밀의 개화시기 유전자와 개화시기 경로

이정환*

전북대학교

Flowering-time Genes and Flowering-time Pathways in Wheat (*Triticum aestivum* L.)

Jeong Hwan Lee*

Division of Life Sciences, Chonbuk National University, 567 Baekje-daero, Deokjin-gu, Jeonju, Jeollabuk-do 54896, Republic of Korea

Abstract One of the most important events in the regulation of plant development is the transition from the vegetative to the reproductive phase. The precise control of this transition, which has a profound effect on grain production in annual temperate cereals such as wheat and barley, is determined mainly by seasonal changes in day length (photoperiod) and by winter-like temperatures (vernalization). Recent molecular and genetic analyses in wheat have revealed the molecular mechanisms underlying flowering responses of wheat to changes in photoperiod and cold temperature. Here, we describe genes related to vernalization, photoperiod, and *earliness per se* (*eps*), and the molecular mechanism regulating flowering time through vernalization and photoperiod genes in wheat.

Keywords *Earliness per se*, Flowering time, Photoperiod, Vernalization, Wheat

Received on April 22, 2019. Revised on April 23, 2019. Accepted on May 3, 2019.

* Corresponding Author (E-mail: jhwanlee90@jbnu.ac.kr, Tel: +82-63-270-3375, Fax: +82-63-270-3362)

서 언

식물의 생활사는 종자로부터 발아하여 유묘로 성장하는 영양 생장기와 꽃을 피워서 종자를 생성하는 생식 생장기로 크게 나누어진다. 특히, 영양 생장기에서 생식 생장기로 넘어가는 단계를 개화로 정의하며, 이 과정에 빛과 온도와 같은 다양한 외부 환경과 식물 자체의 발달 단계 및 식물 호르몬이 중요하게 영향을 주는 것으로 알려져 있다(Simpson & Dean 2002). 식물이 성공적으로 개화를 유도하기 위해서 각 식물체는 개화시기를 정교하게 조절하기 위하여 다양한 유전적인 신호전달 네트워크를 진화시켜 왔다.

식물의 개화시기를 조절하는데 관여하며, 지금까지 300여개 이상의 유전자들이 서로 간에 복잡한 신호전달 네트워크를 형성하는 것으로 알려져 있다. 지난 30년간 모델 식물인 애기장대에서 다양한 돌연변이체들이 분리하고, 그 기능을 규명하여 적어도 5가지 중요한 개화시기 조절 경로가 있음이 밝혀졌다: 광주기 경로(photoperiod pathway), 춘화처리 경로(vernalization pathway), 자발적 경로(autonomous pathway), 주변온도 경로(ambient temperature pathway), 지베렐린 경로(gibberellin pathway) (Boss

et al. 2004, Putterill et al. 2004, Sung & Amasino 2004, Lee et al. 2007, Fomara et al. 2010, Lee et al. 2013). 이러한 경로들을 통해서 받아들여진 개화를 유도하는 다양한 신호들은 ‘개화통합 유전자(floral integrators)’로 불리는 일부 유전자들의 발현을 조절하여 최종적으로 정단분열조직(shoot apical meristem)이 꽃을 형성할 수 있는 개화분열조직(floral meristem)으로 전환하게 한다(Lee et al. 2006). 또한, 애기장대 연구를 토대로 해서 여러 채소작물, 벼, 나무 등에서도 개화시기를 조절하는데 관여하는 유전자들이 지속적으로 보고되고 있다(Bohlenius et al. 2006, Greenup et al. 2009, Schiessl et al. 2017).

세계적으로 밀은 쌀, 옥수수 등과 함께 가장 중요한 식량작물 중 하나로서 40개 이상의 나라에서 연간 600만톤 이상 생산되고 있으며, 세계 인구의 40% 이상이 식량으로 사용하고 있다(Gupta et al. 2008). 세계 밀 생산량은 최근 10년 동안 꾸준히 증가하고 있지만, 수량성 증대는 밀 육종 프로그램에서 여전히 제일 중요한 목표이다(Wurschum et al. 2018). 지구 온난화에서 기인한 이상 기후로 인해 전세계적인 재배 환경의 급격한 변화로 인하여 밀의 생산성 증진과 안전성을 동시에 확보해야 하기 때문에 밀 개화시기 조절에 관한 연구가 필요하며, 미국, 호주 및 유럽을

중심으로 이에 관한 연구들이 활발히 이루어지고 있다(Distelfeld et al. 2009a, Zheng et al. 2012, Langer et al. 2014).

본 논문은 밀에서 개화를 조절하는 춘화처리(vernalization), 광주기(photoperiod), *earliness per se (eps)*에서 작용하는 loci를 중심으로 알아보고, 춘화처리와 광주기 유전자들이 작용하는 밀의 개화시기 조절 기작에 대해서 알아보하고자 한다.

밀 개화시기의 유전학적 조절

밀의 개화 반응은 상당히 복잡하며 이와 관련된 유전자들에 다양한 변이가 존재하지만, 주로 춘화처리 유전자(*Vrn* gene), 광주기 유전자(*Ppd* gene), *earliness per se (eps)* 유전자들이 관여하는 것으로 알려져 있다(Herndl et al. 2008, Kamran et al. 2014). 따라서, 다양한 환경에서 경작되고 있는 밀의 환경에 대한 적응력과 생산성은 3가지 유전자들이 작용하는 개화시기 조절경로와 생육온도에 따른 이 조절 경로들간의 상호작용에 의해 결정되어진다(Gororo et al. 2001). 일반적으로 적정 온도에서 밀의 개화를 위해서 광주기 및 춘화처리 유전자들은 다양한 환경변화에 따라 개화를 촉진하거나 지연시킨다(Law & Worland 1997). 예를 들어, 춘화처리 유전자는 높은 북쪽 위도에서 성장하는 겨울밀의 개화를 지연시켜 극심한 추위로부터 밀의 생식 기관을 보호한다. 또한, 밀이 성장하기에 너무 더운 지역에서는 광주기 둔감 유전자가 늦겨울과 이른 봄에 밀의 개화를 촉진시킨다.

일반적으로 춘화처리 유전자, 광주기 유전자, 그리고 *eps* 유전자가 각각 70-75%, 20-25%, 5%가 밀의 개화와 관련된 유전적 다양성을 설명하는데 관여한다(Stelmakh 1998). 밀의 개화에 영향을 주는 유전자들은 밀의 7개 염색체에 고루 분포되어 있고, 춘화처리, 광주기, *eps*에 관여하는 유전자들도 각각의 3개의 상동 염색체에 위치하는 것으로 알려져 있다(Law & Worland 1997).

춘화처리 유전자(vernalization gene)

밀은 겨울 밀과 봄 밀로 나뉘어지며, 이들은 춘화처리에 대해서 서로 다른 반응을 보인다. 겨울 밀은 영양 생장기에서 생식 생장기로 전환되기 위해서는 춘화처리가 필요하며, 봄 밀은 일부 품종을 제외하고는 개화를 위해서 춘화처리가 필요하지 않다(Levy & Peterson 1972, Jedel et al. 1986, Kamran et al. 2014). 춘화처리는 겨울 동안의 추위로부터 밀의 생식 기관을 보호하기 위해 개화를 지연시키는 전략으로 겨울 밀이 진화 과정 동안 채택한 것으로 보여진다(Law & Worland 1997). 밀의 춘화처리

반응은 온도의 정도와 노출 기간에 의해 결정되며, 그 효과는 영양 생장기에 큰 것으로 알려져 있다(Slafer & Rawson, Wang et al. 1995, Rawson et al. 1998).

밀의 생장 습성은 유전적으로 춘화처리에 대한 감수성을 결정하는 유전자들에 의해 조절되며, 여기에는 *Vrn-1*, *Vrn-2*, *Vrn-3*, *Vrn-4* 유전자의 변이가 중요하게 영향을 미친다(Flood & Halloran 1986, Distelfeld et al. 2009a). 봄 밀과 조건적(facultative) 생장 습성을 보이는 밀에서는 *Vrn-1*, *Vrn-3*, *Vrn-4* 유전자들에 하나 이상의 우성 대립 형질이 발견이 되며, 이러한 유전적 변이는 춘화처리에 대해 반응을 하지 않도록 한다. 반면에 겨울 밀은 우성 대립형질의 *Vrn-2* 유전자와 열성 대립형질의 *Vrn-1*, *Vrn-3*, *Vrn-4* 유전자들을 가지고 있기 때문에 개화를 위해서는 춘화처리가 필수적이다.

Vrn-1 유전자들은 3개의 이중 상동성 유전자(orthologous gene)인 *Vrn-A1*, *Vrn-B1*, *Vrn-D1*을 각각 염색체 5A, 5B, 5D에 가지고 있다(Pugsley 1971, Dubcovsky et al. 1998, Fu et al. 2005). 겨울 생장 습성을 조절하는데 관여하는 *Vrn-2* 유전자들은 *Vrn-A2*와 *Vrn-B2*가 2배체와 4배체 밀에서 특성이 규명이 되었으며, *Vrn-A2*는 *T. monococcum*의 염색체 5A에 위치한다(Yan et al. 2004, Distelfeld et al. 2009b). *Vrn-3* 유전자인 *Vrn-A3*, *Vrn-B3* (과거에는 *Vrn-5*나 *Vrn-D4*로 명명), *Vrn-D3*는 6배체 밀에서 각각 염색체 7A, 7B, 5D에 위치한다(Yan et al. 2006, Bonnin et al. 2008, Yoshida et al. 2010). *Vrn-3* 유전자들은 *Vrn-1* 유전자들의 전사를 촉진시켜 밀의 조기 개화를 유도하는 것으로 알려져 있다(Yan et al. 2006). 앞서 언급한 3개의 *Vrn* (Iwaki et al. 2000) 유전자들 외에 *Vrn-4* 유전자에 대한 대립형질인 *Vrn-D4*가 염색체 5D에 위치하는 것으로 알려져있지만, 이 유전자의 기능에 대해서는 아직까지 규명이 되지 않았다(Iwaki et al. 2000). 그러나, 최근 연구에 따르면 *Vrn-D4* 유전자가 *Vrn-1*, *Vrn-2*, *Vrn-3* 유전자들의 상위 혹은 *Vrn-1*, *Vrn-2*, *Vrn-3* 유전자들이 관여하는 feedback regulatory loop과 연관될 가능성이 보고가 되었다(Kippes et al. 2014).

광주기 유전자(photoperiod gene)

광주기 반응은 밀의 개화시기를 결정하는데 있어서 두 번째로 중요한 유전적 시스템으로 밀이 서로 다른 기후 조건에 적응하여 성장하도록 한다. 광주기는 주로 다른 *Vrn* 유전자들에 영향을 받지 않는 가을에 씨앗을 파종하는 봄 밀이나 겨울 밀 품종의 개화에 영향을 주는 것으로 알려져 있으며, 이러한 밀 품종들에서

광주기에 대한 감수성이 중요하게 개화시기를 결정한다(Worland et al. 1994, Worland et al. 1998, Kamran et al. 2014). 광주기 둔감 품종은 봄에 온도가 올라가게 되면 바로 영양 생장기에서 생식 생장기로 전환이 되지만, 광 민감 품종은 낮 길이가 길어져서 광주기 충분 요건을 갖추어질 때에만 개화를 하게 된다.

광주기에 대한 반응을 결정하는 유전자들은 *Ppd* 유전자로서 밀의 염색체 2번에 위치하는 것으로 알려져 있다(Worland et al. 1994, Worland et al. 1998). 지금까지 *Ppd-A1*, *Ppd-B1*, *Ppd-D1* 유전자들(과거 논문에서는 각 유전자들이 *Ppd3*, *Ppd2*, *Ppd1*으로 보고가 됨)이 밝혀져 있고, 이들은 각각 염색체 2A, 2B, 2D에 위치하고 있다(Law et al. 1978, Scarth & Law 1983). *Vrn* 유전자들과 유사하게 우성 대립형질인 *Ppd* 유전자는 낮 길이에 대해 둔감성을 나타내게 하고, 열성 대립형질인 *Ppd* 유전자는 낮 길이에 대해 민감성을 나타내게 한다(Pugsely 1966). *Ppd-A1*, *Ppd-B1*, *Ppd-D1* 유전자들 외에 밝혀진 광주기 반응 유전자는 *Ppd-B2*가 있으며, 밀의 염색체 7BS에 위치하고 있다(Khlestkina et al. 2009). 이 유전자는 낮 길이에 관계없이 개화를 촉진시키는 잘 알려진 *Ppd* 유전자와 달리 오직 장일 조건에서만 개화를 촉진한다. 특히, 유전학적 분석을 통해서 *Ppd-D1* 유전자가 *Ppd-B1*, *Ppd-A1* 유전자들에 비해 가장 효과적인 광주기 둔감 유전자로 밝혀졌으며, *Ppd-D1*과 *Ppd-A1* 유전자의 대립형질의 변이가 광주기 반응에 따른 밀의 개화시기 결정에 중요하다(Worland 1996, Whittall et al. 2018). 밀의 염색체 2번에 위치하는 *Ppd-A1*, *Ppd-B1*, *Ppd-D1* 유전자들 외에 다른 염색체에도 밀의 개화시기에 영향을 미치는 광주기 반응 유전자들이 존재한다. 예를 들어, 염색체 1번에는 춘화처리와 광주기 모두에 반응하여 개화시기를 지연시키는 유전자가 존재하며, 염색체 3D에는 광주기 둔감 유전자가 위치한다(Miura & Worland 1994, Law et al. 1998).

Earliness per se 유전자(*eps* gene)

광주기 및 춘화처리 반응 외에도 밀의 개화시기에 영향을 주는 유전적 요인이 알려져 있으며, 이러한 유전적 차이를 “earliness per se”라고 부른다(Halloran 1975, Ford et al. 1981, Scarth & Law 1983, Hoogendoorn 1985, Kamran et al. 2014). *eps* 유전자는 춘화처리와 광주기의 필요성이 충족이 된 밀 품종의 개화시기 차이에 관여하며, 환경 변화에 관계없이 개화시기에 영향을 준다(Worland 1996, Kato et al. 1998). 주요 춘화처리 및 광주기 유전자들은 특정 환경 조건에서만 반응을 해서 개화시기에 영향을 주기 때문에 “earliness의 조절인자”로 알려져 있지만, earliness는

외부 환경에 반응하여 독립적으로 화아(floral primordia) 분화를 개시할 수 있는 최소 생식 생장에 영향을 준다(Kato & Wada 1999). 춘화처리 및 광주기 반응은 개화시기에 주요 영향을 미치는 기 때문에 자세하게 연구가 되어 왔지만, *eps* 유전자는 많이 밝혀져 있지 않았다. *eps* 유전자는 춘화처리 및 광주기 유전자의 효과가 없을 시에만 개화시기에 영향을 주며, 일부 유전자들이 관여하는 양적 형질로 알려져 있다. 그러나, *eps* 유전자는 개화시기에 영향을 주는 환경 요인에 독립적으로 밀의 생활사를 단축시키기 위한 유종 프로그램에 효과적으로 이용될 수 있다.

밀의 유전 집단을 대상으로 한 개화시기에 대한 유전적 분석을 통해서 *eps* 유전자들은 상대적으로 개화시기에 작은 영향을 미치며, 일반적으로 양적 형질로 작용하는 것으로 알려져 있다(Kato et al. 1999a, 1999b). 춘화처리 및 광주기 유전자들의 효과가 없는 환경 조건과 특정 밀 품종을 이용한 유전적 분석은 *eps* 유전자들이 밀의 다른 중요한 농업 형질을 제외한 개화시기에만 영향을 미치는 것으로 알려져 있다. *eps* 유전자 및 이와 관련된 양적 형질들은 밀의 모든 염색체에 위치하는 것으로 보고가 되었지만, 주로 염색체 5A, 2B, 3A, 5B, 7B, 그리고 4D에 주로 위치하고 있다(Kamran et al. 2014).

최근의 near isogenic lines (NILs)을 이용한 연구를 통해 *Eps-A^m1* locus 위치는 *T. monococcum*의 염색체 1A^mL에 위치하며, 2배체 밀의 출수기를 결정하는데 관여하는 것으로 보고가 되었다(Bullrich et al. 2002, Valarik et al. 2006, Lewis et al. 2008, Faricelli et al. 2010). *Eps-A^m1* locus의 후보 유전자는 *MOLYBDENUM TRANSPORTER 1 (MOT1)*과 *FILAMENTATION TEMPERATURE SENSITIVE H (FtsH4)*로 제안되었고, 현재 어떤 유전자가 관련이 있는지에 대한 분석이 수행 중에 있다(Faricelli et al. 2010). *Eps-3Am* locus에 대해서도 *T. monococcum*의 고밀도 mapping을 통해 후보 유전자가 애기장대의 생체 시계를 조절하는데 관여하는 *LUXARRHYTHMO/PHYTOCLOCK 1 (LUX/PCL1)* 유전자로 보고가 되었다(Mizuno et al. 2012, Gawronski et al. 2014, Mizuno et al. 2016). 그러나, 6배체 밀에서 *eps* 유전자의 분리과 *eps* 유전자에 의한 개화시기 조절 기작에 대해서는 알려진 바가 거의 없다.

밀의 개화시기 조절 기작

밀이 넓은 환경 조건에 적응해서 생육할 수 있는 것은 생육 조건을 조절하는 춘화처리 유전자들과 광주기 유전자들의 대립형질의 다양성에 의해 결정된다. 광주기 유전자들의 차이는 광

민감 밀과 광 둔감 밀로 구분하고, 춘화처리 유전자들의 차이는 겨울 밀과 봄 밀로 구분한다. 겨울 밀은 가을에 심어 개화를 촉진시키기 위해 긴 기간의 저온 상태(춘화처리)가 필요하고, 봄 밀은 일반적으로 봄에 심어 춘화처리를 필요로 하지 않는다 (Distelfeld et al. 2009a).

춘화처리 요구에 필요한 자연변이(natural variation)는 춘화처리 유전자인 *VRN1*, *VRN2*, *VRN3*의 대립형질의 차이와 밀접한 관련이 있다(Distelfeld et al. 2009a). *VRN1* 유전자는 애기장대 분열조직 정체성 결정 유전자인 *APETALA1 (API)*, *CAULIFLOWER (CAL)*, *FRUITFULL (FUL)*과 높은 상동성을 가진 MADS-box 전사조절인자를 암호화하며, 영양 정단분열조직을 생식 정단분열조직으로 전환하는 것을 조절한다(Danyluk et al. 2003, Trevaskis et al. 2003, Yan et al. 2003). *VRN1* 유전자의 결실 돌연변이를 가진 밀은 개화를 하지 못하기 때문에 개화에 중요한 역할을 하는 것으로 알려져 있다. 최근 연구에 따르면 *VRN1* 유전자의 발현은 탄수화물 결합 단백질을 암호화하는 유전자인 *VERNALIZATION-RELATED 2 (VER2)*와 RNA 결합 단백질인 TaGRP2의 상호작용에 의해 조절이 된다고 알려져 있다(Xiao et al. 2014). *VRN2* 유전자는 애기장대 유전자와 상동성이 없는 하나의 zinc finger와 CCT 도메인을 가진 2개의 ZCCT 유전자들

이며, 이 유전자들의 결실을 가진 밀은 봄 밀의 생육 성질을 가지기 때문에 개화 억제자로 작용하는 것으로 알려져 있다(Yan et al. 2004, Distelfeld et al. 2009b). *VRN3* 유전자는 애기장대 FLOWERING LOCUS T (FT) 단백질과 높은 상동성을 가진 RAF kinase inhibitor 단백질을 암호화하며, 개화를 촉진하는 것으로 알려져 있다(Yan et al. 2006, Li & Dubcovsky 2008). 광주기 반응에 대한 자연변이(natural variation)는 *PSEUDORESPONSE REGULATOR (PRR)* 유전자 군의 member인 *PPD1* 유전자의 대립형질의 차이에 의해 주로 결정되며, 광 민감 밀에서 *PPD1* 유전자는 장일 조건에서 *VRN3* 유전자의 발현을 증가시켜 개화를 촉진한다(Turner et al. 2005). 이러한 유전자들 외에도 애기장대 FT 단백질과 결합을 하는 bZIP 전사조절인자인 FD 단백질과 상동성을 보이는 FD-LIKE2 (FDL2) 단백질과 애기장대 CONSTANS (CO) 단백질의 CCT 도메인과 결합을 하는 HEME ACTIVATOR PROTEIN (HAP) 단백질이 밀에서 밝혀졌다(Li & Dubcovsky 2008, Distelfeld et al. 2009b).

밀의 개화시기는 개화에 직접적인 영향을 주는 *VRN1* 유전자의 발현에 영향을 주는 춘화처리 및 광주기와 같은 환경에 의해 매개되는 개화 억제 인자와 촉진 인자간의 균형에 의해 조절된다 (Distelfeld et al. 2009a, Chen & Dubcovsky 2012, Fig. 1).

Fig. 1. Flowering time regulation in wheat. Arrows and T-bars indicate activation and suppression activities, respectively. The picture was modified from Distelfeld et al. (2009), and Chen & Dubcovsky (2012).

VRN3 유전자는 광주기 유전자들인 *PPD1-CO module*과 춘화처리 유전자들인 *VRN1-VRN2 module*에 의해 매개되는 환경 신호를 통합한다. 이 과정에서 CCT 도메인을 가진 CO 단백질과 *VRN2* 단백질은 trimeric complex인 HAP2/3/5의 CCT 도메인과 상호작용을 하여 장일 조건에서 *PPD1-CO module*과 *VRN1-VRN2 module*에 오는 개화의 신호를 조절하게 된다. *VRN3* 단백질과 *FDL2* 단백질간의 결합은 *VRN1* 유전자의 발현을 증가시킨다. 춘화처리는 장일과 단일 조건에서 *VRN1* 유전자의 발현을 증가시켜 *VRN2* 유전자의 발현을 억제한다. 또한, *VRN1* 유전자의 발현은 *VER2* 단백질과 *TaGRP2* 단백질의 상호작용에 의해 조절이 된다. 춘화처리는 *VER2* 유전자의 발현과 *TaGRP2* 단백질의 *O*-GlcNAcylation 수준을 증가시키며, 이를 통해 인산화된 *VER2* 단백질이 핵으로 이동하여 *O*-GlcNAcylation된 *TaGRP2* (*TaGRP2-G*) 단백질과 결합하여 *TaGRP2* 단백질에 의한 *VRN1* 유전자의 발현 억제를 풀리게 한다(Xiao et al. 2014). 또한 밀의 개화시기 조절에서 3개의 춘화처리 유전자들인 *VRN1*, *VRN2*, *VRN3*간의 상호작용이 feedback regulatory loop을 구성하며, 이를 통해 개화가 개시가 된다.

전 망

International Wheat Genome Sequencing Consortium (IWGSC)는 2005년부터 전계놈 염기서열 분석을 시작하여 13년 만에 2018년 8월에 6배체 밀 21개 염색체 염기서열 정보(Chinese Spring, 약 98%, 13.8 Gb, 107,891개 유전자)를 완전히 제공하였다(International Wheat Genome Sequencing et al. 2018). 또한, GMO (genetically modified organism)의 사회적 문제로 인하여 식물생명공학자들에게 유전자편집기술 중 하나인 CRISPR/Cas9 시스템을 통한 식물 유전체의 변형이 중요한 기술로 부각되고 있다(Scheben et al. 2017). 하나의 실제 적용 사례로 애기장대 *FLOWERING LOCUS C (FLC)*의 밀의 상동 유전자인 3개의 *TaAGL33A*, *TaAGL33B*, *TaAGL33D*에 대한 유전자에 대한 편집이 성공적으로 수행이 되어 6배체 밀의 개화가 앞당겨졌음이 보고가 되었다(International Wheat Genome Sequencing et al. 2018). 국내에서는 국내 밀 자원에 대한 *Vrn-1* 및 *Ppd-1* loci에 대한 유전적 조성 및 숙기 관련 특성과 수량 관련 표지인자 탐색에 관련된 연구가 이루어졌지만, 제한된 재료에 대한 평가로 인해 밀 숙기 및 수량성 증진을 위한 육종 프로그램의 적용에는 한계가 있다(Lee et al. 2014, Cho et al. 2015a, Cho et al. 2015b, Cho et al. 2018). 따라서, 최근에 밝혀진 6배체 밀의 염기서열정

보를 통해 향후에 한국형 밀에 대한 표준 염기서열정보를 구축하고, 유전자 편집 기술을 이용한 밀 개화시기 유전자들에 대한 “역유전학적(reverse genetics)” 분석을 통해 해당 유전자들의 개화시기 조절에서의 기능이 구체적으로 밝혀질 것이다. 또한, 한국형 밀을 대상으로 한 춘화처리, 광주기, *eps* 유전자들에 대한 발굴과 이 유전자들간의 상호작용을 통한 밀 개화시기 조절 기작에 대한 분자적 수준에서의 연구도 더불어 수행이 되어야 할 것이다.

적 요

식물의 생장을 조절하는 가장 중요한 과정 중의 하나는 영양 생장기에서 생식 생장기로 전환되는 것이다. 이러한 생장기의 전환은 낮의 길이(광주기)와 겨울과 같은 저온(춘화처리)의 계절적 변화에 의해 주로 정확하게 조절이 되며, 이는 밀과 보리와 같은 일년생 곡물의 생산량에 중요한 영향을 미친다. 최근의 밀을 이용한 분자 유전학적 분석들은 광주기와 저온에 반응하는 유전자들을 통한 밀의 개화 반응에 관련된 분자 생물학적 조절 기작을 규명하였다. 이 리뷰에서는 밝혀진 밀의 춘화처리, 광주기, *eps* 유전자들 및 춘화처리와 광주기 유전자들을 통한 밀의 개화시기 조절 기작에 대해 기술하였다.

사 사

본 논문은 한국연구재단 사업(2015R1D1A4A01019416)의 지원에 의해 이루어진 것이다.

REFERENCES

1. Bohlenius H, Huang T, Charbonnel-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.
2. Bonnin I, Rousset M, Madur D, Sourdille P, Dupuits C, Brunel D, Goldringer I. 2008. FT genome A and D polymorphisms are associated with the variation of earliness components in hexaploid wheat. *Theor Appl Genet* 116: 383-394.
3. Boss PK, Bastow RM, Mylne JS, Dean C. 2004. Multiple pathways in the decision to flower: enabling, promoting, and resetting. *Plant Cell* 16(Suppl): S18-31.

4. Bullrich L, Appendino L, Tranquilli G, Lewis S, Dubcovsky J. 2002. Mapping of a thermo-sensitive earliness per se gene on Triticum monococcum chromosome 1A(m). Theor Appl Genet 105: 585-593.
5. Chen A, Dubcovsky J. 2012. Wheat TILLING mutants show that the vernalization gene VRN1 down-regulates the flowering repressor VRN2 in leaves but is not essential for flowering. PLoS Genet 8: e1003134.
6. Cho EJ, Kang C-S, Jung J-U, Yoon YM, Park CS. 2015a. Allelic variation of *Rht-1*, *Vrn-1*, and *Ppd-1* in Korean experimental lines and landraces and its effect on agronomic traits. Plant Breed Biotech 3: 129-138.
7. Cho EJ, Kang C-S, Yoon YM, Park CS. 2015b. The relationship between allelic variations of *Vrn-1* and *Ppd-1* and agronomic traits in Korean wheat cultivars. Indian J Genet 75: 294-300.
8. Cho S-W, Kang T-G, Kang S-W, Kang C-S, Park CS. 2018. Assessment of DNA markers related to days to heading date, tiller number, and yield in Korean wheat populations. Korean J Breed Sci 50: 211-223.
9. Danyluk J, Kane NA, Breton G, Limin AE, Fowler DB, Sarhan F. 2003. TaVRT-1, a putative transcription factor associated with vegetative to reproductive transition in cereals. Plant Physiol 132: 1849-1860.
10. Distelfeld A, Li C, Dubcovsky J. 2009a. Regulation of flowering in temperate cereals. Curr Opin Plant Biol 12: 178-184.
11. Distelfeld A, Tranquilli G, Li C, Yan L, Dubcovsky J. 2009b. Genetic and molecular characterization of the VRN2 loci in tetraploid wheat. Plant Physiol 149: 245-257.
12. Dubcovsky J, Lijavetzky D, Appendino L, Tranquilli G, Dvorak JD. 1998. Comparative RFLP mapping of *Triticum monococcum* genes controlling vernalization requirement. Theor Appl Genet 97: 968-975.
13. Faricelli ME, Valarik M, Dubcovsky J. 2010. Control of flowering time and spike development in cereals: the earliness per se Eps-1 region in wheat, rice, and Brachypodium. Funct Integr Genomics 10: 293-306.
14. Flood RG, Halloran GM. 1986. Genetics and physiology of vernalization response in wheat. Adv Agron 39: 87-125.
15. Ford MA, Austin RB, Angus WJ, Sage GCM. 1981. Relationship between the responses of spring wheat genotypes to temperature and photoperiodic treatments and their performance in the field. J Agric Sci 96: 623-634.
16. Fornara F, de Montaigu A, Coupland G. 2010. SnapShot: Control of flowering in Arabidopsis. Cell 141: 550, 550e1-2.
17. Fu D, Szucs P, Yan L, Helguera M, Skinner JS, von Zitzewitz J, Hays PM, Dubcovsky J. 2005. Large deletions within the first intron in *VRN-1* are associated with spring growth habit in barley and wheat. Mol Genet Genomics 273: 54-65.
18. Gawronski P, Ariyadasa R, Himmelbach A, Poursarebani N, Kilian B, Stein N, Steuernagel B, Hensel G, Kumlehn J, Sehgal SK, Gill BS, Gould P, Hall A, Schnurbusch T. 2014. A distorted circadian clock causes early flowering and temperature-dependent variation in spike development in the Eps-3Am mutant of einkorn wheat. Genetics 196: 1253-1261.
19. Gororo NN, Flood RG, Eastwood RF, Eagles HA. 2001. Photoperiod and vernalization responses in *T. turgidum* X *T. tauschii* synthetic hexaploid wheats. AnnBot (Lond) 88: 947-952.
20. 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.
21. Gupta PK, Mir RR, Mohan A, Kumar J. 2008. Wheat genomics: present status and future prospects. Int J Plant Genomics 2008: 896451.
22. Halloran GM. 1975. Genotype differences in photoperiodic sensitivity and vernalization response in wheat. Ann Bot 39: 845-851.
23. Herndl M, White JW, Graef S, Claupein W. 2008. The impact of vernalization requirement, photoperiod sensitivity and earliness per se on grain protein content of bread wheat (*Triticum aestivum* L.). Euphytica 163: 545-558.
24. Hoogendoorn J. 1985. A reciprocal F1 monosomic analysis of the genetic control of time of ear emergence, number of leaves and number of spikelets in wheat (*Triticum aestivum* L.). Euphytica 34: 545-558.
25. International Wheat Genome Sequencing C, investigators IRp, Appels R, Eversole K, Feuillet C, Keller B, Rogers J, Stein N, investigators Iw-gap, et al. 2018. Shifting the limits in wheat research and breeding using a fully annotated reference genome. Science 361: eaar7191.
26. Iwaki K, Nakagawa K, Kuno H, Kato K. 2000. Ecogeographical differentiation in East Asian wheat, revealed from the geographical variation of growth habit and *Vrn* genotype. Euphytica 111: 137-143.
27. Jedel PE, Evans LE, Scarth R. 1986. Vernalization responses

- of a selected group of spring wheats (*Triticum aestivum* L.) cultivars. Can J Plant Sci 66: 1-9.
28. Kamran A, Iqbal M, Spaner D. 2014. Flowering time in wheat (*Triticum aestivum* L.): a key factor for global adaptability. Euphytica 197: 1-26.
29. Kato K, Miura H, Akiyama M, Kuroshima M, Sawada S. 1998. RFLP mapping of the three major genes, *Vrn-A1*, Q and B1, on the long arm of chromosome 5A of wheat. Euphytica 101: 91-95.
30. Kato K, Miura H, Sawada S. 1999a. Detection of an earliness per se quantitative trait locus in the proximal region of wheat chromosome 5AL. Plant Breeding 118: 391-394.
31. Kato K, Miura H, Sawada S. 1999b. QTL mapping of genes controlling ear emergence time and plant height on chromosome 5A of wheat. Theor Appl Genet 98: 472-477.
32. Kato K, Wada T. 1999. Genetic analysis and selection experiment for narrow-sense earliness in wheat by using segregating hybrid progenies. Breed Sci 49: 233-238.
33. Khlestkina EK, Giura A, Roder MS, Borner A. 2009. A new gene controlling the flowering response to photoperiod in wheat. Euphytica 165: 579-585.
34. Kippes N, Zhu J, Chen A, Vanzetti L, Lukaszewski A, Nishida H, Kato K, Dvorak J, Dubcovsky J. 2014. Fine mapping and epistatic interactions of the vernalization gene VRN-D4 in hexaploid wheat. Mol Genet Genomics 289: 47-62.
35. Langer SM, Longin CF, Wurschum T. 2014. Flowering time control in European winter wheat. Front Plant Sci 5: 537.
36. Law CN, Suarez E, Miller TE, Worland AJ. 1998. The influence of the group 1 chromosomes of wheat on ear-emergence times and their involvement with vernalization and day length. Heredity 41: 185-191.
37. Law CN, Sutka J, Worland AJ. 1978. A genetic study of day length response in wheat. Heredity 41: 575-585.
38. Law CN, Worland AJ. 1997. Genetic analysis of some flowering time and adaptive traits in wheat. New Phytol 137: 19-28.
39. Lee HS, Jung J-U, Kang C-S, Heo H-Y, Park CS. 2014. Mapping of QTL for yield and its related traits in a doubled haploid population of Korean wheat. Plant Biotechnol Rep 8: 443-454.
40. Lee JH, Hong SM, Yoo SJ, Park OK, Lee JS, Ahn JH. 2006. Integration of floral inductive signals by flowering locus T and suppressor of overexpression of Constans 1. Physiologia Plantarum 126: 475-483.
41. Lee JH, Ryu HS, Chung KS, Pose D, Kim S, Schmid M, Ahn JH. 2013. Regulation of temperature-responsive flowering by MADS-box transcription factor repressors. Science 342: 628-632.
42. 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.
43. Levy J, Peterson ML. 1972. Responses of spring wheats to vernalization and photoperiod. Crop Sci 12: 487-490.
44. Lewis S, Faricelli ME, Appendino ML, Valarik M, Dubcovsky J. 2008. The chromosome region including the earliness per se locus Eps-Am1 affects the duration of early developmental phases and spikelet number in diploid wheat. J Exp Bot 59: 3595-3607.
45. Li C, Dubcovsky J. 2008. Wheat FT protein regulates VRN1 transcription through interactions with FDL2. Plant J 55: 543-554.
46. Miura H, Worland AJ. 1994. Genetic control of vernalization, day-length response, and earliness per se by homoeologous group-3 chromosomes in wheat. Plant Breeding 113: 160-169.
47. Mizuno N, Kinoshita M, Kinoshita S, Nishida H, Fujita M, Kato K, Murai K, Nasuda S. 2016. Loss-of-Function Mutations in Three Homoeologous PHYTOCLOCK 1 Genes in Common Wheat Are Associated with the Extra-Early Flowering Phenotype. PLoS One 11: e0165618.
48. Mizuno N, Nitta M, Sato K, Nasuda S. 2012. A wheat homologue of PHYTOCLOCK 1 is a candidate gene conferring the early heading phenotype to einkorn wheat. Genes Genet Syst 87: 357-367.
49. Pugsely AT. 1966. The photoperiodic sensitivity of some spring wheats with special reference to the variety Thatcher. Aust J Agric Res 17: 591-599.
50. Pugsley AT. 1971. A genetic analysis of the spring-winter habit of growth in wheat. Aust J Agric Res 22: 21-31.
51. Putterill J, Laurie R, Macknight R. 2004. It's time to flower: the genetic control of flowering time. Bioessays 26: 363-373.
52. Rawson HM, Zajac M, Penrose LDJ. 1998. Effect of seedling temperature and its duration on development of wheat cultivars differing in vernalizing response. Field Crops Res 57: 289-300.
53. Scarth R, Law CN. 1983. The location of the photoperiod gene *Ppd-B1* and an additional genetic factor for ear emergence time on chromosome 2B of wheat. Heredity 51:

- 607-619.
54. Scheben A, Wolter F, Batley J, Puchta H, Edwards D. 2017. Towards CRISPR/Cas crops - bringing together genomics and genome editing. *New Phytol* 216: 682-698.
55. Schiessl SV, Huettel B, Kuehn D, Reinhardt R, Snowdon RJ. 2017. Flowering Time Gene Variation in Brassica Species Shows Evolutionary Principles. *Front Plant Sci* 8: 1742.
56. Simpson GG, Dean C. 2002. Arabidopsis, the Rosetta stone of flowering time? *Science* 296: 285-289.
57. Slafer GA, Rawson HM. Sensitivity of wheat phasic development to major environmental factors: a re-examination of some assumptions made by physiologists and modelers. *Aust J Plant Physiol* 21: 393-426.
58. Stelmakh AF. 1998. Genetic systems regulating flowering response in wheat. *Euphytica* 100: 359-369.
59. Sung S, Amasino RM. 2004. Vernalization and epigenetics: how plants remember winter. *Curr Opin Plant Biol* 7: 4-10.
60. Trevaskis B, Bagnall DJ, Ellis MH, Peacock WJ, Dennis ES. 2003. MADS box genes control vernalization-induced flowering in cereals. *Proc Natl Acad Sci U S A* 100: 13099-13104.
61. Turner A, Beales J, Faure S, Dunford RP, Laurie DA. 2005. The pseudo-response regulator Ppd-H1 provides adaptation to photoperiod in barley. *Science* 310: 1031-1034.
62. Valarik M, Linkiewicz AM, Dubcovsky J. 2006. A microcolinearity study at the earliness per se gene Eps-A(m)1 region reveals an ancient duplication that preceded the wheat-rice divergence. *Theor Appl Genet* 112: 945-957.
63. Wang SY, Ward RW, Ritchie JT, Fisher RA, Schulthess U. 1995. Vernalization in wheat I. A model based on the interchangeability of plant age and vernalization duration. *Field Crops Res* 41: 91-100.
64. Whittall A, Kaviani M, Graf R, Humphreys G, Navabi A. 2018. Allelic variation of vernalization and photoperiod response genes in a diverse set of North American high latitude winter wheat genotypes. *PLoS One* 13: e0203068.
65. Worland AJ. 1996. The influence of the flowering time genes on environmental adaptability in European wheats. *Euphytica* 89: 49-57.
66. Worland AJ, Appendino ML, Sayers EJ. 1994. The distribution, in European winter wheats, of genes that influence ecoclimatic adaptability whilst determining photoperiodic insensitivity and plant height. *Euphytica* 80: 219-228.
67. Worland AJ, Borner A, Korzun V, Li WM, Petrovic S, Sayers EJ. 1998. The influence of photoperiod genes on the adaptability of European winter wheats. *Euphytica* 100: 385-394.
68. Wurschum T, Leiser WL, Langer SM, Tucker MR, Longin CFH. 2018. Phenotypic and genetic analysis of spike and kernel characteristics in wheat reveals long-term genetic trends of grain yield components. *Theor Appl Genet* 131: 2071-2084.
69. Xiao J, Xu S, Li C, Xu Y, Xing L, Niu Y, Huan Q, Tang Y, Zhao C, Wagner D, Gao C, Chong K. 2014. O-GlcNAc-mediated interaction between VER2 and TaGRP2 elicits TaVRN1 mRNA accumulation during vernalization in winter wheat. *Nat Commun* 5: 4572.
70. Yan L, Fu D, Li C, Blechl A, Tranquilli G, Bonafede M, Sanchez A, Valarik M, Yasuda S, Dubcovsky J. 2006. The wheat and barley vernalization gene VRN3 is an orthologue of FT. *Proc Natl Acad Sci U S A* 103: 19581-19586.
71. Yan L, Loukoianov A, Blechl A, Tranquilli G, Ramakrishna W, SanMiguel P, Bennetzen JL, Echenique V, Dubcovsky J. 2004. The wheat VRN2 gene is a flowering repressor down-regulated by vernalization. *Science* 303: 1640-1644.
72. Yan L, Loukoianov A, Tranquilli G, Helguera M, Fahima T, Dubcovsky J. 2003. Positional cloning of the wheat vernalization gene VRN1. *Proc Natl Acad Sci U S A* 100: 6263-6268.
73. Yoshida T, Nishida H, Zhu J, Nitcher R, Distelfeld A, Akashi Y, Kato K, Dubcovsky J. 2010. Vrn-D4 is a vernalization gene located on the centromeric region of chromosome 5D in hexaploid wheat. *Theor Appl Genet* 120: 543-552.
74. Zheng B, Chenu K, Fernanda Dreccer M, Chapman SC. 2012. Breeding for the future: what are the potential impacts of future frost and heat events on sowing and flowering time requirements for Australian bread wheat (*Triticum aestivum*) varieties? *Glob Chang Biol* 18: 2899-2914.