中国科学: 生命科学 2026 年 第 56 卷 第 5 期: 1199 ~ 1214
SCIENTIA SINICA Vitae lifecn.scichina.com
《中国科学》杂志社 SCIENCE CHINA PRESS
评 述 中国知名大学及研究院所专栏 华中农业大学作物遗传改良全国重点实验室专辑

甘蓝型油菜开花期变异的遗传基础与育种应用

林圣哲[1†], 万明[1†], 宋易先[1], 郭亮[1,2,3], 杨光圣[1,2], 洪登峰[1,2*]

1. 作物遗传改良全国重点实验室, 华中农业大学植物科学技术学院, 武汉 430070
2. 湖北洪山实验室, 武汉 430070
3. 崖州湾国家实验室, 三亚 572000
† 同等贡献
* 联系人, E-mail: dfhong@mail.hzau.edu.cn

收稿日期: 2025-08-12; 接受日期: 2025-12-04; 网络版发表日期: 2026-03-19
农业生物育种国家科技重大专项(批准号: 2022ZD04008)、国家自然科学基金(批准号: 32472213, 32441059)、湖北省中央引导地方科技发展专项(批准号: 2022BBE001)和重庆市农业关键核心技术攻关(批准号: FWLX20241200025)资助

摘要 开花时间决定了油菜生态适应性, 也直接影响单株产量, 因此是重要的育种目标性状. 研究表明, 温光等环境因素主要通过春化途径、光周期途径、开花整合子和花器官分化等遗传因素调控油菜开花时间. 甘蓝型油菜(AACC)由二倍体白菜(AA)和甘蓝(CC)天然杂交驯化而成, 其开花时间调控基因在多倍化过程中既呈现出高度的功能保守性, 也表现出一定的功能分化, 且等位基因普遍存在丰富的遗传变异. 在适应全球不同生态环境的过程中, 开花时间基因经历了长期的自然和人工选择, 最终形成了明显的生态型分化特征, 为甘蓝型油菜生育期调控的遗传机制解析、生态适应性育种及杂种优势利用奠定了丰富的材料基础. 本文概述了油菜开花期变异的遗传基础, 提出了利用上述变异开展油菜生育期改良的途径, 探讨了今后开花期变异相关研究的重点关注领域.

关键词 甘蓝型油菜, 开花时间, 生育期, 生态型

营养生长向生殖生长的转换, 是以茎尖顶端分生组织向花原基分生组织的转化为标志, 是植物生命周期中重大发育事件之一. 进入生殖生长后, 还需经历一个较长的时期来完成花器官分化, 最终完成开花前的准备. 由于从形态上难以准确区分茎顶端分生组织和花序分生组织, 以及随后动态的发育过程, 研究人员往往将这一转换过程的直接结果-开花作为定义上述转换过程的重要表型. 开花虽是植物自然进化的产物, 在作物中则可以通过对这一过程的人工选择实现生育期和产量的协同, 最大程度上利用有效生育期实现产量的提升.

1 油菜开花和生态型分化

油菜与拟南芥同属于十字花科植物, 二者花器官发育过程类似. 在拟南芥中, 花器官发育进程从形态学上划分为两个主要阶段: (ⅰ) 分生组织逐步形成花分生组织; (ⅱ) 随着花器官发育基因的相继表达, 花分生组织渐渐消失, 各类花器官开始形成[1~4]. 拟南芥花器官发育进程一般在以小时为单位的时间尺度上完

引用格式: 林圣哲, 万明, 宋易先, 等. 甘蓝型油菜开花期变异的遗传基础与育种应用. 中国科学: 生命科学, 2026, 56: 1199–1214
Lin S Z, Wan M, Song Y X, et al. Genetic basis and breeding application of flowering time variation in *Brassica napus* (in Chinese). Sci Sin Vitae, 2026, 56: 1199–1214, doi: 10.1360/SSV-2025-0262

© 2026《中国科学》杂志社 www.scichina.com
https://www.sciengine.com/doi/10.1360/SSV-2025-0262

成[3~5], 而油菜往往需要数周或数月才能完成上述过程(图1). 根据形态学变化, 习惯将油菜开花过程划分为花芽分化、现蕾、抽薹、初花、盛花和终花等六个连续的时期. 在油菜遗传学研究领域, 目前主要针对初花期这一性状研究较多, 而关于开花全过程调控特别是细分阶段的遗传调控则知之甚少[6]. 而白菜型油菜具有开花早、灌浆成熟快等特性, 因此其初花到终花时间短于甘蓝型油菜, 利用甘白种间杂交将白菜型油菜开花后的早熟特性导入甘蓝型油菜, 针对性改良后者的熟期, 从而改良甘蓝型油菜的生育期.

油菜不同生态类型进入生殖生长各阶段所需要的时间存在显著差别(图1), 这导致了开花期存在显著变化. 根据春化需求的强弱, 可将甘蓝型油菜分为冬性、半冬性和春性三大生态型. 冬性油菜春化需求强, 开花时间晚; 春性油菜春化需求低, 开花时间早; 半冬性油菜的春化需求和开花时间介于二者之间. 生态型的形成与其适应不同地理区域的环境密切相关[7,8]. 不同生态型的分化往往由多个开花基因位点的变异导致, 而在同一生态类型中, 部分开花相关基因的自然变异可进一步微调开花期. 因此, 解析甘蓝型油菜开花期变异的遗传基础, 不仅可以阐释油菜生态型分化的过程, 理解油菜全球传播的基因组足迹, 更可以挖掘更多调控油菜开花期的重要功能基因, 建立油菜开花期调控的分子网络, 为油菜生态型适应性育种奠定良好的基础.

2 油菜开花期的遗传调控

2.1 温度

拟南芥开花调控基因在油菜中具有相同或相似的保守功能, 温度是植物春化途径调控网络的重要环境信号[9,10]. 春化作用核心机制在于低温抑制*FLOWERING LOCUS C*(*FLC*)的表达, 从而解除对开花促进因子*FLOWERING LOCUS T*(*FT*)的抑制作用. *BnaFLC*已被多个研究确认为开花时间数量性状位点(quantitative trait locus, QTL)的候选基因[8,11~14]. 甘蓝型油菜基因组包含9个*FLC*同源基因, 其中通过转基因试验已经证实了在甘蓝型油菜和白菜型油菜中至少分别存在5和3个有功能的*FLC*同源物[15]. 尽管这些同源基因都能够延迟开花, 但抑制强度存在差异, 暗示了潜在的表达模式分化. 值得注意的是, *BnaFLC.A10*的表达模式与启动子区不同转座子插入后导致的转录水平变化显著相关, 这直接决定了甘蓝型油菜的春化需求强度. 其他不同的*FLC*同源基因对甘蓝型油菜开花时间的自然变异存在不同的贡献程度, 比如, *BnaFLC.A2*中的2.833 kb插入及其与*BnaFLC.C2*的同源交换可产生春化需求较

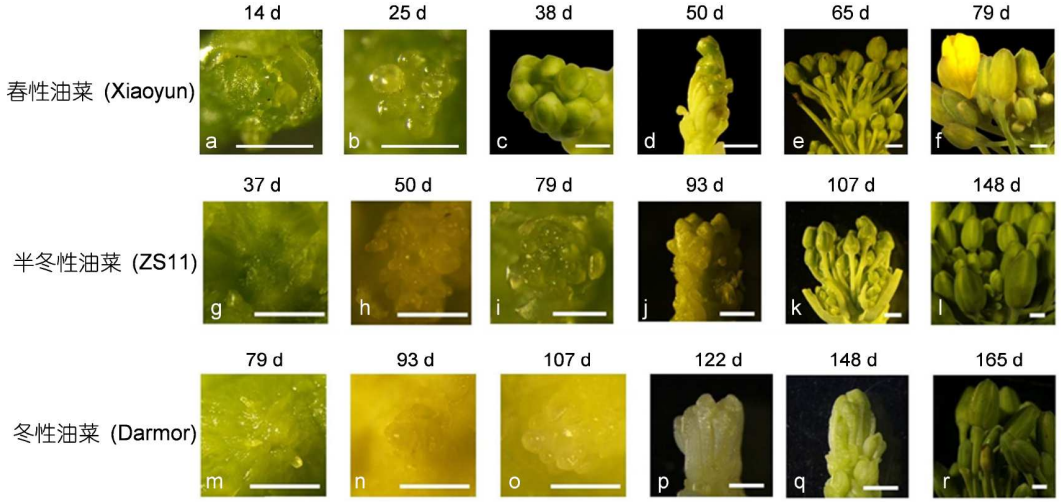


图 1 不同生态型甘蓝型油菜花器官发育情况. 所有观察材料播种时间均为2022年10月13日, 选取其中关键的发育事件进行展示. 从左到右依次为: 茎尖分生组织(a, g, m, n)、花原基(b, h, i, o)、花分生组织(c, d, j, p, q)、花器官分化(e, f, k, l, r). 标尺为200 μm

Figure 1 Flower organ development of different ecological types of *Brassica napus*. All observed materials were sown on October 13, 2022, and key developmental events are selectively presented. From left to right: shoot apical meristem (a, g, m, n), floral primordium (b, h, i, o), floral meristem (c, d, j, p, q), and floral organ differentiation (e, f, k, l, r). Scale bar, 200 μm

https://www.sciengine.com/doi/10.1360/SSV-2025-0262

弱的甘蓝型油菜材料[16~23]. 然而只通过*FLC*基因的变异不能完全预测春化时间长短, 还需要考虑影响春化的其他调节因子.

除*BnaFLC*外, 春化途径中还有两个关键的调控因子: *FRIGIDA*(*FRI*)和*VERNALIZATION INSENSITIVE 3* (*VIN3*). *FRI*是*FLC*的正调控因子, 不受低温诱导, 其表达可以促进*FLC*高水平表达, 进而抑制开花. 甘蓝型油菜基因组包含四个*FRI*拷贝, 但目前仅A3上的拷贝被证明对开花时间有影响[24~27]. 同样, *BnaVIN3*也存在四个拷贝, 其中*BnaVIN3.A02*上编码区的变异与冬性和春性油菜开花时间的差异显著相关[28~30]. 一项在甘蓝中的研究表明, *Bol.VIN3*通过剂量效应调控开花时间, 暗示甘蓝型油菜中*BnaVIN3*的亚功能化程度需要更精准的解析[31].

当植物经历一定时期的低温处理后, *FLC*基因的表达水平会逐渐降低. 低温会通过一系列复杂的生理生化过程, 使*FLC*启动子区域可及性发生改变, 并招募组蛋白H3K27三甲基转移酶复合体*PRC2*, 提高H3K27me3修饰程度抑制*FLC*表达[32,33]. 温度升高时, *FT*的染色质也经历表观修饰增强其转录活性. 例如, 与21℃相比, 28℃下*BraFT.A2*上H2A.Z组蛋白变体富集更高, 促进转录因子结合, 导致开花提前[34,35]. 结合油菜在温室快速生长的数据, 表明完成春化后或春油菜快速开花的最适温度(约20~28℃)与拟南芥存在差异[36,37].

温度亦是影响花器官发育过程的关键环境因子, 除春化作用外, 初花时间会受到花序芽休眠控制. 欧洲强冬性甘蓝型油菜研究表明, 秋冬季节温度升高不仅干扰春化进程, 还推迟茎顶端分生组织向花分生组织转变, 延缓早期花原基的发育. 然而, 这通常并不显著延迟翌年春季整体初花时间, 反而可能因缩短开花持续时间而导致减产. 此现象可能与过高温度导致*BnaFLC*抑制不完全和茎尖维持高水平脱落酸(ABA)有关. 值得注意的是, 多个*BnaFLC*同源基因的表达低谷常出现在10月(平均气温为10~15℃), 而非深冬. 综上, 油菜在11月初启动成花转变, 以花序分生组织越冬, 在春季完成花发育[7,38,39].

2.2　光周期

光周期是另一个重要的环境信号, 同样影响油菜的开花时间. 光周期通过调控一系列基因的表达来影响开花, 其中*CONSTANS*(*CO*)被认为具有光周期中心调节因子作用[40]. 油菜与拟南芥一样属于长日照作物, 但对于促进油菜开花的最佳光周期时长没有定论, 一般认为光周期时长在12~18 h之间较为适宜[41,42]. 在油菜中, *BnaCO*同源物与拟南芥中作用一致, 可以在长日照条件下增强*BnaFT*的表达以促进植株开花[43~47]. 其首先与*BnaNF-Ys*家族形成蛋白质复合物并结合到*FT*启动子基序进而让后者增强表达[48,49]. 这种保守的调节机制在水稻、小麦、大麦、大豆中也非常重要[50~56]. 光周期调控油菜开花的分子机制还需要考虑其复杂的多倍体遗传背景, 油菜中的*BnaFT*同源基因已出现亚功能化现象. 尽管所有*BnaFT*基因在茎尖分生组织中表达时均能促进拟南芥提早开花, 但不同拷贝在促进开花的时间上存在显著差异[57]. 相应地, 在油菜中敲除不同*BnaFT*拷贝所引发的开花推迟效应也各不相同[57]. 此外, *BnaFT.A2*, *BnaFT.C2*, *BnaFT.A7*和*BnaFT.C6*的启动子区域具有不同数量与类型的*BnaNF-Y*/*CO*复合物特异性结合基序; 启动子活性分析进一步表明, *BnaFT.A7*和*BnaFT.C6*无法被*BnaCO*激活[57]. 这些*BnaFT*同源基因的表达差异可能有助于甘蓝型油菜适应多样化的光周期环境. 基于上述发现, 未来在育种过程中可针对不同*BnaFT*同源拷贝的单倍型功能, 筛选对光周期信号响应迅速的优势单倍型或光周期不敏感单倍型, 从而实现对油菜开花时间的精准改良.

2.3　开花整合因子*FT*的遗传调控

*FT*不仅是光周期调控的关键因子, 更是整合多种开花信号的关键枢纽. 在甘蓝型油菜中, *BnaFT*基因的不同拷贝可能因基因组的多倍化而经历亚功能化和新功能化, 这种功能分化可能对油菜的适应性和育种改良具有重要意义.

拟南芥中的研究结果表明, *FT*基因至少需要起始密码子上游5 kb的序列才能正常表达[58~60]. 该区域内存在三个高度保守的顺式作用模块(由近及远: BlockA, BlockB和BlockC), 可结合多种激活或抑制*FT*表达的转录因子, 这一特征在油菜*BnaFT*启动子中高度保守[58,61]. 启动子变异显著影响*BnaFT*表达: 在春油菜品种Westar和Xiaoyun中*BnaFT.A2*启动子中存在一段相似的插入序列, 被猜测可能作为增强子促进*BnaFT*的表达, 而在半冬性油菜ZS11中, *BnaFT.A2*启

https://www.sciengine.com/doi/10.1360/SSV-2025-0262

动子中上3971 bp大片段插入对其功能的影响尚不明确[62~65]. 除了位于非编码区的调控区域外, *BnaFT*的内含子区的变异也会影响表达, 研究表明, *FLC*可以结合到*FT*第一内含子中的CArG-box进而抑制其表达, 然而, 在Westar, Xiaoyun, Sef1和ZY50等材料中, 该区域突变可能导致*FLC*不能结合, 使*BnaFT.A2*表达脱离春化限制. 相反的, 位于A07和C06染色体上的*FT*拷贝却完全受到春化途径的调控, 仅在春化结束后高效表达. 此外, *BnaFT.A2*第二内含子内288 bp微型反向重复转座元件(miniature inverted-repeat transposable elements, MITE)在Westar, Xiaoyun和Sef1等材料中的缺失, 与其表达强度密切相关[62,63,65~67]. *BnaFT.C2*因其启动子BlockA位置大片段转座子插入导致染色质甲基化而被认为功能丧失[61,62].

综上, 不同*BnaFT*拷贝在调控机制上存在显著分化: Westar, Xiaoyun和ZY50中*BnaFT.A2*与*BnaFT.C2*都在第一内含子处缺失*BnaFLC*结合位点, 导致其表达受春化作用较小, 并且在启动子上不同插入元件也产生了高低不同的表达水平. 而*BnaFT.A7*和*BnaFT.C6*则严格依赖春化. 这种调控途径特异性的功能分化, 显著增加了油菜开花调控网络的复杂性.

2.4 花器官分化

*FT*主要在叶脉韧皮部的筛管伴胞中合成, 然后在协助因子共同作用下移动至顶端分生组织发挥作用[68]. 尽管*FT*参与到很多转录调控途径, 但其自身缺乏DNA结合域, 到达茎顶端分生组织后, 其首先与14-3-3蛋白及bZIP转录因子*FD*形成三元成花激活复合物(florigen activation complex, FAC). 该复合物直接诱导下游*APETALA 1*(*AP1*)和*LEAFY*(*LFY*)等花发育基因表达, 从而促进茎顶端进入成花转化阶段[69~71].

值得注意的是, 传统上主要参与花器官发育的基因, 近期研究揭示其在开花时间调控中亦发挥重要作用. 例如, 在水稻中AP2/ERF类转录因子LATE FLOWERING SEMI-DWARF(LFS)在长日照条件下通过抑制特异性花阻遏基因*LEAFY COTYLEDON2 AND FUSCA3-LIKE 1*(*LFL1*)的表达, 使*Early heading date 1* (*Ehd1*), *Heading date 3a*(*Hd3a*), 和*RICE FLOWERING LOCUS T 1*(*RFT1*)表达增加, 进而诱导水稻在长日照条件下提前开花[72]. 在大豆中AP2/ERF类转录因子*TOE4b*直接与*FT2a*和*FT5a*的启动子结合并抑制其转录, 调节大豆在不同光周期条件下的开花时间[73]. 以上结果表明, AP2类基因通过调控开花时间, 显著增强了作物对高纬度长日照环境的适应性. 此外, 在一些经济作物中, 如苎麻和辣椒中也报道了AP2类家族基因在调控开花时间方面的功能, 这都暗示了AP2类基因可以作为培育适时开花的品种提供新的选择位点[74,75]. 另一个在花发育过程中起起始作用的基因*LEAFY*, 其在油菜中的*BnaLFY.C3*拷贝第二个内含子上的结构变异影响了其表达量, 并进一步调控花序发育和开花时间[76].

综上所述, 花发育基因(如*AP2*类、*LFY*)不仅调控花器官形成, 其新发现的在开花时间调控上的功能, 揭示了其在进化上的保守性及在现代作物改良中的核心价值(图2).

3 开花期基因与其他性状的关联

适时开花是作物高产和稳产的前提, 基于拟南芥和水稻等模式植物的研究, 对植物开花调控网络已经有了较为全面的了解, 在异源四倍体作物——油菜中也挖掘和克隆到了一些开花基因, 同时发现开花基因不仅具有调控开花的功能, 参考其他植物的相关研究, 其可能还在油菜生态型分化、产量变异、逆境胁迫抗性和营养-生殖生长平衡等不同模块中发挥重要功能(图3).

3.1 开花期基因与生态型分化

甘蓝型油菜起源于欧洲, 大约7500年前由二倍体祖先白菜和甘蓝进行天然的杂交加倍而形成[77]. 凭借其旺盛的营养生长和高产潜力, 在上个世纪引进我国后成功取代了本地的白菜型油菜, 为适应长江地区独有的生态环境, 演化出具有两年生习性、春化要求和生育期适中的半冬性甘蓝型油菜[78,79]. 目前, 甘蓝型油菜广泛分布于欧洲、亚洲、澳大利亚和北美洲等地区[8], 主要分为冬性、半冬性和春性三种不同的生态型. 长时间的地理隔离导致不同生态型间的遗传变异丰富, 为各产区油菜品种的生育期遗传改良提供了宝贵的遗传资源.

为挖掘不同生态型材料中优良的等位基因, 需首先解析其生育期分化的遗传和分子机制. 利用冬性甘蓝型油菜Tapidor和半冬性甘蓝型油菜NY7构建的DH

https://www.sciengine.com/doi/10.1360/SSV-2025-0262

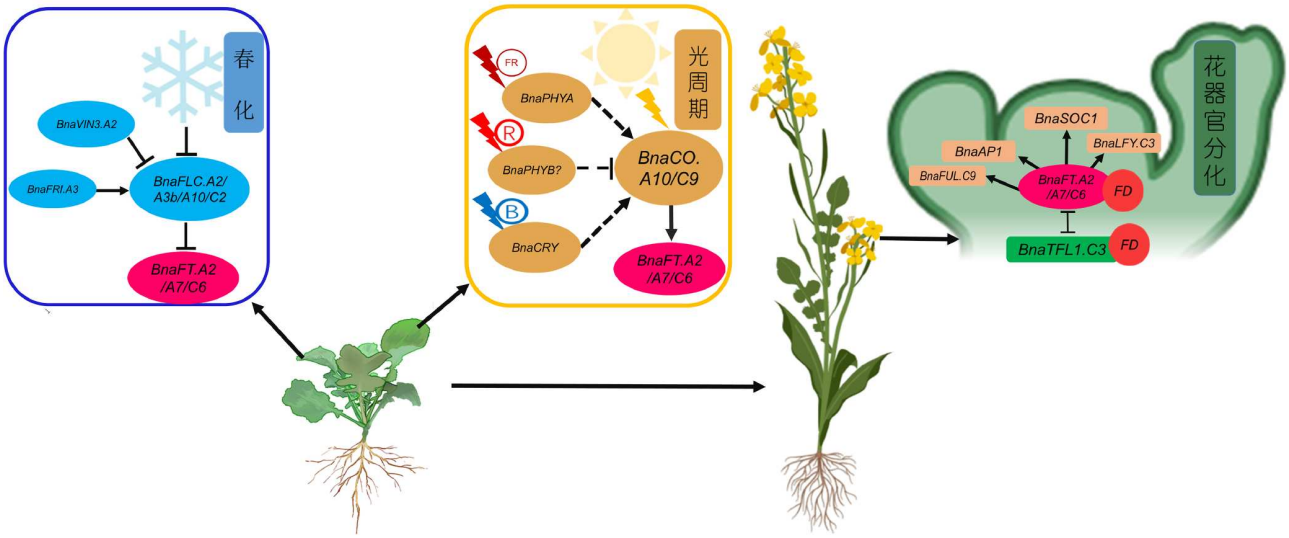


图 2　甘蓝型油菜开花期主要调控途径及功能拷贝. 方框颜色区域表示花器官发育过程中参与调控的基因及其之间的关系, 虚线表示可能存在但缺乏直接的证据验证. R: 红光; FR: 远红光; B: 蓝光

Figure 2　Main regulatory pathways and functional copies of flowering time in *B. napus*. Colored boxed regions indicate the genes involved in the regulation of floral organ development and their regulatory relationships. Dotted lines represent interactions that are postulated but lack direct experimental validation. R: red light; FR: far-red light; B: blue light

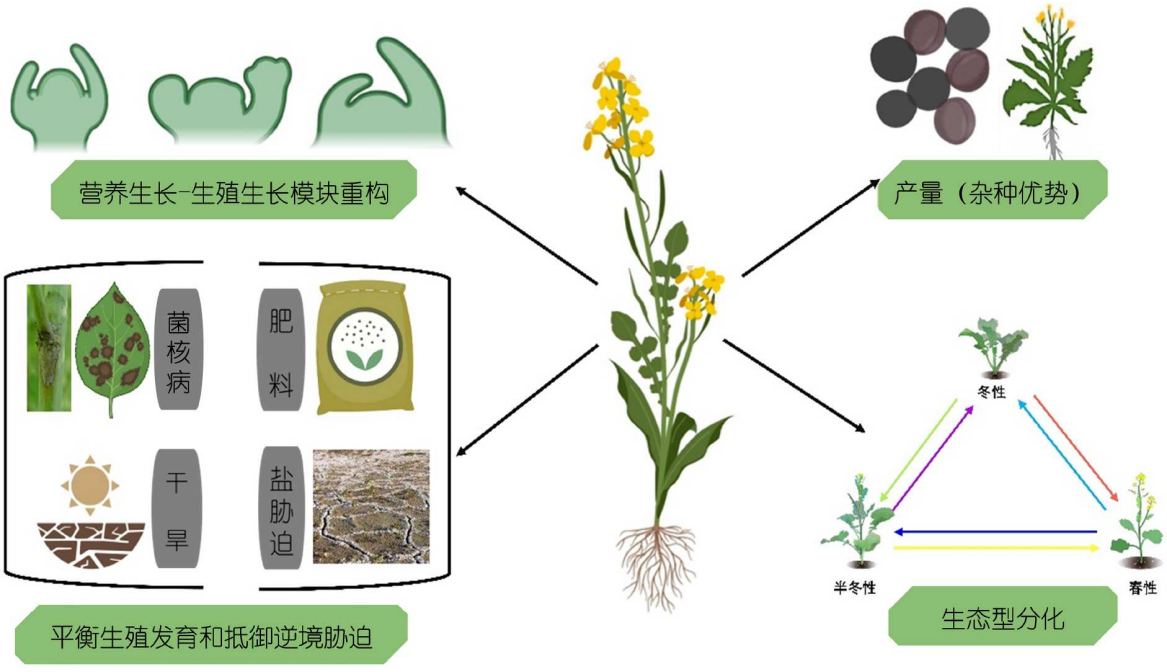


图 3　油菜开花期基因与其他性状的关联(开花期基因对油菜的影响是多方面的, 此文仅展示本文提及的性状)

Figure 3　Association between flowering genes and other traits in *B. napus* (the effects of flowering-related genes on rapeseed are pleiotropic; however, only the traits discussed in this paper are presented here)

群体, 成功扫描到多个控制开花时间的QTLs, 分别位于A10, C6以及A3染色体上[16,17]. 转基因研究表明, 将冬性甘蓝型油菜的*BnaFLC.A10*导入到Westar中, 发现其能够显著推迟开花, 证实*BnaFLC.A10*是冬性与春性

https://www.sciengine.com/doi/10.1360/SSV-2025-0262

油菜分化的关键位点. *BnaFLC.A2*也参与了生态型分化, 但是冬性油菜的*BnaFLC.A10*和*BnaFLC.A2*导入不足以使春性油菜的开花时间与冬性油菜产生差异, 暗示可能存在其他基因参与调控甘蓝型油菜的生态型分化[20]. 基因组与转录分析表明, *BnaCO.A10*分为两种单倍型, 其中冬性油菜*BnaCO.A10*单倍型具有更强的促进开花功能[47]. 对*BnaFRI*四个拷贝进行序列比较, 发现只有*BnaFRI.A3*编码区的变异与开花时间和生态型相关联[27]. 近期的研究揭示了在春性油菜Xiaoyun中*BnaFT.A2*位点的另一种早花单倍型, 近等基因系和突变体分析进一步证实了*BnaFT.A2*和*BnaFT.C6*的变异与开花时间和生态型也相关联[63]. 基于全球991份甘蓝型油菜重测序数据的全基因组关联分析(genome-wide association study, GWAS)表明, *BnaFLC.A10*和*BnaFT.A2*启动子区SNPs的变异是驱动三种生态型分化的关键[8]. 泛基因组研究揭示*BnaFLC.A10*, *BnaFLC.A2*和*BnaFLC.C2*的结构变异导致其表达差异, 这三个位点的变异可能是导致生态型分化的遗传基础[18]. 此外, 三种生态型转录组分析表明, *BnaFLC*的总表达量调控开花时间, 并可能影响生态型分化[80].

综上所述, 大量证据表明多个开花时间基因共同参与甘蓝型油菜生态型分化. 表1总结了上述关键基因及其在生态型分化中的作用.

3.2 开花期基因与产量性状的关联

开花期是大多数植物产量形成的关键敏感阶段, 主要原因在于生殖器官的旺盛生长导致植株能量需求急剧增加. 尽管开花时间基因(开花基因)是否直接调控产量尚在探索中, 但在拟南芥和多种作物中已有证据表明其关联性, 例如*SOC1*具有促进植物分枝, 提高产量的作用[85]; 水稻中开花抑制因子*Ghd7*具有提高氮肥利用效率, 正调控株高和种子大小, 进而提高产量的功能[86~88]; 在大豆中*AP1*和*MRF2*基因促进开花和株高[89,90]; 水稻中*CRY2*, *DTH8*和*Ghd7*等基因也被证明影响抽穗时间和株高[91,92].

除直接影响产量相关性状外, 部分开花期基因还表现出单基因杂种优势, 即单个基因位点的等位基因互作可导致杂种表现优于双亲. 在水稻的籼籼杂交系统中, 开花基因*Ghd8*是主要的产量杂种优势位点; 而在杂交水稻细胞质雄性不育系统中, 水稻中的成花素*Hd3a*被关联到是发挥产量杂种优势的原因[93]. 进一步大规模利用水稻群体, 开展水稻产量杂种优势位点的定位, 发现*Ghd7*, *Hd1*和*OsSPL14*等基因的变异也与产量杂种优势位点的QTLs显著关联[93~95]. 除了在水稻中发现开花基因对杂种优势有贡献外, 在番茄中*SFT*(拟南芥*FT*的同源物)也具有强烈的单基因杂种优势[96]. 拟南芥的生物钟调控因子*CCA1*的变异与生物量的杂种优势相关联[97]. 甘蓝型油菜中, 通过将不同拷贝数的*BnaFLC*导入不育系和恢复系并配制杂交组合, 证实*BnaFLC*位点存在超显性杂种优势效应. 综上, 多项研究揭示了开花基因对作物产量及杂种优势的重要贡献. 然而, 开花基因介导杂种优势的具体遗传与分子机制仍有待深入解析.

表 1 甘蓝型油菜中开花基因的遗传变异

Table 1 Genetic variation in flowering genes in *B. napus*

基因编号	基因名称	遗传学证据	生态型分化	文献
BnaA02G0156900ZS	*BnaFT.A2*	GWAS、基因编辑、单倍型分析、近等基因系	是	[8,14,19,42,46,62,63,66,81]
BnaC06G0323800ZS	*BnaFT.C6*	QTL、GWAS、基因编辑、单倍型分析	是	[14,63,81]
BnaA10G0244800ZS	*BnaFLC.A10*	QTL、GWAS、泛基因组、转录组、转基因互补、近等基因系	是	[8,14~16,20,23,80,81]
BnaA02G0035100ZS	*BnaFLC.A2*	泛基因组、转录组、近等基因系、转基因互补	是	[14,15,18,19,23,46,80~82]
BnaC02G0039100ZS	*BnaFLC.C2*	泛基因组、转录组、转基因互补	是	[15,18,80,82]
BnaA03G0144400ZS	*BnaFLC.A3b*	QTL、转录组	是	[80,82]
BnaA03G0141500ZS	*BnaFRI.A3*	单倍型分析、转基因	是	[24,27]
BnaA10G0206200ZS	*BnaCO.A10*	单倍型分析、转基因	是	[47]
BnaC08G0010300ZS	*BnaCRY2.C08*	QTL、转基因	否	[83]
BnaC09G0064500ZS	*BnaFUL.C9*	GWAS、转基因	否	[84]
BnaC03G0561300ZS	*BnaLFY.C3*	GWAS、转基因	否	[76]

https://www.sciengine.com/doi/10.1360/SSV-2025-0262

3.3　开花期基因平衡生长发育和抵御逆境胁迫

逆境逃逸是植物应对不利环境的关键适应性策略, 使其能在胁迫来临前加速完成生活史. 其中, 加速开花是最普遍的逃逸机制之一. 干旱逃逸作为经典机制广泛存在于植物界: 在拟南芥中ABA响应结合因子*ABF3*和*ABF4*通过促进*SOC1*基因的表达诱导植物在干旱条件下提前开花[98]. 番茄中*OST1*可以和*VOZ1*互作, 在干旱条件下促进*SFT*基因的转录, 使其开花提前[99]. 在柑橘中, bZIP转录因子*CiFD*在干旱和低温条件下选择性剪接成*CiFDβ*可以直接和*CiAP1*结合, 诱导柑橘开花[100]. 同时干旱和低温也会诱导*CiNF-YA1*基因的表达, 从而激活*CiFT*表达, 促进柑橘开花[101]. 环境胁迫通过调节开花基因的表达改变开花时间; 反之, 开花相关基因也可能直接调控胁迫响应通路以增强抗性. 在油菜中, 利用重组自交系群体对菌核病抗性和开花时间进行QTL定位, 发现菌核病抗性和开花时间的主效QTL共定位[102]. 在拟南芥中, 开花抑制子*FLC*调控*OST1*基因的表达, 可以增强对干旱的抵抗能力[103]. 然而, 某些关联现象的因果关系仍需厘清. 例如, 早熟油菜品种综合抗性相对较差、易遭受冻害、渍害、菌核病等逆境影响, 大多数情况下产量和含油量低于一般品种[104]. 这种关联究竟源于开花基因对抗逆基因的直接调控, 还是生育期缩短间接导致植株暴露于更严酷环境的时间窗口变化, 尚需更多遗传证据验证. 综上所述, 胁迫信号可重塑开花基因表达网络以调整开花时间(逆境逃逸); 同时, 越来越多的证据表明, 开花基因本身也可能是胁迫响应通路的关键调控节点, 直接参与抗逆性形成.

3.4　开花期基因介导的营养生长-生殖生长模块的重构

植物在开花之前需要经历花器官发育阶段, 是营养生长向生殖生长转变的关键发育事件, 此阶段营养生长与生殖器官发育并行进行. 在拟南芥和其他一年生作物中, 花器官发育过程通常发生在以小时为单位的时间尺度上[5,105]. 然而, 冬性和半冬性甘蓝型油菜需经历数周至数月的低温(春化)过程以满足其花器官发育需求, 表明该阶段具有显著的可调控潜力. 当前, 油菜育种策略倾向于选育“冬前不早花、冬后快开花”的品种. 基于其独特的长花器官发育周期, 通过相关基因改良实现缩短花器官发育时长而增加营养生长时间及增加开花速度和缩短成熟期, 最终实现对油菜营养生长-生殖生长模块的重构, 从而培育出早熟高产的油菜新品种(图4). 然而, 当前在油菜及其他作物中评估开花基因对生育期的影响时, 通常仅关注初花时间这一单一节点, 而忽略了开花基因是否可能直接影响营养生长阶段、花器官发育阶段、开花持续时间和其成熟期长短. 因此, 未来研究应充分利用油菜开花基因突变体, 系统解析目标基因对营养生长-生殖生长各阶段(包括花器官发育、开花持续期、成熟期)的精确调控作用(图4), 这将为精准重构发育模块并培育理想株型的高产油菜品种奠定遗传基础.

4　开花期基因变异的应用

我国油菜种植区域涵盖了三种生态类型, 不同生态区域的气候环境差异促使油菜品种生育期具有极强的多样性. 其中春油菜主要种植在气温较低、无霜期较短的青海、甘肃和内蒙古等地区, 其代表性主栽品种的生育期大约为115 d. 强冬性油菜主要分布在我国的华北平原、甘肃东部和陕西北部等地, 主要种植强冬性白菜型油菜品种, 现有的甘蓝型油菜品种难以适应, 其代表性主栽品种生育期多在245~270 d之间; 半冬性油菜主要分布在我国长江流域和黄淮区域, 由于该地区经纬度跨度较大, 气候变化也较为强烈, 分布在该区域的半冬性油菜亦可进一步细分为不同类型, 包括长江上游弱半冬性区、长江中下游半冬性区和黄淮强半冬性区(图5), 其代表性主栽品种生育期主要在207, 210和224 d左右[106]. 必须指出的是, 长江流域三熟制区域还分布一类短生育期油菜, 其生育期一般要求在180 d以内. 从种植时间来看, 这类油菜应该归属于弱半冬性, 但实际上其对春化需求和春性品种一致, 可归为长江流域春油菜. 因此如何利用现有的种质资源和优良亲本为基础, 结合分子育种手段针对部分特定开花期基因的单倍型(或组合)开展转育(表1), 使其适应我国不同生态类型区域的环境, 将成为油菜生态适应性育种的重要研究对象.

4.1　不同生态区的跨区育种

对于不同生态区域的品种, 其生育期差异大, 目前有证据表明, *BnaFT*, *BnaFLC*, *BnaCO*和*BnaFRI*等基因

https://www.sciengine.com/doi/10.1360/SSV-2025-0262

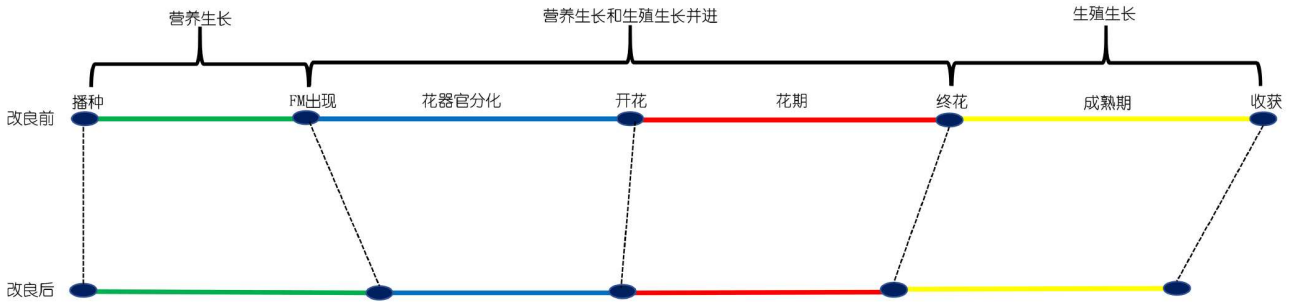


图 4 油菜营养生长-生殖生长模块的重构
Figure 4 Reconstruction of the vegetative growth-reproductive growth module in *B. napus*

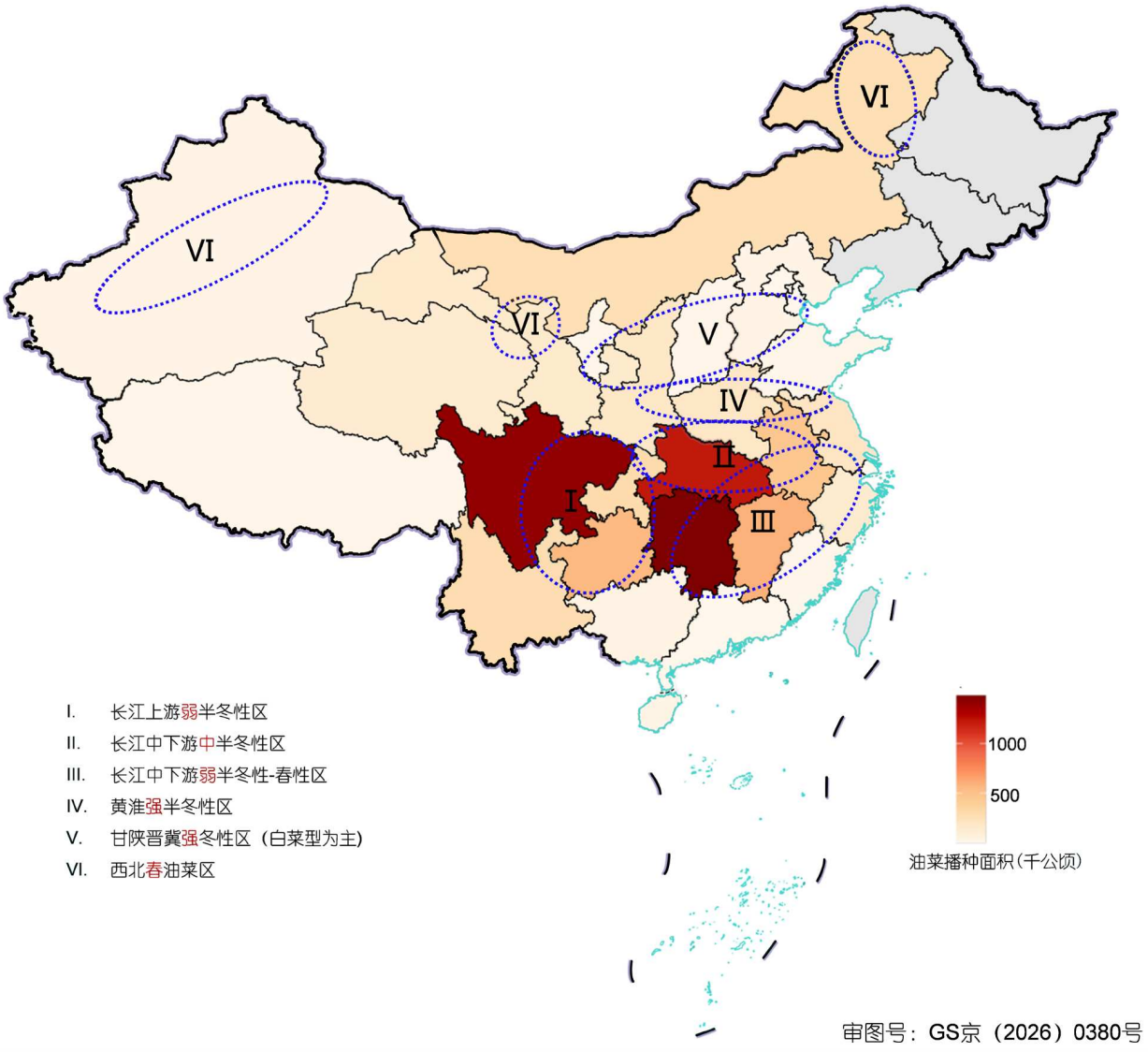


图 5 我国各省份油菜种植面积及生态型分布
Figure 5 Rapeseed planting area and ecological distribution in various provinces of China

https://www.sciengine.com/doi/10.1360/SSV-2025-0262

参与了油菜生态型分化[8,15,20,27,47,62,63,80]，然而针对冬性到半冬性、半冬性到春性以及冬性到春性生态型的相互转换, 利用哪些等位基因型, 以及利用多少个开花基因进行改良, 仍然没有明确的遗传学实验证明. 例如将冬性油菜的强等位基因型*BnaFLC.A10*和*BnaFLC.A2*导入到春性甘蓝型油菜中，其开花时间未完全向冬性甘蓝型油菜转换[20]. 将春性甘蓝型油菜的*BnaFT.A2*和*BnaFT.C6*突变后，其开花时间也未完全向冬性甘蓝型油菜转换[63]. 因此, 对于不同生态区的跨区育种, 其生态型转换不是由一到两个开花基因位点决定，其生态型转换的遗传机制需要进一步研究.

4.2 同一生态区内的适应性改良

由于油菜开花期的广泛变异，利用选择性扫描、全基因组关联分析和精细定位已挖掘到众多的开花QTLs位点，并预测了一些候选基因，利用转基因或者基因编辑进行了功能验证的基因如表1所示. 针对于同一生态区的开花期改良，可以利用上述一到两个位点的变异进行育种改良. 例如，对具有配合力强、抗倒伏、综合农艺性状优良的油菜核心骨干亲本621R的开花期进行改良，将早花等位基因型*BnaFLC.A2*和*BnaFLC.C2*渗入到621R遗传背景中，获得了开花期显著提前的新恢复系材料[107]. 将*BnaFLC.A2*, *BnaFLC.C2*和*BnaFLC.A3b*的不同等位基因型，同时导入核心骨干不育系616A, 构建了以616A为遗传背景且开花期呈梯度变化的近等基因系[82].

4.3 短生育期油菜育种

“扩面提产”是我国当前油菜生产的主要政策之一, 利用南方双季稻收获后的冬闲田种植油菜(“稻-稻-油”生产模式)是实现油菜扩面的重要途径. 根据温光资源条件，可将我国南方“稻-稻-油”种植区大致划分为三个亚区. 其中，温光资源适宜区，位于北纬27°以南，主要包括湖南南部、江西南部、广西和广东等地，该区域秋冬季温度较高，冬闲期180 d以内；温光资源约束区，位于北纬27°~28.5°之间，包括江西中部和湖南中部等地，冬闲期185~190 d左右；温光资源限制区，位于北纬28.5°~30°左右，包括江西北部、湖南北部及湖北南部，冬闲期在195 d左右[108]. 因此，在保障主粮安全的前提下, 发展“稻-稻-油”生产模式最为迫切的需求是培育适合不同生态区的短生育期油菜新品种. 目前针对短生育期油菜品种的选育大多数依靠育种家的经验进行田间选择，缺乏对短生育期油菜早花等位基因变异的针对性研究，目前只分析了两个早熟油菜品种早花的遗传规律. 极短生育期油菜品系小芸(Xiaoyun)的开花抑制因子*BnaFLC.A2*和*BnaFLC.C2*为弱功能等位基因型，开花促进因子*BnaFT.A2*为强功能等位基因型[65]；冬性和半冬性油菜的杂交后代筛选到一个极早开花的单株, 经过连续多带自交和选育, 培育了短周期半冬性早熟品种太极(Sef1), 其早花等位变异与*BnaFT.A2*紧密关联，且*FLC-FT-SOC1*开花途径的基因表达变化是导致太极早花的主要原因[67]. 因此，可利用这两个早熟品种作供体亲本，提供早花等位基因型，结合快速育种技术，对具有耐迟播、耐花期低温、抗菌核病和耐渍等优异亲本进行改良，缓解早熟品种早花与抗冻、抗病、及短生育期与高产的矛盾.

4.4 人工创造开花期变异的利用

作物经过长时间的进化和人工选择之后，不同的开花有利等位基因在现代栽培种中都已被利用起来. 定向改良开花期最有效的方法是使用分子标记辅助选择，将不同开花期基因转入或聚合在优良亲本中以实现合适的生育期，但是导入等位基因一般需要较长的育种年限，也有可能会因为连锁累赘导入一些影响产量的负效应因子. 因此，借助基因编辑技术在所需的遗传背景中创制需要的突变可以加速作物育种[109,110].

油菜和拟南芥同属于十字花科，拟南芥的开花基因在油菜中可能发挥相同的功能，以拟南芥的开花调控网络为参考，利用基因编辑技术在油菜中获得了不同类型开花基因突变体材料. 在极早花油菜Xiaoyun中编辑*BnaFT*的所有拷贝，获得了不同拷贝突变组合的基因编辑材料，与野生型相比，*Bnaft.a2*突变的开花时间晚于*Bnaft.c6*突变体和*Bnaft.a7*突变体[63]. 在早花油菜Westar中编辑花器官发育相关基因*BnaLFY*和*BnaFUL*，也显著推迟了开花时间[76,84]. 同样地，对开花抑制子的同源基因进行基因编辑，也获得了一些早花突变体材料，例如对*BnaSVP*的四个拷贝进行基因编辑，四突的材料开花整合子*BnaSOC1*和*BnaFT*的表达上调，突变体开花时间显著提前[111]. 对*BnaSDG8*的两个拷贝进行基因编辑，在双突突变体中，*BnaFLC*染色质上H3K36m2/3水平提高使*BnaFLC*表达降低, 开花时间显著提前[112]. 对*BnaTFL1*的五个拷贝进行基因编辑，只

https://www.sciengine.com/doi/10.1360/SSV-2025-0262

有*BnaTFL1.C3*敲除突变体表现出早花表型, 而其他基因拷贝敲除突变体的开花时间与野生型相似[113]. 对*BnaCOL9*的四个拷贝进行基因编辑, 四个拷贝突变的材料与野生型相比, *BnaCO*和*BnaFT*表达升高, 开花时间显著提前[114]. 因此, 利用基因编辑技术开展油菜的生育期育种是行之有效的技术手段.

5 展望

近年来, 稻油轮作中水稻和油菜之间的茬口矛盾不断加剧, 早熟高产油菜新品种的培育是保障我国植物油供给安全的重要途径. 迄今为止, 已挖掘到众多油菜开花时间变异相关的位点和基因, 这些变异目前已被应用于油菜生育期适应性育种. 然而, 关于油菜开花基因的研究, 在其遗传和分子机制及育种利用上仍然具有许多问题值得关注和讨论.

5.1 油菜开花期基因功能分化机制及其利用潜力

油菜作为异源四倍体, 基因组加倍导致开花基因拷贝数增加, 可能使基因功能产生一定的冗余, 同时对于旁系同源或者直系同源基因来说会产生新功能化或者亚功能化. 例如, 对于油菜开花时间变异的关键基因*BnaFLC*和*BnaFT*, 前者被报道具有9个拷贝, 后者主要具有4个拷贝[63], 不同拷贝对于开花时间调控的效应不一致, 在所有*BnaFLC*变异中, 具有621 bp转座子差异的*BnaFLC.A10*开花抑制效应最强[20]; 在*Bnaft*的突变体中, *Bnaft.a2*突变后对开花抑制效应最强, *Bnaft.c2*突变对开花时间没有影响, 而*Bnaft.c6*和*Bnaft.a7*突变只在特定的环境下出现推迟开花的效应, 表明*BnaFT*的同源基因之间具有一定的冗余和功能分化[63]. 然而, 油菜同一开花基因的不同拷贝功能差异, 是其蛋白还是表达差异导致的, 仍然需要深入研究. 同时, 多倍体作物又赋予了同一基因不同拷贝表达模式的差异, 例如AP2类基因, 其在拟南芥中具有调控花器官发育、负调控开花时间和种子大小等功能[115,116]. 利用油菜的BnIR数据库, 发现其在油菜中具有4个拷贝, 其中*BnaAP2.A1*不在花器官中表达, 而在种子中表达, 利用CRISPR技术对*BnaAP2.A1*进行基因编辑, 有可能创建出早花, 种子变大而不影响花器官发育的材料. 因此, 探究油菜开花基因功能分化的分子机制, 将进一步丰富油菜开花调控网络, 促进适宜不同地区油菜新品种的培育.

5.2 开花期基因调控产量形成的分子机制及育种利用

在多数植物中, 开花期是产量形成的关键阶段, 这可能与生殖器官发育导致的物质与能量需求激增密切相关. 然而, 油菜开花基因与产量性状的直接调控相关联, 以及开花基因杂种优势在油菜育种中的利用机制仍不明确. 值得注意的是, 油菜遗传研究显示, 晚花等位基因型*BnaFLC.A10*, *BnaFLC.A2*, *BnaFLC.A3b*的杂合体相较于纯合晚花亲本, 表现出开花时间显著提前且最终产量超亲本的现象[82]. 这一现象引出一个值得深入探讨的问题: *BnaFLC*的杂合基因型如何影响产量性状的杂种优势? 此外, 尽管开花基因的超显性杂种优势已在多个作物的开花相关基因中被报道, 但其背后的分子机制——例如等位基因间的互作模式、表达剂量效应及表观调控差异等——仍有待系统解析. 在育种策略上, 是否可能通过合理配置不同*BnaFLC*位点的等位基因型, 在维持双亲花期同步的基础上, 使杂交种在关键开花基因位点上尽可能处于杂合状态, 从而充分利用其杂种优势? 例如, 设想以下配置方案: 不育系中*BnaFLC.A10*与*BnaFLC.A3b*为晚花型, *BnaFLC.A2*与*BnaFLC.C2*为早花型; 恢复系中则相应位点采用相反的等位基因型. 该组合是否能够在保证杂交种花期稳定的前提下, 有效聚合多个位点的杂种优势效应? 随着更多具备杂种优势潜力的开花基因被发掘, 未来能否基于等位基因功能进行单倍型模块设计, 从而在理想花期背景下实现产量相关杂种优势的最大化? 这些问题的探索将有助于推动油菜开花时间与产量性状的协同改良.

5.3 开花期基因与环境适应性

在开花调控网络中, 光周期途径、春化途径和自主途径等均通过响应外部环境变化或内部发育信号调控开花基因表达, 进而驱动开花进程. 因此, 植物开花被认为是其为确保在最佳环境条件下完成繁殖而形成的适应性策略. 近年研究表明, 非生物胁迫可通过改变开花基因表达模式调节植物开花时间, 使其避开胁迫影响并加速完成生活史[98~101]. 对于异源四倍体, 其开花基因不同拷贝之间对于环境以及胁迫的响应程度存在差异, 例如, 10℃以下的低温处理可诱导*BnaFLC.A2*,

https://www.sciengine.com/doi/10.1360/SSV-2025-0262

BnaFLC.C2, *BnaFLC.A10*, *BnaFLC.A3b*以及*BnaFLC.A3a*拷贝表达量以不同的速率下降, 其他的拷贝*BnaFLC.C9a*, *BnaFLC.C9b*以及*BnaFLC.C3a*则丧失低温响应能力[23]. 这些基因在相同环境下的差异表达可能通过增加遗传冗余性提升油菜对复杂生境的适应性, 但其分子机制仍需深入解析. 值得关注的是, 环境信号通过调控开花基因表达影响开花时间的机制已较为明确, 但开花基因是否直接调控胁迫响应基因表达以增强植物抗逆性尚不明确. 未来油菜开花基因的分子机制研究需进一步聚焦其与环境适应性的调控关联, 为实现油菜开花时间的精准化调控提供理论支撑.

5.4 开花期的分子育种体系构建

目前研究表明, *BnaFLC.A10*, *BnaFLC.A2*, *BnaFLC.C2*, *BnaFLC.A3b*, *BnaFT.A2*和*BnaFT.C6*可能是不同生态类型材料开花差异的主要原因[8,14,46,81]. 究其原因可能是*FLC*和*FT*是开花调控网络中的核心基因, 其他开花基因位点, 如*FRI*, *CO*和*CRY2*都是*FLC*和*FT*的上游基因, 因此其变异导致的开花效应可能被*BnaFLC*和*BnaFT*掩盖. 通过构建同一遗传背景下, 上述6个基因两种不同等位基因型(有功能和无功能)的64种组合的近等基因系材料, 并分析64种基因型组合在不同生态环境下的开花时间, 同时结合其他开花位点的遗传效应, 最终建立基因型和环境型及其互作的开花期调控数学模型. 将加深油菜开花调控网络的理论认识, 更为不同油菜生态区的生育期改良和短生育油菜育种提供一套高效、准确且简便的分子育种方案.

参考文献

1 Smyth D R, Bowman J L, Meyerowitz E M. Early flower development in *Arabidopsis*. Plant Cell, 1990, 2: 755–767
2 Krizek B A, Fletcher J C. Molecular mechanisms of flower development: an armchair guide. Nat Rev Genet, 2005, 6: 688–698
3 Alvarez-Buylla E R, Benítez M, Corvera-Poiré A, et al. Flower development. Arabidopsis Book, 2010, 8: e0127
4 Denay G, Chahtane H, Tichtinsky G, et al. A flower is born: an update on *Arabidopsis* floral meristem formation. Curr Opin Plant Biol, 2017, 35: 15–22
5 Wagner D. Key developmental transitions during flower morphogenesis and their regulation. Curr Opin Genet Dev, 2017, 45: 44–50
6 Zhang Y, Zhang D, Yu H, et al. Floral initiation in response to planting date reveals the key role of floral meristem differentiation prior to budding in canola (*Brassica napus* L.). Front Plant Sci, 2016, 7: 1369
7 Penfield S, Warner S, Wilkinson L, et al. Molecular responses to chilling in a warming climate and their impacts on plant reproductive development and yield. J Exp Bot, 2021, 19: 375
8 Wu D, Liang Z, Yan T, et al. Whole-genome resequencing of a worldwide collection of rapeseed accessions reveals the genetic basis of ecotype divergence. Mol Plant, 2019, 12: 30–43
9 Schiessl S V, Huettel B, Kuehn D, et al. Flowering time gene variation in *Brassica* species shows evolutionary principles. Front Plant Sci, 2017, 8: 1742
10 Osborn T C, Kole C, Parkin I A P, et al. Comparison of flowering time genes in *Brassica rapa*, *B. napus* and *Arabidopsis thaliana*. Genetics, 1997, 146: 1123–1129
11 Li B, Zhao W, Li D, et al. Genetic dissection of the mechanism of flowering time based on an environmentally stable and specific QTL in *Brassica napus*. Plant Sci, 2018, 277: 296–310
12 Jones D M, Hepworth J, Wells R, et al. A transcriptomic time-series reveals differing trajectories during pre-floral development in the apex and leaf in winter and spring varieties of *Brassica napus*. Sci Rep, 2024, 14: 3538
13 Raman H, Raman R, Coombes N, et al. Genome-wide association analyses reveal complex genetic architecture underlying natural variation for flowering time in canola. Plant Cell Environ, 2016, 39: 1228–1239
14 Lu K, Wei L, Li X, et al. Whole-genome resequencing reveals *Brassica napus* origin and genetic loci involved in its improvement. Nat Commun, 2019, 10: 1154
15 Song J M, Guan Z, Hu J, et al. Eight high-quality genomes reveal pan-genome architecture and ecotype differentiation of *Brassica napus*. Nat Plants, 2020, 6: 34–45
16 Hou J, Long Y, Raman H, et al. A Tourist-like MITE insertion in the upstream region of the *BnFLC.A10* gene is associated with vernalization

https://www.sciengine.com/doi/10.1360/SSV-2025-0262

requirement in rapeseed (*Brassica napus* L.). BMC Plant Biol, 2012, 12: 238
17 Zou X, Suppanz I, Raman H, et al. Comparative analysis of FLC homologues in Brassicaceae provides insight into their role in the evolution of oilseed rape. PLoS One, 2012, 7: e45751
18 Chen L, Dong F, Cai J, et al. A 2.833-kb insertion in *BnFLC.A2* and its homeologous exchange with *BnFLC.C2* during breeding selection generated early-flowering rapeseed. Mol Plant, 2018, 11: 222–225
19 Tudor E H, Jones D M, He Z, et al. QTL-seq identifies *BnaFT.A02* and *BnaFLC.A02* as candidates for variation in vernalization requirement and response in winter oilseed rape (*Brassica napus*). Plant Biotechnol J, 2020, 18: 2466–2481
20 Yin S, Wan M, Guo C, et al. Transposon insertions within alleles of *BnaFLC.A10* and *BnaFLC.A2* are associated with seasonal crop type in rapeseed. J Exp Bot, 2020, 71: 4729–4741
21 Schiessl S, Huettel B, Kuehn D, et al. Post-polyploidisation morphotype diversification associates with gene copy number variation. Sci Rep, 2017, 7: 41845
22 Tadege M, Sheldon C C, Helliwell C A, et al. Control of flowering time by *FLC* orthologues in *Brassica napus*. Plant J, 2001, 28: 545–553
23 Schiessl S V, Quezada-Martinez D, Tebartz E, et al. The vernalisation regulator *FLOWERING LOCUS C* is differentially expressed in biennial and annual *Brassica napus*. Sci Rep, 2019, 9: 14911
24 Wang N, Qian W, Suppanz I, et al. Flowering time variation in oilseed rape (*Brassica napus* L.) is associated with allelic variation in the *FRIGIDA* homologue *BnaA.FRI.a*. J Exp Bot, 2011, 62: 5641–5658
25 Raman H, Raman R, Eckermann P, et al. Genetic and physical mapping of flowering time loci in canola (*Brassica napus* L.). Theor Appl Genet, 2013, 126: 119–132
26 Schiessl S, Iniguez-Luy F, Qian W, et al. Diverse regulatory factors associate with flowering time and yield responses in winter-type *Brassica napus*. BMC Genomics, 2015, 16: 737
27 Yi L, Chen C, Yin S, et al. Sequence variation and functional analysis of a *FRIGIDA* orthologue (*BnaA3.FRI*) in *Brassica napus*. BMC Plant Biol, 2018, 18: 32
28 Shi J, Li R, Qiu D, et al. Unraveling the complex trait of crop yield with quantitative trait loci mapping in *Brassica napus*. Genetics, 2009, 182: 851–861
29 Nelson M N, Rajasekaran R, Smith A, et al. Quantitative trait loci for thermal time to flowering and photoperiod responsiveness discovered in summer annual-type *Brassica napus* L. PLoS One, 2014, 9: e102611
30 Shah S, Weinholdt C, Jedrusik N, et al. Whole-transcriptome analysis reveals genetic factors underlying flowering time regulation in rapeseed (*Brassica napus* L.). Plant Cell Environ, 2018, 41: 1935–1947
31 Ridge S, Brown P H, Hecht V, et al. The role of *BoFLC2* in cauliflower (*Brassica oleracea* var. *botrytis* L.) reproductive development. J Exp Bot, 2015, 66: 125–135
32 Gao Z, Li Y, Ou Y, et al. A pair of readers of bivalent chromatin mediate formation of Polycomb-based “memory of cold” in plants. Mol Cell, 2023, 83: 1109–1124.e4
33 Gao Z, He Y. Molecular epigenetic understanding of winter memory in *Arabidopsis*. Plant Physiol, 2024, 194: 1952–1961
34 Wigge P A. Ambient temperature signalling in plants. Curr Opin Plant Biol, 2013, 16: 661–666
35 del Olmo I, Poza-Viejo L, Piñeiro M, et al. High ambient temperature leads to reduced *FT* expression and delayed flowering in *Brassica rapa* via a mechanism associated with H2A.Z dynamics. Plant J, 2019, 100: 343–356
36 Rahman H, Bennett R A, Kebede B, et al. Molecular mapping of QTL alleles of *Brassica oleracea* affecting days to flowering and photosensitivity in spring *Brassica napus*. PLoS One, 2018, 13: e0189723
37 Song Y, Duan X, Wang P, et al. Comprehensive speed breeding: a high-throughput and rapid generation system for long-day crops. Plant Biotechnol J, 2022, 20: 13–15
38 O’Neill C M, Lu X, Calderwood A, et al. Vernalization and floral transition in autumn drive winter annual life history in oilseed rape. Curr Biol, 2019, 29: 4300–4306.e2
39 Lu X, O’Neill C M, Warner S, et al. Winter warming post floral initiation delays flowering via bud dormancy activation and affects yield in a winter annual crop. Proc Natl Acad Sci USA, 2022, 119: e2204355119
40 Suárez-López P, Wheatley K, Robson F, et al. *CONSTANS* mediates between the circadian clock and the control of flowering in *Arabidopsis*. Nature, 2001, 410: 1116–1120

https://www.sciengine.com/doi/10.1360/SSV-2025-0262

41 Luo T, Zhang J, Khan M N, et al. Temperature variation caused by sowing dates significantly affects floral initiation and floral bud differentiation processes in rapeseed (*Brassica napus* L.). Plant Sci, 2018, 271: 40–51
42 Raman H, Raman R, Qiu Y, et al. GWAS hints at pleiotropic roles for *FLOWERING LOCUS T* in flowering time and yield-related traits in canola. BMC Genomics, 2019, 20: 636
43 Robert L S, Robson F, Sharpe A, et al. Conserved structure and function of the *Arabidopsis* flowering time gene *CONSTANS* in *Brassica napus*. Plant Mol Biol, 1998, 37: 763–772
44 Martynov V V, Khavkin E E. Polymorphism of the *CONSTANS* gene in *Brassica* plants. Russ J Plant Physiol, 2005, 52: 242–248
45 Simon S, Rühl M, de Montaigu A, et al. Evolution of *CONSTANS* regulation and function after gene duplication produced a photoperiodic flowering switch in the Brassicaceae. Mol Biol Evol, 2015, 32: 2284–2301
46 Xu L, Hu K, Zhang Z, et al. Genome-wide association study reveals the genetic architecture of flowering time in rapeseed (*Brassica napus* L.). DNA Res, 2015, 23: 43–52
47 Jin Q, Yin S, Li G, et al. Functional homoeologous alleles of *CONSTANS* contribute to seasonal crop type in rapeseed. Theor Appl Genet, 2021, 134: 3287–3303
48 Liang M, Yin X, Lin Z, et al. Identification and characterization of NF-Y transcription factor families in canola (*Brassica napus* L.). Planta, 2014, 239: 107–126
49 Fu R, Wang J, Zhou M, et al. Five NUCLEAR FACTOR-Y subunit B genes in rapeseed (*Brassica napus*) promote flowering and root elongation in *Arabidopsis*. Planta, 2022, 256: 115
50 Hwang Y H, Kim S K, Lee K C, et al. Functional conservation of rice OsNF-YB/YC and *Arabidopsis* AtNF-YB/YC proteins in the regulation of flowering time. Plant Cell Rep, 2016, 35: 857–865
51 Goretti D, Martignago D, Landini M, et al. Transcriptional and post-transcriptional mechanisms limit heading date 1 (Hd1) function to adapt rice to high latitudes. PLoS Genet, 2017, 13: e1006530
52 Shen C, Liu H, Guan Z, et al. Structural insight into DNA recognition by CCT/NF-YB/YC complexes in plant photoperiodic flowering. Plant Cell, 2020, 32: 3469–3484
53 Zong W, Ren D, Huang M, et al. Strong photoperiod sensitivity is controlled by cooperation and competition among Hd1, Ghd7 and DTH8 in rice heading. New Phytol, 2021, 229: 1635–1649
54 Li C, Distelfeld A, Comis A, et al. Wheat flowering repressor VRN2 and promoter CO_2 compete for interactions with NUCLEAR FACTOR-Y complexes. Plant J, 2011, 67: 763–773
55 Liang M, Hole D, Wu J, et al. Expression and functional analysis of *NUCLEAR FACTOR-Y*, subunit B genes in barley. Planta, 2012, 235: 779–791
56 Mallano A I, Li W, Tabys D, et al. The soybean *GmNFY-B1* transcription factor positively regulates flowering in transgenic *Arabidopsis*. Mol Biol Rep, 2021, 48: 1589–1599
57 Wang J J, Zhou H R, Tänzler P, et al. Characterization of *FLOWERING LOCUS T*-related genes and their putative gene regulatory network in semi-winter *Brassica napus* cultivar Zhongshaung11. Plant J, 2025, 123: e70443
58 Adrian J, Farrona S, Reimer J J, et al. *cis*-regulatory elements and chromatin state coordinately control temporal and spatial expression of *FLOWERING LOCUS T* in *Arabidopsis*. Plant Cell, 2010, 22: 1425–1440
59 Takagi H, Hempton A K, Imaizumi T. Photoperiodic flowering in *Arabidopsis*: multilayered regulatory mechanisms of *CONSTANS* and the florigen *FLOWERING LOCUS T*. Plant Commun, 2023, 4: 100552
60 Wang J, Long Y, Wu B, et al. The evolution of *Brassica napus FLOWERING LOCUST* paralogues in the context of inverted chromosomal duplication blocks. BMC Evol Biol, 2009, 9: 271
61 Wang J, Hopkins C J, Hou J, et al. Promoter variation and transcript divergence in brassicaceae lineages of *FLOWERING LOCUS T*. PLoS One, 2012, 7: e47127
62 Jin Q, Gao G, Guo C, et al. Transposon insertions within alleles of *BnaFT.A2* are associated with seasonal crop type in rapeseed. Theor Appl Genet, 2022, 135: 3469–3483
63 Wan M, Zhao D, Lin S, et al. Allelic variation of *BnaFTA2* and *BnaFTC6* is associated with flowering time and seasonal crop type in rapeseed (*Brassica napus* L.). Plant Cell Environ, 2025, 48: 852–865
64 Li Y, Li X, Du D, et al. Genetic dissection of flowering time and fine mapping of *qFT.A02-1* in rapeseed (*Brassica napus* L.). Theor Appl Genet,

https://www.sciengine.com/doi/10.1360/SSV-2025-0262

2025, 138: 70
65 Wang P, Song Y, Xie Z, et al. Xiaoyun, a model accession for functional genomics research in *Brassica napus*. Plant Commun, 2023, 5: 100727
66 Vollrath P, Chawla H S, Schiessl S V, et al. A novel deletion in *FLOWERING LOCUS T* modulates flowering time in winter oilseed rape. Theor Appl Genet, 2021, 134: 1217–1231
67 Xie X, Jiang Y, Xu W, et al. Sef1, rapid-cycling *Brassica napus* for large-scale functional genome research in a controlled environment. Theor Appl Genet, 2023, 136: 163
68 Corbesier L, Vincent C, Jang S, et al. FT protein movement contributes to long-distance signaling in floral induction of *Arabidopsis*. Science, 2007, 316: 1030–1033
69 Simon R, Igeño M I, Coupland G. Activation of floral meristem identity genes in *Arabidopsis*. Nature, 1996, 384: 59–62
70 Abe M, Kobayashi Y, Yamamoto S, et al. FD, a bZIP protein mediating signals from the floral pathway integrator FT at the shoot apex. Science, 2005, 309: 1052–1056
71 Taoka K, Ohki I, Tsuji H, et al. Structure and function of florigen and the receptor complex. Trends Plant Sci, 2013, 18: 287–294
72 Shim Y, Lim C, Seong G, et al. The AP2/ERF transcription factor LATE FLOWERING SEMI-DWARF suppresses long-day-dependent repression of flowering. Plant Cell Environ, 2022, 45: 2446–2459
73 Li H, Du H, Huang Z, et al. The AP2/ERF transcription factor TOE4b regulates photoperiodic flowering and grain yield per plant in soybean. Plant Biotechnol J, 2023, 21: 1682–1694
74 Yuan X, Fang R, Zhou K, et al. The *APETALA2* homolog *CaFFN* regulates flowering time in pepper. Hortic Res, 2021, 8: 208
75 Zhang X, Peng W, Chen H, et al. BnAP2-12 overexpression delays ramie flowering: evidence from AP2/ERF gene expression. Front Plant Sci, 2024, 15: 1367837
76 Gong M, Wu G, Weng X, et al. The intronic structure variation of rapeseed *BnaC3.LEAFY* regulates the timing of inflorescence formation and flowering. Plant Commun, 2025, 6: 101318
77 Chalhoub B, Denoeud F, Liu S, et al. Plant genetics. Early allopolyploid evolution in the post-Neolithic *Brassica napus* oilseed genome. Science, 2014, 345: 950–953
78 Qian W, Meng J, Li M, et al. Introgression of genomic components from Chinese *Brassica rapa* contributes to widening the genetic diversity in rapeseed (*B. napus* L.), with emphasis on the evolution of Chinese rapeseed. Theor Appl Genet, 2006, 113: 49–54
79 Qian W, Sass O, Meng J, et al. Heterotic patterns in rapeseed (*Brassica napus* L.): I. Crosses between spring and Chinese semi-winter lines. Theor Appl Genet, 2007, 115: 27–34
80 Calderwood A, Lloyd A, Hepworth J, et al. Total *FLC* transcript dynamics from divergent paralogue expression explains flowering diversity in *Brassica napus*. New Phytol, 2021, 229: 3534–3548
81 Hu J, Chen B, Zhao J, et al. Genomic selection and genetic architecture of agronomic traits during modern rapeseed breeding. Nat Genet, 2022, 54: 694–704
82 Fang C, Wang Z, Wang P, et al. Heterosis derived from nonadditive effects of the *BnFLC* homologs coordinates early flowering and high yield in rapeseed (*Brassica napus* L.). Front Plant Sci, 2021, 12: 798371
83 Tang J, Liu H, Quan Y, et al. Fine mapping and causal gene identification of a novel QTL for early flowering by QTL-seq, Target-seq and RNA-seq in spring oilseed rape. Theor Appl Genet, 2023, 136: 80
84 Min Y, He S, Wang X, et al. Transcription factors BnaC09.FUL and BnaC06.WIP2 antagonistically regulate flowering time under long-day conditions in *Brassica napus*. J Genet Genomics, 2025, 52: 650–665
85 Kou K, Yang H, Li H, et al. A functionally divergent *SOC1* homolog improves soybean yield and latitudinal adaptation. Curr Biol, 2022, 32: 1728–1742.e6
86 Wang X, Zhou T, Li G, et al. A *Ghd7*-centered regulatory network provides a mechanistic approximation to optimal heterosis in an elite rice hybrid. Plant J, 2022, 112: 68–83
87 Liu R, Feng Q, Li P, et al. *GLW7.1*, a strong functional allele of *Ghd7*, enhances grain size in rice. Int J Mol Sci, 2022, 23: 8715
88 Wang Q, Su Q, Nian J, et al. The Ghd7 transcription factor represses ARE1 expression to enhance nitrogen utilization and grain yield in rice. Mol Plant, 2021, 14: 1012–1023
89 Chen L, Nan H, Kong L, et al. Soybean *AP1* homologs control flowering time and plant height. J Integr Plant Biol, 2020, 62: 1868–1879
90 Zhang J, Chen L, Cai Y, et al. A novel MORN-motif type gene *GmMRF2* controls flowering time and plant height of soybean. Int J Biol

https://www.sciengine.com/doi/10.1360/SSV-2025-0262

Macromol, 2023, 245: 125464
91 Singh S, Sharma P, Mishra S, et al. *CRY2* gene of rice (*Oryza sativa* subsp. *Indica*) encodes a blue light sensory receptor involved in regulating flowering, plant height and partial photomorphogenesis in dark. Plant Cell Rep, 2023, 42: 73–89
92 Wei X, Xu J, Guo H, et al. *DTH8* suppresses flowering in rice, influencing plant height and yield potential simultaneously. Plant Physiol, 2010, 153: 1747–1758
93 Huang X, Yang S, Gong J, et al. Genomic architecture of heterosis for yield traits in rice. Nature, 2016, 537: 629–633
94 Sun Z, Peng J, Lv Q, et al. Dissecting the genetic basis of heterosis in elite super-hybrid rice. Plant Physiol, 2023, 192: 307–325
95 Zhou X, Nong C, Wu B, et al. Combinations of *Ghd7*, *Ghd8*, and *Hd1* determine strong heterosis of commercial rice hybrids in diverse ecological regions. J Exp Bot, 2021, 72: 6963–6976
96 Krieger U, Lippman Z B, Zamir D. The flowering gene *SINGLE FLOWER TRUSS* drives heterosis for yield in tomato. Nat Genet, 2010, 42: 459–463
97 Yang M, Wang X, Ren D, et al. Genomic architecture of biomass heterosis in *Arabidopsis*. Proc Natl Acad Sci USA, 2017, 114: 8101–8106
98 Hwang K, Susila H, Nasim Z, et al. *Arabidopsis* ABF3 and ABF4 transcription factors act with the NF-YC complex to regulate *SOC1* expression and mediate drought-accelerated flowering. Mol Plant, 2019, 12: 489–505
99 Chong L, Xu R, Huang P, et al. The tomato OST1-VOZ1 module regulates drought-mediated flowering. Plant Cell, 2022, 34: 2001–2018
100 Ye L X, Wu Y M, Zhang J X, et al. A bZIP transcription factor (*CiFD*) regulates drought- and low-temperature-induced flowering by alternative splicing in citrus. J Integr Plant Biol, 2023, 65: 674–691
101 Zhou H, Zeng R F, Liu T J, et al. Drought and low temperature-induced *NF-YA1* activates *FT* expression to promote citrus flowering. Plant Cell Environ, 2022, 45: 3505–3522
102 Zhang F, Huang J, Tang M, et al. Syntenic quantitative trait loci and genomic divergence for *Sclerotinia* resistance and flowering time in *Brassica napus*. J Integr Plant Biol, 2019, 61: 75–88
103 Chen L, Hu P, Lu Q, et al. Vernalization attenuates dehydration tolerance in winter-annual *Arabidopsis*. Plant Physiol, 2022, 190: 732–744
104 Raza A. Eco-physiological and biochemical responses of rapeseed (*Brassica napus* L.) to abiotic stresses: consequences and mitigation strategies. J Plant Growth Regul, 2021, 40: 1368–1388
105 Yu H, Ito T, Wellmer F, et al. Repression of AGAMOUS-LIKE 24 is a crucial step in promoting flower development. Nat Genet, 2004, 36: 157–161
106 Zhang Y F, Yu H S, Zeng X Y, et al. Progress and application of early maturity in rapeseed (*Brassica napus* L.) (in Chinese). J Plant Genet Resour, 2019, 20: 258–266 [张尧锋, 余华胜, 曾孝元, 等. 早熟甘蓝型油菜研究进展及其应用. 植物遗传资源学报, 2019, 20: 258–266]
107 Wang Z, Wang F, Yu Z, et al. Pyramiding of multiple genes generates rapeseed introgression lines with clubroot and herbicide resistance, high oleic acid content, and early maturity. Crop J, 2023, 11: 895–903
108 Li R D, He P, Luo L X, et al. Current situation of breeding and popularization of short-growth-period winter rapeseed varieties for rice-rice-rapeseed mode (in Chinese). Sci Agric Sin, 2024, 57: 846–854 [李荣德, 何平, 罗莉霞, 等. “稻-稻-油”生产模式下短生育期冬油菜品种选育与推广现状分析. 中国农业科学, 2024, 57: 846–854]
109 Chen K, Wang Y, Zhang R, et al. CRISPR/Cas genome editing and precision plant breeding in agriculture. Annu Rev Plant Biol, 2019, 70: 667–697
110 Zhang D, Zhang Z, Unver T, et al. CRISPR/Cas: a powerful tool for gene function study and crop improvement. J Adv Res, 2020, 29: 207–221
111 Zhou E, Zhang Y, Wang H, et al. Identification and characterization of the MIKC-type MADS-box gene family in *Brassica napus* and its role in floral transition. Int J Mol Sci, 2022, 23: 4289
112 Jiang L, Li D, Jin L, et al. Histone lysine methyltransferases BnaSDG8.A and BnaSDG8.C are involved in the floral transition in *Brassica napus*. Plant J, 2018, 95: 672–685
113 Sriboon S, Li H, Guo C, et al. Knock-out of *TERMINAL FLOWER 1* genes altered flowering time and plant architecture in *Brassica napus*. BMC Genet, 2020, 21: 52
114 Guo J, Zeng L, Chen H, et al. CRISPR/Cas9-mediated targeted mutagenesis of *BnaCOL9* advances the flowering time of *Brassica napus* L. Int J Mol Sci, 2022, 23: 14944
115 Jofuku K D, Omidyar P K, Gee Z, et al. Control of seed mass and seed yield by the floral homeotic gene *APETALA2*. Proc Natl Acad Sci USA, 2005, 102: 3117–3122

https://www.sciengine.com/doi/10.1360/SSV-2025-0262

116 Ohto M A, Fischer R L, Goldberg R B, et al. Control of seed mass by *APETALA2*. Proc Natl Acad Sci USA, 2005, 102: 3123–3128

Genetic basis and breeding application of flowering time variation in *Brassica napus*

LIN ShengZhe[1†], WAN Ming[1†], SONG YiXian[1], GUO Liang[1,2,3], YANG GuangSheng[1,2] & HONG DengFeng[1,2*]

[1] *College of Plant Science and Technology, Huazhong Agricultural University, National Key Laboratory of Crop Genetic Improvement, Wuhan 430070, China*
[2] *Hubei Hongshan Laboratory, Wuhan 430070, China*
[3] *Yazhouwan National Laboratory, Sanya 572000, China*
† *Contributed equally to this work*
* *Corresponding author, E-mail: dfhong@mail.hzau.edu.cn*

Flowering time represents a critical determinant of ecological adaptability in rapeseed (*Brassica napus*) and exerts a direct influence on individual plant yield, thereby constituting a key target trait in breeding programs. It is well established that environmental factors, such as temperature and photoperiod, regulate flowering time primarily through genetically regulated pathways, including the vernalization pathway, photoperiodic response mechanisms, floral integrator networks, and signaling pathways that govern floral organ development and differentiation. *Brassica napus* (AACC), an allotetraploid species resulting from the natural hybridization and subsequent domestication of the diploid species *Brassica rapa* (AA) and *Brassica oleracea* (CC), exhibits both a high degree of functional conservation and specific functional divergence in its flowering time regulatory genes following polyploidization. These genes display substantial allelic variation. During its adaptation to diverse global agro-ecological environments, flowering time genes have undergone prolonged natural and artificial selection, leading to significant ecotypic differentiation. This genetic diversity provides a robust foundation for investigating the regulatory mechanisms underlying flowering time, facilitating the development of varieties with enhanced ecological adaptability and harnessing heterosis to improve yield and performance in *B. napus*.

***Brassica napus*, flowering time, growth duration, ecology**

doi: 10.1360/SSV-2025-0262

https://www.sciengine.com/doi/10.1360/SSV-2025-0262