

光周期和外源糖对新铁炮百合生长和内源糖含量的影响

李凌慧, 贾桂霞*

北京林业大学园林学院, 花卉种质创新与分子育种北京市重点实验室, 国家花卉工程技术研究中心, 城乡生态环境北京实验室, 北京100083

摘要: 糖类和光周期是植物成花启动中的重要因素, 二者相互作用, 共同调节植物成花。新铁炮百合(*Lilium × formolongi*)具有短生育期的特性, 在适宜条件下, 一年内可实现从播种到开花。为此, 对新铁炮百合品种‘雷山三号’实生苗进行不同光周期和外施蔗糖的处理, 探究其对内源糖、海藻糖-6-磷酸含量及对成花诱导的影响。结果表明: 在长日照条件下外施蔗糖可以提高抽葶率, 并缩短抽葶时间和可见花蕾出现的时间; 同时提高植株体内蔗糖和海藻糖-6-磷酸的含量。植株体内葡萄糖含量受光周期影响较大呈现不同变化趋势, 而果糖含量在四种不同处理中未表现出明显变化趋势, 并且植株体内海藻糖-6-磷酸和蔗糖含量呈现显著正相关。综合而言, 光周期是新铁炮百合成花启动的主要影响因素, 外施蔗糖在长日照下对成花的促进作用更为明显。

关键词: 新铁炮百合; 外源蔗糖; 光周期; 海藻糖-6-磷酸; 成花诱导

Effects of Photoperiod and Exogenous Sugar on the Growth and Endogenous Sugar of *Lilium × Formolongi*

LI Ling-Hui, JIA Gui-Xia*

Beijing Laboratory of Urban and Rural Ecological Environment and College, National Engineering Research Center for Floriculture, Beijing Key Laboratory of Ornamental Plants Germplasm Innovation & Molecular Breeding, Landscape Architecture, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China

Abstract: Sugar and photoperiod are important factors and interact and modulate flowering in plants. *Lilium × formolongi* featured with a short growth period takes less than a year from sowing to flowering under appropriate conditions. To study the relationship between sugar and photoperiod in the flowering of the *Lilium × formolongi* and the change of endogenous sugar and trehalose-6-phosphate content, the seedlings of *Lilium × formolongi* ‘Ray Hill 3’ were treated with different photoperiod and exogenous sugar. The results showed that in long-day, treating with exogenous sucrose could shorten the bolting time, visible bud emergence time, and increase the sprouting rate and the content of sucrose and trehalose-6-phosphate. The content of glucose showed different trends and was influenced mainly by photoperiod, but there was no specific rules of the fructose content. The content of sucrose and trehalose-6-phosphate showed a significant positive correlation. In summary, photoperiod was the main factor in the floral induction of *Lilium × formolongi*, the influence of exogenous sugar is more evident in long-day.

Key words: *Lilium × formolongi*; exogenous sugar; photoperiod; trehalose-6-phosphatase; floral induction

百合是百合科(Liliaceae)百合属(*Lilium*)多年生草本植物, 作为鲜切花在市场上具有重要的商业价值, 但从播种到开花通常需要2~3年的时间。新铁炮百合(*Lilium × formolongi*)是麝香百合(*L. longiflorum*)和台湾百合(*L. formosanum*)的杂交种, 该种群不仅耐热, 并且具有很高的观赏价值(刘伟等2012b)。新铁炮百合通常于10月至次年2月播种, 次年4~5月待种苗长到1~2片真叶时定植, 7~9月开花。新铁炮百合从播种到开花只需要不到一年的时间, 通过播种繁殖, 方便快捷, 对于百合的切花

生产有重要意义(张聪敏2007)。

植物从营养生长转向生殖生长的变化过程被称为成花启动, 通过对模式植物拟南芥的研究确定了成花调控网络中主要包括以下途径: 光周期途径、春化途径、赤霉素途径、年龄效应途径和

收稿 2014-12-11 修定 2015-02-06

资助 国家自然科学基金(31470106)、国家林业局公益性行业科研专项(201204609)和北京市园林绿化局育种项目(YLHH201400103)。

* 通讯作者(E-mail: gxjia@bjfu.com; Tel: 13521615634)。

自主途径等(Song等 2013)。在以前的研究中,糖类通常被定义为植物体内的能量存贮,对糖类作为信号在植物中的调节作用研究甚少(陈素丽等 2014)。但随着研究的深入,越来越多的证据表明糖类作为信号分子在植物的整个生长周期中参与调控种子萌发、植株生长分化、成花启动、衰老以及植株对逆境的响应等(Gibson 2005)。糖信号在成花启动过程中主要通过海藻糖-6-磷酸(trehalose-6-phosphatase)发挥作用,它在种子萌发、叶片生长、发育和开花时间以及植株衰老的调控中发挥重要作用(Lunn 2007)。在拟南芥的成花诱导途径中,海藻糖-6-磷酸合酶基因*TREHALOSE-6-PHOSPHATE SYNTHASE1 (TPS1)*在叶片和顶端分生组织中通过两种不同的方式对开花进行调控。在叶片中,*TPS1*的表达受到光周期相关基因*CONSTANS (CO)*的影响,进而调控下游开花集成基因*FLOWERING LOCUS T (FT)*的表达。这条途径表明植物叶片感受到适宜的光周期信号,并且在碳水化合物充足的条件下才启动开花集成基因*FT*的表达。在茎尖中,*TPS1*通过年龄效应途径调控茎尖开花集成基因*SUPPRESSOR OF OVEREXPRESSION OF CO1 (SOC1)*的表达,不受光周期途径的影响独立调控成花(Wahl等2013)。在拟南芥海藻糖-6-磷酸合酶基因的突变体*tps1*中,即使给予其合适的光照条件,也不能诱导其开花(Wahl等2013)。在对拟南芥的无菌培养体系中加入50 mmol的蔗糖,可以解除开花抑制因子microRNA156对成花的抑制作用(Yu等2013)。光周期和糖信号不仅作为两条途径相互作用调节成花,光周期还会对植物体内的糖积累造成影响。在以菠菜、菊花等为材料的研究中,不同的光周期条件会造成植物体内的还原糖含量呈现不同的变化趋势,其原因可能是适宜的光周期启动植物成花,造成植物体内还原糖含量下降以用于供给植物成花(刘莎莎等2009;张翠华等2009)。

新铁炮百合的成花对日照长度十分敏感,已有实验证明,新铁炮百合是长日照植物,在长日照条件下能够缩短其开花和生长周期,在短日照条件下,新铁炮百合的开花率会减小,而开花时间也会延长。而新铁炮百合种球苗在不同的光照条件下,其还原糖含量也呈现不同的变化趋势(刘伟等

2012a)。目前关于新铁炮百合实生苗生长过程中糖类以及海藻糖-6-磷酸的变化规律以及在新铁炮百合成花启动中光周期和外源糖的关系的研究尚未涉及。本实验对不同光周期条件下的新铁炮百合实生苗进行外施蔗糖处理,研究其在不同光周期和外施蔗糖条件下的生长规律,并对其生长指标、蔗糖、果糖、葡萄糖和海藻糖-6-磷酸的含量进行测量,分析海藻糖-6-磷酸和蔗糖、葡萄糖、果糖的关系,以及外施蔗糖是否能够弥补光周期不足造成的花期延长现象。该研究为新铁炮百合成花诱导中光周期和糖信号途径的调控机理进行初步探索。

材料与方法

1 材料

试验所选用材料为新铁炮百合品种‘雷山三号’实生苗。种子在4℃环境下沙藏1个月,之后于2013年10月播种于北京林业大学温室,2014年3月1日定植,种植过程中所选用的基质为草炭:珍珠岩:蛭石=7:2:1,并定期给予其适合的栽培养护管理。

2 方法

新铁炮百合播种出苗后待长到4~5片叶子时定植,缓苗一周后取材一次作为幼龄期材料,并以此为基准点开始对新铁炮幼苗进行长日照外施糖、长日照不施糖、短日照外施糖和短日照不施糖四种不同处理。长日照处理为16 h·d⁻¹光照,短日照处理为8 h·d⁻¹光照。外施蔗糖处理为每周3次,向新铁炮百合植株全株喷洒浓度为15 g·L⁻¹的蔗糖溶液,每种处理为100株(表1)。自植株抽葶之后每两周取材一次,至植株出现可见花蕾时为止,共取材10次。每次随机选取三株种苗的上部叶片测量其蔗糖、果糖、葡萄糖、海藻糖-6-磷酸指标,并用卷尺测量所取植株的株高,用游标卡尺测量其地径。包括幼龄期材料在内的11次取材叶片擦拭干净、剪成约0.1 g左右,在液氮中速冻后在-80℃中保存。

将保存的叶片取出在液氮中研磨成粉末,迅速放入1 mL 80%酒精80℃水浴锅中提取30 min后吸取上清液加入少许活性炭,以80℃恒温水浴再提取20 min。吸取上清液以16 000×g离心20 min。取上清液用80%酒精定容至1 mL,最后用0.45 μm滤膜过滤待用。将样品送至中国农业科学院饲料

表1 对新铁炮百合实生苗的四种不同处理

Table 1 Four different treatments on seedlings of *Lilium × formolongi*

处理	长日照外施糖	长日照不施糖	短日照外施糖	短日照不施糖
日照长度/h·d ⁻¹	16	16	8	8
外施糖浓度/g·L ⁻¹	15	0	15	0

所以离子色谱法对蔗糖、葡萄糖、果糖和海藻糖-6-磷酸含量进行测量,所用仪器为戴安GP50离子色谱仪。

后期数据处理采用SPSS Statistics 19 软件Duncan方法以显著性水平为0.05进行显著性分析。

实验结果

1 光周期和外源糖对新铁炮百合抽葶率的影响

光照长度对新铁炮百合抽葶率的影响大于外源糖。长日照条件下新铁炮百合的抽葶率在80%以上,而短日照条件下新铁炮百合的抽葶率只能达到60%左右。在相同的日照条件下,是否喷施外源蔗糖对新铁炮百合的抽葶数影响较小。长日照条件下喷施外源蔗糖抽葶率达到了87%,相对于不喷施蔗糖的处理提高3%;而短日照条件下喷施外源糖抽葶数仅为65%,相对于不喷施蔗糖的处理提高5%。

2 光周期和外源糖对新铁炮百合抽葶时间、出现可见花蕾时间以及株高、地径的影响

由表2可以看出,四种处理对新铁炮百合抽葶时间影响较大。长日照外施糖处理下的新铁炮百合在定植缓苗后第二周(即3月21日)即有植株抽葶现象,而长日照不施糖条件下的新铁炮百合出现抽葶现象的时间则要推迟两周,短日照条件下两种处理的新铁炮百合出现抽葶现象的时间相比于长日照外施糖处理则要推迟四周。新铁炮百合出现可见花蕾的时间也呈现相同的规律。长日照外施糖处理下的新铁炮百合在定植缓苗后20周(即7月25日)出现可见花蕾,而长日照不施糖条件下的新铁炮百合经过22周出现可见花蕾,短日照条件下两种处理的新铁炮百合要经历24周才能出现可见花蕾。

由表2可以看出四种处理对新铁炮百合株高的影响。新铁炮百合植株在最初出现抽葶现象的两周,四种处理对新铁炮百合株高的影响不显著。而在最后一次取材,即出现可见花蕾时期,四

表2 不同处理对新铁炮百合株高的影响

Table 2 Effects of different treatments on plant height of *Lilium × formolongi*

日期	株高/cm			
	长日照外施糖	长日照不施糖	短日照外施糖	短日照不施糖
3月7日	-	-	-	-
3月21日	14.53	-	-	-
4月4日	21.50 ^a	14.47 ^a	-	-
4月18日	26.93 ^a	20.43 ^b	12.37 ^c	12.70 ^c
5月2日	35.95 ^a	26.10 ^b	18.07 ^c	17.30 ^c
5月16日	44.57 ^a	33.63 ^b	19.33 ^c	18.93 ^c
5月30日	57.97 ^a	43.03 ^b	26.20 ^c	24.33 ^c
6月13日	64.77 ^a	55.70 ^b	28.57 ^c	28.27 ^c
6月27日	76.83 ^a	63.43 ^b	38.13 ^c	36.20 ^c
7月11日	85.83 ^a	73.27 ^b	44.73 ^c	40.97 ^c
7月25日	93.63 ^a	77.27 ^b	47.43 ^c	45.33 ^d
8月8日	-	81.57 ^a	56.07 ^b	51.53 ^c
8月22日	-	-	59.25 ^a	52.87 ^b

-表示尚未抽葶,植株呈莲座状态,无法计算株高(地径)。空格表示已经出现可见花蕾。不同的小写字母表示同一日期不同处理在0.05水平有显著差异。表3同此。

种处理下的新铁炮百合株高差异显著。长日照外施糖处理下的新铁炮百合株高可以达到93.63 cm,长日照不施糖处理下的新铁炮百合株高可以达到81.57 cm,而短日照外施糖处理下的新铁炮百合株高可以达到59.25 cm,短日照不施糖处理下的新铁炮百合株高仅能达到52.87 cm。

通过表3可以看出四种处理对新铁炮百合地径影响。日照长短对于新铁炮百合地径的影响相比于外源糖更大。四种处理下的新铁炮百合地径仅在长、短日照两种不同条件下表现出显著差异,而在相同日照条件下,外施蔗糖并没有对新铁炮百合地径造成显著影响。

3 光周期和外源糖对新铁炮百合体内糖含量的影响

由图1可以看出,新铁炮百合生长期间上部叶片的蔗糖含量呈现上升的趋势。长日照外施糖处理的新铁炮百合上部叶片中,其蔗糖含量始终高于其他三种处理,且在定植后前7周内蔗糖含量上

表3 不同处理对新铁炮百合地径的影响

Table 3 Effects of different treatments on the ground diameter of *Lilium formolongi*

日期	地径/mm			
	长日照外施糖	长日照不施糖	短日照外施糖	短日照不施糖
3月7日	-	-	-	-
3月21日	6.44	-	-	-
4月4日	6.55 ^a	6.46 ^a	-	-
4月18日	6.90 ^a	6.52 ^b	5.96 ^a	5.98 ^a
5月2日	7.10 ^a	6.82 ^b	6.01 ^a	6.01 ^a
5月16日	7.18 ^a	7.01 ^a	6.03 ^b	6.04 ^b
5月30日	7.34 ^a	7.00 ^a	6.10 ^b	6.05 ^b
6月13日	7.41 ^a	7.11 ^b	6.15 ^c	6.11 ^c
6月27日	7.43 ^a	7.18 ^b	6.27 ^c	6.10 ^c
7月11日	7.47 ^a	7.28 ^b	6.41 ^c	6.11 ^d
7月25日	7.52 ^a	7.31 ^b	6.43 ^c	6.25 ^c
8月8日		7.46 ^a	6.54 ^b	6.26 ^b
8月22日			6.56 ^a	6.39 ^a

升幅度较大; 在定植后第7周到定植后第17周内蔗糖含量上升幅度趋于平稳, 而后在定植后第17周之后到定植后第21周, 蔗糖含量上升幅度又开始增加。在长日照不施糖、短日照外施糖、短日照不施糖三种处理中, 蔗糖的含量均呈现上升的趋势, 但是上升幅度缓慢。

由图2可以看出, 长日照条件下两种处理的新铁炮百合上部叶片葡萄糖含量呈现上升-下降-上升的趋势。在长日照外施糖的处理中, 新铁炮百合上部叶片在定植后前11周中葡萄糖含量呈现上升的趋势, 上升幅度较大, 且在定植后第11周出现葡萄糖含量的峰值。在定植后第11周至定植后第15周期间, 新铁炮百合上部叶片的葡萄糖含量开始下降, 在定植后第15周之后葡萄糖含量又表现出上升的趋势。在长日照不施糖的处理中, 新铁

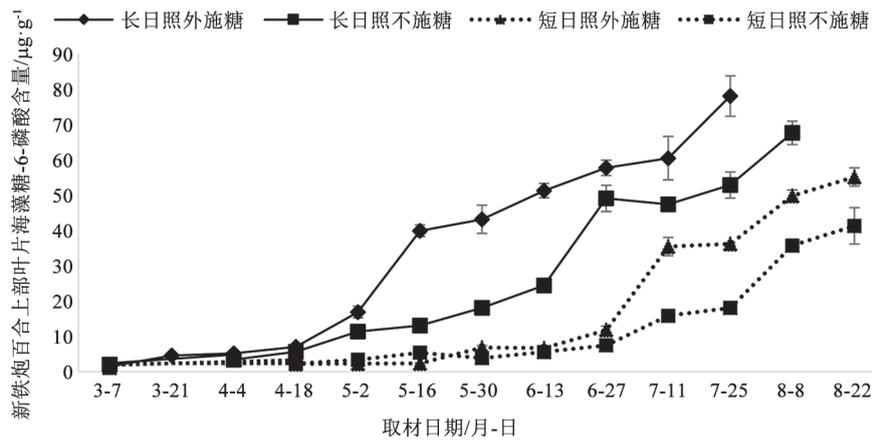


图1 不同处理对新铁炮百合蔗糖含量的影响

Fig.1 Effects of different treatments on the sucrose content of *Lilium formolongi*

炮百合上部叶片的葡萄糖含量变化趋势与长日照外施糖处理中葡萄糖含量的变化趋势类似, 但是葡萄糖含量的变化对比长日照外施糖处理推迟两周, 出现的峰值也低于长日照外施糖处理。短日照条件下两种处理的葡萄糖含量呈现上升-下降的趋势, 只出现一次峰值, 出现峰值的时间为定植后第19周; 而且在短日照条件下, 外源糖对植株体内葡萄糖的含量影响不大。

由图3可以看出, 新铁炮百合生长期间植株体内果糖含量没有表现出明显的变化趋势。在长日照外施糖的处理中, 新铁炮百合上部叶片在定植

后前11周果糖含量上升明显, 并且定植后第11周达到果糖含量的峰值, 随后果糖含量不断波动, 未见明显变化趋势。长日照不施糖的处理中, 新铁炮百合上部叶片的果糖含量始终在低水平范围内波动, 未见明显变化趋势, 也没有出现明显的峰值。在短日照外施糖的处理中, 定植后前15周, 新铁炮百合上部叶片的果糖含量上升幅度大, 出现第一次峰值, 在定植后第17周出现第二次峰值, 随后逐渐下降。在短日照不施糖的处理中, 新铁炮百合上部叶片的果糖含量在前19周逐渐上升, 在定植后第19周出现果糖含量的峰值, 随后逐渐下降。

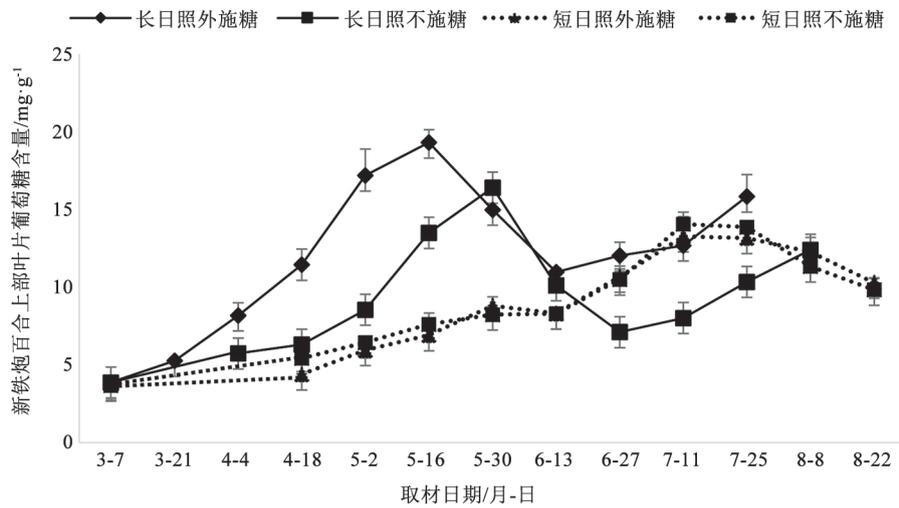


图2 不同处理对新铁炮百合葡萄糖含量的影响

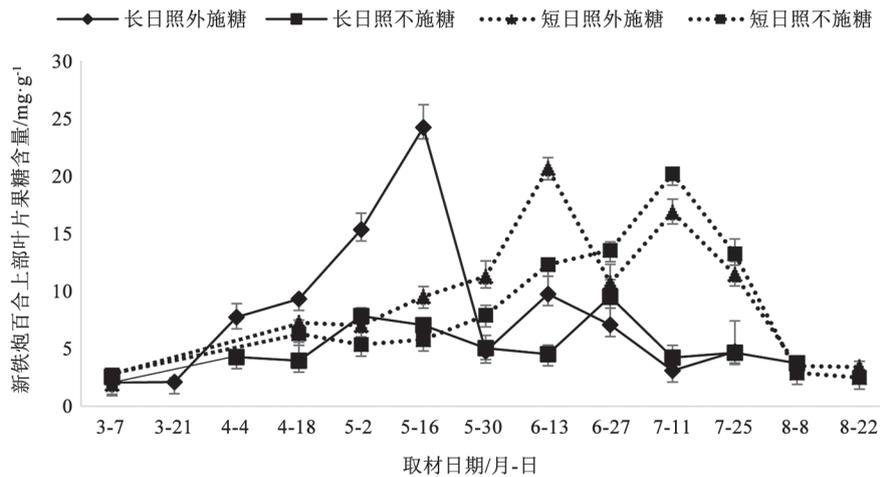
Fig.2 Effects of different treatments on the glucose content of *Lilium × formolongi*

图3 不同处理对新铁炮百合果糖含量的影响

Fig.3 Effects of different treatments on the fructose content of *Lilium × formolongi*

四种处理中,新铁炮百合上部叶片的果糖含量均在出现可见花蕾时期接近于零。

4 光周期和外源糖对新铁炮百合体内海藻糖-6-磷酸的影响

由图4可以看出,新铁炮百合生长期间海藻糖-6-磷酸含量呈现上升的趋势。长日照外施糖的处理中,新铁炮百合上部叶片中海藻糖-6-磷酸的含量在定植后第11周之前上升缓慢,定植后第11周之后开始出现明显升高。长日照不施糖处理中,新铁炮百合上部叶片中海藻糖-6-磷酸的含量在第15周开始明显升高,短日照外施糖处理中,新铁炮

百合上部叶片中海藻糖-6-磷酸的含量在第17周开始明显升高,短日照不施糖处理中,新铁炮百合上部叶片中海藻糖-6-磷酸的含量也在第17周开始出现明显升高。

5 新铁炮百合海藻糖-6-磷酸含量与蔗糖、果糖、葡萄糖的相关性分析

以上的糖分变化显示,定植后第11周长日照条件下的新铁炮百合上部叶片中,葡萄糖和果糖含量都出现峰值,而海藻糖-6-磷酸在这个时期也有大幅增加。在短日照条件下,海藻糖-6-磷酸含量的快速增加时期对应着葡萄糖含量下降的时

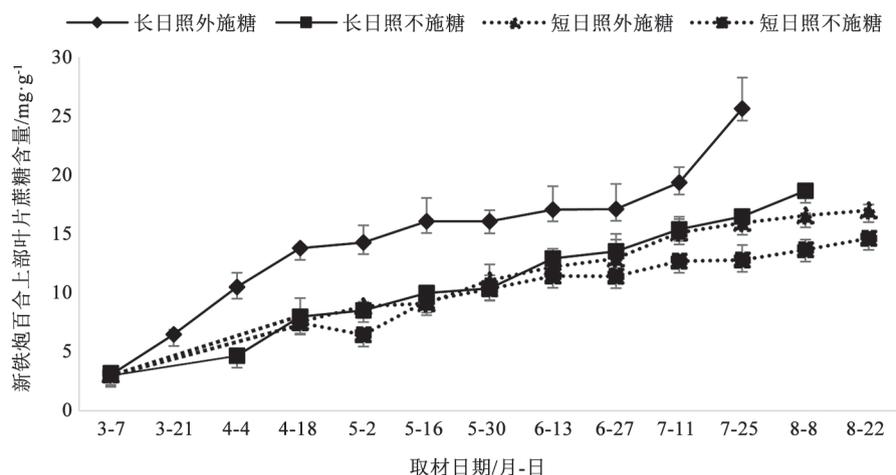


图4 不同处理对新铁炮百合海藻糖-6-磷酸含量的影响

Fig.4 Effects of different treatments on the trehalose-6-phosphate content of *Lilium formolongi*

期。新铁炮百合上部叶片中海藻糖-6-磷酸与其他糖分之间呈现何种关系,故对其和蔗糖、果糖、葡萄糖做出相关性分析。根据表4可以看出,海藻糖-6-磷酸含量在四种不同的处理中均与蔗糖含量呈现显著相关。海藻糖-6-磷酸的含量与果糖的含量在长日照外施糖和长日照不施糖两种处理中呈

现正相关,在短日照外施糖和短日照不施糖的两种处理中呈现负相关,但是相关系数均不高。海藻糖-6-磷酸的含量与葡萄糖含量呈正相关,在短日照外施糖处理中,海藻糖-6-磷酸含量和葡萄糖含量呈现显著正相关,在其他三种处理中二者的相关系数不高。

表4 海藻糖-6-磷酸与蔗糖、果糖、葡萄糖的相关性分析

Table 4 Correlation between trehalose-6-phosphate and sucrose, fructose, glucose

相关系数	长日照外施糖	长日照不施糖	短日照外施糖	短日照不施糖
蔗糖/海藻糖-6-磷酸	0.895**	0.941**	0.854**	0.756**
果糖/海藻糖-6-磷酸	0.009	0.111	-0.175	-0.187
葡萄糖/海藻糖-6-磷酸	0.565	0.290	0.774**	0.562

**表示 $P < 0.01$ 。

讨 论

在新铁炮百合的生长发育过程中,不同的糖分变化呈现不同的趋势,值得注意的是蔗糖含量与海藻糖-6-磷酸含量呈现共同的上升趋势,并且在四种不同处理中蔗糖含量与海藻糖-6-磷酸含量均呈现显著相关。在拟南芥中,海藻糖-6-磷酸的含量和蔗糖含量也呈现正相关的关系。已有实验表明在拟南芥组培苗糖类匮乏的情况下施加15 mmol蔗糖可以使海藻糖-6-磷酸的含量提高26倍(Lunn等2006)。这就说明在新铁炮百合中,海藻糖-6-磷酸作为信号分子代表着植株体内蔗糖含量的变化。光周期不仅可以作为植物成花的一个重

要信号,也是光合作用的一个重要因素。在长日照条件下,新铁炮百合上部叶片的蔗糖含量和海藻糖-6-磷酸含量始终高于短日照;就葡萄糖含量而言,不同光周期条件下的葡萄糖含量还呈现不同的变化趋势。这就说明长日照可以促进植物的光合作用,加速植物体内碳水化合物的积累。

新铁炮百合实生苗的生长需要经历两种状态,即营养生长和生殖生长。在短日照条件下,新铁炮百合将经历较长时间的营养生长状态之后,才能进入生殖生长。但是在长日照条件下,成熟的新铁炮百合叶片感受长日照信号之后进入生殖生长状态。实验发现在长日照条件下可以有效缩短

百合可见花蕾出现的时间,这就表明光周期是新铁炮百合实生苗成花诱导中的一个关键因素。根据之前在拟南芥中的实验已经证实糖类在拟南芥的成花诱导中有非常重要的作用,并且与光周期植物的成花联系更为密切(Kunz等2014)。根据实验可以发现,在长日照条件下外施蔗糖不仅可以显著提高新铁炮百合的株高,并且可以缩短新铁炮百合可见花蕾出现的时间。这就证实了新铁炮百合的生长发育过程中糖类对其成花诱导也起到了一定作用,尤其在长日照条件下对其开花的影响更为明显。但是在短日照条件下,外施蔗糖并没有对新铁炮百合的成花延迟现象起到明显的弥补作用。在新铁炮百合上部叶片的海藻糖-6-磷酸含量的变化中也能发现类似规律,长日照条件下外施蔗糖可以明显提早海藻糖-6-磷酸含量出现高峰的时间,而短日照条件下外施蔗糖并没有提早海藻糖-6-磷酸含量出现高峰的时间。拟南芥成花启动的糖调节途径中,叶片光周期感知基因CO调控TPS1的表达,这是否表明在长日照条件下糖调节途径才能更好的发挥作用,需要进一步研究。而海藻糖-6-磷酸作为植物体内成花启动的信号分子之一,其含量的上升是否预示着植物叶片感知光信号之后启动TPS1的基因表达从而完成成花启动(Wahl等2013),在新铁炮百合的成花诱导过程中,叶片和茎尖中的光周期和糖信号究竟怎样相互调节,其机理还需要深入研究。

参考文献

陈素丽, 彭瑜, 周华, 于波, 董彦君, 滕胜(2014). 植物海藻糖代谢及

- 海藻糖-6-磷酸信号研究进展. 植物生理学报, 50 (3): 233~242
- 刘莎莎, 魏佑营, 王军伟, 吴静, 杨天慧, 崔鹏飞(2009). 光周期对菠菜抽薹特性及可溶性糖和可溶性蛋白含量的影响. 山东农业科学, 10: 29~31, 34
- 刘伟, 刘久东, 周厚高(2012a). 不同光周期条件下新铁炮百合生理指标的对比研究. 广西植物, 32 (2): 248~252
- 刘伟, 刘久东, 周厚高(2012b). 暗期光间断条件下新铁炮百合花芽分化的形态学研究. 广西植物, 32 (6): 828~833
- 张聪敏(2007). 新铁炮百合生长发育特性研究. 漳州师范学院学报(自然科学版), 57: 83~85
- 张翠华, 郑成淑, 孙宪芝, 王文莉, 李润文(2009). 光周期诱导菊花成花及成花逆转过程中生理代谢的变化. 山东农业科学, 6: 42~45
- Gibson SI (2005). Control of plant development and gene expression by sugar signaling. *Curr Opin Plant Biol*, 8 (1): 93~102
- Kunz S, Pesquet E, Kleczkowski LA (2014). Functional dissection of sugar signal affecting gene expression in *Arabidopsis thaliana*. *PLoS One*, 9 (6): e100312
- Lunn JE (2007). Gene families and evolution of trehalose metabolism in plants. *Funct Plant Biol*, 34 (6): 550~563
- Lunn JE, Feil R, Hendriks JH, Gibon Y, Morcuende R, Osuna D, Scheible WR, Carillo P, Hajirezaei MR, Stitt M (2006). Sugar-induced increases in trehalose-6-phosphate are correlated with redox activation of ADPglucose pyrophosphorylase and higher rates of starch synthesis in *Arabidopsis thaliana*. *Biochem J*, 397: 139~148
- Song YH, Ito S, Imaizumi T (2013). Flowering time regulation: photoperiod- and temperature-sensing in leaves. *Trends Plant Sci*, 18 (10): 575~583
- Wahl V, Ponnu J, Schlereth A, Arrivault S, Langenecker T, Franke A, Feil R, Lunn JE, Stitt M, Schmid M (2013). Regulation of flowering by trehalose-6-phosphate signaling in *Arabidopsis thaliana*. *Science*, 8: 704~707
- Yu S, Cao L, Zhou CM, Zhang TQ, Lian H, Sun Y, Wu JQ, Huang JR, Wang JD, Wang JW (2013). Sugar is an endogenous cue for Juvenile-to-adult phase transition in plants. *eLife*, 2: e00269