

文章编号:1001—7380(2022)06—0001—06

金银花花发育过程中内源激素 含量变化规律研究

亓希武¹, 林 沂¹, 陈泽群¹, 房海灵¹, 仇丽云², 梁呈元^{1*}

(1.江苏省中国科学院植物研究所,江苏 南京 210014; 2.常州金坛冰蕊金银花专业合作社,江苏 常州 213200)

摘要:金银花是一种重要的大宗中药材,具有多种生物学活性,临床应用广泛。金银花主要以其干燥花蕾入药,花蕾产量和品质与药材质量和经济效益密切相关。该研究利用高效液相色谱-串联质谱(HPLC-MS/MS)方法检测了金银花花发育过程中3种内源激素 IAA、ABA 和 GA₃ 的含量变化规律。结果表明3种内源激素的变化趋势并不相同,IAA 质量浓度呈现出先升高后降低并持平的变化趋势,其含量的持续增加促进了花的发育;ABA 和 GA₃ 的质量浓度在白蕾期到金花期的过程中迅速上升,说明高质量浓度的 ABA 和 GA₃ 促进开花过程。3种激素的平衡在不同发育阶段呈现出不同变化趋势,IAA/ABA 比值的升高有利于花蕾初期的发育,而其比值的下降则促进花蕾后期的发育和开花过程;IAA/GA₃ 和 ABA/GA₃ 比值的升高促进花蕾的发育和开花,而其比值的下降可能促进了花色由白转黄和衰老过程。该研究对揭示植物内源激素调控金银花花发育的机制提供了重要的基础数据。

关键词:金银花;花发育;IAA;ABA;GA₃;变化规律

中图分类号:Q945.6⁺4;Q946.885;S567.7⁺9 **文献标志码:**A **doi:**10.3969/j.issn.1001-7380.2022.06.001

Study on the changing of three endogenous hormones during the development of *Lonicera japonica* flowers

Qi Xiwu¹, Lin Yi¹, Chen Zequn¹, Fang Hailing¹, Qiu Liyun², Liang Chengyuan^{1*}

(1.Institute of Botany, Jiangsu Province and Chinese Academy of Sciences, Nanjing 210014, China;

2.Changzhou Jintan Bingrui Honeysuckle Professional Cooperative, Changzhou 213200, China)

Abstract: *Lonicera japonica* Thunb. is an important medicinal plant with a variety of biological activities and is widely used in clinical medicine. *L. japonica* is mainly used as medicine with its dried flower buds, and the yield and quality of flower buds are closely related to the quality of medicinal materials and economic benefits. In this study, high performance liquid chromatography-tandem mass spectrometry (HPLC-MS/MS) was used to detect the changes in the content of three endogenous hormones IAA, ABA and GA₃ during the development of *L. japonica* flowers. The results showed that the changing trends of the three endogenous hormones were not the same. The concentration of IAA showed a trend of increasing at first, then decreasing and remaining flat, and the continuous increase of its content promoted flower development. The concentrations of ABA and GA₃ increased rapidly from the white bud stage to the golden flowering stage, indicating that high concentrations of ABA and GA₃ promoted the flowering process. The balance of the three hormones showed different trends at different developmental stages. An increase in the IAA/ABA ratio favored the development of buds at the early stage, while a decrease in its ratio promoted the development of buds at the later stage and the flowering process; an increase in the IAA/GA₃ and ABA/GA₃ ratios promoted the development of buds and flowering, while a decrease in their ratios may have promoted the process of flower color changing from white to yellow and senescence. This study provides important basic data for revealing the mechanism of plant endogenous hormones regulating *L. japonica* flower development.

收稿日期:2022-07-22;修回日期:2022-08-27

基金项目:江苏省林业科技创新与推广项目“金银花林下间种模式研究与示范”(LYKJ[2021]20);常州市科技支撑计划项目“植物生长调节剂调控金银花花期的技术与示范”(CE20202006)

作者简介:亓希武(1986-),男,山东临沂人,副研究员,博士。主要从事药用植物资源研究。

***通信作者:**梁呈元(1972-),男,江西吉安人,研究员,博士。主要从事药用植物资源研究。E-mail:liangcy618@cnbg.net

Key words: *Lonicera japonica*; Flower development; IAA; ABA; GA₃; Changing rule

金银花 (*Lonicera japonica* Thunb.) 是忍冬科忍冬属多年生半常绿藤本植物,其花初开时为白色,后转为黄色,故称“金银花”。金银花是一种重要的大宗中药材,药用历史悠久,具有清热解毒、凉散风热之功效^[1],现代医学表明其具有抗炎、抗氧化、抗病毒、抗菌等多种生物学活性^[2]。金银花临床应用非常广泛,据统计有超过 500 种中药制剂中含有金银花成分^[3]。近年来,金银花广泛用于治疗多种严重的传染性疾病,包括严重急性呼吸综合征 (SARS)、H1N1 流行性感、手足口病等;在国家卫生健康委员会公布的《新型冠状病毒肺炎诊疗方案 (试行第八版)》中,推荐用于治疗新型冠状病毒 (COVID-19) 的中成药金花清感颗粒和莲花清瘟胶囊中都含有金银花成分。

金银花主要以其干燥花蕾入药,根据发育时期的不同,金银花的花可分为幼蕾期、绿蕾期、白蕾期、银花期和金花期等不同的阶段。花是金银花重要的经济性状,花的发育对金银花药材产量和品质都具有重要影响。开花是植物生活史的重要环节,受到外界环境因子和植物体内生理信号的复杂调控,目前的研究表明植物的开花受到光周期途径、春化途径、自主途径、温度途径、赤霉素途径、年龄途径等多种途径的影响^[4]。植物激素是影响植物开花的重要因素,很多植物激素能够通过作用于开花相关途径,进而影响其花的发育进程^[5]。例如,生长素 (IAA) 通过生长素响应因子 (ARF) 调控生长素响应基因的表达,进而参与花原基发育、花序建成、花器官脱落与衰老等多个花发育进程,外源 IAA 的施用也会对花发育造成影响^[6]。脱落酸 (ABA) 能够通过作用于光周期途径、自主途径和 GA₃ 途径,参与调控植物的成花诱导、花芽分化及开花调控等过程^[7]。赤霉素 (GA₃) 通过其信号转导途径中的关键蛋白 DELLA 的降解,作用于多个花发育相关的关键因子,从而调控植物花的诱导和花器官发育等多个途径;在很多植物中,开花过程活性赤霉素的含量往往会升高^[8-11]。金银花在花发育过程中伴随着花蕾的增大、开放、花器官的发育、花色的转变、活性成分积累的变化等多种生理生化过程,在这些过程中,IAA、ABA 和 GA₃ 信号所参与的途径起到重要的调控作用,因此,分析这 3 种内源激素的变化规律对进一步了解金银花花发育调控机制具有重要的

指导意义。

本研究利用高效液相色谱-串联质谱 (HPLC-MS/MS) 方法检测了金银花花发育过程中 3 种内源激素 (IAA、ABA 和 GA₃) 的含量变化规律,该研究对揭示植物内源激素调控金银花花发育的机制提供了重要的基础数据。

1 材料与方法

1.1 植物材料

供试金银花种植于江苏省中国科学院植物研究所种质资源圃,根据其花的发育程度分为 5 个时期,分别为幼蕾期 (绿色花蕾,直径 < 1.5 cm)、绿蕾期 (绿色花蕾,直径 2—3 cm)、白蕾期 (白色花蕾,直径 3.5—4.5 cm)、银花期 (白色花,直径 5 cm 左右) 和金花期 (黄色花,直径 5 cm 左右)。于各时期将材料采摘后迅速置于液氮中速冻,之后保存于 -80 °C 中备用。

1.2 试剂与仪器

标准品 (IAA、ABA 和 GA₃) 和内标标准品 (氘代吲哚乙酸、氘代脱落酸和氘代赤霉素) 购自 Sigma 公司, GCB C18 QuEChers 填料购自上海安谱实验科技股份有限公司,色谱级甲醇和乙腈购自德国默克公司。

Velocity 18R Pro 台式高速离心机购自英国 Dynamica 公司, BSA224S 电子天平购自德国 Sartorius 公司, AGLIENT1290 高效液相色谱仪购自美国 AGLIENT 公司, WATERS Xevo TQ-S micro 三重四极杆质谱仪购自美国 WATERS 公司, ZQZY-78BE 恒温摇床购自上海知楚仪器有限公司, KQ-300E 型超声清洗仪购自昆山市超声仪器有限公司, DC150-1 氮吹仪购自杭州佑宁仪器有限公司。

1.3 标准曲线绘制

标准曲线使用内标法进行绘制,首先使用甲醇溶液将 IAA、ABA 和 GA₃ 标准品稀释至 1 μg/mL 作为标准品母液,之后用甲醇溶液配制成质量浓度为 0.1, 0.2, 0.5, 2, 5, 20, 50, 200 ng/mL 的标准品溶液;同时使用甲醇溶液将 3 种内标标准品配制成 1 μg/mL 的内标标准品母液,向各质量浓度的标准品溶液中加入终质量浓度为 20 ng/mL 的内标标准品作为内标对照。测定时以各标准品质量浓度与内标标准品质量浓度的比值作为横坐标,以各标准品峰面积与内标标准品峰面积的比值作为纵坐标,

每个质量浓度标准品检测 2 次用于绘制标准曲线。

1.4 金银花内源激素提取

将金银花鲜样置于液氮中研磨至粉碎,准确称量 1 g 样品于玻璃试管中,加入 10 倍体积乙腈溶液,并加入 4 μL 内标标准品母液,4 ℃ 提取过夜后,12 000×g 离心 5 min,取上清液;向沉淀中再次加入 5 倍体积乙腈溶液,提取 2 次,合并所得上清液;之后加入 35 mg C18 填料,剧烈震荡 30 s,10 000×g 离心 5 min,取上清液;氮气吹干,以 200 μL 甲醇复溶(此时内标标准品质量浓度为 20 ng/mL),过 0.22 μm 有机相滤膜后待测。激素提取及后续检测试验均进行 3 次生物学重复。

1.5 HPLC-MS/MS 检测金银花内源激素

激素检测使用 AGLIENT1290 高效液相色谱仪串联 WATERS Xevo TQ-S micro 三重四极杆质谱仪,色谱柱为 poroshell 120 SB-C18 反相色谱柱

(2.1 mm×150 mm,2.7 μm),30 ℃,进样体积 2 μL,流动相 A 为 0.1%甲酸/甲醇,流动相 B 为 0.1%甲酸/水,梯度洗脱参数如表 1 所示。

表 1 高效液相色谱梯度洗脱参数

时间/min	流速/(mL/min)	A%
0—1	0.3	20
1—3	0.3	20—50
3—9	0.3	50—80
9—10.5	0.3	80
10.5—10.6	0.3	80—20
10.6—13.5	0.3	20

质谱电离方式为 ESI 正负离子模式分别监测,扫描类型为 MRM,气帘气为 15 psi,喷雾电压为 +4 500,-4 000 V,雾化气压力为 65 psi,辅助气压力为 70 psi,雾化温度为 400 ℃,质子化或去质子化的选择反应监测条件如表 2 所示。

表 2 植物激素质反应监测条件

植物激素	极性	母离子 m/z	子离子 m/z	解簇电压/V	碰撞能量/V
IAA	+	176.1	129.8 [*] /102.9	65	12/42
ABA	-	263.1	153.0 [*] /204.2	-60	-14/-27
GA ₃	-	345.2	143.0 [*] /239.0	-80	-30/-33

注: * 标记为定量离子。

1.6 统计分析

差异显著性分析使用 SPSS 软件进行。

2 结果与分析

2.1 植物激素标准曲线绘制

利用 HPLC-MS/MS 检测植物激素 IAA,ABA 和 GA₃标准品(见图 1-A),通过设置不同质量浓度梯度绘制标准曲线(见图 1-B),其中 IAA 回归方程为 $y=1.292\ 45\ x+0.005\ 05(r=0.996\ 87)$,ABA 回归方程为 $y=6.212\ 21\ x+0.001\ 65(r=0.995\ 09)$,GA₃回归方程为 $y=2.042\ 27\ x-0.002\ 29(r=0.995\ 27)$,其中 x 为标准品质量浓度与内标标准品质量浓度的比值, y 为标准品峰面积与内标标准品峰面积的比值。由回归方程可见其 r 均大于 0.99,标准曲线质量较好。

2.2 金银花花发育过程中内源 IAA 含量变化

根据标准曲线计算金银花不同发育时期过程中内源 IAA 的含量,结果如表 3 所示,随着花的发育,IAA 质量浓度呈现出先升高后降低并持平的变化趋势,绿蕾期质量浓度最高,为 90.65 ng/g。由于

在金银花从花蕾到开花的发育过程中,花的质量是逐渐增加的,因此根据不同时期花的平均质量可以计算单朵花中 IAA 的总含量,结果表明,随着花的发育,单朵花中 IAA 的总含量呈现逐渐增加的趋势,在花蕾开放后的 2 个时期(银花期和金花期),其含量显著高于花蕾期。在幼蕾期至白蕾期,花蕾体积与质量不断增加,因此该过程中 IAA 的积累促进金银花花蕾的发育,而开花后,花的体积与质量不再增加,该过程中 IAA 质量浓度相对稳定,说明金银花花发育过程中 IAA 的积累促进花的生长。

2.3 金银花花发育过程中内源 ABA 含量变化

金银花花发育过程中内源 ABA 含量和变化趋势如表 4 所示。随着花的发育,ABA 的质量浓度整体呈现出升高的趋势,只在最初幼蕾期到绿蕾期的过程中有少量程度的下降,之后迅速升高,在金花期含量最高,为 148.51 ng/g。根据不同时期花的平均质量计算单朵花中的 ABA 总含量结果表明,随着花的发育,单朵花中 ABA 总含量呈现逐渐增加的趋势,尤其是在花蕾开放后的 2 个时期(银花期和金花期),其含量迅速升高。说明 ABA 在花蕾期质量

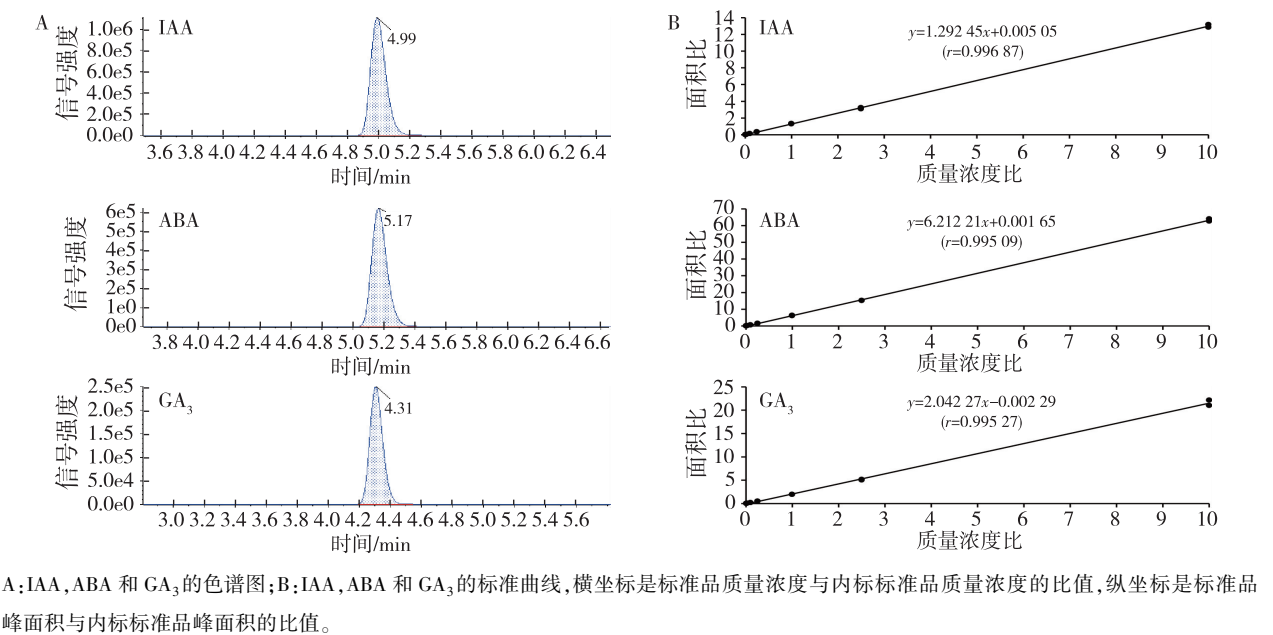


图 1 植物激素标准曲线

表 3 IAA 含量检测

时期	y	x	检测样品质量浓度 /(ng/mL)	检测样品稀释 体积/mL	检测样品 质量/g	每克样品 含量/(ng/g) [#]	千蕾重 /g	每朵花 含量/(ng/花) [#]
幼蕾期	20.01±1.09	15.48±0.84	309.60±16.79	0.20	1.020	60.71±3.29 c	21.34	1.30±0.07 d
绿蕾期	29.79±2.08	23.04±1.61	460.83±32.25	0.20	1.017	90.65±6.34 a	73.23	6.64±0.46 c
白蕾期	19.00±1.36	14.69±1.05	293.88±21.01	0.20	1.021	57.57±4.11 c	129.05	7.43±0.53 c
银花期	24.82±1.35	19.20±1.04	384.02±20.81	0.20	1.012	75.91±3.98 b	157.65	11.97±0.63 b
金花期	24.92±1.69	19.28±1.31	385.58±26.11	0.20	1.003	76.92±5.21 b	172.90	13.30±0.90 a

注: [#]不同字母表示显著性差异。

浓度较为稳定,而在花蕾期向开花转变过程中及开花后质量浓度迅速升高,可见高质量浓度 ABA 促进金银花花蕾的开放及银花期向金花期的转变。此外,金银花开放后 2—3 d 花色即发生转变并迅速衰老,而 ABA 在植物衰老过程中发挥重要作用,金银花中 ABA 的含量变化暗示其可能参与花的衰老过程。

表 4 ABA 含量检测

时期	y	x	检测样品浓度 /(ng/mL)	检测样品 稀释体积/mL	检测样品 质量/g	每克样品 含量/(ng/g) [#]	千蕾重/ g	每朵花 含量/(ng/花) [#]
幼蕾期	70.07±6.85	11.28±1.10	225.59±22.06	0.20	1.020	44.24±4.33 c	21.34	0.94±0.09 d
绿蕾期	45.17±5.43	7.27±0.87	145.43±17.47	0.20	1.017	28.61±3.44 d	73.23	2.09±0.25 d
白蕾期	64.83±8.52	10.44±1.37	208.71±27.43	0.20	1.021	40.89±5.37 c	129.05	5.28±0.69 c
银花期	128.67±10.18	20.71±1.64	414.26±32.79	0.20	1.012	81.88±6.48 b	157.65	12.91±1.02 b
金花期	231.24±11.71	37.22±1.88	744.47±37.70	0.20	1.003	148.51±7.52 a	172.90	25.68±1.30 a

注: [#]不同字母表示显著性差异。

2.4 金银花花发育过程中内源 GA₃ 含量变化

金银花花发育过程中内源 GA₃ 含量的变化如表 5 所示,随着花的发育,GA₃ 的质量浓度呈现出先下降后升高的趋势,花蕾期逐渐下降;其含量在白蕾期最低,为 0.43 ng/g,开花后升高,在银花期到金花期过程中迅速升高,在金花期最高,为 3.45 ng/g。根据不同时期花的平均质量计算单朵花中的 GA₃ 的

总含量结果表明,随着花的发育,单朵花中 GA₃ 的总含量呈现逐渐增加的趋势,其中自幼蕾期至银花期,其 GA₃ 增加趋势较缓,而在银花期到金花期过程中出现大幅增加。说明低质量浓度的 GA₃ 促进花蕾的发育,而高质量浓度的 GA₃ 在银花期到金花期转变过程中发挥重要作用。

表 5 GA ₃ 含量检测								
时期	y	x	检测样品 浓度/(ng/mL)	检测样品稀释 体积/mL	检测样品 质量/g	每克样品 含量/(ng/g) [#]	千蕾重 /g	每朵花 含量/(ng/花) [#]
幼蕾期	0.67±0.10	0.33±0.05	6.54±0.97	0.20	1.020	1.28±0.19 b	21.34	0.03±0.004 c
绿蕾期	0.43±0.06	0.21±0.03	4.27±0.58	0.20	1.017	0.84±0.11 c	73.23	0.06±0.008 bc
白蕾期	0.22±0.05	0.11±0.02	2.18±0.45	0.20	1.021	0.43±0.09 d	129.05	0.06±0.011 bc
银花期	0.25±0.04	0.12±0.02	2.45±0.38	0.20	1.012	0.48±0.08 d	157.65	0.08±0.012 b
金花期	1.76±0.12	0.86±0.06	17.28±1.18	0.20	1.003	3.45±0.23 a	172.90	0.60±0.040 a

注: [#]不同字母表示显著性差异。

2.5 金银花花发育过程中内源激素质量浓度比值变化

计算金银花花发育过程中 3 种内源激素质量浓度比值,结果如图 2 所示,随着花的发育,IAA/ABA 比值先升高后降低,在绿蕾期最高,说明在 IAA/ABA 比值的升高有利于花蕾初始阶段的发育,而 IAA/ABA 比值的降低则促进花蕾后期的发育和开花。IAA/GA₃和 ABA/GA₃ 比值表现出类似的变化模式,也是先升高后降低,但在银花期最高,之后迅速降低,说明 IAA/GA₃ 比值和 ABA/GA₃ 比值的升高有利于花蕾的发育和开花,而开花后的迅速降低可能和花色转变和衰老相关。

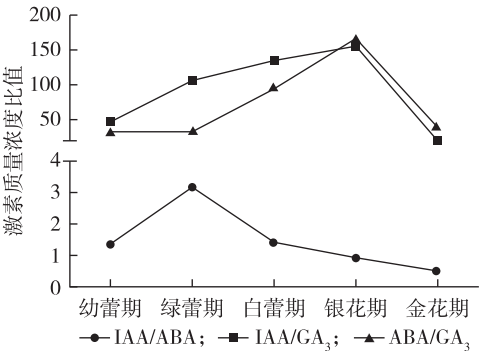


图 2 金银花花发育过程中内源激素质量浓度比值变化

3 讨论

植物内源激素是由植物体自身代谢所产生的一类物质,其含量极低,但却参与植物生长发育、开花结果、休眠萌发、胁迫应激等诸多生命过程。由于植物内源激素含量极低且性质并不稳定,因此高效、灵敏、准确的检测方法对开展植物内源激素研究至关重要。常见的植物激素检测方法包括酶联免疫法(ELISA)、毛细管电泳法、色谱法、色谱-质谱联用法等^[12-14],其中色谱-质谱联用法将质谱技术与气相色谱(GC)或 HPLC 技术相结合,有效地提高了植物内源激素检测的灵敏性和专一性,是目前植物内源激素定性定量检

测的主流方法。本研究利用 HPLC-MS/MS 检测了金银花花发育过程中 3 种内源激素的含量变化规律,通过内标法设置不同质量浓度梯度标准品绘制标准曲线,保证了检测的准确性。

金银花主要以干燥花蕾入药,花蕾产量和品质与药材质量和经济效益密切相关,因此花的活性成分及发育相关研究一直受到研究人员的关注。长期以来,对金银花的研究主要集中于活性成分的分离鉴定、活性分析、生物合成等方面,然而关于金银花花发育特征的研究相对较少,Li 等分析了金银花不同发育时期花表皮毛的变化特征,并利用转录组测序分析了该过程中表皮毛发育相关基因和激素信号转导相关基因的表达变化模式^[15];李天雪等利用超高效液相色谱-串联质谱测定了盐碱胁迫金银花中 3 种内源激素 SA,ABA 和 JA 的含量变化,结果表明 ABA 含量在盐碱胁迫条件下显著升高^[16]。本研究利用 HPLC-MS/MS 检测了金银花花发育过程中 3 种内源激素 IAA,ABA 和 GA₃ 的含量变化规律,丰富了金银花花发育过程中内源激素变化规律的相关特征研究。

植物激素与花发育密切相关,研究表明不同植物花发育过程中内源激素含量变化规律差异很大,牛辉陵等研究表明枣花分化发育过程中 IAA 和 ABA 的含量表现出先上升后下降的变化趋势,而 GA₃则表现为下降的趋势^[17]。研究南瓜表明其雌花和雄花发育过程中内源激素变化规律并不相同,雄花中 IAA 含量为先上升后下降的趋势,而在雌花中为先下降后上升的趋势;雄花中 ABA 含量为先上升后下降的趋势,而在雌花中为先上升后下降又上升的趋势;而 GA₃则在南瓜雌花和雄花中表现出类似的变化趋势,其含量随着花的发育过程下降^[18]。Wang 等测定了金银花不同发育时期花中 JA,SA 和 ABA 的变化规律,其中 JA 和 SA 呈现出先上升后下降的变化趋势,而 ABA 表现出逐渐上升的趋势^[19]。本研究试验结果表明在金银花花发育过程中 3 种内

源激素的变化趋势并不相同,IAA 质量浓度呈现出先升高后降低并持平的一个变化趋势,但其含量呈现积累增加的趋势,而金银花在发育过程中花蕾不断增大,IAA 的这种积累规律与其促进植物生长发育的作用相一致;ABA 表现为上升趋势,尤其是白蕾期到金花期上升显著,推测 ABA 质量浓度的升高会促进花的发育,并且在花蕾开放过程中发挥重要作用,金银花花蕾开放后 2—3 d 花色即由白变黄,并迅速发生衰老,而 ABA 在植物衰老过程中起到重要的作用,因此推测 ABA 可能在金银花花的衰老过程中发挥重要作用;GA₃则呈现出先下降后上升的变化趋势,其中银花期到金花期迅速上升到高水平,推测 GA₃质量浓度的降低有利于花蕾期的发育,而在开花后,GA₃质量浓度的迅速升高暗示其可能参与花药的成熟和花色的转变等过程。

不同植物激素之间的生理效应存在相互促进和相互拮抗,因此激素间的平衡对植物生长发育具有重要的影响。棕榈雌雄花发育过程中的内源激素研究表明 IAA/ABA 和比值的增加促进花的发育和花粉的成熟,高水平的 ABA/GA₃ 和 ZR/GA₃ 起到类似的作用,而低水平的 ZR/IAA 则促进花的发育^[20]。本研究中,IAA,ABA 和 GA₃ 3 种激素的平衡在不同发育阶段呈现出不同变化趋势,如 IAA/ABA 比值的升高有利于花蕾初期的发育,而其比值的下降则促进花蕾后期的发育和开花过程;IAA/GA₃ 和 ABA/GA₃ 比值的升高促进花蕾的发育和开花,而其比值的下降可能促进了花色的由白转黄和衰老过程。也有研究表明,多种激素能够协同作用调控植物的生长发育,例如生长素和乙烯能够调控赤霉素信号途径关键蛋白 DELLA 的降解速度,从而影响赤霉素对花发育的调控^[21]。本研究中,3 种内源激素 IAA,ABA 和 GA₃ 在花发育过程中整体呈积累增加趋势,尤其是开花后,出现显著升高,暗示这 3 种内源激素可能协同调控金银花的发育。

参考文献:

- [1] 中华人民共和国国家药典委员会.中华人民共和国药典(一部)[S].北京:中国医药科技出版社,2020.
- [2] SHANG X,PAN H,LI M,et al.*Lonicera japonica* Thunb: Ethnopharmacology, phytochemistry and pharmacology of an important traditional Chinese medicine [J]. Journal of Ethnopharmacology, 2011, 138(1): 1-21.
- [3] KU S K,SEO B I,PARK J H,et al.Effect of *Lonicerae Flos* extracts on reflux esophagitis with antioxidant activity[J]. World Journal of Gastroenterology (WJG),2009,15(38): 4799.
- [4] BOUCHÉ F,LOBET G,TOCQUIN P,et al.FLOR-ID: an interactive database of flowering-time gene networks in *Arabidopsis thaliana* [J]. Nucleic Acids Research, 2016, 44 (D1): D1167-D1171.
- [5] CAMPOS-RIVERO G, OSORIO-MONTALVO P, SÁNCHEZ-BORGES R,et al.Plant hormone signaling in flowering: An epigenetic point of view [J]. Journal of Plant Physiology, 2017, 214: 16-27.
- [6] 黎 家,李传友.新中国成立 70 年来植物激素研究进展[J]. 中国科学:生命科学,2019,49(10):1227-1281.
- [7] MARTIGNAGO D, SIEMIATKOWSKA B, LOMBARDI A, et al. Absciscic acid and flowering regulation: many targets, different places[J]. International Journal of Molecular Sciences, 2020, 21 (24): 9700.
- [8] BAO S,HUA C,SHEN L,et al.New insights into gibberellin signaling in regulating flowering in *Arabidopsis* [J]. Journal of Integrative Plant Biology,2020,62(1):118-131.
- [9] SHANG M,WANG X,ZHANG J, et al.Genetic regulation of GA metabolism during vernalization, floral bud initiation and development in Pak choi (*Brassica rapa* ssp. *chinensis* Makino) [J]. Frontiers in Plant Science,2017,8:1533.
- [10] LIU X,LYU S,LIU R, et al.Transcriptomic analysis reveals the roles of gibberellin-regulated genes and transcription factors in regulating bolting in lettuce (*Lactuca sativa* L.) [J]. PLoS One, 2018,13(2):e0191518.
- [11] CHANG M Z,HUANG C H.Effects of GA₃ on promotion of flowering in *Kalanchoe* spp[J]. Scientia Horticulturae,2018,238:7-13.
- [12] 文 静,孔维军,罗红梅,等.植物内源激素检测方法新进展[J]. 中南药学,2014,12(1):47-52.
- [13] 王艳红,檀华蓉,高丽萍,等.高效毛细管电泳分离多种植物激素的方法研究[J]. 激光生物学报,2008,17(6):840-844,852.
- [14] 李玉璇,段春风,关亚凤.植物样品中内源性植物激素时空分布的研究进展[J]. 色谱,2019,37(8):806-814.
- [15] LI J,YE C,CHANG C.Comparative transcriptomics analysis revealing flower trichome development during flower development in two *Lonicera japonica* Thunb. cultivars using RNA-seq [J]. BMC Plant Biology,2020,20:341.
- [16] 李天雪,胡玉涛,韦 笑,等.超高效液相色谱-串联质谱同时测定盐碱胁迫金银花中 3 种内源激素[J]. 江苏农业科学,2019, 47(11):229-233.
- [17] 牛辉陵,张洪武,边 媛,等.枣花分化发育过程及其内源激素动态研究[J]. 园艺学报,2015,42(4):655-664.
- [18] 杨贵先,杨晓霞,王洋洋,等.南瓜花发育过程中内源激素和多胺含量变化研究[J]. 中国科技论文,2016,11(18):2096-2099.
- [19] WANG T,YANG B,GUAN Q, et al.Transcriptional regulation of *Lonicera japonica* Thunb. during flower development as revealed by comprehensive analysis of transcription factors [J]. BMC Plant Biology,2019,19:198.
- [20] 王 英,赵 杨,冉 洁.棕榈雌雄花发育过程中内源激素的变化[J]. 种子,2018,37(3):7-11.
- [21] FU X D,HARBERD N P.Auxin promotes *Arabidopsis* root growth by modulating gibberellin response [J]. Nature, 2003, 421 (6924): 740-743.