

DOI:10.11686/cyxb2025167

http://cyxb.magtech.com.cn

马祥臣, 勉鹏飞, 张萍, 等. 基质栽培对兰州百合茎生小鳞茎发育的激素调控机制研究. 草业学报, 2026, 35(4): 135—146.

MA Xiang-chen, MIAN Peng-fei, ZHANG Ping, *et al.* Hormonal regulation of stem-derived bulblet development in *Lilium davidii* var. *unicolor* cultivated in a peat-perlite substrate. Acta Prataculturae Sinica, 2026, 35(4): 135—146.

基质栽培对兰州百合茎生小鳞茎发育的激素调控机制研究

马祥臣¹, 勉鹏飞², 张萍¹, 李不染¹, 靳磊^{1*}

(1. 宁夏大学林业与草业学院, 宁夏 银川 750021; 2. 宁夏科育种苗有限公司, 宁夏 银川 750001)

摘要:为探究不同栽培基质对兰州百合鳞茎增殖的影响及其激素调控机制,以兰州百合为试验材料,设置纯沙壤土(CK)和泥炭:珍珠岩=1:1(T₁)两个处理,测定兰州百合生长指标并采用超高效液相色谱-串联质谱法(UPLC-MS/MS)检测茎生小鳞茎发育处的内源激素含量。结果表明:T₁处理显著促进兰州百合生长,开花期(6月15日)株高(41.47 cm)较CK(36.53 cm)增加13.5%,茎粗(7.97 mm)较CK(6.50 mm)增加22.6%;T₁处理茎生小鳞茎数量明显多于CK。激素含量分析显示,T₁处理下茉莉酸甲酯(4.76 ng·g⁻¹)、N6-异戊烯腺嘌呤(0.63 ng·g⁻¹)和赤霉素A12醛(3.04 ng·g⁻¹)含量较CK(1.90、0.30、0.90 ng·g⁻¹)显著上调(P<0.05),而色胺(1.69 ng·g⁻¹)、水杨酸-2-O-β-葡萄糖苷(229.71 ng·g⁻¹)等含量较CK(3.54、530.19 ng·g⁻¹)显著下调(P<0.05)。代谢通路分析表明,差异激素主要富集于植物激素信号转导、二萜类物质生物合成等20条通路,其中赤霉素A12醛、N6-异戊烯腺嘌呤可能为调控鳞茎发育的关键节点。研究证实,泥炭:珍珠岩=1:1的基质可能通过调节细胞分裂素、赤霉素和茉莉酸的合成与转运,显著促进了兰州百合茎生小鳞茎增殖(P<0.05),为其种球规模化生产提供了理论依据。

关键词:兰州百合;栽培基质;茎生小鳞茎;内源激素

Hormonal regulation of stem-derived bulblet development in *Lilium davidii* var. *unicolor* cultivated in a peat-perlite substrate

MA Xiang-chen¹, MIAN Peng-fei², ZHANG Ping¹, LI Bu-ran¹, JIN Lei^{1*}

1. School of Forestry and Prataculture, Ningxia University, Yinchuan 750021, China; 2. Ningxia Keyu Seedling Co., Ltd., Yinchuan 750001, China

Abstract: The aim of this work was to explore the effects of the cultivation substrate on bulb proliferation of Lanzhou lily (*Lilium davidii* var. *unicolor*) and to clarify its hormonal regulation mechanisms. Lanzhou lily plants were grown in two substrates: pure sandy loam soil (CK) and a mixture of peat and perlite at a 1:1 ratio (T₁). During the experiment, growth indices of Lanzhou lily were measured, and the endogenous hormone contents in developing bulblets were detected by ultra-high performance liquid chromatography-tandem mass spectrometry (UPLC-MS/MS). The results show that the T₁ treatment significantly promoted the growth of Lanzhou lily. At the flowering stage (June 15), compared with the plants in CK, those in the T₁ treatment showed 13.5% greater plant height (41.47 cm vs. 36.53 cm) and 22.6% greater stem diameter (7.97 mm vs. 6.50 mm). The number of bulblets was significantly higher in the T₁ treatment than in CK. The contents of methyl jasmonate (4.76 ng·g⁻¹), N6-

收稿日期:2025-04-30;改回日期:2025-06-25

基金项目:国家自然科学基金(32260727)和宁夏回族自治区重点研发计划项目(2021BBF02025)资助。

作者简介:马祥臣(2003—),男,山东菏泽人,在读本科。E-mail: Mxc11022003@163.com

* 通信作者 Corresponding author. E-mail: jinlei2013@nxu.edu.cn

isopentenyladenine ($0.63 \text{ ng}\cdot\text{g}^{-1}$), and gibberellin (GA) A12 aldehyde ($3.04 \text{ ng}\cdot\text{g}^{-1}$) were significantly higher in plants in the T_1 treatment than in those in the CK ($1.90, 0.30, \text{ and } 0.90 \text{ ng}\cdot\text{g}^{-1}$, respectively) ($P<0.05$). The contents of tryptamine ($1.69 \text{ ng}\cdot\text{g}^{-1}$) and salicylic acid-2-O- β -glucoside ($229.71 \text{ ng}\cdot\text{g}^{-1}$) were significantly lower in plants in the T_1 treatment than in those in the CK ($3.54 \text{ and } 530.19 \text{ ng}\cdot\text{g}^{-1}$, respectively) ($P<0.05$). Metabolic pathway analysis indicated that the differentially accumulated hormones were mainly enriched in 20 pathways including plant hormone signal transduction and diterpenoid biosynthesis. Among the metabolites of these pathways, GA A12 aldehyde and N6-isopentenyladenine were identified as potential key regulatory nodes in bulb development. The results of this study confirmed that the peat:perlite=1:1 substrate significantly promoted the proliferation of Lanzhou lily caudex bulblets ($P<0.05$) by regulating the synthesis and transport of cytokinin, gibberellin, and jasmonic acid. These findings provide a theoretical basis for the large-scale production of Lanzhou lily bulblets.

Key words: *Lilium davidii* var. *unicolor*; cultivation substrates; cauline bulblets; endogenous hormones

兰州百合(*Lilium davidii* var. *unicolor*)是百合科(Liliaceae)百合属(*Lilium*)植物川百合(*L. davidii*)的一个变种,是我国特有的“药食同源”甜百合,具有养阴清肺、补脾益胃之功效,被誉为“蔬菜人参”,为食用百合之上品^[1-4]。然而,长期依赖无性繁殖的传统栽培模式导致种球繁殖系数低、周期长,且种球品质退化严重,已成为兰州百合产业化发展的瓶颈^[5-6]。基质栽培作为一种可控性强的现代化农业技术,通过优化空气、水分和矿质营养的供给,可有效改善植物生长环境,提升作物产量与品质^[7-8]。研究表明,基质的理化性质及配比直接影响百合根系发育、养分吸收及鳞茎形成,为解决兰州百合种球扩繁难题提供了新思路。

茎生小鳞茎是兰州百合种球繁育的核心材料,其发生规律与物种特性、栽培条件及内源激素调控密切相关。自然条件下,兰州百合茎基部地下节位可形成大量小鳞茎,但传统土壤栽培中鳞茎增殖效率受限于土壤微生物、养分分布不均等因素。近年来,基质栽培通过调节基质透气性、酸碱度(potential of hydrogen, pH)及营养元素配比,显著提高了百合鳞茎的数量与质量^[9-10];研究发现百合鳞茎的发生与生长素(auxin, IAA)、细胞分裂素(cytokinins, CTK)、茉莉酸(jasmonates, JA)、脱落酸(abscisic acid, ABA)等内源激素的动态平衡密切相关,激素信号通过调控细胞分裂与分化、调节碳水化合物代谢影响鳞茎形成^[11-12]。在鳞茎形成初期,IAA含量较高,抑制鳞茎分化;随着发育进程,IAA含量下降,JA含量上升,促进鳞茎形态建成。IAA通过激活生长素响应因子(auxin response factor, ARF)促进*LliFY10A*表达,进而诱导茉莉酸甲酯(methyl jasmonate, MeJA)合成,形成IAA-JA级联调控网络^[13]。并且,外源激素如赤霉素(gibberellins, GA)、CTK和JA对鳞茎形成和发育有显著影响^[14-15]。外源6-苄氨基嘌呤可以显著促进茎生鳞茎形成,其通过上调CTK合成基因(如*IPT3*)和受体基因(*AHK3*),激活CTK信号通路,诱导分生组织细胞增殖;同时调控淀粉代谢基因(*AGPS1*、*SUSs*、*INVs*),促进蔗糖向淀粉转化,为鳞茎膨大提供能量基础^[16]。然而,兰州百合在基质栽培下鳞茎增殖的机制尚不明确,尤其是基质与内源激素协同作用对鳞茎发育的调控规律亟待研究。

目前,兰州百合鳞茎增殖的基质栽培研究仍处于起步阶段,针对不同栽培基质对鳞茎增殖的影响及其激素调控机制的研究鲜有报道。本研究拟通过设置沙土和基质(泥炭:珍珠岩=1:1)两个处理,系统分析兰州百合生长发育指标、鳞茎增殖后内源激素的含量变化,揭示基质栽培调控其内源激素的作用机制,为兰州百合高效栽培模式的建立提供理论依据,推动种球规模化生产技术升级,助力产业可持续发展。

1 材料与方法

1.1 试验地概况

试验于2024年3至11月在宁夏大学农科实训基地玻璃温室进行,地处北纬 $38^{\circ}30'16''$,东经 $106^{\circ}07'38''$ 。室内平均温度 24°C ,每天自然光照时长达10 h以上,空气相对湿度为70%~80%。温度高于 30°C 开始采取开窗通风、打开遮阳网、打开风机、地面喷水等方式降温。

1.2 试验材料

供试百合为兰州百合,种球购自兰州市桐顺源农业发展有限公司。种球周径 10~12 cm,根系健壮,无腐烂,无分头,大小均匀。供试基质为泥炭和珍珠岩,均购自宁夏西夏农资城。

1.3 试验方法

本研究为单因素设计试验,共设计 2 个处理,试验设计见表 1。

于 2024 年 3 月 20 日栽植兰州百合鳞茎。选用 53 cm×30 cm×18 cm 的塑料花槽,并在花槽底部和表层各放入一层陶粒,每槽基质质量保持一致。每槽定植 15 枚鳞茎,深度约 10 cm,每个处理种植 90 枚。每 3 d 浇水 1 次,所有处理的日常管理措施一致。

每 7 d 每组选取 2~3 株兰州百合,挖开基质观察地下茎上的腋芽发育情况。自兰州百合展叶后 20 d 起,每 15 d 每个处理分别随机选取 1 个花槽测量其植株地上部分的株高、茎粗,地下部分的根数。待所有兰州百合地上部分全部枯萎后,每组随机选取 30 株,分别统计地下部分的根数。采用超高效液相色谱-串联质谱法(ultra performance liquid chromatography-tandem mass spectrometry, UPLC-MS/MS)测定兰州百合茎生小鳞茎发育处茎段部分的内源激素含量,取样设置 3 次重复。

1.4 指标测定

1.4.1 农艺性状 株高:用卷尺测量植株地上部分茎基至茎顶的距离;茎粗:用游标卡尺测量植株中部的茎秆直径;基生根数、茎生根数:计算有效个数;地下茎生小鳞茎数:从鳞茎顶部计算地下茎上的小鳞茎数。

1.4.2 测定兰州百合内源激素含量 测定指标包括生长素、细胞分裂素、脱落酸、茉莉酸、赤霉素、水杨酸(salicylic acid, SA)、乙烯类(ethylene, ETH)、独脚金内酯(strigolactones, SLs)、褪黑素(melatonin, MLT)。

仪器:超声清洗仪(KQ5200E,昆山市超声仪器有限公司)、多管涡旋振荡器(MIX-200,上海净信实业发展有限公司)、球磨机(MM400,中国)、电子天平(AS 60/220. R2,波兰)、离心浓缩仪(CentriVap,美国)、离心机(5424R,德国)、UPLC-MS/MS(QTRAP 6500+,美国)。

试剂:甲醇(色谱纯,Merck)、乙腈(色谱纯,Merck)、乙酸(色谱纯,Sigma-Aldrich)、甲酸(色谱纯,Sigma-Aldrich)、标准品(大于 99%,甲醇配制,1 g·L⁻¹,Olchemim/isoReag)均购自上海恒创生物有限公司。

称取 50 mg 的植物样本,分别加入 10 μL 浓度为 100 ng·mL⁻¹的内标混合溶液,1 mL 甲醇/水/甲酸(体积比 15:4:1)提取剂,混匀;涡旋 10 min,于 4 °C、12000 r·min⁻¹条件下,离心 5 min,取上清液至新的离心管中进行浓缩;浓缩后用 100 μL 80% 甲醇/水溶液复溶,过 0.22 μm 滤膜,置于进样瓶中,用于 UPLC-MS/MS 分析。

色谱质谱数据采集仪器系统主要包括超高效液相色谱(ultra performance liquid chromatography, UPLC)(ExionLC™ AD, <https://sciex.com.cn/>)和串联质谱(tandem mass spectrometry, MS/MS)(QTRAP® 6500+, <https://sciex.com.cn/>)。

液相条件主要包括^[17-19],色谱柱:Waters ACQUITY UPLC HSS T3 C₁₈柱(1.8 μm, 100.0 mm×2.1 mm);流动相:A相,超纯水(加入 0.04% 的乙酸);B相,乙腈(加入 0.04% 的乙酸);梯度洗脱程序:0 min A/B 为 95:5 (V/V),1.0 min A/B 为 95:5 (V/V),8.0 min 为 5:95 (V/V),9.0 min 为 5:95 (V/V),9.1 min 为 95:5 (V/V),12.0 min 为 95:5 (V/V);流速 0.35 mL·min⁻¹;柱温 40 °C;进样量 2 μL。

质谱条件主要包括^[20-22]:电喷雾离子源(electrospray ionization, ESI)温度 550 °C,正离子模式下质谱电压 5500 V,负离子模式下质谱电压-4500 V,气帘气(curtain gas, CUR)35 psi。在 Q-Trap 6500+ 中,每个离子对是根据优化的去簇电压(declustering potential, DP)和碰撞能(collision energy, CE)进行扫描检测。

基于标准品构建 MWDB(metware database)数据库,对质谱检测的数据进行定性分析。利用三重四级杆质

表 1 试验处理

Table 1 Test treatment

处理 Treatment	基质配比 Substrate ratio
CK	纯沙壤土 Pure sandy loam
T ₁	泥炭:珍珠岩=1:1 Peat:perlite=1:1

谱的多反应监测模式(multiple reaction monitoring, MRM)分析完成定量。MRM模式中,四级杆首先筛选目标物质的前体离子(母离子),排除其他分子量物质对应的离子以初步排除干扰;前体离子经碰撞室诱导电离后断裂形成多个碎片离子,碎片离子再通过三重四级杆过滤选择出所需要的特征碎片离子,排除非目标离子干扰,使定量更为精确,重复性更好。获得不同样本的质谱分析数据后,对所有目标物的色谱峰进行积分,通过标准曲线进行定量分析。

1.5 数据处理及分析

以“平均值±标准误”表示结果,用Excel 2010软件整理数据,SPSS 27软件进行数据统计分析,采用单因素方差分析(one-way analysis of variance, One-way ANOVA)和最小显著差异法(least significant difference, LSD)比较不同处理间差异,显著性水平($P < 0.05$),Origin 2022作图。百合的内源激素基于迈维生物云平台进行聚类分析、京都基因与基因组百科全书(Kyoto encyclopedia of genes and genomes, KEGG)化合物分类、KEGG功能通路和差异代谢分析。

2 结果与分析

2.1 基质栽培对兰州百合生长发育的影响

2.1.1 不同栽培基质对兰州百合株高、茎粗、茎生根数和基生根数的影响 不同栽培基质对不同时期兰州百合株高、茎粗、茎生根数和基生根数产生了不同程度的影响。从整个生长期来看,株高、茎粗、基生根数均呈上升趋势,而CK的茎生根数呈先升后降的趋势, T_1 处理则呈上升趋势(图1)。栽植后第42天(5月1日), T_1 处理的株高(16.60 cm)、茎粗(5.80 mm)、茎生根数(33.00根)显著高于CK($P < 0.05$),基生根数无显著差异($P > 0.05$);第56天(5月15日),CK和 T_1 处理的株高、茎粗无显著差异($P > 0.05$), T_1 处理茎生根数(50.33根)、基生根数(5.33根)显著低于CK($P < 0.05$);第73天(6月1日),CK和 T_1 处理的株高、茎生根数、基生根数无显著差异($P >$

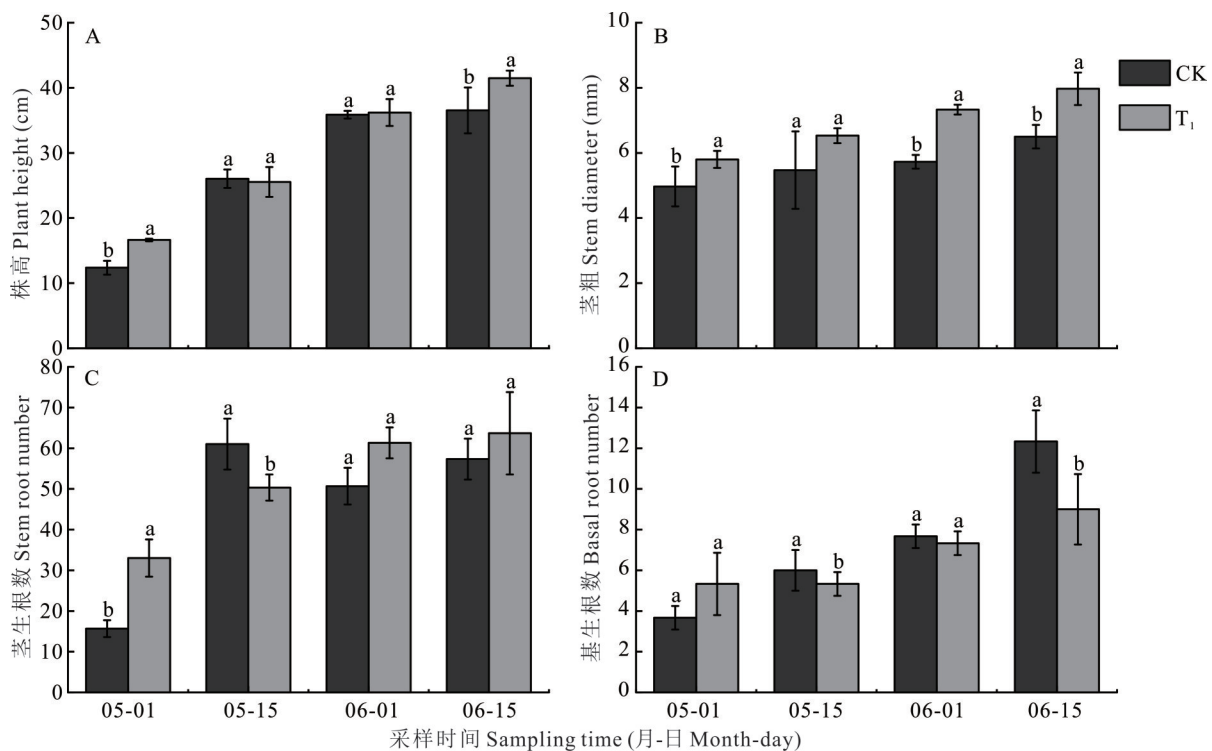


图1 基质栽培对兰州百合株高、茎粗、茎生根数和基生根数的影响

Fig. 1 Effects of substrate cultivation on plant height, stem diameter, stem root number, and basal root number of *L. davidii* var. *unicolor*

不同小写字母表示在 $P < 0.05$ 水平上差异显著 Different lowercase letters indicate significant differences at $P < 0.05$ level.

0.05), CK 的茎粗(5.73 mm)显著低于 T_1 处理(7.33 mm)($P < 0.05$); 第 87 天(6 月 15 日), T_1 处理株高(41.47 cm)、茎粗(7.97 mm)显著高于 CK($P < 0.05$), T_1 处理基生根数(9.00 根)显著低于 CK(12.33 根)($P < 0.05$), 茎生根数无显著差异($P > 0.05$)。

2.1.2 基质栽培对兰州百合茎生小鳞茎发育的影响 兰州百合栽植后第 164 天, 待地上部分枯萎后, 挖开基质观察地下茎上的腋芽发育情况, 结果发现, 与 CK(1 个)相比, T_1 处理(3 个)有明显小鳞茎发育(图 2)。因此, 采集 CK 和 T_1 处理茎生小鳞茎发育部位的茎段部分, 测定内源激素, 进行后续分析, 进而探究茎生小鳞茎增殖上存在差异的原因。



图 2 基质栽培下兰州百合茎生小鳞茎发育情况

Fig. 2 Development status of stem-borne small bulbs of *L. davidii* var. *unicolor* under substrate culture

2.2 基质栽培对兰州百合内源激素的影响

2.2.1 内源激素分析 聚类分析是一种分类的多变量统计分析方法, 按照个体或样品的特征进行分类, 使同一类别内的个体具有尽可能高的同质性, 而类别之间则应具有尽可能高的异质性。激素含量数据采用单位方差缩放(unit variance scaling, UV)处理, 对激素在不同样本间的积累模式进行层次聚类分析(hierarchical cluster analysis, HCA), 绘制聚类分析热图, 对内源激素表达量进行分类和对比发现, 共有 59 种、7 类激素, CTK 有 20 种, IAA 有 15 种, GA 有 9 种, JA 有 8 种, SA 有 3 种, ABA 有 3 种, ETH 有 1 种(图 3)。

基于正交偏最小二乘判别分析(orthogonal partial least squares discriminant analysis, OPLS-DA)模型得到的变量重要性投影初步筛选出差异激素, 进而结合单变量分析的差异倍数(fold change, FC)值进一步筛选出差异激素, 选取 $FC \geq 2$ 和 $FC \leq 0.5$ 的激素, 最终共筛选到 21 个差异显著的内源激素(表 2), 其中显著上调 9 种, 显著下调 12 种($P < 0.05$)。

IAA 类激素中, CK 处理下色胺($3.54 \text{ ng} \cdot \text{g}^{-1}$)、3-吲哚乙酰胺($26.08 \text{ ng} \cdot \text{g}^{-1}$)、吲哚-3-甲酸($14.70 \text{ ng} \cdot \text{g}^{-1}$)、3-吲哚丙酸($5.02 \text{ ng} \cdot \text{g}^{-1}$)、1-O-吲哚-3-基乙酰基葡萄糖($34.12 \text{ ng} \cdot \text{g}^{-1}$)均显著高于 T_1 处理($1.69, 8.08, 5.99, 0, 6.16 \text{ ng} \cdot \text{g}^{-1}$)($P < 0.05$); CTK 类激素中, CK 处理下异戊烯腺嘌呤核苷($0.23 \text{ ng} \cdot \text{g}^{-1}$)、N6-异戊烯腺嘌呤($0.30 \text{ ng} \cdot \text{g}^{-1}$)、4-[(9H-嘌呤-6-基氨基)甲基]苯酚($0 \text{ ng} \cdot \text{g}^{-1}$)显著低于 T_1 处理($0.51, 0.63, 0.28 \text{ ng} \cdot \text{g}^{-1}$)($P < 0.05$), 而双氢玉米核苷-O-糖苷($0.36 \text{ ng} \cdot \text{g}^{-1}$)、异戊烯腺嘌呤-7-葡萄糖苷($0.27 \text{ ng} \cdot \text{g}^{-1}$)显著高于 T_1 处理($0.10, 0 \text{ ng} \cdot \text{g}^{-1}$)($P < 0.05$); JA 类激素中, CK 处理下茉莉酸-异亮氨酸($0.87 \text{ ng} \cdot \text{g}^{-1}$)、茉莉酸甲酯($1.90 \text{ ng} \cdot \text{g}^{-1}$)、氧化戊烯基环戊烷丁酸($3.56 \text{ ng} \cdot \text{g}^{-1}$)、12-羟基茉莉酸($0 \text{ ng} \cdot \text{g}^{-1}$)均显著低于 T_1 处理($2.14, 4.76, 12.01, 54.98 \text{ ng} \cdot \text{g}^{-1}$)($P < 0.05$); GA 类激素中, CK 处理下赤霉素 6($120.77 \text{ ng} \cdot \text{g}^{-1}$)显著高于 T_1 处理($19.68 \text{ ng} \cdot \text{g}^{-1}$)($P < 0.05$), 而赤霉素 34($4.14 \text{ ng} \cdot \text{g}^{-1}$)、赤霉素 A12 醛($0.90 \text{ ng} \cdot \text{g}^{-1}$)显著低于 T_1 处理($49.35, 3.04 \text{ ng} \cdot \text{g}^{-1}$)($P < 0.05$); SA 类激素中, CK 处理下水杨酸-2-O- β -葡萄糖苷($530.19 \text{ ng} \cdot \text{g}^{-1}$)、L-苯丙氨酸($12365.00 \text{ ng} \cdot \text{g}^{-1}$)显著高于 T_1 处理($229.71, 5980.20 \text{ ng} \cdot \text{g}^{-1}$)($P < 0.05$); CK 处理下 ABA 类激素的脱落酸葡萄糖酯($67.74 \text{ ng} \cdot \text{g}^{-1}$)和 ETH 类激素的 1-氨基环丙烷羧酸($4.18 \text{ ng} \cdot \text{g}^{-1}$)显著高于 T_1 处理($23.56, 1.73 \text{ ng} \cdot \text{g}^{-1}$)($P < 0.05$)。



图3 基质栽培下兰州百合差异激素聚类分析

Fig. 3 Differential hormone cluster analysis of *L. davidii* var. *unicolor* under substrate culture

2.2.2 内源激素代谢通路富集分析 代谢物在生物体内相互作用,形成不同的通路。在代谢通路分析中,P值用于评估通路的富集显著性,通常使用气泡图进行可视化。T₁处理和CK之间的差异显著激素共富集到20条代谢通路(图4),分别为植物激素信号转导通路、二萜类物质生物合成通路、玉米素生物合成通路、色氨酸代谢通路、吲哚生物碱生物合成通路、半胱氨酸和甲硫氨酸代谢通路、苯丙氨酸代谢通路、苯丙氨酸、酪氨酸和色氨酸生物合成通路、氰基氨基酸代谢通路、D-氨基酸代谢通路、苯丙烷代谢通路、托品烷、哌啶和吡啶类生物碱生物合成通路、硫代葡萄糖苷生物合成通路、氨酰-tRNA生物合成通路、2-氧代羧酸代谢通路、氨基酸生物合成通路、ABC转运蛋白合成通路、α-亚麻酸代谢通路、多种生物碱生物合成通路、多种植物次生代谢产物合成通路,多为氨基酸类物质和内源激素的合成、代谢和转运,影响生长素、赤霉素、细胞分裂素、茉莉酸、水杨酸、脱落酸和乙烯类内源激素的合成与转运。根据内源激素分析结果,利用KEGG数据库分别对生长素、赤霉素、细胞分裂素、茉莉酸、水杨酸、脱落酸和乙烯类内源激素进行代谢途径解析(图5)。在IAA代谢通路中,T₁处理色胺显著下调,其产物3-吲哚乙酰胺、吲哚-3-甲酸、3-吲哚丙酸均显著下调;在GA代谢通路中,T₁处理赤霉素A12醛显著上调,其产物赤霉素34显著上调、赤霉素6显著下调;在CTK代谢通路中,T₁处理N6-异戊烯腺嘌呤显著上调,其产物异戊烯腺嘌呤核苷显著上调,而异戊烯腺嘌呤-7-葡萄糖苷、双氢玉米核苷-O-糖苷显著下调。

表 2 基质栽培下兰州百合差异显著的内源激素含量变化

Table 2 Significant changes of endogenous hormones in *L. davidii* var. *unicolor* under substrate culture

类型 Type	激素 Hormone	处理 Treatment	含量 Content (ng·g ⁻¹)	T ₁ vs. CK
生长素 Auxin	色胺	T ₁	1.69±0.12b	下调
	Tryptamine	CK	3.54±0.23a	Down
	3-吲哚乙酰胺	T ₁	8.08±0.36b	下调
	3-indole acetamide	CK	26.08±1.30a	Down
	吲哚-3-甲酸	T ₁	5.99±0.38b	下调
	Indole-3-carboxylic acid	CK	14.70±1.01a	Down
	3-吲哚丙酸	T ₁	—	下调
	3-indolepropionic acid	CK	5.02±0.27	Down
	1-O-吲哚-3-基乙酰葡萄糖	T ₁	6.16±0.15b	下调
	1-O-indol-3-ylacetylglucose	CK	34.12±1.28a	Down
细胞分裂素 Cytokinins	异戊烯腺嘌呤核苷	T ₁	0.51±0.02a	上调
	N6-isopentenyladenosine	CK	0.23±0.01b	Up
	N6-异戊烯腺嘌呤	T ₁	0.63±0.08a	上调
	N6-isopentenyladenine	CK	0.30±0.08b	Up
	4-[(9H-嘌呤-6-基氨基)甲基]苯酚	T ₁	0.28±0.04	上调
	4-[(9H-purin-6-ylamino) methyl]phenol	CK	—	Up
	双氢玉米核苷-O-糖苷	T ₁	0.10±0.01b	下调
	Dihydrozeatin-O-glucoside riboside	CK	0.36±0.04a	Down
异戊烯腺嘌呤-7-葡萄糖苷	T ₁	—	下调	
N6-isopentenyl-adenine-7-glucoside	CK	0.27±0.03	Down	
茉莉酸 Jasmonates acid	茉莉酸-异亮氨酸	T ₁	2.14±0.19a	上调
	Jasmonoyl-L-isoleucine	CK	0.87±0.40b	Up
	茉莉酸甲酯	T ₁	4.76±0.13a	上调
	Methyl jasmonate	CK	1.90±0.09b	Up
	氧化戊烯基环戊烷丁酸	T ₁	12.01±1.13a	上调
	3-oxo-2-[2-(Z)-pentenyl] cyclopentane-1-butyric acid	CK	3.56±0.36b	Up
12-羟基茉莉酸	T ₁	54.98±1.18	上调	
12-hydroxyjasmonic acid	CK	—	Up	
赤霉素 Gibberellins	赤霉素 6	T ₁	19.68±1.29b	下调
	Gibberellin 6	CK	120.77±10.44a	Down
	赤霉素 34	T ₁	49.35±2.76a	上调
	Gibberellin 34	CK	4.14±0.28b	Up
	赤霉素 A12 醛	T ₁	3.04±0.53a	上调
Gibberellin A12 aldehyde	CK	0.90±0.09b	Up	
水杨酸 Salicylic acid	水杨酸-2-O-β-葡萄糖苷	T ₁	229.71±10.35b	下调
	Salicylic acid 2-O-β-glucoside	CK	530.19±10.51a	Down
	L-苯丙氨酸	T ₁	5980.20±438.41b	下调
	L-phenylalanine	CK	12365.00±739.02a	Down
脱落酸 Abscisic acid	脱落酸葡萄糖酯	T ₁	23.56±1.80b	下调
	Abscisic acid-glucosyl ester	CK	67.74±1.35a	Down
乙烯类 Ethylene	1-氨基环丙烷羧酸	T ₁	1.73±0.07b	下调
	1-aminocyclopropanecarboxylic acid	CK	4.18±0.65a	Down

注：同列不同字母表示差异显著(P<0.05)。

Note: Different letters in the same column meant significant differences at 0.05 level.

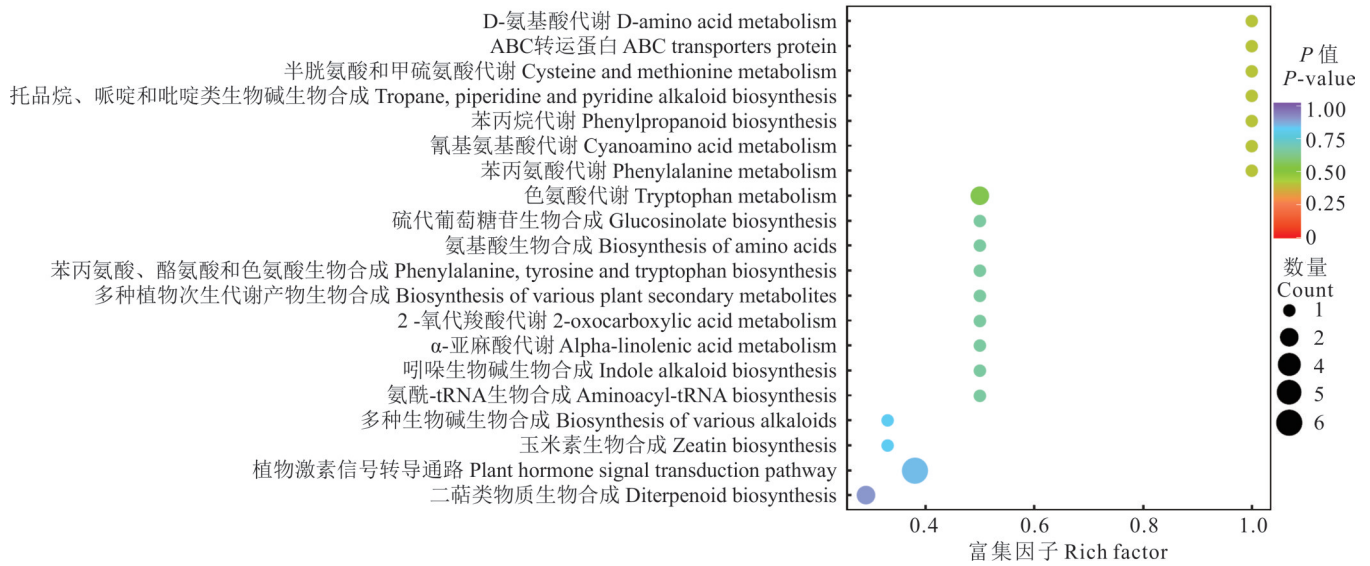


图4 内源激素KEGG富集分析

Fig. 4 Analysis of KEGG enrichment of endogenous hormone

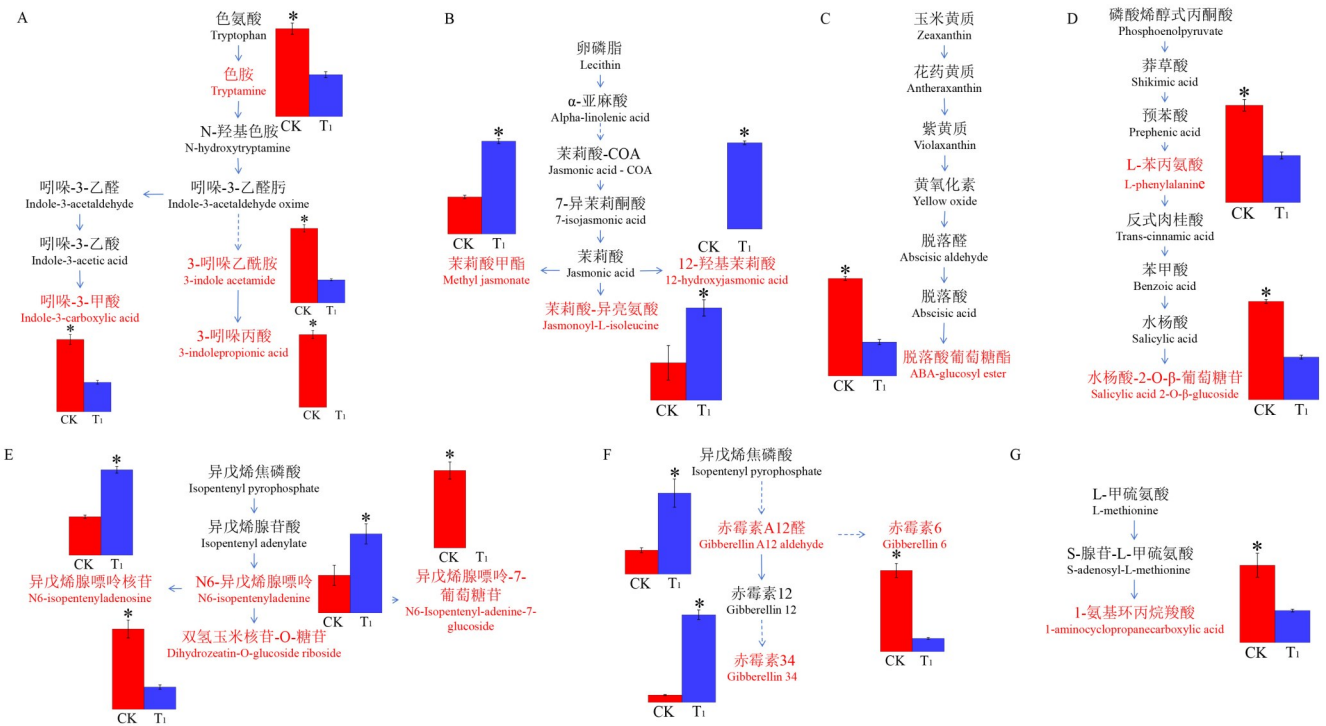


图5 内源激素代谢途径解析

Fig. 5 Analysis of metabolic pathways of endogenous hormone

A~G: 生长素、茉莉酸、脱落酸、水杨酸、细胞分裂素、赤霉素、乙烯代谢途径 Auxin, jasmonic acid, abscisic acid, salicylic acid, cytokinins, gibberellins and ethylene metabolism pathways, respectively; *: $P < 0.05$.

3 讨论

栽培基质的理化性质直接决定植物的营养供应、运输和根系的生长,选择合适的栽培基质有助于促进植物的生长,合适基质栽培的园艺作物生长能够优于土壤栽培^[23]。基质栽培对番茄(*Solanum lycopersicum*)、草莓(*Fragaria × ananassa*)、黄瓜(*Cucumis sativus*)等园艺作物的生长发育均有促进作用,补充营养元素后可以增加产量、提高坐果率和果实品质^[24-26]。本试验研究了基质栽培对兰州百合农艺性状的影响,从整个生长周期下兰州百

合生长状况来看, T_1 处理对兰州百合的株高、茎粗、茎生根数有不同程度的促进作用, 这是因为 CK 的基质为沙土, 有机质和养分含量较低, 并且结构松散, 颗粒间隙较大, 透气性和排水性强, 保水保肥能力较差^[27], 而 T_1 处理混合基质中, 珍珠岩的多孔结构能有效改善基质的透气性和排水性, 防止根系缺氧和烂根, 泥炭具有较强的保水保肥能力, 能为兰州百合提供稳定的水分和养分供应^[28-29], 混合后的基质能够提供良好的通气性和保水性, 有利于百合根系生长和鳞茎发育^[30], 使百合植株的根部和茎部扩大和延长, 加速地下部分的生长, 有利于兰州百合植株更好地吸收水分和养分, 从而增强对环境的适应力, 进而促进了其生长发育。

在激素的信号转导中, 与生长素信号转导和极性运输、CTK 信号转导和生物合成、ETH 信号转导以及与 GA、ABA 和 JA 相关的基因均与百合鳞茎器官形成密切相关, 多种内源激素共同调控兰州百合鳞茎的发生、膨大等关键生理过程^[12, 31-32]。本研究中, 对兰州百合的内源激素进行检测和筛选, 共得到 21 个显著差异激素, 注释到 20 条代谢通路, 多为氨基酸类物质和内源激素的合成、代谢和转运。本研究发现兰州百合中二萜类化合物(如 GA、JA)^[33-36]和苯丙烷类化合物(如 SA)作为关键信号分子, 通过调控基因表达和激素代谢网络, 协同介导兰州百合的生长发育及鳞茎分化; 同时, 氨基酸代谢(如色氨酸、甲硫氨酸)为内源激素合成提供前体物质基础, 形成多层次调控机制^[37-39], 进而调节兰州百合的生长发育过程; 色氨酸是 IAA 合成的前体, 能够影响植物的根系发育、组织鳞茎再生等重要过程^[40]; 甲硫氨酸是植物内源激素 ETH 合成的前体, 对植物的生长有着重要的影响^[41]。通过调节氨基酸的代谢, 控制激素的合成和分布, 可以促进细胞分裂、伸长和分化等, 进而调控兰州百合茎生小鳞茎的生长发育过程。本研究中, 分析 GA 代谢通路, 发现 T_1 处理赤霉素 A12 醛显著上调, 其产物赤霉素 34 显著上调、赤霉素 6 显著下调; 分析 CTK 代谢通路, 发现 T_1 处理 N6-异戊烯腺嘌呤显著上调, 其产物异戊烯腺嘌呤核苷显著上调, 而异戊烯腺嘌呤-7-葡萄糖苷、双氢玉米核苷-O-糖苷显著下调。推测赤霉素 A12 醛、N6-异戊烯腺嘌呤可能是鳞茎形成激素调控网络的关键节点。因此, 深入研究各内源激素在兰州百合生长发育中的功能, 对提升其整体品质和支持可持续栽培有着重要的价值。另外, 多种内源激素共同参与调控茎生小鳞茎器官形成, 整个激素调控网络中必然存在“枢纽”基因, 进一步结合蛋白组和转录组筛选出茎生小鳞茎形成过程中同时调控多种激素含量变化从而影响激素稳态并导致鳞茎生长点形成的“枢纽”基因也是本研究今后的探究方向。

本研究通过检测兰州百合在基质栽培与沙土栽培下的内源激素差异, 发现 21 个显著差异激素及 20 条代谢通路, 其中 GA 和 CTK 代谢通路中的关键物质(如赤霉素 A12 醛、N6-异戊烯腺嘌呤)显著上调, 与鳞茎增殖呈正相关, 这与前人关于 GA 促进细胞伸长、CTK 调控细胞分裂的结论一致^[33, 42]。在鳞茎形成期, 蔗糖分解酶基因(*SuSy*、*INV*)在母鳞片中高表达, 为小鳞茎提供碳源, 发育后期淀粉合成酶基因(*AGPase*、*GBSS*、*SSS*)在小鳞茎中上调, 驱动淀粉积累^[43]。赤霉素 A12 醛作为 GA 生物合成的关键前体, 通过转化为活性 GA 调控植物发育, 其上调可能通过促进下游活性 GA(如赤霉素 34)的积累, 并上调淀粉合成酶基因(如 *AGPase*、*GBSS*)表达, 促进淀粉积累, 加速鳞茎膨大。而 CTK 代谢通路中 N6-异戊烯腺嘌呤的升高可能通过抑制氧化降解途径(如异戊烯腺嘌呤-7-葡萄糖苷下调)延长活性 CTK 的作用时间, 维持分生细胞分裂能力, 为鳞茎增殖提供持续细胞来源, 同时通过结合跨膜受体(如 *AHK3*), 激活下游转录因子, 促进鳞茎原基形成, 并且 GA 可拮抗 CTK 的降解, 延长其生理活性; CTK 可能增强 GA 受体敏感性, 形成正反馈循环^[44], 共同推动鳞茎原基形成, 协同促进鳞茎增殖。这些结果表明, 基质栽培通过调控 GA 和 CTK 的生物合成与稳态, 促进茎生小鳞茎的形成与发育。

此外, 本研究发现二萜类化合物(如 JA)和苯丙烷类化合物(如 SA)的代谢通路也显著响应兰州百合内源激素的变化, 这与前人关于 JA 参与应激防御反应、SA 介导抗病性的研究结果一致, 表明相关代谢通路的响应可能与这些化合物的生物学功能密切相关^[32, 34-35]。JA 可能通过“源-库”定向(抑制营养生长、促进库强)调控碳水化合物分配, 为鳞茎增殖提供物质基础^[45]。并且 JA 与 GA、ABA 存在动态拮抗: JA 可能通过抑制 GA 信号(如下调 GA20 氧化酶)促进贮藏态转化, 加速鳞茎膨大^[35]。色氨酸和甲硫氨酸作为 IAA 和 ETH 的合成前体, 其代谢通路的差异可能通过影响激素合成间接调控鳞茎发育, 这与色氨酸促进根系生长、甲硫氨酸调控 ETH 释放的功能一致^[36-37]。然而, 本研究中多种激素的协同变化(如 GA 与 CTK 的同步上调)提示存在复杂的激素互作网络, 而现有研究对兰州百合激素网络的解析仍停留在单一激素层面, 需进一步结合转录组和蛋白组数据揭示其调控机制。

本研究揭示了兰州百合在基质环境下激素响应的特异性,如赤霉素6的下调可能通过解除对鳞茎休眠的抑制,促进茎生小鳞茎萌发。然而,本研究尚未明确基质物理化学性质与激素代谢的直接关联,如pH、电导率(electrical conductivity, EC),需结合环境因子监测进一步验证。

4 结论

研究表明,泥炭:珍珠岩=1:1配比的基质对兰州百合的株高、茎粗、茎生根数有不同程度的促进作用,并使茎生小鳞茎数量显著增加($P<0.05$)。激素分析显示,该基质通过上调SA、CTK及赤霉素34的合成,同时下调IAA、SA等激素水平来调控鳞茎发育。其中,赤霉素A12醛与N6-异戊烯腺嘌呤可能作为核心调控节点,通过二萜类物质生物合成和激素信号转导通路协同促进鳞茎增殖。研究结果对解决传统无性繁殖效率低、种球退化等产业瓶颈具有重要意义,同时为百合属植物鳞茎发育的激素调控机制研究提供了新视角。

参考文献 References:

- [1] Wang Z B, Shi G Y, Fan S F, *et al.* Comparative experiment and comprehensive analysis of growth, development and yield characteristics of different varieties of *Lilium davidii* var. *unicolor*. Journal of Gansu Agricultural University, 2022, 57(3): 52–57.
王震宝, 师桂英, 樊生丰, 等. 不同品种兰州百合的生长发育特性、产量特性的对比试验及综合分析. 甘肃农业大学学报, 2022, 57(3): 52–57.
- [2] Cui X L, Qin X H, Liu F, *et al.* Establishment of highly efficient regeneration system of Lanzhou lily. China Vegetables, 2014(6): 44–46.
崔兴林, 秦新惠, 刘芬, 等. 兰州百合高效再生体系的建立. 中国蔬菜, 2014(6): 44–46.
- [3] Chen Y E, Liang Q L, Wei L X, *et al.* Efficiency of mixture copper preparations and chemical fungicides agents in controlling of Lanzhou lily bulb rot disease during storage period. Acta Agriculturae Boreali-occidentalis Sinica, 2024, 33(2): 292–302.
陈应娥, 梁巧兰, 魏列新, 等. 两种铜制剂与化学农药混配对兰州百合贮存期鳞茎腐烂病防治作用. 西北农业学报, 2024, 33(2): 292–302.
- [4] Huang Y F, Zhang E H, Zhang X H, *et al.* Relationship between diurnal variations of photosynthetic characteristics and physiological and ecological factors of *Lilium davidii* var. *unicolor* Salisb in different continuous cropping years. Journal of Northwest A&F University (Natural Science Edition), 2020, 48(8): 137–145.
黄钰芳, 张恩和, 张新慧, 等. 不同连作年限兰州百合光合特性日变化与生理生态因子的关系. 西北农林科技大学学报(自然科学版), 2020, 48(8): 137–145.
- [5] Chen X L, Dong B, Jiang J. Restrictive factors and technical countermeasures of high yield of Lanzhou lily. Agricultural Science-Technology and Information, 2024(8): 17–19, 36.
陈晓莉, 董博, 江晶. 兰州百合高产制约因素及技术对策. 农业科技与信息, 2024(8): 17–19, 36.
- [6] Liu G F, Ju X T, Tang N, *et al.* Effects of different media and fertility levels on the growth of bulblets of *Lilium davidii* var. *unicolor* Salisb. Jiangsu Journal of Agricultural Sciences, 2021, 37(3): 718–723.
刘高峰, 巨秀婷, 唐楠, 等. 不同培养基质和肥力水平对兰州百合小鳞茎生长的影响. 江苏农业学报, 2021, 37(3): 718–723.
- [7] Liu X, Zhang Y L, Niu L X, *et al.* Study on regenerated substrates of lily ‘Siberia’. Journal of Northwest A&F University (Natural Science Edition), 2012, 40(11): 179–186.
刘旭, 张延龙, 牛立新, 等. ‘西伯利亚’百合可再生栽培基质的筛选. 西北农林科技大学学报(自然科学版), 2012, 40(11): 179–186.
- [8] Luo Y, Suo L, Hu Y, *et al.* Effects of plant growth regulators on rooting and quality of cut *Chrysanthemum*. Journal of Agricultural Sciences, 2023, 44(4): 61–67.
罗艳, 锁岚, 虎瑛, 等. 植物生长调节剂对切花小菊瓶外生根及外观品质的影响. 农业科学研究, 2023, 44(4): 61–67.
- [9] Wang W D, Hu X Y, Bai Y G, *et al.* Effects of different cultivation substrate on the growth of Conca d’or lily bulblets. Hubei Agricultural Sciences, 2019, 58(4): 53–55, 62.
王伟东, 胡新颖, 白一光, 等. 不同栽培基质对木门百合子球生长的影响. 湖北农业科学, 2019, 58(4): 53–55, 62.
- [10] Li J, Zhang X J, Zhao H Y, *et al.* Effects of substrate types on different cultivars of edible lily. Journal of Changjiang

- Vegetables, 2024(18): 52–57.
- 李静, 张晓杰, 赵海燕, 等. 基质种类对不同品种食用百合的影响. 长江蔬菜, 2024(18): 52–57.
- [11] An L P, Xie Z K, Li Y H, *et al.* Variation of endogenous phytohormones of *Lilium oriental* ‘Sorbonne’ during scale propagation. *Journal of Desert Research*, 2012, 32(3): 705–708.
- 安丽萍, 谢忠奎, 李翊华, 等. 东方百合鳞片生小鳞茎生长过程中的激素变化. 中国沙漠, 2012, 32(3): 705–708.
- [12] Yang C L, Fang S Z, Huang Y W, *et al.* Transcriptome analysis of exogenous auxin effect on lily underground stem bulbils formation. *Journal of Southern Agriculture*, 2023, 54(11): 3156–3164.
- 杨成龙, 方少忠, 黄永旺, 等. 外源生长素影响百合地下茎生鳞茎发生的转录组分析. 南方农业学报, 2023, 54(11): 3156–3164.
- [13] Ma R Y, Zhang Y, Zhao J, *et al.* A systematic regulatory network related to bulbil formation in *Lilium lancifolium* based on metabolome and transcriptome analyses. *BMC Plant Biology*, 2024, 24(1): 969.
- [14] Xu J X, Li Q Z, Li Y, *et al.* Effect of exogenous gibberellin, paclobutrazol, abscisic acid, and etrel application on bulblet development in *Lycoris radiata*. *Frontiers in Plant Science*, 2021, 11: 615547.
- [15] Xu J X, Li Q Z, Yang L Y, *et al.* Changes in carbohydrate metabolism and endogenous hormone regulation during bulblet initiation and development in *Lycoris radiata*. *BMC Plant Biology*, 2020, 20(1): 180–196.
- [16] Zhang K W, Lyu T, Lyu Y M, *et al.* Transcriptional insights into lily stem bulblet formation: Hormonal regulation, sugar metabolism, and transcriptional networks in LA lily ‘Aladdin’. *Horticulturae*, 2024, 10(2): 171–188.
- [17] Cai B D, Zhu J X, Gao Q, *et al.* Rapid and high-throughput determination of endogenous cytokinins in *Oryza sativa* by bare Fe₃O₄ nanoparticles-based magnetic solid-phase extraction. *Journal of Chromatography A*, 2014, 1340: 146–150.
- [18] Niu Q F, Zong Y, Qian M J, *et al.* Simultaneous quantitative determination of major plant hormones in pear flowers and fruit by UPLC/ESI-MS/MS. *Analytical Methods*, 2014, 6(6): 1766–1773.
- [19] Xiao H M, Cai W J, Ye T T, *et al.* Spatio-temporal profiling of abscisic acid, indoleacetic acid and jasmonic acid in single rice seed during seed germination. *Analytica Chimica Acta*, 2018, 1031: 119–127.
- [20] Pan X Q, Welti R, Wang X M. Quantitative analysis of major plant hormones in crude plant extracts by high-performance liquid chromatography-mass spectrometry. *Nature Protocols*, 2010, 5(6): 986–992.
- [21] Šimura J, Antoniadis I, Siroka J, *et al.* Plant hormonomics: Multiple phytohormone profiling by targeted metabolomics. *Breakthrough Technologies*, 2018, 177(2): 476–489.
- [22] Cui K Y, Lin Y Y, Zhou X, *et al.* Comparison of sample pretreatment methods for the determination of multiple phytohormones in plant samples by liquid chromatography-electrospray ionization-tandem mass spectrometry. *Microchemical Journal*, 2015, 121: 25–31.
- [23] Peng D D, Chen D G, Xu K W, *et al.* Effects of coconut-bran compound substrate on the growth and root characteristics of kiwifruit rootstock seedlings. *Acta Agriculturae Zhejiangensis*, 2023, 35(10): 2364–2377.
- 彭丹丹, 陈大刚, 徐开未, 等. 椰糠复合基质对猕猴桃砧木幼苗生长及根系特征的影响. 浙江农业学报, 2023, 35(10): 2364–2377.
- [24] Gruda N S. Increasing sustainability of growing media constituents and stand-alone substrates in soilless culture systems. *Agronomy*, 2019, 9(6): 298–322.
- [25] Savvas D, Gruda N S. Application of soilless culture technologies in the modern greenhouse industry—A review. *European Journal of Horticultural Science*, 2018, 83(5): 280–293.
- [26] Li Y L, Shen L X, Meng H, *et al.* Effect of substrate species and their covering patterns on green cucumber growth. *Northern Horticulture*, 2023(21): 53–60.
- 李艳丽, 申丽霞, 孟涵, 等. 基质种类及其覆盖方式对温室黄瓜生长的影响. 北方园艺, 2023(21): 53–60.
- [27] Zhao Y H, Hou W H, Liao X F, *et al.* Effects of different cuttings treatments on rooting in roselle. *Southwest China Journal of Agricultural Sciences*, 2021, 34(4): 814–819.
- 赵艳红, 侯文焕, 廖小芳, 等. 不同处理方式对玫瑰茄插穗生根效果的影响. 西南农业学报, 2021, 34(4): 814–819.
- [28] Lu Y, Wang Y F, Jin T, *et al.* Studies on sediment composting and its usage on horticultural planting substrates. *Journal of Hangzhou Normal University (Natural Science Edition)*, 2019, 18(4): 411–417.
- 卢珏, 王宇峰, 金涛, 等. 基于底泥堆肥的园林绿化基质生产研究. 杭州师范大学学报(自然科学版), 2019, 18(4): 411–417.
- [29] Bu X L, Ji H J, Ma Q L, *et al.* Effects of biochar-peat composite substrates on growth and physiology of *Rhododendron*

- delavayi*. Journal of Plant Resources and Environment, 2021, 30(5): 58–68.
- 卜晓莉, 姬慧娟, 马青林, 等. 生物炭-泥炭复合基质对马缨杜鹃生长和生理的影响. 植物资源与环境学报, 2021, 30(5): 58–68.
- [30] Guo Y, Li Y K, Li S H, *et al.* Comparative study on the growth status of 5 species of *Lilium* under organic ecological soilless cultivation. Journal of Tianjin Agricultural University, 2019, 26(3): 34–38.
- 郭颖, 李云锴, 李树和, 等. 5个百合品种在混合基质栽培下的生长差异. 天津农学院学报, 2019, 26(3): 34–38.
- [31] Sang Q Z, Chen Y Z, Pan W Q, *et al.* Expression analysis of *LlMYC2* during the development of microbulbs in *Lilium lancifolium*. Journal of Zhejiang University (Agriculture & Life Sciences), 2025, 51(1): 102–117.
- 桑倩姿, 陈妍竹, 潘文强, 等. *LlMYC2*在卷丹微鳞茎发育过程中的表达分析. 浙江大学学报(农业与生命科学版), 2025, 51(1): 102–117.
- [32] Fan J P, Wang B, Liu J S, *et al.* Morphological characteristics and physiological changes of bulbils development in *Lilium lancifolium*. Journal of Northeast Agricultural University, 2019, 50(2): 18–27.
- 樊金萍, 王冰, 刘敬爽, 等. 卷丹百合珠芽发育形态特征及生理变化研究. 东北农业大学学报, 2019, 50(2): 18–27.
- [33] Zhou Y M, Pang Z Q, Jia H F, *et al.* Responses of roots and rhizosphere of female papaya to the exogenous application of GA_3 . BMC Plant Biology, 2023, 23(1): 35–48.
- [34] Liu Y H, Tao N, Wang Q G, *et al.* ABC transporter SlABCG23 regulates jasmonic acid signaling pathway in tomato. Acta Horticulturae Sinica, 2023, 50(3): 559–568.
- 刘玉菡, 陶宁, 王庆国, 等. 番茄中ABC转运蛋白SlABCG23调控茉莉酸信号途径. 园艺学报, 2023, 50(3): 559–568.
- [35] Wasternack C, Hause B. Jasmonates: Biosynthesis, perception, signal transduction and action in plant stress response, growth and development. An update to the 2007 review in Annals of Botany. Annals of Botany, 2013, 111(6): 1021–1058.
- [36] Gasperini D, Howe G A. Phytohormones in a universe of regulatory metabolites: Lessons from jasmonate. Plant Physiology, 2024, 195(1): 135–154.
- [37] Vlot A C, Dempsey D A, Klessig D F. Salicylic acid, a multifaceted hormone to combat disease. Annual Review of Phytopathology, 2009, 47(1): 177–206.
- [38] Spoel S H, Dong X N. Salicylic acid in plant immunity and beyond. The Plant Cell, 2024, 36(5): 1451–1464.
- [39] Xu L, Xu X, Liu Q S. Effects of exogenous salicylic acid on antioxidant system and gene expression of *Davidia involucreta* seedlings under salt stress. Bulletin of Botanical Research, 2023, 43(4): 572–581.
- 徐磊, 胥晓, 刘沁松. 外源水杨酸对盐胁迫下珙桐幼苗抗氧化系统和基因表达的影响. 植物研究, 2023, 43(4): 572–581.
- [40] Jiang J, Zhu X Y, Li J. Effect of exogenous tryptophan on the downstream metabolic network of tryptophan and growth in rapa seedlings. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2020, 40(9): 1549–1557.
- 蒋佳, 朱星宇, 李晶. 外源色氨酸对油菜幼苗色氨酸下游代谢网络及生长发育的影响. 西北植物学报, 2020, 40(9): 1549–1557.
- [41] Xia J, Rao Y C, Cao D Y, *et al.* Research progress on the regulatory mechanisms of OsACS and OsACO in rice ethylene biosynthesis. Chinese Bulletin of Botany, 2024, 59(2): 291–301.
- 夏婧, 饶玉春, 曹丹芸, 等. 水稻中乙烯生物合成关键酶OsACS和OsACO调控机制研究进展. 植物学报, 2024, 59(2): 291–301.
- [42] Wang X Y, Liu C X, Li T, *et al.* Hydrogen sulfide antagonizes cytokinin to change root system architecture through persulfidation of CKX₂ in *Arabidopsis*. New Phytologist, 2024, 244(4): 1377–1390.
- [43] Zhang J Z, Sun J M, Li C S, *et al.* Cloning of starch synthesis-related enzyme gene and its expression analysis in process of bulblet development of *Lilium*. Guihaia, 2019, 39(4): 446–452.
- 张进忠, 孙嘉曼, 李朝生, 等. 百合鳞茎发育过程中淀粉合成相关酶基因的克隆及表达分析. 广西植物, 2019, 39(4): 446–452.
- [44] Savelieva E M, Zenchenko A A, Drenichev M S, *et al.* In planta, *in vitro* and *in silico* studies of chiral N⁶-benzyladenine derivatives: Discovery of receptor-specific S-Enantiomers with cytokinin or anticytokinin activities. International Journal of Molecular Sciences, 2022, 23(19): 11334.
- [45] Liang L J, Cheng L X, Yuan J L, *et al.* Jasmonic acid regulates the changes of major metabolites in potato tuber development *in vitro*. Scientia Agricultura Sinica, 2024, 57(13): 2525–2538.
- 梁丽娟, 程李香, 袁剑龙, 等. 茉莉酸调控马铃薯离体块茎发育的主要代谢物变化. 中国农业科学, 2024, 57(13): 2525–2538.