

温度変動環境下におけるシロイヌナズナの花成制御機構

久保田 茜^{1, 2}

¹奈良先端科学技術大学院大学 バイオサイエンス領域 植物生理学研究室
〒630-0192 奈良県生駒市高山町 8916-5

²科学技術振興機構・PREST
〒102-0076 東京都千代田区五番町 7

Effect of temperature fluctuation on flowering regulation in *Arabidopsis*

Akane Kubota^{1, 2}

¹Graduate School of Biological Sciences, Nara Institute of Science and Technology
Takayama 8916-5, Ikoma, Nara, 630-0192, Japan

²JST・PREST, Goban-cho 7, Chiyoda-ku, Tokyo, 102-0076, Japan

Keywords: Ambient temperature, BBX transcription factor, Flowering, Thermoperiodism

DOI: 10.24482/bsj-review.16c2.00286

1. はじめに

植物の発生過程において、栄養成長から生殖成長への移行（花成）は、バイオマスに直結する重要なイベントである。最適な開花期を逃してしまうと、送粉者の活動時期と同調できなくなり受粉の成功率も低下する他、結実過程や次世代の種子の発芽率にも影響が及ぶ (Marten-Rodriguez et al. 2025)。従って花成時期の最適化は、種の存続基盤であるとともに、農業生産においても収量や品質を決定づける最重要形質の一つであり、古くから主要な育種対象とされてきた。

花成時期を左右する環境因子のうち、光周期（日長・光質）と温度は、季節を反映する二大環境シグナルである。これらのシグナルは独立して作用するのではなく、複雑な分子ネットワークを介して相互作用する。これまで、実験室環境、すなわち恒温かつ特定の光質・光量条件下で花成制御に関する研究が進められてきた結果、主要な制御因子が単離され、分子経路の大枠は解明された。しかし、自然界の植物は常に変動する環境に晒されており、特に日内温度変動は、単なる日平均温度以上に花成時期に影響を与えることが知られている (Burghardt et al. 2016; Jenkitkonchai et al. 2021; Karsai et al. 2008; Thingnaes et al. 2003; Wendell et al. 2017; Yin et al. 1996)。したがって、恒常環境下で得られた知見だけでは野外で植物が示す複雑な応答を完全には理解できない、という認識が広まりつつある。

本総説では、シロイヌナズナの花成制御について、特に「変動温度環境」という側面に焦点を当てて概説する。まずシロイヌナズナ花成制御の基本的な枠組みを概観するとともに、非ストレス性の低温環境下での花成遅延機構について紹介する。その上で、自然環境下でのフロリゲン遺伝子 *FLOWERING LOCUST* (*FT*) の二峰性発現 (Song et al. 2018) を起点とし、変動温度下で機能する時刻特異的な制御、特に我々が見出した BBX29-CO リプレッサー複合体の役割 (Kubota et al. 2025, preprint) について詳述する。最後に、これらの知見を数理モデルの観点からも考察する

ことで、植物が利用する季節シグナルとしての光周性だけでなく、「温度周期性」による花成制御の精緻なメカニズムについて、読者の皆様の理解が深まれば幸いである。

2. CO-FT モジュールによる花成制御の分子的基盤

シロイヌナズナの花成は、光周性、春化、温度、ジベレリン、齢といった複数の経路によって制御されており、これらのシグナルは最終的に *FT* 遺伝子の発現制御に統合される (Andrés and Coupland 2012; Golembeski and Imaizumi 2015; Jin and Ahn 2021; Takagi et al. 2023)。*FT* の発現を直接活性化する転写因子が **CONSTANS** (CO) であり、この *CO-FT* モジュールが光周性花成の中核を担っている (図 1A)。CO の機能は、転写レベルおよび翻訳後レベルで厳密に制御されており、その詳細は優れた多くの総説を参照されたい (Romero et al. 2024; Yu et al. 2025)。

本総説の主題である温度応答との関連で特に重要なのが、CO タンパク質の安定性制御であ

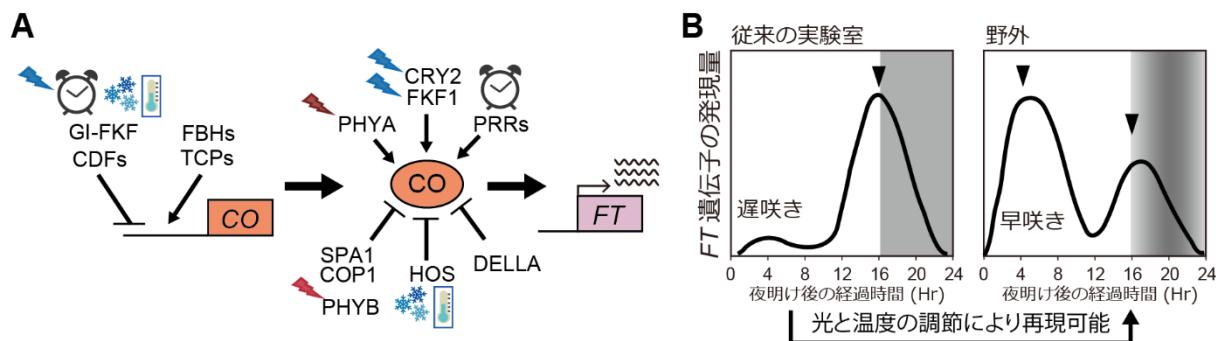


図 1. シロイヌナズナの花成制御機構

- A. 様々な環境因子を介した CO の転写翻訳制御の概略図。光・温度・概日時計・ジベレリンの下流に位置する様々な因子が CO の転写およびタンパク質蓄積量の日内変動を制御する。
B. 実験室環境 (22°C一定)と野外 (16~22°C 変動) の長日条件における *FT* 遺伝子の発現様式と花成応答。野外では *FT* の発現が朝夕 2 回起こるとともに早咲き傾向を示す。

る。日長認識の核心は、CO タンパク質が長日の夕方という特定の時間帯にのみ蓄積できる点にある。CO タンパク質は、夜間や暗所では E3 ユビキチンリガーゼである COP1-SPA 複合体によって速やかに分解される (Jang et al. 2008; Sarid-Krebs et al. 2015)。また、朝方や日中の赤色光下では、別の E3 リガーゼである HIGH EXPRESSION OF OSMOTICALLY RESPONSIVE GENE 1 (HOS1) が赤色光受容体フィトクロム B (PHYB) と協調して CO の分解を促進する (Jung et al. 2012; Lazaro et al. 2012)。HOS1 は後述するように低温応答にも関与する因子である (Lee et al. 2012)。長日条件の夕方に光を受容すると青色光受容体 CRYPTOCHROME2 (CRY2) や FLAVIN BINDING KELCH F-BOX1 (FKF1)，時計遺伝子 PSEUDORESPONSE REGULATOR がタンパク質間相互作用を介して CO タンパク質を安定化し、*FT* の誘導が日没にかけて最大化する (Hayama et al. 2017; Liu et al. 2008; Song et al. 2012; Zuo et al. 2011)。

CO はさらに、NUCLEAR FACTOR Y (NF-Y) 複合体や他の BBX ファミリータンパク質、DELLA タンパク質など、多数の因子と相互作用するシグナル統合ハブとして機能し、最終的には転写活性・抑制のシグナルのバランスに応じて *FT* 発現の出力が調節される (Ben-Naim et al. 2006; Graeff et al. 2016; Kumimoto et al. 2010; Liu et al. 2020; Wang et al. 2014; Wang et al. 2016)。

実験室で一般的に用いられる恒温・長日条件下では、*FT* 遺伝子は日没時に单一の発現ピークを示す一方、野外の長日条件では、*FT* は朝と夕方の 2 つの時間帯に発現ピークをもつ、二峰性

の発現様式を示す (Song et al. 2018, 図 1B)。*FT* のダブルピークは、実験室の長日条件の光質（赤色光・遠赤色光比）と温度を自然環境に近づけることで再現できる。こうして再構成した条件では、CO タンパク質の蓄積量が朝夕の 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)。特に遠赤色光は朝の *FT* 誘導に必須であり、その発現レベルは、前日から翌朝までに受容したシグナル量の総和に支配される (Lee et al. 2023)。一方で温度については、少なくとも朝晩の冷え込みが主として夕方の *FT* を抑制することは分かっていたが、詳細な分子メカニズムは不明であった。

3. 恒常的低温と変動温度による花成制御

温度変動条件下の花成制御メカニズムについて解説する前に、まず恒常的な温度条件下での *FT* 転写制御についての先行研究を紹介する (図 2)。ここで扱うのは、シロイヌナズナにとってストレスにならない程度の低温 (ambient temperature) であり、長期の低温記憶である春化 (vernalization) とは異なるシグナル経路である。

15°C 前後の低温処理による花成遲延において中心的な役割を担うのが、MADS 型転写因子である *SHORT VEGETATIVE PHASE (SVP)* と *FLOWERING LOCUS M (FLM)* である (Lee et al. 2013; Lee et al. 2007; Posé et al. 2013)。低温条件下では、*FLM* の転写産物が温度依存的な選択性スプライシングを受け、転写抑制因子として機能するアイソフォーム *FLM-β* の割合が増加する (Capovilla et al. 2017; Lee et al. 2013; Posé et al. 2013)。同時に、*SVP* タンパク質自体も温度感受性が高く、高温下ではプロテアソーム系によって速やかに分解されるが、低温下では安定して蓄積する (Jin et al. 2024; Lee et al. 2025a)。低温によって蓄積した *SVP* と *FLM-β* は複合体を形成して *FT* や *SOC1* のプロモーター領域に存在する CArG モチーフに直接結合し、その転写を強力に抑制することで開花を遅延させる (Lee et al. 2013; Lee et al. 2007)。実際に、*svp* 変異体は低温下でも早期開花を示し、温度変化に対する感受性が著しく低下する (Lee et al. 2007)。

SVP と並ぶ低温下の花成抑制因子として、RING 型 E3 ユビキチンリガーゼである *HIGH EXPRESSION OF OSMOTICALLY RESPONSIVE GENE 1 (HOS1)* や *HOS15* を介した経路も同定されている (Ahn et al. 2023; Jung et al. 2012; Lazaro et al. 2012; Lee et al. 2012)。*HOS1* は低温下で CO タンパク質を、*HOS15* は花成促進因子である GIGANTEA をユビキチン化し、プロテアソームによる分解を誘導する (Ahn et al. 2023; Jung et al. 2012; Lazaro et al. 2012)。このほか、低温は CO タンパク質の分解を促進するだけでなく、その転写レベルでも抑制をかける。CYCLING

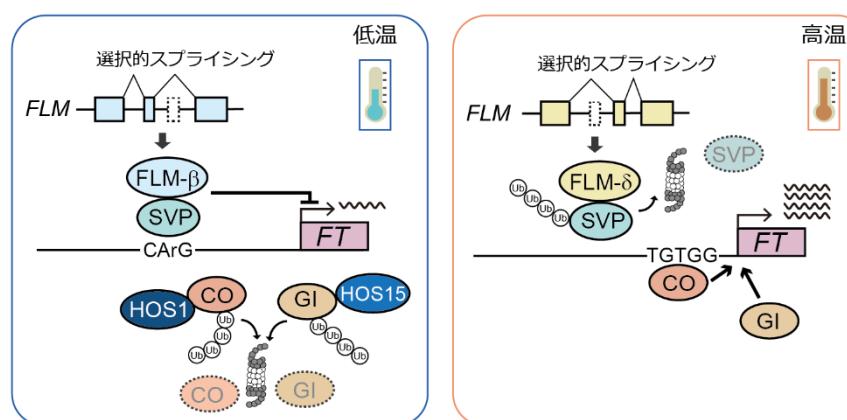


図 2. 低温下の花成制御機構

低温下では *FLM-β* の転写量が増加し、生じた *SVP-FLMβ* タンパク質複合体が *FT* の転写を直接抑制する。高温では *FLM-δ* が *SVP* と複合体を形成することで、*SVP* を 26S プロテアソームによる分解系に導く。*HOS1* や *HOS15* は、低温下で花成促進因子である CO や GI を分解する。

DOF FACTOR (CDF) ファミリーに属する *CDF6* は、低温によってその発現が誘導される転写因子であり、*CO* や *FT* の日中の発現上昇を抑制する (Blair et al. 2022)。

上述の内容は恒常低温下における花成抑制機構であるが、自然界のような変動温度環境下では、これらの因子の役割はより複雑になる。例えば春化経路に関連する一部の変異体系統では、温度変動条件下では一定温度条件と比較して開花遅延の表現型が劇的に軽減することが知られている (Burghardt et al. 2016; Wilczek et al. 2009)。これらの結果は、一般的な実験室条件で用いられる恒常的な温度条件では、春化経路の効果が過大評価される傾向を示唆するとともに、温度変動が花成制御因子の機能を大きく変化させる可能性を意味している。温度が絶えず変化する野外環境においては、既知の花成制御因子の機能は変化するだろうか？そうであれば、1日のいつ・どの程度の温度シグナルが重要なのか、こうした時間特異的な制御機構に生物学的な意味はあるだろうか？

これらの問い合わせるために筆者らは、*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段階変動に単純化した2段階温度系（例：夜間16°C、日中22°C）を確立した。春季の気象データを解析すると、日中の気温は日によって大きく変動するのに対し、夜間から朝にかけての気温はより変動が少なく、季節の進行に伴い安定して上昇する傾向が見られる。そこで我々は、植物がこの時間帯の温度を、より信頼性の高い季節進行の指標として利用しているのではないかと考えた。この仮説を検証するため、我々は2段階温度系を用いて、夜間から朝にかけての低温が*FT* のダブルピークをどのように制御しているかを解析した。夜間から朝にかけての温度を段階的に低くすると、それに伴い夕方の*FT* 発現が顕著に抑制された。驚くべきことに、この抑制は日中の温度が全ての条件で22°Cに保たれているにもかかわらず観察された。朝晩が肌寒い条件では、日中の温度が上昇した後も、夕方にかけての*CO* タンパク質の蓄積が著しく抑制されると同時に、SVP-FLM複合体の*FT* 遺伝子座上の結合も高く維持されていた。これは、夜間から朝にかけての低温情報が、その後の日中の分子状態に持続的な影響を及ぼすことを示唆している。

夕方とは対照的に、朝の*FT* 発現はより直接的なメカニズムで抑制されていた。RNA シーケンス解析により、夜間から朝の気温が低下すると、朝の時間帯に BBX ファミリーに属する *BBX29* および *BBX31* の転写が、維管束組織で強く誘導されることが分かった。*bbx29 bbx31* 二重変異体は、朝晩の冷え込みに対する応答が鈍化し、低温下の朝の*FT* 発現ピークの抑制や開花遅延が、野生株と比較して緩和された。興味深いことに、*BBX29* は*FT* の転写開始点だけでなく、上流のエンハンサー領域にも多く結合する。朝晩の冷え込みによって蓄積した *BBX29* は、*CO* タンパク質を介して*FT* 遺伝子座にリクルートされたのち、*CO* の転写活性を阻害するとともに*FT*周辺のクロマチン構造を変化させることで、*FT* 遺伝子座のヒストン修飾を変化させ、朝の*FT* 発現を抑制していると考えている（図3, Kubota et al. 2025）。

BBX29 の花成制御については、花成促進および花成抑制の双方を示唆する報告が存在する (Lee et al. 2025b; Wang et al. 2021)。これらの報告は一見矛盾するようにも映る。しかし、こうした機能の差は前述の温度条件の違いに由来しており、*BBX29* の機能が固定的ではない可能性を意味すると筆者は捉えている。すなわち、我々が用いたような春を模した温度変動条件では、*BBX29* は涼しい朝に一時的に機能する「ブレーキ」として作用する一方、「恒常的な準最適温

度」下では、植物全体の花成能力が抑制されている中で、BBX29 は相互作用相手を別の転写因子に変えることで花成を促進する適応的な役割を担うのかもしれない。

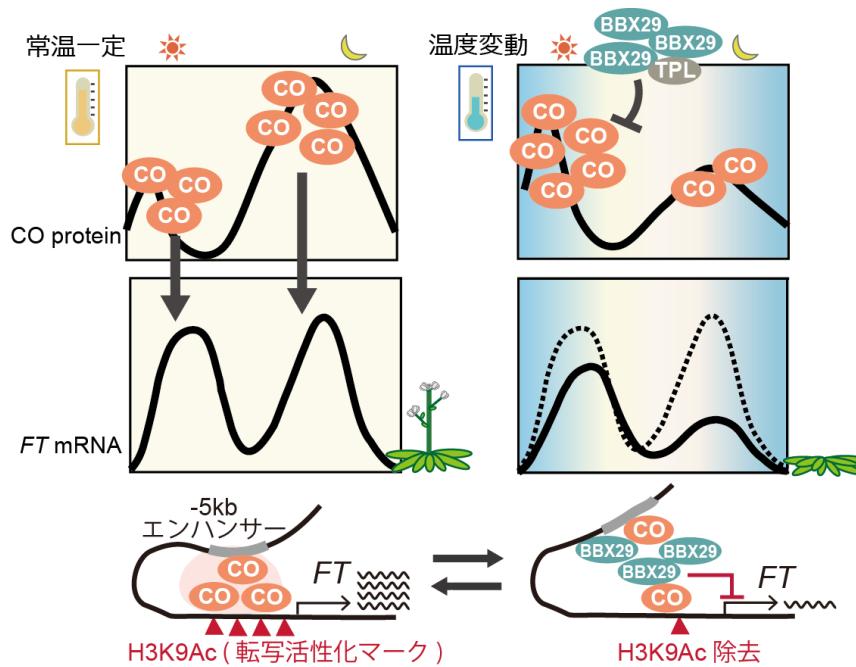


図 3. CO-BBX29 複合体を介した花成制御機構

(左) 温度一定の常温では、朝夕に蓄積した CO タンパク質が *FT* 遺伝子座近傍に結合し、転写を活性化する。

(右) 温度変動条件では、朝には BBX29 を介した CO の転写活性阻害、夕方には CO タンパク質の蓄積阻害が起こることで、朝夕の *FT* 発現が減少し、花成が遅延する。

BBX29-CO 複合体による抑制系と並行して、別の分子メカニズムも朝 *FT* の発現抑制に関与している。夜間から朝にかけての低温は、青色光受容体 ZEITLUPE (ZTL) タンパク質の蓄積を促進し、これが *FT* の転写リプレッサーである TARGET OF EATS (TOE) タンパク質と相互作用して、朝 *FT* の発現を抑制することも示された (Kim et al. 2024)。

このように、朝夕の *FT* 発現は、極めて厳重な監視下に置かれている。その発現は、PHYA を介した光質シグナルによって積極的に促進される一方で、低温シグナルによって少なくとも二つの独立した経路 (BBX29-CO 系と ZTL-TOE 系) を介して抑制される。このシステムにより、植物は日が長く、かつ朝の冷え込みが十分に緩和された、春の到来を確信できる条件が揃った場合にのみ、花成を開始することができる。

4. 数理モデルによる光・温度周期応答のシステム的理解

分子レベルでの詳細なメカニズム解明が進む一方で、それらの知見を統合し、個体レベルの表現型である開花時期を予測するためのシステム的なアプローチ、すなわち数理モデル (フェノロジーモデル) の開発も進展してきた。初期のフェノロジーモデルは、ある基準温度以上の温度を積算する「有効積算温度 (thermounit)」の概念に基づいていた。これは観測された現象と環境要因を相關させる経験的なアプローチであったが、その予測精度には限界があった。前述のように、特に光周性に位置する制御因子が明らかになると、個々の経路がモデルに組み込まれることでモデルの精度や複雑さは一気に上昇した。

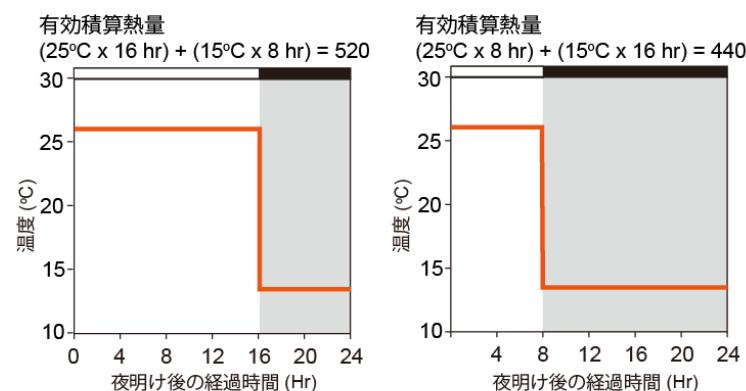
Wilczek らが 2009 年に発表した花成モデルは、春季の観測データに対しては高い予測精度を示したが、秋季のデータに対しては著しく精度が低下した (Wilczek et al. 2009)。このモデルの問題点を足がかりに、Chew らは日中温度と夜間温度の相対的な重要性が季節によって変化するという仮説を立てた (Chew et al. 2012)。彼らはモデルを拡張し、春や夏のような長日条件下では日中

の温度効果が、日が短くなる秋には夜間の温度効果が花成制御において支配的になることを示した。このモデルは後に、夜間の低温が CO タンパク質の蓄積に効果的であるという分子生物学的数据によって一定の裏付けを得ることとなった (Kinmonth-Schultz et al. 2016)。

従来のモデルの多くは FT 遺伝子の夕方の「発現ピーク」を扱っていたが、フロリゲンである FT タンパク質の「物理的な蓄積」という、より現実に即した視点を導入したモデルも多く存在する (Krzymuski et al. 2015)。温度に依存する葉の発生速度や、個々の葉の齢が FT の産生能力に与える影響を組み込んだモデルも発表されており (Kinmonth-Schultz et al. 2019)，花成モデルにおける「積算温度」という抽象的な概念は、「植物全体で蓄積された FT タンパク質の総量」という、より具体的で測定可能な物理量に置き換わりつつある。現在では、植物は FT タンパク質の総蓄積量がある閾値に達した時に花成が起こると考えるモデルが一般的に受け入れられているが、より高度な検証が期待される。

こうした予測モデルを構築し検証するためには、質・量ともに十分な実験データが不可欠である。しかし Buonaiuto らは、光と温度の相互作用を調べる多くの実験デザインに「実験的共変性」という重大な問題が潜むことを指摘した (Buonaiuto et al. 2023)。光周期（日長）と温度周期（日中/夜間温度）を連動させるデザイン（例：長日＝高温時間が長い、短日＝高温時間が短い）では、光周期と 1 日あたりの総熱積算量が意図せず連動してしまうため、光周期の効果を過大評価し、温度の効果を過小評価するバイアスが生じる（図 4 上）。この問題は、モデルのパラメータ推定に深刻な影響を与えるため、実験デザインの見直しが不可欠である。Buonaiuto らが推奨する解決策の一つは、光周期と温度周期を独立に操作し、共変性を排除することである（図 4 下）。つまり、昼夜の温度変動に加えて恒常的な低温、高温条件を設定し、それらすべての条件に対して

光と温度を連動させた条件（実験的共変性を生むデザイン）



光に対して温度変動を固定した条件

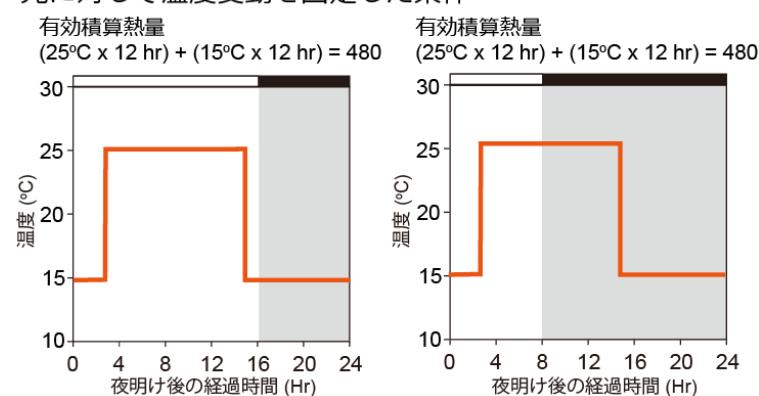


図 4. 光周期と温度周期の組み合わせの例 (Buonaiuto et al., 2023 に基づく)

(上) 光周期（日長）に合わせて高温期間を変える設計では、長日条件の方が短日条件よりも 1 日あたりの総熱積算量が増加してしまう。

(下) 温度周期（例：12 時間高温/12 時間低温）を固定し、光周期（8 時間 vs 16 時間）のみを変化させることで、総熱積算量を同一にできる。ただし、温度変動のタイミングの違いで生理応答が変化する懸念は残るため、複数の実験条件を準備する必要がある。こうした温度変動条件に加え、総熱積算量を同一にした一定温度条件（この場合は 20°C 一定）も含める必要がある。

長日短日を組み合わせることで実験的共変性を封じてしまおう、というアプローチである。我々が用いた実験デザイン（日長を固定し温度プロファイルのみを変化させる）は、まさにこの共変性を排除し、温度変動そのものの効果を解析するアプローチである。野外では温度と日長はある程度連動して変化するので、野外で起こり得るパラメータの組み合わせから帰納的に分子メカニズムをあぶり出せば、変動環境下での植物応答の理解に近づくはずである。

5. おわりに

本総説で概観したように、シロイヌナズナは、温度シグナルを時間に応じて明確に区別し、それぞれの時間帯に特化した分子メカニズムを駆使して花成タイミングを制御している。温度と時間の組み合わせは無限に存在するため、ある種パンドラの箱を開けてしまった感は否めないが、夜明けの低温を「季節シグナル」としてデコーディングする仕組みの分子実体、さらには日中と朝晩の温度差に基づく制御機構、そして光周期と温度周期の相互作用をバイアスなく解析する実験デザインの革新など、解明すべき魅力的な問い合わせ多く存在する。

気候変動による「非対称な温暖化」（夜間温度の上昇）が予測される中、植物が光周期(Photoperiod)だけでなく、温度の日内変動という「温度周期(Thermoperiod)」の読み解き方を理解する重要性は増すばかりである。本稿が、この研究分野のさらなる発展の一助となれば幸いである。

6. 謝辞

本研究を紹介する機会を与えてくださった植物学会電子出版物編集員の皆様に深く御礼申し上げます。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:19K16170, 23K05817, 24H02125），JST PRESTO (JPMJPR24N8)，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ました。この場を借りて御礼申し上げます。

7. 引用文献

- Ahn G, Park HJ, Jeong SY, Shin G-I, Ji MG, Cha J-Y, Kim J, Kim MG, Yun D-J, Kim W-Y (2023) HOS15 represses flowering by promoting GIGANTEA degradation in response to low temperature in *Arabidopsis*. *Plant Communications* 4:100570. doi: 10.1016/j.xplc.2023.100570
- Andrés F, Coupland G (2012) The genetic basis of flowering responses to seasonal cues. *Nature Reviews Genetics* 13:627-639. doi: 10.1038/nrg3291
- Ben-Naim O, Eshed R, Parnis A, Teper-Bamnolker P, Shalit A, Coupland G, Samach A, Lifschitz E (2006) The CCAAT binding factor can mediate interactions between CONSTANS-like proteins and DNA. *Plant J* 46:462-476. doi: 10.1111/j.1365-313X.2006.02706.x
- Blair EJ, Goralogia GS, Lincoln MJ, Imaizumi T, Nagel DH (2022) Clock-controlled and cold-Induced CYCLING DOF FACTOR6 alters growth and development in *Arabidopsis*. *Front Plant Sci* 13:919676. doi: 10.3389/fpls.2022.919676

- Buonaiuto DM, Donahue MJ, Wolkovich EM (2023) Experimental designs for testing the interactive effects of temperature and light in ecology: The problem of periodicity. *Functional Ecology* 37:1747-1756. doi: 10.1111/1365-2435.14329
- Burghardt LT, Runcie DE, Wilczek AM, Cooper MD, Roe JL, Welch SM, Schmitt J (2016) Fluctuating, warm temperatures decrease the effect of a key floral repressor on flowering time in *Arabidopsis thaliana*. *New Phytol* 210:564-576. doi: 10.1111/nph.13799
- Capovilla G, Symeonidi E, Wu R, Schmid M (2017) Contribution of major FLM isoforms to temperature-dependent flowering in *Arabidopsis thaliana*. *Journal of experimental botany* 68:5117-5127. doi: 10.1093/jxb/erx328
- Chew YH, Wilczek AM, Williams M, Welch SM, Schmitt J, Halliday KJ (2012) An augmented *Arabidopsis* phenology model reveals seasonal temperature control of flowering time. *New Phytol* 194:654-665. doi: 10.1111/j.1469-8137.2012.04069.x
- Golembeski GS, Imaizumi T (2015) Photoperiodic regulation of florigen function in *Arabidopsis thaliana*. *Arabidopsis Book* 13:e0178. doi: 10.1199/tab.0178
- Graeff M, Straub D, Eggen T, Dolde U, Rodrigues V, Brandt R, Wenkel S (2016) MicroProtein-mediated recruitment of CONSTANS into a TOPLESS trimeric complex represses flowering in *Arabidopsis*. *PLoS Genet* 12:e1005959. doi: 10.1371/journal.pgen.1005959
- 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
- 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
- Jenkitkonchai J, Marriott P, Yang W, Sriden N, Jung JH, Wigge PA, Charoensawan V (2021) Exploring *PIF4*'s contribution to early flowering in plants under daily variable temperature and its tissue-specific flowering gene network. *Plant Direct* 5:e339. doi: 10.1002/pld3.339
- Jin S, Ahn JH (2021) Regulation of flowering time by ambient temperature: repressing the repressors and activating the activators. *New Phytol* 230:938-942. doi: 10.1111/nph.17217
- Jin S, Youn G, Kim SY, Kang T, Shin H-y, Jung J-Y, Seo PJ, Ahn JH (2024) The CUL3-LFH1-UBC15 ubiquitin ligase complex mediates SHORT VEGETATIVE PHASE degradation to accelerate flowering at high ambient temperature. *Plant Communications* 5. doi: 10.1016/j.xplc.2024.100814
- 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
- Karsai I, Szucs P, Koszegi B, Hayes PM, Casas A, Bedo Z, Veisz O (2008) Effects of photo and thermo cycles on flowering time in barley: a genetical phenomics approach. *Journal of experimental botany* 59:2707-2715. doi: 10.1093/jxb/ern131

- Kim H, Kang HW, Hwang DY, Lee N, Kubota A, Imaizumi T, Song YH (2024) Low temperature-mediated repression and far-red light-mediated induction determine morning *FLOWERING LOCUS T* expression levels. *J Integr Plant Biol* 66:103-120. doi: 10.1111/jipb.13595
- Kinmonth-Schultz HA, MacEwen MJS, Seaton DD, Millar AJ, Imaizumi T, Kim S-H (2019) An explanatory model of temperature influence on flowering through whole-plant accumulation of *FLOWERING LOCUS T* in *Arabidopsis thaliana*. *in silico Plants* 1. doi: 10.1093/insilicoplants/diz006
- Kinmonth-Schultz HA, Tong X, Lee J, Song YH, Ito S, Kim SH, Imaizumi T (2016) Cool night-time temperatures induce the expression of *CONSTANS* and *FLOWERING LOCUS T* to regulate flowering in *Arabidopsis*. *New Phytol* 211:208-224. doi: 10.1111/nph.13883
- Krzymuski M, Andrés F, Cagnola JI, Jang S, Yanovsky MJ, Coupland G, Casal JJ (2015) The dynamics of *FLOWERING LOCUS T* expression encodes long-day information. *The Plant Journal* 83:952-961. doi: 10.1111/tpj.12938
- Kubota A, Kondo Y, Takagi H, Muranaka T, Yamaguchi N, Sugano SS, Nagano AJ, Endo M, Imaizumi T (2025) Seasonal changes in daily temperature fluctuation control flowering through a time-dependent regulation of *FLOWERING LOCUS T* in *Arabidopsis*. *Research square*. doi: 10.21203/rs.3.rs-7234857/v1
- Kumimoto RW, Zhang Y, Siefers N, Holt BF, 3rd (2010) NF-YC3, NF-YC4 and NF-YC9 are required for *CONSTANS*-mediated, photoperiod-dependent flowering in *Arabidopsis thaliana*. *Plant J* 63:379-391. doi: 10.1111/j.1365-313X.2010.04247.x
- Lazaro A, Valverde F, Pineiro M, Jarillo JA (2012) The *Arabidopsis* E3 ubiquitin ligase HOS1 negatively regulates *CONSTANS* abundance in the photoperiodic control of flowering. *Plant Cell* 24:982-999. doi: 10.1105/tpc.110.081885
- Lee HG, Kim J, Park K-H, Lee H, Kim S-B, Jung J-Y, Gwak E, Ahn JH, Jung J-H, Lee J-C, Seo PJ (2025a) High-temperature-induced FKF1 accumulation promotes flowering through the dispersion of GI and degradation of SVP. *Nature Plants* 11:1282-1297. doi: 10.1038/s41477-025-02019-4
- 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 Dev* 21:397-402. doi: 10.1101/gad.1518407
- Lee N, Ozaki Y, Hempton AK, Takagi H, Purusuwashti 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* n/a. doi: 10.1111/nph.18932
- Lee P-L, Su Y-T, Chen J-C (2025b) BBX29 negatively regulates flowering in *Arabidopsis* in both long-day and short-day. *Plant Molecular Biology Reporter*. doi: 10.1007/s11105-025-01541-1

- Liu LJ, Zhang YC, Li QH, Sang Y, Mao J, Lian HL, Wang L, Yang HQ (2008) COP1-mediated ubiquitination of CONSTANS is implicated in cryptochrome regulation of flowering in *Arabidopsis*. *Plant Cell* 20:292-306. doi: 10.1105/tpc.107.057281
- Liu Y, Lin G, Yin C, Fang Y (2020) B-box transcription factor 28 regulates flowering by interacting with constans. *Sci Rep* 10:17789. doi: 10.1038/s41598-020-74445-7
- Marten-Rodriguez S, Cristobal-Perez EJ, de Santiago-Hernandez MH, Huerta-Ramos G, Clemente-Martinez L, Krupnick G, Taylor O, Lopezaraiza-Mikel M, Balvino-Olvera FJ, Senties-Aguilar EM, Diaz-Infante S, Aguirre Jaimes A, Novais S, Cortes-Flores J, Lobo-Segura J, Fuchs EJ, Delgado-Carrillo O, Ruiz-Mercado I, Sayago-Lorenzana R, Perez-Arroyo K, Quesada M (2025) Untangling the complexity of climate change effects on plant reproductive traits and pollinators: A systematic global synthesis. *Glob Chang Biol* 31:e70081. doi: 10.1111/gcb.70081
- 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
- Romero JM, Serrano-Bueno G, Camacho-Fernandez C, Vicente MH, Ruiz MT, Perez-Castineira JR, Perez-Hormaeche J, Nogueira FTS, Valverde F (2024) CONSTANS, a HUB for all seasons: How photoperiod pervades plant physiology regulatory circuits. *Plant Cell* 36:2086-2102. doi: 10.1093/plcell/koae090
- Sarid-Krebs L, Panigrahi KC, Fornara F, Takahashi Y, Hayama R, Jang S, Tilmes V, Valverde F, Coupland G (2015) Phosphorylation of CONSTANS and its COP1-dependent degradation during photoperiodic flowering of *Arabidopsis*. *Plant J* 84:451-463. doi: 10.1111/tpj.13022
- Song YH, Kubota A, Kwon MS, Covington MF, Lee N, Taagen ER, Laboy Cintron D, Hwang DY, Akiyama R, Hodge SK, Huang H, Nguyen NH, Nusinow DA, Millar AJ, Shimizu KK, Imaizumi T (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, 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
- 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
- Thingnaes E, Torre S, Ernstsen A, Moe R (2003) Day and night temperature responses in *Arabidopsis*: Effects on gibberellin and auxin content, cell size, morphology and flowering time. *Annals of Botany* 92:601-612. doi: 10.1093/aob/mcg176
- Wang CQ, Guthrie C, Sarmast MK, Dehesh K (2014) BBX19 interacts with CONSTANS to repress FLOWERING LOCUS T transcription, defining a flowering time checkpoint in *Arabidopsis*. *Plant Cell* 26:3589-3602. doi: 10.1105/tpc.114.130252

- Wang H, Pan J, Li Y, Lou D, Hu Y, Yu D (2016) The DELLA-CONSTANS transcription factor cascade integrates gibberellic acid and photoperiod signaling to regulate flowering. *Plant Physiology* 172:479-488. doi: 10.1104/pp.16.00891
- Wang MJ, Ding L, Liu XH, Liu JX (2021) Two B-box domain proteins, BBX28 and BBX29, regulate flowering time at low ambient temperature in *Arabidopsis*. *Plant Mol Biol* 106:21-32. doi: 10.1007/s11103-021-01123-1
- Wendell M, Ripel L, Lee Y, Rognli OA, Torre S, Olsen JE (2017) Thermoperiodic control of floral induction involves modulation of the diurnal *FLOWERING LOCUS T* expression pattern. *Plant Cell Physiol* 58:466-477. doi: 10.1093/pcp/pcw221
- Wilczek AM, Roe JL, Knapp MC, Cooper MD, Lopez-Gallego C, Martin LJ, Muir CD, Sim S, Walker A, Anderson J, Egan JF, Moyers BT, Petipas R, Giakountis A, Charbit E, Coupland G, Welch SM, Schmitt J (2009) Effects of genetic perturbation on seasonal life history plasticity. *Science* 323:930-934. doi: 10.1126/science.1165826
- Yin X, Kropff MJ, Goudriaan JAN (1996) Differential effects of day and night temperature on development to flowering in rice. *Annals of Botany* 77:203-213. doi: 10.1006/anbo.1996.0024
- Yu B, Hu Y, Hou X (2025) More than flowering: CONSTANS plays multifaceted roles in plant development and stress responses. *J Integr Plant Biol* 67:425-439. doi: 10.1111/jipb.13798
- Zuo Z, Liu H, Liu B, Liu X, Lin C (2011) Blue light-dependent interaction of CRY2 with SPA1 regulates COP1 activity and floral initiation in *Arabidopsis*. *Current Biology* 21:841-847. doi: 10.1016/j.cub.2011.03.048