

黄瓜 *CsFT* 基因的克隆及其功能分析

张娟, 颜爽爽, 赵文圣, 张小兰*

(中国农业大学农学与生物技术学院蔬菜系, 设施蔬菜生长发育调控北京市重点实验室, 北京 100193)

摘要: 利用同源克隆的方法得到黄瓜的 *FT* 同源基因 *CsFT*, 通过表达分析、进化树分析以及遗传转化拟南芥等方法初步验证了 *CsFT* 在黄瓜花发育过程中的作用。不同于之前的研究结果, *CsFT* 主要在雄花与雌花中表达, 而在叶中基本不表达。异源过表达 *CsFT* 导致拟南芥提前开花, 并且茎顶部出现顶端花, 说明黄瓜的 *CsFT* 基因与拟南芥 *AtFT* 基因在开花调控上存在保守性。

关键词: 黄瓜; 开花; *CsFT*; 表达分析; 转基因植株

中图分类号: S 642.2

文献标志码: A

文章编号: 0513-353X (2013) 11-2180-09

Cloning and Functional Analysis of *CsFT* in Cucumber

ZHANG Juan, YAN Shuang-shuang, ZHAO Wen-sheng, and ZHANG Xiao-lan*

(Beijing Key Laboratory of Growth and Developmental Regulation for Protected Vegetable Crops, College of Agronomy & Biotechnology, China Agricultural University, Beijing 100193, China)

Abstract: Using homolog cloning, this paper identified the *FT* homolog in cucumber and explored the functions of *CsFT* through expression analyses, phylogenetic characterization and ectopic transformation in *Arabidopsis*. Distinct from previous studies, *CsFT* is highly expressed in male and female flowers, whereas almost undetectable in the leaves. Overexpression of *CsFT* in *Arabidopsis* results in early flowering and terminal flowers at top of shoots, indicating that *CsFT* may play conserved role during flowering as that in *Arabidopsis*.

Key words: cucumber; flowering; *CsFT*; expression analysis; transgenic plant

在高等植物中, 营养生长到生殖生长的转变 (又称成花转变) 是一个重要的过程, 是在外界环境与植物体内两种不同信号的协同调控下完成的。研究表明, 成花转变由 4 条不同途径调控, 分别是光周期途径、春化途径、赤霉素途径以及自主开花途径 (Simpson et al., 2002; Boss et al., 2004)。Flowering Locus *T* (*FT*) 基因是花发育调控途径的汇集点, 整合不同花发育途径的信号来调控花的发育 (Baurle & Dean, 2006; Jaeger et al., 2006; Hemming et al., 2008)。FT 编码 1 个与 RAF 激酶抑制蛋白 (RKIP) 相似的蛋白 (Kardailsky et al., 1999), 是磷脂酰乙醇胺结合蛋白 (PEBP) 基因家族成员之一。在拟南芥中, 除 *FT* 之外, PEBP 家族还包括 *TWIN SISTER OF FT* (*TSF*), *BROTHER OF FT* (*BFT*), *ARABIDOPSIS THALIANA RELATIVE OF CENTRORADIALIS* (*ATC*), *MOTHER OF FT* (*MFT*) 以及 *TERMINAL FLOWER1* (*TFL1*) 5 个成员 (Bradley et al., 1997; Ohshima et al., 1997; Yoo et al., 2004; Yamaguchi et al., 2005; Mimida et al., 2009)。其中 *TFL1* 与 *FT* 功能相反, *FT* 促

收稿日期: 2013-07-12; 修回日期: 2013-10-14

基金项目: 中央高校基本科研业务费专项资金项目 (2013RC030, 2012RC012)

* 通信作者 Author for correspondence (E-mail: zhxiaolan@cau.edu.cn)

进开花, *TFL1* 抑制开花; 并且有研究表明, 关键氨基酸决定该基因是促进还是抑制开花, 这些氨基酸包括 FT 中的 Tyr85/Gln140 以及 TFL1 中的 His88/Asp144 (Hanzawa et al., 2005; Ahn et al., 2006)。

关于 *FT* 促进开花的分子机理, 最有影响力的是成花素学说。在模式植物拟南芥中, *FT* 主要在叶韧皮部的伴胞表达, 其蛋白可以通过韧皮部筛管移动到植物的茎顶端分生组织, 作为成花素发挥作用 (Jaeger & Wigge, 2007; Lin et al., 2007; Tamaki et al., 2007)。在茎顶端分生组织, FT 与 bZIP 转录因子 FLOWERING LOCUS D (FD) 互作, 形成二聚体形式, 激活下游基因 *SUPPRESSOR OF OVEREXPRESSION OF CONSTANS 1* (*SOC1*) 和花分生组织特征基因 *APETALA 1* (*API*) 的表达, 从而促进开花 (Abe et al., 2005; Wigge et al., 2005)。

近年来, 关于 *FT* 促进开花的研究已在许多植物中有所报道, 例如双子叶植物番茄 (Molinero-Rosales et al., 2004), 白杨 (Böhlenius et al., 2006; Hsu et al., 2006, 2011), 苹果 (Hättasch et al., 2008; Tränkner et al., 2010), 甜菜 (Pin et al., 2010), 葫芦 (Lin et al., 2007), 向日葵 (Blackman et al., 2010), 豌豆 (Hecht et al., 2011), 大豆 (Kong et al., 2010), 马铃薯 (Navarro et al., 2011) 等, 以及单子叶植物水稻 (Kojima et al., 2002), 大麦 (Faure et al., 2007), 玉米 (Danilevskaya et al., 2008; Meng et al., 2011) 等。黄瓜 (*Cucumis sativus* L.) 是一种重要的世界性蔬菜, 属于葫芦科黄瓜属一年生草本植物, 其果实脆嫩多汁且具有独特的芳香气味, 因而备受人们青睐。它是双子叶植物, 雌雄花同株。开花是黄瓜生长发育过程中一个关键的过程。目前关于黄瓜开花调控及相关机理的研究甚少。本研究中利用同源克隆的方法克隆到黄瓜中的 *FT* 同源基因 *CsFT*, 通过表达分析、进化树分析以及遗传转化拟南芥等方法初步验证 *CsFT* 在黄瓜花发育过程中的作用。

1 材料与方法

1.1 试验材料

2012 年 4 月中旬, 以中国农业大学任华中教授提供的黄瓜高代自交系 ‘ZND461’ 为材料。温汤浸种后置于 28 °C 培养箱催芽, 2 d 后播种于营养钵, 待幼苗长到两片真叶时, 定植到中国农业大学科技园。取 30 d 龄幼苗叶片、雄花芽、雌花芽、雄花、雌花和 4~6 cm 长果实用液氮速冻后存放于 -80 °C 冰箱备用。

所用拟南芥为本实验室保存的野生型 *Landsberg erecta* (Ler)。种子用 0.03% Triton-X 消毒后播于 MS 固体培养基上, 4 °C 处理 2 d 后放入光照培养箱, 10 d 后移栽至灭菌的营养土中。培养条件为 16 h 光照/8 h 黑暗, 22 °C 恒温。

1.2 黄瓜 *CsFT* 基因的克隆, 蛋白序列及系统发育树分析

采用华越洋公司提供的 RNA 提取试剂盒提取黄瓜各组织总 RNA, 利用艾德莱公司提供的 TURScript H⁻ RTase 合成单链 cDNA。

将拟南芥 *AtFT* 基因的 CDS 及蛋白序列在黄瓜数据库 (<http://cucumber.genomics.org.cn/page/cucumber/index.jsp>) 中 BLAST 比对得到同源性最高的基因 Csa006374, 命名为 *CsFT*。根据 *CsFT* 的 CDS 序列用 Primer Premier 5.0 设计引物, 序列分别为 5'-ATGCCAAGAGATCGTGACCC-3' 和 5'-TTAATAATCATCTTGGACTCTTCTCC-3'。用高保真酶 primer star (TaKaRa) 进行 PCR 扩增, PCR 扩增程序为: 95 °C 预变性 5 min; 95 °C 变性 30 s, 60 °C 复性 30 s, 72 °C 延伸 1 min, 35 个循环; 72 °C 延伸 5 min。琼脂糖凝胶回收产物在 3' 末端加 A (TaKaRa 加 A 试剂盒) 后, 连接 pMD18-T, 冰上放 30 min 后 42 °C 热激 90 s 转化大肠杆菌 DH5 α , PCR 鉴定后的阳性菌液送华大公司测序。

用 <http://gsds.cbi.pku.edu.cn/> 网站分析 *CsFT* 的结构。用软件 Clustal W 对包括 *CsFT* 在内的 16

种 *FT* 同源基因的蛋白序列进行同源序列比对, 对比所用参数为: protein weigh matrix: gonnet series; negative matrix: no; gap open penalty: 10.00; gap extension penalty: 0.20; residue-specific gap penalties: on; hydrophilic residues: on; gap separation distance L: 4; end gap separation penalty: off。最后, 用软件 MEGA 5.0 对 *CsFT* 及其他 *FT* 同源基因的蛋白序列进行系统发育树分析, 分析参数为: Statistical Method: Neighbor-joining; Test of Phylogeny: Bootstrap method; No. of Bootstrap Replications: 1000; Substitutions Type: Amino acid; Mode/Method: Equal input model; Rates among Sites: Uniform rates; Pattern among Lineages: Same (Homogeneous); Gaps/Missing Data Treatment: Complete deletion。

1.3 实时荧光定量 PCR

仪器 ABI7500, 试剂盒 SYBR Premix Ex Taq(TaKaRa), *CsFT* 引物为 5'-GGCGTCAGAACTTCAA TACA-3'和 5'-CTCCTTCCACCAGAACCACT-3'。所用内参为 *Ubiquitin*, 引物 5'-CACCAAGCCCAAG AAGATC-3'和 5'-TAAACCTAATCACCACCAGC-3'。PCR 反应体系为: SYBR Premix Ex Taq 12.5 μL , 上游引物 ($10 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$) 0.5 μL , 下游引物 ($10 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$) 0.5 μL , 50 \times ROX Reference Dye II 0.5 μL , cDNA 模板 2 μL , 最后加灭菌去离子水至 25 μL 。PCR 反应程序为: 95 $^{\circ}\text{C}$ 预变性 10 min; 95 $^{\circ}\text{C}$ 变性 10 s, 60 $^{\circ}\text{C}$ 复性 40 s, 40 个循环。

1.4 黄瓜 *CsFT* 过表达载体构建及遗传转化拟南芥

选取测序正确的 *CsFT*-pMD18-T 菌液提取质粒, 用 *Xba* I 和 *Sma* I 进行双酶切, 同时 PBI121 载体也用 *Xba* I 和 *Sma* I 进行双酶切, 凝胶回收后用 T4 连接酶连接, 冰上放 30 min 后 42 $^{\circ}\text{C}$ 热激 90 s 转化大肠杆菌 DH5 α , PCR 鉴定后的阳性菌液送华大公司测序。选择测序正确的菌液提取质粒后用电击的方法转化农杆菌 C58, PCR 方法鉴定后用携带 *CsFT*-PBI121 质粒的农杆菌蘸花法遗传转化拟南芥。

1.5 转基因拟南芥阳性植株筛选与鉴定

收获农杆菌侵染过的 T0 代拟南芥种子, 用 0.03% Triton-X 消毒后播种于含 40 $\mu\text{g} \cdot \text{mL}^{-1}$ 卡那霉素的 MS 固体培养基上, 放 4 $^{\circ}\text{C}$ 冰箱低温处理 2 d 后置于光照培养箱, 7~10 d 后将阳性苗 (根长且已长出真叶) 移入灭菌营养土中。培养条件为 16 h 光照/8 h 黑暗, 恒温 22 $^{\circ}\text{C}$ 。提取 DNA 用 PCR 的方法鉴定, 分株收获阳性苗 (T1 代) 种子消毒后播种于含 40 $\mu\text{g} \cdot \text{mL}^{-1}$ 卡那霉素的 MS 固体培养基上, 7~10 d 后移入灭菌营养土中即得到 T2 代转基因植株。对 T2 代转基因植株进行叶片数统计及表型分析。

2 结果与分析

2.1 黄瓜 *CsFT* 基因的克隆

通过同源克隆得到了黄瓜 *CsFT* 的 CDS 序列 (540 bp)。*CsFT* 与拟南芥 *AtFT* 基因结构相似, 都有 4 个外显子, 3 个内含子, 并且第 2、3 个外显子的长度高度保守, 分别是 62 bp 和 41 bp (图 1)。内含子长度差异较大, 尤其是第 2 个内含子, *AtFT* 第 2 个内含子为 815 bp, 而 *CsFT* 第 2 个内含子为 2 775 bp。

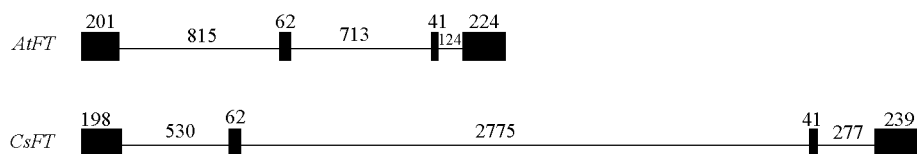


图 1 黄瓜 *CsFT* 基因与拟南芥 *AtFT* 基因的基因结构

黑色方块代表外显子, 直线代表内含子, 数字表示外显子与内含子的长度 (bp)。

Fig. 1 Schematic structures of cucumber *CsFT* and *Arabidopsis FT*

Black boxes represent exons and lines represent introns. Numbers (bp) indicate the lengths of exons or introns.

2.2 黄瓜 *CsFT* 的蛋白序列及系统发育树分析

除黄瓜外, 利用 NCBI 找到其它 15 个物种的 *FT* 同源基因的蛋白序列, 利用 Clustal W 软件进行蛋白序列比对 (图 2)。结果表明, *CsFT* 与其它 *FT* 蛋白长度相似, 大约有 175 个氨基酸, 并且, 两个关键性氨基酸 Tyr84/Gln139 (黑色五角星)、第 4 个外显子中的 14 个保守氨基酸和 LYN 三联体在 *CsFT* 中均没有发生变化, 表明 *CsFT* 在氨基酸序列上高度保守。

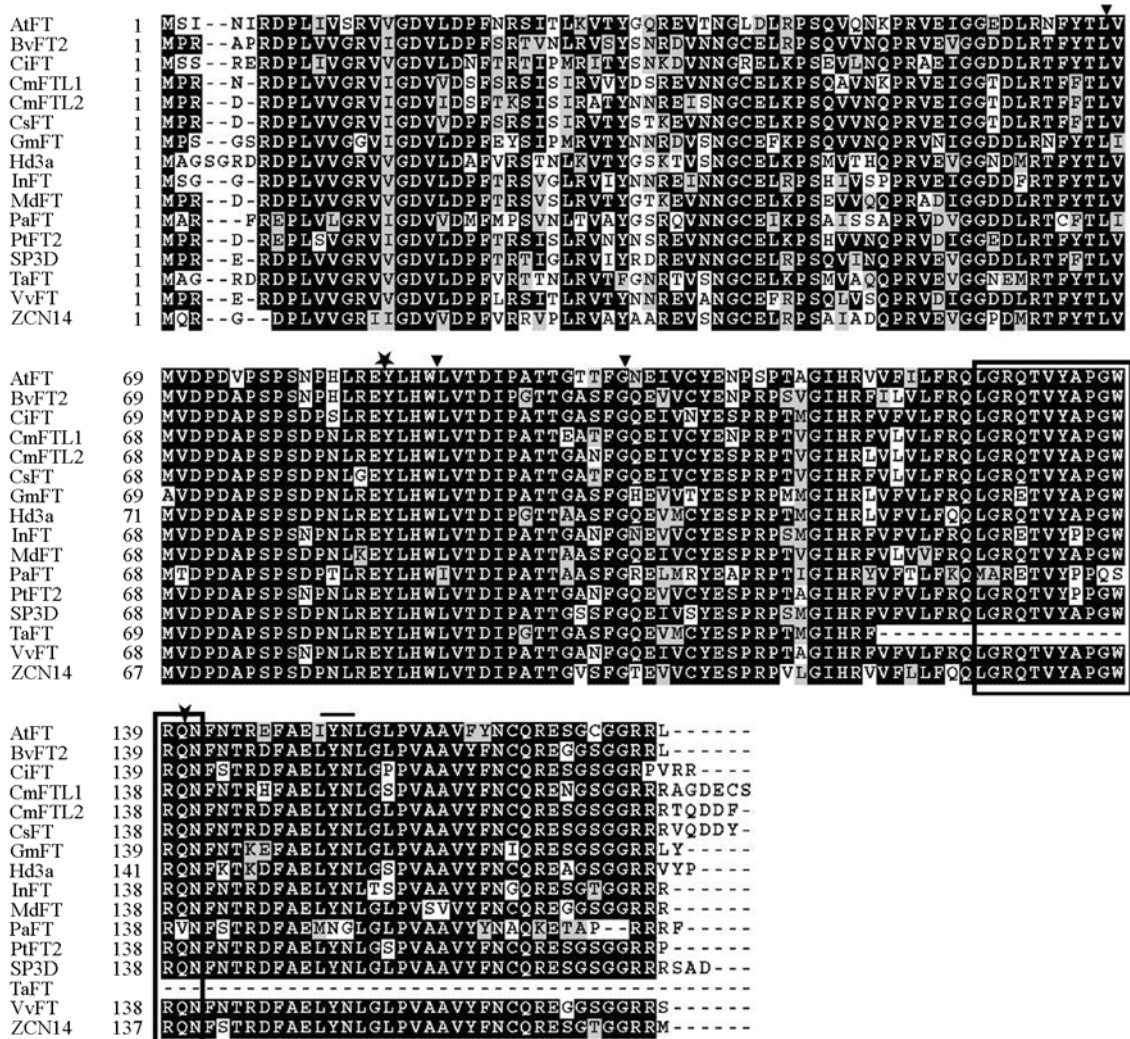


图 2 黄瓜 *CsFT* 基因与其它物种 *FT* 基因所编码氨基酸的序列比对

黑色箭头代表内含子的位置, 黑色五角星表示关键氨基酸, 黑色方框代表保守的 14 个氨基酸, 黑色直线代表保守的 LYN 三联体。AtFT: 拟南芥 *FT* (BAA77838.1); BvFT2: 甜菜 *FT* (ADM92610.1); CiFT: 蜜橘 *FT* (BAA77836.1); CmFTL1 (ABI94605.1) 和 CmFTL2 (ABI94606.1); 南瓜 *FT*; GmFT: 大豆 *FT* (BAJ33491.1); Hd3a: 水稻 *FT* (BAG72285.1); InFT: 牵牛 *FT* (ABW73563.1); MdFT: 苹果 *FT* (BAD08340.1); PaFT: 云杉 *FT* (ABQ85553.1); PtFT2: 杨树 *FT* (eugene3.14090001); SP3D: 番茄 *FT* (AAO31792.1); TaFT: 小麦 *FT* (AAW23034.1); VvFT: 葡萄 *FT* (ABI99465.1); ZCN14: 玉米 *FT* (EU241929)。

Fig. 2 Alignment of the amino acid sequences of cucumber *CsFT* and *FT* homologs from other species

Black arrowheads represent the position of introns. Black asterisks indicate the critical amino acids. Black boxes represent the 14 conserved amino acids. Black line indicates the conserved LYN triplet. AtFT: *Arabidopsis thaliana* *FT* (BAA77838.1); BvFT2: *Beta vulgaris* *FT* (ADM92610.1); CiFT: *Citrus unshiu* *FT* (BAA77836.1); CmFTL1 and CmFTL2: *Cucurbita maxima* *FT* (ABI94605.1) and (ABI94606.1); GmFT: *Glycine max* *FT* (BAJ33491.1); Hd3a: *Oryza sativa* *FT* (BAG72285.1); InFT: *Ipomoea nil* *FT* (ABW73563.1); MdFT: *Malus × domestica* *FT* (BAD08340.1); PaFT: *Picea abies* *FT* (ABQ85553.1); PtFT2: *Populus deltoides* *FT* (eugene3.14090001); SP3D: *Solanum lycopersicum* *FT* (AAO31792.1); TaFT: *Triticum aestivum* *FT* (AAW23034.1); VvFT *Vitis vinifera* *FT* (ABI99465.1); ZCN14: *Zea mays* *FT* (EU241929) .

采用 MEGA5.0 软件 Neighbor-joining (NJ) 法对包括黄瓜在内的拟南芥、水稻、玉米、小麦、日本梨等 16 个物种的 FT 蛋白序列进行系统发育树分析, 如图 3 所示, FT 蛋白可以分为单子叶和双子叶两个不同的进化枝。CsFT 与双子叶植物南瓜的 CmFTL1 在同一个进化枝上, 而与拟南芥的 AtFT 相对进化距离较远。



图 3 黄瓜 CsFT 基因与其它物种 FT 进化树分析

Fig. 3 Phylogenetic analysis of cucumber CsFT and and FT homologs from other species

2.3 黄瓜 CsFT 在不同组织部位的表达分析

采用实时荧光定量的方法对 CsFT 在黄瓜不同组织部位的表达进行分析。

从图 4 可以看出, CsFT 在雄花与雌花中的表达量明显高于其它组织部位, 果中次之, 雄花芽、雌花芽中有少量表达, 而在叶中几乎不表达。

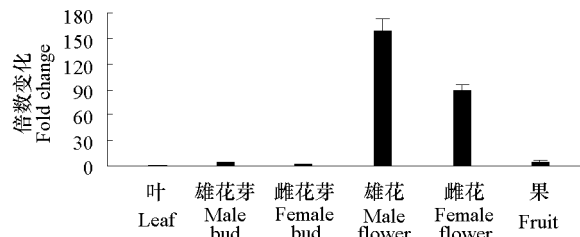


图 4 CsFT 在黄瓜不同器官的表达

Fig. 4 Expression of CsFT in different organs of cucumber

2.4 CsFT 过表达载体的构建及遗传转化拟南芥

为了分析 CsFT 在花发育中的功能, 选用 35S 组成型启动子构建 CsFT 过表达载体, 并遗传转化野生型拟南芥。通过 PCR 鉴定以及测序的方法验证 CsFT 已正确连接到 PBI121 载体中。用含有 CsFT-PBI121 质粒的农杆菌侵染野生型拟南芥 Landsberg erecta (Ler)。得到 T1 代植株后, 用 PCR 方法鉴定得到 6 株转基因阳性植株 (图 5)。

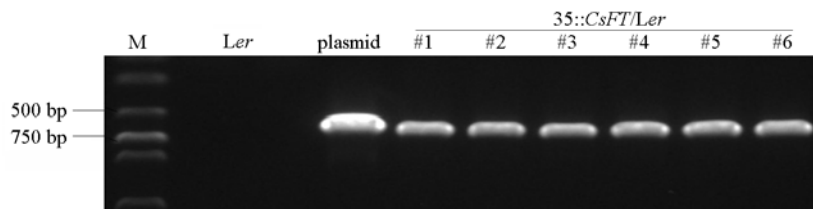


图 5 转基因拟南芥植株 (#1~#6) 的 PCR 检测

M: 2 000 bp DNA 标准分子量; plasmid: 阳性对照质粒; Ler: 野生型拟南芥。

Fig. 5 PCR verification of transgenic Arabidopsis (#1 - #6)

M: 2 000 bp DNA marker; plasmid: Positive control; Ler: Wild type Arabidopsis.

2.5 转基因拟南芥植株的表型分析

将 6 个 T1 代转基因株系分别播种到 MS 培养基上，用卡那霉素筛选阳性植株。同时对照野生型拟南芥也播种在 MS 固体培养基中。待植株出现真叶时移栽至灭菌的营养土中，每个株系移栽 10 株左右（即 T2 代），待植株抽薹至 2 cm 左右时统计莲座叶、茎生叶和总叶数（表 1）。由表 1 可以看出，转基因株系的莲座叶数平均为 4.0，茎生叶数为 2.0；明显少于野生型对照植株。这与 Kotoda 等（2010）得到的结果相似，表明异源表达黄瓜 *CsFT* 导致拟南芥植株提前开花。

表 1 野生型与 35S::*CsFT* 拟南芥植株叶片数统计结果
Table 1 Number of the leaves from *Ler* and 35S::*CsFT* *Arabidopsis* plants

基因型 Genotype	株系 Line	株系数 Number of plants	莲座叶数 Rosette leaves	茎生叶数 Cauline leaves	总叶数 Total leaves	顶端花 Terminal flower
35S:: <i>CsFT/Ler</i>	#1	18	4.1 ± 0.2	2.7 ± 0.8	6.8 ± 0.7	-
	#2	8	3.8 ± 0.7	3.0 ± 0.8	6.8 ± 0.5	-
	#3	10	3.8 ± 0.4	2.2 ± 0.4	6.8 ± 0.0	-
	#4	10	3.9 ± 0.3	1.9 ± 0.7	5.8 ± 0.6	-
	#5	10	3.6 ± 0.5	2.2 ± 0.9	5.8 ± 0.8	+
	#6	8	4.0 ± 0.5	2.0 ± 0.0	6.0 ± 0.5	+
野生型 Wild type	<i>Ler</i>	15	6.3 ± 1.0	3.8 ± 0.8	10.1 ± 0.8	-

待植株开花时对转基因植株进行表型观察（图 6）。结果表明，35S::*CsFT* 转基因植株开花明显提前，当野生型对照植株刚刚抽薹时，转基因植株已经开花（图 6，A）。转基因植株的茎生叶出现卷曲（图 6，B），而且叶片明显比野生型大（图 6，C）。另外，与野生型花序（图 6，D）相比，转基因植株中株系#5 和#6 出现顶端花的表型（图 6，E 和 F），表明异源过表达 *CsFT* 明显影响拟南芥花和叶片的发育。

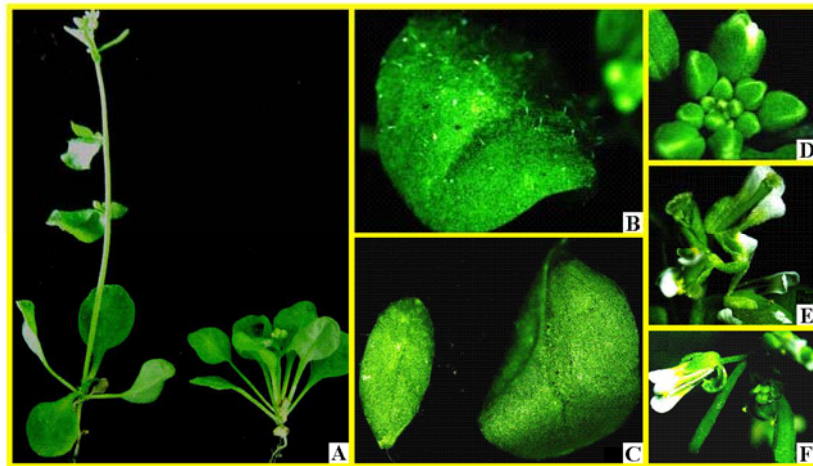


图 6 35S::*CsFT* 转基因拟南芥植株表型

A: 转基因植株（左）与野生型（右）对比；B: 转基因植株茎生叶；C: 转基因植株茎生叶（右）与野生型（左）对比；D: 野生型花序；E 和 F: 转基因植株花序。

Fig. 6 Phenotypes of 35S::*CsFT* transgenic plants in *Arabidopsis*

A: Comparison of transgenic plants (left) and wild type (right) plants; B: The cauline leaf of transgenic plants; C: Comparison of the cauline leaves of transgenic plants (right) and wild type (left); D: Inflorescences of wild type; E and F: Inflorescences of transgenic plants.

3 讨论

PEBP 基因家族在光周期诱导植物开花转变过程中发挥重要作用, 其主要成员 *FT* 基因和 *TFL1* 基因具有拮抗作用, 分别发挥促进或抑制成花的功能 (常丽丽 等, 2008; 贾贞 等, 2011)。目前已分离的 PEBP 基因家族成员大多包含 4 个外显子和 3 个内含子, 并且外显子 2 和外显子 3 的长度高度保守。本研究中利用同源克隆的方法得到黄瓜的 *FT* 基因 *CsFT*。*CsFT* 基因含有 4 个外显子, 3 个内含子, 在基因结构上高度保守 (图 1)。并且 *CsFT* 蛋白具有 PEBP 基因家族所有的保守位点, 包括两个关键性氨基酸 Tyr84/Gln139、14 个保守氨基酸和 LYN 三联体 (图 2), 说明 *CsFT* 在基因序列上的保守性。

之前的研究表明, *FT* 与 *TFL1* 是促进还是抑制开花的功能取决于其中一个关键的氨基酸, 即 *FT* 中的 Tyr85 或 *TFL1* 的 His88 (Hanzawa et al., 2005; Ahn et al., 2006)。*CsFT* 第 84 位氨基酸为 Tyr, 因此, *CsFT* 可能是促进开花的功能, 是黄瓜中的 *FT* 的同源基因。

拟南芥 *FT* 主要在叶中表达, 其蛋白移动到植物的茎顶端分生组织与 FD 结合, 进而激活 *SOC1* 和 *API* 的表达来促进开花 (Abe et al., 2005; Wigge et al., 2005; Jaeger & Wigge, 2007; Lin et al., 2007; Tamaki et al., 2007)。实时荧光定量 RT-PCR 的结果表明 *CsFT* 在黄瓜的雄花与雌花高度表达, 雌雄花芽和果次之, 而在叶中几乎不表达 (图 4), 这与之前的主要在叶中的报道不一致, 表明 *CsFT* 调控开花的分子机制可能与拟南芥有所不同, 它可能直接在茎顶端分生组织发挥作用。另外, 在调控花发育的不同途径中, *FT* 基因是各个途径的一个枢纽因子, 在光周期途径中, 光周期诱导促进 B-box 锌指蛋白 CONSTANS (CO) 的积累, 导致 *FT* 表达量上升, 从而促进开花 (Ayre & Turgeon, 2004; Yoo et al., 2005)。在春化途径中, 春化相关基因 *FLOWERING LOCUS C* (*FLC*) 和 *LIKE HETEROCHROMATIN PROTEIN1* (*LHP1*) /*TERMINAL FLOWER2* (*TFL2*) 表达量上升会抑制 *FT* 基因的表达, 从而抑制开花 (Michaels & Amasino, 1999; Kotake et al., 2003; Takada & Goto, 2003)。因此, *CsFT* 基因是否通过调控 *LHP1*、*CO*、*FLC* 等开花相关基因的表达来影响开花有待进一步研究。

从转基因拟南芥的表型看出, 异源过表达 *CsFT* 导致拟南芥提前开花, 部分株系出现顶端花, 叶片变大且卷曲, 与已报道的 *FT* 同源基因过表达结果一致, 说明 *CsFT* 在功能上具有保守性。黄瓜开花时间的早晚直接影响产量和经济产值。并且在实际生产中“花打顶”的现象经常发生 (譙显明, 2003), *CsFT* 是否参与调控黄瓜的开花时间和花的发育, 以及具体的分子调控机制等有待进一步研究。

References

- Abe M, Kobayashi Y, Yamamoto S, Daimon Y, Yamaguchi A, Ikeda Y, Ichinoki H, Notaguchi M, Goto K, Araki T. 2005. FD, a bZIP protein mediating signals from the floral pathway integrator FT at the shoot apex. *Science*, 309: 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, Weige L D. 2006. A divergent external loop confers antagonistic activity on floral regulators FT and TFL1. *EMBO J*, 25: 605 - 614.
- Ayre B, Turgeon R. 2004. Graft transmission of a floral stimulant derived from CONSTANS. *Plant Physiology*, 135: 2271 - 2278.
- Baurle I, Dean C. 2006. The timing of developmental transitions in plants. *Cell*, 125 (4): 655 - 664.
- Blackman B K, Strasburg J L, Raduski A R, Michaels S D, Rieseberg L H. 2010. The role of recently derived *FT* paralogs in sunflower domestication. *Curr Biol*, 20: 629 - 635.
- Boss P K, Bastow R M, Mylne J S, Dean C. 2004. Multiple pathways in the decision to flower: Enabling, promoting, and resetting. *Plant Cell*, 16: S18 - S31.

- Böhlenius H, Huang T, Charbonnel-Campaa L, Brunner A M, Jansson S, Strauss S H, Nilsson O. 2006. CO/FT regulatory module controls timing of flowering and seasonal growth cessation in trees. *Science*, 312: 1040.
- Bradley D, Ratcliffe O, Vincent C, Carpenter R, Coen E. 1997. Inflorescence commitment and architecture in *Arabidopsis*. *Science*, 275: 80 – 83.
- Chang Li-li, Wu Lian-cheng, Ku Li-xia, Sun Zhao-hui, Wang Xin-tao, Chen Yan-hui. 2008. Advances in the *FLOWERING LOCUS T/ TERMINAL FLOWER1* gene family of plant. *Acta Bot. Boreal-Occident. Sin*, 28 (4): 843 – 851. (in Chinese)
- 常丽丽, 吴连成, 库丽霞, 孙朝辉, 王新涛, 陈彦惠. 2008. 植物 *FLOWERING LOCUS T/TERMINAL FLOWER1* 基因家族的研究进展. *西北植物学报*, 28 (4): 843 – 851.
- Danilevskaya O N, Meng X, Hou Z, Ananiev E V, Simmons C R. 2008. A genomic and expression compendium of the expanded *PEBP* gene family from maize. *Plant Physiol*, 146: 250 – 264.
- Faure S, Higgins J, Turner A, Laurie D A. 2007. The *FLOWERING LOCUS T-like* gene family in barley (*Hordeum vulgare*). *Genetics*, 176: 599.
- Hanzawa Y, Money T, Bradley D. 2005. A single amino acid converts a repressor to an activator of flowering. *Proc Natl Acad Sci USA*, 102: 7748 – 7753.
- Hättasch C, Flachowsky H, Kapturska D, Hanke M V. 2008. Isolation of flowering genes and seasonal changes in their transcript levels related to flower induction and initiation in apple (*Malus domestica*). *Tree Physiol*, 28: 1459 – 1466.
- Hecht V, Laurie R E, Vander Schoor J K, Ridge S, Knowles C L, Liew L C, Sussmilch F C, Murfet I C, Macknight R C, Weller J L. 2011. The pea *GIGAS* gene is a *FLOWERING LOCUS T* homolog necessary for graft-transmissible specification of flowering but not for responsiveness to photoperiod. *Plant Cell*, 23: 147 – 161.
- Hemming M N, Peacock W J, Dennis E S, Trevaskis B. 2008. Low-temperature and daylength cues are integrated to regulate *FLOWERING LOCUS T* in barley. *Plant Physiology*, 147: 355 – 366.
- Hsu C Y, Liu Y, Luthe D S, Yuceer C. 2006. Poplar *FT2* shortens the juvenile phase and promotes seasonal flowering. *Plant Cell*, 18: 1846 – 1861.
- Hsu C Y, Adams J P, Kim H, NO K, Ma C, Strauss S H, Drnevich J, Vandervelde L, Ellis J D, Rice B M, Wickett N, Gunter L E, Tuskan G A, Brunner A M, Page G P, Barakat A, Carlson J E, dePamphilis C W, Luthe D S, Yuceera C. 2011. *FLOWERING LOCUS T* duplication coordinates reproductive and vegetative growth in perennial poplar. *PNAS*, 108: 10756 – 10761.
- Jaeger K E, Graf A, Wigge P A. 2006. The control of flowering in time and space. *Journal of Experimental Botany*, 57: 3415 – 3418.
- Jaeger K E, Wigge P A. 2007. FT protein acts as a long-range signal in *Arabidopsis*. *Curr Biol*, 17: 1050 – 1054.
- Jia Zhen, Zhao Fei-yi, Wu Cun-xiang. 2011. Pleiotropic effects of *FT* and its orthologues on plant development. *Acta Bot Boreal Occident Sin*, 31 (12): 2558 – 2564. (in Chinese)
- 贾 贞, 赵菲佚, 吴存祥. 2011. *FT* 及其同源基因在植物发育调控中的多功能效应. *西北植物学报*, 31 (12): 2558 – 2564.
- 譙显明. 2003. 日光温室黄瓜花打顶的原因及防治方法. *甘肃农业科技*, (2): 34 – 35.
- Kardailsky I, Shukla V K, Ahn J H, Dagenais N, Christensen S K, Nguyen J T, Chory J, Harrison M J, Weigel D. 1999. Activation tagging of the floral inducer *FT*. *Science*, 286: 1962 – 1965.
- Kong F, Liu B, Xia Z, Sato S, Kim B M, Watanabe S, Yamada T, Tabata S, Kanazawa A, Harada K. 2010. Two coordinately regulated homologs of *FLOWERING LOCUS T* are involved in the control of photoperiodic flowering in soybean. *Plant Physiol*, 154: 1220 – 1231.
- Kojima S, Takahashi Y, Kobayashi Y, Monna L, Sasaki T, Araki T, Yano M. 2002. *Hd3a*, a rice ortholog of the *Arabidopsis FT* gene, promotes transition to flowering downstream of *Hdl* under short-day conditions. *Plant Cell Physiol*, 43: 1096.
- Kotake T, Takada S, Nakahigashi K, Ohto M, Goto K. 2003. *Arabidopsis TERMINAL FLOWER 2* gene encodes a heterochromatin protein 1 homolog and represses both *FLOWERING LOCUS T* to regulate flowering time and several floral homeotic genes. *Plant Cell Physiol*, 44: 555 – 564.
- Kotoda N, Hayashi H, Suzuki M, Igarashi M, Hatsuyama Y, Kidou S, Igasaki T, Nishiguchi M, Yano K, Shimizu T, Takahashi S, Iwanami H, Moriya S, Abe K. 2010. Molecular characterization of *FLOWERING LOCUS T*-Like genes of apple (*Malus × domestica* Borkh). *Plant Cell Physiol*, 51 (4): 561 – 575.
- Lin M K, Belanger H, Lee Y J, Gasic E V, Taoka K I, Miura E, Xoconostle-Cázares B, Gendler K, Jorgensen R A, Phinney B, Lough T J, Lucas W J. 2007. *FLOWERING LOCUS T* protein may act as the long-distance florigenic signal in the cucurbits. *Plant Cell*, 19: 1488 – 1506.
- Meng X, Muszynski M G, Danilevskaya O N. 2011. The *FT*-like *ZCN8* gene functions as a floral activator and is involved in photoperiod sensitivity

- in maize. *Plant Cell*, 23: 942 – 960.
- Michaels S D, Amasino R M. 1999. *FLOWERING LOCUS C* encodes a novel MADS domain protein that acts as a repressor of flowering. *Plant Cell*, 11: 949 – 956.
- Mimida N, Kotoda N, Ueda T, Igarashi M, Hatsuyama Y, Iwanami H, Moriya S, 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 Physiol*, 50: 394 – 412.
- Molinero-Rosales N, Latorre A, Jamilena M, Lozano R. 2004. *SINGLE FLOWER TRUSS* regulates the transition and maintenance of flowering in tomato. *Planta*, 218: 427 – 434.
- Navarro C, Abelenda J A, Cruz-Oró E, Cuéllar C A, Tamaki S, Silva J, Shimamoto K, Prat S. 2011. Control of flowering and storage organ formation in potato by *FLOWERING LOCUS T*. *Nature*, 478: 119 – 122.
- Ohshima S, Murata M, Sakamoto W, Ogura Y, Motoyoshi F. 1997. Cloning and molecular analysis of the *Arabidopsis* gene *Terminal Flower 1*. *Mol Gen. Genet*, 254: 186 – 194.
- Pin P A, Benlloch R, Bonnet D, Wremerth-Weich E, Kraft T, Gielen J J L, Nilsson O. 2010. An antagonistic pair of *FT* homologs mediates the control of flowering time in sugar beet. *Science*, 330: 1397.
- Simpson G G, Dean C. 2002. *Arabidopsis*, the rosetta stone of flowering time? *Science*, 296: 285 – 289.
- Tamaki S, Matsuo S, Wong H L, Yokoi S, Shimamoto K. 2007. Hd3a protein is a mobile flowering signal in rice. *Science*, 316: 1033 – 1036.
- Takada S, Goto K. 2003. *TERMINAL FLOWER2*, an *Arabidopsis* homolog of *HETEROCHROMATIN PROTEIN1*, counteracts the activation of *FLOWERING LOCUS T* by *CONSTANS* in the vascular tissues of leaves to regulate flowering time. *Plant Cell*, 15: 2856 – 2865.
- Tränkner C, Lehmann S, Hoenicka H, Hanke M V, Fladung M, Lenhardt D, Dunemann F, Gau A, Schlangen K, Malnoy M. 2010. Overexpression of an *FT*-homologous gene of apple induces early flowering in annual and perennial plants. *Planta*, 232: 1309 – 1324.
- Wigge P A, Kim M C, Jaeger K E, Busch W, Schmid M, Lohmann J U, Weigel D. 2005. Integration of spatial and temporal information during floral induction in *Arabidopsis*. *Science*, 309: 1056 – 1059.
- Yamaguchi A, Kobayashi Y, Goto K, Abe M, Araki T. 2005. *TWIN SISTER OF FT (TSF)* acts as a floral pathway integrator redundantly with *FT*. *Plant Cell Physiol*, 46: 1175 – 1189.
- Yoo S Y, Kardailsky I, Lee J S, Weigel D, Ahn J H. 2004. Acceleration of flowering by overexpression of *MFT (MOTHER OF FT AND TFL1)*. *Mol Cells*, 17: 95 – 101.
- Yoo S K, Chung K S, Kim J, Lee J H, Yoo S Y, Lee J S, Ahn J H. 2005. *Constans* activates suppressor of overexpression of *constans 1* through flowering locus *T* to promote flowering in *Arabidopsis*. *Plant Physiology*, 139: 770 – 778.

征 订

欢迎订阅 2014 年《农产品质量与安全》

中国科技核心期刊；主管：中华人民共和国农业部；主办：中国农业科学院；支持单位：农业部农产品质量安全监管局；协办单位：农业部农产品质量安全中心，中国绿色食品发展中心；承办单位：中国农业科学院农业质量标准与检测技术研究所。主要栏目：本刊特稿、本刊专稿、政策法规、质量安全监管、无公害农产品、绿色食品、有机农产品、农产品地理标志、农业标准化、检验检测、学科建设与发展、研究与探讨、安全生产技术、地方经验交流、海外博览、农业标准公告、信息与动态等。读者对象：与农产品质量安全、农业质量标准和检验检测有关的各级行政管理、科研教学、检验检测、技术推广、生产企业等部门的相关人员。

双月刊，双月 10 日出版。大 16 开本，80 页。全国各地邮局（所）均可订阅，也可直接到本刊编辑部办理订阅手续。邮发代号：82-223。每册定价：10.00 元，全年共 60.00 元。

通讯地址：北京市中关村南大街 12 号中国农科院质标所《农产品质量与安全》编辑部，邮政编码：100081。

联系电话 / 传真：(010) 82106521、82106522；E-mail: aqs@caas.cn。

欢迎各界朋友订阅、赐稿和刊登广告。