

# LBD基因家族研究进展

石玉 沈诗雅 张倩茹 孙振美 邬荣领 郭允倩\*

(北京林业大学生物科学与技术学院, 北京林业大学计算生物学中心, 北京 100083)

**摘要** LBD(lateral organ boundaries domain)基因家族因包含保守的LOB(lateral organ boundaries)结构域区段而得名, 是一类植物所特有的转录因子。近期研究表明, 该家族基因最早起源于早期陆生藻类植物, 在进化过程中产生分化, 从而具有多种生物学功能。早期关于LBD基因家族的生物学功能验证多集中于植物的侧生器官, 近年研究发现, 该家族基因还与植物再生、次生生长、环境胁迫信号响应等植物细胞生长调节过程密切相关。随着研究的深入, 一个依赖于LBD基因家族参与调控的分子代谢调控网络逐渐清晰。该文主要对LBD基因家族的结构、分类、进化、生物学功能及参与的分子代谢调控网络进行综述性介绍, 并对近年来关于该基因家族的最新研究进展进行系统阐述, 为深入理解LBD基因家族在植物生长和发育过程中的重要作用提供帮助。

**关键词** LBD基因家族; LOB结构域; 功能; 网络

## The Research Progress of LBD Gene Family

Shi Yu, Shen Shiya, Zhang Qianru, Sun Zhenmei, Wu Rongling, Guo Yunqian\*

(College of Biological Sciences and Technology, Center for Computational Biology, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China)

**Abstract** LBD (lateral organ boundaries domain) gene family, defined by a conserved LOB (lateral organ boundaries) domain segment, is a family of plant-specific transcription factors. Recent studies have shown that LBD family members originated from early terrestrial algae plants, which differentiated during evolution. Thus, LBD family members have various biological functions. Previous studies on the biological function of LBD gene family only focused on plant lateral organs. But recent studies have found that LBD family members are also closely related to plant cell growth and regulation processes such as plant regeneration, plant secondary growth, and environmental stress signal response. With further of research, a molecular metabolic regulation network that relies on the regulation of the LBD gene family is gradually becoming clearer. This paper reviews the structure, classification, evolution, biological functions and molecular metabolic regulation networks involved in the LBD gene family, and summarizes the recent research progress on this gene family in order to better understand the important role of LBD gene family in the growth and development of plants.

**Keywords** LBD gene family; LOB domain; function; network

LBD(lateral organ boundaries domain)转录因子家族, 又名ASL(asymmetric leaves2-like)基因家族, 是一类植物所特有的转录因子<sup>[1-2]</sup>。该家族因包含由

100多个氨基酸残基组成的保守区段即LOB(lateral organ boundaries)结构域而被命名。LBD基因家族在植物生长发育和代谢调控多个过程中发挥关键作

收稿日期: 2018-09-30 接受日期: 2018-12-03

国家自然科学基金(批准号: 31370669)和林木遗传育种国家重点实验室(东北林业大学)开放基金项目(批准号: K2013104)资助的课题

\*通讯作者。Tel: 010-62337061, E-mail: guoyunqian@bjfu.edu.cn

Received: September 30, 2018 Accepted: December 3, 2018

This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (Grant No.31370669) and State Key Laboratory of Tree Genetics and Breeding (Northeast Forestry University) (Grant No.K2013104)

\*Corresponding author. Tel: +86-10-62337061, E-mail: guoyunqian@bjfu.edu.cn

网络出版时间: 2019-05-10 14:01:40

URL: <http://kns.cnki.net/kcms/detail/31.2035.Q.20190510.1050.010.html>

用,前期科学研究多关注于该基因家族在侧生器官发育时期,如对植物器官花、茎、叶、根形成时的重要影响。而近期研究大大拓展了LBD基因家族的生物学功能,发现该基因家族还与植物再生、植物二次生长、病原菌反应、非生物胁迫信号响应等植物生理过程密切相关,并参与植物愈伤组织形成的分子调控网络。

*LOB*基因是LBD家族中第一个被发现的基因。2002年,Shuai等<sup>[1]</sup>首先发现有一基因在拟南芥顶端分生组织形成的初生侧生器官近轴端基部和侧根基部的细胞中表达,且该基因的功能基元不同于以往,故命名为*LOB*基因。以*LOB*编码的蛋白质序列在拟南芥基因组数据库中进行BLAST,共找到42个含LOB结构域的基因,称为LBD基因家族。2007年Husbands等<sup>[3]</sup>发现,*AtLOB*可与DNA序列“GCG GCG”特异性结合,2009年Lee等<sup>[4]</sup>进一步验证*LOB*编码的蛋白质具有核定位信号,并印证了LBD基因家族是一组转录因子的猜想。

## 1 LBD结构特点

保守的LOB结构域由三部分组成,从N-端至C-端依次是:高度保守的C基序(C-block)、Gly-Ala-Ser基序(GAS-block)和类亮氨酸拉链模体(leucine-zipper-like block)。其中,C基序由22个氨基酸组成,4个保守的Cys残基被不保守的X残基隔开,形成CX<sub>2</sub>CX<sub>6</sub>CX<sub>3</sub>C的结构模式,是结合DNA所必需的序列结构;GAS基序由49个氨基酸组成,包含1个保守的脯氨酸残基,是影响与DNA结合活性的结构域;类亮氨酸拉链模体由19个氨基酸组成,4个保守的亮氨酸残基被不保守的X残基隔开,形成LX<sub>6</sub>LX<sub>3</sub>LX<sub>6</sub>L的结构模式,与蛋白质的二聚化相关<sup>[1,4-5]</sup>。

可变C末端紧接在保守的LOB结构域的类亮氨酸拉链模体之后,各基因在此区域的氨基酸序列具有特异性。该区域可以调控下游基因的表达,与核

靶向定位有关<sup>[6]</sup>。LOB结构域与可变C末端共同组成LBD基因的表达结构<sup>[7]</sup>。LBD的结构特点可见图1。

## 2 LBD基因家族分类

根据类亮氨酸拉链模体的完整度,LBD基因家族可分类两类:具有完整类亮氨酸拉链模体的归为第一类(Class I),而含有不完整类亮氨酸拉链模体的则是第二类(Class II)。因为类亮氨酸拉链模体与蛋白质二聚化相关,故第二类的LBD基因无法形成卷曲螺旋结构。但第二类的LBD基因较保守,不同基因间的相似度很高。

LBD家族中的大部分成员都属于第一类<sup>[1-2,7]</sup>。例如,在双子叶模式植物拟南芥基因组内发现的42个LBD基因中,第一类占84%;在双子叶林木植物毛果杨基因组内发现的57个LBD基因中,第一类为79%;而在单子叶经济作物水稻基因组内发现的35个LBD基因中,第一类则高达86%<sup>[1,8-9]</sup>。近期,Chanderbali等<sup>[10-11]</sup>的研究将第一类的LBD基因再细分为5个亚家族:IA家族(Class IA)、IB家族(Class IB)、IC1/ID家族(Class IC1/ID)、IC2家族(Class IC2)和IE家族(Class IE)。对于石松类植物基因组中的IB类是否存在的问题,目前依旧具有争议。

研究发现,部分LBD基因自身之间或与其他蛋白之间相互作用形成异源二聚体,以生物大分子的形式共同发挥生物学功能。如在拟南芥小孢子的雄配子体形成过程中,以AtLBD10-AtLBD27的蛋白二聚体形式共同调控<sup>[12]</sup>;而在玉米胚珠的发育过程中,ZmIG1(ZmLBD19)与RS2(rough sheath2)构成异源二聚体参与调控<sup>[13]</sup>。

## 3 LBD家族进化

以拟南芥、云杉、小立碗藓等11个代表性陆生植物的全基因组中鉴定出的431个LBD基因作为基础,构建LBD系统进化树,发现LBD基因家族最早起

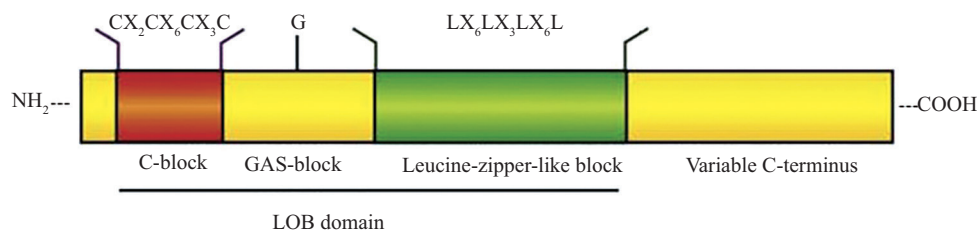


图1 LBD结构模式图(根据参考文献[7]修改)

Fig.1 General structure of LBD proteins (modified from reference [7])

源于早期简单陆生藻类植物小立碗藓和卷柏中相邻的7个独立的基因集群, 它们是现代植物基因组中产生LBD基因的古老基因谱系<sup>[11,14-15]</sup>。这些原始基因谱系经过两轮的基因复制后, 分别形成了11个裸子植物的祖先基因和18个被子植物的祖先基因。并在陆生植物进化的过程中, 全基因组的整体复制和离散复制使被子植物中LBD基因的数量大幅增加, 蛋白替换和表达模式的频繁改变则促进了LBD基因的多样化, 因此LBD转录因子家族分化产生出多种生物学功能的蛋白<sup>[15]</sup>。这些结果表明, LBD基因在家族进化过程中通过复杂的基因复制过程使基因数量扩大化和功能多样化。

#### 4 LBD转录因子的生物学功能

LBD基因家族参与高等植物生长和代谢过程中的多个生物学反应, 如分生组织分化、叶片极性建立、花序形成、侧根形成、植物胚发生、花青素代谢、氮代谢过程等等。近期关于LBD基因的研究不仅涉及对早期植物侧生器官的调节作用, 也涉及对植物再生、植物次生长、植物病虫害、对环境信号的响应等多方面的调节作用, 并且探索的研究对象也不仅局限在模式植物拟南芥中, 也涉及单子叶植物水稻及木本植物巨桉等。LBD基因家族相关基因及其生物学功能的近5年进展见表1。

##### 4.1 LBD基因对侧生器官发育的影响

早期关于LBD基因家族的研究多集中于基因在植物侧生器官发育过程中的生物学作用。最早发现的*AtLOB/AtASL4*就是在拟南芥的侧生器官近轴端基部及侧根基部有特异性表达<sup>[1]</sup>。之后, Iwakawa等<sup>[2,16]</sup>发现, *AtLBD6/AtAS2*通过抑制*KNOX*基因表达, 减缓叶片近轴端处的细胞增殖速度以调节对称平面

叶片的形成; 而过量表达*AtLBD6*则会使拟南芥叶片远轴端处细胞的命运发生改变, 叶片呈细小、卷曲状。*AtLBD6/AtAS2*不仅影响叶片基部极性建立, 还与*AtAS1*、*JAG(jagged)*基因形成负反馈调节, 共同调控侧生器官花序的生长<sup>[17]</sup>。近期研究还发现, 单子叶植物水稻(*Oryza sativa*)中的2个LBD第二类基因*OsLBD37*和*OsLBD38*表达水平下调后, 影响水稻抽穗时间的关键调控因子Ehd1的表达, 致使水稻的抽穗日期延后<sup>[18]</sup>。此外, LBD基因也是植物激素生长素调节因子(ARFs)的靶基因。在双子叶植物拟南芥侧根的发生过程中, LBD家族的*AtLBD16*和*AtLBD29*以及上游的*AtARF7*和*AtARF19*蛋白, 协同生长素(AUX)形成通路, 共同介导拟南芥侧根形成<sup>[19]</sup>; 而在单子叶植物水稻和玉米(*Zea mays*)中, *LBD16*的直系同源物*OsCrl1*和*ZmRTCS*也表现出相似的生物学功能<sup>[20-21]</sup>。

##### 4.2 LBD基因对植物再生的影响

由植物激素诱导植物再生过程的第一步便是愈伤组织的形成, 该过程与侧根发育过程极其相似<sup>[22-23]</sup>。在拟南芥侧根形成过程中的关键调控因子*AtLBD16*和*AtLBD29*, 以及*AtLBD17*和*AtLBD18*, 都是诱导拟南芥愈伤组织初始体形成的关键调控因子。即使是在无外源激素的培养条件下, 异位表达这四个基因也能使拟南芥愈伤组织初始体形成; 而抑制LBD基因的表达, 愈伤组织则无法形成<sup>[24]</sup>。这说明愈伤组织形成过程与这些LBD基因的快速诱导和动态表达息息相关。同时, LBD基因作为植物激素生长素的反应下游元件, 是愈伤组织的再生潜能细胞命运转变为根创始细胞的关键因素, 因此也是影响受损或离体的植物组织再生出不定根或不定芽的重要转录因子。同源框蛋白WOX11和

表1 LBD基因家族相关基因及其生物学功能的最新进展

Table 1 Recent advances in LBD genes and their biological functions

生物学功能 Biological function	基因 Gene	物种 Species	参考文献 References
Heading data	<i>LBD37</i> 、 <i>LBD38</i>	<i>Rice</i>	[18]
Plant development	<i>LBD16</i> 、 <i>LBD17</i> 、 <i>LBD18</i> 、 <i>LBD29</i>	<i>Arabidopsis</i>	[24-25]
Secondary growth	<i>LBD22</i> 、 <i>LBD29</i> 、 <i>LBD37</i>	<i>Vitis vinifera</i>	[30]
Pathogen response	<i>LOB1</i>	<i>Citrus</i>	[32-33]
	<i>LBD16</i> 、 <i>LBD18</i> 、 <i>LBD29</i>	<i>Sugar beet</i>	[34-35]
Biological stress	<i>LBD2</i> 、 <i>LBD4</i> 、 <i>LBD18</i>	<i>Vitis vinifera</i>	[36]
Pollen formation	<i>LBD10</i> 、 <i>LBD27</i>	<i>Arabidopsis</i>	[12,37]

WOX12(WUSCHEL-related homeobox 11和12)在该过程中作为介导因子, 激活LBD基因的表达<sup>[25]</sup>。总之, LBD基因是介导植物激素信号和植物再生过程的关键调控因子。

#### 4.3 LBD基因对植物次生生长的影响

在草本模式植物拟南芥中, LBD基因与NAC(NAM/ATAF/CUC)蛋白形成的正反馈调节网络, 通过控制木质部细胞的分化作用以调控拟南芥的次生生长<sup>[26-27]</sup>。在林木植物中, LBD基因家族通过加速维管形成层细胞的分裂活动, 使木本植物的茎部在次生长过程中大幅度增粗<sup>[28]</sup>。由欧洲山杨和银白杨杂交得到的杨树突变种, 其性状表现为茎部直径加粗且树皮质地异常, 基因芯片分析该突变体高表达*PtaLBD1*基因。通过过量及抑制表达*PtaLBD1*对比证实该基因对茎部次生分生组织分裂活动的正调节作用<sup>[29]</sup>。近期研究还发现, LBD家族基因*EgLBD22*和*EgLBD37*在木本植物巨桉(*Eucalyptus grandis*)中的韧皮部表达较高, *EgLBD29*在木质部的表达较高。对过表达*EgLBD37*基因的转基因阳性植株与野生型植株分别进行组织切片观察分析, 发现转基因植株的次生木质部显著增厚, 韧皮纤维显著增多<sup>[30]</sup>。这些结果表明LBD基因家族在影响木材发育品质的次生长过程中发挥着重要作用。

#### 4.4 LBD基因对植物病虫害的影响

柑橘细菌溃疡病(CBC)是由多种黄单胞菌引起的常见病害, 柑橘(*Citrus sinensis*) LBD基因家族成员*CsLOB1*是CBC的易感基因。在发病前期, 病原菌分泌类转录激活因子(TAL)靶向激活*CsLOB1*, 诱导基因在宿主体内大量表达, 使柑橘感染柑橘细菌溃疡病<sup>[31]</sup>。近期有研究通过构建TAL类似物, 发现除*CsLOB1*外, 其同源物*CsLOB2*和*CsLOB3*也是CBC的靶基因目标<sup>[32-33]</sup>。另外, 由甜菜坏死黄脉病毒(BNYVV)引起的甜菜丛根病, 会使甜菜侧根丛生, 主根细小, 从而导致甜菜产量显著减少的病害。而*LBD16*、*LBD18*和*LBD29*是由生长素介导侧根形成过程中的关键基因, 研究表明BNYVV与AUX蛋白相互作用, 致使*BvLBD16*、*BvLBD18*和*BvLBD29*基因在发病期间高度表达, 表现为侧根不受控制的大量生长, 导致甜菜减产<sup>[34-35]</sup>。LBD基因是一系列转录调控网络的下游基因, 因而可能是植物病原体入侵植物的关键靶基因。

#### 4.5 LBD基因对环境信号的响应

在植物生长发育过程中, 不仅受到内部激素和转录因子水平的调节作用, 同时受到外界环境的刺激影响。当生存环境发生改变或受到不良因素胁迫时, 需对植物外界的环境信号做出应激反应, 以更好地适应环境。之前有关该家族基因对非生物胁迫响应的研究相对较少, 但近期对葡萄(*Vitis vinifera*)中的LBD家族研究发现, LBD家族的一些基因可以响应非生物胁迫信号。在甘露醇、盐胁迫和热应激处理下, *VvLBD1*的表达量显著增加; 而在低温处理下, 其表达量显著降低。*VvLBD2*在热应激处理后显著上调, 但在低温处理下几乎没有表达。在受甘露醇和热胁迫处理的生长状态下, *VvLBD4*和*VvLBD18*显著上调; 而在盐胁迫和低温处理下, *VvLBD4*和*VvLBD18*明显下调<sup>[36]</sup>。这说明LBD基因家族在植物响应环境信号方面具有重要意义, 同时为进一步揭示LBD基因家族对环境信号的感应与应答机制提供参考。

#### 4.6 LBD基因参与的其他生长发育与生理代谢过程

LBD基因家族在调节高等植物的生长发育和生理代谢过程中表现出多样性, 除了影响侧生器官发育、植物再生、植物次生长、植物病虫害及响应环境信号外, 还参与胚胎发生、花色素苷代谢及氮代谢等多个过程。如*AtLBD27*不仅能够以*AtLBD10-AtLBD27*的蛋白二聚体形式调控拟南芥小孢子的雄配子体形成, 还以*AtLBD27/SCP*的形式参与拟南芥小孢子的细胞分裂过程<sup>[37]</sup>。而在植物花青素的合成途径中, *LBD37*、*LBD38*和*LBD39*是重要的负调节因子。在富含氮元素的培养条件下, 这三个基因在拟南芥愈伤组织中的表达量显著增加, 同时伴随着花青素含量的减少, 说明*LBD37*、*LBD38*和*LBD39*在植物花青素的生物合成过程中起负调控作用<sup>[38-39]</sup>。此外, LBD基因家族的*LBD25/DDA1*可以通过调节光的形态发生作用来控制拟南芥下胚轴的生长作用, 导致黑暗培养条件下的*lbd25*拟南芥突变体的下胚轴无法伸长<sup>[40]</sup>。

### 5 LBD基因家族参与的分子代谢调控网络

LBD基因在植物的各器官几乎都有表达, 但其表达部位主要位于植物器官边界。LBD蛋白在植物器官边界界定中起着非常重要的作用, 对植物发育的影响也渗入至叶、根、愈伤组织形成及维管组织

形成与维持等多个发育过程。植物的生长发育是个复杂的过程, 不仅受到外界环境因素的影响, 更主要的是植物体内的各基因与调节因子相互作用的结果。LBD基因家族参与的植物分子代谢调控网络可见图2。

### 5.1 AUX-ARF-LBD与AUX-WOX-LBD介导的侧根和不定根形成通路

在ARs启动过程中, 由芽部产生的生长素通过极性运输, 在能够生根的各类型细胞, 如叶和茎中的原形成层和一些薄壁细胞及下胚轴中的原形成层和木质部极周细胞处, 形成积累<sup>[22,41-42]</sup>。生长素在AR创始细胞中少量积累后, 激活*WOX11*基因表达<sup>[25,43]</sup>。随后, *WOX11*发挥介导作用, 诱导下游靶基因*LBD16*, *LBD*基因在侧根的不定根创始细胞中表达。但对于*WOX11*介导的不定根形成通路, 是否完全适用于叶片外植体、茎外植体的AR形成过程, 及根对创伤响应的AR形成过程尚不明确。

LR发生过程中的ARF7和ARF19与AR发生过程中的*WOX11*都直接诱导*LBD16*在根创始细胞中的

表达, 以确保根原基的后期发育。由此可见, LR和AR发生过程的主要区别可能在根原基的初期发育机制上, 而*WOX11*具有作为区分这两种不同生根类型的分子标记的潜力<sup>[44]</sup>。

### 5.2 ATXR2-ARF-LBD-E2Fa介导的愈伤组织形成通路

经生长素信号刺激后的愈伤组织细胞, 赖氨酸甲基转移酶(ATXR2)促进赖氨酸三甲基化(H3K-36me3)过程中组蛋白的H3蛋白积累, 使愈伤组织细胞状态向全能细胞转变, 进入细胞去分化的初始阶段<sup>[45-46]</sup>。随后, 转录因子ARF7和ARF19将ATXR2募集, 再与*LBD*基因的启动子相结合, 诱导基因*LBD16*、*LBD17*、*LBD18*和*LBD29*在细胞去分化过程中表达。*LBD*基因接着诱导细胞去分化过程中的重要转录因子E2Fa, 从而增强了愈伤组织的形成能力<sup>[47]</sup>。反向验证实验将*atxr2*突变体的叶片外植体进行植物组织培养, 则表现出愈伤组织的形成能力降低, *LBD*基因的表达量也显著减少。且*arf7arf19-2*双突变体的叶片外植体在体外培养过程中愈伤组织无法形成, *LBD*启动

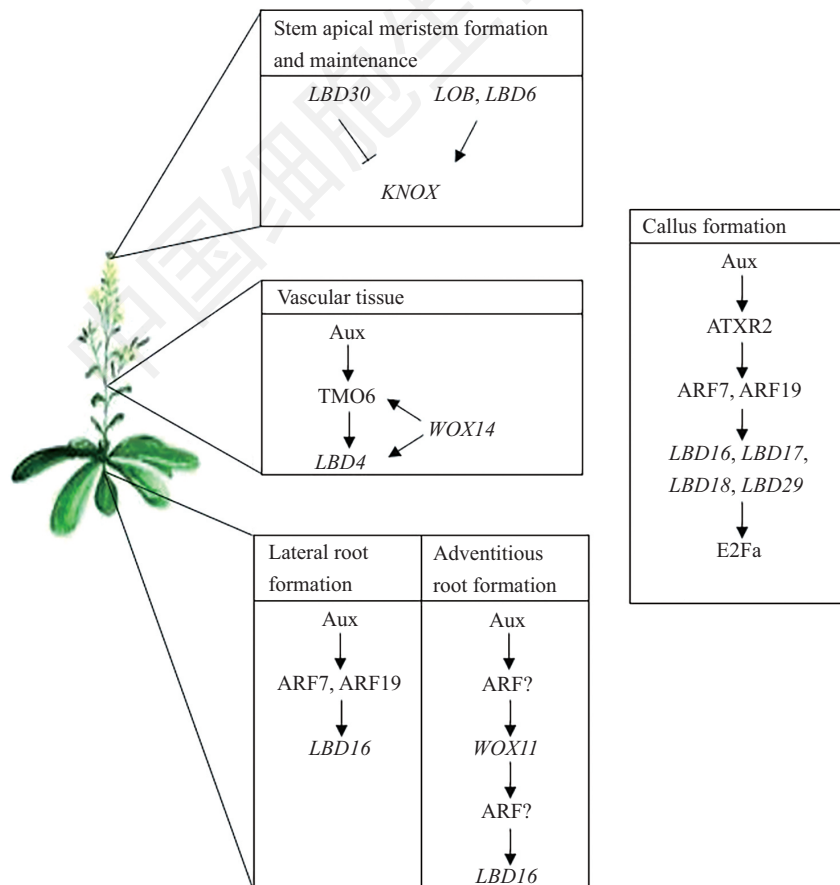


图2 LBD基因家族参与的植物分子代谢调控网络

Fig.2 LBD-mediated molecular metabolic regulation networks in plants

子处H3K36me3的积累量较低<sup>[48-49]</sup>。

### 5.3 LBD基因家族与KNOX基因家族的拮抗与协同关系

基因组分析证明KNOX的I类基因是茎尖分生组织形成和维持的重要调控基因。当KNOX基因表达活性较高时,茎尖分生组织细胞不断增殖;若抑制其表达,茎尖分生组织开始分化为侧生器官原基<sup>[50]</sup>。如在拟南芥茎尖分生组织分化为侧生器官叶的过程中,*LOB/AS2*作用于KNOX基因,通过抑制*KNAT2*和*KNAT6*的表达,使茎尖分生组织产生分化为叶原基,叶片得以生长发育<sup>[51-52]</sup>。而拟南芥叶片极性建立则需*AtLBD6/AtAS2*下调KNOX基因的表达作用,从而抑制叶片近轴端处的细胞增殖以调节对称平面叶片形成<sup>[16]</sup>。拟南芥*JLO/LBD30*(jagged lateral organs)是一种功能获得性表型,这种突变体表现为叶片具有裂片,并且早期分生组织形成障碍。若在突变体异位表达KNOX基因,拟南芥叶片的裂片性状得到恢复,这表明*JLO/LBD30*与KNOX基因的协同表达使*jlo*突变体得到功能回补。生长素通路可能联合参与了这种功能性回补作用<sup>[53]</sup>。近期Meng等<sup>[54]</sup>的综述也表明,在植物侧生器官形态发育过程的复杂分子调节网络中,LBD相关基因与KNOX相关基因的相互作用影响着侧生器官与分生组织间的相对平衡。由此可见,LBD基因家族和KNOX基因家族的成员之间的拮抗与协同关系是侧生器官形成与发育的关键因素。

### 5.4 维管组织中的前反馈环通路

植物的维管组织由维管形成层细胞分化而来,可以支持植物的形态,对植物适应陆生生活具有重要帮助<sup>[55]</sup>。PXY(phloem intercalated with xylem)是维管形成层细胞的表面受体,通过与亮氨酸的结合作用,介导维管组织的形成<sup>[56]</sup>。近期的文章发现,PXY同*LBD4*、*WOX14*及TMO6(target of monopteros 6)形成了一个复杂的转录调控网络,协同调控维管组织的形成过程<sup>[57]</sup>。其中,*WOX14*的表达可以促进转录因子TMO6表达,TMO6又可与*LBD4*的启动子相结合使其表达量增加,因此*WOX14*的表达能够上调TMO6和*LBD4*表达。而PXY可以使TMO6和*LBD4*的表达量增加,但PXY的信号传导并不能使*WOX14*表达上调。说明在PXY、*LBD4*、*WOX14*与TMO6共同组成的转录调控网络中,*LBD4*不仅受到TMO6和*WOX14*的调控作用,还可作为PXY信号的

靶基因。*LBD4*在调控网络中显示出很强的信号介导和信号传输的特性,表明*LBD4*可能还参与由其他转录因子介导的维管系统调控网络。故该前反馈环通路可能是PXY信号通路与其他信号通路间的串联点。

## 6 总结

LBD基因家族与多种转录因子共同作用形成的多个分子调控网络,对植物应对环境胁迫响应及调控生长发育等生理过程具有重要作用。从已有的部分研究结果来看,不同物种间的同源LBD基因总发挥着相似的生物学功能,说明其可能参与同一器官在近缘物种的发育过程<sup>[19-21]</sup>;而同一物种中的不同LBD基因也发挥着相似的生物学功能,说明其可能在植物生长发育的调控上存在功能冗余<sup>[24,58]</sup>。另外,之前的报道多认为第二类LBD基因的功能不是参与生长而是参与代谢,而近期对水稻抽穗期的研究更正了该观点<sup>[18]</sup>。目前的研究揭示了LBD基因家族关联的多个信号通路及参与的多个生物学过程,但是仍有许多科学问题尚待解决。LBD基因参与的分子调控网络尚未完全清楚,如在生长素介导的植物侧根形成过程中,LBD基因作为转录因子是否还有下游靶基因?LBD基因家族对环境胁迫的积极作用是否在葡萄以外的植物中也有体现,在这个过程中该基因家族是如何调节体内植物激素的表达水平以响应非生物信号的刺激?各子类的LBD基因功能是否存在保守性与共同点?随着研究的逐步深入,LBD基因家族在调控侧生器官及其以外的更多生物学功能中将会更加清晰。

## 参考文献 (References)

- 1 Shuai B, Reynaga-Peña CG, Springer PS. The lateral organ boundaries gene defines a novel, plant-specific gene family. *Plant Physiol* 2002; 129(2): 747-61.
- 2 Iwakawa H, Ueno Y, Semiarti E, Onouchi H, Kojima S, Tsukaya H, 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): 467-78.
- 3 Husbands A, Bell EM, Shuai B, Smith HM, Springer PS. LATERAL ORGAN BOUNDARIES defines a new family of DNA-binding transcription factors and can interact with specific bHLH proteins. *Nucleic Acids Res* 2007; 35(19): 6663-71.
- 4 Lee HW, Kim NY, Lee DJ, Kim J. LBD18/ASL20 regulates lateral root formation in combination with LBD16/ASL18 down-

- stream of ARF7 and ARF19 in Arabidopsis. *Plant Physiol* 2009; 151(3): 1377-89.
- 5 Matsumura Y, Iwakawa H, Machida Y, Machida C. Characterization of genes in the ASYMMETRIC LEAVES2/LATERAL ORGAN BOUNDARIES (AS2/LOB) family in *Arabidopsis thaliana*, and functional and molecular comparisons between AS2 and other family members. *Plant J* 2009; 58: 525-37.
  - 6 Kim MJ, Kim J. Identification of nuclear localization signal in ASYMMETRIC LEAVES2-LIKE18/LATERAL ORGAN BOUNDARIES DOMAIN16 (ASL18/LBD16) from *Arabidopsis*. *Plant Physiol* 2012; 169(12): 1221-6.
  - 7 Majer C, Hochholdinger F. Defining the boundaries: structure and function of LOB domain proteins. *Trends Plant Sci* 2011; 16(1): 47-52.
  - 8 Yang Y, Yu X, Wu P. Comparison and evolution analysis of two rice subspecies LATERAL ORGAN BOUNDARIES domain gene family and their evolutionary characterization from *Arabidopsis*. *Mol Phylogenet Evol* 2006; 39(1): 248-62.
  - 9 芦强, 邵芬娟, 邱德有. 毛果杨 LBD 基因家族的全基因组分析. 基因组学与应用生物学(Lu Qing, Shao Fenjuan, Qiu Deyou. Genome-wide analysis of fene family of lateral organ boundaries domain in *Populus trichocarpa*. *Genomics and Applied Biology*) 2018; 37(1): 313-25.
  - 10 Coudert Y, Dievart A, Droc G, Gantet P. ASL/LBD phylogeny suggests that genetic mechanisms of root initiation downstream of auxin are distinct in lycophytes and euphyllophytes. *Mol Biol Evol* 2012; 30(3): 569-72.
  - 11 Chanderali AS, He F, Soltis PS, Soltis DE. Out of the water: origin and diversification of the LBD gene family. *Mol Biol Evol* 2015; 32(8): 1996-2000.
  - 12 Kim MJ, Kim M, Lee MR, Park SK, Kim J. LATERAL ORGAN BOUNDARIES DOMAIN (LBD)10 interacts with SIDECAR POLLEN/LBD27 to control pollen development in *Arabidopsis*. *Plant J* 2015; 81(5): 794-809.
  - 13 Evans MM. The indeterminate gametophyte1 gene of maize encodes a LOB domain protein required for embryo Sac and leaf development. *Plant Cell* 2007; 19(1): 46-62.
  - 14 Tang H, Bowers JE, Wang X, Ming R, Alam M, Paterson AH. Synteny and collinearity in plant genomes. *Science* 2008; 320(5875): 486-8.
  - 15 Kong Y, Peng X, Jing X, Chen LX, Li LG, Li X. Decipher the ancestry of the plant-specific LBD, gene family. *BMC Genomics* 2017; 18(1): 951.
  - 16 Lin WC, Shuai B, Springer PS. The *Arabidopsis* LATERAL ORGAN BOUNDARIES-domain gene ASYMMETRIC LEAVES2 functions in the repression of KNOX gene expression and in adaxial-abaxial patterning. *Plant Cell* 2003; 15(10): 2241-52.
  - 17 Xu B, Li Z, Zhu Y, Wang H, Ma H, Dong A, *et al.* *Arabidopsis* genes AS1, AS2, and JAG negatively regulate boundary-specifying genes to promote sepal and petal development. *Plant Physiol* 2008; 146(2): 566-75.
  - 18 Li C, Zhu S, Zhang H, Chen L, Cai M, Wang J, *et al.* OsLBD37 and OsLBD38, two class II type LBD proteins, are involved in the regulation of heading date by controlling the expression of Ehd1 in rice. *Biochem Biophys Res Commun* 2017; 486(3): 720-25.
  - 19 Okushima Y, Fukaki H, Onoda M, Theologis A, Tasaka M. ARF7 and ARF19 regulate lateral root formation via direct activation of LBD/ASL genes in Arabidopsis. *Plant Cell* 2007; 19(1): 118-30.
  - 20 Djeu G, Shelton C, Maganzini A. Crown rootless1, which is essential for crown root formation in rice, is a target of an auxin response factor in auxin signaling. *Plant Cell* 2005; 17(5): 1387-96.
  - 21 Taramino G, Sauer M, Stauffer JJ, Multani D, Niu X, Sakai H, *et al.* The maize (*Zea mays* L.) RTCS gene encodes a LOB domain protein that is a key regulator of embryonic seminal and post-embryonic shoot-borne root initiation. *Plant J* 2010; 50(4): 649-59.
  - 22 Sugimoto K, Jiao Y, Meyerowitz EM. *Arabidopsis* regeneration from multiple tissues occurs via a root development pathway. *Dev Cell* 2010; 18(3): 463-71.
  - 23 孙贝贝, 刘杰, 葛亚超, 盛李宏, 陈吕琴, 胡小梅, 等. 植物再生的研究进展. 科学通报(Sun Beibei, Liu Jie, Ge Yachao, Sheng Lihong, Chen Lüqin, Hu Xiaomei, *et al.* Recent progress on plant regeneration. *Chinese Science Bulletin*) 2016; 61: 3887-902.
  - 24 Fan MZ, Xu CY, Xu K, Hu YX. LATERAL ORGAN BOUNDARIES DOMAIN transcription factors direct callus formation in *Arabidopsis* regeneration. *Cell Res* 2012; 22(7): 1169-80.
  - 25 Liu J, Sheng L, Xu Y, Li J, Yang Z, Huang H, *et al.* WOX11 and 12 are involved in the first-step cell fate transition during de novo root organogenesis in *Arabidopsis*. *Plant Cell* 2014; 26(3): 1081-93.
  - 26 Soyano T, Thitamadee S, Machida Y, Chua NH. ASYMMETRIC LEAVES2-LIKE19/LATERAL ORGAN BOUNDARIES DOMAIN30 and ASL20/LBD18 regulate tracheary element differentiation in *Arabidopsis*. *Plant Cell* 2008; 20(12): 3359-73.
  - 27 Yamaguchi M, Demura T. VND-INTERACTING2, a NAC domain transcription factor, negatively regulates xylem vessel formation in *Arabidopsis*. *Plant Cell* 2010; 22(4): 1249-63.
  - 28 Yordanov YS, Busov V. Boundary genes in regulation and evolution of secondary growth. *Plant Signal Behav* 2011; 6(5): 688-90.
  - 29 Yordanov YS, Regan S, Busov V. Members of the LATERAL ORGAN BOUNDARIES DOMAIN transcription factor family are involved in the regulation of secondary growth in *Populus*. *Plant Cell* 2011; 22(7): 3662-77.
  - 30 Lu Q, Shao F, Macmillan C, Wilson IW, van der Merwe K, Hussey SG, *et al.* Genomewide analysis of the lateral organ boundaries domain gene family in *Eucalyptus grandis* reveals members that differentially impact secondary growth. *Plant Biotechnol J* 2018; 16(1): 124-36.
  - 31 Hu Y, Zhang J, Jia H, Sosso D, Li T, Frommer WB, *et al.* Lateral organ boundaries 1 is a disease susceptibility gene for citrus bacterial canker disease. *Proc Natl Acad Sci USA* 2014; 111(4): E521-9.
  - 32 Zhang J, Huguet-Tapia JC, Hu Y, Jones J, Wang N, Liu S, *et al.* Homologs of CsLOB1 in citrus function as disease susceptibility genes in citrus canker. *Mol Plant Pathol* 2017; 18(6): 798-810.
  - 33 Pereira AL, Carazzolle MF, Abe VY, Oliveira ML, Domingues MN, Silva JC, *et al.* Identification of putative TAL effector targets of the citrus canker pathogens shows functional convergence underlying disease development and defense response. *BMC Genomics* 2014; 15: 157.
  - 34 Lavenus J, Goh T, Roberts I, Guyomarc HS, Lucas M, De S,

- et al.* Lateral root development in *Arabidopsis*: fifty shades of auxin. *Trends Plant Sci* 2013; 18(8): 450-58.
- 35 Gil JF, Liebe S, Thiel H, Lennefors BL, Kraft T, Gilmer D, *et al.* Massive up-regulation of LBD transcription factors and EXPANSINS highlights the regulatory programs of rhizomania disease. *Molecular Plant Pathol* 2018; 19(10): 2333-48.
- 36 Cao H, Liu CY, Liu CX, Zhao YL, Xu RR. Genomewide analysis of the lateral organ boundaries domain gene family in *Vitis vinifera*. *J Genet* 2016; 95(3): 1-12.
- 37 Oh SA, Park KS, Twell D, Park SK. The SIDECAR POLLEN gene encodes a microspore-specific LOB/AS2 domain protein required for the correct timing and orientation of asymmetric cell division. *Plant J* 2010; 64(5): 839-50.
- 38 Rubin G, Tohge T, Matsuda F, Saito K, Scheible WR. Members of the LBD family of transcription factors repress anthocyanin synthesis and affect additional nitrogen responses in *Arabidopsis*. *Plant Cell* 2009; 21(11): 3567-84.
- 39 Zhou LL, Shi MZ, Xie DY. Regulation of anthocyanin biosynthesis by nitrogen in TTG1-GL3/TT8-PAP1-programmed red cells of *Arabidopsis thaliana*. *Planta* 2012; 236(3): 825-37.
- 40 Mangeon A, Bell EM, Lin W, Jablonska B, Spromger PS. Misregulation of the LOB domain gene DDA1 suggests possible functions in auxin signalling and photomorphogenesis. *J Exp Bot* 2011; 62(1): 221-33.
- 41 Dharmasiri N, Dharmasiri S, Estelle M. The F-box protein TIR1 is an auxin receptor. *Nature* 2005; 435(7041): 441-45.
- 42 Dharmasiri N, Dharmasiri S, Weijers D, Lechner E, Yamada M, Hobbie L, *et al.* Plant development is regulated by a family of auxin receptor F box proteins. *Dev Cell* 2005; 9(1): 109-19.
- 43 Zhao Y, Hu Y, Dai M, Huang L, Zhou DX. The WUSCHEL-related homeobox gene WOX11 is required to activate shoot-borne crown root development in rice. *Plant Cell* 2009; 21(3): 736-48.
- 44 Sheng L, Hu X, Du Y, Zhang G, Huang H, Scheres B, *et al.* Non-canonical WOX11-mediated root branching contributes to plasticity in *Arabidopsis* root system architecture. *Development* 2017; 144(17): 3126-33.
- 45 Williams L, Zhao JN, Morozova N, Li Y, Avivi Y, Grafi G. Chromatin reorganization accompanying cellular dedifferentiation is associated with modifications of histone H3, redistribution of HP1, and activation of E2F-target genes. *Dev Dyn* 2003; 228(1): 113-20.
- 46 Lee K, Park OS, Seo PJ. *Arabidopsis* ATXR2 deposits H3K-36me3 at the promoters of LBD genes to facilitate cellular dedifferentiation. *Sci Signal* 2017; 10(507): eaan0316.
- 47 Ikeuchi M, Sugimoto K, Iwase A. Plant callus: mechanisms of induction and repression. *Plant Cell* 2013; 25(9): 3159-73.
- 48 Kerstetter RA, Poethig RS. The specification of leaf identity during shoot development. *Annu Rev Cell Dev Biol* 1998; 14: 373-98.
- 49 Lee K, Seo PJ. Dynamic Epigenetic Changes during Plant Regeneration. *Trends Plant Sci* 2018; 23(3): 235-47.
- 50 Ori N, Eshed Y, Chuck G, Bowman JL, Hake S. Mechanisms that control knox gene expression in the *Arabidopsis* shoot. *Development* 2000; 127: 5523-32.
- 51 Semiarti E, Ueno Y, Tsukaya H, Iwakawa H, Machida C, Machida Y. The ASYMMETRIC LEAVES2 gene of *Arabidopsis thaliana* regulates formation of a symmetric lamina, establishment of venation and repression of meristem-related homeobox genes in leaves. *Development* 2001; 128(10): 1771-83.
- 52 Borghi L, Bureau M, Simon R. *Arabidopsis* JAGGED LATERAL ORGANS is expressed in boundaries and coordinates KNOX and PIN activity. *Plant Cell* 2007; 19(6): 1795-808.
- 53 Lin WC, Shuai B, Springer PS. The *Arabidopsis* LATERAL ORGAN BOUNDARIES-Domain gene ASYMMETRIC LEAVES2 functions in the repression of KNOX gene expression and in adaxial-abaxial patterning. *Plant Cell* 2003; 15(10): 2241-52.
- 54 Meng LS, Cao XY, Liu MQ, Jiang JH. The antagonistic or synchronous relationship between ASL/LBD and KNOX homeobox members. *Biologia* 2017; 72(5): 486-93.
- 55 Esau K. *Anatomy of seed plants*, 2nd ed. New York: Royal Botanical Society of Belgium 1977.
- 56 Fisher K, Turner S. PXY, a receptor-like kinase essential for maintaining polarity during plant vascular-tissue development. *Curr Biol* 2007; 17(12): 1061-66.
- 57 Shauni M. Investigating a feed-forward loop of transcription factors that acts in plant vascular development. Durham University (master's thesis), 2018.
- 58 Xu L, Xu Y, Dong AW, Sun Y, Pi LM, Xu YQ, Huang H, *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 leaf adaxial identity. *Development* 2003; 130: 4097-107.