

Progress on the Multifaceted Roles of Flowering Control Gene *FLOWERING LOCUS T (FT)*

Danli Guo, Xianzhong Huang*

Key Laboratory of Agrobiotechnology, College of Life Sciences, Shihezi University, Shihezi
Email: Guodanli0@163.com, xianzhongh106@163.com

Received: Sep. 4th, 2014; revised: Oct. 6th, 2014; accepted: Oct. 18th, 2014

Copyright © 2014 by authors and Hans Publishers Inc.

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

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



Open Access

Abstract

The *FLOWERING LOCUS T (FT)* protein, a mobile signal recognized as a major component of florigen, has a central position in mediating the floral transition. Recent research showed that *FT* gene not only promoted flowering, but in some plants *FT* also showed the function of inhibition of plant flowering. At the same time the function of *FT* gene has also been identified as a major regulatory factor in a wide range of developmental processes, such as fruit set, vegetative growth, stomatal control, tuberization, and branches elongation. This article reviewed the latest pleiotropic functions of *FT* and its orthologs in plant development, providing a theoretical basis for further study about the function of *FT*-like gene sub-family.

Keywords

Florigen, Floral Transition, Vegetative Growth, Branches Elongation

植物开花控制基因 *FLOWERING LOCUS T (FT)* 功能多样性的研究进展

郭丹丽, 黄先忠*

石河子大学, 生命科学学院, 农业生物技术重点实验室, 石河子

*通讯作者。

Email: Guodanli0@163.com, *xianzhongh106@163.com

收稿日期: 2014年9月4日; 修回日期: 2014年10月6日; 录用日期: 2014年10月18日

摘要

高等植物开花转变过程中, *FLOWERING LOCUS T (FT)* 基因编码的蛋白产物是可以长距离转运的成花激素, 是植物成花转变过程中的关键调控因子。目前研究发现, 在一些植物中 *FT* 基因不仅可以促进植株成花, 还表现出抑制植物开花的特性。同时, 研究表明 *FT* 基因参与到控制植株坐果、营养生长、气孔开放、促进结薯和侧枝生长等发育过程。本文主要回顾了 *FT* 基因近几年的研究进展, 为进一步深入了解和研究 *FT-like* 亚家族基因的功能提供了理论依据。

关键词

成花素, 开花转变, 营养生长, 侧枝生成

1. 引言

开花是高等植物由营养生长向生殖生长转变的一个重要发育过程, 这一过程涉及成花诱导(Floral induction)、成花决定(Floral determination)、花的发端(Floral initiation)以及花器官形成等一系列发育方式的顺序转变, 其中成花决定标志着植物成花的开始, 是花发端和花器官形成的基础, 直接控制植物的开花时间[1]。植物的成花决定受植物内在因素和环境因素的共同调节, 植物开花控制相关基因的开启和关闭与这些因素的变化密切相关。目前发现有 5 个途径可以调节植物开花: 光周期途径(Photoperiod pathway)、春化途径(Vernalization pathway)、自主途径(Autonomous pathway)、激素途径(Hormones pathway)以及年龄途径(Age pathway) [2]。*FLOWERING LOCUS T (FT)* 是植株开花调控的重要整合因子和调控开花的关键基因之一, 将光周期、春化和自主途径所感知的信号整合在一起, 传递给下游的开花发育基因[3], 从而促进植株开花。

2. *FT* 及其同源基因促进植物开花

FT 基因的成花诱导作用在不同物种中是高度保守的。模式植物拟南芥 *FT* 同源基因在拟南芥中过表达会使拟南芥出现极早花表型, 其突变体 *ft* 表现出晚花表型[4] [5]; 水稻 *FT* 同源基因 *HEADING DATE 3a (Hd3a)* 编码的蛋白从叶片转移到顶端分生组织(SAM)诱导水稻成花转换[6], 使转化株产生不依赖光周期的极早花表型; 莴苣中克隆的 *LsFT* 基因在拟南芥中异位表达可以使拟南芥提早开花[7]; 棉花 (*Gossypium hirsutum*) *FT* 同源基因 *GhFTL1* 在拟南芥中过量表达可使拟南芥开花提前[8]; 将拟南芥 *FT* 基因通过瞬时转化导入棉花中, 会使在长日照条件下不开花的棉花品种 TX701 出现开花的表型[9]; *FT* 基因在多种植物中都表现出了促进植物开花的作用[10]-[15]。尽管 *FT* 同源基因在不同植物中的成花机制并不清楚, 但是大量的实验证明, 在包括拟南芥在内的很多植物中, *FT-like* 蛋白可作为一个移动的成花信号, 并在顶端分生组织中与 *FLOWERING LOCUS (FD)* 蛋白相互作用促进开花[16]。

蓝莓(*Vaccinium corymbosum*)的 *FT* 同源基因 *VcFT* 在烟草中异位表达可使烟草提前开花, 使转基因蓝莓在幼龄期不经过春化直接进入生殖生长[10]。麻风树(*Jatropha curcas*) *FT* 同源基因 *JcFT* 在拟南芥和麻风树中过量表达, 转化体的开花时间明显提前, 在麻风树中的开花促进作用甚至表现在组织培养阶段[11]。

柑橘(*Poncirus trifoliata*)的 *CiFT* 在普通枳中过表达可使其提早开花, 转化 *CiFT* 基因和普通枳在经过嫁接和大田嫁接之后移入温室最快 4 个月即可开花, 在试管中长出两片子叶即可开花[12]。Lgasaki 等[13]在箭杆杨(*Populus nigra*)中克隆了两个基因 *PnFT1* 和 *PnFT2*, 在拟南芥中过表达都会出现早花的表型。可见 *FT* 及其同源基因具有强的促进植物开花及早熟的能力, 可用于具有重要商业价值的树类作物育种。

重要花卉作物文心兰(*Oncidium Gower Ramsey*)开花基因 *OnFT* 可使文心兰的花期提前, 促进文心兰从营养生长进入生殖生长[14]。典型的短日照植物甘野菊(*Chrysanthemum seticuspe*)开花相关基因 *CsFTL1* 在菊花中过量表达可在长日照条件下促进菊花开花, 使菊花不仅在短日照条件下开花, 在长日照条件也可开花[15]。在大麦(*Hordeum vulgare*)的研究中发现, *FT* 的同源基因 *HvFT1* 在大麦中的不同拷贝数也严重影响开花时间, 当大麦中有 4 个 *HvFT1* 时, 开花明显比单拷贝的要提早, 这为更好控制植物花期提供了思路[17]。

3. *FT* 基因促进植物开花的分子机制

FT 基因编码蛋白属于磷脂酰乙醇胺结合蛋白(phosphatidyl ethanolamine-binding proteins, PEBP), 是长日照植物拟南芥光周期过程中重要的开花调控因子, 其表达产物可诱导植株开花[18]。长日照条件下, 拟南芥叶片通过光诱导产生 B-box 锌指转录因子 CONSTANS (CO); CO 蛋白直接作用于 *FT* 基因的启动子区域, 或与其他转录因子共同作用促进 *FT* 基因在筛管伴胞细胞中的表达[19]。随后 *FT* 蛋白进入韧皮部筛管中并在此聚集运输至顶端分生组织(SAM) [20], 与 bZIP 的转录因子 FD 蛋白相互作用, 形成 *FT*/FD 蛋白复合物[21]。而后激活下游基因 *SUPPRESSOR OF OVEREXPRESSION OF CONSTANS1 (SOC1)*和 *APETALA1 (AP1)*等的表达等从而促进开花[22]。在短日照条件下 *FT* mRNA 的表达水平很低, 不能促进植株开花, 但将植株置于长日照条件 3 天后, 也能够促进植株开花[22]。由此可知, 通过光诱导使 *FT* 基因瞬间积累能够促进植株开花。水稻 Hd3a 在细胞质中与 14-3-3 蛋白相互作用, 进入细胞核后与 OsFD1 形成一个成花激活复合物(florigen activation complex, FAC), 激活转录因子 *OsMADS15* 后促进水稻开花。水稻的两个成花蛋白 Hd3a, RICE FLOWERING LOCUS T 1(RFT1)同样可以与 14-3-3 蛋白相互作用促进水稻开花[23]。

FT 基因作为各种途径的整合基因, 在除光周期途径中的其他途径中也发挥着重要作用。*FLOWERING LOCUS C (FLC)*是春化途径的 1 个关键基因, 编码一种 MADS-Box (MADS 盒)转录因子, 在拟南芥的成花转变中起抑制作用[24]。拟南芥经低温处理后, *VERNALIZATIONINDEPENDENT3 (VIN3)*感受低温, 抑制 *FLC* 基因的表达, *VERNALIZATION1 (VIN1)*和 *VERNALIZATION2 (VIN2)*识别被抑制的 *FLC* 基因, 使 *FLC* 组蛋白 H3 的赖氨酸(K) 27 和 9 甲基化作用增加, 组蛋白 H3 的乙酰化作用降低[25], 不能结合 *RNA polymerase II associated factor 1 (PAF1)*等基因转录因子, *FLC* 基因不能起始转录[26], 从而解除对植物开花的抑制, 使植物提早开花[27]。同时, *FLC* 的表达还可受 *FRIGIDA (FRI)*的调控, *FRI* 可使 *FLC* 的 mRNA 丰度增加, 转录水平升高, 推迟开花时间。当 *FRI* 缺失时, *FLC* 的表达水平很低, 植物呈现早花表型[28]。*FLC* 是一个很强的开花抑制因子, 主要通过对 *FT*、*SOC1* 以及 *FD* 的反馈调节, 最终达到促进或抑制开花的目的[29]。

除了光周期等外界条件可以调控开花, 植物自身也有控制开花的机制, 命名为自主途径。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。在拟南芥中相继克隆到了 *FLOWERING TIME CONTROL LOCUS A (FCA)*, *FY*, *FLOWERING LOCUS D (FLD)*, *FPA*, *FVE*, *LUMINDEPENDENS (LD)*和 *FLOWERING LATE KH MOTIF (FLK)*七个基因, 研究发现自主途径的这七个基因都跟染色质修饰或 RNA 修饰有关[30]。这些基因主要通过改变染色质结构, 调控 *FLC* 的转录以及 *FLC* mRNA 的表达实现对植物成花的调控。总的来说, 自主途径独立于其他开花途径之外, 也并没有在

mRNA 水平去调控,而是通过不同的几乎平行方式调控 *FLC* 的表达,在表观遗传学和转录后水平共同调控成花。

在众多的成花信号中,赤霉素也是很重要的一类参与成花调控的小分子物质。赤霉素中活性最强的是 GA_3 ,能显著的促进植物叶生长、促进植物开花、诱导单性结实、促进果实生长和延缓植株的衰老[31]。外源施加 GA 可以使植物提早开花, *ga* 突变体也一般会延迟开花。 GA 对植物成花的调控主要表现在它可以调控开花相关基因, GA 可以使 miR159 和它的靶基因 *MYB33* 的表达升高,这些基因可以调控 *LFY* 的表达,促进成花[32]。同样, GA 可以通过降解 DELLA 蛋白调控植物开花。DELLA 蛋白可与 SQUAMOSA PROMOTER BINDING PROTEIN LINK (SPLs) 相互作用,通过抑制 *SPL* 的转录,间接抑制 *FT* 和 MAD-box 基因的转录,从而阻碍植株成花转变[33]。

在年龄途径中, miR156-SPL 相互作用控制植物开花[34]。在植物幼苗中 miR156 的积累可防止幼苗提前开花,随着发育时间的延长, miR156 含量降低从而允许植物开花,此时 *SPL* 的含量逐渐上升。随后在 SAM 中, *SPLs* 与 *FT/FD* 二聚体汇合,促进下游目的基因的表达[35]。低温条件下, *SPL3* 的转录水平显著减少,从而降低 *FT* 基因和 *FRUITFULL (FUL)* 基因的表达,推迟植物开花[36]。

近来有研究发现, *FT* 基因可受其他因素调节。一些以 *AP2-like* 基因为靶基因的 miRNA 也可以抑制 *FT* 基因的转录,但它的作用方式目前仍不清楚[37]。H3K27 蛋白的三甲基化(H3K27me3)以及 H3K4 蛋白去甲基化修饰同样可以调节 *FT* 基因的转录[38]。*FT* 基因同样受转录后水平调控,短柄草(*Brachypodium distachyon*)中可特异切割 *BdFT* 基因 miR2032,在短日照条件下 miR2032 在叶片中大量表达,特异性的切割 *BdFT* 基因使短柄草在短日照条件下几乎不开花[39]。

4. *FT* 同源基因的其他功能

随着其他物种更多 *FT* 同源基因的克隆和功能鉴定,表明除了促进开花之外, *FT* 同源基因也起着抑制开花的功能。更多研究发现随自然界环境的变化, *FT* 基因产生了除促进开花之外的新功能。

4.1. *FT* 基因抑制开花

烟草中的四个 *FT* 同源基因 *NtFT1*、*NtFT2*、*NtFT3* 和 *NtFT4* 在短日照下均在叶片中表达,其中 *NtFT4* 在烟草中过表达可促进烟草早花,然而过表达 *NtFT1*、*NtFT2* 和 *NtFT3* 则会推迟烟草开花,说明 *NtFT4* 起着开花促进作用,而 *NtFT1-3* 均起着抑制开花的作用[40]。甜菜(*Beta vulgaris*)的开花时间和生长习性是由一对同源基因 *BvFT1* 和 *BvFT2* 控制的,但在营养生长向生殖生长转变过程中却起着相反的作用。*BvFT2* 可促进植物开花,而 *BvFT1* 抑制植物开花。在甜菜中过量表达 *BvFT1*,转基因甜菜不开花并且一直处于营养生长阶段[41]。龙眼(*Dimocarpus longan*)中的两个 *FT* 同源基因也具有拮抗的作用。在拟南芥中异位表达后,发现 *DIFT1* 可以促进拟南芥早花,而 *DIFT2* 则会抑制拟南芥开花[42]。甘蔗(*Saccharum*)的 *FT* 同源基因 *ScFT1* 在拟南芥中过量表达也使拟南芥出现晚花表型[43]。向日葵(*Helianthus annuus*)的 *FT* 同源基因 *HaFT1* 是控制向日葵开花的数量性状基因,它可以通过干扰 *HaFT4* 基因来推迟向日葵开花[44]。最近,在大豆(*Glycine max*)中发现了一个 *FT* 同源基因 *GmFT4*,在拟南芥中过量表达该基因会推迟拟南芥的开花时间,研究表明该基因作为开花抑制基因,与大豆的两个成花作用基因 *GmFT2a*、*GmFT5a* 共同作用调控大豆开花[45]。

将大豆的光周期敏感品种从短日照移到长日照中,出现开花逆转现象,即由正常的成花发育过程转向营养生长,逆转后形成逆转花序和具大苞片的枝即逆转花。分析 *GmFT2a* 的表达量发现, *GmFT2a* 的表达量减少是大豆在长日照条件成花逆转的关键[46]。番茄(*Solanum lycopersicum*) *FT* 同源基因 *SINGLE FLOWER TRUSS (SFT)* 同样可以通过产生移动信号控制开花时间和茎尖的形态建成[47],番茄 *sft* 突变体

的表型之一是花形态的改变, *sft* 突变体的花由一个放大的花萼构成, 该缺陷型可由 *SFT* 接穗的嫁接所恢复, 说明 *SFT* 基因参与番茄花的形态建成[47]。

4.2. *FT* 基因增加产量

对二年生植物洋葱(*Allium cepa*)来说, 洋葱鳞茎的形成是由两个拮抗的 *FT-like* 基因 *AcFT1* 和 *AcFT4* 控制的[48]。在长日照条件下, *AcFT1* 基因的表达量升高, 可促进洋葱产生鳞茎。短日照条件下, *AcFT4* 表达量增加, 抑制 *AcFT1* 基因的转录, 使洋葱早花。在短日照条件下才能结薯的土豆(*Solanum tuberosum*), 过量表达 *FT* 同源基因 *StSP6A* 后, 在长日照下土豆也可以结薯[49]。研究表明过量表达 *StSP3D* 和 *StSP6A* 都可以促进植株开花, 但 RNAi 干扰后却出现不同的表型。在土豆中干扰 *StSP3D* 会使土豆晚花, 而干扰 *StSP6A* 后土豆开花表型正常却出现了结薯缺陷。因此, *StSP3D* 和 *StSP6A* 可能编码 2 个具有不同目标和调节功能的独立的移动信号, 可能是在土豆中分别促进成花和结薯的激素。水稻成花素 *Hd3a* 在马铃薯种过量表达亦可在短日照条件下促进土豆植株结实[49]。

番茄中 *SFT* 基因过量表达可以加速成花坐果, 而突变体 *sft* 植株却出现晚花、晚坐果的表型[45]。尽管 *SFT/sft* 杂合体植株没有出现早花的表型, 但其产量却明显增加。杂种优势会被 *TERMINAL FLOWER 1 (TFL1)* 的同源基因 *SELF PRUNING (SP)* 抑制。这就表明 *SFT* 单基因的杂合体可以提高番茄的产量, 而 *SFT* 基因又受生长抑制基因 *SP* 的抑制, 意味着 *SFT* 和 *SP* 之间的平衡是决定分生组织命运的关键因素[50]。*SFT* 基因除了控制开花和坐果之外, *SFT* 基因和 *SP* 相互作用还可以调节番茄分生组织的合轴分支以及叶片的形态建成[51]。意味着 *SFT* 不仅可以作为成花素的信号, 也可以控制番茄的生长。同样, 苹果中的 *MdFT1* 和 *MdFT2* 可调节细胞增生, 可能会影响叶片和果实的发育[52]。

4.3. *FT* 基因促进侧枝生长及芽的形成

拟南芥 *FT* 基因除促进植株开花外, 还参与侧枝生长[53]及腋芽的形成与延伸[54]。分析拟南芥的侧枝生长发育, 发现长日照下 *ft-1* 突变体和短日照下 *tsf* 突变体较野生型侧枝出现的晚并且侧枝数也明显减少, 且 *ft/tsf* 双突无论在长日照还是在短日照侧枝比野生型要短很多。在 *ft-1* 突变体中过量表达 *FT* 可促进侧枝的生长, 说明 *FT* 和 *TWIN SISTER OF FT (TSF)* 基因可控制侧枝的生长及发育[53]。在拟南芥中异位表达 *FT* 和 *TSF* 可诱导子叶的叶腋产生腋芽, 表明 *FT* 和 *TSF* 参与腋芽的形成[54]。在 *SHOOT MERISTEMLESS (STM)* 表达下调的植株中 *FT* 和 *FD* 的表达促进了花序发育过程中侧生分生组织和节的形成[55]。

4.4. *FT* 基因促进气孔开放

位于叶片表皮上成对的保卫细胞, 可通过响应外界环境变化进行气体交换。蓝光受体激酶突变体 *phototropins (phot1、phot2)* 通过激活质膜上的 H^+ -ATPase 来调节气孔开放[56]。双突 *pot1/pot2* 植株表现为气孔关闭的特征, 而突变体 *scs1-1 (early flowering 3 (elf3) phot1 phot2 三突)* 的气孔则一直处于开放状态[57]。分析原因发现在 *scs1-1* 突变体中, 保卫细胞中 *FT* 基因的转录水平增加, 使得 H^+ -ATPase 的活性增加, 从而使气孔一直开放。同样有研究发现, 突变体 *ft-1* 在蓝光条件现出气孔关闭的表型, 基因表达分析表明, 在蓝光条件下 *ft-1* 中检测不到 *FT* 基因的表达, 且 H^+ -ATPase 酶的活性减少[58]。表明 *FT* 基因可通过调节质膜 H^+ -ATPase 活性来调节气孔开放。

4.5. *FT* 基因改变植株外型

在蔷薇科的李子(*Prunus domestica*)中过量表达杨树(*Populus trichocarpa*)的 *PtFT* 基因不仅使李子出现

早花表型，而且改变了李子的形态，分枝花更为严重，可能由于开花较早，形态上基本类似草本[59]。利用病毒介导 *AtFT* 基因在棉花中过表达，可改变叶片形状，使掌状叶片变为披针状叶片。同时可使棉花节间缩短，果枝合轴分枝变少，果实更紧凑[9]，说明可利用 *FT* 基因改变植株形态。

5. 展望

目前对拟南芥、水稻和番茄 *FT* 同源基因的大量研究表明：*FT* 基因编码的蛋白能够作为移动的成花激素。进一步对其他物种 *FT* 同源基因的克隆和功能研究，发现 *FT* 及其同源基因编码的蛋白，或者 mRNA 作为可移动的信号，调节植物生长发育的各个方面，例如调节开花、控制坐果、调节营养生长、气孔开放、促进结薯和侧枝生长等广泛的发育过程。目前关于 *FT* 同源基因的作用机制研究主要集中在模式植物、经济作物、花卉以及林木，所以目前得出的这些作用机制在植物界的普适性值得怀疑，因而还需要继续扩大研究对象的范围，为目前 *FT* 同源基因的作用机制提供支持和补充。现今对于 *FT* 同源基因的作用机制的研究还有一些问题，例如：*FT* 家族成员除了可以促进植物开花，还可以抑制植物开花，说明 *FT* 基因家族在调控植物成花方面具有重要作用，那么其调控机制是什么？非生物胁迫也可导致植物开花时间提前，那么 *FT* 基因在非生物诱导的开花过程中起什么作用？过早开花会使植株过于瘦弱严重影响产量，怎样在不影响产量的前提下使植株的开花时间提前？在某些植物中，同一个植物体内同时存在多个 *FT* 同源基因，那它们之间是如何分工协作的？在同一种植物中，*FT* 基因拷贝数不同对植株开花时间有何影响？在植物中 *FT* 基因的过量表达会对植物的株型产生影响，这是否会影响果实形态、营养价值及经济价值？过量表达的 *FT* 基因会不会在一定程度上能够提高作物的抗逆性？

如果 *FT* 基因的这些问题能得到解决，能够使我们对 *FT* 基因控制植物开花的分子机制有更深入、全面的了解，同时有助于对 *FT* 基因的进一步应用。通过现代分子技术调控植物的开花时间及花周期，根据不同植物的生物学特性加以调节，进而得到更大的产量及经济价值。例如在北方区域，对于粮食作物提早其开花，使其早结实，在一定程度上可以一年多种一茬，或者补种其他作物，有助于增加粮食产量，提高土地使用率；对于结实作物可以控制其开花时间，避免季节性的气候灾害，同时控制上市时间，避免前期的价格昂贵及后期的成堆上市导致的价格低廉及浪费，使得果农及民众能得到最大的利益；对于经济作物例如棉花，调节其开花时间使得在适宜的气候条件中能迅速吐絮，得到棉纤维，得到最大的经济价值，可避免早春及晚秋冷害、冻害的影响等。所以对 *FT* 同源基因作用机制的研究，对人类改造基因、粮食的需求、生活需求具有重大的意义。

项目基金

国家自然科学基金(31360366)；新世纪优秀人才支持计划(NCET-12-1072)；新疆生产建设兵团博士基金项目(2012BB007)资助。

参考文献 (References)

- [1] 李宪利, 袁志友 (2002) 高等植物成花分子机理研究现状及展望. *西北植物学报*, **22**, 173-183.
- [2] Fornara, F., de Montaigu, A. and Coupland, G. (2010) SnapShot: Control of flowering in *Arabidopsis*. *Cell*, **141**, 550-550.
- [3] Mouradov, A., Cremer, F. and Coupland, G. (2002) Control of flowering time: interacting pathways as a basis for diversity. *The Plant Cell*, **14**, S111-S130.
- [4] Kobayashi, Y., Kaya, H., Goto, K., et al. (1999) A pair of related genes with antagonistic roles in mediating flowering signals. *Science*, **286**, 1960-1962.
- [5] Kardailsky, I., Shukla, V.K., Ahn, J.H., et al. (1999) Activation tagging of the floral inducer *FT*. *Science*, **286**, 1962-1965.

- [6] Tamaki, S., Matsuo, S., Wong, H.L., et al. (2007) Hd3a protein is a mobile flowering signal in rice. *Science*, **316**, 1033-1036.
- [7] Fukuda, M., Matsuo, S., Kikuchi, K., et al. (2007) Isolation and functional characterization of the *FLOWERING LOCUS T* homolog, the *LsFT* gene, in lettuce. *Journal of Plant Physiology*, **168**, 1602-1607.
- [8] 东锐, 院海英, 顾超, 等 (2011) 棉花 *GhFTL1* 基因的克隆及初步功能分析. *棉花学报*, **23**, 515-521.
- [9] McGarry, R.C. and Ayre, B.G. (2012) Geminivirus-mediated delivery of florigen promotes determinate growth in aerial organs and uncouples flowering from photoperiod in cotton. *PLoS One*, **7**.
- [10] Song, G.Q., Walworth, A., Zhao, D., et al. (2013) The *Vaccinium corymbosum* *FLOWERING LOCUS T*-like gene (*VcFT*): A flowering activator reverses photoperiodic and chilling requirements in blueberry. *Plant Cell Reports*, **32**, 1759-1769.
- [11] Li, C., Luo, L., Fu, Q., et al. (2014) Isolation and functional characterization of *JcFT*, a *FLOWERING LOCUS T (FT)* homologous gene from the biofuel plant *Jatropha curcas*. *BMC Plant Biology*, **14**, 125.
- [12] Endo, T., Shimada, T., Fujii, H., et al. (2005) Ectopic expression of an *FT* homolog from citrus confers an early flowering phenotype on trifoliate orange (*Poncirus trifoliata* L. Raf.). *Transgenic Research*, **14**, 703-712.
- [13] Lgasaki, T., Watanabe, Y., Nishiguchi, M., et al. (2008) The *FLOWERING LOCUS T/TERMINAL FLOWER 1* family in Lambdardy poplar. *Plant & Cell Physiology*, **49**, 291-300.
- [14] Hou, C.J. and Yang, C.H. (2009) Functional analysis of *FT* and *TFL1* orthologs from Orchid (*Oncidium Gower Ramsey*) that regulate the vegetative to reproductive transition. *Plant & Cell Physiology*, **50**, 1544-1557.
- [15] Oda, A., Narumi, T., Li, T., et al. (2012) *CsFTL3*, a chrysanthemum *FLOWERING LOCUS T*-like gene, is a key regulator of photoperiodic flowering in chrysanthemums. *Journal of Experimental Botany*, **63**, 1461-1477.
- [16] Wigge, P.A. (2011) FT, a mobile developmental signal in plants. *Current Biology*, **21**, R374-R378.
- [17] Nitcher, R., Distelfeld, A., Tan, C., et al. (2013) Increased copy number at the *HvFT1* locus is associated with accelerated flowering time in barley. *Molecular Genetics and Genomics*, **288**, 261-275.
- [18] Yamagishi, N. and Yoshikawa, N. (2011) Expression of *FLOWERING LOCUS T* from *Arabidopsis thaliana* induces precocious flowering in soybean irrespective of maturity group and stem growth habit. *Planta*, **233**, 561-568.
- [19] Kobayashi, Y. and Weigel, D. (2007) Move on up, it's time for change-mobile signals controlling photoperiod-dependent flowering. *Genes & Development*, **21**, 2371-2384.
- [20] Liu, L., Liu, C., Hou, X., et al. (2012) FTIP1 is an essential regulator required for florigen transport. *PLoS Biology*, **10**.
- [21] 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.
- [22] Corbesier, L., Vincent, C., Jang, S., et al. (2007) FT protein movement contributes to long-distance signaling in floral induction of *Arabidopsis*. *Science*, **316**, 1030-1033.
- [23] Kobayashi, K., Yasuno, N., Sato, Y., et al. (2012) Inflorescence meristem identity in rice is specified by overlapping functions of three *API/FUL*-like MADS box genes and *PAP2*, a *SEPALLATA* MADS box gene. *The Plant Cell*, **24**, 1848-1859.
- [24] Kim, D.H. and Sung, S. (2014) Genetic and epigenetic mechanisms underlying vernalization. *The Arabidopsis Book*, **12**, e0171.
- [25] Yang, H., Howard, M. and Dean, C. (2014) Antagonistic roles for H3K36me3 and H3K27me3 in the cold-induced epigenetic switch at *Arabidopsis FLC*. *Current Biology*, **24**, 1793-1797.
- [26] Yun, H., Hyun, Y., Kang, M.J., et al. (2011) Identification of regulators required for the reactivation of *FLOWERING LOCUS C* during *Arabidopsis* reproduction. *Planta*, **234**, 1237-1250.
- [27] Bastow, R., Mylne, J.S., Lister, C., et al. (2004) Vernalization requires epigenetic silencing of *FLC* by histone methylation. *Nature*, **427**, 164-167.
- [28] Ding, L., Kim, S.Y. and Michaels, S.D. (2013) *FLOWERING LOCUS C* EXPRESSOR family proteins regulate *FLOWERING LOCUS C* expression in both winter-annual and rapid-cycling *Arabidopsis*. *Plant Physiology*, **163**, 243-252.
- [29] Searle, I., He, Y., Turck, F., et al. (2006) The transcription factor *FLC* confers a flowering response to vernalization by repressing meristem competence and systemic signaling in *Arabidopsis*. *Genes & Development*, **20**, 898-912.
- [30] Levy, Y.Y. and Dean, C. (1998) Control of flowering time. *Current Opinion in Plant Biology*, **1**, 49-54.
- [31] Mutasa-Göttgens, E. and Hedden, P. (2009) Gibberellin as a factor in floral regulatory networks. *Journal of Experimental Botany*, **60**, 1979-1989.
- [32] Li, W.F., Zhang, S.G., Han, S.Y., et al. (2013) Regulation of *LaMYB33* by miR159 during maintenance of embryogen-

- ic potential and somatic embryo maturation in *Larix kaempferi* (Lamb.) Carr. *Plant Cell Tissue and Organ Culture*, **113**, 131-136.
- [33] Yu, S., Galvão, V.C., Zhang, Y.C., et al. (2012) Gibberellin regulates the *Arabidopsis* floral transition through miR156-targeted *SQUAMOSA* promoter binding-like transcription factors. *The Plant Cell*, **24**, 3320-3332.
- [34] Huijser, P. and Schmid, M. (2011). The control of developmental phase transitions in plants. *Development*, **138**, 4117-4129.
- [35] Wang, J.W., Czech, B. and Weigel, D. (2009) miR156-Regulated *SPL* Transcription Factors Define an Endogenous Flowering Pathway in *Arabidopsis thaliana*. *Cell*, **138**, 738-749.
- [36] Kim, J.J., Lee, J.H., Kim, W., et al. (2012) The microRNA156-SQUAMOSA PROMOTER BINDING PROTEIN-LIKE3 module regulates ambient temperature responsive flowering via *FLOWERING LOCUS T* in *Arabidopsis*. *Plant Physiology*, **159**, 461-478.
- [37] Mathieu, J., Yant, L.J., Mürdter, F., et al. (2009) Repression of flowering by the miR172 target SMZ. *PLoS Biology*, **7**.
- [38] Adrian, J., Farrona, S., Reimer, J.J., et al. (2010) Cis-Regulatory elements and chromatin state coordinately control temporal and spatial expression of *FLOWERING LOCUS T* in *Arabidopsis*. *The Plant Cell*, **22**, 1425-1440.
- [39] Wu, L., Liu, D., Wu, J., et al. (2013) Regulation of *FLOWERING LOCUS T* by a microRNA in *Brachypodium distachyon*. *The Plant Cell*, **25**, 4363-4377.
- [40] Harig, L., Beinecke, F.A., Qltmanns, J., et al. (2012) Proteins from the *FLOWERING LOCUS T*-like subclade of the PEBP family act antagonistically to regulate floral initiation in tobacco. *The Plant Journal*, **72**, 908-921.
- [41] Pin, P.A., Benlloch, R., Bonnet, D., et al. (2010) An antagonistic pair of *FT* homologs mediates the control of flowering time in sugar beet. *Science*, **330**, 1397-1400.
- [42] Winterhagen, P., Tiyyan, P., Samach, A., et al. (2013) Isolation and characterization of *FLOWERING LOCUS T* subforms and *APETALA1* of the subtropical fruit tree *Dimocarpus longan*. *Plant Physiology and Biochemistry*, **71**, 184-190.
- [43] Coelho, C.P., Minow, M.A., Chalfun-Júnior, A., et al. (2014) Putative sugarcane *FT/TFL1* genes delay flowering time and alter reproductive architecture in *Arabidopsis*. *Frontiers in Plant Science*, **5**, 221.
- [44] Blackman, B.K., Strasburg, J.L., Raduski, A.R., et al. (2010) The role of recently derived *FT* paralogs in sunflower domestication. *Current Biology*, **20**, 629-635.
- [45] Zhai, H., Lü, S., Liang, S., et al. (2014) *GmFT4*, a homolog of *FLOWERING LOCUS T*, is positively regulated by *E1* and functions as a flowering repressor in soybean. *PLoS One*, **9**.
- [46] Sun, H., Jia, Z., Cao, D., et al. (2011) *GmFT2a*, a soybean homolog of *FLOWERING LOCUS T*, is involved in flowering transition and maintenance. *PLoS One*, **6**.
- [47] 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.
- [48] Lee, R., Baldwin, S., Kenel, F., et al. (2013) *FLOWERING LOCUS T* genes control onion bulb formation and flowering. *Nature Communication*, **4**, 2884.
- [49] Navarro, C., Abelenda, J.A., Cruz-Oró, E., et al. (2011) Control of flowering and storage organ formation in potato by *FLOWERING LOCUS T*. *Nature*, **478**, 119-122.
- [50] Jiang, K., Liberatore, K.L., Park, S.J., et al. (2013) Tomato yield heterosis is triggered by a dosage sensitivity of the florigen pathway that fine-tunes shoot architecture. *PLoS Genetics*, **9**.
- [51] Krieger, U., Lippman, Z.B. and Zamir, D. (2010) The flowering gene *SINGLE FLOWERING TRUSS* dries heterosis for yield in tomato. *Nature Genetics*, **42**, 459-463.
- [52] Mimida, N., Kidou, S., Iwanami, H., et al. (2011) Apple *FLOWERING LOCUS T* proteins interact with transcription factors implicated in cell growth and organ development. *Tree Physiology*, **31**, 555-566.
- [53] Hiraoka, K., Yamaguchi, A., Abe, M., et al. (2013) The florigen genes *FT* and *TSF* modulate lateral shoot outgrowth in *Arabidopsis thaliana*. *Plant & Cell Physiology*, **54**, 352-368.
- [54] Niwa, M., Endo, M. and Araki, T. (2013) Florigen is involved in axillary bud development at multiple stages in *Arabidopsis*. *Plant Signaling & Behavior*, **8**, e27167.
- [55] Smith, H.M., Ung, N., Lai, S., et al. (2011) Specification of reproductive meristems requires the combined function of SHOOT MERISTEMLESS and floral integrators *FLOWERING LOCUS T* and *FD* during *Arabidopsis* inflorescence development. *Journal of Experimental Botany*, **62**, 583-593.
- [56] Kinoshita, T., Doi, M., Suetsugu, N., et al. (2001) *Phot1* and *phot2* mediate blue light regulation of stomatal opening. *Nature*, **414**, 656-660.

- [57] Kinoshita, T. and Shimazaki, K. (1999) Blue light activates the plasma membrane H⁺-ATPase by phosphorylation of the C-terminus in stomatal guard cells. *The EMBO Journal*, **18**, 5548-5558.
- [58] Kinoshita, T., Ono, N., Hayashi, Y., et al. (2011) *Flowering Locus T* regulates stomatal opening. *Current Biology*, **21**, 1232-1238.
- [59] Srinivasan, C., Dardick, C., Callahan, A., et al. (2012) Plum (*Prunus domestica*) trees transformed with poplar *FT1* result in altered architecture, dormancy requirement, and continuous flowering. *PLoS One*, **7**.