

Negative long-day plant であるイチゴ (*Fragaria* spp.) の花成について

黒倉 健

宇都宮大学 農学部  
〒321-8505 栃木県宇都宮市峰町 350Flowering mechanisms of a “Negative long-day plant”  
strawberry (*Fragaria* spp.)

Takeshi Kurokura

School of Agriculture, Utsunomiya University  
350 Mine, Utsunomiya, Tochigi, 321-8505, JapanKeywords: circadian clock, flowering, photoperiodism, strawberry, *TFL1*

DOI: 10.24480/bsj-review.14c5.00252

## 1. はじめに

Garner and Allard (1920) による光周性に関する報告以来、様々な植物種において日長が花成に及ぼす影響とその機構が明らかにされてきた。ここで取り扱うイチゴ (*Fragaria* spp.) においても 1950 年代以降様々な環境条件と花成の関係性が解析されてきたが、いわゆるモデル植物のそれと異なり一般的な知識として定着するには至っていない。そこで本解説においてはモデル植物における日長依存的花成制御経路に関する解説は最小限に留め、これまでに明らかとなったイチゴにおける日長依存的花成反応とその分子的メカニズムを紹介し、モデル植物と比較することでイチゴ特有な日長反応についての理解を深めることを目的としたい。

2. イチゴ (*Fragaria* spp.) とは？

いわゆる栽培種イチゴ (*Fragaria* × *ananassa* Duch. ex Rozier) を含む *Fragaria* 属はバラ科 (Rosaceae) に属するロゼットの多年生草本であり、ランナー (匍匐枝) による栄養繁殖と生殖成長 (花成) を同時に行うという特徴を持つ (図 1)。分枝パターンは仮軸分枝で花序は集散花序となる。*Fragaria* 属は主に北半球の温帯から亜寒帯に分布し、属内での倍数性に富む。中でも商業作物でもある *F.* × *ananassa* は染色体数が 56 の 8 倍体 ( $2n = 8x = 56$ ) であり、18 世紀にフランス～オランダにかけての地域 (複数説あり) で北米原産の *F. virginiana* (バージニアイチゴ;  $2n = 8x = 56$ ) と *F. chiloensis* (チリイチゴ;  $2n = 8x = 56$ ) が交雑することにより誕生した交雑種である (Darrow, 1966)。複数の文献が *F.* × *ananassa* のゲノム構成に対する 2 倍体野生種 ( $2n = 14$ ) の貢献を支持しており、中でもヨーロッパに分布する *F. vesca* (エゾヘビイチゴ) に類似したゲノムがみられるとされることから *F. vesca* は栽培種イチゴの祖先種であると推定されている (Edger et al. 2019; Hirakawa et al. 2014; Potter et al. 2000; Tennessen et al. 2014)。

前述のとおり *F. vesca* は栽培種イチゴの祖先種の一つと推定されているが、その生理的反応も *F.* × *ananassa* に類似している。それ以外にもゲノムサイズが比較的小さいこと、個体の

物理的サイズが小さく人工気象器内での栽培が可能であること、理想的条件における世代間隔が4か月程度と比較的短いこと、組織培養（遺伝子組み換え）系が確立されていることから *Fragaria* 属のモデルとしての利用が行われている（表1; Battey et al. 1998; Battey et al. 2000）。

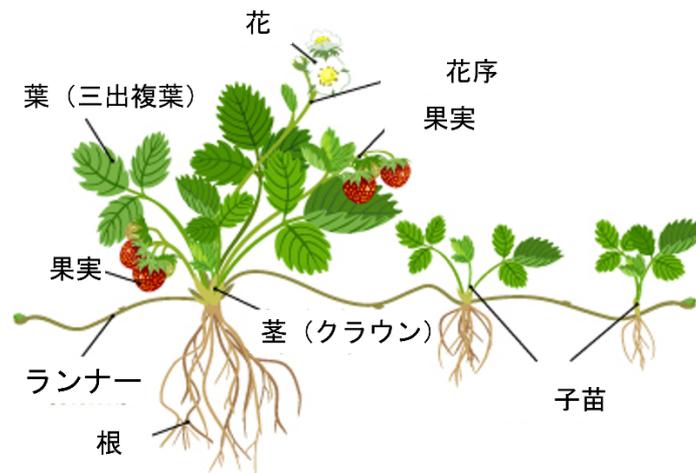


図1 イチゴの形態

表1 モデル植物と *F. vesca* の比較

	イチゴ ( <i>F. vesca</i> )	シロイヌナズナ ( <i>A. thaliana</i> )	イネ ( <i>O. sativa</i> )
分類	バラ科	アブラナ科	イネ科
花成の光周性	短日	長日	短日
生活環	多年生	一年生	一年生
世代間隔 (最短)	4か月	2か月	2か月
推定ゲノムサイズ (1C)	約 240 Mb <sup>a</sup>	約 135 Mb <sup>b</sup>	約 420 Mb <sup>c</sup>
ゲノムデータベース	あり	あり	あり
遺伝子組み換え系	あり	あり	あり

<sup>a</sup> Shulaev et al. 2011

<sup>b</sup> The Arabidopsis Genome Initiative. 2000

<sup>c</sup> Goff et al. 2002

### 3. イチゴの花成反応

通常の栽培種イチゴを屋外で栽培すると秋の低温・短日に反応して花芽を形成し、冬季の休眠を経て春から初夏に開花する。このことから一般にはイチゴは短日植物として分類されている (Battey et al. 1998)。より詳細には、人工気象器を用いた花成に対する温度と日長の影響の研究から、栽培種イチゴは 10°C 以下の低温条件下では日長に関係なく花成し、30°C 程度の高温暖条件下では花成せず、中間の温度帯では短日植物として花成反応を示すことが報告さ

れており、2倍体野生種である *F. vesca* においても同様の反応を示すことが分かっている (Heide et al. 2013; Ito and Saito, 1962)。商業作物である栽培種イチゴにおいては受光体勢の改善や葉面積の増加を通じた光合成効率の向上、ひいては果実収量の増大を目的とした人工光による補光あるいは日長延長が行われており、このため光質（波長）に対する花成反応の研究も行われてきた。Vince-Prue and Guttridge (1973) は8時間日長 (8:00-16:00) の条件に置いた植物体に対し蛍光灯にフィルムを張った赤色光 (R) と白熱灯による遠赤色光 (FR) をそれぞれ日没後から深夜 (16:00-00:30 ないし 01:00) あるいは日の出前 (23:00-08:00) に照射した場合の花成反応を報告している。具体的には日没後から深夜 (16:00-01:00) に R を照射された植物体には花成に影響がなく8時間日長条件下に置かれた対象区と同様の花成反応を示したのに対し、同じ時間に FR を照射した植物体では花成が遅延したこと、逆に日の出前 (23:00-08:00) に R を照射した植物体は花成しなかったのに対し FR を照射した植物体には花成への影響が見られず8時間日長条件下に置かれた植物体と同様の花成反応を示した事が記述されている (表2)。なお、R と FR を同時に照射した場合には花成反応はみられなかったとしている。彼女らはこの論文において、同様の反応は長日植物の、それも花成促進反応に見られるものであり、イチゴと同様の反応を示す短日植物は *Salvia occidentalis* 以外には知られていないと議論している。この論文の著者の一人である Guttridge は Guttridge (1959a,b) においてランナーで接続された栽培種イチゴのペアそれぞれを短日条件下、長日条件下に置いた実験では、単体であれば花成するはずの短日条件下に置かれた植物体の花成が抑制されたことから、長日条件下に置かれた植物からランナーを通じて花成抑制物質が移動し短日条件下に置かれた植物の花成を抑制したと推測している。これらの状況を踏まえ Guttridge (1985) はイチゴを短日植物 (short-day plant) ではなく、“negative long-day plant”として分類している。Vince-Prue and Guttridge (1973) の実験は光を照射している時間が比較的長いこと、Guttridge (1959a,b) の実験については Savini et al. (2008) が示すようにランナーで接続された植物ペアには方向性 (ヒエラルキー) が見られる場合があることを考慮に入れる必要性が考えられるなど、解釈には注意が必要ではあるが、これらの研究はイチゴの花成反応の特殊性を示す一端であると言える。

表2 Vince-Prue and Guttridge 1973 の実験

光照射		開花した個体の割合			
夕方 (24時まで)	明け方 (8時まで)	カラコエ	シソ	ダイズ	イチゴ
R	なし(暗黒)	0	0	0	100
なし(暗黒)	R	0	-	-	20
R+FR	なし(暗黒)	0	0	0	20
なし(暗黒)	R+FR	0	-	-	10
FR	なし(暗黒)	0	100	100	50
なし(暗黒)	FR	0	-	-	80
なし(暗黒)	なし(暗黒)	100	100	100	100

#### 4. 短日性イチゴと長日性あるいは四季成り性イチゴ

短日植物であり、基本的には年間サイクルの中で花成時期が決まっているイチゴであるが、冬期の短日低温条件による休眠期間 (\*ただしイチゴ, 特に *F. vesca* および *F. × ananassa* が真の意味で休眠するかは Kurokura et al (2013) にあるように議論が分かれる) 以外花成を続ける系統・品種が存在する。これらは四季成り性イチゴと呼ばれ、本来は端境期である夏秋期の果実収穫を可能にするため、この性質を導入する試みが古くから行われている。*F. vesca* においても同様の系統が存在し、四季成り性が潜性の 1 遺伝子支配であること (Brown and Wareing, 1965), およびその原因遺伝子がシロイヌナズナ *TERMINAL FLOWER 1* 相同遺伝子 (*FvTFL1*) であることが判明している (Iwata et al. 2012; Koskela et al. 2012)。*F. × ananassa* では、四季成り性を支配する遺伝子座 (*PFRU*) は *TFL1* 相同遺伝子が座上する第 6 連鎖群ではなく第 4 連鎖群に座上すること、この第 4 連鎖群上に座上する主動遺伝子以外にも 2 つの微動遺伝子が存在するという報告があること、*F. vesca* と異なり四季成り性が顕性遺伝することから、*F. × ananassa* の四季成り性が発揮される機構は *F. vesca* と異なっていることが示唆されている (Cockerton et al. 2023; Gaston et al. 2013)。なお、*PFRU* の分子実体は現在まで不明である。

定義上四季成り性イチゴは季節、特に日長に関係なく花成する系統とされているが、複数の研究がこの系統が長日植物であると議論している (Darrow and Waldo, 1934; Nishiyama and Kanahama, 2000; Sønsteby and Heide, 2007a,b)。特に Sønsteby and Heide (2007a) によれば通常の栽培ではランナー増殖された植物体を栽培に用いるため、その元となった母株の影響を無視することができず時には発根前の状態で花芽が形成されていることすらあり、過去の花成の判定は不正確であったためにこれらの系統が環境非依存的に花成すると判定された可能性が考えられるとしている。また、通常の系統と同様四季成り性の発揮にも温度依存性があることが示唆されている (Rivero et al. 2021)。

#### 5. イチゴの花成経路

長日モデル植物であるシロイヌナズナにおいては主に 5 つの花成経路が提唱されている。このうち光周期依存的な花成経路においては時計遺伝子等によって作り出された *CONSTANS* (*CO*) 遺伝子の mRNA 発現の概日リズムと光依存的な *CO* タンパク質の安定性がフロリゲンの分子実体である *FLOWERING LOCUS T* (*FT*) の発現を制御しているという外的一致 (external coincidence) と、同じく時計遺伝子によって制御されている *FLAVIN-BINDING, KELCH REPEAT, F-BOX 1* (*FKF1*) 遺伝子と自身も時計遺伝子である *GIGANTEA* 遺伝子のタンパク質が光依存的に複合体形成することで *CO* の発現を制御する内的一致 (internal coincidence) によって花成が制御されているとするモデルが提唱されている (Sawa et al. 2008; Sawa and Kay, 2011; Suárez-López et al. 2001)。短日植物のモデルとして利用されてきたイネでは短日条件下で *CO* のホモログである *Hdl* が *FT* のホモログである *Hd3a* の発現を誘導することによって花成が起きる (Tsuji et al. 2011)。いずれにしてもこれらの植物においてはフロリゲンである *FT/Hd3a* の発現は花成条件下においてみられる。

2 倍体野生種イチゴ *F. vesca* のゲノムには *FT* 様配列が最低 3 つ存在し、このうち *FvFT1* の

発現は「長日特異的に」みられる (Kurokura et al. 2017)。FvTFL1 を欠損している *F. vesca* 四季成り性系統において FvFTI を過剰発現させると花成が促進されること、シロイヌナズナ *ft* 変異体で FvFTI を過剰発現させても同様に花成が促進されることから、FvFTI 自体は花成促進因子としての機能を保持しているものと考えられる (Mizushina et al., 学会発表済み)。シロイヌナズナ CO と同じく FvFT の発現を正に制御している FvCO の発現変動はシロイヌナズナと同じく概日リズムを持つが、暗期の中ごろに発現ピークが訪れ、ゆえに夕方 (dusk) がピークにかかるか否かで FT の発現が制御されるシロイヌナズナと異なり、FvCO は発現ピークが明け方 (dawn) 付近にあるため、dusk ではなく dawn において外的一致が FvFT の発現を制御している可能性が考えられる (\*自然条件においては日の入りだけでなく日の出の時間も変化することによって日長が変化することに注意) (Kurokura et al. 2017)。ただし、これまでのところ FvCO についてはタンパク質レベルでの解析が行われていないことから、CO と同様に光/暗による FvCO の安定/分解が行われるのかは不明である。

花成促進因子として機能し得る FvFTI が長日条件下で発現するのにもかかわらずイチゴが長日で花成しない理由は何故なのか。それは花成抑制因子である FvTFL1 もまた長日条件特異的に発現しているからである (Koskela et al. 2012)。FvFTI を RNAi により発現低下させた形質転換体では FvSOC1 および FvTFL1 の発現量が低下すること、同様に FvSOC1 の発現を低下させた形質転換体では FvTFL1 の発現量が低下することから、FvCO>FvFTI>FvSOC1>FvTFL1 という花成制御経路が存在していることが示唆される (図 2; Hytönen and Kurokura, 2020; Kurokura et al. 2013; Mouhu et al. 2013; Rantanen et al. 2014)。FvTFL1 の機能が失われている四季成り性 *F. vesca* 系統では FvFTI が長日条件下で発現することにより花成が起きると考えられ、これにより四季成り性系統における長日性花成を説明できる。*F. × ananassa* においても形質転換により TFL1 の発現を低下させた個体では四季成り性を示すこと、FT の発現パターンは FvFT のそれと同じことから、栽培種イチゴにおいても同様の花成経路が存在し、長日条件下では TFL1 によって花成が抑制されていることが示唆される。

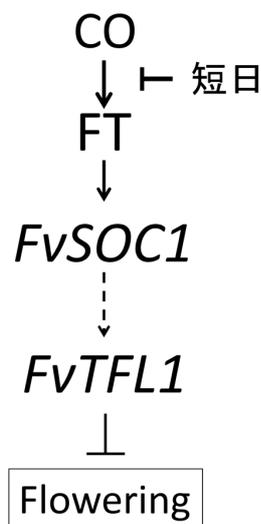


図 2 イチゴの日長依存花成制御モデル

前述のとおり花成「非」誘導条件であるはずの長日条件下で *FvFT1* が発現し、同時に *FvTFL1* による花成の抑制も長日条件下で起きるのであれば、何が花成を促進するのか。Gaston et al. (2021) は *FvFT1* ではなく、葉で日長「非」依存的に発現している *FvFT2* タンパク質が茎頂に移行し花成を促進するモデルを提唱している。このモデルでは短日により *FvTFL1* の発現量が低下し抑制が解除される一方で *FvFT2* の発現量は変化せず抑制/促進のバランスが崩れ、花成が起きる。なお Gaston et al. (2021) は遺伝子組み換え系統の作成において四季成り性系統を使用した実験のみを報告していること、Koskela et al. (2012) は *FvFT2* は主に花芽で発現するとしていることから、通常系統でも葉での *FvFT2* の発現量が *FvTFL1* による抑制を乗り越え花成を誘導するに十分であるかはさらなる検証が必要である。一方 Kurokura et al. (2013) は自然条件では秋の低温によって *FvTFL1* の発現が低下するのに対し、その時点での日長では *FvFT1* の発現が残っているために花成が起きるとするモデルを提唱している。いずれのモデルも抑制/促進のバランスが花成に重要であるとする点で一致している。

## 6. Guttridge らの主張とその解釈

イチゴにおいては *FT* 相同遺伝子が長日条件下で発現すること、*FTI* は *TFL1* の発現を（間接的に）正に制御すること、*FT* タンパク質が長距離移行可能であること（あるいは *TFL1* タンパク質も短距離移動することが示されている）から、Guttridge (1959a, b) が想定した移動可能な花成抑制因子はこれらの移動性タンパク質がその分子の実体である可能性が考えられる。すなわち長日条件下で発現した *FT* タンパク質がランナーを通じて子苗に移動し、*TFL1* の発現を誘導する（あるいは *TFL1* タンパク質そのものが移動する）ことで短日条件下に置かれた植物（子苗）の花成を抑制していると解釈が可能である。では Vince-Prue and Guttridge (1973) (表 2) の実験についてはどのように解釈が可能であろうか。Rantanen et al. (2014) は日長延長実験によって、FR（と青色光）が *FvFT1* および *FvSOC1* の発現を正に制御するのに対し、同じタイミングで R を照射した場合は *FvFT1* (*FvSOC1*) の発現が抑制されることを示している。この実験では *FvTFL1* の機能が失われている四季成り性系統を使用していること、dusk のみの実験であることに留意する必要があるが、光質の違いにより *FvFT1* の発現が誘導/抑制され、それを通じて *FvTFL1* による花成の抑制/抑制解除が起きている可能性が示唆される。以上のように Guttridge (1985) によるイチゴは“negative long-day plant”であるという主張には分子的な意義づけが可能であると思われる。

## 7. おわりに

本解説では主に日長依存的な花成経路について説明した。自然条件下では短日は気温の低下を伴っていることから、実際の花成や花成遺伝子の発現は日長のみならず Ito and Saito (1962) や Rantanen et al. (2015) が示したように気温の影響も受ける。しかし、イチゴがどのようにして気温を感知し花成するのかは不明である。また *FvSOC1* は *FvTFL1* の上流に位置するが、この両者の間に何か別の因子が関与するのか、関与するとすればその因子の分子の実体は *PFRU* と同一であるかも明らかにされていない。今後の研究により、これらの点が明らかにされイチゴ（あるいはバラ科）の花成に対する理解が一層深まることを期待したい。

## 引用文献

- The Arabidopsis genome initiative. (2000) Analysis of the genome sequence of the flowering plant *Arabidopsis thaliana*. Nature 408: 796–815. doi: 10.1038/35048692
- Batley NH (2000) Aspects of seasonality. J Exp Bot 51: 1769–1780. doi: 10.1093/jexbot/51.352.1769
- Batley NH, LeMiere P, Tehranifar A, Chekic C, Taylor S, Shrivies KJ, Hadley P, Greenland AJ, Darby J, Wilkinson MJ (1998) Genetic and environmental control of flowering in strawberry. In: Cockshull KE, Gray D, Seymour GB, Thomas B. (eds.) Genetic and environmental manipulation of horticultural crops. 111–131. CABI Publishing, Wallingford, UK.
- Brown T, Wareing PF (1965) The genetical control of the everbearing habit and three other characters in varieties of *Fragaria vesca*. Euphytica 14: 361–376. doi: 10.1007/BF00032819
- Cockerton HM, Nellist CF, Hytönen T, Litthauer S, Hopson K, Whitehouse A, Sobczyk, Harrison RJ (2023) Epistatic modifiers influence the expression of continual flowering in strawberry. Plants People Planet 5: 70–81. doi: 10.1002/ppp3.10300
- Darrow GM (1966) The strawberry. History, breeding and physiology. Holt, Rinehart & Winston, New York
- Darrow GM, Waldo GF (1934). Responses of strawberry varieties and species to duration of the daily light period. U.S. Dep Agri Tech Bull 453.
- Edger PP, Poorten TJ, VanBuren R, Hardigan MA, Colle M, McKain MR, Smith RD, Teresi SJ, Nelson ADL, Wai CM et al. (2019) Origin and evolution of the octoploid strawberry genome. Nat Genet 51: 541–547. doi: 10.1038/s41588-019-0356-4
- Garner WW, Allard HA (1920) Effect of the relative length of day and night and other factors of the environment on growth and reproduction in plants. J Agric Res 18: 553–606
- Gaston A, Perrotte J, Lerceteau-Köhler E, Rousseau-Gueutin M, Petit A, Hernould M, Rothan C, Denoyes B. (2013) *PFRU*, a single dominant locus regulates the balance between sexual and asexual plant reproduction in cultivated strawberry. J Exp Bot 64: 1837–1848. doi: 10.1093/jxb/ert047
- Gaston A, Potier A, Alonso M, Sabbadini S, Delmas F, Tenreira T, Cochetel N, Labadie M, Prévost P, Folta K et al. (2021). The *FveFT2* florigen/*FveTFL1* antiflorigen balance is critical for the control of seasonal flowering in strawberry while *FveFT3* modulates axillary meristem fate and yield. New Phytol 232: 372–387. doi: 10.1111/nph.17557
- Goff SA, Ricke D, Lan T-H, Presting G, Wang R, Dunn M, Glazebrook J, Sessions A, Oeller P, Varma H et al. (2002) A draft sequence of the rice genome (*Oryza sativa* L. spp. japonica). Science 296: 92–100. doi: 10.1126/science.1068275
- Guttridge CG (1959a). Evidence for a flower inhibitor and vegetative growth promoter in the strawberry. Ann Bot 23: 351–360. doi: 10.1093/oxfordjournals.aob.a083661
- Guttridge CG (1959b) Further evidence for a growth promoting and flower inhibiting hormone in strawberry. Ann Bot 23: 612–621. doi: 10.1093/oxfordjournals.aob.a083679
- Guttridge CG (1985). *Fragaria x ananassa*. In: Haleby AH (ed) Handbook of flowering. 16–23. CRC press, Boca Raton
- Heide OM, Stavang JA, Sønsteby A (2013) Physiology and genetics of flowering in cultivated and wild

- strawberries— a review. *J Hortic Sci Biotechnol* 88: 1–18. doi: 10.1080/14620316.2013.11512930.
- Hirakawa H, Shirasawa K, Kosugi S, Tashiro K, Nakayama S, Yamada M, Kohara M, Watanabe A, Kishida Y, Fujishir T, et al. (2014) Dissection of the octoploid strawberry genome by deep sequencing of the genomes of *Fragaria* species. *DNA res.* 21: 169–181. doi: 10.1093/dnares/dst049
- Hytönen T, Kurokura T (2020) Control of flowering and runnering in strawberry. *Hort J* 89: 96–107. doi: 10.2503/hortj.UTD-R011
- Ito H, Saito T (1962) Studies on the flower formation in the strawberry plants. I. Effects of temperature and photoperiod on the flower formation. *Tohoku J Agric Res* 13: 191–203.
- Iwata H, Gaston A, Remay A, Thouroude T, Jeauffre J, Kawamura K, Oyant LHS, Araki T, Denoys B, Foucher F (2012) The *TFL1* homologue *KSN* is a regulator of continuous flowering in rose and strawberry. *Plant J* 69: 116–125. doi: 10.1111/j.1365-313X.2011.04776.x
- Koskela EA, Mouhu K, Albani MC, Kurokura T, Rantanen M, Sargent DJ, Battey NH, Coupland G, Elomaa P, Hytönen T (2012) Mutation in *TERMINAL FLOWER1* reverses the photoperiodic requirement for flowering in the wild strawberry *Fragaria vesca*. *Plant Physiol* 159: 1043–1054. doi: 10.1104/pp.112.196659
- Kurokura T, Mimida N, Battey NH, Hytönen T (2013) The regulation of seasonal flowering in the Rosaceae. *J Exp Bot* 64: 4131–4141. doi: 10.1093/jxb/ert233
- Kurokura T, Samad S, Mouhu K, Koskela E, Hytönen T (2017) *Fragaria vesca* *CONSTANS* controls photoperiodic flowering and vegetative development. *J Exp Bo.* 68: 4839–4850. doi: 10.1093/jxb/erx301
- Mouhu K, Kurokura T, Koskela E, Albert VA, Elomaa P, Hytönen T (2013) *Fragaria vesca* homolog of *SUPPRESSOR OF OVEREXPRESSION OF CONSTANS1* represses flowering and promotes vegetative growth. *Plant Cell* 25: 3296–3310. doi: 10.1105/tpc.113.115055
- Nishiyama M, Kanahama K (2000) Effect of temperature and photoperiod on the development of inflorescences in everbearing strawberry (*Fragaria × ananassa* Duch.) plants. *Acta Hortic* 514: 261–267.
- Potter D, Luby JJ, Harrison RE (2000) Phylogenetic relationships among species of *Fragaria* (Rosaceae) inferred from non-coding nuclear and chloroplast DNA sequences. *Syst Bot* 25: 337–348. doi: 10.2307/2666646
- Rantanen M, Kurokura T, Jiang P, Mouhu K, Hytönen T (2015) Strawberry homolog of *TERMINAL FLOWER1* integrates photoperiod and temperature signals to inhibit flowering. *Plant J.* 82: 163–173. doi: 10.1111/tpj.12809
- Rantanen M, Kurokura T, Mouhu K, Pinho P, Tetri E, Halonen L, Palonen P, Elomaa P, Hytönen T (2014) Light quality regulates flowering in *FvFT1/FvTFL1* dependent manner in the woodland strawberry *Fragaria vesca*. *Front Plant Sci* 5: 271. doi: 10.3389/fpls.2014.00271
- Rivero R, Remberg SF, Heide OM, Sønsteby A (2021) Environmental regulation of dormancy, flowering and runnering in two genetically distant everbearing strawberry cultivars. *Sci Hortic*: 110515. doi: 10.1016/j.scienta.2021.110515
- Savini G, Giorgi V, Scarano E, Neri D (2008) Strawberry plant relationship through the stolon. *Physiol*

- Plant 134: 421–429. doi: 10.1111/j.1399-3054.2008.01145.x
- Sawa M, Kay SA (2011) GIGANTEA directly activates Flowering Locus T in *Arabidopsis thaliana*. *Proc Natl Acad Sci USA* 108: 11698–11703. doi: 10.1073/pnas.1106771108
- Sawa M, Kay SA, Imaizumi T (2008) Photoperiodic flowering occurs under internal and external coincidence. *Plant Signal Behav* 3: 269–271. doi: 10.4161/psb.3.4.5219
- Shulaev V, Sargent DJ, Crowhurst RN, Mockler TC, Folkerts O, Delcher AL, Jaisawal P, Mockaitis K, Liston A, Mane SP et al. (2011) The genome of woodland strawberry (*Fragaria vesca*). *Nat Genet* 43: 109–116. doi: doi.org/10.1038/ng.740
- Sønsteby A, Heide OM (2007a) Quantitative long-day flowering response in the perpetual-flowering F1 strawberry cultivar Elan. *J Hort Sci Biotech* 82: 266–274. doi: 10.1080/14620316.2007.11512228
- Sønsteby A, Heide OM (2007b) Long-day control of flowering in everbearing strawberries. *J Hort Sci Biotech* 82: 875–884. doi: 10.1080/14620316.2007.11512321
- Suárez-López 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: 1116–1120. doi: 10.1038/35074138
- Tennessen J, Govindarajulu R, Ashman T-L, Liston A (2014) Evolutionary origins and dynamics of octoploid strawberry subgenomes revealed by dense targeted capture linkage maps. *Genome Biol Evol* 6: 3295–3313. doi: 10.1093/gbe/evu261
- Tsuji H, Taoka K, Shimamoto K (2011) Regulation of flowering in rice: two florigen genes, a complex gene network, and natural variation. *Curr Opin Plant Biol* 14: 45–52. doi: 10.1016/j.pbi.2010.08.016
- Vince-Prue D, Guttridge CG (1973) Floral inhibition in strawberry: Spectral evidence for the regulation of flowering by long-day inhibition. *Planta* 110: 165–172. doi: 10.1007/BF00384839