

# 高等植物成花的光周期调控

丁焱<sup>1</sup>, 戴思兰<sup>1</sup>, 马月萍<sup>2</sup>

(1. 北京林业大学 园林学院 北京, 100083; 2. 东北大学 理学院 辽宁 沈阳 110004)

**摘要:**高等植物成花是当今发育生物学研究的热点和难点。高等植物的成花诱导过程由自身遗传因子和外界环境因素两方面决定。在已知的成花途径中, 光周期途径是研究得较为清楚的一条途径。目前高等植物光周期成花分子机理的研究主要针对拟南芥进行。光周期调控中 *CONSTANS (CO)* 是关键基因, 它进行光信号和生物钟信号整合, 节律性地表达激活 *FLOWERING LOCUS T (FT)* 表达, 诱导植物开花。在不同的光周期反应的植物中, 基因调控成花作用的机理并不完全相同。现就光周期成花的研究进展作简要综述。

**关键词:** 高等植物; 光周期; 成花; *CONSTANS*

**中图分类号:** Q 945.11 **文献标识码:** A **文章编号:** 1001-0009(2009)09-0106-05

植物完整的生命周期分为营养生长和生殖生长两个阶段, 其中由营养生长向生殖生长转换的过程称为成花转变 (Transition), 这个过程的关键是成花的诱导 (Inducing)。高等植物的成花诱导过程由自身遗传因子和外界环境因素两方面决定, 是开花基因在时间和空间上顺序表达的结果<sup>[1-2]</sup>。成花诱导过程中存在光周期途径 (Photoperiod pathway)、春化途径 (Vernalization pathway)、赤霉素途径 (GA 途径, Gibberellic acid pathway) 和

自主促进途径 (Autonomous pathway) 等多种途径调控。各种途径根据外部环境条件和内在生理条件的变化通过控制开花途径共同控制的整合子 (Integron) (如 *FLOWERING LOCUS T (FT)*、*SUPPRESSOR OF OVEREXPRESSION OF CO 1 (SOC1)* 和 *LEAFY (LFY)*) 激活或抑制下游花序分生组织基因和花器官基因的表达控制开花过程<sup>[3-5]</sup>。光周期诱导开花途径是上述 4 条途径中研究得最为清楚的一条途径<sup>[6-8]</sup>。

## 1 光周期现象

光周期现象 (Photoperiodism) 是生物体适应自然光照的明暗和长度变化节律而发生的各种生理反应现象。戈纳 (Garner W W) 与阿拉德 (Allard H A) 于 1920 年首先证实了 1 a 生植物的开花时间多数决定于每日日照时间的长短<sup>[9]</sup>, 以后在茎伸长、块茎形成、休眠、落叶等生理反应中也观察到光周期现象。

短日植物在日照长度低于某一阈值时才开花, 长日植物在日照长度高于某一阈值时才开花或提前开花, 也

**第一作者简介:** 焱 (1979-), 女, 博士, 工程师, 研究方向植物遗传育种。E-mail: dd-yan@163.com.

**通讯作者:** 戴思兰 (1962-), 女, 教授, 博士生导师, 现从事园林植物育种方向研究工作。E-mail: silandai@gmail.com.

**基金项目:** 国家自然科学基金资助项目 (30871726, 30800885); 国家高技术发展 (863) 资助项目 (2006A A100109); 教育部博士点基金资助项目 (20070022009)。

**收稿日期:** 2009-04-05

## Floristic Study of Wild Vegetable Plants in Shandong Province

ZHANG Luo-yan, DU Yuan-da, XU Zhen-zhen, ZHENG Han, ZHANG Xue-jie, FAN Shou-jin

(Life Science College of Shandong Normal University, Jinan, Shandong 250014, China)

**Abstract:** The area of Shandong province is about 153 thousands km<sup>2</sup> where there are 225 species of wild vegetables belong to 52 families and 142 genera. Wild vegetable are plants born in nature and without man-made cultivating and domestication, which can be used as edible vegetables. The characteristics of genera of wild vegetables in Shandong province were summarized as follows: spermatophyte determine the flora of wild vegetables in Shandong province; the flora of wild vegetables in Shandong province were belong to north temperate; a great deal of the wild vegetables in Shandong province were herbs; plenty of wild vegetables in Shandong province were seedling and leaf vegetables.

**Key words:** Wild vegetables; Flora; Genera; Shandong province

有一些植物开花不受日照长短的影响。对日长的感知是植物所具有的重要的生物学功能,光周期是植物生长和发育的重要影响因子,是决定开花时间的关键环境因

子之一<sup>[10]</sup>。  
2 光周期途径调控成花(见表 1)

表 1 光控调节植物开花的基因

基因	功能作用	突变体表型
<i>PHYA</i>	红/远红光受体	开花延迟 <sup>[11]</sup>
<i>PHYB</i>	红光受体	花期提前 <sup>[12]</sup>
<i>PHYD</i>	红光受体	<i>PHYB</i> 缺失植株花期提前 <sup>[13]</sup>
<i>PHYE</i>	红光受体	<i>PHYA</i> , <i>PHYB</i> 双突变体花期提前 <sup>[13]</sup>
<i>CRY1</i>	蓝光受体	昼夜节律失调 <sup>[14]</sup>
<i>CRY2</i>	蓝光受体	昼夜节律失调 <sup>[14]</sup>
<i>ZTL</i>	<i>Low, F</i> 盒, <i>kelch repeats</i>	生物钟和开花时间缺陷 <sup>[15]</sup>
<i>FKF</i>	<i>Low, F</i> 盒, <i>kelch repeats</i>	生物钟和开花时间缺陷 <sup>[16]</sup>
<i>ELF3</i>	抑制光信号向生物钟信号传导	花期提前 <sup>[17]</sup>
<i>TOC1</i>	昼夜节律钟	昼夜节律打破 <sup>[3, 18]</sup>
<i>LHY</i>	昼夜节律钟	昼夜节律打破, 周期缩短 <sup>[19]</sup>
<i>CCA1</i>	昼夜节律钟	昼夜节律打破, 周期缩短 <sup>[20]</sup>
<i>ELF4</i>	促进昼夜节律钟准确表达	短日照早开花 <sup>[21]</sup>
<i>GI</i>	生理时钟振幅的维持和 CO 的表达时期及丰度调节	节律表达方式改变 <sup>[22, 23]</sup>
<i>CO</i>	调节系统成花信号的合成与转录	长日条件下开花延迟 <sup>[24]</sup>

2.1 光受体

高等植物至少有三类光受体:感受红光和远红光的光敏素(phytochromes, PHY), 吸收紫外线(UV-A)和蓝光的隐花色素(Cryptochromes, CRY)和 趋光素(Phototropins, PHOT)。光敏色素是红光和远红光的光受体,在拟南芥中,光敏色素主要由基因 *PHY TOCHROME (PHY)A、B、C、D、E* 编码,其中 phyA 介导对远红光的反应,其他几个基因介导对红光的反应。隐花色素和趋光素是蓝光的光受体,目前发现编码隐花色素的基因有 *CRYPTOCHROME(CRY1* 和 *CRY2)*。编码趋光素的基因有 *Phototropin1* 和 *Phototropin2*。通过研究拟南芥和水稻开花的光周期反应人们发现:*CRY2、PHYA* 和 *PHYB* 可能是光周期反应中起主要作用的光受体。光信号传导的最初步骤包括光受体通过光调节酶将光信号传导给其它分子,通过改变构型再与信号配体发生互作而实现信号传递。*PHYA* 表达可以促进植物成花,而 *PhyB* 则具有延迟花期的作用。*CRY2* 和 *PHYB* 之间的相互作用也是受光影响的<sup>[23]</sup>。*CRY2* 和 *PHYA* 的光感受和 *CONSTANS (CO)* 基因高峰的昼夜表达相符合,对开花时间基因 *FT* 的诱导表达和光周期调控开花至关重要。这种作用在红光下和蓝光下比在黑暗中更有效,且以依赖红光和远红光的可逆方式发生在体内。拟南芥 *CRY1* 和 *CRY2* 是核蛋白,可影响光调节基因的表达。它们感受昼夜长短和光的强弱,产生昼夜节律(Circadian clock)并设定植物昼夜循环中的光敏感时期<sup>[26]</sup>。如果特殊日长使植物在光敏感时期暴露于光下,会使一些促进开花的基因表达,进而启动开花进程<sup>[27]</sup>。

2.2 昼夜节律钟

植物内源昼夜节律钟调节着植物的很多生理活动。

其中心振荡器的必要组分是转录的负调控反馈环(Transcriptional negative feedback)。目前已经发现 4 个昼夜节律钟的基因: *TIMING OF CAB EXPRESSION1 (TOC1)*, *LATE ELONGATED HYPOCOTYL (LHY)*, *CIRCADIAN CLOCK ASSOCIATED 1 (CCA1)*, *EARLY FLOWERING 4 (ELF4)*。在夜间, *TOC1* 表达激活 *LHY、CCA1*, *LHY、CCA1* 表达并不断积累,清晨到达高峰,抑制 *TOC1*, 负向调节昼夜节律钟中心振荡器,这样又造成 *LHY、CCA1* 的表达逐渐减少, *TOC1* 在下个夜间表达量再次上升,成为约 24 h 的体系,使植物的生理状态与外界同步。在非 24 h 周期的野生型拟南芥中或生长在正常 24 h 光暗周期下的拟南芥短周期生物钟突变体 *toc-1* 中,昼夜节律会被打破,引起开花时间的改变<sup>[18 28]</sup>。

*ELF4* 突变体通过短日照早开花被鉴定出来, *ELF4* 促进昼夜节律钟准确表达,正向调控 *LHY、CCA1*<sup>[21]</sup>。*ELF3* 在光受体和昼夜节律钟之间起调节作用。

*ELF3、TOC1、FKF1、ZTL* 都属于昼夜节律类基因。这类基因位于光周期途径的上游<sup>[29, 32]</sup>,它们感受昼夜变化而引起自身表达量的变化,最终在叶中激活 *CO* 的表达<sup>[33]</sup>。

2.3 光周期途径下游基因

Kircher 等(1999)克隆了 *GIGANTEA (GI)*, Park (1999)发现其编码一个膜蛋白,其突变体在长日条件下开花延迟,对日长不敏感<sup>[22-23]</sup>。*GI* 基因的表达受昼夜节律的影响,黎明时转录水平最低,上午 10 时达到高峰。*ELF3* 基因介导 *GI* 基因在光下的节律性表达。过量表达 *CO* 对 *gi* 突变体有补偿作用,在 *CO* 上游发挥作用。

*CDF1* 和 *GI* 在昼夜节律类基因和下游基因 *CO* 之间,起到了桥梁的作用。*CDF1* 和 *GI* 感受昼夜节律基因的变化,并把信号传递给 *CO* 基因<sup>[34]</sup>。

#### 2.4 *CO* 基因在成花中的作用及特点

*CO* 基因是 Putterill (1995) 采用图位克隆的方法分离到的, 编码锌指蛋白转录因子, 它在光周期调控中起关键作用, 是感受外界光照和开花的桥梁。过量表达 *CO* 可以使拟南芥无论日照长短均可提前开花<sup>[24, 35]</sup>。在长日条件下, *FKF1* 在午间到黄昏的一段时间内积累到很高水平, 促进 *CO* 基因转录的 mRNA 也达到很高水平。*PHYA* 和隐花色素在光照条件下会被激活而促进 *CO* 蛋白的稳定, 而在清晨时 *PHYB* 会抑制 *PHYA* 和隐花色素的作用促进 *CO* 蛋白降解, 同时在暗夜条件下 *CO* 蛋白会降解, 这些因素共同作用的结果使得 *CO* 蛋白在黄昏到初夜这段时间内积累达到较高水平。高水平积累的 *CO* 蛋白激活了 *FT* 基因的表达, 从而促进拟南芥在长日条件下开花<sup>[35]</sup>。在短日条件下, *CO* 基因转录的 mRNA 只有在夜间时才达到很高水平, 但由于夜间 *CO* 蛋白不稳定, 使得 *CO* 蛋白不能积累到较高水平, 不能在短日条件下诱导开花。

*CO* 可以在拟南芥的幼叶原基、成熟叶片的维管组织和韧皮部表达, 但只有韧皮部表达了才能激活 *FT* 表达。*CO* 蛋白诱导 *FT* 表达不需要蛋白质的合成, 这说明 *FT* 是 *CO* 的直接作用底物<sup>[36]</sup>。拟南芥 *FT* 转录的 mRNA 从叶片运输到茎顶端, 促使 *SOC1*、*LFY*、*AP1* 等基因表达, 诱导植物开花<sup>[37, 38]</sup>。

#### 2.5 短日植物开花的光周期调控

*CO* 基因在不同物种中具有保守的锌指结构和核定位区域, 但是不同植物中的作用机理并不完全相同。序列分析表明: 该基因在被子植物与裸子植物之间、双子叶植物与单子叶植物之间以及不同科、属的植物之间均有明显分化<sup>[39]</sup>。短日照植物成花机理有可能与长日照植物不同<sup>[40, 41]</sup>。对水稻等短日植物的研究表明: 日长控制开花反应的基因具有很强的保守性。*Hd1* 和 *Hd3a* 的作用类似 *CO* 和 *FT*, 但其对日长的反应却恰好相反<sup>[40, 42-44]</sup>。*CO* 基因在水稻中的同源基因 *Hd1* 转录的 mRNA 在午间到黄昏这段时间内高水平的积累, 在长日条件下, *Hd1* 蛋白在黄昏时能稳定积累达到很高水平, 从而抑制了一种能自主激活开花的基因 *Hd3a* (*FT* 的同源基因) 表达的转录因子, 进而抑制了 *Hd3a* 的表达, 最终抑制开花。在短日条件下, *Hd1* 蛋白不能稳定积累, 因而 *Hd3a* 得以表达, 最终诱导开花。

从小麦 (Hexaploid wheat) 中分离出 3 个 *Hd1* 同源基因, *TaHd1-1*、*TaHd1-2*、*TaHd1-3*, 将 *TaHd1-1* 转入水稻 *Hd1* 缺失的突变体中, 完全弥补了 *Hd1* 的作用, 短日照下促进开花, 长日照和自然条件下延迟开花, 这

表明无论长日还是短日植物中 *Hd1* 蛋白具有同样的结构和功能<sup>[45]</sup>。

#### 3 光周期途径与其它途径基因的网络调控

*CO* 是成花的重要计时基因, 其产物达到一定域值时, 显著地促进成花相关基因的表达<sup>[46]</sup>, 另外 *CO* 也可能具有直接促进花发育的作用<sup>[35]</sup>。光周期途径和 *GA* 途径对 *LFY* 的激活都作用于 *LFY* 的启动子, 是相互独立的。与 *CO* 促进成花相符, 野生型中 *SOC1* 的表达受长日照的影响, 短日照下在茎顶端部分探测不到 *SOC1* mRNA, 但是将它移到连续光照下 16 h 后, 可以在茎顶端的分生组织与叶原基中检测到 *SOC1* mRNA; 此外, *SOC1* 可被 35S : : *CO* : GR 诱导 35S : : *CO* 早花型可被 *SOC1* 部分抑制。这些都表明: *CO* 促进成花部分是通过激活 *SOC1* 来实现的<sup>[46]</sup>。第 6 ~ 13 天时, *CO* 和 *fca1* 突变体中 *SOC1* 表达量增加。这表明 *SOC1* 对植物年龄的反应不依赖于 *CO* 与 *FCA*<sup>[47]</sup>。

研究表明: *FLOWERING LOCUS C (FLC)* 充当 *SOC1* 基因的负调控子, 而且 *FRI* 在自主成花途径和春化途径中是通过 *FLC* 的作用来影响 *SOC1*。在 *FRI* 和自主成花基因双突变体中, *SOC1* 被抑制。此外, *FLC* 的组成型表达在缺乏 *FRI* 和自主成花突变基因的情况下抑制 *SOC1*。光周期成花基因 *CO* 的过量表达虽然对 *FLC* 无影响但却能增加 *SOC1* 的表达, 所以 *SOC1* 并不是完全由 *FLC* 调控的。

*LFY* 基因在有花和无花植物都存在, 在植物成花过程中发挥核心作用<sup>[48]</sup>。一些研究表明: *LFY* 基因是决定花分生组织形成的必需基因, 而且是连接许多成花诱导途径的输出信号<sup>[49]</sup>。其在成花阶段初期, 在分生组织顶端大量表达<sup>[50]</sup>。在 *CaMV 35S* 启动子控制下, 在转基因的拟南芥中使 *LFY* 基因表达, 明显地加快花发育, 花期提前, 大多数侧生枝发育成花<sup>[51]</sup>。*UFO* 和 *LFY* 关系密切, 在花分生组织发育过程中共同起作用, 活化 *AP-ETALA3 (AP3)*<sup>[52]</sup>。*LFY* 直接作用于 *AP1*, 控制 *AP1* 超表达也使转基因拟南芥花期明显提早<sup>[53-54]</sup>。Eriksson 等发现 *GA4* 是活性赤霉素, 影响 *CO* 和 *LFY* 基因, 不但促进茎的伸长, 也调控花的发端<sup>[55]</sup>。*LMI1* 与 *LFY* 共同作用激活 *CAL* 表达<sup>[56]</sup>。*TFL1* 通过抑制 *LFY* 和 *AP1* 的表达而抑制花分生组织的形成, 抑制其同源基因的表达可望提前开花<sup>[57]</sup>。*EMF* 基因协同 *TFL1* 对 *LFY* 基因表达起负调作用。通过调节抑制基因 *FLC* 和 *EMF1* 的表达, 也能改变花期<sup>[4, 38]</sup>。这些研究使得人们对植物开花的基因调控表达网络有了更多的认识。

光周期调控成花是一个非常复杂的过程, 更加深入地认识光周期诱导开花途径需要更新的方法和手段。根据目前的研究进展, 进一步创制突变体库、构建近等基因系和进行同源克隆将有助于人们更好地揭示光周

期诱导植物开花的分子机制<sup>[2]</sup>。控制同源异型基因在花发育过程中的表达,可以用来改变植物花期。如花分生组织特征基因的超表达可以加快花发育进程,使花期明显提前。目前的研究还多集中于对模式植物拟南芥和水稻的研究,其它经济作物和观赏植物的研究还很少。虽然这些基因具有相当的保守性,基因在一定程度上仍具有种属特异性,寻找控制不同植物成花的相关基因并对其功能和调控机理进行解析是未来生命科学的一项重要任务,对农林业生产也具有重要实际意义。

### 参考文献

[1] Yanovsky M J, Kay S A. Living by the calendar: how plants know when to flower[J]. Nat Rev Mol Cell Biol, 2003(4): 265-276.

[2] 孙昌辉, 邓晓建, 方军, 等. 高等植物开花诱导研究进展[J]. 遗传, 2007, 29(10): 1182-1190.

[3] Mouradov A, Cremer F, Coupland G. Control of flowering time: interacting pathways as a basis for diversity[J]. Plant Cell, 2002, 14(Suppl.): S111-130.

[4] Hepworth S R, Valverde F, Ravenscroft D, et al. Antagonistic regulation of flowering-time gene SOC1 by CONSTANS and FLC via separate promoter motifs[J]. EMBOL, 2002, 21:4327-4337.

[5] Rosalinda T L, Berenice G P, Joseph G D, et al. An AGAMOUS related MADS-box gene, XAL1 (AGL12), regulates root meristem cell proliferation and flowering transition in Arabidopsis thaliana[J]. Plant Physiology, 2008, 146: 1182-1192.

[6] Komeda Y. Genetic regulation of time to flower in Arabidopsis thaliana[J]. Annu Rev Plant Biol, 2004, 55(1): 521-535.

[7] 曹义植. 成花诱导和花的发育. 拟南芥[M]. 北京: 高等教育出版社, 2004: 171-186.

[8] 张素芝, 左建儒. 拟南芥开花时间调控的研究进展[J]. 生物化学与生物物理进展, 2006, 33(4): 301-309.

[9] Garner W W, Allard H A. Effect of the relative length of day and night and other factors of the environment on growth and reproduction of plants[J]. J. Agr. Res, 1920, 18: 553-555.

[10] Seth J D. Photoperiodism: The coincidental perception of the season[J]. Current Biology, 2002, 12: 841-843.

[11] Johnson E, Bradley M, Harberd N P, et al. Photoresponses of Light-Grown phyA Mutants of Arabidopsis (Phytochrome A Is Required for the Perception of Daylength Extensions) [J]. Plant Physiol, 1994, 105(1): 141-149.

[12] Devlin P F, Halliday K J, Harberd N P, et al. The rosette habit of Arabidopsis thaliana is dependent upon phytochrome action: novel phytochrome control internode elongation and flowering time[J]. Plant J, 1996, 10(6): 1127-1134.

[13] Devlin P F, Patel S, Whitclam G C. Phytochrome E influences internode elongation and flowering time in Arabidopsis[J]. Plant Cell, 1998, 10: 1479-1487.

[14] Lin C. Plant blue light receptors[J]. Trends Plant Sci., 2000, 5(8): 337-342.

[15] Somers D, Schultz T, Milamow M, et al. ZEILUPE encodes a novel clock-associated PAS protein from Arabidopsis[J]. Cell, 2000, 101(3): 319-329.

[16] Nilsson O, Weigel D. Modulating the timing of flowering[J]. Current opinion in biotechnology, 1997, 8(2): 195-199.

[17] McWatters H G, Bastow R M, Hall A, et al. The ELF3 zeitnehmer regulates light signalling to the circadian clock[J]. Nature, 2000, 408: 716-720.

[18] Roden L G, Song H R, Jackson S, et al. Floral responses to photoperiod are correlated with the timing of rhythmic expression relative to dawn and dusk in Arabidopsis[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of USA, 2002, 99: 13313-13318.

[19] Alabad D, Oyama T, Yanovsky M J, et al. Reciprocal regulation between TOC1 and LHY/CCA1 within the Arabidopsis circadian clock[J]. Science, 2001, 293(5531): 880-882.

[20] Mizoguchi T, Wheatley K, Hanzawa Y, et al. LHY and CCA1 Are Partially Redundant Genes Required to Maintain Circadian Rhythms in Arabidopsis[J]. Developmental Cell, 2002, 2(5): 629-641.

[21] Mark R D, Seth J D, Ruth M B, et al. The ELF4 gene controls circadian rhythms and flowering time in Arabidopsis thaliana[J]. Nature, 2002, 419(5): 4-77.

[22] Park K H. Control of circadian rhythms and photoperiodic flowering by the Arabidopsis GIGANTEA genes [J]. Science, 1999, 285: 1579-1582.

[23] Kircher S, Kozma-Bognar L, Adam E, et al. Light-quality-dependent nuclear import of the plant photoreceptors phytochrome A and B[J]. Plant cell, 1999, 11: 1145-1456.

[24] Putterill J. The CONSTANS gene of Arabidopsis promotes flowering and encodes a protein showing similarities to zinc finger transcription factors [J]. Cell, 1995, 80: 821-824.

[25] Mas P, Devlin P F, Panda S, et al. Functional interaction of phytochrome B and cryptochrome2[J]. Nature, 2000, 408: 207-211.

[26] Hecht V, Knowles C L, Choo J K V, et al. Pea LATE BLOOMER1 is a GIGANTEA ortholog with roles in photoperiodic flowering, deetiolation, and transcriptional regulation of circadian clock gene homologs[J]. Plant Physiology, 2007, 144: 648-661.

[27] Takano M, Inagaki N, Xie X, et al. Distinct and cooperative functions of phytochromes A, B, and C in the control of deetiolation and flowering in rice [J]. Plant Cell, 2005, 17(12): 3311-3325.

[28] Yanovsky M J, Kay S A. Molecular basis of seasonal time measurement in Arabidopsis[J]. Nature, 2000, 419: 308-312.

[29] Doyle M R, Davis S J, Bastow R M, et al. The ELF4 gene controls circadian rhythms and flowering time in Arabidopsis thaliana[J]. Nature, 2002, 419(6902): 74-77.

[30] Imaizumi T, Schultz T F, Hammon F G, et al. FKF1 F-Box protein mediates cyclic degradation of a repressor of CONSTANS in Arabidopsis[J]. Nature, 2005, 426(5732): 302-306.

[31] Imaizumi T, Tran H G, Swartz T E, et al. FKF1 is essential for photoperiodic-specific light signalling in Arabidopsis [J]. Nature, 2003, 426 (6964): 302-306.

[32] Hazen S P, Schultz T F, Pruneda-Paz J L, et al. LUX ARRHYTHMO encodes a Myb domain protein essential for circadian rhythms[J]. Proc Natl Acad Sci USA, 2005, 102(29): 10387-10392.

[33] Ayre B G, Turgeon R. Graft transmission of a floral stimulant derived from CONSTANS[J]. Plant Physiol, 2004, 35(4): 2271-2278.

[34] Jung J H, Seo Y H, Seo P J, et al. The GIGANTEA-Regulated MicroRNA 172 mediates photoperiodic flowering independent of CONSTANS in Arabidopsis[J]. Plant Cell, 2007, 19: 2736-2748.

[35] Samach A, Nouchi H, Gold S E, et al. Distinct roles of CONSTANS target genes in reproductive development of Arabidopsis[J]. Science, 2000, 228: 1613-1616.

[36] Lopez P S. CONSTANS mediates between the circadian clock and the

control of flowering in *Arabidopsis* [J]. *Nature* 2000, 410: 1116-1120.

[37] Huang T, Bohnelius H, Eriksson S, et al. The mRNA of the *Arabidopsis* gene *FT* moves from leaf to shoot apex and induces flowering [J]. *Science* 2005, 309(5741): 1694-1696.

[38] Kobayashi Y, Weigel D. Move on up, it's time for change-mobile signals controlling photoperiod-dependent flowering [J]. *Genes & Dev* 2007, 21: 2371-2384.

[39] 樊丽娜, 邓海华, 齐永文. 植物 CO 基因研究进展 [J]. *西北植物学报*, 2008, 28(6): 1281-1287.

[40] Hayama R, Yokoi S, Tamaki S, et al. Adaptation of photoperiodic control pathways produces short-day flowering in rice [J]. *Nature* 2003, 422, 719-722.

[41] Ryosuke H, Bhavna A, Elisabeth L, et al. A Circadian Rhythm set by dusk determines the expression of *FT* homologs and the Short-Day photoperiodic flowering response in *Pharbitis* [J]. *Plant Cell* 2007, 19: 2988-3000.

[42] 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: 2473-2483.

[43] Izawa T, Oikawa T, Sugiyama N, et al. Phytochrome mediates the external light signal to repress *FT* orthologs in photoperiodic flowering of rice [J]. *Genes & Dev* 2002, 16: 2006-2020.

[44] 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 [J]. *Plant Cell Physiol* 2002, 43: 1096-1105.

[45] Yasue N, Mayumi K, Takuichi F, et al. Characterization and functional analysis of three wheat genes with homology to the *CONSTANS* flowering time gene in transgenic rice [J]. *The Plant Journal* 2003, 36: 82-93.

[46] Onouchi H, Igeno M, I. Mutagenesis of plants overexpressing *CONSTANS* demonstrates novel interactions among *Arabidopsis* flowering-time genes [J]. *Plant Cell* 2000, 12: 885-900.

[47] 杨传平, 刘桂丰, 魏志刚. 高等植物成花基因的研究 [J]. *遗传* 2002, 24(3): 379-384.

[48] Goad G F W, King R W, Blundell C A, et al. Evolution of floral meristem identity genes: analysis of *Lolium temulentum* genes related to *APETALA 1* and *LFY* of *Arabidopsis* [J]. *Plant Physiology*, 2001, 125: 1788-1801.

[49] Moon J, Lee H, Kim M, et al. Analysis of flowering pathway integrators in *Arabidopsis* [J]. *Plant Cell Physiol* 2005, 46(2): 292-299.

[50] Ma Y P, Fang X H, Chen F, et al. *DEL*, a *FLORICAULA/LEAFY* homologue gene from *Dendranthema lavandulifolium* is expressed both in the vegetative and reproductive tissues [J]. *Plant Cell Reports* 2008, 27(4): 647-654.

[51] Blazquez M A, Soowal L N, Lee I, et al. *LFY* expression and flower initiation in *Arabidopsis* [J]. *Development* 1997, 124(19): 35-44.

[52] Duffee T, Roe J L, Sessions R A, et al. The F-box-containing protein *UFO* and *AGAMOUS* participate in antagonistic pathways governing early petal development in *Arabidopsis* [J]. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 2003, 100: 8571-8576.

[53] Nelson O, Lee I, Blazquez M A, et al. Flowering time genes modulate the response to *LEAFY* activity [J]. *Genetics* 1998, 150: 403-410.

[54] Wagner D, Sablowski R W, Meyerowitz E M. Transcriptional activation of *APETALA 1* by *LFY* [J]. *Science* 1999, 261: 1723-1726.

[55] Eriksson S, Bohnelius H, Moritz T, et al. *GA4* is the Active Gibberellin in the Regulation of *LEAFY* Transcription and *Arabidopsis* Floral Initiation [J]. *Plant Cell* 2006, 18: 2172-2181.

[56] Louis A S, Briel H, Staver B, et al. The *LEAFY* target *LMI1* is a meristem identity regulator and acts together with *LEAFY* to regulate expression of *CAULIFLOWER* [J]. *Development* 2006, 133: 1673-1682.

[57] Shannon S, Meek S, Wagner D R. A mutation in the *Arabidopsis* *TFL1* gene affects inflorescence meristem development [J]. *Plant Cell* 1991, 3: 877-892.

[58] Moon Y H, Chen L, Pan R L, et al. *EMF* gene that regulates the transition to flowering in *Arabidopsis* [J]. *Cell* 2003, 101: 331-340.

## Photoperiodic Control of Flowering in Higher Plant

DING Yan<sup>1</sup>, DAI Si-lan<sup>1</sup>, MA Yue-ping<sup>2</sup>

(1. College of Landscape Architecture, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China; 2. College of Sciences, Northeastern University, Shenyang, Liaoning 110004, China)

**Abstract:** Flowering is currently a hot spot and difficult points of research topic. Photoperiodic control of flowering in plant decides by genetic factor and environment. Studies on photoperiodic control of flowering in plant have been clear-cut in long day plant *Arabidopsis*. Many research results demonstrated that *CONSTANS* gene plays a very important role in photoperiodic control, which received the light signal and circadian clock signal to activate *FLOWERING LOCUS T* (*FT*) and other genes inducing the flowering. Photoperiodic control of flowering in different plants may works in different ways.

**Key words:** Higher plant; Photoperiodic; Flowering; *CONSTANS*