

植物生长物质在水稻生长发育研究中的应用

史 齐, 萧浪涛, 康朵兰

(湖南农业大学 生物科学与技术学院, 中国湖南 长沙 410128)

摘 要: 概述了主要植物生长物质在水稻生长发育中的作用机理及应用情况, 对使用植物生长物质存在的问题进行了讨论和展望.

关键词: 植物生长物质; 水稻; 生长发育

中图分类号: Q946.885; S511

文献标识码: A

文章编号: 1007-7847(2005)S1-0072-06

The Application of Phytohormones in Studying Growth of Rice

SHI Qi, XIAO Lang-tao, KANG Duo-lan

(College of Bio-Science and Technology, HNAU, Changsha 410128, Hunan, China)

Abstract: The function and the application status of phytohormones used in growth of rice were introduced, the problems of using phytohormones were discussed and outlined.

Key words: phytohormones; rice; growth

(Life Science Research, 2005, 9(4): 072 ~ 077)

植物生长物质是一些可调节植物生长的微量有机物质, 它包括植物激素和植物生长调节剂两大类, 此外还有一些天然存在的生长活性物质和抑制物质. 目前公认的植物激素有五类: 生长素类、赤霉素类、细胞分裂素类、脱落酸与乙烯. 此外, 多胺类、茉莉酸类、水杨酸类、油菜素甾体类等也具有植物激素的特性^[1]. 植物激素的功能多种多样, 互相拮抗或互相协同, 共同对植物生长发育起调节控制作用. 水稻植株体内的激素大部分存在于籽粒中, 它们是引起籽粒内部许多生理变化的信号物质, 特别是在水稻灌浆结实期, 籽粒中激素含量甚至决定着粒重的高低. 水稻灌浆过程中, 籽粒内诸多激素(除乙烯外)的含量变化一般都表现为灌浆前期、中期高, 灌浆后期急剧下降的变化趋势, 即籽粒增重迅速时, 其激素含量较高; 而籽粒增重缓慢时, 其激素含量则较低^[2]. 植物

生长调节剂是人工合成的具有类似激素活性的化合物, 包括生长促进剂、生长抑制剂和生长延缓剂等. 多胺促进生长, 延缓衰老, 提高抗性. 茉莉酸抑制生长和萌发, 促进衰老, 诱导蛋白合成. 水杨酸诱导生热效应和提高抗性, 并能诱导开花和控制性别表达. 油菜素甾体类可促进植物生长、细胞伸长和分裂, 促进光合作用, 增强抗性^[3].

1 植物激素在水稻生长发育过程中的应用

水稻的生长发育过程分为: 分蘖前期、分蘖后期、拔节孕穗、抽穗开花期和乳熟期, 自种子萌发到幼穗分化开始, 为营养生长期; 幼穗分化到抽穗, 是营养生长和生殖生长并进时期; 抽穗以后开花授粉和籽粒灌浆、结实, 为生殖生长期; 不同生育时期之间有着互相联系、相互制约的关系, 水稻的每个生长发育期都是一个十分复杂的过程. 在

收稿日期: 2005-11-13; 修回日期: 2005-12-16

作者简介: 史齐(1982-), 男, 湖南醴陵人, 硕士研究生.

这些过程中,植物生长物质具有重要的作用。

1.1 生长素类物质

植物内源激素在水稻整个生长发育过程中发挥着重要调控作用,它可以影响水稻的分蘖数^[4],从而对它们的最终产量产生明显影响。分蘖初期,水稻 IAA 含量较高,在稍有上升后开始快速下降,最后 IAA 含量约为其峰值的 30%。水稻分蘖能力不仅与其内源 IAA 和 CTK 含量有关,而且与 IAA/CTK 值及其变化动态密切相关, IAA/CTK 值较高或比值上升时,抑制水稻分蘖;反之,当 IAA/CTK 值较低或该值呈下降趋势时,有利于水稻分蘖。生长素 (IAA) 与水稻同化物分配过程密切相关,是同化物分配过程中许多限速和限量因子的调节剂,水稻源、库组织中都含有一定浓度的 IAA,特别是发育中的籽粒,其 IAA 含量要比其它组织高得多。水稻灌浆过程中,籽粒中 IAA 含量动态变化与籽粒灌浆速率表现基本一致。有研究表明,籽粒灌浆速率即籽粒对同化物的摄取能力与 IAA 含量有关,且 IAA 可能主要在水稻灌浆初期起作用^[5]。段俊^[6]等研究发现,水稻抽穗后第 4 d,强势粒内 IAA 含量远高于弱势粒,直到水稻灌浆后期,强势粒内 IAA 含量才低于弱势粒,而此时前者已灌浆完毕。王熹^[7]等研究表明, IAA 可部分代替强势粒对弱势粒的抑制作用。研究表明,水稻籽粒生长素含量与其灌浆过程密切相关^[8]。在灌浆前期, IAA 能在很大程度上决定着水稻维管发育状况、叶片光合能力及籽粒灌浆速率。此外, IAA 也能有效调节水稻灌浆过程中同化物的分配,使同化物分配倾向于 IAA 水平较高的强势粒。将外源生长素施用于水稻不同部位(叶片或籽粒)均能提高该部位光合能力及其获取同化物的能力。生产上常用的人工合成生长素有 IAA、IBA、NAA、2,4-D 等, NAA 具有促进植物插枝生根、防止器官脱落^[9]等生理功能。NAA 浓度在 0~0.01 mg/L 内,根的伸长生长随浓度增加而加快,不定根数量略有增加;当 NAA 超过 0.1 mg/L 后,根的伸长生长明显受到抑制;在 NAA 低于 100 mg/L 以下时,不定根的数量变化相对较小,在低浓度下(0~0.01 mg/L), NAA 明显促进根的生长,并且有利于不定根的发育。NAA 浓度在 0~0.001 mg/L 范围时,芽的伸长生长随浓度增加而加快;但 NAA 浓度等于 100 mg/L 时,芽的伸长生长受到明显抑制,在 0~10 mg/L 浓度范围内, NAA 对水稻芽的生长影响相对于根来说较小。一般水稻抽穗期

和灌浆前期施用生长素效果最佳,施用浓度以 50 mg/kg 为宜,喷施叶片或籽粒都可。

1.2 细胞分裂素

细胞分裂素对作物生长起重要的调控作用,水稻籽粒中细胞分裂素主要起着促进胚乳细胞分裂和发育的作用。目前发现的细胞分裂素主要有玉米素(Z)、二氢玉米素(ZR)和异戊烯基腺嘌呤(iP)等。

杨建昌^[10]的研究表明,水稻籽粒中细胞分裂素浓度对胚乳细胞的增殖起重要调控作用。胚乳细胞增殖速率和最大胚乳细胞数与发育胚乳中 Z+ZR 和 iP+iPA 的平均含量和最高含量均呈极显著的正相关,尤其与 Z+ZR 含量的相关更为显著,水稻胚乳细胞增殖的动态与胚乳中细胞分裂素(Z、ZR、iP、iPA)含量变化也密切相关。抽穗期用低浓度 ZR 或 iP 喷施叶片和穗子,胚乳中细胞分裂素浓度和胚乳细胞数都增加。一些品种籽粒充实不良与灌浆期特别是灌浆初期籽粒中细胞分裂素浓度低有关,提高灌浆期籽粒中的细胞分裂素浓度,能促进胚乳细胞的分裂,促进籽粒灌浆,提高籽粒充实度。目前普遍认为,细胞分裂素是由根系产生并输送到地上部分发挥生理作用^[11]。王志琴^[12]研究表明,两优培九叶片早衰与根系和叶片中细胞分裂素浓度低有关。Z+ZR 是水稻等植物体内主要的并可转运的细胞分裂素^[13]。

1.3 赤霉素

水稻籽粒中的赤霉素能促进籽粒胚乳细胞的伸长和扩大,主要在水稻灌浆前期起作用。水稻生产上最常使用的人工合成赤霉素有两种,一种是 GA₃,俗称九二〇;另一种是 GA₄和 GA₇的混合物。水稻喷施外源赤霉素可起到延缓叶片衰老、促进抽穗整齐度、提高成穗率、增加杂交稻授粉率和受精能力、提高结实率、增加粒重等作用。杨安中^[14]研究表明,GA 单独处理水稻与 CK 相比,单株根数、发根重、分蘖数、叶面积、叶绿素含量及单株干重有较大提高,如配合氯化胆碱(CC)混合使用,能促进秧苗健壮生长,有明显的壮苗作用,且其处理效应明显好于 CC、GA 单独处理。陈连生^[15]研究表明,培矮64S 在幼穗分化Ⅷ期末至破口始穗期喷施九二零能有效地减少田间稻粒黑粉病的发生,提高异交结实率。GA₃与植物的种子萌发、茎伸长、开花和花果发育等有关。姜沂春^[16]研究表明叶绿体基因表达受赤霉素诱导。莫肖蓉^[17]研究表明了水稻伸展蛋白类似蛋白基因受赤霉素诱导。

1.4 乙烯

乙烯在植物的生长发育以及对逆境的反应中起着重要作用, 现已明确, 植物抗病性的产生分别依赖于水杨酸和乙烯的两条信号传导途径. 乙烯是一种催熟剂, 其在水稻结实过程中所起的作用与籽粒终止灌浆及成熟有关, 籽粒中乙烯的活性高峰一般出现在灌浆末期. 裴雁曦^[18] 研究表明, 水稻白叶枯菌侵染下, 乙烯(ET)介导的信号传导途径在防卫反应中可能起着重要作用, 核基因接受信号后改变了一些防卫反应相关基因的表达水平, 来应答病原物的侵入. 结果还提示, 水稻的一些基因通过表达丰度的改变对乙烯信号途径产生反馈调节.

另外, 乙烯可以使水稻生长减缓或停止生长, 在水稻抽穗期应用可以促进水稻早熟, 而且可以缩短水稻上部节间, 降低株高从而防止倒伏问题. 顾大路^[19] 研究表明: 在水稻中后期应用乙烯利降低水稻株高以缩短穗颈节(倒一节)、倒二节、倒三节节间长, 效果达到极显著水平.

1.5 脱落酸

脱落酸(ABA)参与植物许多生理生化过程的调控, 在参与植物器官衰老的调控激素当中, ABA是直接促进器官衰老和脱落的最主要的内源激素, 它能刺激乙烯的产生, 还抑制RNA和蛋白质的合成. 作为一种信号传导物质, ABA通过改变植物体细胞内某些酶的活性及影响核酸、蛋白质的合成等方式来调节植物的生长发育. 水稻灌浆期间, 一般开花早的强势粒启动灌浆早, 灌浆速率快, 籽粒饱满; 开花迟的弱势粒灌浆启动滞后, 结实率低, 灌浆速率慢, 籽粒饱满度差. 研究表明, ABA是影响弱势粒充实乃至水稻整体灌浆的因素之一^[20]. 水稻灌浆的各个时期籽粒内部发生不同的生理变化, 在这些生理变化中ABA所起作用及其作用方式不同, 相应的灌浆时期ABA含量也不同. 段俊^[21] 等的试验结果表明, 无论是强势粒还是弱势粒, 其ABA含量在灌浆过程中的动态变化均为先上升后下降, 表现为前、后期含量相对低, 中期含量相对较高. 此外, 籽粒中籽粒胚和胚乳中ABA含量有很大差异, 水稻灌浆过程中籽粒胚乳中ABA含量占整个种子的90%左右, 但胚乳中ABA浓度仅为胚的一半. 施用外源ABA对水稻强势粒影响不大, 但对弱势粒增重影响明显.

脱落酸曾被认为是一种抑制型激素, 但近年来研究表明, 它对作物的生长发育兼有促进作用.

汤日圣^[22] 研究表明, 低浓度ABA(0.5~1.0 mg/L)处理水稻种子对其萌发无明显影响, 但能有效促进根和芽的伸长生长, 高浓度ABA(> 5.0 mg/L)对种子萌发和根、芽的伸长生长具有明显的抑制作用; 经ABA处理的水稻秧苗株高增长率受到明显控制, 苗高降低; ABA能有效减缓干旱胁迫期间秧苗叶片相对含水量的减少, 提高秧苗的抗旱能力. 柏新付^[23] 研究表明, 在水稻抽穗和灌浆初期喷施较低浓度(1 mg/L)的ABA, 水稻成熟时经ABA处理的弱势粒平均粒重增加2.84 mg, 比未喷施的对照增加35.5%. 蔡永萍等^[24] 研究表明, 后期喷施适量浓度的外源ABA可促进籽粒胚的发育, 增加籽粒对同化物的吸收, 促进籽粒充实灌浆; 而后期高浓度的ABA则有抑制物质运输, 加速植株衰老的效应. 杨建昌等^[25] 研究表明, 在灌浆初期(花后1~8 d)低浓度(15 mg/L)ABA处理水稻, 结实率、籽粒充实率、粒重、单株产量、弱势粒的胚乳组织发育以及颈、鞘贮藏物质的运输都有明显的促进作用; 而灌浆中期(花后16d)低浓度ABA以及各期高浓度(30 mg/L)ABA处理则对以上指标表现为抑制作用.

2 植物生长调节剂在水稻生长发育上的应用

多胺、水杨酸、茉莉酸、油菜素内酯是较先发现的一些植物内源激素, 在植物中普遍存在并具有重要的生理功能.

2.1 多胺

多胺(PAs)是生物体代谢过程中产生的具有生物活性的低分子量脂肪族含氮碱, 是调控生物体生长发育的重要活性物质^[26]. 最常见的有腐胺(Put)、亚精胺(Spd)和精胺(Spm), 存在形式主要有游离态和结合态两种. 在生理条件下, 它们以多聚阳离子状态存在, 可与带负电荷的核酸、酶、结构蛋白以及细胞内功能基团发生作用, 调节植物的生长、发育和形态建成. 近年来的研究表明, 多胺与植物的抗逆性有密切联系, 当植物遇到环境胁迫时, 细胞通过多胺含量的增加而起一定的保护作用^[27]. 杨建昌^[28] 研究表明, 在水分胁迫下, 抗旱性水稻品种叶片中的Put、Spd和Spm累积较早且持续时间长, Spd和Spm相对含量较高, 说明在水分胁迫下叶片中多胺含量的变化与品种的抗旱性有密切联系. 吉晓佳^[29] 研究表明不同种类和浓度的PAs合成抑制剂对水稻籽粒内源PAs含

量的抑制效应在水稻不同生育期存在差异,其中 PAs 底物类似物 (D-Arg) 在水稻抽穗期、开花期、灌浆期处理均显著有效,且对人无毒害作用, PAs 生物合成抑制剂 (MG-BG、CHA) 仅在水稻抽穗期和开花期有效,在灌浆期仅对其籽粒 PAs 各组分含量有影响,而对总量的影响不显著。

2.2 茉莉酸

茉莉酸 (JA) 和茉莉酸甲酯 (MeJA) 是一类重要的植物内源性抗逆信号分子。茉莉酸类物质介导的信号转导途径在植物的生长发育、抗逆以及衰老过程中起着重要的作用,近年来受到越来越多的关注^[30]。研究表明,JA/MeJA 广泛存在于植物界,并具有诱导植物防御反应,在分子、细胞、器官和个体等水平调节植物生长发育的多种生理效应^[31]。目前,以 JA/MeJA 为典型代表的茉莉酸类 (JAs) 作为一类新型植物激素已被国际学术界广为接受。Yamane^[32] 等的研究表明 JA 显著抑制花粉萌发,MeJA 却没有抑制花粉萌发的活性。在水稻中,发现 JA/MeJA 对颖花开放有强烈诱导效应,并已找到一些证据支持内源 JA 参与颖花开放的诱导^[33]。

外源 MeJA 能提高秧苗抗旱性。汤日圣^[34] 研究表明用 MeJA 浸种能抑制水稻种子萌发。经 MeJA 处理的秧苗其苗高增长率受到明显控制,苗高显著降低,秧苗内源 ABA 含量显著增加,内源 GA 和 IAA 含量显著降低,MeJA 能减缓 SOD、CAT 活性的降低和减少 MDA 积累,有效提高水稻秧苗抗旱能力。另外,外源 JA 影响植物种子的萌发,高浓度抑制而低浓度不影响水稻花粉萌发,0.25 mmol/L DHJA 并不影响水稻花粉的萌发,但当浓度达到或超过 0.50 mmol/L 时 DHJA 明显抑制花粉的萌发,而 2.50 mmol/L DHJA 则几乎完全抑制花粉的萌发。0.25 mmol/L MeJA 对水稻花粉的萌发只有微弱的抑制活性,与 DHJA 类似,当浓度达到或超过 0.50 mmol/L 时 MeJA 明显抑制花粉的萌发,而 2.50 mmol/L MeJA 则几乎完全抑制花粉的萌发。

2.3 油菜素内酯

1979 年美国 Grove 报道从 225 kg 的油菜花粉中提取到 10rag 结晶,经 x 射线分析证实为一种甾体物质,定名为油菜素内酯 (BR),又名芸苔素内酯。当前在作物上应用的 BR 物质主要有油菜素内酯 (BR)、表油菜素内酯 (EB) 及高油菜素内酯 (HBR) 三种,其中,表油菜素内酯在农业上的应用已引起国际上重视。日本藤田报道了在水稻上有

明显提高产量和增强抗病性及抗逆性等效果。1991 年,中国云南大学人工合成表高油菜素内酯成功。并进行工厂化生产,制成多种适于不种作物施用的剂型,商品名云大 -120,填补了国内药源的空白。水稻叶面喷施云大 -120 后,能促进植株根系发育、秧苗生长,可提高叶绿素含量,增强光合作用,吕洪江^[35] 研究表明:云大 -120 处理水稻不仅根系发育好,叶色深绿,而且发病率低;穗粒数、千粒重分别较对照增加 6.0 粒、1.2 g,空秕粒率较对照降低 9.0 个百分点,较对照增产 11.3%,并且在水稻 1.5 叶期和抽穗期喷施云大 -120,能促进水稻生长发育,提高叶绿素含量,增强光合作用,对水稻胡麻斑病、稻瘟病有一定的减轻作用。

2.4 水杨酸

水杨酸 (SA) 是植物体内产生的一种简单的酚类物质,它作为一种信号分子对一些重要的代谢过程起调控作用。SA 被认为是一种新的植物内源激素^[36]。近年来水杨酸 (SA) 在植物抗病反应中作用的研究受到广泛重视。研究表明^[37],SA 介导植物病程相关蛋白的基因表达,番茄、黄瓜、水稻、拟南芥等多种植物在抗病反应中均有 SA 的参与。曾富华等^[38] 研究表明,外源 SA 处理水稻可诱导产生对白叶枯病的抗性,SA 可能作为信号分子,介导整个植株抗病反应。Chen 等^[39] 认为 SA 可以通过植物体内代谢转化成儿茶酚、木质素、类黄酮、氧杂酮等,由于这些物质在植物体中具有杀菌作用,从而达到抗病效果。蔡新忠等^[40] 研究表明,抗病反应的水稻体内积累 SA,且这种内源 SA 的积累是先于 PR 基因表达和抗病性的产生。向华^[41] 研究表明水稻种子经较高浓度 (0.1 ~ 0.2 mmol/L) 的水杨酸处理后,萌发都受到抑制,较低浓度 (0.005 ~ 0.05 mmol/L) 的水杨酸处理,能促进种子的萌发。

外源水杨酸能够提高水稻幼苗中 VC 和过氧化物酶含量或活性。在广大的华南地区,水稻幼苗早春初长时,常会受到冷空气的袭击,引起冷害,通过外施水杨酸去提高上述两者的含量或活性,从而提高水稻的抗寒性。另外,VC 是植物体内的一种抗氧化剂,可以清除 O_2 和 H_2O_2 ,抑制脂质过氧化,与防止活性氧抑制 CO_2 固定等,而过氧化物酶是植物体内氧化还原酶系统的重要组成部分,可以直接清除 O_2 ,这两者在植物的抗病系统中也具有重要的意义^[42]。

2.5 烯效唑

烯效唑 (S_{3307}) 是一种新型植物生长调节剂,同时它也有很强的生物活性和抗逆效应。研究指

出:用烯效唑处理能引起植物体内 ABA 水平的增加,而 ABA 增加到一定水平就会启动抗病基因的表达,提高植物的抗病性^[43].于虹漫^[44]研究表明烯效唑能迅速激活秧苗体内的 POD 活性,增加 POD 同工酶数目与活性和蛋白质先低后高的变化来削弱或消除病原菌及其代谢产物对细胞的伤害,增强植株的抗病能力.

烯效唑促进水稻的氮代谢,杨文钰^[45]研究表明用 20~40 mg/L 烯效唑在孕穗期喷施水稻后,剑叶的氮素同化能力提高,氮素同化能力时间延长,氮素从营养器官向籽粒中的转运以及籽粒中非蛋白氮向蛋白氮的转化能力加强,使得籽粒在各时期的蛋白氮含量高于对照,稻米蛋白质含量显著提高.李玥莹^[46]研究表明,水稻盛花期喷施 30~100 mg/L 烯效唑能延缓成熟期间旗叶的衰老.

PP₃₃₃ 是一种植物生长延缓剂,沈惠娟等^[47]研究表明,渗透胁迫下用多效唑能抑制植物体内赤霉素的生物合成,从而使水稻的节间变得短壮,增加抗倒伏能力,在水稻秧田上施用可以控制秧苗高度,增加分蘖,培育矮壮秧,移栽后返青复活快;在中苗机插上应用,可以控制秧苗株高,在长秧龄(40 d 以上)情况下应用,有增产效果.Wang S Y^[48]研究表明,应用多效唑能显著提高作物的抗逆性,大田水稻中期喷施多效唑,有一定的抗倒效果,但会引起水稻减产,在实践应用中应充分引起重视.

2.6 其它生长调节剂

DA-6 是一类新型细胞分裂素类植物生长调节剂,DA-6 和其它细胞分裂素类物质一样,具有促进植物生长,延缓衰老,提高作物产量和品质的作用.张子龙^[49]研究发现 DA-6 具有促进水稻种子萌发和幼苗生长的作用,梁颖^[50]研究表明,10 μg/L 浓度 DA-6 可有效提高水稻幼苗的抗冷性.KT-30 是一种新型的苯脲型细胞分裂素类生长调节剂,梁颖^[51]研究表明,KT-30 延缓水稻叶片衰老的作用明显好于 6-BA,并对水稻叶片有保绿作用.三十烷醇(TA)乳粉是一种广谱性的植物生长调节剂,水稻幼穗分化 2~3 期和孕穗期分别叶面喷施 1~2 mg/L TA 一次,能促进水稻生长发育,提高碳、氮代谢水平,增加有效穗、穗粒数、穗实粒数,提高结实率、千粒重和晒干率等.PT 是一种新型植物生长调节剂,是一种低分子三胺类化合物,可调节多种植物的生长发育和衰老进程.喷施 PT 能显著提高水稻秧苗叶片的光合速率,浓度为

30~40 mg/L 时效果最好;喷施 10mg/L 的 PT 能显著提高水稻秧苗的叶绿素 a 含量、叶绿素 b 含量、总叶绿素含量.“保多收”浸种能促进种子破胸发芽,提高发芽率,促进分蘖和根苗粗壮,增加有效分蘖和颖花数;破 12 期、齐穗期喷雾能提高结实率,降低空秕率;灌浆期喷雾,能提高千粒重,浓度以 5 000~6 000 倍液为宜.粒粒饱是一种新型二元植物生长调节剂,在抽穗期喷施粒粒饱,能提高水稻抽穗整齐度、结实率和千粒重.后期熟相好、成熟提早.

3 展望

利用外源植物生长物质对水稻生产进行科学调控的同时,还应该清醒认识到在科研和生产中使用外源植物生长还存在着许多问题.外源植物生长物质种类繁多,作用各异,它不仅在不同植物种类、不同品种上反应不同,而且在同种植物的不同生育期、不同器官反应也不同.因此,在使用外源植物生长前,应先做小区试验,待准确确定施用浓度、剂量、时间、方法后方可大面积推广应用.一般情况下,低浓度外源植物生长对植物的生长发育起促进作用,而高浓度则起抑制作用,甚至产生毒害.外源植物生长在水稻中的应用所产生的药效,主要决定于施用的浓度、剂量、时间、方法和细胞年龄、器官种类等.因此,只有在一定的条件下,外源植物生长物质才能显示出对水稻生长发育的调控作用.需要特别指出的是,植物生长发育的好坏主要决定于光、温、水、肥、气等环境条件的协调配合,外源植物生长物质的应用只是调节水稻生长发育的一个因素.我们不能单方面夸大它的作用,而忽视水稻正常生长发育规律和其基本生活条件的改善.

参考文献(References):

- [1] 王忠.植物生理学[M].北京:中国农业出版社,2000. 264-302.
- [2] 尚玉磊,李春喜,邵云,等.禾本科主要作物生育初期内源激素动态及其作用的比较[J].华北农学报,2004,19(4): 47-50.
- [3] 杨立军.植物生长物质及其在马铃薯生长发育研究中的应用[J].黑龙江农业科学,2005,(1): 49-53.
- [4] 张远海,汤日圣,高宁,等.多效唑调节水稻植株生长的作用机理[J].植物生理学报,1988,14(4): 338-343.
- [5] 王丰,程方民.生长素对水稻同化物分配的调节[J].现代化农业,2003,292(11): 14-16.
- [6] 段俊.水稻结实过程中穗不同部位谷粒中内源激素的动

- 态变化[J]. 植物学报, 1999, 41(1): 75-77.
- [7] 王熹, 沈波. 多效唑浸种提高稻苗耐旱性[J]. 植物生理学报, 1991, 17: 105-107.
- [8] 姜孝成, 蒋益芳. 萘乙酸浸种对“湘早籼 11 号”种子萌发的影响[J]. 湖南师范大学自然科学学报, 1997, 20(4): 70-73.
- [9] 刘拥海, 俞乐. 萘乙酸对水稻根、芽生长的影响[J]. 广西农业科学, 2004, 35(3): 179-180.
- [10] YANG J C, LIU L J, WANG Z Q, *et al.* Effects of flowering time of spikelets on endosperm development in rice and its physiological mechanism[J]. *Scientific J4gr Sin*, 1999, 32(3): 44-45.
- [11] 杨建昌, 仇明, 王志琴. 水稻发育胚乳中细胞增殖与细胞分裂素含量的关系[J]. 作物学报, 2004, 30(1): 11-17.
- [12] 王志琴, 仇明, 桑大志, 等. 两优培九结实期植株体内细胞分裂素与叶片衰老的关系[J]. 江苏农学院学报, 2003, 24(4): 54-57.
- [13] BRENNER M L, CHEIKH N. The role of hormones in photosynthetic partitioning and seed filling[A]. DAVIES P J. *Plant Hormones*[C]. The Netherlands: Kluwer Academic Publishers, 1995, 649-670.
- [14] 杨安中, 徐鹏. CC + GA 混合处理对水稻种子萌发、生长及产量的影响[J]. 安徽技术师范学院学报, 2002, 16(4): 40-43.
- [15] 陈连生. 培矮 64S 为母本的杂交稻制种九二 O 高效使用技术[J]. 杂交水稻, 2004, 19(1): 34-35.
- [16] 娄沂春, 董海涛, 李德葆. 水稻叶绿体 ATP 合成酶基因转录丰度受赤霉素诱导调节[J]. 中国水稻科学, 2001, 15(1): 17-20.
- [17] 莫肖蓉, 董海涛. 受 GA3 诱导的一个水稻伸长相关基因的初步鉴定[J]. 中国水稻科学, 2000, 14(1): 1-5.
- [18] 裴雁曦, 李德葆, 骆红梅. 用 cDNA 微阵列分析水稻防卫反应及信号传导相关基因[J]. 浙江大学学报(农业与生命科学版), 2003, 29(4): 399-401.
- [19] 顾大路, 王伟中, 王红军. 乙烯利在水稻中后期应用的效果研究[J]. 江苏农业科学, 2003(5): 26-28.
- [20] 蔡永萍. 后期喷施 BA 和 ABA 对水稻灌浆生理的影响[J]. 安徽农业科学, 1996, 20(6): 14-15.
- [21] 段俊. 水稻结实过程中穗不同部位谷粒中内源激素的动态变化[J]. 植物学报, 1994, 1(1): 75-77.
- [22] 汤日圣, 王节萍, 童红玉. 脱落酸对水稻种子萌发和秧苗生长的调控作用[J]. 江苏农业学报, 2003, 19(2): 75-80.
- [23] 柏新付. 脱落酸与稻麦籽粒灌浆的关系[J]. 植物生理学通报, 1989(3): 40-44.
- [24] 蔡永萍. 后期喷施 BA 和 ABA 对水稻灌浆生理的影响[J]. 安徽农业科学, 1996, 20(6): 14-15.
- [25] 杨建昌, 王志琴. 脱落酸对亚种间杂交稻籽粒充实的调节作用[J]. 江苏农学院学报, 1995, 16(4): 1-6.
- [26] GALSTON A W. Polyamines as modulators of plant development[J]. *Science*, 1983, 33: 382-388.
- [27] ADIGA P R, PRASAD G L. Biosynthesis and regulation of polyamines in higher plant[J]. *Plant Growth*, 1985, 3: 205-226.
- [28] 杨建昌, 张亚洁, 张建华. 水分胁迫下水稻剑叶中多胺含量的变化及其与抗旱性的关系[J]. 作物学报, 2004, 30(11): 1069-1075.
- [29] 吉晓佳, 於丙军, 张大栋. 水稻抽穗后喷施多胺合成抑制剂对水稻籽粒多胺含量与组成的影响[J]. 中国水稻科学, 2005, 19(1): 91-93.
- [30] CHIBI F J, MATILLA A J, ANGOSTO T. Changes in polyamines synthesis during anther development and pollen germination in tobacco[J]. *Physiol Plant*, 1994, 92: 61-68.
- [31] 曾晓春, 周燮. 茉莉酸甲酯诱导水稻颖花开放[J]. 植物学报, 1999, 41(5): 560-556.
- [32] YAMANE H, ABE H, TAKAHASHI N. Jasmonic acid and methyl jasmonate in pollens and anthers of three camellia species[J]. *Plant Cell Physiol*, 1982, 23(6): 1125-1127.
- [33] 曾晓春, 周燮. 茉莉酸对稻、高粱颖花开发的诱导效应[M]. 北京: 中国科学技术出版社, 2001. 79-80.
- [34] 汤日圣, 王红. MeJA 对水稻种子萌发和秧苗生长的调控效应[J]. 作物学报, 2002, 28(3): 333-338.
- [35] 吕洪江, 李树山, 杨旭, 等. 水稻应用云大 -120 效果[J]. 现代化农业, 2002, (12): 12-12.
- [36] 李德红, 潘瑞炽. 水杨酸在植物体内的作用[J]. 植物生理学通讯, 1995, 31(2): 144-149.
- [37] UKNESS M B, MOYER M. Acquired resistance in Arabidopsis[J]. *Plant Cell*, 1992, (4): 645-656.
- [38] 曾富华, 王海华, 饶力群. 水稻诱导抗病的生理学与生物化学[M]. 中国科学技术出版社, 2001.
- [39] CHEN Z, RICIGLICEHO J, KLESSING D F. Purification and characterization of a soluble salicylic acid-binding protein from tobacco[J]. *Proc Natl Sci USA*, 1993, 90: 9533-9537.
- [40] 蔡心忠, 郑重. 水杨酸在植物抗病反应中的作用[J]. 植物生理学通讯, 1998, (4): 297-304.
- [41] 向华, 饶力群, 肖立锋. 水杨酸对水稻种子萌发及其生理生化的影响[J]. 湖南农业大学学报, 2003, 29(1): 12-14.
- [42] 李兆亮, 原永兵. 水杨酸对黄瓜叶片抗氧化剂酶系的调节作用[J]. 植物学报, 1998, 40(4): 356-361.
- [43] 梁雪莲, 杨文钰. 烯效唑对小麦抗冷性影响的研究[J]. 山西农业科学, 2000, 28(3): 14-17.
- [44] 于虹漫, 唐咏, 梁艳丽. 烯效唑对水稻秧苗体内过氧化物酶及蛋白质的影响[J]. 河南农业科学, 2003(7): 22-24.
- [45] 杨文钰, 项祖芬, 任万君, 等. 烯效唑对水稻氮代谢及稻米蛋白质含量的影响[J]. 中国水稻科学, 2005, 19(1): 63-67.
- [46] 李玥莹. 烯效唑对水稻叶片衰老及产量的影响[J]. 沈阳师范学院学报, 2002, 20(1): 42-45.
- [47] 王熹, 沈波. 多效唑浸种提高稻苗耐旱性[J]. 植物生理学报, 1991, 17: 105-108.
- [48] WANG S Y, SUN T. ZUO L J, *et al.* Effect of paclobutrazol on water stress-induced abscisic acid in apple seedling leaves I[J]. *Plant Physiol*, 1987, 84: 1051-1056.
- [49] 张子龙. DA-6 浸种对水稻幼苗生长及抗寒性的影响[J]. 贵州农业科学, 2001, 29(4): 14-16.
- [50] 梁颖. DA-6 对水稻幼苗抗冷性的影响[J]. 山西农业生物学报, 2000, 22(2): 95-98.
- [51] 梁颖. KT-30 对离体水稻叶片衰老进程的影响[J]. 西南农业学报, 2002, 15(3): 53-56.