

DOI: 10.3724/SP.J.1006.2009.01893

氮素和 6-BA 对水稻分蘖芽发育的影响及其生理机制

刘 杨 王强盛 丁艳锋 刘正辉 李刚华 王绍华*

南京农业大学农学院 / 农业部南方作物生理生态重点开放实验室, 江苏南京 210095

摘要: 以扬稻 6 号、南粳 44 为材料, 研究了氮素和 6-BA 对水稻分蘖芽萌发的影响及分蘖芽萌发过程中碳氮代谢和细胞分裂素含量的变化。结果表明, 氮素和 6-BA 都能促进分蘖芽的萌发, 但二者维持分蘖芽进一步生长的能力存在明显差异, 氮素能够促进分蘖芽持续生长, 而 6-BA 是无法维持分蘖芽的持续生长。氮素和 6-BA 均提高了分蘖节中细胞分裂素($Z+ZR$ 和 $iP+iPR$)含量及叶、根中硝酸还原酶(NR)活性, 但 6-BA 处理无法提高水稻植株体内可溶性蛋白含量及氮素和非结构性碳水化合物的积累, 使水稻植株体内营养物质积累不足。这说明, 氮素和细胞分裂素通过内源激素平衡和碳氮代谢两条途径调控分蘖发生。

关键词: 水稻; 分蘖芽; 发育; 氮素; 6-BA

Effect of Nitrogen and 6-BA on Development of Tillering Bud and Its Physiological Mechanism

LIU Yang, WANG Qiang-Sheng, DING Yan-Feng, LIU Zheng-Hui, LI Gang-Hua, and WANG Shao-Hua*

College of Agriculture, Nanjing Agricultural University / Key Laboratory of Crop Physiology & Ecology in Southern China, Ministry of Agriculture, Nanjing 210095, China

Abstract: Tiller number is a major factor affecting rice yield, nitrogen and cytokinin have substantial regulative effect on tillering of rice. However, little is known on the mechanism of nitrogen and cytokinin regulating tillering bud growth and on the relationship of them during this process. In this study, two rice cultivars (Yangdao 6 and Nanjing 44) were used to investigate the effect of nitrogen and cytokinin on the regulation in tillering bud growth and the changes of nitrogen, carbon and cytokinins in plant during this process. The results showed that both nitrogen and cytokinin promoted the germination of tillering bud, but there was a significant difference in the effect of them on the subsequent outgrowth, nitrogen promoted both germination and outgrowth of tillering bud, however, cytokinin only promoted tillering bud's germination. Both nitrogen and 6-BA significantly increased cytokinin ($Z+ZR$ and $iP+iPR$) content in tillering node and promoted activity of nitrate reductase (NRA) in leaf and root, but 6-BA couldn't significantly increase the content of soluble protein, nitrogen and non structural carbohydrate (NSC) in plant. In conclusion, nitrogen and 6-BA may regulate tiller production by two approaches, one is the promotion of endogenous hormones balance and the other is the controlling of carbon and nitrogen metabolism.

Keywords: Rice; Tillering bud; Development; Nitrogen; 6-BA

分蘖是水稻生长发育过程中形成的一种特殊分枝特性^[1-2]。生产实践证明, 分蘖的发生情况显著影响水稻高产群体的构建, 促进有效分蘖、控制无效分蘖、提高群体茎蘖成穗率是最适有效叶面积指数形成的基础, 与每穗总颖花量呈极显著正相关^[3]。目前, 大田生产主要依靠肥水调控分蘖发生, 其中氮素具有显著影响, 已有研究表明, 在 $10\text{~}90 \text{ mg L}^{-1}$ 范围内外界氮浓度与水稻分蘖发生呈二次曲线关

系^[4-5]。Brain 等^[6]认为氮素通过两条途径调节植物的生长发育, 其一是调节植株营养水平进而影响植株的代谢发育, 其二是通过一系列信号调节植株代谢。细胞分裂素(CTKs)与氮素关系密切, 有研究^[7]认为 CTKs 作为一种信号反应外源氮素的变化并参与调节植株代谢和发育, Walch 等^[8]发现外施 NO_3^- 能显著增加木质部汁液中 Z -型细胞分裂素含量。前人研究表明, CTKs 在侧枝的发生与衰亡过程中起着

本研究由国家科技支撑计划项目(2006BAD02A03)和国家自然科学基金项目(30871482)资助。

* 通讯作者(Corresponding author): 王绍华, E-mail: wangsh@njau.edu.cn; Tel: 025-84396475

第一作者联系方式: E-mail: 2008201026@njau.edu.cn

Received(收稿日期): 2009-03-23; Accepted(接受日期): 2009-06-25.

关键作用^[9-12], 细胞分裂素(CTKs)与生长素(IAA)共同作用参与植物侧芽的萌发和休眠^[13-14], 外施细胞分裂素会增加植物侧芽的发生^[15-16]。目前, 关于氮素调控水稻分蘖发生的机理及其与细胞分裂素的关系鲜有报道。本试验分别采用氮素和 6-BA 处理来调控水稻分蘖芽的生长, 测定分蘖芽伸长生长过程中细胞分裂素、非结构性碳水化合物、氮化物及相关酶活性变化, 旨在揭示氮素对水稻分蘖芽生长的影响机理及氮素和细胞分裂素在水稻分蘖发生过程中的相互关系, 为生产上正确采取氮肥和外源激素调控水稻分蘖提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验设计

供试品种为常规籼稻扬稻 6 号、常规粳稻南粳 44。采用湿润育秧, 五叶一心时选取生长一致的秧苗移栽至 20 L 的塑料培养容器中, 并标记叶龄。以 NH_4NO_3 调节培养液氮浓度, 其他营养元素采用国际水稻研究所吉田昌一的配方^[17]。水稻生长期每天用 1 mol L^{-1} HCl 或 1 mol L^{-1} NaOH 调节溶液 pH 至 5.5, 每 3 d 更换一次营养液。2 个品种均以主茎第 5 叶腋内着生的分蘖芽为测定对象。移栽后水培液中 N 浓度维持在 10 mg L^{-1} 纯氮, 至主茎第 8 叶露尖开始进行 3 种处理。(1)添加 6-BA 处理(BA): 保持 N 浓度 10 mg L^{-1} , 同时向水培液中加入 20 mg L^{-1} 6-BA(细胞分裂素); (2)增氮处理(NH): 将水培液 N 浓度调至 40 mg L^{-1} ; (3)对照(CK): 保持 N 浓度 10 mg L^{-1} 。

1.2 测定项目及方法

1.2.1 分蘖芽生长动态 从处理当天至处理后第 7 天每天取样一次, 取主茎第 5 叶腋内的分蘖芽, 每处理共取 40 个芽, 10 个芽为一组, 置万分之一天平上称其鲜重。

1.2.2 分蘖发生率 处理后第 10 天, 观测各处理主茎第 5 叶位的分蘖发生率, 每处理观测 80 株, 20 株为一组取平均值。

1.2.3 植株根和地上部鲜重 在处理后第 7 天, 每个处理取 10 株, 将根和地上部分开, 分别称其鲜重, 取平均数。

1.2.4 叶片可溶性蛋白含量 于处理后第 1 天、第 3 天、第 5 天取样, 用考马斯亮蓝法^[18]测定主茎叶片中可溶性蛋白含量。

1.2.5 植株全氮和非结构性碳水化合物含量 于处理后第 1 天、第 3 天、第 5 天取样, 用凯氏定氮

法^[19]测定植株全氮含量, 用高氯酸提取, 蒽酮比色法^[20]测定非结构性碳水化合物(NSC)含量。

1.2.6 分蘖节中细胞分裂素含量 从处理当天至处理后第 5 天每天取样一次, 用酶联免疫法^[21]测定玉米素+玉米素核苷(Z+ZR)和异戊烯基腺嘌呤+异戊烯基腺嘌呤核苷(iP+iPR)含量, 试剂盒购自中国农业大学。

1.2.7 叶、根中硝酸还原酶活性(NRA)和谷氨酰胺合成酶活性(GSA) 于处理后第 1 天、第 3 天、第 5 天取样测定主茎叶和植株根中 NRA 和 GSA。采用李合生等^[18]的方法测定 NRA, 参照赵全志等^[22]的方法测定 GSA。

1.3 数据分析

采用 SPSS 16.0 软件进行数据处理和统计分析, 用 Origin 8.0 软件绘图。

2 结果与分析

2.1 氮素和 6-BA 对植株鲜重和分蘖发生的影响

氮素和 6-BA 对植株鲜重增长的影响程度不同(表 1), 增氮处理(NH)后 7 d 植株地上部鲜重较对照(CK)显著增加, 而根的鲜重则显著低于 CK; 添加 6-BA 处理(BA)也能促进地上部鲜重增加和抑制根的鲜重增长, 但作用效应明显低于增氮处理。根冠比为 CK > BA > NH, 两个品种的表现呈现相同的趋势。

氮素和 6-BA 均能够促进分蘖芽的萌发生长。NH 和 BA 处理后第 3 天开始, 第 5 叶位分蘖芽的长度、鲜重都急剧增加, 并显著高于 CK, 而且随处理时间推进, 与 CK 的差异呈增大趋势; CK 的第 5 叶位分蘖芽在处理后 7 d 内生长处于停滞状态, 其长度和鲜重较处理当天无显著变化。两个品种呈现相同趋势, 图 1 仅列出了鲜重的结果。

在本试验剂量下, NH 与 BA 对第 5 叶位分蘖芽萌发的促进效应有明显差异, NH 明显大于 BA 处理。在处理后第 10 天, 2 个品种 NH 处理第 5 叶位分蘖几乎全部发生(抽出第 5 叶叶鞘), 分蘖发生率在 95% 以上, 而 BA 处理的分蘖发生率不到 20%(表 1)。

2.2 氮素和 6-BA 对水稻植株碳、氮含量的影响

由表 2 可以看出, NH 处理后第 3 天和第 5 天, 2 个水稻品种叶片的可溶性蛋白含量、植株的 N 和 NSC 含量都较 CK 显著提高, BA 处理虽然也有类似作用, 但与 CK 相比未达显著水平。

2.3 氮素和 6-BA 对叶、根中 NRA 和 GSA 的影响

由图 2 看出, CK 叶、根中 NRA 一直维持在较

表 1 处理 7 d 后的植株鲜重和 10 d 后的第 5 叶位分蘖发生率

Table 1 Fresh weight of plant at 7 days after treatments and percentage of tiller occurred at the fifth leaf at 10 days after treatments

品种 Cultivar	处理 Treatment	根部鲜重 Root fresh weight (g plant ⁻¹)	地上部鲜重 Shoot fresh weight (g plant ⁻¹)	根冠比 Root/shoot ratio	分蘖个数(20 株) Number of tiller on 20 plants	分蘖发生率 Percentage of tiller occurred (%)
扬稻 6 号 Yangdao 6	CK	3.07 a	5.11 c	0.60 a	0.3 c	0 c
	BA	1.62 b	7.56 b	0.21 b	3.5 b	17.5 b
	NH	1.37 c	10.01 a	0.14 c	19.0 a	95.0 a
南粳 44 Nanjing 44	CK	1.58 a	2.28 c	0.69 a	0 c	0 c
	BA	1.27 b	2.96 b	0.48 b	1.0 b	5.0 b
	NH	0.98 c	4.41 a	0.22 c	19.3 a	96.3 a

相同品种同一列内标以不同字母的值在 $P=0.05$ 水平上差异显著。

Values in each column for the same cultivar followed by different letters are significantly different at $P=0.05$.

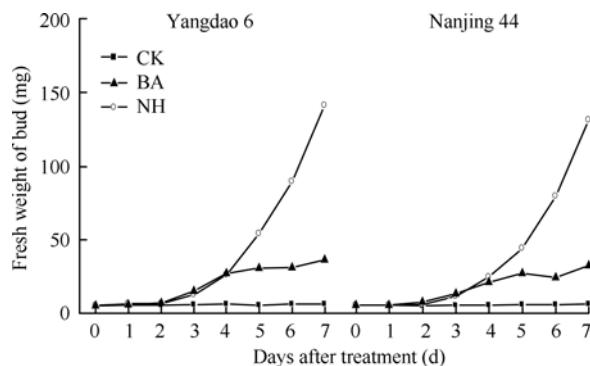


图 1 氮素和 6-BA 对第 5 叶位分蘖芽鲜重的影响

Fig. 1 Effects of nitrogen and 6-BA on fresh weight of tillering bud at the fifth leaf

低水平; 在处理后第 1 天, NH 处理和 BA 处理叶、根中 NRA 均显著高于 CK 处理, 且 NH 处理高于 BA 处理, 除扬稻 6 号根外, 其余部位两处理之间的差异均达到显著水平。处理后第 3 天和第 5 天, NH 处理叶、根中 NRA 维持在与处理后第 1 天相近的较高水平, 而 BA 处理在第 3 天则呈现出明显的下降, 到处理后第 5 天又回升至第 1 天相近的水平。在处理

后第 4 天更换了水培液, 重新加入 6-BA, 可能是引起 BA 处理在第 5 天再度回升的原因。这也从侧面反映了 6-BA 对叶、根 NRA 活性的影响较迅速和短暂。

与 NRA 不同, NH 处理后第 1 天叶、根中的 GSA 显著高于 CK, 而 BA 处理与 CK 没有显著差异。处理后第 3 天和第 5 天, NH 处理叶、根中 GSA 明显上升, 一直维持在较高水平, 而 BA 和 CK 叶、根中 GSA 呈下降趋势(图 3)。

2.4 氮素和 6-BA 对分蘖节中细胞分裂素含量的影响

NH 和 BA 处理均显著提高了分蘖节中细胞分裂素(Z+ZR 和 iP+iPR)含量, 图 4 显示, 在处理后第 1 天, NH 处理和 BA 处理分蘖节中细胞分裂素(Z+ZR 和 iP+iPR)含量均显著高于 CK。从处理后第 2 天开始, NH 和 BA 处理分蘖节中细胞分裂素(Z+ZR 和 iP+iPR)含量均保持稳定, 处理后第 4 天更换水培液后, NH 和 BA 处理分蘖节中细胞分裂素(Z+ZR 和 iP+iPR)含量又有升高趋势。

表 2 氮素和 6-BA 处理后植株氮及非结构性碳水化合物含量和叶片中可溶性蛋白含量的变化

Table 2 Changes of N and NSC content in plant and soluble protein content in leaf after nitrogen and 6-BA treatments

品种 Cultivar	处理 Treatment	植株氮含量			植株 NSC 含量			叶中可溶性蛋白含量					
		N content in plant (mg plant ⁻¹)	1 d	3 d	5 d	NSC content in plant (mg plant ⁻¹)	1 d	3 d	5 d	Soluble protein content in leaf (g plant ⁻¹)	1 d	3 d	5 d
扬稻 6 号 Yangdao 6	CK	41.39 a	40.02 b	38.66 b	45.79 a	47.58 b	48.65 b	0.35 a	0.32 b	0.32 b			
	BA	41.68 a	42.31 b	41.56 b	44.48 a	48.94 b	50.76 b	0.31 a	0.36 b	0.34 b			
	NH	42.24 a	57.21 a	72.05 a	47.44 a	55.45 a	58.51 a	0.34 a	1.32 a	2.49 a			
南粳 44 Nanjing 44	CK	22.39 a	21.82 b	19.81 b	17.71 a	16.85 b	16.46 b	0.11 a	0.10 b	0.09 b			
	BA	23.64 a	24.86 b	21.29 b	17.11 a	18.17 b	20.46 b	0.10 a	0.13 b	0.11 b			
	NH	24.51 a	34.98 a	38.97 a	19.96 a	30.38 a	33.43 a	0.13 a	0.33 a	0.41 a			

相同品种同一指标标以不同字母的值在 $P=0.05$ 水平上差异显著。

Values within a column and for the same cultivar followed by different letters are significantly different at $P=0.05$.

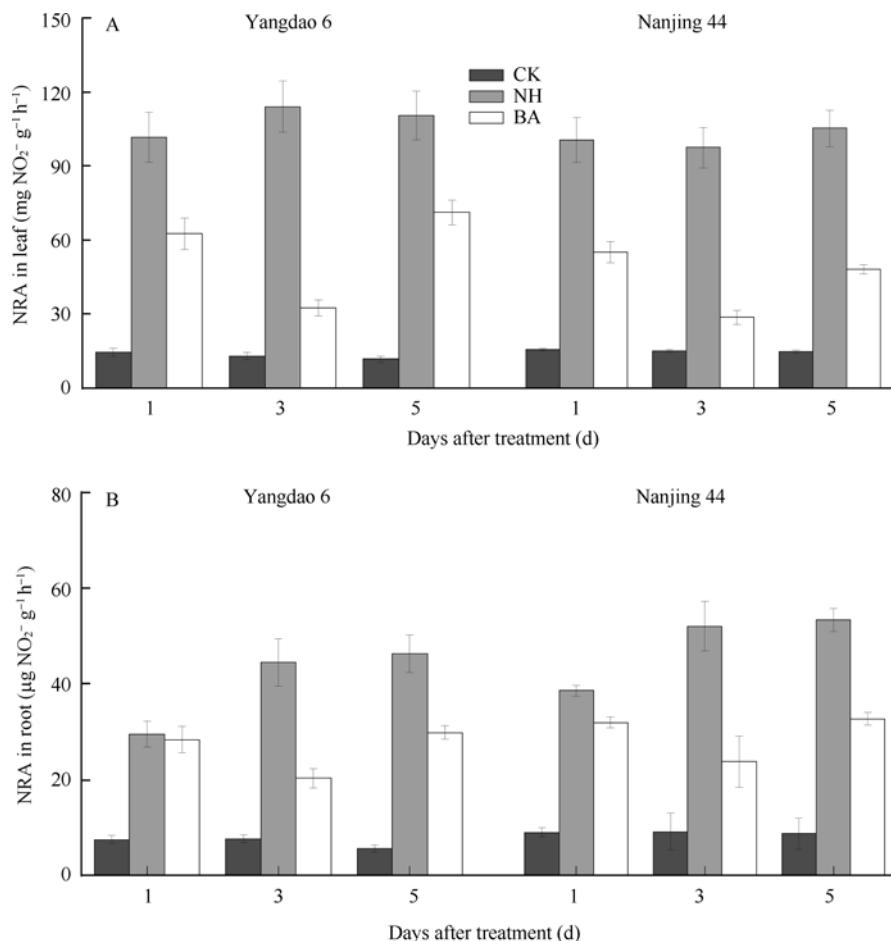


图 2 氮素和 6-BA 对水稻叶(A)和根(B) NRA 的影响
Fig. 2 Effect of nitrogen and 6-BA on NRA in leaf (A) and root (B) of rice

3 讨论

有报道认为分蘖芽的分化不受环境影响, 但其进一步发育则受多种环境因素控制, 氮素营养是其中一个重要因素^[4]。丁艳锋等^[4]认为外界氮素通过影响植株氮营养调节分蘖发生, 某节位分蘖能否发生与叶片、叶鞘含氮率密切相关。蒋彭炎等^[5]认为氮素对水稻分蘖发生的影响是间接的, 通过水稻吸收, 形成不同的植株含氮水平, 然后再对分蘖芽的生育产生影响。本研究结果显示, 低浓度(10 mg L^{-1})氮条件下, 分蘖芽进入休眠状态, 而较高浓度氮(40 mg L^{-1})解除分蘖芽休眠, 使其萌发生长。与 10 mg L^{-1} 氮素处理相比, 40 mg L^{-1} 氮素处理显著提高了分蘖节部位细胞分裂素(Z+ZR 和 iP+iPR)含量, 同时显著提高了叶和根中 NR 和 GS 活性, 促进了植株体内可溶性蛋白的合成及氮素和非结构性碳水化合物的积累, 从而促进分蘖芽的萌发和伸长生长, 成为分蘖。这表明氮素可能是通过两个方面调节分蘖芽萌发生

长, 一方面调节植株体内的碳氮代谢, 另一方面促进细胞分裂素合成。

细胞分裂素(CTKs)对侧芽发育起重要的调节作用。有研究认为 CTKs 作为第二信使参与生长素调控休眠的过程, CTKs 在根内合成随后运至腋芽以打破休眠^[23], CTKs 浓度相对较高的腋芽生长速度较快^[24]。转入异戊烯基转移酶基因(*ipt*)的研究也证明 CTKs 在促进侧芽生长和消弱顶端优势中的重要作用^[25]。有研究发现对去顶植株的侧芽直接施加细胞分裂素会增加侧芽的发生^[11], 外施 CTKs 能促进小麦分蘖芽生长^[15]。本研究结果显示, 外施 6-BA 显著提高了分蘖节内细胞分裂素(Z+ZR 和 iP+iPR)含量, 刺激了分蘖芽的萌发, 这与前人的研究结果一致^[9-10]。

氮素可以通过一系列信号调节植株代谢^[6], 植物激素可能是其中一种高效的远程信号^[26-27], 其中细胞分裂素受到氮素的调控。氮素可以刺激细胞分裂素的合成, 作为一种信号调控基因的表达, 进而调控植物生长发育^[8], 一些试验表明施用外源细胞

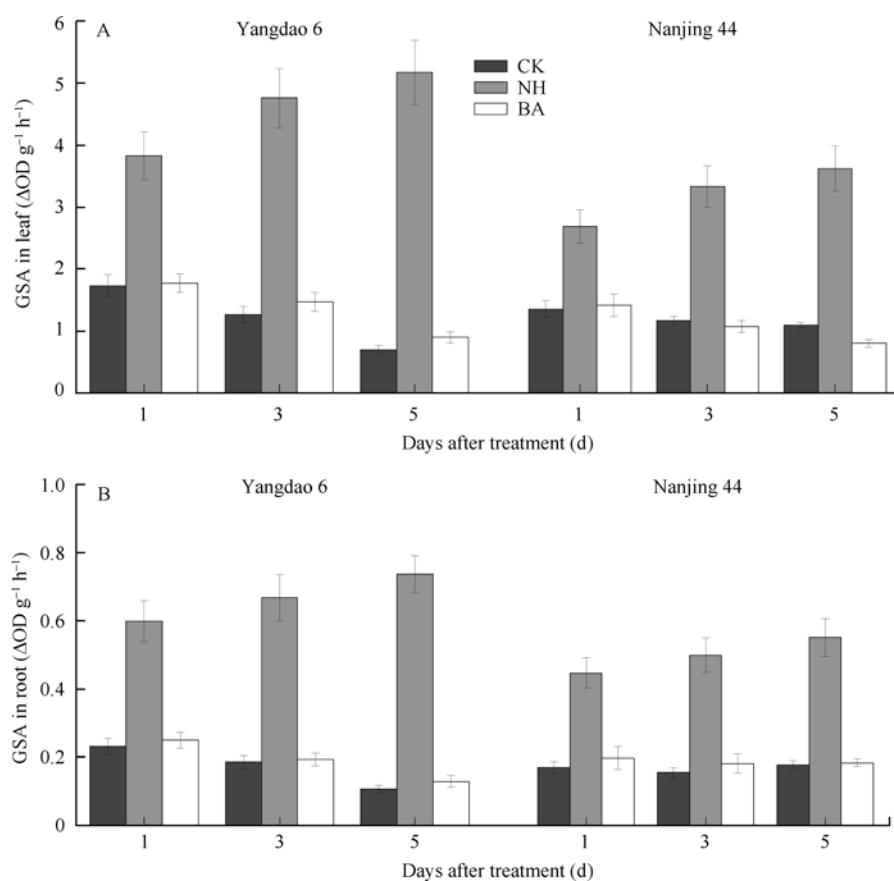


图 3 氮素和 6-BA 对水稻(A)和根(B) GSA 的影响
Fig. 3 Effect of nitrogen and 6-BA on GSA in leaf (A) and root (B) of rice

分裂素可以发挥和氮素相同的作用^[28-29]。本试验结果显示, 在水稻分蘖发生过程中, 细胞分裂素无法完全代替氮素的作用, 虽然 6-BA 可以刺激分蘖芽萌发, 但无法维持其进一步生长, 在分蘖芽生长后期, 40 mg L⁻¹ 氮条件下分蘖芽持续快速生长, 而 6-BA 处理分蘖芽生长缓慢甚至停滞, 其分蘖发生率显著低于高氮处理。本试验没有进行不同浓度的 6-BA 处理及其 6-BA 与氮交互处理, 尚不能说明进一步提高 6-BA 浓度后的表现, 6-BA 与氮的交互作用和证明本试验 NH 和 BA 两处理是否具有等价关系, 但生理分析表明 NB 处理没有提高植株体内氮和非结构性碳水化合物积累水平, 水稻植株体内营养物质积累不足, 可能是 6-BA 处理无法维持分蘖芽进一步生长的原因。

植株营养状态和内源激素水平都影响水稻分蘖的发生, 但关于二者在分蘖发生过程中的相互关系研究较少。本研究结果表明内源细胞分裂素含量的增加可以促进分蘖芽的萌发, 这与前人关于细胞分裂素与植株侧枝发生关系的研究相一致^[9-11,15,23-25], 但是仅仅内源细胞分裂素含量的提高无法维持分蘖

芽的后期生长, 而是需要与碳氮代谢相互作用来促进分蘖的发生。关于营养状态和内源激素何者在植物侧枝发生过程中起主导作用还不明确, 在氮素充足的情况下, 外施 NAA 抑制了根中 CTK 的合成和向上运输从而抑制了侧芽的生长^[24], 这表明营养并非植物侧枝发生的唯一限制因素, 内源激素也在其中发挥重要作用。本研究结果也表明氮素和细胞分裂素均在分蘖芽生长过程中发挥重要作用, 内源细胞分裂素含量的提高是分蘖芽萌发的一个重要条件, 但是萌发后分蘖芽进一步生长发育成分蘖的过程则需要营养物质的供应, 二者通过内源激素平衡和碳氮代谢两条生理途径调控分蘖发生。但是关于这两条途径之间的具体关系, 还需要进一步的研究。

4 结论

水稻分蘖芽的萌发生长受多种因素调控, 其中氮素和细胞分裂素起重要作用。内源细胞分裂素含量的提高是分蘖芽萌发的一个重要条件, 萌发后分蘖芽进一步生长发育成分蘖则需要营养物质的供应, 二者共同调控水稻分蘖的发生。

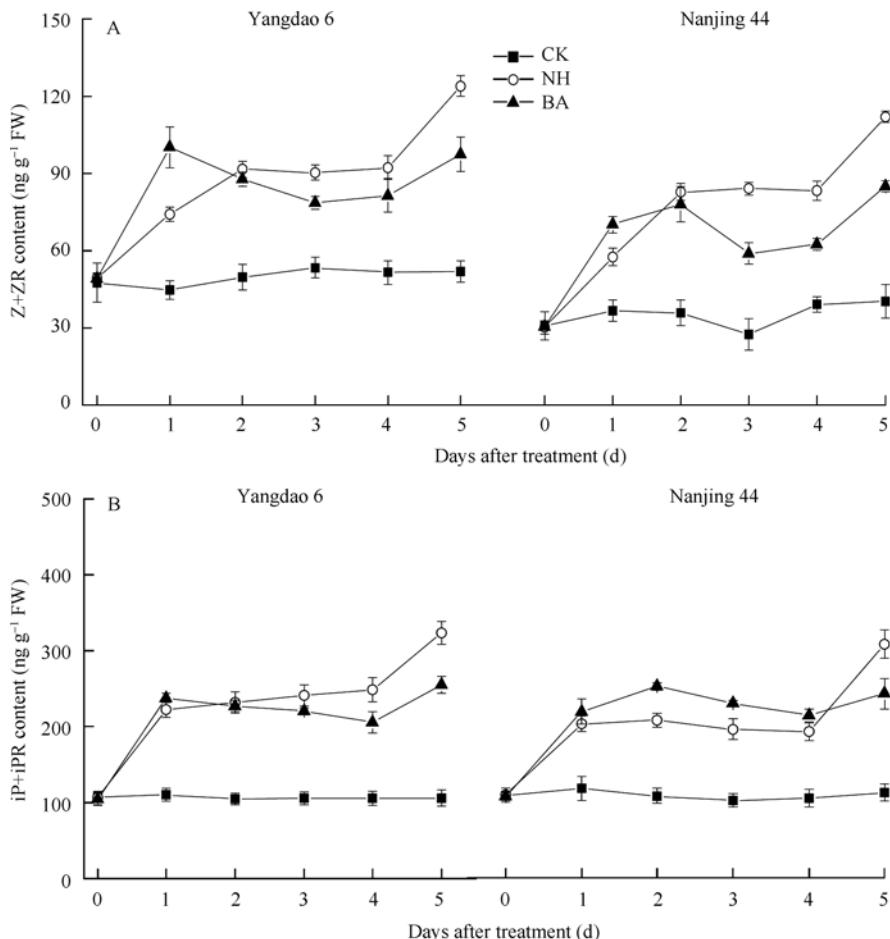


图4 氮素和6-BA对水稻分蘖节Z+ZR和iP+iPR含量的影响
Fig. 4 Effect of nitrogen and 6-BA on Z+ZR and iP+iPR in tillering node of rice

References

- [1] Li X-Y(李学勇), Qian Q(钱前), Li J-Y(李家洋). Progress in elucidating the molecular mechanism of rice tillering. *Bull Chin Acad Sci* (中国科学院院刊), 2003, (4): 274–276 (in Chinese with English abstract)
- [2] Li X Y, Qian Q, Fu Z M, Wang Y H, Xiong G S, Zeng D L, Wang X Q, Liu X F, Teng S, Hiroshi F, Yuan M, Luo D, Han B, Li J Y. Control of tillering in rice. *Nature*, 2003, 422: 618–621
- [3] Ling Q-H(凌启鸿). Crop Population Quality (作物群体质量). Shanghai: Shanghai Scientific and Technical Publishers, 2000. pp 96–101 (in Chinese)
- [4] Ding Y-F(丁艳锋). Regulations of Rice Population Quality by Nitrogen Nutrition. PhD Dissertation of Nanjing Agricultural University, 1997. pp 20–24 (in Chinese with English abstract)
- [5] Jiang P-Y(蒋彭炎), Hong X-F(洪晓富), Feng L-D(冯来定), Xu Z-F(徐志富), Fang Z-F(方樟法). The effect of nitrogen concentration on nitrogen absorption and tiller development in rice under water culture. *Acta Agron Sin* (作物学报), 1997, 23(2): 191–199 (in Chinese with English abstract)
- [6] Bran G F. Local and long-range signaling pathways regulating plant responses to nitrate. *Annu Rev Plant Biol*, 2002, 53: 203–224
- [7] Beck E H. Regulation of shoot/root ratio by cytokinins from roots in *Urtica dioica*: Opinion. *Plant Soil*, 1996, 185: 3–12
- [8] Walch L P, Neumann G, Bangerth F, Engels C. Rapid effects of nitrogen form on leaf morphogenesis in tobacco. *J Exp Bot*, 2000, 51: 227–237
- [9] Liang Z-X(梁振兴), Ma X-L(马兴林). Studies on the effects of endogenous hormones on tiller development process of winter wheat. *Acta Agron Sin* (作物学报), 1998, 24(6): 788–792 (in Chinese with English abstract)
- [10] Ma X-L(马兴林), Liang Z-X(梁振兴). Studies on the effects of endogenous hormones in winter wheat tillers during the course of senescence. *Acta Agron Sin* (作物学报), 1997, 23(2): 200–207 (in Chinese with English abstract)
- [11] Ekamber K P K M. Hormonal regulation of tiller dynamics in differentially-tillering rice cultivars. *Plant Growth Regul*, 2007, 53: 215–223
- [12] Marcia A H, Peter B K. Hormonal regulation of lateral bud (tiller) release in oats. *Plant Physiol*, 1980, 66: 1123–1127
- [13] Hitoshi S, Kentaro T, Naoya H. Interactions between nitrogen and

- cytokinin in the regulation of metabolism and development. *Trends Plant Sci.*, 2008, 11: 440–448
- [14] Sachs T, Thimann K V. The role of auxins and CKs in the release of buds from dominance. *Am J Bot.*, 1967, 54: 136–144
- [15] Anger R H M, Prasad P C, Laude H M. Effects of kinetin on tiller bud elongation in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Ann Bot.*, 1973, 37: 565–571
- [16] Yuan J-C(袁进成), Liu Y-H(刘颖慧). Advancing in the control of lateral buds and branching initiation in high plants. *J Hebei North Univ* (河北北方学院学报), 2007, 23(5): 18–23 (in Chinese with English abstract)
- [17] Yoshida S(吉田昌一). Laboratory Manual for Physiological Studies of Rice (水稻生理学实验手册). Beijing: Science Press, 1975. pp 57–64 (in Chinese)
- [18] Li H-S(李合生). Principles and Techniques for Plant Physiology and Biochemistry Experiment (植物生理生化实验原理与技术). Beijing: Higher Education Press, 2000. pp 184–185 (in Chinese)
- [19] Bao S-D(鲍士旦). Soil and Agricultural Chemistry Analysis (土壤农化分析), 3rd edn. Beijing: China Agriculture Press, 2000. pp 264–268 (in Chinese)
- [20] Miao X-J(缪小建), Wang S-H(王绍华), Li G-H(李刚华), Ding Y-F(丁艳锋). Effects of spikelet-removing on non-structural carbohydrate translocation in filling stage and grain quality of hybrid rice. *Hybrid Rice* (杂交水稻), 2008, 23(5): 55–59 (in Chinese with English abstract)
- [21] Wu S-R(吴颂如), Chen W-F(陈婉芬), Zhou X(周燮). Enzyme linked immunosorbent assay for endogenous plant hormones. *Plant Physiol Commun* (植物生理学通讯), 1988, (5): 53–57 (in Chinese)
- [22] Zhao Q-Z(赵全志), Chen J-X(陈静芯), Liu H(刘辉), Qiao J-F(乔江方), Gao T-M(高桐梅), Yang H-X(杨海霞), Wang J-H(王继红). Relationship between activities of nitrogen assimilation enzymes and leaf color of rice. *Sci Agric Sin* (中国农业科学), 2008, 41(9): 2607–2616 (in Chinese with English abstract)
- [23] Wang G Y, Volker R, Li C J, Fritz B. Involvement of auxin and CKs in boron deficiency induced changes in apical dominance of pea plants. *J Plant Physiol.*, 2006, 163: 591–600
- [24] Emery R J N, Longnecker N E, Atkins C A, Branch development in *Lupinus angustifolius* L.: I. Relationship with endogenous ABA, IAA and cytokinins in axillary and main stem buds. *J Exp Bot.*, 2000, 49: 555–562
- [25] Werner T, Motyka V, Laucou V, Smets R, Van Onckelen H, Schmülling T. Cytokinin-deficient transgenic *Arabidopsis* plants show multiple developmental alterations indicating opposite functions of cytokinins in the regulation of shoot and root meristem activity. *Plant Cell*, 2003, 15: 2532–2550
- [26] Berleth T, Sachs T. Plant morphogenesis: Long-distance coordination and local patterning. *Curr Opin Plant Biol.*, 2001, 4: 57–62
- [27] Tian Q, Reed J W. Control of auxin-regulated root development by the *Arabidopsis thaliana* SHY2/IAA3 gene. *Development*, 1999, 126: 711–721
- [28] Samuelson M E, Larsson C M. Nitrate regulation of zeatin riboside levels in barley roots: Effects of inhibitors of N assimilation and comparison with ammonium. *Plant Sci.*, 1993, 93: 77–84
- [29] Takei K, Sakakibara H, Taniguchi M, Sugiyama T. Nitrogen-dependent accumulation of cytokinins in root and the translocation to leaf: Implication of cytokinin species that induces gene expression of maize response regulator. *Plant Cell Physiol.*, 2001, 42: 85–92