

学校编码: 10384

分类号 _____ 密级 _____

学 号: 21720061152165

UDC _____

删除的内容:

删除的内容:

厦 门 大 学

硕 士 学 位 论 文

热激诱导表达 *Hd3a* 基因的水稻转化研究 及 *Hd3a* 信号转导机理初探

Studies on Transformation of Heat Shock-inducible *Hd3a*
Gene into Rice and Signal Transduction of *Hd3a*

郭辉

指导教师姓名: 周涵韬 副教授

黄 涛 教 授

专 业 名 称: 发育生物学

论文提交日期: 2009 年 04 月

论文答辩时间: 2009 年 05 月

学位授予日期: 2009 年 月

删除的内容:

带格式的: 段落间距段前:
0.5 行, 段后: 0.5 行

删除的内容:

删除的内容: 黄涛 教授

带格式的: 缩进: 左 0 字
符, 首行缩进: 16.4 字符

删除的内容:

带格式的: 加宽量 1.45 磅

删除的内容:

带格式的: 紧缩量 1.7 磅

答辩委员会主席: 陶懿 教授

评 阅 人: _____

删除的内容: _____

2009 年 04 月

厦门大学学位论文原创性声明

本人呈交的学位论文是本人在导师指导下,独立完成的研究成果。本人在论文写作中参考其他个人或集体已经发表的研究成果,均在文中以适当方式明确标明,并符合法律规范和《厦门大学研究生学术活动规范(试行)》。

另外,该学位论文为()课题(组)的研究成果,获得()课题(组)经费或实验室的资助,在()实验室完成。(请在以上括号内填写课题或课题组负责人或实验室名称,未有此项声明内容的,可以不作特别声明。)

声明人(签名):

年 月 日

厦门大学学位论文著作权使用声明

本人同意厦门大学根据《中华人民共和国学位条例暂行实施办法》等规定保留和使用此学位论文，并向主管部门或其指定机构送交学位论文（包括纸质版和电子版），允许学位论文进入厦门大学图书馆及其数据库被查阅、借阅。本人同意厦门大学将学位论文加入全国博士、硕士学位论文共建单位数据库进行检索，将学位论文的标题和摘要汇编出版，采用影印、缩印或者其他方式合理复制学位论文。

本学位论文属于：

- () 1. 经厦门大学保密委员会审查核定的保密学位论文，
于 年 月 日解密，解密后适用上述授权。
- () 2. 不保密，适用上述授权。

（请在以上相应括号内打“√”或填上相应内容。保密学位论文应是已经厦门大学保密委员会审定过的学位论文，未经厦门大学保密委员会审定的学位论文均为公开学位论文。此声明栏不填写的，默认为公开学位论文，均适用上述授权。）

声明人（签名）：

年 月 日

目录

摘要	1	删除的内容: 1
Abstract	2	删除的内容: 2
第一章 前言	3	
1 高等植物开花机制概述	3	
1.1 关于开花控制的经典假说	3	
1.2 开花时间的遗传控制	4	删除的内容: 4
1.3 开花调控的途径	5	删除的内容: 5
2 水稻的开花调控机制	12	删除的内容: 12
2.1 水稻开花的遗传控制	12	删除的内容: 12
2.2 水稻开花的光周期调控	13	删除的内容: 13
3 本研究的目 的及意义	15	删除的内容: 15
第二章 材料与方 法	17	删除的内容: 17
1 材料	17	删除的内容: 17
1.1 植物材料	17	删除的内容: 17
1.2 菌株与质粒	17	删除的内容: 17
1.3 主要试剂	17	删除的内容: 17
1.4 培养基	18	删除的内容: 18
1.5 主要仪器	18	删除的内容: 18
2 方法	19	删除的内容: 19
2.1 水稻组织总 RNA 提取	19	删除的内容: 19
2.2 cDNA 第一链的合成	20	删除的内容: 20
2.3 主要引物设计	21	删除的内容: 21
2.4 <i>Hd3a</i> 基因的克隆	23	删除的内容: 23
2.5 水稻表达载体的构建	24	删除的内容: 24
2.6 农杆菌介导的水稻转基因	29	删除的内容: 29
2.7 转基因水稻的培养条件	30	删除的内容: 30
2.8 转基因水稻阳性植株的鉴定和转基因单拷贝株系的筛选	30	删除的内容: 30

2.9 转基因 <i>Hd3a</i> 高水平表达株系鉴定	31	删除的内容: 31
2.10 转基因水稻纯合体的筛选	32	删除的内容: 32
2.11 热激诱导转基因水稻开花	33	删除的内容: 33
2.12 <i>Hd3a</i> mRNA 转运情况的检测	34	删除的内容: 34
2.13 热激后转基因 <i>Hd3a</i> 的表达模式及其下游响应基因的检测	34	删除的内容: 34
第三章 结果与分析	35	删除的内容: 35
1 <i>Hd3a</i> 基因的克隆	35	删除的内容: 35
2 表达载体的构建及鉴定	35	删除的内容: 35
2.1 入门克隆 pDONR207- <i>Hd3a</i> 的鉴定	35	删除的内容: 35
2.2 重组目标载体 pH2GW7- <i>pHSP</i> 的鉴定	36	删除的内容: 36
2.3 表达载体 pH2GW7- <i>pHSP-Hd3a</i> 的鉴定	37	删除的内容: 37
3 水稻转基因体系的建立和转基因植株的获得	38	删除的内容: 38
4 转基因水稻阳性植株的鉴定	39	删除的内容: 39
5 转基因 <i>Hd3a</i> 高水平表达株系的鉴定	39	删除的内容: 39
6 转基因 <i>Hd3a</i> 单拷贝株系的筛选	41	删除的内容: 41
7 转基因水稻纯合体的筛选	41	删除的内容: 41
8 转基因 <i>Hd3a</i> 的功能验证	42	删除的内容: 42
8.1 热激后转基因 <i>Hd3a</i> 的表达模式	42	删除的内容: 42
8.2 热激诱导转基因水稻开花	43	删除的内容: 43
9 转基因 <i>Hd3a</i> mRNA 转运情况	44	删除的内容: 44
10 转基因 <i>Hd3a</i> 下游响应基因的检测	45	删除的内容: 45
第四章 讨论	48	删除的内容: 48
1 水稻转基因体系的优化	48	删除的内容: 48
1.1 愈伤组织的诱导	48	删除的内容: 48
1.2 农杆菌的侵染效率	48	删除的内容: 48
1.3 抗性愈伤组织的筛选	48	删除的内容: 48
1.4 植株再生效率	49	删除的内容: 49
2 热激对植物的影响	49	删除的内容: 49
3 热激诱导表达 <i>Hd3a</i> 基因在水稻开花研究中的应用	50	删除的内容: 50

3.1 植物 <i>HSP</i> 启动子.....	50	删除的内容: 50
3.2 热诱导表达 <i>Hd3a</i> 基因的应用.....	51	删除的内容: 51
4 不同植物对开花基因响应的敏感性差异.....	51	删除的内容: 51
5 光照对 <i>Hd3a</i> 信号转导的影响.....	52	删除的内容: 52
第五章 总结与展望.....	53	删除的内容: 53
参考文献.....	54	删除的内容: 54
缩略词表.....	61	
<u>致谢.....</u>	<u>62</u>	

CONTENTS

Abstract (in Chinese)	1
Abstract (in English)	2
Chapter1 Introduction	3
1 Summarization of floral mechanisms of higher plants	3
1.1 Classical hypotheses about floral control	3
1.2 Genetic control on flowering time.....	4
1.3 Pathways controlling flowering time.....	5
2 Flowering mechanisms of rice	12
2.1 Genetic control on flowering of rice	12
2.2 Photoperiodic pathway controlling flowering of rice.....	13
3 Purpose of these studies	15
Chapter2 Materials and Methods	17
1 Materials	17
1.1 Plant materials	17
1.2 Bacteria and plasmids.....	17
1.3 Main reagents	17
1.4 Mediums	18
1.5 Main instruments	18
2 Methods	19
2.1 Total RNA extraction from rice tissues.....	19
2.2 Synthesis of first strand cDNA.....	20
2.3 Design of main primers	21
2.4 Cloning of <i>Hd3a</i> gene	23
2.5 Construction of expression vector.....	24
2.6 Rice transformation mediated by <i>Agrobacterium</i>	29

2.7 Culture conditions of transgenic rice.....	30
2.8 Identification of transgenic rice and screen for lines with a single copy transgene.....	30
2.9 Screen for lines with a high level expressed transgene	31
2.10 Screen for homozygotes of transgenic rice	32
2.11 Flowering of transgenic rice induced by heat shock	33
2.12 Detection of <i>Hd3a</i> mRNA transport.....	34
2.13 Analysis of <i>Hd3a</i> expression model after heat shock and detection of putative downstream genes of <i>Hd3a</i>	34
Chapter3 Results and Analyses	35
1 Cloning of <i>Hd3a</i> gene.....	35
2 Construction of expression vector and identification	35
2.1 Identification of entry clone pDONR207- <i>Hd3a</i>	35
2.2 Identification of destination vector pH2GW7- <i>pHSP</i>	36
2.3 Identification of expression vector pH2GW7- <i>pHSP-Hd3a</i>	37
3 Rice transformaion system and obtainment of transgenic rice	38
4 Identification of transgenic rice	39
5 Screen for lines with a high level expressed transgene	39
6 Screen for lines with a single copy transgene	41
7 Screen for homozygotes of transgenic rice.....	41
8 Functional identification of transgene <i>Hd3a</i>	42
8.1 Expression model of transgene <i>Hd3a</i> after heat shock	42
8.2 Flowering of transgenic rice induced by heat shock	43
9 Transport of transgene <i>Hd3a</i> mRNA	44
10 Detection of several putative downstream genes of <i>Hd3a</i>	45
Chapter4 Discussion	48
1 Optimization of rice transformation system.....	48
1.1 Calli induction	48
1.2 Infection efficiency of <i>Agrobacterium</i>	48

1.3 Screen for antibiotic-resistant calli.....	48
1.4 Redifferentiation efficiency of antibiotic-resistant calli.....	49
2 Heat shock induction on plants.....	49
3 Application of heat shock-inducible <i>Hd3a</i> in researches on rice flowering	50
3.1 Plant <i>HSP</i> promoter.....	50
3.2 Application of heat shock-inducible <i>Hd3a</i> gene.....	51
4 Difference of responses to floral genes among different plant species.....	51
5 Light effect on signal transduction of <i>Hd3a</i>.....	52
Chapter5 Summary and Outlook.....	53
References.....	54
Abbreviations.....	61
<u>Acknowledgement.....</u>	<u>62</u>

摘要

Hd3a (*Heading date 3a*) 基因是水稻开花调控途径的信息整合基因 (integrator), 负责将来自各种途径的开花信号汇总起来, 继而诱导下游的花器官决定基因 (floral organ identity genes) 表达, 从而诱导开花。研究表明, 短日照诱导 *Hd3a* 在叶片中表达, 然后其表达产物由叶片转运至茎尖, 在那里作用于下游基因, 故此产物被认为是水稻进行长距离转运的开花信号物质。但对于该信号物质是 *Hd3a* mRNA 还是 *Hd3a* 蛋白, 还存在一定的争议。本课题借鉴拟南芥中同源基因 *FT* (*Flowering locus T*) 的研究成果设计了一系列实验, 用以考察 *Hd3a* 的信号转导和作用机理。

本研究首先克隆了 *Hd3a* 基因, 并构建了热激诱导 *Hd3a* 表达的载体 pH2GW7-*pHSP-Hd3a*。通过农杆菌 (*Agrobacterium tumefaciens*) 介导的方法将该表达载体转化野生型水稻日本晴 (Nipponbare), 获得了转基因植株。经筛选得到了转基因高水平表达、单拷贝、纯合的株系, 而且热激诱导实验证明转基因 *Hd3a* 在转基因水稻体内能被成功诱导表达并促使水稻在长日条件下开花。本课题初步研究了 *Hd3a* mRNA 的转运, 结果表明在有光条件下 *Hd3a* mRNA 不能转运。这一方面可能反映了水稻的 *Hd3a* mRNA 确实不能转运; 另一方面也不排除光照对于 *Hd3a* 转运的可能影响, 还有待于在黑暗条件下做进一步的研究。以上成果为日后 *Hd3a* 基因的深入研究奠定了基础。

删除的内容: 坚实的

关键词: *Hd3a*; 转基因; 开花

Abstract

Hd3a (*Heading date 3a*) gene is a floral pathway integrator of rice, which integrates the information from different floral pathways and then activates the downstream floral organ identity genes leading to flowering. *Hd3a* can be induced by a short-day condition in leaves, where the photoperiodic signals are perceived. A previous study suggested that the expression products of *Hd3a* moved from leaf to shoot apex and regulated a few of downstream genes there, so these products were considered as the long-distance mobile signal for flowering of rice. However, there still are some controversies about whether *Hd3a* mRNA or Hd3a protein is the mobile signal. Here, a series of experiments were designed according to the similar researches on *FT* (*Flowering locus T*), an *Arabidopsis* ortholog of *Hd3a*, in order to explain the mechanism of the signal transduction and function of *Hd3a*.

Firstly, *Hd3a* gene was cloned and an expression vector pH2GW7-*pHSP-Hd3a* containing the heat-inducible *Hd3a* gene was constructed. Then the transgene *Hd3a* was transformed into wild-type rice Nipponbare mediated by *Agrobacterium* and several homozygotic lines of transgenic rice were obtained in which the transgene was expressed at high level after heat shock-induction and also existed as a single copy in genome. Subsequently, it was proved that the heat shock induction of *Hd3a* gene could induce the earlying flowering of rice under a long-day condition. It was also detected whether the mRNA of *Hd3a* gene could move long-distancely. The results showed the mRNA of *Hd3a* gene could not move when the leaf of transgenic plant was heated in presence of light. There were two possibilities: one was that the mRNA of *Hd3a* gene really could not move; the other was that light might inhibit the movement of *Hd3a* mRNA. It still remains to be elucidated whether the mRNA of *Hd3a* gene can move in dark. In collusion, our results provided a basis for the further researches on *Hd3a*.

删除的内容: However,

删除的内容: nice

Keywords: *Hd3a*; transgene; flowering

第一章 前言

1 高等植物开花机制概述

高等开花植物经过一段时期的营养生长后,在合适的外界条件(包括日照长度、光质、光强、温度、营养条件及水分供应等)下,即转向生殖发育,开始花器官的分化形成^[1,2]。这种从营养生长到开花的转变是植物生活史中的一个重要转折,它实际上是茎尖分生组织(shoot apical meristem, SAM)分化的结果,即由营养分生组织(vegetative meristem)转变为花序分生组织(inflorescence meristem),继而转变为花分生组织(floral meristem),最终发育为花器官^[3,4]。植物的开花过程可以分为三个阶段,即开花决定(flowering determination)或称成花诱导、花的发端(flower evocation)和花器官的形成,其中开花决定是花的发端和花器官形成的基础,直接控制了开花的时间。经过多年的研究,人们发现植物的开花过程严格受环境因子和自身内在因素调控^[5]。

1.1 关于开花控制的经典假说

近百年来,为了解释植物开花控制的机理,植物生理学家们进行了大量有益的探索,并在此基础上总结出了开花控制的三个经典的假说模型^[6,7]:

(1) 开花素(florigen)假说^[8,9]。该假说建立在植物嫁接实验的基础上,认为存在一种可移动的开花促进物质——“开花素”或称“开花刺激物(floral stimulus)”,这种小分子物质在适宜的条件下在叶片中产生,然后通过韧皮部从供体(donor)运输到受体(recipient)起作用。但是在一段相当长的时期内,研究者们苦于无法在植物韧皮部汁液中分离到这种假设的物质,因此它的化学本质长期无从得知^[2]。

(2) 营养物质转移假说(the nutrient diversion hypothesis)。此假说认为诱导处理可以导致大量同化产物产生,这些同化产物向顶端分生组织移动,继而诱导开花^[6,10]。

(3) 多因子控制模型(the multifactorial control model)。该模型认为,在发育转变的控制过程中,存在着许多促进因子和抑制因子,包括植物激素和同化产物等

[6]。根据这一模型，只有茎尖的各种限制因子在适宜的时间达到适当的浓度时，才能诱导开花。该模型旨在解释不同物种开花响应的差异^[11]。在拟南芥 (*Arabidopsis thaliana*)、豌豆 (*Pisum sativum*) 和谷类等物种中所进行的大量遗传分析实验支持该模型^[12-14]。

1.2 开花时间的遗传控制

对于高等植物开花时间控制的遗传本质的认识，主要是在对模式植物拟南芥的研究中获得的。拟南芥 (*Arabidopsis thaliana*)，十字花科，具有植株小、生长周期短、种子产量大、开花特征齐全，自交亲和且远源杂交可育，基因组小、重复序列少，易被农杆菌转化等特点，成为植物分子生物学领域理想的模式材料，被誉为“植物界中的果蝇 (*Drosophila*)”^[15]。

利用拟南芥早花和晚花突变体，已经确定了超过80个与开花控制有关的位点，其中许多已经被克隆和研究^[1]。根据作用阶段的不同，可将开花控制基因分为以下两类^[16]：

(1) 花分生组织决定基因 (floral meristem identity genes)。控制茎尖分生组织转变为花序分生组织的基因即花分生组织决定基因，它们的表达影响开花的早晚，如拟南芥的 *LEAFY (LFY)*、*TERMINAL FLOWER 1 (TFL1)*、*APETALA 1 (API)*、*AP2*、*CAULIFLOWER (CAL)* 和 *UNUSUAL FLORAL ORGANS (UFO)* 等^[11, 12, 17]。

其中，*LFY* 和 *API* 被认为在开花起始的早期起作用^[5]。表型强的 *lfy* 突变体在野生型首花 (the first flowers) 的位置形成腋生枝 (axillary shoots)^[17]。*35S::LFY* 转基因植株花序上低节位的次级花枝 (secondary shoot) 被单花所取代，虽然莲座叶的数目与野生型相比没有改变，但是 *35S::LFY* 转基因植株比野生型提前开花。这说明 *LFY* 对于花分生组织的形成是必需的^[18]。*ap1* 突变体表型为花转换成花序，花萼转变成花苞，并形成不正常的花瓣^[19]。*35S::API* 植株也表现出次级花枝转化为单花以及出现顶花等促进开花的表型，同时还导致莲座叶数目减少。在作用的顺序上，*API* 在 *LFY* 的下游发挥作用，*API* 的表达晚于 *LFY*^[20]。

(2) 花器官决定基因 (floral organ identity genes)。此类基因在花发育中调控各花器官的形成，它们是在对拟南芥和金鱼草 (*Antirrhinum majus*) 的研究中发现的。一般认为有 A、B、C 3 类同源异型基因决定形成花的 4 轮器官——花萼、花瓣、雄蕊和心皮。这 3 类基因分别具有不同的作用区域：A 类基因限于第 1

和2轮起作用, B限于第2和3轮, C限于第3和4轮^[1]。由此 Coen 和 Meyerowitz 等提出花发育的同源异型基因作用模型, 即“ABC模型”^[21]。根据这一模型, A类基因单独作用决定形成第1轮的萼片, A和B共同决定形成第2轮的花瓣, B和C共同决定形成第3轮的雄蕊, 而C单独作用形成第4轮的心皮; A和C的活性是相互拮抗的, 即A抑制C在第1和2轮中表达, C抑制A在第3和4轮中表达^[1]。在拟南芥中已经克隆到一些相关基因, 如具有A功能的基因 *API* 和 *AP2*, 具有B功能的 *AP3* 和 *PISTILLATA (PI)*, 具有C功能的 *AGAMOUS (AG)* 等。

近年来, 两类新发现的功能基因——D类和E类基因被补充进ABC模型中, 形成了修订后的“ABCDE模型”(图1)^[22]。在该模型中, D类基因决定胚珠的发育, 如 *AGAMOUS-LIKE11 (AGL11)*; E类基因则在所有花器官的发育过程中起作用, 如 *SEPALLATA 1 (SEPI)*、*SEP2*、*SEP3*等。除 *AP2* 以外, ABCDE模型中所有同源异型基因都属于MADS-box转录因子基因家族^[23]。

1.3 开花调控的途径

前文中已经提到, 植物的开花过程严格受环境因子和自身内在因素控制, 植物就是在响应这些内外影响因素的基础上进行开花过程的调控的。多年来, 通过对拟南芥的研究, 人们总结出植物开花调控的主要的4条途径, 即光周期途径 (photoperiodic pathway)、春化途径 (vernalization pathway)、自主途径 (autonomous pathway) 和赤霉素途径 (gibberellin pathway)^[2, 24, 25]。

1.3.1 光周期途径

植物对昼夜相对长度的反应称光周期现象 (photoperiodism)。这一现象是 Garner 和 Allard 于20世纪二十年代在用烟草 (*Nicotiana tabacum*) 和大豆 (*Glycine max*) 所做的经典实验中首先发现的^[7]。光周期 (即日照长度) 是影响高等植物开花的重要因素之一^[26]。根据对光周期反应特征的不同, 可以将高等植物分为长日植物 (long-day plants, LDPs)、短日植物 (short-day plants, SDPs) 和日中性植物 (day-neutral plants, DNPs)^[7]。拟南芥是一种兼性 (facultative) 长日植物, 在长日条件下会较早开花, 但在短日条件下最终也会开花^[27]。在实验室条件下, 拟南芥响应一次长日照就可以开花^[28]。

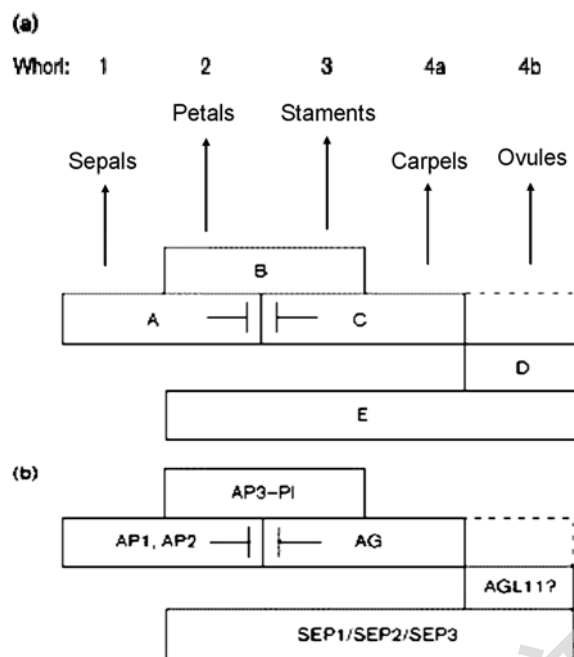


图1 拟南芥花器官决定的“ABCDE模型”^[22]

Fig.1 The ‘ABCDE model’ for flower organ identity in *Arabidopsis*

注：(a) 花器官决定的同源异型基因。图中以“-|”表示A和C相互拮抗，虚线框表示C类基因在胚珠形成中的作用仍不明确。

(b) 拟南芥中执行花器官同源异型功能的蛋白质。D类蛋白质AGL11的功能是假设的，图中以“？”标明。E类基因（即SEP基因）在胚珠形成中作用是基于SEP1的实验结果而推定的。图中以“-|”表示蛋白质之间的相互拮抗作用。连字符表示异质二聚体的形成。虚线框表示相互作用未知。

1.3.1.1 植物对光周期的感应

叶片是植物感受光周期信号的部位，它对光信号的感应是通过光受体 (photoreceptors) 实现的。植物体内至少存在3种光受体，用来感受可见光谱中的5个区域的光：光敏色素(phytochromes)感受红光(R)和远红光(FR)，隐花色素(cryptochromes)感受蓝光和紫外线A，紫外线B受体感受紫外线B^[7, 29]。在拟南芥中，至少存在5种光敏色素：PHYTOCHROME(PHY) A~E；以及至少2种隐花色素：CRYPTOCHROME 1 (CRY1)和CRY2^[7]。

光周期途径开始于光受体PHYA和CRY2感受光信号，随后光受体将此信号与体内的昼夜节律钟(circadian clock)联系起来，产生昼夜节律(circadian rhythm)^[2, 7]。昼夜长度以某种方式被测定，当夜长短于临界夜长时，促进开花的基因[如

*CONSTANS (CO)*被激活，继而调控下游的花分生组织决定基因表达，实现开花^[2]。光质影响拟南芥的开花——红光抑制开花，蓝光和远红光促进开花^[30]。光不稳定的PHYA可以区别远红光和黑暗；它不仅可以在感受日长变化，还可以在诱导性光周期时促进开花^[31, 32]。光稳定的PHYB、PHYD和PHYE可以对红光做出响应，抑制开花；但是它们在光周期调控开花的过程中只起次要的作用^[32-34]。PHYB通常在高R/FR比的情况下抑制开花，但不参与日长的测定；PHYA可能通过介导远红光抑制PHYB的功能^[31, 34]。CRY1参与开花的促进；超表达CRY2植株提前开花，且体内CO mRNA水平升高，说明蓝光通过CRY2和CO促进开花^[2, 35]。PHYA和CRY2的水平在光下迅速且显著地下降，它们可能起到向昼夜节律钟提供光照/黑暗转换信息的作用^[2, 7]。图2^[33]表示了拟南芥各光受体在调控开花过程中的功能关系。

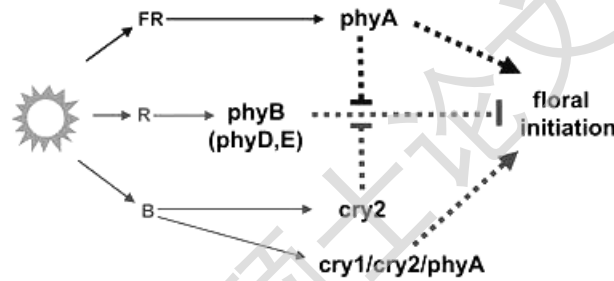


图2 拟南芥光受体调控开花的功能模式图^[33]

Fig.2 A model depicting functions of photoreceptors regulating flowering in *Arabidopsis*

注：FR表示远红光，R表示红光，B表示蓝光。“-|”表示抑制作用，“→”表示促进作用。

1.3.1.2 光周期调控开花的机制

目前，有两个模型用于解释光周期调控开花的机制：外部一致模型(the external coincidence mode)和内部一致模型(the internal coincidence model)，许多植物日长控制开花时间的生理研究都支持外部一致模型^[7, 27]。

基于外部一致模型的假设，Suarez-Lopez等(2001)提出，拟南芥中CO的表达模式可能代表了仅在促进开花的长日条件下暴露于光下的光敏感节律，而且光对CO转录后的激活导致FLOWERING LOCUS T (FT)转录的激活并最终引起开花^[36]。因此，光周期对开花时间的调控过程可以总结如下：不同波长的光被其受

删除的内容: 同步

删除的内容: 同步

Degree papers are in the "[Xiamen University Electronic Theses and Dissertations Database](#)". Full texts are available in the following ways:

1. If your library is a CALIS member libraries, please log on <http://etd.calis.edu.cn/> and submit requests online, or consult the interlibrary loan department in your library.
2. For users of non-CALIS member libraries, please mail to etd@xmu.edu.cn for delivery details.

厦门大学博硕士论文摘要库