植物激素与谷类作物籽粒发育

黄升谋[1,*]，邹应斌[2]，敖和军[2]
[1] 襄樊学院化学与生物科学系，湖北襄樊 441053；[2] 湖南农业大学水稻科学研究所，长沙 410128

Plant Hormone and Grains Development of Cereal

HUANG Sheng-Mou[1,*], ZOU Ying-Bin[2], AO He-Jun[2]
[1]Department of Chemistry and Biology, Xiangfan College, Xiangfan, Hubei 441053, China; [2]Rice Research Institute, Hunan Agricultural University, Changsha 410128, China

提要：介绍了细胞分裂素、赤霉素、生长素和脱落酸与谷类作物籽粒发育之间的关系。
关键词：植物激素；谷类；籽粒发育

谷类作物的籽粒灌浆速率和最终粒重的大小，在很大程度上取决于籽粒(库)中激素的平衡和调节(杨建昌等 1999)。因此，研究植物激素与籽粒灌浆的关系，一直是人们关注的问题(柏新付等 1989；张上隆等 1994)。现就细胞分裂素、赤霉素、生长素和脱落酸与谷类作物籽粒发育之间的关系作介绍。

1 细胞分裂素

细胞分裂素对植物的生长发育有调控作用(杨建昌等 2001)。魏育明和郑有良(2000)的工作表明，开花前的小麦胚珠组织中细胞分裂素(CTK)含量极微，开花期急剧增加，开花结束时达到最高值，以后开始下降，开花后 3 周即小麦胚乳细胞停止分裂的时候，籽粒内几乎检测不到 CTK 存在。据此认为，CTK 控制着胚乳细胞分裂、分化和调节籽粒的早期发育乃至决定籽粒的最终体积。细胞分裂素能提高蔗糖转化酶的活性，经 CTK 处理的小麦穗中还原糖和果糖含量以及向其作用部位调运营养的能力都提高(Borkovee和Prochazka 1992)。^{14}C 示踪试验也证明小麦抽穗期喷施 6-BA，可增加籽粒(库)活性，促进同化物向籽粒转移(王桂林 1991；王纪华等 1992)。Gan 和 Amashino (1995) 将分离的异戊烯基转移酶基因转化烟草叶肉细胞，获得的转基因植株中的异戊烯基腺嘌呤(细胞分裂素的衍生物)合成量增加，叶片衰老明显延缓叶片的光合速率增加，籽粒灌浆得到促进。

杨建昌等(2001)的工作表明，水稻籽粒中细胞分裂素含量在开始灌浆时很低，随着灌浆进程，细胞分裂素含量增加，强势粒在开花后 9~15 d 和弱势粒在开花后 12~21 d 到达高峰，以后迅速下降。一般籽粒充实较好，灌浆速率大的品种，灌浆前期(花后 3~12 d)细胞分裂素含量较高，峰值出现的时间早。灌浆前期籽粒和根中细胞分裂素含量与谷粒充实率、饱粒重、平均灌浆速率均呈显著或极显著的正相关。抽穗期用 10^{-6} mol·L^{-1} 的细胞分裂素处理，能提高谷粒充实度。显示水稻的灌浆受根系和籽粒中细胞分裂素的调控，据此他们认为提高灌浆前期的根系和籽粒中细胞分裂素含量可能是促进籽粒灌浆，提高籽粒充实度的方法之一。此外由于籽粒中细胞分裂素含量峰值早于或同步于胚乳细胞增殖的峰值，而推测籽粒中 Z+ZR 含量是决定胚乳细胞增殖的速率，并进而决定籽粒的结实率(杨建昌等 2001)。

开花期间籽粒内急剧增加的 CTK 来自何处呢？ 1962 年 Кудаева 认为，细胞分裂素从根部上升到地上器官(Курсанов 1982)。杨建昌等(2001)根据多种水稻品种根中细胞分裂素含量高峰早于籽粒中的结果推测籽粒细胞分裂素来自于根系。也有人认为，籽粒中细胞分裂素并不完全依赖根系的供给，其自身也可以合成部分细胞分裂素(Lee 等 1989)。

2 赤霉素

杨建昌等(2001)的研究结果表明，水稻穗上

收稿 2006-11-20 **修定** 2007-01-17
资助 湖北省教育厅科学基金重点项目(D200625005)、襄樊市科技攻关项目(2006)和襄樊学院科技创新团队项目(2007)。
* E-mail：huangsmou@yahoo.com.cn；Tel：0710-3590670

开花后3 d的强势粒GA_3含量较高，6~9 d达到高峰，以后迅速下降。弱势粒开花12 d前GA_3含量较强势粒低，12 d后缓慢升高并高于强势粒，18 d到达高峰，以后缓慢下降。开花后24 d与强势粒差异较小。强势粒GA_3含量高峰位高于弱势粒的GA_3含量高峰位，两者出现时间都先于灌浆高峰。不同组合间相比较的结果表明，在灌浆初期籽粒充实度好的组合其强弱势粒中GA_3含量均高于籽粒充实度差的组合，但强势粒的差异较小，弱势粒差异较大。可见，GA_3对水稻籽粒灌浆起“开关”作用，并且与强弱势粒的形成有关系(杨建昌等1999)。小麦抽穗期的穗中含有大量的GA_3。开花期的胚珠中GA_3含量下降，开花后2周又开始增加；开花后3~4周的胚乳细胞分裂停止和细胞扩大之际的GA_3含量又出现一个峰值。在籽粒将进入黄熟期时，GA_3含量又下降(王桂林1991)。这些试验说明，GA_3对籽粒的灌浆可能有促进作用。但GA_3在籽粒发育中的具体生理作用尚不清楚。小麦种子萌发时GA_3可诱导α-淀粉酶的合成，但籽粒发育过程中GA_3与α-淀粉酶活性并无关系。因此王纪华等(1992)认为籽粒发育中GA_3的作用在于控制种子萌发而不是籽粒生长。灌浆初期用GA_3处理的籽粒中ADPG焦磷酸化酶、淀粉合成酶活性及淀粉含量下降，可溶性糖含量增加，从而导致结实率和产量显著下降(杨建昌等1999)。

3 生长素

天然存在的生长素主要是吲哚乙酸(IAA)。IAA一般在发育的籽粒中合成，再输送到叶片等其他器官。IAA有促进气孔开放，增强叶片光合产物供应，并通过调节ATPase活性而影响籽粒充实(Kasamo和Yamaki 1976)。田淑兰和王熹(1998)的研究表明，亚种间杂交水稻灌浆过程中，强势粒的内源IAA在开花后急剧上升，8 d左右到达高峰，而弱势粒开花后内源IAA水平约有12 d的滞缓期，开花后20 d左右才出现高峰。籽粒灌浆期间强弱势粒灌浆势的变化趋势与强弱势粒内源IAA含量的变化相似，IAA通过调节有机养料的分配控制籽粒的发育。在灌浆前期，强势粒抑制弱势粒的发育，强势粒的这种抑制作用可以被外源IAA代替，这意味着开花较早的强势粒通过化学信使物质——激素(IAA等)影响养料的调配，控制籽粒的生长发育，以致弱势粒受精后不能及时得到营养供应，而引起灌浆滞后现象，据此他们认为，亚种间杂交稻强弱势粒的有序灌浆及其结实差异是一种“粒间顶端优势”，即弱势粒的灌浆启动迟，乃是强势粒通过IAA抑制弱势粒的结果。此外，王熹等(2000)以杂交稻‘协优413’为材料的工作也得出类似的结果。

4 脱落酸

通常认为，细胞分裂素、生长素和赤霉素促进植物的生长发育，而脱落酸则抑制植物的生长发育，从而加速植物的成熟和衰老。但最近几年的许多实验表明，脱落酸也能提高植物的库强度，促进光合产物的韧皮部卸载及在库组织中的转化，从而促进光合产物的运输和积累。ABA的作用体现在以下3个方面。

(1)调节库强度和同化物累积。植物受精后，种子或果实开始快速生长并成为摄取同化物的库。水稻籽粒重量大和灌浆强度高的籽粒比重量轻或灌浆强度低的籽粒有较高含量的内源ABA (Kato等1993)。杨建昌等(1999)的实验表明，水稻穗上的强势粒在开花后3 d的脱落酸含量较高，开花后9 d达到高峰，以后迅速下降。弱势粒开花后12 d前脱落酸含量很低，开花后18~24 d达到高峰，以后缓慢下降。开花24 d后强弱势粒之间的脱落酸含量差异较小。籽粒中ABA含量的峰值先于灌浆高峰出现时间，强势粒中ABA含量峰值先于弱势粒，ABA含量峰值出现以后，籽粒灌浆速率即迅速增加。籽粒充实度好的组合强弱势粒ABA含量高于充实度差的组合。这些都说明ABA对籽粒灌浆有促进作用。

外源ABA可以促进库细胞对同化物的主动吸收能力(Saftner和Wyse 1984)。杨建昌等(1999)的实验表明，灌浆初期用低浓度ABA处理可提高水稻籽粒中ADPG焦磷酸化酶和淀粉合成酶活性以及淀粉含量，减少可溶性糖含量。高浓度ABA处理的则相反。显示灌浆初期适当提高ABA含量有利于淀粉的合成和积累。ABA的这种作用主要表现在弱势粒上，对强势粒发育影响很小，这可能与强、弱势粒内源ABA含量或浓度有关(杨建昌等1999)。^{14}C同位素示踪试验的结果直接证明ABA

参与库的调节。在水稻抽穗和灌浆初期，喷施低浓度(10 μg·g^{-1})的外源ABA可以促进同化物向穗部的运输，水稻籽粒增重加快(柏新付等1989)。Tietz等(1981)对小麦和大麦的穗部分别喷施ABA，也见到旗叶中光合固定的^{14}C向穗部的移动加快，籽粒中积累的^{14}C也增多。

(2)调节同化物卸出。豆科植物种子的种皮与胚之间无维管束联结，Thonre等(1983)通过外科手术方法去除胚并用适当的介质填充其空穴，收集并测定介质中同化物含量的结果表明，ABA处理10~12 min后^{14}C光合产物自韧皮部的卸出量增大，在有KCI存在时，其提高幅度为25%~40%(Clifford等1986)。Gifford等(1990)研究大豆种皮同化物外流的结果也表明，ABA能促进同化物的卸出。ABA之所以能促进同化物自韧皮部的卸出和库细胞的吸收，其机制可能是：筛管中高浓度ABA抑制H^+-ATPase活性后，筛管膜两侧pH和电势差之和——质子驱动力(PMF)降低，糖与质子经H^+/糖共运输系统沿糖梯度进入自由空间，由于贮藏细胞中ABA浓度低，因此H^+-ATPase活性高，从而促进质子在自由空间的积累，这样，在贮藏细胞质膜的两侧建立了强PMF，H^+/糖共运输系统用强的PMF，将糖和质子一同从低糖浓度的自由空间转移入高糖浓度的贮藏细胞(Tanner 1980)。

(3)调节同化物的代谢和转化。植物库细胞对有机物的吸收是有选择性的，韧皮部卸出的蔗糖须先经降解成单糖才能被库细胞吸收利用。活体中蔗糖和葡萄糖的浓度受转化酶活性控制，外源ABA可以提高转化酶活性，增加葡萄糖含量。ABA通过调节转化酶活性而促进蔗糖转化为葡萄糖，进而促进库细胞对有机物的吸收(Acketson 1985)。

至于ABA的具体作用机制，杨建昌等(1999)根据以往的研究以及自己的实验结果推测可能是：(1) ABA可以抑制一些水解酶的活性，促进淀粉合成酶活性，从而有利于淀粉和蛋白质的合成与累积，于是蔗糖的需求增加，物质运转加快；(2) ABA通过调节库中酸性转化酶的活性促进蔗糖分解为葡萄糖和果糖，从而促进库对蔗糖的吸收和卸载；(3) ABA通过调节ATP酶活性减少H^+穿过膜的运转动力，增加H^+/蔗糖共运输，从而促进同化物向籽粒运输。

5 植物激素间的相互关系以及它们在籽粒发育中的作用

植物激素之间相互影响，通过多种激素的相互平衡而发挥作用。植物发育的调节基因常受不同激素的共同调节，从而引起生理功能的互作。生长素与细胞分裂素在植物发育进程和生理过程中的相互作用归根到底是在基因表达调节上的互作。Dominov等(1992)从烟草培养细胞中构建了pLS216基因的cDNA，并发现生长素可引起其短暂的mRNA的积累，而细胞分裂素引起转录产物的积累则相对较迟，因此他们推测细胞分裂素可能增加细胞对IAA的敏感性，或者能阻断对IAA的反馈抑制。Ye和Varner (1994)研究鱼尾菊(*Zinnia elegans*)离体薄壁细胞中p48h-10基因转录中细胞分裂素调节IAA作用时，发现单用IAA处理48 h后才出现其转录产物的积累，而加细胞分裂素后的转录产物积累提前24 h，但单用细胞分裂素则不能诱导基因的转录。离体培养的烟草细胞中的β-1, 3-葡聚糖酶和几丁质酶的mRNA积累在单用IAA或细胞分裂素下7 d内均增加20倍，但IAA和细胞分裂素同时使用时则完全抑制其积累。Mohnen等(1985)在分析β-1, 3-葡聚糖酶的启动子时证实了这2种激素有协同作用。但在细胞周期基因*CYCD3*表达的调节中，IAA和细胞分裂素则表现出拮抗作用。离体培养的拟南芥细胞经细胞分裂素处理4 h后的*CYCD3*转录得到加强，IAA有拮抗细胞分裂素的作用，因而这种转录减弱(Suty等1993)。ABA对细胞分裂素的拮抗作用也反映在基因的表达中，细胞分裂素增加与光合作用有关的核基因的转录水平，而ABA减少这些基因的转录(Kusnetsov等1994)。同样，细胞分裂素增加大麦黄化子叶中对光依赖的硝酸还原酶基因的mRNA积累，而ABA则抑制其积累(Chen等1993)。细胞分裂素可以中和ABA所引起的玉米和冰叶日的花中PEPCase基因的mRNA的调节作用(Suty等1993)。细胞分裂素促进而ABA则抑制矮牵牛花冠的生长和*sam*基因的mRNA的积累。在紫萍(*Spirodela schleiden*)中，细胞分裂素可抑制ABA诱导的*tur4*基因的转录(Chaloupkova和Smart 1994)。植物激素在基因表达中的相互作用必然会

导致它们功能上的互作。例如高的CTK/IAA能诱导离体培养的各种植物茎尖的再生。植物衰老与IAA、CTK、乙烯、GA_3和ABA的相互作用有关(Binns 1994)。IAA接近最适浓度时便诱导乙烯的合成(周冀衡等1996)。GA_3能抑制IAA氧化酶和过氧化物酶的活性，促进IAA合成，提高IAA含量(涂大正1991)。CTK促进烟叶中活化态ABA向结合态ABA转化，降低ABA水平。ABA抑制小麦GA_3诱导的α-淀粉酶的合成，促进乙烯的产生(Mansfield 1987)。水稻籽粒灌浆不仅与籽粒中的ABA和GA_3含量有关，而且与它们之间的比例也有关，灌浆初期籽粒中较高的ABA含量和较大的ABA与GA_3的比值，有利于水稻籽粒的灌浆(杨建昌等1999)。较高的细胞分裂素与脱落酸之比提高玉米籽粒库势，较低的细胞分裂素与脱落酸的比值增强籽粒的抗热激胁迫能力(Cheikh等1993)。魏育明和郑有良(1998)报道，激素之间的比值(尤其是较高的ZT/IAA和ZT/ABA)对小麦可育小花数目的促进作用大于其绝对量的作用。在水分胁迫条件下，小麦穗中ABA含量升高，但iPAs含量明显降低，穗粒数减少，不利于小花的分化发育(王月福等2000)。王熹等(2000)以杂交稻('协优413')为材料研究外源GA_3和PP_{333}影响籽粒中内源IAA的结果表明，外源GA_3和PP_{333}可影响亚种间杂交水稻籽粒发育过程中强弱势粒的内源IAA含量变化动态，并调节强弱势粒的灌浆进程，表现为GA_3能增强由IAA引起的"粒间顶端优势"，而PP_{333}则减弱"粒间顶端优势"。

6 结语

综上所述，细胞分裂素能提高蔗糖转化酶的活性，因而穗中还原糖和果糖含量以及向其作用部位调运营养的能力都提高。ABA可抑制一些水解酶而提高淀粉合成酶的活性，从而有利于淀粉和蛋白质的合成与累积，促进物质运转；ABA能调节库中酸性转化酶活性，促进蔗糖分解为葡萄糖和果糖，从而促进库对蔗糖的吸收和卸载；ABA通过调节ATP酶活性减少H^+穿过膜的运转动力，增加H^+/蔗糖共运输，从而促进同化物向籽粒的运输。因此，这2种植物激素都可能提高谷类作物的产量，黄升谋和邹应斌(2006)的田间栽培实验也证明了这一点。但由于目前两者价格较高，其应用受到一定的限制。

虽然内源的IAA和GA_3都有一定的生理功能，但有关外源IAA和GA_3提高谷类作物产量的报道尚少。这可能是植物体没有相应的IAA和GA_3受体蛋白与之结合，因而不能调控相应的基因转录。其次，植物激素的功能是多样的，一方面是促进籽粒的发育，而另一方面则是阻碍籽粒的发育。就赤霉素而言，它能促进细胞的伸长和扩大，有利于胚乳细胞的发育，但它又会导致籽粒中腺苷二磷酸葡萄糖(ADPG)焦磷酸化酶和淀粉合成酶活性下降以及α-淀粉酶的活性增加，导致可溶性糖含量增加，不利于淀粉的积累。所以这2种植物激素不能提高谷类作物的产量，黄升谋和邹应斌(2006)的田间栽培实验也证明了这一点。

谷类籽粒的发育有赖于籽粒(库)本身的活性和茎叶提供光合产物(源)的能力以及他们之间通道(维管束)的畅通。但维管束主要是由遗传基因决定的，一些栽培措施虽能提高茎叶源的供应能力，但幅度有限，而且一些谷类作物新品种源的供应能力并不缺，所以促进谷类籽粒的发育的根本措施是提高籽粒(库)活性，但一般栽培措施难以大幅度提高籽粒(库)活性，植物激素或植物生长调节剂调控可能是一条途径。相信随着植物激素分子生物学研究的深入，人们将来有可能根据植物激素的分子生物学机制，设计出活性比现有植物激素高得多的植物生长调节剂(例如萘乙酸活性远高于IAA)，从而大幅度地提高谷类作物籽粒(库)活性，促进谷类作物籽粒的发育。

参考文献

柏新付, 蔡永萍, 聂凡(1989). 脱落酸与稻麦籽粒灌浆的关系. 植物生理学通讯, (3): 40~41

黄升谋, 邹应斌(2006). 杂交水稻结实率和充实度的化学调控. 中国农学通报, 22 (6): 195~197

Курсанов АА, 张永平译(1982). 植物生理学的几个转折阶段及其在现代科学和实践中的地位. 植物生理学通讯, (6): 56~63

田淑兰, 王熹(1998). IAA与亚种间杂交稻籽粒发育的关系及烯效唑的调节. 中国水稻科学, 12 (2): 99~104

涂大正(1991). 植物生理学. 长春: 东北师范大学出版社, 262

王桂林(1991). 小麦粒重形成过程中内源ABA和GA_5的变化及其调节. 北京农业大学学报, 17 (增刊): 25~29

王纪华, 王树安, 吴庚勇(1992). 小麦籽粒建成过程中的光合特性及内源激素的研究. 北京农业大学学报, 18 (增刊): 29~35

王熹, 陶龙兴, 俞美玉, 黄效林(2000). GA_3对杂交稻粒间顶端优势及灌浆期间籽粒内源IAA的影响. 植物生理学报, 26 (3):

247~251

王月福，于振文，潘庆民(2000). 水分胁迫对耐旱性不同小麦小花分化发育和氮磷及激素含量的影响. 西北植物学报，20 (1): 38~43

魏育明，郑有良(1998). 内源激素对小麦可育小花数的调控. 四川农业大学学报，16 (3): 290~293

魏育明，郑有良(2000). 内源激素与多小穗小麦幼穗分化持续时间的关系. 麦类作物学报，20 (2): 35~38

杨建昌，彭少兵，顾世梁，Visperas RM，朱庆森(2001). 水稻结实期籽粒和根系中玉米素与玉米素核苷含量的变化及其与籽粒充实的关系. 作物学报，27 (1): 35~42

杨建昌，王志琴，王庆森，苏宝林(1999). ABA与GA对水稻籽粒灌浆的调控. 作物学报，25 (3): 341~347

张上隆，陈昆松，叶庆富，陈大明，刘春荣 (1994). 柑橘授粉处理和单性结实子房(幼果)内源IAA、ABA和ZT含量的变化. 园艺学报，21: 117~123

周冀衡，朱小平，王彦亭(1996). 烟草生理与生物化学. 合肥: 中国科学技术大学出版社，230~274

Acketson RC (1985). Invertase activity and abscisic acid in relation to carbohydrate status in developing soybean reproductive structures. Crop Sci, 25: 615~618

Binns AN (1994). Cytokinin accumulation and action: biochemical, genetic, and molecular approaches. Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol, 45: 173~196

Borkovee V, Prochazka S (1992). Pre-anthesis interaction of cytokinins and ABA in the transport of ^{14}C-sucrose to the ear of winter wheat (*Triticum aestivum* L). Agr Crop Sci, 169 (4): 229~235

Chaloupkova K, Smart CC (1994). The abscisic acid induction of a novel peroxidase is antagonized by cytokinin in *Spirodela polyrrhiza* L. Plant Physiol, 105: 497~507

Cheikh N, Jones RJ, Gengenbach BG (1993). The effect of heat stress on carbohydrate metabolism and horomonal levels of developing maize kernels. Agron Abs, 9: 110

Chen CM, Jin G, Anderson BR, Ertl JR (1993). Modulation of plant gene expression by cytokinins. Aust J Plant Physiol, 20: 609~619

Clifford PE, Offler CE, Patrick JW (1986). Growth regulators have rapid effects on photosynthate unloading from seed coats of *Phaseolus vulgaris* L. Plant Physiol, 80 (3): 635~637

Clifford PE, Ross GS, McWha JA (1990). Why are the effects of abscisic acid on photosynthate unloading so variable? A possible answer from a source-limited experimental system. J Plant Physiol, 137 (2): 151~154

Dominov JA, Stenzler L, Lee S, Schwarz JJ, Leisner S, Howell SH (1992). Cytokinins and auxins control the expression of a gene in *Nicotiana plumbaginifolia* cells by feedback regulation. Plant Cell, 4 (4): 451~461

Gan SS, Amashino RM (1995). Inhibition of leaf senescence by autoregulated production of cytokinin. Science, 270: 1986~1988

Kasamo K, Yamaki T (1976). *In vitro* binding of IAA to plasma membrane-rich fractions containing Mg^{2+}-activited ATPase from mung bean hypocotyls. Plant Cell Physiol, 17: 149~164

Kato T, Sakarai N, Kuraishi S (1993). The changes of endogenous ABA in developing grain of two rice cultivars with different grain size. Jpn J Crop Sci, 62: 456

Kusnetsov VV, Oelmuller R, Sarwat MI, Porfirova SA, Cherepneva GN, Herrmann RG, Kulaeva ON (1994). Cytokinins, abscisic acid and light affect accumulation of chloroplast proteins in lupinus luteus cotyledons without notable effect on steady-state mRNA level. Planta, 194 (3): 318~327

Lee BT, Martin D, Bangerth F (1989). The effect of sucrose on the levels of ABA, IAA and Z/ZR in wheat ears growing in liquid. Physiol Plant, 77: 73~80

Mansfield TA (1987). Hormones as regulators of water balance. In: Davies PJ (ed). Plant Hormones and Their Role in Plant Growth and Development. Dordrecht: Martinus Nijhoff Publishers, 411~430

Mohnen D, Shinshi H, Felix G, Meins J (1985). Hormonal regulation of β-1, 3-glucanase messenger RNA levels in cultured tobacco tissues. EMBO J, 4: 1631~1635

Saftner RA, Wyse RE (1984). Effect of plant hormones on sucrose uptake by sugar beet root tissue discs. Plant Physiol, 74 (4): 951~957

Suty L, Moureaux L, Leydecker MT, Teyssendier de la Serve B (1993). Cytokinin affects nitrate reductase expression through the modulation of polyadenylation of the nitrate reductase mRNA transcript. Plant Sci, 90 (1): 11~19

Tanner W (1980). On the possible role of ABA on phloem unloading. Ber Deutsch Bot Ges, 93 (1): 349~351

Thorne JH, Rainbird RM (1983). An *in vivo* technique for the study of phloem unloading in seed coats of developing soybean seeds. Plant Physiol, 72: 268~271

Tietz A, Ludewig M, Dingkuhn M, Dorffling K (1981). Effect of abscisic acid on the transport of assimilates in barley. Planta, 152 (6): 557~561

Ye ZH, Varner JE (1994). Expression of an auxin- and cytokinin-regulated gene in cambial region in *Zinnia*. Proc Natl Acad Sci USA, 91 (14): 6539~6543