

# 可变剪切在植物成花转换中的作用

蔡芳芳<sup>1</sup>, 邵长生<sup>2</sup>, 孙玉强<sup>1\*</sup>

<sup>1</sup>浙江理工大学, 植物基因组与彩色纤维分子改良实验室, 杭州 310018

<sup>2</sup>华中农业大学, 园艺植物生物学教育部重点实验室, 武汉 430070

**摘要** 精确调控成花转换, 确保植物在适宜环境下开花, 对于植物的成功繁殖和物种繁衍至关重要。开花由多种分子机制在转录、转录后和蛋白质水平进行调控。可变剪切(AS)是一种普遍的转录后水平调控过程, 可从单个基因产生多个转录本, 从而丰富转录组和蛋白质组的多样性。大量研究表明, 可变剪切在成花转换过程中发挥重要作用。根据发育和环境条件, AS能够影响mRNA的稳定性和/或蛋白亚型的功能, 从而调控开花相关基因的功能转录本和/或功能蛋白水平。揭示成花相关pre-mRNA的AS作用将进一步增进人们对开花相关基因功能以及整个成花转换调控网络的认识。该文归纳了涉及成花转换的AS研究进展, 并针对各个调控途径进行总结, 以期为进一步研究植物AS和成花转换调控机制提供参考。

**关键词** 可变剪切, 成花转换, 内源信号, 环境信号

蔡芳芳, 邵长生, 孙玉强 (2022). 可变剪切在植物成花转换中的作用. 植物学报 57, 69–79.

在真核细胞中, 基因表达的过程为: DNA转录为前体信使RNA (pre-mRNA), pre-mRNA经剪切体剪切成为成熟信使RNA (mRNA), mRNA翻译为蛋白质。其中, RNA剪切分为组成型剪切(constitutive splicing, CS)和可变剪切(alternative splicing, AS)。CS将pre-mRNA中的内含子依次去除, 产生一种mRNA; 而AS识别并使用不同的5'和3'剪切位点(splice site, SS), 导致同一基因产生多种mRNA (Staiger and Brown, 2013; Cheng and Tu, 2018)。AS现象具有普遍性, 95%以上的人类基因产生至少2种转录本, 在植物中达40%–63% (Yang et al., 2020)。AS能够响应内外源信号, 并在转录后水平上广泛参与动植物的生长发育调控, 如植物胁迫响应、昼夜节律调节以及成花转换(floral transition) (Capovilla et al., 2015a; Cheng and Tu, 2018; Wang et al., 2020)。

## 1 植物成花转换的分子调控

成花转换是植物从营养生长转换到生殖生长的关键步骤, 受到复杂的网络调控。适宜的开花时间对植物的成功繁殖至关重要, 因此, 成花转换的调控对植物

的生产和应用具有重要意义(王翊等, 2010)。目前, 针对拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)的成花转换调控研究已开展得比较深入, 其调控网络主要包含6种途径: 光周期途径、春化途径、环境温度途径、自主途径、年龄途径以及激素途径(Fornara et al., 2010)。

在光周期途径中, 植物叶片感受光周期信号, 并通过*GI* (*GIGANTEA*)和*CO* (*CONSTANS*)等关键基因进行信号传递(Seaton et al., 2015)。在春化途径中, 低温信号主要影响*FLC* (*FLOWERING LOCUS C*)及其复等位基因的表达, 从而调控开花(Qi et al., 2019)。除低温春化信号, 植物开花还受到环境温度的影响。在环境温度途径中, *SVP* (*SHORT VEGETATIVE PHASE*)、*FLM* (*FLOWERING LOCUS M*)及其同源基因发挥重要作用(Capovilla et al., 2015b)。自主途径能够感受植物的发育状态, 并与春化途径存在交叉, 这2种途径将不同的信号转导至*FLC*并抑制其表达, 最终促进开花。除*FLC*外, 参与自主途径的调控因子主要有*FCA*、*FPA*和*FY* (*FLOWERING LOCUS Y*)等(Wu et al., 2019)。年龄途径使植物在非诱导条件下也能开花, 其关键调控因子为*miR156* (*microRNA156*)及其靶基因*SPL* (*SQUA-*

收稿日期: 2021-05-24; 接受日期: 2021-10-12

基金项目: 浙江省自然科学基金(No.LQ22C150004)和浙江理工大学科研启动基金(No.11613132612007)

\* 通讯作者。E-mail: sunyuqiang@zstu.edu.cn

MOSA PROMOTER BINDING PROTEIN-LIKE) (Khan et al., 2014)。在激素途径中,植物激素(赤霉素和脱落酸等)能够调控开花,不同激素涉及的关键基因不同(Conti, 2017)。

上述途径既彼此独立又相互交错,最终将各种信号汇集至“开花整合基因”*FT* (*FLOWERING LOCUS T*)和*SOC1* (*SUPPRESSOR OF OVEREXPRESSION CONSTANS 1*),从而精确地控制开花时间(Bouché et al., 2016)。

**表1** 基因的可变剪切调控成花转换

**Table 1** The alternative splicing of genes regulates floral transition

物种	基因名称	调控途径	调控方式	剪切类型	参考文献
拟南芥	<i>CO</i>	光周期途径	促进	IR	Gil et al., 2017
	<i>ELF3</i>	光周期途径	抑制	IR	Kwon et al., 2014
	<i>SPA3</i>	光周期途径	抑制	IR	Shikata et al., 2014
	<i>FLC</i>	春化与自主途径	抑制	IR和AA	Lempe et al., 2005
	<i>COOLAIR</i>	春化与自主途径	促进	IR、ES、AA和AT	Marquardt et al., 2014; Li et al., 2015b
	<i>SVP</i>	春化与环境温度途径	抑制	AD	Severing et al., 2012
	<i>FLM</i>	环境温度途径	抑制	IR和MXE	Scortecci et al., 2001
	<i>MAF2</i>	环境温度途径	抑制	IR和AA	Rosloski et al., 2013; Airoidi et al., 2015
	<i>FCA</i>	自主途径	促进	IR和AT	Macknight et al., 2002
	<i>SPL4</i>	年龄途径	促进	ES和AT	Yang et al., 2012
	<i>SOC1</i>	开花整合因子	促进	IR	Song et al., 2009
二穗短柄草	<i>BdCO</i>	光周期途径	促进	IR	Gil et al., 2017
	<i>FT</i>	开花整合因子	促进	AD和AA	Qin et al., 2017
白菜	<i>BrFLC1</i>	春化与自主途径	抑制	IR和ES	Yuan et al., 2009
	<i>BrFLC2</i>	春化与自主途径	抑制	AD	Wu et al., 2012
	<i>BrFLC5</i>	春化与自主途径	抑制	IR和ES	Xi et al., 2018
甘蓝型油菜	<i>BnFLC.A3b</i>	春化与自主途径	抑制	ES和AA	Zou et al., 2012
	<i>FCA</i>	自主途径	促进	IR和AT	Macknight et al., 2002
豌豆	<i>FCA</i>	自主途径	促进	IR和AT	Macknight et al., 2002
枳	<i>PtFLC</i>	春化与自主途径	抑制	IR、ES和AA	Zhang et al., 2009
	<i>PtFCA</i>	自主途径	促进	IR和AT	Ai et al., 2016
亚洲百合	<i>LhFT6/8</i>	开花整合因子	促进	IR	Kurokawa et al., 2020
菊花	<i>CmFTL1</i>	开花整合因子	促进	IR和ES	Mao et al., 2016
小麦	<i>TaFDL15</i>	开花整合因子	促进	IR	Li et al., 2015a
二球悬铃木	<i>PaFT</i>	开花整合因子	促进	IR、ES、AD、AA和AI	Zhang et al., 2011
	<i>PaFDL1/2</i>	开花整合因子	促进	IR	Cai et al., 2021

IR: 内含子保留; ES: 外显子遗漏; MXE: 外显子互斥; AD: 选择性供点; AA: 选择性受点; AI: 选择性起始; AT: 选择性终止。*COOLAIR*和*FCA*及其同源基因的AT剪切方式涉及选择性多聚腺苷酸化。

IR: Intron retention; ES: Exon skipping; MXE: Mutually exclusive exons; AD: Alternative donor; AA: Alternative acceptor; AI: Alternative initiation; AT: Alternative termination. The AT splicing form of *COOLAIR* and *FCA* and their homologous genes involve alternative polyadenylation.

## 2 可变剪切对植物成花转换的调控

植物进化出复杂的调控网络以感知和整合内源生长信号和外部环境刺激,确保在合适的条件下开花。在众多环境因素中,光周期和温度是决定开花时间的主要因素,涉及光周期途径、春化途径和环境温度途径;而年龄途径、自主途径和激素途径响应内源生长信号。大量研究表明,AS可通过整合内外源信号而在转录后水平上调控成花转换(表1;图1)。

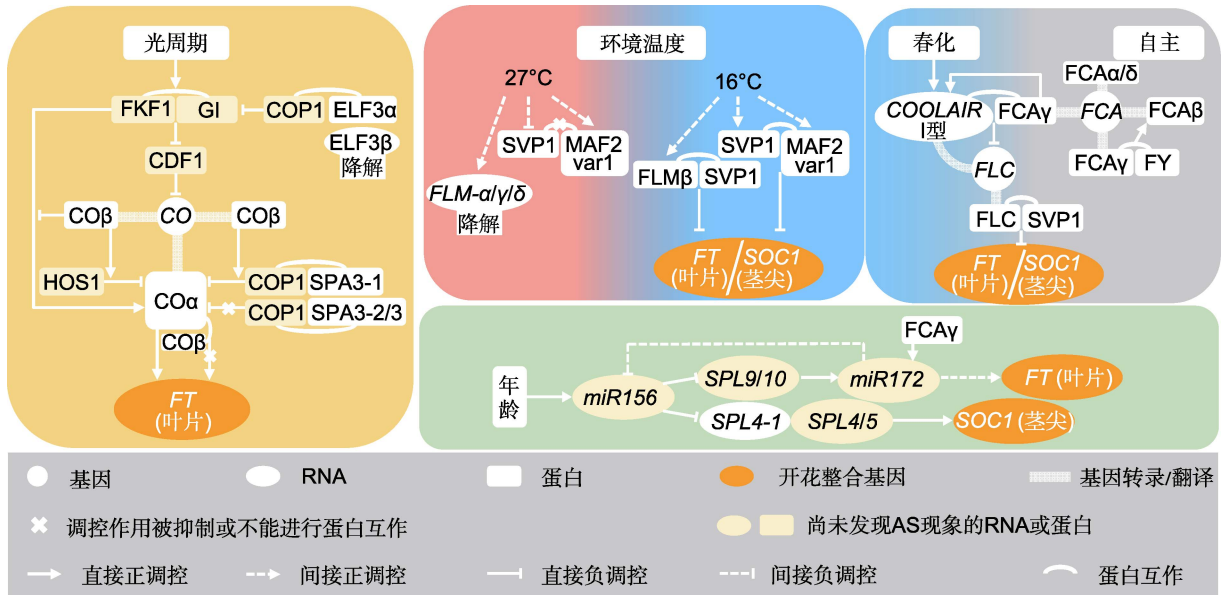


图1 可变剪切参与拟南芥成花转换的调控

Figure 1 Alternative splicing participates in the regulation of floral transition in *Arabidopsis thaliana*

2.1 在光周期途径中的作用——影响关键基因的 mRNA 或蛋白质稳定性

在光周期途径中, 拟南芥的 CO 基因具有核心作用, 其表达在不同水平上受到调控。在转录水平上, CO 受 CDF1 (CYFLING DOF FACTOR 1) 蛋白的抑制, CDF1 直接作用于 CO 启动子以抑制其表达 (Seaton et al., 2015)。在光照条件下, FKF1 (FLAVIN-BINDING KELCH REPEAT F-BOX 1) 和 GI 互作形成具有降解 CDF1 功能的蛋白复合物; 而在黑暗条件下, FKF1 与 GI 则不发生互作, 而且 E3 泛素连接酶 COP1 (CONSTITUTIVE PHOTOMORPHOGENIC 1) 与 ELF3 (EARLY FLOWERING 3) 互作并通过蛋白降解方式影响 GI 的积累 (Jung et al., 2007; Yu et al., 2008; 马朝峰和戴思兰, 2019)。因此, 光照可下调 CDF1 的蛋白水平, 进而促进 CO 转录。

在翻译后水平上, CO 蛋白的稳定性受光照和光质影响。在光照条件下, CO 蛋白被 HOS1 (HIGH EXPRESSION OF OSMOTICALLY RESPONSIVE GENES 1) 泛素化, 导致 CO 蛋白以依赖红光的方式被降解 (Lazaro et al., 2012); 黑暗中, COP1 与 SPA (SUPPRESSOR OF PHYA-105) 互作以降解 CO 蛋白 (Oakenfull and Davis, 2017)。此外, 蓝光促进 FKF1 与 CO 的互作以增强 CO 蛋白的稳定性, 从而促进开花

(Song et al., 2012)。

在转录后水平上, CO 通过 AS 产生 2 种蛋白亚型: 结构完整且具有开花促进功能的 COα 以及缺失 C 端 CCT 域的 COβ, 其中 COβ 具有抑制开花的功能 (Gil et al., 2017)。COβ 与 COα 能够形成异源二聚体, 与 COα-COα 同源二聚体相比, COα-COβ 的 DNA 结合能力显著降低, 显示出非功能性 (Gil et al., 2017)。此外, COβ 与 COα 蛋白的稳定性不同: COα 的稳定性受多种 E3 泛素连接酶影响; 而 COβ 则对泛素-蛋白酶体的降解作用具有抗性, 且 COβ 一方面增强 HOS1 和 COP1 与 COα 的互作, 另一方面抑制 FKF1 与 COα 的互作, 导致 COα 更加不稳定 (Gil et al., 2017)。

除了 CO, 光周期途径中还存在其它受 AS 调控的基因 (如 ELF3 和 SPA3)。ELF3 可以产生 2 种转录本 (ELF3α 和 ELF3β), 其中 ELF3β 被无义介导的 mRNA 降解途径 (nonsense-mediated mRNA decay, NMD) 降解; 而且在短日照条件下, ELF3α 转录本丰度明显高于长日照条件 (Kwon et al., 2014)。SPA3 通过 AS 产生 mRNA-1-3: mRNA-1 编码完整的功能蛋白; mRNA-2-3 编码截短蛋白, 这 2 个截短蛋白与 COP1 形成非功能性异源二聚体, 因此能够抑制 COP1 对 COα 蛋白的降解作用 (Shikata et al., 2014)。

有意思的是, AS 调控光周期途径的事件并不仅

限于拟南芥。二穗短柄草(*Brachypodium distachyon*)的CO同源基因*BdCO*也经历AS并产生2种蛋白质亚型,且*BdCO*蛋白质亚型的结构及功能域与拟南芥CO蛋白质亚型类似(Gil et al., 2017)。拟南芥和二穗短柄草均为长日照植物,且分别属于双子叶和单子叶植物;那么,CO同源基因的AS是否是长日照植物中的保守事件?是否也发生于短日照植物中?这些问题都有待探究。

## 2.2 在春化途径中的作用——响应低温而影响关键基因的剪切产物功能

在成花转换中,温度也是关键的调控信号。许多温带植物需要一定时间的冬季低温诱导才能促进春季开花,这一过程被称为春化(Michaels et al., 2005)。春化作用能够抑制许多开花阻遏基因的表达,使植物在随后的温暖环境下开花。开花阻遏基因*FLC*编码MADS-box转录因子,其是拟南芥和其它相关物种春化途径中的关键调节因子,通过与SVP蛋白互作而抑制开花整合基因*FT*和*SOC1*的表达(Searle et al., 2006)。目前,*FLC*的AS调控已得到较为系统的研究,其有义和反义转录本均涉及AS和成花转换。

拟南芥不同生态型种质的花期不同,表现出不同的春化反应,部分原因是*FLC*可变剪切位点的差异所致(Bloomer and Dean, 2017)。拟南芥生态型*Bur-0*开花较晚,对春化作用不敏感;其*FLC*有义转录本保留了内含子6的部分序列,导致引入提前终止密码子(pre-mature termination codon, PTC),最终翻译为截短的无功能蛋白(Werner et al., 2005)。同样,在生态型*Cen-0*和*Cal-0*中,AS导致剪切产物移码并严重损害蛋白的功能(Lempe et al., 2005)。在其它植物中同样存在因*FLC*的AS模式不同,导致同一物种不同品种花期不同的现象,如白菜(*Brassica rapa*)的*BrFLC1*、*BrFLC2*、*BrFLC5*和甘蓝型油菜(*B. napus*)的*BnFLC.A3b* (Yuan et al., 2009; Wu et al., 2012; Zou et al., 2012; Xi et al., 2018)。此外,在多年生植物枳(*Poncirus trifoliata*)的早花突变体中,*PtFLC*能够产生5种转录本,而且各转录本在幼年期和成年期的丰度不同(Zhang et al., 2009)。因此,*FLC*的AS可能涉及不同类型植物的开花调控。

*COOLAIR* (*COLD-INDUCED LONG ANTISENSE INTRAGENIC RNAs*)是*FLC*的反义转录本,能够

在春化作用的早期阶段通过影响组蛋白H3K36me3和H3K27me3的水平而抑制*FLC*的表达(Marquardt et al., 2014)。由于AS以及3'端选择性多聚腺苷酸化(alternative polyadenylation, APA),*COOLAIR*主要产生两类剪切产物,每类又包含几个子类:I型,近端多聚腺苷酸化,终止于*FLC*的内含子6,能够通过触发*FLC*基因座中的H3K4me2去甲基化而抑制*FLC*的转录;II型,远端多聚腺苷酸化,终止于*FLC*的启动子,能够影响*FLC*转录产物的加帽,并与*FLC*高水平表达相关(Marquardt et al., 2014)。*COOLAIR*的AS因环境条件和内含子多态性而改变。春化导致I型/II型*COOLAIR*剪切产物的比率增加,从而抑制*FLC*的表达(Csorba et al., 2014)。内含子多态性则影响*COOLAIR* 3' SS的使用,III型*COOLAIR*内含子的3' SS附近具有单核苷酸多态性(SNP)位点,而该SNP位点能够抑制原有3' SS的使用,导致3' SS向下游远端转移并包含部分额外的外显子;这一变化使得剪切产物的二级结构改变,从而上调*FLC*的表达(Li et al., 2015b)。

在调控*FT*和*SOC1*表达时,*FLC*需要与SVP互作形成复合物。SVP同样受到AS调控,产生常规功能蛋白SVP1和截短蛋白SVP3。其中,常规功能蛋白能够与*FLC*及其它相关蛋白互作,导致其超量表达植株出现晚花和花发育异常的表型;而截短蛋白缺少互作基序而不能与其它蛋白互作,因此其超量表达植株不具有相关表型(Severing et al., 2012)。然而,目前尚未明确SVP的AS是否受温度调控。

## 2.3 在环境温度途径中的作用——响应温度变化而影响关键基因的功能性剪切产物丰度

在成花转换过程中,除了能够响应低温而调控春化途径,AS在环境温度途径中同样具有重要作用。在非胁迫性温度范围内,环境温度的适度变化会影响成花转换。例如,相较于较低温度,生长在较高温度下的拟南芥开花较早(Capovilla et al., 2015b)。在环境温度途径中,拟南芥*FLM*和*MAF2* (*MADS AFFECTING FLOWERING 2*)基因表现出温度依赖性的AS (Airoldi et al., 2015; Sureshkumar et al., 2016)。

*FLM*属于MADS-box转录因子家族,其功能缺失突变体表现出对环境温度不敏感及早花表型,表明*FLM*参与环境温度途径并具有抑制开花的功能(Scor-

tecci et al., 2001)。FLM经历AS而产生4种转录本:  $\alpha$ 、 $\beta$ 、 $\gamma$ 和 $\delta$ , 其中FLM- $\beta$ 和FLM- $\delta$ 为主要剪切产物, 由外显子2和3相互排斥而产生(Scoretcci et al., 2001)。FLM- $\beta$ 能够与SVP功能蛋白形成SVP-FLM- $\beta$ 复合物, 从而抑制SOC1和FT的表达; 而FLM- $\delta$ 的DNA结合能力减弱, 其与SVP功能蛋白形成SVP-FLM- $\delta$ 复合物, 不能有效地结合靶基因启动子序列(Posé et al., 2013)。因此, FLM不同蛋白亚型之间存在相互竞争的抑制作用。此外, FLM- $\beta$ 转录本丰度受环境温度调控: 在低温(16°C)条件下, FLM- $\beta$ 转录本丰度较高, 且相对稳定; 而在高温(27°C)条件下, 其转录本的丰度较高, 并且这些转录本会被NMD途径快速降解(Sureshkumar et al., 2016)。

在环境温度途径中, SVP同样发挥关键作用。环境温度能够调控SVP功能蛋白水平, 较高的温度促进SVP功能蛋白降解(Lee et al., 2013)。此外, 在flm突变体中, SVP与DNA的结合能力减弱, 这表明SVP与DNA的结合部分依赖于FLM(Lee et al., 2007)。因此, 较高的环境温度能够抑制SVP与FT启动子的结合(Lee et al., 2013), 这可能是由于高温降低了FLM功能蛋白的水平。上述结果表明, 环境温度一方面调控SVP功能蛋白水平, 另一方面调控FLM介导的SVP与FT启动子的结合能力。

除FLM之外, MAF2的AS也与温度相关。MAF2-SVP与FLM-SVP平行作用以抑制开花。目前, 在拟南芥中已经鉴定出3种MAF2蛋白亚型: MAF2var1为能够与SVP互作以抑制开花的功能蛋白; MAF2var2为不能与SVP互作的截短蛋白; MAF2var5缺失C端功能域而与SVP互作形成非功能性复合物(Airoldi et al., 2015)。MAF2各转录本丰度随环境温度变化, 随着温度的升高, 主要剪切产物由MAF2var1切换为MAF2var2, 导致MAF2功能转录本丰度降低(Rosloski et al., 2013)。

环境温度途径和春化途径中关键基因的AS均受温度调控, 然而植物温度传感机制如何影响开花调控因子的AS, 这一过程仍然未知。RNA结构可作为监测环境变化的传感器, 包括温度变化(Deng et al., 2018)。此外, 红光/远红外光敏色素感受器也可作为拟南芥的热传感器, 且光敏色素与依赖红光的AS有关(Jung et al., 2016)。因此, 研究RNA结构、光敏色素或其它假定的热传感器是否调控开花相关基因

的AS将是未来的研究方向之一。

## 2.4 在自主途径中的作用——影响关键基因的RNA加工和表观遗传修饰

自主途径不受外源环境信号诱导, 依赖于RNA加工和表观遗传调控的相关因素, 下调FLC的表达以促进开花(Wu et al., 2019)。FLC在春化途径和自主途径中均处于核心地位, 其AS调控已在春化途径中进行阐述, 本文将介绍自主途径中其它受AS调控的基因。

迄今为止, FCA对FLC的抑制作用是自主途径中研究得最为清楚的部分。FCA是一种RNA结合蛋白, 包含2个RNA识别基序和1个介导蛋白互作的WW结构域, 具有调节RNA 3'端选择性加工的功能(Macknight et al., 2002)。在拟南芥中, 已检测到FCA的4种转录本 $\alpha$ 、 $\beta$ 、 $\gamma$ 和 $\delta$ ; 其中 $\gamma$ 是唯一的功能转录本, 编码抑制FLC表达的全长功能蛋白; 其它转录本则负调控FCA的表达(Macknight et al., 2002)。FCA通过WW结构域与FY互作, 促进剪切体识别并使用FCA内含子3内近端多聚腺苷酸化的位点, 导致产生非功能转录本FCA $\beta$ , 从而进行自主负调控(Simpson et al., 2003)。FCA $\gamma$ 能够促进COOLAIR的近端多聚腺苷酸化, 产生I型转录本以抑制FLC表达(Liu et al., 2007)。此外, FCA $\gamma$ 能够与COOLAIR结合, 促进H3K27me3的修饰, 继而下调FLC的表达以促进开花(Tian et al., 2019)。目前, FCA的AS和APA现象已在拟南芥、甘蓝型油菜、豌豆(*Pisum sativum*)和枳等物种中被发现(Macknight et al., 2002; Ai et al., 2016), 涉及一年生草本植物和多年生木本植物, 表明FCA的AS和APA在植物中可能具有一定的保守性。

## 2.5 在年龄途径中的作用——影响关键调控因子microRNA和靶位点的加工

年龄途径主要依赖miR156和miR172调控成花转换(Wu et al., 2009)。随着植物的成熟, 抑制开花的miR-156表达量逐渐降低, 而促进开花的miR172表达量则逐步增高(Khan et al., 2014)。研究表明, 部分SPL基因的转录本含有miR156靶位点, 成为miR156的靶基因; 其中SPL3、SPL4和SPL5可通过激活SOC1或花分生组织特性基因FUL (FRUITFUL) 和LFY (LEAFY)的表达而诱导开花(Khan et al., 2014)。SPL4的miR156靶位点位于3'UTR区域, 其3种AS产物中

只有 *SPL4-1* 含有 *miR156* 靶位点, 表明包括 *miR156* 结合位点的 AS 能够影响 *miR156* 介导的成花转换 (Yang et al., 2012)。 *miR172* 同样在年龄途径中发挥重要作用, 其合成受 AS 的影响。自主途径中的 FCA 参与 *miR172* 合成, FCA 功能蛋白通过 RNA 识别基序与 *pri-miR172* 茎环结构的侧翼序列结合, 调控 *miR172* 的加工过程。因此, FCA 功能蛋白的丰度影响 *miR172* 的积累 (Jung et al., 2012)。

## 2.6 在激素途径中的作用——部分剪切因子参与 ABA 介导的成花转换

植物激素涉及包括成花转换在内的一系列植物生长发育过程。在成花转换调控中, 赤霉素 (GAs) 起主要作用, 但其它植物激素也均与开花调控相关 (Conti, 2017)。大量研究表明, ABA 在调节植物开花中发挥多种作用, 并且 AS 涉及 ABA 调控的成花转换。 *ABH1* (*ABA hypersensitive 1*) 参与 ABA 信号转导, 调节植物对 ABA 的敏感性; 其编码蛋白是核帽结合蛋白复合物的 1 个大亚基, 该复合物参与 RNA 的剪切 (Hugouvieux et al., 2001)。而拟南芥 *abh1* 突变体对 ABA 高度敏感并具有早花表型, 而且该突变导致 *FLC* 和 *CO* 的 AS 被扰乱 (Kuhn et al., 2007)。 *SKIP* (*SKI INTERACTING PROTEIN*) 编码 1 种含 SNW 域的剪切因子, 其表达由 ABA 诱导; SNW 域包含 1 个由 5 个氨基酸残基组成的 SNWKN 基序, 为 SKIP 蛋白与剪接体结合的关键结构域 (Lim et al., 2010; Wang et al., 2012)。 *SKIP* 调控 *SEF* (*SERRATED LEAVES AND EARLY FLOWERING*)/*SWC6* (*SWC6*) 的 AS; 而 *SEF*/*SWC6* 是 ATP 依赖性染色质重塑复合物的组成部分, 可通过直接结合启动子的近端区域促进 *FLC* 表达 (Cui et al., 2017; Li et al., 2019)。然而, 目前尚不清楚 *ABH1* 和 *SKIP* 介导的 AS 是否响应 ABA。

*U2AF65b* 是一种响应 ABA 的剪切因子, 可通过调控 *ABI5* (*ABSCISIC ACID INSENSITIVE 5*) 和 *FLC* 的 AS 而抑制开花 (Xiong et al., 2019)。 *ABI5* 是 ABA 信号途径中的关键组分, 通过直接作用于 *FLC* 启动子而促进其表达, 从而抑制开花 (Wang et al., 2013)。在拟南芥 *u2af65b* 突变体中, *ABI5* 和 *FLC* 的剪切受到干扰, 而且 *ABI5* 内含子 2 和 4 以及 *FLC* 内含子 1 和 6 的剪切效率受 ABA 调节; 表明 *U2AF65b* 参与 ABA 介导的成花转换 (Xiong et al., 2019)。

## 2.7 对开花整合因子的影响——影响蛋白产物与其它蛋白的互作能力

开花整合基因接收各个成花转换途径转导的内外源信号, 以启动下游花分生组织特性基因的表达, 从而精确地控制开花时间。除了各成花转换途径的相关基因, 开花整合基因 (如 *FT* 和 *SOC1*) 也受到 AS 调控。

拟南芥 *SOC1* 能够产生 2 种 mRNA 亚型, 完全剪切的 *SOC1T* 和引入 PTC 的剪切变体 *SOC1V*; *SOC1V* 能够被 RNA 结合蛋白 *ELF9* 介导的 NMD 机制降解 (Song et al., 2009)。在 *elf9* 突变体以及 NMD 核心组分突变体中, *SOC1T* 转录本丰度上调, 但 *SOC1V* 转录本丰度上调地更显著 (Song et al., 2009)。

在拟南芥中尚未发现 *FT* 基因的 AS 现象, 但其它多种植物的 *FT* 同源基因受到 AS 调控。二穗短柄草的 *FT* 同源基因 *FT2* 进行 AS, 产生功能性 *FT2 $\alpha$*  蛋白和截短的 *FT2 $\beta$*  蛋白 (Qin et al., 2017)。 *FT2 $\beta$*  蛋白因缺少 N 端功能域而无法与 14-3-3 和 *FDL2* (*FD-LIKE 2*) 蛋白互作, 但仍能够与 *FT2 $\alpha$*  互作; 因此, *FT2 $\beta$*  可作为竞争性抑制剂以减弱 *FT2 $\alpha$*  与 14-3-3 和 *FDL2* 蛋白的结合能力 (Qin et al., 2017)。 *FT2 $\alpha$*  和 *FT2 $\beta$*  的转录本丰度均随植株年龄的增加而逐渐升高; 然而, *FT2 $\beta$*  在幼年植株中更丰富, 而 *FT2 $\alpha$*  则在成熟植株中更丰富, 表明 *FT2* 的 AS 可将内源年龄信号整合到成花转换中 (Qin et al., 2017)。亚洲百合 (*Lilium Asiatic hybrid*) 具有多个 *FT* 同源基因, 其中 *LhFT6* 和 *LhFT8* 分别通过 AS 产生 2 种和 4 种剪切产物; 除常规剪切蛋白亚型外, *LhFT6* 和 *LhFT8* 的其它蛋白亚型均缺少 segment B 功能域, 但它们的功能尚未确定 (Kurokawa et al., 2020)。在菊花 (*Chrysanthemum morifolium*) 中, *FT* 同源基因 *CmFTL1* 能够产生包括常规转录本在内的 5 种剪切产物, 除遗漏外显子 2 的剪切产物外, 其它剪切产物均能够不同程度地促进开花 (Mao et al., 2016)。在多年生木本植物二球悬铃木 (*Platanus acerifolia*) 中, *FT* 同源基因 *PaFT* 经过复杂的 AS 产生多达 21 种剪切产物, 其常规剪切产物 *PaFT-A* 编码能够诱导开花的功能蛋白; 此外, 各产物丰度具有周年变化规律并表现出与不同生长发育过程 (如成花转换和休眠) 的相关性 (Zhang et al., 2011; Cai et al., 2019)。

由于 *FT* 蛋白缺乏 DNA 结合活性, 它需要与转录因子 (如 *FD*) 互作形成复合物, 才能激活下游花分生组

织特性基因表达, 从而促进开花。*FD*在部分植物中同样经历AS。二球悬铃木中包含2个*FD*同源基因*PaFDL1*和*PaFDL2*, 二者均通过AS产生2种转录本, 完全剪切的I型和保留第1个内含子的II型。这2个基因的II型蛋白由于缺少C端蛋白结合域而不能与*PaFT-A*功能蛋白互作, 但它们的II型转录产物可在植物体内进一步剪切形成I型功能转录本。因此, *PaFDL1*和*PaFDL2*的II型转录产物可能充当I型转录本的储备RNA (Cai et al., 2021)。在小麦(*Triticum aestivum*)中, 前期研究鉴定的*FD*同源基因*TaFDL13*实际上是*TaFDL15*保留单个内含子的剪接变体, 其C端缺少30个氨基酸而无法与14-3-3蛋白互作, 导致不能促进植株开花(Li et al., 2015a)。

### 3 展望

AS广泛存在于动植物中。在植物中, AS响应内源生长信号和外源环境刺激而参与多种植物生长发育过程, 包括成花转换。许多开花调控基因在不同环境条件下进行可变剪切, 涉及所有成花转换途径。因此, AS可作为一种通用的调控系统, 将多种内外源信号整合到开花调控途径中, 从而在复杂环境下实现开花时间的精确控制。目前, 对植物开花调控基因的AS研究和认识主要来源于拟南芥等一年生模式植物, 对于AS调控多年生植物开花的分子机理的理解还十分有限。尽管部分开花调控基因(如*CO*、*FLC*、*FCA*和*FT*)的AS在不同植物中具有一定的保守性, 但这些基因在不同物种中的AS产物及对应的功能却不相同。例如, 二穗短柄草*FT2*的AS只产生2种剪切产物, 并通过整合内源年龄信号调控开花; 而悬铃木*PaFT*的AS产生21种剪切产物, 产物的功能不仅涉及成花转换, 还可能与休眠调控相关(Qin et al., 2017; Cai et al., 2019)。因此, 开展关于非模式植物的开花调控基因AS的研究十分必要。

对动植物相关研究结果进行比较, 表明AS导致蛋白亚型具有相关、不同甚至相反的功能, 从而影响基因的调控功能及效率(Reddy et al., 2013)。然而, 关于植物开花调控基因AS的大部分研究报道仅限于AS事件的发现和常规转录产物功能的验证; 相关基因AS事件发生的原因、过程以及非常规剪切产物的功能还有待进一步研究。在成花转换过程中, AS的模

式受到不同因素和/或不同剪切方式的调节。例如, 二穗短柄草*FT2*的AS受植株年龄的影响; 而拟南芥*FLM*和*COOLAIR*的AS虽然均受温度调控, 但二者的AS方式不同。AS涉及剪切因子的种类和活性, 而剪切因子的活性可能受到多种分子机制(如转录、翻译后修饰以及剪切体复合物的形成)的调节。尽管已鉴定出一些与成花转换相关的AS事件, 但现有研究对这些AS事件的调控因子了解甚少。因此, 对剪切因子和其它AS调控因子的研究将为完善开花调控网络提供新的视角。

目前, 转录组学、基因组学和蛋白质组学等高通量分析技术已得到广泛应用, 为检测新的、低表达的AS转录亚型提供了便利, 并为研究不同环境条件、发育阶段及组织部位的AS调控提供技术支持。在此基础上, 可建立相应的数据库, 以预测AS事件、AS顺式作用元件和反式剪切因子。研究结果不仅促进科研人员进一步探索植物AS的调控机制, 而且有助于理解未知的植物剪接密码。

综上所述, 通过对植物成花转换各调控途径的基因开展广泛深入的AS相关研究, 有望建立更加全面系统的植物开花调控网络, 并可为利用分子手段调控植物开花提供新的理论指导, 对于促进农业、林业及园艺产业的发展具有重要意义。

### 参考文献

- 马朝峰, 戴思兰 (2019). 光受体介导信号转导调控植物开花研究进展. 植物学报 54, 9–22.
- 王翊, 马月萍, 戴思兰 (2010). 观赏植物花期调控途径及其分子机制. 植物学报 45, 641–653.
- Ai XY, Zhang JZ, Liu TJ, Hu CG (2016). *PtFCA* from precocious trifoliate orange is regulated by alternative splicing and affects flowering time and root development in transgenic *Arabidopsis*. *Tree Genet Genom* 12, 85.
- Airoidi CA, McKay M, Davies B (2015). *MAF2* is regulated by temperature-dependent splicing and represses flowering at low temperatures in parallel with *FLM*. *PLoS One* 10, e0126516.
- Bloomer RH, Dean C (2017). Fine-tuning timing: natural variation informs the mechanistic basis of the switch to flowering in *Arabidopsis thaliana*. *J Exp Bot* 68, 5439–5452.
- Bouché F, Lobet G, Tocquin P, Périlleux C (2016).

- FLOR-ID: an interactive database of flowering-time gene networks in *Arabidopsis thaliana*. *Nucleic Acids Res* **44**, D1167–D1171.
- Cai FF, Shao CS, Zhang YP, Bao ZR, Li ZQ, Shi GH, Bao MZ, Zhang JQ** (2019). Identification and characterisation of a novel *FT* orthologous gene in London plane with a distinct expression response to environmental stimuli compared to *PaFT*. *Plant Biol* **21**, 1039–1051.
- Cai FF, Shao CS, Zhang YP, Shi GH, Bao ZR, Bao MZ, Zhang JQ** (2021). Two *FD* homologs from London plane (*Platanus acerifolia*) are associated with floral initiation and flower morphology. *Plant Sci* **310**, 110971.
- Capovilla G, Pajoro A, Immink RGH, Schmid M** (2015a). Role of alternative pre-mRNA splicing in temperature signaling. *Curr Opin Plant Biol* **27**, 97–103.
- Capovilla G, Schmid M, Posé D** (2015b). Control of flowering by ambient temperature. *J Exp Bot* **66**, 59–69.
- Cheng YL, Tu SL** (2018). Alternative splicing and cross-talk with light signaling. *Plant Cell Physiol* **59**, 1104–1110.
- Conti L** (2017). Hormonal control of the floral transition: can one catch them all? *Dev Biol* **430**, 288–301.
- Csorba T, Questa JI, Sun QW, Dean C** (2014). Antisense *COOLAIR* mediates the coordinated switching of chromatin states at *FLC* during vernalization. *Proc Natl Acad Sci USA* **111**, 16160–16165.
- Cui ZB, Tong AZ, Huo YQ, Yan ZQ, Yang WQ, Yang XL, Wang XX** (2017). SKIP controls flowering time via the alternative splicing of *SEF* pre-mRNA in *Arabidopsis*. *BMC Biol* **15**, 80.
- Deng HJ, Cheema J, Zhang H, Woolfenden H, Norris M, Liu ZS, Liu Q, Yang XF, Yang ML, Deng X, Cao XF, Ding YL** (2018). Rice *in vivo* RNA structurome reveals RNA secondary structure conservation and divergence in plants. *Mol Plant* **11**, 607–622.
- Fornara F, De Montaigu A, Coupland G** (2010). SnapShot: control of flowering in *Arabidopsis*. *Cell* **141**, 550–550.
- Gil KE, Park MJ, Lee HJ, Park YJ, Han SH, Kwon YJ, Seo PJ, Jung JH, Park CM** (2017). Alternative splicing provides a proactive mechanism for the diurnal *CONSTANS* dynamics in *Arabidopsis* photoperiodic flowering. *Plant J* **89**, 128–140.
- Hugouvieux V, Kwak JM, Schroeder JI** (2001). An mRNA cap binding protein, ABH1, modulates early abscisic acid signal transduction in *Arabidopsis*. *Cell* **106**, 477–487.
- Jung JH, Domijan M, Klose C, Biswas S, Ezer D, Gao MJ, Khattak AK, Box MS, Charoensawan V, Cortijo S, Kumar M, Grant A, Locke JCW, Schäfer E, Jaeger KE, Wigge PA** (2016). Phytochromes function as thermosensors in *Arabidopsis*. *Science* **354**, 886–889.
- Jung JH, Seo PJ, Ahn JH, Park CM** (2012). *Arabidopsis* RNA-binding protein FCA regulates *microRNA172* processing in thermosensory flowering. *J Biol Chem* **287**, 16007–16016.
- Jung JH, Seo YH, Seo PJ, Reyes JL, Yun J, Chua NH, Park CM** (2007). The *GIGANTEA*-regulated *microRNA*-172 mediates photoperiodic flowering independent of *CONSTANS* in *Arabidopsis*. *Plant Cell* **19**, 2736–2748.
- Khan MRG, Ai XY, Zhang JZ** (2014). Genetic regulation of flowering time in annual and perennial plants. *WIREs RNA* **5**, 347–359.
- Kuhn JM, Breton G, Schroeder JI** (2007). mRNA metabolism of flowering-time regulators in wild-type *Arabidopsis* revealed by a nuclear cap binding protein mutant, *abh1*. *Plant J* **50**, 1049–1062.
- Kurokawa K, Kobayashi J, Nemoto K, Nozawa A, Sawasaki T, Nakatsuka T, Yamagishi M** (2020). Expression of *LhFT1*, the flowering inducer of Asiatic hybrid lily, in the bulb scales. *Front Plant Sci* **11**, 570915.
- Kwon YJ, Park MJ, Kim SG, Baldwin IT, Park CM** (2014). Alternative splicing and nonsense-mediated decay of circadian clock genes under environmental stress conditions in *Arabidopsis*. *BMC Plant Biol* **14**, 136.
- Lazaro A, Valverde F, Piñeiro M, Jarillo JA** (2012). The *Arabidopsis* E3 ubiquitin ligase HOS1 negatively regulates *CONSTANS* abundance in the photoperiodic control of flowering. *Plant Cell* **24**, 982–999.
- Lee JH, Ryu HS, Chung KS, Posé D, Kim S, Schmid M, Ahn JH** (2013). Regulation of temperature-responsive flowering by MADS-box transcription factor repressors. *Science* **342**, 628–632.
- 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.
- Lempe J, Balasubramanian S, Sureshkumar S, Singh A, Schmid M, Weigel D** (2005). Diversity of flowering responses in wild *Arabidopsis thaliana* strains. *PLoS Genet* **1**, e6.
- Li CX, Lin HQ, Dubcovsky J** (2015a). Factorial combinations of protein interactions generate a multiplicity of florigen activation complexes in wheat and barley. *Plant J* **84**, 70–82.
- Li PJ, Tao Z, Dean C** (2015b). Phenotypic evolution through variation in splicing of the noncoding RNA *COOLAIR*. *Ge-*

- nes Dev* **29**, 696–701.
- Li Y, Yang J, Shang XD, Lv WZ, Xia CC, Wang C, Feng JL, Cao Y, He H, Li LG, Ma LG** (2019). SKIP regulates environmental fitness and floral transition by forming two distinct complexes in *Arabidopsis*. *New Phytol* **224**, 321–335.
- Lim GH, Zhang X, Chung MS, Lee DJ, Woo YM, Cheong HS, Kim CS** (2010). A putative novel transcription factor, AtSKIP, is involved in abscisic acid signaling and confers salt and osmotic tolerance in *Arabidopsis*. *New Phytol* **185**, 103–113.
- Liu FQ, Quesada V, Crevillén P, Bäurle I, Swiezewski S, Dean C** (2007). The *Arabidopsis* RNA-binding protein FCA requires a Lysine-specific demethylase 1 homolog to downregulate *FLC*. *Mol Cell* **28**, 398–407.
- Macknight R, Duroux M, Laurie R, Dijkwel P, Simpson G, Dean C** (2002). Functional significance of the alternative transcript processing of the *Arabidopsis* floral promoter *FCA*. *Plant Cell* **14**, 877–888.
- Mao YC, Sun J, Cao PP, Zhang R, Fu QK, Chen SM, Chen FD, Jiang JF** (2016). Functional analysis of alternative splicing of the *FLOWERING LOCUS T* orthologous gene in *Chrysanthemum morifolium*. *Hort Res* **3**, 16058.
- Marquardt S, Raitskin O, Wu Z, Liu FQ, Sun QW, Dean C** (2014). Functional consequences of splicing of the antisense transcript *COOLAIR* on *FLC* transcription. *Mol Cell* **54**, 156–165.
- Michaels SD, Himelblau E, Kim SY, Schomburg FM, Amasino RM** (2005). Integration of flowering signals in winter-annual *Arabidopsis*. *Plant Physiol* **137**, 149–156.
- Oakenfull RJ, Davis SJ** (2017). Shining a light on the *Arabidopsis* circadian clock. *Plant Cell Environ* **40**, 2571–2585.
- Posé D, Verhage L, Ott F, Yant L, Mathieu J, Angenent GC, Immink RGH, Schmid M** (2013). Temperature-dependent regulation of flowering by antagonistic FLM variants. *Nature* **503**, 414–417.
- Qi HD, Lin Y, Ren QP, Wang YY, Xiong F, Wang XL** (2019). RNA splicing of *FLC* modulates the transition to flowering. *Front Plant Sci* **10**, 1625.
- Qin ZR, Wu JJ, Geng SF, Feng N, Chen FJ, Kong XC, Song GY, Chen K, Li AL, Mao L, Wu L** (2017). Regulation of *FT* splicing by an endogenous cue in temperate grasses. *Nat Commun* **8**, 14320.
- Reddy ASN, Marquez Y, Kalyna M, Barta A** (2013). Complexity of the alternative splicing landscape in plants. *Plant Cell* **25**, 3657–3683.
- Rosloski SM, Singh A, Jali SS, Balasubramanian S, Weigel D, Grbic V** (2013). Functional analysis of splice variant expression of *MADS AFFECTING FLOWERING 2* of *Arabidopsis thaliana*. *Plant Mol Biol* **81**, 57–69.
- Scortecci KC, Michaels SD, Amasino RM** (2001). Identification of a MADS-box gene, *FLOWERING LOCUS M*, that represses flowering. *Plant J* **26**, 229–236.
- Searle I, He YH, Turck F, Vincent C, Fornara F, Kröber S, Amasino RA, Coupland G** (2006). The transcription factor *FLC* confers a flowering response to vernalization by repressing meristem competence and systemic signaling in *Arabidopsis*. *Genes Dev* **20**, 898–912.
- Seaton DD, Smith RW, Song YH, MacGregor DR, Stewart K, Steel G, Foreman J, Penfield S, Imaizumi T, Millar AJ, Halliday KJ** (2015). Linked circadian outputs control elongation growth and flowering in response to photoperiod and temperature. *Mol Syst Biol* **11**, 776.
- Severing EI, Van Dijk ADJ, Morabito G, Busscher-Lange J, Immink RGH, Van Ham RCHJ** (2012). Predicting the impact of alternative splicing on plant MADS domain protein function. *PLoS One* **7**, e30524.
- Shikata H, Hanada K, Ushijima T, Nakashima M, Suzuki Y, Matsushita T** (2014). Phytochrome controls alternative splicing to mediate light responses in *Arabidopsis*. *Proc Natl Acad Sci USA* **111**, 18781–18786.
- Simpson GG, Dijkwel PP, Quesada V, Henderson I, Dean C** (2003). *FY* is an RNA 3' end-processing factor that interacts with *FCA* to control the *Arabidopsis* floral transition. *Cell* **113**, 777–787.
- Song HR, Song JD, Cho JN, Amasino RM, Noh B, Noh YS** (2009). The RNA binding protein *ELF9* directly reduces *SUPPRESSOR OF OVEREXPRESSION OF CO1* transcript levels in *Arabidopsis*, possibly via nonsense-mediated mRNA decay. *Plant Cell* **21**, 1195–1211.
- Song YH, Smith RW, To BJ, Millar AJ, Imaizumi T** (2012). *FKF1* conveys timing information for *CONSTANS* stabilization in photoperiodic flowering. *Science* **336**, 1045–1049.
- Staiger D, Brown JWS** (2013). Alternative splicing at the intersection of biological timing, development, and stress responses. *Plant Cell* **25**, 3640–3656.
- Sureshkumar S, Dent C, Seleznev A, Tasset C, Balasubramanian S** (2016). Nonsense-mediated mRNA decay modulates FLM-dependent thermosensory flowering response in *Arabidopsis*. *Nat Plants* **2**, 16055.
- Tian YK, Zheng H, Zhang F, Wang SL, Ji XR, Xu C, He YH, Ding Y** (2019). *PRC2* recruitment and H3K27me3 deposition at *FLC* require *FCA* binding of *COOLAIR*. *Sci*

*Adv* 5, eaau7246.

- Wang XX, Wu FM, Xie QG, Wang HM, Wang Y, Yue YL, Gahura O, Ma SS, Liu L, Cao Y, Jiao YL, Puta F, McClung CR, Xu XD, Ma LG** (2012). SKIP is a component of the spliceosome linking alternative splicing and the circadian clock in *Arabidopsis*. *Plant Cell* **24**, 3278–3295.
- Wang YP, Li L, Ye TT, Lu YM, Chen X, Wu Y** (2013). The inhibitory effect of ABA on floral transition is mediated by ABI5 in *Arabidopsis*. *J Exp Bot* **64**, 675–684.
- Wang YY, Xiong F, Ren QP, Wang XL** (2020). Regulation of flowering transition by alternative splicing: the role of the U2 auxiliary factor. *J Exp Bot* **71**, 751–758.
- Werner JD, Borevitz JO, Uhlentaut NH, Ecker JR, Chory J, Weigel D** (2005). *FRIGIDA*-independent variation in flowering time of natural *Arabidopsis thaliana* accessions. *Genetics* **170**, 1197–1207.
- Wu G, Park MY, Conway SR, Wang JW, Weigel D, Poethig RS** (2009). The sequential action of miR156 and miR172 regulates developmental timing in *Arabidopsis*. *Cell* **138**, 750–759.
- Wu J, Wei KY, Cheng F, Li SK, Wang Q, Zhao JJ, Bonnema G, Wang XW** (2012). A naturally occurring InDel variation in *BraA.FLC.b* (*BrFLC2*) associated with flowering time variation in *Brassica rapa*. *BMC Plant Biol* **12**, 151.
- Wu Z, Fang XF, Zhu DL, Dean C** (2019). Autonomous pathway: *FLOWERING LOCUS C* repression through an antisense-mediated chromatin-silencing mechanism. *Plant Physiol* **182**, 27–37.
- Xi X, Wei KY, Gao BZ, Liu JH, Liang JL, Cheng F, Wang XW, Wu J** (2018). BrFLC5: a weak regulator of flowering time in *Brassica rapa*. *Theor Appl Genet* **131**, 2107–2116.
- Xiong F, Ren JJ, Yu Q, Wang YY, Lu CC, Kong LJ, Otegui MS, Wang XL** (2019). AtU2AF65b functions in abscisic acid mediated flowering via regulating the precursor messenger RNA splicing of *ABI5* and *FLC* in *Arabidopsis*. *New Phytol* **223**, 277–292.
- Yang XZ, Zhang HY, Li L** (2012). Alternative mRNA processing increases the complexity of microRNA-based gene regulation in *Arabidopsis*. *Plant J* **70**, 421–431.
- Yang ZC, Yang Z, Yang CC, Wang ZY, Chen DY, Xie YG, Wu YJ** (2020). Identification and genetic analysis of alternative splicing of long non-coding RNAs in tomato initial flowering stage. *Genomics* **112**, 897–907.
- Yu JW, Rubio V, Lee NY, Bai SL, Lee SY, Kim SS, Liu LJ, Zhang YY, Irigoyen ML, Sullivan JA, Zhang Y, Lee I, Xie Q, Paek NC, Deng XW** (2008). COP1 and ELF3 control circadian function and photoperiodic flowering by regulating GI stability. *Mol Cell* **32**, 617–630.
- Yuan YX, Wu J, Sun RF, Zhang XW, Xu DH, Bonnema G, Wang XW** (2009). A naturally occurring splicing site mutation in the *Brassica rapa FLC1* gene is associated with variation in flowering time. *J Exp Bot* **60**, 1299–1308.
- Zhang J, Liu G, Guo C, He Y, Li Z, Ning G, Shi X, Bao M** (2011). The *FLOWERING LOCUS T* orthologous gene of *Platanus acerifolia* is expressed as alternatively spliced forms with distinct spatial and temporal patterns. *Plant Biol* **13**, 809–820.
- Zhang JZ, Li ZM, Mei L, Yao JL, Hu CG** (2009). *PtFLC* homolog from trifoliolate orange (*Poncirus trifoliata*) is regulated by alternative splicing and experiences seasonal fluctuation in expression level. *Planta* **229**, 847–859.
- Zou XX, Suppanz I, Raman H, Hou JN, Wang J, Long Y, Jung C, Meng JL** (2012). Comparative analysis of *FLC* homologues in Brassicaceae provides insight into their role in the evolution of oilseed rape. *PLoS One* **7**, e45751.

## The Role of Alternative Splicing in Floral Transition

Fangfang Cai<sup>1</sup>, Changsheng Shao<sup>2</sup>, Yuqiang Sun<sup>1\*</sup>

<sup>1</sup>*Plant Genomics and Molecular Improvement of Colored Fiber Laboratory, Zhejiang Sci-Tech University, Hangzhou 310018, China;* <sup>2</sup>*Key Laboratory of Horticultural Plant Biology, Ministry of Education, Huazhong Agricultural University, Wuhan 430070, China*

**Abstract** Precise regulation of floral transition, which ensures plants bloom in the suitable environment, is essential for the successful reproduction of plants. The flowering time genes are regulated by a variety of molecular mechanisms, including transcriptional, post-transcriptional and post-translational regulations. Alternative splicing is a universal molecular process at the post-transcriptional level that can generate multiple transcripts from a single gene, thereby enriching the diversity of the transcriptome and proteome. The accumulating evidence indicates that alternative splicing plays an important role in the floral transition. According to developmental and environmental cues, alternative splicing can regulate the levels of functional transcripts and/or proteins of flowering time genes by affecting the stability of mRNA and/or the function of protein isoforms. Therefore, revealing the roles of alternative splicing will further improve our understanding of the functions of flowering time genes and the whole regulatory network of floral transition. In this review, we introduce the research progress of alternative splicing in floral transition, and summarize from the various regulatory pathways, thereby providing a reference for further research on the regulatory mechanisms of alternative splicing and floral transition in plants.

**Key words** alternative splicing, floral transition, endogenous signals, environmental signals

**Cai FF, Shao CS, Sun YQ** (2022). The role of alternative splicing in floral transition. *Chin Bull Bot* **57**, 69–79.

---

\* Author for correspondence. E-mail: sunyuqiang@zstu.edu.cn