

研究报告

DOI:10.14188/j.ajsh.20240708001

两型花植物孩儿参不同发育期内源激素水平的变化

苏诗越¹, 胡文昭¹, 张硕¹, 张丽辉^{1*}, 张彦文^{1,2}

(1. 长春师范大学 生命科学学院, 吉林 长春 130032;

2. 辽东学院 农学院, 辽宁 丹东 118003)

摘要: 具有顺序性繁殖输出特征的两型花植物内源激素水平与发育期的关系目前了解较少。以典型两型花植物孩儿参为材料, 采用高效液相色谱法检测了该植物6个发育阶段块根中4种内源激素水平并计算了相互间的比值。结果显示, 赤霉素(GA₃)含量在不同发育阶段呈上升趋势, 并在闭锁花果实成熟期达到高峰, 但在块根成熟期又恢复到较低水平; 脱落酸(ABA)呈现两个峰值, 峰值1出现在开放花盛期, 峰值2在闭锁花盛期; 吲哚乙酸(IAA)在发育的中前期呈现稍微降低的趋势, 但在闭锁花种子成熟期达到高峰; 玉米素(ZT)在发育的中前期较稳定, 但在闭锁花盛期达到高峰, 随后开始下降。4组内源激素的比值(GA₃/IAA, ABA/ZT, ABA/IAA, IAA/ZT)显示, 其与开放花和闭锁花的开花频率、开花时间以及块根的形成有紧密关系, 影响了该种的顺序性的繁殖输出模式。

关键词: 孩儿参; 内源激素; 开放花; 闭锁花; 顺序性繁殖输出

中图分类号: Q945.79

文献标志码: A

文章编号: 2096-3491(2025)01-0040-09

Variation of endogenous hormone levels of different development stages in dimorphic flower plant *Pseudostellaria heterophylla*

SU Shiyue¹, HU Wenzhao¹, ZHANG Shuo¹, ZHANG Lihui^{1*}, ZHANG Yanwen^{1,2}

(1. College of Biological Sciences, Changchun Normal University, Changchun 130032, Jilin, China;

2. School of Agricultural, Liaodong University, Dandong 118003, Liaoning, China)

Abstract: There is limited understanding of the relationship between endogenous hormone levels and development stages in dimorphic flower plants with sequential reproduction output characteristics. In this study, *Pseudostellaria heterophylla*, a typical dimorphic flower plant, was selected as the material, and the levels of 4 endogenous hormones in root tubers at 6 developmental stages were measured by high performance liquid chromatography (HPLC) and their ratios were calculated. The results showed that gibberellin A₃ (GA₃) content increases at different developmental stages, and reaches its peak at the mature stage of cleistogamous flower fruit, but returns to a lower level at the maturing stage of root tubers. There are two peak values of abscisic acid (ABA), the peak value 1 appears at the peak stage of chasmogamous flower, and the peak value 2 at the peak stage of cleistogamous flower. Auxin (IAA) decreases slightly in the middle and early stages of development, but reaches its peak in the mature stage of cleistogamous flower seeds. Zeatin (ZT) is stable in the middle and early stages of development, but reaches its peak in the flowering stage of cleistogamous flowers and then begins to decline. The ratios of endogenous hormones (GA₃/IAA, ABA/ZT, ABA/IAA, IAA/ZT) of the four groups showed a close relationship with the flowering frequency, flowering time, and the formation of tuber roots of chasmoga-

收稿日期: 2024-07-08 修回日期: 2024-11-08 接受日期: 2025-02-12

作者简介: 苏诗越(2000-), 女, 硕士生, 研究方向为生态学, E-mail: ssy922122@163.com

* 通讯联系人: 张丽辉(1971-), 女, 博士, 教授, 研究方向为植物生态学, E-mail: zhanglihui_91@163.com

基金项目: 国家自然科学基金项目(31370400)

引用格式: 苏诗越, 胡文昭, 张硕, 等. 两型花植物孩儿参不同发育期内源激素水平的变化[J]. 生物资源, 2025, 47(1): 40-48.

Su S Y, Hu W Z, Zhang S, et al. Variation of endogenous hormone levels of different development stages in dimorphic flower plant *Pseudostellaria heterophylla* [J]. Biotic Resources, 2025, 47(1): 40-48.

mous and cleistogamous flowers, affecting the sequential reproductive output pattern of this species.

Key words: *Pseudostellaria heterophylla*; endogenous hormone; chasmogamous flower; cleistogamous flower; sequential reproductive output

0 引言

无论植物的生理过程多么复杂,其每个发育阶段的启动都是建立在一定激素水平的调节基础上的,激素水平是基因特定表达的钥匙^[1-4]。目前已发现的经典植物内源激素包括赤霉素(gibberellin A₃, GA₃)、生长素(auxin, IAA)、细胞分裂素(cytokinin, CTK)、脱落酸(abscisic acid, ABA)、玉米素(zeatin, ZT)、油菜素甾醇(brassinosteroid, BR)和乙烯(ethylene, ETH),这些简单有机小分子化合物有极其复杂的生理效应^[5-6]。

在植物的各个发育阶段中,内源激素对植物开花的影响更为明显,研究也更为深入,如GA具有促进雌花性别分化的作用^[7-8]。IAA和ZT也有促进花芽分化和开花的作用^[9-13]。ABA在一些植物中发现可促进雌花的分化和促进成花^[14-15],但也能延迟拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)的开花时间^[16]。不过,植物激素水平在植物体内是随着其所处的发育阶段不同时变化的,同时,这种变化也受外界环境如温度、光照强度和光周期长短的影响。有时激素之间的比值相对于单纯的激素水平能更好地解释植物内源激素与其发育期之间的相关性^[17]。

尽管先前对植物内源激素在植物不同发育阶段的变化已经有了相对较多的认识^[18]。然而,对于具有顺序性开花模式的二态交配系统植物来说,这种研究是有限的。二态交配系统又称CH-CL系统,是一种典型的混合交配系统,即在同一植物体上既可产生开花受精花(chasmogamous,简称开放花或CH花),又可产生闭花受精花(cleistogamous,简称闭锁花或CL花)^[19-20]。两种类型的花功能各异并构成了一种混合交配系统以完成其有性繁殖,即开放花可通过明艳的花冠及花蜜吸引传粉者进行传粉,进而达到异交目的产生种子,也可通过自花传粉或同株异花授粉产生自交后代^[21-23];而闭锁花无花冠,也没有蜜腺等附属物,雄蕊数目常较开放花少,但胚珠数与开放花基本一致,采用完全自动自交的方式产生种子^[19, 23-24]。

自然条件下,开放花和闭锁花在植株上产生的顺序不同,例如,毛叶黄花堇菜(*Viola pubescens*)在早春产生开放花,几周之后出现闭锁花^[25];而*Dichanthelium clandestinum*在春季产生开放花,夏季出现闭锁花^[26];加拿大堇菜(*Viola canadensis*)在整个

花期内,先产生开放花,后产生闭锁花,且在秋季又形成少量的开放花^[27-28]。在上述两种顺序性繁殖输出的基础上,如果这个物种在后期还能产生克隆繁殖,那么其生活史中就会出现3个顺序性的繁殖输出过程,在这个复杂的繁殖过程中,植物内源激素的水平或比例变化与这种发育顺序的关系到目前为止所知甚少。

孩儿参(*Pseudostellaria heterophylla*)为石竹科(Caryophyllaceae)一种典型的二态混合交配系统植物且具有克隆繁殖,主要分布于中国东部地区。该种的地下块根可入药,称太子参,在中国作为重要的药用植物栽培,每年能带来数十亿元的收入^[29]。在研究区域其开放花于4月下旬至5月开放,生于植株的顶部,花大且具明显虫媒花特征,花瓣5,白色,雄蕊10枚,柱头3裂;其闭锁花生于植株中下部,花小闭合,无花瓣,淡紫色,萼片4,雄蕊2枚,一般在开放后1~2周开始出现并持续至7月下旬结束。植株新的块根来自根茎过渡区产生的不定根,多在夏季开始产生,到秋季生长末期成熟并以此越冬。

由于该种是矮小的多年生草本,块根是其越冬传代的关键,其生物量常常占总生物量的50%以上,直接影响其个体的生长发育和开花结实,因此,为了解该种内源激素水平及激素间比例的变化与其主要发育期的关系,将该种从早春越冬的块根萌芽期到秋季块根成熟期划分为6个阶段,拟通过检测6个阶段4种常见的内源激素GA₃、ABA、IAA、ZT水平以及激素间的比值,来推断在CH-CL系统中,植物内源激素水平或激素间的比值对该种顺序性发育和繁殖输出的影响,为该药用植物的栽培及合理调控其繁殖输出提供依据。

1 材料与方法

1.1 实验材料和地点

为了取材方便及保证结果准确,实验在同质园中进行,同质园位于中国东北辽宁省丹东市辽东学院校区内一处向阳地块(北纬40°08',东经123°03'),面积超过400 m²。将植物块根栽植于营养钵中,营养钵上口直径10 cm,高10 cm,栽培土为原生腐殖土,每钵可装土0.5 kg。实验用块根来自上一年秋季,从每株成熟的块根群(约3~6个)中选取一个中等大小的块根(约1 g),以使实验材料大小相对

一致。每个营养钵栽种1株,共栽植了600个营养钵,平均分成6组,每组100个植株,对这些栽植的样本正常管理越冬。

为方便表述,将该种发育期按顺序分为以下6个阶段:(1)萌芽期,新芽刚露出土面,尚未显现开放花芽(4月5日);(2)开放花花期,植株的开放花普遍开花(5月5日);(3)开放花果期,开放花结束并已结果(5月15日);(4)闭锁花花期,植株普遍有3个以上闭锁花(6月15日);(5)闭锁花花果期,植株上先期闭锁花的果实已经开裂、种子成熟(7月25日);(6)块根成熟期,植物体地上叶开始枯萎,地下新块根已经成熟(9月20日)。



图1 孩儿参两型花、块根及实验样地
Figure 1 Dimorphic flowers, root tubers and experimental plots of *Pseudostellaria heterophylla*

1.2 用于内源激素水平检测的样本采集

当3月下旬植株开始萌动时,开始观察并记录该植物的发育过程,并分别在6个发育期收集样本植物的块根做激素检测材料。在预实验中,已知该植物块根上部的内源激素含量较高且比较稳定。因此,本实验采用块根头部(块根上部1/3)作为提取内源激素的材料。每次取样在不同组内选取生长正常的5个植株,取其块根,除去茎叶并清洗干净,用锡纸包裹后立即放入液氮速冻,带回实验室置于 -80°C 冰箱保存待测。

1.3 样品激素的提取方法

每次称取1g块根头部样本在研钵中加干冰捣碎,加入1mL预冷的80%甲醇,4 $^{\circ}\text{C}$ 浸提过夜,8000 r/min离心10 min,离心管底部残渣用0.5 mL

80%甲醇浸提2 h,再次离心,取上清液,两次上清液合并在一起,40 $^{\circ}\text{C}$ 氮吹至不含有有机相,加入0.5 mL石油醚于60 $^{\circ}\text{C}$ ~90 $^{\circ}\text{C}$ 萃取脱色3次,弃去上层醚相,加入0.1 mol/L柠檬酸溶液,pH调至2,再用乙酸乙酯萃取3遍,并收集乙酸乙酯层,40 $^{\circ}\text{C}$ 氮吹干,加入0.5 mL流动相,涡旋震荡溶解,0.22 μm 针头式过滤器过滤后待测。每个样品5次重复。

1.4 高效液相色谱法测定内源激素含量

1.4.1 仪器与药品

Agilent1100高效液相色谱仪,Agilent1100高压输液泵,Agilent1100系列紫外监测器,KromasilC18反相色谱柱(250 mm \times 4.6 mm, 5 μm),超纯水制备器,激素标准品(GA, ABA, IAA和ZT)均来自于Sigma公司;流动相所用的乙酸和甲醇均为色谱纯级,其余的药品试剂为分析纯级,实验用水均为超纯水。

1.4.2 色谱条件的选择

色谱条件:以0.1%乙酸水溶液:甲醇(60%:40%)为流动相,C18反相色谱柱;柱温30 $^{\circ}\text{C}$;检测波长为254 nm,流速0.8 mL/min梯度走样,进样量10 μL ,走样时间为45 min。

1.5 数据处理

所有的数据均采用Excel 2016统计,并用SPSS22.0统计分析软件进行分析。利用单因素方差分析(one-way ANOVA),最小显著差异法(LSD)多重均值比较,检验同种激素在不同发育阶段的差异性,激素含量和相互间比值为因变量,不同发育阶段为自变量,显著性水平设为 $\alpha=0.05$,为提高数据分布的正态性,将内源激素含量进行自然对数转换,使用Origin 2021软件绘图。

2 结果与分析

2.1 不同发育期内源激素含量变化

2.1.1 赤霉素含量动态变化

孩儿参块根中GA₃含量在不同发育阶段总体呈上升趋势,方差分析结果显示($F=1512.10$, $df=5$, $P<0.01$),在闭锁花果实成熟时达到最高峰(图2),即从萌芽期的最低水平(1.020 ± 0.04) $\mu\text{g/g}$ 上升到(2.771 ± 0.04) $\mu\text{g/g}$,差异极显著($P<0.001$);在闭锁花结束到地上茎叶枯萎期,GA含量显著下降到(1.179 ± 0.08) $\mu\text{g/g}$ ($P<0.01$),基本恢复到花芽萌动期的水平。多重比较显示,太子参不同发育阶段GA含量变化差异显著($P<0.01$)。

2.1.2 脱落酸含量动态变化

该种不同发育阶段块根中ABA含量有两个峰

值,方差分析结果显示($F=81.66,df=5,P<0.01$),第一个峰值在开放花花期,为(1.660 ± 0.17) $\mu\text{g/g}$;第二个峰值为闭锁花花期,达最高值(1.746 ± 0.07) $\mu\text{g/g}$ (图2)。块根中ABA含量从萌芽期到开放花花期和闭锁花开始出现到闭锁花花期分别升高了31.72%和22.38%,差异十分显著($P<0.01$)。而其他4个时期ABA含量差异则不显著($P>0.05$)。

2.1.3 生长素含量动态变化

从植株萌芽期开始,块根中IAA水平呈现逐步降低的趋势,方差分析结果显示($F=1664.23,df=5,P<0.01$)。从起初的(0.556 ± 0.03) $\mu\text{g/g}$ 降至闭锁花花期的(0.287 ± 0.03) $\mu\text{g/g}$,下降了43.51%。不过,随着闭锁花花期结束,IAA含量迅速升高,在种子成熟期达到整个发育过程中的峰值(1.164 ± 0.07) $\mu\text{g/g}$,为萌芽期的一倍。此后,IAA含量迅速下降,至枯萎期降至最低点(0.240 ± 0.03) $\mu\text{g/g}$

(图2)。多重比较表明,IAA水平在该种整个发育阶段变化显著($P<0.001$)。

2.1.4 玉米素含量动态变化

在孩儿参发育的前3个时期,即从萌芽期至开放花果期,ZT含量相对稳定在接近1的水平。方差分析结果显示($F=532.12,df=5,P<0.01$),随着闭锁花的出现,ZT含量迅速上升,直至闭锁花花期达到最大值(1.423 ± 0.03) $\mu\text{g/g}$,上升了约50% ($P<0.01$)。随后开始迅速下降,到地上茎叶开始枯萎期,ZT含量下降到最低值,为(0.812 ± 0.03) $\mu\text{g/g}$,较之萌芽期更低(图2),差异显著($P<0.05$)。

2.2 不同发育期内源激素间比值的变化

2.2.1 GA_3/IAA 在不同发育期的变化

数值显示, GA_3/IAA 在该种发育的中前期一直呈平稳上升趋势;方差分析结果显示($F=12$

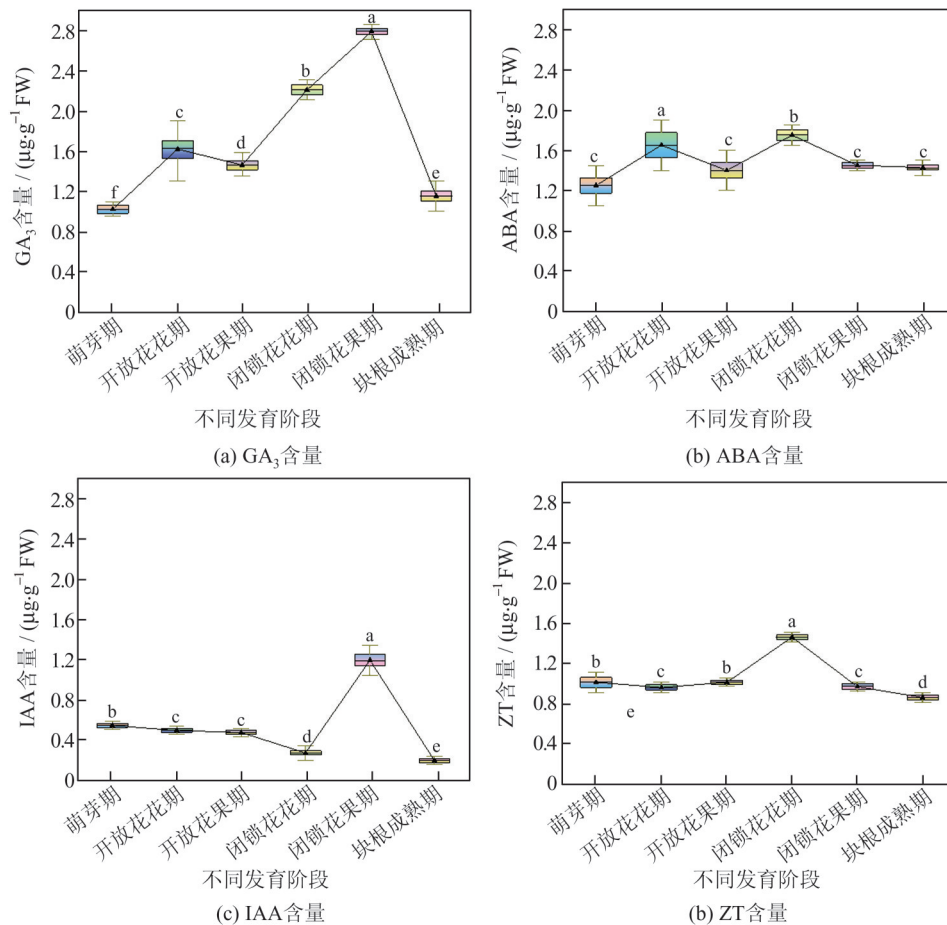


图2 孩儿参不同发育阶段块根中4种内源激素含量的变化

Figure 2 Content variation of four endogenous hormones in the root tuber of different developmental stages in *Pseudostellaria heterophylla*

注:数据以平均值±标准差表示;数值上方的不同字母表示组间具有显著性差异($n=20,P<0.05$)

Note: data are expressed as mean \pm standard deviation; different letters above the values indicate significant differences between groups ($n=20,P<0.05$)

359.99, $df=5, P<0.01$), 比值大约在 1.8~2.9, 闭锁花花期的高峰时期约为 7.8, 随后又急剧下降到次低谷的 2.5 左右, 但在发育的最后阶段又上升到约 4.9 (图 3)。多重比较显示出差异显著 ($P<0.01$)。

2.2.2 ABA/IAA 在不同发育期的变化

这组比值与 GA_3/IAA 间非常相似, 都是前期平稳上升 (2.2~3.2), 方差分析结果显示 ($F=3645.53, df=5, P<0.01$)。闭锁花花期达到高峰 6.1, 随后急剧下降至比值的低谷 1.2 左右, 但在块根成熟期, 该比值又迅速升至 6.0 左右, 与闭锁花花期接近。多重比较显示, 差异显著 ($P<0.01$; 图 3)。

2.2.3 IAA/ZT 在不同发育期的变化

该组激素比值的变化比较特别, 在前 4 个发育期比较平稳地下降, 方差分析结果显示 ($F=942.05, df=5, P<0.01$), 从约 0.6 降至 0.2, 但在闭锁花果成熟期, 该值又急剧上升到峰值的 1.3 左右, 随

后又降至较低的 0.3 左右。多重比较显示出差异显著 ($P<0.05$; 图 3)。

2.2.4 GA_3/ZT 值的变化

GA_3/ZT 的比值显示, 从萌芽期的较低水平 1.0 迅速升高到开放花花期的次高峰 1.7 左右, 方差分析结果显示 ($F=1929.80, df=5, P<0.01$)。随后 2 个发育期相对平稳, 至闭锁花果成熟期, 该比值升至高峰值 2.9 左右, 随后又下降至 1.5 左右。多重比较显示出差异显著 ($P<0.01$; 图 3)。

3 讨论

在已发现的植物体内五大类经典激素中, 每种激素的生理效应都是极其复杂的, 不仅会影响植物细胞分裂、分化, 还会影响到植物生根、发芽、开花和结果, 甚至还影响其性别决定、休眠和脱落等^[18]。植物生长发育的不同阶段, 其内源激素除了有其独特的作用外, 还可以相互作用, 促进或抑制植物生长

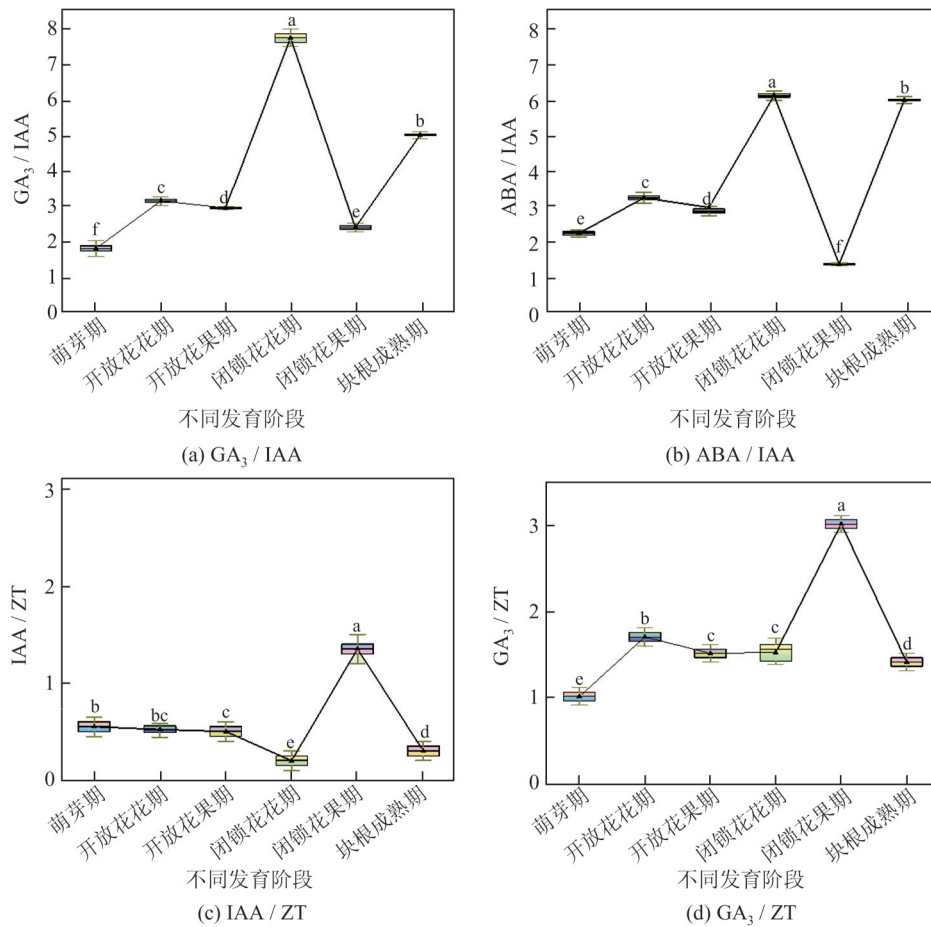


图 3 孩儿参不同发育阶段块根中内源激素间的比值

Figure 3 Ratios of endogenous hormones in the root tuber of different developmental stages in *Pseudostellaria heterophylla*

注: 数据以平均值±标准差表示; 数值上方的不同字母表示组间具有显著性差异 ($n=20, P<0.05$)

Note: data are expressed as mean ± standard deviation; different letters above the values indicate significant differences between groups ($n=20, P<0.05$)

发育^[17, 30]。

3.1 植物发育与激素水平的关系

尽管二态混合交配系统植物孩儿参相对于大多数植物来说生理发育过程更为复杂,不仅具有两型花分别在不同时段进行有性繁殖,而且还有块根进行营养繁殖^[29]。本研究显示,其每个发育阶段都与几种内源激素水平密切相关,如 GA_3 含量随着有性繁殖过程不断增加直到闭锁花果实和种子成熟期达到高峰,相对提高了1.4倍,而在随后的营养生长或营养繁殖过程中却保持很低的水平。显然, GA_3 水平高低对其有性繁殖特别是闭锁花的繁殖相关性更大。在先前对一些植物的研究发现,低含量的 GA_3 促进花芽分化,高含量的 GA_3 抑制花芽分化^[31],同时 GA_3 具有促进雌花性别分化的作用^[7-8]。本结果与先前的研究有比较明显的不同,推测可能与该植物复杂的繁育模式有关。前期研究表明,该种开放花的种子产量仅占种子总产量的11.98%,其有性繁殖主要来自闭锁花,开放花繁殖的意义更多地体现在获得异交的机会,从而维持其种群的遗传结构多样性^[29]。闭锁花的特殊性在于其花瓣退化,雄蕊数从10减少到2,从而节省对雄性器官和雄配子的资源投入,因此,闭锁花繁殖模式更多地体现在了雌性功能得以加强,这可能与高水平 GA_3 有关。

ABA是促进植物成花的重要激素^[32]。该种根茎中ABA含量在两型花开花阶段都表现出峰值,说明体内高水平的ABA可能促进该种两型花的发育。此结果与先前的研究结果相似,如苹果花芽孕育期间ABA含量显著增加并处于较高水平^[15];橄榄花芽诱导和分化阶段ABA也处于较高水平^[33];此外,也发现开花毛竹的ABA含量要显著高于未开花毛竹^[34]。由此可见,高水平ABA可能与植物成花和花芽发育相一致。

IAA水平与植物成花和花芽发育的关系一直存在争议。一些结果显示IAA对植物花生长发育具有促进作用,如在棕榈(*Palmoxylon*)^[35]和峨眉黄连(*Coptis omeiensis*)^[36]的花期内,IAA均处于较高水平;另一些实验结果显示IAA是植物成花及发育的抑制因子,如三角叶黄连(*Coptis deltoidea*)^[36]、七月鲜枣^[37]在花芽发育阶段IAA处于较低水平,说明高水平IAA可能不是促进植物花芽发育的必要条件;此外,还有研究认为,IAA可能具有促花和抑花的双重作用,这取决于具体的植物。本研究结果显示,该种无论是在开放花花期还是在随后出现的闭锁花花期,IAA始终处于较低水平,但在闭锁花果实成熟期IAA水平大幅度上升达到峰值,而这一时期除了闭

锁花种子成熟外,也处于新的块根快速生长期,看来我们的结果除支持上述第二种观点外,还可能表明,高水平IAA对该种闭锁花果实发育及块根膨大起关键性作用。

ZT是细胞分裂素(cytokinin, CTK)的一种,有研究表明,细胞分裂素可调控植物细胞分裂、诱导花芽分化,促使植物由营养生长向生殖生长转变^[38]。如对蒿柳(*Salix viminalis*)成花的研究指出,ZT对蒿柳成花第一步花芽诱导具有促进作用^[39]。对文冠果(*Xanthoceras sorbifolium* Bunge)内源激素变化的研究发现,高水平的ZT有利于文冠果雌花发育^[13]。在本研究中,发现了一个十分有趣且令人迷惑的现象,即ZT水平对开放花和闭锁花的发育作用正好相反,较低水平的ZT有利于开放花的发育,而高水平ZT对闭锁花的发育促进作用极其显著。我们推测,ZT水平对两型花的发育影响的差异性很可能受 GA_3 对ZT合成调控的影响,因为先前的研究显示,在植物生长发育过程中, GA_3 可能具有正、负调控作用,且 GA_3 和CTK的代谢途径之间可能存在交叉现象^[13],只是其分子调控机制还有待进一步深入研究。

3.2 植物发育与激素间比值的关系

植物开花及生长发育往往是由多种内源激素之间相互影响、相互拮抗、相互促进的结果,内源激素之间这样的动态平衡调控着核酸、蛋白质等物质的代谢,进而主导了植物的生长发育过程^[40]。如在毛竹(*Phyllostachys edulis*)生长发育过程中,开花阶段ABA/IAA和GA/IAA的值明显升高,推测较高浓度ABA、GA含量对毛竹花的形成有利^[34];对两种枣的研究中发现,ABA/IAA比值增大,IAA/GA比值减小,则会对其花的发育有利^[37]。本研究结果与上述结果基本一致。如图3所示,在整个发育过程中, GA_3 /IAA和ABA/IAA的值变化规律相似,在闭锁花花期显著高于其他发育阶段,在开放花花期比值较萌芽期也略微升高,可见,该比值的增高有利于闭锁花的花芽分化和成花,反之,比值的降低有助于两型花坐果及果实的生长发育。也有相关研究表明,激素比值及激素含量在软枣猕猴桃(*Actinidia arguta*)雌雄花性别分化过程中起到一定的作用并呈现出一定的规律性,即IAA/ABA和GA/ABA的值增高有利于软枣猕猴桃雌株花蕾的发育,GA/ZR和IAA/ZR的值增高对雄株花蕾发育后期影响较大^[8]。在本研究中,IAA/ZT的值在闭锁花花期显著低于其他发育阶段,显示出比值降低有利于该种闭锁花发育,可能这两种激素的比值升高有利于开放花开花;IAA/ZT的值变化在开放花花期前后保持稳定,

可能这两种激素的比值变化对开放花的生长发育无明显影响。 GA_3/ZT 的值虽然有明显的规律性的变化,但在该种各个发育阶段变化相对较其他组比值更温和。总之,表现为 GA_3/IAA 和 ABA/IAA 的值增大, IAA/ZT 的值降低,均促进了闭锁花的形成。

从基因表达调控角度看, *SPY* 基因既是 GA 信号传导中的负调控因子,又是 ABA 信号传导的正向调控剂, *SPY* 基因又可以与 GI 相互作用参与光信号调控的成花过程^[41]。推测生物钟依赖的 ABA 信号传导途径可能参与并调控了两型花的花芽诱导过程,但在开放花花期和闭锁花花期,根茎中 ABA 含量差异不明显,故无法确定 ABA 对该种两型花开花模式的确切影响。

孩儿参在不同发育阶段根茎中内源激素水平的不同实际是其基因表达的结果^[17],也会与温度^[42]、水分^[43]及海拔^[44]等环境因素有关。这些因素直接影响开放花和闭锁花的开花频率和开花时间以及块根的形成,进而影响了这种顺序性的繁殖输出模式,这给了我们一个有益的启示,二态混合交配系统是由复杂的内源激素水平变化和比例变化来调控的,这不仅对深入理解二态混合交配系统在异质生境中繁殖输出的灵活性和稳定机制提供重要信息,而且可以为栽培过程中利用外源激素调控特定发育期的繁殖输出,例如获得更多的种子或更多的块根提供技术支撑。

参考文献

- [1] Li W, Liu S W, Ma J J, et al. Gibberellin signaling is required for far-red light-induced shoot elongation in *Pinus tabulaeformis* seedlings [J]. *Plant Physiology*, 2020, 182(1): 658-668.
- [2] Liao K, Peng Y J, Yuan L B, et al. Brassinosteroids antagonize jasmonate-activated plant defense responses through BRI1-EMS-SUPPRESSOR1 (BES1) [J]. *Plant Physiology*, 2020, 182(2): 1066-1082.
- [3] Nguyen T N, Tuan P A, Mukherjee S, et al. Hormonal regulation in adventitious roots and during their emergence under waterlogged conditions in wheat [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2018, 69(16): 4065-4082.
- [4] Sakuraba Y, Kim D, Han S H, et al. Multilayered regulation of membrane-bound ONAC054 is essential for abscisic acid-induced leaf senescence in rice [J]. *The Plant Cell*, 2020, 32(3): 630-649.
- [5] Chen K, Li G J, Bressan R A, et al. Abscisic acid dynamics, signaling, and functions in plants [J]. *Integr Plant Biol*, 2020, 62(1): 25-54.
- [6] Huang X Z, Hou L Y, Meng J J, et al. The antagonistic action of abscisic acid and cytokinin signaling mediates drought stress response in *Arabidopsis* [J]. *Molecular Plant*, 2018, 11(7): 970-982.
- [7] 肖华山, 吕柳新, 陈志彤. 荔枝花发育过程中雌雄蕊内源激素的动态变化[J]. *应用与环境生物学报*, 2003, 9(1): 11-15.
Xiao H S, Lü L X, Chen Z T. Dynamic changes of endogenous hormone in litchi (*Litchi chinensis* Sonn) pistil and stamen during flower development [J]. *Chinese Journal of Applied and Environmental Biology*, 2003, 9(1): 11-15.
- [8] 李晓艳, 王振兴, 秦红艳, 等. 软枣猕猴桃雌雄株花蕾发育过程中内源激素的动态变化[J]. *吉林农业大学学报*, 2016, 38(3): 281-286.
Li X Y, Wang Z X, Qin H Y, et al. Dynamic variation of endogenous hormone during male and female flower buds development of *actinidia arguta* [J]. *Journal of Jilin Agricultural University*, 2016, 38(3): 281-286.
- [9] 赵晓菊, 史典义, 杨蕾, 等. 内源激素含量的变化与长春花成花关系的研究[J]. *大庆师范学院学报*, 2008, 28(5): 118-120.
Zhao X J, Shi D Y, Yang L, et al. Study on the relationship between the change of endogenous hormone content and the flowering of *Catharanthus roseus* [J]. *Journal of DaQing Normal University*, 2008, 28(5): 118-120.
- [10] Frankowski K, Keszy 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]. *Journal of Plant Physiology*, 2009, 166(2): 192-202.
- [11] 张荻. 百子莲花芽分化及开花机理研究[D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2011.
Zhang D. Study on flower bud differentiation and flowering mechanism of *Agapanthus* [D]. Harbin: Northeast Forestry University, 2011.
- [12] 吴聪华. 罗田主栽板栗施肥及内源激素变化对花芽分化影响[D]. 武汉: 武汉工程大学, 2013.
Wu C H. Effects of fertilization and endogenous hormone changes on flower bud differentiation of *Castanea mollissima* in Luotian [D]. Wuhan: Wuhan Institute of Technology, 2013.
- [13] 张宁, 黄曜曜, 敖妍, 等. 文冠果花芽分化过程及内源激素动态变化[J]. *南京林业大学学报(自然科学版)*, 2019, 43(4): 33-42.
Zhang N, Huang Y Y, Ao Y, et al. Flower bud differentiation and dynamic changes of endogenous hormone in *Xanthoceras sorbifolium* Bunge [J]. *Journal of Nanjing Forestry University (Natural Sciences Edition)*

- tion), 2019, 43(4): 33-42.
- [14] Rudich J, Halevy A H. Involvement of abscisic acid in the regulation of sex expression in the cucumber [J]. *Plant and Cell Physiology*, 1974, 15(4): 635-642.
- [15] 曹尚银, 张俊昌, 魏立华. 苹果花芽孕育过程中内源激素的变化[J]. *果树学报*, 2000, 17(4): 244-248.
Cao S Y, Zhang J C, Wei L H. Studies on the changes of endogenous hormones in the differentiation period of flower bud in apple trees [J]. *Journal of Fruit Science*, 2000, 17(4): 244-248.
- [16] Shu K, Luo X F, Meng Y J, et al. Toward a molecular understanding of abscisic acid actions in floral transition [J]. *Plant and Cell Physiology*, 2018, 59(2): 215-221.
- [17] Conti L. Hormonal control of the floral transition: can one catch them all?[J]. *Developmental Biology*, 2017, 430(2): 288-301.
- [18] 段娜, 贾玉奎, 徐军, 等. 植物内源激素研究进展[J]. *中国农学通报*, 2015, 31(2): 159-165.
Duan N, Jia Y K, Xu J, et al. Research progress on plant endogenous hormones [J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2015, 31(2): 159-165.
- [19] Lord E M. Cleistogamy: a tool for the study of floral morphogenesis, function and evolution [J]. *The Botanical Review*, 1981, 47(4): 421-449.
- [20] Culley T M, Klooster M R. The cleistogamous breeding system: a review of its frequency, evolution, and ecology in angiosperms [J]. *The Botanical Review*, 2007, 73(1): 1-30.
- [21] Waller D M. Differences in fitness between seedlings derived from cleistogamous and chasmogamous flowers in *Impatiens capensis* [J]. *Evolution*, 1984, 38(2): 427-440.
- [22] Le Corff J. Effects of light and nutrient availability on chasmogamy and cleistogamy in an understory tropical herb, *Calathea micans* (Marantaceae) [J]. *American Journal of Botany*, 1993, 80(12): 1392.
- [23] Koul M, Sharma N. Rates and pattern of ovule abortion vis-à-vis *in situ* pollen germination in some populations of *Trifolium fragiferum* L [J]. *Journal of Biosciences*, 2012, 37(1): 1067-1077.
- [24] 王镛, 李巧峡, 孙坤, 等. 紫花地丁开放花与闭锁花的发育及可溶性糖与淀粉含量的研究[J]. *园艺学报*, 2017, 44(2): 323-329.
Wang Y, Li Q X, Sun K, et al. The study on dimorphic flower development and the soluble sugar and starch content in *Viola philippica* [J]. *Acta Horticulturae Sinica*, 2017, 44(2): 323-329.
- [25] Culley T M. Reproductive biology and delayed selfing in *Viola pubescens* (Violaceae), an understory herb with chasmogamous and cleistogamous flowers [J]. *International Journal of Plant Science*, 2002, 163(1): 113-122.
- [26] Bell T J, Quinn J A. Effects of soil moisture and light intensity on the chasmogamous and cleistogamous components of reproductive effort of *Dichanthelium clandestinum* populations [J]. *Canadian Journal of Botany*, 1987, 65(11): 2243-2249.
- [27] Culley T M. Inbreeding depression and floral type fitness differences in *Viola canadensis* (Violaceae), a species with chasmogamous and cleistogamous flowers [J]. *Canadian Journal of Botany*, 2000, 78(11): 1420-1429.
- [28] Connor H E, Matthews B A. Breeding systems in New Zealand grasses [J]. *New Zealand Journal of Botany*, 1977, 15(3): 531-534.
- [29] 江维克, 周涛. 太子参产业发展现状及其建议[J]. *中国中药杂志*, 2016, 41(13): 2377-2380.
Jiang W K, Zhou T. *Pesudostellariae Radix* industry status and development countermeasures [J]. *China Journal of Chinese Materia Medica*, 2016, 41(13): 2377-2380.
- [30] 李建军, 连笑雅, 王兰. 忍冬花蕾延迟开花与内源激素调控研究[J]. *园艺学报*, 2019, 46(7): 1399-1408.
Li J J, Lian X Y, Wang L. Study on the regulation mechanism of endogenous hormones in delayed flowering of *Lonicera japonica* [J]. *Acta Horticulturae Sinica*, 2019, 46(7): 1399-1408.
- [31] 苏佳露, 姜明云, 王星, 等. 黄条金刚竹花期内源激素含量与生理生化指标变化[J]. *安徽农业大学学报*, 2019, 46(1): 18-24.
Su J L, Jiang M Y, Wang X, et al. Changes of endogenous hormones and physiological and biochemical substances content during the flowering period of *Sasaella kongosanensis* 'Aureostriatus' [J]. *Journal of Anhui Agricultural University*, 2019, 46(1): 18-24.
- [32] Luckwill L C. A new look at the process of fruit bud formation in apple [J]. *Warsaw: Proceedings of the XIXth International Horticultural Congress*, 1974(3): 237-245.
- [33] 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 Regulation*, 2004, 42(1): 89-95.
- [34] 齐飞艳, 彭镇华, 胡陶, 等. 毛竹花期不同器官内源激素含量的变化[J]. *林业科学研究*, 2013, 26(3): 332-336.
Qi F Y, Peng Z H, Hu T, et al. Changes of endoge-

- nous hormones in different organs during the flowering phase of moso bamboo [J]. Forest Research, 2013, 26(3): 332-336.
- [35] 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.
Wang Y, Zhao Y, Ran J. Variation of endogenous hormone in the development of female and male flowers of palm [J]. Seed, 2018, 37(3): 7-11.
- [36] 代春初, 宋良科, 李小锋, 等. 内源激素对三角叶黄连和峨眉黄连花发育的影响[J]. 特产研究, 2010, 32(1): 19-21, 28.
Dai C C, Song L K, Li X F, et al. Effects of plant hormones on flower development in *Coptis deltoidea* and *C. omeiensis* [J]. Special Wild Economic Animal and Plant Research, 2010, 32(1): 19-21, 28.
- [37] 牛辉陵. 枣花形成过程及其内源激素动态研究[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2015.
Niu H L. Study on the process of jujube flower formation and the dynamics of endogenous hormones [D]. Yangling: Northwest A & F University, 2015.
- [38] 芦站根. 燕子掌开花前后内源激素变化[J]. 中国园艺文摘, 2010, 26(6): 27-28.
Lu Z G. The study on the regulation on flower by endogenous hormone in leaves of *Crassula argente* Thumb [J]. Chinese Horticulture Abstracts, 2010, 26(6): 27-28.
- [39] 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.
Peng X Y, Cheng Y H, Li Z J, et al. Variations of endogenous hormones and polyamines during flowering process in male and female *Salix viminalis* [J]. Scientia Silvae Sinicae, 2018, 54(8): 39-47.
- [40] 隗微, 韩宝, 刘阳, 等. 板栗‘短花云丰’雄花序发育期内源激素变化[J]. 北京农学院学报, 2017, 32(4): 42-45.
Wei W, Han B, Liu Y, et al. Changes of endogenous hormone during catkin development in chestnut ‘Duanhuayunfeng’ (*Castanea mollissima* Bl.) [J]. Journal of Beijing University of Agriculture, 2017, 32(4): 42-45.
- [41] Tseng T S, Salomé P A, McClung C R, et al. SPINDLY and GIGANTEA interact and act in *Arabidopsis thaliana* pathways involved in light responses, flowering, and rhythms in cotyledon movements [J]. The Plant Cell, 2004, 16(6): 1550-1563.
- [42] 夏军, 时晓娟, 郝先哲, 等. 低温对不同基因型棉种萌发过程中酶活性及激素含量的影响[J]. 植物生理学报, 2019, 55(9): 1291-1305.
Xia J, Shi X J, Hao X Z, et al. Effects of low temperature on enzyme activity and hormone content in germination of different genotypes of cotton seeds [J]. Plant Physiology Journal, 2019, 55(9): 1291-1305.
- [43] 孙哲, 史春余, 陈路路, 等. 干旱胁迫下钾素对甘薯碳水化合物及内源激素含量的影响[J]. 植物营养与肥料学报, 2019, 25(9): 1550-1559.
Sun Z, Shi C Y, Chen L L, et al. Effects of potassium nutrition on carbohydrate and endogenous hormone contents of sweet potato under drought stress [J]. Journal of Plant Nutrition and Fertilizers, 2019, 25(9): 1550-1559.
- [44] 赵迪, 卜海燕, 王素玉, 等. 不同海拔露蕊乌头种子内源激素和萌发随储藏条件和时间的变化[J]. 生态学杂志, 2019, 38(12): 3651-3659.
Zhao D, Bu H Y, Wang S Y, et al. The effects of storage conditions and time on endogenous hormone contents and seed germination of *Aconitum gymnan-drum* from different altitudes [J]. Chinese Journal of Ecology, 2019, 38(12): 3651-3659.

□

(编辑: 杨晓翠)