

根及根茎类药材抽薹开花及调控机制研究进展

苏红彦¹, 栗孟飞^{1*}, 魏建和^{2*}

1. 甘肃农业大学农学院 干旱生境作物学国家重点实验室, 甘肃 兰州 730070

2. 中国医学科学院北京协和医学院 药用植物研究所, 北京 100193

摘 要: 根及根茎类药材在长期的种植栽培中出现早抽薹开花现象, 严重影响药材产量和品质, 因此, 急需通过现代生物技术手段解决早抽薹问题。以所发表的研究论文、专著等为基础, 对《中国药典》2020 年版中根及根茎类药材抽薹相关的数量、抽薹对根及根茎类药材产量和品质的影响、控制/促进抽薹的方法、调控抽薹开花的机制等方面的研究进展进行归纳和分析。结果发现,《中国药典》2020 年版收录的 169 种根及根茎类药材中, 有 75 种与抽薹相关, 其中, 73 种已报道了抽薹会影响产量和品质; 总结抽薹对 18 种药材生长发育、药用成分和基因表达的影响; 分析控制/促进抽薹的方法和调控抽薹开花的机制; 同时, 总结了甲基化调控药用植物开花的研究进展, 旨在为提高根及根茎类药材产量和品质提供有益参考。

关键词: 根及根茎类; 中药材; 抽薹开花; 控制方法; 调控机制; 甲基化

中图分类号: R286.2 **文献标志码:** A **文章编号:** 0253-2670(2025)05-1861-16

DOI: 10.7501/j.issn.0253-2670.2025.05.034

Research progress on bolting and flowering and regulating mechanism of root- and rhizome-derived traditional Chinese medicines

SU Hongyan¹, LI Mengfei¹, WEI Jianhe²

1. State Key Laboratory of Aridland Crop Science, College of Agronomy, Gansu Agricultural University, Lanzhou 730070, China

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

Abstract: Early bolting and flowering (EBF) are being occurred during the long-term cultivation of root- and rhizome-derived traditional Chinese medicines (RR-TCMs), which seriously affects the yield and quality, thus, EBF became a problem that needs to be solved as soon as possible through modern biotechnology. Here, based on previously published research articles and monographs, the research progress on the bolting number of RR-TCMs, the effects of EBF on yield and quality of RR-TCMs, the methods of controlling and enhancing EBF, the mechanism of regulating EBF listed in *Chinese Pharmacopoeia* (Edition 2020) were summarized and analyzed. The results showed that 75 RR-TCMs were related to bolting in the 169 RR-TCMs listed in *Chinese Pharmacopoeia*, and 73 RR-TCMs with the effects of EBF on yield and quality had been reported; the effects of EBF on growth and development, medical compounds, and genes expression of 18 RR-TCMs were summarized. The methods of controlling or enhancing the EBF as well as the mechanism of regulating the EBF were analyzed, meanwhile, the research progress of methylation regulating on the flowering of medical plants were summarized, with view to providing scientific references to improve the yield and quality of RR-TCMs.

Key words: root and rhizome; traditional Chinese medicine; bolting and flowering; controlling methods; regulating mechanism; methylation

收稿日期: 2024-10-02

基金项目: 财政部和农业农村部国家现代农业产业技术体系项目 (CARS-21); 国家自然科学基金项目 (32160083); 国家自然科学基金项目 (03123053); 甘肃省科技重大专项 (23ZDNK002); 甘肃省科技支撑项目 (KJZC-2023-11); 甘肃省科技厅重点研发计划项目 (22YF7NA111)

作者简介: 苏红彦, 博士研究生, 研究方向为药用植物资源与利用。E-mail: shy922322@163.com

***通信作者:** 栗孟飞, 博士, 教授, 从事药用植物资源与利用研究。E-mail: lmf@gsau.edu.cn

魏建和, 博士, 教授, 从事药用植物栽培、分子育种和次生代谢产物调控研究。E-mail: jhwei@implad.ac.cn

植物在经历长时间低温环境和一段时期的长日照后,开始抽薹开花,由营养生长向生殖生长过渡^[1]。近年来,随着根及根茎类药材市场需求的不断扩大,种植面积也逐渐增长,种植栽培过程中由于种质退化、大量营养物质的积累和外界环境的影响,大多数植物会出现提前抽薹(早抽薹)开花现象;然而,大多数根及根茎类药材以根或根茎入药,早抽薹开花会导致营养器官的生长提前结束,对药材产量和品质产生不良影响^[2]。《中国药典》2020 年版收录的 616 种药材中,根及根茎类共有 169 种,占比 27.44%^[3-4]。在约 228 种伞形科药用植物中,有 38 种根及根茎类药材已经报道了抽薹对其产量和品质的影响,占比 16.67%^[5]。例如,当归和白芷抽薹后,肉质根木质化,不能入药,产量显著降低^[6-8];防风抽薹后,升麻苷、5-*O*-甲基维斯阿米醇苷、升麻素和亥茅酚苷含量显著降低,抽薹前后含量相差 10 倍^[9];柴胡抽薹后,根木质部比例增加,薄壁组织减少,柴胡皂苷含量显著降低^[10-11]。

为了避免植物早抽薹开花,前人已经采取了大量的方法,主要包括(1)培育新品种^[6];(2)控制种苗苗龄和大小^[12];(3)低温贮藏避免春化作用^[13];(4)遮荫处理避免长日照^[14];(5)标准化种植减少病虫害等^[15]。例如,控制当归抽薹方面,使用的方法主要有(1)内因:控制种子成熟度、苗龄、育苗条件和选育优良品种等^[12, 16];(2)外因:冷冻贮藏、秋季直播、温室育苗和反季节栽培等避开 0~5℃春化作用^[7, 17-21]。此外,当归生长过程中给予 50%~60%的植株遮阳处理,也可显著降低抽薹率^[22]。控制白芷抽薹方面,使用的方法主要有(1)内因:选择优良品系、控制种子成熟度^[23-24];(2)外因:多施钾肥少施氮和磷肥、采用三段式标准化种植等^[25-26]。控制防风抽薹方面,使用的方法主要有:遮荫处理、控制播种时间、种植密度和营养生长等^[27-29]。

研究发现,春化作用和光周期在诱导植物成花过程中同等重要,通过控制春化阶段和光周期均能抑制早薹开花。从实际生产来看,控制春化阶段比控制光周期更加可行,因为春化阶段主要发生在种苗越冬贮存期间,贮存空间小便于集中控制温度^[18]。在开花植物中,春化作用受到表观遗传的调控。例如,春化作用涉及 Flowering Locus C (*FLC*) 基因表达的表观遗传变化,*FLC* 基因在没有经过春化作用的顶端分生组织区域高度表达,随着低温春化时间延长而逐渐减弱,待春化完成后该基因表达被关闭,然后在长日照

下直接通过对关键成花信号 Flowering Locus T (*FT*) 在叶中的表达及转录因子 Suppressor of Constans 1 (*SOC1*) 在顶端分生组织的表达诱导开花,然而在下一个世代中,*FLC* 基因的表达又被开启,需要重新进行低温春化作用^[30-31];在模式植物拟南芥中,营养生长时期的一类 B3 转录因子 Viviparous 1/Abscisic acid insensitive-likes (*VAL1* 或 *VAL2*) 可识别负调控 *FLC* 的顺式 DNA 元件,并且招募 Polycomb Repressive Complex 2 (*PRC2*) 复合体催化 *FLC* 位点组蛋白 H3 第 27 位赖氨酸的三甲基化 (H3K27me3),从而沉默 *FLC* 表达,气温上升后 VAL 蛋白“滞留”*FLC* 位点以维持其沉默;这一发现解释了在营养生长阶段拟南芥响应和记忆冬季低温的分子与表观遗传机制^[32];通过研究花器官发育关键转录因子 *LEAFY* (*LFY*) 结合染色质的能力和特异性识别下游靶标发现,在染色质处于关闭状态下,*LFY* 对于高甲基化的 DNA 具有较强的结合能力,可以结合染色质凝集区,改变其靶标基因的染色质状态,随着时间的推移,染色质逐步打开,*LFY* 在特定位点置换链接组蛋白 H1 并且招募其他转录原件,调控染色质凝集区的基因表达,最终促进下游重要花发育基因的表达而改变细胞分化方向^[33-34]。

以上研究表明,尽管前人已在控制根及根茎类药用植物抽薹开花方面做了大量研究,但缺少系统的总结、归纳和分析。因此,本综述从《中国药典》2020 年版中抽薹开花相关根及根茎类药材的数量、抽薹开花对根及根茎类药材的影响、控制抽薹开花的方法、调控抽薹开花的机制等方面的研究进展进行归纳和分析,旨在为提高根及根茎类药材产量和品质提供有益参考。

1 《中国药典》2020 年版收录的与抽薹相关的根及根茎类药材

由表 1 可知,在《中国药典》2020 年版收录的 169 种根及根茎类药材中,有 75 种药材与抽薹相关。按照药用部位分为 6 类:根(27)、块根(7)、根茎(18)、根和根茎(12)、块茎(7)和鳞茎(4)。其中,73 种药材已报道了抽薹会影响产量和品质,按照药用部位具体可分为 6 类:根(27)、块根(7)、根茎(17)、根和根茎(12)、块茎(7)和鳞茎(3)。总体而言,大部分根及根茎类药材(如白芷、当归和防风等)抽薹后营养物质从地下运输到地上,导致根部养分减少,地上部分生长旺盛,进而导致产量降低^[38-39, 41, 43-44]。

表 1 75 种与抽薹相关的根及根茎类药材

Table 1 Seventy-five kinds of root- and rhizome-derived traditional Chinese medicines associated with bolting

序号	药材名	药用部位	是否影响产量和品质	文献
1	白头翁 <i>Pulsatillae Radix</i>	根	✓	35
2	白芍 <i>Paeoniae Radix Alba</i>	根	✓	36-37
3	赤芍 <i>Paeoniae Radix Rubra</i>	根	✓	36-37
4	白芷 <i>Angelicae Dahuricae Radix</i>	根	✓	38-39
5	北沙参 <i>Glehniae Radix</i>	根	✓	40
6	当归 <i>Angelicae Sinensis Radix</i>	根	✓	41
7	明党参 <i>Changii Radix</i>	根	✓	42
8	防风 <i>Saposhnikovia Radix</i>	根	✓	43-44
9	独活 <i>Angelicae Pubescentis Radix</i>	根	✓	45
10	前胡 <i>Peucedani Radix</i>	根	✓	46
11	柴胡 <i>Bupleuri Radix</i>	根	✓	10
12	紫花前胡 <i>Peucedani Decursivi Radix</i>	根	✓	47
13	苦参 <i>Sophorae Flavescentis Radix</i>	根	✓	48
14	土木香 <i>Inulae Radix</i>	根	✓	49
15	木香 <i>Aucklandiae Radix</i>	根	✓	50
16	漏芦 <i>Rhapontici Radix</i>	根	✓	51
17	南沙参 <i>Adenophorae Radix</i>	根	✓	52-53
18	银柴胡 <i>Stellariae Radix</i>	根	✓	54-55
19	玄参 <i>Scrophulariae Radix</i>	根	✓	56
20	牛膝 <i>Achyranthis Bidentatae Radix</i>	根	✓	57
21	续断 <i>Dipsaci Radix</i>	根	✓	58-59
22	黄芩 <i>Scutellariae Radix</i>	根	✓	60
23	秦艽 <i>Gentianae Macrophyllae Radix</i>	根	✓	61
24	地榆 <i>Sanguisorbae Radix</i>	根	✓	62
25	商陆 <i>Phytolaccae Radix</i>	根	✓	63
26	板蓝根 <i>Isatidis Radix</i>	根	✓	64
27	西洋参 <i>Panacis Quinquefolii Radix</i>	根	✓	65
28	天葵子 <i>Semiaquilegiae Radix</i>	块根	✓	66
29	猫爪草 <i>Ranunculi Ternati Radix</i>	块根	✓	67-68
30	山麦冬 <i>Liriope Radix</i>	块根	✓	69
31	麦冬 <i>Ophiopogonis Radix</i>	块根	✓	70
32	甘遂 <i>Kansui Radix</i>	块根	✓	71
33	地黄 <i>Rehmanniae Radix</i>	块根	✓	72
34	熟地黄 <i>Rehmanniae Radix Praeparata</i>	块根	✓	72
35	知母 <i>Anemarrhenae Rhizoma</i>	根茎	✓	73
36	重楼 <i>Paridis Rhizoma</i>	根茎	✓	74-75
37	黄精 <i>Polygonati Rhizoma</i>	根茎	✓	76-77
38	菝葜 <i>Smilacis Chinae Rhizoma</i>	根茎	✓	78
39	升麻 <i>Cimicifugae Rhizoma</i>	根茎	✓	79
40	黄连 <i>Coptidis Rhizoma</i>	根茎	✓	80
41	胡黄连 <i>Picrorhizae Rhizoma</i>	根茎	✓	81
42	石菖蒲 <i>Acori Tatarinowii Rhizoma</i>	根茎	×	82
43	射干 <i>Belamcandae Rhizoma</i>	根茎	✓	83
44	川射干 <i>Iridis Tectori Rhizoma</i>	根茎	✓	84
45	金荞麦 <i>Fagopyri Dibotryis Rhizoma</i>	根茎	✓	85
46	珠子参 <i>Panacis Majoris Rhizoma</i>	根茎	✓	86
47	竹节参 <i>Panacis japonici Rhizoma</i>	根茎	✓	87
48	白术 <i>Atractylodis Macrocephalae Rhizoma</i>	根茎	✓	88
49	苍术 <i>Atractylodis Rhizoma</i>	根茎	✓	89-90
50	川芎 <i>Chuanxiong Rhizoma</i>	根茎	✓	91-92
51	天南星 <i>Arisaematis Rhizoma</i>	根茎	✓	93-94
52	制天南星 <i>Arisaematis Rhizoma Preparatum</i>	根茎	✓	93-94
53	三七 <i>Notoginseng Radix et Rhizoma</i>	根和根茎	✓	95
54	人参 <i>Ginseng Radix et Rhizoma</i>	根和根茎	✓	96
55	红参 <i>Ginseng Radix et Rhizoma Rubra</i>	根和根茎	✓	96
56	蜘蛛香 <i>Valerianae Jatamansi Rhizoma et Radix</i>	根和根茎	✓	97

表 1 (续)				
序号	药材名	药用部位	是否影响产量和品质	文献
57	大黄 <i>Rhei Radix et Rhizoma</i>	根和根茎	√	98
58	羌活 <i>Notopterygii Rhizoma et Radix</i>	根和根茎	√	99
59	藁本 <i>Ligustici Rhizoma et Radix</i>	根和根茎	√	100
60	丹参 <i>Salviae Miltiorrhizae Radix et Rhizoma</i>	根和根茎	√	101-102
61	茜草 <i>Rubiae Radix et Rhizoma</i>	根和根茎	√	103
62	细辛 <i>Asari Radix et Rhizoma</i>	根和根茎	√	104
63	紫菀 <i>Asteris Radix et Rhizoma</i>	根和根茎	√	105-106
64	龙胆 <i>Gentianae Radix et Rhizoma</i>	根和根茎	√	107
65	半夏 <i>Pinelliae Rhizoma</i>	块茎	√	108
66	清半夏 <i>Pinelliae Rhizoma Praeparatum Cum Alumine</i>	块茎	√	108
67	法半夏 <i>Pinelliae Rhizoma Praeparatum</i>	块茎	√	108
68	姜半夏 <i>Pinelliae Rhizoma Praeparatum Cum Zingibere et Alumine</i>	块茎	√	108
69	天麻 <i>Gastrodiae Rhizoma</i>	块茎	√	109
70	延胡索 <i>Corydalis Rhizoma</i>	块茎	√	110
71	泽泻 <i>Alismatis Rhizoma</i>	块茎	√	111
72	薤白 <i>Allii Macrostemonis Bulbus</i>	鳞茎	√	112
73	百合 <i>Lilii Bulbus</i>	鳞茎	√	113-114
74	大蒜 <i>Allii Sativi Bulbus</i>	鳞茎	√	115
75	山慈菇 <i>Cremastrae Pseudobulbus Pleiones Pseudobulbus</i>	鳞茎	×	116

“√”表示已报道抽薹影响药材产量和品质；“×”表示未报道抽薹是否影响药材产量和品质。
“√” represents that bolting has been reported to affects the yield and quality of root and rhizome-derived traditional Chinese medicines (RR-TCMs); The
“×” represents that bolting has not been reported to affects the yield and quality of RR-TCMs.

2 抽薹对根及根茎类药材的影响

通过查阅文献资料，发现已详细报道了抽薹对 18 种根及根茎类药材的影响，主要包括生长发育、药用成分和基因调控 3 个方面。按照药用部位分为

5 类：根（白芷、当归、明党参、防风、独活、前胡、柴胡、土木香和板蓝根）、根茎（黄连和苍术）、根和根茎（大黄、羌活、丹参和紫菀）、块茎（半夏）、鳞茎（百合和大蒜）见图 1。



图 1 18 种根及根茎类药材

Fig. 1 Eighteen kinds of root- and rhizome-derived traditional Chinese medicines

2.1 抽薹对药材生长发育的影响

由表 2 可知,抽薹对 17 种根及根茎类药材(苍术除外)生长发育具有显著影响。主要表现为植株发生早薹后,根木质部比例增加,木质化程度加大,生物量减少,产量降低。例如,白芷抽薹后,根部形态结构(木质化程度高、中部多呈海绵状或空心)和生物量(根直径、鲜质量、干质量和根冠比)均发生显著变化,其中,未抽薹植株的根直径相比早薹植株长 22.5%,根鲜质量、干质量和根冠比分别

为早薹植株的 2.4、2.7 和 10.2 倍^[39, 117];当归抽薹后,根部形态结构(木质化现象加重)和根茎干质量发生显著变化,其中,未抽薹植株根茎干质量在低、中和高海拔下分别为抽薹植株的 9.9、7.6 和 7.6 倍^[118-119];柴胡抽薹后,根部形态结构(木质部比例增加、薄壁组织减少)和生物量(鲜质量、干质量、根长和直径)发生显著变化,其中,未抽薹植株根鲜质量、干质量、根长和直径较抽薹植株分别增加 2.3、3.2、1.1 和 1.4 倍^[10]。

表 2 抽薹对根及根茎类药材生长发育的影响

Table 2 Effect of bolting on growth and development of root- and rhizome-derived traditional Chinese medicines

药材名	生长发育	文献
白芷	根断面皮部棕色油点少,木质部占比大,中部多呈海绵状或空心;根直径、鲜质量和根冠比均降低;产量降低	39, 117
当归	根部次生木质部比例增大、木质化、柴化现象加重;根茎干质量显著降低,产量降低	118-119
明党参	根部木质部比例增加,根重下降	42, 120
防风	韧皮部/木质部比例减小,油室数目减少,产量降低	121-122
独活	根中空,产量下降	45
前胡	根部中间次生木质部薄壁细胞逐渐减少,细胞壁木质化程度增强,木纤维和木射线逐渐增多,体积逐渐增大,产量下降	123-124
柴胡	根部木质部比例增加、薄壁组织逐渐减少,根鲜质量、干质量、根长和直径降低,产量下降	10
土木香	肉质根木质化趋势加重,并有空心现象,产量下降	125
板蓝根	根部木质化,产量下降	126
黄连	根茎鲜质量、干质量降低,产量下降	80
苍术	/	/
大黄	产量下降	127
羌活	根木质化趋势加重,鲜质量、干质量和产量显著下降	99
丹参	根木质部与皮部的比例增加,鲜质量降低,产量下降	128
紫菀	根中次生物质转化合成能力减弱,质量下降	129
半夏	块茎干物质含量显著降低	130
百合	淀粉粒数量增加,体积明显下降,颗粒表面片层结构明显,裂纹消失	131
大蒜	蒜薹长度、单薹质量和叶片宽度等显著增加	132

“/”表示未有研究报道抽薹对生长发育的影响。

“/” represents that there are no studies reporting the effects of bolting on growth and development.

2.2 抽薹对药用成分的影响

由表 3 可知,16 种根及根茎类药材(明党参和半夏除外)对应的质量标志物含量已在《中国药典》2020 年版中所记载。按照抽薹后能否入药分为 3 类:抽薹后不能入药(白芷、当归、防风、独活、前胡、板蓝根和大黄)、抽薹后可入药或采取一定措施后可入药(明党参、柴胡、土木香、黄连、苍术、羌活、丹参和紫菀)、抽薹后药效增强(百合和大蒜)。例如,白芷抽薹后,欧前胡素和异欧前胡素含量显著下降,相比未抽薹植株分别降低 1.0 和 2.7 倍,

且不能入药^[39, 117];当归抽薹后,阿魏酸含量显著下降,相比未抽薹植株降低 2.1 倍,且不能入药^[119];防风抽薹后,升麻素苷和 5-O-甲基维斯阿米醇苷含量显著下降,相比未抽薹植株分别降低 1.4 和 1.3 倍,且不能入药^[122-133]。柴胡、土木香和羌活抽薹后,柴胡皂苷 a 和 b、土木香内酯和挥发油含量略有降低,根部木质化,导致药用价值降低,但通过摘薹可防止早薹,进而提高药用价值^[10-11, 99, 125]。然而,以鳞茎入药的百合和大蒜,提早抽薹有利于鳞茎的发育,并能够增强药理作用^[131-132]。

表 3 抽薹对根及根茎类药材药用成分的影响

Table 3 Effect of bolting on medical compounds of root- and rhizome-derived traditional Chinese medicines

药材名	药典规定	药用成分变化		能否入药	文献
		未抽薹	抽薹		
白芷	欧前胡素不得少于 0.080%	欧前胡素 (0.27%)；异欧前胡素 (0.16%)	欧前胡素 (0.26%)；异欧前胡素 (0.06%)	×	4, 39, 117
当归	挥发油和阿魏酸分别不得少于 0.4% 和 0.05%	阿魏酸 (1.21 mg·g ⁻¹)	阿魏酸 (0.59 mg·g ⁻¹)	×	4, 119
明党参	/			√	42
防风	升麻素苷和 5-O-甲基维斯阿米醇苷的总量不得少于 0.24%	升麻素苷 (0.85%)；5-O-甲基维斯阿米醇苷 (0.65%)	升麻素苷 (0.61%)；5-O-甲基维斯阿米醇苷 (0.50%)	×	4, 122, 133
独活	蛇麻子素不得少于 0.50%，二氢欧山芹醇当归酸酯类不得少于 0.08%	/	/	×	4, 45
前胡	白花前胡甲素不得少于 0.90%，白花前胡乙素不得少于 0.24%	白花前胡甲素 (1.27%)；白花前胡乙素 (0.09%)	白花前胡甲素 (0.89%)；白花前胡乙素 (0.13%)	×	4, 123
柴胡	柴胡皂苷 a 和柴胡皂苷 d 的总量不得少于 0.3%	柴胡皂苷 a (0.32%)；皂苷 b (0.33%)	柴胡皂苷 a (0.31%)；皂苷 b (0.26%)	√	4, 10, 11
土木香	土木香内酯和异土木香内酯的总量不得少于 2.2%	土木香内酯 (18.61%)	土木香内酯 (17.06%)	√	4, 125
板蓝根	(R, S)-告依春不得少于 0.02%	/	/	×	4, 126
黄连	雅连，小檗碱不得少于 4.5%；云连，小檗碱不得少于 7.0%	/	/	√	4, 80
苍术	苍术素不得少于 0.3%	/	/	√	4, 89
大黄	含总蒽醌以芦荟大黄素、大黄酸、大黄素计，不得少于 1.5%；含游离蒽醌以芦荟大黄素、大黄酸、大黄素、大黄酚和大黄素甲醚的总量计，不得少于 0.2%	总蒽醌 (2.43%)；游离蒽醌 (1.20%)	总蒽醌 (2.01%)；游离蒽醌 (1.12%)	×	4, 127
羌活	挥发油不得少于 1.4%；羌活醇和异挥发油的总量不得少于 0.4%	挥发油 (0.009 mL·g ⁻¹)	挥发油 (0.008 mL·g ⁻¹)	√	4, 99
丹参	含丹参酮 II _A 、隐丹参酮和丹参酮 I 的总量不得少于 0.25%；含丹酚酸 B 不得少于 3.0%	丹参酮 II _A (0.68%)；丹酚酸 B (5.9%)	丹参酮 II _A (0.6%)；丹酚酸 B (5.0%)	√	4, 128
紫菀	紫菀酮不得少于 0.15%	紫菀酮 (0.27%)	紫菀酮 (0.17%)	√	4, 129
半夏	/	/	/	√	130
百合	百合多糖以无水葡萄糖计，不得少于 21.0%	可溶性糖 (5 mg·g ⁻¹)	可溶性糖 (9 mg·g ⁻¹)	√	4, 131
大蒜	大蒜素不得少于 0.15%	大蒜素 (10.86 μg·g ⁻¹)	大蒜素 (10.02 μg·g ⁻¹)	√	4, 132

“/”表示《中国药典》2020 年版中未报道具体的药用成分/未有研究报道具体药用成分含量的变化；“√”表示抽薹后可入药或者采取一定措施后可入药；“×”表示抽薹后不可入药。

“/” represents that the specific medicinal components have not been reported in the “Pharmacopoeia of the People's Republic of China” (Edition 2020), and there have been no studies reporting changes in the content of specific medicinal components; “√” represents that the plant can be used as medicine after bolting or take some measures; “×” represents that the plant can not be used as medicine after bolting.

2.3 抽薹对相关基因表达的影响

由表 4 可知，抽薹对 9 种根及根茎类药材（明党参、独活、土木香、黄连、大黄、羌活、丹参、紫菀和半夏除外）相关基因表达也具有显著影响。例如，对白芷抽薹和未抽薹植株转录组测序分析发

现，有 3 599 个差异表达基因，其中，2 185 个基因上调表达，1 414 个基因下调表达，参与激素生物合成：如 9-cis-epoxycarotenoid dioxygenase NCED2 (NCED2)、Abscic acid 8'-hydroxylase 2 (ABAH2) 和 Cytokinin dehydrogenase 7 (CKX7) 等、花器官

表 4 抽薹对根及根茎类药材基因表达的影响

Table 4 Effects of bolting on gene expression levels of root- and rhizome-derived traditional Chinese medicines

药材名	基因	文献
白芷	激素生物合成 (NCED2、ABAH2 和 CKX7 等)、花器官发育 (AGL8、AGL62 和 AP1 等)、光周期和春化途 134 径 (HD3A、VRN1 和 SOC1 等)、赤霉素途径 (GA2OX1 和 GA2OX6)	
当归	光周期诱导途径 (CO3、HD3A 和 MIP1A 等)、GA 信号途径 (KO、GA20OX1 和 GAIP 等)、自主途径 135 (SUS1、INVB 和 BAM9 等)、花发育途径 (SOC1、MADS8 和 AGL8 等)	
明党参/		/
防风	光周期途径 (Constans, CO、Early flowering 4, ELF4 和 PHYB 等)、春化/自主途径 (FLC、Vernalization 136 insensitive 3, VIN3 和 Histone deacetylase 9, HDA5)、赤霉素途径 (KO、Gibberellin insensitive, GAI 和 GAIP 等)、蔗糖途径 (Timing of cab expression 1, TOC1、Circadian clock associated 1, CCA1 和 Gigantea, GI 等)、花器官发育 (SOC1、MADS8 和 AGAMOUS-like 12, AGL12 等)	
独活 /		/
前胡	香豆素生物合成 (Phenylalanine ammonia lyase, PAL、4 coumarate-CoA ligase, 4CL 和 Caffeic acid 3-O- 137 methyltransferase, COMT 等)	
柴胡	脱落酸 (Absciscic acid receptor PYL4, PYL4 和 Absciscic acid receptor PYL12, PYL12)、乙烯 (Ethylene 10 responsive factor 1/2, ERF1/2)、生长素 (Auxin, AUX 和 Auxin-responsive protein IAA27, IAA27)、木质素 (Cinnamyl-alcohol dehydrogenase, CAD、Peroxidase 10, prx10 和 Peroxidase 18, prx18 等) 相关基因表达 发生显著变化	
土木香/		/
板蓝根	SHATTERPROOF 2, SHP2 基因、Ethylene response factors, ERF 和 WRKY transcription factor 34, WRKY34 138 转录因子在抽薹过程中发挥重要作用	
黄连 /		/
苍术	倍半萜合成基因 (WRKY transcription factor, WRKY、SQUAMOSA promoter binding protein-like 9, SPL9 和 90 Nerolidol synthase 1, NES1 等) 表达发生显著变化	
大黄 /		/
羌活 /		/
丹参 /		/
紫菀 /		/
半夏 /		/
百合	伴侣蛋白 (Heat Shock Protein 70, HSP70 和 ATP adenosine triphosphate, ATP 结合的分子伴侣)、能量代谢 114, 131 相关蛋白 (腺苷二磷酸葡萄糖焦磷酸化酶、醛酮还原酶家族蛋白质) 表达量受到调控	
大蒜	花器官发育 (SEEDSTICK, STK、APETALA2, AP2 和 SEPALLATA1, SEP1 等) 基因表达发生变化 139	

“/” 表示未有研究报道抽薹对基因表达的影响。

The “/” represents that there are no studies reporting the effects of bolting on genes expression.

发育：如 Agamous-like MADS-box protein AGL8 (AGL8)、Agamous-like MADS-box protein AGL62 (AGL62) 和 Agamous-like MADS-box protein AP1 (AP1) 等、光周期和春化途径：如 Protein HEADING DATE 3A (HD3A)、B3 domain-containing transcription factor VRN1 (VRN1) 和 SOC1 等的相关基因在早薹植株中相比未抽薹植株呈现上调表达，而参与赤霉素途径的基因：Gibberellin 2-beta-dioxygenase 1 (GA2OX1) 和 Gibberellin 2-beta-dioxygenase 6 (GA2OX6) 下调表达^[134]；对当归抽薹和未抽薹植株转录组测序分析发现，有 1 584 个差异表达基因，其中，738 个基因上调表达，846 个基因下调表达，参与光周期诱导途径：如 Zinc finger protein CO3 (CO3)、HD3A 和 B-box domain protein 30 (MIP1A) 等、GA 信号途径：如 Ent-kaurene oxidase, chloroplastic (KO)、Gibberellin 20 oxidase 1 (GA20OX1) 和 DELLA protein

GAIP (GAIP) 等、自主途径：如 Sucrose synthase isoform 1 (SUS1)、Probable alkaline/neutral invertase B (INVB) 和 Inactive beta-amylase 9 (BAM9) 等、花发育途径：如 SOC1、MADS-box transcription factor 8 (MADS8) 和 AGL8 等相关基因在早薹植株中相比未抽薹植株均呈现上调表达，上调 1.0~6.8 倍^[135]；对防风抽薹和未抽薹植株转录组测序分析发现，有 993 个差异表达基因，其中，484 个基因上调表达，509 个基因下调表达，并且与开花相关基因：Histone deacetylase 9 (HDA9)、Phytochrome B (PHYB)、Apetala 2 (AP2)、Transport inhibitor response 1 (TIR1)、Heat shock protein 90 (Hsp90)、CaModulin (CaM) 和 Indole-3-acetic acid 7 (IAA7) 表达水平与转录组测序结果一致^[136]。

3 抑制/促进根及根茎类药材抽薹的方法

由表 5 可知，已有研究报道了抑制/促进 16 种根及根茎类药材（明党参和苍术除外）抽薹开花的

表 5 抑制/促进根及根茎类药材抽薹的方法

Table 5 Methods of controlling or enhancing bolting of root- and rhizome-derived traditional Chinese medicines		
药材名	抑制/促进抽薹方法	文献
白芷	(1) 忌连作; (2) 控制播种期; (3) 合理施肥; (4) 喷施植物生长调节剂	140-142
当归	(1) 选择优良种子; (2) 选择中等种苗; (3) 选育优良品种; (4) 避开 0~5℃低温春化作用; (5) 避开>10 h 长日照; (6) 合理种植栽培	41
明党参	/	/
防风	(1) 秋季割叶; (2) 常规喷施内吸农药; (3) 控制栽培密度; (4) 控制播期、铲除芦头等	27-29
独活	控制种苗大小	45
前胡	(1) 种子选择和储存; (2) 种植时间和环境; (3) 种植方式; (4) 施肥方式; (5) 田间管理	124, 143
柴胡	割茎、摘花	10
土木香	摘薹	125
板蓝根	(1) 选择优良的种子; (2) 适宜的播种时间; (3) ABA 喷施已春化的幼苗	64, 126
黄连	摘花薹	80
苍术	/	/
大黄	(1) 采用“大药籽”夏季育苗; (2) 增施磷肥; (3) 割叶埋土	127
羌活	(1) 剪去茎蔓; (2) 剪去花序	99
丹参	摘花薹	102
紫菀	摘花薹	105
半夏	摘花薹	108
百合	(1) 低温处理; (2) 适宜浓度 IAA	131
大蒜	(1) 延长光照时间; (2) 外源 GA ₃ 处理	132

“/” 表示未有研究报道抑制/促进抽薹的方法。
The “/” represents that there are no studies reporting the methods of controlling or enhancing bolting.

措施及方法, 主要包括内因(品种、苗龄和大小等)和外因(春化作用和光周期等)2 方面。例如, 为了抑制白芷早薹并提高产量和品质, 采取的方法: (1) 控制播种期为 10 月 5 日之后(早抽薹率低于 2%); (2) 合理施肥: 磷、钾肥一半作底肥, 一半作追肥; 氮肥平衡施用; (3) 喷施植物生长调节剂: 矮壮素(CCC)、缩节胺(PIX)、多效唑(PP333)和马来酰肼(MH), 其中, PIX 的抑制作用最强, 在较高浓度(60 mg/L)时基本可以完全抑制抽薹^[140-142]; 为了抑制当归早薹并提高产量和品质, 采取的方法: (1) 利用 3 年生中等成熟种子(千粒重<2 g)育苗; (2) 控制苗龄 90~110 d(推迟育苗时间或高海拔育苗); (3) 控制百苗重约 100 g 和直径约 0.6 cm; (4) 选育优良品种(系); (5) 避开 0~5℃低温春化作用(如冷冻贮存、温室育苗、反季节栽培和秋季直播等); (6) 避开>10 h 长日照(遮阳或阴坡栽培); (7) 合理种植栽培(如高海拔、控制土壤肥力和水分、种植密度和覆盖方式等)^[41]; 为了抑制防风早薹并提高产量和品质, 采取的方法: (1) 秋季割叶: 抽薹率降至 2%; (2) 常规喷施内吸农药: 农用链霉素、硫酸亚铁和甲基布托

津, 其中, 农用链霉素效果最为显著; (3) 控制栽培密度: 株行距为 7 cm×30 cm 时, 抽薹率较低(10%左右); (4) 控制播期、铲除芦头等: 播期为 7 月 20 日左右, 抽薹率降至 4%以下, 产量达到 14 899.7 kg/hm²^[27-29]。

相反, 为了促进百合抽薹并提高产量和品质, 采取的方法有低温处理: 低温处理下, 主要营养物质如淀粉、可溶性糖和蛋白质等, 内源激素如生长素(indole-3-acetic acid, IAA)、脱落酸(abscisic acid, ABA)和赤霉素(gibberellin, GA)等和抗氧化酶活性发生显著变化, 有利于鳞茎解除休眠, 提早抽薹^[131]; 为了促进大蒜抽薹并提高产量和品质, 采取的方法有(1) 延长光照时间: 抽薹始期和抽薹期较对照分别提前 21 d 和 24 d, 营养物质(游离氨基酸、可溶性糖和可溶性蛋白)含量也发生显著变化, 使得鳞茎有利于从营养生殖向生殖生长转变, 进而有利于提早抽薹; (2) 外源 GA₃ (100 mg/L) 处理: 抽薹期提前 30 d, 并促进内源激素 ABA、IAA 和玉米素(zeatin, ZT)的合成, 有利于鳞茎早期抽薹^[132]。

4 调控根及根茎类药材抽薹开花的分子机制

4.1 春化作用调控根及根茎类药材抽薹开花的分子机制

通过查阅文献,发现已报道的春化作用调控抽薹开花的根及根茎类药材主要有当归、板蓝根和百合。

4.1.1 春化作用调控当归抽薹开花的分子机制 前期研究发现,当归春化作用方面的研究主要集中在组织形态、生理生化和基因调控 3 个方面。(1) 组织形态方面:春化作用前期,种苗根顶端分生组织呈乳头状,然后逐渐伸长,顶部加宽呈扁平形,生长点便由乳头状过渡到拳头状,同时基茎开始膨大,茎节相继分化出现节痕,完成春化的显著标志是生长点突起并增大^[7]。(2) 生理生化方面:种苗完成春化作用后,体内可溶性糖、可溶性蛋白和淀粉含量显著降低,而游离氨基酸含量显著增加,内源激素(GA₃和 IAA)含量也显著增加,而 ABA 含量显著降低。例如,对于中等种苗,与未完成春化作用相比,完成春化作用后,可溶性糖、可溶性蛋白和淀粉含量分别降低 1.3、1.5 和 1.1 倍,而游离氨基酸含量显著增加 1.3 倍,内源激素 GA₃ 和 IAA 含量分别增加 1.9 和 1.6 倍,而 ABA 含量显著降低 2.0 倍^[144-145]。(3) 基因表达方面:通过对春化过程种苗进行转录组测序分析发现,151 个差异基因直接参与抽薹开花,包括 FLC 组分和表达:如 Protein SOSEKI 2 (SOK2)、VIN3-like protein 1 (VIL1) 和 Protein Flowering Locus D (FLD) 等、蔗糖代谢:如 Alpha, alpha-trehalose-phosphate synthase 1 (TPSI)、Sucrose synthase 3 (SUS3) 和 Probable sucrose-phosphate synthase (SPS) 等、激素响应:如 Auxin-responsive protein IAA13 (IAA13)、Auxin response factor 1 (ARF1) 和 Histidine kinase 3 (AHK3) 等、生物钟:Protein EARLY FLOWERING 3 (ELF3) 和 Cold-regulated protein 27 (COR27)、下游开花整合基因与分生组织特性:如 FT-interacting protein 3 (FTIP3)、SOC1 和 Squamosa promoter-binding-like protein 1 (SPL1) 等、以及温度响应:如 Abscisic acid receptor PYL3 (PYL3)、Ethylene-responsive transcription factor ERF110 (ERF110) 和 Mitogen-activated protein kinase 3 (MPK3) 等^[146](图 2)。

4.1.2 春化作用调控板蓝根抽薹开花的分子机制 前期研究发现,板蓝根春化效果与春化时间呈正比关系,春化时间越长,抽薹率越高,春化效果越明

显,例如,春化处理 20 d 的种子,最早开花,抽薹率也最高(92%),而未经春化处理的种子,基本不抽薹;使用较低温度(3 ℃)及较长的处理时间(25 d)有利于春化阶段的完成,也有利于种子千粒重和产量的提高,进而获得更加饱满的种子^[147]。板蓝根幼苗经低温(4 ℃、25 d)春化后,体内可溶性糖、还原糖和可溶性蛋白含量显著增加,相比对照分别增加 2.2、1.9 和 1.5 倍;而淀粉和全氮含量显著降低,相比对照分别降低 1.4 和 1.6 倍^[148]。低温(4 ℃)胁迫 10 d 后,与细胞壁组分、脂质、淀粉和三羧酸循环(tricarboxylic acid cycle, TCA)循环通路相关基因下调表达,生长素、油菜素内酯、乙烯等基因在易抽薹种质中显著下调,而脱落酸相关基因和转录因子显著上调,这些基因在菘蓝春化和生长发育过程中发挥重要作用^[138]。另外,菘蓝春化过程中 FLC 基因表达受到抑制,从而解除对 FT 和 SOC1 这 2 个基因表达的抑制作用促进其开花^[149](图 2)。

4.1.3 春化作用调控百合抽薹开花的分子机制 前期研究发现,百合春化作用过程中,百合鳞茎中营养物质(可溶性糖和淀粉等)和内源激素(ABA 和 GA 等)含量发生显著变化。例如,可溶性糖和游离氨基酸含量逐渐增加、而淀粉含量持续降低;内源激素含量也发生相应的变化:核酸和 GA 含量逐渐增加,ABA 含量持续下降^[130];另外,在对百合抽薹前后蛋白组学研究中,共鉴定到 11 个差异表达的蛋白质(2 个伴侣蛋白质、4 个参与能量代谢的蛋白质、1 个胁迫诱导表达的 cDNA 产物、3 个 cDNA 片段和 1 个未知蛋白质),其中,在抽薹过程中,分子伴侣蛋白质或胁迫诱导蛋白质表达量发生显著变化,这也是植株应对低温春化过程的主要生理反应^[130]。此外,通过对东方百合完成春化和未完成春化的植株进行转录组测序分析,在未成熟花蕾中发现了一些差异基因,主要参与植物激素信号转导:如 AP2-type transcription factor (AP2)、Indole-3-acetic acid 1 (IAA1) 和 Auxin response factor 10 (ARF10) 等、DNA 甲基化:CMT-type DNA methyltransferase (CMT) 和 FLD、春化途径:如 FLC、VRN1 和 Vernalization 2 (VRN2) 等,进一步从 cDNA 文库中鉴定出 2 个春化相关基因 Short vegetative phase (SVP) 和 VRN1 在开花的发育和响应中发挥关键作用,其中,SVP 具有延迟开花的功能,但 VRN1 可以促进提早开花^[150](图 2)。

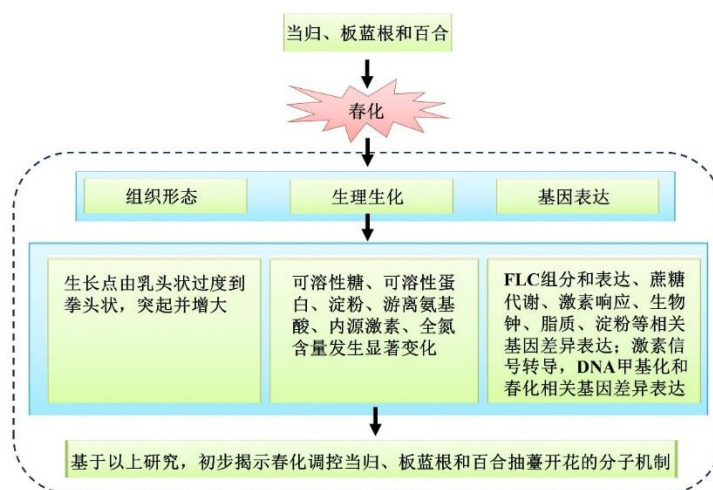


图 2 春化作用调控当归、板蓝根和百合抽薹开花的分子机制

Fig. 2 Molecular mechanism of vernalization regulating bolting and flowering in *Angelicae Sinensis Radix*, *Isatidis Radix*, and *Lilii Bulbus*

4.2 光周期调控根及根茎类药材抽薹开花的分子机制

通过查阅文献,发现已报道的光周期调控抽薹开花的根及根茎类药材主要有白芷、当归和大蒜。

4.2.1 光周期调控白芷抽薹开花的分子机制 前期研究发现,正常和早薹白芷主要农艺性状和光合特性存在显著差异。例如,在不同生长期(3~5月份)株高逐渐增加,且早抽薹植株株高显著高于正常植株;早薹植株光合速率显著低于未抽薹植株,4月份净光合速率较3月份显著降低,在未抽薹和早薹植株中分别降低1.5、1.3倍;3月份,未抽薹植株叶片气孔导度和蒸腾速率显著高于早薹植株,胞间CO₂浓度在不同品系之间存在差异;5月份,早薹植株中净光合速率、气孔导度和胞间CO₂浓度均显著低于正常植株;在整个生长期,早抽薹植株的总叶绿素含量显著低于正常植株。

此外,通过对正常和早薹植株代谢组分析发现,早薹植株中叶绿素合成途径的差异代谢物(原叶绿素酸酯、粪卟啉原和尿卟啉原III)、叶酸代谢途径的差异代谢物(四氢叶酸蝶呤)含量均显著低于正常植株;正常植株中脂肪酸代谢途径的终产物(硬脂酰和软脂酸)、淀粉代谢途径代谢物(麦芽三糖)含量显著低于早薹植株。最后,通过对正常和早薹植株转录组分析发现,与正常植株相比,早薹植株中光合碳同化途径相关基因 Phosphoglycerate kinase (PGK1) 和 Ribose 5-phosphate isomerase (RPI2)、光合作用电子传递途径相关基因 PSII light reaction center W subunit (PsbW) 显著下调;而光合

作用电子传递途径相关基因 Photosystem I P700 chlorophyll a apoprotein A2 (PsaA2) 显著上调。这些基因的差异表达在白芷生长发育过程中具有重要作用^[151](图3)。

4.2.2 光周期调控当归抽薹开花的分子机制 前期研究发现,不同生长期抽薹当归中可溶性糖和内源激素含量存在显著差异。其中,从S1~S4时期,可溶性糖和内源激素(GA₁、GA₄和IAA)含量逐渐增加,与S1时期相比,S4时期可溶性糖、GA₁、GA₄和IAA含量分别增加2.6、4.4、1.5、3.4倍。

另外,通过对不同抽薹开花期当归进行转录组测序与分析,发现有558个差异基因共表达,并按照生物学功能分为11类:光合作用和能量、初级代谢、次级代谢、激素合成、形态建成、信号传导、核酸合成、转录因子、翻译、转运和逆境响应;其中38个基因直接参与抽薹开花的4个途径:光周期途径:如 Zinc finger protein CONSTANS-LIKEs (COLs)、FT-interacting protein 1 (FTIP1) 和 Protein LHY (LHY) 等;激素信号途径:如 GA2OX1、Gibberellin 2-beta-dioxygenase 8 (GA2OX8) 和 Gibberellin-regulated protein 1 (GAS1) 等;蔗糖代谢自主途径:如 Pancreatic alpha-amylase (Amy2)、Pullulanase 1, chloroplastic (PUI) 和 Sucrose synthase 6 (SUS6) 等;花器官发育:如 AGL62、Floral homeotic protein PMADS 1 (PMADSI) 和 Floral homeotic protein DEFICIENS (DEFA) 等;最终,整合转录组和代谢组分析,推测到了光周期调控抽薹开花的分子机制^[152](图3)。

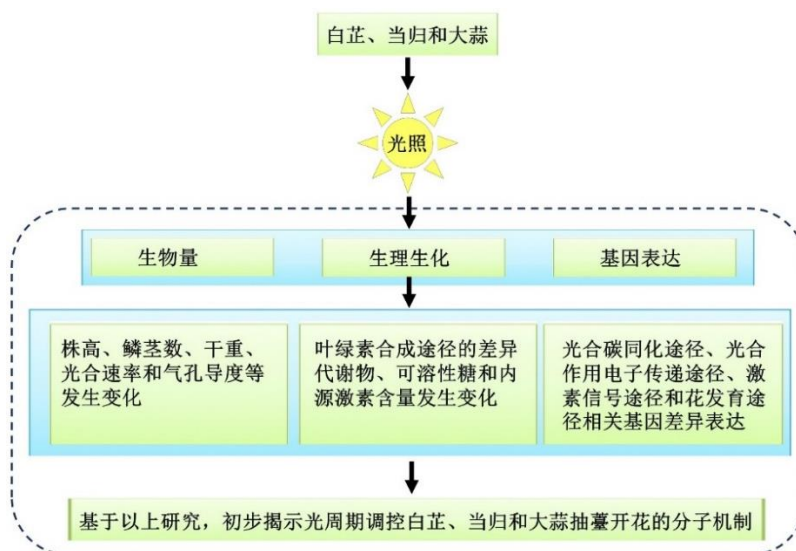


图 3 光周期调控白芷、当归和大蒜抽薹开花的分子机制

Fig. 3 Molecular mechanism of photoperiod regulating bolting and flowering in *Angelicae Dahuricae Radix*, *Angelicae Sinensis Radix* and *Allii Sativi Bulbus*

4.2.3 光周期调控大蒜抽薹开花的分子机制 前期研究发现,光周期和温度对大蒜生长发育具有显著影响。例如延长光周期能够增加大蒜抽薹率、株高、鳞茎数和干质量,与短日照(8 h)相比,长日照(14 h)下,抽薹率、株高、鳞茎数和干质量分别增加 1.4、1.1、1.1 和 1.2 倍^[153](图 3)。

5 甲基化调控药用植物开花研究进展

研究发现,春化作用在诱导植物成花过程中具有重要作用,通常表现为春化作用可使分生组织获得向花器官转变的能力,然后给予适宜的光照才能保证开花。春化作用能使分生组织形成花芽、能够引起小分子物质(如糖、脯氨酸和 Vc 等)和大分子物质(RNA 和蛋白质)含量的增加,以及内源激素(如 GA、IAA 和 ABA 等)含量和某些酶活性的显著变化^[154]。此外,春化作用涉及 *FLC* 基因表达的表观遗传变化,*FLC* 基因在没有经过春化作用的顶端分生组织区域高度表达,随着低温春化时间延长而逐渐减弱,待春化完成后该基因表达被关闭,然后在长日照下直接通过对关键成花信号 *FT* 在叶中的表达及转录因子 *SOC1* 在顶端分生组织的表达诱导开花^[30-31]。表观遗传研究发现,*FLC* 基因的表观调控与染色质结构的稳定性改变有关。低温春化作用使常染色质中的 *FLC* 基因失去组蛋白修饰功能,而获得如异染色质特定赖氨酸残基的甲基化修饰特征,导致 *FLC* 基因沉默^[155]。因此,甲基化在调控植物开花过程中扮演重要角色。例如:在模式

植物拟南芥中,DNA 甲基化在调控拟南芥细胞形状、细胞死亡、开花、毛状体形态等多方面发挥重要作用,其中,FIONA1(FIO1)甲基转移酶影响 *FLC* 转录水平和开花,VIM 蛋白与 MET1 合作调节 DNA 甲基化和组蛋白修饰,进而调节全基因组表观遗传基因沉默^[156-158];在红麻中,DNA 甲基化抑制剂(5-氮杂胞苷)能够促进红麻开花,并整合分析转录组和甲基化共鉴定出 72 个差异表达基因(如 *ARF*、Protein phosphatase 2C, *PP2C* 和 *FLC* 等)主要参与植物激素信号转导、淀粉和蔗糖代谢以及开花调节过程^[159];在谷类作物大麦中,春化诱导的开花是由花激活因子 *VRN1* 的表观遗传调控介导的,而春化作用并不会改变开花时间相关基因(*Vernalization 2*, *VRN2* 和 *FT*)的组蛋白修饰水平^[160]。

目前,甲基化在调控药用植物开花方面研究相对较少。例如当归抽薹开花后染色体上的全基因组 DNA 甲基化水平有所增加,在 CG 和 CHG 位点下甲基化水平高于 CHH 位点,并且在 CHH 和 CHG 位点基本均为胞嘧啶甲基化^[161];在长日照下,甲基化转移酶抑制剂(5-氮杂胞苷)引起的 DNA 去甲基化诱导紫苏开花过程,并且开花相关基因的表达受 DNA 甲基化的调控^[162]。

另外,甲基化在调控药用植物次生代谢物生物合成方面也具有重要作用。例如当归抽薹后 DNA 甲基化水平有所增加,并在启动子区域的 CHH 背景下鉴定了一个高甲基化基因(*AsCOMT1*)具有双重

催化活性,能够催化阿魏酸和木质素前体(松柏醛)的合成^[161];桔梗中,*CYP716 family cytochrome P450 monooxygenase*(*CYP716*)和 *β-amyrin synthase*(*bAS*) 基因甲基化程度较低,并且这两个基因家族的表现遗传修饰影响了桔梗糖苷的生物合成^[163];丹参中,DNA 甲基化通过改变关键酶基因 *1-deoxy-D-xylulose-5-phosphate synthase 2* (*DXS2*)、*Chromomethylase 2* (*CMT2*) 和 *Isopentenyl-diphosphate Delta-isomerase I* (*IDII*) 等启动子或下游的 CHH 甲基化水平调控丹参酮的积累^[164-165];长春花中,发现编码单萜吲哚生物碱途径的关键酶基因同时差异表达和甲基化,并且相应基因的表达水平与单萜吲哚生物碱积累一致^[166]。

6 结论与展望

通过对《中国药典》2020 年版收录的 169 种根及根茎类药材中抽薹开花的数量、抽薹对根及根茎类药材的影响、抑制/促进抽薹的方法、调控抽薹开花的机制研究进展等方面进行归纳总结,发现这 169 种根及根茎类药材中,有 75 种药材与抽薹开花相关,其中 73 种已报道了抽薹会影响产量和品质。具体而言,已有 18 种药材详细报道了抽薹对药材产量和品质的影响,主要体现在生长发育、药用成分和基因表达 3 方面。

目前,由于对根及根茎类药材的市场需求加大,使得种植面积逐渐增加,早薹现象导致产量和品质严重降低,前人已在控制早薹方面做了大量研究,但有关分子调控药用植物抽薹开花的研究较少。因此,后续的研究可聚焦以下 4 方面:(1)对不同根及根茎类药材开展抽薹影响产量和品质的深入研究,进一步揭示抽薹影响其药用价值的原因和机制;(2)通过培育新品种和控制种苗大小抑制早抽薹;(3)通过控制光周期和春化作用来抑制根及根茎类药材早抽薹;(4)从甲基化方面深入研究春化作用过程中主要次级代谢物含量变化及其表现遗传调控机制,将为提升药材产量和品质提供理论依据和技术支撑。

利益冲突 所有作者均声明不存在利益冲突

参考文献

- [1] Kitashiba H, Yokoi S. *Genes for Bolting and Flowering* [M] Cham: Springer, 2017: 151-163.
- [2] 赵东岳,郝庆秀,康利平,等. 伞形科药用植物早期抽薹研究进展 [J]. 中国中药杂志, 2016, 41(1): 20-23.
- [3] 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.

- [4] 中国药典 [S]. 一部. 2020: 59.
- [5] Li M L, Li M, Wang L, *et al.* Apiaceae medicinal plants in China: A review of traditional uses, phytochemistry, bolting and flowering (BF), and BF control methods [J]. *Molecules*, 2023, 28(11): 4384.
- [6] 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: 16-20.
- [7] 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.
- [8] 海世民,郑良教,刘世元. 白芷早期抽苔的调查报告 [J]. 中草药, 1982, 13(3): 32-34.
- [9] 刘双利,张春红,张连学. 不同产地防风中 4 种色原酮成分比较研究 [J]. 中草药, 2007, 38(5): 776-778.
- [10] 王晖. 控制抽薹及生殖生长对柴胡根部生长及品质形成的影响及作用机制 [D]. 北京: 中国医学科学院北京协和医学院, 2020.
- [11] 陈洁,王渭玲,孙越赞,等. 不同产地北柴胡割薹对产量和品质的影响研究 [J]. 农业科技通讯, 2021(7): 218-220.
- [12] 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.
- [13] 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, (1): 203-206.
- [14] 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.
- [15] 李应东,刘佛珍,陈垣,等. 当归规范化种植技术及其主要病虫害防治 [J]. 现代中药研究与实践, 2005, 19(1): 23-26.
- [16] 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.
- [17] 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.
- [18] 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(2): 40-44.
- [19] 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: CN106797935A [P]. 2017-06-06.
- [20] 贾贞,狄胜强,张娟娟,等. 越冬低温及栽期对偏低海拔区当归生长的影响 [J]. 西北农林科技大学学报: 自然科学版, 2017, 45(9): 129-135.
- [21] 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.

- [22] 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.
- [23] 杨富荣, 杨海莹, 郭敦志. 白芷早薹及防止方法初探 [J]. 中药材, 2001, 24(10): 708.
- [24] 韦中强, 肖杰易, 韩凤. 川白芷的留种繁育 [J]. 特种经济动植物, 2007, 10(7): 36-37.
- [25] 蒲盛才, 申明亮, 邓才富, 等. 氮磷钾施用量及其配比对白芷早期抽苔的影响 [J]. 西南大学学报(自然科学版), 2011, 33(11): 168-172.
- [26] 易思荣, 韩凤, 黄娅, 等. 中药材白芷三段式育种新技术研究 [J]. 湖南农业科学, 2011(22): 15-16.
- [27] 孟祥才, 曹玲, 娄志红. 防风抽薹原因调查及抑制的初步研究 [J]. 特产研究, 2004, 26(4): 18-20.
- [28] 王志辉, 宋晋辉, 封生霞, 等. 播期与铲除芦头对中药防风抽薹及产量的影响 [J]. 湖北农业科学, 2013, 52(20): 4977-4979.
- [29] 佟伟霜, 黄庆阳, 常纓. 栽培密度对防风抽薹、产量和有效成分的影响 [J]. 东北农业大学学报, 2010, 41(2): 73-77.
- [30] Amasino R. Vernalization, competence, and the epigenetic memory of winter [J]. *Plant Cell*, 2004, 16(10): 2553-2559.
- [31] Searle I, He Y H, Turck F, *et al.* The transcription factor FLC confers a flowering response to vernalization by repressing meristem competence and systemic signaling in *Arabidopsis* [J]. *Genes Dev*, 2006, 20(7): 898-912.
- [32] Tao Z, Shen L S, Gu X F, *et al.* Embryonic epigenetic reprogramming by a pioneer transcription factor in plants [J]. *Nature*, 2017, 551(7678): 124-128.
- [33] Jin R, Klasfeld S, Zhu Y, *et al.* LEAFY is a pioneer transcription factor and licenses cell reprogramming to floral fate [J]. *Nat Commun*, 2021, 12(1): 626.
- [34] Lai X L, Blanc-Mathieu R, GrandVuillemin L, *et al.* The LEAFY floral regulator displays pioneer transcription factor properties [J]. *Mol Plant*, 2021, 14(5): 829-837.
- [35] 杨洪秀, 尹志海. 白头翁栽培管理 [J]. 特种经济动植物, 2012, 15(4): 41.
- [36] 王生珍. 芍药的繁殖栽培管理技术 [J]. 农业与技术, 2018, 38(22): 127.
- [37] 康耀祖. 芍药的繁殖栽培管理技术 [J]. 现代园艺, 2020, 43(17): 95-96.
- [38] Marongiu B, Piras A, Porcedda S, *et al.* Isolation of the volatile fraction from *Apium graveolens* L. (Apiaceae) by supercritical carbon dioxide extraction and hydrodistillation: Chemical composition and antifungal activity [J]. *Nat Prod Res*, 2013, 27(17): 1521-1527.
- [39] 吴萍, 王晓宇, 郭俊霞, 等. 早期抽薹对白芷生长发育和品质的影响 [J]. 中国农业科技导报, 2023, 25(12): 58-66.
- [40] 周淑荣, 李柏良. 北沙参的栽培 [J]. 特种经济动植物, 2008, 11(1): 37-38.
- [41] 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.
- [42] 王长林. 明党参种质资源评价及质量与产量栽培调控的研究 [D]. 南京: 南京农业大学, 2009.
- [43] 刘双利, 许永华, 王晓慧, 等. 防风抽薹开花的研究进展 [J]. 人参研究, 2016, 28(6): 52-56.
- [44] 李鸿雁. 防风的栽培技术 [J]. 内蒙古农业科技, 1995(5): 34.
- [45] 严宜昌, 廖玮, 李晓莉, 等. 独活栽培中的主要因素及种植方案优选试验研究 [J]. 湖北中医杂志, 2012, 34(2): 65-66.
- [46] 王祖文, 张玉方, 卢进, 等. 白花前胡主要生物学特性及生长发育规律研究 [J]. 中国中药杂志, 2007, 32(2): 145-146.
- [47] 周富明. 吴仪洛与《本草从新》 [J]. 浙江中医药大学学报, 1989, 2(4): 37.
- [48] 何开荣. 苦参栽培技术及市场探讨 [J]. 农技服务, 2017, 34(3): 54.
- [49] 孙伟, 刘玉章, 李敬, 等. 土木香引种栽培研究 [J]. 现代中药研究与实践, 2010, 24(1): 7-8.
- [50] 谭林彩, 薛云和. 木香的丰产栽培 [J]. 特种经济动植物, 2007, 10(11): 37-38.
- [51] 孙伟. 漏芦栽培技术 [J]. 特种经济动植物, 2000, (2): 20.
- [52] 程鑫. 轮叶沙参人工栽培技术 [J]. 中国林副特产, 2017(2): 41-42.
- [53] 刘培利, 姜国勇, 尹西竹, 等. 莱阳沙参优质栽培与收获加工技术 [J]. 农牧产品开发, 1995(9): 7-8.
- [54] 雍绍采, 朱占祥. 银柴胡的栽培技术 [J]. 宁夏农林科技, 1988(5): 50-51.
- [55] 王悦, 王大平, 吕秀茂, 等. 银柴胡野生变家种技术 [J]. 中药材, 1991, 14(4): 11-12.
- [56] 张家春, 林绍霞, 张清海, 等. 玄参生物学特性及 GAP 栽培技术研究 [J]. 耕作与栽培, 2013(2): 56-58.
- [57] 张永清. 牛膝栽培技术 [J]. 农业知识, 1995, (5): 31-32.
- [58] 丰先红, 罗孝贵, 李健, 等. 甘孜州川续断高产栽培技术 [J]. 江西农业, 2017(3): 1, 6.
- [59] 李天祥. 禄劝核桃林下续断仿野生栽培技术 [J]. 农村实用技术, 2016(8): 19-20.
- [60] 黄丽鹏, 张利超, 徐鹏, 等. 冀北地区黄芩高效生态种植技术模式 [J]. 农业科技通讯, 2023(10): 178-180.
- [61] 和顺荣, 和朝元. 迪庆高寒地区秦艽栽培技术研究 [J]. 农民致富之友, 2015(12): 164-165.
- [62] 杨肖荣. 地榆野生资源的保护及栽培技术 [J]. 农技服

- 务, 2016, 33(12): 131-132.
- [63] 李洪文. 野生作物商陆高产栽培技术 [J]. 云南农业, 2004(4): 9.
- [64] 袁克录, 姜青龙, 李继强, 等. 甘肃省河西地区板蓝根当年抽蔓主要因子分析 [J]. 分子植物育种, 2016, 14(5): 1230-1235.
- [65] 魏晓明, 林秀渠, 李英科, 等. 无公害西洋参规范化栽培技术 [J]. 中国农技推广, 2011, 27(11): 29-31.
- [66] 杨俊, 孙敬, 曹海燕. 天葵生长发育习性与药材形态形成相关性研究 [J]. 中药材, 2012, 35(6): 850-854.
- [67] 蒋学杰. 猫爪草种植技术 [J]. 农业知识, 2012(7): 47.
- [68] 何庆, 田坤发. 猫爪草的生物学特性及高产栽培技术 [J]. 现代农业科技, 2020(12): 99-100.
- [69] 别运清, 丁芹. 湖北麦冬优质高产栽培技术 [J]. 农村经济与科技, 2003, 14(5): 28-29.
- [70] 农训学. 麦冬栽培与加工技术 [J]. 农村实用科技信息, 2004(7): 15.
- [71] 任江海, 马朝峰, 李绒仙, 等. 甘遂野生变家种的研究 [J]. 中草药, 1996, 27(11): 679-683.
- [72] 赵正伟, 刘婉文, 孙冠庆. 怀地黄品种金九的形态特征及高产栽培技术 [J]. 安徽农学通报, 2019, 25(20): 42-43.
- [73] 况廷廷. 天津四个地区土壤条件对知母生长发育及品质的影响 [D]. 天津: 天津农学院, 2020.
- [74] 李宗阳. 滇重楼特征特性及人工栽培技术 [J]. 中国农技推广, 2021, 37(12): 54-55.
- [75] 田雪丽, 梁玉勇. 地道中药材华重楼的有性制种新技术 [J]. 农业科技通讯, 2017(12): 309-311.
- [76] 段金龙, 苏永, 段洪, 等. 浅析黄精林下栽培实用技术 [J]. 农村科学实验, 2024(4): 109-111.
- [77] 崔馨燕, 刘铭, 但雨柔, 等. 多花黄精高效栽培技术 [J]. 耕作与栽培, 2021, 41(6): 114-115.
- [78] 张爱松, 林敏, 段功豪. 基于多质量参数的蒺藜趁鲜切制工艺优选研究 [J]. 中草药, 2023, 54(12): 3834-3841.
- [79] 丁志国, 吴维春. 兴安升麻野生变家种栽培技术 [J]. 中药材, 1992, 15(9): 9-11.
- [80] 郭杰, 林先明. 黄连规范化栽培中花蔓对根茎产量的影响 [J]. 湖北农业科学, 2012, 51(24): 5722-5723.
- [81] 杨少华, 袁理春, 郭承刚, 等. 重要濒危药材胡黄连驯化栽培技术 [J]. 云南中医学院学报, 2009, 32(1): 49-51.
- [82] 陈法志, 童俊, 郭彩霞, 等. 野生石菖蒲、水杨梅的调查引种及驯化栽培研究 [J]. 中国野生植物资源, 2010, 29(1): 64-67.
- [83] 卢丽杰. 河北承德射干高产栽培技术 [J]. 特种经济动植物, 2021, 24(11): 52-53.
- [84] 张驰. 荷兰鸢尾栽培技术 [J]. 华夏星火, 2000(2): 53.
- [85] 杨玺文, 张燕, 李隆云. 药用植物金荞麦研究进展 [J]. 中国现代中药, 2019, 21(6): 837-846.
- [86] 刘万里, 刘婷, 何忠军, 等. 珠子参规范化栽培技术 [J]. 陕西农业科学, 2014, 60(8): 127-128.
- [87] 徐燃, 沈亮, 张绍鹏, 等. 无公害竹节参生产技术探讨 [J]. 中国现代中药, 2018, 20(10): 1255-1261.
- [88] 练叶赞, 马建平, 张志荣. 浙西南山区白术种植优势分析及规范栽培技术 [J]. 现代农业科技, 2018(23): 100-101.
- [89] 宫光前. 苍术高产栽培技术 [J]. 农村百事通, 2014(3): 37-38.
- [90] 陈飞, 袁洁, 陈飘雪, 等. miRNA 组学分析探讨茅苍术抽蔓变异高效合成倍半萜的调控机制 [A] // 中国植物学会 (Botanical Society of China). 中国植物学会八十五周年学术年会论文摘要汇编 (1993-2018) [C]. 南京: 南京师范大学生命科学学院江苏省微生物与功能基因组学重点实验室江苏省微生物资源产业化工程技术研究中心, 2018: 2.
- [91] 蒋桂华, 马逾英, 侯嘉, 等. 川芎种质资源的调查收集与保存研究 [J]. 中草药, 2008, 39(4): 601-604.
- [92] 金文一, 崔炯谟, 刘永镇. 东川芎栽培技术的研究 [J]. 中国中药杂志, 2001, 26(6): 386-387.
- [93] 肖新颖, 南庆春. 旱地天南星地膜覆盖栽培技术 [J]. 农业科技与信息, 2023(2): 1-4.
- [94] 于忠智, 周树林, 刘彦彤. 天南星栽培技术 [J]. 吉林林业科技, 2011, 40(3): 43-44.
- [95] 邓中华. 三七林下高产栽培技术 [J]. 种子科技, 2024, 42(7): 48-50.
- [96] 黄秀荣. 大田人参栽培管理与病虫害防治研究 [J]. 农业与技术, 2019, 39(2): 119-120.
- [97] 关云琳, 杨根林, 李庆华, 等. 纳西族传统药用植物蜘蛛香人工栽培的关键技术 [J]. 现代园艺, 2021, 44(13): 78-79.
- [98] 李玉成. 唐古特大黄丰产栽培技术 [J]. 农机使用与维修, 2021(7): 149-150.
- [99] 尹红芳, 晋小军. 控制抽蔓对宽叶羌活产量和品质的影响 [J]. 甘肃农业大学学报, 2009, 44(3): 77-80.
- [100] 赵英华, 何贵富, 车寿林. 藁本高产栽培技术 [J]. 农业科技通讯, 2013(7): 215-216.
- [101] 王磊, 卢宝丽, 刘瑞伟, 等. 丹参新品种丹抗 1 号的选育及高效栽培技术 [J]. 农业科技通讯, 2024(5): 196-198.
- [102] 王怀珍. 山东丹参栽培技术 [J]. 农业开发与装备, 2022(3): 199-201.
- [103] 佚名. 茜草的栽培技术 [J]. 中草药, 1974, 5(3): 59-61.
- [104] 黄美霞. 浅谈细辛及其栽培技术要点 [J]. 农民致富之友, 2018(13): 36.
- [105] 胡永青. 中药材紫菀无公害栽培技术 [J]. 河北农业, 2014(6): 20-21.

- [106] 杨春贤, 刘晓林. 多用途植物紫菀人工栽培技术 [J]. 中国林副特产, 2013(4): 43-44.
- [107] 郭芮, 殷超群, 汪昱乔, 等. 草原龙胆高温诱导莲座化的代谢组学分析 [J]. 华中农业大学学报, 2017, 36(4): 15-20.
- [108] 孙连虎, 潘水站, 王义存, 等. 道地药材西和半夏高效栽培技术 [J]. 甘肃农业科技, 2021, 52(12): 92-94.
- [109] 杨琳芳. 浅析天麻高产栽培技术 [J]. 特种经济动植物, 2022, 25(1): 63-64.
- [110] 张吉祥, 崔援军, 纪正方. 延胡索栽培技术 [J]. 河南科技, 1988(2): 22-23.
- [111] 罗新华, 陈瑞云. 泽泻栽培技术 [J]. 福建农业, 2010(6): 20-21.
- [112] 李琼, 战宇, 王恩鹏, 等. 薤白食药价值及栽培技术研究进展 [J]. 特产研究, 2022, 44(1): 111-115.
- [113] 孙晓玉. 条叶百合的生物学研究 [D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2003.
- [114] 张洁, 游向阳, 郭文杰, 等. 百合小鳞茎抽薹的差异蛋白质组学分析 [J]. 西南农业学报, 2016, 29(6): 1414-1419.
- [115] 郭春莲. 白皮大蒜绿色高产高效栽培技术 [J]. 农村科技, 2024(3): 48-50.
- [116] 陈喜武. 东北山慈菇林下野化栽培技术 [J]. 吉林农业, 2017(20): 78.
- [117] 马逾英, 钟世红, 贾敏如, 等. 川白芷与公白芷的形态组织学对比鉴定 [J]. 时珍国医国药, 2005, 16(9): 833.
- [118] 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.
- [119] 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.
- [120] 郭巧生, 王长林, 厉彦森, 等. 明党参干物质积累及多糖含量的动态研究 [J]. 中国中药杂志, 2007, 32(1): 24-26.
- [121] 高智, 刘鸣远. 防风根的发育形态学研究 [J]. 西北植物学报, 1997, 17(4): 511-515.
- [122] 孙晖, 孙小兰, 孟祥才, 等. 防风抽薹对药材质量和产量的影响 [J]. 世界科学技术—中医药现代化, 2008, 10(2): 101-104.
- [123] 谢景, 镇兰萍, 任广喜, 等. 早薹对白花前胡根部解剖结构和香豆素类成分的影响 [J]. 中国中药杂志, 2020, 45(20): 4861-4866.
- [124] 徐广, 李品明, 杨毅, 等. 播种期对前胡早期抽薹和产量的影响 [J]. 现代农业科技, 2021, (20): 55-57.
- [125] 何淑玲, 包富贵, 常毓巍, 等. 去薹对藏木香产量和品质的影响 [J]. 林业实用技术, 2011(3): 39-41.
- [126] 陈红霞, 王康才, 吕建军. 菰蓝春化机理的初步研究 [J]. 现代中药研究与实践, 2003, 17(5): 6-8.
- [127] 何凯. 延缓掌叶大黄抽薹提高品质的试验 [J]. 中药材, 1998, 21(5): 219-220.
- [128] 张红瑞. 丹参根结构建成及有效成分积累动态研究 [D]. 郑州: 河南农业大学, 2006.
- [129] 张笑玲, 孟义江, 贾凯旋, 等. 紫菀中有效成分紫菀酮含量的时空变化规律 [J]. 江苏农业科学, 2021, 49(16): 174-179.
- [130] 陈暄, 杨磊, 胡龙娇, 等. 泰半夏干物质及活性成分积累动态研究 [J]. 中国中药杂志, 2012, 37(7): 892-896.
- [131] 游向阳. 百合小鳞茎抽薹机理及活性调控技术研究 [D]. 福州: 福建农林大学, 2013.
- [132] 黄治军. 大蒜抽薹机理与调控技术研究 [D]. 泰安: 山东农业大学, 2011.
- [133] 孟祥才, 孙晖, 孙小兰, 等. 直播、移栽和抽薹防风与野生防风药理作用比较 [J]. 现代中药研究与实践, 2012, 26(5): 31-33.
- [134] Wu P, Wang X Y, Guo J X, *et al.* Analysis of the difference between early-bolting and non-bolting roots of *Angelica dahurica* based on transcriptome sequencing [J]. *Sci Rep*, 2023, 13(1): 7847.
- [135] 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.
- [136] Zhang M, Wang W L, Liu Q, *et al.* Transcriptome analysis of *Saposhnikovia divaricata* and mining of bolting and flowering genes [J]. *Chin Herb Med*, 2023, 15(4): 574-587.
- [137] Song C, Zhang W W, Manzoor M A, *et al.* Differential involvement of *PEBP* genes in early flowering of *Peucedanum praeruptorum* Dunn [J]. *Postharvest Biol Technol*, 2024, 212: 112860.
- [138] 王盼. 菰蓝耐抽薹种质资源筛选及其春化相关基因研究 [D]. 兰州: 甘肃中医药大学, 2022.
- [139] Ghaemizadeh F, Dashti F, Shafeinia A. Expression pattern of ABCDE model genes in floral organs of bolting garlic clone [J]. *Gene Expr Patterns*, 2019, 34: 119059.
- [140] 侯凯, 陈郡雯, 翟娟园, 等. 植物生长调节剂对川白芷生长发育及其产量品质的影响 [J]. 中国中药杂志, 2013, 38(13): 2082-2085.
- [141] 陈兴福, 卢进, 丁德蓉, 等. 播种期对白芷早期抽苔影响的研究 [J]. 中国中药杂志, 1999, 24(4): 19-20.
- [142] 丁德蓉, 卢进, 陈兴福, 等. 施肥措施对白芷早期抽苔与产量的影响研究 [J]. 中草药, 1999, 30(2): 135-137.
- [143] 刘家水, 宋丽雅, 王如怡, 等. 白花前胡早期抽薹的影响因素及减少措施探析 [J]. 南方农业, 2022, 16(15): 84-87.
- [144] 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.
- [145] 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.
- [146] Luo M M, Liu X X, Su H Y, *et al.* Regulatory networks of flowering genes in *Angelica sinensis* during vernalization [J]. *Plants*, 2022, 11(10): 1355.
- [147] 包雪英, 杜丽君, 苏淑欣, 等. 春化处理对板蓝根生长和结籽的影响 [J]. 特种经济动植物, 2022, 25(1): 10-13.
- [148] 刘倩倩, 王康才, 王乾, 等. 低温春化对菘蓝体内碳氮代谢的影响 [J]. 中国中药杂志, 2013, 38(10): 1484-1488.
- [149] 王莉莉, 白钰, 张轩毓, 等. 菘蓝开花抑制基因 *liFLC* 的克隆和表达分析 [J]. 分子植物育种, 2018, 16(1): 1-8.
- [150] Li W Q, Liu X H, Lu Y M. Transcriptome comparison reveals key candidate genes in response to vernalization of Oriental lily [J]. *BMC Genomics*, 2016, 17(1): 664.
- [151] 蒋翼杰. 川白芷光合生理特性分析 [D]. 雅安: 四川农业大学, 2020.
- [152] 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.
- [153] Wu C N, Wang M Y, Cheng Z H, *et al.* Response of garlic (*Allium sativum* L.) bolting and bulbing to temperature and photoperiod treatments [J]. *Biol Open*, 2016, 5(4): 507-518.
- [154] Lincoln Taiz, Eduardo Zeiger 著. 宋纯鹏, 王学路, 等. 植物生理学 [M]. 北京: 科学出版社, 2015: 569-596.
- [155] Bastow R, Mylne J S, Lister C, *et al.* Vernalization requires epigenetic silencing of FLC by histone methylation [J]. *Nature*, 2004, 427(6970): 164-167.
- [156] He L, Huang H, Bradai M, *et al.* DNA methylation-free *Arabidopsis* reveals crucial roles of DNA methylation in regulating gene expression and development [J]. *Nat Commun*, 2022, 13(1): 1335.
- [157] Sun B, Bhati K K, Song P Z, *et al.* FIONA1-mediated methylation of the 3'UTR of FLC affects FLC transcript levels and flowering in *Arabidopsis* [J]. *PLoS Genet*, 2022, 18(9): e1010386.
- [158] Kim J, Kim J H, Richards E J, *et al.* *Arabidopsis* VIM proteins regulate epigenetic silencing by modulating DNA methylation and histone modification in cooperation with MET1 [J]. *Mol Plant*, 2014, 7(9): 1470-1485.
- [159] Li Z Q, Tang M Q, Luo D J, *et al.* Integrated methylome and transcriptome analyses reveal the molecular mechanism by which DNA methylation regulates kenaf flowering [J]. *Front Plant Sci*, 2021, 12: 709030.
- [160] Oliver S N, Finnegan E J, Dennis E S, *et al.* Vernalization-induced flowering in cereals is associated with changes in histone methylation at the VERNALIZATION1 gene [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2009, 106(20): 8386-8391.
- [161] Yuan C X, Li L S, Zhou P H, *et al.* Decoding the root lignification mechanism of *Angelica sinensis* through genome-wide methylation analysis [J]. *J Exp Bot*, 2024, erac392.
- [162] Kondo H, Shiraya T, Wada K C, *et al.* Induction of flowering by DNA demethylation in *Perilla frutescens* and *Silene armeria*: Heritability of 5-azacytidine-induced effects and alteration of the DNA methylation state by photoperiodic conditions [J]. *Plant Sci*, 2010, 178(3): 321-326.
- [163] Kim J, Kang S H, Park S G, *et al.* Whole-genome, transcriptome, and methylome analyses provide insights into the evolution of platycoside biosynthesis in *Platycodon grandiflorus*, a medicinal plant [J]. *Hortic Res*, 2020, 7: 112.
- [164] Li J, Li C L, Deng Y X, *et al.* Characteristics of *Salvia miltiorrhiza* methylome and the regulatory mechanism of DNA methylation in tanshinone biosynthesis [J]. *Hortic Res*, 2023, 10(7): 114.
- [165] He X Y, Chen Y W, Xia Y T, *et al.* DNA methylation regulates biosynthesis of tanshinones and phenolic acids during growth of *Salvia miltiorrhiza* [J]. *Plant Physiol*, 2024, 194(4): 2086-2100.
- [166] Dugé de Bernonville T, Maury S, Delaunay A, *et al.* Developmental methylome of the medicinal plant *Catharanthus roseus* unravels the tissue-specific control of the monoterpene indole alkaloid pathway by DNA methylation [J]. *Int J Mol Sci*, 2020, 21(17): 6028.

[责任编辑 时圣明]