

忍冬花蕾延迟开花与内源激素调控研究

李建军*, 连笑雅, 王 兰

(河南师范大学生命科学学院, 河南省道地药材保育及利用工程技术研究中心, 绿色药材生物技术河南省工程实验室, 河南新乡 453007)

摘 要: 为研究激素 (IAA、ZR、GA₃、ABA) 对忍冬 (*Lonicera japonica* Thunb.) 花期的调控机理, 以忍冬主栽品种 ‘大毛花’ 和新品种 ‘特蕾 1 号’ 为试验材料, 观察单花各发育时期花色、形态和花期时长的变化, 并采用酶联免疫法检测 4 种内源激素的变化动态。结果表明, ‘特蕾 1 号’ 各时期花均比 ‘大毛花’ 大, 且二白期、大白期和凋花期均比 ‘大毛花’ 长, 尤其是大白期长达 12 d, 而 ‘大毛花’ 仅为 1 d。在整个花期内, ‘特蕾 1 号’ 和 ‘大毛花’ ZR 和 GA₃ 含量均表现为先高后低的趋势, ABA 含量均表现为逐渐上升的趋势, ‘特蕾 1 号’ IAA 含量先下降后上升, 之后再下降再上升, ‘大毛花’ IAA 含量先下降后上升。在大白期, ‘特蕾 1 号’ IAA、ZR 含量为 ‘大毛花’ 的 3.36 倍和 1.61 倍, ABA、GA₃ 含量为 ‘大毛花’ 的 0.28 倍和 0.89 倍; ‘特蕾 1 号’ IAA/ABA、ZR/ABA、IAA/GA₃、ZR/GA₃ 比值为 ‘大毛花’ 的 11.96 倍、5.67 倍、3.80 倍和 1.81 倍, ABA/GA₃、ZR/IAA 比值为 ‘大毛花’ 的 0.32 倍和 0.45 倍。影响 ‘特蕾 1 号’ 大白期时长的主要因素是高水平 IAA 和低水平 ABA, 还有高 IAA/ABA、ZR/ABA、IAA/GA₃ 及低 ABA/GA₃、ZR/IAA。本研究结果可供生产中利用外源激素调控忍冬花期, 延长忍冬采收期, 提高忍冬产量和质量, 并为进一步研究花期延长的分子机理提供参考。

关键词: 忍冬; 花期时长; 内源激素; 延迟开花; 调控机理

中图分类号: S 567

文献标志码: A

文章编号: 0513-353X (2019) 07-1399-10

Study on the Regulation Mechanism of Endogenous Hormones in Delayed Flowering of *Lonicera japonica*

LI Jianjun*, LIAN Xiaoya, and WANG Lan

(College of Life Science, Henan Normal University, Green Medicine Biotechnology Henan Engineering Laboratory, Engineering Technology Research Center of Nursing and Utilization of Genuine Chinese Crude Drugs in Henan Province, Xinxiang, Henan 453007, China)

Abstract: To study the regulation mechanism of plant endogenous hormones (IAA, ZR, GA₃, ABA) on the flowering period of *Lonicera japonica* Thunb., the main plant of the *Lonicera japonica* Thunb. cultivar ‘Damaohua’ flower and the new cultivar ‘Telei 1’ was used as experimental materials. The changes of flower color, morphology and flowering period in each developmental stage of two cultivars were observed, and the dynamics of four endogenous hormones in different developmental stages were detected by enzyme-linked immunosorbent assay. The results showed that the flowers of ‘Telei 1’ were larger than

收稿日期: 2019-01-28; 修回日期: 2019-04-28

基金项目: 中医药公共卫生服务补助专项 (财社〔2017〕66 号); 河南省企业技术创新引导专项项目 (172107000031)

* E-mail: 043081@htu.cn

that of ‘Damaohua’, and the two white period, great white period and falling period also lasted longer. During the whole flowering period, the contents of ‘Telei 1’ and ‘Damaohua’ ZR and GA₃ showed the trend of increasing and then decreasing, and the content of ABA showed a gradual increase trend. The content of IAA of ‘Telei 1’ firstly decreased, then increased, then fell and then rose again, the IAA content of the ‘Damaohua’ firstly decreased and then rose. In the great white period, the content of IAA and ZR in ‘Telei 1’ was 3.36 times and 1.61 times that of ‘Damaohua’, and the content of ABA and GA₃ was 0.28 times and 0.89 times that of ‘Damaohua’. The ratios of IAA/ABA, ZR/ABA, IAA/GA₃ and ZR/GA₃ of ‘Telei 1’ were 11.96 times, 5.67 times, 3.80 times and 1.81 times of ‘Damaohua’, and the ratios of ABA/GA₃ and ZR/IAA were 0.32 times and 0.45 times that of ‘Damaohua’. The main factors that affected the white period duration of ‘Telei 1’ were high IAA and low ABA content, as well as high ratio IAA/ABA, ZR/ABA, IAA/GA₃ and low ratio ABA/GA₃, ZR/IAA. In conclusion, with the use of exogenous hormones to control the flowering period, this study prolonged the harvest period of *Lonicera japonica* Thunb., increased the yield and quality, and lay a foundation for further study of the molecular mechanism of flowering elongation.

Keywords: *Lonicera japonica*; flowering prolongation; endogenous hormone; delayed flowering; regulation mechanism

内源激素是一类重要的植物生长调节物质,与花的生长发育密切相关,多种内源激素的相互作用共同调控植物的花期。生长素(indole acetic acid, IAA)则具有延缓和促进花瓣衰老的双重作用(蒋雨霏, 2017)。细胞分裂素(cytokinin, CTK)、赤霉素(gibberellic acid, GA₃)延缓花瓣衰老(冯慧等, 2006; 杨晓红等, 2006),脱落酸(abscisic acid, ABA)促进花瓣衰老(徐平珍等, 2007)。

忍冬(*Lonicera japonica* Thunb.)干燥的花蕾或初开的花称为金银花,具有清热解毒、凉散风热的功效(中华人民共和国卫生部药典委员会, 2015),为药食两用大宗中药材,还被广泛地应用于保健品、化妆品、食品等行业,其需求量与日俱增。在生产中寻找适宜方法调控忍冬的生殖生长,延长花蕾采收期,对于提高金银花产量和质量有重要意义。

忍冬从幼蕾至花朵凋落大致分为幼蕾期(绿色小花蕾,长约 1 cm)、三青期(绿色花蕾,长约 2.2~3.4 cm)、二白期(淡绿色花蕾,长 3.0~3.9 cm)、大白期(白色花蕾,长 3.8~4.6 cm)、银花期(刚开放的白色花,长 4.2~4.8 cm)、金花期(花变黄色,长 4.0~4.5 cm)和凋花期(棕黄色) 7 个阶段,二白期到大白期为最佳采收期(李建军等, 2013)。本课题组培育的忍冬新品种‘特蕾 1 号’,其花的大白期长达 13 d,采收期较主栽品种‘大毛花’明显延长。

近年来,已有文献报道通过喷施外源激素可以调控忍冬开花(兰阿峰等, 2007; 龚月桦等, 2009; 孙斌, 2015),但内源激素对忍冬花期的调控机理尚不清楚。本试验中分析了忍冬内源激素与花期时长的关系及各个发育时期中生长素、细胞分裂素、玉米素核苷(zeatin, ZR)、赤霉素和脱落酸的变化规律,为生产中寻找适宜方法调控忍冬生殖生长,延长采收期,提高产量和质量提供依据。

1 材料与方法

2018 年 5 月,在河南师范大学生命科学学院资源圃(北纬 35°18′13.71″N,东经 113°55′15.05″E)

采集主栽品种‘大毛花’和新品种‘特蕾1号’的新鲜花蕾或花。

选取5年生、长势基本一致的健康、无病虫害植株各3株, 每株各标记位置相似、长势一致的幼蕾110个, 50个用于长度测量, 60个用于激素取样。

分别于5月6、9、11、12、13、15和17日7:00采集‘大毛花’幼蕾期、三青期、二白期、大白期、银花期、金花期和凋花期的花蕾或花; 5月6、9和12日7:00采集‘特蕾1号’幼蕾期、三青期和大白期的花蕾, 5月11日19:00采集二白期的花蕾, 5月22和24日8:00采集大白后期和银花期的花蕾或花, 5月26和28日9:00采集金花期和凋花期的花。

每天7:00—19:30, 每隔2h观察记录开花形态、花色变化及保持时间, 直至花瓣脱落。达到各花期时, 随机取5朵, 测量花长, 求平均值。采集各花期的花5~8朵, 液氮冷冻保存。

采用酶联免疫法(ELISA)(Cao et al., 2017; Sun et al., 2018)提取并测定内源激素 GA_3 、IAA、ZR 和 ABA 含量, 每个样品重复3次。

2 结果与分析

2.1 忍冬花发育各时期形态及时长

如图1所示, 两个品种忍冬的前3个发育时期(幼蕾期、三青期、二白期)和最后两个发育时期(金花期、凋花期)花的颜色变化一致。

‘大毛花’大白期为白色, ‘特蕾1号’大白前期为米白色, 后期出现淡黄色斑块, 持续2d, 且面积逐渐增大, 到达银花期花瓣外侧变为淡黄色。

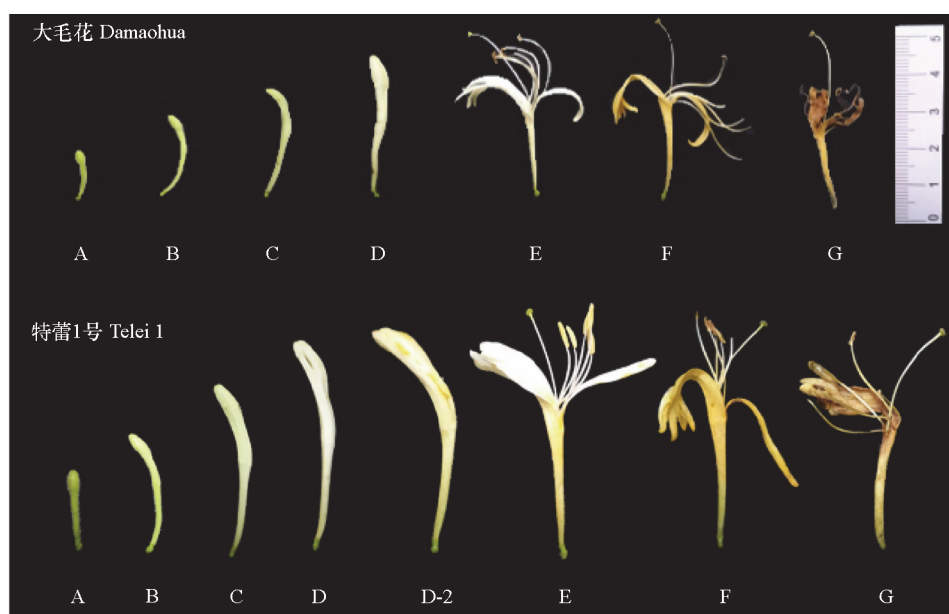


图1 ‘大毛花’和‘特蕾1号’忍冬不同发育时期花的形态

A: 幼蕾期; B: 三青期; C: 二白期; D: 大白期; D-2: 大白后期; E: 银花期; F: 金花期; G: 凋花期。

Fig. 1 The morphology of flowers at the different developmental stages of *Lonicera japonica* ‘Damaohua’ and ‘Telei 1’

A: Young period; B: Three green period; C: Two white period; D: Great white period; D-2: Late white period; E: Silver period; F: Golden period; G: Falling period.

如图2所示,‘特蕾1号’的花长度在各时期均显著比‘大毛花’长。两个品种幼蕾期、三青期、二白期、银花期和金花期时长基本一致,‘特蕾1号’大白期时长为‘大毛花’的12倍,凋花期为其2倍。‘特蕾1号’具有花朵大且花期长的特点。

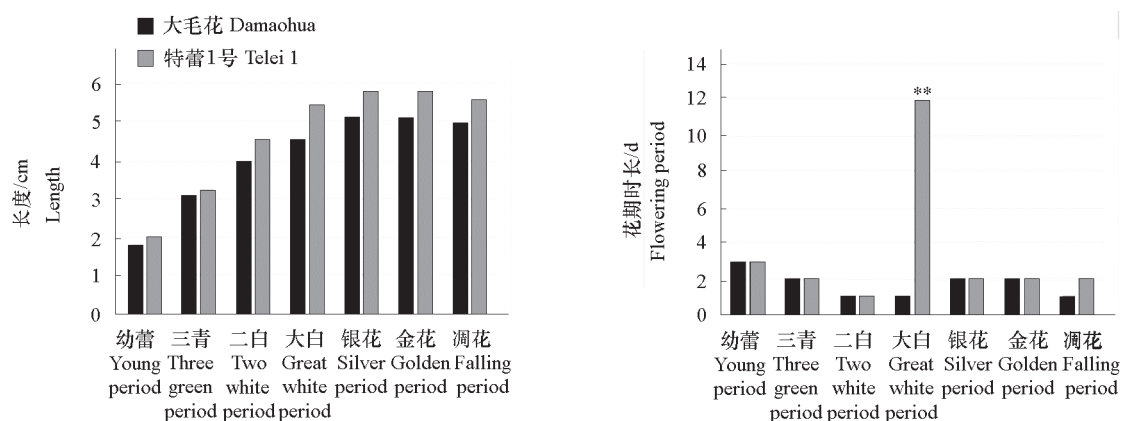


图2 ‘大毛花’和‘特蕾1号’忍冬不同发育时期的花长度和花期时长

Fig. 2 Flower length and flowering period at different developmental stages of *Lonicera japonica* ‘Damaohua’ and ‘Telei 1’

2.2 ‘大毛花’和‘特蕾1号’忍冬各花期内源激素含量的变化

2.2.1 玉米素核苷 (ZR)

由图3, A可知,在整个花期内,‘大毛花’和‘特蕾1号’中ZR含量具有相似的变化模式:表现为先上升后下降的趋势,均在三青期达到最高值。‘大毛花’在大白期降至最低,为 $3.70 \text{ ng} \cdot \text{g}^{-1}$,之后在金花期小幅度上升,凋花期又下降。‘特蕾1号’在大白期为 $5.97 \text{ ng} \cdot \text{g}^{-1}$,是‘大毛花’的1.61倍,在金花期降至最低,为 $3.97 \text{ ng} \cdot \text{g}^{-1}$,凋花期小幅度上升。

2.2.2 赤霉素 (GA_3)

由图3, B可知,在整个花期内,‘大毛花’和‘特蕾1号’赤霉素 (GA_3) 含量的变化呈逐渐下降的趋势。两品种均在幼蕾期最高,在银花期最低。从幼蕾期至三青期,‘大毛花’ GA_3 含量下降幅度较大。在大白期,‘大毛花’ GA_3 含量为 $4.95 \text{ ng} \cdot \text{g}^{-1}$,是‘特蕾1号’的1.13倍。

2.2.3 脱落酸 (ABA)

如图3, C可知,‘大毛花’ABA含量有两个峰值,第1个峰值为大白期,为 $62.54 \text{ ng} \cdot \text{g}^{-1}$;第2个峰值为凋花期,达到最高值 $183.48 \text{ ng} \cdot \text{g}^{-1}$ 。‘特蕾1号’ABA含量的变化为先下降后上升的趋势。大白期含量最低,为 $17.63 \text{ ng} \cdot \text{g}^{-1}$,凋花期最高,为 $122.33 \text{ ng} \cdot \text{g}^{-1}$ 。在二白期至金花期,‘大毛花’与‘特蕾1号’ABA含量的变化趋势相反。在大白期,‘大毛花’ABA含量为 $62.54 \text{ ng} \cdot \text{g}^{-1}$,是‘特蕾1号’的3.55倍。

2.2.4 生长素 (IAA)

如图3, D可知,在整个花期内,‘大毛花’IAA含量的变化趋势为先下降后上升。幼蕾期含量最高 ($70.70 \text{ ng} \cdot \text{g}^{-1}$),银花期含量最低 ($13.69 \text{ ng} \cdot \text{g}^{-1}$)。‘特蕾1号’的变化趋势为先下降后上升,再下降再上升。二白期含量最高为 $99.68 \text{ ng} \cdot \text{g}^{-1}$,为‘大毛花’的4.66倍;在大白期,IAA含量为 $57.01 \text{ ng} \cdot \text{g}^{-1}$,是‘大毛花’的3.37倍。

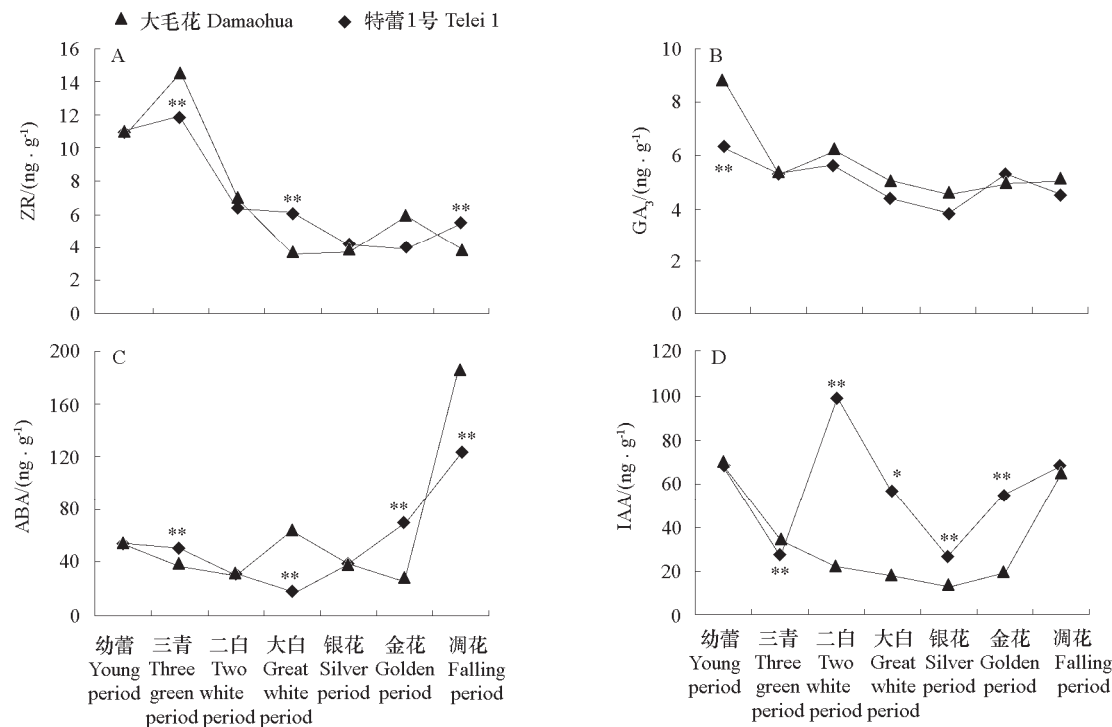


图3 ‘大毛花’和‘特蕾1号’忍冬各花期內源激素的变化

A: 玉米素核苷; B: 赤霉素; C: 脱落酸; D: 生长素。

Fig. 3 Changes of source hormones in the flowering period of *Lonicera japonica* ‘Damaohua’ and ‘Telei 1’

A: ZR; B: GA₃; C: ABA; D: IAA; * $P < 0.05$; ** $P < 0.01$.

2.3 ‘大毛花’和‘特蕾1号’忍冬各花期內源激素含量比值的变化

2.3.1 IAA/ABA 比值的变化

如图4, A可知,在三青期至银花期,‘特蕾1号’IAA/ABA的比值与‘大毛花’的变化趋势相反,呈先上升后下降趋势。在二白期和大白期,‘大毛花’IAA/ABA的比值分别为0.65和0.27,‘特蕾1号’分别为3.10和3.23,为‘大毛花’的4.77倍和11.96倍。

2.3.2 IAA/GA₃ 比值的变化

如图4, B可知,在三青期至银花期,‘特蕾1号’IAA/GA₃的比值变化趋势是先上升后下降,而‘大毛花’的比值变化趋势是先下降后上升。在二白期和大白期,‘大毛花’IAA/GA₃的比值分别为3.48和3.42,‘特蕾1号’IAA/GA₃的比值较高,分别为17.65和12.99,为‘大毛花’的5.07倍和3.80倍。

2.3.3 ZR/ABA 比值的变化

如图4, C可知,在大白期,‘大毛花’ZR/ABA的比值为0.06,‘特蕾1号’为0.34,是‘大毛花’的5.67倍。

2.3.4 ZR/GA₃ 比值的变化

如图4, D可知,在二白期至凋花期,‘特蕾1号’ZR/GA₃的比值与‘大毛花’的比值变化趋势相反,呈先上升后下降再上升的趋势,而‘大毛花’的比值变化趋势是先下降后上升再下降。在大白期,‘大毛花’ZR/GA₃的比值为0.75,‘特蕾1号’ZR/GA₃的比值为1.36,是‘大毛花’的1.81倍。

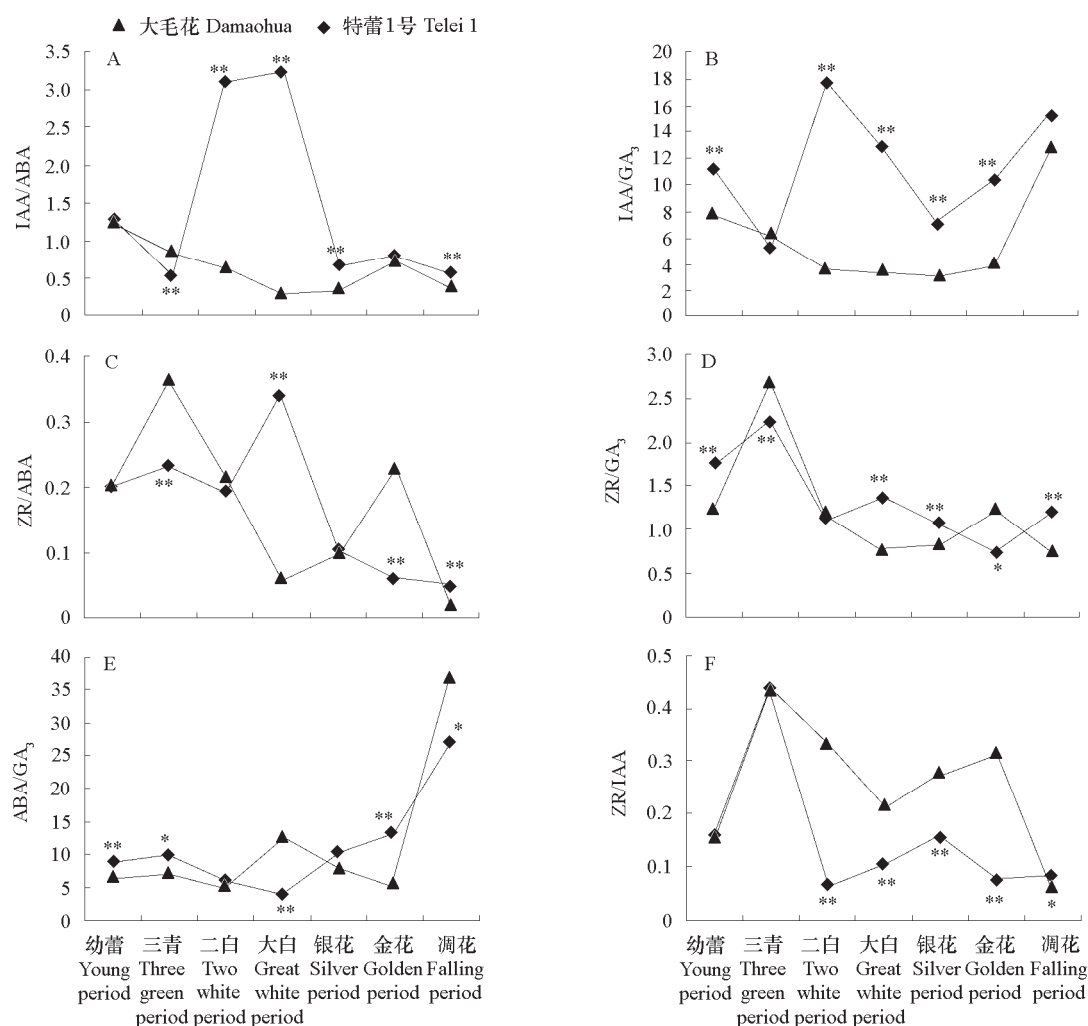


图4 ‘大毛花’和‘特蕾1号’忍冬不同花期内源激素含量比值变化

A: 生长素/脱落酸; B: 生长素/赤霉素; C: 玉米素核苷/脱落酸; D: 玉米素核苷/赤霉素; E: 脱落酸/赤霉素; F: 玉米素核苷/生长素。

Fig.4 Changes in ratio of source hormones in different flowering periods of *Lonicera japonica* ‘Damaohua’ and ‘Telei 1’

A: IAA/ABA; B: IAA/GA₃; C: ZR/ABA; D: ZR/GA₃; E: ABA/GA₃; F: ZR/IAA.

2.3.5 ABA/GA₃ 比值的变化

如图4, E可知, 在二白期至金花期, ‘特蕾1号’ ABA/GA₃的比值变化趋势是先下降后上升, 而‘大毛花’的是先上升后下降。在大白期, ‘特蕾1号’为4.02, ‘大毛花’ABA/GA₃的比值为12.64, 是‘特蕾1号’的3.14倍。

2.3.6 ZR/IAA 比值的变化

如图4, F可知, 二者 ZR/IAA 的比值变化趋势在幼蕾期至银花期相似, 在银花期至凋花期相反, 即‘特蕾1号’的比值变化趋势是先下降后上升, 而‘大毛花’的比值变化趋势是先上升后下降。在二白期至金花期, ‘大毛花’ ZR/IAA 的比值均大于‘特蕾1号’。在大白期, ‘特蕾1号’ ZR/IAA 的比值为0.10, ‘大毛花’为0.22, 是‘特蕾1号’的2.2倍。

3 讨论

3.1 内源激素含量与花期的关系

忍冬的主要药用部位是花蕾, 属于生殖器官, 促进生殖生长、提高成花率能提高忍冬的产量和品质。忍冬最佳采收期为二白期到大白期(李建军 等, 2013), ‘特蕾 1 号’大白期时长为‘大毛花’的 12 倍, 采收期延长, 成花率显著提高。

本研究中对两个品种忍冬从幼蕾期到凋花期 7 个花期时长和 4 种内源激素含量动态变化进行观察和分析, 得出两个品种忍冬在整个发育过程中内源激素含量水平存在明显差异, 且不同种类激素之间存在相互促进和相互拮抗两种生理效应, 因此植物激素间的平衡关系对植物生长发育的调节作用更为重要(杨晓婉 等, 2014; 李晓艳 等, 2016; 杜维 等, 2018)。

在大白期, ‘特蕾 1 号’ZR 含量为‘大毛花’的 1.61 倍。张微等(1991)的研究发现, 寿命长的花盛开时有较高水平的玉米素, 约为衰老时的 1 ~ 3 倍, 而寿命短的花中含量较低, 高水平 ZR 有利于水分吸收和花瓣细胞的增大(张华和熊运海, 2000; 杨晓红 等, 2006)。ZR 含量的升高与‘特蕾 1 号’大白期时间延长及花朵增大有关。

孙斌(2015)、温璐华等(2015)和彭国栋等(2008)研究表明高水平 GA_3 可以促进忍冬开花, 使花期提前。而‘特蕾 1 号’只有在银花期 GA_3 浓度略高于‘大毛花’, 其他时期均低于‘大毛花’, 低浓度 GA_3 是‘特蕾 1 号’花期延迟的原因。

Rakngan 等(1995)对日本梨的研究证实了 ABA 可促进花芽分化。曹尚银等(2000)和肖安琪(2016)通过对苹果花芽分化的研究发现高水平的 ABA 能促进苹果成花, 反之, 则抑制成花。在毛竹成花期和扬花期, ABA 含量比例要高于未开花毛竹, 所以成花期较低浓度 ABA 延迟花的发育(齐飞艳 等, 2013)。大白期脱落酸(ABA)含量的降低可能是‘特蕾 1 号’大白期长的原因。

在大白期, ‘特蕾 1 号’IAA 含量为‘大毛花’的 3.37 倍。Kinet(1993)认为, 低浓度 IAA 含量为花芽孕育所必需, 而高浓度 IAA 会抑制花的发育。王伟(2010)对龙眼、黄迪辉和黄辉白(1992)对柑橘的研究结果表明, IAA 含量越高越抑制花芽分化。二白期和大白期生长素(IAA)的升高是‘特蕾 1 号’大白期长的原因。IAA 含量的升高与‘特蕾 1 号’大白期延长有关。

3.2 各花期内源激素含量比值与花期的关系

在大白期, ‘特蕾 1 号’IAA/ABA 的比值为‘大毛花’的 11.96 倍, IAA/ GA_3 的比值为‘大毛花’的 3.80 倍。苹果花芽在孕育过程中, IAA/ABA 的降低可促进花芽分化(曹尚银 等, 2000; 牛辉陵, 2015); 毛竹花芽分化和开花过程中, 开花毛竹 IAA/ GA_3 值均低于未开花毛竹(齐飞艳 等, 2013), IAA/ABA 和 IAA/ GA_3 的比值的升高造成‘特蕾 1 号’大白期较长。

张微等(1991)对月季、玫瑰、兰花等花卉的试验表明衰老与 ZR/ABA 比值有关, 比值高, 花瓣衰老延迟, 比值低, 衰老快。在大白期, ‘特蕾 1 号’ZR/ABA 的比值是‘大毛花’的 5.67 倍, 延长了‘特蕾 1 号’的大白期。

Nobutoshi 等(2014)和曹尚银等(2001)的研究发现高浓度 GA_3 能抑制花器官形成, ZR/ GA_3 值的提高可促进花芽分化, ‘特蕾 1 号’的大白期延长, 但 ZR/ GA_3 的比值却升高, 与前人研究结果相反, 还需要进一步的研究验证。

在百合上的研究发现, 花瓣 ABA/ GA_3 比值的大小与花朵发育和衰老时间比较吻合, ABA/ GA_3 比值高促进花朵发育(杨秋生 等, 1996); 较高水平的 ZR/IAA, 有利于花芽的分化和花的发育(郑

宝强, 2009)。^①‘特蕾 1 号’大白期 ABA/GA₃ 和 ZR/IAA 比值较低, 是‘特蕾 1 号’大白期较长的原因。

曹尚银等(2000)对苹果花的研究中发现 ABA/GA₃、ZR/IAA 值的降低可抑制花芽分化和发育, 本研究的结果与其基本一致。

4 结论

通过分析‘大毛花’和‘特蕾 1 号’花期时长和内源激素含量的动态变化, 初步分析了忍冬内源激素与花期时长的关系。‘特蕾 1 号’大白期时长为‘大毛花’的 12 倍, 采收期延长; 高水平的 IAA、ZR, 低水平的 ABA 和 GA₃ 可以抑制忍冬花的开放。影响‘特蕾 1 号’大白期时长的主要因素是高水平 IAA 和低水平 ABA 含量, 还有高比值的 IAA/ABA、ZR/ABA、IAA/GA₃ 及低比值的 ABA/GA₃、ZR/IAA。

从忍冬发育过程植物激素的动态变化中可以看出, 调节忍冬发育不是某一种激素单独作用的结果, 而是各种激素在时间、空间上的相互作用产生的综合效果。激素调控植物生长发育过程中所引起的生理生化变化的内在原因是复杂的(王丽霞, 2008)。

研究内源激素在忍冬发育过程中的变化规律及不同品种间的差异, 对于弄清内源激素在忍冬发育中可能存在的作用机制, 以及利用外源激素调控忍冬蕾期以提高成花率, 延长忍冬采收期, 提高忍冬产量和质量, 进一步研究忍冬花期延长的分子机理有重要意义, 这将是下一步深入研究的内容。

References

- Cao Shangyin, Zhang Junchang, Wei Lihua. 2000. Changes in endogenous hormones during apple flower bud gestation. *Fruit Science*, 17 (4): 244 - 248. (in Chinese)
- 曹尚银, 张俊昌, 魏立华. 2000. 苹果花芽孕育过程中内源激素的变化. *果树科学*, 17 (4): 244 - 248.
- Cao Shangyin, Tang Yizu, Jiang Aihua. 2001. GA₃ and PP₃₃₃ regulate the mechanism of apple flower bud gestation. *Acta Horticulturae Sinica*, 28 (4): 339 - 341. (in Chinese)
- 曹尚银, 汤一卒, 江爱华. 2001. GA₃ 和 PP₃₃₃ 调控苹果花芽孕育机理的研究. *园艺学报*, 28 (4): 339 - 341.
- Cao Xuewei, Cui Hongmi, Yao Yuan, Xiong Aisheng, Hou Xilin, Li Ying. 2017. Effects of endogenous hormones on variation of shoot branching in a variety of non-heading Chinese cabbage and related gene expression. *Journal of Plant Biology*, 60 (4): 343 - 351.
- Du Wei, Ding Jian, Ruan Chengjiang. 2018. Dynamic changes of endogenous hormone levels during fruit development of *Hippophae rhamnoides* L. *Acta Botanica Sinica*, 53 (2): 219 - 226. (in Chinese)
- 杜 维, 丁 健, 阮成江. 2018. 沙棘果实发育过程中内源激素水平的动态变化. *植物学报*, 53 (2): 219 - 226.
- Feng Hui, Wang Jianhong, Wang Maoliang. 2006. The role of hormones in flowering results of plants. *Beijing Garden*, (3): 28 - 30. (in Chinese)
- 冯 慧, 王建红, 王茂良. 2006. 激素在植物开花结果中的作用. *北京园林*, (3): 28 - 30.
- Gong Yuehua, Zhang Xiaoli, Wang Junru, Chen Yue, Han Shu. 2009. Effects of growth retardants on the growth and flower bud yield and quality of *Lonicera japonica* L. *Journal of Plant Nutrition and Fertilizer*, 15 (4): 981 - 984. (in Chinese)
- 龚月桦, 张晓丽, 王俊儒, 谌 悦, 韩 树. 2009. 生长延缓剂对忍冬枝条生长和花蕾产量与品质的影响. *植物营养与肥料学报*, 15 (4): 981 - 984.
- Huang Dihui, Huang Huibai. 1992. The relationship between the flowering mechanism of citrus and endogenous hormones. *Fruit Science*, (1): 13 - 18. (in Chinese)
- 黄迪辉, 黄辉白. 1992. 柑橘成花机理的研究与内源激素的关系. *果树科学*, (1): 13 - 18
- Jiang Yufei. 2017. Discussion on the role of auxin on plants. *China's Strategic Emerging Industries*, (32): 157. (in Chinese)

- 蒋雨霏. 2017. 浅谈生长素对植物的作用. 中国战略新兴产业, (32): 157.
- Kinet J M. 1993. Environmental, chemical and genetic control of flowering. Horticultural Reviews, 15: 279 – 334.
- Lan Afeng, Ji Wei, Liang Zongsuo. 2007. Regulation of gibberellin on the flowering process of honeysuckle. Journal of Northwest A & F University (Natural Science Edition), (5): 163 – 165. (in Chinese)
- 兰阿峰, 纪 薇, 梁宗锁. 2007. 赤霉素对忍冬成花过程的调控. 西北农林科技大学学报 (自然科学版), (5): 163 – 165.
- Li Jianjun, Jia Guolun, Li Jingyun, Liang Jianqiang, Yang Li. 2013. Comparative analysis of the quality and index components of different flowering buds of honeysuckle. Henan Agricultural Science, 42 (10): 110 – 114. (in Chinese)
- 李建军, 贾国伦, 李静云, 梁建强, 杨 丽. 2013. 忍冬不同花期花蕾质量及指标成分含量比较分析. 河南农业科学, 42 (10): 110 – 114.
- Li Xiaoyan, Wang Zhenxing, Qin Hongyan, Fan Shutian, Ai Jun. 2016. Dynamic changes of endogenous hormones during flower bud development of male and female kiwifruit. Journal of Jilin Agricultural University, 38 (3): 281 – 286. (in Chinese)
- 李晓艳, 王振兴, 秦红艳, 范书田, 艾 军. 2016. 软枣猕猴桃雌雄花蕾发育过程中内源激素的动态变化. 吉林农业大学学报, 38 (3): 281 – 286.
- Niu Hui-ling. 2015. Jujube flower formation process and its endogenous hormone dynamics [M. D. Dissertation]. Yangling: Northwest A & F University. (in Chinese)
- 牛辉陵. 2015. 枣花形成过程及其内源激素动态研究 [硕士论文]. 杨凌: 西北农林科技大学.
- Nobutoshi Y, Cara M W, Wu M F, Yuri K, Ayako Y. 2014. Gibberellin acts positively then negatively to control onset of flower formation in *Arabidopsis*. Science, 344: 638 – 641
- Peng Guodong, Yang Zhijun, Zhang Xianhua, Wang Wei, Tan Yuping. 2008. Research on the regulation technology of honeysuckle flowering. Shandong Forestry Science and Technology, (5): 33 – 71. (in Chinese)
- 彭国栋, 杨志军, 张现华, 王 伟, 谭玉屏. 2008. 忍冬花期调控技术的研究. 山东林业科技, (5): 33 – 71.
- Qi Fei-yan, Peng Zhen-hua, Hu Tao, Gao Jian. 2013. Changes in endogenous hormone contents in different organs of flowering bamboo. Forestry Science Research, 26 (3): 332 – 336. (in Chinese)
- 齐飞艳, 彭镇华, 胡 陶, 高 健. 2013. 毛竹花期不同器官内源激素含量的变化. 林业科学研究, 26 (3): 332 – 336.
- Rakngan J, Gemma H, Iwahori S. 1995. Flower bud formation in Japanese pear trees under adverse conditions and effects of some growth regulator. J Trop Agr, 39: 1 – 6.
- Sun Bin. 2015. Preliminary study on the regulation of potted honeysuckle flowering period. Shandong Forestry Science and Technology, 45 (6): 41 – 43. (in Chinese)
- 孙 斌. 2015. 盆栽忍冬花期调控初步研究. 山东林业科技, 45 (6): 41 – 43.
- Sun Yongdong, Li Zhenxia, Luo Weirong, Chang Huaicheng, Wang Guangyin. 2018. Effects of indole acetic acid on growth and endogenous hormone levels of cucumber fruit. International Journal of Agriculture and Biology, 20 (1): 197 – 202.
- The Pharmacopoeia Commission of the Ministry of Health of the People's Republic of China. 2015. Beijing: China Medical Science and Technology Press: 205 – 206. (in Chinese)
- 中华人民共和国卫生部药典委员会. 2015. 中华人民共和国药典. 北京: 中国医药科技出版社: 205 – 206.
- Wang Lixia. 2008. Changes in source hormone content and flowering fruit control during flowering period. Anhui Agricultural Sciences, (24): 10341 – 10343. (in Chinese)
- 王丽霞. 2008. 植物花期内源激素含量的变化与开花坐果控制研究. 安徽农业科学, (24): 10341 – 10343.
- Wang Wei. 2010. Study on the relationship between early-season flower induction and endogenous hormones and other growth substances [M. D. Dissertation]. Fuzhou: Fujian Agriculture and Forestry University. (in Chinese)
- 王 伟. 2010. 龙眼反季节成花诱导与内源激素及其他生长物质关系的研究 [硕士论文]. 福州: 福建农林大学.
- Wen Luhua, Wang Zhen, Zhuang Weibing, Wang Miao, Zhu Xianqiu, Li Baijian, Gao Zhihong. 2015. Exogenous GA₄ treatment to relieve the physiological effects of flower bud dormancy in South China. South China Fruits, 44 (5): 16 – 22. (in Chinese)
- 温璐华, 王 真, 庄维兵, 王 淼, 朱銑秋, 李百健, 高志红. 2015. 外源 GA₄ 处理解除果梅花芽休眠的生理效应研究. 中国南方果树, 44 (5): 16 – 22.

- Xiao Anqi. 2016. Endogenous hormonal changes and flowering regulation of *Bougainvillea* bud differentiation [M. D. Dissertation]. Guangzhou: South China Agricultural University. (in Chinese)
- 肖安琪. 2016. 三角梅花芽分化的内源激素变化与花期调控研究 [硕士论文]. 广州: 华南农业大学.
- Xu Pingzhen, Liu Tao, Yang Ying, Hu Yunqian. 2007. The role of abscisic acid in plant flower development. *Yunnan Plant Research*, (2): 215 - 222. (in Chinese)
- 徐平珍, 刘涛, 杨莹, 胡运乾. 2007. 脱落酸在植物花发育过程中的作用. *云南植物研究*, (2): 215 - 222.
- Yang Qiusheng, Huang Xiaoshu, Ji Yue, He Songlin, Song Hongyan. 1996. Effects of different temperature storage on endogenous hormone levels in cut lily flowers. *Journal of Henan Agricultural University*, 30 (3): 203 - 206. (in Chinese)
- 杨秋生, 黄晓书, 籍越, 何松林, 宋鸿雁. 1996. 不同温度贮藏对百合切花内源激素水平变化的影响. *河南农业大学学报*, 30 (3): 203 - 206.
- Yang Xiaohong, Chen Xiaoyang, Liu Kefeng. 2006. Delayed effects of cytokinin on plant senescence. *Journal of Tropical and Subtropical Botany*, (3): 256 - 262. (in Chinese)
- 杨晓红, 陈晓阳, 刘克锋. 2006. 细胞分裂素对植物衰老的延缓作用. *热带亚热带植物学报*, (3): 256 - 262.
- Yang Xiaowan, Zheng Guoqi, Yang Juan, Xu Xing, Lu Di, Yang Le. 2014. Changes of endogenous hormones in *Lycium barbarum* L. and its relationship with cell wall components and related enzymes. *Acta Botanica Sinica*, 49 (1): 30 - 40. (in Chinese)
- 杨晓婉, 郑国琦, 杨涓, 许兴, 卢迪, 杨乐. 2014. 宁夏枸杞果实内源激素的变化及其与细胞壁成分和相关酶的关系. *植物学报*, 49 (1): 30 - 40.
- Zhang Hua, Xiong Yunhai. 2000. Review of senescence and preservation techniques for cut flowers. *Journal of Jiangxi Agricultural University*, (3): 455 - 460. (in Chinese)
- 张华, 熊运海. 2000. 切花衰老与保鲜技术研究综述. *江西农业大学学报*, (3): 455 - 460.
- Zhang Wei, Zhang Hui, Gu Zhu-ping, Zhang Jian-jun. 1991. Study on the causes of nine flower senescence. *Acta Botanica Sinica*, 33 (6): 429 - 436. (in Chinese)
- 张微, 张慧, 谷祝平, 张建军. 1991. 九种花衰老原因的研究. *植物学报*, 33 (6): 429 - 436.
- Zheng Baoqiang. 2009. Cattle orchid period regulation and its key cultivation techniques [Ph. D. Dissertation]. Beijing: Chinese Academy of Forestry. (in Chinese)
- 郑宝强. 2009. 卡特兰花期调控及其关键栽培技术研究 [博士论文]. 北京: 中国林业科学研究院.