

*FT*在植物生长发育过程中的作用

王紫瑶

浙江师范大学生命科学学院, 浙江 金华

收稿日期: 2023年4月20日; 录用日期: 2023年5月19日; 发布日期: 2023年5月29日

摘要

在植物的生长发育过程中, 从营养阶段向生殖阶段转化是尤为重要的一个阶段。前人在经过多年的研究后发现, 一种名为*Flowering Locus T (FT)*的物质在这个过程中起着十分关键的作用。目前已在拟南芥、水稻、番茄等多种植物中发现了*FT*及其同源基因。本文主要收集整理了近几年来对*FT*的结构功能的介绍, 并对*FT*及其同源基因在不同植物中所发挥的作用和*FT*除了诱导促进植物开花以外的功能进行了简单的介绍。

关键词

成花素(*FT*), 拟南芥, 生长发育, *FD*, *SOC1*

The Role of *FT* in Plant Growth and Development

Ziyao Wang

College of Life Science, Zhejiang Normal University, Jinhua Zhejiang

Received: Apr. 20th, 2023; accepted: May 19th, 2023; published: May 29th, 2023

Abstract

In the process of plant growth and development, the transformation from vegetative stage to reproductive stage is a particularly important stage. After years of research, researchers have found that a substance called *Flowering Locus T (FT)* plays a key role in this process. At present, *FT* and its homologous genes have been found in *Arabidopsis*, rice, tomato and other plants. In this paper, the introduction of the structure and function of *FT* in recent years is mainly collected, and the roles of *FT* and its homologous genes in different plants are also briefly introduced. Besides the induction and promotion of flowering, the functions of *FT* are also briefly introduced.

Keywords

Flowering Locus T (FT), Arabidopsi, Growth and Development, FD, SOC1

Copyright © 2023 by author(s) and Hans Publishers Inc.

This work is licensed under the Creative Commons Attribution International License (CC BY 4.0).

<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>



Open Access

1. 成花素

1.1. 植物的开花过程

植物的整个生命周期可以大致分为两个阶段：营养阶段和生殖阶段。这两个阶段对植物的生长发育过程起着十分重要的作用，从营养阶段到生殖阶段的过渡时期也十分重要，这个过渡的阶段正是植物的开花过程。开花过程是个体发育和繁衍后代的重要中心阶段，开花时植株最为重要的生活史性状，在植物生产和物种进化过程中起到核心的作用[1]。植物的开花过程是一个十分复杂的过程，这不仅仅受到植物自身的遗传因子的影响，还受到外界环境因素的影响。正是这两者的共同作用才能实现植物的开花[2]。

目前为止，对植物的开花过程的调控的研究主要是通过对模式植物拟南芥来进行的。迄今，已经有六条独立的调节开花时间的途径，分别是：光周期途径、春化途径、温度途径、赤霉素途径、自主途径以及衰老途径。接下来将对这六种途径进行进一步说明解释：

1.1.1. 光周期途径

光周期是植物开花的多种影响因素当中最为重要的一个。光周期途径是植物体内的光受体感受到外界的光信号后，作用于生物钟，并通过生物钟输出最后启动或抑制植物开花的过程[3]。从途径我们可以得知，生物钟输出途径是较为重要的一个步骤，处于这个步骤的重要基因主要有三个，分别是 *CO* (*CONSTANS*)、*FT* (*Flowering Locus T*)和 *GI* [4]。

CO 受到 *FNKI* 和 *GI* 的共同调控。长日照下，*CDF1* 与 *CO* 结合，并在 *GI* 积累到一定地步后，形成 *CDF1-GI* 复合物，抑制 *CO* 转录；光照 13 小时后，当 *FNKI* 和 *GI* 的蛋白含量达到峰值是，会形成 *FNKI-GI* 复合物，此时会激活 *CO* 转录。

GI 除了与 *FNKI* 协同参与 *CO* 的转录调控之外，还可以调控 *miR172* 的加工[3]。

光周期信号在叶片中产生，需要传递到茎尖分生组织才能诱导植物成花，经过研究之后，最终发现，*FT* 正是从叶片运输到茎尖分生组织诱导植物成花的关键信号物质[5]。*FT* 经过运输到达茎尖分生组织后，与茎尖分生组织原本就存在的 *FD* 结合，形成 *FT-FD* 复合物，之后激活花序分生组织的特异性基因 *API* 表达，最终完成开花诱导[5] [6] [7]。

1.1.2. 春化途径

人们在早期发现，经过一段时间低温处理过的一些植物会比没有经过低温处理过的植物开花要早，这种低温处理一段时间可以使植物开花的时间提早的现象就成为春化作用[8]。研究表明，*FRI* 和 *FLC* 这两个基因在调控植物开花中起到了重要的作用，*FRI* 通过调控 *FLC* 介导植物的春化过程。此外，*VIN3*、*VRN5*、*VRN1*、*VRN2* 和 *HPL1* 这 5 个基因会通过修饰组蛋白使 *FLC* 表现出遗传沉默从而间接地促进植物开花[9] [10]。

1.1.3. 温度途径

植物营养生长的温度对开花也有一定的影响, 研究指出, 呈现出高温促进, 低温抑制的趋势。目前虽然已经鉴定了一些与温度相关的植物开花调节基因, 但是植物感应温度变化的分子机制还不明确[11]。

1.1.4. 赤霉素途径

赤霉素(GA)是一种重要的植物激素, 参与多种植物的生长发育等多个生物学过程。在植物正常生长的过程中提供适量 GA 会促进开花, 阻止植株本身 GA 合成则会使植物延迟开花[3]。

1.1.5. 自主途径

自主途径就如同字面意思, 在没有外界另外加的诱导的情况下, 有些植物在营养生长一段时间后也会开花, 这是一条通过内源调控的途径[2]。

1.1.6. 衰老途径

衰老途径是一条独立的成花调控途径, 不依赖于光周期、春化、赤霉素等途径独立地发挥作用。

1.2. Flowering Locus T

成花素(*FT*)是调节植物开花的一个重要的基因, 主要通过参与光周期途径来参与植物开花的调节过程。接下来将对 *FT* 进行简单的介绍:

1.2.1. *FT* 的发现及发展

1865 年, 成花物质的概念被科学家 Sachs 提出, 并猜测, 成花物质是从叶片转运到叶芽后促进开花的。1936 年, 前苏联科学家 Chailakhyan 通过嫁接实验发现了传递成花诱导信号的物质并提出了成花素的概念。1991 年, 人们在筛选拟南芥花期的突变体的实验中发现了开花基因 *FT*, 但是 *FT* 具体是什么物质还是没有定论[12]。近些年来, 研究人员运用绿色荧光蛋白 GFP 对拟南芥中的 *FT* 蛋白进行追踪, 并利用嫁接实验进行证实, 得出最终结果: *FT* 基因编码的 *FT* 蛋白就是植物的成花素[13]。

1.2.2. *FT* 的特点

FT 蛋白是植物叶片中产生的一种 Raf 激酶抑制蛋白, 可以促进植物营养生长向生殖生长即植物成花的转化[12] [14]。*FT* 蛋白属于磷脂酰乙醇胺结合蛋白(PEBP)家族的基因。PEBP 家族的基因的共同特点就是均含有一个 PEBP/RKIP 结构域, 该结构域十分保守且占据基因编码序列的 80%。一般认为 PEBP 家族的基因在植物从营养生长向生殖生长转变的过程当中发挥重要的作用, 并且还会决定植物的形态结构[12] [14] [15]。PEBP 家族共包括三个亚家族: *FT-LIKE*、*TEL-LIKE* 和 *MFT-LIKE* 亚家族[16], 成花素 *FT* 正是 *FT-LIKE* 亚家族的成员之一。

1.2.3. *FT* 的作用模式

在合适的外界条件下, 植物子叶和叶片的韧皮部中的 *CO* 特异性激活植株体内的 *FT* [17], 使 *FT* 从植物的叶片向茎尖分生组织移动。当到达茎尖分生组织后, 与一个带有碱性亮氨酸拉链蛋白结构域的转录因子 *FD* [18]结合, 形成 *FT-FD* 复合物。之后 *FT-FD* 复合物共同激活花粉生组织特异性基因 *API* 和 *SOCI* 基因的表达[19], 从而促进植物开花。

2. 不同植物中 *FT* 及其同源蛋白的生长发育功能

2.1. 拟南芥

在拟南芥中, *FT* 是通过 *CO* 激活, 与茎尖分生组织的 *FD* 结合, 生成 *FT-FD* 复合物, 之后调控 *API* 和 *SOCI* 基因的表达。*FD* 或 *FT* 的基因的突变会下调或使 *SOCI* 基因的表达延迟。实验证明, 当 *FT* 基

因突变的时候,在茎尖分生组织直接将 *SOC1* 表达,结果是植物同样会开花[20],这说明 *SOC1* 基因可能是在 *FT* 基因的下游促进植物开花的。另外, *SOC1* 可以直接激活花分生组织特征基因 *LFY*,也可以通过与转录因子 *AGL24* 一起激活 *LFY* 的转录[21] [22]。

2.2. 水稻

水稻是一种兼性短日照植物,有一对 *FT* 同源基因,分别是 *Hd3a* 和 *RFT1*,这两个基因在叶片中共同转录和翻译,并将翻译后生成的编码蛋白通过筛管转移到顶端分生组织[23]。其中,水稻中的 *Hd3a* 在短日照中发挥作用并会促进水稻开花;长日照条件下[24],则与 *RFT1* 的功能恰恰相反, *Hd3a* 会延迟水稻花期[25],但是不会组织水稻的开花。根据这两个基因在不同时期对开花的促进作用,水稻中的 *Hd3a* 和 *RFT1* 分别被称为短日照条件和长日照条件下特定的成花素[26]。

2.3. 番茄

番茄是中日照植物,番茄中的 *FT* 的同源基因是 *SFT*。在番茄的顶端分生组织中有蛋白复合物参与番茄的开花信号系统的调控。*SFT* 同样在叶片中表达,编码的蛋白质与 *SPGB* 蛋白和 14-3-3 多重蛋白相互作用,进而传导开花信号[27]。

2.4. 菊花

通过 RNA 原位杂交、功能互补和同源转化等实验证实了 *CmFTL1* 在日中性菊花成花过程中起到了成花素的重要作用,与早期对短日照菊花成花过程的研究报道结果一致。另外,通过研究还发现 *CmFTL1* 在植物茎尖的积累促进菊花的发芽分化,这与水稻中的 *Hd3a* 相似。

3. *FT* 及其同源蛋白的其他功能

3.1. 营养器官的发育

一般认为, *FT* 既然可以促进植物开花,那么对营养生长就是应该起抑制作用。有研究表明, *FT* 对一些植物的营养器官会起到一定的促进调节作用。例如, *AtFT* 和 *AtTSF* 交互后可以调节开花后侧枝的生长;洋葱中的 *AcFT1* 和 *AcFT4* 分别促进和抑制洋葱的鳞茎的形成和生长;马铃薯的一个 *FT* 同源基因 *SP6A* 在表达后会促进马铃薯的块茎的形成;番茄的 *SFT* 不仅可以调节开花,还对番茄的坐果有很明显的促进效果[28] [29] [30] [31]等等。此外,最近的研究发现拟南芥中的 *FT* 会对根毛的起始和伸长阶段起负调控作用。在外界对植物施加 *FT* 后,会发现不仅根毛的长度和密度,还有根毛的形态均发生了变化[32]。这个结果进一步说明了 *FT* 基因会对植物的营养器官的生长起到一定的抑制或促进作用。

3.2. 花的发育

植物由营养阶段到生殖阶段的转化以及生殖阶段的生长是一个连续的过程,这两个过程紧密相连,不可分割。番茄 *sft* 突变体的其中一个表型就是花序的首个器官花具有一个大而不对称的花萼[31] [33],该缺陷型可以通过嫁接组成型表达的接穗恢复[33],这就说明 *FT* 不仅参与了花的形成,还参与了花形态的建设[34] [35]。番茄和大豆的一些品种,脱开花诱导条件后,会由原本应进行的生殖阶段逆转后,转向营养生长,即逆转现象[31] [36]。逆转现象会形成逆转花序和巨大苞片的枝,也就是逆转花[36]。此外拟南芥的 *FT* 具有维持植物花分生组织、促进花发育的作用等。

参考文献

- [1] 罗睿, 郭建军. 植物开花时间: 自然变异与遗传分化[J]. 植物学报, 2010, 45(1): 109-118.

- [2] 孙昌辉, 邓晓建, 方军, 等. 高等植物开花诱导研究进展[J]. 遗传, 2007(10): 1182-1190.
- [3] 张艺能, 周玉萍, 陈琼华, 等. 拟南芥开花时间调控的分子基础[J]. 植物学报, 2014, 49(4): 469-482.
- [4] Imaizumi, T., Schultz, T.F., Harmon, F.G., *et al.* (2005) FKF1 F-Box Protein Mediates Cyclic Degradation of a Repressor of CONSTANS in Arabidopsis. *Science (New York, N.Y.)*, **309**, 293-297. <https://doi.org/10.1126/science.1110586>
- [5] Corbesier, L.V.C., Jang, S., *et al.* (2007) FT Protein Movement Contributes to Long-Distance Signaling in Floral Induction of Arabidopsis. *Science (New York, N.Y.)*, **316**, 1030-1033. <https://doi.org/10.1126/science.1141752>
- [6] Abe, M., *et al.* (2005) FD, a bZIP Protein Mediating Signals from the Floral Pathway Integrator FT at the Shoot Apex. *Science*, **209**, 1052-1056. <https://doi.org/10.1126/science.1115983>
- [7] Wigge, P.A., Kim, M.C., Jaeger, K.E., *et al.* (2005) Integration of Spatial and Temporal Information during Floral Induction in Arabidopsis. *Science*, **309**, 1056-1059. <https://doi.org/10.1126/science.1114358>
- [8] 种康, 雍伟东, 谭克辉. 高等植物春化作用研究进展[J]. 植物学通报, 1999, 16(5): 481-487.
- [9] He, Y. (2009) Control of the Transition to Flowering by Chromatin Modifications. *Molecular Plant*, **2**, 554-564. <https://doi.org/10.1093/mp/ssp005>
- [10] 郭春晓, 田素波, 郑成淑, 等. 光周期途径植物开花决定关键基因 FT[J]. 基因组学与应用生物学, 2009, 28(3): 613-618.
- [11] Samach, A. and Wigge, P.A. (2005) Ambient Temperature Perception in Plants. *Current Opinion in Plant Biology*, **8**, 483-486. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2005.07.011>
- [12] Koornneef, M., Hanhart, C.J. and Veen, J. (1991) A Genetic and Physiological Analysis of Late Flowering Mutants in *Arabidopsis thaliana*. *Molecular Genetics and Genomics*, **229**, 57-66. <https://doi.org/10.1007/BF00264213>
- [13] Taoka, K.I., Ohki, I., Tsuji, H., *et al.* (2013) Structure and Function of Florigen and the Receptor Complex. *Trends in Plant Science*, **18**, 287-294. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2013.02.002>
- [14] Kobayashi, Y., *et al.* (1999) A Pair of Related Genes with Antagonistic Roles in Mediating Flowering Signals. *Science*, **286**, 1960-1962. <https://doi.org/10.1126/science.286.5446.1960>
- [15] Bradley, D., Carpenter, R., Copey, L., *et al.* (1996) Control of Inflorescence Architecture in Antirrhinum. *Nature*, **379**, 791-797. <https://doi.org/10.1038/379791a0>
- [16] 朱岩, 彭振英, 张斌, 等. PEBP 家族基因在植物中功能的研究进展[J]. 山东农业科学, 2013, 45(2): 139-145.
- [17] Böhlenius, H., *et al.* (2006) CO/FT Regulatory Module Controls Timing of Flowering and Seasonal Growth Cessation in Trees. *Science*, **312**, 1040-1043. <https://doi.org/10.1126/science.1126038>
- [18] Abe, M., *et al.* (2005) FD, a bZIP Protein Mediating Signals from the Floral Pathway Integrator FT at the Shoot Apex. *Science*, **309**, 1052-1056. <https://doi.org/10.1126/science.1115983>
- [19] Samach, A., *et al.* (2000) Distinct Roles of CONSTANS Target Genes in Reproductive Development of Arabidopsis. *Science*, **288**, 1613-1616. <https://doi.org/10.1126/science.288.5471.1613>
- [20] 吕波. 植物开花基因 FT 的遗传转化及其参与开花调控的研究[D]: [博士学位论文]. 泰安: 山东农业大学, 2014.
- [21] Lee, J., Oh, M., Park, H. and Lee, I. (2008) SOC1 Translocated to the Nucleus by Interaction with AGL24 Directly Regulates LEAFY. *The Plant Journal*, **55**, 832-843. <https://doi.org/10.1111/j.1365-313X.2008.03552.x>
- [22] Yoo, S.K., Chung, K.S., Kim, J., *et al.* (2005) CONSTANS Activates SUPPRESSOR OF OVEREXPRESSION OF CONSTANS 1 through FLOWERING LOCUS T to Promote Flowering in Arabidopsis. *Plant Physiology*, **139**, 770-778. <https://doi.org/10.1104/pp.105.066928>
- [23] Chen, M.J., *et al.* (2006) RFI2, a RING-Domain Zinc Finger Protein, Negatively Regulates CONSTANS Expression and Photoperiodic Flowering. *The Plant Journal*, **46**, 823-833. <https://doi.org/10.1111/j.1365-313X.2006.02740.x>
- [24] Noyes, R.D. and Rieseberg, L.H. (2000) Two Independent Loci Control Agamospermy (Apomixis) in the Triploid Flowering Plant *Erigeron Annuus*. *Genetics*, **155**, 379-390. <https://doi.org/10.1093/genetics/155.1.379>
- [25] Schmitz, R.J., Tamada, Y., Doyle, M.R., *et al.* (2009) Histone H2B Deubiquitination Is Required for Transcriptional Activation of FLOWERING LOCUS C and for Proper Control of Flowering in Arabidopsis. *Plant Physiology*, **149**, 1196-1204. <https://doi.org/10.1104/pp.108.131508>
- [26] Tsuji, H., Taoka, K.I. and Shimamoto, K. (2011) Regulation of Flowering in Rice: Two Florigen Genes, a Complex Gene Network, and Natural Variation. *Current Opinion in Plant Biology*, **14**, 45-52. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2010.08.016>
- [27] 吴素丽. 桑树成花素 FT 基因瞬时表达体系构建与功能研究[D]: [博士学位论文]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2015.
- [28] Navarro, C., *et al.* (2011) Control of Flowering and Storage Organ Formation in Potato by FLOWERING LOCUS T. *Nature*, **478**, 119-122. <https://doi.org/10.1038/nature10431>

-
- [29] Hiraoka, K., Yamaguchi, A., Abe, M., *et al.* (2012) The Florigen Genes FT and TSF Modulate Lateral Shoot Outgrowth in *Arabidopsis thaliana*. *Plant and Cell Physiology*, **54**, 352-368. <https://doi.org/10.1093/pcp/pcs168>
- [30] Lee, B., *et al.* (2013) FLOWERING LOCUS T Genes Control Onion Bulb Formation and Flowering. *Nature Communications*, **4**, Article No. 2884. <https://doi.org/10.1038/ncomms3884>
- [31] Lifschitz, E., Eviatar, T., Rozman, A., *et al.* (2006) The Tomato FT Ortholog Triggers Systemic Signals That Regulate Growth and Flowering and Substitute for Diverse Environmental Stimuli. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **103**, 6398-6403. <https://doi.org/10.1073/pnas.0601620103>
- [32] 刘选明, 刘泽田, 汪龙, 等. 拟南芥开花基因 FT 对根毛生长的影响研究[J]. 湖南大学学报(自然科学版), 2019, 46(6): 76-82.
- [33] Shalit, A., *et al.* (2009) The Flowering Hormone Florigen Functions as a General Systemic Regulator of Growth and Termination. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **106**, 8392-8397. <https://doi.org/10.1073/pnas.0810810106>
- [34] Liu, L.Y., *et al.* (2014) Post-Fertilization Expression of FLOWERING LOCUS T Suppresses Reproductive Reversion. *Frontiers in Plant Science*, **5**, Article No. 164. <https://doi.org/10.3389/fpls.2014.00164>
- [35] Xi, W.Y. and Yu, H. (2009) An Expanding List: Another Flowering Time Gene, FLOWERING LOCUS T, Regulates Flower Development. *Plant Signaling & Behavior*, **4**, 1142-1144. <https://doi.org/10.4161/psb.4.12.9901>
- [36] Wu, C., Ma, Q., Yam, K.M., *et al.* (2006) *In Situ* Expression of the GmNMH7 Gene Is Photoperiod-Dependent in a Unique Soybean (*Glycine max* [L.] Merr.) Flowering Reversion System. *Planta*, **223**, 725-735. <https://doi.org/10.1007/s00425-005-0130-y>