

周琳,滕一涤,吴立峰,等. 西红花花芽分化及其花期调控研究进展[J]. 江苏农业科学,2024,52(14):23-30.
doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2024.14.004

西红花花芽分化及其花期调控研究进展

周琳¹,滕一涤^{1,2},吴立峰³,朱娇¹,张永春¹,黄清俊²,杨柳燕¹

(1. 上海市农业科学院林木果树研究所/上海市设施园艺技术重点实验室,上海 201403;

2. 上海应用技术大学生态技术与工程学院,上海 201418; 3. 上海市农业发展促进中心/上海市花卉协会,上海 200335)

摘要:西红花(*Crocus sativus*)既是传统的中药材,具有凉血解毒,散郁开结的功效;又是天然香料和染剂,被广泛用作食品、化工行业原料,因其较高的食药用价值和经济价值,近年来社会需求量日益增加。然而1朵西红花仅3根柱头(常被称为“花丝”)可入药,且花期较为集中,导致人工采收压力大和花丝损耗等问题,严重影响西红花的产量,制约了西红花产业的发展。花芽分化和花期调控是影响西红花产量和品质的关键因素。了解西红花花芽分化以及花期的影响因素,对缓解花期采收压力、减少花丝损耗和提高西红花产量具有积极作用。本文概述近年来关于西红花花芽分化过程中的形态特征以及营养物质、内源激素含量和抗氧化酶活性等方面的研究进展,总结了温度、光照、植物生长调节剂等调控技术对西红花花芽分化和花期的影响,同时梳理了西红花成花诱导以及花发育相关基因,以期为实现西红花花期精准调控提供理论基础。

关键词:西红花;花芽分化;成花机理;花期调控;研究进展

中图分类号:Q945.6;S567.23+9.01 **文献标志码:**A **文章编号:**1002-1302(2024)14-0023-08

西红花(*Crocus sativus* L.),又称藏红花、番红花,是鸢尾科番红花属的多年生草本植物,原产于伊朗、西班牙和希腊等国家,因其特有的天然色素和芳香物质,常被用作天然的食品添加剂和染色剂,是食品和化工行业的重要原料^[1]。西红花红色的干燥柱头中含有西红花苷、苦番红花素等多种重要的次生代谢产物,作为传统中药材,具有凉血解毒、活血化癖、散郁开结等功效。近年来,已被证实具有抗炎、抗肿瘤、抗氧化、预防和治疗帕金森综合征等作用^[2-3]。我国自20世纪70年代引种以来,目前已在上海、浙江、江苏、安徽、河南等地大面积推广种植。然而,随着人们生活水平的提高,西红花的社会需求量日益增长,我国西红花产量只占国内需求量的20%~30%,因此每年仍需大量进口西红花^[4]。西红花花期集中于每年10月中下旬至11

月中旬,最佳采收时间仅为每天上午花朵尚未完全展开时,且花朵的采收与柱头的分离均需人工操作,导致时间紧张、人工压力较大,同时还容易出现因未能及时采收而造成部分西红花浪费的现象^[5]。因此,通过调控西红花花期来缓解采收压力、减少柱头损耗,是除扩大栽培面积和提高开花种球数量外,能够快速、有效地提高柱头产量和经济效益的手段之一。

本研究对西红花花芽分化的特点以及花期调控技术进行概述,总结了影响西红花花芽分化及花期的因素,并梳理了西红花成花诱导以及花发育相关基因研究进展,为实现西红花花期精准调控提供理论参考。

1 西红花花芽分化特点

西红花开花过程包括成花诱导、花发端、花发育和开花等,其中花芽分化一般指前2个阶段。从成花诱导开始一直到花器官分化结束,既是植物开花的起点,也是整个过程中最关键的阶段^[6-7]。同时,花芽分化是一个复杂的生理变化过程,不仅呈现出形态上的分化,其球茎营养物质和内源激素的含量也具有显著变化。

1.1 形态特征

在自然环境下,华东地区西红花的花芽分化一

收稿日期:2023-08-07

基金项目:上海市中央引导地方科技发展资金(编号:YDZX20223100003004);上海市科委社会发展科技攻关项目(编号:20dz1203900);上海市科委农业领域项目(编号:19391901000);上海市植物种苗组培专业技术服务平台项目(编号:21DZ2292300)。
作者简介:周琳(1989—),女,江苏无锡人,博士,助理研究员,主要从事花卉栽培和遗传育种研究。E-mail:zhoulin6816@126.com。
通信作者:杨柳燕,博士,研究员,主要从事花卉栽培和种质创新研究。E-mail:yangliuyan@saas.sh.cn。

般从 7 月下旬开始,8 月底至 9 月上旬结束,整个分化过程的持续时间为 45 ~ 50 d^[8-9]。近年来,通过石蜡切片技术明确了西红柿花芽分化的 6 个时期,根据花芽分化的形态特征和顺序依次分为未分化期、分化初期、花原基分化期、花被原基分化期、雄蕊原基分化期以及雌蕊原基分化期,整体属于向心型发育^[8-10]。此外,西红柿花芽前期分化速度较快,后期较缓慢,尤其是花被分化过渡到雄蕊分化的进程较快,因而王桢等认为,划分花芽分化过程时可花被原基分化期与雄蕊原基分化期合并为 1 个时期^[9]。

1.2 营养物质、激素和酶活性对西红柿花芽分化的影响

糖类、蛋白类、氨基酸类等营养物质是植物生长及代谢所需营养和能量的重要来源,其含量变化影响着花芽分化的进程。在未分化期,西红柿球茎中的淀粉含量较高,随后因需维持正常的生理代谢活动而不断地被消耗,说明充足的淀粉贮藏可促进花芽分化^[8]。可溶性糖由淀粉降解产生,是西红柿花芽分化过程中可直接运输与利用的养分,并在雌蕊原基分化期达到峰值^[8-11]。可溶性蛋白含量除在花原基分化期略下降以外,整体同样呈上升趋势,说明高水平的可溶性糖和可溶性蛋白含量有利于花芽的有序分化^[8]。

植物的内源激素存在相互协同和拮抗的作用,是调节花芽分化的重要物质^[12]。例如,在西红柿花芽分化初期脱落酸(ABA)含量降低,随后升高再降低,总体呈现“低—高一低”的趋势,说明较低水平的 ABA 含量有利于西红柿的成花转换;同时在植物激素信号转导通路中,CYP707A 作为 ABA 分解关键酶,其表达量上调,进一步证实 ABA 对西红柿球茎解除休眠并启动花芽分化具有负调节作用^[13]。赤霉素(GA₃)作为解除植物休眠的萌发促进物,在花芽分化初期到雄蕊原基分化期期间的含量持续升高,说明高水平的 GA₃ 有助于花芽分化的启动;内源激素对花芽分化的调控作用还通过各激素之间的平衡关系来体现,例如低比值的 ABA/GA₃ 和 ABA/IAA 有利于西红柿顶芽向生殖生长转变^[9,13]。

在花芽分化过程中,植物细胞内抗氧化酶的活性同样通过复杂的变化参与调节作用。在西红柿花芽分化的过程中,过氧化物酶(POD)、超氧化物歧化酶(SOD)及过氧化氢酶(CAT)的活性总体呈上升趋势,其中 CAT 活性在雌蕊原基分化期显著提

高,表明其对雌蕊原基可能具有较强的调控作用;而 SOD 活性则在雄蕊原基分化期达到峰值,说明其更有利于雄蕊原基的分化^[8]。

1.3 环境因子对西红柿花芽分化的影响

影响花芽分化的环境因素主要有温度、光照、湿度等。现有研究较多关注于温度对西红柿花芽分化的影响,并明确了温度是影响花芽分化起始时间和持续时长的重要因子之一。Molina 等认为,西红柿收球后在 30 ℃ 下预处理 20 d 可有效缩短花芽的休眠期,再将其置于成花的最适温度 23 ~ 27 ℃ 下,可加速花芽分化^[14]。而王桢等发现,在 6 月中旬通过 25 ℃ 恒温处理,西红柿花芽分化的起始时间可以从自然状态下的 7 月下旬提前至 7 月中旬,且整个分化过程能够缩短 5 ~ 20 d^[9];随后经过进一步试验分析得出,西红柿花芽分化的温度不能低于 20 ℃,最适范围 20 ~ 25 ℃,在此区间的任何温度均能有效促进花芽分化、缩短分化时间,但 25 ℃ 下花芽的分化率明显高于 20 ℃^[15]。与 25 ℃ 恒温处理相比,吴光炎等认为“20 ℃—25 ℃—20 ℃”3 段变温处理能使西红柿花芽更早分化,并使花期提前 7 ~ 8 d^[10]。

在植物由营养生长向生殖生长转化的过程中,光照起着非常重要的作用^[16-20]。目前,我国西红柿栽培多采用“二段法”栽培技术,即将西红柿栽培分为室内培育采花和田间种球繁殖 2 个阶段,室内培育采花阶段的光照条件为:花芽分化时期(7—9 月),种球上架后室内光照要求为较弱光线,待主芽长至 2 cm 时移至光线充足的房间或进行人工光照 10 h 以上^[21]。值得注意的是,目前光照度、光周期等因子对西红柿花芽分化过程的影响尚未有报道,还有待进一步研究。

2 西红柿花期调控技术

花期调控技术主要分为传统调控技术和基因工程技术,其中传统调控技术又包括温度调控、光照处理、生长调节物质处理以及栽培管理措施等^[22]。目前,关于西红柿花期调控技术的研究大多集中于以温度调控为主的传统调控技术,而基因工程技术相关的研究则鲜有报道。

2.1 温度调控

温度是影响植物成花的重要影响因子之一。Molina 等对西红柿进行 30 ℃ 高温处理 20 d,再将其置于 23 ~ 27 ℃ 中培养至少 50 d,最后转移至较低温

17 ℃ 便可使花期提前至 9 月上旬,比自然条件下提早 6 周;而高温处理的时间超过 60 d 则导致花器官发育缓慢,并使花期延后^[6]。当西红花花芽发育良好时,低温对之后花蕾的生长以及开花均至关重要,且开花的温度必须低于成花的温度,以 15 ~ 17 ℃ 为最佳^[23]。由此可见,西红花需经历“暖—中—冷”3 个阶段才能完成整个开花过程。

调节温度处理的时间或利用低温处理可达到推迟西红花花期的目的。西红花花芽分化开始时,在 25 ℃ 贮藏 150 d 后移至 17 ℃ 可将花期推迟至 12 月初^[23]。在花芽分化前,对种球进行冷藏贮存也能延迟其开花,如种球于 7 月上旬开始 2 ℃ 低温处理(1% O₂),70 d 后置于 25 ℃ 下保持 45 d,最后移至 17 ℃,可将花期延后至 12 月中旬;而增加冷藏时间(165 d)则能使花期推迟至来年 5 月,但这也导致西红花柱头产量显著降低。同时值得注意的是,冷藏温度过低(<0 ℃)会对球茎造成一定的损害,最终影响开花率和柱头产量^[24]。除此之外,García-Rodríguez 等在 6 月中下旬将球茎转移至 ULO(ultra low oxygen)室中保存 60 d[(2.5 ± 0.5)% O₂, (1.0 ± 0.2) ℃],随后在 25 ℃ 培养 120 d,最后置于(18 ± 2) ℃ 的环境中,可将西红花花期延至次年 1 月^[25]。

2.2 光照、外源物质等其他调控

光照对植物的生长和开花起到十分重要的作用。朱娇等对已完成花芽分化的西红花种球进行不同光周期处理,研究发现,在光—暗周期 8 h—16 h 处理下花期提早了 3 d,且开花数量较多^[26];而在光—暗周期 8 h—16 h 的光周期下,对比分析了不同光质对西红花花期的影响,发现与纯白光相比,纯红光能使西红花提前 2 d 开花^[27]。

赤霉素作为生长调节物质,其含量增加能够促进植物开花^[28]。以往研究表明,在喷施赤霉素后,杜鹃、大花金鸡菊、萱草等植物的花期均有所提前,且影响效果因赤霉素浓度不同而不同^[29-31]。孙晓等采用不同浓度(25、50、100、200 mg/kg)的赤霉素浸泡处理休眠期西红花种球,结果表明,不同浓度的赤霉素均能使种球发芽且花期提前,其中以 100 mg/kg 处理的效果最佳,相比清水处理花期提早了 4 d^[32]。张莹莹等研究发现,在花芽分化完成后对种球喷施 0.2% 尿素 + 0.2% 磷酸二氢钾 + 100 mg/kg 赤霉素可促进花芽生长发育,使花期提前 1 ~ 2 d 的同时提高开花数量^[33]。Amini 等使用

不同植物生长调节剂浸泡西红花球茎 2 h,随后将其转移至 20 ~ 22 ℃ 培养 8 周,结果发现 GA₃ 可以刺激花芽萌发并加速开花,而萘乙酸(NAA)则可以延长种球休眠期,从而推迟花期^[34]。此外,多种生长调节物质的组合处理也能够调控西红花花期,例如以不同浓度的 6-苄氨基嘌呤(6-BA)、GA 和 NAA 作为植物生长调节剂,对西红花球茎进行浸泡和注射处理,发现在花芽进入分化期后用 6-BA 50 mg/L + GA 225 mg/L + NAA 15 mg/L 组合浸泡球茎或以 6-BA 10 mg/L + GA 45 mg/L + NAA 3 mg/L 组合注射球茎,始花期和盛花期均能显著提早 8 ~ 11 d^[35-37]。

除光照、生长调节物质和栽培措施外,水分对西红花的开花也具有调控作用。与国内采用的“两段法”栽培模式不同,伊朗、印度、意大利等国外西红花产区主要采用连续多年种植的模式,因此西红花开花期受土壤环境和气候条件的影响。例如,Gresta 等分析了西西里岛(意大利南部)气候条件以及种植密度对西红花花期、柱头产量和品质的影响,研究发现西红花花期受温度与土壤含水量的共同影响,但对具体作用机制还未有深入研究^[38]。Yasmin 等对比分析了 2009 年和 2010 年最高温度、最低温度和降水量等对西红花柱头产量的影响,明确了大量的降雨是导致克什米尔地区(南亚西北部)西红花花期延迟和柱头减产的主要原因^[39]。

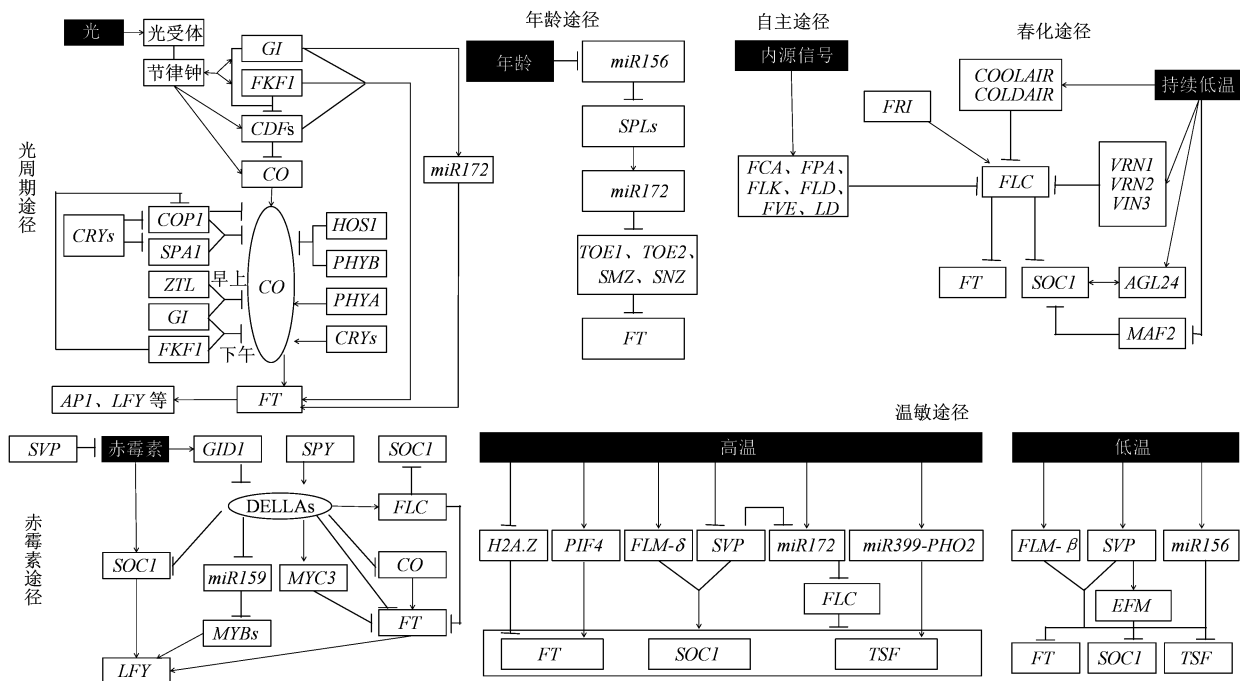
3 西红花成花相关基因

植物开花是由多条内外信号途径诱导,包括光周期途径、赤霉素途径、自主途径、春化途径等,这些信号途径既独立又交互,形成复杂又严谨的调控网络,将开花信号汇集到几个关键的整合因子如 *FLOWERING LOCUS T (FT)*、*SUPPRESSOR OF OVEREXPRESSION OF CONSTANS 1 (SOC1)*、*TWIN SISTER OF FT (TSF)* 等,激活花分生组织特征基因的表达,启动植物成花并决定花器官的形成^[40]。

在模式植物拟南芥中,整合基因 *FT* 和 *SOC1* 几乎参与了所有开花调控途径。例如,在光周期途径中,关键基因 *CONSTANS (CO)* 在光信号调控下可直接诱导 *FT* 在叶片中的表达,而后 *FT* 将物质或信号传递至茎端,通过与 *FLOWERING LOCUS D (FD)* 形成复合物,共同激活 *APETALA1 (API)* 和 *LEAFY (LFY)* 等花分生组织特征基因,从而启动拟南芥成花^[41]。在赤霉素(GA)途径中,DELLA 蛋白(GAI、

RGA、RGL1 等)是 GA 信号传导中的负调节因子,而赤霉素受体 GID1 经历构象变化后可令 GA 与 DELLA 蛋白结合形成复合体,使 DELLA 蛋白泛素化,随后 GA 通过 26S 蛋白酶体使其降解,从而解除其对开花的抑制^[42];或者 GA 可将 GAI ASSOCIATED FACTOR 1 (GAF1)从转录激活因子变为抑制因子,通过抑制 *ELF3*、*SVP*、*TEM1* 等开花抑

制基因的表达来促进 *SOC1* 和 *FT* 的表达,从而诱导成花(图 1)^[43]。同时,开花抑制因子 *FLOWERING LOCUS C (FLC)* 是春化途径和自主途径的调控节点,而 *FT* 和 *SOC1* 作为 FLC 的下游基因,与之存在负调控关系,通过抑制 FLC 的表达可促进拟南芥开花^[44-45]。



实线箭头代表促进作用,平端实线代表抑制作用

图1 拟南芥开花调控途径示意图^[43]

拟南芥花器官发育相关基因共分为 A、B、C、D、E 这 5 类, A 类成员有 *APETALA1 (API)* 和 *APETALA2 (AP2)*; B 类基因有 *AP3* 和 *PI*; C 类基因有 *AG*; D 类有 *STK*、*SHP1* 和 *SHP2*; E 类基因包括 *SEP1*、*SEP2*、*SEP3* 和 *SEP4*, 且这 5 类基因大部分属于 MADS-box 家族。同时,花的结构也分为 5 轮,依次为花萼、花瓣、雄蕊、心皮(雌蕊)和胚珠,其中花萼由 A 类基因控制,花瓣由 A、B 和 E 类基因控制,雄蕊由 B、C 和 E 类基因控制,心皮由 C、E 类基因控制,胚珠则由 C、D、E 类基因共同控制^[46]。

作为西红柿的主要药用部位,雌蕊及柱头的发育在整个成花过程中尤为重要,但相关基因的挖掘以及调控途径仍需进一步研究。在拟南芥中, *STY1* 和 *STY2* 通过影响生长素稳态或信号传导来调控雌蕊的顶端-基部模式,其中 *STY1* 影响着生长素水平和生物合成速率,通过稳定生长素水平来促进花柱的正常发育^[47-48]。研究证实, bHLH 转录因子

HECI 与 *SPT* 可相互作用以控制心皮的融合,并限制了雌蕊对细胞分裂素的敏感性,同时 *HECI* 也被认为是生长素和细胞分裂素反应的局部调节剂,能够控制拟南芥雌蕊发育^[49]。在水稻中, *DFO1* 的突变引起 *DL* 基因的异位表达,而 *DL* 的异位表达可能导致雄蕊向雌蕊转化,从而形成多雌蕊突变体^[50]。另有研究表明, *OsPID* 的超表达会导致柱头过度增殖,而基因破坏则导致柱头无法发育,证明了 *OsPID* 是水稻柱头发育的关键决定因素^[51]。在烟草中,顶端雄蕊群的结构与功能对其繁育能力至关重要, Li 等报道了 1 个被子植物特异的新基因家族 *STIGMA AND STYLE STYLIST (SSS)*, 认为 *SSS* 是 *NGA* 转录因子的下游基因,并由 *NGA* 直接调节,而 *SSS* 表达的改变可以影响顶端雌蕊群的结构和功能^[52]。此外, Ding 等研究发现, *SGS3* 和 *YABBY* 家族转录因子对刘易斯猴面花的花柱长度具有重要调节作用,其中 *SGS3* 功能丧失导致花柱缩短主要是通过限制

细胞分裂,而 *YABBY* 基因受 RNA 干扰下调后导致花柱缩短则是通过减少细胞分裂和细胞伸长来实现的^[53]。甜樱桃的多雌蕊现象多发于温暖地区,研究发现高温诱导了 *PaMADS3* 和 *PaMADS12* 的表达,同时 *PaMADS3* - *PaMADS5* 和 *PaMADS5* - *PaMADS4* 相互作用形成的蛋白复合物促进了甜樱桃多雌蕊的形成^[54-55]。

目前,国内外西红花成花机理研究主要集中在 *MADS* - *box* 家族、*PEBP* 基因家族等成花诱导以及花器官发育相关基因的分离与表征上,而对于开花调控网络的研究还处于探索阶段。

3.1 *MADS* - *box* 家族

MADS - *box* 家族对植物花发育具有重要调控作用,其中促进花发育的基因与抑制花发育的基因相互作用,从而决定植物开花的时间^[56]。与拟南芥花发育模型相对应,目前西红花中分离得到的 *MADS* - *box* 家族花器官发育相关基因主要有 A、B、C、E 等 4 类(图 2)。Tsaftaris 等克隆并表征了 3 个同源 *API* - *like* 基因,分别被命名为 *CsAPI1a*、*CsAPI1b* 和 *CsAPI1c*,这是首次关于西红花中分离出 *MADS* - *box* 家族基因的报道^[57];随后 *AP3* - *like* 基因、*AG* 同源基因 *CsAG1*、*AP2* - *like* 基因也得到克隆和表达,但其调控花器官发育的功能暂未得到验证^[58-60]。另有研究发现,*PI/GLO* - *like* 基因不仅存在于花器官发育的第 2 轮(花瓣)和第 3 轮(雄蕊)中,还存在于

于外轮花被片中^[61]。为了进一步了解西红花花器官的形成,Tsaftaris 等分离出 4 个 *SEP3* - *like* 基因,并发现其在花器官中均有强烈表达。*AP3* 作为 *MADS* - *box* 家族蛋白形成的异源二聚体,不仅在花发育中直接发挥重要的调控作用,还能激活参与花发育的其他基因^[62]。有研究认为,*AP3* 在花发育的不同阶段呈现出不同表达,且表达模式决定着西红花的成花,比如 *AP3* 表达量在柱头发育的黄色阶段之后达到最高值,表明其参与调节花被片和雄蕊的发育;同时,花器官特征基因 *CsAP3* 是调控西红花柱头发育的关键基因,还能直接或间接参与激活 *CsNAP*^[63-64]。此外,陈祥慧整合了共表达网络及西红花转录组,共获得 5 条在柱头中高表达的 *MADS* - *box* 基因,并通过亚细胞定位证实了其在细胞核中发挥转录调控作用;另外,还推测 *AGL66b* 基因可能通过调控花器官发育来影响柱头中次生代谢物的含量^[65]。Haghighi 等首次分离并表征了西红花成花诱导的调控基因 *SVP*,认为转录本 *CsSVP* 在休眠期和营养生长期有高表达,但在花发育期其表达量明显下降;同时,为证明其在温度响应途径中抑制了花启动基因,在花芽分化前对种球进行了 9 ~ 10 ℃ 的低温处理,结果显示,*CsSVP* 在顶芽中的表达量显著上升,揭示了 *SVP* 基因对成花诱导的抑制作用^[66]。

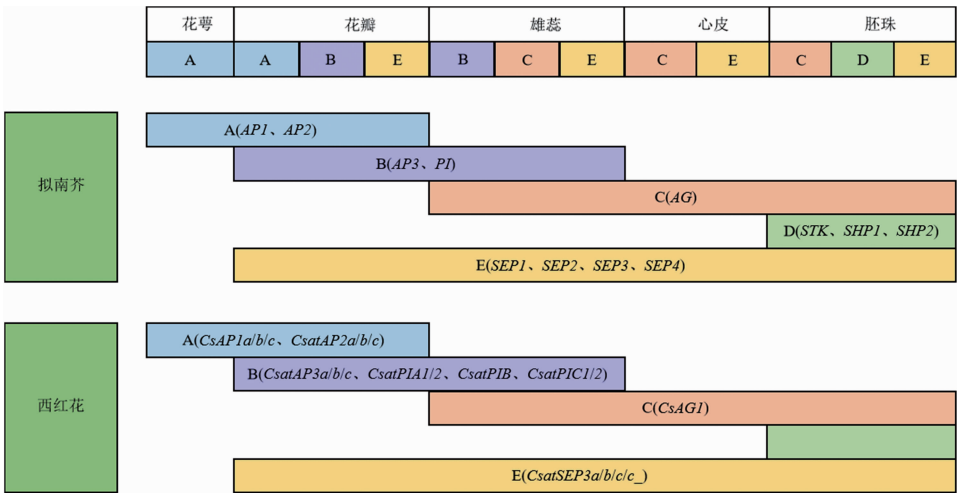


图2 拟南芥及西红花花器官发育 ABCDE 模式

3.2 *PEBP* 基因家族

磷脂酰乙醇胺结合蛋白 (phosphatidyl ethanolamine-binding protein, *PEBP*) 家族中的基因如 *TFL1*、*MFT*、*CEN*、*FT* 等在调节分生组织和开花时间方面起着重要作用^[67]。Tsaftaris 等首次克隆并

鉴定出一种名为 *CsatCEN/TFL1* - *like* 的基因,经分析确定其由 *MADS* - *box* 转录因子控制,并与西红花花器官的形成以及开花有关^[67]。*FT* 作为开花调控网络下游的重要基因之一,能够促进成花转换并启动花发育^[68]。Tsaftaris 等在西红花中分离出 3 个

FT 同源基因, 分别命名为 *CsatFT1*、*CsatFT2*、和 *CsatFT3*^[69]; 随后王桢等对其进行验证分析, 证实了 *CsatFT1*、*CsatFT2*、和 *CsatFT3* 均有使烟草及拟南芥提早开花的功能^[70]。而 Kalia 等认为, *CsatFT1* 和 *CsatFT2* 可能促进营养生长, 而 *CsatFT3* 则可能参与开花调控, 且其表达量在成花过程中逐步增加; 同时发现 *CsatFT3* 的表达仅存在于花芽顶部, 表明其可能在局部起到促进开花的作用^[71]。这为后续对西红花 *FT* 基因在调控开花方面的开发利用提供了基础。

3.3 其他相关基因

Kalivas 等在西红花中首次克隆和表征了 *NAC-like* 基因 *CsatNAP*, 并证明其在花器官发育第 1 轮(花萼)中有所表达^[72]。Qian 等结合单分子实时测序(SMRT)和第 2 代高通量测序(NGS)方法, 获得了开花和不开花西红花的全长转录组, 共推测出 62 个开花相关基因, 其中仅有 PB. 59337.3 与已知的西红花开花相关基因序列相匹配; 同时认为新的开花基因 PB. 20221.2 和 PB. 38952.1 可能具有促进花器官形成和发育的功能^[73]。Gao 等使用实时定量聚合酶链式反应(RT-qPCR)技术测定了西红花不同组织中 CYP 基因的表达, 发现 *CYP72A219*、*CYP72A15*、*CYP97B2*、*CYP71A1* 和 *CYP86A8* 均在雌蕊中有高表达, 这可能与柱头中西红花苷的合成有关^[74]。而 Renau-Morata 等对西红花不同发育阶段的主芽进行转录组分析, 发现 *DELLA*、*TFL1* 和 *PIF3* 基因可能参与赤霉素途径调控成花^[75]。此外, Gómez-Górnez 等首次分离出 MYB 家族基因 *CsMYB1*, 发现其在柱头组织中有高表达; 同时 *CsMYB1* 的表达可能抑制了柱头顶部分枝的形成, 维持了柱头的顶端优势^[76]。

4 总结与展望

现如今, 我国仍需大量进口西红花来满足日益增长的市场需求, 而调控西红花花期作为实现柱头增产的重要技术之一, 也逐渐受到关注。了解西红花花芽分化的特点, 分析内外部环境对花芽分化的影响有助于开发并掌握西红花花期调控技术。多项研究表明, 西红花体内营养物质和内源激素水平的变化趋势与西红花的花芽分化存在明显关联; 同样, 外部环境因素如温度和光照的改变, 也会影响西红花花芽分化的起始时间和进程; 而西红花花芽分化这一重要阶段发生变化, 将直接影响到成花时

间。除此之外, 在花芽分化完成后对西红花实施调控手段也可改变花期。现有研究表明, 通过改变温度、光照、水分等因子可以有效提前或推迟西红花开花期; 或者利用生长调节物质等对种球进行处理也可改变开花时间。

充分了解西红花成花诱导的分子机制, 全面掌握花发育的调控网络, 能够更好地运用光周期途径、赤霉素途径、自主途径等开花调控途径来激活或抑制成花相关基因的表达, 从而决定开花时间。目前, 国内外对于西红花花芽分化、花期调控技术以及开花调控分子机理的探究还在不断进行中, 并且相对于栽培技术, 西红花花期调控技术的研究成果仍然较少, 尤其是在基因工程技术方面缺乏坚实的理论依据。因此, 未来研究应补充光照、外源激素或栽培管理措施等花期调控手段的应用成果, 还可结合外部因素引起的西红花内部生理和分子水平的变化进行多组学联合分析, 挖掘并验证开花关键基因, 深入探究开花调控的途径。此外, 还可对雌蕊及柱头发育基因的表达模式进行探索, 为精准调控花期、提高柱头产量与品质提供更坚实的理论基础。

参考文献:

- [1] 李伟平, 张云, 丁志山. 西红花的研究进展[J]. 北京联合大学学报(自然科学版), 2011, 25(3): 55-58.
- [2] 国家药典委员会. 中华人民共和国药典: 一部[M]. 北京: 中国医药科技出版社, 2020.
- [3] 王平, 童应鹏, 陶露霞, 等. 西红花的化学成分和药理活性研究进展[J]. 中草药, 2014, 45(20): 3015-3028.
- [4] 王桢, 张永春, 杨柳燕, 等. 西红花组织培养研究进展[J]. 中国农学通报, 2019, 35(12): 100-106.
- [5] 周琳, 杨柳燕, 李青竹, 等. 西红花栽培、繁育和采后管理研究进展[J]. 中国农学通报, 2020, 36(13): 82-88.
- [6] Molina R V, Valero M, Navarro Y, et al. The effect of time of corm lifting and duration of incubation at inductive temperature on flowering in the saffron plant (*Crocus sativus* L.) [J]. Scientia Horticulturae, 2004, 103(1): 79-91.
- [7] 郭蕊. 百合冷藏及花芽分化期间形态和生理变化的研究[D]. 乌鲁木齐: 新疆农业大学, 2004.
- [8] 胡静, 饶桦静, 裴瑾, 等. 西红花花芽分化的形态发育及生理生化变化研究[J]. 中药材, 2018, 41(12): 2748-2752.
- [9] 王桢, 李心, 李青竹, 等. 不同温度调控下西红花花芽分化进程及内源激素动态变化[J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版), 2021, 49(4): 102-112.
- [10] 吴光炎, 孙莉琼, 王康才, 等. 变温处理对西红花花芽分化及其生理生化的影响[J]. 西北植物学报, 2021, 41(8): 1338-1346.

- [11] 张衡锋, 韦庆翠, 汤庚国. 番红花花芽分化过程中内源激素和糖含量的变化[J]. 云南农业大学学报(自然科学), 2018, 33(4): 684 – 689.
- [12] 邹礼平, 潘 钺, 王梦馨, 等. 激素调控植物成花机理研究进展[J]. 遗传, 2020, 42(8): 739 – 751.
- [13] 胡 静. 西红花休眠及花芽分化的生物学特性研究[D]. 成都: 成都中医药大学, 2019.
- [14] Molina R V, Valero M, Navarro Y, et al. Temperature effects on flower formation in saffron (*Crocus sativus* L.) [J]. Scientia Horticulturae, 2005, 103(3): 361 – 379.
- [15] Wang Z, Li X, Xu J X, et al. Effects of ambient temperature on flower initiation and flowering in saffron (*Crocus sativus* L.) [J]. Scientia Horticulturae, 2021, 279: 109859.
- [18] 杨 盛, 白牡丹, 郭黄萍. 环境因子与花芽分化关系研究进展[J]. 内蒙古农业大学学报(自然科学版), 2018, 39(5): 97 – 100.
- [19] 黄嘉鑫. 光照对唐菖蒲花芽分化及相关理化指标影响的研究[D]. 哈尔滨: 东北农业大学, 2003.
- [20] 黄冬华, 周超华, 宋小民, 等. 温度和光照对金边瑞香花芽分化的影响[J]. 园艺学报, 2010, 37(10): 1685 – 1689.
- [21] 饶君凤, 王根法, 吕伟德. 浙江省西红花“二段法”优质高产栽培技术研究[J]. 安徽农业科学, 2012, 40(9): 5214 – 5215, 5258.
- [22] 杨秀莲, 贾瑞瑞, 施婷婷, 等. 观赏植物花期调控分子生物学研究进展[J]. 安徽农业大学学报, 2021, 48(3): 344 – 351.
- [23] Molina R V, García – Luis A, Coll V, et al. Flower formation in the saffron crocus (*Crocus sativus* L.) the role of temperature[J]. Acta Horticulturae, 2004(650): 39 – 47.
- [24] Molina R V, Valero M, Navarro Y, et al. Low temperature storage of corms extends the flowering season of saffron (*Crocus sativus* L.) [J]. The Journal of Horticultural Science and Biotechnology, 2005, 80(3): 319 – 326.
- [25] García – Rodríguez M V, Moratalla – López N, Carrión C, et al. The combined effects of vegetative stage corms, ultra low oxygen cooling storage and incubation time on *Crocus sativus* L. [J]. Agronomy, 2020, 10(11): 1775.
- [26] 朱 娇, 张永春, 周 琳, 等. 不同光周期对西红花开花和花丝品质的效应比较[J]. 西北植物学报, 2021, 41(3): 431 – 438.
- [27] Zhu J, Zhang Y C, Zhou L, et al. Growth and flowering of saffron (*Crocus sativus* L.) with three corm weights under different LED light qualities[J]. Scientia Horticulturae, 2022, 303(2): 111202.
- [28] 李巧峡, 张 丽, 王 玉, 等. 赤霉素调控植物开花及花器官发育的研究进展[J]. 中国细胞生物学学报, 2019, 41(4): 746 – 758.
- [29] 徐 倩. 赤霉素和亚精胺对杜鹃开花及多胺合成的影响[D]. 雅安: 四川农业大学, 2019.
- [30] 李辛晨, 冀 敏, 高相彬. 赤霉素和多效唑对大花金鸡菊植株高度及开花的影响[J]. 安徽农业科学, 2019, 47(12): 161 – 165.
- [31] 陈 芬, 罗桂杰, 谭 军. 外施赤霉素对重瓣大花萱草开花、内源激素和酶活性的影响[J]. 北方农业学报, 2020, 48(2): 96 – 101.
- [32] 孙 晓, 王康才, 薛 启, 等. 赤霉素浸种对休眠期西红花养分代谢和开花期的影响[J]. 土壤通报, 2018, 49(2): 355 – 361.
- [33] 张莹莹, 陈亚光, 郑东鸽, 等. 种球大小和叶面肥对西红花开花及其产量的影响[J]. 农业科技通讯, 2017(10): 114 – 119.
- [34] Amini S, Ziaratnia S M. Effect of plant growth regulators on control of saffron (*Crocus sativus* L.) corm dormancy [J]. Journal of Horticulture and Postharvest Research, 2019, 2(2): 167 – 176.
- [35] 韦庆翠, 张衡锋, 沈婷婷, 等. 植物生长调节剂对番红花花期及开花性状的影响[J]. 南京师大学报(自然科学版), 2017, 40(4): 98 – 102.
- [38] Gresta F, Avola G, Lombardo G M, et al. Analysis of flowering, stigmas yield and qualitative traits of saffron (*Crocus sativus* L.) as affected by environmental conditions [J]. Scientia Horticulturae, 2009, 119(3): 320 – 324.
- [39] Yasmin S, Nehvi F A, Samad S S, et al. Impact of weather parameter on saffron flowering in Kashmir, India [J]. Acta Horticulturae, 2018(1200): 177 – 182.
- [40] 周 琴, 张思思, 包满珠, 等. 高等植物成花诱导的分子机理研究进展[J]. 分子植物育种, 2018, 16(11): 3681 – 3692.
- [41] Corbesier L, Vincent C, Jang S, et al. FT protein movement contributes to long – distance signaling in floral induction of *Arabidopsis* [J]. Science, 2007, 316(5827): 1030 – 1033.
- [42] Lor V S, Olszewski N E. GA signalling and cross – talk with other signalling pathways [J]. Essays in Biochemistry, 2015, 58: 49 – 60.
- [43] 杨小凤, 李小蒙, 廖万金. 植物开花时间的遗传调控通路研究进展[J]. 生物多样性, 2021, 29(6): 825 – 842.
- [44] Fukazawa J, Ohashi Y, Takahashi R, et al. DELLA degradation by gibberellin promotes flowering via GAF1 – TPR – dependent repression of floral repressors in *Arabidopsis* [J]. The Plant Cell, 2021, 33(7): 2258 – 2272.
- [45] 齐仙惠, 巫东堂, 李改珍, 等. 拟南芥成花调控途径的研究进展[J]. 山西农业大学学报(自然科学版), 2018, 38(9): 1 – 7, 36.
- [46] 孟雨婷, 黄晓晨, 侯元同, 等. 花的形态与花发育的 ABCDE 模型[J]. 生物学杂志, 2017, 34(6): 105 – 107, 115.
- [47] Sohlberg J J, Myrenäs M, Kuusk S, et al. STY1 regulates auxin homeostasis and affects apical – basal patterning of the *Arabidopsis* gynoecium [J]. The Plant Journal, 2006, 47(1): 112 – 123.
- [48] Ståldal V, Cierlik I, Chen S, et al. The *Arabidopsis thaliana* transcriptional activator *STYLISH1* regulates genes affecting stamen development, cell expansion and timing of flowering [J]. Plant Molecular Biology, 2012, 78(6): 545 – 559.
- [49] Schuster C, Gaillochet C, Lohmann J U. *Arabidopsis* *HECATE* genes function in phytohormone control during gynoecium development [J]. Development, 2015, 142(19): 3343 – 3350.
- [50] Zheng M, Wang Y H, Wang Y L, et al. *DEFORMED FLORAL ORGAN1 (DFO1)* regulates floral organ identity by epigenetically repressing the expression of *OsMADS58* in rice (*Oryza sativa*) [J]. The New Phytologist, 2015, 206(4): 1476 – 1490.
- [51] He Y B, Yan L, Ge C N, et al. PINOID is required for formation of the stigma and style in rice [J]. Plant Physiology, 2019, 180(2): 926 – 936.

- [52] Li W W, Huang X R, Zou J, et al. Three stigma and style stylists pattern the fine architectures of apical gynoecium and are critical for male gametophyte – pistil interaction[J]. *Current Biology*, 2020, 30 (23) :4780 – 4788.
- [53] Ding B Q, Li J J, Gurung V, et al. The leaf polarity factors *SGS3* and *YABBYs* regulate style elongation through auxin signaling in *Mimulus lewisii* [J]. *The New Phytologist*, 2021, 232 (5) :2191 – 2206.
- [54] Wang J Y, Liu J X, Jiu S T, et al. The MADS – box genes *PaMADS3/4/5* co – regulate multi – pistil formation induced by high temperature in *Prunus avium* L. [J]. *Scientia Horticulturae*, 2019, 256 :108593.
- [55] Liu J X, Wang J Y, She W J, et al. MADS – Box genes are involved in cultivar – and temperature – dependent formation of multi – pistil and polycarpy in *Prunus avium* L. [J]. *Journal of Plant Growth Regulation*, 2019, 38 (3) :1017 – 1027.
- [56] 陈翠琴, 马元武, 冯永君, 等. MADS – box 家族蛋白在植物开花、结实及根瘤形成中的多功能调节作用[J]. *华北农学报*, 2008, 23 (增刊 2) :74 – 77.
- [57] Tsaftaris A S, Pasentsis K, Iliopoulos I, et al. Isolation of three homologous *API – like* MADS – box genes in crocus (*Crocus sativus* L.) and characterization of their expression [J]. *Plant Science*, 2004, 166 (5) :1235 – 1243.
- [58] Tsaftaris A S, Polidoros A N, Pasentsis K, et al. Tepal formation and expression pattern of B – class *paleoAP3 – like* MADS – box genes in crocus (*Crocus sativus* L.) [J]. *Plant Science*, 2006, 170 (2) :238 – 246.
- [59] Tsaftaris A S, Pasentsis K, Polidoros A N. Isolation of a differentially spliced C – type flower specific *AG – like* MADS – box gene from *Crocus sativus* and characterization of its expression [J]. *Biologia Plantarum*, 2005, 49 (4) :499 – 504.
- [60] Tsaftaris A S, Pasentsis K, Madesis P, et al. Sequence characterization and expression analysis of three *APETALA2 – like* genes from saffron *Crocus* [J]. *Plant Molecular Biology Reporter*, 2012, 30 (2) :443 – 452.
- [61] Kalivas A, Pasentsis K, Polidoros A N, et al. Heterotopic expression of B – class floral homeotic genes *PISTILLATA/GLOBOSA* supports a modified model for crocus (*Crocus sativus* L.) flower formation [J]. *DNA Sequence*, 2007, 18 (2) :120 – 130.
- [62] Tsaftaris A, Pasentsis K, Makris A, et al. The study of the E – class *SEPALLATA3 – like* MADS – box genes in wild – type and mutant flowers of cultivated saffron crocus (*Crocus sativus* L.) and its putative progenitors [J]. *Journal of Plant Physiology*, 2011, 168 (14) :1675 – 1684.
- [63] Wafai A H, Bukhari S, Mokhdomi T A, et al. Comparative expression analysis of senescence gene *CsNAP* and B – class floral development gene *CsAP3* during different stages of flower development in saffron (*Crocus sativus* L.) [J]. *Physiology and Molecular Biology of Plants*, 2015, 21 (3) :459 – 463.
- [64] Wafai A H, Mir J I, Bukhari S, et al. *AP3* gene expression study during flower development in saffron (*Crocus sativus* L.) [J]. *Acta Horticulturae*, 2018 (1200) :47 – 50.
- [65] 陈祥慧. 调控番红花糖苷合成、柱头发育基因挖掘及功能研究 [D]. 上海:中国人民解放军海军军医大学, 2018.
- [66] Haghighi R, Sayed Tabatabaei B E, Maibody S A M M, et al. A flowering inhibitor of the temperature – dependent pathway in *Crocus sativus* L. [J]. *Molecular Biology Reports*, 2020, 47 (3) :2171 – 2179.
- [67] Tsaftaris A, Pasentsis K, Kalivas A, et al. Isolation of a *CENTRORADIALIS/TERMINAL FLOWER1* homolog in saffron (*Crocus sativus* L.) : characterization and expression analysis [J]. *Molecular Biology Reports*, 2012, 39 (8) :7899 – 7910.
- [68] 王云梦, 宋贺云, 刘娟, 等. *FT* 和 *TFL1* 基因调控植物开花的分子机理 [J]. *植物生理学报*, 2022, 58 (1) :77 – 90.
- [69] Tsaftaris A, Pasentsis K, Argiriou A. Cloning and characterization of *FLOWERING LOCUS T – like* genes from the perennial geophyte saffron crocus (*Crocus sativus*) [J]. *Plant Molecular Biology Reporter*, 2013, 31 (6) :1558 – 1568.
- [70] 王桢, 杨柳燕, 裴卫忠, 等. 西红花 *FT* 同源基因的表达及功能分析 [J]. *植物研究*, 2022, 42 (2) :224 – 233.
- [71] Kalia D, Jose – Santhi J, Kumar R, et al. Analysis of *PEBP* genes in saffron identifies a flowering locus T homologue involved in flowering regulation [J]. *Journal of Plant Growth Regulation*, 2023, 42 (4) :2486 – 2505.
- [72] Kalivas A, Pasentsis K, Argiriou A, et al. Isolation, characterization, and expression analysis of an NAP – Like cDNA from crocus (*Crocus sativus* L.) [J]. *Plant Molecular Biology Reporter*, 2010, 28 (4) :654 – 663.
- [73] Qian X D, Sun Y P, Zhou G F, et al. Single – molecule real – time transcript sequencing identified flowering regulatory genes in *Crocus sativus* [J]. *BMC Genomics*, 2019, 20 (1) :857.
- [74] Gao G C, Wu J M, Li B, et al. Transcriptomic analysis of saffron at different flowering stages using RNA sequencing uncovers cytochrome *P450* genes involved in crocin biosynthesis [J]. *Molecular Biology Reports*, 2021, 48 (4) :3451 – 3461.
- [75] Renau – Morata B, Nebauer S G, García – Carpintero V, et al. Flower induction and development in saffron: timing and hormone signalling pathways [J]. *Industrial Crops and Products*, 2021, 164 :113370.
- [76] Gómez – Gómez L, Trapero – Mozos A, Gómez M D, et al. Identification and possible role of a MYB transcription factor from saffron (*Crocus sativus*) [J]. *Journal of Plant Physiology*, 2012, 169 (5) :509 – 515.