

北京地区银杏雌株花芽分化期间内源激素变化及其花芽分化发端时间的确定

王建红, 李广, 车少臣, 任桂芳, 任斌斌, 仇兰芬, 仲丽 (北京市园林科学研究所, 园林植保研究所, 北京 100102)

摘要 银杏是城市绿化的主要树种,也是重要的经济植物。银杏雌株大量结实造成的树势衰弱问题已严重制约了其在城市中的应用,银杏结实的大小年问题也严重影响到银杏果的产量和质量,调控银杏雌株的开花结实是解决上述问题的有效途径。应用 ELISA 法和 HPLC 法测定了银杏花芽期间内源激素变化规律,叶部喷施 GA_3 法确定了花芽分化发端时间。研究结果表明:在银杏雌株花芽分化期间,全芽中 6-BA、IBA、 GA_3 、 GA_4 、 GA_7 、KT 和 ZT 这 7 种内源激素的含量为 4~75 ng/g,且均在 6 月 2 日出现最高或次高峰;在心芽中除 IAA 外,ZA、KT、6-BA、ABA、 GA_3 、 GA_7 和 ZR 这 7 种内源激素含量多在 500 ng/g 以上, GA_3 含量于 6 月 4 日最高达 4 130 ng/g,ZA、ZR 和 ABA 的含量在 5 月 29 日—6 月 4 日呈现低谷;果枝心芽中 6-BA、 GA_3 和 GA_7 的含量在 5 月 29 日—6 月 4 日呈现高峰。内源激素在银杏雌株芽中的分布呈现从外围向中心浓度急剧增高的趋势。叶片喷施 GA_3 试验确定北京地区 6 月 2—10 日为银杏雌株的花芽分化发端时间。研究结果为调控银杏雌株的花芽分化提供了调控截止时间和调控药剂参考。

关键词 ELISA;HPLC;外源赤霉素;花芽分化调控;激素分布

中图分类号 S 792.95 文献标识码 A

文章编号 0517-6611(2020)13-0118-06

doi:10.3969/j.issn.0517-6611.2020.13.033



开放科学(资源服务)标识码(OSID):

Changes of Endogenous Hormones during Female Floral Bud Differentiation of *Ginkgo biloba* L. in Beijing Region and Determination of the Initiation Time

WANG Jian-hong, LI Guang, CHE Shao-chen et al (Institute of Landscape Plant Protection, Beijing Institute of Landscape Architecture, Beijing 100102)

Abstract *Ginkgo biloba* L. is the main tree for city green and the economically important plant. And the mast-fruited regularly weaken its tree vigor which has seriously restricted its application in cities. The phenomenon of biennial bearing also seriously affects the yield and quality of ginkgo fruits, so it needs the regulation technology for ginkgo floral bud differentiation. The endogenous hormones contents during times of floral bud differentiation of ginkgo were measured with ELISA and HPLC. And the initiation times of floral bud differentiation of ginkgo were determined by spraying GA_3 on foliar. Results showed that the contents of endogenous hormones 6-BA, IBA, GA_3 , GA_4 , GA_7 , KT and ZT were 4~75 ng/g in the whole bud (WB), and contents of all endogenous hormones appeared the peak or sub-peak on 2 June. The contents of endogenous hormones ZA, KT, 6-BA, ABA, GA_3 , GA_7 and ZR, were generally above 500 ng/g in the heart bud (HB), except IAA, and the maximum value was 4 130 ng/g at GA_3 on 4 June. Contents of endogenous hormones ZA, ZR and ABA appeared the valleys from 29 May to 4 June in HB of fruit-bearing and leaf branch. Contents of endogenous hormones 6-BA, GA_3 and GA_7 appeared the peak from 29 May to June 4 in HB of fruit-bearing branch, but only GA_7 appeared the peak in HB of leaf branch. So the distribution of endogenous hormones contents showed a sharply increased trend from periphery to center in ginkgo female bud. The initiation differentiation times of floral bud of female ginkgo were from 2 June to 10 June determined by spraying GA_3 on foliar in Beijing District. The results provided reference for the deadline and agents of regulating the floral bud differentiation of female ginkgo.

Key words ELISA;HPLC;Exogenous gibberellin;Regulating the floral bud differentiation;Distribution of hormones

银杏(*Ginkgo biloba* L.)是现存种子植物中最古老的孑遗植物,是公认的“活化石”^[1]。其高大挺拔和具长短枝的树形,独特叉形脉序和扇形叶,以及金黄的秋叶使银杏成为非常重要的观赏树种之一^[2],在园林绿化中被广泛应用;其果实富含蛋白质、氨基酸、脂肪、糖、维生素和核黄素等营养成分^[3],果实和叶片中含有防止衰老、抗癌、保护心血管系统和预防心血管疾病的类黄酮、内酯等功能成分^[4]。《本草纲目》中记载,银杏“熟食温肺益气,定喘嗽,缩小便,止白浊;生食降痰消毒、杀虫”,因而作为经济树种被大量种植,仅山东郯城银杏果年产量达 4 000 t,干叶产量达 21 000 t,产值近 23 亿元^[5],银杏作为经济林种植面积十分巨大。

银杏喜湿润且排水良好的深厚土壤,不耐积水和土壤板结。但城市行道树土壤多透风透气性较差,导致作为行道树的银杏普遍出现夏季焦边、焦叶现象^[6],且雌株夏季焦叶、焦边率(94.2%)远高于雄株(37.4%)^[7],这与果实大量消耗树

体中的水分和营养相关^[8],已严重影响了银杏的景观效果,成为制约银杏在城市中应用的最大障碍。而果用银杏林又需预防大小年的产生,提高其果实产量。为此,定向调控银杏雌株的结实量十分重要。

有报道表明,喷施植物生长调节剂(PGRs)可调控植物的花芽分化^[9],笔者研究了银杏花芽分化期前后内源激素的动态变化,以精确银杏的花芽分化发端时间,以及不同内源激素对银杏花芽分化的作用。

沙波^[10]测定了 11 月 24 日至翌年 4 月 8 日银杏雌株大年树和小年树芽内的内源激素含量,并分析了各内源激素对银杏花芽分化的影响。但银杏花芽分化发端时间为 5 月初—6 月初^[11],结论存疑。史继孔等^[12]研究了 5 月初—10 月中旬银杏芽内源激素的变化,但其取样周期为 1 月 1 次,花芽分化期间的取样点不足。为此,笔者通过银杏花芽分化前后 1 周取样 1 次的方法研究了其内源激素变化规律。

1 材料与方法

1.1 材料 银杏雌株位于北京市园林科学院院内(116°28'21"E,39°58'52"N),胸径 20~25 cm,高 8~12 m,处于结果盛期,且大小年严重。选取当年结果量极大的 3 株雌

基金项目 北京市科技计划项目(Z171100004417019);北京市公园管理中心课题(ZX2017024);北京市重点实验室“园林绿地生态功能评价与调控技术”项目。

作者简介 王建红(1970—),男,山西原平人,教授级高级工程师,硕士,从事植物源性污染防治技术和园林植物保护研究。

收稿日期 2019-11-25

株,采集其结果枝条上的芽,称为“果枝芽”;选取当年结果量极少的3株雌株,采集其枝条上的芽,称为“叶枝芽”。

1.2 仪器与试剂 酶联免疫仪: Infinite® F50 酶标仪(瑞士帝肯贸易股份公司生产)。

高压液相色谱仪: Agilent 1100 高效液相色谱仪(美国安捷伦科技有限公司生产)。

标准品: ZA、ZR、KT、6-BA、IAA、ABA、GA₃ 和 GA₇ 标准品为 Sigma 公司提供的 HPLC 试剂。

其他试剂: 甲醇为高效液相色谱纯; 其他试剂丙酮、石油醚、乙酸乙酯、乙酸、磷酸二氢钾、磷酸氢二钠、氯化钾、氯化钠和明胶均为分析纯; 2,6-二叔丁基对甲酚(2,6-Di-tert-butyl-p-cresol, BHT) 为化学纯; 试验用水为超纯水。

试剂 1: 在 80 mL 甲醇中加入 20 mL 超纯水, 摇匀后加入 1 g 2,6-二叔丁基对甲酚, 现配现用, 置于棕色瓶中, 在 4 °C 冰箱中预冷 30 min。

试剂 2: PBS 缓冲液加入 1% 明胶, 调 pH 至 7.5。

1.3 试验材料获取及内源激素的提取与测定 5 月中旬至 6 月下旬, 约每周 1 次从果枝组和叶枝组银杏中上部枝条的东南西北 4 个方向上各选取 1 根 3~5 年生短枝^[13], 共 8 根枝条。快速剪取具 6 片叶以上短枝饱满顶芽置于液氮中速冻, 然后置于 -60 °C 的超低温冰箱中保存。

1.3.1 ELISA 法内源激素的提取。 将 2017 年样品芽剥去外侧褐色鳞片, 剩余材料为直径 3.5~5.0 mm 的芽组织, 称为“全芽”。

参照龚晓崇等^[14]的方法提取银杏雌株果枝和叶枝芽的内源激素: 准确称取 0.500 0 g 全芽样本, 弱光下在研钵中加液氮磨碎, 加入 1 mL 预冷的试剂 1, 4 °C 浸提过夜, 4 °C、6 500 r/min 冷冻离心 15 min, 取上清液; 残渣用 0.5 mL 试剂 1 浸提 2 h, 4 °C、6 500 r/min 冷冻离心 15 min 后取上清, 合并上清, 40 °C 氮吹至约 0.2 mL, 加入 0.5 mL 石油醚 60~90 °C 萃取脱色 3 次, 弃上层醚相, 加入试剂 1 调节 pH 至 6.0, 乙酸乙酯萃取 3 次, 收集上层乙酸乙酯相并氮吹至干, 加入 0.5 mL 试剂 2 涡旋振荡溶解, 经 0.22 μm 滤膜(上海密粒膜分离技术有限公司生产)过滤后待测。

2017 年委托北京绿博源生物科技有限公司按照常规 ELISA 法, 测定样品内 6-BA、KT、ZT、GA₃、GA₄、GA₇ 和 IBA 这 7 种内源激素的含量。

1.3.2 高效液相色谱法内源激素的提取。 将 2018 年样品芽剥去外侧褐色鳞片, 继续剥去外围绿色组织, 直至剩余直径 1.0~1.5 mm 的内部组织, 称为“心芽”。

内源激素的提取除称取心芽样本重量为 0.150 0 g 及冷冻离心条件为 7 500 r/min 和 10 min 外, 同 ELISA 法。

2018 年委托北京绿博源生物科技有限公司按照高效液相色谱法, 测定样品内 ZA、ZR、KT、6-BA、IAA、ABA、GA₃ 和 GA₇ 这 8 种内源激素的含量。

1.4 ELISA 检测方法 采用双抗体一步夹心法酶联免疫吸附试验法, 即向预先包被各种植物生长调节剂抗体的包被微孔中, 依次加入标本、标准品、HRP 标记的检测抗体, 经温育

并彻底洗涤。用底物 TMB 显色, TMB 在过氧化物酶的催化下转化成蓝色, 并在酸的作用下转化成最终黄色。颜色的深浅和样品中的植物生长调节剂含量呈正相关。用酶标仪在 450 nm 波长下测定吸光度(OD), 计算样品浓度。

1.5 色谱条件 色谱柱为 AkzoNobel N. V. 公司生产 Kromasil C₁₈ 反相色谱柱(250 mm×4.6 mm, 5 μm), 流动相为 0.1% 乙酸水: 甲醇=6:4 溶液(使用前用 0.45 μm 滤膜抽滤), 其他色谱条件为进样量 10 μL, 流速 0.8 mL/min, 柱温 30 °C, 走样时间 40 min, 紫外检测波长 254 nm。

1.6 花芽生理分化发端时间的确定 于 2018 年 5 月 25—6 月 10 日, 每 2 d 1 次对 20 年生且结果量为大小年的银杏雌株的约 Ø10 cm 中上部的小年大枝喷施 0.1 g/L 的 GA₃, 每处理 3 根枝条。翌年 4 月中旬待对照银杏出现胚珠时, 每处理随机剪取 3 根长有短枝的 20 cm 长的枝条, 统计各处理时间银杏大枝的胚珠数量, 分析银杏雌株的花芽生理分化发端时间。

2 结果与分析

2.1 2017 年银杏雌株内源激素含量 由图 1 可知, 2017 年 5 月中旬—7 月上旬, 全芽中 7 种内源激素的含量为 4~75 ng/g。其中果枝全芽中 6-BA 的含量极显著高于 GA₃ 和 KT, 二者又极显著高于 IBA, GA₇、GA₄ 和 ZT 的含量之间无显著差异, 且极显著低于其他 4 种内源激素; 叶枝全芽中 KT、6-BA 和 GA₃ 的含量显著高于 IBA、GA₄、GA₇ 和 ZT。

果枝全芽中 6-BA、IBA、GA₃、GA₄ 和 GA₇ 含量均在 6 月 2 日出现最高峰, KT 和 ZT 含量出现次高峰; 叶枝全芽中 6-BA、GA₃ 和 GA₄ 含量也均在 6 月 2 日出现最高峰, KT、ZT、IBA 和 GA₇ 含量也均出现次高峰。因而, 6 月 2 日前后可能为北京地区银杏花芽分化的一个关键节点, 即花芽生理分化发端时间。

叶枝全芽中 KT、ZT、IBA 和 GA₇ 均在 6 月 21 日出现最高峰, 而果枝全芽中除 GA₇ 在 6 月 21 日出现一个平缓的次高峰外, 其他 6 种内源激素均未出现最高峰或次高峰。6 月 21 日前后可能为花芽形态分化初期。

果枝芽中 6-BA、ZT、GA₃ 和 GA₇ 这 4 种内源激素的含量均显著高于叶枝芽, 但叶枝芽中 KT 的含量在 6 月 29 日前显著高于果枝芽。因此, 在银杏花芽生理分化期至形态分化期之间, 全芽中低含量的 6-BA、ZT、GA₃ 和 GA₇, 高含量的 KT 有利于花芽分化。

2.2 2018 年银杏雌株内源激素含量 由图 2 可知, 2018 年 5 月下旬—6 月下旬, 心芽中 ZA、KT、6-BA 和 ABA 这 4 种内源激素的含量均在 500 ng/g 以上, GA₃ 和 GA₇ 含量在 15~4 050 ng/g, IAA 含量在 100~600 ng/g, ZR 含量在检测限以下(0.1 ng/g)至 1 370 ng/g。

心芽中 ZA、ZR 和 ABA 的含量在 5 月 29 日—6 月 4 日呈现低谷; 果枝芽中 6-BA、GA₃、GA₇ 的含量在 5 月 29 日—6 月 4 日呈现高峰。因而, 5 月 29 日—6 月 4 日可能为北京地区银杏花芽生理分化发端时间。

5 月 29 日—6 月 4 日, ZA、IAA 和 ABA 的含量在果枝心

芽和叶枝心芽之间无显著差异;但果枝心芽中 ZR、KT、GA₃、GA₇ 和 6-BA 的含量极显著高于叶枝心芽。因而,心芽中低含量的 ZR、KT、GA₃、GA₇ 和 6-BA 有利于银杏花芽的分化。

2.3 全芽与心芽内源激素含量比较 对比图 1 和图 2 中 KT、6-BA、GA₃ 和 GA₇ 的含量可知,心芽中 KT 和 6-BA 含量是全芽中的 17.6 倍~50.9 倍;6 月 4 日时,果枝心芽中 GA₃

和 GA₇ 含量是 2017 年 6 月 2 日全芽的 78.8 倍和 136.1 倍,叶枝心芽是全芽的 8.5 倍和 99.1 倍。且全芽中其他内源激素的含量最高为 75 ng/g 以下,心芽中除 IAA 外其他内源激素的平均含量在 500 ng/g 以上。因而,内源激素在银杏芽组织中呈不均匀分布,且呈现出越靠近花原基内源激素含量越高的趋势。

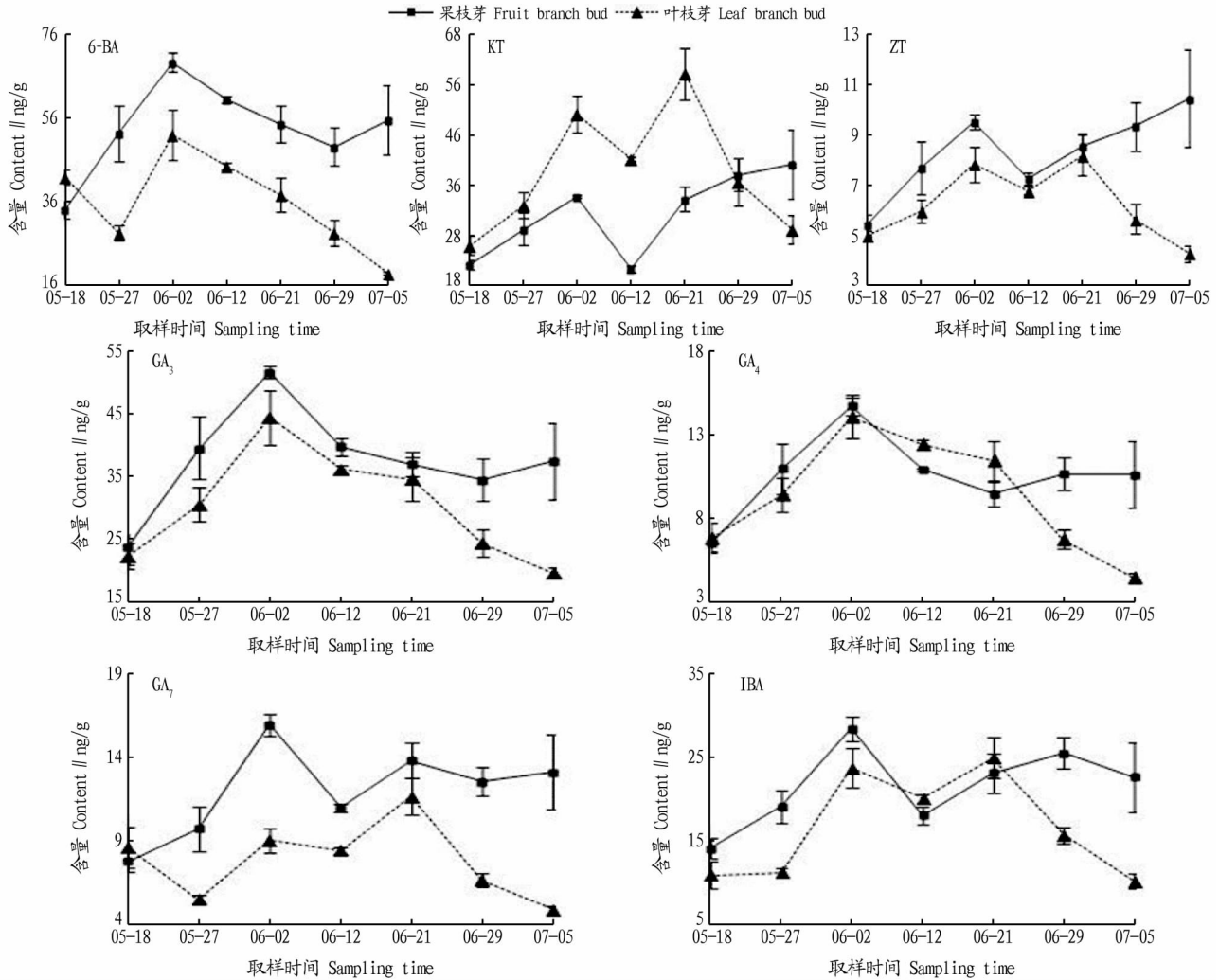


图 1 2017 年银杏雌芽内源激素含量变化规律

Fig. 1 Changes of endogenous hormones in female buds of *Ginkgo biloba* L. in 2017

2.4 银杏雌株的花芽生理分化发端时间 由图 3 可知,银杏雌株小年枝条在 2018 年 6 月 2 日前喷施高浓度 GA₃ 后,翌年其短枝上出现的胚珠数量极少,极显著低于对照 ($P < 0.001$);6 月 2—10 日,同样喷施高浓度 GA₃,但随时间延后,其短枝上出现的胚珠数量急剧增多,且 6 月 2、4、6 日短枝上的胚珠数量均极显著低于对照 ($P < 0.001$),6 月 8 日短枝上的胚珠数量显著低于对照 ($P = 0.001$),6 月 10 日短枝上的胚珠数量与对照无显著差异 ($P = 0.451$)。故可精确确定银杏雌株的花芽生理分化发端时间为 6 月 2 日前后。

3 讨论

3.1 植物花芽发端时间 植物成花过程分为 3 个阶段:诱导、唤起和发端^[15-16]。花芽分化诱导是指植物通过翻译表达花芽分化相关基因引发成花过程的活动。花芽分化期又名

花芽生理分化期,是一个成花因素积累过程,包含激素、载体、受体、细胞膜系统、促进或抑制因子、环境条件等因子的相互作用^[16]。其长短已在生物进化过程中形成,是一个相对稳定的过程。若得不到充分时间进行生理转化,花芽就不能形成,一旦形成叶芽就不再转变为花芽,而花芽一旦形成,就不逆转为叶芽^[17]。花芽发端是指被诱导的芽发育成为可识别的花芽而进入生殖发育,特征是生长点变平、变宽、变圆^[16]。

目前对花芽分化发端时间的研究多通过切片法进行。如连翘 (*Forsythia suspensa*)^[18]、美洲黑杨 (*Populus deltoides*)^[19]、毛白杨 (*P. tomentosa*)^[20] 和银杏雌株^[11] 等。切片法观察花芽分化时间常通过芽的形态来判断,未分化期芽的生长锥长、小而尖,分化初期芽的生长点逐渐变宽而后增大。

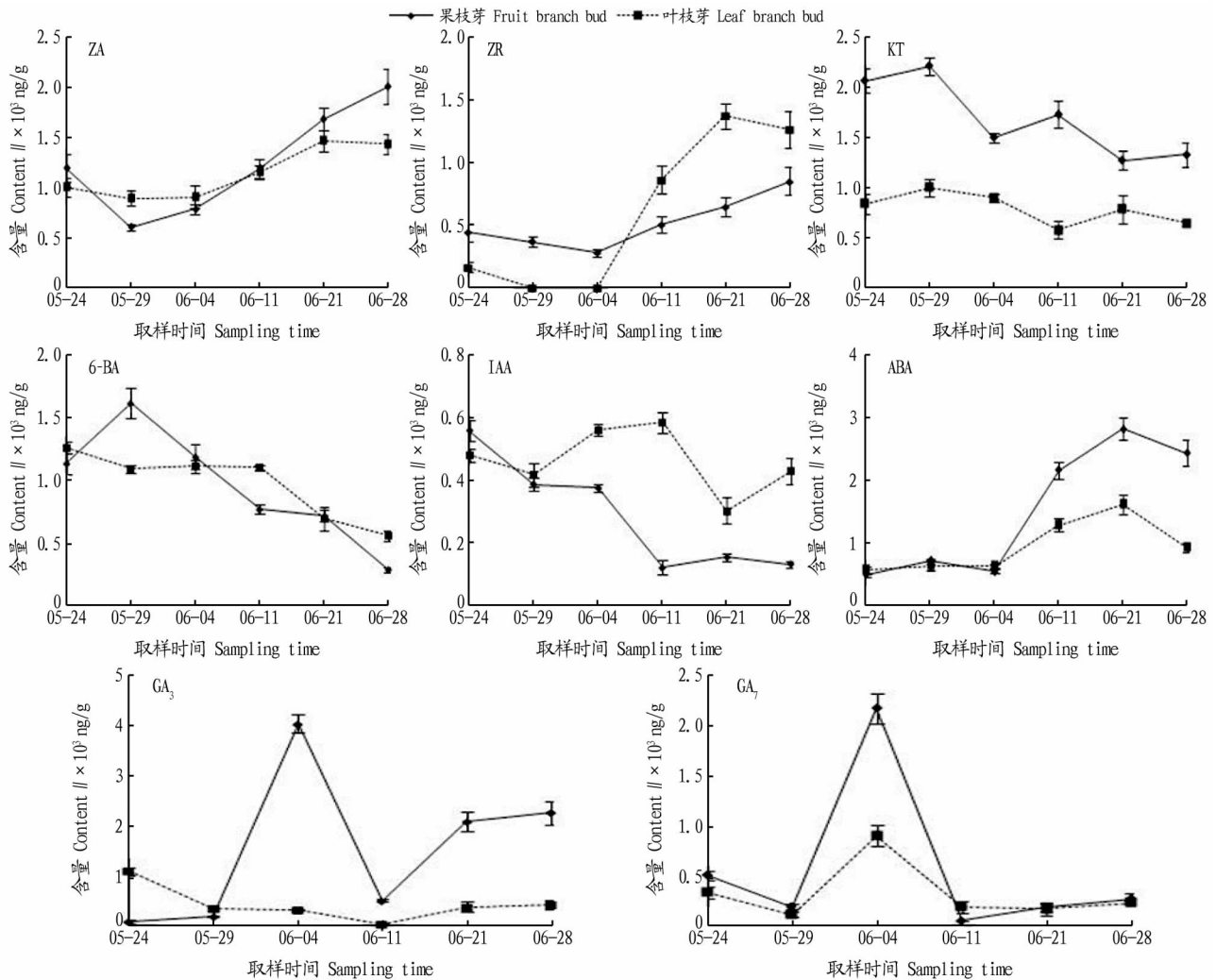
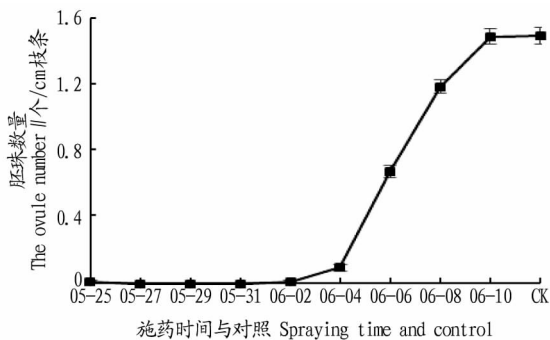


图2 2018年银杏雌芽内源激素含量变化规律

Fig. 2 Changes of endogenous hormones in female buds of *Ginkgo biloba* L. in 2018图3 银杏枝条喷施0.1 g/L GA₃后胚珠数Fig. 3 The ovule number of *Ginkgo biloba* L. branches after spraying 0.1 g/L GA₃

但在形态分化初期的花芽顶端生长锥体积膨大较小,用徒手切片法难以观察到,因此切片法难以精确确定植物的花芽分化时间。如王冬梅^[20]根据毛白杨花芽形态发生过程,推断北京毛白杨花芽发端时间大致在6月,8月出现花原基;陈旭辉等^[18]推断天津连翘花芽分化期为5月中下旬至7月中旬;史继孔等^[11]推断贵阳银杏花芽分化始于6月上旬,7月底为分化盛期。

由于在植物花芽分化发端前施用PGRs可干扰植物的花芽分化而分化为叶芽,在植物花芽分化发端后施用PGRs,植物的花芽分化不受干扰而正常发育为花芽^[16,21-22]。本文通过研究银杏花芽分化过程中内源激素的变化规律,推断得到影响银杏花芽分化的主要内源激素和北京地区银杏花芽分化时间,翌年在此时间段前后每2 d施用1次影响银杏花芽分化的外源植物生长调节剂(PGRs),干扰银杏的花芽分化。研究表明,6月2日前施用GA₃,几乎所有银杏雌株芽分化为叶芽,6月4—10日施用GA₃,银杏雌株芽分化为花芽的数量从0.11个/cm枝条急剧增加到与对照1.489个/cm枝条相似的1.484个/cm枝条。由此精确确定北京地区银杏雌株的花芽发端时间为6月2—10日。

3.2 GA对植物花芽分化的影响 植物的成花转变由多种信号途径控制,这些途径均又或多或少与内源激素和环境因子信号相关,而这些信号通常又被不同内源激素传递和/或调节。在不同内源激素途径中,赤霉素途径(GA pathway)起着主导作用,它通过GA调节的DELLA蛋白与其他开花途径联结,使DELLA蛋白成为不同信号蛋白的“通用交换模块”^[23]。

GA可促进处于不适合开花条件下长日照和二年生植物的花芽分化^[24],外施GAs可促使处于短日照条件下长日照野生型拟南芥(*Arabidopsis*)成花^[25],促使苗期毒麦(*Lolium temulentum*)^[26]和二年生植物甜菜(*Beta vulgaris*)^[27]成花。但GA不能促进短日照植物成花^[24],外施GA₃反而抑制草莓(*Fragaria × ananassa*)成花^[28-29]。随后研究表明,GA在一年生和二年生植物的成花过程中起双重作用。即在成花诱导阶段起促进作用,而在花芽形态分化期起抑制作用^[30]。然而GA在多年生被子植物苹果(*Malus domestica*)、柑橘(*Citrus sinensis*)、芒果(*Mangifera indica*)和麻疯树(*Jatropha curcas*)等植物的成花过程中^[31-34]主要起显著抑制作用。如叶面喷施GA₃可完全抑制温州蜜柑(*Miyagawa waseunshu*)^[35-36]和龙眼(*Dimocarpus longana*)^[37]的成花。GA在松科、柏科和杉科等裸子植物过程中又起显著促进作用,外施GA_{4/7}可显著促进加勒比松(*Pinus caribaea*)^[38]、红松(*P. koraiensis*)^[39]和白云杉(*Picea glauca*)^[40]雌球花,马尾松(*Pinus massoniana*)^[41]雄球花、油松(*P. tabulaeformis*)^[42-43]和花旗松(*Pseudotsuga menziesii*)^[44]雌雄球花的成花。外施GA₃可促进马尾松(*P. massoniana*)^[41]雄球花、显著促进红松(*Pinus koraiensis*)^[39]雄球花和北美乔柏(*Thuja plicata*)^[45]雌雄球花的成花。但GA对银杏成花作用的影响尚未见相关文献报道,该研究结果显示GA₃可显著抑制银杏胚珠的形成,不同于其他裸子植物。

3.3 银杏花芽生理分化期间芽中内源激素的分布 对植物花芽分化期间芽中内源激素PGRs变化规律的研究报道众多^[46-50],但尚未见内源激素在植物芽内分布的研究报道。

该研究通过ELISA法分别测定了结实量非常多枝条(果枝)和结实量极少枝条(叶枝)上的去除外围灰色鳞片后芽(全芽)的内源激素含量变化情况,以及通过高效液相色谱法测定了果枝和叶枝上的去除外围灰色鳞片和外围组织,仅留直径1.0~1.5 mm内部组织芽(心芽)的内源激素含量变化情况(内源激素含量超过ELISA法检测最高限)。研究结果显示,不论果枝还是叶枝,心芽中内源激素的含量多在500 ng/g以上,GA₃最高可达4 050 ng/g以上。而果枝和叶枝全芽中内源激素含量为4~75 ng/g。因此,内源激素在银杏芽内的分布并不均匀,其浓度分布可能呈从外围向中心急剧升高的趋势。

3.4 内源激素含量与银杏花芽分化间的关系 激素平衡控制花芽发端假说提出较高的CTK/GA比值有利于植物花芽的分化^[51],在此基础上发展的Bangerth激素信号调节假说提出,植物从营养芽转向花芽发育为一个不可逆过程,需要通过植物激素瞬时变化进行调控^[52]。抑制花芽发端的植物激素产生于正在发育果实的种子或旺盛营养生长的梢尖,花芽发端位点是营养芽,信号必须从正在发育果实的种子或旺盛营养生长的梢尖运输到营养芽,在营养芽中被转导为抑制花芽发端的效果。其中IAA、GA、CTK等植物激素是这一过程中的重要调控因子。运输到芽中的GA和IAA水平较高时,抑制芽分化为花芽^[53-54]。

在银杏花芽发端(6月4日)期间,果枝和叶枝心芽中内源激素含量存在较大差异。果枝心芽中GA₃和GA₇含量极显著高于叶枝心芽,不利于银杏营养芽分化为花芽,同激素平衡控制花芽发端假说及Bangerth激素信号调节假说。但果枝心芽中IAA、KT和ZR的含量显著低于叶枝心芽,果枝中6-BA和ZA含量与叶枝差异不显著,果枝心芽中的CTK含量低于叶枝心芽,不同于激素平衡控制花芽发端假说及Bangerth激素信号调节假说中,低含量IAA和高含量CTK促进植物花芽发端的结论。由于果枝心芽中IAA含量在5月25日显著低于叶枝心芽,5月29日与叶枝心芽无显著差异,随后显著高于叶枝心芽,可能为银杏雌株花芽分化诱导期间需较低浓度的IAA,但花芽发端期间需较高浓度的IAA。果枝心芽中的CTK含量较低也可能是该研究检测的CTK种类较少,未检测可能为高含量的CTK种类。

参考文献

- JACOBS B P, BROWNER W S. *Ginkgo biloba*: A living fossil [J]. The American journal of medicine, 2000, 108(4): 341-342.
- ROHR R. Maidenhair tree (*Ginkgo biloba* L.) [M]//BAJAJ Y P S. Biotechnology in agriculture and forestry, Vol. 5 Trees II. Berlin Heidelberg: Springer-Verlag, 1989.
- 杨奕全, 朱代平. 银杏果实和叶子的化学研究进展[J]. 广西中医学院学报, 2001, 4(4): 126-130.
- 赵珮妮, 和法涛, 宋辉, 等. 白果的特异生物活性和药理作用研究进展[J]. 化工进展, 2017(S1): 366-371.
- 孙伟. 郯城县银杏产业发展研究[D]. 泰安: 山东农业大学, 2017.
- 李轩. 北方部分城市银杏树夏季焦叶影响因素的研究[D]. 保定: 河北农业大学, 2013.
- 张明庆, 杨国栋. 银杏树夏枯现象成因分析[J]. 气象科技, 2002, 30(5): 318-320.
- 聂秋枫, 王永格, 王茂良, 等. 银杏夏季生长表现与气象、立地环境的关系[J]. 北京园林, 2015, 31(3): 39-52.
- 马玲, 张鑫, 孟莹, 等. 喷施GA₃和6-BA对“富士”苹果顶芽内源激素及成花成枝的影响[J]. 西北植物学报, 2018, 38(5): 873-884.
- 沙波. 内源激素、水分和氮磷钾含量与银杏大小年结实的关系[D]. 南宁: 广西大学, 2006.
- 史继孔, 樊卫国, 文晓鹏. 银杏雌花芽形态分化的研究[J]. 园艺学报, 1998, 25(1): 33-36.
- 史继孔, 张万萍, 樊卫国, 等. 银杏雌花芽分化过程中内源激素含量的变化[J]. 园艺学报, 1999, 26(3): 191-195.
- 夏春森, 周萍, 王露, 等. 银杏结实习性的观察[J]. 植物资源与环境, 1994, 3(2): 62-64.
- 龚晓崇, 宋从凤, 王鸣华, 等. 高效液相色谱法测定烟草和棉花中生长素含量[J]. 江苏农业学报, 2012, 28(1): 225-227.
- SEDGLEY M. Flowering of deciduous perennial fruit crops [J]. Horticulture Review, 1990, 12: 234-264.
- KRAJEWSKI A J, RABE E. Citrus flowering: A critical evaluation [J]. J Hort Sci, 1995, 70: 357-374.
- FABBIR A, BENELLI C. Flower bud induction and differentiation in olive [J]. J Hort Sci Biotechnol, 2000, 75(2): 131-141.
- 陈旭辉, 江莎, 李一帆, 等. 连翘花芽分化及发育的初步研究[J]. 园艺学报, 2006, 33(2): 426-428.
- KAUL R B. Reproductive structure and organogenesis in a cottonwood, *Populus deltoides* (Salicaceae) [J]. Int J Plant Sci, 1995, 156: 172-180.
- 王冬梅. 毛白杨花芽分化规律与开花调控的分子基础研究[D]. 北京: 北京林业大学, 2007.
- 王建红, 车少臣, 邵金丽, 等. 垂柳花芽分化发端时间的研究[J]. 中国农学通报, 2008, 24(12): 173-178.
- 王建红, 车少臣, 邵金丽, 等. “抑花一号”对毛白杨花芽分化时间的影响[J]. 林业科技开发, 2009, 23(3): 28-32.
- CONTI L. Hormonal control of the floral transition: Can one catch them all? [J]. Dev Biol, 2017, 430(2): 288-301.
- LANG A. The effect of gibberellin upon flower formation [J]. Proc Natl Acad Sci USA, 1957, 43(8): 709-717.
- LANGRIDGE J. Effect of day-length and gibberellic acid on the flowering

- of *Arabidopsis* [J]. *Nature*, 1957, 180(4575): 36-37.
- [26] KING R W, MORITZ T, EVANS L T, et al. Regulation of flowering in the long-day grass *Lolium temulentum* by gibberellins and the *FLOWERING LOCUST* gene [J]. *Plant Physiol*, 2006, 141(2): 498-507.
- [27] SORCE C, STEVANATO P, BIANCARDI E, et al. Physiological mechanisms of floral stem elongation (bolting) control in sugar beet (*Beta vulgaris* ssp. *vulgaris* L.) [J]. *Agroind*, 2002, 1(2): 87-91.
- [28] 侯智霞, 黄卫东, 孔维府. 赤霉素处理影响草莓成花的解剖学研究 [J]. *中国农学通报*, 2004, 20(3): 26-29.
- [29] HYTÖNEN T, ELOMAA P, MORITZ T, et al. Gibberellin mediates day-length-controlled differentiation of vegetative meristems in strawberry (*Fragaria × ananassa* Duch) [J]. *BMC Plant Biology*, 2009, 9(1): 1-12.
- [30] YAMAGUCHI N, WINTER C M, WU M F, et al. Gibberellin acts positively then negatively to control onset of flower formation in *Arabidopsis* [J]. *Science*, 2014, 344(6184): 638-641.
- [31] 曹尚银, 汤一卒, 江爱华. GA₃ 和 PP₃₃₃ 调控苹果花芽孕育机理的研究 [J]. *园艺学报*, 2001, 28(4): 339-341.
- [32] MUÑOZ-FAMBUENA N, MESEJO C, GONZÁLEZ-MAS M C, et al. Gibberellic acid reduces flowering intensity in sweet orange [*Citrus sinensis* (L.) Osbeck] by repressing *Ci FT* gene expression [J]. *J of Plant Growth Regul*, 2012, 31(4): 529-536.
- [33] NAKAGAWA M, HONSHO C, KANZAKI S. Isolation and expression analysis of *FLOWERING LOCUS T*-like and gibberellin metabolism genes in biennial-bearing mango trees [J]. *Sci Hortic*, 2012, 139: 108-117.
- [34] LI J L, PAN B Z, NIU L J, et al. Gibberellin inhibits floral initiation in the perennial woody plant *Jatropha curcas* [J]. *J Plant Growth Regul*, 2018, 37(3): 999-1006.
- [35] 刘春荣, 张上隆, 张百寿. 环切和叶面喷施 GA 对温州蜜柑成花过程中内源 GA 和核酸含量的影响 [J]. *浙江农业大学学报*, 1995, 7(4): 304-307.
- [36] INOUE H. Effects of gibberellic acid spray and temperature in summer and autumn on shoot sprouting and flower bud differentiation of satsuma mandarin [J]. *J Japan Soc Hort Sci*, 1990, 58(4): 913-917.
- [37] 黄美维. 植物生长调节剂对龙眼内源激素及花芽分化的影响 [J]. *云南植物研究*, 1996, 18(2): 145-150.
- [38] HARRISON D L S, SLEE M U. Gibberellin A4/7 enhanced flowering in *Pinus caribaea* var. *hondurensis* [J]. *Can J For Res*, 1991, 21(6): 788-793.
- [39] 郭景瑞, 周鑫. 赤霉素诱导对红松幼树开花结实的影响 [J]. *林业勘查设计*, 2013(2): 82-83.
- [40] PHARIS R P, TOMCHUK D, BEALL F D. Promotion of flowering in white spruce (*Picea glauca*) treatment of girdling and Ca(NO₃)₂ fertilization [J]. *Can J For Res*, 1986, 16(2): 340-345.
- [41] 黄众, 陈天华, 王章荣, 等. 植物生长调节剂对马尾松种子园植株雄球花成花的作用 [J]. *南京林业大学学报*, 1999, 23(3): 87-89.
- [42] 盛楚兴, 王沙生, 尹伟伦. 植物生长调节物质及栽培措施对油松实生苗和嫁接无性系成花的影响 [J]. *北京林业大学学报*, 1986, 8(2): 73-83.
- [43] 赵鹏. 油松无性系种子园开花结实习性及其激素处理促进成花的研究 [D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2007.
- [44] KONG L S, ABRAMS S R, OWEN S J, et al. Phytohormones and their metabolites during long shoot development in Douglas-fir following cone induction by gibberellin injection [J]. *Tree Physiol*, 2008, 28(9): 1357-1364.
- [45] RUSSELL J H, HAK O. Effect of foliar-applied gibberellin A₃ on male and female strobilus production and cone and seed quality in western redcedar (*Thuja plicata* Donn) [J]. *West J Appl For*, 2007, 22(4): 297-306.
- [46] ROSSI G, SCAGLIONE G, LONGO C P, et al. Sexual differentiation in *Asparagus officinalis* L. Hormonal content and peroxidase isoenzymes in female and male plants [J]. *Sex Plant Reprod*, 1990, 3(4): 236-369.
- [47] CHEN W S. Changes in cytokinins before and during early flower bud differentiation in lychee (*Litchi chinensis* Sonn.) [J]. *Plant Physiol*, 1991, 96(4): 1203-1206.
- [48] SOOD S, NAGAR P K. Changes in endogenous polyamines during flower development in two diverse species of rose [J]. *Plant Growth Regul*, 2004, 44(2): 117-123.
- [49] ULGER S, SONMEZ S, KARKACIER M, et al. Determination of endogenous hormones, sugars and mineral nutrition levels during the induction, initiation and differentiation stage and their effects on flower formation in olive [J]. *Plant Growth Regul*, 2004, 42(1): 89-95.
- [50] 彭向永, 程运河, 李振坚, 等. 蒿柳成花过程中内源激素和多胺含量变化特征 [J]. *林业科学*, 2018, 54(8): 39-47.
- [51] LUCKWILL L C. The control of growth and fruitfulness of apple trees [M]//LUCKWILL L C, CUTTING C V. The physiology of tree crops. London: Academic Press, 1970: 237-254.
- [52] BANGERTH F K. Can regulatory mechanism in fruit growth and development be elucidated through the study of endogenous hormone concentration? [J]. *Acta Hortic*, 1998, 463: 77-78.
- [53] KOSHITA Y, TAKAHARA T, OGATA T. Involvement of endogenous plant hormones (IAA, ABA, GAs) of leaves and flower bud formation of satsuma mandarin (*Citrus unshiu* Marc.) [J]. *Scientia Hort*, 1999, 79(3/4): 185-194.
- [54] 曹尚银, 汤一卒, 张俊昌. GA₃ 和 PP₃₃₃ 对苹果花芽形态建成及其内源激素比例变化的影响 [J]. *果树学报*, 2001, 18(6): 313-316.

(上接第 117 页)

- [6] 黄丽莉, 刘峰, POULA REINHOUD, 等. 八仙花周年供应与繁育技术研究 [C]//张启翔. 中国观赏园艺研究进展 2008——中国园艺学会观赏园艺专业委员会 2008 年学术年会论文集. 北京: 中国林业出版社, 2008.
- [7] 周先武, 叶超宏, 杨伟儿, 等. 绣球花促成栽培及规模化生产技术研究 [J]. *广西热带农业*, 2006(3): 26-28.
- [8] 项智能. 大花绣球容器栽培技术 [J]. *现代园艺*, 2019(4): 28-29.
- [9] 潘翔. 八仙花的栽培管理 [J]. *花木盆景(花卉园艺)*, 2010(8): 15.
- [10] 桂炳中, 邓凤英, 李利娟. 华北地区大圆锥绣球栽培 [J]. *中国花卉园艺*, 2019(2): 31.