

兰科植物花发育相关基因的研究进展

田云芳¹, 蒋素华², 袁秀云², 马杰², 崔波²

(1. 郑州师范学院 生命科学系, 河南 郑州 450000; 2. 郑州师范学院 生物研究所, 河南 郑州 450000)

摘要: 兰科植物花器官结构高度特化, 是研究单子叶植物花发育分子机理的理想材料。该文综述了近年来国内外有关兰科植物成花转变及花器官发育相关基因研究进展, 花发育分子生物学研究的逐步深入, 对通过基因工程手段提高兰花品质及花期调控、推动分子育种进程等具有重要的意义。

关键词: 兰科植物; 成花转变; 花器官发育; 基因

中图分类号: S 682.31 **文献标识码:** A **文章编号:** 1001-0009(2014)12-0168-05

开花植物中, 兰科植物约有 30 000 个物种, 是最大的家族之一。与其它开花植物相比, 极度特化, 与其它单子叶植物相比(比如百合、郁金香), 花的结构形态极度多样。兰花的花结构表现出独特的进化特征, 如唇瓣的特化、合蕊柱的形成。兰花这种花结构与昆虫协同进化, 分子遗传机制很可能非常复杂。兰科植物繁殖器官的高度特化为人们研究新的变异基因及花的形态建成中不同水平、层次的遗传调控提供了极好的材料。目前兰花中已分离鉴定出一些花发育调控基因, 包括花器官特异基因及一些花分生组织特异基因。

1 兰科植物成花转变过程中的调控基因

植物成花转变是高等植物发育过程中的重要环节。花发育初期, 花时基因通过控制开花转变即控制花序分生组织或花分生组织的形成来调控开花的早晚, *MADS-box* 基因中 *AP1* 和 *FUL* 等属于花分生组织特性基因, 调控成花转变, 影响开花时间。2013 年, 吴菁华等^[1] 从建兰中分离到 *AP1/SQUA* 类 *MADS-box* 基因 *CeAP1*, *CeAP1* 基因在建兰花发育初期高水平表达, 同时在营养器官中也表达。

在拟南芥中参与成花转变的还有 *LFY*、*EMF*、*FT*、*TFL* 等基因。迄今在兰科植物中也鉴定分离到了 *LFY*、*FT*、*TFL1* 等的同源基因, 如在红门兰(*Orchis italica*)花序分生组织中分离到 *OrcLFY*^[2], 用作分子标记进行多个欧洲兰科植物的系统发育分析; 在蝴蝶兰(*Phalaenopsis amabilis*)中克隆到了 *LFY* 基因, 并构建

了高效表达载体^[3]; 文心兰(*Oncidium Gower Ramsey*)中克隆到 *OnFT* 和 *OnTFL1*, *OnFT* 在腋芽、叶片、假球茎和花中表达, 且幼嫩花芽中表达量较成熟花中高, 其表达受光周期的调控, *OnTFL1* 只在腋芽和假球茎中检测到 mRNA, 且不受光周期的影响; 孙崇波等^[4] 从蕙兰(*Cymbidium faberi*)中克隆到 *CfFT*, 在烟草中进行异源表达能促进烟草提前开花。拟南芥中进行 *OnFT* 异位表达可使转基因植株提前开花, 且 *AP1* 表达量显著提高^[6]。35S::*OnTFL1* 在拟南芥中异位表达表现为开花延迟, *AP1* 表达量下降^[5]。

2000 年, Yu 等^[6] 从石斛兰(*Dendrobium grex Madame Thong-In*)营养生长过渡到生殖生长的茎端分生组织中得到 gene 7(*otg7*), 以此为探针, 分离出了 *DoMADS1*、*DoMADS2*、*DoMADS3* 三个 *MADS-box* 基因, 分别属于 *AGL2*、*SQUA*、*OSMADS1* 亚家族。*DoMADS1* 在花序分生组织、花原基中表达, 之后定位于所有花器官中; *DoMADS2* 早在 6 周茎端分生组织中表达, 然后是整个成化转变过程中, 之后在蕊柱中表达; *DoMADS3* 在茎端分生组织早期表达, 然后仅在花萼中表达。这些基因的成花转换和成熟的花器官中起着重要的作用。Yu 等^[7] 进一步研究发现, *DoMADS1* 是石斛兰成花期茎尖分生组织一个特异表达的基因, 全长上游启动子序列中各部分不同的 *Cis* 因子在控制该基因在营养、生殖组织及营养生长过渡到生殖生长的顶端分生组织中的表达缺一不可; Yu 等^[8] 还从石斛兰中分离到 *DOH1* 基因, 该基因在茎和富含分生组织区域内强烈表达, 转入 *DOH1* 的反义 mRNA 会产生大量的茎顶端分生组织。2003 年, Hsu 等^[9] 从文心兰中克隆了 *AGL6-like* 基因 *OMADS1*, 该基因在花序分生组织、不同时期的花芽、花梗、花的唇瓣、心皮中都有表达, 但不在营养叶、雄蕊、萼片和侧瓣中表达, 在拟南芥中进行异位表达

第一作者简介: 田云芳(1978-), 女, 博士, 讲师, 现主要从事园林植物资源与利用等研究工作。E-mail: tianyunfang2011@163.com.

基金项目: 河南省科技攻关资助项目(092102110128); 河南省教育厅科学技术研究重点资助项目(14A220005)。

收稿日期: 2014-03-14

后,产生无叶柄、卵形子叶、卷曲小叶的现象,且开花提早,失去无限花序,也与将 35S::AP1 和 35S::LFY 转入拟南芥的表型相似^[10-11]。进一步研究表明,在转入 35S::OMADS1 的拟南芥植株中,花时基因 *FT*、*SOC1* 以及花分生组织特异性基因 *LFY*、*AP1* 都受到显著的正调控。这表明 *OMADS1* 在拟南芥中可以通过激活 *FT* 和 *SOC1* 基因来调控花的形成。

2 控制花器官形成的基因

控制花器官形成的基因主要有 *AP1*、*AP2*、*AP3*、*DEF*、*GLO/PI*、*AGL6* 和 *AG* 等^[12]。

2.1 蝴蝶兰

Tsai 等^[13-14]从姬蝴蝶兰(*Phalaenopsis equestris*)花苞表达序列标签(EST)库中分离鉴定得到 *PeMADS2*、*PeMADS3*、*PeMADS4* 和 *PeMADS5* 四个 B 类的 *DEF/AP3* 基因和 1 个 *GLO/PI*-like 基因 *PeMADS6*。*PeMADS2* 在萼片、花瓣中强表达,蕊柱中弱表达;*PeMADS3* 在花瓣、唇瓣中强表达,蕊柱中弱表达;*PeMADS4* 只在唇瓣、蕊柱中表达;*PeMADS5* 主要在花瓣中表达,但在萼片、唇瓣和蕊柱中少量表达。*PeMADS6* 在花芽、未成熟子房和成花所有花器官(除花粉块外的花萼、花瓣、唇瓣、花柱)均有表达,但营养器官没有表达。*PeMADS2*、*PeMADS4*、*PeMADS5* 分别与萼片、唇瓣、花瓣发育相关。授粉诱导或自然衰老的过程中,在花和未成熟的子房中 *PeMADS6* 表达量减少,表明其对子房或胚珠发育具有抑制作用,*PeMADS6* 在拟南芥中过表达后,拟南芥花萼花瓣状,与野生型相比花的寿命增加了 3~4 倍。且还有种子成熟推迟的现象,这与该基因抑制子房发育结论相一致。所以,*PeMADS6* 不仅参与花器官的发育,还可以延长花的寿命,并且参与子房的发育。

郭滨^[15]从蝴蝶兰中克隆到 4 个 *MADS-box* 基因:*PhPI9*、*PhPI10*、*PhPI15* 和 *PhAP3*。RT-PCR 与原位杂交表明 3 个 *PI*-like 基因均在营养生长阶段不表达,生殖发育阶段表达,*PhPI15* 在花器官所有组织中都表达,而 *PhPI9*、*PhPI10* 仅在唇瓣表达。*PhAP3* 在所有的花器官及各个时期中都表达。随着花发育的进行,3 个 *PI* 类 *MADS* 基因在花粉块中大量表达,*PhAP3* 在药帽处大量表达。将 *PhPI15* 转化烟草,转化株在开花时个体和花型均明显小于野生型,并且还表现出花的雄性不育性^[16]。

2006 年, Song 等^[17]用 RACE 技术从蝴蝶兰中克隆出 *AG* 家族 C 类基因 *PhalAG1* 和 D 类基因 *PhalAG2*。它们在营养器官中没有表达,而在花芽、唇瓣、蕊柱和胚珠中都表达,表明在花发育中其功能冗余。

2007 年, Chen 等^[18]又从蝴蝶兰中分离得到

ORAP11 和 *ORAP13* 2 个 *SQUA*-like 基因, RT-PCR 分析表明, 2 个基因在花芽和各营养器官中都能表达。在烟草中对其进行过表达, 转化株开花提前且出现植株形态的改变。说明这 2 个基因可能部分功能冗余, 且这 2 个基因在蝴蝶兰开花转变和形态建成方面都有着重要的作用。

同年, 郑至勤^[19]从姬蝴蝶兰中克隆到 2 个 E 类基因 *PeMADS8*、*PeMADS9*, 在唇瓣中特异表达, 这与 B 类基因 *PeMADS4* 的表达特性相似, 可能都跟唇瓣的发育有关。也从姬蝴蝶兰花的 EST 库中筛选到 *PeEREBP1*、*PeEREBP2*、*PebHLHL1*, 与 *PeMADS4* 的表达特性也相似, 可能也与唇瓣的发育相关。

2011 年, Song 等^[20]从蝴蝶兰中分离到了 *APETALA1/FRUITFULL*-like 亚家族 *MADS-box* 基因 *PhalFUL*, 原位杂交表明, *PhalFUL* 在花发育早期阶段就开始表达, 并参与花器官的形成。2012 年, Chen 等^[21]从蝴蝶兰中分离到 1 个 C 类基因 *PeMADS1* 和 1 个 D 类基因 *PeMADS7*, 它们都在蕊柱和胚珠发育中起着重要的作用。

2.2 石斛兰

Skipper 等^[22]利用 RACE 技术从球花石斛(*Dendrobium thyrsiflorum*)中分离出 3 个 *FUL*-like *MADS-box* 基因 *DthyrFL1*、*DthyrFL2*、*DthyrFL3* 和 2 个 *AG*-like 基因 *DthyrAG1*、*DthyrAG2*^[23]。3 个 *FUL*-like 基因在兰花花发育过程中扮演着重要的角色。*DthyrAG1* 属于 C 类、*DthyrAG2* 属于 D 类 *MADS* 功能基因, *DthyrAG1* 只在胎座、子房发育的初期表达, 而 *DthyrAG2* 贯穿子房的整个发育过程。这表明在球花石斛的子房发育过程中, *DthyrAG2* 比 *DthyrAG1* 更重要^[23]。

2006 年, Xu 等^[24]利用 RACE 技术从鸢尾石斛(*D. crumenatum*)中分离出 7 个 *MADS-box* 基因: *DcOAP2*、*DcOAP3A*、*DcOAP3B*、*DcOPI*、*DcOAG1*、*DcOAG2* 和 *DcOSEP1*。表达分析结果表明, A 功能基因在叶片及所有花器官中均表达, B 功能基因中, *DcOAP3A* 与 *DcOAP2* 表达特性相似, 而 *DcOAP3B* 只在侧瓣、唇瓣、花粉囊和蕊柱中表达, *DcOPI* 在所有花器官中都表达。C 功能基因 *DcOAG1* 在所有花器官中表达; 而 D 功能基因 *DcOAG2* 只表达于花粉囊、蕊柱。E 功能基因 *DcOSEP1* 表达于所有花器官。将 *DcOPI* 转化拟南芥, 转化株萼片为花瓣状, 这和拟南芥 *PI* 基因作用相似。将 *DcOAG1* 转化拟南芥, 转化株萼片呈现心皮状, 花瓣雄蕊状或者缺失, 与拟南芥 *AG* 基因功能相似。将 *DcOAP3A* 转化拟南芥, 与野生型相比无明显不同。

2.3 文心兰

2002 年, Hsu 等^[25]分离得到了文心兰 B 类花发育

基因 *OMADS3*, 该基因在所有花器官、营养叶中表达, 与拟南芥和金鱼草等模式植物 B 类基因的表达特性不一致, 结果表明, 可能 *OMADS3* 是 *TM6*-like 基因原始形态的一种, 而该基因在单子叶植物中高度保守, 且和 A 类功能基因具有相同的控制花器官的形成和花发生的作用。

之后, Chang 等^[26] 又从文心兰中成功分离到 *OMADS6*、*OMADS7*、*OMADS10*、*OMADS11* 4 个 *AP1/AGL9*-like *MADS*-box 基因, *OMADS5*、*OMADS3* 和 *OMADS9* 3 个 *AP3* 类基因以及 1 个 *PI* 类基因 *OMADS8*^[27]。分析表明, *OMADS6*、*OMADS7*、*OMADS10*、*OMADS11* 分别是 *SEP3*、*AGL6*-like、*paleo-AP1*、*SEP1/2* 的同源基因。*OMADS6* 在萼片、侧瓣、唇瓣、心皮中表达, 雄蕊中表达微量, *OMADS7*、*OMADS11* 与 *OMADS6* 表达特性相似, 而 *OMADS10* 表达于营养叶、成熟花的唇瓣和心皮中。将 *OMADS7*、*OMADS11* 与 *OMADS6* 在拟南芥中进行异位表达后, 转基因株明显早花, 而转 *OMADS10* 株提前开花不太明显。此外, 转化 *OMADS6* 的拟南芥萼片心皮状, 转化 *OMADS7* 的植株花瓣雄蕊状, 而转化 *OMADS10* 和 *OMADS11* 的植株花变化不大。表明这 4 个基因在兰花开花转变及花器官形成中有多重作用^[26]。*OMADS8*、*OMADS3* 在四轮花器官和营养叶中都有表达, *OMADS9* 只在花瓣、唇瓣中强烈表达, 而 *OMADS5* 在萼片、花瓣中强烈表达, 且 *OMADS5* 的表达与唇瓣的形成负相关^[27]。Hsu 等^[28] 还从文心兰中得到了 C 类基因 *OMADS4*, 遗传转化拟南芥使其早花。

2011 年, 徐小雁^[29] 还从文心兰中克隆到 1 个花发育相关的 *MADS*-box 基因 *OAP3*, 从抽花开始, 该基因随花芽生长相对表达丰度呈明显上升趋势; 在萼片、花瓣、唇瓣、雄蕊、子房以及营养器官叶片和花茎中都表达。

2.4 国兰

向林等^[30] 从蕙兰 (*Cymbidium faberi*) 中分离到 1 个 *MADS*-box 基因家族 *AP1/AGL9* 组的 *AGL6* 同源基因 *CfAGL6*, 可能在蕙兰成花转变和花器官的形成过程中起着重要作用。还分离到另外 1 个 *MADS*-box 基因为 *CfAG*, 属于 C 类基因, 在花芽、子房和蕊柱中表达^[31]。2011 年, 向林等^[32] 又从蕙兰 (*Cymbidium faberi*) 中分离到 3 个 B 类 *MADS*-box 基因 *CfGLO*、*CfDEF1* 和 *CfDEF2*, 3 个基因都在蕙兰幼嫩子房中有表达。2013 年, 田云芳等^[33] 从蕙兰中分离到了 1 个 *APETA-LA1/FRUITFULL*-like 亚家族 *MADS*-box 基因 *CfAP11*, 该基因与成花转变和花发育密切相关。2010 年, 孙崇波等^[34] 从春兰 (*Cymbidium goeringii*) 中克隆到 *AGL6* 基因, 属于 E 类基因, *AGL6* 在唇瓣、子房中表达最高, 花瓣、萼片中表达量次之, 根、叶、蕊柱中表达量最

低, 可能在春兰成花转变及花器官形成过程中起重要的作用。2011 年, 朱永平等^[35] 从墨兰 (*Cymbidium sinensis*) 筛选出 32 个上调表达 *MADS* 基因, 包括 *TM6*、*AG*、*AP1*、*DEF1*、*AP3* 及 *PI* 基因, 这些 *MADS* 基因参与了多舌瓣发生。2013 年, 吴菁华等^[36] 从建兰中分离到 *AP1/SQUA* 类 *MADS*-box 基因 *CeAP1*, *CeAP1* 基因在建兰花发育初期高水平表达, 同时在营养器官中也表达。

2.5 其它兰花花器官发育相关基因

2006 年, 潘昭君^[37] 从 10 个兰科植物, 即石斛兰 (*Dendrobium Spring Jewel*)、兜兰 (*Paphiopedilum Macabre*)、三褶虾脊兰 (*Calanthe triplicata*)、台湾金线莲 (*Anoectochilus formosanus*)、毛唇玉凤兰 (*Habenaria petelotii*)、血叶兰 (*Ludisia discolor*)、大花羊耳蒜 (*Liparis distans*)、鹤顶兰 (*Phaius tankervilleae*)、白拉索兰 (*Brassavola nodosa*) 与文心兰 (*Oncidium Gower Ramsey*) 中克隆出类 *DEF/AP3* 基因 14 个和类 *GLO/PI* 基因 12 个。类 *GLO/PI* 基因在兰科植物中保守性极强, 在花器官的表达模式相同。类 *DEF/AP3* 基因序列群则分为 4 个基因组类 *PeMADS2-5* (*Pe2-5*), 形成 2 个姐妹群 *Pe2/5*、*Pe3/4*, 类 *Pe2/5* 基因群主要在侧瓣、萼片中表达, 而类 *Pe3/4* 基因群主要在唇瓣、蕊柱中表达。

2007 年, Kim 等^[38] 从鹭兰 (*Habenaria radiata*) 中克隆到 3 个 B 类功能基因 *HrDEF*、*HrGLO1*、*HrGLO2*。*HrDEF* 只在侧瓣、蕊柱中表达, *HrGLO1*、*HrGLO2* 在萼片、侧瓣和蕊柱中表达。在鹭兰突变体 (萼片花瓣状) 中, 这 3 个基因在花瓣状萼片、花瓣和蕊柱中都表达。这说明, *HrDEF* 的表达差异可引起鹭兰花器官萼片和花瓣的差异。2008 年, 陈小强等^[39] 从大花蕙兰 (*Cymbidium hybridum*) 的子房中分离和克隆了 *ChMADS1* 基因。该基因编码的氨基酸序列与 *PeAP3*、*DcOAP3A* 基因同源性较高, 属于 *AP3* 基因家族中的 *paleoAP3* 基因。*ChMADS1* 在子房及花器官的各个组织中都表达, 是具特殊表达功能 B 组的 *AP3* 基因家族中一个新成员。2012 年, 李冬梅等^[40] 获得了同色兜兰 (*Paphiopedilum concolor*) B 类 *MADS*-box 蛋白家族的 *AP3* 和 *PI* 亚家族基因, *PcDEF* 和 *PcGLO*, *PcDEF* 在成熟花、唇瓣和花瓣中的表达量高, *PcGLO* 在各组织中均有不同丰度的表达。2013 年, 崔波等^[41] 从萼脊兰 (*Sedirea japonica*) 花瓣中分离到 1 个 *MADS*-box A 类基因 *AP1-like*, 根据时空表达结果分析 *AP1-like* 可能在调控植物由营养生长向生殖生长过渡阶段及子房的建成中起重要作用。2013 年, 张俊芳等^[42] 从海南钻喙兰 (*Rhynchostylis gigantea*) 中分离得到 2 个 B 类 *MADS*-box 基因: *RgAP3* 和 *RgPI*, 2 个基因仅在生殖器官中表达, 而在营养器官中没有表达。

3 结语

近年来,国内外有关兰科植物成花转变及花器官发育相关基因研究已成为花发育分子生物学的热点,该研究的逐步深入,将对通过基因工程手段进一步改善兰花品质及进行花期调控、推动分子育种进程等具有重要的理论意义和实际意义。

参考文献

- [1] 吴菁华,吴少华,杨超,等.建兰 *AP1* 基因的克隆,表达及其与 *MADS*-box 转录因子相互作用的分析[J].园艺学报,2013,40(10):1935-1942.
- [2] Montieri S, Gaudio L, Aceto S. Isolation of the *LFY/FLO* homologue in *Orchis italica* and evolutionary analysis in some European orchids[J]. Gene, 2004,333:101-109.
- [3] 崔波,牛苏燕,蒋素华,等.蝴蝶兰 *LFY* 基因克隆及高效植物表达载体的构建[J].生物技术通报,2012(2):65-68.
- [4] 孙崇波,向林,李小白,等.蕙兰 *Flowering locus T* 基因的克隆及其对开花的影响[J].中国农业科学,2013,46(7):1419-1425.
- [5] Hou C J, Yang C H. Functional analysis of *FT* and *TFL1* orthologs from orchid (*Oncidium* Gower Ramsey) that regulate the vegetative to reproductive transition[J]. Plant and Cell Physiology, 2009,50(8):1544-1557.
- [6] Yu H, Goh C J. Identification and characterization of three orchid *MADS*-box genes of the *AP1/AGL9* subfamily during floral transition[J]. Plant Physiology, 2000,123(4):1325-1336.
- [7] Yu H, Yang S H, Goh C J. Spatial and temporal expression of the orchid floral homeotic gene *DOMADS1* is mediated by its upstream regulatory regions[J]. Plant Mol Biol, 2002,49(2):225-237.
- [8] Yu H, Yang S H, Goh C J. *D OH1*, a class 1 *knox* gene, is required for maintenance of the basic plant architecture and floral transition in orchid[J]. Plant Cell, 2000,12(21):43-59.
- [9] Hsu H F, Huang C H, Chou L T, et al. Ectopic expression of an orchid (*Oncidium* Gower Ramsey) *AGL6*-like gene promotes flowering by activating flowering time genes in *Arabidopsis thaliana* [J]. Plant and Cell Physiology, 2003,44(8):783-794.
- [10] Mandel M A, Yanofsky M F. A gene triggering flower formation in *Arabidopsis* [J]. Nature, 1995,377:522-524.
- [11] Weigel D, Nilsson O. A developmental switch sufficient for flower initiation in diverse plants[J]. Nature, 1995,377(6549):495-500.
- [12] 张则婷,李学宝. *MADS*-box 基因在植物发育中的功能[J].植物生理学通讯,2007,43(2):218-222.
- [13] Tsai W C, Kuoh C S, Chuang M H, et al. Four *DEF*-like *MADS* box genes displayed distinct floral morphogenetic roles in *Phalaenopsis* orchid[J]. Plant and Cell Physiology, 2004,45(7):831-844.
- [14] Tsai W C, Lee P F, Chen H I, et al. *PeMADS6*, a *GLOBOSA/PISTILLATA*-like gene in *Phalaenopsis equestris* involved in petaloid formation, and correlated with flower longevity and ovary development[J]. Plant and Cell Physiology, 2005,46(7):1125-1139.
- [15] 郭滨. 蝴蝶兰花发育相关 B 类 *MADS-box* 基因的克隆与鉴定[D]. 上海:复旦大学,2006.
- [16] 张浩,郭滨,李敏,等.蝴蝶兰 *PhAP3* 基因的表达特性研究[J].复旦学报(自然科学版),2010,49(1):16-20.
- [17] Song I J, Nakamura T, Fukuda T, et al. Spatiotemporal expression of duplicate *AGAMOUS* orthologues during floral development in *Phalaenopsis* [J]. Development Genes and Evolution, 2006,216(6):301-313.
- [18] Chen D, Guo B, Hexige S, et al. *SQUA*-like genes in the orchid *Phalaenopsis* are expressed in both vegetative and reproductive tissues[J]. Planta, 2007,226(2):369-380.
- [19] 郑至勤. 参与蝴蝶兰唇瓣发育之转录因子与研究[D]. 台南:成功大学,2007.
- [20] Song I J, Fukuda T, Ko S M, et al. Expression analysis of an *APETALA1/FRUITFULL*-like gene in *Phalaenopsis* sp. 'Hatsuyuki' (Orchidaceae) [J]. Horticulture, Environment, and Biotechnology, 2011,52(2):183-195.
- [21] Chen Y Y, Lee P F, Hsiao Y Y, et al. C- and D-class *MADS*-box genes from *Phalaenopsis equestris* (Orchidaceae) display functions in gynostemium and ovule development [J]. Plant and Cell Physiology, 2012, 53 (6): 1053-1067.
- [22] Skipper M, Pedersen K B, Johansen L B, et al. Identification and quantification of expression levels of three *FRUITFULL*-like *MADS*-box genes from the orchid *Dendrobium thyrsiflorum* (Reichb. f.) [J]. Plant Science, 2005,169(3):579-586.
- [23] Skipper M, Johansen L B, Pedersen K B, et al. Cloning and transcription analysis of an *AGAMOUS*- and *SEEDSTICK* ortholog in the orchid *Dendrobium thyrsiflorum* (Reichb. f.) [J]. Gene, 2006,366(2):266-274.
- [24] Xu Y, Teo L L, Zhou J, et al. Floral organ identity genes in the orchid *Dendrobium crumenatum* [J]. The Plant Journal, 2006,46(1):54-68.
- [25] Hsu H F, Yang C H. An Orchid (*Oncidium* Gower Ramsey) *AP3*-Like *MADS* gene regulates floral formation and initiation[J]. Plant Cell Physiol, 2002,43(10):1198-1209.
- [26] Chang Y Y, Chiu Y F, Wu J W, et al. Four orchid (*Oncidium* Gower Ramsey) *AP1/AGL9*-like *MADS* box genes show novel expression patterns and cause different effects on floral transition and formation in *Arabidopsis thaliana* [J]. Plant and Cell Physiology, 2009,50(8):1425-1438.
- [27] Chang Y Y, Kao N H, Li J Y, et al. Characterization of the possible roles for B class *MADS* box genes in regulation of perianth formation in orchid[J]. Plant Physiology, 2010,152(2):837-853.
- [28] Hsu H F, Hsieh W P, Chen M K, et al. C/D class *MADS* box genes from two monocots, orchid (*Oncidium* Gower Ramsey) and lily (*Lilium longiflorum*), exhibit different effects on floral transition and formation in *Arabidopsis thaliana* [J]. Plant and Cell Physiology, 2010,51(6):1029-1045.
- [29] 徐小雁. 文心兰 *AP3*-like 基因的克隆与表达分析研究[D]. 南宁:广西大学,2011.
- [30] 向林,孙崇波,郭方其,等.蕙兰 *AGL6* 基因的克隆和序列分析[C]. 中国观赏园艺研究进展,2010.
- [31] 向林,秦德辉,李伯钧,等.蕙兰 *AG* 基因的克隆和表达分析[C]. 中国观赏园艺研究进展,2011:134-138.
- [32] 向林,秦德辉,李小白,等.蕙兰 B 类 *MADS-box* 基因的克隆及表达分析[J].园艺学报,2011,38(12):2333-2341.
- [33] 田云芳,袁秀云,蒋素华,等.蕙兰 *MADS* 基因 *APETALA1/FRUITFULL*-like 的克隆和时空表达特性[J].生物工程学报,2013(2):203-213.
- [34] 孙崇波,向林,施季森,等.春兰 *AGL6* 基因的克隆及实时定量表达分析[J].分子植物育种,2010,8(5):939-944.
- [35] 朱永平,杨德,杨晓虹,等.墨兰多舌奇花 *MADS* 特异表达基因筛选及分析[J].西北植物学报,2011,31(11):2165-2171.
- [36] 吴菁华,吴少华,杨超,等.建兰 *AP1* 基因的克隆,表达及其与 *MADS*-box 转录因子相互作用的分析[J].园艺学报,2013,40(10):1935-1942.
- [37] 潘昭君. 兰科植物 B 群花部发育基因之研究[D]. 台南:成功大学,2006.
- [38] Kim S Y, Yun P Y, Fukuda T, et al. Expression of a *DEFICIENS*-like gene correlates with the differentiation between sepal and petal in the orchid, *Habenaria radiata* (Orchidaceae) [J]. Plant Science, 2007,172(2):319-326.

植物促生细菌的研究及其在药用植物上的应用

田磊¹, 张冠军¹, 李桐², 姜云¹, 陈长卿², 顾寒雪¹

(1. 吉林农业大学 生命科学学院, 吉林 长春 130118; 2. 吉林农业大学 农学院, 吉林 长春 130118)

摘要:植物促生细菌的研究与应用是近年来微生物学关注的一个热点, 将植物促生细菌开发成为微生物肥料并应用于农作物生产是研究的最终目标。中药材是我国中医药的物质基础, 但近些年伴随中药材需求量的增加, 在其种植过程中出现化学肥料和农药的过度使用, 严重影响了中药材的品质。现结合植物促生细菌的研究以及中药材种植过程中的问题, 初步探讨了植物促生细菌应用于中药材种植中的益处, 以期为相关研究提供参考。

关键词:植物促生细菌; 药用植物; 研究进展; 应用探讨

中图分类号:Q 949.95 **文献标识码:**A **文章编号:**1001-000(2014)12-0172-05

细菌是自然界中种类较多, 繁殖较快的一大类微生物群体。能够和植物等宿主一起生长繁衍, 并与周围环境

构成一个生态系统。植物体生长的环境中存在大量细菌, 这些细菌对植物体一般无害或者有益, 其中与植物体生长联系较为密切的是植物根际和内生细菌。在这些细菌中存在着一定数量的促生细菌, 植物促生细菌是指能够直接、间接促进或者调节植物体生长的细菌, 分为植物根际促生细菌(Plant Growth Promoting Rhizobacteria, PGPR)和植物内生促生细菌(Plant Growth Promoting Endophytes, PGPE)两大类^[1], PGPR和PGPE统称为植物促生细菌(Plant Growth Promoting Bacteria, PGPB)。

自20世纪80年代, Kloepper等^[2]提出植物根际促生菌的概念以来, 对于植物促生细菌的分离及相关研究

第一作者简介:田磊(1989-), 男, 山东临沂人, 硕士研究生, 现主要从事农业微生物开发与利用等研究工作。E-mail: tl616789@163.com.

责任作者:姜云(1978-), 男, 黑龙江鹤岗人, 博士, 硕士生导师, 现主要从事微生物资源利用等研究工作。E-mail: jyjccq@163.com.

基金项目:吉林省科技厅重点科技攻关资助项目(20140204055NY); 国家大学生创新创业训练计划资助项目(201310193001); 吉林农业大学大学生创新计划资助项目。

收稿日期:2014-03-11

[39] 陈小强, 王春国, 李秀兰, 等. 大花蕙兰 MADS-box 基因 *ChMADS1* 的克隆及表达分析[J]. 南开大学学报(自然科学版), 2009, 41(6): 1-7.

[40] 李冬梅, 吕复兵, 朱根发, 等. 兜兰 *DEFICIENS(DEF)*-和 *GLOBOSA(GLO)*-like 基因的克隆及表达分析[J]. 西北植物学报, 2012, 32(2): 215-224.

[41] 崔波, 蒋素华, 刘佳, 等. 萼脊兰 *AP1-like* 基因的克隆与表达分析[J]. 西北植物学报, 2013, 33(9): 1739-1744.

[42] 张俊芳, 李志英, 徐立. 海南钻喙兰 B 类 MADS-box 基因的克隆与表达分析[J]. 分子植物育种, 2013, 11(4): 570-574.

Research Progress on Flower Development Genes of Orchid

TIAN Yun-fang¹, JIANG Su-hua², YUAN Xiu-yun², MA Jie², CUI Bo²

(1. College of Life Science, Zhengzhou Normal University, Zhengzhou, Henan 450000; 2. Institute of Biotechnology, Zhengzhou Normal University, Zhengzhou, Henan 450000)

Abstract: The orchid flower is highly evolved, and it is the ideal material for molecular mechanism studies of floral development in monocots. In this review, the research progress on the genes that were involved in flowering transition and floral organ development of orchid were summarized. The deep research on molecular biology of the flower development would be helpful to improve the flower quality and flowering time regulation by genetic engineering and promote the process of molecular breeding.

Key words: orchid; flowering transition; floral organ development; gene