

正造和反季节龙眼花芽分化过程中内源激素水平的变化

杨子琴¹, 黄旭明², 陈业渊¹, 洪继旺¹, 李松刚¹, 罗剑斌³, 张蕾^{1*}

(1. 中国热带农业科学院热带作物品种资源研究所, 海南省热带果树栽培工程技术研究中心, 海南海口 570000; 2. 亚热带农业生物资源保护与利用国家重点实验室, 广东广州 510642; 3. 茂名市水果科学研究所, 广东 茂名 525000)

摘要 研究了正造及反季节龙眼树体叶片及顶芽中内源激素 IAA、GA、ABA、iPA、ZR 在花芽分化过程中的变化。结果表明, 花芽分化过程中叶片及顶芽 ABA 含量最高, IAA 次之, ZR、iPA 及 GA 含量极低。氯酸钾处理可导致叶片及顶芽 iPA 含量迅速升高; 叶片 GA 含量远高于顶芽, 而 ABA 以顶芽中富集量最大; ZR 以顶芽含量较高; 虽然 IAA 在叶片和顶芽都有较高水平, 但变化幅度不大。综合各激素变化情况认为, 花芽分化过程中 iPA、GA、ABA 含量变化幅度最大, 且 ABA 在花芽分化的发生部位顶芽富集说明 ABA 在龙眼花芽分化过程中起更重要的作用。

关键词 龙眼; 内源激素; 花芽分化

中图分类号 S667.2 **文献标识码** A

文章编号 0517-6611(2019)09-0047-04

doi: 10.3969/j.issn.0517-6611.2019.09.015



开放科学(资源服务)标识码(OSID):

Changes of Endogenous Hormone Level during Flower Development in On-season and Off-season Longan

YANG Zi-qin¹, HUANG Xu-ming², CHEN Ye-yuan¹ et al (1. Tropical Crops Genetic Resources Institute, Chinese Academy of Tropical Agricultural Sciences, National Center for Crops Varieties Improvement, Haikou, Hainan 570000; 2. State Key Laboratory for Conservation and Utilization of Subtropical Agro-bioresources, Guangzhou, Guangdong 510642)

Abstract The endogenous hormone levels of IAA, GA, ABA, iPA, ZR and their changes were investigated in leaves and buds of six longan (*Dimocarpus longan* Lour.) trees for on-season and off-season flowering development after winter shoot mature. The result showed that the hormones contents of different types were different in vegetative organs, presented a decreasing tendency from ABA to IAA and ZR to iPA and GA. Potassium chlorate treatment could cause iPA content rapidly increase in leaves and buds. GA content in leaves were significantly higher than those of the buds, but the largest ABA content was found in the bud. And high levels of ZR were in the buds. Although IAA had a higher level in leaves and buds, the change magnitude was small. The hormone changes had concluded that, iPA, GA, ABA content changed greatly in the flower bud differentiation process, and ABA was enrichment in buds, the parts of flower bud differentiation occurred, indicating that ABA played a more important role in the process of flower bud differentiation of longan.

Key words Longan; Endogenous hormone; Flower bud differentiation

花芽分化是果树产量形成的第一步。成花机理的探索一直是果树学界最热门的课题之一。正常情况下龙眼经冬季低温诱导成花, 龙眼可由氯酸钾诱导反季节成花, 并形成产量, 这使得经典的花芽分化理论面临新的挑战。顶芽分化为叶芽或花芽的时期也是不同激素含量及其动态平衡控制花芽分化的重要时期。因此, 植物激素及其平衡在花芽分化中的作用显得尤为重要。随着植物激素对植物发育调控的研究不断深入, 人们从激素的角度探索了果树成花的调控机理。激素所调控的成花信息的改变是由叶片产生并运输到生长点, 它激活了所谓的“开花基因”控制。Bangerth^[1]认为果树从营养芽转向花芽发育是一个不可逆的过程, 需要植物激素瞬时变化来调控花芽的发端, 但在龙眼、荔枝和柑橘的研究中发现在严苛条件下花芽均可逆转为叶芽, 这使得传统的激素调控成花的理论受到了挑战, 预示着更为复杂的激素变化在成花中的未知作用。

生长素在成花中的作用存在争议, 在一些试验中 IAA 可以抑制花芽的形成, 只要顶端供应的 IAA 减少可以提高花芽

形成^[2], 但在草莓中的研究发现阻断顶芽中 IAA 传输会延迟开花^[3]。一般认为 GA 可抑制果树花芽分化, 因此, 在生产上应用 PP₃₃₃、C. C. C. (矮壮素) 和 Daminozide 等来抑制枝梢中吲哚乙酸或赤霉素的生成及转运, 并允许细胞分裂素和其他产物的积累, 以促进花芽分化^[4]。降低菊花红光与远红光比例导致腋芽中脱落酸(ABA)积累的升高, 从而将更多的蔗糖驱向底部芽, ABA、SL 和 IAA 均参与花芽调节过程^[5]。对 55 个龙眼 WRKY 基因鉴定表明 18 个 DWKY 基因在“四季蜜”花诱导的 3 个阶段显示出特异性表达, 可能是应激或激素反应基因^[6]。柠檬花诱导过程中观察到更高水平的 ABA, 通过 RNA 测序鉴定总共 1 638 个差异表达的基因(DEG), 确定 DEG 与开花、激素生物合成或代谢有关^[7]。苹果分化芽的转录组分析显示细胞分裂素(CK)、脱落酸(ABA)和赤霉素途径的复杂激素调节网络参与诱导苹果花形成。CK 在细胞形成和分化的调节中起关键作用, 且影响开花相关基因的表达水平。同时, ABA 信号通过参与糖介导的开花途径调节苹果花的诱导。此外, 芽中糖和淀粉沉积水平的变化可受 ABA 含量和参与 ABA 信号转导途径的基因表达的影响^[8]。研究显示生长素(IAA)和赤霉素(GA)水平的下降, 脱落酸(ABA)和细胞分裂素(CTK)水平的升高有利于果树花芽分化, 龙眼的成花也涉及这种激素环境^[9]。Luckwill 等^[10]指出, 细胞分裂素与赤霉素的平衡对苹果成花过程起控制作用, 对芒果和荔枝等的研究结果支持了 Luckwill 等^[10]的假

基金项目 亚热带农业生物资源保护与利用国家重点实验室(SKLUSA-b201601); 中国热带农业科学院热带作物品种资源研究所非营利性科研机构改革专项启动费资助(pzsfyl-201804); 国家荔枝龙眼产业技术体系(CARS-33-28)。

作者简介 杨子琴(1981—), 女, 河南新乡人, 副研究员, 博士, 从事南方果树栽培生理研究。* 通信作者, 副研究员, 硕士, 从事南方果树栽培生理研究。

收稿日期 2018-12-14

说。但迄今很少有对正造及反季节龙眼在成花过程中的激素水平做比较的研究。 KClO_3 是如何调节龙眼树体激素变化而诱导成花的机理尚不清楚,笔者比较了正造与反季节龙眼在花芽分化期各阶段中 iPA、GA、ABA、ZR、IAA 含量变化动态,及其与成花的关系,旨在为完善反季节龙眼成花机理提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 材料 供试材料为国家热带果树品种改良中心 5~6 年生长势相近的‘储良’龙眼树。正造龙眼采样自末次冬梢老熟开始至侧花原基形成后 10 d 止,每 10 d 采样一次,共采样 6 次。反季节龙眼抽生 3 次新梢的枝梢停止生长时进行反季节催花(氯酸钾处理龙眼根际),采样自催花之日开始至侧花原基形成后 7 d 结束,每 7 d 采样一次,共采样 6 次。样品包含叶片和顶芽。所有样品均液氮速冻带回实验室备用。

1.2 方法

1.2.1 提取。称取 0.5 g 新鲜植物材料,加 2 mL 提取液(80%甲醇,内含 1 mmol/L BHT),在冰浴下研磨成匀浆,转入 10 mL 离心管,再用 2 mL 提取液将研钵内残留物转入离心管中,摇匀后放置在 4 °C 冰箱中 4 h,10 000 r/min 离心 15 min,收集上清液。沉淀中加 1 mL 提取液混匀,置 4 °C 下 1 h 后离心,合并 2 次提取的上清液并记录体积。上清液过 C_{18} 固相萃取柱后备用。

1.2.2 iPA、IAA、GA 纯化。取 200 μL 提取液用氮气吹干,并用试剂盒提供的样品稀释液定容至 200 μL 。

1.2.3 ABA、ZR 纯化。取 2 mL 提取液用氮气吹干,并用试剂盒提供的样品稀释液定容至 200 μL 。

1.2.4 激素含量的测定。采用酶联免疫吸附法测定内源激素含量,ELISA 试剂盒由中国农业大学提供,测定激素包含 ZR、IAA、GA、ABA、iPA,所有测定均重复 3 次。

2 结果与分析

2.1 iPA 含量变化 正造树叶片中 iPA 含量在花芽分化过程中逐渐上升,在侧花原基形成时上升至最高水平(32.22 ng/g),随后下降。与叶片相比,正造龙眼顶芽中的 iPA 含量较低,尤其在侧花原基形成前 30 d 顶芽 iPA 含量仅为 0.93 ng/g,至侧花原基形成时顶芽 iPA 含量达到最高峰 11.85 ng/g,是叶片 iPA 含量的 36.77%(图 1a)。催花之前反季节龙眼与正造龙眼 iPA 含量相近,但催花之后反季节龙眼 iPA 含量变化与正造有很大差别。反季节龙眼叶片和顶芽 iPA 含量在催花之后均显著升高,反季节龙眼叶片中 iPA 含量在催花之后 7 d 达到催花前的 8.72 倍;在侧花原基形成前 14 d 叶片中 iPA 含量下降至催花前水平。顶芽中 iPA 含量在催花后迅速上升,在侧花原基形成前 7 d 达到峰值(128.95 ng/g)(图 1b)。

iPA 具有促进细胞分裂、地上部分化、侧芽生长、叶片扩大及延缓叶片衰老等功能^[11-15]。反季节龙眼由于打破了树体原有的激素平衡而诱导成花,而顶芽中 iPA 的迅速累积并在侧花原基形成时迅速消失或转移,暗示了反季节龙眼侧花原基分化对 iPA 的需求显著高于正造。

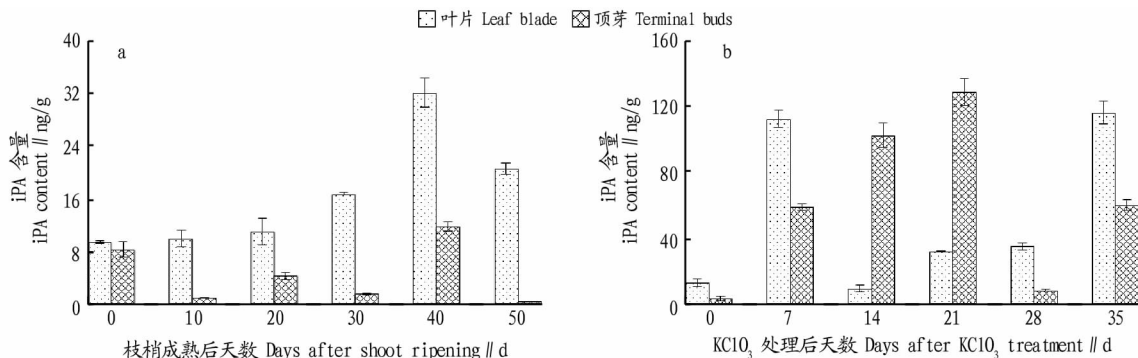


图 1 正造及反季节龙眼花芽分化过程中叶片及顶芽 iPA 含量变化

Fig. 1 Changes of iPA content in leaves and terminal buds of longan flowers during bud differentiation in on-season and off-season

2.2 GA 含量变化 检测了正造及反季节龙眼叶片和顶芽 GA 含量变化,并比较了花芽分化过程中叶片顶芽 GA 变化的差异。结果表明,无论是正造还是反季节龙眼,叶片和顶芽 GA 含量差别极大,尤以正造龙眼更显著。在侧花原基形成之前叶片 GA 含量持续上升,至冬梢老熟后 20 d 达 32.77 ng/g,而在侧花原基形成时正造龙眼叶片 GA 水平降至低谷(11.07 ng/g)。正造龙眼顶芽中 GA 含量变化与叶片有相同趋势,但顶芽中 GA 含量极低,在冬梢老熟时仅为 0.24 ng/g,在侧花原基形成之前 20 d 达到最高,仅为 5.82 ng/g,至侧花原基完成时又下降至 0.62 ng/g(图 2a)。 KClO_3 处理导致反季节龙眼叶片中 GA 含量出现应激性的上调,在催花后第 7 天达到峰值(39.78 ng/g),随后下降至

7.77 ng/g,并于侧花原基形成前 7 d 达到第 2 个高峰 19.26 ng/g,侧花原基形成时略有下降,随后与侧花原基形成前 7 d 相持平。顶芽中 GA 含量与正造顶芽中 GA 变化有相同趋势,在侧花原基形成之前 7 d 上升最高值(26.40 ng/g),随后下降。但反季节龙眼顶芽峰值比正造顶芽 GA 含量峰值高 3.54 倍(图 2b)。

GA 的主要功能是打破休眠,其在顶芽向花芽转变的过程中起着重要作用,而冬梢成熟时和夏梢抽生 3 次时,GA 在顶芽中含量均下降,在侧花原基形成之前均呈上升趋势。这说明 GA 作为一种打破休眠的重要激素,其在龙眼营养生长向生殖生长转变过程中起重要作用。

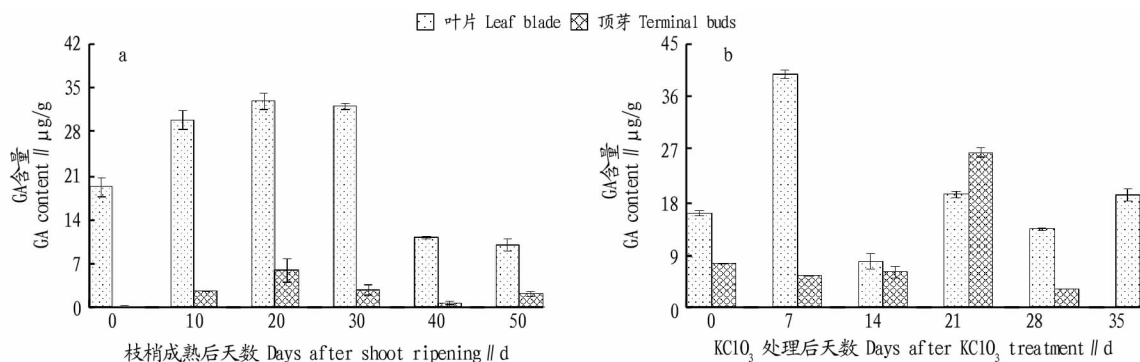


图2 正造及反季节龙眼花芽分化过程中叶片及顶芽 GA 含量变化

Fig. 2 Changes of GA content in leaves and terminal buds of longan flowers during bud differentiation in on-season and off-season

2.3 ABA 含量变化 正造龙眼叶片和顶芽 ABA 含量在花芽分化前后有较大变化,其中叶片在花芽分化过程中持续平稳上升,由初期的 $2.38 \mu\text{g/g}$ 上升至侧花原基形成后 10 d 时的 $14.87 \mu\text{g/g}$ 。顶芽中 ABA 含量变化最大,初期顶芽中 ABA 含量较低,仅为叶片的 2.09 倍,但随着花芽分化进程的推进,顶芽中 ABA 含量急速上升,仅在 10 d 后上升至 $21.04 \mu\text{g/g}$,是初期时的 4.23 倍,随后持续上升,在侧花原基形成前 10 d 达到顶峰($30.42 \mu\text{g/g}$),在侧花原基形成时又迅速下降至 $11.69 \mu\text{g/g}$ (图 3a)。

反季节龙眼在催花之后叶片 ABA 含量变化幅度不大。侧花原基形成之前叶片中 ABA 含量为 $6.4 \sim 8.6 \mu\text{g/g}$,在侧花原基形成时迅速下降至 $4.54 \mu\text{g/g}$,并在侧花原基形成后

7 d 又迅速上升。较叶片而言,反季节龙眼顶芽在整个花芽分化过程中有极高的 ABA 含量,在初期的 14 d 呈缓慢上升趋势,最高值达 $24.93 \mu\text{g/g}$,随后转为缓慢下降趋势,侧花原基形成后 7 d 下降至 $11.89 \mu\text{g/g}$ (图 3b)。

低温胁迫是诱导正造龙眼成花的必要条件;同时强氧化剂 KClO_3 所诱导的反季节龙眼成花归根到底也是由于氧化胁迫所致。胁迫环境会导致 ABA 的积累,而 ABA 在植物中充当了传递环境胁迫信号的第一信使^[16-18]。在末次梢老熟时,正造与反季节龙眼顶芽均有较高的 ABA 含量,这说明顶芽是胁迫信号的感应部位,在成花过程中具有重要的胁迫感应作用。

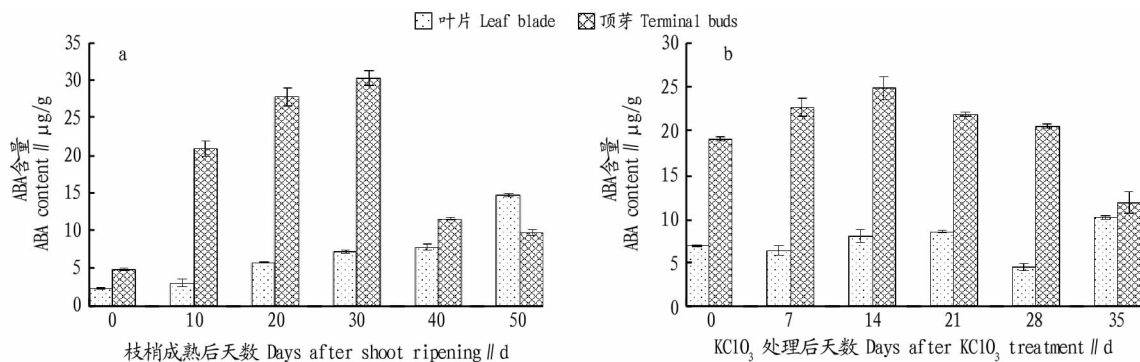


图3 正造及反季节龙眼花芽分化过程中叶片及顶芽 ABA 含量变化

Fig. 3 Changes of ABA content in leaves and terminal buds of longan flowers during bud differentiation in on-season and off-season

2.4 IAA 含量变化 正造树在花芽分化过程中叶片和顶芽 IAA 含量变化不大。尤其在初期的 20 d,叶片及顶芽 IAA 含量相近,均在 $2.0 \sim 2.4 \mu\text{g/g}$,随后 30 d 内叶片 IAA 含量继续维持在 $2.0 \sim 2.5 \mu\text{g/g}$,而顶芽出现较大变化,在侧花原基形成前 10 d 下降至 $1.75 \mu\text{g/g}$,在侧花原基形成时又上升至 $2.88 \mu\text{g/g}$;在侧花原基形成后 10 d 又下降至初期水平,降至 $2.11 \mu\text{g/g}$ (图 4a)。在整个花芽分化过程中,反季节龙眼叶片 IAA 含量在 $1.7 \sim 2.6 \mu\text{g/g}$;而顶芽 IAA 含量呈“V”字形变化,初期顶芽 IAA 含量为 $2.50 \mu\text{g/g}$,至侧花原基形成前 14 d 下降至 $1.86 \mu\text{g/g}$,之后开始回升,至侧花原基形成时顶芽中 IAA 含量升至最高水平,达 $2.62 \mu\text{g/g}$ (图 4b)。

生长素抑制矮牵牛成花的作用通过其对乙烯合成的刺激作用来实现^[2],但研究表明生长素有促进成花的作

用^[19-20]。在草莓整个花芽分化过程中,顶芽有 IAA 大量富集;IAA 是对成花诱导的有效促进剂,且顶芽生长点可能是主要作用的部位,阻断生长素在草莓顶芽中的积累可以延缓花芽分化的进程,并诱导异常花的发育^[20];由此可见 IAA 在成花中的作用还存在争议。该研究发现在正造及反季节龙眼侧花原基形成时,顶芽中 IAA 含量均达到最大值。因此认为 IAA 可能具有促进龙眼成花的作用。

2.5 ZR 含量变化 龙眼叶片和顶芽 ZR 含量与 IAA 和 ABA 水平相比较低。正造龙眼叶片和顶芽 ZR 含量均在 152 ng/g 以下,且以顶芽 ZR 含量高。冬梢老熟时叶片中 ZR 含量仅为 40.56 ng/g ,花芽分化过程中叶片 ZR 含量逐渐上升,至侧花原基形成前 20 d 上升至 87.15 ng/g ,并在侧花原基形成时达到最高水平(113.35 ng/g)。顶芽初期 ZR 含量

明显高于叶片,达 137.24 ng/g,在侧花原基形成前 30 d 达到最高值(151.54 ng/g)(图 5a)。反季节龙眼叶片和顶芽 ZR 含量高于正造龙眼,在催花初期尤为显著。催花初期 14 d 叶片中 ZR 含量变化不大,在 70.88~73.00 ng/g,在侧花原基形成前 7 d 上升至 99.74 ng/g,随后缓慢下降。顶芽在催花之前有较高的 ZR 含量,催花后顶芽中 ZR 含量持续下降,至侧花原基形成时降至 93.96 ng/g(图 5b)。

ZR 作为一种具有生理活性的细胞分裂素,具有诱导出愈伤组织、不定芽生成及延缓叶片衰老等功能^[21],研究表明 ZR 含量的上升有利于果树成花^[22]。KClO₃ 处理打破了树体固有的激素平衡而诱导成花,顶芽中 ZR 含量并未迅速累积,暗示 ZR 可能在龙眼花芽分化中无促进作用。确切的结论还有待进一步验证。

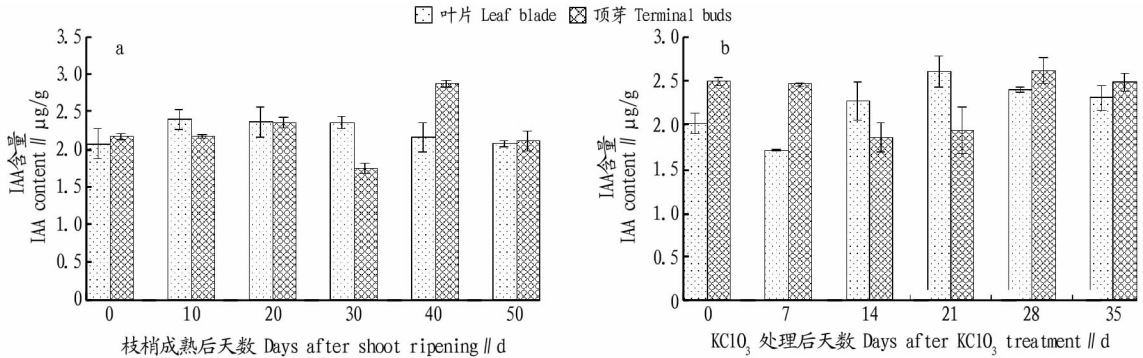


图 4 正造及反季节龙眼花芽分化过程中叶片及顶芽 IAA 含量变化

Fig. 4 Changes of IAA content in leaves and terminal buds of longan flowers during bud differentiation in on-season and off-season

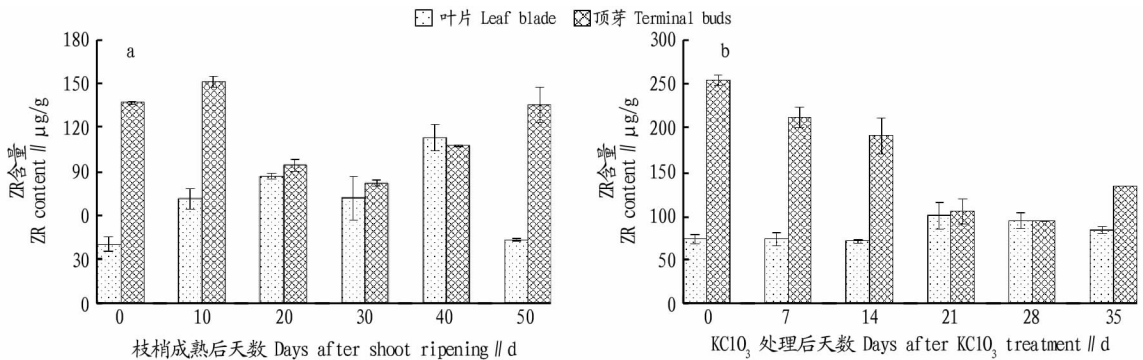


图 5 正造及反季节龙眼花芽分化过程中叶片及顶芽 ZR 含量变化

Fig. 5 Changes of ZR content in leaves and terminal buds of longan flowers during bud differentiation in on-season and off-season

3 结论与讨论

研究表明,KClO₃ 可以在反季节龙眼处理后 28 d 内诱导侧花原基形成。尽管开花调控所涉及的机制尚不明确,研究显示 KClO₃ 诱导了龙眼叶和芽中内源激素(ABA、GA、IAA、iPA 和 ZR)水平的变化。KClO₃ 处理后 28 d,涉及花芽分化的重要激素发生显著变化。已经发现 KClO₃ 处理导致花芽萌动,ABA、GA 和 iPA 水平增加,并且与正造季节龙眼的激素水平相比,IAA 和 ZR 水平降低。

参考文献

- [1] BANGERTH F K. Can regulatory mechanism in fruit growth and development be elucidated through the study of endogenous hormone concentrations? [J]. Acta Hort, 1998, 463: 77-88.
- [2] FRANKOWSKI K, KESY J, WOJCIECHOWSKI W, et al. Light-and IAA-regulated ACC synthase gene (*PnACS*) from *Pharbitis nil* and its possible role in IAA-mediated flower inhibition [J]. J Plant Physiol, 2009, 166: 192-202.
- [3] HOU Z X, HUANG W D. Immunohistochemical localization of IAA and ABP1 in strawberry shoot apices during floral induction [J]. Planta, 2005, 222(4): 678-687.
- [4] MEJÓN M, CAÑAL M J, VALLEDOR L, et al. Epigenetic and physiological effects of gibberellin inhibitors and chemical pruners on the floral transition of azalea [J]. Physiol Plant, 2011, 141(3): 276-288.

- [5] YUAN C Q, AHMAD S, CHENG T R, et al. Red to far-red light ratio modulates hormonal and genetic control of axillary bud outgrowth in *Chrysanthemum* (*Dendranthema grandiflorum* 'Jinba') [J]. Int J Mol Sci, 2018, 19(6): 1-21.
- [6] JUE D W, SANG X L, LIU L Q, et al. Identification of *WRKY* gene family from *Dimocarpus longan* and its expression analysis during flower induction and abiotic stress responses [J]. Int J Mol Sci, 2018, 19(8): 1-20.
- [7] LI J X, HOU X J, ZHU J, et al. Identification of genes associated with lemon floral transition and flower development during floral inductive water deficits: A hypothetical model [J]. Front Plant Sci, 2017, 8: 1013.
- [8] XING L B, ZHANG D, LI Y M, et al. Transcription profiles reveal sugar and hormone signaling pathways mediating flower induction in apple (*Malus domestica* Borkh.) [J]. Plant Cell Physiol, 2015, 56(10): 2052-2068.
- [9] SUSAWAENG SUP C, RAYANAKORN M, WONGPORNCHAI S, et al. Investigation of plant hormone level changes in shoot tips of longan (*Dimocarpus longan* Lour.) treated with potassium chlorate by liquid chromatography-electrospray ionization mass spectrometry [J]. Talanta, 2011, 85(2): 897-905.
- [10] LUCKWILL L C, SILVA J M. The effects of daminozide and gibberellic acid on flower initiation, growth and fruiting of apple cultivar Golden Delicious [J]. Journal of horticultural science, 1979, 54(3): 217-223.
- [11] KUROHA T, TOKUNAGA H, KOJIMA M, et al. Functional analyses of *LONELY GUY* cytokinin-activating enzymes reveal the importance of the direct activation pathway in *Arabidopsis* [J]. Plant cell, 2009, 21(10): 3152-3169.

境,使有氧和厌氧共同作用,有利于充分发挥微生物降解有

机污染物的作用^[3]。

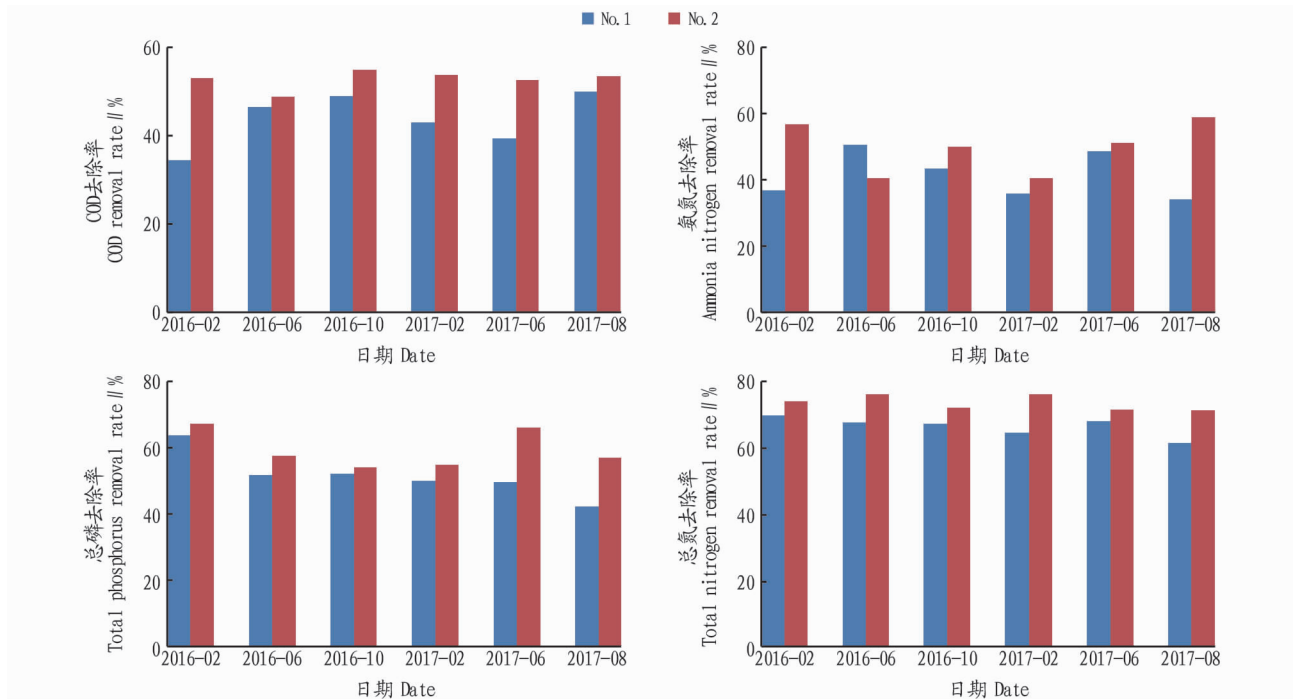


图4 人工湿地主要污染物去除率变化规律

Fig. 4 Change rule of removal rate of constructed wetland

4 结论

潜流人工湿地对郝堂村生活污水中的各污染物去除效果较好。2014年6月栽种美人蕉、再力花、香蒲的潜流人工湿地对COD、氨氮、总磷和总氮的去除率分别为43.90%、41.80%、51.90%和66.30%;栽种鬼针草、芦苇、菖蒲的潜流人工湿地对COD、氨氮、总磷和总氮的去除率分别为52.80%、49.90%、59.70%和73.40%。预处理能够提高潜流人工湿地污染物去除能力,湿地基质的吸附降解作用是潜流人工湿地处理污水的主要途径,栽种乡土湿地植物的潜流人工湿地污染物去除效果更好。

参考文献

[1] 何成达,谈玲,葛丽英,等. 波式潜流人工湿地处理生活污水的试验研究[J]. 农业环境科学学报,2004,23(4):766-769.

- [2] 曹笑笑,吕宪国,张仲胜,等. 人工湿地设计研究进展[J]. 湿地科学,2013,11(1):121-128.
- [3] 刘志宽. 湿地植物根系泌氧及其对滇池N、P营养物质去除的影响研究[D]. 太原:太原理工大学,2010.
- [4] 魏佳明,崔丽娟,李伟,等. 两种模型对潜流湿地出水中总氮含量的预测能力对比[J]. 湿地科学,2017,15(2):281-286.
- [5] 谢龙,汪德耀,戴昱. 水平潜流人工湿地有机物去除模型研究[J]. 中国环境科学,2009,29(5):502-505.
- [6] 张清. 人工湿地的构建与应用[J]. 湿地科学,2011,9(4):373-379.
- [7] 梁银秀,周卿伟,阎百兴,等. 在冷季利用人工湿地处理泉州永春县养猪场废水的效果研究[J]. 湿地科学,2017,15(2):229-236.
- [8] 汤显强,李金中,李学菊,等. 人工湿地不同填料去污性能比较[J]. 水处理技术,2007,33(5):45-48.
- [9] 凌祯,杨具瑞,于国荣,等. 不同植物与水力负荷对人工湿地脱氮除磷的影响[J]. 中国环境科学,2011,31(11):1815-1820.
- [10] 王静. 人工湿地植物根系泌氧影响污染物去除的机制研究[D]. 济南:山东大学,2015.

(上接第50页)

- [12] IOIO R D, GALINHA C, FLETCHER A G, et al. A PHABULOSA/cytokinin feedback loop controls root growth in *Arabidopsis* [J]. Curr Biol, 2012,22(18):1699-1704.
- [13] FATIMA N, ANIS M. Role of growth regulators on *in vitro* regeneration and histological analysis in Indian ginseng (*Withania somnifera* L.) Dunal [J]. Physiol Mol Biol Plants, 2012,18(1):59-67.
- [14] HE D, MATHIASON K, FENNELL A. Auxin and cytokinin related gene expression during active shoot growth and latent bud paradormancy in *Vitis riparia* grapevine [J]. J Plant Physiol, 2012,169:643-648.
- [15] CHEN Y P, CHEN W, LI X L, et al. Knockdown of LjIPT3 influences nodule development in *Lotus japonicus* [J]. Plant Cell Physiol, 2014,55(1):183-193.
- [16] ZALEJSKI C, ZHANG Z S, QUETTIER A L, et al. Diacylglycerol pyrophosphate is a second messenger of abscisic acid signaling in *Arabidopsis thaliana* suspension cells [J]. The plant journal, 2005,42(2):145-152.

- [17] TUTEJA N, SOPORY S K. Chemical signaling under abiotic stress environment in plants [J]. Plant Signal Behav, 2008,3(8):525-536.
- [18] ZHANG F Y, LU X, LV Z Y, et al. Overexpression of the *Artemisia* orthologue of ABA receptor, AaPYL9, enhances ABA sensitivity and improves artemisinin content in *Artemisia annua* L. [J]. PLoS One, 2013,8:1-13.
- [19] DE MELO FERREIRA W, KERBAUY G B, KRAUS J E, et al. Thidiazuron influences the endogenous levels of cytokinins and IAA during the flowering of isolated shoots of *Dendrobium* [J]. J Plant Physiol, 2006,163(11):1126-1134.
- [20] CHEN D, DENG Y T, ZHAO J. Distribution and change patterns of free IAA, ABP 1 and PM H⁺-ATPase during ovary and ovule development of *Nicotiana tabacum* L. [J]. J Plant Physiol, 2012,169:127-136.
- [21] BARCISZEWSKI J, MASSINO F, CLARK B F C. Kinetin-A multiactive molecule [J]. Int J Biol Macromol, 2007,40(3):182-192.
- [22] 艾军,王英平,李昌禹,等. 五味子花芽分化过程中3种内源激素的消长[J]. 中国中药杂志,2006,31(1):24-26.