

月见草中响应赤霉素抽薹开花基因的筛选与分析

臧 健¹, 屈高扬², 刘泊林², 鲁学辉², 刘天壤², 张文龙³, 李宏博^{2*}

1. 沈阳农业大学分析测试中心, 辽宁 沈阳 110866

2. 沈阳农业大学园艺学院, 辽宁 沈阳 110866

3. 长春宝石制油有限公司, 吉林 长春 130062

摘要: 目的 利用光照处理、低温处理与赤霉素 A3 (gibberellic acid, GA3) 处理探究月见草 *Oenothera parviflora* 抽薹的影响因素, 通过转录组筛选 GA3 处理条件下的抽薹开花相关基因。方法 分别利用 0、200、400、600、800 mg/L GA3 处理 3 d 和 10 d, 并测定月见草的抽薹率, 进一步对喷施 GA3 前后月见草的茎尖进行转录组分析, 筛选抽薹开花相关差异表达基因。结果 发现, 仅有 GA3 处理月见草营养体的抽薹效果最为显著, 其中, 600 mg/L GA3 处理条件下月见草的抽薹率最高, 抽薹率为 96.67%。对其进行转录组分析发现, GA3 喷施后有 1 626 个基因差异表达, 其中有 863 个基因表达上调, 763 个基因显著下调。通过基因注释信息与拟南芥同源基因比较发现, 抽薹开花相关基因 *OpTEM1*、*OpCO*、*OpFD*、*OpAGL19*、*OpAGL42*、*OpAPI*、*OpRGL1*、*OpSPL5* 可能在 GA3 作用下参与调控月见草抽薹开花调控。利用荧光定量进一步确认差异基因的表达模式, 其中 *ObCO*、*ObAPI*、*ObAGL19*、*ObAGL42*、*ObSPL5* 基因显著上调, *ObTEM1*、*ObFD*、*ObRGL1* 基因显著下调, 结果与转录组一致。结论 外源 GA3 可以显著促进月见草的抽薹开花进程, *TEM1*、*CO*、*FD*、*AGL19*、*AGL42*、*API*、*RGL1*、*SPL5* 等基因可能参与调控月见草的抽薹开花进程。可以揭示月见草植物抽薹特性及其植株发育动态特征, 对进一步明确月见草的抽薹机制和指导月见草生产实践具有重要意义。

关键词: 月见草; 赤霉素; 抽薹; 转录组; 光质; 低温

中图分类号: R286.2 文献标志码: A 文章编号: 0253-2670(2025)17-6346-09

DOI: 10.7501/j.issn.0253-2670.2025.17.022

Screening and analysis of gibberellin responsive bolting and flowering genes in *Oenothera parviflora*

ZANG Jian¹, QU Gaoyang², LIU Bolin², LU Xuehui², LIU Tianrang², ZHANG Wenlong³, LI Hongbo²

1. Analytical and testing center, Shenyang Agricultural University, Shenyang 110866, China

2. College of Horticulture, Shenyang Agricultural University, Shenyang 110866, China

3. ChangChun Lubolier Vegetable Seedoils Ltd., Changchun 130062, China

Abstract: Objective The influencing factors of bolting in *Oenothera parviflora* were investigated by light treatment, low-temperature treatment and gibberellic acid (GA3), and the genes related to bolting and flowering under GA3 treatment were screened by transcriptome. **Method** Different concentrations of GA3 with 0, 200, 400, 600, 800 mg/L were applied for treatment 3 d and 10 d, respectively, and the bolting rate of *Oenothera parviflora* were determined. Further transcriptome analysis was conducted on the stem apex before and after GA3 spraying to screen for differentially expressed genes related to bolting and flowering. **Results** varying photoperiod, light quality, low temperature, and treatments with GA3 indicated that GA3 application had the most significant impact on the bolting time. Among the different treatments, 600 mg/L GA3 solution led to the highest bolting rate at 96.67%. Transcriptional profiling showed that following GA3 treatment, 1 626 genes demonstrated differential expression, with 863 upregulated and 763 downregulated genes. Compared to homologous genes in *Arabidopsis thaliana*, suggested that genes such as *OpTEM1*, *OpCO*, *OpFD*, *OpAGL19*, *OpAGL42*, *OpAPI*, *OpRGL1*, *OpSPL5*, which are related to bolting and flowering, might play a role in regulating bolting and flowering time under GA3 treatment. **Conclusion** These findings shed light on the bolting characteristics and developmental dynamics of the *Oenothera parviflora*, which is crucial for elucidating the bolting mechanisms and guiding practical cultivation strategies.

Key words: *Oenothera parviflora* L.; gibberellin; bolting; transcriptome; light quality; low temperature

收稿日期: 2025-05-02

基金项目: 国家现代农业产业技术体系辽宁创新团队建设

作者简介: 臧 健 (1978—), 男, 讲师, 研究方向为天然产物资源开发与利用。E-mail: zangjian@syau.edu.cn Tel: (024)88487064

*通信作者: 李宏博 (1978—), 男, 副教授, 研究方向为药用植物种质资源评价与利用。E-mail: lhb@syau.edu.cn Tel: (024)88487143

月见草 *Oenothera parviflora* L. 为柳叶菜科月见草属一年生或二年生草本植物, 适应性强、易栽培、开发前景广阔, 具有食用、药用、观赏等多种价值^[1]。月见草种子油脂具有较高的药用和营养价值, 其含油量达 22.75%~30.10%, γ -亚麻酸质量分数达 9.2%, 可以有效调血脂、抗脂肪肝、抗心律失常、抗炎、减肥等, 此外, 高含量的 γ -亚麻酸对心脑血管病、糖尿病、风湿症等有较好的疗效^[2-3]。在栽培生产中, 月见草一年生或者二年生的生物学特性直接影响栽培制度的制定, 而导致一年生或者二年生月见草的抽薹规律尚不清楚, 所以揭示月见草产量构成因素与抽薹特性, 对月见草产量和品质提升有重要意义。

抽薹是植物从营养生长向生殖生长过渡的一个显著特征, 在植物生长发育过程中起着重要作用^[4]。植物抽薹受多种环境和内源因素的调控, 如温度、光信号、日长、发育时期和植物激素等^[5]。在模式植物拟南芥中研究表明, 光周期途径、温度途径、年龄途径、赤霉素途径、自主途径和春化途径是影响植物抽薹开花的主要途径^[6]。其中 FT 蛋白 (flowering locust, FT)、FT 蛋白 C (flowering locus C, FLC)、Flowering locus D (FD)、Suppressor of overexpression of constans 1 (SOC1) 实现对成花转变的调控, 也是控制最终开花时间的主要整合子^[7-8]。SOC1 属于 MADS-box 转录因子家族, 调控植物发育的不同阶段, 如分生组织分化、开花时间和花器官发育。在拟南芥中, SOC1 与茎尖分生组织中的 *agamous-like* 24 (AGL24) 相互作用, 直接调控开花因子 *leafy* (LFY) 和 *apetala* (AP1) 促进开花。FLC 与 *Shortvegetative phase* (SVP) 相互作用, 通过在春化途径中直接与 SOC1 启动子相互作用来抑制 SOC1 转录。赤霉素 A3 (gibberellic acid, GA3) 通过独立或依赖 SOC1 通路调控茎尖分生组织中的 *LFY* 转录, 从而调控成花转化^[9-10]。

GA3 在植物发育和逆境响应中起着多重作用, 如种子萌发、茎伸长、叶片膨胀、花发育和果实衰老^[11]。GA3 途径主要通过 DELLA 蛋白介导 GA3 稳态来行使功能, DELLA 蛋白家族是 GA3 信号转导的主要负调控因子, 能够抑制 GA3 通路内的基因表达。当活性 GAs 与其受体结合时, 会触发蛋白酶体依赖性的 DELLA 蛋白降解, DELLA 蛋白通过泛素化降解转录因子的活性或是通过抑制它们的 DNA 结合能力来调节植物的生长发育。在拟南芥中

有 5 个 DELLA 蛋白: 赤霉素不敏感蛋白 (gibberellic acid insensitive, GAI)、repressor of ga (RGA)、Rgl-like 1 (RGL1)、RGL2 和 RGL3, 它们表现出部分功能冗余。GAI 和 RGA 控制着茎和根中细胞的扩增和分裂, 以及诱导开花; RGL2 是种子萌发的关键抑制剂; RGA、RGL1 和 RGL2 控制花的发育; RGL3 参与植物在环境胁迫下的适应度。除此之外, GA3 还可以通过诱导 FT 的表达促进开花, 也可以通过 DELLA 蛋白与年龄依赖性转录因子 SPL9 的相互作用正向调节开花^[12]。

月见草具有较好的经济效益和社会效益, 抽薹开花是影响月见草种子产量和品质的重要农艺性状, 抽薹开花基因的鉴定对探究月见草抽薹机制和指导月见草生产实践具有重要意义。本实验通过探究光周期、光质、温度、GA3 等因素对月见草抽薹开花的影响, 以期采取人工管理措施促进月见草的抽薹开花, 缩短生产周期。同时结合转录组测序技术, 分析 GA3 处理对月见草转录水平的影响, 揭示调控抽薹过程的关键基因和分子机制, 为遗传改良和分子育种提供理论基础。

1 材料与仪器

1.1 材料

本实验于 2022 年 9 月 1 日~2023 年 12 月 29 日在沈阳农业大学野菜圃开展 (N41°83', E123°56')。样品经沈阳农业大学园艺学院李宏博副教授鉴定为月见草 *O. parviflora* L.

1.2 仪器与试剂

SPX-300I-C 型人工气候箱 (上海博迅实业有限公司医疗设备厂)、DW-FL531 型超低温冷冻存储箱 (中科美菱低温科技有限责任公司)、QuantStudio™ 6 Flex (Applied Biosystems, Waltham, MA, 美国); GA3 (上海源叶生物科技有限公司, 批号 S28506)。

2 方法

2.1 种植条件

播种前处理, 将月见草种子过 20 目尼龙筛, 选取大小一致, 籽粒饱满的月见草种子。用 20 °C 的清水浸泡 10~20 min, 用 50% 的多菌灵 500 倍液浸泡种子 30 min 进行消毒, 自然冷却至室温后, 放入蒸馏水中浸泡 24 h, 种子在 5×10 孔穴盘中育苗。幼苗长出后选取生长状态基本一致的植株, 移栽于塑料花盆中, 放置于沈阳农业大学药用植物学科植物培养室。室内温度为 25 °C 左右, 光照

条件设置为光照/黑暗 12 h/12 h, 光质为白光, 光照强度为 2 490 lx。

2.2 月见草抽薹实验设计

待月见草苗(平均最大叶长为 12.1 cm, 平均最大叶宽为 3.8 cm)长至 5 片真叶后移至培养室进行光周期和光质对月见草抽薹开花影响试验。

2.2.1 光周期试验 温度 25 ℃, 光照条件设置为光照/黑暗 16 h/8 h、12 h/12 h, 每个处理 30 盆, 处理时间为 30 d, 光照强度为 2 510 lx。

2.2.2 光质试验 以白光为对照, 光照强度为 1 680 lx, 分别采用红光、蓝紫光 2 种光质, 蓝紫光光照强度为 780 lx, 波长为 460 nm, 红光光照强度为 1 680 lx, 波长为 460 nm, 处理时间为 30 d, 每个处理 30 盆。

2.2.3 温度实验 设置 4 种温度组合处理, 其中, 低温处理 1(V1): 12 h、25 ℃培养室中光培养和 12 h、4 ℃冰箱中暗培养交替进行; 低温处理 2(V2): 12 h、25 ℃培养室中光培养, 12 h 10 ℃培养箱中暗培养; 低温处理 3(V3): 设置 12 h 10 ℃培养箱中光培养, 12 h、4 ℃冰箱中暗培养; 低温处理 4(V4): 以 12 h、10 ℃培养箱中光培养, 12 h、10 ℃培养箱中暗培养, 持续 30 d; 以 12 h、25 ℃条件下光培养为对照(CK), 每个处理 10 次重复, 培养箱光照强度为 4 050 lx。

2.2.4 GA₃ 处理 设置 0、200、400、600、800 mg/L GA₃ 5 个处理, 每个处理 30 盆。连续 3 d, 每天喷 1 次(约 0.4 mL), 第 10 天(K10)和第 15 天(K15)计算抽薹率。设置 0、200、400、600、800 mg/L GA₃ 5 个处理, 每个处理 30 盆, 连续喷 10 d, 每天喷 1 次(约 0.4 mL), 第 10 天(L10)和第 15 天(L15)计算抽薹率。

抽薹率=植株抽薹数/总数

2.3 月见草在 GA₃ 处理下的转录组分析

选取大小一致的月见草植株进行 GA₃ 处理, 以喷施 600 mg/L GA₃ 处理为试验组, 未喷施 GA₃ 为对照组(CK), 每组设置 3 个生物学重复。将处理组样品分别命名为 GA-1、GA-2、GA-3, 对照组样品命名为 CK-1、CK-2、CK-3。选择其茎基上部第一个凸起的茎尖生长点进行采样。将采集到的茎尖组织冷冻于液氮中, 并放置在-80 ℃冰箱直至提取 RNA。样品通过 RNA 纯化和建库之后, 基于 Illumina 测序平台, 对文库进行测序分析。本研究采用 FPKM 对表达水平进行统计分析, 鉴定基因

表达的标准为 FPKM>1。DESeq 软件用来对基因表达进行分析, 差异表达基因的筛选条件: $|\log_2\text{FoldChange}|>1$ 同时 $P<0.05$ 。

2.4 荧光定量

qRT-PCR 采用 25 μL 反应体系, 其中包括稀释过的 cDNA 模板 0.8 μL、上下游引物各 0.4 μL、2×Ultra SYBR Mixture 10 μL(北京康为世纪公司)和 RNase-free ddH₂O 8.4 μL, 反应程序为 95 ℃ 预变性 10 min, 40 个循环包括 95 ℃、15 s 以及 60 ℃、1 min, 最后是 95 ℃、15 s, 60 ℃、15 s。2^{-ΔΔCt} 法分析相对表达量, 使用 QuantStudio™6 Flex Manager 软件分析数据。

2.5 数据统计分析

试验数据用 Excel 2016 处理, 结合 SPSS 26.0 统计软件进行单因素显著性分析, GraphPad Prism、TBtools 等软件进行图表制作。

3 结果与分析

3.1 光照、低温和 GA₃ 处理对月见草抽薹开花的影响

根据“2.2”项考察月见草在不同光周期、不同光质、不同温度处理及不同质量浓度 GA₃ 处理下的抽薹现象。结果表明, 只有月见草经过 GA₃ 处理后出现了抽薹现象, 其他处理均未发生抽薹现象。

3.2 GA₃ 显著促进月见草的抽薹开花

利用外源喷施 GA₃ 的方法对月见草进行喷施。结果表明, 喷施 3 次的月见草抽薹率随 GA₃ 浓度升高呈先上升后下降趋势, 在第 10 天时, 600 mg/L GA₃ 处理条件下月见草的抽薹率最高, 为 73.33%。200 mg/L GA₃ 处理条件下月见草的抽薹率最低, 为 33.33%。在第 15 天时, 600 mg/L GA₃ 处理条件下月见草的抽薹率最高, 为 76.67%, 200 mg/L GA₃ 处理条件下月见草的抽薹率最低, 为 36.67%。喷施 10 次 GA₃ 的月见草抽薹率随 GA₃ 浓度升高呈先上升后下降趋势, 在第 10 天时, 600 mg/L GA₃ 处理条件下月见草的抽薹率达到最大值为 86.67%。在第 15 天时, 600 mg/L GA₃ 处理条件下月见草的抽薹率达到最大值为 96.67%(表 1)。

3.3 GA₃ 处理下月见草转录组测序

为进一步探究月见草对 GA₃ 处理的响应机制, 对 GA₃ 处理月见草进行转录组分析。在 6 份样品中, GA₃ 处理的月见草 reads 总数为分别 55 550 952、54 529 396 和 49 025 490, CK 的 reads 总数分别为 61 322 164、60 769 168 和 60 789

表 1 不同质量浓度 GA3 处理下月见草的抽薹率

Table 1 Bolting rate of *Oenothera parviflora* under different concentrations of GA3 treatment

GA3/(mg·L ⁻¹)	抽薹率/%			
	K10	K15	L10	L15
200	33.33	36.67	73.33	83.33
400	63.33	66.67	83.33	86.67
600	73.33	76.67	86.67	96.67
800	66.67	66.67	73.33	86.67

800。Q₂₀与Q₃₀的比率均在98%以上，说明转录组测序质量较高（表2）。

3.4 抽薹开花途径中表达差异基因的鉴定

由图1结果所示，一共筛选得到了1626个差异表达基因，GA3喷施处理相比于CK上调表达基因有863个，下调表达基因有763个。

从47780个基因筛选出129个开花基因，以 $|\log_2\text{fold change}| > 1$ 和 $P < 0.05$ 为阈值，进行下一步筛选。通过FPKM值热图来展示在不同抽薹开花途径下月见草基因表达的模式。如图2所示，45个基因参与光周期途径，如PHYA、PHYB、PHYC。41个基因参与春化途径，如ATX1、ATX2、ATX7。4个基因参与温度途径，如HOS1、SPL3、ARP6。14个基因参与GA3途径，如GID1A、GID1B、GAI。10个基因参与自主途径，如JMJ18、REF6、FLD。5个基因参与年龄途径，如SPL3、SPL5、SPL15。其中，通过对比拟南芥基因，在月见草中发现TEM1、CO、FD、AGL19、AGL42、API1、RGL1、SPL5基因在GA3处理下表达显著变化。表明这些基因可能在GA3的作用下，直接或间接地参月见草的抽薹和开花过程。

表 2 转录组原始数据分析

Table 2 Transcriptome raw data analysis

样品	reads No.	Base/bp	Q30/bp	N/%	Q20/%	Q30/%
GA-1	55 550 952	8 332 642 800	8 175 345 173	0.000 354	99.44	98.11
GA-2	54 529 396	8 179 409 400	8 027 330 831	0.000 377	99.45	98.14
GA-3	49 025 490	7 353 823 500	7 209 941 185	0.000 373	99.43	98.04
CK-1	61 322 164	9 198 324 600	9 019 399 893	0.000 361	99.42	98.05
CK-2	60 769 168	9 115 375 200	8 941 983 332	0.000 361	99.43	98.10
CK-3	60 789 800	9 118 470 000	8 958 659 865	0.000 380	99.48	98.25

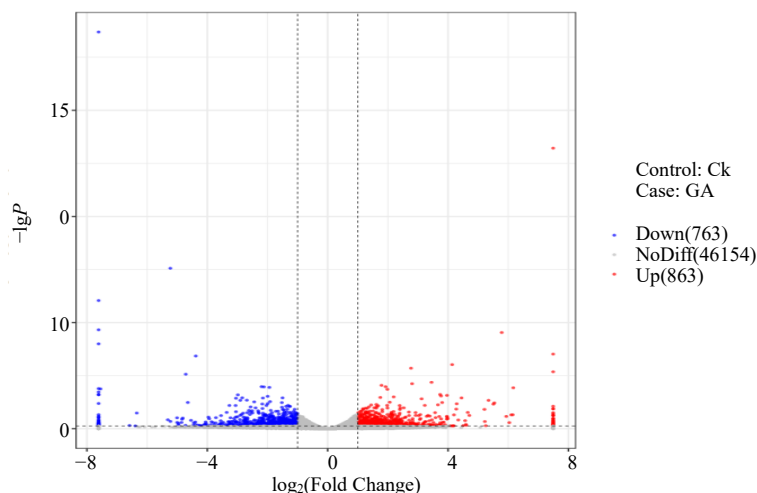


图 1 差异表达基因的火山图

Fig. 1 Volcano diagram of differentially expressed genes

3.5 表达差异基因的基因本体(gene ontology, GO)与京都基因与基因组百科全书(Kyoto encyclopedia of genes and genomes, KEGG)富集分析

GO分析结果发现，47270个基因一共富集到3734

个功能组中，抽薹开花相关基因TEM1、CO、API1、AGL19、AGL42、SPL5参与BP模块中的生物过程(biological process)。挑选P值<0.05和FDR值最小的前20个GO Term条目形成富集最显著的差异表达富集通路(图3)。

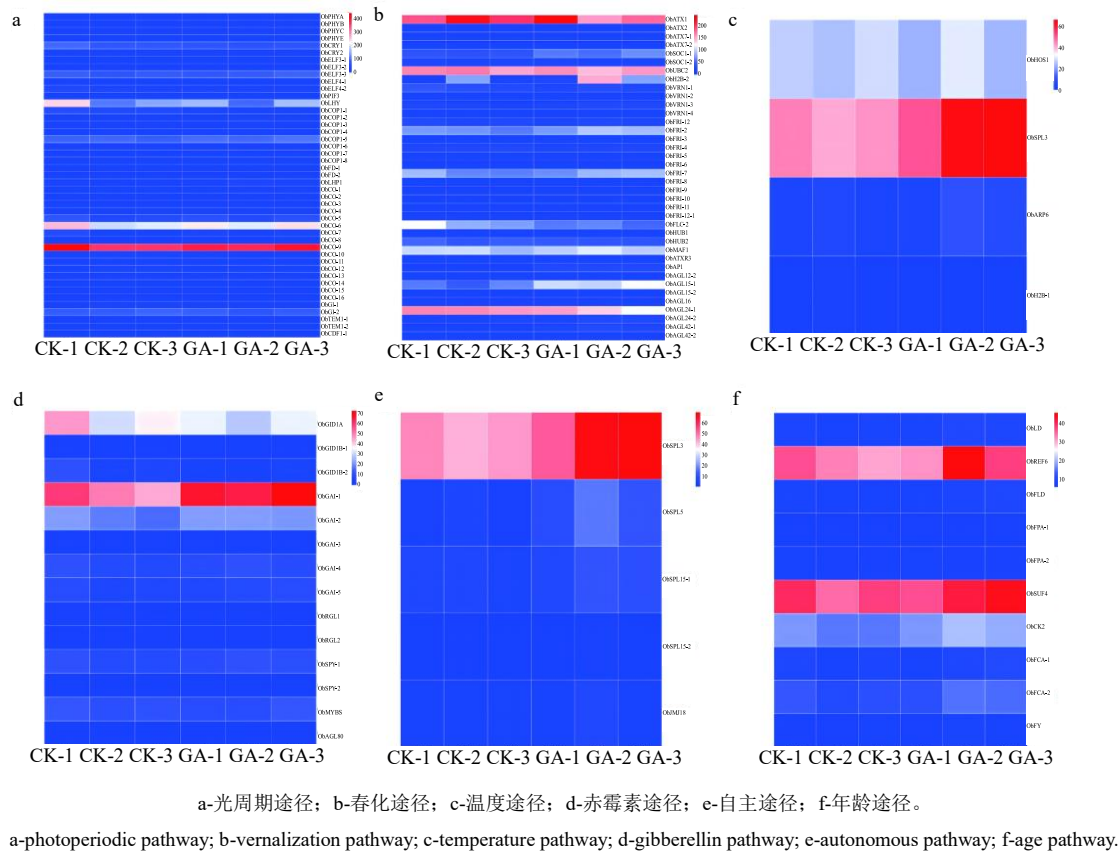


图 2 不同途径抽薹开花的基因筛选

Fig. 2 Gene screening for bolting and flowering via different pathways

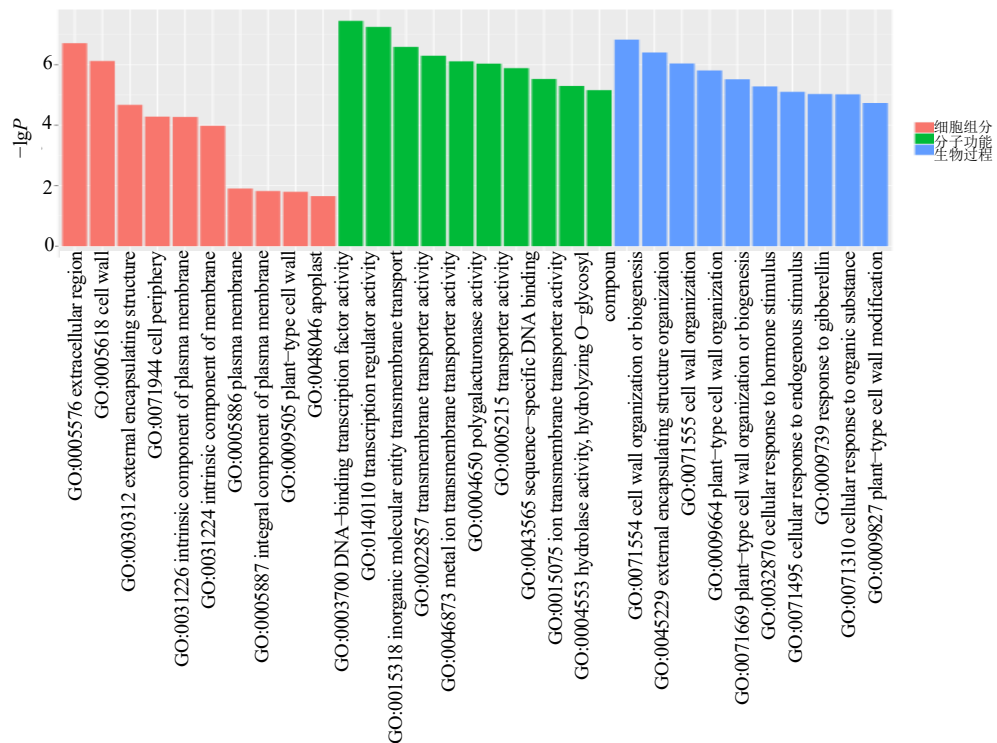


图 3 GO 富集分析柱状图

Fig. 3 Histogram of GO enrichment analysis

大部分基因影响细胞外围 (GO: 0071944), 富集了 733 个基因,其次是对内生刺激的反应(GO: 0009719),富集了 2 094 个基因,小部分基因在植物型细胞壁修饰 (GO: 0009827) 和对 GA3 的反应 (GO: 0009739) 中发挥作用。差异表达的基因进行 KEEG 通路富集分析,将所有的表达基因进行 KEEG 通路鉴定,共富集到了 80 个 KEEG 通路,挑选 $P < 0.05$ 的 KEEG

Term 条目形成富集最显著的差异表达富集通路 (图 4)。860 个基因被显著富集到 6 个 KEEG 的通路,其中植物激素信号转导途径 (ko04075)、戊糖和葡萄糖醛酸的相互转化 (ko00040)、植物-病原体互作途径 (brp04626)、MAPK 信号通路-植物 (ko04016)、二萜生物合成 (ko00904) 以及角质、木栓和蜡的生物合成 (brp04145) 为显著富集途径。

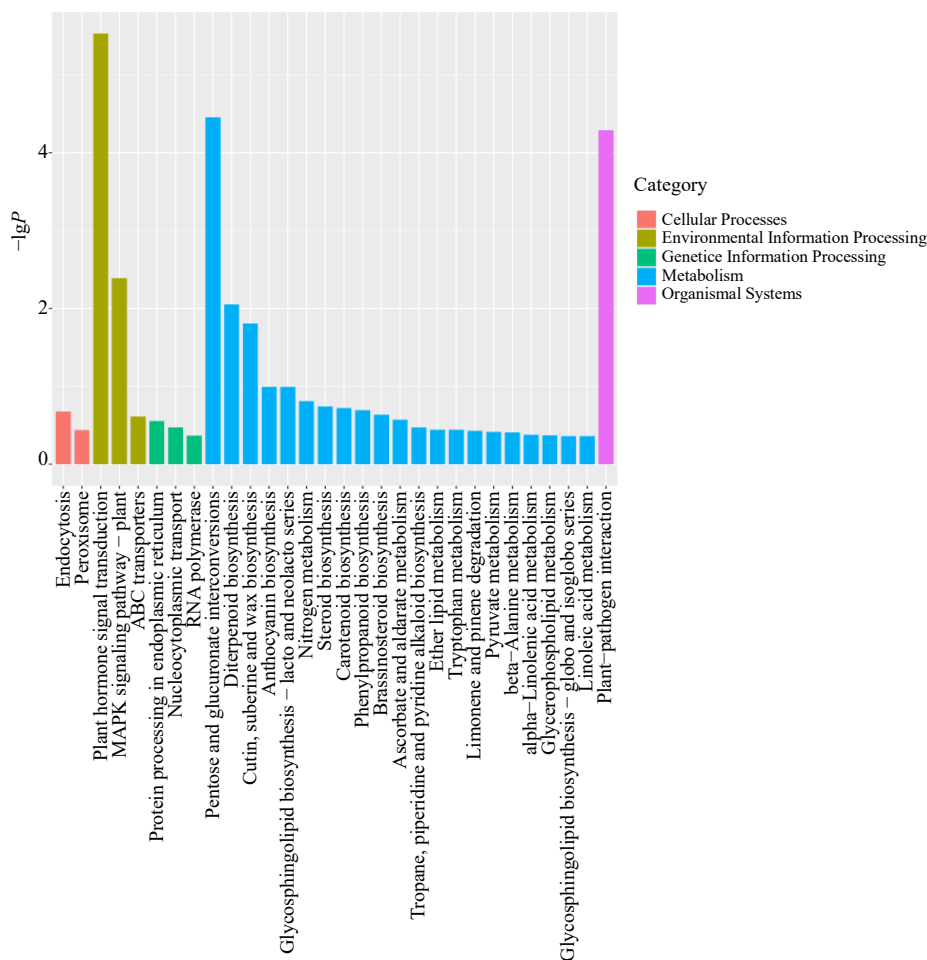


图 4 KEEG 通路富集结果

Fig. 4 Enrichment results of KEEG pathway

3.6 差异转录因子分析

通过转录组分析发现,预测得到 56 个转录因子家族以及 5 529 个转录因子 (图 5)。其中 bHLH 转录因子家族包含的基因最多,一共 544 个基因。对差异表达的转录因子进行统计发现,有 261 个差异表达基因分布在 45 个转录因子家族中,其中 bHLH 转录因子家族包含的差异表达基因最多,显著上调基因有 19 个,显著下调的基因有 10 个。结果表明,GA3 处理后的 bHLH 转录因子在月见草抽薹过程中起到重要调控作用。

3.7 转录组数据的荧光定量验证

利用荧光定量验证转录组数据的可靠性,对 *ObTEM1*、*ObCO*、*ObFD*、*ObAGL19*、*ObAGL42*、*ObAP1*、*ObRGL1* 和 *ObSPL5* 基因进行表达量分析,发现 *ObCO*、*ObAP1*、*ObAGL19*、*ObAGL42*、*ObSPL5* 基因显著上调, *ObTEM1*、*ObFD*、*ObRGL1* 基因显著下调,结果与转录组一致 (图 6)。

4 讨论

GA3 是农业生产中常用的植物生长调节剂,也是提高作物产量的有效策略^[13]。GA3 在植物生

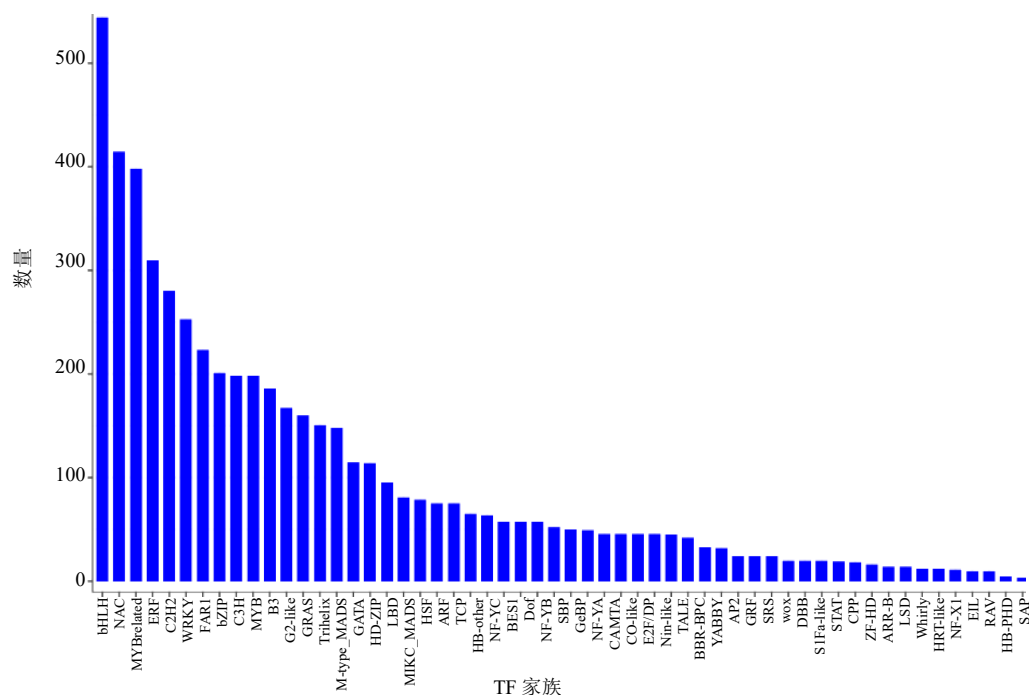


图 5 转录因子家族统计图

Fig. 5 Statistical chart of transcription factor families

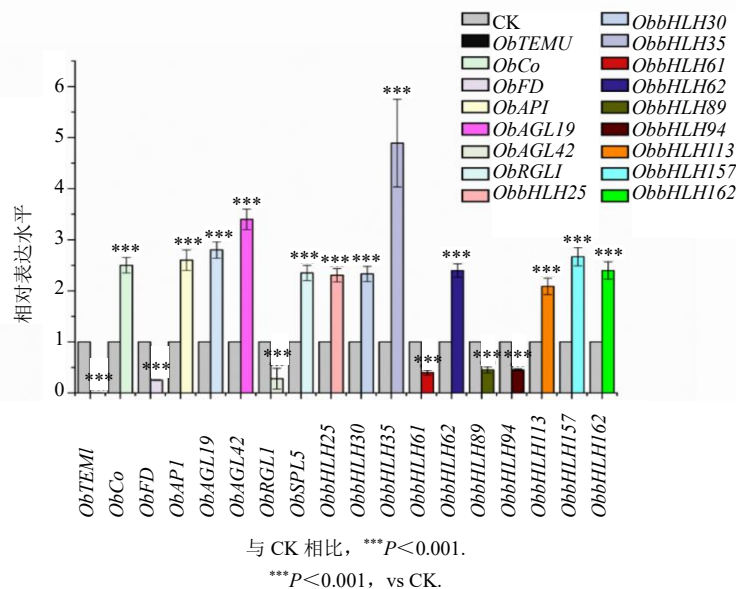


图 6 荧光定量验证抽薹开花相关基因的表达水平

Fig. 6 Fluorescent quantitative validation of expression levels of bolting and flowering related genes

长发育的许多方面起着重要的作用,比如种子发育萌发、体胚萌发再生、茎伸长、叶展开和花发育^[14]。迄今为止,已发现 130 多种 GAs,主要的生物活性 GAs 仅限于 GA1、GA3、GA4 和 GA7,而其他的则被认为是生物活性 GAs 的前体或失活形式^[15]。本实验中,外源 GA3 喷施是促进月见草抽薹的最有效的方法,GA3 可以部分或完全替代低温春化,

提前诱导抽薹和开花。在其它作物中研究发现,GA3 在莴苣和萝卜抽薹开花调控中起着重要作用,在萝卜在抽薹过程中,GA3 含量在出芽点处达到峰值^[12, 16]。本实验在 GA3 处理下的转录组数据中发现,RGL1 表达水平在 GA3 处理条件下显著变化。研究表明,RGL1 不仅对种子萌发的作用强于 GAI 和 RGA,还在调控抽薹开花的过程占主导地位^[15]。

在莴苣中研究发现, *LsRGL1* 负调控莴苣抽苔开花进程, 酵母双杂交和单杂交实验结果表明, *LsRGL1* 可以与 *LsGA3ox* 和 *LsYUC4* 启动子区相互作用^[12]。此外, 通过转录组测序发现 GA3 处理改变了月见草中多个抽苔开花基因的表达模式, 如 *TEM1*、*CO*、*FD*、*AGL19*、*AGL42*、*API* 和 *SPL5* 等, 这些基因在其它作物中的研究发现, 均属于抽苔开花调控网络中的重要基因^[9], 这些基因在 GA3 的作用下可能参与了调控月见草抽苔开花的转录网络。

光照是影响植物光周期途径的关键因素, 而光周期途径是调控植物抽苔和开花的重要途径之一, 长日照条件通常促进长日照植物的抽苔和开花^[18]。在本研究中, 通过不同光周期处理的试验发现, 光照周期和光质对月见草的抽苔影响不显著。温度是另一个重要的环境因素, 它通过影响植物的温度途径来调控抽苔和开花。低温通常与春化途径相关, 这是许多植物 (尤其是二年生植物) 开花前必须经历的过程。李一鸣^[19]发现大白菜在长光照条件下全部抽苔, 黄薪历等^[20]发现白、红和蓝光的组合有助于番茄的生长。本试验做了不同光照、光质处理, 发现月见草幼苗没有任何抽苔迹象然而, 同时, 低温处理并未显著促进月见草的抽苔, 这可能表明月见草对低温的反应不如其他植物那样敏感, 或者需要特定的低温条件和处理时间。

bHLH 是一类含有基本区域螺旋-环-螺旋结构域的转录因子, 在植物的生长发育、生物和非生物胁迫响应以及次生代谢等过程中扮演关键角色^[21]。本研究对差异表达的转录因子进行统计, 发现 bHLH 转录因子在月见草抽苔过程中差异显著。参与转录组的 47 780 个基因中, 发现有 68 个 bHLH 转录因子。通过对比拟南芥基因, 发现 *bHLH48*、*bHLH60*、*bHLH68* 和 *bHLH104* 参与植物抽苔开花进程。研究结果表明它们可能参与了 GA3 调控的抽苔过程。bHLH 转录因子可以通过结合到特定的 DNA 序列上来调控下游基因的表达, 从而影响植物的生长发育, 包括抽苔和开花^[22]。此外, bHLH 转录因子可能与其他调控因子和信号途径相互作用, 形成复杂的调控网络, 共同影响月见草的生长发育。GA3 可能通过影响 bHLH 转录因子的活性或表达水平, 调节植物对环境信号的响应, 包括光、温度等, 进而促进抽苔。这些发现为进一步研究 bHLH 转录因子在植物生长发育中的作用提供了重要的分子基础, 并为作物生产中 GA3 的应用提

供了理论依据。

综上所述, GA3 通过多种机制影响月见草的生理和分子过程, 从而促进抽苔。这些机制包括直接作用于细胞水平的生长发育调控, 以及通过调节基因表达和激素平衡来影响植物对环境信号的响应。GA3 的应用为提高月见草的抽苔率和产量提供了有效的手段, 对实际的农业生产具有重要的指导意义。

利益冲突 所有作者均声明不存在利益冲突

参考文献

- [1] 柯雯欣. 国内月见草属植物研究现状综述 [J]. 现代园艺, 2022(15): 18-20.
- [2] 张丽微, 董清山, 范书华, 等. 寒地月见草高产栽培技术 [J]. 黑龙江农业科学, 2023(7): 137-140.
- [3] Paciorek S J, Borowicz M, Isbrandt M. Effect of evening primrose (*Oenothera biennis*) oil cake on the properties of polyurethane/polyisocyanurate bio-composites [J]. *Int J Mol Sci*, 2021, 22(16): 8950.
- [4] Freytes S N, Canelo M, Cerdán P D. Regulation of flowering time: When and where? [J]. *Curr Opin Plant Biol*, 2021, 63: 102049.
- [5] Song Y H, Ito S, Imaizumi T. Flowering time regulation: Photoperiod- and temperature-sensing in leaves [J]. *Trends Plant Sci*, 2013, 18(10): 575-583.
- [6] Hao J H, Yang J W, Liu X F, et al. Molecular basis of high temperature-induced bolting in lettuce revealed by multi-omics analysis [J]. *BMC Genomics*, 2022, 23(1): 580.
- [7] Osnato M. Evolution of flowering time genes in rice: From the paleolithic to the anthropocene [J]. *Plant Cell Environ*, 2023, 46(4): 1046-1059.
- [8] Vicentini G, Biancucci M, Miner L, et al. Environmental control of rice flowering time [J]. *Plant Commun*, 2023, 4(5): 100610.
- [9] 张艺能, 周玉萍, 陈琼华, 等. 拟南芥开花时间调控的分子基础 [J]. 植物学报, 2014, 49(4): 469-482.
- [10] Wang Y D, Huang X, Huang X M, et al. *BcSOC1* promotes bolting and stem elongation in flowering Chinese cabbage [J]. *Int J Mol Sci*, 2022, 23(7): 3459.
- [11] Ci J B, Wang X Y, Wang Q, et al. Genome-wide analysis of gibberellin-dioxygenases gene family and their responses to GA applications in maize [J]. *PLoS One*, 2021, 16(5): e0250349.
- [12] Wang S L, Luo C, Sun L, et al. *LsRGL1* controls the bolting and flowering times of lettuce by modulating the gibberellin pathway [J]. *Plant Sci*, 2022, 316: 111175.
- [13] Gao S P, Chu C C. Gibberellin metabolism and signaling: Targets for improving agronomic performance of crops [J].

- Plant Cell Physiol*, 2020, 61(11): 1902-1911.
- [14] Igielski R, Kępczyńska E. Gene expression and metabolite profiling of gibberellin biosynthesis during induction of somatic embryogenesis in *Medicago truncatula* Gaertn [J]. *PLoS One*, 2017, 12(7): e0182055.
- [15] Chen P L, Yang R X, Bartels D, *et al.* Roles of abscisic acid and gibberellins in stem/root *Tuber* development [J]. *Int J Mol Sci*, 2022, 23(9): 4955.
- [16] Liu L J, Ou C G, Chen S M, *et al.* The response of COL and FT homologues to photoperiodic regulation in carrot (*Daucus carota* L.) [J]. *Sci Rep*, 2020, 10(1): 9984.
- [17] Wen C K, Chang C R. *Arabidopsis* RGL1 encodes a negative regulator of gibberellin responses [J]. *Plant Cell*, 2002, 14(1): 87-100.
- [18] Li L, Li X, Liu Y W, *et al.* Flowering responses to light and temperature [J]. *Sci China Life Sci*, 2016, 59(4): 403-408.
- [19] 李一鸣. 贮藏方式及温光条件对萝卜抽薹开花的影响 [D]. 泰安: 山东农业大学, 2022.
- [20] 黄薪历, 于捷, 艾楷棋, 等. 红光和远红光对番茄生长发育的影响 [J]. 西北农林科技大学学报: 自然科学版, 2018, 46(3): 111-118.
- [21] Xue G X, Fan Y, Zheng C Y, *et al.* *bHLH* transcription factor family identification, phylogeny, and its response to abiotic stress in *Chenopodium quinoa* [J]. *Front Plant Sci*, 2023, 14: 1171518.
- [22] Feller A, Machemer K, Braun E L, *et al.* Evolutionary and comparative analysis of MYB and bHLH plant transcription factors [J]. *Plant J*, 2011, 66(1): 94-116.

[责任编辑 时圣明]