

# 植物开花整合子基因 *FT* 的研究进展

李 球 红<sup>1</sup>, 费 元<sup>1</sup>, 庞 基 良<sup>1,2</sup>

(1. 杭州师范大学 生命与环境科学学院, 浙江 杭州 310036; 2. 浙江省药用植物种质改良与质量控制技术重点实验室, 浙江 杭州 310036)

**摘 要:**开花是高等植物从营养生长向生殖生长的转变过程,与之相关基因的表达和调控是实现这一转变的分子基础。*FT* 是植物开花调控途径的重要整合因子和调控开花的关键基因之一。*FT* 基因编码的蛋白质产物是可以长距离运转的成花激素,在花形成过程中起着关键的作用。该文对与高等植物花发育相关的基因,特别是 *FT* 基因及其同源基因的功能、进化以及在植物花发育转换过程中的功能等研究现状进行了综述。

**关键词:***FT* 基因;成花素;花发育

**中图分类号:**S 682.31 **文献标识码:**A **文章编号:**1001-0009(2014)18-0210-04

植物开花机理的研究长期以来是植物学中的研究热点。由于分子生物学和分子遗传学的快速发展,近 20 年来,人们从分子水平上认识花发育的机制取得了巨大成就。已从拟南芥等模式植物中克隆了 100 多个与花发育有关的基因<sup>[1]</sup>。花发育主要分为成花诱导、花的发端及花器官发育 3 个阶段,在拟南芥中发现有 5 条成花诱导途径(自主途径、春化途径、光周期途径、GA 途径及年龄途径),植物经成花诱导后,促进开花整合子基因(*FT*、*SOC1*、*LFY* 等)的表达,然后花分生组织属性基因 *AP1* 等的表达量增加,从而引起花芽分化。*FT*(FLOWERING LOCUS T)是最重要的开花整合子基因,也是近年来高等植物花发育研究的热点。研究发现,*FT* 及其同源基因的表达产物不仅以成花素的形式参与了开花调控,还参与了许多其它发育过程的调控<sup>[2]</sup>。周德宝<sup>[1]</sup>、张婧<sup>[3]</sup>对 *FT* 基因的研究进行过综述,现对 *FT* 及其同源基因最新研究进展进行综述。

## 1 *FT* 基因的克隆及与花发育相关的功能

Igor 等<sup>[4]</sup>通过 Activation tagging(活化标签法)从拟南芥中分离出了 *FT* 基因(在 GenBank 中的登录号为 AF152096)。整个基因全长 2 483 bp,该基因有 1 个开放阅读框,编码 181 个氨基酸,该蛋白与芜菁的 *FT* 基因、荠菜的 *FT* 基因、杨树的 *FT* 基因和水稻的 *Hd3a* 基因编码的蛋白有高度的同源性。*FT* 蛋白是 PEBP(二磷酸酰乙醇胺结合蛋白)蛋白家族中的一员,PEBP 蛋白最先

在动物体内以 Raf-1 激酶抑制剂的形式被发现。在被子植物中,PEBP 蛋白包含 3 个系统发生差异种族的基因蛋白,分别是 *FT-LIKE* 蛋白、*TFL1* 蛋白和 *MFT* 蛋白<sup>[5]</sup>。

1937 年 Chailakhyan<sup>[6]</sup> 根据嫁接试验,提出了开花素概念,很长时间人们未能找到 Chailakhyan 所描述的开花素。直到 2007 年,Corbesier 等<sup>[7]</sup>在 *Science* 杂志上发表论文,*FT* 蛋白就是寻找多年的开花素或其中一部分。拟南芥光周期途径调控开花的分子机理已变得较为清楚,一方面当叶片受到外界光信号刺激时,其茎端分生组织中 *TFL1* 蛋白特异性表达,与 *FD* 因子结合形成复合体,抑制 *AP1* 基因表达,使茎端保持营养分生组织状态,另一方面当叶接受外界光信号时,通过一系列信号转导,激活 *CO* 基因表达,*CO* 蛋白激活叶脉中伴胞细胞 *FT* 基因的表达,*FT* 蛋白沿叶脉系统运送到茎端分生组织,与 *TFL1* 蛋白竞争 *FD* 因子,并与 *FD* 因子形成复合体,激活 *AP1* 表达,进而激活下游基因的表达,使茎端分生组织向花分生组织转变,从而启动开花。

*FT* 基因本身受光周期途径中的锌指结构蛋白的诱导,具有维管束组织特异表达的属性。在茎尖分生组织,*FT* 和转录因子蛋白 *FD* 直接或间接作用促进开花和花分化<sup>[8]</sup>。目前,*FT* 和 *FD* 蛋白的互作在小麦、拟南芥、玉米等不同物种上均得以验证<sup>[9]</sup>。*FT* 是模式植物拟南芥的重要开花调控因子之一,与 *TFL1* 和 *MFT* 等共同构成了 *TFL1/FT* 基因家族。同源聚类可将 *TFL1/FT* 蛋白家族分为 *TFL1-LIKE*、*MFT-LIKE* 和 *FT-LIKE* 3 个亚家族,*FT* 和 *TFL1* 分别属于 *FT-LIKE* 和 *TFL1-LIKE* 亚家族。进化过程中它们的功能发生了完全相反的分化,*FT* 促进植物开花,*TFL1* 则抑制开花,维持营养生长。可见 *TFL1/FT* 家族基因在植物生殖发育调控中具有重要功能。

**第一作者简介:**李球红(1988-),女,硕士研究生,现主要从事植物基因工程等工作。E-mail:373557493@qq.com.

**责任作者:**庞基良(1963-),男,教授,硕士生导师,现主要从事植物发育生物学研究工作。E-mail:pangrenshuiliang@yahoo.com.cn.

**基金项目:**国家自然科学基金资助项目(31071818)。

**收稿日期:**2014-05-27

2 *FT* 同源基因的克隆及与花发育相关的功能

目前,已在水稻、黄瓜、杨树等植物中克隆到了 *FT* 同源基因(表 1)。研究显示,*FT* 及其同源基因的表达产物不仅以成花素的形式参与了开花调控,还参与了其它

许多发育事件的调控。虽然 *FT* 及其同源基因一些功能被初步揭示出来,但该基因的研究进展非常迅速,许多新的功能不断被发现。

表 1

目前已克隆的部分 *FT* 同源基因

Table 1

List of several cloned homologues of *FT*

基因 Gene	登录号 GenBank Acc. No.	物种 Species	功能 Function	参考文献 Reference
<i>Hd3a</i>	AB052943	水稻 <i>Oryza sativa</i> L.	与开花、抽穗和成熟相关 Related to flowering, heading and maturity	[2]
<i>CmFT</i>	GQ925916	菊花 <i>Chrysanthemum</i>	与菊花光周期敏感性密切相关 Closely related to the photoperiod sensitivity	[11]
<i>AdFT3</i>	GQ415756	苹果 <i>Malus domestica</i>	在种子中基因表达量较低 Lower amount of gene expression in the seed	[12-13]
<i>MdFT2</i>	FJ555224	苹果 <i>Malus domestica</i>	在不同器官中表达水平存在差异 Differences between expression levels in different organs	[12-13]
<i>MdFTL</i>	AB161112	苹果 <i>Malus domestica</i>	与 <i>MdFT2</i> 相似 Similar to <i>MdFT2</i>	[12-13]
<i>PpFT</i>	EU939302	桃 <i>Amygdalus persica</i> L.	促进开花 Promote flowering	[12-13]
<i>VvFT</i>	EF157728	葡萄 <i>Vitis vinifera</i> L.	促进开花且转基因植株出现矮化现象 Promote flowering and transgenic plants dwarf	[14]
<i>LcFT1</i>	JN214350	荔枝 <i>Litchi</i>	只在叶中表达,成熟叶中表达最多 Only expressed in leaves, mature leaves expressed in most	[15]
<i>LcFT2</i>	JN214351	荔枝 <i>Litchi</i>	与 <i>LcFT1</i> 相似 Similar to <i>LcFT1</i>	[15]
<i>PdFT1</i>	AAS00056	杨树 <i>Populus deltoids</i>	缩短幼龄期,使植株提早进入生殖阶段 Shorten the young period, make plant early into the reproductive stage	[3,17]
<i>PdFT2</i>	AY515152	杨树 <i>Populus deltoids</i>	与 <i>PdFT1</i> 相似 Similar to <i>PdFT1</i>	[3,17]
<i>CEN</i>	JX417424	猕猴桃 <i>Kiwifruit</i>	调节生长、分生组织决定和开花 Regulation of growth, determinacy and flowering	[17]
<i>CuFT</i>	AB027456	蜜柑 <i>Citrus unshiu</i>	促进开花 Promote flowering	[17]
<i>CmFTL1</i>	ABR20498	南瓜 <i>Cucurbita moschata</i>	传导开花信号 Conduction flowering signals	[17]
<i>CmFTL2</i>	ABR20499	南瓜 <i>Cucurbita moschata</i>	与 <i>FTL1</i> 相似 Similar to <i>FTL1</i>	[17]
<i>FD</i>	At4g35900	拟南芥 <i>Arabidopsis</i>	正向调控开花 Regulate flowering	[18]
<i>FDP</i>	At2g17770	拟南芥 <i>Arabidopsis</i>	此基因编码的蛋白质与 <i>FD</i> 和 <i>FT</i> 基因相互作用 The gene encoding protein and <i>FD</i> and <i>FT</i> gene interactions	[18]
<i>FTIP1</i>	At5g06850	拟南芥 <i>Arabidopsis</i>	促进成花素的运输 Promote the transport of florigen	[18]
<i>SFT</i>	EF136919	番茄 <i>Solanum lycopersicum</i>	过量表达促进开花 Overexpression promote flowering	[18]
<i>MtFTa1</i>	AC123593	苜蓿 <i>Medicago</i>	过表达加速开花 Overexpression accelerated flowering	[18]
<i>MtFTb</i>	AC127169	苜蓿 <i>Medicago</i>	有助于光周期调控开花 Help to flowering photoperiodic regulation	[18]
<i>CsFT</i>	Csa006374	黄瓜 <i>Cucumis sativus</i> L.	在雌雄花中表达,在叶中不表达 Expressed in male and female flowers, and do not express in the leaf	[19]
<i>GhFTL1</i>	HM631972	棉花 <i>Gossypium hirsutum</i> L.	在叶片和胚珠中较高表达 Expression in leaves and ovule is higher	[20]

黄瓜(*Cucumis sativus* L.) *FT* 同源基因 *CsFT* 调控的开花机制跟拟南芥不同。*CsFT* 基因在黄瓜的雌花和雄花中高度表达,而在黄瓜叶子中几乎不表达,由此推测它可能直接在茎顶端分生组织发挥作用<sup>[10]</sup>。潘才博等<sup>[11]</sup>从地枝菊(*Chrysanthemum morifolium* Ramat)中分离出了 *FT* 的同源基因 *CmFT*,菊花 *CmFT* 基因的表达型在不同的日照长度下表达不同,在短日照条件下有较高的表达,长日照条件下几乎不表达,表明所克隆的 *CmFT* 对日照长短存在响应机制,与光周期诱导开花密切相关。近几年,对 *FT* 基因的研究仅仅局限在几个代表性的物种和各个实验室有限的探索,很少有从一个科和属的角度对 *FT* 基因进行深入研究的报道,为了深入了解 *FT* 基因与植物花发育的调控关系,左阳<sup>[12]</sup>以蔷薇科的苹果、桃等为材料,采用同源克隆的方法分别克隆出与之相应的同源基因。郑小一等<sup>[13]</sup>从苹果(*Malus* × *domestica* Fuji)中分离了长为 598 bp 大小的 *FT* 同源基因 *MdFT* cDNA 序列。采用半定量 RT-PCR 分析苹果 *MdFT* 基因在种子、幼果不同时期的叶片以及花的不同时期、不同部位中的表达水平。结果表明,*MdFT* 基因在种子、幼果、叶以及花中均有表达。花的发育是果树

产量和品质的重要基础,近年来,对模式植物的研究为果树花发育的研究提供了难得的机遇。葡萄是世界上最重要的果树之一,其种植面积和总产量居世界前列。与多年生木本果树不同,葡萄具有童期较短、全年可多次开花等特点使得对葡萄花发育的研究有着重要的意义。宗成文<sup>[14]</sup>从葡萄(*Vitis vinifera* × *V. labrusca*)中克隆出了 *FT* 的同源基因 *VvFT*,半定量 RT-PCR 分析结果表明,*VvFT* 基因在葡萄花序和果实中均有表达,说明其不仅与开花相关,而且与果实的发育有着密切的关系。同时构建了 *VvFT* 植物双元表达载体,通过农杆菌介导法转化烟草对其中 4 个 PCR 阳性株进行 RT-PCR 检测,结果表明,*VvFT* 在这些转基因烟草中均发生了转录。对转基因烟草的表型观察发现 *VvFT* 能够促进烟草开花,转基因植株出现矮化现象,但花器官形态没有发生改变。丁峰<sup>[15]</sup>从荔枝(*Litchi*)中分离克隆出 2 个荔枝 *FT* 同源基因,分别是基因 *LcFT1* 和基因 *LcFT2*。采用半定量 RT-PCR 分析表明,在‘三月红’荔枝花芽分化期 *LcFT1* 和 *LcFT2* 基因只在叶中表达,并且在成熟叶片中表达量最多。*FT* 同源基因也能促进一年生植物如水稻、拟南芥和大豆早花。在有关豆科植物苜蓿的花发

育研究中,*FT* 同源基因 *MtFTa1* 基因是唯一的被短日照和春化作用正调控的 *FT* 基因,它能促进苜蓿开花,并且它在转基因苜蓿中的过表达能加速开花<sup>[16]</sup>。多年生木本植物一般需经历多年的幼龄期,才能进入生殖过程,长幼龄期是限制树类作物育种和研究的主要障碍。*FT* 同源基因可缩短树类作物的幼龄期,使植物提早进入生殖阶段,即提早开花。因而可用于加快树类作物的育种和研究。

### 3 *FT* 及其同源基因的其他功能

*FT* 及其同源基因不仅在植物花发育过程中发挥着关键的作用,而且在植物营养生长的调控中也扮演着重要的角色。Böhlenius 等<sup>[21]</sup>认为被子植物中具有调控开花功能的 *FT*,在木本植物中参与了光周期对营养生长的调控。可见 *FT* 同源基因广泛参与了植物光周期调控的各种发育过程。Lifschitz 等<sup>[22]</sup>认为,*FT* 和 *TFL-LIKE* 基因在被子植物中的首要功能是诱导生长的停止,而开花诱导仅是多个功能中的一个。*FT* 也参与了花原基起始到花器官分化的整个形态发生过程,说明开花时间调控和花的早期形态发生这 2 个连续的发育事件之间存在紧密的分子联系<sup>[23]</sup>。在花序分生组织的外周,*FT*-*FD* 复合体结合 *LEAFY* 的作用,参与了花和共花序分生组织的分化调控。同时 *FT* 及其同源基因也参与了植物营养器官的形态建成。如番茄 *FT* 同源基因 *SFT* 参与了营养器官叶的形态建成。*PtFT1* 和 *PaFT4* 分别是山杨和挪威云杉的 *FT* 同源基因,二者不仅参与调控营养生长的停止,还参与了翌年生长单位营养芽的形态建成<sup>[2,21,24]</sup>。另外,多年生藤本植物奇异果的 *FT* 同源基因 *CEN* 和 *FD* 对生长发育和环境因子的整合能够影响植物的休眠、发芽和开花<sup>[5]</sup>。除此之外,*FT* 及其同源基因也参与了株形构建<sup>[25]</sup>、源库关系及器官脱落调控<sup>[2,26]</sup>。由此可见,*FT* 及其同源基因在植物生长发育过程中所起的作用是十分广泛而又关键的。

### 4 前景及展望

*FT* 是光周期促进途径开花时间决定关键基因。目前已在多种植物中分离出 *FT* 同源基因,并通过转基因技术证明了 *FT* 基因的表达可促进植物提早开花,并发现 *FT* 家族基因的结构和功能在不同物种间存在着高度的保守性。虽然 *FT* 基因的研究已经取得了很大的进展,但仍然存在很多问题有待深入研究。例如,成花素组分的争议,除了 *FT* 蛋白、*FTmRNA* 等是否还有其它的物质,因此,需要采用更为先进科学的方法来揭示成花素的分子本质。其次,*FT* 同源基因亚家族(*FT-LIKE*)的成员较多,其它成员在植物生长发育过程中可能也发挥了一定的作用,有必要对这些基因的结构及功能进行研究。使人们对植物的生长发育调控机制有更深更全面的理解。

### 参考文献

- [1] 周德宝. 高等植物花发育的基因调控[J]. 安徽农业科学, 2010, 38(31):17382-17383.
- [2] 贾贞,赵非快,吴存祥. *FT* 及其同源基因在植物发育调控中的多功能效应[J]. 西北植物学报, 2011, 31(12):2558-2564.
- [3] 张婧. 高等植物开花基因 *FT* 的研究进展[J]. 现代农业科技, 2012(3):31-32.
- [4] Igor K, Vipula K, Shukla. Activation Tagging of the Floral Inducer *FT*. [J]. Science, 1999, 286:1962-1965.
- [5] D'Aloia M, Bonhomme D, Bouche F, et al. Cytokinin promotes flowering of *Arabidopsis* via transcriptional activation of the *FT* paralogue *Tsf*[J]. Plant, 2011, 65:972-979.
- [6] Chailakhyan M K H. Concerning the hormonal nature of plant development processes[J]. Dokl Akad Nauk SSSR, 1937, 16:227-230.
- [7] 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.
- [8] Mathieu J, Warthmann N, Kuttner F, et al. Export of *FT* protein from phloem companion cells is sufficient for floral induction in *Arabidopsis*[J]. Curr Biol, 2007, 17:1055-1060.
- [9] Abe M, Kobayashi Y, Yanamoto S, et al. *FD* a bZIP protein mediating signals from the floral pathway integrator *FT* at the shoot apex[J]. Science, 2005, 309:1052-1056.
- [10] Crawford S, Shinohara N, Sieberer T, et al. Strigolactones enhance competition between shoot branches by dampening auxin transport[J]. Development, 2010, 137:2905-2913.
- [11] 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.
- [12] 左阳. 几种蔷薇科植物的 *FT* 同源基因的克隆及序列分析[D]. 武汉:华中农业大学, 2010.
- [13] 郑小一,王三红,张计育. 苹果 *FT* 同源基因 *MdFT* 的表达特性[J]. 江苏农业学报, 2011, 27(2):390-395.
- [14] 宗成文. 葡萄花发育相关基因的克隆与表达特性研究[D]. 南京:南京农业大学, 2007.
- [15] 丁峰. 荔枝 *FT* 同源基因的克隆及其功能研究[D]. 南宁:广西农业大学, 2012.
- [16] Laurie R E, Diwadkar P, Jaudal M, et al. The medicago FLOWERING LOCUS T homolog, *MtFTa1*, is a key regulator of flowering time[J]. Plant Physiology, 2011, 156:2207-2224.
- [17] Erika V G, Sarah M A M, Charlotte V, et al. Homologs of *FT*, *CEN* and *FD* respond to developmental and environmental signals affecting growth and flowering in the perennial vine kiwifruit[J]. New Phytologist, 2013, 198:732-746.
- [18] Taoka K, Ohki I, Tsuji H, et al. Structure and function of florigen and the receptor complex[J]. Trends in Plant Science, 2013, 18(5):287-294.
- [19] 张娟. 黄瓜 *CsFT* 基因的克隆及其功能分析[J]. 园艺学报, 2013, 40(11):2180-2188.
- [20] 东锐, 阮海英, 顾超. 棉花 *GhFTL1* 基因的克隆及初步功能分析[J]. 棉花科学, 2011, 23(6):515-521.
- [21] Böhlenius H, Huang T, Charbonnel-Campaa L, et al. CO/*FT* regulatory module controls timing of flowering and seasonal growth cessation in tree[J]. Science, 2006, 312(5776):1040-1043.
- [22] Lifschitz E, Eshed Y. Universal florigenic signals triggered by *FT* homologues regulate growth and flowering cycle in perennial day-neutral tomato [J]. Exp Bot, 2006, 57(13):3405-3414.



# 光对真菌影响的研究进展

段庆虎, 张应香, 龚凤萍, 竹 玮, 韩玉玲, 尹川川

(信阳市农业科学院, 河南 信阳 464000)

**摘 要:**光代表自然界信息的主要载体。把光能转化为细胞中的化学语言的分子机制传递了每一个生物体对其栖息地适应的重要信号。与植物相比,真菌使用光作为信息源而不是能源。真菌对光照的反应有很多种。该文主要从光强和光质对真菌的影响,光对真菌生物钟、新陈代谢和基因表达的影响及光信号传导等方面进行阐述,以期明确光对真菌生长发育的意义。

**关键词:**光;真菌;生物钟;新陈代谢;信号传导

**中图分类号:**Q 949.32 **文献标识码:**A **文章编号:**1001-0009(2014)18-0213-07

光对每一个活细胞来说是一个非常重要的信号,为了使生物体适应光的有害和有益影响从而显著增强其适应力,光被视为自然界中优胜劣汰的关键因素。与植物相比,真菌使用光作为信息源而不是能源。几十年真菌研究中,至少有 100 种真菌代表了所有的门,都发现了光反应<sup>[1]</sup>。它们有蓝光、近紫外、绿光和红光感知机

制<sup>[2-3]</sup>。然而,在大多数情况下光对代谢过程的影响还有很多细节没有被研究,因此,在该次评述中描述的光响应主要涉及白光或日光影响。通常观察光对真菌诱导或抑制性发育和分生孢子生物钟产生复位及孢子释放抑制的作用<sup>[4]</sup>。

光的作用机制是复杂的,不同真菌对不同波长可见光的反应不一,不同生长发育阶段对光照强度、光质要求均有差异;光照既可刺激真菌发育,也可抑制真菌发育<sup>[5-6]</sup>,并受其它环境因子或营养因子的影响<sup>[7-8]</sup>。真菌对光照的反应有很多种,该文主要从光强和光质对真菌的影响,光对真菌生理钟的影响,光对真菌代谢途径的影响,光对基因表达的影响,光信号如何传输等方面进行阐述,以期明确光对真菌生长发育的意义。

**第一作者简介:**段庆虎(1986-),男,河南固始人,硕士,现主要从事食药菌选育与栽培及生理生化和分子生物学等研究工作。E-mail:duanqinghu0529@163.com.

**基金项目:**河南省现代农业产业技术体系建设专项资助项目(Z2013-0904)。

**收稿日期:**2014-06-10

[23] Xi W, Yu H. An expanding list: Another flowering time gene, FLOWERING LOCUS T, regulates flower development[J]. Plant Signal Behav, 2009, 4(12): 1142-1144.

[24] Gyllenstrand N, Apham P D, Kallman T, et al. A norway spruce FLOWERING LOCUS T homolog is implicated in control of growth rhythm in conifers[J]. Plant Physiol, 2007, 144(1): 248-257.

[25] Endo T, Shimada T, Fujii H, et al. Ectopic expression of an FT homolog from citrus confers an early flowering phenotype on trifoliate orange (*Poncirus trifoliata* L. Raf.)[J]. Transgenic Res, 2005, 14(5): 703-712.

[26] Shalit, Rozman A, Goldshmidt A, et al. The flowering hormone florigen functions as a general systemic regulator of growth and termination[J]. Proc Natl Acad Sci USA, 2009, 106(20): 8392-8397.

## Research Progress on Flowering Integrator Gene, *FT* in Plants

LI Qiu-hong<sup>1</sup>, FEI Yuan<sup>1</sup>, PANG Ji-liang<sup>1,2</sup>

(1. College of Life and Environmental Sciences, Hangzhou Normal University, Hangzhou, Zhejiang 310036; 2. Zhejiang Province Key Laboratory for Medicinal Plant Germplasm Improvement and Quality Control Technology, Hangzhou, Zhejiang 310036)

**Abstract:** Flowering is an important process for higher plants to transfer vegetative to reproductive development. The related genes expression and regulation is the molecular basis of realization of this transformation. *FT* (FLOWERING LOCUS T) is one of the crucial integrator in flowering regulatory pathways. The protein encoded by *FT* gene, which is able to transfer long distance, is a flowering hormone, and has key functions on the process of flower bud formation. This paper reviewed *FT* and its orthologue's functions, evolution and the effect of them on the switch of floral development.

**Keywords:** *FT* gene; florigen; floral development