当归早期抽薹调控机制及对药材质量影响研究进展

张建旭[1,2,3]，伏烨雯[1,2,3]，何春雨[1,2,3*]，吕　玟[1,2,3]，刘　珊[1,2,3]，李　娜[1,2,3]，张延红[1,2,3]，郭清毅[1,2,3]

1. 甘肃中医药大学药学院，甘肃 兰州　730000
2. 天然药用种质资源挖掘与新品种选育协同创新中心，甘肃 兰州　730000
3. 甘肃中医药大学 杏林百草园，甘肃 兰州　730000

摘　要：当归 *Angelica sinensis* 是我国道地大宗中药材，甘肃为核心主产区，早期抽薹引发的根部木质化、药效成分流失问题，严重制约其产业高质量发展。当归抽薹是环境、生理与分子协同调控的复杂发育过程，低海拔、高温等环境失衡会打破植株营养与生殖生长平衡，诱发高频早薹。生理层面，赤霉素、脱落酸等促薹激素积累，碳氮代谢紊乱、抗氧化酶及苯丙烷通路活性异常，致使木脂素大量合成，阿魏酸、多糖等药用成分显著降低。分子层面，当归开花位点 T 基因（*A. sinensis* flowering locus T，*AsFT*）、当归 Constans 过表达抑制子 1 基因（*A. sinensis* suppressor of overexpression of constans 1，*AsSOC1*）等开花核心基因正向调控抽薹进程，光周期、春化及赤霉素通路协同参与，同时全基因组 DNA 甲基化修饰可调控关键基因表达，介导药材品质劣变，奎宁酸可作为早薹潜在代谢标志物。目前生产上已形成设施育苗、种苗分级、低温贮藏、合理间作等农艺防控技术，结合褪黑素、水杨酸等天然信号物质及生长调节剂的化学调控体系，可有效降低抽薹率。通过综述当归早薹的形态、生理、分子调控机制及防控技术，指出当前研究短板，提出未来需依托多组学整合解析调控网络、验证关键基因功能、开展抗抽薹分子育种，为当归产业提质增效、可持续发展提供理论参考。

关键词：当归；早期抽薹；分子机制；生理生态；遗传变异；纯系选育

中图分类号：R282　　**文献标志码：**A　　**文章编号：**0253 - 2670(2026)21 - 8768 - 09

DOI: 10.7501/j.issn.0253-2670.2026.21.031

Research progress on regulatory mechanisms of early bolting and its impacts on yield and quality in *Angelica sinensis*

ZHANG Jianxu[1, 2, 3], FU Yewen[1, 2, 3], HE Chunyu[1, 2, 3], LYU Wen[1, 2, 3], LIU Shan[1, 2, 3], LI Na[1, 2, 3], ZHANG Yanhong[1, 2, 3], GUO Qingyi[1, 2, 3]

1. School of Pharmacy, Gansu University of Traditional Chinese Medicine, Lanzhou 730000, China
2. Collaborative Innovation Centre for Natural Medicinal Germplasm Resources Mining and New Variety Breeding, Lanzhou 730000, China
3. Xinglin Baicao Garden, Gansu University of Traditional Chinese Medicine, Lanzhou 730000, China

Abstract: *Angelica sinensis* is a genuine and bulk traditional Chinese medicinal herb in China, with Gansu Province serving as its core producing area. Premature bolting-caused root lignification and loss of medicinal active ingredients severely restrict the high-quality development of its industry. Bolting in *A. sinensis* represents a complex developmental process synergistically regulated by environmental, physiological and molecular factors. Environmental perturbations such as low altitude and high temperature disrupt the balance between vegetative and reproductive growth and trigger frequent premature bolting. Physiologically, the accumulation of bolting-promoting phytohormones including gibberellin and abscisic acid, disordered carbon-nitrogen metabolism, as well as abnormal activities of antioxidant enzymes and phenylpropanoid pathway lead to massive lignin biosynthesis and remarkable reduction of medicinal components such as ferulic acid and polysaccharides. At the molecular level, core flowering-related genes including *A. sinensis* flowering locus T (*AsFT*) and *A. sinensis* suppressor of overexpression of constans 1 (*AsSOC1*) positively modulate the bolting

收稿日期：2026-06-02

基金项目：高校产业支撑计划项目（2024CYZC-40，2020C-09）；民生科技专项（20CX9NA070）；甘肃省科技计划项目（24CXKA009，22CX8NA082，18JR2TA017）；中央引导地方发展专项（2025ZY036，YDZX20206200002673）

作者简介：张建旭，硕士研究生，研究方向为种质资源筛选与遗传育种及栽培生理。E-mail: 2072911463@qq.com

***通信作者：**何春雨，博士，副研究员，硕士生导师，从事种质资源筛选与遗传育种及栽培生理研究。E-mail: hchy456789@163.com

process, in which photoperiod, vernalization and gibberellin pathways function synergistically. Meanwhile, genome-wide DNA methylation modification modulates the expression of pivotal genes and mediates the deterioration of medicinal quality, and quinic acid can serve as a potential metabolic biomarker for premature bolting. At present, agronomic prevention and control techniques including facility seedling raising, seedling grading, low-temperature storage and rational intercropping have been established in practical production. Combined with chemical regulation systems adopting natural signal substances such as melatonin and salicylic acid as well as plant growth regulators, these measures can effectively reduce the bolting rate. This review summarizes the morphological, physiological and molecular regulatory mechanisms of premature bolting in *A. sinensis*, as well as its prevention and control technologies. Existing research deficiencies are pointed out, and future research directions are proposed, including dissecting regulatory networks via multi-omics integration, validating the functions of key genes, and carrying out anti-bolting molecular breeding. It provides theoretical references for quality improvement, efficiency enhancement and sustainable development of *A. sinensis* industry.

Key words: *Angelica sinensis* (Oliv.) Diels; early bolting; molecular mechanism; physiological ecology; genetic variation; pure line breeding

当归 *Angelica sinensis* (Oliv.) Diels 为伞形科多年生草本植物，其干燥根是我国中医临床的重要药材，素有“十方九归”之称，也是甘肃“十大陇药”与“五朵金花”的经典代表。其干燥根入药的应用历史已有 2 000 多年，从《神农本草经》记载的补血要药到现代“药食同源”的开发，在中医药产业中具有重要的地位。甘肃作为世界重要的药用当归产区，其优质原药材市场占有率达 60%～80%，并占有国内优质原药材供给的 85%以上，特别是以岷县为核心产区的“岷归”已成为优质当归的地理标志产品[1]。栽培当归是三年期生长发育成中药材，即第 1 年育苗，第 2 年种苗移栽进入营养生长成熟后成为药材，第 3 年进入生殖生长成熟后采收种子[2]。由于当归对生态环境具有高的敏感性，当光照、温度、水分、海拔等生境因子产生变化后，都可能引发其生长发育的相应变化，其中早期抽薹现象就是一个典型例子，该负面现象导致的质量劣化问题已成为制约当归产业高质量发展的瓶颈问题[3]。

作为典型的长日照低温春化植物，当归的生长发育与海拔、温度等生态因子呈显著的关系，研究表明其最适栽培海拔为 1 800～3 000 m，且需满足年均温 4.5～5.7 ℃、7～8 月均温 15～17 ℃，积温 2 400～6 000 ℃的气候条件[4-5]。在这一适宜区间内，当归能够顺利完成营养生长向生殖生长的有序过渡，形成质地饱满、药效成分充足的药用根，当环境条件变化时，早期抽薹现象便会高频发生，促使其提前进入生殖生长，其中海拔变化对该过程的影响尤为突出。低海拔区域栽培后早期抽薹率可达到 45%～80%，甚至更高[6]。海拔与温度的协同效应也是导致早期抽薹的关键因素，当种植海拔低于 1 800 m 时，高温环境会打破当归营养生长与生殖生长的平衡，导致植株养分分配失衡，营养生长过剩并提前启动生殖生长进程，表现为提前抽薹开花[7]。近年来，随着当归“药食同源”属性的明确及市场需求的持续激增，优质原药材需求呈快速增长态势，传统道地核心产区的生产规模已难以满足产业发展需求，生产区域逐渐从甘肃岷县、康乐县等核心区向周边区域外溢，诸如青海、云南、四川等地的低海拔区域也纷纷开展当归引种试验与规模化生产[8-9]。

本文通过综述导致早期抽薹的已有研究成果，旨在探索通过种质资源筛选与新品种选育策略，选育出由主效基因控制、可从自身具备抗早期抽薹特性的优良种质与新品种，通过遗传育种、组织培养、扩繁推广等体系，扩大非早期抽薹种质与新品种的面积与规模，提升当归原药材品质与产量，为推动当归产业可持续及源头的高质量发展提供参考。

1 形态建成与细胞解剖学特征

1.1 抽薹植株的形态建成过程

当归抽薹开花是一个连续且有序的发育过程，直接决定其药用产量及品质。该过程依次经历叶原基分化、生殖生长点形成、花序分化及花器官分化 4 个发育阶段[10]。当归抽薹开花的第 1 个关键形态转变发生在叶原基分化向生殖生长点形成的过渡阶段，此时生长锥由簇生且规整的形态转变为显著凸起的乳头状至拳头状，基部加宽扁平，这一变化不仅直观标志着生殖生长的启动，更伴随着植株内部生理生化重编程和基因表达谱的显著改变[11]，生理层面上，早薹植株的抗氧化酶活性、花青素及内源脱落酸与反式玉米素水平均特异性升高[12]。在花序分化阶段，当归生长锥持续加宽并逐步分化形成

小花序原基，复伞形花序的雏形初步显现，该时期是当归对农艺措施响应最为敏感的发育阶段，任何栽培条件的改变都可能显著影响其后续的抽薹与开花结实过程，研究表明，冬季基质育苗处理可将当归抽薹高峰期推迟约 100 d，并导致部分“秋薹”植株生殖发育异常，不能正常开花结实[13]。花器官分化是当归抽薹开花进程的最终阶段，进入该时期后，花器官原基大量分化并快速膨大，数量与体积均显著增长，植株基茎开始膨大，茎节间迅速伸长，这些协同发生的形态变化最终促使花芽完全突破顶端分生组织并向外伸出，标志着抽薹形态建成的完成[10]。田间栽培性状的研究表明，早期抽薹现象高发期一般集中在 6 月中旬～7 月中旬，与植株的快速营养生长阶段高度重叠[14]。当归抽薹的形态分期不仅清晰展现了从营养生长到生殖生长的结构转变，更揭示了其受内部激素平衡、基因表达网络及外部环境与农艺措施的综合调控[10]。

1.2 早期抽薹对当归原药材品质的影响

当归早期抽薹对药材品质的影响直接导致根部木质化，与正常当归根相比，早期抽薹根中，游离淀粉颗粒和油室数量减少，而木质部导管壁增厚，薄壁组织和皮层细胞壁加厚[15]，木脂素含量在抽薹阶段显著增加[16]。这种剧烈的木质化进程导致根部质地坚硬，最终降低药用价值，无法入药[17]。研究已鉴定出参与木脂素合成的关键酶基因，当归肉桂醇脱氢酶 1（*A. sinensis* cinnamyl alcohol dehydrogenase 1，AsCAD1）、AsCAD4 和 AsCAD24，它们在木质化根中的表达模式存在差异，共同调控了根部的木质化进程[18]。

2 早期抽薹的生理生化及调控机制

2.1 内源激素的调控作用

2.1.1 不同激素的动态变化研究　赤霉素被普遍认为是促进抽薹的关键激素之一，对当归赤霉素的测定发现，在检出的 16 种赤霉素中，有 8 种在早薹植株中的含量高于未抽薹植株，且 13 种的含量随发育进程逐渐积累[19]。分子层面的研究进一步证实，赤霉素代谢关键酶基因的表达模式与此高度一致，赤霉素 20-氧化酶 1（gibberellin 20 oxidase 1，GA20ox1）在抽薹植株中高表达，而 GA2ox6 则呈低表达，这种表达模式共同导致了活性赤霉素的积累，进而激发早期抽薹机制，促使植株提前进入抽薹阶段[20]。在生长素研究中，早期抽薹植株的叶片和叶柄中的生长素含量显著高于未抽薹植株，且其花苞内含量更是达到了抽薹茎部的 2.37 倍，表明高浓度生长素可能促进开花。同时，未抽薹植株的生长素氧化酶活性明显更高，这一机制间接维持了其体内较低的生长素水平，从而抑制了当归的早期抽薹发生[21]。

脱落酸作为一种应激激素和生长抑制剂，在抽薹过程中同样表现出促进作用，抽薹植株的叶片、叶柄和根中含量均高于未抽薹材料，且在代谢最旺盛的花苞中含量达到峰值，说明高浓度的脱落酸会导致当归提早进入生殖生长[22]。

2.1.2 植株体内激素对早期抽薹作用　激素间的相对平衡比单一激素的绝对含量对抽薹的调控更为关键，提高脱落酸/生长素和脱落酸/赤霉素 3 的值能够显著促进当归开花[10]。促开花激素与抑开花或促营养生长激素之间的比值，是决定抽薹与否的内在关键影响因素，此外，内源赤霉素的游离态与结合态的存在形式及其在器官间的转运，也在长日照诱导抽薹的过程中起着关键作用[23]。

2.1.3 激素的抑制效应　近年研究表明，部分激素对抽薹具有抑制作用，这为化学调控提供了新靶点。非靶向代谢组学的研究发现，代谢物奎宁酸在当归早期抽薹阶段显著积累，其能通过调节茉莉酸途径中脂氧合酶、茉莉酸 ZIM 结构域蛋白 1（jasmonate ZIM-domain protein 1，*JAZ1*）、髓细胞组织增生蛋白 2（myelocytomatosis transcription factor 2，*MYC2*）和 *MYC3* 等关键基因的表达，进而影响抽薹进程，表明增强茉莉酸信号可能有助于抑制抽薹[24]。此外，外源施用褪黑素和水杨酸也被证实能有效降低当归早薹率，其具体机制与调节内源激素平衡及下调抽薹相关基因表达有关[25]。

2.2 代谢产物与碳氮代谢过程

2.2.1 可溶性糖与淀粉含量差异　当归早期抽薹过程伴随着碳水化合物代谢的显著变化，其核心特征是储能物质淀粉的分解和可溶性糖的变化，以此供给生殖生长所需的能量和碳骨架。酶活性测定结果显示，抽薹植株的淀粉酶和淀粉磷酸化酶活性均显著高于未抽薹植株，这驱动了淀粉的大量水解，致使可溶性糖水平在抽薹前期升高[22]。然而，这种碳水化合物的积累是暂时且分布异常的，在早薹植株中，原本储藏在根和叶中用于肉质根膨大的碳水化合物，被大量转运至茎部，以满足抽薹开花的巨大能量消耗，导致根部糖分储备耗竭，最终影响产量[23]。这种代谢转向也受到种苗状态和外部环境的

调控，个体较大的种苗通常含有更高的可溶性糖基础含量，而−10 ℃的冷冻处理则可通过降低种苗的可溶性糖含量，来抑制其后续的春化进程和抽薹率[26]。陆则权等[27]研究进一步证实，在抽薹前 10 d，抽薹植株的可溶性糖和可溶性蛋白量分别比未抽薹植株高 2.2%和 0.5%，揭示了抽薹前已发生特定的代谢变化。综上，淀粉分解代谢的激活及随之而来的糖分向生殖器官的再分配，是当归抽薹过程中能量供应的关键生理特征。

2.2.2 碳氮比与抽薹关系 碳氮比是反映植物生理状态的重要指标。研究发现，正常当归根中多糖含量随生长进程呈增加趋势，而早薹当归根和叶中的多糖含量则表现出先减少后递增的异常动态，这种碳代谢模式的改变，通常意味着植株从碳积累用于营养生长转向碳快速消耗用于生殖生长，植物体内较高的碳氮比值，是导致和加速当归提前抽薹的一个重要原因[28]。

2.2.3 游离氨基酸与可溶性蛋白质动态变化 当归植株可溶性蛋白质含量的动态变化与抽薹进程、种苗规格大小及栽培调控措施密切相关，表现出明显的时空动态特征。在抽薹进程中，抽薹前 10 d 抽薹植株的可溶性蛋白质含量高于同期未抽薹植株，而进入抽薹期后，未抽薹植株的该指标则反超抽薹植株[27]。从不同器官的分布差异来看，抽薹植株花苞中的可溶性蛋白质含量最高，且其叶片和根部的可溶性蛋白质含量均显著高于未抽薹植株的对应部位[23]。种苗大小对可溶性蛋白质动态影响显著，种苗根直径越大，茎叶和根中可溶性蛋白质含量越高，抽薹前茎叶可溶性蛋白质含量呈“增-降-增”趋势，根部则呈“W”形波动[7]。栽培调控措施可改变其动态积累，复合功能菌与氨基酸微肥单施或混施均能提高当归幼苗及种苗根中可溶性蛋白质含量，其中氨基酸微肥对幼苗可溶性蛋白质含量提升作用突出，混施处理综合效果最优，且育成种苗移栽后相关代谢平衡更利于降低抽薹率[29]。此外，早期抽薹根部在营养生长阶段可溶性蛋白质积累量显著低于未抽薹根，而晚抽薹根部与未抽薹根的差异相对较小[15]。

游离氨基酸作为合成蛋白质及其他含氮化合物的前体，当归提前抽薹时，会消耗大量的游离氨基酸用于花芽分化和花器官建成，因此抽薹植株体内的游离氨基酸总量低于未抽薹植株，在抽薹前 10 d，未抽薹植株的游离氨基酸量比抽薹植株高 1.3 mg/g[27]。同时，抽薹植株花苞中的可溶性蛋白磷含量最高，且各部位可溶性蛋白磷与总磷的比值均较高，表明在抽薹阶段，蛋白质更多地以磷酸化的活化形式存在，参与旺盛的生殖代谢[23]。当归提前抽薹植株的全氮含量低于未抽薹植株，说明在花芽分化时，整体氮素水平较低有利于生殖生长[29]。然而，花苞内却维持着高氮环境，表明该部位代谢极其旺盛，正在为开花合成大量的蛋白质等前体物质[21]。这些变化共同说明了抽薹是一个高耗能的生理过程，极大地改变了当归体内的氮代谢平衡。

2.3 当归早期抽薹过程中酶活性变化与次生代谢物差异

2.3.1 酶活性与次生代谢物差异 当归作为我国传统名贵药材，其药用价值核心依赖根部积累的阿魏酸、多糖等次生代谢产物，而早期抽薹会导致植株提前进入生殖生长，导致根部木质化加剧、药用成分含量异常，最终丧失药用价值，造成严重经济损失，酶活性调控下的次生代谢产物合成与代谢是当归早期抽薹的关键生理机制[30-31]。阿魏酸作为苯丙素类代谢途径的核心产物，其合成与积累受关键酶活性及表观遗传调控的双重影响，正常当归成药期根中阿魏酸含量呈“高-低-高”波动、叶中先增后减，而抽薹当归根中持续下降、叶中维持低水平，这一差异源于抽薹后全基因组 DNA 甲基化水平升高，关键基因当归咖啡酸-*O*-甲基转移酶 1（*A. sinensis* caffeic acid *O*-methyltransferase 1，*AsCOMT1*）启动子区域 CHH 型胞嘧啶甲基化使其更倾向于催化木脂素单体前体合成，分流了阿魏酸合成的代谢流，进而导致抽薹当归根部木质化加剧与阿魏酸含量降低[31]。多糖作为当归另一类重要次生代谢产物，其合成相关酶活性在抽薹前后发生显著变化，正常当归根中多糖含量随成药期递增、叶中递减，而抽薹当归根中多糖含量基本稳定、叶中先减后增，这种特异性变化模式进一步证实次生代谢与当归抽薹的密切关联[30]。此外，通过对非靶向代谢组学的研究，奎宁酸作为当归早期抽薹阶段叶片中显著升高的次生代谢产物，可通过调控赤霉素途径中 *GA20ox* 酶基因及赤霉素受体 GID1（gibberellin insensitive dwarf 1，GID1）表达、下调抑制因子 DELLA 蛋白（DELLA protein，DELLA）表达，同时影响茉莉酸途径中脂氧合酶、*JAZ1* 等关键酶基因的转录与蛋白表达，进而调节开花位点 T 基因（flowering locus T，FT）和花分生组织特征基

因 LEAFY（LFY）水平以加速开花抽薹，其不仅是当归早期抽薹的潜在标志物，更通过介导激素信号通路相关酶活性参与抽薹调控[24]。综上，阿魏酸、多糖、奎宁酸等次生代谢产物的合成与积累依赖关键酶的催化作用，而酶活性的改变会引发代谢流重定向，最终影响当归抽薹进程与药用品质，相关研究为解析当归早期抽薹的分子机制提供了重要理论依据。

2.3.2 抗氧化酶系统的响应研究 抗氧化酶系统对维持植物细胞内的氧化还原平衡至关重要。在抽薹期当归的酶活测定中，已抽薹植株的过氧化物酶和多酚氧化酶活性均显著高于未抽薹植株[27]。过氧化物酶不仅参与氧化胁迫应答，还在木脂素的生物合成中起关键作用，其活性的增强直接加速了抽薹后当归根部的木质化进程[27]。这些酶活性变化表明，抽薹过程伴随活跃的氧化代谢，其既是能量代谢加剧的副产物，也是形态建成的动力之一。

2.3.3 苯丙烷代谢通路关键酶与木脂素合成 苯丙烷代谢是连接初生代谢与木脂素、黄酮、阿魏酸多种次生代谢产物的核心通路，抽薹可激活该通路向木脂素合成的分支。研究证实，抽薹导致当归根部木脂素含量显著增加 2.9 倍。这一过程受到关键酶基因上调表达的驱动。肉桂醇脱氢酶是木脂素单体合成的最后一步关键酶，研究发现，AsCAD4、AsCAD24 在木质化的抽薹根中表达量显著高于非木质化根，它们能高效催化多种肉桂醛生成相应的醇，从而促进木脂素合成[18]。苯丙氨酸解氨酶、4-香豆酰辅酶 A 连接酶和羟基肉桂酰转移酶，这些是苯丙烷通路的上游及分支点关键酶。在当归抽薹过程中，当归苯丙氨酸解氨酶 1（*Angelica sinensis* phenylalanine ammonia lyase 1，*AsPAL1*）、当归 4-香豆酸辅酶 A 连接酶家族、当归羟基肉桂酰辅酶 A 莽草酸/奎宁酸转移酶编码基因表达显著下调，这与阿魏酸合成的减少相一致，同时将代谢流导向了木脂素的合成。

2.3.4 阿魏酸与黄酮类等药用成分合成的变化 抽薹会导致当归药用活性成分的积累量显著降低，其中以阿魏酸和多糖的变化最为明显。在成药期，正常当归根中阿魏酸含量呈现“高-低-高”的动态变化规律，而抽薹植株的根和叶中阿魏酸含量则分别表现为持续下降和维持低水平的特征[30]。同时，抽薹当归根中多糖的积累基本停滞，而正常当归根中多糖含量则随营养生长进程持续递增[32]。上述药用成分的异常积累特征，与苯丙烷生物合成途径关键基因 *AsPAL1* 和当归查耳酮合成酶的表达下调密切相关，进而导致黄酮类等次生代谢物合成减少，植株整体抗氧化能力同步降低。值得注意的是，秋季抽薹植株的根部与同期正常生长的根部在化学成分组成上差异相对较小，其阿魏酸和黄酮类化合物含量仍维持在较高水平，表明抽薹发生时间越晚，对当归根部药用品质的负面影响可能越轻微[15]。

早期抽薹对当归药用品质的负面影响，直接体现在其主要药效成分的合成抑制上。与木脂素积累相反，抽薹使根部阿魏酸和黄酮类物质的含量显著降低，基因表达分析证实，负责阿魏酸和黄酮类生物合成的关键基因在早期抽薹植株中表达下降。表明抽薹通过重编程次生代谢网络，将有限的资源从具有药用价值的酚酸和黄酮合成途径，转移至支撑生殖生长和结构强化的木脂素合成途径，最终造成药材品质的严重下降。

3 抽薹的分子生物学机制

3.1 关键开花基因的克隆与功能分析

3.1.1 对开花整合因子的研究 开花整合因子是汇聚各条开花途径信号并最终启动花器官分化的核心元件。在当归研究中，多个关键整合因子已被鉴定，当归开花位点 T 基因（*A. sinensis* flowering locus T，*AsFT*）是著名的“成花素”基因，研究表明，当归中存在 2 个 FT 同源基因为 *AsFT* 和当归开花位点 T 同源基因，二者的表达量与当归的早薹率呈正相关，且 AsFT 的作用可能更强，它们的激活表达被认为是导致当归早薹开花的根本原因之一[20]。有研究成功克隆了当归的 *FT* 和 Constans 过表达抑制子 1 基因（suppressor of overexpression of constans 1，*SOC1*）基因，生物信息学分析表明其编码的蛋白与胡萝卜中的同源蛋白具有高度相似性，进一步推测这 2 个基因与当归的开花性状密切相关[32]。在对当归 MADS-box 转录因子（MADS-box transcription factor，*MADS-box*）基因家族的分析中发现，*AsSOC1-4* 基因在种苗春化过程及植株发育后期高表达，且在抽薹植株的茎和叶中表达量显著升高，证实了其可促进抽薹的作用。花分生组织特征基因 APETALA1（APETALA 1，*AP1*）和花发育 MADS-box 基因类花同源异型 9 基因（agamous-like 9，*AGL9*）是花分生组织决定和花器官发育的关键 MADS-box 转录因子，通过转录组测序克隆了 *AsAP1* 和 *AsAGL9*，研究表明 *AsAP1* 在种子中的表达量相较于茎部显著上调 11 倍，而 *AsAGL9* 在种子

中特异性高表达，在其他组织中几乎不表达，生物信息学分析表明这 2 个蛋白均含有典型的 MADS-box 和 K-box 结构域保守结构域，与已知的 AP1 和 AGL9 转录因子同源，提示它们在当归花芽分化和早期发育中扮演了关键角色，通过高通量测序在抽薹当归中鉴定出 *SOC1* 和 *AP2* 等开花调节基因的差异表达[33]。此外，开花位点 C 基因（flowering locus C，FLC）和 LFY 的同源序列也已被筛选为当归抽薹的候选基因，表明它们同样参与了当归复杂的抽薹调控网络[34]。

3.1.2 光周期途径关联基因 光周期是诱导植物开花的重要环境信号，*Constans* 基因（constans，*CO*）是光周期途径的核心调控因子，整合转录组与代谢组研究发现，在当归早薹植株中，*CO* 基因的表达显著上调，它通过整合光信号，在适宜的长日照条件下激活下游的 *FT* 基因表达，从而启动开花程序，是连接环境信号与内部成花信号的关键分子枢纽。

3.1.3 春化途径关联基因 春化作用对当归抽薹有显著影响，有研究首次在当归中鉴定到春化作用相关 SOSEKI 基因（SOSEKI，*SOK*），该基因在种苗 0 ℃春化处理过程中表达量显著下降，而在−3 ℃冷冻贮藏过程中表达量增加，这一表达模式表明，AsSOK 可能参与了当归对低温信号的感知与转导，并与 *FLC* 等基因协同调控春化过程，为利用基因编辑技术调控当归抽薹提供了新的潜在靶点[35]。

3.1.4 赤霉素代谢酶关联基因 赤霉素在促进植物茎的伸长和开花中作用关键。研究发现，在当归早薹植株中，赤霉素生物合成关键酶基因 *GA20ox* 的表达升高[19]。与之相呼应的是，外源施用褪黑素等物质可以通过降低内源赤霉素含量及下调 *GA20ox* 基因的表达来有效抑制早薹，表明 GA20ox 催化的活性赤霉素合成在促进当归抽薹中发挥了重要作用[32]，与之相对，负责降解活性赤霉素的 *GA2ox* 基因，其表达上调可能有助于延缓抽薹，构成了赤霉素途径中精细的平衡调控。

3.2 关联早期抽薹的转录组与代谢组学分析

3.2.1 抽薹与未抽薹植株的差异表达基因（differentially expressed genes，DEGs） 多项研究通过比较抽薹与未抽薹当归植株的转录组，鉴定出大量 DEGs，有研究发现 2 个当归品种的早薹植株中分别有 3 677 和 3 354 个 DEGs，其中与光合作用、淀粉和脂肪酸合成相关的基因表达下调，而与开花整合及部分糖代谢相关的基因表达上调，反映了资源从营养储存向生殖生长的重新分配。利用三代测序技术鉴定出 475 个独特 DEGs，这些基因显著富集于植物激素信号转导、3 条主要开花途径及花粉形成等过程，揭示了抽薹过程中多系统协同作用的分子基础，通过对 4 个生长阶段的动态监测，发现有 558 个基因持续差异表达，并注释到光周期、激素信号、碳水化合物代谢和花发育等通路，证实当归早薹受多基因协同控制[36]。

3.2.2 当归早抽薹标志物奎宁酸及其信号通路代谢组学分析揭示了与抽薹过程密切相关的关键代谢物变化。通过非靶向代谢组学发现，奎宁酸在当归叶片早期开花阶段浓度显著升高，可作为田间早期抽薹的潜在标志物，功能验证表明，奎宁酸能加速拟南芥开花，其机制在于上调赤霉素生物合成基因 GA20OX 和受体基因 *GID1* 的表达，下调抑制因子 DELLA，进而影响 FT 和 LFY 的水平，同时还能改变茉莉酸途径相关基因的表达[24]；表明奎宁酸作为一种信号分子，主要通过调控赤霉素和茉莉酸途径促进开花。

3.2.3 多组学联合分析及调控网络 整合多组学数据能够更全面地描绘抽薹的调控图谱。整合分析不仅揭示了 DEGs，还发现早薹植株与正常植株之间的主要差异代谢物是酚酸、黄酮类、木脂素和香豆素。通过关联分析，在 5 条与早薹相关的通路中发现了 28 个基因和 5 种代谢物的协同变化，构建了一个从基因表达到代谢物积累的早期抽薹调控网络，清晰地展示了物质代谢与开花程序启动之间的内在联系[36]。

3.3 关联早期抽薹的表观遗传调控

3.3.1 DNA 甲基化在全基因组水平的变化 通过全基因组亚硫酸氢盐测序，首次在表观遗传层面揭示了当归抽薹的分子机制。研究发现，与未抽薹植株相比，抽薹后当归全基因组的 DNA 甲基化水平显著升高。进一步的比较分析显示，在 CG、CHG 和 CHH 3 种序列背景下，基因的上游、基因体及下游区域均出现了差异甲基化模式，特别值得注意的是，启动子区域的 CHH 型甲基化与次生代谢，尤其是苯丙素生物合成途径表现出密切的关联[35]。这项研究首次将全基因组范围的表观遗传重编程与当归抽薹现象联系起来。

3.3.2 甲基化对苯丙素生物合成关键基因的调控 *AsCOMT1* 基因编码的酶具有双重催化活性，同时参与药用成分阿魏酸和导致木质化的木脂素单体

的合成。酶动力学分析表明，AsCOMT1 更倾向于催化木脂素单体的合成，当其启动子发生超甲基化后，可能正调控了该基因的表达，从而将苯丙烷代谢流更多地导向木脂素合成，这恰好解释了抽薹当归根部木质化加剧、而药用阿魏酸等酚酸成分下降的品质劣变现象[31]，这一发现深刻揭示了 DNA 甲基化通过精细调控次生代谢关键基因的表达，在连接抽薹这一发育事件与药材品质形成中所发挥的关键桥梁作用。

当归抽薹的分子调控机制是一个涉及转录水平调控、代谢网络重编程和表观遗传修饰的多维度复杂生物学过程。其中，关键开花整合因子的转录激活是抽薹启动的核心驱动力[37]。转录组与代谢组联合分析已构建出以奎宁酸为代表的“基因-代谢物”协同调控网络[16]，而全基因组 DNA 甲基化水平的升高，特别是对 AsCOMT1 等次生代谢关键基因的表观遗传调控，则是介导抽薹根部木质化和药用品质劣变的关键深层机制[30]。这些研究成果为从分子育种和表观遗传调控角度破解当归早期抽薹难题提供了坚实的理论基础。

4 当归抽薹的栽培防控与化学调控技术

当归抽薹现象受种质遗传特性、植株生理发育状态及外界环境条件共同调控，生产中的防控工作需贯穿种源筛选、苗期培育到大田栽培的全生育周期[20]。目前，国内外学者已围绕栽培模式优化、种苗精细化管理、外源调控物质施用等方向开展大量系统性研究，逐步构建出以阻断春化发育进程为核心、农艺栽培措施为基础、化学与生物调控技术为辅助的立体化防控技术体系，可为抑制当归早期抽薹、保障并提升中药材品质提供坚实的理论依据与田间实践支撑。

4.1 栽培农艺防控技术研究

4.1.1 从生命周期层面规避春化　传统露地育苗模式中，种苗在越冬阶段持续遭受自然低温胁迫并完成春化过程，这是当归移栽后大面积早期抽薹的核心诱因。相较于露地育苗，冬季设施育苗可通过精准调控植株生长节律，阻断自然春化进程，是目前防控当归早期抽薹效果最佳、调控最为彻底的农艺技术措施[13,20]。武延安[13]系统研究证实，冬季基质育苗可将当归抽薹率控制在 1%以下，部分处理组抽薹率低至 0.14%，且抽薹高峰期较传统育苗模式延后约 100 d，其中 12 月播种、选用 3 年生当归乳熟侧穗籽作为种源的处理，综合栽培表现最佳，冬季床播育苗同样具备良好的控薹效果，可将当归早抽薹期延后 40～50 d，抽薹率降至 1%以内。王国祥等[38]的对比实验亦得出相似结论，数据显示温室育苗当归抽薹率仅为 0.42%，远低于山地常规育苗的 53.21%，可有效解决当归早期抽薹的生产难题。

露地直播栽培省去育苗移栽工序，有效规避了根系损伤与环境骤变引发的植株应激抽薹问题。邓济承[39]在中海拔区域开展的相关研究表明，秋季直播当归的产量较传统移栽模式提升 15.3%，整体抽薹率维持在极低水平，且浸出物、阿魏酸等核心品质指标均优于《中国药典》规范标准。武延安[13]进一步研究发现不同种源的当归采用露地直播模式，抽薹率均可控制在 0.5%以下，单产与药材品质均满足实际生产要求。此外，遮阳育苗与栽培模式可通过调控田间光温微环境，延缓当归植株生长发育进程。育苗期采用 40%～50%的遮光处理，能够有效提升优质种苗出成率，成药期适度遮阳可降低田间地温、提升空气湿度，使当归中苗早期抽薹率下降 5%以上，同时提高单根质量与醇溶性浸出物含量，其中，每日遮光时长控制在 4 h 以内，可实现抑制早抽薹与提质增产的双向平衡[40]。

4.1.2 种苗分级与低温贮藏　种苗规格是决定当归抽薹率的核心内在因素，种苗分级筛选也是实际生产中最为简便高效的控薹手段。大量研究表明，当归种苗根径与抽薹率呈显著正相关，种苗根径≥ 0.86 cm 时，抽薹率高达 94.65%，而根径≤0.35cm 时，抽薹率仅为 1.63%。结合产量与控薹双重生产需求，田间生产推荐选用根径 0.46～0.65 cm 的中小规格种苗，既能保障移栽成活率，又可显著降低早期抽薹风险[41]。对于越冬贮藏的移栽当归种苗，低温冷冻贮藏可有效阻断植株春化进程。相关研究证实，当归春化是随低温累积时长推进的连续性生理过程，0 ℃环境下春化效应最强，种苗早期抽薹率最高，而−5 ℃恒温冷冻贮藏可显著抑制春化作用，大幅降低移栽后的抽薹发生率[42]。黎洁等[43]的综合实验评估表明，采用根径 0.4～0.5 cm 的中等种苗，并搭配−5 ℃低温贮藏处理，能够在有效控薹的同时，兼顾当归产量与药材活性成分积累，是适配生产的最优贮藏管控方案。

4.1.3 生态调控辅助控薹　科学合理的间作套种模式可通过改善田间微环境、调控光周期节律与土壤养分平衡，间接抑制当归早期抽薹。Yang 等[44]研究发现，当归与蚕豆采用 3∶1 行间作配比的综合

效果最佳，不仅可显著降低当归早抽薹率，还能有效提升产量与阿魏酸含量，实现较高的土地当量比。武延安[45]开展的对比实验亦证实，蚕豆间作的控薹效果优于苦参、大蒜等间作模式。究其原因，豆科作物具备生物固氮特性，可优化当归植株碳氮代谢水平，进一步增强控薹效果。此外，当归与玉米等高秆作物合理套种，可借助适度遮光效应抑制早期抽薹，在有效控薹的同时提升土地立体种植效益。

4.2 化学与生物调控技术研究

4.2.1 化学生长调节剂 喷施化学生长调节剂可快速抑制当归早期抽薹，是田间早薹高发期高效的应急调控手段。惠娜娜等[46]通过对 8 种外源激素的筛选试验发现，苗期喷施青鲜素 1.700 g/L 的控薹效果最优，可将当归抽薹率降至 6.67%，同时有效提升植株单根鲜质量与整体产量。已有早期研究同样证实，在叶片旺盛生长期喷施多效唑、比久与青鲜素，均能有效抑制当归早期抽薹，可缩短茎基长度、增粗茎秆，提升叶片叶绿素含量与根系产量。需特别注意的是，矮壮素虽可促进当归根系增产，但存在药材根部残留隐患，且会改变植株活性成分配比，因此实际生产中需严格把控施用剂量，兼顾增产效果与药材质量安全，实现生产效益与药用品质的平衡。

4.2.2 天然信号物质调控 褪黑素、水杨酸、冠菌素等植物内源信号分子，可通过调控植株内源激素平衡与开花相关基因的表达，有效抑制当归早期抽薹，兼具良好的生物安全性与生理调控活性。赵疆等[25]研究表明水杨酸与冠菌素可激活植株抗氧化酶系统，提升内源茉莉酸、生长素、细胞分裂素及褪黑素含量，降低脱落酸积累，同时显著下调开花位点 T 同源蛋白 3A、FT、MADS-box 家族基因 8 等促抽薹正向调控基因的表达，且冠菌素的抑薹效果更为突出，外源褪黑素则主要通过降低内源赤霉素含量、抑制 *SOC1*、开花位点 D 基因表达，进而发挥抑薹作用。基于上述调控机制研发的褪黑素-水杨酸复合制剂，可适配不同海拔的当归种植产区，兼具抑制早期抽薹与提升药材有效成分积累的双重功效，具备良好的田间应用前景与推广价值。

5 结语与展望

当归早期抽薹是由遗传背景、环境因子、栽培措施及植株内部生理生化状态共同决定的复杂性状。当前研究虽然在抽薹的形态结构、生理生化和分子机制方面取得了显著进展，初步揭示了内源激素的动态平衡、碳氮代谢的流向转变、关键开花基因的表达调控及表观遗传修饰的重要作用，但要对这一现象实现精准预测和高效防控，仍然面临诸多挑战。未来研究应重点推进多组学整合分析，在现有转录组和代谢组数据的基础上，融合蛋白质组、表观基因组等多维度信息，构建从环境信号感知到抽薹形态建成的完整基因调控网络，系统阐明各通路间的互作关系。同时，需加强关键基因的功能验证，利用基因编辑、转基因等现代生物技术，对已克隆的 *AsFT*、*AsSOC1*、*AsCOMT1* 等候选基因开展功能缺失或功能获得性研究，明确其在下游调控网络中的核心地位，为分子育种提供可靠靶点。此外，还应着力推动抗抽薹种质创新与精准育种，将基础研究成果转化为育种实践，借助分子标记辅助选择或基因工程手段，定向选育抽薹率低且药用成分稳定的当归新品种。

利益冲突 所有作者均声明不存在利益冲突

参考文献

[1] Ren C Z, Luo Y L, Li X J, *et al*. Pharmacological action of *Angelica sinensis* polysaccharides: A review [J]. *Front Pharmacol*, 2025, 15: 1510976.

[2] 陈玉莹. 当归不同药用部位有效成分动态积累规律研究 [D]. 兰州: 甘肃农业大学, 2022.

[3] 晋玲. 当归生产加工适宜技术 [M]. 北京: 中国医药科技出版社, 2018.

[4] Zhang H Y, Bi W G, Yu Y, *et al*. *Angelica sinensis* (Oliv.) Diels in China: Distribution, cultivation, utilization and variation [J]. *Genet Resour Crop Evol*, 2012, 59(4): 607-613.

[5] 张婷, 李强. 岷县当归种植的气候资源分析 [J]. 南方农机, 2023, 54(4): 54-56.

[6] 晋玲, 金尧, 王惠珍, 等. 海拔对当归产量和阿魏酸含量的影响 [J]. 中兽医医药杂志, 2014, 33(3): 47-49.

[7] 邱黛玉, 蔺海明, 陈垣, 等. 经纬度和海拔对当归成药期植株长势和早期抽薹的影响 [J]. 草地学报, 2010, 18(6): 838-843.

[8] 黄振斌, 樊良帅, 晋小军, 等. 不同来源当归种苗种植后生长状况及品质评价研究 [J]. 中国野生植物资源, 2024, 43(7): 17-22.

[9] 李林玉, 李庆堂, 高永萍, 等. 云当归干物质积累和养分吸收规律研究 [J]. 中药材, 2022, 45(6): 1311-1315.

[10] 黄珊. 当归早期抽薹分化和内源性激素变化研究 [D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2020.

[11] Li J, Li M L, Zhu T T, *et al*. Integrated transcriptomics and metabolites at different growth stages reveals the regulation mechanism of bolting and flowering of *Angelica sinensis* [J]. *Plant Biol*, 2021, 23(4): 574-582.

[12] 高雪. 基于转录组测序挖掘当归早期抽薹关键基因及

功能分析 [D]. 兰州: 甘肃农业大学, 2021.
[13] 武延安. 冬季育苗与光肥调控对当归抽薹及生长发育的效应研究 [D]. 兰州: 甘肃农业大学, 2008.
[14] 邱黛玉, 蔺海明, 刘学周. 当归成药期生长动态及其早期抽薹规律研究 [J]. 甘肃农业科技, 2008, 39(6): 15-18.
[15] Ma F, Jiang Y, Li B S, *et al*. The dynamic accumulation rules of chemical components during the medicine formation period of *Angelica sinensis* and chemometric classifying analysis for different bolting times using ATR-FTIR [J]. *Molecules*, 2023, 28(21): 7292.
[16] Li M L, Cui X W, Jin L, *et al*. Bolting reduces ferulic acid and flavonoid biosynthesis and induces root lignification in *Angelica sinensis* [J]. *Plant Physiol Biochem*, 2022, 170: 171-179.
[17] 陈海平. 当归防早期抽薹栽培技术 [J]. 农村百事通, 2016(24): 26-27.
[18] 向春繁, 李勒松, 王娟, 等. 当归肉桂醇脱氢酶 AsCAD 功能鉴定及表达分析 [J]. 生物技术通报, 2025, 41(2): 295-308.
[19] 刘迪, 崔秀文, 黄天苗, 等. 当归抽薹开花过程中赤霉素代谢水平及其关键酶基因克隆与表达分析 [J]. 中草药, 2023, 54(1): 222-234.
[20] 栗孟飞, 康天兰, 晋玲, 等. 当归抽薹开花及其调控途径研究进展 [J]. 中草药, 2020, 51(22): 5894-5899.
[21] 陈琛. 当归早期抽薹过程中激素及营养动态研究 [D]. 兰州: 兰州大学, 2011.
[22] 王玉琴. 当归抽薹与内源激素和其他生理特性的关系研究 [D]. 兰州: 兰州大学, 2013.
[23] 张珍芳. 当归早期抽薹相关激素及其它生理生化指标分析 [D]. 兰州: 兰州大学, 2011.
[24] Liu P, Feng W M, Yang H, *et al*. Untargeted metabolomics and functional analyses reveal that the secondary metabolite quinic acid associates with *Angelica sinensis* flowering [J]. *BMC Plant Biol*, 2025, 25(1): 72.
[25] 赵疆, 党昇荣, 姚阳阳, 等. 外源水杨酸和冠菌素对当归早期抽薹的影响 [J]. 甘肃农业大学学报, 2023, 58(4): 137-145.
[26] 陈红刚, 杜弢, 朱田田, 等. 冷冻贮苗降低当归早薹率的生理机制探究 [J]. 世界科学技术—中医药现代化, 2014, 16(1): 203-206.
[27] 陆则权, 张金文, 任丽蓉, 等. 当归抽薹植株生理生化特征分析 [J]. 中草药, 2011, 42(11): 2326-2329.
[28] 王杰, 詹雪艳, 薛雪, 等. 当归不同生长周期、不同部位中多糖含量与其早期抽薹的相关性研究 [C] // 世界中医药学会联合会中药鉴定专业委员会第二届学术年会论文集. 武汉: 世界中医药学会联合会, 2015: 488-492.
[29] 孟令煜. 复合功能菌与氨基酸微肥配施对当归幼苗生长及早期抽薹的影响 [D]. 兰州: 甘肃中医药大学, 2023.
[30] 白贞芳, 李萌, 王杰, 等. 当归成药期次生代谢产物含量变化与早期抽薹相关性研究 [J]. 中国现代中药, 2019, 21(11): 1532-1536.
[31] Yuan C X, *et al*. Decoding the root lignification mechanism of *Angelica sinensis* through genome-wide DNA methylation analysis [J]. *J Exp Bot*, 2025, 76(9): 2573-2589.
[32] 赵疆, 唐湛文, 杨涛, 等. 外源褪黑素抑制当归早薹的机制 [J]. 中国实验方剂学杂志, 2025, 31(13): 234-240.
[33] 樊世婷, 李云, 罗香怡, 等. 当归抽薹关键基因 *FT* 和 *SOC1* 的生物信息学分析 [J]. 分子植物育种, 2022, 20(11): 3562-3569.
[34] 郭李智. 基于转录组测序对当归开花基因 *AsAP1* 和 *AsAGL9* 的克隆及序列分析 [D]. 西宁: 青海师范大学, 2020.
[35] Zhu C H, Bai Y, Jiang Y, *et al*. Integrated transcriptomic and metabolomic analysis reveals the regulation mechanism of early bolting and flowering in two cultivars of *Angelica sinensis* [J]. *Heliyon*, 2024, 10(7): e28636.
[36] Gao X, Guo F X, Chen Y, *et al*. Full-length transcriptome analysis provides new insights into the early bolting occurrence in medicinal *Angelica sinensis* [J]. *Sci Rep*, 2021, 11: 13000.
[37] Li M F, Li J, Wei J H, *et al*. Transcriptional controls for early bolting and flowering in *Angelica sinensis* [J]. *Plants*, 2021, 10(9): 1931.
[38] 王国祥, 蔡子平, 王宏霞. 不同育苗方式对当归生长发育及产量的影响 [J]. 江苏农业科学, 2013, 41(2): 198-200.
[39] 邓济承. 当归直播栽培和矿质肥对移栽当归产量及品质的影响 [D]. 兰州: 甘肃农业大学, 2014.
[40] 刘效瑞, 荆彦民, 刘荣清, 等. 遮光对当归早薹效应 [J]. 中药材, 2003, 26(12): 854-855.
[41] 蔺海明, 邱黛玉, 陈垣. 当归苗根直径大小对提前抽薹率及产量的影响 [J]. 中草药, 2007, 38(9): 1386-1389.
[42] Liu X X, Luo M M, Li M F, *et al*. Depicting precise temperature and duration of vernalization and inhibiting early bolting and flowering of *Angelica sinensis* by freezing storage [J]. *Front Plant Sci*, 2022, 13: 853444.
[43] 黎洁, 刘晓霞, 罗蜜蜜, 等. 冷冻贮苗对当归早薹、生物量和品质的影响 [J]. 甘肃农业大学学报, 2022, 57(2): 90-97.
[44] Yang L C, Li J J, Xiao Y M, *et al*. Early bolting, yield, and quality of *Angelica sinensis* (Oliv.) Diels responses to intercropping patterns [J]. *Plants*, 2022, 11(21): 2950.
[45] 武延安, 李向东, 郭增祥, 等. 当归与 3 种作物间作对当归早期抽薹及麻口病的影响 [J]. 甘肃农业科技, 2013, 44(10): 45-47.
[46] 惠娜娜, 王立, 李继平, 等. 8 种外源激素对当归抽薹及产量的影响 [J]. 甘肃农业科技, 2015, 46(12): 27-30.

[责任编辑 赵慧亮]