

外源施加生长素吲哚-3 乙酸对丹参根系形态和有效成分积累的影响

邹海燕, 刘丽芬, 杨春洪, 咎雄云, 王幼平, 张顺仓*

扬州大学生物科学与技术学院, 江苏 扬州 225009

摘要: 目的 研究不同质量浓度的生长素吲哚-3 乙酸(indole-3-acetic acid, IAA)及施加方式对丹参 *Salvia miltiorrhiza* 根系形态和有效成分积累的影响。方法 IAA 设置 0、5、10、20、30 mg/L 5 个质量浓度, 分别采用叶面喷施和根部浇灌的方法处理丹参植株, 测定各处理组中丹参根系形态学指标及酚酸类成分和丹参酮类成分的含量。结果 IAA 处理总体上促进了丹参侧根的生长和丹参酮类成分的积累。2 种施加方式相比, 叶面喷施更有利于酚酸类成分含量的提高。结论 外源施加 IAA 对丹参根系发育和有效成分的合成积累均具有调控作用, 进一步深入探究 IAA 对 3 个生理过程的作用机制具有重要的理论和实践意义。

关键词: 吲哚-3 乙酸; 丹参; 根系形态; 丹酚酸 A; 迷迭香酸; 丹酚酸 B; 隐丹参酮; 丹参酮IIA; 丹参酮 I

中图分类号: R282.2 文献标志码: A 文章编号: 0253-2670(2021)10-3097-07

DOI: 10.7501/j.issn.0253-2670.2021.10.028

Effects of exogenous auxin on root morphology and accumulation of bioactive compounds in *Salvia miltiorrhiza*

ZOU Hai-yan, LIU Li-fen, YANG Chun-hong, ZAN Xiong-yun, WANG You-ping, ZHANG Shun-cang

College of Bioscience and Biotechnology, Yangzhou University, Yangzhou 225009, China

Abstract: Objective To investigate the effects of exogenous auxin (IAA) and application methods on the root morphology and accumulation of bioactive compounds in *Salvia miltiorrhiza*. **Methods** *S. miltiorrhiza* plantlets were treated with IAA by foliar spraying and soil drenching methods, respectively. The concentrations of IAA used in this study were as follows: 0 mg/L, 5 mg/L, 10 mg/L, 20 mg/L and 30 mg/L. And the parameters of root morphology, phenolic acids content and tanshinones content were determined after the treatments. **Results** IAA treatments promoted the lateral root development and enhanced the accumulation of tanshinones of *S. miltiorrhiza* on the whole. Compared with soil drenching, the foliar spraying method was more efficient to stimulate the accumulation of phenolic acids. **Conclusion** Exogenous IAA regulated the lateral root development and bioactive compounds accumulation of *S. miltiorrhiza* simultaneously. It is of great theoretical and practical significance to further explore the regulatory mechanism of IAA on these three physiological processes.

Key words: indole-3-acetic acid; *Salvia miltiorrhiza* Bge.; root morphology; salvianolic acid A; rosmarinic acid; salvianolic acid B; cryptotanshinone; tanshinone IIA; tanshinone I

丹参 *Salvia miltiorrhiza* Bge. 是唇形科鼠尾草属植物, 为我国传统中药材之一, 其有效成分包括水溶性的酚酸类成分和脂溶性的丹参酮类成分, 主要用于治疗心血管系统疾病^[1-2], 具有抑菌、抗炎、保护肝脏^[3-4]、抗肿瘤^[5-6]等作用。丹参是以根茎入药的中药材, 根系形态和有效成分含量是影响药材产量和品质的重要因素。目前丹参次生代谢调控方面的研究已取得许多突破性的进展^[7], 但其根系发育和次生代谢有无关联性, 2 个生理过程对同一外源诱导因子的不同响应目前鲜有报道。

生长素是最早被发现的植物内源激素, 主要的活性形式是吲哚-3 乙酸(indole-3-acetic acid, IAA), 在植物种子休眠、细胞的伸长、植物向性及生长发育等多个生理过程中发挥作用^[8-9]。近年来的研究表明, 生长素是影响植物侧根发育的主要植物激素之一, 参与了从植物侧根建成细胞的选择到侧根露出的整个侧根发育过程^[10]。另外, 生长素对植物次生代谢产物的合成积累同样具有调控作用, 能显著提高挥发油^[11]、花青素^[12]、类黄酮^[13]等在植物中的含量。目前有关生长素对丹参根系发育

收稿日期: 2020-09-06

基金项目: 国家自然科学基金项目(31700257); 中央本级重大增减支项目“名贵中药资源可持续利用能力建设项目”(2060302); 江苏省高等学校大学生创新创业训练计划项目(201811117096X)

作者简介: 邹海燕, 硕士研究生, 主要从事药用植物次生代谢调控研究。E-mail: 834746709@qq.com

*通信作者: 张顺仓, 博士, 副教授, 硕士生导师, 主要从事药用植物次生代谢调控研究。E-mail: zhangsc@yzu.edu.cn

和有效成分积累的调控作用及机制知之甚少。本研究设置不同的 IAA 质量浓度, 分别采用叶面喷施和根部浇灌的方式处理丹参植株, 初步探究 IAA 对丹参根系形态、酚酸类成分含量及丹参酮类成分含量的综合性调控作用。

1 材料与仪器

1.1 材料与试剂

丹参种子于 2018 年 8 月取自陕西天士力植物药业有限责任公司商洛药材基地, 经扬州大学生物科学与技术学院吴晓霞副教授鉴定为唇形科鼠尾草属植物丹参 *Salvia miltiorrhiza* Bge.。IAA 购自生工生物工程(上海)股份有限公司, 色谱级甲醇和乙腈购自美国 TEDIA 公司, 对照品丹酚酸 A (批号 96574-01-5)、迷迭香酸 (批号 20283-92-5)、丹酚酸 B (批号 115939-25-8) 购自上海源叶生物科技有限公司, 质量分数大于 98%; 隐丹参酮 (110852200305)、丹参酮 II_A (批号 110766-200417)、丹参酮 I (批号 0867-200104) 购自中国食品药品检定研究院。

1.2 仪器

Agilent 1260 型高效液相色谱仪 (美国 Agilent 公司), 5804R 型高速冷冻离心机 (德国 Eppendorf 公司), SK5210HP 型超声清洗机 (上海人和科学仪器有限公司), SHB-III 循环水式多用真空泵 (郑州长城科工贸有限公司), -20 °C 低温冰箱 (青岛海尔集团), 可调式微量移液器 (德国 Eppendorf 公司), 101A-3 型干燥箱 (上海市仪器总厂), BS223S 电子天平 (德国 Sartorius 公司)。

2 方法

2.1 丹参幼苗的培养和 IAA 处理

将丹参种子直播于营养钵中 (钵口直径 21 cm, 钵高 21 cm), 放入植物培养室内进行培养, 出苗 60 d 后选取长势一致的幼苗, 20 株/组共 10 组用于 IAA 处理。处理分为叶面喷施和根部浇灌 2 种, 均设置 5 个 IAA 质量浓度 (0、5、10、20、30 mg/L)。各组处理均在同一植物培养室内进行, 植物培养室光暗周期设定为 16/8 h, 温度设定为 25 °C/20 °C 昼夜变温。IAA 处理每周 1 次, 处理 4 次后于正常培养条件下继续培养 2 周, 收集样品后进行各个指标的测定。

2.2 地上部分和根系形态指标测定

用直尺测量株高、冠幅、根长, 用游标卡尺测定芦头、一级侧根和二级侧根的直径, 用电子天平

测定植株地上部分和根鲜质量, 并记录各处理组植株的叶片数、一级侧根数和二级侧根数。

2.3 丹参酚酸类和丹参酮类成分的 HPLC 测定^[14]

2.3.1 供试品溶液的制备 将样品于 45 °C 烘至恒定质量, 研钵中磨碎, 过 0.45 mm 筛, 精确称取粉末 0.05 g, 加 6 mL 甲醇-水 (7:3) 超声提取 45 min, 12 000×g 离心 10 min 后取上清, 用提取液补足原体积后过 0.22 μm 滤膜用于 HPLC 成分测定。

2.3.2 对照品溶液的制备 测定的酚酸类成分包括迷迭香酸、丹酚酸 B 和丹酚酸 A, 丹参酮类成分包括隐丹参酮、丹参酮 I 和丹参酮 II_A。精确称量对照品粉末, 水溶性成分对照品用甲醇-水 (7:3) 溶解, 脂溶性成分对照品用甲醇溶解。各对照品溶液按比例混合, 使混合液中迷迭香酸、丹酚酸 B、丹酚酸 A、隐丹参酮、丹参酮 I 和丹参酮 II_A 的终质量浓度分别为 0.125、0.685、0.130、0.048、0.050、0.042 5 mg/mL。

2.3.3 色谱条件 色谱条件为以乙腈 (A) 和 0.01% 磷酸水溶液 (B) 为流动相进行二元梯度洗脱: 0~10 min, 5%~20% A; 10~15 min, 20%~25% A; 15~25 min, 25%~20% A; 25~28 min, 20%~30% A; 28~40 min, 30% A; 40~45 min, 30%~45% A; 45~50 min, 45%~50% A; 50~58 min, 50%~58% A; 58~67 min, 58%~50% A; 67~70 min, 50%~60% A; 70~80 min, 60%~65% A; 80~85 min, 65%~100% A, 体积流量 1.0 mL/min, 柱温 30 °C。色谱图见图 1。

2.3.4 方法学考察 以叶面喷施对照组样品为材料进行方法学考察, 精密度、稳定性、重复性试验

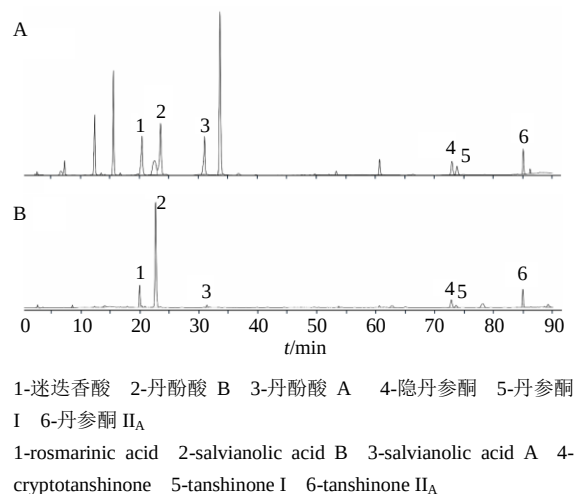


图 1 对照品 (A) 和丹参样品 (B) 的 HPLC 图

Fig. 1 HPLC chromatogram of standards (A) and samples (B)

RSD 值均小于 3%，6 个成分的平均加样回收率为 96.59%~99.48%，RSD 值为 0.92%~1.86%，均符合实验要求。

2.4 数据处理与分析

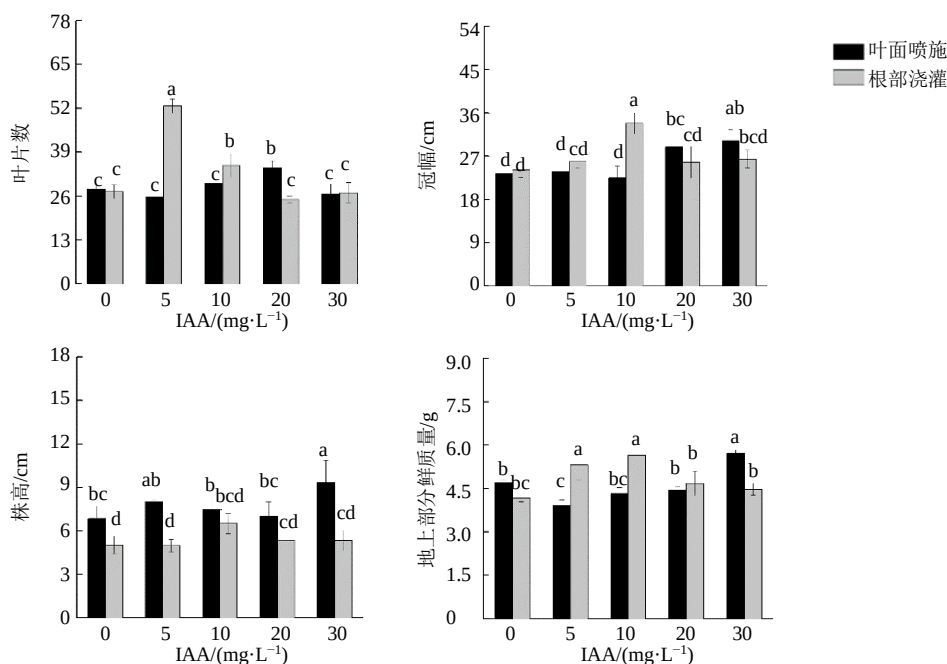
酚酸类成分含量、丹参酮类成分含量、根系形态指标等的差异显著性分析利用 PASW Statistics 25 进行，每组实验从处理的 20 株中随机选取 6 株作为生物学重复 ($n=6$)，数据以 $\bar{x} \pm s$ 表示， $P < 0.05$ 为差异显著。

3 结果与分析

3.1 不同质量浓度的 IAA 及施加方式对丹参地上部分形态学指标的影响

测定了不同处理组中叶片数、冠幅、株高和地上部分鲜质量 (图 2)。结果表明，不同质

量浓度的 IAA 喷施处理后，只有 20 mg/L 处理组中叶片数显著增加 ($P < 0.05$)，为对照组 (0 mg/L) 中的 1.23 倍。较高浓度的 IAA 喷施增加了丹参植株的冠幅，如 20 mg/L 和 30 mg/L 处理组中冠幅分别为对照组的 1.24 倍和 1.30 倍。株高在 IAA 喷施处理后变化不大，只在 30 mg/L 处理组得到了显著的提高 ($P < 0.05$)。地上部分鲜质量随着 IAA 质量浓度的增加呈现先降低后升高的趋势，30 mg/L 处理组为对照组的 1.21 倍。一定质量浓度的 IAA 浇灌处理后，上述形态学指标值也得到了一定程度的提高，如 5 mg/L 处理组中叶片数是对照组的 1.93 倍。10 mg/L 处理组中冠幅和地上部分鲜质量分别是对照组的 1.40 倍和 1.35 倍。



不同字母表示差异显著 $P < 0.05$ ，下同

Different letters indicate significant differences $P < 0.05$, same as below

图 2 不同质量浓度的 IAA 及施加方式对丹参地上部分形态学指标的影响 ($n=6$)

Fig. 2 Effects of different concentrations of IAA and application methods on acrial part morphology of *S. miltiorrhiza* ($n=6$)

3.2 不同质量浓度的 IAA 及施加方式对丹参根系形态的影响

IAA 处理显著改变了丹参的根系形态 (图 3)。IAA 喷施处理后，一级侧根数在 5 mg/L 处理组和 20 mg/L 处理组中显著降低 ($P < 0.05$)，分别为对照组的 45.50%和 72.75%。一级侧根直径和一级侧根长度则显著提高 ($P < 0.05$)，如 20 mg/L 处理组中一级侧根直径和一级侧根长度分别为对照组的 1.36 倍和 1.18 倍。IAA 喷施处理显著 ($P <$

0.05) 提高了丹参的二级侧根数目，如 20 mg/L 处理组中二级侧根数为对照组的 2.00 倍，二级侧根直径和长度则无明显变化。芦头直径受 IAA 喷施处理的影响不大，根鲜质量则在处理后显著提高 ($P < 0.05$)，如 20 mg/L 处理组中根鲜质量为对照组的 1.55 倍。IAA 浇灌处理后，一级侧根数目无显著变化 ($P > 0.05$)，一级侧根直径和长度则显著提高 ($P < 0.05$)，如 10 mg/L 处理组中一级侧根直径和一级侧根长度分别为对照组的 1.19 倍和 2.11

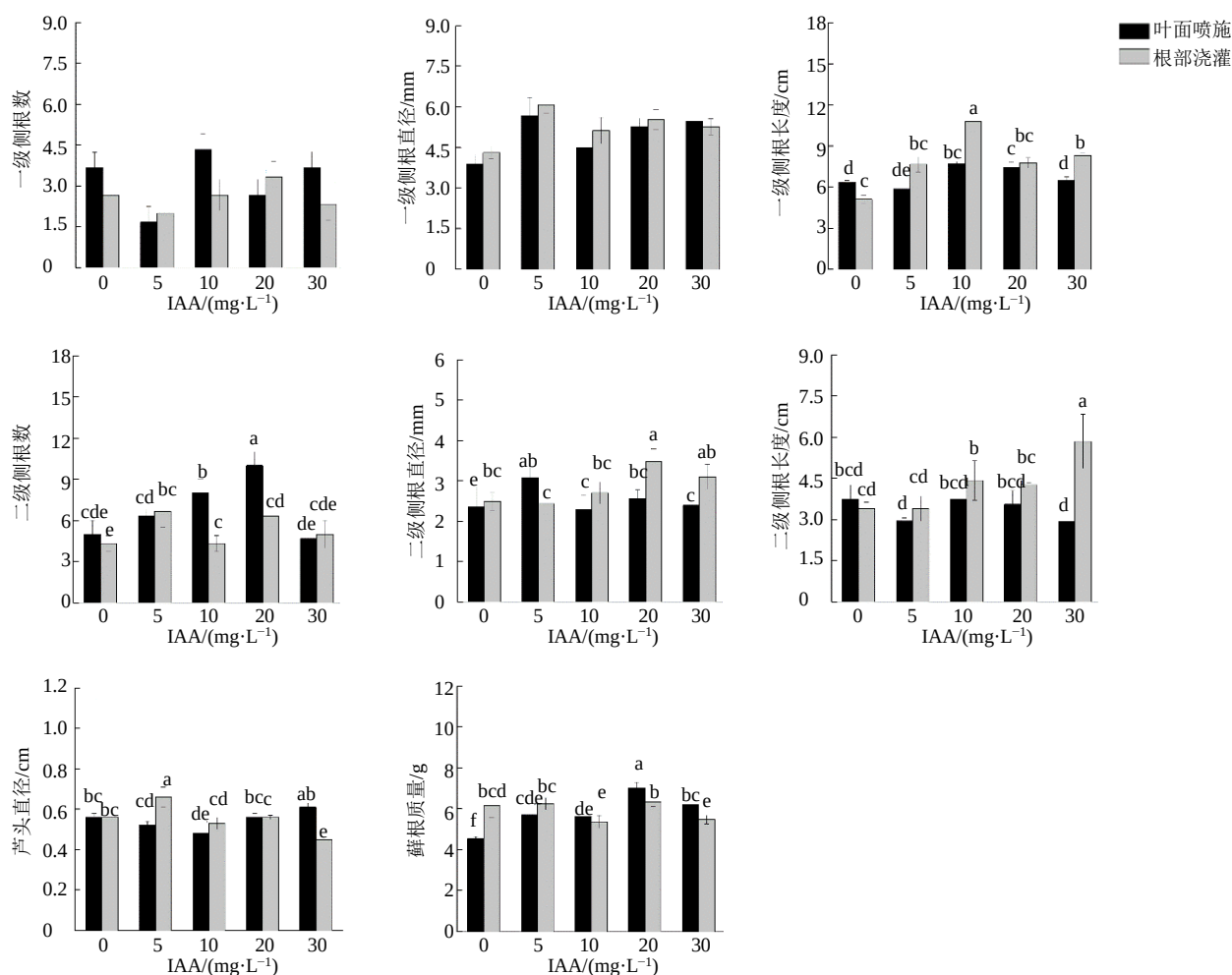


图 3 不同质量浓度的 IAA 及施加方式对丹参根系形态的影响 ($n=6$)

Fig. 3 Effect of different concentrations of IAA and application methods on root morphology of *S. miltiorrhiza* ($n=6$)

倍。一定质量浓度的 IAA 浇灌处理同样促进了丹参二级侧根的发育, 如 5 mg/L 处理组中二级侧根数是对照组的 1.54 倍, 20 mg/L 处理组中二级侧根直径是对照组的 1.40 倍, 30 mg/L 处理组中二级侧根长度是对照组的 1.72 倍。除个别处理组外, IAA 浇灌处理对丹参芦头直径和根鲜质量影响不大。

3.3 不同质量浓度的 IAA 及施加方式对丹参地上部分酚酸类成分积累的影响

IAA 喷施处理大幅提高了丹参地上部分迷迭香酸的含量, 4 个处理组中迷迭香酸的量分别为对照组中的 2.07、3.56、3.28、3.48 倍 (图 4-A)。丹参地上部分丹酚酸 B 的积累同样受 IAA 喷施处理上调, 4 个处理组中的含量分别为对照组的 1.17、1.61、1.77、1.33 倍 (图 4-B)。丹酚酸 A 的量在 IAA 喷施处理后则未呈现一定的规律性, 除 20 mg/L 处理组外, 其余处理组中丹酚酸 A 的量显著降低 ($P < 0.05$, (图 4-C)。IAA 浇灌处理后, 5 mg/L 处理组和

20 mg/L 处理组中地上部分迷迭香酸的含量显著提高 ($P < 0.05$), 分别为对照组的 1.40 倍和 1.54 倍 (图 4-A)。地上部分丹酚酸 B 的含量则在 IAA 浇灌处理后显著降低 ($P < 0.05$), 20 mg/L 处理组中的含量仅为对照组的 42.34% (图 4-B)。地上部分丹酚酸 A 的含量在 IAA 浇灌处理后未呈现规律性 (图 4-C)。

3.4 不同质量浓度的 IAA 及施加方式对丹参根中酚酸类成分积累的影响

IAA 喷施处理有利于丹参根系中酚酸类成分的积累。迷迭香酸的含量在 4 个 IAA 浓度处理组中均显著提高 ($P < 0.05$), 其中 5 mg/L 处理组中含量最高, 为对照组的 1.60 倍 (图 5-A)。和迷迭香酸的积累情况相似, 根系中丹酚酸 B 和丹酚酸 A 的含量也在 IAA 喷施处理后显著提高 ($P < 0.05$), 如 20 mg/L 处理组中丹酚酸 B 的含量是对照组的 1.77 倍, 30 mg/L 处理组中丹酚酸 A 的含量是对照组的 2.42 倍 (图 5-B、C)。

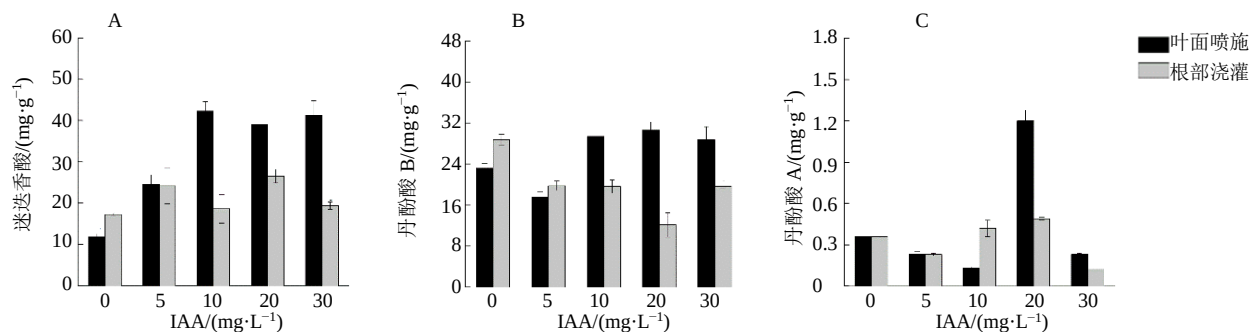


图 4 不同质量浓度的 IAA 及施加方式对丹参地上部分迷迭香酸 (A)、丹酚酸 B (B)、丹酚酸 A (C) 积累的影响 ($n=6$)
Fig. 4 Effects of different concentrations of IAA and application methods on accumulation of rosmarinic acid (A), salvianolic acid B (B) and salvianolic acid A (C) in aerial part of *S. miltiorrhiza* ($n=6$)

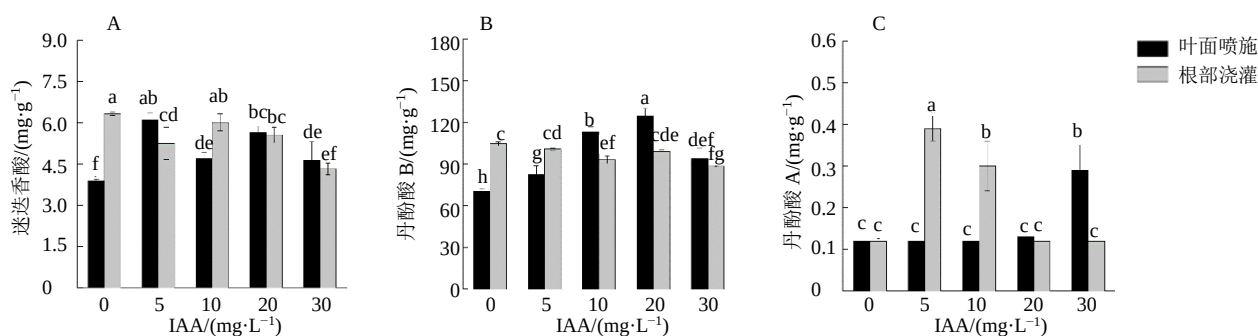


图 5 不同质量浓度的 IAA 及施加方式对丹参根系迷迭香酸 (A)、丹酚酸 B (B)、丹酚酸 A (C) 积累的影响 ($n=6$)
Fig. 5 Effects of different concentrations of IAA and application methods on accumulation of rosmarinic acid (A), salvianolic acid B (B) and salvianolic acid A (C) in roots of *S. miltiorrhiza* ($n=6$)

IAA 浇灌处理降低了根系中迷迭香酸的积累量, 如 30 mg/L 处理组中迷迭香酸的含量为对照组的 68.35% (图 5-A)。除 30 mg/L 处理组中含量显著降低外, IAA 浇灌处理对根中丹酚酸 B 的积累影响不大 (图 5-B)。根中丹酚酸 A 的含量则在 IAA 浇灌处理后大幅提高, 5 mg/L 处理组中丹酚酸 A 的含量为对照组的 3.25 倍 (图 5-C)。

3.5 不同质量浓度的 IAA 及施加方式对丹参根中丹参酮类成分积累的影响

IAA 喷施处理显著提高 ($P<0.05$) 了丹参根中丹参酮类成分的含量, 10 mg/L 处理组中隐丹参酮、丹参酮 I 和丹参酮 II_A 的含量分别是对照组的 1.83、1.92、1.23 倍, 20 mg/L 处理组中 3 种成分的含量则分别为对照组的 1.83、1.92、1.49 倍。与 IAA 喷施处理相似, IAA 浇灌处理同样大幅提高了丹参根中丹参酮类成分的含量, 10 mg/L 处理组中隐丹参酮、丹参酮 I 和丹参酮 II_A 的含量分别是对照组的 3.17、1.92、1.94 倍, 20 mg/L 处理组中 3 种成分的含量则

分别为对照组的 2.25、1.75、2.23 倍 (图 6)。

4 讨论

IAA 对植物侧根发育的调控机制目前已经基本明确。植物主根基部分生组织区域的中柱鞘细胞在 IAA 的振荡调节下脱分化形成侧根建成细胞, 侧根建成细胞受 IAA 及其下游基因的调控, 进行多次的垂周分裂和平周分裂形成侧根原基。侧根原基继续分裂, 并释放果胶裂解酶等来改造其周围皮层或表皮细胞的细胞壁, 助其突破皮层和表皮细胞而露出^[10]。IAA 对侧根发育的调控具有复杂性, 如在侧根发生起始阶段发挥作用的 IAA 主要来源于根尖部位, 而侧根露出过程中发挥作用的 IAA 则主要来源于地上部分的茎芽^[15]。有研究表明, 外源 IAA 同样可以影响植物侧根的发育和形态建成, 且其调控作用与 IAA 质量浓度密切相关。如 10 $\mu\text{mol/L}$ IAA 可以促进北柴胡的侧根发育, 当 IAA 质量浓度升高到 100 $\mu\text{mol/L}$ 时则呈现出了显著的抑制作用^[16]。本研究中, 叶面喷施和

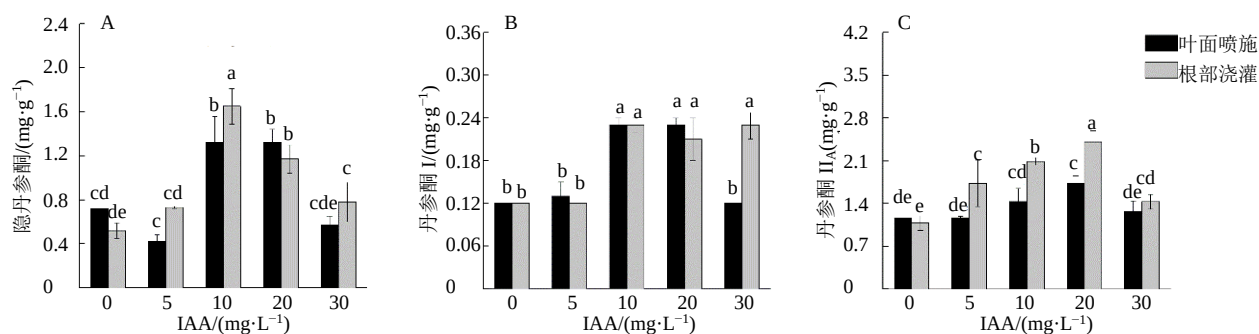


图6 不同浓度的 IAA 及施加方式对丹参根系隐丹参酮 (A)、丹参酮 I (B)、丹参酮 IIA (C) 积累的影响 ($n=6$)

Fig. 6 Effects of different concentrations of IAA and application methods on accumulation of cryptotanshinone (A), tanshinone I (B), tanshinone IIA (C) in roots of *S. miltiorrhiza* ($n=6$)

根部浇灌 IAA 均显著影响了丹参的根系形态。总体来说, 2 种施加方式均增加了一级侧根的数目和长度, 促进了二级侧根的发育, 说明外源 IAA 被丹参不同的器官吸收后均会被运输到根中发挥作用。IAA 不同的施加方式对丹参根系的影响又有不同之处, 如一定质量浓度的 IAA 叶面喷施后可以降低丹参一级侧根数目, 浇灌处理后则未发现类似变化。这可能是由于叶面喷施的 IAA 需要运输才能到达根部细胞, 两种施加方式对根部细胞中内源 IAA 质量浓度的影响程度不同。但具体的机制有待于进一步深入研究。

除调控植物侧根发育外, IAA 还在多种植物中影响次生代谢产物的积累。如在 $0.1\sim 1.0\text{ mg/L}$ 的质量浓度范围内, IAA 可显著提高荞麦 *Fagopyrum esculentum* L. 芽中芦丁的含量^[17]。IAA 处理可以提高拟南芥 *Arabidopsis thaliana* L. 中槲皮素和山柰酚的含量, 并使类黄酮生源途径上的关键酶基因 *CHS*、*FLS* 和 *F3'H* 的表达量提高 3.00 倍以上^[18]。对桃 *Prunus persica* L. 果实施加外源 IAA 可以提高生长素信号途径上 *PpPIN* 和 *PpTIR1* 基因的表达, 并提高果皮中花青素的含量增加果皮的着色率^[19]。本研究中叶面喷施和根部浇灌 IAA 均影响了丹参中酚酸类成分的的含量, 但相较于根部浇灌, 叶面喷施 IAA 能更加高效地促进丹参地上部分和根中酚酸类成分的积累。与酚酸类成分积累情况不同的是, 2 种 IAA 施加方式虽然均显著提高了丹参根中丹参酮类成分的含量, 但根部浇灌方式的促进效果更加明显。说明丹参中 2 类主要有效成分对 IAA 的响应机制不同, 其具体的调控通路有待于进一步深入研究。

利益冲突 所有作者均声明不存在利益冲突

参考文献

- [1] Ho J H, Hong C Y. Salvianolic acids: Small compounds with multiple mechanisms for cardiovascular protection [J]. *J Biomed Sci*, 2011, 18: 30.
- [2] 王冰瑶, 吴晓燕, 樊官伟. 丹参素保护心血管系统的药理作用机制研究进展 [J]. *中草药*, 2014, 45(17): 2571-2575.
- [3] 袁媛, 吴芹, 石京山, 等. 丹参及其主要成分保肝作用的研究进展 [J]. *中国中药杂志*, 2015, 40(4): 588-593.
- [4] Luo Y, Feng Y, Song L, et al. A network pharmacology-based study on the anti-hepatoma effect of *Radix Salviae Miltiorrhizae* [J]. *Chin Med*, 2019, 14: 27.
- [5] Huang T, Yang X K, Ji J L, et al. Inhibitory effects of tanshinone IIA from *Salvia miltiorrhiza* Bge on human bladder cancer BIU-87 cells and xenograft in nude mice [J]. *Food Sci Technol*, 2020, 40(1): 209-214.
- [6] Wang X Y, Yang Y, Liu X, et al. Pharmacological properties of tanshinones, the natural products from *Salvia miltiorrhiza* [J]. *Adv Pharmacol*, 2020, 87: 43-70.
- [7] Xu Y P, Geng L J, Zhao S J. Biosynthesis of bioactive ingredients of *Salvia miltiorrhiza* and advanced biotechnologies for their production [J]. *Biotechnol Biotechnol Equip*, 2018, 32(6): 1367-1377.
- [8] Ma Q, Grones P, Robert S. Auxin signaling: A big question to be addressed by small molecules [J]. *J Exp Bot*, 2018, 69(2): 313-328.
- [9] Wu M J, Wu J Y, Gan Y B. The new insight of auxin functions: Transition from seed dormancy to germination and floral opening in plants [J]. *Plant Growth Regul*, 2020, 91(2): 169-174.
- [10] Du Y, Scheres B. Lateral root formation and the multiple roles of auxin [J]. *J Exp Bot*, 2018, 69(2): 155-167.

- [11] Danova K, Todorova M, Trendafilova A, *et al.* Cytokinin and auxin effect on the terpenoid profile of the essential oil and morphological characteristics of shoot cultures of *Artemisia alba* [J]. *Nat Prod Commun*, 2012, 7(8): 1075-1076.
- [12] Wang Y C, Wang N, Xu H F, *et al.* Auxin regulates anthocyanin biosynthesis through the Aux/IAA-ARF signaling pathway in apple [J]. *Hortic Res*, 2018, 5: 59.
- [13] Y.S K, Li X H, Park W T, *et al.* Influence of media and auxins on growth and flavone production in hairy root cultures of baikal skullcap, *Scutellaria baicalensis* [J]. *Plant Omics*, 2012, 5(1): 24-27.
- [14] 冯思念, 王瑞, 顾雯, 等. 不同强度的红蓝光质对丹参根系形态和有效成分积累的影响 [J]. *中草药*, 2019, 50(21): 5313-5318.
- [15] 刘大同, 荆彦平, 李栋梁, 等. 植物侧根发育的研究进展 [J]. *植物生理学报*, 2013, 49(11): 1127-1137.
- [16] 段莎莎, 侯大斌, 余马, 等. 北柴胡侧根发育及影响因素探究 [J]. *中草药*, 2017, 48(19): 4062-4067.
- [17] Park C H, Yeo H J, Park Y J, *et al.* Influence of indole-3-acetic acid and gibberellic acid on phenylpropanoid accumulation in common buckwheat (*Fagopyrum esculentum* moench) sprouts [J]. *Molecules*, 2017, 22(3): E374.
- [18] Lewis D R, Ramirez M V, Miller N D, *et al.* Auxin and ethylene induce flavonol accumulation through distinct transcriptional networks [J]. *Plant Physiol*, 2011, 156(1): 144-164.
- [19] Liu N N. Effects of IAA and ABA on the immature peach fruit development process [J]. *Hortic Plant J*, 2019, 5(4): 145-154.

[责任编辑 时圣明]