



*SOC1*调控植物开花时间的分子机制

齐联联 宿强 张珂

Molecular mechanism of flowering time regulate by *SOC1*

QI Lianlian, XU Qiang, ZHANG Ke

在线阅读 View online: <https://doi.org/10.11829/j.issn.1001-0629.2021-0157>

您可能感兴趣的其他文章

Articles you may be interested in

牧草开花的分子机理研究进展

Research progress on the molecular mechanism of flowering time in forage grasses

草业科学. 2019, 36(3): 835 <https://doi.org/10.11829/j.issn.1001-0629.2018-0229>

高寒草地瑞香狼毒的开花物候特征及花寿命

Flowering phenology characteristics and floral longevity of *Stellera chamaejasme* in alpine grasslands

草业科学. 2021, 38(10): 1958 <https://doi.org/10.11829/j.issn.1001-0629.2020-0679>

千日红无菌苗生长及试管开花诱导

Growth and in vitro flowering of *Gomphrena globosa*

草业科学. 2017, 11(11): 2245 <https://doi.org/10.11829/j.issn.1001-0629.2016-0642>

胆碱对奶牛肝脏脂肪代谢的调控作用及机制

The regulatory effect and mechanism of choline on liver fat metabolism in dairy cows

草业科学. 2021, 38(4): 776 <https://doi.org/10.11829/j.issn.1001-0629.2020-0441>

高寒草甸主要组分种开花物候对氮素添加的响应

Response of dominant and common species flowering phenology to nitrogen addition in an alpine meadow

草业科学. 2021, 38(7): 1240 <https://doi.org/10.11829/j.issn.1001-0629.2021-0155>

甘引1号黑麦在天祝县高寒区的最佳刈割期

Study on the optimal harvest time of *Secale cereale* ‘Ganyin No.1’ in cold regions of Tianzhu County

草业科学. 2018, 12(4): 876 <https://doi.org/10.11829/j.issn.1001-0629.2017-0225>



关注微信公众号，获得更多资讯信息

DOI: 10.11829/j.issn.1001-0629.2021-0157

齐联联, 宿强, 张珂. *SOC1* 调控植物开花时间的分子机制. 草业科学, 2022, 39(1): 149-160.

QI L L, XU Q, ZHANG K. Molecular mechanism of flowering time regulate by *SOC1*. Pratacultural Science, 2022, 39(1): 149-160.

SOC1 调控植物开花时间的分子机制

齐联联¹, 宿强², 张珂¹

(1. 北京林业大学草业与草原学院, 北京 100083; 2. 七台河市林业和草原局, 黑龙江 七台河 154600)

摘要: *SUPPRESSOR OF OVEREXPRESSION OF CO 1 (SOC1)* 编码 MADS-box 转录因子, 具有诱导植物成花、防止花分生组织过早成熟和调控花器官发育的重要功能, 是调控植物开花的整合因子。*SOC1* 转录因子受蛋白或核酸调控, 与其他转录因子形成复合物进入细胞核, 靶向特异开花基因从而调控植物开花, 其调控网络十分复杂。本研究主要分析 *SOC1* 及其编码蛋白的结构特征, 预测 *SOC1* 的蛋白互作网络, 并阐明 *SOC1* 调控植物开花时间的分子机制, *SOC1* 的表达受 *FT*、*CO*、*FLC* 及其同源基因 *MAFs*、*SVP*、*SPL* 和 *AGL24* 的直接调控, 并受 DELLA、miR156、miR172、AP2 类转录因子、MYC3 蛋白及营养物质信号的间接调控, 且与 *AGL24* 形成二聚体上调下游花分生组织基因 *LFY* 的表达来调控植物的开花诱导过程, 为今后研究 *SOC1* 调控其他植物的开花时间提供参考。

关键词: *SOC1*; 结构特征; 成花诱导; 开花时间; 蛋白互作; 转录调控; 调控网络

文献标志码: A 文章编号: 1001-0629(2022)01-0149-12

Molecular mechanism of flowering time regulate by *SOC1*

QI Lianlian¹, XU Qiang², ZHANG Ke¹

(1. School of Grassland Science, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China;

2. Forestry and Grassland Administration of Qitaihe, Qitaihe 154600, Heilongjiang, China)

Abstract: *SUPPRESSOR OF OVEREXPRESSION OF CO 1 (SOC1)* encodes the MADS-box transcription factor, which has important functions of inducing flowering in plants, preventing premature maturation of floral meristems, and regulating the development of floral organs by integrating flowering signals. *SOC1* transcription factor is regulated by proteins or nucleic acids, forms a complex with other transcription factors to enter the nucleus, targets flowering genes to regulate flowering time, and has a complex flowering time regulatory network. This study mainly analyzed the structural characteristics of *SOC1* and its protein, predicted the protein interaction network of *SOC1*, and mainly reviewed the molecular mechanism of *SOC1* regulation of flowering time. Results showed that *SOC1* was directly regulated by *FT*, *CO*, *FLC*, *MAFs*, *SVPs*, *SPL*, and *AGL24* and indirectly regulated by DELLA, miR156, miR172, AP2, MYC3, and nutrient signals. *SOC1* formed a dimer with *AGL24* to upregulate *LFY* expression to accelerate flowering induction in plants. Results of this study provide a reference for future research on how *SOC1* regulate the flowering time of other plants.

Keywords: *SOC1*; structure characteristics; floral induction; flowering time; protein interaction; transcription regulation; regulation network

Corresponding author: QI Lianlian E-mail: Qilianlian@bjfu.edu.cn

高等植物开花分为成花诱导、花原基的形成和生长向生殖生长转变, 进行花芽分化的重要节点, 花器官的发育 3 个过程^[1]。成花诱导是植物从营养决定植物的开花时间^[2]。从植物繁殖和资源分配的

收稿日期: 2021-03-22 接受日期: 2021-09-26

通信作者: 齐联联 (1994-), 女, 山东昌邑人, 硕士, 研究方向为植物生物技术。E-mail: Qilianlian@bjfu.edu.cn

角度来看,适当的开花时间对作物的产量和植物的成功繁殖至关重要。2015 年统计了模式植物拟南芥 (*Arabidopsis thaliana*) 中调节开花时间的基因有 306 个^[3],这些基因构成复杂精细的调控网络精准控制植物的开花时间。即高等植物开花是多基因共同调控的结果。

Onouchi 等^[4]采用抑制性诱变的方法筛选造成 *CO* 过表达拟南芥发生晚花的突变体时,筛选到 4 个基因可以部分抑制 *35S::CO* 过表达株系的早花表型,2 号染色体上的一个位点定义了 1 个新的基因座将其命名为 *SUPPRESSOR OF OVEREXPRESSION OF CONSTANS1 (SOC1)*。过表达 *35S::SOC1* 发生不依赖于光周期的拟南芥早花现象^[5]; T-DNA 插入突变证明 *SOC1* 突变不依赖于光周期造成晚花^[6]。以上证明 *SOC1* 具有调控植物开花时间的功能。而 *SOC1* 主要在发育中的叶片和茎尖分生组织中表达来调控拟南芥的开花时间^[6]。之后陆续在其他植物材料中克隆到 *SOC1* 的同源基因, *MtSOC1a* 过表达促进蒺藜苜蓿 (*Medicago truncatula*) 开花和主茎伸长,其突变体表现为开花延迟且主茎缩短的表型^[7]。可见 *SOC1* 不仅能调控植物的开花时间,还具有调控植物形态建成的功能。矮牵牛 (*Petunia hybrida*) *Fbp20/UNS (FLORAL BINDING PROTEIN20/UNSHAVEN)* 是 *SOC1* 的同源基因,过表达 *Fbp20/UNS* 的全长基因促进植物开花,过表达缺失 MADS 结构域的截短体 *Fbp20/UNS* 造成晚花^[8]。此外, *SOC1* 还具有调节拟南芥气孔开放^[9],使烟草 (*Nicotiana tabacum*) 和矮牵牛花和叶片的叶绿素含量升高、增强其光合作用,并提高植物的耐热性的功能^[10]。足以见得, *SOC1* 在不同植物中的功能既有保守性又有特异性。

SOC1 是植物的开花整合因子,其调控植物开花时间的分子机制被广泛研究。*SOC1* 转录因子受蛋

白或核酸调控,或其他转录因子形成二聚体或高阶复合物进入细胞核,靶向特异开花基因从而调控植物开花。本研究分析 *SOC1* 的结构特征,预测 *SOC1* 的蛋白互作网络,总结 *SOC1* 调控植物开花时间的分子机制,为今后在其他植物中进行开花时间的研究提供参考。

1 SOC1 基因及其编码蛋白的结构特征

1.1 SOC1 基因的结构特征

SOC1 基因由 7 个外显子和 6 个内含子组成 (图 1),编码 MADS-box 转录因子,是典型的 MIKC 蛋白。它由两个保守区 MADS 域和 K 域与两个不保守区 I 域和 C 末端组成,每个结构域具有不同的功能^[11]。其中, N 端的 MADS 结构域是最保守的区段,其长度约 60 个氨基酸,可以和含有 CArG-box 的 DNA 序列特异结合或与其他蛋白形成二聚体运输到细胞核内从而调控下游靶基因的表达^[11]。如果 MADS 结构域内部的 Arg²⁴ 发生突变,那 *SOC1* 就不能与 *LFY* 的启动子结合,丧失部分开花能力^[12]。K 域是同源蛋白、异源蛋白相互作用形成二聚体的功能域,长度约为 70 个氨基酸^[11]。在 MIKC 型蛋白中,形成 α -螺旋的氨基酸定位在 I 结构域中,所以 I 域在转录因子与 DNA 结合形成二聚体过程中必不可少^[11]。Lee 等^[12]证明了 MADS 域和 I 域在 *SOC1* 和 *AGL24* 互作形成异源二聚体运输到细胞核过程中发挥重要作用。即 MADS 域和 I 域可有效保证转录因子与 DNA 结合形成二聚体。C 域是最不保守的区域,是植物进化过程中形成多样性功能的重要区段,可以促进 K 域形成复合物。而且 C 末端含有一些保守的基序,其中 *SOC1*-motif,保守性很强,被认为是不同植物材料 *SOC1* 的共有序列,这些基序在转录激活过程中发挥重要作用^[11, 13]。

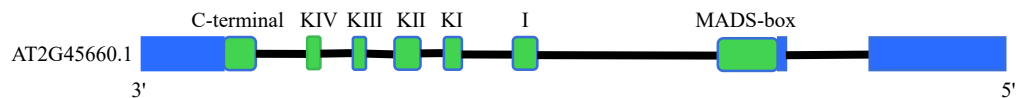


图 1 *AtSOC1* (AT2G45660.1) 基因的结构
Figure 1 Gene structure of *AtSOC1* (AT2G45660.1)

绿色代表编码序列; 蓝色代表非翻译区; 黑线代表内含子。
Green represents coding sequence; blue represents the untranslated area; black line represents introns.

1.2 SOC1 编码蛋白的一级结构特征

从 ncbi (national center for biotechnology informa-

tion) (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/protein/>) 上查找已经克隆的 12 种单子叶植物和双子叶植物中的

SOC1 的氨基酸序列, 采用 DNAMAN8 比对氨基酸序列 (图 2), 从上到下依次为 (括号内含登录号): 拟南芥 *AtSOC1* (NP-182090.1)、烟草 *NtSOC1* (AFY06683.1)、玉米 (*Zea mays*) *ZmSOC1* (AIR75259.1)、水稻 (*Oryza sativa*) *OsMADS50/OsSOC1* (Q9XJ60.1)、小麦 (*Triticum aestivum*) *WSOC1* (BAF56968.1)、大豆 (*Glycine max*) *GmSOC1* (NP-001236377.1)、草莓 (*Fragaria vesca*) *FvSOC1* (NP-001266966.1)、月季 (*Rosa chinensis*) *RcSOC1* (GIH54602.1)、李 (*Prunus salicina*) *PsSOC1*

(AGD88523.1)、甜橙 (*Citrus sinensis*) *CsSL1* (ABS84659.1) 及 *CsSL2* (ABS84660.1)、蒺藜苜蓿 *MtSOC1* (XP-006383341.2)、苹果 (*Malus domestica*) *MdSOC1* (NP-001280844.1)。通过多序列比对发现, 不同植物材料中 *SOC1* 氨基酸序列在 MADS 域的保守性相对较高, 具有多个连续的保守位点; 而 C 末端具有较高的差异性, 但都具备亮氨酸拉链结构和 *SOC1*-motif。这也能解释蛋白质在生物进化过程中的稳定性及功能的多样性。

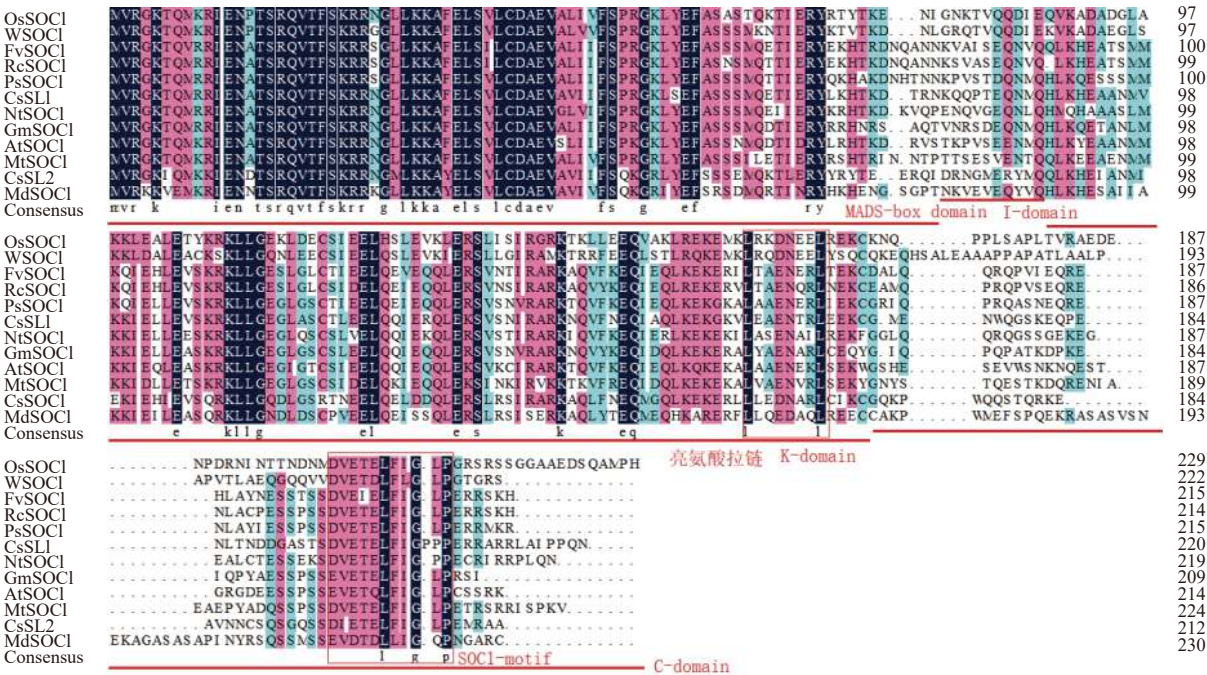


图 2 多种植物中 *SOC1* 氨基酸序列的同源比对

Figure 2 Homologous alignment of amino acid sequences of *SOC1* in various plants

黑色、绿色、粉色的序列一致性分别为 100%、75%~100% 和 50%~75%。
Black, green, and pink represent the sequence identities of 100%, 75%~100%, and 50%~75%, respectively.

1.3 *SOC1* 编码蛋白的高级结构特征

蛋白质的结构与其功能密切相关, 即使其一级结构不变, 蛋白质的构象发生改变就有可能影响其功能, 所以了解蛋白质的高级结构可帮助预测其功能。采用 SOPMA 在线软件 (https://npsa-prabi.ibcp.fr/cgi-bin/npsa_automat.pl?page=npsa_sopma.html) 预测 *SOC1* 蛋白的二级结构 (表 1), 结果显示, *SOC1* 蛋白的二级结构的主要组成元件为 α -螺旋和无规则卷曲, 其次为延伸链, β -转角所占的比例最小。采用 Phyre2 在线软件 (<http://www.sbg.bio.ic.ac.uk/phyre2/html/page.cgi?id=index>) 预测 *SOC1* 蛋白的三级结构 (图 3), 李 *PsSOC1* 与甜橙 *CsSL1* 蛋白的构象与其他

植物材料明显不同, 其他 10 中植物材料的蛋白三级结构很相似。
研究发现在不同品种的烟草中过表达 *NtSOC1* 可以不依赖光周期发生早花, 且 *Nicotiana tabacum* 品种的过表达 *NtSOC1* 株系表现出花粉管较野生型伸长, 蒴果坐落于叶柄之上的表型, 而野生型植株的蒴果并不具备叶柄^[14]。Lee 等^[15] 利用 T-DNA 转化株系从水稻中分离到 *OsMADS50/OsSOC1*, 与 *SOC1* 的氨基酸同一性达 50.6%, 过表达 *OsMADS50/OsSOC1* 显示极早花表型, 抑制 *OsMADS50/OsSOC1* 表达表现出晚花表型及节间数量增加的性状。可见 *SOC1* 在不同的植物中具有多效性。双子叶植物甜橙 *CsSL1*

表 1 多种 SOC1 蛋白二级结构主要组成元件及比例
Table 1 Proportion of main components of secondary structure of SOC1 in various plants

名称 Name	α -螺旋 α -Helix/%	β -转角 β -Turn/%	无规则卷曲 Random Coil/%	延伸链 Extended strand/%
ZmSOC1	60.78	3.02	26.29	9.91
OsSOC1	56.96	3.04	30.87	9.13
WSOC1	64.41	3.15	24.32	8.11
FvSOC1	63.72	2.79	26.05	7.44
RcSOC1	60.28	2.80	26.64	10.28
PsSOC1	65.58	0.93	30.70	2.79
CsSL1	61.36	3.64	26.36	8.64
CsSL2	58.49	2.83	29.72	8.96
NtSOC1	60.91	3.18	25.91	10.00
GmSOC1	62.68	2.87	26.32	8.13
AtSOC1	57.48	2.80	29.91	9.81
MtSOC1	56.70	3.12	30.80	9.38
MdSOC1	54.35	3.04	33.91	8.70

和 *CsSL2*^[16]、大豆 *GmSOC1*^[17]，单子叶植物水稻 *OsMADS50/OsSOC1*^[15]、玉米 *ZmSOC1*^[18] 均促进植物开花。但并非所有植物中的 *SOC1* 同源基因均具有促进开花的功能。草莓 *FvSOC1* 过表达抑制了短日

照条件下的成花启动，而其突变体在短日照条件下和长日照条件下持续开花；同时 *FvSOC1* 通过激活赤霉素生物合成基因来调节腋芽向匍匐茎的分化形成多个分枝^[19]，即 *FvSOC1* 通过调控不同的靶基因继而调节营养生长和生殖生长。可见肽链盘曲折叠形成不同的蛋白构象从而使得 *SOC1* 在不同的植物中具有多样性的功能。

1.4 拟南芥 AtSOC1 蛋白互作网络预测

蛋白质是功能的执行者，而蛋白互作是行使功能的主要方式。不同的蛋白互作可能调控不同的靶基因从而具有不同的功能，所以蛋白之间的物理关系能帮助探究基因的功能。利用 STRING 在线工具 (<https://www.string-db.org>) 查找 AtSOC1 的互作网络 (图 4)，得到 11 个蛋白与 AtSOC1 蛋白直接互作，其中 LFY 蛋白与 SOC1 互作的分数最高 (0.981)，其次是 FT (0.969)、CO (0.969)、LATE (0.953)、TFL1 (0.930)、FLD (0.917)、FRI (0.909)、TSF (0.903)、VRN1 (0.840)、VRN2 (0.838)。蛋白互作预测工具并不能反映所有存在互作关系的蛋白，具体的蛋白互作网络仍需试验挖掘。拟南芥 *PIN1* 的同源基因肽脯氨酰顺反异构酶 Pin1At 在体内与 AGL24 蛋白和 SOC1 蛋白相

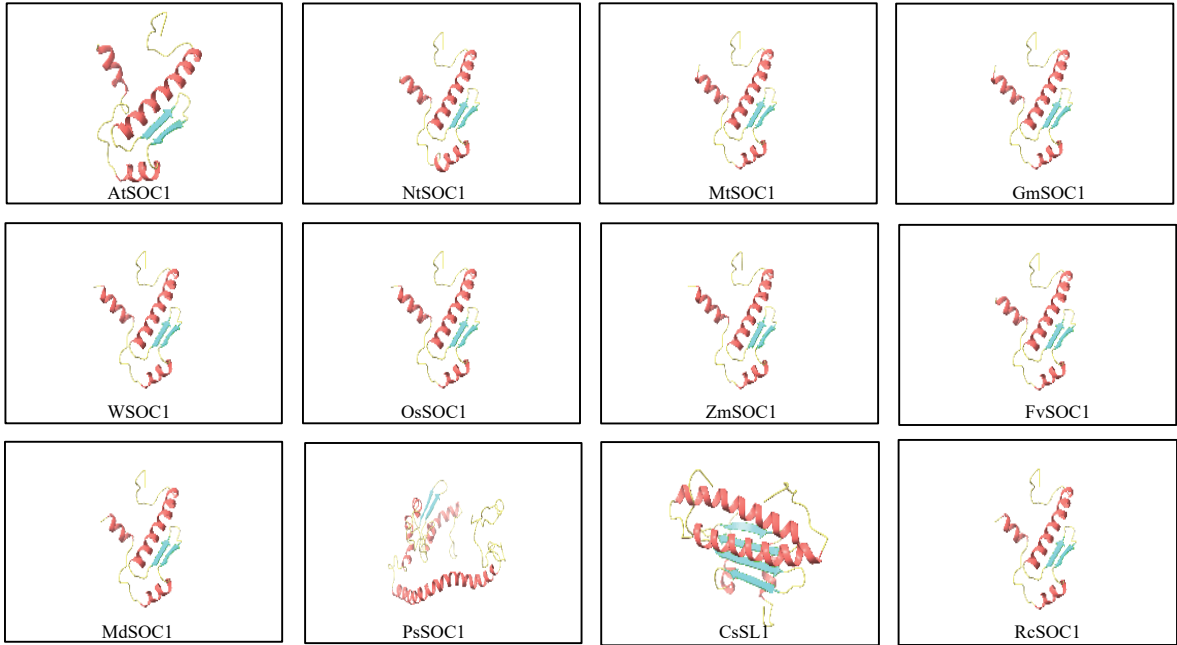
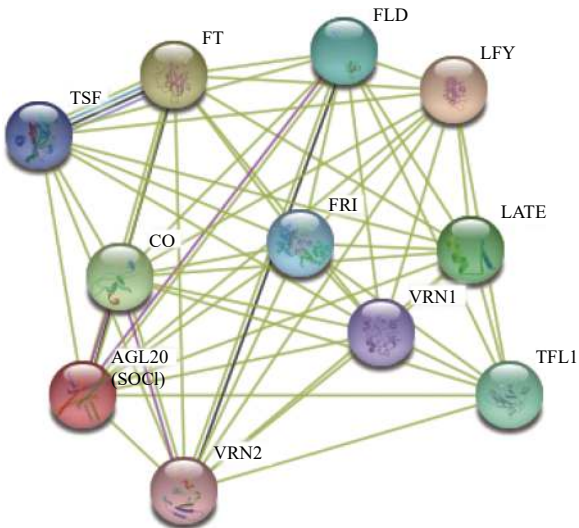


图 3 多种 SOC1 蛋白的三级结构预测

Figure 3 Prediction of tertiary structure of SOC1 in several plants

红色代表螺旋，黄色代表无规则卷曲，蓝色代表折叠。
Red represents helix, orange represents coil, blue represents strand.

图 4 拟南芥 *AtSOC1* 的蛋白互作网络Figure 4 Protein interaction network of *AtSOC1* in *Arabidopsis thaliana*

互作用促进拟南芥开花,在体外与发生 Thr-Pro 磷酸化的 AGL24 蛋白和 Ser-Pro 磷酸化的 SOC1 蛋白互作造成拟南芥晚花,但 Pin1At 并没有改变 AGL24 与 *SOC1* 的转录水平。可见,AGL24 蛋白的 Thr-Pro 位点与 SOC1 蛋白的 Ser-Pro 位点在调控拟南芥开花功能中发挥重要的作用^[20]。

2 *SOC1* 的上下游信号转导机制

植物开花过程中较多的 MADS-box 转录因子多以二聚体或多聚体的形式特异的结合 DNA 调控下游基因的表达^[21]。*SOC1* 转录因子受蛋白或核酸调控,或其他转录因子形成二聚体或高阶复合物调控植物开花。比如拟南芥在面对干旱胁迫时,体内的脱落酸结合元件 ABF3、ABF4 与 NF-YC (Nuclear Factor-YC) 亚基互作形成聚合物结合在 *SOC1* 的启动子区域,激活 *SOC1* 的转录表达从而促进开花,产生干旱逃逸反应^[22]。

2.1 *FT*、*CO* 调控 *SOC1* 的表达

FT (*Flowering locus T*) 基因具有高度保守的 PEBP 结构域,编码 19.8 kDa 左右的可移动蛋白,属于磷脂酰乙醇胺结合蛋白 (PEBP)^[23]。在水稻中的研究发现 *FT* 的同源蛋白 Hd3a 先在细胞质中与 14-3-3 蛋白互作形成二聚体再进入细胞核与 bZIP 转录因子编码的 FD 蛋白形成 FAC 三聚蛋白复合物调控植物开花^[24]。研究发现过表达 *FT* 引起的早期开花

表型被 *fd-2* 部分抑制,说明 FD 蛋白是 *FT* 调控植物开花不可或缺的因子^[25]。Yoo 等^[26] 的研究表明在 *SOC1* 过表达拟南芥植株和功能突变体中, *FT* 的表达量与野生型相近,说明 *FT* 的表达不受 *SOC1* 的影响;而在 *FT* 过表达植株中, *SOC1* 的表达水平上调,在 *ft-10* 突变体中, *SOC1* 的含量下调;并且 35S::*CO* 植株中 *FT* 的表达先于 *SOC1* 的表达。以上说明, *FT* 作用于 *SOC1* 的上游发挥正向调控作用。*FT* 的表达受到 CO/BBX1 (B-box1) 的调控,叶片韧皮部中的 CO 蛋白通过其保守的 TGTG (N2-3) ATG 基序及 CCT 基序结合在 *FT* 近端启动子区域^[27] 或与其他转录因子 NF-Y 相互作用形成复合体激活 *FT* 的转录表达^[28], *FT* 蛋白在茎顶端分生组织中和 FD 蛋白形成复合体从而级联 *SOC1* 的表达来启动开花^[29]。*CO-FT-SOC1* 的级联通路在植物中较为保守,是调控植物开花的经典模型。2002 年 Hepworth^[30] 提出另一种观点, CO 蛋白不通过 *FT* 而是直接结合在 *SOC1* 的启动子上调控其表达。2014 年 Hou 等^[31] 提出长日照条件下 CO 蛋白与 NF-Y (Nuclear Factor-Y) 亚基形成复合物直接结合在 *SOC1* 的启动子的 NFYBE 元件区域,该模型直接验证 CO 蛋白可以直接调控 *SOC1* 的表达。即 CO 蛋白可以通过激活 *FT* 的方式间接调控 *SOC1* 的表达,也可以直接调控 *SOC1* 的表达。除 CO 蛋白外,也有研究^[32] 发现 REM16 转录因子通过直接结合在 *FT*、*SOC1* 的启动子区域激活其转录从而促进拟南芥开花。

2.2 *FLC* 及其同源基因与 SVP 互作调控 *SOC1* 的表达

FLC (*Flowering Locus C*) 编码 MADS-box 蛋白,是抑制植物开花的主要转录因子^[33]。研究表明 *FLC* 结合在 *FT* 第一个内含子的 CArG 区域和 *SOC1* 启动子的 CArG 区域^[34]。Searle 等^[33] 进一步揭示 *FLC* 通过两种途径抑制植物开花,一是抑制叶片中 *FT* 的表达从而间接抑制开花相关基因的表达;二是 *FLC* 抑制茎顶端分生组织中 *SOC1* 的表达并抑制 FD 的上调从而破坏 *FT* 的表达信号 (*FT*-FD 蛋白复合体)。即 *FLC* 通过抑制 *SOC1*、*FT* 和 *FD* 的表达抑制植物开花。发挥生物活性的 FLC 蛋白大约是 800 kDa 的高阶复合物,即 *FLC* 需要和其他蛋白或者核酸发生物理作用形成二聚体或高聚复合物才能发挥生物活性抑制植物开花^[34]。探究 *FLC* 调控

SOC1 开花诱导过程的分子机制发现, 拟南芥营养生长阶段的 *FLC* 与 *SVP* 蛋白在叶片及茎顶端分生组织均可形成 *FLC-SVP* 抑制复合物, 结合在 *FT* 和 *SOC1* 启动子的 *CARg* 区抑制其转录, 从而抑制植物成花诱导过程^[35]。而研究发现 *FLC* 与 *DELLA* 的 *RGA* 蛋白相互作用形成复合物加强了 *FLC* 对下游靶基因的抑制活性, 继而负调控下游 *SOC1* 和 *FT* 的表达延迟植物开花^[36]。进一步证实了 *FLC* 以复合体的形式发挥生物活性的观点。

拟南芥中 *FLC* 还有 5 个同源基因, *FLM* (*FLOWERING LOCUS M*)/*MAF1* (*MADS AFFECTING FLOWERING 1*) 和 *MAF2*、*MAF3* 和 *MAF4* 和 *MAF5*^[37]。*FLC* 的同源基因同样编码 *MIKC^C* 型转录因子, 可与 *FLC* 蛋白相互作用形成 *FLC-MAFs* 复合物, 冗余的抑制植物的开花诱导^[37]。研究进一步发现 *FLM*、*MAF2* 和 *MAF4* 与 *SVP* 直接相互作用, 形成 *MAFs-SVP* 异二聚体通过下调 *FT*、*SOC1* 的转录表达来抑制开花^[37-39]。所以, *SVP* 极有可能与 *MAFs* 及 *FLC* 互作形成 *SVP-MAFs-FLC* 高阶复合物来调控植物开花时间。*MAFs* 还可响应温度产生可变剪切体来调控植物的开花时间。*FLM* 是开花抑制因子, 可依赖于温度产生 4 种不同的剪切体, 分别为 *FLM- α* 、*FLM- β* 、*FLM- γ* 和 *FLM- δ* ^[40]。其中剪切体 *FLM- β* 和 *FLM- δ* 具有生物活性, 可与 *SVP* 蛋白互作形成异二聚体, 16 °C 环境下 *SVP-FLM- β* 阻遏复合物占据的比例较高, 通过下调 *SOC1* 的表达阻止早熟开花; 27 °C 环境下 *SVP-FLM- δ* 复合物占据主导, 而 *FLM- β* 的比例降低, 同时伴随环境温度的升高 *SVP* 活性降低, 不能抑制 *SOC1* 的表达从而促进早花^[38]。*MAF2* 在低温条件下与 *SVP* 结合形成复合物 (*MAF2-SVP*) 抑制开花, 而在高温条件下不存在相互作用^[39]。在 *Col* 型拟南芥中 *MAF2* 同样可以响应温度产生 3 种不同的剪切体 (*MAF2var1*、*MAF2var2* 和 *MAF2var5*)^[39]。在相对低温条件下, *MAF2var1* 含量较高占据主导, 与 *SVP* 互作形成阻遏复合物抑制开花; 随温度升高, *MAF2var2* 占据主导, 因其蛋白结构缺少 *K* 域和 *C* 域不能与 *SVP* 互作所以不能抑制开花; *MAF2var5* 在拟南芥植株体内可以与 *SVP* 蛋白互作促进早花, 但其表达含量较低, 在其他植物中的开花调控功能还需另行讨论。足以见得 *SVP* 是一个很重要的中心调节因子, *SVP* 与 *FLC* 的作用位点相同, 均结合在 *FT* 启动子上的 *vCARg* 基序和 *SOC1* 启动子上的 *CARg*

基序抑制其转录从而抑制植物开花^[35, 41]。有趣的是, *SVP* 还可直接结合在 *miR172a* 启动子上抑制其表达, *miR172* 通过下调 *AP2* 类转录因子 (*TOE1*、*TOE2*、*SMZ*、*SNZ*、*AP2*) 的表达, 激活 *FT-SOC1* 通路使花期提前^[42]。

2.3 *DELLA* 蛋白调控 *SOC1* 表达

DELLA 蛋白属于植物特有的 *GRAS* 基因家族, *N* 端具有保守的 *DELLA* 结构域, 可以响应赤霉素 (*GA*) 信号发生降解, *C* 端具有 *GRAS* 结构域可以调控蛋白互作和转录激活^[43]。*DELLA* 蛋白缺少 *DNA* 结合结构域, 通过与多种转录因子互作调控叶片和茎顶端分生组织中 *FT*、*SOC1* 的表达水平进而调控植物的开花时间^[44]。

DELLA 蛋白可与 *NF-Y* 亚基及 *CO* 蛋白发生物理作用形成聚合物结合在 *SOC1* 的启动子区域, 直接调节 *SOC1* 的转录^[31]。*DELLA* 蛋白和 *NF-Y* 亚基形成二聚体, 导致 *NF-Y* 无法与 *SOC1* 启动子的 *NFYBE* 元件结合, 不能激活 *SOC1* 的转录; 而赤霉素受体 *GID1* 感受 *GA* 信号之后降解 *DELLA* 蛋白, 使 *NF-Y* 亚基直接结合在 *SOC1* 启动子的 *NFYBE* 元件区域, 通过去甲基化酶 *REF6* 降低 *SOC1* 的甲基化水平从而上调 *SOC1* 的表达促进拟南芥开花; 而长日照条件下, *DELLA* 蛋白 *RGA* 与 *CO*、*NF-Y* 亚基形成多聚复合物结合在 *SOC1* 启动子的 *NFYBE* 元件上造成早花^[31]。Bao 等 2019 年研究发现, 短日照条件下 *myc3* 突变体开花时间提前, *FT* 的表达水平上调, 采用染色质免疫共沉淀发现 *MYC3* 通过结合在 *FT* 的启动子区域抑制其表达造成晚花^[45]。因为短日照条件下, *GA* 含量低, *DELLA* 蛋白大量积累并稳定 *MYC3* 的表达, 使其与 *FT* 启动子结合 (*MYC3-FT*) 从而抑制 *FT* 的表达; 长日照条件下, *GA* 含量升高使 *DELLA* 蛋白被降解, *CO* 蛋白的丰度显著高于 *MYC3*, *CO* 蛋白结合在 *FT* 启动子区域促进拟南芥开花^[45]。即根据日照长度的不同, *MYC3* 与 *CO* 蛋白竞争性的结合在 *FT* 的启动子上调控植物开花。在此之前的一项研究^[46]表明, 长日照条件下 *DELLA* 蛋白与 *CO* 蛋白互相作用形成复合物 (*DELLA-CO*) 抑制 *CO* 的转录活性, 拮抗 *CO-FT* 通路从而抑制拟南芥开花。*WRKY* 转录因子同样介导 *DELLA* 蛋白参与调控植物的成花转变过程^[47]。遗传杂交试验证实 *WRKY75* 通过上调 *FT* 基因的表达促进拟南芥开

花; *WRKY75* 与 *DELLA* 蛋白 *GAI*、*RGL1* 互作在细胞核内形成复合物, 抑制 *WRKY75* 的转录活性, 从而抑制 *FT-SOC1* 通路延迟植物开花。

2.4 miR156-SPL 通路调控 *SOC1* 的表达

拟南芥 *SPL* (*SQUAMOSA PROMOTER BINDING PROTEIN LIKE*) 基因家族含有 17 个成员, 根据 *SPL* 基因中 *SBP* 结构域的大小被分为两个分支, 第 1 分支是编码 *SBP* 结构域超过 800 个氨基酸的 *SPL1*、*SPL7*、*SPL12*、*SPL14*、*SPL16*, 第 2 分支是 *SBP* 结构域少于 400 个氨基酸其他的 12 个成员。除 *SPL8* 之外的其他 11 个第 2 分支成员均是 *miR156* (*microRNA156*) 的靶基因, 按照编码蛋白的大小及蛋白结构分为 2 类: 编码蛋白较小的 *SPL3* (*SPL3*、*SPL4*、*SPL5*) 和编码蛋白较大的 *SPL9* (*SPL2*、*SPL6*、*SPL9*、*SPL10*、*SPL11*、*SPL13*、*SPL13-Like*、*SPL15*)^[48]。

随植物发育进程的推进, 受 *miR156* 负调控的 *SPL* 表达不断积累, 推进成花诱导的完成。GR 诱导和染色质免疫共沉淀试验发现叶片中 *SPL9*、*SPL10* 可以结合在 *miR172b* (*microRNA172b*) 启动子上激活其转录, 继而抑制 *AP2* 类转录因子的表达使 *FT-SOC1* 活性提高促进开花^[49]。研究者^[50] 在 2009 年发现 *SPL9* 还可以通过调控 *MADS-box* 基因调控植物开花, *SPL9* 在茎顶端分生组织中直接结合在 *SOC1* 和 *AGL42* 启动子区域的 *CATC* 基序来上调 *SOC1* 和 *AGL42* 的表达实现早花。即 *SOC1* 是 *SPL9* 的直接下游靶基因。而 Jung 等^[51] 在 2012 年发现 *SOC1* 可以直接结合在 *SPL3*、*SPL4* 和 *SPL5* 的启动子 *CArG box* 区域促进开花, *FT-FD* 复合体也可以直接结合在 *SPL3*、*SPL4* 和 *SPL5* 的启动子区域或者通过 *FT-SOC1* 通路间接上调 *SPL3*、*SPL4* 和 *SPL5* 的表达; 而 *SPL3*、*SPL4* 和 *SPL5* 结合在下游 *LFY* 的启动子上促进其表达使花期提前。也就是说 *SOC1* 可作用于 *SPL* 的上游参与开花诱导, 即 *SOC1-SPL-LFY* 通路。综上, *SOC1* 与 *SPL* 可互相结合到对方的启动子区域激活下游 *MADS-box* 基因或 *miR172-AP2-FT-SOC1* 的表达从而促进开花。

SPL 蛋白可与 *DELLA* 蛋白发生物理作用并通过调控不同的下游靶基因抑制拟南芥开花^[52]。*RGA* 蛋白与 *SPL9* 蛋白互作形成二聚体抑制 *SPL9* 的转录活性, 不依赖光照可抑制茎顶端分生组织中 *SOC1*、*FUL* 基因的表达延迟开花; 除此之外, 短日照

条件下 *RGA-SPL9* 复合物还可在叶片中直接抑制 *miR172* 的表达, 继而抑制 *AP2-FT-SOC1* 通路造成晚花^[52]。*SPL3* 和 *SPL5* 启动子含有硝酸盐反应元件 (*NREs*), *NLP7* (*NIN-LIKE PROTEIN 7*) 和 *NLP6* 是硝酸盐信号的主要转录因子, 能够结合到 *SPL3* 和 *SPL5* 的硝酸盐反应元件上, 不构成胁迫条件的低浓度氮会延迟植物开花, 但并不改变植物的营养相变过程, 而硝酸盐调控植物开花必须通过调控茎尖分生组织中 *SOC1* 的表达来实现^[53]。即低浓度氮通过降低茎尖分生组织中 *SOC1* 的表达来延迟植物开花。3 种拟南芥自然变异材料响应 KNO_3 浓度调节开花时间与 *SOC1* 和 *FT* 的表达有关, 关键核心基因 *GI* (*Gigantea*)、*SPL* 与 *FLC* 的表达也会受到硝酸盐浓度变化的影响^[54]。开花诱导不仅受硝酸盐信号的影响, 糖信号也会影响植物的开花诱导进程。6-磷酸海藻糖合成基因 *TPS1* (*TREHALOSE-6-PHOSPHATE SYNTHASE 1*) 在茎顶端分生组织中通过上调 *SPL3*、*SPL4*、*SPL5* 的表达促进开花; *TPS1* 还可以不依赖于 *miR156-SPL* 通路直接在叶片中上调 *FT-SOC1* 的表达促进开花^[55]。

2.5 *SOC1* 与 *AGL24* 互作激活 *LFY* 的转录

AGL24 是 *SVP* 的同源基因, 编码 *MADS-box* 转录因子, 两者结合在 *SOC1* 启动子的同一位点, 但对 *SOC1* 的作用是相反的。*SOC1* 结合在 *AGL24* 的启动子区域促进其表达, 与此同时, *AGL24* 同样可以结合在 *SOC1* 的启动子区域上调其表达, 两者在茎尖形成一个正向反馈循环^[56]。在植物由营养生长向生殖生长转变时, *SOC1* 与 *AGL24* 在茎顶端分生组织中相互作用形成复合物, 由细胞质转移到细胞核, 结合在 *LFY* 启动子上激活其表达从而完成开花诱导^[12]。江为利用酵母双杂交系统说明芥菜 (*Brassica juncea*) 全长 *SOC1* 与全长 *AGL24* 蛋白存在互作关系^[57], 进一步发现 *Histone deacetylase 9* (*HDA9*) 蛋白不能直接与 *SOC1*、*AGL24* 蛋白互作, 但可以结合在 *SOC1* 与 *AGL24* 启动子上^[58]。张俊利进一步构建 *HDA9* 的氨基酸突变体, 发现 *HDA9*^{D172A}、*HDA9*^{H174A} 和 *HDA9*^{D261A} 与 *SOC1*、*AGL24* 启动子的结合强度均显著减弱。可见芥菜 *HDA9* 的第 172、174 和 261 这 3 个活性位点在一定程度上调节它与开花整合子 *SOC1*、*AGL24* 的相互作用^[59]。*LFY* 和 *API* 是花分生组织特征基因, 是影响花序发育的关键因子, 这些基因的

楚 *SOC1* 能否移动, 集中研究 *SOC1* 在茎顶端分生组织调控植物的开花诱导过程, 而叶片中的 *SOC1* 是否可以移动到茎尖需要进一步分析。而且, *SOC1* 调控植物的花期已成为大家的共识, *SOC1* 在不同的植物材料中表现出性状的多效性, 可能是其

下游靶基因不同或者是同一调控通路在不同的植物中分化出新的功能, 且不同科属或者品种之间的开花调控网络可能存在差异, 所以很有必要利用不同的植物材料进行 *SOC1* 的功能研究及其分子机理的探究。

参考文献 References:

- [1] 宋杨, 窦连登, 张红军. 高等植物成花诱导调控的分子和遗传机制. 植物生理学报, 2014, 50(10): 1459-1468.
SONG Y, DOU L D, ZHANG H J. Molecular and genetic mechanisms of control of floral induction in higher plants. *Plant Physiology Journal*, 2014, 50(10): 1459-1468.
- [2] 周琴, 张思思, 包满珠, 刘国锋. 高等植物成花诱导的分子机理研究进展. 分子植物育种, 2018, 16(11): 3681-3692.
ZHOU Q, ZHANG S S, BAO M Z, LIU G F. Advances on molecular mechanism of floral initiation in higher plants. *Molecular Plant Breeding*, 2018, 16(11): 3681-3692.
- [3] BOUCHE F, LOBET G, TOCQUIN P, PERILLEUX C. FLOR-ID: an interactive database of flowering-time gene networks in *Arabidopsis thaliana*. *Nucleic Acids Research*, 2016, 44(D1): 1167-1171.
- [4] ONOUCHI H, IGEÑO M I, PÉRILLEUX C, GRAVES K, COUPLAND G. Mutagenesis of plants overexpressing constans demonstrates novel interactions among *arabidopsis* flowering-time genes. *The Plant Cell*, 2000, 12: 885-900.
- [5] SAMACH A, ONOUCHI H, GOLD S E, DITTA G S, SCHWARZ-SOMMER Z, YANOFSKY M F, COUPLAND G. Distinct Roles of CONSTANS target genes in reproductive development of *Arabidopsis*. *Science*, 2000, 288(5471): 1613-1616.
- [6] LEE H, SUH S S, PARK E, CHO E, AHN J H, KIM S G, LEE J S, KWON Y M, LEE I. The AGAMOUS-LIKE 20 MADS domain protein integrates floral inductive pathways in *Arabidopsis*. *Genes Development*, 2000, 14(18): 2366-2376.
- [7] JAUDAL M, ZHANG L, CHE C, LI G, TANG Y, WEN J, MYSORE K S, PUTTERILL J. A *SOC1*-like gene *MtSOC1a* promotes flowering and primary stem elongation in *Medicago*. *Journal of Experimental Botany*, 2018, 69(20): 4867-4880.
- [8] FERRARIO S, BUSSCHER J, FRANKEN J, GERATS T, VANDENBUSSCHE M, ANGENENT G C, IMMINK R G. Ectopic expression of the petunia MADS box gene *UNSHAVEN* accelerates flowering and confers leaf-like characteristics to floral organs in a dominant-negative manner. *Plant Cell*, 2004, 16(6): 1490-1505.
- [9] KIMURA Y, AOKI S, ANDO E, KITATSUJI A, WATANABE A, OHNISHI M, TAKAHASHI K, INOUE S, NAKAMICHI N, TAMADA Y, KINOSHITA T. A flowering integrator, *SOC1*, affects stomatal opening in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell Physiol*, 2015, 56(4): 640-649.
- [10] NING G, YAN X, CHEN H, DONG R, ZHANG W, RUAN Y, WANG W, BAO M, DANIELL H, JIN S. Genetic manipulation of *SOC1*-like genes promotes photosynthesis in flowers and leaves and enhances plant tolerance to high temperature. *Plant Biotechnology Journal*, 2020, 19(1): 1-3.
- [11] KAUFMANN K, MELZER R, THEISSEN G. MIKC-type MADS-domain proteins: structural modularity, protein interactions and network evolution in land plants. *Gene*, 2005, 347(2): 183-198.
- [12] LEE J O, PARK H M, LEE H I. *SOC1* translocated to the nucleus by interaction with AGL24 directly regulates LEAFY. *The Plant Journal*, 2008, 55(5): 832-843.
- [13] NAKAMURA T, SONG I J, FUKUDA T, YOKOYAMA J, MAKI M, OCHIAI T, KAMEYA T, KANNO A. Characterization of TrcMADS1 gene of *Trillium camtschaticense* (*Trilliaceae*) reveals functional evolution of the *SOC1/TM3*-like gene family. *Journal of Plant Research*, 2005, 118(3): 229-234.
- [14] SMYKAL P, GENNEN J, DE BODT S, RANGANATH V, MELZER S. Flowering of strict photoperiodic nicotiana varieties in non-inductive conditions by transgenic approaches. *Plant Molecular Biology*, 2007, 65(3): 233-242.

- [15] LEE S, KIM J, HAN J J, HAN M J, AN G. Functional analyses of the flowering time gene *OsMzea maysADS50*, the putative *SUPPRESSOR OF OVEREXPRESSION OF CO 1/AGAMOUS-LIKE 20 (SOC1/AGL20)* ortholog in rice. *Plant Journal*, 2004, 38(5): 754-764.
- [16] TAN F C, SWAIN S M. Functional characterization of *AP3*, *SOC1* and *WUS* homologues from citrus (*Citrus sinensis*). *Physiology Plant*, 2007, 131(3): 481-495.
- [17] NA X, JIAN B, YAO W, WU C, HOU W, JIANG B, BI Y, HAN T. Cloning and functional analysis of the flowering gene *GmSOC1-like*, a putative *SUPPRESSOR OF OVEREXPRESSION CO1/AGAMOUS-LIKE 20 (SOC1/AGL20)* ortholog in soybean. *Plant Cell Reports*, 2013, 32(8): 1219-1229.
- [18] ZHAO S, LUO Y, ZHANG Z, XU M, WANG W, ZHAO Y, ZHANG L, FAN Y, WANG L. *ZmSOC1*, a MADS-box transcription factor from *Zea mays*, promotes flowering in *Arabidopsis*. *International Journal of Molecular Sciences*, 2014, 15(11): 19987-20003.
- [19] MOUHU K, KUROKURA T, KOSKELA E A, ALBERT V A, ELOMAA P, HYTONEN T. The *Fragaria vesca* homolog of *suppressor of overexpression of constans1* represses flowering and promotes vegetative growth. *Plant Cell*, 2013, 25(9): 3296-3310.
- [20] WANG Y, LIU C, YANG D, YU H, LIOU Y C. *Pin1At* encoding a peptidyl-prolyl cis/trans isomerase regulates flowering time in *Arabidopsis*. *Molecular Cell*, 2010, 37(1): 112-122.
- [21] DE FOLTER S, IMMINK R G, KIEFFER M, PARENICOVA L, HENZ S R, WEIGEL D, BUSSCHER M, KOOIER M, COLOMBO L, KATER M M, DAVIES B, ANGENENT G. Comprehensive interaction map of the *Arabidopsis* MADS Box transcription factors. *Plant Cell*, 2005, 17(5): 1424-1433.
- [22] HWANG K, SUSILA H, NASIM Z, JUNG J Y, AHN J H. *Arabidopsis* ABF3 and ABF4 transcription factors act with the NF-YC complex to regulate *SOC1* expression and mediate drought-accelerated flowering. *Molecular Plant*, 2019, 12(4): 489-505.
- [23] 袁陈, 邹伊荣, 陈佳, 张科, 王勤思, 章鹏程, 秦诚. 植物成花素 FT 蛋白及其互作蛋白调控植物开花的研究进展. 杭州师范大学学报(自然科学版), 2017, 16(3): 278-283.
- YUAN C, ZOU Y R, CHEN J, ZHANG K, WANG Q S, ZHANG P C, QIN C. Research progress of plant flowering factor FT protein and its interacting protein in regulating plant flowering. *Journal of Hangzhou Normal University (Natural Science Edition)*, 2017, 16(3): 278-283.
- [24] TAOKA K, OHKI I, TSUJI H, FURUITA K, HAYASHI K, YANASE T, YAMAGUCHI M, NAKASHIMA C, PURWESTRI Y A, 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.
- [25] WIGGE P A, KIM M C, JAEGER K E, BUSCH W, SCHMID M, LOHMANN J U, WEIGEL D. Integration of spatial and temporal information during floral induction in *Arabidopsis*. *Science*, 2005, 309(5737): 1056-1059.
- [26] YOO S K, CHUNG K S, KIM J, LEE J H, HONG S M, YOO S J, YOO S Y, LEE J S, AHN J H. *CONSTANS* activates *SUPPRESSOR OF OVEREXPRESSION OF CONSTANS 1* through *FLOWERING LOCUS T* to promote flowering in *Arabidopsis*. *Plant Physiology*, 2005, 139(2): 770-778.
- [27] TIWARI S B, SHEN Y, CHANG H C, HOU Y, HARRIS A, MA S F, MCPARTLAND M, HYMUS G J, ADAM L, MARION C, BELACHEW A, REPETTI P P, REUBER T L, RATCLIFFE O J. The flowering time regulator *CONSTANS* is recruited to the *FLOWERING LOCUS T* promoter via a unique cis-element. *New Phytologist*, 2010, 187(1): 57-66.
- [28] KUMIMOTO R W, ZHANG Y, SIEFERS N, 3RD H B F. *NF-YC3*, *NF-YC4* and *NF-YC9* are required for *CONSTANS*-mediated, photoperiod-dependent flowering in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Journal*, 2010, 63(3): 379-391.
- [29] LEE J, LEE I. Regulation and function of *SOC1*, a flowering pathway integrator. *Journal of Experimental Botany*, 2010, 61(9): 2247-2254.
- [30] HEPWORTH S, VALVERDE F, RAVENSCROFT D, MOURADOV A, COUPLAND G. Antagonistic regulation of flowering-time gene *SOC1* by *CONSTANCE* and *FLC* via separate promoter motifs. *The EMBO Journal*, 2002, 21(16): 4327-4337.
- [31] HOU X L, ZHOU J N, LIU C, LIU L, SHEN L S, YU H. Nuclear factor Y-mediated H3K27me3 demethylation of the *SOC1* locus

- orchestrates flowering responses of *Arabidopsis*. *Nature Communications*, 2014, 5: 4601-4615.
- [32] YU Y, QIAO L, CHEN J, RONG Y, ZHAO Y, CUI X, XU J, HOU X, DONG C H. *Arabidopsis* REM16 acts as a B3 domain transcription factor to promote flowering time via directly binding to the promoters of *SOC1* and *FT*. *The Plant Journal*, 2020, 103(4): 1386-1398.
- [33] SEARLE I, HE Y, TURCK F, VINCENT C, FORNARA F, KROBER S, AMASINO R A, COUPLAND G. The transcription factor *FLC* confers a flowering response to vernalization by repressing meristem competence and systemic signaling in *Arabidopsis*. *Genes Development*, 2006, 20(7): 898-912.
- [34] HELLIWELL C A, WOOD C C, ROBERTSON M, JAMES PEACOCK W, DENNIS E S. The *Arabidopsis* FLC protein interacts directly in vivo with *SOC1* and *FT* chromatin and is part of a high-molecular-weight protein complex. *The Plant Journal*, 2006, 46(2): 183-192.
- [35] LI D, LIU C, SHEN L, WU Y, CHEN H, ROBERTSON M, HELLIWELL C A, ITO T, MEYEROWITZ E, HAO Y. A repressor complex governs the integration of flowering signals in *Arabidopsis*. *Developmental Cell*, 2008, 15(1): 110-120.
- [36] LI M, AN F, LI W, MA M, FENG Y, ZHANG X, GUO H. DELLA proteins interact with *FLC* to repress flowering transition. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2016, 58(7): 642-655.
- [37] GU X, LE C, WANG Y, LI Z, JIANG D, WANG Y, HE Y. *Arabidopsis* FLC clade members form flowering-repressor complexes coordinating responses to endogenous and environmental cues. *Nature Communication*, 2013, 4: 1947-1956.
- [38] POSÉ D, VERHAGE L, OTT F, YANT L, MATHIEU J, ANGENENT G C, IMMINK R G H, SCHMID M. Temperature-dependent regulation of flowering by antagonistic *FLM* variants. *Nature*, 2013, 503(7476): 414-417.
- [39] AIROLDI C A, MCKAY M, DAVIES B. *MAF2* is regulated by temperature-dependent splicing and represses flowering at low temperatures in Parallel with *FLM*. *PLoS One*, 2015, 10(5): e0126516.
- [40] SCORTECCI K C, MICHAELS S D, AMASINO R M. Identification of a MADS-box gene, *FLOWERING LOCUS M*, that represses flowering. *The Plant Journal*, 2001, 26(2): 229-236.
- [41] LEE J H, YOO S J, PARK S H, HWANG I, LEE J S, AHN J H. Role of *SVP* in the control of flowering time by ambient temperature in *Arabidopsis*. *Genes Development*, 2007, 21(4): 397-402.
- [42] LEE H, YOO S J, LEE J H, KIM W, YOO S K, FITZGERALD H, CARRINGTON J C, AHN J H. Genetic framework for flowering-time regulation by ambient temperature-responsive miRNAs in *Arabidopsis*. *Nucleic Acids Research*, 2010, 38(9): 3081-3093.
- [43] 赵春丽, 王晓, 陈家兰, 陈何, 王乐 赖钟雄, 刘生财. 植物 DELLA 蛋白家族研究进展. 应用与环境生物学报, 2020, 26(5): 1399-1308.
- ZHAO C L, WANG X, CHEN J L, CHEN H, WANG L, LAI Z X, LIU S C. Progress in research on plant DELLA family proteins. *Chinese Journal Applied and Environment Biology*, 2020, 26(5): 1399-1308.
- [44] BAO S, HUA C, SHEN L, YU H. New insights into gibberellin signaling in regulating flowering in *Arabidopsis*. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2020, 62(1): 118-131.
- [45] BAO S, HUA C, HUANG G, CHENG P, GONG X, SHEN L, YU H. Molecular basis of natural variation in photoperiodic flowering responses. *Development Cell*, 2019, 50(1): 90-101, 103.
- [46] WANG H, PAN J, LI Y, LOU D, HU Y, YU D. The DELLA-CONSTANS transcription factor cascade integrates gibberellic acid and photoperiod signaling to regulate flowering. *Plant Physiology*, 2016, 172(1): 479-488.
- [47] ZHANG L, CHEN L, YU D. Transcription factor WRKY75 interacts with DELLA proteins to affect flowering. *Plant Physiology*, 2018, 176(1): 790-803.
- [48] XING S, SALINAS M, HOHMANN S, BERNDTGEN R, HUIJSER P. miR156-targeted and nontargeted SBP-box transcription factors act in concert to secure male fertility in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 2010, 22(12): 3935-3950.
- [49] WU G, PARK M Y, CONWAY S R, WANG J W, WEIGEL D, POETHIG R S. The sequential action of miR156 and miR172

- regulates developmental timing in *Arabidopsis*. *Cell*, 2009, 138(4): 750-759.
- [50] WANG J W, CZECH B, WEIGEL D. miR156-regulated SPL transcription factors define an endogenous flowering pathway in *Arabidopsis thaliana*. *Cell*, 2009, 138(4): 738-749.
- [51] JUNG J H, JU Y, SEO P J, LEE J H, PARK C M. The *SOC1-SPL* module integrates photoperiod and gibberellic acid signals to control flowering time in *Arabidopsis*. *Plant Journal*, 2012, 69(4): 577-588.
- [52] YU S, GALVAO V C, ZHANG Y C, HORRER D, ZHANG T Q, HAO Y H, FENG Y Q, WANG S, SCHMID M, WANG J W. Gibberellin regulates the *Arabidopsis* floral transition through miR156-targeted SQUAMOSA promoter binding-like transcription factors. *Plant Cell*, 2012, 24(8): 3320-3332.
- [53] OLAS J J, VAN DINGENEN J, ABEL C, DZIAŁO M A, FEIL R, KRAPP A, SCHLERETH A, WAHL V. Nitrate acts at the *Arabidopsis thaliana* shoot apical meristem to regulate flowering time. *New Phytologist*, 2019, 223(2): 814-827.
- [54] YAN F H, ZHANG L P, CHENG F, YU D M, HU J Y. Accession-specific flowering time variation in response to nitrate fluctuation in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Diversity*, 2021, 43(1): 78-85.
- [55] WAHL V, PONNU J, SCHLERETH A, ARRIVAUULT S, LANGENECKER T, FRANKE A, FEIL R, LUNN J E, STITT M, SCHMID M. Regulation of flowering by Trehalose-6-Phosphate signaling in *Arabidopsis thaliana*. *Science*, 2013, 339(6120): 704-707.
- [56] LIU C, CHEN H, ER H L, SOO H M, KUMAR P P, HAN J H, LIOU Y C, YU H. Direct interaction of AGL24 and SOC1 integrates flowering signals in *Arabidopsis*. *Development*, 2008, 135(8): 1481-1491.
- [57] 江为, 杨修勤, 谷慧英, 鲜登宇, 赵夏云, 王志敏, 宋明, 汤青林. 芥菜开花相关基因 *AGL24* 的表达及与 *SOC1*, *SVP* 和 *FLC* 蛋白的互作. 园艺学报, 2014, 41(10): 2043-2054.
- JIANG W, YANG X Q, GU H Y, XIAN D Y, ZHAO X Y, WANG Z M, SONG M, TANG Q L. Expression analysis of flowering activator *AGL24* and its protein interactions with regulation factors *SOC1*, *SVP* and *FLC* in *Brassica juncea*. *Acta Horticulturae Sinica*, 2014, 41(10): 2043-2054.
- [58] JIANG W, WEI D, ZHOU W, WANG Z, TANG Q. HDA9 interacts with the promoters of *SOC1* and *AGL24* involved in flowering time control in *Brassica juncea*. *Biochemical and Biophysical Research Communications*, 2018, 499(3): 519-523.
- [59] 张俊利, 蒋炜, 李晟男, 周雯文, 王志敏, 魏大勇, 王鹤冰, 汤青林. 芥菜 HDA9 突变体构建及其与开花整合子 *SOC1*、*AGL24* 启动子互作. 生物工程学报, 2020, 36(6): 1170-1180.
- ZHANG J L, JIANG W, LI S N, ZHOU W W, WANG Z M, WEI D Y, WANG H B, TANG Q L. Mutant construction of HDA9 and its interactions with promoters of flowering integrator *SOC1* and *AGL24* in *Brassica juncea*. *Chinese Journal of Biotechnology*, 2020, 36(6): 1170-1180.
- [60] LIU C, ZHOU J, BRACHA-DRORI K, YALOVSKY S, ITO T, YU H. Specification of *Arabidopsis* floral meristem identity by repression of flowering time genes. *Development*, 2007, 134(10): 1901-1910.

(责任编辑 苟燕妮)