

截顶及植物生长调节剂施用对马尾松内源激素和雌球花形成的影响

王文月^{1,2}, 丰忠平³, 王建昌³, 杨涛¹, 张振¹, 周志春¹

(1. 中国林业科学研究院亚热带林业研究所 浙江省林木育种重点实验室/国家林业和草原局马尾松工程技术研究中心, 浙江 杭州 311400; 2. 南京林业大学 林学院, 江苏 南京 210037; 3. 淳安县林业总场有限公司 姥山分场, 浙江 淳安 311700)

摘要: 【目的】探究截除顶梢及植物生长调节剂诱导后马尾松 *Pinus massoniana* 内源激素质量分数变化对新枝生长与雌球花形成的影响。【方法】采用盆栽控制试验, 以3年生209号马尾松无性系为试材, 设置保留1层轮枝(T₁)、保留2层轮枝(T₂)、未截顶(NT)、未截顶+100 mg·L⁻¹赤霉素(GA_{4/7}) (NT+G₁₀₀)、未截顶+200 mg·L⁻¹GA_{4/7}(NT+G₂₀₀)和未截顶+400 mg·L⁻¹GA_{4/7} (NT+G₄₀₀)等6个处理, 测定花原基形成前期(S₁)、花原基形成期(S₂)和花原基形成后期(S₃)的针叶内源激素质量分数及其比值的变化, 研究各处理对雌球花密度和枝生长的影响。【结果】与NT相比, T₁处理的雌球花密度、枝长和枝粗分别增加126.00%、181.55%和35.78%, T₂处分别增加66.52%~82.67%、119.31%~150.45%和9.17%~111.49%; 与GA_{4/7}各处理相比, 截顶处理后, 除第1层轮枝处的枝长增长量显著(P<0.05)低于NT+G₂₀₀处理外, T₁和T₂处理的雌球花密度、枝长与枝粗增长量与GA_{4/7}其他处理间差异不显著。在S₁时期, 与NT相比, T₁和T₂处理的针叶吲哚乙酸(IAA)质量分数分别显著(P<0.05)下降11.24%和9.62%, 脱落酸(ABA)质量分数显著(P<0.05)增加15.09%和8.15%, GA₇、GA₄、玉米素核苷(ZR)质量分数下降, 但差异不显著, (IAA+GA₇+GA₄+ZR)/ABA比值分别为7.22和7.61; 在S₂时期, T₁和T₂处理下的针叶IAA、GA₇、GA₄和ZR质量分数均较S₁时期增加, ABA质量分数降低, (IAA+GA₇+GA₄+ZR)/ABA比值升高; 在S₃时期, 所测激素质量分数均较S₂时期降低。截顶与GA_{4/7}诱导后主要激素质量分数的变化趋势不同。在S₁至S₃时期, GA_{4/7}诱导后的IAA质量分数逐渐降低, GA₇、GA₄和ZR质量分数先增加后降低, ABA质量分数则先降低后增加。在截顶后20 d内, IAA、GA₇、GA₄和ZR质量分数呈先降低后增加的恢复特征, ABA质量分数呈持续下降的动态变化, 截顶强度影响着不同轮枝处针叶IAA、GA₄、ABA和ZR激素质量分数的变化。【结论】在花原基形成前期实施截顶和GA_{4/7}处理均可促进马尾松结实母枝更新和雌球花形成, 与针叶内源激素质量分数的变化密切相关。图2表1参32

关键词: 截顶; 马尾松; 雌球花; 内源激素; 花原基形成

中图分类号: S718.4 文献标志码: A 文章编号: 2095-0756(2023)06-1188-09

Effects of top pruning and exogenous hormone application on endogenous hormone content and female bulb formation in *Pinus massoniana*

WANG Wenyue^{1,2}, FENG Zhongping³, WANG Jianchang³, YANG Tao¹, ZHANG Zhen¹, ZHOU Zhichun¹

(1. Zhejiang Provincial Key Laboratory of Forest Tree Breeding/*Pinus massoniana* Engineering Technology Research Center of National Forestry and Grassland Administration, Research Institute of Subtropical Forestry, Chinese Academy of Forestry, Hangzhou 311400, Zhejiang, China; 2. College of Forestry, Nanjing Forestry University, Nanjing 210037, Jiangsu, China; 3. Laoshan Branch of Chun'an County, Forestry General Farm Co., Ltd., Chun'an 311700, Zhejiang, China)

收稿日期: 2022-12-15; 修回日期: 2023-09-15

基金项目: 国家重点研发计划项目(2022YFD2200202)

作者简介: 王文月(ORCID: 0000-0001-7826-010X), 从事林木遗传育种研究。E-mail: WWY19970424@163.com。通信作者: 张振(ORCID: 0000-0001-5890-633X), 副研究员, 博士, 从事林木遗传育种研究。E-mail: zhenzh19860516@163.com

Abstract: [Objective] This study is to investigate the effects of the change in endogenous hormone content on the growth of new branches and formation of female cones in *Pinus massoniana* after top pruning and hormone induction. [Method] A pot control experiment was conducted using a 3-year-old clone 209 of *P. massoniana* as the test material. Six treatments were set up, including retaining one layer of branches (T_1), retaining two layers of branches (T_2), no top pruning (NT), no top pruning + $100 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1} \text{ GA}_{4/7}$ (NT+G₁₀₀), no top pruning + $200 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1} \text{ GA}_{4/7}$ (NT+G₂₀₀) and no top pruning + $400 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1} \text{ GA}_{4/7}$ (NT+G₄₀₀) to measure the changes in the content and ratio of endogenous hormones in conifers at the early stage of flower primordium formation (S_1), the stage of flower primordium formation (S_2) and the late stage of flower primordium formation (S_3). The effects on female cone density and branch growth were studied. [Result] Compared with NT, the female cone density, branch length and branch diameter of T_1 treatment increased by 126.00%, 181.55% and 35.78%, respectively, while those of T_2 treatment increased by 66.52%–82.67%, 119.31%–150.45% and 9.17%–111.49%, respectively. Compared with $\text{GA}_{4/7}$ treatments, there was no significant difference in the growth of female cone density, branch length and branch diameter between T_1 and T_2 treatments and other treatments with $\text{GA}_{4/7}$ after top pruning, except that the growth of branch length at the first layer was significantly lower than that of NT+G₂₀₀ treatment. In S_1 period, compared with NT, the content of indoleacetic acid (IAA) in the needles of T_1 and T_2 treatments decreased significantly by 11.24% and 9.62% ($P < 0.05$), the content of abscisic acid (ABA) increased significantly by 15.09% and 8.15% ($P < 0.05$), and the content of GA_7 , GA_4 and zeatin nucleoside (ZR) in the needles decreased significantly, but the difference was not significant, with (IAA+ GA_7 + GA_4 +ZR)/ABA ratios of 7.22 and 7.61 respectively. At S_2 stage, the contents of IAA, GA_7 , GA_4 and ZR in needles treated with T_1 and T_2 increased compared with that in S_1 stage, while the content of ABA decreased, and the ratio of (IAA+ GA_7 + GA_4 +ZR)/ABA increased. At S_3 stage, the measured hormone content was lower than that in S_2 stage. The change trend of the main hormone content after top pruning and $\text{GA}_{4/7}$ induction was different. From S_1 to S_3 , IAA content gradually decreased after $\text{GA}_{4/7}$ induction, GA_7 , GA_4 and ZR content first increased and then decreased, and ABA content first decreased and then increased. Within 20 days after top pruning, IAA, GA_7 , GA_4 and ZR contents decreased first and then increased, while the ABA content decreased continuously. The intensity of top pruning affected the changes of IAA, GA_4 , ABA and ZR hormone contents in needles at different whorls. [Conclusion] Both top pruning and $\text{GA}_{4/7}$ treatment at the early stage of flower primordium formation can promote the regeneration of fruiting mother branches and the formation of female cones in *P. massoniana*, which is closely related to the change of endogenous hormone content in needles. [Ch, 2 fig. 1 tab. 32 ref.]

Key words: top pruning; *Pinus massoniana*; female cones; endogenous hormones; floral primordium formation

当前，树体高大、通风透光性差和管理粗放是导致针叶树种种子园采种难和雌球花花量不足的重要原因，制约着林木种子园的精细化经营和管理^[1]。截顶影响营养物质流向和分配，促进结实母枝更新，是植株达到矮化效应的重要方法，对实现“果园式”林木种子园具有重要指导意义^[2-3]。国外学者对花旗松 *Pseudotsuga menziesii* 进行夏季截顶和修枝后发现：虽然树冠体积减少了，但是枝条上雌雄球花密度显著增加，通过调控栽植间距，提高了单位面积球果产量^[4]；国内学者研究表明：截冠可提高樟子松 *Pinus sylvestris* var. *mongholica* 壮龄母树的产量和种子质量^[3]；对马尾 *Pinus massoniana* 截顶处理后发现：中产和高产无性系的雌球花量能提高 20% 以上^[1]。

赤霉素 (GAs) 被认为是一种重要的双萜类植物生长调节剂，参与松树球花分化与茎伸长等许多重要的生长发育过程^[5-6]。FERNÁNDEZ 等^[7]对辐射松 *Pinus radiata* 不同组织中内源 GAs 测定后发现： GA_3 在营养芽和雄球花中质量分数较高但比较稳定，而 GA_4 则差异明显，推测 GA_4 可能与它们的发育

调节有关。赤霉素等激素比值的變化可表征樹體內激素的不同吸收或運轉規律。較高水平的Z型細胞分裂素和較低水平的脫落酸(ABA)及其代謝產物可能與雌球花的形成有關,在頂芽發育過程中GA和ABA往往表現出拮抗作用,外源注射 $GA_{4/7}$ 使頂梢ABA合成減少或通過其他途徑加速了ABA代謝產物的分解,進而降低頂芽內源ABA及ABA分解代謝的主導產物ABA葡萄糖酯(ABA-ge)的質量分數,改變了它們的比值,進而提高雌球花的分化能力,增加雌球花的數量,但其機制尚不清楚^[8-9]。

研究表明:外界因素首先通過植株內源激素質量分數及其比值的變化對生長和成花起作用^[10]。營養芽轉變為生殖芽也是植株體內各種激素在時間和空間上相互作用產生的綜合結果,取決於促進和抑制開花這2類激素的平衡^[11]。植物頂芽會抑制側芽的發生,去除頂芽或抑制頂端優勢則會促進側芽的產生。截頂可通過抑制植株頂端優勢形成,影響植株體內生長素和細胞分裂素的合成與再分配。在生產上,許多針葉樹正是利用截頂與修枝、植物生長調節劑誘導等措施控制樹體的生殖與營養生長平衡^[12-13]。馬尾松是中國南方主要的速生豐產優質用材樹種和最重要的脂用樹種^[14],其雌球花多分布於主枝或側枝頂端,生殖芽和營養芽都由新生枝梢產生,其生理狀態與花芽分化密切相關^[15-20]。因此,本研究採用盆栽控制試驗,以高產的馬尾松無性系為試材,在花原基形成前期設置生產上常用的截頂和赤霉素誘導試驗,研究樹體內源激素質量分數及其比值的變化和平衡,以期為馬尾松結實母樹的樹體管理提供理論指導和技術支持。

1 材料與方法

1.1 供試材料

試驗地點位於浙江省淳安縣林業總場有限公司姥山分場國家馬尾松良種基地(29°32'34"N, 119°04'04"E)。供試材料選用馬尾松第2代無性系種子園中結實能力強的209號無性系,於2017年選取無性系同一個母株上生長基本一致的穗條進行嫁接。2018年3月,將生長勢相對一致、側枝數量相近的無性系嫁接苗移栽至無紡布容器內。容器規格為直徑70 cm,高度60 cm,每個容器內放入50 kg馬尾松第2代無性系種子園內0~40 cm土層的酸性紅壤,土壤pH 4.71、全氮 $3.59\text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$ 、全磷 $0.34\text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$ 、全鉀 $16.90\text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$ 、碱解氮 $248.00\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ 、速效磷 $5.48\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ 、速效鉀 $228.00\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ 、有機質 $67.60\text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$ 、交換性鈣 $3.10\text{ cmol}\cdot\text{kg}^{-1}$ 、交換性鎂 $0.34\text{ cmol}\cdot\text{kg}^{-1}$ 。每盆栽植1株,栽植後立即澆水,無性系植株按照完全隨機配置,放置在鋪設有地布的苗圃地內,株行距為 $1.5\text{ m}\times 1.5\text{ m}$ 。苗木栽培常規管理。苗木培育期間,為保證生長條件和栽培管理一致,不施肥,干旱時滴灌,及時除草。

在處理前,對供試幼樹的樹高、地徑、枝長、枝粗和輪枝數進行本底調查,樹高為189.3~204.2 cm,地徑為35.63~40.12 mm,枝長為45.5~96.5 cm,枝粗為17.89~21.68 mm,每株樹均為3層輪枝。

1.2 試驗設計和取樣

1.2.1 截頂和赤霉素誘導試驗處理 設置未截頂、截頂後保留1層輪枝、截頂後保留2層輪枝、未截頂+ $100\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 赤霉素($GA_{4/7}$)、未截頂+ $200\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ $GA_{4/7}$ 和未截頂+ $400\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ $GA_{4/7}$ 共6個處理,分別記為NT、 T_1 、 T_2 、NT+ G_{100} 、NT+ G_{200} 和NT+ G_{400} 。每個處理設置3個重複,每個重複3個分株。在2021年6月15日, T_1 和 T_2 截頂處理採用修枝剪自下而上分別一次性截除第1層和第2層輪枝處以上的頂梢,NT+ G_{100} 、NT+ G_{200} 和NT+ G_{400} 處理在植株葉面分別均勻噴施100、200和 $400\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 的 $GA_{4/7}$ 混合液,噴施至針葉濕潤且葉尖有液體下滴時為止,NT處理以噴施去離子水作為對照。

1.2.2 觀測和取樣 各處理在每株自下而上的第1層輪枝處(H_1)和第2層輪枝處(H_2)選擇東、西、南、北4個方位的一級側枝及頂梢(H_3)作為固定觀測對象。分別於2021年花原基形成前期(S_1 ,6月20日)、花原基形成期(S_2 ,7月20日)和花原基形成後期(S_3 ,8月20日)測定枝長和枝粗。同時,於 S_1 、 S_2 和 S_3 時期,分別在 H_1 處4個方位的一級側枝頂端選取1.0 g以上針葉,置於液氮中速凍,帶回實驗室,保存於 $-80\text{ }^\circ\text{C}$ 超低温冰箱中,用於內源激素質量分數測定,研究截頂和 $GA_{4/7}$ 誘導對花原基形成期前後的針葉主要激素質量分數及其比值影響。2022年4月25日調查每株觀測枝的雌球花數量。

此外,還針對 T_1 、 T_2 和NT處理,分別在截頂處理(2021年6月15日)後1、4、7、10、13、16和19 d取樣。每次取樣選取第1層輪枝處(H_1)、第2層輪枝處(H_2)一級分枝頂端和頂梢處(H_3)的針葉,每個部位取樣1.0 g以上,帶回實驗室,保存於 $-80\text{ }^\circ\text{C}$ 超低温冰箱中,研究截除頂梢後短期內內源激素質

量分数在时间和空间上的变化特征。每个处理设置 3 个重复，每个重复 3 个分株。

1.3 内源激素测定

委托南京瑞源生物技术有限公司采用安捷伦 1290 高效液相色谱仪串联 Qtrap 6500 质谱仪 (AB 公司) 测定内源激素。测定的内源激素包括：吲哚乙酸 (IAA)、脱落酸 (ABA)、赤霉素 (GA_4 和 GA_7)、水杨酸 (SA) 和玉米素核苷 (ZR)。

1.4 数据分析

采用 SPSS 20.0 软件对不同截顶强度和赤霉素诱导处理的结果进行差异性分析。试验数据经 Levene 检验满足方差齐性后，采用单因素和 Duncan 差异性检验 ($P < 0.05$) 进行方差分析和多重比较。图和表中数据均为平均值±标准误。

2 结果与分析

2.1 截顶与 $GA_{4/7}$ 诱导对马尾松雌球花量和新梢生长的影响

与 S_1 时期相比，到 S_3 时期时， T_1 和 T_2 处理后 H_1 处的枝长增长量分别比 NT 高 181.55% 和 119.31% ($P < 0.05$)，枝粗增长量分别高出 NT 的 35.78% 和 9.17% ($P < 0.05$)； H_2 处的枝长和枝粗增长量分别比 NT 高的 150.45% 和 111.49% ($P < 0.05$)。 T_1 处理下的枝长和枝粗增长量略高于 T_2 处理，但差异不显著 (表 1)。截顶后第 2 年， T_1 与 T_2 处理的标准枝雌球花密度均显著高于 NT，其中， T_1 处理 H_1 处的雌球花密度较 NT 增加 126.00%， T_2 处理 H_1 和 H_2 处的雌球花密度较 NT 分别增加 82.67% 和 66.52%。说明截顶削弱了顶端优势，促进下层结实母枝的生长和结实层下移，雌球花密度增加。

表 1 截顶和赤霉素诱导处理对雌球花密度和枝生长的影响

Table 1 Effect of top pruning and gibberellin induction on female cones density and branch growth

处理	H_1			H_2			H_3		
	枝长净增长量/cm	枝粗净增长量/cm	雌球花密度/(个·枝 ⁻¹)	枝长净增长量/cm	枝粗净增长量/cm	雌球花密度/(个·枝 ⁻¹)	枝长净增长量/cm	枝粗净增长量/cm	雌球花密度/(个·枝 ⁻¹)
NT	2.33±0.11 d	1.09±0.08 b	1.50±0.06 c	2.22±0.10 c	0.87±0.03 c	2.33±0.09 c	9.33±0.26 ab	1.66±0.09 a	2.94±0.13 b
NT+ G_{100}	5.26±0.16 bc	1.03±0.06 b	2.93±0.12 ab	3.89±0.13 b	1.76±0.09 ab	3.17±0.15 ab	11.80±0.31 a	1.69±0.09 a	4.50±0.19 a
NT+ G_{200}	8.42±0.25 a	1.18±0.09 ab	3.27±0.16 a	6.22±0.18 a	1.76±0.10 ab	3.39±0.16 ab	9.67±0.28 ab	1.06±0.04 ab	4.67±0.21 a
NT+ G_{400}	6.14±0.17 b	1.56±0.11 a	2.67±0.10 ab	5.22±0.14 ab	2.01±0.12 a	3.33±0.16 ab	12.33±0.33 a	1.04±0.03 ab	3.33±0.15 b
T_1	6.56±0.18 b	1.48±0.09 a	3.39±0.16 a	—	—	—	—	—	—
T_2	5.11±0.14 bc	1.19±0.07 ab	2.74±0.11 ab	5.56±0.15 ab	1.84±0.11 ab	3.88±0.18 a	—	—	—

说明：同列不同小写字母表示处理间差异显著 ($P < 0.05$)；—表示无此项。

在 S_3 时期，截顶与赤霉素处理相比，除 T_1 和 T_2 处理 H_1 处的枝长增长量显著 ($P < 0.05$) 低于 NT+ G_{200} 处理外， T_1 与 T_2 处理的雌球花密度与 NT+ G_{100} 、NT+ G_{200} 、NT+ G_{400} 处理结果差异均不显著； T_1 和 T_2 处理其他轮枝处的枝长和枝粗增长量与 $GA_{4/7}$ 各处理间差异不显著。说明截顶和赤霉素处理均促进了马尾松结实母枝生长和雌球花形成。

2.2 截顶和 $GA_{4/7}$ 诱导对不同时期针叶主要激素质量分数及其比值的影响

2.2.1 截顶的影响 在 S_1 时期，与 NT 相比， T_1 和 T_2 处理的针叶 IAA 质量分数分别下降 11.24% 和 9.62%， T_2 处理的 IAA 质量分数高于 T_1 处理，但随着截顶程度的加重而降低 (图 1A)； T_1 和 T_2 处理的 GA_7 质量分数分别下降 0.27% 和 1.26% (图 1B)， GA_4 分别下降 9.36% 和 12.62% (图 1C)，ZR 分别下降 23.38% 和 18.77% (图 1D)，而 ABA 分别增加 15.09% 和 8.15%， T_1 处理的 ABA 质量分数高于 T_2 处理 (图 1E)，但 T_1 和 T_2 处理两者间差异不显著。

在 S_2 时期，无论截顶与否，针叶 IAA、 GA_7 、 GA_4 和 ZR 质量分数均较 S_1 时期增加，其中， T_1 处理的 IAA、 GA_7 、 GA_4 和 ZR 质量分数分别增加了 1.21、1.21、0.92 和 0.80 $ng \cdot g^{-1}$ ， T_2 处理分别增加了 1.45、0.77、0.86 和 0.76 $ng \cdot g^{-1}$ ，显著高于 NT 处理的增加量 (0.30、24.67、0.04 和 0.11 $ng \cdot g^{-1}$ ， $P < 0.05$)，

截顶处理后 ABA 质量分数较 S_1 时期降低, 其中, T_1 和 T_2 处理分别降低 52.97 和 48.06 $\text{ng}\cdot\text{g}^{-1}$ 。说明受截顶影响, 在之后 1 个月时间, IAA、 GA_7 、 GA_4 和 ZR 质量分数呈恢复增长变化, 其质量分数在 S_2 时期并未受截顶强度加重显著降低。

在 S_3 时期, 与 S_2 时期相比, T_1 和 T_2 处理下针叶 IAA、 GA_7 、 GA_4 和 ZR 质量分数下降, 其中, T_1 处理分别下降 6.32%、7.21%、46.03% 和 30.04%, T_2 处理分别下降 6.52%、5.52%、42.16% 和 28.03%; 与 S_1 时期相比, T_1 处理的针叶 IAA、 GA_7 、 GA_4 和 ZR 质量分数分别增加 7.34%、2.08%、2.65% 和 1.58%, T_2 处理分别增加 9.30%、0.55%、4.32% 和 0.76%; 而 T_1 和 T_2 处理的针叶 ABA 质量分数较 S_1 和 S_2 时期持续降低。

由图 1F 看出: 在 S_1 时期, T_1 和 T_2 处理的 (IAA+ GA_7 + GA_4 +ZR)/ABA 比值较低, 分别为 7.22 和 7.61, 均低于 NT (8.33), 而在 S_2 时期, T_1 和 T_2 处理的 (IAA+ GA_7 + GA_4 +ZR)/ABA 比值迅速增加, 分别为 11.32 和 11.23, 均高于 NT (10.21), 进一步印证了在花原基形成前期实施截顶, 内源激素的比值显著下降, 在花原基形成期间, 生长促进型激素恢复增长, 抑制型激素下降, 内源激素的比值显著增加。

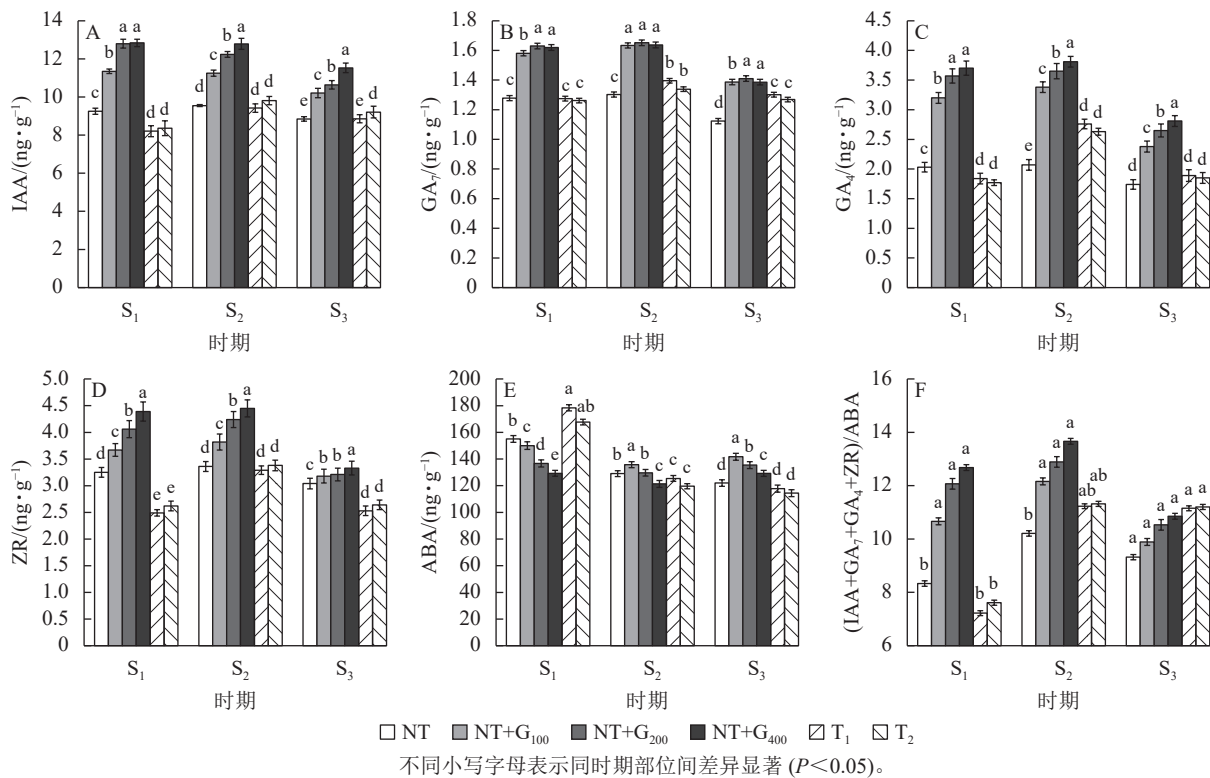


图 1 截顶及 $\text{GA}_{4/7}$ 诱导对不同时期主要激素质量分数及其比值变化的影响

Figure 1 Effect of top pruning and $\text{GA}_{4/7}$ induction on changes in the content of major hormones and their ratios at different periods

2.2.2 截顶与 $\text{GA}_{4/7}$ 诱导的对比分析 由图 1A~D 可知: 在 S_1 时期, T_1 和 T_2 处理的针叶 IAA、 GA_7 、 GA_4 和 ZR 质量分数显著低于 NT+ G_{100} 、NT+ G_{200} 和 NT+ G_{400} 处理, 而 ABA 质量分数显著增加 ($P < 0.05$), 其中, T_1 处理下的 IAA、 GA_7 、 GA_4 和 ZR 质量分数分别比 $\text{GA}_{4/7}$ 处理低 38.25%~56.39%、24.05%~27.06%、73.91%~101.09% 和 47.39%~76.31%, ABA 质量分数比 $\text{GA}_{4/7}$ 处理高 15.92%~27.52%; T_2 处理下的 IAA、 GA_7 、 GA_4 和 ZR 质量分数分别比 $\text{GA}_{4/7}$ 处理低 35.77%~53.59%、25.30%~29.17%、80.79%~109.04% 和 40.08%~67.56%, ABA 质量分数则比 $\text{GA}_{4/7}$ 处理高 10.53%~22.88%。

在 S_1 ~ S_3 期间, NT+ G_{100} 、NT+ G_{200} 和 NT+ G_{400} 处理的 IAA 质量分数逐渐降低, 马尾松针叶 GA_7 、 GA_4 和 ZR 质量分数均先增加后降低, S_3 时期的激素质量分数低于 S_1 时期, ABA 则先降低后增加; 截顶与 $\text{GA}_{4/7}$ 诱导后主要激素质量分数的变化趋势不同, T_1 和 T_2 处理的马尾松针叶 IAA、 GA_7 、 GA_4 和 ZR 质量分数均为先增加后降低, 但是, S_3 时期的激素高于 S_1 时期, ABA 则为持续降低。从图 1F 可看出: 在 S_2 时期, NT+ G_{400} 处理的 (IAA+ GA_7 + GA_4 +ZR)/ABA 比值最高, 比 NT+ G_{200} 、NT+ G_{100} 、 T_2 和 T_1 处理依次高 5.97%、12.34%、20.67% 和 21.64%。

2.3 截顶后短期内内源激素质量分数在时间和空间上的变化特征

2.3.1 短期内的动态变化 由图 2A 可知：在花原基形成前期截除顶梢，T₁ 和 T₂ 处理的马尾松针叶 IAA 质量分数呈先降低后增加的趋势，到第 16 天时比 NT 高 33.33%~45.45%。截顶后针叶的 GA₇ 质量分数趋势变化不显著，T₁ 处理和 T₂ 处理的针叶 GA₇ 质量分数也均无显著性差异 (图 2B)。截顶后马尾松针叶的 GA₄ 质量分数呈显著下降 ($P < 0.05$)，在第 10 天达到最低，并比 NT 处理显著低 24.26%~35.32% ($P < 0.05$)，之后逐渐增加 (图 2C)。T₁ 和 T₂ 处理的马尾松针叶 ZR 质量分数均比 NT 处理显著低 4.39%~57.65% ($P < 0.05$)，而 T₁ 和 T₂ 处理间差异不显著 (图 2D)。说明截顶处理打破了马尾松原有的激素平衡，使针叶中的 IAA 和 GA₄ 生长促进型激素出现短期内先下降后升高的现象。T₁ 和 T₂ 处理的 ABA 质量分数呈降低趋势，但始终高于 NT 处理 (图 2E)。在第 1~4 天时，T₁ 和 T₂ 处理马尾松针叶的 SA 质量分数急剧上升，之后逐渐下降，至第 16 天时，与 NT 处理差异不显著 (图 2F)。

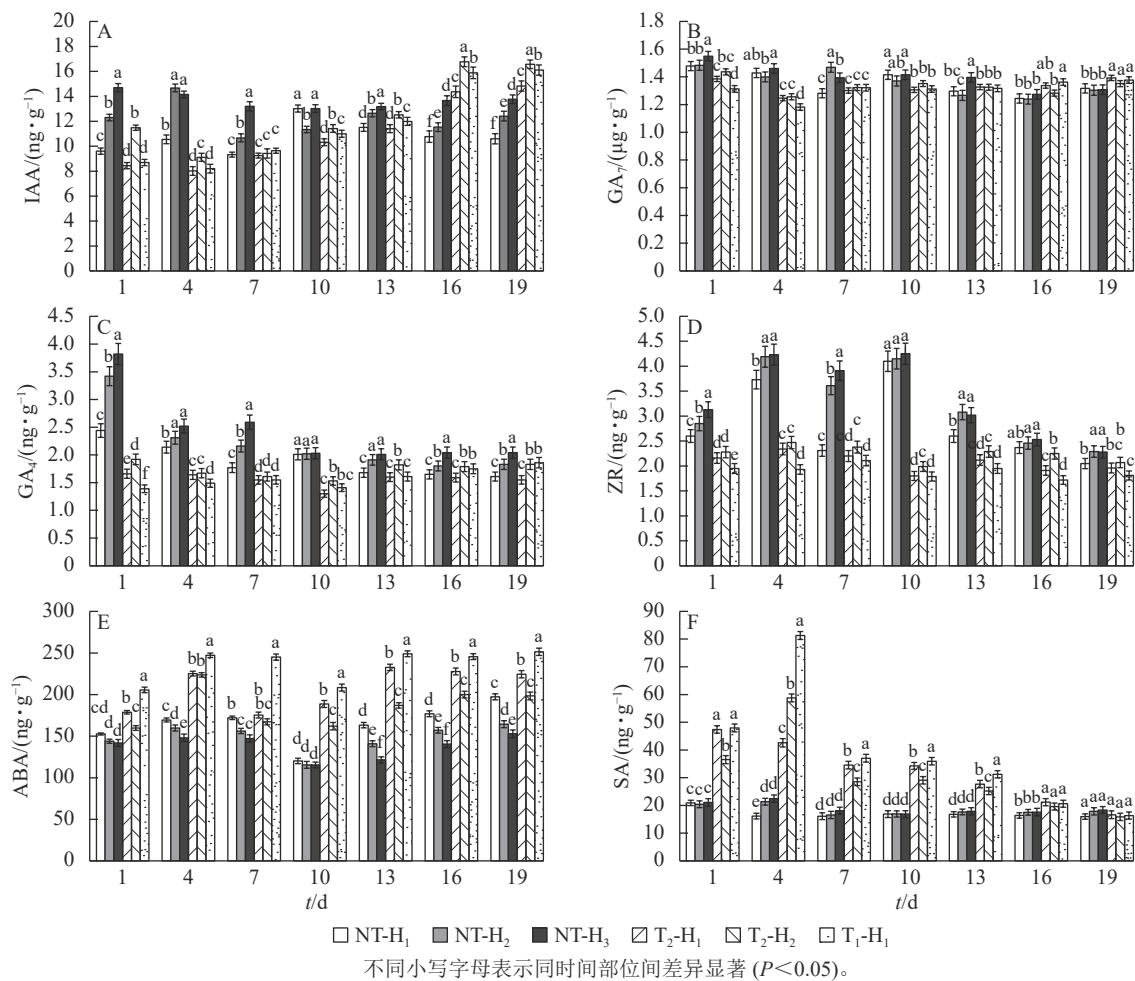


图 2 不同截顶程度对马尾松针叶内源激素质量分数动态变化的影响

Figure 2 Effect of different levels of topping on the dynamic changes of endogenous hormone contents in the needles of *P. massoniana*

2.3.2 不同高度处的空间变化 在不同高度处，未截顶的马尾松针叶 IAA 质量分数从高到低依次为 H₃、H₂、H₁，T₂ 处理 IAA 质量分数为 H₂ 大于 H₁；在第 10 天之后，T₁ 处理 H₁ 处的针叶 IAA 质量分数显著高于 T₂ 处理 (图 2A， $P < 0.05$)。在第 13 天之后，未截顶 H₃ 处的马尾松针叶 GA₇ 质量分数与 H₂ 和 H₁ 处相比差异不显著 (图 2B)，T₂ 处理 H₁ 处针叶 GA₇ 质量分数和 H₁ 处差异不显著，未截顶的针叶 GA₄ 质量分数从高到低依次为 H₃、H₂、H₁，T₂ 处理 GA₄ 质量分数为 H₂ 大于 H₁，T₁ 处理 H₁ 处针叶的 GA₄ 质量分数在截顶后第 10 天低于 T₂ 处理，之后逐渐高于 T₂ 处理 (图 2C)。未截顶的 ZR 质量分数从高到低依次为 H₃、H₂、H₁，T₂ 处理针叶的 ZR 质量分数在 H₂ 处最高，T₁ 处理 H₁ 处的 ZR 质量分数始终最低 (图 2D)。说明截顶强度影响着不同轮枝处针叶的 IAA、GA₄ 和 ZR 激素质量分数。未截顶的 ABA 质量分数从高到低依次为 H₁、H₂、H₃，T₂ 处理 ABA 质量分数为 H₁ 大于 H₂，T₁ 处理 H₁ 处的针叶

ABA 质量分数比 T_2 处理高 2.85%~7.84% (图 2E)。未截顶时, SA 质量分数在 H_1 、 H_2 和 H_3 处差异不显著, 随截顶程度的加重, 在第 1~13 天, T_1 处理 H_1 处的 SA 质量分数比 T_2 处理 H_1 处显著高 1.88%~90.88% ($P < 0.05$, 图 2F)。

3 讨论

已有研究表明: 通过截顶可以增加母树对光能的有效利用, 影响叶面积与营养储藏水平, 也对侧枝的生长具有重要影响^[3, 21]。本研究发现: 马尾松树体截顶后不仅促进了枝梢的生长, 而且显著增加了雌球花密度。这与 KOLPAK 等^[4] 在夏季对花旗松进行截顶和修枝的研究结果相类似。截顶和修枝后花旗松枝条上的雌雄球花量增加, 提高了单位面积球果产量。王福森等^[2] 研究也表明: 樟子松截顶后促使母树结实层下移, 平均单株球果数增加。截顶处理可以控制树体顶端优势, 促使结实母枝更新。通过与赤霉素处理对比发现: 截顶处理的雌球花密度与其差异不显著, 说明截顶不仅可作为种子园树体管理的有效措施, 而且也可促进雌球花形成。郑一等^[1] 研究马尾松不同结实能力无性系同样发现: 截顶可提高中产和高产无性系的雌球花量 20% 以上。陈虎等^[22] 对 16 年生马尾松无性系截顶处理发现: 随着截顶强度的增加, 母树生长和结实能力增强, 在保留 1 轮枝的情况下结实最多; HAN 等^[23] 对红松 *P. koraiensis* 截干后同样得出结果枝数量增加, 结实量提高的结果。因此, 截顶处理可以控制马尾松树体顶端优势, 促使结实母枝更新。植物激素, 尤其赤霉素通过其自身前馈和反馈调节参与松树花器官发育并在调节植株生长、控制树势或适应逆境过程中发挥重要作用^[7, 24]。马尾松顶端优势强, 雌球花多分布在主枝或侧枝的顶端, 植株顶芽会抑制侧芽的发生, 去除顶芽或抑制顶端优势则会促进侧芽的产生。已有研究表明: 树木木质部汁液中细胞分裂素和 ABA 质量分数与比值在胁迫信号传递中起着重要作用, 较高质量分数的 Z 型细胞分裂素和较低水平的 ABA 及其代谢产物可能与雌球花的形成有关^[25-26]。通过分析花原基形成期间 3 个阶段的主要激素质量分数与标准枝雌球花量相关性, 均发现在花原基形成期, 截顶处理后 GA_4 、IAA、 GA_7 和 ZR 质量分数与雌球花量相关性最高, 与 ABA 质量分数呈显著负相关。研究表明: 未截顶时, 不同高度处的 IAA、GAs 和 ZR 质量分数从高到低依次为 H_3 、 H_2 、 H_1 。在花原基形成前期截顶, 受胁迫的影响, 促进生长型激素 IAA 和 GA_4 质量分数呈先降低后增加的动态变化, T_2 处理依然表现为 H_2 大于 H_1 , 截顶后 20 d 左右, 主要激素水平可恢复稳定; 在花原基形成期, 下部枝条的 IAA、GAs 和 ZR 质量分数较花原基形成前期显著增加, (IAA+GA+ZR)/ABA 比值大幅提升, 说明截顶削弱了顶端优势, 促使下部侧枝的激素质量分数在空间上随高度的降低和截顶程度的加重而变化, 打破了树体原有的养分平衡, 可能通过内源激素的合成、极性运输和信号转导等途径, 调节着营养生长与生殖生长之间的平衡。这可能是促进侧芽更快地生长和雌球花形成的主要原因之一^[9, 20, 27]。

在顶芽发育过程中, GA 和 ABA 往往表现出拮抗作用, 外源注射 $GA_{4/7}$ 使顶梢 ABA 合成减少或通过其他途径加速了 ABA 代谢产物的分解, 进而降低顶芽内源 ABA 及 ABA 分解代谢的主导产物 ABA 葡萄糖酯 (ABA-ge) 的质量分数。 $GA_{4/7}$ 的使用也可增加反式玉米素核苷 (t-ZR) 水平和降低异戊烯基腺嘌呤 (IP 型) 细胞分裂素, 改变了它们的比值, 进而提高雌球花的分化能力, 增加雌球花的数量^[28-30]。本研究通过截顶处理和 $GA_{4/7}$ 诱导的对比试验同样得出: 在花原基形成期, 截顶和 $GA_{4/7}$ 诱导处理可显著降低 ABA 质量分数, 增加 ZR 质量分数。国内外育种工作者已经利用 GA_4 、 GA_7 等极性较小的赤霉素可促进多种松树开花和诱导雌雄球花分化的能力, 在生产上积累了丰富的经验^[31-32]。虽然截顶处理与赤霉素诱导马尾松针叶的内源激素质量分数变化趋势有所不同, 但均表明通过树体内主要激素质量分数及其比值平衡的变化, 可以调控树体的生长发育, 进而指导生产。此外, 持续截顶或修枝措施, 也是控制顶端优势的方式, 对激素变化也有影响。但 NEILSEN 等^[32] 对辐射松修枝研究发现: 持续修剪对枝条生长有长期影响, 造成枝粗增长缓慢。

4 结论

在花原基形成前期实施截顶和赤霉素处理均可促进马尾松结实母枝更新和雌球花形成, 与针叶内源激素质量分数的变化密切相关。截除顶梢后, 马尾松针叶的 IAA、 GA_7 、 GA_4 和 ZR 质量分数显著下降, 而 ABA 质量分数显著增加。截顶影响着内源激素重新分配, (IAA+ GA_7 + GA_4 +ZR)/ABA 比值在花原

基形成期显著升高。截顶与 GA_{4/7} 诱导后主要激素质量分数的变化趋势不同, 在 S₁ 至 S₃ 时期, 赤霉素诱导后的 IAA 质量分数逐渐降低, GA₇、GA₄ 和 ZR 质量分数先增加后降低, ABA 质量分数则先降低后增加。研究表明: 生产上通过持续截顶, 优化截干技术和控制树势, 配合激素诱导, 可促进结实母树更新和调控雌球花形成。

5 参考文献

- [1] 郑一, 张含国, 张振, 等. 矮化对马尾松雌球花发生及枝梢生长的影响[J]. *东北林业大学学报*, 2021, **49**(10): 1 – 5.
ZHENG Yi, ZHANG Hanguo, ZHANG Zhen, *et al.* Effect of dwarfing on occurrence of female strobilus of *Pinus massoniana* and its effect on branch growth [J]. *Journal of Northeast Forestry University*, 2021, **49**(10): 1 – 5.
- [2] 王福森, 李树森, 李晶, 等. 樟子松无性系种子园矮化处理对结实及种子品质的影响[J]. *东北林业大学学报*, 2017, **45**(5): 26 – 28.
WANG Fusen, LI Shusen, LI Jing, *et al.* Effects of dwarfing treatment of clonal seed orchard on seed and seed quality of *Pinus sylvestris* var. *mongolica* [J]. *Journal of Northeast Forestry University*, 2017, **45**(5): 26 – 28.
- [3] 阎雄飞, 曹存宏, 袁小琴, 等. 截冠处理对种子园樟子松壮龄母树结实的影响[J]. *北京林业大学学报*, 2019, **41**(8): 48 – 56.
YAN Xiongfei, CAO Cunhong, YUAN Xiaoqin, *et al.* Effects of top pruning on seed setting of aged mother trees in orchard of *Pinus sylvestris* var. *mongolica* [J]. *Journal of Beijing Forestry University*, 2019, **41**(8): 48 – 56.
- [4] KOLPAK S E, SMITH J, ALBRECHT M J, *et al.* High-density miniaturized seed orchards of Douglas-fir [J]. *New Forests*, 2015, **46**: 121 – 140.
- [5] 杨凯, 谷会岩. 红松果林从幼龄到开花阶段林木体内激素动态变化[J]. *林业科学*, 2005, **41**(5): 33 – 37.
YANG Kai, GU Huiyan. Dynamic changes of hormone in the plants from teneral stage to hossomphase *Pinus koraiensis* fruit forests [J]. *Scientia Silvae Sinicae*, 2005, **41**(5): 33 – 37.
- [6] 杨钧贺, 刘畅, 钮世辉, 等. 茎部形成层赤霉素在植物生长发育中的调控作用[J]. *北京林业大学学报*, 2019, **41**(7): 68 – 74.
YANG Junhe, LIU Chang, NIU Shihui, *et al.* Regulatory effect of stem cambium gibberellin on plant growth and development [J]. *Journal of Beijing Forestry University*, 2019, **41**(7): 68 – 74.
- [7] FERNÁNDEZ H, FRAGA M F, BERNARD P, *et al.* Quantification of GA₁, GA₃, GA₄, GA₇, GA₉, and GA₂₀ in vegetative and male cone buds from juvenile and mature trees of *Pinus radiata* [J]. *Plant Growth Regulation*, 2004, **40**: 185 – 188.
- [8] NAMBARA E, MARION-POLL A. Abscisic acid biosynthesis and catabolism [J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2005, **56**: 165 – 185.
- [9] KONG Lisheng, PATRICK V D, ZAHARIA I. Effects of stem-injected gibberellins and 6-benzylaminopurine on phytohormone profiles and cone yield in two lodgepole pine genotypes [J]. *Trees*, 2018, **32**(3): 765 – 775.
- [10] 李洪娜, 许海港, 任怡华, 等. 不同施氮水平对矮化富士苹果幼树生长、氮素利用及内源激素含量的影响[J]. *植物营养与肥料学报*, 2015, **21**(5): 1304 – 1311.
LI Hongna, XU Haigang, REN Yihua, *et al.* Effect of different N application rates on plant growth, ¹⁵N-urea utilization and hormone content of dwarf apple trees [J]. *Journal of Plant Nutrition and Fertilizers*, 2015, **21**(5): 1304 – 1311.
- [11] THOMAS L D, DAVID W P, STEWART B R. Correlation of endogenous gibberellin acid with initiation of mango shoot growth [J]. *Journal of Plant Growth Regulation*, 2001, **20**: 308 – 315.
- [12] WEI Chunhua, ZHU Chunyu, YANG Liping, *et al.* A point mutation resulting in a 13 bp deletion in the coding sequence of *Cldf* leads to a GA-deficient dwarf phenotype in watermelon [J/OL]. *Horticulture Research*, 2019, **6**: 132 [2022-11-14]. doi: 10.1038/s41438-019-0213-8.
- [13] 殷东生, 吴海波, 张建瑛, 等. 环剥和去叶对红松雌球果和枝生长及不同组织和器官中养分含量的影响[J]. *应用生态学报*, 2019, **30**(11): 3671 – 3680.
YIN Dongsheng, WU Haibo, ZHANG Jianying, *et al.* Effects of girdling and defoliation on the growth of female cones and branches and nutrient content in different tissues and organs of *Pinus koraiensis* [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2019, **30**(11): 3671 – 3680.
- [14] 季孔庶, 徐立安, 王登宝, 等. 中国马尾松遗传改良研究历程与成就[J]. *南京林业大学学报(自然科学版)*, 2022, **46**(6): 10 – 22.

- Ji Kongshu, XU Li'an, WANG Dengbao, *et al.* Progresses and achievements of genetic improvement on masson pine (*Pinus massoniana*) in China [J]. *Journal of Nanjing Forestry University (Natural Sciences Edition)*, 2022, **46**(6): 10 – 22.
- [15] 杨章旗. 马尾松不同年龄产脂量及松香组分分析[J]. *林业科学*, 2014, **50**(6): 147 – 151.
YANG Zhangqi. Comparative study on the resin yield and rosin components of *Pinus massoniana* superior provenances among different ages [J]. *Scientia Silvae Sinicae*, 2014, **50**(6): 147 – 151.
- [16] 谭小梅, 金国庆, 张一, 等. 截干矮化马尾松二代无性系种子园开花结实的遗传变异[J]. *东北林业大学学报*, 2011, **39**(4): 39 – 42.
TAN Xiaomei, JIN Guoqing, ZHANG Yi, *et al.* Genetic variation of flowering and fruiting in dwarfed second-generation clonal seed orchard of *Pinus massoniana* [J]. *Journal of Northeast Forestry University*, 2011, **39**(4): 39 – 42.
- [17] CASTILLO-LLANQUE F, RAPOPORT H F. Relationship between reproductive behavior and new shoot development in 5-year-old branches of olive trees (*Olea europaea* L.) [J]. *Trees*, 2011, **25**: 823 – 832.
- [18] 闫师杰, 郭李维, 吴彩娥, 等. 高效液相色谱法同时测定鸭梨种子中3种内源激素[J]. *分析化学*, 2010, **38**(6): 843 – 847.
YAN Shijie, GUO Liwei, WU Cai'e, *et al.* Simultaneous determination of three kinds of endogenous hormones content in seeds of post-harvest yali pear by high performance liquid chromatography [J]. *Chinesese Journal of Analytical Chemistry*, 2010, **38**(6): 843 – 847.
- [19] 王辉, 顾文亮, 庄辉发, 等. 不同外源激素对香草兰花芽分化的影响[J]. *热带农业科学*, 2016, **36**(11): 72 – 76.
WANG Hui, GU Wenliang, ZHUANG Huifa, *et al.* Effects of plant external hormones on flower bud differentiation of vanilla [J]. *Chinese Journal of Tropical Agriculture*, 2016, **36**(11): 72 – 76.
- [20] 邵苗苗, 朱亚艳, 秦雪, 等. 不同激素处理对马尾松花芽分化过程中营养物质含量的影响[J]. *陕西林业科技*, 2014(1): 10 – 13, 17.
SHAO Miaomiao, ZHU Yayan, QIN Xue, *et al.* Effect of different hormone treatments on nutrients concentration during flower budding period of *Pinus massoniana* [J]. *Shaanxi Forest Science and Technology*, 2014(1): 10 – 13, 17.
- [21] LANGE P W, RONDE C E, BREDEKAMP B V. The effects of different intensities of pruning on the growth of *Pinus radiata* in south Africa [J]. *South African Forestry Journal*, 1987, **143**: 30 – 36.
- [22] 陈虎, 张明慧, 卢开成, 等. 修剪强度对马尾松成年种子园母树的影响[J]. *福建林业科技*, 2017, **44**(1): 38 – 42.
CHEN Hu, ZHANG Minghui, LU Kaicheng, *et al.* Effect of different pruning intensity in the seed orchard of *Pinus massoniana* L. trees [J]. *Journal of Fujian Forestry Science and Technology*, 2017, **44**(1): 38 – 42.
- [23] HAN S U, KANG K S, KIM C S, *et al.* Effect of top-pruning in a clonal seed orchard of *Pinus koraiensis* [J]. *Annals of Forest Research*, 2008, **51**: 155 – 156.
- [24] 曲波, 张微, 陈旭辉, 等. 植物花芽分化研究进展[J]. *中国农学通报*, 2010, **26**(24): 109 – 114.
QU Bo, ZHANG Wei, CHEN Xuhui, *et al.* Research progress of flower bud differentiation mechanism of plant [J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2010, **26**(24): 109 – 114.
- [25] MEIJÓN M, CAÑAL M J, FERNÁNDEZ H, *et al.* Hormonal profile in vegetative and floral buds of azalea: levels of polyamines, gibberellins, and cytokinins [J]. *Journal of Plant Growth Regulation*, 2010, **30**: 74 – 82.
- [26] ALVAREZ S, MARSH E L, SCHROEDER S G, *et al.* Metabolomic and proteomic changes in the xylem sap of maize under drought [J]. *Plant Cell and Environment*, 2008, **31**(3): 325 – 340.
- [27] SCHACHTMAN D P, GOODGER J Q. Chemical root to shoot signaling under drought [J]. *Trends in Plant Science*, 2008, **13**(6): 281 – 287.
- [28] KONG Lisheng, von ADERKAS P, OWEN S J, *et al.* Comparison of endogenous cytokinins, ABA and metabolites during female cone differentiation in low and high cone-producing genotypes of lodgepole pine [J]. *Trees*, 2011, **25**: 1103 – 1110.
- [29] KONG Lisheng, von ADERKAS P, ZAHARIA I, *et al.* Analysis of phytohormone profiles during male and female cone initiation and early differentiation in long-shoot buds of lodgepole pine [J]. *Journal of Plant Growth Regulation*, 2012, **31**: 478 – 489.
- [30] SHEARER R C, STOEHR M U, WEBBE J E, *et al.* Seed cone production enhanced by injecting 38-year-old *Larix occidentalis* Nutt with GA_{4/7} [J]. *New Forests*, 1999, **18**(3): 289 – 300.
- [31] ALMQVIST C. Timing of GA_{4/7} application and the flowering of *Pinus sylvestris* grafts in the greenhouse [J]. *Tree Physiology*, 2003, **23**(6): 413 – 418.
- [32] NEILSEN W A, PINKARD E A. Effects of green pruning on growth of *Pinus radiata* [J]. *Canadian Journal of Forest Research*, 2003, **33**(11): 2067 – 2073.