

花器官形成的基因调控

周蕾, 高峰*

(西南师范大学生命科学学院, 重庆北碚 400715)

摘要: 主要论述了花发育过程中花器官同源异形基因及其相关基因的调控机理。基因调控是一个复杂的系统, 花同源异形基因既受到上游基因的调控, 同时又决定了下游基因的表达。对花发育基因调控的研究, 不仅可以从微观水平了解植物花发育的分子机制, 同时对花卉等作物的遗传育种也具有重要的指导意义。

关键词: 花器官发育; ABC模型; 同源异形基因; 植物激素

中图分类号: Q943.2 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-3142(2005)06-0579-05

The genetic regulation in floral organ development

ZHOU Lei, GAO Feng*

(School of Life Science, Southwest China Normal University, Chongqing 400715, China)

Abstract: In this review, the genetic and molecular mechanisms of floral organ development were expounded. The important roles of homeotic genes in the floral organ development were summarized. Because genetic regulation is a complicated system, the homeotic genes are regulated by upstream factors, and control the downstream genes. Therefore, the recent progresses in the molecular regulation of homeotic genes were also discussed.

Key words: floral organ development; ABC model; homeotic genes; phytohormone

花是高等植物重要的生殖器官, 它不仅能保护配子体, 还能通过各种方式保证配子体的传播, 同时由于存在自交不亲和和雌雄异株现象, 促使植物远交而避免自交。自然界中的花千姿百态, 结构变异相当复杂, 但就其典型结构来说, 是由四轮花器官组成, 从外到内分别是花萼, 花冠, 雄蕊群和雌蕊群。

1 花器官发育基因的作用模型——ABC模型

1991年, Meyerowitz等人通过对来源于拟南芥 (*Arabidopsis thaliana*) 和金鱼草 (*Antirrhinum majus*) 的花同源异形基因的分析 and 归纳, 提出了ABC模型, 用于解释花器官同源异形基因控制花形态发生的分子机制 (Bowman等, 1991; Meyerowitz等, 1991; Weigel等, 1994)。在ABC经典模型中,

花原基被看作是三个同心并且有部分重叠的基因活动区, 即A、B和C区, 正常花的四轮结构是由ABC各区功能基因共同作用形成的。每一轮中花器官的正常发育需要一种或两种功能基因的正常表达。A功能基因在一二轮中表达, 即控制花萼和花瓣的发育; B功能基因在二三轮中表达, 控制花瓣和雄蕊; C功能基因则在三四轮中表达。控制雄蕊和心皮的发育。在拟南芥中分离到的A功能基因有 *APETALA1*(*AP1*)* 及 *APETALA2*(*AP2*) 基因; B功能基因有 *AP3* 基因和 *PI* 基因; C功能基因有 *AGAMOUS*(*AG*)、*CRABSCLAW*(*CRC*)、*SPATULA*(*SPT*) (Bowman等, 1999; Heisler等, 2001)、*HUA1*、*HUA2* (Chen等, 1999; Li等, 2001)、*KNAT2* (Pautot等, 2001) 等。绝大多数花同源异形基因都属于MADS家族基因, 其编码的蛋白N端含有保守的MADS框。而MADS蛋白作为一类转录因

收稿日期: 2004-12-08 修订日期: 2005-03-24

作者简介: 周蕾(1981-), 女, 四川广汉市人, 硕士生, 主要从事植物分子生物学及基因工程研究。

* 通讯作者 (Author for correspondence)

子,在花发育的各个过程都扮演了重要的作用。

ABC各功能基因间是相互联系,相互作用的。它们作用的基本规律是:当A功能基因突变后(如 $ap1$ 、 $ap2$ 突变体),B功能基因的表达不受影响,而C功能基因就会在一二轮花器官中异位表达,使第一轮花器官发育为心皮,第二轮花器官发育为雄蕊,但第三四轮花器官中的基因表达模式不变,仍然发育成雄蕊及心皮;在B功能基因活性丧失的突变体中(如 $ap3$ 、 pi 突变体),第二三轮花器官分别发育成花萼和心皮,而第一四轮不受影响,正常发育;若C功能基因活性丧失(如 ag 突变体),则在第三四轮花器官中有A功能基因的异位表达,第三轮花器官由于A、B功能基因共同作用而发育成花瓣,第四轮花器官由于A功能基因表达而形成花萼。

试验观察也基本证实了以上规律。如在A功能基因突变体 $ap2$ 中,本来只出现在三四轮花器官的AG基因RNA,也出现在了第一二轮。不仅如此, $ap2$ 中AG基因的表达时间也更早,表达也更强。这表明,AP2不仅能抑制AG的表达范围,同时也可能参与调节基因表达的时间和强度(Conner等,2000),不过调节的具体机制还有待进一步研究。

2 花同源异形基因的调控

近年的研究表明,花器官发育的基因调控是一个复杂的系统,花同源异形基因既受到上游基因的调控,同时又决定了下游基因的表达,并发现了多个对花发育同源异形基因有调控作用的基因或序列。

2.1 上游基因对花同源异形基因的调控

2.1.1 正调控基因 *LEAFY(LFY)*:*LFY*是花分生组织决定基因,在金鱼草中的直系同源基因是*FLORICAUYLA(FLO)*。*LFY*能广泛地激活ABC同源异形基因的表达。试验观察表明,*LFY*基因的持续异位表达不仅使开花提前,而且还能诱导A功能基因AP1的异位表达(Parcy等,1998),其诱导AP1异位表达不需要蛋白质的合成,而是通过激素调控途径来实现(Wagner等,1999)。但是研究者同时也发现,在 lfy 突变体中,AP1的表达时间很少延迟,其活性也没有完全消失,说明除了*LFY*基因之外,还有很多因素影响AP1的表达(Liljegren等,1999)。另一方面,在 lfy 突变体中,B功能基因AP3和PI的表达却大幅下降,这可能说明*LFY*对AP3和PI的作用更为直接。同时,*LFY*所表达的

转录因子也是C功能基因AG的上游调控物,*LFY*在体外可结合在AG的调控序列上,而这个*LFY*结合位点是正常的AG表达模式所必需的(Conner等,2000)。

UNUSUAL FLORAL ORGANS(UFO):与*LFY*在花发育早期的普遍表达不同,*UFO*的转录位置与AP3和PI的活性位置相似。B功能基因的位置特异性表达受*LFY*和*UFO*共同的调控作用所影响,其中*LFY*决定了花器官发育的起始,而*UFO*则调控B功能基因在分生组织中特异区域的表达(Lohmann等,2002)。*ASK1*:*ASK1*基因所编码的ASK1蛋白是酵母和人类SKP1蛋白的同源物(Yang等,1999)。Zhao等(2001)认为,ASK1同*UFO*的K盒结合形成蛋白复合物,降解某种B功能基因的抑制蛋白,从而促进B功能基因的表达。

WUSCHEL(WUS):AG维持正常活性需要*WUS*。*WUS*表达量降低的植株,AG表达范围也降低(Lohmann等,2001)。*WUS*的异位表达导致AG的活性异位,说明*WUS*有效地促进AG在花中表达(Lenhard等,2001)。通过酵母反向检测分析(yeast transactivation assay),发现*WUS*结合位点位于AG增强子上,并与*LFY*的结合位点相邻,它们共同作用从而激活AG调节序列。而*WUS*结合位点的突变能大幅度地降低AG增强子的活性,这说明*WUS*是AG的直接激活子(Lohmann等,2001)。

2.1.2 负调控基因 *SUPERMAN(SUP)*:*SUP*基因能抑制B功能基因的表达。在 sup 突变体中,由于*SUP*基因的失活,PI和AP3的表达范围得到延伸,从而造成第四轮花器官中有B功能基因异位表达,导致该轮花器官也发育为雄蕊(Yun等,2002)。*SUP*本身又受花分生组织决定基因*LFY*的控制。*LFY*通过两个途径激活*SUP*,即AP3/PI依赖型途径和非依赖型途径(Sakai等,2000)。*CURLY LEAF(CLF)*:*CLF*是控制AG区域特异性表达的抑制基因,能将AG基因限制在特定的区域表达。 clf 突变体的花在第一轮有心皮化的萼片,第二轮有雄蕊化的花瓣,其表型显示了AG的反抑制性(Goodrich等,1997)。此外,虽然正常情况下AG并不控制开花时间,但在 clf 突变体中由于AG在营养器官普遍表达,使得突变体提前开花。

*LEUNIG(LUG)*和*SEUSS(SEU)*:*LUG*和*SEU*同*CLF*一样,也是AG区域特异性表达的抑

制基因。两者可共同作用,在转录水平上抑制 AG 的异位表达。正常植株中,在 LUG 和 SEU 的共同抑制下,AG 的 mRNA 只在第三四轮出现(Franks 等,2002),但在 *lug* 和 *seu* 突变体中,AG 的 mRNA 则广泛存在于花的各轮,使花的第一二轮被雄蕊和心皮代替。

EARLY BOLTING IN SHORT DAYS (EBS): EBS 也是花同源异形基因的抑制子。在 *ebs* 突变体中,AP3,PI 和 AG 的表达量都有所增加,但与以上所介绍的基因不同的是,*ebs* 突变体中的花同源异形基因的表达增加只在正常的区域内(Gomez-Mena 等,2001)。因此可见,EBS 基因并不是控制花同源基因区域特异性表达的抑制基因。

另外,研究者也发现一系列与植物发育有关的调节子,能广泛地抑制个体发育,包括花器官的发育。如 EMBRYONIC FLOWER1 (EMF1)、EMBRYONIC FLOWER2 (EMF2) (Aubert 等,2001; Yoshida 等,2001) 和 INCURVATA2 (ICU2) 等 (Serrano-Cartagena 等,2000)。

2.2 花同源异形基因对下游基因的调控

花同源异形基因被激活后,通过表达有关的转录因子,激活下游的靶基因,进而决定花的发育,但是关于这方面的发现还不多。1998 年,Sablowski 和 Meyerowitz 在寻找 AP3 的下游靶基因过程中认为,AP3 可激活 NAP 基因,而 NAP 能调节花瓣和雄蕊中细胞分裂与细胞生长的相互转化过程(Sablowski 等,1998)。但由于 NAP 基因不只是在花瓣和雄蕊中表达,加上激素对细胞的分裂与生长的调节作用也十分复杂,所以很难确认受 AP3 所激活的 NAP 基因在花器官形成过程中的功能。

随后的研究确定了一些具有组织特异性作用的下游基因,SHATTERPROOF (SHP) 基因就是其中之一。该基因受 AG 调控,在 AG 依赖型器官——心皮中区域特异性表达(Liljegren 等,2000)。AGAMOUS-LIKE 24 (AGL24) 也是花同源异形基因的下游基因,属于 MADS 框基因家族的一员,是花分生组织发育的重要调节子,它的作用是促进花序的形成。AGL24 受到花分生组织决定基因 LFY 和 AP1 的抑制,这使得 LFY 和 AP1 在花发育中不仅激活 ABC 同源异形基因以促进花器官发育(Weigel 等,1994; Parcy 等,1998; Ng 等,2001),而且也抑制 AGL24 的活性,以确保花的发育不向花序分生组织逆转(Yu 等,2004a)。

3 植物激素对花同源异形基因的调控作用

长期的理论研究和实际应用已证实,植物激素对花的发育有重要作用。其中,赤霉素对花同源异形基因的调控机理研究得较为清楚。近年的研究表明,赤霉素普遍参与了植物生长发育的各个环节,其中包括花的发育。

在拟南芥中发现,*gal-3* 突变体属于 GA 缺陷型,由于不能合成内源赤霉素,使花各轮器官的发育均受到阻碍,特别是雄蕊的发育,从而造成完全的雄性不育。最近的研究表明,GA 是通过抑制一系列核抑制蛋白 DELLA 来调节植物各种发育过程的。从拟南芥中共发现 5 种 DELLA 蛋白,分别是 GAI, RGA, RGL1, RGL2, RGL3。这些蛋白都含有一个 N 末端保守 DELLA 框,可能是这些蛋白与 GA 信号相互作用的特征部位(Peng 等,1997,1999; Fu 等,2003)。Yu 等(2004b)为了确定 GA 信号的下游靶基因,通过对 *ga* 突变体进行 GA 处理,并检测了一系列与花发育有关的基因表达,包括花分生组织决定基因 LFY,花发育同源异形基因 AP1, AP2, AP3 和 AG,以及花器官确定和调节基因 WUS, SUP 和 SEP3。结果表明,GA 处理 2 h 后,B 和 C 功能基因 AP3,PI 和 AG 的表达量上升,而其它基因表达无明显变化。由此可见,由于 GA 处理能充分重建 *gal-3* 突变体的花器官发育。因此,GA 信号对花同源异形基因表达的促进对花分生组织后期的继续发育非常重要。

此外,Li 等(2002)通过精确控制培养基中的细胞分裂素和生长素等激素,已经成功地从风信子 (*Hyacinthus orientalis* L.) 的新生花芽中诱导出花器官,而其上的外植体在第 5 天能检测到 HAG1 的 mRNA。研究还发现,HAG1 是拟南芥 AG 基因的同源基因,控制雄蕊和心皮的发育,在花原基的雄蕊和心皮中能检测到组织特异性表达的 HAG1 的 mRNA。因此认为,植物激素(特别是细胞分裂素)能通过激活花发育相关基因 HAG1 来调节风信子花器官的发育。

4 展望

近十年来,作为理论和应用研究的热点,花器官

发育的分子机理已取得了较大的进展。然而,由于高等植物各器官的发育受各种因素复杂的网络调节,要最终弄清花发育的分子机制,还需要分析各种相关基因的功能、相互作用及调控机制,而各种现代生物学理论和分析技术可望在其中成为有力的手段和工具。Wellmer等(2004)采用DNA微阵列及原位杂交等方法对野生型及突变型拟南芥进行了分析,不仅证实了一些与花发育有关的调节基因,而且发现了许多前人未曾发现的与花发育相关的新基因,虽然这些基因中绝大部分的具体功能尚不清楚。反向遗传学(reverse genetics)的原理和方法为系统研究这些问题提供了新的思路和方法;RNA干扰技术可用于诱导功能丧失性(loss-of-function)表型的产生(Chuang等,2000);而T-DNA插入可在全基因组范围内获得大量的被标记的突变群体(Alonso等,2003)。通过靶基因失活,使植株产生变异表型,进而反推该基因的功能,利用该策略,无疑将有助于对与花的发育有关的基因的功能及相互作用进行更精细的研究。

对花发育基因调控的研究,不仅可以从分子水平上了解植物花的发育机制,同时对农作物的遗传育种也具有重要的指导意义。安利忻等(2001)根据AP1基因能调节花原基特异性形成的原理,将拟南芥的AP1基因转入矮牵牛。结果发现,部分转基因矮牵牛植株的花期提前,并持续不断地开花。同样,理论上可通过分子手段使SUP基因失活或突变,人工创造sup突变体,使B功能基因异位表达,第四轮的心皮由雄蕊代替,产生单性雄花;也可能通过人工创造pi突变体或ap3突变体,产生无雄蕊的单性雌花,应用于作物的杂交制种,并利用一些具有果树单性结实的特性,培育无核品种;而创造AG基因失活的突变体,可以形成无雄蕊和心皮的无性花,在开放中花瓣原基不断分化,可能培育出花期较长、具重瓣的花卉新品种。因此,人们一旦弄清楚了植物花发育的具体机制,就可以根据实际需要,有目的地调节花同源异形基因的表达,改变花的原有形态,从而培育出各种千姿百态、性状多样的作物新品种。

参考文献:

- Alonso JM, Stepanova AN, Leisse TJ. 2003. Genome-wide insertional mutagenesis of *Arabidopsis thaliana* [J]. *Science*, **301**(5641): 653 - 657.
- An LX(安利忻), Liu RW(刘荣维), Chen ZL(陈章良), et al. 2001. Studies on *Petunia hybrida* transformed with flower-meristem-identity gene AP1(花分生组织决定基因 AP1 转化矮牵牛的研究)[J]. *Acta Bot Sin*(植物学报), **43**(1): 63 - 66.
- Aubert D, Chen L, Moon YH, et al. 2001. EMF1, a novel protein involved in the control of shoot architecture and flowering in *Arabidopsis* [J]. *Plant Cell*, **13**(8): 1 865-1 875.
- Bowman JL, Smyth DR, Meyerowitz EM. 1991. Genetic interactions among floral homeotic genes of *Arabidopsis* [J]. *Development*, **112**(1): 1-20.
- Bowman JL, Smyth DR. 1999. CRABSCLAW, a gene that regulates carpel and nectary development in *Arabidopsis*, encodes a novel protein with zinc finger and helix-loop-helix domains [J]. *Development*, **126**(11): 2 387-2 396.
- Chen X, Meyerowitz EM. 1999. HUA1 and HUA2 are two members of the floral homeotic AGAMOUS pathway [J]. *Mol Cell*, **3**(3): 349-360.
- Chuang CF, Meyerowitz EM. 2000. Specific and heritable genetic interference by double-stranded RNA in *Arabidopsis thaliana* [J]. *Proc Natl Aca Sci*, **97**(9): 4 985-4 990.
- Conner J, Liu Z. 2000. LEUNIG, a putative transcriptional corepressor that regulates AGAMOUS expression during flower development [J]. *Proc Natl Acad Sci*, **97**(23): 1 2902-1 2907.
- Franks RG, Wang C, Levin JZ, et al. 2002. SEUSS, a member of a novel family of plant regulatory proteins, represses floral homeotic gene expression with LEUNIG [J]. *Development*, **129**(1): 253-263.
- Fu X, Harberd NP. 2003. Auxin promotes *Arabidopsis* root growth by modulating gibberellin response [J]. *Nature*, **421**(6924): 740-743.
- Gomez-Mena C, Pineiro M, Franco-Zorrilla JM, et al. 2001. early bolting in short days; an *Arabidopsis* mutation that causes early flowering and partially suppresses the floral phenotype of leafy [J]. *Plant Cell*, **13**(5): 1 011-1 024.
- Goodrich J, Puangsomlee P, Martin M, et al. 1997. A Polycomb-group gene regulates homeotic gene expression in *Arabidopsis* [J]. *Nature*, **386**(6620): 44-48.
- Heisler MG, Atkinson A, Bylstra YH, et al. 2001. SPATULA, a gene that controls development of carpel margin tissues in *Arabidopsis*, encodes a bHLH protein [J]. *Development*, **128**(7): 1 089-1 098.
- Lenhard M, Bohnert A, Jürgens G, et al. 2001. Termination of stem cell maintenance in *Arabidopsis* floral meristems by interactions between WUSCHEL and AGAMOUS [J]. *Cell*, **105**(6): 805-814.
- Li J, Jia D, Chen X. 2001. HUA1, a regulator of stamen and carpel identities in *Arabidopsis*, codes for a nuclear RNA binding protein [J]. *Plant Cell*, **13**(10): 2 269-2 281.
- Li QZ, Li XG, Bai SN, et al. 2002. Isolation of HAG1 and its regulation by plant hormones during in vitro floral organogenesis in *Hyacinthus orientalis* L. [J]. *Planta*, **215**(4): 533 - 540.
- Liljegren SJ, Ditta GS, Eshed Y, et al. 2000. SHATTER-PROOF MADS-box genes control seed dispersal in *Arabidopsis* [J]. *Nature*, **404**(6779): 766-770.

- Liljegren SJ, Gustafson-Brown C, Pinyopich A, Ditta, *et al.* 1999. Interactions among *APETALA1*, *LEAFY* and *TERMINAL FLOWER1* specify meristem fate[J]. *Plant Cell*, 11(6):1 007—1 018.
- Lohmann JU, Hong R, Hobe M, *et al.* 2001. A molecular link between stem cell regulation and floral patterning in *Arabidopsis*[J]. *Cell*, 105(6):793—803.
- Lohmann JU, Weigel D. 2002. Building beauty; The genetic control of floral patterning[J]. *Dev Cell*, 2(2):135—142.
- Meyerowitz EM, Bowan JL, Brockman LL, *et al.* 1991. A genetic and molecular model for flower development in *Arabidopsis thaliana*[J]. *Dev suppl*, 113:157—167.
- Ng M, Yanofsky MF. 2001. Activation of the *Arabidopsis* B class homeotic genes by *APETALA1* [J]. *Plant Cell*, 13(4):739—753.
- Parcy F, Nilsson O, Busch MA, *et al.* 1998. A genetic framework for floral patterning[J]. *Nature*, 395(6702):561—566.
- Pautot V, Dockx J, Hamant O, *et al.* 2001. *KNAT2*; evidence for a link between knotted-like genes and carpel development [J]. *Plant Cell*, 13(8):1 719—1 734.
- Peng J, Carol P, Richards DE. 1997. The *Arabidopsis* *GAI* gene defines a signaling pathway that negatively regulates gibberellin responses[J]. *Genes Dev*, 11(23):3 194—3 205.
- Peng J, Richards DE, Hartley NM, *et al.* 1999. 'Green revolution' genes encode mutant gibberellin response modulators [J]. *Nature*, 400(6741):256—261.
- Sablowski RW, Meyerowitz EM. 1998. Temperature-sensitive splicing in the floral homeotic mutant *apetala3-1*[J]. *Plant Cell*, 10(9):1 453—1 463.
- Sakai H, Krizek BA, Jacobsen SE, *et al.* 2000. Regulation of *SUP* expression identifies multiple regulators involved in *Arabidopsis* floral meristem development[J]. *Plant Cell*, 12(9):1 607—1 618.
- Serrano-Cartagena J, Candela H, Robles P, *et al.* 2000. Genetic analysis of *incurvata* mutants reveals three independent genetic operations at work in *Arabidopsis* leaf morphogenesis[J]. *Genetics*, 156(3):1 363—1 377.
- Wagner D, Sablowski RW, Meyerowitz EM. 1999. Transcriptional activation of *APETALA1* by *LEAFY*[J]. *Science*, 285(5427):582—584.
- Weigel D, Meyerowitz EM. 1994. The ABCs of floral homeotic genes[J]. *Cell*, 78(2):203—209.
- Wellmer F, Riechmann JL, Alves-Ferreira, *et al.* 2004. Genome-wide analysis of spatial gene expression in *Arabidopsis* flower[J]. *Plant Cell*, 16(5):1 314—1 326.
- Yang M, Hu Y, Lodhi M, *et al.* 1999. The *Arabidopsis* *SKP1-LIKE1* gene is essential for male meiosis and may control homologue separation[J]. *Proc Natl Acad Sci*, 96(20):11 416—11 421.
- Yoshida N, Yanai Y, Chen L, *et al.* 2001. EMBRYONIC FLOWER2, a novel Polycomb group protein homolog, mediates shoot development and flowering in *Arabidopsis* [J]. *Plant Cell*, 13(11):2 471—2 481.
- Yu H, Ito T, Wellmer F, *et al.* 2004. Repression of *AGAMOUS-LIKE 24*; a critical step in promoting flower development[J]. *Nat Genet*, 36(2):157—161.
- Yu H, Ito T, Zhao YX, *et al.* 2004. Floral homeotic genes are targets of gibberellin signaling in flower development[J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 101(20):7 827—7 832.
- Yun JY, Weigel D, Lee I. 2002. Ectopic expression of *SUPERMAN* suppresses development of petals and stamens [J]. *Plant Cell Physiol*, 43(1):52—57.
- Zhao D, Yu Q, Chen M, *et al.* 2001. The *ASK1* gene regulates B function gene expression in cooperation with *UFO* and *LEAFY* in *Arabidopsis*[J]. *Development*, 128(14):2 735—2 746.

(上接第 586 页 Continue from page 586)

- mum*(植物生理学通讯), 37(3):224—225.
- Li YH(李月华), Han J(韩 劲), Xiao W(肖 武). 2001. Studies on preservation of *Rosa cvs* and *Rosa xanthina* cut flowers(月季, 黄刺玫的切花保鲜剂)[J]. *J Beijing Agric Coll*(北京农学院学报), 16(1):38—40.
- Qiu SD(邱四德), Liang YG(梁元冈). 1985. Treatment and preservation on cut flowers(切花的采后处理与保鲜)[J]. *Plant Physiol Commum*(植物生理学通讯), 21(3):1—6.
- Xu YL(徐雅丽), Wang JC(王冀川). 2000. Effect of penicillin and ETH on physiological biochemical index of vitrification shoots(乙烯利、青霉素对香石竹玻璃苗生理生化指标的影响)[J]. *J Tarim Univ Agricul Reclamation*(塔里木农垦大学学报), 12(4):27—29.
- Zhu JH(朱建华), Fu XH(富新华). 1995. Effect of penicillin on seed germination and seedling growth of several crops(青霉素对几种作物种子发芽率和幼苗生长的影响)[J]. *Plant Physiol Commum*(植物生理学通讯), 31(5):344—346.
- Zhang QJ(张秋菊), Qin JM(秦佳梅), Yang JB(杨剑波). 2004. Effect of penicillin on seed germination and seedling growth of *Senecio cannabifolius* Less. (青霉素对返魂草种子萌发及幼苗生长的影响)[J]. *J Jilin Agric Univ*(吉林农业大学学报), 26(6):592—593, 602.
- Zhang QJ(张秋菊), Han Y(韩 英). 2005. Effect of penicillin and gibberellin on fresh preservation of *Dianthus caryophyllus* cut flowers(青霉素与赤霉素对香石竹切花保鲜的生理效应)[J]. *J Hunan Agric Univ*(湖南农业大学学报), 31(2):170—172.