



不同激素和环境胁迫调控水稻分蘖的研究进展

袁 梦¹, 李 冰¹, 尹 航¹, 张金晗¹, 郑 佳¹, 彭 伟², 张忠臣¹

(1. 东北农业大学 农学院, 黑龙江 哈尔滨 150030; 2. 佳木斯禾普植物保护研究所, 黑龙江 佳木斯 150400)

摘要:分蘖的生长发育除了受自身遗传因素的调控外, 还受激素和外界环境非生物因子的调控。为了明确水稻分蘖生长发育的调控机制, 综述了生长素、细胞分裂素、独脚金内酯、油菜素内酯、氮素、旱涝、冷热等因素对水稻分蘖的影响, 并讨论了目前分蘖研究中存在的问题和展望, 以期分为蘖调控机制的研究和分子栽培调控提供理论参考。

关键词:水稻; 激素; 环境胁迫; 分蘖

高等植物能够产生分枝进行生长发育, 是适应环境的一种表现, 也是满足其自身生长发育的一大特征^[1]。水稻作为单子叶植物, 通过分蘖与株高调控株型, 进而实现产量的提高和品质的改良。水稻分蘖发生于靠近地表面的茎节上, 其发生的位置与穗数之间有着密切的联系, 分蘖位置越低, 水稻发生分蘖越早, 生长期相对就较长, 易结穗; 而分蘖位置越高, 分蘖发生的就越迟, 生长期相对较短, 往往不易成穗^[2]。但是分蘖的生长发育除了受自身遗传物质调控以外, 还受水稻内源和外源激素含量多少以及外界环境非生物因素等影响。植物激素处于由许多调节信号所形成的收集信号的系统中心, 其能极显著地调控植株侧枝的生长发育^[3]。其中最早认定为影响植物分枝的两种传统激素生长素和细胞分裂素, 生长素抑制分蘖芽的生长发育^[4], 细胞分裂素则促进分蘖芽的生长^[5]。近年来, 独脚金内酯、茉莉酸和水杨酸等植物激素在分蘖调控方面的作用也越来越重要。除此之外, 氮素、旱涝及冷热等非生物环境因子也会影响水稻分蘖的正常生长发育。因此, 为了深入研究水稻分蘖的生长发育调控机理, 本文简要综述了上述植物激素和环境因子等对水稻分蘖发生和生长发育的影响, 以期分为蘖调控机制的研究和分子栽培调控提供理论参考。

1 植物激素对水稻分蘖的调控

目前植物激素对水稻分蘖的调控主要侧重于生长素、细胞分裂素、独脚金内酯和油菜素内酯等, 其中独脚金内酯对分蘖调控的机制研究较为深入。

1.1 生长素对水稻分蘖的调控

生长素(Auxin)是广泛存在于植物体内各部位的激素, 并在植物生长发育过程的各个方面都起着重要的作用。生长素(IAA)是植物的茎尖和幼嫩的叶中产生的第1种植物激素^[6-7], 由上至下进行主动输送^[8]。因其具有顶端优势, 而不利于分蘖产生并抑制其发生, 然而当去除或减弱IAA的活性时可以破除分蘖芽的休眠, 去除其对分蘖芽的抑制。尽管生长素作为调控植株生长发育的主要因子, 但其调控水稻分蘖的分子机理报道较少。首先, *YUC1*, *YUC2*, *YUC4* 和 *YUC6* 基因在生长素生物合成和植物发育中起着重要作用, 在水稻的分生组织和维管组织中表达, 进而调控生长素的合成。植物体内 *YUC* 基因缺失将会影响生长素的生成, 从而导致生长素含量的降低, 使植物丧失顶端优势^[9]。其次, 生长素转运蛋白调控植物的多种发育过程, 包括维管组织的形成。*OsPIN1*是编码生长素的转运蛋白, 定位于木质部薄壁细胞^[10]。*OsPIN1*基因缺失会减少生长素的输送量, 从而削弱生长素对侧芽生长发育的抑制作用, 导致植株分蘖角度增大、分蘖数目增多、不定根数目减少^[11]。

1.2 细胞分裂素对水稻分蘖的调控

细胞分裂素(Cytokinin, CTK)属于腺嘌呤衍生物, 是参与调控水稻分蘖的另一种激素^[12]。细胞分裂素在植物体内的主要合成部位是根尖分生

收稿日期: 2018-09-30

基金项目: 国家重点研发计划项目(2016YFD0300604); 大学生创新创业训练计划项目(201810224019); 黑龙江省博士后启动基金(LBH-Q17031)。

第一作者简介: 袁梦(1997-), 女, 在读学士, 从事水稻遗传育种研究。E-mail: y13163517428@126.com。

通讯作者: 张忠臣(1978-), 男, 博士, 副研究员, 从事水稻遗传育种与抗逆研究。E-mail: zzcneau@neau.edu.cn。

组织,通过导管向上传输,在去除顶端优势后,茎中也会合成,但会受到外源 IAA 的抑制作用^[13]。细胞分裂素能够破除侧芽在生长时受到的抑制作用,促进侧芽的成长发育^[14-16]。根据前人的研究,腺苷磷酸异戊烯基转移酶(adenosine entenyl-transferase, *OsIPT*)编码了 CTK 生物合成的关键酶。*OsIPT* 的表达模式分析表明,分蘖芽的生长不受来自根系的 CTK 调控;生长素负向调控 *OsIPT* 的表达以及在节段 CTK 的生物合成量,从而抑制水稻分蘖芽的生长^[17]。另外,细胞分裂素氧化/脱氢酶(Cytokinin oxidase, CKX)是迄今为止所知的唯一的一种专一催化天然异戊烯类 CKs 及其核苷的不可逆降解的酶,是控制植物细胞分裂程度的主要因子^[18],CKX 含量增加会导致细胞分裂素含量减少。对植株外施人工合成的细胞分裂素也会打破生长素的顶端优势,使其萌发,以致使其转变为优势芽生长。生长素通过调节 CKX 基因的表达引导水稻细胞分裂素的分解,进而降低水稻中细胞分裂素的含量^[19-22]。类似地,生长素经调控 *IPT* 基因的表达来抑制细胞分裂素的产生^[23]。利用这种方式,生长素和细胞分裂素在水稻中构成调节网络,协同控制调节水稻的分蘖发生成长。

1.3 独脚金内酯对水稻分蘖的调控

独脚金内酯(strigolactone, SL)最早是由寄生植物根分泌的一类物质,是一种能够控制植物株型的新型激素,在植物根部产生并向地上部分运输^[24]。

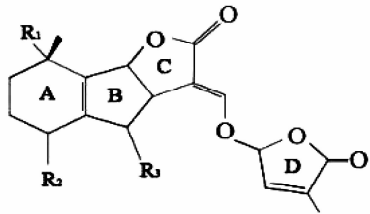


图1 独脚金内酯结构^[25]

Fig.1 Structure of strigolactone

近几年通过对一系列多分枝隐性突变体的研究,发现独脚金内酯所在的通路发生突变通常会导致植株的分枝或分蘖数目增加,植株矮化^[26]。目前研究表明,独脚金内酯通过两个环节对分蘖进行调控,生物合成途径和信号转导途径。首先, *D27*、*D17* 和 *D10* 是独脚金内酯合成途径中的关键基因。*D27* 定位于叶绿体中,在芽和根的维管束细胞中表达,负责编码一种新的含铁蛋白质,参

与独脚金内酯生物合成和生长素极性运输,通过 MAX/RMS/D 途径调控侧芽的伸长^[27]。*D17* 负责编码类胡萝卜素裂解双加氧酶 CCD7,抑制水稻分枝发生,负调节水稻分蘖数。*D10* 是 MAX4/RMS1/DAD1 的水稻直系同源基因,负责编码类胡萝卜素裂解双加氧酶 OsCCD8,并参与独角金内酯以及独角金内酯衍生物 SL 的生物合成途径,控制水稻侧芽向外生长,最终控制水稻的分蘖数,与水稻地上分枝抑制因子的合成有关,还受外施生长素的诱导^[28]。在生长素调控独角金内酯及其衍生物过程中 *D10* 起着重要作用,可以通过降低生长素水平促进细胞分裂素的合成。*HTD1* 是一种类胡萝卜素裂解二加氧酶,参与独角金内酯的生物合成途径,*HTD1* 缺失会导致突变体的高分蘖和矮化表型。生长素可能通过上调 *HTD1* 基因的转录进而调控水稻分蘖,摘除腋芽后恢复突变体矮秆的表型。*HTD1*、*D3* 和 *OsCCD8* 的表达表明,水稻中胡萝卜素源信号的合成和感知可能存在反馈机制^[29]。

其次, *D3*、*D53*、*D14*、*OsTBI/FCI* 等基因通过独角金内酯信号传导途径调控分枝/分蘖的生长。*D3* 是一个在 SL 信号转导中所必需的富含亮氨酸重复序列的 F-box 蛋白^[26],与 SCF 还能够组成复合体,结合 *D14* 抑制水稻地上部分的分蘖^[30]。*D53* 是独角金内酯传导途径的抑制因子,编码 SCF^{D3} 泛素化复合物的一个底物,与 SL 的受体 DWARF14(*D14*)和 F-box 组成复合物,并与 DWARF3(*D3*)依赖激素相互作用,介导 SL 依赖的 *D53* 降解^[31]。*D14/HTD2/D88* 是独角金内酯(Strigolactones, SLs)信号途径的一个组分,编码一个 α - β 水解酯酶,抑制水稻分枝发生,负调节水稻分蘖数^[32]。当植物体内存在 SLs 时, *D53* 被 *D14*-SCF^{D3} 泛素化,可能通过 MAX/RMS/D 通路行使功能,调节细胞生长和器官发育,最终影响水稻株型。*OsTBI/FCI* 是水稻独角金内酯(Strigolactones, SLs)的下游基因,抑制水稻侧芽的伸长,负调控水稻的分蘖数,但这并不影响顶端的生长发育。*OsTBI/FCI* 过量表达造成水稻受腋芽的形成影响而减少分蘖,而 *OsTBI* 功能缺失导致分蘖数显著增加^[33]。*OsTBI/FCI* 作为多条信号调节通路的一个节点^[34],能与 OsMADS57 互作,削弱 OsMADS57 对 *D14* 的转录抑制作用,和 OsMADS57 一起,通过调控下游靶标 *D14* 来控制水稻分蘖^[35]。

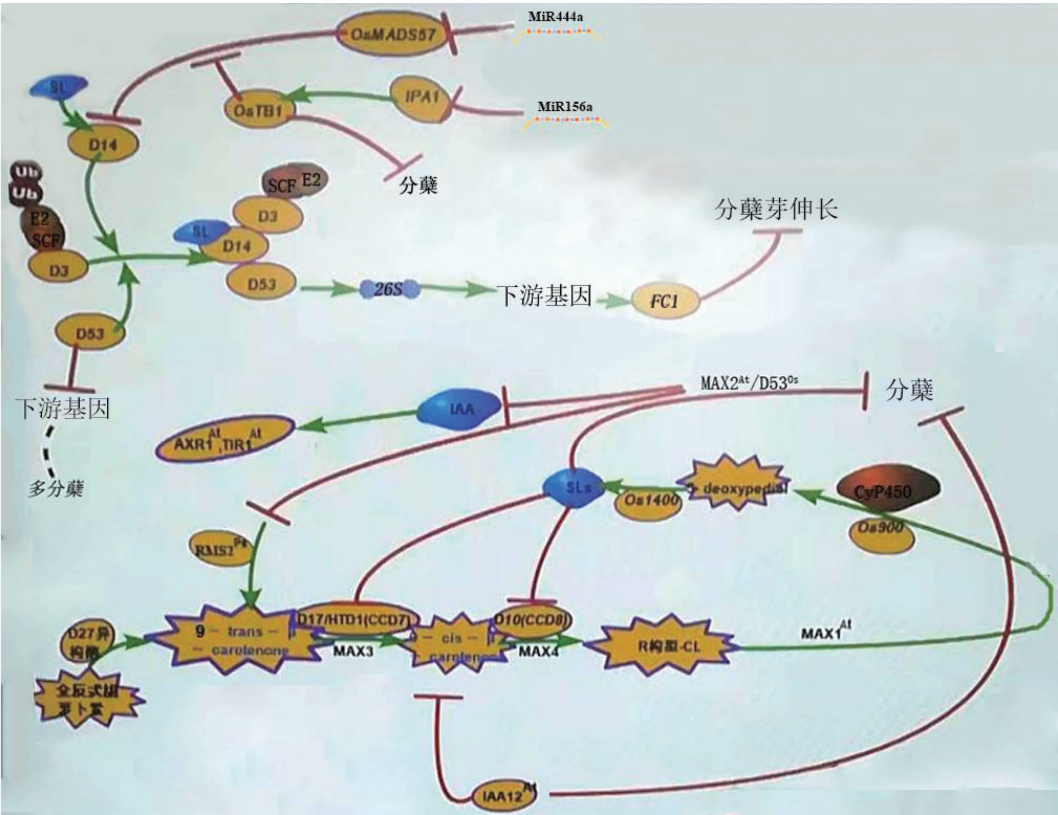


图 2 独脚金内酯调控水稻分蘖模式^[30-31,33-34,36-40]

Fig. 2 Regulation pattern of rice tillering by strigolactone

1. 4 油菜素内酯对水稻分蘖的调控

油菜素内酯 BR 是由含有 A、B、C、D 四个碳环的类固醇骨架和烷烃侧链所构成的，其中 BL 是植物中分布最广泛和活性最高的 BR，对水稻分蘖有一定的促进效果^[41]。油菜素内酯与位于细胞膜上的油菜素内酯受体激酶 OsBRI1 相结合，然后通过磷酸化信号的传递，将信号传递到细胞核中，从而促使转录调控因子 OsBZR1 在核内的积累，然后与下游 BR 调控基因的启动子区域结合，启动了这些基因的表达，使得细胞伸长和植物生长发育^[42]。

2 非生物胁迫因素对分蘖的调控

上述多种激素对植物分枝或水稻分蘖都有不同程度的调控，但是还有一些非生物胁迫因素对植物分枝或水稻分蘖也有一定的调控作用，其中最为重要的是氮素营养、旱涝和冷热因素。

2. 1 氮素对水稻分蘖的调控

氮元素作为构成蛋白质、核酸、磷脂及其它植物生长发育所必需的有机氮化合物的组成元素，是植物生长的必需养分之一，在植物的生长发育

过程中以关键的调控因子身份参与调节^[43]。氮素主要是通过介导激素信号调控分蘖进程，和 IAA 通过控制 *OsIPTs* 的表达来影响 CTK 的合成，进而调控水稻分蘖的生长^[44]。试验表明，与细胞分裂相关的基因 *cdc2*, *cyclinD*, *cyclinB*, *PCNA*, *rPL34*, *rPL27*, *HistoneH4* 和 *HistoneH2A* 表达量在加氮处理的芽中显著诱导，且含量越高越促进活跃芽伸长；相反，独脚金内酯相关基因 *D3*、*D10*、*D14*、*D17*、*D27* 表达量受不加氮诱导^[34]。虽然氮素和 6-BA 都能促进分蘖芽的萌发，但氮素能够使分蘖芽持续生长，而 6-BA 不能^[45]。

2. 2 旱涝对水稻分蘖的调控

程晓峰等^[46]研究旱涝对水稻产量性状的影响表明分蘖期旱涝急转后期的较长时间内的重度涝灾更不利于穗形成，分蘖期作为水稻整个生育期最紧要的时期，洪涝灾害对水稻分蘖的影响极大。在产量这一性状上，营养生长阶段主要受旱涝胁迫综合作用的控制，而在生殖生长阶段，受涝胁迫的影响较大，且胁迫时间越长，累积效应越明显。李元华等^[47]研究发现，在分蘖期，水稻需水

量受土壤水分影响最大。在水稻旱涝交替的处理下,水稻的全生育期需水量则是分蘖期最少,其次是灌浆期,然后是抽穗开花期,最后水稻拔节抽穗期需水量是最多的^[48]。

2.3 温度对分蘖的调控

温度的高低对水稻的分蘖有一定的影响,低温和高温处理均显著不利于水稻分蘖发生。用低温处理水稻,其生长和分蘖的发生会受到一定的阻碍^[49-51],恢复原有的生长能力需要很长的时间,导致有效穗数不足,从而减少产量^[52-53]。夜间温度升高或土壤温度升高可显著促进水稻分蘖,增加单位面积有效穗数,但不利于小穗分化和穗粒数减少^[54-56],在水稻分蘖早期高温处理有利于分蘖的发生,而在分蘖的中后期持续的高温处理会终止有效分蘖的生长以及最大分蘖期的延迟^[57-58]。结果表明:分蘖最适温度为 30~32℃,当温度低于 15~17℃或高于 37~40℃,将显著抑制分蘖的发生,甚至停止分蘖^[59];此外有研究表明,当日均气温低于 20℃时不利于水稻发生分蘖,同样,也不利于水稻的生长,而在 23~28℃时,较适合水稻分蘖的发生,十日平均气温 24℃左右有利于分蘖的发生^[60]。在分蘖期,水稻的分蘖受不同温度的处理影响与处理不同低温天数的影响有很大不同。在低温胁迫作用下,不同水稻品种间差异很大^[61]。虽然温度对水稻分蘖的调控,在外部环境条件改变下有明显的变化,但是目前关于基因方面的更深层的研究,还不是很清楚。

3 展望

水稻作为主要的粮食作物,其产量与分蘖有一定的关系。越来越多的人开始关注水稻生长发育的影响因子。因此,人们开展分蘖与其他激素信号的相关合成通路以及信号转导的研究,以便将激素与分蘖相互联系起来,完善调控水稻分蘖的合成转导途径和调控机制。

目前各激素及相关环境因子的网络调控模式取得了较大进展^[62-66],但仍有很多问题需要研究。在 SL 的合成和信号途径中许多细节仍不清楚,如 FCI 是否是作为 SL 信号的直接靶基因,SL 信号途径的下游响应因子,油菜素内酯是如何调控分蘖的产生等;SL 可通过抑制生长素的合成来调控水稻的分蘖角度,其他激素是否也参与其中进行调控;氮素对分蘖的调控除了生长素和细胞分裂素之外是否还有其他激素参与,冷热以及旱涝胁迫对分蘖的调控具体通过哪些激素信号来

进行的,这些问题需要进一步的研究解决。另外,对比其他模式作物来研究植物的分枝情况等及通过在其他作物中查找同源基因有利于更好地完善水稻分蘖调控机制。

总之,通过激素和非生物胁迫的研究有利于发掘 SL 以及 BR 等激素对分蘖的调控位点,更好地明确水稻分蘖的相关调控机制,揭示相应功能,指导人们对农作物实施改良,提高作物产量。

参考文献:

- [1] Horvath D P, Anderson J V, Chao W S, et al. Knowing when to grow: signals regulating bud dormancy[J]. Trends in Plant Science, 2003, 8(11): 534-540.
- [2] 李荣田, 崔成煊. 水稻品种分蘖特性对产量影响分析[J]. 东北农业大学学报, 1996(1): 9-14.
- [3] 杜黎明, 毛传澡, 毛伟海. 植物茎分枝的分子调控[J]. 中国生物化学与分子生物学报, 2008(2): 120-126.
- [4] Chen C, Zou J, Zhang S, et al. Strigolactones are a new-defined class of plant hormones which inhibit shoot branching and mediate the interaction of plant-AM fungi and plant-parasitic weeds[J]. Science in China, 2009, 52(8): 693-700.
- [5] 凌启鸿. 作物群体质量[M]. 上海: 上海科学技术出版社, 2000.
- [6] Thimann K V, Skoog F. Studies on the growth hormone of plants. iii. The inhibiting action of the growth substance on bud development[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 1933, 19(7): 714-716.
- [7] 刘伟, 易自力, 陈智勇. 水稻分蘖的激素调控研究进展[J]. 杂交水稻, 2013, 28(1): 1-4.
- [8] Leopold A C. The control of tillering in grasses by auxin[J]. American Journal of Botany, 1949, 36(6): 437-440.
- [9] Cheng Y. Auxin biosynthesis by the YUCCA flavin monooxygenases controls the formation of floral organs and vascular tissues in Arabidopsis[J]. Genes & Development, 2006, 20(13): 1790-1799.
- [10] Xu M. A PIN1 family gene, *OsPIN1*, involved in auxin-dependent adventitious root emergence and tillering in rice[J]. Plant and Cell Physiology, 2005, 46(10): 1674-1681.
- [11] 李经勇, 唐永群, 吴毓. 稻株内源 IAA 含量变化与再生芽萌发生长的关系[J]. 西南农业学报, 2003, 16(2): 114-116.
- [12] Tanaka M, Takei K, Kojima M, et al. Auxin controls local cytokinin biosynthesis in the nodal stem in apical dominance[J]. The Plant Journal, 2006, 45(6): 1028-1036.
- [13] Wang G, Romheld V, Li C, et al. Involvement of auxin and CKs in boron deficiency induced changes in apical dominance of pea plants (*Pisum sativum* L.) [J]. Journal of Plant Physiology, 2006, 163(6): 591-600.
- [14] Harrison M A, Kaufman P B. Does ethylene play a role in

- the release of lateral buds (Tillers) from apical dominance in oats? [J]. *Plant Physiology*, 1982, 70(3): 811-814.
- [15] Langer R H M, Prasad P C, Laude H M. Effects of kinetin on tiller bud elongation in wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. *Annals of Botany*, 1973, 37(151): 565-571.
- [16] Sachs T, Thimann K V. Release of lateral buds from apical dominance [J]. *Nature*, 1964, 201(4922): 939-940.
- [17] Yang L, Xu J X, Ding Y F, et al. Auxin inhibits the outgrowth of tiller buds in rice (*Oryza sativa* L.) by down-regulating OsIPT expression and cytokinin biosynthesis in nodes [J]. *Australian Journal of Crop Science*, 2011, 5(2): 169-174.
- [18] 张芬, 郭得平, 林明丽, 等. 细胞分裂素氧化酶/脱氢酶的生理生化和分子特性 [J]. *植物生理学报*, 2008, 44(4): 797-803.
- [19] Li C, Bangerth F. Stimulatory effect of cytokinins and interaction with IAA on the release of lateral buds of pea plants from apical dominance [J]. *Journal of Plant Physiology*, 2003, 160(9): 1059-1063.
- [20] Kapchina-Toteva V V, van Telgen H J, Yakimova E. Role of phenylurea cytokinin CPPU in apical dominance release in in vitro cultured *Rosa hybrida* L [J]. *Journal of Plant Growth Regulation*, 2000, 19(2): 232.
- [21] Ioio R D, Linhares F S, Scacchi E, et al. Cytokinins determine root-meristem size by controlling cell differentiation [J]. *Current Biology* Cb, 2007, 17(8): 678-682.
- [22] Dello I R, Linhares F S, Sabatini S. Emerging role of cytokinin as a regulator of cellular differentiation [J]. *Current Opinion in Plant Biology*, 2008, 11(1): 23-27.
- [23] Liu Y, Xu J, Ding Y, et al. Auxin inhibits the outgrowth of tiller buds in rice (*Oryza sativa* L.) by downregulating OsIPT expression and cytokinin biosynthesis in nodes [J]. *Australian Journal of Crop Science*, 2011, 5(2): 169-174.
- [24] Chen C, Zou J, Zhang S, et al. Strigolactones are a new-defined class of plant hormones which inhibit shoot branching and mediate the interaction of plant-AM fungi and plant-parasitic weeds [J]. *Science in China*, 2009, 52(8): 693-700.
- [25] Ruyter-Spira C, Al-Babili S, Van d K S, et al. The biology of strigolactones [J]. *Trends in Plant Science*, 2013, 18(2): 72-83.
- [26] Ishikawa S, Maekawa M, Arite T, et al. Suppression of tiller bud activity in tillering dwarf mutants of rice [J]. *Plant & Cell Physiology*, 2005, 46(1): 79-86.
- [27] Wei L R, Xu J C, Li X B, et al. Genetic analysis and mapping of the dominant dwarfing gene *D-53* in rice [J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2006, 48(4): 447-452.
- [28] Arite T, Iwata H, Ohshima K, et al. DWARF10, an RMS1/MAX4/DAD1 ortholog, controls lateral bud outgrowth in rice [J]. *Plant Journal*, 2010, 51(6): 1019-1029.
- [29] Zou J, Zhang S, Zhang W, et al. The rice High-Tiller DWARF1 encoding an ortholog of *Arabidopsis* MAX3 is required for negative regulation of the outgrowth of axillary buds [J]. *Plant Journal*, 2006, 48(5): 687-698.
- [30] Zhao J, Wang T, Wang M, et al. DWARF3 participates in an SCF complex and associates with DWARF14 to suppress rice shoot branching [J]. *Plant & Cell Physiology*, 2014, 55(6): 1096-1109.
- [31] Jiang L, Liu X, Xiong G, et al. DWARF 53 acts as a repressor of strigolactone signalling in rice [J]. *Nature*, 2013, 504(7480): 401.
- [32] Liu W, Wu C, Fu Y, et al. Identification and characterization of HTD2: A novel gene negatively regulating tiller bud outgrowth in rice [J]. *Planta*, 2009, 230(4): 649-658.
- [33] Takeda T, Suwa Y, Suzuki M, et al. The OsTBI₁ gene negatively regulates lateral branching in rice [J]. *Plant Journal*, 2010, 33(3): 513-520.
- [34] Kosuke M, Hiromu K, Naoko Y, et al. FINE CULM1 (FC1) works downstream of strigolactones to inhibit the outgrowth of axillary buds in rice [J]. *Plant & Cell Physiology*, 2010, 51(7): 1127-1135.
- [35] 王玫, 陈洪伟, 王红利, 等. 独脚金内酯调控植物分枝的研究进展 [J]. *园艺学报*, 2014, 41(9): 1924-1934.
- [36] Hao L, Wang R X, Qian Q, et al. DWARF27, an iron-containing protein required for the biosynthesis of strigolactones, regulates rice tiller bud outgrowth. [J]. *Plant Cell*, 2009, 21(5): 1512.
- [37] Feng Z, Lin Q, Zhu L, et al. D14-SCFD3-dependent degradation of D53 regulates strigolactone signalling [J]. *Nature*, 2013, 504(7480): 406-410.
- [38] Yao R, Ming Z, Yan L, et al. DWARF14 is a non-canonical hormone receptor for strigolactone [J]. *Nature*, 2016, 536(7617): 469.
- [39] Honjyo K, Kashibuch H, Hirano M, et al. Studies on the effects of the alteration of water temperature in the daytime and the nighttime upon the growth of rice plants at tillering stage [J]. *Tohoku Journal of Crop Science*, 1968, 2: 3-4.
- [40] 刘海峰, 全炳武. 低温冷害对延边州水稻生育的影响及最佳施肥模式的建立 [J]. *东北农业科学*, 2000, 25(3): 7-12.
- [41] 李辉, 左钦月, 涂升斌. 油菜素内酯生物合成和代谢研究进展 [J]. *植物生理学报*, 2015(11): 1787-1798.
- [42] 卓燕, 郑强卿, 窦中江, 等. 氮素营养代谢对果树生长发育的影响 [J]. *新疆农垦科技*, 2009, 32(6): 41-43.
- [43] Yang L, Gu D D, Ding Y F, et al. The relationship between nitrogen, auxin and cytokinin in the growth regulation of rice (*Oryza sativa* L.) tiller buds [J]. *Australian Journal of Crop Science*, 2011, 5(8): 1019-1026.
- [44] 潘寿. 氮素和独脚金内酯对水稻分蘖芽生长发育的调控 [D]. 2016, 39(06): 973-978.
- [45] Liang C, Mi G, Li J, et al. Genetic analysis of maize root characteristics in response to low nitrogen stress [J]. *Plant & Soil*, 2005, 276(1/2): 369-382.
- [46] Gruber B D, Giehl R F, Friedel S, et al. Plasticity of the *Arabidopsis* root system under nutrient deficiencies. [J]. *Plant Physiology*, 2013, 163(1): 161-179.

[47] 程晓峰,胡铁松,熊威,等. 旱涝急转对水稻产量及其性状的影响[J]. 中国农村水利水电,2017(6):38-42.

[48] Li Y H, Zhang M Z, Xie L G, et al. Calculation of rice evapour transpiration under the condition of unsufficient irrigation[J]. Journal of Hydraulic Engineering,1995,2: 64-75.

[49] 肖梦华,缪子梅,肖万川,等. 水稻需水量对旱涝交替胁迫的响应效应[J]. 应用基础与工程科学学报,2017(3): 34-45.

[50] 王立志. 黑龙江水稻冷害Ⅳ分蘖期低温对水稻分蘖的影响[J]. 黑龙江农业科学,2009(4):18-20.

[51] 詹可,邹应斌. 水稻分蘖特性及成穗规律研究进展[J]. 作物研究,2007,21(b12):588-592.

[52] 邹德堂,李姣,郑洪亮,等. 冷水胁迫下水稻分蘖期耐冷性状 QTL 定位研究[J]. 东北农业大学学报,2012(10): 96-102.

[53] 王泰伦,李继由,虞孝感. 滇西北高寒坝区生态环境对水稻生育及产量结构的地区效应[J]. 南京农业大学学报,1984,7(3):125-128.

[54] 陈玉成. 水稻的一生[M]. 上海:上海人民出版社,1974.

[55] 李景蕪,李刚华,杨从党,等. 增加土壤温度对高海拔生态区水稻分蘖成穗及产量形成的影响[J]. 中国水稻科学,2010,24(1):36-42.

[56] 董文军,邓艾兴,张彬,等. 开放式昼夜不同增温对单季稻影响的试验研究[J]. 生态学报,2010,31(8):2169-2177.

[57] Honjo K, Kashibuch H, Hirano M, et al. Studies on the effects of the alteration of water temperature in the day-time and the nighttime upon the growth of rice plants at tillering stage[J]. Tohoku Journal of Crop Science,1968, 2:3-4.

[58] 刘海峰,全炳武,吴明根,等. 低温冷害对延边州水稻生育的影响及最佳施肥模式的建立[J]. 东北农业科学,2000, 25(3):7-12.

[59] 许昌荣. 农业气象指标大全[M]. 北京:气象出版社,2004.

[60] 凌启鸿,苏祖芳,张海泉. 水稻成穗率与群体质量的关系及其影响因素的研究[J]. 作物学报,1995,21(4):463-469.

[61] 朱伯伦,储昭庆. 水稻分蘖动态及其与气象条件关系研究[J]. 贵州气象,1997,21(3): 38-39.

[62] 刘杨,王强盛,丁艳锋,等. 氮素和 6-BA 对水稻分蘖芽发育的影响及其生理机制[J]. 作物学报,2009, 35(10): 1893-1899.

[63] Beveridge C A, Kyozuka J. New genes in the strigolactone-related shoot branching pathway[J]. Current Opinion in Plant Biology,2010,13(1):34-39.

[64] Zhou F, Lin Q, Zhu L, et al. Corrigendum: D14-SCF(D3)-dependent degradation of D53 regulates strigolactone signalling[J]. Nature,2013,504(7480):406.

[65] Wang Y, Li J. Branching in rice[J]. Current Opinion in Plant Biology,2011,14(1):94-99.

[66] 黎舒佳,高谨,李家洋,等. 独脚金内酯调控水稻分蘖的研究进展[J]. 植物学报,2015,50(5):539-548.

Advances in Tillering Regulation of Rice by
Different Hormones and Environmental Stresses

YUAN Meng¹, LI Bing¹, YIN Hang¹, ZHANG Jin-han¹, ZHENG Jia¹, PENG Wei²,
ZHANG Zhong-chen¹

(1. College of Agriculture, Northeast Agricultural University, Harbin 150030, China; 2. Jiamusi Hepu Plant Protection Research Institute, Jiamusi 150400, China)

Abstract: Tiller growth and development are regulated by tiller-related genes as well as hormones and environmental stresses. In order to understand the molecular mechanism of regulation on tiller growth and development, the effects of auxin, cytokinin, strigolactone, brassinolide, nitrogen, drought or flood, heat and cold on rice tillering were summarized below, and some related problems and prospect were analyzed, so as to provide theoretical insights for research on tiller regulation and molecular cultivation.

Keywords: rice; hormone; environmental stress; tiller

致 读 者

为适应我国信息化建设,扩大本刊及作者知识信息交流渠道,本刊现被《中国学术期刊网
络出版总库》及 CNKI 等系列数据库收录,其作者文章著作权使用费与本刊稿酬一次性给付。
如作者不同意文章被收录,请在来稿时声明,本刊将做适当处理。

《黑龙江农业科学》编辑部