



春兰 *CgSEP3* 基因的克隆和表达分析

贾春蕾^{1,2},向林²,秦德辉²,李小白²,吴超²,孙崇波^{2*}

(1 金华职业技术学院,浙江金华 321017;2 浙江省农业科学院园艺所,杭州 310021)

摘要:该研究采用 RT-PCR 和 RACE 技术从春兰(*Cymbidium goeringii*)中分离到 1 个 *SEPALLATA3*(*SEP3*)基因。序列分析表明,该基因含有 1 个 732 bp 的开放阅读框(ORF),共编码 243 个氨基酸。系统进化树分析显示,该基因是 MADS-box 基因家族 AP1/AGL9 组 *SEP* 的同源基因,其编码蛋白与其它植物 *SEP3* 类蛋白具有较高的一致性,命名为 *CgSEP3*(登录号为 KF924272)。实时荧光定量分析表明,*CgSEP3* 在春兰花器官中均有表达,其中在唇瓣、侧瓣和萼片中的表达量较高,在子房和蕊柱中的表达量较低;而且 *CgSEP3* 在花发育各个时期都有表达,在 1~2 cm 的花芽中表达量最高,在盛开的花中的表达量最低。研究认为,*CgSEP3* 基因可能在春兰花瓣和萼片的形成过程中具有重要作用。

关键词:春兰;*SEP3* 基因;实时荧光定量表达;花发育

中图分类号:Q785;Q789

文献标志码:A

Cloning and Expression Analysis of *CgSEP3* Gene from *Cymbidium goeringii*

JIA Chunlei^{1,2}, XIANG Lin², QIN Dehui², LI Xiaobai², WU Chao², SUN Chongbo^{2*}

(1 Jinhua Polytechnic, Jinhua, Zhejiang 321017, China; 2 Institute of Horticulture, Zhejiang Academy of Agricultural Sciences, Hangzhou, Zhejiang 310021, China)

Abstract: In this research, a novel *SEP3* gene, named *CgSEP3*(GenBank accession number KF924272), was isolated from *Cymbidium goeringii* by RT-PCR and RACE-PCR techniques. Sequence analysis showed that this gene contains an open reading frame of 732 bp encoding a putative protein of 243 amino acids. The deduced protein showed high identity with other *SEP3* proteins from different species, phylogenetic tree analysis also indicated that *CgSEP3* belongs to *SEP* clade of AP1/AGL9 subfamily. Real-time quantitative PCR demonstrated that *CgSEP3* was expressed in all flower organs, highly expressed in lips, lateral petals and sepals, and the lowest in young ovary and columns. In addition, *CgSEP3* was expressed in different development stages of flower, with the highest expression in flower buds(1-2 cm), and the lowest in opened flower. These results displayed that *CgSEP3* may regulate the petals and sepals formation of *C. goeringii*.

Key words: *Cymbidium goeringii*; *SEP3* gene; real-time quantitative PCR; floral development

在高等植物的生命进程中,花的形成是一个重要的发育阶段。继植物花器官发育的 ABC 模型^[1]提出之后,Theissen 等^[2-3]于 2001 年又提出了 ABCDE 模型,并认为 A、B、C、D、E 等 5 类功能基因共同作用控制植物花器官的形成。因为这些基因中的

多数所编码的蛋白质 N 端都包含一个 DNA 结合保守区,因此又被称为 MADS-box 基因^[4]。

SEPALLATA3(*SEP3*)及其同源基因属于 MADS-box 家族 E 类基因的 AP1/AGL9 组。目前已从拟南芥、鸽石斛(*Dendrobium crumenatum*)、金

收稿日期:2014-03-05;修改稿收到日期:2014-05-03

基金项目:国家青年自然科学基金(31300583);浙江省花卉新品种选育重大科技专项(2012C12909-10);林业公益性行业科研专项(201304117)

作者简介:贾春蕾(1973—),女,硕士,讲师,主要从事花卉教学与研究。E-mail:jcl-1973@163.com

* 通信作者:孙崇波,研究员,主要从事花卉遗传育种和生物技术方面研究。E-mail:chongpo1230@sina.com

钗石斛 (*Dendrobium nobile*)、石刁柏 (*Asparagus officinalis*)、文心兰 (*Oncidium* ssp.) 等植物中得以克隆，并进行了功能验证^[5-9]。对兰科植物花发育相关基因的研究多集中在蝴蝶兰 (*Phalaenopsis* ssp.)、文心兰及石斛兰 (*Dendrobium* ssp.) 等国外的兰花种类上^[6,9-10]，而对中国兰的研究较少。春兰 (*Cymbidium goeringii*) 是中国兰的主要种之一，花具有典型的轮状结构，基本与双子叶植物花的结构组成一致，而且又具有高度特化的唇瓣，为研究花发育基因在单子叶植物中的功能提供了理想的材料。本研究以春兰为材料，利用 RT-PCR 结合 cDNA 末端快速扩增(RACE)技术获得了 1 个与花发育相关的 *SEP3* 基因，并对其进行了表达分析。为揭示 E 类基因在春兰花发育过程中的作用机理奠定基础。

1 材料和方法

1.1 材料

以种植于浙江省农业科学院园艺所花卉中心大棚内的春兰品种‘苍岩素’为实验材料。花发育分为 5 个时期：I. 花芽长度 < 0.5 cm；II. 0.5 cm ≤ 花芽长度 < 1 cm；III. 1 cm ≤ 花芽长度 < 2 cm；IV. 2 cm ≤ 花芽长度 < 3 cm；V. 花朵开放。采集各时期的花芽和时期 IV 的侧瓣、萼片、唇瓣、蕊柱、子房，立即置液氮中，带回实验室保存在 -70 °C 冰箱中备用。

1.2 总 RNA 提取和基因克隆

采用北京天恩泽基因公司 RNAout 2.0 试剂盒提取总花芽 RNA，用美国 Clontech 公司 SMARTer™ RACE cDNA Amplification Kit 合成 cDNA 第 1 链，以反转录模板直接进行 PCR 反应。

根据 *SEPALLATA*(*SEP*) 基因的保守区域设计引物进行 PCR 扩增，上游引物 5'-CGCCCTTAT-CATCTTCTCCA-3'，下游引物 5'-GGGATCCCA-GATTGTTGTG-3'。PCR 扩增条件为 94 °C 预变性 4 min；94 °C 变性 30 s，54~44 °C 退火 30 s，每 5 个循环退火温度下降 2 °C，72 °C 延伸 1 min，共进行 35 个循环；72 °C 延伸 8 min。

1% 琼脂糖凝胶电泳后回收 PCR 产物，连接到 pMD18-T 载体上，热激转化大肠杆菌 DH5α 感受态细胞，通过 Amp 抗性筛选和 X-gal/IPTG 蓝白斑筛选。选取白色菌落进行液体培养，PCR 检测阳性克隆，送上海英骏生物技术公司测序。

根据扩增产物的测序结果设计 RACE 引物，*SEP* 基因 3'-RACE 引物 *SEP-3*(5'-GCAGACCTA-CAGCGAAGGGAGC-3')，巢式引物 *SEP-4*(5'-GA-

GTAACCAGGCAAACCCACAACA-3')；5'-RACE 引物 *SEP-5*(5'-CAAGGGGTGGTAGAAGGCCT-CA-3')，巢式引物 *SEP-6*(5'-GCTCCCTCGCTG-TAGGTCTGC-3')。以反转录 cDNA 为模板，采用 Clontech 公司 SMARTer™ RACE cDNA Amplification Kit 试剂盒进行 3' 和 5' 端 RACE 扩增。将 3' 和 5' 端 RACE 反应产物分别回收，连接至 pMD18-T 载体，测序后拼接获得全长基因。

1.3 序列分析

对获得的全长 cDNA 序列，先在 <http://au.expasy.org/tools/dna.html> 进行开放阅读框的分析；用 ProtParam 软件分析各蛋白的基本性质，用 ClustalX 1.83 软件进行氨基酸序列比对，用 Boxshade 3.21 软件进行分析。运用 Blast 搜索同源基因，用 ClustalX 1.83 软件对搜索得到的 cDNA 序列进行多重序列比对，用 MEGA4 软件中的邻位相连法进行系统发生树构建，并进行 Bootstrap 检测^[11]。

1.4 *SEP3* 基因表达分析

分别取 0.1 g 花瓣、萼片、唇瓣、蕊柱和幼嫩子房以及各时期的花芽，按照北京天恩泽基因公司 RNAout 2.0 试剂盒说明书提取总 RNA。以 200 ng RNA 为模板，按照天根生化科技(北京)有限公司的 Quantscript RT Kit 说明书进行反转录，反转录后的 cDNA 储存于 -20 °C 备用。根据春兰已有的 18S rRNA 序列和克隆基因序列，结合实时荧光定量 PCR 原理设计引物，用 18S rRNA 基因作为内标。*18SrRNA* 基因上游引物 5'-TGCGTTTCCCT-GTTGATTTC-3'，下游引物 5'-TGCTGCCCTTCCT-TGGATGTG-3'。*SEP3* 基因上游引物 *SEP7*(5'-AGAGTAACCAGGCAAACCCACAA-3')，下游引物 *SEP8*(5'-ACATTGGAGCAGCCATCGGT-3')。反应程序为 95 °C 预变性 3 min，然后 95 °C 变性 5 s，60 °C 退火 31 s，循环 40 次，每个处理重复 3 次，整个过程在 Step one plus 荧光定量 PCR 仪(ABI 公司)上进行。数据通过 Step one 软件输出，并转换为 Excel 格式再分析，按相对定量法计算基因的表达量。目的基因相对表达量 = $2^{-\Delta\Delta C_q}$ ，其中 $\Delta C_q = C_q (C_g SEP3) - C_q (18s RNA)$ ， $\Delta\Delta C_q = (\text{各植物组织或各时期 } \Delta C_q) - (\text{蕊柱或时期 } 1\Delta C_q)$ 。

2 结果与分析

2.1 春兰 *SEP3* 基因全长 cDNA 的克隆

以春兰花芽 RNA 为模板进行反转录，再以反转录产物为模板进行 PCR 扩增，获得部分片段，测

序后通过 Blast 同源比对分析表明,获得了 SEP3 的部分序列。根据所得序列设计 3'-RACE 和 5'-RACE 特异引物,按照 SMARTer™ RACE cDNA Amplification Kit 的说明书进行 cDNA 末端扩增,测序后将两端拼接在一起得到全长 cDNA 序列。结果显示,全长 cDNA 与其它兰科植物 SEP3 的同源基因具有高度一致性,因此,将基因命名为 Cg-SEP3,基因登录号为 KF924272。CgSEP3 含有 732 bp 长的开放阅读框(图 1),编码 243 个氨基酸,分子量为 27.9 kD,预测等电点为 8.97。

2.2 春兰 SEP3 氨基酸序列分析

氨基酸序列比对结果(图 2)显示,CgSEP3 与拟南芥、文心兰、苹果(*Malus domestica*)、鸽石斛等

的 SEP3 基因有 61%~98% 的一致性,说明 Cg-SEP 为拟南芥 SEP3 的同源基因,在 CgSEP3 蛋白 C 端含有典型的 SEP/AGL6 结构域。

进化树分析显示 AP1/AGL9 族分为 AGL6、

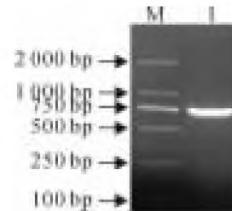


图 1 春兰 SEP3 基因的克隆

Fig. 1 Cloning of SEP3 gene from *C. goeringii*
M. DL2000 DNA marker; 2. SEP3

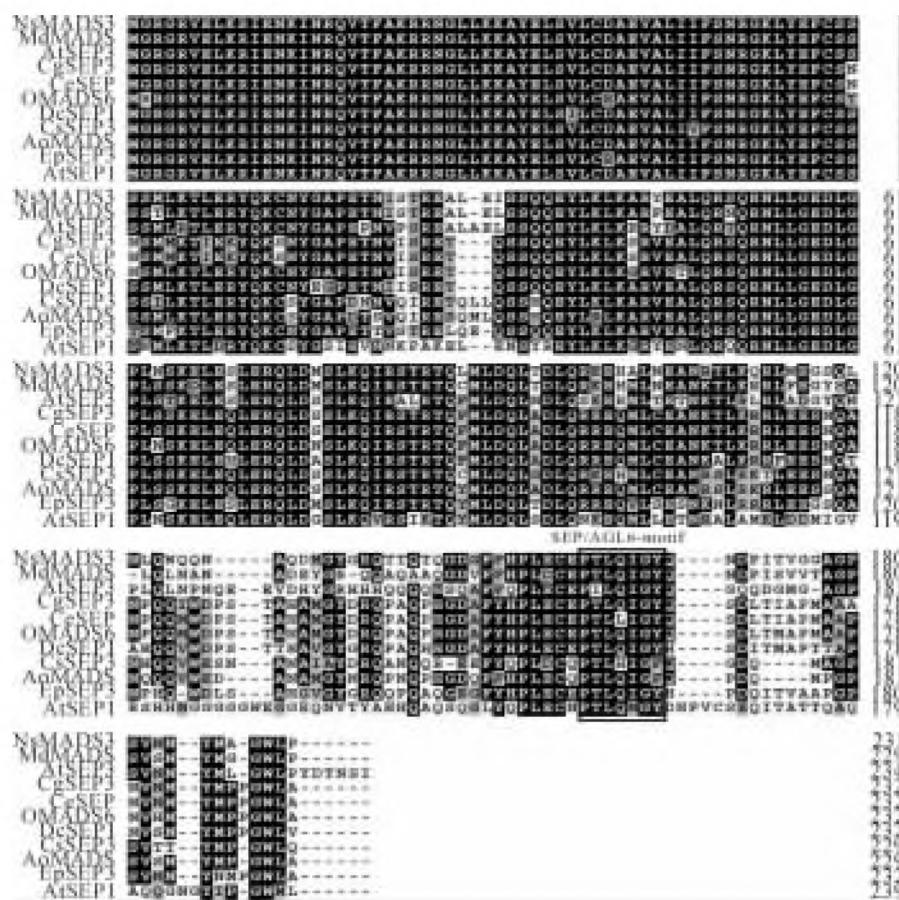


图 2 CgSEP3 与其它植物 SEP 类氨基酸序列同源比较

NsMADS3(AAD39034). 美花烟草; MdMADS(ADL36740). 苹果; AtSEP3(AEE30504). 拟南芥; CgSEP3(AHJ80843). 春兰;

CeSEP(AFH66785). 建兰; OMADS6(ADJ67238). 文心兰; DeSEP1(AAZ95252). 鸽石斛; CsSEP3(ACB69510). 番红花;

AoMADS(AAQ83834). 石刁柏; EpSEP3(ADC79706). 领春木; AtSEP1(NP_568322). 拟南芥。黑框表示保守的 SEP/AGL6 motif

Fig. 2 Comparisons of the CgSEP3 amino acid sequences and SEP group proteins

NsMADS3(AAD39034). *Nicotiana sanderae*; MdMADS(ADL36740). *Malus domestica*; AtSEP3(AEE30504). *Arabidopsis thaliana*; CgSEP3(AHJ80843). *C. goeringii*; CeSEP(AFH66785). *Cymbidium ensifolium*; OMADS6(ADJ67238). *Oncidium Gower Ramsey*; DeSEP1(AAZ95252). *Dendrobium crumenatum*; CsSEP3(ACB69510). *Crocus sativus*; AoMADS(AAQ83834). *Asparagus officinalis*;

EpSEP3(ADC79706). *Euptelea pleiosperma*; AtSEP1(NP_568322). *A. thaliana*.

The highly conserved SEP/AGL6 motif of SEP homologs is indicated in black column

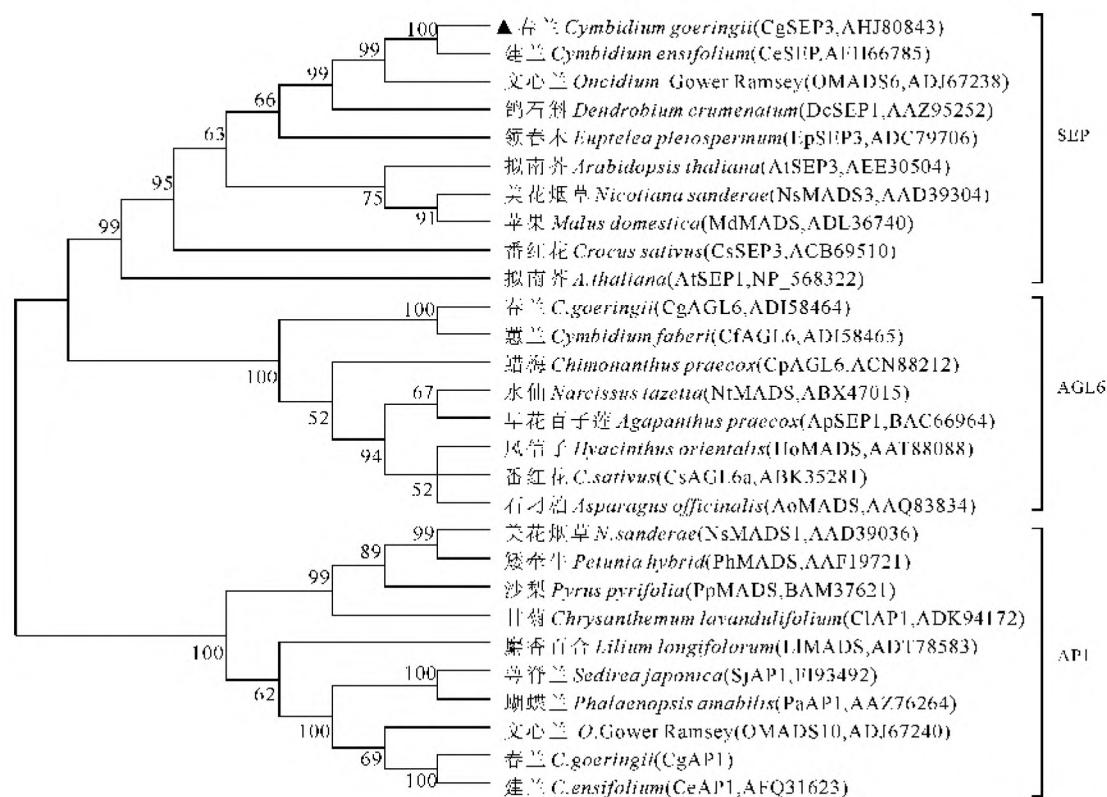


图3 CgSEP3及其他AP1/AGL9组蛋白的进化树分析

各节点处数字表示Bootstrap值(重复1 000次)

Fig. 3 Phylogenetic tree analysis of AP1/AGL9-like proteins including CgSEP3

The numbers at node represent the bootstrap values (with 1 000 replicates)

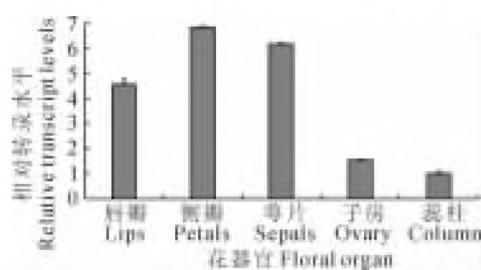


图4 春兰CgSEP3在各花器官中的表达情况

Fig. 4 CgSEP3 expression in the lips, petals, sepals, ovary and column of *C. goeringii*

SEP和AP1等3个分支,其中AGL6与SEP分支为姊妹关系。CgSEP3属于AP1/AGL9亚族的SEP分支(图3)。CgSEP3与同属的建兰SEP3基因关系最近。

2.3 CgSEP3在春兰中的时空表达分析

为了确定春兰CgSEP3基因在不同部位的表达差异,分别提取侧瓣、萼片、唇瓣、蕊柱和子房的RNA,以18S rRNA为对照,进行实时荧光定量表达分析。结果表明(图4),CgSEP3基因在子房和蕊柱中的表达量最低,在唇瓣中的表达量较高,约为蕊柱表达量的4.6倍,在萼片和侧瓣中的表达量最

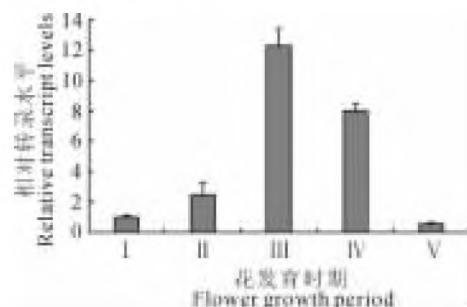


图5 春兰CgSEP3在花发育不同时期的表达情况

I. 花芽长度<0.5 cm; II. 0.5 cm≤花芽长度<1 cm;

III. 1 cm≤花芽长度<2 cm; IV. 2 cm≤花芽长度<3 cm; V. 花朵开放

Fig. 5 CgSEP3 expression in different stages

of flower development of *C. goeringii*

I. Bud length<0.5 cm; II. 0.5 cm≤bud length<1 cm;

III. 1 cm≤bud length<2 cm; IV. 2 cm≤bud length<3 cm;

V. Opened flower

高,约为蕊柱表达量的7倍。

为了确定CgSEP3在春兰花发育不同时期的表达情况,提取了春兰5个花发育时期的花芽RNA。实时荧光定量表达分析表明(图5),CgSEP3在时期I的表达量最低,随着花芽的发育表达量逐渐上升,在时期III表达量最高,约为时期I表

达量的 12 倍,到时期Ⅳ后,CgSEP3 表达量逐渐下降,在时期Ⅴ盛开的花中表达量最低。

3 讨 论

为了研究 E 类 MADS-box 基因对春兰花被形成的调控作用,本研究从春兰中分离了 1 个 E 类基因,序列同源分析以及系统进化分析表明,该基因属于兰科植物 AP1/AGL9 组的 SEP 类基因,命名为 CgSEP3。

SEP3 类基因,例如矮牵牛(*Petunia hybrid*)的 *floral binding protein 2(FBP2)*、西红柿(*Solanum lycopersicum*)的 *tomato MADS box gene no. 5 (TM5)*、小麦(*Triticum aestivum*)的 *wheat SEPAL-LATA(WSEP)* 和加利福尼亚罂粟的 *Eschscholzia californica AGAMOUS like 9 (EscaAGL9)* 等一般只在花的内三轮中(花瓣、雄蕊和雌蕊)表达,在萼片中不表达^[12-15]。而对 CgSEP3 基因的表达分析显示,CgSEP3 在萼片、花瓣、雄蕊以及雌蕊四轮花被片中都有表达^[9],这种表达模式明显不同于矮牵牛、西红柿等植物中的 SEP3 类基因,而类似于文心兰中的 SEP3 类基因 OMADS6 和百合(*Lilium longiflorum*)中的 SEP3 类基因 LMADS3^[9,16]。

这可能是因为在拟南芥、矮牵牛等植物中,萼片和花瓣是完全不同的,所以 SEP3 类基因在萼片中不表达,但在春兰、文心兰和百合中萼片和花瓣是极其相似的,因此,控制花瓣形成的 SEP3 基因在萼片也会表达,这说明 SEP3 基因可能在植物花瓣和萼片的分化过程中扮演着重要角色。

对双子叶模式植物拟南芥的研究认为,E 类功能基因在花发育 ABCDE 模型中具有十分重要的作用,E 和 A、B 功能基因调控花瓣的发育,E 和 B、C 功能基因调控雄蕊的发育,E 和 C 功能基因调控心皮的发育^[1-2,5,17]。之前对春兰 B 类基因 GLO 和 E 类基因 AGL6 的研究表明,这些基因在花瓣和萼片中都有较高的表达^[18-19],本研究表明,CgSEP3 在萼片、侧瓣和唇瓣的表达最高,说明 CgSEP3 基因在春兰中的功能可能主要是与 GLO 和 AGL6 以及其它 A、B 类基因一起控制萼片和花瓣的形成。另外,CgSEP3 在子房和蕊柱中少量表达,这与拟南芥、矮牵牛等植物中 SEP3 类基因的表达模式一致,说明 CgSEP3 也可能与其它 C 类基因一起控制春兰子房和蕊柱的形成。CgSEP3 基因在春兰中如何行使其复杂的功能有待进一步研究。

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**(6 339):31–37.
- [2] THEISSEN G, SAEDLER H. Floral quartets[J]. *Nature*, 2001, **409**(6 819):469–471.
- [3] THEISSEN G. Development of floral organ identity: stories from the MADS house[J]. *Curr. Opin Plant Biol.*, 2001, **4**(1):75–85.
- [4] SCHWARZ-SOMMER Z, HUIJSER P, NACKEN W, et al. Genetic control of flower development by homeotic genes in *Antirrhinum majus*[J]. *Science*, 1990, **250**(4 983):931–936.
- [5] PELAZ S, GUSTAFSON-BROWN C, KOHALMI S E, et al. APETALA1 and SEPALLATA3 interact to promote flower development [J]. *Plant J.*, 2001, **26**(4):385–394.
- [6] 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.
- [7] CHEN M Y(陈敏燕), GUO W X(郭无瑕), LIU X R(刘小如), et al. A SEP3-like gene in *Dendrobium nobile* (*DnSEP3-like*): Cloning, characterization and vernalization-induced transcription patterns[J]. *Acta Hort. Sinica*(园艺学报), 2011, **38**(8):1 579–1 588(in Chinese).
- [8] AKIRA K, HOMARE H, TAKURO I, et al. The structure and expression of SEPALLATA-like genes in *Asparagus* species(Asparagaceae)[J]. *Sex Plant Reprod*, 2006, **19**(3):133–144.
- [9] CHANG Y Y, CHIU Y F, WU J W, et al. Four orchid(*Oncidium* Gower Ramsey) AP1/AGL9-like MADS box genes show novel expression patterns and cause different effects on floral transition and formation in *Arabidopsis thaliana*[J]. *Plant Cell Physiol.*, 2009, **50**(8):1 425–1 438.
- [10] 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.
- [11] SAITOU N, NEI M. The neighbor-joining method:a new method for reconstructing phylogenetic trees[J]. *Mol. Biol. Evol*, 1987, **4**(4):

406—425.

- [12] ANGENENT G C, FRANKEN J, BUSSCHER M, et al. Co-suppression of the petunia homeotic gene *fbp2* affects the identity of the generative meristem[J]. *Plant J.*, 1994, 5(1): 33—44.
- [13] PNUELI L, HAREVEN D, BRODAY L, et al. The TM5 MADS box gene mediates organ differentiation in the three inner whorls of tomato flowers[J]. *Plant Cell*, 1994, 6(2): 175—186.
- [14] SHITSUKAWA N, TAHIRA C, KASSAI K, et al. Genetic and epigenetic alteration among three homoeologous genes of a class E MADS box gene in hexaploid wheat[J]. *Plant Cell*, 2007, 19(6): 1723—1737.
- [15] ZAHN L M, KONG H, LEEBENS-MACK J H, et al. The evolution of the SEPALLATA subfamily of MADSbox genes: a preangiosperm origin with multiple duplications throughout angiosperm history[J]. *Genetics*, 2005, 169(4): 2209—2223.
- [16] TZENG T Y, HSIAO C C, CHI P J, et al. Two lily SEPALLATA-like genes cause different effects on floral formation and floral transition in *Arabidopsis thaliana*[J]. *Plant Physiol.*, 2003, 133(3): 1091—1101.
- [17] JACK T. Molecular and genetic mechanisms of floral control[J]. *Plant Cell*, 2004, 16(S): 1—17.
- [18] XIANG L(向林), LI B J(李伯钧), QIN D H(秦德辉), et al. Cloning and real-time expression analysis of *GLO* gene from *Cymbidium goeringii*[J]. *Acta Agri. Zhejiang*(浙江农业学报), 2011, 23(3): 517—522(in Chinese).
- [19] SUN CH B(孙崇波), XIANG L(向林), SHI J S(施季森), et al. Cloning and real-time expression analysis of *AGL6* gene from *Cymbidium goeringii*[J]. *Mol. Plant Breeding*(分子植物育种), 2010, 8(5): 1—6(in Chinese).

《西北植物学报》2013年刊载论文第一作者信息统计

《西北植物学报》2013年第1~12期共发表论文370篇(含英文论文9篇)。从刊载论文第一作者信息统计看,具有博士和硕士学位(含在读博士)的共198人,占53.5%;具有中级以上职称130人,占35.1%,其中具有副高以上职称的72人,占19.5%;从论文研究单位看,主要来源于大学(299篇,占80.8%)和研究所(70篇,占18.9%,其中中国科学院系统18篇,占4.9%);从年龄方面看,第一作者中30岁以上的占42.4%。由此可以看出,《西北植物学报》2013年度刊发的论文作者具有厚实的学术研究底蕴,研究单位也具有可靠的条件支持,为保证研究论文的质量和水平以及创新性奠定了良好的基础。具体统计结果如下:

1. 第一作者学位状况

博士93人(其中博士后2人),占25.1%;在读博士49人,占13.2%;硕士56人,占15.1%;在读硕士144人,占38.9%。

2. 第一作者职称状况

正高14人,占3.8%;副高58人,占15.7%;中级58人,占15.7%;具有副高以上职称的通信作者共193人。第一作者中在读博士和硕士研究生的导师(通信作者)承担着对论文选题、实验设计、实验条件(包括经费)保障、具体实验指导等一系列工作,并对论文负有全部解释的责任,所以这部分论文的实质性作者应为研究生导师——通信作者。

3. 第一作者单位分布状况

大学299人,占80.8%;研究所70人,占18.9%(其中中科院研究所18人,占4.9%)。

4. 第一作者年龄结构

30岁以下的213人,占57.6%;30~40岁的有118,占31.9%;40岁以上的39人,占10.5%。

5. 第一作者地区分布状况

西北地区106篇,占28.65%;西南地区55篇,占14.8%;华北、东北地区82篇,占22.2%;华东、华中、华南地区106篇,占28.65%。

(裴阿卫 供稿)

春兰CgSEP3基因的克隆和表达分析

作者:

贾春蕾, 向林, 秦德辉, 李小白, 吴超, 孙崇波, JIA Chunlei, XIANG Lin, QIN Dehui, LI Xiaobai, WU Chao, SUN Chongbo

作者单位:

贾春蕾, JIA Chunlei(金华职业技术学院, 浙江金华321017;浙江省农业科学院园艺所, 杭州310021), 向林, 秦德辉, 李小白, 吴超, 孙崇波, XIANG Lin, QIN Dehui, LI Xiaobai, WU Chao, SUN Chongbo(浙江省农业科学院园艺所, 杭州, 310021)

刊名:

西北植物学报 ISTIC PKU

英文刊名:

Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica

年, 卷(期):

2014, 34(7)

参考文献(19条)

- COEN E S, MEYEROWITZ E M. The war of the whorls:genetic interactions controlling flower development[J]. *Nature*, 1991, 353 (6 339):31-37. 1991
- THEISSEN G, SAEDLER H. Floral quartets[J]. *Nature*, 2001, 409(6 819):469-471. 2001
- THEISSEN G. Development of floral organ identity:stories from the MADS house[J]. *Curr. Opin Plant Biol.*, 2001, 4(1):75-85. 2001
- SCHWARZ SOMMER Z, HUIJSER P, NACKEN W, et al. Genetic control offlowerdevelopment by homeotic genes in *Antirrhinum majus*[J]. *Science*, 1990, 250(4 983):931-936. 1990
- PELAZ S, GUSTAFSON BROWN C, KOHALMI S E, et al. APETALA1 and SEPALLATA3 interact to promote flower development[J]. *Plant J.*, 2001, 26(4):385-394. 2001
- XU Y F, TEO L L, ZHOU J, et al. Floral organidentitygenes in the orchid *Dendrobiumcrumenatum*[J]. *Plant J.*, 2006, 46(1):54-68. 2006
- CHEN M Y(陈敏燕), GUO W X(郭无瑕), LIU X R(刘小如), et al. A SEP3-like gene in *Dendrobium nobile* (DnSEP3-like):Cloning, characterization and vernalization-induced transcription patterns[J]. *Acta Hort. Sinica(园艺学报)*, 2011, 38(8):1 579-1 588(in Chinese). 2011
- AKIRA K, HOMARE H, TAKURO I, et al. The structure and expression of SEPALLATA like genes in Asparagus species (Asparagaceae)[J]. *Sex Plant Reprod*, 2006, 19(3):133-144. 2006
- CHANG Y Y, CHIU Y F, WU J W, et al. Four orchid (*Oncidium Gower Ramsey*)AP1/AGL9 like MADS box genes show novel expression patterns and cause different effects on floral transition and formation in *Arabidopsis thaliana*[J]. *Plant Cell Physiol.*, 2009, 50(8):1 425-1 438. 2009
- 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. 2004
- SAITOU N, NEI M. The neighbor joining method:a new method for reconstructing phylogenetic trees[J]. *Mol. Biol. Evol*, 1987, 4(4):406-425. 1987
- ANGENENT G C, FRANKEN J, BUSSCHER M, et al. Co suppression of the petunia homeotic gene fbp2 affects the identity of the generative meristem[J]. *Plant J.*, 1994, 5(1):33-44. 1994
- PNUELI L, HAREVEN D, BRODAY L, et al. The TM5 MADS box gene mediates organ differentiation in the three inner whorls of tomato flowers[J]. *Plant Cell*, 1994, 6(2):175-186. 1994
- SHITSUKAWA N, TAHIRA C, KASSAI K, et al. Genetic and epigenetic alteration among three homoeologous genes of a class E MADS box gene in hexaploid wheat[J]. *Plant Cell*, 2007, 19(6):1 723-1 737. 2007
- ZAHN L M, KONG H, LEEBENS-MACK J H, et al. The evolution of the SEPALLATA subfamily of MADSbox genes:a preangiosperm origin with multiple duplications throughout angiosperm history[J]. *Genetics*, 2005, 169(4):2 209-2 223. 2005
- TZENG T Y, HSIAO C C, CHI P J, et al. Two lily SEPALLATA like genes cause different effects on floral formation

and floral transition in *Arabidopsis thaliana*[J]. Plant Physiol., 2003, 133(3):1 091-1 101. 2003

17. JACK T. Molecular and genetic mechanisms of floral control[J]. Plant Cell, 2004, 16(S):1-17. 2004

18. XIANG L(向林), LIBJ(李伯钧), QIN D H(秦德辉), et al. Cloning and real time expression analysis of GLO gene from *Cymbidium goeringii*[J]. *Acta Agriculturae Zhejiangensis*(浙江农业学报), 2011, 23(3):517-522(in Chinese). 2011

19. SUN CH B(孙崇波), XIANG L(向林), SHI J S(施季森), et al. Cloning and real time expression analysis of AGL6 gene from *Cymbidium goeringii*[J]. *Molecular Plant Breeding(分子植物育种)*, 2010, 8(5):1-6(in Chinese). 2010

引用本文格式: 贾春蕾. 向林. 秦德辉. 李小白. 吴超. 孙崇波. JIA Chunlei. XIANG Lin. QIN Dehui. LI Xiaobai. WU Chao. SUN Chongbo 春兰CgSEP3基因的克隆和表达分析[期刊论文]-西北植物学报 2014(7)