基于转录组测序解析白花前胡早薹早花相关基因的动态变化

蒲玥[1],邹家辉[1],张宗铭[2],徐俊伟[1],王春台[1],谭艳平[1*]

(1 中南民族大学 a.生命科学学院;b.武陵山区特色资源植物保护与利用湖北省重点实验室,湖北 武汉 430074;
2 湖北鄂达生物科技有限公司,湖北 利川 445400)

摘 要 传统中药白花前胡(*Peucedanum praeruptorum*)通常以其根部入药.在人工种植中经常出现早薹早花现象并导致根部迅速木质化,活性成分含量急剧下降,但目前对早薹早花形成的原因及机制尚未阐明.利用未抽薹、抽薹和开花三个不同生长时期的实验样本进行转录组测序,并对数据进行动态对比分析及qRT-PCR验证.通过分析共鉴定出83505个转录本,其中12623个基因表达差异显著.针对显著差异表达基因进行通路富集发现白花前胡早薹早花密切相关的途径包括光合作用-天线蛋白、植物激素信号转导以及昼夜节律途径等.比对数据库筛选出130个存在表达差异的基因,根据表达量差异显著程度选择其中12个候选基因*SOC1-1*、*SOC1-2*、*DFC*、*FT*、*VRN1*、*PHYA*、*COL9*、*FLD*、*FCA*、*RGL2*、*EMF2*、*EFL4*进行qRT-PCR验证,qRT-PCR验证发现,基因*SOC1-1*、*SOC1-2*、*FT*、*PHYA*、*RGL2*、*EMF2*、*EFL4*与转录组测序结果基本一致,表明这7个基因可能与早薹早花相关.

关键词 白花前胡;转录组测序;早薹早花;转录调控

中图分类号 Q-9 **文献标志码** A **文章编号** 1672-4321(2026)04-0496-09

doi:10.20056/j.cnki.ZNMDZK.20260731

Dynamic changes analysis of genes related to early bolting and flowering in *Peucedanum praeruptorum* based on transcriptome sequencing

Pu Yue[1], Zou Jiahui[1], Zhang Zongming[2], Xu Junwei[1], Wang Chuntai[1], Tan Yanping[1*]

(1 South-Central Minzu University, a. College of Life Sciences; b. Laboratory for Protection and Application of Special Plant Germplasm in Wuling Area of China, Wuhan 430074, Hubei China; 2 Hubei Eda Biotech Co., Lichuan 445400, Hubei China)

Abstract The traditional Chinese medicine *Peucedanum praeruptorum* is usually used in medicine with its roots. The early bolting and early flowering often occurs in artificial planting and leads to rapid lignification of roots, the active ingredient content decreased sharply. However, the cause and mechanism of this appearance have not been clarified. Transcriptome sequencing was completed using experimental samples from three different growth stages: non-bolting, bolting and flowering. A total of 83505 transcripts were identified, of which 12623 genes were significantly different. Further enrichment of distinct genes showed that the pathways closely related to early flowering include photosynthesis-antenna protein, plant hormone signal transduction and circadian rhythm pathway. Through comparative database analysis, 91 differential expressed genes (DEGs) were identified. Based on the significance of expression level variations, 12 candidate genes (*SOC1-1*, *SOC1-2*, *DFC*, *FT*, *VRN1*, *PHYA*, *COL9*, *FLD*, *FCA*, *RGL2*, *EMF2*, *EFL4*) were subsequently selected for qRT-PCR validation. The verification results demonstrated a high degree of consistency with transcriptome sequencing data, suggesting these 12 genes may be associated with early bolting and flowering mechanisms.

Keywords *Peucedanum praeruptorum*; RNA-seq; early bolting and flowering; transcriptional regulation

收稿日期 2024-11-05

* **通信作者** 谭艳平(1976-),男,教授,博士,研究方向:植物遗传学,E-mail:yanptan@mail.scuec.edu.cn

基金项目 中央高校基本科研业务费专项资金资助项目(CZY23001)

白花前胡(*Peucedanum praeruptorum*)为多年生被子植物,属于伞形科(Apiaceae)前胡属(*Peucedanum*).《中国药典》收载前胡的唯一来源是白花前胡的干燥根,其气芳香、味微苦、辛辣、微凉,常用于治疗痰热喘满、咳黄稠痰以及风热咳嗽痰多等症状[1]. 香豆素类化合物是白花前胡的主要活性成分[2],具有抗肿瘤、舒张血管等作用,而角型吡喃香豆素中的前胡甲素和前胡乙素含量是判断前胡药材质量的重要指标[3].

前胡喜湿冷,在冬季和春季播种,冬季播种时间为11月下旬至12月上旬,春季播种时间为2月中旬至3月底[4-5]. 当年秋冬季节采挖后可作为药材使用. 白花前胡作为阳生植物,在遮阳低于20%的光环境下产量有所提高[6]. 处于高海拔的白花前胡,其前胡甲素和前胡乙素含量较易达到《中国药典》的含量标准[7]. 白花前胡幼苗在第一年播种出苗后进入营养生长,根系呈肉质化的良好状态. 近年来野生前胡的供给与市场的需求之间出现了脱节[8]. 人工栽培过程中由于遗传背景和生长环境差异,个体生长速度差异较大,20%~80%的个体可能提前抽薹进入生殖生长. 早薹是影响品质和采收的决定性因素[9],抽薹后其根部迅速木质化,药用价值大大降低. 前胡抽薹与其药用物质含量的变化存在直接关系,早期抽薹现象严重阻碍了次生代谢产物的积累,从而严重制约前胡资源的临床应用. 白花前胡抽薹后,参与前胡甲素、前胡乙素合成的关键基因表达量下降,导致相关酶活性降低[10];或参与香豆素类合成的多个关键基因的表达水平变化,导致药用物质含量下降[11]. 本研究通过采集不同生长时期的实验样本,对白花前胡进行了高通量转录组测序和数据库比对分析,挖掘出多个差异表达的早薹相关基因,并对候选基因进行表达模式分析,有助于解析白花前胡早薹早花的作用机制,同时为白花前胡的优质资源挖掘、品种选育及推广种植提供科学依据.

1　材料与方法

1.1　样品

所用白花前胡来自于湖北鄂达生物科技有限公司,于2022年7—9月在湖北省利川市团堡镇黄泥坡村前胡种植基地采取.

收集未抽薹期顶端组织(Control)、抽薹期顶端组织(Bolting)和开花期顶端花序(Inflorescence). Control组的样品命名为PNF1、PNF2、PNF3;Bolting组的命名为PB1、PB2、PB3;Inflorescence组的样品命名为PIF1、PIF2、PIF3.

1.2　仪器与试剂

QuantStudio 3实时荧光定量PCR仪(美国Applied Biosystems).

Trizol、HiScript III RT SuperMix for qPCR(+gDNA wiper)试剂盒、ChamQ Universal SYBR qPCR Master Mix 试剂盒(中国诺唯赞).

1.3　高通量测序及数据分析

利用Trizol法进行总RNA提取,依托华大基因构建mRNA文库,使用DNBSEQ平台进行无参转录组测序. 使用Trinity(v2.13.2)对clean reads进行de novo组装,使用CD-HIT(4.6)将组装的转录本进行聚类去冗余,得到Unigene(Universal gene)序列. 使用TransDecoder(5.5.0)软件识别Unigene中的候选编码区域,提取最长的开放阅读框,通过Blast(基于局部比对算法的搜索工具,Basic Local Alignment Search Tool)比对蛋白质数据库SwissProt和Hmmscan(基于隐马尔可夫模型,Hidden Markov Model,HMM)搜索蛋白质家族集合数据库的Pfam蛋白同源序列,从而预测编码区域. 使用DNA序列比对软件Bowtie2将clean reads比对到基因组序列上,使用均值的标准误差(Relative Standard Error of the Mean,RSEM)计算各个样品的基因表达水平,并对差异表达基因进行聚类分析和功能富集分析.

1.4　开花途径差异表达基因筛选

使用DESeq进行组内差异基因分析,条件为Fold Change≥2 and Adjusted P(P值,Probability value)≤0.001. 利用Possion Dis(泊松分布,Poisson Distribution)进行组间差异分析,条件为Fold Change≥2 and FDR≤0.001. 对差异基因集使用pheatmap函数绘制差异基因聚类热图. 根据GO及KEGG注释结果以及分类,将差异基因进行功能分类,使用R软件中的phyper进行KEGG富集分析,并使用TermFinder包进行GO富集分析. 以Q值≤0.05为阈值,满足此条件的定义为在候选基因中显著富集.

1.5　开花途径差异表达基因GO和KEGG分析

从分子功能(MF)、生物过程(BP)和细胞组分(CC)3个方面分别对差异表达基因进行GO注释. 根据GO注释结果以及分类,将差异表达基因进行功能分类,同时使用R软件中的phyper函数进行富集分析,计算P值,再进行FDR(伪发现率,False Discovery Rate)校正,Q值≤0.05的功能视为显著富

集.将基因参与的KEGG代谢通路分为6个分支:细胞过程、环境信息处理、遗传信息处理、代谢、有机系统、药物开发.每一分支下进一步分类统计.根据KEGG注释结果以及分类,将差异表达基因进行生物通路分类,同时使用R软件中的phyper函数进行富集分析,计算P值,再进行FDR校正,Q值≤0.05的功能视为显著富集.基于KEGG数据库,应用超几何检验,与整个基因组背景相比,找出在差异表达基因中显著性富集的Pathway,采用FisherFisher's precision probability test进行精确检验,通过Bonferroni校正法进行校正,得到差异基因显著富集的GO功能和代谢通路,从中筛选显著差异表达基因进行重点分析.

1.6 差异表达基因qRT-PCR验证

为验证转录组数据分析的真实性,挑选12个表达差异显著的候选基因进行qRT-PCR验证.利用HiScript III RT SuperMix for qPCR试剂盒进行cDNA反转录,采用ChamQ Universal SYBR qPCR Master Mix试剂盒检测基因的表达量,以*UBC9*(ubiquitin-conjugating enzyme 9)基因作为内参,使用SnapGene软件为RNA-seq数据中挑选的12个基因设计特异性引物(表1).反应体系为:cDNA模板(cDNA原液稀释10倍)1 μL,10 μmol/L正、反向引物各0.4 μL,2×ChamQ Universal SYBR qPCR Master Mix 10 μL,加入Nuclease-free water至总体积为20 μL.设置程序为:95 ℃预变性30 s;95 ℃变性10 s,60 ℃退火延伸10 s,循环40次.每个样品均设置3次生物学重复和3次实验重复.运用$2^{-\Delta\Delta CT}$法进行数据处理.

表1 验证开花相关基因表达模式的引物

Tab. 1 Primers for verifying the expression patterns of flowering-related genes

基因ID	基因名称	引物F(5′-3′)	引物R(5′-3′)
Unigene20328_All	*SOC1-1*	CTAGAGGCAAGCTCCATGAAT	CTACGTCCAGTCTTAAGTCTCTGC
CL1876.contig2_All	*SOC1-2*	GCCAGTTCAAGCATGCAC	TCTTCTATCTCTGAAGAACTTCAACG
CL1958.contig1_All	*DFC*	AGGAGCTGTGTGCATCCA	GAAACGTAGTTAAGAGTGGAAACG
Unigene16691_All	*FT*	TCTGTGGATTCCGCTCGATG	GAGAGTCTGAACCTAGTGAACC
CL10280.contig2_All	*VRN1*	GTTTGTTTCTTTTGCAGCTCGA	CCATATATGTGTAATCCGGTAGGAG
CL2408.contig2_All	*PHYA*	GCTCCACATAGTTGCCATCTACAATA	CGAATCACCACACGGTATTGTGTT
CL10784.contig2_All	*COL9*	TACAACTGACCAGATGTTCCTCA	CGTATGGAATGAGAGAAGAGCTTGAA
CL5372.contig4_All	*FLD*	CCAGATTTGGACACGAAAGTG	AGGTAAACTATACCCTCCCC
Unigene22176_All	*FCA*	CAGCAAGTTCCTCCAAACC	ACTAGGGAGTGCTAATGGTCG
Unigene14074_All	*RGL2*	AAGATTGTATGGAACGCAGCAA	CTCAAGAACGTGTGAACTATCTCTA
Unigene9224_All	*EMF2*	TCGAACACTACTGCAGAAGAGAC	CGAACTACTAAAGCACCTACAATGG
CL11544.contig2_All	*EFL4*	ATCAACCACCCTCCTTATGTTGT	TTTACAGACCTGATGGAACGGT
Reference gene	*UBC9*	CTCGAAGCGGATCTTGAAGGAG	GGACTGTCAGGTATACGCCCAC

2 结果与分析

2.1 测序数据质控结果分析

经过滤后得到57.54 Gb Clean reads.9个样品的clean reads的Q20和Q30值均大于97%和93%,GC含量为40.72%.以白花前胡基因组[12]为参考,利用7个数据库对这些新转录本的功能进行标注,共有82.10%的转录本可以被标注,其中NR数据库标注的比例最高,达到78.26%.在83505个转录本中,由NR、NT、Pfam和GO 4个数据库联合注释的比例最大(表2).表明测序质量较高,满足后续生物信息学分析的要求.

表2 使用公共数据库注释的转录本

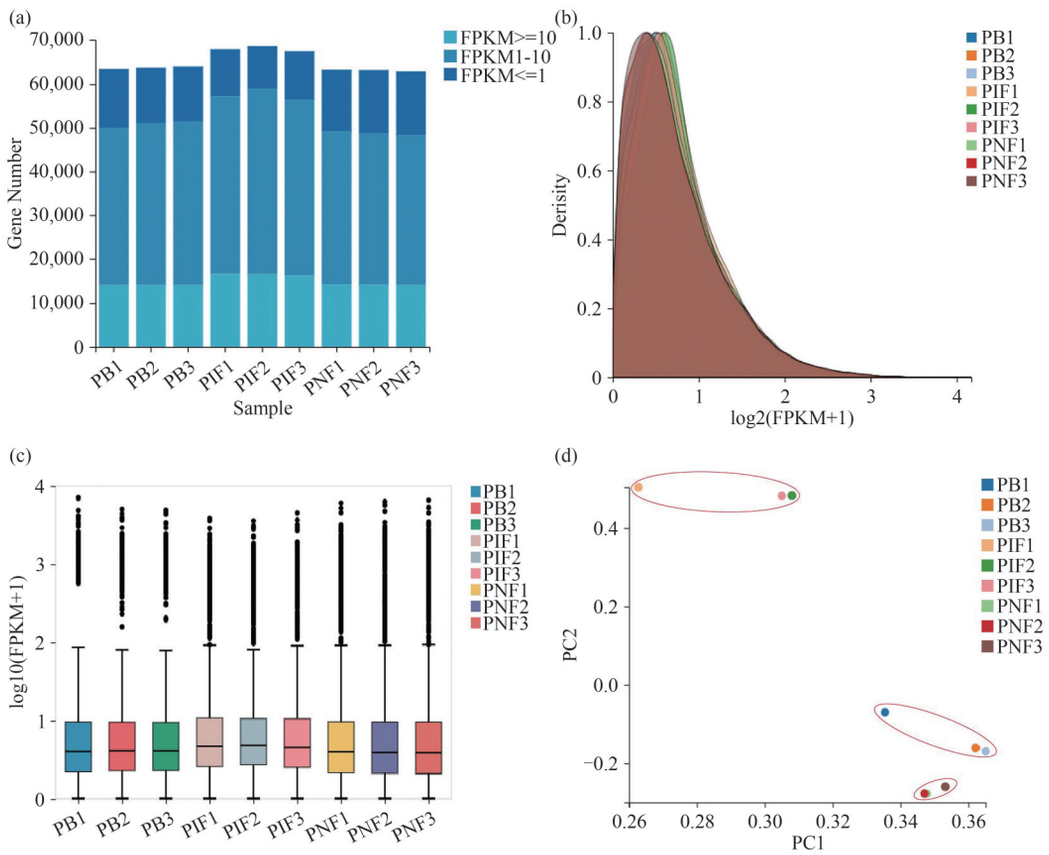
Tab. 2 Transcripts annotated using public databases

数据库	数量	所占比例/%
All	83,505	82.10
NR	65,354	78.26
NT	57,259	68.57
SwissProt	47,908	57.37
KOG	39,605	47.43
KEGG	48,157	57.67
GO	49,875	59.73
Pfam	50,689	60.70

2.2 样品相关性分析基因的定量

将计数转换为FPKM值(fragments per kilobase of exon model per million mapped fragments,外显子每千碱基片段百万比),对FPKM(FPKM≤1、FPKM 1~10、FPKM≥10)的三种情况进行了基因数目的统计,结果显示在开花阶段表达的基因数量丰富,在抽薹

阶段表达的基因数量接近(图 1(a)). 基因表达的密度分布显示,每组样品的基因表达的整体表达水平从-2 到 2 不等(图 1(b)). 箱线图结果表明 9 个样品的表达水平始终保持在同一水平. PB1、PIF1、PIF3、PNF1、PNF2 和 PNF3 组表达量离散程度较高(图 1(c)). PCA(主成分分析,principal component analysis,PCA)结果表明,三组数据组内均具有较高的相关性,且三组样本之间存在显著性差异(图 1(d)). 说明样本的组间差异明显,组内生物学重复较好.



(a) 基因表达堆积;(b)样品表达量密度分析;(c) 不同样品中基因表达水平分散程度比较;(d) 样品主成分分析

图 1　基因定量及样品相关性分析

Fig. 1　Gene quantification and sample correlation analysis

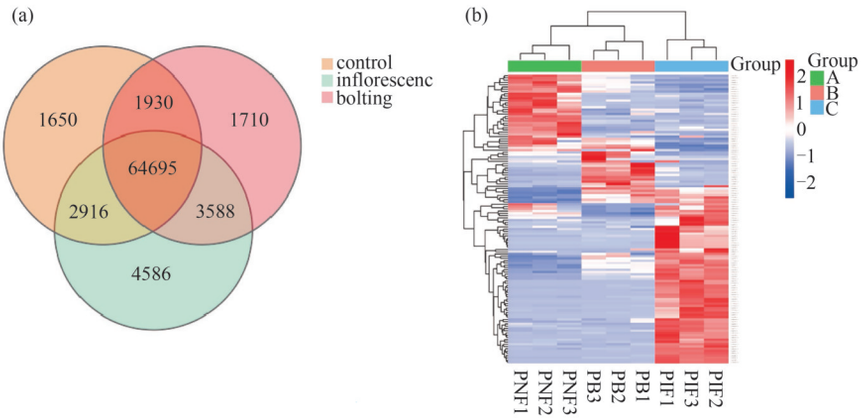
2.3　差异表达基因的表达谱分析和筛选

利用韦恩图展示了基因在不同比较组间的情况. 从差异显著基因韦恩图(图 2(a))分析得知,三组相同基因的数量分别为 811、1307 和 4294,三组共有 145 个相同的差异基因,其中未抽薹期与开花期之间的差异基因数量最多. 对每个比较组差异基因的 FPKM 值进行聚类,热图(图 2(b))显示在抽薹期、未抽薹期和开花期三个阶段,前胡基因的表达具有明显的连锁型,组内表达差异较小,组间表达差异接近.

2.4　差异表达基因的 GO 功能注释和 KEGG 分析

在差异基因 GO 功能富集分析中,将 49875 个 unigene 归为 44 个组别. 未抽薹期与抽薹期的差异基因共富集在 3305 条 GO 条目里,核糖体的结构成分中的富集程度最高,其次是叶绿体类囊体膜(;而开花期与抽薹期的差异基因共富集在 3669 条 GO 条目里,叶绿体基质中的富集程度最高,其次是核小体;未抽薹期与开花期中,核糖体的结构成分中的富集程度最高,其次是翻译通路(图 3(a)-(c)).

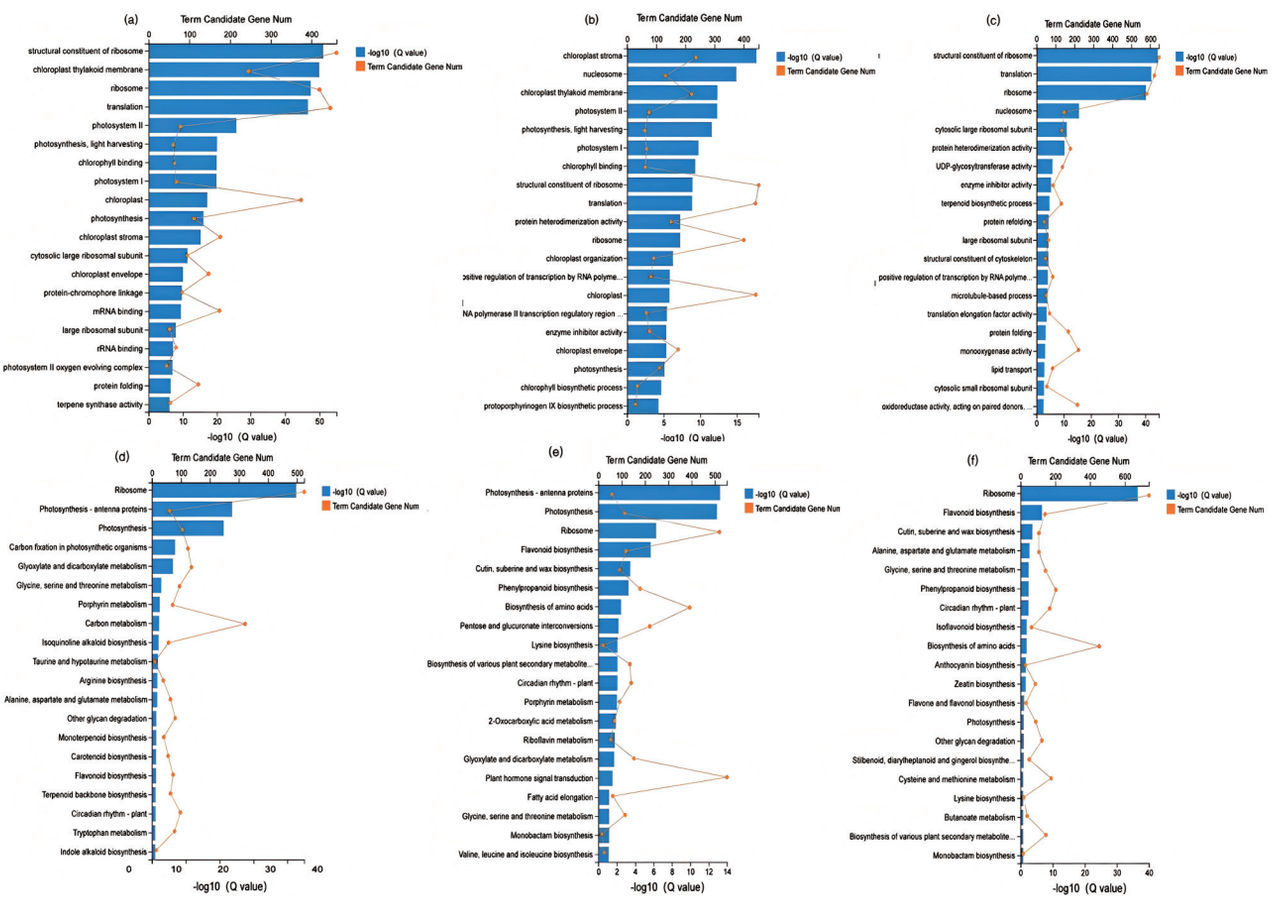
在差异基因 KEGG 功能富集分析中,未抽薹期与抽薹期的差异基因共富集在 143 条途径,显著富集在核糖体途径和光合作用-天线蛋白途径;而开花期与抽薹期的差异基因共富集在 142 条途径,显著富集在光合作用-天线蛋白途径和光合作用途径;未抽薹期与开花期的差异基因共富集在 142 条途径,显著富集在核糖体途径和类黄酮生物合成途径(图 3(d)-(f)). 推测白花前胡的成花过程有许多光合作用、能量代谢和光照过程的蛋白质或转录因子的参与. 差异基因在类黄酮生物合成通路富集程度也较高,推测白花前胡的开花过程伴随着类黄酮活



(a) 基因表达数量韦恩图;(b) 显著差异基因中与开花相关差异基因表达热图(Group A:未薹组;Group B:抽薹组;Group C:开花组)

图2 组间样品表达差异基因分析

Fig. 2 Analysis of differentially expressed genes Among different samples



(a)、(d) 未抽薹期VS抽薹期;(b)、(e) 开花期VS抽薹期(c)、(f) 未抽薹期VS开花期;蓝色柱状图:Qvalue;橙色折线图:候选基因数目.

(a)-(c)差异基因GO富集柱状图;(d)-(f)差异基因KEGG富集柱状图

图3 差异基因GO和KEGG分析

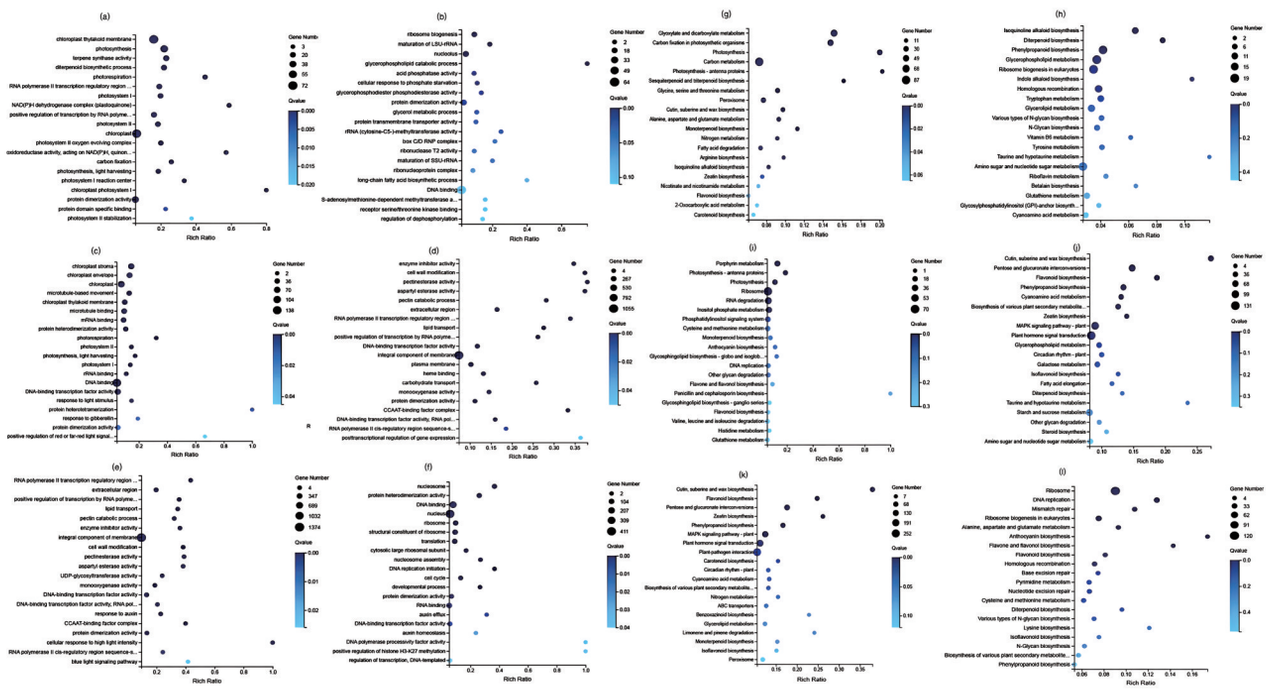
Fig. 3 Analysis of differentially expressed genes using GO and KEGG databases

性物质的变化.

从基因注释筛选的开花基因可以看出,白花前胡的开花受转录因子、植物激素、光照和昼夜节律等因素的影响,推测白花前胡会通过调控特定的开花基因来促进抽薹,同时上调与光相关功能组基因来为白花前胡合成叶绿素提供能量.

在显著差异基因GO功能富集分析中,与光相关功能组的基因呈下降趋势,由未抽薹期与抽薹期的22个基因到开花期与抽薹期的10个基因,而未抽薹期与开花期,只有4个基因富集在相关通路上.

相比较下分子调控相关条目上的基因数量变化为41、314和359;植物激素调控相关条目上的基因数量变化为0、3和19(图4(a)、(c)、(e)).表明白花前胡开花过程中内在的分子机制调控丰富复杂.在KEGG功能富集中,天线蛋白途径和植物激素信号转导途径的基因数量变化分别为11、9、0和0、98、126,而昼夜节律途径上的基因只有在未抽薹期与开花期时仅显著富集41个基因(图4(b)、(d)、(f)).三条途径比较中,植物激素信号转导途径在三个时期的数量变化最大,这表明植物激素信号转导途径中的基因相互协调参与白花前胡开花时间的控制.



(a)-(f) GO富集气泡图;(g)-(l)KEGG富集气泡图;(a)、(c)、(e)、(g)、(i)、(k)上调基因;(b)、(d)、(f)、(h)、(j)、(l)下调基因

图4　显著差异基因GO和KEGG富集气泡图

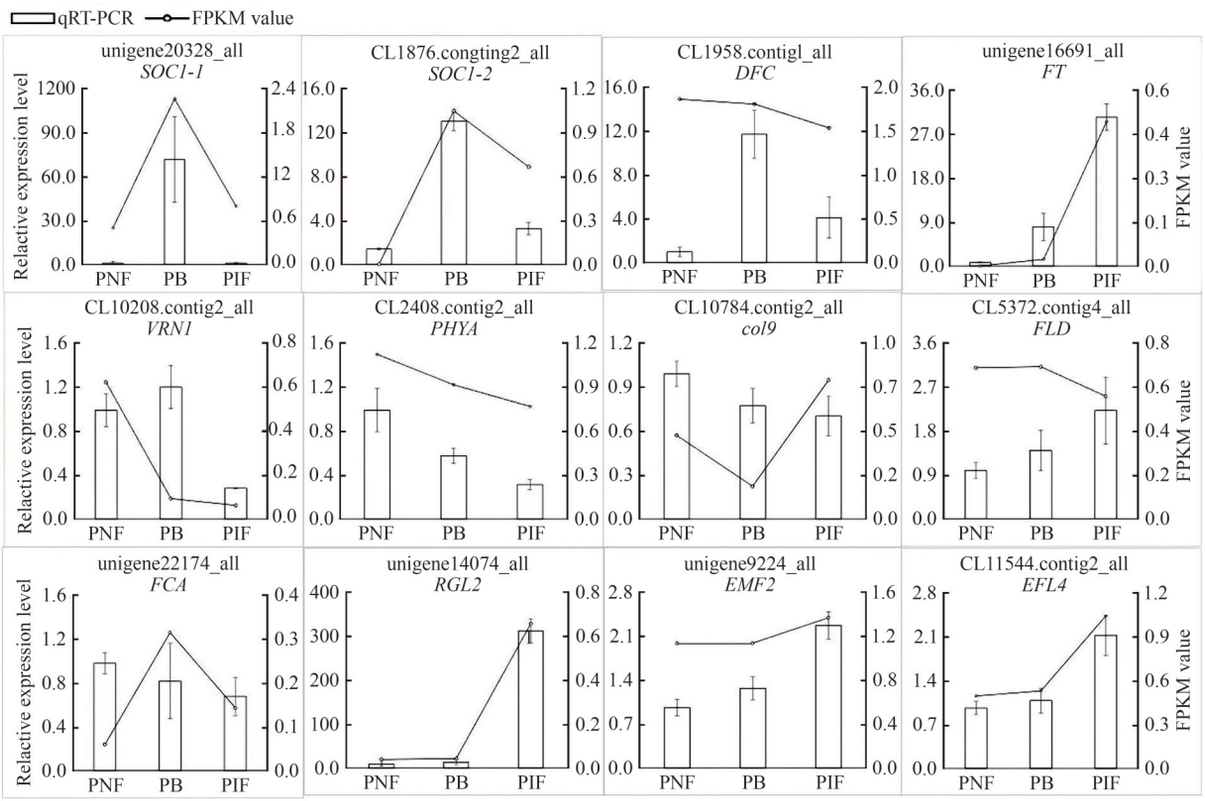
Fig. 4　GO and KEGG enrichment of significantly differentially expressed genes

在显著差异基因KEGG功能途径富集分析中,与开花相关的途径有光合作用-天线蛋白、植物激素信号转导和昼夜节律途径.图4展示了Q值最小的前20条通路.在未抽薹期与抽薹期中,上调的1898个基因显著富集(P<0.05)于16条途径,下调的1234个基因显著富集于4条途径;天线蛋白富集11个上调基因(图4(g)、(i)、(k)).开花期与抽薹期的KEGG功能途径富集分析中,上调的2009个基因显著富集于6条途径,下调的4773个基因显著富集于9条途径;其中富集在天线蛋白途径的9个基因上调,而富集在植物激素信号转导的98个基因均下调(图4(h)、(j)、(l)).未抽薹期与开花期的KEGG功能途径富集分析中,上调的6068个基因显著富集于12条途径,下调的4773个基因显著富集于9条途径;其中植物激素信号转导途径富集126个基因,昼夜节律途径富集41个基因(图4(i)),两条途径的基因均上调.从结果来看,植物激素信号转导途径上的基因最多,说明该途径上的基因通过调节白花前胡的内源激素水平影响白花前胡的生长发育.分析GO功能富集和KEGG通路富集的基因数量变化发现,随着时期的推进,各个条目或途径的基因数量都在增加.

2.5　开花途径相关差异表达基因分析及其qRT-PCR验证

据基因注释共筛选出130个差异表达的早薹早花相关基因.其中春化途径20个、光周期途径41个、赤霉素途径9个、自主途径2个、生物钟4个、其他植物激素调控5个以及花形态建立及发育49个.为进一步验证转录组测序数据的真实性,挑选其中12个表达差异显著的相关候选基因进行qRT-PCR验证(图5).12个候选基因为*SOC1-1*(SUPPRESSOR OF OVEREXPRESSION OF CONSTANS1)、*SOC1-2*、*DFC*(DHFS-FPGS Homolog C)、*FT*(FLOWERING LOCUS T)、*VRN1*(VERNALIZATION1)、*PHYA*(Phytochrome A)、*COL9*(CONSTANS-like9)、*FLD*(FLOWEING LOCUS D)、*FCA*(Flowering Control Locus A)、*RGL2*(REPRESSOR OF GA-LIKE2)、*EMF2*(EMBRYONIC

FLOWER2)、*EFL4*(EARLY FLOWERING4). 结果表明,所有基因均可以在白花前胡材料不同时期中表达. 其中*SOC1-1*、*SOC1-2*、*FT*、*PHYA*、*RGL2*、*EMF2*和*EFL4*的表达趋势与转录组一致. *PHYA*的表达随前胡开花的进行呈阶梯式下降;而*SOC1-1*、*SOC1-2*在抽薹期显著表达,未抽薹期和开花期表达较低,推测其在抽薹期发挥重要作用;*RGL2*、*EMF2*、*ELF4*和*FT*在开花期表达较高,其中*RGL2*和*FT*最为显著,推测其在抽薹期向开花期转变过程中发挥重要作用. *VRN1*在未抽薹期和抽薹期表达都比开花期高,符合转录组数据的大体趋势. 而*COL9*和*FCA*表达趋势呈阶梯式下降趋势;*FLD*正好相反. *DFC*在抽薹期表达最高,未抽薹期和开花期较低. 这些基因的表达趋势与转录组不一致. *SOC1*是花信号整合因子,可以整合来自光周期、春化途经赤霉素途经等多种开花调控途经的信号. 目前对于*DFC*在植物中的作用机理研究尚浅,推测其可能与叶酸合成有关[13]. *VRN1*可以整合来自光周期和春化途经的信号,促使植物开花,精准地调控开花时间[14]. *PHYA*可以调控植物在长日照条件下的开花时间[15]. *FLD*基因可抑制开花抑制因子*FLC*的表达,从而促进开花. *FCA*是植物开花途径中自主途经的开花促进基因,通过抑制*FLC*表达来促进开花,也能与*FLD*协同作用来调控开花时间[16].



左侧纵轴/折线图:FPKM值;右侧纵轴/柱形图:qRT-PCR相对表达水平; 柱状图上端线段:平均值±标准差,$P<0.05$.

图5 早花相关基因qRT-PCR验证

Fig. 5 Verification of early-flowering-related genes by qRT-PCR

3 总结与讨论

白花前胡早薹早花会导致其根部木质化,生物活性成分含量急剧下降,不再适于药用. 高等植物的开花是植物对外部环境因素做出应激,并且同时有内部信号协同调控的结果[17]. 迄今为止,已克隆到许多不同植物的开花关键基因,在拟南芥中,这些基因可以归类到光周期途径、春化途径、自主途径、环境温度途径、赤霉素途径和年龄途径六条途径中[18]. 大部分二年生长日照植物开花之前一般需要经历五个过程:诱导花芽形成反应、花芽分化、花器形成、抽薹以及开花[19]. 伞形科植物多为2年生或多年生草本,其体内的芳香油多具药理作用. 我国的伞形科植物约100属610余种,其中65%可药用[20],如旱芹、当归等. 伞形科药用植物的品质与产量一直受到早薹早花的影响,严重时早薹率可达到80%以上[21].

抽薹期的生长素(IAA)、脱落酸(ABA)与未抽薹期的含量变化比较明显,说明这些激素与抽薹存在密切关系,朱玉野等[22]对防风抽薹期内源激素动态变化研究结果可以验证这一结论. PIN-FORMED(PIN)蛋白的极性定位影响着细胞间的IAA动态变化方向[23];ARF转录因子可能起到联络不同激素的信号通路的作用;ARF5/MONOPTEROS(MP)是启动花生长的重要调节因子. ABA的受体PYR/PYL/RCAR依靠ABA调节ABA信号路径的"开关"蛋白磷酸酶2Cs(PP2Cs). 同时在ABA诱导的转录中,需要SWI/SNF染色质重构复合体与ABA信号的负调控蛋白因子HAB1相互作用[24].

在对光周期作出反应的植物中,成花基因*FT*对茎尖分生组织(SAM)重编程以触发花的形成. 在长日照植物中,转录激活剂CONSTANS(*CO*)以光周期依赖性方式诱导*FT*表达. 在拟南芥中,Flowering locus C(*FLC*)基因是春化作用中的关键基因,是该途径的负调控因子;另一个关键基因*FRIGIDA*(*FRI*)可促进*FLC*的表达,而*FLC*的高积累会抑制开花基因*FT*、*SOC1*和*FD*的表达进而抑制开花. *SOC1*基因是调控植物开花的整合因子,可以编码II型MADS-box转录因子,可靶向作用特异开花基因从而参与花期调控,诱导成花、防止花分生组织过早成熟和调控花器官发育[21,25].

PHYA是调节型光感受器,具有Pr和Pfr两种形式,在光的作用下能够可逆地相互转换,Pr形式主要响应红光,而Pfr形式主要响应远红光[26]. Pfr控制许多核基因的表达,并参与花期调控[27-28]. RGL2可能是赤霉素(GA)信号通路的转录调节因子,能延迟开花和成叶,还能通过抑制花器官的继续生长来调节花瓣、雄蕊和花药的发育. 目前在拟南芥中发现了5个GA信号途径的调节因子(DELLA蛋白):GAI(GA insensitive)、RGA(repressor of ga1-3)、RGLl(RGA-Like1)、RGL2和RGL3[29]. EMF2属于Polycomb Group(PcG)蛋白家族,可通过阻止生殖发育参与开花过程,还参与PcG蛋白复合物介导的花同源基因*AGAMOUS*(*AG*)、*PISTILLATA*(*PI*)和*APETALA3*(*AP3*)的沉默. EFL4是昼夜节律时钟的夜间关键组分,对于拟南芥的光周期依赖性开花时间调节至关重要[30]. SHORT VEGETATIVE PHASE(*SVP*)基因也可以调节FCA和FVE的功能,抑制*FT*的表达,从而抑制开花[31]. 而高温能促使组蛋白变体H2A.Z脱离*FT*启动子来解除抑制效果,随即bHLH类转录因子Phytochrome interacting factor 4(PIF4)与*FT*启动子结合激活*FT*表达来促进开花[32].

利用转录组测序技术对白花前胡未抽薹期、抽薹期和开花期3个时期样本进行高通量测序,基于组间差异获得33451个差异基因,其中未抽薹期与抽薹期有差异基因13794个,开花期与抽薹期有差异基因20833个,未抽薹期与开花期有差异基因24766个. 随后对差异基因进行功能注释及GO、KEGG功能富集分析,为挖掘白花前胡开花相关基因奠定了基础. GO和KEGG功能富集分析发现白花前胡在开花过程中叶绿体相关基因似乎非常活跃,而光合作用与天线蛋白在植物开花提供能量与光信号的反馈中发挥着重要作用. 在开花期有更多差异基因富集,该时期的调控机制可能更复杂. 综合GO、KEGG富集条目或途径,获得91个候选基因,其中有MADS-BOX家族、锌指蛋白家族、APRR转录因子等诸多与植物生长发育密切相关的蛋白家族或转录因子. 根据已有报道和qRT-PCR验证,推测白花前胡中的*SOC*、*FT*和*PHYA*也可促进开花,*RGL2*、*EMF2*和*EFL4*基因也与开花密切相关,具体调控方式有待进一步验证.

参 考 文 献

[1] 国家药监局. 中华人民共和国药典: 2025年版.一部[M]. 2025.

[2] Yu C L, Yu Y L, Yang S F, et al. Praeruptorin A reduces metastasis of human hepatocellular carcinoma cells by targeting ERK/MMP1 signaling pathway [J]. Environmental Toxicology, 2021, 36(4): 540-549.

[3] 宋芷琪, 李斌, 田琨宇, 等. 前胡与紫花前胡的化学成分和药理作用研究进展[J]. 中草药, 2022, 53(3): 948-964.

[4] 杨成前, 吴中宝, 杨天健, 等. 中药材前胡生长习性及产地分布考证[J]. 时珍国医国药, 2019, 30(6): 1471-1473.

[5] 徐广, 李品明, 杨毅, 等. 播种期对前胡早期抽薹和产质量的影响[J]. 现代农业科技, 2021(20): 55-57.

[6] 王盼, 周钰鸿, 徐攀, 等. 遮阳对白花前胡叶片光合特性的影响[J]. 热带亚热带植物学报, 2021, 29(5): 530-538.

[7] 杨柳, 康显杰, 杜伟锋, 等. 产地海拔等对前胡中白花前胡甲、乙含量的影响[J]. 中华中医药学刊, 2021, 39(8): 14-18.

[8] Chen L L, Chu S S, Zhang L, et al. Tissue-specific metabolite profiling on the different parts of bolting and unbolting *Peucedanum praeruptorum* dunn (Qianhu) by laser microdissection combined with UPLC-Q/TOF-MS

and HPLC - DAD[J]. Molecules, 2019, 24(7): 1439.
[9] Li M, Cui X, Jin L, et al. Bolting reduces ferulic acid and flavonoid biosynthesis and induces root lignification in *Angelica sinensis*[J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2022, 170: 171-179.
[10] 李肖莉, 宋程, 贾彬, 等. 多因素影响白花前胡甲素和乙素含量分析[J]. 中国野生植物资源, 2022, 41(1): 26-32.
[11] 李肖莉. 白花前胡抽薹前后香豆素类含量测定及比较转录组分析[D]. 合肥: 安徽中医药大学, 2021.
[12] Huang X C, Tang H, Wei X, et al. The gradual establishment of complex coumarin biosynthetic pathway in Apiaceae[J]. Nature Communications, 2024, 15: 6864.
[13] Ravanel S, Cherest H, Jabrin S, et al. Tetrahydrofolate biosynthesis in plants: Molecular and functional characterization of dihydrofolate synthetase and three isoforms of folylpolyglutamate synthetase in *Arabidopsis thaliana*[J]. PNAS, 2001, 98(26): 15360-15365.
[14] Li C, Dubcovsky J. Wheat FT protein regulates VRN1 transcription through interactions with FDL2 [J]. The Plant Journal, 2008, 55(4): 543-554.
[15] Jaudal M, Wen J, Mysore K S, et al. *Medicago* PHYA promotes flowering, primary stem elongation and expression of flowering time genes in long days[J]. BMC Plant Biology, 2020, 20(1): 329.
[16] Li X, Chen L, Yao L, et al. Calcium-dependent protein kinase CPK32 mediates calcium signaling in regulating *Arabidopsis* flowering time [J]. National Science Review, 2022, 9(1): nwab180.
[17] 张秋玲, 李骏倬, 王钟曼, 等. 菊花开花遗传调控机制研究进展[J]. 植物科学学报, 2023, 41(6): 768-780.
[18] Blümel M, Dally N, Jung C. Flowering time regulation in crops—what did we learn from *Arabidopsis* [J]. Current Opinion in Biotechnology, 2015, 32: 121-129.
[19] Zhang M, Wang W, Liu Q, et al. Transcriptome analysis of *Saposhnikovia divaricata* and mining of bolting and flowering genes [J]. Chinese Herbal Medicines, 2023, 15(4): 574-587.
[20] 韦瑾, 高玉珍, 周静, 等. 中国伞形科药用植物资源信息的收集及整理[J]. 中国中药杂志, 2019, 44(24): 5329-5335.
[21] 梁婕, 王辉, 睢宁, 等. 伞形科根茎类药用植物早期抽薹的研究进展[J]. 中国农学通报, 2022, 38(13): 90-95.
[22] 朱玉野, 董丽华, 朱继孝, 等. 防风抽薹期内源激素的动态分析[J]. 中草药, 2014, 45(13): 1924-1927.
[23] 林雨晴, 齐艳华. 生长素输出载体PIN家族研究进展[J]. 植物学报, 2021, 56(2): 151-165.
[24] Cui Y X, Xu Z C, Chen X L, et al. Genome-wide identification of abscisic acid (ABA) receptor pyrabactin resistance 1-like protein (PYL) family members and expression analysis of *PYL* genes in response to different concentrations of ABA stress in *Glycyrrhiza uralensis*[J]. Chinese Journal of Natural Medicines, 2020, 18(8): 606-611.
[25] 齐联联, 宿强, 张珂, 等. SOC1调控植物开花时间的分子机制[J]. 草业科学, 2022, 39(1): 149-160.
[26] 罗燕, 刘奇源, 吕元兵, 等. 拟南芥光敏色素突变体种子萌发的光温敏感性[J]. 植物学报, 2024, 59(5): 752-762.
[27] 杨立文, 刘双荣, 林荣呈, 等. 光信号与激素调控种子休眠和萌发研究进展[J]. 植物学报, 2019, 54(5): 569-581.
[28] De Wit M, Galvão V C, Fankhauser C. Light-mediated hormonal regulation of plant growth and development [J]. Annual Review of Plant Biology, 2016, 67: 513-537.
[29] 刘永平, 杨静, 杨明峰. 植物开花调控途径[J]. 生物工程学报, 2015, 31(11): 1553-1566.
[30] Lin K, Zhao H, Gan S, et al. *Arabidopsis* ELF4-like proteins EFL1 and EFL3 influence flowering time [J]. Gene, 2019, 700: 131-138.
[31] Yan Y, Shen L, Chen Y, et al. A MYB-domain protein EFM mediates flowering responses to environmental cues in *Arabidopsis* [J]. Developmental Cell, 2014, 30(4): 437-448.
[32] Jin S, Ahn J H. Regulation of flowering time by ambient temperature: Repressing the repressors and activating the activators[J]. The New Phytologist, 2021, 230(3): 938-942.

(责编&校对 姚春娜)