

陆顺教,易双双,廖 易,等. 兰花花期调控技术及相关分子生物学研究进展[J]. 江苏农业科学,2017,45(18):25-30.
doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2017.18.006

兰花花期调控技术及相关分子生物学研究进展

陆顺教,易双双,廖 易,王 存,杨光穗

(中国热带农业科学院热带作物品种资源研究所/农业部华南作物基因资源与种质创制重点实验室,海南儋州 571737)

摘要:兰花是世界著名的观赏花卉,在国际花卉产业中占有非常重要的地位,但兰花的自然花期与市场需求容易错位,极大地限制了兰花产业的发展。因此,兰花的花期调控技术便成为生产的关键环节。为此,国内外兰花工作者展开大量研究,取得了较大的进展。本文就目前国内外对光照、温度、植物生长调节剂、营养等兰花花期调控技术措施及相关开花分子生物学研究进展进行综述,并对现有研究存在问题以及今后的研究方向进行探讨,以期为深入研究兰花花期调控技术提供科学依据。

关键词:兰花;花期调控;分子生物学;光照;温度;植物生长调节剂

中图分类号:S682.310.1 **文献标志码:**A **文章编号:**1002-1302(2017)18-0025-06

兰花因其花形奇特多样、花色丰富多彩而广受人们喜爱,是世界重要的盆花和切花,在国际花卉产业中占有重要地位。我国兰花产业具有悠久的发展历史,随着经济的快速发展,国内对观赏兰花的需求也越来越大。但是,国内的花卉消费市场具有明显的节日消费特点,尤其是国庆节、劳动节、元旦、春节等节日用花,需求量大、品种多、质量高的花卉。如果错过节日消费,花卉的商品价值将大大降低,但兰花的自然花期与市场需求容易错位,极大地限制了国内兰花产业的发展。因此,要获得较高的商品性和较高的经济效益,兰花的花期调控技术便成为生产的关键环节。探究兰花花期调控技术,使之能按需开花,对促进兰花产业的良性发展具有重要的经济意义和现实意义。为此,国内外兰花工作者展开了大量的研究,在光照、温度、植物生长调节剂、营养调控等方面取得了较大的进展。另外,随着分子生物学的研究发展,兰花科技工作者在兰花开花分子生物学方面也进行深入研究,取得了较大的进展。本文就目前兰花花期调控技术及开花分子生物学进行综述,以期为我国兰花花期调控提供参考。

1 兰花的生长习性

兰花是兰科(Orchidaceae)植物的总称,是显花植物中最大的家族之一,广泛分布于各种生态环境中,按照生态习性主要分为附生兰、地生兰、腐生兰等3大类。附生兰可以附生在其他植物上,拥有气生根,有些附生兰的茎和叶膨胀肉质化,能有效保持水分,可以生长在岩石和山崖上,热带兰因其原种主要生长在热带雨林中且常常依附于树干或岩壁间生长,

因此几乎全都是附生兰,如卡特兰(*Cattleya*)、大花蕙兰(*Cymbidium*)、蝴蝶兰(*Phalaenopsis*)、石斛兰(*Dendrobium*)、文心兰(*Oncidium*)等;地生兰指生长于土壤中的兰花,主要分布于温带、热带草原及沼泽地,其肉质须根发达,除吸收养分外还可固定根部,国兰品种大都为地生兰,如春兰(*Cymbidium goeringii*)、建兰(*C. ensifolia*)、蕙兰(*C. faberi*)、寒兰(*C. kanran*)、墨兰(*C. sinense*)等;而腐生兰是指没有叶片,不能通过光合作用吸收养分,全靠菌根上的真菌吸收养分的兰科植物,如天麻等。

由于分布范围广,不同类型的兰花对环境的需求不一样,如蝴蝶兰、万带兰、卡特兰等热带兰喜高温高湿与阴蔽的环境,而国兰等地生兰则喜阴畏阳,高于32℃或低于10℃则生长缓慢。

2 花期调控技术

2.1 光照调控

光是影响植物生长发育的主要环境因子之一,主要表现在2个方面:一方面作为能量来源与光合作用有关,直接转化为化学能贮存到植物体内;另一方面光以环境信息的方式作用于植物,调节植物的生长和发育,使其更好地适应外界环境。光影响的主要方式是光照度、光质、光周期(包括昼夜周期、太阳月周期和季节周期)。

光照度影响兰花的花芽分化和开花质量。Komori等对大花蕙兰的研究发现,在弱光照度[$< 540 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$]条件下栽培,花芽形成的数量减少;高光照度[$(900 \sim 1260) \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$]比低光照度[$< 540 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$]下的新茎含糖量高、假球茎的发育好、成花质量高^[1]。Konow等将蝴蝶兰幼苗分别在强光照度[$200 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$]、中光照度[$100 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$]、弱光照度[$50 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$]下栽培,2年后开花率分别是98%、77%、12%,在一定的范围内随着光照度增强,蝴蝶兰的抽梗率提高、花梗的生长速度加快、花朵数量增多、始花期提前^[2]。Wang研究发现,在低温诱导条件下,在 $160,60 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 光照度下,蝴蝶兰 Joseph Hampton 平均分别于28、34 d出现花芽,而在0、

收稿日期:2016-04-05

基金项目:中央级公益性科研院所基本科研业务费专项(编号:1630032013004、1630032014014、1630032015036)。

作者简介:陆顺教(1981—),男,广西来宾人,博士,助理研究员,主要从事兰花花发育分子生物学研究。E-mail:lushunjiao2014@163.com。

通信作者:杨光穗,硕士,副研究员,主要从事热带兰花栽培生理及营养研究。E-mail:suiguangyang@aliyun.com。

8 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 光照度下,6 周以内均未出现花芽;另外,在低温诱导条件下,暗培养处理 2、4、6 周开始出现花芽的时间分别是 45、60、77 d,但不同光照度对花朵数和花朵大小没有影响^[3]。Guo 等对蝴蝶兰 *Phalaenopsis amabilis* 研究发现,200 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 光照度每天持续 8 h 或 12 h 日长可以使光合作用最大化且满足开花条件^[4]。Lin 等研究发现,低温春化期间进行暗培养处理会稍微延迟春石斛的花期且导致花朵数减少^[5]。而韩云花等对野生春兰和野生蕙兰的开花习性研究表明,光照度对 2 种野生兰花花葶的生长影响较大,开花前野生春兰花葶的生长量表现为自然光处理明显大于遮光处理,而开花后反之;野生蕙兰则是在较高栽培温度条件下才会显示光照度对花葶生长的显著影响^[6]。这表明在一定的范围内随着光照度增强,兰花始花期提前、抽梗率提高、花梗的生长速度加快、花朵数量增多,但对花朵大小影响不显著。

在光周期方面,日照长度对不同兰花的花芽分化影响也不同。Lopez 等研究发现,瓣兰在短日照条件下(光照时间 ≤ 14 h)花序形成加快,但是光周期对花序形成到开花的时间影响不大^[7]。Lopez 等对盆栽堇花兰开花调控研究发现,在低温处理之前进行 4 周或 8 周的短日照处理(光照时间 9 h/d),可以极大地促进开花,开花量达到 90% 以上,而且出花整齐^[8]。Vaz 等在对扇叶文心兰的研究中发现,长日照可以促进花序的形成,但生长期每天给予 20 h 或更长的光照时间会严重影响其花芽分化、抑制开花并缩短扇叶文心兰花的寿命,如果在花芽分化期光照不充足,则抽梗率就降低、花梗增长缓慢、花期就会延迟^[9]。Shimomachi 等对 3 个秋石斛品种(Burana Pink、Burana Diamond、Artemis)进行暗期中断研究发现,暗期中断会使秋石斛 Burana Pink 延迟 10 d 左右形成花芽,却使秋石斛 Burana Diamond 提前 5 d 左右形成花芽,但对秋石斛 Artemis 花期没有影响,反而促进秋石斛 Artemis 营养芽形成^[10]。Phengphachanh 等对海南钻喙兰(*Rhynchostylis gigantea*)研究发现,短日照可以促进开花^[11]。李程等研究发现,春石斛短日照处理植株开花时间较长日照处理的提前约 18 d,且短日照处理植株的花芽多、开花量大、花径较长日照处理的大^[12]。

不同光质或波长的光具有明显不同的生物学效应,包括对植物的形态结构与化学组成、光合作用、器官生长发育的不同影响。关于不同光质对兰花开花的影响研究较少,仅有少量的报道,如任桂萍等研究不同光质对蝴蝶兰开花时间及品质的影响时发现,单色光(包括纯红光和纯蓝光)更利于蝴蝶兰花序发育、促进其开花,红光比例较高的红蓝组合光更利于花朵的发育、提高蝴蝶兰开花的品质^[13]。Dueck 等研究表明,较高的红/远红光比的光可以代替低温春化诱导蝴蝶兰开花,在一定程度上降低了夏季低温催花的成本^[14]。

2.2 温度调控

温度是兰花开花调控的关键因素之一,是兰花由营养生长向生殖生长转变的重要环境信号,花芽分化期间需要较大的昼夜温差。Lopez 等在对瓣兰和堇花兰开花调控研究中发现,对瓣兰和堇花兰成花诱导不仅受光周期影响,同时还受温度调控^[7]。温度是影响蝴蝶兰花芽形成的主决定因素。研究认为,当温度高于 28 $^{\circ}\text{C}$ 时会抑制花芽形成^[15]。Newton 等研究发现,29 $^{\circ}\text{C}$ 高温持续达到 8 h 以上时会抑制部分蝴蝶兰

品种的花芽形成,而部分品种则须要持续 29 $^{\circ}\text{C}$ 高温达到 12 h 才会抑制花芽形成^[16]。Lee 等研究认为,间歇性的高温处理可以抑制幼年蝴蝶兰花芽的形成,但不同品种之间的处理程度存在一定的差异^[17]。Lee 等研究表明,昼一夜温度为 25 $^{\circ}\text{C}$ —20 $^{\circ}\text{C}$ 或 20 $^{\circ}\text{C}$ —15 $^{\circ}\text{C}$ 时可以促进蝴蝶兰花芽分化^[18]。而 Blanchard 等研究表明,白天温度是决定蝴蝶兰花芽分化的关键因素,而非夜间温度^[19]。另外,温度是影响春石斛开花调控最重要的外界因素,缺少低温诱导,春石斛将无法完成花芽分化,而是形成盲芽、高位芽等。Yen 等研究表明,在 13 $^{\circ}\text{C}$ 低温处理 3 周可以满足金钗石斛低温春化的要求,而实际生产中在 13 $^{\circ}\text{C}$ 或 15 $^{\circ}\text{C}$ 温度下处理 3 周可以促进花芽分化且可以降低低温处理的成本^[20]。而 Lin 等研究发现,过长的低温处理反而会延迟开花,且缩短观赏期,但会增大花朵,因此以 10 $^{\circ}\text{C}$ 处理 2~4 周为好^[5]。Lopez 等认为,20 $^{\circ}\text{C}$ 低温处理 8 周促进堇花兰开花效果最佳^[21]。Vaz 等在扇叶文心兰试管开花条件的研究中发现,扇叶文心兰的开花对温度变化较为敏感,认为 27 $^{\circ}\text{C}$ 足以满足扇叶文心兰的植株生长以及花芽形成对温度的要求^[9]。郑宝强等研究认为,昼一夜温度为 25 $^{\circ}\text{C}$ —20 $^{\circ}\text{C}$ 处理能显著促进卡特兰花芽分化,昼一夜温度为 30 $^{\circ}\text{C}$ —25 $^{\circ}\text{C}$ 处理花芽能正常分化,而昼一夜温度 35 $^{\circ}\text{C}$ —30 $^{\circ}\text{C}$ 处理抑制花芽分化^[22-23]。

2.3 植物生长调节剂调控

研究表明,通过调节温度、光照可以促进兰花开花,但植物生长调节剂对兰花的开花调控效果远远优于环境调控。近年来,研究人员在植物生长调节剂调控兰花花期方面做了大量的研究,总结出许多有参考价值的科研成果和生产经验。1979 年,Goh 对激素诱导石斛兰开花研究发现,6-苄氨基腺嘌呤(6-benzylaminopurine,简称 6-BA)可以促进成熟假鳞茎的开花,但不能促进营养生长阶段的石斛兰开花,而赤霉素(gibberellic acid,简称 GA)可以促进 6-BA 的作用,但单独使用不能促进开花^[24]。Nambiar 等研究发现,200 mg/L 6-BA 可以促进秋石斛(*Dendrobium* Angel White)开花,提高出花率、延长花序长度、增加叶片数和单个花序的花朵数,但对花朵大小没有显著影响^[25]。Blanchard 等关于 6-BA 对蝴蝶兰开花的影响展开研究,结果表明 200、400 mg/L 6-BA 处理可以促进蝴蝶兰开花,且提高单株的花序数量和单个花序的花朵数,但在高温条件下使用 6-BA 处理不能诱导蝴蝶兰开花^[26]。Abdullakassim 等研究膨大剂对秋石斛(*Dendrobium* Sonia ‘Earsakul’)开花质量的影响,结果发现 10 mg/L 膨大剂可以显著提高单个假鳞茎的花序数量以及单个花序的花朵数,同时可以提高花序的长度和粗度^[27]。Wu 以蝴蝶兰 V3 和 V31 为试验材料,比较了 6-BA、6-糠氨基嘌呤(kinetin,简称 Kin)、异戊烯酰嘌呤[N6-(2-isopentenyl)adenosine,简称 2-iP]3 种细胞分裂素对开花质量的影响,结果表明 3 种细胞分裂素均能增大蝴蝶兰 V3 的花朵直径,另外 6-BA 和 Kin 还可以提高单株花芽数以及花朵数。在蝴蝶兰 V31 上,仅有 6-BA 可以提高单株花芽数以及花朵数,2-iP 可以使花朵增大,而外施 Kin 对蝴蝶兰 V31 开花质量没有影响^[28]。Wu 等研究表明,蝴蝶兰在低温春化的同时喷施一定浓度的 6-BA 可以促进花芽形成、增加单株花序的数量以及单个花序上的花朵数^[29]。Wang 等研究发现,对 2 年生蝴蝶兰每株

外施 0.1 ~ 1.0 μg 的脱落酸 (abscisic acid, 简称 ABA) 可以抑制花芽的形成^[30]。国内学者探讨 6-BA 和 GA 对春石斛的花芽分化效应时发现, 6-BA 对春石斛的花芽分化具有促进作用, 并能提高春石斛花芽形成数量和单株花芽形成率, 但 GA 对花芽分化的作用不明显^[31-33]。在花箭高度方面, 王永强等认为多效唑可以在一定程度上使蝴蝶兰的初花期和盛花期提前, 且可以明显降低花箭的高度^[34]。史素霞等发现, 多效唑 (paclobutrazol, 简称 PP₃₃₃)、丁酰肼 (daminozide, 简称 B9)、PBO 对蝴蝶兰花箭高度都有抑制作用, 且随浓度的增加效果越明显; 多效唑和 PBO 使始花期提前; B9 使始花期延迟, 对开花品质影响不大^[35]。彭芳等在对文心兰的研究中发现, 单独使用 200 mg/L GA₃ 或者喷施 200 mg/L GA₃ + 25 mg/L 6-BA 能使文心兰的花期显著提前, 且 GA₃ + 6-BA 处理使花朵变大, 花萼长度增加, 而单一的 6-BA 处理使花朵变小, 但花芽分化率提高; 喷施 200 mg/L 或 250 mg/L PP₃₃₃ 可使文心兰花期推迟, 不同浓度 PP₃₃₃ 可以使花萼矮化^[36]。

2.4 营养调控

矿质营养是影响植物开花重要的外在条件之一, 矿质营养对兰花开花的影响主要表现为兰花花期、花大小、花色、开花数量等最主要观赏指标的变化, 从而影响到兰花的观赏价值, 而矿质元素的种类、组成、形态、用量和施肥时间均会影响兰花的开花。在营养调控中, 氮(N)、磷(P)、钾(K)对兰花开花的影响最大, 合理施用 N、P、K 肥对开花有促进作用。研究发现, 施用 N 肥可以显著提高齿唇兰 (*Odontioda Marie Noel* 'Velano') 新梢的干物质产量、叶面积和小花数, 处理效应在第 2 年尤为显著, 研究认为采用缓释肥情况下, 齿唇兰最佳施 N 肥的量为 560 mg/(盆·年)^[37]。减少 N 肥施用量使齿唇兰花期提前, 叶片数和叶面积变化不显著, 但叶色发白, 假鳞茎变细, 根系减少、变短, 花梗变细、变短, 花多数减少^[38]。增施 N 肥可以使金钗石斛花期延迟、假鳞茎增高、花多数增加^[39]。而在关于蝴蝶兰的研究中发现, 增施 N 肥可增加单株的开花数量^[40]。N 肥可以增加兰花开花数量, 但研究发现, 不同兰花对 N 肥的需求量均存在上限, 当施用量超过这个上限时不仅不能提高兰花的开花数量, 反而可能抑制兰花的开花, 如高浓度的 N 含量会抑制蝴蝶兰和大花蕙兰的试管开花^[41-42]。

P 肥有助于花芽分化、促进开花结实, 在兰花中施用一定浓度的 P 肥能促进开花、提高开花品质, 但不同种或品种的兰花对开花时需求的 P 浓度及受 P 作用程度各不相同。在缺 P 条件下, 蝴蝶兰的花芽诱导几乎完全受到抑制, 且落叶增加、新芽生长减少、老叶变紫红色、叶片卷曲、植株发育不良^[43], 而在高 P 条件下, 蝴蝶兰假鳞茎增粗、花枝数增多^[44]。但 Wang 研究发现, 高 P 对蝴蝶兰的开花时间和花朵大小均没有显著影响, 且导致小花数少于对照^[45]。而墨兰在完全缺 P 条件下, 植株生长受到抑制, 褐斑病斑增多, 而经 1 mmol/L P 处理的墨兰花芽出现早、花梗粗壮、花朵数多^[46]。在关于大花蕙兰的研究中发现, P 肥可以促进花芽分化^[47-48]。组培试验中, 高 P 低 N 有利于试管中大花蕙兰由营养芽向生殖芽转变, 从而促进开花^[41]。

K 有助于植物花芽分化, 能促进提早开花结实。在兰花开花期增施 K 肥能增加花枝数和开花数, 以及增大花萼直径

和花朵直径。高 K 可以增加蝴蝶兰的小花数量^[44], 能促进墨兰提早开花、增加花萼直径和开花数量^[49], 增加建兰的分株数和花朵数, 并延长花期^[50]。在关于金钗石斛的研究中发现, 提高施 K 肥的量可以增加植株高度、叶片数、开花节数以及花朵数量, 且认为以 100 mg/L 的施 K 量最适合^[39]。

虽然单一的营养元素可以影响兰花的开花, 但营养元素的组合、形态以及施肥时间均能影响兰花的生长发育及开花。一般来说, 在兰花开花时, 合理调整 N、P、K 肥的比例及施用量可以达到调控花期及提高开花质量的目的。如在花期前提高 N 肥量能促进花芽分化, 在生殖生长期磷钾肥配合施用能提高开花质量、提高观赏价值。但不同种或品种的兰花对矿质营养的需求有很大差异, 在实际生产中应依据不同的栽培对象, 调整各营养元素的配比、用量以及施肥时间, 促进兰花的花芽分化及开花、提高开花质量、延长花期、提升观赏价值。

3 兰花开花时间分子生物学研究进展

在植物成花过程中, 受温度、光、激素等许多因素影响, 目前已明确了高等植物的 7 条成花诱导途径, 即春化途径、温敏途径、光周期途径、赤霉素途径、自主途径、成花抑制途径和年龄途径。这 7 条途径主要通过调节 *FT*、*SOC1* 和 *LFY* 等开花信号整合因子的表达水平来调节成花转换和控制开花时间。目前, 研究者在拟南芥、金鱼草、矮牵牛以及水稻等模式植物中已经克隆到了大量参与开花时间调控的基因, 并且进行了深入的分析。

相对于模式植物可以从分析突变体的表型研究开花调控相关基因, 兰花只能通过同源克隆、超量表达或基因沉默技术来研究开花调控相关基因, 因此这方面的研究比较滞后。但随着目前分子生物学技术的发展, 尤其是转录组测序技术的快速发展, 目前兰花开花调控相关分子生物学的研究也取得了较大的进展。Xiang 等从春兰中克隆了 *FT* 同源基因 *CgFT*, 研究发现 *CgFT* 主要在叶片、假鳞茎和花器官中表达, 且幼花表达量高于成熟花, 季节性表达分析表明 *CgFT* 在 6 月表达量开始上升, 6 月底达到峰值, 之后表达量开始下降; 在烟草中超量表达 *CgFT* 出现明显的早花表型, 且可以提高转基因烟草内源基因 *LFY*、*API*、*FULL*、*SEPI* 的表达量^[51]。墨兰和建兰的 *FT* 同源基因 *CsFT* 和 *CeFT* 在长日照条件下表达水平显著高于短日照, 而春兰的 *FT* 同源基因 *CgFT* 则是短日照表达量高于长日照, 且在拟南芥中超量表达 *CgFT* 导致转基因拟南芥早花, 并显著提高内源基因 *API* 的表达^[52]。文心兰的 *FT* 同源基因 *OnFT* 主要在腋芽、叶片、假鳞茎和花中表达, 幼花表达量比成熟花高, 且表达量与光周期有关, 在光照 8 ~ 12 h 的表达量较高, 而凌晨的表达量最低, 而 *TFL1* 同源基因 *OnTFL1* 主要在腋芽和假鳞茎中表达, 且不受光周期影响, 在拟南芥中超量表达 *OnFT* 和 *OnTFL1* 分别导致早花和晚花^[53]。金钗石斛的 *FT* 同源基因 *DnFT* 主要在成熟叶和幼嫩侧芽中表达, 在低温诱导条件下叶片中的表达量显著上升, 而侧芽的表达量出现下降, 表明低温诱导可以促进金钗石斛开花是通过激活 *DnFT* 的表达实现的, 而叶片是接受低温信号的部位^[54]。蝴蝶兰的 *FT* 同源基因 *PhFT* 主要在根、叶片、花中表达, 花中的心皮和花瓣表达量较其他花器官高, 且在幼花中的表达量高于成熟花, 在 *ft-1* 突变拟南芥中超量表达

PhFT 导致早花及角果缺失^[55]。白蝴蝶兰 (*Phalaenopsis aphrodite*) 的 *FT* 同源基因 *PaFT1* 则主要在花梗和花芽中表达,在低温诱导条件下 *PaFT1* 表达量显著上升,而光周期处理对其表达量没有影响^[56]。Ding 等从石斛兰 (*Dendrobium*) Chao Parya Smile 中克隆的 *SOC1* 同源基因 *DOSOC1* 在花序、茎尖、花梗、花芽和开放的花朵中具有很高的表达量,且在成花转换阶段整个植株的表达量明显上升,在拟南芥中超量表达导致早花,同时引起拟南芥内源基因 *AGL-24* 和 *LEAFY* 表达量的上升^[57]。金钗石斛 *SOC1* 同源基因 *DnAGL19* 主要在假鳞茎、叶片、根和侧芽中表达,在低温诱导条件下侧芽的表达量显著上升,超量表达 *DnAGL19* 的拟南芥在正常栽培条件下提早开花,研究还发现在低温条件下 *DnAGL19* 通过控制 *HOS1-FT* 的激活表达进而调控金钗石斛的开花进程^[58]。蝴蝶兰 *LFY* 同源基因 *PhalLFY* 在营养器官和生殖器官中均有表达,在茎中的表达量在营养生长向生殖生长转换时逐渐升高,尤其是花序分生组织、花分生组织和花原基^[59]。白蝴蝶兰 *LFY* 同源基因 *PhapLFY* 主要在花原基和发育中的花序中表达,且可以缓解 *lfy* 突变体拟南芥的花器官畸形的表型^[60]。

除了开花信号整合因子 *FT*、*SOC1* 和 *LFY* 之外,关于部分开花关键基因也有了一定的研究。如 Chen 等研究发现,朵丽蝶兰光周期途径上游基因 *EFL4* 同源基因 *DhEFL2,3,4* 在营养器官和生殖器官中均有表达,其中在花芽形成初期表达量最高,在长日照条件下,这 3 个基因的日表达规律相似,而在短日照条件下 *DhEFL3* 的表达规律与 *DhEFL2,4* 存在一定差异,3 个基因在拟南芥中超量表达均导致晚花^[61-62]。Zhang 等从蝴蝶兰中分离的 *CO* 同源基因 *PhalCOL* 在所有器官中均有表达,成花转换阶段的茎表达量最高,超量表达 *PhalCOL* 的烟草出现明显早花的表型^[63]。除此之外,关于 *API*、*AGL6* 等兰花开花相关同源基因也有了不同程度的研究^[64-69]。

4 问题与展望

综上所述,兰花花期调控与开花时间分子生物学研究已经取得了很大的进展,但是由于兰花种类繁多、分布范围广,导致生态类型多,很多花期调控技术缺少通用性,且目前的花期调控研究存在较多问题,因此兰花花期调控技术研究还有许多问题亟待解决。

目前兰花花期调控技术研究主要是针对蝴蝶兰^[70]、金钗石斛、大花蕙兰以及部分国兰等几个种类展开,研究种类过于单一。而很多新优观赏兰花却缺少相关的花期调控技术研究,花期调控困难,导致这些新优观赏兰花产业发展受到一定限制。因此,兰花花期调控技术研究应该扩大研究对象,尤其是一些新优的观赏兰花。

兰花的花期受到多个因素的综合影响,而现有的研究大多数是针对单一因素的,多因素综合研究的较少,即使有也只是 2~3 个因素的简单组合,如光周期与温度、栽培基质与施肥的共同作用等。因此,综合多因素对兰花进行花期调控,达到兰花精准花期调控将是兰花花期调控技术研究的重要内容。

兰花的花期调控涉及促进开花和延迟开花,而目前的研究大部分关注的是如何促进兰花的开花花期调控技术,而延

迟开花的花期调控技术研究报道较少,因此延迟开花调控技术也是今后兰花花期调控技术应该考虑的研究方向。

兰花开花时间分子机制是研究兰花花期调控的重要组成部分,研究开花时间的分子机制为花期调控技术研究提供理论依据,但现有的研究仅是针对开花调控基因表达特性及基本功能,而没有将基因的表达特性与花期调控进行关联研究。今后的研究应该将花期调控与基因的表达特性相关联,通过基因的表达确定最佳的花期调控处理方案。

总而言之,兰花的花期调控技术及相关开花时间分子生物学研究已经取得了良好的开端,但随着兰花产业的进一步发展以及我国花卉节假日消费的特点,花期调控技术将成为兰花产业发展中的关键技术之一。因此,应该在现有研究基础上,加强对现有主要观赏兰花的花期调控技术研究的同时,关注新优观赏兰花的花期调控技术,同时结合分子生物学技术,深入探讨兰花成花过程的分子机制,探索温度、光照等外界环境以及植物生长调节剂对兰花成花的影响机制,为兰花的花期调控技术提供理论依据。

参考文献:

- [1] Komori T, Niitsu A, Murakami T. Effects of light intensity on the growth, flowering and carbohydrate contents of *Cymbidium* orchids [J]. Bulletin of the Yamanashi Agricultural Research Center, 1990, 4: 17-26.
- [2] Konow E A, Wang Y T. Irradiance levels affect *in vitro* and greenhouse growth, flowering, and photosynthetic behavior of a hybrid *Phalaenopsis* orchid [J]. Journal of the American Society for Horticultural Science, 2001, 126(5): 531-536.
- [3] Wang Y T. *Phalaenopsis* orchid light requirement during the induction of spiking [J]. HortScience, 1995, 30(1): 59-61.
- [4] Guo W J, Lin Y Z, Lee N. Photosynthetic light requirements and effects of low irradiance and daylength on *Phalaenopsis amabilis* [J]. Journal of the American Society for Horticultural Science, 2012, 137(6): 465-472.
- [5] Lin M, Starman T W, Wang Y T, et al. Vernalization duration and light intensity influence flowering of three hybrid nobile *dendrobium* cultivars [J]. HortScience, 2011, 46(3): 406-410.
- [6] 韩云花, 李平英, 师春娟, 等. 温度和光照条件对野生兰花开花习性的影响 [J]. 甘肃农业科技, 2009(4): 13-16.
- [7] Lopez R G, Runkle E S, Heins R D, et al. Temperature and photoperiodic effects on growth and flowering of *Zygopetalum* redvale 'Fire Kiss' orchids [J]. Acta Horticulturae, 2003(624): 155-162.
- [8] Lopez R G, Runkle E S. Temperature and photoperiod regulate flowering of potted *Miltoniopsis* orchids [J]. HortScience, 2006, 41(3): 593-597.
- [9] Vaz A P A, Figueiredo - Ribeiro R de C L, Kerbaux G B. Photoperiod and temperature effects on *in vitro* growth and flowering of *P. pusilla*, an epiphytic orchid [J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2004, 42(5): 411-415.
- [10] Shimomachi T, Mitsumizo T, Matsuzono R. Effect of night break treatment on growth and flowering in *Dendrobium Phalaenopsis* [J]. Acta Horticulturae, 2009(907): 303-307.
- [11] Phengphachanh B, Naphrom D, Bundithya W, et al. Effects of day - length and gibberellic acid (GA_3) on flowering and endogenous

- hormone levels in *Rhynchostylis gigantea* (Lindl.) Ridl [J]. Journal of Agricultural Science, 2012, 4(4): 217.
- [12] 李程, 裴忠孝, 甘林叶, 等. 光周期对春石斛开花及多胺含量的影响[J]. 植物生理学报, 2014, 50(8): 1167–1170.
- [13] 任桂萍, 王小菁, 朱根发. 不同光质的 LED 对蝴蝶兰小飞象开花时间及品质的影响[C]. 中国园艺学会花卉优质、高产、高效标准化栽培技术交流会. 昆明, 2014.
- [14] Dueck T, Trouwborst G, Hogewoning S W, et al. Can a high red:far red ratio replace temperature – induced inflorescence development in *Phalaenopsis*? [J]. Environmental and Experimental Botany, 2016, 121: 139–144.
- [15] Chen W S, Liu H Y, Liu Z H, et al. Geibberlin and temperature influence carbohydrate content and flowering in *Phalaenopsis* [J]. Physiologia Plantarum, 1994, 90(2): 391–395.
- [16] Newton L A, Runkle E S. High – temperature inhibition of flowering of *Phalaenopsis* and *Doritaenopsis* orchids [J]. HortScience, 2009, 44(5): 1271–1276.
- [17] Lee H B, An S K, Kim K S. Inhibition of premature flowering by intermittent high temperature treatment to young *Phalaenopsis* plants [J]. Horticulture, Environment, and Biotechnology, 2015, 56(5): 618–625.
- [18] Lee N, Lin G M. Effect of temperature on growth and flowering of *Phalaenopsis* white hybrid [J]. Journal of the Chinese Society for Horticultural Science, 1984, 30: 223–231.
- [19] Blanchard M G, Runkle E S. Temperature during the day, but not during the night, controls flowering of *Phalaenopsis* orchids [J]. Journal of Experimental Botany, 2006, 57(15): 4043–4049.
- [20] Yen C Y T, Starman T W, Wang Y T, et al. Effects of cooling temperature and duration on flowering of the nobile *Dendrobium* orchid [J]. HortScience, 2008, 43(6): 1765–1769.
- [21] Lopez R G, Runkle E S, Heins R D. Flowering of the orchid *Miltoniopsis* augrestrinityis influenced by photoperiod and temperature [J]. Acta Horticulturae, 2005, 683: 175.
- [22] 郑宝强, 王雁, 彭镇华, 等. 不同温度处理对绿世界卡特兰花芽分化及内源激素动态变化的影响[J]. 林业科学研究, 2010, 23(6): 833–838.
- [23] 郑宝强, 王雁, 彭镇华, 等. 不同温度处理对杂种卡特兰开花的影响[J]. 北京林业大学学报, 2011, 33(1): 155–158.
- [24] Goh C J. Hormonal regulation of flowering in a sympodial orchid hybrid *Dendrobium* Louisae [J]. New Phytologist, 1979, 82(2): 375–380.
- [25] Nambiar N, Siang T C, Mahmood M. Effect of 6 – Benzylamino-purine on flowering of a *Dendrobium* orchid [J]. Australian Journal of Crop Science, 2012, 6(2): 225–231.
- [26] Blanchard M G, Runkle E S. Benzyladenine promotes flowering in *Doritaenopsis* and *Phalaenopsis* orchids [J]. Journal of Plant Growth Regulation, 2008, 27(2): 141–150.
- [27] Abdullakasm S, Kaewsongsang K, Anusornpornpong P, et al. Effects of pre – harvested *N* – (2 – chloro – 4 – pyridinyl) – *N'* – phenylurea (CPPU) spraying on the improvement of flower quality of *Dendrobium* Sonia ‘Earsakul’ [J]. Journal of Applied Horticulture, 2015, 17(2): 140–144.
- [28] Wu P H. Cytokinin treatment and flower quality in *Phalaenopsis* orchids: Comparing *N* – 6 – benzyladenine, kinetin and 2 – isopentenyl adenine [J]. African Journal of Biotechnology, 2012, 11(7): 1592–1596.
- [29] Wu P H, Chang D C N. Use of *N* – 6 – benzyladenine to regulate flowering of *Phalaenopsis* orchids [J]. Horttechnology, 2009, 19(1): 200–203.
- [30] Wang W Y, Chen W S, Chen W H, et al. Influence of abscisic acid on flowering in *Phalaenopsis* hybrida [J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2002, 40(1): 97–100.
- [31] 李振坚, 王雁, 彭镇华, 等. 6 – BA、GA₃ 调控春石斛花芽分化的效应[J]. 亚热带植物科学, 2009, 38(1): 15–18.
- [32] 钱桦, 刘燕, 郑勇平, 等. 施用 6 – BA 对春石斛花芽分化及内源激素的影响[J]. 北京林业大学学报, 2009, 31(6): 27–31.
- [33] 王再花, 朱根发, 欧孟昌, 等. 植物生长调节剂促进春石斛提前开花效果研究[J]. 广东农业科学, 2008(10): 37–39.
- [34] 王永强, 王四清. 多效唑调控蝴蝶兰花期的研究[J]. 安徽农业科学, 2005, 33(3): 438.
- [35] 史素霞, 王曼. 植物生长调节剂对蝴蝶兰花箭高度和花期的影响[J]. 北方园艺, 2007(8): 116–119.
- [36] 彭芳, 韦鹏霄, 田敏, 等. 喷施不同生长调节剂对‘milliongolds’文心兰开花的影响[J]. 亚热带植物科学, 2011, 40(3): 12–15.
- [37] Kubota S, Muramatsu Y, Matsuura M, et al. The growth and flowering of *Odontioda* orchid are stimulated by nitrogen application [J]. Horticultural Research, 2009, 8(2): 175–180.
- [38] Yoneda K, Suzuki N, Hasegawa I. Effects of macroelement concentrations on growth, flowering, and nutrient absorption in an *Odontoglossum* hybrid [J]. Scientia Horticulturae, 1999, 80(3/4): 259–265.
- [39] Bichsel R G, Starman T W, Wang Y T. Nitrogen, phosphorus, and potassium requirements for optimizing growth and flowering of the nobile *Dendrobium* as a potted orchid [J]. HortScience, 2008, 43(2): 328–332.
- [40] Wang Y. Effects of N and P concentration on growth and flowering of the *Phalaenopsis* orchid [J]. HortScience, 2003, 38(5): 746–747.
- [41] Kostenyuk I, Oh B J, So S I. Induction of early flowering in *Cymbidium niveo – marginatum* Mak *in vitro* [J]. Plant Cell Reports, 1999, 19(1): 1–5.
- [42] Duan J X, Yazawa S. Floral induction and development in *Phalaenopsis in vitro* [J]. Plant Cell, Tissue and Organ Culture, 1995, 43(1): 71–74.
- [43] Yoneda K, Usui M, Kubota S. Effect of nutrient deficiency on growth and flowering of *Phalaenopsis* [J]. Journal of the Japanese Society for Horticultural Science, 1997, 66(1): 141–147.
- [44] 陈尚平, 汤久顺, 苏家乐, 等. 不同氮、磷、钾水平对蝴蝶兰养分吸收及生长发育的影响[J]. 江苏农业学报, 2007, 23(6): 630–633.
- [45] Wang Y T. Impact of a high phosphorus fertilizer and timing of termination of fertilization on flowering of a hybrid moth orchid [J]. HortScience, 2000, 35(1): 60–62.
- [46] 潘瑞炽, 梁旭野. 不同水平磷对磷饥饿蕙兰生长发育及某些生理特性的影响[J]. 热带亚热带植物学报, 1993, 1(1): 71–77.
- [47] 徐志豪, 翁学垚, 俞伟国, 等. 大花蕙兰催花栽培试验[J]. 浙江林业科技, 2003, 23(6): 23–25.
- [48] 苏胜举, 程洪森, 于春雷, 等. 高磷肥对大花蕙兰成花的影响

- [J]. 辽宁农业职业技术学院学报,2005,7(4):17-18.
- [49]潘瑞炽,陈健源,温兆清. 不同钾水平对钾饥饿墨兰生长发育和生理的影响[J]. 热带亚热带植物学报,1994,2(3):46-53.
- [50]谢志刚. 基质栽培花卉氮磷钾营养配方研究[J]. 广东农业科学,2000(5):37-39.
- [51]Xiang L, Li X, Qin D, et al. Functional analysis of *FLOWERING LOCUS T* orthologs from spring orchid (*Cymbidium goeringii* Rchb. f.) that regulates the vegetative to reproductive transition[J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2012(58):98-105.
- [52]Huang W, Fang Z, Zeng S, et al. Molecular cloning and functional analysis of Three *FLOWERING LOCUS T* (*FT*) homologous genes from Chinese *Cymbidium* [J]. International Journal of Molecular Sciences, 2012, 13(9):11385-11398.
- [53]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.
- [54]Li R, Wang A, Sun S, et al. Functional characterization of *FT* and *MFT* ortholog genes in orchid (*Dendrobium nobile* Lindl) that regulate the vegetative to reproductive transition in *Arabidopsis* [J]. Plant Cell, Tissue and Organ Culture, 2012, 111(2):143-151.
- [55]Li D M, Lü F B, Zhu G F, et al. Molecular characterization and functional analysis of a *Flowering locus T* homolog gene from a *Phalaenopsis* orchid [J]. Genetics Molecular Research, 2014, 13(3):5982-5994.
- [56]Jang S, Choi S C, Li H Y, et al. Functional characterization of *Phalaenopsis aphrodite* flowering genes *PaFT1* and *PaFD* [J]. PLoS One, 2015, 10(8):e0134987.
- [57]Ding L, Wang Y, Yu H. Overexpression of *DOSOC1*, an ortholog of *Arabidopsis SOC1*, promotes flowering in the orchid *Dendrobium* Chao Parya Smile [J]. Plant Cell Physiology, 2013, 54(4):595-608.
- [58]Liu X R, Pan T, Liang W Q, et al. Overexpression of an orchid (*Dendrobium nobile*) *SOC1/TM3* - like ortholog, *DnAGL19*, in *Arabidopsis* regulates *HOS1* - *FT* expression [J]. Frontiers in Plant Science, 2016(7):99.
- [59]Zhang J X, Wu K L, Zeng S J, et al. Characterization and expression analysis of *PhalLFY*, a homologue in *Phalaenopsis* of *FLORICAULA/LEAFY* genes [J]. Scientia Horticulturae, 2010, 124(4):482-489.
- [60]Jang S. Functional Characterization of *PhapLEAFY*, a *FLORICAULA/LEAFY* ortholog in *Phalaenopsis aphrodite* [J]. Plant and Cell Physiology, 2015, 56(11):2234-2247.
- [61]Chen W, Qin Q, Zheng Y, et al. Overexpression of *Doritaenopsis* hybrid *EARLY FLOWERING 4* - like gene, *DhEFL4*, postpones flowering in transgenic *Arabidopsis* [J]. Plant Molecular Biology Reporter, 2016, 34(1):103-117.
- [62]Chen W W, Qin Q P, Zhang C, et al. *DhEFL2*, 3 and 4, the three *EARLY FLOWERING4* - like genes in a *Doritaenopsis* hybrid regulate floral transition [J]. Plant Cell Reports, 2015, 34(12):2027-2041.
- [63]Zhang J X, Wu K L, Tian L N, et al. Cloning and characterization of a novel *CONSTANS* - like gene from *Phalaenopsis hybrida* [J]. Acta Physiologiae Plantarum, 2011, 33(2):409-417.
- [64]Chang Y Y, Chiu Y F, Wu J W, et al. Four orchid (*Oncidium* Gower Ramsey) *API/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.
- [65]Yu H, Goh C J. Identification and characterization of three orchid MADS - box genes of the *API/AGL9* subfamily during floral transition [J]. Plant Physiology, 2000, 123(4):1325-1336.
- [66]崔波, 武振江, 刘佳, 等. 文心兰开花相关 *OnAPI* - like 基因的克隆及表达分析 [J]. 园艺学报, 2014, 41(2):357-364.
- [67]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.
- [68]胡立霞, 徐京, 庞基良, 等. 春兰 × 大花蕙兰杂种 *AGL6* 同源基因的克隆及其功能研究 [J]. 园艺学报, 2011, 38(2):317-326.
- [69]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.
- [70]潘静霞. 不同水分处理对蝴蝶兰开花的影响 [J]. 江苏农业科学, 2015, 43(3):159-162.