

杜丽,李勇鹏,姚瑶. 成花基因 *FT/TFL1* 基因家族及其对植物成花转变遗传改良的研究进展[J]. 江苏农业科学,2014,42(7):9-12.

成花基因 *FT/TFL1* 基因家族 及其对植物成花转变遗传改良的研究进展

杜丽,李勇鹏,姚瑶

(南阳师范学院生命科学与技术学院,河南南阳 473000)

摘要:研究表明,*FT/TFL1* 基因家族成员编码的一类磷脂酰乙醇胺结合蛋白(PEBP)在高等植物成花转变过程中发挥着重要的调控作用。本文对成花基因 *FT/TFL1* 基因家族的结构特征、成员、各个成员在成花转变过程中的功能,以及利用成花基因对植物成花转变遗传改良的研究进展进行详细介绍。

关键词:成花基因;基因家族;成花转变;基因转化

中图分类号: Q756 **文献标志码:** A **文章编号:** 1002-1302(2014)07-0009-04

在高等植物生命周期中由营养生长向生殖生长转换的过程称为成花转变(floral transition),这一过程是由植物内部的遗传因子与外界环境条件相互协调控制的,是成花基因在时间和空间上表达的结果^[1]。研究人员在拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)基因组中分离获得6个*FT/TFL1* 基因家族成员:*FT*(*FLOWERING LOCUS T*)、*TSF*(*TWIN SISTER OF FT*)、*TFL1*(*TERMINAL FLOWER1*)、*BFT*(*BROTHER OF FT AND TFL1*)、*ATC*(*ARABIDOPSIS THALIANA CENTRORADIALIS HOMOLOGUE*)、*MFT*(*MOTHER OF FT AND TFL1*)^[2-7]。*FT/TFL1* 基因家族成员编码的蛋白质是一种磷脂酰乙醇胺结合蛋白(phosphatidylethanolamine-binding protein, PEBP)。PEBP最早从牛脑中分离,因易与磷脂酰乙醇胺结合而得名。磷脂酰乙醇胺是构成植物生物膜的主要磷脂,并被证实信号传递过程中起着重要的蛋白质识别和信号传导作用。

拟南芥 *FT* 基因编码的蛋白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 *APETALA1(API)* 的表达,从而促进拟南芥开花^[8-9]。*TFL1* 基因与 *FT* 基因的功能相反,在拟南芥中, *TFL1* 主要通过延迟开花途径整合基因 *LEAFY(LFY)* 及花分生组织基因 *API*、*CAULIFLOWER(CAL)* 的表达,从而抑制成花转变^[10]。这些研究成果为成花转变的研究带来新的思路,使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。

随着成花基因研究的深入,科学家们相继在粮食作物小麦(*Triticum aestivum*)^[11]、水稻(*Oryza sativa*)^[12]、蔬菜作物南瓜(*Cucurbita moschata*)^[13]、黄瓜(*Cucumis sativus*)^[14]、果树山核桃(*Carya cathayensis*)^[15]、苹果(*Malus × domestica*)^[16]、观

赏植物文心兰(*Oncidium gower*)^[17]、菊花(*Chrysanthemum morifolium*)^[18]等多个物种中分离得到 *FT/TFL1* 基因家族成员,而且研究发现这些物种中发现的 *FT/TFL1* 类似基因不仅与拟南芥的 *FT/TFL1* 基因具有很高的同源性,同时在成花转变过程中的调控作用途径也十分相似。这些研究可以证实,高等植物 *FT/TFL1* 基因家族成员的某些基因在其成花转变过程中起着重要的调控作用,具有较为重要的研究价值。

1 高等植物 *FT/TFL1* 基因家族成员的功能

高等植物的 *FT/TFL1* 基因家族主要可分成3个亚家族:*FT* 亚家族、*TFL1* 亚家族、*MFT* 亚家族。*FT*、*TSF* 属于 *FT* 亚家族,起开花促进作用, *TSF* 与 *FT* 的功能部分冗余; *TFL1*、*ATC*、*BFT* 属于 *TFL1* 亚家族,起开花抑制作用; *MFT* 属于 *MFT* 亚家族,在开花时间调控上与 *FT* 的功能部分冗余^[19-20]。

Hanzawa 等通过探索 *FT* 和 *TFL1* 蛋白配合体结合区域可能的氨基酸对其蛋白功能的影响发现,互换 *FT* 与 *TFL1* 的一个氨基酸便可使两者编码的蛋白功能发生互换,这2个关键的氨基酸就是 *FT* 蛋白中85位的酪氨酸(Tyr)、*TFL1* 蛋白中88位的组氨酸(His)^[21]。对 *FT* 和 *TFL1* 蛋白的结构进行分析发现,位于 *FT* 和 *TFL1* 蛋白分子表面的一个由14个氨基酸组成的多元嗜咪唑环对蛋白的促进或抑制开花作用非常重要^[22]。在 *TFL1* 蛋白中,该外部环在靠近配体结合区开口处有一个氢键基团,而在 *FT* 中没有。Ahn 等推测, *FD* 本身是个弱转录因子,它能与 *FT* 结合后成为强的激活因子,激活 *API* 的表达从而促进开花;但是当 *FD* 与 *TFL1* 结合后,却成为抑制因子,导致开花延迟甚至表现为花的缺陷^[22]。

1.1 *FT* 亚家族的功能

作为昼夜节律钟(circadian clock)的重要输出产物之一, *FT* 基因在光周期调控植物开花途径中发挥着重要作用,昼夜节律钟输出产物 *GIGANTEA(GI)* 激活转录因子 *CONSTANS*(简称 *CO*,在生物节律钟和下游开花时间基因间起信号传递作用的桥梁基因)的表达,进一步激活 *FT* 的转录,从而促进下游开花决定基因的表达^[9,23-24]。

不同植物如番茄(*Solanum lycopersicum*)、牵牛花(*Pharbi-*

收稿日期:2013-10-21

基金项目:国家自然科学基金(编号:31100511);河南省高校青年骨干教师资助计划(编号:2010GGJS-161);南阳师范学院博士科研启动费(编号:nynu200746)。

作者简介:杜丽(1978—),女,河南南阳人,博士,副教授,主要从事生物技术改良园林植物研究。Tel:(0377)63513797;E-mail:dlldlucky@163.com。

tis nil)、葡萄 (*Vitis vinifera*) 的 *FT* 同源基因在拟南芥中组成型表达后, 都能在非诱导型光周期条件下促进拟南芥开花^[25-27]。在木本植物杨树 (*Populus spp.*) 中, *FT* 同源基因的组成型表达显著缩短了童期并促进了成花转变^[28]。而在拟南芥和水稻中, 用 RNAi 或 miRNA 手段下调 *FT* 基因的表达后, 可导致植株的开花时间延迟^[29-30]。这些研究表明, *FT* 及其同源基因是高等植物成花转变过程所必需的, 并且对开花的调控作用在不同物种间是高度保守的。目前的研究表明, *FT* 蛋白或(和)mRNA 可能是植物的成花素信号分子的重要组成部分^[31]。过表达 *TSF* 基因可促进拟南芥开花, *tsf* 单突变体则会延迟拟南芥开花, 而 *tsf/ft* 双突变则会加剧 *ft* 单突变体的晚花表型, 因此 *TSF* 基因在调控植物开花时间与 *FT* 基因发挥冗余的功能^[3,32]。除此以外, *TSF* 基因可能是除 *FT*、*LFY*、*SUPPRESSOR OF OVEREXPRESSION OF CO1 (SOC1)* 基因以外的成花整合途径上的另一新成员^[3]。

1.2 *TFL1* 亚家族的功能

TFL1 亚家族基因在草本和木本植物中广泛存在, 其主要功能有: 维持植物的营养生长, 延迟植物开花, 维持花序的无限生长状态。植物种类不同, *TFL1* 同源基因显示相似但不同的功能。拟南芥的 *TFL1* 属于花序分生组织基因, 对花序分生组织类型的维持起着极其重要的作用。在拟南芥中超表达 *TFL1*, 营养期明显延长, 会形成多分枝的花序^[33]; 拟南芥中 *tfl1* 突变体开花早, 花序分生组织转变成末端花^[4]。

黑麦草 (*Lolium perenne*) *TFL1* 同源基因组成型表达能恢复拟南芥 *tfl1* 的表型^[34]。*TFL1* 同源基因在水稻中过表达后使水稻开花时间延迟、花序分支增多、小穗排列更紧密^[35]。过表达玉米 (*Zea mays*) *TFL1* 同源基因 *ZCN1-6* 会导致玉米不同程度的晚花并伴随玉米花序结构的改变, 并且转基因植株表型的改变程度与蛋白的同源程度密切相关^[36]。Mimida 等通过对苹果 (*Malus × domestica*) 的 *TFL1* 同源基因 *MdTFL1* 表达模式的研究发现, 该基因在苹果花序发育阶段早期的芽中表达量较高, 在花的发育过程中不表达^[37]。通过定量 real-time PCR 和异位表达显示, 甜橙 (*Citrus sinensis*) *TFL1* 的同源基因为控制柑橘童期的关键基因, 柑橘童期与该基因的转录积累呈明显正相关^[38-40]。由此可见, *TFL1* 基因及其同源基因在参与维持芽顶端分生组织的无限生长、延迟开花及对木本植物童期的维持方面可能起着较重要的控制作用。

拟南芥的 *ATC* 基因与 *TFL1* 基因同属 *TFL1* 亚家族, *ATC* 基因的过表达能够互补 *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^[27]。拟南芥 *BFT* 基因也属于 *TFL1* 亚家族, 但至今为止还不清楚其生物学功能, 仍需进一步研究^[27]。

1.3 *MFT* 亚家族的功能

MFT 与 *FT*、*TFL1* 几乎具有相同的序列同源性, 在长日照条件下, 过表达 *MFT* 基因可使拟南芥开花时间稍稍提前, 但不如 *FT* 基因对开花的促进作用明显, T-DNA 插入引起的 *mft* 突变体没有明显的表型^[7]。*MFT* 在大麦 (*Hordeum vulgare*) 中的同源基因为 *HvMFT*, 在水稻中过表达 *HvMFT*, 对水稻的开花时间和花序形态没有影响, 且 *HvMFT* 在叶片中不表达^[41]。因此认为, *MFT* 可能具有冗余的成花诱导作用, 与 *FT* 的功能是相似的, 或者拟南芥的正常发育并不需要 *MFT*^[7]。

玉米 *MFT* 类似基因 *ZCN9* 和 *ZCN10* 在种子中的特异表达, 可能在种子发育过程中发挥作用^[42]; *MFT* 在水稻中的同源基因 *OsMFT1*、*OsMFT2* 在种子发育和萌发过程中均有表达^[12]。目前关于 *MFT* 基因在植物中的功能了解较少, 已有的试验结果表明, *MFT* 亚家族成员基因可能具有冗余的成花诱导作用, 也可能与种子的发育有关。

2 高等植物 *FT/TFL1* 基因家族成员在花期改良方面的应用

FT 基因和 *TFL1* 基因为 *FT/TFL1* 基因家族的 2 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, *TFL1* 基因抑制成花^[20]。*FT* 基因和 *TFL1* 基因的分离克隆, 为揭示植物花发育的分子机理提供了理论依据。基因分离的目的是为了更好地研究基因的功能并加以利用, 通过生物技术转基因的方法将成花基因转化进入植物体, 是最直接和便捷的调控花期的育种手段。近年来植物花期改良的育种目标主要集中在以下几个方面: (1) 调控草本观赏植物花期, 通过促进开花、缩短开花周期、延长花期, 获得花期多样性的花卉系列品种; (2) 缩短木本植物童期、提前结束幼年期, 促进早期开花, 以期加快杂交育种进程; (3) 通过抑制开花, 从而改良园林行道树种 (悬铃木、香樟、枫杨等) 产生污染环境的有性生殖过程产物 (花粉、种子飞毛、果实等)。而育种目标则是研究者们试图通过转基因技术获得组成型或特异性表达 *FT* 基因和 *TFL1* 基因的转基因植物, 以实现对接高等植物成花转变的人为调控。

2.1 促进开花策略的应用

最初花期改良的转基因植物都是组成型表达拟南芥 *FT* 产生的。姜丹等将拟南芥的 *FT* 基因连接到 Super 1 300⁺ 组成型植物表达载体上, 并运用农杆菌介导法将 *FT* 基因导入切花菊神马中; 转基因菊花神马的一个株系的组培苗在培养容器中就观察到有花蕾分化, 转入外源 *FT* 基因后, 短日照菊花神马具有在 16 h 光照条件下开花的特性, 且该品种的花期能够提前。菊花神马转基因植株花芽分化不再受光周期影响的例子说明, 通过转 *FT* 基因改变菊花的花期是可行的^[43]。在拟南芥 *FT* 基因转化洋桔梗的研究中, 转基因株系在愈伤组织阶段就观察到紫色花瓣状器官分化现象^[44], 初步证明外源 *FT* 基因在洋桔梗中是有生物活性的, 能够诱导洋桔梗花发育的起始。以上研究说明, 在草本观赏植物中通过转化 *FT* 基因促进转基因植株开花, 从而获得花期多样性的花卉系列品种是可行的试验策略。

李伟明等构建组成型表达苹果 *MdFT* 基因和拟南芥 *FT* 基因的植物载体进行番茄遗传转化, 结果显示: 2 个基因在番茄转基因植株中都得到了表达, 转基因番茄均表现出早花性状; 部分 35S::*AuFT* 转基因植株在生根培养基中就能观察到花芽分化, 并能形成花蕾; 在 *MdFT* 转基因番茄植株中也可低频观察到花蕾出现。研究表明, 在番茄中异位过量表达苹果 *MdFT* 基因和拟南芥 *FT* 基因, 能够诱导番茄早花, 初步验证了苹果 *MdFT* 基因具有促花功能, 对转基因手段缩短苹果童期具有潜在价值^[45]。

不过需要注意的是, 转基因株系组成型表达拟南芥 *FT* 基因或其他 *FT* 同源基因在获得早花性状的同时, 可能会出

现异常花的现象,而异常花不能产生可育配子,这可能与多数研究的表达载体使用组成型启动子有关^[46]。在杨树的促花转基因研究中,有研究者尝试使用非组成型启动子——大豆热激启动子 HSP(heat shock promoter) 构建的表达载体,试图减少转基因植株花器官变异。贾小明等采用热击启动子 HSP 控制来自拟南芥的 *FT* 基因、来自杨树的 *FT1*、*FT2* 基因来构建表达载体,转化结果表明:*FT* 类基因诱导的杨树转基因植株会出现不同程度的早花现象,但来自拟南芥的 *FT* 基因促花效果优于来自杨树的 *FT1*、*FT2* 基因;同组成型启动子控制的开花基因转化结果相比较,热激启动子控制的转 *FT* 类基因植株获得了相对较多的正常花序,而且观察到了花药的正常散粉现象^[46-47]。

这些研究结果说明,通过 *FT* 基因和相关 *FT* 同源基因的转化与表达来促进草本观赏植物开花,获得花期多样性花卉品系并缩短木本植物童期、提前结束幼年期,对加快木本植物尤其是果树的常规育种进程具有十分重要的应用价值,为了克服组成型表达 *FT* 类基因造成的花器官畸变,采用非组成型启动子构建植物表达载体是较为可行的策略。

此外,园林绿化常用树种香樟、悬铃木、枫香等在有性生殖过程中的常见问题有:香樟巨大结实量;枫香球果存在数量多、个体大、果实硬的特点;悬铃木花粉及种子飞毛等,这些都会造成城市环境污染,给市民出行带来不便,成为这些树种在城市绿化应用推广中的限制因素,因而不育品系的培育成为解决上述问题的关键。采取二次转化的策略对成花基因 *FT* 类基因加以利用,能够达到培育转基因不育品系的目标。大多数木本植物的植株再生体系是通过间接体胚发生途径建立的,胚性愈伤组织作为外植体对于转基因的优势在此不再赘述,但对于木本植物开花抑制或不不育的研究则十分不便,因为通过体胚再生的植株可能同样具有较长的幼年期,使得抑制开花基因或者雄性不育基因的转化效果很难被验证。因此,在香樟转基因不育育种中,为了早日看到转化雄性不育基因的植株在表型及生理上的变化,同时缩短其开花所需时间,研究者以稳定表达雄性不育 *Barnase* 基因的香樟胚性愈伤组织为外植体,对其进行 *PaFT* 基因(来源悬铃木 *FT* 类基因)二次转化^[48],并对二次转化后再生植株的开花表型进行调查,以达到迅速获得不育植株的目的;来自同一实验室的枫香转基因不育育种研究对成花基因 *PaFT* 的利用策略类推^[49]。二次转化进行转基因不育育种的策略,也可以修订为先转化 *FT* 类基因到相应木本植物的胚性愈伤组织中,以确保早花性状的稳定表现,进而对转基因抗性愈伤组织进行雄性不育基因的二次转化,再对再生植株的开花性状进行研究。

2.2 抑制开花策略的应用

通过转化抑制开花基因,抑制花序分生组织向花分生组织转变,使植物的花期延后,同样可以达到丰富观赏植物的花期多样性的育种目标。在农杆菌介导的 *TFL1* 基因转化菊花的研究中,侯香玲采用 CaMV35S 组成型表达启动子和拟南芥 *TFL1* 基因构建植物表达载体,对菊花中的早花品种广东黄进行遗传转化。研究结果发现,将试验获得的 5 株阳性植株进行盆栽培养后,观察花期性状发现其开花期均比对照株推后 7 d 左右,表明 *TFL1* 基因对推迟菊花花期是有效果的^[50]。Kotoda 等在对苹果 *TFL1* 基因的研究中发现,将反义 *MdTFL1*

转入苹果植株后,转基因植株嫁接后 8~15 个月即可开花,而正常野生型要 5 年才能开花;研究表明,抑制 *MdTFL1* 基因的表达、缩短苹果童期可诱导苹果早花,结果可以反证 *TFL1* 基因的确具有使植物保持童期、抑制其开花的功能^[51]。

目前,直接转化 *TFL1* 类基因并抑制成花转变的相关研究较少,研究热点集中在对该基因的克隆和表达分析层面。笔者所在课题组也在进行香樟 *TFL1* 类转基因植物的研究,试图将香樟抑制开花基因转入成年植株,从而调控香樟成花转变,为减少香樟果实造成的环境污染、获得无果或少果香樟植株奠定研究基础。

参考文献:

- [1] Kobayashi Y, Weigel D. Move on up, it's time for change - mobile signals controlling photoperiod - dependent flowering [J]. *Genes & Development*, 2007, 21 (19) : 2371 - 2384.
- [2] Kardailsky I, Shukla V K, Ahn J H, et al. Activation tagging of the floral inducer *FT* [J]. *Science*, 1999, 286 (5446) : 1962 - 1965.
- [3] Yamaguchi A, Kobayashi Y, Goto K, et al. *TWIN SISTER OF FT (TSF)* acts as a floral pathway integrator redundantly with *FT* [J]. *Plant & Cell Physiology*, 2005, 46 (8) : 1175 - 1189.
- [4] Bradley D, Ratchliffe O, Vincent C, et al. Inflorescence commitment and architecture in *Arabidopsis* [J]. *Science*, 1997, 275 (5296) : 80 - 83.
- [5] Kobayashi Y, Kaya H, Goto K, et al. A pair of related genes with antagonistic roles in mediating flowering signals [J]. *Science*, 1999, 286 (5446) : 1960 - 1962.
- [6] Mimida N, Goto K, Kobayashi Y, et al. Functional divergence of the *TFL1* - like gene family in *Arabidopsis* revealed by characterization of a novel homologue [J]. *Genes to Cells*, 2001, 6 (4) : 327 - 336.
- [7] Yoo S Y, Kardailsky I, Lee J S, et al. Acceleration of flowering by overexpression of *MFT (MOTHER OF FT AND TFL1)* [J]. *Molecules and Cells*, 2004, 17 (1) : 95 - 101.
- [8] Abe M, Kobayashi Y, Yamamoto S, et al. FD, a bZIP protein mediating signals from the floral pathway integrator *FT* at the shoot apex [J]. *Science*, 2005, 309 (5737) : 1052 - 1056.
- [9] Wigge P A, Kim M C, Jaeger K E, et al. Integration of spatial and temporal information during floral induction in *Arabidopsis* [J]. *Science*, 2005, 309 (5737) : 1056 - 1059.
- [10] Ratcliffe O J, Bradley D J, Coen E S. Separation of shoot and floral identity in *Arabidopsis* [J]. *Development*, 1999, 126 (6) : 1109 - 1120.
- [11] Kojima S, Takahashi Y, Kobayashi Y, et al. *Hd3a*, a rice ortholog of the *Arabidopsis FT* gene, promotes transition to flowering downstream of *Hd1* under short - day conditions [J]. *Plant and Cell Physiology*, 2002, 43 (10) : 1096 - 1105.
- [12] Chardon F, Damerval C. Phylogenomic analysis of the *PEBP* gene family in cereals [J]. *Journal of Molecular Evolution*, 2005, 61 (5) : 579 - 590.
- [13] Lin M K, Belanger H, Lee Y J, et al. FLOWERING LOCUS T protein may act as the long - distance florigenic signal in the cucurbits [J]. *The Plant Cell*, 2007, 19 (5) : 1488 - 1506.
- [14] Sato H, Heang D, Sassa H, et al. Identification and characterization of *FT/TFL1* gene family in cucumber [J]. *Breeding Science*, 2009, 59 (1) : 3 - 11.

- [15] 陈芳芳, 黄有军, 王正加, 等. 山核桃 *FLOWERING LOCUS T* 同源基因的克隆与序列分析[J]. 西南林学院学报, 2009, 29(6): 34-37.
- [16] Kotoda N, Hayashi H, Suzuki M, et al. Molecular characterization of *FLOWERING LOCUS T*-like genes of apple (*Malus × domestica* Borkh.) [J]. Plant & Cell Physiology, 2010, 51(4): 561-575.
- [17] Hou C J, Yang C H. Functional analysis of *FT* and *TFL1* orthologs from orchid (*Oncidium gower* Ramsey) that regulate the vegetative to reproductive transition [J]. Plant & Cell Physiology, 2009, 50(8): 1544-1557.
- [18] 潘才博, 张启翔, 潘会堂, 等. 菊花 *FT* 类似基因的克隆与表达分析[J]. 园艺学报, 2010, 37(5): 769-776.
- [19] 胡瑞波. 大豆 *FT/TFL1* 基因克隆、表达模式及功能分析[D]. 北京: 中国农业科学院, 2009: 50-84.
- [20] 付建新, 王琳琳, 戴思兰. *FT/TFL1* 基因家族调控高等植物生长发育的分子机理[J]. 分子植物育种: 网络版, 2011, 9: 1662-1672.
- [21] Hanzawa Y, Money T, Bradley D. A single amino acid converts a repressor to an activator of flowering [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2005, 102(21): 7748-7753.
- [22] Ahn J H, Miller D, Winter V J, et al. A divergent external loop confers antagonistic activity on floral regulators *FT* and *TFL1* [J]. The EMBO Journal, 2006, 25(3): 605-614.
- [23] Bäurle I, Dean C. The timing of developmental transitions in plants [J]. Cell, 2006, 125(4): 655-664.
- [24] Fowler S, Lee K, Onouchi H, et al. *GIGANTEA*: a circadian clock-controlled gene that regulates photoperiodic flowering in *Arabidopsis* and encodes a protein with several possible membrane-spanning domains [J]. The EMBO Journal, 1999, 18(17): 4679-4688.
- [25] Lifschitz E, Eshed Y. Universal florigenic signals triggered by *FT* homologues regulate growth and flowering cycles in perennial day-neutral tomato [J]. Journal of Experimental Botany, 2006, 57(13): 3405-3414.
- [26] Hayama R, Agashe B, Luley E, et al. A circadian rhythm set by dusk determines the expression of *FT* homologs and the short-day photoperiodic flowering response in *Pharbitis* [J]. Plant Cell, 2007, 19(10): 2988-3000.
- [27] Carmona M J, Calonje M, Martínez-Zapater J M. The *FT/TFL1* gene family in grapevine [J]. Plant Molecular Biology, 2007, 63(5): 637-650.
- [28] Hsu C Y, Liu Y X, Luthe D S, et al. Poplar *FT2* shortens the juvenile phase and promotes seasonal flowering [J]. Plant Cell, 2006, 18(8): 1846-1861.
- [29] Mathieu J, Warthmann N, Küttner F, et al. Export of FT protein from phloem companion cells is sufficient for floral induction in *Arabidopsis* [J]. Current Biology, 2007, 17(12): 1055-1060.
- [30] Komiya R, Ikegami A, Tamaki S, et al. *Hd3a* and *RFT1* are essential for flowering in rice [J]. Development, 2008, 135(4): 767-774.
- [31] Li C Y, Zhang K, Zeng X W, et al. A cis element within *flowering locus T* mRNA determines its mobility and facilitates trafficking of heterologous viral RNA [J]. Journal of Virology, 2009, 83(8): 3540-3548.
- [32] Michaels S D, Himelblau E, Kim S Y, et al. Integration of flowering signals in winter-annual *Arabidopsis* [J]. Plant Physiology, 2005, 137(1): 149-156.
- [33] Ratcliffe O J, Amaya I, Vincent C A, et al. A common mechanism controls the life cycle and architecture of plants [J]. Development, 1998, 125(9): 1609-1615.
- [34] Jensen C S, Salchert K, Nielsen K K. A *TERMINAL FLOWER1*-like gene from perennial ryegrass involved in floral transition and axillary meristem identity [J]. Plant Physiology, 2001, 125(3): 1517-1528.
- [35] Nakagawa M, Shimamoto K, Kyojuka J. Overexpression of *RCN1* and *RCN2*, rice *TERMINAL FLOWER 1/CENTRORADIALIS* homologs, confers delay of phase transition and altered panicle morphology in rice [J]. The Plant Journal, 2002, 29(6): 743-750.
- [36] Danilevskaya O N, Meng X, Ananiev E V. Concerted modification of flowering time and inflorescence architecture by ectopic expression of *TFL1*-like genes in maize [J]. Plant Physiology, 2010, 153(1): 238-251.
- [37] Mimida N, Kotoda N, Ueda T, et al. Four *TFL1/CEN*-like genes on distinct linkage groups show different expression patterns to regulate vegetative and reproductive development in apple (*Malus × domestica* Borkh.) [J]. Plant & Cell Physiology, 2009, 50(2): 394-412.
- [38] Pillitteri L J, Lovatt C J, Walling L L. Isolation and characterization of a *TERMINAL FLOWER* homolog and its correlation with juvenility in citrus [J]. Plant Physiology, 2004, 135(3): 1540-1551.
- [39] Nishikawa F, Endo T, Shimada T, et al. Increased *CiFT* abundance in the stem correlates with floral induction by low temperature in Satsuma mandarin (*Citrus unshiu* Marc.) [J]. Journal of Experimental Botany, 2007, 58(14): 3915-3927.
- [40] Nishikawa F, Endo T, Shimada T, et al. Differences in seasonal expression of flowering genes between deciduous trifoliate orange and evergreen *Satsuma mandarin* [J]. Tree Physiology, 2009, 29(7): 921-926.
- [41] Kikuchi R, Kawahigashi H, Ando T, et al. Molecular and functional characterization of *PEBP* genes in barley reveal the diversification of their roles in flowering [J]. Plant Physiology, 2009, 149(3): 1341-1353.
- [42] Danilevskaya O N, Meng X, Hou Z L, et al. A genomic and expression compendium of the expanded *PEBP* gene family from maize [J]. Plant Physiology, 2008, 146(1): 250-264.
- [43] 姜丹, 梁建丽, 陈晓丽, 等. 拟南芥花期基因 *FT* 转化切花菊“神马” [J]. 园艺学报, 2010, 37(3): 441-448.
- [44] 马源. 外源开花素基因 *FT* 对洋桔梗的转化及育种研究[D]. 天津: 天津大学, 2008: 31-50.
- [45] 李伟明, 王双双, 姚玉新, 等. 苹果 *MdFT* 基因对番茄的遗传转化 [J]. 园艺学报, 2009, 36(9): 1255-1260.
- [46] 贾小明, 张焕玲. 3种 *FT* 基因诱导杨树早期开花比较 [J]. 东北林业大学学报, 2011, 39(11): 1-4.
- [47] 贾小明, 张焕玲, 樊军锋. 热激启动子控制的 *FT* 基因诱导杨树早期开花体系的优化 [J]. 林业科学, 2011, 47(11): 37-43.
- [48] 施雪萍. 樟树体细胞胚再生体系的优化和转化 *Barnase/PaFT* 基因的研究 [D]. 武汉: 华中农业大学, 2009: 118-126.
- [49] 刘冉冉. 枫香遗传转化体系的优化及转化 *PaFT* 基因的研究 [D]. 武汉: 华中农业大学, 2010: 48-52.
- [50] 侯香玲. 农杆菌介导的 *TFL1* 基因转化菊花的研究 [D]. 开封: 河南大学, 2011: 33-51.
- [51] Kotoda N, Wada M, Masuda T, et al. The break-through in the reduction of juvenile phase in apple using transgenic approaches [J]. Acta Horticulturae, 2003(625): 337-343.