

# 人工倾斜杨树应拉木内源激素分布规律的初步研究

余 敏<sup>1</sup>, 刘盛全<sup>2\*</sup>, 檀华蓉<sup>3</sup>

(1. 安徽农业大学生命科学学院,合肥 230036; 2. 安徽农业大学林学与园林学院,合肥 230036;

3. 安徽农业大学生物技术中心,合肥 230036)

**摘 要:** 采用高效毛细管电泳法(HPCE)来测定不同月份人工倾斜杨树树干形成层区域的 5 种内源激素即吲哚-3-乙酸 (IAA)、赤霉素 (GA<sub>3</sub>)、吲哚-3-丁酸 (IBA)、脱落酸 (ABA)、玉米素 (Z) 含量的变化, 研究倾斜杨树树干应拉区与对应区内源激素分布规律。结果表明, IAA 在 6 月份时含量是最高的, 在不同倾斜角度下, 应拉区和对应区的 IAA 含量分布规律相同, 倾斜 30°时 IAA 含量最高而 45°时含量最低, 除 30°外其他角度对应区含量都高于应拉区。GA<sub>3</sub> 在 4 月份时含量最高, 在一个生长周期即一年内对应区含量高于应拉区, 倾斜 15°和 30°时对应区含量高于应拉区。IBA 在不同生长季节、不同倾斜角度下呈现出对应区含量高于应拉区的分布规律。ABA (12 月除外) 和 Z (12 月和 15°除外) 也都呈现出与 IBA 相同的分布规律。

**关键词:** 人工倾斜; 应拉木; 内源激素; 分布规律

中图分类号: S781

文献标识码: A

文章编号: 1672-352X (2011)06-0877-05

## Preliminary study on distribution of endogenous hormones of the tension wood in artificially inclined Poplar

YU Min<sup>1</sup>, LIU Sheng-quan<sup>2</sup>, TAN Hua-rong<sup>3</sup>

(1. School of Life Science, Anhui Agricultural University, Hefei 230036;

2. School of Forestry and Landscape Architecture, Anhui Agricultural University, Hefei 230036;

3. Center of Biotechnology, Anhui Agricultural University, Hefei 230036)

**Abstract:** In order to investigate the distribution of endogenous hormones between the regions of tension wood and opposition in inclined stem of poplar, five endogenous hormones i.e. indole-3-acetic acid (IAA), gibberellic acid (GA<sub>3</sub>), indole-3-butyric acid (IBA), abscisic acid (ABA) and zeatin (Z) in cambium of inclined poplar stem were determined by high-performance capillary electricity (HPCE) in different months. The results showed that the maximum value of IAA content was reached in June; the regulation of distribution of IAA in tension region and opposite region in different inclined angles was the same; the maximum value of IAA content was reached in inclined angle of 30°, while the minimum value was reached at 45°; the content of IAA in opposite region was higher than it in the tension region in different inclined angles except the angle of 30°; the maximum value of GA<sub>3</sub> content was reached in April, the content of GA<sub>3</sub> in opposite region was higher than it in tension region within a year; the content of GA<sub>3</sub> in opposite region was higher than it in tension region in inclined angles of 15° and 30°; the content of IBA in opposite region was higher than it in tension region within different seasons and in different inclined angles; the distribution of content of ABA (except December) and Z (except December and inclined angle of 15°) was the same as the content of IBA.

**Key words:** artificial inclination; tension wood; endogenous hormones; distribution

应力木是树木中的非正常木材组织, 通常是指在外力作用下而形成的弯曲树干或树枝试图恢复到它原来位置, 从而形了解剖和物理力学性质明显不同的木材<sup>[1]</sup>。应力木不仅出现在倾斜、弯曲和偏

收稿日期: 2011-05-10

基金项目: 国家自然科学基金(30871972)资助和教育部新世纪优秀人才基金资助 (NCET-07-0004) 共同资助。

作者简介: 余 敏, 男, 硕士研究生。E-mail: yuminzorro@yahoo.com.cn

\* 通讯作者: 刘盛全, 男, 博士, 教授, 博士生导师。E-mail: liusq@ahau.edu.cn

冠的树木中，而且大量出现在人工林速生树种的垂直树干中，特别是在速生杨树和桉树上，严重地制约了优质人工林的培育和木材的合理加工利用，造成了大量的经济损失<sup>[2]</sup>。

对于应力木形成的原因至今有许多不同的假说，如：生长应力学说，重力反应学说，原有生长方向学说，激素分布学说和膨胀压力学说等，其中以激素分布学说和生长应力学说在应力木成因上较有影响力<sup>[3]</sup>。“生长应力学说”认为，应力木是在倾斜树干下方或上方受到极大压力或拉力时，植物内部产生的维持生长应力平衡的特殊结构。“激素分布学说”则认为，应力木是树干倾斜时，树干的内源激素由于重力的作用在上下两个部位分布不均衡，从而引起树干下方或上方细胞分裂速度加快，生长轮变宽，细胞结构特化而产生。尽管国外在激素对应力木形成原因上的研究较早、较多，但主要集中在通过施加外源激素来研究应力木形成方面，而对内源激素与应力木形成关系的研究较少，特别是通过测定以不同生长季节和不同倾斜角度内源激素含量的变化与应拉木形成原因的研究就更少了。

因此，本研究以速生杨树为研究对象，通过人工倾斜杨树树干使其在倾斜树干上部形成应拉木，采用高效毛细管电泳法（HPCE）来测定倾斜杨树树干应拉区和对应区的5种内源激素即吲哚-3-乙酸（IAA）、赤霉素（GA<sub>3</sub>）、吲哚-3-丁酸（IBA）、脱落酸（ABA）、玉米素（Z）含量，探索研究应拉区与其对应区内源激素含量的变化规律，以期揭示应力木形成机理和提高木材利用率提供理论依据。

### 1 材料与方法

#### 1.1 试验材料

试验所用杨树为 2008 年初种植在安徽农业大

学农翠园实验基地的一年生中林 46 杨（*Populus × euramericana* (Dode) Guiner CL. Zhonglin-46），并人工倾斜树干形成 4 个不同倾斜角度（与竖直方向），即 15°、30°、45°和 60°。整个培育阶段采用相同的条件进行培育，于 2010 年 4 月、6 月、9 月和 12 月分别采集试样。每个倾斜角度挑选 2 棵生长势相近的杨树采样并标记，每次采集从人工倾斜树干同一高度的应拉区和对应区树皮上截取横向 1 cm，纵向 4 cm，深至木质部的试样。样品采集后用保鲜袋密封后放入冰桶中带回实验室 -20℃ 避光保存。本试验对 4 个月份倾斜树干上的不同部位所测得的激素含量平均值和各个倾斜角度下不同部位上 4 个月份所测得的激素含量平均值分别进行比较，研究不同季节、不同倾斜角度应拉区与对应区激素含量变化的规律。

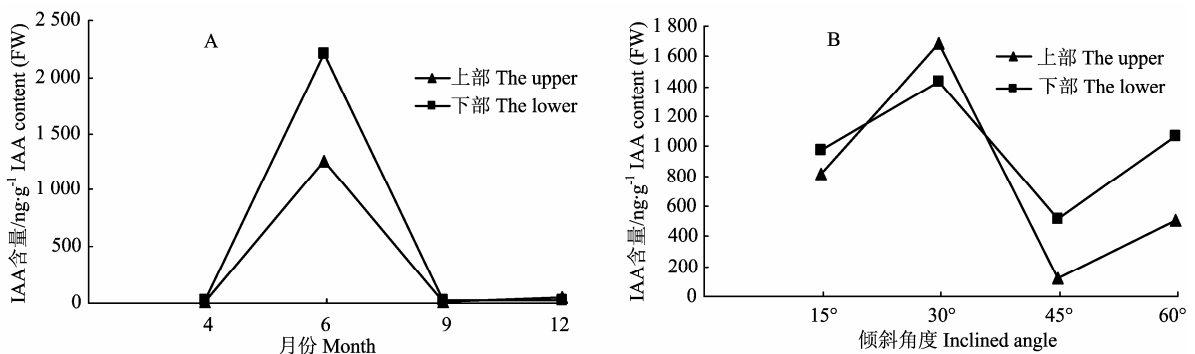
#### 1.2 试验方法

内源激素测定采用刘群燕<sup>[4]</sup>等建立的利用高效毛细管电泳（HPCE）测定杨树树干形成层内源激素的方法。将 5 种激素标样配成混合标样后按浓度由大到小进行梯度稀释后分别进样分析，以浓度为横坐标，峰面积为纵坐标做回归分析，绘制标准曲线并计算样品中各种激素含量。

### 2 结果与分析

#### 2.1 应拉区与对应区 IAA（吲哚-3-乙酸）分布规律

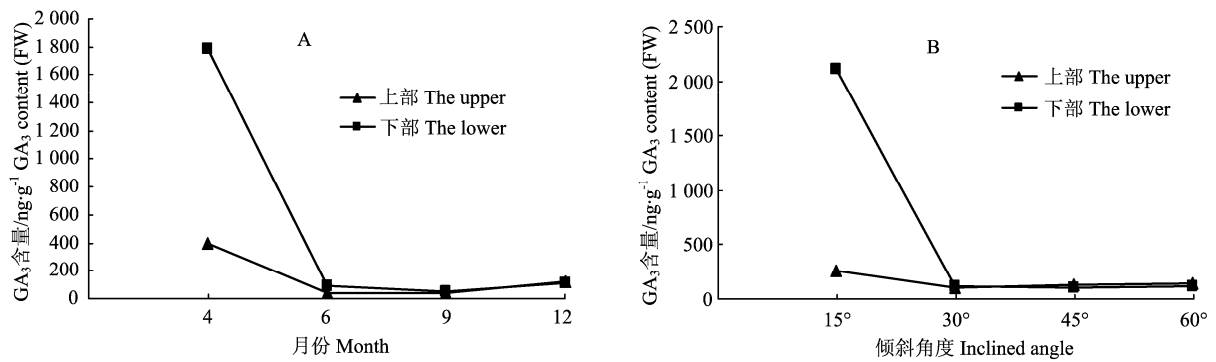
由图 1 可知，在 6 月份应拉区与对应区 IAA 含量都是最高的，且对应区含量高于应拉区，其他月份两者含量差别不大。随着倾斜角度的不断变化，应拉区与对应区的 IAA 含量变化趋势相同，倾斜 30°时 IAA 含量最高，倾斜 45°时 IAA 含量最低，除 30°外，对应区含量高于应拉区。



“上部”表示应拉区，“下部”表示对应区。下同  
 “The upper” stand for the region of tension wood and “The lower” stand for opposition. The same below

图 1 不同月份 (A) 和不同倾斜角度 (B) IAA 含量的变化

Figure 1 The content of IAA in different months (A) and different inclined angles (B)

图 2 不同月份 (A) 和不同倾斜角度 (B) GA<sub>3</sub> 含量的变化Figure 2 The content of GA<sub>3</sub> in different months (A) and different inclined angles (B)

IAA 不仅是最早被发现的植物激素而且在应拉木成因上人们对它的研究也是最早和最多的。Kennedy 等<sup>[5]</sup>、Cronshaw 等<sup>[6]</sup>及 Robnett 等<sup>[7]</sup>在研究应拉木形成的过程中,对阔叶材树种应拉区应用了外源 IAA,结果抑制了应拉木的形成,同时导致对应区产生了应拉木。Smolinski 等<sup>[8]</sup>和 Phelps 等<sup>[9]</sup>在研究七叶树应拉木形成时,对七叶树倾斜枝条上部涂抹外源 IAA 结果抑制了应拉木的形成。Necasy<sup>[10]</sup>、Leach 等<sup>[11]</sup>用生物学鉴定方法测得倾斜杨树树干应拉区 IAA 含量低于其对应区。许多科学家通过试验证明并支持 Necasy 等<sup>[10]</sup>得出的结论。通过前人的研究可以总结出应拉区的 IAA 含量要低于其对应区,本试验结果与 Necasy 等<sup>[10]</sup>得出的结论也是相一致的。

## 2.2 应拉区与对应区 GA<sub>3</sub> (赤霉素) 分布规律

由图 2 可知,4 月份 GA<sub>3</sub> 含量是最高的,其他月份 GA<sub>3</sub> 变化幅度不大,在一个生长周期内倾斜树干的 GA<sub>3</sub> 含量对应区要高于应拉区。倾斜 15° 时 GA<sub>3</sub> 含量要高于其他倾斜角度,其他倾斜角度下 GA<sub>3</sub> 含

量变化不大,在倾斜 15° 和 30° 时 GA<sub>3</sub> 含量对应区要高于应拉区。Blum<sup>[12]</sup>及 Cronshaw 等<sup>[13]</sup>通过对杨树和枫树进行试验后表明 GA<sub>3</sub> 与应拉木形成没有直接关系。从本试验结果可以看出,倾斜杨树在一个生长周期内对应区 GA<sub>3</sub> 含量要大于其应拉区,且在不同倾斜角度下应拉区和对应区 GA<sub>3</sub> 的含量是有一定的变化,但变化不大,特别是在树干倾斜 30° 以上时。

## 2.3 应拉区与对应区 IBA (吲哚-3-丁酸) 分布规律

由图 3 可知,不同月份、不同倾斜角度的 IBA 含量在不同部位变化趋势相同,且对应区含量要高于应拉区(12 月除外)。

有学者指出生长素类激素对细胞生长的促进作用,与生长素浓度、细胞年龄和植物器官种类有关<sup>[14]</sup>。一般生长素在低浓度时可促进生长,浓度高则会抑制生长,更高的话会使植物受伤。从我们的试验结果上看,在应拉区和对应区杨树处于生长季节时 IBA 含量最低,这与前面提到的说法相吻合,且 IBA 含量并没有因为应拉木的形成而升高。

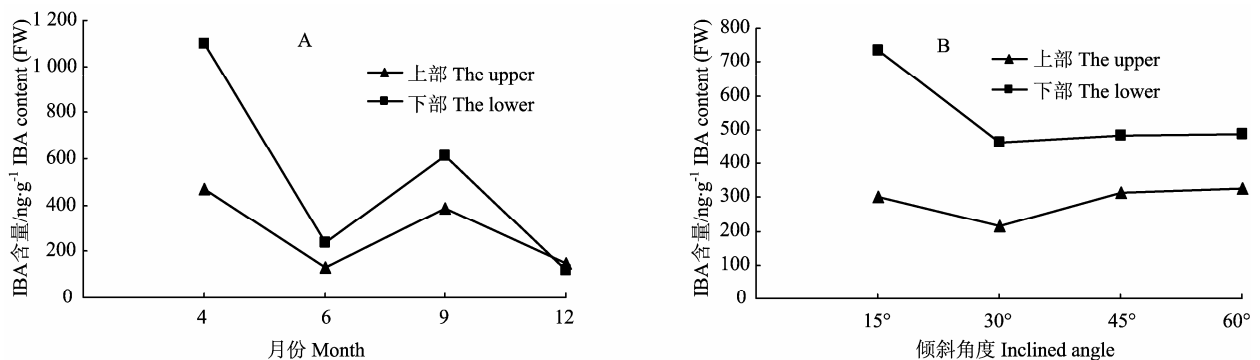


图 3 不同月份 (A) 和不同倾斜角度 (B) IBA 含量的变化

Figure 3 The content of IBA in different months (A) and different inclined angles (B)

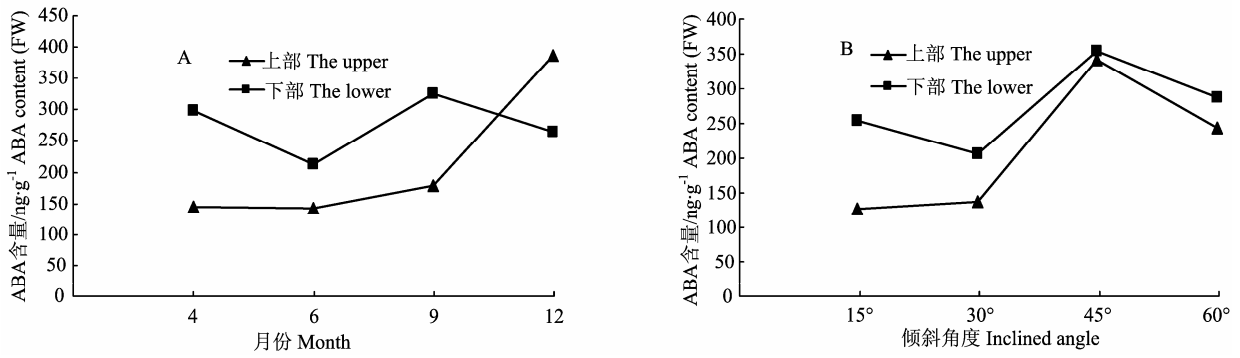


图 4 不同月份 (A) 和不同倾斜角度 (B) ABA 含量的变化

Figure 4 The content of ABA in different months (A) and different inclined angles (B)

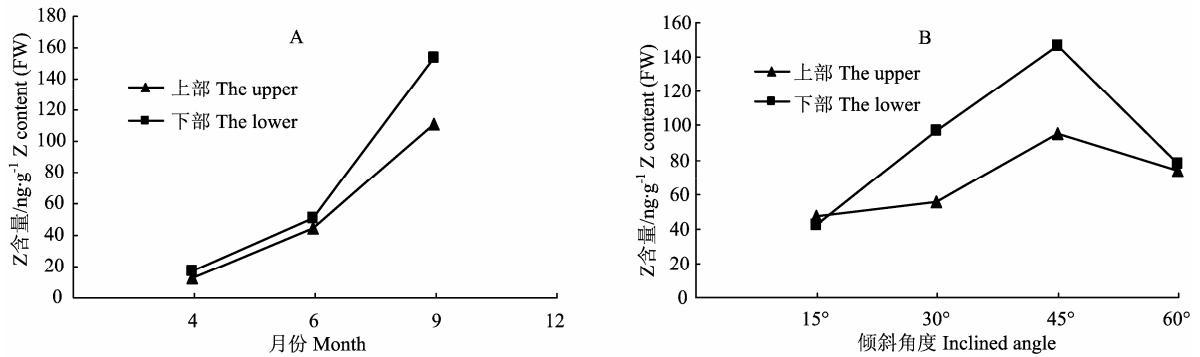


图 5 不同月份 (A) 和不同倾斜角度 (B) Z 含量的变化

Figure 5 The content of Z in different months (A) and different inclined angles (B)

2.4 应拉区与对应区 ABA (脱落酸) 分布规律

从图 4 可知, 倾斜树干应拉区 ABA 含量变化从 4 月份到 9 月份呈现逐渐升高的趋势, 9 月份到 12 月份 ABA 含量迅速增多。对应区 ABA 含量变化与应拉区明显不同, 且对应区 ABA 含量均要大于应拉区含量 (12 月除外)。随着倾斜角度的不断增大, 应拉区和对应区 ABA 含量变化呈现相同趋势, 即 30° 时含量最低, 45° 时含量最高。另外可以明显的看出倾斜树干应拉区的 ABA 含量均低于其对应区。

ABA 作为生长抑制剂, 在植物生长时期含量相对较低, 随着季节变化 ABA 含量逐渐增多, 从而促进植物落叶进入休眠状态。有学者提出 ABA 在逆境条件下含量会迅速增多<sup>[14]</sup>, 这与我们观察到的应拉区 ABA 含量从 9 月份到 12 月份含量变化相吻合。Funada 等<sup>[15]</sup>在倾斜杜仲树的研究中指出 ABA 的分布与 IAA 的分布是相反的。通过我们的研究可以看出不同倾斜角度下 ABA 含量下部总大于上部。

2.5 应拉区与对应区 Z (玉米素) 分布规律

由图 5 可知, 倾斜杨树树干应拉区和对应区 Z

含量从 4 月份到 9 月份逐渐增加 (12 月份 Z 未检测出来), 且对应区含量要大于应拉区。随着倾斜角度的增加应拉区和对应区 Z 含量也随之增大, 在 45° 时达到最大值当倾斜角度达到 60° 时 Z 含量降低, 且对应区激素含量要大于应拉区 (15° 除外)。

崔克明<sup>[16]</sup>在研究植物生长调节剂在控制形成层活动中的作用时指出, 细胞分裂素只有与生长素或赤霉素共同作用时才能对木质部的形成和分化有一定作用, 如玉米素 (Z) 和玉米素核苷 (ZR) 与 IAA 在促进导管发育上有交互作用。

3 讨论

内源激素对树木的生长调控是一个极为复杂的生理过程, 这一过程需要多种激素的协同作用, 而且受到许多外界环境因素和其本身生长代谢的影响。IAA 作为一种重要的植物生长素, 不仅能够促进木质部的分化, 也能促进韧皮部的分化而且对韧皮部纤维的伸长和发育中的导管分子径的扩大有明显的刺激作用<sup>[17]</sup>。本试验结果和前人得出了应拉区的 IAA 含量要低于其对应区的结论是相吻合的。但也有不同的结果, 如 Hellgren 等<sup>[18]</sup>运用气质联立方

法(GC-MS)测得倾斜树干应拉木形成层 IAA 含量和直立树干形成层中 IAA 含量没有明显差异,但在倾斜树干的下侧 IAA 含量比上侧少。Moyle 等<sup>[19]</sup>通过研究后表明倾斜杨树应拉区与对应区 IAA 含量没有明显差别,同时还指出应拉木产生是由于 AUX/IAA 基因表达和植物激素敏感度改变造成的。虽然至今关于 IAA 和应拉木形成之间的关系还没有统一的结论,但 IAA 作为植物重要的生长激素对应拉木形成的影响是肯定的。

GA<sub>3</sub> 作为一类和形成层生长必不可少的植物内源激素,它与树干的径向生长有着一定的联系,对木材的形成和发育也起着重要作用。Du 等<sup>[20]</sup>指出 GA<sub>3</sub> 在正常木质部组织和应拉木纤维形成中是必不可少的。Baba 等<sup>[21]</sup>在研究中发现将外源 GA<sub>3</sub> 涂在下垂樱木枝条上部,下垂的樱木枝条会恢复直立生长且上部易形成应拉木。并指出应拉木形成区 GA<sub>3</sub> 的含量高对应拉木的形成有积极意义。Du 等<sup>[22]</sup>在倾斜的七叶树干下部施加外源 GA<sub>3</sub> 结果使应拉木生成减少。本试验结果证实了上述结论,即倾斜树干应拉区和对应区 GA<sub>3</sub> 含量有一定差异,其它 3 种激素测定结果表明对应区的含量大于应拉区。

尽管作者通过测定分析得出了内源激素在倾斜树干不同区域分布不均衡对应拉木产生和分布有较大的影响,但是对内源激素如何在分子水平上通过何种途径来调控形成应拉木的机理仍不甚清楚,因此对内源激素影响应拉木形成的作用机制还有待于进一步研究。

## 参考文献:

- [1] Archer R R. Growth stresses and strains in trees [M]. Berlin: Springer Verlag, 1986.
- [2] 鲍甫成, 江泽慧. 中国主要树种人工林木材性质[M]. 北京: 中国林业出版社, 1997.
- [3] Timell T E. Compression wood in gymnosperms [M]. 2th ed. Heidelberg: Springer Verlag, 1986.
- [4] 刘群燕, 刘盛全, 檀华蓉. HPLC 法测定杨树树干形成层内源激素的方法初探[J]. 安徽农业大学学报, 2010, 37(3): 517-522.
- [5] Kennedy R W, Farrar J L. Induction of tension wood with the anti-auxin 2,3,5-tri-iodobenzoic acid[J]. Nature, 1965, 208: 406-407.
- [6] Cronshaw J, Morey P R. Induction of tension wood by 2,3,5-tri-iodobenzoic acid[J]. Nature, 1965, 205: 816-818.
- [7] Robnett W E, Morey P R. Wood formation in Prosopis: Effect of 2,4-D,2,3,5-T,and TIBA[J]. Am J Bot, 1973, 60: 745-754.
- [8] Smolinski M, Saniewski M, Pieniasek J. The suppression of tension wood formation in bent shoots of *Aesculus hippocastanum* L. by morphactin IT 3456 [J]. Bull Acad Pol Sci Ser Sci Biol, 1974, 22: 809-812.
- [9] Phelps J E, McGinnes E A J, Pieniasek J, et al. A scanning electron microscope study of the structure of normal, tension and morphactin IT 3456 induced wood in *Aesculus hippocastanum*[J]. Bull Acad Polon Sci, 1975, 23: 495-497.
- [10] Necessary V. Effect of  $\beta$ -indoleacetic acid on the formation of reaction wood [J]. Phyton, 1958, 11: 117-127.
- [11] Leach R W A, Wareing P F. Distribution of auxin in horizontal woody stems in relation to gravimorphism[J]. Nature, 1967, 214: 1025-1027.
- [12] Blum W. Über die experimentelle Beeinflussung der Reaktionsholtzbildung bei Fichten und Pappeln[J]. Ber Schweiz Bot Ges, 1971, 80: 225-25.
- [13] Cronshaw J, Morey PR. The effect of plant growth substances on the development of tension wood in horizontally inclined stems of *Acer rubrum* seedlings[J]. Protoplasma, 1968, 65: 379-391.
- [14] 潘瑞焱, 等. 植物生理学[M]. 5 版. 北京: 高等教育出版社, 2004.
- [15] Funada R, Kubo T, Tabuchi M, et al. Seasonal variations in endogenous indole-3-acetic acid and abscisic acid in the cambial region of *Pinus densiflora* Sieb. Et Zucc. stems in relation to earlywood-latewood transition and cessation of tracheid production[J]. Holzforschung, 2001, 55: 128-134.
- [16] 崔克明. 植物生长调节剂在控制形成层活动中的作用[J]. 植物学通报, 1991, 8(1): 22-29.
- [17] 崔克明. 植物发育生物学[M]. 北京: 北京大学出版社, 2007.
- [18] Hellgren J M, Olofsson K, Sundberg B. Patterns of auxin distribution during gravitational induction of reaction wood in poplar and pine[J]. Plant Physiol, 2004, 135: 212-220.
- [19] Moyle R, Schrader J, Stenberg A, et al. Environmental and auxin regulation of wood formation involves members of the *Aux/IAA* gene family in hybrid aspen [J]. Plant, 2002, 31: 675-685.
- [20] Du S and Yamamoto F. An overview of the biology of reaction wood formation [J]. Journal of Integrative Plant Biology, 2007, 49 (2): 131-143.
- [21] Baba K. Structure and formation of reaction wood [M].//Fukushima K, Funada R, Sugiyama J, et al. Secondary xylem formation-introduction to biomass science. Kaiseisha Press, Otsu, 2003, 76-80 (in Japanese).
- [22] Du S, Uno H, Yamamoto F. Roles of auxin and gibberellin in gravity-induced tension wood formation in *Aesculus turbinata* seedlings [J]. IAWA, 2004, 25, 337-347.