



文献综述

A Review

FT/TFL1 基因家族调控高等植物生长发育的分子机理

付建新[✉], 王琳琳[✉], 戴思兰[✉]

北京林业大学园林学院, 国家花卉工程技术研究中心, 北京, 100083

✉ 通讯作者: silandai@gmail.com ✉ 作者

分子植物育种, 2011 年, 第 9 卷, 第 93 篇 doi: 10.5376/mpb.cn.2011.09.0093

收稿日期: 2011 年 06 月 17 日

接受日期: 2011 年 07 月 05 日

发表日期: 2011 年 07 月 14 日

这是一篇采用 Creative Commons Attribution License 进行授权的开放取阅论文。只要对本原作有恰当的引用, 版权所有人允许并同意第三方无条件的使用与传播。

引用格式:

引用格式(中文):

付建新等, 2011, *FT/TFL1* 基因家族调控高等植物生长发育的分子机理, 分子植物育种(online) Vol.9 No.93 pp.xx-xx (doi: 10.5376/mpb.cn.2011.09.0093)

引用格式(英文):

Fu et al., 2011, Molecular Mechanism of *FT/TFL1* Gene Family Regulating the Development of Higher Plant, Fenzi Zhiwu Yuzhong (online) (Molecular Plant Breeding) Vol.9 No.93 pp.xx-xx (doi: 10.5376/mpb.cn.2011.09.0093)

摘要 *FT/TFL1* 基因家族成员在光周期诱导植物开花转变过程中发挥着重要作用, 其主要成员 *FT* 基因和 *TFL1* 基因分别发挥促进成花和抑制成花的功能。现有研究结果一致表明 *FT* 蛋白发挥成花素的作用。目前已在 50 余种物种中分离出 *FT/TFL1* 基因家族成员, 不同物种 *FT/TFL1* 基因家族成员拷贝数不同。该基因家族成员分为 3 个亚家族: *FT* 亚家族、*MFT* 亚家族和 *TFL1* 亚家族。大多数 *FT/TFL1* 基因家族成员均包含四个外显子和三个内含子, 编码 175 个氨基酸左右的小分子蛋白质。*FT/TFL1* 基因家族成员不仅控制花发育, 而且控制种子形成、根发育、芽休眠等其它生物发育过程。本文综述了 *FT/TFL1* 基因家族近十年的研究进展, 以期为更加深入了解和研究该基因家族提供理论依据。

关键词 *FT/TFL1* 基因家族; 开花时间; 光周期

Molecular Mechanism of *FT/TFL1* Gene Family Regulating the Development of Higher Plant

Fu Jianxin[✉], Wang Linlin[✉], Dai Silan[✉]

College of Landscape Architecture, Beijing Forestry University, National Engineering Research Center for Floriculture, Beijing, 100083, P.R., China

✉ Corresponding author, silandai@gmail.com; ✉ Authors

Abstract The *FT/TFL1* gene family members play an important role in controlling the transition of flower in photoperiod pathway. The main gene family members *FT* and *TFL1* function as activator and repressors of flower respectively. All researches demonstrated that *FT* protein functions as 'Florigen'. *FT/TFL1* gene family members were isolated from fifty species and copy numbers are not the same in different species. This gene family is divided into three subfamily: *FT* subfamily, *MFT* subfamily and *TFL1* subfamily. Most gene family members contain four exons and three introns, encoding about 175 amino acid small protein. *FT/TFL1* gene family members not only control the development of flower but also control the development of formation of seed, root and bud dormancy and so on. This paper reviewed the progress of *FT/TFL1* gene family in recent years in order to provide theoretical foundation in understanding and researching it deeply.

Keywords *FT/TFL1* gene family; Flowering time; Photoperiod

研究背景

高等植物由营养生长向生殖生长转换的过程称为成花转变(flowering transition), 这一过程是由内部遗传因子与外界环境条件相互协调控制的(雍伟东等, 2000)。这一过程决定了植物的开花时间(flowering time)。开花时间是植物的一个重要性状, 它不仅决定了植物在某一生态区域的适应性, 同时也与人类生活息息相关。色彩斑斓的花朵是观赏植

物重要的观赏性状之一, 他不仅可以美化人们的生活环境; 而且种类繁多的种子与果实提供了人类生存必需的食物(赵大中等, 1999)。观赏植物在不同时间开花在某种程度上可以决定其价格, 因此人们通过研究不同观赏植物成花诱导的分子机理可以实现对观赏植物的花期进行调控, 从而宏观调控某一观赏植物的上市时间和价格(王翊等, 2010)。

目前的研究发现, *FLOWERING LOCUS T*

TERMINAL FLOWER 1 (FT/TFLI) 基因家族的某些成员如 *FT* 基因、*TFLI* 基因、*TSF* 基因和 *MFT* 基因对于光周期促进植物成花转变的过程起重要作用(Borner et al., 2000; Carmel-Goren et al., 2003; Bohlenius et al., 2006; Carmona et al., 2007; Chab et al., 2008)。早在 1936 年, Chailakhyan 提出植物叶片接受光周期诱导后会产生这样一种物质: 它可以由叶片运输到茎端分生组织从而促进植物开花, 并把这种物质称为“成花素”(Chailakhyan, 1936)。在随后的 70 余年间, 大量科学家致力于分离这种被称为“成花素”的物质, 但均以失败告终, 以致很长一段时间人们怀疑在植物中存在“成花素”这一物质, 进而产生了营养物质转移假说和多因子控制模型解释高等植物成花的机理。然而, 2007 年的科学研究给人们以希望, 世界各地先后有不同的科学家在不同的植物材料中证实 *FT* 蛋白就是人们苦苦寻找的“成花素”, 它可以通过韧皮部从叶片运输到茎端分生组织, 在茎端分生组织, *FT* 蛋白与 *bZIP* 转录因子 *FLOWERING LOCUS D (FD)* 互作, 共同激活花分生组织基因 *APETALA 1 (API)* 表达, 从而促进成花转换并启动花发育过程(Abe et al., 2005; Notaguchi et al., 2008; Li et al., 2009)。*TFLI* 基因是 *FT/TFLI* 基因家族的另一重要成员, 其与 *FT* 基因的功能相反, 抑制茎端分生组织形成花原基, 延迟植物由营养生长向生殖生长的转变(Hanzawa et al., 2005)。这些研究成果为成花转换的研究带来新的转机, 使得人们利用分子育种的方法调控高等植物花期开始成为可能。

本文综述了近十年来高等植物 *FT/TFLI* 基因家族的研究进展, 以期为进一步研究该基因家族的功能并通过转基因调节植物开花期提供理论依据。

1 高等植物 *FT/TFLI* 基因家族成员及其编码序列特征

高等植物 *FT/TFLI* 基因家族成员编码的蛋白质与广泛存在于动物、酵母和细菌中的磷脂酰乙醇胺结合蛋白结构相似, 均具有保守的 *PEBP* 结构域, 因其能在体外结合磷脂酰乙醇胺而得名(Grandy et al., 1990)。目前在拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)基因组中共分离得到 6 个 *FT/TFLI* 基因家族成员: *FTTFLI*, *BROTHER OF FT AND TFL 1 (BFT)*, *MOTHER OF FT AND TFL 1 (MFT)*, *TWIN SISTER OF FT (TSF)* 和 *ARABIDOPSIS THALIANA CENTRORADIALIS HOMOLOGUE (ATC)* (Shannon and

Meeks-Wagner, 1991; Kardailsky et al., 1999; Kobayashi et al., 1999; Mimida et al., 2001)。

随着深入研究的开展, 人们利用同源克隆或构建抑制差减库(suppression subtractive library)等方法在粮食作物小麦(*Triticum aestivum*) (Kojima et al., 2002)、水稻(*Oryza sativa*) (Chardon and Damerval, 2005)、大麦(*Hordeum vulgare*) (Karsai et al., 2008)、蔬菜作物西葫芦(*Cucurbita maxima*) (Lin et al., 2007)、南瓜(*Cucurbita moschata*) (Lin et al., 2007)、油菜(*Brassica napus*) (Wang et al., 2009)、果树作物葡萄(*Vitis vinifera*) (Carmona et al., 2007)、山核桃(*Carya cathayensis*) (陈芳芳等, 2009)、苹果(*Malus × domestica*) (Kotoda et al., 2010)、观赏植物挪威云杉(*Picea abies*) (Gyllenstrand et al., 2007)、牵牛花(*Ipomoea nil*) (Hayama et al., 2007)、红叶藜(*Chenopodium rubrum*) (Chab et al., 2008)、钻天杨(*Populus nigra var. italica*) (Igasaki et al., 2008)、文心兰(*Oncidium Gower Ramsey*) (Hou and Yang, 2009)、菊花(*Chrysanthemum morifolium*) (潘才博等, 2010)、甘菊(*Chrysanthemum lavandulifolium*) (王琳琳等, 2011)等 50 多个物种中分离得到 *FT/TFLI* 基因家族成员。研究发现: 不同物种中 *FT/TFLI* 基因家族成员数目不同, 双子叶植物中 *FT/TFLI* 基因家族成员一般较少(表 1), 例如拟南芥中存在 6 个基因家族成员(Bradley et al., 1997; Kardailsky et al., 1999), 葡萄中至少存在 5 个基因家族成员(Carmona et al., 2007), 苹果中至少存在 6 个基因家族成员(Kotoda et al., 2010), 钻天杨中存在 9 个基因家族成员(Igasaki et al., 2008), 而单子叶植物中 *FT/TFLI* 基因家族成员一般较多, 例如水稻中存在 19 个基因家族成员(Fabien Chardon and Damerval, 2005), 玉米(*Zea mays*)中存在 25 个基因家族成员(Danilevskaya et al., 2008)。由此可见, 高等植物中 *FT/TFLI* 基因家族均以多基因家族成员形式存在, 一般来说, 双子叶植物家族成员数目远远少于单子叶植物的家族成员数目。

人们通过研究发现, 不同物种中 *FT/TFLI* 基因家族成员具有不同的生物学功能。根据不同物种中 *FT/TFLI* 基因家族成员的序列比对、进化树分析及其对成花诱导的调控作用可以将该基因家族成员分为三个亚家族: *FT* 亚家族(包括 *FT* 基因和 *TSF* 基因以及其它物种中的 *FT* 直向同源基因)成员主要发挥促进开花的作用; *MFT* 亚家族(包括 *MFT* 基因和其它物种中的 *MFT* 直向同源基因)成员与 *FT* 亚

表 1 高等植物中已经分离到的部分 *FT/TFL1* 基因家族成员
Table 1 *FT/TFL1* gene family members isolated from some higher plants

物种 Species	基因简写 Abbr. for genes	cDNA (DNA)登录号 Accession number of cDNA (DNA)	cDNA (DNA)全长(bp) Full length of cDNA (DNA) (bp)	编码氨基酸长(aa) Length of amino acid (aa)	参考文献 References
拟南芥 (<i>Arabidopsis thaliana</i>)	<i>FT</i>	AF152096	2 483	175	Bradley et al., 1997; Kardailsky et al., 1999
	<i>TSF</i>	AF152907	528	175	
	<i>TFL1</i>	U77674	668	177	
	<i>MFT</i>	AF147721	829	173	
	<i>ATC</i>	AB024714	3 120	175	
葡萄 (<i>Vitis vinifera</i>)	<i>BFT</i>	NM-125597	534	177	Carmona et al., 2007
	<i>VvTFL1A</i>	DQ871591	614	173	
	<i>VvTFL1B</i>	DQ871592	766	172	
	<i>VvTFL1C</i>	DQ871593	522	173	
	<i>VvMFT</i>	DQ871594	684	175	
钻天杨 (<i>Populus nigra</i> var. <i>italica</i>)	<i>VvFT</i>	DQ871590	596	174	Igasaki et al., 2008
	<i>PnFTL1</i>	AB161110	522	173	
	<i>PnFTL3</i>	AB181185	522	173	
	<i>PnFTL4</i>	AB181241	522	173	
	<i>PnFTL9</i>	AB369072	2 783	166	
	<i>PnFT1</i>	AB106111	525	174	
	<i>PnFT2</i>	AB109804	525	174	
	<i>PnFT3</i>	AB110612	525	174	
	<i>PnFT4</i>	AB369074	525	174	
	<i>PnTFL1</i>	AB181183	525	174	
玉米 (<i>Zea mays</i>)	<i>ZCN1</i>	EU241917	889	173	Danilevskaya et al., 2008
	<i>ZCN2</i>	EU241918	968	173	
	<i>ZCN3</i>	EU241919	849	173	
	<i>ZCN4</i>	EU241920	910	176	
	<i>ZCN5</i>	EU241921	1 325	173	
	<i>ZCN6</i>	EU241922	670	178	
	<i>ZCN7</i>	EU241923	581	192	
	<i>ZCN8</i>	EU241924	848	175	
	<i>ZCN9</i>	EU241925	824	172	
	<i>ZCN10</i>	EU241926	1 069	172	
	<i>ZCN11</i>	EU241927	861	180	
	<i>ZCN12</i>	EU241928	827	177	
	<i>ZCN14</i>	EU241929	999	173	
	<i>ZCN15</i>	EU241930	719	177	
	<i>ZCN16</i>	EU241931	944	174	
	<i>ZCN17</i>	EU241932	570	179	
<i>ZCN18</i>	EU241933	586	173		
<i>ZCN19</i>	EU241934	744	175		
<i>ZCN20</i>	EU241935	747	175		
<i>ZCN25</i>	EU241936	701	174		
<i>ZCN26</i>	EU241937	633	187		

家族成员冗余地发挥促进成花的作用; *TFL1* 亚家族(包括 *TFL1*, *BFT* 和 *ATC* 基因)成员与上述两个亚家族成员功能相反, 主要发挥抑制成花的作用(Ahn et al., 2006)。本文作者运用 MEGA 4.0 软件 Neighbor-

joining (NJ)法对拟南芥、水稻、玉米、小麦、日本梨树(*Pyrus pyrifolia*)、红叶黎、山杏(*Prunus armeniaca*)、钻天杨、苹果、芜菁(*Brassica rapa*)、甘蓝型油菜(*Brassica napus*)、桃(*Prunus persica*)、西洋梨(*Pyrus*

communis)、枇杷(*Eriobotrya japonica*)、中华假温樟(*Pseudocystonia sinensis*)、榲桲(*Cydonia oblonga*)、金鱼草(*Antirrhinum majus*)、番木瓜(*Carica papaya*)、大豆(*Glycine max*)、鸢尾(*Iris fulva*)、葡萄、大麦、甘蓝(*Brassica oleracea*)、温州蜜柑(*Citrus unshiu*)、梅(*Prunus mume*)、浙江淡竹(*Phyllostachys meyeri*)、白芥(*Sinapis alba*)、南瓜、毛果杨(*Populus trichocarpa*)

29 个物种的 *FT/TFL1* 基因家族不同成员蛋白序列构建系统进化树(图 1), 从图中可以看出, 29 个物种的不同家族成员可以分为三个亚家族: *FT* 亚家族、*MFT* 亚家族和 *TFL1* 亚家族, 与上述结论一致。由此可以推测相同亚家族的所有成员发挥相同或类似的功能, 这一推测仍需试验的进一步验证。

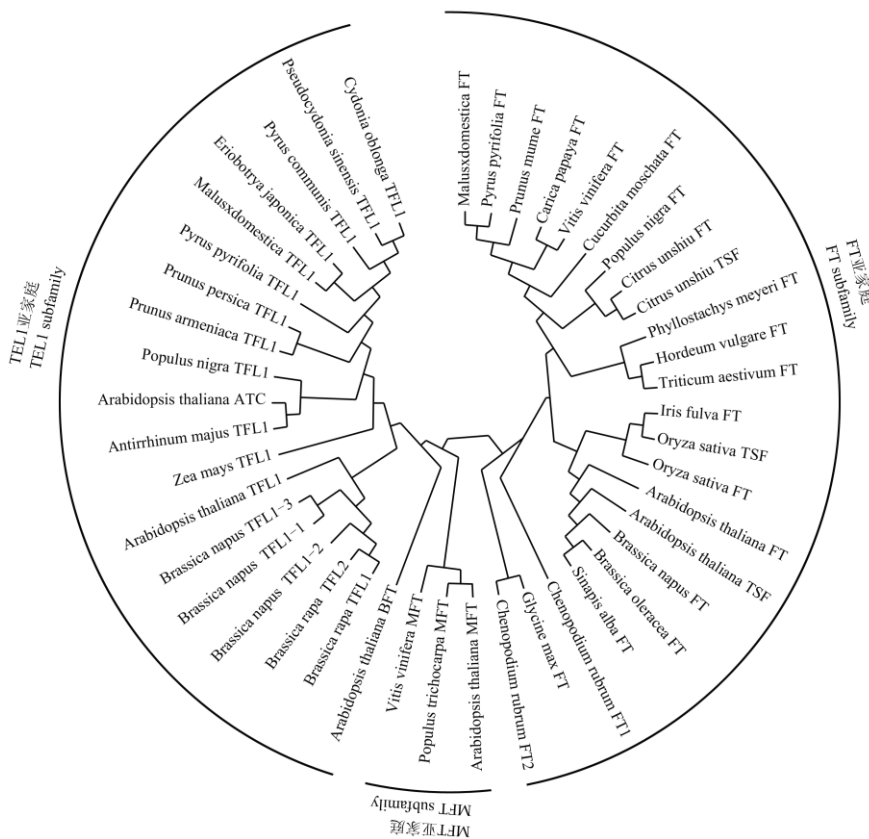


图 1 高等植物 *FT/TFL1* 蛋白系统进化树
Figure 1 Phylogenetic relationship of *FT/TFL1* protein in higher plants

2 高等植物 *FT/TFL1* 基因家族成员的结构

高等植物 *FT/TFL1* 基因家族成员编码的小分子蛋白大多在 175 个氨基酸左右(表 1 和表 2)。FT 和 TFL1 蛋白同源性很高, 但仅改变 PEBP 结构域中一个关键氨基酸残基就能使 TFL1 蛋白与 FT 蛋白功能互相转换(Ahn et al., 2006)。从表 2 可以看出, 目前已经分离获得 *FT/TFL1* 基因 DNA 全长的家族成员大多包含四个外显子和三个内含子, 外显子 2 和外显子 3 长度高度保守, 分别为 62 bp 和 41 bp。是否所有物种中外显子 2 和外显子 3 均与此一致, 还需要更多的试验证据证实。Li 等人利用移动性缺陷

病毒马铃薯 X 病毒和芜菁皱叶病毒构建载体研究 *FT* mRNA 的移动性, 研究表明, *FT* mRNA 在植物体内移动不依赖 FT 蛋白的表达, 且 *FT* mRNA 编码序列 1~102 bp 的顺式作用元件决定了其移动, 这一研究表明外显子 1 决定了 *FT* mRNA 的移动(Li et al., 2009)。Ahn 等人构建了 *FT* 和 *TFL1* 基因不同外显子结构区域的嵌合基因并转化拟南芥, 试验结果显示包含 *FT* 基因外显子 4 结构的转基因株系开花提前, 而包含 *TFL1* 基因外显子 4 结构的转基因株系开花延迟, 表明外显子 4 对 *FT* 和 *TFL1* 基因发挥功能意义重大(Ahn et al., 2006)。

3 高等植物 *FT/TFL1* 基因家族成员的表达模式

现有试验证据表明: 不同高等植物 *FT/TFL1* 基因家族不同成员在不同组织器官、不同发育时期表达各有不同。成花抑制基因 *SHORT VEGETATIVE PHASE (SVP)* 通过结合到 *FT* 基因的启动子区域抑制 *FT* mRNA 的表达(Li et al., 2008)。

拟南芥 *TSF* 基因和 *FT* 基因在叶片, 花和发育中的角果中均有表达(Yamaguchi et al., 2005)。大麦 *HvFT2* 基因在果穗和种子中均有表达(Faure et al., 2007)。玉米 *ZCN14* 基因在穗原基、胚珠和种子中均有表达(Danilevskaya et al., 2008)。水稻的 *OsTFL1* 基因与玉米 *ZCN14* 基因表达模式相似, 也在果穗和种子中表达(Izawa et al., 2002)。大豆 *GmTFL1b* 在根和茎端分生组织中均有表达, 而 *GmTFL1a* 则主要在成熟的种子中有表达(Liu et al., 2010)。温州蜜柑 *CiFT1* 基因和 *CiFT2* 基因仅在幼果中大量表达, 而不涉及成花转变过程, *CiFT3* 基因在叶片和茎中均有少量表达, 但在生殖器官中没有表达, 表明此基因在开花诱导过程中发挥重要功能(Nishikawa et al., 2007)。葡萄 *FT* 同源基因和三个 *TFL1* 同源基因均在第一个生长季的潜伏芽中表达量较高, 在休眠阶段不表达, 在下一个生长季花芽发育时期 *VvFT* 基因和 *VvTFL1B* 基因几乎不表达, 而 *VvTFL1A* 和 *VvTFL1C* 表达量达到最高(Carmona et al., 2007)。苹果 *MdFT1* 基因主要在结果枝的顶芽表达, 幼龄植株组织中很少表达, 而 *MdFT2* 基因主要在生殖器官如花芽和幼果中表达(Kotoda et al., 2010), *TFL1* 同源基因在花序发育阶段早期的芽中表达量较高, 但在花发育过程中不表达(Mimida et al., 2009)。金鱼草 *CEN* 基因在成花转换后的花序茎端表达, 番茄(*Lycopersicon esculentum*) *SP* 基因在幼龄植株的营养生长阶段和茎端均有表达(Pnueli et al., 1995; Bradley et al., 1997)。

4 高等植物 *FT/TFL1* 基因家族作用部位

一个基因只有在恰当时期、恰当器官表达才能正常发挥其功能, *FT/TFL1* 基因家族不同成员同样如此。Mathieu 等人采用 micro RNA 的方法获得了拟南芥特定组织中 *FT* mRNA 降解的转基因植株, 维管组织中特异表达 *amiR-FT* 的植株延迟开花, 而茎端分生组织中特异表达 *amiR-FT* 的植株没有晚花表型的出现, 表明 *FT* mRNA 在茎端分生组织中表达并不能诱导开花(Mathieu et al., 2007)。这一研究

结果为转基因工作提供了理论依据: 只有驱动目的基因在其发挥作用的器官表达才能获得较好的转基因效果。因此, 分离目的基因特异型启动子, 并将其与目的基因融合后再转基因可以获得较好的转基因效果。

5 高等植物 *FT/TFL1* 基因家族成员的功能

FT 基因和 *TFL1* 基因为 *FT/TFL1* 基因家族的两个关键成员, 其蛋白一致性很高, 但生物功能却截然相反, *FT* 基因促进成花, 而 *TFL1* 基因抑制成花(Hanzawa et al., 2005; Ahn et al., 2006)。决定 *FT* 和 *TFL1* 基因不同生物学功能的位点包括一个关键性氨基酸残基和外显子 4 区域的 14 个保守氨基酸残基, *FT* 蛋白 85 位氨基酸为酪氨酸(Tyr), *TFL1* 蛋白 88 位氨基酸为组氨酸(His), 外显子 4 区域的 14 个保守氨基酸残基在 *TFL1* 基因中进化迅速, 而在 *FT* 基因中则几乎不变(Ahn et al., 2006)。

5.1 *FT* 亚家族的功能

5.1.1 *FT* 基因在光周期途径中的作用

FT 基因是花发育途径的汇集点, 它可以整合来自光周期途径、春化途径和自主途径等不同花发育途径的信号, 在植物花发育过程中发挥着重要作用(Baurle and Dean, 2006; Jaeger et al., 2006; Hemming et al., 2008)。*FT* 基因编码 Raf-like 激酶抑制蛋白, 除受 *CO (CONSTANS)* 基因调节促进开花以外, 最近在拟南芥中发现的温度感知途径和光质途径也是通过调节 *FT* 基因的表达来调节开花时间的(Blazquez et al., 2003; Cerdan and Chory, 2003; Kim et al., 2008)。

FT 基因的功能在不同物种中是高度保守的。水稻 *FT* 基因的同源基因 *Hd3a* 基因从叶片转移到茎端分生组织诱导成花转换(Tamaki et al., 2007)。番茄 *FT* 基因的同源基因 *SINGLE FLOWER TRUSS (SFT)* 通过产生可移动信号调控开花时间和茎的形态结构(Lifschitz and Eshed, 2006; Lifschitz et al., 2006)。玉米中共分离到 25 个 *FT/TFL1* 基因家族成员, 其中属于 *FT* 亚家族的基因有 15 个, 其中 *ZCN8* 基因为发挥促进成花诱导作用的候选基因(Danilevskaya et al., 2008)。

不同植物如水稻、番茄、西葫芦、矮牵牛(*Ipomoea nil*)、美洲黑杨(*Populus deltoides*)和葡萄的 *FT* 同源基因在拟南芥中组成性表达都能促进拟南芥在非诱导的光周期条件下开花(Hsu et al., 2006;

Lifschitz and Eshed, 2006; Carmona et al., 2007; Hayama et al., 2007; Lin et al., 2007), 反之, 在拟南芥和水稻中, 用 RNAi 或 miRNA 的手段使 *FT* 基因的表达下调均可导致植株延迟开花时间(Mathieu et al., 2007; Komiya et al., 2008)。目前人们在不同物种中的研究结果均表明 *FT* 蛋白是植物体内能够长距离运输的成花素信号分子的主要组分(Lifschitz and Eshed, 2006; Jaeger and Wigge, 2007; Lin et al., 2007; Hisamatsu and King, 2008; King et al., 2008), 其对开花的调控作用在不同植物之间是高度保守的。

FT 基因不仅在高等植物成花转换过程中发挥重要作用, 还调控果荚发育、种子和根等其他器官发育过程。毛果杨 *FT* 同源基因除调控开花时间以外, 还控制毛果杨秋季短日照条件下停滞生长、春季休眠芽启动以及花芽分化等一系列发育过程(Bohlenius et al., 2006); 挪威云杉 *FT* 同源基因控制花芽启动与萌发(Gyllenstrand et al., 2007), 表明 *FT* 同源基因在裸子植物中的功能具有一定的保守性。玉米 *FT* 亚家族成员 *ZCN19*, *ZCN25* 和 *ZCN17* 均在根中表达, 表明其可能在根发育过程中发挥调控作用(Danilevskaya et al., 2008)。葡萄 *FT* 同源基因 *VvFT* 基因在雄蕊、子房和胚珠中均有表达, 表明 *VvFT* 基因可能在果实和种子发育过程中发挥功能(Sreekantan and Thomas, 2006)。

过表达 *TSF* 基因促进拟南芥开花, *tsf* 单突变体延迟拟南芥开花, 而 *tsf ft* 双突变则加剧 *ft* 单突变体的晚花表型, 因此, *TSF* 基因在调控植物开花时间上与 *FT* 基因发挥冗余的功能(Michaels et al., 2005; Yamaguchi et al., 2005)。除此以外, *TSF* 基因可能是除 *FT*, *LFY* 和 *SUPPRESSOR OF OVEREXPRESSION OF CO 1 (SOC1)* 基因以外的成花整合途径上的另一新成员(Yamaguchi et al., 2005)。

5.1.2 *FT* 基因在春化途径中的作用

温度是影响高等植物开花的另一重要环境因子, 低温诱导植物开花的现象称为春化作用(Laurie, 1997)。*FT* 基因作为光周期途径、春化途径和自主途径的整合基因, 在春化途径中也发挥着重要作用。

过表达拟南芥 *FT (TSF)* 基因强烈地抑制由 *FLC (FLOWERING LOCUS C)* 基因表达导致的冬性一年生拟南芥的晚花表型, 但不影响 *FLC* mRNA 的表达水平, 表明 *FT* 基因在 *FLC* 基因的下游起作用(Michaels et al., 2005)。低温条件下水稻 *Hd3a* 基因无论日照长短均表现出极低的表达水平, 这一结果

表明, *Hd3a* 基因表达水平的下降是导致水稻在低温条件下延迟抽穗的原因(Luan et al., 2009; 王台等, 2010)。到目前为止, *FT* 同源基因在春化途径中发挥的作用在小麦中研究较为清楚。小麦春化途径中的关键基因之一 *Ta VRN1* 位于 *FT* 同源基因上游, 其上调促进小麦 *FT* 同源基因的表达进而促进小麦开花(Shimada et al., 2009), *Ta VRN2* 可能通过抑制小麦 *FT* 同源基因的表达而抑制开花(Yan et al., 2004), 也可能通过抑制 *Ta VRN1* 基因进而抑制小麦 *FT* 同源基因的表达而抑制开花(Shimada et al., 2009), *Ta VRN3* 编码 *FT* 同源基因, 长日照条件下促进小麦开花(Yan et al., 2006)。

5.1.3 *FT* 基因在自主途径中的作用

自主途径主要通过感受植物体内部的发育状态, 并与外界环境信号相互作用而调控植物开花。自主途径包括以下几个基因: *LD*、*FCA*、*FPA*、*FLK*、*FY*、*FLD* 和 *FVE* (Putterill et al., 2004; Mouradov et al., 2002; Lim et al., 2004; Simpson, 2004)。*FCA* 和 *FLK* 均定位于核内, 并通过 *FLC* 基因调控整合基因 *FT* 和 *SOC1* 的表达调节植物开花时间(Lim et al., 2004; Simpson, 2004)。

5.2 *MFT* 亚家族的功能

过表达 *MFT* 基因的拟南芥开花时间稍有提前, 但不如 *FT* 基因对开花的促进作用明显, *mft* 突变体植株开花时间与野生型拟南芥相似, 表明 *MFT* 基因与 *FT* 基因冗余地发挥促进成花的功能(Yoo et al., 2004)。美洲黑杨 *MFT* 同源基因过表达和 RNAi 后均没有明显的开花表型改变, 此外, *MFT* mRNA 在休眠诱导的花芽和营养芽中表达量很高, 暗示 *MFT* 同源基因可能具有控制花芽分化等其它功能(Igasaki et al., 2008)。拟南芥 *MFT* 基因通过在 ABA 信号转导途径中形成负反馈环促进拟南芥种子初期的生长发育(Xi et al., 2010)。玉米 *MFT* 亚家族成员 *ZCN9*, *ZCN10* 和 *ZCN11* 在种子发育过程中发挥功能(Danilevskaya et al., 2008)。水稻 *MFT* 同源基因 *OsMFT1* 和 *OsMFT2* 基因在即将发育成熟的种子和种子萌发阶段均有表达, 这与玉米中的结果相一致, 暗示 *MFT* 亚家族成员在玉米中也可能发挥调节种子发育的功能(Danilevskaya et al., 2008)。

5.3 *TFLI* 亚家族的功能

TFLI 基因的主要功能是延长植物营养生长阶段并维持花序的无限生长状态。拟南芥 *TFLI* 基因

主要通过抑制开花途径整合基因 *LEAFY (LFY)* 及花分生组织基因 *API* 和 *CAULIFLOWER (CAL)* 的表达抑制成花转变。最近的研究表明, *TFL1* mRNA 仅在拟南芥成熟的茎端分生组织的内层细胞表达, 而 *TFL1* 蛋白则可以移动到茎端分生组织的外层细胞。表明 *TFL1* 蛋白和 *FT* 蛋白一样可以在植物体内移动到其发挥作用的部位(Conti and Bradley, 2007)。

拟南芥 *tfl1* 突变体和金鱼草 *cen* 突变体植株均由无限花序转变为有限花序(Shannon and Meeks-Wagner, 1991; Bradley et al., 1996; 1997), 番茄 *sp* 突变体植株由无限花序转变为有限花序, 且植株矮小, 紧凑(Pnueli et al., 1995), *TFL1* 基因和 *SP* 基因通过维持茎端和花序分生组织的无限生长特性控制植物营养生长和生殖生长的持续时间, 而 *CEN* 基因仅控制花序分生组织的状态(Pnueli et al., 1995; Bradley et al., 1997)。豌豆(*Pisum sativum*)两个 *TFL1* 同源基因控制营养生长和生殖生长的持续时间, *LATE FLOWERING (LF)* 基因维持茎端分生组织的无限生长特性, 而 *DETERMINATE (DET)* 基因维持花序分生组织的无限生长特性(Foucher et al., 2003)。黑麦草(*Lolium perenne*) *TFL1* 同源基因 *LpTFL1* 基因延迟成花转变, 控制黑麦草腋生分生组织特性(Jensen et al., 2001)。过表达玉米 *TFL1* 同源基因 *ZCN1-6* 导致玉米不同程度的晚花并伴随玉米花序结构的改变, 转基因植株表型的改变程度与蛋白的同源程度密切相关(Danilevskaya et al., 2010)。*TFL1* 亚家族基因成员除了在花发育过程中发挥作用外还在高等植物生长发育的其它阶段发挥作用, 如玉米 *ZCN1*, *ZCN3*, *ZCN2* 和 *ZCN5* 基因在根尖表达, 表明其可能在根尖分生组织生长发育过程中发挥作用(Danilevskaya et al., 2008)。

Sohn 等人的研究表明拟南芥 *TFL1* 基因除了控制花发育外, 还具有将蛋白质运送到蛋白质贮藏液泡中的功能(Sohn et al., 2007)。拟南芥 *ATC* 基因与 *TFL1* 基因同属 *TFL1* 亚家族, *ATC* 基因过表达能够互补 *tfl1* 突变体的晚花表型, 但 *atc* 突变体却没有明显的表型, 这表明 *ATC* 基因可能并不控制花序分生组织的分化状态(Carmona et al., 2007)。拟南芥 *BFT* 基因也属于 *TFL1* 亚家族, 但至今为止人们还不清楚其生物学功能(Carmona et al., 2007), 仍需人们进一步研究。

6 展望

开花时间是高等植物生长发育史中重要的生

长发育过程, 受错综复杂的基因网络调控。现已克隆的开花时间相关基因不仅局限在拟南芥、水稻等模式植物之中, 在蔬菜、果树、观赏植物中也已分离出部分与光周期成花诱导相关的基因。利用基因工程的方法将不同花发育基因转入植物, 从而调节植物开花时间可以解决实际生产中遇到的各种问题: 如花卉的周年生产需要, 育种、制种中存在的花期不遇等问题。

FT/TFL1 基因家族成员在高等植物花发育过程中发挥着关键作用, 其成员之一 *FT* 基因可以整合光周期途径、春化途径和自主途径的花发育信号, 而且 *FT* 蛋白可能就是人们长期苦苦寻找的“成花素”, *TFL1* 基因作为 *FT/TFL1* 基因家族的另一重要成员, 在植物体内发挥抑制成花的功能, 因此利用分子育种的方法将其转入高等植物中, 有望调节高等植物的花期。从现有的研究结果来看, 尽管不同物种间 *FT/TFL1* 基因家族成员功能非常保守, 但在不同物种中不同家族成员的功能仍存在不同程度的分化, 作用机理也不尽相同。*FT/TFL1* 基因家族不同成员均为多拷贝, 是否所有拷贝均在高等植物成花途径中发挥作用还不是很清楚, 有待于进一步研究。只有明确更多开花时间相关基因的作用机理及其它它们之间的相互作用, 才能真正揭示高等植物开花的秘密。

作者贡献

付建新、王琳琳负责文献的收集与整理, 是本综述的撰稿人及修改者, 戴思兰是项目的构思者及负责人, 指导论文写作与修改。全体作者都阅读并同意最终的文本。

致谢

本研究由国家自然科学基金项目(30871726)和高等学校博士学科点专项科研基金(20070022009)共同资助。作者感谢两位匿名的同行评审人的评审建议和修改建议。

参考文献

- Abe M., Kobayashi Y., Yamamoto S., Daimon Y., Yamaguchi A., Ikeda Y., Ichinoki H., Notaguchi M., Goto K., and Araki T., 2005, FD, a bZIP protein mediating signals from the floral pathway integrator FT at the shoot apex, *Science*, 309(5737): 1052-1056
- Ahn J.H., Miller D., Winter V.J., Banfield M.J., Lee J.H., Yoo S.Y., Henz S.R., Brady R.L., and Weigel D., 2006, A divergent external loop confers antagonistic activity on floral regulators FT and TFL1, *The EMBO Journal*, 25: 605-614

- Baurle I., and Dean C., 2006, The timing of developmental transitions in plants, *Cell*, 125(4): 655-664
- Blazquez M.A., Ahn J.H., and Weigel D., 2003, A thermosensory pathway controlling flowering time in *Arabidopsis thaliana*, *Nature Genetics*, 33(2): 168-171
- Bohlenius H., Huang T., Charbonnel-Campaa L., Brunner A.M., Jansson S., Strauss S.H., and Nilsson O., 2006, CO/FT regulatory module controls timing of flowering and seasonal growth cessation in trees, *Science*, 312(5776): 1040-1043
- Borner R., Kampmann G., Chandler J., Gleißner R., Wisman E., Apel K., and Melzer S., 2000, A MADS domain gene involved in the transition to flowering in *Arabidopsis*, *The Plant Journal*, 24(5): 591-599
- Bradley D., Carpenter R., Copley L., Vincent C., Rothstein S., and Coen E., 1996, Control of inflorescence architecture in *Antirrhinum*, *Nature*, 379: 791-797
- Bradley D., Ratcliffe O., Vincent C., Carpenter R., and Coen E., 1997, Inflorescence commitment and architecture in *Arabidopsis*, *Science*, 275(5296): 80-83
- Carmel-Goren L., Liu Y.S., Lifschitz E., and Zamir D., 2003, The SELF-PRUNING gene family in tomato, *Plant Molecular Biology*, 52: 1215-1222
- Carmona M.J., Calonje M., and Martinez-Zapater J.M., 2007, The FT/TFL1 gene family in grapevine, *Plant Molecular Biology*, 63: 637-650
- Cerdan P.D., and Chory J., 2003, Regulation of flowering time by light quality, *Nature*, 423(6942): 881-885
- Chab D., Kolar J., Olson M.S., and Storchova H., 2008, Two FLOWERING LOCUS T (FT) homologs in *Chenopodium rubrum* differ in expression patterns, *Planta*, 228(6): 929-940
- Chailakhyan M.K., 1936, On the hormonal theory of plant development, *Bull. Acad. Scr. Ussr*, 12: 443-447
- Chardon F., and Damerval C., 2005, Phylogenomic analysis of the PEBP gene family in cereals, *Journal of Molecular Evolution*, 61(5): 579-590
- Chen F.F., Huang Y.J., Wang Z.J., Liu G.H., Huang J.Q., 2009, Cloning and sequence analysis of the *FLOWERING LOCUS T* homologous genes from *Carya cathayensis*, *Xinan Linxueyuan Xuebao (Journal of Southwest Forestry University)*, 29(6): 34-37 (陈芳芳, 黄有军, 王正加, 刘根华, and 黄坚钦. 2009, 山核桃 *FLOWERING LOCUS T* 同源基因的克隆与序列分析, *西南林学院学报*, 29(6): 34-37)
- Conti L., and Bradley D., 2007, TERMINAL FLOWER1 is a mobile signal controlling *Arabidopsis* architecture, *The Plant Cell*, 19: 767-778
- Danilevskaya O.N., Meng X., and Ananiev E.V., 2010, Concerted modification of flowering time and inflorescence architecture by ectopic expression of TFL1-Like genes in maize, *Plant physiology*, 153: 238-251
- Danilevskaya O.N., Meng X., Hou Z., Ananiev E.V., and Simmons C.R., 2008, A genomic and expression compendium of the expanded PEBP gene family from maize, *Plant Physiology*, 146: 250-264
- Fabien Chardon, and Damerval C., 2005, Phylogenomic analysis of the PEBP gene family in cereals, *Journal of Molecular Evolution*, 61(5): 579-590
- Faure S., Higgins J., Turner A., and Laurie D.A., 2007, The FLOWERING LOCUS T-Like gene family in barley (*Hordeum vulgare*), *Genetics*, 176: 599-609
- Foucher F., Morin J., Courtiade J., Cadioux S., Ellis N., Banfield M.J., and Rameau C., 2003, DETERMINATE and LATE FLOWERING are two TERMINAL FLOWER1/CENTRORADIALIS homologs that control two distinct phases of flowering initiation and development in pea, *The Plant Cell*, 15: 2742-2754
- Grandy D.K., Hanneman E., Bunzow J., Shih M., Machida C.A., Bidlack J.M., and Civelli O., 1990, Purification, cloning, and tissue distribution of a 23-kD rat protein isolated by morphine affinity chromatography, *Mol. Endocrinol.*, 4(9): 1370-1376
- Gyllenstrand N., Clapham D., Kallman T., and Lagercrantz U., 2007, A Norway spruce FLOWERING LOCUS T homolog is implicated in control of growth rhythm in conifers, *Plant Physiology*, 144: 248-257
- Hanzawa Y., Money T., and Bradley D., 2005, A single amino acid converts a repressor to an activator of flowering, *PNAS*, 102(21): 7748-7753
- Hayama R., Agashe B., Luley E., King R., and Coupland G., 2007, A circadian rhythm set by dusk determines the expression of FT homologs and the short-day photoperiodic flowering response in *Pharbitis*, *The Plant Cell*, 19: 2988-3000
- Hemming M.N., Peacock W.J., Dennis E.S., and Trevaskis B., 2008, Low-temperature and daylength cues are integrated to regulate FLOWERING LOCUS T in barley, *Plant Physiology*, 147: 355-366
- Hisamatsu T., and King R.W., 2008, The nature of floral signals in *Arabidopsis*. II. Roles for FLOWERING LOCUS T (FT) and gibberellin, *Journal of Experimental Botany*, 59(14): 3821-3829
- Hou C.J., and Yang C.H., 2009, Functional analysis of FT and TFL1 orthologs from orchid (*Oncidium goweri* ramsey)

- that regulate the vegetative to reproductive transition, *Plant Cell Physiology*, 50(8): 1544-1557
- Hsu C.Y., Liu Y., Luthe D.S., and Yuceer C., 2006, Poplar FT2 shortens the juvenile phase and promotes seasonal flowering, *The Plant Cell*, 18: 1846-1861
- Igasaki T., Watanabe Y., Nishiguchi M., and Kotoda N., 2008, The FLOWERING LOCUS T/TERMINAL FLOWER 1 family in lombardy poplar, *Plant Cell Physiology*, 49(3): 291-300
- Izawa T., Oikawa T., Sugiyama N., Tanisaka T., Yano M., and Shimamoto K., 2002, Phytochrome mediates the external light signal to repress FT orthologs in photoperiodic flowering of rice, *Genes Development*, 16: 2006-2020
- Jaeger K.E., Graf A., and Wigge P.A., 2006, The control of flowering in time and space, *Journal of Experimental Botany*, 57: 3415-3418
- Jaeger K.E., and Wigge P.A., 2007, FT protein acts as a long-range signal in Arabidopsis, *Current Biology*, 17: 1050-1054
- Jensen C.S., Salchert K., and Nielsen K.K., 2001, A TERMINAL FLOWER1-Like gene from perennial ryegrass involved in floral transition and axillary meristem identity, *Plant Physiology*, 125: 1517-1528
- Kardailsky I., Shukla V.K., Ahn J.H., Dagenais N., Christensen S.K., Nguyen J.T., Chory J., Harrison M.J., and Weigel D., 1999, Activation tagging of the floral inducer FT, *Science*, 286: 1962-1965
- Karsai I., Szucs P., Koszegi B., Hayes P.M., Casas A., Bedo Z., and Veisz O., 2008, Effects of photo and thermo cycles on flowering time in barley: a genetical phenomics approach, *Journal of Experimental Botany*, 6: 1-9
- Kim S.Y., Yu X., and Michaels S.D., 2008, Regulation of CONSTANS and FLOWERING LOCUS T expression in response to changing light quality, *Plant Physiology*, 148: 269-279
- King R.W., Hisamatsu T., Goldschmidt E.E., and Blundell C., 2008, The nature of floral signals in Arabidopsis. I. Photosynthesis and a far-red photoresponse independently regulate flowering by increasing expression of FLOWERING LOCUS T (FT), *Journal of Experimental Botany*, 59(14): 3811-3820
- Kobayashi Y., Kaya H., Goto K., Iwabuchi M., and Araki T., 1999, A pair of related genes with antagonistic roles in mediating flowering signals, *Science*, 286: 1960-1962
- Kojima S., Takahashi Y., Kobayashi Y., Monna L., Sasaki T., Araki T., and Yano M., 2002, Hd3a, a rice ortholog of the arabidopsis FT gene, promotes transition to flowering downstream of Hd1 under short-day conditions, *Plant and Cell Physiology*, 43(10): 1096-1105
- Komiya R., Ikegami A., Tamaki S., Yokoi S., and Shimamoto K., 2008, Hd3a and RFT1 are essential for flowering in rice, *Development*, 135: 767-774
- Kotoda N., Hayashi H., Suzuki M., Igarashi M., Hatsuyama Y., Kidou S.-i., Igasaki T., Nishiguchi M., Mitsuru K., Shimizu T., Takahashi S., Iwanami H., Moriya S., and Abe K., 2010, Molecular characterization of FLOWERING LOCUS T-Like genes of apple (*Malus domestica* Borkh.), *Plant Cell Physiology*, 51(4): 561-575
- Laurie D.A., 1997, Comparative genetics of flowering time, *Plant Molecular Biology*, 35: 167-177
- Li C., Zhang K., Zeng X., Jackson S., Zhou Y., and Hong Y., 2009, A cis element within flowering lLocus T mRNA determines its mobility and facilitates trafficking of heterologous viral RNA, *Journal of Virology*, 83(8): 3540-3548
- Li D., Liu C., Shen L., Wu Y., Chen H., Robertson M., Helliwell C.A., Ito T., Meyerowitz E., and Yu H., 2008, A repressor complex governs the integration of flowering signals in Arabidopsis, *Development Cell*, 15: 110-120
- Lifschitz E., and Eshed Y., 2006, Universal florigenic signals triggered by FT homologues regulate growth and flowering cycles in perennial day-neutral tomato, *Journal of Experimental Botany*, 57(13): 3405-3414
- Lifschitz E., Eviatar T., Rozman A., Shalit A., Goldshmidt A., Amsellem Z., Alvarez J.P., and Eshed R., 2006, The tomato FT ortholog triggers systemic signals that regulate growth and flowering and substitute for diverse environmental stimuli, *PNAS*, 103(16): 6398-6403
- Lim M.H., Kim J., Kim Y.S., Chung K.S., Seo Y.H., Lee I., Kim J., Hong C.B., Kim H.J., and Park C.M., 2004, A new Arabidopsis gene, *FLK*, encodes an RNA binding protein with K homology motifs and regulates flowering time via *FLOWERING LOCUS C*, *The Plant Cell*, 16: 731-740
- Lin M.K., Belanger H., Lee Y.-J., Varkonyi-Gasic E., Taoka K.-I., Miura E., Xoconostle-Cazares B., Gendler K., Jorgensen R.A., Phinney B., Lough T.J., and Lucas W.J., 2007, FLOWERING LOCUS T protein may act as the long-distance florigenic signal in the cucurbits, *The Plant Cell*, 19: 1488-1606
- Liu B., Watanabe S., Uchiyama T., Kong F., Kanazawa A., Xia Z., Nagamatsu A., Arai M., Yamada T., Kitamura K., Masuta C., Harada K., and Abe J., 2010, The soybean stem growth habit gene Dt1 Is an ortholog of Arabidopsis TERMINAL FLOWER1, *Plant Physiology*, 153: 198-210

- Luan W., Chen H., Fu Y., Si H., Peng W., Song S., Liu W., Hu G., Sun Z., Xie D., and Sun C., 2009, The effect of the crosstalk between photoperiod and temperature on the heading-date in rice, *PLoS One*, 4(6): e5891
- Mathieu J., Warthmann N., Kuttner F., and Schmid M., 2007, Export of FT protein from phloem companion cells is sufficient for floral induction in Arabidopsis, *Current Biology*, 17: 1055-1060
- Michaels S.D., Himelblau E., Kim S.Y., Schomburg F.M., and Amasino R.M., 2005, Integration of flowering signals in winter-annual Arabidopsis, *Plant Physiology*, 137: 149-156
- Mimida N., Goto K., Kobayashi Y., Araki T., Ahn J.H., Weigel D., Murata M., Motoyoshi F., and Sakamoto W., 2001, Functional divergence of the TFL1-like gene family in Arabidopsis revealed by characterization of a novel homologue, *Genes to Cells*, 6(4): 327-336
- Mimida N., Kotoda N., Ueda T., Igarashi M., Hatsuyama Y., Iwanami H., Moriya S., and Abe K., 2009, Four TFL1/CEN-Like genes on distinct linkage groups show different expression patterns to regulate vegetative and reproductive development in apple (*Malus domestica* Borkh.), *Plant Cell Physiology*, 50(2): 394-412
- Mouradov A., Cremer F., and Coupland G., 2002, Control of flowering time: interacting pathways as a basis for diversity, *The Plant Cell*, 14(90001): S111-130
- Nishikawa F., Endo T., Shimada T., Fujii H., Shimizu T., Omura M., and Ikoma Y., 2007, Increased CiFT abundance in the stem correlates with floral induction by low temperature in Satsuma mandarin (*Citrus unshiu* Marc.), *Journal of Experimental Botany*, 58(14): 3915-3927
- Notaguchi M., Abe M., Kimura T., Daimon Y., Kobayashi T., Yamaguchi A., Tomita Y., Dohi K., Mori M., and Araki T., 2008, Long-distance, graft-transmissible action of Arabidopsis FLOWERING LOCUS T protein to promote flowering, *Plant Cell Physiology*, 49(11): 1645-1658
- Pan C.B., Zhang Q.X., Pan H.T., Sun M., 2010, Clone and expression analysis of *FLOWERING LOCUS T* in *Chrysanthemum morifolium* ramat., *Yuanyi Xuebao (Acta Horticulturae Sinica)*, 37(5): 769-776 (潘才博, 张启翔, 潘会堂, 孙明, 2010, 菊花 *FT* 类似基因的克隆与表达分析, *园艺学报*, 37(5): 769-776)
- Pnueli L., Carmel-Goren L., Hareven D., Gutfinger T., Alvarez J., Ganai M., Zamir D., and Lifschitz E., 1995, The SELF-PRUNING gene of tomato regulates vegetative to reproductive switching of sympodial meristems and is the ortholog of CEN and TFL1, *Development*, 125: 1979-1989
- Putterill J., Laurie R., and Macknight R., 2004, It's time to flower: the genetic control of flowering time, *BioEssays*, 26(4): 363-373
- Shannon S., and Meeks-Wagner O.R., 1991, A mutation in the Arabidopsis TFL1 gene affects inflorescence meristem development, *The Plant Cell*, 3: 877-892
- Shimada S., Ogawa T., Kitagawa S., Suzuki T., Ikari C., Shitsukawa N., Abe T., Kawahigashi H., Kikuchi R., Handa H., and Murai K., 2009, A genetic network of flowering-time genes in wheat leaves, in which an APETALA1/FRUITFULL-like gene, VRN1, is upstream of FLOWERING LOCUS T, *The Plant Journal*, 58: 668-681
- Simpson G.G., 2004, The autonomous pathway: epigenetic and post-transcriptional gene regulation in the control of Arabidopsis flowering time *Current Opinion in Plant Biology*, 7(5): 570-574
- Sohn E.J., Rojas-Pierce M., Pan S., Carter C., Serrano-Mislata A., Madueno F., Rojo E., Surpin M., and Raikhel N.V., 2007, The shoot meristem identity gene TFL1 is involved in flower development and trafficking to the protein storage vacuole, *PNAS*, 104(47): 18801-18806
- Sreekantan L., and Thomas M.R., 2006, VvFT and VvMADS8, the grapevine homologues of the floral integrators FT and SOC1, have unique expression patterns in grapevine and hasten flowering in Arabidopsis, *Functional Plant Biology*, 33: 1129-1139
- Tamaki S., Matsuo S., Wong H.L., Yokoi S., and Shimamoto K., 2007, Hd3a protein is a mobile flowering signal in rice, *Science*, 316(5827): 1033-1036
- Wang J., Long Y., Wu B., Liu J., Jiang C., Shi L., Zhao J., King G.J., and Meng J., 2009, The evolution of *Brassica napus* FLOWERING LOCUS T paralogues in the context of inverted chromosomal duplication blocks, *BMC Evolutionary Biology*, 9: 271-283
- Wang L.L., Fu J.X., Dai S.L., 2011, *CIFT*, A novel homologues gene of *FLOWERING LOCUS T* from chrysanthemum lavandulifolium, *Fenzi Zhiwu Yuzhong (Molecular Plant Breeding)*, 9(9): (DOI: 10.5376/mpb.cn.2011.09.0009) (王琳琳, 付建新, 戴思兰, 2011, 新的 *FLOWERING LOCUS T* 同源基因: 甘菊 *CIFT* 基因, *分子植物育种*, 9(9): (DOI: 10.5376/mpb.cn.2011.09.0009))
- Wang T., Qian Q., Yuan M., Wang X.J., Yang W.C., Qu L.J., Kong H.Z., Xu Y.N., Jiang G.M., and Chong K., 2010, Research advances on plant science in China in 2009, *Zhiwu Xuebao (Chinese Bulletin of Botany)*, 45(3): 265-306 (王台, 钱前, 袁明, 王小菁, 杨维才, 瞿礼嘉,

- 孔宏智, 许亦农, 蒋高明, 种康, 2010, 2009 年中国植物科学若干领域重要研究进展, 植物学报, 45(3): 265-306
- Wang Y., Ma Y.P., Dai S.L., 2010, The molecular mechanism in regulation of flowering in ornamental plants, *Zhiwu Xuebao (Chinese Bulletin of Botany)*, 45(6): 641-653 (王翊, 马月萍, 戴思兰, 2010, 观赏植物花期调控途径及其分子机制, 植物学报, 45(6): 641-653)
- Xi W., Liu B., Hou X., and Yu H., 2010, MOTHER OF FT AND TFL1 regulates seed germination through a negative feedback loop modulating ABA signaling in Arabidopsis, *The Plant Cell*, 22: 1733-1748
- Yamaguchi A., Kobayashi Y., Goto K., Abe M., and Araki T., 2005, TWIN SISTER OF FT (TSF) acts as a floral pathway integrator redundantly with FT, *Plant and Cell Physiology*, 46(8): 1175-1189
- Yan L., Fu D., Li C., Blechl A., Tranquilli G., Bonafede M., Sanchez A., Valarik M., Yasuda S., and Dubcovsky J., 2006, The wheat and barley vernalization gene VRN3 is an orthologue of FT, *Proc. Natl. Acad. Sci.*, 103: 19581-19586
- Yan L., Loukoianov A., Blechl A., Tranquilli G., Ramakrishna W., SanMiguel P., Bennetzen J.L., Echenique V., and Dubcovsky D., 2004, The wheat VRN2 gene is a flowering repressor down-regulated by vernalization, *Science*, 303: 1640-1644
- Yong W.D., Chong K., Xu Z.H., Tan K.H., Zhu Z.Q., 2000, The research of flowering time genes in higher plants, *Kexue Tongbao (Chinese Sciences Bulletin)*, 45(5): 455-466 (雍伟东, 种康, 许智宏, 谭克辉, 朱至清, 2000, 高等植物开花时间决定的基因调控研究, 科学通报, 45(5): 455-466)
- Yoo S.Y., Kardailsky I., Lee J.S., Weigel D., and Ahn J.H., 2004, Acceleration of flowering by overexpression of MFT (MOTHER OF FT AND TFL1), *Molecules and Cells*, 17(1): 95-101
- Zhao D.Z., Yong W.D., Chong K., Tan K.H., 1999, Minireview of research advances on flowering in higher plant, *Zhiwuxue Tongbao (Chinese Bulletin of Botany)*, 16(2): 157-162 (赵大中, 雍伟东, 种康, 谭克辉, 1999, 高等植物开花研究现状简述, 植物学通报, 16(2): 157-162)



5thPublisher是一个致力于科学与文化传播的中文出版平台

在5thPublisher上发表论文, 任何人都可以免费在线取阅您的论文

- ※同行评审, 论文接受严格的高质量的评审
- ※在线发表, 论文一经接受, 即刻在线发表
- ※开放取阅, 任何人都可免费取阅无限使用
- ※快捷搜索, 涵盖谷歌学术搜索与知名数据库
- ※论文版权, 作者拥有版权读者自动授权使用

在线投稿: <http://5th.sophiapublisher.com>

表 2 高等植物 *FT/TFL1* 基因家族部分成员结构特征Table 2 The structures characteristics of *FT/TFL1* gene family members in some higher plants

物种	登录号	基因简写	外显子 1	内含子 1	外显子 2	内含子 2	外显子 3	内含子 3	外显子 4	参考文献
Species	Accession number	Abbr. for genes	Exon one	Intron one	Exon two	Intron two	Exon three	Intron three	Exon four	References
大麦	DQ100327	<i>FT1</i>	201	419	62	111	271	-	-	GenBank
<i>Hordeum vulgare</i>	DQ297407	<i>FT2</i>	210	72	62	2 377	41	97	224	GenBank
	DQ411319	<i>FT3</i>	195	134	62	141	41	606	245	GenBank
	DQ411320	<i>FT4</i>	192	228	62	105	41	1 684	226	GenBank
	EF012202	<i>FT5</i>	195	193	62	137	41	809	245	GenBank
小麦	EU368122	<i>FT-a</i>	201	629	62	99	271	-	-	GenBank
<i>Triticum aestivum</i>										
白芥	FJ613329	<i>FT</i>	201	832	62	1 031	41	91	206	GenBank
<i>Sinapis alba</i>										
拟南芥	AF152096	<i>FT</i>	201	817	62	715	41	126	464	GenBank
<i>Arabidopsis thaliana</i>										
苹果	AB458506	<i>MdFT1</i>	198	108	62	193	41	800	224	GenBank
<i>Malus ×domestica</i>	AB458505	<i>MdFT2</i>	198	162	62	247	41	1 035	224	GenBank
甘蓝型油菜	FJ848918	<i>FT</i>	201	848	62	892	41	85	224	GenBank
<i>Brassica napus</i>										
黑麦草	DQ309592	<i>FT3</i>	201	322	62	124	271	-	-	GenBank
<i>Lolium perenne</i>										
浙江淡竹	AB498766	<i>FT1</i>	201	167	62	125	41	93	233	GenBank
<i>Phyllostachys meyeri</i>	AB498761	<i>FT3</i>	201	167	62	128	41	93	233	GenBank
梅	AB444086	<i>FT</i>	198	202	62	332	41	420	224	GenBank
<i>Prunus mume</i>										
钻天杨	AB183451	<i>PnFTL1a</i>	201	91	62	124	41	83	218	GenBank
<i>Populus nigra</i> var. <i>italica</i>	AB369067	<i>PnTFL1a</i>	204	85	62	279	41	112	217	GenBank
	AB181186	<i>PnFTL3a</i>	201	137	62	311	41	107	218	GenBank
	AB369068	<i>PnFTL4a</i>	195	183	62	114	41	1 421	224	GenBank
	AB369069	<i>PnFT1a</i>	198	124	62	1 603	41	893	224	GenBank
	AB369070	<i>PnFT2</i>	198	125	62	1 583	41	893	224	GenBank
	AB369071	<i>PnFT3</i>	198	158	62	1 127	41	1 393	224	GenBank
	大豆	-	<i>GmTFL1a</i>	201	210	62	472	41	99	218
<i>Glycine max</i>	-	<i>GmTFLb</i>	201	215	62	483	41	95	218	2010)
番茄	U84140	<i>SP</i>	204	233	62	567	41	603	221	(Carmel-Goren
<i>Lycopersicon esculentum</i>	AY186734	<i>SP2I</i>	213	149	62	133	41	139	221	n et al., 2003)
	AY186735	<i>SP3D</i>	198	87	62	2 141	41	1 055	233	
	AY186736	<i>SP5G</i>	192	436	62	364	41	335	233	
	AY186737	<i>SP6A</i>	195	772	62	519	41	237	225	
	AY186738	<i>SP9D</i>	198	532	62	1 003	41	519	218	