

DOI: 10.3724/SP.J.1006.2011.00670

## 植物生长调节剂对水稻分蘖芽生长和内源激素变化的调控效应

刘 杨 丁艳锋 王强盛 李刚华 许俊旭 刘正辉 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 号和南粳 44 为材料, 研究了外源 ABA、GA<sub>3</sub> 和 NAA 对水稻分蘖芽生长的影响及其与内源激素的关系。结果表明, 外源 GA<sub>3</sub> 和 NAA 可以完全抑制分蘖芽的生长, 而外源 ABA 只是减缓了分蘖芽的生长速率而没有完全抑制其生长。外源 GA<sub>3</sub> 和 NAA 均提高了分蘖节和分蘖芽中 ABA 含量, 抑制了分蘖节和分蘖芽中 Z+ZR 含量的提高, 而且外源 GA<sub>3</sub> 还提高了分蘖节中 IAA 含量, 另外, IAA 和 Z+ZR 含量的变化早于 ABA 含量的变化。分析试验结果表明, IAA、ABA 和 Z+ZR 三种内源激素与水稻分蘖芽生长密切相关, IAA 和 Z+ZR 是生长的主要调控因素, 而 ABA 不是, 外界因素对分蘖芽生长的调控主要通过调控这 3 种激素实现。

**关键词:** 水稻; 分蘖芽; 生长; 激素

## Effect of Plant Growth Regulators on the Growth of Rice Tiller Bud and the Changes of Endogenous Hormones

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

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

**Abstract:** Hormones have substantial effect on tiller bud growth of rice. However, little is known on the relation between endogenous hormonal changes and the growth of rice tiller bud induced by exogenous hormones. In present study, two rice cultivars (Yangdao 6 and Nanjing 44) were used to investigate the effect of exogenous ABA, GA<sub>3</sub>, and NAA on tiller bud outgrowth and the changes of endogenous hormones. The results showed that exogenous GA<sub>3</sub> and NAA completely inhibited the tiller bud growth, while applied ABA did not, but ABA slowed the growth rate of it. Both exogenous GA<sub>3</sub> and NAA increased the ABA contents and decreased the Z+ZR contents in tiller node and tiller bud, and exogenous GA<sub>3</sub> increased the IAA content in tiller node, and IAA and Z+ZR changed earlier than ABA. In conclusion, IAA and Z+ZR may play key roles in regulating the growth of rice tiller bud, while ABA may not, although ABA can affect the growth velocity of tiller bud; the effect of exogenous hormones on rice tiller bud growth is through regulating the contents of ABA, IAA, and CTK in plants.

**Keywords:** Rice; Tiller Bud; Outgrowth; Hormone

分蘖是水稻生长发育过程中形成的一种特殊分枝特性<sup>[1]</sup>, 其发生可以被划分为分蘖芽形成和分蘖芽伸长生长两个过程<sup>[2]</sup>, 分蘖芽的形成不受外界因素影响, 而形成后的伸长生长受到多种因素调控<sup>[3]</sup>。除作物遗传特性<sup>[4-5]</sup>、植株的营养状况<sup>[6-7]</sup>外, 植物激素在分蘖芽的伸长生长过程中也起着关键作用。在双子叶植物的研究中发现, 生长素(IAA)和细胞分

裂素(CTK)在植物侧芽的生长过程中起关键作用<sup>[8-10]</sup>。Lepold<sup>[11]</sup>认为禾本科作物同样受 IAA 主导的顶端优势影响, IAA 抑制分蘖的发生, 去除或削弱 IAA 活性可以解除顶端优势对分蘖生长的抑制。与 IAA 相反, 外源施用 CTK 可以刺激分蘖的生长, 但是, IAA 可以抑制 CTK 对分蘖生长的促进效应<sup>[12]</sup>。除此之外, 其他激素也影响分蘖发生, 外源赤霉素(GA<sub>3</sub>)能显

本研究由国家自然科学基金项目(31071364), 江苏省自然科学基金项目(BK2010449)和高等学校博士学科点基金项目(20100097110032)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): 2010-08-02; Accepted(接受日期): 2011-01-05.

著抑制水稻分蘖发生<sup>[13]</sup>, 内源脱落酸(ABA)含量的提高可以刺激分蘖的死亡<sup>[14]</sup>, 在分蘖早期喷施乙烯利能增加甘蔗的分蘖数目<sup>[15]</sup>。前人关于分蘖发生与激素关系的研究主要集中于某种外源或内源激素对分蘖发生数目的影响, 目前对于水稻分蘖芽萌发过程中内源激素动态变化及其与外源激素关系的研究较少。本研究以基部分蘖节着生的分蘖芽为研究对象, 分析了分蘖芽萌发过程中内源激素的动态变化及其与外源萘乙酸(NAA)、ABA 和 GA<sub>3</sub> 的关系, 旨在探讨分蘖芽生长的激素机理, 为更好地调控水稻分蘖发生提供理论依据。

## 1 材料与方 法

### 1.1 试验设计

供试品种为扬稻 6 号(常规籼稻)、南粳 44(常规粳稻)。采用湿润育秧, 六叶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, 每个容器 20 棵苗。以 NH<sub>4</sub>NO<sub>3</sub> 调节培养液氮(N)浓度, 其他营养元素按国际水稻研究所吉田昌一的配方<sup>[16]</sup>。水稻生长期间每天用 1 mol L<sup>-1</sup> HCl 或 1 mol L<sup>-1</sup> 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。移栽后水培液中氮浓度维持在 10 mg L<sup>-1</sup> 纯氮的低氮水平以控制分蘖芽的伸长生长, 至主茎第 8 叶露尖将水培液氮浓度调至 40 mg L<sup>-1</sup> 纯氮的高氮水平使第 5 叶腋内分蘖芽正常伸长生长, 并开始进行外施激素处理。设(1)叶面喷施 NAA 50 mg L<sup>-1</sup> (NAA); (2)叶面喷施 ABA 50 mg L<sup>-1</sup> (ABA); (3)叶面喷施 GA<sub>3</sub> 50 mg L<sup>-1</sup> (GA); (4)叶面喷施清水(CK) 4 个处理。每个处理重复 3 次, 每个重复 20 个塑料容器, 400 棵苗。

### 1.2 测定项目与方法

1.2.1 分蘖芽生长动态 从处理开始至处理后 120 h 每 24 h 取样一次, 取主茎第 5 叶腋内的分蘖芽, 每处理共取 40 个芽, 测定其长度, 然后 10 个芽为一组, 置万分之一天平上称其鲜重。

1.2.2 分蘖节和分蘖芽中激素含量 从处理开始至处理后 120 h 每 24 h 取样一次, 用酶联免疫法<sup>[17]</sup>测定 IAA、ABA、GA<sub>1+4</sub> 和玉米素(Z)+玉米素核苷(ZR) 含量, 酶联免疫试剂盒购自中国农业大学, 使用 Spectramax plus 型酶标仪测定, 每样品重复测定 3 次, 取平均值。IAA、Z+ZR、ABA 和 GA<sub>1+4</sub> 的回收率分别为 79.2%±4.9%、86.5%±3.7%、82.3%±4.1%

和 76.5%±4.6%。

1.2.3 植株全氮和非结构性碳水化合物含量 于处理后 24 h、72 h、120 h 取样, 用凯氏定氮法测定植株全氮(N)含量, 用高氯酸提取, 萘酮比色法<sup>[18]</sup>测定非结构性碳水化合物(NSC)含量。每个样品重复 3 次, 取平均值。

### 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 分蘖芽生长变化

处理后 48 h 内不同处理分蘖芽鲜重和长度没有差异。CK 在处理 48 h 后分蘖芽鲜重和长度急剧增加, 并显著高于其他处理, 40 mg L<sup>-1</sup> 氮素显著促进分蘖芽的生长; GA 和 NAA 处理后 120 h 内分蘖芽一直处于生长停滞状态, 增加氮素促进分蘖芽生长的效应完全被抑制; ABA 处理 72 h 后分蘖芽鲜重和长度也快速增加, 并显著高于同期 GA 和 NAA 处理, 但显著低于 CK。2 个品种呈相同规律(图 1)。

### 2.2 分蘖节和分蘖芽中 IAA 含量变化

与 CK 相比, GA 处理分蘖节中 IAA 含量出现了明显先升后降现象, 但出现高峰含量的时间, 扬稻 6 号在处理 48 h, 而南粳 44 在处理 24 h, 至处理后 120 h 与 CK 已无显著差异。NAA 和 ABA 处理的表现与 GA 处理完全不同, 处理后的 120 h 内分蘖节中 IAA 含量始终以 NAA 处理显著低于 CK, 而 ABA 处理与对照无显著差异(图 2-A, B)。分蘖芽 IAA 含量的变化与分蘖节不同, 所有外源激素处理与 CK 的差异未表现出规律性(图 2-C, D)。

### 2.3 分蘖节和分蘖芽中 ABA 含量变化

处理后 120 h 内分蘖节中 ABA 含量, CK 基本保持不变, ABA、GA 和 NAA 处理均呈先升后降趋势。其中, ABA 处理 2 个品种均在处理后 24 h 达到峰值, 而 GA 和 NAA 处理的峰值扬稻 6 号在处理 72 h, 南粳 44 在处理 48 h, 峰值期和峰值均显著晚于和低于 ABA 处理。在处理 96 h, 各处理间分蘖节中 ABA 含量已无显著差异。分蘖芽的表现不同, 各处理(含 CK)分蘖芽中 ABA 含量均在处理后 48 h 达到最高, 且 ABA、GA 和 NAA 处理始终高于或显著高于 CK(图 3)。

### 2.4 分蘖节和分蘖芽中 Z+ZR 含量变化

外源 40 mg L<sup>-1</sup> 氮素显著提高了分蘖节和分蘖

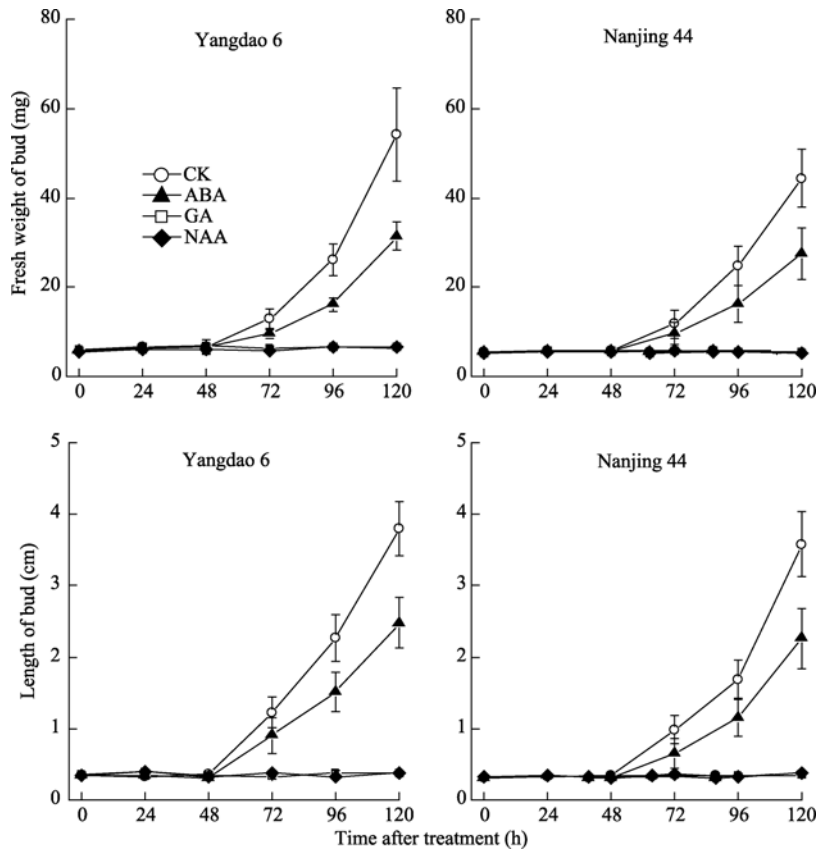


图 1 外源激素对分蘖芽鲜重和长度的影响

Fig. 1 Effect of exogenous hormones on fresh weight and length of tiller bud at the fifth leaf

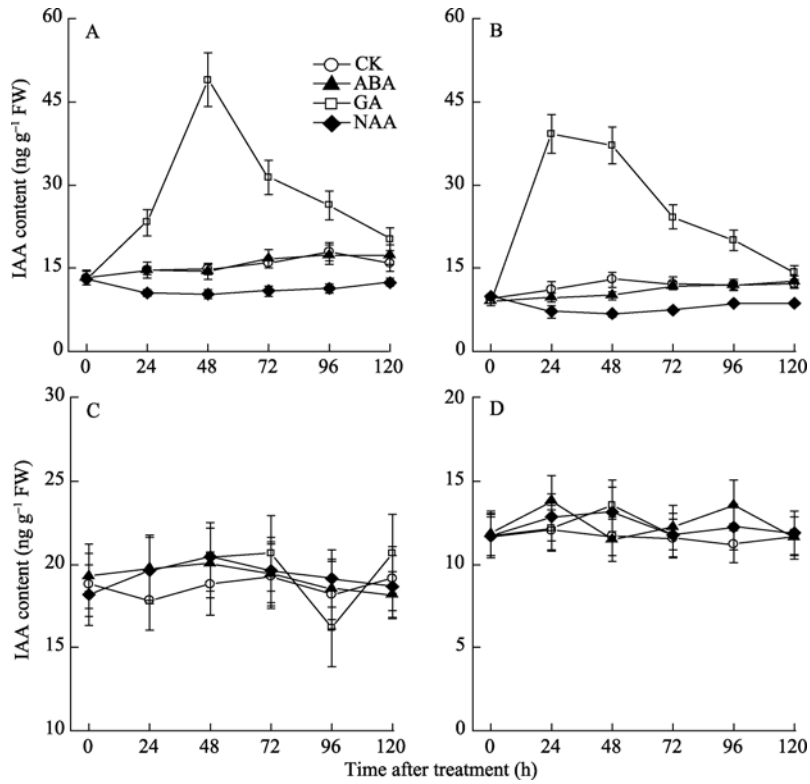


图 2 外源激素对分蘖节(A: 扬稻 6 号; B: 南粳 44)和分蘖芽(C: 扬稻 6 号; D: 南粳 44)中 IAA 含量的影响

Fig. 2 Effect of exogenous hormones on IAA contents in tiller node (A: Yangdao 6; B: Nanjing 44) and tiller bud (C: Yangdao 6; D: Nanjing 44)

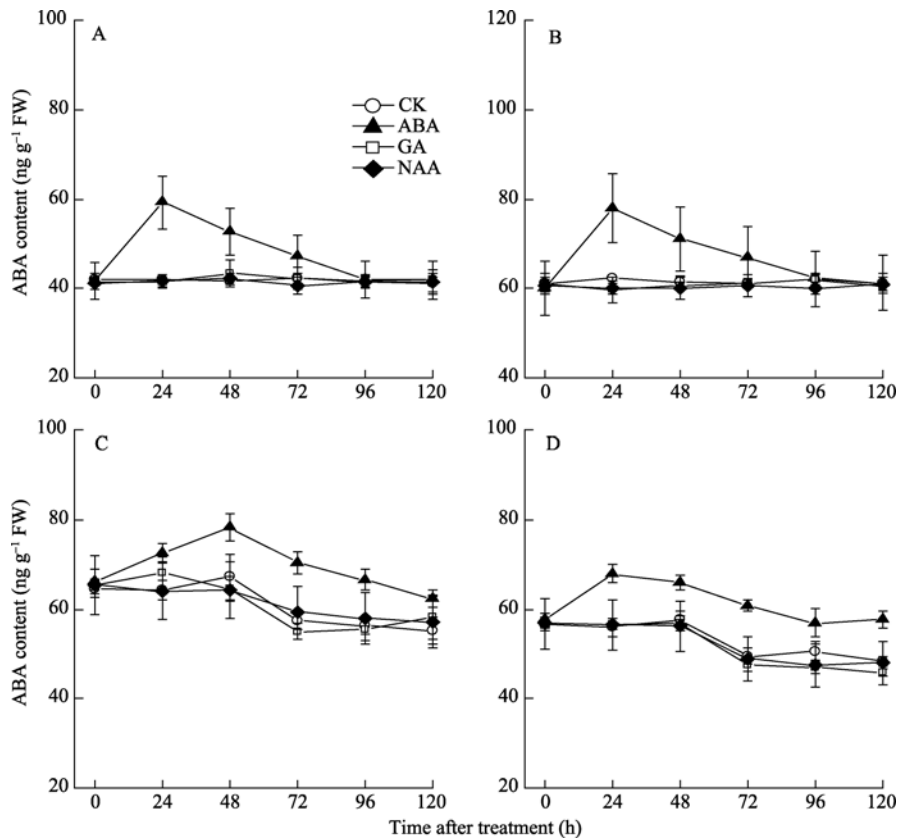


图 3 外源激素对分蘖节(A: 扬稻 6 号; B: 南粳 44)和分蘖芽(C: 扬稻 6 号; D: 南粳 44)中 ABA 含量的影响  
Fig. 3 Effect of exogenous hormones on ABA contents in tiller node (A: Yangdao 6; B: Nanjing 44) and tiller bud (C: Yangdao 6; D: Nanjing 44)

芽中 Z+ZR 含量, 在处理 120 h 内, CK 处理分蘖节和分蘖芽中 Z+ZR 含量均呈现出明显的上升趋势; 外源 NAA 和 GA<sub>3</sub> 完全抑制了氮素对分蘖节和分蘖芽中 Z+ZR 含量的增加作用, 在处理 120 h 内, NAA 和 GA 处理分蘖节和分蘖芽中 Z+ZR 含量基本保持不变, 从处理后 24 h 开始, 其值显著低于 CK 处理; 从处理后 24 h 开始, ABA 处理分蘖节和分蘖芽中 Z+ZR 含量显著高于 GA 处理和 NAA 处理, 但低于同期 CK 处理(图 4)。

### 2.5 分蘖节和分蘖芽中 GA<sub>1+4</sub> 含量变化

在处理 120 h 内, CK、ABA 和 NAA 处理分蘖节和分蘖芽中 GA<sub>1+4</sub> 含量基本保持不变, 且处理间无显著差异; GA 处理短暂提高了 2 个品种分蘖节中 GA<sub>1+4</sub> 含量, 其值在处理 24 h 达到峰值, 而后迅速下降, 处理后 48 h 所有处理间均无显著差异(图 5)。

### 2.6 植株全氮和非结构性碳水化合物含量变化

不同处理(含 CK)对植株氮和 NSC(非结构性碳水化合物)含量未产生显著影响。处理后 24、72 和 120 h, 扬稻 6 号植株氮含量处理间的变幅为 40.3~43.1、57.0~58.3 和 69.6~72.1 mg plant<sup>-1</sup>; NSC

含量处理间的变幅为 45.7~48.8、53.8~57.8 和 56.5~58.5 mg plant<sup>-1</sup>。南粳 44 植株氮含量处理间的变幅为 23.9~25.8、34.5~36.1 和 36.4~39.6 mg plant<sup>-1</sup>; NSC 含量处理间的变幅为 19.1~21.1、29.2~31.6 和 32.0~34.8 mg plant<sup>-1</sup>。随处理后时间延长植株氮和 NSC 含量显著提高, 但同一次观测不同处理之间无显著差异, 而扬稻 6 号与南粳 44 两个品种之间差异显著。各处理的详细数据未列出。

## 3 讨论

氮素充足是水稻分蘖生长前提, 本研究结果表明水培液 40 mg L<sup>-1</sup> 氮条件下分蘖能正常萌发生长, 这与丁艳锋等<sup>[6]</sup>和蒋彭炎等<sup>[7]</sup>研究结果相同。本研究发现, 在保证水稻氮素正常供应条件下, 外施激素对水稻分蘖萌发生长有明显抑制作用, 外施 50 mg L<sup>-1</sup> GA<sub>3</sub> 或 NAA 几乎能够完全抑制分蘖芽生长, 而外施 50 mg L<sup>-1</sup> ABA 的抑制效果相对较差。

前人研究认为植物侧芽的生长主要受生长素和细胞分裂素的互作调控, 细胞分裂素在根部<sup>[19]</sup>或茎部合成<sup>[20-21]</sup>, 运输至侧芽刺激侧芽生长, 外施细

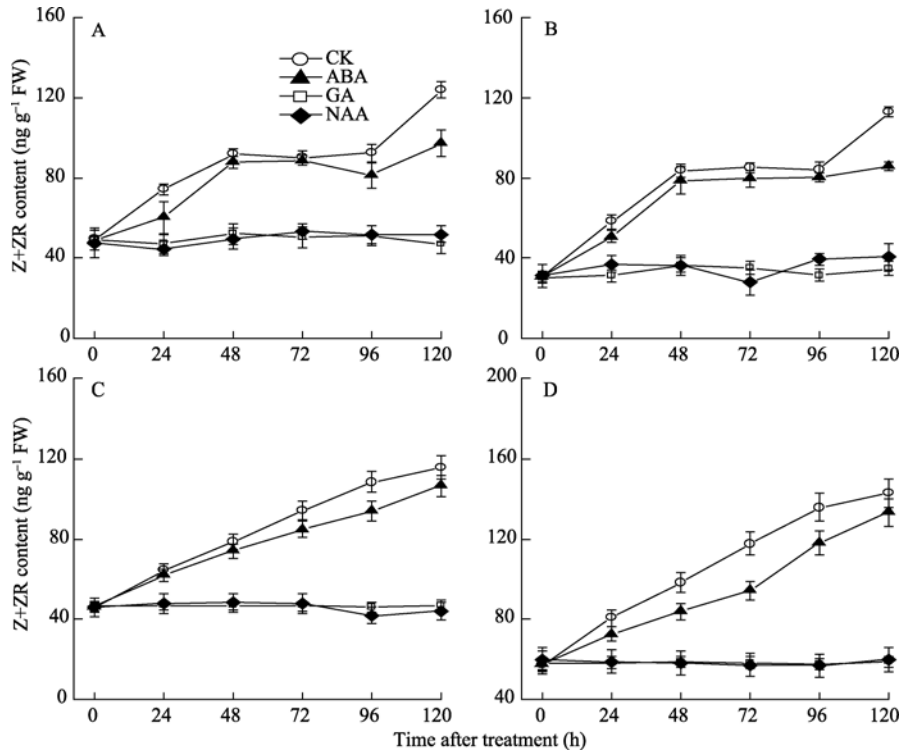


图 4 外源激素对分蘖节(A: 扬稻 6 号; B: 南粳 44)和分蘖芽(C: 扬稻 6 号; D: 南粳 44)中 Z+ZR 含量的影响  
 Fig. 4 Effect of exogenous hormones on Z+ZR contents in tiller node (A: Yangdao 6; B: Nanjing 44) and tiller bud (C: Yangdao 6; D: Nanjing 44)

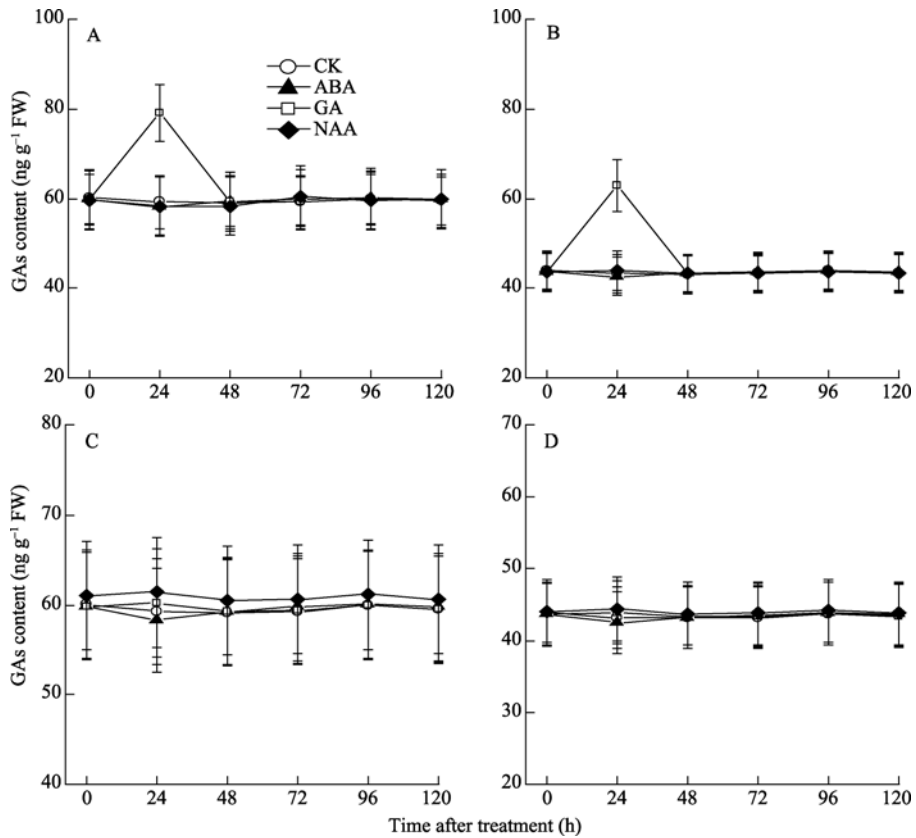


图 5 外源激素对分蘖节(A: 扬稻 6 号; B: 南粳 44)和分蘖芽(C: 扬稻 6 号; D: 南粳 44)中 GA<sub>1+4</sub> 含量的影响  
 Fig. 5 Effect of exogenous hormones on GA<sub>1+4</sub> contents in tiller node (A: Yangdao 6; B: Nanjing 44) and tiller bud (C: Yangdao 6; D: Nanjing 44)

胞分裂素促进小麦分蘖芽生长<sup>[12]</sup>, 小麦分蘖发生衰亡与分蘖节内 Z+ZR 含量密切相关<sup>[14]</sup>, 抽穗后去除顶穗增加了节和芽中 Z+ZR 含量进而刺激水稻休眠分蘖芽的萌发<sup>[22]</sup>。转入异戊烯基腺嘌呤转移酶基因(*ipt*)的研究也证明 CTK 对促进侧芽生长的重要作用<sup>[23]</sup>。与 CTK 相反, IAA 在顶部合成, 通过极性运输抑制 CTK 的合成和运输从而抑制侧芽生长<sup>[10]</sup>, 消除或削弱 IAA 的活性可以打破侧芽的休眠使其萌发<sup>[11]</sup>, 施用外源生长素类激素可以消除 CTK 对侧芽生长的促进作用<sup>[24-25]</sup>。更多的研究认为调控侧芽生长的是 IAA 和 CTK 的比值, 而不是二者的绝对浓度<sup>[14,26-27]</sup>。本研究发现, 水稻分蘖芽正常萌发生长过程中需要分蘖节和分蘖芽保持较高的 Z+ZR 含量, 但是, 在水稻分蘖芽正常萌发生长过程中未发现分蘖节和分蘖芽中 IAA 含量降低现象。在本研究中, CK 处理在显著促进分蘖芽生长的同时, 虽然对分蘖节和分蘖芽中 IAA 含量影响不大, 但却显著提高了其中 Z+ZR 含量, 处理后 24 h 分蘖节和分蘖芽中 IAA/Z+ZR 值分别下降 26.3%~32.7%和 27.0%~38.5%, 表明水稻分蘖芽的生长和休眠也与 IAA/Z+ZR 值密切相关, 而不仅仅是受二者绝对浓度控制。外施 GA<sub>3</sub> 和 NAA 几乎完全抑制水稻分蘖芽生长, 这与前人研究结果类似<sup>[28-29]</sup>。外源 GA<sub>3</sub> 显著提高了分蘖节中 IAA 含量, 而且显著抑制了分蘖节和分蘖芽中 Z+ZR 含量的增高, 进而提高了 IAA/Z+ZR 值, 这可能是 GA<sub>3</sub> 抑制分蘖芽生长的主要因素。NAA 是一种人工合成的生长素类激素, 其对侧芽生长的抑制效应强于 IAA<sup>[24]</sup>。本研究发现外源 NAA 强烈抑制侧芽生长的同时显著抑制分蘖节和分蘖芽中 Z+ZR 含量的提高, 虽然其降低了分蘖节中 IAA 含量, 但是显著提高了分蘖节和分蘖芽中 IAA/Z+ZR 值, 这表明外源 NAA 抑制了 IAA 的合成, 并完全代替了 IAA 的作用抑制 CTK 的合成, 提高 IAA/Z+ZR 值, 进而抑制分蘖芽生长, 这与前人研究结果相似<sup>[24-25]</sup>。以上结果表明外源 GA<sub>3</sub> 和 NAA 对分蘖芽生长的抑制效应是通过提高分蘖节和分蘖芽中 IAA/Z+ZR 值来实现的。另外, 本研究发现各处理对分蘖芽中 IAA 含量都没有显著影响, 说明 IAA 对分蘖芽生长的抑制作用是间接的, 是通过影响分蘖节部位的激素平衡进而影响分蘖芽的萌发生长, 另有其他植物的研究也证实了 IAA 主要通过极性运输在木质部和束间厚壁组织中起作用, 这种作用不是直接的而是间接的<sup>[22]</sup>。

从结果中我们发现外源氮素能够降低分蘖芽中

ABA 含量, 而外源 ABA、GA<sub>3</sub> 和 NAA 在抑制分蘖芽萌发的同时, 提高了分蘖节和分蘖芽中 ABA 含量, 但是与 GA<sub>3</sub> 和 NAA 不同, 外源 ABA 并未完全抑制分蘖芽的生长, 只是减缓了其生长速率(图 1), 而且, ABA 含量的显著变化发生在 IAA 和 Z+ZR 之后, 这表明 ABA 可能不是水稻分蘖芽生长的主要调控因素, 而且可能受到 IAA 或 Z+ZR 的诱导。Tucker 等<sup>[31]</sup>认为 ABA 受到 IAA 的调控, 作为第二信使抑制侧芽生长, 而且有研究发现 ABA 和 IAA 的交互与侧芽生长有关<sup>[32]</sup>, 这些结果和本试验结果暗示 ABA 可能受到 IAA 的调控进而控制水稻分蘖芽萌发。

张祖德<sup>[30]</sup>推测外源 GA<sub>3</sub> 通过影响植株营养来抑制分蘖芽生长, 本研究外施激素试验结果显示, 外源 GA<sub>3</sub> 和 NAA 几乎完全抑制了氮素对分蘖芽生长的促进效应, 但是, GA 处理、NAA 处理植株中 N 和 NSC 含量与 CK 处理间并无显著差异, 说明分蘖芽的生长休眠与植株中碳氮代谢并没有必然的关系, 其生长主要受激素代谢调控。但是各种激素在水稻分蘖芽生长过程中的具体作用还有待进一步研究。

#### 4 结论

水稻分蘖芽的生长受到多种激素调控, IAA 和 ABA 含量的提高抑制分蘖芽生长, 而 Z+ZR 含量的提高促进分蘖芽生长, ABA 含量的变化迟于 IAA 和 Z+ZR。外源 GA<sub>3</sub> 和 NAA 通过调控内源 IAA、ABA 和 Z+ZR 含量完全抑制分蘖芽的生长, 外源 ABA 只能减缓分蘖芽的生长速率而不能完全抑制其生长。IAA 和 Z+ZR 是水稻分蘖芽生长的主要调控因素, 而 ABA 虽然能够影响分蘖芽生长, 但不是主要调控因子, 外界因素对分蘖芽生长的调控主要通过调控这 3 种激素实现。

#### 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, 18(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] Ding Y-F(丁艳锋). Regulations of Rice Population Quality by Nitrogen Nutrition. PhD Dissertation of Nanjing Agricultural University, 1997 (in Chinese with English abstract)
- [4] Tang J-B(唐家斌), Wan Y(万勇), Wang W-M(王文明), Ma B-Q(马炳田), Liu Y(刘勇), Li H-J(李浩杰), Xia H-A(夏红爱),

- Li P(李平), Zhu L-H(朱立煌). Genetic research and genetic supports of a few-tiller mutant rice. *Sci China (Ser C: Life Sci)*(中国科学-C辑), 2001, 31(3): 208–212
- [5] Wang Y-S(王永胜), Wang J(王景), Duan J-Y(段静雅), Wang J-F(王金发), Liu L-S(刘良式). Isolation and genetic research of a dwarf tillering mutant rice. *Acta Agron Sin (作物学报)*, 2002, 28(2): 235–239 (in Chinese with English abstract)
- [6] Ding Y-F(丁艳锋), Huang P-S(黄丕生), Ling Q-H(凌启鸿). Relationship between emergence of tiller and nitrogen concentration of leaf blade of leaf sheath on specific node of rice. *J Nanjing Agric Univ (南京农业大学学报)*, 1995, 18(4): 14–18 (in Chinese with English abstract)
- [7] Jiang P-Y(蒋彭炎), Hong X-F(洪小富), Feng L-D(冯来定), Ma Y-F(马跃芳), Xu Z-F(徐志福), Ni Z-R(倪竹如), Liu Z-H(刘智宏). On tiller utilization from the distribution trend of assimilation product in rice individuals. *Acta Agric Zhejiang (浙江农业学报)*, 1994, 6(4): 209–213 (in Chinese with English abstract)
- [8] Chatfield S P, Stirnberg P, Forde B G, Leyser O. The hormonal regulation of axillary bud growth in *Arabidopsis*. *Plant J*, 2000, 24: 159–169
- [9] Shimizu S S, Mori H. Control of outgrowth and dormancy in axillary buds. *Plant Physiol*, 2001, 127: 1405–1413
- [10] Wang G, Romheld V, Li C, Bangerth F. Involvement of auxin and CKs in boron deficiency induced changes in apical dominance of pea plants. *J Plant Physiol*, 2006, 163: 591–600
- [11] Leopold A. The control of tillering in grasses by auxin. *Am J Bot*, 1949, 36: 437–440
- [12] Langer R, Prasad P, Laude H. Effects of kinetin on tiller bud elongation in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Ann Bot*, 1973, 37: 565–571
- [13] Hong X-F(洪晓富), Jiang P-Y(蒋彭炎), Zheng Z-S(郑寨生), Lu C-Y(卢昌银), Wang C-M(王撮明). Relationships between employ GA<sub>3</sub> during tillering stage and promote the panicle bearing tiller rate. *J Zhejiang Agric Sci (浙江农业科学)*, 1998, (1): 3–5 (in Chinese)
- [14] Ma X-L(马兴林), Liang Z-X(梁振兴). Studies on the effects of endogeneous 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)
- [15] Zhou C-F(周传凤), Li Y-R(李扬瑞), Yang L-T(杨丽涛). Effect of ethephon sprayed at early tillering stage on the activities of peroxidase, IAA oxidase and acid invertase in sugarcane in correlation to tillering. *Guihaia (广西植物)*, 2007, 27(4): 649–652 (in Chinese with English abstract)
- [16] 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)
- [17] 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 with English abstract)
- [18] 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)
- [19] Bangerth F. Response of CK concentration in the xylem exudates of bean (*Phaseolus vulgaris* L.) plants to decapitation and auxin treatment, and relationship to apical dominance. *Planta*, 1994, 194: 439–442
- [20] Schumling T. New insights into the functions of CKs in plant development. *J Plant Growth Regul*, 2002, 21: 40–49
- [21] Tanaka M, Takei K, Kojima M, Sakakibara H, Mori H. Auxin controls local cytokinin biosynthesis in the nodal stem in apical dominance. *Plant J*, 2006, 45: 1028–1036
- [22] Liu Y(刘杨), Wang Q-S(王强盛), Ding Y-F(丁艳锋), Liu Z-H(刘正辉), Li G-H(李刚华), Wang S-H(王绍华). Endogenous phytohormone changes in the release of dormant tillering bud in rice. *Acta Agron Sin (作物学报)*, 2009, 35(2): 356–362 (in Chinese with English abstract)
- [23] Werner T, Motyka V, Laueou V, Smets R, Van Onckelen H, Schumling 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
- [24] Cline M G. Exogenous auxin effects on lateral bud outgrowth in decapitated shoots. *Ann Bot*, 1996, 78: 256–266
- [25] Cline M G, Chatfield S P, Leyser O. NAA restores apical dominance in the *axr3-1* mutant of *Arabidopsis thaliana*. *Ann Bot*, 2001, 87: 61–65
- [26] Emery R J N, Longnecker N E, Atkins C A. Branch development in *Lupinus angustifolius* L.: II. Relationship with endogenous ABA, IAA and CKs in axillary and main stem buds. *J Exp Bot*, 1998, 49: 555–562
- [27] Shimizu-Sato S, Mori H. Control of outgrowth and dormancy in axillary buds. *Plant Physiol*, 2001, 127: 1405–1413
- [28] Woodward E, Marshall C. Effects of plant growth regulators and nutrient supply on tiller bud outgrowth in barley (*Hordeum distichum* L.). *Ann Bot*, 1998, 61: 347–354
- [29] Ma B, Smith D. Chlormequat and ethephon timing and grain production of spring barley. *Agron J*, 1992, 84: 934–939
- [30] Zhang Z-D(张祖德). Research of chemical regulation on promote the panicle bearing tiller rate of rice. *Fujian Sci Tech Rice Wheat (福建稻麦科技)*, 2006, (6): 10–13 (in Chinese)
- [31] Tucker D. Apical dominance in the tomato: the possible roles of auxin and abscisic acid. *Plant Sci Lett*, 1978, 12: 273–278
- [32] Cline M G, Oh C. A reappraisal of the role of abscisic acid and its interaction with auxin in apical dominance. *Ann Bot*, 2006, 98: 891–897