

水稻抽穗期调控的分子机理及育种应用进展

杨大兵 杜雪树 李进波 夏明元 胡亮 石桓 万丙良*

(湖北省农业科学院 粮食作物研究所/农业农村部作物分子育种重点实验室/粮食作物种质创新与遗传改良湖北省重点实验室, 武汉 430064; *通信作者, email: ricewanbl@126.com)

Advances in Molecular Mechanism and Breeding Application of Heading Date Regulation in Rice

YANG Dabing, DU Xueshu, LI Jinbo, XIA Mingyuan, HU Liang, SHI Huan, WAN Bingliang*

(Institute of Food Crops, Hubei Academy of Agricultural Sciences/ Key Laboratory of Crop Molecular Breeding, Ministry of Agriculture and Rural Affairs/ Hubei Key Laboratory of Food Crop Germplasm and Genetic Improvement, Wuhan 430064, China; *Corresponding author, email: ricewanbl@126.com)

Abstract: Heading date, a pivotal agronomic trait determining rice production seasons and regional adaptability, is fundamental for breeding high-yield cultivars tailored to specific ecological environments. In recent years, numerous genes controlling heading date in rice have been cloned, and their functional mechanisms have been increasingly elucidated. Consequently, the molecular regulatory network governing heading date has become progressively refined. This review systematically summarizes the molecular mechanisms regulating rice heading date, with a focus on the photoperiodic regulatory network, and discusses its applications in breeding practices. It aims to provide a theoretical foundation for the genetic improvement of heading date and ecological adaptability breeding in rice.

Key words: rice; heading date; molecular mechanism; breeding

摘 要: 抽穗期是决定水稻生产季节与地域适应性的关键农艺性状, 了解水稻抽穗期调控分子机理对于培育适应特定生态环境的高产水稻品种具有重要意义。近年来, 大量水稻抽穗期相关基因相继被克隆, 其功能逐渐明晰, 抽穗期调控的分子网络也日趋完善。本文系统综述了以光周期调控网络为核心的水稻抽穗期调控分子机理, 及其在育种实践中的应用进展, 以期对水稻抽穗期遗传改良和生态适应性育种提供理论依据。

关键词: 水稻; 抽穗期; 分子机理; 育种

水稻(*Oryza sativa* L.)作为全球主要粮食作物, 其产量稳定性和生态适应性对粮食安全至关重要。抽穗期是水稻的关键农艺性状, 直接影响光温资源利用效率、环境地域适应能力及种植模式选择。分子生物学技术的飞速发展使得水稻抽穗期调控网络逐渐清晰, 以光周期调控路径为核心, *Hd1* (Heading date 1)、*Ehd1* (Early heading date 1)及 *Ghd7* (Grain number, plant height, and heading date 7)等关键基因整合光温信号, 调控成花素基因 *Heading date 3a(Hd3a)/RICE FLOWERING LOCUS T1(RFT1)*表达, 进而决定抽穗期, 影响产量^[1-4]。近年来, 基因编辑技术和高通量分子标记辅助选择(MAS)的应用, 为培育早熟、抗逆且高产的“智能型”水稻品种提供了可能。然而, 当前研究仍面临诸多挑战, 抽穗期调控网络复杂, 多性状协同改良困难; 气候变化对抽穗期稳定性要求提高; 分子设计育种

与传统农艺性状选择的整合效率有待提升。本文将系统阐述水稻抽穗期调控的分子机理、关键基因功能, 总结分子设计育种实践案例, 展望多组学整合与智能育种技术的应用前景, 为水稻抽穗期遗传改良提供理论和策略参考。

1 水稻抽穗期调控的分子机理

水稻抽穗期的光周期调控网络是由生物钟模块、光周期信号核心调控模块、成花素模块、辅助调控因子以及表观遗传机制等多层次模块共同构成的精密系统^[5]。这些模块相互作用, 确保了水稻的抽穗期与复杂多变的生态环境精准适配。

1.1 生物钟模块

生物钟模块是水稻对光周期反应的关键中枢, 它负责感知并传递光周期节律的起始信号。水稻光

收稿日期: 2025-07-17; 修改稿收到日期: 2025-10-21。

基金项目: 湖北省重点研发计划资助项目(2024BBB094); 湖北省农业科学院青年基金资助项目(2024NKYJJ02)。

敏色素(Phytochrome)是调控光信号转导的关键蛋白家族,主要由 PHYA、PHYB 和 PHYC 组成,其中 PHYA、PHYB 分别感应远红光和红光;PHYC 感应红光和远红光,常与 PHYB 协同作用^[6-7]。另外,还有一类感知蓝光/紫外光的隐花色素(CRY2)^[8]。这些光敏素通过调控生物钟节律参与水稻开花的光周期调控。水稻生物钟的核心振荡器由几个关键元件组成,包括 *OsLHY* (*LATE ELONGATED HYPOCOTYL*)/*OsCCA1* (*CIRCADIAN CLOCK ASSOCIATED 1*), *PRR* (*Pseudo-response regulator*)基因家族 *OsPRR1*、*OsPRR37*、*OsPRR59* 和 *OsPRR73*, *GIGANTEA*(*OsGI*),以及 *OsLUX* (*LUX ARRHYTHMO*)等^[9-13]。这些基因元件的表达受到昼夜节律的调控,*OsLHY*/*OsCCA1* 与 *PRR* 之间相互作用形成相互抑制的反馈环路。如 *OsLHY*/*OsCCA1* 的表达在黎明前达到峰值,抑制 *OsPRR1* 的转录;*PRR* 家族基因昼夜间以 *OsPRR73*(*OsPRR37*)→*OsPRR95*(*OsPRR59*)→*OsPRR1* 的顺序依次表达,形成级联抑制作用,抑制 *OsLHY*/*OsCCA1* 的活性,从而维持约 24 h 的振荡周期^[11]。

OsLHY 通过 *OsGI* 调控 *Hd1* 和 *Ehd1* 介导的开花途径,促进水稻抽穗,实现了生物钟信号与光周期响应信号的整合,长日照条件下,*OsLHY* 的高表达抑制了 *OsGI*、*Hd1*,同时激活了 *Ehd1*,使得水稻能够在长日照环境中顺利开花;短日照环境下,*OsGI* 通过激活 *Hd1* 基因的表达,进而促进成花素 *Hd3a* 的表达,从而促进开花^[9]。*OsLUX* 通过招募 *OsELF3-1* (*EARLY FLOWERING 3-1*)和 *OsELF4s* (*EARLY FLOWERING 4s*)形成三元复合物 *OsEC*,结合 *Hd1* 和 *Ghd7* 启动子的 *LBS* 元件直接抑制其表达^[13]。锌指蛋白 *ELD1* 是调控 *OsCCA1-Hd1* 模块的重要因子,也是参与光信号与生物钟相互作用的重要因子。*ELD1* 与 *OsNKA*P(哺乳动物 NF-KB 激活蛋白的同源物)和核心剪接因子的物理相互作用,能够调节 *OsCCA1* 的剪接模式。此外,*ELD1* 还与光活化的植物光敏素 *PHYB* 相互作用,介导红光调节的 *OsCCA1* 可变剪接^[14]。

1.2 核心调控模块

目前认为水稻抽穗的光周期性调控受两个交互作用的路径控制,即短日照条件下的 *Hd1-Hd3a/RFT1* 路径和长日照条件下的 *Hd1/Ghd7/DTH8* (*Days to heading on chromosome 8*)→*Ehd1-Hd3a/RFT1* 路径^[15]。

Hd1 编码含 B-box/CCT 结构域的转录因子,通过调控 *Ehd1*、*Hd3a/RFT1* 的表达来控制水稻抽穗,

其功能具有光周期二重性。在短日照条件下,*Hd1* 通过增加 *Ehd1*、*Hd3a* 和 *RFT1* 的表达来促进开花;在长日照条件下,*Hd1* 与功能性 *Ghd7* 或 *Ghd7/DTH8*、*OsPRR37* 等开花抑制因子协同负调控 *Ehd1-Hd3a/RFT1*,抑制抽穗^[4]。

Ehd1 是一种 B 型响应调节器,是水稻开花的正调控因子。*Ehd1* 在短日照条件下表现出明显的昼夜节律表达模式,而在长日照条件下,其表达水平较低。在短日照条件下,*Ehd1* 的表达显著增强,并能独立于 *Hd1* 直接激活下游 *Hd3a/RFT1*,从而驱动生殖转变,促进开花^[2]。相比之下,在长日条件下,*Ehd1* 的转录表达受 *Hd1*、*Ghd7*、*DTH8* 等多个上游调控因子的抑制。然而,它也受到 *RID1* (*Rice Indeterminate 1*)/*OsID1* (*Indeterminate 1*)/*Ehd2* (*Early heading date 2*)、*Ehd4* (*Early heading date 4*)、*OsMADS51* 等调控因子的激活^[16-18]。

Ghd7 编码的 CCT 结构域蛋白具有转录抑制效应,并受光周期和昼夜节律调控,在长日照的白天特异性表达。*Ghd7* 与 *Hd1* 相互作用抑制 *Ehd1* 的表达。并且 *Hd1* 对长日照条件下开花的抑制效应依赖 *Ghd7*。当 *Ghd7* 与 *DTH8* 相互作用时,其对 *Ehd1* 的抑制作用会显著增强^[3, 4]。

1.3 成花素模块

Hd3a 和 *RFT1* 分别主导短日照和长日照条件下的水稻开花。在籼稻中,*Hd3a* 是主要的开花基因,而在粳稻中,*RFT1* 通过补偿机制参与开花过程,这反映了亚种之间的适应性差异^[19-21]。*Hd3a* 和 *RFT1* 与 14-3-3 蛋白 *OsGF14c*、bZIP 转录因子 *OsFD1* 形成成花素激活复合体(Florigen activation complex, FAC),激活 *FUL* (*FRUITFULL*)家族基因 *OsMADS14/15/18/34* 等,进而促进花原基的分化^[22-24]。*OsFTIP1* (*FT-INTERACTING PROTEIN 1*)在水稻中对于成花素 *RFT1* 的运输至关重要,它负责将 *RFT1* 从伴胞细胞转运到筛管,从而影响 *RFT1* 向分生组织的运动以及水稻在长日照条件下的抽穗时间^[25]。

1.4 辅助调控因子

水稻抽穗期调控网络不仅包括上述核心因子基因,还涉及众多辅助调控因子基因,它们对核心因子进行微调,以适应多样的生态环境。如开花抑制因子 *OsFTL12*、*OsRIP1* (*OsRE1-INTERACTING PROTEIN 1*)、*DHD1* (*DELAYED HEADING DATE 1*)、*DHD3* (*DELAYED HEADING DATE3*)、*DHD4* (*DELAYED HEADING DATE 4*)等^[26-30],以及开花促进因子 *Ehd3* (*OsRE1*、*Early heading date 3*)、*OsMADS50*、*FLAVIN-BINDING, KELCH REPEAT*,

F-BOX 1(*OsFKF1*)等^[31-33], 它们通过直接或间接调控核心基因 *Hd1*、*Ehd1*、*Ghd7*、*Hd3a/RFT* 等, 进而影响开花时间。如 *OsFTL12* 是 *Hd3a*(*OsFTL2*)和 *RFT1*(*OsFTL3*)的同源基因, 能与 GF14b 和 *OsFD1* 结合, 通过竞争与 *Hd3a* 结合 GF14b 的方式形成花素抑制复合体 FRC, 调控 *OsMADS14* 和 *OsMADS15*, 在长日照和短日照条件下均能延迟抽穗^[26]。*OsRE1* 是一种核定位的 bZIP 转录因子, 通过直接结合 *Ehd1* 启动子中的 A-box 基序上调 *Ehd1* 的表达水平, 从而促进早抽穗。*OsRIP1* 是 *OsRE1* 的作用蛋白, 以依赖 *OsRE1* 的方式抑制 *Ehd1* 的转录表达。两者共同作用于 *Ehd1* 上游, 精细调控水稻的抽穗期^[27]。同时, 还有一些独立于 *Hd1* 和 *Ehd1* 起作用的其他开花调节因子, 如 *OsCO3* (*CONSTANS-LIKE* 基因)、*OsDof12*(Dof 蛋白基因)、*DTH2* (*Days to heading on chromosome 2*)等^[34-36]。

1.5 表观遗传与翻译后修饰

表观遗传修饰和翻译后修饰也是抽穗期调控的重要机制。例如, 亮氨酸拉链转录因子 bZIP65 和 bZIP71, 与 *Ehd1* 启动子结合, 提升 *Ehd1* 的组蛋白 H3K27me3 水平, 从而抑制 *Ehd1* 的转录表达, 延迟抽穗^[37, 38]。组蛋白 H3K4me3 的功能与 H3K27me3 相反, 通过染色质开放促进成花素基因表达。组蛋白甲基转移酶 *OsTrx1* 能够特异性地靶向 *Ehd1*, 提升 H3K4me3 水平, 激活 *Ehd1* 的转录表达, 从而促进抽穗^[39]。H3K4me3 去甲基化酶 JMJ703 和 JMJ704 通过降低开花抑制因子 *OsLFL1* 染色质的 H3K4me3 水平并增加 H3K27me3 水平, 抑制 *OsLFL1* 表达, 使水稻提前开花^[40]。翻译后磷酸化修饰也同样在水稻抽穗期精准调控中发挥重要作用。*Hd16* 编码蛋白激酶 CKI, 可以通过磷酸化 *Ghd7* 和 *PRR37*, 增强光周期反应, 延迟开花^[41, 42]。这类表观遗传修饰精准调控蛋白活性, 实现环境信号与遗传信息的动态整合, 构建了一个多层次精密调控体系。

1.6 环境因子协同调控网络

温度是除光周期外的另一个影响水稻抽穗期的重要因子, 通常高温会促进水稻抽穗, 低温会延迟抽穗^[43]。*Ehd1-Hd3a/RFT1* 路径在光周期和温度对开花的调控中扮演着共同且保守的角色。在低温(23°C)条件下, *Ehd1*、*Hd3a* 和 *RFT1* 的表达显著降低, 说明这些基因的转录抑制是低温导致抽穗延迟的主要原因。同时, 低温和长日照的组合处理在 *Ghd7* 的表达上显示出协同效应, 在长日照条件下, 低温(23°C)显著促进了 *Ghd7* 的转录, 表明 *Ghd7* 的上调可能是长日低温条件下抽穗延迟的关键因素^[44]。进

一步的研究揭示, *Ghd7* 在高温胁迫下受到强烈抑制, 这可能是高温促进抽穗的原因^[45]。此外, *Hd1*、*Hd2* (*Heading date 2*)、*Hd5* (*Heading date 5*)、*Hd6* (*Heading date 6*)等基因在不同温度条件下对抽穗时间的影响也存在显著差异^[46]。

干旱是影响水稻生长周期的关键环境因素, 其作用机制备受关注。水稻中的脱落酸响应元件结合因子 *OsABF1* 能够以独立于光周期的方式抑制成花转换。水稻遭受干旱胁迫时, *OsABF1* 的表达量会增加, 进而促进 *OsWRKY104* 基因的表达, 导致 *Ehd1* 基因的表达受到抑制, 从而延迟水稻的抽穗^[47]。*RCN1* (*RICE CENTRORADIALIS 1*) 是一种 *TERMINAL FLOWER-like* 基因, 影响水稻的生殖转换和穗分化过程。*RCN1* 与 14-3-3 蛋白、*OsFD1* 转录因子结合形成复合体, 直接阻断了 *Hd3a* 介导的开花信号传导。在干旱条件下, 该复合体受到 ABA 信号的增强作用, 导致水稻开花延迟, 以保持营养生长状态, 从而适应缺水的环境^[48]。

氮(N)是植物生长不可或缺的关键营养元素之一, 它对植物的开花时间具有显著影响。通常情况下, 较低的氮水平会促进植物提前开花, 而较高的氮水平则可能导致开花时间延后^[49, 50]。在水稻中, *Nhd1* (*N-mediated heading date 1*)基因能够直接激活成花素基因 *Hd3a*, 从而促进提前开花, 而谷氨酰胺(Gln)能够激活 *Nhd1* 基因的表达。*Nhd1* 基因通过负反馈机制调节氮同化酶 *OsFd-GOGAT* 的表达和活性, 进而控制氮的同化过程^[51]。此外, *Ghd7* 基因通过抑制 *ARE1* (*ABC1 REPRESSOR 1*)的表达来提高水稻对氮肥的利用效率, *Ghd7* 基因的表达在氮缺乏的环境下被诱导, 而 *ARE1* 基因的表达则相应受到抑制^[52]。

水稻的抽穗期调控网络是一个复杂的系统, 涉及基因众多。表 1 列举了部分重要基因。这些基因通过整合光周期、温度、干旱等环境信号, 构建了一个“环境-表观-遗传”三位一体的抽穗期调控分子网络(图 1), 使水稻能够适应多变的环境条件, 确保其生长发育和产量稳定。

2 不同生态区水稻抽穗期调控的分子适应机制

2.1 不同生态区核心基因的分化特征

抽穗期基因的等位变异是水稻适应不同地理分布的重要机制。光周期调控核心基因 *Ghd7*、*DTH8*、*Hd1*、*OsPRR37* 等, 通过等位变异在不同生

表 1 水稻抽穗期调控网络的主要基因

Table 1. Key genes in the regulatory network controlling heading date in rice

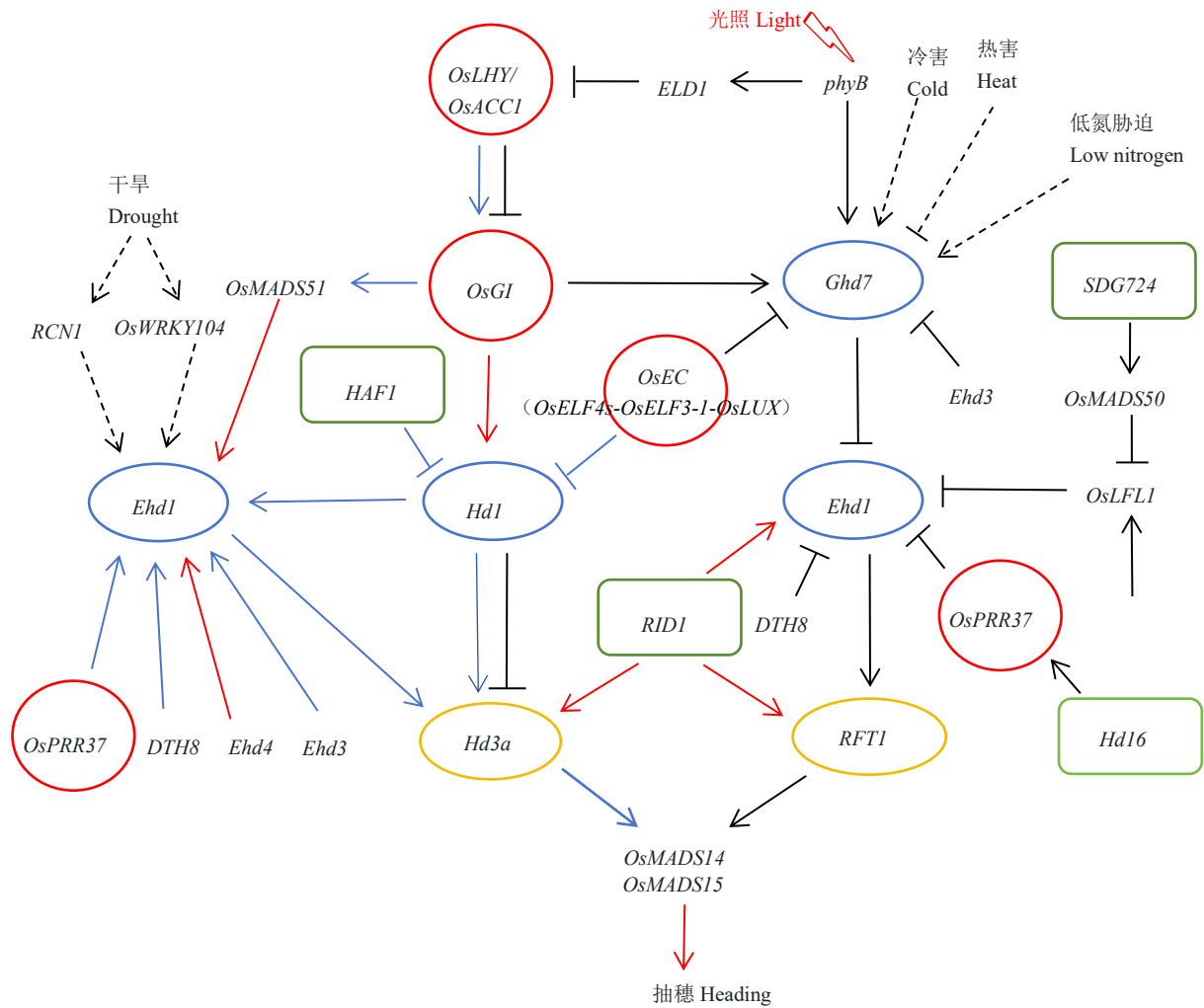
基因符号 Gene symbol	RAP 位点 RAP locus	功能 Function	参考文献 Reference
<i>LHD3/OsphyC/PHYC</i>	Os03g0752100	光敏色素基因, 与 <i>PHYB</i> 与 <i>PHYA</i> 协同感应红光和远红光。	[6]
<i>PHYB</i>	Os03g0309200	光敏色素基因, 红光受体。调节 <i>Hd1</i> 介导的水稻成花素 <i>Hd3a</i> 的表达和临界日长。	[7]
<i>PHYA</i>	Os03g0719800	光敏色素基因, 远红光受体。与 <i>PHYB</i> 、 <i>PHYC</i> 协同调控水稻抽穗期。	[7]
<i>OsCRY2</i>	Os02g0625000	隐花色素基因, 蓝光受体。	[8]
<i>OsPRR73/OsCCT11</i>	Os03g0284100	生物钟核心转录因子, 通过结合 <i>Ehd1</i> 启动子, 参与水稻昼夜节律钟的反馈回路, 并连接光周期开花途径。	[53]
<i>PCL1/OsLUX</i>	Os01g0971800	生物钟核心元件, 通过招募 OsELF3-1 和 OsELF4s 组成三元抑制蛋白复合物 OsEC1, 抑制 <i>Hd1</i> 和 <i>Ghd7</i> 基因表达。	[13]
<i>OsCCA1/OsLHY/Nhd1</i>	Os08g0157600	生物钟核心元件, 通过 <i>OsGI-Hd1</i> 路径精准调控抽穗期的日长临界点, 也是氮素介导的抽穗开花因子。	[9, 51, 54]
<i>Hd17/OsELF3/ OsELF3-1</i>	Os06g0142600	生物钟元件, 与 OsLUX 和 OsELF4s 形成 OsEC1 复合物, 通过结合 <i>Hd1</i> 和 <i>Ghd7</i> 启动子, 抑制基因表达。	[13, 55]
<i>ELF4A</i>	Os11g0621500	生物钟元件, 与 OsELF3-1 和 OsLUX 组成三元蛋白复合物 OsEC1, 抑制 <i>Hd1</i> 和 <i>Ghd7</i> 的表达。	[13]
<i>OsGI</i>	Os01g0182600	生物钟元件, 长日照条件下抑制抽穗, 受三元抑制蛋白复合物 OsEC1 的直接调控。	[56]
<i>Hd1</i>	Os06g0275000	抽穗期调控核心基因, 在长日照条件下, 与 <i>Ghd7</i> 形成复合体共同抑制 <i>Ehd1</i> 基因的表达, 从而延迟抽穗; 在短日照条件下促进抽穗。	[1, 15]
<i>Ehd1</i>	Os10g0463400	抽穗期调控核心基因, 短日照条件下正向调控 <i>Hd3a/RFT1</i> , 促进抽穗。	[2]
<i>Ghd7</i>	Os07g0261200	抽穗期调控核心基因, 每穗粒数、株高和抽穗期多效性控制基因。长日照条件下, 增强表达能推迟抽穗、增加株高和每穗粒数。	[3]
<i>Ghd8/DTH8/Hd5/ OsHAP3H/LHD1</i>	Os08g0174500	籽粒产量、株高和抽穗期多效性控制基因, 开花抑制因子。长日照条件下, <i>DTH8</i> 协同 <i>Ghd7</i> 抑制 <i>Ehd1</i> 、 <i>Hd3a/RFT1</i> 表达, 从而延迟开花时间。	[4]
<i>Hd3a/FTL2</i>	Os06g0157700	成花素基因, 将上游光周期开花信号传递给下游开花基因。主要在短日照条件下起作用。	[20]
<i>RFT1/FTL3</i>	Os06g0157500	成花素基因, 将上游光周期开花信号传递给下游开花基因。长日照条件下的主要开花激活因子。	[21]
<i>OsC2DP5/OsFTIP9</i>	Os01g0587300	成花素互作蛋白基因, 介导 <i>Hd3a/RFT1</i> 从叶片向茎端分生组织(SAM)的运输。	[57]
<i>OsFTIP1</i>	Os06g0614000	成花素互作蛋白基因, 负责将成花素 <i>RFT1</i> 从叶片向茎尖分生组织(SAM)的转运。	[25]
<i>RIFLA/OsMADS56</i>	Os10g0536150	MADS 盒基因, 与 OsMADS50 相互作用形成复合物, 调控下游基因 <i>OsLFL1-Ehd1</i> 的表达。	[32]
<i>OsMADS51</i>	Os01g0922800	MADS 盒基因, 开花促进因子, 在短日照下, 作用于 <i>OsGI</i> 下游, 参与将 <i>OsGI</i> 的信号传递至 <i>Ehd1</i> 。	[18]
<i>OsMADS14</i>	Os03g0752800	MADS 盒基因, 受成花素激活复合体 FAC 调控, 促进抽穗。	[18]
<i>OsMADS50/OsSOC1/ DTH3</i>	Os03g0122600	MADS 盒基因, 与其他 MADS-box 基因如 OsMADS56 相互作用, 形成复合物, 协同调控下游基因 <i>OsLFL1-Ehd1</i> 。	[58]
<i>Ehd3</i>	Os08g0105000	早抽穗基因, 长日照下, <i>Ehd3</i> 通过抑制 <i>Ghd7</i> 诱导水稻抽穗, 同时, 又能通过不依赖 <i>Ghd7</i> 的方式上调 <i>Ehd1</i> 的表达促进抽穗。	[31]
<i>OsTOC1/OsPRR1</i>	Os11g0157600	转录抑制因子, 作用于生物钟核心元件, 如 <i>OsLHY</i> 和 <i>OsGI</i> , 抑制其表达。	[59]
<i>OsRR1</i>	Os04g0442300	A 型反应调节因子, 与 <i>Ehd1</i> 结合形成异二聚体, 抑制 <i>Ehd1</i> 的活性, 延迟开花。	[60]
<i>OsSG11/OsHBP1</i>	Os04g0489600	bHLH 转录因子, 激活 <i>Hd1</i> 表达, 促进抽穗。	[61]
<i>OsFD1/OsbZIP77</i>	Os09g0540800	b-ZIP 转录因子, 与成花素 <i>Hd3a/RFT1</i> 与 14-3-3 蛋白形成成花素复合物, 诱导 <i>OsMADS15/OsMADS14</i> 转录, 促进抽穗。	[24]
<i>OsbZIP69/OsFD4</i>	Os08g0549600	bZIP 转录因子, 与 Gf14s、 <i>RFT1</i> 互作, 形成成花素激活复合物, 促进成花转变。	[62]
<i>OsbZIP1/OsRE1</i>	Os01g0174000	bZIP 转录因子, 抑制 <i>Ehd1</i> 表达, 微调抽穗期。	[27]
<i>OsbZIP42/HBF1</i>	Os05g0489700	开花抑制因子, 抑制 <i>Ehd1</i> 表达, 延迟抽穗。	[63]
<i>Ehd2/RID1/OsId1/Ghd10</i>	Os10g0419200	锌指转录因子, 通过上调 <i>Ehd1</i> 的表达来促进抽穗。	[16, 64]
<i>Ghd2</i>	Os02g0731700	控制抽穗期、株高和每穗颖花数的多效性基因, 通过抑制 <i>Ehd1</i> 途径延迟抽穗。	[65]
<i>Ehd4</i>	Os03g0112700	CCH 类锌指蛋白基因, 通过上调 <i>Ehd1</i> 的表达来促进 <i>Hd3a</i> 和 <i>RFT1</i> 的表达。	[17]
<i>OsCO3</i>	Os09g0240200	CONSTANS 基因, 通过抑制 <i>Ehd1</i> 、 <i>Hd3a</i> 和 <i>RFT1</i> 的转录来负向调节开花。	[34]
<i>DHD4</i>	Os02g0110100	CONSTANS 转录因子, 与 OsFD1 相互作用, 影响 <i>Hd3a</i> -14-3-3-OsFD1 三蛋白 FAC 复合体的形成, 延迟抽穗。	[30]
<i>OsCOL4</i>	Os02g0610500	CONSTANS 转录因子, 组成型的开花抑制因子, 作用于 <i>Ehd1</i> 上游。	[66]
<i>OsCOL15</i>	Os08g0536300	CONSTANS 转录因子, 通过上调 <i>Ghd7</i> 和下调 <i>RID1</i> 来抑制抽穗。	[67]
<i>HD6/CK2α</i>	Os03g0762000	酪蛋白激酶 CK2α 亚基, 通过调控 <i>Hd1</i> 基因, 在长日照条件下延迟抽穗。	[68]
<i>Hd16/CK1/EL1</i>	Os03g0793500	酪蛋白激酶 CK1, 长日条件下磷酸化 <i>Ghd7</i> , 增强其功能, 延迟抽穗。	[41]
<i>OsFTL12</i>	Os06g0552900	FT 家族蛋白, 与 GF14b 和 OsFD1 相互作用, 形成成花素抑制复合体 FRC, 调控 <i>OsMADS14</i> 和 <i>OsMADS15</i> , 延迟抽穗。	[26]
<i>IDD4/SID1</i>	Os02g0672100	IDD 转录因子, 作用于 <i>Hd3a</i> 和 <i>RFT1</i> 的启动子区域, 启动水稻开花转变。	[69]
<i>OsRIP1</i>	Os04g0540200	OsRE1 相互作用蛋白, 在依赖 OsRE1 的方式下抑制 <i>Ehd1</i> 的转录表达调控抽穗期。	[27]
<i>OsVIL1</i>	Os12g0533500	与 OsVIL2 互作, 形成 PRC2 复合体, 短日照条件下通过抑制 <i>OsLFL1</i> 表达诱导抽穗, 而长日照条件下通过提高 <i>Ghd7</i> 表达延迟抽穗。	[70]
<i>Ehd5</i>	Os08g0493900	WD40 结构域蛋白, 与 Roc4 和 <i>Ghd8</i> 相互作用, 影响 <i>Ghd7</i> - <i>Ghd8</i> 复合物的形成, 促进开花相关基因的表达。	[71]
<i>DTH7/Ghd7.1/ OsPRR37/Hd2</i>	Os07g0695100	PRR 蛋白, 长日条件下, 抑制 <i>Ehd1</i> 表达延迟抽穗; 短日条件下, 根据互作基因的不同, 既可抑制也可促进抽穗。	[72]

续表 1

基因符号 Gene symbol	RAP 位点 RAP locus	功能 Function	参考文献 Reference
<i>SDG724/OsSET34</i>	Os09g0307800	组蛋白 H3K36 甲基转移酶, 介导 <i>MADS50</i> 和 <i>RFT1</i> 的 H3K36me2/3 沉积, 促进水稻开花。	[73]
<i>Hd18</i>	Os08g0143400	组蛋白乙酰转移酶基因, 通过提高 <i>Ehd1</i> 的转录水平促进抽穗。	[74]
<i>OsSUF4</i>	Os09g0560900	锌指转录因子, 促进 H3K36me3 对 <i>RFT1</i> 和 <i>Hd3a</i> 的修饰, 从而促进抽穗。	[75]
<i>OsHUB2/FRRP1</i>	Os10g0565600	E3 泛素连接酶, 对 <i>Ehd1</i> 的组蛋白 H2B 进行泛素化, 抑制抽穗。	[76]
<i>HAF1</i>	Os04g0648800	E3 泛素连接酶, 作用于 <i>Hd1</i> 并将其降解, 精细调控 <i>Hd1</i> 昼夜节律的积累。	[77]

表中基因符号及其 RAP 位点数据来自国家水稻数据中心 (<https://www.ricedata.cn/gene/>)。

The gene symbols and their corresponding RAP locus data in the table were sourced from China Rice Data Center (<https://www.ricedata.cn/gene/>).



水稻抽穗开花主要受光周期调控, 即短日照条件下的 *Hd1*-*Hd3a*/*RFT1* 途径和长日照条件下的 *Hd1*/*Ghd7*/*DTH8*-*Ehd1*-*Hd3a*/*RFT1* 途径。另外, 温度、干旱、氮营养等环境因素也参与水稻抽穗期的调控。图中红色圆形表示生物钟相关基因, 蓝色椭圆表示光周期调控网络的核心基因, 黄色椭圆表示成花素基因, 绿色圆角矩形表示表观遗传与翻译后修饰相关基因; 实心箭头表示光周期调控途径中促进基因表达, 实心 T 型表示光周期调控中抑制基因表达, 其中蓝色表示短日照条件, 黑色表示长日照条件, 红色表示短日照和长日照两种条件; 虚线箭头和虚线 T 型分别表示环境因子 (温度、干旱、氮营养等) 促进和抑制抽穗期调控基因的表达。

Rice heading is primarily governed by photoperiod pathways: the *Hd1*-*Hd3a*/*RFT1* module under short-day (SD) conditions and the *Hd1*/*Ghd7*/*DTH8*-*Ehd1*-*Hd3a*/*RFT1* cascade under long-day (LD) conditions. Additionally, environmental factors such as temperature, drought, and nitrogen availability modulate reproductive transition. In the figure, red circles represent circadian clock-related genes; blue ellipses represent core genes of the photoperiod regulatory network; yellow ellipses represent florigen genes; green rounded rectangles represent genes related to epigenetics and post-translational modification; solid arrows indicate the activation of gene expression in photoperiod regulation; solid T-bars indicate the repression of gene expression in photoperiod regulation, where blue denotes SD conditions, black denotes LD conditions, and red denotes both SD and LD conditions; dashed arrows and dashed T-bars represent the activation and repression of gene expression by environmental factors (e.g., temperature, drought, nitrogen nutrition), respectively.

图 1 水稻抽穗期调控基因网络

Fig. 1. Gene networks regulating heading date in rice

态区呈现出分布与功能的多样性。无功能 *Ghd7/Ghd8/Hd1* 组合, 以及弱功能 *Ghd7/Ghd8* 和无功能 *Hd1* 组合, 主要分布在东北高纬度长日照地区。在华南热带生态区, 短日照是主要的环境因子。*Hd1* 在短日照条件下作为关键的开花促进因子, 通过激活 *Hd3a/RFT1* 成花素基因诱导抽穗。而 *Ghd7* 则以非功能性等位基因为主, 解除对 *Ehd1-Hd3a* 路径的抑制, 确保在短日照下快速抽穗, 满足一年多熟制的需求。长江流域亚热带生态区光热资源丰富。功能性 *Ghd7/DTH8* 组合通过抑制 *Ehd1-Hd3a* 路径延迟抽穗, 延长营养生长期以提高穗粒数。部分品种携带隐性 *hd1* 等位基因, 避免过早抽穗造成产量损失^[78]。在亚热带地区的杂交稻中, 强功能等位基因的 *Ghd7* 和 *Hd1* 以及非功能性的 *Ghd8* 在三系杂交稻中占主导地位, 携带强功能 *Ghd7* 和 *Ghd8* 以及无功能 *Hd1* 的杂交种在两系杂交稻中占优势^[79]。*OsPRR37* 和 *Ghd7* 基因的特定组合影响水稻在黑龙江地区的分布。随着水稻种植纬度的提升, 因其独特的长日照和低温环境, *OsPRR37* 和 *Ghd7* 等位基因趋向于非功能化, 解除对 *Hd3a* 的抑制, 从而促进早熟抽穗, 避免低温危害^[80]。

2.2 抽穗期基因对产量性状的协同调控

抽穗期调控关键基因对产量潜力具有显著影响。在长日照条件下, *Ghd7* 通过抑制 *Hd3a/RFT1*, 延迟抽穗, 同时上调 *Gn1a*(粒数基因)和株高相关基因的表达, 从而增加穗粒数^[81]。*DTH8* 与 *PRR37* 对 *Ghd7* 基因的增加穗粒数效应有协同作用。*Hd1* 对产量则具有负向调控作用, 功能型 *Hd1* 在长日照下抑制成花素, 降低产量, 携带功能型 *Hd1* 的品系表现出较低的株高和较少的穗枝梗数; 隐性 *hd1* 通过解除抑制, 提高穗粒数^[4, 82]。主要分布在东北地区的无功能 *Ghd7*、*Ghd8* 和 *Hd1* 基因组合, 抽穗期最早, 产量最低, 因此需结合 *Gn1a* 等穗粒数基因弥补产量损失^[83]; 长江中下游流域一季中稻的 *Ghd7/DTH8/hd1* 基因组合可以实现产量最大化^[78]。此外, *Ghd7* 作为核心, 与 *Ghd7.1*、*Hd1*、*Hd3a* 形成穗粒数的杂种优势互作网络, *Ghd7* 和 *Ghd7.1* 对穗粒数具有正向调控效应, *Hd1* 和 *Hd3a/RFT1* 则具有负向调控效应^[84]。

3 水稻抽穗期分子设计育种的实践进展

对不同生态区抽穗期调控基因效应的研究, 为培育适应特定生态区的高产水稻品种提供了遗传学依据。在北粳南移的实践中, 通过延迟抽穗开花

时间以增加其产量, 增强区域适应性。研究人员对北方粳稻品种垦稻 12 的开花调控基因 *OsMADS50* 进行靶向编辑, 改良株系较对照晚开花约一周, 产量略有提升, 且在南方地区表现出较好的适应性^[85]。中国水稻研究所的研究团队则将籼稻 *Hd1* 基因的 H16 单倍型导入粳稻品种春江 06, 在延迟其抽穗期的同时, 显著提高了春江 06 在海南种植的单穗产量, 并保持了其原有的蒸煮食味品质^[86]。此外, 亦有研究通过缩短水稻抽穗期以拓展品种的种植范围。育种家对美香占 2 号 *Ghd7* 和 *OsPRR37* 的启动子和远端调控区进行多靶点编辑, 部分突变体表现出早抽穗和增产的表型, 同时保持了美香占 2 号的优异品质^[87]。Su 等基于对关键抽穗期基因与产量性状基因的深入理解, 创新性地提出了一种育种策略。在长日照条件下, 他们选择了 *Ghd7*、*Hd3a*、*RFT1* 和 *Gn1a* 基因组合; 而在短日照条件下, 则采用 *Ghd7*、*hd3a*、*RFT1* 和 *gn1a* 基因组合。该策略应用于空育 131 品种的改良, 在北京和海南两地, 产量分别显著提高了 69.1%和 93.7%^[81]。这一研究不仅显著增强了改良水稻品种的区域适应性, 也为水稻品种地理适应性的拓展奠定了理论基础。

4 当前挑战与未来研究方向

4.1 水稻抽穗期基因调控网络的优化

尽管对抽穗期关键调控基因的功能研究已经相当深入, 但要实现抽穗期的精准改良仍然面临许多挑战。一是关键基因的多效性使得改良过程更为复杂。以 *Ghd7* 为例, 作为光周期调控的核心基因, 它不仅影响开花时间, 还参与激素代谢、生物及非生物胁迫响应以及碳氮平衡^[45, 52]。*Ghd7* 的缺失虽然可以缩短抽穗期, 但同时也会引起分蘖数减少和穗粒数下降等连锁反应。这些现象显示, 单基因改良难以绕过多性状耦合的分子基础。二是目前的抽穗期基因调控网络还不能精确预测抽穗期, 这不仅是因为调控网络中仍有许多基因功能未知, 还因为光周期调控具有显著的环境互作和时空特异性。因此在育种过程中需要结合地域条件来设计等位基因组合。

为了应对水稻抽穗期精准改良的挑战, 迫切需要不断发掘并克隆新的抽穗期调控基因, 以完善调控网络。同时, 深入解析现有基因的功能也极为关键。在明确主要调控基因功能及其转录调控网络的基础上, 未来应重点挖掘重要功能基因的等位变异, 研究其在抽穗期微调中的作用, 并加强转录后

水平的研究, 探究蛋白质丰度、修饰及互作在抽穗期调控中的作用。在此基础上, 整合多组学数据, 以解析基因-环境-表观的三维互作网络。

4.2 水稻抽穗期设计育种技术的应用

多基因聚合育种策略在水稻育种领域展现了巨大的潜力。通过分子设计, 聚合不同生态型的抽穗期等位基因(例如 *Hd1/Ghd7/DTH8* 组合)以及其他关键性状基因, 旨在同时满足抽穗期的适应性和高产潜力。生育期动态调控设计是另一个关键的研究方向, 通过开发具有不同功能强度的启动子(例如编辑 *Hd1/Ghd7* 启动子), 实现了抽穗期的精准时空调控^[88]。表观遗传编辑技术也为水稻育种带来了新的思路, 通过靶向修饰组蛋白修饰酶(例如 SDG725 调控 H3K36me3)或 DNA 甲基化酶, 有助于产生优良的表观等位变异。此外, 环境智能型品种的开发也是未来育种的重要方向, 例如, 可以在成花关键基因(例如 FAC 复合体)的启动子区域插入激素感知等环境响应元件, 赋予水稻环境感知开关功能, 通过外源激素动态调节营养生长期, 以增强水稻对极端气候环境的耐受性。尽管水稻抽穗期调控网络的解析与育种应用仍面临基因多效性、环境互作和表观遗传复杂性等挑战, 但未来借助跨学科技术的突破, 推动“设计型”水稻品种的创制, 实现高产、稳产与气候适应性的协同提升, 将是该领域的重要发展方向。

参考文献:

- [1] Yano M, Katayose Y, Ashikari M, Yamanouchi U, Monna L, Fuse T, Baba T, Yamamoto K, Umehara Y, Nagamura Y, Sasaki T. *Hd1*, a major photoperiod sensitivity quantitative trait locus in rice, is closely related to the *Arabidopsis* flowering time gene *CONSTANS*[J]. *The Plant Cell*, 2000, 12(12): 2473-2484.
- [2] Doi K, Izawa T, Fuse T, Yamanouchi U, Kubo T, Shimatani Z, Yano M, Yoshimura A. *Ehd1*, a B-type response regulator in rice, confers short-day promotion of flowering and controls FT-like gene expression independently of *Hd1*[J]. *Genes & Development*, 2004, 18(8): 926-936.
- [3] Xue W, Xing Y, Weng X, Zhao Y, Tang W, Wang L, Zhou H, Yu S, Xu C, Li X, Zhang Q. Natural variation in *Ghd7* is an important regulator of heading date and yield potential in rice[J]. *Nature Genetics*, 2008, 40(6): 761-767.
- [4] Sun K, Huang M, Zong W, Xiao D, Lei C, Luo Y, Song Y, Li S, Hao Y, Luo W, Xu B, Guo X, Wei G, Chen L, Liu Y G, Guo J. *Hd1*, *Ghd7*, and *DTH8* synergistically determine the rice heading date and yield-related agronomic traits [J]. *Journal of Genetics and Genomics*, 2022, 49(5): 437-447.
- [5] Cao S, Luo X, Xu D, Tian X, Song J, Xia X, Chu C, He Z. Genetic architecture underlying light and temperature mediated flowering in *Arabidopsis*, rice, and temperate cereals[J]. *The New Phytologist*, 2021, 230(5): 1731-1745.
- [6] Lin X, Huang Y, Rao Y, Ouyang L, Zhou D, Zhu C, Fu J, Chen C, Yin J, Bian J, He H, Zou G, Xu J. A base substitution in *OsphyC* disturbs its Interaction with *OsphyB* and affects flowering time and chlorophyll synthesis in rice[J]. *BMC Plant Biology*, 2022, 22(1): 612.
- [7] Takano M, Inagaki N, Xie X, Kiyota S, Baba-Kasai A, Tanabata T, Shinomura T. Phytochromes are the sole photoreceptors for perceiving red/far-red light in rice[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2009, 106(34): 14705-14710.
- [8] Singh S, Vergish S, Jain N, Sharma A K, Khurana P, Khurana J P. *OsCRY2* and *OsFBO10* co-regulate photomorphogenesis and photoperiodic flowering in indica rice[J]. *Plant Science*, 2023, 330: 111631.
- [9] Li C, Liu X J, Yan Y, Alam M S, Liu Z, Yang Z K, Tao R F, Yue E K, Duan M H, Xu J H. *OsLHY* is involved in regulating flowering through the *Hd1*- and *Ehd1*-mediated pathways in rice (*Oryza sativa* L.)[J]. *Plant Science*, 2022, 315: 111145.
- [10] Lee S J, Kang K, Lim J H, Paek N C. Natural alleles of *CIRCADIAN CLOCK ASSOCIATED1* contribute to rice cultivation by fine-tuning flowering time[J]. *Plant Physiology*, 2022, 190(1): 640-656.
- [11] Murakami M, Ashikari M, Miura K, Yamashino T, Mizuno T. The evolutionarily conserved OsPRR quintet: Rice pseudo-response regulators implicated in circadian rhythm[J]. *Plant & Cell Physiology*, 2003, 44(11): 1229-1236.
- [12] Lee Y S, An G. OsGI controls flowering time by modulating rhythmic flowering time regulators preferentially under short day in rice[J]. *Journal of Plant Biology*, 2015, 58(2): 137-145.
- [13] Xu P, Zhang Y, Wen X, Yang Q, Liu L, Hao S, Li J, Wu Z, Shah L, Sohail A, Liu Q, Sun L, Hong Y, Chen D, Shen X, Zhan X, Cheng S, Cao L, Wu W. The clock component OsLUX regulates rice heading through recruiting OsELF3-1 and OsELF4s to repress *Hd1* and *Ghd7*[J]. *Journal of Advanced Research*, 2023, 48: 17-31.
- [14] Cai L, Hao B, Xu Z, Cui S, Wu Q, Lee J, Hou H, Hu Y, Zhu L, Wang J, Li W, Chang K, Shao W, Zhu S, Gan X, Li C, Jiang L, Tian Y, Liu X, Liu S, Chen L, Wang H, Zhou S, Wan J. ELD1 mediates photoperiodic flowering via *OsCCA1* alternative splicing and interacts with phytochrome signaling in rice[J]. *Nature Communications*, 2025, 16(1): 5329.
- [15] Zong W, Ren D, Huang M, Sun K, Feng J, Zhao J, Xiao D, Xie W, Liu S, Zhang H, Qiu R, Tang W, Yang R, Chen H, Xie X, Chen L, Liu Y G, Guo J. Strong photoperiod sensitivity is controlled by cooperation and competition among *Hd1*, *Ghd7* and *DTH8* in rice heading[J]. *The New Phytologist*, 2021, 229(3): 1635-1649.
- [16] Park S J, Kim S L, Lee S, Je B I, Piao H L, Park S H, Kim C M, Ryu C H, Park S H, Xuan Y H, Colasanti J, An G, Han C D. Rice *Indeterminate 1* (*OsId1*) is necessary for the expression of *Ehd1* (Early heading date 1) regardless of photoperiod[J]. *The Plant Journal*, 2008,

- 56(6): 1018-1029.
- [17] Gao H, Zheng X M, Fei G, Chen J, Jin M, Ren Y, Wu W, Zhou K, Sheng P, Zhou F, Jiang L, Wang J, Zhang X, Guo X, Wang J L, Cheng Z, Wu C, Wang H, Wan J M. *Ehd4* encodes a novel and *Oryza*-genus-specific regulator of photoperiodic flowering in rice[J]. *PLoS Genetics*, 2013, 9(2): e1003281.
 - [18] Kim S L, Lee S, Kim H J, Nam H G, An G. *OsMADS51* is a short-day flowering promoter that functions upstream of *Ehd1*, *OsMADS14*, and *Hd3a*[J]. *Plant Physiology*, 2007, 145(4): 1484-1494.
 - [19] Tamaki S, Matsuo S, Wong H L, Yokoi S, Shimamoto K. Hd3a protein is a mobile flowering signal in rice[J]. *Science*, 2007, 316(5827): 1033-1036.
 - [20] Komiya R, Ikegami A, Tamaki S, Yokoi S, Shimamoto K. Hd3a and RFT1 are essential for flowering in rice[J]. *Development*, 2008, 135(4): 767-774.
 - [21] Komiya R, Yokoi S, Shimamoto K. A gene network for long-day flowering activates *RFT1* encoding a mobile flowering signal in rice[J]. *Development*, 2009, 136(20): 3443-3450.
 - [22] Taoka K I, 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[J]. *Nature*, 2011, 476(7360): 332-335.
 - [23] Pasriga R, Yoon J, Cho L H, An G. Overexpression of *RICE FLOWERING LOCUS T 1* (*RFT1*) induces extremely early flowering in rice[J]. *Molecules and Cells*, 2019, 42(5): 406-417.
 - [24] Peng Q, Zhu C, Liu T, Zhang S, Feng S, Wu C. Phosphorylation of OsFD1 by OsCIPK3 promotes the formation of RFT1-containing florigen activation complex for long-day flowering in rice[J]. *Molecular Plant*, 2021, 14(7): 1135-1148.
 - [25] Song S, Chen Y, Liu L, Wang Y, Bao S, Zhou X, Teo Z W N, Mao C, Gan Y, Yu H. OsFTIP1-mediated regulation of florigen transport in rice is negatively regulated by the ubiquitin-like domain kinase OsUbdK γ 4[J]. *The Plant Cell*, 2017, 29(3): 491-507.
 - [26] Zheng R, Meng X, Hu Q, Yang B, Cui G, Li Y, Zhang S, Zhang Y, Ma X, Song X, Liang S, Li Y, Li J, Yu H, Luan W. OsFTL12, a member of FT-like family, modulates the heading date and plant architecture by florigen repression complex in rice[J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2023, 21(7): 1343-1360.
 - [27] Chai J, Zhu S, Li C, Wang C, Cai M, Zheng X, Zhou L, Zhang H, Sheng P, Wu M, Jin X, Cheng Z, Zhang X, Lei C, Ren Y, Lin Q, Zhou S, Guo X, Wang J, Zhao Z, Wan J. OsRE1 interacts with OsRIP1 to regulate rice heading date by finely modulating *Ehd1* expression[J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2021, 19(2): 300-310.
 - [28] Zhang H, Zhu S, Liu T, Wang C, Cheng Z, Zhang X, Chen L, Sheng P, Cai M, Li C, Wang J, Zhang Z, Chai J, Zhou L, Lei C, Guo X, Wang J, Wang J, Jiang L, Wu C, Wan J. DELAYED HEADING DATE1 interacts with OsHAP5C/D, delays flowering time and enhances yield in rice[J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2019, 17(2): 531-539.
 - [29] Liu T, Zhang H, Zhou L, Zhang X, Zhou C, Li S, Cheng Z, Guo X, Zhu S, Wan J. DELAYED HEADING DATE3, encoding a heat shock transcription factor, delays flowering time and improves yield in rice (*Oryza sativa* L.)[J]. *Agriculture*, 2022, 12(7): 1022.
 - [30] Cai M, Zhu S, Wu M, Zheng X, Wang J, Zhou L, Zheng T, Cui S, Zhou S, Li C, Zhang H, Chai J, Zhang X, Jin X, Cheng Z, Zhang X, Lei C, Ren Y, Lin Q, Guo X, Zhao L, Wang J, Zhao Z, Jiang L, Wang H, Wan J. *DHD4*, a CONSTANS-like family transcription factor, delays heading date by affecting the formation of the FAC complex in rice[J]. *Molecular Plant*, 2021, 14(2): 330-343.
 - [31] Matsubara K, Yamanouchi U, Nonoue Y, Sugimoto K, Wang Z X, Minobe Y, Yano M. *Ehd3*, encoding a plant homeodomain finger-containing protein, is a critical promoter of rice flowering[J]. *The Plant Journal*, 2011, 66(4): 603-612.
 - [32] Ryu C H, Lee S, Cho L H, Kim S L, Lee Y S, Choi S C, Jeong H J, Yi J, Park S J, Han C D, An G. *OsMADS50* and *OsMADS56* function antagonistically in regulating long day (LD)-dependent flowering in rice[J]. *Plant, Cell & Environment*, 2009, 32(10): 1412-1427.
 - [33] Han S H, Yoo S C, Lee B D, An G, Paek N C. Rice FLAVIN-BINDING, KELCH REPEAT, F-BOX 1 (*OsFKF1*) promotes flowering independent of photoperiod[J]. *Plant, Cell & Environment*, 2015, 38(12): 2527-2540.
 - [34] Kim S K, Yun C H, Lee J H, Jang Y H, Park H Y, Kim J K. *OsCO3*, a *CONSTANS*-LIKE gene, controls flowering by negatively regulating the expression of FT-like genes under SD conditions in rice[J]. *Planta*, 2008, 228(2): 355-365.
 - [35] Li D, Yang C, Li X, Gan Q, Zhao X, Zhu L. Functional characterization of rice OsDof12[J]. *Planta*, 2009, 229(6): 1159-1169.
 - [36] Wu W, Zheng X M, Lu G, Zhong Z, Gao H, Chen L, Wu C, Wang H J, Wang Q, Zhou K, Wang J L, Wu F, Zhang X, Guo X, Cheng Z, Lei C, Lin Q, Jiang L, Wang H, Ge S, Wan J. Association of functional nucleotide polymorphisms at *DTH2* with the northward expansion of rice cultivation in Asia[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2013, 110(8): 2775-2780.
 - [37] Pan T, He M, Liu H, Tian X, Wang Z, Yu X, Miao X, Li X. Transcription factor bZIP65 delays flowering via suppressing *Ehd1* expression in rice[J]. *Molecular Breeding*, 2022, 42(10): 63.
 - [38] Li X, Tian X, He M, Liu X, Li Z, Tang J, Mei E, Xu M, Liu Y, Wang Z, Guan Q, Meng W, Fang J, Zhang J, Bu Q. *bZIP71* delays flowering by suppressing *Ehd1* expression in rice[J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2022, 64(7): 1352-1363.
 - [39] Jiang P, Wang S, Zheng H, Li H, Zhang F, Su Y, Xu Z, Lin H, Qian Q, Ding Y. SIP1 participates in regulation of flowering time in rice by recruiting OsTrx1 to Ehd1[J]. *The New Phytologist*, 2018, 219(1): 422-435.
 - [40] Xuan H, Shi N, Chen J, Jiang Y, Zhang H, Chu C, Li S, Chen X, Yang H. Physical coupling of H3K4me3 demethylases and Polycomb repressive complex 2 to accelerate flowering in rice[J]. *Plant Physiology*, 2024, 195(3): 1802-1806.

- [41] Hori K, Ogiso-Tanaka E, Matsubara K, Yamanouchi U, Ebana K, Yano M. *Hd16*, a gene for casein kinase I, is involved in the control of rice flowering time by modulating the day-length response[J]. *The Plant Journal*, 2013, 76(1): 36-46.
- [42] Kwon C T, Koo B H, Kim D, Yoo S C, Paek N C. Casein kinases I and 2 α phosphorylate *Oryza sativa* pseudo-response regulator 37 (OsPRR37) in photoperiodic flowering in rice[J]. *Molecules and Cells*, 2015, 38(1): 81-88.
- [43] Luan W, Chen H, Fu Y, Si H, Peng W, Song S, Liu W, Hu G, Sun Z, Xie D, Sun C. The effect of the crosstalk between photoperiod and temperature on the heading-date in rice[J]. *PLoS One*, 2009, 4(6): e5891.
- [44] Song Y, Gao Z, Luan W. Interaction between temperature and photoperiod in regulation of flowering time in rice[J]. *Science China Life Sciences*, 2012, 55(3): 241-249.
- [45] Weng X, Wang L, Wang J, Hu Y, Du H, Xu C, Xing Y, Li X, Xiao J, Zhang Q. *Grain number, plant height, and heading date 7* is a central regulator of growth, development, and stress response[J]. *Plant Physiology*, 2014, 164(2): 735-747.
- [46] Guo T, Mu Q, Wang J, Vanous A E, Onogi A, Iwata H, Li X, Yu J. Dynamic effects of interacting genes underlying rice flowering-time phenotypic plasticity and global adaptation[J]. *Genome Research*, 2020, 30(5): 673-683.
- [47] Zhang C, Liu J, Zhao T, Gomez A, Li C, Yu C, Li H, Lin J, Yang Y, Liu B, Lin C. A drought-inducible transcription factor delays reproductive timing in rice[J]. *Plant Physiology*, 2016, 171(1): 334-343.
- [48] Wang Y, Lu Y, Guo Z, Ding Y, Ding C. *RICE CENTRORADIALIS 1*, a TFL1-like gene, responses to drought stress and regulates rice flowering transition[J]. *Rice (N Y)*, 2020, 13(1): 70.
- [49] Castro Marín I, Loef I, Bartetzko L, Searle I, Coupland G, Stitt M, Osuna D. Nitrate regulates floral induction in *Arabidopsis*, acting independently of light, gibberellin and autonomous pathways[J]. *Planta*, 2011, 233(3): 539-552.
- [50] Ye T, Li Y, Zhang J, Hou W, Zhou W, Lu J, Xing Y, Li X. Nitrogen, phosphorus, and potassium fertilization affects the flowering time of rice (*Oryza sativa* L.)[J]. *Global Ecology and Conservation*, 2019, 20: e00753.
- [51] Zhang S, Zhang Y, Li K, Yan M, Zhang J, Yu M, Tang S, Wang L, Qu H, Luo L, Xuan W, Xu G. Nitrogen mediates flowering time and nitrogen use efficiency via floral regulators in rice[J]. *Current Biology*, 2021, 31(4): 671-683.e5.
- [52] Wang Q, Su Q, Nian J, Zhang J, Guo M, Dong G, Hu J, Wang R, Wei C, Li G, Wang W, Guo H S, Lin S, Qian W, Xie X, Qian Q, Chen F, Zuo J. The Ghd7 transcription factor represses *ARE1* expression to enhance nitrogen utilization and grain yield in rice[J]. *Molecular Plant*, 2021, 14(6): 1012-1023.
- [53] Liang L, Zhang Z, Cheng N, Liu H, Song S, Hu Y, Zhou X, Zhang J, Xing Y. The transcriptional repressor OsPRR73 links circadian clock and photoperiod pathway to control heading date in rice[J]. *Plant, Cell & Environment*, 2021, 44(3): 842-855.
- [54] Sun C, Zhang K, Zhou Y, Xiang L, He C, Zhong C, Li K, Wang Q, Yang C, Wang Q, Chen C, Chen D, Wang Y, Liu C, Yang B, Wu H, Chen X, Li W, Wang J, Xu P, Wang P, Fang J, Chu C, Deng X. Dual function of clock component OsLHY sets critical day length for photoperiodic flowering in rice[J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2021, 19(8): 1644-1657.
- [55] Matsubara K, Ogiso-Tanaka E, Hori K, Ebana K, Ando T, Yano M. Natural variation in *Hd17*, a homolog of *Arabidopsis* *ELF3* that is involved in rice photoperiodic flowering[J]. *Plant & Cell Physiology*, 2012, 53(4): 709-716.
- [56] Wang X, He Y, Wei H, Wang L. A clock regulatory module is required for salt tolerance and control of heading date in rice[J]. *Plant, Cell & Environment*, 2021, 44(10): 3283-3301.
- [57] Zhang L, Zhang F, Zhou X, Poh T X, Xie L, Shen J, Yang L, Song S, Yu H, Chen Y. The tetratricopeptide repeat protein OsTPR075 promotes heading by regulating florigen transport in rice[J]. *The Plant Cell*, 2022, 34(10): 3632-3646.
- [58] Lee S, Kim J, Han J J, Han M J, An G. Functional analyses of the flowering time gene *OsMADS50*, the putative *SUPPRESSOR OF OVEREXPRESSION OF CO 1/AGAMOUS-LIKE 20 (SOC1/AGL20)* ortholog in rice[J]. *The Plant Journal*, 2004, 38(5): 754-764.
- [59] Li J, Qiu J X, Zeng Q H, Zhuang Y, Zhang N, Xu S X, Jin J, Dong Z C, Chen L, Huang W. OsTOC1 plays dual roles in the regulation of plant circadian clock by functioning as a direct transcription activator or repressor[J]. *Cell Reports*, 2023, 42(7): 112765.
- [60] Cho LH, Yoon J, Pasriga R, An G. Homodimerization of *Ehd1* is required to induce flowering in rice[J]. *Plant Physiology*, 2016, 170(4): 2159-2171.
- [61] Yin Y, Yan Z, Guan J, Huo Y, Wang T, Li T, Cui Z, Ma W, Wang X, Chen W. Two interacting basic helix-loop-helix transcription factors control flowering time in rice[J]. *Plant Physiology*, 2023, 192(1): 205-221.
- [62] Cerise M, Giaume F, Galli M, Khahani B, Lucas J, Podico F, Tavakol E, Parcy F, Gallavotti A, Brambilla V, Fornara F. OsFD4 promotes the rice floral transition via florigen activation complex formation in the shoot apical meristem[J]. *The New Phytologist*, 2021, 229(1): 429-443.
- [63] Brambilla V, Martignago D, Goretta D, Cerise M, Somssich M, de Rosa M, Galbiati F, Shrestha R, Lazzaro F, Simon R, Fornara F. Antagonistic transcription factor complexes modulate the floral transition in rice[J]. *The Plant Cell*, 2017, 29(11): 2801-2816.
- [64] Matsubara K, Yamanouchi U, Wang Z X, Minobe Y, Izawa T, Yano M. *Ehd2*, a rice ortholog of the maize *INDETERMINATE1* gene, promotes flowering by up-regulating *Ehd1*[J]. *Plant Physiology*, 2008, 148(3): 1425-1435.
- [65] Fan X, Wang P, Qi F, Hu Y, Li S, Zhang J, Liang L, Zhang Z, Liu J, Xiong L, Xing Y. The CCT transcriptional activator Ghd2 constantly delays the heading date by upregulating *CO3* in rice[J]. *Journal of Genetics and Genomics*, 2023, 50(10): 755-764.
- [66] Lee Y S, Jeong D H, Lee D Y, Yi J, Ryu C H, Kim S L, Jeong H J, Choi S C, Jin P, Yang J, Cho L H, Choi H, An G. *OsCOL4* is a constitutive flowering repressor upstream of *Ehd1* and downstream of *OsphyB*[J]. *The*

- Plant Journal*, 2010, 63(1): 18-30.
- [67] Wu W, Zhang Y, Zhang M, Zhan X, Shen X, Yu P, Chen D, Liu Q, Sinumporn S, Hussain K, Cheng S, Cao L. The rice CONSTANS-like protein OsCOL15 suppresses flowering by promoting *Ghd7* and repressing *RID1*[J]. *Biochemical and Biophysical Research Communications*, 2018, 495(1): 1349-1355.
- [68] Ogiso E, Takahashi Y, Sasaki T, Yano M, Izawa T. The role of casein kinase II in flowering time regulation has diversified during evolution[J]. *Plant Physiology*, 2010, 152(2): 808-820.
- [69] Deng L, Li L, Zhang S, Shen J, Li S, Hu S, Peng Q, Xiao J, Wu C. Suppressor of *rid1* (*SID1*) shares common targets with *RID1* on florigen genes to initiate floral transition in rice[J]. *PLoS Genetics*, 2017, 13(2): 1006642.
- [70] Jeong H J, Yang J, Cho L H, An G. *OsVIL1* controls flowering time in rice by suppressing *OsLF* under short days and by inducing *Ghd7* under long days[J]. *Plant Cell Reports*, 2016, 35(4): 905-920.
- [71] Zhang X, Feng Q, Miao J, Zhu J, Zhou C, Fan D, Lu Y, Tian Q, Wang Y, Zhan Q, Wang Z Q, Wang A, Zhang L, Shangguan Y, Li W, Chen J, Weng Q, Huang T, Tang S, Si L, Huang X, Wang Z X, Han B. The WD40 domain-containing protein Ehd5 positively regulates flowering in rice (*Oryza sativa*)[J]. *The Plant Cell*, 2023, 35(11): 4002-4019.
- [72] Zhang B, Liu H, Qi F, Zhang Z, Li Q, Han Z, Xing Y. Genetic interactions among *Ghd7*, *Ghd8*, *OsPRR37* and *Hd1* contribute to large variation in heading date in rice[J]. *Rice (N Y)*, 2019, 12(1): 48.
- [73] Sun C, Fang J, Zhao T, Xu B, Zhang F, Liu L, Tang J, Zhang G, Deng X, Chen F, Qian Q, Cao X, Chu C. The histone methyltransferase SDG724 mediates H3K36me2/3 deposition at *MADS50* and *RFT1* and promotes flowering in rice[J]. *The Plant Cell*, 2012, 24(8): 3235-3247.
- [74] Shibaya T, Hori K, Ogiso-Tanaka E, Yamanouchi U, Shu K, Kitazawa N, Shomura A, Ando T, Ebana K, Wu J, Yamazaki T, Yano M. *Hd18*, encoding histone acetylase related to *Arabidopsis* FLOWERING LOCUS D, is involved in the control of flowering time in rice[J]. *Plant & Cell Physiology*, 2016, 57(9): 1828-1838.
- [75] Liu B, Liu Y, Wang B, Luo Q, Shi J, Gan J, Shen W H, Yu Y, Dong A. The transcription factor OsSUF4 interacts with SDG725 in promoting H3K36me3 establishment[J]. *Nature Communications*, 2019, 10(1): 2999.
- [76] Xu Z, Li E, Xue G, Zhang C, Yang Y, Ding Y. *OsHUB2* inhibits function of *OsTrx1* in heading date in rice[J]. *The Plant Journal*, 2022, 110(6): 1670-1680.
- [77] Yang Y, Fu D, Zhu C, He Y, Zhang H, Liu T, Li X, Wu C. The RING-finger ubiquitin ligase HAF1 mediates Heading date 1 degradation during photoperiodic flowering in rice[J]. *The Plant Cell*, 2015, 27(9): 2455-2468.
- [78] Zhang J, Zhou X, Yan W, Zhang Z, Lu L, Han Z, Zhao H, Liu H, Song P, Hu Y, Shen G, He Q, Guo S, Gao G, Wang G, Xing Y. Combinations of the *Ghd7*, *Ghd8* and *Hd1* genes largely define the ecogeographical adaptation and yield potential of cultivated rice[J]. *The New Phytologist*, 2015, 208(4): 1056-1066.
- [79] Zhou X, Nong C, Wu B, Zhou T, Zhang B, Liu X, Gao G, Mi J, Zhang Q, Liu H, Liu S, Li Z, He Y, Mou T, Guo S, Li S, Yang Y, Zhang Q, Xing Y. Combinations of *Ghd7*, *Ghd8*, and *Hd1* determine strong heterosis of commercial rice hybrids in diverse ecological regions[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2021, 72(20): 6963-6976.
- [80] Koo B H, Yoo S C, Park J W, Kwon C T, Lee B D, An G, Zhang Z, Li J, Li Z, Paek N C. Natural variation in *OsPRR37* regulates heading date and contributes to rice cultivation at a wide range of latitudes[J]. *Molecular Plant*, 2013, 6(6): 1877-1888.
- [81] Su Q, Wang R, Feng X, Zhao M, Zhu G, Wang Q, Zhang F, Lin S, Zhang Y, Zhu L, Qian Q, Chen F. A new strategy of molecular breeding for optimal heading date and grain yield in rice by modulating elite allelic combinations of *Ghd7*, *Hd3a*, *RFT1* and *Gn1a*[J]. *The Crop Journal*, 2025, 13(2): 490-500.
- [82] Sun K, Zong W, Xiao D, Wu Z, Guo X, Li F, Song Y, Li S, Wei G, Hao Y, Xu B, Li W, Lin Z, Xie W, Liu Y G, Guo J. Effects of the core heading date genes *Hd1*, *Ghd7*, *DTH8* and *PRR37* on yield-related traits in rice[J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2023, 136(11): 227.
- [83] Li X, Liu H, Wang M, Liu H, Tian X, Zhou W, Lü T, Wang Z, Chu C, Fang J, Bu Q. Combinations of *Hd2* and *Hd4* genes determine rice adaptability to Heilongjiang Province, northern limit of China[J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2015, 57(8): 698-707.
- [84] Wang X, Zhou T, Li G, Yao W, Hu W, Wei X, Che J, Yang H, Shao L, Hua J, Li X, Xiao J, Xing Y, Ouyang Y, Zhang Q. A *Ghd7*-centered regulatory network provides a mechanistic approximation to optimal heterosis in an elite rice hybrid[J]. *The Plant Journal*, 2022, 112(1): 68-83.
- [85] Liu J, Yi Q, Dong G, Chen Y, Guo L, Gao Z, Zhu L, Ren D, Zhang Q, Li Q, Li J, Liu Q, Zhang G, Qian Q, Shen L. Improving rice quality by regulating the heading dates of rice varieties without yield penalties[J]. *Plants (Basel)*, 2024, 13(16): 2221.
- [86] Leng Y, Gao Y, Chen L, Yang Y, Huang L, Dai L, Ren D, Xu Q, Zhang Y, Ponce K, Hu J, Shen L, Zhang G, Chen G, Dong G, Gao Z, Guo L, Ye G, Qian Q, Zhu L, Zeng D. Using Heading date 1 preponderant alleles from indica cultivars to breed high-yield, high-quality japonica rice varieties for cultivation in South China[J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2020, 18(1): 119-128.
- [87] Guo X, Sun K, Wu Z, Xiao D, Song Y, Li S, Wei G, Li W, Hao Y, Xu B, Zhang K, Liao N, Hu D, Liu Y G, Zong W, Guo J. Improving yield-related traits by editing the promoter and distal regulatory region of heading date genes *Ghd7* and *PRR37* in elite rice variety Mei Xiang Zhan 2[J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2025, 138(4): 92.
- [88] Zhou S, Cai L, Wu H, Wang B, Gu B, Cui S, Huang X, Xu Z, Hao B, Hou H, Hu Y, Li C, Tian Y, Liu X, Chen L, Liu S, Jiang L, Wan J. Fine-tuning rice heading date through multiplex editing of the regulatory regions of key genes by CRISPR-Cas9[J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2024, 22(3): 751-758.