

野外環境における季節性花成応答の分子基盤

久保田 茜

奈良先端科学技術大学院大学 先端科学技術研究科
〒630-0192 奈良県生駒市高山町 8916-5

Molecular mechanism of seasonal flowering in natural conditions

Akane Kubota

Graduate School of Biological Sciences, Nara Institute of Science and Technology
Takayama 8916-5, Ikoma, Nara, 630-0192, Japan

Keywords: flowering, photoperiod, phytochrome, ambient temperature

DOI: 10.24480/bsj-review.14c3.00250

1. はじめに

植物のライフサイクルには、発芽・成長・開花といったダイナミックな形態変化が含まれる。これらの変化は場当たりの行われるものではなく、環境変化に合わせて最適化されている。光や温度は、植物にとっての主要な環境シグナルであるだけでなく、季節変動の指標としての役割も果たす。季節による日長や気温変動の周期性は、奈良市の気象データからも見てとれる (図 1)。こうした環境変動にうまく適応することが、固着生活を営む植物の生存戦略の要であることが容易に想像できるであろう。

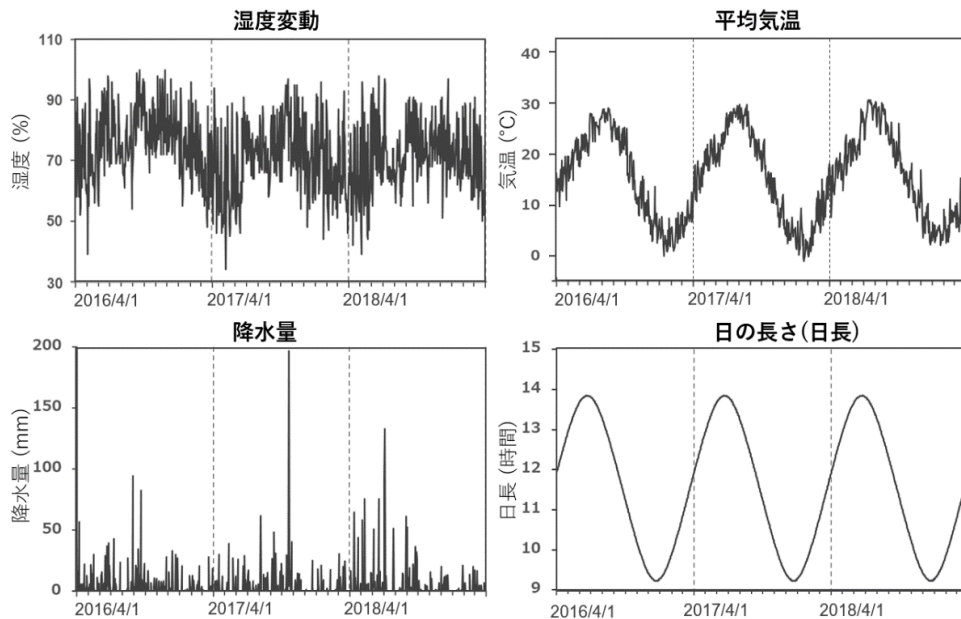


図 1 奈良県奈良市の 2016~2018 年の気象データ

環境変動に対する植物の適応戦略に大きく貢献するのが概日時計である。ヒトと同様に、植物は概日時計を利用することで、自身の持つ時間情報と周囲の環境情報を統合し、夜明けや日没のタイミング、あるいは気温の変化を予測することができる。こうして最適化される生理応答の代表例に季節性花成応答が挙げられる。季節性花成応答は、農業への応用面からも重要視され、古くから研究が進められてきた。その結果、1920年代の光周性花成の発見をきっかけとして、花成ホルモン「フロリゲン」が葉から茎頂への輸送されるフロリゲン仮説の提唱、*FLOWERING LOCUS T (FT)* 遺伝子の発見、茎頂におけるFT複合体の解明とその下流因子の制御機構にいたるまで、様々な歴史的発見がなされてきた (Kobayashi and Weigel 2007)。なお、フロリゲン研究の歴史については数々の総説が発表されているので、詳しくはそちらを参照されたい (Golembeski and Imaizumi 2015; Turck et al. 2008; 詳細は阿部の稿参照)。シロイヌナズナを含むさまざまな生物種において、光や温度などの個々の環境シグナルがFT遺伝子の発現制御を介して開花時期を決定づける分子メカニズムが次々と報告され、シグナル経路の全容解明が進みつつある (Song et al. 2015)。こうして積み上げられた分子生物学・分子遺伝学的な知見は、花成応答を理解し農産業に実装していく上で非常に有用である一方、これらの知見が実際に野外で生育する植物の季節性の開花応答をどの程度説明できているかについては未解明な点が多く残されている。実際に、実験室と野外環境では、花成に対する寄与度が大きく変化する花成因子なども報告されてはいるものの (Wilczek et al. 2009)、野外環境と実験室の乖離や、野外での遺伝子組み換え体の取り扱いなどが障壁となって、研究が進められてこなかった。しかし近年、次世代シーケンサーの普及により、野外環境における花成制御遺伝子の発現プロファイルやその制御機構が少しずつ明らかになりつつある (Nagano et al. 2019; Nagano et al. 2012; Nishio et al. 2020a; Nishio et al. 2020b)。その結果、野外で生育する植物は、周囲から得られるさまざまな環境情報を統合することで、生存戦略を最適化していることが明らかになってきた。本稿では、シロイヌナズナにおけるFT遺伝子の発現制御機構を中心に、野外における季節性花成の分子実体を明らかにする取り組みについて紹介したい。

2. 光によるFT遺伝子の制御機構

一般的に光周性花成の研究では、春先の日長を模した長日条件 (16時間明期 22°C 一定) および秋から冬の日長を模した短日条件 (8時間明期 22°C 一定) を用いた実験条件が設定されることが多い。シロイヌナズナは長日条件で花成が促進される条件的長日植物であり、長日条件ではFTの転写が夕方に対応する夜明け後16時間後 (Zeitgeber time (ZT) 16) にかけて1回誘導され、花成が観察される。この経路においてはB-box型Zinc Fingerタンパク質をコードするCONSTANS (CO) と呼ばれる転写因子が環境シグナルの統合点として機能する (図2)。長日条件においては、夕方の時間帯にLOVドメインをもつF-boxタンパク質であるFLAVIIN-BINDING KELCH F-BOX1 (FKF1) が時計遺伝子であるGIGANTEA (GI) とタンパク質複合体を形成し、Dof型転写因子であるCYCLING DOF FACTOR (CDF) 1とそのホモログを光依存的に分解する (Fornara et al. 2009; Imaizumi et al. 2005; Imaizumi et al. 2003; Sawa et al. 2007)。CDFはCOおよびFTの強力な転写抑制因子であるため、長日条件においては夕方

の時間帯に FKF1 が青色光を受容すると、CDF による *CO*, *FT* の転写抑制が解除される (Fornara et al. 2009; Goralogia et al. 2017; Song et al. 2012)。これに加え、*CO* タンパク質は、FKF1 や時計遺伝子である PSEUDO RESONANCE REGULATOR (PRR) 9, 7, 5 および TIMING OF CAB EXPRESSION 1 (TOC1) と直接相互作用することにより安定化される (Hayama et al. 2017; Song et al. 2012)。こうして *CO* タンパク質の蓄積量は長日条件の夕方において最大化し、自身の発現組織である維管束の篩部伴細胞において *FT* 遺伝子の発現を促進する (Samach et al. 2000; Suarez-Lopez et al. 2001)。暗黒条件にお

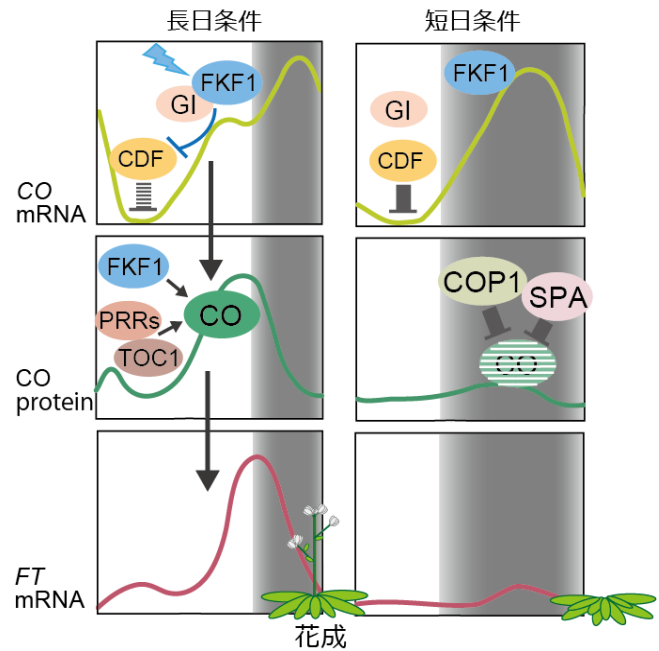


図 2 光周性花成の分子経路モデル

いて *CO* タンパク質は CONSTITUTIVE PHOTOMORPHOGENIC 1 (COP1) および SUPPRESSOR OF PHYA-105 (SPA) を中心とする E3 コピキチンリガーゼによって速やかに分解されるため (Jang et al. 2008; Laubinger et al. 2006), *FT* の発現量は夜間に速やかに減少する。*CO-FT* を介した光周性花成制御機構は維管束植物において広く保存されており、シロイヌナズナをモデルとした知見がさまざまな農作物に適用されている (Song et al. 2015)。また、*CO-FT* の上流に位置する GI-FKF 複合体を介したシグナル伝達機構は維管束をもたないコケ植物においても保存されていることから、光周性シグナルが植物の陸上化の過程においても重要な役割を担っていることが推察される (Kubota et al. 2014)。

では、野外環境における長日条件でも上記の花成制御機構は機能するのだろうか？この問いに答えるため、筆者が所属していたグループでは、北米の夏至の日長が 16 時間、日中平均気温 21 度と実験室の長日条件とほぼ同一であることに着目し、4 月後半から夏至にかけて野外でシロイヌナズナを生育し、*FT* をはじめとする花成制御遺伝子の発現変動を解析した。その結果、野外の長日条件では、*FT* 遺伝子は日没時だけでなく朝にも大きく誘導され、開花時期が実験室と比較して顕著に早期化することを見出した (図 3)。こうした傾向は、異なる年や地域においても一貫していた。一方で *ftk1* 変異体は、従来の長日条件において *FT* はほとんど発現せず顕著な遅咲きの表現を示すのに対し、野外の長日条件では朝の *FT* 発現レベルが野生型と同程度まで誘導され、ほぼ野生型並みの花成時期を示したことから、野外の長日条件においては朝の *FT* 発現が花成促進に重要な役割を果たすことが示唆された

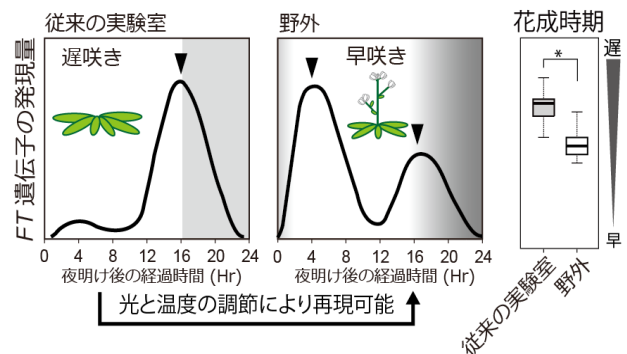


図 3 野外と実験室環境での花成応答の違い

(Imaizumi et al. 2003; Song et al. 2018)。

野外で観察された *FT* 発現や花成時期を指標に、実験室環境下において野外環境の再構成を試みた結果、光質と温度条件が両者の差を生み出す主要な要因であることが明らかとなった。具体的には、白色光源に遠赤色光 (FR) を補光し、赤色光対遠赤色光比 (R/FR) が 1 付近のより自然光に近い光質を用いること、温度設定を野外同様に 16°C から 22°C まで連続的に変化させることの 2 点が、*FT* の発現様式と花成時期を再現する十分条件であった。こうして再構成した条件では、CO タンパク質の蓄積量の増加が朝夕の 2 回起こることが明らかとなり、これが野外の *FT* 遺伝子の発現に重要であることが示された (Song et al. 2018)。普段我々が実験に用いる白色蛍光灯には FR はほとんど含まれていないため、FR シグナルの影響が無意識のうちに過小評価されてしまった結果、朝の *FT* 発現を見落としたまま光周性花成の研究が続けられていたことになる。蛍光灯のコストパフォーマンスが飛躍的に向上し始めた 1970 年代、イギリスの研究グループが蛍光灯を「白色光」として用いることに警鐘を鳴らしていたが (Holmes and Smith 1975)、筆者らが陥った野外と実験室の *FT* 遺伝子の発現様式の乖離も、正にこれに該当するケースであった。白色蛍光灯イコール自然光、と過信することによる弊害は、UV シグナルについても報告されている。太陽光に含まれる程度かつストレスにならない程度の近紫外線 (UV-B) を白色蛍光灯に補光すると、*FT* を含む花成制御因子の発現や花成時期が変化する。これには UV-B 受容体である *UV RESISTANT LOCUS 8 (UVR8)* やその下流のシグナル因子である *REPRESSOR OF UV-B PHOTOMORPHOGENESIS 2* が関与する (Arongaus et al. 2018; Dotto et al. 2018; Zioutopoulou et al. 2022)。UV シグナルと R/FR シグナルは、COP1 やその下流に位置する転写因子 *ELONGATED HYPOCOTYL 5 (HY5)*、*HYH* によって統合される (Liang et al. 2019)。実際に筆者らのトランスクリプトーム解析においても、従来の長日条件と野外の長日条件においては、R/FR シグナルの他に UV シグナルに関与する遺伝子群の発現も優位に変動していた。太陽光に含まれる UV-B の量は一般的に春先から夏にかけて増加することから、野外環境では UV-B と R/FR のバランスで花成時期が調節されることは想像に難くない。ただし、UV-B 補光による花成応答の変化は、UV-B の強度や日長条件、野生系統によってかなり異なるため、朝の *FT* 発現制御も含め、詳細な分子機構は今後の解析が待たれる。

野外環境下での朝 *FT* の誘導には、赤色光・遠赤色光受容体であるフィトクロム A (*phyA*) が重要であることが明らかになってきた (Lee et al. 2023; Song et al. 2018)。シロイヌナズナには赤色光・遠赤色光を受容する光受容体フィトクロム (*phy*) が 5 分子種存在しており、赤色光を吸収することで活性型 Pfr 型に、遠赤色光を吸収することで不活性型である Pr 型に可逆的に変換される (Casal 2013; Legris et al. 2019)。PHYA タンパク質は黄化芽生えに高度に蓄積しており、Pfr 型が光に対して不安定な性質を示すことなどから、*phyA* は FR の高照射応答 (High Irradiance Response; HIR) や、0.1 およびそれ以下の非常に低い R/FR 条件の応答を制御する FR センサーとしての位置づけがされてきた (Franklin 2008; Nagatani et al. 1993)。*phyA* 変異体は従来の長日条件では花成に明確な表現型を示さないが、連続 FR 条件や、短日条件の暗期に FR 単色光を照射した条件で遅咲きの表現型を示す (Johnson et al. 1994; Mockler et al. 2003)。一方で *phyB* 変異体は従来の長日条件および避陰応答 (植物が他の植物の陰に隠れた

際、R/FRの低下を感知することで日陰から逃れようとする応答)において明確な早咲きの表現型を示す (Galvao et al. 2019; Zhang et al. 2019)。避陰応答 (R/FR およそ 0.1~0.4) では、長日条件依存的に朝の FT 発現が顕著に上昇し花成が促進されるが、これらの応答にも主として phyB が関与する (Kim et al. 2008; Wollenberg et al. 2008)。こうした経緯から、花成制御における phyA の役割は限定的・補助的なものではないかと考えられてきたが、筆者らの発見をきっかけに、phyA の重要性が再認識されることとなった。自然光を模した R/FR=1 の条件では、phyA 変異体のほか、phyA の核移行に異常を示す *far-red elongated hypocotyl 1 (fhy1) fhy1-like (fhl)* 変異体 (Genoud et al. 2008) でも朝夕の FT の発現レベルが低下したことから、phyA を起点としたシグナル経路全体の重要性が予想された (Song et al. 2018)。また、白色光に対する FR 補光を 1 日の異なるタイミングで行って朝夕の FT に対する効果を網羅的に解析した結果、朝の FT 発現レベルは 1 日の FR 照射時間の総量に比例するのに対し、夕方の FT 発現レベルは夕方付近の FR 照射で決定づけられることが分かった (Lee et al. 2023)。これらの結果は、朝の FT 発現制御は phyA を介した HIR で説明可能であることを意味する。HIR を介したフィトクロムシグナリングは蘚苔類においてもそっくり保存されているため、その起源は陸上植物の進化上、phyA の獲得以前にさかのぼる (Inoue et al. 2019; Possart and Hiltbrunner 2013)。特にゼニゴケの生殖器托の形成が後述する phy-PIF シグナルで制御される点は非常に興味深く (Inoue et al. 2019)、こうした植物種でのフィトクロムシグナルの理解が進むことで、朝夕の FT 制御メカニズムそれぞれの進化過程の理解が一気に進むであろう。

フィトクロム相互作用因子である bHLH 転写因子 PHYTOCHROME INTERACTING FACTOR (PIF) は、光形態形成の要として機能する。phyA を介した朝の FT 発現制御に関しても、PIF7 の関与が明らかになりつつある (Lee et al. 2023)。PIF7 は phyB の下流で花成をはじめとする避陰応答や、高温応答の制御に関与する (Burko et al. 2022; Chung et al. 2020; Galvao et al. 2019; Willige et al. 2021; Zhang et al. 2019)。また PIF7 は、避陰応答の負の制御因子である bHLH 様転写因子 LONG HYPOCOTYL IN FAR-RED1 (HFR1) と CO とタンパク質複合体形成を介して花成制御を行うこと (Zhang et al. 2019)、光と温度の 2 大環境シグナルに対する形態形成の鍵となる因子であることなどからも (Burko et al. 2022)、野外環境下の花成制御において PIF7 が果たす役割はおそらく大きく、今後の解析が待たれる。

3. 温度による FT 遺伝子の発現制御機構

光 (FR および長日) が FT の発現を誘導する役割を担うのに対し、温度変動 (特に朝夕の低温) は主に夕方の FT の発現を抑制する役割を担う (Song et al. 2018)。低温による花成制御機構のなかでも、比較的マイルドな低温帯である 10°C 前後の温度環境 (ambient temperature) において主要な役割を果たすのが *SHORT VEGETATIVE PHASE (SVP)*, *FLOWERING LOCUS M (FLM)*, *FLOWERING LOCUS C (FLC)* を中心とする MADS 型転写因子である (Capovilla et al. 2015)。SVP/FLM/FLC および MAF は、ファミリー内で複合体を形成して FT の転写開始点近傍および第 1 イントロン内の CA_nG 配列に直接結合することで、FT の発現を抑制する (Lee et al. 2007; Li et al. 2008)。特に、*svp* 単一変異体は 16°C と 23°C の花成時期がほぼ同一になることから、SVP はこの温度帯における花成抑制の中心的な働きをすると考えられてい

る (Lee et al. 2007)。SVP はタンパク質分解制御により低温でより安定に存在する傾向を示すのに対し (Lee et al. 2013), *FLM* は、低温特異的に DNA 結合能を持つスプライスバリエントである *FLM-β* が増加し, *SVP* 依存・非依存的な経路で花成を抑制する (Capovilla et al. 2017; Posé et al. 2013)。転写制御に機能的である *FLM* のスプライスバリエントの存在量の変化が低温応答性に重要であることは, シロイヌナズナの異なる野生株系統を用いた解析からも裏付けられており, スプライシングの調節が温度応答全般において重要な意味付けを持つ可能性は高い (Lutz et al. 2017)。これに加え, おなじく *MADS* 転写因子ホモログである *MADS AFFECTING FLOWERING (MAF) 2-5* の発現量も低温下で誘導され, *SVP/FLM/FLC* 複合体と協調的に花成を抑制する (Airoldi et al. 2015; Gu et al. 2013)。こうして *SVP/FLM/FLC* 複合体の蓄積量は低温下で最大化し, *FT* 近傍に複数存在する *CArG* 配列に結合することで, *FT* 近傍のクロマチンループ構造を変化させているのではないかと考えられる (Gagliardi and Manavella 2020; Takagi et al. 2023)。SVP は茎頂における花芽形成因子としても機能するが, この経路では別の *MADS* 転写因子ホモログである *SUPPRESSOR OF OVEREXPRESSION OF CONSTANS1* などとともに, *TERMINAL FLOWER1* 遺伝子座のクロマチンループ構造を変化させ, 転写制御を行うことが知られている (Liu et al. 2013)。温度が転写因子の挙動そのものに加え, その標的遺伝子のクロマチン構造を変化させる現象は, 高温下での *PIF7* を介した遺伝子発現制御でも報告されていることから (Willige et al. 2021), 低温下での *FT* 発現制御機構においても同様の制御機構が存在する可能性はあるだろう。

SVP/FLM/FLC の他に低温下の花成制御で主要な役割を果たすのが, *CO* の相互作用因子で *E3* リガーゼをコードする *HIGH EXPRESSION OF OSMOTICALLY RESPONSIVE GENES1 (HOS1)* である (Jung et al. 2012; Lazaro et al. 2015)。HOS1 は 4°C 条件で夕方の *CO* タンパク質の蓄積量を負に制御することで, 低温下の *FT* 発現及び花成を負に制御する (Jung et al. 2012)。この他にも HOS1 は, 低温下でヒストン脱アセチル化酵素と相互作用することで *FLC* の転写を正に制御する他 (Jung et al. 2013; Lee et al. 2012), 時計遺伝子の核移行などの幅広い生理応答に関与するものの (MacGregor et al. 2013), HOS1 自身がどのように低温シグナルを感知するかは未解明である。

svp 変異体や *hos1* 変異体は, 野外の再構成条件において *FT* 発現上昇および早咲きの表現型を示すことから, 温度変動環境下においても花成抑制因子として機能することが予想される。ただし, 温度経路における花成制御因子の解析のほとんどが恒常的な温度条件かつ $R/FR > 2$ の条件で行われているため, これらの因子が温度変動条件下でどのようにふるまい, 朝夕それぞれの *FT* 発現制御においてどのような役割を担うかについては慎重に解析する必要がある。その準備として筆者らは最近, *FT* 遺伝子の発現様式を指標として, 野外のような連続的な温度変動を最高・最低の2段階変動に単純化することに成功

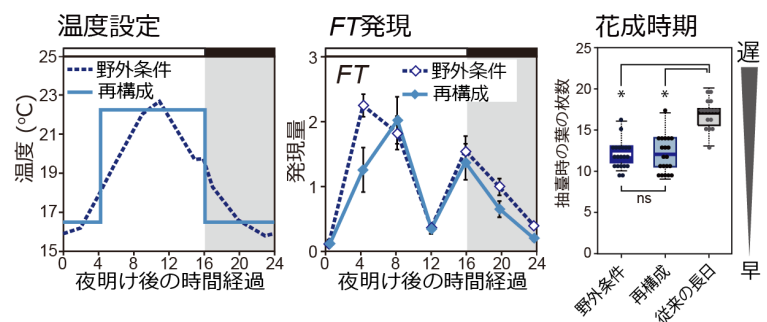


図4 野外の温度変動を単純化した際の花成応答の比較

した (図 4)。その過程において、温度シグナルが時間・あるいは温度帯特異的に *FT* 遺伝子の発現や花成時期を変化させることを見出しつつある。野外でシロイヌナズナの花成が観察される 4 月から 6 月にかけて、日長は約 2 時間程度しか変化しないのに対し、気温は 10°C 以上の範囲で上昇する。すでに 12 時間以上の日長が担保されており、光周性シグナルからの花成促進効果が飽和しかけている初春の野外環境において、温度シグナルは 1 日の *FT* の発現量を手っ取り早く調節するのに有用であると筆者は考えている。実際に野外における大規模トランスクリプトームの解析においても、日中変動あるいは年間変動する遺伝子の多くが温度に応答した遺伝子発現変動を示すことから (Nagano et al. 2019), 温度変動を考慮に入れつつ光周性花成制御メカニズムを考え直すことは、季節性花成応答のよりリアルな理解につながるとともに、温暖化に対するフェノロジー変化の理解に発展させることができると期待される。

4. おわりに

本稿では、野外環境における光と温度による *FT* 遺伝子の発現制御について紹介した。実験室環境下における野外環境の単純化・再構成は、野外で起こる生理応答の描写にとどまらず、作用機序や分子メカニズムを紐解くうえで強力な手段になる。フロリゲンの同定から 20 余年、この発見をただの一発屋で終わらせてしまうことのないよう、日々精進したい。

謝辞

本稿で取り上げた我々の研究は、科学研究費補助金 (研究課題番号: 19H04866, 19K16170, 23K05817), 奈良先端科学技術大学院大学支援財団, 住友財団, 三菱財団, 千里ライフサイエンス財団による助成の下行われた。

引用文献

- Airoldi CA, McKay M, Davies B (2015) *MAF2* Is regulated by temperature-dependent splicing and represses flowering at low temperatures in parallel with *FLM*. PLoS One 10: e0126516. doi: 10.1371/journal.pone.0126516
- Arongaus AB, Chen S, Pireyre M, Glöckner N, Galvão VC, Albert A, Winkler JB, Fankhauser C, Harter K, Ulm R (2018) *Arabidopsis* RUP2 represses UVR8-mediated flowering in noninductive photoperiods. Genes & development 32: 1332–1343. doi: 10.1101/gad.318592.118
- Burko Y, Willige BC, Seluzicki A, Novak O, Ljung K, Chory J (2022) PIF7 is a master regulator of thermomorphogenesis in shade. Nat Commun 13: 4942. doi: 10.1038/s41467-022-32585-6
- Capovilla G, Schmid M, Pose D (2015) Control of flowering by ambient temperature. J Exp Bot 66: 59–69. doi: 10.1093/jxb/eru416
- Capovilla G, Symeonidi E, Wu R, Schmid M (2017) Contribution of major FLM isoforms to temperature-dependent flowering in *Arabidopsis thaliana*. J Exp Bot 68: 5117–5127. doi: 10.1093/jxb/erx328
- Casal JJ (2013) Photoreceptor signaling networks in plant responses to shade. Annu Rev Plant Biol 64: 403–427. doi: 10.1146/annurev-arplant-050312-120221

- Chung BYW, Balcerowicz M, Di Antonio M, Jaeger KE, Geng F, Franaszek K, Marriott P, Brierley I, Firth AE, Wigge PA (2020) An RNA thermoswitch regulates daytime growth in *Arabidopsis*. *Nat Plants* 6: 522–532. doi: 10.1038/s41477-020-0633-3
- Dotto M, Gómez MS, Soto MS, Casati P (2018) UV-B radiation delays flowering time through changes in the PRC2 complex activity and miR156 levels in *Arabidopsis thaliana*. *Plant, cell & environment* 41: 1394–1406. doi: 10.1111/pce.13166
- Fornara F, Panigrahi KC, Gissot L, Sauerbrunn N, Ruhl M, Jarillo JA, Coupland G (2009) *Arabidopsis* DOF transcription factors act redundantly to reduce CONSTANS expression and are essential for a photoperiodic flowering response. *Dev Cell* 17: 75–86. doi: 10.1016/j.devcel.2009.06.015
- Franklin KA (2008) Shade avoidance. *New Phytol* 179:930–944. doi: 10.1111/j.1469-8137.2008.02507.x
- Gagliardi D, Manavella PA (2020) Short-range regulatory chromatin loops in plants. *New Phytol* 228: 466–471. doi: 10.1111/nph.16632
- Galvao VC, Fiorucci AS, Trevisan M, Franco-Zorilla JM, Goyal A, Schmid-Siegert E, Solano R, Fankhauser C (2019) PIF transcription factors link a neighbor threat cue to accelerated reproduction in *Arabidopsis*. *Nat Commun* 10: 4005. doi: 10.1038/s41467-019-11882-7
- Genoud T, Schweizer F, Tscheuschler A, Debrieux D, Casal JJ, Schäfer E, Hiltbrunner A, Fankhauser C (2008) FHY1 mediates nuclear import of the light-activated phytochrome A photoreceptor. *PLoS genetics* 4: e1000143. doi: 10.1371/journal.pgen.1000143
- Golembeski GS, Imaizumi T (2015) Photoperiodic regulation of florigen function in *Arabidopsis thaliana*. *Arabidopsis Book* 13: e0178. doi: 10.1199/tab.0178
- Goralogia GS, Liu TK, Zhao L, Panipinto PM, Groover ED, Bains YS, Imaizumi T (2017) CYCLING DOF FACTOR 1 represses transcription through the TOPLESS co-repressor to control photoperiodic flowering in *Arabidopsis*. *Plant J* 92: 244–262. doi: 10.1111/tpj.13649
- Gu X, Le C, Wang Y, Li Z, Jiang D, Wang Y, He Y (2013) *Arabidopsis* FLC clade members form flowering-repressor complexes coordinating responses to endogenous and environmental cues. *Nat Commun* 4: 1947. doi: 10.1038/ncomms2947
- Hayama R, Sarid-Krebs L, Richter R, Fernandez V, Jang S, Coupland G (2017) PSEUDO RESPONSE REGULATORS stabilize CONSTANS protein to promote flowering in response to day length. *EMBO J* 36: 904–918. doi: 10.15252/embj.201693907
- Holmes MG, Smith H (1975) The function of phytochrome in plants growing in the natural environment. *Nature* 254: 512–514.
- Imaizumi T, Schultz TF, Harmon FG, Ho LA, Kay SA (2005) FKF1 F-box protein mediates cyclic degradation of a repressor of CONSTANS in *Arabidopsis*. *Science* 309: 293–297. doi: 10.1126/science.1110586
- Imaizumi T, Tran HG, Swartz TE, Briggs WR, Kay SA (2003) FKF1 is essential for photoperiodic-specific light signalling in *Arabidopsis*. *Nature* 426: 302–306. doi: 10.1038/nature02090
- Inoue K, Nishihama R, Araki T, Kohchi T (2019) Reproductive induction is a Far-red High Irradiance Response that is mediated by phytochrome and PHYTOCHROME INTERACTING FACTOR in

- Marchantia polymorpha*. Plant Cell Physiol 60: 1136-1145. doi: 10.1093/pcp/pcz029
- Jang S, Marchal V, Panigrahi KC, Wenkel S, Soppe W, Deng XW, Valverde F, Coupland G (2008) *Arabidopsis* COP1 shapes the temporal pattern of CO accumulation conferring a photoperiodic flowering response. EMBO J 27: 1277–1288. doi: 10.1038/emboj.2008.68
- Johnson E, Bradley M, Harberd NP, Whitelam GC (1994) Photoresponses of light-grown *phyA* mutants of *Arabidopsis* (Phytochrome A is required for the perception of daylength extensions). Plant Physiol 105: 141–149. doi: 10.1104/pp.105.1.141
- Jung JH, Park JH, Lee S, To TK, Kim JM, Seki M, Park CM (2013) The cold signaling attenuator HIGH EXPRESSION OF OSMOTICALLY RESPONSIVE GENE1 activates *FLOWERING LOCUS C* transcription via chromatin remodeling under short-term cold stress in *Arabidopsis* Plant Cell 25: 4378-4390. doi: 10.1105/tpc.113.118364
- Jung JH, Seo PJ, Park CM (2012) The E3 ubiquitin ligase HOS1 regulates *Arabidopsis* flowering by mediating CONSTANS degradation under cold stress. J Biol Chem 287: 43277–43287. doi: 10.1074/jbc.M112.394338
- Kim SY, Yu X, Michaels SD (2008) Regulation of CONSTANS and FLOWERING LOCUS T expression in response to changing light quality. Plant Physiol 148: 269–279. doi: 10.1104/pp.108.122606
- Kobayashi Y, Weigel D (2007) Move on up, it's time for change--mobile signals controlling photoperiod-dependent flowering. Genes & development 21: 2371–2384. doi: 10.1101/gad.1589007
- Kubota A, Kita S, Ishizaki K, Nishihama R, Yamato KT, Kohchi T (2014) Co-option of a photoperiodic growth-phase transition system during land plant evolution. Nat Commun 5: 3668. doi: 10.1038/ncomms4668
- Laubinger S, Marchal V, Le Gourrierec J, Wenkel S, Adrian J, Jang S, Kulajta C, Braun H, Coupland G, Hoecker U (2006) *Arabidopsis* SPA proteins regulate photoperiodic flowering and interact with the floral inducer CONSTANS to regulate its stability. Development 133: 3213–3222. doi: 10.1242/dev.02481
- Lazaro A, Mouriz A, Pineiro M, Jarillo JA (2015) Red light-mediated degradation of CONSTANS by the E3 ubiquitin ligase HOS1 regulates photoperiodic flowering in *Arabidopsis*. Plant Cell 27: 2437–2454. doi: 10.1105/tpc.15.00529
- Lee JH, Kim JJ, Kim SH, Cho HJ, Kim J, Ahn JH (2012) The E3 ubiquitin ligase HOS1 regulates low ambient temperature-responsive flowering in *Arabidopsis thaliana*. Plant Cell Physiol 53: 1802–1814. doi: 10.1093/pcp/pcs123
- Lee JH, Ryu HS, Chung KS, Pose D, Kim S, Schmid M, Ahn JH (2013) Regulation of temperature-responsive flowering by MADS-Box transcription factor repressors. Science 342: 628–632. doi: 10.1126/science.1241097
- Lee JH, Yoo SJ, Park SH, Hwang I, Lee JS, Ahn JH (2007) Role of *SVP* in the control of flowering time by ambient temperature in *Arabidopsis*. Genes & development 21: 397–402. doi: 10.1101/gad.1518407
- Lee N, Ozaki Y, Hempton AK, Takagi H, Purusuwashii S, Song YH, Endo M, Kubota A, Imaizumi T

- (2023) The *FLOWERING LOCUS T* gene expression is controlled by high-irradiance response and external coincidence mechanism in long days in *Arabidopsis*. *New Phytol*, doi: 10.1111/nph.18932
- Legris M, Ince Y, Fankhauser C (2019) Molecular mechanisms underlying phytochrome-controlled morphogenesis in plants. *Nat Commun* 10: 5219. doi: 10.1038/s41467-019-13045-0
- Li D, Liu C, Shen L, Wu Y, Chen H, Robertson M, Helliwell CA, Ito T, Meyerowitz E, Yu H (2008) A repressor complex governs the integration of flowering signals in *Arabidopsis*. *Dev Cell* 15: 110–120. doi: 10.1016/j.devcel.2008.05.002
- Liang T, Yang Y, Liu H (2019) Signal transduction mediated by the plant UV-B photoreceptor UVR8. *New Phytol* 221: 1247–1252. doi: 10.1111/nph.15469
- Liu C, Teo ZW, Bi Y, Song S, Xi W, Yang X, Yin Z, Yu H (2013) A conserved genetic pathway determines inflorescence architecture in *Arabidopsis* and rice. *Dev Cell* 24: 612–622. doi: 10.1016/j.devcel.2013.02.013
- Lutz U, Nussbaumer T, Spannagl M, Diener J, Mayer KF, Schwechheimer C (2017) Natural haplotypes of FLM non-coding sequences fine-tune flowering time in ambient spring temperatures in *Arabidopsis*. *Elife* 6. doi: 10.7554/eLife.22114
- MacGregor DR, Gould P, Foreman J, Griffiths J, Bird S, Page R, Stewart K, Steel G, Young J, Paszkiewicz K, et al. (2013) *HIGH EXPRESSION OF OSMOTICALLY RESPONSIVE GENES1* Is required for circadian periodicity through the promotion of nucleo-cytoplasmic mRNA export in *Arabidopsis*. *Plant Cell* 25: 4391–4404. doi: 10.1105/tpc.113.114959
- Mockler T, Yang H, Yu X, Parikh D, Cheng YC, Dolan S, Lin C (2003) Regulation of photoperiodic flowering by *Arabidopsis* photoreceptors. *Proc Natl Acad Sci U S A* 100: 2140–2145. doi: 10.1073/pnas.0437826100
- Nagano AJ, Kawagoe T, Sugisaka J, Honjo MN, Iwayama K, Kudoh H (2019) Annual transcriptome dynamics in natural environments reveals plant seasonal adaptation. *Nat Plants* 5: 74–83. doi: 10.1038/s41477-018-0338-z
- Nagano AJ, Sato Y, Mihara M, Antonio BA, Motoyama R, Itoh H, Nagamura Y, Izawa T (2012) Deciphering and prediction of transcriptome dynamics under fluctuating field conditions. *Cell* 151: 1358–1369. doi: 10.1016/j.cell.2012.10.048
- Nagatani A, Reed JW, Chory J (1993) Isolation and initial characterization of *Arabidopsis* mutants that are deficient in phytochrome A. *Plant Physiol* 102: 269–277. doi: 10.1104/pp.102.1.269
- Nishio H, Buzas DM, Nagano AJ, Iwayama K, Ushio M, Kudoh H (2020a) Repressive chromatin modification underpins the long-term expression trend of a perennial flowering gene in nature. *Nat Commun* 11: 2065. doi: 10.1038/s41467-020-15896-4
- Nishio H, Nagano AJ, Ito T, Suzuki Y, Kudoh H (2020b) Seasonal plasticity and diel stability of H3K27me3 in natural fluctuating environments. *Nat Plants* 6: 1091–1097. doi: 10.1038/s41477-020-00757-1
- Posé D, Verhage L, Ott F, Yant L, Mathieu J, Angenent GC, Immink RGH, Schmid M (2013) Temperature-dependent regulation of flowering by antagonistic FLM variants. *Nature* 503: 414. doi:

10.1038/nature12633

- Possart A, Hiltbrunner A (2013) An evolutionarily conserved signaling mechanism mediates far-red light responses in land plants. *Plant Cell* 25: 102–114. doi: 10.1105/tpc.112.104331
- Samach A, Onouchi H, Gold SE, Ditta GS, Schwarz-Sommer Z, Yanofsky MF, Coupland G (2000) Distinct roles of CONSTANS target genes in reproductive development of *Arabidopsis*. *Science* 288: 1613–1616. doi: 10.1126/science.288.5471.1613
- Sawa M, Nusinow DA, Kay SA, Imaizumi T (2007) FKF1 and GIGANTEA complex formation is required for day-length measurement in *Arabidopsis*. *Science* 318: 261–265. doi: 10.1126/science.1146994
- Song YH, Kubota A, Kwon MS, Covington MF, Lee N, Taagen ER, Laboy Cintron D, Hwang DY, Akiyama R, Hodge SK, et al. (2018) Molecular basis of flowering under natural long-day conditions in *Arabidopsis*. *Nat Plants* 4: 824–835. doi: 10.1038/s41477-018-0253-3
- Song YH, Shim JS, Kinmonth-Schultz HA, Imaizumi T (2015) Photoperiodic flowering: Time measurement mechanisms in leaves. *Annu Rev Plant Biol* 66: 441–464. doi: 10.1146/annurev-arplant-043014-115555
- Song YH, Smith RW, To BJ, Millar AJ, Imaizumi T (2012) FKF1 conveys timing information for CONSTANS stabilization in photoperiodic flowering. *Science* 336: 1045–1049. doi: 10.1126/science.1219644
- Suarez-Lopez P, Wheatley K, Robson F, Onouchi H, Valverde F, Coupland G (2001) CONSTANS mediates between the circadian clock and the control of flowering in *Arabidopsis*. *Nature* 410: 1116. doi: 10.1038/35074138
- Takagi H, Hempton AK, Imaizumi T (2023) Photoperiodic flowering in *Arabidopsis*: Multilayered regulatory mechanisms of *CONSTANS* and the florigen *FLOWERING LOCUS T*. *Plant Commun* 4: 100552. doi: 10.1016/j.xplc.2023.100552
- Turck F, Fornara F, Coupland G (2008) Regulation and identity of florigen: *FLOWERING LOCUS T* moves center stage. *Annu Rev Plant Biol* 59: 573–594. doi: 10.1146/annurev.arplant.59.032607.092755
- Wilczek AM, Roe JL, Knapp MC, Cooper MD, Lopez-Gallego C, Martin LJ, Muir CD, Sim S, Walker A, Anderson J, et al. (2009) Effects of genetic perturbation on seasonal life history plasticity. *Science* 323: 930–934. doi: 10.1126/science.1165826
- Willige BC, Zander M, Yoo CY, Phan A, Garza RM, Wanamaker SA, He Y, Nery JR, Chen H, Chen M, et al. (2021) PHYTOCHROME-INTERACTING FACTORS trigger environmentally responsive chromatin dynamics in plants. *Nat Genet* 53: 955–961. doi: 10.1038/s41588-021-00882-3
- Wollenberg AC, Strasser B, Cerdán PD, Amasino RM (2008) Acceleration of flowering during shade avoidance in *Arabidopsis* alters the balance between *FLOWERING LOCUS C*-mediated repression and photoperiodic induction of flowering. *Plant Physiol* 148: 1681–1694. doi: 10.1104/pp.108.125468
- Zhang R, Yang C, Jiang Y, Li L (2019) A PIF7-CONSTANS-centered molecular regulatory network underlying the shade-accelerated flowering. *Molecular plant* 12: 1587–1597. doi: 10.1016/j.molp.2019.09.007

Zioutopoulou A, Patitaki E, O'Donnell L, Kaiserli E (2022) Low fluence ultraviolet-B promotes ultraviolet resistance 8-modulated flowering in *Arabidopsis*. Front Plant Sci 13. doi: 10.3389/fpls.2022.840720