

# 植物开花相关基因研究进展

卢海敏<sup>1,2</sup>, 高廷旺<sup>3</sup>, 单世华<sup>2</sup>, 王英华<sup>3</sup> (1.西南大学园艺园林学院果树学重点实验室, 重庆 400715; 2.山东省花生研究所, 山东青岛 266100; 3.山东省农业科学院实验农场, 山东济南 250100)

**摘要** 从同源异型基因、花分生组织特性基因、开花时间相关基因三个方面对植物开花基因进行了介绍, 特别是对花器官发育的开关基因——LEAFY 在果树上的研究进展进行了详细地阐述; LFY 同源基因在不同植物中的表达有所不同, 不同植物 LFY 同源基因的功能尚需用进一步研究。

**关键词** 花发育; 开花基因; LEAFY 基因; 果树

**中图分类号** Q78 **文献标识码** A **文章编号** 0517-6611(2008)05-01803-03

## Advance Progress on the Blossoms Correlation Gene in Plants

LU Hai-min et al (Key Laboratory of Pomology, College of Horticulture and Landscape Architecture, Southwest University, Chongqing 400715)

**Abstract** The blossoms correlation genes in plants were introduced from 3 aspects, the homologous heterogeneoustype gene, the flowered meristematic tissue characteristic gene, the blossoms time correlation gene, especially the LFY homology gene in fruit tree, a key gene controlling the development of flower organ. The LFY homology gene had different expression in different plant, and its function in different plants still must be studied with the direct experiment.

**Key words** Flowered growth; The blossoms gene; LEAFY gene; Fruit tree

### 1 花发育概述

花的发育过程几乎涉及植物发育的所有方面, 如器官分化, 细胞分化, 细胞分裂和基因表达等, 既受遗传因素的控制, 也受环境因子的影响。目前, 对花发育的研究已深入到分子水平, 人们利用基因工程和组织培养技术产生突变体并克隆与成花有关的基因, 已初步构建起了花器官发育的遗传模型。

花的典型结构是由 4 轮花器官组成, 由外至内依次是花萼、花瓣、雄蕊和心皮。一般来说, 花的发育可以分为 2 个主要步骤: 开花转换和花的发育, 前者包括营养分生组织转换为花序分生组织, 花序分生组织转换为花分生组织, 后者是指花器官的分化发育过程。根据花发育过程的特点, 可以将花的发育分为 3 个阶段<sup>[1]</sup>: ①诱导, 由植物自身因子和环境因子诱导从营养生长向生殖生长转变, 形成花序分生组织; ②引发花的发端, 花序分生组织逐步转变为花的分生组织, 再分化形成花器官原基; ③花器官原基发育为成熟的花器官<sup>[1-2]</sup>。

### 2 植物开花相关基因研究进展

**2.1 花分生组织特性基因** 花序分生组织在发育阶段上介于营养分生组织与花分生组织之间, 研究控制花序分生组织和花分生组织发育的基因, 最有效的途径是分离突变体, 并进行双突变体或三突变体的分析, 而一旦分离到基因, 转基因便可成为研究基因间相互作用的一种新手段。在拟南芥中已经发现了一些这方面的基因, 其中比较重要的基因有 TFL、LFY、AP、CAL 等, 这些基因正调节或负调节花的发育。Shannon 与 Meeks-Wanger<sup>[3]</sup>提出了这几个基因对花序发育的调节模型(图 1)。

由图 1 可知, TFL1 基因通过抑制 LFY 基因在花序分生组织中的活性而维持花序分生组织的无限生长模式, 而 LFY、AP1、AP2 基因则抑制 TFL1 基因在花分生组织中的活性来维持花分生组织的有限生长程序, 这种抑制作用可能

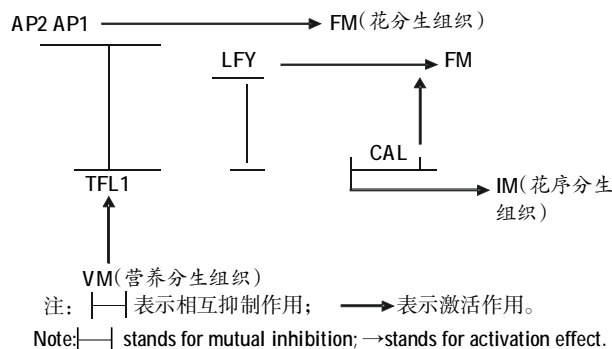


图 1 花分生组织特性基因之间的相互关系  
Fig. 1 Correlation among characteristic genes of floral meristem

通过转录抑制或转录物的稳定性实现。

Bowman<sup>[4]</sup>等认为, 随着植株在诱导条件下的生长, 促进开花的因子浓度会逐渐增加, 从而激活 AP1 或 LFY 基因的活性。在分生组织分化时, 它们的产物存在一个阈值, 当其中一个基因发生突变时, 另一个基因能够在一定程度上达到其阈值, 使分生组织获得一些花的特性。在营养生长向生殖生长转换时, 花分生组织类别基因(LFY, AP1, CAL)开始表达, 由它们决定侧分生组织是发育为花还是茎枝, 一旦决定发育为花, 就启动花的发育程序。该类基因突变将导致长花的地方长出叶, 而过量表达则导致植物提前开花, 也可以使长叶的地方长出花, 它们好像一种发育开关, 适时地控制植物朝向正确的方向发育。花发育程序启动后, A、B、C 功能基因便开始在特定的区域表达, 控制花器官的正常发育。从发育的时序性看, 一些花分生组织类别基因很可能调节花器官类别基因的表达, 因为它们更早一些表达。这种调节可以是正调节也可以是负调节, 但目前的研究表明, LFY 和 AP1 基因均正调节 A、B、C 功能基因的转录, 可以把这类基因称为开关基因 UFO。

**2.2 同源异型基因** 通过对拟南芥和金鱼草的花同源异型突变体研究, Bowman 等<sup>[5]</sup>提出了花器官发育的 ABC 模型(图 2)。在这一模型中, 从花分生组织到花器官的形成主要由 3 类基因(A、B 和 C)控制, 每一类基因均在相邻的两轮

**基金项目** 山东省农业科学院创新基金项目(2006YCX-12)资助。  
**作者简介** 卢海敏(1979-), 女, 山东聊城人, 硕士研究生, 研究方向: 果树生物技术。  
**收稿日期** 2007-10-19

花器官中起作用。A 类基因参与萼片与花瓣的形成, A 类基因完全失活导致第 1 轮萼片转变为心皮, 第 2 轮花瓣转变为雄蕊; B 类基因参与花瓣与雄蕊的形成, B 类基因丧失功能的突变体中, 萼片代替第 2 轮花瓣, 第 3 轮雄蕊转变为心皮; C 类基因在雄蕊和雌蕊的发育中起作用, C 类基因失活导致第 3 轮雄蕊转变为花瓣, 第 4 轮心皮转变为萼片。A 类基因单独控制萼片的形成, A 类基因和 B 类基因共同决定花瓣的分化, B 类基因和 C 类基因共同决定雄蕊的形成, C 类基因单独控制心皮的发育。目前, 已在拟南芥中克隆的具有 A 功能的基因有 AP1 和 AP2, 具有 B 功能的基因有 AP3 和 PI, 具有 C 功能的基因有 AG; 在金鱼草中具有 A 功能的基因是 SQUA, 具有 B 功能的基因是 DEF 和 GLO, 具有 C 功能的基因是 PLE。

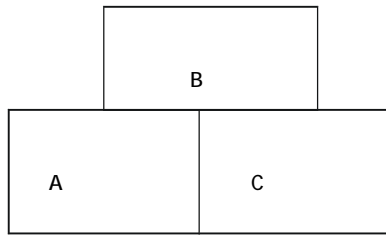


图 2 花器官特征基因作用的 ABC 模型

Fig. 2 ABC mode of characteristic genes of floral meristem

**2.3 开花时间相关基因** 成花计时基因控制成花时间早晚, 主要有 CONSTANS(CO)、LUMINDEPENDENS(LD)、ELF、GI、FCA、EMF 等, 在植物的开花过程中, 日照长度是一个关键的因素, 能够调控开花的起始。在正常的无性繁殖阶段, CO 转录的 mRNA 呈渐进方式积累, 当达到一定域值时, 显著地促进 TFL1、LFY 的表达, 说明 CO 是在长日照依赖的开花促进途径中发挥作用的; 而 FCA 和 LD 基因不受日照长度的影响, 因此 CO、FCA 和 LD 这 3 个基因可能是直接作

用于控制花形成的目标基因, 也证明了通过基因工程技术调控植物的开花时间是可能的。GI 突变体在长日照条件下开花较迟, 且对春化作用的敏感性减弱, 表明 GI 基因在调节植物对环境条件作出开花反应的过程中起重要作用。EMF 基因在生长和开花转换过程中起决定作用。EMF 基因作为抑制生殖生长的主要因素, 其产物随植株年龄的增长及外界环境因素的变化而逐渐减少。另外, EMF 与 AG 在对枝条发育的调节中起拮抗作用, EMF 活性不正常时 AG 基因异位表达。

### 3 花器官发育的开关基因——LEAFY 基因研究进展

1992 年, Weigel<sup>[6]</sup>等利用 RFLP 技术从拟南芥中成功克隆了 LFY 基因的全长, 并认为 LFY 基因不仅控制着花序分生组织向花分生组织的转变, 且控制着开花时间。LFY 基因是决定花分生组织形成的必需基因<sup>[7]</sup>, 并在花形成中发挥着连接许多花诱导途径的输出信号<sup>[8]</sup>和激活花器官决定基因 ABC 的关键作用。LFY 基因在整个营养发育期均有表达, 但在花发生前表达量急剧上升<sup>[9]</sup>。杨树、烟草、菊花和水稻等植物, LFY 的超量表达均使花期提前<sup>[10-13]</sup>。LFY 同源基因在不同植物中的表达有所不同, 不同植物 LFY 同源基因的功能仍需进一步研究。

**3.1 LFY 基因在果树上的研究进展** 陈大明<sup>[14]</sup>利用 PCR 技术从拟南芥基因组 DNA 中扩增出花分生组织特征基因 LEAFY3'端的部分片段, 并以这一片段为探针, 对梨、苹果、湖北海棠和柑桔等果树基因组 DNA 进行 Southern 杂交, 结果表明, 供试果树基因组中均存在单拷贝的 LEAFY 同源基因。随着 LEAFY 基因的研究, 科研工作者已经克隆了柑桔、苹果、梨、桃、葡萄、木瓜、龙眼等果树的 LFY 同源基因的全序列。

表 1 列出了已经克隆出全序列的果树 LFY 同源基因。

表 1 果树中分离到的 LFY 同源基因  
Table 1 LFY homologous gene isolated from fruit trees

植物种类 Plant species	基因缩写 Abbreviation of gene	开放阅读框长//bp Length of open reading frame	编码区氨基酸长//bp Length of amino acid in coding area	氨基酸同源性//% Homology of amino acid	核苷酸同源性//% Homology of nucleotide
扁桃 Prunus dulcis	FL	1 574	414		
桃 Prunus persica	LFY	1 314	415	97	98
苹果 Malus domestica	AFL2	1 401	410	86	87
	AFL1	1 375	410	83	85
榲桲 Cydonia oblonga	LFY-2	1 408	404	85	86
	LFY-1	1 467	404	81	85
枇杷 Eriobotrya japonica	LFY-2	1 510	408	84	86
	LFY-1	1 383	411	86	85
	LFY	2 602	408	84	86
梨 Pyrus communis	LFY-1	1 392	407	84	85
黄花梨 Pyrus pyrifolia	LFY-2	1 490	406	84	85
木瓜 Pseudocydonia sinensis	LFY-1	1 357	404	82	84
板栗 Castanea mollissima	LFY	1 427	386	73	85
山核桃 Carya cathayensis	LFY	1 422	385	74	85
龙眼 Dimocarpus longan	LFY	1 167	388	73	84
柚子 Citrus maxima	LFY	2 372	398	72	92
温州蜜柑 Citrus unshiu	LFY	2 370	398	72	92
甜橙 Citrus sinensis	LFY	2 621	398	72	92
柑橘 Citrus reticulata	LFY	2 366	398	72	92
葡萄 Vitis vinifera	FLO	2 333	402	73	86
	LFY	2 266	402	73	86
番木瓜 Carica papaya	FLO	3 310	367	65	86

由表 1 可知, 不同植物种间 LFY 基因的核苷酸和氨基酸序列的同源性较高。在果树中, 不同种间核苷酸同源性最高为 98%, 最低为 84%。同科不同属之间 LFY 同源性远远高于

不同科之间的同源性。氨基酸序列同源性最高可达到 97%, 最低为 65%, 尤其是 3' 编码区, 说明 3' 端是在最强的选择压力下进化形成的, 是 LFY 基因功能的必需区域。亲缘关

系较远的物种间 LFY 基因所编码的氨基酸具有较高的同源性,说明在植物进化过程中该基因具有较高的保守性。

**3.2 LFY 基因转化果树的研究现状** 比较多年生木本果树与拟南芥等一、二年生草本植物开花过程,发现最大的差异在于木本果树实生苗在具备开花能力之前通常需要经历一段很长的营养生长期,即童期,在这一阶段中任何技术措施均不能诱导实生苗开花<sup>[9]</sup>,这是木本果树所特有的,可能与木本果树童期阶段 LFY 表达与否或表达强弱关系十分密切。对果树等多年生木本植物的品种改良而言,如何促进实生苗开花和缩短童期是一个具有现实意义的课题。

长期以来,果树品种改良主要通过杂交育种,这需要漫长的时间。自 20 世纪 80 年代末起,人们已开始探索新的转移基因的途径,即通过现代细胞工程和基因工程手段,将理想的基因转移到优良的栽培品种中去,以达到定向改良品种或砧木的目的,这一技术为果树育种提供了新途径。目前,重要农艺性状相关基因的分离和鉴定、重组 DNA 技术的发展和离体培养再生技术的进步,使通过生物工程方法培育具有优良性状的果树新品种成为现实。

分子生物学技术的引入为植物开花的研究提供了新的途径,通过遗传转化将已克隆的相关开花基因导入植株,从而获得开花形状改良的植株。1997 年,Blazquez 等<sup>[9]</sup>将拟南芥 LFY 基因转入其本身后,转基因植株的侧芽全部转变为花芽,花期提前。卫东等<sup>[10]</sup>利用 LFYcDNA 转化猕猴桃,建立了猕猴桃遗传转化体系。刘静等<sup>[11]</sup>利用农杆菌介导法将 LFY 基因导入苹果。曾黎辉<sup>[12]</sup>将 LFY 基因导入荔枝“元红”品种,获得转基因植株。陈力耕等<sup>[13]</sup>建立了农杆菌介导的葡萄主栽品种玫瑰香的稳定遗传转化体系,获得了转基因植株。2001 年,西班牙研究者 Pena 等<sup>[20]</sup>将拟南芥 LEY 基因和 AP1 基因导入甜橙和枳橙,结果转化植株大都在 12~20 个月后开花,比未转化植株提早 3~5 年,表现出明显的缩短童期和提早开花的特性,该性状在后代也得到稳定遗传和表达,从转基因果实中取出的种子经播种后,童期也明显缩短。

#### 4 结语

笔者简单地介绍了植物开花的相关基因,重点介绍了花器官发育的开关基因——LEAFY 基因在果树上的研究进展。LFY 基因不仅控制着花的发育,且在营养生长及叶形态建成、花器官发育方面有重要作用。通过研究该基因在果树上的进展,期待能为果树品种改良、实生苗开花和缩短童期提供一定的理论依据;同时,为果树童期及成花本质从分

(上接第 1800 页)  
AD,BC 与 BD 的数据可知,2 种浸种方式对发芽率无显著影响,可能是因为春天是软枣种子发芽的正常季节,对温水或凉水要求不严,只要有新鲜的水供细胞呼吸代谢就可以发芽了。

#### 3 结论与讨论

土壤是种子发芽后继续生长的环境以及为未发芽的种

子水平上进行较为深入的研究奠定一定的基础,对于缩短植物育种周期和人工控制开花结果都具有重要的意义。

#### 参考文献

- [1] COLASANTI J, SUNDARESAN V. Control of the transition to flowering [J]. *Curr Opin Biotech*, 1996(7): 145-149.
- [2] RAY A, LANG J D. Golden short integument (SINI), a gene required for ovule development in Arabidopsis, also controls flowering time [J]. *Development*, 1996(122): 2631-2638.
- [3] SHANNONS, MEEKS-WANGNEER D R. Genetic interactions that regulate inflorescence development in Arabidopsis [J]. *Plant cell*, 1993, 5: 639-655.
- [4] BOWMAN J L, ALVAREZ J, WEIGEL D, et al. Control of flower development in Arabidopsis thaliana by APETALA1 and interacting gene [J]. *Development*, 1993, 119: 721-743.
- [5] BOWMAN J L, SMYTH D R, MEYEROWITZ E M. Genes directing flower development in Arabidopsis [J]. *Plant Cell*, 1989, 1(1): 37-52.
- [6] WEIGEL D, ALVAREZ J, SMYTH D R, et al. LEAFY controls floral meristem identity in Arabidopsis [J]. *Cell*, 1992, 69: 843-859.
- [7] WEIGEL D, NILSSON N. A development switch sufficient for flower initiation in diverse plants [J]. *Nature*, 1995, 377: 495-500.
- [8] NILSSON O, LEE I, BLAZQUEZ M A, et al. Flowering time genes modulate the response to LEAFY activity [J]. *Genetics*, 1998, 150: 403-410.
- [9] BLAZQUEZ M A, SOOWAL L N, LEE L, et al. LEAFY expression and flower initiation in Arabidopsis [J]. *Development*, 1997, 124: 3835-3844.
- [10] WEIGEL D, COUPLAND G. LFY blooms in a spen [J]. *Nature*, 1995, 377: 482-483.
- [11] 邵寒霜, 李继红, 郑学勤, 等. 拟南芥 LFYcDNA 的克隆及转化菊花的研究 [J]. *植物学报*, 1999, 41(3): 268-271.
- [12] AHEARN K P, JOHNSON H A, WEIGEL D, et al. NFL1, a nicotiana tabacum LFY-like gene, control meristem initiation and floral structure [J]. *Plant and Cell Physiology*, 2001, 42: 1130-1139.
- [13] HE Z, ZHU Q, DABI T, et al. Transformation of rice with the Arabidopsis floral regulator LFY causes early heading [J]. *Transgenic Research*, 2001, 9: 223-227.
- [14] 陈大明, 张上隆. 拟南芥菜 LEAFY 基因片段的分离及果树基因组中存在 LEAFY 同源基因的证据 [J]. *浙江农业学报*, 1997, 9(4): 185-188.
- [15] ZIMMERMAN R H. Juvenile and flowering of fruit trees [J]. *Acta Horti*, 1973, 34: 139-142.
- [16] 卫东, 沈向, 李嘉瑞, 等. 利用 LFYcDNA 转化猕猴桃的研究 [J]. *园艺学报*, 1999, 26(2): 116-117.
- [17] 刘静, 邵建柱. 农杆菌介导法将 LFY 基因导入苹果的研究 [J]. *河北农业大学学报*, 2006(3): 6-9.
- [18] 曾黎辉, 吕柳新. LEAFY 基因转化荔枝获得再生植株 [J]. *福建农业大学学报*, 2001, 30(4): 563-564.
- [19] 陈力耕, 刘淑芳, 胡西琴. 葡萄高效再生体系的建立及转 LEAFY 基因的研究 [J]. *浙江大学学报*, 2001, 27(5): 523-526.
- [20] PENA L, MARTIN-TRILLO M, JUAREZ J, et al. Constitutive expression of Arabidopsis LEAFY or APETALA genes in citrus reduces their generation time [J]. *Nature Biotechnol*, 2001, 19: 263-267.

子提供水分、氧气、营养等发芽生长条件的地方,只要土壤湿润疏松,有活力的种子就可继续发芽生长。该试验结果表明,2 种土壤对发芽率无显著影响。成熟的软枣种子发芽率非常高,不需要特别的贮藏方式和浸种方式,也不需要特别的土壤准备,育苗非常省功、省种。

#### 参考文献

- [1] 高学敏. 中药学 [M]. 北京: 人民卫生出版社, 2003.