植物学通报 2002，19 (2)：176～183
Chinese Bulletin of Botany

温度对植物成花的影响①

[1,2]王利琳 [2]庞基良 [2]胡江琴 [1]梁海曼

[1](浙江大学生命科学学院 杭州 310012) [2](杭州师范学院生命科学学院 杭州 310036)

摘要 温度对于植物成花的影响是多方面的，本文主要从低温、高温和昼夜温差三方面综述了温度影响成花之生理学方面的研究结果。认为温度处理的效果发生于成花启动之前和/或成花启动进程中的较早步骤，其作用可能是间接的。

关键词 温度，植物成花，生理学

Effect of Temperature on Flowering

[1,2]WANG Li-Lin [2]PANG Ji-Liang [2]HU Jiang-Qin [1]LIANG Hai-Man

[1](*College of Life Sciences*, *Zhejiang University*, Hangzhou 310012)

[2](*School of Life Sciences*, *Hangzhou Normal College*, Hangzhou 310036)

Abstract Many aspects of the effects of low temperature, high temperature and thermoperiodicity temperature on the physiological aspects of plant flowering were emphatically reviewed in this article. We think that the effect of temperature treatment occurred before the initiation of flowering and /or in the early process of flowering, in which the effects were indirect.

Key words Temperature, Flowering, Physiology

温度是自然界调控植物由营养生长向生殖生长转变(花转变，floral transition)的主要因子之一。大量事实表明，不同植物的成花各自有其一定范围的温度需求。通常，温度过低或过高都会抑制花的分化发育。但是有些植物则需要在一定时期内接受某种程度的低温和 / 或高温诱导才能成花，这种现象被人们作为研究成花调控和成花机理的入手点之一。人们还把一些二年生作物需要低温越冬才能成花的现象归结为春化现象。当然温度对成花的影响远不止低温和高温，短时间高温(即热击，heat shock)、昼夜温差、土壤温度等都可能明显影响成花。由此看来，温度对成花的影响是非常复杂的。因此，尽管在春化现象的机理研究方面目前已经处于分子水平，而且已经克隆了几个春化相关基因(种康等，1999)，并用反义转基因小麦证实了 *ver* 基因在控制冬小麦抽穗和花发育中起重要作用(Chong et al，1998 种康等，2000)，温度对成花的广泛生理影响迄今仍然受到重视。Battey (1996)就曾提出，温度是控制植物由营养生长向生殖生长转变的临界因子(critical factor)。就应用而言，生理研究成果在通过栽培措施以调控作物生长发育时往往有较强的可操作性。温度对于成花的影响是多方面的，本文主要综述温度影响成花的生理学方面的研究结果。

① 浙江省自然科学基金资助项目(300030)。
作者简介：王利琳，1965 年出生，男，在职博士，副教授，主要从事植物发育生物学、植物生理学和植物分子遗传学研究，已在国内外发表论文 20 余篇。
收稿日期：2001-04-15 接受日期：2001-11-17 责任编辑：姜联合
http://www.cjcengine.com/doi/10.3724/CBB-t21-045

1　低温的效应

在温度影响植物成花的研究报告中，比较多的是低温的影响，且大多表现出促进效应。如：低温诱导植物成花、低温促进植物成花、低温效应可以被其它条件所替代。为了便于叙述，下面分低温的效应和春化作用（低温诱导）两方面予以介绍。

1.1　低温的效应

水仙球茎的适时适度冷贮能促进多花早花，观察显示冷贮期间促进了球茎中花的分化和发育进程（Rees and Hanks，1984；Hanks and Rees，1984）。随品种不同，在 －2 ℃～5 ℃下冷贮郁金香球茎可以提高成花能力（Walch and van Hasselt，1992）。不同品种草莓经过连续 21 d 的 10 ℃夜低温结合 8 h 短日处理可使成花提早 8 d 至 43 d（叶正文等，1996）。芥菜再生苗在成花培养基上培养，较低的 14 ℃培养温度非常有利于成花（Chary and Forook，1995）。15 ℃ 或 10 ℃ 处理温州蜜柑的盆栽树或离体培养的芽 15 d 均可显著促进成花，实验结果显示花启动的第一阶段发生于冬季休眠期之前（Garcia-Luis *et al*，1992），提示低温处理并非作用于花启动，而是促进花的发育。以上这些例子基本上属于低温促进而非必需经过低温刺激才能成花的类型。

关于低温促进成花的生理原因，归纳起来主要有以下两方面。（1）低温通过抑制营养生长而促进成花。如根部低温使捕虫瞿麦的营养生长减慢，而成花却受促进（Wellensiek，1968）。在根部温度 6 ℃～30 ℃的试验范围内，随温度上升而苹果枝的营养生长被促进，但温度较高时（30 ℃）时开花数则显著减少（Tromp，1984）。以上二例从正反两方面说明了低温可通过抑制营养生长而促进成花。（2）低温有利于花芽，特别是花器官的分化发育（周国宁等，1995）。如离体培养桃的花芽时，发现其花药和雌蕊的形态发生快于同期不离体培养的，而若花芽离体后经 30 d 2 ℃～4 ℃的低温处理后再培养，则其花药和雌蕊的形态发生更快。通过外源供应 GA_3 试验，提示花药和雌蕊形态发生明显加快与离体导致花芽中的 GAs 减少有关（Basconsualo *et al*，1995）。用磁共振成象（magnetic resonance imaging，MRI）和扫描电镜（scanning electron microscopy，SEM）观察 4 ℃下贮存 12 周的郁金香球茎，显示低温贮存期间的花芽伸长快于贮存于 20 ℃下的对照，而且在球茎不同部分间出现了水分的重新分配（Van der Toorn *et al*，2000）。对拟南芥雄性不育系（MS33）花丝生长的研究显示，低温促进花丝的生长（Fei and Sawhney，1999）。对不同品种百合花芽分化的观察显示，随 4 ℃处理天数的增加，花器官分化被促进，作者指出低温处理对花器官尤其是对雌蕊和雄蕊分化影响较大（沈革志等，1999）。

1.2　春化作用和低温诱导

某些二年生或冬性一年生植物需要经过一定时间的低温诱导才能开花的现象，叫春化作用。迄今，我们已知：春化作用的进程比较缓慢，具有多步骤性；春化作用的进行需要有活跃的代谢活动（Vince-Prue，1975），还需要植物组织中有活跃分裂的细胞存在（Wellensiek，1964）；感受低温的位置大多数植物是在茎尖（Lang，1965；Metzger，1990a）；春化处理的效应可以被逆转；春化处理还需要其它条件（如长日照）相配合，等等。一般认为，低温诱导对于这一类植物的开花是必要的，但也有实验结果表明一些原来认为需要经过低温诱导才能成花的植物，对低温的需求却并非绝对的。如维生素 E 的供应可以刺激

未经春化的冬黑麦植株的花启动(Bruinsma and Patil，1963)；一些冬性禾谷类作物和多年生杂草的成花可以在常温、短日条件下绕过对低温的需求(Lang，1965)。高山梯牧草的花序启动需要 3 ℃～6℃的低温和/或短日照条件(Heide，1990)。另一种情况是低温可以替代光周期以诱导植物成花。如裂叶牵牛是短日植物，在连续光下不能成花，而低温处理可以使之在连续光照条件下诱导花启动 (Shinozaki，1974；Hirai *et al*，1994)。以上例子表明，对于某些植物，成花诱导的低温条件和短日照条件是可以互换的。这些事实也显示了低温和光照在影响成花上的某种联系。其实，在研究温度或光周期对成花影响时，人们通常也已经注意到这两个因子间的相互联系。

关于春化作用的生理基础研究已有很多报道，这里重点介绍 1990 年以来的一些研究结果。(1)低温诱导成花与 GA 有关。Lang(1965)曾报告 GA 可以替代低温诱导某些植物开花。Metzger(1990b)报告外源供给 GAs 可以使菥□(*Thlaspi arvense*)不经过低温处理而成花，其中最有效的是 GA_3。进一步研究低温对菥□ GA 代谢的影响时还发现，低温诱导了与 GA 生物合成有关的酶 (Hazebrock *et al*，1993)。(2)低温诱导成花时可能有内源腐胺(Put)和内源 IAA 水平变化的参与。Fouche(1997)对低温诱导蝴蝶兰成花的研究表明，低温导致蝴蝶兰内源 Put 和 IAA 水平的剧烈波动，两者的第一个高峰基本同步，均出现在花分生组织细胞分裂活化之前。温度还会影响 IAA、GA、CTK 对成花和花器官发育的作用(Myster *et al*，1997；Chen *et al*，1997 a)。(3)低温处理会影响植物体内一些与成花有关的特殊物质的含量。如：低温处理裂叶牵牛使子叶中的内源苯丙烷类似物(phenylpropanoids)的含量水平明显上升，如阿魏酸奎尼酸(feruloylquinic acid)、二氢二松柏醇糖苷(dihydrodiconiferyl alcohol-13-O-B-D-glucoside)(Hirai *et al*，1994)、绿原酸(chlorogenic acid，CGA)、肉桂酸(L-cinnamic acid，CIN)(Ishimaru *et al*，1996)等；实验还发现低温处理过程中 PAL 活性上升，作者认为是 PAL 活性上升导致活化苯丙烷类物质的生物合成和积累，而苯丙烷类物质是参与对成花的诱导的(Hirai *et al*，1995 b)。(4)春化作用和 DNA 甲基化有关。Burn(1993)用 5-氮胞苷(5-azacytindine，5-Aza)处理未经春化的拟南芥植株，成花明显早于对照，提示春化作用中可能有 DNA 甲基化参与。Flanegan 等(1998) 还进一步探讨了 DNA 甲基化和春化促进成花间的关系问题，指出春化作用使专一基因去甲基化。(5)低温处理使成花抑制因子消失。如菊苣经低温诱导后可使存在于菊苣根中的成花抑制因子消失，而厌氧生活和乙烯处理又可以替代低温条件 (Joseph *et al*，1985)。进一步对菊苣进行整体和离体成花的比较研究显示，离体培养物可不经低温处理而成花，且开花时间比经春化处理的整体植株还提前 12 d。推测这是由于切取外植体时含有内源成花抑制因子的部分被除去的缘故 (Demeulemeester and De Proft，1999)。(6)最近的一些报告指出，FLC 基因起着抑制成花的作用，而春化则起了负调节 FLC mRNA 的作用(Michaels *et al*，1999)，FLC 基因在春化作用的分子基础中起着中心作用(Sheldon *et al*，2000)。以上事实表明：这些在自然环境中需要经过低温诱导才能成花的植物，低温不是专一性的诱导因子，低温只是对于复杂的成花链式反应中较早的一步或少数几步起了重要的作用。目前在低温处理影响成花方面还陆续有生理研究报告发表。

https://www.cstrpine.com/doi/10.3724/CBB-t21-045

2　高温的影响

2.1　高温的一般影响

高温促进成花。Marissen 等(1986，1991)对荷兰鸢尾球茎进行 35 ℃ 14 d 加上 40 ℃ 3 d 的高温处理可以显著促进早成花、多成花，分析显示高温促进球茎产生乙烯，40 ℃下处理 7 d 乙烯产生量为对照的 4 倍，而用乙烯抑制剂 2，5-norbornadiene (NBO) 进行反馈试验，结果显示抑制乙烯产生也抑制成花，表明高温促进荷兰鸢尾成花可能与乙烯有关。Chang 和 Yang(1987)也曾报告，中国水仙的鳞茎在贮存期间接受高温处理可以显著提高成花率。

高温抑制成花。如，柠檬侧芽离体培养物在 20 ℃ 培养温度下的成花率可达 40 %，而在 25 ℃下则剧降为 0(Tisserat *et al*，1990)。沈元月等(1999)在研究桃的花器官发育时，发现在 20 ℃～35 ℃范围内，25 ℃能促进提早成花，30 ℃也促进提早成花，但花器官发育受到一定程度的抑制，35 ℃则严重抑制花器官发育。Cabanne 等(1981)报告，30 ℃不利于烟草成花，只在顶端积累有羟月桂酸酰胺时才可成花。蝴蝶兰在昼夜温度为 30 ℃/25 ℃时成花受阻，这种高温阻遏可在外源供给 GA_3 时被逆转，同时发现有内源蔗糖、葡萄糖、果糖增加，但外源喷施糖溶液不能逆转高温对成花的阻遏，这表明 GA 逆转高温阻遏成花的效应可能与糖无关(Chen *et al*，1994)。

高温还可能导致花逆转。除了前面提到过的春化作用可被高温逆转外，短日植物裂叶牵牛在高温下可导致已分化的萼片原基、花药原基发生逆转 (King and Evans，1969)。

2.2　热击处理对成花的影响

自从 Ritosa (1962)首次报告了热击处理可以引发果蝇多线染色体产生膨松，人们对于热击处理的生物学效应产生了广泛的兴趣。*Lantana montevidensis* (一种马缨丹属植物)在巴西当地通常成花率很低，仅 10 %左右，但在火烧营养体后成花率可达 74%，经测定火烧时的土表温度由 22.5 ℃升高至 65 ℃。实验还发现，剪去整个地上部分营养体后成花率也可达 68%。45 ℃ 3 d 或 65 ℃ 5 min 处理整个植株也可使成花率分别提高至 30% 或 20% 。据此，作者认为营养体中可能存在抑制成花的物质 (Haddad and Valio，1993)，提示热击处理可能降低了内源成花抑制因子的水平。

热击处理种子促进幼苗离体培养物成花，首先见于黄瓜的离体试验结果。热击黄瓜成熟种子可以促进其幼苗的离体子叶培养物在子叶柄处直接形成花芽，花芽分化率由对照的 18 % 提高到 55 ℃ 60 min 处理后的 68.2 %(钟华鑫等，1993)。进一步的试验又表明，热击处理子叶离体之前的黄瓜幼苗，对于促进离体子叶培养物成花将更有效。以后又见有热击亚麻影响成花的报告 (Gusta *et al*，1997)。上述报告表明，适当的热击处理是可以促进成花的。

热击处理促进成花的原因，除了上面提到的热击可能降低成花抑制因子以外，还可能与成花促进因子有关。Ban 等(1993)曾细脉浮萍 441 的匀浆中含有一种能耐 100 ℃高温的成花诱导物质，而匀浆经过 40 ℃ 2～4 h 培养后又会产生另一种在室温下不稳定的成花诱导物质。进一步的研究指出 细脉浮萍 441 浸入 40 ℃水中 2 h 或 75 ℃水中 5 min 可以产生成花诱导物质，定名为“ 因子 C”，认为因子 C 通常并不游离存在于胞质或液泡中，

而可能是热击使之释放出来。“因子 C”起活化去甲肾上腺素的作用,而文中证实外源去甲肾上腺素可以诱导经受过胁迫的细脉浮萍 441 成花(Takimoto *et al*, 1994)。

近年来在热击效应的生理和分子机理方面又揭示出了一些新的线索。热击处理能破除黄瓜种子休眠,主要是热击修饰了质膜流动性和质膜蛋白质组成 (Amritphale *et al*, 2000)。Yale 等(1994)曾报告拟南芥花芽簇和花中富含 *HSP81-2*、*HSP81-3* 基因表达产物,而 Storozhenkos 等(1998)又研究发现,热击使拟南芥花器官中 *APX1* 基因大量表达,推断在 *APX1* 基因启动子中有热击顺式作用元件。节律性成花已成为目前成花机理研究中的一个热点(Dunlap,1999;Lin, 2000;Lzawa *et al*, 2000),已知 *ELF3*、*TOC1*、*CCA1*、*LHY*、*G1* 诸基因与节律功能有关,而昼夜节律的周期性长度是受温度影响的(Zhong *et al*, 1997)。这不能不使人联想到热击对成花的影响可能还涉及到节律性的运作状况。因此,热击处理促进成花的原因,既涉及成花抑制因子,也涉及成花促进因子,还可能涉及到节律性运作等更为广泛的方面。因此,对热击处理效应的研究不仅有助于丰富成花调控的技术手段,也有助于成花的生理和分子机理研究。

3 昼夜温差的不同影响

昼夜温差对成花的影响有如下一些报告可供参考。(1)夜温对成花的影响大于昼温。烟草移栽前的生长阶段在昼温为 14 ℃、18 ℃、22 ℃、26 ℃、30 ℃ 和夜温为 10 ℃、14 ℃、18 ℃、22 ℃、26 ℃ 的环境温度范围内,夜温 10 ℃、22 ℃、26 ℃ 均对以后的成花起抑制作用,作者认为对于成花诱导,夜温的影响大于昼温(Break and Thomas, 1995)。对蔷薇进行的夜温变温试验显示,夜温为 18 ℃ 和 12 ℃每 2 h 交替一次的处理可以促进成花,分析还显示在这种变温处理下花瓣中的酸性转化酶活性下降,而叶片中的蔗糖磷酸脂合酶活性和幼茎中的蔗糖合酶活性则上升,作者认为夜温变化所引起的这些生理变化与成花有关(Zieslem and Khayat, 1990)。(2)昼温对成花的影响大于夜温。对水稻花发育的研究显示,当昼温高于夜温 2 ℃ ~ 4 ℃,在夜温 25 ℃ ~ 29 ℃范围内,花器官发育比较好(Yin *et al*, 1996)。Myster 等(1995)在对若干温室作物研究后指出,当昼温低于夜温时会显著延迟温室作物成花,昼夜温差对伸长生长影响较大而对一些长日照植物的花启动影响较小,昼夜温差是通过影响内源 GA 水平而影响伸长生长的。Finlayson 等(1997)指出,昼夜温差的变化还会影响乙烯循环的昼夜节律,当夜温高于昼温时乙烯节律翻转,乙烯出现峰值的时间由光照期间的中段转为暗期的中段,从而影响到成花。以上事实表明,昼温、夜温和昼夜温差对于成花确有不同影响,但具体影响还因植物而异。

4 温度影响成花的其它生理基础

综上所述,温度对于成花的影响是比较复杂的。温度影响成花的生理基础也是多方面的,除了前面提及的以外,还有以下一些报告值得注意。Walch 和 Van Hasselt(1992)在研究二个品种的郁金香球茎的磷脂组成和成花能力的关系时,发现二品种的磷脂组成不同,成花能力也不同,但在低温处理后 3 d,二品种的磷脂组成趋于相同,据此认为磷脂组成在成花中起作用。Kamachi 和 Hirasawa(1995)发现温度显著影响了裂叶牵牛长暗期诱导中多胺合成关键酶 S-腺苷甲硫氨酸脱羧酶的活性,表明温度对成花的影响还有多胺的

参与。裂叶牵牛经一次长暗诱导后会开花，在第 7 天出现新的过氧化物酶同工酶带，如在长暗诱导期遇 4 ℃低温胁迫则不能开花，也无这条新的同工酶带出现，Nakamishi 和 Fujii (1992)推测温度对成花的影响可能还涉及到成花过程中某阶段的过氧化物酶同工酶的变化。

5　小结

目前，对于温度影响成花的生理基础还缺少比较系统深入的研究，因此难以对此作出比较明确的阐述。从现有的研究报告归纳整理，可得出如下一些看法：

1. 不同植物成花时对环境温度都有各自一定范围的需求。

2. 影响和 / 或诱导成花的温度条件类型有：低温(含春化作用)、高温(含热击处理)、昼夜温差等。

3. 温度因子对成花的影响不是孤立的，需要有其它环境条件和内在生理状态相配合，如：光周期、光照强度、被处理材料本身的代谢活性、是否具有有分裂活性的细胞及对温度刺激的反应敏感性等。

4. 温度处理对植物材料生理生化的影响表现在如下方面：质膜蛋白质组成、磷脂组成、质膜流动性、组织内部的水分分配、碳水化合物代谢、多胺、过氧化物酶同工酶、IAA、GA、乙烯、内源成花抑制物质、内源成花促进物质等。

5. 温度对成花的诱导作用有时可为其它因子所替代，如：光周期、GA、乙烯、缺氧、DNA 甲基化抑制剂等。

6. 低温诱导成花主要涉及花启动，温度处理促进成花则主要涉及花器官的分化发育。

7. 温度处理对成花的诱导和促进效应，即使在形态上已有所反应，在一定外界条件影响下仍然可被消除或逆转。

8. 根据以上归纳，对于温度处理在成花中的作用可以作出如下推理：温度处理广泛引起被处理材料的生理生化变化，也会引起基因表达的变化。温度处理对内源成花相关因子的含量水平及其变化起了调节作用，植物成花对温度处理强度和持续时间的需求取决于内源成花因子的含量水平。根据温度处理对细胞生理性状的影响可知，温度处理可能作用于成花启动之前和 / 或成花启动进程中的较早步骤，其作用可能是间接的。

参　考　文　献

叶正文，森下正博，边博美，铃木敏，1996. 一季性草莓品种对低温短日成花诱导的反应. 上海农业学报，**12**(2)：48 ~ 53

沈元月，郭家选，刘成连，贾克功，1999. 温度对桃花器官发育的影响. 园艺学报，**26**：1 ~ 8

沈革志，杨红娟，张永春，王克敏，沈富华，章福娣，李大民，1999. 百合不同品种的花芽分化观察及切花评价. 上海农业学报，**15**(2)：65 ~ 69

周国宁，应求是，陈绍云，方远忠，王月华，1995. 温度对郁金香花芽分化的影响. 浙江农业学报，**7**：146 ~ 148

钟华鑫，赵映振，邹韧，杜勤，周菊华，梁海曼，1993. 热击处理对黄瓜种子萌发及离体培养子叶直接分化花芽的影响. 植物生理学通讯，**29**：98 ~ 100

种康，许智宏，谭克辉，2000. 小麦春化相关基因在成花过程中的功能研究. 中国科学基金，**14**：31 ~ 34

种康，雍伟东，谭克辉，1999. 高等植物春化作用研究进展. 植物学通报，**16**(5)：481 ~ 487

http://www.cnki.net

Amritphale D, Sreenivasuhe Y, Singh B, 2000. Changes in membrane fluidity and protein composition during release of cucumber seeds from dormancy by a higher temperature shift. *Ann Bot*, **85**: 13 ~ 18

Ban T, Kido T, Kozaki A, Tanaka O, Takeba G, 1993. Two kinds of flower-inducing substances produced in wounding leaves. *Plant Cell Physiol*, **34** (supp): 88, 313 (2aF09)

Basconsualo S, Reinoso H, Lorenzo E, Bottini R, 1995. Dormancy in peach (*Prunus persica* L.) flower buds. IV. Morphogenesis of excised buds as influenced by chilling and gibberellin A3. *Plant Growth Regulation*, **16**:113 ~ 119

Battey N H, 1996. Regulation of flowering in perennial crops. *J Exp Bot*, **47** (supp): 12 CP2.26

Break M, Thomas J F, 1995. Effects of day/night temperature on floral induction during the pre-transplant stage of growth in *Nicotiana tabacum*. *Am J Bot*, **82** (**6** supp): 29, 84

Bruinsma J, Patil S S, 1963. The effects of indole-3-acetic acid, gibberellic acid and vitamin E on flower initiation in unvernalized Petkus winter rye plants. *die Naturwissen schaften*, **50**: 505

Burn J E, Bagnall D J, Metzger J D, Dennis E S, Peacock W J, 1993. DNA methylation, vernalization and the initiation of flowering. *Proc Natl Acad Sci USA*, **90**: 287 ~ 291

Chang Q S, Yang W, 1987. Flower bud differentiation in *Chinese narcissus* and the effects of external storage factors in the flowering percentage. *Acta Horticul Sin*, **14**: 139 ~ 143

Chary K S, Forook S A, 1995. Factors effecting *in vitro* flowering in *Brassica juncea* L. Czern and Coss. *In Vitro*, *Cell Dev Biol*, **31**A(**3** pt **2**): 82A, 1133

Chen W S, Chang H W, Chen W H, Lin Y S, 1997a. Gibberellic acid and cytokinin affect Phalaenopsis flower morphology at high temperature. *HortScience*, **34**: 1069 ~ 1073

Chen W S, Liu H Y, Liu Z H, Yang L, Chen W H, 1994. Gibberellin and temperature influence carbohydrate content and flowering in *Phalaenopsis*. *Physiol Plant*, **90**: 391 ~ 398

Chong K, Bao S L, Xu T, Tan K H, Liang T B, Zeng J Z, Huang H L, Xu Z H, 1998. Functional analysis of the ver gene using antisense transgenic wheat. *Physiol Plant*, **102**: 87 ~ 92

Demeulemeester M A C, D E Proft M P, 1999. *In vivo* and *in vitro* flowering response of chicory (*Cichorium intybus* L): influence of plant age and vernalization. *Plant Cell Rept*, **18**: 781 ~ 785

Dunlap J C, 1999. Molecular bases for circadian clocks. *Cell*, **96**: 271 ~ 290

Fei H M, Sawhney V K, 1999. Role of plant growth substances in MS33-controlled stamen filament growth in *Arabidopsisa*. *Physiol Plant*, **105**: 163 ~ 170

Finlayson S A, Lee I J, Creelman R A, Mullet J E, Morgan P W, 1997. Phytochrome B and the regulation of circadian ethylene rhythms in sorghum by environmental signals. *Plant Physiol*, **114** (3 supp): 284, 147

Flanegan E J, Ganger R K, Kovac K, Peacock W J, Dennis, 1998. DNA methylation and the promotion of flowering by vernalization. *Proc Natl Acad Sci USA*, **95**: 5824 ~ 5829

Fouche J G, Jouve L, Hausman J F, Kevers C, Gaspar T, 1997. Are temperature-induced early changes in auxin and polyamine levels related to flowering in *Phalaenopsis*? *J Plant Physiol*, **150**: 232 ~ 234

Garcia-Luis A, Kanduser M, Santamarina P, Guardiola J L, 1992. Low temperature influence on flowering in *Citrus*. The seperation of inductive and bud dormancyreleasing effects. *Physiol Plant*, **86**: 648 ~ 652

Gusta L V, Oconnor B J, Bhatty R S, 1997. Flax (*Linum usitatissimum* L.) responses to chilling and heat stress on flowering and seed yield. *Can J Plant Sci*, **77**: 97 ~ 99

Haddad C R B, Valio I F M, 1993. Effect of fire on flowering of *Lantana Montevidensis* Briq. *J Plant Physiol*, **141**: 704 ~ 707

Hanks G R, Rees A R, 1984. Early forcing of narcissus: the effects of lifting date and state of floral development at the start of cooling. *Sci Horticul*, **23**: 269 ~ 278

Hazebrock J P, Metzger J D, Menxager E R, 1993. Thermoinductive regulation of gibberellin metabolism in *Thlaspi arvense* L. II. Cold induction of enzymes in gibberellin synthesis. *Plant Physiol*, **102**: 547 ~ 552

Heide O M, 1990. Dual floral induction requirements in *Phleum alpinum*. *Ann Bot*, **66**: 687 ~ 694

Hirai N, Kuwano Y, Kojima Y, Koshimizu K, Shinozaki M, Takimoto A, 1995b. Increase in the activity of phenylalanine ammonia-lyase during the non-photoperiodic induction of flowering in seedlings of morning glory (*Pharbitis nil*). *Plant Cell Physiol*, **36**: 291 ~ 297

Hirai N, Yamamuro M, Koshimizu K, Shinozaki M, Yakimoto A, 1994. Accumulation of phenylpropanoids in the cotyledons of morning glory (*Pharbitis nil*) seedlings during the induction of flowering by low temperature treatment, and the effect of precedent exposure to high-intensity light. *Plant Cell Physiol*, **35**: 691 ~ 695

Ishimaru A, Takeno K, Shinozaki M, 1996. Correlation of flowering induced by low temperature and endogenous levels of phenylpropanoids in *Pharbitis nil*. A study with a secondary-metabolism mutant. *J Plant Physiol*, **148**: 672 ~ 676

Joseph C, Billot J, Soudian P, Come D, 1985. The effect of cold, anoxia and ethylene on the flowering ability of buds of *Cichorium intybus*. *Physiol Plant*, **65**: 146 ~ 150

Kamachi S, Hirasawa E, 1995. Sensitivity to humidity and temperature in darkness of the photoinduction of S-denosyl-methionine decarboxylase activity in leaves of *Pharbitis nil*. *Plant Cell Physiol*, **36**: 915 ~ 917

https://www.scienghe.com/doi/10.3724/SP.J.1259.2002.00182

King R W, Evans L T, 1969. Timing of evocation and development of flowers in *Pharbitis nil*. *Aust J Biol Sci*, **22**: 559 ~ 572

Lang A, 1965. Physiol of flower initiation. In: Ruhland W ed. Encylopedia of Plant Physiol. New York: Springer-Verlag, Vol XV, 1379 ~ 1586

Lin C T, 2000. Photoreceptors and regulation of flowering time. *Plant Physiol*, **123**(1): 39 ~ 50

Lzawa T, Otkawa R, Sugiyama N, Shimamoto K, 2000. The photoperiodic control of flowering in rice, a short-day plant. *Plant Cell Physiol*, **41**(supp): s16, SSI(99 ~ 104)

Marissen N, Kannoworff W A, van der Plas L H W, 1991. Effects of anaerobiosis on ethylene production, respiration and flowering in iris bulbs. *Physiol Plant*, **82**: 465 ~ 473

Marissen N, van der Plas L H W, 1986. Influence of temperature, ethylene and cyanide on the occurrence of alternation respiration in mitochondria from iris bulbs. *Plant Sci*, **45**: 19 ~ 25

Metzger J D, 1990a. Vernalization, gibberellins and thermo induced stem growth in *Thlaspi arvense* L. In: Thomas T H, Smith A R eds. Mechanism of Plant Perception and Response to Environmemtal Stimuli. Plant Growth Regulator Society of America, 69 ~ 83

Metzger J D, 1990b. Comparison of biological activities of gibberellins and gibberellin-precursors native to *Thlapsi arvensis* L. *Plant Physiol*, **94**: 151 ~ 156

Michaels S D, Amasino R M, 1999. Flowering Locus C encodes a novel MADS domain protein than act as a repressor of flowering. *Plant Cell*, **11**(5): 949 ~ 956

Myster J, Junttila O, Lindgard B, Moe R, 1997. Temperature alternation and the influence of gibberellins and doleacetic acid in elongation growth and flowering of *Begonia* × *hiematis* Fotsch. *Plant Growth Reg*, **21**: 135 ~ 144

Myster J, Moe R, 1995. Effect of diurnal temperature alternations on plant morphology in some greenhouse crops —— a mini review. *Scientia Horticulturae*, **62**: 205 ~ 215

Nakamishi F, Fujii T, 1992. Appearance of peroxidase isozymes in floral-initiated shoot apices of *Pharbit nil*. *Physiol Plant*, **86**: 197 ~ 201

Rees A R, Hanks G R, 1984. Storage treatments for very early forcing of narcissus. *J Horticul Sci*, **59**: 229 ~ 239

Ritosa F M, 1962. A new puffing pattern induced by heat shock and DNP in *Drosophila*. *Experientia*, **18**: 571 ~ 573

Sheldon C C, Rouse D T, Flanegan E J, Dennis E S, 2000. The molecular bases of rernaligations: The central role of FLOWERING LOCUS C (FLC). *Proc Natl Acad Sci USA*, **97**(7): 3753 ~ 3758

Shinozaki M, 1974. Floral initiation and growth of *Pharbitis nil*, a short-day plant, under contineous light. *Mech Regul Plant Growth*, **12**: 299 ~ 303

Storozhenko S, De Pauw P, Van Montag M, Inze D, Kushnir S, 1998. The heat-shock element is a functional mponent of the *Arabidopsis* APX1 gene promoter. *Plant Physiol*, **118**: 1005 ~ 1014

Takimoto A, Kaihara S, Yokoyama M, 1994. Stress-induced factor involved in flower in *Lemna*. *Physiol Plant*, **92**: 624 ~ 628

Tisserat B, Galletta F D, Jones D, 1990. *In vitro* flowering from *Citrus limon* lateral buds. *J Plant Physiol*, **136**: 56 ~ 60

Tromp J, 1984. Flower-bud formation in apple as affected by air and root temperature, air humidity, light intensity, and day length. *Acta Horticul*, **149**: 39 ~ 47

Vince-Prue D, 1975. Vernalization. In: Vince-Prue ed. Photoperiodism in Plants. London: McGraw Hill, 263 ~ 291

Walch K, van Hasselt P R, 1992. The influence of low temperature on the phospholipid composition and flowering capacity of tulip bulbs. *Physiol Plant*, **85**(3 pt 2): A72, 410

Wellensiek S J, 1968. Floral induction through the roots of *Silene armeria* L. *Acta Bot Neerl*, **17**: 5 ~ 8

Yale N, Takahashi T, Komeda Y, 1994. Analysis of tissue-specific expression of *Arabidopsis thaliana* HSP 90-family gene HSP81. *Plant Cell Physiol*, **35**(8): 1207 ~ 1219

Yin X Y, Kropff M J, Gondriaan J, 1996. Differential effects of day and night temperature on development to flowering in rice. *Ann Bot*, **77**: 203 ~ 213

Zieslem N, Khayat E, 1990. Effects of alternating night temperature and cytokinin application on the activity of enzymes of sucrose metabolism in leaves, young shoots and petals of rose. *Plant Cell Physiol*, **31**: 845 ~ 849

Zhong H H, Rasnick A S, Straume M, McClung L R, 1997. Effect of synergists eignaling by photochrome A and cryptovhrome I on circadian clock-regulated catalase expression. *Plant Cell*, **9**(6): 947 ~ 955

https://www.sciengine.com/doi/10.3724/CBB-t21-045