

落羽杉×墨西哥落羽杉种子发育过程中部分内源激素和 主要营养成分含量变化

王紫阳, 杨颖, 华建峰, 殷云龙, 於朝广^①

[江苏省中国科学院植物研究所(南京中山植物园)江苏省植物资源保护与利用重点实验室, 江苏 南京 210014]

摘要:为探明落羽杉属(*Taxodium* Rich.)种间杂交种子发育过程中内源激素和营养成分的变化规律,以6个发育阶段的落羽杉[*T. distichum* (Linn.) Rich.]×墨西哥落羽杉(*T. mucronatum* Ten.)种子为材料,对吲哚乙酸(IAA)、异戊烯腺嘌呤核苷(iPA)、赤霉素4(GA₄)、脱落酸(ABA)、茉莉酸(JA)、水杨酸(SA)以及可溶性糖、可溶性淀粉、可溶性蛋白质的含量变化进行了分析。结果表明:内源激素含量随种子发育进程呈现不同的变化格局,IAA和ABA含量维持在较高水平,而iPA含量则处于较低水平。比较来看,IAA含量在子叶胚前期最高,iPA和GA₄含量在子叶胚期最高,JA含量在柱状胚期最高,ABA含量在柱状胚期和子叶胚前期较高,SA含量在显性胚期至子叶胚前期较高。可溶性糖、可溶性淀粉和可溶性蛋白质含量总体呈升高趋势,且在子叶胚期最高。研究结果显示:IAA和ABA在落羽杉×墨西哥落羽杉种子发育过程中发挥主要调控作用,可溶性糖、可溶性淀粉和可溶性蛋白质随着种子发育不断积累。

关键词:落羽杉属;种子发育;内源激素;营养成分

中图分类号: Q946; S791 文献标志码: A 文章编号: 1674–7895(2026)02–0104–04

DOI: 10.3969/j.issn.1674–7895.2026.02.11

Variations of contents of several endogenous hormones and major nutrients during the seed development process of *Taxodium distichum* × *Taxodium mucronatum* WANG Ziyang, YANG Ying, HUA Jianfeng, YIN Yunlong, YU Chaoguang^① [Jiangsu Key Laboratory for Conservation and Utilization of Plant Resources, Institute of Botany, Jiangsu Province and Chinese Academy of Sciences (Nanjing Botanical Garden Mem. Sun Yat-Sen), Nanjing 210014, China], *J. Plant Resour. & Environ.*, 2026, 35(2): 104–107

Abstract: To investigate the variation patterns of endogenous hormones and nutrients during the seed development process of interspecific hybrids of *Taxodium* Rich., taking seeds of *T. distichum* (Linn.) Rich. × *T. mucronatum* Ten. at six developmental stages as materials, the variations of contents of indole-3-acetic acid (IAA), isopentenyladenosine (iPA), gibberellin 4 (GA₄), abscisic acid (ABA), jasmonic acid (JA) and salicylic acid (SA), as well as soluble sugar, soluble starch and soluble protein were analyzed. The results indicate that as the seeds develop, the contents of endogenous hormones exhibit different variation patterns, IAA and ABA contents maintain at a relatively high level, while iPA content maintains at a relatively low level. In comparison, IAA content reaches the highest value at the pre-cotyledonary embryo stage, iPA and GA₄ contents reach the highest value at the cotyledonary embryo stage, JA content reaches the highest value at the columnar embryo stage, ABA content is at a relatively high level at both the columnar embryo stage and pre-cotyledonary embryo stage, SA content is at a high level from the dominant embryo stage to the pre-cotyledonary embryo stage. The contents of soluble sugar, soluble starch and soluble protein generally exhibit an increasing trend, with the highest level at the cotyledonary embryo stage. The results reveal that IAA and ABA play a major regulatory role during the seed development of *T. distichum* × *T. mucronatum*, and soluble sugar, soluble starch and soluble protein continuously accumulate with the development of seeds.

Key words: *Taxodium* Rich.; seed development; endogenous hormone; nutrient

内源激素对于植物胚胎和种子发育具有重要的调控作用^[1–3]。例如:吲哚乙酸(IAA)含量变化是胚胎发生的早期信号^[4];细胞分裂素有利于雌配子体的细胞分裂、伸长及早期胚

胎发育所需的养分吸收^[3];赤霉素(GA)主要通过促进生长素合成间接促进种子发育^[5];脱落酸(ABA)在调节种子发育、成熟和萌发过程中均具有重要的生理作用^[6–7]。除了受激素调

收稿日期: 2025–10–19

基金项目: 江苏落羽杉属树木育种及培育省级长期科研基地项目[LYKJ(2021)05]; 2025年江苏省落羽杉国家林木种质资源库项目(362502317)

作者简介: 王紫阳(1989—),男,陕西白水人,硕士,实验师,主要从事林木遗传育种研究。

^①通信作者 E-mail: yuchaoguang168@cnbg.net

引用格式: 王紫阳, 杨颖, 华建峰, 等. 落羽杉×墨西哥落羽杉种子发育过程中部分内源激素和主要营养成分含量变化[J]. 植物资源与环境学报, 2026, 35(2): 104–107.

控外,植物种子发育过程还需要适宜的糖、淀粉和蛋白质作为营养来源,因此,种子在成熟时的营养成分积累是决定其萌发能力的重要因子^[8-9]。然而,目前有关针叶树种子发育过程中内源激素和营养成分含量变化的研究相对较少,仅在火炬松(*Pinus taeda* Linn.)^[10]、狭叶南洋杉[*Araucaria angustifolia* (Bertol.) Steud.]^[11]、红松(*Pinus koraiensis* Siebold et Zucc.)^[3,12]等树种上开展了少量研究,这些研究表明内源激素和营养成分在针叶树种子发育过程中发挥着重要的生理作用,但其变化规律常因树种不同而存在一定差异。例如:火炬松的 IAA 含量从柱状胚期开始持续增加,在子叶胚期达到峰值,而红松的 IAA 含量在柱状胚期达到峰值,在子叶胚期急剧下降^[3,10];可溶性糖含量在红松种子发育过程中呈上升趋势,而在东北红豆杉(*Taxus cuspidata* Siebold et Zucc.)种子发育过程中呈下降趋势^[3,9]。

落羽杉(*Taxodium distichum* (Linn.) Rich.)和墨西哥落羽杉(*T. mucronatum* Ten.) (简称墨杉)均为落羽杉属(*Taxodium* Rich.)树种,二者杂交选育出的中山杉(*T. 'Zhongshanshan'*)具有耐盐、耐涝、抗风、速生和树形优美等优势,在湖泊湿地、水网、滩涂和平原绿化造林中具有巨大的应用潜力^[13]。目前,落羽杉属种苗(主要指中山杉)主要依赖于扦插育苗,而插穗采集易受数量与季节的限制,且插穗的生根能力会随着采穗母树生理年龄增长而逐渐下降,导致扦插成本高、繁育效率低等问题^[14]。体胚发生技术具有繁殖数量多、速率快等优点,是实现优良苗木模式化生产的重要手段^[14]。研究发现,体胚发生与合子胚发育过程中内源物质的合成方式类似^[15],研究合子胚发育过程中内源物质含量变化可为体胚发生中碳源及外源激素的添加提供参考。鉴于此,本研究对落羽杉×墨杉不同发育时期种子的内源激素和营养成分含量变化进行了比较,以期为落羽杉属种间杂交的胚胎发育生理过程及分子机制研究奠定基础。

1 材料和方法

1.1 材料

于2022年3月,在江苏省落羽杉国家林木种质资源库(北纬32°03'13.85",东经118°49'42.16")选取15株具有较大孢子叶球的落羽杉优良无性系D-JGS4和3株健康的墨杉优良无性系M-B6,将其分别作为母本和父本;对这些亲本进行人工授粉,共授粉536个大孢子叶球。在授粉后定期采集母本的球果(早期为大孢子叶球),直至种子成熟,每次采集50个球果,采集后立即放在冰上带回实验室。选取每个球果中间部位的种子,快速去除种皮,参照Wang等^[16]的方法将种子发育过程划分为原胚期、裂生多胚期、显性胚期、柱状胚期、子叶胚前期和子叶胚期6个阶段。将同一发育阶段的种子(包含雌配子体和胚胎)混匀后分成6份,分装到2 mL离心管内,用液氮速冻后置于-80℃保存、备用。

1.2 方法

1.2.1 内源激素含量测定 内源激素的提取和测定由武汉迈维代谢生物科技股份有限公司完成。具体实验方法如下:将样品研磨成粉末状;取50 mg粉末,加入10 μL质量浓度100 ng·mL⁻¹内标混合液^[17]和1 mL提取液[V(甲醇):V(水):V(甲酸)=15:4:1的混合溶液],充分涡旋混匀后,4℃、12 000 r·min⁻¹离心5 min;取上清液,35℃下液氮吹干;加入100 μL体积分数80%甲醇溶液复溶,用孔径0.22 μm的滤膜过滤;将滤液全部放入进样瓶中进行检测。按照文献^[17]中的分析条件进行液相色谱串联质谱分析及标准曲线绘制,根据检测结果计算IAA、异戊烯腺嘌呤核苷(iPA)、赤霉素4(GA₄)、ABA、茉莉酸(JA)和水杨酸(SA)含量,并计算(IAA+iPA+GA₄+JA)/ABA。每个发育阶段设3个生物学重复。

1.2.2 营养成分含量测定 将样品研磨成粉末状;取200 mg粉末,采用蒽酮法^[9]测定可溶性糖含量,采用NBT(氮蓝四唑)光还原法^[18]测定可溶性淀粉含量,采用考马斯亮蓝法^[9]测定可溶性蛋白质含量。每个发育阶段设3个生物学重复。

1.3 数据处理及统计分析

采用EXCEL 2019和SPSS 21.0软件进行数据分析,采用邓肯氏(Duncan's)新复极差法进行显著性检验。

2 结果和分析

2.1 内源激素含量变化分析

检测结果(表1)显示:IAA含量随着种子发育进程呈现“降—升—降”的变化趋势,在显性胚期最低(238.95 ng·g⁻¹),在子叶胚前期最高(461.51 ng·g⁻¹);并且,子叶胚前期的IAA含量显著($p<0.05$)高于其余发育阶段。iPA含量在原胚期至显性胚期较为稳定,并在柱状胚期最低(0.05 ng·g⁻¹),在子叶胚期最高(0.38 ng·g⁻¹),且柱状胚期和子叶胚期的iPA含量与其余发育阶段存在显著差异。GA₄含量随着种子发育进程不断升高,在原胚期至显性胚期处于较低水平,从柱状胚期开始显著升高,并在子叶期达到最高值(13.51 ng·g⁻¹)。ABA含量随着种子发育进程呈现先上升后下降的变化趋势,并且,柱状胚期和子叶胚前期的ABA含量显著高于其余发育阶段。JA含量在原胚期至柱状胚期逐渐上升,在柱状胚期最高(10.41 ng·g⁻¹),随后在子叶胚前期显著下降,并在子叶胚期显著回升。SA含量随着种子发育进程呈现波动变化,在显性胚期至子叶胚前期处于较高水平,且显著高于其余发育阶段。(IAA+iPA+GA₄+JA)/ABA随着种子发育进程呈现先降低后升高的变化趋势,在原胚期最高(0.77),在柱状胚期最低(0.08),在显性胚期至子叶胚期处于较低水平,且显著低于原胚期和裂生多胚期。

2.2 营养成分含量变化分析

检测结果(表2)显示:随着种子发育,可溶性糖含量总体呈现先下降后上升的变化趋势,在显性胚期最低(4.03 mg·g⁻¹);

可溶性淀粉含量总体呈现持续上升的趋势,在原胚期最低($0.35 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$);可溶性蛋白质含量总体呈波动上升趋势,在原胚期和裂生多胚期较低,在显性胚期和柱状胚期显著($p <$

0.05)上升,随后持续显著升高。上述3种营养成分的含量均在子叶胚期最高(7.78 、 2.26 和 $144.51 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$),且显著高于其余发育阶段。

表1 落羽杉×墨西哥落羽杉种子发育过程中部分内源激素含量的变化($\bar{X} \pm SD$)¹⁾

Table 1 Variations of contents of several endogenous hormones during the seed development process of *Taxodium distichum* (Linn.) Rich. × *T. mucronatum* Ten. ($\bar{X} \pm SD$)¹⁾

发育阶段 Developmental stage	含量/($\text{ng} \cdot \text{g}^{-1}$) Content						(IAA+iPA+GA ₄ +JA)/ABA
	IAA	iPA	GA ₄	ABA	JA	SA	
原胚期 Proembryo stage	336.07±25.06b	0.12±0.01b	0.23±0.02d	439.15±92.88c	3.77±0.33c	17.73±3.29c	0.77±0.11a
裂生多胚期 Cleavage polyembryony stage	304.51±35.19bc	0.15±0.01b	0.35±0.03d	753.41±75.13c	4.55±0.42c	19.60±1.02c	0.47±0.06b
显性胚期 Dominant embryo stage	238.95±10.19c	0.11±0.02b	0.42±0.03d	2 000.46±150.23b	7.91±0.34b	118.83±7.77a	0.12±0.01c
柱状胚期 Columbar embryo stage	277.70±12.53bc	0.05±0.01c	2.74±0.14c	3 790.69±264.83a	10.41±0.68a	99.05±8.06b	0.08±0.01c
子叶胚前期 Pre-cotyledonary embryo stage	461.51±35.99a	0.13±0.02b	6.32±0.68b	3 595.43±271.86a	1.30±0.47d	125.48±6.33a	0.13±0.00c
子叶胚期 Cotyledonary embryo stage	271.05±13.52bc	0.38±0.02a	13.51±0.89a	1 655.43±207.71b	3.89±0.39c	28.60±5.95c	0.17±0.01c

¹⁾ IAA: 吲哚乙酸 Indole-3-acetic acid; iPA: 异戊烯腺嘌呤核苷 Isopentenyladenosine; GA₄: 赤霉素 4 Gibberellin 4; ABA: 脱落酸 Abscisic acid; JA: 茉莉酸 Jasmonic acid; SA: 水杨酸 Salicylic acid. 同列中不同小写字母表示在不同发育阶段间差异显著($p < 0.05$) Different lowercases in the same column indicate the significant differences ($p < 0.05$) between different developmental stages.

表2 落羽杉×墨西哥落羽杉种子发育过程中主要营养成分含量的变化($\bar{X} \pm SD$)¹⁾

Table 2 Variations of contents of major nutrients during the seed development process of *Taxodium distichum* (Linn.) Rich. × *T. mucronatum* Ten. ($\bar{X} \pm SD$)¹⁾

发育阶段 Developmental stage	含量/($\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$) Content		
	可溶性糖 Soluble sugar	可溶性淀粉 Soluble starch	可溶性蛋白质 Soluble protein
原胚期 Proembryo stage	4.67±0.28bc	0.35±0.08d	13.65±1.38d
裂生多胚期 Cleavage polyembryony stage	4.47±0.30bc	1.12±0.08c	10.43±1.09d
显性胚期 Dominant embryo stage	4.03±0.26c	1.78±0.06b	56.43±7.07c
柱状胚期 Columbar embryo stage	5.37±0.38b	1.81±0.07b	42.10±6.05c
子叶胚前期 Pre-cotyledonary embryo stage	5.35±0.46b	1.81±0.05b	85.79±8.59b
子叶胚期 Cotyledonary embryo stage	7.78±0.23a	2.26±0.08a	144.51±8.03a

¹⁾ 同列中不同小写字母表示在不同发育阶段间差异显著($p < 0.05$) Different lowercases in the same column indicate the significant differences ($p < 0.05$) between different developmental stages.

3 讨论和结论

植物激素可分为促进生长素类激素和抑制生长素类激素,前者包括 IAA、iPA、GA 和 JA 等,后者主要为 ABA^[3,19-21]。本研究结果显示:IAA 和 ABA 含量在种子发育各阶段明显高于其他几种激素,由此推测,二者在落羽杉×墨杉种子发育过程中可能发挥着重要的调控作用,具体作用机制有待进一步研究。另外,IAA 含量在子叶胚前期激增,显著($p < 0.05$)高于其余发育阶段,说明落羽杉×墨杉种子在子叶发育和胚体伸长过程中可能需要高水平的 IAA。本研究中,iPA 含量在种子发育多个阶段均处于较低水平,仅在子叶胚期显著增加,说明 iPA 可能在落羽杉×墨杉种子膨大和储藏物质积累过程中起促进作用,后期可通过外源施加细胞分裂素验证其在种子发育过程中的促进作用。GAs 在促进植物早熟、提早开花和种

子发育过程中起着重要作用^[5,22]。本研究只检测出 GA₄,且 GA₄ 含量在整个发育过程中较低,说明 GAs 在落羽杉×墨杉种子发育过程中的作用可能并不显著。ABA 在促进种子耐干燥性形成、控制蛋白质和脂质合成、维持休眠等方面具有重要作用^[6,23]。本研究中,ABA 含量在原胚期和裂生多胚期处于较低水平,在显性胚期显著升高,在柱状胚期和子叶胚前期处于较高水平,并在子叶胚期显著下降,说明 ABA 可能在落羽杉×墨杉种子形态建成和成熟干燥过程中起作用。JA 在种子发育、果实成熟和糖类积累等过程均具有重要作用^[19],SA 通常被用于外源施加来调控种子萌发^[24]。落羽杉×墨杉种子的 JA 和 SA 含量均在种子发育早期呈上升趋势,JA 在柱状胚期最高,SA 在显性胚期至子叶胚前期处于较高水平,说明二者可能在落羽杉×墨杉种子发育的早期和中期发挥作用。另外,种子发育过程不仅与内源激素的绝对含量有关,还与促进生长素类激素和抑制生长素类激素之间的比值有关。在种子发育早期,促进生长素类激素与抑制生长素类激素的比值高有利于胚胎细胞的快速分裂和形态建成,而在种子发育后期,其比值降低有利于促进胚胎和种子的成熟^[3,19-20]。本研究中,(IAA+iPA+GA₄+JA)/ABA 在原胚期最高,在显性胚期至子叶胚期(即胚胎发育的中、后期)处于较低水平,说明促进生长素类激素占主导地位有利于落羽杉×墨杉种子早期发育过程中胚胎和胚乳细胞快速分裂,而在形态建成及分化完成后则需要抑制生长素类激素发挥主要作用,从而抑制种子生长,促进种子成熟和有机物积累。

除了受内源激素调控外,种子的正常发育还与糖、淀粉、蛋白质等营养成分的动态变化密切相关^[12]。糖类能为种子发育提供能量,并参与发育后期营养物质的储存和积累^[25],尤其是可溶性淀粉,在种胚发育晚期迅速积累,可为种子后期成熟奠定物质基础^[12]。蛋白质作为种子发育过程中主要的氮素来源,是种子正常发育的物质基础,其含量水平是评价种

子物质代谢活动的重要指标^[12]。本研究中,可溶性糖、可溶性淀粉和可溶性蛋白质含量在种子发育过程中变化趋势相似,大体呈现逐渐升高的趋势,且均在子叶胚期最高,说明随着落羽杉×墨杉种子逐渐发育成熟,可溶性糖、可溶性淀粉和可溶性蛋白质等营养成分不断积累,不但为种子正常发育提供了养分,而且可储藏在种子中,为种子萌发提供能量。

研究结果显示;在落羽杉×墨杉种子发育过程中,IAA 和 ABA 发挥主要调控作用,其中,促进生长素类激素在种子发育早期占主导地位,抑制生长素类激素在种子发育后期起主导作用;可溶性糖、可溶性淀粉和可溶性蛋白质均随着种子发育不断积累。

参考文献:

- [1] 张新友,徐静,汤丰收,等.花生种间杂种胚胎发育及内源激素变化[J].作物学报,2013,39(6):1127-1133.
- [2] THILAKARATHNE A S, LIU F, ZOU Z. Plant signaling hormones and transcription factors: key regulators of plant responses to growth, development, and stress[J]. Plants, 2025, 14: 1070.
- [3] 梁艳,沈海龙,高美玲,等.红松种子发育过程中内源激素含量的动态变化[J].林业科学,2016,52(3):105-111.
- [4] KONG L, ATTREE S M, FOWKE L C. Changes of endogenous hormone levels in developing seeds, zygotic embryos and megagametophytes in *Picea glauca* [J]. Physiologia Plantarum, 1997, 101: 23-30.
- [5] RADEMACHER W. Growth retardants: effects on gibberellin biosynthesis and other metabolic pathways [J]. Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology, 2000, 51: 501-531.
- [6] 韩东花,杨桂娟,肖遥,等.楸树种子发育过程中内源激素含量的动态变化[J].林业科学研究,2021,34(1):56-64.
- [7] PULLMAN G S, BUCALO K. Pine somatic embryogenesis: analyses of seed tissue and medium to improve protocol development [J]. New Forests, 2014, 45: 353-377.
- [8] ANDERSON E D, OWENS J N. Embryo development, megagametophyte storage product accumulation, and seed efficiency in *Taxus brevifolia* [J]. Canadian Journal of Forest Research, 2001, 31: 1046-1056.
- [9] 秦祎婷,李雪,翟志席,等.东北红豆杉种子发育过程生理特性研究[J].东北农业大学学报,2014,45(11):8-13.
- [10] SILVEIRA V, BALBUENA T S, SANTA-CATARINA C, et al. Biochemical changes during seed development in *Pinus taeda* L. [J]. Plant Growth Regulation, 2004, 44: 147-156.
- [11] ASTARITA L V, FLOH E I S, HANDRO W. Changes in IAA, tryptophan and activity of soluble peroxidase associated with zygotic embryogenesis in *Araucaria angustifolia* (Brazilian pine) [J]. Plant Growth Regulation, 2003, 39: 113-118.
- [12] 梁艳,高美玲,刘敏,等.红松种胚发育过程中营养物质的动态变化[J].种子,2018,37(10):16-20.
- [13] 殷云龙,於朝广,华建峰.‘中山杉’的选育和利用及相关研究进展[J].植物资源与环境学报,2019,28(4):99-106.
- [14] CHEN T, JIA X, YU C, et al. A simple and efficient protocol for cryopreservation of *Taxodium* hybrid ‘zhongshanshan’ embryogenic callus [J]. Plant Cell, Tissue and Organ Culture, 2024, 156: 44.
- [15] JIMÉNEZ V M. Involvement of plant hormones and plant growth regulators on *in vitro* somatic embryogenesis [J]. Plant Growth Regulation, 2005, 47: 91-110.
- [16] WANG Z, YANG Y, YIN Y, et al. Transcriptomic time-series analyses of gene expression profile during zygotic embryo development in *Taxodium distichum* × *Taxodium mucronatum* [J]. Trees, 2024, 38: 1543-1555.
- [17] 王建昭,高园,刀梅,等.山茶叶片的离体再生及内源激素与不定芽分化的关系 [J]. 园艺学报, 2024, 51(8): 1891-1905.
- [18] 高俊凤.植物生理学实验指导 [M]. 北京:高等教育出版社, 2006: 167-169.
- [19] 蔡爽,阮成江,张堯晨,等.沙棘种子发育期茉莉酸水平变化及其信号基因表达分析 [J]. 分子植物育种, 2019, 17(2): 419-427.
- [20] SCALABRIN E, RADAELLI M, CAPODAGLIO G. Simultaneous determination of shikimic acid, salicylic acid and jasmonic acid in wild and transgenic *Nicotiana glauca* plants exposed to abiotic stresses [J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2016, 103: 53-60.
- [21] COLLIN A, DASZKOWSKA-GOLEC A. Revising the role of ABA as regulator of flowering and seed development [J]. Journal of Plant Physiology, 2025, 12: 154565.
- [22] ROBIL J M, AWALE P, MCSTEEN P, et al. Gibberellins: extending the green revolution [J]. Journal of Experimental Botany, 2025, 76(7): 1837-1853.
- [23] KOZAKI A, AOYANAGI T. Molecular aspects of seed development controlled by gibberellins and abscisic acids [J]. International Journal of Molecular Sciences, 2022, 23: 1876.
- [24] 贾述林,张玉苗,王凤垚,等.水杨酸对盐胁迫下不同饲草种子萌发的影响 [J]. 山东农业大学学报(自然科学版), 2025, 56(5): 841-848.
- [25] LOBO A K M, MARTINS M D O, NETO M C L. Exogenous sucrose supply changes sugar metabolism and reduces photosynthesis of sugarcane through the down-regulation of Rubisco abundance and activity [J]. Journal of Plant Physiology, 2015, 179: 113-121.

(责任编辑:佟金凤)