

植物花器官发育的研究

张妍妍

浙江师范大学生命科学学院, 浙江 金华

收稿日期: 2024年3月12日; 录用日期: 2024年4月12日; 发布日期: 2024年4月19日

摘要

20世纪90年代初, 最初提出的花发育模型是ABC模型, 该模型使研究者对花的结构及其发育调控机制有了初步的了解, 随后又有研究者在矮牵牛中发现了调控胚珠发育的D类基因, 于是在之前ABC模型的基础上, 进一步提出了ABCD模型。随着对花结构研究的不断深入, 2001年提出了现在最新的花发育模型ABCDE模型。基于对植物花器官发育的不断深入了解, 发现其分子机制非常复杂, 涉及到很多基因的共同调控, 这些基因在花各种组织和发育阶段中特化并精确地发挥作用。花器官的发育由器官特性基因决定, 同时受到多种调控机制的影响。花器官特异性ABCDE基因多为转录因子MADS家族中的一员。并且过去的研究也已提供了令人信服的证据, 证明MADS-Box转录因子在开花植物的进化过程中起着关键作用。其作为花器官身份的主要调节因子, MADS-Box蛋白是经典ABC花卉发育模型的核心。其中, 作为花卉器官发育的关键转录因子, MADS-Box基因能够改变整个发育过程, 因而成为研究花卉器官最广泛的基因家族。本文对MADS-Box基因及其在花卉器官发生、分化、形态构建等方面的调控作用进行了梳理, 为该家族基因的进一步深入挖掘和花卉发育调控理论的完善提供了借鉴。

关键词

花器官发育, MADS-Box基因, 调控作用, ABCDE模型

Advances in Floral Organ Development in Plants

Yanyan Zhang

College of Life Sciences, Zhejiang Normal University, Jinhua Zhejiang

Received: Mar. 12th, 2024; accepted: Apr. 12th, 2024; published: Apr. 19th, 2024

Abstract

In the early 1990s, the first proposed flower development model was ABC model, which enabled

researchers to have a preliminary understanding of flower structure and its developmental regulation mechanism. Later, some researchers found class D genes regulating ovule development in petunias, so on the basis of the previous ABC model, ABCD model was further proposed. With the deepening of research on flower structure, ABCDE model, the latest flower development model, was proposed in 2001. Based on the continuous in-depth understanding of the development of plant flower organs, it is found that its molecular mechanism is very complex, involving the co-regulation of many genes, which are specialized and play precise roles in various tissues and development stages of flowers. The development of flower organs is determined by organ characteristic genes and influenced by various regulatory mechanisms. Floral organ-specific ABCDE genes are mostly members of the MADS family of transcription factors. Previous studies have also provided compelling evidence that MADS-Box transcription factors play a key role in the evolution of flowering plants. As a major regulator of flower organ identity, MADS-Box protein is the core of the classic ABC flower development model. As a key transcription factor in flower organ development, MADS-Box gene can change the entire development process, thus becoming the most widely studied gene family of flower organs. In this paper, the MADS-Box gene and its regulatory role in flower organogenesis, differentiation and morphological construction were reviewed, providing references for further exploration of this family gene and improvement of flower development regulation theory.

Keywords

Floral Organ Development, MADS-Box Gene, Regulation, ABCDE Model

Copyright © 2024 by author(s) and Hans Publishers Inc.

This work is licensed under the Creative Commons Attribution International License (CC BY 4.0).

<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>



Open Access

1. 引言

被子植物，即开花植物，会进化出一种引人注目的花，以确保受精和繁殖。植物个体从营养生长向生殖生长转变是花器官发育的结果，一朵完整的花由四种花器官组成，由外向内依次为第 1 轮萼片、第 2 轮花瓣、第 3 轮雄蕊和第 4 轮心皮，最后分别形成花、花冠、雄蕊群和雌蕊群[1]，其中，花萼和花冠又被统称为花被。花器官的发育受 ABCDE 模型的调控，A、B、C、D 和 E 分别为五类基因，它们提供五种不同的“同源功能”，其中 A 指定萼片、A + B + E 花瓣、B + C + E 雄蕊、C + E 心皮和 D 胚珠[2] [3]。包括 A 功能基因 AP1，B 功能基因 AP3 和 PI，C 功能基因 AG，控制胚珠发育的 D 功能基因以及 SEP1 (AGL2)、SEP2 (AGL4)和 SEP3 (AGL9) 3 个 E 功能基因。除了一些 A 类基因，如拟南芥(拟南芥)的 APETALA2 外，迄今为止在分子上表征的所有花器官身份基因都属于 MADS-Box 基因家族[4] [5]。

2. MADS-Box 基因简介

根据系统发育分析，MADS-Box 基因被分类为 I 型和 II 型[6]。I 型，称为 M 型，包含保守的 M 结构域和 C 末端的大变异区[7]。II 型被称为 MIKC 型，它包含 M 结构域，中间(I)结构域，角蛋白样(K)结构域和 C 末端(C)结构域[8]。这些结构域各自承担着不同的功能：M 结构域负责与 DNA 结合；I 结构域影响 DNA 结合的二聚化过程；K 结构域能形成介导 MADS-Box 蛋白二聚化的两亲性螺旋，并参与其他复合物的形成；C 结构域在序列和功能上的多样性，使其参与转录激活、高阶转录因子复合物的形成，并有助于 MADS-Box 蛋白间的特异性相互作用[8] [9]。在植物中，M 型 MADS-Box 基因主要参与雌性配子体、胚胎和胚乳的发育[7]，而 MIKC 型 MADS-Box 基因则在分生组织分化、开花、果实发育等过程中发

挥作用, 并且对于根据 ABCDE 模型确定花器官身份至关重要。总的来说, MADS-Box 基因通过其结构域的功能分工, 参与了植物的繁殖和发育过程[10] [11]。

3. MADS-Box 基因功能

MADS-Box 基因是一类在植物发育中起关键作用的基因, 其编码的蛋白质通过调节多个生长发育过程来实现其功能。在花衰老、花器官形成、配子体和胚胎发育以及种子形成等方面, MADS-Box 蛋白都发挥着至关重要的作用[12]。在拟南芥等模式生物中, 已知的与花发生和发育相关的 MADS-Box 基因包括 FLC、SVP、SOC1、CAL、FUL、AGL24、AP1、AP3、PI、AG、SHP1/2、STK、SEP1/2/3/4 等。这些基因根据其功能可以被进一步分为不同的类别, 精确调控植物的生长发育, 确保植物能够适应不同的环境条件并成功繁殖。下文详细介绍了这些基因的分类和相关功能。

3.1. MADS-Box 中开花时间调控机制

为了响应各种内源和环境信号, 花的发育由多种途径介导。包括光周期途径, 该途径整合了有关光量和昼夜节律的信息, 春化途径对低温暴露的影响开花时间。开花时间调控中一个非常关键的途径是自主途径。该途径不响应环境波动, 而是仅整合来自植物发育状态的信号。此外, 在短日照条件下, 赤霉素途径对开花时间调节非常重要。响应不同波长的光和温度变化而触发的各种其他途径也与开花时间的确定有关[13]。所有这些途径都通过属于不同家族的许多基因影响开花。而最关键的影响控制开花时间的调节因子有 FLC、SVP、SOC1、AGL24/19 等, 它们都是 MADS-Box 基因家族的成员, 所以可以说 MADS-Box 基因是决定开花时间的关键调节因子和主要贡献者。

FLC 通过抑制促进开花的基因来抑制开花, 如开花位点 T(FT)和 CONSTANS1 过表达抑制因子(SOC1)。FLC 的转录被春化抑制, 允许快速开花。FLC 的抑制是定量的, 因此较长的寒冷持续时间会导致较低的 FLC 转录水平[14]。SOC1 是一种花促进剂, 而短营养期(SVP)是开花的抑制剂。AGL24/19 都是花促进剂, 有助于春化植物的快速开花, AGL24 表达在营养枝顶端可检测到, 并在花过渡期间在花序顶端上调[15]。SOC1、SVP、AGL24 虽然具有截然不同的功能, 但可在同一途径中起作用并且密切相关。如 SOC1 与 SVP 及 AGL24 被分生组织基因 AP1 抑制, 从而终止了枝条发育, 从而有助于花分生组织身份(FM)的规范[16]。

总的来说, 控制开花的这些途径始终与两个关键的调节因子 FL 和 SOC1 密切相关密切相关, SOC1 可以整合多种开花信号途径, 从而形成一个转录调控环, 共同调控花的发育[17]。它们共同决定了植物的开花时间, 揭示了植物开花背后的复杂机制。

3.2. MADS-Box 中花分生组织分化的调控机制

花分生组织指未分化的干细胞, 这些干细胞经过分化后才可形成四种花器官。为了花器官能够正确形成, 所以需要在花发育的特定时期调控花分生组织从增殖向分化转变。一些 MADS-Box 转录因子(TF)已被描述为在相变期间作为分生组织身份的关键开关发挥作用。特别是, MACROCALYX (MC)对于番茄向开花的过渡和控制侧翼分生组织(FM)身份至关重要, 类似于其拟南芥同源物 APETALA1 (AP1) [18] [19]。AP1/FUL 亚家族中的 FRUITFULL (FUL)与拟南芥中 AP1 或 CONSTANS 1 (SOC1)过表达抑制因子一起在调控开花和花序身份方面发挥多效性作用[20]。番茄中 FUL 的 3 个同源物 FUL1、FUL2 和 MADS-Box PROTEIN20 (MBP20)通过延迟 FM 成熟来促进开花并抑制花序分枝[21], 而 2 个 SEPALLATA 4 (SEP4)样基因 JOINTLESS 2 (J2)和 ENHANCER-OF-JOINTLESS 2 (EJ2)激活从花序分生组织(IM)到 FM 的转化, 其突变增加了番茄的花序分[22]。此外, 拟南芥 SOC1 的同源物 SISTER OF TM 3 (STM3)是促进番茄中番茄 MADS-Box 基因 3 (TM3)冗余地向开花和花序分支过渡的主要调节因子[23] [24]。这些发现对

于深入理解花的发育过程以及调控机制具有重要意义，也为未来的花卉产业的发展提供了重要的理论支持。

3.3. MADS-Box 中花器官建成的调控机制

MADS-Box 中 AP1、AP3、PI、AG、STK、SEP1/2/3/4 等都调控花器官的建成。他们分别都隶属于 ABCDE 五类基因。上述调控花器官建成的 MADS-Box 基因中 AP, FUL 为 A 类基因, 调控花萼和花瓣形成, AP3 和 PI 都为 B 类基因, 对花瓣和雄蕊的形成起重要作用, AG 为 C 类基因, 对雄蕊和心皮形成起重要作用, SHP 为 D 类基因, 在果实的发育和开裂中发挥了重要功能, SYK 为 D 类基因, 调控胚珠的生长, SEP1/2/3/4 都为 E 类基因, 是一种花器官发育的辅助因子, 调控激活 B、C 类基因。其中 SEP1/2 调控第 4 轮花器官; SEP3 调控第 2~3 轮花器官; SEP4 调控第 1 轮花器官。

随着分子生物学的发展, 基因克隆技术日渐成熟。人们对调控花器官发育的基因的研究逐步从模式植物拟南芥转向其他植物如水稻, 番茄的等研究之中, 进一步了解这些基因在不同类型的植物中的表达模式, 全面地解析这些基因在花器官形态建成乃至植物发育中的功能, 随着大量的研究发现拟南芥基因组中有四个 AGL2 样基因, 称为 AGL2, AGL3, AGL4 和 AGL9 [25]。它参与指定雄蕊和心皮身份, 并提供花的确定性。具有 SEP 样基因功能的 AGL2 样基因在其他一些真双子叶植物也陆续被发现[2]。转基因植物, 其中来自矮牵牛(*P. hybrida*)的 AGL2 样基因 FBP2 或来自番茄(*L. esculentum*)的 TM5 或 TM29 的表达被共抑制或反义技术抑制, 导致高度异常的花发育, 具有修饰的轮状 2, 3 和 4 器官, 包括向萼片器官的同源转化[26] [27]。与此一致, 在花瓣、雄蕊和心皮原基中发现了 TM5 和 FBP2 的野生型表达, 就像许多 AGL2 样基因一样[28]。基于这些发现和拟南芥的表达研究, 最初认为所研究的 AGL2 样基因充当花分生组织和花器官识别基因之间的介[28] [29], 但今天我们想将它们解释为 E 类基因, 可能参与第二、第三和第四器官中花四重奏的形成。TM29 还参与抑制孤雌果果实的发育[26]。由此可见, AG 对花分生组织发育是十分重要的。SHP1, SHP2 和 STK 在系统发育学中属于 AG 进化系, 同属于 ABCD 模型中 D 功能基因和 MADS-Box 转录因子家族。SHP1 和 SHP2 以前称作 AGAMOUS-LIKE 1 (AGL1)和 AGAMOUS-LIKE 5 (AGL5), 参与控制果实的开裂。在拟南芥 AP2, AG 双突变体中萼片发育成了心皮, 表明在 AG 缺失的情况下, 心皮也可以形成。在 AG 突变体中过量表达 SHP2, 拟南芥将产生大量的雄蕊和心皮, 说明 AG 和 SHP1、SHP2 对心皮的发育具有功能冗余性。SKT 以前称作 AG-AMOUS-LIKE 11 (AGL11), 可以控制珠柄生长和种子的脱落。在 shp1 shp2 双突变体中胚珠发育正常。然而, stk shp1 shp2 三突变体中的正常胚珠和种子的发育完全被破坏, 表明 STK 基因是胚珠发育所必需的。同时也发现 AG 与 AP2 之间有拮抗作用, AG 与 SUP 的相互作用, AG 与 CRC 和 SPT 的相互作用, AG 与 WUS 之间存在反馈调节。目前对开花基因 AG 的研究已有了显著的进展, AG 的同源基因在许多高等植物中被克隆和鉴定出来, 其功能仍被进一步揭示。

植物花的形成并不是单一因素或基因决定的, 其涉及了复杂的调控网络, 受到了外界环境及自身内部调节机制的共同作用。目前, 国内学者在该领域的研究主要聚焦在不同物种同源突变体的分离与鉴定。同时许多学者也在研究其他的基因在不同类型的植物中的表达模式, 来证明这些基因在花器官形态建成乃至植物发育中的功能及其调控网络。

4. 问题与展望

基因型和表型之间的复杂关系一直是生物学中最具挑战性的问题之一, 尤其是在进化维度上考虑时。基因进化如何促进形态结构的进化, 反之亦然? 例如, 为什么在导致开花植物的谱系中基因复制后, 有如此多的 MADS-Box 基因被保留下来, 而不是在整个动物进化过程中? 随着越来越多与花发育相关基因

的发现以及对 MADS-Box 基因家族的研究, 花发育的机制可能比 ABCDE 模型更加复杂, 目前的研究可能只是揭开了花发育的冰山一角。

近年来, 随着分子生物学的快速发展, 科学家们对植物花器官的研究也取得了重大进展。转录组、基因组、代谢组、蛋白组等多组学研究的不断深入, 许多与花发育相关的基因被发现并报道, 这些基因的研究不仅有助于我们深入了解植物花器官的发育机制, 还有可能为农业生产提供新的遗传资源, 帮助作物提高产量和质量, 对抗逆性等性状进行改良以及提高花的观赏价值。总的来说, 对花器官相关基因的研究对于农业生产、环境保护以及人类生活的改善都具有重要的意义。

参考文献

- [1] 杜朝金, 张汉尧, 罗心平, 等. 基因调控植物花器官发育的研究进展[J]. 植物遗传资源学报, 2024, 25(2): 151-161.
- [2] Becker, A. and Theißen, G. (2003) The Major Clades of MADS-Box Genes and Their Role in the Development and Evolution of Flowering Plants. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **29**, 464-489. [https://doi.org/10.1016/S1055-7903\(03\)00207-0](https://doi.org/10.1016/S1055-7903(03)00207-0)
- [3] 孟雨婷, 黄晓晨, 侯元同, 等. 花的形态与花发育的 ABCDE 模型[J]. 生物学杂志, 2017, 34(6): 105-107+115.
- [4] 程占超. 毛竹 MADS-Box 基因的鉴定及其在花器官发育中的功能[D]: [博士学位论文]. 北京: 中国林业科学研究院, 2016.
- [5] 赵兴富, 朱永平, 肖靖译, 等. 植物 MADS-Box 基因多样性及进化研究进展[J]. 北方园艺, 2015(11): 180-186.
- [6] Alvarez-Buylla, E.R., Pelaz, S., Liljegren, S.J., *et al.* (2000) An Ancestral MADS-Box Gene Duplication Occurred before the Divergence of Plants and Animals. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **97**, 5328-5333. <https://doi.org/10.1073/pnas.97.10.5328>
- [7] Masiero, S., Colombo, L., Grini, P.E., *et al.* (2011) The Emerging Importance of Type I MADS Box Transcription Factors for Plant Reproduction. *Plant Cell*, **23**, 865-872. <https://doi.org/10.1105/tpc.110.081737>
- [8] Kaufmann, K., Melzer, R. and Theissen, G. (2005) MIKC-Type MADS-Domain Proteins: Structural Modularity, Protein Interactions and Network Evolution in Land Plants. *Gene*, **347**, 183-198. <https://doi.org/10.1016/j.gene.2004.12.014>
- [9] Van Dijk, A.D., Morabito, G., Fiers, M., *et al.* (2010) Sequence Motifs in MADS Transcription Factors Responsible for Specificity and Diversification of Protein-Protein Interaction. *PLOS Computational Biology*, **6**, e1001017. <https://doi.org/10.1371/journal.pcbi.1001017>
- [10] Callens, C., Tucker, M.R., Zhang, D., *et al.* (2018) Dissecting the Role of MADS-Box Genes in Monocot Floral Development and Diversity. *Journal of Experimental Botany*, **69**, 2435-2459. <https://doi.org/10.1093/jxb/ery086>
- [11] Chen, Y.T., Chang, C.C., Chen, C.W., *et al.* (2018) MADS-Box Gene Classification in Angiosperms by Clustering and Machine Learning Approaches. *Frontiers in Genetics*, **9**, Article No. 707. <https://doi.org/10.3389/fgene.2018.00707>
- [12] 王莹, 穆艳霞, 王锦. MADS-Box 基因家族调控植物花器官发育研究进展[J]. 浙江农业学报, 2021, 33(6): 1149-1158.
- [13] Khan, M.R., Khan, I.U. and Ali, G.M. (2013) MPF2-Like MADS-Box Genes Affecting Expression of SOC1 and MAF1 Are Recruited to Control Flowering Time. *Molecular Biotechnology*, **54**, 25-36. <https://doi.org/10.1007/s12033-012-9540-9>
- [14] Hemming, M.N. and Trevaskis, B. (2011) Make Hay When the Sun Shines: The Role of MADS-Box Genes in Temperature-Dependant Seasonal Flowering Responses. *Plant Science*, **180**, 447-453. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2010.12.001>
- [15] Yu, H., Xu, Y., Tan, E.L., *et al.* (2002) AGAMOUS-LIKE 24, a Dosage-Dependent Mediator of the Flowering Signals. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **99**, 16336-16341. <https://doi.org/10.1073/pnas.212624599>
- [16] Simpson, G.G. and Dean, C. (2002) Arabidopsis, the Rosetta Stone of Flowering Time? *Science*, **296**, 285-289. <https://doi.org/10.1126/science.296.5566.285>
- [17] Lee, J. and Lee, I. (2010) Regulation and Function of SOC1, a Flowering Pathway Integrator. *Journal of Experimental Botany*, **61**, 2247-2254. <https://doi.org/10.1093/jxb/erq098>
- [18] Yuste-Lisbona, F.J., Quinet, M., Fernández-Lozano, A., *et al.* (2016) Characterization of Vegetative Inflorescence (mc-vin) Mutant Provides New Insight into the Role of MACROCALYX in Regulating Inflorescence Development of Tomato. *Scientific Reports*, **6**, Article No. 18796. <https://doi.org/10.1038/srep18796>

- [19] Liu, D., Wang, D., Qin, Z., *et al.* (2014) The SEPALLATA MADS-Box Protein SLMBP21 Forms Protein Complexes with JOINTLESS and MACROCALYX as a Transcription Activator for Development of the Tomato Flower Abscission Zone. *The Plant Journal*, **77**, 284-296. <https://doi.org/10.1111/tpj.12387>
- [20] Balanzà, V., Martínez-Fernández, I., Sato, S., *et al.* (2018) Genetic Control of Meristem Arrest and Life Span in Arabidopsis by a FRUITFULL-APETALA2 Pathway. *Nature Communications*, **9**, Article No. 565. <https://doi.org/10.1038/s41467-018-03067-5>
- [21] Jiang, X., Lubini, G., Hernandez-Lopes, J., *et al.* (2022) FRUITFULL-Like Genes Regulate Flowering Time and Inflorescence Architecture in Tomato. *Plant Cell*, **34**, 1002-1019. <https://doi.org/10.1093/plcell/koab298>
- [22] Soyk, S., Lemmon, Z.H., Oved, M., *et al.* (2017) Bypassing Negative Epistasis on Yield in Tomato Imposed by a Domestication Gene. *Cell*, **169**, 1142-1155.e1112. <https://doi.org/10.1016/j.cell.2017.04.032>
- [23] Wang, X., Liu, Z., Sun, S., *et al.* (2021) SISTER OF TM3 Activates FRUITFULL1 to Regulate Inflorescence Branching in Tomato. *Horticulture Research*, **8**, Article No. 251. <https://doi.org/10.1038/s41438-021-00677-x>
- [24] Wang, X., Liu, Z., Bai, J., *et al.* (2023) Antagonistic Regulation of Target Genes by the SISTER OF TM3-JOINTLESS2 Complex in Tomato Inflorescence Branching. *Plant Cell*, **35**, 2062-2078. <https://doi.org/10.1093/plcell/koad065>
- [25] Mandel, M.A. and Yanofsky, M.F. (1998) The Arabidopsis AGL9 MADS Box Gene Is Expressed in Young Flower Primordia. *Sexual Plant Reproduction*, **11**, 22-28. <https://doi.org/10.1007/s004970050116>
- [26] Ampomah-Dwamena, C., Morris, B.A., Sutherland, P., *et al.* (2002) Down-Regulation of TM29, a Tomato SEPALLATA Homolog, Causes Parthenocarpic Fruit Development and Floral Reversion. *Plant Physiology*, **130**, 605-617. <https://doi.org/10.1104/pp.005223>
- [27] Angenent, G.C., Franken, J., Busscher, M., *et al.* (1994) Co-Suppression of the Petunia Homeotic Gene *fbp2* Affects the Identity of the Generative Meristem. *Plant Journal*, **5**, 33-44. <https://doi.org/10.1046/j.1365-313X.1994.5010033.x>
- [28] Pnueli, L., Hareven, D., Broday, L., *et al.* (1994) The TM5 MADS Box Gene Mediates Organ Differentiation in the Three Inner Whorls of Tomato Flowers. *Plant Cell*, **6**, 175-186. <https://doi.org/10.2307/3869637>
- [29] Savidge, B., Rounsley, S.D. and Yanofsky, M.F. (1995) Temporal Relationship between the Transcription of Two Arabidopsis MADS Box Genes and the Floral Organ Identity Genes. *Plant Cell*, **7**, 721-733. <https://doi.org/10.1105/tpc.7.6.721>