

# 水分亏缺对小麦穗部维管束系统发育的影响\*

肖婷婷<sup>1,2</sup> 吕金印<sup>1,2\*\*</sup>

(1. 西北农林科技大学生命科学院 杨凌 712100; 2. 中国科学院水利部水土保持研究所  
黄土高原土壤侵蚀与旱地农业国家重点实验室 杨凌 712100)

**摘要** 采用盆栽试验及石蜡显微切片观察方法,研究了水分亏缺对两个基因型冬小麦生育后期穗部维管束系统解剖结构及生长发育的影响,分析了穗部显微结构与同化物滞留的关系。结果表明:在正常供水及水分亏缺下,“西农979”和“普冰143”两个小麦品种开花期靠近穗轴节片处新形成的维管束呈扇形分布,远离穗轴节片处呈椭圆形及其他形状分布。穗轴节片处新增加的维管束与原有维管束之间的细胞倍增,形成厚壁组织;随着穗的发育,原穗轴中的部分维管束与穗轴节片处新形成的维管束延伸至颖壳和小穗轴,尔后向上分支延伸至第1朵小花的外稃、浆片、内稃及后续各小花。水分亏缺下由穗基部到顶部穗轴大、小维管束数目及横截面积等维管束参数下降幅度较大,可能是同化物在非籽粒器官颖壳和穗轴中滞留的原因之一。水分亏缺下两个小麦品种穗粒重下降,非籽粒器官生物量明显增加,旱地品种“普冰143”表现更为突出。

**关键词** 小麦 小穗 维管束系统 水分亏缺 显微结构 碳同化物

中图分类号: S512.1 文献标识码: A 文章编号: 1671-3990(2010)05-0977-05

## Effect of water deficit on the development of vascular bundle system of wheat spike

XIAO Ting-Ting<sup>1,2</sup>, LU Jin-Yin<sup>1,2</sup>

(1. College of Life Sciences, Northwest A & F University, Yangling 712100, China; 2. State Key Laboratory of Soil Erosion and Dryland Farming on the Loess Plateau; Institute of Soil and Water Conservation, Chinese Academy of Sciences and Ministry of Water Resources, Yangling 712100, China)

**Abstract** A pot experiment and paraffin sections were used to determine the development and micro-structures of ear vascular bundle system of two wheat (*Triticum aestivum* L.) genotypes at the late growth stage under water deficit. The relationships between ear vascular micro-structures and carbon assimilate stagnation were also analyzed. The study shows a fan-shaped distribution of the newly formed vascular bundles near the rachis of “Pubing143” and “Xinong979” during anthesis. Away from the rachis is ellipse or other forms of distribution under normal and water-deficit conditions. The cells between the new and original vascular tissues increase to eventually form sclerenchyma. With the development of ear, some of the original and new vascular tissues spread out to the glume and rachilla. The branches afterwards spread out to the lemma, lodicule and palea of the first and subsequent flowers. The parameters of vascular bundle system (such as the number and area of large and small vascular bundles) from base to top of ear decreases under water deficit condition. This may be one of the reasons of carbon assimilate stagnation in the glume and rachis. Spike grain weight declines and non-grain organ biomass increases significantly in the two wheat genotypes under water deficit condition. This is more obvious for “Pubing143”, genotype for rainfed areas.

**Key words** Wheat, Spikelet, Vascular bundle system, Water deficit, Micro-structure, Carbon assimilate

(Received Dec. 2, 2009; accepted April 20, 2010)

在影响农作物生产力的诸多生态因子中,水分亏缺所造成的危害超过了其他一切逆境因子的总和<sup>[1-2]</sup>。我国北方干旱半干旱地区年均降水量 400~

500 mm<sup>[3]</sup>,主栽作物小麦约 2/3 的生育期处于一年中较干旱的季节,这种长期或短期的土壤水分亏缺限制了小麦生产力的发挥<sup>[4]</sup>。已有研究表明,开花后

\* 黄土高原土壤侵蚀与旱地农业国家重点实验室基金项目(10501-179)资助

\*\* 通讯作者: 吕金印(1960~),男,教授,主要从事植物水分与抗旱生理研究。E-mail: jinyinlu@163.com

肖婷婷(1985~),女,在读硕士,主要从事植物水分与抗旱生理研究。E-mail: xttfiles@126.com

收稿日期: 2009-12-02 接受日期: 2010-04-20

穗器官对籽粒产量形成具有较大贡献<sup>[5-7]</sup>, 小麦粒重与穗器官基因型相关<sup>[8]</sup>。小麦穗部维管束是光合产物、矿质元素及水分运输的通道, 维管束的数目、大小及功能直接影响这些物质的运输, 也决定了小麦的产量和品质。改变大田土壤供水状况对茎节维管束产生显著影响, 而不同基因型小麦穗部维管束差异也较大<sup>[9]</sup>。前期通过<sup>14</sup>CO<sub>2</sub>标记研究表明, 干旱条件下不同基因型小麦颖壳滞留较多的碳同化物<sup>[10]</sup>。有关小麦穗轴维管系统的结构发育已有研究<sup>[11-13]</sup>, 而对中度水分亏缺下不同基因型小麦穗部小穗维管发育及其与碳同化物转运的关系则鲜见报道。采用盆栽试验, 探讨中度水分亏缺下不同抗旱性小麦穗部维管束结构变化及其发育规律, 揭示小麦穗部输导组织与产量形成及非籽粒器官同化物滞留的关系, 可为小麦穗型选育及抗旱育种提供依据。

## 1 材料与方 法

### 1.1 供试材料

供试冬小麦(*Triticum aestivum* L.)品种为已大面积种植推广的“西农 979”和“普冰 143”, 由西北农林科技大学农学院提供。“西农 979”为水旱地兼用品种, “普冰 143”为旱地品种。

### 1.2 试验设计

盆栽试验于 2008 年 10 月至 2009 年 6 月在西北农林科技大学生命科学院防雨棚内进行。试验盆上口直径 24 cm、下口直径 18 cm、高 30 cm, 装土前在桶底放入少量石块并插入一塑料管, 用于土壤通气和生育期供水。供试土壤为土垫旱耕人为土。播种前每千克干土施尿素 3.6 g、磷肥 16.0 g、硫酸钾 2.1 g, 一次性均匀拌入, 每盆装土 7.0 kg。2008 年 10 月 12 日播种, 10 月 19 日出苗, 每个品种种 20 盆, 每盆定苗 18 株, 拔节期去除分蘖, 保留主茎。

试验采用正常供水(CK)和中度水分亏缺(Moderate drought, MD)两种水分处理, 每个处理 10 盆。土壤含水量分别保持在土壤最大毛管持水量的 70%~75%和 50%~55%, 土壤最大毛管持水量时土壤含水量为 29.2%。拔节期开始控水, 水分处理期间每天按称重法依控水标准补充灌水。

### 1.3 穗部石蜡切片

2009 年 4 月 20 日(开花期前 5 d)选取长势一致的小麦植株各 10 株, 采样, 迅速使用 FAA 固定液固定。采用常规石蜡切片法连续切片, 厚度 10 μm, 番红固绿片染, 加拿大树胶封固。镜检, 显微照相。挑选形状规则的维管束, 用测微尺测量维管束数目、维管束长、短轴长度, 维管束横截面积按近似椭圆面积计算( $S=\pi ab/4$ ,  $a$ 、 $b$  分别为维管束长、短轴直径)。

本研究依次从下到上编号, 将 1~6 小穗划为基部小穗, 7~14 小穗为中部小穗, 15 小穗以上为上部小穗。每个小穗上的小花依小穗发育方向由基部到顶部顺序编号。

### 1.4 生物量测定和数据处理

对植株收获后, 室内考种确定穗部各组分生物量, 每处理 3 个重复, 每个重复 1 盆。试验数据采用 SAS8.1 统计分析软件进行方差分析和差异显著性检验。

## 2 结果与分析

### 2.1 中度水分亏缺对小麦穗部各组分生物量的影响

干旱缺水影响小麦光合及干物质生产。图 1 表明, 中度水分亏缺下两个小麦品种穗粒重下降, “西农 979”和“普冰 143”穗粒重分别比正常供水减少 13.74%和 12.10%; 而穗部非籽粒器官颖壳、内外稃和芒及穗轴的生物量, “西农 979”分别增加 10.37%、15.77%、5.15%, “普冰 143”分别增加 36.94%、13.29%、36.36%, 旱地品种“普冰 143”增加幅度较大。表明中度水分亏缺下, 小麦穗部非籽粒器官滞留大量的碳同化物, 从而影响了向籽粒的调运。

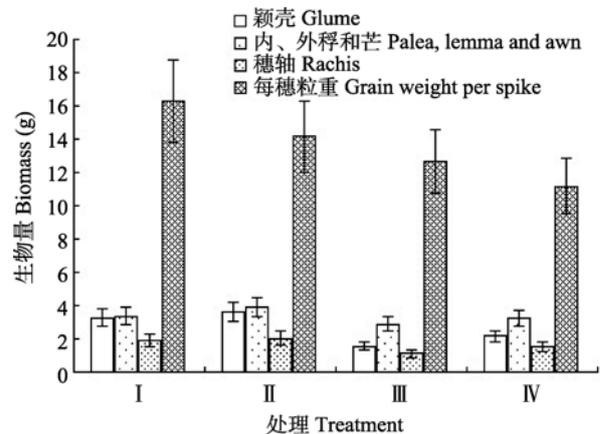


图 1 两种水分条件对不同品种小麦穗部各组成成分生物量的影响

Fig. 1 Effects of water deficit on biomass of ear compositions of different wheat genotypes  
I: 西农 979-CK Xinong 979-CK; II: 西农 979-MD Xinong 979-MD;  
III: 普冰 143-CK Pubing 143-CK; IV: 普冰 143-MD Pubing 143-MD.

### 2.2 小麦穗部各部分维管束联络关系

正常供水和中度水分亏缺下, 靠近穗轴节片处, 形成分支的一侧细胞逐渐转为原基, 原基内侧再分化发育成维管束, 此部分维管束呈扇形分布(图 2a), 维管束继续延伸, 在上端呈椭圆形及其他形状分布。新形成的维管束与原有维管束之间的细胞倍增, 形成厚壁组织, 外层为薄壁组织(图 2b)。在穗轴节片处(小穗轴和穗轴的连接处), 大部分原穗轴中的维

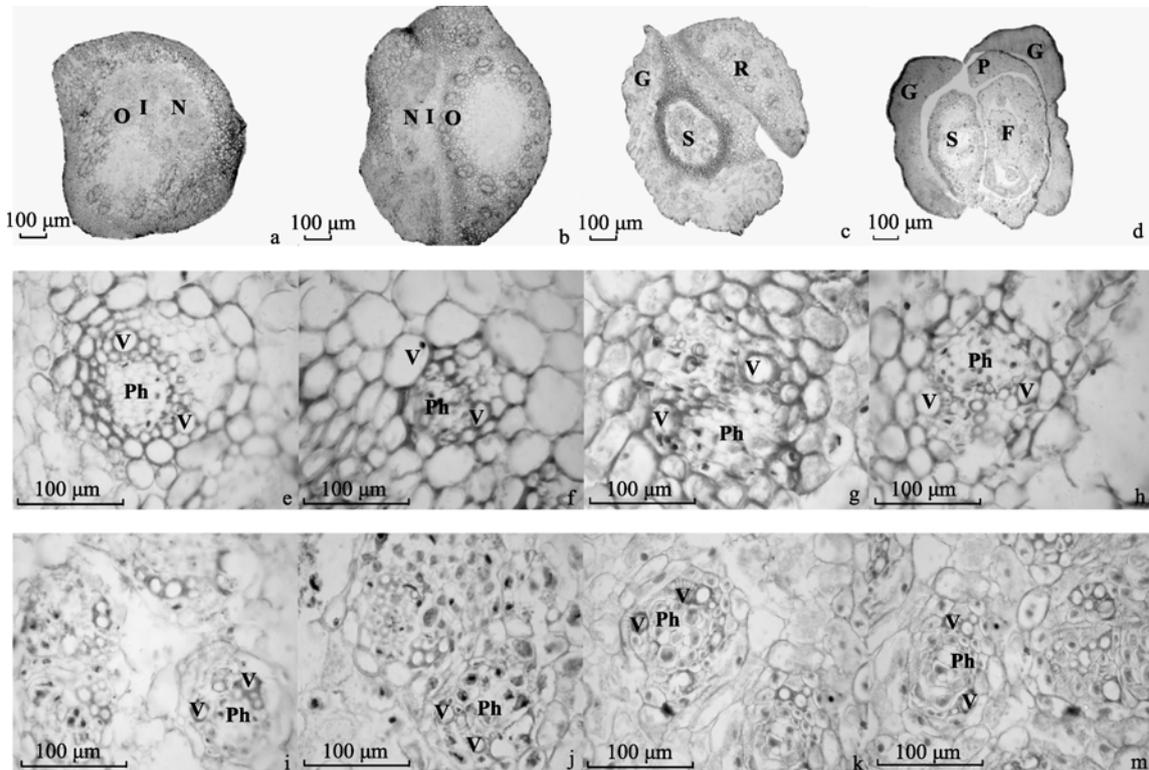


图 2 两种水分条件下不同品种小麦穗部维管束系统发育

Fig. 2 Development of vascular bundle in spike of different wheat genotypes under different water conditions

N: 新形成的维管束; O: 原穗轴维管束; I: 新形成的维管束和原穗轴维管束间的细胞; G: 颖壳; R: 穗轴; S: 小穗轴; P: 外稃; F: 第 1 朵小花; Ph: 韧皮部; V: 导管。a, b, c 为穗轴节片结构, d 为小穗结构, e 为“普冰 143”穗轴维管束(CK), f 为“普冰 143”穗轴维管束(MD), g 为“西农 979”穗轴维管束(CK), h 为“西农 979”穗轴维管束(MD), i 为“普冰 143”小穗轴维管束(CK), j 为“普冰 143”小穗轴维管束(MD), k 为“西农 979”小穗轴维管束(CK), m 为“西农 979”小穗轴维管束(MD)。N: New formed vascular bundle; O: Original rachis vascular bundle; I: Cells between new formed vascular bundle and original rachis vascular bundle; G: Glume; R: Rachis; S: Rachilla; P: Lemma; F: The first floret; Ph: Phloem; V: Vessel. a, b, c: Structures of rachis; d: Structures of spikelet; e: Vascular bundle of rachis in “Pubing143” (CK); f: Vascular bundle of rachis in “Pubing143” (MD); g: Vascular bundle of rachis in “Xinong979” (CK); h: Vascular bundle of rachis in “Xinong979” (MD); i: Vascular bundle of spikelet in “Pubing143” (CK); j: Vascular bundle of spikelet in “Pubing143”(MD); k: Vascular bundle of spikelet in “Xinong979” (CK); m: Vascular bundle of spikelet in “Xinong979” (MD).

管束向上位节片分支延伸, 增加的和原穗轴中的少量维管束则向本位小穗轴分支延伸。

小穗轴内的大量维管束合并成一长圆形环, 其长轴方向与穗轴维管束的长轴方向平行(图 2c)。而图 2d 显示, 沿小穗轴基部向顶部, 一部分维管束向第 1 朵小花分支延伸, 进入外稃、浆片、内稃。另一部分维管束合并向上延伸, 其中一分支形成第 2 朵小花, 剩余维管束向上分支延伸, 进入第 3 朵小花及以后各小花。在正常和中度水分亏缺处理下, “普冰 143”和“西农 979”的穗部联络关系无差异。

### 2.3 水分亏缺对不同基因型小麦穗轴维管束结构的影响

对于品种“西农 979”, 在中度水分亏缺条件下, 其上部小穗的大维管束数降幅较大, 为 20.22%, 与之相比, 中部与基部小穗的大维管束数降幅较小, 分别为 2.63%、5.82%; 中度水分亏缺条件下, 该品种各部位小穗的小维管束降幅分别为 7.81%、5.56%、8.02%, 差异不大。与对照相比, 中度水分亏缺条件下, “普冰 143”上部小穗的大、小维管束数

都有较大变化, 分别下降 9.72%和 13.21%; 基部小穗的大维管束数与中部小穗的小维管束数在中度水分亏缺下均呈现较小的降幅, 分别为 4.40%、3.53%(表 1)。在相同处理条件下, “西农 979”上部小穗小维管束数的降幅小于“普冰 143”, 而两品种中部与基部降幅差异不大。

表 2 显示, 穗部大导管直径沿穗轴由下至上依次减小。正常供水和中度水分亏缺下, 小穗中下部大导管直径变化均不明显, 减小量为 0.5~2.4  $\mu\text{m}$ , 而中上部减小量为 6.9~8.0  $\mu\text{m}$ , 差异显著( $P < 0.05$ )。与正常供水相比, 中度水分亏缺下两品种小穗大导管直径减小, 且“西农 979”的减小幅度大于“普冰 143”。

抗旱性不同的两种小麦均是穗轴基部韧皮部面积最大, 中部次之, 上部最小, 基部与上部间差异显著(表 3)。维管束面积也随着穗轴节片位的上升呈现递减趋势(表 4)。水分亏缺下, “西农 979”和“普冰 143”穗轴维管束面积和韧皮部面积减小, 两个品种间的差异不显著(图 2 e~h)。

表 1 两种水分条件对小麦穗轴维管束数目的影响

Tab. 1 Effect of water deficit on number of vascular bundle in rachis of different wheat genotypes

小穗部位 Spikelet location	西农 979 Xinong 979						普冰 143 Pubing 143					
	大维管束数			小维管束数			大维管束数			小维管束数		
	Number of large vascular bundle			Number of small vascular bundle			Number of large vascular bundle			Number of small vascular bundle		
	CK	MD	DE (%)									
上部 Upper	8.9±0.4c	7.1±0.2c	20.22	6.4±0.4c	5.9±0.4c	7.81	7.2±0.3c	6.5±0.2c	9.72	5.3±0.5c	4.6±0.4c	13.21
中部 Middle	15.2±0.3b	14.8±0.2b	2.63	9.0±0.4b	8.5±0.4b	5.56	14.7±0.3b	13.2±0.2b	10.20	8.5±0.4b	8.2±0.3b	3.53
基部 Basal	18.9±0.2a	17.8±0.2a	5.82	16.2±0.4a	14.9±0.3a	8.02	18.2±0.2a	17.4±0.3a	4.40	15.9±0.2a	14.5±0.3a	8.81

同列数据后不同小写字母表示 0.05 水平差异显著 Values in one column followed by different small letters are significantly different at 0.05 probability level. DE: 下降幅度 Decreasing extent. n=30. 下同 The same below.

表 2 两种水分条件对小麦穗轴维管束大导管直径的影响

Tab. 2 Effect of water deficit on diameter of vessel of vascular bundle in rachis of different wheat genotypes  $\mu\text{m}$

小穗部位 Spikelet location	西农 979 Xinong 979				普冰 143 Pubing 143			
	CK		MD		CK		MD	
上部 Upper	17.2±1.8abA		14.5±3.1bB		15.2±2.0bA		13.4±2.8bB	
中部 Middle	25.2±2.8aA		21.4±2.5aB		22.4±3.1aA		20.1±3.4aB	
基部 Basal	25.7±4.2aA		23.8±4.1aB		23.9±4.0aA		21.7±4.2aB	

同行数据后不同大写字母表示 0.05 水平差异显著 Values in one row followed by different capital letters are significantly different at 0.05 probability level. 下同 The same below.

表 3 两种水分条件对小麦穗轴维管束面积的影响

Tab. 3 Effect of water deficit on area of vascular bundle in rachis of different wheat genotypes  $\mu\text{m}^2$

小穗部位 Spikelet location	西农 979 Xinong 979				普冰 143 Pubing 143			
	CK		MD		CK		MD	
上部 Upper	10 976.4±70.2bA		8 970.5±78.6bB		8 925.9±64.5bA		7 934.5±64.9bB	
中部 Middle	12 021.8±89.8aA		10 945.4±81.2aB		10 989.7±87.3aA		9 896.4±72.4aB	
基部 Basal	12 789.5±104.5aA		11 984.9±112.7aB		11 974.3±98.8aA		10 987.6±82.5aB	

表 4 两种水分条件对小麦穗轴韧皮部面积的影响

Tab. 4 Effect of water deficit on area of phloem in rachis of different wheat genotypes  $\mu\text{m}^2$

小穗部位 Spikelet location	西农 979 Xinong 979				普冰 143 Pubing 143			
	CK		MD		CK		MD	
上部 Upper	1 842.6±112.5bA		1 659.3±49.6bB		1 774.5±124.7bA		1 543.8±48.2bB	
中部 Middle	2 411.7±198.8aA		2 287.7±40.6aB		2 310.2±154.1aA		2 100.4±39.4aB	
基部 Basal	2 536.9±145.2aA		2 412.5±50.8aB		2 433.3±132.4aA		2 318.6±46.8aB	

2.4 中度水分亏缺对不同抗旱性小麦小穗轴维管束结构的影响

观测小麦穗轴基部到顶部发现, 中部小穗穗轴节片由穗轴向小穗延伸的同时, 新形成的维管束和原维管束向小穗分化延伸, 总数目受水分处理影响不大, 但因品种不同而存在显著差异(表 5)。

水分亏缺不但影响穗轴的发育, 也限制小穗发

育。本试验中度水分亏缺下, “普冰 143” 和“西农 979” 中部小穗的大导管直径(表 2)和通向前 3 朵小花的维管束面积减小(表 6)。两种水分处理下, “西农 979” 的各参数大于“普冰 143”, 可能是品种间产量差异的解剖结构表现。正常供水下, 小穗轴维管束面积较大, 数目较多; 中度水分亏缺下, 相对于穗轴, 小穗轴维管束发育不规则, 某些维管束发育不全(图 2 e~m)。

表 5 两种水分条件对小麦中部小穗分化维管束数目的影响

Tab. 5 Effect of water deficit on number of vascular bundle extending from rachis to middle spikelet of different wheat genotypes

	西农 979 Xinong 979				普冰 143 Pubing 143			
	CK		MD		CK		MD	
穗轴节片部位 Rachis section	15.2±0.2aA		15.1±0.3aA		14.5±0.4aB		14.3±0.3aB	
延伸向第 2 朵小花 Extending to the second flower	8.4±0.2bA		8.3±0.2bA		7.3±0.3bB		7.1±0.1bB	
延伸向第 3 朵小花 Extending to the third flower	6.0±0.3cA		5.9±0.4cA		5.0±0.3cB		5.1±0.2cB	

表 6 两种水分条件对小麦中部小穗通向前 3 朵小花的维管束面积的影响

Tab. 6 Effect of water deficit on area of vascular bundle extending to the first three florets from middle spikelet of different wheat genotypes  $\mu\text{m}^2$

	西农 979 Xinong 979				普冰 143 Pubing 143			
	CK		MD		CK		MD	
第 1 朵小花 First flower	10 822.2±77.4A		9 544.3±70.6B		10 232.8±82.8A		9 048.5±79.6B	
第 2 朵小花 Second flower	10 732.1±86.9A		9 436.7±72.4B		10 087.5±89.7A		9 030.8±84.5B	
第 3 朵小花 Third flower	10 321.5±102.1A		9 378.9±94.5B		9 878.9±104.6A		8 976.9±98.9B	

### 3 讨论

小麦穗部作为茎叶以外的光合器官, 具有较强的光合功能。吕金印等<sup>[10]</sup>研究表明, 干旱处理下不同基因型春小麦光合同化物分配在颖壳的量约占总量的 20%~45%。本研究表明, 水分亏缺下抗旱性不同的两种小麦穗部非籽粒器官的生物量均比正常供水增加。而旱地品种“普冰 143”颖壳和穗轴生物量增加尤为显著, 表明水分亏缺下大量同化物在颖壳、穗轴等非籽粒器官中滞留, 影响了碳同化物向籽粒的调运。这与之前利用  $^{14}\text{CO}_2$  光合标记研究结果一致<sup>[10]</sup>。

穗轴维管束作为茎叶器官向籽粒中运输光合同化物的重要通道, 其大小、数目直接影响籽粒产量及其构成。目前研究表明, 小麦穗部各小穗籽粒发育不均衡性与进入其中的维管束分布的差异性密切相关<sup>[13]</sup>。Natrova 等<sup>[14]</sup>研究发现, 在同化速率和库能力较好的条件下, 穗颈维管束大小、数目和韧皮部的面积限制了小麦产量。本研究从拔节期对不同抗旱性小麦进行中度水分亏缺处理, 观测花前“西农 979”和“普冰 143”两个不同抗旱性品种穗轴维管束的发育。研究表明, 正常及水分亏缺处理下, 随着穗轴节片位的上升, 穗轴维管束数目由基部至顶部, 穗轴大、小维管束数目、大导管直径和韧皮部面积均呈递减趋势, 顶部和基部存在显著差异。这与前人的研究结果一致<sup>[13-15]</sup>。中度水分亏缺下, “普冰 143”穗部非籽粒器官积累的同化物比正常水分条件下多, 与其穗部维管结构各参数值减小相关。相对于旱地品种“普冰 143”, 水旱兼用型品种“西农 979”穗部维管结构各维管参数值较大, 中度水分亏缺下, 穗部非籽粒器官生物量增加幅度较小, 同化物滞留率相对较少, 表明穗部维管系统对光合同化物的运输更为畅通。

水分亏缺影响小麦穗部维管组织的发育, 限制了同化物向籽粒的运输, 最终导致小麦产量降低。但对同一小穗中第 1、2、3 及后续小花的维管束发育差异和走向还存在争议<sup>[11,16]</sup>, 因此, 同化物通过维管束系统如何向各花的输送问题还需进一步探讨。本研究仅采用一种水分亏缺处理, 对不同品种耐旱性差异及产量差异的研究, 还需增设水分处理的梯度。

### 4 结论

小麦穗轴大、小维管束数目、韧皮部面积及导管直径沿穗轴由下到上均呈递减趋势, 穗顶部和基

部差异显著。中度水分亏缺下, 穗轴维管结构参数降幅较大。中部小穗大导管直径及通向前 3 朵小花的维管束面积受水分处理影响较大。水分亏缺下不同基因型小麦穗粒重下降, 非籽粒器官颖壳和穗轴生物量明显增加, 大量碳同化物滞留, 影响了向籽粒的调运。这可能与穗轴及小穗轴维管束面积及数目等参数值减小有关, 尤其是旱地品种“普冰 143”表现更为突出。

### 参考文献

- [1] Kumar A, Tripathi R P. Relation of leaf water potential, diffusive resistance, transpiration rate and canopy temperature in bread wheat[J]. *Indian J of Agricultural Sciences*, 1990, 60(2): 128-131
- [2] Zhao C X, He M R, Wang Z L, et al. Effects of different water availability at post-anthesis stage on grain nutrition and quality in strong-gluten winter wheat[J]. *C R Biologies*, 2009, 332: 759-764
- [3] 山仑. 干旱与半干旱地区农业研究[J]. *干旱地区农业研究*, 2007, 25(1): 1-5
- [4] 李广敏, 关军峰, 李志宏. 作物抗旱生理与节水技术研究[M]. 北京: 气象出版社, 2001: 1-9, 181-219
- [5] Abbad H, Jaafari S A, Bort J, et al. Comparative relationship of the flag leaf and the ear photosynthesis with the biomass and grain yield of durum wheat under a range of water conditions and different ecotypes[J]. *Agronomy*, 2004, 24: 19-28
- [6] 徐晓玲, 王志敏, 张俊平. 灌浆期热胁迫对小麦不同绿色器官光合性能的影响[J]. *植物学报*, 2001, 43(6): 571-577
- [7] 张永平, 王志敏, 王璞, 等. 不同水分供给对小麦叶与非叶器官叶绿体结构和功能的影响[J]. *中国农业科学*, 2003, 36(10): 1143-1149
- [8] Arora A, Singh V P. Physiological factors limiting grain growth in wheat ears cultured in sucrose solution[J]. *J Agronomy & Crop Science*, 1998, 181: 7-11
- [9] 张全国, 贾秀领, 马瑞昆. 基因型和供水对小麦维管系统发育的效应[J]. *华北农学报*, 2001, 16(4): 65-70
- [10] 吕金印, 李成龙, 张俊林, 等. 干旱对不同基因型春小麦碳同化物分配的影响[J]. *干旱地区农业研究*, 2005, 23(6): 84-87
- [11] 熊飞, 孔好, 孟秀蓉, 等. 小麦穗部和颖果维管束系统的发育解剖学研究[J]. *麦类作物学报*, 2009, 29(1): 93-99
- [12] 周竹青, 兰盛银, 王维金, 等. 小麦颖果合点细胞超微结构与籽粒灌浆的关系[J]. *中国农业科学*, 2003, 36(8): 888-892
- [13] 李金才, 魏凤珍, 丁显萍. 小麦穗轴和小穗轴维管束系统及与穗部生产力关系的研究[J]. *作物学报*, 1999, 25(3): 315-319
- [14] Natrova Z, Natr L. Limitation of kernel yield by the size of conducting tissue in winter-wheat varieties[J]. *Field Crops Research*, 1993, 31(2): 121-130
- [15] 梅方竹, 周广生. 小麦维管解剖结构与穗粒重关系的研究[J]. *华中农业大学学报*, 2001, 20(2): 107-113
- [16] Hanif M, Langer R H M. The vascular system of the spikelet in wheat[J]. *Annals of Botany*, 1972, 36: 721-734