

# 同源异型盒基因 I 类 *KNOX* 的表达调控及在植物形态建成中的作用

李春苑 阮美煜 贾海燕 王崇英\*

(兰州大学生命科学学院细胞生物学研究所, 兰州 730000)

**摘要** 同源异型盒基因编码控制多细胞真核生物发育的转录因子, 参与调控细胞分化的命运, 在生物的形态建成中发挥着重要作用。KNOX (KNOTTED1-like homeobox genes) 家族是植物中的 5 个同源异型盒基因家族之一, 几乎存在于所有的单子叶和双子叶植物中, 被分为两类亚家族: I 类 KNOX 亚家族(KNOX I)和 II 类 KNOX 亚家族(KNOX II), 其中 KNOX I 主要在植物分生组织中表达, 是分生组织发生与维持所必需的关键基因, 调控与器官发生相关的细胞分化, 最终影响侧生器官的形态建成。本文重点对 KNOX I 基因的表达模式、调控及在植物形态建成中的作用等进行阐述。

**关键词** 同源异型盒基因; KNOX I; 分生组织; 植物激素; 植物形态建成

同源异型盒基因(homeobox genes)是一类在动物和酵母中高度保守的转录因子家族。最早的同源异型盒基因发现于果蝇, 从玉米(*Zea mays*)功能获得性突变体中得到的 *KNOTTED1* (*KN1* 或 *ZmKN1*), 是第一个从植物中分离出来的同源异型盒基因, 该突变体叶脉附近形成手指状突起结构<sup>[1]</sup>。此后人们陆续从拟南芥、水稻、大麦、番茄等植物中克隆到大量类似于 *ZmKN1* 的基因, 这些基因形成一个家族, 称之为 *KNOX* 家族<sup>[1]</sup>。

根据基因核苷酸序列的相似性、所编码蛋白质同源结构域中氨基酸序列的相似性, 以及表达模式的不同, 研究者将 *KNOX* 分为两类亚家族: I 类 *KNOX* 亚家族和 II 类 *KNOX* 亚家族<sup>[2]</sup> (以下分别简称 *KNOX I* 和 *KNOX II*)。两类亚家族成员之间具有比较大的结构差异性, 亚家族内的蛋白质结构则具有高度的保守性。除结构外, 它们的表达模式也有较大差异。*KNOX I* 主要在分生组织中特异表达, 进而影响侧生器官的发育, 其单基因突变表现出较为强烈的发育及形态上的变化。目前已从拟南芥等模式植物及其他许多物种中分离出大量 *KNOX I* 以及与之相互作用的其他基因, 得到了多种功能获得(gain-of-function)和功能丧失(loss-of-function)突变体以及转基因植株, 对这类基因的研究比较深入, 如拟南芥中的 *SHOOT MERISTEMLESS* (*STM*)、*KNAT1* (*Knotted in Arabidopsis thaliana* / *BREVIPE-DICELLUS*; *BP*)、*KNAT2* 和 *KNAT6*, 番茄中的 *LeT6* (*L. esculentum* T6), 烟草 *NTH1* (*Nicotiana tabacum* homeobox 1) 以及水稻的 *OSHI* (*Oryza sativa* homeobox1) 等。而 *KNOX II* 在所有植

物组织中都表达<sup>[2]</sup>, 由于已知的突变体表型的缺乏及其广泛的表达模式的限制, 目前对其研究相对较少。本文重点介绍 *KNOX I* 编码的蛋白质结构、表达调控模式以及在植物形态建成中的作用等内容。

## 1 *KNOX I* 编码的蛋白质结构

同源异型盒基因编码同源结构域蛋白, 这类蛋白质的典型特征是具有一个与特异 DNA 序列结合的高度保守的同源结构域(homeodomain, HD), 识别目的基因的启动子序列<sup>[3]</sup>。典型的同源结构域是一段大约含 60 个氨基酸的肽链, 具有螺旋-环-螺旋的基本结构。*KNOX* 家族编码的蛋白质是非典型的同源异型盒蛋白, 它的 HD 区包括 63 个氨基酸, 这就使得它在螺旋 1 与螺旋 2 之间存在三个额外的氨基酸(P-Y-P)。具有这种结构的蛋白质又隶属于 TALE (three amino acid extension) 同源异型盒蛋白超家族。TALE 家族包含 5 个成员, 其中存在于植物中的是 *KNOX* 和 *BELL*。在 TALE 家族中, *KNOX* 的结构与人类的 *MEIS* (myeloid ecotropic viral integration site) 最为相似, 除 HD 外, 它们都具有一个保守的 N 末端区域, 因而这个区域在 *KNOX* 家族和 *MEIS* 家族发现之后被命名为 *MEINOX* 域<sup>[4]</sup>。

*KNOX* 包括 HD、*MEINOX*、*ELK*、*GSE* 几个保守结构域(图 1)。HD 位于蛋白质的 C 末端。

收稿日期: 2008-11-05 接受日期: 2009-07-21

国家自然科学基金(No. G30370087)和甘肃省自然科学基金(No. ZX021-A25-047-N)资助项目

\* 通讯作者。Tel: 0931-8914155, E-mail: wangcy@lzu.edu.cn

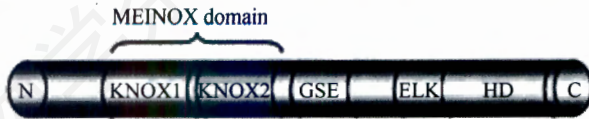


Fig.1 The structure of KNOX [3]

MEINOX结构域包括KNOX1和KNOX2亚结构域,对KNOX异常表达产生变异表型起重要作用,其中KNOX2亚结构域参与二聚体的形成。ELK结构域功能尚不十分明确,可能与蛋白质间的相互作用有关,有研究认为它含有一个核定位信号,可能会参与基因转录抑制。GSE结构域毗邻ELK结构域,富含脯氨酸、谷氨酸、丝氨酸以及苏氨酸残基(PEST序列),调节蛋白质的稳定性,通过泛素降解途径使其编码的蛋白质降解[3]。

## 2 KNOX I的表达模式

KNOX I是一类维持分生组织功能的重要基因,主要在未分化细胞中表达,如茎顶端分生组织(shoot apical meristem, SAM)细胞,在根尖生长点、侧生分生组织和花分生组织等部位也有表达。大量研究发现,KNOX I的表达存在以下两个典型特点。

第一,KNOX I在单复叶植物中的表达模式不同。对于绝大多数单叶植物,如玉米、拟南芥、烟草和金鱼草,在将要分化为叶片的分生组织细胞( $P_0$ 期叶原基细胞)中KNOX I表达消失,这种表达消失是永久性的,发生在任何可见的芽出现之前[5]。然而也存在例外,单叶植物*L.oleraceum*的KNOX I在叶原基中表达,导致叶片边缘形成锯齿形缺刻[6]。在绝大多数复叶植物(豆科植物除外)中,如番茄,KNOX I在 $P_0$ 期表达下调,但在叶原基中重新上调表达[6]。早期有研究发现,豆科复叶植物豌豆中的KNOX I的表达方式和单叶植物一样,即叶片和叶原基中没有其转录产物,KNOX I在初始叶原基中的表达被永久下调。在豌豆中,*UNIFOLATA (UNI)*对于豌豆复叶的发育必不可少,它是金鱼草和拟南芥中的花调控基因*FLO*和*LFY*的同源基因,有可能发挥着KNOX I的作用[7]。近期,Champagne等[8]用免疫定位方法检测了一些具有代表性的豆科复叶植物KNOX I的表达情况,发现仅在豆科的一个小进化枝——IRLC (inverted repeat-lacking clade)的物种中,KNOX I不在复叶中表达。除豌豆外,紫藤(*Wisteria sinensis*)、紫花苜蓿(alfalfa)等都是该家族成员,它们的叶片中都没有KNOX I的

表达。在IRLC之外的豆科复叶物种,如大豆(soybean)、含羞草(*Mimosa pudica*)、菜豆(*Phaseolus vulgaris*)、百脉根(*Lotus japonicus*) [8]以及蒺藜苜蓿(*Medicago truncatula*) [9]中,KNOX I表达方式却类似于番茄中的同源基因,即在叶原基中能够检测到其表达产物。

第二,KNOX I家族的各个成员有其特异的时空表达模式。*STM*和*KNAT1 / BP*是拟南芥中两个重要的KNOX I基因。*STM*在胚胎发育的晚球形胚期被激活并在将要形成顶端分生组织的区域中央表达[10]。在营养生长阶段,*STM*在SAM的中央区表达,在初始叶原基位点下调。*KNAT1*表现出与*STM*部分重合的表达模式:在SAM的周围区表达,在叶原基起始部位同样被下调[11]。生殖生长阶段中,*STM*在花序茎分生组织和花分生组织中均有表达,而*KNAT1*只在花序茎的一段狭窄范围内的分生组织细胞中表达。在玉米早期胚胎发育过程中,*ZmKNI*基因在整个茎顶端分生组织表达,但不在胚芽鞘中表达。*KNOX I*在根中也有表达。*ZmKNI*除在SAM外,也在根尖生长点表达[5]。Tanaka等[12]从甘薯贮藏根中分离到3个KNOX I。*Koltai*等[13]发现蒺藜苜蓿*MtKNOX I*表达于侧根初始发育阶段以及苜蓿根瘤菌诱导的根瘤中,随后Di Giacomo等[9]的研究进一步肯定了这一结论,并发现另一种KNOX I基因*MtKNOX2*也在根中表达。

## 3 KNOX I的表达调控

### 3.1 激素介导的KNOX I的表达调控及其相互作用

KNOX I的表达和功能的发挥与若干激素途径紧密联系,其中研究较为深入的有生长素、细胞分裂素和赤霉素。

KNOX I的表达与生长素的积累之间可能存在普遍的拮抗关系。单叶植物中,位于SAM中的KNOX I在叶原基下调的机制仍未被完全了解,但是有资料表明该过程可能涉及植物生长素的积累[15]。在玉米中,生长素的极性运输抑制剂NPA (N-1-naphthylphthalamic acid)在初始叶原基中抑制了KNOX I的表达,并且阻止叶的形成[15]。此外,经典的研究发现,器官原基出现于具有高浓度生长素的分生组织区域。一旦一个原基建立,它就会成为一个生长素的汇点,耗尽周围细胞的生长素,下一个原基只可以出现于一定距离之外的、有生长素聚积的位置。器官原



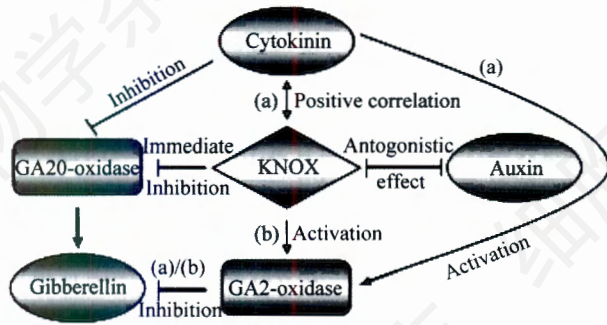


Fig.2 The possible interaction between *KNOX* and hormones<sup>[15-19]</sup>

a: *KNOX* regulate GA activity in a CK-dependence manner; b: *KNOX* regulate GA activity in a CK-independence manner.

基细胞中生长素的高水平积累与*KNOX I*的下调说明,生长素与*KNOX I*之间可能存在拮抗关系<sup>[16]</sup>(图2)。

*KNOX I*的表达与细胞分裂素(cytokinin, CK)水平呈正相关。*KNOX I*的活性能够迅速激活CK合成酶基因表达以及位于SAM的CK依赖性调节因子。*KNOX I*转基因植株含有较正常水平高的CK浓度,在*KNI*转基因植株中,细胞分裂素在叶中的浓度比对照高出15倍<sup>[17]</sup>。Ori等<sup>[18]</sup>用烟草衰老过程中的特异性启动子驱动*KNI*基因转化烟草,可以显著推迟烟草衰老,这种表型与用同一启动子驱动细胞分裂素合成酶基因所得表型相同。同时,*KNOX I*的表达也受到CK调节。过表达细胞分裂素合成途径的关键酶基因,即异戊烯基转移酶基因(*cytokinin biosynthetic enzyme isopentenyl transferase, IPT*),导致细胞分裂素过量产生和植株中*KNAT1*、*STM*表达水平提高,所产生的表型近似于*KNOX I*过表达所产生的表型<sup>[18]</sup>。

*KNOX I*表达能够抑制赤霉素(gibberellins, GA)的合成。*KNOX I*直接抑制编码GA-20氧化酶的基因转录物,GA-20氧化酶是次末级步骤的GA合成酶<sup>[17]</sup>。过表达*KNOX I*的植株中GA下降。马铃薯中过表达*KNOX I*基因,*POTH1*(*potato homeobox1*)时,产生形似老鼠耳的叶片,叶中赤霉素水平下降,GA-20氧化酶基因mRNA水平降低<sup>[19]</sup>。

*KNOX I*可能同时调节GA和CK的活性。在SAM中,*KNOX I*能够激活CK合成酶基因,抑制GA-20氧化酶(GA20ox)基因表达从而抑制GA合成,进而维持分生组织活性。另外,GA2氧化酶(GA2ox)能够使GA失活。CK也可以激活GA2ox表达,促使GA失活。*KNOX I*可能也以不依赖CK的方式活化GA2ox促使GA失活,有研究认为组成型GA信号通路和降低的CK水平对SAM的功能是有害的,*KNOX I*同时激活

CK而抑制GA合成,从而维持分生组织活性<sup>[17]</sup>(图2)。

最近也有研究涉及其他激素对*KNOX I*的调控作用。大豆(*Glycine max*)*KNOX I*类基因*GmKNT1*的表达能够被脱落酸(abscisic acid, ABA)、茉莉酸(jasmonic acid, JA)诱导。外源ABA和JA作用于叶片6h后*GmKNT1*转录水平升高<sup>[20]</sup>。

### 3.2 其他基因对*KNOX I*表达的调控及其相互作用

植物发育和器官分化的过程受到广泛的内源和环境信号的影响,这些信号整合激活一系列胞内信号转导途径,调节下游基因的表达活性。在SAM中起调控作用的基因网络也得到了广泛的研究。除*KNOX*家族外,还分离出许多维持SAM正常功能的、对*KNOX*的表达有调控作用的基因,如MYB家族基因。

拟南芥中的*AS1*(*ASYMMETRIC LEAVES1*)和其在玉米中的同源基因*RS2*(*ROUGH SHEATH2*)都属于MYB家族,与*KNOX*维持细胞未分化状态的功能相反,它们调控细胞脱离未分化状态而走向器官分化,在正常叶发育中拮抗*KNOX I*的表达<sup>[21]</sup>。*AS2*(*ASYMMETRIC LEAVES2*)编码一个具有半胱氨酸重复序列和亮氨酸拉链结构的蛋白质,属于LOB(*LATERAL ORGAN BOUNDARY DOMAIN*)基因家族<sup>[22]</sup>。*AS1/RS2*、*AS2*和*KNOX I*之间存在拮抗的相互作用关系。*AS1/RS2*和*AS2*基因表达产物均能够抑制拟南芥叶内三种*KNOX I*即*BP*、*KNAT2*和*KNAT6*的表达,而*STM*能够下调SAM中*AS1/RS2*和*AS2*的表达。Byrne等<sup>[21]</sup>认为,*stm*功能丧失突变体中,由于*AS1*微量表达而导致胚芽分生组织无法正常形成。*AS1/RS2*或*AS2*功能丧失突变的植株表型与*KNOX I*过表达的植株相似,形成不对称、皱缩、开裂的叶,并伴随叶柄上出现异位小叶状器官,两者的突变体叶片都有*KNOX I*mRNA的异常积累。Xu等<sup>[23]</sup>通过酵母双杂交实验证明*AS1*和*AS2*能够相互作用。最近有研究发现,由*AS1*和*AS2*形成的抑制复合物,直接结合到调控基序CWGTTD和KMKTTGAHW上,而这两个基序分别位于*BP*和*KNAT2*的启动子的两个位点上<sup>[24]</sup>。

此外还发现许多与*KNOX I*相互作用的基因。在拟南芥胚胎SAM发育早期,*CUC1*(*cup-shaped cotyledon1*)和*CUC2*能促进*STM*的表达,进而促进SAM的形成。*CUC1*的异位表达能够诱导拟南芥*STM*的表达<sup>[25]</sup>。*TRIPINNATE*和*CLAUSA*可协同作用,调控番茄叶中*Tkn1*和*LeT6/Tkn2*的表达,以*KNOX I*不依赖的形式通过调整组织对*KNOX I*活性



敏感度进而调控子叶的分化<sup>[26]</sup>。*BOP* (*BLADE-ON-PETIOLE*)也被证明在拟南芥叶片中抑制 *KNOX I* 的表达<sup>[27]</sup>。*FIE* 属于在植物中表达的 *PcG* 同源异型盒基因,在该基因沉默的拟南芥叶片中,*BP*、*KNAT2* 和 *STM* 都被上调<sup>[28]</sup>。

## 4 *KNOX I*在植物形态建成中的作用

### 4.1 维持茎顶端分生组织的功能

植物的生长发育依赖于茎顶端分生组织的自我更新和向器官分化的能力。未分化细胞群的维持只发生在茎顶端分生组织区域的中心,即中央区(*central zone, CZ*)。中央区构成了一个自我更新的干细胞库,是未来形成茎、侧生器官(叶和花)以及叶腋分生组织(*axillary meristems*)的细胞源。侧生器官形成于 *SAM* 的侧翼边缘,即周围区(*peripheral zone, PZ*),而位于 *SAM* 中央区下部的干细胞构成肋区(*rib zone, RZ*),促成茎的伸长。在这样一个动态的结构中,生长与发育的协同需要广泛的短距离和长距离细胞间的信号转导,这些信号通路涉及激素、转录因子和染色质修饰等<sup>[15]</sup>。其中,*KNOX I* 对分生组织的形成和功能的维持至关重要。

在单子叶和双子叶植物中都存在一类非常明显的功能丧失突变体表型,典型代表是拟南芥 *stm*。在 *STM* 高度缺失突变体中,胚芽 *SAM* 形成受阻,并出现子叶叶柄融合,无法进一步发育,而程度较轻的突变引起 *SAM* 结构紊乱,这样的 *SAM* 会逐渐形成结构异常的成熟器官,尤其是侧生器官会由 *SAM* 中央区的干细胞分化形成,而在正常分生组织中,中央区干细胞一般是不会直接发生分化的。这些突变表明 *STM* 对茎顶端分生组织形成的起始和后期功能结构的维持是必不可少的<sup>[3]</sup>。不过 *KNAT1/BP*、*KNAT2* 或 *KNAT6* 在 *SAM* 中的功能丧失并不会影响茎顶端分生组织的发育,表明某些 *KNOX I* 存在功能冗余<sup>[29]</sup>。

### 4.2 参与侧生器官的形态建成

在不同物种中 *KNOX I* 的过表达强烈地影响细胞命运,抑制细胞分化。细胞分化的改变使植物的构型、器官形态、维管发育以及发育进程发生强烈的变化。*ZmKN1* 功能获得突变体的异常表达导致叶分化的抑制和叶脉附近结节状(*knot-like*)分生组织结构的形成<sup>[1]</sup>。在金鱼草的 *KNOX* 自发突变中,叶形由长卵圆形变为小圆形<sup>[30]</sup>。水稻 *osh15* 和拟南芥 *bp* 突变体植株比较矮小并伴有解剖构造缺陷。*bp* 突变体表现为早熟,木质化程度增强,茎伸长改变,表明 *BP/KNAT1* 可能阻止未成熟细胞分化和协调茎生长的作

用<sup>[31]</sup>。在 *KNOX I* 的转基因植株中常见的一类表型为:叶片缩小,叶表面有异常分生组织,叶裂增多。过表达 *NTH1* 的转基因烟草<sup>[32]</sup>、过表达 *POTH1* 的转基因马铃薯<sup>[19]</sup>以及转基因拟南芥 *KNAT1* 基因的莴苣<sup>[33]</sup>都具有叶形的异常变化。转大豆 *GmKNT1* 的拟南芥叶片皱缩,叶裂,茎的节间缩短<sup>[20]</sup>。*PttKN1* (*Populus tremula × tremuloides knotted1*)是从杂交杨维管束中分离到的 *KNOX I* 基因,本实验室将该基因转入拟南芥、烟草、矮牵牛、竹节海棠等植物中,得到的植株具有叶面皱缩、叶缘缺刻、叶片和茎上着生异源分生组织等表型<sup>[34,35]</sup>。

在复叶物种中,*KNOX I* 在顶端分生组织和叶原基内均有表达,其过表达会导致叶裂的增加。在番茄的 *curl* 和 *mouse-ear* 显性突变体中,*TKn2* (*tomato Kn2*)的过量表达和异位表达,使复叶更加复杂,形成多重复叶<sup>[36]</sup>,*LeT6/TKn2* 和玉米 *ZmKN1* 在各自的转基因番茄中过表达时,也会促进叶片产生更多分支,出现复叶更复杂的表型<sup>[37]</sup>。此外,在与拟南芥有亲缘关系的复叶植物碎米荠(*Cardamine hisuta*)中,*STM* 表达的降低导致小叶数目减少<sup>[38]</sup>。这些现象提示人们,单复叶的形态建成有可能受到 *KNOX I* 表达的调控,*KNOX I* 在叶中的表达与细胞的未分化状态相关,可能通过在发育的叶原基中建立一个处于未分化状态的环境来参与调节复叶的发育,保持叶原基部分的未分化状态是为了次级小叶的形态建成<sup>[39]</sup>。

花的发育也受保守的同源异型基因的时空表达模式的调控。在经典的大麦 *hooded* 突变体中,外稃极性改变,出现了额外花,该突变体 *KNOX3* 的内含子中一段序列发生连续复制,引起该基因在小花原基中的表达<sup>[40]</sup>。*ZmKN1* 在烟草中过量表达时,产生未展开的有缺刻的白色花冠<sup>[41]</sup>。转 *GmKNT1* 的拟南芥花序小而簇生<sup>[20]</sup>。*PttKN1* 在矮牵牛中过表达时,花冠边缘形成花缺刻,花冠上有异常的突起物,花冠伸长受到抑制<sup>[31]</sup>。

## 5 小结

*KNOX I* 家族编码同源异型盒蛋白,在分生组织的形成和维持中发挥重要作用,而分生组织是所有器官发生进程的终极控制者,决定植物的最终形态。目前,模式植物中的 *KNOX I* 已得到广泛和深入的研究,通过这些研究人们可以深入了解 *KNOX I* 的表达模式和功能。但 *KNOX I* 还存在一些问题有待进一步研究。首先,相对于被子植物已鉴定出大量的 *KNOX I* 而言,对裸子植物和木本植物中的 *KNOX I*

的研究仍相对较少。已研究的木本植物涉及挪威云杉<sup>[42]</sup>、苹果树<sup>[43]</sup>、桃树<sup>[44]</sup>以及杂交杨<sup>[34,35]</sup>等少数几个物种, 因而对其在维管束形成层起始、维持和发挥功能的分子机制仍然知之不多。其次, 在表达模式方面, 目前已知 *KNOX I* 不在分生组织  $P_0$  期表达, 在单叶中表达消失, 然而目前并不十分清楚这一表达下调以及在叶中维持不表达状态的分子机制。第三, 在植物发育过程中, 激素起着重要的作用, 而对 *KNOX I* 与为数众多的激素间调控关系的研究, 将会加深人们对植物发育过程的理解, 同时, 其他基因与 *KNOX I* 间的关系也应该成为研究重点。第四, 不同于单叶物种, *KNOX I* 表达于复叶原基中, 这样的表达特点究竟受到哪些因素的调控, *KNOX I* 是否是单复叶形态差异建成的关键决定者仍需要更多的实验证明。

### 参考文献(References)

- [1] Vollbrecht E, Vei B, Sinha N, *et al.* The developmental gene Knotted-1 is a member of a maize homeobox gene family, *Nature*, 1991, 350(6315): 241-243
- [2] Kerstetter RA, Vollbrecht E, Lowe B, *et al.* Sequence analysis and expression patterns divide the maize knotted1-like homeobox genes into two classes, *Plant Cell*, 1994, 6(12): 1877-1887
- [3] Scofield S, Murray JA. *KNOX* gene function in plant stem cell niches, *Plant Mol Biol*, 2006, 60(6): 929-946
- [4] Bürglin TR. Analysis of TALE superclasshomeobox genes (MEIS, PBC, KNOX, Iroquois, TGIF) reveals a novel domain conserved between plants and animals, *Nucleic Acids Res*, 1997, 25(21): 4173-4180
- [5] Hake S, Smith HM, Holtan H, *et al.* The role of *knox* genes in plant development, *Ann Rev Cell Dev Biol*, 2004, 20: 125-151
- [6] Bharathan G, Goliber TE, Moore C, *et al.* Homologies in leaf form inferred from *KNOX I* gene expression during development, *Science*, 2002, 296(5574): 1858-1860
- [7] Gourelay CW, Hofer JM, Ellis TH. Pea compound leaf architecture is regulated by interactions among the genes *UNIFOLIATA*, *cochleats*, *afils*, and *tendrill-lessn*, *Plant Cell*, 2000, 12(8): 1279-1294
- [8] Champagne CE, Goliber TE, Wojciechowski MF, *et al.* Compound leaf development and evolution in the legumes, *Plant Cell*, 2007, 19(11): 3369-3378
- [9] Di Giacomo E, Sestili F, Iannelli MA, *et al.* Characterization of *KNOX* genes in *Medicago truncatula*, *Plant Mol Biol*, 2008, 67(1-2): 135-150
- [10] Long JA, Barton MK. The development of apical embryonic pattern in *Arabidopsis*, *Development*, 1998, 125(16): 3027-3035
- [11] Ori N, Eshed Y, Chuck G, *et al.* Mechanisms that control *knox* gene expression in the *Arabidopsis* shoot, *Development*, 2000, 127(24): 5523-5532
- [12] Tanaka M, Kato N, Nakayama H, *et al.* Expression of class I knotted1-like homeobox genes in the storage roots of sweetpotato (*Ipomoea batatas*), *J Plant Physiol*, 2008, 165(16): 1726-1735
- [13] Koltai H, Dhandaydham M, Opperman CH, *et al.* Overlapping plant signal transduction pathways induced by a parasitic nematode and a rhizobial endosymbiont, *Mol Plant Microbe Interact*, 2001, 14(10): 1168-1177
- [14] Hay A, Barkoulas M, Tsiantis M. ASYMMETRIC LEAVES1 and auxin activities converge to repress *BREVIPEDICELLUS* expression and promote leaf development in *Arabidopsis*, *Development*, 2006, 133(20): 3955-3961
- [15] Castellano MM, Sablowski R. Intercellular signalling in the transition from stem cells to organogenesis in meristems, *Curr Opin Plant Biol*, 2005, 8(1): 26-31
- [16] Reinhardt D, Mandel T, Kuhlemeier C. Auxin regulates the initiation and radial position of plant, *Plant Cell*, 2000, 12(4): 507-518
- [17] Jasinski S, Piazza P, Craft J, *et al.* KNOX action in *Arabidopsis* is mediated by coordinate regulation of cytokinin and gibberellin activities, *Curr Biol*, 2005, 15(17): 1560-1565
- [18] Ori N, Juarez MT, Jackson D, *et al.* Leaf senescence is delayed in tobacco plants expressing the maize homeobox gene *knotted1* under the control of a senescence-activated promoter, *Plant Cell*, 1999, 11(6): 1073-1080
- [19] Rosin FM, Hart JK, Van Onckelen H, *et al.* Suppression of a vegetative MADS box gene of potato activates axillary meristem development, *Plant Physiol*, 2003, 131(4): 1613-1622
- [20] Liu J, Ha D, Xie Z, *et al.* Ectopic expression of soybean *GmKNT1* in *Arabidopsis* results in altered leaf morphology and flower identity, *J Genet Genomics*, 2008, 35(7): 441-449
- [21] Byrne ME, Barley R, Curtis M, *et al.* Asymmetric leaves1 mediates leaf patterning and stem cell function in *Arabidopsis*, *Nature*, 2000, 408(6815): 967-971
- [22] Iwakawa H, Ueno Y, Semiarti E, *et al.* The ASYMMETRIC LEAVES2 gene of *Arabidopsis thaliana*, required for formation of a symmetric flat leaf lamina, encodes a member of a novel family of proteins characterized by cysteine repeats and a leucine zipper, *Plant Cell Physiol*, 2002, 43(5): 467-478
- [23] Xu L, Xu Y, Dong A, *et al.* Novel *as1* and *as2* defects in leaf adaxial-abaxial polarity reveal the requirement for ASYMMETRIC LEAVES1 and 2 and *ERECTA* functions in specifying adaxial identity, *Development*, 2003, 130(17): 4097-4107
- [24] Guo M, Thomas J, Collins G, *et al.* Direct repression of *KNOX* loci by the ASYMMETRIC LEAVES1 complex of *Arabidopsis*, *Plant Cell*, 2008, 20(1): 48-58
- [25] Takada S, Hibara K, Ishida T, *et al.* The CUP-SHAPED COTYLEDON1 gene of *Arabidopsis* regulates shoot apical meristem formation, *Development*, 2001, 128(7): 1127-1135
- [26] Jasinski S, Kaur H, Tattersall A, *et al.* Negative regulation of *KNOX* expression in tomato leaves, *Planta*, 2007, 226(5): 1255-1263
- [27] Ha CM, Kim G, Kim BC, *et al.* The *BLADE-ON-PETIOLE 1* gene controls leaf pattern formation through the modulation of meristematic activity in *Arabidopsis*, *Development*, 2003, 130(1): 161-172
- [28] Katz A, Oliva M, Mosquna A, *et al.* FIE and CURLY LEAF polycomb proteins interact in the regulation of homeobox gene expression during sporophyte development, *Plant J*, 2004, 37(5): 707-719



- [29] Hay A, Craft J, Tsiantis M. Plant hormones and homeoboxes: bridging the gap?, *BioEssays*, 2004, 26(4): 395-404
- [30] Golz JF, Keck EJ, Hudson A. Spontaneous mutations in *KNOX* genes give rise to a novel floral structure in *Antirrhinum*, *Curr Biol*, 2002, 12(7): 515-522
- [31] Mele G, Ori N, Sato Y, et al. The *KNOTTED1*-like homeobox gene *BREVIPEDICELLUS* regulates cell differentiation by modulating metabolic pathways, *Genes Dev*, 2003, 17(17): 2088-2093
- [32] Tamaoki M, Nishimura A, Aida M, et al. Transgenic tobacco over-expressing a homeobox gene shows a developmental interaction between leaf morphogenesis and phyllotaxy, *Plant Cell Physiol*, 1999, 40(7): 657-667
- [33] Frugis G, Giannino D, Nicolodi C, et al. Overexpression of *KNAT1* in lettuce shifts leaf determinate growth to a shoot-like indeterminate growth associated with an accumulation of isopentenyl-type cytokinins, *Plant Physiol*, 2001, 126(4): 1370-1380
- [34] Hu X, Wu QF, Xie YH, et al. Ectopic expression of the *PttKNI* gene induces alterations in the morphology of the leaves and flowers in *Petunia hybrida* Vilm., *J Integr Plant Biol*, 2005, 47(10): 1153-1158
- [35] 丁伟乔, 徐全乐, 蒲帆, 等. *Pttkn1* 基因异位表达对烟草叶片形态的影响, *西北植物学报*, 2008, 28(3): 440-446
- [36] Parnis A, Cohen O, Gutfinger T, et al. The dominant developmental mutants of tomato, *Mouse-ear* and *Curl*, are associated with distinct modes of abnormal transcriptional regulation of a *Knotted* gene, *Plant Cell*, 1997, 9(12): 2143-2158
- [37] Janssen BJ, Lund L, Sinha N. Overexpression of a homeobox gene, *LeT6*, reveals indeterminate features in the tomato compound leaf, *Plant Physiol*, 1998, 117(3): 771-786
- [38] Hay A, Tsiantis M. The genetic basis for differences in leaf form between *Arabidopsis thaliana* and its wild relative *Cardamine hirsute*, *Nat Genet*, 2006, 38(8): 942-947
- [39] Hareven D, Gutfinger T, Parnis A, et al. The making of a compound leaf: genetic manipulation of leaf architecture in tomato, *Cell*, 1996, 84(5): 735-744
- [40] 魏文辉, 宋运淳, 覃瑞. 植物同源异型基因及同源异型盒基因的研究进展, *生物化学与生物物理进展*, 2000, 27(2): 136-139
- [41] Sinha NR, Williams RE, Hake S. Overexpression of the maize homeobox gene, *KNOTTED-1*, causes switch from determinate to indeterminate cell fates, *Genes Dev*, 1993, 7(5): 787-795
- [42] Belmonte MF, Tahir M, Schroeder D, et al. Overexpression of *HBK3*, a class I *KNOX* homeobox gene, improves the development of Norway spruce (*Picea abies*) somatic embryos, *J Exp Bot*, 2007, 58(11): 2851-2861
- [43] Brunel N, Leduc N, Poupard P, et al. *KNAP2*, a class 1 *KNI*-like gene is a negative marker of bud growth potential in apple trees (*Malus domestica* [L.] Borkh), *J Exp Bot*, 2002, 53(378): 2143-2149
- [44] Testone G, Bruno L, Condello E, et al. Peach [*Prunus persica* (L.) Batsch] *KNOPE1*, a class 1 *KNOX* orthologue to *Arabidopsis* *BREVIPEDICELLUS/KNAT1*, is misexpressed during hyperplasia of leaf curl disease, *J Exp Bot*, 2008, 59(2): 389-40

## The Expression and Regulation of Class I *KNOX* of Homeobox Genes and Their Functions in Plant Morphogenesis

Chun-Yuan Li, Mei-Yu Ruan, Hai-Yan Jia, Chong-Ying Wang\*

(Institute of Cell Biology, College of Life Sciences, Lanzhou University, Lanzhou 730000, China)

**Abstract** Homeobox genes encode an important class of transcription factors which play crucial roles in developmental regulation of multicellular eukaryotes. A large number of homeobox genes isolated from yeast, fungi, animals and plants have been studied extensively. *KNOX* genes, one of the five homeobox gene families in plant, almost exist in all monocot and dicot plants. According to sequence similarities and differences in expression patterns, *KNOX* genes can be divided into class-1 (*KNOX I*) and class-2 (*KNOX II*) subclasses. Class I *KNOX* genes, characteristically expressed in meristem, are essential for meristem initiation and maintenance by controlling cell specification and proper patterning of organ initiation. This review focuses on the expression patterns and regulation of class I *KNOX* genes and their functions in plant morphogenesis.

**Key words** homeobox genes; class I *KNOX* genes; meristem; phytohormone; plant morphogenesis

Received: November 05, 2008 Accepted: July 21, 2009

This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (No.G30370087) and the Natural Science Foundation of Gansu Province (No.ZX021-A25-047-N)

\*Corresponding author. Tel: 86-931-8914155, E-mail: wangcy@lzu.edu.cn