

doi: 10.16104/j.issn.1673-1891.2026.01.002

植物生长抑制剂对成药期当归株型与生长的影响

井显琛¹, 陈海妮², 许奥宇¹, 龚俊¹, 狄胜强¹, 李三相¹, 贾贞^{1*}

(1. 天水师范大学生物工程与技术学院, 甘肃 天水 741001;

2. 陇东南药用植物功能基因组学与产业技术研究所, 甘肃 天水 741001)

摘要: 当归是一种大宗中药材, 其变异株的挖掘与发现, 对当归种质资源创新与功能基因组研究具有重要的意义。为分析当归矮化株系表型与植物生长抑制对成药期当归生长发育的影响, 用植物生长抑制剂矮壮素(CCC)和多效唑(PP333)溶液对成药期正常当归植株进行叶面喷施, 观察植物生长抑制剂对当归表型及早薹和成药生长的影响, 分析当归自然矮化株系及生长抑制剂处理引起的当归矮化株表型形成的机理, 揭示赤霉素在当归早薹中的作用, 探讨利用植物生长抑制剂降低当归早薹率和提高药用根产量的可行性。结果表明: 自然生长条件下可出现当归矮化变异株型, 正常当归植株的 CCC 和 PP333 溶液喷施, 不仅导致早薹当归薹茎等生殖器官结构伸长功能的丧失, 还引起未早薹营养生长当归的株形矮化, 但对早薹率无显著影响。这一结果得到植物春化机理与发育转变方向的表观遗传学调控理论支持。最终得到结论, 大田成药生长当归的早薹可能与赤霉素开花调控途径无关, 旨在减缓当归早薹的 CCC 和 PP333 喷施没有显著作用。

关键词: 当归; 突变体; 早薹; 矮壮素; 多效唑

中图分类号: Q945.44 文献标志码: A 文章编号: 1673-1891(2026)01-0008-09

Effects of Plant Growth Inhibitors on Plant Architecture and Growth of *Angelica sinensis* at the Medicinal Maturation Stage

JING Xiancheng¹, CHEN Haini², XU Aoyu¹, GONG Jun¹, DI Shengqiang¹, LI Sanxiang¹, JIA Zhen^{1*}

(1. College of Bioengineer and Technology, Tianshui Normal University, Tianshui 741001, Gansu, China;

2. Institute of Functional Genomics and Industrializing Technology of Medicinal Plants in Southeast of Gansu, Tianshui 741001, Gansu, China)

Abstract: *Angelica sinensis* (Oliv.) Diels is a major traditional Chinese medicinal herb, and the exploration of its mutant strains is of great significance for the innovation of *A. sinensis* germplasm resources and functional genomics research. To analyze the dwarf phenotype of naturally occurring dwarf strains and the effects of plant growth inhibitors (PGIs) on the growth and development normally growing of *A. sinensis* at the medicinal maturation stage. The foliar sprays of chlormequat (CCC) and paclobutrazol (PP333) (two common PGIs) were applied to normal *A. sinensis* plants at the medicinal maturation stage. The effects of PGIs on plant phenotype, early bolting and growth were observed. The mechanisms underlying the dwarf phenotype and dwarfing growth induced by natural mutation and PGI treatment were analyzed, the role of gibberellins in the early bolting of *A. sinensis* was clarified, and the feasibility of using PGIs to reduce the early bolting

收稿日期: 2025-11-11

基金项目: 国家自然科学基金项目(82160726, 31260298); 甘肃省重点研发计划项目(24YFNE003)。

第一作者简介: 井显琛(2000—), 男, 山东莒县人, 硕士研究生, 主要研究方向为生物制药。E-mail: 3083192578@qq.com。

*通信作者简介: 贾贞(1972—), 男, 甘肃秦安人, 教授, 博士, 主要研究方向为药用植物生殖转变与分子育种。E-mail: zhenjia.tianshui@126.com。

rate and increase the yield of medicinal roots was discussed. Naturally occurring dwarf mutant strains were found in *A. sinensis* under natural growth conditions. Foliar application of CCC and PP333 solutions to normal *A. sinensis* plants not only led to the loss of elongation ability of reproductive organs (e.g., bolting stems) in early-bolting plants, but also caused dwarfism in non-early-bolting plants at the vegetative growth stage, with no significant effect on the early bolting rate. This result was supported by the epigenetic regulation theory related to plant vernalization mechanism and the direction of developmental transition. The early bolting of field-grown *A. sinensis* at the medicinal maturation stage may be independent of the GA-mediated flowering regulatory pathway, and foliar application of CCC and PP333 has no significant effect on alleviating early bolting. This study revealed the phenotypic variation characteristics of *A. sinensis* dwarf mutants and the effect of PGIs on early bolting, which lays a foundation for the exploration and utilization of high-quality mutant germplasm resources, and provides important guidance for the rational application of PGIs in *A. sinensis* cultivation.

Keywords: *Angelica sinensis*; mutant; early bolting; chlormequat; paclobutrazol

0 引言

当归属伞形科多年生草本植物,其成药干燥根为中药材当归,是常用的中药材,药用历史悠久。当归性温,味甘、辛,具有补血活血、调经止痛、润肠通便的作用,常用于治疗血虚萎黄、头晕心悸、经血不调、闭经痛经、虚寒腹痛、肠燥便秘、风湿痹痛、跌打损伤、痈疽疮疡等病症,素有“十方九归”之称^[1]。除药用外,当归也用于煲汤等食用领域及保健品、化妆品、饮料、酒等制造原料中^[2]。

甘肃省岷县药用当归传统地道、产量大^[3],年栽培面积和产量均占全国80%以上。当归的生长周期分为3个阶段,共3年时间完成:第1年育苗,夏至左右播种育苗,至寒露起苗储藏;第2年生长成药,清明前后栽苗,霜降前后收挖;第3年繁种留籽。在成药生长的第2年往往有10%~30%的当归植株抽薹开花,而得不到具有药用价值的根,此即当归的“提早抽薹”,简称“早薹”,是当归生产中的最大问题,长期以来制约了当归的优质高效生产^[4-5]。在种子、种苗选择适当的情况下,一般年份早薹率介于20%~30%,高温干旱年份严重者高达60%~80%,甚至更高,直接影响当归种植业的效益。另外,随着当归的药用、食用等市场需求的增大,提高原产地产量、扩大种植范围是增加当归产量的必需措施,但早薹率也随着引种和栽培范围的扩大而提高^[6]。当归表型变异研究较少,关于当归突变体研究和种

质资源挖掘,对功能基因组研究和当归产业的可持续发展具有重要意义。

植物的成花转变存在4条基本调控途径,即光周期途径、春化途径、自主调节途径和赤霉素(Gibberellin)途径。植物通过这4条基本途径来感受和传递环境及内部信号,实现开花调控^[7]。赤霉素简称GA,是各类赤霉素的统称。赤霉素途径,即GA施用诱导的植物开花。矮壮素化学名称为(2-氯乙基)-三甲基氯化铵($C_5H_{13}Cl_2N$),简称CCC;多效唑化学名称为(2RS,3RS)-1-(4-氯苯基)-4,4-二甲基-2-(1H-1,2,4-三唑-1-基)戊-3-醇($C_{15}H_{20}ClN_3O$),简称PP333,二者是植物GAs作用的拮抗和抑制剂,是农业生产中常用的生长延缓剂。CCC抑制植株根、茎、叶的生长,促进植株花和果实的生长^[8],缩短节间距,加深叶片颜色,加强光合作用,使植株矮壮而抗倒伏,使植株坐果率、抗旱性、抗寒性和抗盐碱的能力提高^[9]。PP333能抑制GA衍生物的生物合成,使植物细胞的分裂和伸长减少,也能够缩短节间距,阻碍植物生长,多用于苗期植株,使植株矮壮抗倒伏,提高产量。可见,CCC和PP333类植物生长调节物质的恰当使用,可使作物提高经济效益。本文通过CCC和PP333溶液的施用,观察其对当归早薹和成药生长的影响,结合自然生长矮化株和CCC与PP333处理导致的当归矮化表型,讨论了GA在当归早薹中的作用。

1 材料与方 法

试验所用盆栽土为含氮丰富的优质耕层土壤,经铁网滤筛,装于铁桶,在立式压力蒸汽灭菌器(LDZF-50KB-Ⅲ)中高压灭菌 10 min。栽培盆的规格为 A300×200(外口径为 27 cm、内口径为 23 cm、高为 27 cm),带底垫托盘,盛装灭菌的土壤至距盆边缘约 3 cm 处,在底垫托盘内浇水。试验所用特效型矮壮素由北美农大集团采用进口矮壮素和助剂复配而成,多效唑(Order NO. A630332)购自上海生物工程股份有限公司。

PP333 和 CCC 溶液的配制参考已有研究中对当归苗进行激素浸根处理所用 GA₃ 的浓度确定^[10-11]。另外,本试验使用 PP333 和 CCC 溶液浓度与番茄叶面喷施 CCC (0~700 mg/L)、地黄叶面喷施 PP333 (0~500 mg/L)溶液质量浓度级别相同^[12-13]。PP333 溶液的 A 液配置方法为:用分析天平称取 0.100 0 g PP333 粉末,蒸馏水溶解定容至 1 000 ml,获得 0.34 mmol/L (100 mg/L)的溶液;以类似方法,配置 0.68 mmol/L (200 mg/L)的 B 液。CCC 溶液的配制方法为:称取 0.25 g 矮壮素粉末,用蒸馏水溶解定容至 1 000 ml,则为 1.43 mmol/L (250 mg/L)的 CCC 溶液。

1.1 矮生当归来源与培养

试验所用当归苗均为岷县本地药农繁育的岷归 1 号品种。当归苗于 2017 年 3 月带至天水师范大学生物工程与技术学院实验室,根据贾贞等^[14]的方法进行苗的冷藏和盆栽,选用无病害、无机械损伤的健康苗进行试验。栽植完毕,置于 Percival E-36L2 培养箱培养(25 ℃光照 14 h、夜间 15 ℃),至 11 月中旬将未抽薹的当归植株转移至室外越冬。2018 年 3 月初搬至实验室窗台,发芽生长(暖气供暖至 4 月 1 日),适时浇水。

1.2 生长抑制剂的 处理方法

在苗根头下的 1 cm 处测量根直径,对苗分类,选取 0.66~0.75 cm 的健康苗进行试验,于 2018 年 5

月 6 日栽植,在 Percival E-36L2 培养箱培养。光照时长为 16 h,温度控制在夜间 15 ℃,白天 25 ℃。将所栽当归分组,每组 2 个平行,一组为对照,一组为 CCC 处理组,其他 2 组分别为用 PP333 处理的 A、B 组,各处理设 3 次重复。喷施处理于栽苗后 11 d(5 月 17 日)开始,为使当归植株抽薹表型明显,满足饱和使用,规避因用量不够而造成的早薹遗漏。采用园艺小型喷雾器,每 3 d 于傍晚(17:00—22:00)用相应植物生长调节剂溶液喷施当归叶片,至全部湿润,所有喷施处理于栽苗 77 d(7 月 21 日)后停止。生长期观察抽薹现象,每 7 d 记录当归植株叶片数的变化。

1.3 数据处理

试验的所有数据都使用 Excel 2024 表格进行处理。当归成药期株型用常规方法测定,用 DPS 7.5 软件进行数据均值与标准误的计算^[15],用 Origin 8.1 软件绘图。

2 结果与分析

2.1 自然生长当归的矮化表型

正常抽薹当归具有较高的茎秆,可达 50 cm 以上。在实验室 14 h 长日照下,抽薹当归株高可达 40 cm,如图 1(a)所示。本文研究自然矮化当归在光照培养箱内生长,入冬置于室外越冬,次年 3 月置于室内催生发芽。结果显示,该 3 年生当归出现不同程度的矮化形态。从出芽到莲座叶的生长与普通当归没有明显区别,但薹茎和花序等的形态,显示了独特的矮化与微型化特征,且植株具有不同的矮化形态,依矮化程度可分为 4 类。类型 I:初花时植株的茎秆最高,达 20 cm,主茎含 4 个节,主茎节上侧生花序柄较短,整个植株因此而显得格外紧凑、袖珍,如图 1(d)所示。这类植株突出的特点是植株矮小,但地上部分结构正常,如图 1(b)所示。类型 II:仅顶花序苞、花序柄露出地面。初花时,花序苞微微打开,如图 1(e)所示。后随开花的进行,茎秆适当



注:a.14 h 光照条件下的早蕤当归对照,株高达 40 cm(培养箱高),箭头所指为大总苞及其内包顶花序和顶节;b.盛花期植株,株高 12 cm,数字指明由下到上的每个节位;c.盛花期的植株,长出侧生花序,株高 12 cm;d.矮生当归类型 I,数字指明由下到上的每个节位;e.矮生当归类型 II,初花期仅见总花序苞、刚露出总花序苞的花序和花序柄。白框内为该当归植株花序苞的水平视角;f.矮生当归类型 III,地上仅可见外露总花序苞及开花后成籽初期的花序穗,花序柄较短;g.矮生当归类型 IV,地上部分看不到总花序苞,仅可见部分完全展开的花序,花序柄伸出地面,花柄较长。

图 1 自然生长当归的矮化表型

升高,带出先前隐藏于地下的侧生花序,而大部分节及节上的侧枝和侧生花序未能长出,地面仅露出 2 个节,盛花时株高 12 cm,如图 1(c)所示,这种矮生类型,地上部分没有发育出完整的植株结构。类型 III:仅花序苞露出地面,具有可见的花序苞柄,开花时花序梗和花序伸出总苞,花柄较短,如图 1(f)所示。类型 IV:始终未见总花序苞,待发现时,仅少部分未展开的花序露出地面,外形似花菜,图略。随着开花的进行,少部分花序梗伸长,花柄较短,如图 1(g)所示。第 III、IV 类矮生当归,绝大部分生殖结构没有出现在地面。

2.2 植物生长抑制剂喷施处理对成药期当归生长发育的影响

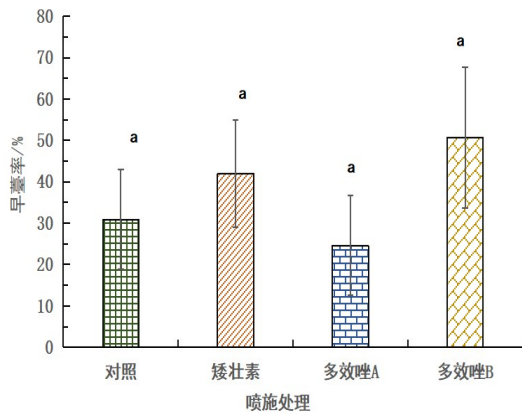
2.2.1 早蕤率

经过所用溶液的喷施,早蕤当归的抽蕤率由低

到高依次为:PP333-A、对照、CCC、PP333-B。用自来水喷施的对照,抽蕤率为 23.9%,CCC 溶液喷施当归的抽蕤率为 35.0%,比对照高出 11.1%。PP333-A 溶液(0.34 mmol/L)喷施当归早蕤率为 20.6%,比对照低 3.3%,PP333-B 溶液(0.68 mmol/L)喷施当归抽蕤率为 35.7%,比对照组高 11.8%。可见,PP333-A 溶液处理当归的早蕤率较低,而 PP333-B 溶液处理的当归早蕤率较高,如图 2 所示。但各喷施处理间早蕤率数据无统计学意义($P>0.05$)。

2.2.2 抽蕤日数与莲座叶数

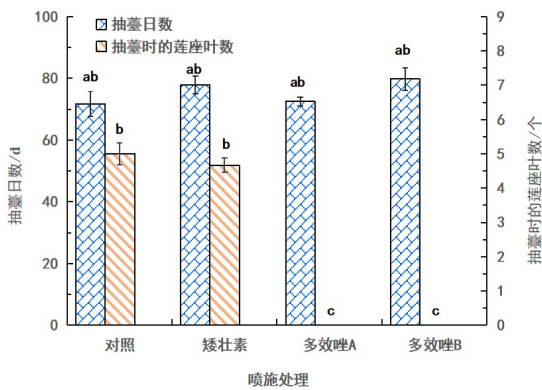
不同处理当归的抽蕤时间不同,CCC 溶液处理当归的早蕤时间晚于对照,但数据无统计学意义。2 个浓度的 PP333 溶液的喷施处理,当归的早蕤时间与对照的早蕤时间数据无统计学意义,如图 3 所



注:图中相同小写字母表示处理间差异无统计学意义。

图2 不同浓度 CCC 和 PP333 溶液处理下当归的早薹率

示。0.34 mmol/L PP333 处理当归的早薹时间与对照数据之间无统计学意义;0.68 mmol/L PP333 处理当归在栽苗后 79.8 ± 3.6 d 抽薹开花,与对照组之间差异性不显著。可见,所用 2 种植物生长延缓剂及不同浓度的生长延缓剂,不影响当归的早薹时间。在莲座叶方面,仅 CCC 溶液喷施处理的当归和对照长出了完整清晰而可供统计的叶片(二者间叶片数无差异),而 2 种 PP333 溶液喷施处理当归的新生幼小莲座叶长成拥簇状,而无法统计其叶片数。



注:图中不同小写字母表示处理间的差异具有统计学意义($P < 0.05$)。

图3 不同处理当归的早薹日数及莲座叶数

2.2.3 植物生长抑制剂对当归植株形态的影响

PP333 溶液的喷施导致了成药营养生长当归的明显矮化,高浓度 PP333 溶液处理植株明显矮于低浓度处理植株,可见,PP333 浓度越高对当归的营养

生长抑制程度越高。PP333 溶液的喷施甚至可以导致早薹当归植株的严重矮化,待发现时,花序直接出现在莲座叶基部,莲座叶中心的伞形花序因花序柄和小花未能展开而呈拥簇状,极像微型花菜。这一现象的出现导致无法确定 PP333 溶液喷施处理早薹当归的抽薹时间和莲座叶叶片数,将其早薹时间确定为观察到花序苞的时间。这种极端矮化表型,仅显现少部分未展开的花序,这是矮化当归中的极限类型。值得注意的是,这种极端表型在没有生长抑制剂干预的自然生长当归中也能看到,在光温培养箱进行的当归早薹的光温反应研究中,就观察到 1 例。PP333 溶液喷施的成药营养生长当归莲座叶新叶也处于缩小状态。

上述现象的出现,说明过量生长抑制剂 PP333 的处理可导致早薹当归植株矮化到仅部分生殖结构露出地面,但仍然未能阻止其早薹。

2.2.4 成药当归的营养生长动态

不同处理组的未早薹营养生长当归在出苗后很快进入了分化状态,随着生长的进行,差别越来越大,如图 4 所示。由图 4 可知,13.44 mmol/L CCC 处理的未早薹当归的生长在 60 d 前慢于对照,但在 60 d 后快于对照。0.34 mmol/L PP333 处理的未早薹当归的生长在 68 d 前慢于对照,但在 68 d 后快于对照。0.68 mmol/L PP333 处理的未早薹当归生长速度仅在 46~68 d 时比对照快,其他阶段的生长速度均比对照慢。

0.68 mmol/L PP333 处理的未早薹当归在栽苗后 32 d 前和 68~95 d 生长速度最快,而在栽苗 95 d 后,13.44 mmol/L CCC 处理未早薹当归的生长速度最快。在栽苗后 60 d 前,0.34 mmol/L PP333 处理未早薹当归的生长速度最慢,如图 5 所示。说明,植物生长延缓剂对当归生长的影响确实存在。

2.2.5 早薹当归的生长动态

不同处理的早薹当归在出苗后也很快进入了生长分化状态,抽薹后莲座叶数不再改变。由图 5

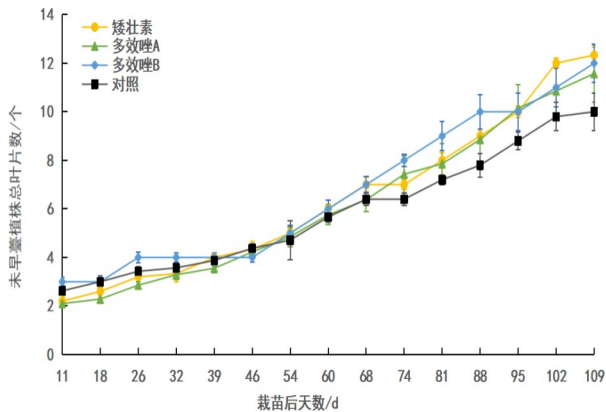


图 4 不同处理的成药营养生长当归的生长动态

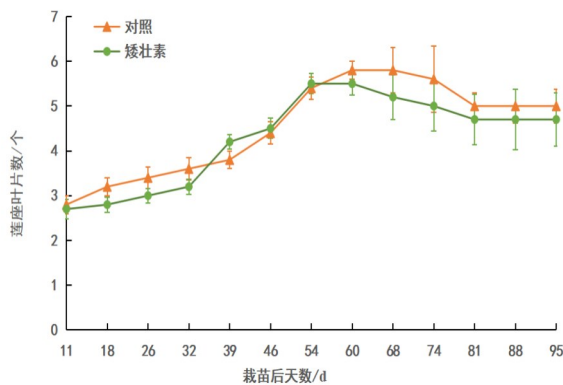


图 5 不同处理的早薹当归生殖生长动态

可见, 13.44 mmol/L CCC 处理早薹当归在栽苗后 35~55 d 时的生长快于对照, 但其他时间段均比对照慢。在 18~35 d 期间 CCC 处理早薹当归的生殖生长速度最慢, 对照的生殖生长速度在 35~54 d 期间最慢, 54 d 后 CCC 处理的早薹当归的生殖生长速度最慢, 如图 5 所示。所有处理当归在抽薹后莲座叶数目下降, 是由于在尚未发现明显薹出现时, 将薹茎上的叶片记作莲座叶, 抽薹后薹上叶的上拔造成的。这种情况在经生长抑制处理的植株中表现得更为严重。

3 讨论

3.1 当归株型的自然变异

传统药用植物研究, 很少讨论突变体, 本文观察了自然生长当归变异植株的薹茎、花序、花序柄、小花柄等的矮化株形。与生长抑制剂喷施引起

的矮化形态相比, 自然生长矮化当归的形成, 与 GA 缺失或作用阻断, 包括 GA 合成与信号传导途径基因沉默有关^[16-17]。本文观察到的自然生长当归矮化或缩节表型是亚高原区盆栽生长的结果。在当归道地产区岷县, 日光温室的反季节当归苗在 8 月下旬抽薹, 叫秋薹。秋薹当归的地上部分与本文所描述当归矮化形态相似。由此, 本文所述自然矮化当归, 可能是特定环境下生长的结果, 这是对当归道地性的别种解释, 即非道地环境、非正常季节与环境引起的当归植株形态的变化, 说明当归生长对道地产区环境条件及生长节律性具有很强的依赖性。

3.2 植物生长抑制剂对当归生长的影响

CCC 的叶面喷施可延缓锦葵科 (Malvaceae) 短日植物地桃花 (*Urena lobata* L.) 的开花, 抑制效应可被随后的 GA_3 逆转^[18]。外源施用植物生长调节物质, 对当归早薹有一定影响。蔺海明等^[10]和鱼亚琼等^[11]的研究表明, 生长素萘乙酸 (Naphthaleneacetic acid, NAA) 能够降低当归早薹率, 单独移栽前 GA_3 蘸根 10 min 或与其他植物外源激素混合施用明显促进了当归的早薹。本文研究显示, CCC 和高浓度 PP333 喷施当归的早薹率高于对照, 低浓度 PP333 溶液降低了当归早薹率, 但差异无统计学意义。在高等植物中, CCC 通过阻碍 GAs 的生物合成, 而抑制其开花和茎的伸长。植物茎尖与根尖顶端区域细胞分裂活动减弱, 细胞伸长生长逐渐占优势, 其中赤霉素是调控细胞伸长的主要激素。植物生长延缓剂可抑制植物亚顶端分生组织的生长, 但植物生长调节剂的作用是一个复杂的过程, 外源喷施会影响植物体内激素间的平衡, 进而引起其生理甚至形态上的反应^[19]。PP333 的作用复杂, 研究表明, PP333 通过调节苹果砧木中的植物激素水平及调节其转运等基因的表达, 发挥其生理效应^[20]。

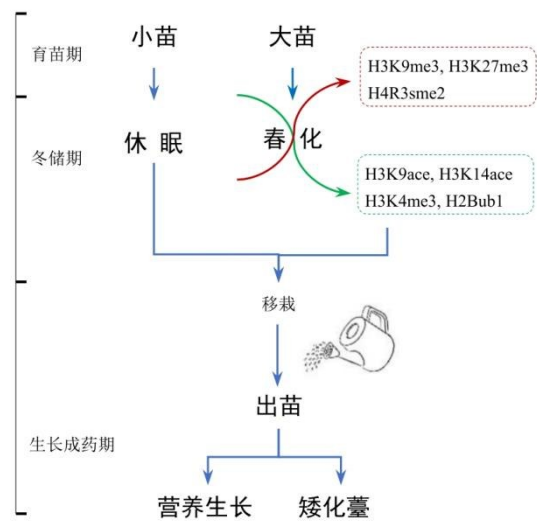
CCC 施用于不同年龄的杜鹃花 (*Rhododendron* spp.) 映山红, 导致营养末端迅速萌生出花芽。处理植物经历冷储藏打破休眠后, 正常开花^[21]。贝壳杉

烯(kaurene)是植物 GA 合成的前体物质,CCC 可阻止(14)C-贝壳杉烯的合成^[22]。在植物体内,CCC 通过抑制贝壳杉烯氧化酶阻止贝壳杉烯氧化为贝壳杉烯酸,从而抑制了 GA 的生物合成^[23],影响顶端分生组织的生长,而不影响其分化方向,而叶和花是由顶端分生组织分化而成的。糜子中矮化突变体的形成与 GA 信号传导缺陷有关^[24],花生 GA 合成途径关键酶基因表达水平的变化,使 GA 合成能力下降,植株内源 GA 水平降低而矮化^[25]。同种植物生长调节剂溶液对当归营养生长和生殖生长的影响不同。在本文试验中,CCC 和 PP333 对当归植株矮化作用明显,尤其当 PP333 的施用浓度较大时,不仅抑制茎等生殖器官结构的伸长生长,未早薹营养生长当归叶片的伸长生长也受到抑制。PP333 能抑制内源 GA 的合成,本研究在室内盆栽条件下进行,有充足的便捷条件对当归植株进行极限量喷施,彻底阻断 GA 的作用。本研究观察到,CCC 和 PP333 的极限量施用,导致个别早薹当归未长出明显的薹茎结构,仅部分花序露出地面。这种极端矮化表型的出现表明,GA 类生长物质未能正常合成,或其作用被阻断,即使在这种情况下,仍未能阻止当归的早薹。由此推断,大田当归的早薹,可能与 GA 的作用无关,用 PP333 类 GA 拮抗剂防治当归早薹意义不大。综上,大田当归的早薹率可能与 GA 开花调控无关。

3.3 当归早薹潜能的春化决定与早薹的人为干预

温带植物的开花受春化诱导而加快^[26]。一般认为当归早薹是苗冬储春化的结果。次年不抽薹的小苗当归,冬储则是休眠过程,而对次年抽薹的大苗,冬储则是其春化过程。因种子养分含量、发育程度等的不同,当归育苗形成大、小不同的苗类,而早薹与苗大小呈正相关^[27]。植物春化是对开花抑制基因 *FLC* (*Flowering Locus C*)表观遗传学沉默的过程^[28]。通过乙酰化、甲基化及单泛素化组蛋白种类的转换与数量增减^[28]等调控完成,如图 6

所示。



注:左侧为发育阶段标尺。红色箭头,春化正调控组蛋白;绿色箭头,春化负调控组蛋白。H3K9me3 和 H3K27me3 为 9(27)位赖氨酸三甲基化组蛋白;H4R3sme2 为 3 位精氨酸对称性二甲基化组蛋白。H3K9ace 和 H3K14ace 为 9(14)位赖氨酸乙酰化组蛋白;H3K4me3 为 4 位赖氨酸三甲基化组蛋白;H2Bub1 为单泛素化组蛋白。

图 6 当归早薹潜能的春化决定与生长延缓剂作用时期

未春化拟南芥 *FLC* 基因的高水平表达由 *SDG2* (*SET DOMAIN GROUP25*)等通过调控组蛋白乙酰化(H3K9ace、H3K14ace)^[29]、三甲基化(H3K4me3)及组蛋白 H2B 的单泛素化(H2Bub1)^[30]等的含量维持。春化初期,PRC2(polycomb response complex 2)通过催化 H3K27me3 的形成,激活春化途径基因 *VIN3* (*vernalization insensitive 3*)的表达^[31]。春化还伴随 H3K9me3 及 *SKB1* (*Shk1 kinase-binding protein 1*)调控的 H4R3sme2 积累^[32-33]。同时,H3K4me3、H3K9ace/H3K14ace 和 U-H2B ub1 的含量被消减^[32, 34]。

当归的春化早薹具有明显的大、小苗差异。对未进行春化的当归小苗冬储前后 *FLC* 基因高水平表达,而维持了苗的营养生长状态。而当归大苗则可能以与拟南芥春化过程类似的模式春化,结果导致 *FLC* 同源基因的沉默,冬储期即完成次年发育方向的决定。当归苗的春化早薹发育决定,基于苗类及种子差异的冬储期发育方向的表现遗传学决定,

调控模式如图6所示。而苗类及种子的差异取决于生产中种子类型与育苗过程。鉴于此,旨在减缓成药期大田当归早薹的植物生长抑制剂喷施干预措施,已不能改变或逆转其生殖转变发育方向的表现遗传学决定,而只能改变早薹当归生殖器官的形态。至于植物生长抑制剂在其他外因引起的当归早薹中的应用,则依据具体外因,如干旱,有助于提高植物抗旱性的CCC有否作用^[35],有待进一步研究。

4 结束语

CCC和PP333溶液叶面的喷施,对大田当归早期抽薹无显著影响。PP333溶液处理可导致早薹当

归正常薹茎结构的缺失,而直接矮化成露出地面的拥簇花序。同一植物生长抑制剂溶液因浓度的不同,对早薹当归的生殖器官和未早薹当归的营养生长有不同影响。植物生长抑制剂CCC和PP333的饱和和处理导致早薹当归的薹茎严重矮化,但依然抽薹。大田当归的早薹与赤霉素无关,赤霉素拮抗剂CCC和PP333不能阻挠。本文研究为探索通过植物生长调控物质减缓当归的早薹,提高当归产量的化控栽培指明了方向,对当归突变体和新种质资源的挖掘,以及当归功能基因组研究和育种栽培具有重要指导意义。

参考文献:

- [1] 国家药典委员会. 中华人民共和国药典(一部2020年版). 北京: 中国医药科技出版社, 2020.
- [2] 武延安, 陈垣, 蔺海明. 当归早期抽薹研究进展[J]. 甘肃农业科技, 2007, 37(3): 20-23.
- [3] 赵杨景, 杜力军. 道地与非道地当归栽培土壤的理化性质[J]. 中国中药杂志, 2002, 27(27): 19-22.
- [4] 陈瑛, 明图林. 当归提早抽薹问题的调查[J]. 植物生理学通讯, 1966, 13(1): 9-11.
- [5] 李广骥. 当归的生物学特性及防止早期抽苔的研究[J]. 中药材科技, 1979, 2(2): 1-10.
- [6] 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.
- [7] BOSS P K, BASTOW R M, MYLNE J S, et al. Multiple pathways in the decision to flower: enabling, promoting, and resetting [J]. The Plant Cell, 2004, 16(Suppl): S18-31.
- [8] 韩琳. 矮壮素对辣椒幼苗生长的影响[J]. 农业与技术, 2015, 35(11): 12-13.
- [9] 白艳荣, 蒋亚莲, 瞿素萍. 矮壮素·多效唑对鲜切花香石竹矮化的影响[J]. 安徽农业科学, 2017, 45(27): 74-79+89.
- [10] 蔺海明, 鱼亚琼, 邱黛玉, 等. 种苗大小和外源激素对当归抽薹及产量构成的影响[J]. 广东农业科学, 2011, 38(8): 27-29.
- [11] 鱼亚琼, 邱黛玉, 蔺海明, 等. 外源激素和种苗大小对当归成药期生理变化的影响[J]. 湖南农业科学, 2011(9): 41-44.
- [12] 周成明, 何钟佩. 多效唑和赤霉素对地黄茎, 叶生长的影响[J]. 中药材, 1989, 12(4): 5-7.
- [13] 柴文臣, 冯志威. 多效唑和矮壮素对番茄苗期生长的影响[J]. 科学技术与工程, 2018, 18(24): 52-57.
- [14] 贾贞, 李三相, 狄胜强, 等. 当归的亚高原区实验室培养与生长观察[J]. 西北农业学报, 2018, 27(11): 1637-1644.
- [15] 唐启义. DPS数据处理系统: 实验设计, 统计分析及数据挖掘: DPS数据处理系统: 实验设计, 统计分析及数据挖掘[M]. 北京: 科学出版社, 2010.
- [16] ZHANG M R, SONG M F, CHENG F, et al. The mutation of ent-kaurenoic acid oxidase, a key enzyme involved in gibberellin biosynthesis, confers a dwarf phenotype to cucumber[J]. Theoretic and Applied Genetics, 2024, 138(1): 1-15.
- [17] ROBIL J M, AWALE P, MCSTEEN P, et al. Gibberellins: extending the green revolution[J]. Journal of Experimental Botany, 2025, 76(7): 1837-1853.

- [18] MUKHERJEE I. Studies on flowering responses of *Urena lobata*. *Plant Physiology*[J], 1969, 44(12): 1749–1751.
- [19] 尤扬, 叶永忠, 张晓云, 等. 植物外源激素对盾叶薯蓣叶片叶绿素含量的影响[J]. *河南科学*, 2005(1): 44–46.
- [20] OPIO P, TOMIYAMA H, SAITO T, et al. Paclobutrazol elevates auxin and abscisic acid, reduces gibberellins and zeatin and modulates their transporter genes in Marubakaido apple (*Malus prunifolia* Borkh. var. ringo Asami) rootstocks[J]. *Plant Physiology and Biochemistry: PPB*, 2020, 155: 502–511.
- [21] STUART N W. Initiation of flower buds in *Rhododendron* after application of growth retardants[J]. *Science*, 1961, 134(3471): 50–52.
- [22] BARENDSE G W, KOK N J. Incorporation of C-Kaurene into the gibberellin of a higher plant (*Pharbitis nil Chois*) [J]. *Plant Physiology*, 1971, 48(4): 476–479.
- [23] MENHENETT R, LAWRENCE D K. Biochemical aspects of synthetic and naturally occurring plant growth regulators [M]. Wantage: Monograph British Plant Growth Regulator Group, 1984.
- [24] 张博, 贾小平, 杨德智, 等. 糜子矮秆突变体 778 农艺性状调查及其对 GA 的敏感性分析[J]. *浙江农业学报*, 2019, 31(5): 688–694.
- [25] 李欢倪, 仇静静, 马俊杰, 等. 花生半矮化突变体 *sdm1* 的表型分析与赤霉素响应研究[J]. *山东农业科学*, 2017, 49(12): 5.
- [26] CHOUARD P. Vernalization and its relations to dormancy[J]. *Annual Review of Plant Physiology*, 1960, 11: 191–238.
- [27] 邱黛玉, 蔺海明, 方子森, 等. 种苗大小对当归成药期早期抽葶和生理变化的影响[J]. *草业学报*, 2010, 9(6): 100–105.
- [28] 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.
- [29] BERR A, XU L, GAO J, et al. *SET DOMAIN GROUP25* encodes a histone methyltransferase and is involved in *FLOWERING LOCUS C* activation and repression of flowering[J]. *Plant Physiology*, 2009, 151(3): 1476–1485.
- [30] CAO Y, DAI Y, CUI S, et al. Histone H2B monoubiquitination in the chromatin of *FLOWERING LOCUS C* regulates flowering time in *Arabidopsis*[J]. *The Plant Cell*, 2008, 20(10): 2586–2602.
- [31] FINNEGAN E J, BOND D M, BUZAS D M, et al. Polycomb proteins regulate the quantitative induction of *VERNALIZATION INSENSITIVE 3* in response to low temperatures[J]. *The Plant Journal*, 2011, 65(3): 382–391.
- [32] SHELDON C C, FINNEGAN E J, PEACOCK W J, et al. Mechanisms of gene repression by vernalization in *Arabidopsis*[J]. *The Plant Journal: for Cell and Molecular Biology*, 2009, 59(3): 488–498.
- [33] WANG X, ZHANG Y, MA Q B, et al. SKB1-mediated symmetric dimethylation of histone H4R3 controls flowering time in *Arabidopsis*. *The EMBO Journal*[J], 2007, 26(7): 1934–1941.
- [34] HE Y H. Control of the transition to flowering by chromatin modifications[J]. *Molecular Plant*, 2009, 2(4): 554–564.
- [35] MIRANZADEH H, EMAM Y, SEYYED H, et al. Productivity and radiation use efficiency of four dryland wheat cultivars under different levels of nitrogen and chlormequat chloride[J]. *Journal of Agricultural Science and Technology*, 2011, 13(3): 339–351.

责任编辑: 李远辉