植物学报 *Chinese Bulletin of Botany* 2026, **61** (1): 1–8, www.sciengine.com/CBB/home
doi: 10.11983/CBB25203 cstr: 32102.14.CBB25203

·热点评述·

成花素FT: 环境感知与发育调控的信号枢纽

牛钰凡, 陈玲玲, 苏晨*, 王雷*

中国科学院植物研究所, 北京 100093

摘要 FT (FLOWERING LOCUS T)是一种由叶片合成并可向顶端分生组织移动的信号蛋白, 作为成花素在开花诱导与发育转变中发挥核心作用。近年来, 围绕FT合成、运输以及成花素激活复合体(FAC)的组装和调控机制等方面的研究取得了重要进展, 为理解植物发育调控网络奠定了坚实基础。近日, 一项最新研究整合了蛋白-DNA互作、液-液相分离及发育时空表达等多重调控机制, 将传统的静态FAC模型拓展为动态、多层次的组装模型, 为理解植物如何整合环境信号以调控生殖发育提供了新的分子视角。鉴于此, 本文系统梳理了有关FT与FAC的研究进展和当前亟待解决的关键问题, 并展望了未来的发展方向, 以期为深入解析植物发育调控机制以及作物育种应用提供新思路。

关键词 成花素FT, 成花素激活复合体(FAC), 开花时间, 植物发育调控

牛钰凡, 陈玲玲, 苏晨, 王雷 (2026). 成花素FT: 环境感知与发育调控的信号枢纽. 植物学报 **61**, 1–8.

自“成花素(florigen)”概念提出以来, 植物如何在适宜季节启动开花一直是发育生物学的核心问题。20年前对FT (FLOWERING LOCUS T)的鉴定不仅将这一长期假说具象为可追踪的分子信号, 而且揭示了叶片至顶端分生组织间通过可移动分子实现发育决策的基本模式(Kobayashi et al., 1999; Corbesier et al., 2007; Tamaki et al., 2007)。随后, 研究发现FT可与FD及14-3-3蛋白形成成花素激活复合体(FLORIGEN ACTIVATION COMPLEX, FAC), 成为连接光周期感知与生殖转变的关键枢纽(Abe et al., 2005; Wigge et al., 2005; Taoka et al., 2011)。近期, Gao等(2025)在*Nature*杂志上发表重要研究成果, 系统阐述了拟南芥(*Arabidopsis thaliana*) FAC的组装机制与时空分布规律, 为理解植物如何整合环境信号精准调控开花时间提供了全新视角。

1 FT的合成与运输

开花是植物从营养生长到生殖生长的关键转折点, 对植物的繁殖和适应性至关重要。成花素FT是拟南芥开花信号的核心分子, 属于磷脂酰乙醇胺结合蛋白(PHOSPHATIDYLETHANOLAMINE-BINDING PROTEIN, PEBP)家族, 是一个由175个氨基酸构成的小分子蛋白。*FT*主要在叶片维管束组织中表达, 尤其是筛管伴生细胞中。光周期和温度等环境信号共同调控其转录, 进而精确控制启动成花(Corbesier et al., 2007; Tamaki et al., 2007)。转录因子CO (CONSTANS)是连接光周期感知与*FT*激活的关键枢纽。长日照条件下, CO蛋白在午后特异性积累, 通过其CCT结构域结合到*FT*启动子近端的2个CO响应元件(COREs)上, 诱导DNA环化, 激活*FT*转录(Tiwari et al., 2010; Cao et al., 2014)。

成花素FT最关键的生物学特征之一是能够从叶片韧皮部伴胞(companion cells, CCs)长距离运输至茎尖分生组织(shoot apical meristem, SAM), 从而诱导花芽分化(图1A)。研究发现, FT蛋白是长距离运输后引起开花的主要信号分子(Corbesier et al., 2007; Jaeger and Wigge, 2007; Lin et al., 2007)。Gao等(2025)通过*gFT::FT-Venus-Halo-Venus*幼苗, 也发现融合蛋白分子量过大无法运输的FT不能回补突变体的晚花表型, 进一步说明细胞间移动对于FT功能的重要性。

目前的证据表明, FT从叶片韧皮部伴胞装载进入

收稿日期: 2025-11-12; 接受日期: 2025-11-13
基金项目: 国家自然科学基金(No.32430079, No.32370307)
* 通讯作者。E-mail: suchen@ibcas.ac.cn; wanglei@ibcas.ac.cn

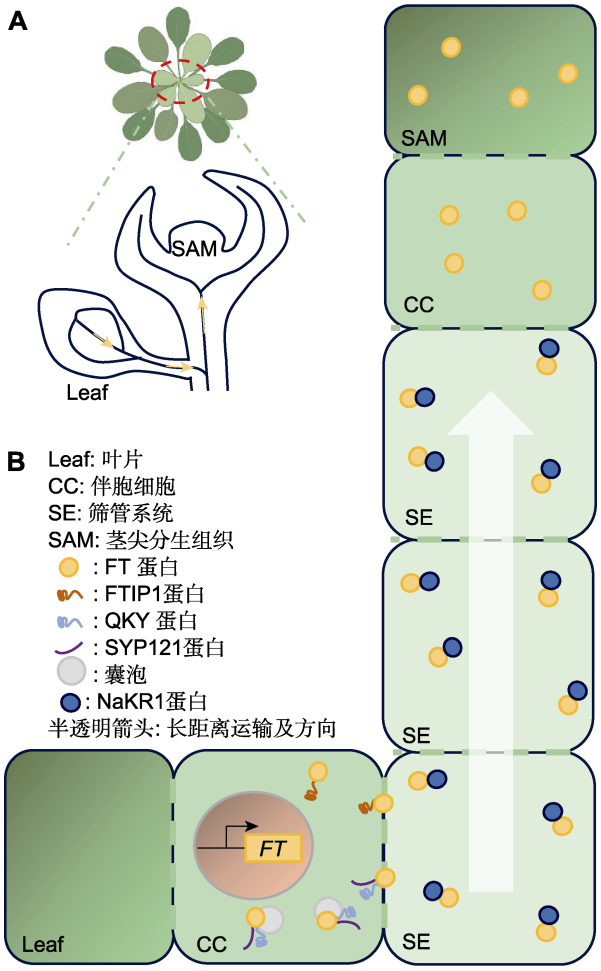


图1 FT (FLOWERING LOCUS T)的运输示意图
(A) 拟南芥FT从叶片伴胞细胞运送到茎尖分生组织(SAM)的过程示意图(箭头表示运输方向); **(B)** 拟南芥FT在伴胞细胞中与FTIP1和QKY-SYP121复合体互作，进入筛管系统，在筛管中与NaKR1蛋白互作以进行长距离运输至茎尖分生组织。

Figure 1 Schematic of FLOWERING LOCUS T (FT) protein transport
(A) A diagram of FT protein movement from leaf companion cells to the shoot apical meristem (SAM) in *Arabidopsis* (with arrows indicating the direction of transport); **(B)** FT interacts with FTIP1 and the QKY-SYP121 complex in companion cells to enter the phloem sieve-tube system, within the sieve tubes, FT associates with NaKR1 to facilitate long-distance transport to the SAM.

筛管系统主要依赖2条功能上冗余的主动运输途径(图1B)。一条运输通路：内质网定位的MCTP (MULTIPLE C2 DOMAIN AND TRANS-MEMBRANE PROTEIN)蛋白家族成员FTIP1 (FT-INTERACTING PROTEIN 1)直接与FT蛋白互作，并利用内质网延伸结构，将FT从叶片韧皮部伴胞定向输出至筛管系统(Liu et al., 2012)。另一条运输通路：QKY (QUIRKY)与膜定位的SNARE (SOLUBLE N-ETHYLMALEIMIDE-SENSITIVE FACTOR ATTACHMENT PROTEIN RECEPTOR)蛋白家族成员SYP121 (SYNTAXIN OF PLANTS 121)组成的蛋白复合体与FT蛋白互作，通过囊泡运输来扩大胞间连丝的孔径，协同完成FT跨膜转运(Liu et al., 2019)。

FT蛋白进入筛管系统后，其长距离运输过程依赖于NaKR1 (SODIUM POTASSIUM ROOT DEFECTIVE 1) (图1B)。NaKR1主要在筛管中表达，能够与FT蛋白直接互作，增强其在韧皮部的稳定性与移动性(Zhu et al., 2016)。此外，Myb类转录因子FE (ALTERED PHLOEM DEVELOPMENT, APL)能够持续激活*FTIP1*和*NaKR1*这2个FT转运蛋白基因，确保FT蛋白在黄昏后迅速从叶片运输至顶端分生组织(Abe et al., 2015)。

FT蛋白被运输到茎尖分生组织后，需要从韧皮部卸载，并被正确导向到靶细胞的细胞核，这一阶段的调控机制与叶片中的装载过程截然不同(Lough and Lucas, 2006) (图1B)。卸载过程主要由胞间连丝的通透性决定，不再依赖FTIP1或QKY蛋白，而是受到胼胝质(callose)动态沉积的调控(Endo et al., 2018)。

令人惊讶的是，Gao等(2025)的最新研究使用不可移动的*gFT::FT-Venus-Halo-Venus*幼苗观测SAM中的累积情况，发现长日照早期12或13天时，FT信号在SAM基部的维管组织中完全检测不到，但第14天，信号在腋生叶的背轴侧明显出现；第15天时，在开始进入花分化的原基中也出现强烈信号。这些结果提示FT可能存在2个时序与空间上分离的表达模式：初期，FT在叶片维管中转录，蛋白从叶片移动至SAM；随后，在原基中也出现局部FT转录(Gao et al., 2025)。考虑到*gFT::FT-Venus-Halo-Venus*幼苗无法补偿*ft-10*的晚花表型，表明经由叶片运输至SAM的FT蛋白发挥主要作用，后期原基中出现的局部转录的FT功能仍未知，其如何发生也值得进一步探索。

2 FAC的结构动态与分子机制

成花素蛋白本身并非转录因子，但研究发现FT能够

与碱性亮氨酸拉链(basic leucine zipper, bZIP)转录因子FD形成复合体, 并依赖FD与靶基因启动子的结合以激活下游开花基因的表达, 从而实现成花诱导的转录调控(Abe et al., 2005, 2019; Wigge et al., 2005; Collani et al., 2019)。FT-FD复合体的发现在分子层面揭示了植物成花素的作用原理, 为该领域的后续研究奠定了基础。随后, 在水稻(*Oryza sativa*)研究中, Taoka等(2011)进一步揭示了FT类蛋白、14-3-3蛋白与FD的三元复合体, 并正式提出“成花素激活复合体(FAC)”概念, 使成花素调控模型得以系统化并成为后续研究的核心框架。

在水稻中, 成花素激活复合体的形成主要依赖*FT*基因的同源基因: *Hd3a* (*HEADING DATE 3A*)和*RFT1* (*RICE FLOWERING LOCUS T 1*) (Tamaki et al., 2007; Komiya et al., 2008, 2009)。其中, Hd3a蛋白在叶片中合成后可通过韧皮部长距离运输至茎尖分生组织, 是诱导短日照下开花的主要信号。*RFT1*主要在长日照条件下在叶片中转录, 其蛋白同样能运输至茎尖分生组织, 促进长日照下的开花转变(Komiya et al., 2008)。水稻FAC的组装起始于细胞质中Hd3a与14-3-3蛋白GF14c的特异性互作。OsFD1作为拟南芥FD在水稻中的同源蛋白虽无法直接与Hd3a结合, 但其能够与GF14c或GF14b发生互作。因此, Hd3a与GF14c在细胞质中首先形成复合物, 被引导进入细胞核后与OsFD1进一步组装成稳定的FAC, 从而激活拟南芥*AP1*同源基因*OsMADS14*与*OsMADS15*的转录, 最终启动开花程序(Purwestri et al., 2009; Taoka et al., 2011, 2013)。

基于上述研究, Taoka等(2011)利用晶体衍射技术, 成功解析了由Hd3a、GF14c与OsFD1构成的水稻FAC在2.4 Å分辨率下的三维结构, 从而在原子层面揭示了该复合体的组装机制。研究表明, 水稻FAC是由两分子Hd3a、两分子14-3-3蛋白(GF14c)以及两分子OsFD1所构成的异源六聚体。在该结构中, 2个Hd3a单体分别结合于14-3-3二聚体C端外侧, 整体形成“W”形空间构象; 而OsFD1的C端需在S192位点发生磷酸化修饰后, 进一步结合于“W”形结构内侧的基部拐角区域, 最终完成FAC的组装(图2A)。结构分析显示, Hd3a与OsFD1在14-3-3蛋白上的结合位点相距超过20 Å, 表明两者在空间上相互独立, 并无直接接触。体外实验进一步证实, 在缺乏14-3-3蛋白的情况下, Hd3a与OsFD1之间无法发生相互作用, 说明14-3-3在复合体形成过程中发挥关键的桥梁作用(Taoka et al., 2011, 2013)。

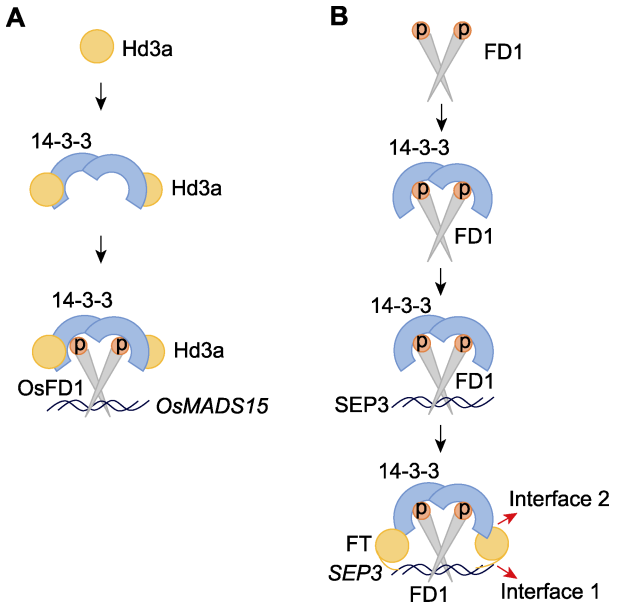


图2 FAC (FLORIGEN ACTIVATION COMPLEX)的组装机制 **(A)** 水稻中FAC组装机制, 14-3-3作为“桥梁”连接Hd3a和OsFD1; **(B)** 拟南芥中FAC组装机制, FT通过2个独立的分子界面与已结合DNA的FD-14-3-3复合体相互作用。图中p代表磷酸化, 双螺旋代表靶基因。

Figure 2 Assembly mechanisms of the FLORIGEN ACTIVATION COMPLEX (FAC)
(A) In rice, 14-3-3 proteins act as a molecular bridge that links Hd3a to OsFD1; **(B)** In *Arabidopsis*, FT interacts with the FD-14-3-3 complex, which is already bound to DNA, through two independent molecular interfaces. “p” indicate phosphorylation, and the double helix denote the target gene.

有趣的是, Gao等(2025)的最新研究通过共聚焦显微成像、RNAscope原位杂交、生化分析与蛋白结构建模等多层次实验手段, 系统解析了拟南芥FAC的组装机制, 颠覆了将14-3-3蛋白视作静态桥梁的传统观点。研究发现, FT并非被动地依赖14-3-3蛋白招募到复合物, 而是通过2个独立的分子界面与DNA结合的FD-14-3-3复合体相互作用(图2B)。其中, 第1个界面位于FT的C端尾部无序区, 通过其3个保守的精氨酸残基(R166、R173和R174)直接结合DNA, 这是以往从未被发现的; 而第2个界面则依赖FT上的保守氨基酸位点F101与14-3-3蛋白结合。当第1个互作界面发生突变时, FT无法被招募到复合物, 且不能恢复

*ft-10*突变体的晚开花表型，这表明DNA的参与对FAC的组装具有至关重要的作用(Gao et al., 2025)。

进一步研究发现，14-3-3除作为衔接蛋白，还扮演着关键的“分子伴侣”角色。结构与生化分析显示，FD是一种高度无序蛋白(intrinsically disordered protein, IDP)，具有液-液相分离(liquid-liquid phase separation, LLPS)倾向，易形成凝聚体，从而削弱其DNA结合活性。而当FD在T282位点发生磷酸化后，可与14-3-3蛋白结合。14-3-3在结合后能够抑制FD的相分离，促进其形成有活性的二聚体，并增强其与DNA结合的效率和特异性(Gao et al., 2025)。

该项研究将传统的“三元静态复合物”模型拓展为多层次、动态组装模型。其整合了蛋白-DNA互作、液-液相分离及发育时空表达等多重调控机制，为理解植物如何整合环境信号、实现精准发育提供了新视角，为探索植物发育与环境适应的相互作用开辟了新方向。

3 FT-TFL1的拮抗调控机制

在植物开花调控网络中，外界环境常通过调节FT的转录与蛋白积累来控制开花时序，在FT蛋白形成FAC并启动下游生殖转变的过程中，还受到多重蛋白因子的精细调控，其中最典型的调控因子就是TFL1 (TERMINAL FLOWER 1)。尽管TFL1与FT同属PEBP家族，且在氨基酸序列和三维结构上高度保守，但它却发挥着与FT相反的生物学功能(Ahn et al., 2006)。在拟南芥中，TFL1能在细胞核内与FD结合，并抑制*AP1*、*LFY*和*SEP3*等靶基因的转录，因此被称为成花素抑制复合体(FLORIGEN REPRESSION COMPLEX, FRC) (Hanano and Goto, 2011)。在水稻中，与TFL1功能类似的RCN (RICE CENTRORADIALIS)基因家族也参与FAC的拮抗调控。更为关键的是，对水稻的分子与结构研究解析了FRC的作用机制：由于RCN蛋白与14-3-3的亲和力约为Hd3a的5倍，因此它能在Hd3a水平较低时优先生成FRC，防止在不适宜的时间启动开花；当Hd3a达阈值时，则能逐渐取代RCN，使FRC向FAC转化并最终触发开花(Kaneko-Suzuki et al., 2018)。“FAC-FRC动态平衡”模式被认为是单子叶与双子叶植物中普遍存在的调控策略。

早期研究主要聚焦于FT/TFL1在蛋白互作层面的竞争，Gao等(2025)最新的研究则聚焦于其mRNA的精细分布，结果令人耳目一新。他们发现，在花原基转变阶段，*FT* mRNA呈带状分布于花原基基部，而*TFL1*则位于*FT*表达带上方的细胞层；随着花发育的推进，*FT*信号逐渐集中在花原基与被抑制的小苞片交界的边界细胞层，即*AP1*表达区的基部，而*TFL1*在成熟花序的SAM中心以及深层腋生分生组织中维持高表达。推测二者在时空表达模式上的差异可能是其功能拮抗的主要原因，而非单纯依赖蛋白间的互作竞争(Gao et al., 2025)。因此，未来关于开花调控的核心可能不再被理解为“谁占据FD就主导开花”，而是在更上游、更精细的时空表达调控层面决定FAC与FRC的相对优势。

此外，FT与TFL1的拮抗并不局限于开花启动，在种子休眠中也延续了这一现象(Nadal Bigas et al., 2025)。在拟南芥*Ler*背景中，TFL1促进种子休眠，而FT则弱化休眠。这一现象可能部分源于二者与ABA信号通路中特定的A类bZIP转录因子互作，从而组织特异性地影响ABA响应基因的转录水平(Nadal Bigas et al., 2025)。此外，FT与TFL1还调控角果中单宁合成相关基因的表达，间接影响种皮发育与休眠强度(Chen et al., 2014; Nadal Bigas et al., 2025)。与开花调控类似，二者在休眠中的对立作用可能也受时空表达差异驱动，其分子机制仍待解析。

4 FT信号的功能多样性

随着研究的不断深入，人们逐渐认识到FT模块的功能远不止调控开花时间这一经典作用。作为植物生长发育的关键移动信号与转录调控枢纽，FT及其同源蛋白在不同作物中被发现参与更为广泛的生物学过程，包括器官分化、代谢调控及环境适应等多个层面。与此同时，FD及其同源蛋白与FT一样在花原基及后续花器官中表达，提示FAC不仅在花原基阶段发挥核心调控作用，还通过调节花器官同源异型基因的表达，精细控制花分生组织的大小与发育模式(Romera-Branchat et al., 2025)。

在马铃薯(*Solanum tuberosum*)中，FT同源物StSP6A在短日照条件下于叶片中诱导表达，并通过韧皮部向下运输至块茎形成区，触发块茎分化，从而

整合日长线索来调控碳流分配(Notaguchi et al., 2008)。后续研究发现, StSP6A可与St14-3-3s以及FD-like因子StFDL1组成FAC样复合物, 命名为“块茎诱导活化复合体”(TUBERIGEN ACTIVATION COMPLEX, TAC), 调节马铃薯块茎的形成(Teo et al., 2017)。与拟南芥中FT促进花发育的作用相反, 马铃薯中降低*StSP6A*表达可改善花蕾发育, 而其上调则会损害花蕾发育, 表明StSP6A作为茎块化信号会抑制花芽发育(Plantenga et al., 2019)。

在番茄(*S. lycopersicum*)中, FT同源蛋白SFT (SINGLE FLOWER TRUSS)的系统信号作用尤为突出。SFT能够加速次生细胞壁的生物合成并协调维管成熟, 调控主茎生长和叶片发育速率等(Shalit-Kaneh et al., 2019)。番茄SFT和拮抗因子SP (SELF PRUNING)能够与FD同源蛋白SPBG以及接头蛋白14-3-3相互作用, 两者的动态平衡决定了植物由营养生长向生殖生长的转变(Lifschitz et al., 2006, 2014)。

多年生木本植物与草本植物有所不同, 在杨树(*Populus*)中, FT家族包括2个成员FT1和FT2, 它们在时间和空间上表现出明确的功能分化。FT1与FT2的动态切换协调了成熟杨树的生殖生长与营养生长周期: 冬季低温诱导的*FT1*信号, 与赤霉素通路相关基因同步激活, 促进生殖芽形成, 而随着春季回暖, *FT1*表达被迅速抑制, FT2被活化参与生长维持(Hsu et al., 2011)。FDL1和FT1在冬季表达峰值重叠, 且两者之间存在互作, 可能共同促进冬芽内腋生分生组织向花序转化; 而FDL2.2与FT2在春季发育中的花序芽中共表达, 可能促进花序发育和花器官形成(Sheng et al., 2022)。在杨树中, FT不仅作为“花的开关”, 更是整合光周期、温度和激素信号, 协调器官命运与生长节律的关键调控枢纽。

5 研究展望

Gao等(2025)最新的研究表明, FT不仅在花原基基部表达, 也在顶端分生组织的肋状区和组织中心等特定细胞中表达积累; 在成花转变之后, FT在花原基特定细胞中转录, 表达区域与被抑制苞片之间的边界区域重叠。这种局部FT转录现象提示, 成花素不仅是开花信号触发器, 还可能参与花序早期结构分区与器官模式形成。因此, 未来可结合多组学以及高时空分辨成像技术, 系统解析FT及其伴侣蛋白在不同细胞类型中的表达特征和信号流动规律, 从而作为揭示其在发育阶段细胞特异性和功能特异性的分子基础。

FT与TFL1的平衡调控模式决定植物在不同环境条件下的生长状态与开花启动, 该机制在许多作物中都保守。最新研究发现此拮抗机制可能不止于蛋白互作的竞争, 还涉及二者的时空分布差异(Gao et al., 2025)。因此, 亟须进一步探究二者如何在不同细胞组织, 通过动态转录调控机制协调花序分生组织的命运, 这将为作物的开花调控提供新的理论支撑。

Gao等(2025)的最新研究综合利用细胞生物学、结构生物学与生化分析手段, 进一步揭示了拟南芥FAC的组装机制与时空分布规律, 为深入理解FT作为植物发育信号与环境整合的核心枢纽奠定理论基础。因此, 有关FAC复合物在细胞中可能的相分离状态以及光、温、激素等外界信号如何调控FAC复合物的动态变化, 进而影响FT在基因激活过程中的功能需进一步研究。阐明FAC的相分离行为及其与转录活性之间的耦合机制, 将为理解FT如何实现精准时空调控提供新的结构基础, 也将为农作物在不同气候条件下的生长发育提供新的调控策略。

作物开花机制一直是热点研究领域(杨娟等, 2024; Tsuji and Sato, 2024; Wang et al., 2025), FT在其中起到多少作用, 其在作物中如何移动、在哪些特定细胞层中积累、与哪些伴侣蛋白互作、有怎样的下游调控网络等问题, 也将是未来作物研究的重要方向。随着基因编辑与合成生物学的发展, 研究者可通过精准改造FT及FAC复合体的关键功能位点, 实现对作物开花时间、休眠周期及生殖分配的定向优化, 从而提高作物的环境适应性与产量。

作者贡献声明

牛钰凡: 撰写论文, 作图; 陈玲玲: 撰写论文及校对; 苏晨: 修订文章, 作图和技术支持; 王雷: 修订文章和资金支持。

利益冲突: 所有作者均声明不存在利益冲突
Conflict of Interests: The authors declare that there is no conflict of interests
©The author(s) 2026. This is an open access article under the CC BY-NC-ND 4.0 license (https:// crea-

tivecommons.org/licenses/by-nc-nd/4.0/)

参考文献

Abe M, Kaya H, Watanabe-Taneda A, Shibuta M, Yamaguchi A, Sakamoto T, Kurata T, Ausín I, Araki T, Alonso-Blanco C (2015). FE, a phloem-specific Myb-related protein, promotes flowering through transcriptional activation of *FLOWERING LOCUS T* and *FLOWERING LOCUS T INTERACTING PROTEIN 1*. *Plant J* **83**, 1059–1068.

Abe M, Kobayashi Y, Yamamoto S, Daimon Y, Yamaguchi A, Ikeda Y, Ichinoki H, Notaguchi M, Goto K, Araki T (2005). FD, a bZIP protein mediating signals from the floral pathway integrator FT at the shoot apex. *Science* **309**, 1052–1056.

Abe M, Kosaka S, Shibuta M, Nagata K, Uemura T, Nakano A, Kaya H (2019). Transient activity of the florigen complex during the floral transition in *Arabidopsis thaliana*. *Development* **146**, dev171504.

Ahn JH, Miller D, Winter VJ, Banfield MJ, Lee JH, Yoo SY, Henz SR, Brady RL, Weigel D (2006). A divergent external loop confers antagonistic activity on floral regulators FT and TFL1. *EMBO J* **25**, 605–614.

Cao SH, Kumimoto RW, Gnesutta N, Calogero AM, Mantovani R, Holt III BF (2014). A distal *CCAAT*/NUCLEAR FACTOR Y complex promotes chromatin looping at the *FLOWERING LOCUS T* promoter and regulates the timing of flowering in *Arabidopsis*. *Plant Cell* **26**, 1009–1017.

Chen M, MacGregor DR, Dave A, Florance H, Moore K, Paszkiewicz K, Smirnoff N, Graham IA, Penfield S (2014). Maternal temperature history activates FLOWERING LOCUS T in fruits to control progeny dormancy according to time of year. *Proc Natl Acad Sci USA* **111**, 18787–18792.

Collani S, Neumann M, Yant L, Schmid M (2019). FT modulates genome-wide DNA-binding of the bZIP transcription factor FD. *Plant Physiol* **180**, 367–380.

Corbesier L, Vincent C, Jang S, Fornara F, Fan QZ, Searle I, Giakountis A, Farrona S, Gissot L, Turnbull C, Coupland G (2007). FT protein movement contributes to long-distance signaling in floral induction of *Arabidopsis*. *Science* **316**, 1030–1033.

Endo M, Yoshida M, Sasaki Y, Negishi K, Horikawa K, Daimon Y, Kurotani KI, Notaguchi M, Abe M, Araki T (2018). Re-evaluation of florigen transport kinetics with separation of functions by mutations that uncouple flowering initiation and long-distance transport. *Plant Cell Physiol* **59**, 1621–1629.

Gao H, Ding N, Wu YA, Yu DL, Zhou SZ, Stolze SC, Vincent C, Rodríguez Maroto G, De Los reyes P, Harzen A, Cerise M, Da Silveira falavigna V, Li ET, Timmers T, Neumann U, Nakagami H, Hu JY, Chai JJ, Coupland G (2025). Florigen activation complex forms via multifaceted assembly in *Arabidopsis*. *Nature* **648**, 686–695.

Hanano S, Goto K (2011). *Arabidopsis* TERMINAL FLOWER1 is involved in the regulation of flowering time and inflorescence development through transcriptional repression. *Plant Cell* **23**, 3172–3184.

Hsu CY, Adams JP, Kim H, No K, Ma CP, Strauss SH, Drnevich J, Vandervelde L, Ellis JD, Rice BM, Wickett N, Gunter LE, Tuskan GA, Brunner AM, Page GP, Barakat A, Carlson JE, dePamphilis CW, Luthe DS, Yuceer C (2011). *FLOWERING LOCUS T* duplication coordinates reproductive and vegetative growth in perennial poplar. *Proc Natl Acad Sci USA* **108**, 10756–10761.

Jaeger KE, Wigge PA (2007). FT protein acts as a long-range signal in *Arabidopsis*. *Curr Biol* **17**, 1050–1054.

Kaneko-Suzuki M, Kurihara-Ishikawa R, Okushita-Terakawa C, Kojima C, Nagano-Fujiwara M, Ohki I, Tsuji H, Shimamoto K, Taoka KI (2018). TFL1-like proteins in rice antagonize rice FT-like protein in inflorescence development by competition for complex formation with 14-3-3 and FD. *Plant Cell Physiol* **59**, 458–468.

Kobayashi Y, Kaya H, Goto K, Iwabuchi M, Araki T (1999). A pair of related genes with antagonistic roles in mediating flowering signals. *Science* **286**, 1960–1962.

Komiya R, Ikegami A, Tamaki S, Yokoi S, Shimamoto K (2008). *Hd3a* and *RFT1* are essential for flowering in rice. *Development* **135**, 767–774.

Komiya R, Yokoi S, Shimamoto K (2009). A gene network for long-day flowering activates *RFT1* encoding a mobile flowering signal in rice. *Development* **136**, 3443–3450.

Lifschitz E, Ayre BG, Eshed Y (2014). Florigen and anti-florigen—a systemic mechanism for coordinating growth and termination in flowering plants. *Front Plant Sci* **5**, 465.

Lifschitz E, Eviatar T, Rozman A, Shalit A, Goldshmidt A, Amsellem Z, Alvarez JP, Eshed Y (2006). The tomato *FT* ortholog triggers systemic signals that regulate growth and flowering and substitute for diverse environmental stimuli. *Proc Natl Acad Sci USA* **103**, 6398–6403.

Lin MK, Belanger H, Lee YJ, Varkonyi-Gasic E, Taoka KI, Miura E, Xoconostle-Cazares B, Gendler K, Jorgensen RA, Phinney B, Lough TJ, Lucas WJ (2007). FLOWERING LOCUS T protein may act as the long-distance

florigenic signal in the cucurbits. *Plant Cell* **19**, 1488–1506.

Liu L, Li CY, Teo ZWN, Zhang B, Yu H (2019). The MCTP-SNARE complex regulates florigen transport in *Arabidopsis*. *Plant Cell* **31**, 2475–2490.

Liu L, Liu C, Hou XL, Xi WY, Shen LS, Tao Z, Wang Y, Yu H (2012). FTIP1 is an essential regulator required for florigen transport. *PLoS Biol* **10**, e1001313.

Lough TJ, Lucas WJ (2006). Integrative plant biology: role of phloem long-distance macromolecular trafficking. *Annu Rev Plant Biol* **57**, 203–232.

Nadal Bigas J, Fiers M, van der Wal F, Willems LAJ, Willemsen V, Nijveen H, Angenent GC, Immink RGH (2025). The *PEBP* genes *FLOWERING LOCUS T* and *TERMINAL FLOWER 1* modulate seed dormancy and size. *J Exp Bot* **76**, 1049–1067.

Notaguchi M, Abe M, Kimura T, Daimon Y, Kobayashi T, Yamaguchi A, Tomita Y, Dohi K, Mori M, Araki T (2008). Long-distance, graft-transmissible action of *Arabidopsis* FLOWERING LOCUS T protein to promote flowering. *Plant Cell Physiol* **49**, 1645–1658.

Plantenga FDM, Bergonzi S, Abelenda JA, Bachem CWB, Visser RGF, Heuvelink E, Marcelis LFM (2019). The tuberization signal StSP6A represses flower bud development in potato. *J Exp Bot* **70**, 937–948.

Purwestri YA, Ogaki Y, Tamaki S, Tsuji H, Shimamoto K (2009). The 14-3-3 protein GF14c acts as a negative regulator of flowering in rice by interacting with the florigen Hd3a. *Plant Cell Physiol* **50**, 429–438.

Romera-Branchat M, Pocard C, Vincent C, Cerise M, da Silveira Falavigna V, Pajoro A, Ding N, Gao H, Franzen R, Coupland G (2025). FD and FDP bZIP transcription factors and FT florigen regulate floral development and control homeotic gene expression in *Arabidopsis* floral meristems. *Development* **152**, dev204241.

Shalit-Kaneh A, Eviatar-Ribak T, Horev G, Suss N, Aloni R, Eshed Y, Lifschitz E (2019). The flowering hormone florigen accelerates secondary cell wall biogenesis to harmonize vascular maturation with reproductive development. *Proc Natl Acad Sci USA* **116**, 16127–16136.

Sheng XY, Hsu CY, Ma C, Brunner AM (2022). Functional diversification of *Populus* FLOWERING LOCUS D-LIKE3 transcription factor and two paralogs in shoot ontogeny, flowering, and vegetative phenology. *Front Plant Sci* **13**, 805101.

Tamaki S, Matsuo S, Wong HL, Yokoi S, Shimamoto K (2007). Hd3a protein is a mobile flowering signal in rice. *Science* **316**, 1033–1036.

Taoka KI, Ohki I, Tsuji H, Furuita K, Hayashi K, Yanase T, Yamaguchi M, Nakashima C, Purwestri YA, Tamaki S, Ogaki Y, Shimada C, Nakagawa A, Kojima C, Shimamoto K (2011). 14-3-3 proteins act as intracellular receptors for rice Hd3a florigen. *Nature* **476**, 332–335.

Taoka KI, Ohki I, Tsuji H, Kojima C, Shimamoto K (2013). Structure and function of florigen and the receptor complex. *Trends Plant Sci* **18**, 287–294.

Teo CJ, Takahashi K, Shimizu K, Shimamoto K, Taoka KI (2017). Potato tuber induction is regulated by interactions between components of a tuberigen complex. *Plant Cell Physiol* **58**, 365–374.

Tiwari SB, Shen Y, Chang HC, Hou YL, Harris A, Ma SF, McPartland M, Hymus GJ, Adam L, Marion C, Belachew A, Repetti PP, Reuber TL, Ratcliffe OJ (2010). The flowering time regulator CONSTANS is recruited to the *FLOWERING LOCUS T* promoter via a unique *cis*-element. *New Phytol* **187**, 57–66.

Tsuji H, Sato M (2024). The function of florigen in the vegetative-to-reproductive phase transition in and around the shoot apical meristem. *Plant Cell Physiol* **65**, 322–337.

Wang JJ, Zhou HR, Tänzler P, Ding N, Wang J, Turck F (2025). Characterization of *FLOWERING LOCUS T*-related genes and their putative gene regulatory network in semi-winter *Brassica napus* cultivar Zhongshuang11. *Plant J* **123**, e70443.

Wigge PA, Kim MC, Jaeger KE, Busch W, Schmid M, Lohmann JU, Weigel D (2005). Integration of spatial and temporal information during floral induction in *Arabidopsis*. *Science* **309**, 1056–1059.

Yang J, Zhao YL, Chen XY, Wang BB, Wang HY (2024). Regulation mechanism and breeding application of flowering time in maize. *Chin Bull Bot* **59**, 912–931. (in Chinese)

杨娟, 赵月磊, 陈晓远, 王宝宝, 王海洋 (2024). 玉米开花期调控机理及育种应用. 植物学报 **59**, 912–931.

Zhu Y, Liu L, Shen LS, Yu H (2016). NaKR1 regulates long-distance movement of FLOWERING LOCUS T in *Arabidopsis*. *Nat Plants* **2**, 16075.

Florigen FT: a Signaling Hub Connecting Environmental Cues and Developmental Regulation

Yufan Niu, Lingling Chen, Chen Su*, Lei Wang*

Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China

Abstract FLOWERING LOCUS T (FT) is a signaling protein synthesized in leaves and transported to the shoot apical meristem, where it functions as florigen, a key inducer of flowering and developmental transitions. Substantial progress has been made in elucidating the mechanisms underlying FT synthesis, transport, and the assembly and regulation of the florigen activation complex (FAC), providing a solid foundation for understanding plant developmental regulatory networks. Recently, a study integrated multiple regulatory layers, including protein-DNA interactions, liquid-liquid phase separation, and spatiotemporal expression patterns, thereby extending the traditional static FAC model into a dynamic and multilayered assembly framework. This work offers new molecular insights into how plants integrate environmental cues to regulate reproductive development. In this review, we summarize recent advances in FT and FAC research, highlight key outstanding questions, and discuss future directions, aiming to provide fresh perspectives for elucidating plant developmental regulation and for potential applications in crop improvement.

Key words florigen FT, florigen activation complex (FAC), flowering time, plant developmental regulation

Niu YF, Chen LL, Su C, Wang L (2026). Florigen FT: a signaling hub connecting environmental cues and developmental regulation. *Chin Bull Bot* **61**, 1–8.

---

* Authors for correspondence. E-mail: suchen@ibcas.ac.cn; wanglei@ibcas.ac.cn

(责任编辑: 朱亚娜)