

DOI: 10.3724/SP.J.1006.2009.00356

## 水稻休眠分蘖芽萌发过程中内源激素水平的变化

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 / 南方作物生理生态重点开放实验室, 江苏南京 210095

**摘要:** 以 2 个籼稻品种 II 优航 1 号、扬稻 6 号为材料, 研究了齐穗后去除顶穗和保留顶穗对倒 2 节间叶腋内休眠分蘖芽(倒 2 芽)的生长动态及倒 2 芽、倒 2 芽着生节(倒 2 节)中内源激素(IAA、Z+ZR、ABA)含量的影响。结果表明, 去除顶穗后, 倒 2 芽休眠解除, 开始萌发生长。在去除顶穗后 1 d 内, 倒 2 节中吲哚-3-乙酸(IAA)水平、倒 2 芽中脱落酸(ABA)水平迅速下降, 其后 2 种激素含量基本保持稳定, 而留穗处理这 2 种激素含量变化不大。去除顶穗后, 倒 2 节和倒 2 芽中玉米素+玉米素核苷(Z+ZR)含量均持续升高, 与留穗处理间的差异不断扩大, 其变化动态与倒 2 芽生长动态相一致。而 2 个处理间倒 2 节中 ABA 水平、倒 2 芽中 IAA 水平相差不大。分蘖芽的萌发生长是多种激素共同作用的结果, 芽中较低的 ABA/(Z+ZR)值、节中较低的 IAA/(Z+ZR)值有利于分蘖芽的生长, 其值较高抑制分蘖芽生长。

**关键词:** 水稻; 分蘖芽; 萌发; 休眠; 内源激素

## Endogenous Phytohormone Changes in the Release of Dormant Tillering Bud in Rice

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

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

**Abstract:** Tiller number is a major factor affecting rice grain yield. The endogenous hormone has substantial regulative effect on tillering of rice. However, little is known on the hormonal changes in releasing tillering bud. In this study, two *indica* rice cultivars were used with two treatments, removing panicle and retaining panicle, to investigate the pattern of hormonal changes during the period of dormant tillering bud sprouting. The result showed that the dormant tillering bud released and grew quickly after panicle removing. One day after removing panicle, the level of IAA in node and level of ABA in tillering bud decreased significantly, then the contents of these two hormones maintained at a constant level. The contents of Z+ZR in both node and bud increased significantly in panicle removing treatment. However, the content of IAA in the bud and the content of ABA in the node showed no significant difference between the two treatments. Further, the results showed that the ratio of hormones rather than a single hormone has the larger impact on tillering bud growth, with lower values of ABA/(Z+ZR) in bud and IAA/(Z+ZR) ratio in node showing beneficial effect whereas higher values of the two ratios demonstrating deleterious effect on tillering bud growth.

**Keywords:** Rice; Tillering bud; Sprout; Dormancy; Phytohormone

分蘖是影响水稻穗数多少进而影响其单产的重要农艺性状之一, 是水稻生长发育过程中形成的一种特殊分枝特性<sup>[1-2]</sup>, 其发生状况是水稻个体健壮程度的重要指标。生产实践证明, 提高群体的茎蘖成穗率是水稻群体质量的综合指标, 而且水稻群体中无效分蘖的存在会对有效分蘖形成竞争, 成为影响个体正常发育、阻碍和限制后期群体光合作用的重要因素, 恶化群体, 影响产量<sup>[3]</sup>, 所以在水稻生产中

促进有效分蘖的同时要尽可能地抑制无效分蘖的发生。但是, 目前对分蘖发生的调控主要采用肥水等栽培措施, 其受环境影响大, 如何有效调控分蘖发生仍将是水稻研究的一个重要课题。除作物遗传特性<sup>[4-7]</sup>、植株的营养状况<sup>[8-9]</sup>外, 植物激素在分蘖的发生与衰亡过程中也起着关键作用<sup>[10-13]</sup>, 目前已经有一些研究者利用外施生长调节剂来控制水稻分蘖的发生<sup>[14-15]</sup>。但是因为取样时期、取样方式等因素的

本研究由国家科技支撑计划项目(2006BAD02A03), 国家自然科学基金项目(30471016)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: 2006101065@njau.edu.cn

Received(收稿日期): 2008-03-13; Accepted(接受日期): 2008-06-12.

制约, 目前对于水稻分蘖芽萌发过程中内源激素动态变化的研究较少, 本研究利用水稻伸长节间叶腋内休眠分蘖芽的再生特性, 分析了伸长节间叶腋内休眠分蘖芽萌发过程中内源激素的动态变化, 旨在探讨其萌发的激素机理, 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

试验于 2006—2007 年在南京农业大学江宁实验基地进行, 前茬为小麦, 供试土壤为粘土, 含有机质 1.61%、全氮 0.136%、碱解氮  $74.7 \text{ mg kg}^{-1}$ 、速效磷  $10.36 \text{ mg kg}^{-1}$ 、速效钾  $82.6 \text{ mg kg}^{-1}$ 。供试材料为扬稻 6 号、II 优航 1 号, 设去除顶穗和保留顶穗 2 个处理, 以后者为对照, 前者在齐穗期沿穗颈节剪去顶穗。2006 年 5 月 13 日播种, 6 月 15 日移栽; 2007 年 5 月 10 日播种, 6 月 14 日移栽。行株距为  $30.0 \text{ cm} \times 13.3 \text{ cm}$ , 单苗移栽。本田小区面积  $3 \text{ m} \times 3 \text{ m}$ , 随机区组排列, 3 次重复。田间栽培管理与大田生产相同。

### 1.2 测定项目及方法

1.2.1 取样方法 从处理当天至处理后 5 d 每天取样一次, 每次先剥去叶和鞘, 然后用刀片割下倒 2 节间和倒 3 节间之间的节(简称倒 2 节, 下同)和节上

着生的休眠分蘖芽(简称倒 2 芽, 下同), 以 10 个芽为一组, 置万分之一天平上称其鲜重, 重复 3 次。

1.2.2 激素含量测定 取倒 2 芽和倒 2 节各 0.5 g 左右, 用 80% 预冷甲醇置弱光下冰浴研磨至匀浆, 于  $4^\circ\text{C}$  过夜,  $10\,000\times g$  冷冻离心 15 min, 取上清液过  $\text{C}_{18}$  柱; 真空干燥后, 以样品稀释液(含 0.1% Tween-20 和 0.1% 明胶的磷酸盐缓冲液, pH 7.5)溶解即得样品激素提取液。用酶联免疫法<sup>[16]</sup>测定 IAA、ABA 和 Z+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。

2 年试验数据虽有一定的差异, 但趋势相同, 本文采用 2007 年数据。

## 2 结果与分析

### 2.1 倒 2 芽鲜重变化

由图 1 可见, 去除顶穗 1 d 以后, 倒 2 芽鲜重急剧增长, 两个品种的表现一致; 而对照的表现则明显不同, 在处理后的 5 d 之内, II 优航 1 号倒 2 芽的鲜重没有明显变化, 扬稻 6 号倒 2 芽的鲜重略有增加, 但增幅很小。这表明, 去穗处理打破了分蘖芽的休眠, 促进了分蘖芽的萌发生长, 而对照分蘖芽仍处于受抑状态。

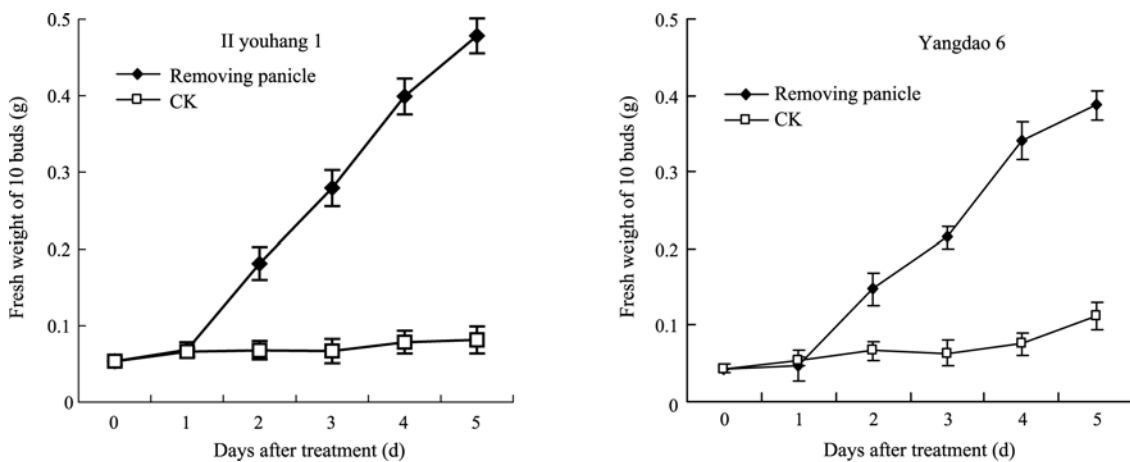


图 1 去除顶穗对倒 2 芽鲜重的影响

Fig. 1 Effect of removing the top panicle on fresh weight of tillering bud at the second node

### 2.2 倒 2 节和倒 2 芽内源激素变化

2.2.1 IAA 图 2-A 和 B 显示, 去除顶穗后, 2 个品种倒 2 芽中的 IAA 含量都呈上升趋势。其中, II 优航 1 号上升趋势较为明显, 扬稻 6 号仅略有上升。对照与去穗处理趋势基本一致, 但其 IAA 含量始终低于去除顶穗处理。与倒 2 芽不同, 倒 2 节中的 IAA

含量在去除顶穗后第 1 天显著下降(图 2-C, D), 此后, 随着倒 2 芽鲜重的快速增加, 保持相对稳定; 对照倒 2 节中 IAA 含量则一直保持在较高水平。这表明, 倒 2 芽中 IAA 含量变化与分蘖芽萌发关系不甚密切, 而倒 2 节中 IAA 含量下降与其分蘖芽的萌发生长关系较为密切。

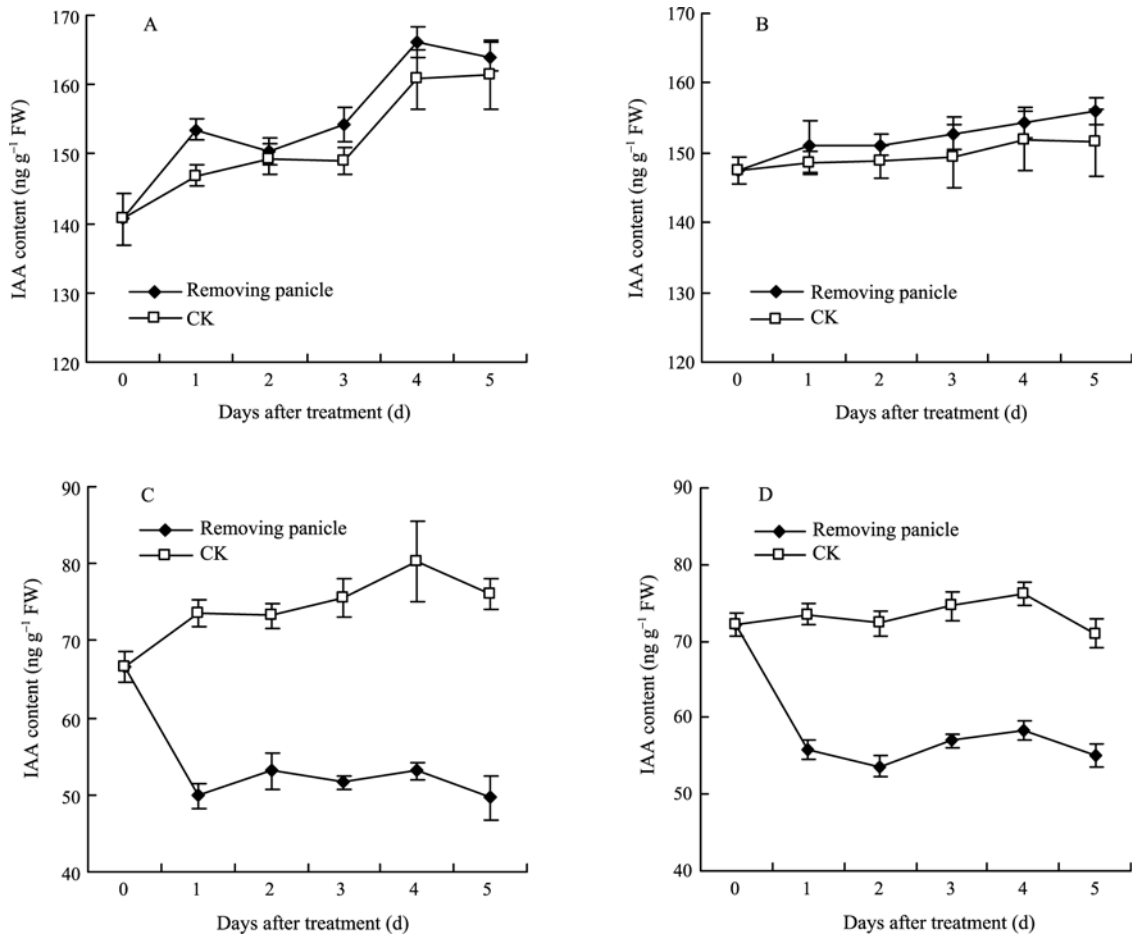


图 2 去除顶穗对倒 2 芽(A: II youhang 1, B: Yangdao 6)和倒 2 节(C: II youhang 1, D: Yangdao 6) IAA 含量的影响  
Fig. 2 Effect of removing panicle on IAA content in tillering bud at the second node (A: II youhang 1, B: Yangdao 6) and in the second node (C: II youhang 1, D: Yangdao 6)

2.2.2 ABA ABA 的变化趋势与 IAA 不同, 去除顶穗后倒 2 芽中 ABA 含量呈下降趋势(图 3-A, B)。去除顶穗后 1 d 倒 2 芽中 ABA 含量已降至去穗当天一半左右, 此后基本保持稳定。在保留顶穗条件下, 倒 2 芽中 ABA 含量略有上升, 2 个品种趋势一致。节中情形不同, 去除顶穗后, II 优航 1 号 ABA 含量呈下降趋势, 对照趋势相似, 但下降幅度小于去穗处理; 而扬稻 6 号去穗处理 ABA 含量略有下降, 对照节则基本保持稳定(图 3-C, D)。与 IAA 不同的是, 分蘖芽中 ABA 含量的下降与芽的萌发关系密切, 而节中 ABA 含量的变化似乎与分蘖芽的萌发关系不大。

2.2.3 Z+ZR 细胞分裂素具有促进植物生长的功能。去除顶穗后倒 2 芽中 Z+ZR 含量持续增长(图 4-A, B), 而对照中倒 2 芽中 Z+ZR 含量一直保持在较低水平, 与去穗处理之间的差异越来越大。倒 2 芽中 Z+ZR 含量与倒 2 芽变化趋势相似(图 4-C, D),

扬稻 6 号倒 2 节中 Z+ZR 含量上升较慢, II 优航 1 号倒 2 节中 Z+ZR 含量上升较快, 这可能与品种差异有关。从图 4 可以看出, 2 个品种节与分蘖芽中 Z+ZR 含量变化与分蘖芽鲜重增长趋势一致。

### 3 讨论

#### 3.1 IAA 与分蘖芽萌发的关系

研究表明, IAA 对侧芽发育的生理过程起重要的调节作用<sup>[12,17-20]</sup>。IAA 在顶端合成并通过极性运输运至基部抑制侧芽生长<sup>[17]</sup>。Leopld 等<sup>[12]</sup>认为禾本科作物生长同样受 IAA 主导的顶端优势影响, 去除或削弱 IAA 活性可以解除顶端优势对侧芽生长的抑制。陶龙兴等<sup>[18]</sup>研究发现水稻不同分蘖的成穗率与最高分蘖期后 14 d 不同分蘖功能叶中 IAA 含量呈极显著正相关。李经勇等<sup>[19]</sup>研究发现稻株叶片和穗部中 IAA 含量的降低, 叶鞘、茎秆和再生芽中 IAA 含量的增加, 有利于再生芽的萌发。本试验结果显示,

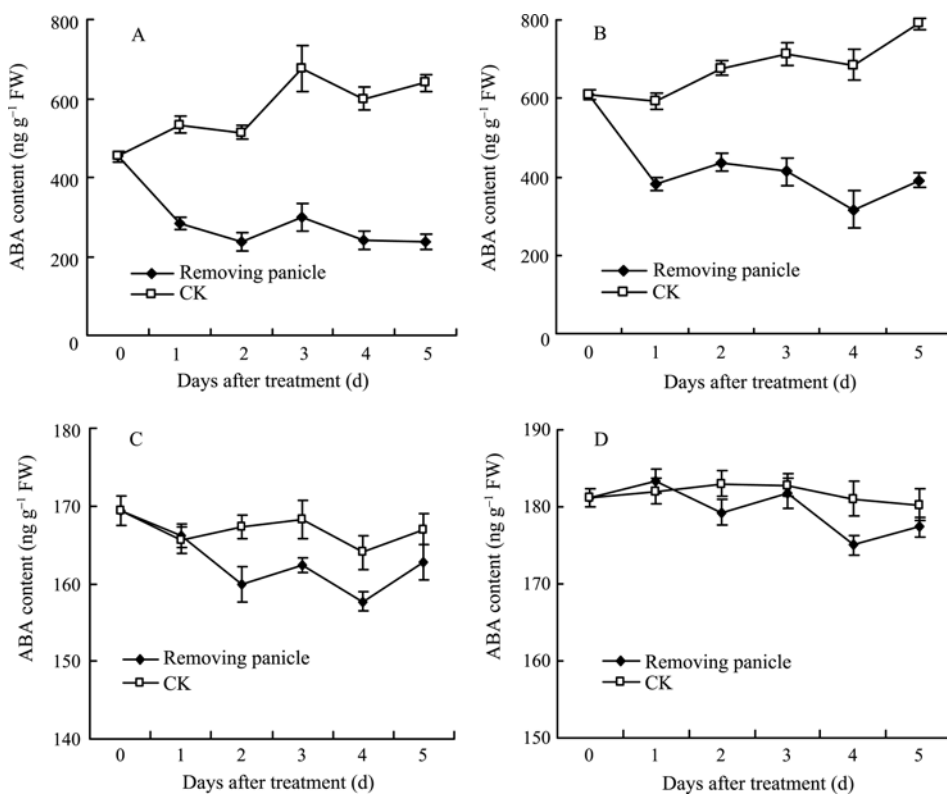


图 3 去除顶穗对倒 2 芽(A: II youhang 1, B: Yangdao 6)和倒 2 节(C: II youhang 1, D: Yangdao 6) ABA 含量的影响  
 Fig. 3 Effect of removing panicle on ABA content in tillering bud at the second node (A: II youhang 1, B: Yangdao 6) and in the second node (C: II youhang 1, D: Yangdao 6)

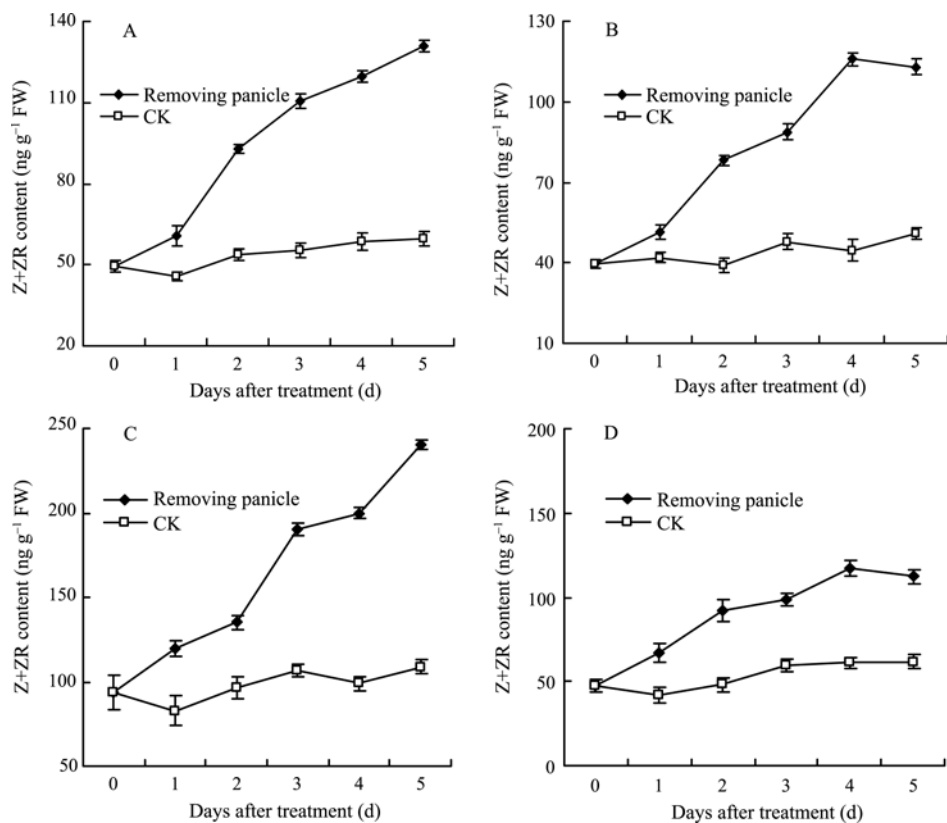


图 4 去除顶穗对倒 2 芽(A: II youhang 1, B: Yngdao 6)和倒 2 节(C: II youhang 1, D: Yangdao 6) Z+ZR 含量的影响  
 Fig. 4 Effect of removing panicle on Z+ZR content in tillering bud at the second node(A: II youhang 1, B: Yangdao 6) and in the second node (C: II youhang 1, D: Yangdao 6)

去除顶穗后水稻休眠分蘖芽中 IAA 水平并未下降, 甚至还有上升趋势, 但同时分蘖芽着生的节部位 IAA 水平显著下降, 这可能是由于 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>[20]</sup>。本试验结果还显示节中 IAA 含量的下降先于休眠分蘖芽萌发, 2 个品种在去穗后 1 d 节中 IAA 含量均下降 20% 以上(II 优航 1 号 25.12%, 扬稻 6 号 22.58%), 其后分蘖芽鲜重开始快速增加, 这表明节中 IAA 含量下降可以刺激分蘖芽的萌发, 二者呈显著负相关(相关系数 II 优航 1 号  $r = -0.687^*$ , 扬稻 6 号  $r = -0.662^*$ )。

### 3.2 ABA 与分蘖芽萌发的关系

ABA 与侧芽休眠关系密切<sup>[11,21-22]</sup>。对 ABA 敏感的拟南芥 *eral* 突变体有较少的分枝, 在打顶后腋芽开始生长前 ABA 水平有下降的趋势<sup>[21]</sup>, 说明 ABA 抑制了腋芽的生长。马兴林等<sup>[11]</sup>研究表明小麦分蘖中 ABA 含量的增加会抑制其进一步发育而引起衰亡。王光明等<sup>[22]</sup>研究表明水稻再生芽内高含量的 ABA 是抑制再生芽生长的主要内部因素。本试验结果显示, 在休眠分蘖芽萌发的过程中, 芽中 ABA 含量显著下降, 而节中 ABA 含量与对照节中 ABA 含量差异不大, 这也进一步表明, 分蘖芽中 ABA 含量与芽的休眠、萌发关系密切, 其间呈显著负相关(II 优航 1 号  $r = -0.696^*$ , 扬稻 6 号  $r = -0.654^*$ )。

### 3.3 CTKs 与分蘖芽萌发的关系

大量研究显示, CTKs 对侧芽发育的生理过程起重要的调节作用<sup>[11-12,23-25]</sup>。Li 等<sup>[23]</sup>研究发现去顶的 *vicia app* 突变体, 在侧芽处直接施加细胞分裂素会增加侧芽的产生。Lange 等<sup>[12]</sup>发现外施 KT 能促进小麦侧芽生长。在关于小麦的研究中发现分蘖发生衰亡与分蘖节内 Z+ZR 含量密切相关<sup>[11,24]</sup>。在用蓝羽扇豆为材料的研究中发现 CTKs 浓度相对较高的腋芽的生长速度较快<sup>[25]</sup>。本试验结果显示, 在分蘖芽萌发过程中, 芽中及节中 Z+ZR 含量均显著上升, 表明 Z+ZR 在分蘖芽萌发过程中起着重要作用, Z+ZR 能够打破芽的休眠, 促进其萌发生长。

另外, 从 Z+ZR 变化趋势图可以看出, II 优航 1 号节和分蘖芽中 Z+ZR 含量一直高于同期扬稻 6 号节和分蘖芽中 Z+ZR 含量, 尤以节中更为明显。图 1 显示 II 优航 1 号倒 2 芽鲜重一直高于同期扬稻 6 号

倒 2 芽鲜重, 其鲜重增加速率也快于扬稻 6 号, 与节和芽中 Z+ZR 含量变化趋势相一致, 尤其与节中 Z+ZR 含量变化趋势一致。这表明 Z+ZR 含量与侧芽的萌发生长关系密切, Z+ZR 是侧芽生长所必须的因素, 高水平的 Z+ZR 含量可以促进侧芽的萌发生长, 低水平的 Z+ZR 含量会抑制侧芽萌发生长, 相比而言, 节中 Z+ZR 含量与侧芽生长的相关性更加密切(节中 Z+ZR 含量与分蘖芽鲜重的相关性: II 优航 1 号  $r = 0.972^{**}$ , 扬稻 6 号  $r = 0.971^{**}$ ; 芽中 Z+ZR 含量与分蘖芽鲜重的相关性: II 优航 1 号  $r = 0.977^{**}$ , 扬稻 6 号  $r = 0.982^{**}$ )。

### 3.4 不同激素之间的比值与分蘖芽萌发的关系

有研究表明, 调控分枝生长的并不是某一种激素, 而是几种激素的平衡在起作用<sup>[10,17,24,26-27]</sup>。在用蓝羽扇豆为材料的研究中发现 IAA 和 CTKs 的浓度和早期腋芽生长有一定联系。在发育后期, ABA 和腋芽的生长速度有很强的负相关性, 表明腋芽的生长潜能是激素之间平衡的结果, 这种平衡在发育的不同阶段是不同的<sup>[20]</sup>。在利用转基因植物改变植物体内激素浓度的研究中进一步验证了 IAA 和 CTKs 的相对浓度在腋芽生长中占有重要地位<sup>[27]</sup>。李春喜等<sup>[24]</sup>研究表明 IAA/(Z+ZR) 值的降低会促进小麦分蘖的日增量。

本研究结果显示, 分蘖芽中 ABA 和 Z+ZR 含量, 节中 IAA 和 Z+ZR 含量和分蘖芽的休眠与萌发关系密切。从表 1 可以看出, 分蘖芽中 ABA/(Z+ZR) 值、节中 IAA/(Z+ZR) 值的快速降低发生于分蘖芽萌发之前, 且在分蘖芽萌发过程中, 分蘖芽中 ABA/(Z+ZR) 值、节中 IAA/(Z+ZR) 值一直保持在较低水平, 而留穗处理 2 个比值一直保持在较高水平, 这表明分蘖芽中较低的 ABA/(Z+ZR) 值、节中较低的 IAA/(Z+ZR) 值有利于分蘖芽的生长, 其值较高抑制分蘖芽生长。相关性分析表明节中 IAA/(Z+ZR) 值(II 优航 1 号  $r = -0.893^{**}$ , 扬稻 6 号  $r = -0.797^{**}$ )、芽中 ABA/(Z+ZR) 值(II 优航 1 号  $r = -0.807^{**}$ , 扬稻 6 号  $r = -0.809^{**}$ ) 与分蘖芽鲜重呈极显著负相关。

## 4 结论

水稻分蘖芽的萌发受到多种激素调控, 芽中 ABA 含量、节中 IAA 含量与分蘖芽的萌发呈显著负相关, 芽及节中 Z+ZR 含量与分蘖芽的萌发呈极显著正相关。芽中 ABA/(Z+ZR) 值、节中 IAA/(Z+ZR) 值与分蘖芽的萌发呈极显著负相关, 芽中较低的

表 1 去除顶穗对倒 2 节 IAA/(Z+ZR)值、倒 2 芽 ABA/(Z+ZR)值的影响

Table 1 Effect of removing panicle on IAA/(Z+ZR) in second node and ABA/(Z+ZR) in tillering bud at the second node

| 处理后天数<br>Days after treatment | 节中 IAA/(Z+ZR)值 IAA/(Z+ZR) in node |      |                  |      | 芽中 ABA/(Z+ZR)值 ABA/(Z+ZR) in tillering bud |       |                  |       |
|-------------------------------|-----------------------------------|------|------------------|------|--------------------------------------------|-------|------------------|-------|
|                               | II 优航 1 号 II youhang 1            |      | 扬稻 6 号 Yangdao 6 |      | II 优航 1 号 II youhang 1                     |       | 扬稻 6 号 Yangdao 6 |       |
|                               | 去除顶穗<br>RP                        | CK   | 去除顶穗<br>RP       | CK   | 去除顶穗<br>RP                                 | CK    | 去除顶穗<br>RP       | CK    |
| 0 d                           | 0.72                              | 0.72 | 1.52             | 1.52 | 9.23                                       | 9.23  | 15.45            | 15.45 |
| 1 d                           | 0.58**                            | 0.89 | 0.83**           | 1.74 | 4.71**                                     | 11.81 | 7.45**           | 14.14 |
| 2 d                           | 0.40**                            | 0.77 | 0.58**           | 1.50 | 2.56**                                     | 9.63  | 5.57**           | 17.23 |
| 3 d                           | 0.27**                            | 0.65 | 0.58**           | 1.26 | 2.75**                                     | 12.30 | 4.66**           | 14.90 |
| 4 d                           | 0.27**                            | 0.87 | 0.50**           | 1.25 | 2.03**                                     | 10.36 | 2.74**           | 15.37 |
| 5 d                           | 0.19**                            | 0.70 | 0.49**           | 1.15 | 1.84**                                     | 10.82 | 3.47**           | 15.49 |

同一行内标以\*\*的值在  $P=0.01$  水平上差异显著。

RP: remove panicle. Values followed by \*\* within a column are significantly different at  $P = 0.01$ .

ABA/(Z+ZR)值、节中较低的 IAA/(Z+ZR)值有利于分蘖芽的生长, 其值较高抑制分蘖芽生长。

## 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] Ling Q-H(凌启鸿). Crop Population Quality (作物群体质量). Shanghai: Shanghai Scientific and Technical Publishers, 2000. pp 96–97(in Chinese)
- [4] Zhou J-S(周劲松), Liang G-H(梁国华). Advances in molecular genetics of tillering characters in rice. *Acta Agric Jiangxi* (江西农业学报), 2006, 18(1): 80–84(in Chinese with English abstract)
- [5] 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(in Chinese)
- [6] 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 dwarf tillering mutant rice. *Acta Agron Sin* (作物学报), 2002, 28(2): 235–239(in Chinese with English abstract)
- [7] Wang Y-S(王永胜), Wang J(王景), Cai Y-T(蔡业统), Lin Y-T(林慧贤), Liu L-S(刘良式). Preliminary analysis of a rice tiller mutant. *Acta Agron Sin* (作物学报), 2002, 8(2): 235–239(in Chinese with English abstract)
- [8] 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)
- [9] 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 Agr Zhejiang* (浙江农业学报), 1994, 6(4): 209–213(in Chinese with English abstract)
- [10] 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)
- [11] 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)
- [12] Ekamber K P K M. Hormonal regulation of tiller dynamics in differentially-tillering rice cultivars. *Plant Growth Regul*, 2007, 53: 215–223
- [13] Marcia A H, Peter B K. Hormonal regulation of lateral bud (tiller) release in oats. *Plant Physiol*, 1980, 66: 1123–1127
- [14] Wang S-H(王绍华), Jie S-T(揭水通), Ding Y-F(丁艳锋), Wang Q-S(王强盛). Effects of tiller inhibitors on regulation of rice tillering. *Jiangsu J Agric Sci* (江苏农业学报), 2002, 18(1): 29–32
- [15] Wu G-X(吴国训), Wu Z-M(吴自明). Basic approaches and key techniques of enhancing earbearing tiller rate of rice population. *Acta Agric Jiangxi* (江西农业学报), 2003, 15(3): 57–61(in Chinese with English abstract)
- [16] 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)
- [17] Wang G Y, Volker P, 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
- [18] Tao L-X(陶龙兴), Wang X(王熹), Tan H-J(谈惠娟), Zhang D-F(张道夫). Hormone levels in functional leaves of tillers and their correlation to panicle setting in rice. *Hybrid Rice* (杂交水稻), 2006, 21(1): 68–71(in Chinese)
- [19] Li J-Y(李经勇), Tang Y-Q(唐永群), Wu Y(吴毓). Relation between the variation of IAA content in plant and germination and growth of ratooning buds in hybrid rice. *Southwest China J Agric Sci* (西南农业学报), 2003, 16: 114–116(in Chinese with English abstract)
- [20] Gong P-T(巩鹏涛), Li D(李迪). Genetic control of plant shoot

- branching. *Mol Plant Breed* (分子植物育种), 2005, 3(2): 151–162(in Chinese with English abstract)
- [21] Pei Z M, Ghassemian M, Kwak C M. Role of farnesyltransferase in ABA regulation of guard cell anion channels and plant water loss. *Science*, 1998, 282: 287–290
- [22] Wang G-M(王光明), Liu B-G(刘保国), Chen J(陈静), Ren C-F(任昌福). Effects of endogenous ABA on the germination of ratooning buds in paddy rice. *J Southwest Agric Univ* (西南农业大学学报), 1997, 19(4): 338–342(in Chinese with English abstract)
- [23] 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* (Nat Sci Edn) (河北北方学院学报·自然科学版), 2007, 23(5): 18–23(in Chinese with English abstract)
- [24] Li C-X(李春喜), Zhao G-C(赵广才), Dai X-M(代西梅), Jiang L-N(姜丽娜), Shang Y-L(尚玉磊). Research on the relationship between wheat tillering dynamics and endogenous hormone. *Acta Agron Sin* (作物学报), 2000, 26(6): 963–968(in Chinese with English abstract)
- [25] Emery R J N, Longnecker N E, Atkins C A. Branch development in *Lupinus angustifolius* L.: II. Relationship with endogenous ABA, IAA and cytokinins in axillary and main stem buds. *J Exp Bot*, 1998, 49: 555–562
- [26] Shimizu S S, Mori H. Control of outgrowth and dormancy in axillary buds. *Plant Physiol*, 2001, 127: 1405–1413
- [27] Sitbon F B, Hennion S, Sundberg B, Little C H A, Olsson O, Sandberg G. Transgenic tobacco plants coexpressing the *Agrobacterium-Tumefaciens*-IAAM and IAA I-II genes display altered growth and indoleacetic-acid metabolism. *Plant Physiol*, 1992, 99: 1062–1069