

· 特邀综述 ·

观赏植物花期调控途径及其分子机制

王翊¹, 马月萍², 戴思兰^{1*}

¹北京林业大学园林学院, 北京 100083; ²东北大学理学院, 沈阳 110004

摘要 开花期控制对观赏植物的生产和应用具有重要意义。目前关于高等植物成花机理的研究已经取得了突破性进展, 为观赏植物花期调控开辟了新途径。该文总结了观赏植物花期调控的途径和方法, 并对改良观赏植物花期的技术思路做了初步分析。通过与高等植物成花机制研究的对比分析发现, 观赏植物开花机理的研究已有了长足发展, 一些观赏植物的转基因研究也取得了丰硕成果。利用分子设计育种途径改良观赏植物的开花期, 突破了传统方法的局限性, 其研究和应用前景非常广阔。

关键词 开花期, 分子育种, 观赏植物

王翊, 马月萍, 戴思兰 (2010). 观赏植物花期调控途径及其分子机制. 植物学报 45, 641–653.

观赏植物是指具有一定的观赏价值, 适用于室内外装饰、美化或改善环境并丰富人们生活的植物。观赏植物包括木本与草本的观花、观叶、观果和观株姿的植物种类, 是适合于城市园林绿地、风景名胜、森林公园和室内装饰用的植物(戴思兰, 2007)。一般所指的观赏植物的花期主要包括3个方面: (1) 每朵花的开放时间; (2) 整个植株上所有花的开放时间; (3) 同一种类不同植株上所有花的开放时间。而通常将每朵花的开放时间定义为单花花期; 整个植株上花的开放时间称为整株花期; 同一种类不同植株上所有花的开放时间称为群体花期(韦三立, 1999)。

观赏植物的开花期是构成其观赏价值的重要内容之一。在观赏植物的栽培过程中, 控制花期可直接影响其在市场上的价格。特别是观花植物, 出现花期提前或延后的时间错位, 可能会给企业带来极大的经济效益, 亦或给生产企业造成十分严重的经济损失。花期改良始终是观赏植物品种改良的重要目标性状之一。本文就观赏植物的成花途径以及改良观赏植物开花期的分子育种途径进行综述。

1 高等植物成花机理的研究

对植物成花机制的研究已开展将近1个世纪, 人们最

初以观赏植物为主要材料进行开花调控机制的研究。法国科学家Tournois(1912)在蛇麻(*Humulus lupulus*)和大麻(*Cannabis sativa*)2种植物中发现了光感应现象。随后Klebs(1913)在对长春花(*Catharanthus roseus*)进行研究时也发现了类似的现象, 并认为光照时数是影响开花的一个关键因素。在此基础之上Klebs提出了碳氮比(C/N)学说解释开花机制。Garner和Allard(1920, 1923)在对烟草(*Nicotiana tabacum*) Maryland Mammoth品种的研究中发现, 它在华盛顿附近的夏季长日照下不开花, 而在冬天温室中却开花。由此他们推测当日照短于一个临界值时可促进开花。1934年, 俄国科学家Chailakhyan提出了著名的开花素(florigen)学说。他认为开花素是一种物质, 在叶片中产生并通过运输达到顶端分生组织促进开花。例如, 苍耳(*Xanthium sibiricum*)在短日照诱导条件下即使只存留1片叶子也能开花(Chailakhyan, 1936)。Melchers(1937)通过嫁接实验证实了开花素的存在, 他把一株经过成花诱导的天仙子(*Hyoscyamus niger*)的叶片嫁接到另一株没有经过成花诱导的天仙子上, 使二年生的天仙子在头一年就能开花。Zeevaart(1958)对紫苏(*Perilla frutescens*)的嫁接实验进一步验证了Melchers的结论。在植物体内开花素可能是一种广泛存在的物质。

收稿日期: 2009-11-05; 接受日期: 2010-03-01

基金项目: 国家自然科学基金(No.30871726)和 863 计划(No.2006AA100109)

* 通讯作者。E-mail: silandai@gmail.com

1.1 高等植物成花的基本途径

种子萌发后需要经过一段时间的营养生长, 否则即便在适宜的条件下也不能开花, 这个过程称为童期(juvenile period), 与之相对应的是成年期(adult period)。不同观赏植物经历童期的时间长短也不一致(表1, 表2), 缩短童期促进开花对一些木本观赏植物的花期调控意义重大。近来的研究显示, 童期与成年期之间的转变可能和反式作用的小分子RNA干扰(trans-acting small interfering RNAs)机制相关, 并陆续发现了一些与生长发育阶段相关的基因, 如ZIPPER (ZIP/ARGONAUTE7)、RNA-DEPENDENT RNA POLYMERASE6 (RDR6)、SUPPRESSOR OF GENE SILENCING3 (SGS3)和HASTY (HST) (Bäumle and Dean, 2006)。

人们曾尝试利用烟草、金鱼草(*Antirrhinum majus*)、矮牵牛(*Petunia hybrida*)和番茄(*Lycopersicon esculentum*)等植物为模式基因系统深入研究植物的成花机理, 但结果都不尽如人意。直到后来, 拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)以其特有的生物学特性日益成为人们研究的焦点。人们利用它叩开了成花分子机理的大门。Rédei(1962)首先获得了3个拟南芥晚花突变体, 并从中分离出了3个与花发育相关的基因, 即CONSTANS(CO)、GIGANTEA(GI)和LUMINIDE PENDENS(LD)。综合近年来的研究结论, 拟南芥中可能存在4种成花诱导的途径, 即光周期途径(photo-period pathway)、春化途径(vernalization pathway)、赤霉素途径(gibberellic acid pathway)和自主促进途径(autonomous pathway)。这些成花诱导途径也同样适用于观赏植物。

1.2 观赏植物成花诱导方式

植物成花是基因和环境相互作用的结果。影响植物成花的环境因素主要包括光照、温度和胁迫(水分和盐分)等。依据生产需要, 观赏植物成花诱导模式主要分为3种: 光周期诱导、春化诱导和赤霉素诱导。以下对一些常见观赏植物的成花诱导方式进行了大致分类(表3, 表4)。

观赏植物的开花期与光照、温度和营养密切相关, 因此成花诱导途径的划分并不是绝对孤立的, 也正如高等植物的各种开花诱导途径密不可分一样。例如,

山茶(*Camellia japonica*)、郁金香(*Tulipa spp.*)、百合(*Lilium spp.*)、杜鹃(*Rhododendron simsii*)和桔梗(*Platycodon grandiflorum*)等既可以通过低温春化诱导成花, 又可以通过赤霉素诱导成花; 而菊花不仅可以采用光诱导达到控制开花的目的, 通过赤霉素处理也能达到控制成花的目的。这类植物深受大众的喜爱, 花期控制的方法多样, 开花调控的分子机理也相对清楚。因此, 菊花是利用转基因技术改良观赏植物花期研究中的首选植物材料。

2 高等植物成花途径的机理

2.1 光周期途径

在光周期途径中, 感受光诱导的部位是植物的叶片, 感受光的物质是光受体。光受体大致可分为3类, 即光敏色素(phytochromes)、隐花色素(cryptochrome)和紫外线B类受体(ultraviolet B)。光受体感受日长和夜长, 产生昼夜节律(circadian rhythm)。这时光受体本身(或与其有关的一些物质之间)会形成某种平衡; 当昼夜节律发生变化时, 这种平衡就会被打破, 促进(或抑制)一些基因表达, 从而启动(或抑制)开花进程(雍伟东等, 2000)。模式植物拟南芥在长日照条件下, 昼夜节律平衡被打破, CO基因在叶中的表达量上升, CO基因的表达积累到一定阈值会诱导FT基因的表达(Kobayashi and Weigel, 2007)。目前FT基因的mRNA(或蛋白)被认为是促进开花的关键因子。FT基因在叶中表达, 其表达产物被运输至顶端分生组织与FD蛋白结合, 从而激活花分生组织决定基因LFY和AP1的表达, 启动开花进程(Blázquez, 2005; Huang et al., 2005; Corbesier et al., 2007)。LFY基因是花序分生组织转变为花分生组织过程中的一个关键因子, 它能够促进AP1、AP3、AG和PI的表达(Detlef et al., 1992)。

2.2 春化途径

目前的研究认为, 春化作用与蛋白质和核酸代谢的关系密切。也有学者认为, 春化作用参与调节发育过程的化学本质是DNA的甲基化作用。FLC基因在拟南芥的春化过程中起着关键作用, AP1-like基因则在其它也需要春化作用的非十字花科植物中起类似作用。目前分离到的与春化作用相关的基因有FLC、VRN2、

表1 部分木本观赏植物童期的长度(Clark, 1983; Goh and Arditti, 1985)**Table 1** Length of juvenile phase period differences between some woody ornamental plant species (Clark, 1983; Goh and Arditti, 1985)

中文名称	拉丁学名	科属	童期长度
月季	<i>Rosa×hybrida</i>	蔷薇科蔷薇属	20–30天
葡萄	<i>Vitis</i> spp.	葡萄科葡萄属	1年
兰花	<i>Cattleya, Cymbidium, Oncidium</i>	兰科	4–7年
苹果	<i>Malus sylvestris</i>	蔷薇科海棠属	4–8年
柑橘	<i>Citrus sinensis</i>	芸香科柑橘属	5–8年
洋常春藤	<i>Hedera helix</i>	五加科常春藤属	5–10年
北美红杉	<i>Sequoia sempervirens</i>	杉科北美红杉属	5–15年
欧亚槭	<i>Acer pseudoplatanus</i>	槭树科槭树属	15–20年
英国栎	<i>Quercus robur</i>	壳斗科栎属	25–30年
欧洲山毛榉	<i>Fagus sylvatica</i>	壳斗科水青冈属	30–40年

表2 部分草本观赏植物童期的长度(Sherdon and Weiler, 1982a, 1982b; Whitman, 1995; Yuan, 1995)**Table 2** Length of juvenile phase period differences between some herbaceous ornamental plants (Sherdon and Weiler, 1982a, 1982b; Whitman, 1995; Yuan, 1995)

中文名称	拉丁学名	品种名	科属	成年期需具备的叶片数(枚)
耧斗菜	<i>Aquilegia×hybrida</i>	Mckana's Giant	毛茛科耧斗菜属	12
		Fairyland		15
蒲包草	<i>Calceolaria herbeohybrida</i>		玄参科蒲包花属	5
翠菊	<i>Callistephus chinensis</i>		菊科翠菊属	4
大花金鸡菊	<i>Coreopsis grandiflora</i>	Sunray	菊科金鸡菊属	8
天人菊	<i>Gaillardia×grandiflora</i>	Goblin	菊科天人菊属	16
红花矾根	<i>Heuchera sanguinea</i>	Bressingham	虎耳草科矾根属	19
薰衣草	<i>Lavandula angustifolia</i>	Munstead	唇形科薰衣草属	18
金光菊	<i>Rudbeckia fulgida</i>	Goldsturm	菊科金光菊属	10

VRN1、*VIN3*、*VER2*、*PIE1*、*HP1*、*TFL2*和*ELF*等。Chong等(1994)从冬小麦(*Triticum aestivum*)中分离得到类凝集素蛋白基因*VER2*，该基因是春化过程中的一个关键因子。*VER2*仅在经过春化作用的冬小麦未成熟叶片的叶缘分生组织中表达；反义抑制*VER2*的表达能够显著延迟野生冬小麦成花(Yong et al., 2003)。*VER2*经O-GlcNAc(氧连N-乙酰葡糖胺)修饰，这是*VER2*参与冬小麦春化过程所必需的(Xing et al., 2009)。需要说明的是，从拟南芥和冬小麦中均分离到了*VRN1*和*VRN2*；虽然它们的命名方式完全一样，但它们是完全不同源的基因。冬小麦中分离得到的*VRN1*、*VRN2*、*VRN3*和*VRT2*等是参与春化作用的重要基因。*VRN1*和*VRN3*是开花促进因子。*VRN1*与拟南芥中的*AP1*基因同源，属于MADS类蛋白家族，该基因受低温诱导表达，在冬小麦的春化作用中起关

键作用。*VRN3*是拟南芥中*FT*的同源基因，*FT*和*VRN3*蛋白同属于Raf激酶抑制蛋白家族。而冬小麦的*VRN2*是开花抑制因子，和拟南芥中的*CO*基因类似，属于CCT蛋白家族，其主要功能是抑制*VRN1*的表达(Yan et al., 2004)。在拟南芥中，*VIN3*经过一段时间低温诱导后表达，使*FLC*基因的染色质组蛋白H3-K9和H3-K14去乙酰化，进而使*FLC*染色质构型发生改变，这种染色质构型的改变使得组蛋白H3特异位点的甲基化成为可能(Sung and Amasino, 2004)。在*VRN1*、*VRN2*以及其它一些相关基因的共同作用下，*FLC*染色质上H3-K9和H3-K27发生甲基化从而形成稳定的异染色质，进而实现对*FLC*的抑制，加速开花进程(赵仲华等, 2006)。此外，*PIE1*、*HP1*、*TFL2*和*ELF*等均是影响染色质修饰来调节开花的基因。

开花促进因子可能起源于FT-like类蛋白，这类

表3 兼性方式诱导成花的部分观赏植物

Table 3 The facultative induce flowering of some ornamental plants

中文名称	拉丁学名	光周期诱导	春化诱导	赤霉素诱导
金盏菊	<i>Calendula officinalis</i>	兼性长日照植物	0–5°C处理10–45天	100 mg·L ⁻¹ GA ₃ 喷施可使金盏菊提前18天开花(彭映辉等, 2007)
唐菖蒲	<i>Gladiolus gandavensis</i>	日中性植物	2–5°C处理8周	20 mg·L ⁻¹ GA ₃ 浸球促进开花(连芳青等, 1999)
仙客来	<i>Cyclamen persicum</i>	日中性植物	0–4°C处理10–15天	20 mg·L ⁻¹ GA ₃ 处理可以使花期提前(梁芳等, 2006)
紫罗兰	<i>Matthiola incana</i>	日中性植物	5–10°C处理20天左右	GA ₃ (浓度25×10 ⁻⁵ kg·L ⁻¹)喷雾处理可促进开花(黄家总等, 2004)
菊花	<i>Chrysanthemum morifolium</i>	短日照植物	0–5°C苗期越冬	GA ₃ 浓度在0–200 mg·L ⁻¹ 范围内, 随着GA ₃ 浓度的增加, 发育进程明显加快(杨再强等, 2008)
杜鹃	<i>Rhododendron simsii</i>	专性短日照植物	–10°C处理4–6周	使用500–2 000×10 ⁻⁶ kg·L ⁻¹ GA ₃ 处理杜鹃均能使花期提前(刘晓燕, 1999)
德国鸢尾	<i>Iris germanica</i>	长日照植物	能耐–15°C低温, 入秋后摆在室外至上冻	低温和GA ₃ 处理可使鸢尾花期提前
八仙花	<i>Hydrangea macrophylla</i>	长日照植物	0°C处理4–6周	GA ₃ 浓度介于0–250 mg·L ⁻¹ 之间可促进八仙花开花, 浓度高开花早, 可提前1–3天(徐玲等, 2007)
百合	<i>Lilium spp.</i>	兼性长日照植物	0–13°C处理30–110天 (Suzuki, 2002)	100–500 mg·L ⁻¹ GA ₃ 处理均能够提早部分东方百合的花期(蔡宣梅等, 2006)

表中未标记的资料根据文献(陈俊愉等, 1996; Anderson, 2006)整理

Unmarked information was collected from references (陈俊愉等, 1996; Anderson, 2006)

蛋白在拟南芥、水稻(*Oryza sativa*)和番茄中负责传递光周期诱导成花的信号。拟南芥和冬小麦的春化途径是2个相对独立的进化过程, 在未春化的拟南芥中, MADS盒类转录因子通过抑制SOC1和FT的表达阻碍成花; 而在未春化的冬小麦中, CCT盒类转录因子通过抑制VRN1和VRN3的表达阻碍成花(Hennig, 2008)。拟南芥和冬小麦的春化途径对于研究观赏植物的春化作用诱导成花有一定的指导意义, 但是在观赏植物中春化作用的分子机理是否保守尚需进一步研究。

2.3 赤霉素(GA)途径

GA途径中, GA介导的DELLA蛋白降解的分子机制目前研究得比较清楚。DELLA是C端保守, N端存在DELLA和VHNY 2个保守酸性结构域的一类蛋白的总称, 属于GRAS(GAI、RGA和SCR)蛋白家族。DELLA蛋白位于细胞核中, 在没有GA的情况下, 它阻遏植物的发育; 但当DELLA蛋白上的GA信号感知区接收到GA信号后, 这种蛋白的阻遏作用便被解除。植株表现出正常的GA反应和生长发育。如果改变

DELLA蛋白的结构, 植物就不能感知GA信号(Peng et al., 1997)。在拟南芥中, GA通过促进整合子基因SOC1、LFY和FT的表达促进开花(Mutasa-Göttgens and Hedden, 2009)。

2.4 自主途径

自主途径是一条独立的成花诱导途径, 现已克隆的与之相关的基因主要有FLD、FCA、FPA、FY、FVE和LD(Mouradov et al., 2002)。FCA和FPA编码RNA结合蛋白(Schomburg et al., 2001); FY编码与mRNA 3'端加工相关的蛋白(Simpson et al., 2003); LD编码含有核定位信号的蛋白, 与植物的DNA-结合结构域有比较高的同源性(Lee et al., 1994); FLD编码一个与人的组蛋白去乙酰化酶复合体同源的蛋白, FLD突变后使FLC染色质组蛋白乙酰化, FLC表达量上升, 进而抑制开花(He et al., 2003)。

自主途径和春化途径通过一个MADS盒类转录因子——FLOWERING LOCUS C (FLC)调控LFY和AP1等基因的表达, 控制成花过程(Kim et al., 2008)。

表4 部分观赏植物在生产中常用的成花诱导方式

Table 4 Common methods of flowering induction in some ornamental plants in practice

中文名称	拉丁学名	生产中常用的成花诱导方式
喇叭水仙	<i>Narcissus pseudonarcissus</i>	长日照植物; 光照处理; 8–9°C, 1.5–2个月
球根秋海棠	<i>Begonia tuberhybrida</i>	专性长日照植物; 光照处理; 5–7°C, 10周
牡丹	<i>Paeonia suffruticosa</i>	4–7°C, 30天; 秋施GA ₃ 可使牡丹落叶期延迟, 萌芽期和开花期提前, 并提高牡丹的开花率, 增大花径(任小林等, 2004)
梅花	<i>Prunus mume</i>	0°C左右, 30天; 2 000 mg·L ⁻¹ GA ₃ 处理对梅花花期具有调节作用。10月底至11月处理可使花期提前, 而1月处理又可使始花期延后(胡惠蓉等, 2003)
月季	<i>Rosa hybrida</i>	日中性植物; 花芽发育后期喷施20 mg·L ⁻¹ GA ₃ 可使月季花期提前(孙兆法和邱宗渭, 1995)
一品红	<i>Euphorbia pulcherrima</i>	短日照植物; -10–-5°C, 30–40天
山茶	<i>Camellia japonica</i>	-3–5°C, 10–20天以上; 800 mg·L ⁻¹ GA ₃ 处理能够促进山茶开花(李云等, 2007)
垂钟花	<i>Campanula cespitosa</i>	长日照植物; 光照处理; 0–5°C, 4–6周
瓜叶菊	<i>Pericallis hybrida</i>	光照处理; 10°C, 7–10天
飞燕草	<i>Consolida ajacis</i>	光照处理; 5°C, 6周
梨属	<i>Prunus</i>	越冬期间完成春化
郁金香	<i>Tulipa spp.</i>	光照处理; 5–10°C, 8–10周; 120 mg·L ⁻¹ GA ₃ 溶液浸泡+低温冷藏促进开花(张克中等, 1999)
矢车菊	<i>Centaurea cyanus</i>	专性长日照植物, 华北地区苗期露地覆盖越冬
花葵	<i>Lavatera arborea</i>	专性长日照植物; 光照处理; 0–5°C, 10–45天
毛蕊花	<i>Verbascum thapsus</i>	华北地区苗期露地覆盖越冬
月见草	<i>Oenothera biennis</i>	专性长日照植物; 华北地区苗期露地覆盖越冬
花菱草	<i>Eschscholtzia californica</i>	兼性长日照植物; 华北地区苗期露地覆盖越冬
美国石竹	<i>Dianthus barbatus</i>	日中性植物; 光照处理; 0–10°C, 6–8周
大丽花	<i>Dahlia pinnata</i>	日中性植物; 光照处理; 1–2°C, 6周

表中未标记的资料根据文献(陈俊愉等, 1996; Anderson, 2006)整理

Unmarked information was collected from references (陈俊愉等, 1996; Anderson, 2006)

在拟南芥中主要通过改变*FLC*染色体结构来控制成花进程(夏志强等, 2007)。遗传学实验证明, 自主途径是由一些通过RNA加工修饰的蛋白和表观遗传学修饰的蛋白来抑制*FLC*表达; 但并不是所有自主途径的突变体都会使*FLC*发生组蛋白乙酰化, 在自主途径中还有其它抑制*FLC*表达的方式(He et al., 2003)。春化作用主要使*FLC*启动子和第1个外显子的染色质组蛋白H3-K9和H3-K27的双甲基化程度升高, 从而造成*FLC*的表达量改变(Bastow et al., 2004)。此外, 在光周期的刺激下, 通过上调*GA20X1*基因的表达, 能够使许多长日照植物的叶片中GA的合成量增加(Mutasa-Göttgens and Hedden, 2009); 在拟南芥中, 低温处理可提高*AtGA20ox1*、*AtGA20ox2*、*AtGA3ox1*和

*AtGA3ox2*的表达量, 进而提高GA的浓度(Yamauchi et al., 2004)。

3 重要观赏植物成花机理研究进展

观赏植物成花机理是高等植物成花机理研究的重要组成部分, 拟南芥和水稻等模式植物成花机理的研究不能完全解释高等植物的成花过程。由于观赏植物的特殊性(比如生长周期长和遗传背景复杂等), 使得观赏植物成花机理的研究进展相对缓慢。目前, 对于观赏植物成花机理研究比较深入的只有少数几个物种, 如牡丹(*Paeonia suffruticosa*)、金鱼草、菊花(*Chrysanthemum morifolium*)和月季(*Rosa hybrida*)等, 有必要加强对此

类植物的研究。对一些重要观赏植物的成花机理进行研究,将有助于我们全面理解高等植物的成花机理,同时也将为生产中开展花期调控提供理论依据。

木本植物在生长过程中,由于休眠结构和生理因素的影响,即使环境条件有利且没有相邻器官的限制,休眠器官也不能够生长,只有经过一定条件的低温作用后才能够开始生长,这种现象被称为内休眠。内休眠对于生物适应环境有积极的作用,然而对于设施园艺来说却是一项挑战。Huang等(2008)通过构建差减cDNA文库,筛选到与牡丹花芽内休眠解除机制相关的31个基因,通过对生长素抑制蛋白基因(*PsARP*)和线粒体磷酸转移子基因(*PsMPT*)进行详尽的功能研究,初步揭示了花芽内休眠解除的分子机理,有望通过外源基因导入的方法将花芽内休眠解除相关的基因导入牡丹,进而使其休眠期缩短或者不经过休眠就直接进入开花期,达到调控开花的目的。

Coen等(1990)利用转座子标签法从金鱼草中分离到*LFY*的同源基因*FLO*,并发现其在花分生组织形成中起重要作用。Weigel等(1992)通过研究*lfy*突变体,利用RFLP技术从拟南芥中成功克隆了*LFY*基因的全长序列,通过对其表达方式及转基因的研究认为,*LFY*基因不仅控制花序分生组织向花分生组织的转变,而且控制着开花时间。马月萍等(2004)利用RACE技术从甘菊(*Dendranthema lavandulifolium*)中获得了*LEAFY*的同源基因,命名为*DFL*。组织原位杂交结果表明,*DFL*基因从甘菊成花过程的起始至其发育成熟的整个过程中均有不同程度的表达,这也暗示了它在甘菊成花过程中起着重要作用(马月萍等,2004; Ma et al., 2008)。

月季是世界四大切花之一,近年来对其开花调控机理的研究也取得了巨大进展。到目前为止,从月季中已分离得到9 289个EST序列(Foucher, 2009)。乙烯生物合成和信号转导是月季开花调控的重要途径。Müller等(2000)分离了月季的4个乙烯受体基因*Rh-ETR1-RhETR4*。经研究发现,这4个基因的转录丰度均受发育阶段、外源乙烯和脱落酸(ABA)的调节(Müller et al., 2000)。Tan等(2006)发现外源乙烯能够促进月季切花品种Samantha开花,抑制Kardinal开花。通过对Samantha开花过程中乙烯受体基因的表达量进行分析发现,外源乙烯参与开花调控是通过调节2个乙烯受体(*RhETR1*和*RhETR3*)和2个*CTR*基因

(*Rh-CTR1*和*Rh-CTR2*)来实现的,外源乙烯能够促进*RhETR1*和*RhETR3*的转录(Ma et al., 2006)。

4 转基因技术改良观赏植物花期

4.1 传统方法及其局限性

传统改良观赏植物花期的育种措施存在着周期长和不确定性等缺陷。例如,通过传统的杂交育种技术培育一个新品种需要经过育种目标制定、资源收集、杂交父(母)本的选择、杂交后代的选育和最后品种登录等一系列过程。即使是一年生草本花卉,其育种周期也可能为10年左右。通过栽培调控观赏植物花期的主要手段包括:温度调控、栽培调控、激素措施处理和光照调控技术。这些栽培措施均需要投入大量的人力和物力,导致生产成本升高。例如,通过花期调控措施使菊花在双节(元旦和春节)期间上市,一般需要在5、6月采插穗,9月初开始补光,10月气温降低后还需进行扣棚和加温等处理,一般白天温度保持在20°C以上,夜晚温度为12–13°C,具体的温度还需根据上市时间等各方面因素进行精确调控(赵建波等,2004; 张后勇等,2005)。除此之外,在栽培过程中还需进行摘心、定蕾、施肥和浇水。不同的菊花品种生长习性不同,因此栽培管理措施也不尽相同。总之,通过栽培管理手段调控菊花花期是一门艺术,不仅需要经验丰富的专业人员,也需耗费较高的成本。

4.2 转基因技术改良观赏植物花期的成果

自20世纪80年代以来,人们开始利用基因工程技术对观赏植物的性状进行改良,先后改良了矮牵牛、郁金香、吊兰(*Chlorophytum comosum*)、萱草(*Hemerocallis fulva*)、百合、石蒜(*Lycoris radiata*)、朱顶红(*Hippeastrum vittatum*)、水仙(*Narcissus tazetta* var. *chinensis*)、唐菖蒲(*Gladiolus gandavensis*)、鸭跖草(*Commelina communis*)、花叶芋(*Caladium bicolor*)、石斛、伽蓝菜(*Kalanchoe laciniata*)、石竹(*Dianthus chinensis*)、香石竹(*Dianthus caryophyllus*)、罂粟(*Papaver somniferum*)、金鱼草、非洲菊(*Gerbera jamesonii*)、菊花和月季等花卉。转基因成功的植物达到60多种,进行田间实验的转基因植物在全世界已超过500例(程金水,2000)。近年来,利用转基因技术改良植物花期方面的研究也取得了较大进展(表5)。

表5 国内外利用转基因技术改良植物花期的研究进展

Table 5 Research progress in the genetical modification of plant flowering home and abroad

基因	来源物种	研究结果	文献
<i>AP1</i>	拟南芥	将 <i>AP1</i> 导入矮牵牛, 在R ₀ 代即表现出花期提前且持续不断开花的特性, 与对照相比差异显著	安利忻等, 2001
<i>AP1</i>	拟南芥	转 <i>AP1</i> 基因的番茄花期提前, 出现自然整枝的现象, 果实心室数目增多	Ellul et al., 2004
<i>AP1</i>	拟南芥	转基因柑橘当年开花; 子代当年播种, 次年开花	Peña et al., 2001
<i>LFY</i> cDNA	拟南芥	构建了pBIL-1表达载体, 转化兰花获得卡那霉素抗性株系	邵寒霜等, 2000
<i>LFY</i>	拟南芥	转基因柑橘当年开花; 子代当年播种, 次年开花	Peña et al., 2001
<i>LFY</i>	拟南芥	转基因杨树7个月就开花	Laurent et al., 2007
<i>LFY</i> cDNA	拟南芥	转化菊花, 转基因植株中有3株分别提早65、67和70天开花, 2株分别推迟78和90天开花	邵寒霜等, 1999
<i>CFL</i>	黄瓜	<i>CFL</i> 主要在花芽和幼叶中表达	Liu et al., 1999
<i>DFL</i>	甘菊	转 <i>DFL</i> 基因烟草植株的花期有所改变, 部分出现形态学变异	白凌等, 2007
<i>CiFT</i>	杨树	转 <i>CiFT</i> 基因的枸橼提前开花, 转基因的后代极早开花, 花和果实形态改变	Tomoko et al., 2005
<i>LpTFL1</i>	黑麦草	转基因紫羊茅开花被抑制或者延迟	Christian et al., 2004
<i>NtFPF1</i>	烟草	转基因烟草提前开花, 在非诱导条件下也可成花	Smykal et al., 2004
<i>OsPIPK1</i>	水稻	转反义 <i>OsPIPK1</i> 基因的水稻提前开花, <i>OsPIPK</i> 抑制水稻开花	Yan et al., 2004
<i>LpCO</i>	黑麦草	转 <i>LpCO</i> 基因可以完全互补拟南芥 <i>CO-2</i> 突变体	Lang and Martin, 1987
<i>BARNASE</i>	苏云金杆菌	转 <i>BpMADS1::BARNASE</i> 基因可以抑制白桦开花	Lemmetynen et al., 2004
<i>NLY</i>	辐射松	转 <i>NLY</i> 基因可以互补拟南芥 <i>lfy-26</i> 突变体表型	Mouradov et al., 1998
<i>UNS</i>	矮牵牛	通过转座子插入得到的矮牵牛突变体表型未发生改变; <i>UNS</i> 组成型表达开花提前; 过表达开花延后	Ferrario et al., 2004

5 国内观赏植物花期改良现状

我国被称为“世界园林之母”。世界上很多重要园林植物种质资源的分布中心均在我国, 如山茶、报春 (*Primula malacoides*)、菊花、蔷薇 (*Rosa spp.*)、中国兰花、百合和杜鹃等(陈俊愉等, 1996)。花卉业是世界各国农业中唯一不受农产品配额限制和21世纪最有希望的农业产业和环境产业, 被誉为“朝阳产业”(Anderson, 2006)。菊花、百合、月季和康乃馨 (*Dianthus caryophyllus*)等在花卉业中占据着重要地位, 市场前景广阔, 且具有重要的产业价值。目前, 这些花卉的再生和转化体系已经建立。近年来, 对其开花机理的研究也在不断深入, 为在这些花卉上开展分子育种提供了坚实的技术平台。

菊花是典型的短日照植物(short-day plant, SD), 其在日照时数短于一定数值时即启动成花过程, 是研究光诱导成花的理想对象。此外, 菊花的头状花序在显花植物中处于最为进化的位置, 也显示出其成花的复杂性, 因此备受现代生物学家的广泛关注, 成为进

化发育生物学研究中一个诱人的模式(Gocal and King, 2001; Ottoline and Stephen, 2003)。菊花是世界四大切花之一, 绝大多数品种秋季开花。由于缺少夏菊和寒菊品种, 周年生产菊花的成本较高, 成为限制中国菊花产业化发展的瓶颈之一。就目前而言, 光周期诱导植物成花的分子调控机理在模式植物中已经研究得比较清楚, 然而对菊花花发育的研究才刚刚起步。根据模式植物拟南芥和其它一些作物中的研究成果, 克隆菊花光周期调控网络中一些比较重要的调节基因(如*LFY*、*FT*和*CO*等), 通过正向遗传学和反向遗传学验证其在菊花花发育过程中的作用, 是今后转基因改良菊花花期的希望所在。

热带兰花是一类极具观赏价值的花卉, 也是一类经济附加值很高的花卉。但是兰花开花周期相对较长, 导致其生产周期长、管理复杂且生产成本较高, 对其规模化生产十分不利。单子叶兰花再生和转化体系较难建立, 邵寒霜等(2000)在转基因改良兰花花期方面做了有益的尝试。他们通过构建以*UBI*为启动子的*LFY* cDNA的高效单子叶植物表达载体, 并用基因枪

轰击兰花原球茎,获得了一些抗卡那霉素的兰花株系。此外,激素和低温春化等处理对兰花花期的调控也有着积极的意义。

6 观赏植物花期分子改良的技术思路

6.1 基因工程改良观赏植物花期的难点

观赏植物成花机理的研究相对滞后,很多观赏植物的再生和转化体系有待完善。这给利用基因工程手段改良开花期造成了一定的困难;目前主要通过农杆菌介导、PEG介导和基因枪等方法导入外源基因。这些方法转化效率低,即使获得转基因植株,外源基因稳定表达的株系也不到1%,这就意味着育种工作者需进行大量的筛选工作。此外,高等植物的成花调控网络复杂而稳定,导入单一基因改良花期的成功率较低;因此,利用一些已有转基因技术基础的观赏植物开展分子育种工作,将有助于尽快获得优良品种,也将会给其它观赏植物的花期改良提供技术支持。

目前,公众对转基因植物的安全性也抱有很大的担忧。转基因植物携带的目的基因和筛选标记可以通过花粉散逸到野生种,造成基因污染(*gene pollution*),这不仅会破坏野生的种质资源,还会威胁到生态环境的稳定。鉴于观赏植物具有非实用性、保护地栽培和开花初期采收等特点,公众对其安全性持有相对宽容的态度,但对上述问题同样不可小视。

6.2 基因工程改良观赏植物花期的切入点

6.2.1 内源基因系统调控——整合子位点调控

如果我们把开花调控网络中的每个基因看作一个调控位点,而每条调控通路是由许多这样的调控位点所组成,这些调控通路之间相互交叉,交叉位点就是整个开花调控网络中的整合位点,我们称之为整合子基因。这些基因包括促进成花的基因(如*CO*、*FT*和*LEAFY*等)和抑制成花的基因(如*FLC*和*TFL1*等)。

对兼性长日照植物拟南芥和短日照植物水稻的研究发现,*FT*蛋白和*Hd3a*蛋白是促进开花的关键物质(Corbesier et al., 2007; Tamaki et al., 2007)。从日中性植物番茄中也克隆到*FT*的直系同源基因*SINGLE-FLOWER TRUSS (SFT)*(Lifschitz et al., 2006)。近年来的研究表明,异源表达的*FT*直系同源基因能够显著缩短白杨的童期,并促进其开花;某些

木本植物随着年龄的增长,其*FT*的直系同源基因的表达量也随之上升(Bohlenius et al., 2006)。因此,对于任何植物的成花诱导,*CO*→*FT*模式都可能是控制成花的中心环节(Zeevaart, 2006)。许多观赏植物的栽培品种是异源多倍体,我们可以先从某些重要的观赏植物的近缘物种中(如菊花-甘菊)克隆*CO*、*FT*、*LEAFY*、*FLC*和*TFL1*的直系同源基因,然后通过遗传互补实验验证这些基因的功能,并以此为切入点,借鉴拟南芥和水稻的成花诱导模式,探讨这些观赏植物(如菊花)的成花诱导机理。

6.2.2 外源基因系统调控——植物人工染色体技术

高等植物成花机理是一个很复杂的过程,涉及很多基因;而现在使用的植物表达载体容量有限,这就意味着同时对多个控制花期的基因进行操作很困难。如果能够开发出类似于人类人工染色体(*human artificial chromosome, HAC*)的植物人工染色体,将会是植物转基因技术的一大突破。植物人工染色体应该具备以下优点:(1)能够携带大片段DNA或染色体片段,可以包含完整的基因或多个基因的载体,包括基因的所有外显子和附近染色体区域的调控区;(2)不能整合到基因组中,从而不产生宿主基因组本身的插入突变和转基因沉默(*transgene silencing*)等现象(这是其它转基因载体所无法避免的);(3)植物人工染色体以单拷贝的形式存在于细胞中,所携带的基因是植物基因组DNA,包含调节基因表达的所有元件,这些均为目的基因提供了一个与其在正常染色体上一致的环境,保证转基因可以模拟在正常细胞中表达的时间性和空间性,也就是说转基因可以在植物发育和细胞分化的不同状态下进行表达或关闭(左国伟和吕凤林, 2005)。

6.2.3 位点特异性重组技术

农杆菌介导的转基因一般是随机插入的,由于染色体的位置效应和外源基因的多拷贝插入往往会导致基因沉默,这就降低了转基因的工作效率。

位点特异性重组技术(*site-specific recombination, SSR*)是通过对DNA的特定序列进行准确切割和重新连接,从而在基因(或染色体)水平上对生物进行遗传改造的一种技术。应用最多的是*Cre/lox*系统,该系统是源于P1噬菌体的一个DNA重组体系,*cre*基因

的产物是分子量为38.5 kDa的蛋白(该产物是一种重组酶(recombinase), 能够识别并催化loxP位点间的重组); 应用该系统时首先需向目的系统中引入loxP序列, 然后通过一定的途径激活Cre重组酶的活性, 以实现在loxP位点的特异整合或重组(李卫等, 2000)。它既可以提高外源基因的整合效率, 又可以提高整合位置的准确性, 而且还可以利用这一定位整合技术避免宿主自身基因的失活。目前, 这项技术已经日趋成熟, 并在植物体内成功应用(Ow, 2007)。

应用Cre/lox技术转基因有如下优点。(1) 外源基因可准确地整合到宿主染色体预定的位点; (2) 所整合的DNA片段绝大多数为未发生重排的单拷贝外源基因, 外源基因在转基因植物体内稳定表达的几率为40%–60%, 是传统转基因效率的40–60倍(Ow, 2007); (3) 运用位点特异性重组技术可以得到不含筛选标记的转基因植物, 通过构建含有花粉特异性启动子的位点特异性重组体系可以使目的基因在花粉中降解, 进而解决基因污染问题(Srivastava and Ow, 2004)。

7 基因工程改良观赏植物开花期的前景

高等植物成花机制是目前分子生物学的热点之一, 利用转基因技术可以从根本上改变植物的性状, 并可获得前所未有的新性状; 利用转基因技术还可以定向地改变花卉的性状, 使育种更具有目的性和可预测性。世界上首例转基因技术应用成功的观赏植物是矮牵牛, 将玉米(*Zea mays*)的DFR基因导入矮牵牛后产生了具有商业价值的淡砖红色变异。Oud等(1995)将转基因植株相互杂交, 最后获得了橙色的矮牵牛新品种。目前, 利用分子生物学手段进行花色育种已获得成功, Florigene和Suntory公司培育的蓝色香石竹品种已经上市, 并且深受消费者欢迎, 初步显示了利用分子生物学手段改造观赏植物性状培育新品种的广阔前景。

上述各项利用分子生物学技术调控花期的途径和方法在实际应用中尚需不断完善。例如, 整合子位点调控改良花期还应该包括2个方面: (1) 增强基因的表达, 促进/抑制开花; (2) 抑制基因的表达, 抑制/促进开花。此外, 我们还应考虑应用特异性启动子和诱导性启动子, 使花期改良更具有可控性。人类人

工染色体已经开始应用于人类基因的表达和调控, 虽然目前的技术还不是很完善, 但却是未来的发展方向。如果开发出类似的载体, 应用于植物转基因花期改良的研究, 这项突破性的成就将会产生巨大的推动力。位点特异性重组可以把外源基因整合到宿主基因组特异的位点, 既不会造成内源基因的失活, 又能提高外源基因稳定表达的效率, 同时还能有效解决基因污染问题, 这也是转基因改良观赏植物花期行之有效的办法。

参考文献

- 安利忻, 陈章良, 刘荣维, 李毅 (2001). 花分生组织决定基因AP1转化矮牵牛的研究. 植物学报 43, 63–66.
- 白凌, 戴思兰, 马月萍 (2007). 烟草转DFL基因植株的鉴定. 分子植物育种 5, 329–334.
- 蔡宣梅, 林真, 郑大江, 方少忠, 林婕 (2006). 东方百合Sorbonne花期化学调控技术研究. 中国农学通报 22, 280–282.
- 陈俊愉, 陈耀华, 秦魁杰, 程金水 (1996). 中国农业百科全书. 北京: 农业出版社. pp. 251–252.
- 程金水 (2000). 园林植物遗传育种学. 北京: 中国林业出版社. pp.197–199.
- 戴思兰 (2007). 园林植物育种学. 北京: 中国林业出版社. pp. 2–5.
- 胡惠蓉, 包满珠, 王彩云, 李绪坤, 饶国华, 王志宏, 晏小兰, 毛庆山 (2003). 赤霉素(GA₃)对武汉市露地梅花部分品种花期的影响. 华中农业大学学报 22, 167–171.
- 黄家总, 颜艳, 冈田芳明, 傅家瑞 (2004). 温度与赤霉素对紫罗兰生育及其开花的影响. 广州大学学报(自然科学版) 3, 27–30.
- 李云, 任继雄, 甘元发, 李俊明, 黄作喜, 苟登先 (2007). 赤霉素处理对山茶花开花的促进作用. 北方园艺 (5), 120–121.
- 李卫, 郭光沁, 郑国辑 (2000). Cre/lox系统介导的位点特异性重组技术及其应用. 生物技术通报 (1), 33–37.
- 连芳青, 蔡学林, 潘维旺, 吴忠发 (1999). 赤霉素、磷酸二氢钾对唐菖蒲开花的影响初报. 江西林业科技 (2), 18–20.
- 梁芳, 郑成淑, 曹后男, 姜泽盛, 赵飞, 邢树堂 (2006). 赤霉素对仙客来生长与开花的影响. 北方园艺 (4), 113–114.
- 刘晓燕 (1999). 激素调控杜鹃花期试验初报. 种子 (2), 70–70.
- 马月萍, 方晓华, 申业, 陈凡, 戴思兰 (2004). 植物开花基因

- 新资源: 甘菊中花分生组织决定基因*DFL*. 分子植物育种 **2**, 597–599.
- 彭映辉, 曾冬琴, 陈飞飞, 张丽万, 梁炜文, 陆艳 (2007). 赤霉素及多效唑对3种草本花卉花期与株高的影响. 中南林业科技大学学报(自然科学版) **27**(4), 100–103.
- 任小林, 李海峰, 弓德强, 张少颖 (2004). 秋施乙烯利和赤霉素对牡丹萌芽及开花的影响. 西北植物学报 **24**, 895–898.
- 邵寒霜, 李继红, 王胜培 (2000). *Lfy* cDNA高效单子叶植物表达载体的构建及转化兰花研究初报. 热带作物学报 **21**(3), 58–62.
- 邵寒霜, 李继红, 郑学勤, 陈守才 (1999). 拟南芥*Lfy* cDNA的克隆及转化菊花的研究. 植物学报 **41**, 268–271.
- 孙兆法, 邱宗渭 (1995). 赤霉素对月季生长与切花品质的影响. 中国科学技术协会第二届青年学术年会. 北京: 北京农业大学出版社. pp. 33–37.
- 韦三立 (1999). 观赏植物花期控制. 北京: 中国农业出版社. pp. 39–40.
- 夏志强, 何奕昆, 鲍时来, 种康 (2007). 植物开花的组蛋白甲基化调控分子机理. 植物学通报 **24**, 275–283.
- 徐玲, 文凤竹, 曹明星, 陈蕾伊, 连芳青 (2007). 赤霉素(GA₃)对八仙花花期及开花品质的影响. 江西林业科技 (2), 22–23.
- 杨再强, 罗卫红, 陈发棣, 谢以萍, 张茂琼 (2008). 赤霉素对单头切花菊发育和外观品质的影响. 植物生理学通讯 **44**, 1095–1098.
- 雍伟东, 种康, 许智宏, 谭克辉, 朱至清 (2000). 高等植物开花时间决定的基因调控研究. 科学通报 **45**, 455–464.
- 张后勇, 郑龙海, 童卓英 (2005). 秋菊花期调控技术研究. 浙江林业科技 **25**(2), 23–25.
- 张克中, 赵祥云, 王树栋, 侯芳梅 (1999). 低温及赤霉素GA₃处理对郁金香促成开花的作用. 北京农学院学报 **14**(3), 20–23.
- 赵建波, 罗俊霞, 刘江, 陈俊伟 (2004). 菊花花期调控关键技术. 果蔬园林 (10), 26–26.
- 赵仲华, 曾群, 赵淑清 (2006). 植物春化作用的分子机理. 植物学通报 **23**, 60–67.
- 左国伟, 吕凤林 (2005). 人类人工染色体作为转基因载体的应用前景. 遗传 **27**, 995–1000.
- Anderson NO (2006). Issues, challenges and opportunities for the 21st century. In: Anderson NO, ed. Flower Breeding and Genetics. New York: Springer. pp. 3–49.
- Bastow R, Mylne J, Lister C (2004). Vernalization requires epigenetic silencing of FLC by histone methylation. *Nature* **427**, 164–167.
- Bäurle I, Dean C (2006). The timing of developmental transitions in plants. *Science* **125**, 655–664.
- Blázquez MA (2005). The right time and place for making flowers. *Science* **309**, 1024–1025.
- Bohlenius H, Huang T, Charbonnel-Campaa L, Brunner AM, Jansson S, Strauss SH, Nilsson O (2006). CO/FT regulatory module controls timing of flowering and seasonal growth cessation in trees. *Science* **312**, 1040–1043.
- Chailakhyan MK (1936a). About the mechanism of the photoperiodic response (in Russian). *Dokl Akad Nauk SSSR* **1**, 85–89.
- Chailakhyan MK (1936b). New facts supporting the hormonal theory of plant development (in Russian). *Dokl Akad Nauk SSSR* **4**, 77–81.
- Chong K, Wang LP, Tan KH, Huang HL, Liang HG (1994). Molecular cloning and characterization of vernalization-related (*ver*) genes in winter wheat. *Physiol Plant* **92**, 511–515.
- Christian S, Jensen SK, Gao C, Andersen C, Didion T, Nielsen KK (2004). Floral inhibition in red fescue (*Festuca rubra* L.) through expression of a heterologous flowering repressor from *Lolium*. *Mol Breed* **13**, 37–48.
- Clark JR (1983). Age-related changes in trees. *Arboriculture* **9**, 201–205.
- Coen ES, Romero JM, Doyle S, Elliot R, Murphy G (1990). *Floricula*: a homeotic gene required for flower development in *Antirrhinum majus*. *Cell* **63**, 1311–1322.
- Corbesier L, Coral V, Seonghoe J, Fabio F, Fan QZ, Iain S, Antonis G, Sara F, Lionel G, Colin T, Coupland G (2007). FT protein movement contributes to long-distance signaling in floral induction of Arabidopsis. *Science* **316**, 1030–1033.
- Detlef W, John A, David RS, Martin FY, Meyerowitz EM (1992). LEAFY controls floral meristem identity in Arabidopsis. *Cell* **69**, 643–659.
- Ellul P, Angosto T, García-Sogo B, García-Hurtado N, Martín-Trillo M, Salinas M, Moreno V, Lozano R, Martínez-Zapater JM (2004). Expression of Arabidopsis *APETALA1* in tomato reduces its vegetative cycle without affecting plant production. *Mol Breed* **13**, 155–163.
- Ferrario S, Busscher J, Franken J, Gerats T, Vandembussche M, Angenent GC, Immink RGH (2004). Ectopic expression of the petunia MADS box gene *UNSHAVEN* accelerates flowering and confers leaf-like characteristics to floral organs in a dominant-negative manner. *Plant Cell* **16**, 1490–1505.

- Foucher F** (2009). Functional genomics in rose. In: Jorgensen RA, ed. *Genetics and Genomics of Rosaceae*. New York: Springer. pp. 381–392.
- Garner WW, Allard HA** (1920). Effect of the relative length of day and night and other factors of the environment on growth and reproduction in plants. *J Agric Res* **18**, 553–606.
- Garner WW, Allard HA** (1923). Further studies on photoperiodism, the response of plants to relative length of day and night. *J Agric Res* **23**, 871–920.
- Gocal GFW, King RW** (2001). Evolution of floral meristem identity genes: analysis of *Lolium temulentum* genes related to *APETALA1* and *LFY* of Arabidopsis. *Plant Physiol* **125**, 1788–1801.
- Goh CJ, Arditti J** (1985). Orchidaceae. In: Halevy AH, ed. *Handbook of Flowering*. Boca Raton: CRC Press. pp. 309–336.
- He Y, Michaels SD, Amasino RM** (2003). Regulation of flowering time by histone acetylation in Arabidopsis. *Science* **302**, 1751–1754.
- Hennig CMAA** (2008). FLC or not FLC: the other side of vernalization. *J Exp Bot* **59**, 1127–1135.
- Huang T, Böhlenius H, Eriksson S, Parcy F, Nilsson O** (2005). The mRNA of the Arabidopsis gene *FT* moves from leaf to shoot apex and induces flowering. *Science* **309**, 1694–1696.
- Huang X, Xue T, Dai SL, Gai S, Zheng C, Zheng G** (2008). Genes associated with the release of dormant buds in tree peonies (*Paeonia suffruticosa*). *Acta Physiol Plant* **30**, 797–806.
- Kim SY, Yu X, Michaels SD** (2008). Regulation of *CONSTANS* and *FLOWERING LOCUS T* expression in response to changing light quality. *Plant Physiol* **148**, 269–279.
- Klebs G** (1913). Über das Verhältnis der Außenwelt zur Entwicklung der Pflanze. Heidelberg: Sitzber Akad Wiss. pp. 1–45.
- Kobayashi Y, Weigel D** (2007). Move on up, it's time for change—mobile signals controlling photoperiod-dependent flowering. *Genes Dev* **21**, 2371–2384.
- Lang GA, Martin G** (1987). Endo2, para2, and eco2 dormancy: physiological terminology and classification for dormancy research. *HortScience (USA)* **22**, 371–377.
- Lee I, Aukerman MJ, Amasino RM** (1994). Isolation of *LUMINIDEPENDENS*: a gene involved in the control of flowering time in Arabidopsis. *Plant Cell* **6**, 75–83.
- Lemmetynen J, Keinonen K, Sopanen T** (2004). Prevention of the flowering of a tree, silver birch. *Mol Breed* **13**, 243–249.
- Lifschitz E, Eviatar T, Rozman A, Shalit A, Goldshmidt A, Amsellem Z, Alvarez JP, Eshed Y** (2006). The tomato FT ortholog triggers systemic signals that regulate growth and flowering and substitute for diverse environmental stimuli. *Science* **103**, 6398–6403.
- Liu FQ, Zhu GL, Luo D, Wu XY, Xu ZH** (1999). Cloning and analysis of *CFL*—a LFY-like gene from cucumber. *Acta Bot Sin* **41**, 813–819.
- Ma YP, Dai SL, Fang XH, Chen F, Ye S** (2005). Nucleotide sequence of *Dendranthema lavandulifolium* FLORICAULA/LEAFY-like gene (*DFL*)(AY672542). *Mol Plant Breed* **3**, 293–294.
- Ma N, Tan H, Liu X, Xue J, Li Y, Gao J** (2006). Transcriptional regulation of ethylene receptor and *CTR* genes involved in ethylene-induced flower opening in cut rose (*Rosa hybrida*) cv. Samantha. *J Exp Bot* **57**, 2763–2773.
- Ma YP, Fang XH, Chen F, Dai SL** (2008). *DFL*, a FLORICAULA/LEAFY homologue gene from *Dendranthema lavandulifolium* is expressed both in the vegetative and reproductive tissues. *Plant Cell Rep* **27**, 647–654.
- Melchers G** (1937). Die wirkung von genen, tiefen *Temperaturen* und blühenden propfpartnern auf die blühreife von hyoscyamus. *Biol Zbl* **57**, 568–614.
- Mouradov A, Glassick T, Hamdorf B, Murphy L, Fowler B, Marla S, Teasdale RD** (1998). NEEDLY, a *Pinus radiata* ortholog of *FLORICAULA/LEAFY* genes, expressed in both reproductive and vegetative meristems. *Proc Natl Acad Sci USA* **95**, 6537–6542.
- Mouradov A, Cremer F, Coupland G** (2002). Control of flowering time: interacting pathways as a basis for diversity. *Plant Cell* **14**(Suppl), S111–S130.
- Müller R, Stummann BM, Serek M** (2000). Characterization of an ethylene receptor family with differential expression in rose (*Rosa hybrida* L.) flowers. *Plant Cell Rep* **19**, 1232–1239.
- Mutasa-Gottgens E, Hedden P** (2009). Gibberellin as a factor in floral regulatory networks. *J Exp Bot* **60**, 1979–1989.
- Ottoline L, Stephen D** (2003). *Mechanisms in Plant Development*. Malden: Blackwell Science Ltd. pp.138–161.
- Oud JSN, Schneiders H, Kool AJ, van Grinsven MQJM** (1995). Breeding of transgenic orange *Petunia hybrida* varieties. *Euphytica* **84**, 175–181.
- Ow DW** (2007). GM maize from site-specific recombination technology, what next? *Curr Opin Biotechnol* **18**, 115–120.

- Peña L, Martín-Trillo M, Juárez J, Pina JA, Navarro L, José M, Martínez Z** (2001). Constitutive expression of *Arabidopsis* *LEAFY* or *APETALA1* genes in citrus reduces their generation time. *Nat Biotechnol* **19**, 263–267.
- Peng J, Carol P, Richards D, King KE, Cowling RJ, Murphy GP, Harberd NP** (1997). *Arabidopsis* *GAI* gene defines a signaling pathway that negatively regulates gibberellin responses. *Genes Dev* **11**, 3194–3205.
- Rédei GP** (1962). Supervital mutants of *Arabidopsis*. *Genetics* **47**, 443–460.
- Schomburg FM, Patton DA, Meinke DW, Amasino RM** (2001). *FPA*, a gene involved in floral induction in *Arabidopsis*, encodes a protein containing RNA-recognition motifs. *Plant Cell* **13**, 1427–1436.
- Sherdon KG, Weiler TC** (1982a). Regulation of growth and flowering in basket of gold, *Autinia saxatilis* (L.) Desv. *HortScience (USA)* **17**, 338–340.
- Sherdon KG, Weiler TC** (1982b). Regulation of growth and flowering of *Aquilegia × hybrida* Sims. *J Am Soc Hortic Sci* **107**, 878–882.
- Simpson GG, Dijkwel PP, Quesada V, Henderson I, Dean C** (2003). *FY* is an RNA 3' end-processing factor that interacts with *FCA* to control the *Arabidopsis* floral transition. *Cell* **113**, 777–787.
- Smykal P, Gleissner R, Corbesier L, Apel K, Melzer S** (2004). Modulation of flowering responses in different *Nicotiana* varieties. *Plant Mol Biol* **55**, 253–262.
- Srivastava V, Ow DW** (2004). Marker-free site-specific gene integration in plants. *Trends Biotechnol* **22**, 627–629.
- Sung S, Amasino RM** (2004). Vernalization in *Arabidopsis thaliana* is mediated by the PHD finger protein *VIN3*. *Nature* **427**, 159–164.
- Suzuki SKK** (2002). Effects of bulb storage temperature on flower bud formation and dormancy breaking in interspecific hybrids of *Lilium formolongi* × *L. rubellum*. *Hortic Res (Japan)* **1**, 165–167.
- Tamaki S, Shoichi M, Hann LW, Shuji Y, Shimamoto K** (2007). *Hd3a* protein is a mobile flowering signal in rice. *Science* **316**, 1033–1036.
- Tan H, Liu X, Ma N, Xue J, Lu W, Bai J, Gao J** (2006). Ethylene-influenced flower opening and expression of genes encoding *Etr*s, *Ctr*s, and *Ein3*s in two cut rose cultivars. *Postharvest Biol Technol* **40**, 97–105.
- Tomoko ETS, Hiroshi F, Yasushi K, Takashi A, Omura M** (2005). Ectopic expression of an FT homolog from *Citrus* confers an early flowering phenotype on trifoliolate orange (*Poncirus trifoliata* L. Raf.). *Transgenic Res* **14**, 703–712.
- Tournois J** (1912). Influence de la lumière sur la floraison du houblon japonais et du chanvre déterminées par des semis hâtifs. *C R Acad Sci (Paris)* **155**, 297–300.
- Weigel D, Alvarez J, Smyth TDR, Yanofsky TMF, Meyerowitz EM** (1992). *LEAFY* controls floral meristem identity in *Arabidopsis*. *Cell* **69**, 643–659.
- Whitman CM** (1995). Influence of photoperiod and temperature on flowering of *Campanula carpatica* 'Blue Chips', *Coreopsis grandiflora* 'Early Sunrise', *Coreopsis verticillata* 'Moonbeam', *Rudbeckia fulgida* 'Goldstrum', and *Lavandula angustifolia* 'Munstead'. MS Thesis. East Lansing: Department of Horticulture, Michigan State University. pp.112–117.
- Xing LJ, Li J, Xu YY, Xu ZH, Chong K** (2009). Phosphorylation modification of wheat lectin *VER2* is associated with vernalization-induced O-GlcNAc signaling and intracellular motility. *PLoS ONE* **4**, e4854.
- Yamauchi Y, Ogawa M, Kuwahara A, Hanada A, Kamiya Y, Yamaguchi Y** (2004). Activation of gibberellin biosynthesis and response pathways by low temperature during imbibition of *Arabidopsis thaliana* seeds. *Plant Cell* **16**, 367–378.
- Yan LL, Artem L, Ann B, Gabriela T, Wusirika R, Phillip S, Jeffrey LB, Viviana E, Dubcovsky J** (2004). The wheat *VRN2* gene is a flowering repressor down-regulated by vernalization. *Science* **303**, 1640–1644.
- Yong WD, Xu YY, Xu WZ, Wang X, Li N, Wu JS, Liang TB, Chong K, Xu ZH, Tan KH, Zhu ZQ** (2003). Vernalization-induced flowering in wheat is mediated by a lectin-like gene *VER2*. *Planta* **217**, 261–270.
- Yuan M** (1995). Effect of juvenility, temperature and cultural practices on flowering of *Coreopsis*, *Gaillardia*, *Heuchera*, *Leucanthemum* and *Rudbeckia*. MS Thesis. East Lansing: Department of Horticulture, Michigan State University. pp. 125–139.
- Zeevaart JAD** (1958). Flower formation as studied by grafting. Wageningen: Landbouwhogeschool. pp. 58–58, 1–88.
- Zeevaart JAD** (2006). Florigen coming of age after 70 years. *Plant Cell* **18**, 1783–1789.

The Molecular Mechanism in Regulation of Flowering in Ornamental Plants

Yi Wang¹, Yueping Ma², Silan Dai^{1*}

¹College of Landscape Architecture, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China; ²College of Sciences, Northeastern University, Shenyang 110004, China

Abstract Controlling the flowering of ornamental plants for production is important. The mechanism of the regulation of flowering in higher plants has been elucidated recently and has revealed ways to regulate flowering of ornamental plants. This paper briefly summarizes how to regulate flowering of ornamental plants and preliminary technical analysis to improve the flowering of these plants. Based on the analysis of the regulation of flowering in higher plants, the study of the flowering mechanism in ornamental plants has made substantial progress, as has transgenic research of ornamental plants. The use of molecular tools to design breeding and change the flowering stage of ornamental plants will break through the limitations of traditional methods; the prospects of research and application are very broad.

Key words flowering, molecular breeding, ornamental plants

Wang Y, Ma YP, Dai SL (2010). The molecular mechanism in regulation of flowering in ornamental plants. *Chin Bull Bot* 45, 641–653.

* Author for correspondence. E-mail: silandai@gmail.com