

# 单子叶植物花器官发育的分子机制及修正的ABC模型

李洪有<sup>1,2</sup> 王 婵<sup>1,3</sup> 李丽林<sup>1,2</sup> 赵 瑞<sup>2\*</sup> 王永勤<sup>1\*</sup>

(<sup>1</sup>北京市农林科学院蔬菜研究中心/农业部华北地区园艺作物生物学与种质创制重点实验室, 北京 100097;

<sup>2</sup>沈阳农业大学园艺学院, 沈阳 110161; <sup>3</sup>山西大学生命科学学院, 太原 030005)

**摘要** 大多数单子叶植物都与人类生活密切相关, 其花器官发育的好坏不仅直接关系到它们的种族延续, 而且对粮食作物和园艺作物的生产具有重要影响。该文综述了在主要单子叶粮食作物和观赏园艺作物中花器官发育分子机制的研究进展, 分析了基于对双子模式植物的研究所建立起来的花器官发育模型在单子叶植物中的保守性及其多样性, 并提出了适当的见解以及对今后研究的展望。

**关键词** 单子叶植物; 花发育模型; 修正ABC模型; 保守性; 多样性; 进展

## The Conservative Property of Flower Development Model and Modified ABC Model in Monocotyledons

Li Hongyou<sup>1,2</sup>, Wang Chan<sup>1,3</sup>, Li Lilin<sup>1,2</sup>, Zhao Rui<sup>2\*</sup>, Wang Yongqin<sup>1\*</sup>

(<sup>1</sup>Beijing Vegetable Research Center, Beijing Academy of Agriculture and Forestry Sciences/Key Laboratory of Biology and Genetic Improvement of Horticultural Crops(North China), Ministry of Agriculture, Beijing 100097, China; <sup>2</sup>College of Horticulture, Shenyang Agricultural University, Shenyang 110161, China; <sup>3</sup>School of Life Science, Shanxi University, Taiyuan 030005, China)

**Abstract** Most monocotyledons are closely related to people's daily life. Their flower organs development are good or not directly influence their race continue, but also have an important impact on grain and horticultural crops produce. The present review focuses on the advance of flower development model in the main endogen food crops and horticultural crops, analysis the flower development model that established basis on the study in dicotyledonous model plants are conservation and diversity in monocotyledons. Finally, we are expressed ourselves insights and proposed the outlook for the future research in the last.

**Key words** monocotyledon; flower development model; modified ABC model; conservation; diversity; advance

### 引言

花是被子植物所特有的器官, 花器官发育的好坏直接关系到开花植物的种族延续。一直以来, 人们都在探寻植物开花的奥秘, 但在过去, 人们对花发

育的研究多局限于花形态特征和开花生理方面。20世纪80年代, 随着分子生物学的迅猛发展, 分子遗传学方法被广泛应用到植物花发育研究中, 人们将植物花发育的研究推到了一个前所未有的高度<sup>[1]</sup>。1991年,

收稿日期: 2012-12-03 接受日期: 2012-12-31

国家自然科学基金(批准号: 31071794)、北京市自然科学基金(批准号: 6132016)、农业部“948”项目(批准号: 2011-Z61)和北京市农林科学院科技创新能力建设专项(批准号: KJXC201101010)资助的课题

\*通讯作者。Tel: 024-81990290, E-mail: z.r.zh@163.net; Tel: 010-51503125, E-mail: wyqty@sohu.com

Received: December 3, 2012 Accepted: December 31, 2012

This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (Grant No.31071794), Natural Science Foundation of Beijing (Grant No.6132016), the Ministry of Agriculture “948” Project (Grant No.2011-Z61) and Science and Technology Innovation Capability Construction of Beijing Academy of Agriculture and Forestry Sciences (Grant No.KJXC201101010)

\*Corresponding authors. Tel: +86-24-81990290, E-mail: z.r.zh@163.net; Tel: +86-10-51503125, E-mail: wyqty@sohu.com

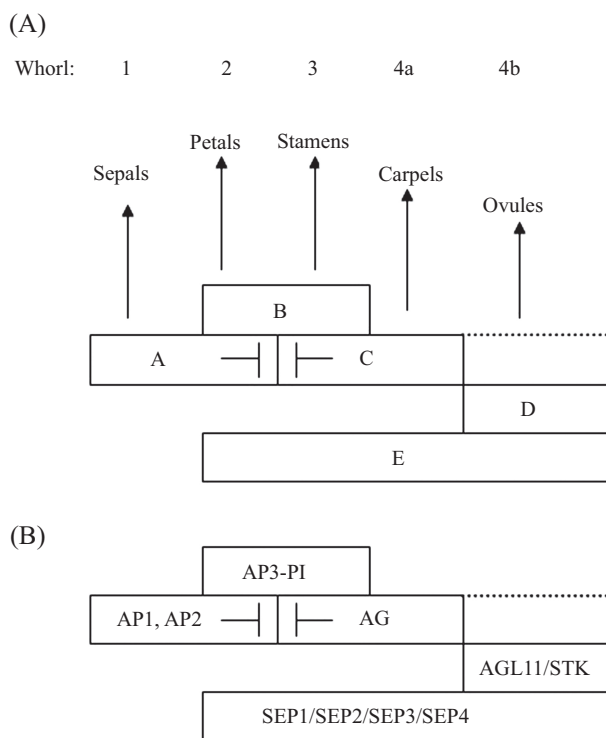
网络出版时间: 2013-03-28 17:15 URL: <http://www.cnki.net/kcms/detail/31.2035.Q.20130328.1715.003.html>

Cone和Meyerowitz<sup>[2]</sup>根据前人对两种双子叶模式植物拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)和金鱼草(*Antirrhinum majus*)以及它们的同源突变体的大量研究成果,提出了植物花器官发育的经典ABC模型。该模型认为,花器官发育受A、B、C三种功能基因控制;其中,A功能基因控制萼片和花瓣的发育,B功能基因参与花瓣和雄蕊的形态建成,而C功能基因则控制雄蕊和心皮的发育。此外,该模型还指出:A、C功能基因是相互抑制的,而B功能基因的表达同A、C类基因的表达是相互独立的。随后又在矮牵牛中分离到胚珠发育所必需的D功能基因<sup>[3]</sup>以及在拟南芥中分离到对花瓣、雄蕊和心皮发育所必需的E功能基因<sup>[4]</sup>,这样ABC模型最终修正为至今被广泛接受的ABCDE模型<sup>[5]</sup>(图1)。花发育ABCDE模型所涉及到的所有基因,除*APETALA2*(*AP2*)外都属于MADS-box转录因子家族成员。为了弄清楚各类花器官发育MADS-box基因间相互作用的分子机制,几乎在ABCDE模型提出的同时,著名的“四因子模型”也被提出<sup>[6]</sup>。大量研究结果表明,花发育ABCDE模型几乎在所有的双子叶植物中都是保守的。

同双子叶植物一样,单子叶植物也是植物界中的一个重要类群,而且它们中的大多数都与人类生活密切相关。如人类种植的大多数农作物是单子叶植物,世界花卉市场上的很多观花植物也是单子叶植物。这些植物花器官发育的好坏不仅直接关系到种族延续,而且对粮食作物和园艺作物的生产具有重要影响。双子叶植物花发育模型的研究极大地促进了花发育模型在单子叶植物中的研究。但同双子叶植物花器官相比,单子叶植物花器官在外形上与双子叶花器官存在很大差别,而且单子叶植物不同类群之间的花器官也具有一定差异。基于对双子叶模式植物花器官发育的分子研究结果所建立起来的花发育模型在多大程度上适用于单子叶植物呢?为此,本文简要综述了基于对双子叶模式植物花发育的研究所建立起来的花器官发育模型在主要的单子叶粮食作物和园艺作物中的保守性及单子叶植物花发育分子机制的多样性,旨在对今后其他单子叶植物花器官发育的分子遗传机制的研究提供参考。

## 1 禾本科单子叶植物花器官发育分子机制的保守性及多样性

禾本科植物花的形态特征与典型的双子叶植



A: ABCDE模型; B: 拟南芥花发育ABCDE模型中所涉及到的相关基因。

A: the ABCDE model; B: the related genes of the flower development ABCDE model in *Arabidopsis*.

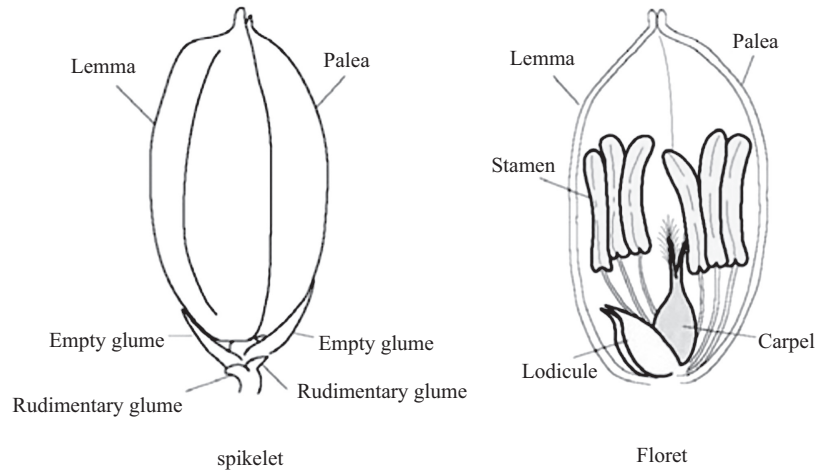
图1 双子叶植物花器官发育ABCDE模型<sup>[6]</sup>

Fig.1 The ABCDE model of flower development in dicotyledonous plants<sup>[6]</sup>

物及非禾本科单子叶植物的花存在明显差异。通常禾本科植物花序分生组织的单位是小穗,小穗由小花和2个颖片组成,小花从外到内依次是外稃、内稃、浆片、雄蕊和雌蕊<sup>[7]</sup>(图2)。Ambrose等<sup>[8]</sup>提出禾谷类作物的内/外稃相当于萼片,浆片等同于花瓣,因而认为ABC模型同样适用于禾谷类作物花器官的形态建成。但对3种常见的禾本科单子叶植物水稻、玉米和小麦(尤其是水稻)的大量研究结果表明,禾本科花器官发育的分子遗传机制同双子叶植物相比在一定程度上是保守的,但也存在着较明显的差异,尤其是内/外稃是否等同于双子叶植物的萼片,不同的研究结果间存在很大分歧。

### 1.1 水稻花器官发育分子机制的保守性及多样性

1.1.1 内/外稃发育机制的多样性 内/外稃包围在花器官浆片、雄蕊和雌蕊的外部,它是禾本科植物所特有的花被器官,也是与双子叶植物之间存在最大差异的花器官。关于内/外稃的身份一直存在着较大争议,目前有两种对立的观点用来解释它们的



Lemma: 外稃; Palea: 内稃; Lodicule: 浆片; Stamen: 雄蕊; Carpel: 心皮。

图2 水稻小穗(spikelet)和小花(floret)的形态结构<sup>[36]</sup>

Fig.2 Morphology of the spikelet and floret in rice<sup>[36]</sup>

特征<sup>[9]</sup>。一种观点是根据内/外稃在轴上的位置,认为它们的身份是有区别的,其中将外稃看作为苞片,内稃看作是先出叶<sup>[10]</sup>。而另一种观点认为内/外稃是相同的,它们是形态改变的外轮被片(萼片)<sup>[11-12]</sup>。

将水稻的内/外稃看作是双子叶植物的萼片,是因为从水稻中已分离到几个具有A功能和E功能的MADS-box基因。*MOSAIC FLORAL ORGANS1(MFO1)/OsMADS6*是一个AGL6分支MADS-box基因。它不仅决定内稃特征,而且还决定浆片特征,同时还参与了花分生组织的决定,胚珠发育以及花的形成<sup>[13-14]</sup>。在*mfo1*突变体中,内稃膜状边缘结构缺失,内稃边缘异常伸长。原位杂交分析表明,*MFO1*在内稃原基和内稃膜状边缘区域中表达,而在内稃的非膜状边缘区域中未表达<sup>[13,15]</sup>。这些结果表明,*MFO1*是通过促进内稃边缘膜状结构的发育和抑制内稃非膜状骨架结构的生长来决定内稃特征。在水稻中一个E类*LOFSEP*分支同源基因*LEAFY HULL STERILE1(LHS1)/OsMADS1*功能缺失和一个A类*FUL*同源基因*OsMADS15*功能缺失都会造成内稃发育发生缺陷<sup>[16-17]</sup>。在*LHS1*的RNAi干扰株系中观察到了和*mfo1*突变体中相同的表型,即边缘膜状结构缺失的异常内稃<sup>[16]</sup>。由于*LHS1*和*MFO1*在调控花分生组织中具有一个冗余功能,因此它们可能在促进内稃边缘膜状结构的发育方面也分享一个冗余的功能。相比较而言,根据一个突变体的表型,水稻*OsMADS15*可能在内稃骨架结构的构建中起作用<sup>[17]</sup>。与*mfo1*相比较,*LHS1*或者*OsMADS15*突变都表现为心皮发育缺陷。根据突变/

RNAi干扰植株的表型,*LHS1*在内稃的发育中似乎起着比*OsMADS15*更重要的作用。在水稻中分离到的另外两个基因*RAP1A*和*RAP1B*,系统进化分析显示,*RAP1A*和*RAP1B*聚集在A类基因亚家族分支中,其中*RAP1A*与玉米的*ZAPI*亲缘关系最近,这表明*RAP1A*和*RAP1B*是*API*亚家族成员,是水稻中的A类基因。原位杂交进一步分析表明,在内/外稃形成之前,*RAP1A*在花原基顶端表达;当内外稃形成之后,则在内外稃和浆片中表达,这与拟南芥*APETALA1(API)*基因在萼片和花瓣中表达类似<sup>[18]</sup>。这些结果表明,参与水稻内/外稃发育的MADS-box基因的分子机制与模式双子叶植物拟南芥萼片发育机制是相似的。这一结果证明了将水稻内/外稃等同于双子叶植物的萼片的观点在一定程度上是正确的。

但是,在水稻内/外稃发育中存在着与拟南芥萼片发育明显不同的分子机制,许多非MADS-box基因涉及到了水稻的内/外稃发育。*OPEN BEAK(OPB)/STAMENLESS1*(编码C2-H2锌指蛋白)和*DEGENERATED HULL1(DHI)*(编码AS2/LOB蛋白)都是内/外稃正常发育所需的。在*OPB*突变体中,内/外稃生长都受到抑制,从而形成开放的嘴状内/外稃<sup>[19-21]</sup>。根据异常细胞分裂方式和一些KNOX基因的异位表达等特征,认为*OPB*基因在细胞增殖中发挥作用。在*dh1*突变体中,内/外稃退化形成半透明软腭、细丝状和肿块状的器官,因而认为*DHI*在极性建立中起作用。在*repl*突变体中发现内稃骨架结构缺失(或发育受阻)及内稃边缘膜状结构过度分化<sup>[22-23]</sup>。通过

对*REPI*基因分析, 结果发现它是一个金鱼草*CYC*基因的同源基因, 编码一个TCP蛋白, 在控制花两侧对称性中起作用<sup>[23]</sup>。原位杂交分析表明: 花发育早期*REPI*在内稃原基中特异表达; 发育后期该基因在外稃、内稃和雄蕊中均表达。转基因结果显示, *REPI*过量表达, 花器官表现为内稃膜状边缘区变小及内稃主体结构伸长, 这与*mfo1*的表型类似。由于*REPI*内稃发育出现了部分缺陷, 这表明*REPI*可能不是起决定内稃本身而是起促进内稃骨架结构细胞增殖、扩大的作用。水稻所有的*REPI*同源基因(如*FCI/TBI*和*TCPI5*)在内稃发育中都有一个*REPI*的冗余功能<sup>[24]</sup>。此外, 对与芒状内/外稃突变体发生相关的几个基因分析表明: 小RNA调控路径在决定内/外稃的近轴和远轴极性中发挥着重要作用<sup>[24]</sup>。

**1.1.2 浆片发育的保守性与多样性** 由于浆片位于雄蕊外侧, 因而认为它等同于双子叶植物的花瓣, 这个假设主要理由是水稻中已分离到的几个B类基因控制了浆片发育<sup>[8,25]</sup>。*SUPERWOMANI*(*SPWI*)/*OsMADS16*和*OsMADS2*、*OsMADS4*是水稻中已分离到的三个B功能基因。序列分析表明*SPWI/OsMADS16*是*AP3*同源基因; 而*OsMADS2*和*OsMADS4*是两个拟南芥*PI*同源基因, 它们可能是由一个祖先基因经过复制事件产生的<sup>[25-26]</sup>。原位杂交分析表明, *SPWI*、*OsMADS2*在浆片和雄蕊原基中表达, 而*OsMADS4*虽然在雄蕊原基中表达但在浆片原基中却不表达<sup>[25,27]</sup>。酵母双杂交进一步分析表明, *SPWI*与*OsMADS2*和*OsMADS4*间都能形成异质二聚体<sup>[27]</sup>, 这与拟南芥中*AP3*与*PI*能够在体外形成异质二聚体相似。对*SPWI*进行功能缺失分析表明, *SPWI*功能缺失会造成浆片转变成内稃状器官, 雄蕊转变成心皮状器官。对水稻的两个*PI*同源基因*OsMADS2*和*OsMADS4*研究分析表明, 它们具有不相等的冗余作用。由RNAi介导抑制*OsMADS2*基因的表达, 植株花器官的浆片伸长。这与抑制*SPWI*表达的结果相似, 但没有其明显。这一结果表明, 可能有另外一个冗余因子涉及到了浆片的发育<sup>[28-29]</sup>。相比较而言, 在RNAi干扰的*OsMADS4*株系中没有观察到形态缺陷的浆片存在<sup>[27]</sup>。然而, *OsMADS2*和*OsMADS4*的双重RNAi介导抑制, 浆片完全转变成一个内稃状器官, 这与*SPWI*功能缺失突变体表型相似。这表明在水稻浆片发育过程中*OsMADS2*起主要作用, 而*OsMADS4*除冗余作用外还起着次要的作用<sup>[29]</sup>。另外, 根据突变体中*SPWI*的表

型及表达模式, 一个非B类MADS-box基因*OPB*(编码一个C2-H2锌指蛋白)被认为通过正向调控B类基因的活动在浆片发育中起作用<sup>[19]</sup>。

根据ABCDE模型, A功能基因*API/FUL*、*AP2*(非MADS-box蛋白编码基因)以及E功能基因*SEP/AGL6*也是第二轮花器官发育所必需的。但在水稻中已有的研究表明, 这个表达模式是不相同的, 水稻*API/FUL*同源基因的主要功能是在营养生长向生殖生长过渡中诱导开花, 而不是决定包括浆片在内的花器官特征<sup>[30-32]</sup>。在一个水稻A类同源基因*OsMADS15*的等位基因突变体中没有观察到浆片发生任何缺陷。这表明A类基因在水稻浆片发育中的功能与在拟南芥花瓣发育中的功能是不同的<sup>[17]</sup>。

一个E类AGL6同源基因*mfo1*突变体在内稃和雄蕊间出现伸长的浆片以及形成异位浆片, 而在*MFO1*的同源基因*OsMADS17*的RNAi干扰株系中没有产生异常的浆片。然而, 同时抑制*MFO1*和*OsMADS17*表达, 增强了*mfo1*浆片的表型, 造成浆片转变成一个绿色的颖片状器官。这些结果表明, *MFO1*和*OsMADS17*是决定浆片特征所必需的<sup>[13]</sup>。最近, 从水稻中又分离到了两个E类*SEP3*同源基因*OsMADS7*和*OsMADS8*。对*OsMADS7*和*OsMADS8*双重抑制, 结果造成浆片转变成稃状器官, 而单独下调二者中任何一个基因, 没有形成异常浆片表型。这些结果说明二者在是决定浆片特征所必需的, 且它们通过与其他MADS-box蛋白形成多聚蛋白复合物发挥着等同的作用, 这与拟南芥SEP蛋白作用相同<sup>[33]</sup>。

另外, 在水稻浆片发育中还发现一个特别有意思的结果, 水稻C类基因*OsMADS3*参与了调控浆片的形态特征, 与双子植物中只有A、B类基因参与花瓣发育明显不同<sup>[34]</sup>。这表明水稻浆片发育有着部分与双子叶植物花瓣发育不同的分子调控机理。总之, 这些研究表明, 将水稻的浆片等同于双子叶植物的花瓣在一定程度上是可行的, 但是浆片发育的分子机制与双子叶模式植物拟南芥花瓣发育的分子机制之间是不完全相同, 存在着一定差异。

**1.1.3 雄蕊发育的保守性** 在水稻与模式双子植物之间雄蕊发育的遗传机制是最保守的。拟南芥中B、C、E三类MADS-box蛋白通过形成高级蛋白复合体决定雄蕊的特征<sup>[35]</sup>。相似地, 水稻中分离到的全部B类基因*SPWI*和*OsMADS2*、*OsMADS4*都是雄蕊发育所必需的。功能分析表明, *AP3*同源基因

*SPW1*的功能缺失突变会造成雄蕊转变成心皮状器官;虽然通过RNAi介导抑制PI同源基因*OsMADS2*和*OsMADS4*两者中任何一个,结果没有观察到异常的雄蕊出现;但双重抑制*OsMADS2*和*OsMADS4*结果形成与*swp1*功能缺失突变相同的心皮状雄蕊,这表明二者在雄蕊发育中起着同等作用。随着对二者功能更深入的研究,结果表明*OsMADS2*在雄蕊开裂方面起着比*OsMADS4*更重要的作用<sup>[29]</sup>。

目前,水稻中发现的C类基因有*RAG*、*OsMADS3*和*OsMADS58*。氨基酸序列和Southern印迹分析表明,*RAG*和*OsMADS3*可能是两个不同水稻品种中的同一个基因<sup>[18]</sup>。研究结果表明,*OsMADS3*是水稻中拟南芥*AG*的同源基因,其表达模式与*AG*类似,*OsMADS3*只在第三轮雄蕊和第四轮心皮中表达<sup>[34]</sup>。*OsMADS58*与*OsMADS3*具有相同的表达模式,同时具有调控花器官轮数的作用,*OsMADS58*沉默会使包括浆片、雄蕊和心皮在内的一套花器官发生重复,这点功能类似于拟南芥*AG*基因<sup>[7,34]</sup>。但与RNAi干扰抑制的*OsMADS58*突变体相比,*OsMADS3*突变表现出雄蕊转变为浆片更加彻底。这表明在水稻雄蕊发育中*OsMADS3*起着比*OsMADS58*更重要的作用。通过对水稻中两个E类同源基因*OsMADS7*、*OsMADS8*进行双重RNAi干扰实验,结果表明它们在水稻中的作用同样是保守的,且它们在水稻雄蕊发育中起着几乎同等的作用<sup>[33]</sup>。

**1.1.4 心皮发育保守性与多样性** 在水稻中C类基因为*OsMADS3*和*OsMADS58*,二者都在第三轮花器官雄蕊和第四轮花器官雄蕊中特异表达。然而在功能缺失突变分析中,通过对水稻两个C类基因*OsMADS3*和*OsMADS58*进行单一或双重抑制均未造成心皮缺失。在*OsMADS3*突变体中第4轮花器官发育成多个心皮器官,而在RNAi干扰的*OsMADS58*突变体中形成了一个异常的杯状的心皮化的小花。在*osmads3*突变体的RNAi干扰*OsMADS58*植株中没有观察到更强烈的心皮表型,表明*OsMADS58*在心皮形态建成中起主要作用,但它在水稻心皮发育中有着不同与拟南芥的机制<sup>[34,36]</sup>。

Nagasawa等<sup>[25]</sup>在对水稻中*DROOPING LEAF(DL)*基因隐性突变体的分析时,发现在水稻*DL*突变体中心皮转变成了雄蕊。这个结果表明,*DL*具有决定水稻心皮发育的功能,是水稻中一个具有C功能作用的非MADS-box基因。这与拟南芥中没有C功能作用的非MADS-box基因参与心皮发育明显不同。Na-

gasawa等<sup>[25]</sup>根据*DL*与*SWP1*之间具有拮抗作用的事实,认为*DL*可能在水稻心皮发育过程中通过获取新的表达模式或者蛋白功能逐步进化,产生了它在水稻中指定心皮特征的独特功能。但最近,根据*DL*基因在*OsMADS3*、*OsMADS58*双重突变体和*OsMADS3*、*OsMADS13*、*OsMADS58*三重突变体中的表达分析,Dreni等<sup>[37]</sup>认为,在没有*OsMADS3*和*OsMADS58*存在的情况下,*DL*不具有决定心皮特征的功能;因而*DL*可能不具有C功能作用,它的功能是作为一个负调控因子调控B类基因在第四轮花器官中表达。*DL*这种特殊的功能能够解释*dl*突变体的表型,因为B、C类基因在第四轮花器官中同时表达时会形成雄蕊。

在拟南芥中,根据“四聚体模型”C功能基因蛋白产物通过与E功能基因蛋白产物形成多聚蛋白复合体指导心皮的形态建成。在水稻中两个E类同源基因*OsMADS7*、*OsMADS8*在心皮中都正常表达,这表明它们也可能通过与*OsMADS3*和*OsMADS58*形成多聚蛋白复合体来指导心皮的发育。RNAi介导的*OsMADS7*和*OsMADS8*双重抑制,导致了重复的心皮状器官的形成。这与C功能突变体的表型部分类似<sup>[33]</sup>。这些结果表明*OsMADS7*和*OsMADS8*是决定和发育所必需的。

**1.1.5 胚珠发育的保守性** Dreni等<sup>[38]</sup>从水稻中分离到了与胚珠发育相关的D功能基因*OsMADS13*。序列分析显示*OsMADS13*氨基酸序列与玉米的D功能基因ZAG2的氨基酸序列高度同源,表达分析表明*OsMADS13*在胚珠中特异表达并且在胚珠发育整个过程中高丰度表达。*OsMADS13*突变体表现为雌性不育,胚珠同源转变为心皮状结构。此外,*OsMADS21*发现是*OsMADS13*的一个旁系同源基因。虽然表达分析发现它在胚珠中也表达,但是在它的功能缺失突变体中没有发生任何明显的形态改变;此外,*OsMADS13*和*OsMADS21*双重突变对胚珠发育也不会造成任何额外的影响,这表明*OsMADS21*不具有控制胚珠特征的功能。这可能是*OsMADS21*进化过程中已经丧失了决定胚珠特征的能力<sup>[38]</sup>。根据酵母双杂交实验结果,在胚珠发育过程中MFO1(也可能*OsMADS7*和*OsMADS8*)被认为可能参与了*OsMADS13*蛋白复合体的形成<sup>[39]</sup>。与这个推论一致,在*OsMADS7*和*OsMADS8*双重RNAi干扰突变植株中观察到了重复的异位心皮。

## 1.2 玉米

虽然对玉米花发育分子机制的研究没有像水

稻中那样深入,且鉴定的与花发育相关的突变体也不多,其花发育的分子机制与双子植物花发育分子机制是否完全相同不得而知,但可以肯定的是对玉米中克隆到的与花器官发育相关的各类MADS-box基因的表达分析表明,它们的表达及作用方式是相对保守的,基本符合ABC模型。

在玉米中分离了A类基因*ZAPI*。序列分析表明,*ZAPI*与拟南芥的*API*有高度的序列相似性,这表明*ZAPI*是拟南芥A类花器官基因*API*的同源基因。表达分析显示,*ZAPI*的转录只在内/外稃和浆片中被检测到,这与*API*在拟南芥的萼片和花瓣中表达模式相似<sup>[40]</sup>。这表明,同双子叶植物相比,A功能基因在玉米中的作用方式是保守的,也在一定程度上证明了禾本科植物的内/外稃就是双子叶植物萼片的同源异型器官,浆片就是双子叶植物花瓣的同源异型器官。

*Silky1(sil)*是玉米中第一个被分离到的B功能基因,它的克隆是人们对玉米B功能基因认识的一次飞跃<sup>[41]</sup>。序列分析显示,*Silky1*是一个B功能*DEF/AP3*类同源基因。Northern印迹分析表明,*Silky1*在花中特异表达,而在营养组织根、茎、叶中没有检测到相应的转录。进一步原位杂交分析显示*Silky1*在内/外稃原基被激活后在花分生组织中央表达,随后在浆片原基和雄蕊原基中表达并在它们的整个发育过程中都表达<sup>[8]</sup>。这种表达模式与*DEF*、*AP3*的表达模式非常相似。此外,在玉米*Silky1*突变体中发现雄蕊同源转变为心皮类似结构,浆片同源转变为内/外稃类似结构<sup>[8,41]</sup>。*Silky1*突变体的这种表型与真双子叶植物B功能突变体十分相似。这些结果表明,B功能*DEF/AP3*类基因的作用在单子叶植物和双子叶植物间是保守的,也同样证明了浆片是单子叶植物中改变的花瓣。在*Silky1*被分离到后不久,又从玉米中分离到三个B功能PI/GLO类基因*ZMM16*、*ZMM18*和*ZMM29*<sup>[42]</sup>。Northern杂交和原位杂交分析显示这三个基因在小穗整个发育过程中都在浆片、雄蕊和心皮中表达。这种表达模式与水稻的GLO同源基因表达模式相似,与拟南芥*PI*的表达模式也十分相似,这表明玉米中的B功能PI/GLO类基因功能作用与双子叶植物相比同样是保守的。

玉米中分离到的C类基因有*ZAG1*和*ZMM2*,系统发生重建显示*ZAG1/ZMM2*基因是拟南芥AG基因直系同源基因<sup>[43-44]</sup>。原位杂交分析表明,*ZAG1*表达与AG一样在整个发育时期都只在雄蕊和心皮中表达,

但主要在雄蕊中表达。此外,通过体外转录产生的*ZAG1*蛋白能够结合一个AG蛋白同样能结合的相同的位点<sup>[43]</sup>。这些结果表明,*ZAG1*是玉米中拟南芥花特征AG基因的同源基因;同拟南芥相比,它的功能是保守的。对*ZMM2*的表达、序列和染色体定位分析表明它是一个*ZAG1*的重复基因。它主要在雄蕊中表达,其功能与*ZAG1*不完全相同,但部分与*ZAG1*重叠<sup>[45]</sup>。*ZAG1/ZMM2*这对重复基因比玉米中其它任何一对重复基因出现的时间都更古老,这说明*ZAG1/ZMM2*复制应该发生在禾谷类植物产生分歧之前。因此,在大多数禾谷类植物中两个基因共享C功能作用是可能的,这与拟南芥中C功能基因只有AG和金鱼草中只有*PLE*不同。但总的来说,这些基因在功能和作用方式上与双子叶植物相比基本上是保守的。

### 1.3 小麦

系统发育和Southern印迹分析表明,在小麦基因组中至少存在着3个独立A类基因,目前已分离到的有*TaAPI-1*、*TaAPI-2*和*TaAPI-3*<sup>[46]</sup>。RT-PCR分析表明,*TaAPI-1*和*TaAPI-2*在所有花器官中都高丰度表达,而*TaAPI-3*只在内/外稃和浆片中表达。*TaAPI-3*的表达模式与水稻的A类基因*RAP1A*以及玉米的A类基因*ZAPI*的表达模式非常相似,这表明*TaAPI-3*才是小麦中真正的A类基因,其功能相对于双子叶植物来说是保守的。*TaAPI-1*和*TaAPI-2*有着与*TaAPI-3*不同的表达模式,这表明*TaAPI-1*和*TaAPI-2*可能是在小麦的进化过程中由*TaAPI-3*复制产生的,它们在进化过程中获得了不同于*TaAPI-3*的新功能。

目前,在小麦中分离到的B功能GLO/PI类基因有*WP11*、*WP12*、*TaPI-1*和*TaPI-2*。原位杂交分析表明,*WP11*特异的在浆片原基和雄蕊原基中表达,其表达模式与水稻的*OsMADS2*相同<sup>[26,47]</sup>。RT-PCR分析表明,*TaPI-1*和*TaPI-2*在浆片、雄蕊和雌蕊中表达,与玉米*ZMM16*、*ZMM18*和*ZMM29*和拟南芥*PI*的表达模式十分相似,这表明在小麦中B功能GLO/PI类基因表达模式是保守的<sup>[42,46]</sup>。*TaAP3*是小麦中目前唯一被分离的B功能*DEF/AP3*类基因<sup>[46]</sup>。RT-PCR分析表明,*TaAP3*在浆片、雄蕊和雌蕊中都表达,这与拟南芥的*AP3*基因特异的在花瓣和雄蕊中特异表达略有不同,但从总体上说其表达模式相对双子叶植物来说是保守的。

*TaAG-1*和*TaAG-2*是小麦中分离到的两个C功能基因。RT-PCR分析表明,*TaAG-1*和*TaAG-2*特异地在雄蕊和雌蕊中表达,其表达模式与拟南芥AG基因的

表达模式十分相似, 这表明C功能基因在小麦中的表达同样是保守的<sup>[47]</sup>。

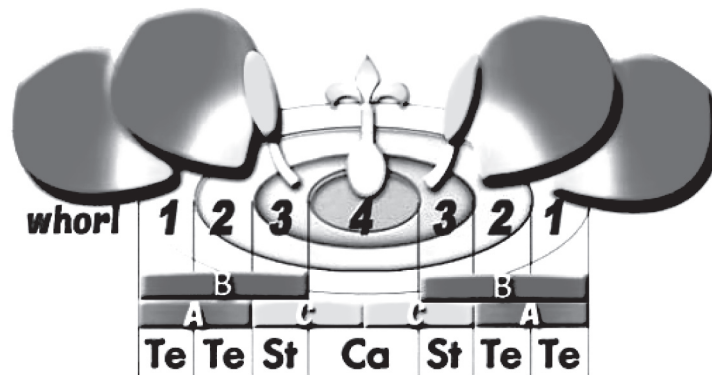
## 2 非禾本科单子植物修正的ABC模型

与禾本科单子叶植物花结构明显不同, 许多非禾本科单子叶植物的花同双子叶植物的花一样也具有典型的轮状结构。但非禾本科单子叶植物的花区别于双子叶植物最显著的特征是最外两轮花器官呈几乎完全相同的花瓣状结构, 这一结构被称为被片。通常大多数非禾本科单子叶植物的花从外到内由3个外轮被片、3个内轮被片、3+3枚雄蕊以及3个心皮组成<sup>[48]</sup>。为了解释郁金香的这种花形态特征, van Tunen等<sup>[49]</sup>提出了修正的ABC模型。该模型认为: B类基因不仅在第二、三轮花器官中表达, 而且也在第一轮花器官中表达, 其结果导致了第一轮和第二轮花器官呈现几乎完全相同的花瓣状结构(图3)。大约在10年后, Kanno等<sup>[50]</sup>从分子水平上证实了该模型在郁金香中的合理性。对百合科的岷江百合<sup>[51]</sup>、麝香百合<sup>[52]</sup>、天冬门目的百子莲<sup>[53]</sup>、葡萄风信子<sup>[54]</sup>、藏红花<sup>[55]</sup>以及天冬门目下兰科的小兰屿蝴蝶兰<sup>[56-57]</sup>、鹤石斛<sup>[58]</sup>及文心兰<sup>[59]</sup>等B类基因的表达研究结果也支持了该修正的ABC模型。我们最近对洋葱两个B类基因*AcAP3*和*AcPI*的表达研究也支持了修正的ABC模型(数据发表中)。

虽然van Tunen等<sup>[49]</sup>提出的修正的ABC模型很好的解释了绝大多数非禾本科单子叶植物具有两轮几乎完全相同的花瓣状被片结构, 但仍然存在一些用修正的ABC模型不能解释的现象:

(1)与百合、郁金香一样, 芦笋的花也具有两轮几乎完全相同的花瓣状被片, 但对其已分离到的三个B类基因(*AODEF*、*AOGLOA*和*AOGLOB*)进行原位杂交分析, 结果表明这三个基因的表达被限制在第二轮(内轮被片)和第三轮(雄蕊)花器官中, 而在第一轮花器官(外轮被片)中没有转录被检测到<sup>[60-61]</sup>。这个结果不符合修正的ABC模型。难道在芦笋第一轮花器官中没有B功能基因存在? 有三种假设可以去解释芦笋中的这种现象: (a)这三个B类基因与被片发育无关; (b)除*AODEF*、*AOGLOA*和*AOGLOB*外还有其他特异的B功能基因参与外轮被片的发育; (c)B类基因在第二、三轮花器官中转录、翻译后, 它们的转录/翻译产物才被运到第一轮花器官中<sup>[62-63]</sup>。与郁金香“B突变体”类似, 在芦笋的一个突变体中发现雄蕊同源转变为心皮结构而花瓣状被片同源转变为萼片或叶片状结构<sup>[62,64]</sup>。因此, Kanno等<sup>[63]</sup>更倾向于第二种假设, 认为在芦笋中存在多个B功能基因, 但目前只分离到其中的三个基因, 而未分离到的B功能基因可能参与了外轮被片的发育。

(2)在鹤石斛中RT-PCR分析表明, 两个B功能基因*DcOAP3A*和*DcOPI*在所有四轮花器官中都表达, 而另外一个B功能基因*DcOAP3B*则在第二、三、四轮花器官中表达, 三个基因在第四轮花器官中都表达<sup>[58]</sup>。在藏红花中RT-PCR分析表明两个B功能基因*CsatAP3*和*CsatPI*在四轮花器官中全都表达<sup>[55]</sup>。在大花蕙兰中RT-PCR和反Northern杂交证实一个B类AP3基因家族中的paleoAP3基因*ChMADS1*在子房以及花的各个器官中都表达<sup>[65]</sup>。在文心兰中一个B类PI



郁金香的花形态特征: B类基因在第1轮、第2轮和第3轮花器官中表达, 结果第1、2轮花器官具化特征。

This model explains the flower morphology of tulip: class B genes are expressed in whorl 1 as well as whorls 2 and 3, thus the organs of whorl 1 have the same petaloid character as those of whorl 2.

图3 植物花发育修正ABC模型<sup>[63]</sup>

Fig.3 Modified ABC model proposed<sup>[63]</sup>

GLO亚家族基因*OMADS8*在四轮花器官也都表达<sup>[66]</sup>。在麝香百合中RT-PCR分析表明, 一个B功能基因LLGLO1除了在一、二、三轮花器官中表达外, 在第四轮花器官中也表达<sup>[67]</sup>。在中国水仙中RT-PCR分析表明, 一个B功能基因*NAP3L4*同样在第四轮花器官中表达<sup>[68]</sup>。这些B功能基因延伸到第一轮花器官中表达支持修正的ABC模型, 然而它们在第四轮花器官中额外表达却不符合修正的ABC模型。为什么会有B类基因在第四轮花器官中表达呢? 为了解释这种现象, Kanno等<sup>[63]</sup>提出了两种可能性假设。一种假设是B功能基因的表达是在转录后被调控的, 即在第四轮花器官中虽然有B类基因的mRNA被检测到, 但其相应的蛋白却在四轮花器官中没有合成。在麝香百合中, 检测到一个DEF同源基因*LMADS1*的mRNA在第二、三轮花器官中高丰度表达, 在第一、四轮花器官中也有相对较弱的表达, 但LMADS1蛋白只在第二、三轮花器官中检测到<sup>[52]</sup>。这个结果表明LMADS1的表达是转录后被调控的。此外, 有研究已表明在动物和植物中miRNA通过使目标mRNA裂解或者抑制目标mRNA的翻译从而发挥着重要的调控作用<sup>[69-71]</sup>。虽然目前还没有有关miRNA直接调控MADS-box基因的报道, 但miRNA在B类基因的表达中仍可能起着负调控作用。另一种假设是在这些物种中DEF/GLO异质二聚体还需要结合其它的额外因子才能去行使B功能作用, 但这些额外因子在第四轮花器官中是不表达的。根据花发育四聚体模型<sup>[6]</sup>, 在拟南芥中AP3/PI异质二聚体和AP1、SEP和AG间能够通过蛋白相互作用形成多聚蛋白复合体。在鸽石斛中, 酵母双杂交分析已表明两个DEF同源蛋白DcOAP3A和DcOAP3B与一个GLO同源蛋白DcOPI形成异质二聚体。此外, 这些DEF/GLO异质二聚体同一个SEP同源蛋白DcOSEP相互作用形成高聚蛋白复合体。这些基因, 包括DcOSEP的转录在全部四轮花器官中被检测到, 这个结果表明这些产物能在全部四轮花器官中形成多聚复合蛋白。因此, 虽然目前还没有与这些多聚复合蛋白相关的额外因子存在的相关证据, 如果有与DEF/GLO异质二聚体相互作用的额外因子存在的话, 它们最可能是与DcOSEP相似的MADS-box蛋白。

### 3 总结和展望

大约在20年前, 随着分子生物学的兴起以及分

子遗传学方法被运用于两种双子叶模式植物拟南芥、金鱼草以及它们同源突变体的花发育研究中, 人们对花器官发育的分子遗传机制有了初步了解。Cone和Meyerowitz<sup>[2]</sup>在前人研究的基础上, 提出了花发育的经典ABC模型。经典ABC模型的提出具有跨里程碑的意义, 在ABC模型提出后的短短十几年, 花发育的研究获得了突飞猛进的进展。随着研究的深入, ABC模型得到不断地补充、发展和完善, 并最终完善为“四因子模型”。对双子叶植物花发育的研究极大的促进了花发育在单子叶植物中的研究, 研究表明基于对双子叶模式植物花发育研究所建立起来的ABCDE模型同样适用于禾本科类单子叶植物。在对非禾本科单子植物的研究时提出了修正的ABC模型。虽然对单子叶植物花发育模型的研究, 极大的补充和丰富了被子植物花发育的分子遗传机制, 但要彻底弄清植物花发育的分子遗传机制仍然还需要很长的时间。如: (1)目前仍然缺乏足够的证据去支持“四因子模型”; (2)对单子植物的研究仍然集中在主要的粮食作物和观赏性花卉中, 对其它非粮食和非花卉单子植物花发育的研究甚少; (3)不同物种中分离到的花发育相关基因大都是采用同源克隆策略得到的。虽然这不失为一种简便快捷的方法, 但也可能限制了一些非同源的新基因的发现; (4)对花发育各类基因间的网络调控信号以及与它们有关的上下游基因间的信号作用路径目前仍不清楚。

随着分子生物学技术的蓬勃发展以及基因克隆技术、基因组学、蛋白组学的日趋完善, 相信这些问题在不久的将来会得以解决, 人们对花器官发育的分子遗传机制将会更加明确。

### 参考文献 (References)

- 1 高晶涵, 李清韵. 控制植物花器官发育的分子机理. 生物学通报 (Gao Jinghan, Li Qingyun. Control of the molecular mechanism of floral organ development. Bulletin of Biology) 2008; 43(2): 19-21.
- 2 Coen ES, Meyerowitz EM. The war of the whorls: Genetic interactions controlling flower development. Nature 1991; 353(6339): 31-7.
- 3 Angenent GC, Franken J, Busscher M, Dijken van J, Went JL, Dons HJ, et al. A novel class of MADS-box genes is involved in ovule development in petunia. Plant Cell 1995; 7(10): 1569-82.
- 4 Pelaz S, Ditta GS, Baumann E, Wisman E, Yanofsky M. B and C floral organ identity functions require *SEPALLATA* MADS-box genes. Nature 2000; 405(6783): 200-3.
- 5 Ditta G, Pinyopich A, Robles P, Pelaz S, Yanofsky MF. The *SEP4* of *Arabidopsis thaliana* functions in floral organ and meristem identity. Curr Biol 2004; 14(21): 1935-40.



- 6 Theissen G, Saedler H. Plant biology. Floral quartets. *Nature* 2001; 409(6819): 469-71.
- 7 王力先, 王永飞. 被子植物花发育的ABC模型研究进展. 安徽农学通报(Wang Lixian, Wang Yongfei. Progress in ABC model of flower development on angiosperms. *Anhui Agricultural Science Bulletin*) 2007; 13(8): 49-51.
- 8 Ambrose BA, Lerner DR, Ciceri P, Padilla CM, Yanofsky MF, Schmidt RJ. Molecular and genetic analyses of the *silky1* gene reveal conservation in floral organ specification between eudicots and monocots. *Mol Cell* 2000; 5(3): 569-79.
- 9 Kellogg EA. The grasses: A case study in macroevolution. *Annu Rev Ecol Syst* 2000; 31: 217-38.
- 10 Kellogg EA. Evolutionary history of the grasses. *Plant Physiol* 2001; 125(3): 1198-205.
- 11 Bowman JL. Evolutionary conservation of angiosperm flower development at molecular and genetic levels. *J Biosci* 1997; 22(4): 515-27.
- 12 Preston JC, Christensen A, Malcomber AT, Kellogg EA. MADS-box gene expression and implications for developmental origins of the grass spikelet. *Am J Bot* 2009; 96(8): 1419-29.
- 13 Ohmori S, Kimizu M, Sugita M, Miyao A, Hirochika H, Uchida E, et al. *MOSAIC FLORAL ORGANS1*, an *AGL6*-like MADS-box gene, regulates floral organ identity and meristem fate in rice. *Plant Cell* 2009; 21(10): 3008-25.
- 14 Li H, Liang W, Jia R, Yin C, Zong J, Kong H, et al. The *AGL6*-like gene *OsMADS6* regulates floral organ and meristem identities in rice. *Cell Res* 2010; 20(3): 299-313.
- 15 Sato Y, Antonio B, Namiki N, Motoyama R, Sugimoto K, Takehisa H, et al. Field transcriptome revealed critical development and physiological transitions involved in the expression of growth potential in japonica rice. *BMC Plant Biol* 2011; 11: 10.
- 16 Prasad K, Parameswaran S, Vijayraghavan U. *OsMADS1*, a rice MADS-box factor, controls differentiation of specific cell types in the lemma and palea and is an early-acting regulator of inner floral organs. *Plant J* 2005; 43(6): 915-28.
- 17 Wang K, Tang D, Hong L, Xu W, Huang J, Li M, et al. DEP and AFO regulate reproductive habit in rice. *PLoS Genet* 2010; 6(1): e1000818.
- 18 Kyoizuka J, Kobayashi T, Morita M, Shimamoto K. Spatially and temporally regulated expression of rice MADS box genes with similarity to *Arabidopsis* class A, B and C genes. *Plant Cell Physiol* 2000; 41(6): 710-8.
- 19 Horigome A, Nagasawa N, Ikeda K, Ito M, Itoh J, Nagato Y. Rice *OPEN BEAK* is a negative regulator of class 1 *knox* genes and positive regulator of class B floral homeotic gene. *Plant J* 2009; 58(5): 724-36.
- 20 Xiao H, Tang J, Li Y, Wang W, Li X, Jin L, et al. *STAMENLESS1*, encoding a single C2H2 zinc finger protein, regulates floral organ identity in rice. *Plant J* 2009; 59(5): 789-801.
- 21 Duan Y, Diao Z, Liu H, Cai M, Wang F, Lan T, et al. Molecular cloning and functional characterization of *OsJAG* gene based on a complete-deletion mutant in rice (*Oryza sativa* L.). *Plant Mol Biol* 2010; 74(6): 605-15.
- 22 Luo Q, Zhou K, Zhao X, Zeng Q, Xia H, Zhai W, et al. Identification and fine mapping of a mutant gene for palealess spikelet in rice. *Planta* 2005; 221(2): 222-30.
- 23 Yuan Z, Gao S, Xue DW, Luo D, Li LT, Ding SY, et al. *RETARDED PALEA1* controls palea development and floral zygomorphy in rice. *Plant Physiol* 2009; 149(1): 235-44.
- 24 Minakuchi K, Kameoka H, Yasuno N, Umehara M, Luo L, Kobayashi K, et al. *FINE CULMI (FC1)* works downstream of strigolactones to inhibit the outgrowth of axillary buds in rice. *Plant Cell Physiol* 2010; 51(7): 1127-35.
- 25 Nagasawa N, Miyoshi M, Sano Y, Satoh H, Hirano H, Sakai H, et al. *SUPERWOMAN1* and *DROOPING LEAF* genes control floral organ identity in rice. *Development* 2003; 130(4): 705-18.
- 26 Chung YY, Kim SR, Kang HG, Noh YS, Park MC, Finkel D, et al. Characterization of two MADS box genes homologous to *GLOBOSA*. *Plant Sci* 1995; 109(1): 45-56.
- 27 Yoshida H, Itoh J, Ohmori S, Miyoshi K, Horigome A, Uchida E, et al. *Superwoman1-cleistogamy*, a hopeful allele for gene containment in GM rice. *Plant Biotechnol J* 2007; 5(6): 835-46.
- 28 Prasad K, Vijayraghavan U. Double-stranded RNA interference of a rice *PI/GLO* paralog, *OsMADS2*, uncovers its second-whorl-specific function in floral organ patterning. *Genetics* 2003; 165(4): 2301-5.
- 29 Yao SG, Ohmori S, Kimizu M, Yoshida H. Unequal genetic redundancy of rice *PISTILLATA* orthologs, *OsMADS2* and *OsMADS4*, in lodicule and stamen development. *Plant Cell Physiol* 2008; 49(5): 853-7.
- 30 Fornara F, Parenicón L, Falasca G, Pelucchi N, Masiero S, Ciannamea S, et al. Functional characterization of *OsMADS18*, a member of the AP1/SQUA subfamily of MADS box genes. *Plant Physiol* 2004; 135(4): 2207-19.
- 31 Preston JC, Kellogg EA. Conservation and divergence of *APETALA1/FRUITFULL*-like gene function in grasses: Evidence from gene expression analyses. *Plant J* 2007; 52(1): 69-81.
- 32 Pelucchi N, Fornara F, Favalli C, Masiero S, Lago C, Pè ME, et al. Comparative analysis of rice MADS-box genes expressed during flower development. *Sex Plant Reprod* 2002; 15: 113-22.
- 33 Cui R, Han J, Zhao S, Su K, Wu F, Du X, et al. Functional conservation and diversification of class E floral homeotic genes in rice (*Oryza sativa*). *Plant J* 2010; 61(5): 767-81.
- 34 Yamaguchi T, Lee DY, Miyao A, Hirochika H, An G, Hirano HY. Functional diversification of the two C-class MADS box genes *OSMADS3* and *OSMADS58* in *Oryza sativa*. *Plant Cell* 2006; 18(1): 15-28.
- 35 Honma T, Goto K. Complexes of MADS-box proteins are sufficient to convert leaves into floral organs. *Nature* 2001; 409(6819): 525-9.
- 36 Yamaguchi T, Hirano HY. Function and diversification of MADS-box genes in rice. *ScientificWorldJournal* 2006; 6: 1923-32.
- 37 Dreni L, Pilatone A, Yun D, Erreni S, Pajoro A, Caporali E, et al. Functional analysis of all AGAMOUS subfamily members in rice reveals their roles in reproductive organ identity determination and meristem determinacy. *Plant Cell* 2011; 23(8): 2850-63.
- 38 Dreni L, Jacchia S, Fornara F, Ouwerkerk PB, An G, Colombo L, et al. The D-lineage MADS-box gene *OsMADS13* controls ovule identity in rice. *Plant J* 2007; 52(4): 690-9.
- 39 Favaro R, Immink RG, Ferioli V, Bernasconi B, Byzova M, Angenent GC, et al. Ovule-specific MADS-box proteins have conserved protein-protein interactions in monocot and dicot plants. *Mol Genet Genomics* 2002; 268(2): 152-9.
- 40 Mena M, Mandel AM, Lermer DR, Yanofsky MF, Schmidt RJ. A characterization of the MADS-box gene family in maize. *Plant J*

- 1995; 8(6): 845-54.
- 41 Schmidt RJ, Ambrose BA. The blooming of grass flower development. *Curr Opin Plant Biol* 1998; 1(1): 60-7.
- 42 Münster T, Wingen LU, Faigl W, Werth S, Saedler H, Theissen G. Characterization of three *GLOBOSA*-like MADS-box genes from Maize: Evidence for ancient paralogy in one class of floral homeotic B-function genes of grasses. *Gene* 2001; 262(1/2): 1-13.
- 43 Schmidt RJ, Veit B, Mandel MA, Mena M, Hake S, Yanofsky MF. Identification and molecular characterization of *ZAG1*, the maize homolog of the *Arabidopsis* floral homeotic gene *AGAMOUS*. *Plant Cell* 1993; 5(7): 729-37.
- 44 Theissen G, Strater T, Fischer A, Saedler H. Structural characterization, chromosomal localization and phylogenetic evaluation of two pairs of *AGAMOUS*-like MADS-box genes from maize. *Gene* 1995; 156(2): 155-66.
- 45 Mena M, Ambrose BA, Meeley RB, Briggs SP, Yanofsky MF, Schmidt RJ. Diversification of C-function activity in maize. *Science* 1996; 274(5292): 1537-40.
- 46 Paolacci AR, Tanzarella OA, Porceddu E, Varotto S, Ciaffi M. Molecular and phylogenetic analysis of MADS-box genes of MIKC type and chromosome location of SEP-like genes in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Mol Genet Genomics* 2007; 278(6): 689-708.
- 47 Hama E, Takumi S, Ogihara Y, Murai K. Pistillody is caused by alterations to the class-B MADS-box gene expression in alloplasmic wheats. *Planta* 2004; 218(5): 712-20.
- 48 Dahlgren RM, Clifford HT, Yeo PF. The family of the monocotyledons. Springer-Verlag, Berlin: Heidelberg 1985, 65.
- 49 van Tunen AJ, Eikelboom W, Angenent GC. Floral organogenesis in *Tulipa*. *Flowering Newsl* 1993; 16: 33-8.
- 50 Kanno A, Saeki H, Kameya T, Saedler H, Theissen G. Heterotopic expression of class B floral homeotic genes supports a modified ABC model for tulip (*Tulip gesneriana*). *Plant Mol Biol* 2003; 52(4): 831-41.
- 51 Winter KU, Weiser C, Kaufmann K, Bohne A, Kirchner C, Kanno A, *et al.* Evolution of class B floral homeotic proteins: Obligate heterodimerization originated from homodimerization. *Mol Biol Evol* 2002; 19(5): 587-96.
- 52 Tzeng TY, Yang CH. A MADS box gene from lily (*Lilium longiflorum*) is sufficient to generate dominant negative mutation by interacting with *PI(PISTILLATA)* in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell Physiol* 2002; 42(10): 1156-68.
- 53 Nakamura T, Fukuda T, Nakano M, Hasebe M, Kameya T, Kanno A. The modified ABC model explains the development of the petaloid perianth of *Agapanthus praecox* ssp. *orientalis* (*Agapanthaceae*) flowers. *Plant Mol Biol* 2005; 58(3): 435-45.
- 54 Nakada M, Komatsu M, Ochiai T, Ohtsu K, Nakazono M, Nishizawa NK, *et al.* Isolation of *MaDEF* from *Muscari armeniacum* and analysis of its expression using laser microdissection. *Plant Sci* 2006; 170(1): 143-50.
- 55 Tsaftaris AS, Polidoros AN, Pasentis K, Kalivas A. Tepal formation and expression pattern of B-class paleo-*AP3*-like MADS-box genes in crocus (*Crocus sativus* L.). *Plant Sci* 2006; 170(2): 238-46.
- 56 Tsai WC, Kuoh CS, Chuang MH, Chen WH, Chen HH. Four DEF-like MADS box genes displayed distinct floral morphogenetic roles in *Phalaenopsis orchid*. *Plant Cell Physiol* 2004; 45: 831-44.
- 57 Tsai WC, Lee PF, Chen HI, Hsiao YY, Wei WJ, Pan ZJ, *et al.* *PeMADS6*, a *GLOBOSA/PISTILLATA*-like gene in *Phalaenopsis equestris* involved in petaloid formation, and correlated with flower longevity and ovary development. *Plant Cell Physiol* 2005; 46(7): 1125-39.
- 58 Xu Y, Teo LL, Zhou J, Kumar PP, Yu H. Floral organ identity genes in orchid *Dendrobium crumenatum*. *Plant J* 2006; 46(1): 54-68.
- 59 Hsu HF, Yang CH. An Orchid (*Oncidium Gower Ramsey*) AP3-like MADS gene regulates floral formation and initiation. *Plant Cell Physiol* 2002; 43(10): 1198-209.
- 60 Park JH, Ishikawa Y, Yoshida R, Kanno A, Kameya T. Expression of *AODEF*, a B-functional MADS-box gene, in stamens and inner tepals of dioecious species *Asparagus officinalis* L. *Plant Mol Biol* 2003; 51(6): 867-75.
- 61 Park JH, Ishikawa Y, Ochiai T, Kanno A, Kameya T. Two *GLOBOSA*-like genes are expressed in second and third whorls of homochlamydeous flowers in *Asparagus officinalis* L. *Plant Cell Physiol* 2004; 45(3): 325-32.
- 62 Kanno A, Park JH, Ochiai T, Kameya T. Floral organ identity genes involved in tepal development in asparagus. *Flowering Newsl* 2004; 38: 10-8.
- 63 Kanno A, Nakada M, Akita Y, Hirai M. Class B gene expression and the modified ABC model in nongrass monocots. *Scientific-WorldJournal* 2007; 7: 268-279.
- 64 Asada Y, Kasai N, Adachi Y, Kanno A, Ito N, Yun PY, *et al.* A vegetative line of asparagus (*Asparagus officinalis*) with a homeotic change in flower development is correlated with functional deficiency in class-B MADS-box genes. *J Hort Sci Biotech* 2006; 81(5): 874-82.
- 65 陈小强, 王春国, 李秀兰, 宋文芹, 陈瑞阳. 大花蕙兰MADS-box基因 *ChMADS1* 的克隆及表达分析. 南开大学学报(自然科学版) (Chen Xiaoliang, Wang Chunguo, Li Xiulan, Song Wenqin, Chen Ruiyang. Cloning and sequence analysis of a novel MADS-box gene expressed in the ovary from *Cymbidium hybridum*. *Acta Scientiarum Naturalium University Nankaiensis*) 2008; 41(6): 1-7.
- 66 Chang YY, Kao NH, Li JY, Hsu WH, Liang YL, Wu JW, *et al.* Characterization of the possible roles for B class MADS box genes in regulation of perianth formation in orchid. *Plant Physiol* 2010; 152(2): 837-53.
- 67 Wu XP, Shi JS, Xi ML, Luo ZW, Hu XH. A B functional gene cloned from lily encodes an ortholog of *Arabidopsis PISTILLATA* (PI). *Plant Mol Biol Rep* 2010; 28(4): 684-91.
- 68 Li XF, Xu J, Yang R, Jia LY, Deng XJ, Xiong LJ, *et al.* Analysis of B-class genes *NAP3L3* and *NAP3L4* in *Narcissus tazetta* var. *Chinensis*. *Plant Mol Biol Rep* 2013; 31(2): 255-63.
- 69 Jover-Gil S, Candela H, Ponce MR. Plant microRNAs and development. *Int J Dev Biol* 2005; 49(5/6): 733-44.
- 70 Zhang B, Pan X, Cobb GP, Anderson TA. Plant microRNA: A small regulatory molecule with big impact. *Dev Biol* 2006; 289(1): 3-16.
- 71 Bartel DP. MicroRNAs: Genomics, biogenesis, mechanism, and function. *Cell* 2004; 116(2): 281-97.