

水稻开花光周期调控相关基因研究进展

孔德艳, 陈守俊, 周立国, 高欢, 罗利军, 刘灶长

上海市农业生物基因中心, 上海 201106

摘要: 水稻开花调控是一个极其复杂的生命过程, 由自身遗传因素和外界环境共同决定。光周期途径是调控水稻开花的关键途径, 在这个途径中成花素基因 *Hd3a* 和 *RTF1* 处于核心地位, 其上游调控途径主要包括 *Hd1* 依赖途径、*Ehd1* 依赖途径及不依赖于 *Hd1* 和 *Ehd1* 的途径。这 3 条途径在汇集了光信号的各种信息后, 将信号在 *Hd3a* 和 *RTF1* 处整合, 并通过成花素形式将信息传递给下游开花基因, 调控水稻开花。本文从成花素、光信号感受基因和昼夜节律基因、成花素上游调控基因、互作蛋白和下游调控基因等几方面阐述水稻开花光周期调控相关基因的研究现状, 为水稻开花调控的深入研究提供参考。

关键词: 水稻; 开花; 光周期调控; 成花素

Research progress of photoperiod regulated genes on flowering time in rice

Deyan Kong, Shoujun Chen, Liguozhou, Huan Gao, Lijun Luo, Zaocang Liu

Shanghai Agrobiological Gene Center, Shanghai 201106, China

Abstract: Rice flowering regulation is an extremely complex process, which is controlled by genetic factors and external environment. Photoperiodic regulatory pathway is pivotal to control flowering in rice, in which florigen genes *Hd3a* and *RTF1* are at the core and they are regulated by upstream *Hd1*-dependent, *Ehd1*-dependent, as well as both *Hd1*- and *Ehd1*-independent pathways. The three pathways bring a variety of light signal information together to *Hd3a* and *RTF1* for further integration, and then transmit the signals in the form of florigen to the downstream flowering related genes. In this review, we summarize the research progress of photoperiod regulated genes on flowering time in rice, including the photoreceptors and circadian rhythm genes, the florigens, its upstream, downstream and interacting genes. We hope to provide a reference for in-depth study of rice flowering regulation.

Keywords: rice; flowering; photoperiodic control; florigen

收稿日期: 2015-11-26; 修回日期: 2016-03-17

基金项目: 国家自然科学基金青年基金项目(编号: 31200193), 上海市农业科学院青年基金项目(编号: 农青年科技 2013(27))和上海市自然科学基金项目(编号: 12ZR1427800)资助[Supported by the National Natural Science Foundation of China (No. 31200193), Shanghai Academy of Agricultural Sciences Youth Foundation (AYF No. 2013-27) and Shanghai Natural Science Foundation (No.12ZR1427800)]

作者简介: 孔德艳, 硕士, 研究实习员, 研究方向: 水稻分子遗传。E-mail: kdy07@sagc.org.cn

陈守俊, 硕士, 研究实习员, 研究方向: 水稻分子遗传。E-mail: csj08@sagc.org.cn

孔德艳和陈守俊为并列第一作者。

通讯作者: 刘灶长, 博士, 研究员, 研究方向: 水稻分子遗传。E-mail: lzc@sagc.org.cn

DOI: 10.16288/j.ycz.15-478

网络出版时间: 2016/4/6 10:32:13

URI: <http://www.cnki.net/kcms/detail/11.1913.R.20160406.1032.002.html>

开花标志着开花植物从营养生长向生殖生长的转换,是决定开花植物繁衍的最重要进程,是由植物自身遗传因子和外界环境因素共同决定的复杂过程^[1]。目前,双子叶模式植物拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)是开花调控机制研究最清楚的植物,已有至少64个相关基因被克隆^[2],这些基因涉及光周期、春化、温度、赤霉素、自主以及年龄等6条遗传途径^[3]。虽然拟南芥中已知的开花基因在水稻(*Oryza sativa*)中具有一定的保守性,但与拟南芥不同,水稻属于短日照单子叶植物,在光周期的反应上与拟南芥恰好相反^[4,5]。目前的研究认为,光周期途径是调控水稻开花的关键途径^[6]。另外,相对于温度等其他环境因素,光周期更加稳定,其对水稻开花期影响的研究也更加深入^[7]。已有研究结果显示,成花素(Florigen)在水稻开花光周期调控中处于核心地位,基于此,本文将以水稻的成花素基因为中心,从光信号感受和昼夜节律钟基因,成花素上游的调控基因、成花素的互作蛋白和下游的调控基因几方面,对近年来水稻开花光周期调控途径上已经克隆的基因,及这些基因在光周期调控中的功能进行简要的综述。

1 成花素基因——水稻开花光周期调控的重要整合点

1937年植物生理学家 Chailakhyan 首先提出了成花素的概念。然而,成花素的化学本质直到70年后的2007年才被证实^[8-10]。成花素是开花位点基因 *FT*(*FLOWERING LOCUS T*)所编码的蛋白,植物叶片在受到光信号刺激后产生可移动的开花信号蛋白分子,即成花素。成花素随后在维管束中被运输到茎顶端(SAM),诱导植物开花^[11-13]。近年来,随着光周期调控研究的深入,发现植物叶片所感知的光周期信号最终在成花素基因处整合,通过调控成花素基因的表达控制开花时间。因此,成花素是植物光周期调控中最重要的整合点。

水稻基因组有13个 *FT-Like* 基因,分别命名为 *OsFTL1*~*OsFTL13*,其中两个 *FT-Like* 基因 *OsFTL2* (*Heading date 3a*, *Hd3a*)和 *OsFTL3*(*RICE FLOWERING LOCUS T1*, *RFT1*)为水稻的成花素基因^[12-15]。

Hd3a 基因位于6号染色体的短臂上^[16],编码一个约22 kDa的磷脂酰乙醇胺结合蛋白(Phosphatidyl

ethanolamine-binding protein, PEBP)^[5,6],与拟南芥 *FT* 基因高度同源,两者的蛋白相似性约70%^[17]。水稻中 *Hd3a* 基因在长日照条件下几乎不表达,而在短日照条件下其表达具有节律性并在黎明时达到最高^[17]。过表达 *Hd3a* 会引起明显的早花,而抑制水稻体内的 *Hd3a* 表达会延迟开花^[14,17]。然而,研究表明 *Hd3a* 只在叶片表达,在顶端分生组织并未检测到 *Hd3a* mRNA^[10]。日本奈良先端科学技术大学 Shimamoto 研究组的研究最终证实, *Hd3a* 在叶片表达并翻译成蛋白后,才能通过微管组织运输到顶端分生组织^[10]。

RFT1 与 *Hd3a* 同源,两者氨基酸相似性达91%。*RFT1* 也位于水稻6号染色体,离 *Hd3a* 仅11.5 kb^[14]。在短日照条件下, *RFT1* 与 *Hd3a* 表达模式基本相同,都具有昼夜节律性,均在黎明时达到最大值,随后逐渐降低;而在长日照条件下, *Hd3a* 几乎不表达, *RFT1* 则与短日照条件下表达模式类似^[14,18]。为了明确两者对水稻开花调控的作用,Shimamoto 研究组分别构建了 *RFT1* RNAi、*Hd3a* RNAi 和 *RFT1-Hd3a* RNAi 干涉植株,结果表明在短日照条件下 *Hd3a* 与 *RFT1* 的功能可以互补, *Hd3a* 正常表达情况下,主要由其行使促进水稻开花的功能;当 *Hd3a* 表达受到抑制时, *RFT1* 可以互补 *Hd3a* 功能促进水稻开花^[14]。而在长日照条件下, *Hd3a* 表达量很低,但 *RFT1* 表达量较高, *RFT1* 成为主要的开花促进子。因此, *Hd3a* 是短日照条件下的主要成花素,而 *RFT1* 是长日照条件下的成花素^[18](图1,表1)。

另外,在水稻的13个 *FT-Like* 基因中,除 *RFT1* 外与 *Hd3a* 同源性较高的为 *FTL1/FTL*,其在 *RFT1-Hd3a* RNAi 干涉植株中表达受到抑制,研究者猜测 *FTL1/FTL* 可能与 *RFT1-Hd3a* RNAi 干涉植株的极端晚花有关^[14],甚至有研究者猜测 *FTL1/FTL* 可能是水稻的第3个成花素,当然,这还需更多的实验验证^[19]。

2 光信号感受和昼夜节律钟基因——光周期的起始点

光受体感受光信号是植物光周期的起始。在水稻中,由3个光敏素基因 *OsPhyA*、*OsPhyB* 和 *OsPhyC* 对不同光周期做出反应^[20,21]。*OsPhyB* 和 *OsPhyC* 对水稻开花具有抑制作用,而单个 *OsPhyA* 的突变对水稻开花时间没有影响。当其他光敏素不存在时, *OsPhyA*

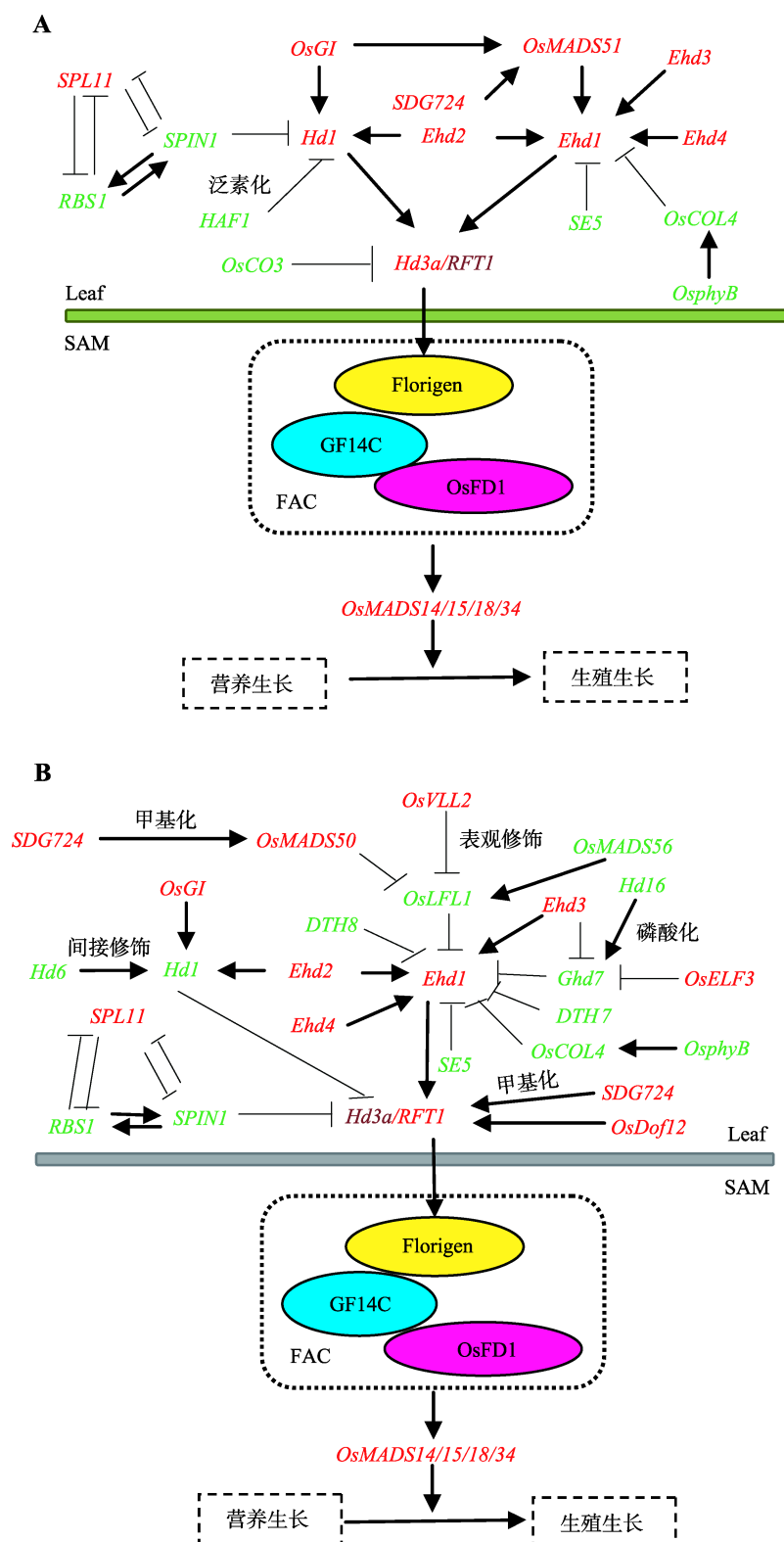


图 1 水稻开花的光周期调控途径

Fig. 1 Photoperiodic regulatory pathways of rice flowering

A: 短日照条件; B: 长日照条件。→ 促进基因表达; —| 抑制基因表达; ○ 对应基因表达蛋白; 红色字体为开花促进基因; 绿色字体为开花抑制基因。

表 1 已克隆的水稻开花光周期调控相关基因

Table 1 Cloned genes related to the photoperiodic flowering pathway in rice

基因	基因 ID	主要功能描述	参考文献
<i>Hd3a/FTL2</i>	LOC_Os06g06320	促进开花, 短日照条件下的主要成花素	[6,10~14,17]
<i>RFT1/FTL3</i>	LOC_Os06g06300	促进开花, 长日照条件下的主要成花素	[12,14,18]
<i>OsPhyA</i>	LOC_Os03g51030	短日照条件下诱导开花, 长日照条件下抑制开花, 光敏素	[22,23]
<i>OsPhyB</i>	LOC_Os03g19590	抑制开花, 光敏素	[22,23]
<i>OsPhyC</i>	LOC_Os03g54084	抑制开花, 光敏素	[22,23]
<i>OsCRY2</i>	LOC_Os02g41550	促进开花, 隐花素	[24,25]
<i>OsGI</i>	LOC_Os01g08700	昼夜节律基因, <i>Hd1</i> 的激活子, 短日照条件下促进开花, 长日照条件下抑制开花	[20,21,26,36]
<i>OsELF3/Hd17/Ef7</i> <i>OsELF3-1</i>	LOC_Os01g38530	昼夜节律基因, 长日照条件下促进开花, 通过抑制开花抑制基因 <i>Ghd7</i> 的表达, 从而促进 <i>Ehd1</i> 的表达	[28~31]
<i>Hd1</i>	LOC_Os06g16370	短日照条件下促进开花, 长日照条件下抑制开花, 开花调控保守途径上信号的重要整合点	[12,16,17,32]
<i>HAF1</i>	LOC_Os04g55510	短日照条件下, 对 <i>Hd1</i> 泛素化	[37]
<i>SPIN1</i>	LOC_Os02g50960	抑制开花, 短日照条件下通过 <i>Hd1</i> 介导抑制开花, 长日照条件下独立于 <i>Hd1</i> 途径抑制开花	[38,39]
<i>SPL11</i>	LOC_Os12g38210	促进开花, 通过负调控 <i>SPIN1</i> 和 <i>RBS1</i>	[38,39]
<i>RBS1</i>	LOC_Os11g14430	抑制开花, 通过正调控 <i>SPIN1</i>	[38,39]
<i>Hd6</i>	LOC_Os03g55389	长日照条件下 <i>Hd1</i> 的促进因子, 对 <i>Hd1</i> 间接地翻译后修饰, 抑制开花	[40]
<i>Ehd1</i>	LOC_Os10g32600	促进开花, 水稻中特有的基因, 长日照条件下开花调控信号的重要整合点	[41]
<i>SDG724</i>	LOC_Os09g13740	促进开花, 通过 <i>Ehd1</i> 介导途径和直接甲基化 <i>RFT1</i> 途径	[44]
<i>Ehd2/RID1/OsId1/Ghd10</i>	LOC_Os10g28330	促进开花, 主要通过 <i>Ehd1</i> 介导途径促进开花	[45~48]
<i>Ehd3</i>	LOC_Os08g01420	促进开花, 主要通过 <i>Ehd1</i> 介导途径促进开花	[49]
<i>Ehd4</i>	LOC_Os03g02160	促进开花, 主要通过 <i>Ehd1</i> 介导途径促进开花	[50]
<i>OsMADS51</i>	LOC_Os01g69850	短日照条件下促进开花, 参与将 <i>OsGI</i> 信号传递至 <i>Ehd1</i>	[43]
<i>OsMADS50/OsSOC1/DTH3</i>	LOC_Os03g03070	长日照条件下促进开花, 通过抑制开花抑制基因 <i>OsLFL1</i> 的表达, 间接激活 <i>Ehd1</i> 的表达	[53~55]
<i>OsVIL2</i>	LOC_Os12g34850	长日照条件下促进开花, 通过抑制开花抑制基因 <i>OsLFL1</i> 的表达, 间接激活 <i>Ehd1</i> 的表达	[56]
<i>SE5</i>	LOC_Os06g40080	抑制开花, 通过 <i>Ehd1</i> 介导途径抑制开花	[51]
<i>OsCOL4</i>	LOC_Os02g39710	抑制开花, 通过 <i>Ehd1</i> 介导途径抑制开花	[52]
<i>Ghd7</i>	LOC_Os07g15770	长日照条件下抑制开花, <i>Ehd1</i> 的主要抑制因子, 自身受 <i>Ehd3</i> 的负调控, 及 <i>Hd16</i> 磷酸化影响	[49,57]
<i>Hd16</i>	LOC_Os03g57940	长日照条件下抑制开花, 通过对 <i>Ghd7</i> 的磷酸化作用抑制水稻开花	[57]
<i>OsLFL1</i>	LOC_Os01g51610	长日照条件下抑制开花, 通过与 <i>Ehd1</i> 启动子直接结合抑制其表达	[58,59]
<i>OsMADS56</i>	LOC_Os10g39130	长日照条件下抑制开花, 通过正调控 <i>OsLFL1</i> , 间接抑制 <i>Ehd1</i> 的表达	[53]
<i>DTH8/Ghd8/LHD1</i>	LOC_Os08g07740	长日照条件下抑制开花, 通过 <i>Ehd1</i> 介导途径抑制开花	[60~62]
<i>DTH7</i>	LOC_Os07g49460	长日照条件下抑制开花, 通过 <i>Ehd1</i> 介导途径抑制开花	[63]
<i>OsCO3</i>	LOC_Os09g06464	短日照条件下抑制开花, 独立于 <i>Hd1</i> 和 <i>Ehd1</i> 介导的开花调控途径	[64]

续表 1

基因	基因 ID	主要功能描述	参考文献
<i>OsDof12</i>	LOC_Os03g07360	长日照条件下促进开花, 独立于 <i>Ehd1</i> 的长日照开花促进因子	[66]
<i>GF14C</i>	LOC_Os08g33370	短日照条件下抑制开花, 14-3-3 蛋白, 与成花素及 <i>OsFD1</i> 形成成花素激活复合物(FAC)	[68,69]
<i>OsFD1</i>	LOC_Os09g36910	与成花素、GF14C 共同形成成花素激活复合物(FAC)	[68]
<i>OsMADS14</i>	LOC_Os03g54160	促进开花, 成花素激活复合物(FAC)下游基因, 参与水稻营养生长向生殖生长转变	[70]
<i>OsMADS15</i>	LOC_Os07g01820	促进开花, 成花素激活复合物(FAC)下游基因, 参与水稻营养生长向生殖生长转变	[70]
<i>OsMADS18</i>	LOC_Os07g41370	促进开花, 成花素激活复合物(FAC)下游基因, 参与水稻营养生长向生殖生长转变	[70]
<i>OsMADS34</i>	LOC_Os03g54170	促进开花, 成花素激活复合物(FAC)下游基因, 参与水稻营养生长向生殖生长转变	[70]

在短日照条件下诱导开花, 长日照条件下抑制开花, 说明 *OsPhyA* 对 *OsPhyB* 和 *OsPhyC* 有协同作用^[22,23]。另外, 隐花素基因 *OsCRY2* 也参与了水稻开花调控, 能在长日和短日条件下促进水稻开花^[24,25]。

光受体接受光质信号后, 将其传递给昼夜节律钟基因, 节律基因收到光信号后启动表达, 激活或抑制下游开花基因, 进而调控植物开花时间。目前, 对拟南芥昼夜节律钟机制的研究较为清楚, 其节律基因表达蛋白遵从自身反馈的环状调节机制。该机制的核心由 2 个功能部分冗余、早晨表达的 MYB 家族的转录因子 CCA1(Circadian clock-associated 1)和 LHY(Late elongated hypocotyl)和夜间表达的 PRRs(Pseudo-response regulators)家族的转录抑制因子 TOC1(Timing of cab expression 1)组成^[7]。CCA1/LHY 会抑制 TOC1 的表达, 反过来, TOC1 也会抑制 CCA1/LHY 的表达^[7]。除 CCA1/LHY 和 TOC1 外, 还有 *GI*、*ELF3* 和 *ELF4* 等基因也参与拟南芥的昼夜节律调控^[7]。相对于拟南芥, 水稻昼夜节律钟机制的研究还不是很清楚。目前已克隆到一些水稻开花相关的昼夜节律钟基因, 如 *OsGI*(*GIGANTEA*)、*Hd2*(*Heading date 2*)、*OsELF3*(*EARLY FLOWERING 3*)/*Hd17*(*Heading date 17*)等。在短日照条件下, *OsGI* 通过 *Hd3a*、*RFT1*、*Ehd1*(*Early heading date 1*)、*Hd1*(*Heading date 1*)、*OsMADS51* 和 *OsId1* 基因调控水稻开花时间; 而在长日照条件下, *OsGI* 对开花时间的影响并不明显^[20,21,26]。*Hd2* 被证实与光周期敏感

性有关, 其突变体在短日照条件下表现晚花, 长日照条件下则提早开花^[20,21,27]。*OsELF3/Hd17* 通过抑制开花抑制基因 *Ghd7*(*Grain number, plant height, and heading date7*)的表达, 从而间接参与水稻开花调控^[28~31](表 1)。

3 成花素的关键调控基因——光信号的整合点

3.1 *Hd1* 及其调控基因

水稻中目前已知有两个光信号的整合点, 其中 *Hd1* 基因是拟南芥 *CO*(*Constans*)的同源基因, 位于 6 号染色体, 编码 C 端有一个 CCT(*Constans, constanslike, and timing of cab expression 1*)结构域的 B-box 锌指结构蛋白质, 是水稻中第一个被克隆的控制开花期的重要基因^[12,32]。拟南芥 *CO* 基因位于成花素 *FT* 的上游, 在长日照条件下通过调控成花素 *FT* 表达, 促进拟南芥开花, 而在短日照条件下 *CO* 基因对拟南芥开花没有影响^[33,34]。与拟南芥 *CO* 基因不同, 水稻 *Hd1* 基因在水稻开花调控途径中有双重功能^[32]。在短日照条件下, *Hd1* 通过增强成花素 *Hd3a* 的表达, 从而促进水稻开花; 而在长日照条件下, *Hd1* 抑制 *Hd3a* 表达, 致使开花延迟^[32,35,36]。虽然 *CO* 和 *Hd1* 在功能上有差异, 但是两者在开花调控途径中是高度保守的, *CO* 基因受生物钟相关基因 *GI* 的影响, 形成 *GI-CO-FT* 的开花调控途径, 同样 *Hd1* 也受 *OsGI* 蛋白调控, 形成相应 *OsGI-Hd1-Hd3a* 的保守途径^[32~34]。

在短日照条件下 *HAF1* (*Heading date associated factor 1*)、*SPIN1* (*SPL11-interacting protein 1*)、*SPL11* (*SPOTTED LEAF11*)和 *RBS1* (*RNA-binding and SPIN1-interacting 1*)也参与了 *Hd1* 的调控。*HAF1* 位于 4 号染色体, 编码一个含有 C3HC4 RING 结构域的 E3 泛素连接酶, 其突变体在长日照和短日照条件下均表现晚花。在短日照条件下, *HAF1* 通过对 *Hd1* 的泛素化调控水稻的花期; 而在长日照条件下, *HAF1* 则可能通过对其他开花调节因子的泛素化参与水稻花期调控^[37]。*SPIN1* 能够与 *SPL11* 在细胞核内互作, 是一个开花负调控因子, 通过下调成花素基因 *Hd3a* 抑制开花, 在短日照条件下通过 *Hd1* 介导实现, 而在长日照条件下则通过其它因子实现。*RBS1* 是一个新的开花时间负调节因子, 它与 *SPIN1* 存在正向调控关系, 与 *SPL11* 存在负向调控关系^[38,39]。

在长日照条件下, *Hd6* (*Heading date 6*)是 *Hd1* 的促进因子, 通过间接的翻译后修饰促进 *Hd1* 对 *Hd3a* 和 *RFT1* 的抑制作用^[40](图 1, 表 1)。

3.2 *Ehd1* 及其调控基因

水稻中另一个重要的光信号整合点是 *Ehd1* 基因。*Ehd1* 位于 10 号染色体, 编码 B 型反应调节子, 是水稻特有的开花调控基因, 拟南芥中不存在 *Ehd1* 的同源基因^[41]。与 *Hd1* 基因在水稻开花调控途径中有双重功能不同, 无论是在短日照条件下还是长日照条件下, *Ehd1* 在水稻开花调控途径中都是起促进作用。当然, 两种条件下的调控途径存在区别, 主要表现在上游调控基因和下游成花素基因的差异。

已知在短日照条件下, *Ehd1* 受到 *OsGI*、*Ehd2* (*Early heading date 2*)、*Ehd3* (*Early heading date 3*)、*Ehd4* (*Early heading date 4*)、*OsMADS51* 和 *SDG724* (*SET domain group protein724*)的正调控。*OsGI* 通过两条途径促进 *Ehd1* 的表达, 一条途径是在清晨通过由 *OsGI* 介导的蓝光信号激活 *Ehd1* 的表达^[42]; 另一条途径是 *OsGI* 通过激活 *OsMADS51* 的表达, 从而促进 *Ehd1* 的表达^[43]。同样, *SDG724* 也通过 *OsMADS51* 途径正调控 *Ehd1* 的表达^[44]。另外, *Ehd2/RID1/OsId1/Ghd10* 位于 10 号染色体, 编码一个 Cys2/His2 型锌指转录因子^[45~48]; *Ehd3* 位于 8 号染色体, 编码一个含有 2 个植物同源结构域(PHD)的锌指蛋白^[49]; *Ehd4*

位于 3 号染色体, 编码一个 CCH 类锌指蛋白^[50]; 这 3 个基因均是 *Ehd1* 重要的正调控因子。除此之外, *SE5* (*PHOTOPERIOD SENSITIVITY5*)和 *OsCOL4* (*CONSTANS-like 4*)是两个短日照条件下 *Ehd1* 的抑制基因, 两者均能通过抑制 *Ehd1* 的表达, 从而负向调控水稻的开花。*SE5* 位于 6 号染色体, 编码一个血红素加氧酶基因, 参与光敏色素发色团生物合成^[51]。*OsCOL4* 位于 2 号染色体, 编码水稻中一个 *CONSTANS*-like 蛋白家族成员, 作用于 *OsphyB* 下游, 是一个组成型的开花抑制因子^[52]。

与短日照条件相比, 长日照条件下水稻开花推迟, 但终究还是能完成正常开花过程。在这个过程中, 通过 *Ehd1* 基因促进成花素 *RFT1* 基因表达, 从而促进开花, 成为水稻长日照条件下促进开花的关键途径。与短日照条件下一样, 在长日照条件下 *Ehd1* 依然受到 *SDG724*、*Ehd2*、*Ehd3* 和 *Ehd4* 的正调控^[44~50]。所不同的是, 在短日照条件下, *SDG724* 通过 *OsMADS51* 途径正调控 *Ehd1* 的表达; *Ehd3* 对 *Ehd1* 的调控不依赖于开花抑制基因 *Ghd7*。而长日照条件下, *SDG724* 通过对 *OsMADS50* 进行 H3K36 甲基化修饰, 激活 *Ehd1* 表达; *Ehd3* 对 *Ehd1* 的调控则显得更为复杂, 存在不依赖和依赖 *Ghd7* 两条途径, 在依赖 *Ghd7* 途径中, *Ehd3* 可以通过抑制 *Ghd7* 的表达, 从而促进 *Ehd1* 的表达^[44,49]。另外, *OsMADS50*、*OsVIL2* (*O. sativa VIN3-LIKE 2*)和生物钟基因 *OsELF3*^[28~31]也是长日照条件下的开花促进因子。*OsMADS50* 和 *OsVIL2* 通过抑制开花抑制基因 *OsLFL1* (*O. sativa LEC2 and FUSCA3 like 1*)的表达, 间接激活 *Ehd1* 的表达^[53~56]。长日照条件下水稻开花延迟, 除依赖于 *Hd1* 的途径外, 依赖于 *Ehd1* 的途径受到的抑制因素增加也是一个重要原因。与短日照条件相比, 长日照条件下 *Ehd1* 的负调控基因除 *SE5*^[51] 和 *OsCOL4*^[52] 外, 还包括 *Ghd7*、*Hd16* (*Heading date 16*)、*OsLFL1*、*OsMADS56* 和 *DTH8/Ghd8/LHD1*、*DTH7* (*Days to heading 7*)。*Ghd7* 位于 7 号染色体, 编码一个含有 CCT 结构的核蛋白, 是水稻产量和适应性的重要基因, 是长日照条件下 *Ehd1* 的主要抑制因子, 自身受 *Ehd3*^[49] 和 *OsELF3/Hd17*^[28~31] 的负调控, 同时也受 *Hd16* 磷酸化作用的影响^[57]。*Hd16* 位于 3 号染色体, 其编码产物

为酪蛋白激酶,在长日照条件下,通过对 *Ghd7* 的磷酸化作用抑制水稻开花,是一个开花的抑制因子^[57]。*OsLFL1* 位于 1 号染色体,编码含有 B3 DNA 结合结构域的转录因子,*OsLFL1* 能直接与 *Ehd1* 启动子的 RY cis-elements (CATGCATG) 结合,从而负调控 *Ehd1* 的表达,导致晚花^[58,59]。*OsMADS56* 则是通过正调控 *OsLFL1*, 间接抑制 *Ehd1* 的表达^[53]。*DTH8/LHD1* 位于 8 号染色体,编码 HAP 复合体的一个 HAP3 亚基,在长日照条件下,通过抑制 *Ehd1* 而使水稻开花推迟^[60-62]。*DTH7* 位于 7 号染色体,编码一个 OsPRR37 蛋白(Pseudo-responseregulator protein),其表达受昼夜节律钟调节,作用于 *OsPhyB* 下游,在长日照条件下,抑制 *Ehd1* 的表达,导致水稻晚花;另外,*DTH7*、*Ghd7* 和 *DTH8* 3 个基因互相关联,对水稻花期、产量和环境适应性决定起重要作用^[63](图 1, 表 1)。

3.3 其他成花素调控基因

水稻中调节成花素的基因,除 *Hd1* 和 *Ehd1* 两个重要的调节因子,以及依赖于 *Hd1* 和 *Ehd1* 的基因外,还有独立于 *Hd1* 和 *Ehd1* 的调节子,目前已知的有 *OsCO3* 和 *OsDof12*。*OsCO3* 位于 9 号染色体,编码含有一个 B-box 和一个 CCT 结构域的蛋白,和 *Hd1* 一样同属 CONSTANS-LIKE(COL)蛋白家族的成员。在短日照条件下,*OsCO3* 过表达转基因植株中的 *Hd3a* 和 *FTL* 表达量降低,而 *Hd1* 和 *Ehd1* 的表达量并没有显著变化,说明 *OsCO3* 负向调控 *Hd3a* 和 *FTL* 表达,且是一个独立于 *Hd1* 和 *Ehd1* 介导的开花调控途径的短日照开花抑制因子^[64]。*OsDof12* 是位于水稻 3 号染色体上的一个单拷贝基因,编码一个 Dof 蛋白^[65]。在长日照下,过量表达 *OsDof12* 的转基因植株抽穗提前,*Hd3a* 表达量上升,而 *Hd1* 和 *Ehd1* 的表达量并没有显著变化;在短日照下,过量表达 *OsDof12* 的转基因植株抽穗期没有变化,*Hd3a*、*Hd1* 和 *Ehd1* 的表达量也没有明显差异,这些结果表明 *OsDof12* 是一个独立于 *Ehd1* 的长日照开花促进因子^[66]。此外,*SDG724* 除能依赖于 *Ehd1* 途径调控开花外,也被证实能直接对 *RFT1* 进行 H3K36 甲基化修饰,激活 *RFT1* 表达,从而促进水稻开花^[44,67](图 1, 表 1)。

4 成花素互作蛋白及下游调控基因

研究表明成花素 Hd3a 蛋白能与 GF14C 蛋白在茎端细胞中互作,互作形成的复合物转运到核内,并与转录因子 OsFD1 结合,形成成花素激活复合物(FAC)^[68]。*GF14C* 位于 8 号染色体,编码一个 14-3-3 蛋白,该蛋白是一个核定位蛋白。在短日照条件下,过表达 *GF14C* 的转基因水稻表现晚花,而敲除植株表现早花,说明 GF14C 是一个开花的负调控因子^[69]。此外,另一个成花素 RFT1 蛋白的互作蛋白,及是否能与 GF14C 互作还需进一步研究。

成花素在汇集了内源及外源的开花信号,并与 GF14C 和 OsFD1 形成 FAC 后,调控下游开花转变基因表达,最终促进水稻从营养生长转向生殖生长,完成开花过程。目前已知在成花素下游,并与开花转变有关的基因有 *PAP2/OsMADS34* 和 3 个属于 *API/FUL* 类基因的 *OsMADS14*、*OsMADS15*、*OsMADS18*^[70]。这 4 个基因均编码 MADS 盒转录因子,均是开花的正向调节因子。当 3 个 *API/FUL* 类基因 *OsMADS14*、*OsMADS15*、*OsMADS18* 同时被抑制时,花序的发育并未受到严重影响;而当把 3 个 *API/FUL* 同时受抑制的植株中的 *PAP2* 敲除时,即 4 个基因同时表达受抑制时,严重阻碍了植株从营养生长向生殖生长的转变。另外,已知 *pap2-1* 突变体的育性转换是正常的^[71],以上结果说明 *PAP2* 和 3 个属于 *API/FUL* 类基因的 *MADS14*、*MADS15*、*MADS18* 相互协作,共同决定成花素信号下游花序分生组织特征的建成^[70](图 1, 表 1)。

5 结 语

综上所述,在短日照条件下,水稻开花主要存在两条促进途径:一条是由 *Hd1* 介导,*OsGI-Hd1-Hd3a* 组成的保守途径;一条是水稻特有的 *Ehd1* 介导的 *Ehd1-Hd3a* 途径(图 1A)。而在长日照条件下,水稻开花主要存在两条抑制途径和一条促进途径,分别是:*OsGI-Hd1-Hd3a* 抑制途径,*Ghd7-Ehd1-RFT1* 抑制途径和 *Ehd1-RFT1* 促进途径(图 1B)。这些途径分别依赖于 *Hd1* 和 *Ehd1* 对成花素基因表达的调控,从而影响水稻开花过程。已有研究表明,水稻还存在不依赖于 *Hd1* 和 *Ehd1* 的表达调控途径,

如 *OsCO3*、*OsDof12* 调控途径(图 1)。但这一类调控途径目前已知较少, 还需进一步研究。

近年来, 在水稻开花光周期调控方面的研究取得了很大的进展, 尤其是依赖于 *Hd1* 和 *Ehd1* 的调控途径, 克隆的基因也越来越多(表 1), 调控途径也逐渐清晰, 但是还有很多细节需要进一步研究, 如这些途径上基因之间的作用方式, 作用位点等都不完全清楚。另外, 不依赖于 *Hd1* 和 *Ehd1* 的表达调控途径还知之甚少, 再者, 除光周期途径外, 诸如拟南芥其他开花调控途径如春化、温度、赤霉素、自主以及年龄等途径在水稻开花调控中是否存在, 或者这些途径如何发挥作用都还有待进一步探究。

参考文献(References):

- [1] Zeng Q, Zhao ZH, Zhao SQ. Signal pathways of flowering time regulation in plant. *Hereditas (Beijing)*, 2006, 28(8): 1031–1036.
曾群, 赵仲华, 赵淑清. 植物开花时间调控的信号途径. *遗传*, 2006, 28(8): 1031–1036. [DOI]
- [2] Zhang YN, Zhou YP, Chen QH, Huang XL, Tian CE. Molecular basis of flowering time regulation in *Arabidopsis*. *Chin Bull Bot*, 2014, 49(4): 469–482.
张艺能, 周玉萍, 陈琼华, 黄小玲, 田长恩. 拟南芥开花时间调控的分子基础. *植物学报*, 2014, 49(4): 469–482. [DOI]
- [3] Srikanth A, Schmid M. Regulation of flowering time: all roads lead to Rome. *Cell Mol Life Sci*, 2011, 68(12): 2013–2037. [DOI]
- [4] Sun CH, Deng XJ, Fang J, Chu CC. An overview of flowering transition in higher plants. *Hereditas (Beijing)*, 2007, 29(10): 1182–1190.
孙昌辉, 邓晓建, 方军, 储成才. 高等植物开花诱导研究进展. *遗传*, 2007, 29(10): 1182–1190. [DOI]
- [5] Song YL, Luan WJ. Regulatory pathways of rice flowering in different light and temperature conditions. *Chin J Rice Sci*, 2012, 6(4): 383–392.
宋远丽, 栾维江. 水稻开花的光温调控分子机理. *中国水稻科学*, 2012, 6(4): 383–392. [DOI]
- [6] Xu QH, Zhang DB, Liang WQ. Research on the molecular mechanism of florigen in rice. *J Shanghai Jiaotong Univ (Agric Sci)*, 2010, 28(3): 296–304.
徐千惠, 张大兵, 梁婉琪. 水稻成花素分子作用机制研究进展. *上海交通大学学报(农业科学版)*, 2010, 28(3): 296–304. [DOI]
- [7] Xu Q, Okumoto Y, Wang XX. Research progress on regulatory molecular mechanisms of flowering time in rice. *J Plant Genet Resour*, 2014, 15(1): 129–136.
徐铨, 奥本裕, 王晓雪. 水稻开花期调控分子机理研究进展. *植物遗传资源学报*, 2014, 15(1): 129–136. [DOI]
- [8] Zeevaart JAD. Florigen coming of age after 70 years. *Plant Cell*, 2006, 18(8): 1783–1789. [DOI]
- [9] Corbesier L, Vincent C, Jang S, Fornara F, Fan QZ, Searle I, Giakountis A, Farrona S, Gissot L, Turnbull C, Coupland G. FT Protein Movement contributes to long-distance signaling in floral induction of *Arabidopsis*. *Science*, 2007, 316(5827): 1030–1033. [DOI]
- [10] Tamaki S, Matsuo S, Wong HL, Yokoi S, Shimamoto K. Hd3a protein is a mobile flowering signal in rice. *Science*, 2007, 316(5827): 1033–1036. [DOI]
- [11] Yang YJ, Klejnot J, Yu XH, Liu XM, Lin CT. Florigen (II): It is a mobile protein. *J Integer Plant Biol*, 2007, 49(12): 1665–1669. [DOI]
- [12] Tsuji H, Taoka K, Shimamoto K. Regulation of flowering in rice: two florigen genes, a complex gene network, and natural variation. *Curr Opin Plant Biol*, 2011, 14(1): 45–52. [DOI]
- [13] Tsuji H, Taoka K, Shimamoto K. Florigen in rice: complex gene network for florigen transcription, florigen activation complex, and multiple functions. *Curr Opin Plant Biol*, 2013, 16(2): 228–235. [DOI]
- [14] Komiya R, Ikegami A, Tamaki S, Yokoi S, Shimamoto K. Hd3a and *RFT1* are essential for flowering in rice. *Development*, 2008, 135(4): 767–774. [DOI]
- [15] Chardon F, Damerval C. Phylogenomic analysis of the *PEBP* gene family in cereals. *J Mol Evol*, 2005, 61(5): 579–590. [DOI]
- [16] Yamamoto T, Kuboki Y, Lin SY, Sasaki T, Yano M. Fine mapping of quantitative trait loci *Hd-1*, *Hd-2* and *Hd-3*, controlling heading date of rice, as single Mendelian factors. *Theor Appl Genet*, 1998, 97(1–2): 37–44. [DOI]
- [17] Kojima S, Takahashi Y, Kobayashi Y, Monna L, Sasaki T, Araki T, Yano M. 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(10): 1096–1105. [DOI]
- [18] 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(20): 3443–3450. [DOI]
- [19] Brambilla V, Fornara F. Molecular control of flowering in response to day length in rice. *J Integr Plant Biol*, 2013, 55(5): 410–418. [DOI]
- [20] Lee YS, An G. Complex regulatory networks of flowering time in rice. *J Rice Res*, 2015, 3(3): 141. [DOI]
- [21] Lee YS, An G. Regulation of flowering time in rice. *J Plant Biol*, 2015, 58(6): 353–360. [DOI]
- [22] Takano M, Inagaki N, Xie XZ, Yuzurihara N, Hihara F, Ishizuka T, Yano M, Nishimura M, Miyao A, Hirochika H, Shinomura T. Distinct and cooperative functions of phytochromes A, B, and C in the control of deetiolation and flowering in rice. *Plant Cell*, 2005, 17(12): 3311–3325. [DOI]
- [23] Osugi A, Itoh H, Ikeda-Kawakatsu K, Takano M, Izawa T. Molecular dissection of the roles of phytochrome in photoperiodic flowering in rice. *Plant Physiol*, 2011, 157(3): 1128–1137. [DOI]
- [24] Hirose F, Shinomura T, Tanabata T, Shimada H, Takano M. Involvement of rice cryptochromes in de-etiolation responses and flowering. *Plant Cell Physiol*, 2006, 47(7): 915–925. [DOI]
- [25] Zhang YC, Gong SF, Li QH, Sang Y, Yang HQ. Functional and signaling mechanism analysis of rice cryptochrome. *Plant J*, 2006, 46(6): 971–983. [DOI]
- [26] Lee YS, An G. *OsGI* controls flowering time by modulating rhythmic flowering time regulators preferentially under short day in rice. *J Plant Biol*, 2015, 58(2): 137–145. [DOI]
- [27] Lin HX, Yamamoto T, Sasaki T, Yano M. Characterization and detection of epistatic interactions of three QTLs, *Hd1*, *Hd2* and *Hd3*, controlling heading date in rice using nearly isogenic lines. *Theor Appl Genet*, 2000, 101(7): 1021–1028. [DOI]
- [28] Yang Y, Peng Q, Chen GX, Li XH, Wu CY. *OsELF3* is involved in circadian clock regulation for promoting flowering under long-day conditions in rice. *Mol Plant*, 2013, 6(1): 202–215. [DOI]
- [29] Zhao JM, Huang X, Ouyang XH, Chen WL, Du AP, Zhu L, Wang SG, Deng XW, Li SG. *OsELF3-1*, an ortholog of Arabidopsis *EARLY FLOWERING 3*, regulates rice circadian rhythm and photoperiodic flowering. *PLoS One*, 2012, 7(8): e43705. [DOI]
- [30] Matsubara K, Ogiso-Tanaka E, Hori K, Ebana K, Ando T, Yano M. Natural variation in *Hd17*, a homolog of Arabidopsis *ELF3* that is involved in rice photoperiodic flowering. *Plant Cell Physiol*, 2012, 53(4): 709–716. [DOI]
- [31] Saito H, Ogiso-Tanaka E, Okumoto Y, Yoshitake Y, Izumi H, Yokoo T, Matsubara K, Hori K, Yano M, Inoue H, Tanisaka T. *Ef7* encodes an ELF3-like protein and promotes rice flowering by negatively regulating the floral repressor gene *Ghd7* under both short- and long-day conditions. *Plant Cell Physiol*, 2012, 53(4): 717–728. [DOI]
- [32] Yano M, Katayose Y, Ashikari M, Yamanouchi U, Monna L, Fuse T, Baba T, Yamamoto K, Umehara Y, Nagamura Y, Sasaki T. *Hd1*, a major photoperiod sensitivity quantitative trait locus in rice, is closely related to the Arabidopsis flowering time gene *CONSTANS*. *Plant Cell*, 2000, 12(12): 2473–2483. [DOI]
- [33] Turck F, Fornara F, Coupland G. Regulation and identity of florigen: FLOWERING LOCUS T moves center stage. *Annu Rev Plant Biol*, 2008, 59(2): 573–594. [DOI]
- [34] Putterill J, Robson F, Lee K, Simon R, Coupland G. The *CONSTANS* gene of Arabidopsis promotes flowering and encodes a protein showing similarities to zinc finger transcription factors. *Cell*, 1995, 80(6): 847–857. [DOI]
- [35] Izawa T, Oikawa T, Sugiyama N, Tanisaka T, Yano M, Shimamoto K. Phytochrome mediates the external light signal to repress *FT* orthologs in photoperiodic flowering of rice. *Gen Dev*, 2002, 16(15): 2006–2020. [DOI]
- [36] Hayama R, Yokoi S, Tamaki S, Yano M, Shimamoto K. Adaptation of photoperiodic control pathways produces short-day flowering in rice. *Nature*, 2003, 422(6933): 719–722. [DOI]
- [37] Yang Y, Fu DB, Zhu CM, He YZ, Zhang HJ, Liu T, Li XH, Wu CY. The RING-finger ubiquitin ligase HAF1 mediates heading date 1 degradation during photoperiodic flowering in rice. *Plant Cell*, 2015, 27(9): 2455–2468. [DOI]
- [38] Vega-Sánchez ME, Zeng LR, Chen SB, Leung H, Wang GL. SPIN1, a K homology domain protein negatively regulated and ubiquitinated by the E3 ubiquitin ligase SPL11, is involved in flowering time control in rice. *Plant Cell*, 2008, 20(6): 1456–1469. [DOI]
- [39] Cai YH, Vega-Sánchez ME, Park CH, Bellizzi M, Guo ZJ, Wang GL. RBS1, an RNA binding protein, interacts with SPIN1 and is involved in flowering time control in rice. *PLoS One*, 2014, 9(1): e87258. [DOI]
- [40] Ogiso E, Takahashi Y, Sasaki T, Yano M, Izawa T. The role of casein kinase II in flowering time regulation has

- diversified during evolution. *Plant Physiol*, 2010, 152(2): 808–820. [DOI]
- [41] Doi K, Izawa T, Fuse T, Yamanouchi U, Kubo T, Shimatani Z, Yano M, Yoshimura A. *Ehd1*, a B-type response regulator in rice, confers short-day promotion of flowering and controls FT-like gene expression independently of *Hd1*. *Gen Dev*, 2004, 18(8): 926–936. [DOI]
- [42] Itoh H, Nonoue Y, Yano M, Izawa T. A pair of floral regulators sets critical day length for *Hd3a* florigen expression in rice. *Nat Genet*, 2010, 42(7): 635–638. [DOI]
- [43] Kim SL, Lee S, Kim HJ, Nam HG, An G. *OsMADS51* is a short-day flowering promoter that functions upstream of *Ehd1*, *OsMADS14*, and *Hd3a*. *Plant Physiol*, 2007, 145(4): 1484–1494. [DOI]
- [44] Sun CH, Fang J, Zhao TL, Xu B, Zhang FT, Liu LC, Tang JY, Zhang GF, Deng XJ, Chen F, Qian Q, Cao XF, Chu CC. The histone methyltransferase SDG724 mediates H3K36-me2/3 deposition at *MADS50* and *RFT1* and promotes flowering in rice. *Plant Cell*, 2012, 24(8): 3235–3247. [DOI]
- [45] Matsubara K, Yamanouchi U, Wang ZX, Minobe Y, Izawa T, Yano M. *Ehd2*, a rice ortholog of the maize *INDETERMINATE1* Gene, promotes flowering by up-regulating *Ehd1*. *Plant Physiol*, 2008, 148(3): 1425–1435. [DOI]
- [46] Wu CY, You CJ, Li CS, Long T, Chen GX, Byrne ME, Zhang QF. *RID1*, encoding a Cys2/His2-type zinc finger transcription factor, acts as a master switch from vegetative to floral development in rice. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2008, 105(35): 12915–12920. [DOI]
- [47] Park SJ, Kim SL, Lee S, Je B, Piao HL, Park SH, Kim CM, Ryu CH, Park SH, Xuan YH, Colasanti J, An G, Han C. Rice *Indeterminate 1* (*OsId1*) is necessary for the expression of *Ehd1* (*Early heading date 1*) regardless of photoperiod. *Plant J*, 2008, 56(6): 1018–1029. [DOI]
- [48] Hu SK, Dong GJ, Xu J, Su Y, Shi ZY, Ye WJ, Li YY, Li GM, Zhang B, Hu J, Qian Q, Zeng DL, Guo LB. A point mutation in the zinc finger motif of RID1/EHD2/OSID1 protein leads to outstanding yield-related traits in *japonica* rice variety Wuyunjing 7. *Rice*, 2013, 6(1): 24. [DOI]
- [49] Matsubara K, Yamanouchi U, Nonoue Y, Sugimoto K, Wang ZX, Minobe Y, Yano M. *Ehd3*, encoding a plant homeodomain finger-containing protein, is a critical promoter of rice flowering. *Plant J*, 2011, 66(4): 603–612. [DOI]
- [50] Gao H, Zheng XM, Fei GL, Chen J, Jin MN, Ren YL, Wu WX, Zhou KN, Sheng PK, Zhou F, Jiang L, Wang J, Zhang X, Guo XP, Wang JL, Cheng ZhJ, Wu CY, Wang HY, Wan JM. *Ehd4* encodes a novel and oryza-genus-specific regulator of photoperiodic flowering in rice. *PLoS Genet*, 2013, 9(2): e1003281. [DOI]
- [51] Andrés F, Galbraith DW, Talón M, Domingo C. Analysis of *PHOTOPERIOD SENSITIVITY5* sheds light on the role of phytochromes in photoperiodic flowering in rice. *Plant Physiol*, 2009, 151(2): 681–690. [DOI]
- [52] Lee YS, Jeong DH, Lee DY, Yi J, Ryu CH, Kim SL, Jeong HJ, Choi SC, Jin P, Yang J, Cho LH, Choi H, An G. *OsCOL4* is a constitutive flowering repressor upstream of *Ehd1* and downstream of *OsphyB*. *Plant J*, 2010, 63(1): 18–30. [DOI]
- [53] Ryu CH, Lee S, Cho LH, Kim SL, Lee YS, Choi SC, Jeong HJ, Yi J, Park SJ, Han CD, An G. *OsMADS50* and *OsMADS56* function antagonistically in regulating long day (LD)-dependent flowering in rice. *Plant Cell Environ*, 2009, 32(10): 1412–1427. [DOI]
- [54] Bian XF, Liu X, Zhao ZG, Jiang L, Gao H, Zhang YH, Zheng M, Chen LM, Liu SJ, Zhai HQ, Wan JM. Heading date gene, *dth3* controlled late flowering in *O. Glaberrima* Steud. by down-regulating *Ehd1*. *Plant Cell Rep*, 2011, 30(12): 2243–2254. [DOI]
- [55] Lee S, Kim J, Han JJ, Han MJ, An G. Functional analyses of the flowering time gene *OsMADS50*, the putative *SUPPRESSOR OF OVEREXPRESSION OF CO 1/AGAMOUS-LIKE 20 (SOC1/AGL20)* ortholog in rice. *Plant J*, 2004, 38(5): 754–764. [DOI]
- [56] Yang J, Lee S, Hang RL, Kim SR, Lee YS, Cao XF, Amasino R, An G. *OsVIL2* functions with PRC2 to induce flowering by repressing *OsLFL1* in rice. *Plant J*, 2013, 73(4): 566–578. [DOI]
- [57] Hori K, Ogiso-Tanaka E, Matsubara K, Yamanouchi U, Ebana K, Yano M. *Hd16*, a gene for casein kinase I, is involved in the control of rice flowering time by modulating the day-length response. *Plant J*, 2013, 76(1): 36–46. [DOI]
- [58] Peng LT, Shi ZY, Li L, Shen GZ, Zhang JL. Overexpression of transcription factor *OsLFL1* delays flowering time in *Oryza sativa*. *J Plant Physiol*, 2008, 165(8): 876–885. [DOI]
- [59] Peng LT, Shi ZY, Li L, Shen GZ, Zhang JL. Ectopic expression of *OsLFL1* in rice represses *Ehd1* by binding on its promoter. *Biochem Biophys Res Commun*, 2007, 360(1):

- 251–256. [DOI]
- [60] Wei XJ, Xu JF, Guo HN, Jiang L, Chen SH, Yu CY, Zhou ZL, Hu PS, Zhai HQ, Wan JM. *DTH8* suppresses flowering in rice, influencing plant height and yield potential simultaneously. *Plant Physiol*, 2010, 153(4): 1747–1758. [DOI]
- [61] Yan WH, Wang P, Chen HX, Zhou HJ, Li QP, Wang CR, Ding ZH, Zhang YS, Yu SB, Xing YZ, Zhang QF. A major QTL, *Ghd8*, plays pleiotropic roles in regulating grain productivity, plant height, and heading date in rice. *Mol Plant*, 2011, 4(2): 319–330. [DOI]
- [62] Dai XD, Ding YN, Tan LB, Fu YC, Liu FX, Zhu ZF, Sun XY, Sun XW, Gu P, Cai HW, Sun CQ. *LHD1*, an allele of *DTH8/Ghd8*, controls late heading date in common wild rice (*Oryza rufipogon*). *J Integr Plant Biol*, 2012, 54(10): 790–799. [DOI]
- [63] Gao H, Jin MN, Zheng XM, Chen J, Yuan DY, Xin YY, Wang MQ, Huang DY, Zhang Z, Zhou KN, Sheng PK, Ma J, Ma WW, Deng HF, Jiang L, Liu SJ, Wang HY, Wu CY, Yuan LP, Wan JM. *Days to heading 7*, a major quantitative locus determining photoperiod sensitivity and regional adaptation in rice. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2014, 111(46): 16337–16342. [DOI]
- [64] Kim SK, Yun CH, Lee JH, Jang YH, Park HY, Kim JK. *OsCO3*, a *CONSTANS*-LIKE gene, controls flowering by negatively regulating the expression of *FT*-like genes under SD conditions in rice. *Planta*, 2008, 228(2): 355–365. [DOI]
- [65] Li DJ, Yang CH, Li XB, Ji GB, Zhu LH. Sense and antisense *OsDof12* transcripts in rice. *BMC Mol Biol*, 2008, 9: 80. [DOI]
- [66] Li DJ, Yang CH, Li XB, Gan Q, Zhao XF, Zhu LH. Functional characterization of rice *OsDof12*. *Planta*, 2009, 229(6): 1159–1169. [DOI]
- [67] Sun CH, Chen D, Fang J, Wang PR, Deng XJ, Chu CC. Understanding the genetic and epigenetic architecture in complex network of rice flowering pathways. *Protein Cell*, 2014, 5(12): 889–898. [DOI]
- [68] Taoka K, Ohki I, Tsuji H, Furuita K, Hayashi K, Yanase T, Yamaguchi M, Nakashima C, Purwestri YA, Tamaki S, Ogaki Y, Shimada C, Nakagawa A, Kojima C, Shimamoto K. 14-3-3 proteins act as intracellular receptors for rice Hd3a florigen. *Nature*, 2011, 476(7360): 332–335. [DOI]
- [69] Purwestri YA, Ogaki Y, Tamaki S, Tsuji H, Shimamoto K. The 14-3-3 protein GF14c acts as a negative regulator of flowering in rice by interacting with the florigen Hd3a. *Plant Cell Physiol*, 2009, 50(3): 429–438. [DOI]
- [70] Kobayashi K, Yasuno N, Sato Y, Yoda M, Yamazaki R, Kimizu M, Yoshida H, Nagamura Y, Kyo-zuka J. Inflorescence meristem identity in rice is specified by overlapping functions of three *API/FUL*-Like MADS box genes and *PAP2*, a *SEPALLATA* MADS box gene. *Plant Cell*, 2012, 24(5): 1848–1859. [DOI]
- [71] Kobayashi K, Maekawa M, Miyao A, Hirochika H, Kyo-zuka J. *PANICLE PHYTOMER2 (PAP2)*, encoding a *SEPALLATA* subfamily MADS-box protein, positively controls spikelet meristem identity in rice. *Plant Cell Physiol*, 2010, 51(1): 47–57. [DOI]

(责任编辑: 储成才)