



植物主要光周期成花调控途径及其纬度适应性的研究进展

肖鸿, 赖秋圳, 吕天晓, 范甜, 孔凡江, 田长恩

引用本文:

肖鸿, 赖秋圳, 吕天晓, 等. 植物主要光周期成花调控途径及其纬度适应性的研究进展[J]. 热带亚热带植物学报, 2026, 34(4): 467–478.

在线阅读 View online: <https://doi.org/10.11926/jtsb.5035>

您可能感兴趣的其他文章

Articles you may be interested in

植物营养体胎生研究进展

Research Progress of Vegetative Vivipary in Plants

热带亚热带植物学报. 2020, 28(2): 209–216 <https://doi.org/10.11926/jtsb.4124>

杜鹃属植物与杜鹃灌丛群落的研究进展

Advances in the *Rhododendron* and *Rhododendron* Shrub Communities

热带亚热带植物学报. 2020, 28(5): 527–536 <https://doi.org/10.11926/jtsb.4187>

3种雌雄异熟樟科植物开花动态的比较研究

Comparison Study of Flowering Process in Three Dichogamous Lauraceae Species

热带亚热带植物学报. 2021, 29(2): 162–170 <https://doi.org/10.11926/jtsb.4266>

岩溶与非岩溶区典型植物最适光合模型和光合特征研究

Studies on Optimal Photosynthetic Biochemical Model and Photosynthetic Characteristics of Typical Plants in Karst and Non-karst Regions

热带亚热带植物学报. 2021, 29(2): 187–194 <https://doi.org/10.11926/jtsb.4269>

云南木兰科48种野生植物资源的遗传多样性研究

Studies on Genetic Diversity of 48 Wild Species of Magnoliaceae in Yunnan

热带亚热带植物学报. 2020, 28(3): 277–284 <https://doi.org/10.11926/jtsb.4161>

向下翻页，浏览PDF全文

植物主要光周期成花调控途径及其纬度适应性的研究进展

肖鸿, 赖秋圳, 吕天晓, 范甜, 孔凡江, 田长恩*

(广州大学生命科学学院, 广东省植物适应性与分子设计重点实验室, 广州 510006)

摘要: 光周期是植物能够感知到的最稳定、最可靠的环境信号, 在植物开花时间及其生命周期的调控中具有核心作用。不同植物在进化过程中建立了以 *CO-FT* 模块为核心的光周期调控网络, 并在此基础上演化出多样化的、适应不同生态环境的特定性路径。由于地球自转轴倾斜带来的太阳辐射节律, 地理纬度决定了特定地区日照时长的年际稳定性, 即每年同一时段的光周期相对固定, 因此纬度决定了植物所经历的光周期环境; 而植物对光周期变化的响应也常被用作反映纬度适应性的生物指标。开花作为植物对光周期变化最敏感的表型之一, 成为研究植物纬度适应性的一个重要切入点。当前的研究主要集中于拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)、大豆(*Glycine max*)和水稻(*Oryza sativa*)等典型长日照与短日照植物的光周期途径的开花调控机制。该文将以这3种植物的光周期途径及其纬度适应性为主展开综述: 拟南芥形成了以 *CO* (*constans*) 正调控 *FT* (*flowering locus T*) 的经典长日照促花模型; 大豆演化出以 *E1* 为核心、抑制 *FT* 表达的短日照调控机制, 并在不同纬度形成多样化适应策略; 水稻则同时保留了保守的 *OsGI-Hd1-Hd3a* 途径和特有的 *Ghd7-Ehd1-Hd3a/RFT1* 途径, 增强了对光周期环境的适应性。通过对比分析, 展示了主要的植物光周期成花调控途径的保守性、多样性和纬度适应性, 为该途径的深入研究和作物育种提供参考。

关键词: 光周期; 开花; 纬度适应性; *CO-FT*; *GmGI-E1-FT*; *Ghd7-Ehd1-Hd3a/RFT1*

doi: 10.11926/jtsb.5035 CSTR:32235.14:jtsb.5035

Research Progress on Major Photoperiod Flowering-regulation Pathways in Plants and Their Latitudinal Adaptation

XIAO Hong, LAI Qiuzhen, LÜ Tianxiao, FAN Tian, KONG Fanjiang, TIAN Chang'en*

(Guangdong Provincial Key Laboratory of Plant Adaptation and Molecular Design, School of Life Sciences, Guangzhou University, Guangzhou 510006, China)

Abstract: Photoperiod is the most stable and reliable environmental signal perceived by plants, playing a core role in regulating flowering time and life cycle. During evolution, diverse plant species have established photoperiodic regulatory networks centered on the *CO-FT* module, which have further diversified into lineage-specific pathways adapted to different ecological environments. Due to the solar radiation rhythm caused by the tilt of the Earth's axis of rotation, geographical latitude determines the interannual stability of day length in a given region, that is, the photoperiod remains relatively constant at the same time each year. Therefore, latitude defines the photoperiodic environment experienced by plants. Conversely, plant responses to changes in photoperiod are often used as biological indicators of latitude adaptation. Flowering, as one of the most sensitive phenotypes to photoperiod changes, has become an important entry point for studying the latitudinal

收稿日期: 2025-06-03 接受日期: 2025-07-24

基金项目: 国家自然科学基金重大项目(32090064); 国家自然科学基金青年科学基金项目(32201800); 广东省自然科学基金项目(2020A1515011423)资助

This work was supported by the Major Program of the National Natural Science Foundation of China (Grant No. 32090064), the Youth Science Fund of the National Natural Science Foundation of China (Grant No. 32201800), and the Project for Natural Science in Guangdong (Grant No. 2020A1515011423).

作者简介: 肖鸿(1999年生), 男, 硕士, 主要从事植物分子遗传学研究。E-mail: hsiaohong@foxmail.com

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: biocetian@gzhu.edu.cn

adaptability of plants. Current research mainly focuses on the flowering regulation mechanisms of the photoperiod pathways in typical long-day and short-day plants such as *Arabidopsis thaliana*, *Glycine max*, and *Oryza sativa*. This article will mainly review the photoperiod pathways and latitudinal adaptability of these three plants: *Arabidopsis thaliana* has formed a classic long-day flowering promotion model centered on the positive regulation of *FT* (flowering locus T) by *CO* (constans); *Glycine max* has evolved a short-day regulatory mechanism centered on *E1* that inhibits the expression of *FT* and has developed diverse adaptation strategies at different latitudes; *Oryza sativa* retains both the conserved *OsGI-Hd1-Hd3a* pathway and the unique *Ghd7-Ehd1-Hd3a/RFT1* pathway, enhancing its adaptability to photoperiod environments. Through comparative analysis, the conservation, diversity, and latitudinal adaptability of the main plant photoperiod flowering regulation pathways are demonstrated, providing a reference for in-depth research on this pathway and crop breeding.

Key words: Photoperiod; Flowering; Latitudinal adaptation; *CO-FT*; *GmGI-E1-FT*; *Ghd7-Ehd1-Hd3a/RFT1*

光周期是植物能够感知到的最稳定、最可靠的环境信号,对植物生命周期尤其是开花时间的调控至关重要。尽管植物光周期途径的分子调控机制已在模式植物拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)中得到深入解析,相关综述也较为系统地总结了该领域的研究进展,但随着不同植物在长期进化过程中对环境的适应,逐渐形成了既保守又多样的光周期调控策略。据统计,在拟南芥中已鉴定出至少 177 个与光周期调控相关的基因。其中,绝大多数通过 *CO* (constans)蛋白调节 *FT* (flowering locus T)的转录启动及 *FT* 蛋白的远程运输而精细地调控成花时间^[1]。

此外,植物光周期途径不仅受控于内源基因网络,也与纬度梯度下的环境变化密切相关。不同纬度地区的日照长度显著不同,导致植物在光周期感应机制上产生分化,从而实现对特定生态位的适应^[2]。

为更全面的理解光周期途径的进化特征与物种间的适应性差异,本文以拟南芥、水稻(*Oryza sativa*)和大豆(*Glycine max*) 3 种具有代表性的模式植物或农作物,围绕其光周期途径中的核心基因、调控网络及其与纬度适应性的关系进行比较。通过归纳与对比分析,总结光周期调控机制中的共性规律与物种特异性差异,以便更深入地理解植物对光周期信号的适应,为作物育种改良与地理适应性拓展提供参考依据。

1 主要光周期成花途径

1.1 GI-CO-FT 途径

1.1.1 拟南芥

拟南芥是长日照植物,其开花时间主要受到光

周期的调控(图 1)。

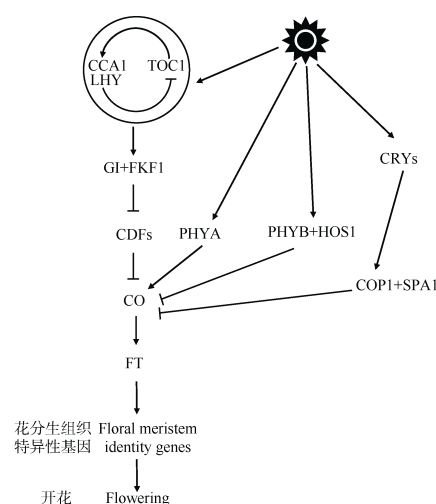


图 1 拟南芥光周期开花途径。↓: 促进; ↑: 抑制。下同

Fig. 1 Photoperiodic flowering pathway in *Arabidopsis thaliana*. ↓: Promotion; ↑: Inhibition. The same below

光感受器的作用 光周期信号的感知起始于植物叶片中的光受体,主要包括 3 类:光敏色素(phytochromes, PHYs)、隐花色素(cryptochromes, CRYs)和向光素(phototropins),其中,光敏色素主要感知红光与远红光,拟南芥中存在 PHYA、PHYB、PHYC、PHYD 和 PHYE 等 5 个成员。PHYA 在长日照条件下促进开花,而 PHYB 抑制开花;PHYC 在不同光周期条件下可能具有双重功能,与 PHYA 协同促进开花,或在短日照条件下延迟开花^[3-5]。隐花色素包括 CRY1、CRY2 和 CRY3,主要吸收蓝光和紫外光。其中 CRY1 和 CRY2 在长日照条件下稳定关键开花促进蛋白,显著促进开花^[6];CRY3 是否参与开花调控尚不明确。相较之下,向光素虽

为典型的蓝光受体,但目前尚无其参与开花调控的明确证据。这些光感受器通过感知环境光周期信号,向生物钟输出信号,从而调控光周期途径下游的成花时间调控机制。

生物钟调控 拟南芥昼夜节律通过核心因子,如 *CCA1* (circadian clock associated 1)、*LHY* (late elongated hypocotyl)和黄昏表达的 *TOC1* (timing of *CAB* expression 1)、*APRRs* (*Arabidopsis* pseudo-response regulator 1)^[7]。*TOC1* 同源物 *PRR9*、*PRR7*、*PRR5* 和 *PRR3* 在一天中按顺序表达,并在从黎明到黄昏抑制 *CCA1* 和 *LHY* 转录方面表现出部分冗余功能;它们与 *CCA1* 和 *LHY* 形成额外的调节回路。反过来, *CCA1* 和 *LHY* 转录抑制 *PRR5*、*PRR3*、*TOC1*、*GI* (*gigantea*)和由 *ELF3* (early flowering 3)、*ELF4*、*LUX* (*lux arrhythm*)^[8-9]组成的 *EC* (evening complex) 的表达,但在早晨激活 *PRR9* 和 *PRR7* 表达^[10]。在晚上, *EC* 起转录阻遏物的作用,抑制 *PRR9* 和 *PRR7* 的表达,从而释放 *CCA1* 和 *LHY* 的阻遏物^[11]。此外, *GI* 是一种植物特异性蛋白质基因,其在早晨受到 *CCA1* 和 *LHY* 复合物的抑制,而在晚上受到 *TOC1* 和 *EC* 的抑制,通过未知机制诱导 *CCA1* 和 *LHY*^[9,12] 与具有 E3 泛素连接酶活性的光感受器 *ZTL* (*zeitlupe*) 相互作用,从而介导 *PRR5* 和 *TOC1* 的蛋白酶体降解^[13-14]。最新研究表明, *B-box* 结构域转录因子 *BBX19* (*B-box domain protein 19*)可通过与 *PRR* 蛋白互作,调节 *CCA1*、*LHY* 等“清晨基因”的转录节律,从而强化生物钟对光周期信号的调控精度^[15]。

光周期成花调控途径关键基因 昼夜节律时钟信号输出的重要基因包括 *GI*、*CO* 和 *FT*。*CO* 编码具有 *B-box* 锌指结构的转录因子,其表达受昼夜节律时钟的调节,具有 24 h 周期性振荡,其 mRNA 在昼夜周期中由生物钟精确调控,表达峰值出现在傍晚^[16]。然而, *CO* 蛋白的稳定性受光照调控显著,仅在光照下才能积累并行使功能。在长日照条件下, *CO* 基因的转录在下午到傍晚逐渐积累,并与光照时间重叠,此时稳定存在的 *CO* 蛋白可激活下游开花促进因子 *FT* 的表达,从而促进开花;在短日照条件下, *CO* 的转录高峰落在黑暗时段,由于黑暗中 *CO* 蛋白不稳定而迅速降解, *FT* 无法被激活,植物因此延迟开花^[17]。在长日照条件下,早晨 *CO* 启动子受到 *CDFs* (*cycling DOF factors*)的抑制^[18]。这些 *DOF* 家族转录因子通过结合 *CO* 启动子阻碍其转录,形成开花抑制机制^[19]。随着日照延长, *flavin-*

binding、*kelch repeat*、*FKF1* (*F-box 1*)和 *GI* 在午后形成复合物,具有 E3 泛素连接酶活性,靶向 *CDF* 蛋白进行泛素化降解,从而解除其对 *CO* 转录的抑制^[18]。随后, *bHLH* 类转录因子如 *FBH1*~*FBH4* (*flowering BHLH 1*~*BHLH 4*)通过 *E-box* 元件进一步激活 *CO* 表达^[20]。*CO* 蛋白的稳定性调控是实现光周期敏感性的重要一环。*CO* 蛋白在早晨降解,并在黄昏时趋于稳定。早晨, *PHYB* 吸收红光并与含有 *RING finger* 结构域的 E3 泛素连接酶 *HOS1* (*high expression of osmotically responsive gene 1*)相互作用,促进 *CO* 蛋白的降解^[21];而进入夜间阶段,拟南芥 *SPA* 家族成员与另 1 个含 *RING finger* 结构域的 *COP1* 形成功能性复合体,该复合体通过 *WD* 重复结构域特异性识别 *CO* 蛋白,进而启动其降解程序^[22]。*CRY2* 在蓝光下发生磷酸化,增强其与 *SPA* 的互作,抑制 *COP1*-*SPA* 复合物活性,保障 *CO* 蛋白稳定^[23]。此外, *CO* 还可与 *PHL* (*phytochrome-dependent late flowering*)蛋白竞争性结合,避免其被 *PHYB* 介导降解,进一步增强蛋白稳定性。*PhyA* 通过抑制 *COP1*-*SPA1* 复合物来稳定 *CO* 蛋白并促进开花,而红光激活的 *PhyB* 与 *HOS1* 相互作用促进 *CO* 蛋白降解^[21]。最新研究揭示, *CO* 蛋白在调控 *FT* 表达中发挥核心作用。*CO* 通过其 *CCT* 结构域与核因子 *Y* 家族(*NF-YB/YC*)蛋白形成三聚体复合物,识别并结合到 *FT* 启动子上的 *TGTG* 类顺式元件,直接激活 *FT* 的转录^[24]。此外, *CO* 也可与茉莉酸信号通路抑制因子 *JAZ* (*jasmonate ZIM-domain*)蛋白形成复合物,参与环境胁迫下的开花调节^[25]。光周期途径输出 *CO* 促进 *FT* 表达^[26]。*FT* 蛋白是成花素的核心分子,其在叶片合成后通过韧皮部运输至茎尖分生组织(*SAM*),与 *bZIP* 转录因子 *FD* (*flowering locus D*)及 *14-3-3* 蛋白形成转录激活复合体,启动花器官分化基因如 *AP1* (*apetala 1*)的表达,诱导开花^[27]。*FT* 基因本身的转录受多种抑制因子和表观遗传机制调控。抑制因子如 *TEM1/2* (*tempranillo 1/2*)^[28]、*SVP* (*short vegetative phase*)、*FLC* (*flowering locus C*)^[29-30]及其家族成员等均可结合到 *FT* 启动子,招募 *PRC2* (*polycomb repressive complex 2*)、*LHP1* (*like heterochromatin protein 1*)等表观遗传因子,在 *FT* 启动子或 5'UTR 区域沉积 *H3K27me3* 等抑制性组蛋白修饰,从而封闭其转录。另一方面,激活因子如 *CIB1* (*cryptochrome interacting BHLH 1*)在蓝光诱导下可与 *CRY2* 相互作用,结合到 *FT* 启动子的 *E-box* 元件,协同激活其

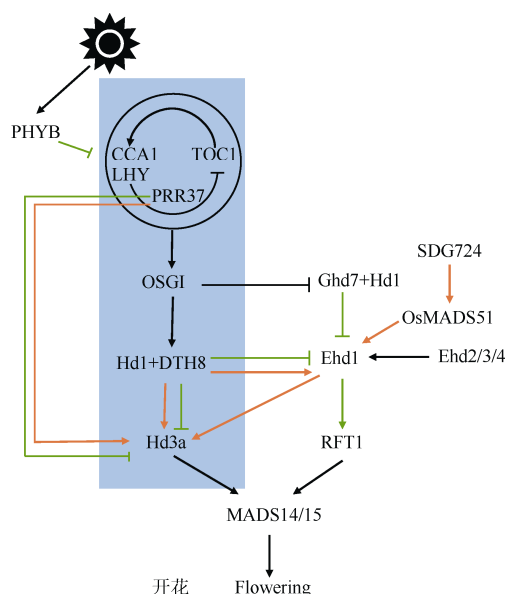


图3 水稻光周期开花途径。蓝色背景为 *OsGI-Hd1-Hd3a* 途径; 整图为 *Ghd7-Ehd1-Hd3a/RFT1* 途径; 绿色为长日照; 橙色为短日照。

Fig. 3 Photoperiodic flowering pathway in rice (*Oryza sativa*). Blue background show *OsGI-Hd1-Hd3a* pathway, while entire diagram is *Ghd7-Ehd1-Hd3a/RFT1* pathway. Green denotes long-day, and orange denotes short-day.

下, *Hd1* 作为转录激活因子, 直接结合 *Hd3a* 启动子, 诱导其表达, 促进开花; 而在长日照条件下, *Hd1* 则转变为转录抑制因子, 阻断 *Hd3a* 表达, 从而延迟开花^[48]。这种“昼长依赖的双重功能”是水稻 *CO* 类基因调控的显著特点。与 *CO* 相似, *Hd1* 表达受节律钟调控。生物钟基因高度保守, 水稻的 *OsLHY* 与拟南芥的 *LHY*、*CCA1* 同源, *OsPRR37*、*OsPRR59* 和 *OsPRR1* 对应拟南芥的 *APRRs* 基因家族, 因此水稻与拟南芥在昼夜节律核心环路的调控机制上表现出显著的保守性^[49]。

Hd1 的上游调控因子 *OsGI* (*OsGigantea*) 与其协同, 维持其表达节律。*OsGI* 可通过稳定 *Hd1* 转录并调控光敏色素 *OsphyA/B* 的光信号输出, 增强 *Hd1* 对日长变化的响应能力^[50]。*DTH 8* (days to heading 8) 编码 NF-YB 转录因子的 HAP3 亚基, 其能够结合 *Hd3a* 启动子以增强 H3K27 三甲基化并抑制 *Hd3a* 表达^[50]。最终, *Hd3a* 蛋白在叶片合成后, 通过韧皮部运输至茎尖分生组织 (SAM), 与 14-3-3 蛋白和 *OsFD1* (flowering locus D homolog) 形成成花素激活复合物 (florigen activation complex, FAC), 激活 AP1-like MADS-box 基因如 *OsMADS14*、*OsMADS15* 的表达, 启动花芽分化^[51-52]。

1.1.4 其他植物

CO-FT 途径存在多种植物中, 是调控开花时间的重要机制, 显示出高度保守性。菊花 (*Chrysanthemum*) 等短日照植物中, *FT* 同源基因在短日照条件下表达上调, 促进开花^[53]。在百合 (*Lilium* spp.) 等观赏植物中也发现 *FT* 类似基因参与光周期调控开花^[54]。在禾本科植物中, 如水稻、小麦 (*Triticum aestivum*) 和大麦 (*Hordeum vulgare*), 也存在类似的 *CO-FT* 模块。水稻中的 *Hd1* (*CO* 同源基因) 和 *Hd3a* (*FT* 同源基因) 协同调节开花^[55]; 小麦中 *TaFT1* 在春化和光周期信号下启动表达, 诱导开花^[56]。在大豆中, *E1* 等基因抑制 *FT* 同源基因 (*GmFT2a/5a*) 表达, 虽然 *CO* 功能有差异, 但 *FT* 依旧是核心开花信号整合子^[36]。这些研究表明, 尽管不同植物的光周期敏感性和调控网络存在差异, *CO-FT* 途径或其功能模块在开花调控中具有广泛的保守性。

1.2 大豆特有的光周期成花途径 (*GmGI-E1-FT*)

大豆作为典型的短日照作物, 其开花时间受光周期高度调控 (图2)。大豆光周期调控途径起始于叶片中光感受器对环境光信号的感知, 其中关键的光感受器为光敏色素家族。大豆中的 *E3* 和 *E4* 基因分别编码 *GmPHYA3* 和 *GmPHYA2*, 感知光信号中红光 (R) 与远红光 (FR) 的强度及其比值 (R:FR)^[57]。具体而言, *GmPHYA3* 在高 R:FR 比率的长日照条件下调控开花, 而 *GmPHYA2* 则在低 R:FR 比率下对长日照开花起主要作用^[58]。

光敏色素的遗传型显著影响大豆对光周期的响应。*E3 E4* 双显性基因型表现出高度光周期敏感性, 导致开花及成熟显著延迟; 相反, *e3 e4* 双隐性基因型则表现为光周期不敏感, 易于早期开花和成熟^[59]。*E3/E4* 通过感知光信号, 调控下游开花抑制因子 *E1* 的表达, *E3* 的影响尤为显著。此外, *E3/E4* 还可上调 *E2* (*GmGla*)、*GmPRR3a* 和 *GmPRR3b* 等关键生物钟基因的表达。值得注意的是, 这一调控在短日照条件下显著减弱, 显示出光敏色素在光周期信号初步感知及调控中的核心地位。

大豆中保留了多个与拟南芥同源的核心生物钟基因, 这些基因在光周期调控开花中发挥关键作用, 包括 *J* (*GmELF3*)、*Tof16* (*GmLHYs*)、*Tof11* (*GmPRR3a*) 和 *Tof12* (*GmPRR3b*) 等^[60]。在短日照诱导条件下, *GmELF3* 和 *GmLHYs* 协同抑制开花抑制因子 *E1* 和其同源基因 *EIL* 的表达。*GmELF3* 与 *GmLUX1* 和 *GmLUX2* 形成 EC 复合物, 能够直接结合

至 *E1/EIL* 启动子区域的顺式作用元件, 从而实现转录抑制^[61]。

在光感受器的调控下, *GmELF3* 的表达受 *E3/E4* 抑制。短日照条件下该抑制解除, 使 *GmELF3* 能更有效地下调 *E1* 表达, 解除对关键开花促进基因 *GmFT2a* 和 *GmFT5a* 的抑制, 进而加速开花进程^[62]。在长日照下, *E3/E4* 诱导表达 *GmPRR3a* 和 *GmPRR3b*, 这 2 个基因可抑制 *GmLHYs* 的表达, 从而部分解除对 *E1* 的抑制, 维持 *E1* 的高表达水平^[60,63]。此外, *E2 (GmGla)* 亦在长日照条件下被 *E3/E4* 上调, 调控 *GmCOL1a/GmCOL1b* 的表达并可能通过反馈环影响 *E1* 活性^[36]。

E1 基因是大豆光周期调控开花的核心抑制因子, 它编码一种豆科植物特有的转录因子^[64]。除了 *E1* 基因本身, 大豆还有 2 个与其同源的基因 *E1La* 和 *E1Lb*, 它们都具有抑制开花的功能, *E1* 基因的表达模式受到光周期的显著影响, 在短日照条件下, 其表达受到强烈抑制; 而在长日照条件下, *E1* 的表达显著诱导, 并呈现出双峰式的日表达节律^[42]。*E1* 通过精准调控 *FT* 类基因表达发挥功能。其主要抑制开花促进因子 *GmFT2a (E9)* 和 *GmFT5a* 的表达, 同时上调开花抑制基因 *GmFT1a* 和 *GmFT4 (E10)*。因此, *E1-GmFT* 在大豆光周期响应中居于核心地位, 长日照下, 高表达的 *E1* 抑制 *GmFT2a/GmFT5a*, 诱导 *GmFT1a/GmFT4a*, 推迟开花; 短日照下 *E1* 表达下降, 解除对 *GmFT2a/5a* 的抑制, 促进开花^[40,43-44]。*E1* 的表达还受生物钟调控, 如 *GmELF3* 和 *GmLHYs* 在短日照下下调 *E1*^[65], 是大豆短日照开花的关键调控模块: *phyA (E3/E4)-GmELF3/GmLHY-E1/EIL-FT2a/FT5a*。

1.3 水稻特有的光周期成花途径 (*Ghd7-Ehd1-Hd3a/RFT1*)

如图 3 所示, 水稻特有的成花调控模块围绕 *Ghd7* (grain number, plant height, and heading date 7) 和 *Ehd1* (Early heading date 1) 展开^[66]。*Ghd7* 编码 CCT 结构域蛋白, 在长日照下表达增强, 抑制 *Ehd1* 表达, 从而间接抑制 *Hd3a* 和 *RFT1* 的表达, 延迟开花; 而在短日照条件下, *Ghd7* 表达降低, 解除对 *Ehd1* 的抑制, *Ehd1* 上调激活 *Hd3a* 和 *RFT1*, 促进开花^[67]。此外, 在长日照条件下, *Ghd7* 和 *DTH8* 都可以与 *Hd1* 相互作用, 形成一个强阻遏物复合物, 抑制 *Ehd1* 的表达, *Hd1* 还可通过直接结合 *Ghd7* 启动子, 促进 *Ghd7* 的表达, 形成正反馈调控^[50,68]。作为开

花阻遏物的 *Ghd7* 通过 *PhyA* 同型二聚体或 *PhyB-PhyC* 异型二聚体在早晨被红光急性诱导, 而 *Ghd7* 的阻遏活性在转录后受 *PhyB* 调节。具体来说, 当 *PhyB* 被红光激活时, 它会发生构象变化, 使其能够与 *Ghd7* 蛋白相互作用, 这种相互作用导致 *Ghd7* 泛素化并随后通过 26S 蛋白酶体途径降解, 从而减轻其阻遏活性并促进开花^[69]。

Ehd1 作为 AP2 类转录因子, 是水稻中特有的成花促进因子, 直接激活 *Hd3a* 和 *RFT1* 的表达。多个因子通过正向调控 *Ehd1* 表达, 如 *Ehd2 (OsIDD8)*、*Ehd3 (OsMADS50)*、*Ehd4 (MYB 家族因子)* 和蓝光响应因子 *OsMADS51*, 增强水稻在短日照下的成花能力。与此同时, *Ghd8 (OsHAP3)*、*OsCOL4 (CO-like 4)* 和 *OsMFT1 (mother of FT 1)* 等负调控因子在长日照条件下抑制 *Ehd1*, 构建一套高效的光周期应答回路^[70-72]。

水稻中存在 2 个主要的 *FT* 同源基因: *Hd3a* 和 *RFT1* (rice flowering locus T1)。*Hd3a* 在短日照条件下起主导作用, 而 *RFT1* 在 *Hd3a* 表达受限时 (如长日照下) 补偿其功能, 维持成花信号的输出。两者均能编码成花素蛋白, 形成 FAC 复合体激活 SAM 中的 *MADS-box* 类成花基因^[73]。

近年研究表明, 水稻的光周期途径也受到多种表观遗传因子的调控。如 *SDG724* 和 *OsTrx1* 通过 *H3K36me3* 修饰激活 *Ehd1* 和 *OsMADS50* 表达^[73]; *OsLFL1 (leafy flowering locus1)* 作为生长抑制因子则能招募 *PRC2* 复合物介导 *H3K27me3* 沉积, 抑制成花相关基因表达^[71]。这些表观调控机制为光周期响应增添了多层次精细调控。

不同植物在长期进化中建立了以 *CO-FT* 为核心的成花调控框架, 并衍生出种属特异的调控机制以适应各自的生态环境。大豆通过 *E1* 中心模块抑制 *FT* 类基因表达、水稻则依赖 *Ghd7-Ehd1* 途径整合光周期与营养生长信号。这些调控系统不仅决定了植物的开花时间, 也深刻影响其对光周期长度变化的敏感性。因此, 植物光周期途径的多样性与其地理分布密切相关, 是实现纬度生态适应性的关键因素。

2 光周期途径与纬度适应性

光周期途径在植物适应不同纬度环境中发挥着关键作用^[46]。由于地球不同纬度地区的光照时长存在显著差异, 植物必须通过精细调控光周期成花

途径, 以在适宜的季节完成生殖生长, 确保后代延续。高纬度地区通常日照时间长, 植物需具备长日感应能力以抓住短暂的生长季节; 而低纬度地区则多为短日环境, 植物则倾向于在短日条件下开花^[74-75]。不同物种通过调节光周期途径中核心基因(*CO*、*FT*、*E1* 和 *Hdl* 等)的表达模式、功能变异或调控网络, 形成了适应特定纬度条件的成花策略。因此, 研究光周期途径与纬度适应性的关系, 不仅有助于理解植物的生态适应机制, 也为作物的地域化种植与育种改良提供了理论依据。

2.1 拟南芥的纬度适应性

拟南芥广泛分布于从地中海沿岸至斯堪的纳维亚半岛的不同纬度区域, 其开花时间在不同地理群体中表现出显著的纬度梯度变化, 反映出对当地光周期和温度等环境因子的适应性进化^[76-77]。高纬度地区的拟南芥种群往往具有延迟开花的特征, 而低纬度或温暖地区的种群则倾向于快速完成生命周期, 展现出光周期响应策略的生态多样性。在分子遗传层面, *FRI* (*frigida*)和 *FLC* (*flowering locus C*) 构成了拟南芥开花时间调控的重要通路。功能性 *FRI* 等位基因可增强 *FLC* 的表达, 从而抑制下游成花基因 *FT* 和 *SOC1* (*suppresspr of pverex pression of constans 1*)的转录, 延迟开花。研究表明在高纬度分布的生态型中, 功能性 *FRI*-高表达 *FLC* 组合广泛存在, 有助于植物通过春化机制避免冬季提前开花^[76,78]。而在来自低纬度的夏年型群体中, *FRI* 常发生功能缺失突变, 导致 *FLC* 表达水平显著下降, 从而缩短营养生长期, 快速进入生殖发育阶段^[79]。除春化通路外, 光周期响应通路中的 *CO-FT* 模块也在拟南芥纬度适应性中发挥重要作用。*CO* 基因的表达受到昼夜节律和光信号的共同调控, 从而影响 *FT* 的表达水平, 进而调节开花时间。此外, 拟南芥还通过调节生物钟相关基因 *CCA1* 和 *LHY* 的表达, 响应不同的光周期和温度条件, 以实现对环境的适应^[80]。研究表明在低纬度生态型如 *Ler* (*Arabidopsis thaliana landsberg erecta*)中, *CO-FT* 通路表达启动更早、激活更强, 有利于快速完成生命周期; 而高纬度种群则常表现出 *CO* 延迟表达和 *FT* 启动滞后, 以适应更长的光照周期^[81]。

综上所述, 拟南芥通过 *FRI-FLC* 和 *CO-FT* 双通路的调控变异, 构建出多样化的开花时间调控网络, 以应对不同纬度下的光周期差异。这一分子网络的地域性变异构成了拟南芥纬度适应性的遗传

基础, 也为理解其他物种的纬度适应进化提供了参考模型。

2.2 大豆的纬度适应性

在高纬度地区, 生长季节短, 长日照条件下大豆开花延迟, 影响产量。为适应高纬度环境, 大豆通过获得光周期不敏感等位基因如 *e3*、*e4*、*e1* 等, 解除对 *GmFT2a* 和 *GmFT5a* 的抑制, 促进适时开花^[82]。此外, *GmPRR3a* 和 *GmPRR3b* (*APRR3* 同源物, *Tof11/Tof12*)通过削弱节律因子 *LHY* 对 *E1* 的抑制, 从而增强 *E1* 表达, 延迟开花; 而其突变体 *tof11-1/tof12-1* 则在高纬度品种中被正向选择, 缩短生育期, 适应短生长季节^[60]。新的研究表明, *qFT13-3* 位点的 *H1* 单倍型与早熟性状相关, 其 *CRISPR/Cas9* 诱导的突变体在自然长日照条件下表现为更早的开花和成熟, 而不影响产量, 提供了适用于高纬度地区的大豆育种材料^[83]。在低纬度地区, 日照时间短, 大豆容易过早开花, 影响产量。为克服这一问题, 大豆通过获得长幼年(*long juvenile*, *LJ*)性状, 延长营养生长期。*Lj16.1* 和 *Lj16.2* 分别编码 *GmFT2a* 和 *GmFT5a*, 其突变体表现为显著延迟开花, 延长营养生长期^[62,84]。此外, *J* 基因(*GmELF3*)和 *GmLUX1/GmLUX2* 组成的大豆昼夜节律晚间复合物 *EC*, 在短日照条件下抑制 *E1* 的表达, 解除对 *GmFT2a* 和 *GmFT5a* 的抑制, 促进开花。敲除 *GmLUX1/GmLUX2* 可完全丧失光周期敏感性, 表明 *EC* 复合物是调控 *FT* 表达的核心节点^[61]。

近年来, 多项研究揭示了大豆光周期适应性调控的关键新机制, 为南方低纬度地区的大豆育种提供了理论基础与分子靶点。*GmEID1* 作为 *F-box* 蛋白, 通过与光感受因子 *E3/E4* 及 *J* 蛋白的互作, 调控 *E1* 的表达, 从而调节开花时间; 其突变体在多地田间表现出显著增产潜力^[85]。此外, 转录因子 *GmNF-YC4* 被发现可抑制 *GmFT2a* 和 *GmFT5a* 的表达, 延迟开花, 其自然变异与大豆纬度适应性高度相关^[86]。与此同时, *F-box E3* 连接酶 *ZTL2* 与 *FKF1* 通过对 *E2* 蛋白稳定性的拮抗调控, 也在调节开花时间和适应不同光周期中发挥关键作用^[87]。这些研究共同揭示了大豆在光周期信号感知与转导过程中的复杂调控网络, 丰富了我们对其开花时间调控机制的理解, 并为提升大豆在不同纬度生态环境中的适应能力、指导广适性育种提供了新的理论依据。

2.3 水稻的纬度适应性

在不同纬度生态系统中, 水稻通过重构其光周

期调控网络实现对日照时长的适应,关键开花基因在籼稻与粳稻、热带与温带品种间的表达模式与互作机制存在显著差异。在低纬度地区(如热带和亚热带),由于日照时间接近或短于临界光周期,水稻多依赖 *Ehd1-Hd3a/RFT1* 通路启动开花。*Ehd1* 为 B 类响应调节因子,能够激活 *Hd3a* 和 *RFT1* 的表达,促成花信号的输出,适应短日环境^[88]。而在长日照条件下,诸如 *Ghd7*、*DTH8* (*Ghd8*)、*OsPRR37* 等光周期抑制因子表达增强,强烈抑制 *Ehd1* 的转录活性,从而推迟 *Hd3a* 和 *RFT1* 的表达,延迟抽穗,有利于增加营养生长期,提高产量潜力^[48,88]。不过,这类抑制因子在低纬度籼稻中常发生自然突变或表达下调,形成非功能型等位变异,缓解其抑花效应,使水稻即便在短日照条件下也能及时开花^[50]。在高纬度地区(如东北亚和日本北部),水稻需要在长日照环境中维持一定的光周期响应能力。*Hd1* 是典型的光周期调控因子,在不同品种中表现出功能分化,在低纬度籼稻中多为无功能或抑花型突变,而在高纬度粳稻中则多为激活型,有助于维持对长日照的适度反应,从而确保适时开花^[48]。类似地,*Ghd7* 在高纬度品种中维持表达,推迟开花,有利于充分积累营养,而在低纬度生态型中其功能常被削弱^[84]。此外,*RFT1* 作为 *Hd3a* 的近缘同源基因,在 *Hd3a* 表达受限的情境下可发挥表达补偿作用,尤其在长日照条件下成为主要成花信号。高纬度粳稻中 *RFT1* 的激活性被认为对打破光周期限制、维持正常抽穗与开花至关重要^[52]。这些开花相关基因在不同生态型水稻中形成了动态互作网络。各基因在表达强度、时间窗与功能状态上的差异性组合,构建起水稻对不同光周期的纬度适应性基础。在短日照区,开花促进因子通路被优先激活,而在长日照区则通过延迟通路调节开花时间窗协同完成适应调控。这种对光周期信号的重构能力是水稻纬度适应性的关键遗传基础^[48,52,66]。

光周期途径的可塑性和多样性是植物适应不同纬度环境的关键分子基础。拟南芥通过调节光周期途径中核心因子的表达节律,实现对光照时长和温度的精准响应,形成了明显的纬度梯度适应性;大豆则依赖 *E1* 为核心的豆科特异性调控模块,通过感光因子、生物钟组分与 *FT* 类基因之间的协同作用,构建了适应不同光周期环境的复杂网络;水稻则通过 *OsGI-Hd1-Hd3a* 和 *Ghd7-Ehd1-Hd3a/RFT1* 2 条调控途径的互作,协调不同生态区的开花时间

调控。这些植物通过调控 *CO/FT* 类途径中的不同分子节点,实现了对生境中光周期条件的适应性优化。深入理解光周期途径与纬度适应性的关系,不仅揭示了植物成花调控的进化多样性,也为作物在不同地区的合理布局和适应性改良提供了重要理论支持与分子靶点。

3 结语

植物通过感知日照长度即光周期的变化调节开花时间,是其对季节节律适应的重要进化策略。尽管光周期调控机制在不同植物中具体路径各异,但整体框架展现出高度的保守性,尤其以 *CO-FT* 途径为代表的信号途径在拟南芥、水稻和大豆等植物中广泛存在。*CO* 通常作为昼夜节律的输出因子,感知光信号后启动 *FT* 表达,从而驱动成花信号的产生与传导。这一“光感知-生物钟-成花素”三者协同作用的核心结构,是光周期途径演化中得以长期保留的重要基础。

比较拟南芥、大豆和水稻的光周期相关基因可以发现,尽管整体调控框架具有高度保守性,但不同植物在信号传导路径和关键因子功能上仍表现出显著差异。拟南芥中,*CO* 直接激活 *FT* 以促进开花,调控关系较为简洁;而在大豆中,*CO-like* 因子多数缺乏激活能力,其光周期调控主要依赖 *E1* 途径,*E1* 通过抑制 *FT2a* 和 *FT5a* 并促进 *FT4* 表达,从而整体延迟开花,呈现出与拟南芥相反的趋势。同时,水稻在 *Hd1-Hd3a* 途径和 *Ghd7-Ehd1* 途径中实现双重调节,*Hd1* 在短日条件下促进 *Hd3a* 表达而在长日条件下抑制其表达,*Ghd7* 则在长日条件下抑制 *Ehd1* 和 *Hd3a*,从而提升了对不同光照环境的适应性。由此可见,虽然光周期途径的核心机制在不同物种间得到保留,但其具体的调控模式和基因功能变异反映了植物在进化过程中对不同纬度与环境条件的适应。

光周期途径的调控差异直接推动了植物对不同纬度光照条件的适应。拟南芥主要分布在中高纬度区域,依靠调控 *CO* 蛋白稳定性来精确感知长日信号,从而控制 *FT* 表达时机;大豆通过调节 *E1-FT* 途径上关键因子的表达水平,实现对日照变化的灵活响应,进而适应了从低纬到高纬的广泛种植分布;水稻原产于热带和亚热带,但通过对 *Ghd7* 和 *Ehd1* 等因子的选择性利用与自然变异,已能适应更

高纬度的生境。可见, 光周期途径的调控网络不仅决定了植物的开花时间, 也深刻影响了其地理分布范围和品种区域化。

未来研究可进一步聚焦于光周期调控网络中关键因子的分子功能解析、调控机制精细化建模以及基因间协同作用的动态特征。同时, 结合多组学技术挖掘自然种质中的有利等位变异, 有望加速构建更加适应不同纬度和气候区的优良品种。在全球气候变化与粮食安全压力日益严峻的背景下, 深入理解和应用光周期途径调控机制, 将为实现作物高产、稳产与区域适应性育种提供重要的理论依据与技术支持。

参考文献

- [1] TAKAGI H, HEMPTON A K, IMAIZUMI T. Photoperiodic flowering in *Arabidopsis*: Multilayered regulatory mechanisms of *constans* and the florigen flowering locus T [J]. *Plant Commun*, 2023, 4(3): 100552. doi: 10.1016/j.xplc.2023.100552.
- [2] GENDRON J M, STAIGER D. New horizons in plant photoperiodism [J]. *Annu Rev Plant Biol*, 2023, 74: 481–509. doi: 10.1146/annurev-arplant-070522-055628.
- [3] TRIPATHI S, HOANG Q T N, HAN Y J, et al. Regulation of photomorphogenic development by plant phytochromes [J]. *Int J Mol Sci*, 2019, 20(24): 6165. doi: 10.3390/ijms20246165.
- [4] SHARROCK R A, CLACK T. Patterns of expression and normalized levels of the five *Arabidopsis* phytochromes [J]. *Plant Physiol*, 2002, 130(1): 442–456. doi: 10.1104/pp.005389.
- [5] MONTE E, ALONSO J M, ECKER J R, et al. Isolation and characterization of *phyC* mutants in *Arabidopsis* reveals complex crosstalk between phytochrome signaling pathways [J]. *Plant Cell*, 2003, 15(9): 1962–1980. doi: 10.1105/tpc.012971.
- [6] DU S S, LI L, LI L, et al. Photoexcited cryptochrome2 interacts directly with TOE1 and TOE2 in flowering regulation [J]. *Plant Physiol*, 2020, 184(1): 487–505. doi: 10.1104/pp.20.00486.
- [7] HE Y H, CHEN T, ZENG X L. Genetic and epigenetic understanding of the seasonal timing of flowering [J]. *Plant Commun*, 2020, 1(1): 100008. doi: 10.1016/j.xplc.2019.100008.
- [8] MIZOGUCHI T, WHEATLEY K, HANZAWA Y, et al. *LHY* and *CCA1* are partially redundant genes required to maintain circadian rhythms in *Arabidopsis* [J]. *Dev Cell*, 2002, 2(5): 629–641. doi: 10.1016/S1534-5807(02)00170-3.
- [9] HUANG W, PÉREZ-GARCÍA P, POKHILKO A, et al. Mapping the core of the *Arabidopsis* circadian clock defines the network structure of the oscillator [J]. *Science*, 2012, 336(6077): 75–79. doi: 10.1126/science.1219075.
- [10] FARRÉ E M, HARMER S L, HARMON F F, et al. Overlapping and distinct roles of *PRR7* and *PRR9* in the *Arabidopsis* circadian clock [J]. *Curr Biol*, 2005, 15(1): 47–54. doi: 10.1016/j.cub.2004.12.067.
- [11] NUSINOW D A, HELFER A, HAMILTON E E, et al. The ELF4-ELF3-LUX complex links the circadian clock to diurnal control of hypocotyl growth [J]. *Nature*, 2011, 475(7356): 398–402. doi: 10.1038/nature10182.
- [12] MARTIN-TRYON E L, KREPS J A, HARMER S L. *Gigantea* acts in blue light signaling and has biochemically separable roles in circadian clock and flowering time regulation [J]. *Plant Physiol*, 2007, 143(1): 473–486. doi: 10.1104/pp.106.088757.
- [13] MÁ S P, ALABADÍ D, YANOVSKY M J, et al. Dual role of TOC1 in the control of circadian and photomorphogenic responses in *Arabidopsis* [J]. *Plant Cell*, 2003, 15(1): 223–236. doi: 10.1105/tpc.006734.
- [14] KIM W Y, FUJIWARA S, SUH S S, et al. *Zeitlupe* is a circadian photoreceptor stabilized by *gigantea* in blue light [J]. *Nature*, 2007, 449(7160): 356–360. doi: 10.1038/nature06132.
- [15] YUAN L, YU Y J, LIU M M, et al. *BBX19* fine-tunes the circadian rhythm by interacting with pseudo-response regulator proteins to facilitate their repressive effect on morning-phased clock genes [J]. *Plant Cell*, 2021, 33(8): 2602–2617. doi: 10.1093/plcell/koab133.
- [16] AN H L, ROUSSOT C, SUÁREZ-LÓPEZ P, et al. *Constans* acts in the phloem to regulate a systemic signal that induces photoperiodic flowering of *Arabidopsis* [J]. *Development*, 2004, 131(15): 3615–3626. doi: 10.1242/dev.01231.
- [17] WANG Y H, LV T X, FAN T, et al. Research progress on delayed flowering under short-day condition in *Arabidopsis thaliana* [J]. *Front Plant Sci*, 2025, 16: 1523788. doi: 10.3389/fpls.2025.1523788.
- [18] 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. doi: 10.1126/science.1146994.
- [19] 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 [J]. *Dev Cell*, 2009, 17(1): 75–86. doi: 10.1016/j.devcel.2009.06.015.
- [20] ITO S, SONG Y H, JOSEPHSON-DAY A R, et al. Flowering BHLH transcriptional activators control expression of the photoperiodic flowering regulator *constans* in *Arabidopsis* [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2012, 109(9): 3582–3587. doi: 10.1073/pnas.1118876109.
- [21] LAZARO A, VALVERDE F, PIÑEIRO M, et al. The *Arabidopsis* E3

- ubiquitin ligase HOS1 negatively regulates constans abundance in the photoperiodic control of flowering [J]. *Plant Cell*, 2012, 24(3): 982–999. doi: 10.1105/tpc.110.081885.
- [22] 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* [J]. *Plant Cell*, 2008, 20(2): 292–306. doi: 10.1105/tpc.107.057281.
- [23] 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 [J]. *Genes Dev*, 2011, 25(10): 1023–1028. doi: 10.1101/gad.2025111.
- [24] LV X C, ZENG X L, HU H M, et al. Structural insights into the multivalent binding of the *Arabidopsis* flowering locus *T* promoter by the CO-NF-Y master transcription factor complex [J]. *Plant Cell*, 2021, 33(4): 1182–1195. doi: 10.1093/plcell/koab016.
- [25] HAN X, KUI M Y, XU T T, et al. CO interacts with JAZ repressors and bHLH subgroup IIIId factors to negatively regulate jasmonate signaling in *Arabidopsis* seedlings [J]. *Plant Cell*, 2023, 35(2): 852–873. doi: 10.1093/plcell/koac331.
- [26] SAMACH A, ONOUCHI H, GOLD S E, et al. Distinct roles of constans target genes in reproductive development of *Arabidopsis* [J]. *Science*, 2000, 288(5471): 1613–1616. doi: 10.1126/science.288.5471.1613.
- [27] COLLANI S, NEUMANN M, YANT L, et al. FT modulates genome-wide DNA-binding of the bZIP transcription factor FD [J]. *Plant Physiol*, 2019, 180(1): 367–380. doi: 10.1104/pp.18.01505.
- [28] SGAMMA T, JACKSON A, MULEO R, et al. Tempranillo is a regulator of juvenility in plants [J]. *Sci Rep*, 2014, 4(1): 3704. doi: 10.1038/srep03704.
- [29] 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* [J]. *Genes Dev*, 2007, 21(4): 397–402. doi: 10.1101/gad.1518407.
- [30] LI D, LIU C, SHEN L S, et al. A repressor complex governs the integration of flowering signals in *Arabidopsis* [J]. *Dev Cell*, 2008, 15(1): 110–120. doi: 10.1016/j.devcel.2008.05.002.
- [31] ZHOU L X, LU Y, HUANG J, et al. *Arabidopsis* CIB3 regulates photoperiodic flowering in an FKF1-dependent way [J]. *Biosci Biotechnol Biochem*, 2021, 85(4): 765–774. doi: 10.1093/bbb/zbaa120.
- [32] LIU H T, YU X H, LI K W, et al. Photoexcited CRY2 interacts with CIB1 to regulate transcription and floral initiation in *Arabidopsis* [J]. *Science*, 2008, 322(5907): 1535–1539. doi: 10.1126/science.1163927.
- [33] GUO Z H, LI Z P, LIU Y H, 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 [J]. *New Phytol*, 2020, 227(5): 1453–1466. doi: 10.1111/nph.16616.
- [34] ALVAREZ-VENEGAS R, PIEN S, SADDER M, et al. ATX-1, an *Arabidopsis* homolog of trithorax, activates flower homeotic genes [J]. *Curr Biol*, 2003, 13(8): 627–637. doi: 10.1016/S0960-9822(03)00243-4.
- [35] JING Y J, GUO Q, ZHA P, et al. The chromatin-remodelling factor PICKLE interacts with constans to promote flowering in *Arabidopsis* [J]. *Plant Cell Environ*, 2019, 42(8): 2495–2507. doi: 10.1111/pce.13557.
- [36] CAO D, LI Y, LU S J, et al. *GmCOL1a* and *GmCOL1b* function as flowering repressors in soybean under long-day conditions [J]. *Plant Cell Physiol*, 2015, 56(12): 2409–2422. doi: 10.1093/pcp/pcv152.
- [37] AWAL K M A, ZHANG S, EMON R M, et al. Constans polymorphism modulates flowering time and maturity in soybean [J]. *Front Plant Sci*, 2022, 13: 817544. doi: 10.3389/fpls.2022.817544.
- [38] WU F Q, PRICE B W, HAIDER W, et al. Functional and evolutionary characterization of the constans gene family in short-day photoperiodic flowering in soybean [J]. *PLoS One*, 2014, 9(1): e85754. doi: 10.1371/journal.pone.0085754.
- [39] ZHAO X H, CAO D, HUANG Z J, et al. Dual functions of GmTOE4a in the regulation of photoperiod-mediated flowering and plant morphology in soybean [J]. *Plant Mol Biol*, 2015, 88(4/5): 343–355. doi: 10.1007/s11103-015-0322-1.
- [40] KONG F J, LIU B H, XIA Z J, et al. Two coordinately regulated homologs of *FLOWERING LOCUS T* are involved in the control of photoperiodic flowering in soybean [J]. *Plant Physiol*, 2010, 154(3): 1220–1231. doi: 10.1104/pp.110.160796.
- [41] WU F Q, SEDIVY E J, PRICE W B, et al. Evolutionary trajectories of duplicated *FT* homologues and their roles in soybean domestication [J]. *Plant J*, 2017, 90(5): 941–953. doi: 10.1111/tbj.13521.
- [42] ZHAI H, LÜ S X, LIANG S, et al. *GmFT4*, a homolog of *FLOWERING LOCUS T*, is positively regulated by *E1* and functions as a flowering repressor in soybean [J]. *PLoS One*, 2014, 9(2): e89030. doi: 10.1371/journal.pone.0089030.
- [43] LIU W, JIANG B J, MA L M, et al. Functional diversification of *Flowering Locus T* homologs in soybean: *GmFT1a* and *GmFT2a/5a* have opposite roles in controlling flowering and maturation [J]. *New Phytol*, 2018, 217(3): 1335–1345. doi: 10.1111/nph.14884.
- [44] NAN H Y, CAO D, ZHANG D Y, et al. GmFT2a and GmFT5a redundantly and differentially regulate flowering through interaction with and upregulation of the bZIP transcription factor GmFDL19 in soybean [J]. *PLoS One*, 2014, 9(5): e97669. doi: 10.1371/journal.pone.

- 0097669.
- [45] WANG Y B, WANG Y, LIU X, et al. Research progress of photoperiod regulation in rice flowering [J]. *Chin J Rice Sci*, 2021, 35(3): 207–224. [王玉博, 王悦, 刘雄, 等. 水稻光周期调控开花的研究进展 [J]. *中国水稻科学*, 2021, 35(3): 207–224. doi: 10.16819/j.1001-7216.2021.0514.]
- [46] SONG Y H, SHIM J S, KINMONTH-SCHULTZ H A, et al. Photoperiodic flowering: Time measurement mechanisms in leaves [J]. *Annu Rev Plant Biol*, 2015, 66: 441–464. doi: 10.1146/annurev-arplant-043014-115555.
- [47] 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* [J]. *Plant Cell*, 2000, 12(12): 2473–2483. doi: 10.1105/tpc.12.12.2473.
- [48] TSUJI H, TAOKA K I, SHIMAMOTO K. Regulation of flowering in rice: Two florigen genes, a complex gene network, and natural variation [J]. *Curr Opin Plant Biol*, 2011, 14(1): 45–52. doi: 10.1016/j.pbi.2010.08.016.
- [49] MURAKAMI M, TAGO Y, YAMASHINO T, et al. Characterization of the rice circadian clock-associated pseudo-response regulators in *Arabidopsis thaliana* [J]. *Biosci Biotechnol Biochem*, 2007, 71(4): 1107–1110. doi: 10.1271/bbb.70048.
- [50] DU A P, TIAN W, WEI M H, et al. The DTH8-Hd1 module mediates day-length-dependent regulation of rice flowering [J]. *Mol Plant*, 2017, 10(7): 948–961. doi: 10.1016/j.molp.2017.05.006.
- [51] TAMAKI S, MATSUO S, WONG H L, et al. Hd3a protein is a mobile flowering signal in rice [J]. *Science*, 2007, 316(5827): 1033–1036. doi: 10.1126/science.1141753.
- [52] KOMIYA R, IKEGAMI A, TAMAKI S, et al. *Hd3a* and *RFT1* are essential for flowering in rice [J]. *Development*, 2008, 135(4): 767–774. doi: 10.1242/dev.008631.
- [53] FU J X, WANG L L, WANG Y, et al. Photoperiodic control of *FT*-like gene *CFT* initiates flowering in *Chrysanthemum lavandulifolium* [J]. *Plant Physiol Biochem*, 2014, 74: 230–238. doi: 10.1016/j.plaphy.2013.11.004.
- [54] YAN X, WANG L J, ZHAO Y Q, et al. Expression patterns of key genes in the photoperiod and vernalization flowering pathways in *Lilium longiflorum* with different bulb sizes [J]. *Int J Mol Sci*, 2022, 23(15): 8341. doi: 10.3390/ijms23158341.
- [55] ISHIKAWA R, AOKI M, KURUTANI K I, et al. Phytochrome B regulates heading date 1 (*Hd1*)-mediated expression of rice florigen *Hd3a* and critical day length in rice [J]. *Mol Genet Genom*, 2011, 285(6): 461–470. doi: 10.1007/s00438-011-0621-4.
- [56] BEALES J, TURNER A, GRIFFITHS S, et al. A Pseudo-response regulator is misexpressed in the photoperiod insensitive *Ppd-D1a* mutant of wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. *Theor Appl Genet*, 2007, 115(5): 721–733. doi: 10.1007/s00122-007-0603-4.
- [57] WATANABE S, HIDEHIMA R, XIA Z J, et al. Map-based cloning of the gene associated with the soybean maturity locus *E3* [J]. *Genetics*, 2009, 182(4): 1251–1262. doi: 10.1534/genetics.108.098772.
- [58] WATANABE S, HARADA K, ABE J. Genetic and molecular bases of photoperiod responses of flowering in soybean [J]. *Breed Sci*, 2012, 61(5): 531–543. doi: 10.1270/jsbbs.61.531.
- [59] LIU B H, KANAZAWA A, MATSUMURA H, et al. Genetic redundancy in soybean photoresponses associated with duplication of the phytochrome a gene [J]. *Genetics*, 2008, 180(2): 995–1007. doi: 10.1534/genetics.108.092742.
- [60] LU S J, DONG L D, FANG C, et al. Stepwise selection on homeologous *PRR* genes controlling flowering and maturity during soybean domestication [J]. *Nat Genet*, 2020, 52(4): 428–436. doi: 10.1038/s41588-020-0604-7.
- [61] BU T T, LU S J, WANG K, et al. A critical role of the soybean evening complex in the control of photoperiod sensitivity and adaptation [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2021, 118(8): e2010241118. doi: 10.1073/pnas.2010241118.
- [62] LU S J, ZHAO X H, HU Y L, et al. Natural variation at the soybean *J* locus improves adaptation to the tropics and enhances yield [J]. *Nat Genet*, 2017, 49(5): 773–779. doi: 10.1038/ng.3819.
- [63] LI C, LI Y H, LI Y F, et al. A domestication-associated gene *GmPRR3b* regulates the circadian clock and flowering time in soybean [J]. *Mol Plant*, 2020, 13(5): 745–759. doi: 10.1016/j.molp.2020.01.014.
- [64] XIA Z J, WATANABE S, YAMADA T, et al. Positional cloning and characterization reveal the molecular basis for soybean maturity locus *E1* that regulates photoperiodic flowering [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2012, 109(32): E2155–E2164. doi: 10.1073/pnas.1117982109.
- [65] FANG X L, HAN Y P, LIU M S, et al. Modulation of evening complex activity enables north-to-south adaptation of soybean [J]. *Sci China Life Sci*, 2021, 64(2): 179–195. doi: 10.1007/s11427-020-1832-2.
- [66] XUE W Y, XING Y Z, WENG X Y, et al. Natural variation in *Ghd7* is an important regulator of heading date and yield potential in rice [J]. *Nat Genet*, 2008, 40(6): 761–767. doi: 10.1038/ng.143.
- [67] NEMOTO Y, NONOUE Y, YANO M, et al. *Hd1*, a *CONSTANS* ortholog in rice, functions as an *Ehd1* repressor through interaction with monocot-specific CCT-domain protein *Ghd7* [J]. *Plant J*, 2016, 86(3): 221–233. doi: 10.1111/tpj.13168.
- [68] ZONG W B, REN D, HUANG M H, et al. Strong photoperiod sensi-

- tivity is controlled by cooperation and competition among Hd1, Ghd7 and DTH8 in rice heading [J]. *New Phytol*, 2021, 229(3): 1635–1649. doi: 10.1111/nph.16946.
- [69] OSUGI A, ITOH H, IKEDA-KAWAKATSU K, et al. Molecular dissection of the roles of phytochrome in photoperiodic flowering in rice [J]. *Plant Physiol*, 2011, 157(3): 1128–1137. doi: 10.1104/pp.111.181792.
- [70] SONG S, WANG G F, HU Y, et al. *OsMFT1* increases spikelets per panicle and delays heading date in rice by suppressing *Ehd1*, *FZP* and *sepalata*-like genes [J]. *J Exp Bot*, 2018, 69(18): 4283–4293. doi: 10.1093/jxb/ery232.
- [71] RYU C H, LEE S, CHO L H, et al. *OsMADS50* and *OsMADS56* function antagonistically in regulating long day (LD)-dependent flowering in rice [J]. *Plant Cell Environ*, 2009, 32(10): 1412–1427. doi: 10.1111/j.1365-3040.2009.02008.x.
- [72] SHENG P K, WU F Q, TAN J J, et al. A *CONSTANS*-like transcriptional activator, *OsCOL13*, functions as a negative regulator of flowering downstream of *OsphyB* and upstream of *Ehd1* in rice [J]. *Plant Mol Biol*, 2016, 92(1/2): 209–222. doi: 10.1007/s11103-016-0506-3.
- [73] XIE S Y, CHEN M, PEI R, et al. *OsEMF2b* acts as a regulator of flowering transition and floral organ identity by mediating H3K27me3 deposition at *OsLFL1* and *OsMADS4* in rice [J]. *Plant Mol Biol Rep*, 2015, 33(1): 121–132. doi: 10.1007/s11105-014-0733-1.
- [74] DONG L D, LI S C, WANG L S, et al. The genetic basis of high-latitude adaptation in wild soybean [J]. *Curr Biol*, 2023, 33(2): 252–262. doi: 10.1016/j.cub.2022.11.061.
- [75] IZAWA T. Adaptation of flowering-time by natural and artificial selection in *Arabidopsis* and rice [J]. *J Exp Bot*, 2007, 58(12): 3091–3097. doi: 10.1093/jxb/erm159.
- [76] STINCHCOMBE J R, WEINIG C, UNGERER M, et al. A latitudinal cline in flowering time in *Arabidopsis thaliana* modulated by the flowering time gene *frigida* [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2004, 101(13): 4712–4717. doi: 10.1073/pnas.0306401101.
- [77] KINMONTH-SCHULTZ H, SØNSTEBØ J H, CRONEBERGER A J, et al. Responsiveness to long days for flowering is reduced in *Arabidopsis* by yearly variation in growing season temperatures [J]. *Plant Cell Environ*, 2023, 46(11): 3337–3352. doi: 10.1111/pce.14632.
- [78] SHINDO C, ARANZANA M J, LISTER C, et al. Role of *frigida* and *F* flowering locus *C* in determining variation in flowering time of *Arabidopsis* [J]. *Plant Physiol*, 2005, 138(2): 1163–1173. doi: 10.1104/pp.105.061309.
- [79] LI P J, FILIAULT D, BOX M S, et al. Multiple *FLC* haplotypes defined by independent *cis*-regulatory variation underpin life history diversity in *Arabidopsis thaliana* [J]. *Genes Dev*, 2014, 28(15): 1635–1640. doi: 10.1101/gad.245993.114.
- [80] XU H, ZUO Y, WEI J, et al. The circadian clock coordinates the tradeoff between adaptation to abiotic stresses and yield in crops [J]. *Biology*, 2023, 12(11): 1364. doi: 10.3390/biology12111364.
- [81] SONG Y H, ITO S, IMAIZUMI T. Flowering time regulation: Photoperiod- and temperature-sensing in leaves [J]. *Trends Plant Sci*, 2013, 18(10): 575–583. doi: 10.1016/j.tplants.2013.05.003.
- [82] XU M L, XU Z H, LIU B H, et al. Genetic variation in four maturity genes affects photoperiod insensitivity and *PHYA*-regulated post-flowering responses of soybean [J]. *BMC Plant Biol*, 2013, 13(1): 91. doi: 10.1186/1471-2229-13-91.
- [83] LI Y F, ZHANG L Y, WANG J, et al. Flowering time regulator *qFT13-3* involved in soybean adaptation to high latitudes [J]. *Plant Biotechnol J*, 2024, 22(5): 1164–1176. doi: 10.1111/pbi.14254.
- [84] FANG C, CHEN L Y, NAN H Y, et al. Rapid identification of consistent novel QTLs underlying long-juvenile trait in soybean by multiple genetic populations and genotyping-by-sequencing [J]. *Mol Breed*, 2019, 39(6): 80. doi: 10.1007/s11032-019-0979-2.
- [85] QIN C, LI H Y, ZHANG S R, et al. *GmEID1* modulates light signaling through the evening complex to control flowering time and yield in soybean [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2023, 120(15): e2212468120. doi: 10.1073/pnas.2212468120.
- [86] CAI Y P, CHEN L, LIU X Q, et al. *GmNF-YC4* delays soybean flowering and maturation by directly repressing *GmFT2a* and *GmFT5a* expression [J]. *J Integr Plant Biol*, 2024, 66(7): 1370–1384. doi: 10.1111/jipb.13668.
- [87] WANG Y, GU Y Z, GAO H H, et al. Molecular and geographic evolutionary support for the essential role of *gigantea a* in soybean domestication of flowering time [J]. *BMC Evol Biol*, 2016, 16(1): 79. doi: 10.1186/s12862-016-0653-9.
- [88] 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* [J]. *Genes Dev*, 2004, 18(8): 926–936. doi: 10.1101/gad.1189604.