

# 菜心菜薹发育生理研究进展

张帅威,周晓霞,梁雯雯,陈日远,宋世威

(华南农业大学园艺学院 广州 510642)

**摘要:**菜心是一种典型的菜薹类蔬菜,也是华南地区特产和重要的蔬菜。菜薹是菜心的产品器官,其发育状况决定了菜心的产量和品质。近30年来菜心的菜薹发育生理研究取得了重要进展。就菜心花芽分化和菜薹发育规律,以及植物激素和环境因子(温度、光照、水分、矿质营养、土壤条件、重金属)对菜薹发育的影响机制进行了综述,并对未来的研究方向进行了展望。

**关键词:**菜心;菜薹发育;花芽分化;环境因子;激素

中图分类号:S634.5

文献标志码:A

文章编号:1673-2871(2023)05-008-08

## Recent advances in stalk development physiology of flowering Chinese cabbage

ZHANG Shuaiwei, ZHOU Xiaoxia, LIANG Wenwen, CHEN Riyuan, SONG Shiwei

(College of Horticulture, South China Agricultural University, Guangzhou 510642, Guangdong, China)

**Abstract:** Flowering Chinese cabbage is a typical stalk vegetable, also a special and important vegetable in South China. Flower stalk is the product organ, so its development determines the yield and quality of flowering Chinese cabbage. In the past three decades, the research on the physiology of flower stalk development has made important progress. This review summarizes the flower bud differentiation and the stalk development of flowering Chinese cabbage, as well as the influence mechanism of phytohormones and environmental factors (temperature, light, water, mineral nutrition, soil conditions and heavy metals) on the stalk development. The future research directions in this field is also prospected.

**Key words:** Flowering Chinese cabbage; Stalk development; Flower bud differentiation; Environmental factors; Phytohormones

菜心 (*Brassica campestris* L. ssp. *chinesis* var. *utilis* Tsen et Lee) 是十字花科芸薹属芸薹种白菜亚种的一个变种,是我国著名的特产蔬菜<sup>[1]</sup>。菜心起源于中国南部,生长周期短、栽培管理相对容易,在南方地区可周年生产,是华南地区栽培面积和需求量都最大的蔬菜<sup>[2]</sup>。菜心品种繁多,各品种在熟性、植株形态、产量、品质、硝酸盐含量等方面存在着巨大差异,为保障周年生产和供应,在生产中应选择合适的品种<sup>[3-4]</sup>。菜心是一种重要的菜薹类蔬菜,其产品器官为肉质花茎,称为菜薹。菜薹包括薹茎和薹叶两部分,既是制造养分的同化器官,又是贮藏营养的产品器官。菜薹的形成,需要营养生长(薹叶)和生殖生长(薹茎)同时进行,而其他十字花科叶菜(大白菜、甘蓝、不结球白菜等)产品器官形成和抽薹开花是严格分开的两个过程。因此菜心是

研究菜薹类蔬菜产品器官形成生理的良好材料。

前人在1987年报道了菜心栽培生理研究进展,总结了菜心产品器官形成过程及其受环境因子(温度、光照、营养)影响的研究结果<sup>[5]</sup>。随着研究力量增强和研究手段更新,近30年来菜心的菜薹发育生理研究取得了诸多新进展。笔者就菜心花芽分化与菜薹发育、激素和环境因子对菜薹发育的影响机制进行了综述,并结合现有研究提出了展望,以期为进一步推动菜心优质高效栽培提供理论参考。

## 1 菜心花芽分化与菜薹发育

菜心的花芽分化伴随着一系列生理生化变化,标志着由营养生长开始向生殖生长转化,逐步形成菜薹。碳水化合物是植物生长发育过程中重要的

收稿日期:2023-01-19;修回日期:2023-04-19

基金项目:国家自然科学基金(31972481,32072656)

作者简介:张帅威,男,在读硕士研究生,从事蔬菜生理与分子生物学研究。E-mail:zhangswei@stu.scau.edu.cn

通信作者:宋世威,男,教授,博士生导师,从事蔬菜生理与分子生物学研究。E-mail:swsong@scau.edu.cn

物质和能量基础,在植物花芽分化过程中起着关键作用。菜心植株的糖分和蛋白质含量在花芽分化前逐渐提高,当可溶性糖/蛋白质含量达一定值时菜心便开始花芽分化<sup>[6-7]</sup>。相同条件下,早、中、晚熟菜心品种均在第2~3片真叶时开始花芽分化<sup>[8]</sup>。早熟菜心品种花芽发育早,从花原基开始分化至单花器官的发育进程短;晚熟品种的花芽发育开始的最晚,形成单花器官的发育进程最长;而中熟品种介于二者之间<sup>[9]</sup>。图1中S1~S5显示了不同发育时期的菜心形态,其中S1时期已经开始花芽分化。

菜薹主要由薄壁组织特别发达的皮层和髓部组成,其形态发生源于花芽分化<sup>[10]</sup>。菜心菜薹发育前期以薹叶生长为主,表现为叶片数量增加、同化面积增大;后期以薹茎发育为主,表现为菜薹逐渐

伸长和加粗。菜心花芽分化后,适宜的环境条件能促进植株生长和叶面积形成,菜薹发育良好;环境条件不适,则菜薹就发育不良,甚至提前抽薹而无法形成良好的产品器官。花芽分化期主要影响菜薹发育的迟早,花芽分化早,形成的菜薹较大;花芽分化晚,则菜薹较小。花芽分化后,薹叶中的糖分等营养物质逐渐以薹茎为中心,为菜薹的膨大提供充足的能量基础<sup>[7]</sup>。植株前期营养生长良好有助于后期薹茎的发育,从而获得优良菜薹。菜心花芽分化的时间主要影响菜薹发育的早晚,而菜薹发育程度(产量形成)决定于花芽分化后植株的生长健壮程度<sup>[11]</sup>。菜心在发芽期和幼苗期生长缓慢,花芽分化后植株快速生长,生物量显著增加,现蕾后至采收期增长最快<sup>[12]</sup>。总之,不同品种、播种期、发育阶



图1 早熟菜心在不同发育阶段的植株形态<sup>[13]</sup>

注:S1. 苗期(播种后15 d); S2. 叶片生长期(播种后24 d); S3. 抽薹期(播种后31 d)代表抽薹的转折点; S4. 现蕾期(播种后34 d)是花蕾出现的阶段,同时薹茎继续伸长变粗; S5. 开花期或采收期(播种后37 d)。

段和植株生长状态都会影响菜薹的发育。

## 2 植物激素对菜薹发育的影响

菜心的花芽分化与激素水平密切相关。菜心菜薹发育的转录组学研究表明,苗期、抽薹期和开花期3个阶段的差异表达基因在植物激素信号转导途径中显著富集,并参与激素信号转导<sup>[13]</sup>。菜心植株中的细胞分裂素(CTK)可以促进花芽分化<sup>[6]</sup>,且赤霉素(GA)含量在将要进行花芽分化时稍有降低,花芽分化后又有所回升<sup>[14]</sup>。随后的研究结果证实了GA在菜心抽薹开花中的作用,其可以缩短抽薹、开花时间,导致薹茎细长;而烯效唑(GA合成抑制剂)处理显著推迟了菜心的抽薹、开花时间,进行

GA处理又可以通过下调 *SHORT VEGETATIVE PHASE* 基因(*BcSVP*)及上调 *CONSTANS* 过表达抑制基因(*BcSOCI-1*和*BcSOCI-2*)的表达缓解这种抑制作用<sup>[11,15]</sup>。不同时期混合喷施脱落酸(ABA)和烯效唑的作用效果不同,2~3叶期和4~5叶期喷施可推迟菜心的现蕾时间,促进了菜薹发育而提高产量;6~8叶期喷施可以在一定程度上推迟现蕾时间,但降低了产量<sup>[16]</sup>。

菜心菜薹的发育也受激素调控。喷施适宜浓度的植物生长调节剂可以提高菜心根系活力和菜薹直径,综合提高了菜心产量与品质<sup>[17]</sup>。外源喷施  $20 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$  ABA +  $300 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$  烯效唑处理抑制了菜心茎端GA的合成,进而调控菜薹生长发育,显著提

高了菜心产量<sup>[17]</sup>。喷施胺鲜脂(DA-6,一种高效的CTK)可以促进菜心养分的吸收、叶绿素的合成以及植株的生长发育<sup>[18]</sup>。苗期喷施表油菜素内酯(EBR)显著提高了菜心的产量,同时降低了硝酸盐和亚硝酸盐含量<sup>[19]</sup>。在苗期(1~7叶期)或抽薹前(7叶期—抽薹前)低质量浓度的EBR(0.01~0.05 mg·L<sup>-1</sup>)可提高菜心薹长和薹粗以及营养品质和氮磷钾元素含量<sup>[20]</sup>。

一些研究发现激素间的相互作用在菜心薹茎发育中发挥重要作用。菜心薹茎增粗和伸长的主要方式为细胞分裂<sup>[13]</sup>。前人研究发现生长素(IAA)可通过自身的信号转导和转运途径来促进细胞的分裂和膨大,也可以通过GA合成途径介导细胞的膨大和伸长来促进菜薹的伸长生长;而GA可以通过调控自身的合成和IAA信号途径调控菜薹的伸长,且GA对菜薹伸长的促进效果大于IAA<sup>[10]</sup>。在菜心3叶期喷施玉米素(ZT)和GA合成抑制剂(PAC)可以降低株高,但增加了茎粗;而CTK合成抑制剂(YZJ)和GA处理效果刚好相反<sup>[21]</sup>。B型响应调节因子基因(*ARR1-b*)在菜心茎尖表现出独特的高表达模式,且对ZT和GA均有反应,表明其在影响菜心抽薹过程的激素串扰(ZT和GA)中起重要作用<sup>[21]</sup>。除此之外,*BcKNOX*基因也通过响应ZT、GA和CTK激素参与菜心花芽分化和抽薹,其中*BcKNOX1*和*BcKNOX5*基因与GA合成酶和CTK代谢基因的表达模式呈高度相关性<sup>[22]</sup>。

### 3 环境因子对菜薹发育的影响

温度、光照、水分、矿质营养以及土壤条件等环境因子对菜心的菜薹发育均具有重要影响。

#### 3.1 温度

菜心菜薹形成的适宜温度为15~25℃,过高和过低都会影响菜薹发育。菜心属于种子春化类型,以自主开花途径为主,对温度要求也很宽泛,适宜的品种在一年四季都可以正常抽薹开花<sup>[5]</sup>,所以菜心不需要严格的低温春化就可以抽薹开花<sup>[9]</sup>。虽然菜心的抽薹开花不依赖低温春化,但低温可以促进现蕾和开花<sup>[14, 23]</sup>。低温下菜心会产生不同程度的生理生化反应,表明其生长发育对低温诱导存在响应。例如生产中的“倒春寒”导致的气温骤降,会使菜心“先期抽薹”而失去商品价值。菜心花芽分化在四分体时期对低温响应最敏感,最终会导致花粉败育<sup>[24]</sup>。对萌动种子进行低温处理,会明显降低菜心抽薹开花后的茎粗、叶片大小<sup>[25]</sup>。喜温的早中熟

品种菜心在低温环境中生长,会出现异常抽薹现象,导致品质下降<sup>[26]</sup>。15℃低温处理5d可显著提早菜心的抽薹时间,加快产品器官的形成,但茎粗、叶片数和鲜质量均显著降低<sup>[13]</sup>。进一步研究发现,低温处理可以通过提高菜心茎尖GA、IAA和CTK含量,促进薹茎的伸长及花芽分化,进而使菜心提前抽薹和开花<sup>[15]</sup>。菜心*BcWRKY22*转录因子响应低温胁迫,可能通过调节开花相关基因*BcSOC1*的表达量调控菜心提前开花<sup>[23]</sup>。

高温也会影响菜心正常的生长发育。研究发现菜心的半致死温度在46~49℃之间,表明菜心较耐热<sup>[27]</sup>。然而30℃以上的高温就会影响菜心的生长发育,导致菜薹细小、单株生物量和商品质量下降<sup>[28]</sup>。生物量、薹质量和叶绿素荧光参数可以作为评价菜心耐热性强弱的参考指标<sup>[29]</sup>。在37℃高温处理下,20个菜心品种的发芽率、发芽指数、活力指数、生物量、叶绿素含量和根系活力均下降<sup>[30]</sup>。高温胁迫也严重影响菜心酶促抗氧化系统的正常代谢,即便解除高温胁迫植株也不能恢复至正常状态,但耐热品种可以通过调节自身调控机制减轻伤害<sup>[31]</sup>。持续高温胁迫下,耐热性强的菜心品种的甜菜碱含量及超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)和过氧化氢酶(CAT)活性均明显高于耐热性弱的菜心品种,其电解质渗漏率、丙二醛(MDA)含量、O<sub>2</sub><sup>-</sup>产生速率、H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>含量明显低于耐热性弱的菜心品种<sup>[32-33]</sup>。脯氨酸(Pro)也可作为菜心耐热性评价指标之一,热胁迫下耐热性强的菜心品种的脯氨酸积累率显著高于耐热性弱的菜心品种。叶片喷施150~200 mg·L<sup>-1</sup>的Pro可以显著促进菜心生长,提高营养物质含量,增强抗氧化能力和维持渗透压调节能力,从而缓解高温胁迫的伤害<sup>[32]</sup>。

#### 3.2 光照

菜心的生长发育对光照要求不高,种子萌发可在黑暗中进行,但发芽后至开花结实期间需要适宜的光照。充足的光照有利于菜薹的形成,光照不足则菜薹产量低、品质劣。华南地区夏季的高温强光严重影响菜心正常的生长发育,直接降低了菜心产量和品质<sup>[29]</sup>。夏季覆盖遮阳网可以降低菜心体内MDA、H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>含量,减轻脂膜过氧化作用<sup>[34]</sup>;相比其他颜色的遮阳网,红色遮阳网处理通过提高菜心的光合特性显著促进了植株生长,并提高了养分吸收量<sup>[35-36]</sup>。覆盖遮阳网能够降低温度与光照度,改善了菜心生长的环境条件;但遮阳网使用不当会产生弱光逆境,从而抑制菜心的生长发育<sup>[37]</sup>。蔬菜生产

中的弱光问题会带来植株长势不好、产量品质下降等问题,人工补光成为新趋势。

对水培菜心进行不同时长 LED 光处理时,随着光照时间延长,植株鲜质量、株高、叶片数、薹粗、生物量等均相应增加,并提高了叶片中可溶性糖、维生素 C 含量<sup>[38-39]</sup>。16 h 光照处理比 12 h 光照处理提前了不同熟性菜心的抽薹、开花时间,其中早熟品种对光照时长的反应比中晚熟品种更敏感<sup>[40]</sup>。菜心的全人工 LED 光栽培中最适宜的光照度为  $350 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ <sup>[41]</sup>。相比于其他单色光源,自然弱光条件下菜心补光最适宜的 LED 光源是蓝光<sup>[42]</sup>。在设施栽培中发现,蓝色棚膜覆盖有利于菜心生长,提高光利用率、产量及品质<sup>[43]</sup>。对菜心进行暗期间断补光,不仅可以促进植株生长、提高营养物质含量,还能降低产品器官的硝酸盐含量<sup>[44]</sup>。

### 3.3 水分

水涝和干旱均会严重影响菜心的生长发育。菜心植株抗水分胁迫能力的强弱受多种代谢的综合调控。干旱胁迫和涝害胁迫均导致菜心叶片和根系清除活性氧的平衡体系受到破坏,SOD 活性和抗坏血酸(AsA)含量逐渐下降,轻度胁迫下 CAT 活性上升,高度胁迫下 CAT 活性下降<sup>[45]</sup>。涝害胁迫过程中,根系 POD、CAT、SOD 活性始终比叶片的低,MDA 的积累量比叶片高,涝渍的第 4 天是菜心出现涝害的临界点<sup>[46]</sup>。涝害下菜心子叶气孔密度先增大后显著减小,但气孔导度和蒸腾速率一直升高,后期增幅更大,叶片结构被破坏、叶片脱落,导致植株生长细弱,严重时出现枯枝或死亡<sup>[46-47]</sup>。逐渐增加干旱胁迫的时间,菜心叶片抗坏血酸过氧化物酶(APX)、POD 活性逐渐上升,MDA 含量不断增加,自动氧化速率逐步提高,膜脂过氧化程度加剧,显著抑制了菜心植株的生长发育<sup>[45]</sup>。若干旱程度加剧,菜心叶片叶绿素含量及相对含水量呈下降趋势,而植株体内 Pro、可溶性糖、MAD 的含量增加,细胞膜过氧化程度加剧,膜透性进一步增大;SOD、CAT、POD 活性呈现先上升后下降的趋势<sup>[48]</sup>。

干旱胁迫下可以通过喷施外源物质促进植物生长或者诱导植物增强抗逆性。菜心叶片喷施  $25 \sim 50 \mu\text{g} \cdot \text{mL}^{-1}$  壳寡糖能够抑制 MDA 的产生,提高抗氧化酶活性,使可溶性糖、Pro 含量增加,缓解可溶性蛋白质的水解过程<sup>[49]</sup>。干旱胁迫下  $0.5 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$   $\text{CaCl}_2$  处理菜心,植物组织含水量、叶绿素含量以及抗氧化酶活性均增高<sup>[50]</sup>。干旱胁迫越严重,保水剂提高菜心水分利用率的作用越大<sup>[51]</sup>。

### 3.4 矿质营养

菜心对土壤条件要求不严格,但富含有机质、土层深厚、保肥保水能力强、排灌良好、微酸至微碱性的肥沃壤土适宜菜心的生长发育。矿质营养不仅影响菜心的生长和产量,而且在花芽分化与抽薹过程中也起着重要作用。菜心对氮(N)的吸收量最大,其次为磷(P)、钾(K)元素,微量元素中对铁(Fe)和锰(Mn)的吸收较多<sup>[52]</sup>。在菜心生产过程中为追求高产,长期过量施用化肥,不仅肥料利用率低,而且还会造成土壤酸化、次生盐渍化严重等问题。因此必须科学施用化肥,并与有机肥配合施用,从而达到改良土壤和促进菜心可持续高效生产的目的。

**3.4.1 氮** 氮素是对植物生长发育及产量品质形成最为重要的营养元素之一。缺氮迫使植物提前抽薹开花,氮过量会推迟抽薹开花。早期研究提出碳氮比(C/N)控制着植物的开花,并指出促进开花的因素并不是碳氮两种物质的绝对含量,而是 C/N 比值<sup>[53]</sup>。当以糖类为主的含碳化合物多于含氮化合物时,植株便会开花,反之则结果相反<sup>[54]</sup>。低浓度的氮素营养改变了菜心的植物营养状况、内源激素含量及相关基因表达,通过提高植株的 C/N 比抑制植株生长、提早抽薹开花。此外,C/N 与菜心株高、茎粗、叶片数和生物量呈负相关,与开花率呈正相关;菜心中 C/N 比值一般控制在 5%~10%为宜,较高或较低的 C/N 均不利于菜薹形成<sup>[55]</sup>。与单一氮源( $\text{NH}_4^+$ 或 $\text{NO}_3^-$ )相比,铵硝混合营养更利于菜心生长,显著增加了菜心地上部氮含量和积累量,提高了氮利用效率<sup>[56-57]</sup>。在总氮量一致的条件下营养液中添加 25%的氨态氮,提高了菜心植株生物量和养分吸收量,降低了产品器官中硝酸盐的浓度,是其水培的适宜氮源配方<sup>[3, 57-58]</sup>。

**3.4.2 磷钾** N、P、K 平衡施肥对菜心产量及品质具有重要影响。N、K 配合施用时,N 肥施用量稍大于 K 肥时,菜心生长最佳、菜薹产量最高<sup>[59]</sup>。N、P、K、氯(Cl)合理配施不仅能提高菜心产量,还可以降低菜心硝酸盐含量<sup>[60]</sup>。前人研究发现 N、P、K 施用量不足或过量都会使菜心产量减少,菜心产量对磷肥用量最敏感,其次是氮肥<sup>[61]</sup>。营养液中 P 浓度大于  $3 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  时会显著抑制菜心生长,根、茎、叶中的 N 和根中的 K 浓度均下降<sup>[62]</sup>。过量 P 使菜心表皮花色苷、可溶性糖含量逐渐增加,硝酸盐含量降低,但表皮花青素积累会降低产品外观品质<sup>[63]</sup>。适宜的 K 浓度可以改善菜心的生理生化代谢,提高菜薹的产量<sup>[64]</sup>。菜心在花芽分化期的 K/N 和 P/N 比

值均大于其他生育期,说明 P、K 在花芽分化过程中也起到重要作用<sup>[12]</sup>。

**3.4.3 中微量元素** 中微量元素对菜心的生长发育也起重要作用。增施钙镁系列肥料可促进菜心对 N、P、K 养分吸收,提高肥料利用率<sup>[65]</sup>。镁(Mg)缺乏降低了菜心叶绿素和类胡萝卜素含量,并显著降低光合速率和荧光参数<sup>[66]</sup>。硼(B)影响植物光合产物运输和转化以及花蕾发育等重要的生物过程。喷施  $0.4 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$  B 有效提高了菜心叶绿素、蔗糖、果糖、淀粉、可溶性蛋白及游离氨基酸的含量,降低亚硝酸盐含量,菜薹综合品质最好<sup>[19]</sup>。Fe 是植物合成叶绿素所必需的,缺 Fe 会导致叶片失绿。Fe 缺乏降低了菜心不同组织部位中 CAT、SOD 和 POD 活性及产品器官的营养物质含量,并显著抑制了植株生长<sup>[67]</sup>。

**3.4.4 其他营养** 环境中存在植物生长发育非必需但有益的营养元素。一些非必需元素在特定的条件下会代替必需元素的生理功能,如 S 和硒(Se)<sup>[68]</sup>。前人研究发现适宜浓度的 Se 提高了菜心菜薹的生物量、品质与口感,并提高了产品器官的 DPPH 自由基清除率、总酚和原花青素含量;高浓度 Se 会导致菜心产量下降,品质受损<sup>[69-70]</sup>。施用不同质量的 Se 肥,对菜心的抗氧化酶(SOD、POD、CAT)活性有明显的增强作用;低浓度 Se 促进了菜心对 N、P、K 的吸收,高浓度 Se 则表现抑制作用<sup>[71]</sup>。施用钼肥不仅提高了土壤 pH 值和 P、K 等养分含量,还提高了菜心体内硝酸盐还原酶和谷氨酸脱氢酶等的活性;若供钼不足,硝酸还原酶活性则显著降低,造成产品器官大量硝酸盐积累<sup>[72]</sup>。

有机肥和无机肥配合施用,具有培肥、活化和改良土壤生物质量的作用,进而提高菜心的产量和经济效益<sup>[73]</sup>。施用花生麸(新型有机肥)的菜心菜薹的营养物质含量显著高于复合肥<sup>[74]</sup>。复合微生物肥料因富含各种活性微生物、有机质,可以满足植物生长的营养需求,而且可以改良土壤促进作物生长,在菜心生产中应用效果良好<sup>[75-76]</sup>。利用基质栽培菜心时,配合施用有机肥及微生物肥既能满足作物生长对养分的需要,又能有效控制硝酸盐的积累并提高品质<sup>[77]</sup>。生物碳肥的应用显著提高了表层土壤的含水率和  $\text{NO}_3^-$  含量,与有机肥配合施用显著促进了菜心生长,并改善了菜薹品质<sup>[78]</sup>。前人研究发现  $3000 \text{ kg} \cdot \text{hm}^{-2}$  的生物有机肥代替 20% 的化肥用量处理的菜心产量和经济效益最高<sup>[79]</sup>。赵瑞等<sup>[80]</sup>提出了一个兼顾减少氨挥发且保证菜心产量的施肥方

案,采用沟施覆土的施肥方式使华南地区菜心产量不变的情况下减少了 30% 的施氮量。

### 3.5 重金属

随着工业化的发展,土壤和水体重金属污染问题日趋严重,多数叶菜类蔬菜会遭受铅(Pb)、镉(Cd)、铬(Cr)等重金属的危害,严重影响了食品安全及人体健康。前人研究表明,食用菜心多的人群 Cr 和 Cd 重金属累积的健康风险较高<sup>[81]</sup>。因此针对菜心栽培中土壤重金属累积及缓解方法的研究显得尤为必要。研究人员在菜心中利用元素间的相互作用缓解重金属累积方面取得了一些进展。随着土壤中 P 的增加,菜心地上部和根部的 Cd 浓度以及 Cd 从根部向地上部的迁移率明显降低<sup>[82]</sup>。菜心叶面单独或混合喷施 Si、Se 均可以减轻 Cd 毒性,以及显著提高菜心植株的生物量<sup>[83]</sup>。Se 介导的 Cd 毒性缓解是由于增强抗氧化酶活性和提高抗坏血酸-谷胱甘肽循环效率,Si 介导的 Cd 毒性缓解可以降低 Cd 在共生体、质体中的比例,增强 Cd 在细胞壁上的吸附,限制根对 Cd 的易位<sup>[84-86]</sup>。此外,油葵与菜心间作种植不仅使菜心稳产增产、大大降低 Cd 含量,而且也促进了油葵高效富集 Cd,达到了边生产边修复的效果<sup>[87]</sup>。在生产中,Cd 低积累菜心品种与 P、Si、Se 营养结合使用是降低食物链中 Cd 污染风险的有效方法。

## 4 展望

近年来人们虽然对菜心花芽分化和菜薹发育以及植物激素和环境因子对其影响机制的研究取得了重要进展,但很多方面还不够系统和深入。(1)菜心产品器官的形成机制仍不清楚。以菜心为代表的菜薹类蔬菜产品器官形成要求营养生长和生殖生长协同进行,抽薹开花过程和其他十字花科叶菜明显不同,并且不受严格的低温春化影响,具有明显的特殊性。目前的研究多是对菜心产品器官形成现象的揭示和外源因子的调控,缺乏内在因素分析和调控网络构建。(2)菜心的花芽分化及开花调控机制仍不清楚。菜心的抽薹和开花两个过程,既相互独立又相互影响。虽然研究表明菜心抽薹开花的主要途径可能是自主途径<sup>[9]</sup>,并且受激素和环境因子的调控<sup>[15]</sup>,但调控的生理和分子机制网络仍不清晰。(3)菜心优质高效生产的环境综合调控机制的研究仍需加强。现有关于菜心优质高效生产的研究大多是针对单一环境因子进行,要想获得高产优质需要各环境因子的优良组合。菜心生产

中的主要逆境因子是夏秋季的强光、高温、多雨,冬季的低温、弱光,以及土壤污染和常年连作导致的土壤盐碱化、酸化、营养失衡、微生物失衡、病虫害严重等问题,这需要综合环境调控解决。针对这些问题,需要综合利用基因组学、转录组学、代谢组学和常规生理生化及表观分析等技术,推动菜心菜薹发育生理及调控机制的系统研究。

### 参考文献

- [1] WANG Y D, HUANG X, HUANG X M, et al. BcSOC1 promotes bolting and stem elongation in flowering Chinese cabbage[J]. International Journal of Molecular Sciences, 2022, 23(7):3459.
- [2] ZHU Y N, HUANG X M, HAO Y W, et al. Ammonium transporter (BcAMT1.2) mediates the interaction of ammonium and nitrate in *Brassica campestris*[J]. Frontiers in Plant Science, 2020, 10:1776.
- [3] 宋世威,伊灵燕,刘厚诚,等.不同菜心品种产量及品质性状聚类分析[J].广东农业科学,2011,38(11):56-58.
- [4] 宋世威,伊灵燕,刘厚诚,等.不同菜薹(菜心)品种硝酸盐含量的差异[J].中国蔬菜,2012(20):39-43.
- [5] 关佩聪.菜心栽培生理研究进展[J].长江蔬菜,1987(4):3-5.
- [6] 黄敏通,关佩聪.内源细胞分裂素与菜心花芽分化和菜薹形成的关系[J].华南农业大学学报,1993,14(3):87-91.
- [7] 张晓艳,叶珺琳,李仕芳,等.不同熟性菜心品种糖代谢规律的研究[J].广东农业科学,2015,42(18):25-31.
- [8] 梁承愈,关佩聪.菜心生长发育及产品器官形成的研究:花芽形态建成[J].园艺学报,1983,10(3):183-187.
- [9] XIAO X F, WU C J, XU Z Y, et al. Molecular cloning, characterization and expression analysis of bolting-associated genes in flowering Chinese cabbage[J]. Genes & Genomics, 2015, 37(4):357-363.
- [10] KOU E F, HUANG X M, ZHU Y N, et al. Crosstalk between auxin and gibberellin during stalk elongation in flowering Chinese cabbage[J]. Scientific Reports, 2021, 11(1):3976.
- [11] 关佩聪,梁承愈.菜心生长发育及产品器官形成的研究:菜薹形成与生长发育[J].园艺学报,1985,12(1):29-34.
- [12] 张雨萌,柴喜荣,康云艳,等.菜心的养分吸收和分配规律研究[J].安徽农业科学,2017,45(35):55-59.
- [13] HUANG X M, LEI Y L, GUAN H L, et al. Transcriptomic analysis of the regulation of stalk development in flowering Chinese cabbage (*Brassica campestris*) by RNA sequencing[J]. Scientific Reports, 2017, 7(1):15517.
- [14] 李梅兰,曾广文,朱祝军.菜心茎尖 DNA 甲基化水平及 GA、蛋白质含量的变化与花芽分化[J].浙江大学学报(农业与生命科学版),2002,28(2):161-164.
- [15] SONG S W, LEI Y L, HUANG X M, et al. Crosstalk of cold and gibberellin effects on bolting and flowering in flowering Chinese cabbage[J]. Journal of Integrative Agriculture, 2019, 18(5):992-1000.
- [16] 黄旺平,康云艳,杨暹,等.钾肥类型对菜心(菜薹)生长,细胞保护酶和内源激素的影响[J].热带亚热带植物学报,2015,23(5):553-558.
- [17] 康云艳,黄爱政,杨暹,等.脱落酸和烯效唑对菜心抽薹特性和生长的影响[J].广东农业科学,2010,37(12):49-51.
- [18] 彭智平,于俊红,胡锦荣,等.DA-6对菜心养分吸收和产量的影响[J].广东农业科学,2012,39(22):80-81.
- [19] 柴喜荣,康云艳,杨暹,等.表油菜素内酯对菜心硝酸盐含量及产量的影响[J].现代园艺,2018(15):44-44.
- [20] 郭巨先,王惠,张亮,等.2,4-表油菜素内酯对菜心生长和菜薹营养品质的影响[J].广东农业科学,2021,48(4):29-36.
- [21] OU X, WANG Y D, ZHANG J W, et al. Identification of BcARR genes and CTK effects on stalk development of flowering Chinese cabbage[J]. International Journal of Molecular Sciences, 2022, 23(13):7412.
- [22] OU X, WANG Y D, LI J Y, et al. Genome-wide identification of the KNOTTED HOMEBOX gene family and their involvement in stalk development in flowering Chinese cabbage[J]. Frontiers in Plant Science, 2022, 13:1019884.
- [23] 苏蔚,肖柳英,孙光闻,等.转录因子 BcWRKY22 在低温促进菜心抽薹开花中的功能分析[J].分子植物育种,2020,18(12):3862-3870.
- [24] 刘丹丹.低温处理对菜心花粉发育及相关基因表达的影响[D].杭州:浙江大学,2016.
- [25] 王恒.春化处理对菜心抽薹生理特性及相关基因表达的影响[D].江西赣州:江西农业大学,2013.
- [26] 王静静,贺洪军,张自坤,等.山东地区菜心品种比较试验[J].长江蔬菜,2017(4):56-59.
- [27] 李光光,张华,黄红弟,等.菜心高温半致死温度与耐热适应性[J].华北农学报,2012,27(S1):202-204.
- [28] 屠小菊,汪启明,饶力群.高温胁迫对植物生理生化的影响[J].湖南农业科学,2013(7):28-30.
- [29] 李荣华,郭培国,张华,等.高温胁迫对菜心农艺性状的影响[J].长江蔬菜,2011(22):39-43.
- [30] 庞强强,周曼,孙晓东,等.不同菜心品种萌发期和苗期耐热性分析及其鉴定指标筛选[J].西北农业学报,2020,29(2):295-305.
- [31] 庞强强,周曼,孙晓东,等.菜心耐热性评价及酶促抗氧化系统对高温胁迫的响应[J].浙江农业学报,2020,32(1):72-79.
- [32] 曹毅,李春梅,邓焯,等.脯氨酸对高温胁迫下菜薹耐热性的影响[J].中国蔬菜,2011(20):58-62.
- [33] 李荣华,郭培国,张华,等.高温胁迫对不同耐热性菜心材料生理特性的差异研究[J].北方园艺,2012(1):1-6.
- [34] 闫秋艳,陈日远,董飞,等.遮阳网覆盖对菜心产量及抗氧化特性的影响[J].华南农业大学学报,2011,32(4):6-9.
- [35] 闫秋艳,宋世威,刘厚诚,等.彩色遮阳网覆盖对菜心生长及光合特性的影响[J].华中农业大学学报,2011,30(1):44-48.
- [36] SONG S W, YI L Y, LIU H C, et al. Effect of ammonium and nitrate ratio on nutritional quality of flowering Chinese cabbage[J]. Applied Mechanics and Materials, 2012, 142:188-192.
- [37] 刘厚诚,黄琴,陈日远.遮光对芥蓝生长和菜薹产量及品质的影响[J].华中农业大学学报,2004(z2):215-218.
- [38] 刘渊川,吉家曾,刘厚诚,等.不同 LED 光照时长对菜心生长

- 与品质的影响[J].中国照明电器,2014(12):22-25.
- [39] 苏志能,洪燕南,杨婷,等.光对菜心培育的作用研究[J].灯与照明,2018,42(3):10-15.
- [40] 周贤玉,任海龙,孙艺嘉,等.光照时长对菜心生长特性的影响[J].中国种业,2022(9):89-92.
- [41] 韦德吹,宋世威,刘厚诚,等.不同LED光照强度对菜心生长及品质的影响[J].农业科学,2018,8(12):1502-1508.
- [42] 何建文,刘向阳,熊志豪,等.不同光质补光对菜心生长及品质的影响[J].照明工程学报,2018,29(4):31-34.
- [43] 刘忠芹,张浩,王平,等.不同颜色棚膜覆盖对大棚菜心重要农艺指标及品质的影响[J].种子,2020,39(3):160-164.
- [44] 陈丽丽,宁哲,戴晓萍.暗期间断对菜心生长和品质的影响[J].农业工程技术(温室园艺),2018,38(7):22-25.
- [45] 杨暹,关佩聪.干旱胁迫与菜心叶片活性氧代谢的研究[J].华南农业大学学报,1998,19(2):84-88.
- [46] 杨暹,陈晓燕,杨运英.涝害逆境对菜心的菜薹形成与细胞保护系统的影响[J].中国蔬菜,2000(2):7-10.
- [47] 贺凤丽,马三梅.气孔在菜心子叶表皮分布的研究[J].北方园艺,2009(10):26-29.
- [48] 杨锦,尹媛红,沈宏.海藻功能物质对菜心抗旱胁迫的影响[J].磷肥与复肥,2019,34(3):34-42.
- [49] 周艳霞.壳寡糖提高菜心品质及抗旱性机理的研究[D].南宁:广西大学,2012.
- [50] 陈建勋,章崇玲,曾国平.菜心干旱胁迫过程中钙的效应[C]//中国园艺学会.中国园艺学会第四届青年学术讨论会论文集.哈尔滨:哈尔滨工程大学出版社,2000.
- [51] 谢勇,杜建军,李永胜.保水剂对基质栽培菜心生长及水分利用效率的影响[J].水土保持研究,2008,15(4):228-230.
- [52] ZHONG L H, HUANG X M, ZHU Y N, et al. Characterization and expression analysis of *BcAMT1;4*, an ammonium transporter gene in flowering Chinese cabbage[J]. Horticulture, Environment, and Biotechnology, 2019, 60(4): 563-572.
- [53] KLEBS G. Croonian lecture: Alterations in the development and forms of plants as a result of environment[J]. Proceedings of the Royal Society, 1910, 82(559): 547-558.
- [54] 陈琛.当归早期抽薹过程中激素及营养动态研究[D].兰州:兰州大学,2011.
- [55] WANG Y D, CHEN L L, SU W, et al. Effect of nitrate concentration on the growth, bolting and related gene expression in flowering Chinese cabbage[J]. Agronomy, 2021, 11(5): 936.
- [56] SONG S W, YI L Y, ZHU Y N, et al. Effects of ammonium and nitrate ratios on plant growth, nitrate concentration and nutrient uptake in flowering Chinese cabbage[J]. Bangladesh Journal of Botany, 2017, 46(4): 1259-1267.
- [57] ZHU Y N, QI B F, HAO Y W, et al. Appropriate  $\text{NH}_4^+/\text{NO}_3^-$  ratio triggers plant growth and nutrient uptake of flowering Chinese cabbage by optimizing the pH value of nutrient solution[J]. Frontiers in Plant Science, 2021, 12: 656144.
- [58] SONG S W, YI L Y, LIU H C, et al. Effect of ammonium and nitrate ratios on growth and yield of flowering Chinese cabbage[J]. Advances in Intelligent and Soft Computing, 2011, 128: 227-232.
- [59] 李卓勇,马军文,张野,等.不同施肥模式在菜心栽培上的应用效果[J].安徽农业科学,2015,43(24):64-65.
- [60] 苏天明,顾明华,黎晓峰.氮磷钾平衡施肥对菜心产量及品质的影响[J].长江蔬菜,2007(10):46-48.
- [61] 郑超,谢平,刘可星.菜心安全优质高产施肥方案研究[J].广东农业科学,2017,44(8):33-39.
- [62] YANG X, GU M M, KANG Y Y, et al. Contribution of N: P ratio and endogenous phytohormones during development of phosphorus toxicity in *Brassica campestris* spp. *parachinensis*[J]. Journal of Plant Nutrition and Soil Science, 2012, 175(4): 582-594.
- [63] 康云艳,冯新富,杨暹.过量磷对菜心植株生长和产量及品质的影响[J].北方园艺,2011(15):70-72.
- [64] 郭巨先,刘玉涛,杨暹.钾营养对菜薹(菜心)炭疽病发生和植株防御酶活性的影响[J].中国蔬菜,2012(14):86-89.
- [65] 姚建武,艾绍英,林小明,等.菜心施用钙镁肥系列产品肥效试验初报[J].中国农学通报,2008,24(3):231-234.
- [66] LIU H C, CHEN X M, CHEN R Y, et al. Effects of magnesium deficiency on growth and photosynthesis of flowering Chinese cabbage[J]. Acta Horticulturae, 2008(767): 169-176.
- [67] WANG Y P, KANG Y Y, ZHONG M, et al. Effects of iron deficiency stress on plant growth and quality in flowering Chinese cabbage and its adaptive response[J]. Agronomy, 2022, 12(4): 875.
- [68] 周健民,沈仁芳.土壤学大辞典[M].北京:科学出版社,2013
- [69] 梁春红,康云艳,柴喜荣,等.硒营养对菜心(菜薹)植株生长、产量和品质的影响[J].广东农业科学,2014,41(7):33-37.
- [70] 许真.外源硒对菜心抗氧化活性的影响[J].南方农业,2018,12(14):151-153.
- [71] 郭巨先,罗文龙,符梅,等.基施富硒肥对菜薹生长和营养元素的影响[J].中国农学通报,2020,36(28):52-56.
- [72] 黄永东,杜应琼,陈永坚,等.生物炭基钼肥对土壤无机氮形态转化的影响[J].生态环境学报,2018,27(1):40-46.
- [73] 曾成城,苏天明,秦芳,等.施用甘蔗糖厂滤泥有机肥对菜心生长的影响[J].西南农业学报,2018,31(4):796-801.
- [74] 柴喜荣,杨锦荣,王惠,等.不同花生麸处理对菜心品质及糖代谢相关酶活性的影响[J].中国瓜菜,2022,35(3):48-52.
- [75] 靳亚忠,何淑平,廉华,等.微生物肥料及有机肥对菜心可食部分产量及品质的影响[J].北方园艺,2011(1):46-48.
- [76] 田瑞钧,陈育民,吴颖仪,等.不同底肥对菜心生长性状、产量及经济效益的影响[J].长江蔬菜,2018(22):70-72.
- [77] 靳亚忠,何淑平,廉华,等.有机基质培中微生物肥和有机肥对菜心产量及营养品质的影响[J].黑龙江八一农垦大学学报,2011,23(1):1-4.
- [78] 王湛,李银坤,王利春,等.生物炭对有机菜心产量、品质及水分利用的影响[J].农业机械学报,2018,49(12):273-280.
- [79] 张婷,李晓林.生物有机肥替代化肥对菜心产量和效益的影响[J].甘肃农业科技,2022,53(7):69-71.
- [80] 赵瑞,冯雁辉,马千里,等.不同施肥方案对华南地区菜心种植氮挥发损失的影响[J].农业环境科学学报,2022,41(3):681-690.
- [81] 陈志良,黄玲,周存宇,等.广州市蔬菜中重金属污染特征研究

- 与评价[J].环境科学,2017,38(1):389-398.
- [82] YANG P, CHEN H J, FAN H Y, et al. Phosphorus supply alters the root metabolism of Chinese flowering cabbage (*Brassica campestris* L. ssp. *chinensis* var. *utilis* Tsen et Lee) and the mobilization of Cd bound to lepidocrocite in soil[J]. Environmental and Experimental Botany, 2019, 167: 103827.
- [83] 刘帅, 吴志超, 王富华, 等. 硅对镉胁迫下菜心微量元素吸收与转运的影响[J]. 生态环境学报, 2016, 25(8): 1412-1418.
- [84] WU Z C, LIU S, ZHAO J, et al. Comparative responses to silicon and selenium in relation to antioxidant enzyme system and the glutathione-ascorbate cycle in flowering Chinese cabbage (*Brassica campestris* L. ssp. *chinensis* var. *utilis*) under cadmium stress[J]. Environmental and Experimental Botany, 2017, 133: 1-11.
- [85] WU Z C, WANG F H, LIU S, et al. Comparative responses to silicon and selenium in relation to cadmium uptake, compartmentation in roots, and xylem transport in flowering Chinese cabbage (*Brassica campestris* L. ssp. *chinensis* var. *utilis*) under cadmium stress[J]. Environmental and Experimental Botany, 2016, 131: 173-180.
- [86] WU Z C, XU S J, SHI H Z, et al. Comparison of foliar silicon and selenium on cadmium absorption, compartmentation, translocation and the antioxidant system in Chinese flowering cabbage[J]. Ecotoxicology and Environmental Safety, 2018, 166: 157-164.
- [87] 吴数诚, 刘晏维, 李冰倩, 等. PASP 和生物炭对油葵-菜心间作中植株镉含量的影响[J]. 农村科学实验, 2021(7): 140-141.