

# 光周期诱导植物成花的分子调控机制

田素波, 郭春晓, 郑成淑\*

(山东农业大学园艺科学与工程学院, 作物生物学国家重点实验室, 山东泰安 271018)

**摘要:** 开花是植物从营养生长向生殖生长的转变过程。开花相关基因的表达是实现这一转变的基础, 环境因子以及细胞自身的生长状况对这些基因的表达起着调控作用。目前利用模式植物拟南芥、水稻和观赏植物矮牵牛和金鱼草等植物, 已了解到光周期信号被植物成熟叶片接受和感知并产生开花信号物质, 这种开花物质经过叶片到茎尖的长距离运输, 最终引起茎顶端开花起始。对国内外光周期途径植物成花分子机制的研究进展进行综述, 旨在为进一步深入研究光周期调控观赏植物成花分子机制提供参考。

**关键词:** 光周期; 诱导; 植物; 开花; 分子机制

**中图分类号:** S 68

**文献标识码:** A

**文章编号:** 0513-353X(2010)02-0325-06

## Molecular Mechanism of Controlling Flower Formation by Photoperiod Inducement in Plants

TIAN Su-bo, GUO Chun-xiao, and ZHENG Cheng-shu\*

(College of Horticulture Science and Engineering, Shandong Agricultural University, State Key Laboratory of Crop Biology, Tai'an, Shandong 271018, China)

**Abstract:** Flowering is the transition from vegetative growth to reproductive growth in plants. Flowering-related gene expression is the basis for achieving this transition. Environment factors and the growth conditions of plant cells on the expression of these genes play regulatory roles. Now, it has been known that photoperiod stimulation signal was received and apperceived by mature leaves of plants and there are produced flowering signal substances in the mature leaves of plants, and that this kinds of flowering signal substances transports from leaves to the top of stems, and ultimately causes flowering using model plants *Arabidopsis*, rice and ornamental plants petunia and *Antirrhinum*. This article reviewed the study progress in the molecular mechanisms of controlling flowering of plants, in order to provide references for further in-depth studies of photoperiodic flowering molecular mechanism of ornamental plants.

**Key words:** photoperiod; induction; plant; flowering; molecular mechanism

本文主要对植物成熟叶片光受体对光周期信号的接受与感应, 光信号到生物节律钟的传递, 生物节律钟对光信号的输出及下游基因的活性的调控, 开花素从叶片到茎端的长距离运输, 茎顶端开花启动等方面的光周期途径成花的分子机理研究进展进行综述。

---

**收稿日期:** 2009 - 07 - 22; **修回日期:** 2010 - 01 - 04

**基金项目:** 教育部留学回国人员科研启动基金项目 (33206); 山东省自然科学基金项目 (2009ZRA09003)

\* 通信作者 Author for correspondence (E-mail: zcs@sdau.edu.cn)

## 1 植物对光周期信号的接受和感应

植物成熟叶片中具有能够接受并识别光信号的光受体 (photoreceptors)。迄今为止, 植物中已知的光受体 (色素蛋白) 主要分为 3 类: 第 1 类是光敏色素 (phytochromes), 在拟南芥中发现至少有 5 种光敏色素 (*PHYA*、*PHYB*、*PHYC*、*PHYD*、*PHYE*), 这类色素蛋白主要吸收红光和远红光 (Yasushi & Weigel, 2007)。*PHYA* 在远红光条件下活性较高, 在感受日长中起重要作用 (Johnson et al., 1994)。*PHYB*、*PHYD* 和 *PHYE* 在红光条件下活性较高, 但在单波长的红光条件下不能区分长日和短日, 因此 *PHYB*、*PHYD* 和 *PHYE* 在光周期调节开花时间上不如 *PHYA* 明显 (Mockler, 2003)。第 2 类是隐花色素 (cryptochromes), 主要吸收蓝光和紫外光, 又称为蓝光受体, 它是一种可溶性的黄素蛋白 (flavoproteins), 拟南芥中主要包括 *CRY1* 和 *CRY2* (Lin, 1998)。在长日条件下, 拟南芥 *cry2* 突变体开花较野生型晚许多, 而短日条件下无此现象。因此, *CRY2* 在光周期调节开花时间中起重要作用。光受体和生物节律钟之间有密切的关系, *PHYA* 在极低密度红光和高密度远红光条件下调节生物节律钟, 而 *PHYB*、*PHYD* 和 *PHYE* 在高密度的红光条件下调节生物节律钟, *CRY1* 在高密度蓝光下对生物节律钟产生明显影响 (Devlin & Kay, 2000)。第 3 类是向光素 (phototropin), 由 Phototropin 1 和 Phototropin 2 组成, 主要表现在对蓝光依赖的向光性反应, 影响叶绿体的运动和气孔开闭, 但在调节开花时间上没有明显影响。

## 2 光周期信号向生物钟的输入与输出

### 2.1 光周期信号向生物钟的输入

成熟叶片中光受体感知光周期信号后, 向生物节律钟 (circadian clock) 传递信号 (Yanovsky & Kay, 2002)。*ELF3* (EARLY FLOWERING)、*ELF4* 以及 *PIF3* (phytochrome-interacting factors) 在光信号向生物节律钟传递和调节生物节律 (circadian rhythm) 中起重要作用。*ELF3* 编码一个起转录调控作用的核蛋白, 它的 mRNA 和蛋白都表现出昼夜节律性, 在体外 *ELF3* 可以与 *PHYB* 相互作用, 并在光信号向生物节律钟的输入中起阀门的作用 (Liu et al., 2001)。在连续光照条件下, *elf3* 突变体生物节律紊乱, 而在连续黑暗下则丧失对光信号向生物节律钟的输入调节作用, 说明它能维持生物节律钟的存在, 并且能够在日长变化的条件下, 重设生物节律钟 (Michael et al., 2001)。*elf4* 突变体也表现出生物节律的破坏, 并且在非诱导的光周期条件下开花较早, 它也可能调节光信号的输入 (Harriet et al., 2000)。

*ZTL* (zeitlupe)、*FKF1* (flavin-binding kelch repeat f-box1) 和 *LKP2* (lovdomain kelch protein2) 是新发现的调节生物节律和开花时间的一类蛋白家族成员, 这些基因的突变会影响昼夜节律变化 (Somers et al., 2000; Nelson et al., 2000; Kiyosue & Wada, 2000)。此类家族的蛋白序列都具有一个 PAS (per-arnt sim) 结构域, 一个 F-box 和重复的 Ketch 结构域。其中, PAS 结构域与黄素生色团结合, 具有类似光受体的特点; Ketch 结构域涉及蛋白质的相互作用; 而 F-box 蛋白可以将靶蛋白变成 E3 泛素复合体 (E3 ubiquitination-complexes) 标记靶蛋白, 并调节其降解。此外, *ZTL* 可以与生物节律钟中重要的成分 *TOC1* 相互作用, 调节 *TOC1* 被蛋白酶降解的过程, 进而调节生物节律钟 (Paloma et al., 2003)。同时, *ZTL* 在体外可以和 *PHYB* 和 *CRY1* 相互作用调节光受体向生物节律钟的信号输入, 因此, *ZTL* 家族的成员在光信号转导、生物节律控制和开花基因调节中起作用 (Jarillo, 2001)。另外一个 F-box 蛋白 *FKF1* 在光信号向生物节律钟输入和调节下游开花时间基因的表达上起重要作用 (Nelson et al., 2000)。

## 2.2 生物钟系统

光信号向生物节律钟输入后, 通过中央振荡器的振荡向下传递昼夜节律变化信号。中央振荡器是生物节律钟的核心部分, 它主要由两个 MYB 蛋白 LHY(late elongated hypocotyl)、CCA1(circadian clock associated1) 和一类拟南芥伪应答调节蛋白 APRRs (*Arabidopsis* pseudo-response regulators) 小家族组成。LHY 和 CCA1 蛋白氨基酸序列具有较高的同源性, 它们的基因表达水平和蛋白水平出现昼夜规律性变化。APRRs 包括 APRR9、APRR7、APRR5、APRR3 和 APRR1/TOC1 (timing of cab expression1) 等同源蛋白, 它们各自的基因表达水平和蛋白水平也呈昼夜规律性变化, 并且这类基因表达变化按照 APRR9→APRR7→APRR5→APRR3→APRR1/TOC1 顺序依次传递 (Matsushika et al., 2000)。生物节律钟的节律变化就是基于 LHY、CCA1 和 APRRs 转录和翻译水平的昼夜变化。

TOC1/APRR1 是 APRRs 中研究最为清楚的蛋白。清晨 LHY 和 CCA1 表达水平达到最高峰, 白天开始时 LHY 和 CCA1 的蛋白量逐渐增加 (Kim et al., 2003)。由于 LHY 和 CCA1 蛋白能和 TOC1 基因启动子区域的夜晚组件 (EE, the evening element, AAATATCT) 结合, 并抑制 TOC1 基因表达, 所以在白天 TOC1 蛋白表达量逐渐减少, 而 TOC1 是 LHY 和 CCA1 基因表达所必须的促进因子, 所以 LHY 和 CCA1 基因的表达量随着下调; 夜间 LHY 和 CCA1 蛋白量减少到最低程度, 从而可解除对 TOC1 基因表达的抑制作用。由于夜间 TOC1 基因表达上调, TOC1 蛋白量逐渐升高, 再次启动 LHY 和 CCA1 基因的表达, 因此凌晨时 mRNA 表达水平达到最高峰, 从而进入下一个循环 (周期)。正是基于这种转录和翻译水平的反馈调节机制, 植物的生物节律钟在光受体调节下呈昼夜周期性的同步振荡变化 (陈晓等, 2006)。

最近的研究还发现另外一个基因 *ELF4* 也可能是这个反馈抑制系统的成员, 功能接近于 TOC1, 并且在 *ELF4* 启动子区域也有 EE 组件 (Doyle et al., 2002)。

## 2.3 生物钟系统对光周期信号的输出

植物体整合生物节律钟和光信号途径后, 中央振荡器将信号继续向下游传递。其中生物节律钟输出的重要基因是 *GI* (gigantea), *GI* 基因编码一个含多个跨膜结构蛋白, 亚细胞定位表明其为一个核蛋白, *GI* 在光周期和生物节律钟调节开花途径中起重要作用 (Mizoguchi et al., 2005)。目前研究比较多的还有 *CO* (constans) 和 *FT* (flowering locus T) 基因。*CO* 编码一个 B-box 锌指蛋白, *FT* 编码一个小转录因子, 它们的活性对光照长度非常敏感。拟南芥光周期途径中 *CO* 基因的上游存在 3 个受节律调节的基因 *GI*、*ELF3* 和 *FKF1* (flavin-binding, kelch repeat, f-box), 它们共同调控着 *CO* 基因的转录和翻译 (Liu et al., 2001; Imaizumi et al., 2005; Mizoguchi et al., 2005)。*GI* 位于节律钟和 *CO* 之间, 是 *CO* 的促进基因, 它通过上调 *CO* 和 *FT* 基因的表达而促进拟南芥开花; 另外, *GI* 还可能以某种间接的形式调节拟南芥的生物节律钟 (Mizoguchi et al., 2005)。*ELF3* 也是一个核定位蛋白, *ELF3* 基因转录本的积累具昼夜节律性。拟南芥 *elf3* 突变体明显早开花, 并且突变体中 *CO* 转录水平在任何时期都很高, 所以 *ELF3* 基因是 *CO* 表达的抑制基因。体外酵母双杂交试验表明, *ELF3* 蛋白能和远红光受体蛋白 PHYB 相互作用。*elf3 phyB* 双突变体的遗传分析表明, 在拟南芥早期形态发生过程中的 *ELF3* 是 PHYB 信号输出过程中所必需的, 但不是 PHYB 影响开花时间途径所必需的 (Mizoguchi et al., 2005)。*FKF1* 是一个光周期调节的蓝光受体, 它的表达受生物周期节律钟调节, 并且 *FKF1* 能和光信号共同调控 *CO* 的转录, 从而影响开花时间 (Imaizumi et al., 2005)。

## 3 光周期信号诱导开花相关基因

光周期不仅控制节律调节基因的转录水平和翻译水平, 而且还影响着节律调节基因对其下游开花时间基因的表达调控, 这些下游开花时间基因包括成花途径整合因子、花序/花分生组织基因和花器官

基因(彭凌涛, 2006)。*FT*、*LFY* (*LEAFY*) 和 *SOC1* (*suppressor of overexpression of constans1*) 基因在光周期途径中整合开花起始信号和诱导花序/花分生组织特异基因的表达中起重要作用 (Suarez-Lopez et al., 2001; Yoo et al., 2005)。

*CO* 是第一个被鉴定的既受生物节律钟基因调节又能调控下游开花时间基因的桥梁基因, *CO* 通过诱导 *FT*、*LFY* 和 *SOC1* 而促进开花 (Suarez-Lopez et al., 2001)。在 *co* 突变体中, *FT* 和 *LFY* 的表达量降低, *SOC1* 也有所降低。*co* 突变体晚花的表型在过表达 *FT*、*LFY* 或 *SOC1* 后得到改变。但 *CO* 并不是它们感应的唯一因素。*CO* 通过 *FT* 激活 *SOC1* 促进开花, 在 *FT* 的功能获得或缺失突变体中 *SOC1* 的表达受到了改变, 而在 *SOC1* 的功能获得或缺失突变体中 *FT* 的表达则不受影响, 说明 *FT* 正调控 *SOC1* 以促进开花。

*LFY* 在成花过程中的起始阶段表达, 在 *ft* 突变体中 *LFY* 表达量降低, 而过表达 *FT* 则使 *LFY* 在茎尖表达明显升高, 从而促进开花 (Schmid et al., 2003)。

*API* 是一个重要的花序/花分生组织特异基因, *API* 是花器官发育 ABC 模型中控制萼片和花瓣的发育的 A 类基因, 编码一个含有 MADS-box 的转录因子, 并在新形成的花分生组织中表达 (Borner et al., 2000; 雍伟东 等, 2000), *FT* 也通过调控 *SOC1* 调节 *API* 的表达 (Moon et al., 2005)。

在光周期促进途径的众多开花相关基因中, *FT* 基因备受人们关注 (Colasanti & Coneva, 2009)。Huang 等 (2005) 和 Abe 等 (2005) 研究提出, *FT* 蛋白很可能就是人们长期追寻的开花刺激物质, 即开花素 (florigen)。*FT* 是 *CO* 的早期激活目标基因, 由光诱导的 *CO* 直接转录激活 *FT* 的表达。拟南芥接受合适的光周期诱导后, *FT* 的转录本 (mRNA) 从叶片移动到顶端组织 (Lin et al., 2007), 翻译后的 *FT* 蛋白与 *FD* 蛋白 (*FD* 在顶端分生组织中特异表达) 相互作用, 共同促进下游成花基因 *API* 的表达, 从而促进开花 (Abe et al., 2005; Corbesier et al., 2005)。此项研究成果被 *Science* 杂志评为 2005 年度十大科学进展之一。目前, 已在水稻、小麦、大豆、杨树、蜜柑等多种植物中分离出 *FT* 同源基因, 现有的结论都显示 *FT* 在调控开花过程中起着非常重要的作用 (Laurent et al., 2007; Yasushi & Weigel, 2007)。在长日照下拟南芥 *FT* 最初在叶片中表达, *FT* 通过茎维管组织运输到茎尖, 与开花发端的茎顶端特异区域中的 *FD* 互作表达, 共同影响 *SOC1* 调控 *API* 的表达, 促进茎顶端开花起始 (Wigge et al., 2005)。

## 4 问题与展望

随着拟南芥和水稻基因组测序的完成和全长 cDNA 数据的完善, 人们发现拟南芥等几个模式植物的开花控制基因大部分在其他植物的基因组中都可以找到同源基因。因此, 可以采用反向遗传学手段, 如反义、RNAi (双链 RNA 干涉) 和超表达等技术研究这些同源基因在观赏植物中所起的功能, 并与拟南芥等模式植物中同源基因功能进行比较。由于拟南芥、金鱼草等是长日植物, 而水稻、菊花等是短日植物, 它们的开花控制过程会存在一定的差异, 如菊花有春化现象 (杨际双和牛丽云, 2007), 而水稻和大豆中没有。某些开花时间控制基因在拟南芥、水稻、大豆和菊花等植物中应该是特异存在的, 所以在进行同源基因的反向遗传学研究以外, 还要进行正向遗传学的研究, 即构建大规模的植物突变体库, 鉴定出开花变异的突变体和影响成花的突变基因, 并对植物中的这些特异存在的新基因功能以及这些基因之间的相互作用进行深入研究。

目前, 通过对拟南芥、水稻、矮牵牛和金鱼草等模式植物光周期诱导开花的研究, 已了解到光周期信号被植物体接受和感知, 并把光信号从叶片运输到茎顶端从而引起开花, *FT* 基因表达产物很可能就是开花素 (郭春晓 等, 2009), 但仍然有很多问题有待研究。例如, 植物光受体和生物节律钟的具体功能是什么, *FT* 蛋白可能是经典植物生理学中的开花素基因, 但其转录本或蛋白是怎样完好无损地从叶传输到茎顶端分生组织的, 而其他植物中 *FT* 有很多同源基因, 它们之间又是如何分工协作的,

而且 FT 在茎顶端众多基因中如何与 FD 特异结合并在特定时间和空间上启动花原基而促进开花的, 还有 FT 基因启动子是诱导型启动子还是组织特异性启动子, 这种启动子如何调控 FT 基因表达的, 所有这些问题若能得到解决, 将不仅有助于深入认识光周期诱导植物开花过程中的分子调控机制, 而且还对通过转基因技术进行农作物, 尤其是观赏植物的花期调控具有重要的理论和实践意义。

## References

- Abe M, Kobayashi Y, Yamamoto S, Daimon Y, Yamaguchi A, Ikeda Y, Ichinoki H, Notaguchi M, Goto K, Araki T. 2005. FD, a bZIP protein mediating signals from the floral path-way integrator FT at the shoot apex. *Science*, 309: 1052 – 1056.
- Borner R, Kampmann G, Chandler J, Gleissner R, Wisman E, Apel K, Melzer S. 2000. A MADS domain gene involved in the transition to flowering in *Arabidopsis*. *Plant J*, 24: 591 – 599.
- Chen Xiao, Li Si-yuan, Wu Lian-cheng, Wang Cui-ling, Chen Yan-hui. 2006. Molecular mechanisms of photoperiod actions on plant flowering. *Acta Bot. Boreal-Occident Sin*, 26 (7): 1490 – 1499. (in Chinese)
- 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 – 1499.
- Colasanti J, Coneva V. 2009. Mechanisms of floral induction in grasses: Something borrowed, something new. *Plant Physiol*, 149: 56 – 62.
- Corbesier L, Vincent C, Jang S, Fornara F, Fan Q, Searle I, Giakountis A, Farrona S, Gissot L, Turnbull C. 2005. FT protein movement contributes to long-distance signaling in floral induction of *Arabidopsis*. *Science*, 316: 1030 – 1033.
- Devlin P F, Kay S A. 2000. Cryptochromes are required for phytochrome signaling to the circadian clock but not for rhythmicity. *Plant Cell*, 12: 2499 – 2510.
- Doyle M R, Davis S J, Bastow R M, McWatters H G, Kozma-Bognár L, Nagy F, Millar A J, Amasina R M. 2002. The *ELF4* gene controls circadian rhythms and flowering time in *Arabidopsis thaliana*. *Nature*, 379: 694 – 699.
- Guo Chun-xiao, Tian Su-bo, Zheng Cheng-shu, Wang Wen-li, Sun Xian-zhi. 2009. FT gene of flowering determination of plants in photoperiod pathway. *Genomics and Applied Biology*, 28(3): 613 – 618. (in Chinese)
- 郭春晓, 田素波, 郑成淑, 王文莉, 孙宪芝. 2009. 光周期途径植物开花时间决定关键基因 FT. *基因组学与应用生物学*, 28(3): 613 – 618
- Harriet G M, Ruth M B, Anthony H. 2000. The *ELF3* gene regulates light signaling to the circadian clock. *Nature*, 408: 716 – 720.
- 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.
- Imaizumi T, Schultz T F, Harmon F G, Ho L A, Kay S A. 2005. FKF1 F-box protein mediates cyclic degradation of a repressor of CONSTANS in *Arabidopsis*. *Science*, 309: 293 – 297.
- Jarillo J A. 2001. An *Arabidopsis* circadian clock component interacts with both CRY1 and phyB. *Nature*, 410: 487 – 490.
- Johnson E, Bradley M, Harberd N P, Whitelam G C. 1994. Photoresponses of light-grown phyA mutants of *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, 105, 141 – 149.
- Kim J Y, Song H R, Taylor B L, Carre I A. 2003. Light-regulated translation mediates gated induction of the *Arabidopsis* clock protein LHY. *EMBO J*, 22: 935 – 944.
- Kiyosue T, Wada M. 2000. LKP1 (LOV kelch protein 1): A factor involved in the regulation of flowering time in *Arabidopsis*. *Plant Journal*, 23: 807 – 815.
- Laurent C, Vincent C, Jang S, Fornara F, Fan Q. 2007. FT protein movement contributes to long-distance signaling in floral induction of *Arabidopsis*. *Science*, 316, 1030 – 1033.
- Lin C. 1998. Enhancement of blue-light sensitivity of *Arabidopsis* seedlings by a blue light receptor cryptochrome 2. *Proc Natl Acad Sci USA*, 95: 2686 – 2690.
- Lin M K, Belanger H, Lee Y J, Varkonyi-Gasic E, Taoka K I, Miura E, Xoconostle-Cázares B, Gendler K, Jorgensen R A, Phinney B. 2007. Flowering locus T protein may act as the long-distance florigenic signal in the cucurbits. *Plant Cell*, 19: 1488 – 1506.
- Liu X L, Michael F, Covington D, Wagner R. 2001. ELF3 encodes a circadian clock-regulated nuclear protein that functions in an *Arabidopsis* PHYB signal transduction pathway. *Plant cell*, 13: 1293 – 1304.
- Matsushika A, Makino S, Kojima M. 2000. Circadian waves of expression of the APRR1/TOC1 family of pseudo-response regulators in *Arabidopsis*

- thaliana*: Insight into the plant circadian clock. *Plant Cell Physiol*, 41: 1002 – 1012
- Michael F C, Satchidananda P, Liu X L. 2001. ELF3 modulates resetting of the circadian clock in *Arabidopsis*. *Plant cell*, 13: 1305 – 1315.
- Mizoguchi T, Wright L, Fujiwara S, Cremer F, Lee K, Onouchi H, Mouradov A, Fowler S, Kamada H. 2005. Distinct roles of GIGANTEA in promoting flowering and regulating circadian rhythms in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 17: 2255 – 2270.
- Mockler T. 2003. Regulation of photoperiodic flowering by *Arabidopsis* photoreceptors. *Proc Natl Acad Sci USA*, 100: 2140 – 2145.
- Moon J, Lee H, Kim M, Lee I. 2005. Analysis of flowering pathway integrators in *Arabidopsis*. *Plant Cell Physiol*, 46: 292 – 299.
- Nelson D C, Lasswell J, Rogg L E. 2000. FKF1, a clock-controlled gene that regulates the transition to flowering in *Arabidopsis*. *Cell*, 101: 331 – 340.
- Paloma M, Kim W Y, Somers D E. 2003. Targeted degradation of TOC1 by ZTL modulates circadian function in *Arabidopsis thaliana*. *Nature*, 426: 567 – 570.
- Peng Ling-tao. 2006. Molecular mechanism of flowering time controlling photoperiod pathway in *Arabidopsis* and rice. *Plant Physiology Communications*, 42(6): 1021 – 1031. (in Chinese)
- 彭凌涛. 2006. 控制拟南芥和水稻开花时间光周期途径的分子机制. *植物生理学通讯*, 42(6): 1021 – 1031.
- Schmid M, Uhlenhaut N H, Godard F, Demar M, Bressan R, Weigel D, Lohmann J U. 2003. Dissection of floral induction pathways using global expression analysis. *Development*, 130: 6001 – 6012.
- Somers D E, Schultz T F, Kay S A. 2000. *ZEITLUPE* encodes a novel clock-associated PAS protein from *Arabidopsis*. *Cell*, 101: 319 – 329.
- Suarez-Lopez P, Wheatley K, Robson F, Onouchi H, Valverde F, Coupland G. 2001. CONSTANS mediates between the circadian clock and the control of flowering in *Arabidopsis*. *Nature*, 410: 1116 – 1120.
- Wei Wei-dong, Chong Kang, Xu Zhi-hong, Tan Ke-hui, Zhu Zi-qing. 2000. Study on controlling gene of flowering determination in high plants. *Chinese Science Bulletin*, 45(5): 455 – 466. (in Chinese)
- 雍伟东, 种 康, 许智宏, 谭克辉, 朱自清. 2000. 高等植物开花时间决定的基因调控研究. *科学通报*, 45(5): 455 – 466.
- Wigge P A, Kim M C, Jaeger K E, Busch W, Schmid M, Lohmann J U, Weigel D. 2005. Integration of spatial and temporal information during floral induction in *Arabidopsis*. *Science*, 309: 1056 – 1059.
- Yang Ji-shuang, Niu Li-yun. 2007. Studies on forcing culture of edible summer of lowering chrysanthemum. *Northern Horticulture*, 7: 123 – 125.
- 杨际双, 牛丽云. 2007. 食用夏菊促成栽培技术研究. *北方园艺*, 7: 123 – 125.
- Yanovsky M J, Kay S A. 2002. Molecular basis of seasonal time measurement in *Arabidopsis*. *Nature*, 419: 308 – 312.
- Yasushi K, Weigel D. 2007. Move on up, it's time for change: mobile signals controlling photoperiod-dependent flowering. *Genes Dev*, 21: 2371 – 2384.
- Yoo S K, Chung K S, Kim J, Lee J H, Hong S M, Yoo S J, Yoo S Y. 2005. Constans activates suppressor of overexpression of constans 1 through flowering locus T to promote flowering in *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, 139: 770 – 778.

## 工具书推荐

### 《新编拉汉英植物名称》 王宗训主编

本书收集具有经济价值和学术价值或通俗常见的种子植物、蕨类植物、苔藓植物、藻类植物、真菌、地衣名称 55 800 条。每种植物名称有拉、汉、英三种文字对照，按拉丁文字母顺序排列。书后附有英文俗名和汉名索引。

本书可供农、林、医药、环境保护等学科的管理机构、科研单位、大学中的科技人员以及生物工程、植物检疫、花卉园艺、新闻出版、旅游、外贸等专业的技术人员使用，也是各类图书馆典藏的重要工具书。定价：185 元（含邮费）。

购书者请通过邮局汇款至北京中关村南大街 12 号中国农科院蔬菜花卉所《园艺学报》编辑部，邮编 100081。