

· 综述 ·

药用淫羊藿开花结实及种子休眠特性研究进展[△]

闫滨滨, 崔欣萍, 万修福, 康传志, 王升, 孙嘉惠, 杨健, 张燕*

中国中医科学院 中药资源中心 道地药材国家重点实验室培育基地, 北京 100700

[摘要] 针对药用淫羊藿开花结实与种子休眠特性等问题, 从开花结实特性、时空与环境因素等对开花结实的影响、种子休眠特性及解除技术等方面进行了综述。从药用淫羊藿开花结实影响因素调查研究、种子丰产栽培技术研究、快速高效打破种子休眠技术研究、良种选育等方面, 提出了提高药用淫羊藿植物结实率与种子发芽率的方法, 为相关研究提供参考。

[关键词] 药用淫羊藿; 开花结实; 种子休眠; 研究进展

[中图分类号] R282.2 **[文献标识码]** A **[文章编号]** 1673-4890(2022)02-0376-07

doi:10.13313/j.issn.1673-4890.20201106002

Research Progress on Flowering, Fruiting, and Seed Dormancy Characteristics of Medicinal *Epimedium* Plants

YAN Bin-bin, CUI Xin-ping, WAN Xiu-fu, KANG Chuan-zhi, WANG Sheng, SUN Jia-hui, YANG Jian, ZHANG Yan*

State Key Laboratory and Breeding Base of Dao-di Herbs, National Resource Center for Chinese Materia Medica,

China Academy of Chinese Material Sciences, Beijing 100700, China

[Abstract] Targeting the problems of flowering, fruiting, and seed dormancy of medicinal *Epimedium* plants, this paper reviewed the flowering and fruiting characteristics, the effects of spatial-temporal and environmental factors on flowering and fruiting, seed dormancy characteristics, and release technology. This study put forward the methods to improve the seed setting rate and germination rate of medicinal *Epimedium* plants from the investigation and research on the factors affecting the flowering and fruiting, the cultivation techniques for high seed yield, the rapid and efficient technology for breaking seed dormancy, and the breeding of superior varieties. It can provide technical references for relevant research.

[Keywords] medicinal *Epimedium* plants; flowering and fruiting; seed dormancy; research progress

淫羊藿又名仙灵脾、刚前, 是小檗科淫羊藿属植物的干燥叶, 具有补肾阳、强筋骨、祛风湿的功效^{[1]340}。现代研究表明, 淫羊藿属植物含有淫羊藿素、淫羊藿苷、去甲基淫羊藿苷、黄酮类、生物碱等成分^[2-3], 可用于降血糖、降血压、镇咳祛痰平喘、杀菌抗炎、抗骨质疏松、抗肿瘤、抗抑郁、抗衰老、提高性机能等^[4-12]。随着我国现代中药产业化的迅速崛起, 国内和国际市场对淫羊藿需求量越来越大, 而市场上流通的淫羊藿药材大部分来自野生资源且为全株挖取。随着野生药材的大量采挖, 淫羊藿野生资源逐年减少^[13-15], 资源和生态破坏较大。因此, 积极开展淫羊藿人工栽培不仅能取得更

好的经济效益, 还对生态恢复有一定促进作用。自然条件下的淫羊藿有性生殖能力较弱, 开花率和结实率都不超过10%^[16-17]。杨利民等^[18]研究发现, 朝鲜淫羊藿平均开花率不超过8%, 结果率不超过6%, 因此, 淫羊藿维持种群更新和生长的主要方式为无性繁殖^[19]。淫羊藿种子有明显的休眠现象, 自然条件下约1年才能出苗^[17]。另外, 淫羊藿属植物主要生长在阴冷潮湿的山沟中, 生境比较特殊, 果实成熟后容易自裂, 很难准确把握种子采收时间^[20]。

虽然淫羊藿种子繁殖较为困难, 但种子作为繁殖体, 能够选育出优势种质, 遗传性状十分稳定, 有利

[△] **[基金项目]** 国家重点研发计划项目 (2017YFC170701); 中国中医科学院重点领域项目 (ZZ10-027); 财政部和农业农村部: 国家现代农业产业技术体系资助项目; 中国中医科学院科技创新工程项目 (CI2021A03905); 中国中医科学院中药资源中心自主选题项目 (ZZXT202109)

* **[通信作者]** 张燕, 博士, 副研究员, 研究方向: 中药资源与栽培; E-mail: zhangyan8669@126.com

于种源保护, 容易实现扩大繁殖。因此, 应进一步加强研究, 使其能满足淫羊藿实际生产需求和品种保护。张著林等^[21]对粗毛淫羊藿种子的繁殖研究结果显示, 其出苗率最低为17%, 最高为55%, 由此可见, 使用种子繁殖具有一定的可行性。综上所述, 为使药用淫羊藿植物资源得到可持续利用, 针对淫羊藿开花结实及种子休眠特性开展研究非常重要。

1 淫羊藿的种质资源

淫羊藿是小檗科淫羊藿属植物的统称, 全世界约有68种, 分布于欧洲意大利北部至黑海, 非洲北部, 亚洲西喜马拉雅地区、中国、朝鲜和日本。我国作为该属的现代地理分布中心, 约有40种, 分布于四川、重庆、贵州、湖北、陕西、湖南、甘肃及东北各省。其中, 四川是主要分布区, 主产地有雅安、乐山、峨眉山、甘孜、阿坝、宜宾、眉山、成都等^[20]。但不是所有淫羊藿都可作为药用^[22]。目前, 作为药用的淫羊藿有十几种^[23], 《中华人民共和国药典》(以下简称《中国药典》) 2020年版收载的有5种, 分别为淫羊藿 *Epimedium brevicornu* Maxim.、柔毛淫羊藿 *E. pubescens* Maxim.、箭叶淫羊藿 *E. sagittatum* Maxim.、朝鲜淫羊藿 *E. koreanum* Nakai、巫山淫羊藿 *E. wushanense* T. S. Ying^[1340]。除此之外, 粗毛淫羊藿 *E. acuminatum* Franch.、天平山淫羊藿 *E. myrianthum* Stearn、毡毛淫羊藿 *E. coactum* H. R. Liang & W. M. Yan、黔岭淫羊藿 *E. leptorrhizum* Stearn 为贵州省地方标准收载种^[24-29]。

《中国药典》2020年版收载的5种淫羊藿主要分布区域情况为淫羊藿和柔毛淫羊藿适宜生境面积最大的地区为四川省, 这2种基原在分布范围上也存

在重合, 主要集中于甘肃、陕西和四川省的低海拔林区^[23]; 朝鲜淫羊藿作为特有种, 仅分布在与朝鲜接壤的辽宁和吉林部分地区; 箭叶淫羊藿主要集中于浙江和安徽交界一带; 巫山淫羊藿分布区域较广, 集中于川东、渝北、陕南区域和贵州东南部, 少量分布于湖北西部和广西北部^[24]。

2 药用淫羊藿的开花结实特性

2.1 淫羊藿的开花物候

开花物候是描述植物生活史及其特征的重要表征方式^[30-32], 植物个体生殖成功与否、植株间生长、种群动态等各方面都受植株个体开花物候影响。淫羊藿开花周期为1年1次, 早春开花, 花期主要集中在2—4月, 因种类和生境条件不同, 其开花期有所差异(表1)^[33-34]。同一种类不同地点的淫羊藿开花期不同。例如, 四川南充地区的柔毛淫羊藿开花期为3月上旬至4月上旬, 而四川雅安地区的柔毛淫羊藿开花期较长, 为2月下旬至4月下旬; 四川南充地区的箭叶淫羊藿开花期为2月上旬至3月下旬, 而河南驻马店地区的箭叶淫羊藿开花期为3月下旬至4月下旬。相同地点不同种类的淫羊藿开花期有所差异。例如, 四川雅安市的绿药淫羊藿开花期为2月下旬至4月下旬, 兴宝淫羊藿为3月上旬至3月下旬, 天全淫羊藿的开花期为2月下旬至3月下旬。其开花天数也有所不同。相同地点不同种类的淫羊藿结实期不同, 如四川雅安市的绿药淫羊藿结实期为3月上旬至4月下旬, 兴宝淫羊藿为3月中旬至3月下旬, 而天全淫羊藿却为2月下旬至4月中旬。其结实期天数也有所差异。

表1 药用淫羊藿开花物候

基原	产地	开花期	单花期天数/d	群花期天数/d	结实期	结实期天数/d
柔毛淫羊藿	四川省南充市(唐家河自然保护区)	3月上旬至4月上旬	18~25	24~25	—	—
	四川省南充市(金城山自然保护区)	3月上旬至4月上旬	22~34	30~41	—	—
	四川省雅安市(四川农业大学)	2月下旬至4月下旬	8~23	17~51	2月下旬至4月下旬	5~59
箭叶淫羊藿	四川省南充市	2月上旬至3月下旬	—	—	—	—
	河南省驻马店市	3月下旬至4月下旬	1~3	20~27	—	—
巫山淫羊藿	四川省南充市	3月上旬至4月中下旬	3~4	22~27	—	—
绿药淫羊藿	四川省雅安市(四川农业大学)	2月下旬至4月下旬	6~24	13	3月上旬至4月下旬	2~53
宝兴淫羊藿	四川省雅安市(四川农业大学)	3月上旬至3月下旬	4~7	12	3月中旬至3月下旬	10
天全淫羊藿	四川省雅安市(四川农业大学)	2月下旬至3月下旬	3~16	13	2月下旬至4月中旬	2~49
心叶淫羊藿	四川省南充市	3月上旬至4月上旬	9~18	30~40	—	—
粗毛淫羊藿	贵州省	3月中旬至4月中旬	—	25~27	—	—

注: —表示无文献报道; 表2~3同。

2.2 淫羊藿植株开花结实特点

淫羊藿属植物的单株开花数和结实数因种类和生境不同而不同(表2)^[33-34]。同种淫羊藿在不同生境下单株开花数不同,如柔毛淫羊藿在唐家河自然保护区、金城山自然保护区、四川农业大学的单株开花数差异较大,最少为18朵,最多为51朵。相同生境下不同种类淫羊藿的单株开花数也不同,如四川雅安市(四川农业大学)的柔毛淫羊藿、绿药淫羊藿、宝兴淫羊藿、天全淫羊藿的单株开花数均不同。不同种类淫羊藿的单株结实数差异较大,如柔毛淫羊藿、绿药淫羊藿、宝兴淫羊藿、天全淫羊藿单株结实数差异较大,最少为2个,最多为81个。

淫羊藿花果期可分为始花期、盛花期、末花期和结实期4个时期。始花期指第一朵花开花的日期,盛花期指80%花序开花的日期,末花期指最后一朵花凋零的日期,结实期指果实50%以上籽粒坚硬日期^[20]。研究表明,坐果数与盛花期、花期持续时间均呈极显著正相关,但与始花期无相关关系^[33]。谭淋等^[35]调查发现,开花期越早,植株结实率越高、种子越饱满。单株花序的开花顺序为花序基部各分支中间花蕾-花序基部两边花蕾和花序中部各支的中间花蕾-花序中部各支两边花蕾-花序上部花蕾。淫羊藿单花开花动态一般是花蕾长至一定花长,外萼片开始脱离,花瓣完全开放后开始授粉,授粉成功后,雄蕊与花距脱落,之后花瓣脱落,最终剩下果实^[34]。

3 影响药用淫羊藿开花结实因素

3.1 开花的时空效应对淫羊藿结实的影响

淫羊藿开花结实的影响因素较多,开花时期(时间效应)、花序生长部位(位置效应)、环境条件、授粉方式、花粉活力、花型等,都对淫羊藿开

花率、结实率、种子千粒质量有显著影响。如表3所示,在开花时间效应对淫羊藿的影响中,早期和中期的开花率、结实率、种子千粒质量要显著高于晚期。种子败育率在晚期较高,而在早期和中期较低^[36]。开花时间效应对内萼片长、内萼片宽、花药长、花距宽、花距长的影响显著,其参数均是早期和中期大于晚期^[37]。开花的位置效应对巫山淫羊藿的生殖成功具有显著影响,其基部和中部的种子败育率均显著低于顶部,种子数量、千粒质量均显著高于顶部^[37]。

3.2 环境因素对淫羊藿开花结实的影响

光照强度、温度、水分、极端天气(大风、大雨)等环境因素对淫羊藿开花结实具有显著影响。如表3所示,光照强度对开花结实的影响较明显。研究表明,在光照强度较低的生长环境下(高大乔木松树林下,土壤被松针覆盖,小草本植株稀疏分布,郁闭度高达80%),朝鲜淫羊藿结实率最高。在光照强度适中的生长环境下(四面有灌木环绕,朝鲜淫羊藿生长地方主要分布一些草本植物,郁闭度50%),单株平均开花数最多且种子千粒质量最大^[38]。水分对花的形成过程十分必要,如果水分不足,会让幼穗形成延迟。四川南充市在3—4月雨水充足,相对湿度保持在70%~94%,这是箭叶淫羊藿生长的重要条件。温度对开花也有重要影响,在箭叶淫羊藿开花时期,温度保持在10~13℃^[39]。极端天气对开花结实的影响较大,研究表明,低温阴天单花寿命较长;大雨天气则单花寿命大大缩短。柔毛淫羊藿的花极容易败育,特别是在遇到大风雨天,不仅花蕾和花朵易被打落或凋谢,同时造成传粉的昆虫无法帮助授粉(淫羊藿主要属虫媒花),淫羊藿的结实率必然很低^[40]。

表2 药用淫羊藿的开花结实特点

基原	产地	单株开花数/朵	单株结实数/个
柔毛淫羊藿	四川南充市(唐家河自然保护区)	22~34	—
	四川南充市(金城山自然保护区)	18~25	—
	四川雅安市(四川农业大学)	19~51	9~81
巫山淫羊藿	四川南充市	12~17	—
箭叶淫羊藿	四川南充市	10~50	—
绿药淫羊藿	四川雅安市(四川农业大学)	8	2~10
宝兴淫羊藿	四川雅安市(四川农业大学)	9	12
天全淫羊藿	四川雅安市(四川农业大学)	1~17	1~20
心叶淫羊藿	四川南充市	20~100	—

表 3 药用淫羊藿开花结实影响因素

影响因素	种类	地点	开花率	种子败育率	结实率	种子千粒质量
时间	巫山淫羊藿	四川南充	早期>中期>晚期	早期<中期<晚期	早期>中期>晚期	早期>中期>晚期
	心叶淫羊藿	四川南充	早期>中期>晚期	早期<中期<晚期	早期>中期>晚期	早期>中期>晚期
空间	巫山淫羊藿	四川南充	基部>中部>顶部	基部<中部<顶部	基部>中部>顶部	基部>中部>顶部
	心叶淫羊藿	四川南充	基部>中部>顶部	基部<中部<顶部	基部>中部>顶部	基部>中部>顶部
光照强度	朝鲜淫羊藿	辽宁本溪	郁闭度 50%>郁闭度 80%= 郁闭度 30%	郁闭度 50%>郁闭度 30%> 郁闭度 80%	郁闭度 80%>郁闭度 30%> 郁闭度 50%	郁闭度 50%>郁闭度 80%> 郁闭度 30%
	粗毛淫羊藿	贵州	—	—	强光>弱光	—
花部特征	巫山淫羊藿	四川南充	—	PESS>PLS=SAA	PESS<PLS=SAA	—
授粉方式	朝鲜淫羊藿	辽宁沈阳	—	—	异花授粉>自花授粉	—
花粉活力	朝鲜淫羊藿	辽宁沈阳	—	—	花蕾期>盛花期>末花期	—

注: PESS.雌蕊长度等于或者短于雄蕊; PLS.雌蕊长于雄蕊; SAA.雌蕊长于雄蕊并发生偏离雄蕊的弯曲生长; 开花率为某一特定日期的开花数目/(开放花朵+未开放花蕾+凋落或结果的花朵); 早期为 0~25% 的植株开花; 中期为 25%~75% 的植株开花; 末期为 75%~100% 的植株开花; 基部为花序的最底部; 中部为花序中间位置的上下花序分支; 顶部为从分支只有一个花蕾开始的部位。

3.3 花型对淫羊藿结实的影响

巫山淫羊藿的结实特性受到生境和花部特征的双重影响, 其中花型比生境对巫山淫羊藿结实特性影响更为明显^[41]。巫山淫羊藿具有 3 种花部特征, 即雌蕊长度等于或者短于雄蕊 (PESS)、雌蕊长于雄蕊 (PLS)、雌蕊长于雄蕊并发生偏离雄蕊的弯曲生长 (SAA) 的花部特征。不同花部特征的果实饱满种子数、败育数和败育率差异均有统计学意义 ($P<0.05$), 而种子数差异不大。其中, 花部特征 PESS 的饱满种子数显著低于其余 2 种花部特征, 而花部特征 PESS 败育数和败育率要显著高于 PLS 和 SAA。

4 药用淫羊藿的传粉特性

淫羊藿主要为异花授粉, 属于虫媒花, 其柱头可授性及花粉活力均与开花时间有一定的相关性^[36,42]。对朝鲜淫羊藿授粉相关研究表明, 去雄、自花授粉结实率低, 且结出的种子干瘪; 去雄、异株授粉, 不套袋结实率高达 90%, 单果种子数也最多, 且种子较大而饱满^[42]。巫山淫羊藿自然传粉的结实率也显著低于人工异花授粉^[36], 说明其采用自花授粉方式不利于结实。淫羊藿主要传粉者为蜜蜂, 传粉者主要诱物为产生花蜜的花距, 缺失花距会影响传粉者访问, 显著影响巫山淫羊藿的生殖成功^[36]。

朝鲜淫羊藿不同开花状态下, 柱头可授性差异较大, 在中蕾时柱头开始具有可授性, 随着花蕾增大, 柱头可授性逐渐增强, 至花瓣刚刚张开, 花粉散出时最强, 然后下降。小蕾时花粉活力最高, 其次为盛花期, 末花期最低。推测花粉活力的影响因素主要是温度^[43-46], 研究表明, 在 24 h 内乌丹蒿传粉

效率与气温呈正相关^[47]。推测淫羊藿的异花授粉特性是植物自身为了降低气温变化对传粉的影响而作出的相应反应^[48]。

5 药用淫羊藿种子休眠特性

5.1 药用淫羊藿种子休眠原因

淫羊藿种子有明显的休眠现象, 休眠原因主要为胚形态后熟与发芽抑制物。如表 4 所示, 对巫山淫羊藿研究表明, 其种皮没有明显吸水障碍, 通过解剖观察发现, 其自然成熟时种胚尚未完全发育成熟, 同时发现其种皮与胚乳提取物可明显抑制白菜幼根的生长, 说明种子休眠的主要原因为胚形态后熟及发芽抑制物^[49]。对朝鲜淫羊藿研究表明, 其种子同样存在明显的形态后熟现象, 种皮透水性好, 无机械障碍, 种子中含有一定活性的萌发抑制物质^[50]。拟巫山淫羊藿^[51]与箭叶淫羊藿^[52]种子也存在胚形态后熟及发芽抑制物导致种子休眠的现象。

5.2 药用淫羊藿种子的破眠方法

层积或使用生长调节剂处理可打破淫羊藿种子休眠, 但不同品种的淫羊藿种子破眠方法并不一致^[51]。研究表明, 低温层积较其他方法可显著促进巫山淫羊藿种胚形态发育, 发芽率可由 0 提高至 79.3%^[49]。而朝鲜淫羊藿需要先经过暖温砂藏促进胚的发育, 再经过低温层积加速胚的发育^[50]。拟巫山淫羊藿种子与朝鲜淫羊藿相似, 同样需要先暖温砂藏再低温层积, 发芽率可由 6.99% 提高至 90%^[51]。层积有利于打破种子休眠, 推测是由于层积促使种胚新陈代谢, 增加酶活性, 有利于种子内大分子营养物质 (脂肪、蛋白质等) 分解为小分子营养物质,

表4 药用淫羊藿种子休眠原因及打破休眠方法

种类	种子来源	种子休眠原因	打破种子休眠方法	常温下发芽率/%	处理后发芽率/%
巫山淫羊藿	贵州省雷山县	胚形态后熟及发芽抑制物	5℃低温层积90 d (层积基质为含水量60%的湿沙)	0	78.61
	贵州省贵阳市		10 mg·L ⁻¹ 氟啶酮+300 mg·L ⁻¹ 赤霉素 (GA) 处理	0	79.30
拟巫山淫羊藿	贵州省雷山县	胚形态后熟及发芽抑制物	先暖温砂藏 15℃ (4个月) 后低温 4℃层积、先 100 mg·L ⁻¹ GA 浸泡 6 h 后低温 4℃层积	6.99	90.00
朝鲜淫羊藿	辽宁省宽甸县	胚形态后熟及发芽抑制物	暖温砂藏 (15~20℃) 3个月 后低温砂藏 (1~4℃) 1个月	11.00	95.00
箭叶淫羊藿	湖南省桑植县	胚形态后熟及发芽抑制物	10℃层积3个月	3.40	68.70

供给种胚生长发育,从而打破休眠^[49]。

除了层积处理外,不同生长调节剂处理,对种子萌发也有一定的促进作用。脱落酸(ABA)和GA为2种相互拮抗的植物激素,在种子休眠与萌发中起着重要的调控作用。ABA为种子萌发抑制因子^[53-55],GA为种子萌发促进因子^[56-59],内源ABA/GA水平决定着种子对环境信号的响应特性,进而使种子表现出休眠或萌发的现象^[60-61]。氟啶酮为ABA生物合成抑制剂,具有促进种子萌发的作用^[62-63]。单纯的试剂处理可能对种子有一定伤害,如GA具有增加烂种率的风险,因此不同生长调节剂配合使用可能对种子解除休眠效果更好。研究表明,10 mg·L⁻¹ 氟啶酮+300 mg·L⁻¹ GA处理可有效打破巫山淫羊藿种子休眠^[49]。生长调节剂与层积处理协同使用,效果也较佳,100 mg·L⁻¹ GA浸泡6 h后低温4℃层积可有效打破拟巫山淫羊藿种子休眠^[51]。各淫羊藿种子具体打破休眠的方法见表4。

6 展望

随着我国现代中药产业化的迅速崛起,国内和国际市场对药用淫羊藿的需求量越来越大^[13]。但淫羊藿自然授粉率低、种子败育率较高、种子形态参数较差、种子休眠现象严重。因此,针对提高淫羊藿结实率、快速打破种子休眠,提高种子发芽率的研究势在必行。根据目前对淫羊藿开花结实的研究现状,建议今后从以下方面开展研究:1)加强药用淫羊藿开花结实影响因素的调查研究。目前,研究主要针对淫羊藿开花结实的生物学特性,对影响其开花结实的环境因子还没有系统地开展,需要从光照、水分、土壤条件、营养条件等多方面进行探索,为提高淫羊藿开花结实率研究奠定基础。2)种子丰产栽培技术研究。淫羊藿种子产量低,开花结实率不稳定,造成该现象的原因可能是营养不足、花粉

活力降低^[64]、高温^[65]等。其还与整个栽培生产过程有关,需要进一步从种植模式、种植密度^[66-68]、授粉技术^[69-71]、灌溉^[72]、施肥^[73-76]、采收期等多方面开展系列研究,以提高其种子产量和质量,最终制定科学的淫羊藿良种繁育技术规程。3)快速高效打破种子休眠技术研究。目前,已经明确淫羊藿种子休眠是由于形态后熟与发芽抑制物,但尚未建立高效破除种子休眠的技术。可以从层积基质^[77]、层积温度^[78]、层积时间、不同调节剂配合处理^[57]、调节剂与层积协同使用等方面着手,建立一套成熟的打破种子休眠的技术,同时开展其休眠机制研究。4)良种选育。分别从开花时间、植株性状、结实率等方面筛选开花结实时间一致、环境适应能力强、结实率高、产量质量均较高的种质类型。从种源上解决淫羊藿出苗率与结实率低、种子采收困难等问题。

参考文献

- [1] 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.
- [2] 袁航,曹树萍,陈抒云,等. 淫羊藿的化学成分及质量控制研究进展[J]. 中草药,2014,45(24):3630-3640.
- [3] 张华峰,杨晓华. 淫羊藿药材质量控制的问题与对策[J]. 中草药,2009,40(1):160-163.
- [4] 朱丽冰,郑燕飞,于文俊,等. 从中医体质角度探讨男性不育症的防治[J]. 环球中医药,2015,8(12):1528-1531.
- [5] 高光武,李玲. 黄芩提取物的抗炎作用及其作用机制研究[J]. 中国临床药理学杂志,2014,30(6):550-552.
- [6] 马山,麻培培,谌文元,等. 基于抗氧化作用的淫羊藿抗衰老药效研究[J]. 中国现代应用药学,2017,34(6):836-840.
- [7] 张小斌,雷燕妮. 秦岭野生淫羊藿苷降血压作用研究[J]. 陕西农业科学,2018,64(3):73-75.
- [8] 蔡国雄,曾意荣,曾建春. 淫羊藿苷基于ERα-Wnt/β-catenin信号通路对骨质疏松大鼠成骨分化的影响及机制研究[J]. 中医临床研究,2018,10(11):1-4.
- [9] 张攀,史娟,刘力,等. 淫羊藿苷及其衍生物的抗氧化活

- 性研究[J]. 中国食品添加剂, 2016(2):85-88.
- [10] 包慧兰, 陈黎. 淫羊藿苷抗糖尿病大鼠心肌线粒体氧化应激损伤作用研究[J]. 中国中药杂志, 2011, 36(11):1503-1507.
- [11] 张季林, 杨硕, 徐彭. 淫羊藿活性成分抗肿瘤作用的研究进展[J]. 实用中西医结合临床, 2017, 17(5):163-165.
- [12] 黄世敬, 陈宇霞, 张颖. 淫羊藿抗抑郁应用及机理研究概况[J]. 中华中医药学刊, 2015, 33(4):777-779.
- [13] 赵文静, 王历, 王芝兰, 等. 淫羊藿的药理作用及临床应用研究进展[J]. 中医药信息, 2016, 33(2):105-108.
- [14] SUN L, PENG Q, QU L, et al. Anticancer agent icaritin induces apoptosis through caspase-dependent pathways in human hepatocellular carcinoma cells[J]. Mol Med Rep, 2015, 11(4):3094-3100.
- [15] JIANG J, LI J, JIA X. The antiosteoporotic activity of central-icaritin (CIT) on bone metabolism of ovariectomized rats [J]. Molecules, 2014, 19(11):18690-18704.
- [16] 容路生, 王英哲, 肖井雷, 等. 朝鲜淫羊藿的繁殖技术研究进展[J]. 特种经济动植物, 2020, 23(3):19-20.
- [17] 潘丕克. 淫羊藿繁殖及栽培技术研究进展[J]. 林业科技通讯, 2016(4):45-49.
- [18] 杨利民, 韩梅, 吴劲松, 等. 朝鲜淫羊藿(*Epimedium koreanum* Nakai)不同生境种群生物量与更新潜力[J]. 生态学报, 2007, 27(6):2251-2258.
- [19] 邹剑灵, 林昌虎, 钟雁, 等. 粗毛淫羊藿繁殖技术研究[J]. 种子, 2007, 26(8):104-105.
- [20] 王怀林, 幸福, 汤利, 等. 4种淫羊藿属植物开花结实现象的观测与分析[J]. 现代农业科技, 2009(22):94-96.
- [21] 张著林, 储蓉, 孙超. 粗毛淫羊藿种子繁殖试验初报[J]. 种子, 2007, 26(3):102-103.
- [22] 杨子松, 黎云祥, 钱宝英, 等. 淫羊藿属植物研究[J]. 西南民族大学学报(自然科学版), 2008, 34(4):716-720.
- [23] 李作洲, 徐艳琴, 王瑛, 等. 淫羊藿属药用植物的研究现状与展望[J]. 中草药, 2005, 36(2):289-295.
- [24] 赵文龙, 王惠珍, 马毅, 等. 4种基原的淫羊藿适宜生境分布研究[J]. 中国中医药信息杂志, 2019, 26(2):1-5.
- [25] 何顺志, 徐文芬, 王悦云, 等. 淫羊藿药用植物种质资源[J]. 贵州科学, 2012, 30(1):9-14.
- [26] 郭宝林, 黄文华, 孙娥, 等. 淫羊藿药材和饮片市场调查[J]. 中国中药杂志, 2010, 35(13):1687-1690.
- [27] 徐文芬, 何顺志. 中国淫羊藿大花类群的种类与地理分布[J]. 中药材, 2005, 28(4):267-271.
- [28] 何顺志, 徐文芬, 郭宝林. 中国淫羊藿小花类群的种类与地理分布[J]. 中国药理学杂志, 2005, 40(16):1217-1220.
- [29] 郭宝林, 肖培根. 中药淫羊藿主要种类评述[J]. 中国中药杂志, 2003, 28(4):18-22.
- [30] OLLERTON J, DIAZ A. Evidence for stabilising selection acting on flowering time in *Arum maculatum* (Araceae): The influence of phylogeny on adaptation[J]. Oecologia, 1999, 119(3):340-348.
- [31] SHENG X, HSU C Y, MA C, et al. Populus functional diversification of flowering locus D-LIKE3 transcription factor and two paralogs in shoot ontogeny, flowering, and vegetative phenology [J]. Front Plant Sci, 2022, 13:805101.
- [32] WHITEHEAD D R. Pollination Biology[M]. Amsterdam: Elsevier, 1983:97-108.
- [33] 权秋梅, 黎云祥. 巫山淫羊藿开花物候与生殖特征[J]. 生态学杂志, 2013, 32(4):859-866.
- [34] 杨萍, 谌利民, 权秋梅, 等. 不同生境下柔毛淫羊藿的开花物候[J]. 西华师范大学学报(自然科学版), 2015, 36(1):17-23.
- [35] 谭淋, 袁明, 汤加勇, 等. 柔毛淫羊藿生长势及花期的研究[J]. 时珍国医国药, 2008, 19(9):2264-2265.
- [36] 权秋梅. 巫山淫羊藿的传粉生态学研究[D]. 雅安:四川农业大学, 2011.
- [37] 杨子松, 权秋梅, 黎云祥, 等. 淫羊藿开花的时空效应对其结实的影响[J]. 西北植物学报, 2009, 29(8):1599-1606.
- [38] 刘蓬蓬, 王晶, 雷天莉, 等. 不同生长环境朝鲜淫羊藿结实及有效成分差异分析[J]. 沈阳药科大学学报, 2014, 31(6):488-492.
- [39] 李晓燕, 张红梅. 金城山箭叶淫羊藿生殖物候的研究[J]. 生物技术世界, 2012, 9(1):8-9.
- [40] 高泽梅, 权秋梅, 肖娟, 等. 金城山柔毛淫羊藿的开花物候与生殖特性[J]. 广西植物, 2014, 34(1):46-50.
- [41] 权秋梅. 不同生境与花部特征对巫山淫羊藿结实特性的影响[J]. 广西植物, 2013, 33(4):516-520.
- [42] 王晶, 李敬, 张昕, 等. 不同授粉方式对朝鲜淫羊藿结实的影响[J]. 北方园艺, 2017(6):152-155.
- [43] 吕素青, 李月从, 许清海, 等. 陕西中部黄土高原地区空气花粉组成及其与气候因子的关系——以洛川县下黑木沟村为例[J]. 生态学报, 2012, 32(24):7654-7666.
- [44] FITTER A H. Relationships between first flowering date and temperature in the flora of a locality in central England[J]. Funct Ecol, 1995, 19(1):55-60.
- [45] MILLER G, BEERY A, SINGH P K, et al. Contrasting processing tomato cultivars unlink yield and pollen viability under heat stress [J]. AoB Plants, 2021, 13(4):46.
- [46] IOVANE M, ARONNE G. High temperatures during microsporogenesis fatally shorten pollen lifespan [J]. Plant Reprod, 2022, 35(1):9-17.
- [47] 刘辉, 蔡萍, 宛涛, 等. 气象因素对乌丹蒿传粉特性影

- 响的研究[J]. 草原与草业, 2018, 30(4): 41-46.
- [48] 张雪, 陈大霞, 孙年喜, 等. 武陵山区玄参开花与传粉特性初步研究[J]. 时珍国医国药, 2018, 29(8): 1985-1988.
- [49] 樊家乙, 郭巧生, 刘作易, 等. 巫山淫羊藿种子休眠特性及破眠方法研究[J]. 中国中药杂志, 2010, 35(24): 3242-3245.
- [50] 王晶, 刘蓬蓬, 何立华, 等. 朝鲜淫羊藿种子萌发的影响因子[J]. 沈阳药科大学学报, 2013, 30(10): 807-811.
- [51] 付长珍, 王新村, 杨相波, 等. 拟巫山淫羊藿种子休眠特性的初步研究[J]. 中国农学通报, 2012, 28(18): 76-80.
- [52] 田向荣, 张明月, 龙华, 等. 箭叶淫羊藿(*Epimedium sagittatum* Maxim)种子后熟作用的形态解剖研究[J]. 种子, 2015, 34(3): 36-38.
- [53] 苏贺, 王月, 杨阳, 等. 氟啶酮、赤霉素和发芽温度对巫山淫羊藿种子休眠解除的影响[J]. 中国中药杂志, 2016, 41(14): 2625-2632.
- [54] 王华磊, 郭玉海, 翟志席, 等. 氟啶酮对管花肉苁蓉种子萌发影响的研究[J]. 中国中药杂志, 2006, 31(19): 1638-1639.
- [55] 赵程, 郭畔红, 赵阳武, 等. 氟啶酮赤霉素协同诱导对肉苁蓉种子发芽率的影响[J]. 甘肃农业大学学报, 2018, 53(4): 54-58.
- [56] 关丽霞, 刘淑芳. 矮紫杉种子的后熟处理对其体胚萌发的影响[J]. 黑龙江农业科学, 2019(3): 104-107.
- [57] 冯颖, 闫中雪, 顾地周, 等. 刺参种子后熟调控技术研究[J]. 浙江大学学报(理学版), 2015, 42(2): 175-180.
- [58] 李阳, 于锡宏, 蒋欣梅, 等. 不同温度层积处理对北五味子种子休眠过程中种胚后熟的影响[J]. 北方园艺, 2017(20): 140-144.
- [59] 肖泳. 不同药剂处理对短梗五加种子后熟过程中相关物质代谢的影响[J]. 辽宁林业科技, 2015(4): 13-15.
- [60] WOJTANJA A, MARKIEWICZ M, WALIGORSKI P. Regulation of the bud dormancy development and release in micropropagated rhubarb 'Malinowy' [J]. Int J Mol Sci, 2022, 23(3): 55.
- [61] ZHAO L L, SONG Z B, WANG B W, et al. Nicotiana tabacum R2R3-MYB transcription factor NtMYB330 regulates proanthocyanidin biosynthesis and seed germination in *Tobacco* (L.) [J]. Front Plant Sci, 2021, 12: 819247.
- [62] ARGYRIS J, DAHAL P, HAYASHI E, et al. Genetic variation for lettuce seed thermoinhibition is associated with temperature-sensitive expression of abscisic acid, gibberellin, and ethylene biosynthesis, metabolism, and response genes [J]. Plant Physiol, 2008, 148 (2): 926-947.
- [63] SUSANNE K A E A. Interference of fluridone with the desaturation of phytoene by membranes of the eymbacterium *Aphanocapsa* [J]. Pestic Biochem Physiol, 1992, 42(1): 7-12.
- [64] 降志兵, 陶洪斌, 吴拓, 等. 高温对玉米花粉活力的影响[J]. 中国农业大学学报, 2016, 21(3): 25-29.
- [65] 车建中, 车秀兰. 高温伏旱对长寿区水稻结实及产量的影响调查分析[J]. 南方农业, 2017, 11(22): 52-55.
- [66] BEDNARZ C W, NICHOLS R L, BROWN S M. Plant density modifications of cotton within-boll yield components [J]. Crop Sci, 2006, 46(5): 2076-2080.
- [67] 黄梅燕, 赵干贤, 尹小红, 等. 密度和行距配置对玉米产量及其构成因素的影响 [J]. 湖南农业科学, 2014 (20): 12-14, 17.
- [68] 王彦, 范保杰, 曹志敏, 等. 种植密度对小豆开花结荚规律的影响 [J]. 河北农业科学, 2018, 22(2): 17-22.
- [69] 樊桂敏, 苏淑钗, 杨书宇. 阿月浑子花粉活力及授粉的研究 [J]. 安徽农业科学, 2011, 39(21): 12936-12938, 13062.
- [70] 文进, 江明, 谢文中. 人工授粉对香荚兰果荚生长的影响 [J]. 西部林业科学, 2011, 40(2): 52-55.
- [71] 刘守礼, 王鹏涛, 王谦, 等. 温室油桃蜜蜂授粉的群势确定与授粉效果观察 [J]. 中国蜂业, 2013, 64(10): 32-33.
- [72] 武继承, 杨永辉, 郑惠玲, 等. 水肥互作对小麦—玉米周年产量及水分利用率的影响 [J]. 河南农业科学, 2015, 44(7): 67-72.
- [73] 王友好, 赵精东, 董二甲, 等. 不同叶面肥对小麦增产效果的影响研究 [J]. 安徽农业通报, 2019, 25(4): 59-60.
- [74] 单晶晶, 姚延涛. 不同叶面肥料对银杏花芽分化期生理特性的影响 [J]. 山西农业大学学报(自然科学版), 2009, 29(5): 412-414.
- [75] 王敏, 于岩, 孙秀波, 等. 叶面肥种类对葡萄果实品质和叶片生长的影响 [J]. 农学报, 2019, 9(5): 48-54.
- [76] SIMPSON G G, DEAN C. Arabidopsis, the Rosetta stone of flowering time? [J]. Science, 2002, 296 (5566): 285-289.
- [77] 田美华, 赵正武, 唐安军. 苏铁种子的脱水敏感性及温湿条件对种子后熟的影响 [J]. 植物生理学报, 2016, 52 (2): 225-233.
- [78] 刘翹, 刘永莉. 西洋参种子胚与生理后熟处理方法的研究 [J]. 农业科技通讯, 2018(8): 140-141.

(收稿日期: 2020-11-06 编辑: 戴玮)