

冬小麦 (*Triticum aestivum*) 分蘖冗余生态学意义 以及减少冗余对水分利用效率的影响

马守臣^{1,2,4}, 徐炳成¹, 李凤民^{1,*}, 黄占斌³

(1. 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, 西北农林科技大学, 杨凌 712100;

2. 河南理工大学测绘与国土信息工程学院, 河南焦作 454000; 3. 中国矿业大学化学与环境工程学院, 北京 100083;

4. 中国科学院研究生院, 北京 100039)

摘要:通过盆栽试验,以旱作冬小麦(*Triticum aestivum*)为材料,分别在拔节和抽穗期对分蘖进行人工干扰,来模拟不可预测的自然干扰,对冬小麦分蘖冗余的生态学意义以及减少这些冗余对水分利用效率影响进行研究。设置 3 个处理:从拔节期开始剪去所有小的分蘖,仅保留主茎和一个大的分蘖(A);在拔节期剪去主茎和两个大的分蘖,保留所有小的分蘖(B);在孕穗期剪去主茎和有效分蘖,保留无效分蘖(C)。没有被干扰的植物作为对照(CK)。通过花期测定叶片的叶绿素含量、叶绿素荧光参数、气孔导度和蒸腾速率等生理指标来评价植物的生理与生化活性。结果显示,在拔节期和抽穗期去除主茎和大蘖后,无效分蘖的生理活性被激活,开始执行有效分蘖的功能。到花期时,这些无效分蘖已经在生理活性上满足了补充和替代有效茎的要求。虽然株高和穗的整齐度、穗数和产量显著下降,但并没有妨碍小麦的繁衍子代,因此,正是这些由早期“无效分蘖”补充而来的有效茎,避免了小麦绝种的风险。而在拔节期去除无效分蘖后,对小麦产量没有显著影响,但提高了水分利用效率,和对照相比水分利用效率提高了 10%。因此,可以认为小麦在分蘖上存在着对水分利用不利的生长冗余,减少这些冗余有望节约用水、提高作物的水分利用效率。

关键词:冬小麦;分蘖;生长冗余;水分利用效率

文章编号:1000-0933(2008)01-0321-06 中图分类号:Q145, Q945, Q948, S512 文献标识码:A

Ecological significance of redundancy in tillers of winter wheat (*Triticum aestivum*) and effect of reducing redundancy on water use efficiency

MA Shou-Chen^{1,2,4}, XU Bing-Cheng¹, LI Feng-Min^{1,*}, HUANG Zhan-Bin³

1 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; Northwest A & F University, Yangling 712100, China

2. School of Surveying and Land Information Engineering, Henan Polytechnic University, Jiaozuo 454000, China

3 School of Chemical and Environmental Engineering, China University of Mining & Technology, Beijing 100083, China

4 Graduate School of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100039, China

Acta Ecologica Sinica, 2008, 28(1): 0321 ~ 0326.

Abstract: A pot experiment was conducted to study the ecological significance of redundancy in tillers of winter wheat and effect of reducing redundancy on water use efficiency by clipping some tillers of winter wheat and simulating environmental

基金项目:中国科学院“百人计划”择优支持资助项目(C24016200);中国科学院“西部之光”人才计划资助项目(2006YB01)

收稿日期:2006-11-05; **修订日期:**2007-04-29

作者简介:马守臣(1972~),男,河南辉县市人,博士生,主要从事农业生态环境和节水研究. E-mail: mashouchen@126.com

* 通讯作者 Corresponding author; E-mail: fmli@lzu.edu.cn

Foundation item: The project was financially supported by “Hundred-Talent-Person Program” (No. C24016200) and “Talent Training Project in West China” Program of Chinese Academy of Sciences (No. 2006YB01)

Received date: 2006-11-05; **Accepted date:** 2007-04-29

Biography: MA Shou-Chen, Ph. D. candidate, mainly engaging in farmland ecological environment and water saving. E-mail: mashouchen@126.com

disturbance at two growing stages (jointing stage and heading stage). Plants were subjected to three treatments: (A) the main stem and the biggest tiller were retained, clipping all other tillers at jointing stage; (B) all small tillers were retained, clipping main stem and two bigger tillers at jointing stage; (C) all barren tillers were retained, clipping main stem and fertile tillers at heading stage. The undisturbed plants were considered the controls (CK). At flowering stage, the chlorophyll content, chlorophyll fluorescence parameters, stomatal conductance and transpiration rates were measured to evaluate the physiological and biochemical activity of winter wheat. The results showed physiological and biochemical activity of barren tillers could restore to the level of fertile shoots after clipping the main stem and big tillers. It is clear that barren tillers can afford to supplement and substitute for fertile shoot in physiological and biochemical activity at flowering stage. At maturity, although the uniform degree of plant height and spike weight, spike number and grain yield decreased significantly, which had no influence on propagation of the next generation. Therefore, tillers redundancy ensured that the disturbed plant can propagate and decrease the risk of plant extinction. After clipping barren tillers, the yield was unaffected, but water use efficiency for grain yield increased by about 10% compared to the control. It is shown that tiller redundancy is unfavorable to water use efficiency while reducing redundancy by taken some suitable agricultural measures is helpful to improve water use efficiency of crop.

Key Words: winter wheat (*Triticum aestivum*); tiller; growth redundancy; water use efficiency

冗余 (Redundancy) 的概念最初来源于自动控制系统可靠性理论。在生态学中,冗余则是指生命系统中两种或两种以上的元件或组分具有执行同一功能的能力。特别是指那些平时处于非工作状态或半工作状态的组分,当系统受到干扰时,它们在正常工作元件失效的情况下“填补空缺”,替代执行失效元件的功能使系统保持稳定^[1]。生态系统中存在着不同形式的冗余,如群落中的层次冗余、物种冗余,或个体的生长冗余和基因冗余。盛承发^[2]在解释作物超补偿作用原因时提出了生长冗余概念,认为作物在株高、叶面积、分枝(或分蘖)数、繁殖器官数量、生育期长度及生物产量对经济产量的比值等方面存在大量冗余,对农业生产不利,减少这些冗余可以获得高产。并指出生长冗余是生物适应波动环境的一种生态对策,是一种增大其稳定性的保险对策,生长冗余的存在是生物为了避免绝种的风险。因此,从生态学角度来说,生长冗余的产生是生物适应自然环境长期进化的结果,都不能称其为冗余。冗余是以人类利益为参照系的,由于这部分生命实体的存在,影响了人类所要求的生物产出,因而构成了冗余。但从生物体自身利益来说,生命体是最节约的,不存在能量与物质的浪费,遵循生命体的节约原则,生物本身具有这种生长冗余是适应波动环境的一种策略^[3,4]。

有关作物生长冗余产生的生态学机制,张大勇等^[5~7]从进化生态学角度进行了分析,认为生长冗余是生物群体中个体间相互竞争选择的结果。张荣等^[8]曾对半干旱区春小麦根系冗余进行了研究,但实际上地上部分是更容易产生冗余的部位。禾本科粮食作物分蘖普遍过多,其中很大一部分成为无效分蘖,如麦类作物种群在生长过程中会形成高达 50%~70% 的无效分蘖^[9]。分蘖的发生是麦类作物中一个有利于提高个体竞争力的性状或生活史策略:竞争环境下较早、较多地产生分蘖有利于在较快增加自身光合面积的同时妨碍相邻个体的生长;随着生育进程,种内竞争加剧并发生密度制约的死亡,部分分蘖可以作为“源”向主茎提供和转移部分光合产物以强化主茎的优势地位^[10]。但是有利于个体竞争力的生长策略往往造成生长冗余而与群体利益相背离^[7]。生长冗余作为一种生命实体,它的存在是有代价的,首先是建成这些冗余部分要消耗物质、能量和环境资源,其次维持这些冗余生物量的基本生物代谢过程也要大量消耗着有限的环境资源。特别是在资源利用受限制情况下,这部分实体在数量上或大小上的冗余,将会对农业生产不利。因此,小麦中大量的无效分蘖的存在,就构成了对人类利用目的而言的生长冗余。

本研究通过盆栽试验,分别在拔节和抽穗期对分蘖进行人工干扰,在对分蘖冗余存在的生态学意义作进一步探讨的同时,检验减少这些冗余是否有助于提高作物的水分利用效率。

1 材料与方法

1.1 试验材料 and 设计

试验于 2005 年 10 月~2006 年 6 月,在中国科学院水土保持研究所防雨棚下进行,试验品种为长武 135,盆直径 28cm,高 30cm,供试土壤为耕层土,取自于杨凌附近农田。将土壤风干碾碎并过筛,每盆装土 10.0kg,播种前每 kg 干土施 N(尿素) 0.36g,施 P 0.68g,一次性均匀拌入盆土中。2005 年 10 月 19 日播种,出苗后于三叶期每盆留基本苗 12 株。设置 4 个处理 A:从拔节期开始剪去所有小的分蘖,仅保留主茎和一个大的分蘖(一级分蘖);B:剪去主茎和两个大的分蘖(一级分蘖),保留所有小的分蘖(二级分蘖及所有春季分蘖);C:在孕穗期剪去主茎和有效分蘖(已经成穗的分蘖),保留无效分蘖(没有成穗的分蘖)。没有被干扰的植物为 CK。所有处理在实验过程中,土壤水分均保持在田间持水量的 80%。每天采用称重法控制土壤水分含量,并记录当天的耗水量。

1.2 采样和测定

叶绿素含量测定和叶绿素荧光动力学参数测定 当对照小麦至花期时,于 9:00~11:00 采用日本产 SPAD-2502 型叶绿素计测定各处理旗叶的 SPAD 值。每盆随机选取 4 株小麦,每处理共 12 次重复(3 盆×4)。测定完叶绿素后立即用德国 Walz 公司生产的 Imaging-PAM 全叶片荧光分析仪,分别测定各处理小麦旗叶叶绿素荧光参数 ETR、 Φ PS II、 qP 和 qN 值。 Φ PS II(实际光化量子产量)值反映 PS II 反应中心在有部分关闭情况下的实际原初光能捕获效率;ETR 是表观光合电子传递速率;光化学淬灭系数(qP),反映的是 PS II 天线色素吸收的光能用于光化学电子传递的份额以及 PS II 反应中心的开放程度;非光化学淬灭(qN)反映的是 PS II 天线色素吸收的光能不能用于光合电子传递而以热的形式耗散掉的光能部分。

气孔导度和蒸腾速率 分别于拔节期和花期 9:00~11:0 使用 PMR-5 稳态气孔计测定各处理小麦的气孔导度、蒸腾速率。每盆随机选取 4 株小麦,每处理共 12 次重复(3 盆×4)。

株高、叶面积及其产量相关性状的测定 分别在拔节期和花期测定各处理的叶面积。叶面积根据以下公式计算:叶面积=叶长×叶宽×0.83。在成熟期统计各处理个体数、测量株高及其产量相关性状。并计算株高和穗重的整齐度(1/CV)。

2 结果与分析

2.1 光合特性

花期时各处理和对照有效茎叶绿素含量差异不显著,而对照小麦的无效茎的叶绿含量极显著小于有效茎,并且也显著小于其它处理的有效茎(表 1)。各处理和对照有效茎叶绿素荧光参数 Φ PS II、ETR 和 qP 差异不显著,但都显著高于对照的无效茎的值。各处理和对照有效茎的 qN 值差异也不显著,但都低于对照的无效茎的值(表 1)。从叶绿素荧光参数反映叶片光合特性来看,花期时对照小麦有效茎的光合特性优于无效茎,A、B、C 处理有效茎和对照小麦有效茎的光合特性没有显著差异,但要显著优于对照的无效茎。由于 B 和 C 两处理的有效茎是在切除有效分蘖后,由早期的“无效分蘖”补充和替代而来,因此,以上参数说明当剪去主茎和有效分蘖后,到花期时早期“无效分蘖”已经能够从生理特性上满足替代主茎和有效分蘖要求。

表 1 花期时各处理相对叶绿素含量和叶片叶绿素荧光参数的比较

Table 1 Chlorophyll content and chlorophyll fluorescence parameters of different treatments at flowering stage

项目 Items	对照 CK		A (有效茎 Fertile shoots)	B (有效茎 Fertile shoots)	C (有效茎 Fertile shoots)
	有效茎 Fertile shoots	无效茎 Barren shoots			
叶绿素 Chlorophyll content	52a	32.36b	54.65a	51.56a	49.13a
Φ PS II	0.45a	0.31b	0.48a	0.44a	0.42a
ETR	38.3a	26.41b	39.1a	37.8a	35a
qP	0.64a	0.49b	0.66a	0.65a	0.60a
qN	0.50b	0.62a	0.49b	0.54b	0.52b

同一行中不同的字母表示在 $p=0.05$ 水平上差异显著 Different letters in the same row imply that there is a significant difference at $p=0.05$

2.2 气孔导度、蒸腾和叶面积

拔节期时,叶片的气孔导度和蒸腾速率在有效茎和无效茎间没有显著的差异。花期时,A、B 处理有效茎的气孔导度和蒸腾速率与对照小麦有效茎差异不显著。而对照小麦有效茎的气孔导度和蒸腾速率显著大于无效茎。B 和 C 处理中由早期“无效分蘖”补充而来的有效茎的气孔导度和蒸腾速率也均显著大于对照的无效茎(表 2)。从拔节期的对照小麦的有效茎和无效茎的叶面积和蒸腾速率的对比来看,无效茎也在大量地消耗着水分。因此,去除这些无效茎将减少土壤水分的消耗。

表 2 不同生育期各处理的叶面积、气孔导度和蒸腾速率

Table 2 Leaf area, stomatal conductance(G_s) and transpiration (Tr) of different treatments at different stages

时期 Growth stage	处理 * Treatments	气孔导度 G_s ($\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	蒸腾速率 Tr ($\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	叶面积 Leaf area ($\text{cm}^{-2} \cdot \text{pot}^{-1}$)
拔节期 Jointing stage	CK 有效茎 Fertile shoots	98a	0.78a	707.04b
	无效茎 Barren shoots	95a	0.76a	784.88a
花期 Flowering stage	CK 有效茎 Fertile shoots	135Aa	1.87a	1300.85Aa
	无效茎 Barren shoots	45Bc	0.29c	360.05Cc
	A 有效茎 Fertile shoots	137Aa	1.93a	1255.47Aa
	B 有效茎 Fertile shoots	134Aa	1.88a	936.42Bb
	C 有效茎 Fertile shoots	95Ab	1.43b	—

在同一个生育期内,同一列不同的大、小写字母分别表示在 $p = 0.01$ 和 $p = 0.05$ 水平上差异显著 In the same growth stage, different uppercase and lowercase letters in the same row imply that there is a significant difference at $p = 0.01$ and $p = 0.05$;下同 the same below

2.3 株高及其穗的大小不整齐性

A 处理和对照间株高没有显著差异,B 处理的株高显著低于对照,C 处理的株高极显著低于对照。A 处理株高的整齐度最高,极显著大于其它处理,C 处理株高整齐度最低,极显著小于其它处理和对照。A 处理穗重的平均值和整齐度最高,显著大于对照和其它处理,C 处理的穗重平均值和整齐度最小,极显著低于其它处理(表 3)。对分蘖的人工干扰还影响了小麦的生育期,但干扰方式不同对生育期的影响程度也是不一样的。B 和 C 处理的干扰延长了生育期,生育期分别比对照和 A 处理推迟了 3d 和 17d。

表 3 各处理株高及其穗的整齐度(1/CV)

Table 3 Uniform degree (1/CV) of plant height and spike of different treatments

处理 Treatments	生育期(d) Growth cycle	株高 Plant height		穗重 Spike weight	
		平均值 Means (cm)	整齐度 Uniform degree	平均值 Means (cm)	整齐度 Uniform degree
CK	208	73.71Aa	23.10Bb	1.54Ab	3.45Ab
A	208	75.18Aa	45.31Aa	1.71Aa	3.85Aa
B	211	70.28Ab	8.91Cc	1.42Ab	3.22Ab
C	225	30.17Bc	5.3Dd	0.46Bc	1.81Bc

同一列不同的大、小写字母分别表示在 $p = 0.01$ 和 $p = 0.05$ 水平上差异显著 Different uppercase and lowercase letters in the same row imply that there is a significant difference at $p = 0.01$ and $p = 0.05$

2.4 籽粒产量及其水分利用效率

A 处理的穗数显著小于对照,而穗粒重高于对照,因此,最终对产量没有显著影响,但 A 处理的水分利用效率显著提高,和对照相比水分利用效率提高了 10%。这说明小麦在分蘖方面存在着对水分利用效率不利的生长冗余,减少这些冗余能节约用水、提高小麦的水分利用效率。B、C 处理的穗数和产量都极显著小于对照,但它们的产量是在早期的“无效分蘖”基础上繁殖而来的,正是这些“无效分蘖”的存在,减少小麦在干扰条件下绝种的风险,使子代得以延续。

3 讨论

盛承发^[2]认为小麦在分蘖方面的冗余同样是一种生态对策,可以减少外界环境不利变化对其繁殖的影响,其中无效分蘖在正常情况下也许对产量无甚贡献,小麦在受到遭受严重伤害等异常情况下,可减轻灾害损伤。本研究中小麦在拔节期、抽穗期去除主茎和有效分蘖后,早期的“无效分蘖”能够补充和替代有效分蘖,执行有效分蘖的功能进行繁殖,虽然产量显著下降,但它们使子代得以延续,减少了小麦在干扰条件下绝种的风险。

作物的生长冗余特性是生物在长期的进化过程中形成的适应环境波动、提高竞争能力、减小绝种风险等的生态对策,是作物长期进化和选择的结果^[2]。但是在栽培条件下,作物因为有人类的支持与保护,波动环境造成作物绝种的风险变得很小,而大量的生长冗余会过度消耗能量、资源和营养物质,因此作物固有冗余特性变成了巨大浪费和负担,不利于提高经济产量。相反,通过人工调节完全消除生长冗余也可能过度影响作物个体的生长发育规律或不确定环境因子的影响而不能获得高产。韩明春等^[11]认为在一定的栽培管理条件下,存在着一个与最高产量相对应最佳生长冗余度。在生产中,只有通过各种栽培管理措施使农作物的生长冗余度达到最佳值,才能获得高产。另外,减少冗余是否增产,要视作物生长情况。在有的情况下可以增产,在另外一种情况就不一定增产。周羊梅等^[12]研究认为,在高密度时剪除无效分蘖能使作物增产,而在低密度下则影响产量。

关于小麦无效分蘖与主茎和有效分蘖的关系。一些研究认为^[9,13],无效分蘖与主茎存在资源竞争关系,是对资源的浪费、是冗余生长。但也有学者认为,无效分蘖可以作为“源”向主茎提供和转移部分光合产物^[14,15]。郑广华认为^[16],无效分蘖的光合产物虽然有较大比例运转给有效分蘖,但因它的光合能力较弱、同化物很少,因此,对产量来说无实际意义。本研究拔节期去除无效分蘖后,对产量并没有显著的影响,但使作物早期水分消耗减少,从而提高了小麦的水分利用效率。这一点对生产实践就具有重要的指导意义,研究认为,在土壤水分一定的条件下,花前耗水过多,将导致花后土壤墒情恶化,不利于籽粒产量的增加。相反,如果有更多的水分留在花后利用,则有利于延长灌浆期,对作物生产有利^[17]。在我国北方旱作小麦种植区,因为丰雨季节不在作物生育期内,作物生长利用的水分主要为土壤剖面内所储存的上一年非生长季降水,所以土壤底墒的重要性相对较大。如果在有效分蘖终止期,采用人工措施或者化学调控减少无效分蘖的生长,从而减少无效分蘖对土壤水分的消耗,节省土壤水分以保留更多水分供后期使用,将对提高作物群体产量具有重要意义。

Reference:

- [1] Odum E P. Basic Ecology. Saunders College Publishing. Hiladelphia, 1983, 46—50.
- [2] Sheng C F. Growth tediousness as an explanation of over-compensation of crops for insect feeding. Journal of Applied Ecology, 1990, 1 (1): 26—30.
- [3] Rosenfeld J S. Functional redundancy in ecology and conservation. Oikos, 2002, 98 (1): 156—162.
- [4] Zhao F Q, Zhu B F, Ma H Y. The uninteresting growth of crop s and ecological principle of living beings. Chinese Journal of Ecology, 1996, 15 (1): 32—34.
- [5] Zhang DY, Jiang X H, Zhao S L, Duan S S. An ecological analysis of growth redundancy in root systems of crops under drought conditions. Acta Bot. Boreal-Occident Sin, 1995, 15 (5): 110—114.
- [6] Zhang D Y, Jiang X H. Further thoughts on growth redundancy. Acta Prataculturae Sinica, 1995, 4(3): 17—22.
- [7] Zhang D Y, Sun G J, Jiang X H. Donald's ideotype and growth redundancy: a game theoretical analysis. Field Crop Res., 1999, 61: 179—187.
- [8] Zhang R, Zhang D Y. A comparative study on root redundancy in spring wheat varieties released in different years in semi-arid area. Acta

表 4 籽粒产量及其水分利用效率

Table 4 Grain yield and water use efficiency (WUE)

项目 Items	CK	A	B	C
穗数 Spike number	26.3 Aa	24 Ab	18.67 Bc	6.2 Cd
穗粒重 (g) Grain weight	1.18 Ab	1.26 Aa	1.20 Aab	0.16 Bc
产量 (g·pot ⁻¹) Yield	31.30 Aa	30.24 Aa	22.32 Bb	0.99 Cc
水分利用效率 WUE (g·kg ⁻¹)	1.50b	1.65a	1.37c	—

同一行不同的大、小写字母分别表示在 $p = 0.01$ 和 $p = 0.05$ 水平上差异显著 Different uppercase and lowercase letters in the same row imply that there is a significant difference at $p = 0.01$ and $p = 0.05$

Phytoecologica Sinica, 2000, 24(3): 298—303.

- [9] Kirby E J M, Jones H G. The relations between the main shoot and tillers in barley plants. *Journal of Agriculture Science*, 1977, 88: 381—389.
- [10] Pan X Y, Wang Y F, Wang G X, *et al.* Relationship between growth redundancy and size inequality in spring wheat populations mulched with clear plastic film. *Acta Phytoecologica Sinica*, 2002, 26(2): 177—184.
- [11] Han M C, Wu J J, Wang F. Redundancy theory and its application in agro-ecosystem management. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2005, 16(2): 375—378.
- [12] Zhou Y M, Guo W S, Feng C N, *et al.* Transportation and distribution of ^{14}C photosynthate produced in ineffective tillers of wheat. *Acta Agronomica Sinica*, 2005, 31(12): 1665—1667.
- [13] Alaoui A C E, Simmons S R, Crookston R K. Effects of tiller removal on spring barley. *Crop Science*, 1988, 28: 305—307.
- [14] Lauer J G & Simmons S R. Photo-assimilate partitioning by tillers and individual tiller leaves in field-grown spring barley. *Crop Science*, 1988, 28: 279—282.
- [15] Li Y G, Yu Z W, Jiang D, Yu S L. Study on the distribution of ^{14}C -assimilates among different tillers of super high-yielding winter wheat at the jointing stage and characteristics of effective spike formation of the tiller. *Acta Agronomica Sinica*, 2001, 27(4): 517—521.
- [16] Zheng G H. *Cultural Physiology of Crop*. Jinan: Shangdong Science and Technology Press. 1980.
- [17] Li F M, Liu X L, Li S Q. Effects of early soil water distribution on the dry matter partition between roots and shoots of winter wheat. *Agriculture Water Management*, 2001, 49: 163—171.

参考文献:

- [2] 盛承发. 生长的冗余-作物对虫害超越补偿作用的一种解释. *应用生态学报*, 1990, 1(1): 26~30.
- [4] 赵发清, 朱必凤, 马海燕. 作物的生长冗余和生命体的节约原则. *生态学杂志*, 1996, 15(1): 32~34.
- [5] 张大勇, 姜新华, 赵松龄, 段舜山. 半干旱区作物根系冗余的生态学分析. *西北植物学报*, 1995, 15(5): 110~114.
- [6] 张大勇, 姜新华, 赵松龄. 再论生长的冗余. *草业学报*, 1995, 4(3): 17~22.
- [8] 张荣, 张大勇. 半干旱区春小麦不同年代品种根系生长冗余的比较实验研究. *植物生态学报*, 2000, 24(3): 298~303.
- [10] 潘晓云, 王永芳, 王根轩, 等. 覆膜栽培下春小麦种群的生长冗余与个体大小不整齐性的关系. *植物生态学报*, 2002, 26(2): 177~184.
- [11] 韩明春, 吴建军, 王芬. 冗余理论及其在农业生态系统管理中的应用. *应用生态学报*, 2005, 16(2): 375~378.
- [12] 周羊梅, 郭文善, 封超年, 等. 小麦无效分蘖 ^{14}C 光合产物的运转与分配. *作物学报*, 2005, 31(12): 1665~1667.
- [15] 李永庚, 于振文, 姜东, 余松烈. 超高产冬小麦拔节期分蘖间 ^{14}C 同化物分配及分蘖成穗特性的研究. *作物学报*, 2001, 27(4): 517~521.
- [16] 郑广华. *作物栽培生理*. 济南: 山东科学技术出版社, 1980.