

# 调控小麦春化发育特性的相关基因研究进展

金芬芬,朱灿灿,王翔,李磊,卫丽\*,尹钧\*

(河南农业大学,国家小麦工程技术研究中心,河南 郑州 450002)

**摘要:** 小麦春化发育过程主要受 *VRN1*、*VRN2*、*VRN3* 等基因的调控。对小麦春化基因的研究进展及其互作关系进行了综述,指出小麦 *VRN1* 基因经低温诱导可以加速植株茎尖由营养生长向生殖生长转变,*VRN1* 的 3 个部分同源基因的等位变异是小麦春化发育特性差异的主要决定因子;*VRN2* 基因是一个开花抑制因子,其核心作用结构域的单碱基突变会使基因失去功能;*VRN3* 基因被长日照诱导,可促进植株开花,基因的等位差异对小麦开花时间早晚有显著影响。*VRN1*、*VRN2*、*VRN3* 3 个主要春化相关基因之间的互作共同调控小麦开花的春化响应途径。

**关键词:** 小麦; 春化; 基因; 调控

中图分类号: S512.1 文献标志码: A 文章编号: 1004-3268(2012)12-0001-06

## Research Progress on Vernalization Genes Regulating Growth of Wheat (*Triticum aestivum*)

JIN Fen-fen, ZHU Can-can, WANG Xiang, LI Lei, WEI Li\*, YIN Jun\*

(Henan Agricultural University, National Engineering Research Center for Wheat, Zhengzhou 450002, China)

**Abstract:** The wheat vernalization growth is regulated mainly by *VRN1*, *VRN2* and *VRN3*. In this paper, the research progress of vernalization genes and their interaction relations were reviewed. Recent studies showed that *VRN1* was induced by low temperature to promote the transition from vegetative to reproductive development stage, and the allelic variation of *VRN1* was the main determining factor for the diversity of wheat vernalization growth characteristics. *VRN2* was a floral repressor gene, and a single-base mutation in *VRN2* core domain could make the gene lose its function. *VRN3* was induced by long-day condition to improve the reproductive development of wheat, and the allelic variation of *VRN3* could affect the flower time of wheat. The artful and accurate interactions between *VRN* genes regulate the vernalization growth characteristics of wheat efficiently.

**Key words:** wheat; vernalization; gene; regulation

小麦是种植最广泛的粮食作物之一。小麦对环境的广适性主要是由对其生殖生长起重要调控作用的春化基因(*VRN*)和光周期基因(*PPD*)的等位多样性支持的。根据 *PPD* 基因的等位差异可将小麦品种划分为光周期敏感型和光周期不敏感型,根据 *VRN* 基因的等位差异可将小麦划分为冬性和春性

品种。研究表明,小麦在满足春化发育条件后,长日照均能促进春性小麦和冬性小麦的生长发育<sup>[1-3]</sup>。小麦春化发育特性是由多基因调控的复杂生理过程。目前报道的对小麦春化作用起重要作用的基因主要为 *VRN1*、*VRN2*、*VRN3*。对小麦(*VRN*)研究的不断深化,为揭示小麦春化发育特性的分子调控

收稿日期:2012-08-11

基金项目:黄淮南部(河南)小麦—夏玉米两熟持续丰产高效技术集成创新与示范项目(2011BAD16B07)

作者简介:金芬芬(1987-)女,湖北随州人,在读硕士研究生,研究方向:小麦春化发育的调控。E-mail: jinfenfen-1020@163.com

\* 通讯作者:尹均(1957-),男,山西运城人,教授,博士,主要从事小麦发育生态、小麦高产栽培生物技术研究。

卫丽(1966-),女,河南商丘人,研究员,博士,主要从事小麦发育生态研究。E-mail: weli-wtc@126.com

机制奠定了良好的基础。笔者主要对小麦 *VRN1*、*VRN2*、*VRN3* 3 个基因的等位差异与小麦春化发育特性的关系及其在春化调控途径中的作用机制进行了综述。

## 1 *VRN1* 在小麦春化调控途径中的作用机制及其等位差异对小麦发育特性的影响

小麦通过春化作用促使植株由营养生长向生殖生长转变<sup>[4]</sup>,这一转变主要是由顶端分生组织特性基因控制的。小麦春化作用加速植株开花主要是通过促进对花序分生组织特性基因 *VRN1* 的诱导<sup>[5]</sup>。*VRN1* 编码一个 MADS-box 转录因子,在其启动子区特异性结合位点 CarG-box,该转录因子与拟南芥中的分生组织特性基因 *APETALA1*、*CAULIFLOWER* 和 *FRUITFULL* 有着高度的相似性,主要调控植株茎尖分生组织由营养生长向生殖生长的转变<sup>[5-8]</sup>。在小麦中,低温春化可以激活 *VRN1* 基因的表达,且 *VRN1* 基因对春化作用是一个定量响应过程,随着春化时间的延长,表达量会逐渐增加,直到 *VRN1* 基因的表达量达到植株成花转变所需要的量后,植株才能由营养生长向生殖生长转变<sup>[6-8]</sup>。经辐射诱变导致 *VRN1* 基因缺失的二倍体小麦植株,终生不会开花,进一步表明 *VRN1* 是促使小麦开花的关键基因<sup>[9]</sup>。

*VRN1* 在普通小麦上有 3 个同源基因,分别位于 5A、5B、5D 染色体的长臂上,命名为 *VRN-A1*、*VRN-B1* 和 *VRN-D1*<sup>[10-12]</sup>。研究表明,在普通小麦中,*VRN1* 这 3 个同源基因的任何一个调控区域发生插入或者缺失突变,就会使基因为显性,小麦的发育特性为春性。春化基因 *VRN-A1* 的编码区在冬性小麦与春性小麦间没有差异,差异主要表现在启动子区(*Vrn-A1a*:在启动子区存在插入;*Vrn-A1b*:在启动子区存在缺失)或第一内含子区(*VRN-A1c*:第一内含子存在大片段的缺失);*VRN-B1* 和 *VRN-D1* 显隐性的差异主要是在第一内含子区有大片段缺失,编码区和启动子区都没有大的差异<sup>[6,13]</sup>。本课题组根据 *VRN1* 等位基因的研究结果,明确了我国不同春化发育特性小麦品种中 *VRN1* 等位基因的组成<sup>[14]</sup>。

通过进一步对普通小麦中不同 *VRN1* 的表达研究表明:*VRN-A1* 对 *VRN-B1*、*VRN-D1* 具有上位效应,*VRN-A1* 对春化作用最不敏感,其次是 *VRN-B1* 和 *VRN-D1*<sup>[15]</sup>,且 *VRN-A1*、*VRN-B1* 和 *VRN-D1* 对小麦开花的促进作用效果为 *VRN-A1*

$>VRN-B1 > VRN-D1$ <sup>[16-20]</sup>。

*VRN1* 与植株抗冻性也有一定的关系。Taniya 等<sup>[21]</sup>研究表明,*VRN1* 等位基因位点的变化与植株抗冻性有密切关系。冬性小麦品种春化过程促进植株开花的同时,也提高了植株的抗冻性,但当植株进入生殖生长阶段后,抗冻能力急剧下降,所以认为春化和冷适应是紧密相关的 2 个过程。

## 2 *VRN2* 基因的表达模式及其等位变异对小麦开花时间的影响

截至目前,*VRN2* 是唯一抑制开花的基因,其表达水平受低温春化和短日照条件抑制,在拟南芥中没有发现与 *VRN2* 同源的基因。Yan 等<sup>[22]</sup>将小麦 *VRN2* 基因定位在 5A 染色体上。*VRN2* 基因位点中含有 2 个紧密连接、结构相似的 *ZCCT* 基因(*ZCCT1*、*ZCCT2*),2 个基因编码的蛋白有 76% 的序列一致性,均包含一个锌指结构域和 CCT 功能域,其中 CCT 是由 43 个氨基酸组成的一个相当保守的结构域。Yan 等<sup>[22]</sup>对二倍体小麦的研究表明:不同春化发育特性小麦品种中 *ZCCT2* 编码区没有差异,而 *ZCCT1* 应该是 *VRN2* 的候选基因。Yan 等<sup>[22]</sup>在冬性小麦 P12722561 和春性小麦 DV92 上的研究发现,*ZCCT1* 启动子区域没有差异,但在 *ZCCT1* 编码区有差异,春性品种在 CCT 区域 35 位点有突变,即精氨酸(R)变为色氨酸(W)。在其他 70 多个品种上进一步分析发现,所有 35 位点发生 R/W 突变的或者 *ZCCT1*、*ZCCT2* 有缺失的,均为春性品种,反之为冬性品种,进一步证明 *ZCCT1* 是 *VRN2* 基因。所有冬性二倍体小麦中,至少会含有一个有功能的 *ZCCT1* 基因;含有杂合 *VRN2* 基因的二倍体小麦,只要有一个 *ZCCT1* 基因有功能,就足以使小麦显示冬性发育特性,只有纯合的隐性 *vrn 2* 基因才能使小麦显示春性特性。若缺失 *VRN2* 基因,但在长日照条件下,即使没有经历春化也可以促进花序的形成和发育。Yan 等<sup>[22]</sup>采用 RNA 干扰技术,构建 *ZCCT1* 的 RNA 干扰载体,导入到普通冬性小麦 Jagger 中,发现 T<sub>1</sub> 代转基因植株的 *ZCCT1* 基因表达水平降低,植株提前开花,表明 *VRN2* 基因在普通小麦的开花调控中起抑制作用。Distelfeld 等<sup>[23]</sup>在四倍体小麦上进一步研究了 *VRN2* 基因的功能,发现 *VRN-B2* 位点的变异对开花时间起主要作用,*VRN-B2* 等位基因纯合的植株平均比杂合植株开花提早 14 d,而 *VRN-A2* 等位基因的变异对植株开花的影响并不显著,说明 *ZCCT2* 也是有功能的。Zhu 等<sup>[24]</sup>采用 one-shot PCR 技术,在

普通小麦上扩增出 *ZTTC1* 基因在 A、B、D 基因组上的启动子区域,长度分别为 302、294、320 bp,并找到能区分普通小麦 *ZCCT1* 在 A、B、D 基因组无功能位点的 PCR 扩增引物,为进一步开发小麦春化发育特性分子标记打下了基础。随着人们研究的不断深入,将进一步揭示春化基因 *VRN2* 在春化作用中的功能。

*VRN2* 基因的表达,在长日照条件下,呈现昼夜节律模式,而在短日照条件下不表达<sup>[25-26]</sup>。长日照条件下,冬性小麦在低温春化过程中 *VRN2* 基因的表达量会逐渐降低,而 *VRN1* 基因表达量上升。试验证实,在大麦和小麦中,*VRN1* 基因的表达可以抑制 *VRN2* 基因的表达<sup>[16,25]</sup>。因此,在长日照环境下,经过春化作用的植株,*VRN2* 基因表达量的降低很可能是由于低温诱导 *VRN1* 基因的表达而导致的。而长日照条件下的春化作用只能在实验室条件下才会出现,在自然环境中,冬季是短日照的,*VRN2* 基因的表达水平很低,并不受春化作用的影响,因此认为,春化作用对 *VRN2* 基因并不起直接抑制作用<sup>[25]</sup>。

依据 *VRN2* 基因的这种表达方式,Ben 等<sup>[27]</sup>认为,*VRN2* 基因的首要作用就是在长日照环境下,抑制开花促进因子 *VRN3* 基因的表达,使未经过春化作用的植株在秋天长日照情况下,不能进行生殖生长,从而避免低温对生殖器官的冻害。这种相互作用可能是 *VRN3* 基因与 *VRN2* 基因之间直接互作,也可能是通过光周期相关基因介导。

### 3 *FT* 基因在植物开花过程中的主要功能及小麦 *VRN3* 基因的等位变异对小麦开花时间的影响

季节性开花是植物适应环境、繁殖后代的重要特性,其中影响开花的重要环境因子之一是日长的变化。植物感知日长变化的部位是在叶片,而启动花的形成是在茎尖。很早以前人们就认为有一种可以移动、能长距离运输的被称为“开花素”(florigen)的物质,在适宜的日照长度下,在叶片产生并传送到茎尖组织,促进开花。近年来,人们通过对拟南芥等模式植物的研究,发现调控开花的下游基因 *FLOWER LOCUS T(FT)* 编码的蛋白就是人们寻找的开花素<sup>[28-29]</sup>。在拟南芥和水稻中的研究表明,*FT* 蛋白是一个 20 kD 的球状蛋白,与动物体中发现的 RAF 激酶抑制因子的结构相似<sup>[31-32]</sup>。将拟南芥、水稻、番茄、南瓜、牵牛花、杨树、葡萄中的 *FT* 或者 *FT* 同源基因导入到拟南芥中,都会使拟南芥提

早开花;相反,在拟南芥和水稻中,通过 RNAi、miRNA 及基因突变等方法干扰 *FT* 的功能,则会导致植株推迟开花。这些结果都说明,*FT* 和它的同源基因是植株开花过程中的关键基因,且 *FT* 基因及其同源基因在各种不同物种中的功能非常保守<sup>[33]</sup>。拟南芥中 *FT* 蛋白作为一种系统的信号分子,在叶片中合成后通过韧皮部运输到茎尖分生组织处起作用<sup>[34-36]</sup>,在茎尖与 bZIP 转录因子 *FD* 互作,激活茎尖分生组织特性基因 *AP1* 和 *LEAFY(LFY)* 的表达,进而促进植株开花<sup>[37-38]</sup>。

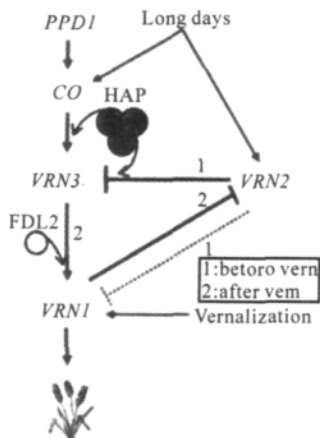
Yan 等<sup>[39]</sup>通过研究发现,小麦 *VRN3* 基因与拟南芥 *FT* 基因序列高度相似,是 *FT* 基因的同源物,因此,小麦的 *VRN3* 基因也被叫做 *WFT*<sup>[39]</sup>,其对小麦开花起着重要的调控作用。Yan 等<sup>[39]</sup>发现,经改造的中国春(CSHope7B)比中国春(CS)开花早,原因是在 *VRN3* 起始密码子上游 591 bp 处插入一个 5 295 bp 的重复序列,而中国春(CS)没有此序列,故开花比 CSHope7B 晚。但这个插入序列除了中国春 CSHope7B 外,在另外 19 个四倍体春性小麦、29 个六倍体冬性小麦和 77 个六倍体春性小麦上均没有该插入片段,因此,该片段不是一个有效的分子标记。Isabelle 等<sup>[40]</sup>对来自不同地理起源的 239 种小麦品系的 A、D 组上 *VRN3* 基因进行了核苷酸多态性研究,表明 A、D 染色体上 *VRN3* 的核苷酸多态性与植株开花起始时间的差异也有关系。在小麦中,*VRN3* 蛋白与转录因子 *FDL2* 互作,*FDL2* 可以结合到 *VRN1* 基因的启动子上,促进 *VRN1* 基因的表达,进而促进植株开花<sup>[41]</sup>。

### 4 *VRN1*、*VRN2*、*VRN3* 间的互作关系

小麦春化过程主要受 *VRN1*、*VRN2*、*VRN3* 基因的共同调控,3 个基因之间的互作影响小麦春化发育特性。其中 *VRN2* 和 *VRN3* 基因在叶片中表达,而 *VRN1* 在叶片和茎顶端分生组织处都表达<sup>[22,39,42]</sup>。

Yan 等<sup>[39]</sup>认为,*VRN1* 能够促进小麦开花,在长日照条件下 *VRN3* 能促进其表达而 *VRN2* 则抑制其表达;*VRN2* 的表达受 *VRN1* 和短日照的抑制,直接或间接抑制 *VRN3* 的表达。长日照条件下,冬性未春化的小麦植株中 *VRN2* 的表达量很高,而 *VRN1*、*VRN3* 的表达量较低;春化作用造成 *VRN2* 表达下调,*VRN1*、*VRN3* 的表达上调。在短日照条件下,3 个基因的表达量都很低,但一旦经过低温春化后,将植株从短日照转到长日照条件下,

*VRN1*、*VRN3* 的表达量就会迅速提高,说明 3 个基因之间存在着强烈的互作关系。隐性的 *vrn 2* 基因可以消除 *VRN1* 和 *VRN3* 等位基因差异对小麦开花时间的影响<sup>[20,43]</sup>,同样,当 *VRN1* 和 *VRN3* 基因为显性时,*VRN2* 等位基因差异对开花时间的影响也会降低或消除<sup>[39]</sup>。Distelfeld 等<sup>[44]</sup>提出了小麦开花的互作模式(图 1),在这个模式中,*VRN3* 基因整合光周期(*PPD1*→*CO*)途径和春化途径(*VRN1*→*VRN2*)及其他环境因子对开花的调控。在秋天长日照条件下种子发芽后,植株 *VRN3* 基因受到高水平表达 *VRN2* 基因的抑制而不表达,从而阻止了 *VRN3* 基因对 *VRN1* 基因的诱导,因 *VRN1* 基因表达量不足,植株不能进行生殖生长。冬天来临后,开始低温春化过程,*VRN1* 基因表达水平逐渐提高,抑制 *VRN2* 基因的表达。*VRN2* 基因表达受抑制后,解除了其对 *VRN3* 基因的抑制作用。次年春天,被解除抑制作用的 *VRN3* 基因在长日照条件的诱导下表达量提高,从而进一步促进 *VRN1* 基因的表达超过植株开花所需要的临界值,进而诱导开花。在此模式中,*VRN1* 基因是否受到 *VRN2* 基因的抑制,还有待进一步的研究<sup>[45]</sup>。



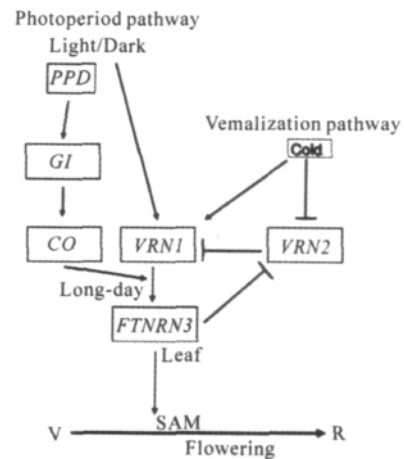
图中“→”表示促进,“⊥”表示抑制作用,该模型中 *VRN3* 基因整合光周期(*PPD1*→*CO*)途径和春化途径(*VRN1*→*VRN2*)及其他环境因子对开花的调控,与 *FDL2* 转录因子互作上调 *VRN1* 基因的表达,且 *VRN1* 又受春化作用的上调,最终上调的 *VRN1* 基因促使植株开花。

图 1 小麦开花基因之间的互作模式

Sanae 等<sup>[46]</sup>在前人研究基础上,为了进一步说明 *VRN1*、*VRN2*、*VRN3* 基因间的关系,对 3 个基因进行突变和遗传转化研究,表明 *VRN1* 基因调控 *VRN3* 基因,并在长日照情况下上调 *VRN3* 基因的表达。

根据试验结果,Sanae 等<sup>[22]</sup>提出了新的开花基因互作调控模型(图 2)。在这个模型中,假设

*VRN2* 基因抑制 *VRN1* 基因的表达且假设在光周期途径中有 *GIGANTEA* (*GI*)→*CONSTANTS* (*CO*)→*FLOWERING LOCUS* (*FT*)的调控顺序,*VRN1* 上游调控 *VRN3*,且很可能与 *CO* 基因在长日照环境中协同激活 *VRN3* 的表达;春化作用分别下调 *VRN2* 和上调 *VRN1*; *VRN2* 被 *VRN3* 下调。在长日照条件下,究竟是 *VRN1* 上调 *VRN3* 还是 *VRN3* 上调 *VRN1* 导致小麦开花,目前还尚无统一的认识。



模型中“→”表示促进,“⊥”表示抑制作用,该模型假设 *VRN2* 可以抑制 *VRN1*,且 *PPD*、*GI*、*CO* 基因之间存在级联促进关系,认为 *VRN1* 上游调控 *VRN3*,且与 *CO* 基因在长日照环境中协同激活 *VRN3* 的表达,最终促使植株有营养生长(V)向生殖生长(R)转变。

图 2 小麦开花基因互作模型

Trevaskis<sup>[47]</sup>根据 *VRN1*、*VRN2*、*VRN3* 基因在叶片中的表达模式,认为 *VRN1* 和 *VRN2* 在成花花素基因 *VRN3* 的上游互作调控其表达。*VRN3* 蛋白在叶片中产生后,运输到茎顶端分生组织处,与茎尖表达的 *VRN1* 基因互作,进而诱导开花<sup>[48]</sup>。冬小麦在冬季短日照条件下,*VRN1* 被低温诱导表达,但 *VRN3* 不表达,同样,在黑暗条件下萌动的种子中 *VRN1* 被诱导表达,而 *VRN3* 不表达,所以在低温条件下 *VRN3* 不可能诱导 *VRN1* 的表达。春天长日照条件下,长日照可以促进 *VRN3* 的表达,进而促进 *VRN1* 的表达和促进开花。

## 5 展望

前人以二倍体、四倍体小麦为材料,研究了春化过程中相关调控基因及基因间的互作,为揭示小麦春化特性的分子机制奠定了良好的基础。近年来研究发现,除 *VRN1*、*VRN2*、*VRN3* 3 个春化基因外,*VRN4* 基因对调控植株开花时间也起着重要的作用<sup>[49]</sup>。该基因被定位在 5D 染色体的着丝粒区域<sup>[49-50]</sup>,初步研究发现,显性 *VRN4-D* 对小麦开花

起促进作用<sup>[49,51]</sup>,但该基因与其他春化基因之间的关系还有待进一步研究。随着这些基因功能的进一步挖掘,应用反向遗传学或在转基因植株中构建报告基因,将会从深层次进一步探索春化基因调控小麦开花的机制。普通小麦是麦类作物的主要栽培种,它们的春化发育特性比二倍体、四倍体小麦更为复杂。目前在现有研究的基础上,正在探索不同春化发育特性普通小麦中春化基因组成与表现型的对应关系,研究春化基因的表达水平、并通过基因过表达或 RNA 干扰,研究小麦春化发育特性的变化,为实现小麦发育特性的人为改良、小麦分子育种及扩大小麦优良种质资源异地利用提供理论依据和技术支撑,这对促进小麦生产及品种资源利用具有重要意义。

#### 参考文献:

- [1] 苗果园,张云亭,侯跃生,等. 小麦温光发育类型的研究[J]. 北京农学院学报,1988,17(2):8-17.
- [2] 尹钧,苗果园,张云亭,等. 山西小麦光温区划[M]//小麦生态研究,杭州:浙江科技出版社,1990,427-438.
- [3] 苗果园,张云亭,侯跃生,等. 光温互作对不同生态型小麦品种发育效应的研究(Ⅱ). 温光对品种苗穗期作用力及回归分析[J]. 作物学报,1994,20(2):136-143.
- [4] Flood R G, Halloran G M. The nature and duration of gene action for vernalization response in wheat[J]. Annals of Botany, 1984, 53(3): 263-368.
- [5] Trevaskis B, Hemming M N, Elizabeth S, et al. The molecular basis of vernalization-induced flowering in cereals[J]. Trends in Plant Science, 2007, 12: 352-357.
- [6] Yan L, Loukoianov A, Tranquilli G, et al. Positional cloning of the wheat vernalization gene *VRN1* [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2003, 10: 6263-6268.
- [7] Danyluk J, Ndjido A K, Ghislain B, et al. TaVRT-1, a putative transcription factor associated with vegetative to reproductive transition in cereals [J]. Plant Physiology, 2003, 132: 1849-1860.
- [8] Trevaskis, B, David J B, Ellis M H, et al. MADS box genes control vernalization-induced flowering in cereals [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2003, 1(22): 1399-1314.
- [9] Shitsukawa N, Ikari C, Shimada S, et al. The einkorn wheat (*Triticum monococcum*) mutant, maintained vegetative phase, is caused by a deletion in the *VRN1* gene [J]. Genes Gene Syst, 2007, 82: 167-170.
- [10] Law C N, Worland A J, Giorgi B. The genetic control of ear emergence time by chromosomes 5A and 5D of wheat [J]. Heredity, 1976, 36: 49-58.
- [11] Iwaki K, Nishida J, Yanagisawa T, et al. Genetic analysis of *VRN-B1* for vernalization requirement by using linked dCAPS markers in bread wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. Theor Appl Genet, 2002, 104: 571-576.
- [12] Nelson J C, Sorrells M E, Van Deynze A E, et al. Molecular mapping of wheat: major genes and rearrangements in homoeologous groups 4, 5, and 7 [J]. Genetics, 1995, 141: 721-731.
- [13] Fu D, Szücs P, Yan L, et al. Large deletions within the first intron in *VRN-1* are associated with spring growth habit in barley and wheat [J]. Mol Genet Genomics, 2005, 273: 54-65.
- [14] 袁秀云, 李永春, 孟凡荣, 等. 9 个春化作用特性不同的小麦品种中 *VRN1* 基因的组成和特性分析 [J]. 植物生理学通讯, 2008, 44(4): 699-704.
- [15] Loukoianova, Yan L, Blecha, et al. Regulation of *VRN-1* vernalization genes in normal and transgenic polyploid wheat [J]. Plant Physiology, 2005, 138: 2364-2373.
- [16] Trevaskis B, Tadege M, Hemming M N, et al. Short vegetative phase-like MADS-box genes inhibit floral meristem identity in barley [J]. Plant Physiology, 2007, 143: 225-235.
- [17] 袁秀云, 李永春, 孟凡荣, 等. 郑麦 9023 春化基因 *VRN1* 的组成及表达 [J]. 作物学报, 2009, 35(5): 848-854.
- [18] Murai K, Miyamae M, Kato H, et al. WAP1, a wheat APETALA1 homolog, plays a central role in the phase transition from vegetative to reproductive growth. [J]. Plant Cell Physiol, 2003, 44: 1255-1265.
- [19] Tranquilli G E, Dubcovsky J. Epistatic interactions between vernalization genes *VRN-Am1* and *VRN-Am2* in diploid wheat [J]. Hered, 2009, 91: 304-306.
- [20] 袁秀云, 李永春, 闫延涛, 等. 小麦春化发育的分子调控机理研究进展 [J]. 西北植物学报, 2008, 28(7): 1486-1490.
- [21] Taniya D, Stephen P, Eric J, et al. Regulation of freezing tolerance and flowering in temperate cereals; the *VRN-1* connection [J]. Plant Physiology, 2010, 153: 1846-1858.
- [22] Yan L, Loukoianov A, Blechl A, et al. The wheat *VRN2* gene is a flowering repressor down-regulated by vernalization [J]. Science, 2004, 303: 1640-1644.
- [23] Distelfeld A, Tranquilli G, Li C, et al. Genetic and molecular characterization of the *VRN2* loci in tetraploid wheat [J]. Plant Physiol, 2009, 149: 245-257.
- [24] Zhu X K, Tan C T, Cao S H, et al. Molecular differentiation of null alleles at *ZCCT-1* genes on the A, B, and D genomes of hexaploid wheat [J]. Mol Breeding, 2011, 27: 501-510.

- [25] Trevaskis B, Hemming M N, Peacock W J, *et al.* *HvVRN2* responds to daylength, whereas *HvVRN1* is regulated by vernalization and developmental status [J]. *Plant Physiol*, 2006, 140: 1397-1405.
- [26] Dubcovsky J, Loukoianov A, Fu D, *et al.* Effect of photoperiod on the regulation of wheat vernalization genes *VRN1* and *VRN2* [J]. *Plant Molecular Biology*, 2006, 60: 469-480.
- [27] Ben Trevaskis, Megan N Hemming, Elizabeth S Dennis, *et al.* The molecular basis of vernalization-induced flowering in cereals [J]. *Trends in Plant Science*, 2007, 12: 352-357.
- [28] Notaguchi M, Abe M, Kimura T, *et al.* Long-distance, graft-transmissible action of *Arabidopsis* FLOWERING LOCUS T protein to promote flowering [J]. *Plant Cell Physiology*, 2008, 49: 1645-1658.
- [29] 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: 1030-1033.
- [31] Kardailsky I, Vipula K, Ahn J H, *et al.* Activation tagging of the floral inducer FT [J]. *Science*, 1999, 286: 1962-1965.
- [32] Yasushi K, Hidetaka K, Koji G, *et al.* A pair of related genes with an antagonistic roles in mediating flowering signals [J]. *Science*, 1999, 286: 1960-1962.
- [33] Zeevaart, JA. Leaf-produced floral signals [J]. *Current opinion in plant biology*, 2008, 11: 541-547.
- [34] Jaeger K E, Wigge P A. FT protein acts as a long-range signal in *Arabidopsis* [J]. *Current Biology*, 2007, 17: 1050-1054.
- [35] 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.
- [36] Carmona M J, Calonje M, Martinez-Zapater J M. The *FT/TFL1* gene family in grapevine [J]. *Plant Mol Biol*, 2007, 63: 637-650.
- [37] 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*, 2005, 309: 1052-1056.
- [38] 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: 1056-1059.
- [39] Yan L, Fu D, Li C, *et al.* The wheat and barley vernalization gene *VRN3* is an orthologue of *FT* [J]. *Proceeding of National Academy Sciences of the United States of America*, 2006, 103 (51): 19581-19586.
- [40] Isabelle B, Michel R, Delphine M, *et al.* FT genome A and D polymorphisms are associated with the variation of earliness components in hexaploid wheat [J]. *Theor Appl Genet*, 2008, 116: 383-394.
- [41] Li C, Dubcovsky J. Wheat FT protein regulates *VRN1* transcription through interactions with FDL2 [J]. *Plant Journal*, 2008, 55: 543-554.
- [42] Sasani S, Hemming M N, Oliver S, *et al.* The influence of vernalization and daylength cues on the expression of flowering-time genes in the leaves and shoot apex of barley (*Hordeum vulgare*) [J]. *Journal of Experimental Botany* 2009, 60: 2169-2178.
- [43] Dubcovsky J, Chen C L, Yan L. Molecular characterization of the allelic variation at the *VRN-H2* vernalization locus in barley [J]. *Molecular Breeding*, 2005, 15: 395-407.
- [44] Distelfeld A, Li C, Dubcovsky J. Regulation of flowering in temperate cereals [J]. *Current Opinion in Plant Biology*, 2009, 12: 1-7.
- [45] Pugsley A T. Additional genes inhibiting winter habit in wheat [J]. *Euphytica* 1972, 21: 547-552.
- [46] Sanae S, Taiichi O, Satoshi K, *et al.* A genetic network of flowering-time genes in wheat leaves, in which an *APETALA1/FRUITFULL*-like gene, *VRN1*, is upstream of *FLOWERING LOCUST* [J]. *The Plant Journal*, 2009, 58(4): 668-681.
- [47] Trevaskis B. The central role of the *VERNALIZATION1* gene in the vernalization response of cereals [J]. *Functional Plant Biology*, 2010, 37: 479-487.
- [48] Wellmer F, Riechmann J L. Gene networks controlling the initiation of flower development [J]. *Trends Genetics* 2010, 26: 519-52.
- [49] Tetsuya Yoshida, Hidetaka Nishida, Jie Zhu, *et al.* *VRN-D4* is a vernalization gene located on the centromeric region of chromosome 5D in hexaploid wheat [J]. *Theoretical Applied Genetics*, 2010, 120: 543-552.
- [50] Kato K, Yamashita M, Ishimoto K, *et al.* Genetic analysis of two genes for vernalization response, the former *VRN2* and *VRN4*, using PCR based molecular markers [C] // *Inst Sperimentale Per La Cerealcolture, Paestum, Italy*, 2003, 971-973.
- [51] Iwaki K, Haruna S, Niwa T, *et al.* Adaptation and ecological differentiation in wheat with special reference to geographical variation of growth habit and *VRN* genotype [J]. *Plant Breeding*, 2001, 20(2): 107-114.