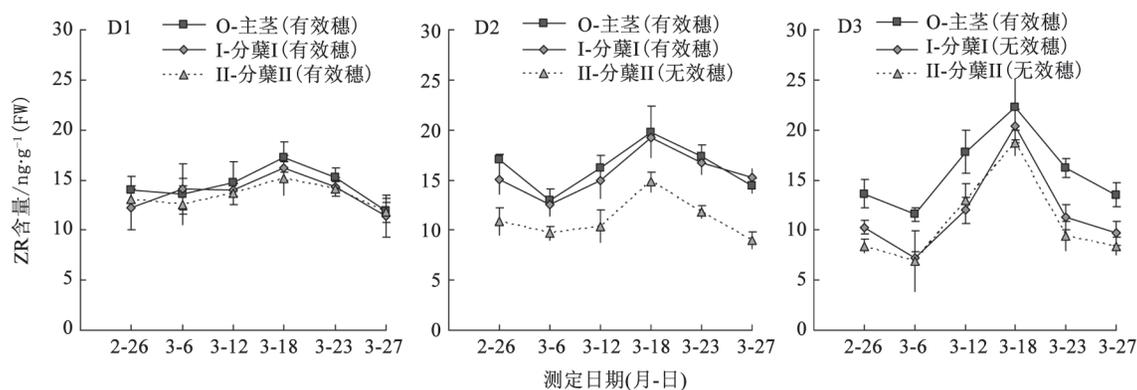


图3 不同密度下小麦分蘖节ZR含量的变化

Fig.3 Changes in ZR contents in tillering node of wheat with different planting densities

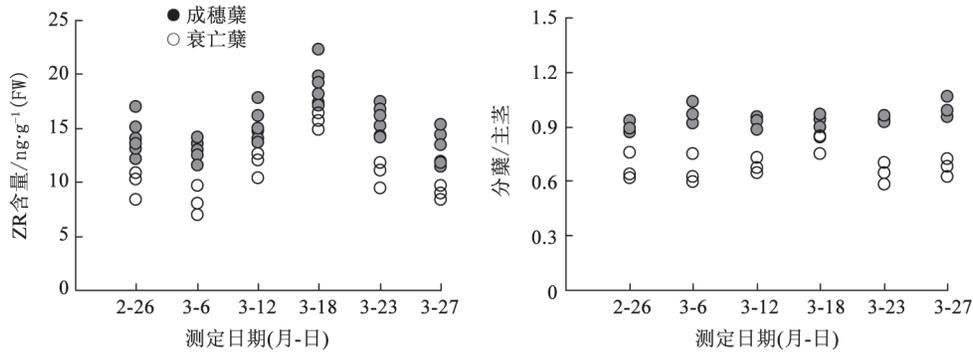


图4 成穗蘖和衰亡蘖的分蘖节ZR含量及其分蘖/主茎比值的归类分析  
Fig.4 The classification analysis of ZR contents in tillering node of effective and ineffective tillers and their ratio of tiller/main stem

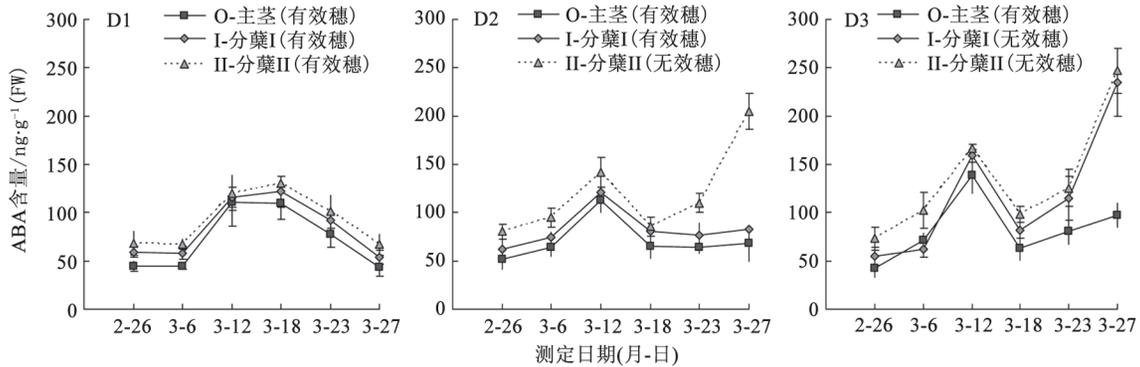


图5 不同密度下小麦分蘖节ABA含量的变化  
Fig.5 Changes in ABA contents in tillering node of wheat with different planting densities

低水平, 3月12日达较大值, 处理间差异不显著(3月6日D3除外)。3月18日后, D1处理下主茎和两分蘖的ABA含量均呈下降趋势, 处理间差异不显著; D2处理下主茎和分蘖I的ABA含量缓慢下降, 而分蘖II的迅速上升, 且显著高于主茎和分蘖I; D3处理下分蘖I和分蘖II的ABA含量急剧上升, 且显著高于主茎。3个密度处理ABA含量均表现为分蘖II>分蘖I>主茎, 且主茎分蘖节ABA含量明显降低, 这与IAA和ZR含量变化相反。随着密度增加和蘖位升高, 使得高密度下高位分蘖具有较高ABA含量, 不利于幼穗发育, 难以成穗。

将不同密度下各茎蘖的分蘖节ABA含量进行归类分析的结果(图6)表明, 在2月26日衰亡蘖和成穗蘖间ABA含量不存在明显差异, 之后衰亡蘖分蘖节中ABA含量已经高于成穗蘖。5次测定日期的成穗蘖ABA含量最高分别为74.51、139.00、98.07、101.00和82.44  $\text{ng}\cdot\text{g}^{-1}$  (FW), 而衰亡蘖ABA

含量最低值均高于以上各对应值。测定ABA含量在分蘖占主茎的比值, 衰亡蘖的分蘖/主茎与成穗蘖的分蘖/主茎在分蘖形态衰亡之前(3月12日)没有表现明显差异, 之后衰亡蘖的分蘖/主茎持续高于成穗蘖的分蘖/主茎, 且分蘖/主茎比值在衰亡蘖和成穗蘖间差异随拔节进程推进, 比值显著提高。

#### 4 小麦‘兰考矮早八’主茎和分蘖IAA/ABA比值的变化

图7显示, IAA/ABA比值大致呈“V”字型变化, 在3月12日前后呈较低值。各密度处理IAA/ABA比值大致呈现主茎>分蘖I>分蘖II。分蘖与主茎间因种植密度而存在差异, 在拔节前期D1处理主茎和分蘖差异显著, 但在拔节中期及后期二者间保持同步变化, 且差异不显著; D2处理主茎与分蘖IAA/ABA变化相对同步, 但主茎与分蘖I间差异不显著, 而与分蘖II间差异显著; D3处理主茎和分蘖

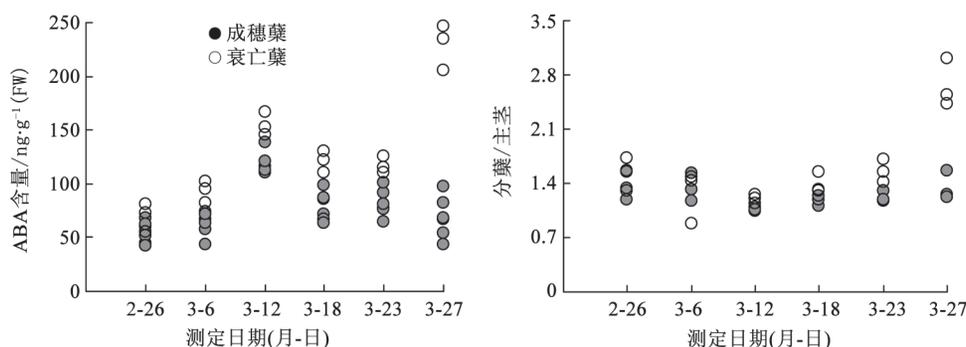


图6 成穗蘖和衰亡蘖的分蘖节ABA绝对含量及其分蘖/主茎比值的归类分析

Fig.6 The classification analysis of ABA contents in tillering node of effective and ineffective tillers and their ratios of tiller/main stem

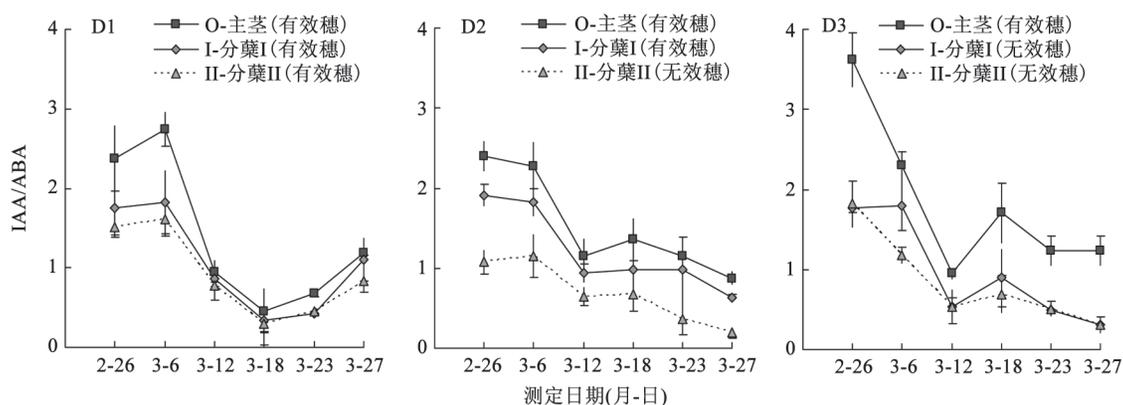


图7 不同密度下小麦分蘖节IAA/ABA比值的变化

Fig.7 Changes in IAA/ABA in tillers node of wheat with different densities

的IAA/ABA差异显著, 而分蘖I与分蘖II间差异不显著。种植密度对同一茎蘖的IAA/ABA比没有明显的调控作用, 但密度增加, 茎蘖间差异加大。

图8结果显示, 返青期(2月26日)成穗蘖IAA/ABA与衰亡蘖间差异不明显, 但从起身期(3月6日)

开始, 衰亡蘖IAA/ABA均低于成穗蘖。3月6日、12日、18日、23日和27日成穗蘖的IAA/ABA最低值分别为1.61、0.78、0.62、0.59和0.63, 而衰亡蘖的最高值均低于以上各值。在所测定日期内成穗蘖和衰亡蘖的IAA/ABA与其主茎比值差异较明显,

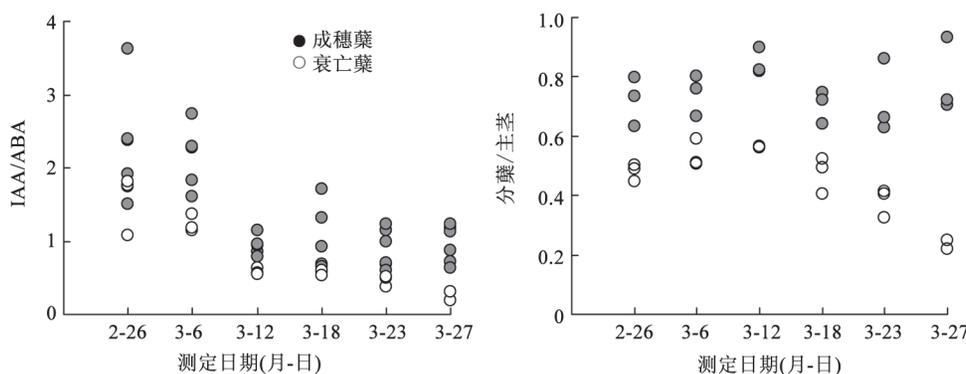


图8 成穗蘖和衰亡蘖的分蘖节中IAA/ABA值及其分蘖/主茎比例的归类分析

Fig.8 The classification analysis on IAA/ABA of tillering node in effective and ineffective tillers and their ratios of tiller/main stem

尤其从3月18日开始成穗蘖和衰亡蘖差距逐渐加大。成穗蘖/主茎比值最低值分别为0.63、0.67、0.82、0.64、0.63和0.71，而衰亡蘖/主茎最高值均低于以上各值。可见，分蘖节IAA/ABA比值与分蘖成穗间不存在明显相关性，而IAA/ABA值在分蘖与主茎差距的增大则与分蘖衰亡密切相关。

### 5 小麦‘兰考矮早八’主茎和分蘖ZR/ABA比值的变化

图9显示了分蘖节ZR/ABA整体呈波浪状变化趋势，3月12日的数值较低，之后开始回升。不同密度处理ZR/ABA比值均表现为主茎>分蘖I>分蘖II。D1密度在2月26日和3月6日分蘖I和分蘖II与主茎间差异显著，之后差异不显著，且变化具有同步性；D2处理分蘖I与主茎差异在2月26日、3月18日和3月23日表现显著，其他时期不显著，而分蘖II与主茎间在所测定日期差异均显著，且在拔节后后期(3月18日)以后差距逐渐加大；D3处理分蘖I与

分蘖II间没有显著差异，但均显著低于主茎。种植密度增加，同一茎蘖的ZR/ABA比没有明显变化规律，而分蘖与对应主茎差异增大，且随蘖位升高，茎蘖间差异更大。

在所测定时期内衰亡蘖ZR/ABA比值始终低于成穗蘖(图10)，衰亡蘖ZR/ABA最高值分别为0.19、0.10、0.08、0.13、0.11和0.04，而成穗蘖ZR/ABA最低值均高于以上各对应值。成穗蘖和衰亡蘖的IAA/ABA与其主茎比值差异较明显，成穗蘖分蘖/主茎比值最低值分别为0.61、0.71、0.85、0.74、0.71和0.68，而衰亡蘖分蘖/主茎比值最高值均低于以上各对应值。因此，较低ZR/ABA不利于分蘖生长成穗，分蘖与主茎ZR/ABA差距加大也是分蘖提前衰亡的一个重要原因。

## 讨 论

单位面积主茎穗数由基本苗决定，比较稳定，

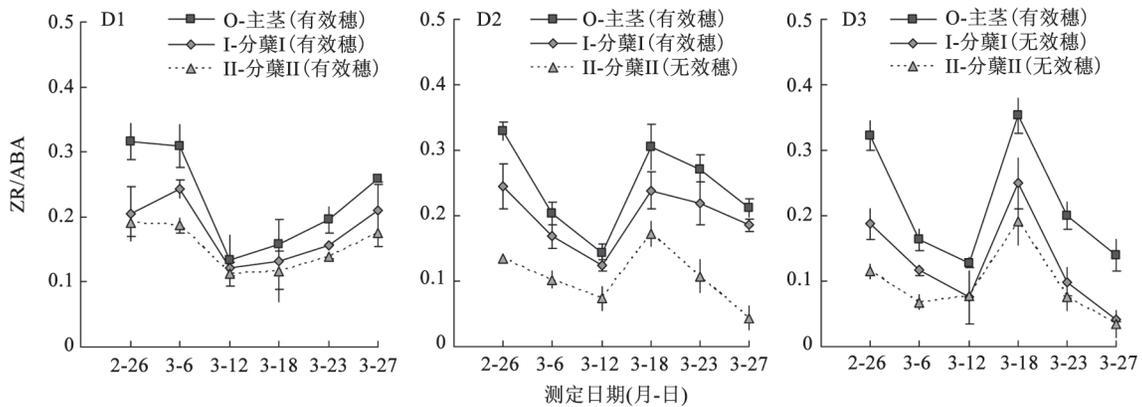


图9 不同密度下小麦分蘖节ZR/ABA比值的变化

Fig.9 Changes in ZR/ABA in tillers node of wheat with different densities

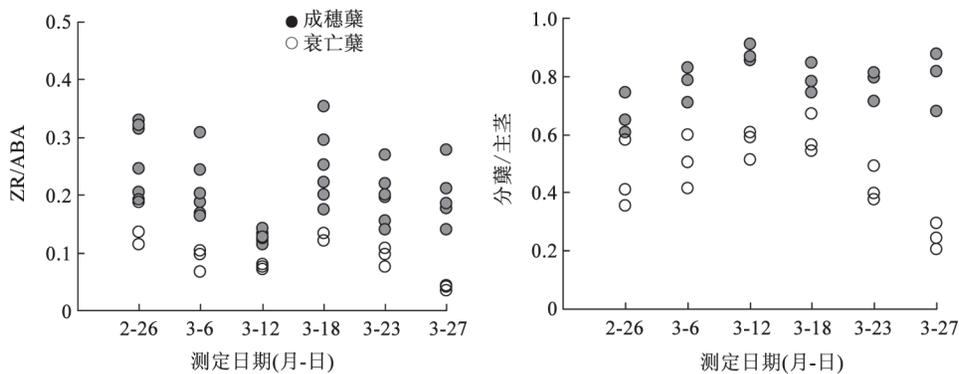


图10 成穗蘖和衰亡蘖分蘖节ZR/ABA值及其分蘖/主茎比例的归类分析

Fig.10 The classification analysis on ZR/ABA of tillering node in effective and ineffective tillers and their ratios of tiller/main stem

而分蘖成穗数因品种特性和生长条件变异较大。小麦分蘖成穗受多种因素影响, 前人从环境因子、栽培措施以及同化物竞争等一些生理原因进行了研究。杨文钰等(2005)研究指出, 分蘖节内的糖氮代谢与小麦分蘖的发生、衰亡及成穗关系密切, 小麦生育前期糖氮比值较高于有利于分蘖生长; 生育中后期糖氮比值较低, 氮代谢相对旺于糖代谢, 有利分蘖的发生。周羊梅等(2005)研究发现, 成穗分蘖同化能力强, 而向其它分蘖输出的比例小, 不成穗分蘖表现相反。McMaster等(1992)指出, 小花原基分化与氮含量有密切关系, 氮代谢则促进小花发育。因此, 分蘖衰亡与碳氮代谢及营养物质的分配不均衡有很大关系, 成穗分蘖在吸收同化物方面占优势, 衰亡分蘖因得不到足够营养物质而生长停滞。那么造成分蘖衰亡中“由内及外”形态变化和营养物质分配不均衡的深层次原因是什么呢? 随着分蘖成穗的研究深入, 已从早期形态观察、幼穗发育进程、碳氮物质代谢等指标转向内源激素方面。

Thorne和Wood (1987)及Laude等(1967)均认为, 引起分蘖衰亡的原因较少地是由于对同化物的竞争, 而更多的是由于对激素的竞争或是激素平衡的改变。Michael和Beringer (1980)的研究认为, 环境对分蘖生长及发育的影响, 主要是通过改变植物体内激素间平衡进而引发生理效应而实现的。Brenner和Cheikh (1995)也指出, 内源激素对同化物运输分配具有较大调节作用。本文结果表明, 随种植密度增加, 主茎和两分蘖ZR含量和ABA含量的差距增大, 并随蘖位升高这种差距更大, 使得高密度条件下分蘖成穗率大大降低。在拔节进程中成穗分蘖的ZR含量显著高于衰亡分蘖, ABA含量表现相反特征, 说明较高的ZR含量和较低ABA含量是决定分蘖成穗的重要功能激素。分蘖节中GAs含量和IAA含量与分蘖成穗不存在明显关系。前人研究指出, 激素平衡也是导致分蘖成穗的重要因素(马兴林和梁振兴1997; 李春喜等2000)。本试验表明, 同一密度条件下所测时期分蘖节中IAA/ABA和ZR/ABA均表现为主茎>分蘖I>分蘖II, 随种植密度增加, 以上两类激素平衡值逐渐降低, 高位 蘖较低位蘖对密度的响应更明显, 分蘖节中较低的IAA/ABA和ZR/ABA比值不利于分

蘖成穗, 这充分印证了杨文钰等(2005)试验推测, 而IAA/ZR没有表现出与分蘖成穗明显的相关性, 这与李春喜等(2000)等结果不尽一致, 可能与试验材料有关。早期研究已表明, 分蘖与主茎生长差距的加大是分蘖衰亡又一重要原因(马兴林和梁振兴1997; 朱云集等2002)。本文分析了分蘖的激素含量或激素平衡值占主茎比重(蘖/茎比)的结果显示, 分蘖节中IAA含量、ZR含量、IAA/ABA和ZR/ABA在成穗蘖占对应主茎比重与衰亡蘖间存在显著差异, 而ABA含量的蘖/茎比在拔节初期对分蘖成穗表现不敏感, 但在3月12日以后蘖/茎比与分蘖成穗关系密切。本实验室前期已分析了叶片激素代谢状况与小麦分蘖成穗间关系(徐丽娜等2010), 结果显示, 成穗蘖与衰亡蘖叶片IAA、ZR 和ABA含量出现差异的时间相对较晚, 临界期推迟至3月6日至18日, 分蘖叶片IAA含量占主茎的比例以及IAA/ABA比值可将分蘖成穗临界期提前到3月2日, 而只有分蘖叶片IAA/ABA比值占主茎的比例将分蘖成穗临界期进一步提前到2月26日。本文以分蘖节部位激素含量及平衡为研究指标, 分蘖节IAA和ZR含量以及IAA/ABA和ZR/ABA与对应主茎比例在成穗蘖与衰亡蘖间出现差异时间均提前至2月26日(二棱末期), 且成穗蘖与衰亡蘖间差距较叶片更明显, 分蘖节ZR含量和ZR/ABA也表现相同, 其原因可能为叶片主要是合成营养物质, 而分蘖节不仅直接为分蘖的幼穗发育运送营养, 更多地输送激素以调控幼穗生长。因此, 生产上要注重缩小分蘖与主茎间差距, 提高分蘖发育质量, 进而增加分蘖成穗率。

由于内源激素对作物生长发育的特殊作用, 通过外施GA和6-BA等生长调节物质对小麦生长及穗粒数和穗粒重具有积极调控效果(李春喜等2001; 史瑞青等2006)。大穗型品种‘兰考矮早八’主茎优势明显, 在决定分蘖成穗的关键时期(起身~拔节期), 生产中可以通过窄行密植等栽培调控措施以及实施外源物质调控等多种技术手段对内源激素及其平衡进行调节, 减轻主茎优势强度, 增强分蘖发育质量, 尤其降低分蘖节中ABA含量, 提高ZR含量, 维持相对较高的IAA/ABA和ZR/ABA比值, 进而调控分蘖发育成穗, 提高分蘖成穗率以获得高产。

## 参考文献

- 郭天财, 冯伟, 赵会杰, 薛国典, 王化岑, 王永华, 姚战军(2004). 两种穗型冬小麦品种旗叶光合特性及氮素调控效应的研究. 作物学报, 30(2): 115~121
- 何钟佩(1993). 农作物化学控制实验指导. 北京: 北京农业大学出版社, 60~68
- 李春喜, 尚玉磊, 姜丽娜, 刘萍, 邱宗波, 张霞(2001). 不同植物生长调节剂对小麦衰老及产量构成的调节效应. 西北植物学报, 21(5): 931~936
- 李春喜, 赵广才, 代西梅, 姜丽娜, 尚玉磊(2000). 小麦分蘖变化动态与内源激素关系的研究. 作物学报, 26(6): 963~968
- 梁振兴, 马兴林(1998). 冬小麦分蘖发生过程中内源激素作用的研究. 作物学报, 24(6): 788~792
- 马兴林, 梁振兴(1997). 冬小麦分蘖衰亡过程中内源激素作用的研究. 作物学报, 23(2): 200~207
- 史瑞青, 谢惠玲, 李鹏坤, 张慧琴(2006). 花后喷施外源物质对小麦激素含量及源库的调节效应. 河南农业大学学报, 40(2): 122~126
- 王志芬, 陈学留, 余美炎, 王同燕, 王奎波, 刘益同, 任凤山, 徐兵(1997). 不同穗型的两个冬小麦品种根系活力、光合特性及物质分配变化的比较研究. 作物学报, 23(5): 607~614
- 徐丽娜, 冯伟, 盛坤, 朱云集, 马冬云, 郭天财(2010). 不同种植密度下兰考矮早八茎蘖叶片内源激素差异及其与分蘖成穗的关系. 作物学报, 36(9): 1596~1604
- 杨文钰, 韩惠芳, 任万君, 赵莉, 樊高琼(2005). 烯效唑干拌种对小麦分蘖期间内源激素及糖氮比的影响. 作物学报, 31(6): 760~765
- 赵会杰, 任琴, 郭天财, 张秀英(2001). 大穗型小麦兰考906分蘖发育的生理特征及其调控. 麦类作物学报, 21(4): 67~71
- 周羊梅, 郭文善, 封超年, 朱新开, 葛才林, 彭永欣(2005). 小麦无效分蘖<sup>14</sup>C光合产物的运转与分配. 作物学报, 31(12): 1665~1667
- 朱云集, 郭汝礼, 郭天财, 王永华, 李翔(2002). 两种穗型冬小麦品种分蘖成穗与内源激素之间关系的研究. 作物学报, 28(6): 783~788
- Brenner ML, Cheikh N (1995). The role of hormones in photosynthate partitioning and seed filling. Davies PJ (ed). Plant Hormones. Kluwer: Kluwer Academic Publishers, 649~670
- Laude HM, Ridley JR, Suneson CA (1967). Tiller senescence and grain development in barley. Crop Sci, 7: 231~233
- McMaster GS, Morgan JA, Wilhelm WW (1992). Simulating winter wheat spike development and growth. Agricul Forest Meteorol, 60: 193~220
- Michael G, Beringer H (1980). The role of hormones in yield formation. Physiological Aspects of Crop Productivity, Proceedings of the 15th Colloquium International Potash Institute, Wageningen, 85~116
- Thorne GN, Wood DW (1987). Effects of radiation and temperature on tiller survival, grain number and grain yield in winter wheat. Ann Bot, 59: 413~426