

兰科植物花期调控技术及分子机理研究进展

陈露, 李青女, 郑佳桐, 王奕晴, 翟俊文, 吴沙沙

(福建农林大学风景园林与艺术学院/兰科植物保护与利用国家林业和草原局重点实验室, 福州 350002)

摘要: 兰科是被子植物中最大的科之一, 物种繁多, 分布广泛, 因其奇特的花型、丰富的花色和持久的花期, 具有极高的观赏价值。兰科植物也是国际上贸易最多的花卉之一, 具有极高的经济价值。其开花时间和花朵品质是影响兰科植物观赏价值的重要因素, 但由于大部分兰科植物的自然花期与市场需求错位、开花整齐度低、开花品质不佳, 极大地限制了兰花产业的发展。因此, 如何调控兰花花期、提升兰花花朵品质对兰科植物的生产和应用具有重要意义。本文结合国内外研究对兰科植物的花芽分化进程、花期调控技术及开花相关的分子调控机理进行综述, 总结出兰科植物花芽分化的特征、兰科植物花期调控相关基础研究与技术存在的问题、兰科植物相关的开花途径以及蝴蝶兰相关的开花机理与花期调控技术, 提出兰科植物花期调控机理和花期调控技术具有潜在研究价值的方向, 以期对兰科植物的花期调控研究、规模化生产和品质提升提供参考。

关键词: 兰科植物; 花芽分化; 花期调控; 分子机理

Research Advance on Flowering Regulation and Molecular Mechanism of Orchidaceae

CHEN Lu, LI Qingnyu, ZHENG Jiatong, WANG Yiqing, ZHAI Junwen, WU Shasha

(College of Landscape Architecture and Art, Fujian Agriculture and Forestry University/Key Laboratory of National Forestry and Grassland Administration for Orchid Conservation and Utilization, Fuzhou 350002)

Abstract: Orchidaceae is one of the largest families in angiosperms, with a wide range of species and wide distribution. It has high ornamental value because of its peculiar flower type, rich flower color and long-lasting flowering period. Orchids are also one of the most traded flowers internationally, with extremely high economic value. The flowering time and flower quality are important traits that affecting the ornamental value of orchid. However, due to the mismatch between the natural flowering period of most orchids and market demand, low flowering uniformity, and poor flowering quality, the development of the orchid industry is greatly limited. Therefore, how to regulate the flowering period and improve the quality of orchid is of great significance for the production and application of orchid. This article provides a review of the flower bud differentiation process, flowering regulation techniques, and molecular regulation mechanisms related to flowering in orchid, based on domestic and foreign research. It summarizes the characteristics of flower bud differentiation in orchid, the existing problems in basic research and technology related to flowering regulation in orchid plants, the flowering pathways related to orchid, and the flowering mechanism and flowering regulation techniques related to *Phalaenopsis*. It proposes potential research directions for flowering regulation mechanisms and techniques in

收稿日期: 2024-05-02 网络出版日期: 2024-07-31

URL: <https://doi.org/10.13430/j.cnki.jpgr.20240502001>

第一作者研究方向为园林植物资源与应用, E-mail: 1668578851@qq.com

通信作者: 吴沙沙, 研究方向为园林植物资源与应用, Email: shashawu1984@126.com

基金项目: 国家重点研发计划资助(2020YFD1000400); 福建农林大学 2021 年度乡村振兴服务团队项目(11899170151); 福建省发改委 2018 年“五新农业工程”项目[(2018)0438]

Foundation projects: National Key Research and Development Program of China (2020YFD1000400); Rural Revitalization Service Team Project of Fujian Agriculture and Forestry University in 2021 (11899170151); “Five New Agricultural Engineering” Project Released by The Development and Reform Commission of Fujian Province in 2018 [(2018)0438]

orchid, in order to provide reference for flowering regulation research, large-scale production, and quality improvement in orchid.

Key words: Orchidaceae; flower bud differentiation; florescence regulation; regulation mechanism

兰花是兰科(Orchidaceae)植物的统称,是世界上数量最多、物种最丰富的开花植物之一,目前已知的兰花约880属,28000余种^[1-3]。因奇特的花型、丰富的花色和持久的花期,兰花具有较高的观赏和经济价值,在市场上备受消费者欢迎。此外,兰花还是极具文化内涵的花卉,在生活中有着广泛的应用,常作为盆花、切花、地被等,应用于庭院、室内、专类园、兰花展等场所,在城镇绿化、环境美化方面具有重要作用。

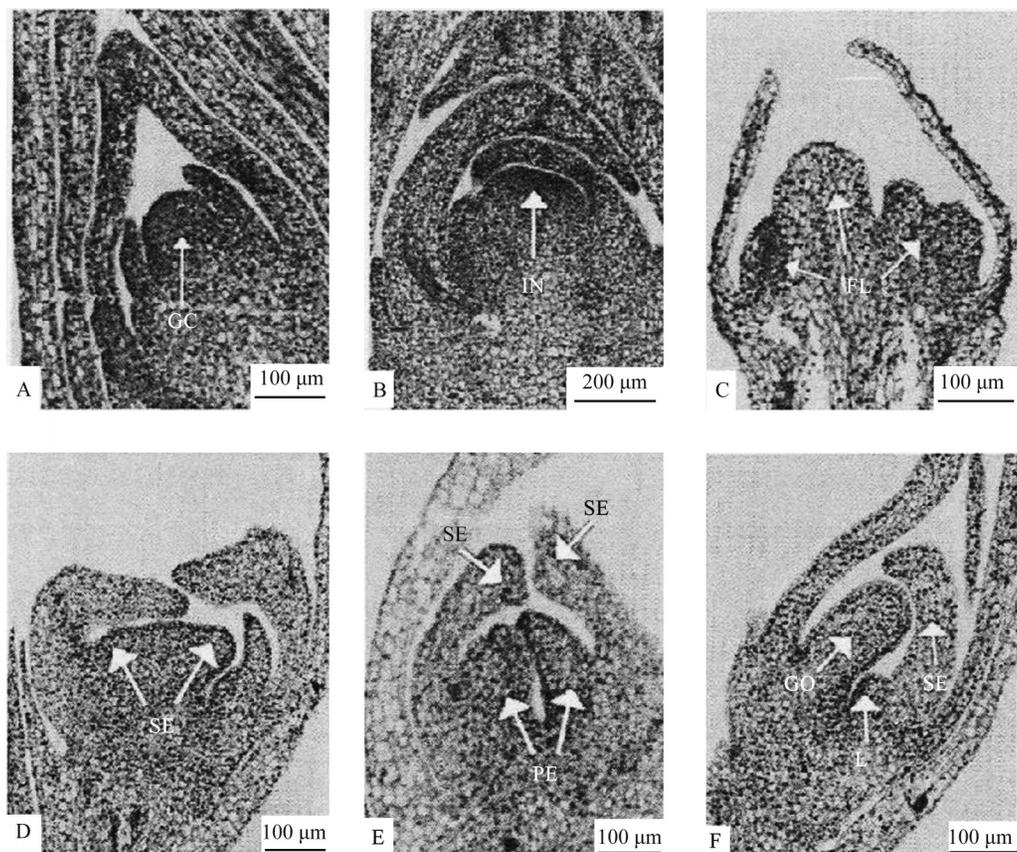
开花是植物从营养生长转向生殖生长的一个重要发育过程,通过环境因素影响以及植物内部基因的调控,使得植物能在适当的时机开花。随着生活水平的提高,人们对观赏花卉的需求不断增大,尤其是劳动节、国庆节、春节等节假日的花卉需求量逐年递增,对品种和产品质量等要求也越来越高。然而由于大部分商业化兰花的自然花期与市场需求错位、开花整齐度低,极大地限制了兰花产业的发展。因此探究精准的兰花花期调控措施,使

之按需开花、开出高品质的花,对促进兰花产业的良性发展具有重要的经济和现实意义。本文结合国内外研究对兰花的花芽分化进程、花期调控技术及相关开花的分子调控机制进行综述,以期对兰花的花期调控及兰花的商品化生产提供参考。

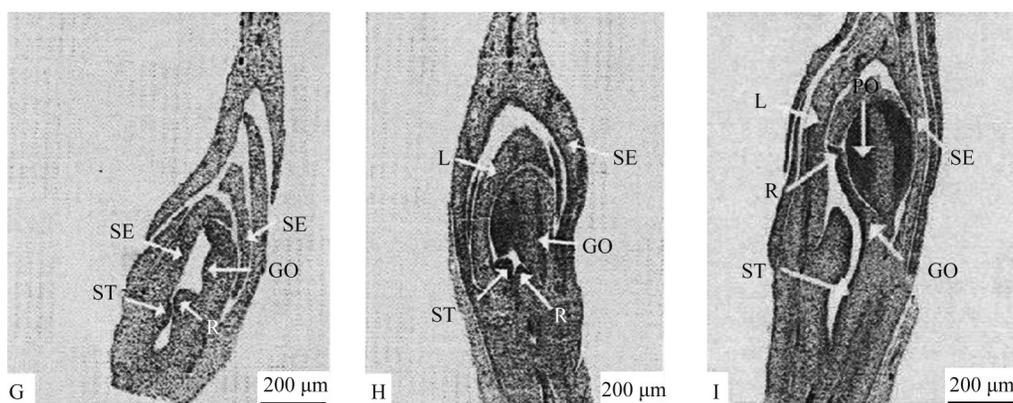
1 兰花花芽分化

1.1 兰花花芽分化时期的划分

通过对蝴蝶兰属(*Phalaenopsis*)^[4-5]、兰属(*Cymbidium*)^[6-7]和其他属兰花^[8-10]花芽分化分期的比较,发现各学者对花芽分化各期的命名略有差别,但各期的划分大致相同。兰花的花芽分化进程一般从下向上、由外向内。整个花芽分化期主要被分为6个时期,即:分化初始期、花原基分化期(花序原基分化期)、花蕾原基分化期(小花原基分化期)、萼片原基分化期、花瓣原基分化期、合蕊柱及花粉块分化期(图1)。兰花花芽分化各期与花芽大小形态之间或植株性状之间存在相关性。其中,当卡特



(图1)



A: 分化初期; B: 花原基分化期; C: 花蕾原基分化期; D: 萼片原基分化期; E: 花瓣原基分化期; F-I: 合蕊柱及花粉块分化期; GC: 生长锥; IN: 花序原基; FL: 花蕾; SE: 花萼; PE: 花瓣; GO: 合蕊柱; L: 唇瓣; ST: 柱头; PO: 花粉块; S: 花萼; R: 蕊喙

A: Initial stage of differentiation; B: Flower primordium differentiation stage; C: Bud primordium differentiation stage; D: Sepal primordium differentiation stage; E: Petal primordium differentiation stage; F-I: Differentiation stage of stamen column and pollen block; GC: Growth cone; IN: Inflorescence primordial; FL: Flower bud; SE: Sepal; PE: Petal; GO: Gynostemium; L: Lip; ST: Stigma; PO: Pollen; S: Calyx; R: Rostellum

图1 墨兰花芽分化进程^[7]

Fig. 1 The process of flower bud differentiation of *Cymbidium sinense*

兰(*Cattleya*)叶鞘外显露出10 cm左右的新叶时,花芽开始分化^[10];文心兰(*Oncidium* ‘Milliongold’)假鳞茎直径 ≥ 20.27 mm时,花芽分化开始^[11];竹叶兰(*Arundina graminifolia*)在适宜条件下,株高长至27~34 cm时营养生长缓慢或停止,植株开始逐渐转变为生殖生长^[12]。因此,将花芽分化时期与花芽大小形态或植株性状相联系,来判断其花芽分化进程,在生产实践中就可以制定相应的栽培措施,为兰花的花期调控提供依据。

1.2 兰科植物的花芽分化时间及花期

不同兰花完成花芽分化的时间不同,一般需要50~60 d,长则150~180 d,短则2~3 d,从成花诱导到

开花多数需要5~7个月(表1)。竹叶兰从9月(广东广州)开始进入生殖生长期,2~3 d即可完成花芽分化进入花发育阶段,其单花寿命约为32.3 d,群体花期长达5个月^[13];春兰(*Cymbidium goeringii*)从花芽出现到开放需要6~7个月,其侧芽从7月(广东广州)开始具有花分化的潜能,在花原基、萼片原基及花瓣原基形成后进入长达5个月的合蕊柱原基分化期,整个过程持续120~150 d,于1月开始开放^[14]。因此根据不同兰花的生长发育特性,通过缩短或延长花芽分化期,使兰花在特定的时间开花,可以扩大兰花的市场占有率进而促进兰花产业发展。

表1 部分兰科植物的花芽分化时间及花期

Table 1 The differentiation time and flowering period of flower buds in some orchid

兰花种类 Orchid species	花芽分化时间(地点) Flower bud differentiation time (location)	花芽分化持续期(d) Flower bud differentiation duration	花期 Florescence	参考文献 Reference
大花蕙兰 <i>Cymbidium hybridum</i>	7月-10月(北京)	100~120	11月-3月	[15]
杏黄兜兰 <i>Paphiopedilum armeniacum</i>	5月-8月(云南保山)	110~120	2月-4月	[16]
卡特兰 <i>Brassolaeliocattleya</i> Sung Ya Green ‘Green World’	7月上旬-9月下旬(北京)	80~90	11月中旬-12月 上旬	[17]
黄花美冠兰 <i>Eulophia flava</i>	4月-5月(海南海口)	50~60	5月-6月	[18]
蝴蝶兰 <i>Dtps.</i> Tailin Red Angel ‘V31’	9月中旬-11月中旬(江苏南京)	50~60	3月-5月	[4]
文心兰 <i>Oncidium</i> ‘Milliongold’s’	7月中旬-9月中旬(浙江杭州)	50~60	9月-11月	[11]
寒兰 <i>Cymbidium kanran</i>	8月-10月(福建福州)	45~60	12月上旬-1月中旬	[6]
香草兰 <i>Vanilla planifolia</i>	3月-5月(海南万宁)	50~60	6月-8月	[19]
墨兰 <i>Cymbidium sinense</i>	8月下旬-10月下旬(福建福州)	45~60	2月上旬-3月中旬	[7]

表1(续)

兰花种类 Orchid species	花芽分化时间(地点) Flower bud differentiation time (location)	花芽分化持续期(d)		参考文献 Reference
		Flower bud differentiation duration	花期 Florescence	
春石斛 <i>Dendrobium</i> 'Spring Snow'	10月中旬-12月中旬(北京)	35~60	3月-5月	[9]
杂交兰 <i>Cymbidium</i> Gold Elf 'Sun Dust'	7月初-9月初(福建福州)	50~60	11月-12月	[20]
春兰 <i>Cymbidium goeringii</i>	7月-11月(广东广州)	120~150	1月-3月	[14]
竹叶兰 <i>Arundina graminifolia</i>	9月-1月(广东广州)	2~3	9月-1月	[13]
胼胝兜兰 <i>Paphiopedilum callosum</i>	6月中旬-2月中旬(广东广州)	150~180	3月-5月	[21]
艳花独蒜兰 <i>Pleione aurita</i>	6月中旬-8月下旬(云南昆明)	70~80	3月下旬-5月	[22]
台湾独蒜兰 <i>Pleione formosana</i>	6月-7月(云南昆明)	55~65	3月-4月	[22]
四川独蒜兰 <i>Pleione limprichtii</i>	6月-7月(云南昆明)	55~65	3月下旬-5月	[22]
秋花独蒜兰 <i>Pleione maculata</i>	6月中旬-9月上旬(云南昆明)	85~95	9月上旬-11月	[22]
疣鞘独蒜兰 <i>Pleione praecox</i>	6月-9月上旬(云南昆明)	100~110	9月上旬-11月中旬	[22]
岩生独蒜兰 <i>Pleione saxicola</i>	6月-8月中旬(云南昆明)	70~80	8月中旬-9月	[22]

2 花期调控技术

通过花期调控,使兰花适时开花,可以平衡观赏兰花市场的淡旺季问题,促进兰花产业的良性发展。目前主要通过调节光照、温度、植物生长调节剂和营养元素对兰花进行花期调控。

2.1 光照调控

研究表明部分兰花成花诱导受光周期调控。蝴蝶兰属中,宋朝辉^[23]认为每日9 h光照对蝴蝶兰花期没有影响,但是光照9 h比5 h的开花数量更多、品质更好。兰属植物成花对光周期的需求存在差异,虽然延长光照时间无法使墨兰(*Cym. sinense*)提前开花,但可以增大其花朵直径并延长花期^[7];与墨兰不同,每日16 h的光照可以促进春兰生殖生长,花期提前,花朵数量增多^[24];寒兰则需要每日8 h光照才能促进花芽萌发,并且光照8 h比10 h的花朵数量增多且花期更长^[25]。这可能与植物的光适应性相关,如春兰一般在温暖的春天开花,春天日照时间延长,充足的光照可以打破其休眠状态,促进开花;而寒兰在寒冷的冬天开花,冬天日照时间缩短,有利于寒兰完成成花诱导。然而对于主要分布在热带地区的兜兰属(*Paphiopedilum*)植物而言,光周期对其花期的影响并不显著^[26]。说明在大多数兰花的花期调控中,光周期对花朵品质的影响较大。

在光强方面,Guo等^[27]研究发现蝴蝶兰的成花诱导以60~500 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ 的光照强度为宜,低光照或黑暗处理均会抑制花芽发育,强光会严重阻碍叶片进行光合作用,影响生长发育;研究表明,每天

以200 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ 的光照强度照射蝴蝶兰持续8 h或12 h,可以使其光合作用最大化,满足开花对光照的需求。此外,红/远红光有利于蝴蝶兰花芽萌发,在一定程度上可以代替低温春化诱导开花,应用于生产实践可以降低成本^[28]。黄光、蓝光和红光有利于春兰生长发育,黄光的效果最好,但是这些不同的光质对成花数量和花期没有影响^[24]。

综上所述,充足的光照可以促进植株生长和营养吸收,从而达到提高兰花开花品质的目的。不同兰花花芽分化和花发育需要的光照条件不同,花期调控需要根据不同兰花生长发育的特点,给予兰花花芽分化和花发育最适的光照条件。

2.2 温度调控

目前,蝴蝶兰是可以通过调控花期实现周年生产的兰花之一。研究表明低温会抑制蝴蝶兰生长发育,刺激其从营养生长向生殖生长转变,促进开花;高温则会推迟或抑制蝴蝶兰花芽分化,导致花芽败育^[29]。曲晓慧等^[30]研究表明24 $^{\circ}\text{C}/18$ $^{\circ}\text{C}$ (温度时长为12 h/12 h,光照/黑暗时间为12 h/12 h,下同)处理下蝴蝶兰的花芽形成和花发育最好;20 $^{\circ}\text{C}/18$ $^{\circ}\text{C}$ 处理下蝴蝶兰虽然可以完成花芽分化,但会导致花朵发育不良,整体开花进程缓慢;28 $^{\circ}\text{C}/20$ $^{\circ}\text{C}$ 处理的蝴蝶兰生长良好,但是没有发现花芽分化的现象。因此在蝴蝶兰的生产实践中可以根据植株的生长需求变换温度条件,将幼苗放置在28 $^{\circ}\text{C}$ 以上的环境促进其生长发育;将发育成熟的蝴蝶兰置于20 $^{\circ}\text{C}/18$ $^{\circ}\text{C}$ 的环境中使其快速形成花芽,再将形成花芽的植株换到24 $^{\circ}\text{C}/18$ $^{\circ}\text{C}$ 的环境中完成花发育,

实现蝴蝶兰的规模化种植和周年生产。

由于兰属植物种类繁多、生长习性多样,关于温度调控开花的研究只停留在兰属少数植物中,建立成熟的温度调控兰属植物开花的体系还需要更多的深入研究。如墨兰在 20 °C/10 °C 的环境中就可以促进花芽分化,但温度过低会导致花梗缩短、花朵数量减少^[7];把它放置在 25 °C/20 °C 的环境中既能使它提前开花,又能保证开花的质量^[31]。这说明低温可以打破墨兰的休眠状态,使其生长状态向成花转变,适当提高温度有利于其完成花芽分化和花发育。部分春兰和蕙兰(*Cym. faberi*)的花期调控研究也表明适当的低温可以提前打破植物的休眠状态,使其提前开花^[32-33]。与之相反,高温有利于建兰(*Cym. ensifolium*)花芽分化及花发育,低温会造成花芽分化减少、开花延迟的情况。在对建兰‘铁骨素心’(*Cym. ensifolium* ‘Tekkotsusosin’)的花期调控研究中,30 °C/25 °C 处理的成花率最高、花期最早;20 °C/15 °C 处理的成花率最低、花期最迟,表明中高温处理有利于建兰形成花芽并进行花发育,但是高温会使植物新陈代谢加快,在一定程度上缩短建兰的花期^[34]。因此,深入研究温度对兰属植物花期调控的作用,有利于建立兰属不同植物的开花调控体系,扩大兰属植物的市场占有率,提高其经济价值。

在其他兰花中,Yen 等^[35]研究表明 13 °C 低温处理 3 周可以满足金钗石斛(*Dendrobium nobile*)低温春化的需求,促进花芽分化。但不同的石斛对低温的需求不同,在实际生产中,需要根据需求调整春化温度和春化时间,否则处理温度过低或处理时间过长会延迟开花或缩短花期,处理温度一般以 10~15 °C 为宜、处理时间一般以 2~4 周为宜^[36]。适宜的温度也可以使独蒜兰(*Pleione bulbocodioides*)花期提前,虽然 20 °C/15 °C 和 15 °C/10 °C 处理都可以使独蒜兰的开花率达到 100%,但 20 °C/15 °C 处理可以显著缩短独蒜兰开花前的栽培时间,促进开花和延长花期^[37]。此外,低温也可以促进大花蕙兰(*Cym. hybridum*)和文心兰花芽的形成,但是增大温差对花芽的形成效果更显著^[15,38]。

由此可见,寻找成花诱导和花芽分化所需的适宜温度,有利于诱导兰花成花;将形成花芽的植株移到适合花芽发育的环境,可以保证兰花开花的品质。特别是在兰属植物的花期调控研究中,寻找适宜的温度诱导成熟的假鳞茎在非自然花期形成花芽并开花可以拓宽其市场占有率,这将为实现兰属

植物全年生产及作为切花周年供应提供技术支持。

2.3 植物生长调节剂调控

植物生长调节剂对兰花的开花有显著效果,以赤霉素(GA, gibberellic acid; 本文植物自身合成赤霉素的缩写为 GA, 外源喷施赤霉素的缩写为 GA₃)和 6-苄氨基腺嘌呤(6-BA, 6-benzylaminopurine)为主。喷施 GA₃ 可以使蝴蝶兰花苞提前开放,花梗增长,花苞数量增多^[39];喷施 6-BA 对蝴蝶兰提前开花的效果不明显,但是喷施 200 mg/L 6-BA 对于提高其双梗率和增多花苞数量有显著效果,一定程度上可以提高蝴蝶兰的观赏价值^[40];当 GA₃ 和 6-BA 混合使用时,既可以提前花期,又可以提高花朵品质^[5]。

但是在兰属植物中 GA₃ 和 6-BA 产生的作用略有差别。喷施 GA₃ 虽然能促进墨兰花箭伸长,花朵直径变大,但对花芽形成和提前开花没有影响;6-BA 处理可以促进墨兰花芽分化,增加花芽数量和花朵数量^[41]。在建兰中,施用 GA₃ 对建兰花芽形成效果不佳,施用 6-BA 才可以促进其花芽分化,并且复合植物生长调节剂的调控效果要优于单一植物生长调节剂^[42-43]。这种效果也出现在石斛中,施用 GA₃ 不能诱导花芽形成,但可以使具有花蕾的石斛提前开花 7~9 d^[44-45];6-BA 可以促进石斛的花芽分化进程,增多花芽数量和提高开花率^[46];GA₃ 和 6-BA 混用对于石斛花芽形成有显著的促进作用,但是也会相对地缩短石斛的开花时间^[47-48]。此外,GA₃ 可以诱导侧花分化,通过提前抽薹来促进胼胝兜兰(*Paph. callosum*)提前开花^[21]。GA₃ 还可以显著增加独蒜兰的鲜重,使其快速达到开花的重量需求,满足其开花所需的营养,从而提前花期^[49]。因此,虽然 GA₃ 和 6-BA 在一定程度上调控兰花花芽的形成,但是这种促进作用因植物而异。

除了 GA₃ 和 6-BA,喷施矮壮素(CCC, chlormequat chloride)会延迟寒兰花期、矮化花葶,使其小花直径变大、花序紧密^[25];外施噻苯隆(TDZ, thidiazuron)可以显著提高秋石斛(*Den. Nopporn Pink*)的花芽萌发率,增加花序数量,但是 120 mg/L 的 TDZ 会导致其花序缩短、小花数量减少甚至花朵畸形^[50];10 mg/L 膨大剂(CPPU, N-(2-chloro-4-pyridinyl)-N'-phenylurea)可以显著提高石斛假鳞茎的花序数量以及单个花序的花朵数^[51],表明其他植物生长调节剂对兰花花期调控的潜在作用还有待进一步探索。

综上,外源喷施植物生长调节剂在一定程度上可部分代替环境温度对兰花成花的影响,由于外源喷施植物生长调节剂易操作、成本低,因此在实际

生产中把握好喷施植物生长调节剂的浓度、种类和喷施时间对于调控兰花花期和调节兰花开花品质具有重要意义。

2.4 营养调控

研究表明合理施用氮肥可以使兰花叶大色浓,花色艳丽;合理施用磷钾肥有利于提高植株抗性、提前花芽分化、促进开花结实^[52]。在蝴蝶兰中,增施氮肥可以增加小花数量;高磷可以促进抽梗、现蕾与开花;高钾则会使其花朵直径变大,小花数量增多^[30]。在兰属植物中,高的磷钾比例也会促进寒兰花芽分化、提前花期^[25];促使墨兰提前开花、增粗花葶直径和增多小花数量^[53];高钾还会促进建兰分株、增多小花数量并延长花期^[54]。增施氮肥虽然可以提高金钗石斛的开花率,但是会延迟花期^[55];增施磷肥虽然对魔帝兜兰(*Paph. maudiae*)的花期和花朵品质没有显著的影响,却可以提高其花芽率和开花率^[56]。

综上,调整营养元素的比例和施肥时间可以达到调控兰花花期和提高兰花品质的目的。例如在营养期提高氮元素比例可以让植株储备营养,为生殖生长的过渡提供营养支撑;在生殖期增施磷钾肥可以促进花芽分化、提高开花品质、提升观赏价值。

3 花芽分化分子机理

花芽分化是植物分生组织受成花刺激后,体内发生信号转导,通过基因的表达调控,产生生理和形态的变化。拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)中存在许多控制开花时间的遗传网络,其开花途径主要有6个:光周期途径(Photoperiod pathways)、春化途径(Vernalization pathways)、赤霉素途径(Gibberellin pathways)、自主途径(Autonomous pathways)、年龄途径(Age pathways)和环境温度途径(Ambient temperature pathways),这些途径形成相互关联、又彼此独立的调控网络^[57]。但是,兰花成花诱导的研究主要还是集中在与拟南芥成花诱导途径相关基因的同源基因水平的研究,关于其成花诱导途径的调控网络尚不清楚^[58]。

3.1 光周期途径

*CONSTANS(CO)*是光周期调控的关键基因,可以将光信号和生物钟信号转换成开花信号,通过直接上调*FLOWERING LOCUS T(FT)*的表达来促进开花^[59]。从兰属中分离出*CO*的同源基因*CONSTANS-like 1(CsCOL1)*、*CgCOL*、*CeCOL*和*FT*的同源基因*CsFT*、*CgFT*、*CeFT*,研究发现*CsCOL1*、*CeCOL*和

CsFT、*CeFT*在长日照下表达水平显著高于短日照;与之不同,*CgCOL*在长日照下表达水平显著高于短日照,*CgFT*在短日照下表达量高于长日照;根据拟南芥的异位表达结果推测*CsCOL1*、*CeCOL*在*CsFT*、*CeFT*的上游起作用,在长日照下通过激活*CsFT*、*CeFT*的表达,使墨兰和建兰提前开花;而*CgCOL*可能会抑制*CgFT*的转录,在长日照下降低*CgFT*的水平,从而延迟春兰开花^[60-61]。这表明兰花不同种和品种的开花调控基因对光周期的反应也不同,为进一步研究光周期调控兰属植物的开花机制奠定了基础。

3.2 春化和自主途径

*FLOWERING LOCUS C(FLC)*是春化和自主途径的共享基因,在拟南芥中通过抑制*FT*和*SUPPRESSOR OF OVEREXPRESSION OF CONSTANS 1(SOCl)*的表达来抑制其开花,属于成花抑制因子^[62]。研究表明,金钗石斛的*FT*同源基因*DnFT*主要在成熟叶和幼芽中表达,在低温条件下叶片中的表达量显著上升,幼芽的表达量下降,表明低温模拟春化作用可能下调了金钗石斛中的*FLC*同源基因,从而使*DnFT*在叶片表达,提高茎尖对*DnFT*的响应能力进而促进开花^[63]。此外,石斛(*Den. Chao Praya Smile*)的*DOSOC1*基因在拟南芥中超量表达可以促进开花^[64]; *AGAMOUS-LIKE 19(DnAGL19)*是*DOSOC1*的同源基因,主要在假鳞茎、叶片、根和侧芽中表达,腋芽里的*DnAGL19*在长时间的低温处理后会显著上调,并且超量表达*DnAGL19*的拟南芥则可以在正常栽培条件下提早开花,表明*DnAGL19*在石斛兰的春化过程中扮演重要角色;在低温条件下*DnAGL19*可以通过控制*HOS1-FT*的激活表达进而调控金钗石斛的开花进程^[65],这与拟南芥经历春化过程中调节开花的机制相似^[66]。在竹叶兰中检测到了自主途径*FLOWERING LOCUS CA(FCA)*、*FLOWERING LOCUS PA(FPA)*和*FLOWERING LOCUS Y(FY)*的同源物,表明竹叶兰的成花诱导涉及自主途径^[13]。

3.3 赤霉素途径

在拟南芥中,GA通过解除DELLA蛋白对*SQUAMOSA PROMOTER BINDING PROTEIN-LIKE(SPL)*的抑制作用,进而促进*FT*、*SOCI*、*LEAFY(LFY)*等基因的表达来诱导成花^[67]。在胼胝兜兰中,外源GA₃可以导致GA大量积累,诱导GA合成基因*PcGA2ox1B*、*PcGA2ox1D*、*PcGA3ox1*和*PcGA3ox2*的下调和诱导GA降解基因*PcGA2ox1*和*PcGA2ox8*

的上调;GA₃还可以促进 *XYLOGLUCAN ENDOTRANSGLUCOSYLASE/HYDROLASE 9* (*PcXTH9*) 的表达和 *PcDELLAs* 的降解, *PcDELLAs* 的降解则会释放 *TEOSINTE BRANCHED1/CYCLOIDEA/PCF 15* (*PcTCP15*) 的表达, 这将刺激细胞周期基因, 促进细胞分裂并共同促进胼胝兜兰的抽薹和提前开花;此外, 外源 GA₃ 处理可导致花芽中 *APETALA3* (*PcAP3*)、*PISTILLATA* (*PcPI*) 和 *SEPALLATA* (*PcSEP*) 等同源异型基因表达上调^[21]。这表明胼胝兜兰与拟南芥具有相似的开花调控机制, 即 GA 可能通过拮抗 DELLA 蛋白来促进花的同源异型基因的表达, 使花的发育得以持续。

3.4 年龄途径

microRNA156 (*miR156*) 和 *SPL* 基因在年龄途径中发挥重要作用。随着植物年龄的增长, *miR156* 的数量减少, 导致 *miR156* 靶向的 *SPL* 水平升高, 从而诱导植物开花^[68]。在黄石斛 (*Den. catenatum* Lindl.) 中, *miR156* 在成熟的原球茎中大量积累, 并随着幼苗发育而降低, 这与 3 个靶向 *SPL* 成员 *DcSPL14*、*DcSPL7* 和 *DcSPL18* 转录本的增加一致;此外, 在 7 个预测的 *miR156* 靶向的 *SPLs* 中, 只有 *DcSPL3* 在成熟植株中显著表达, 推测 *DcSPL3* 可能与调控植物成熟相关^[69]。这表明铁皮石斛的幼株向成株转变的过程可能涉及 *miR156-SPL* 介导的机制。

3.5 环境温度途径

除了春化作用, 环境温度的高低对开花时间也有显著影响。*SHORT VEGETATIVE PHASE* (*SVP*) 是成花环境温度途径的重要基因, 在环境温度调控植物成花过程中发挥作用^[70]。研究发现蝴蝶兰的 *FT* 同源基因 *PaFT1* 主要在花序和花蕾中表达, *PaFT1* 在开花诱导冷处理过程中特异性上调、在高温中无明显变化;并且热处理可以诱导 *pHSP18.2:PaFT1* 转基因的拟南芥提前开花, 表明 *PaFT1* 作为花激活因子可以激活 *HSP18.2* 启动子热诱导兰花开花的潜力, 使植株提前开花^[71], 说明 *PaFT1* 在环境温度变化过程中发挥作用, 从而导致蝴蝶兰从营养生长向生殖生长的转变。在对春兰的开花试验中发现, *SVP* 基因的表达存在群体差异, 与冷调节开花相关, 并且 *CgSVP* 比开花途径整合因子 *APETALA1* (*CgAP1*)、*CgSOC1* 和 *CgLFY* 更早对低温作出反应, 这表明 *CgSVP* 基因在春兰低温诱导开花早期具有潜在作用;并且酵母双杂交实验证实, *CgSVP* 蛋白与 *CgAP1* 和 *CgSOC1* 互作, 揭示它们可能协同控制

春兰冬季开花过程^[14]。此外, Yang 等^[72]认为 *CsSVP* 在墨兰依赖低温诱导开花的过程中起主要作用, 即过表达 *CsSVP* 导致 *CsFT*、*CsAPI* 和 *CsSOC1* 的表达被显著抑制; *CsSVP* 可以形成同源二聚体并与 *CsAPI* 和 *CsSOC1* 相互作用, 响应低温, 调控墨兰开花。

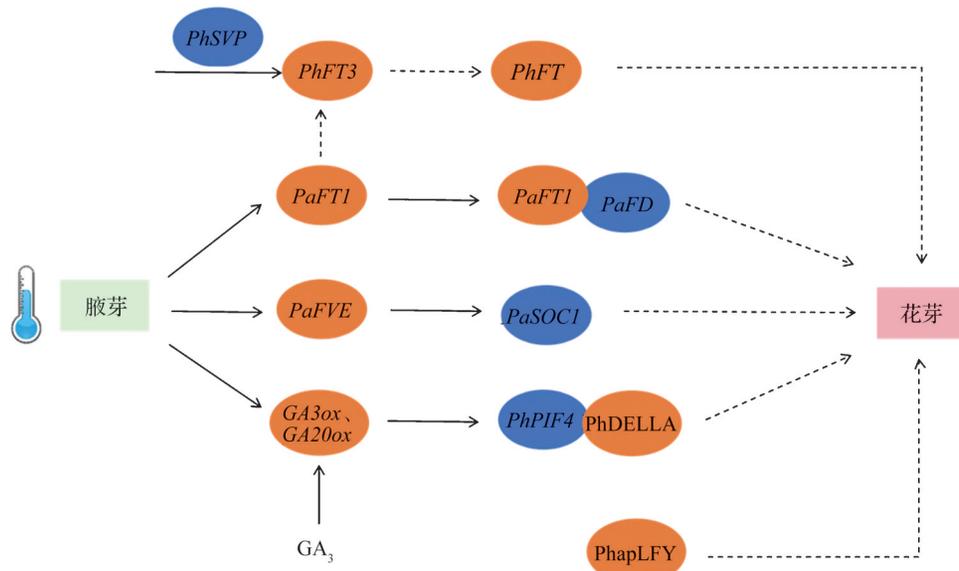
虽然兰花成花调控的研究不断深入, 但对其成花关键基因的调控通路以及不同调控途径间的关系还了解甚少。研究兰花成花途径, 深入地挖掘其成花机理以及相关基因功能, 构建兰花开花时间的分子途径调控网络, 对兰花的生产实践以及育种具有重要的意义。

4 以蝴蝶兰为例的开花机理和花期调控技术研究

随着蝴蝶兰全基因组测序的完成, 展开了大量与之相关的转录组学研究, 为更好地了解其复杂的开花调控网络奠定基础, 为蝴蝶兰花期调控技术研究提供了依据(图2)。

通过转录组分析, 发现蝴蝶兰的 *FT* 同源基因 *PaFT1* 在花芽和花蕾中高表达;在低温环境诱导下 *PaFT1* 的表达量显著上升, 在短日照或长日照下的表达情况无明显差异, 这种表达模式反映了低温在蝴蝶兰成花诱导过程中扮演的重要角色;并且 *PaFT1* 作为花激活因子可以和 *FLOWERING LOCUS D* (*PaFD*) 相互作用, 可能通过激活诱导开花所需的下游基因, 在蝴蝶兰成花诱导过程中发挥作用^[71]。其中, *PhFT3* 是 *PaFT1* 的同源基因, *PhSVP* 可以与 *PhFT3* 启动子中的 CArG 区域相互作用, 各种信号通路可以通过缓解 *PhSVP* 对 *PhFT* 基因的抑制作用, 加速成花诱导的进程, 从而调控蝴蝶兰的开花^[73]。研究表明, *FLOWERING LOCUS VE* (*PaFVE*) 也可被低温环境诱导, 在抽穗开始后高水平表达, 并在花发育的早期阶段保持高水平表达;进一步研究表明, 蝴蝶兰开花延迟与下游开花基因 *PaSOC1*、*PaSOCIL* 和 *PaAGL24* 表达的相应减少有关, 结合 *PaFVE* 在拟南芥中异位表达会出现开花时间提前、*AtSOC1* 表达增加的情况, 揭示了 *PaFVE* 作为花调控因子可能通过调控 *PaSOC1* 的表达促进蝴蝶兰进行成花诱导的功能^[74]。

再者, 通过对低温和高温处理的蝴蝶兰腋芽的转录组进行分析和比较, 发现低温诱导 GA 合成基因的表达, 说明在低温条件下, 赤霉素通路可能也在蝴蝶兰花期调控中发挥重要作用^[75]。为了研究



实线表示在蝴蝶兰中报道的路径,虚线表示基于使用其他植物研究的假设规则

Solid lines indicate paths reported in *Phalaenopsis* and dotted lines indicate hypothetical rules based on the use of other plant studies

图2 蝴蝶兰开花调控假设

Fig. 2 Hypothesis of flowering regulation in *Phalaenopsis*

赤霉素途径在蝴蝶兰成花诱导的分子调控机制,对 GA_3 处理的花芽进行转录组分析,发现喷施 GA_3 后,*PHYTOCHROME INTERACTING FACTOR4* (*PhPIF4*)的表达量显著上调,说明 GA_3 可能促进*PhPIF4*的表达^[76];进一步研究发现,在拟南芥中过表达*PhPIF4-1*表现出开花提前、发芽率显著提高和花量增多的现象,而35S::*PhPIF4-2*与*Col-0*之间无显著差异,这表明*PhPIF4*可能直接受GA调控,参与蝴蝶兰开花过渡,并且*PhPIF4*蛋白与*PhDELLA*相互作用,通过赤霉素途径促进开花^[77-78]。

此外,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,*PhapLFY*基因的表达不仅可以挽救拟南芥*LFY*突变体的异常花表型,在水稻(*Oryza sativa*)中过表达还会导致其提早抽穗^[79]。并且蝴蝶兰中的*CO*同源基因也可能在不受光周期影响的情况下激活*FT*^[80],*GI-FLAVIN-BINDING*、*KELCH REPEAT*、*F BOX 1* (*FKF1*)和*CYCLING DOF FACTOR* (*CDF*)也可能通过调控蝴蝶兰的*CO*活性激活*FT*表达,使其从营养生长状态向生殖生长状态转变^[81],但是相关的调控机制还需要进一步研究。

因此,蝴蝶兰的周年化生产一般以低温诱导为主,植物生长调节剂为辅^[82-83]。在生产中,蝴蝶兰一般采用智能温室空调控温,固定温度18~20℃,7000~9000 lux光照,约4~8周可抽生花梗,抽梗后转入高温温室内促进花发育,约5个月开花,不同品

种之间存在差异。虽然植物生长调节剂处理在一定程度上可以代替低温诱导蝴蝶兰抽梗,但是植物生长调节剂处理过的蝴蝶兰会存在抽梗率低、花期短缩、小花畸形等情况^[84]。因此产业上在对蝴蝶兰进行花期调控处理以低温诱导为主,抽梗后施用浓度适宜的植物生长调节剂可以增多蝴蝶兰小花数量,延长蝴蝶兰开花时间,提高蝴蝶兰的观赏价值。

5 问题与展望

综上,虽然兰花花期调控研究取得较大进展,但是由于兰花种类多、分布广,兰花的花期调控技术不具备通用性,并且目前的兰花花期调控技术和分子调控机理并不完善,因此兰花花期调控技术和分子调控机理的研究还需要进行深入的探索。

(1) 兰花花芽分化的研究主要集中在花芽分化形态特征和生理分化上,关于兰花花芽分化各期与花芽、花序和花朵大小形态之间或植株性状相关性的研究内容较少,因此可以通过探讨兰花花芽分化时期的花芽形态与植株性状的关系,判断花芽分化进程,可以在生产实践中制定相应的栽培措施,为兰花的花期调控技术研究提供依据。

(2) 目前市场上相对规模化生产的兰花主要有蝴蝶兰、大花蕙兰、石斛、文心兰、万代兰(*Vanda*)等。而石豆兰属(*Bulbophyllum*)、玉凤花属(*Habenaria*)、鹤顶兰属(*Phaius*)、独蒜兰属、贝母兰属(*Coelogyne*)等具有较大观赏价值和药用价值的

兰科植物在很大程度上未被开发^[85-86]。这些兰花作为新的商业花卉来源,在未来的花卉市场中具有广阔的前景,加强对这些兰花的开发与利用,可以促进兰花的多样化和扩大兰花的市场占有率。

(3)兰花的开花受到自身内部和外部环境的综合影响。当植株发育成熟,会产生信号传导,使其从营养生长状态向生殖生长状态转变,可以通过改良兰花品种,选育生长周期短、生长速度快、效益高的兰花进行生产。同时,可以以蝴蝶兰栽培技术为参考^[87],综合多因素对兰花生长发育的影响,探索兰花不同发育阶段、特别是其在生殖发育阶段对光照、温度、水分、空气湿度和养分的不同需求,有助于建立有针对性的花期调控模型,实现对不同兰花花期的精准调控。

(4)关于兰花成花的分子调控研究主要集中在花发育及开花阶段,针对花芽分化以及花芽分化前的成花诱导阶段的研究需要完善。其次,兰花花发育及开花阶段的研究只是在兰花中获得了拟南芥成花相关基因的同源基因,在拟南芥或烟草中异位表达以验证基因功能,并没有将基因的表达特性与兰花开花进行关联分析。就花芽分化及花芽分化前的成花诱导阶段进行深入的分子生物学研究,将有利于寻找兰花成花转变的关键基因;结合兰科植物遗传转化体系建立,可以确定兰花成花关键基因的功能,实现通过基因手段来调控兰花花期的目的,还可以生产转基因植株,为培育满足市场需求的新型兰花品种奠定基础。

总之,兰花的花期调控技术及相关开花时间分子调控机理研究已经取得良好的开端,但随着兰花产业的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,在今后的研究中需要确定兰花花芽分化时期花芽形态与植株性状的联系;加强对其他具有较高观赏价值和药用价值的兰科植物的开发与利用;推进兰花品种改良工作,选育生长周期短、效益高的兰花进行生产;探索温度、光照、生长调节剂等多因素组合对花芽分化效率和成花品质的影响,结合物联网环境监测技术、自动化环境精准控制技术,模拟光、温与生长发育的关系模型,研发集成花期、品质智能化精准化控制技术体系;此外,结合分子生物学技术深入探讨兰花成花诱导的分子机理,探索温度、光照等外界环境因子以及植物生长调节剂对兰花成花影响的机制,为兰花的花期调控技术提供理论依据。

参考文献

- [1] 张晴,王翰臣,程卓,王美娜,李利强,龙春林. 中国野生兰科植物资源与保护利用现状. 中国生物工程杂志, 2022, 42(11): 59-72
Zhang Q, Wang H C, Cheng Z, Wang M N, Li L Q, Long C L. Current status of wild orchid resources in China, focusing on their conservation and utilization. Chinese Journal of Bioengineering, 2022, 42(11): 59-72
- [2] Zhou Z, Shi R, Zhang Y, Jin X. Orchid diversity in China: Recent discoveries. Plant Divers. 2021, 43(5): 341-342
- [3] Christenhusz M J M, Byng J W. The number of known plants species in the world and its annual increase. Phytotaxa, 2016, 261(3): 201-217
- [4] 韦莉. 蝴蝶兰花芽分化的解剖学观察及成花机理研究. 南京: 南京林业大学, 2010
Wei L. Studies on anatomy of floral bud differentiation and mechanism of floral formation in *Phalaenopsis*. Nanjing: Nanjing Forestry University, 2010
- [5] 张英杰,李奥,吕云飞,孙纪霞,刘民晓,张京伟,刘学庆,刘晓华,郭文姣,郭对田. 蝴蝶兰成花过程内源激素含量的变化和植物生长调节剂的作用. 热带亚热带植物学报, 2022, 30(1): 104-110
Zhang Y J, Li A, Lv Y F, Sun J X, Liu M X, Zhang J W, Liu X Q, Liu X H, Guo W J, Guo D T. Changes in endogenous hormones content and effect of plant growth regulators of *Phalaenopsis* during flowering period. Journal of Tropical and Subtropical Botany, 2022, 30(1): 104-110
- [6] 龚焱. 寒兰成花机理及花期调控研究. 福州: 福建农林大学, 2015
Gong T. Mechanism of floral formation of *Cymbidium kanran* and flowering regulation. Fuzhou: Fujian Agriculture and Forestry University, 2015
- [7] 李淑娟. 墨兰成花机理及花期调控技术研究. 福州: 福建农林大学, 2016
Li S X. Mechanism of flower development and early flowering technique of *Cymbidium sinense*. Fuzhou: Fujian Agriculture and Forestry University, 2016
- [8] 尹俊梅,杨光穗,吕君展,谭蕾. 黄花美冠兰花芽分化过程的显微观察. 热带作物学报, 2010, 31(12): 2224-2227
Yin J M, Yang G S, Lv J Z, Tan L. Microscopic observation of initiation and development of the flower bud of *Eulophia flava*. Chinese Journal of Tropical Crops, 2010, 31(12): 2224-2227
- [9] 郑宝强,邓茜玫,李奎,缪崑,王雁. 不同温度处理对石斛兰花芽分化和发育的影响. 林业科学研究, 2017, 30(3): 460-464
Zheng B Q, Deng X M, Li K, Miao K, Wang Y. Effects of temperature treatment on flower bud differentiation and development of *Dendrobium*. Forest Research, 2017, 30(3): 460-464
- [10] 郑宝强,王雁,彭镇华,李莉. 卡特兰的花芽形态分化. 园艺学报, 2008, 35(12): 1825-1830

- Zheng B Q, Wang Y, Peng Z H, Li L. Morphological differentiation of flower bud in *Cattleya labiata*. *Acta Horticulturae Sinica*, 2008, 35(12): 1825-1830
- [11] 彭芳. 文心兰花芽形态分化及其生理生化的研究. 南宁: 广西大学, 2011
- Peng F. Studies on morphology and changes of physiology-biochemistry during flower bud differentiation in *Oncidium*. Nanning: Guangxi University, 2011
- [12] 吴洁秋, 朱根发, 王凤兰, 杨凤玺. 竹叶兰花器官发育过程及生理特性研究. *热带作物学报*, 2021, 42(1): 140-148
- Wu J Q, Zhu G F, Wang F L, Yang F X. Organ development and physiological characteristics of *Arundina graminifolia* (D. Don) Hochr. *Chinese Journal of Tropical Crops*, 2021, 42(1): 140-148
- [13] Ahmand S, Lu C Q, Gao J, Ren R, Wei Y L, Wu J Q, Jin J P, Zheng C Y, Zhu G F, Yang F X. Genetic insights into the regulatory pathways for continuous flowering in a unique orchid *Arundina graminifolia*. *BMC Plant Biology*, 2021, 21(1): 587
- [14] Yang F X, Zhu G F, Wei Y L, Gao J, Liang G, Peng L Y, Lu C Q, Jin J P. Low-temperature-induced changes in the transcriptome reveal a major role of *CgSVP* genes in regulating flowering of *Cymbidium goeringii*. *BMC Genomics*, 2019, 20(1): 53
- [15] 刘园. 大花蕙兰花期调控技术的研究. 北京: 北京林业大学, 2005
- Liu Y. Studies on the regulation of florescence of *Cymbidium hybridum*. Beijing: Beijing Forestry University, 2005
- [16] 皮秋霞, 严宁, 胡虹, 李树云. 杏黄兜兰的花发育过程及引种栽培. *云南植物研究*, 2009, 31(4): 296-302
- Pi Q X, Yan N, Hu H, Li S Y. Flower development and cultivation of *Paphiopedilum armeniacum* (Orchidaceae). *Acta Botanica Yunnanica*, 2009, 31(4): 296-302
- [17] 郑宝强. 卡特兰花期调控及其关键栽培技术研究. 北京: 中国林业科学研究院, 2009
- Zheng B Q. Study on flowering regulation and key culture technology on *Cattleya*. Beijing: Chinese Academy of Forestry Sciences, 2009
- [18] 张欢. 黄花美冠兰花芽分化研究. 海南: 海南大学, 2011
- Zhang H. Studies on flower bud differentiation and development of *Eulophia flava*. Hainan: Hainan University, 2011
- [19] 赵秋芳, 陈娅萍, 顾文亮, 赵青云, 王辉, 王华, 朱自慧, 宋应辉. 香草兰花芽分化期蛋白质及碳水化合物变化研究. *热带作物学报*, 2015, 36(6): 1053-1058
- Zhao Q F, Chen Y P, Gu W L, Zhao Q Y, Wang H, Wang H, Zhu Z H, Song Y H. Change of protein and carbohydrate in *Vanilla planifolia* andrews during flower bud differentiation period. *Chinese Journal of Tropical Crops*, 2015, 36(6): 1053-1058
- [20] 林榕燕, 陈艺荃, 林兵, 吴建设, 钟淮钦. 杂交兰‘黄金小神童’花芽分化过程形态与生理变化. *福建农业学报*, 2019, 34(2): 170-175
- Lin R Y, Chen Y Q, Lin B, Wu J S, Zhong H Q. Morphological and physiological changes during flower bud differentiation of *Cymbidium gold elf* 'sun dust'. *Fujian Journal of Agricultural Sciences*, 2019, 34(2): 170-175
- [21] Yin Y Y, Li J, Guo B Y, Li L, Ma G H, Wu, K L, Yang F X, Zhu G F, Fang L, Zeng S Z. Exogenous GA3 promotes flowering in *Paphiopedilum callosum* (Orchidaceae) through bolting and lateral flower development regulation. *Horticulture Research*, 2022, 9: uhac091
- [22] Feng J Q, Zhang W, Zhang S B. Floral bud dormancy is responsible for the different flowering times of six *Pleione* species. *Global Ecology and Conservation*, 2023, 46: e02597
- [23] 宋朝辉. 蝴蝶兰无土栽培及花期调控技术研究. 保定: 河北农业大学, 2008
- Song Z H. Study on soilless culture and regulation of florescence of *Phalaenopsis*. Baoding: Hebei Agricultural University, 2008
- [24] 黄雪梅. 春兰花期调控技术及其生理特性研究. 桂林: 广西师范大学, 2013
- Huang X M. Research on flowering regulation of *Cymbidium goeringii* and its physiological characteristics. Guilin: Guangxi Normal University, 2013
- [25] 翁青史. 寒兰(*Cymbidium kanran*)花期调控技术及花期生理响应研究. 福州: 福建农林大学, 2019
- Weng Q S. Study on The regulation of florescence and physiological responses during flowering of *Cymbidium kanran*. Fuzhou: Fujian Agriculture and Forestry University, 2019
- [26] 尹玉莹, 房林, 李琳, 陈砚, 符稳群, 吴坤林, 曾宋君. 兜兰属植物花期调控研究进展. *热带作物学报*, 2022, 43(4): 769-778
- Yin Y Y, Fang L, Li L, Chen Y, Fu W Q, Wu K L, Zeng S J. Advances in flowering regulation of *Paphiopedilum*. *Chinese Journal of Tropical Crops*, 2022, 43(4): 769-778
- [27] Guo W J, Lin Y Z, Lee N. Photosynthetic light requirements and effects of low irradiance and daylength on *Phalaenopsis amabilis*. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 2012, 137(6): 465-472
- [28] Dueck T, Trouwborst G, Hogewoning S W, Meinen E. Can a high red: Far red ratio replace temperature-induced inflorescence development in *Phalaenopsis*? *Environmental and Experimental Botany*, 2016, 121: 139-144
- [29] Runkle E S. Environmental and hormonal regulation of flowering in *Phalaenopsis* orchids: A mini review. *Acta Horticulturae*, 2010 (878): 263-267
- [30] 曲晓慧, 张宁宁, 刘晨, 瞿辉, 邵和平. 不同低温与肥水处理对蝴蝶兰生长及开花的影响. *江苏农业科学*, 2022, 50(12): 168-172
- Qu X H, Zhang N N, Liu C, Qu H, Shao H P. Effects of different low temperature and fertilizer and water treatment on growth and flowering of *Phalaenopsis* orchid. *Jiangsu*

- Agricultural Sciences, 2022, 50(12): 168-172
- [31] 周荣, 王艳, 朱根发, 刘碧容, 何楚欣. 温度对银拖墨兰开花习性的影响. 广东农业科学, 2016, 43(1): 52-55
Zhou R, Wang Y, Zhu G F, Liu B R, He C X. Effects of temperature on flowering characteristics of *Cymbidium sinense* 'Yin Tuo'. Guangdong Agricultural Sciences, 2016, 43(1): 52-55
- [32] 刘晓芬, 凌晓祺, 向理理, 余璐, 沈宏, 李方. 温度和赤霉素对春兰开花的调控. 浙江农业学报, 2023, 35(2): 355-363
Liu X F, Ling X Q, Xiang L L, Yu L, Shen H, Li F. Effect of temperature and gibberellin on flowering regulation of *Cymbidium goeringii*. Acta Agriculturae Zhejiangensis, 2023, 35(2): 355-363
- [33] 吕炯璋, 高琼, 李智勇. 温度处理对蕙兰植株形态建成的影响. 北京农业职业学院学报, 2015, 29(5): 31-37
Lv J Z, Gao Q, Li Z Y. Effect of temperature treatment on plant morphogenesis of *Cymbidium faberi*. Journal of Beijing Agricultural Vocation College, 2015, 29(5): 31-37
- [34] 魏韩英, 周庐萍, 鲍腾飞, 周玉美, 崔永一. 外源BA、GA3和不同温度对建兰铁骨素心开花的影响//张启翔. 中国观赏园艺研究进展2008——中国园艺学会观赏园艺专业委员会2008年学术年会论文集. 北京: 中国林业出版社, 2008: 386-391
Wei H Y, Zhou L P, Bao T F, Zhou Y M, Cui Y Y. Effect of exogenous BA, GA3, and different temperature on the *Cymbidium ensifolium* 'Tekkotsusosin'//Zhang Q X. Research progress of ornamental horticulture in China 2008 -- proceedings of the 2008 annual conference of ornamental horticulture professional committee of chinese society of horticulture. Beijing: China Forestry Publishing House, 2008: 386-391
- [35] Yen C Y T, Starman T W, Wang Y T, Niu G. Effects of cooling temperature and duration on flowering of the noble *Dendrobium* orchid. HortScience, 2008, 43(6): 1765-1769
- [36] Lin M, Starman T W, Wang Y T, Niu G. Vernalization duration and light intensity influence flowering of three hybrid *Nobile Dendrobium* cultivars. HortScience, 2011, 46(3): 406-410
- [37] 龙聪颖, 邓辉茗, 张筱秋, 李逸楠, 邢婷, 苏明洁, 蔡仕珍. 不同温度对独蒜兰开花和生长的影响. 西北植物学报, 2016, 36(12): 2498-2504
Long C Y, Deng H M, Zhang X Q, Li Y N, Xing T, Su M J, Cai S Z. Effects of different temperature treatments on flowering and growth of *Pleione bulbocodioides*. Acta Botanica Sinica, 2016, 36(12): 2498-2504
- [38] 张永柏. 文心兰的花期调控. 中国农学通报. 2008, 24(11): 315-318
Zhang Y B. Study in florescence control of *Oncidium*. Chinese Agricultural Science Bulletin. 2008, 24(11): 315-318
- [39] 何书奋, 罗金环, 符洁, 李香, 张孟锦, 冯家钦, 张叶. 外源激素对迷你型蝴蝶兰开花性状的影响. 分子植物育种, 2023, 21(17): 5788-5793
He S F, Luo J H, Fu J, Li X, Zhang M J, Feng J Q, Zhang Y. Effects of exogenous hormones on flowering traits of miniature *Phalaenopsis*. Molecular Plant Breeding, 2023, 21(17): 5788-5793
- [40] 李奥, 张英杰, 孙纪霞, 张京伟, 宫子惠, 潘香君, 郭文姣, 刘学庆. 植物生长调节剂和温度对蝴蝶兰双梗率、花期及花朵性状的影响. 热带作物学报, 2021, 42(3): 732-738
Li A, Zhang Y J, Sun J X, Zhang J W, Gong Z H, Pan X J, Guo W J, Liu X Q. Effects of plant growth regulators and temperature on the rate of double peduncle, flowering period and flower characteristics of *Phalaenopsis*. Chinese Journal of Tropical Crops, 2021, 42(3): 732-738
- [41] 李腾基, 黄洁衔, 付志惠, 黄紫钦, 张建霞. 外源赤霉素和6-苄氨基嘌呤对墨兰成花的影响. 北方园艺, 2021(21): 64-71
Li T J, Huang J X, Fu Z H, Huang Z Q, Zhang J X. The effects of exogenous gibberellin and 6-benzylaminopurine on the flowering of *Cymbidium sinense*. Northern Horticulture, 2021(21): 64-71
- [42] 杨凤玺, 徐庆全, 朱根发. 不同植物激素处理对建兰开花的影响//张启翔. 中国观赏园艺研究进展2015——中国园艺学会观赏园艺专业委员会2015年学术年会论文集. 北京: 中国林业出版社, 2015: 456-460
Yang F X, Xu Q Q, Zhu G F. Effects of plant hormones on the regulation of flowering time of the orchid plant *Cymbidium ensifolium*//Zhang Q X. Research progress of ornamental horticulture in China 2015 -- proceedings of the 2015 annual conference of ornamental horticulture professional committee of chinese society of horticulture. Beijing: China Forestry Publishing House, 2015: 456-460
- [43] 周荣, 贺琪馨, 陆楚桥. 植物生长调节剂对建兰开花的调控作用研究. 广东农业科学, 2023, 50(9): 165-172
Zhou R, He Q X, Lu C Q. Regulatory effects of plant growth regulators on the flowering of *Cymbidium ensifolium*. Guangdong Agricultural Sciences, 2023, 50(9): 165-172
- [44] 杨迪, 甘林叶, 李文亭, 杨园园, 李程, 马方芳, 王彩云, 季华, 胡惠蓉. 光周期与植物生长调节剂对春石斛生长发育的影响. 湖北农业科学, 2016, 55(4): 935-938, 960
Yang D, Gan L Y, Li W T, Yang Y Y, Li C, Ma F F, Wang C Y, Ji H, Hu H R. Effects of photoperiod and plant growth regulators on the growth and development of *Dendrobium nobile*. Hubei Agricultural Sciences, 2016, 55(4): 935-938, 960
- [45] 刘晓青, 周建涛. 外源GA₃对春石斛园艺性状的影响. 江苏农业科学, 2004(5): 77
Liu X Q, Zhou J T. Effects of exogenous GA₃ on horticultural traits of *Dendrobium nobile*. Jiangsu Agricultural Sciences, 2004(5): 77
- [46] 李振坚, 王雁, 彭镇华, 王彩云, 缪崑, 于耀. 6-BA、GA₃调控春石斛花芽分化的效应. 亚热带植物科学, 2009, 38(1): 15-18
Li Z J, Wang Y, Peng Z H, Wang C Y, Miao K, Yu Y. Physiological effects of 6-BA and GA₃ on flower bud

- differentiation of *Nobile Type Dendrobium*. *Subtropical Plant Science*, 2009, 38(1): 15-18
- [47] 黎维诗, 柯海丽, 邓小果, 刘亚文, 凌绪柏. 6-BA 和 GA₃ 处理对春石斛催花的影响. *热带作物学报*, 2011, 32(6): 1016-1019
- Li W S, Ke H L, Deng X G, Liu Y W, Ling X B. Effects of 6-BA and GA₃ on *Dendrobium Nobile-Typ* cultivar. *Chinese Journal of Tropical Crops*, 2011, 32(6): 1016-1019
- [48] 钱桦, 刘燕, 俞继英, 范文锋, 张瑛. 不同激素对2个春石斛品种开花的影响. *林业科学*, 2007(8): 148-150
- Qian H, Liu Y, Yu J Y, Fan W F, Zhang Y. Effects of different hormone on the flowering of two *Nobile-Type Dendrobium* cultivars. *Scientia Silvae Sinicae*, 2007(8): 148-150
- [49] Lu M C. Effects of mother bulb size and gibberellin application on bulb growth of *Pleione formosana*. *Acta Horticulturae*, 2010(878): 311-316
- [50] 张东雪, 廖易, 陆顺教, 李崇晖, 廉华, 尹俊梅. 外施 TDZ 对秋石斛‘红霞’生长与开花的影响. *北方园艺*, 2017(4): 46-50
- Zhang D X, Liao Y, Lu S J, Li C H, Lian H, Yin J M. Effect of spraying TDZ on growth and flowering of *Dendrobium* 'Nopporn pink'. *Northern Horticulture*, 2017(4): 46-50
- [51] Abdullakassim S, Kaewsongsang K, Anusornpornpong P, Saradhuldhath P. Effects of pre-harvested N-(2-chloro-4-pyridinyl)-N'-phenylurea (CPPU) spraying on the improvement of flower quality of *Dendrobium Sonia* 'Earsakul'. *Journal of Applied Horticulture*, 2015, 17(2): 140-144
- [52] 王瑜, 潘远智. 国兰施肥研究进展. *北方园艺*, 2009(12): 129-132
- Wang Y, Pan Y Z. Research progress of orchid fertilization. *Northern Horticulture*, 2009(12): 129-132
- [53] 潘瑞焮, 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. *热带亚热带植物学报*, 1994(3): 46-53
- Pan R Z, Chen J Y, Wen Z Q. Influence of different potassium levels on growth, development and physiology in *Cymbidium sinense* following potassium starvation. *Journal of Tropical and Subtropical Botany*, 1994(3): 46-53
- [54] 谢志刚. 基质栽培花卉氮磷钾营养配方研究. *广东农业科学*, 2000(5): 37-39
- Xie Z G. Study on nitrogen, phosphorus and potassium nutrient formulations of matrix cultivated flowers. *Guangdong Agricultural Sciences*, 2000(5): 37-39
- [55] 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. *HortScience*, 2008, 43(2), 328-332
- [56] 陈影. 魔帝兜兰栽培与花期调控研究. 广州: 仲恺农业工程学院, 2017
- Chen Y. Study on cultivation and flowering time regulation of *Paphiopedilum maudiae*. Guangzhou: Zhongkai University of Agriculture and Engineering, 2017
- [57] Blümel M, Dally N, Jung C. Flowering time regulation in crops—what did we learn from *Arabidopsis*? *Current Opinion in Biotechnology*, 2015, 32: 121-129
- [58] 陆顺教, 易双双, 廖易, 王存, 杨光穗. 兰花花期调控技术及相关分子生物学研究进展. *江苏农业科学*, 2017, 45(18): 25-30
- Lu S J, Yi S S, Liao Y, Wang C, Yang G S. Research progress of orchid flowering regulation technology and related molecular biology. *Jiangsu Agricultural Sciences*, 2017, 45(18): 25-30
- [59] Hayama R, Coupland G. Shedding light on the circadian clock and the photoperiodic control of flowering. *Current Opinion in Plant Biology*, 2003, 6(1): 13-19
- [60] Zhang J, Zhao X, Tian R, Zeng S, Wu K. Molecular cloning and functional analysis of three *CONSTANS-Like* genes from Chinese *Cymbidium*. *Journal of Plant Growth Regulation*, 2020, 39: 1061-1074
- [61] Huang W, Fang Z, Zeng S, Zhang J, Wu K, Chen Z, Teixeira da Silva JA, Duan J. Molecular cloning and functional analysis of three *FLOWERING LOCUS T (FT)* homologous genes from Chinese *Cymbidium*. *International Journal of Molecular Sciences*, 2012, 13(9): 11385-11398
- [62] Li D, Liu C, Shen L S, Wu Y, Chen H Y, Robertson M, Helliwell CA, Ito T, Meyerowitz E, Yu H. A repressor complex governs the integration of flowering signals in *Arabidopsis*. *Developmental Cell*, 2008, 15(1): 110-120
- [63] Li R, Wang A, Sun S, Liang S, Wang X, Ye Q, Li H. Functional characterization of *FT* and *MFT* ortholog genes in orchid (*Dendrobium nobile* Lindl) that regulate the vegetative to reproductive transition in *Arabidopsis*. *Plant Cell, Tissue and Organ Culture*, 2012, 111(2): 143-151
- [64] Ding L, Wang Y, Yu H. Overexpression of *DOSOC1*, an ortholog of *Arabidopsis SOC1*, promotes flowering in the orchid *Dendrobium Chao Parya Smile*. *Plant and Cell Physiology*, 2013, 54(4): 595-608
- [65] Liu X R, Pan T, Liang W Q, Gao L, Wang X J, Li H Q, Liang S. Overexpression of an orchid (*Dendrobium nobile*) *SOC1/TM3-like* ortholog, *DnAGL19*, in *Arabidopsis* regulates *HOS1-FT* expression. *Frontiers in Plant Science*, 2016, 7: 99
- [66] Jung J H, Seo P J, Park C M. The E3 ubiquitin ligase *HOS1* regulates *Arabidopsis* flowering by mediating *CONSTANS* degradation under cold stress. *Journal of Biological Chemistry*, 2012, 287(52): 43277-43287
- [67] Yu S, Galvão V C, Zhang Y C, Horrer D, Zhang T Q, Hao H Y, Feng Y Q, Wang S, Schmid M, Wang J W. Gibberellin regulates the *Arabidopsis* floral transition through miR156-targeted *SQUAMOSA PROMOTER BINDING-LIKE* transcription factors. *The Plant Cell*, 2012, 24(8): 3320-3332
- [68] Wang J W. Regulation of flowering time by the miR156-mediated age pathway. *Journal of Experimental Botany*, 2014, 65(17): 4723-4730

- [69] Zheng J, Ma Y, Zhang M, Lyu M, Yuan Y, Wu B. Expression pattern of *FT/TFL1* and miR156-Targeted *SPL* genes associated with developmental stages in *Dendrobium catenatum*. *International Journal of Molecular Sciences*, 2019, 20(11): 2725
- [70] Jang S, Torti S, Coupland G. Genetic and spatial interactions between *FT*, *TSF* and *SVP* during the early stages of floral induction in *Arabidopsis*. *The Plant Journal*, 2009, 60(4): 614-625
- [71] Jang S, Choi S C, Li H Y, An G, Schmelzer E. Functional characterization of *Phalaenopsis aphrodite* flowering genes *PaFT1* and *PaFD*. *PLoS ONE*, 2015, 10(8): e0134987
- [72] Yang F X, Gao J, Wei Y L, Ren R, Zhang G Q, Lu C Q, Jin J P, Ai Y, Wang Y Q, Chen L J, Ahmad S, Zhang D Y, Sun W H, Tsai W C, Liu Z J, Zhu G F. The genome of *Cymbidium sinense* revealed the evolution of orchid traits. *Plant Biotechnology Journal*, 2021, 19(12): 2501-2516
- [73] Jiang L, Jiang X, Li Y, Gao Y, Wang S, Ma Y, Wang G. *FT-like* paralogs are repressed by an *SVP* protein during the floral transition in *Phalaenopsis* orchid. *Plant Cell Reports*, 2022, 41(1): 233-248
- [74] Koh K W, Lee S H, Chen H K, Chang C Y, Chan M T. *Phalaenopsis* flowering locus *VE* regulates floral organ maturation. *Plant Cell Reports*, 2018, 37(3): 467-482
- [75] Huang J Z, Lin C P, Cheng T C, Huang Y W, Tsai Y J, Cheng S Y, Chen Y W, Lee C P, Chung W C, Chang B C H, Chin S W, Lee C Y, Chen F C. The genome and transcriptome of *Phalaenopsis* yield insights into floral organ development and flowering regulation. *PeerJ*, 2016, 4: e2017
- [76] Zhang Y J, Nie C R, Guo W J, Zhang J W, Lyu Y M, Ding P S, Sun J X. Exploring flowering genes in *Phalaenopsis* through transcriptome analysis and critical gene validation of hormone signal transduction pathway. *Russian Journal of Plant Physiology*, 2023, 70(3): 25
- [77] Zhang Y, Nie C, Zhang J, Guo W, Ding P, Lan F, Sun J, Lyu Y. A gibberellin-responsive transcription factor from *Phalaenopsis* 'Big Chili' (*PIF4*) promotes flowering in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Growth Regulation*, 2023, 101(2): 361-371
- [78] Zhang Y J, Renzeng L J, Zhang J W, Guo W J, Lan F, Ding P S, Sun J X. Verification of gene function and interaction protein of *PhPIF4*. *South African Journal of Botany*, 2023, 158: 84-89
- [79] Jang S. Functional characterization of *PhapLEAFY*, a *FLORICAULA/LEAFY* ortholog in *Phalaenopsis aphrodite*. *Plant and Cell Physiology*, 2015, 56(11): 2234-2247
- [80] Kaewphalug W, Huehne P S, Sriboonlert A. Characterization of a *CONSTANS-like* gene from pigeon orchid (*Dendrobium crumenatum* Swartz) and its expression under different photoperiod conditions. *The Horticulture Journal*, 2017, 86(2): 252-262
- [81] Song Y H. The effect of fluctuations in photoperiod and ambient temperature on the timing of flowering: Time to move on natural environmental conditions. *Molecules and Cells*, 2016, 39(10): 715-721
- [82] Li Z, Xiao W, Chen H, Zhu G, Lv F. Transcriptome analysis reveals endogenous hormone changes during spike development in *Phalaenopsis*. *International Journal of Molecular Sciences*, 2022, 23(18): 10461
- [83] 唐芸妃, 徐旭华, 丰锋, 赖思婷, 杨世茵, 区健晴, 廖菲. 温度对蝴蝶兰成花诱导的影响. *广东农业科学*, 2020, 47(9): 47-52
- [84] Tang Y F, Xu X H, Feng F, Lai S T, Yang S Y, Qu J Q, Liao F. Effect of temperature on flower induction of *Phalaenopsis amabilis*. *Guangdong Agricultural Sciences*, 2020, 47(9): 47-52
- [85] Lee H B, Im N H, An S K, Kim K S. Changes of growth and inflorescence initiation by exogenous gibberellic acid3 and 6-benzylaminopurine application in *Phalaenopsis* orchids. *Agronomy*, 2021, 11(2): 196
- [86] Yang F X, Gao J, Li J, Wei Y L, Xie Q, Jin J P, Lu C Q, Zhu W, Wong S M, Zhu G F. The China orchid industry: Past and future perspectives. *Ornamental Plant Research*, 2024, 4(1): e002
- [87] Wang S L, Viswanath K K, Tong C G, An H R, Jang S, Chen F C. Floral induction and flower development of orchids. *Frontiers in Plant Science*, 2019, 10: 471095
- [88] 史彦鹏, 梁晓宇, 王梅. 蝴蝶兰栽培技术规范. *园艺与种苗*, 2023, 43(9): 23-25
- [89] Shi Y P, Liang X Y, Wang M. Technical specifications for cultivation of *Phalaenopsis aphrodite*. *Horticulture & Seed*, 2023, 43(9): 23-25