

吕梦炀, 马亚特, 肖丽静, 等. 尾梢去除处理对板栗结果枝基部芽激素含量的影响[J]. 江苏农业学报, 2024, 40(5): 922-934.
doi: 10.3969/j.issn.1000-4440.2024.05.017

尾梢去除处理对板栗结果枝基部芽激素含量的影响

吕梦炀^{1,2,3}, 马亚特^{1,2,3}, 肖丽静^{1,2,3}, 张海娥^{2,4}, 齐永顺^{1,2,3,4}, 张京政^{2,4}, 王东升^{2,4,5}
(1. 河北科技师范学院园艺科技学院, 河北 秦皇岛 066004; 2. 河北科技师范学院板栗产业技术教育部工程研究中心, 河北 秦皇岛 066004; 3. 河北省特色园艺种质挖掘与创新利用重点实验室, 河北 秦皇岛 066004; 4. 河北省板栗产业协同创新中心, 河北 秦皇岛 066004; 5. 河北省燕山特色农业产业技术研究院, 河北 秦皇岛 066004)

摘要: 分析尾梢去除处理对基部芽激素含量的影响, 可为了解隐芽萌发条件提供一定的参考。本研究以燕秋为试验材料, 分别在花后第 1 d(TA, 5 月 25 日)、第 21 d(TB, 6 月 14 日) 和第 41 d(TC, 7 月 4 日) 进行尾梢去除处理, 并在每次去除尾梢后第 5 d、第 10 d、第 15 d、第 20 d 取 1 次基部芽。采用液相色谱串联质谱(LC-MS/MS) 技术测定不同处理的板栗结果枝基部芽中的独脚金内酯(SL) 含量、赤霉素(GA) 含量、生长素(Auxin) 含量、细胞分裂素(CTK) 含量、脱落酸(ABA) 含量及其比值变化。结果表明, 对板栗结果枝去除尾梢后均促进了基部芽平均萌发一年生枝条总数; TA 处理提高了基部芽平均萌发一年生结果枝占比(16.67%)、一年生枝平均发育枝枝长及结果枝枝粗; TB 处理、TC 处理后基部芽只萌发出了发育枝。对照基部芽未萌发, 仅顶端芽萌发一年生枝, 平均为 3.0 个, 其中结果枝占比为 20.00%。尾梢去除后 SL 含量在 TA 处理下降幅度较大; GA 含量在 TB 处理下降幅度较大; Auxin 含量在 TA 处理下降, TB 处理上升幅度较大; CTK 含量波动幅度与对照相似, 差异不显著; ABA 含量在 TC 处理上升幅度较大, 而在 TA 处理下降。吲哚-3-乙酸(IAA) 含量与 ABA 含量的比值总体下降, 其中 TC 处理下降幅度较大; IAA 含量与 GA 含量的比值在 TC 处理上升幅度较大, 波动较明显; ABA 含量与 GA 含量的比值在 TA 处理下降, TC 处理上升幅度较大。此外, 相关性分析结果显示, 对照基部芽赤霉素含量和脱落酸含量呈显著正相关($r=0.646$), 而处理基部芽 29 种激素间相关性主要集中在细胞分裂素和生长素之间, 其中 IA(吲哚-3-丙烯酸) 含量与 IAA-Ala[*N*-(3-吲哚乙酰基)-*L*-丙氨酸]、ICA(吲哚-3-甲酸)、TRA(色胺)、cZROG(顺式-玉米核苷-*O*-糖苷)、ABA-GE(脱落酸葡萄糖酯)、DHZ7G(双氢玉米素-7-糖苷)、ICAld(吲哚-3-甲醛)、tZOG(反式-玉米素-9-*B*-葡萄糖苷) 的含量呈极显著正相关; IPR(异戊烯腺嘌呤核苷) 含量、tZR(玉米素核苷) 含量均与 TRA 含量、ILA(吲哚-3-乳酸) 含量、cZROG(顺式-玉米核苷-*O*-糖苷) 含量呈极显著负相关。综合考虑, 对板栗进行尾梢去除后会促进基部芽的萌发, 同时 TA 处理会促使基部腋芽萌发结果枝。尾梢去除后整体上降低了 GA 的含量, 低水平的 GA 含量有助于促进腋芽生长。低水平的 ABA 含量有助于基部芽萌发结果枝; 高水平 ABA 含量与 GA 含量的比值会抑制腋芽萌发结果枝。合理区间内的低水平 IAA 含量, 可能会促进板栗基部芽萌发结果枝。

关键词: 板栗; 尾梢处理; 基部芽; 液相色谱串联质谱技术; 激素

中图分类号: S664.2 文献标识码: A 文章编号: 1000-4440(2024)05-0922-13

Effects of tail tip removal treatments on the content of hormones in the basal buds of chestnut fruiting branches

LYU Mengyang^{1,2,3}, MA Yate^{1,2,3}, XIAO Lijing^{1,2,3}, ZHANG Hai'e^{2,4}, QI Yongshun^{1,2,3,4},
ZHANG Jingzheng^{2,4}, WANG Dongsheng^{2,4,5}

收稿日期: 2024-01-30

基金项目: 国家重点研发计划项目(2022YFD2200400)

作者简介: 吕梦炀(1998-), 女, 河北秦皇岛人, 硕士研究生, 研究方向为果树栽培育种。(Tel) 18232394008; (E-mail) 892415636@qq.com

通讯作者: 王东升, (Tel) 13603235351; (E-mail) wdsfly@126.com

(1. College of Horticultural Science and Technology, Hebei Normal University of Science and Technology, Qinhuangdao 066004, China; 2. Engineering Research Center of Chestnut Industry Technology, Ministry of Education, Hebei Normal University of Science and Technology, Qinhuangdao 066004, China; 3. Hebei Key Laboratory of Horticultural Germplasm Excavation and Innovative Utilization, Qinhuangdao 066004, China; 4. He-

bei Collaborative Innovation Center of Chestnut Industry, Qinhuangdao 066004, China; 5.Hebei Yanshan Characteristic Agricultural Technology Research Institute, Qinhuangdao 066004, China)

Abstract: Analyzing the effects of tail tip removal treatments on the content of hormones in basal buds can provide a certain reference for understanding the germination conditions of hidden buds. In this study, Yanqiu was used as the experimental material. Tail tip removal treatments were performed on the first day (TA, May 25), 21st day (TB, June 14) and 41st day (TC, July 4) after flowering. The basal buds were taken on the 5th, 10th, 15th, and 20th days after each removal of the tail tip. The contents and ratios of strigolactone (SL), gibberellin (GA), auxin, cytokinin (CTK) and abscisic acid (ABA) in the basal buds of chestnut fruiting branches after different treatments were determined by liquid chromatography tandem mass spectrometry (LC-MS/MS). The results showed that the average number of one-year-old branches germinated from the basal buds was promoted after the removal of tail tip of chestnut fruiting branches. TA treatment increased the ratio of fruiting branches (16.67%), branch length of developing branches and the diameter of fruiting branches. After TB treatment and TC treatment, only developing branches germinated from the basal buds. The basal buds of the control did not germinate, and only the top buds germinated one-year-old branches, with an average of three branches, and the ratio of fruiting branches was 20.00%. The SL content decreased greatly in TA treatment. The content of GA decreased greatly in TB treatment. The content of auxin decreased in TA treatment, and increased greatly in TB treatment. The fluctuation range of CTK content was similar to that of the control, and the difference was not significant. The ABA content increased greatly in TC treatment, but decreased in TA treatment. The ratio of indole-3-acetic acid (IAA) content to ABA content decreased overall, and it decreased greatly in TC treatment. The ratio of IAA content to GA content increased greatly in TC treatment, and the fluctuation was obvious. The ratio of ABA content to GA content decreased in TA treatment, and increased significantly in TC treatment. In addition, correlation analysis showed that there was a significant positive correlation between gibberellin content and abscisic acid content in the control ($r=0.646$). The correlation between 29 hormones in the treatments was mainly concentrated between cytokinin and auxin. Among them, the content of IA (3-indoleacrylic acid) was significantly positively correlated with the contents of IAA-Ala [*N*-(3-indolylacetyl)-*L*-alanine], ICA (indole-3-carboxylic acid), TRA (tryptamine), cZROG (*cis*-zeatin *O*-glucoside riboside), ABA-GE (abscisic acid-glucosyl ester), DHZ7G (dihydrozeatin-7-glucoside), ICAld (indole-3-carboxaldehyde), tZOG (*trans*-zeatin-*O*-glucoside). The IPR (*N*6-isopen-tenyladenosine) content and tZR (*trans*-zeatin riboside) content were significantly negatively correlated with TRA content, ILA (indole-3-lactic acid) content and cZROG (*cis*-zeatin-*O*-glucoside riboside) content. In summary, the removal of tail tip of the chestnut could promote the germination of the basal buds, and the TA treatment could promote the germination of the fruiting branches from the basal axillary buds. After the removal of the tail tip, the content of GA decreased as a whole, and the low level of GA was helpful to promote the growth of axillary buds. The low level of ABA content was helpful for the germination of fruiting branches from basal buds. High levels of the ratio of ABA content to GA content could inhibit the germination of fruiting branches from axillary buds. The low level of IAA content in a reasonable range may promote the germination of chestnut fruiting branches from basal buds.

Key words: chestnut; tail tip treatment; basal bud; liquid chromatography tandem mass spectrometry; hormone

板栗(*Castanea mollissima* Bl.)为壳斗科栗属植物^[1-2]。结果枝顶芽下2~3节位置为板栗的结果部位,结果部位着生于叶腋间。尾梢是指从结果部位到枝顶端的部分(也称之为果前梢),其上着生混合花芽和叶芽,结果枝基部为隐芽,中间部位没有芽体。一般而言,尾梢上的芽第2年会萌发成新的结果枝或者发育枝,而基部芽保持休眠状态不萌发。自然状态下,板栗结果部位不断外移^[3],最后造成树体外围树枝彼此相接,整个栗园密不透风,郁闭严

重^[4-5]。生产上,栗农大多利用修剪措施来促进基部芽的萌发,从而改善树形结构,提高板栗的产量和品质。

前人的研究中,改善树形结构,冬剪措施较为普遍。张树航等^[6]和高春国^[7]在对板栗进行轮替更新试验时发现在板栗结果枝基部2~3 cm处进行修剪,基部芽第2年可抽生预备枝,具有增产、稳产的作用。夏季进行板栗尾梢去除,具有提前节约树体营养和降低冬剪劳动强度等优势。目前,生产上板

栗去除尾梢等夏剪措施相对还较少。在其他果树中夏剪上常用的摘心处理与尾梢去除处理相类似,对促进分枝起重要作用。苹果树上常常采用摘心处理来提高坐果率,促进腋芽萌发,增加分枝^[8]。与传统修剪技术相比,种植密集的茶园幼树经摘心修剪可形成良好的生长势^[9]。

诸多研究结果表明,基部腋芽的萌发及分化与芽内激素的种类及含量密切相关^[10-11]。参与腋芽生长调控的主要激素有赤霉素(GA)、脱落酸(ABA)和吲哚-3-乙酸(IAA)^[12]。生长素(Auxin)作为最早被研究证实参与植物腋芽发育的植物激素,一般对植物侧枝萌发起抑制作用。Wang等^[13]在模拟拟南芥和番茄营养发育过程中生长素的作用时发现,在腋生分生组织(Ams)形成的腋芽区域生长素含量较低,促进了侧枝的萌发。对麻风树进行GA处理后,能够显著促进其侧芽的生长,起正向调节作用^[14],而在对拟南芥的试验中发现,ABA对其腋芽生长起负向调控作用^[15]。独脚金内酯(SL)调控植物侧枝发育也是近年来研究热点之一,其对植物侧枝的抑制作用在豌豆、拟南芥中已被证实^[16]。Tantikanjana等^[17]发现细胞分裂素对植物分枝的控制可能是通过降低起始部位细胞分裂素水平来抑制拟南芥腋生分生组织生长。

在板栗上,对激素的研究多集中于花芽分化上。程华等^[18]研究发现低含量的ABA有利于打破板栗花芽休眠,促进花簇原基的分化。李从玉等^[19]在板栗雄花芽临界分化期内发现,雄花芽中赤霉素 GA_3 含量低于同期叶芽含量,表明低含量的 GA_3 可促进板栗雄花芽分化。郭成圆等^[20]研究发现,在整个板栗雄花芽分化过程中, GA_3 含量在冬前和冬后花序原基分化期处于较高水平,表明 GA_3 与板栗花性别分化密切相关,同时较高含量的 GA_3 有利于板栗花序原基的分化;研究还发现内源激素 GA_3 含量和玉米素核苷含量间的平衡关系在板栗雄花芽分化的过程中起着重要的调控作用。

目前,前人关于修剪措施对基部芽中激素含量的影响的研究也多应用在其他果树上,板栗上的激素研究多集中在促进花芽分化上,且多集中于ABA和GA等激素,对使用尾梢去除影响基部芽中各类激素含量的变化鲜有报道。本研究拟在不同时期对板栗进行尾梢去除处理,探究去除尾梢对结果枝基部芽激素含量变化的影响。利用液相色谱串联质谱

(LC-MS/MS)技术对独脚金内酯(SL)、赤霉素(GA)、生长素(Auxin)、细胞分裂素(CTK)、脱落酸(ABA)5类激素含量进行测定,分析它们对结果枝基部芽中激素含量的影响,以期了解隐芽萌发条件、尾梢去除时机选择提供一定的参考和借鉴。

1 材料与方法

1.1 试验材料

试验地位于河北科技师范院校试验基地(E119°52',N39°93'),属暖温带半湿润大陆性季风气候,年平均气温11.8℃,年平均降水527mm。供试样品为燕秋。选取64株长势一致的板栗树,其中60株用于激素含量测定,4株用于一年生枝萌发状况测定。

本试验共分3次进行尾梢去除处理,即在结果枝最顶端雌花出现后第1d(5月25日,TA)、第21d(6月14日,TB)、第41d(7月4日,TC)去除尾梢,以不去尾梢为对照(CK)。选择树冠中层东南西北4个方位,在雌花上部1~2cm处剪去尾梢。测定基部芽的激素含量时,每个处理选取15棵树,每次去除100根枝条尾梢。TA处理、TB处理、TC处理后分别在第5d、第10d、第15d、第20d取1次基部芽,每次3个重复;CK与TA处理、TB处理、TC处理取芽时间一致,共取12次,同时将CK划分为CKA、CKB、CKC(表1)。取芽时用镊子小心夹取,用锡箔纸包好,做好标记,随后置于液氮中冷冻,然后转入-80℃超低温冰箱中储存备用。

测定一年生枝萌发状况时,每个处理选取1棵树,在树冠中部处理15根枝条,第2年6月份测定各处理枝条基部芽萌发一年生枝类型及个数,落叶后测定各一年生枝长度及枝粗。随机选取每株树的5个枝条,重复3次,测定枝长和枝粗。枝长用卷尺测量,精确到0.10cm;枝粗在距离一年生枝基部3cm处用游标卡尺测量,精确到0.01mm。

1.2 仪器与试剂

试验仪器:液相色谱串联质谱仪(QTRAP 6500+型)购自AB-SCIEX公司;离心机(5424R型)购自Eppendorf公司;球磨仪(MM400型)购自Retsch公司;离心浓缩仪(Centrivap型)购自LABCONCO公司;多管涡旋振荡器(MIX-200型)购自上海净信实业发展有限公司;超声清洗仪(KQ5200E型)购自昆山舒美超声仪器有限公司。

甲醇、乙腈(色谱纯)购自 Merck 公司,乙酸、甲酸(色谱纯)购自 Sigma-Aldrich 公司。

1.3 试验方法

1.3.1 样本前处理 取出超低温保存的板栗芽样本,用研磨仪研磨 1 min 至粉末状。称取 50 mg 板栗芽粉末,分别加入 10 μl 质量浓度为 100 ng/ml 的

内标混合溶液、1 ml 提取剂(甲醇:水:甲酸=15:4:1,体积比)混匀,随后于 4 ℃ 用多管涡旋振荡器涡旋 10 min,再以 12 000 r/min 离心 5 min,取全部上清液至新的离心管中进行浓缩;浓缩后用 100 μl 80%的甲醇溶液复溶,过 0.22 μm 滤膜后,置于进样瓶中,用于液相色谱串联质谱技术分析。

表 1 尾梢处理时间与取芽时间

Table 1 Tip treatment time and bud time

取芽时间	去尾梢时期					
	雌花出现第 1 d		雌花出现第 21 d		雌花出现第 41 d	
	TA	CKA	TB	CKB	TC	CKC
5 d	TA1	CKA1	TB1	CKB1	TC1	CKC1
10 d	TA2	CKA2	TB2	CKB2	TC2	CKC2
15 d	TA3	CKA3	TB3	CKB3	TC3	CKC3
20 d	TA4	CKA4	TB4	CKB4	TC4	CKC4

TA、TB、TC 分别代表雌花序出现第 1 d、第 21 d、第 41 d 时去除尾梢;CKA、CKB、CKC 为 TA、TB、TC 的对照。TA1~TA4 为 TA 处理中去除尾梢后第 5 d、第 10 d、第 15 d、第 20 d 取芽处理;TB1~TB4 为 TB 处理中去尾梢后第 5 d、第 10 d、第 15 d、第 20 d 取芽处理;TC1~TC4 为 TC 处理中去尾梢后第 5 d、第 10 d、第 15 d、第 20 d 取芽处理;CKA1~CKA4、CKB1~CKB4、CKC1~CKC4 分别为 TA1~TA4、TB1~TB4、TC1~TC4 的对照。

1.3.2 色谱质谱条件采集 液相条件:色谱柱,ACQUITY UPLC HSS T3 C18 柱(粒径 1.8 μm, 100.0 mm×2.1 mm)。流动相:A 相,超纯水(加入 0.04%的乙酸);B 相,乙腈(加入 0.04%乙酸);流速:0.35 ml/min;柱温:40 ℃;进样量:2 μl。

质谱条件:电喷雾离子源温度 550 ℃,正离子模式下质谱电压 5 500 V,负离子模式下质谱电压 -4 500 V。

1.4 数据处理

使用 Excel 2021 分析数据并绘制独脚金内酯、赤霉素、生长素、脱落酸和细胞分裂素等激素含量占比柱状图;使用 DPS 进行显著性差异分析,通过 Duncan's 法进行 $P<0.05$ 水平下单因素多重比较分析;用 SPSS 对 5 类激素进行相关性分析,通过 R 语言绘制 29 种激素含量相关性热图。

2 结果与分析

2.1 激素标准曲线的绘制

将混合标准品溶液用超纯水逐级稀释配制成为 0.01 ng/ml、0.05 ng/ml、0.10 ng/ml、0.50 ng/ml、1.00 ng/ml、5.00 ng/ml、10.00 ng/ml、50.00 ng/ml、100.00 ng/ml、200.00 ng/ml、500.00 ng/ml 共 11 个不同含量的标准品溶液,过 0.22 μl 滤膜,依次进样 10.00 μl,获取各个含量的标准品溶液对应的定量信号质谱峰

强度数据,以外标含量与内标含量比为横坐标,外标峰面积与内标峰面积比为纵坐标,绘制激素含量的标准曲线,其中相关系数均高于 0.990 00(表 2)。

2.2 尾梢去除处理对基部芽萌发的影响

进行尾梢去除处理后,处理部位及基部芽萌发状态如图 1 所示。对板栗结果枝进行尾梢去除处理后均促进了基部芽平均萌发一年生枝条总数(表 3),数值介于 1.20~2.20。TB 处理和 TC 处理基部芽平均萌发的一年生枝全部为发育枝,发育枝占比(发育枝占比=一年生发育枝个数/一年生枝条总数×100%)为 100.00%。TA 处理平均萌发一年生发育枝占比为 83.33%,结果枝占比(结果枝占比=一年生结果枝个数/一年生枝条总数×100%)为 16.67%。对照顶端芽萌发,萌发的发育枝占比为 80.00%,结果枝占比为 20.00%。TA 处理提高了一年生枝平均发育枝枝长和一年生枝平均结果枝枝粗。

2.3 尾梢去除处理后不同取芽时期基部芽激素含量分析

由 5 类激素含量测定结果(表 4、表 5)可知,CKA1 的独脚金内酯含量最高,为 12.77 ng/g,显著高于相同取芽时期其他处理;TB3 处理最低,为 3.57 ng/g,显著低于相同取芽时期 TA3 和 TC3 2 个处理。TA 处理、TB 处理独脚金内酯含量均呈下降

趋势,显著低于 TC 处理,其中 TA 处理下降幅度较大,为 42.21%;TC 处理则迅速上升,升高 106.53%。CKA 下降趋势较大,为 58.48%,CKC 则升高了 73.81%,显著高于 CKA、CKB。处理与对照整体上变化趋势较一致。

表 2 标准曲线线性方程及相关系数

Table 2 Standard curve linear equations and correlation coefficients

激素种类	激素类型	保留时间 (min)	回归方程	相关系数
5-脱氧独脚金醇(5DS)	独脚金内酯	7.32	$Y=27\ 151.918\ 820x+1798.275\ 520$	0.998 00
赤霉素 19(GA19)	赤霉素	5.75	$Y=0.035\ 590x+0.002\ 930$	0.999 76
赤霉素 53(GA53)	赤霉素	5.75	$Y=0.170\ 703x+0.026\ 440$	0.991 58
色胺(TRA)	生长素	3.62	$Y=0.000\ 021x+5\ 839.867\ 960$	0.998 87
N-(3-吲哚乙酰基)-L-丙氨酸(IAA-Ala)	生长素	4.70	$Y=0.245\ 240x-0.005\ 800$	0.998 80
吲哚-3-乙酸甲酯(MEIAA)	生长素	6.11	$Y=0.030\ 260x+0.000\ 090$	0.999 88
L-色氨酸(TRP)	生长素	3.34	$Y=10\ 365.221\ 200x+8\ 736.592\ 820$	0.998 40
吲哚-3-乳酸(ILA)	生长素	4.62	$Y=0.004\ 260x+0.000\ 164$	0.999 78
吲哚-3-甲酸(ICA)	生长素	4.76	$Y=0.010\ 110x+0.000\ 825$	0.999 21
吲哚-3-甲醛(ICAla)	生长素	4.90	$Y=0.034\ 030x+0.001\ 740$	0.999 24
吲哚乙酸-天冬氨酸(IAA-Asp)	生长素	4.26	$Y=0.026\ 500x-0.000\ 069$	0.999 24
吲哚-3-乙酸(IAA)	生长素	5.03	$Y=0.006\ 650x+0.000\ 250$	0.998 87
吲哚-3-乙腈(IAN)	生长素	5.81	$Y=0.144\ 360x+0.006\ 340$	0.992 76
吲哚乙酸-苯丙氨酸甲酯(IAA-Phe-Me)	生长素	5.86	$Y=0.147\ 150x+0.000\ 775$	0.999 08
吲哚-3-丁酸(IBA)	生长素	5.78	$Y=0.143\ 150x+0.014\ 700$	0.999 63
吲哚-3-丙烯酸(IA)	生长素	5.25	$Y=0.013\ 770x+0.000\ 638$	0.994 66
反式-玉米素-9-B-葡萄糖苷(iZOG)	细胞分裂素	3.03	$Y=0.081\ 600x+0.007\ 008$	0.998 89
玉米素核苷(iZR)	细胞分裂素	3.53	$Y=0.246\ 240x-0.000\ 330$	0.999 75
反式玉米素(iZ)	细胞分裂素	5.15	$Y=0.130\ 530x+0.003\ 310$	0.995 84
顺式-玉米核苷-O-糖苷(cZROG)	细胞分裂素	3.43	$Y=0.079\ 450x+0.001\ 460$	0.999 75
顺式-玉米素-D-核糖苷(cZR)	细胞分裂素	3.62	$Y=0.132\ 950x+0.003\ 720$	0.999 24
异戊烯腺嘌呤核苷(IPR)	细胞分裂素	4.50	$Y=0.097\ 550x+0.000\ 220$	0.994 52
N6-异戊烯腺嘌呤(IP)	细胞分裂素	4.13	$Y=0.108\ 360x+0.000\ 403$	0.999 93
双氢玉米核苷-O-糖苷(DHZROG)	细胞分裂素	3.40	$Y=0.226\ 430x-1.883\ 320$	0.993 03
双氢玉米素-7-糖苷(DHZ7G)	细胞分裂素	3.15	$Y=0.365\ 040x+0.006\ 000$	0.999 65
双氢玉米素核苷(DHZR)	细胞分裂素	3.54	$Y=0.154\ 160x-0.001\ 370$	0.998 99
二氢玉米素(DZ)	细胞分裂素	3.18	$Y=0.082\ 740x+0.000\ 386$	0.999 89
2-甲基顺式玉米素核苷(2MeScZR)	细胞分裂素	4.56	$Y=0.205\ 900x-0.000\ 309$	0.993 44
脱落酸(aba)	脱落酸	5.29	$Y=0.105\ 430x+0.000\ 421$	0.995 91
脱落酸葡萄糖酯(ABA-GE)	脱落酸	4.44	$Y=0.001\ 220x-0.005\ 030$	0.995 36

保留时间为被分离样品组分从进样开始到柱后出现该组分含量极大值时的时间。

CKA1 的生长素含量最高,显著高于相同取芽时期其他处理;TB2 处理生长素含量最低,且各处理含量为 1 081.25~3 387.96 ng/g。TA 处理生长素含量下降了 33.89%,TB 处理、TC 处理生长素含量呈上升趋势,其中 TB 处理上升幅度较大,为 20.70%,

CKC4 的赤霉素含量显著高于相同取芽时期其他处理,TB3 处理的赤霉素含量最低。整体上看,去除尾梢后赤霉素含量的变化趋势均为降低。处理中赤霉素含量变化趋势最大为 TB 处理。对照中 CKC 的赤霉素含量变化趋势最大,为 29.29%。

显著高于 TA 处理。CKA、CKB 生长素含量呈下降趋势,其中 CKA 下降了 55.84%,显著低于其他 2 个对照;而 CKC 上升了 36.54%。整体上,TA 处理、CKA 和 CKB 生长素含量呈下降趋势;TB、TC 和 CKC 生长素含量呈上升趋势。

CKC4 细胞分裂素含量最高,CKC1 最低;TA 处理、TC 处理细胞分裂素含量呈上升趋势,TB 呈下降趋势,其中 TC 处理上升幅度较大,显著高于 TB 处理。CKA、CKC 细胞分裂素含量呈上升趋势变化,

CKB 细胞分裂素含量呈下降趋势,CKC 细胞分裂素含量变化幅度显著高于其余 2 个对照,变化幅度较大。整体上,处理与对照细胞分裂素含量变化趋势一致,差异不显著。



图 A 为第 1 年板栗尾梢去除部位;图 B 为尾梢去除后第 2 年基部芽萌发一年生枝状态;图 C 为尾梢不去除第 2 年顶端芽萌发一年生枝状态。

图 1 尾梢去除处理部位及处理后第 2 年萌发枝条状态
Fig.1 The treatment site of tail tip and the state of germinated branches in the second year after treatment

表 3 尾梢处理对基部芽第 2 年萌发枝条的影响

Table 3 Effects of tail tip treatment on the germination of basal buds in the second year

	CK	TA	TB	TC
基部芽平均萌发一年生枝条总数(个)	0	1.20	2.20	1.60
基部芽平均萌发一年生发育枝个数(个)	0	1.00	2.20	1.60
基部芽平均萌发一年生结果枝个数(个)	0	0.20	0	0
基部芽平均萌发一年生发育枝占比(%)	0	83.33	100.00	100.00
基部芽平均萌发一年生结果枝占比(%)	0	16.67	0	0
顶端芽平均萌发一年生枝条总数(个)	3.0	0	0	0
顶端芽平均萌发一年生发育枝个数(个)	2.4	0	0	0
顶端芽平均萌发一年生结果枝个数(个)	0.6	0	0	0
顶端芽平均萌发一年生发育枝占比(%)	80.00	0	0	0
顶端芽平均萌发一年生结果枝占比(%)	20.00	0	0	0
一年生枝平均发育枝枝长(cm)	20.47	27.10	15.17	22.96
一年生枝平均发育枝枝粗(mm)	4.34	3.89	3.52	4.37
一年生枝平均结果枝枝长(cm)	25.97	23.40	0	0
一年生枝平均结果枝枝粗(mm)	6.31	6.44	0	0

TA、TB、TC、CK 见表 1。

TC4 处理脱落酸含量最高;TB1 处理脱落酸含量最低。TA 处理脱落酸含量下降,TB 处理、TC 处理上升,TC 处理脱落酸含量上升幅度较大,为 64.60%,但与其余 2 个处理相比无显著差异。CKA、CKC 脱落酸含量上升,CKB 下降,其中 CKC 上升幅度较大,显著高于其余 2 个对照。

由 5 类激素含量比值及其变化(表 6、表 7)可知,CKA1 的 IAA_c/ABA_c (吲哚-3-乙酸含量与脱落酸含量的比值)最高,TB2 处理最低。处理和对照的 IAA_c/ABA_c 变化趋势均为降低,但处理之间 IAA_c/ABA_c 变化趋势差异不显著;CKA 的 IAA_c/ABA_c 变化趋势则显著低于 CKB。

TA2 处理 IAA_c/GA_c (吲哚-3-乙酸含量与赤霉素含量的比值)最高,TB1 最低。TA 处理 IAA_c/GA_c 呈下降趋势,TB 处理、TC 处理上升。其中 TA 处理 IAA_c/GA_c 变化趋势显著低于其他 2 个处理,TC 处理上升幅度较大,为 67.40%。CKA、CKB IAA_c/GA_c 呈下降趋势,CKC 上升,但三者之间变化趋势差异不显著。

CKA1 的 ABA_c/GA_c (脱落酸含量与赤霉素含量的比值)最低,TC4 处理最高。TA 处理呈下降趋势,TB 和 TC 处理则迅速上升,变化幅度显著高于 TA 处理,其中 TC 处理上升幅度较大,为 112.10%。对照呈上升趋势,但变化趋势之间差异不显著。整体上,TA

处理降低了 ABA_c/GA_c ,TB 和 TC 处理与对照则提高了 ABA_c/GA_c ,其中 TB、TC 处理后 ABA_c/GA_c 变化趋势显著高于 TA 处理。

表 4 不同取芽时期 5 类激素含量

Table 4 The content of five types of hormones at different budding stages

取芽时期	处理	独脚金内酯含量 (ng/g)	赤霉素含量 (ng/g)	生长素含量 (ng/g)	细胞分裂素含量 (ng/g)	脱落酸含量 (ng/g)
5 d	TA1	9.04±1.66b	6.27±1.10bc	2 393.58±263.26b	27.88±1.38c	1 150.40±124.32ab
	TB1	8.17±1.44b	7.89±0.41ab	1 261.25±15.45d	34.72±2.23ab	1 018.09±48.18b
	TC1	4.13±0.42c	5.97±0.66c	1 589.15±246.98cd	28.67±2.92bc	1 564.36±315.77a
	CKA1	12.77±0.63a	8.70±0.48a	3 387.96±136.85a	26.83±2.99c	1 062.09±208.74b
	CKB1	5.97±0.61c	5.93±1.16c	1 767.04±147.66c	37.03±5.97a	1 375.15±141.70ab
	CKC1	4.86±0.69c	7.85±1.27ab	1 480.33±141.76cd	25.10±0.38c	1 227.47±251.83ab
10 d	TA2	5.95±2.19ab	5.21±0.79bc	2 647.21±116.67a	26.67±4.39b	1 074.18±155.19b
	TB2	5.49±0.49ab	6.41±1.31abc	1 081.25±176.35b	34.47±1.93a	1 491.28±10.22b
	TC2	4.34±0.12b	8.55±1.60a	2 500.43±301.16a	26.36±0.95b	1 110.01±75.79b
	CKA2	7.22±1.47a	7.02±0.67ab	3 016.66±731.67a	32.20±2.34a	1 162.22±111.24b
	CKB2	5.31±1.61ab	3.78±0.49c	1 180.51±46.28b	33.79±4.64a	1 100.04±123.78b
	CKC2	3.88±0.51b	9.15±2.53a	3 052.21±246.12a	25.73±1.66b	1 915.00±492.58a
15 d	TA3	6.10±0.97ab	6.99±0.44ab	1 843.30±5.66a	30.92±3.59ab	1 068.39±210.83b
	TB3	3.57±0.35c	3.51±0.16d	1 487.11±182.79a	26.97±2.26b	1 193.06±194.56b
	TC3	6.65±1.06a	5.82±0.26c	1 453.42±176.94a	28.00±1.06b	1 746.98±122.85a
	CKA3	4.63±0.59bc	6.20±0.45bc	1 577.76±12.16a	33.38±1.68ab	1 034.37±173.43b
	CKB3	4.23±0.48c	6.05±0.15c	1 769.43±154.59a	27.10±3.69b	1 225.64±267.05b
	CKC3	6.27±1.22a	7.55±1.04a	1 474.68±296.01a	35.48±7.25a	1 319.20±357.27ab
20 d	TA4	5.03±1.01b	5.69±0.75bc	1 578.37±95.29b	32.61±1.75bc	1 037.48±244.86c
	TB4	5.44±0.90b	5.93±0.26bc	1 521.34±122.07b	29.83±1.54c	1 594.64±195.75b
	TC4	8.47±0.49a	4.86±1.14c	1 825.89±109.13a	36.69±5.20ab	2 511.19±487.32a
	CKA4	5.27±1.11b	7.49±0.02b	1 427.86±126.84b	32.25±4.70bc	1 184.85±79.00bc
	CKB4	5.06±2.17b	6.80±0.95bc	1 405.82±21.33b	28.44±2.46c	1 288.61±64.92bc
	CKC4	8.44±1.09a	9.86±1.81a	1 916.99±171.99a	41.05±0.85a	2 285.72±190.56a

各处理见表 1。同一列数据后不同小写字母表示同一种激素同一取芽时期不同处理间差异显著 ($P<0.05$)。

表 5 不同取芽时期 5 类激素含量变化

Table 5 Changes in the content of five types of hormones at different budding stages

处理	激素含量变化趋势 (%)				
	独脚金内酯	赤霉素	生长素	细胞分裂素	脱落酸
TA	-42.21±0.19b	-9.66±0.18ab	-33.89±0.02c	17.12±0.07bc	-5.26±0.17b
TB	-31.04±0.22b	-24.63±0.07b	20.70±0.11ab	-13.83±0.07cd	57.42±0.26ab
TC	106.53±0.25a	-19.19±0.11b	6.82±0.15b	29.34±0.27ab	64.60±0.73ab
CKA	-58.48±0.1b	-12.77±0.06ab	-55.84±0.04d	22.56±0.33bc	9.36±0.21b
CKB	-11.99±0.48b	7.45±0.20ab	-20.41±0.08c	-22.33±0.10d	-5.96±0.05b
CKC	73.81±0.03a	29.29±0.44a	36.54±0.06a	63.62±0.06a	111.72±0.32a

变化趋势[(取芽末期原始激素含量-取芽初期原始激素含量)/取芽初期原始激素含量×100%]为正数表示上升,负数表示下降;同一列数据后不同小写字母表示同一种激素不同处理间差异显著 ($P<0.05$) ; TA、TB、TC、CKA、CKB、CKC 见表 1。

对不同时期去除尾梢后的基部芽激素含量进行检测,共检测出 5 类 30 种激素,其中独脚金内酯类 1 种,赤霉素类 2 种,生长素类 13 种,细胞分裂素类 12 种,脱落酸类 2 种(图 2~图 6)。独脚金内酯仅

检测到 5DS(5-脱氧独脚金醇)(图 2),CKA1 独脚金内酯含量最高,显著高于相同取芽时期其他处理;TB3 最低。各处理中共检测到 GA53(赤霉素 53)和 GA19(赤霉素 19)2 种赤霉素(图 3),其中 GA19 是主要激素类型,其含量在各时期占比均最高。此外,在 TC4 中仅测到 GA19,未检测到 GA53。虽然各处理中检测到 13 种生长素(图 4),但 IBA(吲哚-3-丁酸)含量仅在 CKA1 和 TA1 中被检测到,含量值为 68.62~103.35 ng/g;IAA-Phe-Me(吲哚乙酸-苯丙氨酸甲酯)除在 CKA1、CKA2、CKA3、CKA4、CKB1、CKB2、CKB3、CKC2、CKC3、TA1、TA2、TA3、TA4、TC4 未检测到外,其余处理均检测到;IA(吲哚-3-丙烯酸)则在 CKA1、CKA2、CKA3、TA1、TA2、TA3 中未检测到。相较于其他几类生长素,TRP(*L*-色氨酸)含量最高(图 4,图中 TRP 含量缩小 1/100 倍展示)。除 TRP 外,IAA-Ala[*N*-(3-吲哚乙酰基)-*L*-丙氨酸]和 TRA(色胺)含量次之。各处理中共检测出 12 种细胞分裂素(图 5),含量占据前三的分别为 tZOG(反式-玉米素-9-*B*-葡萄糖苷)、tZR(玉米素核苷)和 2MeScZR(2-甲硫基顺式玉米素核苷)。共检测到 aba(脱落酸)和 ABA-GE(脱落酸葡萄糖酯)2 种脱落酸(图 6),其中 ABA-GE 在各个时期占比均最大,TC4 处理的 ABA-GE 含量最大。

2.4 尾梢去除处理后基部芽激素含量间的相关性分析

对不同取芽时期对照与处理的板栗基部芽中 5 类激素含量进行相关性分析,结果(表 8)表明,对照中赤霉素含量和脱落酸含量表现出较强的相关性($r=0.646$),呈显著正相关。对 29 种激素进行相关性分析,结果(图 7)发现,进行尾梢处理后各激素含量间相关性主要集中在细胞分裂素含量和生长素含量之间;其中 IA 含量与 IAA-Ala、ICA(吲哚-3-甲酸)、TRA、cZROG(顺式-玉米核苷-*O*-糖苷)、ABA-GE、DHZ7G(双氢玉米素-7-糖苷)、ICAla(吲哚-3-甲醛)、tZOG(反式-玉米素-9-*B*-葡萄糖苷)的含量之间极显著正相关。IPR(异戊烯腺嘌呤核苷)含量、tZR(玉米素核苷)含量均与 TRA 含量、ILA 含量、cZROG 含量呈极显著负相关;对照间相关性主要集中在生长素、细胞分裂素和脱落酸之间。IA 含量与 ABA-GE、IAA-Ala、ICA、tZOG、cZROG、DHZ7G 的含量之间呈极显著正相关;IA 含量和 IPR 含量、aba 含量呈极显著负相关;aba 含量和 tZOG 含量、cZROG 含量呈显著负相关。

表 6 不同取芽时期激素含量比值

Table 6 Ratio of hormone content in different bud picking periods

取芽时期	处理	IAA _c /ABA _c	IAA _c /GA _c	ABA _c /GA _c
5 d	TA1	2.08±0b	425.00±47.00a	204.26±22.20ab
	TB1	1.24±0.07c	164.36±3.14b	129.46±12.03b
	C1	1.03±0.17c	270.79±65.63b	264.94±67.14a
	CKA1	3.27±0.77a	393.85±13.23a	124.55±33.44b
	CKB1	1.37±0.09c	261.88±72.59b	192.30±61.34ab
	CKC1	1.25±0.30c	181.79±37.47b	160.64±17.19b
10 d	TA2	2.51±0.46a	518.23±98.86a	210.98±51.45ab
	TB2	0.73±0.12c	193.98±67.69c	238.82±45.95ab
	TC2	2.22±0.23ab	304.15±93.55bc	136.81±45.37b
	CKA2	2.61±0.64a	425.53±63.93ab	166.28±21.30b
	CKB2	1.10±0.12c	275.90±85.64bc	295.39±71.08a
	CKC2	1.44±0.56bc	307.95±55.17bc	252.45±89.93ab
15 d	TA3	1.76±0.35a	282.35±26.58b	155.14±18.96c
	TB3	1.25±0.08ab	447.16±69.79a	330.08±75.99a
	TC3	0.79±0.06b	250.97±40.04bc	299.61±39.44ab
	CKA3	1.52±0.33a	245.84±14.04bc	167.62±31.96c
	CKB3	1.41±0.33ab	293.07±32.86b	199.75±40.07bc
	CKC3	1.15±0.32ab	174.02±12.88c	156.42±32.60c
20 d	TA4	1.56±0.25a	263.92±26.93b	191.40±29.32c
	TB4	0.97±0.20bcd	257.33±28.12b	269.47±36.71b
	TC4	0.74±0.10d	433.65±22.12a	589.72±37.33a
	CKA4	1.21±0.18b	199.31±11.23c	152.04±0.59c
	CKB4	1.09±0.04bc	209.11±26.13c	191.01±17.12c
	CKC4	0.83±0.02cd	196.04±18.58c	187.10±42.51c

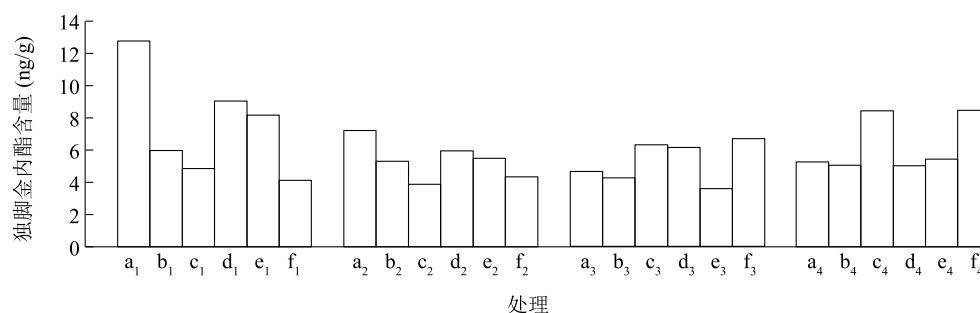
各处理见表 1。同一列数据后不同小写字母表示同一种激素同一取芽时期不同处理间差异显著($P<0.05$);IAA_c/ABA_c:吲哚-3-乙酸含量与脱落酸含量的比值;IAA_c/GA_c:吲哚-3-乙酸含量与赤霉素含量的比值;ABA_c/GA_c:脱落酸含量与赤霉素含量的比值。

表 7 不同取芽时期激素含量比值变化趋势

Table 7 The change trend of hormone content ratio in different bud picking periods

处理	激素含量比值变化趋势(%)		
	IAA _c /ABA _c	IAA _c /GA _c	ABA _c /GA _c
TA	-28.95±0.14ab	-33.89±0.10b	-6.53±0.04b
TB	-21.18±0.20a	52.85±0.25a	111.11±0.49a
TC	-30.25±0.22ab	67.40±0.46a	112.10±0.67a
CKA	-58.46±0.12b	-49.41±0.01b	26.57±0.34ab
CKB	-20.25±0.06a	-17.52±0.14b	4.62±0.25b
CKC	-41.63±0.02ab	11.26±0.33ab	4.32±0.59b

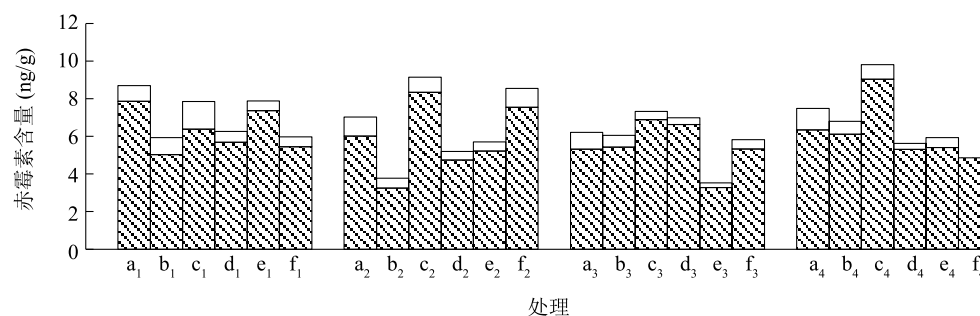
变化趋势[(取芽末期原始激素含量比值-取芽初期原始激素含量比值)/取芽初期原始激素含量比值×100%]为正数表示上升,负数表示下降;同一列数据后不同小写字母表示同一种激素同一取芽时期不同处理间差异显著($P<0.05$);IAA_c/ABA_c:吲哚-3-乙酸含量与脱落酸含量的比值;IAA_c/GA_c:吲哚-3-乙酸含量与赤霉素含量的比值;ABA_c/GA_c:脱落酸含量与赤霉素含量的比值。TA、TB、TC、CKA、CKB、CKC 见表 1。



a₁:CKA1;b₁:CKB1;c₁:CKC1;d₁:TA1;e₁:TB1;f₁:TC1;a₂:CKA2;b₂:CKB2;c₂:CKC2;d₂:TA2;e₂:TB2;f₂:TC2;a₃:CKA3;b₃:CKB3;c₃:CKC3;d₃:TA3;e₃:TB3;f₃:TC3;a₄:CKA4;b₄:CKB4;c₄:CKC4;d₄:TA4;e₄:TB4;f₄:TC4。TA、TB、TC、CKA、CKB、CKC 见表 1。

图 2 独脚金内酯(5-脱氧独脚金醇)含量的变化

Fig.2 Changes in the content of strigolactones (5-deoxystrigol)

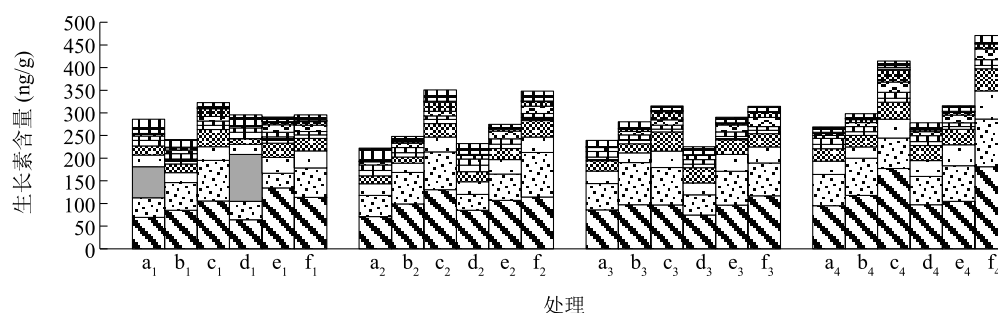


▨ 赤霉素19; □ 赤霉素53

a₁:CKA1;b₁:CKB1;c₁:CKC1;d₁:TA1;e₁:TB1;f₁:TC1;a₂:CKA2;b₂:CKB2;c₂:CKC2;d₂:TA2;e₂:TB2;f₂:TC2;a₃:CKA3;b₃:CKB3;c₃:CKC3;d₃:TA3;e₃:TB3;f₃:TC3;a₄:CKA4;b₄:CKB4;c₄:CKC4;d₄:TA4;e₄:TB4;f₄:TC4。TA、TB、TC、CKA、CKB、CKC 见表 1。

图 3 2 种赤霉素的含量变化

Fig.3 Changes in the contents of two gibberellins

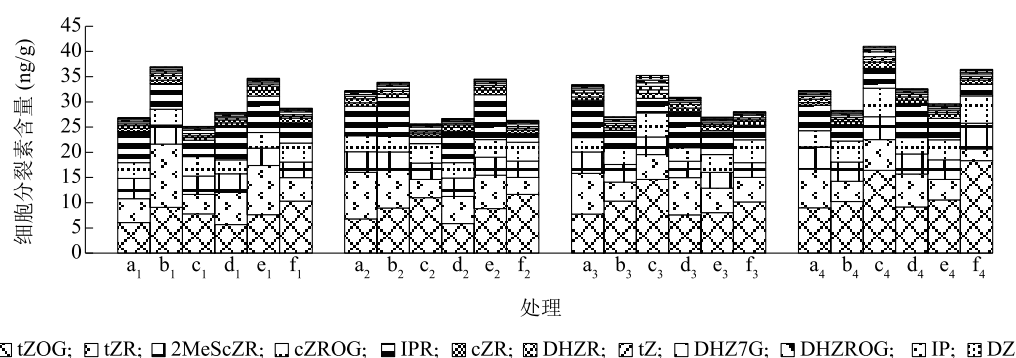


▨ TRP(1/100); ▨ IAA-Phe-Me; ▨ IAN; ▨ MEIAA; ▨ IA; ▨ ICA; ▨ IAA; ▨ IAA-Asp; ▨ ILA; ▨ ICAld; ▨ IBA; ▨ TRA; ▨ IAA-Ala

a₁:CKA1;b₁:CKB1;c₁:CKC1;d₁:TA1;e₁:TB1;f₁:TC1;a₂:CKA2;b₂:CKB2;c₂:CKC2;d₂:TA2;e₂:TB2;f₂:TC2;a₃:CKA3;b₃:CKB3;c₃:CKC3;d₃:TA3;e₃:TB3;f₃:TC3;a₄:CKA4;b₄:CKB4;c₄:CKC4;d₄:TA4;e₄:TB4;f₄:TC4。TA、TB、TC、CKA、CKB、CKC 见表 1。TRP: L-色氨酸; IAA-Ala: N-(3-吲哚乙酰基)-L-丙氨酸; TRA: 色胺; IBA: 吲哚-3-丁酸; ICAld: 吲哚-3-甲醛; ILA: 吲哚-3-乳酸; IAA-Asp: 吲哚乙酸-天冬氨酸; IAA: 吲哚-3-乙酸; ICA: 吲哚-3-甲酸; IA: 吲哚-3-丙烯酸; MEIAA: 吲哚-3-乙酸甲酯; IAN: 吲哚-3-乙腈; IAA-Phe-Me: 吲哚乙酸-苯丙氨酸甲酯。由于 TRP(L-色氨酸)含量数值偏大,所以在图中使用原始数值的 10⁻²进行数据分析。

图 4 13 种生长素的含量变化

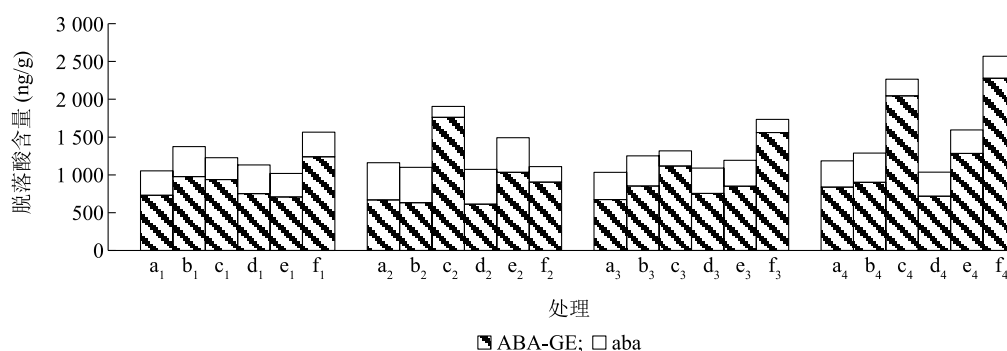
Fig.4 Changes in the contents of 13 auxins



a₁:CKA1;b₁:CKB1;c₁:CKC1;d₁:TA1;e₁:TB1;f₁:TC1;a₂:CKA2;b₂:CKB2;c₂:CKC2;d₂:TA2;e₂:TB2;f₂:TC2;a₃:CKA3;b₃:CKB3;c₃:CKC3;d₃:TA3;e₃:TB3;f₃:TC3;a₄:CKA4;b₄:CKB4;c₄:CKC4;d₄:TA4;e₄:TB4;f₄:TC4。TA、TB、TC、CKA、CKB、CKC 见表 1。tZOG:反式-玉米素-9-*B*-葡萄糖苷;tZR:玉米素核苷;2MeScZR:2-甲基顺式玉米素核苷;cZROG:顺式-玉米核苷-*O*-糖苷;IPR:异戊烯腺嘌呤核苷;cZR:顺式-玉米素-*D*-核苷;DHZR:双氢玉米素核苷;tZ:反式玉米素;DHZ7G:双氢玉米素-7-糖苷;DHZROG:双氢玉米核苷-*O*-糖苷;IP:N6-异戊烯腺嘌呤;DZ:二氢玉米素。

图 5 12 种细胞分裂素的含量变化

Fig.5 Changes in the contents of 12 cytokinins



a₁:CKA1;b₁:CKB1;c₁:CKC1;d₁:TA1;e₁:TB1;f₁:TC1;a₂:CKA2;b₂:CKB2;c₂:CKC2;d₂:TA2;e₂:TB2;f₂:TC2;a₃:CKA3;b₃:CKB3;c₃:CKC3;d₃:TA3;e₃:TB3;f₃:TC3;a₄:CKA4;b₄:CKB4;c₄:CKC4;d₄:TA4;e₄:TB4;f₄:TC4。TA、TB、TC、CKA、CKB、CKC 见表 1。ABA-GE:脱落酸葡萄糖酯,aba:脱落酸。

图 6 2 种脱落酸含量的变化

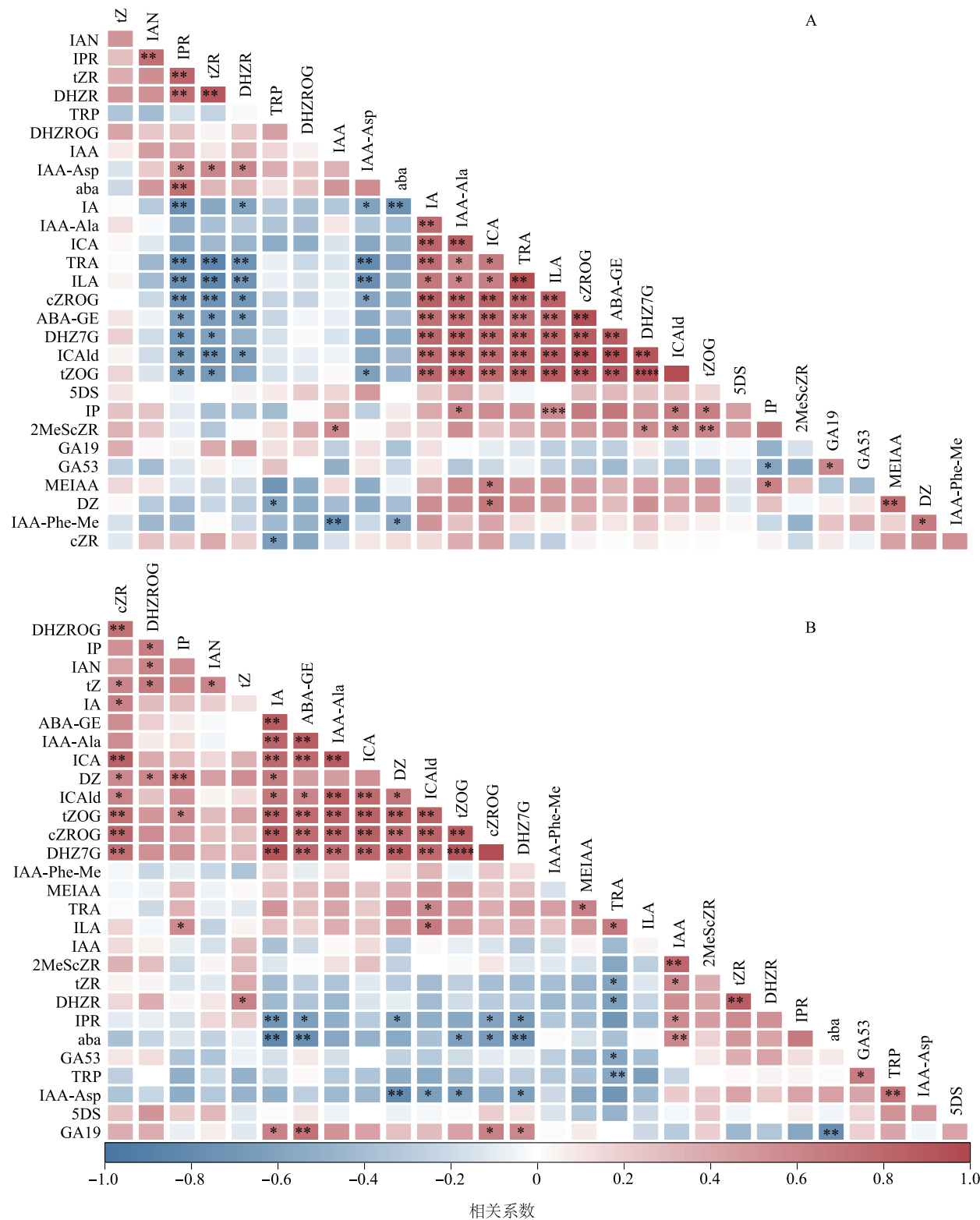
Fig.6 Changes in the contents of two abscisic acids

表 8 不同取芽时期对照与处理基部芽中激素含量相关性分析

Table 8 Correlation analysis of hormone content between control and treatment at different bud picking stages

项目	去除尾梢(处理)					未去除尾梢(对照)				
	独脚金内酯含量	赤霉素含量	生长素含量	细胞分裂素含量	脱落酸含量	独脚金内酯含量	赤霉素含量	生长素含量	细胞分裂素含量	脱落酸含量
独脚金内酯含量	1.000					1.000				
赤霉素含量	0.173	1.000				0.399	1.000			
生长素含量	0.287	0.438	1.000			0.557	0.520	1.000		
细胞分裂素含量	0.442	0.014	-0.249	1.000		0.141	-0.067	-0.314	1.000	
脱落酸含量	0.265	-0.365	-0.237	0.425	1.000	0.004	0.646 *	0.161	0.349	1.000

* 表示在 0.05 水平显著相关。



A:29 种激素相关性热图(处理组);B:29 种激素相关性热图(对照);* 表示在 0.05 水平显著相关;** 表示在 0.01 水平显著相关。IAN、IPR、tZR、DHZR、TRP、DHZROG、IAA、IAA-Asp、aba、IA、IAA-Ala、ICA、TRA、ILA、cZROG、ABA-GE、DHZ7G、ICAlld、tZOG、5DS、IP、2MeScZR、GA19、GA53、DZ、IAA-Phe-Me、cZR、tZ、MEIAA 见表 2。

图 7 不同取芽时期对照与处理基部芽中激素含量相关性分析

Fig.7 Correlation analysis of hormone content between control and treatment at different bud picking stages

3 讨论

植物激素是指对植物的生长发育产生显著调节作用的微量有机物质。分生组织的形成是腋芽发育的开始,分生组织分化形成侧芽原基,侧芽原基进一步分化形成侧芽进而发育成侧枝,分枝是决定产量的关键因素之一^[21]。研究发现植物腋芽发育和最终分枝的形成受多种内外因素共同调控,其中植物激素在调控植物分枝发育和花芽分化过程中起关键作用^[22-23]。

板栗尾梢去除是在最顶端距离雌花1~2 cm处剪去尾梢,因此只有在雌花萌发后,才能确定尾梢部位。根据前人的研究结果^[24-27],在河北秦皇岛地区,5月30日为板栗的子房形成期,6月4日为雌花盛开期,6月9日为雄蕊原基形成期,6月14日~6月19日为雌梢分化始期,6月24日~7月4日为雄花序原基出现期,7月9日~7月19日为雄花序原基分化盛期,7月24日为冬前雌梢分化期。从5月到7月是芽分化的重要时期,激素变动剧烈,本研究选择5月25日、6月14日、7月4日这3个时期去除尾梢,有利于检测去除时期与基部芽萌发间的特殊联系。

SL作为近年来推出的新型植物激素,对植物侧芽萌发起负向调控作用。范吴蔚等^[28]研究发现SL抑制了烟草腋芽的生长。同时在水稻、拟南芥和豌豆中也确定其具有抑制植物分枝和腋芽生长的作用^[29]。本研究发现TA处理SL含量下降趋势较大。处理与对照相比SL含量变化趋势差异不显著,说明去除尾梢处理对SL含量变化影响不大。

GA作为调节植物生长发育的关键激素^[30-31],许多研究结果表明其对腋芽萌发生长起着负向调控作用^[32]。Luisi等^[33]在对豌豆顶端优势的研究中发现,赤霉素对侧芽生长起到了抑制作用。本研究中,对板栗去除尾梢后基部芽中GA含量呈降低趋势,其中TB处理GA含量下降幅度较大。结合去除尾梢均能促进基部芽萌发侧枝的结果,推测低水平GA有利于腋芽的萌发。

Auxin作为最早被发现的植物激素^[34-38],作用具体表现为引起顶端优势,抑制侧芽生长。许多研究结果表明低水平的IAA有助于促进腋芽萌发^[39]。在本研究中,TA处理基部芽中生长素含量降低,而TB处理和TC处理则提高了其含量。TA处理生长素含量变化趋势显著低于TB处理、TC处理,结合处理与对照生长素含量变化以及萌发一年生枝情况可发现,合理区间中低水平的IAA含量可能会促进基部芽萌发结果枝。

许多研究发现,ABA对植物的腋芽和侧枝生长

的发育起着重要的负调控作用,高含量的ABA会抑制侧芽萌发、阻碍分枝生长^[40],这在对玉米^[41]、拟南芥^[15]等物种的研究中得到了验证。本研究发现,TB处理、TC处理提高了ABA的含量,TA处理降低了ABA的含量。结合TA处理提高了萌发结果枝占比的结果,表明低水平的ABA有利于结果枝的萌发。

内源激素的平衡对植物侧枝的生长发育也起着关键作用。不同激素间的相互协作对植物生长有促进或拮抗作用。Geuns等^[42]对烟草进行打顶试验后发现,腋芽中的ABA含量下降,可能是IAA与ABA相互作用调控侧芽发育。Cline等^[43]评估脱落酸与生长素对顶端优势的相互作用时发现,ABA受生长素的诱导从而调控侧芽生长。本研究发现,处理与对照 IAA_c/ABA_c 变化趋势相似,差异不显著,说明 IAA_c/ABA_c 值可能在去除尾梢后对板栗腋芽萌发的作用不明显。

前人的研究结果表明,平衡ABA含量和GA含量的比值可调控种子的休眠或萌发。较高的 GA_3 含量与ABA含量的比值可解除茶树的休眠,促进茶树提早萌发^[44];在对食用玫瑰滇红进行去顶试验后发现腋芽的长度和GA含量与ABA含量的比值正相关,说明较高的GA含量与ABA含量的比值有利于玫瑰的腋芽萌发^[45]。本研究发现,TA处理降低了 ABA_c/GA_c ,TB处理、TC处理与对照则提高了 ABA_c/GA_c ,其中TB处理、TC处理后 ABA_c/GA_c 变化趋势显著高于TA处理和CKB、CKC。结合TB处理、TC处理未萌发结果枝,推测高水平 ABA_c/GA_c 会抑制腋芽萌发结果枝。

本研究的目的是通过对板栗进行尾梢去除,打破芽体休眠,为掌握基部芽萌发的条件提供一定的参考和借鉴。本研究结果表明,去除尾梢后均促进了基部芽萌发一年生枝条总数。尾梢去除可降低结果枝基部芽中GA含量,低水平的GA有利于促进腋芽的生长。TA处理提高了基部芽平均萌发一年生结果枝占比,低水平的ABA有利于促进结果枝的萌发。TB处理、TC处理未萌发结果枝,高水平 ABA_c/GA_c 会抑制腋芽萌发结果枝。合理区间内低水平的IAA有利于腋芽萌发结果枝。综合考虑,对板栗进行尾梢去除后会促进基部芽的萌发,TA处理会促使基部芽萌发结果枝。

参考文献:

- [1] 李勇革. 我国板栗主栽品种及丰产栽培技术[J]. 四川果树, 1997(4): 34-35.
- [2] 徐志祥, 高绘菊. 板栗营养价值及其养生保健功能[J]. 食品研究与开发, 2004(5): 118-119.
- [3] 王金叶. 板栗丰产园修剪技术[J]. 农民致富之友, 2015(2): 134.
- [4] 韩元顺, 许林云, 周杰. 中国板栗产业与市场发展现状及趋

- 势[J]. 中国果树, 2021(4): 83-88.
- [5] 吴大瑜, 江锡兵, 龚榜初, 等. 浙江省板栗产业发展现状及建议[J]. 中国果树, 2019(1): 103-106, 109.
- [6] 张树航, 王广鹏, 李颖, 等. 板栗轮替更新整形修剪技术中打“轮替楔”的三个关键点[J]. 河北果树, 2018(5): 55.
- [7] 高春国. 板栗轮替更新修剪技术[J]. 北方果树, 2022(2): 41-42.
- [8] 李慧峰, 王海波, 李林光, 等. 苹果树摘心效应[J]. 落叶果树, 2011, 43(2): 11-12.
- [9] 孔繁星. 摘心打顶技术在密植幼龄茶园中的示范应用效果[J]. 南方农业, 2022, 16(17): 110-112, 116.
- [10] 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.
- [11] 查三省. 板栗雌花序分化内源激素及分子调控机理研究[D]. 武汉: 武汉轻工大学, 2019.
- [12] MÜLLER D, LEYSER O. Auxin, cytokinin and the control of shoot branching[J]. Annals of Botany, 2011, 107(7): 1203-1212.
- [13] WANG Q, KOHLEN W, ROSSMANN S, et al. Auxin depletion from the leaf axil conditions competence for axillary meristem formation in *Arabidopsis* and tomato[J]. Plant Cell, 2014, 26(5): 2068-2079.
- [14] NI J, GAO C, CHEN M S, et al. Gibberellin promotes shoot branching in the perennial woody plant *Jatropha curcas*[J]. Plant and Cell Physiology, 2015, 56(8): 1655-1666.
- [15] YAO C, FINLAYSON S A. Abscissic acid is a general negative regulator of *Arabidopsis* axillary bud growth[J]. Plant Physiology, 2015, 169(1): 611-626.
- [16] GOMEZ-ROLDAN V, FERMA S, BREWER P B, et al. Strigolactone inhibition of shoot branching[J]. Nature, 2008, 455(7210): 189-194.
- [17] TANTIKANJANA T, YONG J W, LETHAM D S, et al. Control of axillary bud initiation and shoot architecture in *Arabidopsis* through the supershoot gene[J]. Genes Dev, 2001, 15(12): 1577-1588.
- [18] 程华, 李琳玲, 袁红慧, 等. 内源激素含量变化与板栗花芽分化关系研究[J]. 北方园艺, 2013(22): 5-9.
- [19] 李从玉, 陈在新. 板栗雄花芽临界分化期内源激素含量变化[J]. 安徽农业科学, 2012, 40(2): 680-681, 684.
- [20] 郭成圆, 魏安智, 吕平会, 等. 板栗雌花分化期内源激素的动态变化特征[J]. 西北植物学报, 2010, 30(10): 2061-2066.
- [21] JANSSEN J B, DRUMMOND S R, SNOWDEN C K. Regulation of axillary shoot development[J]. Current Opinion in Plant Biology, 2014, 17: 28-35.
- [22] 蒋彭炎, 洪晓富, 冯来定, 等. 从水稻个体间同化物的分配动态论分蘖利用[J]. 浙江农业学报, 1994, 6(4): 209-213.
- [23] 苏强, 陈闯, 曹飞, 等. 板栗花芽分化生理及分子机理研究进展[J]. 河北果树, 2023(2): 1-3, 12.
- [24] 欧阳芬. 锥栗花芽分化特性研究[D]. 长沙: 中南林业科技大学, 2017.
- [25] 白志英, 路丙社, 张林平, 等. 板栗雄花分化研究[J]. 经济林研究, 2000(3): 11-12, 44.
- [26] 苏强. 三个不同类型板栗雌花芽分化的观察及生理基础[D]. 秦皇岛: 河北科技师范学院, 2023.
- [27] 王璐. 板栗混合花序分化生理特征及其转录组分析[D]. 长沙: 中南林业科技大学, 2023.
- [28] 范吴蔚, 潘志演, 王原秀, 等. 独脚金内酯对烟草腋芽生长以及抗氧化酶活性和糖含量的影响[J]. 植物生理学报, 2021, 57(4): 910-918.
- [29] 王冈霞, 彭鹏, 龙海馨, 等. 独脚金内酯途径相关基因的研究进展[J]. 分子植物育种, 2014, 12(3): 603-609.
- [30] 曾芳, 高娅, 潘鑫, 等. 调控穗发芽的植物内源激素研究进展[J]. 江苏农业学报, 2023, 39(3): 848-858.
- [31] 范晨伟, 田丽波, 商桑, 等. 黄瓜果实内源激素与果实空腔的关系[J]. 南方农业学报, 2022, 53(11): 3174-3183.
- [32] ANTONIO S, STEFANO B, MAX B, et al. *DELLA* genes restrict inflorescence meristem function independently of plant height[J]. Nat Plants, 2017, 3(9): 749-754.
- [33] LUISI A, LORENZI R, SORCE C. Strigolactone may interact with gibberellin to control apical dominance in pea (*Pisum sativum*) [J]. Plant Growth Regulation, 2011, 65(2): 415-419.
- [34] 杨成龙, 方少忠, 黄永旺, 等. 外源生长素影响百合地下茎生鳞茎发生的转录组分析[J]. 南方农业学报, 2023, 54(11): 3156-3164.
- [35] 黄双杰, 曹梦珍, 陈凌芝, 等. 氮素胁迫条件下茶树根系发育及生长素的响应[J]. 江苏农业学报, 2023, 39(3): 814-821.
- [36] 廖焕琴, 杨会肖, 徐放, 等. 尾叶桉不同无性系组培生根相关基因的表达分析[J]. 南京林业大学学报(自然科学版), 2023, 47(4): 114-122, 265-276.
- [37] 何宏涛, 王玉虎, 周洪友, 等. 番茄根际产生生长素菌株分离及其对番茄和马铃薯幼苗的促生作用[J]. 江苏农业科学, 2022, 50(19): 219-225.
- [38] 张焕玲. 金叶复叶槭水培嫩枝组织培养体系研究[J]. 南京林业大学学报(自然科学版), 2022, 46(5): 89-94.
- [39] LEYSER O. The fall and rise of apical dominance[J]. Current Opinion in Genetics & Development, 2005, 15(4): 468-471.
- [40] 王原秀, 唐博希, 田慧源, 等. 脱落酸对植物芽休眠和侧枝生长的调控[J/OL]. 分子植物育种, 2023; 1-13. <https://kns.cnki.net/kcms2/detail/46.1068.S.20230706.1944.014.html>.
- [41] DONG Z B, XIAO Y G, RAJANIKANTH G, et al. The regulatory landscape of a core maize domestication module controlling bud dormancy and growth repression[J]. Nature Communications, 2019, 10(1): 3810.
- [42] GEUNS J M C, SMETS R, STRUYF T, et al. Apical dominance in Pssu-ipt-transformed tobacco[J]. Phytochemistry, 2001, 58(6): 911-921.
- [43] CLINE M G, OH C. A reappraisal of the role of abscisic acid and its interaction with auxin in apical dominance[J]. Ann Bot, 2006, 98(4): 891-897.
- [44] 禹利君, 史云峰, 肖海云, 等. 不同物候型茶树内源 GA₃ 和 ABA 的变化及其对腋芽萌发调控的影响[J]. 作物学报, 2008, 34(2): 277-283.
- [45] 朱思雅, 李雪娇, 赵雁, 等. 去顶诱导的食用玫瑰“滇红”腋芽萌发及内源激素含量变化[J/OL]. 分子植物育种, 2022; 1-12. <https://kns.cnki.net/kcms/detail/46.1068.S.20220804.1416.006.html>.

(责任编辑: 陈海霞)