

引用格式: 张乔雨, 吴沙沙, 段燕如, 等. 观赏植物花期调控技术与分子机制研究进展[J]. 浙江农林大学学报, 2025, 42(5): 898–910. ZHANG Qiaoyu, WU Shasha, DUAN Yanru, *et al.* Advance in flowering regulation technologies and molecular mechanisms of ornamental plants[J]. *Journal of Zhejiang A&F University*, 2025, 42(5): 898–910.

观赏植物花期调控技术与分子机制研究进展

张乔雨, 吴沙沙, 段燕如, 郭郑澜, 陈晨, 陆雯文, 关云霄

(福建农林大学 风景园林与艺术学院 福建省观赏植物种质资源创新与应用工程技术研究中心, 福建 福州 350002)

摘要: 开花时间作为观赏植物的重要观赏性状与经济性状, 直接影响其商品价值与市场供应能力, 实现花期的精准调控与周年生产已经成为观赏植物产业发展的迫切需求。因此, 如何基于观赏植物的成花诱导过程及其与环境因子的关系, 实现精准花期调控, 对于满足市场需求具有重要意义。随着观赏植物成花机制研究和栽培技术的不断深入与进步, 观赏植物花期调控的研究已取得了显著进展。本研究总结了观赏植物花芽分化的形态建成和变化规律, 并系统综述了观赏植物 6 条成花分子路径(光周期、赤霉素、环境温度、春化、自主和年龄)及主要花期调控技术(光照、温度、植物生长调节剂、栽培方式)的最新研究进展。最后基于已有研究中存在的主要问题, 提出未来的重点研究方向, 以期对观赏植物精准花期调控及商品化生产提供理论支撑与实践参考。图 2 表 1 参 105

关键词: 观赏植物; 花期调控; 花芽分化; 花期调控技术; 分子机制

中图分类号: S68 文献标志码: A 文章编号: 2095-0756(2025)05-0898-13

Advance in flowering regulation technologies and molecular mechanisms of ornamental plants

ZHANG Qiaoyu, WU Shasha, DUAN Yanru, GUO Zhenglan, CHEN Chen, LU Wenwen, GUAN Yunxiao

(The Innovation and Application Engineering Technology Research Center of Ornamental Plant Germplasm Resources in Fujian Province, College of Landscape Architecture and Art, Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou 350002, Fujian, China)

Abstract: As a crucial ornamental and economic trait of ornamental plants, flowering time directly affects their commercial value and market supply capacity. Achieving precise regulation of flowering time and year-round production has become an urgent demand for industrial development. Therefore, exploring how to achieve precise flowering period regulation based on the floral induction process of ornamental plants and its relationship with environmental factors holds significant importance for meeting market demands. With the continuous in-depth research on the flowering mechanism and the advancement of cultivation techniques, remarkable progress has been made in the regulation of the flowering period of ornamental plants. This paper summarized the morphological formation and developmental patterns of flower bud differentiation in ornamental plants, and systematically reviewed the latest research progress on 6 floral induction molecular pathways (photoperiod, gibberellin, ambient temperature, vernalization, autonomous, and age), and major flowering time regulation technologies (light, temperature, plant growth regulator, and cultivation method) in

收稿日期: 2025-08-31; 修回日期: 2025-09-29

基金项目: 福建省自然科学基金面上项目 (2025J01597); 农业农村部花卉生物学与种质创制重点实验室开放课题 (KFF202403)

作者简介: 张乔雨 (ORCID: 0009-0001-9968-2456), 从事观赏植物花发育生物学研究。E-mail: 52319026087@fafu.edu.cn。通信作者: 关云霄 (ORCID: 0000-0003-3806-6868), 讲师, 博士, 从事观赏植物重要性状发育生物学研究。E-mail: guanyunxiao@fafu.edu.cn

ornamental plants. Based on the main problems existing in the research, the key research directions for the future were proposed, to provide theoretical support and practical reference for the precise flowering period regulation and commercial production of ornamental plants. [Ch, 2 fig. 1 tab. 105 ref.]

Key words: ornamental plants; flowering period regulation; flower bud differentiation; flowering regulation technologies; molecular mechanisms

花期早晚对于植物能否在适宜的环境条件下完成生命周期具有重要意义。对于大部分观赏植物而言,花是最主要的经济器官,花的开放时间直接决定了其观赏价值和市场效益。随着花期调控技术的不断进步,观赏植物能突破自然花期限制在消费旺季集中开放,显著提升了市场竞争力和经济价值。例如通过低温诱导等技术可把蝴蝶兰 *Phalaenopsis* 开花时间从自然花期的 3—5 月调至春节前,使蝴蝶兰成为“年宵花之王”^[1]。此外,菊花 *Chrysanthemum* × *morifolium* 自然花期集中在 10—11 月,利用其短日照诱导开花的特性,在 8 月初开始遮光处理,可将开花时间提早至国庆,而通过长日照补光则能延至元旦上市^[2-4]。植物成花不仅受环境因子的调控,还与内部生理状态密切相关,同时涉及复杂的基因调控网络^[5-8]。近年来,观赏植物栽培技术和成花机制研究不断深入,为花期精准调控提供了理论依据。本研究结合国内外最新研究成果,系统综述了观赏植物花芽分化进程、不同成花途径的分子机制及花期调控技术,以期为实现观赏植物精准花期控制及商品化生产提供理论依据。

1 观赏植物的花芽分化过程

花芽分化是直接决定观赏植物开花时间的关键过程^[9],目前其形态变化研究已取得一定进展^[5]。在此过程中植物体顶端分生组织的形态发生显著变化,包括生长点隆起或凹陷、细胞分裂活性增强及芽鳞结构改变等,生长锥的形态转变及花芽内部器官原基的发育状态是判断花芽分化阶段的核心标准^[10-11]。但由于花器官结构和发育顺序的差异,不同物种花芽分化阶段划分存在差异。通常可将花芽分化过程划分为未分化期、花原基分化期、花被分化期以及雌雄蕊分化期^[12-14]。而兰科 *Orchidaceae* 和菊科 *Asteraceae* 等具有花序结构的植物,其花芽分化过程较为复杂,还包含花序分化阶段^[15-19]。菊科植物的典型特征是头状花序,其花芽分化始于花原基分生组织的发育,分化初始生长锥伸长变大,表面细胞层数明显增加,苞片原基形成后,按向心顺序形成小花原基,并进一步分化为舌状花和管状花^[17-18]。兰科植物也因其独特的花部器官结构,分化过程需再经历合蕊柱及花粉块分化 2 个特殊时期^[19]。以蝴蝶兰为例,花芽分化自顶端分生组织启动开始进入花序原基分化期,生长锥膨大隆起;随后从花序分生组织的侧翼分化出圆球状凸起进入花原基分化期;最终形成萼片、花瓣、蕊柱和花粉块后,完成分化^[10]。而月季 *Rosa chinensis* 等单生花植物的花芽分化则更为简单,其顶端分生组织直接转化为单一花原基,无需构建花序结构^[20-22]。

此外,不同观赏植物花芽分化的起始时间也存在明显差异(表 1),桂花 *Osmanthus fragrans*、荷花 *Nelumbo nucifera*、白玉兰 *Yulania denudata* 和杜鹃 *Rhododendron simsii* 花芽分化开始时间集中在上半年;芍药 *Paeonia lactiflora*、寒兰 *Cymbidium kanran*、墨兰 *Cymbidium sinense* 和大百合 *Cardiocrinum giganteum* 则集中在下半年。其中,部分植物花芽分化持续时间长达 3 个月以上,如桂花、牡丹 *Paeonia suffruticosa*、芍药、春兰、胼胝兜兰 *Paphiopedilum callosum*、大百合、山茶花 *Camellia japonica*;部分则短至 1 个月左右,如郁金香属 *Tulipa* 植物。综上所述,不同观赏植物的花芽分化时间和动态发育过程都存在较大差异,直接塑造了其开花时间的多样性。因此,探究花芽分化过程对于实现花期精准调控至关重要。

2 观赏植物花期调控分子机制

从生物学本质来看,植物开花是先营养生长阶段完成“幼年期—成年期”的发育转变,再通过整合外部环境刺激与内源发育信号,启动花芽分化并最终完成开花,这一过程依赖精密复杂的调控网络实现^[34-36]。目前已知的花期调控路径主要包括光周期、赤霉素、环境温度、春化、自主和年龄等 6 条分子

表 1 观赏植物的花芽分化过程及开花时间

Table 1 Process of flower bud differentiation and the flowering time in ornamental plants				
观赏植物	花芽分化开始时间	花芽分化持续时间/d	自然花期	参考文献
桂花 ‘厚瓣金桂’ <i>Osmanthus fragrans</i> ‘Houban Jingui’	4月	135	9—10月	[23]
荷花 <i>Nelumbo nucifera</i>	4—6月	3~5	6—8月	[21]
牡丹 <i>Paeonia suffruticosa</i>	7月	90~120	4—5月	[24]
芍药 <i>Paeonia lactiflora</i>	11月	140	4—5月	[25]
郁金香属 <i>Tulipa</i>	7月	30~45	3—5月	[22, 26]
寒兰 <i>Cymbidium kanran</i>	8—10月	45~60	10—12月	[27]
墨兰 <i>Cymbidium sinense</i>	9—10月	120~150	2—3月	[28]
春兰 <i>Cymbidium goeringii</i>	5月	120	2—3月	[29]
胼胝兜兰 <i>Paphiopedilum callosum</i>	3月	360	4—5月	[19]
夏菊 ‘优香’ <i>Chrysanthemum</i> × <i>morifolium</i> ‘Yuuka’	4—5月	25~44	6—9月	[16]
秋菊 ‘黄金球’ <i>Chrysanthemum</i> × <i>morifolium</i> ‘Golden Ball’	8—9月	30	11月	[18]
大百合 <i>Cardiocrinum giganteum</i>	11月	150	6—7月	[12]
八仙花 ‘经典红’ <i>Hydrangea macrophylla</i> ‘Classic Red’	9—10月	120	6—7月	[30]
白玉兰 <i>Yulania denudata</i>	5月	41	2—3月	[31–32]
杜鹃 <i>Rhododendron simsii</i>	6月	120	3—5月	[33]
山茶花 ‘烈香’ <i>Camellia japonica</i> ‘High Fragrance’	5月	120	12月至翌年3月	[14]

途径，这些途径在模式植物中已形成清晰的网络，但对于观赏植物花期调控的研究较少，且呈现显著的物种特异性和环境响应复杂性。

2.1 光周期途径

光是植物光合作用的能量来源，同时也影响其成花。在光周期途径中，植物叶片会响应内源和外源信号，决定何时从营养生长向生殖生长转变^[35]。其中，*CONSTANS* (*CO*) 是光周期途径中的关键基因，它通过调控成花素 *Flowering Locus T* (*FT*) 和开花整合子 *Suppressor of Overexpression of CONSTANS 1* (*SOC1*)，进而激活 *APETALA1* (*AP1*) 和 *LEAFY* (*LFY*) 的表达，最终形成花分生组织，实现营养生长向生殖生长的转变^[36]。

根据自然花期，菊花可分为夏菊、秋菊和寒菊等，秋菊通常需要严格的短日照诱导才能完成开花，而夏菊一般对光周期不敏感^[3]。在夏菊 ‘优香’ *Chrysanthemum* × *morifolium* ‘Yuuka’ 中，*FT-like* 基因 *FLOWERING LOCUS T-like 1* (*CmFTL1*) 被证实是在长日照下促进开花的成花素，*RADICAL-INDUCED CELL DEATH 1* (*CmRCD1*) 通过负调控与 *CO* 相同家族的 *B-BOX DOMAIN PROTEIN 8* (*CmBBX8*) 蛋白活性，阻碍 *CmBBX8* 靶向 *CmFTL1* 启动子，从而抑制 *CmFTL1* 的表达，延迟开花^[37–39]。*HIGUCHI* 等^[40]发现甘野菊 *Chrysanthemum seticuspe* 的 *Anti-florigenic FT* (*CsAFT*) 基因作为开花抑制子参与光周期路径。*GIGANTEA* (*CsGI*) 在日中性条件下上调 *CsAFT* 的表达^[41]，而 *CsAFT* 与 *FD-like1* (*CsFDL1*) 相互作用，直接拮抗 *CsFTL3* 的成花诱导活性，从而延迟花期^[42–43]。*NUTRITION RESPONSE AND ROOT GROWTH* (*CmNRRa*) 的表达在秋菊 ‘神马’ *Chrysanthemum* × *morifolium* ‘Jinba’ 中受光周期影响，*CmNRRa* 与 14-3-3 蛋白 *Cm14-3-3μ* 协同抑制 *CmFTL3* 和 *AP1/FRUITFULL* (*FUL*) 同源基因 *CmAFL1* 的表达，从而负调控菊花光周期开花途径^[38]。菊花中 *CmBBX24* 的表达受到短日照抑制，其异源过表达的拟南芥 *Arabidopsis thaliana* 出现推迟开花的表型，且光周期路径相关基因 *CO*、*FT* 和 *SOC1* 均下调表达，表明 *CmBBX24* 可能通过光周期诱导途径来影响开花时间^[44–45]。

此外，从文心兰 *Oncidium* ‘Gower Ramsey’ 中分离得到受光周期调控的 *FT* 同源基因 *OnFT*，该基因可以上调花分生组织特性基因 *AP1*，并使转基因拟南芥早花^[46]。春兰的 *CgFT* 基因在短日照下比长日照下表达量高，且过表达 *CgFT* 能显著上调 *CgLFY*、*CgAP1*、*CgFUL* 和 *SEPALLATA1* (*CgSEP1*) 的表达，并促进开花^[47–48]。在对光周期相对不敏感的月季中，光强是调控其开花的关键信号，在低光强条件下，*RcPIFs* 在蛋白水平和转录水平都出现明显积累，并与 *RcCO* 形成复合物，干扰 *RcCO* 与 *RcFT* 启动子结

合，从而抑制其表达并推迟开花；与之相反，在高光强条件下，光敏色素 B (RcphyB) 招募 RcOST1L 以促进 RcPIF4 降解并提早开花^[49-50] (图 1)。

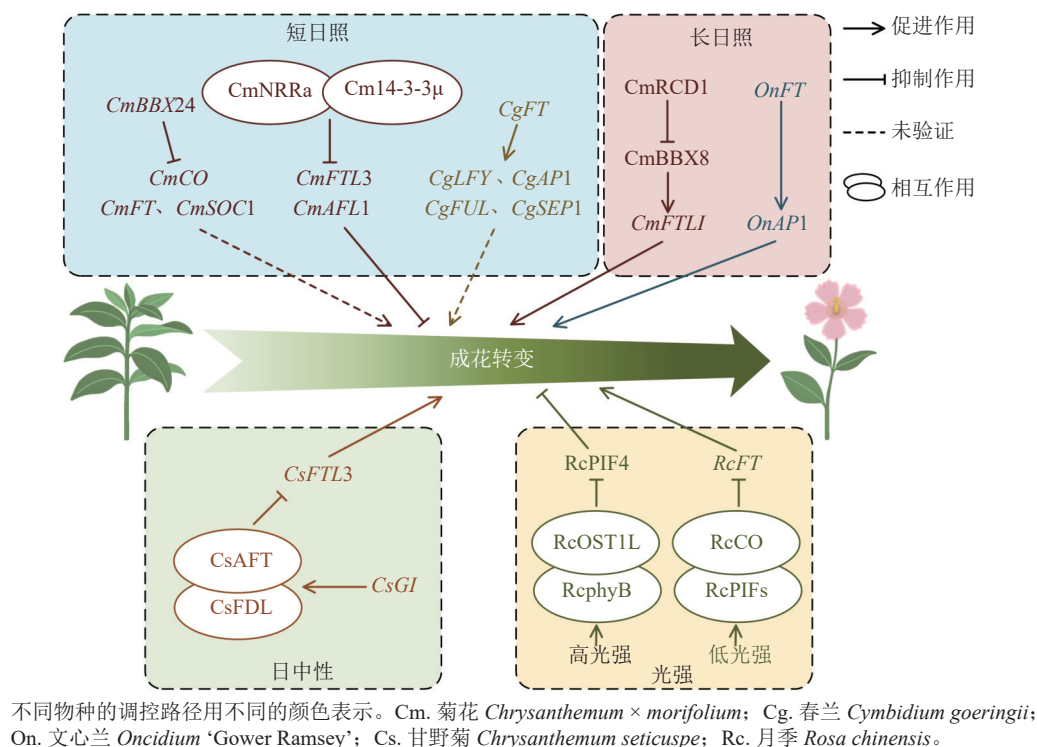


图 1 光照介导观赏植物成花转变的分子调控网络

Figure 1 Molecular regulatory network of light-mediated floral transition in ornamental plants

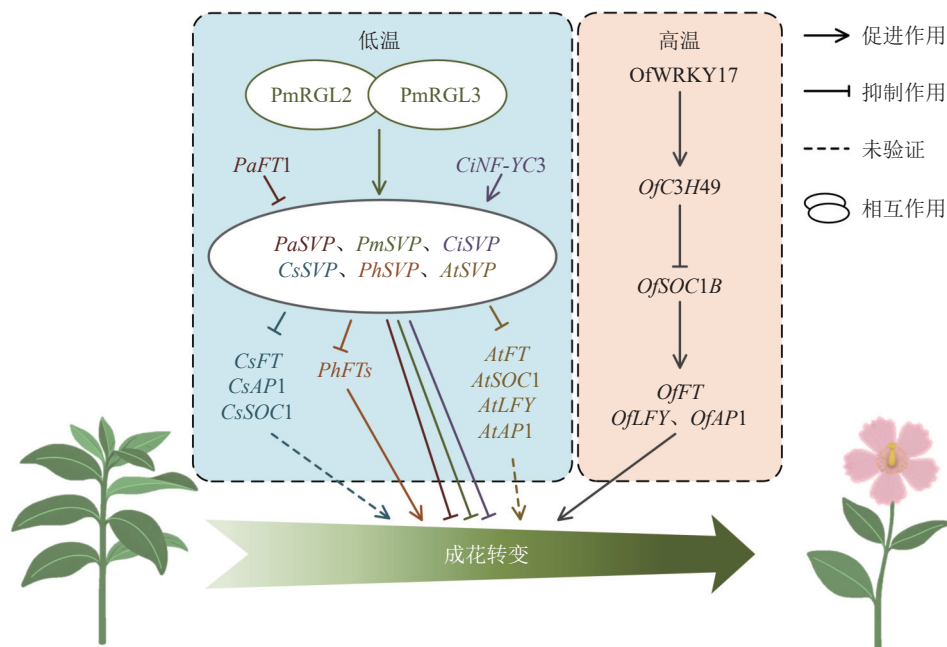
2.2 赤霉素途径

赤霉素 (GAs) 在植物的生长发育过程中扮演重要角色，尤其是对开花时间的调控。在拟南芥中，赤霉素能够促进生长抑制因子 DELLA 降解，正调控 *SOC1*、*LFY* 和 *FT* 的表达，促进成花转变^[51]。与拟南芥不同，外源赤霉素对一次开花型月季的成花具有抑制作用，而对连续开花品种无显著影响。在春季短日照条件下，外源赤霉素可激活一次开花月季中的 *RoKSN* 基因，进而以 *RoKSN* 依赖的方式抑制 *RoFT*、*RoSOC1*、*RoAP1* 和 *RoLFY* 的表达^[52-53]。但在夏季长日照环境下，施用赤霉素生物合成抑制剂多效唑并不能有效抑制 *RoKSN* 表达，也不能促进开花^[54]。在菊花中，*CmMYB2* 可通过调控赤霉素途径影响花期，过表达 *CmMYB2* 能显著提高叶片中 GA 的含量，上调 GA 合成相关基因 (如 *CmGA20ox*、*CmGA3ox*) 并下调 GA 信号抑制基因 *CmDELLAs* 的表达，从而促进菊花早花^[55]。在胼胝兜兰器官分化的第 5 阶段，GA₃ 能促进 *PcDELLAs* 蛋白降解以解除其对 *PcTCP15* 的抑制，同时上调 *PcXTH9*，加速抽薹并提前开花^[19]。

2.3 环境温度途径

环境温度途径中控制开花的关键因子是 *SHORT VEGETATIVE PHASE (SVP)*^[56]。*SVP* 是开花抑制因子，能够与 *FT* 启动子结合进而抑制 *FT* 基因的表达^[57]。在台湾蝴蝶兰 *Phalaenopsis aphrodite* 中，*PaFT1* 在诱导开花的低温处理期间会特异性上调，且可抑制由 *SVP* 过表达引起的开花延迟^[58]。此外，*PhSVP* 可结合 *PhFTs* 启动子区域的 *CAR-G-box* 元件并抑制其表达，从而影响蝴蝶兰杂交品种 ‘Little Gem Stripes’ 的成花转变^[59]。在墨兰中，*CsSVPs* 能参与低温诱导开花的调控，在过表达 *CsSVP3* 后，*CsFT*、*CsAP1*、*CsSOC1* 等基因的表达受到显著抑制，从而在开花的早期阶段发挥作用^[60]。将芍药中的 *PISVP* 基因转化拟南芥，其开花时间延迟，且 *FT*、*SOC1*、*LFY*、*AP1* 等开花促进因子的表达量显著下调^[61]。此外，*CmSVP* 也可能通过环境温度途径抑制菊花成花^[62-63]。野菊 *Chrysanthemum indicum* 的 *Nuclear Factor YC (CiNF-YC)* 家族中的 *CiNF-YC3* 与环境温度途径密切相关，过表达 *CiNF-YC3* 的拟南芥植株中，*SVP* 表达量上调，开花明显延迟^[64]。转录因子 *OfWRKY17* 能响应高温环境并促进 *OfC3H49* 的

表达, 且 *OfWRKY17-OfC3H49* 模块能够通过抑制 *OfSOC1B* 的表达成为桂花开花的负调节因子^[65]。梅花 *Prunus mume* 中 *PmRGL2/PmFRL3* 蛋白复合物能够响应低温积累, 并通过上调 *PmSVP* 和 *PmSVP-like* 抑制其开花^[6] (图 2)。



不同物种的调控路径用不同的颜色表示。Pm. 梅花 *Prunus mume*; Pa. 台湾蝴蝶兰 *Phalaenopsis aphrodite*; Ci. 野菊 *Chrysanthemum indicum*; Cs. 墨兰 *Cymbidium sinense*; Ph. 杂交蝴蝶兰 *Phalaenopsis*; At. 拟南芥 *Arabidopsis thaliana*; Of. 桂花 *Osmanthus fragrans*。

图 2 温度介导观赏植物成花转变的分子调控网络

Figure 2 Molecular regulatory network of temperature-mediated floral transition in ornamental plants

2.4 春化途径

许多植物需要长时间的低温积累 (即春化) 才能开花。参与春化作用的关键基因是 *FLOWERING LOCUS C (FLC)* 和 *FRIGIDA (FRI)*^[66]。在春化作用发生之前, *FRI* 通过上调表达 *FLC* 来推迟植物成花^[67]。而长时间的低温会逐渐抑制 *FLC* 的表达, 进而释放出开花促进因子 *SOC1* 和 *FT*, 实现成花转变^[8]。

在观赏植物中, 有关春化作用相关的基因研究集中在菊科和兰科植物方面。在夏菊中, *CmFLC-like* 受 15 °C 低温春化诱导表达, 通过直接结合 *CmFTL3* 和 *CmAFL1* 启动子的 CArG-box 元件, 抑制其转录进而延迟花期^[68-69]。在菊花 ‘神马’ 乙烯受体基因 *CmETR2* 的超表达植株中, *FLC* 的表达量显著上调, 并表现出晚花的表型, 推测该基因可能通过参与春化途径调控开花^[70]。金钗石斛 *Dendrobium nobile* 需要经过春化作用才能在春季开花, 其关键基因 *AGAMOUS-like 19 (DnAGL19)* 的表达在低温诱导的腋芽中大幅上调, 且该基因在拟南芥中的异源过表达能提早花期, 证实了 *DnAGL19* 在金钗石斛春化途径中的重要功能^[71]。

2.5 自主途径

与春化途径相似, 自主途径也通过调控 *FLC* 基因影响 *AP1* 和 *LFY* 的表达, 最终调节植物开花过程^[72]。参与拟南芥自主途径的基因主要有 6 个: *FVE*、*FCA*、*FLK*、*FY*、*FLD* 和 *FPA*, 这些基因都是 *FT* 的同源基因, 它们之间存在复杂的相互作用, 但主要作用均是抑制 *FLC* 和 *SVP* 的转录和翻译, 解除其对 *FT* 和 *SOC1* 的抑制从而促进开花^[73]。在菊花中, TIFY 家族基因 *CmJAZ1-like* 的过表达株系出现晚花现象, 且 *CmDRM1* 和 *CmFVE* 基因的表达水平显著降低, *CmFLC* 和 *CmSVP* 的表达水平显著升高, 表明 *CmJAZ1-like* 介导的开花时间调控可能依赖于自主途径^[74]。此外, *CmERF110* 通过与自主开花途径基因 *CmFLK* 互作, 影响生物钟进而加速菊花的开花进程^[75]。

2.6 年龄途径

年龄途径是植物依靠自身年龄控制开花的一种独立调节机制, 由 microRNA156 (miR156)-SPLs-

miR172 的级联路径组成^[76]。随着植物的生长, *miR156* 表达水平下降, *SPLs* 的积累上升, 进而直接促进 *LFY*、*AP1* 和 *SOC1* 表达量以促进开花^[77]。而 *miR172* 是 *SPL* 的靶基因, 其表达受 *SPL* 调控, 并进一步负调控开花抑制子 *AP2*^[78]。

月季 *RcSPL1* 蛋白的积累受上游 *Rc-miR156* 的负调控, 超表达 *RcSPL1* 会显著提高下游基因 *RcAP1*、*RcFUL* 和 *RcLFY* 的表达量, 促进月季开花^[7]。此外, HUANG 等^[79] 发现作为植物开花和昼夜节律信号之间的关键连接点, *RhSPL4-RhPRR5L* 模块正向调控月季开花时间。*miR156* 靶基因 *SPL13A* 通过激活年龄途径相关基因 *AP1* 和 *primary-MIR172*, 促进台湾百合 *Lilium formosanum* 茎伸长和成花转变^[80]。菊花中, *CmNF-YB8* 是调控花期的关键因子, 其表达受年龄调控, 可直接结合菊花 *cmo-MIR156* 基因的启动子并调控其表达, 当 *CmNF-YB8* 沉默时, *cmo-MIR156* 表达降低、*CmSPLs* 表达量升高, 导致菊花提前完成幼年期向成年期的转变并提早开花, 而异位表达 *cmo-MIR156* 可恢复 *CmNF-YB8* 沉默植株的早花表型, 证实 *CmNF-YB8* 通过年龄途径中的 *cmo-MIR156-SPL* 模块调控菊花花期^[81]。此外, 野菊中的 *Cinf-yb8* 突变体开花时间较野生型显著提前, 而 *CiLDL1-RNAi* 株系则延迟, 原因是 *CiNF-YB8* 与 *CiLDL1* 通过竞争结合 *CiNF-YC1* 的组蛋白折叠结构域 (HFD) 分别形成功能拮抗的异源三聚体复合物, *CiLDL1* 和 *CiNF-YB8* 对 *cin-MIR156ab* 表达具有相反的调控作用, 影响该基因座上 H3K4me2 的水平^[82]。

在复杂的成花转变调控网络中, 6 条调控途径并不是独立的, 它们之间相互促进或制约。如 *RcTAF15b* 协同 *RcSPL1* 将年龄途径和自主途径整合, 共同调节下游开花基因的表达, 加速月季成花^[7]; 在梅花中受外源赤霉素负调控的基因 *PmSBP1/6* 与 *miR156f* 的表达模式呈负相关; 在烟草中异源过表达 *PmSBP1/6* 能响应光周期调控呈现早花表型, 且内源 *SOC1* 表达显著上调。上述结果表明 *PmSBP1/6* 可能同时受赤霉素和光周期途径调控^[83]。此外, 在不同观赏植物中, 相同基因会表现出不同的功能, 如过表达 *CmJAZ1-like* 基因延迟了菊花的开花, 而 *AtJAZ1ΔJas* 的过表达则加速拟南芥开花^[74]。

3 花期调控技术

植物能够精准感知并及时响应环境的变化, 从而为开花选择最佳时机^[84]。基于观赏植物成花的理论基础, 对其花期调控技术展开探究, 并在生产中进行了广泛应用。目前, 主要通过光照调控、温度管理、植物生长调节剂调控以及不同栽培方式管理对观赏植物进行花期调控。

3.1 光照调控

光周期调控可显著影响多种观赏植物的开花时间^[85]。对于短日照植物而言, 适当减少光照时长能促进开花, 如典型的短日照植物菊花, 需要黑暗时长超过临界最小值才会开花^[41]。多数兰科植物对光周期反应较弱^[86], 但充足的光照有助于营养积累, 进而促进开花。如随着光照时间的增加, 墨兰花期延长, 12 h 光照处理相比于 8 h 光照处理能够延长墨兰花期 5~10 d^[28]。光质和光强对花期调控的影响亦非常重要, 远红光能够在长日照条件下促进夏菊开花^[87]; 在强光下月季开花时间显著早于弱光^[50]; 30% 遮光处理的低光强条件可使卡特树兰 *Cattleya intermedia* 的盛花期显著提前^[88]; 蝴蝶兰在低光强下花序出现时间比高光强推迟 47 d^[89]。

3.2 温度调控

温度对不同观赏植物花期的影响不同。许多热带兰科植物需低温诱导成花, 如春兰在低于 5.0 ℃, 且处理时长达 105~350 h 时最有利于其成花^[29,90]; 百合科 *Liliaceae* 植物能够通过低温春化打破种球休眠并促进花芽分化, 如在 4.0 ℃ 条件下处理百合 9 周能够使花期提前^[91]; 4.0 ℃ 低温处理 5~7 周可提前八仙花的花期, 且低温时长较长时, 开花天数相对延长^[92]。此外, 适度高温会促进兜兰花芽分化启动, 如长瓣兜兰 *Paphiopedilum dianthum* 在 23.3 ℃ 时花芽分化开始时间较 16.7~17.7 ℃ 时提早约 15 d^[9]; 18.0 ℃ 处理 6 周会诱导晚春时节郁金香 *Tulipa gesneriana* 子球茎从营养期向生殖期转变^[93]; 水仙 *Narcissus tazetta* 在 30 ℃ 下处理 80 d 能够显著提高其开花率^[94]。合理的温差也会影响植物开花。寒兰在昼夜温度为 28 ℃/18 ℃ 组合下花期提前 55 d, 而 25 ℃/15 ℃ 的组合延迟花期 14 d^[95]。

3.3 植物生长调节剂调控

植物生长调节剂可以调控植物体内重要的信号分子, 通过调节细胞分裂、分化和器官发育过程, 在花芽分化和开花进程中发挥关键作用。赤霉素可显著促进多种观赏植物的花芽分化和开花进程。对花序

原基膨大期的蝴蝶兰喷施 $100 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1} \text{GA}_3$, 能使蝴蝶兰开花提前 $5 \sim 10 \text{ d}$ ^[96]; 对低温处理的春兰喷施 $60 \sim 90 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1} \text{GA}_3$ 能进一步增强促花效果^[90]; 向日葵 *Helianthus annuus* 在 $50 \sim 300 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1} \text{GA}_3$ 处理下花期提前 $2 \sim 5 \text{ d}$, 但持花期缩短^[97]; 用 $0.1 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{GA}_3$ 处理的菊花能在不同光周期下均提早开花^[98]。值得注意的是, GA_3 的使用剂量需精确控制, 如在八仙花中, 过高或过低剂量都可能导致花序畸形或推迟开花, $7.5 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1} \text{GA}_3$ 处理促花效果最好^[92]。除赤霉素外, 其他植物生长调节剂也参与花期调控。高浓度生长素 (IAA) 可抑制花梗伸长, 而低浓度则促进花芽形成^[99]。脱落酸 (ABA) 能阻碍蝴蝶兰花序形成^[100]。喷施 6-苄氨基嘌呤 (6-BA) 能刺激蝴蝶兰花芽分化, 增加其花梗数和花朵数^[101], 还能诱导白玉兰当年二次开花^[32]。外源施加乙烯利 (ETH) 可使寒兰推迟开花 $10 \sim 20 \text{ d}$ ^[95]。

3.4 栽培方式调控

栽培管理方式 (如水肥管理、修剪与摘心等) 能在一定程度上影响花期。适当的氮磷钾配比能显著促进海棠 ‘长寿冠’ *Chaenomeles speciosa* ‘Changshouguan’ 的花芽分化, 当施以氮肥 $1.2 \text{ g} \cdot \text{株}^{-1}$ 、磷肥 $0.3 \text{ g} \cdot \text{株}^{-1}$ 和钾肥 $0.4 \text{ g} \cdot \text{株}^{-1}$ 时, 促花效果最佳^[102]。对莲瓣兰 *Cymbidium tortisepalum* ‘Fukuyama’ 增施质量比为 14:20:20 的氮磷钾三元缓效复合肥, 可为花器官原基形成提供充足养分, 有效促进花芽分化^[103]。对月季进行合理修剪可以消除其顶端抑制作用, 促进侧芽萌发和花芽形成, 进而促进花期^[104]。此外, 摘心能够打破菊花的顶端优势, 使顶端的养分重新分配至侧芽, 促使侧芽启动花芽分化; 但二次摘心会导致整体花芽分化启动时间推迟^[105]。

4 总结与展望

花期调控作为观赏植物育种与生产的核心环节, 已从传统环境调控技术向分子机制研究深度推进。借助花期调控技术及分子生物学, 不仅鉴定出许多调控成花诱导与花发育时序的关键基因, 也初步构建了遗传因子与环境信号互作的花期调控网络。然而相较于模式植物, 观赏植物花期调控的研究仍存在显著局限: ①多数观赏植物基因组信息匮乏、遗传背景复杂, 且高效遗传转化体系尚未建立, 导致关键基因的功能验证难以开展, 阻碍了多年生花卉花期调控机制的解析; ②现有研究多聚焦于单一因子对花期的影响, 对于多因子的协同作用机制尚未阐明, 缺乏可用于生产实践的多变量调控模型; ③过度依赖温室系统的高能耗设施, 成本高昂且对环境造成压力, 与低碳农业的发展方向相悖。

要进一步优化花期调控的手段, 未来研究需从基础机制与技术应用创新两方面进行突破, 可重点关注以下几点: ①挖掘特定观赏植物品种独特的花期调控通路与机制。如通过比较基因组学分析菊科中光周期敏感型品种 (秋菊) 与不敏感型品种 (夏菊) 差异, 鉴定调控菊科光周期不敏感特性的关键基因, 为解析观赏植物花期调控的替代途径提供线索; ②强化多因子互作网络的解析, 如整合环境信号、激素水平与基因表达数据, 构建三者协作的花期调控模型; ③突破遗传转化效率低下的瓶颈, 建立高效基因编辑体系定向修饰开花关键基因, 培育花期可控的新品种; ④从转录水平及表观遗传角度深入解析环境因子调控观赏植物花期的分子机制, 进而挖掘关键靶基因用于定向育种。这些研究可为观赏植物的分子育种与高效生产提供理论支撑, 进而推动观赏花卉产业向高品质、低能耗及可持续的方向发展, 最终实现“按需开花”。

5 参考文献

- [1] 张英杰. 蝴蝶兰花期的分子调控机制研究[D]. 北京: 北京林业大学, 2023.
ZHANG Yingjie. *Molecular Regulation Mechanism of Flowering Time of Phalaenopsis*[D]. Beijing: Beijing Forestry University, 2023.
- [2] 孙静清. 不同处理措施对菊花生长的影响[J]. 北方园艺, 2008(12): 130–132.
SUN Jingqing. Effects of different treatment measures on *Chrysanthemum* growth [J]. *Northern Horticulture*, 2008(12): 130–132.
- [3] 万亚楠. 菊花的花期调控方法初探[J]. 现代园艺, 2013(10): 50–51.
WAN Ya'nan. Preliminary study on flowering regulation method of *Chrysanthemum* [J]. *Contemporary Horticulture*, 2013(10): 50–51.

- [4] CANNON J A, SHEN Li, JHUND P S, *et al.* Clinical outcomes according to QRS duration and morphology in the irbesartan in patients with heart failure and preserved systolic function (I-PRESERVE) trial [J]. *European Journal of Heart Failure*, 2016, **18**(8): 1021–1031.
- [5] CHAHTANE H, LAI Xuelei, TICHITSKY G, *et al.* Flower development in *Arabidopsis* [J]. *Methods in Molecular Biology*, 2023, **2686**: 3–38.
- [6] GAO Feng, SEGBO S, HUANG Xiao, *et al.* PmRGL2/PmFRL3-PmSVP module regulates flowering time in Japanese apricot (*Prunus mume* Sieb. et Zucc.) [J]. *Plant, Cell & Environment*, 2025, **48**(5): 3415–3430.
- [7] YU Rui, XIONG Zhiying, ZHU Xinhui, *et al.* RcSPL1–RcTAF15b regulates the flowering time of rose (*Rosa chinensis*) [J/OL]. *Horticulture Research*, 2023, **10**(6): uhad083 [2025-08-25]. DOI: [10.1093/hr/uhad083](https://doi.org/10.1093/hr/uhad083).
- [8] BASTOW R, MYLNE J S, LISTER C, *et al.* Vernalization requires epigenetic silencing of *FLC* by histone methylation [J]. *Nature*, 2004, **427**(6970): 164–167.
- [9] FENG Jingqiu, XIA Qian, ZHANG Fengping, *et al.* Is seasonal flowering time of *Paphiopedilum* species caused by differences in initial time of floral bud differentiation [J/OL]. *AoB Plants*, 2021, **13**(5): plab053 [2025-08-25]. DOI: [10.1093/aobpla/plab053](https://doi.org/10.1093/aobpla/plab053).
- [10] 许中平, 张燕, 袁秀云, 等. 依据显微结构及光合特性探讨蝴蝶兰花芽分化的时期 [J]. 园艺学报, 2020, **47**(7): 1359–1368.
- XU Shenping, ZHANG Yan, YUAN Xiuyun, *et al.* Explore the key period of floral determination based on the microstructure and photosynthetic characteristics in *Phalaenopsis* [J]. *Acta Horticulturae Sinica*, 2020, **47**(7): 1359–1368.
- [11] 李岩, 刘朝辉, 许会敏. 植物显微技术实验教程 [M]. 北京: 中国农业大学出版社, 2022: 104.
- LI Yan, LIU Zhaohui, XU Huimin. *Experimentaf Course of Plant Microtechnique* [M]. Beijing: China Agricultural University Press, 2022: 104.
- [12] 魏钰, 董知洋, 张蕾, 等. 大百合花序分化及生理生化特征 [J]. 中国农业大学学报, 2023, **28**(8): 108–118.
- WEI Yu, DONG Zhiyang, ZHANG Lei, *et al.* Inflorescence differentiation of *Cardiocrinum giganteum* and its morphological and physiological-biochemical characteristics [J]. *Journal of China Agricultural University*, 2023, **28**(8): 108–118.
- [13] 孙阳, 朱栗琼, 关超, 等. 木兰科白兰花芽分化的形态学分析 [J/OL]. 分子植物育种, 2023-04-23 [2025-08-25]. <https://kns.cnki.net/KCMS/detail/detail.aspx?filename=FZZW20230420005&dbname=CJFD&dbcode=CJFQ>.
- SUN Yang, ZHU Liqiong, GUAN Chao, *et al.* Morphological observation of flower bud differentiation process of *Michelia alba* [J/OL]. *Molecular Plant Breeding*, 2023-04-23 [2025-08-25]. <https://kns.cnki.net/KCMS/detail/detail.aspx?filename=FZZW20230420005&dbname=CJFD&dbcode=CJFQ>.
- [14] 蔡艳飞, 施自明, 付学维, 等. 山茶花 ‘烈香’ 花芽分化进程及内源激素变化 [J/OL]. 分子植物育种, 2024-07-22 [2025-08-25]. <https://kns.cnki.net/KCMS/detail/detail.aspx?filename=FZZW20240718002&dbname=CJFD&dbcode=CJFQ>.
- CAI Yanfei, SHI Ziming, FU Xuewei, *et al.* Flower bud differentiation and endogenous hormone changes of *Camellia* ‘High Fragrance’ [J/OL]. *Molecular Plant Breeding*, 2024-07-22 [2025-08-25]. <https://kns.cnki.net/KCMS/detail/detail.aspx?filename=FZZW20240718002&dbname=CJFD&dbcode=CJFQ>.
- [15] 周华近, 张志敏, 王贤荣, 等. 雪落樱花芽形态分化探究 [J/OL]. 分子植物育种, 2024-03-07 [2025-08-25]. <https://kns.cnki.net/KCMS/detail/detail.aspx?filename=FZZW20240301004&dbname=CJFD&dbcode=CJFQ>.
- ZHOU Huajin, ZHANG Zhimin, WANG Xianrong, *et al.* Exploration of the morphological differentiation of *Cerasus xueluoensis* buds [J/OL]. *Molecular Plant Breeding*, 2024-03-07 [2025-08-25]. <https://kns.cnki.net/KCMS/detail/detail.aspx?filename=FZZW20240301004&dbname=CJFD&dbcode=CJFQ>.
- [16] 任莉萍. 基于转录组夏菊花芽分化和菊花脑低温响应的优异基因挖掘 [D]. 南京: 南京农业大学, 2015.
- REN Liping. *Excellent Gene Mining Related to Flower Bud Differentiation in Summer Flowering Chrysanthemum and Response to Low Temperature in Chrysanthemum nankingense* [D]. Nanjing: Nanjing Agricultural University, 2015.
- [17] 胡晓龙, 田绍泽, 胡惠蓉. ‘晨光’ 大花金鸡菊花芽分化及光周期特性研究 [J]. 南京林业大学学报 (自然科学版), 2019, **43**(4): 43–47.
- HU Xiaolong, TIAN Shaoze, HU Huirong. Study on floral bud differentiation and photoperiod characteristics of *Coreopsis grandiflora* ‘Early Sunrise’ [J]. *Journal of Nanjing Forestry University (Natural Sciences Edition)*, 2019, **43**(4): 43–47.
- [18] 石万里, 姚毓璆. 菊花花芽分化初步研究 [J]. 园艺学报, 1990, **17**(4): 309–312, 324.

- SHI Wanli, YAO Yuqiu. Preliminary researches on flower bud differentiation of *Chrysanthemums* [J]. *Acta Horticulturae Sinica*, 1990, 17(4): 309–312, 324.
- [19] YIN Yuying, LI Ji, GUO Beiyi, *et al.* Exogenous GA₃ promotes flowering in *Paphiopedilum callosum* (Orchidaceae) through bolting and lateral flower development regulation[J/OL]. *Horticulture Research*, 2022, 9: uhac091p[2025-08-29]. DOI: 10.1093/hr/uhac091.
- [20] 李元鹏, 张英杰, 张京伟, 等. 月季花芽分化形态观测及遮阴对其进程的影响[J]. 分子植物育种, 2024, 22(8): 2715–2721.
- LI Yuanpeng, ZHANG Yingjie, ZHANG Jingwei, *et al.* Observation on morphology of flower bud differentiation and the effect of shading on the process of *Rosa* [J]. *Molecular Plant Breeding*, 2024, 22(8): 2715–2721.
- [21] 胡鑫, 王彦杰, 金奇江, 等. 活体取样并鉴定荷花花芽分化时期的方法研究[J]. 江苏农业科学, 2018, 46(24): 113–115.
- HU Xin, WANG Yanjie, JIN Qijiang, *et al.* Study on methods of sampling in vivo and flower bud differentiation period identification of *Nelumbo nucifera* [J]. *Jiangsu Agricultural Sciences*, 2018, 46(24): 113–115.
- [22] 张亚梅, 曹云冰, 张一单. 4个郁金香品种在博州温室的引种试验[J]. 南方农业, 2025, 19(14): 14–16.
- ZHANG Yamei, CAO Yunbing, ZHANG Yidan. Introduction experiment of four tulip varieties in greenhouse in Bozhou [J]. *South China Agriculture*, 2025, 19(14): 14–16.
- [23] 王英, 张超, 付建新, 等. 桂花花芽分化和花开放研究进展[J]. 浙江农林大学学报, 2016, 33(2): 340–347.
- WANG Ying, ZHANG Chao, FU Jianxin, *et al.* Progresses on flower bud differentiation and flower opening in *Osmanthus fragrans* [J]. *Journal of Zhejiang A&F University*, 2016, 33(2): 340–347.
- [24] 陈庭巧, 董晓晓, 袁涛, 等. 单花、有侧花牡丹品种花芽分化特点及内源激素变化[J]. 广西植物, 2023, 43(2): 368–378.
- CHEN Tingqiao, DONG Xiaoxiao, YUAN Tao, *et al.* Flower bud differentiation characteristics and endogenous hormone changes of in single and lateral-flowered tree peony (*Paeonia* Sect. *Moutan*) cultivars [J]. *Guihaia*, 2023, 43(2): 368–378.
- [25] 王桐霖, 吕梦雯, 徐金光, 等. 芍药鳞芽年发育进程及生理机制的研究[J]. 植物生理学报, 2019, 55(8): 1178–1190.
- WANG Tonglin, LÜ Mengwen, XU Jinguang, *et al.* Study on the developmental process and physiological mechanism of the bulbils of *Paeonia lactiflora* [J]. *Plant Physiology Journal*, 2019, 55(8): 1178–1190.
- [26] 张继娜. 郁金香花芽分化的观察与研究[J]. 甘肃农业大学学报, 2006, 41(4): 41–44.
- ZHANG Jina. Observation and research on flower bud differentiation of tulip in Lanzhou [J]. *Journal of Gansu Agricultural University*, 2006, 41(4): 41–44.
- [27] 龚湑. 寒兰成花机理及花期调控研究[D]. 福州: 福建农林大学, 2015.
- GONG Tian. *Mechanism of Floral Formation of Cymbidium kanran and Flowering Regulation*[D]. Fuzhou: Fujian Agriculture and Forestry University, 2015.
- [28] 李淑娴. 墨兰成花机理及花期调控技术研究[D]. 福州: 福建农林大学, 2016.
- LI Shuxian. *Mechanism of Flower Development and Early Flowering Technique of Cymbidium sinense*[D]. Fuzhou: Fujian Agriculture and Forestry University, 2016.
- [29] 刘晓芬, 凌晓祺, 向理理, 等. 温度和赤霉素对春兰开花的调控[J]. 浙江农业学报, 2023, 35(2): 355–363.
- LIU Xiaofen, LING Xiaoqi, XIANG Lili, *et al.* Effect of temperature and gibberellin on flowering regulation of *Cymbidium goeringii* [J]. *Acta Agriculturae Zhejiangensis*, 2023, 35(2): 355–363.
- [30] 张国兵, 罗玉兰. 八仙花花芽分化形态观察及成花机理研究[J]. 中国农学通报, 2019, 35(34): 72–76.
- ZHANG Guobing, LUO Yulan. Architectural development of inflorescence and flowering mechanism of *Hydrangea macrophylla* [J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2019, 35(34): 72–76.
- [31] 范李节, 陈梦倩, 王宁杭, 等. 3种木兰属植物花芽分化时期及形态变化[J]. 东北林业大学学报, 2018, 46(1): 27–30, 39.
- FAN Lijie, CHEN Mengqian, WANG Ninghang, *et al.* Flower bud differentiation of three species of *Magnolia* [J]. *Journal of Northeast Forestry University*, 2018, 46(1): 27–30, 39.
- [32] 陈香波, 张冬梅, 傅仁杰, 等. 白玉兰二次开花诱导与生理调控研究[J]. 南京林业大学学报(自然科学版), 2024, 48(5): 97–104.
- CHEN Xiangbo, ZHANG Dongmei, FU Renjie, *et al.* Induction and physiological regulatory mechanism of secondary flowering in *Yulania denudata* [J]. *Journal of Nanjing Forestry University (Natural Sciences Edition)*, 2024, 48(5): 97–104.
- [33] 罗培润. 生长调节剂诱导杜鹃花芽形成及打破休眠提早开花效应[D]. 福州: 福建农林大学, 2023.

- LUO Peirun. *Effects of Growth Regulators on Bud Formation and Early Flowering of Rhododendron* [D]. Fuzhou: Fujian Agriculture and Forestry University, 2023.
- [34] SHEPPARD T L. Flowers from a sweetheart[J/OL]. *Nature Chemical Biology*, 2013, **9**(4): 215[2025-08-25]. DOI: [10.1038/nchembio.1222](https://doi.org/10.1038/nchembio.1222).
- [35] AMASINO R. Seasonal and developmental timing of flowering [J]. *The Plant Journal*, 2010, **61**(6): 1001–1013.
- [36] CORBESIER L, VINCENT C, JANG S, *et al.* FT protein movement contributes to long-distance signaling in floral induction of *Arabidopsis* [J]. *Science*, 2007, **316**(5827): 1030–1033.
- [37] WANG Lijun, CHENG Hua, WANG Qi, *et al.* CmRCD1 represses flowering by directly interacting with CmBBX8 in summer chrysanthemum [J]. *Horticulture Research*, 2021, **8**(1): 79–79.
- [38] CHENG Hua, ZHANG Jiaxin, ZHANG Yu, *et al.* The Cm14-3-3 μ protein and CCT transcription factor CmNRRa delay flowering in *Chrysanthemum* [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2023, **74**(14): 4063–4076.
- [39] MAO Yachao, SUN Jing, CAO Peipei, *et al.* Functional analysis of alternative splicing of the *FLOWERING LOCUS T* orthologous gene in *Chrysanthemum morifolium* [J/OL]. *Horticulture Research*, 2016, **3**: 16058[2025-08-25]. DOI: [10.1038/hortres.2016.58](https://doi.org/10.1038/hortres.2016.58).
- [40] HIGUCHI Y, NARUMI T, ODA A, *et al.* The gated induction system of a systemic floral inhibitor, antiflorigen, determines obligate short-day flowering in chrysanthemums [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2013, **110**(42): 17137–17142.
- [41] ODA A, HIGUCHI Y, HISAMATSU T. Constitutive expression of *CsGI* alters critical night length for flowering by changing the photo-sensitive phase of anti-florigen induction in chrysanthemum [J/OL]. *Plant Science*, 2020, **293**: 110417[2025-08-25]. DOI: [10.1016/j.plantsci.2020.110417](https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2020.110417).
- [42] ODA A, NARUMI T, LI Tuoping, *et al.* *CsFTL3*, a *Chrysanthemum FLOWERING LOCUS T*-like gene, is a key regulator of photoperiodic flowering in chrysanthemums [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2012, **63**(3): 1461–1477.
- [43] NAKANO Y, TAKASE T, TAKAHASHI S, *et al.* Chrysanthemum requires short-day repeats for anthesis: gradual *CsFTL3* induction through a feedback loop under short-day conditions [J]. *Plant Science*, 2019, **283**: 247–255.
- [44] YANG Yingjie, MA Chao, XU Yanjie, *et al.* A zinc finger protein regulates flowering time and abiotic stress tolerance in chrysanthemum by modulating gibberellin biosynthesis [J]. *The Plant Cell*, 2014, **26**(5): 2038–2054.
- [45] 张子昕. 菊花 CmTPL1-2 调控开花的分子机制研究 [D]. 南京: 南京农业大学, 2019.
- ZHANG Zixin. *The Molecular Mechanism of Chrysanthemum CmTPL1-2 Involved in the Flowering Regulation* [D]. Nanjing: Nanjing Agricultural University, 2019.
- [46] HOU Chengjing, YANG C H. Functional analysis of FT and TFL1 orthologs from orchid (*Oncidium* ‘Gower Ramsey’) that regulate the vegetative to reproductive transition [J]. *Plant and Cell Physiology*, 2009, **50**(8): 1544–1557.
- [47] HUANG Weiting, FANG Zhongming, ZENG Songjun, *et al.* Molecular cloning and functional analysis of three *FLOWERING LOCUS T* (*FT*) homologous genes from Chinese *Cymbidium* [J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2012, **13**(9): 11385–11398.
- [48] XIANG Lin, LI Xiaobai, QIN Dehui, *et al.* Functional analysis of *FLOWERING LOCUS T* orthologs from spring orchid (*Cymbidium goeringii* Rchb. f.) that regulates the vegetative to reproductive transition [J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2012, **58**: 98–105.
- [49] SUN Jingjing, LU Jun, BAI Mengjuan, *et al.* Phytochrome-interacting factors interact with transcription factor CONSTANS to suppress flowering in rose [J]. *Plant Physiology*, 2021, **186**(2): 1186–1201.
- [50] SUN Jingjing, LIU Hongchi, WANG Weinan, *et al.* RcOST1L phosphorylates RcPIF4 for proteasomal degradation to promote flowering in rose [J]. *New Phytologist*, 2024, **243**(4): 1387–1405.
- [51] 郑慧俊, 龚仲幸, 蔡芳芳, 等. RAV 转录因子在植物开花调控中的功能 [J/OL]. 分子植物育种, 2023-05-16[2025-08-25]. <https://kns.cnki.net/KCMS/detail/detail.aspx?filename=FZZW20230515004&dbname=CJFD&dbcode=CJFQ>.
- ZHENG Huijun, GONG Zhongxing, CAI Fangfang, *et al.* The role of RAV transcription factors in molecular regulation of plant flowering [J/OL]. *Molecular Plant Breeding*, 2023-05-16[2025-08-25]. <https://kns.cnki.net/KCMS/detail/detail.aspx?filename=FZZW20230515004&dbname=CJFD&dbcode=CJFQ>.
- [52] RANDOUX M, JEAUFFRE J, THOUROUDE T, *et al.* Gibberellins regulate the transcription of the continuous flowering regulator, RoKSN, a rose TFL1 homologue [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2012, **63**(18): 6543–6554.

- [53] RANDOUX M, DAVIÈRE J M, JEAUFFRE J, *et al.* RoKSN, a floral repressor, forms protein complexes with RoFD and RoFT to regulate vegetative and reproductive development in rose [J]. *New Phytologist*, 2014, **202**(1): 161–173.
- [54] 孙晶晶. RcPIFs 在遮荫条件下调控月季开花的分子机制[D]. 南京: 南京农业大学, 2021.
SUN Jingjing. *The Molecular Mechanism of Flowering Time Regulation by RcPIFs Under Shade in Rosa chinensis* [D]. Nanjing: Nanjing Agricultural University, 2021.
- [55] ZHU Lu, GUAN Yunxiao, LIU Yanan, *et al.* Regulation of flowering time in chrysanthemum by the R2R3 MYB transcription factor *CmMYB2* is associated with changes in gibberellin metabolism[J/OL]. *Horticulture Research*, 2020, **7**(1): 96 [2025-08-25]. DOI: [10.1038/s41438-020-0317-1](https://doi.org/10.1038/s41438-020-0317-1).
- [56] LEE J H, YOO S J, PARK S H, *et al.* Role of SVP in the control of flowering time by ambient temperature in *Arabidopsis* [J]. *Genes & Development*, 2007, **21**(4): 397–402.
- [57] JANG S, TORTI S, COUPLAND G. Genetic and spatial interactions between FT, TSF and SVP during the early stages of floral induction in *Arabidopsis* [J]. *The Plant Journal*, 2009, **60**(4): 614–625.
- [58] JANG S, CHOI S C, LI H Y, *et al.* Functional characterization of *Phalaenopsis aphrodite* flowering genes *PaFT1* and *PaFD*[J/OL]. *PLoS One*, 2015, **10**(8): e0134987 [2025-08-25]. DOI: [10.1371/journal.pone.0134987](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0134987).
- [59] JIANG Li, JIANG Xiaoxiao, LI Yanna, *et al.* FT-like paralogs are repressed by an SVP protein during the floral transition in *Phalaenopsis* orchid [J]. *Plant Cell Reports*, 2022, **41**(1): 233–248.
- [60] YANG Fengxi, GAO Jie, WEI Yonglu, *et al.* The genome of *Cymbidium sinense* revealed the evolution of orchid traits [J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2021, **19**(12): 2501–2516.
- [61] 籍凤娇, 马燕, 亓帅, 等. 芍药 PISVP 基因的克隆及其花期调控功能分析[J]. 园艺学报, 2022, **49**(11): 2367–2376.
JI Fengjiao, MA Yan, QI Shuai, *et al.* Cloning and functional analysis of peony *PISVP* gene in regulating flowering [J]. *Acta Horticulturae Sinica*, 2022, **49**(11): 2367–2376.
- [62] 高耀辉, 魏光普, 马斌, 等. 菊花 CmSVP 基因结构及表达模式分析[J]. 河南农业科学, 2021, **50**(2): 124–129.
GAO Yaohui, WEI Guangpu, MA Bin, *et al.* Analysis of *CmSVP* gene structure and expression pattern in chrysanthemum [J]. *Journal of Henan Agricultural Sciences*, 2021, **50**(2): 124–129.
- [63] ZHANG Zixin, HU Qian, GAO Zheng, *et al.* Flowering repressor CmSVP recruits the TOPLESS corepressor to control flowering in chrysanthemum [J]. *Plant Physiology*, 2023, **193**(4): 2413–2429.
- [64] WANG Xueting, YAO Yao, WEN Shiyun, *et al.* Genome-wide characterization of *Chrysanthemum indicum* nuclear factor Y, subunit C gene family reveals the roles of CnNF-YCs in flowering regulation[J/OL]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2022, **23**(21): 12812 [2025-08-25]. DOI: [10.3390/ijms232112812](https://doi.org/10.3390/ijms232112812).
- [65] YE Yong, LU Xinke, KONG En, *et al.* OfWRKY17-OfC3H49 module responding to high ambient temperature delays flowering via inhibiting *OfSOC1B* expression in *Osmanthus fragrans*[J/OL]. *Horticulture Research*, 2025, **12**(1): uhae273 [2025-08-25]. DOI: [10.1093/hr/uhae273](https://doi.org/10.1093/hr/uhae273).
- [66] TASAKI K, HIGUCHI A, FUJITA K, *et al.* Development of molecular markers for breeding of double flowers in Japanese gentian[J/OL]. *Molecular Breeding*, 2017, **37**(3): 33 [2025-08-25]. DOI: [10.1007/s11032-017-0633-9](https://doi.org/10.1007/s11032-017-0633-9).
- [67] CHOI K, KIM J, HWANG H J, *et al.* The FRIGIDA complex activates transcription of FLC, a strong flowering repressor in *Arabidopsis*, by recruiting chromatin modification factors [J]. *The Plant Cell*, 2011, **23**(1): 289–303.
- [68] HU Qian, YIN Mengru, GAO Zheng, *et al.* Late flowering in chrysanthemum induced by low ambient temperature is mediated by *FLOWERING LOCUS C-like* [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2025, **76**(8): 2192–2206.
- [69] 展妍丽, 王萃铂, 亓钰莹, 等. 菊花开花抑制基因 CmFLC-like1 的克隆及表达特性分析[J]. 园艺学报, 2015, **42**(7): 1347–1355.
ZHAN Yanli, WANG Cuibo, QI Yuying, *et al.* Cloning and expression analysis of flowering inhibitor *CmFLC-like1* gene in chrysanthemum [J]. *Acta Horticulturae Sinica*, 2015, **42**(7): 1347–1355.
- [70] 周敏, 程华, 张子昕, 等. 菊花 CmETR2 基因的克隆及功能分析[J]. 南京农业大学学报, 2020, **43**(3): 431–437.
ZHOU Min, CHENG Hua, ZHANG Zixin, *et al.* Cloning and functional analysis of *CmETR2* gene in chrysanthemum [J]. *Journal of Nanjing Agricultural University*, 2020, **43**(3): 431–437.
- [71] LIU Xiaoru, PAN Ting, LIANG Weiqi, *et al.* Overexpression of an orchid (*Dendrobium nobile*) *SOC1/TM3-like* ortholog, *DnAGL19*, in *Arabidopsis* regulates HOS1-FT expression[J/OL]. *Frontiers in Plant Science*, 2016, **7**: 99 [2025-08-25]. DOI: [10.3389/fpls.2016.00099](https://doi.org/10.3389/fpls.2016.00099).

- [72] 杨秀莲, 贾瑞瑞, 施婷婷, 等. 观赏植物花期调控分子生物学研究进展[J]. 安徽农业大学学报, 2021, **48**(3): 344–351.
YANG Xiulian, JIA Ruirui, SHI Tingting, *et al.* Advances on molecular biology research of flowering regulation in ornamental plants [J]. *Journal of Anhui Agricultural University*, 2021, **48**(3): 344–351.
- [73] LI Dan, LIU Chang, SHEN Lisha, *et al.* A repressor complex governs the integration of flowering signals in *Arabidopsis* [J]. *Developmental Cell*, 2008, **15**(1): 110–120.
- [74] GUAN Yunxiao, DING Lian, JIANG Jiafu, *et al.* Overexpression of the *CmJAZ1-like* gene delays flowering in *Chrysanthemum morifolium* [J/OL]. *Horticulture Research*, 2021, **8**(1): 87 [2025-08-25]. DOI: [10.1038/s41438-021-00525-y](https://doi.org/10.1038/s41438-021-00525-y).
- [75] HUANG Yaoyao, XING Xiaojuan, TANG Yun, *et al.* An ethylene-responsive transcription factor and a flowering locus KH domain homologue jointly modulate photoperiodic flowering in *Chrysanthemum* [J]. *Plant, Cell & Environment*, 2022, **45**(5): 1442–1456.
- [76] WANG Jiawei. Regulation of flowering time by the miR156-mediated age pathway [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2014, **65**(17): 4723–4730.
- [77] HYUN Y, RICHTER R, VINCENT C, *et al.* Multi-layered regulation of *SPL15* and cooperation with *SOC1* integrate endogenous flowering pathways at the *Arabidopsis* shoot meristem [J]. *Developmental Cell*, 2016, **37**(3): 254–266.
- [78] LI Xiaoyan, GUO Fu, MA Shengyun, *et al.* Regulation of flowering time via miR172-mediated *APETALA2-like* expression in ornamental *Gloxinia* (*Sinningia speciosa*) [J]. *Journal of Zhejiang University: Science B*, 2019, **20**(4): 322–331.
- [79] HUANG Ziwei, LIU Guoqin, CHEN Rui, *et al.* The RhSPL4-RhPRR5L module positively regulates flowering time in rose (*Rosa hybrida*) [J]. *Horticultural Plant Journal*, 2025, **11**(5): 1930–1942.
- [80] YAMAGISHI M, NOMIZU T, NAKATSUKA T. Overexpression of lily microRNA156-resistant *SPL13A* stimulates stem elongation and flowering in *Lilium formosanum* under non-inductive (non-chilling) conditions [J/OL]. *Frontiers in Plant Science*, 2024, **15**: 1456183 [2025-08-25]. DOI: [10.3389/fpls.2024.1456183](https://doi.org/10.3389/fpls.2024.1456183).
- [81] WEI Qian, MA Chao, XU Yanjie, *et al.* Control of *Chrysanthemum* flowering through integration with an aging pathway [J/OL]. *Nature Communications*, 2017, **8**: 829 [2025-08-25]. DOI: [10.1038/s41467-017-00812-0](https://doi.org/10.1038/s41467-017-00812-0).
- [82] GAO Xuekai, LIU Lei, WANG Tianle, *et al.* Aging-dependent temporal regulation of MIR156 epigenetic silencing by CiLDL1 and CiNF-YB8 in chrysanthemum [J]. *New Phytologist*, 2025, **245**(5): 2309–2321.
- [83] YONG Xue, ZHENG Tangchu, HAN Yu, *et al.* The miR156-targeted *SQUAMOSA PROMOTER BINDING PROTEIN* (*PmSBP*) transcription factor regulates the flowering time by binding to the promoter of *SUPPRESSOR OF OVEREXPRESSION OF CO1* (*PmSOC1*) in *Prunus mume* [J/OL]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2022, **23**(19): 11976 [2025-08-25]. DOI: [10.3390/ijms231911976](https://doi.org/10.3390/ijms231911976).
- [84] JIN S, AHN J H. Regulation of flowering time by ambient temperature: repressing the repressors and activating the activators [J]. *New Phytologist*, 2021, **230**(3): 938–942.
- [85] YANG Mingkang, LIN Wenjie, XU Yarou, *et al.* Flowering-time regulation by the circadian clock: from *Arabidopsis* to crops [J]. *The Crop Journal*, 2024, **12**(1): 17–27.
- [86] 尹玉莹, 房林, 李琳, 等. 兜兰属植物花期调控研究进展[J]. 热带作物学报, 2022, **43**(4): 769–778.
YIN Yuying, FANG Lin, LI Lin, *et al.* Advances in flowering regulation of *Paphiopedilum* [J]. *Chinese Journal of Tropical Crops*, 2022, **43**(4): 769–778.
- [87] YUAN Yixin, WANG Zhiling, DONG Rui, *et al.* LATE ELONGATED HYPOCOTYL is a core component of far-red light-induced flowering in chrysanthemum [J/OL]. *Horticultural Plant Journal*, 2025 [2025-08-25]. DOI: [10.1016/j.hpj.2025.04.010](https://doi.org/10.1016/j.hpj.2025.04.010).
- [88] 张艺腾, 龙硕, 吴薇, 等. 光照、水分和肥料对卡特树兰开花特性的影响[J]. 现代园艺, 2023(15): 1–4, 8.
ZHANG Yiteng, LONG Shuo, WU Wei, *et al.* Effects of light, water and fertilizer on flowering characteristics of *Katsura* [J]. *Contemporary Horticulture*, 2023(15): 1–4, 8.
- [89] BEOM L, JUN J, HYUN L, *et al.* Correlation between carbohydrate contents in the leaves and inflorescence initiation in *Phalaenopsis* [J/OL]. *Scientia Horticulturae*, 2020, **265**: 109270 [2025-08-25]. DOI: [10.1016/j.scienta.2020.109270](https://doi.org/10.1016/j.scienta.2020.109270).
- [90] YANG Fengxi, ZHU Genfa, WEI Yonglu, *et al.* Low-temperature-induced changes in the transcriptome reveal a major role of *CgSVP* genes in regulating flowering of *Cymbidium goeringii* [J/OL]. *BMC Genomics*, 2019, **20**(1): 53 [2025-08-25]. DOI: [10.1186/s12864-019-5425-7](https://doi.org/10.1186/s12864-019-5425-7).
- [91] LAZARE S, BURGOS A, BROTMAN Y, *et al.* The metabolic (under)groundwork of the lily bulb toward sprouting [J].

- Physiologia Plantarum*, 2018, **163**(4): 436–449.
- [92] 蒋心笛, 赵冰. 低温及赤霉素对八仙花盆花花期调控技术的影响[J]. 北方园艺, 2024(1): 67–75.
JIANG Xindi, ZHAO Bing. Effects of low temperature and combined gibberellin on the regulation techniques of flowering stage of potted *Hydrangea* [J]. *Northern Horticulture*, 2024(1): 67–75.
- [93] LEEGGANGERS H A C F, NIJVEEN H, BIGAS J N, *et al.* Molecular regulation of temperature-dependent floral induction in *Tulipa gesneriana* [J]. *Plant Physiology*, 2017, **173**(3): 1904–1919.
- [94] LI Xiaofang, JIA Linyan, XU Jing, *et al.* FT-like *NFT1* gene may play a role in flower transition induced by heat accumulation in *Narcissus tazetta* var. *chinensis* [J]. *Plant and Cell Physiology*, 2013, **54**(2): 270–281.
- [95] 翁青史. 寒兰 (*Cymbidium kanran*) 花期调控技术及花期生理响应研究[D]. 福州: 福建农林大学, 2019.
WENG Qingshi. *Study on the Regulation of Florescence and Physiological Responses During Flowering of Cymbidium kanran* [D]. Fuzhou: Fujian Agriculture and Forestry University, 2019.
- [96] 张英杰, 李奥, 吕云飞, 等. 蝴蝶兰成花过程内源激素含量的变化和植物生长调节剂的作用[J]. 热带亚热带植物学报, 2022, **30**(1): 104–110.
ZHANG Yingjie, LI Ao, LÜ Yunfei, *et al.* Changes in endogenous hormones content and effect of plant growth regulators of *Phalaenopsis* during flowering period [J]. *Journal of Tropical and Subtropical Botany*, 2022, **30**(1): 104–110.
- [97] 李晓莎, 陈涛, 任昂彦, 等. 赤霉素对不同品种观赏向日葵开花特性及形态特征的影响[J]. 江苏农业科学, 2024, **52**(3): 184–192.
LI Xiaosha, CHEN Tao, REN Angyan, *et al.* Impacts of gibberellin on flowering and morphological characteristics of different ornamental sunflower varieties [J]. *Jiangsu Agricultural Sciences*, 2024, **52**(3): 184–192.
- [98] DONG Bin, DENG Ye, WANG Haibin, *et al.* Gibberellic acid signaling is required to induce flowering of chrysanthemums grown under both short and long days[J/OL]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2017, **18**(6): 1259 [2025-08-25]. DOI: [10.3390/ijms18061259](https://doi.org/10.3390/ijms18061259).
- [99] ŽÁRSKÝ V, PAVLOVÁ L, EDER J, *et al.* Higher flower bud formation in haploid tobacco is connected with higher peroxidase/IAA-oxidase activity, lower IAA content and ethylene production [J]. *Biologia Plantarum*, 1990, **32**(4): 288–293.
- [100] WANG Shanli, VISWANATH K K, TONG C G, *et al.* Floral induction and flower development of orchids[J/OL]. *Frontiers in Plant Science*, 2019, **10**: 1258 [2025-08-25]. DOI: [10.3389/fpls.2019.01258](https://doi.org/10.3389/fpls.2019.01258).
- [101] 李奥, 张英杰, 孙纪霞, 等. 植物生长调节剂和温度对蝴蝶兰双梗率、花期及花朵性状的影响[J]. 热带作物学报, 2021, **42**(3): 732–738.
LI Ao, ZHANG Yingjie, SUN Jixia, *et al.* Effects of plant growth regulators and temperature on the rate of double peduncle, flowering period and flower characteristics of *Phalaenopsis* [J]. *Chinese Journal of Tropical Crops*, 2021, **42**(3): 732–738.
- [102] 梁文超, 步行, 罗思谦, 等. 氮磷钾复合肥对增温促花后‘长寿冠’海棠生理特性的影响[J]. 南京林业大学学报(自然科学版), 2022, **46**(5): 81–88.
LIANG Wenchao, BU Xing, LUO Siqian, *et al.* Effects of nitrogen, phosphorus and potassium compound fertilization on the physiological characteristics of *Chaenomeles speciosa* ‘Changshouguan’ after processing of warming in the post floral stage [J]. *Journal of Nanjing Forestry University (Natural Sciences Edition)*, 2022, **46**(5): 81–88.
- [103] 黄永艺, 唐敏, 叶广, 等. 花期调控技术在莲瓣兰产业化中的应用[J]. 北方园艺, 2015(8): 186–190.
HUANG Yongyi, TANG Min, YE Guang, *et al.* Application of flowering regulation technology in *Cymbidium tortisepalum* Fukuyama industrialization [J]. *Northern Horticulture*, 2015(8): 186–190.
- [104] 耿晓东, 周英, 徐铮. 树状月季在苏州地区引种及栽培研究[J]. 现代园艺, 2020(5): 64, 66.
GENG Xiaodong, ZHOU Ying, XU Zheng. Study on introduction and cultivation of dendritic rose in Suzhou[J]. *Contemporary Horticulture*, 2020(5): 64, 66.
- [105] 裴庆. 菊花种苗繁育及摘心与定植期的研究[D]. 南京: 南京农业大学, 2018.
PEI Qing. *The Study on Chrysanthemum Seedling and Its Pinching and Planting Period* [D]. Nanjing: Nanjing Agricultural University, 2018.