

被子植物花器官发育的模型演变和分子调控

景丹龙, 郭启高, 陈薇薇, 夏燕, 吴頔, 党江波, 何桥, 梁国鲁*

西南大学园艺园林学院, 南方山地园艺学教育部重点实验室, 重庆400715

摘要: 基于模式植物拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)和金鱼草(*Antirrhinum majus*)花器官突变体研究提出的四聚体模型揭示了花同源异型蛋白的相互作用方式; 进一步提出的核小体拟态模型, 解释了花同源蛋白四聚体调控目标靶基因的分子机理。被子植物花器官形态多样化与MADS-box基因的表达模式和功能分化密切相关。多年生被子植物花发育的高通量转录组分析表明, 多种基因参与调控花器官发育过程。本文重点综述了被子植物花器官发育的模型演变、MADS-box基因结构和基因重复、miRNA调控以及相关转录组分析的最新研究成果, 并对花器官发育的研究前景进行了展望。

关键词: 花器官发育; 四聚体模型; 核小体拟态模型; MADS-box基因; miRNA调控; 转录组分析

花是被子植物特有的创新性状和最具观赏价值的器官。由于花具有多样的外形和丰富的变异类型, 使其成为研究植物器官形态建成和组织发育模式的理想材料(Krizek和Fletcher 2005)。花器官的形态建成过程涉及复杂的多基因分子遗传调控网络, 因此一直是植物发育研究的热点领域。长期以来, 被子植物花器官在形态描述、结构适应性进化和基因调控等方面开展了大量研究, 并提出了多种花器官发育模型(Bowman等1991, 2012; Coen和Meyerowitz 1991; Theissen和Saedler 2001; Theissen等2016)。

与模式植物拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)和金鱼草(*Antirrhinum majus*)等一年生植物相比, 多年生被子植物尤其是木本植物的花发育模式明显不同。由于大多数木本植物具有较长的幼龄期和花芽休眠期, 并且很难获得花发育相关的突变体, 因此多年生木本植物花发育可能存在着特异的基因调控方式(张冰玉等2008)。高通量转录组测序分析为多年生被子植物花器官特征决定和发育研究提供了新的机遇。本文综述了有关花器官发育的模型、MADS-box基因结构和基因重复、miRNA调控以及基于高通量转录组分析的基因表达调控的最新研究成果, 以期深入揭示被子植物花器官发育的分子调控机制。

1 花器官发育的ABCDE模型

模式植物拟南芥和金鱼草的花器官突变体, 为花器官发育的分子调控研究提供了理想材料(Bowman等1991; Coen和Meyerowitz 1991)。通过

对这些突变体研究而提出的多种发育模型, 成功地解释了被子植物花器官突变现象(Irish 2010; Bowman等2012)。其中, 最著名的是由Bowman等(1991)及Coen和Meyerowitz (1991)提出的“ABC模型”。该模型指出, 花器官的形成和发育由A、B和C三类功能基因决定; A类基因的表达决定了第一轮萼片的形成, 包括*APETALA1 (AP1)*和*APETALA2 (AP2)*基因等; B类[*APETALA3 (AP3)*和*PISTILLATA (PI)*基因]和A类基因的组合表达决定了第二轮花瓣的发育; C类[*AGAMOUS (AG)*基因]和B类基因的组合表达决定了第三轮雄蕊的形成; C类基因的表达决定了第四轮雌蕊的发育。同时, A类和C类基因在功能上彼此抑制, 较好地解释了花器官的同源异型转变现象(Theissen 2001; Krizek和Fletcher 2005; Bowman等2012)。

矮牵牛(*Petunia hybrida*) D类基因*FLORAL BINDING PROTEIN 7 (FBP7)*和*FBP11*决定了胚珠的形成和发育(Angenent和Colombo 1996)。拟南芥D类*SEEDSTICK (STK)*、*SHATTERPROOF1 (SHP1)*和*SHP2*三基因突变体的胚珠变成了心皮结构和叶结构(Pinyopich等2003)。这些研究将花发育“ABC模型”拓展为“ABCD模型”。随后, 研究发现*SEPALLATA (SEP)*基因能与其他类型的花器官

收稿 2017-11-27 修定 2018-02-06

资助 国家星火计划项目(2015GA811003)、西南大学博士基金(SWU118009)、国家林业局林业科技推广示范项目(渝林科推2016-03)、重庆市科委重点研发项目(cstc2017shms-zdyf0102)和重庆市林业局科技攻关项目(渝林科研2016-10)。

* 通讯作者(lianggl@swu.edu.cn)。

特征决定基因发生结合(Theißen 2001; Ditta等2004), 维持四轮花器官的正常发育, 定义为“E类基因”。因此, 花发育模型进一步扩展为“ABCDE”模型(图1): A类+E类基因组合调控第一轮萼片的形成和发育, A类+B类+E类基因组合决定第二轮花瓣的形成和发育; B类+C类+E类基因组合调控第三轮雄蕊的形成和发育; C类+E类基因组合决定第四轮雌蕊的形成和发育; C类+D类+E类基因组合调控胚珠的形成和发育(Theißen 2001; Ditta等2004; Theißen等2016)。

2 花器官发育的四聚体模型

金鱼草GLOBOSA (GLO)、DEFICIENS (DEF)和SQUAMOSA (SQUA)蛋白形成多聚体复合物的酵母三杂交和电泳迁移率实验表明: 多聚体复合物比二聚体具有更强的结合DNA能力(Egea-Cort-

ines等1999)。随着这些同源异型蛋白相互作用研究的积累, Theissen和Saedler (2001)提出了一个更全面的花发育四聚体模型(图1): 花同源异型蛋白通过形成四聚体复合物调控花器官的形成。该模型成功地揭示了模式植物花器官的各种突变类型, 很快得到了广泛认同。

在拟南芥花器官的形成过程中, 蛋白四聚体AP3-PI/SEP-SEP和AP3-PI/AG-SEP分别调控花瓣和雄蕊的形成。随后, 拟南芥SEP基因丢失部分功能后的表型与STK、SHP1和SHP2基因三突变体的表型相同; 并且酵母三杂交显示D类蛋白能与SEP3蛋白形成多聚体复合物(Favaro等2003)。因此, 花发育四聚体模型包含了D类和E类蛋白相互作用, 调控胚珠的形成和发育(图1)。同时, 不同开花植物菊花、西红柿和水稻等的蛋白互作实验显示, 花的同源异型蛋白均能形成多聚体(Leseberg

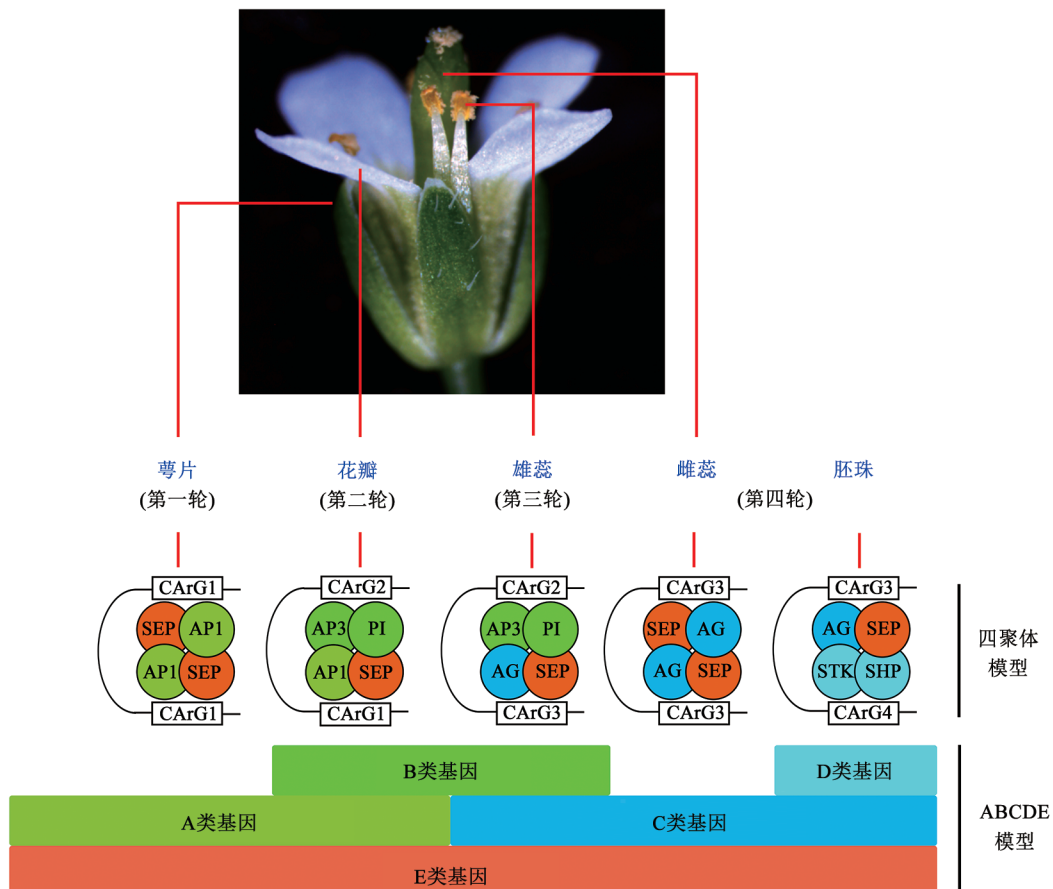


图1 拟南芥花发育ABCDE模型和四聚体模型

Fig. 1 The ABCDE model and the quartet model of floral organ identity determination in *Arabidopsis thaliana*
参考Theißen等(2016)文献修改。

等2008; Ruokolainen等2010; Seok等2010)。植物体外和体内的多种实验手段均表明花发育四聚体模型在花器官发育过程中扮演重要角色(Theißen等2016)。

3 核小体拟态模型

Theißen等(2016)根据花同源蛋白四聚体复合物与核小体具有高度相似性,进一步提出了核小体拟态模型。在该模型中,花发育四聚体复合物代表类核小体性能且序列特异的转录因子,并在包含CArG元件的启动子上通过允许或抑制染色质修饰,进而替代不活跃染色质靠近转录起始位点的核小体,最终导致染色质处于一种平衡状态。核小体拟态模型为花同源四聚体复合物的功能预测提供了线索。核小体是由组蛋白构成的八聚物,是静态系统,但是染色质会发生频繁重组(Henikoff 2008)。靠近转录起始位置的核小体是不稳定的,特别是基因5'端的动态核小体可能增加转录起始位点的可接触性(Rhee等2014)。花同源蛋白四聚体能招募组蛋白修饰因子,并可替代转录因子起始位点上游的标准核小体(Theißen等2016)。

在拟南芥花发育过程中,AP1和SEP3蛋白会较早的结合,随后改变染色质可接触性。研究表明SEP3蛋白扮演着先锋转录因子的角色,通过修饰染色质的可接触性,促使其侵入难接触的核小体关联DNA位点,进而创造一个开放的染色质环境,并允许非先锋转录因子结合到可接触位点(Slattery等2014)。当转录因子与DNA结合时,能有效驱除核小体,空出结合位点,且结合位点的距离非常接近CArG-box序列距离。虽然核小体拟态模型很好地解释了花同源蛋白四聚体复合物调控目标靶基因的分子机理,但有待于进一步的验证。

4 调控花器官发育的MIKC型MADS-box转录因子结构和基因重复

目前,ABCDE类基因,除了AP2基因外,均属于MADS-box基因家族成员中的MIKC型MADS-box基因。MIKC型MADS-box基因编码的蛋白从N端到C端依次包含1个MADS(M)结构域、1个介于中间的I结构域、1个角质蛋白同源的K结构域和1个C末端结构域(Kaufmann等2005)。其中,M结

构域是一个高度保守的DNA结合域,对MADS转录因子的核酸定位和二聚化均具有重要作用(Gramzow和Theissen 2010)。I结构域的保守性相对较弱,对结合DNA二聚体的形成具有选择性。K结构域包含疏水性和带电残基,具有保守性,形成两性分子的螺旋线,涉及蛋白二聚体和多聚体复合物的形成(Puranik等2014)。C结构域保守性最差,其氨基酸序列十分多变,涉及转录激活和多聚体复合物的形成(Kaufmann等2005)。MADS蛋白通过二聚体结合DNA序列的CArG元件;根据花发育的四聚体模型,2个蛋白二聚体各自识别不同的CArG元件,在DNA形成环状后,这2个二聚体相互靠近,形成蛋白四聚体,进而调控花器官的形成和发育(Theißen 2001; Theissen和Saedler 2001)。

MIKC型MADS-box基因通过复制产生了SQUA(A类)、DEF/GLO(B类)、AG(C类和D类)、AGL2(E类)四个亚家族(Becker和Theißen 2003)。SQUA亚家族是一类决定花序/花分生组织和花被特征的基因,在核心真双子叶植物起源之前,发生2次基因重复产生euAP1、euFUL和AGL79三个进化系(Shan等2007)。DEF/GLO亚家族产生于被子植物共同祖先的2次基因复制,第一次基因复制发生在被子植物起源之前,产生paleoAP3和PI进化分支(Hernandez-Hernandez等2007);paleoAP3基因又经过第二次基因复制,分化出TM6和euAP3两类旁系同源的进化分支。AG亚家族基因随着被子植物的演化也发生了2次主要基因重复,第一次发生在被子植物起源之前,通过基因重复形成了调控心皮与雄蕊发育的C类进化系和调控胚珠发育的D类进化系;C类进化系在核心真双子叶植物起源之前又发生了1次基因重复,形成euAG和PLENA(PLE)两个进化系(Zahn等2006)。AGL2亚家族基因主要参与调控花器官和花分生组织的形态分化,通过基因重复产生了AGL2、AGL3、AGL4和AGL9四个进化系(Ditta等2004)。

5 被子植物花器官形态多样性的分子机制

一些大的被子植物类群花器官形态多样化与MIKC型MADS-box基因重复密切相关。核心真双子叶植物起源之后,花被有明显的花瓣和萼片区分以及花器官的排列方式等特征的进化均与A类

和E类基因重复相关(Ditta等2004; Shan等2007)。单子叶植物水稻(*Oryza sativa*)的内外稃和浆片形成与其A类基因的进化相关(Wu等2017)。被子植物花被形态多样化与B类基因重复导致的功能分化密切相关。在被子植物的基部类群和基部真双子叶植物中, B类基因往往通过一些小尺度的基因重复, 调控花瓣的形态分化(Kim等2005)。在基部真双子叶植物三叶木通(*Akebia trifoliata*)中, *AP3*同源基因通过2次小尺度的基因重复产生了3个paleo*AP3*型基因*AktAP3_1*、*AktAP3_2*和*AktAP3_3*, 其中*AktAP3_3*基因主要参与调控花被花瓣化(Shan等2006)。文心兰属(*Oncidium*)植物通过基因重复产生3个paleo*AP3*型基因*OMADS3*、*OMADS5*和*OMADS9*, 其中*OMADS3*在四轮花器官中均有表达, *OMADS5*基因主要在萼片和花瓣中表达, 而*OMADS9*基因主要在花瓣和唇瓣中表达; 这些转录因子可能通过PI型*OMADS8*形成不同的异源二聚体, 进而导致萼片、花瓣、唇瓣的形态差异(Chang等2010)。菊类植物的花瓣和雄蕊形态多样化与PI旁系同源基因的表达模式密切相关(Viaene等2009)。矮牵牛的2个B类旁系同源基因(*FBPI*和*PMADS2*)在调控花瓣和雄蕊发育上是冗余的, 但是*FBPI*基因对于雄蕊花丝和花瓣管的融合又是必需的(Vandenbussche等2004)。耧斗菜(*Aquilegia vulgaris*)的退化雄蕊形成需要B类基因的参与(Kramer等2007)。在单子叶植物中, 水稻和玉米(*Zea mays*)的PI旁系同源基因由于基因重复产生了表达模式的分歧(Bartlett等2016)。

MIKC型基因表达区域或模式的改变, 会引起花器官的变化。B类或C类基因表达模式的改变会引起生殖器官缺失, 形成单性花(Chen等2015; 丁一和徐启江2014; 王道杰等2014)。鸭跖草科(Commelinaceae)等单子叶植物的最外轮花器官中*AP3*同源基因转录活性丧失或表达量很低时, 花表现出明显的萼片和花瓣之分(Ochiai等2004)。楸树(*Catalpa bungei*) *CabuPI*基因在重瓣花形成和发育的关键时期, 其表达量明显上调(Jing等2015)。唐松草叶银莲花(*Thalictrum thalictroides*) *ThtAG1*基因的选择性拼接导致其蛋白K区丢失, 形成重瓣花(Galimba等2012)。樱花(*Prunus lannesiana*) *Pr-seAG*基因的外显子跳跃导致Presag-1蛋白C末端的

AG基序I和II丢失, 引起雄蕊转变成花瓣, 雌蕊转变成叶状器官(Liu等2013)。在基部被子植物星花木兰(*Magnolia stellata*)中, *MastAG*基因发生选择性拼接, 形成I区和K区缺失的*mastag_2*蛋白和K区和C区缺失的*mastag_3*蛋白, 导致星花木兰的花瓣数目增加(Zhang等2015)。

6 miRNAs参与被子植物花器官发育的调控

植物miRNA通过与靶基因互补位点结合, 抑制或降解靶基因mRNA的翻译; 其中, miRNA159、miRNA160、miRNA167、miRNA169、miRNA172和miRNA319等在参与调控植物花器官发育方面发挥着关键作用。拟南芥miRNA159通过降解其靶基因*GAMYB*, 进而抑制*LEAFY*基因转录和花药发育(Achard等2004); 进一步研究发现, miRNA159作为调控开关, 在营养器官抑制其靶基因*MYB33*和*MYB65*的表达, 并将*MYB33*和*MYB65*基因限制在花药中表达(Alonso-Peral等2010; Guo等2017)。水稻miRNA159通过降解其靶基因*OsGAMYB*, 导致花药和花粉败育(Tsuji等2006)。在拟南芥中, miRNA160的3'调控区插入1个*Ds*转座子形成的突变体, 表现出花型不规则和花粉育性降低(Liu等2010)。拟南芥miRNA167通过降解靶基因*ARF6*和*ARF8*的转录, 导致胚珠珠被生长停止、花药异常和花粉败育(Wu等2006)。矮牵牛*BLIND (BL)*基因和金鱼草*FISTULATA (FIS)*基因编码的miRNA169, 通过降解靶基因*NF-YA*后, 进而抑制C类基因在外两轮花器官中的活性(Cartolano等2007)。在开花早期, miRNA172通过降解拟南芥内两轮花器官中*AP2* mRNA, 进而调控雄蕊和雌蕊的发育(Jung等2007; 黄赫和徐启江2012)。miRNA319通过调控TCP转录因子, 进而调控花瓣和雄蕊的发育; 同时miRNA319突变体拟南芥花瓣变得窄小, 雄蕊的花药出现缺陷(Nag等2009)。

7 花发育的转录组学研究

随着基因组测序技术的不断发展, 全基因组范围的基因表达检测水平日益提高, 极大地推动了多年生木本植物花发育分子机理的研究。大量的被子植物花发育转录组分析表明, 不同发育阶段间差异表达基因的鉴定及其表达模式的确定为

综合理解复杂的分子调控网络途径提供了基础(Zhang等2014; Fan等2015; Liu等2016, 2017; Ge等2017)。荔枝(*Litchi chinensis*)花器官发育的转录组分析表明, MADS-box和激素合成相关基因在花发育过程起重要作用(Zhang等2014)。Liu等(2017)通过茶树(*Camellia sinensis*)花发育的转录组研究, 发现花器官发育过程中WRKY、ERF、bHLH、MYB和MADS-box等转录因子基因家族显著上调。杜鹃红山茶(*Camellia azalea*)花发育的转录组分析揭示了花器官发育过程中MADS-box基因家族中的SVP和AGL24-like基因显示出特异的表达模式(Fan等2015)。番荔枝(*Annona squamosa*)花发育的转录组研究表明, 一些关键基因FT、SOC1、CO和MADS-box等在花器官发育中扮演着重要角色(Liu等2016)。毛竹(*Phyllostachys edulis*)花形成和发育的转录组分析表明, MADS-box基因的表达显著上调(Ge等2017)。

8 展望

被子植物花器官发育模型多样性的研究主要源于三个不同目的: 一是更好地理解多变的花器官突变现象; 二是揭示被子植物花器官发育过程的共同特点; 三是目前的模型均无法概括所有被子植物花器官发育过程。随着大量花发育过程相关基因调控研究的积累, 花发育模型也在不断补充和发展。基于这些花同源异型突变体研究提出的多种发育模型, 成功解释了植物花突变现象(Bowman等2012; Irish 2010; Theissen 2001)。但是, 花器官发育的四聚体复合物激活或抑制特异目标基因的机制有待于进一步的揭示和验证。

MIKC型MADS-box基因重复导致不同进化系中基因的C区产生新的基序, 产生功能分化的新基因(Kramer等2004); 新基因通过改变与其他基因的结合能力, 形成不同类型蛋白四聚体或新的表达区域, 参与花器官形态分化。因此, 被子植物一些大类群的形态创新时间与MADS基因发生基因重复时间高度一致。但是, MIKC型蛋白作为转录因子, 其调控的特异靶基因依然难以确定。主要体现在两方面: 一是拟南芥基因组上存在大量与CArG-box序列相似的DNA序列元件, 几乎每一个基因都拥有一个结合MIKC型转录因子的位点, 导

致难以判断MIKC型蛋白对应的特异目标基因的CArG-box基序; 二是拟南芥基因组上至少有45种不同MIKC型蛋白存在高度保守的DNA结合M结构域(Parenicová等2003), 并且很多蛋白的DNA特异结合域非常相似。但是, 不同花同源异型蛋白的特异靶基因序列差异很大, 导致不同花同源异型基因的突变表型明显不同; 靶基因的CArG-box序列、结构特性和转录辅助因子在花同源蛋白四聚体复合物的靶基因识别过程中均扮演重要角色(Jetha等2014; Yan等2016)。

miRNA通过调控其靶基因, 进而对被子植物花器官的发育产生影响。这些miRNAs在调控花器官发育的同时, 也会影响到其他器官形成和发育(Alonso-Peral等2010; Tsuji等2006)。例如, 拟南芥miRNA159除通过其靶基因调控花药发育外, 还参与糊粉层的发育和细胞程序化死亡, 并对种子萌发产生影响(Alonso-Peral等2010)。在拟南芥中, miRNA160还参与调控叶形对称、花序形成、茎和根的生长等发育进程(Mallory等2005)。目前, 调控花器官发育的miRNA研究主要集中在拟南芥、水稻、金鱼草和矮牵牛等模式植物, 未来应拓宽到其他被子植物花器官发育研究领域。

模式植物花器官发育基因的功能解析, 揭示了被子植物花器官发育的机理, 但是多年生被子植物花发育的研究依然缺乏。利用同源基因克隆和表达分析的研究手段均参考了模式植物的研究成果, 因而限制了多年生植物特异基因的挖掘。高通量转录组测序极大地推动了多年生被子植物花器官的关键基因挖掘和分子调控网络研究, 提高了人们对多年生被子植物花器官发育的整体理解。因此, 随着生物技术和生物信息分析的不断发展, 被子植物花器官发育的分子调控研究将会有更大的突破, 并可为遗传改良和基因工程提供重要的理论基础。

参考文献(References)

- Achard P, Herr A, Baulcombe DC, et al (2004). Modulation of floral development by a gibberellin-regulated microRNA. *Development*, 131: 3357–3365
- Alonso-Peral MM, Li J, Li Y, et al (2010). The microRNA159-regulated *GAMYB-like* genes inhibit growth and promote programmed cell death in Arabidopsis. *Plant Physiol*, 154: 757–771

- Angenent GC, Colombo L (1996). Molecular control of ovule development. *Trends Plant Sci*, (7): 210–214
- Bartlett M, Thompson B, Brabazon H, et al (2016). Evolutionary dynamics of floral homeotic transcription factor protein-protein interactions. *Mol Biol Evol*, 33 (6): 1486–1501
- Becker A, Theißen G (2003). The major clades of MADS-box genes and their role in the development and evolution of flowering plants. *Mol Phylogenet Evol*, 29 (3): 464–489
- Bowman JL, Smyth DR, Meyerowitz EM (1991). Genetic interactions among floral homeotic genes of *Arabidopsis*. *Development*, 112: 1–20
- Bowman JL, Smyth DR, Meyerowitz EM (2012). The ABC model of flower development: then and now. *Development*, 139: 4095–4098
- Cartolano M, Castillo R, Efremova N, et al (2007). A conserved microRNA module exerts homeotic control over *Petunia hybrida* and *Antirrhinum majus* floral organ identity. *Nat Genet*, 39 (7): 901–905
- Chang YY, Kao NH, Li JY, et al (2010). Characterization of the possible roles for B class MADS box genes in regulation of perianth formation in orchid. *Plant Physiol*, 152 (2): 837–853
- Chen L, Zhai X, Xu Q (2015). The phylogeny and functional evolution of B-class MADS-box genes. *Plant Physiol J*, 51 (9): 1359–1372 (in Chinese with English abstract) [陈磊, 翟笑雨, 徐启江(2015). B类MADS-Box基因的系统发育与功能演化. *植物生理学报*, 51 (9): 1359–1372]
- Coen ES, Meyerowitz EM (1991). The war of the whorls: genetic interactions controlling flower development. *Nature*, 353 (6339): 31–37
- Ding Y, Xu QJ (2014). Progress on floral induction and sex determination in angiosperm. *Plant Physiol J*, 50 (1): 19–36 (in Chinese with English abstract) [丁一, 徐启江 (2014). 被子植物成花诱导和性别决定机制的研究进展. *植物生理学报*, 50 (1): 19–36]
- Ditta G, Pinyopich A, Robles P, et al (2004). The *SEP4* gene of *Arabidopsis thaliana* functions in floral organ and meristem identity. *Curr Biol*, 14 (21): 1935–1940
- Egea-Cortines M, Saedler H, Sommer H (1999). Ternary complex formation between the MADS-box proteins SQUAMOSA, DEFICIENS and GLOBOSA is involved in the control of floral architecture in *Antirrhinum majus*. *EMBO J*, 18 (19): 5370–5379
- Fan Z, Li J, Li X, et al (2015). Genome-wide transcriptome profiling provides insights into floral bud development of summer-flowering *Camellia azalea*. *Sci Rep*, 5: 9729
- Favaro R, Pinyopich A, Battaglia R, et al (2003). MADS-box protein complexes control carpel and ovule development in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 15: 2603–2611
- Galimba KD, Tolkin TR, Sullivan AM, et al (2012). Loss of deeply conserved C-class floral homeotic gene function and C-and E-class protein interaction in a double-flowered ranunculid mutant. *Proc Natl Acad Sci USA*, 109 (34): E2267–E2275
- Ge W, Zhang Y, Cheng Z, et al (2017). Main regulatory pathways, key genes and microRNAs involved in flower formation and development of moso bamboo (*Phyllostachys edulis*). *Plant Biotechnol J*, 15 (1): 82–96
- Gramzow L, Theissen G (2010). A hitchhiker's guide to the MADS world of plants. *Genome Biol*, 11 (6): 214
- Guo C, Xu Y, Shi M, et al (2017). Repression of miR156 by miR159 regulates the timing of the juvenile-to-adult transition in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 29 (6): 1293–1304
- Henikoff S (2008). Nucleosome destabilization in the epigenetic regulation of gene expression. *Nat Rev Genet*, 9 (1): 15–26
- Hernandez-Hernandez T, Martinez-Castilla LP, Alvarez-Buylla ER (2007). Functional diversification of B MADS-box homeotic regulators of flower development: adaptive evolution in protein-protein interaction domains after major gene duplication events. *Mol Biol Evol*, 24 (2): 465–481
- Huang H, Xu Q (2012). Progress in research of microRNA regulation on angiosperm flower development. *Plant Physiol J*, 48 (10): 929–940 (in Chinese with English abstract) [黄赫, 徐启江(2012). MicroRNA调控被子植物花发育的研究进展. *植物生理学报*, 48 (10): 929–940]
- Irish VF (2010). The flowering of *Arabidopsis* flower development. *Plant J*, 61 (6): 1014–1028
- Jetha K, Theißen G, Melzer R (2014). *Arabidopsis* SEPALLATA proteins differ in cooperative DNA-binding during the formation of floral quartet-like complexes. *Nucleic Acids Res*, 42 (17): 10927–10942
- Jing D, Xia Y, Chen F, et al (2015). Ectopic expression of a *Catalpa bungei* (Bignoniaceae) *PISTILLATA* homologue rescues the petal and stamen identities in *Arabidopsis pi-1* mutant. *Plant Sci*, 231: 40–51
- Jung JH, Seo YH, Seo PJ, et al (2007). The *GIGANTEA*-regulated microRNA172 mediates photoperiodic flowering independent of *CONSTANS* in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 19 (9): 2736–2748
- Kaufmann K, Melzer R, Theissen G (2005). MIKC-type MADS-domain proteins: structural modularity, protein interactions and network evolution in land plants. *Gene*, 347 (2): 183–198
- Kim S, Koh J, Yoo MJ, et al (2005). Expression of floral MADS-box genes in basal angiosperms: implications for the evolution of floral regulators. *Plant J*, 43 (5): 724–744
- Kramer EM, Holappa L, Gould B, et al (2007). Elaboration of B gene function to include the identity of novel floral organs in the lower eudicot *Aquilegia*. *Plant Cell*, 19 (3): 750–766
- Kramer EM, Jaramillo MA, Di SV (2004). Patterns of gene duplication and functional evolution during the diversifi-

- cation of the *AGAMOUS* subfamily of MADS box genes in angiosperms. *Genetics*, 166 (2): 1011–1023
- Krizek BA, Fletcher JC (2005). Molecular mechanisms of flower development: an armchair guide. *Nat Rev Genet*, 6: 688–698
- Leseberg CH, Eissler CL, Wang X, et al (2008). Interaction study of MADS-domain proteins in tomato. *J Exp Bot*, 59 (8): 2253–2265
- Liu F, Wang Y, Ding Z, et al (2017). Transcriptomic analysis of flower development in tea (*Camellia sinensis* (L.)). *Gene*, 631: 39–51
- Liu K, Feng S, Pan Y, et al (2016). Transcriptome analysis and identification of genes associated with floral transition and flower development in sugar apple (*Annona squamosa* L.). *Front Plant Sci*, 7: 1695
- Liu X, Huang J, Wang Y, et al (2010). The role of *floral organs in carpels*, an Arabidopsis loss-of-function mutation in *MicroRNA160a*, in organogenesis and the mechanism regulating its expression. *Plant J*, 62 (3): 416–428
- Liu Z, Zhang D, Liu D, et al (2013). Exon skipping of *AGAMOUS* homolog *PrseAG* in developing double flowers of *Prunus lannesiana* (Rosaceae). *Plant Cell Rep*, 32 (2): 227–237
- Mallory AC, Bartel DP, Bartel B (2005). MicroRNA-directed regulation of Arabidopsis *AUXIN RESPONSE FACTOR17* is essential for proper development and modulates expression of early auxin response genes. *Plant Cell*, 17 (5): 1360–1375
- Nag A, King S, Jack T (2009). miR319a targeting of *TCP4* is critical for petal growth and development in *Arabidopsis*. *Proc Natl Acad Sci USA*, 106 (52): 22534–22539
- Ochiai T, Nakamura T, Mashiko Y, et al (2004). The differentiation of sepal and petal morphologies in Commelinaceae. *Gene*, 343 (2): 253–262
- Parenicová L, de Folter S, Kieffer M, et al (2003). Molecular and phylogenetic analyses of the complete MADS-box transcription factor family in *Arabidopsis*: New Openings to the MADS World. *Plant Cell*, 15 (7): 1538–1551
- Pinyopich A, Ditta GS, Savidge B, et al (2003). Assessing the redundancy of MADS-box genes during carpel and ovule development. *Nature*, 424 (6944): 85–88
- Puranik S, Acajjaoui S, Conn S, et al (2014). Structural basis for the oligomerization of the MADS domain transcription factor SEPALLATA3 in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 26 (9): 3603–3615
- Rhee HS, Bataille A, Zhang L, et al (2014). Subnucleosomal structures and nucleosome asymmetry across a genome. *Cell*, 159: 1377–1388
- Ruokolainen S, Ng YP, Albert VA, et al (2010). Large scale interaction analysis predicts that the *Gerbera hybrida* floral E function is provided both by general and specialized proteins. *BMC Plant Biol*, 10: 129
- Seok HY, Park HY, Park JI, et al (2010). Rice ternary MADS protein complexes containing class B MADS heterodimer. *Biochem Biophys Res Commun*, 401 (4): 598–604
- Shan H, Su K, Lu W, et al (2006). Conservation and divergence of candidate class B genes in *Akebia trifoliata* (Lardizabalaceae). *Dev Genes Evol*, 216 (12): 785–795
- Shan H, Zhang N, Liu C, et al (2007). Patterns of gene duplication and functional diversification during the evolution of the *API/SQUA* subfamily of plant MADS-box genes. *Mol Phylogenet Evol*, 44 (1): 26–41
- Slattery M, Zhou T, Yang L, et al (2014). Absence of a simple code: how transcription factors read the genome. *Trends Biochem Sci*, 39 (9): 381–399
- Theißen G (2001). Development of floral organ identity: stories from the MADS house. *Curr Opin Plant Biol*, 4 (1): 75–85
- Theißen G, Melzer R, Rümpler F (2016). MADS-domain transcription factors and the floral quartet model of flower development: linking plant development and evolution. *Development*, 143 (18): 3259–3271
- Theissen G, Saedler H (2001). Plant biology. Floral quartets. *Nature*, 409 (6819): 469–471
- Tsuji H, Aya K, Ueguchi-Tanaka M, et al (2006). GAMYB controls different sets of genes and is differentially regulated by microRNA in aleurone cells and anthers. *Plant J*, 47 (3): 427–444
- Vandenbussche M, Zethof J, Royaert S, et al (2004). The duplicated B-class heterodimer model: whorl-specific effects and complex genetic interactions in *Petunia hybrida* flower development. *Plant Cell*, 16 (3): 741–754
- Viaene T, Vekemans D, Irish VF, et al (2009). *Pistillata*-duplications as a mode for floral diversification in (Basal) asterids. *Mol Biol Evol*, 26 (11): 2627–2645
- Wang D, Yang C, Liu Z, et al (2014). Cytological characterization and gene expression of carpelloid stamen of apetalous flower in *Brassica napus* L. *Plant Physiol J*, 50 (3): 290–296 (in Chinese with English abstract) [王道杰, 杨翠玲, 刘展等(2014). 无花瓣油菜雄蕊心皮化突变体细胞学观察及基因表达分析. *植物生理学报*, 50 (3): 290–296]
- Wu F, Shi X, Lin X, et al (2017). The ABCs of flower development: mutational analysis of *API/FUL* - like genes in rice provides evidence for a homeotic (A)-function in grasses. *Plant J*, 89 (2): 310–324
- Wu MF, Tian Q, Reed JW (2006). *Arabidopsis microRNA167* controls patterns of *ARF6* and *ARF8* expression, and regulates both female and male reproduction. *Development*, 133 (21): 4211–4218
- Yan W, Chen D, Kaufmann K (2016). Molecular mechanisms of floral organ specification by MADS domain proteins. *Curr Opin Plant Biol*, 29: 154–162
- Zahn LM, Feng B, Ma H (2006). Beyond the ABC - model:

- regulation of floral homeotic genes. *Adv Bot Res*, 44: 163–207
- Zhang B, Liu ZX, Ma J, et al (2015). Alternative splicing of the *AGAMOUS* orthologous gene in double flower of *Magnolia stellata* (Magnoliaceae). *Plant Sci*, 241: 277–285
- Zhang B, Su X, Zhou X (2008). Gene regulation in flower development in the forest. *Chin Bull Bot*, 25 (4): 476–482 (in Chinese with English abstract) [张冰玉, 苏晓华, 周祥明(2008). 林木花发育的基因调控. *植物学报*, 25 (4): 476–482]
- Zhang HN, Wei YZ, Shen JY, et al (2014). Transcriptomic analysis of floral initiation in litchi (*Litchi chinensis* Sonn.) based on de novo RNA sequencing. *Plant Cell Rep*, 33 (10): 1723–1735

Model evolution and molecular mechanism of angiosperm flower development

JING Dan-Long, GUO Qi-Gao, CHEN Wei-Wei, XIA Yan, WU Di, DANG Jiang-Bo, HE Qiao, LIANG Guo-Lu*

Key Laboratory of Horticulture Science for Southern Mountains Regions of Ministry of Education; College of Horticulture and Landscape Architecture, Southwest University, Chongqing 400715, China

Abstract: The floral quartet model reveals the interaction patterns of the floral homeotic proteins by the studies of floral mutants in *Arabidopsis thaliana* and *Antirrhinum majus*. The nucleosome mimicry model provided clues into how floral quartet-like protein complexes acquire target gene specificity. The diversity of angiosperms flowers is closely related to the expression patterns and functional differentiation of MADS-box genes. Recently, the floral transcriptome analyses of perennial plants suggest that the flower development is involved in multiple regulatory genes. In this review, we summarized the recent studies involving in the model evolution, the sequences and duplication event of MADS-box genes, the regulation of miRNAs, and related transcriptome analysis in the floral development.

Key words: flower development; floral quartet model; nucleosome mimicry model; MADS-box genes; regulation of miRNAs; transcriptome analysis

Received 2017-11-27 Accepted 2018-02-06

This work was supported by China Spark Program (2015GA811003), Doctoral Fund of Southwest University (SWU118009), Forestry Science and Technology Popularization and Demonstration Project of the State Forestry Administration (Chongqing Forest Research 2016-03), Key Projects of Chongqing Science and Technology Commission (cstc2017shms-zdyf0102), Forestry Science and Technology Project of Chongqing Municipality (Chongqing Forest Research 2016-10).