

基因调控植物花器官发育的研究进展

杜朝金^{1,2}, 张汉尧¹, 罗心平², 宋云连², 毕珏², 王跃全², 张惠云²

(¹西南林业大学林学院, 昆明 650224; ²云南省农业科学院热带亚热带经济作物研究所, 保山 678000)

摘要: 花作为被子植物的繁殖器官, 是植物的重要组成部分, 也是研究植物进化、分类的重要依据。花器官的发育受到外部环境和内部生理等多种因素的影响, 不同物种或同一物种间出现不同的性状, 基因作为其中的关键因子, 在整个过程中发挥着重要作用, 其在花发育调控中的作用一直都是大家研究的热点。花器官的花萼、花冠、雄蕊、雌蕊、胚珠五轮结构分别受到AE花发育模型中A、B、C、D、E五类基因的调控, 这些基因在花器官发育过程中形成了一个复杂的基因调控网络。各类基因的表达或沉默均会导致花器官的结构发生改变, 但不同的物种之间又存在差异。本研究综述了MADS-box、AP2/ERF基因家族相关成员AP1、AP2、AP3、PI、AG、SEP、AGL6、SHP、STK及其他基因NAP、SPL、TGA、PAN、WOX等在花器官建成中的调控作用, 从分子水平解析了基因在花器官发育中的影响, 为进一步深入了解基因在各植物花器官发育调控中的作用提供参考。

关键词: 花器官; 基因调控; MADS-box; AP2/ERF; NAP

Progress in Gene Regulation of Plant Floral Organ Development

DU Chaojin^{1,2}, ZHANG Hanyao¹, LUO Xinping², SONG Yunlian², BI Jue², WANG Yuequan², ZHANG Huiyun²

(¹College of Forestry, Southwest Forestry University, Kunming 650224; ²Institute of Tropical Subtropical

Economic Crops, Yunnan Academy of Agricultural Sciences, Baoshan 678000)

Abstract: As the reproductive organ of angiosperms, the flowers are a vital part of plants and a prime basis for the study of plant evolution and classification. The development of the floral organ is affected by a variety of factors, such as the external environment and internal physiology, leading to different traits in different species or among the same species, and genes, as the key factors therein, play a vital role in the whole process, and the role of their genes in the regulation of floral development has been a hot topic of research. The five whorls of structures of the calyx, corolla, stamen, pistil, and ovule of the floral organ are regulated by five categories of genes, A, B, C, D, and E, in the AE model of floral development, and these genes form a complex gene regulatory network in the process of floral organ development. The expression or silencing of each category of genes leads to structural changes in the floral organs, but there are differences among different species. In this paper, we reviewed the regulatory roles of MADS-box, AP2/ERF gene family members AP1, AP2, AP3, PI, AG, SEP, AGL6, SHP, STK, and other genes such as NAP, SPL, TGA, PAN, and WOX in the construction of floral organs, and the effects of genes in the development of floral organs at the molecular level were analyzed. The influence of genes on floral organ development at the molecular level was also analyzed. This study provides a

收稿日期: 2023-08-11 修回日期: 2023-09-14 网络出版日期: 2023-10-12

URL: <https://doi.org/10.13430/j.cnki.jpgr.20230811001>

第一作者研究方向为林木遗传育种, E-mail: 2206019867@qq.com

通信作者: 张惠云, 研究方向为荔枝龙眼育种、栽培生理研究与品种、技术推广, E-mail: ynkzmzhy@163.com

基金项目: 云南省创新引导与科技型企业培育计划 (202204BI090021); 国家重点研发计划 (2022YFD1601806); 国家现代农业产业技术体系资助项目 (CARS-32)

Foundation projects: Yunnan Province Innovation Guidance and Technology-based Enterprise Cultivation Program (202204BI090021); National Key R&D Program (2022YFD1601806); National Modern Agricultural Industrial Technology System Funding Program (CARS-32)

reference for further understanding the role of genes in the regulation of floral organ development in various plants.

Key words: floral organ; gene regulation; *MADS-box*; *AP2/ERF*; *NAP*

花作为种子植物特有的繁殖器官,是植物重要的组成部分,决定植物是否能形成果实和种子。完整的花由花萼、花冠、雄蕊、雌蕊、胚珠五轮结构组成,但杜仲、垂柳等部分植物的花却只有雄蕊或雌蕊,雪球荚蒾只有花萼和花瓣,桑树则没有花瓣^[1]。花器官发育是一个极为复杂的过程,受到内部生理和外部环境的双重影响,随着第一个与花发育相关的基因 *Mission Area Deficiency Statement-box* (*MADS-box*) 在拟南芥中被克隆,花器官发育基因调控逐渐成为研究的热点。整个花器官发育受制于多基因的相互作用,这些基因除了主要的 AE 花器官发育模型基因外,还有部分辅助性基因,在花器官发育过程中形成了一个庞大、复杂的表达调控网络。本研究概括了 *Apetala1* (*AP1*)、*Apetala2* (*AP2*)、*Apetala3* (*AP3*)、*Pistillata* (*PI*)、*Agamous* (*AG*)、*Sepallata* (*SEP*)、*Agamous-like6* (*AGL6*)、*NAC-like*、*Activated by AP3/PI* (*NAP*)、*Squamosa-promoter binding protein-like* (*SPL*)、*TGACG motif-binding factor* (*TGA*)、*Perianthia* (*PAN*)、*Wuschel-related Homeobox* (*WOX*)、*Seedstick-like* (*STK*)、*Shatterproof* (*SHP*) 等基因在植物花器官发育中的调控作用,为进一步研究基因调控各种植物开花的相关研究提供依据。

1 植物花器官发育模型

花器官发育模型最先是在 20 世纪 90 年代初,

由 Coen 等^[2]和 Meyerowitz^[3]在拟南芥和金鱼草的研究中提出来的,即花发育的 ABC 模型^[4],该模型使人们对花的结构、发育过程和调控机制有了一定的认识。随后,Colombo 等^[5]在矮牵牛中又发现了能控制胚珠发育的 D 类基因,进而提出了 ABCD 模型。随着研究的深入,Theissen 等^[6]于 2001 年提出了花发育的 ABCDE 或 AE 模型,是现在应用的最新花发育模型。在 ABCDE 模型中,A 类基因主要控制花萼、花冠两轮花器官的发育;B 类基因控制花冠、雄蕊两轮花器官的发育,在少数植物中还影响花萼的发育(如郁金香);C 类基因控制雄蕊、雌蕊和胚珠三轮花器官的发育,部分植物中则只控制雄蕊和雌蕊两轮结构;D 类基因控制胚珠的发育^[1],E 类基因参与每轮花发育过程中花器官的形成,并与 A、B、C 类基因组成“四聚体模型”的复合体(图 1^[7])。AE 模型能够解释大多数双子叶植物的花发育现象,而单子叶植物中的同源基因表达结果也证明,AE 模型在单子叶禾本科植物中同样适用,其外稃和浆片相当于双子叶植物中的花萼和花瓣,但在非禾本科单子叶植物中,AE 模型又存在一定差异^[1]。在 AE 模型中,5 类基因协同作用于花器官的 5 轮结构,每类基因的突变均会导致花的形态发生异常(表 1)。

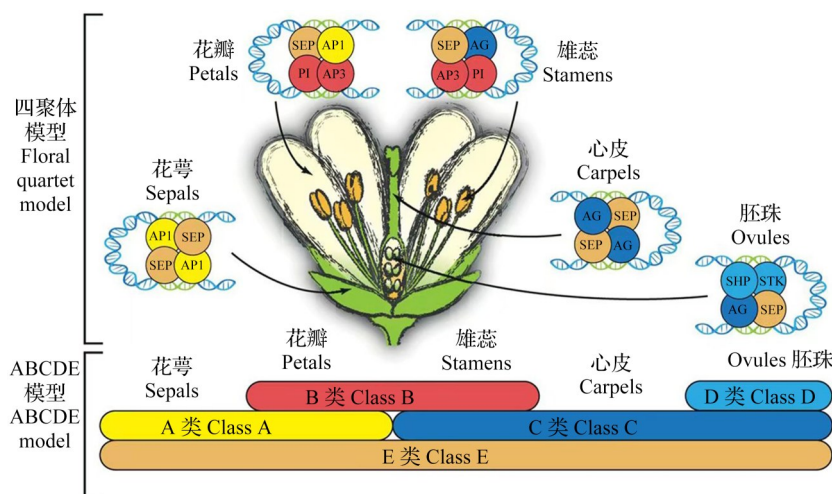


图1 植物的花发育ABCDE模型及四聚体模型^[7]

Fig.1 ABCDE model and tetramerization model of flower development in plants^[7]

表1 ABCDE类基因功能及相关突变体表型
Table 1 ABCDE class gene function and mutants phenotype

基因类型 Gene classes	基因成员 Gene members	主要功能 Main features	突变体表型 Mutant phenotype
A类 Class A	<i>AP1</i>	决定花分生组织的形成及萼片、花瓣花器官原基的发生	强突变体萼片不发育或转化成叶状,中、弱突变体花瓣常退化为叶、雄蕊和心皮的特征
A类 Class A	<i>AP2</i>	与 <i>AP1</i> 一起决定萼片和花瓣两轮花器官原基的发生	由外向内出现心皮-雄蕊-雌蕊-心皮的四轮花器官结构
B类 Class B	<i>AP3</i> 、 <i>PI</i>	<i>AP3</i> 和 <i>PI</i> 共同调控花瓣和雄蕊的发育	花瓣和雄蕊分别转化成萼片和心皮,强 <i>AP3</i> 突变体会出现一个扩大的中央雄蕊,无花瓣结构
C类 Class C	<i>AG</i>	调控雄蕊和心皮发育	花变成萼片-花瓣-花瓣-萼片-萼片的五轮结构,部分植物胚珠突变成一朵只有花瓣的小花
D类 Class D	<i>STK</i> 、 <i>SHP1/2</i>	调控胚珠发育	花变成萼片-花瓣-雄蕊-雌蕊结构,部分胚珠退化成叶状或心皮状
E类 Class E	<i>SEP1/2/3/4</i>	花器官发育辅助因子,参与五轮花器官的发育	<i>sep1sep2sep3sep4</i> 四突变体使得花的五轮结构都变成叶状结构, <i>sep1sep2 sep3</i> 三突变体则出现五轮结构转变为萼片

2 AE花器官模型在花发育中的作用

2.1 A类基因在花发育中的作用

A类基因主要包括*AP1*和*AP2*。*AP1*作为*MADS-box*家族中的A类基因,既是花分生组织的特征基因,又是花器官形态特征基因,在花器官发育过程中与*AP2*基因相互作用可使萼片和花瓣特异化,同时还能激活B类基因,其编码的蛋白属于转录激活因子,通过与特定的DNA序列相结合来调控基因的表达^[8]。*AP2*基因则编码AP2/EREBP转录因子家族蛋白,在植物营养、生殖器官中均有

表达^[5],在生殖器官中主要参与萼片和花瓣的发育及抑制C类基因功能^[9],其中具有miR172靶位点突变植物的花表现出分生组织扩大、雄蕊过量的表型,*AP2*功能的缺失会导致雄蕊取代花瓣,异位表达则会导致花朵出现重瓣现象^[10]。在拟南芥中,转基因拟南芥植株中*RcAP2*的过表达使得雄蕊向花瓣转化,从而增加花瓣的数量,而沉默*RcAP2*会使花瓣的数量减少^[11]; *AP1*及其同源基因的异位表达则会导致拟南芥提前开花^[12]。但在不同的物种中*AP1*、*AP2*基因的表达和功能存在差异(表2)。

表2 *AP1*、*AP2*基因在花发育中的作用
Table 2 Role of *AP1* and *AP2* gene in floral development

物种 Species	功能描述 Function description	参考文献 Reference
月季 <i>Rosa chinensis</i>	<i>RcAP1</i> 基因使花序分生组织向花分生组织转变,使其提前开花,在花器官发育中调控萼片的形成	[13]
山茶 <i>Camellia japonica</i> L.	<i>CjAP2</i> 参与萼片瓣化过程,导致山茶花出现重瓣现象	[14]
矮牵牛 <i>Petunia hybrida</i> (Hook.) E. Vilm.	转基因矮牵牛R ₀ 代植株表现出提前且持续不断开花的特性	[15]
苹果、兰花 <i>Malus pumila</i> Mill.、 <i>Cymbidium</i> ssp.	苹果 <i>MdMADS2</i> 和兰花 <i>OMADS1</i> 基因转入烟草中均使烟草出现提前开花、花器官发生变化的现象	[16-17]
大豆 <i>Glycine max</i> (L.) Merr.	烟草中过表达大豆 <i>GmAP1</i> 基因可促进烟草提早开花,并参与花器官的特化,影响花分生组织的形成	[18]
拟南芥 <i>Arabidopsis thaliana</i>	<i>CtMADS24</i> 过表达导致部分花发育特征基因上调表达,从而缩短开花时间,而沉默株系开花时间明显延迟	[19]
麝香百合 <i>Lilium longiflorum</i> Thumb.	<i>LMADS5</i> 、 <i>LMADS6</i> 、 <i>LMADS7</i> 3个基因过表达均会使植株提前开花,同源异型转化表现出萼片心皮化、花瓣雄蕊化	[20]
白桦 <i>Betula platyphylla</i> Suk	<i>BpAP1</i> 基因过表达会使白桦出现早花现象,且影响许多开花相关基因的表达及二萜化合物的合成;遗传了 <i>BpAP1</i> 基因的白桦子代仍然呈现出提前开花结实的表型,转 <i>BpAP1</i> 基因的烟草也出现早花性状	[21-22]

表 2 (续)

物种 Species	功能描述 Function description	参考文献 Reference
梅花 <i>Prunus mume</i>	将 <i>PmAG</i> 超量表达载体转入野生型拟南芥后,转基因植株花瓣和雄蕊退化,花序和荚果出现败育现象	[23]
草莓 <i>Fragaria × ananassa</i> Duch.	转基因株系早花明显,花器官异常,不能形成种子;同时营养生长受到抑制,出现植株个体矮小,莲座叶数目减少	[24]
欧洲慈姑 <i>Sagittaria sagittifolia</i> L.	<i>SsAP2</i> 过量表达使欧洲慈姑开花时间延迟、花瓣数量增加	[25]
挪威云杉 <i>Picea abies</i>	<i>PaAPETALA2-LIKE2(AP2L2)</i> 过量表达导致拟南芥雌蕊和雄蕊数目增加,并推迟开花时间,在拟南芥 <i>ap1</i> 突变体中可决定花瓣特征。在矮牵牛中的表达信号强度在苞叶、萼片、花瓣、子房壁等器官外层中的表达随着器官成熟逐渐降低,具有时空性	[26]

2.2 B类基因在花发育中的作用

AP3、*PI* 作为 *MADS-box* 家族中的 B 类基因,是编码花发育的重要调控因子,在花的雄蕊、花瓣发育过程中发挥着重要作用。*AP3* 基因的启动子为花器官特异表达的启动子,在花瓣和雄蕊细胞形成过程中具有重要意义^[27],*PI* 基因则通过其转录因子与相应的 DNA 区域结合从而调控花瓣和雄蕊的发育^[28],在拟南芥中,*PI* 在花瓣和雄蕊中表达,并在确定花瓣、雄蕊身份中起着重要作用^[29],*AP3*、*PI* 基因在其他物种花器官发育中的作用也逐渐被发现和

验证(表 3)。

2.3 C类基因在花发育中的作用

AG 作为 *MIKC^c* 型 *MADS-box* 家族中的 C 类基因,不仅控制雄蕊、心皮的分化和发育,还调控花分生组织的终止^[41-42]。Yanofsky 等^[41]对拟南芥进行 T-DNA 插入突变技术的研究,最终获得了 *AG* 突变的重瓣拟南芥;Sage-Ono 等^[43]也对牵牛花进行基因嵌合技术研究,并成功诱导出重瓣牵牛花。近年来,*AG* 在其他物种花发育调控中的作用也得到验证(表 4)。

表 3 *AP3*、*PI* 基因在花发育中的作用

Table 3 Role of *AP3* and *PI* gene in floral development

物种 Species	功能描述 Function description	参考文献 Reference
拟南芥 <i>Arabidopsis thaliana</i>	将拟南芥 <i>PI</i> 基因 <i>AtPI</i> 转移到烟草,烟草的花器官明显出现花冠变小、雄蕊变短、果实和子房异常等现象	[29-30]
金丝楸 <i>Catalpa bungei</i> C. A. Mey	<i>PI</i> 基因 <i>CabuPI</i> 转移到拟南芥中,转 35S: <i>CabuPI</i> 基因的拟南芥产生了正常的花瓣和不同数量的雄蕊	[31]
五峰玉兰 <i>Magnolia wufengensis</i> L. Y. Ma et L. R. Wang	<i>MAwuPI</i> 基因仅在花被片和雄蕊中表达,参与五峰玉兰雄蕊发育,该基因在拟南芥 <i>pi-1</i> 突变体中异位表达可使第三轮花器官呈现花丝状	[32]
惠兰 <i>Cymbidium faberi</i> Rolfe	<i>HoPI</i> 在所有花器官中广泛表达,并能恢复拟南芥 <i>pi-1</i> 突变体的雄蕊和花瓣发育,但不能恢复雄蕊上花粉管的发育	[33]
麝香百合 <i>Lilium longiflorum</i> Thumb.	<i>LMADS8/9</i> 的异位表达可以挽救拟南芥 <i>pi-1</i> 突变体第二轮花瓣的发育,并使部分萼片转化为花瓣状	[34]
蝴蝶兰 <i>Phalaenopsis aphrodite</i> Rchb. f.	<i>PI-like</i> 基因 <i>PeMADS6</i> 在拟南芥中过表达会导致拟南芥萼片向花瓣转化	[35]
苹果 <i>Malus pumila</i> Mill.	<i>MdPI</i> 的过表达也出现萼片转化为花瓣的现象,野生型苹果花药的长度与柱头的长度相似,而转基因苹果表现出花药长是柱头长度的 1/2	[36]
荞麦 <i>Fagopyrum esculentum</i> Moench	荞麦 <i>AP3</i> 基因 <i>FaesAP3</i> 在拟南芥中过表达时,植株外轮短雄蕊变为花瓣状,内轮长雄蕊出现花丝状	[37]
蒺藜苜蓿 <i>Medicago truncatula</i>	降低 <i>MtNMH7(RNAi-MtNMH7)</i> 的表达量会导致植株出现轻微的花瓣形状缺陷和雄蕊心皮样等现象, <i>MtTomato MADS6(TM6)</i> 表达量的减少则会导致部分雄蕊分化为花药和花丝,但不会产生花粉粒,当 <i>MtTM6</i> 完全丧失表达时,出现所有花药完全转化为心皮的现象	[38]
芸薹属植物 <i>Brassica</i> L. Plants	<i>AP3</i> 基因,该基因功能的丧失也出现雄蕊向心皮转化的趋势	[39]
枇杷 <i>Eriobotrya japonica</i> (Thunb.) Lindl.	将 <i>EjAP3</i> 突变体导入拟南芥中时,转基因植株出现花瓣变窄和雄蕊变绿的异常性状	[40]

表4 AG基因在花发育中的作用
Table 4 Role of the AG gene in floral development

物种 Species	功能描述 Function description	参考文献 Reference
玫瑰 <i>Rosa</i> ssp.	沉默玫瑰中 <i>AG</i> 的同源基因 <i>RhAG</i> 以及低温都会增加花瓣数量, 限制重瓣玫瑰 <i>RhAG</i> 的表达也得到了重瓣的玫瑰花	[44]
月季 <i>Rosa chinensis</i>	重瓣花中 <i>RhAG</i> 的表达量较单瓣花中低, 重瓣花中 <i>RhAG</i> 的表达域收缩, 进而形成花的雄蕊数量减少、花瓣数量增多的现象	[45]
仙客来 <i>Cyclamen persicum</i> Mill.	抑制仙客来中 <i>AG</i> 基因 <i>CpAG1</i> 的表达时, 花朵出现了10片花瓣的半重瓣型, 当同时抑制 <i>CpAG1/2</i> 表达时, 出现40片花瓣的重瓣型花朵	[46]
金露梅、扶桑 <i>Potentilla fruticosa</i> L.、 <i>Hibiscus rosa-sinensis</i> L.	金露梅和扶桑中也得到C类基因表达范围收缩会导致雄蕊转化成花瓣, 从而使花朵出现重瓣现象	[47]
豌豆 <i>Pisum sativum</i> L.	沉默豌豆 <i>PsAGs</i> 基因后, 豌豆的花出现雄蕊花瓣化、心皮开裂的表型, 而且内生出一朵不完整的小花	[48]
菊花 <i>Chrysanthemum morifolium</i> Ramat.	通过敲除 <i>CAG1s</i> 、 <i>CAG2s</i> 基因发现, 菊花出现多花瓣的表型, 管状和舌状花的生殖器官均会转化为管状或舌状的花瓣	[49]
梅花 <i>Prunus mume</i>	梅花 <i>PmAG</i> 参与多个营养器官的生长发育过程, 拟南芥中过表达梅花 <i>PmAG</i> 基因时, 转基因的拟南芥植株花瓣变小, 雄蕊和雌蕊明显膨大	[23]

2.4 D类基因在花发育中的作用

在花发育AE模型中,D类基因 *STK* 及 *SHP1/2* (*SHATTERPROOF1/2*) 主要控制胚珠的发育, 胚珠是雌配子体发育的重要结构, 受精后产生种子^[50]。在拟南芥中, *STK* 基因主要在子房中表达, 参与调控胚珠和种子的发育, *stk*、*shp1*、*shp2* 和 *stkshp1shp2* 三重突变体均会使正常发育的胚珠转变为心皮状或叶状^[50]。重瓣樱花‘普贤像’ *STK* 同源基因 *PrseSTK* 在花萼、雄蕊和雌蕊中表达, 其在花萼中异位表达导致重瓣樱花萼筒上着生异位子房, 进而参与调控樱花单瓣与重瓣花的形态差异^[51]。蝴蝶兰 *phSTK* 基因主要在蕊柱、子房和胚珠中表达, 而且胚珠中的表达量最高, 并随着子房发育表达水平逐渐升高。 *PhSTK* 基因在退化雄蕊瓣化突变体的蕊柱中表达水平显著降低, 但在子房中的表达水平显著升高, 在侧瓣雄化突变体中, *PhSTK* 基因的表达水平在蕊柱和子房中均显著升高^[52]。文心兰 *STK* 同源基因 *EpMADS23* 在合蕊柱中的表达量显著高于其他花器官组织^[53], 小屿蝴蝶兰 *STK-like* 基因

PeMADS7 则仅在合蕊柱中表达, 且表达时间相对较晚, 转 *PeMADS7* 基因拟南芥表现出早花、叶片向上弯曲以及种子不育增加等现象^[54]。春兰 *CygoSTK* 基因主要在唇瓣、花粉团、合蕊柱和子房中表达, 在子房中的表达量显著地高于其他花器官, 表明 *CygoSTK* 基因对春兰子房的形成起着重要的调控作用^[55]。 *ZmSTK2* 基因的突变会使玉米花粉的萌发率显著降低, 与野生型花粉相比较, 突变体 *S11* 时期花粉中淀粉粒减少, 脂质体的数量显著增加^[56]。

2.5 E类基因在花发育中的作用

SEP (*SEPALATA*) 属于AE模型中的E类基因, 主要参与调控花萼、花瓣、雄蕊和雌蕊的发育, 在拟南芥中, *SEP* 基因 *SEP1/2/3/4* 与A、B、C类基因共同调控花瓣、雄蕊和心皮的发育^[57], *SEP* 与A、B、C类基因同时表达形成的蛋白复合体可将营养叶转变为花器官, 从而缩短植物的营养生长期, 进而影响开花时间^[58]。随着广大学者的深入研究, *SEP* 基因相继在其他物种中被克隆, 并对其进行功能的验证(表5)。

表5 SEP基因在花发育中的作用
Table 5 Role of the SEP gene in floral development

物种 Species	功能描述 Function description	参考文献 Reference
小麦 <i>Triticum aestivum</i> L.	将小麦的 <i>SEP-like</i> 基因 <i>TaMADS1</i> 转移到拟南芥中, 拟南芥出现提前开花的现象, 而且改变了花器官的发育, 如: 萼片变成叶、花瓣和柱头的数目减少	[59]
拟南芥 <i>Arabidopsis thaliana</i>	拟南芥 <i>sep1sep2sep3sep4</i> 四突变体中, 4种花器官全部突变为叶状的结构, <i>sep1sep2sep3</i> 三突变体则突变为萼片状, 但除了 <i>AtSEP3</i> 的表达出现在花发育的后期外, <i>AtSEP1/2/4</i> 均在早期表达。 <i>SEP3</i> 突变会导致花的雄蕊数量显著减少, 雄蕊转化为丝状心皮结构或与心皮融合	[60]

表 5 (续)

物种 Species	功能描述 Function description	参考文献 Reference
甜樱桃 <i>Prunus avium</i> (L.)	<i>PavSEP</i> 与 <i>Pav Short Vegetative Phase(SVP)</i> 互作可促进成花转变	[61]
黄瓜 <i>Cucumis sativus</i> L.	黄瓜中也得到 <i>SEP</i> 与 <i>SHP</i> 基因互作来调控花器官的形成	[62]
菘蓝 <i>Isatis indigotica</i> Fortune	菘蓝中 <i>liSEP4</i> 可以与 <i>liSVP</i> 、 <i>liSHP2</i> 、 <i>liFruitfull(FUL)</i> 之间互作来调控开花时间和柱头、果实的发育	[63]
番茄 <i>Solanum lycopersicum</i> L.	抑制 <i>SEP1</i> 同源基因 <i>Tomato MADS29(TM29)</i> 导致番茄雄蕊和花瓣部分转化为萼片	[64]
水稻 <i>Oryza sativa</i> L.	<i>SEP</i> 基因 <i>OsMADS5/34</i> 可以调控水稻花序的分枝状态	[65]
梅花 <i>Prunus mume</i>	<i>PmSEP2</i> 和 <i>PmSEP3</i> 参与梅花雄蕊和雌蕊的形成, 而 <i>PmSEP4</i> 和 <i>PmSEP1/2</i> 之间两两互作, 却参与萼片的形成	[66]

3 其他基因在花器官发育调控中的作用

除了 AE 花发育模型相关基因外, *AGL6*、*NAP*、*SPL*、*TGA*、*PAN*、*WOX* 等基因在花发育中也起到一定的作用。 *AGL6* 基因是 *MADS-box* 家族的一个分支, 参与花分生组织分化、花器官和胚珠的调控^[67]。多个物种的 *AGL6* 同源基因转入拟南芥中均出现早花现象, 如文心兰 *AGL6* 同源基因 *OMADSI*^[16]、红花玉兰 *MawuAGL6* 基因^[68] 的转入都能促使拟南芥提前开花。 *SIAGL6* 基因参与番茄萼片、花瓣和心皮的发育, 沉默 *SIAGL6* 会使植株萼片出现不正常融合、花瓣变小且成淡绿色的现象, 在转 *SIAGL6* 基因的番茄中, 植株萼片发育相关基因 *Macrocalyx(MC)* 和 *AP2a/c* 的表达量均下调, AE 模型中的 C、D 和 E 类基因的表达也发生了改变^[69]。研究还表明, B、E 类基因和 *AGL6* 之间的相互调控是兰花花朵进化的主要原因^[70], B 类基因和 *AGL6* 蛋白形成 SP(OAP3-1/OAGL6-1/OPI) 和 L(OAP3-2/OAGL6-2/OPI) 复合物共同决定兰花唇瓣、萼片、花瓣的形成, 其中 SP 决定萼片和花瓣发育, L 则决定唇瓣发育^[71]。 Li 等^[72] 对卡特兰的研究表明, *AP3-1/3/4* 和 *AGL6-1* 组合参与卡特兰萼片的发育, *AP3-1/2/3/4* 和 *AGL6-1* 组合则参与花瓣的发育, *AP3-1/2/3/4* 和 *AGL6-2* 组合参与唇瓣的发育。 *AGL6* 与 *Floralbinding Protein2(FBP2)* 在矮牵牛的花瓣发育中起重要调控作用, 而且存在功能冗余, 突变体 *fbp2*、*fbp5*、*agl6* 等调控雄蕊发育, *fbp2* 突变体中花瓣的边缘和背面沿主脉处转化为绿色萼片状, 而且该现象在双突变体 *fbp2agl6* 中更明显, 甚至出现花冠变小、花瓣变绿的现象, *phag16fbp2* 双突变体则在花药顶部出现萼片/花瓣状结构, 有时还会出现柱头状结构^[73]。

Sablowski 等^[74] 对野生型拟南芥、35S::*antiNAP*

抑制表达株系和 35S::*NAP* 过表达株系的研究表明, 三者的花瓣、雄蕊表现出显著差异, 过表达株系比野生型的花瓣和雄蕊更短, 且产生不育花朵, 抑制表达株系比野生型的雄蕊短, 且花药不开裂。在拟南芥的花原基以及花分生组织中发现的 *AtSPL3* 基因可通过调控 *Fruitfull(FUL)*、*Leafy(LFY)* 和 *API* 基因来调节花器官转变, 促进植物提前开花^[75], *AtSPL4* 和 *AtSPL5* 主要调控 *FUL* 和 *Suppressor of Overexpression of CO 1(SOC1)* 参与调控花周期进程, 过表达 *AtSPL3/4/5/9/10* 均会使拟南芥提前进入生殖生长阶段^[76], 过表达 *AtSPL9* 可以显著缩短开花时间^[77]。 Zhang 等^[78] 在陆地棉的研究中也证实 *GhSPL3* 可以促进开花。 Shikata 等^[79] 的研究还发现 *AtSPL10* 转录受到抑制时花柄长度会缩短。陈晓博^[80] 在番茄中也得到 *LeSPL3* 参与花柄离区发育调控的结果。

PAN 是 *TGA* 家族中最为独特的一个基因, 该基因突变导致拟南芥形成 5 枚萼片、5 枚花瓣的表型^[81]。 *PAN* 能与 *Blade-on-petiole1/2(BOP1/2)2* 互作, *bop1/2* 双突变体表现出 5 个萼片的表型, 但三突变体 *bop1bop2pan* 并未出现更严重的异常表现, *PAN* 还能与 *ROXY1* 互作, 突变体 *roxy1-2* 花瓣平均为 2.5 瓣, 而双突变体 *roxy1-2pan* 则表现出 5 瓣的性状^[82]。 *TGA9* 与 *TGA10* 同样在花发育中发挥作用, 两者不仅序列相似, 而且具有相同的表达模式, 双突变体 *tga9/10* 与 *roxy1/2* 双突变体均出现花药发育缺陷的现象, 而且 *TGA9/10* 均能直接与 *ROXY1/2* 相互作用^[83], 沉默烟草中 *TGA2.1* 会使烟草雄蕊花瓣化^[84]。 *AtWOX13* 和 *AtWOX14* 均会影响拟南芥开花, *AtWOX13* 主要在花龄 13/14 的维管系统、柱头和雌蕊中表达, 开花后, 突变体 *wox14* 的雄蕊发育不全, 阻碍了授粉受精并且导致胚珠败育现象^[85]。研究还发现, *OsWOX13* 仅在雄性生殖器官发育的起始

阶段及成熟阶段的雌性器官中表达,过表达 *OsWOX13* 植株出现提前 7~10 d 开花的现象^[86],番茄 *WOX* 基因 *Uniflora* (*UF*) 也会影响花发育,*uf* 突变体的花瓣、心皮、雄蕊及侧生生长出现严重缺陷^[87]。在拟南芥中,过表达 *TaWuschel* (*WUS*) 的拟南芥植株比野生型开花时间早、花蕾数量增多、花瓣明显增加,但雌、雄蕊数量不变^[88]。随着分子生物学的不断发展,大量与花发育相关的基因被研究者发现并报道,基因调控各植物花器官发育的机理也逐渐清晰。

4 展望

花是植物的繁殖器官,花器官形态不仅是植物多样性的体现,也是对环境的适应,不同植物的花器官在生产实践中有不同的优势,如提高观赏价值、增强抗逆性、增加单位面积产量等。近年来,随着分子生物学的快速发展,转录组、基因组、代谢组、蛋白组等多组学研究的不断深入,与花发育调控相关基因的挖掘成为研究的热点,许多与花发育相关的基因被发现并报道。

对于木兰科、毛茛科、杜鹃花科、木犀科、兰科以及蔷薇科等绝大多数观花植物而言,花是观赏的重要部位,花瓣的数量、大小、颜色、形状以及开花的时间直接影响花的观赏价值,通过基因调控研究各观花植物的形态结构及开花时间,根据需求培育观赏价值更高的新品种是观赏性植物研究的重要途径;其次,花发育 AE 模型的研究表明,不同类型基因的缺失或表达会导致花器官 5 轮结构之间发生转化,可通过基因调控的方式改变花器官的结构,增加花瓣的数量来提高花的观赏价值。

花作为种子植物特有的繁殖器官,在植物传粉和受精、执行生殖功能中发挥着重要作用,对于大多数粮食、果树等经济作物而言,果实和种子的数量、质量才是价值的体现,而花的数量以及开花的时间决定当年的产量,在花数量得到保障的情况下,花的结构也是植物能否结实的关键,可通过开花相关基因之间的相互转化,增加雄蕊的数量来增加花粉量,提高授粉受精的概率,也可通过基因调控来转化健壮的雌蕊、胚珠,或是增强其在逆境下的耐受性;其次,如今极端天气频繁出现,通过调控开花的时间来躲避逆境或增加抗性也是今后经济作物研究的重要方向。

目前,基因调控花器官发育的功能研究在模式植物中较多,虽然也有很多学者研究了其他植物的

相关基因,但应用到生产实践中的相对较少,如何把科研成果从实验室带到生产实践中仍然是科研工作者需要解决的难题。

参考文献

- [1] 孟雨婷,黄晓晨,侯元同,邱念伟. 花的形态与花发育的 ABCDE 模型. 生物学杂志, 2017, 34(6): 105-107, 115
Meng Y T, Huang X C, Hou Y T, Qiu N W. The floral morphology and the ABCDE model of floral organ development. Journal of Biology, 2017, 34(6): 105-107, 115
- [2] Coen E S, Meyerowitz E M. The war of the whorls: Genetic interactions controlling flower development. Nature, 1991, 353(6339): 31-37
- [3] Meyerowitz E M. Plants and the logic of development. Genetics, 1997, 145(1): 5-9
- [4] 彭洁,刘引,武荣花,冯慧,谭媛,杨一鹏,张华. 重瓣花及其分子机制的研究进展. 中国农学通报, 2023, 39(19): 65-72
Peng J, Liu Y, Wu R H, Feng H, Chan Y, Yang Y P, Zhang H. Research progress of double flower and its molecular mechanism. Chinese Agricultural Science Bulletin, 2023, 39(19): 65-72
- [5] Colombo L, Franken J, Koetje E, van Went J, Dons H J, Angenent G C, van Tunen A J. The petunia *MADS-box* gene *FBP11* determines ovule identity. Plant Cell, 1995, 7(11): 1859-1868
- [6] Theissen G, Becker A, Di Rosa A, Kanno A, Kim J T, Münster T, Winter K U, Saedler H. A short history of *MADS-box* genes in plants. Plant Molecular Biology, 2000, 42(1): 115-149
- [7] Theissen G, Melzer R, Rümpler F. *MADS*-domain transcription factors and the floral quartet model of flower development: Linking plant development and evolution. Development, 2016, 143(18): 3259-3271
- [8] 何荆洲,范继征,曾艳华,李秀玲,卢家仕,卜朝阳. 蝴蝶兰“大辣椒”*APETALA1* 基因的克隆及表达. 北方园艺, 2021, 474(3): 83-90
He J Z, Fan J Z, Zeng Y H, Li X L, Lu J S, Bu Z Y. Molecular cloning and expression of *APETALA1* gene from phalaenopsis ‘Big Chili’. Northern Horticulture, 2021, 474(3): 83-90
- [9] Bendahmane M, Dubois A, Raymond O, Bris M L. Genetics and genomics of flower initiation and development in roses. Journal of Experimental Botany, 2013, 64(4): 847-857
- [10] Chen X. A microRNA as a translational repressor of *APETALA2* in *Arabidopsis* flower development. Science, 2004, 303: 2022-2025
- [11] Han Y, Tang A, Wan H, Zhang T, Cheng T, Wang J, Yang W, Pan H, Zhang Q. An *APETALA2* homolog, *RcAP2*, regulates the number of rose petals derived from stamens and response to temperature fluctuations. Frontiers in Plant Science, 2018, 9: 481

- [12] Mandel M A, Gustafson-Brown C, Savidge B, Yanofsky M F. Molecular characterization of the *Arabidopsis* floral homeotic gene *APETALA1*. *Nature*, 1992, 360: 273-277
- [13] 甄妮. 月季 A 类花器官发育基因的克隆与功能分析. 北京: 北京林业大学, 2017
Zhen N. Isolation and function analysis of class a genes related to flower development in roses. Beijing: Beijing Forestry University, 2017
- [14] 孙迎坤. 山茶花 *MADS-box* 家族 A 类和 C 类基因克隆及功能分析. 北京: 中国林业科学研究院, 2013
Sun Y K. Isolation and function analysis of class A and C genes of *MADS-box* family from *Camellia japonica*. Beijing: Chinese Academy of Forestry, 2013
- [15] 安利忻, 刘荣维, 陈章良, 李毅. 花分生组织决定基因 *API* 转化矮牵牛的研究. *植物学报*, 2001(1): 63-66
An L X, Liu R W, Chen Z L, Li Y. Studies on petunia hybrida transformed with flower-meristem-identity gene *API*. *Acta Botanica Sinica*, 2001(1): 63-66
- [16] Sung S K, Yu G H, An G. Characterization of *MdMADS2*, a member of the *SQUAMOSA* subfamily of genes, in apple. *Plant Physiology*, 1999, 120: 969-978
- [17] Hsu H F, Huang C H, Chou L H, Yang C H. Ectopic expression of an orchid (*Oncidium Gower Ramsey*) *AGL6-like* gene promotes flowering by activating flowering time genes in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell Physiology*, 2003, 44: 783-794
- [18] Chi Y, Huang F, Liu H, Yang S, Yu D. An *APETALA1-like* gene of soybean regulates flowering time and specifies floral organs. *Journal of Plant Physiology*, 2011, 168(18): 2251-2259
- [19] 王一非. 红花 *MADS-box* 基因家族生物信息学分析及 *CtMADS24* 调控功能研究. 长春: 吉林农业大学, 2022
Wang Y F. Bioinformatics analysis and *CtMADS24* regulation function of *MADS-box* gene family in *Carthamus tinctorius* L. Changchun: Jilin Agricultural University, 2022
- [20] Chen M K, Lin I C, Yang C H. Functional analysis of three lily (*Lilium longiflorum*) *APETALA1-like MADS box* genes in regulating floral transition and formation. *Plant Cell Physiology*, 2008, 49: 704-717
- [21] Huang H J, Chen S, Li H Y, Jiang J. Next-generation transcriptome analysis in transgenic birch overexpressing and suppressing *APETALA1* sheds lights in reproduction development and diterpenoid biosynthesis. *Plant Cell Reports*, 2015, 34(9): 1663-1680
- [22] 王朔, 黄海娇, 杨光, 姜静, 刘桂丰. 转基因白桦杂种 T_1 代的生长发育及 *API* 基因的遗传分析. 北京林业大学学报, 2016, 38(9): 1-7
Wang S, Huang H J, Yang G, Jiang J, Liu G F. Growth and developmental analysis of T_1 generation from *BpAPI* transgenic birch. *Journal of Beijing Forestry University*, 2016, 38(9): 1-7
- [23] 肖晨星. 梅花 *PmAG* 基因功能验证和重瓣候选基因的筛选. 武汉: 华中农业大学, 2021
Xiao C X. Functional analysis of *Prunus mume PmAG* and selection of candidate genes for double flower. Wuhan: Huazhong Agricultural University, 2021
- [24] 袁友泉, 李超超, 许馨月, 张志宏, 刘月学. 草莓 *FaAPI* 基因植物表达载体构建及在拟南芥中的超表达. 华中农业大学学报, 2015, 34(5): 13-18
Yuan Y Q, Li C C, Xu X Y, Zhang Z H, Liu Y X. Constructing *FaAPI* expression vector of strawberry and its ectopic-expression in *Arabidopsis*. *Journal of Huazhong Agricultural University*, 2015, 34(5): 13-18
- [25] Gao M, Jiang W, Lin Z, Lin Q, Ye Q, Wang W, Xie Q, He X, Luo C, Chen Q. SMRT and illumina RNA-Seq identifies potential candidate genes related to the double flower phenotype and unveils *SsAP2* as a key regulator of the double-flower trait in *Sagittaria sagittifolia*. *International Journal of Molecular Sciences*, 2022, 23(4): 2240
- [26] Maes T, Van de Steene N, Zethof J, Karimi M, D'Hauw M, Mares G, Van Montagu M, Gerats T. Petunia *Ap2-like* genes and their role in flower and seed development. *Plant Cell*, 2001, 13(2): 229-244
- [27] 董姬秀. 荷花 *APETALA3*、*LEAFY* 基因的克隆与表达分析. 郑州: 河南农业大学, 2014
Dong J X. Cloning and expression analysis of *APETALA3* and *LEAFY* gene in lotus. Zhengzhou: Henan Agricultural University, 2014
- [28] 蒋素华, 黄萍, 王默霏, 梁芳, 许申平, 崔波. 蓼脊兰 *MADS-box* 基因的克隆及表达载体构建. 华北农学报, 2017, 32(3): 65-69
Jiang S H, Huang P, Wang M F, Liang F, Xu S P, Cui B. Cloning and construction of expression vector of *MADS-box* gene from *Sedirea japonica*. *Acta Agriculturae Boreali-Sinica*, 2017, 32(3): 65-69
- [29] Irish V F. Evolution of petal identity. *Journal of Experimental Botany*, 2009, 60(9): 2517-2527
- [30] 刘轶, 郑唐春, 代丽娟, 刘彩霞, 王庆娜, 曲冠证. 拟南芥 *AtPAP1* 基因植物表达载体构建及在烟草中遗传转化分析. 植物生理学报, 2017, 53(7): 1199-1207
Liu Y, Zheng T C, Dai L J, Liu C X, Wang Q N, Qu G Z. Construction of plant expression vector and genetic transformation analysis of *Arabidopsis thaliana AtPAP1* gene in *Nicotiana tabacum*. *Plant Physiology Journal*, 2017, 53(7): 1199-1207
- [31] Jing D, Xia Y, Chen F, Wang Z, Zhang S, Wang J. Ectopic expression of a *Catalpa bungei* (Bignoniaceae) *PISTILLATA* homologue rescues the petal and stamen identities in *Arabidopsis pi-1* mutant. *Plant Science*, 2015, 231: 40-51
- [32] Liu W, Shen X, Liang H, Wang Y, He Z, Zhang D, Chen F. Isolation and functional analysis of *PISTILLATA* homolog from *Magnolia wufengensis*. *Frontiers in Plant Science*, 2018, 9: 1743
- [33] Fei Y, Liu Z X. Isolation and characterization of the

- PISTILLATA* ortholog gene from *Cymbidium faberi* Rolfe. *Agronomy*, 2019, 9(8): 425
- [34] Chen M K, Hsieh W P, Yang C H. Functional analysis reveals the possible role of the C-terminal sequences and *PI* motif in the function of lily (*Lilium longiflorum*) *PISTILLATA* (*PI*) orthologues. *Journal of Experimental Botany*, 2012, 63(2): 941-961
- [35] Tsai W C, Lee P F, Chen H I, Hsiao Y Y, Wei W J, Pan Z J, Chuang M H, Kuoh C S, Chen W H, Chen H H. *PeMADS6*, a *GLOBOSA/PISTILLATA*-like gene in *Phalaenopsis equestris* involved in petaloid formation, and correlated with flower longevity and ovary development. *Plant Cell Physiology*, 2005, 46(7): 1125-1139
- [36] Yao J L, Xu J, Tomes S, Cui W, Luo Z, Deng C, Ireland H S, Schaffer R J, Gleave A P. Ectopic expression of the *PISTILLATA* homologous *MdPI* inhibits fruit tissue growth and changes fruit shape in apple. *Plant Direct*, 2018, 2(4): 15-19
- [37] Fang Z W, Qi R, Li X F, Liu Z X. Ectopic expression of *FaesAP3*, a *Fagopyrum esculentum* (Polygonaceae) *AP3* orthologous gene rescues stamen development in an *Arabidopsis ap3* mutant. *Gene*, 2014, 550(2): 200-206
- [38] Roque E, Serwatowska J, Cruz Rochina M, Wen J, Mysore K S, Yenush L, Beltrán J P, Cañas L A. Functional specialization of duplicated *AP3*-like genes in *Medicago truncatula*. *Plant Journal*, 2013, 73(4): 663-675
- [39] Zhang Y, Wang X, Zhang W, Yu F, Tian J, Li D, Guo A. Functional analysis of the two *Brassica AP3* genes involved in apetalous and stamen carpeloid phenotypes. *PLoS ONE*, 2011, 6(6): e20930
- [40] Jing D, Chen W, Shi M, Wang D, Xia Y, He Q, Dang J, Guo Q, Liang G. Ectopic expression of an *Eriobotrya japonica APETALA3* ortholog rescues the petal and stamen identities in *Arabidopsis ap3-3* mutant. *Biochemical and Biophysical Research Communications*, 2020, 523(1): 33-38
- [41] Yanofsky M F, Ma H, Bowman J L, Drews G N, Feldmann K A, Meyerowitz E M. The protein encoded by the *Arabidopsis* homeotic gene *agamous* resembles transcription factors. *Nature*, 1990, 346(6279): 35-39
- [42] Sieburth L E, Running M P, Meyerowitz E M. Genetic separation of third and fourth whorl functions of *AGAMOUS*. *Plant Cell*, 1995, 7(8): 1249-1258
- [43] Sage-Ono K, Ozeki Y, Hiyama S. Induction of double flowers in *Pharbitis nil* using a class-C MADS-box transcription factor with Chimeric REpressor gene-Silencing Technology. *Plant Biotechnology (Tokyo, Japan)*, 2011, 28(2): 153-165
- [44] Ma N, Chen W, Fan T, Tian Y, Zhang S, Zeng D, Li Y. Low temperature-induced DNA hypermethylation attenuates expression of *RhAG*, an *AGAMOUS* homolog, and increases petal number in rose (*Rosa hybrida*). *BMC Plant Biology*, 2015, 15: 237
- [45] 田亚然, 范天刚, 张钢, 李永红. 低温引起月季花朵过度重瓣化关键基因的表达及分析. *热带作物学报*, 2016, 37(6): 1147-1154
- Tian Y R, Fan T G, Zhang G, Li Y H. Expression and analysis of key genes of excessive double flowers in rose caused by low temperature. *Chinese Journal of Tropical Crops*, 2016, 37(6): 1147-1154
- [46] Tanaka Y, Oshima Y, Yamamura T, Sugiyama M, Mitsuda N, Ohtsubo N, Ohme-Takagi M, Terakawa T. Multi-petal cyclamen flowers produced by *AGAMOUS* chimeric repressor expression. *Scientific Reports*, 2013, 3: 2641
- [47] Bowman J L. Evolutionary conservation of angiosperm flower development at the molecular and genetic levels. *Journal of Biosciences*, 1997, 22(4): 515-527
- [48] 徐雷, 宋伟杰, 王利琳. 豌豆 *AGAMOUS* 同源基因功能的初步研究. *科学通报*, 2009, 54(20): 3207-3212
- Xu L, Song W J, Wang L L. Preliminary study on the functions of *AGAMOUS* homologous genes in *Pisum sativum*. *Chinese Science Bulletin*, 2009, 54(20): 3207-3212
- [49] Sasaki K, Yoshioka S, Aida R, Ohtsubo N. Production of petaloid phenotype in the reproductive organs of compound flowerheads by the co-suppression of class-C genes in hexaploid *Chrysanthemum morifolium*. *Planta*, 2021, 253(5): 100
- [50] Rodríguez-Cazorla E, Ortuño-Miquel S, Candela H, Bailey-Steinitz L J, Yanofsky M F, Martínez-Laborda A, Ripoll J J, Vera A. Ovule identity mediated by pre-mRNA processing in *Arabidopsis*. *PLoS Genetics*, 2018, 14(1): e1007182
- [51] 刘志雄, 于先泥. 日本晚樱同源异型基因 *PrseAP3* 的克隆及其在单瓣与重瓣花中的表达分析. *华中农业大学学报*, 2012, 31(5): 578-583
- Liu Z X, Yu X N. Cloning and expressing analysis of a floral homeotic gene *PrseAP3* from *Prunus lannesiana*. *Journal of Huazhong Agricultural University*, 2012, 31(5): 578-583
- [52] 袁秀云, 许申平, 张燕, 梁芳, 蒋素华, 牛苏燕, 崔波. 蝴蝶兰发育基因 *PhSTK* 的克隆及在突变体中的表达分析. *植物生理学报*, 2022, 58(8): 1565-1574
- Yuan X Y, Xu S P, Zhang Y, Liang F, Jiang S H, Niu S Y, Cui B. Cloning of the floral organ identity gene *PhSTK* from *Phalaenopsis* and its expression analysis in floral organ mutants. *Plant Physiology Journal*, 2022, 58(8): 1565-1574
- [53] Dirks-Mulder A, Butôt R, van Schaik P, Wijnands J W, van den Berg R, Krol L, Doebar S, van Kooperen K, de Boer H, Kramer E M, Smets E F, Vos R A, Vrijdaghs A, Gravendeel B. Exploring the evolutionary origin of floral organs of *Erycina pusilla*, an emerging orchid model system. *BMC Evolutionary Biology*, 2017, 17(1): 89
- [54] Chen Y Y, Lee P F, Hsiao Y Y, Wu W L, Pan Z J, Lee Y I, Liu K W, Chen L J, Liu Z J, Tsai W C. C- and D-class MADS-box genes from *Phalaenopsis equestris* (Orchidaceae) display functions in gynostemium and ovule development. *Plant Cell Physiol*, 2012, 53(6): 1053-1067
- [55] 夏胜应, 刘志雄. *CygoSTK* 基因在普通春兰与奇花品种‘天彭牡丹’中的表达比较. *广西植物*, 2020, 40(4): 518-525

- Xia S Y, Liu Z X. Expression comparison of *CygoSTK* gene in *Cymbidium goeringii* and abnormal flower variety 'Tian Peng Mu Dan'. *Guihaia*, 2020, 40(4): 518-525
- [56] 陶显良. 玉米 *ZmSTK2* 基因启动子花粉特异性元件分析及基因对花粉脂质代谢的影响. 沈阳: 沈阳农业大学, 2023
- Tao X L. Analysis of pollen specific elements of maize *ZmSTK2* gene promoter and its effect on lipid metabolism in late pollen development. Shenyang: Shenyang Agricultural University, 2023
- [57] Ditta G, Pinyopich A, Robles P, Pelaz S, Yanofsky M F. The *SEP4* gene of *Arabidopsis thaliana* functions in floral organ and meristem identity. *Current Biology*, 2004, 14(21): 1935-1940
- [58] 崔荣峰, 孟征. 花同源异型 MADS-box 基因在被子植物中的功能保守性和多样性. *植物学通报*, 2007, 24(1): 31-41
- Cui R F, Meng Z. Functional conservation and diversity of floral homeotic MADS-box genes in angiosperms. *Chinese Bulletin of Botany*, 2007, 24(1): 31-41
- [59] Zhao X Y, Cheng Z J, Zhang X S. Overexpression of *TaMADS1*, a *SEPALLATA*-like gene in wheat, causes early flowering and the abnormal development of floral organs in *Arabidopsis*. *Planta*, 2006, 223(4): 698-707
- [60] Kaufmann K, Muiño J M, Jauregui R, Airolidi C A, Smaczniak C, Krajewski P, Angenent G C, Weigel D. Target genes of the MADS transcription factor *SEPALLATA3*: Integration of developmental and hormonal pathways in the *Arabidopsis* flower. *PLOS Biology*, 2009, 7(4): e1000090
- [61] Wang J Y, Jiu S T, Xu Y, Ali Sabir I, Wang L, Ma C, Xu W P, Wang S P, Zhang C X. *SVP*-like gene *PavSVP* potentially suppressing flowering with *PavSEP*, *PavAPI*, and *PavJONITLESS* in sweet cherries (*Prunus avium* L.). *Plant Physiology and Biochemistry*, 2021, 159: 277-284
- [62] Cheng Z H, Zhuo S B, Liu X F, Che G, Wang Z Y, Gu R, Shen J J, Song W Y, Zhou Z Y, Han D G, Zhang X L. The MADS-box gene *CsSHP* participates in fruit maturation and floral organ development in cucumber. *Frontiers in Plant Science*, 2019, 10: 1781
- [63] Pu Z Q, Ma Y Y, Lu M X, Ma Y Q, Xu Z Q. Cloning of a *SEPALLATA4*-like gene (*liSEP4*) in *Isatis indigotica* Fortune and characterization of its function in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2020, 154: 229-237
- [64] Ampomah-Dwamena C, Morris B A, Sutherland P, Veit B, Yao J L. Down-regulation of *TM29*, a tomato *SEPALLATA* homolog, causes parthenocarpic fruit development and floral reversion. *Plant Physiology*, 2002, 130: 605-617
- [65] Zhu W W, Yang L, Wu D, Meng Q C, Deng X, Huang G Q, Zhang J, Chen X F, Ferrándiz C, Liang W Q, Dreni L, Zhang D B. Rice *SEPALLATA* genes *OsMADS5* and *OsMADS34* cooperate to limit inflorescence branching by repressing the *TERMINAL FLOWER1*-like gene *RCN4*. *The New Phytologist*, 2022, 233(4): 1682-1700
- [66] Zhou Y Z, Xu Z D, Yong X, Ahmad S, Yang W R, Cheng T R, Wang J, Zhang Q X. *SEP*-class genes in *Prunus mume* and their likely role in floral organ development. *BMC Plant Biology*, 2017, 17(1): 10
- [67] Yu X, Duan X, Zhang R, Fu X, Ye L, Kong H, Xu G, Shan H. Prevalent exon-intron structural changes in the *APETALA1/FRUITFULL*, *SEPALLATA*, *AGAMOUS-LIKE6*, and *FLOWERING LOCUS C* MADS-box gene subfamilies provide new insights into their evolution. *Front Plant Science*, 2016, 7: 598
- [68] Ma J, Deng S, Chen L, Jia Z, Sang Z, Zhu Z, Ma L, Chen F. Gene duplication led to divergence of expression patterns, protein-protein interaction patterns and floral development functions of *AGL6*-like genes in the basal angiosperm *Magnolia wufengensis* (Magnoliaceae). *Tree Physiology*, 2019, 39(5): 861-876
- [69] Yu X, Chen G, Guo X, Lu Y, Zhang J, Hu J, Tian S, Hu Z. Silencing *SlAGL6*, a tomato *AGAMOUS-LIKE6* lineage gene, generates fused sepal and green petal. *Plant Cell Reports*, 2017, 36(6): 959-969
- [70] Hsu H F, Chen W H, Shen Y H, Hsu W H, Mao W T, Yang C H. Multifunctional evolution of B and *AGL6* MADS box genes in orchids. *Nature Communications*, 2021, 12(1): 902
- [71] Rijpkema A S, Zethof J, Gerats T, Vandenbussche M. The petunia *AGL6* gene has a *SEPALLATA*-like function in floral patterning. *The Plant Journal*, 2009, 60(1): 1-9
- [72] Li B J, Zheng B Q, Wang J Y, Tsai W C, Lu H C, Zou L H, Wan X, Zhang D Y, Qiao H J, Liu Z J, Wang Y. New insight into the molecular mechanism of colour differentiation among floral segments in orchids. *Communications Biology*, 2020, 3(1): 89
- [73] Vandenbussche M, Zethof J, Souer E, Koes R, Tornielli G B, Pezzotti M, Ferrario S, Angenent G C, Gerats T. Toward the analysis of the petunia MADS box gene family by reverse and forward transposon insertion mutagenesis approaches: B, C, and D floral organ identity functions require *SEPALLATA*-like MADS box genes in petunia. *The Plant Cell*, 2003, 15(11): 2680-2693
- [74] Sablowski R W, Meyerowitz E M. A homolog of NO *APICAL MERISTEM* is an immediate target of the floral homeotic genes *APETALA3/PISTILLATA*. *Cell*, 1998, 92(1): 93-103
- [75] Kim J J, Lee J H, Kim W, Jung H S, Huijser P, Ahn J H. The micro RNA156-*SQUAMOSA* PROMOTER BINDING PROTEIN-LIKE3 module regulates ambient temperature-responsive flowering via *FLOWERING LOCUS T* in *Arabidopsis*. *Plant Physiology*, 2012, 159(1): 461-478
- [76] Usami T, Horiguchi G, Yano S, Tsukaya H. The more and smaller cells mutants of *Arabidopsis thaliana* identify novel roles for *SQUAMOSA* PROMOTER BINDING PROTEIN-LIKE genes in the control of heteroblasty. *Development*, 2009, 136: 955-964
- [77] Wang Y, Hu Z, Yang Y, Chen X, Chen G. Function annotation of an SBP-box gene in *Arabidopsis* based on

- analysis of co-expression networks and promoters. *International Journal of Molecular Sciences*, 2009, 10(1): 116-132
- [78] Zhang X, Dou L, Pang C, Song M, Wei H, Fan S, Wang C, Yu S. Genomic organization, differential expression, and functional analysis of the *SPL* gene family in *Gossypium hirsutum*. *Molecular Genetics and Genomics*, 2015, 290(1): 115-126
- [79] Shikata M, Koyama T, Mitsuda N, Ohme-Takagi M. Arabidopsis SBP-Box genes *SPL10*, *SPL11* and *SPL2* control morphological change in association with shoot maturation in the reproductive phase. *Plant and Cell Physiology*, 2009, 50(12): 2133-2145
- [80] 陈晓博. 参与番茄花柄离区发育的转录因子 *SPL3* 的基因功能研究. 北京: 中国农业科学院, 2010
- Chen X B. Functional study of a transcription factor *SQUAMOSA promoter binding protein like 3* in tomato flower abscission zone development. Beijing: Chinese Academy of Agricultural Sciences, 2010
- [81] Chuang C F, Running M, Williams R W, Meyerowitz E M. The *PERANTHIA* gene encodes a bZIP protein involved in the determination of floral organ number in *Arabidopsis thaliana*. *Genes & Development*, 1999, 13(3): 334-344
- [82] Hepworth S R, Zhang Y, McKim S, Li X, Haughn G W. BLADE-ON-PETIOLE-dependent signaling controls leaf and floral patterning in Arabidopsis. *The Plant Cell*, 2005, 17(5): 1434-1448
- [83] Murmu J, Bush M J, DeLong C, Li S, Xu M, Khan M, Malcolmson C, Fobert P R, Zachgo S, Hepworth S R. Arabidopsis basic leucine-zipper transcription factors TGA9 and TGA10 interact with floral glutaredoxins ROXY1 and ROXY2 and are redundantly required for anther development. *Plant Physiology*, 2010, 154(3): 1492-1504
- [84] Thurow C, Schiermeyer A, Krawczyk S, Butterbrodt T, Nickolov K, Gatz C. Tobacco bZIP transcription factor TGA2.2 and related factor TGA2.1 have distinct roles in plant defense responses and plant development. *The Plant Journal*, 2005, 44(1): 100-113
- [85] Deveaux Y, Toffano-Nioche C, Claisse G, Thareau V, Morin H, Laufs P, Moreau H, Kreis M, Lecharny A. Genes of the most conserved WOX clade in plants affect root and flower development in Arabidopsis. *BMC Evolutionary Biology*, 2008, 8: 291
- [86] Minh-Thu P T, Kim J S, Chae S, Jun K M, Lee G S, Kim D E, Cheong J J, Song S I, Nahm B H, Kim Y K. A *WUSCHEL* homeobox transcription factor, *OsWOX13*, enhances drought tolerance and triggers early flowering in rice. *Molecules and Cells*, 2018, 41(8): 781-798
- [87] Zhang C, Wang J, Wang X, Li C, Ye Z, Zhang J. UF, a *WOX* gene, regulates a novel phenotype of un-fused flower in tomato. *Plant Science*, 2020, 297: 110523
- [88] Li Z, Liu D, Xia Y, Li Z, Jing D, Du J, Niu N, Ma S, Wang J, Song Y, Yang Z, Zhang G. Identification of the *WUSCHEL*-related homeobox (*WOX*) gene family, and interaction and functional analysis of TaWOX9 and TaWUS in wheat. *International Journal of Molecular Sciences*, 2020, 21(5): 1581