

## 烟草成花素 *FT* 基因及其调控机制研究进展

解敏敏<sup>1</sup>, 龚达平<sup>1</sup>, 孙榕<sup>1</sup>, 王蕾<sup>1</sup>, 赵泽玉<sup>2</sup>, 陈明丽<sup>1\*</sup>

(1. 中国农业科学院烟草研究所, 青岛 266101; 2. 青岛农业大学, 青岛 266101)

**摘要:** 烟草 (*Nicotiana tabacum* L.) 是叶用经济作物, 早花严重影响烟叶的产量和品质。开花时间对烟叶产量、品质和生育周期具有重要影响。植物成花起始的调节是由光周期途径、春化途径、赤霉素途径和自主途径等相互依赖的多条途径共同决定的。成花素 *FT* 基因是成花各个途径的关键整合子, 烟草中鉴定到 4 个 *FT* 同源基因, 仅有 *NtFT4* 是开花诱导子, 而其他 3 个均是开花抑制子。烟草 *CET*、*CO*、*FPF1*、*LFY*、*NFL* 及 *MADS box* 类基因等也在烟草开花过程中起着非常重要的作用。本文对近年来烟草成花素 *FT* 基因的特征、功能及其调控机制的研究进展进行了综述, 并展望了其在控制烟草早花和缩短育种进程中的应用潜力。

**关键词:** 烟草; 成花素; *FT* 基因; 调控机制

中图分类号: S572.03

文章编号: 1007-5119 (2018) 03-0098-05

DOI: 10.13496/j.issn.1007-5119.2018.03.013

## Research Advances on Tobacco Florigen Gene *FT* and Its Regulatory Mechanisms

XIE Minmin<sup>1</sup>, GONG Daping<sup>1</sup>, SUN Rong<sup>1</sup>, WANG Lei<sup>1</sup>, ZHAO Zeyu<sup>2</sup>, CHEN Mingli<sup>1\*</sup>

(1. Tobacco Research Institute of Chinese Academy of Agricultural Sciences, Qingdao 266101, China; 2. Qingdao Agricultural University, Qingdao 266101, China)

**Abstract:** Tobacco (*Nicotiana tabacum* L.) is an economic crop in which mature leaves are harvested. Early flowering has serious influence on quality and yield of tobacco. Moreover, long growth cycle is also a major factor limiting the progress of tobacco breeding. Initiation of floral development is regulated through the integration of photoperiod, vernalization, gibberellin and/or autonomous signaling pathways. *FT* is a key regulatory protein at the intersection of these pathways. Four *FT*-like genes were isolated from tobacco. Only *NtFT4* is a floral inducer and others are floral inhibitors. Tobacco *CET*, *CO*, *FPF1*, *LFY*, *NFL*, *MADS box* and other genes also play very important roles in tobacco flowering. In this article, we summarize the research progress on characteristics, function and regulatory mechanisms of tobacco *FT* gene. It provided useful information for preventing early flowering and accelerating breeding progress in tobacco.

**Keywords:** tobacco; florigen; *FT*; regulatory mechanism

烟草是以收获叶片为目的的经济作物。生长正常的烟株一般在花期打顶后留下 20~22 片有效叶。早花的烟株由于未达到正常生长应具有的高度和叶数就现蕾开花, 过早地从营养生长转入生殖生长, 从而导致植株生长势弱, 叶片数少, 叶片窄小, 致使烟叶产量降低。此外, 早花还会导致烟叶内在化学成分失调, 进而影响烟叶品质。因此, 研究烟草的开花机理对培育干旱或低温条件下的抗旱花品

种具有重要意义; 此外, 早花材料对于缩短育种周期具有重要利用价值。

植物开花是植物由营养生长向生殖生长转变的重要过程, 严格受植物内部基因网络和外部环境因素协同调控。随着分子遗传学及分子生物学的迅速发展, 在拟南芥、水稻等模式植物中, 大量开花相关基因被分离鉴定。研究明确了控制植物开花至少有 6 条主要途径: 春化途径、温敏途径、光周期

基金项目: 中国农业科学院科技创新工程 (ASTIP-RTIC02)

作者简介: 解敏敏 (1985-), 女, 在读博士, 主要从事烟草功能基因组研究。E-mail: jieminmin@caas.cn。\*通信作者, E-mail: chenmingli@caas.cn

收稿日期: 2017-12-21

修回日期: 2018-03-19

途径、赤霉素途径、自主途径和年龄途径<sup>[1-2]</sup>。这些途径将不同环境(光周期、温度等)下植物体内各种因子产生的一系列响应信号传导给开花信号整合因子,从而启动花分生组织特异基因的表达,最终诱导植物花的形成。*FT*(flowering locus T)是成花转变过程中最重要的整合子之一,起着至关重要的作用<sup>[3]</sup>。

## 1 烟草开花的影响因素及遗传分析

光周期是开花诱导过程中的关键环境因素,在烟草开花的影响因素中研究得最深入。研究发现多叶巨型烟草突变体马里兰猛犸烟(Maryland Mammoth)仅在短日照条件下才能开花,长日照条件下则不能开花,说明烟草开花严格受光周期调控<sup>[4]</sup>。普通烟草的二倍体祖先种林烟草是长日照植物,绒毛状烟草则是短日照植物。大多数普通烟草品种对光照条件的反应是中性或者弱短日性的<sup>[5]</sup>,只有少数多叶型或称巨型烟草品种是强短日性的。如烤烟品种中的革新5号、单育1号、乔庄多叶、云南多叶烟、NC27NF、NC37NF等,多叶型品种的实质是短日照反应型。研究表明,多叶型烟草的生长锥分生细胞只有在短日照条件下才能分化花芽,现蕾开花。如果缺少短日照条件,其生长锥分生细胞就一直进行叶芽分化,叶子和茎秆持续增长,以致长到3~4米,100多片叶子也不现蕾。短日照反应型品种是由中性或弱短日性品种的基因突变而产生的,受一对隐性基因所决定<sup>[5]</sup>。

## 2 烟草成花素 *FT* 基因的特征和功能

1937年,CHAILAKHYAN<sup>[6]</sup>提出成花激素的概念,并用嫁接试验证实了植物由叶片感受和传导光周期刺激信号。LANG等<sup>[7]</sup>研究发现,将长日照植物天仙子 and 短日照植物烟草嫁接,在长日照或短日照条件下,两者都能开花。近年来的研究表明,成花素的主要成分是 *FT* 蛋白,该蛋白在叶片中诱导产生,并通过韧皮部运至茎尖而诱导成花<sup>[3,8]</sup>。但有研究表明,*FT*的 mRNA是可以移动的<sup>[9-10]</sup>。*FT* 基因最早是在拟南芥(*Arabidopsis thaliana* L.)的晚

花突变体中发现的<sup>[11]</sup>。此后,从水稻、番茄、杨树、苹果、玉米、小麦、大豆、马铃薯等植物体中相继分离出多个 *FT* 同源基因。*FT* 基因编码磷脂酰乙醇胺结合蛋白(phosphatidyl ethanolamine-binding protein, PEBP)<sup>[12-13]</sup>,通过结合具有昼夜节律变化的卵磷脂(phosphatidylcholine, PC)而促进植物开花<sup>[14]</sup>。*FT* 蛋白从叶片经过维管束移动到茎顶端组织过程中,*FTIP1*(*FT*-interacting protein 1)蛋白起重要作用<sup>[15]</sup>。在顶端分生组织中 *FT* 蛋白与 *FD* 蛋白(*flowering locus D*)和 14-3-3 蛋白相互作用并形成复合体,共同诱导下游开花基因的表达,从而促进开花<sup>[16]</sup>。

HARIG等<sup>[17]</sup>(2012)在烟草中鉴定到4个 *FT* 同源基因 *NiFT1*、*NiFT2*、*NiFT3* 和 *NiFT4*,这4个基因均属于磷脂酰乙醇胺结合蛋白(PEBP)家族。其中仅有 *NiFT4* 是开花诱导子,而其他3个均是开花抑制子。4个 *FT* 同源基因具有相似的表达模式,在短日照条件下表达量逐步增加,而在长日照条件下均不表达,表明烟草中4个控制开花的 *FT* 基因受短日照影响。*NiFT3* 启动子驱动 GFP 表达的组织特征表明, *NiFT3* 主要在叶片的韧皮部伴细胞中表达。开花诱导子 *NiFT4* 的表达水平远低于 *NiFT1* 和 *NiFT2*,但其在发育过程中增加的倍数远高于开花抑制子。在植物的开花相关基因中,开花诱导子和抑制子两者间的平衡决定着营养生长向开花的转变。植物的 PEBP 家族分化成 *FT*、*MFT* 和 *TFL* 3个主要的亚家族。*FT* 家族和 *MFT* 家族主要是促进开花,而 *TFL* 家族主要是抑制开花。AMAYA等在烟草中过表达金鱼草 *CEN* 基因(拟南芥 *TFL1* 基因的同源基因),结果导致植株持续营养生长,延迟开花;同时,在烟草中鉴定了7个 *TFL1* 的同源基因 *CET1-7*<sup>[18]</sup>。原位杂交实验表明,与金鱼草 *CEN* 基因和拟南芥 *TFL1* 基因主要在初级顶端分生组织中表达不同, *CET2* 和 *CET4* 仅限于在营养生长过程中的腋生分生组织中表达。在营养分生组织发育形成花枝过程中,花分生组织决定基因是上调的,而 *CET* 基因是下调的。拟南芥 *FT* 家族中都是促进植

物开花的基因,而甜菜中的 *BvFT1* 基因编码 FT 类开花抑制子<sup>[19]</sup>。研究表明,拟南芥 FT 蛋白中 5 个关键氨基酸残基( Tyr-85 ,Glu-109 ,Trp-138 ,Gln-140 和 Asn-152 ) 中,其中单个氨基酸的改变也足以将 *FT* 的开花促进作用完全转换为 *TFL1* 同源基因的抑制功能<sup>[20-22]</sup>。氨基酸残基的改变引起了 FT 蛋白分子表面电荷的变化,从而影响与未知配体的结合。该未知配体可能与 TCP 蛋白有关,与 FD 之间的互作效应无关<sup>[22]</sup>。

### 3 烟草成花素 *FT* 基因的调控机制

植物成花起始的调节是由光周期途径、春化途径、赤霉素途径和自主途径等相互依赖的多条途径共同决定的<sup>[3]</sup>。*FT* 基因和其他关键基因 *TSF* (*twin sister of FT*)<sup>[23]</sup>、*SOC1* (*suppressor of constans1*)<sup>[24]</sup>和 *AGL24* (*gamouslike24*)<sup>[25]</sup>是整合这些调控路径的信号整合因子,这些整合因子与花分生组织基因 *LFY* (*leafy*)<sup>[25]</sup>、*FUL* (*fruitfull*)<sup>[26]</sup>和 *API* (*apetala1*)<sup>[27-28]</sup>等相互作用,从而诱导植物开花。而在参与成花调控的众多基因中, *FT* 是决定植物成花与否的最关键基因。

SMYKAL 等<sup>[29]</sup>从烟草中克隆到 *SOC1* 和 *FUL* 基因,都属于 MADS box 基因。两个基因在长日照或短日照条件下,在日中性品种 Hicks 和短日照品种 Hicks MM 中具有相似表达模式。相反,在长日照林烟草中,两个基因在短日照条件下不表达,而在长日照条件下表达。过表达 *NtSOC1* 和 *NtFUL* 都可以引起烟草提早开花。王小彦等(2009)发现低温处理烟草后,会促使 *SOC1* 的表达量升高<sup>[30]</sup>。*SOC1* 在拟南芥的各种开花调控途径中既作为信号通路响应因子,也作为信号整合因子。在赤霉素(gibberellic acid, GA)途径和年龄途径中,*SOC1* 活性被激活;但在春化途径和温度途径中,*SOC1* 活性得到抑制。*FT-FD* 复合物可以通过促进转录因子 *SOC1* 表达来激活花分生组织特征基因 *LFY*。此外,*SOC1* 也能直接激活 *LFY* 转录<sup>[24]</sup>,还能与转录因子 *AGL24* 共同激活 *LFY* 的转录<sup>[25]</sup>。

JANG 等<sup>[31]</sup>在林烟草中鉴定了 2 个在花组织中

特异表达的 MADS box 基因 *NsMADS2* 和 *NsMADS2*, 转基因过表达植株均表现为早花。JANG 等(2002)相继在普通烟草中鉴定了 *NtMADS4*、*NtMADS11* 和 *NtMADS14*<sup>[32]</sup>。转基因过表达 *NtMADS4* 的植株表现为早花,*NtMADS11* 和 *NtMADS14* 能恢复拟南芥 *ap1-1* 突变体的缺陷。

KELLY 等<sup>[33]</sup>在烟草中发现 2 个拟南芥 *LFY* 的同源基因 *NFL1* 和 *NFL2*,这 2 个基因在营养和花分生组织中均有表达。AHEARN 等<sup>[34]</sup>(2001)进一步研究表明,*NFL1* 基因不仅调控着开花器官的发育,还控制茎分生组织形成侧生器官。但是,烟草中过表达 *NFL1* 基因并没有发生早花的现象,说明 *NFL1* 基因在拟南芥和烟草中具有不同的调控机制。

CONSTANS (CO) 蛋白是植物特有的 CCT (constans[CO], CO-like and timing of CAB1) 转录因子,包含两个 B-box 锌指结构功能域<sup>[35]</sup>。转录激活因子 CO 通过直接调控 *FT* 基因的表达来影响开花时间<sup>[36]</sup>,而 CO 的转录调控主要受光周期影响。光周期一方面通过调控泛素连接酶 FKF1 (flavinbinding kelch repeat f-box 1) 和 GIGANTEA (gigantea) 蛋白相互作用,诱导 CO 基因的表达<sup>[37]</sup>;另一方面通过抑制转录因子 CDF (cycling dof factor) 来解除其对 CO 基因的抑制,而促进 CO 的表达<sup>[38]</sup>。光周期途径通过转录激活因子 CO 来调控 *FT* 等基因的表达,*FT* 与 *LFY* 共同诱导 *API* 的表达而诱导拟南芥成花。CO 还通过间接调控 *FT* 的表达来激活 *SOC1*<sup>[24]</sup>。陆莹等<sup>[39-40]</sup>从烟草中克隆了 3 个 CO 同源基因 *NtCO1*、*NtCO2* 和 *NtCO3*。对 *NtCO1* 的表达模式分析表明其表达呈现昼夜节律性,并受到日照长度的调节。

赤霉素 GA 通过抑制 DELLA 蛋白来调控促进 *FT* 的表达<sup>[41]</sup>。DELLA 在开花途径中主要是抑制 *FT* 的激活因子 SPL3 (squamosa promoter binding protein-like 3) 的表达<sup>[42]</sup>。赤霉素途径中,SMYKAL 等<sup>[43]</sup>鉴定了一个烟草的 *NtFPF1* (*flowering promoting factor 1*) 基因。不管是在长日照还是短日照条件下,日中性品种 Hicks、短日照品种 Hicks

MM 和长日照烟草林烟草 3 种类型的烟草过表达 *NtFPP1* 植株开花期均提前。同时, 赤霉素与 NTFPP1 蛋白具有加性效应, 促进植株提早开花。

#### 4 展 望

植物在温度、光照和激素等内外条件的综合作用下, 多种开花诱导途径间彼此独立又互相交叉, 形成了一个复杂的开花调控网络, 最终由 *SOC1*、*FT*、*LFY* 等关键基因决定植物开花时间和花器的形态建成。目前, 对拟南芥、水稻等开花途径的调控过程的研究比较透彻, 但是仍然有许多需要解决的问题。烟草基因组测序的完成和饱和突变体库的建立, 使得烟草也成为研究植物开花途径极好的模式植物。从应用角度来看, 利用晚花调控基因控制烟草开花时间, 可以增加烟叶产量, 防止烟草早花。在强调产量的前提下, 我国曾经选育种植过一些晚花多叶品种, 如革新 5 号、单育 1 号、乔庄多叶、云南多叶等。为了减少早花现象, 美国也曾经大面积推广过多叶品种 NC22NF、NC27NF、NC37NF 等。利用早花调控基因提前开花, 可以大大缩短育种周期。近年来, 国内外相继开展了拟南芥 *FT* 基因转化烟草以加快育种进程的研究。通过将拟南芥的 *FT* 基因转化白肋烟 TN90 和烤烟 Coker 371 gold, 获得了花期缩短一半的阳性植株, 这些材料在回交育种中可以大大缩短育种时间<sup>[44-45]</sup>。此外, 利用拟南芥 *FT* 基因构建马铃薯 X 病毒 (Potato Virus X, PVX) 病毒瞬时表达载体, 涂抹烟草使得 *FT* 基因瞬时表达诱导马里兰烟、烤烟、白肋烟和香料烟不同类型烟草早花<sup>[46]</sup>。烟草成花素基因及其分子调节机理的研究有助于揭开植物开花过程的神秘面纱, 为烟草及其他作物分子育种奠定坚实的基础。

#### 参考文献

- [1] FORNARUA F, DE MONTAIGU A, COUPLAND G. SnapShot: Control of flowering in *Arabidopsis* [J]. Cell, 2010, 141(3): 550, 550. e1-500. e2.
- [2] WELLMER F, RIECHMANN J L. Gene networks controlling the initiation of flower development [J]. Trends Genet, 2010, 26(12): 519-527.
- [3] TURCK F, FORNARA F, COUPLAND G. Regulation and identity of florigen: flowering locus T moves center stage [J]. Annual Review of Plant Biology, 2008, 59: 573-594.
- [4] GARNER W W, ALLARD H A. Photoperiodism, the response of the plant to relative length of day and night [J]. Science, 1992, 55(1431): 582-583.
- [5] 佟道儒. 烟草育种学[M]. 北京: 中国农业出版社, 1997.
- [6] TONG D D. Tobacco breeding [M]. Beijing: China agriculture press, 1997.
- [7] CHAILAKHYAN M K. Concerning the hormonal nature of plant development processes [J]. Doklady Akademii Nauk SSSR, 1937, 16: 227-230.
- [8] LANG A. Physiology of flower initiation [C]// RUHLAND W. Encyclopedia of plant physiology 15/1. Berlin: Springer, 1965: 1380-1536.
- [9] ZEEVAART J A. Florigen coming of age after 70 years [J]. Plant Cell, 2006, 18: 1783-1789.
- [10] LI C, ZHANG K, ZENG X, 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: 3540-3548.
- [11] LI C, GU M, SHI N, et al. Mobile FT mRNA contributes to the systemic florigen signalling in floral induction [J]. Scientific Reports, 2011, 1: 73.
- [12] KOORNNEEF M, HANHART C J, VAN DER VEEN J H. A genetic and physiological analysis of late flowering mutants in *Arabidopsis thaliana* [J]. Molecular and General Genetics MGG, 1991, 229(1): 57-66.
- [13] CHARDON F F, DAMERVAL C. Phylogenomic analysis of the PEBP gene family in cereals [J]. Journal of Molecular Evolution, 2005, 61: 579-590.
- [14] KARLGREN A, GYLLENSTRAND N, KALLMAN T, et al. Evolution of the PEBP gene family in plants: functional diversification in seed plant evolution [J]. Plant Physiology, 2011, 156: 1967-1977.
- [15] NAKAMURA Y, ANDRÉS F, KANEHARA K, et al. *Arabidopsis* florigen FT binds to diurnally oscillating phospholipids that accelerate flowering [J]. Nature Communications, 2014, 5: 3553.
- [16] LIU L, LIU C, HOU X, et al. FTIP1 is an essential regulator required for florigen transport [J]. PLoS Biology, 2012, 10(4): e1001313.
- [17] TAOKA K, OHKI I, TSUJI H, et al. 14-3-3 proteins act as intracellular receptors for rice Hd3a florigen [J]. Nature, 2011, 476(7360): 332-335.
- [18] HARIG L, BEINECKE F A, OLTMANN J, et al. Proteins from the FLOWERING LOCUS T-like subclade of the PEBP family act antagonistically to regulate floral initiation in tobacco [J]. Plant Journal, 2012, 72(6): 908-921.
- [19] AMAYA I, RATCLIFFE O J, BRADLEY D J. Expression of CENTRORADIALIS (CEN) and CEN-like genes in tobacco reveals a conserved mechanism controlling phase change in diverse species [J]. Plant Cell, 1999, 11(8): 1405-1418.

- [19] PIN P A, BENLLOCH R, BONNET D, et al. An antagonistic pair of FT homologs mediates the control of flowering time in sugar beet [J]. *Science*, 2010, 330(6009): 1397-1400.
- [20] HANZAWA Y, MONEY T, BRADLEY D A. A single amino acid converts a repressor to an activator of flowering [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2005, 102(21): 7748-7753.
- [21] 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.
- [22] HO W W, WEIGEL D. Structural features determining flower-promoting activity of *Arabidopsis* FLOWERING LOCUS T [J]. *Plant Cell*, 2014, 26(2): 552-564.
- [23] YAMAGUCHI A, KOBAYASHI Y, GOTO K, et al. TWIN SISTER OF FT (TSF) acts as a floral pathway integrator redundantly with FT [J]. *Plant and Cell Physiology*, 2005, 46(8): 1175-1189.
- [24] YOO S K, CHUNG K S, KIM J, et al. CONSTANS activates SUPPRESSOR OF OVEREXPRESSION OF CONSTANS 1 through FLOWERING LOCUS T to promote flowering in *Arabidopsis* [J]. *Plant Physiology*, 2005, 139(2): 770-778.
- [25] LEE J, OH M, PARK H, et al. SOC1 translocated to the nucleus by interaction with AGL24 directly regulates leafy [J]. *Plant Journal*. 2008, 55(5): 832-843.
- [26] MELZER S, LENS F, GENNEN J, et al. Flowering-time genes modulate meristem determinacy and growth form in *Arabidopsis thaliana* [J]. *Nature Genetics*, 2008, 40(12): 1489-1492.
- [27] 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*, 309 (5737): 1052-1056.
- [28] 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.
- [29] SMYKAL P, GENNEN J, DE BODT S, et al. Flowering of strict photoperiodic *Nicotiana* varieties in non-inductive conditions by transgenic approaches [J]. *Plant Molecular Biology*, 2007, 65(3): 233-242.
- [30] 王小彦. 低温诱导烟草早花相关因子的分析[D]. 郑州: 河南农业大学, 2009.  
WANG X Y. Analysis of factors correlated with early-flowering induced by low temperature in tobacco [D]. Zhengzhou: Henan Agricultural University, 2009.
- [31] JANG S, HONG M Y, CHUNG Y Y, et al. Ectopic expression of tobacco MADS genes modulates flowering time and plant architecture [J]. *Molecules and cells*, 1999, 9(6): 576-586.
- [32] JANG S, AN K, LEE S, et al. Characterization of tobacco MADS-box genes involved in floral initiation [J]. *Plant and Cell Physiology*, 2002, 43(2): 230-238.
- [33] KELLY A J, BONNLANDER M B, MEEKS-WAGNER D R. NFL, the tobacco homolog of FLORICAULA and LEAFY, is transcriptionally expressed in both vegetative and floral meristems [J]. *Plant Cell*, 1995, 7(2): 225-234.
- [34] AHEARN K P, JOHNSON H A, WEIGEL D, et al. NFL1, a *Nicotiana tabacum* LEAFY-like gene, controls meristem initiation and floral structure [J]. *Plant and Cell Physiology*, 2001, 42(10): 1130-1139.
- [35] PUTTERILL J, ROBSON F, LEE K, et al. The CONSTANS gene of *Arabidopsis* promotes flowering and encodes a protein showing similarities to zinc finger transcription factors [J]. *Cell*, 1995, 80(6): 847-857.
- [36] TIWARI S B, SHEN Y, CHANG H C, et al. The flowering time regulator CONSTANS is recruited to the FLOWERING LOCUS T promoter via a unique cis-element [J]. *New Phytologist*, 2010, 187(1): 57-66.
- [37] DE MONTAIGU A, TÓTH R, COUPLAND G. Plant development goes like clockwork [J]. *Trends in Genetics*, 2010, 26(7): 296-306.
- [38] SAWA M, NUSINOW D A, KAY S A, et al. FKF1 and GIGANTEA complex formation is required for day-length measurement in *Arabidopsis* [J]. *Science*, 2007, 318(5848): 261-265.
- [39] 陆莹. 烟草 CONSTANS 同源基因的克隆与分析[D]. 北京: 中国农业科学院, 2012.  
LU Y. Molecular cloning and analysis of CONSTANS homologs from *Nicotiana tabacum*[D]. Chinese Academy of Agricultural Sciences, 2012.
- [40] 陆莹, 刘艳华, 任民, 等. 烟草 CONSTANS 同源基因的克隆与分析[J]. *中国烟草科学*, 2013, 4(3): 60-64.  
LU Y, LIU Y H, REN M, et al. Molecular cloning and analysis of a CONSTANS homolog from *Nicotiana tabacum*[J]. *Chinese Tobacco Science*, 2013, 4(3): 60-64.
- [41] PORRI A, TORTI S, ROMERA-BRANCHAT M, et al. Development. Spatially distinct regulatory roles for gibberellins in the promotion of flowering of *Arabidopsis* under long photoperiods [J]. *Development*, 2012, 139(12): 2198-2209.
- [42] GALVÃO V C, HERRER D, KÜTTNER F, et al. Spatial control of flowering by DELLA proteins in *Arabidopsis thaliana* [J]. *Development*. 2012, 139(21): 4072-4082.
- [43] SMYKAL P, GLEISSNER R, CORBESIER L, et al. Modulation of flowering responses in different *Nicotiana* varieties [J]. *Plant Molecular Biology*, 2004, 55(2): 253-262.
- [44] LEWIS R S, KERNODLE S P. A method for accelerated trait conversion in plant breeding [J]. *Theoretical and Applied Genetics*. 2009, 118(8): 1499-1508.
- [45] 常爱霞, 郭利杰, 刘旦, 等. 拟南芥花期基因转化烟草及其早花反应特性研究[J]. *中国烟草科学*, 2016, 37(1): 1-7.  
CHANG A A, GUO L J, LIU D, et al. Study on transgenic arabidopsis flowering gene FT into tobacco and its early blooming properties [J]. *Chinese Tobacco Science*, 2016, 37(1): 1-7.
- [46] 高玉龙, 肖炳光, Dewey R E. 诱导烟草早花的 PVX-FT 系统的建立[J]. *中国烟草学报*, 2013, 19(6): 102-105.  
GAO Y Y, XIAO B B, DEWEY R E. Construction of PVX-FT system that inducing early flowering in tobacco [J]. *Acta Tabacaria Sinica*, 2013, 19(6): 102-105.