



成花素基因 FT 调控植物开花和发育的研究进展

宋春晖[†], 李晓朋[†], 杨梓健, 陈扬波, 田昊, 刘良玉^{*}

首都师范大学生命科学学院, 北京 100048

[†] 同等贡献

^{*} 联系人, E-mail: liangyu.liu@cnu.edu.cn

收稿日期: 2024-09-30; 接受日期: 2025-01-09; 网络版发表日期: 2025-03-26

国家自然科学基金(批准号: 32222011, 32170580)资助

摘要 开花是植物生命周期中一个极其重要的发育转变阶段, 是植物生存、繁衍和进化的重要途径, 也是作物育种、驯化以及产量决定的关键性状。成花素 FT (flowering locus T)蛋白是植物成花调控过程中的关键整合因子之一, 其编码基因 FT 的转录水平调控受到激素、年龄、光周期、温度等内外源因素的综合协调控制。本文综述了成花素的主要发现历程、分子鉴定及长距离运输、转录调控和多样化生物学功能, 并总结了成花素的前沿研究进展以及值得关注的问题。

关键词 开花, 成花素, FT , 转录调控

开花是植物从营养生长转向生殖生长的关键标志。20世纪30年代提出的“成花素假说”(Florigen Hypothesis)认为: 合适的光周期能够诱导叶片产生一类微量的成花激素物质, 经维管韧皮部长距离移动到茎尖诱导成花转变^[1]。经过70年的研究发现, FT (flowering locus T)蛋白符合成花素的基本特征, FT 蛋白的功能需要多个分子互作以完成细胞内、细胞间及长距离移动的过程。光周期、春化、年龄、自主等多条开花途径, 借助关键转录因子与成花素基因 FT 的顺式作用元件结合, 并与表观遗传修饰因子协同决定 FT 的转录水平高低和开花时间早晚。 FT 蛋白不仅诱导开花, 还具有调节花逆转、控制种子休眠、调控块茎发育与根瘤形成等多个生物学功能。本文针对成花素的发现及其分子作用机制、多样化的生物学功能等方面进行了综述。

1 成花素的发现

1.1 成花素假说的提出

开花是植物由根、茎、叶的营养生长转变成花的生殖生长的关键发育阶段, 科学家们对植物成花诱导机理的研究是一个漫长的过程。早在1865年, Sachs^[2]发现, 叶片在光照条件下能够产生少量的成花物质诱导开花。之后分别在1914和1918年, Tournois和Klebs^[3]研究发现植物接受光照时间的长短可以诱导开花, 直到1920年, Garner和Allard^[3]在美洲烟草突变种(Maryland Mammoth)的开花研究中发现了特定的光照时间条件能显著诱导烟草开花, 即光周期现象(photoperiodism)。在1934年, Knott^[4]发现, 菠菜(*Spinacia oleracea*)叶片主要感应光照时长, 而在茎顶端分生组织处诱导成花。这也就意味着在开花诱导条件下, 可

引用格式: 宋春晖, 李晓朋, 杨梓健, 等. 成花素基因 FT 调控植物开花和发育的研究进展. 中国科学: 生命科学, 2025, 55: 1332–1346

Song C H, Li X P, Yang Z J, et al. Research progress on the regulation by the *FLOWERING LOCUS T*(FT) gene in plant flowering and development (in Chinese). Sci Sin Vitae, 2025, 55: 1332–1346, doi: 10.1360/SSV-2024-0279

能存在一种远距离信号在叶片中形成, 通过长距离运输至茎尖诱导成花. 1936年, Chailakhyan^[5]通过短日照诱导成花的苍耳(*Xanthium sibiricum*)叶片嫁接到另一株未经诱导过的苍耳植株上, 发现未经诱导的植株也能够开花. 这也就意味着在开花诱导条件下, 可能存在一种远距离信号在感受光周期的叶片中形成, 通过长距离运输至茎尖诱导成花. Chailakhyan将这种开花诱导物质命名为“成花素”(florigen), 并提出成花素假说, 即成花素在植物感知光周期的叶片处合成, 可长距离运输到茎尖, 并诱导成花的一种类激素微量物质. 之后, Lang^[6]研究发现, 开花刺激物质传导的途径是维管组织韧皮部. 综上, 长时间的研究逐步完善形成了成花素假说的基本概念.

1.2 成花素的分子本质

自成花素概念被提出后, 其分子本质一直是植物生物学家关注的焦点. Klebs等人^[7]提出碳氮比学说, 其认为植物体内碳水化合物与含氮化合物的比值高时促进植物开花, 比值低时则抑制植物开花, 即植物体内的碳氮比值对植物开花起决定性作用, 但该理论并不普遍适用于所有植物. 20世纪40年代, Lang等人^[8]提出赤霉素可能是成花素, 然而包括赤霉素在内的任一激素目前尚未发现能诱导所有植物开花. 1983年Marten Koornneef等人^[9]筛选获得了拟南芥光周期晚花突变体*ft*. 1999年, Weigel等人^[10]和Araki等人^[11]分别独立克隆了拟南芥*FT*基因, 并发现与其同源基因*TFL1*(*Terminal Flower 1*)在调控开花过程具拮抗作用. 直到2007年, Coupland等人^[12]和Shimamoto等人^[13]分别在拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)和水稻(*Oryza sativa*)上的研究率先发现, *FT*蛋白本身可作为长距离移动信号物质, 从植物叶片韧皮部伴胞合成, 经维管组织长距离运输到茎顶端分生组织诱导成花转变. 至此, *FT*蛋白是公认的最符合成花素基本概念的信号分子.

2 *FT*蛋白的长距离运输与成花诱导

2.1 *FT*蛋白的长距离移动

*FT*蛋白在植物叶片的维管组织伴胞中转录、翻译形成^[14], 通过韧皮部长距离运输至茎顶端分生组织, 诱导成花, 此过程依赖多种蛋白的参与^[15]. 研究发现, *FT*蛋白从伴胞到筛管的运输途径主要有两种(图1). 第

一条途径为SYP121(syntaxin of plants 121)蛋白介导的*FT*蛋白向筛管(sieve element)运输^[16]. SYP121蛋白为膜定位的SNARE(soluble *N*-ethylmaleimide-sensitive factor attachment protein receptors)蛋白家族成员, 能够与MCTP (multiple C2 domain and transmembrane region protein)蛋白家族成员QKY(Quirky)互作, 通过囊泡运输介导翻译形成的*FT*蛋白向细胞质膜的运输^[17]. 第二条通路为同属MCTP成员的FTIP1(*FT-interacting protein 1*)蛋白所介导的*FT*向筛管运输. FTIP1在伴胞中特异性表达, 促进*FT*蛋白通过内质网和胞间连丝运输至筛管^[18]. 在*FT*蛋白运输到筛管组织后, 从叶片运输到茎尖分生组织的长距离运输过程需要NaKR1(sodium potassium root defective 1)蛋白的协助. 在长日照下, NaKR1特异性表达, 与*FT*蛋白形成*FT*-NaKR1复合体, 共同从叶片运输至茎顶端分生组织^[19].

2.2 *FT*蛋白在茎尖诱导成花

*FT*蛋白到达茎顶端分生组织后, 与14-3-3蛋白及bZIP类转录因子FD(*flowering locus D*)蛋白互作形成蛋白复合物FAC(*florigen activation complex*)启动成花过程^[20,21]. FD蛋白在茎尖分生组织中特异性表达, 在细胞核中含*FT*的FAC复合体调控下游开花基因的表达进而促进生殖转变^[22]. *FT*-FD复合物在花原基积累, 与AP1(*apetala 1*)蛋白协同作用, 启动开花命运的决定. FD蛋白的转录活性通过与其他转录因子相互作用而增强, II类TCPs转录因子能够与AP1启动子结合并且与FD蛋白相互作用, 与*FT*蛋白协同促进AP1的表达^[23].

SOC1(*suppressor of overexpression of CO 1*)的表达是茎尖分生组织产生花序原基的早期事件, 它编码一个MADS-box家族转录因子, 作为整合因子接收光周期、温度、激素和年龄途径相关多种开花信号, 在被子植物中(包括单子叶和双子叶)具有保守性^[24]. *SOC1*的转录受到CO(CONSTANS)和FLC(*flowering locus C*)两种开花调节因子调节, CO是*SOC1*的激活调节剂, 遗传上*FT*作用于*SOC1*的上游诱导开花, 同时ChIP结果显示在SAM组织中*FT*-FD复合体可能直接结合*SOC1*的启动子促进*SOC1*的表达从而启动开花^[25]. 此外, FLC通过与*SOC1*启动子直接结合抑制*SOC1*表达. LFY(*Leafy*)是植物特异转录因子, *SOC1*在茎尖诱导LFY的表达, *soc1*功能缺失突变体中LFY表达减少, 功能获得突变体则表达增加^[25]. LFY与AP1是花分生组

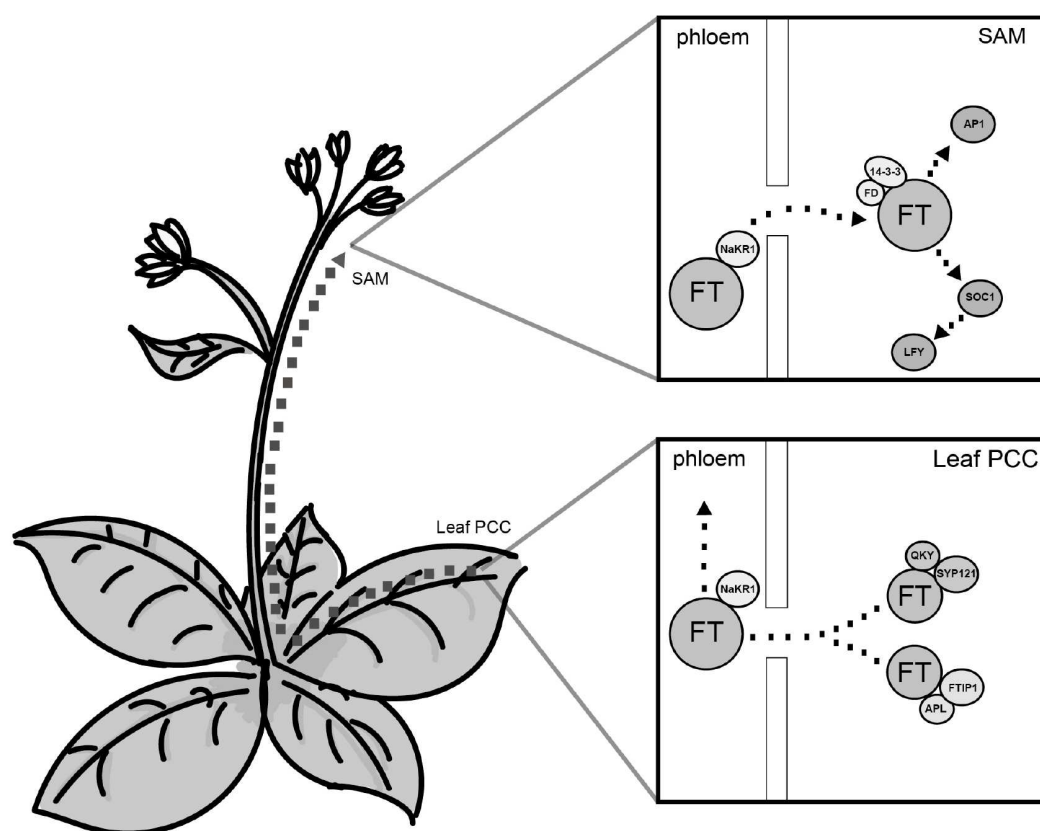


图 1 FT 蛋白是一种长距离移动的成花信号。成花素基因 FT 在叶片的维管组织韧皮部伴胞(PCC)中产生 FT 蛋白, 在互作因子的协助下进入到筛管, 经过长距离转运抵达茎尖分生区(SAM), 与14-3-3和 FD 蛋白协同诱导下游成花基因表达。虚线表示移动路径

Figure 1 FT protein is a long-distance mobile flowering signal. FT gene produces FT protein in the phloem companion cells (PCC) of the leaf vascular tissue. With the assistance of interacting factors, the FT protein enters the sieve tube and is transported over long distances to the shoot apical meristem (SAM), where it collaborates with 14-3-3 and FD proteins to co-induce the expression of downstream flowering genes. Dashed line represents the movement path

织命运决定的关键因子, 突变会导致植物产生茎状结构而不是花。可移动的 FT 蛋白抵达茎尖, 会直接或间接诱导 $SOC1$, $AP1$, LFY 等基因的表达, 从而促进花序原基的分化和成花^[26]。

3 成花素基因 FT 的转录水平调控

植物开花的早晚由成花素 FT 的表达水平直接决定, 而成花素 FT 的表达水平则直接由 FT 基因的转录水平决定^[27]。 FT 基因的转录受光周期、温度、春化、激素、糖及植物年龄等多重因素调控。

3.1 调控 FT 的顺式作用元件

拟南芥 FT 基因具有一个长度约为6 kb的长启动子

区(拟南芥的启动子通常1~2 kb), 启动子区包含多个调控 FT 转录的顺式作用元件。其中, 有两个十字花科保守的 FT 表达所必需的顺式作用元件, 分别被命名为 $block A$ 和 $block C$ ^[28]。 $block A$ 位于 FT 翻译起始位点上游(-1~358 bp), 这个区域包含多个转录因子的结合位点, 其中就有 FT 的转录激活因子 CO 蛋白结合位点 $CORE(CO$ response element)^[29]。同时 $block A$ 上还包含如 $CDF1$ (cycling dof factor 1), $CIB1$ (cryptochrome-interacting basic-helix-loop-helix), $TEM1$ (tempranillo 1)等转录因子结合位点^[30-36]。远端的 $block C$ 是 FT 转录的关键增强子, 协同 $block A$ 特异性激活 FT 在叶片维管伴胞中的表达^[37]。 $block C$ 区域的CCAAT box序列可能是增强子功能的关键位点^[38]。

长日照信号调控拟南芥开花的过程也受到表观遗

传修饰的影响。长日照下, 维管伴胞中增强子元件 *block C* 区域的染色质可及性状态变得更开放^[39]。同时, *block C* 与 *block A* 区域之间的染色质区域还是表观遗传修饰因子 PcG (polycomb group) 催化抑制性组蛋白修饰标记的靶点^[40]。然而, 远端增强子 *block C* 区的作用机制及其调节开花的功能还需要进一步研究。可见, 对成花素基因 *FT* 的转录水平调控的研究不仅有助于理解植物开花的分子机理, 还为植物基因的转录以及表观遗传调控方式提供了一个重要的研究范式。

3.2 *FT* 基因的转录激活因子

在长日照下, 拟南芥被诱导开花, 而短日照条件则抑制其开花。光周期途径诱导是目前研究拟南芥开花较清晰的一条途径。锌指结构蛋白 CO 是光周期途径诱导植物开花的核心转录因子之一, 也是 *FT* 基因最直接的转录激活因子之一^[41]。在长日照下, *CO* 基因与 *FT* 基因在叶片维管组织伴胞中的空间表达模式相似, 且具有与 *FT* 类似的在黄昏时期表达高峰的时间表达节律^[42]。CO 蛋白由两个主要的结构域组成, 分别是 C 端的 CCT 结构域以及 N 端的 BBX 结构域^[43]。水稻和拟南芥 CO 蛋白的 BBX 结构域通过自身多聚化形成复合体, CCT 结构域与转录因子 NF-YB (nuclear factor YB) 和 NF-YC 形成三聚体^[44], 结合在拟南芥 *FT* 基因启动子顺式作用元件 *block A* 区域的 *CORE* 元件上, 即 *CORE1* (-220 bp), *CORE2* (-161 bp), *PI* (-267 bp), 进而激活 *FT* 基因的转录(图2)。

植物的 NF-Y 转录因子家族成员参与到了多条信号途径中, 可分为 NF-YA, NF-YB, NF-YC 三个家族, 例如植物胚胎发育以及种子萌发^[45-47]、植物开花调控^[48]、非生物胁迫^[49-51] 等信号途径。拟南芥每个 NF-Y 家族均由 10 个成员组成, 总共有 30 个家族成员^[49]。其中, NF-YA 转录因子家族成员具有与 CO 蛋白相似的蛋白结构, 二者都具有 CCT 结构域以及 BBX 结构域。NF-YA 转录因子被推测可能与结合在远端的增强子元件 *block C* 上, 通过与 CO 形成复合体一同参与到 *FT* 基因的转录调控过程, 介导拟南芥的成花诱导^[52]。此外, 研究表明, CO/NF-Ys 复合体能够通过抑制 CLF (curly leaf) 蛋白或者 LHP1 (like heterochromatin protein 1) 蛋白从而拮抗和解除 PcG (polycomb group) 蛋白对 *FT* 启动子区域积累的抑制性组蛋白修饰^[53]。

CO 基因的表达受植物内源生物钟的严格调控。GI

(GIGANTEA) 等拟南芥生物钟组分能够与 FKF1 (Flavin-Binding, Kelch Repeat, F-BOX 1) 互作, 通过解除 CDF1 的抑制来促进 *CO* 的转录^[54,55]。这种生物钟基因的调控使 *CO* 的表达也具有昼夜节律振荡特征^[56]。光周期途径中日照时长感知的一个机制是通过 CO 蛋白的昼夜节律性积累来完成的, 稳定的 CO 蛋白能够直接激活 *FT* 的表达。在夜间或黑暗条件下, COP1 (constitutively photomorphogenic 1) 通过泛素化途径降解 CO 蛋白, 抑制 *FT* 的表达^[57,58]。在蓝光条件下, 拟南芥蓝光受体 CRY (cryptochrome) 能够负调控 COP1 蛋白^[59], 同时 SPA1 (suppressor of phytochrome 1) 能够与 CRY2 蛋白结合, 二者共同抑制 COP1 蛋白对 CO 蛋白的降解功能^[60-62]。近期研究发现, 核膜孔复合体成员 Nup96 (nucleoporin96) 和 Nup160 (nucleoporin160) 能与具有 E3 泛素连接酶活性的 HOS1 (high expression of osmotically responsive gene 1) 互作, 解除 HOS1 蛋白泛素化降解 CO 蛋白的功能^[63]。

综上, 在光周期开花途径中, 植物感知光周期信号后, 主要在 CO 蛋白的翻译后稳定性及 *FT* 的转录水平调控两个层面上控制成花素 *FT* 蛋白的表达, 进而决定植物成花。

3.3 *FT* 基因的转录抑制因子

部分植物需经历一段长时间的低温处理(如冬季)后, 才能从营养生长转变为生殖生长, 这一现象被称为春化作用 (vernalization), 它能确保一些生长在高纬度寒冷地区的植物不会过早开花。春化途径抑制拟南芥开花的核心转录因子是 FLC^[64,65]。FLC 蛋白是 MAD box 转录因子家族成员之一^[66], MAD box 转录因子家族的成员识别 DNA 上 *CArG* 基序 (CC(A/T)₆GG)。FLC 直接结合在 *FT* 基因第一个内含子的 *CArG* box 上, 抑制 *FT* 基因表达^[67-69]。

在春化途径诱导过程中, 位于 *FLC* 基因区域的 H3 组蛋白尾部 H3K36me3 水平大幅下降, H3K27me3 水平迅速上升, 这两种不同的甲基化修饰使 *FLC* 基因的表达逐渐降低^[70]。在这个过程中, *VIN3* (vernalization insensitive 3) 和 *VRN2* (vernalization 2) 的基因表达水平都会上升^[71,72]。*VIN3*/*VRN2* 能够招募组蛋白甲基化酶, 从而实现对 *FLC* 基因表达的沉默。*FLC* 基因响应春化、诱导积累 H3K27me3 的调控位点位于第一个内含子的一段顺式元件上, 该元件被称为 *CME* (cold memory ele-

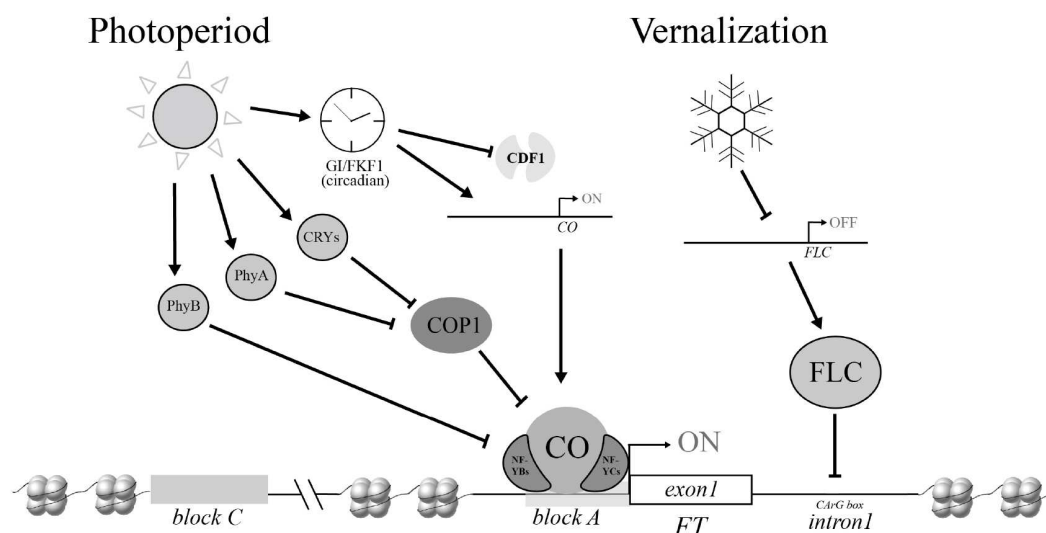


图 2 FT 基因的转录水平调控机制, 成花素基因 FT 的转录主要受到光周期和温度等主要外界因子的调节, 其中转录因子 CO 和 FLC 、顺式作用元件 $block A/C$ 、以及表观遗传修饰改变起协同调节作用

Figure 2 Transcriptional regulation mechanism of FT . The transcription of the FT is mainly regulated by external factors such as photoperiod and temperature. This regulation involves the transcription factors CO and FLC , cis-acting elements $block A/C$, and epigenetic modifications, which work together in a coordinated manner

ment^[73,74]. 转录因子 $VAL1$ (viviparous 1/abscisic acid insensitive 3-like 1)与 $VAL2$ (viviparous 1/abscisic acid insensitive 3-like 2)能够结合在 CME 位点上, 从而起始对 $PRC2$ 复合体的募集, 对 CME 进行 $H3K27me3$ 修饰^[75,76]. 与此同时, 具有 BAH 结构域以及 PHD 结构域的两个甲基化识别蛋白 SHL (short life)以及 EBS (early bolting in short days)能够识别 FLC 基因上的甲基化修饰, 其中 BAH 结构域负责识别 $H3K27me3$, PHD 结构域负责识别 $H3K4me3$, 两个不同的结构域响应 FLC 不同的转录调控过程^[77].

同属 MAD box转录因子家族的转录因子 SVP (short vegetative phase), FLM (flowering locus M)和 MAF (mads affecting flowering)同样参与调控 FT 的转录过程之中. 其中, SVP 蛋白与 FLM 蛋白能够共同响应温度变化, 介导拟南芥的开花过程^[78]. SVP/FLM 蛋白复合体在低温($<16^{\circ}C$)下可以形成蛋白复合体, 结合在 FT 的启动子上抑制其表达. 在高温($>27^{\circ}C$)的条件下, SVP 蛋白会被降解, 从而解除 SVP/FLM 蛋白复合体对 FT 的抑制^[79,80]. 这种响应机制防止了植物在低温条件下提前开花, 以及促进植物在高温条件下提前开花, 从而使得植物能够更好地适应外界环境^[81]. 与 FLC 同家族的 MAF 也能够抑制 FT 的表达. 该过程由 $SVP/FLM/FLC/MAF2-4$ 四个转录因子形成的四聚体所介导, 其

共同结合在 FT 基因第一个内含子的 $GArG$ box序列上, 抑制 FT 的表达^[82,83].

3.4 表观遗传修饰对 FT 基因的转录调控

基因的转录往往受到多种表观遗传修饰的综合调控. 表观遗传修饰主要涉及组蛋白修饰、染色质重塑、DNA甲基化以及非编码RNA等几个方面. 除上述顺式作用元件和转录因子对 FT 的转录具有调控功能之外, 表观遗传修饰对 FT 的调控也是 FT 转录水平调控的一个关键层面.

组蛋白是一类具有多个碱性氨基酸的小分子蛋白, 碱性氨基酸产生的正电荷可以将带有负电的DNA牢固结合并缠绕在上面, 从而对DNA进行压缩和组装. 高度浓缩状态的DNA会对蛋白质的结合造成困难. 例如, 转录前起始复合物(pre-initiation complex)这样的大型蛋白复合体或者特异性的转录因子就无法结合在DNA上. 而一个开放的染色质环境则是由依赖ATP的染色质重塑酶(ATP-dependent chromatin remodeling enzyme)所介导. 这些染色质变构蛋白在表观遗传调控基因的转录过程中发挥着重要的功能. PKL (pickle)蛋白是染色质重构ATP酶亚家族 $CHD3$ 家族的成员之一, 其利用水解ATP所产生的能量重构染色质的结构. 在黄昏时, PKL 蛋白介导重构 FT 的染色质结构, 使 FT 的

染色质打开, 促进更多的转录因子结合在 FT 的启动子区域上, 起始 FT 的转录^[84,85]. 组蛋白甲基化修饰(histone methylation)是目前研究得较为清晰的一种表观遗传修饰. 在同一个氨基酸残基上可以进行单个、两个或三个甲基化修饰, 从而实现对基因表达调控的功能^[86-88].

关于组蛋白修饰介导的表观遗传调控作用, FT 和 FLC 基因位点上的H3K27me3修饰是由PRC2复合体家族成员介导的组蛋白H3第27位赖氨酸的三甲基化修饰(H3K27me3), 对 FT 和 FLC 等靶基因具有明显的抑制功能. 在果蝇(*Drosophila*)中, PRC2复合体包含4个核心成员, 分别是SU(Z)12(suppressor of zeste 12), Nucleosome Remodeling Factor 55 kD, Esc(extra sex combs)以及E(Z)(enhancer of zeste). PRC2复合体家族成员CLF蛋白和SWN(Swinger)蛋白就是其中之一, 其能够共同介导 FT 染色质区域的H3K27me3从而抑制 FT 的表达^[89,90]. CLF蛋白对 FT 染色质区域的抑制功能可以被NF-YC转录因子家族的转录因子解除^[91]. 与此同时, CLF蛋白作为PRC2复合体成员, 并没有直接结合DNA的结合结构域. 而是与TRBs(telomere repeat binding factors)结合, TRBs将PRC2复合体募集到 $TELO$ box基序上, 从而结合DNA^[92]. DNA聚合酶成员 ϵ 的成员之一ESD7(early in short days 7)也参与募集CLF蛋白的过程^[93]. 研究发现, TEM1能够与CLF蛋白的N端互作, 在 FT 的启动子区域募集PRC2复合体, 抑制 FT 的表达^[33].

另一种甲基化修饰H3K4me3则对 FT 的表达具有促进功能. 甲基化识别蛋白MRG1(morf-related gene 1)/MRG2(morf-related gene 2)能够识别H3K4me3, 识别之后与CO蛋白互作, 共同激活 FT 的表达^[94]. AtJmj4(*Arabidopsis thaliana* Jumonji 4)/ELF6(early flowering 6)/PKDM7B等H3K4的去甲基化酶能够解除H3K4me3修饰, 从而直接抑制 FT 基因的表达, 延迟开花^[95,96]. 组蛋白的乙酰化修饰也能够促进 FT 基因的表达. 组蛋白去乙酰化酶HDACs(Histone Deacetylases)能够解除这种乙酰化修饰, 从而抑制 FT 基因的表达^[97].

综上所述, 植物在感知外界的光周期、温度、激素、年龄等内外源因素之后, 借助关键的转录因子或表观遗传修饰因子作用于成花素基因 FT 的启动子区域或是基因区域的顺式作用元件及染色质上, 权衡激活或抑制因素后决定 FT 基因的转录水平表达高低, 产生相应的成花素FT蛋白, 最终直接决定开花时间的早

或晚. 因此, FT 基因的转录成为开花诱导中非常关键的一个调控层次, 是植物适应环境的关键指标之一.

3.5 其他物种中 FT 同源基因的功能及转录调控过程

除拟南芥外, 其他物种中 FT 同源基因也参与光周期途径调控开花. 水稻的成花过程主要由 $AtFT$ 基因的同源基因 $Hd3a$ (heading date 3a)以及 $RFT1$ (rice flowering locus T 1)调控, 二者均具有成花素的功能^[98-100]. $Hd3a$ 与 $RFT1$ 过表达可导致水稻提前开花, 但与拟南芥不同的是, 作为短日照植物, $Hd3a/RFT1$ 两条途径赋予了水稻更复杂的光周期响应机制, 且长日照条件下许多基因具有显著抑制开花的功能^[99]. 其中, $Hd3a$ 的表达受到 $AtCO$ 的同源基因 $Hd1$ (heading date 1)的调控. $Hd1$ 在短日照下促进 $Hd3a$ 表达, 在长日照下抑制 $Hd3a$ 表达^[99,101]. $Hd1$ 的双重功能由水稻生物钟基因以及光信号途径调控. $Hd1$ 的表达受 $AtGI$ 基因的同源基因 $OsGI$ 调控, $OsGI$ 的表达的节律使 $Hd1$ 的表达也呈现节律性, 该模型与拟南芥中 $GI-CO-FT$ 的调控模型非常类似^[102]. 不同的是, 水稻光敏色素通过感知昼夜长短的变化从而改变 $Hd1$ 对 $Hd3a$ 的调控功能, 长日照下, $Hd1$ 对 $Hd3a$ 的促进功能转化成抑制功能, 从而抑制成花, 该过程受 $Ghd7$, $DTH8$, $OsPRR7$ 等水稻核心开花基因的调控^[103,104]. 在长日照下, $Hd1$ 能够与 $DTH8/Ghd8$ (days to heading 8)共同促进 $Hd3a$ 启动子区域的H3K27三甲基化修饰, 抑制 $Hd3a$ 的表达^[105-107]. 组蛋白的乙酰化修饰对水稻成花过程也具有调控功能, 在水稻中, 与酵母 $SAP30$ (Sin3-associated polypeptides 30)同源的基因 $OsSFL1$ ($SAP30$ functional like 1)能够抑制 $Hd1$ 的表达, $OsSFL1$ 能够与去乙酰化酶复合体成员 $OsSAP18$ 与 $OsHDAC2$ 形成复合体, 介导 $Hd1$ 第一外显子区域的组蛋白去乙酰化, 抑制 $Hd1$ 的表达, 从而在短日照条件下抑制 $Hd3a$ 的表达^[108].

除了 $Hd1-Hd3a$ 途径外, 在水稻中还有一条 $Ghd7-Ehd1-Hd3a/RFT1$ 途径. $Ehd1$ (early heading date 1)能够促进 $Hd3a$ 以及 $RFT1$ 的表达, 是水稻特有的开花基因, 在拟南芥中没有同源基因^[109,110]. $Ghd7$ (grain number, plant height and heading-date 7)通过抑制 $Ehd1$ 的表达抑制开花^[111]. 水稻生物钟及光信号途径在 $RFT1$ 途径中发挥着重要的功能. $OSGI$ 能够诱导 $Ehd1$ 以及 $Ghd7$ 的表达, 除此之外, $Ehd1$ 的表达需要蓝光诱导,

*Ghd7*则会受到红光的诱导^[111]。在长日照下, *Ghd7*与*Ehd1*的表达均位于黎明时间, 因此*Ghd7*会抑制*Ehd1*。在短日照下, 由于日长缩短, 红光诱导提前, 红光诱导的*Ghd7*的表达会提前到夜晚, *Ghd7*无法在黎明抑制*Ehd1*, 于是*Hd3a*的表达开始上升^[112,113]。水稻通过感知微小的日长变化, 精确调控开花时间。

大豆(*Glycine max*)中包含12个FT-like基因, 分布在6对同源基因中, 分别是*GmFT1a/b*, *GmFT2a/b*, *GmFT2c/d*, *GmFT3a/b*, *GmFT4/6*以及*GmFT5a/b*。*GmFT2a*以及*GmFT5a*具有明显促进大豆开花的功能, 二者的表达模式与光周期的变化密切相关, 在短日照条件下, 二者的表达量上升。过表达*GmFT2a*与*GmFT5a*的大豆植株开花提前, 缺失二者的突变体植株则会延迟开花^[114,115]。相反, *GmFT1a*以及*GmFT4*具有抑制开花的功能。过表达*GmFT1a*延迟大豆开花^[116], 将*GmFT4*在拟南芥中过表达能够显著延迟转基因植株的开花时间^[117]。大豆中多个FT同源基因受到转录因子E1的调控。E1蛋白包含一个核定位信号以及一个与B3结构域远源相关的区域, 其功能类似于拟南芥中的TEMPRANILLO转录因子, 抑制FT基因的表达^[118,119]。在长日照下, 具有与拟南芥phyA相似功能的E3, E4蛋白能够诱导E1表达水平上升, 从而抑制*GmFT2a*以及*GmFT5a*的表达, 抑制大豆开花^[120,121]。同时, E1也可以促进*GmFT4*基因的表达, 从而抑制大豆开花^[117]。大豆E1基因受生物钟基因*Tof11*和*Tof12*的调控, 二者均能诱导E1表达^[121]。E1同样也受到与拟南芥*ELF3*基因同源的J基因的调控^[122]。因此, 大豆中的E1基因可能行使着与拟南芥CO基因相似的功能, 其作为光信号途径以及大豆内源生物钟的交汇点, 直接调控大豆FT同源基因的表达, 从而调控大豆开花时间^[123]。

在番茄(*Solanum lycopersicum*)中, FT的同源基因*SFT*(single flower truss)主要调控番茄的成花过程。与拟南芥中类似, 番茄中的CO同源基因, *SICOL*, *SICOL4a*, *SICOL4b*均能促进*SFT*基因的转录, 从而促进番茄的开花过程^[124,125]。同时, 番茄中的另外一个FT同源基因*SP5G*(SELF PRUNING 5G)具有响应光周期, 抑制番茄开花的功能^[126,127]。在番茄中, 存在明显的杂种优势(heterosis), 杂种优势中一个经典的理论即单个杂合基因可以导致基因活力的提高。*SFT*功能缺失等位基因的杂合状态能够提高番茄60%的产量, 且产量过剩的优势具有高度稳定性^[128]。

4 成花素FT其他的生物学功能

4.1 花逆转(floral reversion)

FT蛋白是植物开花调控的核心因子, 且在植物的其他生理过程中也起关键作用。FT蛋白在成花转变后产生的茎生叶、花或角果等器官中表达量高。在短日照条件下, *ft-10*突变体表现为花逆转, 即花序轴上原应发育为花的部位转变为叶片或侧枝。在*ft10;tsf-1*双突变体表现出更显著的花逆转表型, 表明FT与TSF蛋白共同维持花序原基的稳定性, 而在*co*突变体中未发现花逆转现象, 表明FT调控的花逆转现象不依赖光周期, 维持花序原基稳定是FT蛋白的功能^[129]。典型的短日照植物大豆在短日照转换为长日照的非开花诱导条件下, 也会观察到花逆转表型^[115]。

4.2 番茄茎的径向生长

FT蛋白调控番茄的维管组织发育, 促进次生细胞壁的形成^[128]。FT蛋白在开花植物的顶端分生组织中促进开花, 而在叶和茎分生组织中抑制生长。番茄*SFT*是FT的同源基因。成花素除了诱导开花外, 还促进复叶的简化和茎的径向收缩。以WT, *sft*, *pSFT:sft*为研究对象进行转录组分析结果显示 成花素改变导致的差异表达基因主要富集在次生细胞壁生物发生(secondary cell wall biogenesis)有关的代谢和调节基因上, 而其他参与开花的基因如*LFY*或没有被成花素改变。*TFUL2*能够与被成花素激活, *TFUL2*高表达能加速茎中SCWB, 这一过程是独立于开花的。因此, SCWB是独立于开花以外的另一个靶点, 加速了番茄茎的次生细胞壁的生物发生^[130]。

4.3 种子的发育与种子休眠

种子大小是重要农艺性状, 受双受精与胚乳细胞化的调控^[131]。研究表明, 胚乳细胞的发育决定种子最终的大小^[132]。TFL1(terminal flower 1)是在合点胚乳中产生的移动调节因子, 可以移动到外周胚乳, 通过稳定ABI5(abscisic acid insensitive 5)来介导胚乳细胞化和种子大小。同时, Ras-相关核蛋白GTP酶能够与TFL1蛋白相互作用调节TFL1蛋白向外周胚乳的运输, 从而揭示了TFL1蛋白是调节胚乳细胞化和种子大小的重要分子^[133]。

有研究表明, 许多参与植物开花调控的基因在调

控种子休眠性中也发挥重要作用^[134]. 种子休眠的改变有助于防止作物收获前发芽, 决定作物种子贮藏时间. 这有利于植物通过调整种子萌发时间来适应环境条件变化、从而协调开花时间和整合生育期长短^[135]. 在种子休眠期间, FT通过调控*FLC*基因的表达, 激活反义*FLC*转录, 从而影响染色质状态并调节种子休眠^[134].

4.4 块茎发育

在进化过程中, 许多植物进化出了茎或根分化为贮藏器官的能力, 如洋葱(*Allium cepa* L.)的鳞茎^[136]、马铃薯(*Solanum tuberosum* L.)的块茎^[137]. *FT*基因家族的*StSP6A*(*self-pruning 6A*)基因是马铃薯块茎化的主要诱导因子. 在叶片中产生的成花素信号*StSP6A*除了作为韧皮部的一种移动信号诱导了成花的转变, 也移动到地下诱导块茎的形成^[137]. 另外, *StSP6A*与*StSWEET11B*可以直接相互作用促进蔗糖的共质体运输, 从而促进块茎发育^[137,138]. 该基因家族的另一个成员*StSP5G*(*self-pruning 5G*)在长日照条件下中高表达, 通过在非诱导条件下阻止*STSP6A*的表达来抑制块茎化^[138,139].

4.5 根瘤发生

豆科植物与根瘤菌的共生固氮是高耗能的过程, 植物的光合作用被认为是主要的影响因素^[140]. 光诱导的大豆*TGACG*基序结合因子GmSTF3/4(*TGACG*-motif binding factor 3/4)和GmFTs相互依赖地从茎移动到根诱导根瘤的发生^[141]. 根瘤菌作用下, 细胞内钙离子浓度升高, 进而激活钙调素依赖的蛋白激酶CCaMK(cal-cium-and calmodulin-depend protein kinase), 这种激酶通过磷酸化GmSTF3, 促进GmSTF3与GmFT2a之间的结合, 推动结瘤信号通路NSP1(nodulation signaling pathway 1)、结瘤起始关键因子NIN(nodule inception)以及(nuclear factor Y)NF-YA1和NF-YB1的表达. CCaMK-STF-FT通路将地上光信号与地下共生信号相互连接, 从而调控根瘤的形成机制^[142].

5 展望

尽管FT在开花调控中已被广泛研究, 但其具体的转录调控机制仍有待进一步探究. *FT*基因是植物开花的关键调控因子, 作为长距离信号分子, 传递开花信号. 未来应进一步研究FT在开花调控中的作用, 并扩展至不同物种的比较研究, 以全面了解*FT*基因的普适性和物种特异性. 例如*FT*基因上游增强子区域的顺式作用元件及其与转录因子的相互作用, 尤其是植物在不同生长条件下如何调节*FT*的表达. *FT*基因的表现遗传修饰, 如DNA甲基化、组蛋白修饰等, 可能在开花诱导和植物适应性响应中起着重要作用, 这些表现遗传因素是如何影响*FT*基因表达的目前仍不清楚.

FT蛋白在植物体内的运输机制仍然是关键的研究领域. 虽然已有研究表明FT可通过韧皮部进行长距离运输, 但其细胞间转运、受体识别及不同组织中的靶向作用仍需深入探讨, 尤其是叶片维管伴胞与茎尖分生组织中的核质运输机制. FT在不同作物种类中的功能差异, 以及如何与环境适应性相关联, 都是值得进一步探讨的.

FT不仅在模式植物中扮演重要角色, 其在农作物中的功能也值得深入探索. 特别是在大田作物、果树, 甚至非开花植物(如苔藓)中, FT的功能和机制可能存在一定的差异. FT在不同植物物种中的比较, 尤其是如何在不同作物中优化*FT*基因以提升作物的生产力和适应性. 此外, *FT*基因在作物分子育种中的应用也具有广泛前景, 通过调控*FT*的表达或其下游信号通路, 有望加速作物的开花、提高产量和适应性, 推动现代农业的发展.

总之, FT作为植物开花调控的重要因子, 其作用机制仍有许多未解之谜. 随着分子生物学技术和基因组学的不断进步, 未来研究将更加注重FT的多层次调控机制及其在不同环境和生长阶段的功能. 对FT的研究不仅能够为基础植物生物学提供新的理论依据, 也将在作物分子育种和农业生产中发挥越来越重要的作用.

参考文献

- 1 Wang Z. Plant Physiology (in Chinese). Beijing: China Agriculture Press, 2000 [王忠. 植物生理学. 北京: 中国农业出版社, 2000]
- 2 Sachs J. Wirkung des liches auf die blütenbildung unter bermittlung der laubblätter. Bot Ztg, 1865, 23: 117–121, 125–131, 133–139
- 3 Klebs G. Über das Verhältnis der Aubenwelt zur Entwicklung der Pflanze. Heidelberg: Carl Winter's Universitätsbuchhandlung, 1913

- 4 Knott J E. Effect of a localized photoperiod on spinach. *Proc Am Soc Horticult Sci*, 1934, 31: 152–154
- 5 Chailakhyan M K. New facts in support of the hormonal theory of plant development. *C R Acad Sci URSS*, 1936, 13: 79–83
- 6 Lang A. Physiology of flower initiation. *Differenzierung und Entwicklung*, 1965, 15: 1380–1536
- 7 Corbesier L, Bernier G, Périlleux C. C:N ratio increases in the phloem sap during floral transition of the long-day plants *Sinapis alba* and *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell Physiol*, 2002, 43: 684–688
- 8 Lang A. Die photoperiodische regulation von förderung und hemmung der blütenbildung. *Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft*, 1984, 97: 293–314
- 9 Koornneef M, Hanhart C J, van der Veen J H. A genetic and physiological analysis of late flowering mutants in *Arabidopsis thaliana*. *Molec Gen Genet*, 1991, 229: 57–66
- 10 Kardailsky I, Shukla V K, Ahn J H, et al. Activation tagging of the floral inducer *FT*. *Science*, 1999, 286: 1962–1965
- 11 Kobayashi Y, Kaya H, Goto K, et al. A pair of related genes with antagonistic roles in mediating flowering signals. *Science*, 1999, 286: 1960–1962
- 12 Corbesier L, Vincent C, Jang S, et al. FT protein movement contributes to long-distance signaling in floral induction of *Arabidopsis*. *Science*, 2007, 316: 1030–1033
- 13 Tamaki S, Matsuo S, Wong H L, et al. Hd3a protein is a mobile flowering signal in rice. *Science*, 2007, 316: 1033–1036
- 14 Mathieu J, Warthmann N, Küttner F, et al. Export of FT protein from phloem companion cells is sufficient for floral induction in *Arabidopsis*. *Curr Biol*, 2007, 17: 1055–1060
- 15 Jaeger K E, Wigge P A. FT protein acts as a long-range signal in *Arabidopsis*. *Curr Biol*, 2007, 17: 1050–1054
- 16 Karnik R, Zhang B, Waghmare S, et al. Binding of SEC11 indicates its role in SNARE recycling after vesicle fusion and identifies two pathways for vesicular traffic to the plasma membrane. *Plant Cell*, 2015, 27: 675–694
- 17 Liu L, Li C, Teo Z W N, et al. The MCTP-SNARE complex regulates florigen transport in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 2019, 31: 2475–2490
- 18 Liu L, Liu C, Hou X, et al. FTIP1 is an essential regulator required for florigen transport. *PLoS Biol*, 2012, 10: e1001313
- 19 Zhu Y, Liu L, Shen L, et al. NaKR1 regulates long-distance movement of FLOWERING LOCUS T in *Arabidopsis*. *Nat Plants*, 2016, 2: 16075
- 20 Abe M, Kobayashi Y, Yamamoto S, et al. FD, a bZIP protein mediating signals from the floral pathway integrator FT at the shoot apex. *Science*, 2005, 309: 1052–1056
- 21 Taoka K I, Ohki I, Tsuji H, et al. 14-3-3 proteins act as intracellular receptors for rice Hd3a florigen. *Nature*, 2011, 476: 332–335
- 22 Collani S, Neumann M, Yant L, et al. FT modulates genome-wide DNA-binding of the bZIP transcription factor FD. *Plant Physiol*, 2019, 180: 367–380
- 23 Li D, Zhang H, Mou M, et al. *Arabidopsis* class II TCP transcription factors integrate with the FT–FD module to control flowering. *Plant Physiol*, 2019, 181: 97–111
- 24 Borner R, Kampmann G, Chandler J, et al. A MADS domain gene involved in the transition to flowering in *Arabidopsis*. *Plant J*, 2000, 24: 591–599
- 25 Lee J, Lee I. Regulation and function of SOC1, a flowering pathway integrator. *J Exp Bot*, 2010, 61: 2247–2254
- 26 Xu M, Hu T, McKim S M, et al. *Arabidopsis* BLADE-ON-PETIOLE1 and 2 promote floral meristem fate and determinacy in a previously undefined pathway targeting APETALA1 and AGAMOUS-LIKE24. *Plant J*, 2010, 63: 974–989
- 27 Turck F, Fornara F, Coupland G. Regulation and identity of florigen: FLOWERING LOCUS T moves center stage. *Annu Rev Plant Biol*, 2008, 59: 573–594
- 28 Adrian J, Farrona S, Reimer J J, et al. *cis*-regulatory elements and chromatin state coordinately control temporal and spatial expression of *FLOWERING LOCUS T* in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 2010, 22: 1425–1440
- 29 Lv X, Zeng X, Hu H, et al. Structural insights into the multivalent binding of the *Arabidopsis* *FLOWERING LOCUS T* promoter by the CO–NF–Y master transcription factor complex. *Plant Cell*, 2021, 33: 1182–1195
- 30 Castillejo C, Pelaz S. The balance between CONSTANS and TEMPRANILLO activities determines FT expression to trigger flowering. *Curr Biol*, 2008, 18: 1338–1343
- 31 Fornara F, Panigrahi K C S, Gissot L, et al. *Arabidopsis* DOF transcription factors act redundantly to reduce CONSTANS expression and are essential for a photoperiodic flowering response. *Dev Cell*, 2009, 17: 75–86
- 32 Goraloglia G S, Liu T, Zhao L, et al. CYCLING DOF FACTOR 1 represses transcription through the TOPLESS co-repressor to control

- photoperiodic flowering in *Arabidopsis*. *Plant J*, 2017, 92: 244–262
- 33 Hu H, Tian S, Xie G, et al. TEM1 combinatorially binds to *FLOWERING LOCUS T* and recruits a polycomb factor to repress the floral transition in *Arabidopsis*. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2021, 118: e2103895118
 - 34 Liu H, Yu X, Li K, et al. Photoexcited CRY2 interacts with CIB1 to regulate transcription and floral initiation in *Arabidopsis*. *Science*, 2008, 322: 1535–1539
 - 35 Liu Y, Li X, Li K, et al. Multiple bHLH proteins form heterodimers to mediate CRY2-dependent regulation of flowering-time in *Arabidopsis*. *PLoS Genet*, 2013, 9: e1003861
 - 36 Liu Y, Li X, Ma D, et al. CIB 1 and CO interact to mediate CRY 2-dependent regulation of flowering. *EMBO Rep*, 2018, 19: e45762
 - 37 Liu L, Adrian J, Pankin A, et al. Induced and natural variation of promoter length modulates the photoperiodic response of *FLOWERING LOCUS T*. *Nat Commun*, 2014, 5: 4558
 - 38 Cao S, Kumimoto R W, Gnesutta N, et al. A distal *CCAAT* /NUCLEAR FACTOR Y complex promotes chromatin looping at the *FLOWERING LOCUS T* promoter and regulates the timing of flowering in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 2014, 26: 1009–1017
 - 39 Tian H, Li Y, Wang C, et al. Photoperiod-responsive changes in chromatin accessibility in phloem companion and epidermis cells of *Arabidopsis* leaves. *Plant Cell*, 2021, 33: 475–491
 - 40 Zicola J, Liu L, Tänzler P, et al. Targeted DNA methylation represses two enhancers of *FLOWERING LOCUS T* in *Arabidopsis thaliana*. *Nat Plants*, 2019, 5: 300–307
 - 41 Valverde F, Mouradov A, Soppe W, et al. Photoreceptor regulation of CONSTANS protein in photoperiodic flowering. *Science*, 2004, 303: 1003–1006
 - 42 Suárez-López P, Wheatley K, Robson F, et al. CONSTANS mediates between the circadian clock and the control of flowering in *Arabidopsis*. *Nature*, 2001, 410: 1116–1120
 - 43 Zeng X, Lv X, Liu R, et al. Molecular basis of CONSTANS oligomerization in *FLOWERING LOCUS T* activation. *J Integr Plant Biol*, 2022, 64: 731–740
 - 44 Shen C, Liu H, Guan Z, et al. Structural insight into DNA recognition by CCT/NF-YB/YC complexes in plant photoperiodic flowering. *Plant Cell*, 2020, 32: 3469–3484
 - 45 Junker A, Mönke G, Rutten T, et al. Elongation-related functions of LEAFY COTYLEDON1 during the development of *Arabidopsis thaliana*. *Plant J*, 2012, 71: 427–442
 - 46 Mu J, Tan H, Hong S, et al. *Arabidopsis* transcription factor genes NF-YA1, 5, 6, and 9 play redundant roles in male gametogenesis, embryogenesis, and seed development. *Mol Plant*, 2013, 6: 188–201
 - 47 Zhang W, Tang Y, Hu Y, et al. *Arabidopsis* NF-YCs play dual roles in repressing brassinosteroid biosynthesis and signaling during light-regulated hypocotyl elongation. *Plant Cell*, 2021, 33: 2360–2374
 - 48 Kumimoto R W, Zhang Y, Siefers N, et al. NF-YC3, NF-YC4 and NF-YC9 are required for CONSTANS-mediated, photoperiod-dependent flowering in *Arabidopsis thaliana*. *Plant J*, 2010, 63: 379–391
 - 49 Hackenberg D, Wu Y, Voigt A, et al. Studies on differential nuclear translocation mechanism and assembly of the three subunits of the *Arabidopsis thaliana* transcription factor NF-Y. *Mol Plant*, 2012, 5: 876–888
 - 50 Li W X, Oono Y, Zhu J, et al. The *Arabidopsis* NFYA5 transcription factor is regulated transcriptionally and posttranscriptionally to promote drought resistance. *Plant Cell*, 2008, 20: 2238–2251
 - 51 Nelson D E, Repetti P P, Adams T R, et al. Plant nuclear factor Y (NF-Y) B subunits confer drought tolerance and lead to improved corn yields on water-limited acres. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2007, 104: 16450–16455
 - 52 Gnesutta N, Kumimoto R W, Swain S, et al. CONSTANS imparts DNA sequence specificity to the histone fold NF-YB/NF-YC dimer. *Plant Cell*, 2017, 29: 1516–1532
 - 53 Luo X, Gao Z, Wang Y, et al. The NUCLEAR FACTOR-CONSTANS complex antagonizes Polycomb repression to de-repress *FLOWERING LOCUS T* expression in response to inductive long days in *Arabidopsis*. *Plant J*, 2018, 95: 17–29
 - 54 Fornara F, de Montaigu A, Sánchez - Villarreal A, et al. The GI-CDF module of *Arabidopsis* affects freezing tolerance and growth as well as flowering. *Plant J*, 2015, 81: 695–706
 - 55 Sawa M, Nusinow D A, Kay S A, et al. FKF1 and GIGANTEA complex formation is required for day-length measurement in *Arabidopsis*. *Science*, 2007, 318: 261–265

- 56 Shim J S, Imaizumi T. Circadian clock and photoperiodic response in *Arabidopsis*: from seasonal flowering to redox homeostasis. [Biochemistry](#), 2015, 54: 157–170
- 57 Jang S, Marchal V, Panigrahi K C S, et al. *Arabidopsis* COP1 shapes the temporal pattern of CO accumulation conferring a photoperiodic flowering response. [EMBO J](#), 2008, 27: 1277–1288
- 58 Liu L J, Zhang Y C, Li Q H, et al. COP1-mediated ubiquitination of CONSTANS is implicated in cryptochrome regulation of flowering in *Arabidopsis*. [Plant Cell](#), 2008, 20: 292–306
- 59 Zuo Z, Liu H, Liu B, et al. Blue light-dependent interaction of CRY2 with SPA1 regulates COP1 activity and floral initiation in *Arabidopsis*. [Curr Biol](#), 2011, 21: 841–847
- 60 Laubinger S, Marchal V, Gentilhomme J, et al. *Arabidopsis* SPA proteins regulate photoperiodic flowering and interact with the floral inducer CONSTANS to regulate its stability. [Development](#), 2006, 133: 3213–3222
- 61 Liu B, Zuo Z, Liu H, et al. *Arabidopsis* cryptochrome 1 interacts with SPA1 to suppress COP1 activity in response to blue light. [Genes Dev](#), 2011, 25: 1029–1034
- 62 Lian H L, He S B, Zhang Y C, et al. Blue-light-dependent interaction of cryptochrome 1 with SPA1 defines a dynamic signaling mechanism. [Genes Dev](#), 2011, 25: 1023–1028
- 63 Cheng Z, Zhang X, Huang P, et al. Nup96 and HOS1 are mutually stabilized and gate CONSTANS protein level, conferring long-day photoperiodic flowering regulation in *Arabidopsis*. [Plant Cell](#), 2020, 32: 374–391
- 64 Michaels S D, Amasino R M. *FLOWERING LOCUS C* encodes a novel MADS domain protein that acts as a repressor of flowering. [Plant Cell](#), 1999, 11: 949–956
- 65 Sheldon C C, Rouse D T, Finnegan E J, et al. The molecular basis of vernalization: the central role of *FLOWERING LOCUS C* (*FLC*). [Proc Natl Acad Sci USA](#), 2000, 97: 3753–3758
- 66 Pařenicová L, de Folter S, Kieffer M, et al. Molecular and phylogenetic analyses of the complete MADS-box transcription factor family in *Arabidopsis*. [Plant Cell](#), 2003, 15: 1538–1551
- 67 Lee H, Suh S S, Park E, et al. The AGAMOUS-LIKE 20 MADS domain protein integrates floral inductive pathways in *Arabidopsis*. [Genes Dev](#), 2000, 14: 2366–2376
- 68 Michaels S D, Himmelblau E, Kim S Y, et al. Integration of flowering signals in winter-annual *Arabidopsis*. [Plant Physiol](#), 2005, 137: 149–156
- 69 Helliwell C A, Wood C C, Robertson M, et al. The *Arabidopsis* FLC protein interacts directly *in vivo* with *SOC1* and *FT* chromatin and is part of a high-molecular-weight protein complex. [Plant J](#), 2006, 46: 183–192
- 70 Yang H, Howard M, Dean C. Antagonistic roles for H3K36me3 and H3K27me3 in the cold-induced epigenetic switch at *Arabidopsis* FLC. [Curr Biol](#), 2014, 24: 1793–1797
- 71 Gendall A R, Levy Y Y, Wilson A, et al. The VERNALIZATION 2 gene mediates the epigenetic regulation of vernalization in *Arabidopsis*. [Cell](#), 2001, 107: 525–535
- 72 Sung S, Amasino R M. Vernalization in *Arabidopsis thaliana* is mediated by the PHD finger protein VIN3. [Nature](#), 2004, 427: 159–164
- 73 He Y, Michaels S D, Amasino R M. Regulation of flowering time by histone acetylation in *Arabidopsis*. [Science](#), 2003, 302: 1751–1754
- 74 Yuan W, Luo X, Li Z, et al. A *cis* cold memory element and a trans epigenome reader mediate Polycomb silencing of FLC by vernalization in *Arabidopsis*. [Nat Genet](#), 2016, 48: 1527–1534
- 75 Cha H J, Uyan Ö, Kai Y, et al. Inner nuclear protein Matrin-3 coordinates cell differentiation by stabilizing chromatin architecture. [Nat Commun](#), 2021, 12: 6241
- 76 Mikulski P, Wolff P, Lu T, et al. VAL1 acts as an assembly platform co-ordinating co-transcriptional repression and chromatin regulation at *Arabidopsis* FLC. [Nat Commun](#), 2022, 13: 5542
- 77 Mouriz A, López-González L, Jarillo J A, et al. PHDs govern plant development. [Plant Signal Behav](#), 2015, 10: e993253
- 78 Lee J H, Yoo S J, Park S H, et al. Role of *SVP* in the control of flowering time by ambient temperature in *Arabidopsis*. [Genes Dev](#), 2007, 21: 397–402
- 79 Posé D, Verhage L, Ott F, et al. Temperature-dependent regulation of flowering by antagonistic FLM variants. [Nature](#), 2013, 503: 414–417
- 80 Scortecci K C, Michaels S D, Amasino R M. Identification of a MADS-box gene, *FLOWERING LOCUS M*, that represses flowering. [Plant J](#), 2001, 26: 229–236
- 81 Lee J H, Ryu H S, Chung K S, et al. Regulation of temperature-responsive flowering by MADS-box transcription factor repressors. [Science](#),

- 2013, 342: 628–632
- 82 Gu X, Wang Y, He Y, et al. Photoperiodic regulation of flowering time through periodic histone deacetylation of the florigen gene *FT*. *PLoS Biol*, 2013, 11: e1001649
 - 83 Gu X, Le C, Wang Y, et al. *Arabidopsis* FLC clade members form flowering-repressor complexes coordinating responses to endogenous and environmental cues. *Nat Commun*, 2013, 4: 1947
 - 84 Jing Y, Guo Q, Lin R. The chromatin-remodeling factor PICKLE antagonizes polycomb repression of *FT* to promote flowering. *Plant Physiol*, 2019, 181: 656–668
 - 85 Han S, Wu M, Cui S, et al. Roles and activities of chromatin remodeling ATPases in plants. *Plant J*, 2015, 83: 62–77
 - 86 Ringrose L, Ehret H, Paro R. Distinct contributions of histone H3 Lysine 9 and 27 methylation to locus-specific stability of polycomb complexes. *Mol Cell*, 2004, 16: 641–653
 - 87 Ringrose L, Paro R. Epigenetic regulation of cellular memory by the polycomb and trithorax group proteins. *Annu Rev Genet*, 2004, 38: 413–443
 - 88 Grossniklaus U, Paro R. Transcriptional silencing by polycomb-group proteins. *Cold Spring Harb Perspect Biol*, 2014, 6: a019331
 - 89 Czermin B, Melfi R, McCabe D, et al. Drosophila enhancer of zeste/ESC complexes have a histone H3 methyltransferase activity that marks chromosomal polycomb sites. *Cell*, 2002, 111: 185–196
 - 90 Gallego L D, Schneider M, Mittal C, et al. Phase separation directs ubiquitination of gene-body nucleosomes. *Nature*, 2020, 579: 592–597
 - 91 Liu X, Yang Y, Hu Y, et al. Temporal-specific interaction of NF-YC and CURLY LEAF during the floral transition regulates flowering. *Plant Physiol*, 2018, 177: 105–114
 - 92 Zhou Y, Wang Y, Krause K, et al. Telobox motifs recruit CLF/SWN-PRC2 for H3K27me3 deposition via TRB factors in *Arabidopsis*. *Nat Genet*, 2018, 50: 638–644
 - 93 del Olmo I, López J A, Vázquez J, et al. *Arabidopsis* DNA polymerase ϵ recruits components of Polycomb repressor complex to mediate epigenetic gene silencing. *Nucleic Acids Res*, 2016, 44: 5597–5614
 - 94 Guo Z, Li Z, Liu Y, et al. MRG1/2 histone methylation readers and HD2C histone deacetylase associate in repression of the florigen gene *FT* to set a proper flowering time in response to day-length changes. *New Phytol*, 2020, 227: 1453–1466
 - 95 Lu F, Cui X, Zhang S, et al. JM14 is an H3K4 demethylase regulating flowering time in *Arabidopsis*. *Cell Res*, 2010, 20: 387–390
 - 96 Jeong J H, Song H R, Ko J H, et al. Repression of FLOWERING LOCUS T chromatin by functionally redundant histone H3 Lysine 4 demethylases in *Arabidopsis*. *PLoS One*, 2009, 4: e8033
 - 97 Liu X, Yang S, Zhao M, et al. Transcriptional repression by histone deacetylases in plants. *Mol Plant*, 2014, 7: 764–772
 - 98 Komiya R, Ikegami A, Tamaki S, et al. *Hd3a* and *RFT1* are essential for flowering in rice. *Development*, 2008, 135: 767–774
 - 99 Kojima S, Takahashi Y, Kobayashi Y, et al. Hd3a, a rice ortholog of the *Arabidopsis* *FT* gene, promotes transition to flowering downstream of Hd1 under short-day conditions. *Plant Cell Physiol*, 2002, 43: 1096–1105
 - 100 Komiya R, Yokoi S, Shimamoto K. A gene network for long-day flowering activates *RFT1* encoding a mobile flowering signal in rice. *Development*, 2009, 136: 3443–3450
 - 101 Hayama R, Yokoi S, Tamaki S, et al. Adaptation of photoperiodic control pathways produces short-day flowering in rice. *Nature*, 2003, 422: 719–722
 - 102 Yano M, Katayose Y, Ashikari M, et al. *Hd1*, a major photoperiod sensitivity quantitative trait locus in rice, is closely related to the *Arabidopsis* flowering time gene *CONSTANS*. *Plant Cell*, 2000, 12: 2473–2483
 - 103 Ishikawa R, Aoki M, Kurotani K, et al. Phytochrome B regulates heading date 1 (Hd1)-mediated expression of rice florigen Hd3a and critical day length in rice. *Mol Genet Genomics*, 2011, 285: 461–470
 - 104 Izawa T, Oikawa T, Sugiyama N, et al. Phytochrome mediates the external light signal to repress *FT* orthologs in photoperiodic flowering of rice. *Genes Dev*, 2002, 16: 2006–2020
 - 105 Du A, Tian W, Wei M, et al. The DTH8-Hd1 module mediates day-length-dependent regulation of rice flowering. *Mol Plant*, 2017, 10: 948–961
 - 106 Yan W H, Wang P, Chen H X, et al. A major QTL, *Ghd8*, plays pleiotropic roles in regulating grain productivity, plant height, and heading date in rice. *Mol Plant*, 2011, 4: 319–330
 - 107 Zong W, Ren D, Huang M, et al. Strong photoperiod sensitivity is controlled by cooperation and competition among Hd1, Ghd7 and DTH8 in rice heading. *New Phytol*, 2021, 229: 1635–1649

- 108 Geng Y, Zhang P, Liu Q, et al. Rice homolog of Sin3-associated polypeptide 30, OsSFL 1, mediates histone deacetylation to regulate flowering time during short days. *Plant Biotechnol J*, 2020, 18: 325–327
- 109 Zhao J, Chen H, Ren D, et al. Genetic interactions between diverged alleles of *early heading date 1 (Ehd1)* and *heading date 3a (Hd3a)/RICE FLOWERING LOCUS T1 (RFT1)* control differential heading and contribute to regional adaptation in rice (*Oryza sativa*). *New Phytol*, 2015, 208: 936–948
- 110 Doi K, Izawa T, Fuse T, et al. *Ehd1*, a B-type response regulator in rice, confers short-day promotion of flowering and controls *FT-like* gene expression independently of *Hd1*. *Genes Dev*, 2004, 18: 926–936
- 111 Xue W, Xing Y, Weng X, et al. Natural variation in *Ghd7* is an important regulator of heading date and yield potential in rice. *Nat Genet*, 2008, 40: 761–767
- 112 Itoh H, Nonoue Y, Yano M, et al. A pair of floral regulators sets critical day length for *Hd3a* florigen expression in rice. *Nat Genet*, 2010, 42: 635–638
- 113 Song Y H, Shim J S, Kinmonth-Schultz H A, et al. Photoperiodic flowering: time measurement mechanisms in leaves. *Annu Rev Plant Biol*, 2015, 66: 441–464
- 114 Nan H, Cao D, Zhang D, et al. *GmFT2a* and *GmFT5a* redundantly and differentially regulate flowering through interaction with and upregulation of the bZIP transcription factor *GmFDL19* in soybean. *PLoS One*, 2014, 9: e97669
- 115 Sun H, Jia Z, Cao D, et al. *GmFT2a*, a soybean homolog of *FLOWERING LOCUS T*, is involved in flowering transition and maintenance. *PLoS One*, 2011, 6: e29238
- 116 Liu W, Jiang B, Ma L, et al. Functional diversification of *Flowering Locus T* homologs in soybean: *GmFT1a* and *GmFT2a/5a* have opposite roles in controlling flowering and maturation. *New Phytol*, 2018, 217: 1335–1345
- 117 Zhai H, Lü S, Liang S, et al. *GmFT4*, a homolog of *FLOWERING LOCUS T*, is positively regulated by *E1* and functions as a flowering repressor in soybean. *PLoS One*, 2014, 9: e89030
- 118 Zhang X, Zhai H, Wang Y, et al. Functional conservation and diversification of the soybean maturity gene *E1* and its homologs in legumes. *Sci Rep*, 2016, 6: 29548
- 119 Xia Z, Watanabe S, Yamada T, et al. Positional cloning and characterization reveal the molecular basis for soybean maturity locus *E1* that regulates photoperiodic flowering. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2012, 109: E2155–E2164
- 120 Zhai H, Lü S, Wang Y, et al. Allelic variations at four major maturity e genes and transcriptional abundance of the *E1* gene are associated with flowering time and maturity of soybean cultivars. *PLoS One*, 2014, 9: e97636
- 121 Lu S, Dong L, Fang C, et al. Stepwise selection on homeologous *PRR* genes controlling flowering and maturity during soybean domestication. *Nat Genet*, 2020, 52: 428–436
- 122 Lu S, Zhao X, Hu Y, et al. Natural variation at the soybean *J* locus improves adaptation to the tropics and enhances yield. *Nat Genet*, 2017, 49: 773–779
- 123 Lin X, Liu B, Weller J L, et al. Molecular mechanisms for the photoperiodic regulation of flowering in soybean. *J Integr Plant Biol*, 2021, 63: 981–994
- 124 Zhang D, Ai G, Ji K, et al. *EARLY FLOWERING* is a dominant gain-of-function allele of *FANTASTIC FOUR 1/2c* that promotes early flowering in tomato. *Plant Biotechnol J*, 2024, 22: 698–711
- 125 Yang T, He Y, Niu S, et al. Identification and characterization of the *CONSTANS (CO)/CONSTANS-like (COL)* genes related to photoperiodic signaling and flowering in tomato. *Plant Sci*, 2020, 301: 110653
- 126 Soyk S, Müller N A, Park S J, et al. Variation in the flowering gene *SELF PRUNING 5G* promotes day-neutrality and early yield in tomato. *Nat Genet*, 2017, 49: 162–168
- 127 Zhang S, Jiao Z, Liu L, et al. Enhancer-Promoter Interaction of *SELF PRUNING 5G* Shapes Photoperiod Adaptation. *Plant Physiol*, 2018, 178: 1631–1642
- 128 Krieger U, Lippman Z B, Zamir D. The flowering gene *SINGLE FLOWER TRUSS* drives heterosis for yield in tomato. *Nat Genet*, 2010, 42: 459–463
- 129 Wu C, Ma Q, Yam K M, et al. *In situ* expression of the *GmNMH7* gene is photoperiod-dependent in a unique soybean (*Glycine max* [L.] Merr.) flowering reversion system. *Planta*, 2006, 223: 725–735
- 130 Shalit-Kaneh A, Eviatar-Ribak T, Horev G, et al. The flowering hormone florigen accelerates secondary cell wall biogenesis to harmonize

- vascular maturation with reproductive development. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2019, 116: 16127–16136
- 131 Zhang B, Li C, Li Y, et al. Mobile TERMINAL FLOWER1 determines seed size in *Arabidopsis*. *Nat Plants*, 2020, 6: 1146–1157
- 132 Li, C. and H. Yu. Parental regulation of seed development. *Seed Biol*, 2022, 1: 1–12
- 133 Serrano-Mislata A, Fernández-Nohales P, Doménech M J, et al. Separate elements of the *TERMINAL FLOWER 1* cis-regulatory region integrate pathways to control flowering time and shoot meristem identity. *Development*, 2016, 143: dev.135269
- 134 Chen M, Penfield S. Feedback regulation of COOLAIR expression controls seed dormancy and flowering time. *Science*, 2018, 360: 1014–1017
- 135 Xu F, Tang J, Wang S, et al. Antagonistic control of seed dormancy in rice by two bHLH transcription factors. *Nat Genet*, 2022, 54: 1972–1982
- 136 Lee R, Baldwin S, Kenel F, et al. FLOWERING LOCUS T genes control onion bulb formation and flowering. *Nat Commun*, 2013, 4: 2884
- 137 Navarro C, Abelenda J A, Cruz-Oró E, et al. Control of flowering and storage organ formation in potato by FLOWERING LOCUS T. *Nature*, 2011, 478: 119–122
- 138 Abelenda J A, Bergonzi S, Oortwijn M, et al. Source-sink regulation is mediated by interaction of an FT homolog with a SWEET protein in potato. *Curr Biol*, 2019, 29: 1178–1186.e6
- 139 Abelenda J A, Cruz-Oró E, Franco-Zorrilla J M, et al. Potato StCONSTANS-like1 suppresses storage organ formation by directly activating the FT-like StSP5G repressor. *Curr Biol*, 2016, 26: 872–881
- 140 Pin P A, Benlloch R, Bonnet D, et al. An antagonistic pair of FT homologs mediates the control of flowering time in sugar beet. *Science*, 2010, 330: 1397–1400
- 141 Ke X, Xiao H, Peng Y, et al. Phosphoenolpyruvate reallocation links nitrogen fixation rates to root nodule energy state. *Science*, 2022, 378: 971–977
- 142 Wang T, Guo J, Peng Y, et al. Light-induced mobile factors from shoots regulate rhizobium-triggered soybean root nodulation. *Science*, 2021, 374: 65–71

Research progress on the regulation by the *FLOWERING LOCUS T*(FT) gene in plant flowering and development

SONG ChunHui[†], LI XiaoPeng[†], YANG ZiJian, CHEN YangBo, TIAN Hao & LIU LiangYu^{*}

School of Life Sciences, Capital Normal University, Beijing 100048, China

[†] Contributed equally to this work

^{*} Corresponding author; E-mail: liangyu.liu@cnu.edu.cn

Flowering is an extremely important developmental transition stage in the life cycle of plants. It serves as a crucial pathway for plant survival, reproduction, and evolution, as well as a key trait in crop breeding, domestication, and yield determination. The florigen protein FT (Flowering Locus T) is one of the key integrators in the regulatory processes of flowering in plants. The transcriptional regulation of the *FT* gene is comprehensively controlled by a coordination of various internal and external factors, including hormones, age, photoperiod, and temperature. This review summarizes the major discoveries regarding florigen, including its molecular identification, long-distance transport, transcriptional regulation, and diverse biological functions. Furthermore, it highlights recent advancements in florigen research and discusses pertinent issues that warrant further attention.

flowering, florigen, FT, transcriptional regulation

doi: [10.1360/SSV-2024-0279](https://doi.org/10.1360/SSV-2024-0279)



刘良玉, 首都师范大学生命科学学院教授, 博士生导师, 德国马普植物育种所博士(科隆大学授学位)和中国科学院大学博士, 国家优秀青年科学基金获得者, 北京市海外高层次人才、特聘专家, “植物基因资源与低碳环境生物技术”北京市重点实验室副主任, 校特聘高层次人才, 独立课题组组长. 中国作物学会理事, 中国自动化学会智慧生态专委会委员, 中国生物物理学会细胞钙信号分会青年委员, 《植物学报》和《中国生物化学与分子生物学报》青年编委. 主持国家自然科学基金优秀青年科学基金、面上、青年项目, 北京市自然科学基金面上项目等国家或省部级课题, 获教育部自然科学奖二等奖. 主要从事细胞发育与逆境信号的感知、交互和调控机理研究, 曾在*Plant Cell*, *Nature Communications*等国际期刊发表研究论文.