

烟草早花机理及控制的研究进展

金磊¹, 晋艳², 周冀衡¹, 杨宇虹², 杨虹琦¹, 黄成江^{2,1}

1 湖南农业大学烟草工程技术研究中心, 生物科学与技术学院, 长沙 410128;

2 云南省烟草科学研究所, 玉溪 653100

摘要: 环境因子在高等植物的生长发育调控中起着重要作用。本文从光周期和低温角度对烟草早花的影响的研究进展进行了分析和综述, 期望为烟草早花机理和控制技术研究提供有益的参考。

关键词: 烟草; 早花; 光周期; 低温诱导

中图分类号: S572.01 文献标识码: A 文章编号: 1004-5708(2008)01-0058-05

Advances in research into mechanism and control of *N. tabacum* premature flowering

JIN Lei¹, JIN Yan², ZHOU Ji-heng¹, YANG Yu-hong², YANG Hong-qi¹, HUANG Cheng-jiang^{2,1}

1 Research Center of Tobacco Engineering and Technology, College of Biosciences
and Biotechnology, Hunan Agricultural University, Changsha 410128, China ;

2 Yunnan Institute of Tobacco Research, Yuxi 653100, China

Abstract: Environment signals play important roles on regulation of growth and development of higher plants. The paper reviews recent research progresses in *N. tabacum* during photoperiodism induction and low temperature induction for premature flowering, with an objective of providing a beneficial reference to the mechanism and control of *N. tabacum* premature flowering.

Key words: *N. tabacum*; premature flowering; photoperiodism; low temperature induction

烟草是以收获叶片为目的的经济作物, 人们通过打顶人为地中断其生殖发育进程。生长正常的烟株花期多在移栽后的 60 d 左右, 可留下 20~22 片的有效叶^[1]。出现早花的烟株, 由于新的叶片形成受到抑制, 使烟株的高度降低、叶片数锐减。烟草种植时, 通常是按照每株烟形成 20~22 片有效叶进行施肥和栽培管理。早花的出现将使烟株的每片叶, 特别是上部叶在生长中得到的肥料数量增大, 致使叶片组织结构生长异常, 导致烟株各部位叶片的组成比例和化学成分失调, 造成上部烟叶的可用性降低。此外, 对于早花烟株, 人们往往会加强肥水管理, 以弥补少叶造成的产量损失, 由于肥料的追施使土壤供肥状况更加难以预测

和掌握。因此, 烟草出现早花不仅削弱烟株的生长势, 降低烟叶产量, 还会严重影响烟叶内在化学成分的协调, 进而影响到烟叶品质。

1 植物成花的决定态与成花生理信号

1.1 成花的决定态

植物组织的成花决定是一个逐步发展的过程, 成花决定态是可以被某一组织的一些细胞获得而不需整个组织所有细胞同时获得的状态。细胞的成花决定态则具有全或无的特性。当分生组织中成花决定态细胞达到一定数量时就形成花, 而未达到一定数量时就分化叶、节一节间。成花决定态的详细机理至今尚无法解释, 它仅说明了发育过程的某些细胞或组织发生的某种变化, 而不能说明这一变化的生理生化基础。要说明某一植物是否进入成花决定态就必须观察到花原基是否形成。

叶片是成花决定态建立所必需的。但并非所有叶片都能感受到外界信号并产生成花生理信号。一般说

作者简介: 金磊 (1984—), 男, 湖南农业大学生化与分子生物学硕士研究生, E-mail: KINGFI-1984@163.com

周冀衡 (通讯作者), 男, 教授, 博导, 主要从事烟草生理生化和烟草化学研究工作, E-mail: jhzhou2005@163.com。

基金项目: 云南省烟草公司科技基金资助项目 (06A04)

收稿日期: 2007-02-25

来,叶片在成熟期的诱导能力最强,烟草的叶片长度必须达到 10 cm 后才具有诱导成花的能力^[2]。

许多研究表明根的发生和发育对成花具有抑制作用,在去除部分根系后则对植物的成花具有促进作用^[3]。另外,抑制根系生长的各种条件都具有促进成花的效应。烟草的不同基因型影响着根-茎尖的相互作用^[4]。总之,根和叶对分生组织分化花芽的影响与顶端分生组织对成花生理信号的感受能力相同,对烟株的成花具有同等的重要作用^[2]。

1.2 成花生理信号

大多数植物茎尖分生组织的生长模式从营养生长转变为生殖生长,是受来自包括茎尖在内的各种组织器官的多种信号调控的。植物在感受各种环境信号后会产生许多与成花有关的物质,而这些物质被称为成花生理信号。傅永福等^[5]对多种成花生理信号(如糖类、细胞分裂素、赤霉素、生长素、乙烯、脱落酸、多胺、水杨酸、玉米赤霉烯酮、寡糖素、多肽和苯丙氨酸类化合物等)作了综述,指出同一物质不仅在不同植物中,而且在同一植物的不同时期的作用可能是不同的。

成花是一个非常复杂的多层次、多元化反应过程,每一个反应都可能存在调节位点及相应的调节物。而且现在还不能说清楚,哪些物质是反应的原因,哪些是反应的结果。有关成花信号形成的基因调控尚不清楚。但已有线索,如 *mm* (Maryland mammoth) 等位基因可能减少烟草茎端成花生理信号的活性^[6]。

2 光周期与烟草早花的关系

植物的光周期现象是指日照长短控制植物开花的现象。Gamer 在研究烟草时首先提出光周期现象的概念,指出光周期在营养生长向生殖生长的转变过程中具有重要作用;Knott 用实验证明了叶片是光周期接受器官,他将叶片置于长日照下,生长点置于短日照下,短日植物不开花^[7]。

国内有关光周期对烟草早花影响的研究尚少。丁巨波等^[8]研究指出:多数烤烟品种的开花对光周期的反应不灵敏,多为日中性或近短日性,唯有多叶品种是强短日性。王秀蓉^[9]的研究证明了烤烟多叶品种“革新”5 号的短日性,对其 6~7 叶期和 9~10 叶期给予 10 h 的短日照处理,烟株花芽分化和现蕾均有不同程度的提前。而对于目前广泛种植的少叶品种的光周期特性的认识,则存在一定的分歧。曹显祖等^[10]对供试的 3 种类型的 9 个烟草品种分别给予全生育期 10 h/d、13 h/d 和 16 h/d 的光照处理,对其现蕾时需要的天

数进行了显著性测验,结果表明烤烟品种 NC89 和白肋烟为短日性,其余烤烟品种 K326、G-80、NC82、G-28、G140、McN944 和香料烟均为日中性。颜合洪等^[11]研究发现,烤烟品种 NC89、K326、G-80 和 NC82 在不同时期经历 11 h/d 的短日照处理后,烟株现蕾提前,主茎生物学叶数减少,以 11~13 叶期处理差异最显著,表明 NC89、K326、G-80 和 NC82 对光周期的反应均具有短日性。

这些结论的不同,可能由于各自的试验方法存在差异而造成,这也在一定程度上提示我们,在对烟草光周期特性的研究和判断方面,尚缺乏一个科学的统一的评价体系。

3 低温与烟草早花的关系

光周期现象是植物对日照长度周期性变化的反应,但是日照长度并不是唯一显示一年中季节变化的环境因素。温度也是调节植物成花的重要因素。低温直接作用的部位和产生反应的部位都是茎端生长点,这已得到很多人的认可。

就烟草而言,目前对其叶片感受低温的敏感时期仍然存在争议。文家仁^[12]调查提出:烟株 4 片叶以前遇上低温,不会出现早花;5 片叶时遇上低温,早花率达 33%;7~8 片叶时遇上低温,早花率可达 75%~100%。柴家荣^[13]认为多数烤烟品种完成营养生长的时期是在 4~6 片真叶期,白肋烟在 8 片左右真叶期,少数烟草品种推迟到 12~13 片真叶期。刘建铎^[14]认为烟苗在 12~14 片真叶期(可变营养生长期),13~18 °C 的低温持续 10~20 d,能促进生长锥由分化叶片向分化花芽的转变,导致早花发生。周冀衡等^[15]认为烟苗形成 8~10 片叶时,是低温诱导的敏感阶段。韩锦峰等^[16]研究了 K326 在 11.5~12.5 °C 的低温诱导状况,从顶芽激素含量变化的角度推测,烟叶到第 6 片真叶时才对低温敏感(这一点与骆启章的报道一致^[17]),同时指出,低温的诱导作用只有至少持续到 7 叶期才能稳定地保持下去,之后转入常温不会发生逆转。

此外,在对导致烟草早花的低温临界值(或者临界范围)的认识上也存在不同意见。20 世纪 50 年代,日本村冈报道^[18],少叶型品种(bright yellow)在可变营养生长期,11~13 °C 促进花芽分化,20 °C 以上的温度促进营养生长而抑制发育;另外,促进花芽分化的最适宜条件是光照时长 8~12 h,温度为 13~18 °C。莫成恩^[19]对广西武鸣烤烟早花现象作了分析,当年烟苗从移栽到早花期间的温度状况基本与 13~18 °C 这一温

度范围相符。江青根^[20]则从有效积温的角度做了 3 年的移栽期试验、大面积调查,通过对 G-28 的生物学性状及生育期积温进行观察分析,发现大田前期的低温积累到一定程度,即移栽后 30 d 内的有效积温少于 200 °C 时,烟株完成花芽分化,随后不久现蕾开花。也有人认为低温与早花的相互关系持反对意见,King 等^[21]研究表明烟草生长初期受冷害时对后期的生长没有影响。

4 烟草早花的控制及应对措施

一般认为,烟草早花与品种的遗传特性、栽培条件密切相关,因此选择适宜品种、剪叶炼苗、适时移栽、地膜覆盖、防旱防涝和平衡施肥等措施可以有效防止早花的发生。周冀衡等^[15]试验表明,NC82、NC89 和 RG11 对低温较敏感,K326、K346 对低温的敏感度相对较弱。试验还表明,烟苗大量去叶(去除 25 cm² 以上的大叶,只留上部 3 片叶)可推迟低温诱导烟草早花的时间,而且不会对烟草的前期生长和烟叶产量产生不利影响。董建新等^[22]试验表明,低温造成早花的情况下苗床期剪叶处理可以推迟现蕾期 20 d 以上,且剪叶次数越多营养生长期越长。

Rideout 等^[23]将害虫管理中的阈值概念引入到了烤烟早花管理中。试验中的早花标准为:移栽后 30 d 左右开花,可采收的有效叶片不多于 12 片(品种 NC82,在当地正常生态条件下可采收叶片为 16 片)。研究结果表明,早花率为 20% 或者低于 20% 时,将不会使烟叶产量明显降低,超过 20% 则显著影响烟叶产量;早花率低于 50% 时,通过培育杈烟,尽管杈烟叶片单叶重较对照(正常烟株叶片)单叶重轻,但是其某些化学成分如总生物碱、还原糖含量与对照差异不显著。此外,早花率在 5%~50% 之间时,不同早花率烟株的杈烟所产烟叶的单叶重之间也不存在显著差异。韩富根等^[24]对不同早花程度的烟株进行了不同留杈部位对烤烟性状及质量影响的研究,结果表明,无论是对于早花程度较轻(13~15 片叶)还是早花程度较重(9~11 片叶)的烟株,高杈处理均有利于烟株根系和杈烟的良好生长,提高烟叶产量,协调烟叶化学成分,效果明显优于中杈处理和低杈处理(烟株打顶后从顶部向下数第 3、6、9 片叶处留杈分别为高、中、低杈处理)。

5 烟草 LEAFY 同源基因

LEAFY(简称为 LFY)同源基因是控制花分生组织形成的基因之一。Weigel 等^[25]通过对其表达方式及

转基因的研究,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,而且控制着开花时间。拟南芥 LFY 基因转入其本身后,植株的侧芽全部转变为花芽,花期提前^[26]。转入 LFY 基因的烟草^[27]、水稻^[28] 等植物也具有同样的效果。

人们已经在烟草中发现的 LFY 同源基因,经分析,烟草 NFL 基因与拟南芥 LFY 基因氨基酸序列的同源性达到 67%^[29]。目前还未得到该基因全长,也不清楚其内含子的个数,其在烟草发育过程中表达的时空模式及调控也尚在研究之中。二倍体烟草中 NFL 基因以单拷贝形式存在,但在异源四倍体烟草中,有 2 个同源基因 NFL1 和 NFL2,其编码区具 96% 的同源性^[27]。所以研究者认为他们分别来自 2 个亲本二倍体。由于普通烟草种是由花烟草组的林烟草(2n=24)为母本、绒毛烟草组的绒毛状烟草(2n=24)为父本进行杂交,染色体自然加倍形成的异源四倍体,因此烤烟基因组中应同时存在 NFL1 和 NFL2。

有所不同的是,烟草 NFL1 基因转入拟南芥后不能使花期提前^[27]。这说明尽管 LFY 同源基因所编码的蛋白序列很保守,但在进化过程中,由于一些结构上的改变,导致其功能作用及表达调控上发生了变化。

6 研究展望

光周期敏感核不育水稻(简称光敏水稻)的研究可以给我们带来一些启示。光敏水稻的幼穗分化和其它晚粳稻一样,需要一定的短日照条件。不同的是,该水稻在短日光周期下时,花药正常可育;而当其幼穗在长日光周期下时,雄蕊败育^[30]。人们当初解释为,光敏水稻中存在 2 个光周期反应,第 1 光周期反应是短日照诱导幼穗发育,第 2 光周期反应是长日照诱导雄性不育,并试图从感受光周期信号的叶片中寻找与雄蕊育性改变(茎端形态建成事件的变化)相关的特异性物质。从蛋白组分角度进行的研究未取得令人满意的结果^[31-34],从 mRNA 水平^[35]、激素含量^[36-39]、多胺物质含量^[40]甚至光敏素基因的表达量^[41-42] 等方面所做的研究也未发现与雄蕊育性改变相关的特异性物质。与此类似,在烟草光周期诱导的早花(茎端形态建成事件发生变化,由分化叶原基向分化花原基的改变)研究中,推测可以利用蛋白组分电泳等各种分析技术检测到差异来揭示烟草早花的机理,但是也不能说明其特异性,因此,尚无法建立可以准确判断烟草是否已经完成或者正在完成花芽分化的指标检测体系。

此外,人们发现在“第 2 光周期”阶段给予长日照

处理,在光敏水稻和普通水稻中还会引起叶片数、剑叶形态、茎间伸长、穗分枝方式、穗抽长度等多方面性状的变化^[43-45]。上述结果证明相同的光周期处理可以导致多种茎端形态建成事件的变化,而不仅仅是雄蕊育性的变化,这就确立了光周期信号与茎端形态建成事件之间“一对多”的关系。所以只有在对影响开花的信号的专一性有比较全面而客观的了解之后,才可能找到新的角度来研究光周期现象影响开花的机理^[46]。而且,光周期明显不是引起生产上烟草早花的原因,所以虽然可以通过光周期诱导为手段来辅助研究早花机理,但是烟草早花的研究重点不应放在光周期对早花的诱导方面。

关于低温与开花的机理研究,已经有一些春化条件下特异表达的基因被分离^[47-48],但是对它们的功能还没有进一步的认知。对春化作用的分子机制, Gendall 在 2001 年发现拟南芥中影响春化效应的突变体 *ver2* 的表型是由于编码具有组蛋白甲基转移酶的功能的 Polycomb group (PcG) 类基因的缺失所致^[49]。人们逐渐意识到,在细胞中发生的基因表达,除了受到启动子和转录因子等特定 DNA 序列和特定的蛋白质因子的调控之外,还受到该基因所在的染色质空间结构的影响。这意味着基因表达的启动和关闭在受到其所在部位的染色质空间结构的影响的同时,又可能对其所在部位或其它部位的染色质空间结构产生新的影响。而在发育过程中,分化程度不同的细胞中染色质的结构是动态变化的。这种变化能够通过有丝分裂而被传到子代细胞,从而对子代细胞的基因表达产生影响^[48]。这就提示我们,烟草只有在特定时期感受了一定程度的低温诱导后才会早花。此时期之前,烟草对低温尚不敏感;此时期之后,烟草已经分化出足够多的叶原基,有效叶数目将不受太大的影响。找到烟草对低温的敏感时期,采取一定措施避开或缩短低温作用时间,将会为建立早花的预警机制提供重要参考。

营养正常情况下,与烤烟相比,相当一部分晒烟从移栽到中心花开放的时间较短,如坝林土烟、丙麻烟和马耳朵等分别为 41 d、40 d 和 30 d,鸭莫黄则更短,为 26 d^[50]。生长周期的缩短也就意味着研究周期的缩短,这无疑在一定程度上为烟草早花机理研究提供了理想的试验体系。

研究表明,2 种亲缘关系相差很远的模式植物拟南芥和金鱼草之间有相应的早晚花突变体和相应的基因及相似的基因表达模式^[51-52],并且拟南芥 *LEAFY* 基因在拟南芥和多年生杨树中的组成性表达都使植物的

开花提前^[53],说明各种被子植物花发生过程有共同的主要调控基因。因此,不同植物成花的最基本机制大部分可能是保守的。分子生物学和遗传学的进展,已经使人们可以在分子和细胞水平上研究发育这一十分复杂的生命现象。在今后的工作中,应用生物化学和分子生物学技术,将使烟草成花诱导机制的研究更加深入。

另外,早花是我国烟草生产中较为普遍存在的不良现象,每年均会给烟草生产带来不同程度的产质量损失。因此,研究控制烟草生长过程中的早花现象,是我国烟草生产中需要重视的重要课题之一。

参考文献

- [1] 朱尊权. 烤烟质量[J]. 烟草科技, 1979 (3): 2
- [2] McDaniel C N, Singer S R, Smith S M E. Development states associated with the floral transition[J]. Dev Biol, 1992, 153: 59-69
- [3] Kinet J M, Lejeune P, Bernier G. Shoot-root interactions during floral transition: A possible role for cytokinins[J]. Environ and Exp Bot, 1993, 33(4): 459-469
- [4] 傅永福, 孟繁静. 植物的成花决定[J]. 植物生理学通讯, 1997, 33(2): 81-87.
- [5] 傅永福, 孟繁静. 植物的成花生理信号[J]. 中国农业大学学报, 1998, 3(3): 1-11.
- [6] Smith S M E, McDaniel C N, Hartnett L K. The MARYLAND MAMMOTH allele reduces floral stimulus activity in stem piece explants of *Nicotiana tabacum* (Solanaceae)[J]. Amer J of Bot, 1997, 84(7): 873-878
- [7] 白素兰, 孙敬三. 光温外界信号、植株状态与成花决定[J]. 植物学通报, 1999, 16(4): 381-386
- [8] 丁巨波, 李达, 张效礼. 光照条件对烤烟品种生长发育的影响[J]. 山东农学院学报, 1965, 10: 13-21.
- [9] 王秀蓉. 短日照对烤烟多叶品种生长发育的影响[J]. 中国烟草, 1991, 3: 37-40.
- [10] 曹显祖, 严雪凤, 刘秀丽. 烤烟优质高产栽培的生理基础研究—I: 烟草品种光温反应的发育特性研究[J]. 江苏农学院学报, 1991, 12(4): 27-31.
- [11] 颜合洪, 赵松义. 生态因子对烤烟品种发育特性的影响[J]. 中国烟草科学, 2001(2): 15-18
- [12] 文家仁. 烤烟早花发生的原因及预防措施[J]. 云南农业科技, 1990(6): 7.
- [13] 柴家荣. 烟草早花的产生与防止[J]. 云南农业科技, 1994 (5): 17-19.
- [14] 刘建锋. 烟草早花产生的原因及生产对策[J]. 陕西农业科学, 2005(2): 91, 130
- [15] 周冀衡, 庄江, 林桂华, 等. 烟草苗期去叶处理对控制早花的作用[J]. 中国烟草科学, 2001(3): 38-41.
- [16] 韩锦峰, 岳彩鹏, 刘华山, 等. 烤烟生长发育的低温研究

- I: 苗期低温诱导对烤烟顶芽发育及激素含量的影响[J]. 中国烟草学报, 2002, 8(1): 25-29.
- [17] 骆启章. 烟草育种与良种繁育[M]. 济南: 山东科技出版社, 1987.
- [18] 立道美朗, 宋志林. 日本烟草栽培研究五十年进展[J]. 中国烟草, 1980, 4: 44-50.
- [19] 莫成恩. 春烤烟的早花现象及预防补救措施[J]. 广西农业科学, 1994(5): 207-209.
- [20] 江青根. 烤烟早花及其防救措施[J]. 福建农业科技, 1991(1): 42.
- [21] King M J, Terrill T R. Relationship of cold injury to premature flowering in flue-cured tobacco[J]. Tobacco science, 1985, 29: 77-78.
- [22] 董建新, 叶宝兴, 温清, 等. 苗期剪叶处理对烤烟生长发育的影响[J]. 中国烟草科学, 2006(1): 48-50.
- [23] Rideout J W, Miner G S, Raper C D. A threshold concept for the management of premature flowering in flue-cured tobacco[J]. Tobacco science, 1991, 35: 65-68.
- [24] 韩富根, 李浩亮, 韩锦峰, 等. 不同留杈部位对烤烟性状及质量的影响[J]. 河南农业大学学报, 2006, 40(4): 350-354.
- [25] Weigel D, Alvarez D, Smyth D R, et al. LFY controls floral meristem identity in Arabidopsis[J]. Cell, 1992, 69: 843-859.
- [26] Blazquez M A, Soowal L N, Lee I, et al. LFY expression and flower initiation in Arabidopsis[J]. Development, 1997, 124: 3835-3844.
- [27] Ahearn K P, Johnson H A, Weigel D, et al. NFL1, a Nicotiana tabacum LFY-like gene, controls meristem initiation and floral structure[J]. Plant and cell physiology, 2001, 42: 1130-1139.
- [28] 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.
- [29] 马月萍, 陈凡, 戴思兰. 植物 LFY 同源基因的研究进展[J]. 植物学通报, 2005, 22(5): 605-613.
- [30] 石明松. 对光照长度敏感的隐性雄性不育水稻的发现与初步研究[J]. 中国农业科学, 1985, (2): 44-48.
- [31] Bai S, Tan K, Xiao Y. A special protein in HPGMR[J]. Plant Physiol(Suppl), 1991, 96(1): 126.
- [32] 王台, 肖翊华, 刘文芳. 光周期诱导 HPGMR 叶蛋白质变化的研究[J]. 华中农业大学学报, 1990, 9(4): 369-374.
- [33] 毕学知, 肖翊华, 刘文芳. HPGM 育性转换敏感期叶片蛋白质的双向电泳研究[M] // 肖翊华. 光敏核不育水稻的光周期及其生理学. 武汉: 武汉大学出版社, 1993: 93-102.
- [34] 白书农, 谭克辉. 湖北光敏核不育水稻 58S 叶片 60kD 蛋白特性及其功能的讨论[J]. 植物学报, 1996, 39(2): 189-192.
- [35] 张力. 湖北光周期敏感核不育水稻(农垦 58S)育性相关 mRNA 的丰度特征研究[J]. 华中农业大学学报, 1992, 11(4): 305-311.
- [36] 何之常, 肖翊华. 外源生长植物对农垦 58S 育性转变的影响[J]. 杂交水稻, 1992, (3): 39-41.
- [37] 张能刚, 周燮. 三种内源酸性植物激素与农垦 58S 育性转换的关系[J]. 南京农业大学学报, 1992, 15(3): 7-12.
- [38] 骆炳山, 李文斌, 屈映兰, 等. HPGMR 幼穗中乙烯、IAA、ABA 的水平变化及其与育性转换的关系[M] // 肖翊华. 光敏核不育水稻的光周期及其生理学. 武汉: 武汉大学出版社, 1993: 205-211.
- [39] 赵玉锦, 童哲, 陈华君, 等. 内源植物激素与光敏核不育水稻农垦 58S 育性的关系[J]. 植物学报, 1995, 38(12): 936-941.
- [40] 莫磊兴, 李合生. 多胺在湖北光敏核不育水稻育性转换中的作用[J]. 华中农业大学学报, 1992, 11(2): 106-114.
- [41] 梁成志, 童哲, 宋文源, 等. 光敏核不育水稻光敏色素基因的 RFLP 分析[J]. 植物学报, 1994, 36(9): 664-670.
- [42] 王伟, 洪宇, 童哲, 等. 光周期对光敏核不育水稻光敏色素 A 及其 mRNA 丰度的影响[J]. 植物学报, 1997, 39(10): 914-920.
- [43] 白书农, 庞明雄, 贺超兴, 等. 雄蕊对环境胁迫反应能力减弱导致水稻光敏不育[J]. 农业生物技术学报, 1996, 4(2): 189-192.
- [44] 贺超兴, 白书农, 谭克辉. 水稻幼穗分化二次枝梗期光周期效应的研究[J]. 中国农业科学, 1997, 30(6): 36-42.
- [45] 贺超兴, 白书农, 谭克辉. 晚粳、早籼幼穗分化二次枝梗后光周期效应的比较[J]. 植物学报, 1999, 41(4): 409-413.
- [46] 白书农. 植物发育生物学[M]. 北京: 北京大学出版社, 2003.
- [47] 种康, 谭克辉, 黄华梁, 等. 冬小麦春化作用相关基因 cDNA 分子克隆研究[J]. 中国科学(B 辑), 1994, 24(9): 964-970.
- [48] 种康, 谭克辉, 黄华梁, 等. 冬小麦春花相关基因 cDNA (verc203) 片段序列的分析[J]. 植物生理学报, 1997, 23: 99-102.
- [49] Gendall A R, Levy Y Y, Wilson A, et al. The VERNALIZATION2 gene mediates the epigenetic regulation of vernalization in Arabidopsis[J]. Cell, 2001, 107: 525-535.
- [50] 雷永和, 许美玲, 黄学跃, 等. 云南烟草品种志[M]. 昆明: 云南科技出版社, 1999.
- [51] Coen E S. The role of homeotic genes in flower development and evolution[J]. Ann Rev Plant Physiol Plant Mol Biol, 1991, 2: 241-279.
- [52] Yanofsky M F. Floral meristems to floral organs: Gene controlling early events in Arabidopsis flower development[J]. Ann Rev Plant Physiol Plant Mol Biol, 1995, 46: 167-188.
- [53] Weigel D, Nilson O. A developmental switch sufficient for flower initiation in diverse plants[J]. Nature, 1995, 377(12): 495-500.