

评述与展望

Review and Progress

植物中花的开放机制研究进展

张英杰¹, 张启翔^{1,2}, 吕英民^{1,2}

1.北京林业大学园林学院, 北京, 100083

2.国家花卉工程技术研究中心, 北京, 100083

✉ 通讯作者: Luyingmin@bjfu.edu.cn; ✉ 作者

分子植物育种, 2011年, 第9卷, 第5篇 doi: 10.5376/mpb.cn.2011.09.0005

收稿日期: 2010年11月10日

接受日期: 2011年12月27日

发表日期: 2011年01月27日

这是一篇采用 Creative Commons Attribution License 进行授权的开放取阅论文。只要对本原作有恰当的引用, 版权所有人允许并同意第三方无条件的使用与传播。

引用格式:

张英杰等, 2011, 植物中花的开放机制研究进展, 分子植物育种 Vol.9 No.5 (doi: 10.5376/mpb.cn.2011.09.0005)

摘要 植物中花的开放种类按照开放时间可分为多种, 如日间开放型、夜间开放型、昼开夜合型、单次开放、重复开放等。一般来说, 花的开放过程伴随着细胞的扩增。由于花瓣细胞中的多糖(淀粉或果糖)转换成了单糖或者花瓣细胞从质外体摄取了糖分, 花细胞溶质渗透压水平提高。多种基因与确定花开的时间有关, 并且存在至少4条信号途径调控植物开花的时间: 光周期途径、春化途径、自主途径和赤霉素途径。本文重点就花开放过程的细胞基础、花开放时间确定的分子基础以及影响开花的内外因子等方面的研究进展进行综述。

关键词 植物; 花; 开放机制

Progress of the Study on Mechanisms of Flower Opening in Plant

Zhang Yingjie¹, Zhang Qixiang^{1,2}, Lu Yingmin^{1,2}

1. College of Landscape Architecture, Beijing forestry University, Beijing, 100083, P.R. China

2. China National Floriculture Engineering research Center, Beijing, 100083, P.R. China

✉ Corresponding author, Luyingmin@bjfu.edu.cn; ✉ Authors

Abstract Flower opening can be divided into many types, such as opening in daytime, nighttime or opening in daytime and closure in nighttime, single or repeated opening, and so on. In general, the process of flower opening is due to cell expansion. As polysaccharides (starch or fructose) in petal cells convert into simple sugars, or petal cells uptake sugar from the apoplast, flower cells raise the level of solute osmotic pressure. Many genes are involved in the determination of blooming time, and there are at least four flowering time control signaling pathways: the photoperiod pathway, the vernalization way, the autonomous pathway and the gibberellin way. The following contents including cell base in the process of flower opening, the molecular basis of flower opening time and internal and external factors affecting the blossoms were focused to be reviewed in this paper.

Keywords Plants; Flower; Opening mechanism

研究背景

花的开放是植物进行繁育后代的现象。其开放标志着授粉时期的开始, 进而受精并最终形成种子。植物具有一定的生理节律, 花的开放也同样受约于生物钟。一天24小时, 大多数的花在白天、清晨或傍晚开放。黎明前开放的也有, 但深夜开的却少见。一般来说虫媒花因传粉的需要, 白天开花最多。

17世纪林奈(Linnaeus, Carolus, 1751)观察到, 一天当中花开放的顺序为: 3时蛇麻草(*Humulus lupulus*), 4时牵牛花(*Pharbitis nil*), 5时蔷薇(*Rosa*), 7时芍药(*Paeonia Lactiflora*)、蒲公英(*Herba Tara-*

xaci), 8时荷花(*Nelumbo nucifera*), 9时金盏菊(*Calendula officinalis*), 10时半枝莲(*Portulaca grandiflora*), 12时马齿苋(*Portulaca oleracea*), 15时万寿菊(*Tagetes erecta*), 17时茉莉花(*Jasminum sambac*), 18时烟草花(*Nicotiana alata cv.*), 19时剪秋萝(*Lychnis cognata*), 20时夜来香(*Telosma cordarum*), 21时月光花(*Calonyction aculeatum*), 22时昙花(*Epiphyllum oxypetalum*)。将按时间的开花顺序制作成直观的钟图, 见图1。

花的开放有一定的规律和顺序性, 花开也有很多方式, 如有的花日间开放, 有的夜间开放, 有的

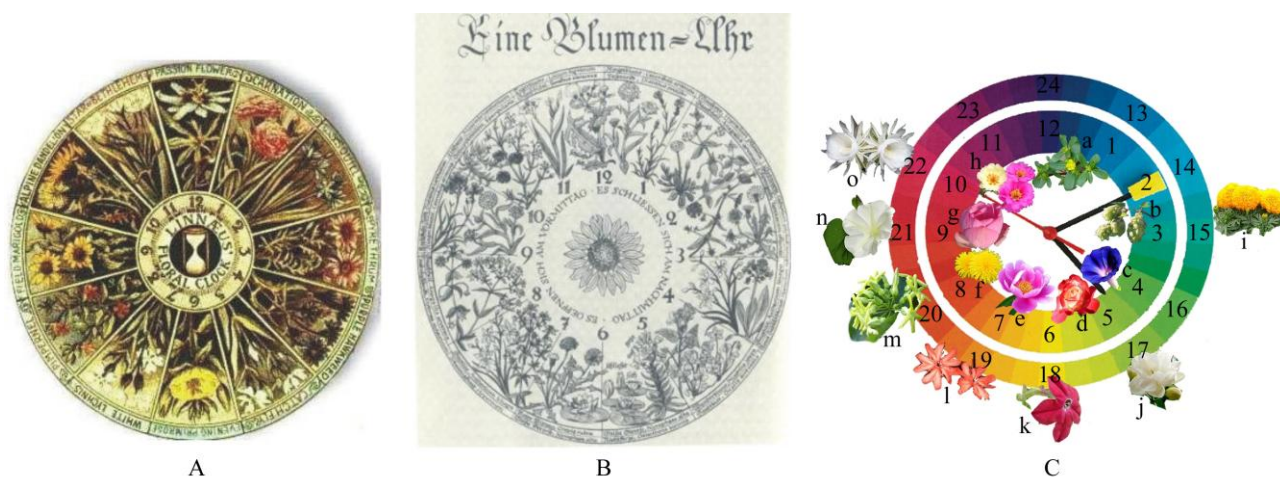


图1 花时钟

注: 图A, 图B引自http://scienceblogs.com/clock/2007/05/carolus_linnaeus_floral_clocks.php; 图C根据林奈花钟制图(a: 马齿苋; b: 蛇麻草; c: 牵牛花; d: 蔷薇; e: 芍药花; f: 蒲公英; g: 荷花; h: 半枝莲; i: 万寿菊; j: 茉莉花; k: 烟草花; l: 剪秋萝; m: 夜来香; n: 月光花; o: 昙花)

Figure 1 Clock of flower opening

Note: Figure A and B are from http://scienceblogs.com/clock/2007/05/carolus_linnaeus_floral_clocks.php; Figure C is designed depending on Linnaeus' flower clock (a: *Portulaca oleracea*; b: *Humulus lupulus*; c: *Pharbitis nil*; d: *Rosa*; e: *Paeonia Lactiflora*; f: *Herba Taraxaci*; g: *Nelumbo nucifera*; h: *Portulaca grandiflora*; i: *Tagetes erecta*; j: *Jasminum sambac*; k: *Nicotiana alata*; l: *Lychnis cognata*; m: *Telosma cordarum*; n: *Calonyction*; o: *Epiphyllum oxypetalum*)

昼开夜合; 有的花在花期从不合拢, 一直到枯萎或凋谢, 而有的则开合交替进行。花开放的时间长短也不同, 有的开花迅速, 如月见草全面开放只需不到20分钟, 有的保持时间很长。花开放的方式多种多样, 可根据外界环境或者自身的开放过程等分为不同的类型。控制花开放的细胞基础, 分子机制对于不同植物也有所相同。同时, 花开的过程也离不开内源因素如糖, 激素, 水的调节, 也离不开环境因素如光、温度等的刺激。本文就植物开花的种类、物理过程以及调控机制研究进展作一综述, 供今后的植物研究工作提供参考。

1花的开放种类

最早发现不同的花的开放具有不同性的学者是17世纪的瑞典博物学家林奈, 他在植物研究中观察到一些植物花的开闭具有波动性。林奈把46种具有波动习性的植物分为3组: 一组是大气花, 它们的开放和闭合随大气条件而变化; 一组是热带花, 它们随光照的长短而变化; 还有一组花是定时开放与闭合, 不受昼夜长短的影响。

被子植物的生殖结构的差异很大, 因此其花朵开放的机制也存在很大的差异。根据开花的力学原

理可以对花的开放进行类型划分。根据花与花附近组织在开花过程中的关系, 将花的开放分为不同的类型。例如, 鸢尾(*Iris*)的一些种的开放需要花茎的伸长, 苞片或花萼的强制分离; 月见草属(*Oenothera*)的一些种, 萼片被一个拉链式的结构连结。由于花瓣的日渐发育成长, 冲破了这个拉链式结构中细胞的阻力, 这些细胞被破坏, 花瓣便突然被释放; 一些其他的物种, 萼片之间通过脊紧密的结合在一起, 花瓣开放也需要打破这个阻力, 这种情况也会导致花瓣的突然绽放(Wouter G. van Doorn, 2003; Reid MS, 1986)。

花的开放和闭合可能是由于不同的生长, 或者可逆的细胞膨压的变化。由于细胞衰老导致的膨压变化也会导致花的闭合。在后一种情况下, 花的闭合是永久性的, 即闭合后不再开放。衰老后花瓣通常凋落, 但花的衰老和凋谢之间的时间长度根据物种不同而差异很大。一些物种的花从不关闭, 直到花瓣脱离植物体花瓣依然是绽放的。

花开的类型还可以分为花瓣不凋谢和花瓣凋谢的。其中花瓣不凋谢的, 花瓣枯萎后宿存在花梗上, 以亚洲百合‘Gironde’单枝四头花枝开花的整

个过程为例, 如图2; 花瓣凋谢, 直接脱离花梗, 以亚洲百合‘Detroit’单枝三头花枝开花的整个过程为例, 如图3。

2花开放的物理过程

花开放的物理过程因花的种类而各不相同。有

的花是完全花, 有的则为不完全花; 有的是单生花, 有的花则按顺序着生成花序。仅对于单花来讲, 花瓣在停止增加其长度, 并已达到最大厚度时, 花的开放就会发生。Roderick Bielecki等人 (Roderick Bielecki, 2000; Bielecki RL et al, 2000)在亚洲百合花

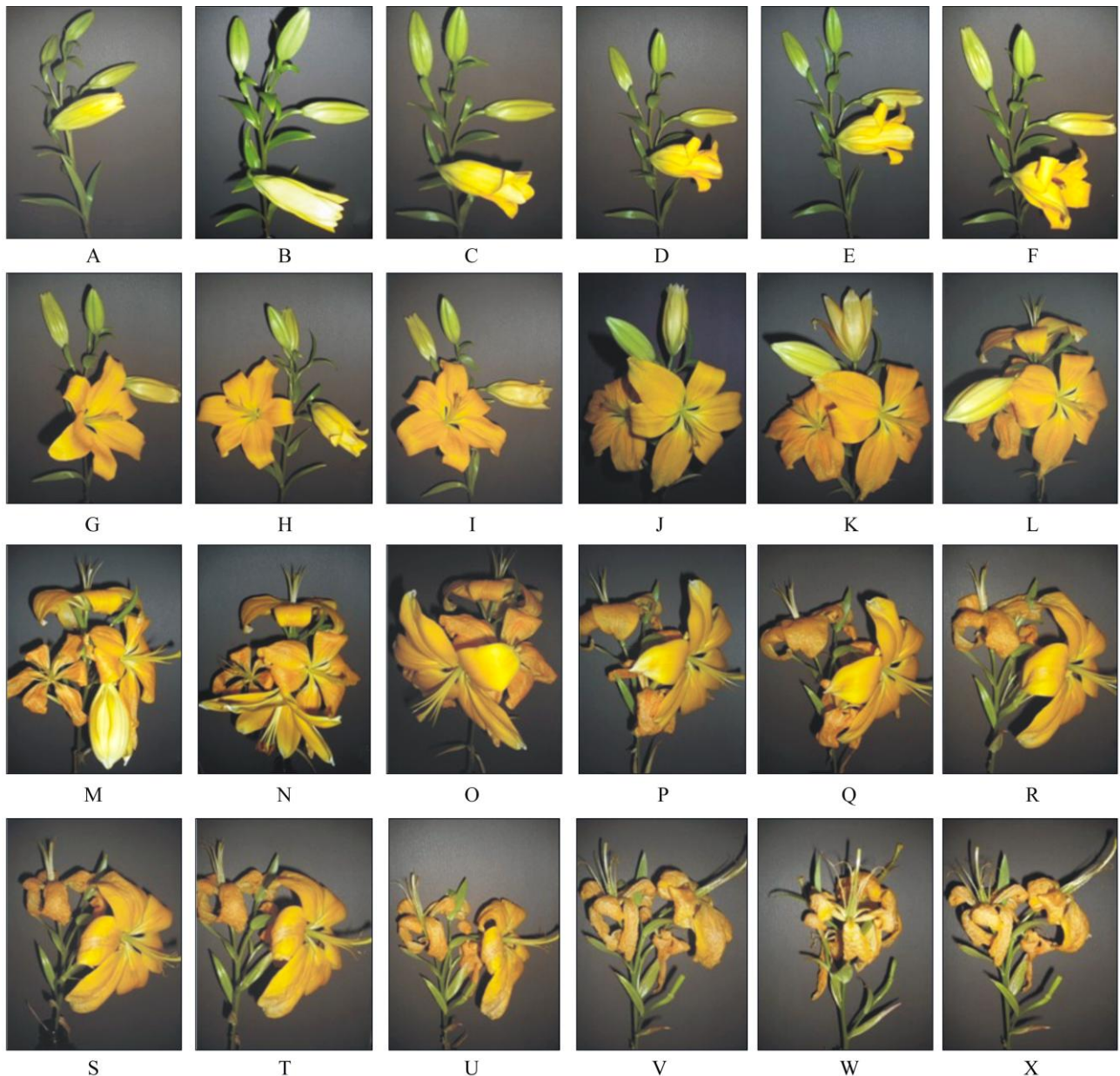


图2 瓶插亚洲百合‘Gironde’开花过程

注: a-l为第一朵花开花过程; g-o为第二朵花开花过程; j-r为第三朵花开花过程; m-u为第四朵花开花过程

Figure 2 The flowering process of ‘Gironde’ in vase

Note: Figure a-l is the process of the first flower opening; Figure g-o is the process of the second flower opening; Figure j-r is the process of the third flower opening; Figure m-u is the process of the fourth flower opening



图3 瓶插亚洲百合‘Detroit’开花过程

注: A-K为第一朵花开花过程; A-K为第二朵花开花过程; K-T为第三朵花开花过程; m-u为第四朵花开花过程

Figure 3 The flowering process of ‘Gironde’ in vase

Note: Figure A-K is the process of the first flower opening; Figure A-K is the process of the second flower opening; Figure K-T is the process of the third flower opening

(*Lilium* ‘Asiatic Hybrids’)试验中将花的开放分为几个物理阶段。在-0.5天时(其中0天的时间以花半开放为标准),花萼完全包住花瓣,其边缘深槽紧紧抱住花瓣的中脉。在-0.5到-0.3天,花瓣中脉的宽度减小,打开新的凹槽,并且花被片被拉开(花芽“开裂”),直到-0.15天花的打开才会完成。花瓣上的中脉拉动花瓣背后的纹层,控制花的后续开放。在开花后的3-4小时(“黑暗阶段”)主要进行花中脉的增长。在此期间,花瓣和花萼只是略微弯曲。然后,经过0.5天后(“光阶段”),一个越来越明显弯曲的花脉将花被片拉开,使它们逐渐地反曲。经过1天,花变的成熟,花背后的纹层不再被花瓣中脉拉伸。在百合开放的各种进程中,最有影响力的是一个类似叶枕的机制,它可以控制花的主脉和花梗之间的角

度的变化。其开花过程中单个花瓣立面剖图的随时间的形态变化轨迹见图4。大多数单个花瓣的在花开放过程的运动轨迹都是如此。在花开放的后续阶段中,花的内表面的表皮细胞膨胀,有助于花瓣向后弯曲。随着细胞分离和渗透压的变化以及淀粉水解酶抑制剂的作用,花瓣逐渐膨大扩张。见图2和图3。本文侧重探讨了百合的开花过程,为今后的百合成花进程及开花过程进行调控的生理与分子机制的研究打下基础。

3花开放的机制

3.1花开放过程的细胞基础

大多数植物的研究结果是,花瓣的开放运动是由花瓣两面细胞生长率不同造成的。在上午开放的花主要是受温度的影响,例如,当温度提高时,花

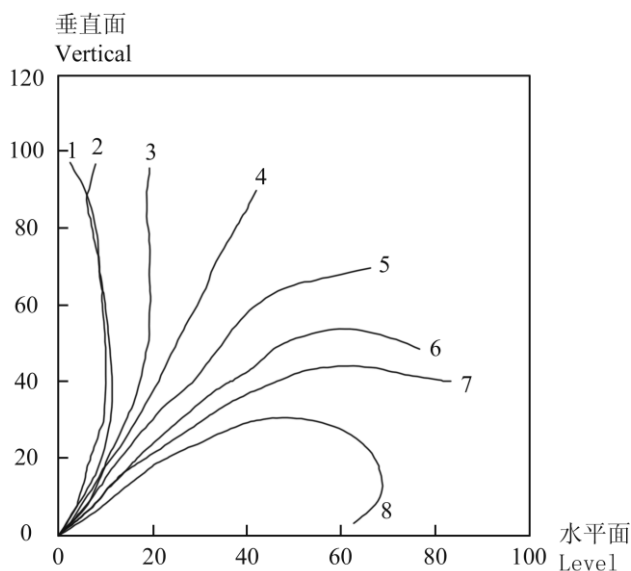


图4 花开放过程中单个花瓣的剖面形态变化过程(引自 Roderick bialeski)

注: 1: -1.0 d; 2: -0.5 d; 3: -0.15 d; 4: -0.05 d; 5: 0 d; 6: 0.1 d; 7: 0.5 d; 8: 1.5 d

Figure 4 Shape of lily petals measured at the midribs in the flowering process

Note: 1: -1.0 d; 2: -0.5 d; 3: -0.15 d; 4: -0.05 d; 5: 0 d; 6: 0.1 d; 7: 0.5 d; 8: 1.5 d

瓣内表面迅速伸长长度, 而外部表面则表现不明显, 低温则加快外表面增长。郁金香(*Tulipa cvs.*)花瓣外侧细胞增长的最适温度比在内侧花瓣细胞约低 10°C (Wood WML, 1953)。其他由于两侧细胞不同增长速率造成花瓣运动的例子有: 金盏菊(*Calendula officinalis*), 秋水仙(*Colchicum autumnale*)和蒲公英(*Herba Taraxaci*) (Wouter G. van Doorn, 2003)。牵牛花的开放和闭合是由于脉的运动而不是花瓣。双侧的细胞扩大时的差异产生了这种运动。细胞扩张的的部分原因是中脉内的表皮细胞群的膨压的降低(Kaihara S. et al, 1981)。

花的开放和闭合, 也可能与细胞的可逆扩张和收缩有关。迄今为止, 这个理论只有在龙胆(*Gentiana*)上得到了证明。实验表明, 在花瓣内侧的表皮细胞于白天扩大而在晚上缩小, 上表皮的渗透压在白天是黑夜的两倍。相比之下, 外层表皮没有表现出长度的变化。所以得出的结论是花瓣运动是由于细胞的膨压变化。

3.2 花开放时间确定的分子基础

目前, 有关花开放机制的实验主要以拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)为实验材料, 研究人员发现有许多基因参与调控植物的开花时间, 并且确定存在至少4条信号途径调控植物开花的时间: 光周期途径、春化途径、自主途径和赤霉素途径(孙丽等, 2009)。

徐张红等认为拟南芥生物钟由 *CCA1*、*LHY* 和 *TOC1* 三个主要基因构成了一个稳定的负反馈环, 来调节昼夜节律中各个基因如 *APRR/TOC15* 重奏的作用, 从而调控昼夜节律的相位。在开花的光周期调控中, 提出了外协和模型, 其中的关键基因是 *CO*, 它与拟南芥的开花时间直接相关(Holliday K J et al, 1999; 沙爱华等, 2006; 陈晓等, 2006; 徐张红等, 2005)。

孙丽等(2009)指出, 光周期途径中的主控基因包括 *GIGANTEA(GI)*、*CRYPTOCHROME2/FHA(CRY2)*、*FHYTOCHROME(PHA)*、*FT*、*FWA* 以及 *CONSTANS(CO)* 等。

马启彬、韩天富等(2003)认为 *GmNMH7* 基因在大豆(*Glycinemax*)花芽顶端分生组织中的表达受光周期调控的事实说明, *GmNMH7* 与大豆光周期反应、成花诱导及花器官发育有密切关系。

拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)中, 至少有以下几个基因与春化记忆有关: *FRI*、*FLC*; *VRN1*; *VRN2*、*VIN3* (Lee I et al, 1993; Bastow R et al, 2004)。

当 *FCA*、*FPA*、*FY*、*LD*、*FLD*、*FLK*、*FVE* 等相关基因促进开花的作用与春化作用与光周期途径无关, 是自主促进途径传导信号的组分, 对 *FLC* 的表达呈负调控(Simpson G G, 2004)。

黄绿红、萧小鹏等(2008)以双子叶模式植物拟南芥突变体为实验材料。用含有激活标记质粒 pSKI015 的农杆菌浸花进行转化。构建了拟南芥 T-DNA 插入突变体库。通过筛选和观察分析, 获得了一些开花时间比原突变体明显延迟或明显提早的突变体。采用 IPCR (inverse PCR) 和 TAIL-PCR (thermal asymmetric interlaced PCR) 等方法, 鉴定了这些突变体 T-DNA 插入位点的基因组旁邻序列, 并采用半定量 RT-PCR 对插入位点两侧基因的 mRNA 水平进行了分析, 初步鉴定了与开花相关的候选基因。

光敏素在花的光周期定时机制中起到了关键作用。*Phy B*功能缺陷突变已经在LDP的豌豆与拟南芥和SDP的高粱中鉴定。他们的*Phy B*功能缺陷突变体在非诱导条件下早开花。另外, 表达反义*Phy B*基因的转基因土豆株系在长日条件下(非诱导)形成块茎(一种短日反应)。这表明*Phy B*基因调控开花是通过调节一种嫁接可运转的开花抑制物的产生。拟南芥和豌豆的*Phy A*基因突变也改变长日反应光周期定时机制。它们的*Phy A*功能缺陷导致诱导条件下开花延迟, 因此, 与*Phy B*的抑制作用相比, *Phy A*为开花的正调节子, 它通过调节开花抑制物的合成和运转来调控开花(Chris Somerville, 1999)。

3.3内源因子对开花的调节作用

3.3.1糖

多数植物的幼嫩花瓣细胞中含有大量的淀粉, 开花过程的前期会迅速转化成葡萄糖和果糖, 如百合(*Lilium*)、六出花(*Alstroemeria aurantiaca*)、玉兰(*Magnolia*)和月季(*Rosa*)等。与大多数花卉不同的是, 萱草(*Heimerocallis fulva*)、龙胆(*Gentiana*)和凤铃草(*Campanula medium*)等开放之前, 花瓣细胞中并没有含有高浓度的淀粉, 而是含有高浓度的果聚糖。有的花瓣细胞同时含有淀粉和果糖, 例如菊花(*Chrysanthemum*)花瓣, 两种多糖在花瓣开放凋谢过程中都进行分解。有的花瓣细胞中即不含有淀粉, 也不含有果糖, 开花过程中也不表现出葡萄糖和果糖含量的增多, 这说明开花过程细胞从质外体中吸收蔗糖, 如宫灯百合(*Sandersonia aurantiaca*)等(Eason JR et al, 1997)。

3.3.2激素

关于花开放的实验主要集中在研究乙烯的作用上, 内源激素的调控作用目前还不清楚。乙烯促进或抑制花的开放取决于物种的不同。对于月季, 这些差异甚至根据品种不同而不同。在一些植物中, 赤霉素也应用于促进开花。1991年Kuiper等人通过月季的实验证明花瓣的生长最先可能依赖于外部赤霉素和碳水化合物, 然后逐渐减少这种依赖。

同样, *GAI*基因座发生缺失突变的*gal-3*在短日照下不开花, 在长日照下表现为晚花。因为在短日照条件下, 赤霉素能够诱导*LFY*和*SOC1*的表达, 所以说明赤霉素是植物在缺少长日照条件下开花的

刺激物质, (Sun T P et al, 1994)。

ABA可以促进牵牛花(*Pharbitis nil*)的开放。Koning (1986)得出结论认为, ABA的作用是增加了乙烯生产。Kaihara and Takimoto (1983)通过实验认为牵牛花的开放受IAA的抑制。由于IAA浓度以及作用的组织不同, 它可促进或抑制乙烯生成。

3.3.3水

细胞伸长对水势的降低很敏感。比如开放中的鲜切花, 如果瓶插时期茎基部堵塞, 导致花内部水势降低, 会抑制花的生长。但是, 一些花还在正常开放的时候, 叶可能已经完全枯萎。Trolinder等(1993)的棉花(*Gossypium spp.*)实验中发现, 当植株上的所有植物叶子都枯萎并且嫩叶停止生长时, 棉花的花瓣仍继续扩大, 说明花瓣从植物的其他部分吸收了水分。

3.4外源因子对开花的调节作用

3.4.1光对开花的作用

许多植物的生殖生长或开花受日长控制。1920年, Gamer和Allard首次证明光周期控制成花。1940年, Hamner指出, 植物度量暗期的长度, 而非光期的长度。1952年, Borthwich等指出, 光敏素感受光期/暗期的转变, 开端了光敏素在光周期定时机制中的作用研究。直到1995年, Smith才指出, 光敏素由不同的但彼此功能重叠的色素蛋白组成。但是, 光敏素在光周期定时机制中作用的分子机制还不是十分清楚(Chris Somerville, 1999)。

植物光受体主要包括植物光敏素受体(光敏素A, B, D, E受体)和隐色素受体(邵宏波, 2001)。拟南芥*phyA*突变体中的*phyA*促进开花(Lin C, 2000), *phyB*在开花启动中起抑制作用(Lin C, 2000; Blazgue A MA, 1999)。*phyD*与*phyB*一样, 在开花中起抑制作用(Mockler T C, 1999; Devlin P E, 1999)。如果不在*phyB*突变体背景下, *phyE*突变体并不显现出表现型的变化, 这说明*phyE*的功能也相似于*phyB*的功能, 即*phyE*也对开花起到抑制作用(Devlin P E, 1999; Lin C, 1996)。*cry1*和*cry2*在开花中都具有促进效应(Lin C, 2000)。

3.4.2温度对开花的作用

低温可以推迟花的枯萎。如果温度低, 几种花期较短的花卉可以延长一天多甚至数天的时间

(David R. Smyth, 2005)。例如, 萱草(*Heimerocallis fulva*)通常花期为一天, 而在九月开放时间为两天, 在10月底为3天。花开花闭的生理周期对光暗变化或暗光变化高度依赖。一些植物的实验中, 光照是环境因子的主要刺激物。其他植物的实验中, 温度也是一种刺激因子(Hayama R, 2003)。温度对植物花的开合规律的影响也可能存在, 但还是比较少见。

4展望

花的开放机制是非常复杂的, 现在所做的研究, 尤其是拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)为代表的生物钟分子机制研究取得的进展大大加速了人们对开花过程的理解, 但现在仍有很多未知的领域需要继续探索。(1)控制开花的分子机制对开花过程是怎样起到系统的调节作用?(2)目前的研究主要集中在光周期对开花的影响上, 而温度对开花时间的确定上研究较少。如植物在春化过程中用于感知低温刺激时间长短的机制是什么? 植物怎样区别几天的低温刺激和几周的低温刺激?(3)细胞间昼夜节律不同, 那么哪个叶片细胞负责CO的表达节律?(4)在植物生物钟进化中花的开放机制的历史演变过程。(5)什么因素决定着内外侧花瓣具有不同的生长速度, 以及这种因素和生物钟之间存在着什么样的关系?(6)有些重复开放和关闭的花的开花及花闭的机制是什么?(7)光传感器是什么, 信号转导通路是什么? 以上这些问题的解决都将有利于人们深入地理解开花的机制, 从而更好地了解和利用我们的自然资源。

作者贡献

张英杰、张启翔和吕英民是本研究进展的研究设计和研究整理的执行人; 张启翔、吕英民完成国内外文献的收集和整理; 张英杰和吕英民参与研究论文初稿的写作及论文的校对和定稿等工作; 吕英民是论文的构思者及负责人, 指导研究目的、研究分析、论文写作与修改。全体作者都阅读并同意最终的文本。

致谢

本研究由国家“十一五”科技支撑计划资助项目(2006BAD07B10); 国家自然科学基金资助(31071815); 国家林业局“948”项目(2006-4-85)资助。作者感谢北京林业大学吕英民教授的技术支持和有益的建议。感谢两位匿名的同行评审人的评审建议和修改建议。

参考文献

- Bastow R., Mylne J.S., Lister C., Lippman Z., Martienssen R.A., and Dean C., 2004, Vernalization requires epigenetic silencing of FLC by histone methylation, *Nature*, 427(6970): 164-167
- Bielecki R.L., Elgar H.J., Heyes J.A., and Woolf A.B., 2000, Flower opening in Asiatic lily is a rapid process controlled by dark-light cycling, *Annals of Botany*, 86: 1169-1174
- Blazgue A.M.A., and Weigel D., 1999, Independent regulation of flowering by phytochrome B and gibberellins in *Arabidopsis*, *Plant Physiol*, 120: 1025-1032
- Chen X., Li S.Y., Wu L.C., Wang C.L., and Chen Y.H., 2006, Molecular mechanisms of photoperiod actions on plant flowering, *Acta Bot. Boreal. Occident. Sinica*, 26(7): 1490-1496 (陈晓, 李思远, 吴连成, 王翠玲, 陈彦惠, 2006, 光周期影响植物花时的分子机制, *西北植物学报*, 26(7): 1490-1496)
- Chris S., and Shauna S., 1999, Plant functional genomics, *Science*, 285:380-383
- David R., and Smyth, 2005, Morphogenesis of Flowers-Our Evolving View, *The Plant Cell*, 17:330-341
- Devlin P.E., Patel S.R., and White Lam G.C., 1999, Phytochrome E influences internode elongation and flowering time in *Arabidopsis*, *Plant Cell*, 10: 1479-1488
- Eason J.R., de Vre L.A., Somerfield S.D., and Heyes J.A., 1997, Physiological changes associated with *Sandersonia aurantiaca* flower senescence in response to sugar. *Postharvest Biology and Technology*, 12: 43-50
- Hayama R., and Coupland G., 2003, Shedding light on the circadian clock and the photoperiodic control of flowering, *Current Opinion in Plant Biology*, 6: 13-19
- Holliday K.J., and Hudson M.N.M., 1999, Pocl an *Arabidopsis* mutant perturbed in phytochrome signaling because of a TDNA insertion in the promoter of PIF3, a gene encoding a phytochrome interacting BHIH protein, *Proc Natl Acad Sci USA*, 96: 5832-5837
- Huang L.H., Xiao X.J., QinX.J., Qin Y.Z., Zhao X.Y., Li Y., Tang D.Y., Guo X.H., and Liu X.M., 2008, Screening of an library of *Arabidopsis* photoperiod flower mutants and characterization of mutant genes, *Life Science Research*, 12: 247-252 (黄绿红, 萧小鹏, 秦玉芝, 赵小英, 李妍, 唐冬英, 郭新红, 刘选明, 2008, 拟南芥光周期开花突变体的筛选和基因的鉴定, *生命科学研究*, 12: 247-252)
- Kaihara S., and Takimoto A., 1981, Physical basis of flower opening in *Pharbitis nil*, *Plant and Cell Physiology*, 22: 307-310

- Koning R.E., 1986, The role of ethylene in corolla unfolding in *Ipomoea nil* (Convolvulaceae), *American Journal of Botany*, 73: 152-155
- Lee I., and Bleecker A., 1993, Amasino R. Analysis of naturally occurring late flowering in *Arabidopsis thaliana*, *Mol. Gen. Genet*, 237: 171-176
- Lin C., Ahmad M., and Cashmore A.R., 1996, Arabidopsis cryptochrome is soluble prote in mediating blue light-dependent regulation of plant growth and development, *Plant J*, 10: 893-902
- Lin C., 2000, Photoreceptors and regulation of flowering, *Plant Physiol*, 123(1): 17-27
- Linnaeus C., 1751, Linnaeus' *Philosophia Botanica*, 转引自 http://scienceblogs.com/clock/2007/05/carolus_linnaeus_floral_clocks.php
- Ma Q.B., Han T.F., Xu Y.Y., and Zhong K., 2003, The expression pattern of *GmNMH7* gene during flowering induction, floral development and flowering reversion in soybean, *Molecular Plant Breeding*, 1:579-580 (马启彬, 韩天富, 徐云远, 种康, 2003, *GmNMH7*基因在大豆成花诱导、花发育和开花逆转过程中的表达, 分子植物育种, 1: 579-580)
- Mockler T.C, Guo M., and Yangh, 1999, Antagonistic actions of Arabidopsis Cryptochromes and Phytochrome B in the regulation of floral induction, *Development*, 126: 2073-2082
- Reid M.S., and Evans R.Y., 1986, Control of cut flower opening, *Acta Horticulturae*, 181: 45-54
- Roderick B., 2000, Mechanical Aspects of rapid flower opening in asiatic lily, *Annals of Botany*, 86: 1175-1183
- Sha L.H., Wang Y., Liu Z.W., Cai M., Yuan P.G., and Chen X.C., 2006, Molecular mechanism of photoperiodic response controlling flowering time in plant, *ACTA ABRICULTURAE BOREALI-SINICA*, 21: 12-15 (沙爱华, 王英, 刘志文, 蔡铭, 袁平该, 陈宪成, 2006, 植物开花光周期反应的分子调控机制, 华北农学报, 21: 12-15)
- Shao H.B., 2001, The regulation and control of flowering time and photoreceptors in higher plants, *Life Science Research*, 5: 154-160 (邵宏波, 2001, 高等植物开花时程的调控与光受体, 生命科学研究, 5: 154-160)
- Simpson G.G., Dijkwel P.P., and Quesada V., 2004, FY is an RNA 3end-processing factor that interacts with FCA to control the Arabidopsis floral transition, *Cell*, 6: 777-787
- Sun L., and Xu Q.J., 2009, Molecular mechanisms of the signals integration of floral inductive pathways in high plants, *Letters in Biotechnology*, 20: 885-890 (孙丽, 徐启江, 2009, 高等植物开花诱导途径信号整合的分子机制, 生物技术通讯, 20: 885-890)
- Sun T.P., and Kamiya Y., 1994, The Arabidopsis gal locus encodes the cyciase entkanrene synthetase of gibberellin biosynthesis, *Plant Cell*, 6(10): 1509-1518
- Trolinder N.L., McMichael B.L., and Upchurch D.R., 1993, Waterrelations of cotton flower petals and fruit, *Plant, Cell and Environment*, 16: 755-760
- Wood WML, 1953, Thermonasty in tulip and crocus flowers, *Journal of Experimental Botany*, 4: 65-77
- Wouter G. van Doorn, 2003, Flower opening and closure: a review, *Journal of Experimental Botany*, 54: 1801-1812
- Xu Z.H., Zhao X.G., and He Y.K., 2005, Research Progress of Molecular Mechanism of the circadian clock in arabidopsis, *Chinese Bulletin of Botany*, 22(3): 341-349 (徐张红, 赵晓刚, 何奕昆, 2005, 拟南芥生物钟分子机制研究进展, 植物学通报, 22(3): 341-349)



5thPublisher是一个致力于科学与文化传播的中文出版平台

在5thPublisher上发表论文, 任何人都可以免费在线取阅您的论文

- ※同行评审, 论文接受严格的高质量评审
- ※在线发表, 论文一经接受, 即刻在线发表
- ※开放取阅, 任何人都可免费取阅无限使用
- ※快捷搜索, 涵盖谷歌学术搜索与知名数据库
- ※论文版权, 作者拥有版权读者自动授权使用

在线投稿: <http://5th.sophiapublisher.com>