

弱光和短日照下‘幻想’矮牵牛花芽代谢组学研究

岳远征^{1,2}, 刘思禹², 殷超群², 郭 芮², 杨 梅², 田绍泽², 胡惠蓉^{2,*}

(¹南京林业大学风景园林学院, 风景园林江苏省重点实验室, 南京 210037; ²华中农业大学园艺林学学院, 园艺植物生物学教育部重点实验室, 武汉 430070)

摘 要: 分析了强光长日照(对照, 光强 $11.5 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 16 h)、弱光长日照($3.6 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 16 h)、强光短日照($11.5 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 8 h)处理下‘幻想’矮牵牛花芽的形态发育及代谢情况。对花芽的观测统计表明, 弱光和短日照分别导致了正常花芽和总花芽数量极显著减少和败育花芽显著增加。结合谱库检索技术与质谱图解析及保留指数对物质成分进行了鉴定, 采用多元统计分析和峰面积归一化法进行了相对定量计算。结果共找到 111 个峰, 鉴定出 42 种物质; 弱光和短日照处理与对照的花芽代谢差异明显, 主要表现为多种氨基酸含量增多, 糖类代谢物减少; 其中弱光照比短日照对花芽代谢的影响更大。初步推测弱光或短日照处理下败育花产生的原因之一是光胁迫导致了花芽内各种蛋白质和糖类消耗的增加。

关键词: 矮牵牛; 弱光; 短日照; 花芽; 败育; 代谢组

中图分类号: S 663.1

文献标志码: A

文章编号: 0513-353X (2017) 12-2391-08

Study on the Flower Bud Metabolomics of *Petunia hybrida* ‘Fantasy’ Grown Under Weak Light or Short Day Conditions

YUE Yuanzheng^{1,2}, LIU Siyu², YIN Chaoqun², GUO Rui², YANG Mei², TIAN Shaoze², and HU Huirong^{2,*}

(¹College of Landscape Architecture, Nanjing Forestry University, Key Laboratory of Landscape Architecture of Jiangsu Province, Nanjing 210037, China; ²Key Laboratory of Horticultural Plant Biology, Ministry of Education, Huazhong Agricultural University, Wuhan 430070, China)

Abstract: The flower bud number and metabolism of *Petunia hybrida* ‘Fantasy’ under the condition of control (light strength $11.5 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, day length 16 h), weak light ($3.6 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 16 h) and short day ($11.5 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 8 h) were observed and recorded. Observation on flower buds showed that the number of normal and total buds decreased dramatically while aborted buds increased significantly under either the weak light or short day stress. Metabolites were identified by mass spectra retrieval and spectra resolution combined with retention index. Then, we went on multivariate statistical analysis and determined semi-quantitatively by peak area normalization method. The results were as follows: we found

收稿日期: 2017-06-05; 修回日期: 2017-11-13

基金项目: 中央高校基本科研业务费专项资金项目(2662017PY075); 国家自然科学基金项目(31601785)

* 通信作者 Author for correspondence (E-mail: huhuirong@mail.hzau.edu.cn)

out 111 peaks and 42 of them were identified. There was significant difference in metabolism of flower bud of *Petunia hybrida* 'Fantasy' under the condition of control, weak light and short day. Compared with control, the metabolic shifts was shown as the increasing of various amino acids and the decreasing of various sugars. And weak light had larger influence on metabolism of the flower bud than that of short day. Depletion of proteins and sugars was reckoned to be one of the reasons that lead to aborted flower bud under the weak light or short day stress.

Keywords: *Petunia hybrida*; weak light; short day; flower bud; abortion; metabolomics

冬季的弱光和短日照是年宵花卉栽培的重要限制因子，研究弱光和短日照对于花卉的生长代谢，尤其是对开花的影响，有着重要的意义。

在多种植物上的研究表明：弱光主要影响植物的碳代谢，并通过降低糖类物质合成基因的表达，使蔗糖合成酶的活性下降，转化酶的活性提高，从而降低植物中可溶性糖的含量，进而诱导酸化，使植物体内三羧酸（琥珀酸、柠檬酸）和磷酸的含量均显著提高（Jänkänpää et al., 2012; 杜彦修 等, 2013; Huang et al., 2013; João et al., 2013; 杨惠娟 等, 2015; 许光利 等, 2016); 同时弱光也促进氮代谢，可通过促进氮代谢途径关键酶基因表达，使谷氨酸草酰乙酸转氨酶和谷氨酸—丙酮酸转氨酶活性显著提高，从而使相应氨基酸的含量得到提高（杨惠娟 等, 2015; 许光利 等, 2016）。关于花芽分化过程的代谢研究表明，植物在开花初期，花朵细胞内糖的含量为逐渐增多的趋势，糖含量的增加又可促进花朵的生长和开放。如海仙花、牡丹以及梅花等植物的花蕾在临近开花前的发育阶段，葡萄糖、果糖等的含量会逐渐升高，尤其在花朵盛开时达到顶峰（王支槐和徐柳, 1995; 史国安, 2010; 陈婧婧, 2012; 薛水玉 等, 2012)。综合以上研究可知，弱光会降低植株体内的碳氮比，进而影响植物的开花进程。

Yue 等 (2013) 研究发现，‘幻想’矮牵牛 (*Petunia hybrida* 'Fantasy') 在短日照条件下，大量分化好的花芽会停止生长，进而形成败育花。此外，本课题组在近期的研究中发现矮牵牛在弱光条件下也会产生大量的败育花。因此，为揭示短日照与弱光诱导败育花的成因，本研究中采用代谢组学的分析方法，探索‘幻想’矮牵牛分别在弱光照或短日照处理下的花芽形成及代谢情况，以期对相关机理的阐释及生产实践提供一定的参考。

1 材料与方法

1.1 试验材料、试验设计及花芽形态观测

试验材料为华中农业大学花卉基地大棚栽培的‘幻想’矮牵牛。2015年5月15日至植株达到盛花期时，去除全部可见花芽，将其搬至光照培养箱中培育，温度统一设定为23℃/18℃（日/夜）。本研究设两个单因子（光长、光强）试验。（1）光照长度单因子试验：在强光照（ $11.5 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ）条件下设长日（对照）和短日（光/暗周期为16 h/8 h和8 h/16 h）处理。（2）光照强度单因子试验：在长日照（光/暗周期为16 h/8 h）条件下设强光（对照）和弱光（ 11.5 和 $3.6 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ）处理。因两个设计中的“强光长日”这一对照处理重复，所以实际执行了3种处理（表1）。植株培养约15 d产生新花芽时，观测正常花芽和败育花芽的数量（Yue et al., 2013）。采集约3 mm的花芽，每个样品约70 mg，共计6个重复，置于离心管内超低温（-80℃）保存。

1.2 代谢物萃取、衍生化

代谢物的萃取: 样品用液氮研磨成粉末, 称取 50 mg 于离心管内, 加入 750 μL 甲醇, 再加入 31.5 μL 浓度为 0.2 $\text{mg} \cdot \text{mL}^{-1}$ 的核糖醇水溶液作为内标, 提取 15 min; 然后 14 000 $\text{r} \cdot \text{min}^{-1}$ 离心 10 min, 取 535 μL 上清液到新的离心管, 并加入 536 μL 氯仿和 1 071 μL 双蒸馏水, 涡旋混匀; 再离心, 取 400 μL 上清液, 真空离心, 并彻底干燥。

代谢物的衍生化: 向含有干燥代谢物的离心管内加入 90 μL 浓度为 20 $\text{mg} \cdot \text{mL}^{-1}$ 的甲氧胺盐酸盐吡啶溶液, 于 37 $^{\circ}\text{C}$, 在摇床上孵育 2 h 时间; 再加入 60 μL MSTFA 在 37 $^{\circ}\text{C}$ 摇床上孵育 30 min; 10 000 $\text{r} \cdot \text{min}^{-1}$ 离心 5 min, 取 100 μL 上清液上样检测。

1.3 物质鉴定和数据分析方法

GC - MS 分析系统采用 Thermo DSQ II 气相色谱-质谱联用仪 (Thermo Fisher Scientific, 美国)。

色谱条件: HP-5MS 石英毛细管色谱柱 (30 m \times 0.25 mm \times 0.25 μm , Agilent 公司, 美国)。载气高纯氦气; 流量 10.0 $\text{mL} \cdot \text{min}^{-1}$; 分流比 10:1; 程序升温 70 $^{\circ}\text{C}$ 保持 5 min, 以 5 $^{\circ}\text{C} \cdot \text{min}^{-1}$ 的速率升温至 300 $^{\circ}\text{C}$, 再保持 3 min; 传输线温度设置为 270 $^{\circ}\text{C}$ 。质谱条件: 电子轰击 (EI) 离子源, 其电子能量为 70 eV, 离子源温度 200 $^{\circ}\text{C}$, 扫描范围为 m/z 50 ~ 500。

物质鉴定方法: 结合谱库检索技术与质谱图解析及保留指数定性方法, 将 GC - MS 分析所得质谱图与 NSIT (2005) 谱库检索比对标准物质的质谱图, 再利用科瓦茨保留指数 (Kovats' Retention Indices, RI) 确认, 检索尺度为 1%。样品保留指数由相同升温程序下正构烷烃标准样品 (C8 ~ C30) 计算得到 (Roessner et al., 2000; 赵晨曦 等, 2005)。

数据分析方法: 用 XCMS 软件对原始数据进行处理, 得到数据矩阵。用代谢组学软件 SIMCA-P11.5 软件包 (Umetrics AB, Umea, 瑞典) 对数据进行偏最小二乘法判别分析 (PLS-DA), 对所有变量按 VIP 值大小排序, 按 VIP > 1 初步筛选含量差异显著的代谢物; 再结合 SPSS11.5 软件方差显著性分析值 ($P < 0.05$), 确认含量差异显著的代谢物 (简称“核心差异代谢物”); 并计算各个核心差异代谢物相对于对照的相对峰面积, 结果用 $\text{mean} \pm SE$ 表示, 确定核心差异代谢物含量变化的幅度 (倪艳, 2008; 曹宇, 2011; Kim et al., 2013; 张小丽, 2013)。

2 结果与分析

2.1 不同光照条件下的花芽形态观测

在 3 种光照条件下, 矮牵牛植株上均形成正常花芽和败育花芽 (表 1)。形态与 Yue 等 (2013) 观测到的相同。

表 1 不同光照对矮牵牛花芽发育的影响
Table 1 Effect of different light on flower bud development of petunia

光照类型 Light type	光照强度/ ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) Light strength	时间/h Time	正常花芽数 Normal flower bud number	败育花芽数 Abortive flower bud number	总花芽数 Total flower bud number
强光长日照 (对照) Strong light long day (control)	11.5	16	44.33 \pm 1.73	5.00 \pm 2.57	49.33 \pm 3.68
弱光长日照 Weak light long day	3.6	16	0.33 \pm 1.73**	20.00 \pm 2.57**	20.33 \pm 3.68**
强光短日照 Strong light short day	11.5	8	0.67 \pm 1.73**	15.33 \pm 2.57**	16.00 \pm 3.68**

注: 表中数据为平均值 \pm 标准误。处理与对照差异显著性为 $P < 0.01$ 。

Note: Values represent the means \pm SE. Significant difference at 0.01 level.

统计分析表明, 弱光或短日照下, 正常花芽的数量都显著减少, 败育花芽的数量显著增加, 总花芽数量也显著减少。

2.2 代谢物定性分析结果

根据试验得到的 GC - MS 总离子流图各个峰的信噪比, 依据信噪比 > 100, 共找到 111 个明显的峰, 最终鉴定出其中 42 个峰对应的代谢物 (表 2)。

表 2 矮牵牛花芽中已鉴定的代谢物
 Table 2 Metabolites identified in flower bud of petunia

代谢物类别 Metabolite type	保留时间/min Retention time	代谢物名称 Metabolite name	衍生化后添加的基团 Group added by derivatization	保留指数 Retention indice
氨基酸 Amino acids	9.94	缬氨酸1 Valine 1	1TMS	1 089
	10.58	丙氨酸 Alanine	2TMS	1 109
	14.13	缬氨酸2 Valine 2	2TMS	1 223
	15.79	亮氨酸 Leucine	2TMS	1 280
	16.37	异亮氨酸 Isoleucine	2TMS	1 300
	16.69	甘氨酸 Glycine	3TMS	1 312
	18.36	丝氨酸 Serine	2TMS	1 373
	19.08	苏氨酸 Threonine	3TMS	1 400
	22.41	天冬氨酸 Aspartic acid	3TMS	1 534
	24.72	谷氨酰胺 Glutamine	3TMS	1 632
	25.07	天冬酰胺1 Asparagine 1	4TMS	1 648
	25.88	天冬酰胺2 Asparagine 2	3TMS	1 684
	36.55	色氨酸 Tryptophan	3TMS	2 233
三羧酸循环中 间酸 Tricarboxylic acids	16.88	琥珀酸1 Succinic acid 1	2TMS	1 319
	21.67	苹果酸 Malic acid	3TMS	1 503
	24.52	琥珀酸2 Succinic acid 2	4TMS	1 624
	29.24	柠檬酸 Citric acid	4TMS	1 842
其他有机酸 Other organic acids	9.26	丙酸 Propanoic acid	2TMS	1 068
	11.61	草酸 Ethanedioic acid	2TMS	1 141
	13.77	胡萝卜酸 Propanedioic acid	2TMS	1 211
	14.77	苯甲酸 Benzoic acid	1TMS	1 245
	15.90	磷酸 Phosphoric acid	1TMS	1 284
	22.25	5 - 氧代 - 脯氨酸 5-oxo-proline	2TMS	1 527
	22.48	丁酸 Butanoic acid	3TMS	1 537
	23.62	苏糖酸 Threonic acid	5TMS	1 584
	31.84	抗坏血酸 Ascorbic acid	4TMS	1 974
	32.96	半乳糖酸 Galactonic acid	6TMS	2 033
	33.17	软脂酸1 Hexadecanoic acid 1	1TMS	2 044
	36.68	硬脂酸1 Octadecanoic acid 1	1TMS	2 241
	42.41	软脂酸2 Hexadecanoic acid 2	2TMS	2 599
	45.20	硬脂酸2 Octadecanoic acid 2	2TMS	2 793
	30.54	果糖1 Fructose 1	5TMS/1MeOX	1 907
	30.63	半乳糖1 Galactose 1	5TMS/1MeOX	1 911
	30.75	果糖2 Fructose 2	5TMS/1MeOX	1 918
糖类 Carbohydrate	30.86	半乳糖2 Galactose 2	5TMS/1MeOX	1 923
	31.04	葡萄糖1 Glucose 1	5TMS/1MeOX	1 932
	31.37	葡萄糖2 Glucose 2	5TMS/1MeOX	1 949
	43.94	蔗糖 Sucrose	8TMS	2 704
其他 Others	16.00	甘油 Glycerol	1TMS	1 287
	34.59	肌醇 Myo-inositol	6TMS	2 121
	14.71	尿素 Urea	2TMS	1 243
	31.10	葡萄糖酸内脂 Gluconic acid lactone	4TMS	1 936

42 个峰对应的代谢物中, 包含 13 种氨基酸, 4 种三羧酸循环中间酸, 14 种有机酸, 7 种糖类以及 4 种其他物质。表 2 中缬氨酸、天冬酰胺、软脂酸、硬脂酸各对应两个峰, 为同一代谢物在制样衍生化时, 形成了多个衍生物 (Choi et al., 2013)。

2.3 不同光照条件下花芽代谢的主成分分析

图 1 所示为不同光照条件下花芽 GC - MS 总离子流图对比图。对 3 组数据进行偏最小二乘投影判别分析 (PLS-DA), PLS-DA 得分图见图 2, 图中 3 种处理各重复样本彼此之间可以明显分开, 说明其三者的代谢差异明显。

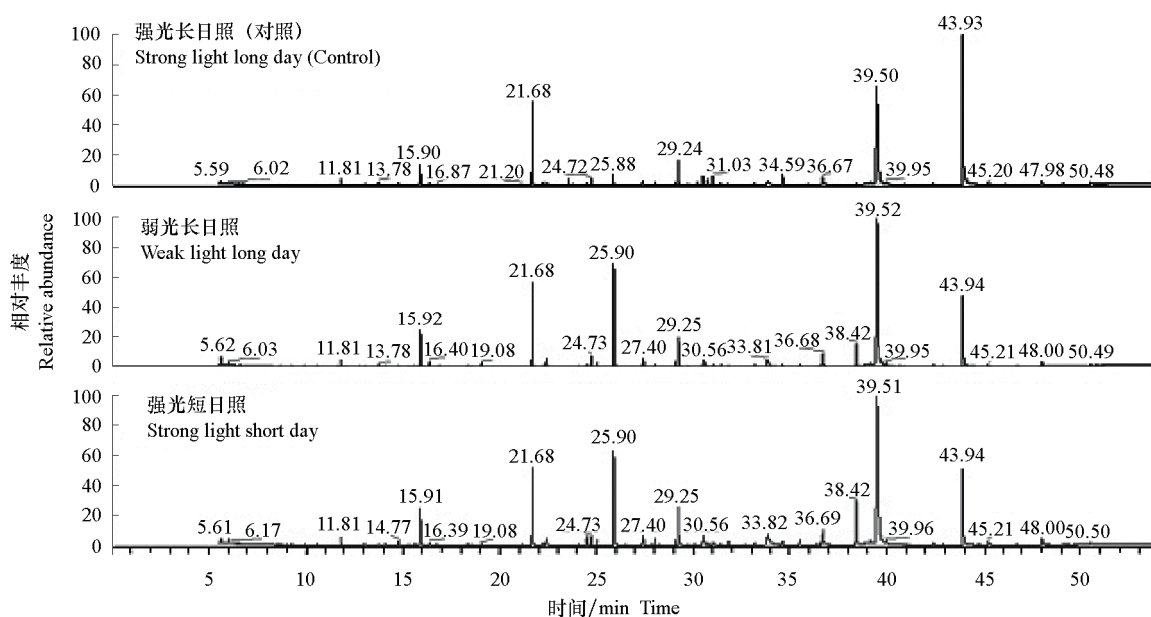


图 1 强光长日照 (对照)、弱光长日照和强光短日照处理矮牵牛花芽的 GC - MS 总离子流图
Fig. 1 GC - MS total ion chromatography of flower buds under strong light long day (control), weak light long day and strong light short day treatment

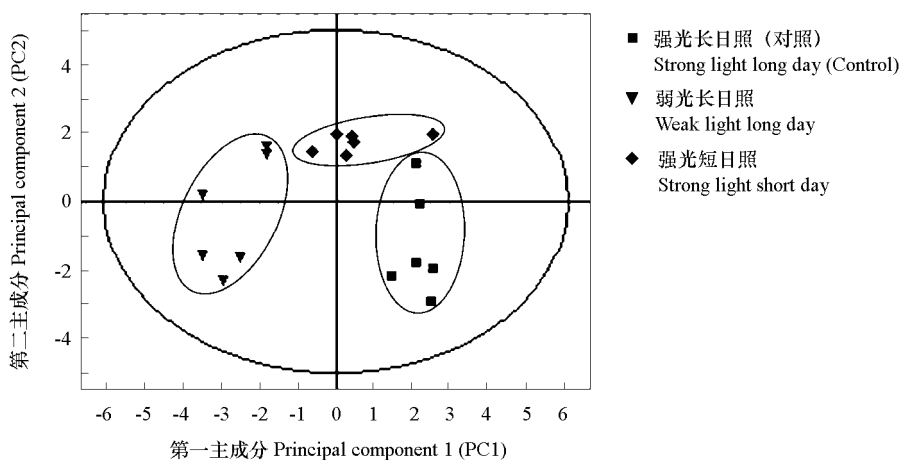


图 2 强光长日照 (对照)、弱光长日照和强光短日照处理下矮牵牛花芽代谢物含量矩阵数据的 PLS-DA 得分分析图
Fig. 2 PLS-DA scores plot of metabolites content data matrixes in petunia flower bud under strong light long day (control), weak light long day and strong light short day treatment

2.4 弱光照和短日照下花芽产生的差异代谢物分析

由表 3 可见：弱光和短日照处理下共产生 29 种核心差异代谢物，二者共有的有 13 种，已鉴定的有 9 种，其中 5 种含量增多，4 种含量下降。与对照相比，弱光处理的花芽产生了 25 种核心差异代谢物，已经鉴定的有 18 种，其中全部的氨基酸（9 种）和三羧酸循环中间酸（TCA，2 种）含量均增多、还有 2 种有机酸和 1 种其他物质含量增多；而全部糖类（3 种）及 1 种有机酸含量减少。另 7 种未知核心差异代谢物中，有 6 种含量增加，1 种含量下降。短日照处理下，花芽产生了 17 种核心差异代谢物，已经鉴定的有 12 种。其中全部的氨基酸（2 种）和 TCA（2 种）含量均增多、还有 1 种有机酸和 1 种糖类含量增多；而其余糖类（5 种）及 1 种有机酸含量减少。另 5 种未知核心差异代谢物中，有 4 种含量增加，1 种含量下降。

表 3 不同光照处理的矮牵牛花芽核心差异代谢物相对含量及其多重比较

Table 3 Relative levels of all discrepant metabolites of weak light long day and strong light short day comparing with strong light long day (control)

保留时间/min Retention time	代谢物名称 Metabolite name	强光长日照 (对照) Strong light long day (control)	弱光长日照 Weak light long day	强光短日照 Strong light short day
14.13	缬氨酸 2 Valine 2	1.00 ± 0.17 a	4.68 ± 0.72 b	1.85 ± 0.46 a
15.79	亮氨酸 Leucine	1.00 ± 0.20 a	5.37 ± 1.00 b	2.14 ± 0.59 a
15.90	磷酸 Phosphoric acid	1.00 ± 0.14 a	1.92 ± 0.15 c	1.41 ± 0.09 b
16.37	异亮氨酸 Isoleucine	1.00 ± 0.24 a	3.06 ± 0.44 b	2.34 ± 0.47 b
18.53	—	1.00 ± 0.28 a	2.46 ± 0.56 ab	2.91 ± 0.78 b
19.08	苏氨酸 Threonine	1.00 ± 0.19 a	2.74 ± 0.35 b	1.50 ± 0.29 a
22.41	天门冬氨酸 Aspartic acid	1.00 ± 0.15 a	1.93 ± 0.12 b	1.06 ± 0.18 a
22.48	丁酸 Butanoic acid	1.00 ± 0.05 a	2.64 ± 0.63 b	1.21 ± 0.17 a
23.62	苏糖酸 Threonic acid	1.00 ± 0.10 a	0.23 ± 0.02 b	0.33 ± 0.04 b
24.08	—	1.00 ± 0.05 a	2.03 ± 0.14 c	1.54 ± 0.13 b
24.52	琥珀酸 2 Succinic acid 2	1.00 ± 0.22 a	2.30 ± 0.31 b	2.02 ± 0.25 b
24.72	谷氨酰胺 Glutamine 1	1.00 ± 0.04 a	1.59 ± 0.12 b	0.96 ± 0.11 a
25.07	天冬酰胺 1 Asparagine 1	1.00 ± 0.31 a	5.47 ± 0.68 b	2.53 ± 0.88 a
25.88	天冬酰胺 2 Asparagine 2	1.00 ± 0.15 a	8.61 ± 1.03 c	3.87 ± 0.66 b
26.06	—	1.00 ± 0.09 a	1.60 ± 0.14 b	2.14 ± 0.17 c
27.89	—	1.00 ± 0.18 a	3.42 ± 0.43 b	1.77 ± 0.55 a
29.07	—	1.00 ± 0.14 a	2.23 ± 0.24 b	3.12 ± 0.18 c
29.24	柠檬酸 Citric acid	1.00 ± 0.12 a	1.74 ± 0.20 b	1.46 ± 0.13 b
30.23	—	1.00 ± 0.12 a	0.32 ± 0.03 b	0.52 ± 0.08 b
30.54	果糖 1 Fructose 1	1.00 ± 0.12 a	0.82 ± 0.07 a	0.49 ± 0.08 b
30.63	半乳糖 1 Galactose 1	1.00 ± 0.14 a	1.12 ± 0.27 a	2.10 ± 0.18 b
30.75	果糖 2 Fructose 2	1.00 ± 0.09 a	0.29 ± 0.03 b	0.34 ± 0.04 b
31.04	葡萄糖 1 Glucose 1	1.00 ± 0.08 a	0.19 ± 0.02 b	0.32 ± 0.03 b
31.10	葡萄糖酸内酯 Gluconic acid lactone	1.00 ± 0.10 a	9.38 ± 1.95 b	1.82 ± 0.37 a
31.37	葡萄糖 2 Glucose 2	1.00 ± 0.07 a	1.20 ± 0.12 a	0.44 ± 0.08 b
35.52	—	1.00 ± 0.32 a	3.09 ± 0.68 b	0.75 ± 0.19 a
36.55	色氨酸 Tryptophan	1.00 ± 0.31 a	10.3 ± 1.41 b	3.07 ± 0.80 a
38.42	—	1.00 ± 0.49 a	4.95 ± 1.61 b	0.47 ± 0.17 a
43.94	蔗糖 Sucrose	1.00 ± 0.18 a	0.53 ± 0.09 b	0.62 ± 0.08 b

注：同行不同字母代表与对照在 5% 水平差异显著，强光长日照栏数字和字母加粗的表示两种处理共有的差异，弱光长日照栏和强光短日照栏加粗分别表示弱光和短日照处理下代谢物含量与对照相比产生了显著差异。“—”表示尚未定性。

Note: Means ± SE followed by different letters within the same line are significantly different at 5% level according to Duncan's multiple range tests. Bold numbers and letters in control column show significant difference with both weak light long day and strong light short day, in weak light long day or strong light short day column show significant difference with control. The metabolites with no name in the name column have not been identified.

3 讨论

3.1 弱光照和短日照导致代谢差异

弱光和短日照是设施作物冬季栽培的重要限制因子。在多种植物上的研究表明：弱光主要影响植物的碳代谢，从而降低植物中可溶性糖的含量，诱导酸化 (João et al., 2013)；同时弱光增强氮代谢，使氨基酸含量增高 (杨惠娟 等, 2015)。对于弱光下代谢差异的产生，科学家们进一步从相关酶的基因表达及酶活性的角度进行了探讨，证实弱光下糖的合成基因表达显著降低 (杨惠娟 等, 2015)、蔗糖合成酶活性下降，转化酶活性提高 (杜彦修 等, 2013)，从而降低了糖类的含量；同时，弱光促进氮代谢途径关键酶基因的表达 (杨惠娟 等, 2015)、谷氨酸草酰乙酸转氨酶和谷氨酸—丙酮酸转氨酶活性显著提高 (许光利 等, 2016)，从而使氨基酸含量显著提高。

本研究中，矮牵牛经过弱光照处理后，花芽内果糖、葡萄糖和蔗糖含量均减少，琥珀酸、柠檬酸、磷酸和氨基酸含量均增高，与模式植物拟南芥和水稻 (Jänkänpää et al., 2012; Huang et al., 2013; 许光利 等, 2016) 表现一致。但本研究中检测到蔗糖酸含量的变化不符合以上规律，葡萄糖酸内酯和丁酸含量的变化之前未见报道，均需进一步通过重复试验及相关基因和蛋白及其活性的研究加以分析验证。

本研究中，发现弱光和短日照中 13 种共有的核心差异代谢物变化的趋势完全相同，但弱光下花芽产生的核心差异代谢物总数比短日照下多，而且含量的变化幅度大，说明在本试验条件下的弱光照对花芽代谢活动的影响较大。

3.2 弱光照和短日照导致花芽败育

薛水玉等 (2012) 研究发现，款冬花蕾在临近开花前的发育阶段，葡萄糖的含量逐渐升高；陈婧婧 (2012) 的研究也表明在梅花在开花前的紧蕾期至初开期，花瓣的可溶性糖含量呈现上升的趋势；史国安 (2010) 发现在牡丹花开放的过程中，随着花瓣的迅速生长，其总可溶性糖含量迅速增加，尤其是葡萄糖和果糖含量在花朵盛开时达到最高；王支槐和徐柳 (1995) 的研究表明海仙花开花初期还原糖含量增高。根据这些研究结果，可以认为在植物的花芽发育过程中，糖的含量是逐渐增多的，以促进花芽的继续生长和花朵的开放。

课题组前期的研究表明，矮牵牛是长日照植物 (胡惠蓉 等, 2005)。在本研究中，弱光照和短日照同样显著地诱导了败育花的形成，但弱光照对代谢的影响更大。因此，为了获得正常的花芽并保证足够的花量，在矮牵牛的冬季生产中增加光强非常重要，甚至可能比增加光照时间更为有效。此外，矮牵牛经过弱光或短日照处理后，正常花芽和总花芽数量极显著减少，败育花芽数量显著增加，一个重要因素可能是花芽的糖类物质含量显著减少，而花芽中多种氨基酸的含量显著增加。这可能是由于受到弱光照和短日照带来的能量胁迫，花芽细胞内蛋白质合成受阻或被降解所致。

References

- Cao Yu. 2011. Research on key issues of data mining in the metabolic group[M. D. Dissertation]. Shanghai: Shanghai Jiao Tong University. (in Chinese)
曹 宇. 2011. 代谢组学数据挖掘关键问题研究[硕士论文]. 上海: 上海交通大学.
- Chen Jing-jing. 2012. Studies on the flowering process and postharvest physiological characteristics of the plum blossom[M. D. Dissertation]. Hangzhou: Zhejiang A & F University. (in Chinese)
陈婧婧. 2012. 梅花开花进程及采后生理特性研究[硕士论文]. 杭州: 浙江农林大学.

- Choi H, Moon J K, Seo J S, Kim J H. 2013. Establishment of retention index library on gas chromatography - mass spectrometry for non-targeted metabolite profiling approach. *J Korean Soc Appl Biol Chem*, 56: 87 - 90.
- Du Yan-xiu, Ji Xin, Zhang Jing, Li Jun-zhou, Sun Hong-zheng, Zhao Quan-zhi. 2013. Research progress on the impacts of low light intensity on rice growth and development. *Chinese Journal of Eco-Agriculture*, 21 (11): 1307 - 1317. (in Chinese)
杜彦修, 季新, 张静, 李俊周, 孙红正, 赵全志. 2013. 弱光对水稻生长发育影响研究进展. *中国生态农业学报*, 21 (11): 1307 - 1317.
- Huang S B, Jacoby R P, Shingaki-Wells R N, Li L, Millar A H. 2013. Differential induction of mitochondrial machinery by light intensity correlates with changes in respiratory metabolism and photorespiration in rice leaves. *New Phytologist*, 198: 103 - 115.
- Hu Hui-rong, Liu Ya-hong, Hu Xiao-long, Bao Man-zhu. 2005. Studies on the characteristics of the growth and development of *Petunia hybrida* 'Fantasy Pink' under two kinds of photoperiod. *Acta Horticulturae Sinica*, 32 (4): 719 - 721. (in Chinese)
胡惠蓉, 刘亚红, 胡晓龙, 包满珠. 2005. 两种光周期下矮牵牛 '幻想粉红' 的生长发育特性研究. *园艺学报*, 32 (4): 719 - 721.
- Jänkänpää H J, Mishra Y, Schröder W P, Jansson S. 2012. Metabolic profiling reveals metabolic shifts in *Arabidopsis* plants grown under different light conditions. *Plant Cell and Environment*, 35: 1824 - 1836.
- João S, Isabel B, Monya M C, Silvia A, Rui S. 2013. Physiological responses of *Zostera marina* and *Cymodocea nodosa* to light-limitation stress. *PLoS ONE*, 8 (11): 1 - 8.
- Kim Y B, Park S Y, Thwe A A, Seo J M, Suzuki T, Kim S J, Kim J K, Park S U. 2013. Metabolomic analysis and differential expression of anthocyanin biosynthetic genes in white- and red-flowered buckwheat cultivars (*Fagopyrum esculentum*). *Agric Food Chem*, 61: 10525 - 10533.
- Ni Yan. 2008. Study on the characteristics and metabolic pattern of colorectal cancer and liver cancer[M. D. Dissertation]. Shanghai: Shanghai Jiao Tong University. (in Chinese)
倪艳. 2008. 肠癌和肝癌特征代谢模式研究[硕士论文]. 上海: 上海交通大学.
- Roessner U, Wagner C, Kopka J, Trethewey R N, Willmitzer L. 2000. Simultaneous analysis of metabolites in potato tuber by gas chromatography-mass spectrometry. *The Plant Journal*, 23 (1): 131 - 142.
- Shi Guo-an. 2010. Studies on physiological and biochemical mechanisms of blooming and senescence in tree peony[Ph. D. Dissertation]. Wuhan: Huazhong Agricultural University. (in Chinese)
史国安. 2010. 牡丹开花与衰老的生理生化机制研究[博士论文]. 武汉: 华中农业大学.
- Wang Zhi-huai, Xu Liu. 1995. Physiological changes in senescence and *Weigela coraensis* blossom. *Plant Physiology Communications*, 31 (6): 419 - 421. (in Chinese)
王支槐, 徐柳. 1995. 海仙花开花和衰老过程中的生理变化. *植物生理学通讯*, 31 (6): 419 - 421.
- Xu Guangli, Liu Jia, Liang Chenggang, Wang Yan, Ding Chunbang, Li Tian. 2016. Changes of nitrogen metabolism enzyme activities and protein content in response to low light during the seed filling stage in rice. *Journal of Zhejiang University (Agric & Life Sci)*, 42 (1): 53 - 62. (in Chinese)
许光利, 刘佳, 梁成刚, 汪燕, 丁春邦, 李天. 2016. 灌浆结实期弱光对水稻籽粒氮代谢酶及蛋白质含量的影响. *浙江大学学报(农业与生命科学版)*, 42 (1): 53 - 62.
- Xue Shui-yu, Wang Xue-jie, Sun Hai-feng, Zhang Li-zeng, Qin Xue-mei, Li Zhen-yu. 2012. Metabolomic study of flower buds of *Tussilago farfara* in different development stages by GC - MS. *China Journal of Chinese Material Medica*, 37 (19): 193. (in Chinese)
薛水玉, 王雪洁, 孙海峰, 张丽增, 秦雪梅, 李震宇. 2012. 基于气质联用的款冬花蕾动态发育代谢组学特征分析. *中国中药杂志*, 37 (19): 193.
- Yang Hui-juan, Wang Hong-li, Shi Hong-zhi, Chen Yong-ming. 2015. Effects of light attenuation on expression of pivotal genes in carbon and nitrogen metabolism in tobacco leaves. *Acta Tabacaria Sinica*, 21 (5): 99 - 104. (in Chinese)
杨惠娟, 王红丽, 史宏志, 陈永明. 2015. 光强衰减对烟草叶片碳氮代谢关键基因表达的影响. *中国烟草学报*, 21 (5): 99 - 104.
- Yue Y Z, Ma F F, Huang X, Bao M Z, Liu G F, Hu H R. 2013. Transcriptional profile of differentially expressed genes related to abortive flower buds under short-day stress in petunia. *Scientia Horticulturae*, 164: 323 - 332.
- Zhang Xiao-li. 2013. Research and application of the method of metabolic group based on multiple analysis techniques[Ph. D. Dissertation]. Lanzhou: Lanzhou University. (in Chinese)
张小丽. 2013. 基于多种分析技术的代谢组学方法研究与应用[博士论文]. 兰州: 兰州大学.
- Zhao Chen-xi, Liang Yi-zeng, Hu Qian-nan, Zhang Tai-ming. 2005. Review on gas chromatographic retention index. *Analytical Chemistry*, 33 (5): 715 - 721. (in Chinese)
赵晨曦, 梁逸曾, 胡黔楠, 张泰铭. 2005. 气相色谱保留指数定性方法研究进展. *分析化学*, 33 (5): 715 - 721.