개화시기조절 유전자의 작물에서의 응용

홍준기 · 김진아 · 이수인 · 서은정 · 장안철 · 구본성 · 이연희*

농촌진흥청 국립농업과학원

Flowering Time Genes and Application in Crops

Joon Ki Hong, Jin A Kim, Soo In Lee, Eun Jung Suh, Ancheol Chang,

Bon Sung Koo, and Yeon-Hee Lee*

National Academy of Agricultural Science, RDA, Suwon, Korea

Abstract : The floral transition from vegetative to reproductive development is a very important step in the life cycle of a flowering plant. Extensive genetic analysis using model plant *Arabidopsis* has revealed that multiple pathways, as photoperiod, vernalization, autonomous pathway, gibberellin, and endogenous cues in a specific season are involved in the flowering time. Many genes that control flowering time have been identified. Among these, vernalization and autonomous pathway are mediated by the regulation of the floral repressor *FLC*. These pathways depend on a multitude of factors involved in RNA processing and epigenetic regulation that regulate the floral repressor *FLC*. *FLD*, *FVE*, *VIN3*, *VRN1*, *VRN2*, and *FRI* are involved in chromatin-remodeling, *FY* in RNA processing, and *FCA*, *FPA*, and *FLK* in RNA binding. In photoperiod pathway, the flowering induction signals from light are integrated by floral integrator *FT*. *FT* is induced by the *CO* and induces the expression of floral meristem identity gene *API*, which control floral organ development. Controlling the timing of floral transition is essentially important in crop plants for high agricultural productivity and adaptation to environmental changes. Currently, a growing number of genes related to flowering have been studied in crop plants. This article reviews the key regulators in floral regulatory pathways and application of these genes to modification of flowering time in crop plants.

Keywords : Floral integrators, Flowering time, Photoperiod, Vernalization

서 언

식물의 생활사는 크게 종자로부터 발아하여 유묘를 거쳐 영양생장을 하는 단계와 꽃을 피우고 종자를 만드는 생식생장 단계로 나뉘어진다. 식물은 변화하는 환경에 적응하는 능력을 갖고 있는데 가장 중요한 것은 적합한 환경조건에서 개화시기를 조절하여 생식생장을 최대한 성공시키는 것이다. 각 식물체는 성공적으로 개화를 유도하기 위해서 개화시기 조절에 대한 다양한 유전적인 네트워크를 진화시켜왔다.

식물의 개화 유도에는 온도, 장기간의 저온기간인 춘화처리(vernalization), 광주기(photoperiod), 지베렐린 호르몬과 식물 자체의 내부신호 등의 다양한 요인들이 영향을 주는 것으

로 알려져 있으며 이들 경로들은 복합적으로 연결되어 있는 것으로 나타나고 있다. 개화를 유도하는 다양한 경로의 신호들은 ‘floral integrators’라는 유전자들의 발현을 조절하여 최종적으로 meristem 조직이 꽃을 형성하도록 하는 유전자(floral meristem identity genes)들의 발현을 유도한다. 이러한 개화시기조절 경로에 존재하는 여러 유전자들은 애기장대 돌연변이의 유전학적, 분자생물학적 연구를 통하여 밝혀지고 있다(Boss et al. 2004, Michaels 2009, Simpson et al. 1999, Srikanth & Schmid 2011). 또한 애기장대 연구를 토대로 채소작물, 벼, 밀, 보리등의 곡류와 나무에서도 개화시기를 결정하는데 관여하는 유전자들이 지속적으로 보고되고 있다(Distelfeld et al. 2009, Greenup et al. 2009, Kim et al. 2007, Lin et al. 2005).

개화시기는 작물의 생산량과 바이오매스에 주요한 영향을 주는데 배추나 양배추의 경우 조기추대나 개화는 생산량과

*Corresponding author (E-mail: yhl2222@korea.kr, Tel: +82-31-299-1720, Fax: +82-31-299-1722)

(Received on July 17, 2013. Revised on October 11, 2013.
Accepted on October 16, 2013.)

상품가치를 저하시키는 요인 중의 하나가 된다. 최근에 들어서는 이상기후에 의한 급작스런 온도변화 등에 의하여 식물들의 개화시기가 달라지는 현상이 일어나고 있다.

본 논문은 식물의 생식생장을 유도하는 춘화처리(vernalization), 광주기(photoperiod) 등 여러 경로에서 개화시기를 조절하는 것으로 보고되어 있는 주요 유전자들을 애기장대를 중심으로 알아보고 이들 유전자의 발현조절을 이용하여 개화시기가 조절된 작물에 대해서 알아보려고 한다.

춘화처리 개화유도경로

봄에 꽃을 피우는 식물들은 가을에 개화가 억제되고 장기간의 저온기간인 겨울을 보내는 춘화처리가 개화를 유도 또는 촉진하기 위한 필수조건이다. 이러한 식물의 춘화처리에서 가장 중요한 역할을 하는 유전자는 개화 억제자로 알려진 *FLC* (*FLOWERING LOCUS C*)이다. *FLC*는 MADS-box transcription factor로 식물이 저온처리를 받기 전에 발현이 되어 개화를 유도하는 floral integrator 유전자인 *SOC1* (*SUPPRESSOR OF OVER EXPRESSION OF CONSTANS 1*, *AGL20*; *AGAMOUS-LIKE 20*), *FT* (*FLOWERING LOCUS T*)의 활성을 억제하여 개화를 억제한다(He & Amasino 2005, Michaels & Amasino 1999, Sheldon et al. 1999, 2000). *FLC* 유전자 발현을 촉진하는 유전자로 *FRI* (*FRIGIDA*)가 알려져 있는데 이 유전자의 다양한 변이로 인해 저온처리에 대한 애기장대의 개화시기 반응이 여러 가지 생태형을 나타낸다(Johanson et al. 2000, Shindo et al. 2005). 저온처리 기간이 지속됨에 따라 *FLC* 유전자 발현은 감소하면서 거의 일어나지 않게 되고 *SOC1* 유전자가 발현이 되면서 식물은 개화를 하게 된다. *FLC* 발현 억제는 저온처리 기간이 지나고 따뜻한 계절이 와도 계속 유지가 되어 식물이 개화하는 것으로 알려져 있다. 장기간의 저온에 의하여 homeodomain finger 유전자인 *VIN3* (*VERNALIZATION INSENSITIVE 3*) 등의 발현이 유도되고 이로 인해 염색체 변형과 관련된 요인들이 작용하여 저온처리 후에도 *FLC* 유전자 발현 억제가 지속된다(Greb et al. 2007, Sung & Amasino 2005). 최근에는 COOLAIR (non-coding antisense 전사물), COLDAIR (non-coding intron 1 유래 전사물)등의 non-coding RNA가 중요한 역할을 한다고 보고되었으며(Song et al. 2012), 또 다른 MADS-box 유전자인 *SVP* (*SHORT VEGETATIVE PHASE*)는 *FLC*와 상호작용에 의하여 개화 억제자로서의 역할을 하는 것으로 나타났다(Fig. 1) (Hartmann et al. 2000, Lee et

Fig. 1. Flowering time regulation in *Arabidopsis*.

al. 2007, Li et al. 2008).

유채, 배추, 양배추 등이 속한 Brassicaceae에서도 애기장대 *FLC*와 유사한 유전자가 보고되었다(Kim et al. 2007, Li et al. 2008, Lin et al. 2005, Tadege et al. 2001). 유채로부터 분리된 다섯 종류의 *FLC* 유전자 *BnFLC1-5*, 배추로부터 분리된 세 종류의 유전자 *BrFLC1-3*을 애기장대에 과발현 시켰을 때 개화시기가 지연된 것을 확인하였으며 이 중 *BrFLC3* 유전자를 배추에 도입하여 추대시기가 지연되는 결과가 나타났다. 또한 양배추 *BoFLC3-2*와 *BoFLC4-1* 유전자는 애기장대와 유사한 발현 양상을 나타내었으며 애기장대에 발현하였을 경우 개화시기가 지연되는 효과가 보고되었다. 온대지역에서 재배되는 밀, 보리 등의 곡류도 장기간의 저온처리 후에 개화를 하게 되는데 애기장대와는 다른 독립적인 경로로 진화된 것으로 나타난다. 밀과 보리의 개화억제 유전자는 *VRN2* (*VERNALIZATION 2*)로 애기장대 *FT*와 유사한 유전자인 *VRN3* (*VERNALIZATION 3*) 발현을 억제 함으로서 개화를 지연시킨다. 밀과 보리에서는 장일조건 하에서 *VRN2* 발현이 일어나는데 이로 인해 저온처리를 받기 전인 여름과 가을에 개화가 지연된다. 춘화처리에 의해 발현되는 MADS box transcription factor인 *VRN1* (*VERNALIZATION 1*)이 *VRN2*를 억제하여 *VRN3* 발현을 유도하고 또한 *VRN3*는 *FDL2* (*FLOWERING LOCUS D-LIKE 2*)와의 상호작용을 통해서 *VRN1* 유전자 발현을 향상시켜 개화를 유도한다(Amasino 2010, Distelfeld et al. 2009, Greenup et al. 2009). 애기장대에서 *VRN1*은 식물에서만 특이적으로 존재하는 DNA 결합 단백질이며 *VRN2*는 Polycomb-group Repressive Complex 2 (PRC2) 복합체의 소단위 구성물로 보고되었다(Alexandre & Henning 2008, Amasino 2004). 애기장대 *VRN2*는 춘화처리 후에 *FLC* 유전자 발현억제를 후생학적으로 유지시키는 역할을 담당한다. *VRN2*는 FIE (*FERTILIZATION INDEPENDENT ENDOSPERM*)

와 CLF (CURLY LEAF)/SWN (SWINGER)를 포함하는 PRC2 복합체를 형성하여 histone methyltransferase의 활성을 가지며 *FLC* locus에서 VIN3과 결합하여 histone 변형을 통해 chromatin-remodeling에 관여 함으로서 *FLC* 유전자 발현을 억제하여 개화유도에 관여한다. 이러한 결과를 바탕으로 밀, 보리 등의 곡류와 Brassicaceae 계열의 작물의 춘화처리를 통한 개화유도는 다른 독립적인 경로로 진화한 것으로 나타났다.

자발적 개화유도경로

꽃이 빨리 피어 생활사가 짧은 rapid-cycling 애기장대는 *FRI* 유전자에 변이가 일어나 *FLC* 발현량을 감소시켜 개화시기가 빨라지는 것으로 나타났다. 이러한 rapid-cycling 특성을 갖는 애기장대를 분석한 결과 상시적으로 발현하여 *FLC* 발현을 억제하는 유전자들이 밝혀졌는데 이들 유전자들에 의하여 개화가 촉진되는 경로를 자발적 개화유도 경로(autonomous pathway)라고 하였다. 이 경로에는 *FCA*, *FLD* (*FLOWERING LOCUS D*), *FLK* (*FLOWERING LOCUS K*), *FPA*, *FVE*, *FY*, *LD* (*LUMINDEPENDENS*) 유전자가 포함된다(He & Amasino 2005, Simpson et al. 1999, Simpson 2004). *FCA*는 RNA 결합 단백질로서 RNA-processing 인자 *FY*와 결합하여 *FLC* 유전자 발현을 조절한다. *FPA*와 *FLK* 또한 RNA 결합 단백질이며 *FPA*는 *FCA*와 다른 경로에서 독립적으로 *FLC* 유전자 발현을 조절한다. 이 단백질들은 RNA processing을 통해 *FLC* 유전자 발현을 조절하고 있다. *FLD*와 *FVE*는 인체에 존재하는 histone deacetylase co-repressor 복합체와 유사한 단백질로 *FLC* 발현을 조절하기 위해 같은 복합체에서 작용하며 *FLC* locus에서 histone deacetylation을 통한 *FLC* 발현의 억제로 개화를 촉진하게 된다. *LD*는 *FLC* 발현을 억제하는 homeodomain 단백질로서 아직까지 어떻게 *FLC*를 조절하는지에 대해서는 알려진 바가 없다. 이와 같이 *FLC* 유전자 발현은 자발적 경로에 존재하는 유전자에 의해 억제 받고 있으며 *FLC* 발현량의 감소로 인해 개화가 촉진된다.

광주기 개화유도경로

식물의 개화에 중요한 영향을 주는 요인 중 하나는 광주기라고 할 수 있는데 애기장대의 경우 낮의 길이가 길어지면 개화를 한다. 광에 의해서 하루 주기로 발현의 변화가 일어나는 *CO* (*CONSTANS*)는 오전에는 발현이 아주 낮고, 낮 동안에 발현이 되기 시작하면서, 늦은 오후 발현이 최대로 되고 *CO* 단백질은 광에 의해서 안정화된다. 앞에서 *CO*에 의해서 *FT*

발현이 유도되고 *FT* 단백질이 정단 부위로 이동하여 *FD* (*FLOWERING LOCUS D*) 단백질과 상호작용하여 꽃을 발달시키는 *API* (*APETALLA1*) 등의 유전자 발현을 유도하여 정단 부위가 생식기관으로 발달하도록 한다. *CO* 유전자 발현은 생체시계 관련 유전자인 *GI* (*GIGANTEA*)와 *CDF1* (*CYCLING DOF FACTOR1*)등을 통하여 조절된다. *CO*는 아침에 발현량이 높은 *CDF1*에 의해서 발현이 억제되고 오후가 되면서 *GI*와 *FKF1* (*FLAVIN-BINDING, KELCH REPEAT, F-BOX PROTEIN1*)에 의해서 발현이 증가한다. *PHYB* (*PHYTOCHROME B*)와 *CRY2* (*CRYPTOCHROME 2*)는 *CO* 단백질의 안정성을 조절하는데 아침에는 *PHYB*로 인해 단백질이 불안정해지고 늦은 오후에는 *CRY2*에 의해 안정화 되면서 *CO* 단백질의 수준을 조절하는 것으로 알려져 있다(Amasino 2010, Jackson 2009, Turck et al. 2008). 세계적으로 중요한 식량작물 중의 하나인 벼는 따뜻한 지역에서 주로 재배되고 단일조건일 때 개화를 하게 된다. 벼에서는 *CO*와 유사한 *Hd1* (*HEADING DATE1*)에 의하여 애기장대의 *FT*에 해당하는 *Hd3a* (*HEADING DATE 3a*) 발현이 단일조건에서는 촉진되고 장일조건에서는 발현이 억제된다(Kojima et al. 2002, Komiya et al. 2008). *FT*가 장일조건에서 발현이 되는 애기장대와는 아주 다른 현상이라고 할 수 있다. 또한 애기장대 *GI*와 유사한 벼의 *OsGI*에 의해 *Hd1* 발현이 향상된다는 것도 밝혀졌다. 이와 같이 *CO*와 *GI* 유전자는 애기장대와 벼, 보리, 밀 등의 대부분의 식물에서 공통된 기능을 갖고 있는 것으로 나타났다(Distelfeld et al. 2009, Greenup et al. 2009).

다양한 개화신호들의 통합

식물이 영양생장에서 생식생장 단계로 전이하는데 관여하는 춘화처리, 광주기, 자율성 경로 등 여러 경로의 개화신호들은 궁극적으로는 floral integrator라 불리는 *FT*, *FT* homolog *TSF* (*TWIN SISTER OF FT*)와 *SOC1* (*AGL20*), *LFY* (*LEAFY*) 유전자들의 발현을 정교하게 조절함으로써 개화시기를 조절한다. *SOC1*은 MADS transcription factor로 광, 온도, 호르몬, 생장상태 등의 개화경로로부터 오는 신호들에 의하여 발현이 조절된다(Boss et al. 2004, Lee & Lee 2010, Moon et al. 2003, 2005, Parcy 2005). 개화에 춘화처리를 필요로 하는 식물에서 춘화처리 전에 높은 양으로 발현하는 *FLC*는 *SOC1*과 *FT*와 직접적으로 결합하여 유전자 발현을 억제 함으로서 개화를 억제한다. 따라서 floral integrator의 완전한 발현에는 춘화처리로 유도된 *FLC* 발현의 감소와 이로 인한

SOC1 발현과 *CO* 유전자에 의한 *FT* 발현이 유도되어야 한다. 광, 온도 등 여러 외부 환경요인, 식물자체의 내부요인 등에 의하여 발현되는 floral integrator는 *API*와 같은 floral meristem identity 유전자들이 연속적으로 발현되도록 유도함으로써 최종적으로 식물은 마침내 꽃을 피우게 된다(Gregis et al. 2006, Hepworth et al. 2002, Seo et al. 2009). 또한 *SOC1*은 *LFY* 발현조절을 통한 GA(Gibberellic acid) 호르몬의 신호전달에 관여하여 개화시기를 조절하는데 관여한다(Lee & Lee 2010).

작물 개화시기조절

자연적으로 개화시기에 여러 변이를 나타내는 애기장대와 인위적으로 만든 애기장대 돌연변이체들을 이용하여 여러 환경요인에서 개화를 유도하는데 관여하는 많은 유전자들이 밝혀지고 있으며, 이를 토대로 작물에서도 유사한 기능을 갖는 유전자들에 대한 연구가 활발히 진행되고 있다. 작물에서 개화시기는 종자 생산량, 바이오매스 생산량, 스트레스 환경에의 적응 또는 회피 등을 위해서 상당히 중요하다. 개화시기에

관여하는 유전자 발현을 조절함으로써 작물의 개화시기가 변화된 예는 Table 1과 같다.

조기개화형인 *B. napus*에 애기장대 *FLC*를 상시 발현시킨 결과 개화시기가 2-6주 늦어졌고, 배추로부터 분리한 *BrFLC1*과 *BrFLC3* 유전자를 배추에서 과발현 시켜 추대시기가 7-40일 늦어지는 계통을 선발하였다(Kim et al. 2007, 2011, Tadege et al. 2001). 애기장대 *FLC* 유전자가 과발현된 담배는 평균적으로 개화시기가 14일 정도 늦어지고 잎 크기가 커지면서 바이오매스가 증가되었다(Salehi et al. 2005). 애기장대 *API*와 유사한 자작나무로부터 분리한 *BpMADS*가 상시 발현된 담배 형질전환체는 평균적으로 종자 파종 후 40일 내에 개화를 하였으나 형질전환 되지 않은 개체는 65일에 개화를 하였다. 또한 이들 형질전환체의 엽록체는 빠른 성장과 분열을 보였고 광합성율도 높게 나타났다(Qu et al. 2013). 애기장대 *FUL (FRUITFUL)*과 유사한 *MADS-box* *MADSB*를 겨자(*Sinapsis alba*)로부터 분리하여 유체에 도입한 결과 여름형의 유체에서는 3-15일 영양생장 기간이 짧아지면서 개화 및 종자 성숙이 빨라졌으며 겨울형 유체에서는 춘화처리 없

Table 1. Modification of flowering time control in crops.

Genes	Donor species	Transgenic plants	Flowering time	Reference
<i>FLC</i>	<i>A. thaliana</i>	<i>B. napus</i>	delayed flowering	Tadege et al. 2001
<i>BrFLC1</i> , <i>BrFLC3</i>	<i>B. rapa</i> (<i>B. rapa</i> L. ssp. <i>pekinensis</i>)	Chinese cabbage (<i>B. rapa</i> L. ssp. <i>pekinensis</i>)	delayed flowering	Kim et al. 2007, 2011
<i>FLC</i>	<i>A. thaliana</i>	tobacco	delayed flowering	Salehi et al. 2005
<i>SaMADSB</i>	<i>Sinapsis alba</i>	<i>B. napus</i>	early flowering	Chandler et al. 2005
<i>BpMADS</i>	<i>Betula pendula</i>	tobacco	early flowering	Qu et al. 2013
<i>BrAGL20</i>	<i>B. rapa</i>	<i>B. napus</i>	early flowering	Hong et al. 2012
<i>FT</i>	<i>A. thaliana</i>	tobacco	early flowering	Lewis & Kernodle 2009
<i>LFY</i>	<i>A. thaliana</i>	rice	early flowering	He et al. 2000
<i>RCN1</i> , <i>RCN2</i>	rice	Rice	delayed or non-flowering	Nakagawa et al. 2002
<i>ATH1</i>	<i>A. thaliana</i>	ryegrass	late heading	Valk et al. 2004
<i>LpTFL</i>	ryegrass (<i>Lolium perenne</i>)	red fescue	delayed or non-flowering	Jensen et al. 2004
<i>ptFT1</i>	poplar (<i>P.tremula x tremuloides</i>)	poplar	early flowering	Bohlenius et al. 2006
<i>pdFT2</i>	poplar (<i>P. deltoides</i>)	poplar	early flowering	Hsu et al. 2006
<i>CiFT</i>	Citrus	trifoliate orange (<i>Poncirus trifoliata</i>)	early flowering	Endo et al. 2005
<i>pMADS4</i>	silver birch (<i>B. pendula</i>)	apple	early flowering	Flachowsky et al. 2007
<i>MdTFL1</i> (antisense)	apple (<i>Malus x domestica</i> Borkh)	apple	early flowering	Kotoda et al. 2006

이 개화가 유도되었다(Chandler et al. 2005). 또한 배추로부터 분리한 *BrAGL20*을 유체에 상시발현 시킨 결과 조기추대 현상이 T₃ 세대를 거쳐 지속적으로 나타났고 다른 표현형에는 큰 차이를 보이지 않았다(Hong et al. 2012). 애기장대 *FT* 유전자의 항시 발현으로 개화시기가 빨라진 담배를 이용하여 육종 연한을 반으로 단축시켜 목적하는 특성을 조기에 도입할 수 있었다(Lewis & Kernodle 2009). 곡류에서도 개화시기가 조절된 예가 보고되었다. 애기장대의 *LFY* 유전자를 벼에 도입했을 때 대조구에 비해서 26-34일 출수가 빨라졌으나 생산량은 약간 감소하였고 일부 비정상적인 panicle 형태를 보였다(He et al. 2000). 식물 형태와 발달 전이 시기에서 주요한 역할을 하는 것으로 알려진 *TFL1* (*TERMINAL FLOWER1*)/*CEN* (*CENTRORADIALIS*)과 상동성이 있는 벼 *RCN1*과 *RCN2*가 도입된 형질전환 벼에서는 출수기가 늦어졌으며 일부는 출수가 전혀 되지 않은 것도 있었다. 또한 panicle당 꽃의 수가 형질전환 되지 않은 개체에 비해 3배 정도 많아진 것을 관찰할 수 있었다(Nakagawa et al. 2002). 주요한 사료작물의 하나인 호밀풀은 개화가 되는 발달단계로 가면서 사료로서의 소화성과 영양가치가 떨어지는데 이러한 개화시기를 억제하기 위하여 애기장대의 *ATH1* (*Arabidopsis TALE-homoeobox*)을 상시 발현 시킨 결과 평균적으로 16일 정도 개화시기가 늦어졌고 일부 형질전환체는 계속적인 영양생장 상태를 나타냈다(Valk et al. 2004). 또한 호밀풀 *LpTFL1* 유전자가 도입된 목초는 개화시기가 2주 이상 늦어지거나 개화를 하지 않았다(Jensen et al. 2004).

개화를 하는데 5-10년 이상 걸리는 과수나 나무에서 개화시기 조절은 품종육성 소요시간을 단축할 수 있다는 점에서 의미가 크다고 할 수 있다. 애기장대 *LFY*가 도입된 나무에서 조숙한 꽃 발달이 관찰된 이후 많은 나무에서 개화시기를 조절한 연구 결과가 보고되었다(Weigel & Nilsson 1995). 포플러의 경우 정상적인 경우 8-20년 후에 생식생장 단계로 들어가게 되는데 포플러의 *PtFT1* 유전자가 강하게 발현된 개체는 4주 내에 *PtFT1* 유전자를 포함하고 있는 아그로박테리움이 감염된 줄기로부터 화기 같은 구조가 시작되었다. 이것은 *PtFT1* 유전자가 강력하게 개화를 유도한다는 것을 보여주는 결과이다. *PtFT1* 발현이 이보다 약한 계통은 정상적으로 재분화되어 온실에서 재배되었으며 정상적인 꽃과 정상적인 화분을 생성하였다(Bohlenius et al. 2006). *FT* 발현이 거의 없는 어린 영양생장의 포플러에 포플러 *FT2* 유전자를 도입시켜 발현이 되면 1년 내에 개화가 유도되었다(Hsu et al. 2006).

탱자나무 *CiFT* 유전자가 상시 발현된 형질전환체는 온실에서 재배된 지 12주 후에 개화가 되었고 유전자 발현양에 따라 개화시기가 다르게 나타났다. 형질전환체와 비형질전환체와의 교배에 의하여 나온 F₁에서도 조기개화 특성을 나타냈다(Endo et al. 2005). 애기장대 *API* 유전자 형질전환 감귤은 1년에 개화가 되는 rapid-cycling 나무와 같은 특성을 나타내었다(Cervera et al. 2009). *MdTFL1* 유전자는 사과 영양생장 기간을 유지시키는 데 필요한 유전자로 밝혀졌다(Kotoda & Wada 2005). 유전자 발현을 억제하는 *MdTFL1* antisense RNA를 사과에 발현시킨 형질전환체는 온실에서 재배 후 8개월 만에 개화가 이루어졌으나 형질전환 되지 않은 개체는 6년이 되어도 개화가 이루어지지 않았다(Kotoda et al. 2006). 작나무 유래 *FUL-like BpMADS4* 유전자가 상시 발현된 사과나무는 온실재배 후 3-4개월 내에 개화를 하였고 화분 활성 등이 정상으로 나타났다(Flachowsky et al. 2007).

식물의 영양생장에서 생식생장 발달 단계로 유도하는 여러 가지 경로에 있는 유전자들이 애기장대에서 밝혀졌으며 이를 토대로 작물에서 개화시기 및 화기 관련 유전자 기능과 기작 연구가 이루어지고 있다. 또한 이러한 개화시기 유전자들의 상시 발현 또는 억제를 통해 작물의 개화시기를 조절함으로써 바이오매스와 생산량 등을 향상 시키거나 나무나 과수의 경우 육종 연한을 단축시킬 수 있다는 연구결과가 보고되고 있다. 따라서 개화시기에 관한 분자생물학적 연구와 전통육종과의 조합으로 새로운 품종개발에 이용될 수 있을 것으로 사료된다.

적 요

개화는 식물이 영양생장에서 생식생장으로 전환되는 중요한 발달 단계로 유전학적, 분자생물학적 접근 방법을 통하여 개화 기작을 이해하기 위한 연구들이 수행되었다. 개화시기 조절에 관한 연구는 주로 애기장대를 이용하여 진행되어 왔으며 이를 바탕으로 춘화처리 경로, 자발적 경로, 광주기 의존적 경로, 식물 호르몬인 지베렐린 연관 경로들이 밝혀졌고 이들 경로와 관련된 다양한 유전자들이 보고되었다. 이들 중 춘화처리 및 자발적 경로는 개화억제 유전자인 *FLC* 발현 조절을 통해 개화시기를 조절한다고 밝혀졌다. 최근 연구에 따르면 chromatin-remodeling 인자들인 *FLD*, *FVE*, *VIN3*, *VRN1*, *VRN2*, *FRI* 등과 FCA, FPA, FLK 등의 RNA 결합단백질과 FY 등의 다양한 RNA processing 관련 단백질들이 *FLC* 유전

자 발현을 조절하고 있는 것으로 보고되고 있다. 이와는 다르게 광주기성 개화유도는 *FLC*와 다른 독립적인 경로를 가지고 있다. 광수용체로부터 시작된 신호는 개화촉진인자 *CO* 유전자를 활성화 시키고 하위 유전자 *FT* 발현을 유도한다. *FT* 단백질은 *FD* 단백질과 상호작용하여 *API*으로 신호를 전달하며 *FLC*에 의한 개화 억제 신호와 경쟁적으로 상호작용을 하며 개화시기를 조절하게 된다. 이들 각 경로로부터 개화시기를 조절하는 유전자 연구들을 바탕으로 작물에서 개화시기에 관여하는 유전자를 도입하거나 발현을 조절함으로써 작물의 개화시기에 변화를 주는 연구들이 지속적으로 활발하게 수행되고 있다. 작물에서 개화시기 조절은 생산량, 바이오매스 등에 영향을 주는데 최근에 들어서는 기후변화에 의한 이상온도로 개화시기가 빨라지거나 늦어지는 경향을 보이고 있다. 따라서 전통육종과 더불어 유전자를 이용한 개화시기 조절은 변화하는 환경에 적응할 수 있는 작물을 개발하는데 중요한 역할을 할 수 있을 것이다.

사 사

본 논문은 농촌진흥청 어젠다사업(과제번호: PJ008616)의 지원에 의해 이루어진 것이다. 또한 본 연구는 2013년도 농촌진흥청 국립농업과학원 박사후 연수과정지원사업에 의해 이루어진 것이다.

References

- Alexandre CM, Henning L. 2008. *FLC* or not *FLC*: the other side of vernalization. J. Exp. Bot. 59: 1127-1135.
- Amasino R. 2004. Vernalization, Competence, and the Epigenetic Memory of Winter. Plant Cell 16: 2553-2559.
- Amasino R. 2010. Seasonal and developmental timing of flowering. Plant J. 61: 1001-1013.
- Bohlenius H, Huang T, C-Campaa L, Brunner AM, Jansson S, Strauss SH, Nilsson O. 2006. *CO/FT* regulatory module controls timing of flowering and seasonal growth cessation in trees. Science 312: 1040-1043.
- Boss PK, Bastow RM, Mylne JS, Dean C. 2004. Multiple pathways in the decision to flower: enabling, promoting, and resetting. Plant Cell 16: S18-S31.
- Cervera M, Navarro L, Pena L. 2009. Gene stacking in 1-year-cycling *APETALA1* citrus plants for a rapid evaluation of transgenic traits in reproductive tissues. J. Biotechnol. 25: 278-282.
- Chandler J, Corbesier L, Spielmann P, Dettendorfer J, Stahl D, Apel K, Melzer S. 2005. Modulating flowering time and prevention of pod shatter in oilseed rape. Mol. Breed. 15: 87-94.
- Distelfeld A, Li C, Dubcovsky J. 2009. Regulation of flowering in temperate cereals. Curr. Opin. Plant Biol. 12: 178-184.
- Endo T, Shimada T, Fujii H, Kobayashi Y, Araki T, Omura M. 2005. Ectopic expression of an *FT* homolog from *Citrus* confers an early flowering phenotype on trifoliate orange (*Poncirus trifoliata* L. Raf.). Transgenic Res. 14: 703-712.
- Flachowsky H, Peil A, Sopanen T, Elo A, Hanke V. 2007. Overexpression of *BpMADS4* from silver birch (*Betula pendula* Roth.) induces early-flowering in apple (*Malus X domestica* Borkh.). Plant Breed. 126: 137-145.
- Greb T, Mylne JS, Crevillen P, Geraldo N, An H, Gendall AR, Dean C. 2007. The PHD finger protein *VRN5* functions in the epigenetic silencing of *Arabidopsis FLC*. Curr. Biol. 17: 73-78.
- Greenup A, Peacock WJ, Dennis ES, Trevaskis B. 2009. The molecular biology of seasonal flowering-responses in *Arabidopsis* and the cereals. Ann. Bot. 103: 1165-1172.
- Gregis V, Sessa A, Colombo L, Kater MM. 2006. *AGL24*, *SHORT VEGETATIVE PHASE*, and *APETALA1* redundantly control *AGAMOUS* during early stages of flower development in *Arabidopsis*. Plant Cell 18: 1373-1382.
- Hartmann U, Hohmann S, Nettekheim K, Wisman E, Saedler H, Huijser P. 2000. Molecular cloning of *SVP*: a negative regulator of the floral transition in *Arabidopsis*. Plant J. 21: 351-360.
- He Y, Amasino RM. 2005. Role of chromatin modification in flowering time control. Trends Plant Sci. 10: 30-35.
- He Z, Zhu Q, Dabi T, Li D, Weigel D, Lamb C. 2000. Transformation of rice with the *Arabidopsis* floral regulator *LEAFY* causes early heading. Transgenic Res. 9: 223-227.
- Hepworth SR, Valverde F, Ravenscroft D, Mouradov A, Coupland G. 2002. Antagonistic regulation of flowering time gene *SOC1* by *CONSTANS* and *FLC* via separate promoter motifs. EMBO J. 21: 4327-4337.
- Hong JK, Kim SY, Kim KS, Kwon SJ, Kim JS, Kim JA, Lee SI, Lee YH. 2012. Overexpression of a *Brassica rapa*

- MADS-box gene, *BrAGL20*, induces early flowering time phenotypes in *Brassica napus*. Plant Biotechnol. Rep. 7: 231-271.
19. Hsu CY, Liu Y, Luthe DS, Yuceer C. 2006. Poplar *FT2* shortens the juvenile phase and promotes seasonal flowering. Plant Cell 18: 1846-1861.
 20. Jackson SD. 2009. Plant responses to photoperiod. New Phytol. 181: 517-531.
 21. Jensen CS, Salchert K, Gao C, Andersen C, Didion T, Nielsen KK. 2004. Floral inhibition in red fescue (*Festuca rubra* L.) through expression of a heterologous flowering repressor from Lolium. Mol. Breed. 13: 37-48.
 22. Johanson U, West J, Lister C, Michaels S, Amasino R, Dean C. 2000. Molecular analysis of *FRIGIDA*, a major determinant of natural variation in *Arabidopsis* flowering time. Science 290: 344-347.
 23. Kim SY, Kim JS, J.A. Kim, B.S. Park, J.K. Hong, Y.D. Park, and Y.H. Lee. 2011. Induction of *Brassica rapa* transgenic plant line showing delayed bolting and flowering time using overexpression of *BrFLC* genes. Korean J. Int. Agric. 23: 218-225.
 24. Kim SY, Park BS, Kwon SJ, Kim JS, Lim MH, Park YD, Kim DY, Suh SC, Jin YM, Ahn JH, Lee YH. 2007. Delayed flowering time in *Arabidopsis* and *Brassica rapa* by the overexpression of *FLOWERING LOCUS C (FLC)* homologs isolated from Chinese cabbage (*Brassica rapa* L. ssp. *pekinensis*). Plant Cell Rep. 26: 327-336.
 25. Kojima S, Takahashi Y, Kobayashi Y, Monna L, Sasaki T, Araki T, Yano M. 2002. *Hd3a*, a Rice ortholog of the *Arabidopsis FT* gene, promotes transition to flowering downstream of *Hd1* under short-day conditions. Plant Cell Physiol. 43: 1096-1105.
 26. Komiya R, Ikegami A, Tamaki S, Yokoi S, Shimamoto K. 2008. *Hd3a* and *RFT1* are essential for flowering in rice. Development 135: 767-774.
 27. Kotoda N, Iwanami H, Takahashi S, Abe K. 2006. Antisense expression of *MdTFL1*, a *TFL1*-like gene, reduces the juvenile phase in apple. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 131: 74-81.
 28. Kotoda N, Wada M. 2005. *MdTFL1*, a *TFL1*-like gene of apple, retards the transition from the vegetative to reproductive phase in transgenic *Arabidopsis*. Plant Sci. 168: 95-104.
 29. Lee J, Lee I. 2010. Regulation and function of *SOC1*, a flowering pathway integrator. J. Exp. Bot. 61: 2247-2254.
 30. Lee JH, Yoo SJ, Park SH, Hwang I, Lee JS, Ahn JH. 2007. Role of *SVP* in the control of flowering time by ambient temperature in *Arabidopsis*. Genes Dev. 21: 397-402.
 31. Lewis RS, Kernodle SP. 2009. A method for accelerated trait conversion in plant breeding. Theor. Appl. Genet. 118: 1499-1508.
 32. Li D, Liu C, Shen L, Wu Y, Chen H, Robertson M, Helliwell CA, Ito T, Meyerowitz E, Yu H. 2008. A repressor complex governs the integration of flowering signals in *Arabidopsis*. Dev. Cell 15: 110-120.
 33. Lin SI, Wang JG, Poon SY, Su CI, Wang SS, Chiou TJ. 2005. Differential regulation of *FLOWERING LOCUS C* expression by vernalization in cabbage and *Arabidopsis*. Plant Physiol. 137: 1037-1048.
 34. Michaels SD. 2009. Flowering time regulation produces much fruit. Curr. Opin. Plant Biol. 12: 75-80.
 35. Michaels SD, Amasino RM. 1999. *FLOWERING LOCUS C* encodes a novel MADS domain protein that acts as a repressor of flowering. Plant Cell 11: 949-956.
 36. Moon J, Lee H, Kim M, Lee I. 2005. Analysis of flowering pathway integrators in *Arabidopsis*. Plant Cell Physiol. 46: 292-299.
 37. Moon J, Suh SS, Lee H, Choi KR, Hong CB, Paek NC, Kim SG, Lee I. 2003. The *SOC1* MADS-box gene integrates vernalization and gibberellin signals for flowering in *Arabidopsis*. Plant J. 35: 613-623.
 38. Nakagawa M, Shimamoto K, Kyoizuka J. 2002. Overexpression of *RCN1* and *RCN2*, rice *TERMINAL FLOWER 1/CENTRORADIALIS* homologs, confers delay of phase transition and altered panicle morphology in rice. Plant J. 29: 743-750.
 39. Parcy F. 2005. Flowering: a time for integration. Int. J. Dev. Biol. 49: 585-593.
 40. Qu GZ, Zheng T, Liu G, Wang W, Zang L, Liu H, Yang C. 2013. Overexpression of a MADS-box gene from Birch (*Betula platyphylla*) promotes flowering and enhances chloroplast development in transgenic tobacco. PLoS One 8: e63398.
 41. Salehi H, Ransom CB, Oraby HF, Seddighi Z, Sticklen MB. 2005. Delay in flowering and increase in biomass of transgenic tobacco expressing the *Arabidopsis* floral repressor gene *FLOWERING LOCUS C*. J. Plant Physiol. 162: 711-717.

42. Seo E, Lee H, Jeon J, Park H, Kim J, Noh YS, Lee I. 2009. Crosstalk between cold response and flowering in *Arabidopsis* is mediated through the flowering-time gene *SOC1* and its upstream negative regulator *FLC*. *Plant Cell* 21: 3185-3197.
43. Sheldon CC, Burn JE, Perez PP, Metzger J, Edwards JA, Peacock WJ, Dennis ES. 1999. The *FLF* MADS box gene: a repressor of flowering in *Arabidopsis* regulated by vernalization and methylation. *Plant Cell* 11: 445-458.
44. Sheldon CC, Rouse DT, Finnegan EJ, Peacock WJ, Dennis ES. 2000. The molecular basis of vernalization: the control role of *FLOWERING LOCUS C*(*FLC*). *Proc. Natl. Acad. Sci.* 97: 3753-3758.
45. Shindo C, Aranzana MJ, Lister C, Baxter C, Nicholls C, Nordborg M, Dean C. 2005. Role of *FRIGIDA* and *FLOWERING LOCUS C* in determining variation in flowering time of *Arabidopsis*. *Plant Physiol.* 138: 1163-1173.
46. Simpson GG. 2004. The autonomous pathway: epigenetic and post-transcriptional gene regulation in the control of *Arabidopsis* flowering time. *Curr. Opin. Plant Biol.* 7: 570-574.
47. Simpson GG, Gendall AR, Dean C. 1999. When to switch to flowering. *Annu. Rev. Cell Dev. Biol.* 99: 519-550.
48. Song J, Angel A, Howard M, Dean C. 2012. Vernalization - a cold-induced epigenetic switch. *J. Cell Sci.* 125: 3723-3731.
49. Srikanth A, Schmid M. 2011. Regulation of flowering time: all roads leads to Rome. *Cell. Mol. Life Sci.* 68: 2013-2037.
50. Sung S, Amasino RM. 2005. Remembering winter: toward a molecular understanding of vernalization. *Annu. Rev. Plant Biol.* 56: 491-508.
51. Tadege M, Sheldon CC, Helliwell CA, Stoutjesdijk P, Dennis ES, Peacock WJ. 2001. Control of flowering time by *FLC* orthologues in *Brassica napus*. *Plant J.* 28: 545-553.
52. Turck F, Fornara F, Coupland G. 2008. Regulation and identity of florigen: *FLOWERING LOCUS T* moves center stage. *Annu. Rev. Plant Biol.* 59: 573-594.
53. Valk P, Proveniers MCG, Pertijs JH, Lamers JTWH, Dun CMP, Smeeckens JCM. 2004. Late heading of perennial ryegrass caused by introducing an *Arabidopsis* homeobox gene. *Plant Breed.* 123: 531-535.
54. Weigel D, Nilsson O. 1995. A developmental switch sufficient for flower initiation in diverse plants. *Nature* 377: 495-500.