

兰花 MADS - box 基因研究进展

李琼洁¹, 江周² (1. 渭南师范学院, 陕西渭南 714000; 2. 云南农业大学, 云南昆明 650201)

摘要 MADS - box 基因是一类非常重要的转录调控因子, 在植物发育和信号传导中起着关键性作用。包括花器官发育基因, 花分生组织特异性基因, 促进开花的基因。研究表明, A 类基因可能与花器官发育和控制开花有关; B 类基因可能与花被片形态和结构特异有关, 并且有些基因在营养器官中也有表达。

关键词 MADS - box 基因; 兰科植物; 花器官发育; 表达模式

中图分类号 S188 **文献标识码** A **文章编号** 0517 - 6611(2017)06 - 0137 - 04

Research Progress of MADS-box Gene in Orchid

LI Qiong-jie¹, JIANG Zhou² (1. Weinan Normal University, Weinan, Shaanxi 714000; 2. Yunnan Agricultural University, Kunming, Yunnan 650201)

Abstract The MADS-box gene is an important transcription factor, and is the key gene involved in plants growth and signal transmission. Recently, some floral growth genes including floral organ identity genes, meristem identity genes and some genes promoting flower have been identified and separated from different orchids. These researches indicated that the A-function genes might relate to the floral organ development and controlling flower. The B-function genes might regulate the tepals form and special structure. And some genes are expressed in vegetative organs.

Key words MADS-box gene; Orchidaceae; Floral development; Expression pattern

兰花泛指兰科 (Orchidaceae) 的所有植物, 包括地生兰、附生兰和腐生兰, 而我国习惯上将它们分为国兰和洋兰。国兰以其株型秀丽、叶姿飘逸、花色素雅、花香清幽等特点, 自古以来深受国人青睐。洋兰因花大色艳、花型丰满圆润等特点, 在国内外市场均占有一席之地。

随着分子技术的发展, 对高等植物花发育的分子生物学研究成为了新热点。双子叶植物花发育的研究以拟南芥 (*Arabidopsis thaliana*) 和金鱼草 (*Antirrhinum majus*) 为模式植物展开, 取得了巨大的成绩, 而单子叶植物花发育的研究主要集中在禾本科植物, 如水稻 (*Oryza sativa*)、玉米 (*Zea mays*) 等。目前百合分子生物学方面发展迅速, 有望成为单子叶花卉的模式植物。单子叶植物花发育的分子生物学研究明显滞后于双子叶植物。笔者总结前人所做的相关研究, 对近年来影响兰花花发育的 MADS - box 基因进行综述。

1 花发育模型

MADS - box 基因家族是一类非常重要的转录调控因子, 广泛存在于动物、植物和真菌中。MADS - box 基因在植物发育和信号传导中起着重要作用。基于对拟南芥和金鱼草的同源异型突变体的研究, Coen 和 Meyerowitz^[1] 提出经典的“ABC”模型。随后科学家在矮牵牛中发现了 D 类基因^[2-3] 和 E 类基因^[4-5], 并衍生出“ABCDE”模型, 认为 A + E 共同控制萼片的形成, A + B + E 共同控制花瓣的形成, B + C + E 调控雄蕊的形成, C + E 调控心皮的形成, D + E 调控胚珠的形成, 并且 A 和 C 相互抑制。这种模型虽然被随后提出的“四分子模型”^[6-7] 证实, 但不能完全适用于所有的种子植物。随后又提出的“边界滑动模型”^[8], 适用于百合、郁金香等部分单子叶植物和核心真双子叶植物, 对经典的“ABC”模型起到了补充。而一些基部被子植物没有明显分化的萼片

和花瓣, 其花器官多由一轮或者多轮螺旋状渐变的花被结构组成, 从苞片到最内层的心皮是逐渐转化的, 不能用经典的“ABCDE”模型解释。为此, Buzgo 等^[9] 提出了“边界衰减”模型。但是, 兰花花结构高度特化, 具有花瓣状的萼片和特异的唇瓣, 雄蕊和雌蕊愈合成合蕊柱, 且合蕊柱顶端具有舌状的蕊喙以及与之相连的花粉块。这种高度特化的结构是为了适应昆虫传粉的结果。

2 兰花 MADS - box 基因的研究

对于兰花中控制花发育的 MADS - box 基因的研究, 主要集中在热带兰中, 如蝴蝶兰、文心兰、石斛兰等, 而对于国兰的相关研究较少, 其中以春兰的相关研究居多。通过文献整理发现, 兰花中的 ABCDE 类基因表达与其他植物有较大不同。

2.1 兰花 A 类基因 A 类基因包括 *FUL* - like、*API* 和 *eu-FUL* 基因。拟南芥中, *API* 和 *FUL* 在花器官分化中的功能不同。*API* 主要控制萼片与花瓣属性, 而 *FUL* 参与果实和心皮的发育^[10]。崔波等^[11] 以南茜文心兰为研究材料, 克隆出一个 *API* - like 基因命名为 *OnAPI* - like, 发现其在营养生长和生殖生长阶段都有表达, 而不同时期、不同部位的表达量不同, 推测其与花的发育及形成有关。袁秀云等^[12] 从朵丽蝶兰中克隆出 1 个 A 类基因, 发现其主要在营养器官中表达, 而在花器官中痕量表达, 推测其可能参与开花进程调控, 而不参与花器官的形态建成。徐小雁等^[13] 从文心兰中克隆出的 A 类基因在所有器官中都有表达, 且在蕊柱中高表达。调查发现, 这些 A 类基因几乎在兰花中营养器官和花器官中均有表达, 而大多与花器官的发育和控制开花有关。其中 *FUL* 不仅参与果实和心皮的发育, 还在花发育早期促进花序分生组织的形成, 同时还调控叶的发育。兰花 A 类基因的相关研究见表 1。

2.2 兰花 B 类基因 兰花中 B 类基因包括拟南芥中的 *AP3*、*PI* 和金鱼草中的 *DEF* 和 *GLO* 基因。“ABC”模型认为

作者简介 李琼洁 (1987—), 女, 陕西蒲城人, 助教, 硕士, 从事植物遗传育种研究。

收稿日期 2016 - 12 - 16

表1 兰花A类基因的研究

Table 1 Study on the Class - A gene of orchid

基因 Gene	种名 Species name	表达模式及功能 The expression pattern and function	作者 Author	
API	蝴蝶兰	营养生殖器官中都有表达,以盛花期花萼中表达最高,推测与调控开花有关	袁秀云等 ^[14]	
	文心兰	营养生殖器官中都有表达,合蕊柱中最高	徐小雁等 ^[13]	
	朵丽蝶兰	在根和叶中,开花前期与后期表达量较高,苗期和盛花期表达量较低;花器官中只有痕量表达,推测参与开花进程调控,而不参与花器官建成	袁秀云等 ^[12]	
	萼脊兰	在营养和生殖器官中均有表达,花萼和根叶中表达量最高,子房次之,推测与营养生长向生殖生长过渡相关	崔波等 ^[15]	
	建兰	在营养器官和蕊柱中表达,但在花梗中表达量最高	吴菁华等 ^[16]	
	石斛兰	在花序分生组织和花器官原基中转录表达,与成花转化有关	YU等 ^[17]	
	文心兰	在叶片、唇瓣和心皮中均有表达,推测与成花转化、花器官发育相关	HSU等 ^[18]	
	文心兰	在营养和生殖器官中均有表达,推测与花的发育有关	崔波等 ^[11]	
	FUL/FUL-like	蝴蝶兰	在花芽中高表达,推测与成花转变和形态构建有关	陈东红等 ^[19]
		蝴蝶兰	在各部位均有表达,成花中仅蕊柱有表达,花芽原球茎表达量最高	ZHANG等 ^[20]
姬蝴蝶兰		在各个部位都有表达,推测与成花转变有关	CHEN等 ^[21]	
球花石斛		在花芽子房中表达,在花序组织中高表达	SKIPPER等 ^[22]	

该基因主要参与花瓣和雄蕊的发育。徐小雁^[23]在文心兰中克隆出一个AP3基因,发现其在营养和花器官中均有表达,而在花萼中高表达,合蕊柱次之。向林等^[24]从春兰中分离到的GLO基因在花瓣和唇瓣中高表达,叶片中也有较少表达。此外,在对蝴蝶兰研究时发现,AP3基因在营养和花器官中均有表达,而在花原基处高表达。

Tsai等^[25]从小兰屿蝴蝶兰花芽中分离的4个DEF-like基因PeMADS2、PeMADS3、PeMADS4、PeMADS5的表达方式也存在不同。PeMADS2主要在萼片、花瓣和蕊柱中表达;PeMADS3在花瓣、唇瓣和蕊柱中表达;PeMADS4仅在唇瓣蕊柱中表达;PeMADS5在花瓣中显著表达,在萼片、唇瓣、蕊柱中少量表达。

向林等^[26]从蕙兰中克隆出3个B类基因,CfGLO、CfDEF1和CfDEF2。发现CfGLO在所有组织中均有表达;CfDEF1在2、3轮器官中表达,而萼片中不表达;CfDEF2在1、2、3轮器官中都表达,营养器官中不表达,此外3个基因都在子房中有表达。张俊芳等^[27]在海南钻喙兰中提取的AP3基因在花器官的各个部位均有不同程度的表达。

表2为近年来,从兰科植物中克隆出的B类基因。从表2可以看出,这些基因不局限于在第2、3轮器官中表达,在营养器官和花原基中同样有表达。这表明其在功能上与A类基因有相似之处,参与成花的转换。此外,从表2还可看出,B类基因的表达非常复杂,其控制花器官发育的程序具有复杂的调控机制。但B类基因依然对第2轮器官花瓣和唇瓣以及参与部分合蕊柱的发育起着重要的作用。

2.3 兰花C类和D类基因 C/D类功能基因具有较高的同源性,C、D、E类基因的MADS-box转录因子调控植物心皮和子房发育。在拟南芥中,C类基因主要是AG,参与雄蕊和雌蕊的发育调控;D类基因主要是STK、SHP1和SHP2,主要调控胚珠的发育。

Song等^[37]在蝴蝶兰中分离出2个AG-like基因PhalAG1和PhalAG2,分别属于C类基因和D类基因,其均在花芽中表达,而不在营养器官中表达。同样,在木石斛的花芽及花器官中分离到了2个C/D类基因,前者在所有花器官中

表2 兰花B类基因的研究

Table 2 Study on the Class - B gene of orchid

基因 Gene	种名 Species name	表达模式及功能 The expression pattern and function	作者 Author	
AP3	文心兰	在营养器官和花中均有表达,唇瓣中表达量最高	徐小雁等 ^[23]	
	大花蕙兰	在生殖器官中均有表达,花瓣和雄蕊中表达量最高	陈小强等 ^[28]	
	兜兰	在唇瓣和花瓣中高表达,而子房中几乎不表达	李冬梅等 ^[29]	
	海南钻喙兰	在花器官各个部位均有表达	张俊芳等 ^[27]	
	蝴蝶兰	在营养和花器官中均有表达,而花芽、花萼、捧瓣中高表达	张浩等 ^[30]	
	蝴蝶兰	在营养和花器官中均有表达,在药帽处高表达	郭滨等 ^[31]	
	蝴蝶兰	在营养和花器官中均有表达,花源基处高表达	张浩等 ^[32]	
	木石斛	在花器官和营养器官中均有表达	Xu等 ^[33]	
	PI	兜兰	在营养和花器官中均有表达,唇瓣中表达最高	李冬梅等 ^[29]
		海南钻喙兰	在花瓣和萼片中有表达,而子房中无表达	张俊芳等 ^[27]
蝴蝶兰		在花器官中表达,与花器官建成有关	郭滨等 ^[31]	
		在所有花器官中均有表达,花粉块中高表达	张浩等 ^[30]	
GLO	木石斛	在唇瓣和花粉块中高表达		
		在除花粉以外的花器官中表达	KARMER等 ^[34]	
	春兰	在营养和花器官中均有表达,唇瓣和花瓣中高表达,与花器、子房形成有关	向林等 ^[24]	
DEF	姬蝴蝶兰	在除花粉以外的花器官中表达,与花器官发育有关	TSAI等 ^[25]	
	蕙兰	在营养和花器官中均有表达,唇瓣和花瓣中高表达	向林等 ^[26]	
	鹭兰	在萼片、花瓣、蕊柱中表达	KIM等 ^[36]	
DEF	姬蝴蝶兰	在整个花器官均有表达,而花萼、花瓣中高表达,与花被片发育有关	TSAI等 ^[25]	
		在整个花器官均有表达,而花瓣、唇瓣中高表达,与花瓣发育有关		
		在整个花器官均有表达,而侧瓣中高表达,与侧瓣发育有关		
DEF	蕙兰	在萼片中不表达,而唇瓣、侧瓣和蕊柱中高表达	向林等 ^[26]	
	鹭兰	在营养器官中无表达,在第1、2轮花器官中高表达		
	鹭兰	在花瓣、唇瓣、蕊柱中表达	KIM等 ^[36]	

均有表达,而后者主要在子房的发育过程中表达。说明兰科植物的 C/D 类基因对其生殖器官的发育起着重要的作用,符合“ABC”模型。

2.4 兰花 E 类基因 E 功能基因与 *API/FUL* 基因一样,仅存在于被子植物中。E 类基因包括 *SEP1*、*SEP2*、*SEP3*、*SEP4*。其中 SEP 蛋白所形成的多聚体复合物调控着花器官特性的发育^[38]。*SEP* 基因和 *ABC* 基因同时表达,能够使营养叶转变为花器官^[39]。

孙崇波等^[40]从春兰中克隆的 *AGL6* 基因在春兰的不同部位均有表达,其中在唇瓣、花芽和子房中高表达,推测其对春兰成花转变和花器官形成起重要作用。贾春蕾等^[41]从春兰中克隆的 *CgSEP3* 基因在花发育的各个时期均有表达,推测与春兰的花萼、花瓣形成有关。此外,陈敏燕等^[42]在金钗石斛中克隆的 *DnSEP3*-like 基因,表达受春化作用的影响,表明该基因可能参与了春化调控开花的生物学过程。E 功能基因的相关研究见表 3。

综上所述,E 功能基因与花的发育有关。

3 “兰花密码”假说

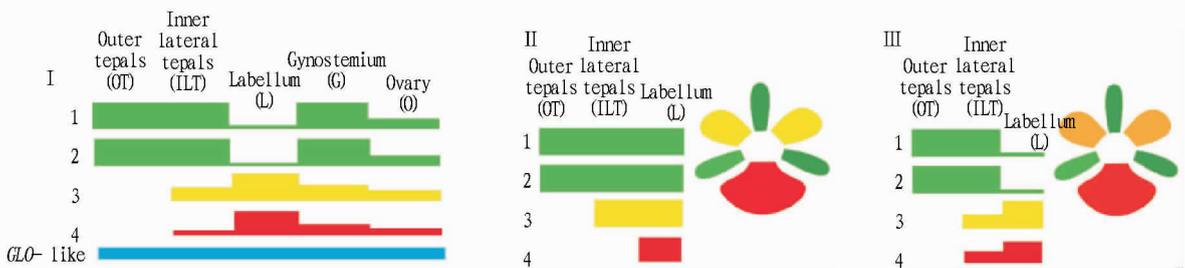
兰花 *MADS* 基因的表达模式是一个复杂的程序,尤其是 B 类功能基因的表达,不同于以往的表达模式。基于前人的研究,B 类功能基因因发生了 2 次基因重复事件,1 次是发生于现存的被子植物之前,产生了 *DEF/AP3* (*paleoAP3*) 和 *GLO/PI* 进化体系;随后 *DEF/AP3* 进化体系再次发生了基因重复事件,结果产生了 *TM6* 和 *euAP3* 进化体系^[45]。而 Mondragon-Palomino 等^[46]对已发表的兰花在内的所有单子叶植物的 *DEF*-like 基因进行了系统进化及发育方面的分析,发现兰花中的 *DEF*-like 基因明显分为 4 个类群。在进化过程中,这些同源基因的功能发生了一系列的亚功能化和新功能化,从而影响了兰花花被的发育,形成独特的花器官。

表 3 兰花 E 类基因的研究

Table 3 Study on the Class-E gene of orchid

种名 Species name	表达模式及功能 The expression pattern and function	作者 Author
春兰	在营养和花器官中均有表达,唇瓣、花芽和子房中高表达,与成花转变形成相关	孙崇波等 ^[40]
春兰	在营养和花器官中均有表达,唇瓣、侧瓣、萼片中均有表达,与花瓣和萼片形成有关	贾春蕾等 ^[41]
姬蝴蝶兰	在营养和花器官中均有表达,在叶片中高表达,能促进开花 花发育初期及花苞表达 在花发育早期表达,与成花转化相关	罗云汝等 ^[43]
蝴蝶兰	只在唇瓣中表达,与唇瓣发育相关	郑至勤等 ^[44]
金钗石斛	在叶片和腋芽中有表达,而腋芽中高表达,与春化调控相关	陈敏燕等 ^[42]
石斛兰	在花序分生组织中表达	YU 等 ^[17]
文心兰	在顶端分生组织、唇瓣、心皮中表达	HSU 等 ^[18]
木石斛	所有花器官中均有表达	KARMER 等 ^[34]
文心兰	在花被片和心皮中表达,与成花转化、花器官发育相关	CHANG 等 ^[35]

由此提出了“兰花密码”的兰花花器官属性决定的分子模型,认为分支 I 和分支 II 决定外轮花萼属性;分支 I、分支 II 和分支 III 基因的表达决定内轮侧瓣的发育;分支 I、分支 II、分支 III 及分支 IV 共同决定唇瓣的发育。因为分支 I 和分支 II 在第 1、2 轮花器官中均有表达,所以推测其可能是负责“花瓣状”属性。而分支 III 在第 2 轮花器官中表达,可能决定把外轮花被片(花萼)和内轮花被片(花瓣)区分开来。分支 IV 可能是唇瓣特异的原因^[46]。并且 *DEF*-like 基因在野生型兰花及同源异形突变体中的表达模式得以证实^[36]。之后又对“Orchid Code”进行修正,认为分支 I、分支 II 基因的高水平表达及分支 III、分支 IV 基因的低水平表达决定内轮侧瓣的发育;分支 I、分支 II 基因的低水平表达及分支 III、分支 IV 基因的高水平表达决定唇瓣的发育(图 1)^[47]。



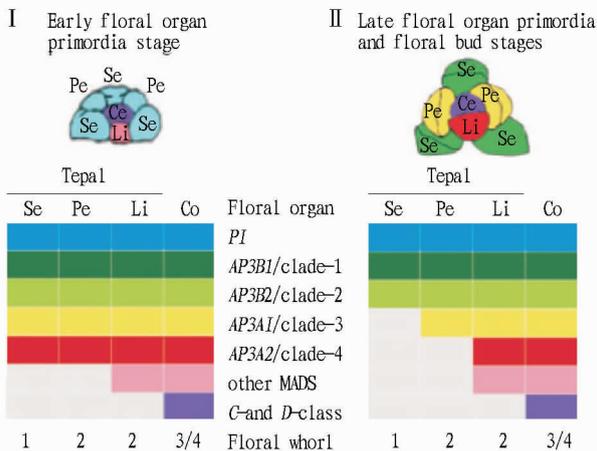
注:I. 兰花 *DEF*-like 和 *GLO*-like 基因(主要是 B 类基因)在花被及生殖器官发育中的表达模式图;II. 原有“Orchid Code”假说,B 类基因的表达与否决定花被属性;III. 修正的“Orchid Code”,此假说基于花被中的 *DEF*-like 基因 mRNA 的表达水平(qRT-PCR 分析)提出。不同颜色以区分不同分支基因在各个器官中的表达:分支 I 和分支 II 中的 *DEF*-like 基因的表达决定外轮花萼的发育(绿色);分支 III 和分支 IV 基因的低水平表达决定内轮侧瓣的发育(淡橙色);分支 III 和分支 IV 基因的高水平表达决定唇瓣的发育(深橙色)。OT. 外轮花萼;ILT. 内轮侧瓣;L. 唇瓣;G. 合蕊柱;O. 子房

Note: I. Summary of expression patterns of orchid *DEF*-like and *GLO*-like genes (putative class-B organ identity genes) in the orchid perianth and reproductive organs; II. The previous version of the “Orchid Code” hypothesis is the identity of each perianth organ is based on the expression of specific class-B genes; III. The revised “Orchid Code” hypothesis is based on the patterns of expression documented here by qRT-PCR, and thus also regards the level of mRNA expression of *DEF*-like genes in each perianth organ. The combined level of expression of genes from each clade is represented in the case of each organ by combinations of different colors; expression of clade I and II *DEF*-like genes defines the outer tepals (green); the inner lateral tepals are defined by the lower level of activity of clade III and IV genes (light orange), in comparison with the higher level of expression that both genes have in the labellum (deep orange). OT. Outer tepals; ILT. Inner lateral tepals; L. Labellum; G. Gynostemium; O. Ovary

图 1 修正的“Orchid Code”

Fig. 1 Refining the “Orchid Code” hypothesis

Pan 等^[48]对除拟兰亚科之外的4个兰花亚科中的11个种的B类基因进行研究,绘制出B类基因调控的花器官发育图。他们将鉴定出的24个AP3-like基因和13个PI-like基因归类为4类AP3-(AP3A1、AP3A2)和2类PI-duplicated同源基因。认为AP3同源基因经过2轮复制,第1次形成了AP3A和AP3B这2个分支,第2次复制形成了AP3A1、AP3A2、AP3B1和AP3B2分支,并以此提出了兰花花被片形成的“Homeotic Orchid Tepal”假说(图2)。指出PI和AP3B分支决定花萼的发育;PI、AP3A1及AP3B分支决定侧瓣的发育;PI、AP3A1及AP3A2分支和其他的MADS-box基因决定唇瓣的发育。此模型类似于兰花密码假说,但还指出了AP3A2分支在调控唇瓣发育中的作用而显得更精确^[49]。



注:此模型基于兰科植物中的B、C、D类和其他MADS-box基因的表达模式提出。I.花序发育早期;II.花序发育晚期和花苞发育阶段。PI和AP3B分支决定花萼的发育;PI、AP3A1及AP3B分支决定侧瓣的发育;PI、AP3A1及AP3A2分支和其他的MADS-box基因如AGL6-like、SQUA-like及其他未知的MADS-box基因决定唇瓣的发育。AP3B1(绿色);AP3B2(草绿);AP3A1(黄色);AP3A2(红色);PI-like基因(蓝色);C-和D-类基因(紫色);其他MADS基因(粉红色);Se.花萼;Pe.侧瓣;Li.唇瓣;Co.合蕊柱

Note:The expression patterns of the B-, C-, D-class and other MADS-box genes in Orchidaceae led to the HOT model. I. The early inflorescence stage;II. The late inflorescence and floral bud stages. PI and AP3B clade determine the formation of the sepals. PI, AP3A1 and AP3B clade control the formation of the lateral petals. PI, AP3A1, AP3A2 clade and other MADS-box genes, such as AGL6-like, SQUA-like or unknown genes control the formation of the lip. Green: AP3B1; Grass green: AP3B2; Yellow: AP3A1; Red: AP3A2; Blue: PI-like genes; Purple: C- and D-class genes; Pink: other MADS genes; Se: Sepal; Pe: Lateral petal; Li: Lip; Co: Column

图2 兰花花器官发育的“Homeotic Orchid Tepal”(HOT)模型
Fig.2 “Homeotic Orchid Tepal”(HOT) model for development of orchid floral organs

4 展望

从古至今,花作为重要的观赏部位,也是育种工作改良的目标。而对花的改良无非是花型、花色、花香。关于花香

分子生物学的研究国内外少有报道,而花型和花色方面的研究相对较多。对于兰的育种及分子生物学方面工作相对于国兰已经比较成功了。国兰在经历前些年的“兰花热”潮流的毁灭性打击后,逐渐得以重视。国兰正常的开花形态是由外轮(主瓣、副瓣)、内轮(捧心、舌)各3瓣,再加上处于中心部位的蕊柱(俗称“鼻”)构成。凡发生与此正常花型不同的变异,或呈现瓣数增多,或发生蝶化现象,统称为“奇种”。目前在墨兰、莲瓣兰等国兰中已经发现了多舌奇花的现象,并且表型稳定,是由内部基因控制。若能成功克隆出该变异基因,关于兰花MADS-box基因对花发育影响的研究将会有一个新的突破。

总的来说,兰科植物开花的遗传控制研究还不够成熟。首先,兰科植物本身就有800多属,种类更是有30000~35000种,而且其内部的基因组非常大,不是短时间内能够完成的。随之而来的问题是克隆的基因太少,不能很好地说明该基因对其花型的具体作用。此外,还需要开花时间调控方面进行研究,以进一步促进兰花,尤其是国兰的推广。

参考文献

- [1] COEN E S, MEYEROWITZ E M. The war of the whorls; Genetic interactions controlling flower development[J]. Nature, 1991, 353(6339): 31-37.
- [2] SCHNEITZ K. The molecular and genetic control of ovule development[J]. Curr Opin Plant Biol, 1999, 2(1): 13-17.
- [3] ANGENENT G C, FRANKEN J, BUSSCHER M, et al. A novel class of MADS box gene is involved in ovule development in petunia [J]. Plant cell, 1995, 7(10): 1569-1582.
- [4] FERRARIO S, IMMINK R G, SHCHENNIKOVA A, et al. The MADS box gene *FBP2* is required for *SEPALLATA* function in petunia [J]. Plant cell, 2003, 15(4): 914-925.
- [5] HONMA T, GOTO K. Complexes of MADS-box proteins are sufficient to convert leaves into floral organs [J]. Nature, 2001, 409(6819): 525-529.
- [6] THEISSEN G, SAEDLER H. Floral quartets [J]. Nature, 2001, 409: 469-471.
- [7] KAUFMANN K, MELZER R, THEISSEN G, et al. MIKC-type MADS-domain proteins: Structural modularity, protein interactions and network evolution in land plants [J]. Gene, 2005, 347(2): 183-198.
- [8] 唐璐璐, 宋云澎, 李交昆. 花器官发育的分子机制研究进展 [J]. 西北植物学报, 2013, 33(5): 1063-1070.
- [9] BUZZO M, SOLTIS D E, SOLTIS D E. Floral development morphology of *Amborella trichopoda* (Amborellaceae) [J]. International journal of plant sciences, 2004, 165(6): 925-947.
- [10] KRAMER E M, HALL J C. Evolutionary dynamics of genes controlling floral development [J]. Curr Opin Plant Biol, 2005, 8(1): 13-18.
- [11] 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.
- [12] 袁秀云, 田云芳, 蒋素华, 等. 茱萸蝶兰 *MADS-box* 基因 *DtpsMADS1* 的克隆与表达特性 [J]. 植物研究, 2014, 34(1): 53-61.
- [13] 徐小雁, 龙明华, 田敏. *OMADS10* 和 *OAP3* 基因在文心兰各器官中的表达 [J]. 湖南农业科学, 2011, 47(11): 1-3, 7.
- [14] 袁秀云, 蒋素华, 田云芳, 等. 1个兰花 *MADA-box* 基因的克隆与表达分析 [J]. 河南农业大学学报, 2013, 11(6): 683-690.
- [15] 崔波, 蒋素华, 刘佳, 等. 萼脊兰 *API-like* 基因的克隆与表达分析 [J]. 西北植物学报, 2013, 33(9): 1739-1744.
- [16] 吴菁华, 吴少华, 杨超, 等. 建兰 *API* 基因的克隆、表达及其与 MADS-box 转录因子相互作用的分析 [J]. 园艺学报, 2013, 40(10): 1935-1942.
- [17] YU H, GOH C J. Identification and characterization of three orchid MADS-box genes of the *API/AGL9* subfamily during floral transition [J]. Plant physiol, 2000, 123(4): 1325-1336.
- [18] HSU H F, HUANG C H, CHOU L T, et al. Ectopic expression of an orchid (*Oncidium gower ramsley*) *AGL6*-like gene promotes flowering by activating flowering time genes in *Arabidopsis thaliana* [J]. Plant cell physiology, 2003, 44(8): 783-794.

降低,低于对照组,表现为抑制生长,且出现诸多药害问题,如叶片边缘卷曲甚至整株发黄、根部畸形等症状。土壤添加不同浓度呋喃丹在生菜和小白菜中的残留试验表明:生菜和小白菜中呋喃丹的残留量会随着土壤中添加浓度的升高而增加,与土壤添加呋喃丹浓度呈显著正相关。

综上,虽然适宜浓度的呋喃丹能促进蔬菜种子萌发和生长,达到增产增收的目的,但是残留试验进一步验证呋喃丹不容许在蔬菜基地使用,尤其是生长周期较短的蔬菜,对此我国农药安全使用标准也作了相应的规定。呋喃丹具有高效、广谱等特性,且国家容许合理使用3%呋喃丹颗粒剂。因此,选择生长周期较长、适合呋喃丹防治的作物,尤其是园林绿化植物,防治其地上和地下害虫,做到合理选药、科学施药,才符合大众利益。

参考文献

- [1] 沈颖. 我们正在走向失落的未来[N]. 中国科学报,1997-01-31.
- [2] 戴建昌,张兴. 杀虫剂在木本植物体内传导理论研究进展[J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版),2001,29(4):128-134.

- [3] 杜秋红,赵国宇,李玉梅,等. 呋喃丹特性及生物降解研究进展[J]. 北方园艺,2010(14):210-212.
- [4] 和文祥,姚敏杰,孙丽娜,等. 呋喃丹对土壤酶活性的影响[J]. 应用生态学报,2007,18(8):1921-1924.
- [5] 曹启民,王华,张黎明,等. 呋喃丹对海南花岗岩砖红壤微生物种群的影响[J]. 生态环境,2006,15(3):534-537.
- [6] 周振惠,邓启荣,曾立波,等. ¹⁴C-呋喃丹农药在水稻-土壤生态系统中迁移和归宿的研究[J]. 环境科学学报,1990,10(3):287-295.
- [7] 李英杰,汪雪莹,杨中义. 呋喃丹在甜菜中的残留试验研究报告[J]. 中国甜菜糖业,2003(2):4-7.
- [8] 张帆. 应用3%呋喃丹颗粒剂防治大豆蚜的试验初报[J]. 吉林农业大学学报,1988,10(S2):49-50,53.
- [9] 李振国,俞子文,李玉鸣,等. 呋喃丹对植物幼苗生长和生理过程的影响[J]. 环境科学学报,1988,8(2):186-194.
- [10] 曹仁林,贾晓葵,黄永春,等. 土壤添加不同浓度的呋喃丹多菌灵对小白菜生长与残留的影响[J]. 农业环境科学学报,2003,22(1):93-96.
- [11] WANG P D, RASHID M, LIU J, et al. Identification of multi-insecticide residues using GC-NPD and the degradation kinetics of chlorpyrifos in sweet corn and soils[J]. Food chemistry, 2016, 212:420-426.
- [12] HAN Y T, LIU S W, YANG J, et al. Residue behavior and processing factors of eight pesticides during the production of sorghum distilled spirits [J]. Food control, 2016, 69:250-255.

(上接第140页)

- [19] 陈东红. 蝴蝶兰 SQUA-like 基因的表达模式和功能分析[D]. 上海:复旦大学,2007:1-65.
- [20] 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.
- [21] CHEN D H, GUO B, HEXIGE S Y, et al. SQUA-like genes in the orchid *Phalaenopsis* are expressed in both vegetative and reproductive tissue [J]. Planta, 2007, 226(2):369-380.
- [22] SKIPPER M, PEDERSEN K B, JOHANSEN L B, et al. Identification and quantification of expression levels of three FRUITFULL-like MADS-box genes from the orchid *Dendrobium thyrsiflorum* (Reichb. f.) [J]. Plant Sci, 2005, 169(3):579-586.
- [23] 徐小雁. 文心兰 AP3-like 基因的克隆与表达分析研究[D]. 广西:广西大学,2011:1-57.
- [24] 向林,李伯均,秦德辉,等. 春兰 GLO 基因的克隆和实时定量表达分析[J]. 浙江农业学报,2011,23(3):517-522.
- [25] TSAI W C, KUOH C S, CHUANG M H, et al. Four DEF-like MADS box genes displayed distinct floral morphogenetic roles in *Phalaenopsis* orchid [J]. Plant cell physiol, 2004, 45(7):831-844.
- [26] 向林,秦德辉,李小白,等. 蕙兰 B 类 MADS-box 基因的克隆及表达分析[J]. 园艺学报,2011,38(12):2333-2341.
- [27] 张俊芳,李志英,徐立. 海南蝴蝶兰 B 类 MADS-box 基因的克隆与表达分析[J]. 分子植物育种,2013,11(4):570-574.
- [28] 陈小强,王春国,李秀兰,等. 大花蕙兰 MADS-box 基因 ChMADS1 的克隆及表达分析[J]. 南开大学学报(自然科学版),2008,41(6):1-7.
- [29] 李冬梅,吕复兵,朱根发,等. 兜兰 DEFICIENS(DEF)-和 GLOBOSA(GLO)-like 基因的克隆及表达分析[J]. 西北植物学报,2012,32(2):215-224.
- [30] 张浩. 蝴蝶兰花发育相关 B 族和 C 族 MADS 盒基因的功能研究[D]. 上海:复旦大学,2009:1-51.
- [31] 郭滨,陈东红,戴薇,等. 蝴蝶兰花发育相关基因 pPI9 的克隆与表达分析[J]. 复旦学报(自然科学版),2006,45(3):277-282.
- [32] 张浩,郭滨,李敏,等. 蝴蝶兰 PhAP3 基因的克隆及表达特性研究[J]. 复旦学报(自然科学版),2010,49(1):16-20.
- [33] XU Y F, TEO L L, ZHOU J, et al. Floral organ identity genes in the orchid *Dendrobium crumenatum* [J]. Plant J, 2006, 46(1):54-68.
- [34] KRAMER E M, DORIT R L, IRISH V F. Molecular evolution of genes controlling petal and stamen development: Duplication and divergence within the APETALA3 and PISTILLATA MADS-box gene lineages [J].

- Genetics, 1998, 149(2):765-783.
- [35] TSAI W C, PAN Z J, HSHIAO Y Y, et al. Interactions of B-class complex proteins involved in tepal development in *Phalaenopsis* orchid [J]. Plant cell physiology, 2008, 49(5):814-824.
- [36] KIM S Y, YUN P Y, FUKUDA T, et al. Expression of a DEFICIENS-like gene correlates with the differentiation between sepal and petal in the orchid, *Habenaria radiata* (Orchidaceae) [J]. Plant Sci, 2007, 172(2):319-326.
- [37] SONG I J, NAKAMURA T, FUKUDA T, et al. Spatiotemporal expression of duplicate AGAMOUS orthologues during floral development in *Phalaenopsis* [J]. Dev Genes Evol, 2006, 216(6):301-313.
- [38] ZAHN L M, KONG H Z, LEEBENS-MACK J H, et al. The evolution of the SEPALLATA subfamily of MADS-box genes: A preangiosperm origin with multiple duplications throughout angiosperm history [J]. Genetics, 2005, 169(4):2209-2223.
- [39] 崔荣峰,孟征. 花同源异型 MADS-box 基因在被子植物中的功能保守型和多样性[J]. 植物学通报,2007,24(1):31-41.
- [40] 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.
- [41] 贾春蕾,向林,秦德辉,等. 春兰 CgSEP3 基因的克隆和表达分析[J]. 西北植物学报,2014,34(7):1305-1310.
- [42] 陈敏燕,郭无瑕,刘小如,等. 金钗石斛 SEP3-like 基因的克隆及其在春化过程中的表达分析[J]. 园艺学报,2011,38(8):1579-1588.
- [43] 罗云汝. AGL6-like 基因参与蝴蝶兰花被发育之探讨[D]. 台南:成功大学,2009.
- [44] 郑至勤. 参与蝴蝶兰唇瓣发育之转录因子与研究[D]. 台南:成功大学,2007.
- [45] 吕山花,孟征. MADS-box 基因家族基因重复及其功能的多样性[J]. 植物学通报,2007,24(1):60-70.
- [46] MONDRAGÓN-PALOMINO M, THEISSEN G. MADS about the evolution of orchid flowers [J]. Trends Plant Sci, 2008, 13(2):51-59.
- [47] MONDRAGÓN-PALOMINO M, THEISSEN G. Conserved differential expression of paralogous DEFICIENS- and GLOBOSA-like MADS-box genes in the flowers of Orchidaceae: Refining the 'orchid code' [J]. The plant journal, 2011, 66(6):1008-1019.
- [48] PAN Z J, CHENG C C, TSAI W C, et al. The duplicated B-class MADS-box genes display dualistic characters in orchid floral organ identity and growth [J]. Plant and cell physiology, 2011, 52(9):1515-1531.
- [49] HSHIAO Y Y, PAN Z J, HSU C C, et al. Research on orchid biology and biotechnology [J]. Plant cell physiology, 2011, 52(9):1467-1486.