评述

光和温度调控开花时间的研究进展

李莉, 李旭, 刘亚文, 刘宏涛*

中国科学院上海生命科学研究院植物生理生态研究所, 植物分子遗传国家重点实验室, 上海 200032

* 联系人, E-mail: htliu@sibs.ac.cn

收稿日期: 2015-12-28; 接受日期: 2016-01-21; 网络版发表日期: 2016-03-01

国家自然科学基金(批准号: 31322006, 31270285)和中国科学院“百人计划”资助

摘要 光和温度作为最重要的环境信号调控植物的生长与发育. 植物在进化中具备了应对和适应各类环境改变的策略. 它们通过整合外源信号与内源信号, 继而调控各类生理过程, 包括开花时间. 在模式植物拟南芥中至少存在 5 种不同的开花调控途径: 光周期途径、春化/温度响应途径、自主开花起始途径、赤霉素途径以及年龄途径. 其中光周期途径与温度/春化途径主要感知外界环境信号调控开花时间, 而自主途径与年龄途径则介导了植物内源信号调控开花起始. 在许多植物物种中, 开花时间受到光(光周期)和温度的精确调控, 确保植物在特定环境下的最佳时机开花以确保产量. 通过正向和反向遗传途径的研究, 人们揭示了光和温度调控开花的部分分子机制, 本文概述了最近的一些重要进展.

关键词 开花, 光信号, 温度, 光周期, 春化, 热响应途径

1 光周期响应

光谱质量和光周期都影响开花起始. 作为长日照植物, 拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)在长日照光周期条件下开花时间要早于短日照条件^[1,2]. *CO* (constans)和 *FT* (flowering locus T) 基因是响应光周期调控开花途径中的重要调控因子, 光信号和内源生物钟在这些基因的表达变化中得到整合^[3,4]. *CO* 是一个锌指结构的转录因子, 它调节开花时间主要是通过激活下游基因 *FT* 的表达^[5,6]. *FT* 是一个 RAF (rapidly accelerated fibrosarcoma) 相关的激酶抑制蛋白, 它作为一个长距离的信号分子, 从叶片产生经由维管束组织移动到顶端分生组织促进开花起始^[7,8].

1.1 *CO* 的转录水平及转录后水平调控

CO 的转录水平受到生物钟和光信号的调控, 同时光信号还能稳定 *CO* 蛋白^[9,10]. 植物拥有一系列光受体感知和传递不同波长的光, 包括 5 个红光/远红光受体(phytochromes)(PhyA-E)^[11], 7 个蓝光受体, 其中 2 个向光素(phototropins)(Phot1 和 Phot2)^[12]、2 个隐花素(cryptochromes)(CRY1 和 CRY2)^[13]、3 个 LOV/F-box/Kelch 结构域蛋白 FKF1 (flavin binding, kelch repeat, F-box protein 1), ZTL (zeitlupe), LKP2 (lov kelch protein 2)^[14], 以及一个紫外光受体 UVB 抑制子 8 (UVB-resistance 8, UVR8)^[15]. 这些光受体吸收不同波长的光, 共同调控植物的生理响应过程, 如开花.

引用格式: 李莉, 李旭, 刘亚文, 等. 光和温度调控开花时间的研究进展. 中国科学: 生命科学, 2016, 46: 253–259, doi: 10.1360/05SCLS-2015-0122.R2
英文版见: Li L, Li X, Liu Y W, et al. Flowering responses to light and temperature. Sci China Life Sci, 2016, 59, in press, doi: 10.1007/s11427-015-4910-8

光激活 *CO* 的转录是通过蓝光依赖的 FKF1 与植物特有蛋白 GI 的相互作用所诱导的. FKF1 与植物特定蛋白 GI(gigantea)都是生物钟相关成员^[16,17]. F-Box 类蓝光受体 FKF1 可以作为 E3 泛素连接酶发挥功能, 调控蛋白稳定性, 而 GI 通过与 FKF1 蓝光依赖的结合来调控 FKF1. FKF1 mRNA 与蛋白都呈现出显著的昼夜节律性, 在下午达到最高值, 与 *CO* 蛋白的峰值相一致. 转录因子 CDF1(cycling dof factor 1)抑制 *CO* 和 *FT* 基因转录, 而 FKF1 能与 CDF1 相互作用, 通过调控 CDF1 蛋白稳定性, 从而影响开花基因 *CO* 和 *FT* 的表达. 而蓝光依赖的 FKF1-GI 相互作用诱导了 CDF1 蛋白的降解, 在下午时段解除了 CDF1 对 *CO* 和 *FT* 基因转录水平的抑制^[18-20].

隐花素是一类光裂解酶类似的蓝光受体, 首次发现于拟南芥中, 随后在众多其他物种(微生物、昆虫、哺乳动物等)中被相继克隆. 光激活的隐花素 CRY 经历一系列生理生化改变, 包括循环电子传递、磷酸化、泛素化以及蛋白空间构象的改变, 继而从转录和转录后水平调控下游基因的表达^[21,22]. 蓝光下, CRY2 通过抑制 *CO* 的降解从而激活 *FT* mRNA 的表达^[9,10]. CRY2 对 *CO* 蛋白稳定性的调控, 主要是通过蓝光依赖的 CRY2-SPA1(suppressor of phyA 1)以及蓝光非依赖的 CRY2-COP1(constitutive photomorphogenic 1)相互作用介导的. COP1 是一个 E3 泛素化连接酶, 它介导了 *CO* 以及众多转录因子的蛋白降解过程^[23-25], 光激活的 CRY2 与 SPA1 相互作用, 进而抑制 COP1 对 *CO* 蛋白的降解. 体内实验证明 COP1 与 *CO* 能够相互作用, 体外实验证实 COP1 能够促进 *CO* 蛋白泛素化, SPAs 蛋白与 COP1 相互作用形成复合体, 在黑暗条件下介导 *CO* 蛋白的降解^[26,27].

光敏素在细胞质中合成, 并以非激活形态 Pf(phytochrome R-absorbing form)存在, 当接受光照后, 被激活成具有活性的 pfr(phytochrome FR-absorbing isomer)形态, 诱导其自身核定位并放大光响应. 光敏素 PhyA 通过抑制 SPAs-COP1 复合体的活性稳定 *CO* 蛋白. 与 PhyA 相反, PhyB 促进 *CO* 的降解从而抑制开花, 对于 PhyB 如何介导 *CO* 蛋白降解的分子机理目前还不是很清楚^[9]. 最近的一项研究发现, PHL(phytochrome-dependent late-flowering)基因参与了 PhyB-依赖的开花调控过程. PHL 能够与 PhyB 和 *CO* 相互作用. 遗传和生化实验结果提示, PHL 有可能通过形成 phyB-PHL-*CO* 复合体从而抑制了

PhyB 对 *CO* 的调控^[28]. 此外, 近期研究表明蓝光受体 FKF1 也参与了 *CO* 蛋白稳定性的调控, 蓝光能够加强 FKF1 与 *CO* 的相互作用, 在长日照条件下于下午时段稳定 *CO* 蛋白^[20,29]. 除了 COP1, 一个 RING-finger E3 泛素连接酶 HOS1(high expression of osmotically responsive gene1)也参与了 *CO* 蛋白的去稳定性过程. HOS1 在植物体内与体外均能够与 *CO* 蛋白相互作用, 在植物体内 HOS1 主要参与了白天时段以及低温条件下 *CO* 蛋白稳定性的调控^[30,31]. 由此看来, HOS1 整合了光和温度对 *CO* 蛋白丰度的调控, 但究竟光和温度是如何调节 HOS1 E3 泛素连接酶活性仍未知.

1.2 *FT* 基因转录水平的调控

FT mRNA 的丰度很大程度上决定了开花时间. 长日照条件下, *FT* 基因转录水平激活是拟南芥光周期诱导开花的限速步骤. *CO* 是 *FT* 基因主要的转录激活因子之一, 通过识别与结合 *FT* 启动子中两个 *CO* 响应元件 CORE 从而激活 *FT* 的转录^[32]. 近期研究发现, *FT* 基因启动子中两个相互依赖的调控区域对于光周期诱导开花是必需且充分的^[33]. 核因子 Y(nuclear factor Y, NF-Y)能够结合到 *FT* 起始密码子上游 5.3 kb 处 CCAAT 元件上^[34], 某些 NF-Y 亚类同源基因对于 *CO* 激活 *FT* 转录是必需的^[35].

隐花素 CRY, FKF1 以及光敏素 Phy 都参与了 *FT* 转录水平的调控. 碱性螺旋环螺旋(basic-helix-loop-helix, bHLH)转录因子 CIB1(cryptochrome interacting basic-helix-loop-helix 1)是第一个被发现的与蓝光受体 CRY2 以蓝光依赖的方式相互作用的蛋白. CIB1 通过促进 *FT* 基因的转录促进开花, 其促进 *FT* 转录及开花起始的功能依赖于 CRY2. CIB1 同源基因 CIB2, CIB4 和 CIB5 与 CIB1 具有功能冗余性, 它们通过形成异源二聚体的形式共同激活 *FT* 的表达, 正向调控 CRY2 介导的光周期诱导开花^[36,37]. PhyB 介导光响应调控开花起始主要通过抑制 PFT1(phytochromes and flowering time 1), 经历 *CO*-依赖以及 *CO*-不依赖途径调控 *FT* mRNA 表达^[38]. PFT1 是转录中间体的一个亚成员 Med25^[39], 与 PhyB 经历红光依赖的相互作用, 参与了转录调节. 此外, 有报道与光敏素相互作用的 bHLH 转录因子 PIF3(phytochrome interacting factor 3)抑制 *FT* mRNA 转录从而抑制开花起始^[40], 而同源基因 PIF4 会响应环境温度的升高从而激活 *FT*

基因转录^[41]. 最近又鉴定到与 PhyB 相互作用的因子 VOZ1(vascular plant one-zinc finger 1)和 VOZ2, 它们通过激活 *FT* 表达促进开花^[42]. 蓝光受体 FKF1 则是通过移除 *CO* 和 *FT* 基因的转录抑制子 CDF1, 有效诱导 *FT* mRNA 表达促进开花^[20,29].

1.3 FT 蛋白的运输

在叶片中产生的 FT 蛋白作为一个远距离信号分子通过维管束运输到顶端分生组织诱导开花^[7,8]. FT 在顶端分生组织与 bZIP 家族转录因子 FD 相互作用, 调控花组织特异基因的表达, 使顶端分生组织分化为花原基, 从而诱导开花^[43-45]. 体外生化分析和结晶实验都指出, FT 与 FD 的相互作用不是直接的, 它们需要 14-3-3 蛋白的介导. 14-3-3 蛋白在顶端分生组织细胞中作为成花素细胞内受体存在^[45]. *BRC1* (branched 1)基因在叶分生组织中表达抑制叶分生组织的分化^[46]. *BRC1* 在腋窝分支处抑制开花, 主要是通过 FT 相互作用, 其相互作用不依赖于 14-3-3 蛋白, 说明 *BRC1* 对开花的调控机理与 FD 不同^[47].

FT 蛋白小于胞间连丝限制尺寸, 可以通过扩散作用进入筛管成分. 鉴于 FT 蛋白的低丰度, 有可能存在一种活跃的转运机制协助其运输. 拟南芥 *FTIP1*(FT-interacting protein 1)基因在韧皮部伴胞细胞与 FT 结合, 从而运输到筛管分子进一步运输到顶端分生组织^[48]. 也有报道 FT 能够在体外结合磷脂, 这种结合能力有可能解释其在体内的运输能力^[49].

2 开花起始对温度的响应

植物拥有一套精准的系统测量外界环境温度的变化以便及时做出生理上的调整, 面临延长的寒冷条件时采取春化途径促进开花, 遭遇较低环境温度时推迟开花时间, 当周围环境温度升高时则加速开花进程. 与光调开花相比, 植物如何感知环境温度变化进而影响开花还知之甚少. 然而, 最近的一些研究结果也陆续揭示了一些可能的调控机制, 而一些关键调控基因也被相继发现.

2.1 开花起始响应延长的低温条件: 春化作用

很多对温度影响开花的机理研究都聚焦在春化作用, 春化作用能够使植物在经历一段时间的低温条件处理后依然具有开花的能力. 春化作用对开花

时间的影响主要依赖于对 *FLC*(flowering locus c)基因的表现修饰, *FLC* 编码了一个 MADS box 蛋白^[50,51], 它抑制开花起始主要是通过阻断光周期途径中重要基因的转录, 如 *FT*. *FLC* 直接结合至 *FT* 与 *SOC1*(suppressor of over-expression of CO1)基因核染色质上抑制它们的转录. 拟南芥的春化过程包括 3 个独特的阶段: 通过激活 *FLC* 建立春化需求; 低温处理下 *FLC* 染色质动态重组; 后续发育过程中表现修饰导致 *FLC* 基因沉默^[52]. *FLC* 表达水平的激活需要一些保守的染色质修饰, 如 H3 lysine 4 与 lysine 36^[53]. *PRC2*(polycomb repressive complex 2)基因能够增加 *FLC* 基因座 H3K27me3 甲基化修饰, 对于春化过程之后保持 *FLC* 基因表达沉默是必需的. 近期报道, 长链非编码 RNAs(lncRNAs) COOLAIR 与 COLDAIR 的表达水平在春化过程中升高, 并参与了 *FLC* 基因水平的调控^[54,55]. 依赖年龄的春化响应机制最近在碎米芥(*Cardamine hirsuta* L.)和拟南芥中被揭示, 开花起始响应春化作用同时需要下调 *FLC* 水平和降低 microRNA156 (miR156)水平, 而 miR156 是年龄的标志, 通过靶向一组 SPL(squamosa promoter binding protein-like)转录因子, 调控依赖年龄的发育过渡^[56,57]. *CO* 的一个 E3 连接酶 HOS1 也被认为参与了 *FLC* 的调控. 在短时间低温胁迫条件下 HOS1 以低温依赖的方式结合到 *FLC* 染色质上通过染色质重塑促进 *FLC* 转录^[58].

2.2 开花起始对环境生长温度的响应

撇开春化作用的影响, 不断变化的环境生长温度也会显著影响植物的开花时间. 例如, 短日照条件下高的环境温度会促进拟南芥开花, 温暖的环境温度替代了长日照的影响促使植物在短日照下也能迅速开花. 对模式植物拟南芥进行大量遗传学筛选获得了一些呈现异常热敏性的突变体和生态型. Blazquez 和他的同事们^[59]发现, 一些呈现晚花表型的自花途径突变体 *fca*(flowering time control protein), *fve*(flowering locus VE), *fy*(flowering locus Y)在不同环境温度下呈现出相同的开花表型. 这项观察暗示, 这些自花途径的基因介导了环境温度对植物开花时间的影响, 尽管之前的研究认为它们在自花途径中的功能不依赖外界环境信号. 环境温度影响开花时间主要还是通过调节 *FT* 基因表达. 据目前所知, *FCA*, *FVE* 以及 *FY* 会下调开花抑制子 *FLC* 基因的表达

达。然而,更进一步的分析发现,下降的环境温度仅适当地改变了 *FLC* 的表达水平,但并不抑制 *FCA*, *FVE* 以及 *FY* 基因对 *FLC* 水平的影响。这些发现暗示 *FLC* 表达水平与温度感应间仅存在微弱的联系。*flc* 突变体依然能够响应改变的环境温度(16°C vs. 23°C),这项分析几乎排除了 *FLC* 在温度响应过程中的作用。与在自花途径中的功能不一样, *FCA* 和 *FVE* 响应温度影响开花时间主要通过不依赖于 *FLC* 的途径^[59]。另一方面,从在线数据库提供的转录数据(12°C vs. 23°C)显示, *FLC* 影响了众多温度响应基因的丰度。在生物钟温度补偿实验中发现, *FLC* 在高温下(27°C)延长了生物钟周期^[60],证实 *FLC* 在介导高温响应中具有显著功能。突变体 *flc-3* 的开花时间对更高温度不敏感(23°C vs. 27°C),这项发现结合先前对自花途径突变体的研究重新将 *FLC* 拉回到温度响应途径,提出如下假设:自花突变体中高的 *FLC* 表达水平是导致这些突变体无法响应提升的环境温度的原因。*flc* 与自花途径突变体(*fca*, *fve*, *fpa*(flowering locus PA), *fld*(flowering locus D), *ld*(luminidependens))构建的双突变对环境温度的响应类似于 *flc* 单突的表型,而 *fri^{flc}* 双突变体植株在 23°C 与 16°C 环境下开花时间不变^[61]。以上结果再次表明,自花途径突变体中提升的 *FLC* 水平是它们无法响应高温诱导开花过程的原因。

包含 MADS 结构域的蛋白 *FLM*(flowering locus m)与 *SVP*(short vegetative phase)受到环境温度的调控,被认为参与了环境温度影响开花时间的响应途径^[61,62]。最近的研究显示,环境温度调控 *FLM* 基因的可变剪接以及 *SVP* 蛋白的稳定性,这些调控过程对于温度影响开花时间至关重要。*FLM* 包含两种剪接异构体 *FLM* β 与 *FLM* γ ,低温促进 *FLM* β 的形成,而高温下会产生更多的 *FLM* γ 。*FLM* β 与 *SVP* 形成复合体结合到 DNA 上从而抑制开花。在响应环境高温的开花途径中 *FT*, *TSF* 与 *SOC1* 是 *SVP*, *FLM* 以及 *FLC* 主要的下游靶基因。*SVP* 在高温下降解,导致 *FLM* β -*SVP* 复合体丰度降低,从而释放对靶基因的抑制作用,促进植物开花起始^[63,64]。*FLM* 不同剪接体 *FLM* β 与 *FLM* γ 竞争性结合 *SVP*,低温主要促进 *FLM* β -*SVP* 复合体形成抑制开花,而高温下竞争性形成 *FLM* γ -*SVP* 复合体,无法结合到 DNA,通过显性失活机制促进开花^[65]。

MYB 转录因子 *EFM*(early flowering myb protein)在叶片维管束中抑制 *FT* 的表达。*EFM* 介导了环境温度对开花的影响,并且这一过程受到 *SVP* 促进。此外, *EFM* 与 *JMJ30*(jumonji c domain-containing protein 30)相互作用, *JMJ30* 是一个 H3K36 me2 去甲基化酶,在生物钟中扮演重要角色。*EFM* 与 *JMJ30* 的相互作用影响了 *FT* 基因 H3K36me2 甲基化程度,由此看来 *EFM* 有可能成为介导温度和光信号影响开花时间的重要整合点^[66]。

光信号传导中的重要成员 *PIF4* 也被认为参与了环境温度调控的开花起始过程,尽管 *PIF4* 在光质调控开花中的功能未曾报道过。仅在短日照条件下,高温能够促进 *PIF4* 直接结合至 *FT* 基因并促进 *FT* 表达^[41]。

3 讨论

通过近期研究,本实验室对光周期和温度调控开花分子机理的理解得到了快速增长。参与这些响应途径的关键基因也被陆续鉴定,而这些基因在遗传上如何相互作用也已被解析。然而,一些最根本的问题依然存在:光信号能够同时调控 *CO* 基因的表达和蛋白的稳定性,光信号是否参与影响 *CO* 转录因子活性还不清楚;目前的研究显示,众多转录因子参与了 *FT* 转录水平的调控,包括正向调控因子 *CO*, *CIBs*, *PIF4*, *GI* 和反向调控因子 *FLC*, *CDFs*, *PIF3*, *TEM*(tempranillo)^[6,16,18,19,36,41,47,67,68],而这些转录因子如何调控 *FT* 基因转录并不清楚,究竟是影响 *FT* 基因的转录起始、延伸亦或是终止?这些因子如何协同调控 *FT* 转录?是否这些转录因子以形成复合体的方式共同调控 *FT* 或是依据不同外源与内源信号竞争性调控 *FT* 都还有待进一步探究。与光信号传导相比,对植物如何感知和响应温度信号还知道得太少,尽管有报道酵母和拟南芥组蛋白变体 *H2A.Z* 介导了温度信号^[69]。光与温度信号紧密关联是合乎逻辑的,在白天总是伴随着更高的温度,而夜间温度会稍低,但是光与温度如何协同调控植物的发育,例如,开花过程,目前还无法做出解释,有待更多的研究来逐步阐明这些有趣的问题,使人们对植物如何响应多变的外界环境调控自身生理发育获得更充分的理解。

参考文献

- 1 Andres F, Coupland G. The genetic basis of flowering responses to seasonal cues. *Nat Rev Genet*, 2012, 13: 627–639
- 2 Romera-Branchat M, Andres F, Coupland G. Flowering responses to seasonal cues: what's new? *Curr Opin Plant Biol*, 2014, 21C: 120–127
- 3 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. *Cell*, 1995, 80: 847–857
- 4 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
- 5 Samach A, Onouchi H, Gold S E, et al. Distinct roles of *CONSTANS* target genes in reproductive development of *Arabidopsis*. *Science*, 2000, 288: 1613–1616
- 6 Onouchi H, Igeno M I, Perilleux C, et al. Mutagenesis of plants overexpressing *CONSTANS* demonstrates novel interactions among *Arabidopsis* flowering-time genes. *Plant Cell*, 2000, 12: 885–900
- 7 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
- 8 Lifschitz E, Eviatar T, Rozman A, et al. The tomato FT ortholog triggers systemic signals that regulate growth and flowering and substitute for diverse environmental stimuli. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2006, 103: 6398–6403
- 9 Valverde F, Mouradov A, Soppe W, et al. Photoreceptor regulation of *CONSTANS* protein in photoperiodic flowering. *Science*, 2004, 303: 1003–1006
- 10 Yanovsky M J, Kay S A. Molecular basis of seasonal time measurement in *Arabidopsis*. *Nature*, 2002, 419: 308–312
- 11 Quail P H. Photosensory perception and signalling in plant cells: new paradigms? *Curr Opin Cell Biol*, 2002, 14: 180–188
- 12 Briggs W R, Christie J M. Phototropins 1 and 2: versatile plant blue-light receptors. *Trends Plant Sci*, 2002, 7: 204–210
- 13 Lin C. Blue light receptors and signal transduction. *The Plant Cell*, 2002, 2002S: S207–S225
- 14 Demarsy E, Fankhauser C. Higher plants use LOV to perceive blue light. *Curr Opin Plant Biol*, 2009, 12: 69–74
- 15 Rizzini L, Favory J J, Cloix C, et al. Perception of UV-B by the *Arabidopsis* UVR8 protein. *Science*, 2011, 332: 103–106
- 16 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
- 17 Baudry A, Ito S, Song Y H, et al. F-box proteins FKF1 and LKP2 act in concert with ZEITLUPE to control *Arabidopsis* clock progression. *Plant Cell*, 2010, 22: 606–622
- 18 Imaizumi T, Schultz T F, Harmon F G, et al. FKF1 F-box protein mediates cyclic degradation of a repressor of *CONSTANS* in *Arabidopsis*. *Science*, 2005, 309: 293–297
- 19 Fornara F, Panigrahi K C, 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
- 20 Song Y H, Smith R W, To B J, et al. FKF1 conveys timing information for *CONSTANS* stabilization in photoperiodic flowering. *Science*, 2012, 336: 1045–1049
- 21 Liu B, Liu H, Zhong D, et al. Searching for a photocycle of the cryptochrome photoreceptors. *Curr Opin Plant Biol*, 2010, 13: 578–586
- 22 Liu H, Liu B, Zhao C, et al. The action mechanisms of plant cryptochromes. *Trends Plant Sci*, 2011, 16: 684–691
- 23 Wang H, Ma L G, Li J M, et al. Direct interaction of *Arabidopsis* cryptochromes with COP1 in light control development. *Science*, 2001, 294: 154–158
- 24 Jang S, Marchal V, Panigrahi K C, et al. *Arabidopsis* COP1 shapes the temporal pattern of CO accumulation conferring a photoperiodic flowering response. *EMBO J*, 2008, 27: 1277–1288
- 25 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*: CB, 2011, 21: 841–847
- 26 Laubinger S, Marchal V, Le Gourrierec 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
- 27 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
- 28 Endo M, Tanigawa Y, Murakami T, et al. PHYTOCHROME-DEPENDENT LATE-FLOWERING accelerates flowering through physical interactions with phytochrome B and *CONSTANS*. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2013, 110: 18017–18022
- 29 Song Y H, Smith R W, To B J, et al. FKF1 conveys timing information for *CONSTANS* stabilization in photoperiodic flowering. *Science*, 2012, 336: 1045–1049
- 30 Lazaro A, Valverde F, Pineiro M, et al. The *Arabidopsis* E3 ubiquitin ligase HOS1 negatively regulates *CONSTANS* abundance in the

- photoperiodic control of flowering. *Plant Cell*, 2012, 24: 982–999
- 31 Jung J H, Seo P J, Park C M. The E3 ubiquitin ligase HOS1 regulates *Arabidopsis* flowering by mediating CONSTANS degradation under cold stress. *J Biol Chem*, 2012, 287: 43277–43287
- 32 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
- 33 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
- 34 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
- 35 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
- 36 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
- 37 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
- 38 Cerdan P D, Chory J. Regulation of flowering time by light quality. *Nature*, 2003, 423: 881–885
- 39 Backstrom S, Elfving N, Nilsson R, et al. Purification of a plant mediator from *Arabidopsis thaliana* identifies PFT1 as the Med25 subunit. *Mol Cell*, 2007, 26: 717–729
- 40 Oda A, Fujiwara S, Kamada H, et al. Antisense suppression of the *Arabidopsis PIF3* gene does not affect circadian rhythms but causes early flowering and increases *FT* expression. *FEBS Lett*, 2004, 557: 259–264
- 41 Kumar S V, Lucyshyn D, Jaeger K E, et al. Transcription factor PIF4 controls the thermosensory activation of flowering. *Nature*, 2012, 484: 242–245
- 42 Yasui Y, Mukougawa K, Uemoto M, et al. The phytochrome-interacting vascular plant one-zinc finger1 and VOZ2 redundantly regulate flowering in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 2012, 24: 3248–3263
- 43 Wigge P A, Kim M C, Jaeger K E, et al. Integration of spatial and temporal information during floral induction in *Arabidopsis*. *Science*, 2005, 309: 1056–1059
- 44 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
- 45 Taoka K, Ohki I, Tsuji H, et al. 14-3-3 proteins act as intracellular receptors for rice Hd3a florigen. *Nature*, 2011, 476: 332–335
- 46 Aguilar-Martinez J A, Poza-Carrion C, Cubas P. *Arabidopsis* BRANCHED1 acts as an integrator of branching signals within axillary buds. *Plant Cell*, 2007, 19: 458–472
- 47 Niwa M, Daimon Y, Kurotani K, et al. BRANCHED1 interacts with FLOWERING LOCUS T to repress the floral transition of the axillary meristems in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 2013, 25: 1228–1242
- 48 Liu L, Liu C, Hou X, et al. FTIP1 is an essential regulator required for florigen transport. *PLoS Biol*, 2012, 10: e1001313
- 49 Nakamura Y, Andres F, Kanehara K, et al. *Arabidopsis* florigen FT binds to diurnally oscillating phospholipids that accelerate flowering. *Nat Commun*, 2014, 5: 3553
- 50 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
- 51 Sheldon C C, Burn J E, Perez P P, et al. The *FLF MADS box* gene: a repressor of flowering in *Arabidopsis* regulated by vernalization and methylation. *Plant Cell*, 1999, 11: 445–458
- 52 Song J, Irwin J, Dean C. Remembering the prolonged cold of winter. *Curr Biol: CB*, 2013, 23: R807–R811
- 53 Crevillen P, Dean C. Regulation of the floral repressor gene FLC: the complexity of transcription in a chromatin context. *Curr Opin Plant Biol*, 2011, 14: 38–44
- 54 Swiezewski S, Liu F, Magusin A, et al. Cold-induced silencing by long antisense transcripts of an *Arabidopsis* Polycomb target. *Nature*, 2009, 462: 799–802
- 55 Heo J B, Sung S. Vernalization-mediated epigenetic silencing by a long intronic noncoding RNA. *Science*, 2011, 331: 76–79
- 56 Bergonzi S, Albani M C, Ver Loren van Themaat E, et al. Mechanisms of age-dependent response to winter temperature in perennial flowering of *Arabis alpina*. *Science*, 2013, 340: 1094–1097
- 57 Zhou C M, Zhang T Q, Wang X, et al. Molecular basis of age-dependent vernalization in *Cardamine flexuosa*. *Science*, 2013, 340: 1097–1100
- 58 Jung J H, Park J H, Lee S, et al. The cold signaling attenuator HIGH EXPRESSION OF OSMOTICALLY RESPONSIVE GENE1

- activates FLOWERING LOCUS C transcription via chromatin remodeling under short-term cold stress in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 2013, 25: 4378–4390
- 59 Blazquez M A, Ahn J H, Weigel D. A thermosensory pathway controlling flowering time in *Arabidopsis thaliana*. *Nat Genet*, 2003, 33: 168–171
- 60 Edwards K D, Anderson P E, Hall A, et al. FLOWERING LOCUS C mediates natural variation in the high-temperature response of the *Arabidopsis* circadian clock. *Plant Cell*, 2006, 18: 639–650
- 61 Balasubramanian S, Sureshkumar S, Lempe J, et al. Potent induction of *Arabidopsis thaliana* flowering by elevated growth temperature. *PLoS Genet*, 2006, 2: e106
- 62 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
- 63 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
- 64 Lee J H, Chung K S, Kim S K, et al. Post-translational regulation of SHORT VEGETATIVE PHASE as a major mechanism for thermoregulation of flowering. *Plant Signal Behav*, 2014, 9: e28193
- 65 Pose D, Verhage L, Ott F, et al. Temperature-dependent regulation of flowering by antagonistic FLM variants. *Nature*, 2013, 503: 414–417
- 66 Yan Y, Shen L, Chen Y, et al. A MYB-domain protein EFM mediates flowering responses to environmental cues in *Arabidopsis*. *Dev Cell*, 2014, 30: 437–448
- 67 Samach A, Coupland G. Time measurement and the control of flowering in plants. *BioEssays*, 2000, 22: 38–47
- 68 Searle I, Coupland G. Induction of flowering by seasonal changes in photoperiod. *EMBO J*, 2004, 23: 1217–1222
- 69 Kumar S V, Wigge P A. H2A.Z-containing nucleosomes mediate the thermosensory response in *Arabidopsis*. *Cell*, 2010, 140: 136–147