

梨花序形成机制研究进展

武春昊¹, 王 强¹, 卢明艳¹, 闫兴凯¹, 胡明玥^{1,2}, 张茂君¹

(¹ 吉林省农业科学院果树研究所 / 农业部东北地区(吉林)果树科学观测试验站, 公主岭 136100; ² 延边大学农学院, 延吉 133000)

摘要: 梨作为我国大宗果树种类之一,具有较高的营养价值和保健功效,深受国内外消费者的欢迎。梨为伞房花序、多花类型,花序形成花朵数量对果实有一定的影响。在生产中常采用疏花疏果措施,来调控树体坐果量,使梨树达到合理的负载量标准,从而保证梨树的产量及品质。因而,了解花序形成机制,对提高梨果产量及品质有一定的帮助。本文从花序演变趋势、花序发育过程、花序坐果位置、内源激素对花序成花的影响及相关基因对成花的调控等方面进行综合论述,并对今后梨花序形成研究方向提出了设想,旨在为今后梨花序形成研究提供思路。

关键词: 梨; 花序; 内源激素; 调控基因

A Review of Inflorescence Formation Mechanism of Pear

WU Chun-hao¹, WANG Qiang¹, LU Ming-yan¹, YAN Xing-kai¹, HU Ming-yue^{1,2}, ZHANG Mao-jun¹

(¹ *Pomology Institute, Jilin Academy of Agriculture Sciences/Scientific Observing and Experimental Station of Pomology, Gongzhuling 136100;* ² *College of Agriculture, Yanbian University, Yanji 133000*)

Abstract: Pear is one of the major fruit in China and favorite by domestic and foreign consumers due to its nutritional value and health efficacy. Pear flower is corymb inflorescence and belongs to the multi-flowered type. Fruit setting rate of inflorescence has significant influence on the yield of fruit trees. Artificial control of flowers and fruits is a measure to regulate the amount of fruit set in the tree, to ensure the yield and fruit quality maximizing the commercial profile. Understanding the mechanism of inflorescence formation is of interest to increase fruit yield and improve fruit quality. This paper reviews the evolution of inflorescence, the process of inflorescence development, fruit setting position of inflorescence, effects of endogenous hormones on floral formation, and regulation of related genes on floral formation, etc. Moreover, the future prospective is proposed, in order to provide ideas for the research on pear inflorescence formation.

Key words: pear; inflorescence; endogenous hormone; regulation of genes

花是植物繁衍后代的重要器官,花的形成标志着植物由营养生长阶段向生殖生长阶段的转变。在形成花序的被子植物中,花发育过程先由营养茎顶端分生组织(SAM, shoot apical meristem)转变成花序分生组织(IM, inflorescence meristem);随后再由花序分生组织进一步分化产生花分生组织(FM, floral meristem);花分生组织在花发育信号和器官

特征基因共同调控下,最终发育成花各个组织部位,共同组成一朵花^[1-2]。对于多年生木本果树来说,从种子萌发到树体开花需要经过童期阶段,此阶段只进行营养生长^[3],花芽的形成标志着树体由营养生长向生殖生长的转变。

按照最新的蔷薇科分类系统,梨属(*Pyrus* L.)为蔷薇科(Rosaceae)桃亚科(Amygdaloideae)苹

收稿日期: 2021-03-24 修回日期: 2021-06-10 网络出版日期: 2021-06-24

URL: <http://doi.org/10.13430/j.cnki.jpgr.20210324001>

第一作者研究方向为抗寒梨育种与栽培, E-mail: 1104013069@qq.com

通信作者: 张茂君, 研究方向为抗寒梨新品种选育及栽培技术研究, E-mail: nkyzmj@sina.com

基金项目: 吉林省农业科技创新工程项目(CXGC2017TD006); 国家现代农业产业技术体系建设专项资金项目(CARS-28-06)

Foundation projects: The Agricultural Science and Technology Innovation Project of Jilin Province(CXGC2017TD006), China Agriculture Research System of MOF and MARA(CARS-28-06)

果族 (Maleae) 植物^[4]。我国是世界上梨的第一大生产国^[5],也是梨属植物发源地和东方梨的分化中心,梨是我国第二大落叶果树^[6],在长期进化中经过自然和人工选择,逐步形成了适应不同气候条件的种类和栽培品种,原产于我国梨属植物的栽培种主要分为秋子梨 (*Pyrus ussuriensis* Maxim)、砂梨 (*Pyrus pyrifolia* (Burm. f.) Nakai)、新疆梨 (*Pyrus sinkiangensis* T. T. Yu) 和川梨 (*Pyrus pashia* Buch.-Ham. ex D. Don)^[7]。

在自然界现有的梨野生资源和栽培品种中,绝大多数是多花类型,每个花序形成 5~12 朵花^[8],作为物种进化长期选择的结果,多花性状对于植物种族延续具有重要作用,但对梨商业化生产,尤其果业竞争异常激烈、品质优先的现状,花序多花已成为梨树栽培的不利性状。为了提高梨果品质和优果率,生产者通常采用人工、机械或药剂方法进行疏花疏果,调控树体负载量,其中人工方法工作量大、效率低,生产成本低;机械方式对梨品种、树形结构、栽培模式和地形等有严格要求,无法作业于传统大冠稀植和山地等梨园;药剂方法虽然成本低、费时少,但因品种、地域、施药时间等方面存在差异,需要同时考虑环境安全和食品健康安全等问题,均给生产者带来了一定的困难。因此,研究花序形成机制,挖掘、鉴定相关基因,可为利用现代育种技术培育具有自疏型或免疏型梨新品种提供技术支撑。然而,梨花序形成过程十分复杂,受外界诱导因子、内源激素及发育基因信号等多重因素影响,关于梨花序形成机制研究报道较少。本文通过对花序生长发育过程和内在因素调控花序形成机理进行梳理,综述国内外学者在该方向研究进展,并借鉴在拟南芥等模式植物上的研究成果,旨在为今后梨花序形成机理研究奠定基础。

1 梨花序发育研究进展

1.1 花序演化

花序是指花序轴和着生其上的花,分为有限花序和无限花序 2 种。在被子植物的长期演化过程中,花序也随之发生变化。目前,关于花序演化主要有 2 种观点^[9-10],一种为花序扩大观点,认为顶生单花是花序最原始的状态,顶生单花是大型花,随着演变过程,花体积逐渐减小,花各个组织结构均发生变化,由顶生单花形态向多花序形态演变;另一种为花序简化观点,认为复合花序是花序最原始状态,由复杂向简单演变,花序轴开始简化,随之花数目发生简化。花序扩大使花数量增加,可以提高授粉率,对

物种繁衍有着重大的意义,生物可通过遗传、变异和自然选择,由低级到高级,从简单到复杂,由少到多地进化。基于花序简化观点,有研究表明榲桲属为单生花类型,其花序类型由近缘各属(梨属、苹果属和木瓜属等)伞房花序演变而成^[9]。

我国梨属植物种类多、品种资源丰富,现已发现 14 个种,品种资源达 3000 余份^[11],不同梨品种资源之间花序花朵数量存在差异。豆梨 (*Pyrus calleryana* Decne)、杜梨 (*Pyrus betulifolia* Bunge) 是梨属植物原始种之一,每个花序花朵数量为 9~15 朵^[11]。滕美贞等^[12]在对 145 个梨品种花序调查中发现,不同品种平均花序花朵数频数符合正态分布,其中 80.68% 的品种集中在 5~8 朵/花序,分布在 6~7 朵/花序梨品种最多,花序花朵数最少的是恩梨(平均 3.67 朵/花序),最多的是苹果梨(平均 11 朵/花序)。山东茌梨的顶花芽有 3~5 朵/花序,腋花芽则有 1~4 朵/花序^[13];在大香水梨中发现芽变品种单花梨,其 97.63% 的花序只形成 1 朵花,2.37% 的花序形成 2~4 朵花^[14]。张冰冰等^[15]对 143 份寒地梨种质资源表型性状多样性分析,结果得出花序花朵数的变异系数为 11.48%;郭颖^[16]对 34 份梨种质资源花器官数量性状的遗传多样性分析发现,花序花朵数的变异系数为 11.86%,变异幅度为 4.5~7.9 朵;张莹等^[17]对我国 625 份梨种质资源花表型性状多样性分析发现,每花序花朵数的变异系数为 19.50%,其中种间花序花朵数变异系数存在显著差异:西洋梨(44.22%)>砂梨(19.46%)>秋子梨(17.17%)>新疆梨(15.84%)。我国梨种质资源花序花朵数性状存在丰富的多样性,花序花朵数类型呈 1~15 朵(图 1),为梨花序花朵数量研究提供了较好的材料。

1.2 花序发育形态

植物体中的部分器官既能够在营养生长阶段由茎端分生组织分化产生,也能够生殖生长阶段产生,但花器官只能从生殖生长阶段的花序分生组织分化产生^[2]。在植物接受开花诱导后,开花调控信号启动控制花芽分化的相关基因,开始进入花芽分化时期,产生花原基进而形成花器官各个组织部分^[18]。梨树为多年生木本植物,芽是梨树枝条或花序的原始体^[19],在进入生殖生长阶段后,部分芽的生长点从基部凸起,体积与直径明显增加,形成花序原基(图 2A),并且梨的花芽属于混合花芽,即在芽内包含花(花序)和叶的原始体,发芽后能发育成带有数片叶的花序。在冬果梨^[20]、京白梨^[21]、砀山酥

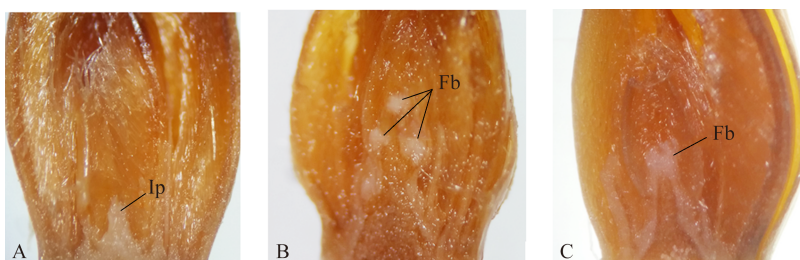


图片拍摄于国家现代农业体系秋子梨品种改良岗位试验园内

The picture was taken in improvement experimental orchard of China Agriculture Research System *Pyrus ussuriensis* Maxim. cultural

图1 梨花序花朵数量类型

Fig.1 The number types of inflorescence flowers in pear



A: 大香水花序原基分化期; B: 大香水花蕾原基分化期; C: 单花梨花蕾原基分化期; Ip: 花序原基; Fb: 花蕾原基

A: Express Daxiangshui inflorescences primordium period, B: Express Daxiangshui flower bud primordium period,

C: Express Danhuali flower bud primordium period, Ip: Inflorescences primordium, Fb: Flower bud primordium

图2 大香水和单花梨花序原基分化期^[14]

Fig.2 Inflorescence primordium differentiation in Daxiangshui and Danhuali^[14]

梨^[22]和大香水的花芽分化初始期均发现芽的生长点膨大并向上隆起,之后花序原基开始形成,待花序原基形成以后,生长点向上凸起形成花序轴,花序轴生长并形成多个花蕾原基(图2B),进入花分生组织阶段,形成花器官,而在单花梨分化过程中,花轴上只产生一个花蕾原基,形成一朵花^[14](图2C),与大香水梨形成显著性差异。因此,表明了花序花朵数量可在花芽分化初始期被调控。

1.3 梨花序坐果位置

梨为伞房花序,边花先开,梨树花序基部第1、2序位,由于果梗粗短,果形扁,疏果时果个虽大,但难以膨大,而花序第7、8序位果实,果形长、果梗细,后续发育也较差^[23],因此,梨花序不同序位的坐果率和果实品质存在差异,且不同品种之间也存在差异,例如京白梨第1花序位单果质量最大,第2、3序位果实更接近京白梨标准果形,因此保留第2、3序位利于保证果实外观和内在品质^[24];黄花梨、砀山酥梨和丰水梨的果形指数、果实硬度均随坐果序位的升高而升高,石细胞含量随坐果序位的升高而减少,其中第1序位果实石细胞含量最高,第5~7序位果实单果质量小,在疏果过程中应保留第3序位的果实^[25];而库尔勒香梨随着花序序位的升高坐

果率逐渐下降,所以应保留第1~3序位的花朵^[26];黄金梨、锦丰梨疏果时保留花序基部第3、4序位果,果形较正,果实较大,效果最佳^[27-28]。

2 花序形成机理研究

内源激素信号的转导调控作用参与了植物的许多生长发育过程,对植物器官形态建成有着重要的影响^[29]。植物花芽分化是花器官形态建成的重要过程,通过现有的研究发现,植物内源激素可以对花芽分化进程^[30-31]、花期^[32]和花的性别分化^[33-34]等过程进行调控。现已在苹果梨芽分化期间检测到吲哚乙酸(IAA, indole-3-acetic acid)、脱落酸(ABA, abscisic acid)、赤霉素(GA, gibberellin)、玉米素(Z, trans-zeatin)和玉米素核苷(ZR, trans-zeatin riboside)等内源激素,调控不同时期花器官生长发育^[35]。

2.1 生长素与PIN蛋白

生长素作为植物生长发育调控的重要激素之一,可通过极性运输到各个组织部位进行生长发育调控,PIN蛋白可决定生长素输出方向,为植物体各部分和细胞提供了特异位置信息和方向信息,因此PIN蛋白和生长素信号转导系统共同调节植物体的

生长发育^[36]。相关研究表明,生长素极性运输对植物花序分生组织形成具有一定的影响。在拟南芥 *pin1* 突变体中, PIN1 的基因主要功能是调控生长素在花序轴上的极性运输^[37],研究发现拟南芥 *pin1* 突变体因缺少侧生器官导致不能产生花序分生组织。与拟南芥 *pin1* 突变体不同,在 *Mtpin10* 突变体中可以产生异常的花序组织,正常的蒴藋状苜蓿一个花柄上有 1~3 朵花,而在该突变体中,一个花柄上可以产生 10 朵花,并且与正常植株的花朵结构出现差异,抑制生长素极性运输会导致花发育出现异常^[38]。黄琴琴等^[39]发现番茄幼苗在未分化时 IAA 含量保持较高水平,到分化初期时 IAA 含量达到最低值,IAA 含量呈降升降的变化趋势,说明低水平的 IAA 有助于番茄由营养生长向生殖生长转变,高水平的 IAA 有利于花芽的形态分化。莫文娟等^[40]对李花芽分化期间内源激素研究发现,IAA 含量在其花原基分化初期达到最高值,随后呈先下降后保持平稳的趋势,表明低水平 IAA 有利于花芽分化的进行。在苹果梨生理分化期(花芽诱导期),IAA 含量增加,形态分化期 IAA 含量降低^[35],而在金星梨(3.6 朵/花序)花芽分化过程中花芽 IAA 含量始终极显著高于黄金梨(11.5 朵/花序)^[41],IAA 含量可在花芽分化期间起到一定的调控作用,推测 IAA 对梨花序花朵数量调控可能有一定的影响,但具体的调控机制还需要进一步研究。

2.2 赤霉素与 DELLA 蛋白

GA 是一类四环双萜类植物生长因子,影响植物生长发育的多个方面,包括种子萌发、叶子生长、茎与叶柄的伸长、花的诱导以及花器官发育等^[42]。GA 被认为是成花抑制激素,可抑制花芽分化,其最大抑花效应是在花芽发育的初期,随着分化过程逐渐减弱,在温州蜜桔的各器官中 GA 含量在整个花芽诱导期间不断下降,在花蕾原基分化期降到接近最低,并且在以后的花器官发育中一直保持较低水平^[43]。在拟南芥中证实,编码 DELLA 蛋白的基因可调控花芽发育,降解 DELLA 蛋白可以促进花芽的萌发^[44],而隐性 *della* 蛋白突变体表现出花序分枝减少^[45]。在果树 GA 信号途径中,DELLA 作为负调控因子在其花芽发育及形态建成中发挥着重要作用,可与下游 *LFY*(*LEAFY*)、*SOCI*(*SUPPRESSOR OF CO OVEREXPRESSION 1*)、*GAMYB* 等成花基因相结合,抑制其表达进而抑制成花^[46],*GAMYB* 基因是 DELLA 蛋白的下游基因^[44],通过外源 GA₃ 处理苹果,可以抑制基因

MdGAMYB 的表达,从而抑制了花芽孕育和翌年成花^[47];外源 GA₃ 处理可以打破树体内源激素平衡,抑制成花相关基因 *FT*(*FLOWERING LOCUS T*)、*API*(*APETALA1*) 和 *SOCI* 等的表达从而影响成花,在枣树^[48]、桃^[49] 和坚果^[50] 等喷施外源 GA₃,均达到了抑制成花的效果。拟南芥的 *RGA*(*REPRESSOR OF GAI*) 和 *GAI*(*GIBBERELLIC ACID INSENSITIVE*) 在 N 端都含有高度保守的 DELLA 结构域,属于 GRAS 蛋白家族的 DELLA 亚族,目前,在拟南芥中发现 *GAI*、*RGA*、*RGL1*、*RGL2* 和 *RGL3* 共 5 种 DELLA 蛋白^[51],在葡萄的一个矮化突变体中发现原本形成卷须的部位形成了花序,将这个突变基因克隆后,经鉴定为拟南芥 *GAI* 的同源基因^[52]。但是否可以通过 GA 调控途径来调控梨花序花朵数量仍有待于进一步研究。

2.3 诱导植物开花基因 *LFY* 和 *API*

LFY 基因作为多个开花路径(自主开花路径、光周期路径和春化路径等)的关键交叉点,是调控植物花序分生组织发育的关键基因之一,是决定植物从营养生长向生殖生长阶段转变的重要基因之一^[1]。1992 年,Weigel 等^[53]首次从模式植物拟南芥中克隆出 *LFY* 基因。通过转基因及表达模式的研究发现,*LFY* 基因可调控花分生组织发育及开花时间,在其成花之前表达,营养生长阶段主要集中于叶原基上表达^[54],进入花诱导阶段后,*LFY* 基因 mRNA 在花序和嫩花中表达量达到峰值,说明 *LFY* 基因能够使茎顶端分生组织向花分生组织转变^[55-56]。从菠萝中克隆出的 *AcLFY* 基因在茎顶端分生组织和花原基中的相对表达量较高,因此该基因可能在促进菠萝营养生长向生殖生长转变、花序分化以及开启花发育阶段起到调控作用^[57];在新疆野生核桃中克隆出 *JrLFY3* 基因在芽、雌花和雄花序中表达量最高,其次为嫩叶,茎中表达量最少,该基因可能参与了新疆野生核桃叶、花早期发育的调控^[58]; *LFY* 同源基因 *flo* 突变体可导致金鱼草花完全转变为花序,取代正常的花芽原基^[59];在山茱萸中克隆出 *LFY* 同源基因 *CorLFY*,该基因在花序分生组织、花分生组织和花器官原基中均有所表达^[60]。将 35S:: *LFY* 转化野生型拟南芥中,转化植株表现为低节位的次级花序枝被单花所取代,在莲座叶腋中的侧芽发育成了正常开放的单花,且花序的顶端变成了顶花^[61-62]。

LFY 基因是花序分生组织转变为花分生组织过程中的一个关键因子,它能编码一个转录因子,

可促进 *API* 在花原基发育中表达^[1,62],而 *API* 基因的功能之一是可调控花序分生组织转变为花分生组织,并决定萼片和花瓣的发育^[63]。拟南芥的 *CAL* (*CAULIFLOWER*) 基因能加剧 *API* 基因的作用效果,纯合隐性的 *cal* 突变体与野生型表型一致,而在 *cal* 和 *apl* 的双突变体中,花原基转变为花序原基,产生大量花序^[64]。在砂梨中克隆出 *API* 同源基因 *PpAPI*,该基因主要在花序和花器官等生殖组织中表达,在叶中未检测到,在营养枝顶端检测到微量表达,推测 *PpAPI* 基因在梨营养发育到生殖发育中起着重要的调节作用^[65]。

2.4 抑制植物开花基因 *TFL1*、*EMF* 和 *CEN*

TFL1 (*TERMINAL FLOWER1*) 基因是在茎顶端分生组织中表达的开花抑制因子,是花序分生组织中的特异基因,起到形成和维持花序分生组织的作用,前期影响花分生组织形成的时间,后期影响花序的结构^[66]。在金鱼草中发现的抑制开花基因 *TFL1* 也与花序的分化有关,可抑制花序的发育,当该基因正常时,拟南芥表现为无限花序,但该基因突变后,则造成在花序顶端着生一朵花,导致正常的无限花序成为异常的有限花序^[1,67]。作为花序分生组织特性基因的 *TFL1* 可与花分生组织特性基因 *LFY* 和 *API* 相互作用,抑制花序分生组织向花分生组织的转变,*TFL1* 抑制 *LFY* 和 *API* 的表达和活性,而 *LFY* 和 *API* 可抑制 *TFL1* 的表达^[68]。其中 *TFL1* 与花分生组织基因 *API* 具有相互拮抗的作用,是引起花序分生组织活跃的重要调控因子,*API* 能调控花瓣生长及花分生组织的分化,*TFL1* 能促进花序分生组织的分化^[69]。在 *TFL1* 与 *API* 表达调控山茱萸科有限花序构型模型中,花序延长需要 *TFL1* 基因表达量达到特定阈值,当超过阈值后,*TFL1* 和 *API* 的相对活性可决定花序大小,*TFL1* 基因表达水平的提高,可形成更大更长的花序及更多的分支,*API* 基因表达水平的提高,则会降低花序大小及形成更少的分支和花蕾数^[70]。*TFL1* 和 *LFY* 基因调控花序构型模型的提出,可以更好地研究圆锥花序、总状花序和聚伞花序等不同类型的花序的调控模式,其中 *TFL1* 能促进植物营养生长,*LFY* 则抑制植物营养生长^[55]。在金坠梨中克隆出 *LFY* 同源基因 *PbLFY* 片段、*TFL1* 同源基因 *PbTFL1* 片段和 *FT* 同源基因 *PbFT* 的全长序列,其中 *PbLFY*、*PbTFL1* 在花芽中表达量最高,*PbFT* 花芽发育早期表达量较低,并逐步增加,到花芽开始分化时表达量达到最高,在梨成花的过程中 *PbLFY* 和 *PbFT* 表现为促进成花转变,

PbTFL1 主要表现抑制成花作用^[71];在幼年苹果营养生长阶段中,*MdTFL1* 在茎尖分生组织区表达,在成年苹果生长阶段中,*MdTFL1* 在整个营养生长阶段芽尖中表达逐渐上调,而在花芽分化开始时,没有检测到 *MdTFL1* 表达,但顶梢中 *MdAPI*、*AFL* 和 *MdFT* 基因上调,此时期茎段分生组织停止生长,花芽开始分化,表明 *MdTFL1* 参与调控营养生长向生殖生长的转变^[72-73]。

在拟南芥中,抑制开花基因 *EMF* (*EMBRYONIC FLOWER*) 与 *CO* (*CONSTANS*) 和 *FT* 等开花同源基因之间相互拮抗,同 *TFL1* 一样可抑制花序分化^[74],这种抑制作用随着植物的发育而逐渐降低,当降低到一定程度时茎顶端分生组织开始分化为花序分生组织,随后开始花器官各个组织的分化^[75]。拟南芥 *emf* 突变体在胚胎刚萌发时就开花,跳过营养生长直接进入生殖生长,顶端形成单花,而不生成任何莲座叶^[76]。

CEN (*CENTRORADIALIS*) 是金鱼草中另一个控制营养生长向生殖生长转变的基因,*CEN* 基因只在花序后期表达^[77]。野生型金鱼草的花序属于无限花序,而在 *cen* 突变体中,花序顶端形成一朵顶花,顶花的下面有 10 朵左右的腋生花,使无限花序转变为有限花序^[78]。

3 展望

梨作为我国果树主栽树种之一,果实的品质决定了其经济价值,花是果实发育的第一步,花序花朵数量会对果品产量及质量有一定程度的影响。梨树的花序形成机理十分复杂,目前在模式植物拟南芥和金鱼草中花器官发育的分子调控机制已较为清楚,且在苹果、梨、杏、核桃和枣等果树上相继克隆出调控花发育的同源基因及片段,但主要研究方向侧重于促花或抑花基因的挖掘,对于花序花朵数量基因的调控研究较少。以梨树花序形成研究为基础,同时可拓展到其他花序多花类型果树上,为解决果树的疏花疏果问题开辟新的方向,最终培育出具有自疏或免疏的新品种,可为我国梨产业发展提供强有力的支撑。梨的花序形成机制研究还处于起步阶段,未来还需要从以下几个方面着重研究:(1) 优异种质资源评价、利用。对具有自疏能力的梨种质资源,应开展组织细胞发育、遗传学等方面研究,同时构建杂种后代遗传群体,进而明确其形成机制及后代群体遗传规律,为直接利用其自疏能力提供理论依据;(2) 功能基因的挖掘与利用。参考模式植物

拟南芥和金鱼草花序调控基因机理,对苹果梨、恩梨和单花梨等花序成花数量不同的品种进行研究,探索其中分子调控机制,挖掘、鉴定花序形成花朵数量调控基因并加以利用;(3)自疏或免疏梨品种培育。利用已标记的调控花序成花数量相关基因,借助全基因组选择育种和基因编辑等现代分子育种手段开展精准化育种,培育具有自疏或免疏能力梨新品种,为省力化栽培提供品种支撑。

参考文献

- [1] 李梅兰. 植物开花机理研究. 北京: 中国农业科学技术出版社, 2007: 9-10
Li M L. Study on the mechanism of plant flowering. Beijing: China Agricultural Science and Technology Press, 2007: 9-10
- [2] 许智宏. 植物细胞分化与器官发生. 北京: 科学出版社, 2015: 246-247
Xu Z H. Plant cell differentiation and organogenesis. Beijing: Science Press, 2015: 246-247
- [3] 张玉星. 果树栽培学总论. 第四版. 北京: 中国农业科学技术出版社, 2011: 38-41
Zhang Y X. General introduction of fruit tree cultivation. Fourth Edition. Beijing: China Agricultural Science and Technology Press, 2011: 38-41
- [4] 滕元文. 梨属植物系统发育及东方梨品种起源研究进展. 果树学报, 2017, 34(3): 370-378
Teng Y W. Advances in the research on phylogeny of the genus *Pyrus* and the origin of pear cultivars native to East Asia. Journal of Fruit Science, 2017, 34(3): 370-378
- [5] 张绍玲, 陶书田, 吴俊. 世界及中国梨生产现状 // 张绍玲. 梨学. 北京: 中国农业出版社, 2013: 21-25
Zhang S L, Tao S T, Wu J. Pear production in the world and China // Zhang S L. Pear. Beijing: China Agricultural Press, 2013: 21-25
- [6] 陈学森, 王楠, 张宗营, 冯守千, 陈晓流, 毛志泉. 仁果类果树资源育种研究进展 I: 我国梨种质资源、品质发育及遗传育种研究进展. 植物遗传资源学报, 2019, 20(4): 791-800
Chen X S, Wang N, Zhang Z Y, Feng S Q, Chen X L, Mao Z Q. Progress on the resource and breeding of kernel fruits I: progress on the germplasm resources, quality development and genetics and breeding of pear in China. Journal of Plant Genetic Resources, 2019, 20(4): 791-800
- [7] 滕元文. 梨的起源、演化及分类 // 李秀根, 张绍玲. 中国梨树志. 北京: 中国农业科学技术出版社, 2020: 29-38
Teng Y W. Origin, evolution and classification of pear // Li X G, Zhang S L. Pears in China. Beijing: China Agricultural Science and Technology Press, 2020: 29-38
- [8] 曹玉芬. 中国梨品种. 北京: 中国农业出版社, 2014: 14-192
Cao Y F. Chinese pear varieties. Beijing: China Agricultural Press, 2014: 14-192
- [9] 曹菊逸. 花序分类和演化的探讨. 华中师院学报: 自然科学版, 1980(1): 123-128
Cao J Y. Discussion on the classification and evolution of inflorescence. Journal of Central Chian Teachers College: Natural Science, 1980(1): 123-128
- [10] 陈机. 关于花的序列的概念、命名及其进化问题的商榷. 山东大学学报: 自然科学版, 1963(1): 55-63
Chen J. Discussion on the concept, nomenclature and evolution of inflorescence. Journal of Shandong University: Natural Science, 1963(1): 55-63
- [11] 李秀根, 张绍玲. 中国梨树志. 北京: 中国农业科学技术出版社, 2020: 1286-1287
Li X G, Zhang S L. Pears in China. Beijing: China Agricultural Science and Technology Press, 2020: 1286-1287
- [12] 滕美贞, 陈利彬, 刘伦, 齐开杰, 张绍玲, 吴俊. 南京地区梨种质资源开花与坐果特性调查分析. 果树学报, 2015, 32(4): 572-582
Teng M Z, Chen L B, Liu L, Qi K J, Zhang S L, Wu J. Investigation of flowering date and fruit setting trait in different pear cultivars in Nanjing region. Journal of Fruit Science, 2015, 32(4): 572-582
- [13] 山东省莱阳农学院园艺系《荏梨系的研究》课题组. 关于山东梨树资源中‘荏梨’系的研究(1983—1987). 落叶果树, 1988(1): 1-4
Chili Research Group of Laiyang Agricultural College Horticulture Department. Study on the ‘Chili’ of resources in Shandong Province(1983-1987). Deciduous fruit, 1988(1): 1-4
- [14] 武春昊, 王强, 卢明艳, 闫兴凯, 刘明鹤, 张茂君. ‘单花梨’花芽特性及其形态分化过程研究. 园艺学报, 2019, 46(7): 1373-1378
Wu C H, Wang Q, Lu M Y, Yan X K, Liu M H, Zhang M J. Study on characteristics and floral bud development of flower bud in ‘Danhuali’. Acta Horticulturae Sinica, 2019, 46(7): 1373-1378
- [15] 张冰冰, 宋洪伟, 刘慧涛, 梁英海, 李粤渤. 寒地梨种质资源表型多样性研究. 果树学报, 2009, 26(3): 287-293
Zhang B B, Song H W, Liu H T, Liang Y H, Li Y B. Study on the diversity of phenotypic characteristics of pear germplasm resources in the cold region. Journal of Fruit Science, 2009, 26(3): 287-293
- [16] 郭颖. 梨种质资源农艺性状评价及其遗传多样性研究. 阿拉尔: 塔里木大学, 2019
Guo Y. Agronomic traits evaluation and genetic diversity of pear germplasm resources. Alaer: Tarim University, 2019
- [17] 张莹, 曹玉芬, 霍宏亮, 田路明, 董星光, 齐丹, 张小双. 基于花表型性状的梨种质资源多样性研究. 园艺学报, 2016, 43(7): 1245-1256
Zhang Y, Cao Y F, Huo H L, Tian L M, Dong X G, Qi D, Zhang X S. Research on diversity of pear germplasm resources based on flowers phenotype traits. Acta Horticulturae Sinica, 2016, 43(7): 1245-1256
- [18] 胡正海. 植物解剖学. 北京: 高等教育出版社, 2010, 44-52
Hu Z H. Plant anatomy. Beijing: Higher Education Press, 2010, 44-52
- [19] 张绍玲, 朱立武, 吴少华, 吴俊, 吴巨友. 梨植物学形态特征与结实生理 // 张绍玲. 梨学. 北京: 中国农业出版社, 2013: 234-237
Zhang S L, Zhu L W, Wu S H, Wu J, Wu J Y. Botany morphological characteristics and fruiting physiology of pear // Zhang S L. Pear. Beijing: China Agricultural Press, 2013: 234-237
- [20] 甘肃省农科院果树所梨组. ‘冬果梨’花芽分化观察. 甘肃农

- 业科技, 1985 (2): 26-28
- Pear Group of Gansu Academy of Agricultural Sciences. Observation on flower bud differentiation of 'Dongguoli'. Gansu Agricultural Science and Technology, 1985 (2): 26-28
- [21] 曾佩三. '京白梨' 花芽分化初步观察. 北京农业科技, 1981 (5): 73-74
- Zeng P S. Observation on flower bud differentiation of 'Jingbaili'. Beijing Agricultural Science and Technology, 1981 (5): 73-74
- [22] 孟娟, 贾兵, 衡伟, 叶振风, 朱立武. '砀山酥梨' 花芽分化及开花物候期观察研究. 安徽林业科技, 2012, 38 (1): 15-19
- Meng J, Jia B, Heng W, Ye Z F, Zhu L W. Observational research on flower bud differentiation and flower phenophase of pear variety 'Dangshansuli'. Anhui Forestry Science and Technology, 2012, 38 (1): 15-19
- [23] 秦仲麟, 常有宏, 伍涛. 梨优质安全生产 // 张绍玲. 梨学. 北京: 中国农业出版社, 2013: 747-748
- Qin Z L, Chang Y H, Wu T. High quality and safe production of pear // Zhang S L. Pear. Beijing: China Agricultural Press, 2013: 747-748
- [24] 刘春, 李锦锦, 高同雨, 苏本营, 沈应柏. '京白梨' 花序不同序位结实果形及品质特征研究. 中国南方果树, 2019, 48 (6): 95-97
- Liu C, Li J J, Gao T Y, Su B Y, Shen Y B. Study on fruit shape and quality characteristics of 'Jingbaili' in different inflorescence positions. South China Fruits, 2019, 48 (6): 95-97
- [25] 王鑫, 伍涛, 陶书田, 席东, 孙继亮, 张绍铃. 梨花序不同序位坐果对果实发育及品质的影响. 西北植物学报, 2010, 30 (9): 1865-1870
- Wang X, Wu T, Tao S T, Xi D, Sun J L, Zhang S L. Pear fruit development and quality at different fruit positions of inflorescence. Acta Botanica Boreall-Occidentalia Sinica, 2010, 30 (9): 1865-1870
- [26] 乌司曼·尼亚孜, 亚力坤·努尔, 周亚飞. '库尔勒香梨' 花序、序位和气温对座果率的影响. 新疆农业大学学报, 2006 (4): 49-52
- Wusiman-niyazi, Yalikun-nuer, Zhou Y F. Effect of inflorescence, order location and temperature on percentage of setting fruit of fragrant pear in Korla. Journal of Xinjiang Agricultural University, 2006 (4): 49-52
- [27] 康国栋, 程存刚, 李敏, 杨玲. '黄金梨' 花序不同留果部位对果实品质的影响. 河北果树, 2006 (4): 6-7
- Kang G D, Cheng C G, Li M, Yang L. Effects of different parts of inflorescence on fruit quality of 'Huangjinli'. Hebei Fruits, 2006 (4): 6-7
- [28] 康国栋, 程存刚, 李敏, 杨玲. '锦丰梨' 不同序位果实品质的比较试验. 中国果树, 2006 (5): 19-20
- Kang G D, Cheng C G, Li M, Yang L. Comparative test on fruit quality of 'Jinfengli' in different order. China Fruits, 2006 (5): 19-20
- [29] 高英, 张志宏. 激素调控果树花芽分化的研究进展. 经济林研究, 2009, 27 (2): 141-146
- Gao Y, Zhang Z H. Progress of hormone regulation on flower bud differentiation of fruit trees. Nonwood Forest Research, 2009, 27 (2): 141-146
- [30] 覃喜军, 黄夕洋, 蒋水元, 李虹, 戴俊, 韦荣昌, 李锋. 罗汉果花芽分化过程中内源激素的变化. 植物生理学通讯, 2010, 46 (9): 939-942
- Qin X J, Huang X Y, Jiang S Y, Li H, Dai J, Wei R C, Li F. Changes in endogenous hormones during floral bud differentiation of *Siraitia grosvenorii* (Swingle) C. Jeffrey. Plant Physiology Communications, 2010, 46 (9): 939-942
- [31] 李少泽, 张志刚, 程平, 杨璐, 李宏, 仁雅琴, 王栋梁, 王自龙. 树上干杏开花坐果期内源激素变化规律. 新疆农业科学, 2019, 56 (2): 258-266
- Li S Z, Zhang Z G, Cheng P, Yang L, Li H, Ren Y Q, Wang D L, Wang Z L. The change of endogenous hormone of apricot tree in flowering and setting period. Journal of Xinjiang Agricultural Sciences, 2019, 56 (2): 258-266
- [32] 李建军, 连笑雅, 王兰. 忍冬花蕾延迟开花与内源激素调控研究. 园艺学报, 2019, 46 (7): 1399-1408
- Li J J, Lian X Y, Wang L. Study on the regulation mechanism of endogenous hormones in delayed flowering of *Lonicera japonica*. Acta Horticulturae Sinica, 2019, 46 (7): 1399-1408
- [33] 魏永赞, 董晨, 王弋, 郑雪文, 李伟才. 荔枝花芽分化与花性别分化研究进展. 广东农业科学, 2017, 44 (7): 34-40
- Wei Y Z, Dong C, Wang Y, Zheng X W, Li W C. Advances in floral bud differentiation and floral sex determination in litchi. Journal of Guangdong Agricultural Sciences, 2017, 44 (7): 34-40
- [34] 李晶晶, 潘学军, 张文娥. 铁核桃叶片矿质元素和内源激素含量与雌花芽分化的关系. 西北植物学报, 2016, 36 (5): 971-978
- Li J J, Pan X J, Zhang W E. Relationship between mineral nutrients, hormone content and flower bud differentiation of *Juglans sigillata*. Acta Botanica Boreall-Occidentalia Sinica, 2016, 36 (5): 971-978
- [35] 李秉真, 孙庆林, 张建华, 马青枝. 苹果梨花芽分化期内源激素含量的变化. 植物生理学通讯, 2000, 36 (1): 27-29
- Li B Z, Sun Q L, Zhang J H, Ma Q Z. The changes of endogenous hormones in Pingguoli during flower bud formation. Plant Physiology Communications, 2000, 36 (1): 27-29
- [36] 于胜楠, 崔继哲. PIN 蛋白在生长素极性运输中的作用. 生物技术通报, 2009 (3): 20-24
- Yu S N, Cui J Z. Role of PIN proteins in polar auxin transport. Biotechnology Bulletin, 2009 (3): 20-24
- [37] Okada K, Ueda J, Komaki M K, Bell C J, Shimura Y. Requirement of the auxin polar transport system in early stages of *Arabidopsis* floral bud formation. The Plant Cell, 1991, 3 (7): 677-684
- [38] 严希, 彭剑涛. 生长素调节植物花发育的研究进展. 贵州大学学报: 自然科学版, 2015, 32 (3): 32-38
- Yan X, Peng J T. Research progress on auxin regulation in flower development. Journal of Guizhou University: Natural Sciences, 2015, 32 (3): 32-38
- [39] 黄琴琴, 杨再强, 刘显男, 王学林, 徐超, 丁宇晖, 李佳佳, 郑芊彤. 苗期高温高湿影响番茄花芽分化进程的机理探讨. 中国农业气象, 2021, 42 (1): 56-68
- Huang Q Q, Yang Z Q, Liu X N, Wang X L, Xu C, Ding Y H, Li J J, Zheng Q T. Discussion on the mechanism of effects of high temperature and humidity on tomato flower bud differentiation in seedling stage. Chinese Journal of Agrometeorology, 2021, 42 (1): 56-68
- [40] 莫文娟, 张嘉嘉, 杨绍彬, 许言, 苑晨光, 刘亚心. 杂交杏李 '风味玫瑰' 花芽分化过程及内源激素动态变化. 中国农业

- 大学学报, 2020, 25 (11): 54-61
- Mo W J, Zhang J J, Yang S B, Xu Y, Yuan C G, Liu Y X. Flower bud differentiation and dynamic changes of endogenous hormone in *Prunus domestica* × *armeniaca* 'Fengweimeigui'. Journal of China Agricultural University, 2020, 25 (11): 54-61
- [41] 何子顺, 陈丹, 张俊, 张绍铃, 张虎平. 梨每花序花朵数量与植物激素的关系. 中国果树, 2019 (4): 21-23
- He Z S, Chen D, Zhang J, Zhang S L, Zhang H P. The relationship between the number of flowers per inflorescence and plant hormone in pear. China Fruits, 2019 (4): 21-23
- [42] 李巧峡, 张丽, 王玉, 黄小霞. 赤霉素调控植物开花及花器官发育的研究进展. 中国细胞生物学学报, 2019, 41 (4): 746-758
- Li Q X, Zhang L, Wang Y, Huang X X. The research progress of gibberellin on the regulation of flowering and floral organ development in plant. Chinese Journal of Cell Biology, 2019, 41 (4): 746-758
- [43] 张上隆, 阮勇凌, 储可铭, 吴光林. 温州蜜柑花芽分化期内源玉米素和赤霉酸的变化. 园艺学报, 1990 (4): 270-274
- Zhang S L, Ruan Y L, Chu K M, Wu G L. Changes of endogenous zeatin and gibberellic acid citrus satsuma during the period of flower bud formation. Acta Horticulturae Sinica, 1990 (4): 270-274
- [44] 王文然, 樊秀彩, 张文颖, 刘崇怀, 房经贵, 王晨. 果树赤霉素代谢与信号途径研究进展. 生物技术通报, 2017, 33 (11): 1-7
- Wang W R, Fan X C, Zhang W Y, Liu C H, Fang J G, Wang C. Study progress on gibberellin metabolism and signaling transduction pathway in fruits trees. Biotechnology Bulletin, 2017, 33 (11): 1-7
- [45] 王小权, 李晟男, 张俊利, 王志敏, 魏大勇, 汤青林. 拟南芥和十字花科蔬菜花序发育调控机制研究进展. 园艺学报, 2018, 45 (9): 1727-1738
- Wang X Q, Li S N, Zhang J L, Wang Z M, Wei D Y, Tang Q L. Progress in regulation mechanism of inflorescence development in *Arabidopsis* and Cruciferous vegetables. Acta Horticulturae Sinica, 2018, 45 (9): 1727-1738
- [46] 董凤. 参与苹果花芽孕育调控的 GA 氧化酶和 *MdGAMYB* 的鉴定与分析. 杨凌: 西北农林科技大学, 2019
- Dong F. Identification and analysis the roles of GA oxidase and *MdGAMYB* in flower bud induction in apple. Yangling: Northwest Agriculture and Forestry University, 2019
- [47] 樊胜, 雷超, 辛明志, 邵红霞, Muhammad Mobeen Tahir, 张东, 韩明玉. 苹果赤霉素信号转导因子 *MdGAMYB* 的克隆和表达分析. 园艺学报, 2017, 44 (5): 817-827
- Fan S, Lei C, Xin M Z, Shao H X, Muhammad M T, Zhang D, Han M Y. Cloning and expression analysis of the gibberellin signal transduction factor *MdGAMYB* in *Malus*. Acta Horticulturae Sinica, 2017, 44 (5): 817-827
- [48] 王学军, 郝宝锋. 赤霉素对枣树花芽分化和采前落果的影响. 河北果树, 2005 (3): 13
- Wang X J, Hao B F. Effect of gibberellin on flower bud differentiation and pre harvest fruit drop of jujube. Hebei Fruits, 2005 (3): 13
- [49] 安丽君, 金亮, 杨春琴, 李天红. 外源赤霉素对桃的成花效应及其作用机制. 中国农业科学, 2009, 42 (2): 605-611
- An L J, Jin L, Yang C Q, Li T H. Effect and functional mechanism of exogenous gibberellin on flowering of peach. Scientia Agricultura Sinica, 2009, 42 (2): 605-611
- [50] 曾辉, 陈厚彬, 杜丽清, 邹明宏, 陆超忠, 罗炼芳, 张汉周. 喷施赤霉素推迟和减少澳洲坚果成花的效应. 果树学报, 2008 (2): 203-208
- Zeng H, Chen H B, Du L Q, Zou M H, Lu C Z, Luo L F, Zhang H Z. Effect of spraying gibber ellin on the flower bud formation of *Macadamia*. Journal of Fruit Science, 2008 (2): 203-208
- [51] 姜仕豪, 庞基良, 王利琳, 梁海曼. 赤霉素促进花发育的分子机制. 植物生理学通讯, 2008, 44 (5): 835-843
- Jiang S H, Pang J L, Wang L L, Liang H M. Molecular mechanism of gibberellin promotion on floral development. Plant Physiology Journal, 2008, 44 (5): 835-843
- [52] Boss P K, Thomas M R. Association of dwarfism and floral induction with a grape 'green revolution' mutation. Nature, 2002, 416 (6883): 847-850
- [53] Weigel D, Alvarez J, Smyth D R, Yanofsky M F, Meyerowitz E M. *LEAFY* controls floral meristem identity in *Arabidopsis*. Cell, 1992, 69 (5): 843-859
- [54] 赵芝婧, 李丽红, 要笑云, 刘岷. 拟南芥转录因子 *LFY2* 的表达和功能分析. 电子显微学报, 2020, 39 (3): 294-299
- Zhao Z J, Li L H, Yao X Y, Liu D. Expression and functional analysis of *Arabidopsis* transcription factor *LFY2*. Journal of Chinese Electron Microscopy Society, 2020, 39 (3): 294-299
- [55] 万薇, 余坤江, 叶波涛, Aimal Nawaz KHATTAK, 王天娅, 杨仁芹, 林树春, 田恩堂. *TFL1* 相关基因调控植物花序发育的分子机制. 植物生理学报, 2020, 56 (3): 367-372
- Wan W, Yun K J, Ye B T, Aimal N K, Wang T Y, Yang R Q, Lin S C, Tian E T. Molecular mechanism of plant inflorescence development regulated by *TFL1*-related genes. Plant Physiology Journal, 2020, 56 (3): 367-372
- [56] Blázquez M A, Soowal L N, Lee I, Weigel D. *LEAFY* expression and flower initiation in *Arabidopsis*. Development, 1997, 124 (19): 3835
- [57] 年宇薇, 陈哲, 胡福初, 范鸿雁, 何凡, 陈惠萍, 张治礼. 菠萝 *LEAFY* 基因克隆与表达模式研究. 分子植物育种, 2018, 16 (7): 2107-2115
- Nian Y W, Chen Z, Hu F C, Fan H Y, He F, Chen H P, Zhang Z L. Cloning and expression profile of *LEAFY* Gene in *Ananas comosus*. Molecular Plant Breeding, 2018, 16 (7): 2107-2115
- [58] 韩立群, 马凯, 李宁, 韩宏伟, 闫鹏, 梅闯, 王继勋. 新疆野生核桃 *LFY3* 基因的克隆及序列分析. 分子植物育种, 2018, 16 (19): 6228-6234
- Han L Q, Ma K, Li N, Han H W, Yan P, Mei C, Wang J X. Cloning and sequence analysis of *LFY3* gene from wild *Juglans regia* L. in Xinjiang. Molecular Plant Breeding, 2018, 16 (19): 6228-6234
- [59] Coen E S, Romero J M, Doyle S, Elliott R, Murphy G, Carpenter R. *Floricula*: a homeotic gene required for flower development in *antirrhinum majus*. Cell, 1990, 63 (6): 1311
- [60] Liu J, Franks R G, Feng C M, Liu X, Fu C X, Xiang Q Y. Characterization of the sequence and expression pattern of *LFY* homologues from dogwood species (*Cornus*) with divergent inflorescence architectures. Annals of Botany, 2013, 112 (8): 1629-1641
- [61] 雍伟东, 谭克辉, 许智宏, 朱至清, 种康. 高等植物开花时间决定的基因调控研究. 科学通报, 2000, 45 (5): 455-466

- Yong W D, Tan K H, Xu Z H, Zhu Z Q, Chong K. Gene regulation of flowering time in higher plants. Chinese Science Bulletin, 2000, 45 (5): 455-466
- [62] Wigge P A, Kim M C, Jaeger K E, Busch W, Schmid M, Lohmann J U, Weigel D. Integration of spatial and temporal information during floral induction in *Arabidopsis*. Science, 2005, 309 (5737): 1056-1059
- [63] Mandel M A, Gustafson-Brown C, Savidge B, Yanofsky M F. Molecular characterization of the *Arabidopsis* floral homeotic gene *APETALAI*. Nature, 1992, 360 (6401): 273
- [64] 周德宝. 高等植物花发育的基因调控. 安徽农业科学, 2010, 38 (31): 17382-17383
Zhou D B. Gene regulation of flower development in higher plant. Journal of Anhui Agricultural Sciences, 2010, 38 (31): 17382-17383
- [65] Liu Y X, Kong J, Li T Z, Wang Y, Wang A D, Han Z H. Isolation and characterization of an *APETALAI*-like gene from Pear (*Pyrus pyrifolia*). Plant Molecular Biology Reporter, 2013, 31 (4): 1031-1039
- [66] 高娜. 基因调控高等植物开花机制的研究. 甘肃科技, 2013, 29 (18): 148-150
Gao N. Study on the mechanism of gene regulation of flowering in higher plants. Gansu Science and Technology, 2013, 29 (18): 148-150
- [67] Shannon S, Meeks-Wagner D R. A mutation in the *Arabidopsis* *TFLI* gene affects inflorescence meristem development. Plant Cell, 1991, 3 (9): 877-892
- [68] 王丽娜, 刘青林. 花序分生组织特性基因 *TFLI* 的系统发育及其功能分析. 中国生物工程杂志, 2008 (1): 106-112
Wang L N, Liu Q L. Phylogenetic tree and function analysis of inflorescence meristem identity gene *TFLI*. China Biotechnology, 2008 (1): 106-112
- [69] 蒋瑶, 戚晓利, 赵树堂, 卢孟柱. *APETALAI* 基因启动子的克隆与功能分析. 林业科学研究, 2013, 26 (5): 578-587
Jiang Y, Qi X L, Zhao S T, Lu M Z. Cloning and functional analysis of *APETALAI* promoter. Forest Research, 2013, 26 (5): 578-587
- [70] Ma Q, Liu X, Franks R G, Xiang Q J. Alterations of *CorTFLI* and *CorAPI* expression correlate with major evolutionary shifts of inflorescence architecture in *Cornus* (Cornaceae)-A proposed model for variation of closed inflorescence forms. New Phytologist, 2017, 216: 519-535
- [71] 王超, 张全军, 黄小三, 赵碧英, 杨雅楠, 吴俊. ‘金坠’梨成花相关基因 *PbLFY*、*PbTFLI* 和 *PbFT* 的克隆及时空表达模式分析. 南京农业大学学报, 2014, 37 (2): 26-32
Wang C, Zhang Q J, Huang X S, Zhao B Y, Yang Y N, Wu J. Cloning and temporal and spatial expression pattern of flowering-related genes *PbLFY*, *PbTFLI* and *PbFT* in ‘Jinzhuli’. Journal of Nanjing Agricultural University, 2014, 37 (2): 26-32
- [72] 高用顺, 汪以, 朱云美, 林顺权. *TFLI* 调控蔷薇科植物开花时间的分子机制. 果树学报, 2016, 33 (8): 1007-1013
Gao Y S, Wang Y, Zhu Y M, Lin S Q. Molecular mechanism of *TFLI* on the regulation of flowering time in *Rosaceae*. Journal of Fruit Science, 2016, 33 (8): 1007-1013
- [73] Mimida N, Kotoda N, Ueda T, Igarashi M, Igarashi M, Hatsuyama Y, Iwanami H, Moriya S, Abe K. Four *TFLI/CEN*-like genes on distinct linkage groups show different expression patterns to regulate vegetative and reproductive development in apple (*Malus × Domestica* Borkh.). Plant and Cell Physiology, 2009, 50 (2): 394-412
- [74] 陈柳吉, 许锋, 蔡荣, 程水源. *EMF* 基因与植物营养生长. 生物技术通讯, 2008 (1): 134-137
Chen L J, Xu F, Cai R, Cheng S Y. *EMF* gene and vegetative development in plants. Letters in Biotechnology, 2008 (1): 134-137
- [75] 陈晓, 陈彦惠, 任永哲. 植物开花转换的分子生物学研究. 分子植物育种, 2005 (4): 557-565
Chen X, Chen Y H, Ren Y Z. Research on the molecule biology of flowering transition in higher plant. Molecular Plant Breeding, 2005 (4): 557-565
- [76] Sung Z R, Belachew A, Shunong B, Bertrand G R. *EMF*, an *Arabidopsis* gene required for vegetative shoot development. Science, 1992, 258 (5088): 1645-1647
- [77] 卜祥龙, 高耀辉, 范敏, 郭彦超, 朱琳, 贾贺燕, 高亦珂. 菊花 *TFLI/CEN*-like 基因的克隆及序列分析 // 张启翔. 中国观赏园艺研究进展. 北京: 中国林业出版社, 2015: 112-117
Bu X L, Gao Y H, Fan M, Guo Y C, Zhu L, Jia H Y, Gao Y K. Cloning and sequence analysis of *TFLI/CEN*-like gene from chrysanthemum // Zhang Q X. Advances in ornamental horticulture of China. Beijing: China Forestry Press, 2015: 112-117
- [78] 郭熙志. 豆科顶端分生组织的发育调控. 上海: 中国科学院研究生院, 2002
Guo X Z. Regulation of apical meristem development in *Leguminosae*. Shanghai: University of Chinese Academy of Sciences, 2002