

厚竹孕笋成竹过程中内源激素动态变化

黎祖尧^{1,2}, 张艳华³, 张雷¹, 李苑¹, 孙娅东¹

(1. 江西农业大学 林学院, 江西 南昌 330045; 2. 江西农业大学 江西省竹子种质资源与利用重点实验室, 江西 南昌 330045; 3. 南京林业大学 林学院, 江苏 南京 210037)

摘要: 为了揭示厚竹 *Phyllostachys edulis* ‘Pachyloen’ 在孕笋成竹过程中内源激素的分布特征和动态变化, 探索内源激素对厚竹孕笋成竹的调控作用, 采用酶联免疫吸附法(ELISA), 分别测定潜伏芽(鞭芽)、笋芽、冬笋、春笋和新竹中的吲哚-3-乙酸(IAA), 赤霉素(GA₃), 玉米素核苷(ZR)和脱落酸(ABA)质量分数, 并分析差异性。结果表明: 厚竹中 IAA 和 ABA 质量分数显著高于 GA₃ 和 ZR。笋芽膨大期同种内源激素及内源激素总量在潜伏芽、笋芽和冬笋之间差异不显著。竹笋快速生长期, 春笋笋箨中的 IAA 和 ZR 显著高于潜伏芽, IAA, ABA 和 ZR 显著高于笋肉, 笋肉中 ABA 显著低于潜伏芽。新竹长成后, 竹枝和竹叶中内源激素质量分数表现为 ABA>IAA>ZR>GA₃, 而竹秆和菹根中则为 IAA>ABA>ZR>GA₃。孕笋成竹过程中, 不同内源激素及其比值的动态变化不同, 其中孕笋过程中 IAA, ABA 和 GA₃, ZR/IAA, ZR/GA₃ 和 GA₃/IAA 变化显著, 成竹过程中 IAA, ABA, ZR/ABA, ZR/IAA, GA₃/IAA 和 ZR/GA₃ 变化显著。内源激素的种类、质量分数及相互间的协调或拮抗作用对厚竹的孕笋成竹具有重要的促进或调控功能。图 2 表 4 参 24

关键词: 植物学; 厚竹; 内源激素; 分布; 动态变化

中图分类号: S718.4 文献标志码: A 文章编号: 2095-0756(2018)06-1107-08

Endogenous hormones in young bamboo development of *Phyllostachys edulis* ‘Pachyloen’

LI Zuyao^{1,2}, ZHANG Yanhua³, ZHANG Lei¹, LI Yuan¹, SUN Yadong¹

(1. College of Forestry, Jiangxi Agricultural University, Nanchang 330045, Jiangxi, China; 2. Jiangxi Provincial Key Laboratory for Bamboo Germplasm Resources and Utilization, Jiangxi Agricultural University, Nanchang 330045, Jiangxi, China; 3. College of Forestry, Nanjing Forestry University, Nanjing 210037, Jiangsu, China)

Abstract: To reveal distribution characteristics and dynamic changes of endogenous hormones in the *Phyllostachys edulis* ‘Pachyloen’ bamboo shoot during bamboo shoot development, and to explore the regulation of endogenous hormones on bamboo shoots during development, the enzyme-linked immunosorbent assay (ELISA) test was applied to measure the content of Indole-3-acetic acid (IAA), gibberellin (GA₃), zeatin riboside (ZR), and abscisic acid (ABA) in latent buds (rhizome buds), germinating buds, winter shoots, spring shoots, and new bamboo. Analysis included variance analysis and multiple comparisons of a total of 60 samples which were collected in 3 areas and 3 periods. Results showed that the content of IAA and ABA were significantly higher than GA₃ and ZR ($P<0.05$). During the bamboo shoot enlargement period, there were no significant differences ($P>0.05$) in the four endogenous hormones and the total amount of endogenous hormones in latent buds, shoot buds, and winter shoots. During the rapid shoot growth period, within the sheath of the spring shoot, the contents of IAA and ZR were significantly higher than in latent buds ($P<0.05$), and the contents of IAA, ABA, and ZR were significantly higher than in shoots ($P<0.05$). Spring shoots had a significantly lower ABA

收稿日期: 2017-09-28; 修回日期: 2018-05-07

基金项目: 国家科技支撑计划项目(2015BAD04B01); 江西省重点科技成果转移转化项目(20133ACI90001); 江西省科技支撑计划项目(20121BBF60028)

作者简介: 黎祖尧, 教授, 从事森林(竹类)培育等研究。E-mail: jxlizuyao@126.com

level than latent buds ($P < 0.05$). After new bamboo growth, endogenous hormones in bamboo leaves and branches were $ABA > IAA > ZR > GA_3$, yet in bamboo stems and roots it was $IAA > ABA > ZR > GA_3$. During development of young bamboo, dynamic changes in content and ratio of endogenous hormones differed with IAA, ABA, GA_3 , ZR/IAA, ZR/ GA_3 , and GA_3 /IAA changing significantly during the transition from latent buds to winter shoots ($P < 0.05$); and IAA, ABA, ZR/ABA, ZR/IAA, GA_3 /IAA, and ZR/ GA_3 changing significantly during transformation from winter shoots to new bamboo ($P < 0.05$). This research revealed that the type and content of homogenous hormone, as well as antagonistic and synergistic effects among them, were important for promoting or regulating functions in the reproducing process of *Ph. edulis* 'Pachyloen'. [Ch, 2 fig. 4 tab. 24 ref.]

Key words: botany; *Phyllostachys edulis* 'Pachyloen'; endogenous hormone; distribution; dynamic change

厚竹 *Phyllostachys edulis* 'Pachyloen' 又称厚壁毛竹, 是江西省特有的毛竹 *P. edulis* 变异新品种, 2008 年获植物新品种保护权^[1], 2017 年被审定为国家级优良品种。厚竹因其秆壁厚度是等径毛竹的 1.8~2.0 倍且性状稳定而得名^[2]; 生物学和生态学特性与毛竹相似, 但生物量、竹笋中营养物质含量^[1]、抗寒性^[3]、氮代谢水平和利用率^[4-5]、二氧化碳(CO₂)和光能利用率^[6-8]等均高于毛竹; 作为笋用和笋材兼用竹种, 其经济价值、种质价值、碳储量和固碳能力^[9-10]较高, 推广前景广阔。内源激素作为植物体内重要的活性物质, 其质量分数和相互作用对植物的生长和发育起着非常重要的调节和控制作用^[11-12]。何奇江等^[13-14]、胡超宗等^[15]和黄坚钦等^[16]对雷竹 *Ph. praecox* 的内源激素进行了研究, 郭少玲等^[17]研究了⁶⁰Co γ 辐射对毛竹种子萌发过程中内源激素的影响, 丁兴萃^[18]和郑郁善等^[19]研究了毛竹笋期的内源激素分布, 方楷等^[20]对厚竹展叶期竹秆内源激素进行了研究, 张艳华等^[21]研究了厚竹新竹中内源激素对繁殖方式的响应, 吴兴波等^[22]研究了氯霉素对毛竹幼苗色素质量分数及叶绿素荧光的影响。结果显示, 内源激素对竹笋的生长发育影响较大, 竹子不同器官中及竹笋不同部位的内源激素质量分数不同, 人为干预措施可以改变竹子中内源激素的质量分数和分布。过去对竹子内源激素的研究多集中于某一特定时期或单一器官, 主要研究单一内源激素。关于竹子孕笋成竹期内源激素的分布和动态变化, 及各种内源激素的相对质量分数对竹子孕笋成竹的影响还值得深入研究。本试验通过分析厚竹从鞭芽萌动到成竹过程中不同部位内源激素的质量分数, 研究厚竹孕笋成竹过程中内源激素的分布特征和动态变化规律, 探索内源激素对厚竹孕笋成竹的调控作用, 为进一步研究内源激素调控竹类植物生长的机理和厚竹定向培育提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料

采样林分: 采样地位于江西农业大学竹类植物种质园内(28°45'24.1"N, 115°49'50.2"E), 海拔 49.5 m, 低丘岗地, 土壤为红壤。采样林分为厚竹纯林, 1995 年从厚竹原产地(江西省万载县高村乡严田村, 28°06'33.38"N, 114°26'24.78"E)引种繁育而成, 面积约为 0.5 hm², 立竹胸径为 4.0~7.0 cm, 立竹高度为 6.0~10.0 m, 竹林结构合理, 生长正常。

采样时间: 2015 年 1 月 20 日, 笋芽膨大期, 采集竹鞭潜伏芽、笋芽和冬笋样品。2015 年 3 月 31 日, 竹笋快速生长期, 采集竹鞭潜伏芽和春笋样品。2015 年 6 月 10 日, 新竹长成期, 采集新竹样品。

采样部位: 潜伏芽整芽取样。已经萌动的笋芽分芽肉和芽箨取样。冬笋和春笋分笋箨及顶部、中部和基部笋肉取样, 春笋增加中部和基部笋肉的内壁、外壁及笋根取样。新竹分中上部竹秆、中下部竹枝、竹叶和箨根取样。各取样对象均选择 3 个及以上作为重复, 采集样品量约 1 g·部位⁻¹。

样品处理: 野外采集样品后立即放入冰盒中, 2 h 内转入-85 °C超低温冰箱中冷冻。每一时期全部样品采集后用干冰包埋送中国农业大学分析。

1.2 样品分析

内源激素测定方法为酶联免疫吸附测定法(ELISA), 每个样品平行测定 3 次, 测定指标为吲哚-3-乙酸(IAA), 赤霉素(GA_3), 玉米素核苷(ZR)和脱落酸(ABA)。

1.3 数据处理

试验数据采用 SPSS 17.0 分析软件分析，用单因素方差分析和 Duncan 多重比较对厚竹孕笋成竹期鞭芽、竹笋和新竹不同部位中的内源激素质量分数和比值进行差异性分析。采用 Excel 2007 统计软件进行数据处理和图表制作。

2 结果与分析

2.1 厚竹竹笋和新竹内源激素质量分数与分布特征

从表 1 看出：笋芽膨大期，所有部位内源激素质量分数均表现为 $ABA > IAA > GA_3 > ZR$ ，由于此时竹林处于休眠期，内源激素在不同部位间均无显著差异。竹笋快速生长期，潜伏芽和春笋的生命活动旺盛程度不同，内源激素质量分数也不相同，潜伏芽中 $ABA > IAA > ZR > GA_3$ ，而春笋中 $IAA > ABA > ZR > GA_3$ ，差异程度因部位而异。新竹抽枝展叶后，潜伏芽和竹叶中内源激素质量分数表现为 $ABA > IAA > ZR > GA_3$ ，竹秆中内源激素质量分数则是 $IAA > ABA > ZR > GA_3$ 。

表 1 不同时期竹笋和新竹内源激素质量分数

Table 1 Contents of endogenous hormones in shoots and new bamboos

时期	部位	$w_{IAA}/(ng \cdot g^{-1})$	$w_{ZR}/(ng \cdot g^{-1})$	$w_{GA_3}/(ng \cdot g^{-1})$	$w_{ABA}/(ng \cdot g^{-1})$	$w_{AII}/(ng \cdot g^{-1})$
笋芽膨大期	潜伏芽	78.73 ± 7.91 Aa	6.90 ± 0.70 Ab	17.54 ± 2.76 Ab	79.32 ± 9.23 Aa	182.48 ± 14.45 A
	笋芽芽箨	58.17 ± 11.15 Ab	7.19 ± 2.04 Ac	10.77 ± 2.56 Ac	84.23 ± 8.12 Aa	160.35 ± 20.12 A
	笋芽芽肉	68.76 ± 9.11 Ab	6.56 ± 2.08 Ac	10.40 ± 2.83 Ac	103.01 ± 19.03 Aa	188.73 ± 23.83 A
	冬笋笋箨	41.43 ± 14.38 Aab	4.84 ± 0.39 Ab	10.64 ± 0.45 Ab	86.84 ± 28.78 Aa	143.76 ± 15.57 A
	冬笋笋肉	53.32 ± 8.87 Ab	7.18 ± 1.41 Ac	15.81 ± 3.29 Ac	116.44 ± 22.81 Aa	192.74 ± 18.21 A
竹笋快速生长期	潜伏芽	51.04 ± 9.36 Ba	8.79 ± 1.66 Bb	6.81 ± 1.03 Ab	70.45 ± 22.83 Aa	137.08 ± 34.71 B
	春笋笋箨	89.17 ± 17.61 Aa	15.56 ± 2.74 Ab	7.61 ± 1.16 Ab	81.51 ± 22.22 Aa	193.84 ± 43.54 A
	春笋笋肉	43.45 ± 2.44 Bb	8.93 ± 0.96 Bc	6.38 ± 0.34 Ac	35.30 ± 1.68 Ba	94.06 ± 4.36 C
新竹长成期	潜伏芽	67.75 ± 7.72 Aa	9.72 ± 0.83 Ab	7.07 ± 0.52 Ab	78.50 ± 14.33 Ba	163.04 ± 12.45 B
	竹叶	71.90 ± 9.42 Ab	9.48 ± 1.10 Ac	5.86 ± 0.42 Ac	159.05 ± 1.75 Aa	246.28 ± 10.65 A
	竹秆	72.11 ± 10.04 Aa	7.84 ± 0.28 Ab	7.66 ± 0.57 Ab	53.46 ± 7.73 Ba	141.07 ± 14.98 B

说明：同列不同大写字母表示同一发育期内差异显著；同行不同小写字母表示不同内源激素间差异显著

进一步分析冬笋、春笋和新竹不同部位的内源激素。从表 2 看出：不同内源激素质量分数因植株形态或部位不同而不同。冬笋所有部位均为 $ABA > IAA > GA_3 > ZR$ ，春笋所有部位为 $IAA > ABA > ZR > GA_3$ ，新竹的竹枝和竹叶为 $ABA > IAA > ZR > GA_3$ ，而竹秆和菟根则为 $IAA > ABA > ZR > GA_3$ 。

由表 1 和表 2 还可看出：同种内源激素因发育时期或部位不同存在差异。笋芽膨大期，冬笋中促进生长类激素表现向基性增加；ABA 则是笋尖和笋基部高，中部笋肉低，但潜伏芽、笋芽和冬笋之间及同一植株形态不同部位之间同种内源激素质量分数和内源激素总量差异均不显著。竹笋快速生长期，潜伏芽和春笋的内源激素质量分数差异显著，春笋笋箨中各内源激素质量分数显著高于笋肉，笋肉外壁中 IAA, ZR 和 GA_3 呈向基性减少，但差异性未达到显著程度。ABA 主要在叶片中合成，新竹叶片中 ABA 质量分数显著高于其他部位，并呈向基性减少。

2.2 厚竹内源激素比值分析

激素间的相互作用对植物的生长和发育有重要的调节和控制作用^[9]，研究激素间交互作用对厚竹生长发育的影响意义重大。研究认为，促进生长类激素与抑制生长类激素质量分数的比值对植物生长发育有重要的调控作用^[23]。由表 3 可知：生长中心的转移和不同植株形态的生命活动不同，厚竹在孕笋成竹过程中各内源激素质量分数的比值有较大差异，并且不同激素间的比值差异程度不同。从表 4 看出：冬笋同一部位不同内源激素比值间存在显著差异，但相同内源激素比值在不同部位之间差异性均不显著。春笋笋尖由于细胞分裂和伸长生长活动旺盛，其中 ZR 和 GA_3 在内源激素中的相对质量分数显著偏高，ZR/ GA_3 也显著偏高，说明笋尖中细胞分裂活动尤为旺盛。新竹叶片中 ABA 质量分数显著偏高，促进生长类激素与 ABA 的比值显著低于其他部位，并呈显著向基性升高；新竹中代谢活动旺盛部位中的 ZR/

表2 植株体不同部位内源激素质量分数

Table 2 Contents of endogenous hormones in different parts of bamboo

植株形态	部位	$w_{IAA}/(\text{ng}\cdot\text{g}^{-1})$	$w_{ZR}/(\text{ng}\cdot\text{g}^{-1})$	$w_{GA_3}/(\text{ng}\cdot\text{g}^{-1})$	$w_{ABA}/(\text{ng}\cdot\text{g}^{-1})$	$w_{All}/(\text{ng}\cdot\text{g}^{-1})$
冬笋	笋箨	41.43 ± 14.38 Aab	4.84 ± 0.39 Ab	10.64 ± 0.45 Ab	86.84 ± 28.78 Aa	143.76 ± 15.57 A
	笋尖	38.25 ± 8.39 Aab	5.29 ± 1.04 Ab	12.00 ± 2.36 Ab	133.10 ± 51.02 Aa	188.65 ± 50.3 A
	中部笋肉	54.21 ± 13.45 Aab	8.00 ± 2.78 Ab	14.66 ± 3.94 Ab	97.19 ± 41.54 Aa	174.06 ± 28.49 A
	基部笋肉	67.49 ± 21.89 Ab	8.26 ± 3.53 Ac	20.76 ± 9.41 Ac	119.02 ± 39.81 Aa	215.52 ± 13.9 A
春笋	笋箨	89.17 ± 17.61 Aa	15.56 ± 2.74 Ab	7.61 ± 1.16 Ab	81.51 ± 22.22 Aa	193.84 ± 43.54 A
	笋尖	44.64 ± 5.33 Ba	17.36 ± 3.35 Abc	9.00 ± 1.57 Ac	29.93 ± 4.99 Bb	100.93 ± 12.86 B
	中部内壁	39.34 ± 0.84 Ba	6.66 ± 0.56 Bb	5.85 ± 0.13 Ab	38.31 ± 2.81 Ba	90.16 ± 4.14 B
	中部外壁	52.62 ± 5.60 Ba	8.54 ± 0.94 Bc	6.85 ± 0.52 Ac	40.60 ± 2.39 Bb	108.62 ± 4.79 B
	基部内壁	39.92 ± 2.68 Ba	7.49 ± 1.71 Bc	5.46 ± 0.18 Ac	33.01 ± 4.24 Bb	85.89 ± 8.28 B
	基部外壁	44.70 ± 14.75 Ba	7.07 ± 1.63 Bb	5.46 ± 0.6 Ab	35.30 ± 8.71 Ba	92.53 ± 25.16 B
	笋根	37.08 ± 6.71 Ba	6.07 ± 0.46 Bb	5.79 ± 0.89 Ab	36.82 ± 2.26 Ba	85.77 ± 6.02 B
	新竹	竹叶	71.90 ± 9.42 Ab	9.48 ± 1.10 Ac	5.86 ± 0.42 Ac	159.05 ± 1.75 Aa
竹枝	58.20 ± 10.95 Aa	8.05 ± 0.48 Ab	7.05 ± 0.58 Ab	75.80 ± 6.44 Ba	149.10 ± 8.92 B	
竹秆	72.11 ± 10.04 Aa	7.84 ± 0.28 Ac	7.66 ± 0.57 Ac	53.46 ± 7.73 Cb	141.07 ± 14.98 B	
菹根	70.12 ± 11.59 Aa	8.30 ± 1.19 Ab	5.94 ± 0.62 Ab	37.88 ± 1.24 Cc	122.24 ± 11.27 B	

说明：同列不同大写字母表示同一植株体中差异显著；同行不同小写字母表示不同内源激素间差异显著

表3 不同发育期竹笋和新竹内源激素比值

Table 3 Ratios among different endogenous hormones in bamboo shoots and new bamboos during different periods

时期	部位	IAA/ABA	ZR/ABA	GA ₃ /ABA	(IAA+ZR+GA ₃)/ABA	ZR/IAA	GA ₃ /IAA	ZR/GA ₃	
笋芽	潜伏芽	1.26 ± 0.24 Aa	0.04 ± 0.00 Ab	0.24 ± 0.03 Ab	1.60 ± 0.29 Aa	0.22 ± 0.02 Ab	0.09 ± 0.01 Bb	0.49 ± 0.06 Ab	
膨大期	笋芽芽箨	0.69 ± 0.12 Aa	0.09 ± 0.02 Ab	0.12 ± 0.02 Ab	0.90 ± 0.15 Ab	0.12 ± 0.01 ABb	0.19 ± 0.04 Bb	0.71 ± 0.24 Aa	
	笋芽芽肉	0.72 ± 0.18 Aa	0.07 ± 0.04 Ab	0.10 ± 0.01 Ab	0.89 ± 0.21 Aa	0.09 ± 0.02 Bb	0.16 ± 0.04 Bb	0.84 ± 0.48 Aa	
	冬笋笋箨	0.94 ± 0.71 Aa	0.08 ± 0.04 Ac	0.19 ± 0.10 Ac	1.21 ± 0.85 Aa	0.14 ± 0.04 ABc	0.31 ± 0.08 Abc	0.45 ± 0.02 Abc	
	冬笋笋肉	0.90 ± 0.33 Aab	0.12 ± 0.05 Ac	0.26 ± 0.11 Abc	1.28 ± 0.49 Aa	0.14 ± 0.02 ABc	0.31 ± 0.04 Ab	0.46 ± 0.03 Ab	
笋快	潜伏芽	0.79 ± 0.10 Bc	0.14 ± 0.02 Ad	0.11 ± 0.02 Bd	1.03 ± 0.13 Bb	0.17 ± 0.01 Ad	0.14 ± 0.00 ABd	1.28 ± 0.06 Ba	
速生	春笋笋箨	1.15 ± 0.11 Ac	0.20 ± 0.02 Ad	0.10 ± 0.02 Bd	1.45 ± 0.14 ABb	0.18 ± 0.01 Ad	0.09 ± 0.00 Bd	2.04 ± 0.18 Aa	
长期	春笋笋肉	1.25 ± 0.06 Ab	0.27 ± 0.04 Ac	0.19 ± 0.01 Ac	1.70 ± 0.10 Aa	0.20 ± 0.02 Ac	0.15 ± 0.01 Ac	1.37 ± 0.10 Bb	
新竹	潜伏芽	1.05 ± 0.28 ABa	0.06 ± 0.01 Bb	0.10 ± 0.02 ABb	1.3 ± 0.34 ABa	0.11 ± 0.01 Ab	0.15 ± 0.01 Ab	1.38 ± 0.11 ABa	
	长成	竹叶	0.45 ± 0.06 Bab	0.06 ± 0.01 Bb	0.04 ± 0.00 Bb	0.55 ± 0.07 Bab	0.13 ± 0.01 Ab	0.08 ± 0.01 Ab	1.61 ± 0.09 Aa
	竹秆	1.40 ± 0.23 Aab	0.15 ± 0.02 Ac	0.15 ± 0.03 Ac	1.70 ± 0.27 Aa	0.11 ± 0.01 Ac	0.11 ± 0.01 Ac	1.04 ± 0.09 Bb	

说明：同列不同大写字母表示同一植株体中差异显著；同行不同小写字母表示不同内源激素比值间差异显著

GA₃显著高于代谢活动较弱的部位，而GA₃/IAA值则相反。

2.3 厚竹孕笋成竹过程中内源激素动态变化

2.3.1 潜伏芽内源激素动态变化 潜伏芽是指竹鞭上未分化发育成笋或鞭的细小鞭芽，与已萌发的笋芽或鞭芽相比，生长极为缓慢或不生长。对不同生长期潜伏芽中的内源激素质量分数和比值进行比较可知，笋芽膨大期潜伏芽中GA₃的质量分数显著高于竹笋快速生长期和新竹长成期；除GA₃外，其他内源激素的绝对量变化不大(图1A)。不同内源激素相对质量分数却有显著变化，且动态变化规律不同。由图1B可知：ZR/ABA先增加后降低，不同生长期差异显著；ZR/GA₃和ZR/IAA随成笋进程显著降低。由此证实从笋芽膨大期到快速生长期，潜伏芽内GA₃相对量增多，为打破潜伏芽休眠进而分化为笋芽做好准备；而竹笋快速生长期，竹笋内ZR相对量提高，有助于促进细胞分裂。

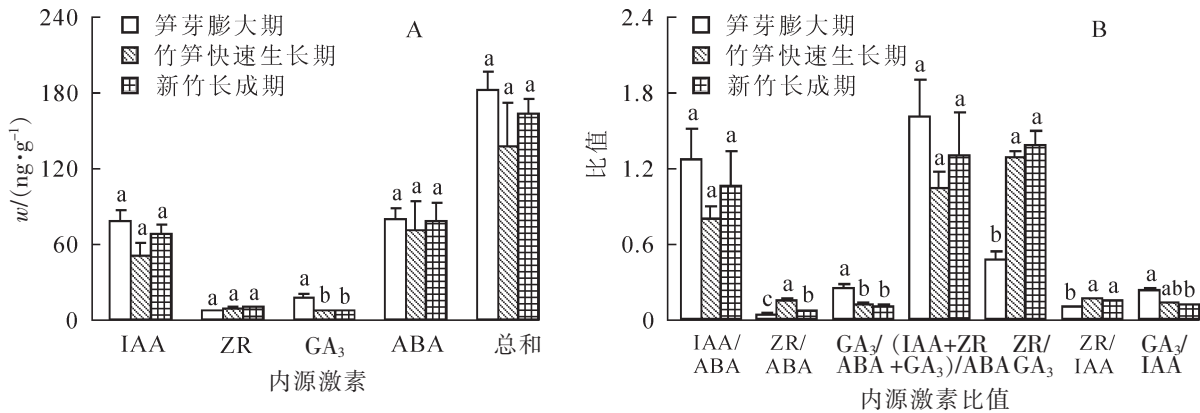
2.3.2 厚竹孕笋成竹过程中内源激素动态变化 图2为厚竹不同形态下不同部位的内源激素质量分数及比值的动态变化。潜伏芽分化为笋芽，笋肉中GA₃质量分数显著下降(图2A)，GA₃/IAA显著下降但ZR/GA₃和ZR/IAA显著升高(图2B)，说明潜伏芽至笋芽的分化以细胞分裂为主。冬笋为了适应低温环境并有利

表 4 植株体不同部位内源激素比值

Table 4 Ratios of different endogenous hormones in different bamboo parts

植株体	部位	IAA/ABA	ZR/ABA	GA ₃ /ABA	(IAA+ZR+GA ₃)/ABA	ZR/IAA	GA ₃ /IAA	ZR/GA ₃
冬笋	笋箨	0.94 ± 0.71 Aa	0.08 ± 0.04 Ab	0.19 ± 0.10 Ab	1.21 ± 0.85 Aa	0.14 ± 0.04 Ab	0.31 ± 0.08 Aab	0.45 ± 0.02 Aab
	笋尖	0.55 ± 0.38 Aa	0.05 ± 0.02 Ab	0.12 ± 0.04 Ab	0.73 ± 0.44 Aa	0.16 ± 0.05 Ab	0.35 ± 0.10 Aab	0.44 ± 0.01 Aab
	笋中部	1.05 ± 0.67 Aa	0.16 ± 0.12 Ab	0.28 ± 0.19 Ab	1.49 ± 0.98 Aa	0.14 ± 0.01 Ab	0.27 ± 0.05 Ab	0.54 ± 0.07 Aab
	笋基部	1.10 ± 0.80 Aa	0.15 ± 0.12 Ab	0.38 ± 0.31 Aab	1.63 ± 1.23 Aa	0.12 ± 0.02 Ab	0.29 ± 0.05 Ab	0.41 ± 0.02 Aab
春笋	笋箨	1.15 ± 0.11 Ac	0.20 ± 0.02 Bd	0.10 ± 0.02 Bd	1.45 ± 0.14 Ab	0.18 ± 0.01 Bd	0.09 ± 0.00 Cd	2.04 ± 0.18 Aa
	笋尖	1.56 ± 0.23 Ab	0.62 ± 0.15 Ac	0.30 ± 0.03 Ac	2.48 ± 0.40 Aa	0.38 ± 0.04 Ac	0.20 ± 0.02 Ac	1.98 ± 0.36 Aab
	中部内壁	1.04 ± 0.06 Ab	0.17 ± 0.01 Bc	0.15 ± 0.01 Bc	1.36 ± 0.07 Aa	0.17 ± 0.01 Bc	0.15 ± 0.00 ABc	1.14 ± 0.09 Bb
	中部外壁	1.32 ± 0.22 Aa	0.21 ± 0.04 Bb	0.17 ± 0.02 Bb	1.71 ± 0.28 Aa	0.16 ± 0.01 Bb	0.13 ± 0.01 Bb	1.25 ± 0.12 ABa
	基部内壁	1.23 ± 0.10 Aa	0.22 ± 0.03 Bb	0.17 ± 0.02 Bb	1.62 ± 0.10 Aa	0.18 ± 0.03 Bb	0.14 ± 0.01 Bb	1.37 ± 0.30 ABa
	基部外壁	1.23 ± 0.16 Aa	0.21 ± 0.04 Bb	0.16 ± 0.02 Bb	1.60 ± 0.18 Aa	0.17 ± 0.02 Bb	0.14 ± 0.04 Bb	1.30 ± 0.27 ABa
	笋根	1.04 ± 0.25 Aa	0.17 ± 0.02 Bb	0.16 ± 0.03 Bb	1.37 ± 0.31 Aa	0.17 ± 0.03 Bb	0.16 ± 0.00 ABb	1.09 ± 0.15 Ba
	新竹	竹叶	0.45 ± 0.06 Cb	0.06 ± 0.01 Cc	0.04 ± 0.00 Cc	0.55 ± 0.07 Cb	0.13 ± 0.01 Ac	0.08 ± 0.01 Bc
竹枝	0.80 ± 0.21 BCa	0.11 ± 0.02 BCb	0.10 ± 0.02 Bb	1.00 ± 0.25 BCa	0.15 ± 0.02 Ab	0.13 ± 0.02 Ab	1.15 ± 0.04 BCa	
竹秆	1.40 ± 0.23 BAab	0.15 ± 0.02 Bc	0.15 ± 0.03 ABc	1.70 ± 0.27 Ba	0.11 ± 0.01 Ac	0.11 ± 0.01 ABc	1.04 ± 0.09 Cb	
菹根	1.87 ± 0.36 Aab	0.22 ± 0.03 Ac	0.16 ± 0.01 Ac	2.24 ± 0.37 Aa	0.12 ± 0.02 Ac	0.09 ± 0.01 Bc	1.39 ± 0.07 Bb	

说明：同列不同大写字母表示同一植株体中差异显著；同行不同小写字母表示不同内源激素比值间差异显著



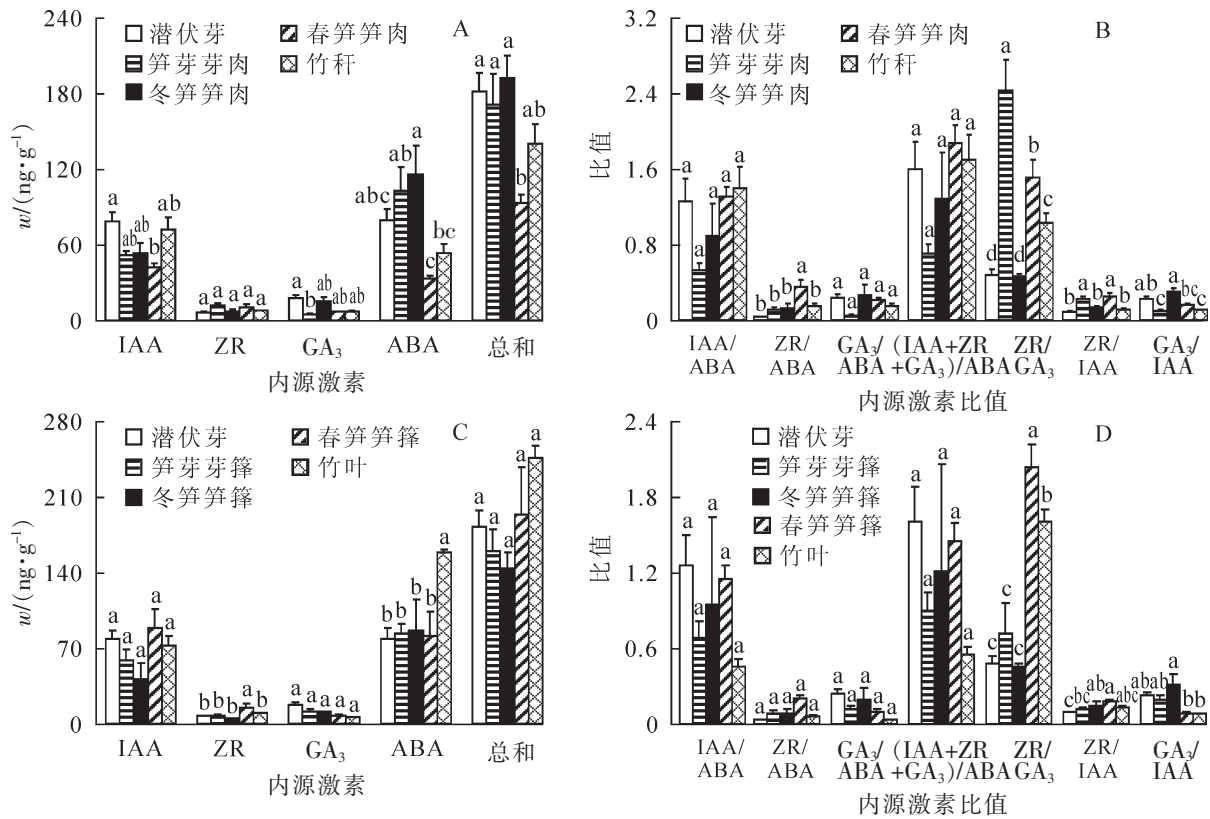
不同小写字母表示同种内源激素(内源激素比值)差异显著 ($P < 0.05$)

图 1 潜伏芽内源激素及比值动态变化

Figure 1 Changes of endogenous hormones content and ratio in latent buds

于打破休眠，从笋芽芽肉发育后，冬笋笋肉中 GA₃/IAA 显著升高，而 ZR/GA 和 ZR/IAA 显著降低。进入竹笋快速生长期，春笋笋肉 ABA 质量分数出现显著降低(图 2A)，GA₃/IAA 显著降低而 ZR/ABA，ZR/IAA 和 ZR/GA₃ 均显著升高(图 2B)，可以认为此时竹笋生长以细胞数量增加为主。新竹抽枝展叶后，竹林的生长中心转入地下，新竹的细胞分裂活动基本停止，故竹秆中 ABA 质量分数显著增加，促进细胞分裂和伸长生长的 ZR 和 GA₃ 的相对质量分数显著降低。潜伏芽至笋芽芽箨、冬笋笋箨、春笋笋箨、竹叶的内源激素的动态变化趋势与笋肉相似(图 2C，图 2D)，竹笋快速生长期，笋(秆)箨生长迅速，脱落也快，笋箨中 ZR，IAA 和 ABA 均保持较高水平。

综合图 1 和图 2 可知：内源激素对笋芽分化和竹笋生长具有重要调控作用。较高的 IAA 和较低的 ABA 有利于竹笋的分化和生长，较高的 GA₃ 有利于打破潜伏芽和冬笋的休眠，促进笋芽分化和冬笋萌动，而较高的 ZR 有利于促进竹笋生长。ZR/ABA，ZR/IAA，ZR/GA₃ 及 GA₃/IAA 比单一内源激素的绝对量更能反映厚竹孕笋成竹过程的变化，说明内源激素间的交互作用对厚竹的孕笋成竹有显著的调控作用。



不同小写字母表示同种内源激素(内源激素比值)差异显著($P < 0.05$)

图2 孕笋成竹过程中内源激素及比值动态变化

Figure 2 Changes of endogenous hormones content and ratio in bamboo shoots

3 讨论与结论

笋芽膨大期,竹林处于休眠状态,冬笋及鞭芽内抑制生长类激素(如 ABA)质量分数显著高于促进生长类激素,抑制了笋芽和冬笋的快速生长,以应对低温环境。竹笋进入快速生长期后,促进细胞分裂的激素显著增加,抑制生长类激素显著减少,此时可见笋尖 ZR 质量分数明显增加,并且显著高于竹笋的中部和基部;ABA 质量分数显著降低,GA₃ 质量分数在竹笋各部位差异不显著,说明进入速生期后,竹笋生长以细胞分裂为主。新竹长成后,竹叶中的 ZR 和 GA₃ 质量分数显著低于笋尖,提示厚竹抽枝展叶后,地上系统的细胞分裂和生长基本停止,地下竹鞭已经成为竹林系统的生长中心。

春笋笋肉中促进生长类激素的相对质量分数显著高于潜伏芽,特别是笋尖内 ZR/IAA, ZR/ABA, GA₃/IAA 及 GA₃/ABA 显著高于其他植株体或部位,新竹长成后,竹林系统生长中心转入地下,新竹中促进生长类激素与抑制生长类激素的比值呈显著向基性递增,生命活动相对旺盛的叶片和菹根中的 GA₃/IAA 显著低于竹秆和竹枝,但 ZR/GA₃ 则刚好相反,表明内源激素的相对质量分数对厚竹生长发育有显著影响,较高比例的 ZR 有利于碳水化合物的合成和器官的生长,促进竹笋和及菹根生长,而较高比例的 GA₃ 则有利于打破潜伏芽休眠,促进物质的转化及纤维素和木质素的形成,说明内源激素间的协调或拮抗作用对厚竹孕笋成竹有重要的调控作用,但其作用机理还有待于深入研究。

郑郁善等^[19]研究发现,内源激素在毛竹春笋中的质量分数表现为激动素(KT) > 赤霉素(GA₃) > IAA,在新竹叶片中表现为 GA₃ > IAA > KT;王波等^[23]发现无论笋或新竹叶片,均表现为 GA₃ 质量分数显著高于 IAA;方楷等^[24]研究发现:毛竹竹笋和新竹各个部位中,均表现为 GA₃ 质量分数显著高于玉米素(ZT)。本研究发现:厚竹春笋和新竹各个部位,均表现为 IAA > ZR > GA₃,其中 IAA 质量分数显著高于 ZR 和 GA₃。厚竹中促进细胞壁形成和蛋白质合成的 IAA 及促进细胞分裂的 ZR 质量分数高,促进细胞伸长生长的 GA₃ 质量分数相对较少,有利于竹壁的横向增长,可能是造成厚竹竹壁变厚的原因之一。

厚竹中不同内源激素的质量分数存在较大差异,且不同部位的差异程度不同,从潜伏芽到新竹抽枝展叶,内源激素的质量分数及比值均发生显著变化。潜伏芽和冬笋中 GA₃ 质量分数偏高,春笋中 ZR 质

量分数偏高, 说明不同的内源激素对厚竹生长发育的调控作用不同, 较高的 GA_3 质量分数有利于促进笋芽分化和冬笋萌动, 较高的 ZR 质量分数则会促进细胞分裂, 有利于促进竹笋的生长。在厚竹孕笋成竹过程中, ZR/ GA_3 , ZR/IAA 和 GA_3 /IAA 变化显著, 且与厚竹的生长发育活动关系密切, 表明 ZR, GA_3 和 IAA 之间的协调或拮抗作用对厚竹的孕笋成竹有重要的调控功能。

4 参考文献

- [1] 黎祖尧, 李晓霞. 厚竹种质性状与生理活性研究综述[J]. 经济林研究, 2013, **31**(2): 167 – 170.
LI Zuyao, LI Xiaoxia. Advances in research on germplasm characters and physiological activities in *Phyllostachys edulis* ‘Pachyloen’ [J]. *Nonwood For Res*, 2013, **31**(2): 167 – 170.
- [2] 杨光耀, 黎祖尧, 杜天真, 等. 毛竹新栽培变种: 厚皮毛竹[J]. 江西农业大学学报, 1997, **19**(4): 97 – 98.
YANG Guangyao, LI Zuyao, DU Tianzhen, *et al.* A new cultivated variety of moso bamboo [J]. *Acta Agric Univ Jiangxi*, 1997, **19**(4): 97 – 98.
- [3] 李健, 杨清培, 方楷, 等. 厚壁毛竹与毛竹的抗寒性生理比较研究[J]. 江西农业大学学报, 2011, **33**(3): 537 – 541.
LI Jian, YANG Qingpei, FANG Kai, *et al.* Studies on physiological characters of cold resistance of *Phyllostachys edulis* ‘Pachyloen’ and *Phyllostachys edulis* [J]. *Acta Agric Univ Jiangxi*, 2011, **33**(3): 537 – 541.
- [4] 郭起荣, 胡芳名, 杜天真, 等. 厚壁毛竹叶片的生理生化特性[J]. 中南林学院学报, 2005, **25**(3): 7 – 11.
GUO Qirong, HU Fangming, DU Tianzhen, *et al.* Leaves physiological and biochemical characters of *Phyllostachys edulis* cv. Pachyloen [J]. *J Cent South For Univ*, 2005, **25**(3): 7 – 11.
- [5] 陈建华, 晏存育, 王艳梅, 等. 6 种不同变异类型毛竹叶片的生理特性研究[J]. 中南林业科技大学学报, 2011, **31**(4): 70 – 73.
CHEN Jianhua, YAN Cunyu, WANG Yanmei, *et al.* Physiological characteristics of 6 different variation type bamboo’s leaves [J]. *J Cent South Univ For Technol*, 2011, **31**(4): 70 – 73.
- [6] 施建敏, 杨光耀, 杨清培, 等. 厚壁毛竹光合作用对环境因子响应的季节变化[J]. 林业科学研究, 2009, **22**(6): 872 – 877.
SHI Jianmin, YANG Guangyao, YANG Qingpei, *et al.* Seasonal photosynthetic variance of *Phyllostachys edulis* ‘Pachyloen’ response to environmental factors [J]. *For Res*, 2009, **22**(6): 872 – 877.
- [7] 李建, 杨清培, 施建敏, 等. 当年生厚壁毛竹光合生理动态研究[J]. 江西农业大学学报, 2010, **32**(4): 763 – 767.
LI Jian, YANG Qingpei, SHI Jianmin, *et al.* Dynamics of photosynthetic physiology of *Phyllostachys edulis* ‘Pachyloen’ [J]. *Acta Agric Univ Jiangxi*, 2010, **32**(4): 763 – 767.
- [8] 李迎春, 杨清平, 陈双林, 等. 厚壁毛竹春季光合日变化及其与主要环境因子的关系初探[J]. 林业科学研究, 2009, **22**(4): 608 – 612.
LI Yingchun, YANG Qingping, CHEN Shuanglin, *et al.* Studies on diurnal variation of photosynthesis of *Phyllostachys edulis* ‘Pachyloen’ and their relationships to environmental factors in spring [J]. *For Res*, 2009, **22**(4): 608 – 612.
- [9] 陈婷, 施拥军, 周国模, 等. 毛竹碳汇林营造初期林分非空间结构年际变化特征[J]. 浙江农林大学学报, 2015, **32**(2): 181 – 187.
CHEN Ting, SHI Yongjun, ZHOU Guomo, *et al.* Interannual variation characteristics for stand structures in the early stages of new moso bamboo carbon sink stands [J]. *J Zhejiang A&F Univ*, 2015, **32**(2): 181 – 187.
- [10] 俞淑红, 周国模, 施拥军, 等. 毛竹碳汇造林初期净碳汇量检测与不确定性分析[J]. 浙江农林大学学报, 2016, **33**(5): 807 – 815.
YU Shuhong, ZHOU Guomo, SHI Yongjun, *et al.* Net carbon sinks in the initial stages of moso bamboo stands [J]. *J Zhejiang A&F Univ*, 2016, **33**(5): 807 – 815.
- [11] KUCERA B, COHN M A, LEUBNER-METZGER G. Plant hormone interactions during seed dormancy release and germination [J]. *Seed Sci Res*, 2005, **15**(4): 281 – 307.
- [12] KIM T W, WANG Zhiyong. Brassinosteroid signal transduction from receptor kinases to transcription factors [J]. *Annu Rev Plant Biol*, 2010, **61**: 681 – 704.
- [13] 何奇江, 汪奎宏, 华锡奇. 秋季出笋雷竹的氨基酸、激素和营养成分的分析研究[J]. 科技通报, 2006, **22**

- (4): 477 - 481.
- HE Qijiang, WANG Kuihong, HUA Xiqi. Studies on amino-acid, endogenous hormones and nutrition of shooting forest of *Phyllostachys praecox* f. *prevernalis* [J]. *Bull Sci Technol*, 2006, **22**(4): 477 - 481.
- [14] 何奇江, 汪奎宏, 华锡奇. 不同产量类型雷竹林的激素、氨基酸及营养成分分析研究[J]. 竹子研究汇刊, 2007, **26**(2): 34 - 39.
- HE Qijiang, WANG Kuihong, HUA Xiqi. Studies on endogenous hormones, amino acid and nutrition of *Phyllostachys praecox* C. D. Chu et C. S. Chao in forests with different yield [J]. *J Bamboo Res*, 2007, **26**(2): 34 - 39.
- [15] 胡超宗, 金爱武, 张卓文. 雷竹竹鞭侧芽分化过程中内源激素的变化[J]. 浙江林学院学报, 1996, **13**(1): 1 - 4.
- HU Chaozong, JIN Aiwu, ZHANG Zhuowen. Change of endohormone in mixed bud on Lei bamboo rhizome during differentiation [J]. *J Zhejiang For Coll*, 1996, **13**(1): 1 - 4.
- [16] 黄坚钦, 刘力, 章滨森, 等. 雷竹地下鞭侧芽内源激素的动态变化研究[J]. 林业科学, 2002, **38**(3): 38 - 41.
- HUANG Jianqin, LIU Li, ZHANG Binsen, et al. Dynamic changes of endophytohormones in rhizomal buds of *Phyllostachys praecox* [J]. *Sci Silv Sin*, 2002, **38**(3): 38 - 41.
- [17] 郭少玲, 高健, 徐有明, 等. $^{60}\text{Co}\gamma$ 辐射对毛竹种子萌发过程中内源激素含量的影响[J]. 中国农学通报, 2013, **29**(25): 26 - 31.
- GUO Shaoling, GAO Jian, XU Youming, et al. Effect of $^{60}\text{Co}\gamma$ rays radiation on endogenous hormone during seed germination [J]. *Chin Agric Sci Bull*, 2013, **29**(25): 26 - 31.
- [18] 丁兴萃. 毛竹笋体生长发育过程中内源激素的动态分析[J]. 竹子研究汇刊, 1997, **16**(2): 53 - 62.
- DING Xingcui. Dynamic analysis for endogenous phytohormones of bamboo shoots (*Phyllostachys heterocyclus* var. *pubescens*) during different growth and differentiation stage [J]. *J Bamboo Res*, 1997, **16**(2): 53 - 62.
- [19] 郑郁善, 洪伟, 邱尔发, 等. 毛竹出笋期各器官激素分布特征的研究[J]. 林业科学, 1998, **34**(专刊1): 100 - 104.
- ZHENG Yushan, HONG Wei, QIU Erfa, et al. Hormone content and distribution in *Phyllostachys heterocyclus* cv. *pubescens* during period of shoot emergence [J]. *Sci Silv Sin*, 1998, **34**(spec 1): 100 - 104.
- [20] 方楷, 杨光耀, 杨清培, 等. 厚壁毛竹展叶期竹秆内源激素特征[J]. 江西农业大学学报, 2012, **34**(1): 54 - 58.
- FANG Kai, YANG Guangyao, YANG Qingpei, et al. The features of endogene hormone in culm of *Phyllostachys edulis* 'Pachyloen' in its leaf-expansion stage [J]. *Acta Agric Univ Jiangxi*, 2012, **34**(1): 54 - 58.
- [21] 张艳华, 雷先高, 黎祖尧, 等. 厚竹内源激素及新竹发育对繁殖方式的响应[J]. 竹子学报, 2016, **35**(4): 14 - 19.
- ZHANG Yanhua, LEI Xiangao, LI Zuyao, et al. Response of endogenous hormone level and young bamboo development to different breeding methods in *Phyllostachys heterocyclus* 'Pachyloen' [J]. *J Bamboo Res*, 2016, **35**(4): 14 - 19.
- [22] 吴兴波, 陈登举, 马元丹, 等. 氯霉素对毛竹幼苗色素质量分数及叶绿素荧光的影响[J]. 浙江农林大学学报, 2016, **33**(2): 209 - 215.
- WU Xingbo, CHEN Dengju, MA Yuandan, et al. Chloromycetin effects on pigment content and chlorophyll fluorescence in *Phyllostachys edulis* seedlings [J]. *J Zhejiang A&F Univ*, 2016, **33**(2): 209 - 215.
- [23] 王波, 汪奎宏, 李琴, 等. 春笋冬出毛竹的营养成分、氨基酸和激素的比较研究[J]. 浙江林业科技, 2015, **35**(2): 13 - 16.
- WANG Bo, WANG Kuihong, LI Qin, et al. Content of nutrient, amino-acids and endogenous hormones in *Phyllostachys heterocyclus* cv. *Pubescens* with and without mulching [J]. *J Zhejiang For Sci Technol*, 2015, **35**(2): 13 - 16.
- [24] 方楷, 杨光耀, 杨清培, 等. 毛竹成竹过程中内源激素动态分析[J]. 江西农业大学学报, 2011, **33**(6): 1107 - 1111.
- FANG Kai, YANG Guangyao, YANG Qingpei, et al. Dynamic changes of endogenesis hormone in bamboo formation course (*Phyllostachys edulis*) [J]. *Acta Agric Univ Jiangxi*, 2011, **33**(6): 1107 - 1111.