

淹水直播稻萌发期生长和贮藏物质分解对外源GAs的响应

黄华¹, 王丽华¹, 李慧¹, 兰天明¹, 邓海达¹, 刘泰铭¹, 李占龙¹, 陈梅¹, 宋知江¹, 王周琳¹, 胡俊杰¹, 戴海芳^{1*}, 向镜^{2*}, 武辉^{1,2}

¹宜宾学院农林与食品工程学部, 四川 宜宾

²中国水稻研究所水稻生物学国家重点实验室, 浙江 杭州

收稿日期: 2022年4月8日; 录用日期: 2022年5月18日; 发布日期: 2022年5月31日

摘要

为研究外源赤霉素(GAs)对水直播模式下稻种淹水萌发能力的调控效应, 本试验以淹水敏感型水稻“川优6203”为试验材料, 稻种分别于0、10、100、1000 mg/L GAs溶液浸种24 h后, 分别进行0、3、7、14 d淹水处理, 并以常规湿直播作为对照, 分析外源GAs对稻种萌发、株高伸长、植株贮藏物质消耗的影响。结果表明: 长期淹水导致稻种淹水发芽率、株高及其日均伸长速率大幅降低, 干物质、可溶性糖、淀粉含量快速消耗。外源GAs处理可有效促进稻种淹水萌发和株高伸长, 且100 mg/L GAs处理中淹水发芽率较其他处理提高30%以上, 株高和日均伸长速率提高17.0%~30.7%, 处理间差异显著($P < 0.05$)。此外, 经7 d以上淹水处理后, 100 mg/L GAs处理植株干物质、淀粉浓度和非结构碳水化合物(NSC)含量均显著高于其它处理, 而其日均干物质消耗速率、可溶性糖含量均显著低于其它处理。由此可见, 100 mg/L GAs外源处理稻种可通过抑制稻种过量的淀粉及干物质无氧损耗, 有效促进水稻萌发及株高伸长, 提升稻种耐淹能力。100 mg/L GAs可作为直播稻促耐淹生长调节剂的主要成分及最适浓度, 这可为水直播促耐淹调控技术研发提供理论依据。

关键词

直播稻, 萌发, 耐淹, 消耗, 调控

Responses of Growth and Storage Material Decomposition to Exogenous GAs in Submerged Direct Seeding Rice during Germination

文章引用: 黄华, 王丽华, 李慧, 兰天明, 邓海达, 刘泰铭, 李占龙, 陈梅, 宋知江, 王周琳, 胡俊杰, 戴海芳, 向镜, 武辉. 淹水直播稻萌发期生长和贮藏物质分解对外源GAs的响应[J]. 植物学研究, 2022, 11(3): 366-375.

DOI: 10.12677/br.2022.113043

Hua Huang¹, Lihua Wang¹, Hui Li¹, Tianming Lang¹, Haida Deng¹, Taiming Liu¹, Zhanlong Li¹, Mei Chen¹, Zhijiang Song¹, Zhoulin Wang¹, Junjie Hu¹, Haifang Dai¹, Jing Xiang^{2*}, Hui Wu^{1,2}

¹Faculty of Agriculture, Forestry and Food Engineering, Yibin University, Yibin Sichuan

²State Key Laboratory of Rice Biology, China National Rice Research Institute, Hangzhou Zhejiang

Received: Apr. 8th, 2022; accepted: May 18th, 2022; published: May 31st, 2022

Abstract

In order to study the regulatory effect of exogenous gibberellins (GAs) on the germination ability of rice seeds in submerged direct seeding mode, the submergence-sensitive rice “Chuanyou 6203” was used as the experimental material in this experiment. After soaking the seeds in 100 and 1000 mg/L GAs solution for 24 h, they were submerged for 0, 3, 7, and 14 d respectively, and the conventional wet direct seeding was used as the control to analyze the effect of exogenous GAs on rice seed germination and plant height elongation, the effect of plant storage material consumption. The results showed that the germination rate, plant height and average daily elongation rate of rice seeds were greatly reduced due to long-term submergence, and the dry matter mass, soluble sugar and starch content were rapidly consumed. The exogenous GAs treatment can effectively promote the submerged germination and plant height elongation of rice seeds, and the submerged germination rate of the 100 mg/L GAs treatment increased by more than 30% compared with other treatments, and the plant height and the average daily elongation rate increased by 17.0%~30.7%, with significant difference between treatments ($P < 0.05$). In addition, after more than 7 days of submergence treatment, the dry matter mass, starch concentration and non-structural carbohydrate (NSC) content of plants in the 100 mg/L GAs treatment were significantly higher than those in other treatments, while the average daily dry matter consumption rate, Soluble sugar content was significantly lower than other treatments. It can be seen that exogenous treatment of rice seeds with 100 mg/L GAs can effectively promote rice germination and plant height elongation by inhibiting excessive starch and anaerobic loss of dry matter in rice seeds, and improve the submergence tolerance of rice seeds. 100 mg/L GAs can be used as the main component and optimum concentration of the submergence-tolerance-promoting growth regulator for direct seeding rice, which can provide a theoretical basis for the research and development of submergence-tolerance regulation technology for direct seeding.

Keywords

Direct Seeding Rice, Germination, Submergence Tolerance, Consumption, Regulation

Copyright © 2022 by author(s) and Hans Publishers Inc.

This work is licensed under the Creative Commons Attribution International License (CC BY 4.0).

<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>



Open Access

1. 引言

与育苗移栽相比, 水稻直播栽培省去了育秧和移栽环节, 具有显著的节本、省工、省力、省秧田、高效的优点, 并有利于机械化操作[1] [2] [3], 成为缺少劳动力农户的首选。然而, 直播稻对稻田整平要求较高, 特别是西南山地、丘陵区, 稻田不平整、排水不良, 常造成稻田积水, 仅靠稻种胚芽鞘自身能力无法快速适应长期淹水逆境。因此, 有必要通过促耐淹调节剂处理提高稻种耐淹性, 更符合直播稻的

生产需求。

目前,直播稻出苗阶段淹水相关研究主要集中在水稻耐淹指标鉴定、胚芽鞘伸长性状、种子萌发相关生理机制等方面[4] [5] [6]。直播稻在生长过程中,因自然条件和栽培需要而形成的田间淹水环境会严重影响直播稻的萌发成苗。不同研究表明淹水胁迫和缺氧胁迫对于水稻的发芽生长具有同样的效应[7] [8],水稻淹水萌发表现为胚芽鞘快速伸长,以尽早到达水面上层的有氧环境,为种子存活提供氧气来源和必要的生理代谢保证。然而,胚芽鞘的过快伸长可能导致过度消耗贮藏物质,反而降低了幼苗的存活能力[9]。赤霉素(GAs)直接参与了稻种萌发、伸长等过程[10]。GAs的信号转导过程是一个负反馈调节,其通过一系列的反应,其通过抑制 DELLA 蛋白含量来参与调控植物的萌发生长,DELLA 蛋白是抑制植物生长萌发的一类蛋白,水稻中起抑制作用的 DELLA 蛋白是 SLR1 蛋白,赤霉素通过 SLR1 蛋白从而实现水稻萌发生长的调节作用[11]。研究发现,GAs 促进了水稻中胚轴伸长和淹水条件下稻种的萌发速率[12]。此外,在淹水导致的缺氧条件下,会导致水稻处于糖饥渴状态,GAs 能激活 GAMYB 转录因子,诱导下游 α -淀粉酶基因 RAMY3D、蛋白酶等的表达,进而调动胚乳中的营养物质[13] [14]。有研究发现,通过施用外源 GAs 能显著提高植株内源 GAs 含量和稻种发芽率[15]。因此,本研究以外源 GAs 耐淹调控作为切入点,通过研究不同浓度 GAs 处理对淹水直播稻萌发、株高伸长、贮藏物质消耗等方面的影响,探讨外源 GAs 耐淹调控机理,并筛选出适宜的处理浓度,这可为直播稻播种促耐淹生长调节剂的开发利用提供依据。

2. 材料与方法

2.1. 试验设计与材料培养

本试验于 2021 年在宜宾学院进行。试验品种“川优 6203”为西南地区广泛种植的优质水稻品种,且在前期工作中鉴定为淹水敏感型。采用沙培栽培法。细沙过筛淘洗后高温烘干灭菌,平铺于淹水盒(L × W × H: 9 × 9 × 10 cm),细沙高度为 4 cm,并喷施清水,确保沙层全部浸润、无积水。

称取 4 份稻种,清水选种,去除空秕粒后装入小网袋。75% (v/v)酒精杀菌浸泡 3 min 后流水冲洗,分别于不同浓度 GAs 溶液中浸泡 24 h 后流水冲洗残留 GAs,准备播种。

将稻种整齐摆放于湿沙表层,略微下压防止稻种位移。播种量为 100 粒/盆。各处理播种 18 盆,其中 9 盆通过喷水形成淹水层,淹水深度 4 cm,另 9 盆保持沙层湿润无积水,作为对照,4 处理共计 72 盆。

所有盆栽置于物联网冷光源光照培养箱(MRC-800F,宁波普朗特仪器公司)开始培养,设置全天温度 25℃,光照 20,000 lx,光周期 12 h/12 h。期间,淹水处理每日观测水位,及时补水,确保淹水深度为 4 cm,对照处理则通过喷施少量清水,保持沙层湿润。分别于试验开始后 0、3、7、14 d 开展调查及取样检测。

2.2. 测定参数与方法

2.2.1. 淹水发芽率和相对发芽率

分别于淹水处理 3、7、14 d 时,计数各盆内稻种发芽数,计算淹水发芽率(%),淹水处理与对照发芽率的比值即为相对发芽率(%),各处理均为 3 个重复。

2.2.2. 株高和日均伸长速率

分别于淹水处理 3、7、14 d 时,各盆随机选取植株 10 株,测定植株平均株高(cm),依此计算 0~3、4~7、8~14 d 各阶段的株高增长量(cm),并计算 14 d 内日均伸长速率(cm/d)。

2.2.3. 植株干物质质量

分别于淹水处理 0、3、7、14 d 时,随机选取植株 20 株/重复,共 3 个重复,分别装入小信封,105℃

杀青后 80℃烘至恒重并称量(mg), 计得单株干物质质量(mg), 并依此计算 0~3、4~7、8~14 d 各阶段的干物质消耗速率(mg/g)和 14 d 内日均消耗速率(mg/g)。

2.2.4. 植株非结构碳水化合物(NSC)含量

植株干物质通过高通量研磨仪(上海净信)磨成细粉, 采用蒽酮比色法测定水稻植株的淀粉、可溶性糖浓度(mg/g), 重复 3 次, 并分别计算各处理植株的淀粉及可溶性糖含量(mg/g), 两者之和为植株非结构碳水化合物(NSC)含量(mg/g)。

根据蒽酮法绘制葡萄糖标准曲线: $y = 0.0013x + 0.0072$ ($R^2 = 0.9992$)用于植株可溶性糖和淀粉含量的计算。

2.3. 数据统计与分析

数据统计分析采用 Microsoft Excel 和 SPSS25.0 软件; Duncan 新复极差法进行差异显著性检验; Origin2021 软件制图。

3. 结果与分析

3.1. 外源 GAs 处理对直播稻淹水萌发的影响

淹水发芽率可直观反映稻种淹水萌发成苗能力及耐淹能力。由图 1 可知, 稻种淹水发芽率随着发芽时间延长而显著提高($P < 0.05$), 但淹水 7 d 后稻种萌发数增幅较小。不同浓度 GAs 处理间对比发现, 各浓度 GAs 溶液浸种均对淹水发芽率产生提升效果, 且 100 mg/L 处理提升效果最为显著($P < 0.05$)。为消除 GAs 浓度对稻种本身发芽能力的差异, 进一步比较相对发芽率后发现, 100 mg/L 浓度处理下各时期的相对发芽率显著高于其它处理($P < 0.05$)。这表明, 100mg/L 浓度浸种处理对水稻耐淹萌发调节效果最佳。

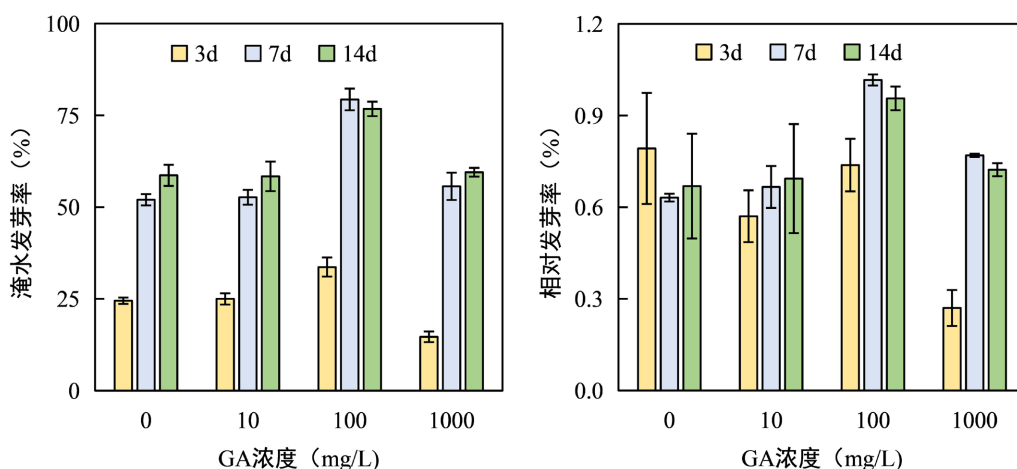


Figure 1. Effects of exogenous GAs treatment on germination of direct seeding rice after submergence
图 1. 外源 GAs 处理对直播稻淹水萌发的影响

3.2. 外源 GAs 处理对淹水直播稻株高伸长的影响

淹水条件下, 水稻胚芽鞘能否快速伸长, 突破氧亏缺的限制, 是其提高耐淹性的主要策略之一。由图 2 可知, 100 mg/L 浸种处理后, 水稻株高伸长最为迅速, 至淹水 14 d 时, 其株高较其它处理增长 17.0%~30.7%, 处理间差异均达显著水平($P < 0.05$)。进一步分析发现, 淹水后 4~7 d 阶段是其株高伸长的

主要时期。100 mg/L 浸种处理中, 各阶段的株高增长量均不是最高, 但淹水 14 d 内日均伸长速率较其它处理提升 17.0%~30.7%, 处理间差异显著($P < 0.05$), 有助于稻种萌发阶段耐淹能力的提升。

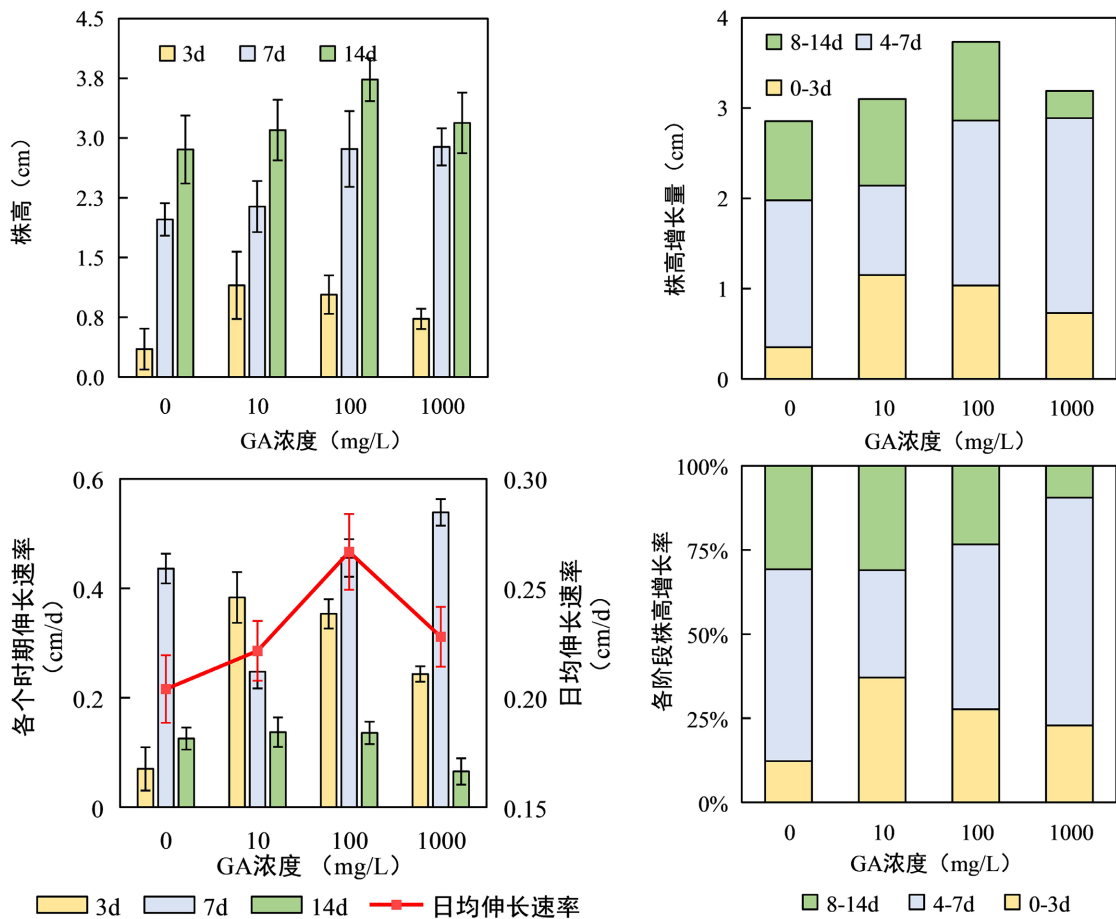


Figure 2. Effects of exogenous GAs treatment on plant height elongation of submerged direct seeding rice
图 2. 外源 GAs 处理对淹水直播稻株高伸长的影响

3.3. 外源 GAs 处理对淹水直播稻贮藏干物质消耗的影响

稻种在萌发过程中不断消耗贮藏干物质用于新陈代谢能量来源, 而淹水形成的氧亏缺导致稻种更多进行无氧呼吸, 造成了干物质的过度消耗。由图 3 可知, 100 mg/L 浸种处理下, 稻种干物质质量在各淹水阶段均明显高于其它处理, 至淹水 14 d 时, 其干物质质量较其它处理高 15.4%~18.3%, 处理间差异均达显著水平($P < 0.05$)。进一步分析发现, 10 mg/L 浸种处理中, 4~7 d 阶段干物质消耗速率最高; 1000 mg/L 处理各时期均保持较高的消耗速率; 而 100 mg/L 处理中, 4~7 d 阶段消耗速率显著低于其它处理, 整个淹水阶段日均干物质消耗量仅为 0.460 mg/g, 较其它处理降低 23.0%~25.6%, 差异均达显著水平($P < 0.05$)。

3.4. 外源 GAs 处理对淹水直播稻糖类物质含量的影响

随着稻种萌发, 贮藏淀粉快速降解, 转化为可溶性糖, 用于能量消耗和细胞分化等代谢。由图 4 可知, 淹水处理下, 稻种淀粉浓度快速降低, 可溶性糖浓度则迅速升高。与其它处理相比, 100 mg/LGA 处理中, 植株淀粉浓度在淹水各时期的持有浓度明显高于其它处理, 淀粉消耗速率显著低于其它处理, 而稻种中可溶性糖浓度则显著低于 10 和 1000 mg/L ($P < 0.05$), 但与 0 mg/L 处理无显著差异。

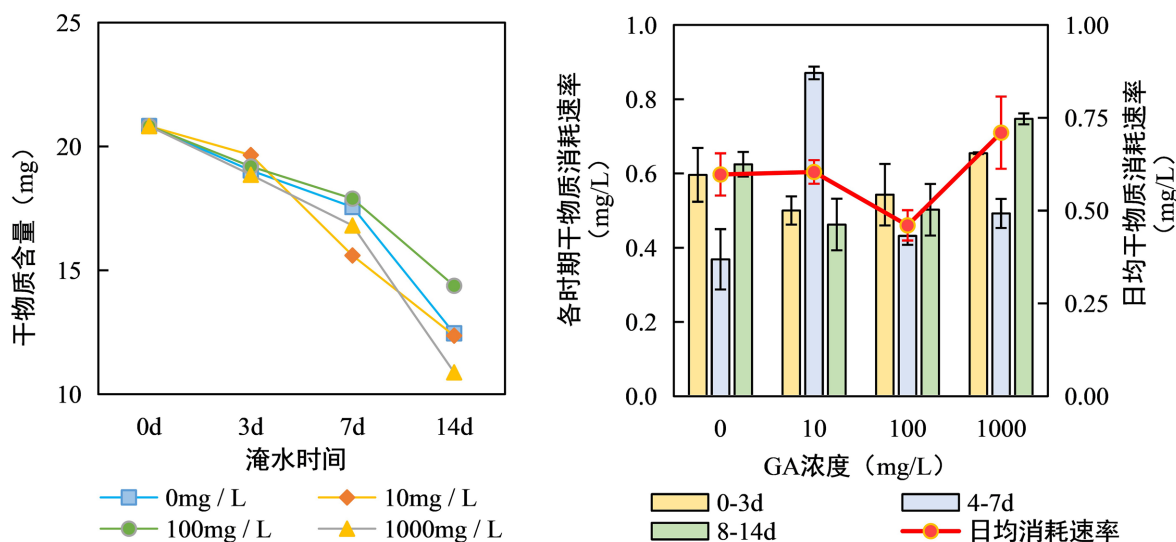


Figure 3. Effects of exogenous GAs treatment on dry matter consumption of submerged direct seeding rice during storage
图 3. 外源 GAs 处理对淹水直播稻贮藏干物质消耗的影响

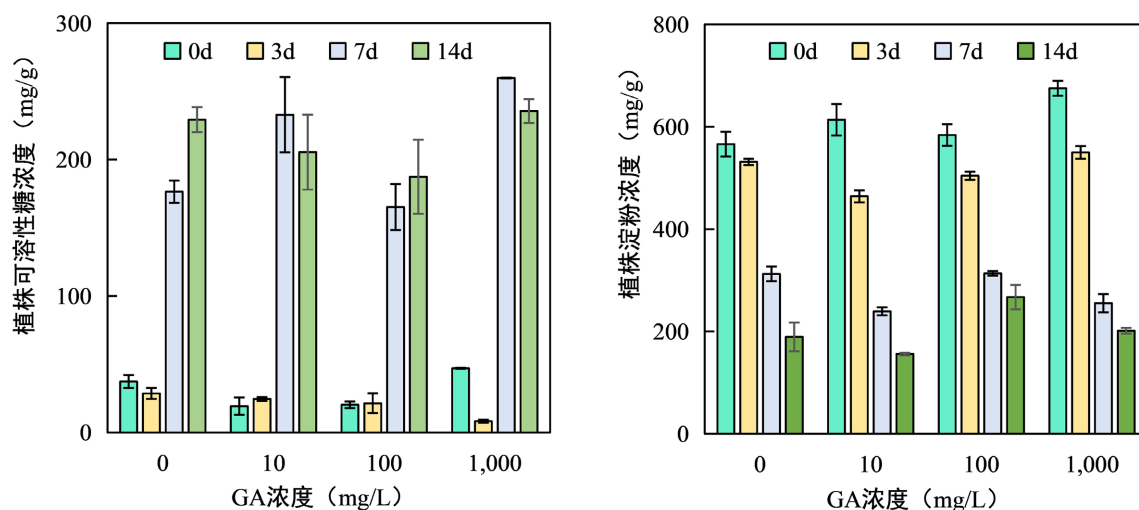


Figure 4. Effects of exogenous GAs on sugar content in submerged direct seeding rice
图 4. 外源 GAs 对淹水直播稻糖类物质含量的影响

3.5. 外源 GAs 处理对淹水直播稻非结构碳水化合物(NSC)的影响

由图 5 可知, 淹水处理 3 d 内, 稻种淀粉含量远高于可溶性糖, 3 d 后可溶性糖浓度则迅速升高, 但总体上 NSC 含量不断降低。但与其它处理相比, 100 mg/LGA 处理中植株 NSC 重量、淀粉含量在淹水各时期内均明显高于其它处理, 同时期可溶性糖含量及 NSC 下降幅度均显著低于其它处理($P < 0.05$), 至淹水 14 d 时, 其 NSCs 和淀粉含量分别较其它处理高 16.9%~37.2%和 57.7%~115.6%, 可溶性糖含量则较其它处理降低 6.1%~16.4%, 各处理间差异均达显著水平($P < 0.05$)。

由图 6 可知, GA 处理能显著提高稻种在淹水条件下的 NSC 消耗速率($P < 0.05$), 这一提高作用尤其表现在 0~3 d 淀粉消耗之上, 其 0~3 d 淀粉消耗速率较未经 GA 处理提升 80.5%~150.2%, 但在总体的 0~14 d 过程中提升作用最强的 1000 mg/LGA 处理仅淀粉消耗速率较未经 GA 处理提高 25.8%, 100 mg/LGA 处理甚至较未经 GA 处理下降 10%。100 mg/LGA 浸种处理在萌发过程显著降低了种子贮藏物质的消耗速度

($P < 0.05$), 其 NSCs 和淀粉消耗速率分别较其它处理降低 7.4%~65.8%和 11.1%~39.7%。

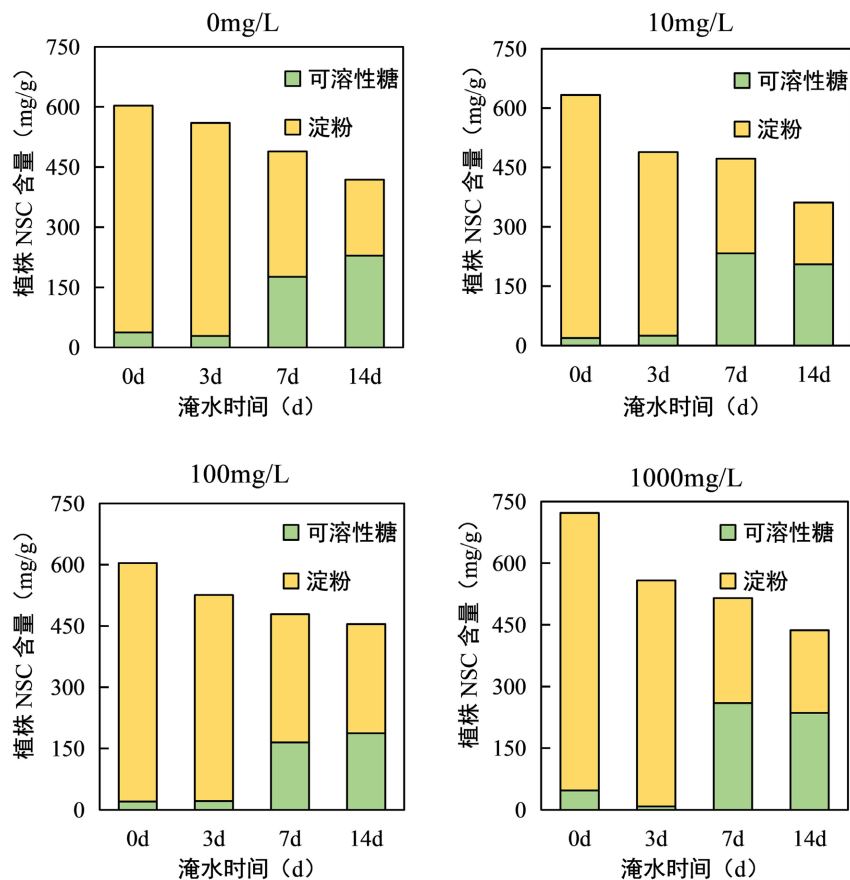


Figure 5. Effects of exogenous GAs treatment on non-structural carbohydrate content in submerged direct seeding rice

图 5. 外源 GAs 处理对淹水直播稻非结构碳水化合物含量的影响

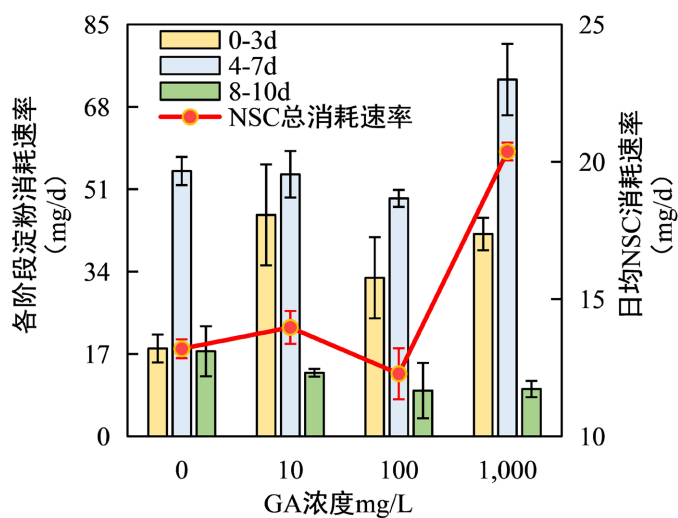


Figure 6. Effects of exogenous GAs treatment on nonstructural carbohydrate consumption rate in submerged direct seeding rice

图 6. 外源 GAs 处理对淹水直播稻非结构碳水化合物消耗速率的影响

3.6. 淹水直播稻萌发期各指标相关性分析

由表 1 可知, 淹水直播稻萌发期稻种萌发、植株伸长、贮藏物质消耗间关系均达显著水平。萌发率与株高、可溶性糖浓度间存在显著正相关, 与淀粉浓度存在显著负相关; 株高与淀粉浓度存在显著负相关性, 与可溶性糖浓度存在显著正相关性; 此外, 可溶性糖浓度与淀粉浓度存在显著负相关性。

Table 1. Correlation analysis of indicators in germination stage of submerged direct seeding rice

表 1. 淹水直播稻萌发期各指标相关性分析

指标	萌发率	干物质量	株高	淀粉浓度	可溶性糖浓度
萌发率	1				
干物质量	0.114	1			
株高	0.814*	-0.113	1		
淀粉度	-0.795*	-0.016	-0.892*	1	
可溶性糖	0.852*	-0.019	0.891*	-0.939*	1
NSCs	0.222*	0.954*	0.039	0.058	-0.012

4. 讨论与结论

淹涝条件下稻种萌发和胚芽鞘伸长涉及多种激素的综合调控。完全淹涝条件下低氧浓度诱导乙烯合成, 导致 ABA 水平下降, GA 浓度和 GA 响应敏感度上升, 最终促进稻种萌发和植株伸长[16] [17]。苗期喷施 GA 可大幅提高植株 GA 浓度[18]。本研究通过不同浓度 GA 溶液浸种处理, 外源调控稻种 GA 浓度, 结果发现, 各处理均可促使淹水条件下稻种发芽率、相对发芽率、株高、日均伸长速率大幅提高。其中, 100 mg/L 水平对稻种萌发、株高伸长的促进效果最为明显。稻种淹水萌发时胚芽鞘快速伸长从而尽早的到达水面上层的有氧环境, 为其它器官如根和叶的生长和种子存活提供氧气来源, 也为水稻的存活提供了必要的生理代谢保证[19], 但与正常的发芽相比, 稻种在淹水环境下表现为只生长胚芽鞘, 抑制叶和种子根的生长[19], 这与本试验中观测结果一致(图片未列出)。

稻种萌发受 GA 和 ABA 水平的共同调控, 而淹涝条件下乙烯的大量积累和由 GA 生物合成诱导的 ABA 水平的降低促进了节间或胚芽鞘的快速伸长[20] [21], Wu 等则发现 ABA 生物合成基因 OsNCED3 转录水平快速增长[22]。种子萌发出苗时, 胚乳贮存的淀粉是主要的能量来源, 而在淹水条件下, 直播稻种生命活动所需的能量不足是导致直播稻种不发芽、弱苗甚至死亡的原因之一。淹涝条件下, GA 诱导的 α -淀粉酶基因 RAMY3D 表达量也受到了缺氧的诱导, 从而一定程度上保证了水稻可以在淹水条件下利用淀粉[23]。直播水稻淹水时的内部基因表达和内源激素的调节是多样而复杂的, 受到很多方面的影响。而施用外源的调节激素确实能够提高淹水稻种的耐淹能力, 进而解决直播水稻因为长期淹水所导致的系列问题。

5. 结论

本研究中, 经 7 d 以上淹水处理后, 100 mg/L GAs 处理植株干物质量、淀粉浓度、淀粉含量、NSC 含量均显著高于其它处理, 而植株淹水不同天数及日均干物质消耗速率、淀粉消耗速率, 日均 NSC 消耗速率、植株可溶性糖含量均显著低于其它处理。由此可见, 100 mg/L GAs 外源处理稻种可通过抑制稻种淀粉及干物质过量的氧亏缺损耗, 从而有效促进水稻萌发出苗及株高伸长, 提升稻种耐淹能力。100 mg/L GAs 可作为直播稻促耐淹生长调节剂的主要成分及最适浓度, 这可为水直播促耐淹调控技术模式研发提供理论依据和技术支撑。

基金项目

本研究受到宜宾学院 2020 年度培育项目(2020PY02)和水稻生物学国家重点实验 2020 年度开放课题(20200403)资助。

参考文献

- [1] 赵丽萍, 陶优生, 唐云鹏, 唐启源. 水稻栽培方式的演变历史和发展趋势[J]. 作物研究, 2013, 27(2): 169-173.
- [2] Hussain, S., Ramzan, M., Akhter, M., *et al.* (2008) Weed Management in Direct Seeded Rice. *The Journal of Animal and Plant Sciences*, **18**, 86-88.
- [3] Iqbal, M.F., Hussain, M. and Rasheed, A. (2017) Direct Seeded Rice: Purely a Site Specific Technology. *International Journal of Advanced Research in Biological Sciences*, **4**, 53-57. <https://doi.org/10.22192/ijarbs.2017.04.07.006>
- [4] 王洋, 王盈盈, 洪德林. 太湖流域水稻种子活力和耐缺氧能力遗传变异研究[J]. 南京农业大学学报, 2009, 32(3): 1-7.
- [5] Gibbs, J., Morrell, S., Valdez, A., *et al.* (2000) Regulation of Alcoholic Fermentation in Coleoptiles of Two Rice Cultivars Differing in Tolerance to Anoxia. *Journal of Experimental Botany*, **51**, 785-796. <https://doi.org/10.1093/jexbot/51.345.785>
- [6] 李晓丹. 籼稻种子萌发耐淹性资源挖掘及关联分析[D]: [硕士学位论文]. 南京: 南京农业大学, 2016.
- [7] Ismail, A.M., Ella, E.S., Vergara, G.V., *et al.* (2009) Mechanisms Associated with Tolerance to Flooding during Germination and Early Seedling Growth in Rice (*Oryza sativa*). *Annals of Botany*, **103**, 197-209. <https://doi.org/10.1093/aob/mcn211>
- [8] Magneschi, L., Kudahettige, R.L., Alpi, A., *et al.* (2009) Comparative Analysis of Anoxic Coleoptile Elongation in Rice Varieties: Relationship between Coleoptile Length and Carbohydrate Levels, Fermentative Metabolism and Anaerobic Gene Expression. *Plant Biology*, **11**, 561-573. <https://doi.org/10.1111/j.1438-8677.2008.00150.x>
- [9] Setter, T.L., Ella, E.S. and Valdez, A.P. (1994) Relationship between Coleoptile Elongation and Alcoholic Fermentation in Rice Exposed to Anoxia. II. Cultivar Differences. *Annals of Botany*, **74**, 273-279. <https://doi.org/10.1006/anbo.1994.1118>
- [10] 江玲, 万建民. 植物激素 ABA 和 GA 调控种子休眠和萌发的研究进展[J]. 江苏农业学报, 2007, 23(4): 360-365.
- [11] 刘丽雪. 赤霉素信号转导途径研究进展[J]. 农业工程技术, 2021, 41(12): 66-67. <https://doi.org/10.16815/j.cnki.11-5436/s.2021.12.026>
- [12] 吕育松. 水稻中胚轴伸长基因 qME1 的克隆与功能分析[D]: [博士学位论文]. 武汉: 华中农业大学, 2020. <https://doi.org/10.27158/d.cnki.ghznu.2020.000402>
- [13] Gubler, F., Chandler, P.M., White, R.G., Llewellyn, D.J. and Jacobsen, J.V. (2002) Gibberellin Signaling in Barley Aleurone Cells. Control of SLN1 and GAMYB Expression. *Plant Physiology*, **129**, 191-200. <https://doi.org/10.1104/pp.010918>
- [14] Peng, J. and Harberd, N.P. (2002) The Role of GA-Mediated Signaling in the Control of Seed Germination. *Current Opinion in Plant Biology*, **5**, 376-381. [https://doi.org/10.1016/S1369-5266\(02\)00279-0](https://doi.org/10.1016/S1369-5266(02)00279-0)
- [15] 周述波, 贺立静, 林伟, 贺立红. 外源赤霉素对杂交水稻亲本种子萌发的生理影响[J]. 种子, 2016, 35(12): 35-38. <https://doi.org/10.16590/j.cnki.1001-4705.2016.12.035>
- [16] Kende, H., Van der Knaap, E. and Cho, H.T. (1998) Deepwater Rice: A Model Plant to Study Stem Elongation. *Plant Physiology*, **118**, 1105-1110. <https://doi.org/10.1104/pp.118.4.1105>
- [17] Nishiuchi, S., Yamauchi, T., Takahashi, H., *et al.* (2012) Mechanisms for Coping with Submergence and Waterlogging in Rice. *Rice*, **5**, Article No. 2. <https://doi.org/10.1186/1939-8433-5-2>
- [18] 武辉, 向镜, 陈惠哲, 等. 外源调节剂对淹涝水稻幼苗株高及碳水化合物消耗的影响[J]. 应用生态学报, 2018, 29(1): 149-157.
- [19] Das, K.K., Sarkar, R.K. and Ismail, A.M. (2005) Elongation Ability and Non-Structural Carbohydrate Levels in Relation to Submergence Tolerance in Rice. *Plant Science*, **168**, 131-136. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2004.07.023>
- [20] Benschop, J.J., *et al.* (2006) Long-Term Submergence-Induced Elongation in *Rumex palustris* Requires Abscisic Acid-Dependent Biosynthesis of Gibberellin. *Plant Physiology*, **141**, 1644-1652. <https://doi.org/10.1104/pp.106.082636>
- [21] Fukao, T. and Bailey-Serres, J. (2008) Submergence Tolerance Conferred by Sub1A Is Mediated by SLR1 and SLR1 Restriction of Gibberellin Responses in Rice. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **105**, 16814-16189. <https://doi.org/10.1073/pnas.0807821105>

-
- [22] Wu, H., Chen, H., Zhang, Y., *et al.* (2019) Effects of 1-Aminocyclopropane-1-Carboxylate and Paclobutrazol on the Endogenous Hormones of Two Contrasting Rice Varieties under Submergence Stress. *Plant Growth Regulation*, **87**, 109-121. <https://doi.org/10.1007/s10725-018-0457-6>
- [23] 章孟臣. 水稻耐淹发芽相关性状的全基因组关联分析[D]: [硕士学位论文]. 北京: 中国农业科学院, 2016.