

当归抽薹开花及其调控途径研究进展

栗孟飞^{1,2}, 康天兰³, 晋玲⁴, 魏建和^{1*}

1. 中国医学科学院 北京协和医学院药用植物研究所, 北京 100193

2. 甘肃农业大学干旱生境作物学重点实验室, 甘肃 兰州 730070

3. 甘肃省经济作物技术推广站, 甘肃 兰州 730030

4. 甘肃中医药大学药学院 西北中藏药协同创新中心, 甘肃 兰州 730000

摘要: 当归 *Angelica sinensis* 干燥根因具有补血活血、调经止痛、润肠通便等功效, 广泛应用于临床。生产上通常二年生根用作药材, 但甘肃岷县等主产区二年生植株出现 30% 以上的提前抽薹开花 (即早薹开花), 使得肉质根本质化不能入药。早薹开花导致严重减产问题一直是多年来困扰当归优质药材生产的最严重问题之一。以前人所发表研究论文、专著、专利以及生产实践经验为基础, 综述了影响当归抽薹开花的内在和外在因素、调控抽薹开花的途径及利用生物技术手段揭示抽薹开花的机制等方面的研究进展, 以期从内因和外因 2 个方面为共同调控当归早薹开花提供有效途径, 为抽薹开花机制的深入研究提供借鉴。

关键词: 当归; 抽薹开花; 内因和外因; 调控途径; 补血活血; 调经止痛; 润肠通便

中图分类号: R282 **文献标志码:** A **文章编号:** 0253-2670(2020)22-5894-06

DOI: 10.7501/j.issn.0253-2670.2020.22.029

Research progress on bolting and flowering of *Angelica sinensis* and regulation pathways

LI Meng-fei^{1,2}, KANG Tian-lan³, JIN Ling⁴, WEI Jian-he¹

1. Institute of Medicinal Plant Development, Chinese Academy of Medical Sciences & Peking Union Medical College, Beijing 100193, China

2. Key Laboratory of Aridland Crop Science, Gansu Agricultural University, Lanzhou 730070, China

3. Station of Industrial Crop Promotion of Gansu Province, Lanzhou 730030, China

4. Northwest Collaborative Innovation Center for Traditional Chinese Medicine, College of Pharmacy, Gansu University of Chinese Medicine, Lanzhou 730000, China

Abstract: The dried roots of *Angelica sinensis* has been widely applied in clinical care due to its efficiencies in nourishing and activating blood, regulating female menstrual disorders and relieving pains, relaxing bowels, etc. The cultivated two-year-old plants normally harvested roots for medicinal uses emerge over 30% early bolting rate, which leads to the lignified roots that are useless in medicinal agents. The early bolting and flowering that are leading to serious yield reduction has been one of the most serious problems in the production of *A. sinensis* for many years. Here, based on previously published research articles, monographs, patents as well as practice experiences, the research progresses on the internal and external factors affecting bolting and flowering of *A. sinensis*, the pathways regulating bolting and flowering, the mechanism revealing bolting and flowering by biotechnological interventions were summarized, with the aim of providing effective pathways jointly internal and external factors for regulating bolting and flowering, as well as references for further revealing the mechanism of the bolting and flowering of *A. sinensis*.

Key words: *Angelica sinensis* (Oliv.) Diels; bolting and flowering; internal and external factors; regulation pathway; nourishing and activating blood; regulating menstrual disorders and relieving pains; relaxing bowel

当归为伞形科 (Umbelliferae) 当归属 *Angelica* Diels 的干燥根, 为常用大宗药材, 素有“十方九归”
L. 多年生草本植物当归 *Angelica sinensis* (Oliv.) 之称, 具有补血活血、调经止痛和润肠通便等功效,

收稿日期: 2020-02-03

基金项目: 国家自然科学基金资助项目 (81360615); 国家中药材产业技术体系 (CARS-21); 甘肃省重点人才项目 (2020RCXM103); 甘肃农业大学“伏羲杰出人才”培育计划 (Gaufx-02J04)

作者简介: 栗孟飞 (1980—), 男, 河南驻马店人, 副教授, 主要从事植物生态生理方面研究。E-mail: lmf@gsau.edu.cn

***通信作者** 魏建和 (1970—), 男, 福建建阳人, 研究员, 主要从事药用植物栽培、分子育种及次生代谢产物调控研究。E-mail: jhwei@implad.ac.cn

现多用于治疗贫血、妇科疾病和卒中等症^[1-2]，主产于我国甘肃、四川和云南等高寒阴湿地区，年需求量超过 3 万 t，年在地面积 4.35 万 hm² 以上^[3-4]。

在目前实际生产中，当归第 2 年收获肉质根用作药材，留存于地中的根经过越冬期春化作用后，第 3 年抽薹开花，用于收获种子。但甘肃省岷县等主产区二年生出现 30%~50% 的植株提前抽薹开花（即早薹开花），严重者高达 90% 以上，开花使得植株肉质根木质化，不能入药^[5]。种植中早薹开花导致严重减产问题一直是多年来困扰当归优质药材生产的最严重问题之一^[3-5]。

本实验根据前人就种苗特性和环境因子影响早薹开花取得的研究结果、控制早薹发生的途径、以及抽薹开花过程中生理生化变化与分子生物学机制等研究进展进行综述，旨在为调控当归抽薹开花特别是早抽薹提供理论和方法指导。

1 当归生长发育过程

当归个体生长发育通常在 3 年内完成，第 1 年种子育苗（育苗期）、第 2 年营养生长（成药期）、第 3 年生殖生长（开花期）（图 1）。具体过程为：第 1 年 6~7 月播种育苗，10~11 月种苗采挖，12 月至第 2 年 4 月越冬贮存，然后土壤解冻后移栽，至 10~11 月采挖成药根；若成药根不采挖，经越冬春化作用后第 3 年抽薹开花，7~8 月采集成熟种子（即正常种子），依次循环进行正常生长繁殖（图 1）。然而实际生产过程中，部分植株第 2 年植株成药期便出现早薹开花，其成熟的种子称为“火药籽”，

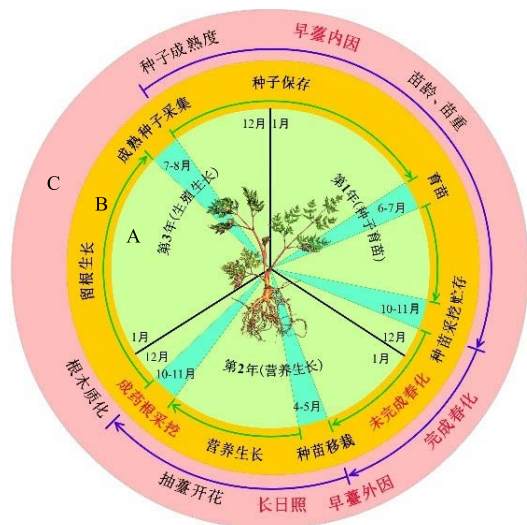


图 1 当归生长发育过程及影响早薹开花的因素

Fig. 1 Process of growth and development and factors of early bolting and flowering of *A. sinensis*

用“火药籽”育苗移栽后的植株几乎全部提前抽薹，因此杜绝用于种苗繁殖。根据前人就种苗特性（如种子成熟度、苗龄和大小等）和环境因子（如温度、光照和海拔等）影响早薹开花的研究结果，将影响早薹开花的因素归结于“内因”和“外因”2 个方面（图 1）。

2 调控内因和外因抑制当归早薹开花的途径

2.1 调控内因抑制早薹开花

研究表明，当归早薹率与苗重和大小呈正相关性，通过控制内因（如种子成熟度、苗龄和大小等）可显著抑制或延缓早薹开花。就控制种子成熟度而言，当归植株主茎头穗种子的千粒重可达 2.35 g，而侧茎头穗种子的千粒重为 1.85 g，头穗种子由于营养丰富生活力强，培育的种苗生长健壮，造成提前营养生长转向生殖生长，形成早薹开花^[5]。就控制苗龄、苗重和大小而言，通常种苗苗龄在 70~120 d，随着苗龄的增加，苗重也相应增加，早薹率迅速提高，即使苗重相同，高苗龄的种苗早薹率也远高于低苗龄；当苗龄在 100 d 时，百苗重约为 100 g，根直径约 0.50 cm，早薹率显著下降^[6-7]；进一步研究发现，在种苗根直径 0.35~0.86 cm，根直径越大，抽薹越早且抽薹率越高，其中，根直径≤0.45 cm 的植株生长至 9 月下旬成药期时抽薹率仅为 3.8%，但由于直径≤0.45 cm 的种苗较弱，移栽后生长优势也相对较低，最终形成最高成药根产量的种苗根直径应为 0.45~0.65 cm^[8-9]。因此，在育苗生产过程中，应选用中熟种子，控制苗龄约 100 d、百苗质量约 100 g 和根直径 0.45~0.65 cm（图 2）。

为了有效地控制苗重和大小，很多学者就育苗环境进行了大量研究，比如，通过调控育苗土壤或基质中营养水平防止种苗徒长、育苗过程中给予遮

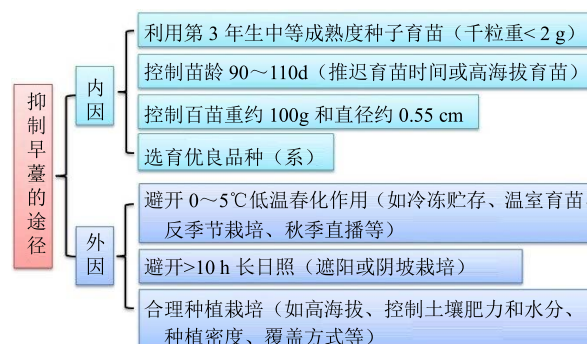


图 2 通过调控内因和外因抑制当归早薹开花的途径

Fig. 2 Pathway of inhibiting early bolting and flowering of *A. sinensis* by regulating internal and external factors

阳降低植株光和作用产物积累、高海拔阴坡育苗降低生长速度等^[10-14]。另外,通过优良品种的选育也可在一定程度上降低早薹率^[3]。以上这些途径与方法已经在生产实际中得以应用。

2.2 调控外因抑制早薹开花

研究表明,控制外因(低温春化作用和光周期)可从根本上抑制早薹开花(图 2)。研究发现,种苗 0~5℃越冬贮存约 150 d 早薹率 100%,表明为“低温发育型”;种苗移栽后生长过程中给予>10 h 的长日照处理均出现早薹,表明为“长日照发育型”;综合结果表明当归为“低温长日照型”植物,即植株由营养生长转入生殖生长必须同时满足低温春化作用和长日照^[5-7]。

2.2.1 种苗避开低温春化作用抑制早薹开花 为了避开种苗低温 0~5℃春化作用,在越冬期间,若给予标准化种苗(0.45~0.65 cm)以下任何一个贮存环境:(1)<0℃种苗贮存、(2)>5℃种苗贮存、(3)0~5℃种苗贮存期间给予一定时间高温(约 30℃)去春化,种苗就不能完成春化作用,移栽后即使给予适宜的光周期,也不能正常抽薹开花,其中,<0℃冷冻贮存最为可行,因为>5℃和高温“去春化”贮苗,极易出现种苗萌发生长或种苗腐烂等问题^[6,15-17](图 3)。尽管通过种苗冷冻贮存来解决早薹开花的目标已明确,但由于种苗完成春化作用的准确温度和时长、种苗冷冻贮存过程中准确的含水量、贮存温度、降温和解冻速度、不同种苗状况如何影响春化作用和冷冻贮存等基本问题一直没有得到系统的揭示,使得通过避开春化作用的途径仍未得到广泛应用。

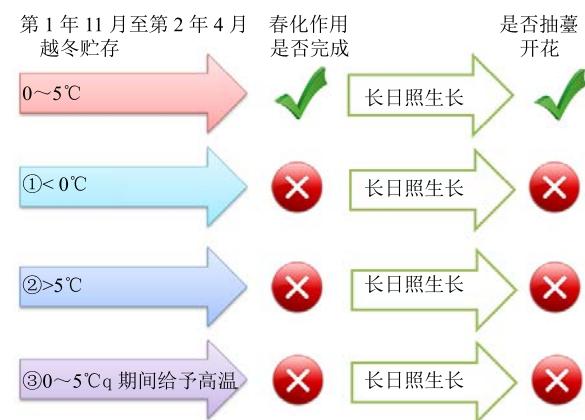


图 3 控制种苗越冬贮存抑制当归抽薹开花的途径

Fig. 3 Pathway of inhibiting bolting and flowering of *A. sinensis* by controlling seedlings storage in winter

研究证实,许多多年生植物只有当个体达到一定大小时,才具有感受低温春化作用的能力,因此植株苗龄、大小和营养水平等对春化作用具有一定的影响^[18]。有实验证明,当归育苗时间约在 70 d,百苗重<20 g 条件下,种苗植株对低温的感受力较差,阶段变化速度缓慢,所需低温的持续时间较长,在大约 150 d 的越冬期间不能完成春化作用,因此不能抽薹开花^[19]。基于此,通过“立秋直播”的方式控制植株苗龄、大小和营养水平,进而降低早薹率,但由于该途径受到种子成熟度、种植区域和土壤环境等因素的限制,目前在生产中也没有得到大规模的推广应用^[7,19-23]。另外,通过反季节温室育苗、或者我国南方育苗也可完全避开越冬期种苗低温春化作用^[7,24-25]。随着我国设施农业技术的发展,反季节育苗已逐渐在当归种植栽培中扩大应用。

2.2.2 生长过程避开长日照抑制早薹开花 田间试验结果显示,当归植株生长过程中给予 50%~60% 的遮阳处理可显著降低抽薹率^[26-28]。从实际生产来看,控制春化阶段远比控制光照阶段更加可行,因为前者主要发生在种苗越冬贮存期间,贮存空间比较集中,便于温度控制操作;而后者必须发生在种苗移栽后的正常生长期间,田间栽培空间较大,难以实现大面积缩短日照时间^[6]。

2.2.3 合理种植栽培抑制早薹开花 当归种植过程中选择适宜的种植区域、控制种植密度和覆盖方式、以及营养水平和土壤水分等也可在一定程度上降低早薹率(图 2)。通常当归适宜在海拔 2 000~3 000 m 的高寒阴湿地区生长。研究发现,海拔是影响当归植株长势和抽薹开花的主要生态因子,随着海拔高度升高植株早薹率显著下降^[29-30]。研究发现,当归种苗栽培过程中给予黑膜覆盖下栽培密度 12.75 万株/hm² 可抑制早薹发生^[31];或直播栽培过程中采用覆盖麦草方式下密度 15 万株/hm² 可抑制早抽薹开花^[32]。通过施肥研究发现,施用氮磷化肥均会促进提前抽薹,在施用优质腐熟农家肥的基础上合理施用迟效氮磷化肥,可有效降低抽薹率^[33]。也有报道称,天旱、地瘦、低山(温高)和阳坡(光强)等环境因素均不利于当归植株的生长,加快其发育进程促使早薹发生^[6]。

3 当归抽薹开花的分子机制

3.1 当归抽薹开花过程中组织形态的变化

早在 1982 年,王文杰等^[5]就对当归的抽薹进

程进行了系统地解剖学观察,发现当归的个体发育有明显的阶段性,当其由营养生长转入抽薹开花时,需要经历 4 个不同的发育期:茎节分化前期(叶原基分化期)、茎节分化期(生殖生长点形成期)、茎节形成期(花序分化期)、茎节伸长期(花器官分化期),相继完成 2 个发育阶段:春化阶段和光照阶段;其中具备开花能力,即完成春化作用的显著标志是生长点突起并增大。这也是目前及早判断当归是否会出现早薹开花的最直观方法。

3.2 当归抽薹开花过程中生理生化的变化

目前,对当归春化阶段过程性的研究较少,较多的研究主要集中在种苗完成春化后的抽薹开花过程。对种苗低温春化前后 2 个时期的生理生化进行测定,发现低温春化作用提高了种苗体内可溶性糖、游离氨基酸和有机酸含量以及硝酸还原酶活性,但不同大小种苗的生理变化有较大差异,其中种苗体内含氮量与抽薹率呈显著的负相关性,而高含糖量促进早薹发生^[34-35]。而在种苗避开低温春化冷冻贮存过程中,种苗经-10℃贮存后可溶性糖和可溶性蛋白含量均明显下降,而丙二醛含量显著升高^[16]。

通过比较早薹与未抽薹植株,发现早薹相对于未抽薹植株体内可溶性糖和蛋白质含量降低,而游离氨基酸含量、过氧化物酶和多酚氧化酶活性升高^[36];在内源激素方面,早薹植株开花过程中植株体内赤霉素(GA₃)、玉米素核苷和多胺类含量均呈增加的趋势^[37],外施 GA₃ 生物合成抑制剂矮壮素和多效唑、多胺类生物合成抑制剂 α -二氟甲基鸟氨酸可在一定程度上降低早薹率,但不能抑制或延迟已抽薹植株的最终开花^[38]。

更为重要的是,植株早薹开花严重影响成药根产量和次生代谢产物的积累^[4,39]。具体研究发现,未抽薹植株单株干质量、阿魏酸、可溶性糖、总黄酮和总酚积累量分别为抽薹植株的 7.5、15.5、120.5、2.4、3.0 倍以上^[4]。

3.3 当归抽薹开花过程中分子生物学的变化

为了及早快速地判断当归种苗是否具备开花的能力,段金廛课题组^[40-42]通过 DNA 分子标记技术就当归早薹种质鉴定及抽薹相关基因进行了研究,已筛选出早薹性状的 3 个 DNA 分子连锁标记并应用于早薹的种质鉴定;通过对早薹和未抽薹植株生长点进行转录组测序与分析,发现早薹相对未抽薹

植株有 5 094 个基因显著差异表达,其中 13 个关键基因参与 3 种抽薹开花途径:光周期途径(CO、SOC1、ELF4、FT、GI、PHYA 和 PHYB)、春化途径(FLC、FRIGIDA、VRN1 和 VIN3)和赤霉素途径(GA3OX 和 LFY)^[43]。另外,通过二维电泳对早薹和未抽薹植株生长点中蛋白质表达进行分析,发现早薹花芽中有 86 个蛋白质点差异表达^[44]。

本课题组通过对早薹和未抽薹植株(功能叶和侧根)进行转录组测序与分析(SRA accession: SRP148676),发现早薹相对未抽薹植株有 2 645 个基因显著差异表达,其中 40 个关键基因通过 4 个途径直接参与抽薹开花:光周期途径(如 CO3、COL2、COL3、COL16、FTIP1、FD、HDR1、HD3A、MIP1A、MIP1B、CDF2、SVP、EFM 和 AS1);能量(蔗糖)途径(SUS1、SUS3、SUS7、INVA、INVB、INVE、INV Inh、AMY1.1、BAM1、BAM3 和 BAM9);赤霉素途径(KO、GA2OX1、GA2OX6、GA2OX8、GA20OX1、GAI 和 GAIP);花器官发育(SOC1、MADS8、AGL8、AGL12、DEFA、AP1、AP2 和 ANT)。

4 结语

综合资料与生产实际调研,早薹开花导致根木质化不能入药仍是困扰当归生产、质量和效益提升的重大难题。尽管前人对影响早薹开花的内因和外因已开展了较多研究,并取得了一定的研究成果,但是目前当归生产过程中早薹开花现象仍大面积存在,因此,为了早日解决当归早薹开花的生产问题,作者根据前人研究进展,建议主要从以下几个方面开展进一步研究。

第一,加快大规模标准化育苗:尽管当归标准化育苗体系(包括秋季和反季节育苗)已建立,由于育苗设施和高效生产技术等因素的限制,育苗量不能满足大面积种植栽培。目前仍以合作社和农户自主育苗为主,由于育苗时间和环境、土壤肥力和灌溉施肥等不尽相同,因此不能有效的控制种苗龄、苗重和大小。

第二,及早准确探明种苗春化作用温度及时长:研究已证实当归种苗必须完成低温春化作用才具备抽薹开花的能力,但春化作用与抽薹开花的准确关系一直没有得到系统地揭示,比如,种苗春化作用与温度和时长的关系、不同种苗状况完成春化作用的条件、春化作用调控早薹的分子机制等。

第三,及早准确探明种苗越冬期冷冻贮存避

开春化作用的条件: 研究已确立了通过种苗冷冻贮存避开越冬期春化作用, 也可有效抑制早薹开花, 但冷冻贮存与早薹开花的准确关系还没有得到系统的揭示, 比如, 冷冻贮苗与种苗含水量、贮存温度、降温和解冻速度的关系、不同种苗状况冷冻贮存的条件、冷冻贮存调控早薹开花的分子机制等。

参考文献

- [1] 中国药典 [S]. 一部. 2015.
- [2] Wei W L, Zeng R, Gu C M, et al. *Angelica sinensis* in China-A review of botanical profile, ethnopharmacology, phytochemistry and chemical analysis [J]. *J Ethnopharmacol*, 2016, 190: 116-141.
- [3] 黄璐琦, 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] 栗孟飞, 刘学周, 魏建和, 等. 基于生物量、活性物质积累和抗氧化能力的当归高海拔种植区域选择 [J]. 中草药, 2020, 51(2): 474-481.
- [5] 王文杰, 张正民. 当归的抽薹特性和控制途径 [J]. 西北植物研究, 1982, 2(2): 95-104.
- [6] 王文杰. 对当归早期抽苔特性的分析和控制 [J]. 西北大学学报: 自然科学版, 1977, 7(2): 32-39.
- [7] 李明世. 防止当归早期抽苔的研究 [J]. 西北植物研究, 1983, 3(1): 70-76.
- [8] 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.
- [9] 邱黛玉, 蔺海明, 方子森, 等. 种苗大小对当归成药期早期抽薹和生理变化的影响 [J]. 草业学报, 2010, 19(6), 100-105.
- [10] 姚兰. 当归育苗期遮光对成药期抽薹率及经济性状的影响 [J]. 甘肃农业科技, 2005(10): 54-55.
- [11] 韩志强, 赵万千, 赵克旺, 等. 不同海拔繁育的当归种苗成药期种植试验 [J]. 农业科技通讯, 2016(1): 102-104.
- [12] 张克钺, 徐福祥. 高寒阴湿区当归熟地育苗技术 [J]. 陕西农业科学, 2013(6): 249-251.
- [13] 王国祥, 米永伟, 蔡子平, 等. 客土育苗对当归种苗物质积累与产量和质量的影响 [J]. 中药材, 2017, 40(10): 2246-2249.
- [14] 王国祥, 米永伟, 蔡子平, 等. 育苗模式对当归种苗和药材质量性状与产量的影响 [J]. 中医药学报, 2018, 46(3): 28-30.
- [15] 王文杰. 当归冷冻贮苗技术和原理 [J]. 中药材科技, 1979(3): 1-5.
- [16] 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.
- [17] 杨江龙, 和寿伟, 和耀斌, 等. 一种云当归种苗低温贮存方法: 中国, CN 106797935 A [P]. 2017-06-06.
- [18] 宋纯鹏, 王学路, 周云, 等. 译. 植物生理学 (第 5 版) [M]. 北京: 科学出版社, 2015.
- [19] 王文杰. “立秋直播”当归的栽培技术和原理: 控制当归早期抽苔的途径之一 [J]. 西北大学学报: 自然科学版, 1977, 7(2): 40-44.
- [20] 李明世, 于兆英. 当归及其防止早期抽苔的研究 [J]. 中草药, 1977, 57(12): 34-38.
- [21] 纪瑛, 漆璐涛, 蔺海明, 等. 覆盖方式和密度对直播当归生长动态的影响 [J]. 中药材, 2014, 37(1): 9-14.
- [22] 许彩荷, 漆璐涛, 马占川, 等. 海拔高度对秋直播当归生产性状的影响 [J]. 中国农技推广, 2014, 30(9): 33-35.
- [23] 漆璐涛, 许彩荷, 纪瑛, 等. 当归种子直播栽培对其产量和质量的影响研究 [J]. 中药材, 2018, 41(8): 1804-1808.
- [24] 武延安, 刘效瑞, 曹占凤, 等. 日光温室冬季育苗抑制当归早期抽薹的效应研究 [J]. 中国中药杂志, 2010, 35(3): 283-287.
- [25] 武伟国, 蔡子平, 王国祥, 等. 生长调节剂浸根对当归温室苗出苗及生长进程的影响 [J]. 中国现代中药, 2017, 19(11): 1589-1594.
- [26] 武延安, 蔺海明, 赵贵宾, 等. 遮光对当归栽培的效应 [J]. 中药材, 2008, 31(3): 334-336.
- [27] 蔺海明, 武延安, 曹占凤, 等. 网棚全覆盖遮阳栽培对当归抽薹及环境温湿因子的效应 [J]. 中国实验方剂学杂志, 2010, 16(4): 79-83.
- [28] 向红, 李炆, 金尧. 光照强度对当归产量及阿魏酸含量的影响 [J]. 中兽医医药杂志, 2015, 34(2): 53-54.
- [29] 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.
- [30] 栗孟飞, 刘学周, 魏建和, 等. 基于生物量、活性物质积累和抗氧化能力的当归高海拔种植区域选择 [J]. 中草药, 2020, 51(2): 474-481.
- [31] 薛润光, 郭承刚, 徐天才, 等. 不同农艺措施对一年生云当归产量的影响 [J]. 中国农学通报, 2012, 28(19): 275-278.
- [32] 纪瑛, 漆璐涛, 蔺海明, 等. 覆盖方式和密度对直播当归生长动态的影响 [J]. 中药材, 2014, 37(1): 9-14.
- [33] 漆璐涛, 蔺海明, 刘学周. 氮磷肥对当归抽薹率的影响试验初报 [J]. 中药材, 2004, 27(2): 82-83.

- [34] 陈 瑛, 王淑芳. 当归提早抽苔问题的调查研究 (之一) [J]. 特产科学实验, 1984(1): 15-20.
- [35] 张恩和, 黄 鹏. 春化处理对当归苗生理活性的影响 [J]. 甘肃农业大学学报, 1998, 33(3): 240-243.
- [36] 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.
- [37] 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.
- [38] 段金廛, 于 光, 严 辉. 防治当归早薹的药物及其应用: 中国, CN105660637 A [P]. 2016-06-15.
- [39] 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.
- [40] Yu G, Duan J A, Yan H, *et al.* cDNA-AFLP analysis of gene expression differences between the flower bud and sprout-shoot apical meristem of *Angelica sinensis* (Oliv.) Diels [J]. *Genet Mol Biol*, 2011, 34(2): 274-279.
- [41] Yu G, Ma Y X, Duan J A, *et al.* Identification of differentially expressed genes involved in early bolting of *Angelica sinensis* (Apiaceae) [J]. *Genet Mol Res*, 2012, 11(1): 494-502.
- [42] 段金廛, 于 光. 鉴别当归早薹的 DNA 分子标记及其应用: 中国, CN 105441572 B [P]. 2019-10-22.
- [43] Yu G, Zhou Y, Yu J J, *et al.* Transcriptome and digital gene expression analysis unravels the novel mechanism of early flowering in *Angelica sinensis* [J]. *Sci Rep*, 2019, 9: 10035.
- [44] 于 光, 段金廛. 双向电泳分析早薹当归在蛋白质水平的表达差异(英文) [A] // 全国第 9 届天然药物资源学术研讨会论文集 [C]. 成都: 全国第 9 届天然药物资源学术研讨会, 2010.