

文章编号:1001-1498(2014)01-0113-07

滇杨侧芽不同季节内源激素含量变化动态

周安佩¹, 刘东玉¹, 纵丹¹, 吴海¹, 郑元^{1,2}, 何承忠^{1,2*}

- (1. 西南山地森林资源保育与利用省部共建教育部重点实验室, 西南林业大学, 云南昆明 650224;
2. 西南地区生物多样性保育国家林业局重点实验室, 西南林业大学, 云南昆明 650224)

关键词: 滇杨侧芽; 脱落酸; 生长素; 玉米素; 含量变化

中图分类号: S792.118

文献标识码: A

Dynamic Changes of Endogenous Hormones in Lateral Buds of *Populus yunnanensis* during Different Seasons

ZHOU An-pei¹, LIU Dong-yu¹, ZONG Dan¹, WU Hai¹, ZHENG Yuan^{1,2}, HE Cheng-zhong^{1,2}

(1. Key Laboratory for Forest Resources Conservation and Use in the Southwest Mountains of China, Ministry of Education, Southwest Forestry University, Kunming 650224, Yunnan, China;

2. Key Laboratory of Biodiversity Conservation in Southwest China, State Forestry Administration, Southwest Forestry University, Kunming 650224, Yunnan, China)

Abstract: In order to understand the content changes of endogenous hormones in lateral buds of *Populus yunnanensis* during different seasons, the lateral buds collected from stems of three-year old cuttings of *P. yunnanensis* were used as materials, contents of ABA, IAA and ZR in the lateral buds in the autumn, winter and spring were detected by enzyme-linked immunosorbent assays (ELISA). The results indicated that the contents of ABA and IAA were first decreased and then increased while the contents of ZR increased gradually, and the values of the three kinds of endogenous hormones reached maximum in spring. The content of each endogenous hormone among different seasons was different significantly. However, the ratio changes of ZR/ABA, ZR/IAA and ZR/(ABA + IAA) were first increased and then decreased, and all reached the maximum in winter, which were significantly higher than that in autumn and spring.

Key words: lateral buds of *Populus yunnanensis*; ABA; IAA; ZR; content changes

植物内源激素在植物体内含量甚微,也往往不是由一个器官产生,却通过极性和非极性运输到达一定的部位而产生重要的作用^[1],它们参与各细胞、组织和器官之间的信息交流,从而维持植物正常的生长发育过程^[2]。高等植物通过顶端分生组织和侧生分生组织的活性来建立地上株型系统,而植物激素作为整合调控分生组织信号的使者,与植物株型

的形成密切相关^[3]。

滇杨(*Populus yunnanensis* Dode)作为我国西南地区特有杨属青杨派树种,是全国乃至世界稀有的分布于低纬度高海拔的宝贵杨属资源^[4]。但其侧芽萌发能力强,分枝较多,直接影响了滇杨的速生性和木材利用价值^[4]。而侧芽萌发能力和分枝特性决定了树木冠层结构,理想的冠型结构正是杨树遗传育

收稿日期: 2013-08-27

基金项目: 国家自然科学基金项目(30960320); 国家林业公益性行业专项基金项目(201104076); 云南省中青年学术与技术带头人后备人才培养基金项目(2012HB021)。

作者简介: 周安佩(1988—),男,重庆万州人,在读硕士研究生,主要从事林木遗传育种研究。

* 通讯作者: 博士生导师,教授。主要研究方向: 林木遗传育种与分子生物学。E-mail: hcz70@163.com

种的改良目标之一^[5]。当前,有关植物内源激素调控分枝的研究主要集中于拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)、玉米(*Zea mays*)、水稻(*Oryza sativa*)、豌豆(*Pisum sativum*)、矮牵牛(*Petunia hybrida*)等草本植物^[6],以乔木树种为对象的相关研究鲜有报道,有关滇杨主干侧芽内源激素含量在不同季节之间的动态变化研究更为空白。本研究采用 ELISA 方法,对3年生滇杨优树扦插苗主干侧芽在秋季、冬季和春季时 ABA、IAA 和 ZR 含量进行测定,分析不同季节侧芽3种内源激素含量及其比值的变化规律,为进一步开展滇杨分枝特性与侧芽内源激素含量及其比值之间的关系研究奠定前期基础。

1 材料与方法

1.1 试验材料

42株滇杨优树均于2007年收集于四川省和云南省,以当年萌生的健壮萌条作为繁殖材料,扦插繁殖育苗。扦插苗木采用随机完全区组试验设计,4株小区,3次重复,定植于西南林业大学树木园内。分别于2011年10月(秋季)、2012年1月(冬季)和2012年3月(春季)随机选取各优树1株扦插苗,采集2011年抽生主枝的中下部3个侧芽,混合后作为测试样本。每优树扦插苗采取3个区组的样本(3次重复)。每份样本用锡薄纸包裹后置于液氮中带回实验室。

1.2 内源激素含量的测定

采用 ELISA 法测定侧芽 IAA、ZR 和 ABA 3 种内源激素含量。ELISA 试剂盒购于中国农业大学,于型号为 SPECTRAMaxPLUS384 的酶标仪上在 490 nm 处测定光密度值,绘制标准曲线,分别计算各样本的 IAA、ZR 和 ABA 3 种内源激素含量。每个样本技术重复测定 3 次,剔除异常数据后,取其平均值进行统计分析。

1.3 数据分析

采用 Excel 2003 及 SPSS12.0 分析软件对测定数据进行统计分析,采用 Origin 软件作图。

2 结果与分析

2.1 滇杨侧芽3个季节的内源激素含量变化

42株滇杨优树3年生扦插苗主干侧芽3个季节的3种内源激素含量见表1。3个季节的ABA含量变异幅度分别为6.94~52.01 $\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$ 、3.09~

34.09 $\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$ 和13.35~153.08 $\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$,极差值分别达45.07、31.00和139.73 $\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$,春季时的极差值最大,而变异系数最大值出现在冬季(56.90%)、秋季和春季的ABA含量变异系数比较接近,分别为43.77%和42.68%。不同季节的IAA含量变化较大,从秋季、冬季到春季,IAA含量变化范围分别为3.21~22.42、1.32~27.60和4.91~98.06 $\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$,最大极差值出现在春季(93.15 $\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$),而变异系数最大值却出现在冬季,为77.82%,秋季和春季IAA含量变异系数相差不大,分别为50.10%和58.78%。不同季节的ZR含量变动范围分别为0.05~0.46、0.13~1.16和0.04~1.84 $\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$,相对应的极差值分别为0.41、1.03和1.80 $\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$,春季的极差值最大,但3个季节ZR含量的变异系数相差不大,分别为45.86%、51.61%和57.12%。

由表1还可知,在同一季节,滇杨优树3年生扦插苗主干侧芽3种内源激素绝对含量的极值不一定出现在同一优树无性系。在秋季时,ABA、IAA和ZR含量的最大值分别出现在优树无性系LMB015、优树无性系QXB010和优树无性系LMB005,而最小值分别出现在优树无性系LYL004、优树无性系LMB018和优树无性系QZY001;在冬季时,ABA含量的最大值出现在优树无性系LMB014,IAA和ZR含量的最大值均出现在优树无性系HKB001,而3种内源激素含量的最小值却均出现在优树无性系QXB026;在春季时,侧芽3种内源激素含量的最大值均出现在优树无性系QXB006,而最小值均出现在优树无性系QZY002(表1)。由此可见,同一优树无性系侧芽内源激素绝对含量的变化并不表现为按一定比例的增减。

2.2 滇杨侧芽3个季节内源激素含量的变化趋势

图1表明,从秋季、冬季到春季,滇杨侧芽内的ABA和IAA含量变化规律一致,均表现为先降低后升高的变化趋势,在冬季时ABA和IAA含量最低,分别为14.043和5.581 $\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$,秋季时次之,分别为24.123和7.769 $\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$,而在春季时,ABA和IAA的含量达到最高(63.056和28.698 $\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$);ZR含量呈逐渐升高的变化趋势,在秋季时含量最低(0.183 $\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$),冬季次之(0.441 $\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$),春季时含量最高,达0.525 $\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$ 。

表 1 滇杨 3 年生扦插苗侧芽 3 个季节的内源激素含量

优树编号	内源激素含量/($\mu\text{g} \cdot \text{g}^{-1}$)								
	秋季			冬季			春季		
	ABA	IAA	ZR	ABA	IAA	ZR	ABA	IAA	ZR
LBB001	17.04 ± 1.70	4.03 ± 0.03	0.19 ± 0.00	24.00 ± 1.64	10.00 ± 4.33	0.60 ± 0.37	41.69 ± 6.27	18.96 ± 2.27	0.25 ± 0.00
LBB002	14.29 ± 1.93	4.42 ± 0.03	0.28 ± 0.00	23.90 ± 5.06	11.33 ± 4.21	0.65 ± 0.17	60.53 ± 5.62	30.88 ± 4.60	0.27 ± 0.00
LMM001	13.47 ± 1.84	4.41 ± 0.02	0.08 ± 0.00	5.45 ± 1.67	2.29 ± 0.62	0.18 ± 0.04	33.81 ± 3.94	22.05 ± 4.17	0.16 ± 0.00
LMB005	31.57 ± 2.52	9.59 ± 0.03	0.46 ± 0.01	5.87 ± 1.35	2.20 ± 0.71	0.22 ± 0.05	56.09 ± 13.57	19.61 ± 4.28	0.39 ± 0.00
LMB006	32.13 ± 2.09	8.66 ± 0.06	0.27 ± 0.01	24.64 ± 3.46	8.41 ± 3.23	0.73 ± 0.15	88.54 ± 18.82	35.05 ± 9.18	0.94 ± 0.00
LMB007	37.15 ± 1.98	15.89 ± 0.09	0.18 ± 0.01	13.91 ± 2.91	4.90 ± 1.41	0.60 ± 0.46	47.51 ± 10.53	29.31 ± 8.46	0.44 ± 0.00
LMB008	17.58 ± 0.07	6.85 ± 0.04	0.16 ± 0.00	11.41 ± 2.82	4.27 ± 0.66	0.38 ± 0.11	69.19 ± 15.00	43.77 ± 14.34	0.57 ± 0.00
LMB009	34.55 ± 1.12	10.08 ± 0.06	0.14 ± 0.01	12.64 ± 3.32	4.14 ± 1.40	0.42 ± 0.25	45.69 ± 0.98	18.76 ± 3.69	0.31 ± 0.00
LMB011	39.47 ± 2.23	11.13 ± 0.06	0.34 ± 0.00	4.85 ± 0.76	2.15 ± 0.54	0.27 ± 0.09	58.36 ± 11.29	26.52 ± 8.58	0.71 ± 0.00
LMB013	9.72 ± 0.41	3.48 ± 0.02	0.10 ± 0.00	15.01 ± 8.37	5.75 ± 1.56	0.57 ± 0.26	62.61 ± 12.62	26.80 ± 4.60	0.51 ± 0.00
LMB014	22.15 ± 0.85	6.35 ± 0.04	0.18 ± 0.01	34.09 ± 8.37	11.03 ± 2.81	0.84 ± 0.16	92.87 ± 30.40	73.23 ± 11.58	0.84 ± 0.01
LMB015	52.01 ± 9.63	14.55 ± 0.08	0.32 ± 0.01	31.09 ± 8.81	10.21 ± 3.16	0.85 ± 0.22	119.19 ± 19.52	48.29 ± 10.54	0.70 ± 0.00
LMB016	16.50 ± 7.88	4.48 ± 0.02	0.14 ± 0.01	6.74 ± 1.95	2.63 ± 1.04	0.21 ± 0.03	58.34 ± 17.52	12.54 ± 2.29	0.42 ± 0.00
LMB017	22.79 ± 0.39	7.70 ± 0.03	0.21 ± 0.00	10.13 ± 2.15	2.99 ± 1.14	0.24 ± 0.04	46.17 ± 9.11	14.95 ± 2.30	0.47 ± 0.00
LMB018	7.40 ± 4.25	3.21 ± 0.02	0.10 ± 0.00	14.31 ± 3.71	4.97 ± 1.33	0.48 ± 0.26	62.99 ± 4.95	22.45 ± 4.88	0.17 ± 0.00
LMB019	22.76 ± 1.86	6.81 ± 0.04	0.23 ± 0.00	20.67 ± 2.61	6.76 ± 2.32	0.49 ± 0.05	64.34 ± 16.43	17.70 ± 2.51	0.74 ± 0.00
LMB020	24.71 ± 1.43	5.38 ± 0.03	0.17 ± 0.01	15.96 ± 2.84	6.72 ± 1.73	0.83 ± 0.29	130.65 ± 28.57	35.49 ± 6.45	0.75 ± 0.00
LML001	19.97 ± 1.41	6.38 ± 0.04	0.15 ± 0.00	7.05 ± 1.71	2.35 ± 0.67	0.22 ± 0.11	55.12 ± 8.03	25.73 ± 6.15	0.54 ± 0.00
LML002	32.07 ± 6.12	6.34 ± 0.08	0.09 ± 0.01	7.47 ± 1.73	2.88 ± 0.90	0.27 ± 0.10	82.71 ± 17.19	30.06 ± 6.04	0.47 ± 0.00
LYL001	19.39 ± 3.11	5.60 ± 0.03	0.16 ± 0.00	9.66 ± 1.39	4.39 ± 1.41	0.27 ± 0.06	42.83 ± 0.63	20.58 ± 5.12	0.34 ± 0.00
LYL002	13.45 ± 0.86	3.89 ± 0.03	0.10 ± 0.00	9.25 ± 3.12	4.08 ± 1.36	0.37 ± 0.11	72.24 ± 9.84	37.01 ± 9.01	0.46 ± 0.00
LYL004	6.94 ± 0.25	3.55 ± 0.02	0.13 ± 0.00	8.26 ± 2.53	3.35 ± 1.29	0.28 ± 0.04	53.04 ± 8.98	30.55 ± 5.24	0.43 ± 0.00
QXB005	20.70 ± 1.40	8.18 ± 0.06	0.14 ± 0.01	6.50 ± 1.12	2.55 ± 0.70	0.38 ± 0.37	48.05 ± 9.92	23.59 ± 4.58	0.68 ± 0.00
QXB006	23.50 ± 0.73	6.74 ± 0.05	0.16 ± 0.01	7.04 ± 2.18	3.18 ± 0.83	0.47 ± 0.23	153.08 ± 38.68	98.06 ± 23.91	1.84 ± 0.01
QXB007	20.93 ± 2.28	5.23 ± 0.03	0.14 ± 0.00	23.56 ± 5.93	8.40 ± 0.71	0.73 ± 0.24	75.41 ± 18.20	30.08 ± 5.13	0.24 ± 0.00
QXB010	47.30 ± 1.65	22.42 ± 0.14	0.31 ± 0.01	16.79 ± 4.24	5.09 ± 1.01	0.36 ± 0.09	84.80 ± 22.55	24.16 ± 5.69	0.72 ± 0.00
QXB026	46.73 ± 3.38	9.95 ± 0.05	0.24 ± 0.01	3.09 ± 0.69	1.32 ± 0.31	0.13 ± 0.04	40.75 ± 5.49	23.11 ± 5.33	0.44 ± 0.00
QXB028	18.10 ± 2.75	5.16 ± 0.03	0.19 ± 0.00	8.08 ± 1.17	3.63 ± 1.43	0.27 ± 0.03	35.74 ± 6.32	14.50 ± 2.53	0.53 ± 0.00
QXH025	22.52 ± 1.61	6.25 ± 0.02	0.10 ± 0.00	12.86 ± 3.54	5.25 ± 1.73	0.35 ± 0.12	57.04 ± 15.11	22.19 ± 4.34	0.69 ± 0.00
QXJ016	28.35 ± 1.90	9.65 ± 0.05	0.25 ± 0.00	7.25 ± 1.03	3.51 ± 1.02	0.32 ± 0.11	47.91 ± 6.18	26.43 ± 6.60	0.45 ± 0.00
OXJ018	20.88 ± 1.62	8.72 ± 0.11	0.18 ± 0.01	21.38 ± 7.71	6.36 ± 2.38	0.58 ± 0.19	56.19 ± 11.50	17.68 ± 4.34	0.51 ± 0.00
QXJ020	20.42 ± 1.43	6.49 ± 0.04	0.10 ± 0.01	5.00 ± 1.08	1.73 ± 0.37	0.21 ± 0.10	72.80 ± 9.94	24.09 ± 3.25	0.59 ± 0.00
QXJ021	31.15 ± 1.16	12.08 ± 0.07	0.34 ± 0.00	11.37 ± 2.89	4.92 ± 1.79	0.24 ± 0.11	52.58 ± 5.00	19.10 ± 3.43	0.32 ± 0.00
QXJ022	33.49 ± 0.49	14.83 ± 0.07	0.25 ± 0.00	26.47 ± 7.19	7.39 ± 2.95	0.37 ± 0.10	40.83 ± 1.65	14.98 ± 2.82	0.25 ± 0.00
QXJ030	32.57 ± 5.79	7.19 ± 0.05	0.19 ± 0.01	7.01 ± 1.69	2.96 ± 0.53	0.28 ± 0.16	65.14 ± 14.48	16.53 ± 2.57	0.39 ± 0.00
QXJ031	16.01 ± 3.03	4.84 ± 0.03	0.19 ± 0.00	8.38 ± 0.92	2.85 ± 1.08	0.21 ± 0.05	44.59 ± 4.07	14.89 ± 3.60	0.17 ± 0.00
QZD032	23.95 ± 3.00	8.90 ± 0.05	0.15 ± 0.00	14.12 ± 3.76	5.91 ± 2.46	0.39 ± 0.10	48.50 ± 7.75	22.62 ± 4.94	0.40 ± 0.00
QZY001	30.10 ± 1.84	11.36 ± 0.07	0.05 ± 0.00	23.41 ± 5.26	7.03 ± 3.26	0.73 ± 0.37	93.33 ± 14.64	39.74 ± 6.88	0.55 ± 0.00
QZY002	26.74 ± 3.67	8.78 ± 0.04	0.14 ± 0.00	15.40 ± 4.64	5.43 ± 1.64	0.47 ± 0.27	13.35 ± 3.84	4.91 ± 0.74	0.04 ± 0.00
QZY003	13.09 ± 0.87	4.78 ± 0.03	0.17 ± 0.00	20.89 ± 6.54	7.80 ± 2.40	0.55 ± 0.14	87.39 ± 12.37	40.03 ± 7.00	0.74 ± 0.00
QZY004	18.46 ± 0.22	6.32 ± 0.03	0.09 ± 0.01	8.71 ± 3.11	3.70 ± 1.24	0.35 ± 0.09	60.19 ± 14.07	25.99 ± 7.27	1.01 ± 0.00
HKB001	11.10 ± 0.43	5.58 ± 0.03	0.15 ± 0.00	26.15 ± 7.86	27.60 ± 6.24	1.16 ± 0.42	26.18 ± 4.04	62.36 ± 16.25	0.64 ± 0.00
均值	24.12 ± 1.23	7.77 ± 0.04	0.18 ± 0.00	14.04 ± 2.69	5.58 ± 1.65	0.44 ± 0.12	63.06 ± 11.19	28.70 ± 5.58	0.53 ± 0.00
极差	45.07	19.21	0.41	31.00	26.28	1.03	139.73	93.15	1.80
变异系数/%	43.77	50.10	45.86	56.90	77.82	51.61	42.68	58.78	57.12

2.3 滇杨侧芽3个季节内源激素含量的差异分析

滇杨侧芽3个季节3种内源激素含量的方差分析结果表明,ABA、IAA和ZR绝对含量在不同季节之间的差异均达到极显著水平($P < 0.01$) (表2)。进一步采用Duncan法进行多重比较分析。

由不同季节3种内源激素含量的多重比较结果可知,不同季节之间的滇杨侧芽3种内源激素含量差异均达到极显著水平($P < 0.01$)。其中,ABA含量在春季时最高,极显著地高于秋季和冬季时的含量,而冬季时ABA含量最低,极显著地低于秋季和春季;IAA含量的差异性与ABA相同,IAA在春季时的含量极显著地高于其他2个季节,而冬季时的含量极显著地低于秋季和春季;ZR含量在春季时最高,冬季次之,秋季最低,且3个季节之间的ZR含量

达到极显著差异(图1)。

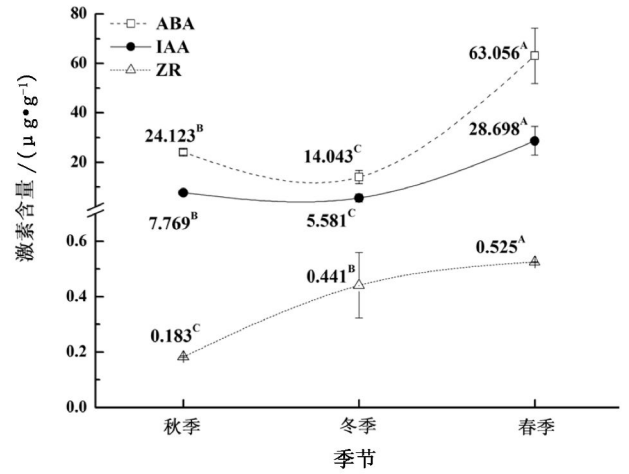


图1 滇杨3年生扦插苗侧芽内源激素含量的变化趋势

表2 滇杨3年生扦插苗侧芽内源激素含量的方差分析

内源激素	差异源	自由度	离差平方和	均方	F值	P值
ABA	季节	2	168 825.370 6	84 412.685 3	1 068.055 7	8.74E - 124 **
	无性系(季节)	123	110 651.877 1	899.608 8	11.382 6	4.25E - 58 **
	误差	252	19 916.561 6	79.034 0		
	总计	377	299 393.809 3			
IAA	季节	2	41 044.633 7	20 522.316 9	1 030.217 8	5.05E - 122 **
	无性系(季节)	123	39 188.834 8	318.608 4	15.994 1	4.44E - 73 **
	误差	252	5 019.932 5	19.920 4		
	总计	377	85 253.401 0			
ZR	季节	2	7.998 5	3.999 3	310.270 6	1.09E - 68 **
	无性系(季节)	123	18.279 4	0.148 6	11.529 6	1.21E - 58 **
	误差	252	3.248 2	0.012 9		
	总计	377	29.526 1			

注: **表示差异极显著,即 $P < 0.01$ 。

2.4 滇杨侧芽3个季节内源激素含量比值的变化趋势

在3种内源激素中,ZR对侧芽的萌动具有促进作用,而IAA和ABA对侧芽的萌动具有抑制作用。对3个季节促进类激素(ZR)和抑制类激素(IAA与ABA)含量的比值变化趋势进行分析,结果表明,ZR/IAA、ZR/ABA和ZR/(IAA+ABA)比值均表现为先升高后降低的变化趋势,且比值均在冬季时达到最大值,分别为0.090、0.039和0.025,而秋季(0.026、0.009和0.006)和春季时(0.021、0.009和0.006)的比值均较低。

2.5 滇杨侧芽3个季节内源激素含量比值的差异分析

不同季节滇杨侧芽内源激素含量比值的方差分析结果表明,ZR/IAA、ZR/ABA和ZR/(IAA+ABA)

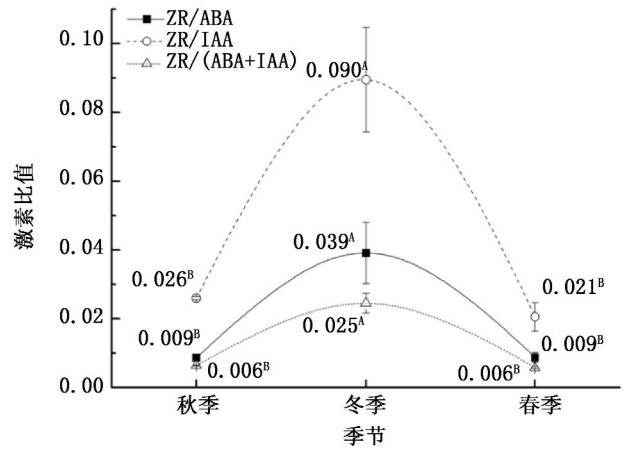


图2 滇杨3年生扦插苗侧芽内源激素含量比值的变化趋势

比值在不同季节均具有极显著的差异($P < 0.01$) (表3)。采用Duncan法进行多重比较,结果显示

(图 2), 冬季的 ZR/IAA、ZR/ABA 和 ZR/(IAA + ABA) 比值均极显著地高于秋季和春季, 而秋季和春季之间的 ZR/IAA、ZR/ABA 和 ZR/(IAA + ABA) 比值差异均不显著(图 2)。

表 3 滇杨 3 年生扦插苗侧芽内源激素含量比值的方差分析

激素含量比值	差异源	自由度	离差平方和	均方	F 值	P 值
ZR/ABA	季节	2	0.077 8	0.038 9	33.805 7	9.86E-14**
	无性系(季节)	123	0.126 3	0.001 0	0.893 2	0.758 9
	误差	252	0.289 8	0.001 2		
	总计	377	0.493 9			
ZR/IAA	季节	2	0.370 4	0.185 2	397.250 2	1.23E-78**
	无性系(季节)	123	0.084 1	0.000 7	1.467 1	0.005 8**
	误差	252	0.117 5	0.000 5		
	总计	377	0.572 0			
ZR/(ABA + IAA)	季节	2	0.028 6	0.014 3	381.366 2	5.97E-77**
	无性系(季节)	123	0.007 1	0.000 1	1.539 4	0.002 2**
	误差	252	0.009 4	0.000 0		
	总计	377	0.045 1			

注: ** 表示差异极显著, 即 $P < 0.01$ 。

2.6 滇杨侧芽内源激素含量及其比值的相关性分析

滇杨 3 年生扦插苗侧芽 3 种内源激素含量及其比值的 pearson 相关性分析结果表明(表 4), 在不同季节中, 滇杨侧芽 3 种内源激素 ABA、IAA 和 ZR 两两之间均呈极显著的正相关关系。然而, 同一种内源激素含量与激素含量比值之间的相关关系随着季节的变化而变化。ABA 与 ZR/ABA、ZR/IAA 和 ZR/(IAA + ABA) 之间, 在秋季时均表现为显著或极显著的负相关关系; 而在冬季时, ABA 与 ZR/ABA 表现为不显著的正相关, 与 ZR/IAA 和 ZR/(IAA + ABA) 之间依然表现为极显著的负相关; 在春季时又均表现为负相关关系, 但相关性不显著。IAA 与 ZR/ABA、ZR/IAA 和 ZR/(IAA + ABA) 之间, 在秋季

时均表现为显著或极显著的负相关关系; 在冬季时, IAA 与 ZR/ABA 之间表现为不显著的正相关, 而与 ZR/IAA 表现为极显著的负相关, 与 ZR/(IAA + ABA) 表现为负相关, 但不显著; 在春季时 IAA 与 ZR/ABA、ZR/IAA 的相关性均达到显著水平, 但前者为正相关, 后者表现为负相关, IAA 与 ZR/(IAA + ABA) 之间转变为不显著的正相关关系。ZR 与 ZR/ABA、ZR/IAA 和 ZR/(IAA + ABA) 之间, 在秋季时均表现为正相关关系, 且与 ZR/IAA 和 ZR/(IAA + ABA) 之间相关性分别达到极显著水平和显著水平, 而在冬季时, ZR 与 ZR/IAA 和 ZR/(IAA + ABA) 之间却表现为不显著的负相关, 到春季时又表现为显著或极显著的正相关关系。

表 4 滇杨 3 年生扦插苗侧芽内源激素含量及其比值的相关系数

项目	ABA	IAA	ZR	ZR/ABA	ZR/IAA	ZR/(ABA + IAA)
秋季	ABA	1	0.836 8**	0.551 6**	-0.523 4**	-0.349 5*
	IAA	0.836 8**	1	0.513 4**	-0.382 6*	-0.444 1**
	ZR	0.551 6**	0.513 4**	1	0.281 0	0.444 5**
冬季	ABA	1	0.745 6**	0.827 3**	0.033 5	-0.426 2**
	IAA	0.745 6**	1	0.842 3**	0.106 3	-0.503 7**
	ZR	0.827 3**	0.842 3**	1	0.112 1	-0.120 3
春季	ABA	1	0.670 4**	0.703 9**	-0.100 3	-0.020 4
	IAA	0.670 4**	1	0.728 3**	0.315 6*	-0.307 6*
	ZR	0.703 9**	0.728 3**	1	0.546 2**	0.375 0*

注: * 表示相关性显著, 即 $P < 0.05$, ** 表示相关性极显著, 即 $P < 0.01$ 。

对不同季节之间滇杨侧芽 3 种内源激素含量动态变化的 pearson 相关性进行分析, 结果表明, ABA 含量在不同季节之间均呈正相关关系, 其中, 秋季和

冬季之间的相关系数最低 ($R = 0.058$), 秋季和春季之间的相关系数次之 ($R = 0.200$), 而冬季和春季的相关系数最高 ($R = 0.232$), 但均未达到显著水平;

IAA 含量在秋季和冬季、秋季和春季之间均呈负相关关系,其相关系数分别为 -0.046 和 -0.062 ,但相关性不显著,而在冬季和春季之间却呈极显著的正相关关系 ($R = 0.405$); ZR 含量在秋季与冬季之间呈负相关关系 ($R = -0.054$),而在秋季与春季、冬季与春季之间呈正相关关系,但相关系数均较小 ($R = 0.032, R = 0.227$),且未达到显著水平(表5)。

此外,在不同激素之间,仅有冬季和春季之间的 ZR 与 ABA、ABA 与 IAA 之间为显著的正相关关系,ZR 与 IAA 之间为极显著的正相关关系,其他内源激素之间的相关性均不显著。由此可见,在不同季节之间,同一种内源激素含量的变化具有相对独立性,相互之间的关联性较弱。

表5 滇杨3年生扦插苗侧芽内源激素含量在不同季节间的相关系数

项目	秋季			冬季		
	ABA	IAA	ZR	ABA	IAA	ZR
冬季	ABA	0.058	0.156	0.098		
	IAA	-0.154	-0.046	0.022		
	ZR	-0.043	0.004	-0.054		
春季	ABA	0.200	0.073	0.036	0.232	-0.003
	IAA	-0.039	-0.062	-0.068	0.312*	0.405**
	ZR	0.119	0.076	0.032	0.036	0.052

注: * 表示相关性显著,即 $P < 0.05$, ** 表示相关性极显著,即 $P < 0.01$ 。

3 结论与讨论

植物分枝与其对环境的适应性、生存竞争力及产量形成等方面具有密切关系,也决定着植物的株型^[7-8]。植物分枝发育大致可以划分为侧生分生组织形成和腋芽生长两个阶段,而侧生分生组织能否形成腋芽并进一步发育形成分枝受到植物激素、环境及遗传因子的调控,其中植物激素在调控植物分枝发育过程中起关键作用^[6,8-9]。

植物体内存在自上而下的生长素浓度梯度和自下而上的细胞分裂素浓度梯度,两者通过协调作用以维持植物的正常生长和分枝^[6,10]。因此,生长素和细胞分裂素被认为对植物的分枝特性发挥着重要的调控作用^[11-15]。现有研究表明,生长素并非直接作用于腋芽,而是在木质部和束间厚壁组织通过调节根部合成的细胞分裂素运输至腋芽来发挥作用,从而对侧芽的生长进行抑制^[16]。换言之,生长素对植物分枝的影响是通过调控侧芽内细胞分裂素来间接发挥作用,而细胞分裂素直接作用于侧芽的活动^[17-19]。脱落酸的作用与细胞分裂素相反,被认为是植物对不同逆境产生响应的信号因子^[20],不仅能抑制植物的生长^[21],还对其他生长促进型激素产生拮抗作用^[22],对于株型的影响主要表现为抑制腋芽的生长^[23]。对蓝羽扇豆(*Lupinus angustifolius* L)腋芽生长与内源激素关系的研究结果发现,腋芽的生长速度与 IAA 和 CTK 的绝对浓度没有必然联系。在生长早期,CTK 浓度越高,生长越快,IAA 越高则

生长较慢;在发育早期,ABA 与腋芽的生长没有联系;而在发育后期,CTK 和 IAA 均与生长速度不相关,而 ABA 却强烈抑制腋芽的生长。因此,激素之间的平衡在不同生长时期是可以改变的^[24-25]。本研究结果表明,从秋季到冬季,滇杨3年生扦插苗侧芽的 ABA 和 IAA 绝对含量极显著地减少,而在春季时,2种内源激素的绝对含量均达到最高值,且极显著地高于其他2个季节。ZR 绝对含量的动态变化与 ABA 和 IAA 绝对含量的变化略有差异,在秋季时最低,且极显著地低于其他2个季节,但在春季时也达到最大值,且极显著地高于秋季和冬季。从内源激素含量比值来看,滇杨侧芽的 ZR/ABA、ZR/IAA 和 ZR/(IAA + ABA) 比值变化趋势相同,均表现为先升高后降低的动态变化规律。研究结果还显示,滇杨侧芽内源激素含量及其比值之间的相关性随着季节的变化而变化,同一种内源激素在不同季节之间的含量变化相关性较弱,揭示出激素之间的协作关系随着生长时期的改变而发生改变的规律。同时,本研究结果也进一步表明,内源激素在植物体内的调控作用并不决定于某一单一激素,往往都是2种或者2种以上的激素通过拮抗作用或联合作用共同调节的结果^[25-26]。因此,在分析激素对侧芽活动的影响时,不仅要考虑激素的绝对含量,还要考虑各类激素间的平衡,尤其是促进侧芽萌动激素与抑制侧芽萌动激素之间的比例与平衡。

激素参与植株形态的调节是一个很复杂的过程,一种激素不仅可以参与多个生理过程,而且可在

某种生理过程通过诱导另一种激素的合成和释放来诱导这一生理反应^[27]。目前已经检测出的内源激素多达300多种,但功能各不相同,也仅有少数几种的调节机制得到了科学解释^[28-31]。本研究结果只能在一定程度上反映滇杨侧芽3个季节内源激素IAA、ABA、ZR之间的动态变化规律,但是内源激素之间如何维持平衡,以及如何协同作用调控侧芽抽生侧枝等的机制尚不清楚,有待于从生理生化、分子生物学等方面进一步深入研究。

参考文献:

- [1] 潘瑞炽. 植物生理学(第六版)[M]. 北京:高等教育出版社,2008
- [2] 张海娥,郭修武. 激素在葡萄分子发育调控上的作用研究进展[J]. 栽培技术,2004,27(1):28-32
- [3] 王冰,李家洋,王永红. 生长素调控植物株型形成的研究进展[J]. 植物学通报,2006,23(5):443-458
- [4] 何承忠,车鹏燕,周修涛,等. 滇杨基因资源及其研究概况[J]. 西南林学院学报,2010,30(1):83-88
- [5] 温志宏,黄敏仁. 美洲黑杨冠层光截获特性的遗传学研究[J]. 南京林业大学学报,1992,16(3):11-17
- [6] 刘拥海,俞乐,丁君辉,等. 植物激素对分枝发育的协同调控作用研究进展[J]. 植物生理学报,2012,48(10):941-948
- [7] Kebrom T H, Spielmeier W, Finnegan E J. Grasses provide new insights into regulation of shoot branching[J]. Trends in Plant Science, 2013, 18(1): 41-48
- [8] Wang Y H, Li J Y. Branching in rice[J]. Curr Opin Plant Biol., 2011, (14): 94-99
- [9] Assuero S, Tognetti J A. Tillering regulation by endogenous and environmental factors and its agricultural management[J]. Am J Plant Sci Biotech., 2010, (4): 35-48
- [10] 夏玉凤,夏桂雪. 影响植物分枝的一些基因及其分子机制[J]. 河北师范大学学报:自然科学版,2007,31(5):671-675
- [11] Phillips I D J. Apical dominance[J]. Annual Review of Plant Physiology, 1975, 26: 341-367
- [12] Tamas I A. Hormonal regulation of apical dominance [M]// Davies P J. Edited, Plant Hormones and Their Role in Plant Growth and Development. Kluwer Academic Publishers, Netherlands, Holland, 1995:572-597
- [13] Napoli C A, Beveridge C A, Snowden K C. Reevaluating concepts of apical dominance and the control of axillary bud outgrowth[J]. Current Topics in Developmental Biology, 1999, 44: 127-169
- [14] 巩鹏涛,李迪. 植物分枝发育的遗传控制[J]. 分子植物育种,2005,3(2):151-162
- [15] Leyser O. Regulation of shoot branching by auxin[J]. Trends in Plant Sciences, 2003, 8(11): 541-545
- [16] 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,2008,24(2):120-126
- [17] 夏玉凤,夏桂雪,汪翠琴,等. 生长素与植物顶端优势[J]. 河北师范大学学报:自然科学版,2008,32(4):523-525
- [18] Piola F, Label P, Vergne P, et al. Effects of endogenous ABA levels and temperature on cedar (*Cedrus libani* Loudon) bud dormancy in vitro[J]. Plant Cell Report, 1998, 18(3): 279-283
- [19] Stimberg P, Chatfield S P, Leyser H M O. An *Arabidopsis* AXR insensitive mutant acts after lateral bud formation to inhibit lateral bud growth in *Arabidopsis*[J]. Plant Physiology, 1999, 121(3): 839-847
- [20] Seely S D, Damavandy H, Anderson J L. Autumn-napped growth regulators influence leaf retention, bud hardiness, bud and flower size, and endodormancy in peach and cherry[J]. J Amer Soc Hort Sci, 1992, 117(2): 203-208
- [21] Pei Z M, Ghassemian M, Kwak C M, et al. Role of farnesyltransferase in ABA regulation of guard cell anion channels and plant water loss[J]. Science, 1998, 282(5387): 287-290
- [22] Miguel L C, Longnecker N E, Ma Q, et al. Branch development in *Lupinus angustifolius* L I. Not all branches have the same potential growth rate[J]. J Exp Bot, 1998, 49(319): 547-553
- [23] 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]. J Exp Bot, 1998, 49(320): 555-562
- [24] 杨玉珍,郭彦青,彭芳仁. 杨树枝叶内源激素的变化及其与蛋白质代谢的关系[J]. 南京林业大学学报:自然科学版,2006,30(6):114-116
- [25] Beemster G T S, Baskin T I. Stunted plant I mediates effects of cytokinin, but not of auxin, on cell division and expansion in the root of *Arabidopsis*[J]. Plant Physiology, 2000, 124(4): 1718-1727
- [26] 何钟佩. 作物激素生理及化学控制[M]. 北京:中国农业大学出版社,1997
- [27] Cutler H G, Vlitos A J. The natural auxins of the sugar cane ii. Acidic, basic, and neutral growth substances in roots and shoots from twelve days after germination of vegetative buds to maturity[J]. Physiologia Plantarum, 1962, 15(1): 27-42
- [28] Santner A, Calderon L I A, Estete M. Plant hormones are versatile chemical regulators of plant growth[J]. Nature Chemical Biology, 2009, 5(5): 3001-3007
- [29] Roldan V G, Fermas S, Brewer P B, et al. Strigolactone inhibition of shoot branching[J]. Nature, 2008, 455: 189-194
- [30] Sunayana M R, Sasikala C, Ramana C V. Rhodestrin: a novel indole terpenoid phytohormone from *Rhodobacter sphaeroides*[J]. Biotechnol Letters, 2005, 27(23/24): 1897-1900
- [31] Franklin D C. Synchrony and asynchrony: observation and hypotheses for the flowering wave in a long-lived semelparous bamboo[J]. Journal of Biogeography, 2004, 31(5): 773-786