

DOI: 10.11931/guihaia.gxzw201508018

陈庭巧, 赵杨, 秦雪, 等. 外源激素对马尾松花芽分化及内源物质的影响 [J]. 广西植物, 2016, 36(11):1295–1302

CHEN TQ, ZHAO Y, QIN X, et al. Effects of exogenous hormones on flower bud differentiation and endogenous substances of *Pinus massoniana* [J]. Guihaia, 2016, 36(11):1295–1302

外源激素对马尾松花芽分化及内源物质的影响

陈庭巧, 赵 杨*, 秦 雪, 朱亚艳, 王秀荣

(贵州大学 林学院, 贵阳 550025)

摘 要: 为探讨马尾松球花形成与植物激素水平的关系, 该研究对贵州省都匀无性系种子园 11 年生马尾松进行不同浓度的 IAA、IBA、GA₃、BAP 等植物激素处理, 采用考马斯亮蓝 G-250 染色法、蒽酮法分别对不同浓度不同激素处理后的枝条上针叶中的可溶性蛋白质和可溶性糖含量变化进行测定, 并在第二年开花时对试验枝条的开花情况进行了调查。结果表明: 在 8–11 月份, 进行 500 mg · L⁻¹ 的 BAP 处理有利于马尾松雌球花和雄球花的形成, 100 mg · L⁻¹ 的 GA₃ 处理有利于马尾松雌球花的形成; 而 GA₃ 250 mg · L⁻¹ 和 GA₃ 500 mg · L⁻¹ 处理有利于马尾松雄球花的形成, IAA 250 mg · L⁻¹ 对马尾松雌雄球花同枝的数量有提高作用。在 10–11 月份, 对马尾松进行 500 mg · L⁻¹ 的 BAP、IAA、GA₃ 处理后, 马尾松针叶内蛋白质含量变化有显著影响; 在 10 月份时, 进行 BAP 100 mg · L⁻¹ 处理后, 其可溶性糖含量及可溶性蛋白含量均可达到极显著水平。而在 8 月份与 10 月份时, 分别进行 IBA 100 mg · L⁻¹ 与 IBA 250 mg · L⁻¹ 处理后, 其可溶性蛋白含量与其对照差异处于极显著水平; 在 11 月份时, 进行 GA₃ 100 mg · L⁻¹ 处理后, 其可溶性蛋白含量与其对照差异处于极显著水平; 而在 11 月份时, 进行 IBA 500 mg · L⁻¹ 处理后, 其可溶性蛋白含量与对照差异处于显著水平。

关键词: 马尾松, 外源激素, 雌雄球花分化, 内源物质

中图分类号: Q945.6, S722 文献标识码: A 文章编号: 1000-3142(2016)11-1295-08

Effects of exogenous hormones on flower bud differentiation and endogenous substances of *Pinus massoniana*

CHEN Ting-Qiao, ZHAO Yang*, QIN Xue, ZHU Ya-Yan, WANG Xiu-Rong

(College of Forestry, Guizhou University, Guiyang 550025, China)

Abstract: In order to investigate the relationship between the formation of *Pinus massoniana* cones plant hormone levels, This paper carried out a series of hormone treatments by means of injecting IAA, IBA, GA₃, BAP, etc. to the 11 years old *P. massoniana* in Duyun *P. massoniana* Clonal Seed Orchard, and then the changes of soluble protein and the content of soluble sugar were measured under different concentrations of different hormones using Coomassie Brilliant Blue G-250 staining and anthrone method respectively. And the bloom of the test branches was investigated in the second year. The experimental results were as follows: Firstly, in August to November, the BAP with 500 mg · L⁻¹ was condu-

收稿日期: 2015-12-23 修回日期: 2016-05-03

基金项目: 国家自然科学基金(3146020); 贵州省重大科技专项([2012]6011-2); 贵州大学引进人才科研基金[贵大人基合字(2012)031号]; 贵州大学研究生创新基金(研农 2015001) [Supported by the National Natural Science Foundation of China (3146020); Major Science and Technology Projects in Guizhou Province ([20126011-2); Guizhou University Graduate Innovation Fund (2015001); Introduction of Talent Guizhou University Research Foundation (2012-031)]。

作者简介: 陈庭巧(1991-), 女(布依族), 贵州长顺县人, 硕士研究生, 林木遗传育种学专业, (E-mail)823245508@qq.com。

* **通讯作者:** 赵杨, 博士, 教授, 主要从事林木遗传育种的教学与科研工作, (E-mail)zhy737@126.com。

cive to the formation of male and female cones of *P. massoniana*. Secondly, the GA_3 with $100\text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ was conducive to the formation of female cones of *P. massoniana*. Thirdly, both GA_3 with $250\text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ and GA_3 with $500\text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ were conducive to the formation of male cones of *P. massoniana*. Fourthly, the IAA with $250\text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ was conducive to increase the number of male and female cone with the same branch. Finally, treating the masson by injecting BAP, IAA and GA_3 with $500\text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ respectively in October and November could have a significant impact on the changes of protein content in needles of *P. massoniana*. Finally, In October, using the concentration of BAP $100\text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ of the branches to process their soluble sugar content and soluble protein content could reach a significant level. Respectively in August and October, with a concentration of $100\text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ IBA and concentration of IBA $250\text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ processed soluble protein content and its control was in a very significant difference, In November, using the concentration of $100\text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ GA_3 processed soluble protein content and its control was in a very significant difference. While in November using the concentration of IBA $500\text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$, soluble protein content and the control difference were significant.

Key words: *Pinus massoniana*, exogenous hormones, male and female cones differentiation, endogenous substances

马尾松(*Pinus massoniana*)是我国特有的乡土树种,其分布广用途多,可作为各种板材的工业原料,具有重要的经济价值和生态价值(丁贵杰等, 2006;秦国锋和周志春, 2012),因此对该树种的研究和利用对中国南方的生态林建设及整个中国的林业产业建设均有着重要的影响。开花是植物生殖发育过程中的重要标志(郜爱玲等, 2010),而植物激素与植物花芽分化有着密切的关系(Kong et al, 2012),对植物的开花结果有着重要的调节控制作用。迄今为止,在植物激素与生殖调控方面有了丰富的研究成果,如不同浓度 GA_3 显著影响麻疯树花枝比例、小花数量以及雌花比例,而注射 GA_3 ($100 \times 10^{-6}\text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$) 对麻疯树雌花数有提高作用(王港等, 2010),外源施用特定的赤霉素,如 GA_{4+7} 混和物,可以诱导油松的花芽分化(王沙生, 1992);赵鹏(2007)的研究表明,通过对油松母树进行喷施 GA_{4+7} 、6-BA、CCC, GA_{4+7} 对雌雄球花量促进作用效果最好,而不同浓度的激素对促进雌雄球花量差异显著,促进雌球花的最适浓度为 $500\text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$,促进雄球花量的浓度则以 $1\ 000\text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 的效果最好。此外,Kong et al(2015)对外源施用 GA_{4+7} 和 TDZ 对黑松花芽分化的影响进行了研究。Fukuda et al(2016)对外源施用赤霉素对矮牵牛开花的影响进行了研究。

在马尾松方面,黄众等(1999)研究发现 GA_3 对马尾松雄球花成花有一定的促进作用,运用环割羊毛脂包埋 ABA 以及单独环割处理的方法均能显著促进马尾松雌球花成花。黄众等(2000)还发现 ABA 对雄球花的形成也有促进作用, GA_1 、 GA_3 混用, GA_4 、 GA_7 混用和 NAA 均可以促进雌/雄球花的

形成。张悦和伊藤辉胜(2000)发现 BAP 和 CCC 对马尾松的开花结实有显著促进作用,并能促进马尾松花期提前,在种子园中使用 BAP 可以使马尾松结实时间提前,且能提高种子产量。生殖调控是针叶树种遗传改良与良种生产过程中的重要环节,目前为止,虽然在生殖调控已经有许多实践经验积累,然而对马尾松雌雄球花调控的具体激素种类以及具体浓度选择的研究仍比较匮乏。该研究通过对马尾松进行不同种类及不同浓度的激素处理,定期测定其可溶性糖及可溶性蛋白的变化,并在第二年开花时对试验枝条的开花情况进行调查,旨在探讨马尾松球花形成与植物激素水平的关系,同时为进一步促进马尾松的开花结实及探讨马尾松的成花调控机理提供参考。

1 材料与方法

1.1 试验地概况

试验样地位于贵州省都匀市马鞍山马尾松国家良种基地种质资源收集区($107^{\circ}61' \text{ N}$, $26^{\circ}24' \text{ E}$),为中亚热带湿润气候,年均温为 15.8°C ,最低气温为 -6.9°C ,年平均降水量为 $1\ 423\text{ mm}$ 。海拔约 $1\ 000\text{ m}$,坡度为 $10^{\circ} \sim 25^{\circ}$,成土母岩为泥质灰岩,土壤为山地黄壤原积型,土层厚为 $40 \sim 60\text{ cm}$,土壤 pH 值为 $5.03 \sim 5.2$,肥力中下。

1.2 材料处理和采样

2013 年 7 月底,在马尾松种子园中选择同一无性系的生长良好、无病虫害、长势一致的马尾松 12 棵,每个处理及选择 100 个枝条,并挂上对应的标牌,以空白作为对照(表 1)。从 8 月 1 日开始处理,

每隔 1 个月处理 1 次,一直处理到 11 月 1 日。采用注射器在枝条顶端注射的方式进行处理。每次处理后 2 周进行采样,采样选择所处理枝条上的针叶,放入冰盒带回实验室后立即放入-80 ℃冰箱中保存。为了确保所采针叶中养分含量的稳定,采样时间通常为上午 9:30-10:30,于 2014 年 3-4 月调查试验枝条的开花情况。

表 1 不同浓度激素处理

激素种类 Hormone type	处理浓度 Treating concentration (mg · L ⁻¹)			对照 CK
	1	2	3	
BAP	100	250	500	空白 Lacunae
GA ₃	100	250	500	
IBA	100	250	500	
IAA	100	250	500	

1.3 营养物质的测定

可溶性蛋白含量和可溶性糖含量的测定分别采用张立军和樊金娟(2007)的考马斯亮蓝 G-250 染色法和蒽酮法。其中,每批样进行 3 次重复测定后,取平均值。

1.4 数据处理与分析

首先采用 Excell 软件整理并算出算术平均值,然后采用 SPSS V 17.0 和 DPS V 7.05 软件对测定数据进行进行图表处理和方差分析。

2 结果与分析

2.1 外源激素处理对马尾松雌、雄球花的影响

马尾松的雌球花通常在当年生枝的顶端着生,雄球花着生于基部,且雌雄不同枝。但外源激素处理后,在当年枝着生的球花中发现顶部是雌性、基部是雄性的枝条,且数量增多。激素处理后枝条的开花情况调查结果见表 2。从表 2 可以看出,经 500 mg · L⁻¹的 BAP 处理后,雌球花总数为对照的 1.75 倍,雄球花总数为对照的 4.3 倍,说明 500 mg · L⁻¹的 BAP 处有利于马尾松雌球花和雄球花的形成;经 100 mg · L⁻¹的 GA₃处理后,雌球花总数为对照的 2.6 倍,说明低浓度的 GA₃有利于马尾松雌球花的形成;

经 250 和 500 mg · L⁻¹(尤其是 500 mg · L⁻¹)的 GA₃处理后雄球花明显增多,说明高浓度的 GA₃处理有利于马尾松雄球花的形成;而经 250 mg · L⁻¹ BAP、GA₃ 250 mg · L⁻¹、IBA 500 mg · L⁻¹和 IAA 250 mg · L⁻¹处理后,处理枝出现了少量雌雄球花同枝的情况,其中 IAA 250 mg · L⁻¹处理枝中出现的较多,说明 IAA 250 mg · L⁻¹对马尾松的雌雄球花同枝的数量有提高作用;而经其他的浓度激素处理后,雌、雄球花的数量与对照组无显著差别。

2.2 外源激素处理对花芽分化过程中营养物质含量的影响

2.2.1 外源激素处理对可溶性糖含量的影响 从图 1 可以看出,与 7 月份未经激素处理的进行比较后发现,经浓度为 500 mg · L⁻¹的 BAP 处理后,处理组和对照组含量基本持平。这说明高浓度的 BAP 处理后对针叶内可溶性蛋白质的含量不一定有影响,但都在 11 月份时达到最大值。而除 IAA 100 mg · L⁻¹外,其他不同激素不同浓度处理后,处理组与对照组可溶性糖的含量也都是在 11 月份时达到最大值。而 9 月和 10 月处理组与对照组的可溶性糖含量却没有明显差异,说明 9 月和 10 月对马尾松进行 BAP、IBA、IAA、GA₃处理对马尾松针叶内可溶性糖含量变化无显著影响。这说明 11 月份时经外源激素处理后的马尾松花芽其分化生长相对于 8 月、9 月和 10 月较旺盛。

2.2.2 外源激素处理对可溶性蛋白含量的影响 蛋白质是细胞分裂、分化和增殖的主要物质基础,是生物生理功能的执行者和生命现象的直接体现者。通过对数据进行分析处理得到图 2。从图 2 可以看出,经不同激素及不同浓度的处理,处理组 IAA 100 mg · L⁻¹、IAA 500 mg · L⁻¹、GA₃ 250 mg · L⁻¹与其对照组可溶性蛋白的含量基本相同,而经 BAP 500 mg · L⁻¹处理后 10 月份可溶性蛋白含量达到最大值;经 IAA 500 mg · L⁻¹、GA₃ 500 mg · L⁻¹处理后 11 月份的可溶性蛋白含量达到最大值。由此说明在 10 月份和 11 月份对马尾松进行 500 mg · L⁻¹的 BA、IAA、GA₃处理对马尾松针叶内蛋白质含量变化有显著影响。

2.3 外源激素处理方差分析

为深入了解外源激素对球花形成过程中营养物质含量的影响,对不同激素不同处理浓度在不同采样时间与对照进行方差分析(表 3,表 4)。从表 3 可以看出,经激素处理后马尾松针叶中的可溶性糖含量,除 BAP 100 mg · L⁻¹与 BAP 250 mg · L⁻¹在 10 月

表 2 激素处理后开花情况调查

Table 2 Flowering investigation after hormone treatments

激素种类 Hormone type	处理浓度 Treating concentration (mg · L ⁻¹)	雌球花枝数 Number of female strobili	雄球花枝数 Number of male strobili	雌雄球花同枝数 Number of female and male strobili	无球花枝数 Number of no strobili
BAP	100	6	60	0	34
	对照 CK	9	85	0	6
	250	29	64	3	4
	对照 CK	28	35	0	37
	500	63	26	0	11
	对照 CK	36	6	0	58
GA ₃	100	89	2	0	9
	对照 CK	34	47	0	19
	250	8	82	2	8
	对照 CK	10	61	0	29
	500	0	98	0	2
	对照 CK	6	67	0	27
IBA	100	28	70	0	2
	对照 CK	12	13	0	75
	250	15	81	0	4
	对照 CK	15	32	0	53
	500	13	17	1	69
	对照 CK	62	23	0	15
IAA	100	7	10	0	83
	对照 CK	55	43	0	2
	250	24	26	11	39
	对照 CK	27	28	0	34
	500	18	55	3	22
	对照 CK	14	51	0	35

份时处理与其对照差异分别处于极显著水平 ($P<0.01$) 和显著水平 ($P<0.05$), 以及 IBA 100 mg · L⁻¹ 与 IBA 500 mg · L⁻¹ 在 11 月份时处理与其对照差异处于显著水平 ($P<0.05$) 外, 其他激素各浓度各个采样时间点处理与其对照差异均不显著 ($P>0.05$)。

通过对表 4 中的数据分析发现, 经激素处理后的马尾松针叶中可溶性蛋白含量, 除 BAP 100 mg · L⁻¹ 在 10 月份时处理与其对照差异处于极显著水平 ($P<0.01$), GA₃ 100 mg · L⁻¹ 在 11 月份时处理与其对照差异分别处于极显著水平 ($P<0.01$), 以及 IBA 100 mg · L⁻¹ 与 IBA 250 mg · L⁻¹ 分别在 8 月份与 10 月份时处理与其对照差异处于极显著水平 ($P<0.01$), IBA 500 mg · L⁻¹ 在 11 月份时处理与其对照差异处于显著水平 ($P<0.05$) 外, 其他激素各个浓度各个采样时

间点处理与其对照差异均不显著 ($P>0.05$)。

3 讨论与结论

3.1 讨论

植物激素与植物花芽分化及发育有着密切的关系。一般地, 高水平细胞分裂素促进雌花分化; 赤霉素在植物的茎、叶、花序、以及花的发育过程中有着重要作用, 高水平时抑制雌花芽分化; 相对低水平的生长素可能有助于调动分化所需物质; 脱落酸较低水平的调节剂类 (如多效唑 PP₃₃₃) 可能对赤霉素产生拮抗作用, 从而有利于雌花芽的分化 (裴海荣等, 2015; 傅华龙等, 2008)。关于外源激素对马尾松开花结实的影响, 江玲等 (1998) 通过对 4 年生无花史

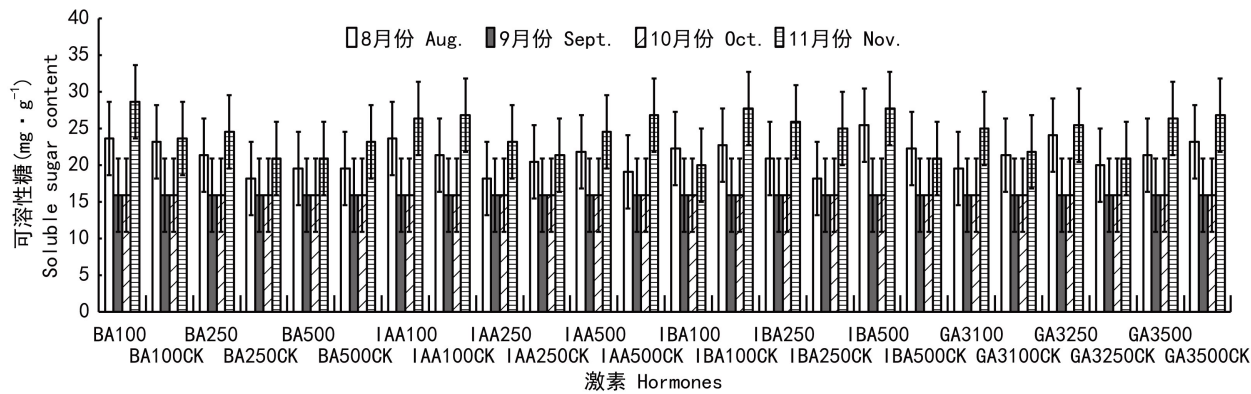


图 1 不同激素不同浓度处理对可溶性糖含量的影响

Fig. 1 Effects of different concentrations of different hormone treatments on the soluble sugar content

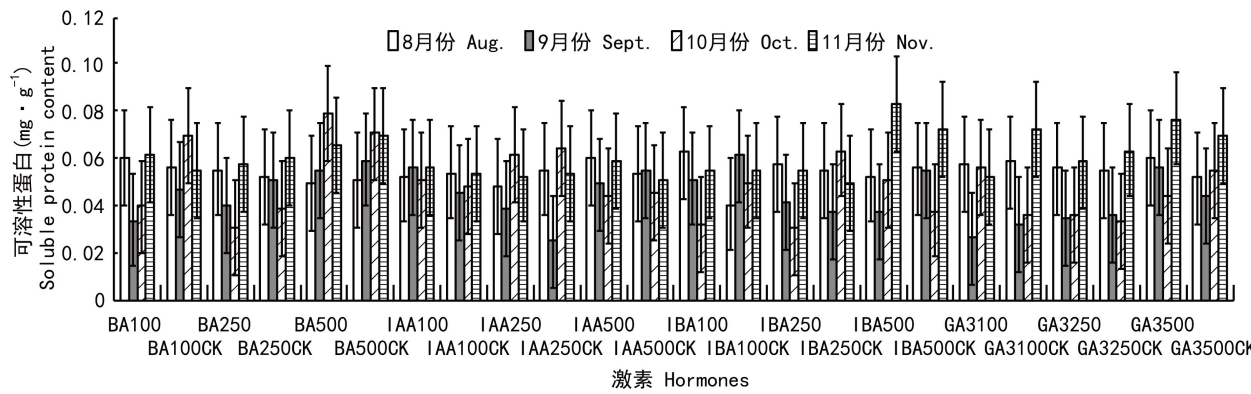


图 2 不同激素不同浓度处理对可溶性蛋白含量的影响

Fig. 2 Effects of different concentrations of different hormone treatments on the soluble protein content

的马尾松幼树施用外源激素后发现 GA_{1+3} 和 GA_{4+7} 对雌、雄球花的形成均有促进效应。而本研究中, 经过不同种类及浓度的激素处理后发现 GA_3 250 $mg \cdot L^{-1}$ 、 GA_3 500 $mg \cdot L^{-1}$ 处理有助于提高马尾松雄花序的数量; 100 $mg \cdot L^{-1}$ 的 GA_3 有助于提高马尾松雌花序的数量, 这与江铃等 (1998) 的研究结果相似。关于外源激素对马尾松花芽分化的影响, 邵苗苗等 (2014) 通过对 20 年生的马尾松进行浓度分别为 250 $mg \cdot L^{-1}$ 、500 $mg \cdot L^{-1}$ 和 1 000 $mg \cdot L^{-1}$ 的 IAA、IBA、 GA_3 、BAP 等激素处理后发现不同的处理与对照组含量基本一致, 蛋白质含量增长缓慢, 到 11 月中旬时达到峰值, 随后递减; 而可溶性糖含量则缓慢增长到 10 月中下旬达到峰值后开始递减。马青枝等 (2000) 研究发现, 在花芽分化的同时, 蛋白质的代谢也会增强。在本研究中经过不同激素不

同浓度浓度处理后, 除 100 $mg \cdot L^{-1}$ 的 IAA 处理外, 可溶性糖在 11 月份时均达到最大值; 处理组 IAA 100 $mg \cdot L^{-1}$ 、IAA 500 $mg \cdot L^{-1}$ 、 GA_3 250 $mg \cdot L^{-1}$ 与其对照组可溶性蛋白质的含量基本相同, 而经 BAP 500 $mg \cdot L^{-1}$ 处理后 10 月份可溶性蛋白含量达到最大值; 经 IAA 500 $mg \cdot L^{-1}$ 、 GA_3 500 $mg \cdot L^{-1}$ 处理后 11 月份的可溶性蛋白含量达到最大值。这与邵苗苗等 (2014) 的研究稍有出入, 可能是处理方法、处理时间以及处理无性系不同所致。而经过不同激素及浓度的处理后, 得到的可溶性糖和可溶性蛋白含量与对照组没有显著差异, 可能与处理方法和处理时间有关。

花芽分化是一个复杂的过程, 除环境因素如温度、湿度、光照等外 (杨迎东等, 2006; 黄冬华等, 2010; 王明洁等, 2014), 影响花芽分化的内因也特

表 3 可溶性糖不同激素不同处理浓度与对照处理的显著水平

Table 3 Significant level of soluble sugar of treatment combination and control after different concentrations of different hormone treatments

激素种类 Hormone type	处理浓度 Treating concentration (mg · L ⁻¹)	采样时间 Sampling time			
		8 月 Aug.	9 月 Sept.	10 月 Oct.	11 月 Nov.
BAP	100	0.359 4	0.860 0	0.002 4	0.116 9
	250	0.488 3	0.549 0	0.046 3	0.072 6
	500	0.840 6	0.914 1	0.259 2	0.198 7
GA ₃	100	0.697 9	0.128 4	0.855 5	0.197 4
	250	0.443 3	0.648 2	0.898 0	0.329 2
	500	0.879 8	0.850 2	0.570 2	0.938 7
IBA	100	0.785 8	0.486 1	0.302 3	0.015 0
	250	0.600 3	0.792 9	0.371 3	0.734 4
	500	0.187 2	0.520 0	0.916 7	0.047 8
IAA	100	0.571 3	0.626 9	0.523 1	0.620 3
	250	0.491 5	0.649 2	0.619 0	0.305 9
	500	0.458 3	0.282 4	0.727 5	0.415 1

注：P<0.05 表示差异显著,P<0.01 表示差异极显著。下同。
Note: P<0.05 Showing significant difference,P<0.01 Showing extremely significant difference. The same below.

表 4 可溶性蛋白不同激素不同处理浓度与对照处理的显著水平

Table 4 Significant level of soluble protein of treatment combination and control after different concentrations of different hormone treatments

激素种类 Hormone type	处理浓度 Treating concentration (mg · L ⁻¹)	采样时间 Sampling time			
		8 月 Aug.	9 月 Sept.	10 月 Oct.	11 月 Nov.
BAP	100	0.314 6	0.206 6	0.001 1	0.089 1
	250	0.497 9	0.310 4	0.447 6	0.744 8
	500	0.859 1	0.496 3	0.341 3	0.430 8
GA ₃	100	0.873 7	0.444 3	0.035 2	0.000 2
	250	0.868 7	0.787 6	0.705 5	0.492 8
	500	0.097 3	0.230 8	0.281 4	0.142 0
IBA	100	0.000 1	0.325 1	0.049 5	0.930 8
	250	0.521 5	0.689 7	0.000 9	0.346 5
	500	0.888 8	0.107 5	0.181 2	0.033 7
IAA	100	0.796 7	0.312 8	0.847 3	0.504 3
	250	0.209 5	0.136 6	0.775 6	0.553 5
	500	0.142 7	0.592 5	0.971 3	0.128 3

别复杂,其中养分是花芽分化的基础,激素是花芽分化的关键,基因表达是花芽分化的途径(马焕普,1987)。糖类物质在植物生长点的花芽分化过程中的变化将直接反映出生长点花芽分化的进程(彭芳等,2011)。花芽分化因植物年龄、内源激素平衡等状况及相互间的作用而有差异(Iain & Dennis,2006;冯枫和杨际双,2011),雌雄球花分化及发育时间不同,不同无性系雌球花分化时间也不同,同一株母树上因树冠上的着生位置不同雌花芽分化早晚和发育程度也不同,长势好的枝条上的雌球花发育比长势弱的枝条早(衣俊鹏和王丽娟,1989;俞新妥和陈存及,1981),花芽开始分化时期与枝梢年生育

节律也有一定关系(俞新妥, 1964)。为更好地促进种子园马尾松开花结实, 提高种子产量和品质, 必须根据花芽分化和发育的时期, 适时适法进行激素处理和土壤管理等技术措施。

3.2 结论

(1) 500 mg · L⁻¹ BAP 处理有利于马尾松雌球花和雄球花的形成; GA₃ 100 mg · L⁻¹ 处理有利于马尾松雌球花的形成; GA₃ 250 mg · L⁻¹ 和 GA₃ 500 mg · L⁻¹ 处理有利于马尾松雄球花的形成; IAA 250 mg · L⁻¹ 对马尾松雌雄球花同枝的数量有提高作用。(2) 经激素处理后的马尾松针叶中可溶性糖含量, 除 BAP 100 mg · L⁻¹ 与 BAP 250 mg · L⁻¹ 在 10 月份时处理与其对照差异分别处于极显著水平和显著水平, IBA 100 mg · L⁻¹ 与 IBA 500 mg · L⁻¹ 在 11 月份时处理与其对照差异处于显著水平外, 其他激素各个浓度各个采样时间点处理与其对照差异均不显著。(3) 经激素处理后的马尾松针叶中可溶性蛋白含量, 除 BAP 100 mg · L⁻¹ 在 10 月份时处理与其对照差异处于极显著水平 ($P < 0.01$), GA₃ 100 mg · L⁻¹ 在 11 月份时处理与其对照差异分别处于极显著水平 ($P < 0.01$), IBA 100 mg · L⁻¹ 与 IBA 250 mg · L⁻¹ 分别在 8 月份与 10 月份时处理与其对照差异处于极显著水平 ($P < 0.01$), IBA 500 mg · L⁻¹ 在 11 月份时处理与其对照差异处于显著水平 ($P < 0.05$) 外, 其他激素各个浓度各个采样时间点处理与其对照差异均不显著 ($P > 0.05$)。

参考文献:

DING GJ, ZHOU ZC, WANG ZR, et al, 2006. Cultivation and utilization of pulpwood stand for *Pinus massoniana* [M]. Beijing: China Forestry Publishing House: 211-215. [丁贵杰, 周志春, 王章荣, 等, 2006. 马尾松纸浆用材林培育与利用 [M]. 北京: 中国林业出版社: 211-215.]

FENG F, YANG JS, 2011. Relationship between floral bud differentiation and endogenous hormones in autumn-cutting *Chrysanthemum morifolium* 'Jinba' [J]. Sci Agric Sin, 44(3): 552-561. [冯枫, 杨际双, 2011. 切花秋菊 '神马' 花芽分化与内源激素的关系 [J]. 中国农业科学, 44(3): 552-561.]

FU HL, HE TJ, WU QY, 2008. Research and application on plant growth regulators [J]. Chin J Bioproc Eng, 6(4): 7-12. [傅华龙, 何天久, 吴巧语, 2008. 植物生长调节剂的研究与应用 [J]. 生物加工过程, 6(4): 7-12.]

FUKUDA N, AJIMA C, YUKAWA T, et al, 2016. Antagonistic action of blue and red light on shoot elongation in petunia depends on gibberellin, but the effects on flowering are not generally linked to gibberellin [J]. Environ Exp Bot: 102-111, 121.

GAO AL, LI JA, LIU R, et al, 2010. Advances in research on flower

bud differentiation mechanism in higher plants [J]. Nonw For Res, 28(2): 131-135. [邵爱玲, 李建安, 刘儒, 等, 2010. 高等植物花芽分化机理研究进展 [J]. 经济林研究, 28(2): 131-135.]

HUANG Z, CHEN TH, WANG ZR, et al, 1999. The role of plant growth regulations in flowering of male strobil in masson pine [J]. J Nanjing For Univ, 23(3): 86-88. [黄众, 陈天华, 王章荣, 等, 1999. 植物生长调节剂对马尾松种子园植株雄球花成花的作用 [J]. 南京林业大学学报, 23(3): 86-88.]

HUANG Z, QIU JQ, XIAO SH, 2000. The chemical regulation of strobil's differentiation for *Pinus massoniana* [J]. J Fujian Coll For, 20(4): 341-344. [黄众, 邱进清, 肖石海, 2000. 马尾松球花分化的化学调控 [J]. 福建林学院学报, 20(4): 341-344.]

HUANG DH, ZHOU CH, SONG XM, et al, 2010. Effects of temperature and light on lower bud differentiation in *Daphne odora* var. *marginata* [J]. Acta Horti Sin, 37(10): 1 685-1 689. [黄冬华, 周超华, 宋小民, 等, 2010. 温度和光照对金边瑞香花芽分化的影响 [J]. 园艺学报, 37(10): 1 685-1 689.]

IAIN SD, DENNIS F, 2006. Experimental control of floral reversion in isolated shoot apices of the long-day plant *Silene coei-rosa* [J]. Physiol Plant, 92(2): 329-335.

JIANG L, ZHOU X, WANG ZR, et al, 1998. Relationship between the formation of male or female strobili and the levels of GA_s, ABA, CTG_s in Masson pine [J]. J Nanjing For Univ, 22(3): 61-65. [江玲, 周燮, 王章荣, 等, 1998. 马尾松雌雄球花的形成与赤霉素和脱落酸及细胞分裂素的关系 [J]. 南京林业大学学报, 22(3): 61-65.]

KONG L, ADERKAS PV, ZAHARIA I, et al, 2012. Analysis of phytohormone profiles during male and female cone initiation and early differentiation in long-shoot buds of lodgepole pine [J]. J Plant Growth Regul, 31(4): 478-489.

KONG L, ADERKAS PV, Zaharia LI, 2015. Effects of exogenously applied gibberellins and thidiazuron on phytohormone profiles of long-shoot buds and cone gender determination in lodgepole pine [J]. J Plant Growth Regul: 1-11.

MA HP, 1987. The relationship between flower initiation of fruit trees and hormones [J]. Plant Physiol Comm, (1): 1-6. [马焕普, 1987. 果树花芽分化与激素关系 [J]. 植物生理学通讯, (1): 1-6.]

MA QZ, LI BZ, 2000. The variations of amino acids in leaves of apple-pear tree during the period of flower bud differentiation [J]. J Inner Mongolia Agric Univ, 21(3): 26-29. [马青枝, 李秉真, 2000. 苹果梨花芽分化期叶片中氨基酸含量的变化 [J]. 内蒙古农业大学学报, 21(3): 26-29.]

PENG F, TIAN M, 2011. Histochemical localization of carbohydrate and protein during flower bud differentiation in *Onocidium* [J]. Subtrop Plant Sci, 40(4): 8-11. [彭芳, 田敏, 2011. 文心兰花芽分化过程中糖类和蛋白质的组织化学定位 [J]. 亚热带植物科学, 40(4): 8-11.]

PEI HR, LI W, ZHANG L, et al, 2015. Research and application of plant growth regulators [J]. Shandong Agric Sci, 47(7): 142-146. [裴海荣, 李伟, 张蕾, 等, 2015. 植物生长调节剂的研究与应用 [J]. 山东农业科学, 47(7): 142-146.]

QIN GF, ZHOU ZC, 2012. Germplasm resources of Chinese *Pinus massoniana* [M]. Beijing: China Forestry Publishing House: 18-23. [秦国锋, 周志春, 2012. 中国马尾松优良种质资源 [M]. 北京: 中国林业出版社: 18-23.]

SHAO MM, ZHU YY, QIN X, et al, 2014. Effect of different hormone treatments on nutrients concentration during flower budding

- period of *Pinus massoniana* [J]. Shaanxi For Sci Technol, (1): 10-13. [邵苗苗, 朱亚艳, 秦雪, 等, 2014. 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, (1):10-13.]
- WANG G, LUO Y, CHEN BT, 2010. Apreliminary study on external plant hormones for *Jatropha curcas* flowing [J]. J NW For Univ, 25(5):86-89. [王港, 罗杨, 陈波涛, 2010. 外源植物激素对麻疯树开花影响初探 [J]. 西北林学院学报, 25(5): 86-89.]
- WANG SS, 1992. The research for measures and mechanism of promoting the pinus tabulaeformis cone [M]//SHEN XH. Seed plantation technology. Beijing: Beijing Science & Technology Press; 152-158. [王沙生, 1992. 促进油松球花形成的措施和机理的研究 [M]//沈熙环. 种子园技术. 北京: 北京科技出版社; 152-158.]
- WANG MJ, WU YX, JIAO KB, et al, 2014. Effect of chitosan on seedling growth of cowpea under salt stress [J]. Northern Hortic, (23):33-35. [王明洁, 吴雨蹊, 焦奎宝, 等, 2014. 主要气象因子对蓝莓花芽分化的影响 [J]. 北方园艺, (23):33-35.]
- YANG YD, SHU JW, QU LW, et al, 2006. Primary studies on the mutual relationship between flower bud differentiation with environmental factors in Jinba [J]. Liaoning Agric Sci, (1):45-46. [杨迎东, 苏君伟, 屈连伟, 等, 2006. 神马花芽分化与环境因子相互作用关系初步研究 [J]. 辽宁农业科学, (1):45-46.]
- YI JP, WANG LJ, 1989. A preliminary observation and study on the flower-bud differentiation of Scotch Pine (*Pinus sylvestris* var. *mongolica* Litv) [J]. J Jilin For Insit, (13):32-37. [衣俊鹏, 王丽娟, 1989. 樟子松花芽分化观察研究 [J]. 吉林林学院学报, (13):32-37.]
- YU XT, 1964. Primary studies on fertility pattern of Chinese fir saplings [J]. Sci Silv Sin, 9(4), 345-351. [俞新妥, 1964. 杉木幼树年生育规律的初步研究 [J]. 林业科学, 9(4), 345-351.]
- YU XT, CHEN CJ, 1981. A preliminary observation on the flower-bud initiation of Chinese fir in Nanpin, Fujian [J]. Sci Silv Sin, 17(1):46-50. [俞新妥, 陈存及, 1981. 杉木花芽分化观察 [J]. 林业科学, 17(1):46-50.]
- ZHANG Y, TERUKATSU ITO, 2000. Research on the accelerating blossom and fruitification in the early stage of *Pmassoniana* [J]. Hubei For Sci Technol, (Suppl):20-23. [张悦, 伊藤辉胜, 2000. 马尾松早期促进开花结实方法的研究 [J]. 湖北林业科技, (增刊):20-23.]
- ZHANG LJ, FAN JJ, 2007. Plant physiology experiment [M]. Beijing: China Agricultural University Publisher; 57-69. [张立军, 樊金娟, 2007. 植物生理学实验教程 [M]. 北京: 中国农业大学出版社; 57-69.]
- ZHAO P, 2007. Study on characterisrics flowering and fruiting and hormone treatment promoting flower formation of clone seed orchard of *Pinus Tabulaeformis* [D]. Shaanxi: Northwest A & F University. [赵鹏, 2007. 油松无性系种子园开花结实习性及激素处理促进成花的研究 [D]. 陕西: 西北农林科技大学文.]

(上接第 1362 页 Continue from page 1362)

- LIU CY, ZHANG XJ, MA HM, 1996. Studies on the technological process of the industrializing multipropagation in kiwifruit on Yate [J]. Acta Bot Boreal-Occident Sin, 16(2):137-147. [刘翠云, 张小江, 马洪明, 1996. 亚特猕猴桃微繁殖工艺流程的研究 [J]. 西北植物学报, 16(2):137-147.]
- LIU CJ, LIU GC, ZHAO DY, et al, 2009. The study of wild *Actinidia arguta* stem tip culture [J]. Chin Fruits, (2):2-34. [刘长江, 刘国成, 赵德英, 等, 2009. 野生软枣猕猴桃茎尖培养研究 [J]. 中国果树, (2):2-34.]
- LIU Z, ZHANG TK, ZHANG HY, 2013. Research status and prospect of tissue culture of *Actinidia chinensis* [J]. J Fujian For Sci Technol, 40(4):231-235. [刘峥, 张太奎, 张汗尧, 2013. 猕猴桃组织培养研究现状与展望 [J]. 福建林业科技, 40(4): 231-235.]
- NAKAMURA Y, SAWADA H, KOBAYASHI, et al, 1999. Expression of soybean beta-1, 3-endoglucanase cDNA and effect on disease tolerance in kiwifruit plants [J]. Plant Cell Rep, 18(7-8):527-532
- QI YH, ZHANG SL, ZHU DX, 2004. Advances of research in tissue culture and genetic transformation on kiwifruit [J]. Chin J Cell Biol, 26(1):57-61. [秦永华, 张上隆, 朱道圩, 2004. 猕猴桃的组织培养和遗传转化研究进展 [J]. 细胞生物学杂志, 26(1):57-61.]
- QI XJ, XU SK, LIN MM, et al, 2014. The micro-examination of fertilization of embryo development in 'Tianyuanhong' [J]. J Fruit Sci, 31(6):1100-1104. [齐秀娟, 徐善坤, 林苗苗, 等, 2014. '天源红'猕猴桃受精及胚胎发育显微观察 [J]. 果树学报, 31(6):1100-1104.]
- XIE ZB, LU XD, 2003. The screening of suitable hormone combination of tissue culture in kiwifruit [J]. Northern fruits, (3):7-8. [谢志兵, 鲁旭东, 2003. 猕猴桃组织培养中适宜激素组合的筛选 [J]. 北方果树, (3):7-8.]
- ZHANG YJ, QIAN YQ, 1996. Callus induction and plant regeneration from leaves and stem segments of in vitro shoots of *Actinidia arguta* [J]. Acta Bot Boreal-Occident Sin, 16(2):907-912. [张远记, 钱迎倩, 1996. 软枣猕猴桃试管苗叶片和茎段的愈伤组织诱导及植株再生 [J]. 西北植物学报, 16(2):907-912.]
- ZHENG XH, 2008. Study on *in vitro* culture and plantlet regeneration with stem and leaf explants from *Actinidia arguta* Planch [D]. Ya'an: Sichuan Agricultural University. [郑小华, 2008. 软枣猕猴桃茎、叶离体培养与植株再生的研究 [D]. 雅安: 四川农业大学.]
- ZHOU Y, 2013. Study on the establishment of high efficient regeneration system and transformation of an antimicrobial peptide gene LJAMP2 into Hongyang kiwifruit [D]. Chongqing: Xinan University. [周月, 2013. 红阳猕猴桃高效再生体系的建立及抗病基因 LJAMP 的导入 [D]. 重庆: 西南大学.]
- ZHU DX, 1997. Plantlet regeneration from leaf callus culture of *Actinidia arguta* [J]. Plant Physiol J, 33(2):127-128. [朱道圩, 1997. 软枣猕猴桃叶片愈伤组织分化再生植株 [J]. 植物生理学通讯, 33(2):127-128.]
- ZHU DX, MI YF, CHEN YH, et al, 2003. The transient expression of GFP gene in callus protoplasts of *Actinidia* [J]. J Agric Univ Henan, 37(2):145-148. [朱道圩, 米银法, 陈延惠, 等, 2003. GFP 基因在软枣猕猴桃愈伤组织原生质体中瞬时表达的初步研究 [J]. 河南农业大学学报, 37(2):145-148.]