

植物花发育调控基因的研究与应用

莫正海, 张计育, 宣继萍, 贾晓东, 郭忠仁

(江苏省中国科学院植物研究所, 江苏 南京 210014)

摘要:高等植物从营养生长过渡到生殖生长,是由外界环境条件及自身因子相互作用的结果。植物成花本质上是由花发育调控基因控制的,了解植物花发育调控基因功能后,可以人为地控制植物成花。花发育调控基因有个重要的特点是,其功能在不同植物间是相对保守的,可以广泛应用于转基因的研究中。现综述了植物花发育过程,拟南芥主要的花发育调控基因,系统介绍花发育调控基因在提高经济作物生物产量、植物雄性不育、缩短童期、观赏植物分子育种方面的应用。

关键词:植物;花发育调控基因;应用;研究进展

中图分类号:S 68 **文献标识码:**A **文章编号:**1001-0009(2013)08-0189-05

植物开花过程中,涉及到一系列花发育调控基因。20世纪90年代初,随着植物分子生物学研究方法的逐步发展和模式植物的确立,花发育调控基因研究开始不断深入,研究对象主要是模式植物拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)和金鱼草(*Antirrhinum majus*)。已有研究发现大多数花发育调控基因功能具有保守性,在了解模式植物花发育调控基因的结构与功能后,就易于深入研究其它植物相应的花发育调控基因功能。由于花发育调控基因功能的保守性,在亲缘关系较远的物种间,花发育调控基因亦可以表达并表现相应的性状,因此可以通过基因工程技术手段改良植物品种。

1 花发育调控基因的研究

1.1 花发育过程

花发育分为成花诱导、花的发端及花器官发育3个阶段。成花诱导阶段是指在环境及自身因子的作用下,植株开始从营养生长向生殖生长转变,形成花序分生组织。植物成花主要由4种途径诱导,即光周期途径,自主途径,春化途径,赤霉素途径;花的发端阶段,即花序分生组织转变为花分生组织,再分化形成花器官原基;花器官发育阶段,即花器官原基形成成熟的花器官^[1]。

第一作者简介:莫正海(1989-),男,广西南宁人,硕士,现主要从事果树分子生物学等研究工作。E-mail:mozhenhai@yeah.net.

责任作者:郭忠仁(1960-),男,江苏南京人,硕士,研究员,现主要从事果树育种和观赏园林植物资源等研究工作。E-mail:zhongrenguo@yahoo.com.cn.

基金项目:江苏省科技支撑计划资助项目(BE2010323;BE2012338);江苏省农业自主创新资金资助项目(CX(12)2012)。

收稿日期:2012-12-13

1.2 拟南芥花发育的主要调控基因

拟南芥花发育有关的调控基因有很多,按作用方式可分为4种。

1.2.1 成花诱导调控基因 主要包含于4种诱导途径作用的基因。光周期诱导途径调控基因:光周期途径是植物依赖一定的日长或夜长而影响植株开花,植物感受光周期的部位是叶片,诱导产生的成花素传递到茎端,进而诱导植物开花。拟南芥是兼性长日照植物,在长日照下,光受体感受光信号后,将光信号传递至生物钟,生物钟检测到日长的变化后,引起生物钟组成部分基因的转录表达。生物钟相关的基因有 *GIGANTEA (GI)*、*LATE ELONGATED HYPOCOTYL (LHY)*、*CIRCADIAN CLOCK ASSOCIATED 1 (CCA1)*、*EARLY FLOWERING3 (ELF3)*、*PSEUDORESPONSE REGULATOR (PRR)*等^[2]。春化途径调控基因:春化途径开花即经过一段时间的低温处理能促进植物开花。植物未经低温处理时,*FRIGIDA(FRI)*基因能够促使一种开花抑制基因 *FLOWERING LOCUS C (FLC)* 高水平地表达,而 *FLC* 基因能直接抑制开花整合基因 *FT*、*FLOWERING LOCUS D (FD)*、*SUPPRESSOR OF OVEREXPRESSION OF CO 1 (SOC1)*的表达^[3],从而抑制植物开花,*FRI*基因突变能引起早花^[4]。自主途径调控基因:自主途径是独立于环境信号,植物生长到一定阶段不受环境影响而直接过渡到生殖生长阶段。自主途径调控基因有 *FCA*、*FLK*、*FPA*、*FY*、*LUMINIDE-PENDENS(LD)*,这些基因都编码RNA结合蛋白,能间接抑制 *FLC* 基因的转录,从而促进成花。最近报道一种自主途径基因 *PRMT*,能抑制 *FLC* 基因的表达,其突变导致 *FLC* 基因的表达量增加^[5]。赤霉素途径调控基

因:拟南芥在短日照诱导下,能诱导产生赤霉素,赤霉素能促使开花整合基因 *SOC1* 及花分生组织基因 *LEAFY* (*LFY*) 的表达^[6],从而促进植物成花。最近的研究表明 *TEMPRANILLO* (*TEM*) 不仅能抑制 *FT* 基因的表达,亦能抑制赤霉素的生物合成,因此该基因亦属于赤霉素途径调控基因^[7]。

1.2.2 开花整合子基因 不同成花诱导途径的调控基因,最终都集中作用于几个关键的基因,这些基因即为开花整合子基因。拟南芥中开花整合子的基因主要有:*FT*、*FD*、*SOC1*、*FLC*。

1.2.3 花分生组织特征基因 花分生组织特征基因是能促进营养型分生组织向花分生组织转变的基因,拟南芥中主要的基因是 *APETALA1* (*AP1*)、*LEAFY* (*LFY*),所有的成花诱导途径都直接或者间接地作用于 *AP1*、*LFY* 基因,在拟南芥花分生组织形成中,这 2 个基因起到关键性的调控作用^[8],花序分生组织特性基因 *TERMINAL FLOWER 1* (*TFL1*),能抑制 *LFY*、*AP1* 的表达。此外还有 *CAULIFLOWER* (*CAL*)、*UNUSUAL FLORAL ORGANS* (*UFO*)、*FRUITFULL* (*FUL*) 等基因也属于花分生组织特征基因^[9]。

1.2.4 花器官调控基因 据 Coen 和 Meyerowitz 提出的 ABC 模型可知,拟南芥花器官决定基因包含 3 类:A 类基因 *AP1*、*AP2*;B 类基因 *AP3*、*PI*;C 类基因 *AG*;花萼决定基因为:A;花瓣决定基因为:A+B;雄蕊决定基因为:B+C;心皮决定基因为:C。后来该模型扩展到 ABCE 模型和 ABCDE 模型,D 类基因(*AGL11*)参与子房的形成,而 E 类基因(即 *SEP* 基因)参与四轮花器官的形成。除了 *AP2* 基因之外,ABCE 模型中的其他基因均为 *MADS-box* 家族^[10-11]。

2 花发育调控基因的应用

花发育调控基因的功能在物种间是相对保守的。例如,拟南芥 *LFY* 基因在许多显花植物中功能相同,将其导入另一种 *lfy* 基因突变的植株中,可以使植株恢复为正常的野生型^[12]。因此,花发育相关基因被广泛地应用于基因工程的研究,将其导入植物中,或者控制植物中相关花发育调控基因的表达,就有可能获得研究所需的农艺性状,随着基因工程技术的不断成熟完善,这一领域将获得更喜人的成绩。

2.1 提高经济作物生物产量

由于植物在成花阶段需要消耗大量的营养物质,对于需要的是生物总产量的作物(如牧草、生物燃料作物)来说,并不需要其开花,如能抑制其成花,则能减少养分的消耗,促进营养生长从而提高作物生物产量。要达到此目的,可以通过控制成花过程中某些基因的表达,一是抑制成花促进基因(如 *SOC1*、*FT* 基因)的表达,二是

是促进成花抑制基因(如 *TFL*、*ATH1* 基因)的表达。

Jensen 等^[13]从多年生黑麦草(*Lolium perenne*)中克隆 *TFL1* 基因,将该基因导入到紫羊茅(*Festuca rubra*)中表达,结果观察到,紫羊茅成花受到了抑制,抑制成花的程度与 *TFL1* 基因的表达水平正相关,并且在随后的 2 a 内,有些经春化作用的紫羊茅依然不能成花,因此该方法能够抑制紫羊茅的生殖生长,大大减少草坪草的养分消耗,增加新芽的生长,增大草坪的覆盖率。Valk 等^[14]在多年生黑麦草中表达拟南芥 *ATH1* 基因,可以看到植株抽穗延迟,有的植株甚至不开花。Salehi 等^[15]将拟南芥 *FLC* 基因导入烟草(*Nicotiana tabacum* L. 'Samsun')中,转基因烟草开花平均延迟了 14 d,烟草的叶面积明显得到提高,生物总产量亦增加。Melzer 等^[16]发现 *SOC1*、*FUL* 基因,或者 *FT*、*FUL* 基因双突变体的植株,表现出次生长及营养组织产量急剧增加,这表明这些开花时间基因可能是有针对性的操纵作物的生物总产量。如果将这些基因应用到生物燃料作物的研究中来,是否也能如所愿大大促进燃料作物次生生长的急剧增加,需要进一步研究^[17]。

2.2 缩短童期

2.2.1 缩短果树童期 果树童期是指果树从种子萌发,经历一定的生长阶段,到具备开花潜能的这段时期。有的果树童期有 10 a 左右,如薄壳山核桃(*Carya illinoensis* Koch.),有的甚至有十几年。目前缩短童期主要是通过嫁接的方法来达到,随着基因工程技术的发展,亦可以利用花发育调控基因通过基因工程来缩短童期,并且已经有很多相关报道。理论上,减少开花抑制基因的表达,或者促进开花促进基因的表达,都能够使植株提早开花,从而达到缩短果树童期的目的。欧洲山梨(*Pyrus communis*)有长达 14 a 的童期,Freiman 等^[18]将其 *TFL* 基因 *TFL1-1*、*TFL1-2* 沉默后进行组织培养,可以观察到 1~8 月后植株开始开花。Shen 等^[19]将小叶杨(*Populus simonii*)的 *FT* 基因导入正处于童期的欧美杂种山杨(*Populus tremula* × *P. tremuloides*),结果发现白杨在 40 d 内成花。柑橘树(*Citrus reticulata* Banco.)的童期据品种不同有 6~20 a 的童期。Pena 等^[20]将拟南芥 *AP1*、*LFY* 基因在柑橘幼苗中组成型表达,可以观察到柑橘生长发育正常,花发育提早且可育,并且转基因柑橘的子代童期得到缩短,在第 1 年春天即可开花。Yamagishi 等^[21]将拟南芥 *FT* 基因导入到刚发芽的苹果(*Malus* × *domestica* Borkh.)幼苗子叶中,1.5~2 月后苹果幼苗即可开花。Flachowsky 等^[22]将白桦树(*Betula pendula* Roth.)的 *BpMADS4* 基因(拟南芥 *FUL* 同源基因)导入苹果中,将转基因植株进行组织培养后,有的植株 4 个月左右形成完全花,转移到温室中种植时,植

株亦能成活,花在顶端生长,单性。另外 Kotoda 等^[23]报道苹果开花抑制基因 *TFL1* 受到抑制,能显著地减少其童期。

2.2.2 缩短多年生观赏植物童期 多年生开花观赏植物,其第 1 年一般只进行营养生长而不产生花,有的植物成花甚至需要十几年,如银杏(*Ginkgo biloba*)的实生苗开花需 15~20 a^[24]。缩短多年生观赏植物童期,使其提早开花,对生产及科研均具有重大意义。龙胆花(*Gentiana scabra*)、三花龙胆(*Gentiana triflora*)是日本最受欢迎的龙胆科观赏植物之一,通常它们是在播种后的第 3 年才开始开花,其营养生长期很长。Nakatsuka 等^[25]将拟南芥的 *FT* 基因导入龙胆花、三花龙胆中并在 *rolC* 启动子的控制下表达,可以看到最早形成花芽的植株是在转基因成功后的第 4 个月,并以转基因植株的叶片为外植体,进行再生培养,结果也能观察到早花的表现型,并且在温室中适应环境后,其花生长正常。关于利用花发育相关基因缩短观赏植物童期的相关报道较少,由于花发育基因的相对保守性,并且已经报道可以缩短很多果树的童期,可以肯定观赏植物的童期亦能缩短,促使其提早开花,相信随着研究的深入将会有更多这方面的报道。

2.3 产生雄性不育株

若是能培养出雄性不育株,在育种上将能免去人工去雄的繁琐,化学去雄污染环境、抑制植物生长的缺点^[26]。雄性不育另一个重要用途是抑制植株花粉的扩散。利用花发育调控基因,来产生雄性不育株是可行的。根据 ABCE 模型可知,B+C+E 基因决定植株的雄花,使 B、C、E 基因中的任一个基因功能异常,均有可能产生雄性不育株。

Mitsuda 等^[27]利用嵌合抑制子沉默技术(CRES-T)抑制水稻(*Oryza sativa*)的 *AP3* 功能基因 *SUPERWOMAN1*,结果出现高频率的雄性不育株。同样利用该技术沉默拟南芥 *AP3* 及 *AG* 基因,出现不育性植株的频率高达 90%以上。Linke 等^[28]报道在一种“心皮化”的细胞质雄性不育(CMS)胡萝卜(*Daucus carota*)中,其雄蕊被心皮取代,造成该现象的原因是由于细胞质(线粒体)的影响,减少了 2 个 B 功能基因 *DcMADS2*、*DcMADS3* 的表达。Lemmetinen 等^[29]将白桦(*Betula platyphylla*)的 *BpMADS1* 基因(*SEP3* 同源基因)导入烟草中,可以看到形成的花缺少雄蕊和心皮,是不育的。Barbara 等^[30]研究认为玉米(*Zea mays*)的 *silky1* 基因(属于 B 功能基因)突变可以导致植株雄性不育。

2.4 观赏植物分子育种

观赏植物的分子育种是指不经过有性过程,将外源基因(DNA)导入植物,诱发可遗传的变异,以选育带目

的性状的优良品种的育种技术^[31]。利用花发育调控基因,可以从根本上改变观赏花卉的花期、花型、花色。

2.4.1 改变花期 改变花期即为花期调控,花发育调控基因有抑制成花也有促进成花,利用相应基因进行分子育种,就有可能延迟花期或使花期提前。文心兰(*Oncidium gowei* Ramsey.) *OMADS1* 基因是拟南芥 *AP1* 同源基因, Thiruvengadam 等^[32]将 *OMADS1* 基因导入文心兰中,该基因的过量表达可使植株提前开花,并且花的数量增加。Shulga 等^[33]在菊花(*Flos chrysanthemi*)中组成型表达菊科的 *AP1* 基因,在短日照条件下,转基因植株提前 2 周发芽,并且提前 3 周全部完成花序形成。An 等^[34]报道水稻(*Oryza sativa*)的 *OsMADS1* 基因(*AP1* 功能基因)在长日照美花烟草(*Nicotiana sylvestris*)中组成型表达,可使烟草成花不受光周期的影响,在短日照烟草(*Nicotiana tabacum*)中组成型表达,亦可以看到相同的结果,因此利用该基因可以改变烟草的花期,而不受光周期的影响;另有研究报道,过量表达 *LFY* 基因可以使转基因杨树(*Populus trichocarpa*)、菊花(*Flos chrysanthemi*)的花期提前^[35]。

2.4.2 改变花型 花型的改变可以通过控制花器官决定基因的表达来实现,以下归纳了利用 B、C、E 功能基因来改变花型。由于 A 功能基因(*AP1*、*AP2*)中的基因参与花分生组织的形成,故很少有利用 A 功能基因来改变花型的报道。利用 B 功能基因改变花型:B 功能基因是决定花瓣及雄蕊器官的基因,因此控制该基因的表达主要引起花瓣及雄蕊的表型变化,当然也能引起其它表型的变化。Tzeng 等^[36]发现在桔梗中异位表达百合(*Lilium longiflorum*) B 功能基因 *LMADS1*,可以观察到转基因桔梗(*Eustoma grandiflorum*)第 2 轮花瓣形成了萼片状结构,第 3 轮产生没有花丝的雄蕊^[37]; Nakano 等^[38]克隆百子莲(*Agapanthus praecox* ssp. *orientalis*)的 B 功能基因 *ApGLO*、*ApDEF*,在毛油点草(*Tricyrtis hirta*)中同时表达 *ApGLO*、*ApDEF* 基因时,毛油点草第 4 轮花器官,即心皮的柱头长度明显增加,从侧面看第 4 轮花器官犹如鹤立鸡群,而野生型植株的第 4 轮花器官,从侧面可以看出,其向上生长的高度低于花瓣向上生长的高度。利用 C 功能基因改变花型:C 功能基因即 *AG* 基因,是雄蕊及心皮决定基因,抑制 C 功能基因的表达,通常能导致雄蕊及心皮被花冠取代。Sage-Ono 等^[39]利用嵌合抑制子沉默技术沉默牵牛花(*Pharbitis nil*)的 C 类基因 *DP*,结果矮牵牛产生重瓣花; Aidal 等^[40]通过抑制菊花(*Flos chrysanthemi*) *AG* 基因的表达,可以将菊花的雌蕊及雄蕊器官转变成类似花冠状的器官; Yu 等^[41]利用非洲菊的反义 *AG* 基因导入非洲菊(*Gerbera hybrida*),其第 3 轮花器官转变成花冠状器官。利用 E 功能基因改

变花型:E 功能基因是在四轮花器官中都表达的基因,因此对该基因表达进行控制,其结果比较难以预测,但能观察到许多意想不到的表型。Matsubara 等^[42]以一种转座因子 *dPifTp1* 插入到矮牵牛 (*Petunia hybrida* Vilm.) *FBP2* 基因(E 功能基因)的第 2 个内含子中,该转座子能部分抑制 *FBP2* 基因的表达,可以观察到在矮牵牛的花冠部位产生一种花萼状的结构,另外 Vandenbussche 报道 *FBP2* 基因突变的矮牵牛,其第 3 轮花器官能产生次级花序。

2.4.3 改变花色 花色是观赏植物最重要的质量指标之一,主要由类黄酮、类胡萝卜素、生物碱 3 类物质决定^[43],控制花发育基因的表达,能引起花色上的变化,可能是引起这些物质的生物合成。Hou 等^[44]将日本杏 (*Prunus mume* Sieb. et Zucc.) *AG* 基因导入烟草中,烟草花的颜色从粉红变成白色。Sasaki 等^[45]控制夏堇 (*Torenia fournieri*) *B* 功能基因 *TfGLO*、*TfDEF* 的表达,过量表达 *TfGLO* 基因时,观察到夏堇白色花萼间有紫色,抑制 *TfDEF* 的表达时,花瓣部分脱色。Masahito 等^[46]利用嵌合抑制子沉默技术,沉默夏堇 *SEP3* 基因,出现不同程度的花瓣颜色变化。

3 问题与展望

拟南芥花发育基因的研究已经很深入,但有些基因的功能还不是很明确,需要进一步深入研究,并发现更多的花发育调控基因。进行花发育相关基因的应用研究,首先要建立一个可行的基因工程体系,但有些植物的组织培养体系尚未建立起来,这严重制约了花发育调控基因的基因工程研究。尽管拟南芥花发育调控基因的功能已经明确,并且不同物种间其功能是相对保守的,但在进行转基因的研究时并不都产生理想的结果,如 Flachowsky 等^[47]将拟南芥 *LFY* 基因导入苹果中发现,并未引起苹果早花。利用花发育调控基因进行育种时,如果能够表现出人们所需的性状,该性状是否可以遗传,是需要进一步研究并完善的。任何科学研究都需要与实际需要相联系,目前关于将花发育调控基因应用到实际生产实践中的报道较少。随着对花发育调控基因研究的深入,相信这些问题得到一些解决,并应用到更多植物上,产生我们所需的性状。

参考文献

[4] Jung C, Müller A E. Flowering time control and applications in plant breeding[J]. Trends in Plant Science, 2009, 14(10): 563-573.

- [5] Amasino R. Seasonal and developmental timing of flowering[J]. The Plant Journal, 2010, 61(6): 1001-1013.
- [6] Moon J, Suh S S, Lee H, et al. The *SOC1 MADS-box* gene integrates vernalization and gibberellin signals for flowering in *Arabidopsis*[J]. The Plant Journal, 2003, 35(5): 613-623.
- [7] Osnato M, Castillejo C, Matías-Hernández L, et al. *TEMPRANILLO* genes link photoperiod and gibberellin pathways to control flowering in *Arabidopsis*[J]. Nature Communications, 2012(3): 808.
- [8] Blázquez M A, Weigel D. Integration of floral inductive signals in *Arabidopsis*[J]. Nature, 2000, 404: 889-892.
- [9] Grandi V, Gregis V, Kater M M. Uncovering genetic and molecular interactions among floral meristem identity genes in *Arabidopsis thaliana*[J]. The Plant Journal, 2012, 69: 881-893.
- [10] Theissen G. Development of floral organ identity: stories from the *MADS* house[J]. Current Opinion in Plant Biology, 2001(4): 75-85.
- [11] Roux F, Touzet P, Cuguen J, et al. How to be early flowering: an evolutionary perspective[J]. Trends in Plant Science, 2006, 11(8): 375-380.
- [12] Maizel A, Busch M A, Tanahashi T, et al. The floral regulator *LEAFY* evolves by substitutions in the DNA binding domain[J]. Science, 2005, 308: 260-263.
- [13] Jensen C S, Salchert K, Gao C, et al. Floral inhibition in red fescue (*Festuca rubra* L.) through expression of a heterologous flowering repressor from *Lolium*[J]. Molecular Breeding, 2004(13): 37-48.
- [14] Valk P, Proveniers M C G, Pertjjs J H, et al. Late heading of perennial ryegrass caused by introducing an *Arabidopsis* homeobox gene[J]. Plant Breeding, 2004, 123(6): 531-535.
- [15] Salehi H, Ransom C B, Oraby H F, et al. Delay in flowering and increase in biomass of transgenic tobacco expressing the *Arabidopsis* floral repressor gene *FLOWERING LOCUS C*[J]. Journal of Plant Physiology 2005, 162(6): 711-717.
- [16] Melzer S, Lens F, Gennen J, et al. Flowering-time genes modulate meristem determinacy and growth form in *Arabidopsis thaliana* [J]. Nature Genetics, 2008, 40: 1489-1492.
- [17] Demura T, Ye Z H. Regulation of plant biomass production[J]. Current Opinion in Plant Biology, 2010, 13(3): 298-303.
- [18] Freiman A, Shlizerman L, Golobovitch S, et al. Development of a transgenic early flowering pear (*Pyrus communis* L.) genotype by RNAi silencing of *PcTFL1-1* and *PcTFL1-2*[J]. Planta, 2012, 235(6): 1239-1251.
- [19] Shen L L, Chen Y, Su X H, et al. Two FT orthologs from *Populus simonii* Carrière induce early flowering in *Arabidopsis* and poplar trees [J]. Plant Cell Tiss Organ Cult, 2012, 108: 371-379.
- [20] Pena L, Martin-Trillo M, Juarez J. et al. Constitutive expression of *Arabidopsis* *LEAFY* or *APETALA1* genes in citrus reduces their generation time[J]. Nature Biotechnology, 2011, 19(3): 263-267.
- [21] Yamagishi N, Sasaki S, Yamagata K, et al. Promotion of flowering and reduction of a generation time in apple seedlings by ectopic expression of the *Arabidopsis thaliana* *FT* gene using the Apple latent spherical virus vector [J]. Plant Molecular Biology, 2011, 75: 193-204.
- [22] Flachowsky H, Peil A, Sopanen T, et al. Overexpression of *BpMADS4* from silver birch (*Betula pendula* Roth.) induces early-flowering in apple (*Malus × domestica* Borkh.) [J]. Plant Breeding, 2007, 126(2): 137-145.
- [23] Kotoda N, Wanami H I, Takahashi S, et al. Antisense expression of *MdTFL1*, a *TFL1*-like gene, reduces the juvenile phase in apple[J]. Journal of the American Society for Horticultural Science, 2006, 131: 74-81.

- [24] 陈柳吉, 许锋, 蔡荣, 等. 植物开花基因调控及银杏童期遗传改良研究进展[J]. 河南农业科学, 2008(2): 13-16.
- [25] Nakatsuka T, Abe Y, Kakizaki Y, et al. Over-expression of Arabidopsis *FT* gene reduces juvenile phase and induces early flowering in ornamental gentian plants [J]. Euphytica, 2009, 168: 113-119.
- [26] 缪颖, 伍炳华, 陈德海. 植物雄性不育基因工程的研究及应用(综述)[J]. 热带植物通讯, 2000, 29(1): 55-60.
- [27] Mitsuda N, Hiratsu K, Todaka D, et al. Efficient production of male and female sterile plants by expression of a chimeric repressor in *Arabidopsis* and rice[J]. Plant Biotechnology Journal, 2006(4): 325-332.
- [28] Linke B, Nothnagel T, Boerner T. Flower development in carrot CMS plants; mitochondria affect the expression of MADS box genes homologous to *GLOBOSA* and *DEFICIENS*[J]. The Plant Journal, 2003, 34(1): 27-37.
- [29] Lemmetyinen J, Pennanen T, Lannenpaa M, et al. Prevention of flower formation in dicotyledons[J]. Molecular Breeding, 2001(7): 341-350.
- [30] Barbara A A, David R L, Pietro C, et al. Molecular and genetic analyses of the *Silky1* gene reveal conservation in floral organ specification between eudicots and monocots[J]. Molecular Cell, 2000, 5(3): 569-579.
- [31] 郭兆武, 萧浪涛. 观赏花卉分子育种及育种中的基因工程[J]. 长沙电力学院学报(自然科学版), 2003, 18(1): 84-88.
- [32] Thiruvengadam M, Chung I M, Yang C H. Overexpression of *Oncidium* MADS box (*OMADS1*) gene promotes early flowering in transgenic orchid (*Oncidium Gower Ramsey*) [J]. Plant and Cell Physiology, 2003, 44(8): 783-794.
- [33] Shulga O A, Mitouchkina T Y, Shchennikova A V, et al. Over expression of *AP1*-like genes from *Asteraceae* induces early-flowering in transgenic *Chrysanthemum* plants[J]. In Vitro Cellular and Developmental Biology Plant, 2011, 47: 553-560.
- [34] An K, An G. Overriding photoperiod sensitivity of flowering time by constitutive expression of a MADS box gene[J]. Journal of Plant Biology, 2000, 43(1): 28-32.
- [35] 白凌. *LEAFY* 及其同源基因的表达与高等植物的成花[J]. 河北农业科学, 2007, 11(1): 72-76.
- [36] Tzeng T Y, Yang C H. A MADS box gene from Lily (*Lilium Longiflorum*) is sufficient to generate dominant negative mutation by interacting with *PISTILLATA* (*PI*) in *Arabidopsis thaliana* [J]. Plant and Cell Physiology, 2001, 42(10): 1156-1168.
- [37] Thiruvengadam M, Yang C H. Ectopic expression of two MADS box genes from orchid (*Oncidium Gower Ramsey*) and lily (*Lilium longiflorum*) alters flower transition and formation in *Eustoma grandiflorum* [J]. Plant Cell Reports, 2009, 28: 1463-1473.
- [38] Nakano M, Umehara H, Hara Y, et al. Flower form alteration by genetic transformation with the class B MADS-box genes of *Agapanthus praecox* spp. orientalis in transgenic dicot and monocot plants[J]. Molecular Breeding, 2007, 20: 425-429.
- [39] Sage-Ono K, Ozeki Y, Hiyama S, et al. Induction of double flowers in *Pharbitis nil* using a class-C MADS-box transcription factor with Chimeric REpressor gene-Silencing Technology [J]. Plant Biotechnology, 2011, 28: 153-165.
- [40] Aida R, Komano M, Saito M. Chrysanthemum flower shape modification by suppression of chrysanthemum-*AGAMOUS* gene[J]. Plant Biotechnology 2008, 25: 55-59.
- [41] Yu D, Kotilainen M, Pöllänen E, et al. Organ identity genes and modified patterns of flower development in *Gerbera hybrida* (*Asteraceae*) [J]. The Plant Journal, 1999, 17(1): 51-62.
- [42] Matsubara K, Shimamura K, Kodama H, et al. Green corolla segments in a wild *Petunia* species caused by a mutation in *FBP2*, a *SEPALLATA*-like MADS box gene[J]. Planta, 2008, 228: 401-409.
- [43] 张石宝, 胡虹, 李树云. 花卉基因工程研究进展I: 花色[J]. 云南植物研究, 2001, 23(4): 479-487.
- [44] Hou J H, Gao Z H, Zhang Z. Isolation and characterization of an *AGAMOUS* homologue *PmAG* from the Japanese Apricot (*Prunus mume* Sieb. et Zucc.) [J]. Plant Molecular Biology Reports, 2011, 29: 473-480.
- [45] Sasaki K, Aida R, Yamaguchi H, et al. Functional divergence within class B MADS-box genes *TfGLO* and *TfDEF* in *Torenia fournieri* Lind [J]. Molecular Genetics And Genomics, 2010, 284: 399-414.
- [46] Shikata M, Ohme-Takagi M. The utility of transcription factors for manipulation of floral traits[J]. Plant Biotechnology, 2008, 25: 31-36.
- [47] Flachowsky H, Hattasch C, Hofer M. Overexpression of *LEAFY* in apple leads to a columnar phenotype with shorter internodes[J]. Planta, 2010, 231: 251-263.

Study and Application on the Flowering Regulating Genes in Plants

MO Zheng-hai, ZHANG Ji-yu, XUAN Ji-ping, JIA Xiao-dong, GUO Zhong-ren

(Institute of Botany, Jiangsu Province and Chinese Academy of Sciences, Nanjing, Jiangsu 210014)

Abstract: The transition from vegetative to reproductive phases during higher plants development was the result of a complex interaction of environmental and endogenous factors. Essentially flowering was control by flowering regulation genes, after understanding the function of them, we can artificially control the flowering of plants. The flowering regulating genes, whose function were conserved among different plants, were widely used in the research of transgenic. This paper reviewed the research on the process of flowering and the main flowering regulating genes in *Arabidopsis thaliana*, its application on improving biomass of economic crops, making plant male sterility, reducing juvenile phase, molecular breeding of ornament plants were systematically introduced.

Key words: plant; flower regulation genes; application; research progress