

花器官大小调控机制的研究进展

张栩佳, 胡灵芝, 陈哲皓, 李颖, 王利琳*

杭州师范大学生命与环境科学学院, 杭州310036

摘要: 自然界中植物花的大小受到遗传因素和环境因素的双重调节。传粉者、天敌和逆境胁迫等多种因素相互制约, 作为选择压力共同影响花器官形态和繁殖能力, 通过选择适合的基因型, 推动花器官大小的进化。近年来, 对花器官大小调控机制的研究又有新的进展, 已在模式植物拟南芥中分离出大量参与花器官大小调控的基因, 并证实它们主要在细胞水平影响花器官的增殖和生长。本文介绍花器官大小的进化及其生物学意义, 并综述了拟南芥花器官大小调控机制的研究进展。

关键词: 花器官大小; 基因; 调控机制; 细胞增殖; 细胞生长

Research Progress in Regulation Mechanism of Floral Organ Size

ZHANG Xu-Jia, HU Ling-Zhi, CHEN Zhe-Hao, LI Ying, WANG Li-Lin*

College of Life and Environmental Sciences, Hangzhou Normal University, Hangzhou 310036, China

Abstract: The size of flower is determined by both genetic and environmental factors in nature. The combined selective pressure from pollinators, predators and stress affects the floral organ morphology and its reproductive capacity, which promotes the evolution of floral organ size by genotype selection. Recently, progress has been made on the mechanism research of floral organ size regulation. Several genes which affect the cell proliferation and cell expansion have been isolated and proved to be involved in floral organ size regulation at the cellular level in *Arabidopsis thaliana*. In this review, we focus on the evolution of floral organ size, its biological significance, and summarize the research progress of its regulation mechanism in *A. thaliana*.

Key words: floral organ size; gene; regulation mechanism; cell proliferation; cell expansion

植物中存在保留分生能力的特定细胞群, 一些器官如根和茎能够持续生长, 而一些特定器官如花和叶却只能发育至一定的规模。包括花在内的器官能够发育到一个特定尺寸, 这是植物在生存环境中长期进化的结果(Mojica和Kelly 2010)。花作为植物生殖器官, 其起源被达尔文喻为“恼人之谜”(Crepet 2000)。自然界中不同植物之间花器官尺寸不一, 同一植物之间花器官的大小也存在差异(Andersson 2012; Hermann和Kuhlemeier 2011; Delph等2010)。环境信号能影响植物发育过程中花器官的大小, 但是这种影响却受制于个体本身的遗传信息, 比如处于最佳生长条件下雏菊的花器官尺寸依然不会大于向日葵的花器官尺寸(Powell和Lenhard 2012)。因此, 学术界普遍认为植物花器官的大小受遗传因素和环境信号的双重调节(Johnson和Lenhard 2011)。

花器官大小与花的形态和功能密切相关, 而且关乎物种生存能力、繁殖能力等特性(Horiguchi等2006)。植物花器官的发育分为3个过程: 成花诱

导、花原基形成、花器官形成和发育。花发育初期, 细胞数目因增殖而增多, 但花器官体积仅略微增大; 随后细胞增殖在特定区域被逐渐抑制, 细胞停止分裂开始体积增大, 因此, 花器官尺寸的增加极大程度依赖于细胞生长时液泡体积的增大(Krizek和Anderson 2013)。目前在模式植物拟南芥中, 已分离鉴定到多个通过影响细胞增殖和生长过程从而参与调控花器官尺寸的基因。研究植物花器官大小不仅有助于进一步揭示调控器官大小的基因网络, 而且对植物的品质遗传有重要指导意义, 在生产实践中有广泛的应用前景。本文总结了花器官发育过程以及器官大小的进化学意义, 综述了植物花器官大小调控基因的最新研究进展。

收稿 2014-01-22 修定 2014-05-16

资助 浙江省自然科学基金项目(Y3100273和Y14C020013)、国家自然科学基金项目(31100203)。

* 通讯作者(E-mail: wang_208@163.com; Tel: 0571-28865329)。

1 植物花器官的发育过程

植物花器官的发育过程已有大量文献进行了详细论述,该过程受到复杂调控网络的精确调控(O'Maoileidigh等2013)。在花器官发育的3个过程中,成花诱导阶段是指植物由营养生长向生殖生长转变的过程,在此阶段,温度、光周期、土壤养分等环境信号协同植物自身遗传因子共同促使植物顶端分生组织(SAM)转变为花序分生组织(IM);花原基形成阶段,即IM区域内生长素通过极性运输得以不断积累,形成花分生组织(FM)即花器官原基;花器官形成和发育阶段,即随着花分生组织特征基因的激活,花器官原基形成成为成熟的花器官(Siriwardana和Lamb 2012; Liu等2009a; Wellmer等2006; Reinhardt等2000),其调控机制已有“ABC模型”、“ABCDE模型”进行了阐述(Ferrario等2004; Coen和Meyerowitz 1991)。

2 植物花器官大小的进化及其意义

花器官的大小是影响植物交配系统进化和保障繁殖的关键生态学参数(Goodwillie等2010; Sargent等2007)。适应传粉要求、确保繁殖率是花器官进化的根本因素(Armbruster 2001)。花器官的大小往往与传粉者造访传粉的概率密切相关(Fenster等2004)。通常情况下,自主性自花授粉植物花器官尺寸比依赖传粉者的自花授粉或异花授粉植物更小(Goodwillie等2010)。在传粉者稀少的生存环境下,具备自主性自花授粉能力的植物更具生殖优势(Elle和Carney 2003),这会在一定程度上减少遗传多样性,但更好地确保了繁殖成功率,丰富了自然界中植物交配系统的特征多样性(Kalisz等2004)。相反地,异花授粉植物为吸引更多传粉者到访,通常会在花器官形态展示上花费更多精力(Goodwillie等2010)。相比小花型植物,大花型植物一般具有更为醒目的花器官,而且拥有更多花蜜(Fenster等2004; Blarer等2002)。在不同植物以及同一植物的不同花型中,传粉者更倾向于造访尺寸更大、更醒目者,这种偏好给异花传粉植物的花器官进化设置了选择方向(Dudash等2011; Mojica和Kelly 2010; Venail等2010)。可以预见,植物花器官的尺寸、颜色、气味、花蜜数量等特征通常也是与传粉者共同进化的(Dudash等2011; Venail等2010; Kalisz等2004; Blarer等2002)。

花器官的进化并不只依赖于传粉者的选择,还依赖于环境因素对植物生存能力(基因型)的选择(Johnson和Lenhard 2011)。相对干旱的生存环境下,大花基因型植株更易受到环境胁迫影响而难于生存(Galen和Cuba 2001),例如,拥有大花基因型的猴面花植株尽管确保了繁殖优势,但是相比拥有小花基因型的植株,它们开花前死亡率更高,因此逆境环境更倾向于选择小花型植株品种(Mojica和Kelly 2010; Armbruster 2001)。

Specht和Bartlett (2009)的研究表明,种子猎食者对花型的偏好性也可能是花器官尺寸进化的驱动力之一,它们通常猎食经由传粉活动产生的植物种子,所以对花型的偏好性与传粉者类似。种子猎食者的行为降低了植物的繁殖率,从而部分抵消了传粉者对于花型定向选择的力度,影响植物花器官大小的进化(Navarro和Medel 2009; Parachnowitsch和Caruso 2008)。也有研究认为种子猎食者的行为活动并不是花器官尺寸进化的重要因素,花器官大小进化的关键因素是自然环境对植物生存能力(基因型)的选择和传粉者的选择,两者相互约束共同促进(Parachnowitsch和Kessler 2010)。

3 植物花器官大小的调控机制

花发育过程中最终决定花器官大小的是细胞增殖和细胞生长这两个细胞水平的生理生化过程(Horiguchi等2006)。Powell和Lenhard (2012)的研究表明,植物对花器官大小的调控主要通过以下4种方式进行:(1)对细胞增殖或生长持续时间的调控;(2)对细胞增殖或生长比率的调控;(3)对发育的花器官中细胞增殖区域大小的调控;(4)对形成初始花器官原基细胞数目的调控。在模式植物拟南芥中,以前2种调控方式为主,目前已有一系列调控细胞增殖和细胞生长的基因被陆续分离并鉴定(图1),为深入研究花器官大小的调控机制和调控网络奠定了分子基础。

3.1 细胞增殖调控对花器官大小的影响

拟南芥中参与细胞增殖调控的基因包括正向调控基因和负调控基因两大类(表1)。正向调控基因中,*ANT* (*AINTEGUMENTA*)基因编码一系列AP2/ERF (ethylene response factor subfamily of AP2)家族转录因子,*ANT*基因可以通过延长细胞增殖的持

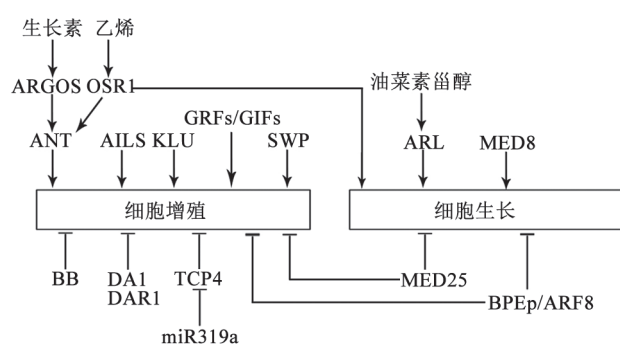


图1 拟南芥中涉及调控花器官大小的因子

Fig.1 Genetic factors involved in the regulation of floral organ size in *A. thaliana*

根据Krizek和Anderson (2013)文献修改。↘表示促进; ⊥表示抑制。

续时间来调控花器官大小。*ANT*基因的稳定表达能使植株花器官和叶片保持细胞增殖能力, 增强或削弱该基因的表达分别能够增大或减少花器官尺寸(Mizukami和Fischer 2000)。*ARGOS* (*AUXIN-REGULATED GENE INVOLVED IN ORGAN SIZE*)基因受到生长素信号诱导, 可以通过促进下游*ANT*基因的表达来促进器官生长(Krizek和Eaddy 2012)。上调或下调*ARGOS*基因的表达水平, 相对地会产生较大尺寸或较小尺寸的花器官(Hu等2003)。

OSR1 (*ORGAN SIZE RELATED1*)也是一个植物激素应答基因, 受到乙烯正调节以及脱落酸和

表1 拟南芥中调控细胞增殖的相关基因

Table 1 Genes involved in the regulation of cell proliferation in *A. thaliana*

基因名称	作用方式	基因表达与相应表型	参考文献
<i>ANT</i>	促进细胞增殖	上调或下调该基因表达, 花器官相应增大或减小	Krizek和Eaddy 2012; Hu等2003; Mizukami和Fischer 2000
<i>ARGOS</i>	促进细胞增殖	上调或下调该基因表达, 花器官相应增大或减小	Krizek和Eaddy 2012; Hu等2003; Mizukami和Fischer 2000
<i>OSR1</i>	促进细胞增殖	过量表达该基因, 花器官增大	Feng等2011
<i>AIL5/AIL6</i>	促进细胞增殖	过量表达 <i>AIL5</i> 或 <i>AIL6</i> , 花器官均增大	Krizek 2009; Nole-Wilson等2005
<i>KLUH</i>	促进细胞增殖	<i>klu</i> 突变体花瓣和萼片较小; 过量表达该基因, 花器官增大	Anastasiou等2007
<i>GRF1/GRF2/GRF3/GRF4/GRF7/GRF8/GRF9</i>	促进细胞增殖	下调这些基因的表达, 植株花器官发育异常, 尺寸减小	Lee等2009; Kim和Kende 2004; Kim等2003
<i>GIF1/GIF2/GIF3</i>	促进细胞增殖	<i>gif1/gif2/gif3</i> 三突变体花器官较小; <i>gif1</i> 遗传背景下分别过量表达 <i>GIF1</i> 、 <i>GIF2</i> 和 <i>GIF3</i> , 花器官大小均与野生型无殊	Lee等2009
<i>SWP</i>	促进细胞增殖	<i>swp</i> 突变体花瓣尺寸较小	Autran等2002
<i>BB</i>	抑制细胞增殖	<i>bb</i> 突变体花器官较大; 上调该基因表达, 花器官减小	Disch等2006
<i>DA1</i> 和 <i>DAR1</i>	抑制细胞增殖	基因功能缺失或者过量表达, 花器官相应增大或减小	Nath等2003
<i>TCP4</i>	抑制细胞增殖	过量表达该基因, 花器官减小, 萼片发育异常	Nag等2009
<i>MED25</i>	抑制细胞增殖	该基因功能缺失或者过量表达, 花器官相应增大或减小	Xu和Li 2011
<i>BPEp</i>	抑制细胞增殖	<i>bpep</i> 突变体花瓣较大	Varaud等2011
<i>ARF8</i>	抑制细胞增殖	<i>arf8</i> 突变体花瓣较大	Varaud等2011

油菜素甾醇负调节。在正在发育的侧生器官中, *OSR1*通过维持其下游*ANT*基因的表达来影响细胞增殖, 促进器官生长。拟南芥中过量表达*OSR1*基因, 能够形成比野生型更大的花器官(Feng等2011)。

AIL/PLT (*AINTEGUMENTA-LIKE/PLETHORA*)基因家族成员编码与*ANT*蛋白功能冗余的转录因子, 共同参与调控花器官生长。*ant/ail6*双突变体由于过早地抑制了细胞增殖, 使得每朵花上

的花器官数目显著减少, 尺寸变小(Krizek 2009); 而过量表达*AIL5*和*AIL6*基因的植株, 则产生了相对较大的花器官(Nole-Wilson等2005)。

拟南芥*KLUH* (*KLU/CYP78A5*)基因编码细胞色素P450单加氧酶, 在拟南芥花器官发育过程中通过解除增殖抑制、延长细胞增殖时间, 促进花器官生长(Anastasiou等2007)。*klu*突变体植株的叶片、花瓣和萼片尺寸均比野生型小; 而过量表达*KLU*基因的植株则因促进细胞增殖继而形成比野

生型更大的花器官(Anastasiou等2007)。*GRFs* (*GROWTH-REGULATING FACTORS*)和*GIFs* (*GRF-INTERACTING FACTORS*)基因分别编码一类转录因子和一类转录共激活因子,两者共同作用促进细胞增殖,进而调控花器官的大小(Kim和Kende 2004; Kim等2003)。研究发现, *gif1*、*gif2*、*gif3*突变体植株具有较小尺寸的侧生器官(花和叶),因而推测*GIF*基因家族通过调控细胞增殖的持续时间和比率,调控器官大小,表型弥补实验证实了这一推测,而*GRF*基因家族也有类似的作用机制(Lee等2009; Kim等2003)。

其他细胞增殖过程正向调控因子还有*SWP* (*STRUWELPETER*),研究发现拟南芥*swp*功能缺失突变体细胞数量减少,因而产生尺寸较小的花器官(Autran等2002)。

在拟南芥花器官发育过程中,也有许多负向调控细胞增殖进而参与花器官大小调控的基因已经被陆续分离和鉴定。其中,拟南芥*MICRORNA396*基因家族编码产生*miR396*,能与*GRF*基因家族成员的mRNA发生碱基互补配对,推测其通过转录后的沉默抑制方式负向调控*GRF*的功能(Liu等2009b)。实验结果显示,在拟南芥中过量表达*miR396*,显著地降低了*GRF*基因的表达水平,间接导致植株花器官发育异常、叶片变小(Rodriguez等2010; Liu等2009b)。

BB (*BIG BROTHER*)基因编码一个E3泛素连接酶,该基因缺失突变体形成较大的花器官;而上调*BB*基因的表达水平则会引起花瓣和萼片减小,产生较小的花器官(Disch等2006),被认为是拟南芥花器官发育中一个重要的细胞增殖过程负调控因子,它可能通过泛素依赖的蛋白降解途径降解生长促进因子来发挥作用(Disch等2006)。

*DAI*和*DAR1* (*DAI-related*)基因编码泛素受体基因,这两个基因的缺失或者过量表达,能使植株分别产生尺寸较大或较小的花器官,通过抑制细胞增殖负向调控花器官大小(Li等2008)。*TCP* (*TEOSINTE BRANCHED/CYCLOIDEA/PCF*)转录因子家族成员调控植物器官的发育过程,在拟南芥叶发育过程中,缺失II类*TCP*基因的突变体由于叶片边缘细胞分裂加快,叶片呈波浪状,并伴随有尺寸的显著增大(Schommer等2008; Nath等2003)。研究表明, *TCP4*基因过量表达,使植株产生较小的花器官,同时影响萼片的正常发育(Nag等2009)。也有研究表明,拟南芥*miR319a*靶向作用于*TCP*家族中的5个成员(*TCP2*、*TCP3*、*TCP4*、*TCP10*、*TCP24*),其中*TCP4*是其关键性调节目标,因而拟南芥*miR319a*功能缺失突变体也表现出类似*TCP4*基因过表达植株的花器官大小特征(Rodriguez等2010; Nag等2009)。

3.2 细胞生长调控对花器官大小的影响

研究发现,前文提到的*OSRI*基因既能促进细胞增殖又能刺激细胞生长(Feng等2011),随研究工作不断深入,拟南芥中调控细胞生长的其他因子也正被逐渐了解(表2)。

油菜素甾醇(brassinosteroid, BR)诱导的*ARL* (*ARGOS-LIKE*)基因是*ARGOS*的同源基因,与*ARGOS*功能不同, *ARL*主要通过促进细胞生长进而调节器官生长,因而增强或削弱该基因表达会导致植株形成较大或较小的侧生器官,如子叶节和叶片(Hu等2006)。

MED8 (*MEDIATOR COMPLEX SUBUNIT 8*)基因编码一个中介复合物亚基,中介复合物是转录因子与RNA聚合酶II之间传递信息的中介,是细胞生长的正调控因子,可以促进花器官增大(Xu和

表2 拟南芥中调控细胞生长的相关基因

Table 2 Genes involved in the regulation of cell expansion in *A. thaliana*

基因名称	作用方式	基因表达与相应表型	参考文献
<i>OSRI</i>	促进细胞生长	过量表达该基因,花器官增大	Feng等2011
<i>ARL</i>	促进细胞生长	上调或下调该基因表达量,花器官相应增大或减小	Hu等2006
<i>MED8</i>	促进细胞生长	<i>med8</i> 突变体花器官较小	Xu和Li 2012
<i>MED25</i>	抑制细胞生长	该基因功能缺失或者过量表达,花器官相应增大或减小	Xu和Li 2011
<i>BPEP</i>	抑制细胞生长	<i>bpep</i> 突变体花瓣较大	Varaud等2011
<i>ARF8</i>	抑制细胞生长	<i>arf8</i> 突变体花瓣较大	Varaud等2011

Li 2012, 2011)。MED8的功能缺失拟南芥植株, 其细胞生长的程度被减弱, 因而表现出较小尺寸的花器官(Xu和Li 2012)。

负向调控细胞生长进而参与花器官大小调控的基因也已经被陆续证实。例如, 拟南芥中MED25 (*MEDIATOR COMPLEX SUBUNIT 25*)基因也编码一个中介复合物亚基MED25, 却与MED8作用相反, 不仅能限制细胞的持续生长, 还能在一定程度上抑制细胞增殖, 从而参与花器官大小调控。降低或者提高MED25基因表达量的拟南芥植株, 相对应地表现出尺寸较大或较小的花器官(Xu和Li 2011)。

拟南芥BPE (*BIGPETAL*)基因编码一个bHLH (basic helix-loop-helix)转录因子, 在特定花器官中参与调控。该基因通过不同剪接形成BPEub和BPEp两种转录产物, 前者在植物体内广泛表达, 后者只在花瓣(petal)中表达(Szecsí等2006)。BPEp表达产物通过限制细胞生长调控器官大小, 因而该基因功能缺失突变体表现出明显增大的花瓣尺寸(Szecsí等2006)。

ARF8 (*AUXIN RESPONSE FACTOR 8*)转录因子处于生长素信号通路下游, 研究显示它能与BPEp蛋白C-端区域相互作用, *arf8*突变体由于细胞数目增加和细胞尺寸增大, 呈现出比野生型植株更大的花瓣(Varaud等2011)。对***bpe/arf8***双突变体的研究表明, 在花瓣发育早期, ARF8和BPEp以协同方式抑制细胞增殖; 而在后期, 两者又可通过相互作用来限制细胞生长, 以此方式调控花瓣最终的大小(Varaud等2011)。

3.3 弥补机制

研究发现, 许多突变体植株细胞增殖持续时间改变, 直接引起花器官大小发生相应改变, 但这一现象并不对所有细胞增殖调控突变体适用, 部分突变体最终形成的花器官大小与正常植株无显著性差异(Tsukaya 2008; Tsukaya和Beemster 2006)。这些研究认为细胞的生长调控能在一定程度上弥补细胞数目变化引发的器官缺陷, 该机制称为弥补机制(Tsukaya 2008; Tsukaya和Beemster 2006)。如缺失整个CYCLIN D3基因家族的拟南芥植株, 细胞增殖被过早抑制, 产生的花器官细胞数量较少, 但最终形成的器官大小无异于野生型植株(Dewitte

等2007); FZR2 (*FIZZY-RELATED2*)基因编码一个正调节因子, 该基因功能缺失突变体也因弥补机制的存在, 最终产生的花器官大小与野生型一致(Larson-Rabin等2009)。进一步的研究还发现, 弥补机制并不能在所有遗传背景下发挥作用, 仅当细胞数目减少到特定阈值才会启动, 此机制有待更深入、更全面的探索(Fujikura等2009)。

4 展望

植物花器官的生长发育是一个涉及多遗传途径和多调控因子的复杂网络调控过程, 花器官大小的进化是由遗传、传粉者、天敌、自然环境等多方面因素共同作用而推动的。近年来, 伴随研究手段和研究方法的不断创新, 人们发现拟南芥中很多涉及细胞增殖和细胞生长过程的基因主导了花器官大小的调控(Krizek和Anderson 2013), 也有证据表明植物激素信号通路和弥补机制在该调控网络中起到整合和协调的作用(Feng等2011; Fujikura等2009; Hu等2006, 2003), 但是仍然存在许多关键性问题亟待研究和阐明。比如: 多种遗传途径所携带的共同参与调控花器官大小的信号如何在植物体内精确整合? 花器官的发育过程和大小决定机制如何在空间和时间上合理协调? 这一复杂基因调控网络如何精确调控花器官生长至特定尺寸? 相信随着科学技术的发展和相关研究的深入, 花器官大小的基因调控网络会越来越清晰, 其调控机制也会越来越明朗。

参考文献

- Anastasiou E, Kenz S, Gerstung M, MacLean D, Timmer J, Fleck C, Lenhard M (2007). Control of plant organ size by *KLUH/CYP78A5*-dependent intercellular signaling. *Dev Cell*, 13 (6): 843~856
- Andersson S (2012). Does inbreeding promote evolutionary reduction of flower size? Experimental evidence from *Crepis tectorum* (Asteraceae). *Am J Bot*, 99 (8): 1388~1398
- Armbruster WS (2001). Evolution of floral form: electrostatic forces, pollination, and adaptive compromise. *New Phytol*, 152 (2): 181~186
- Autran D, Jonak C, Belcram K, Beemster GTS, Kronenberger J, Grandjean O, Inze D, Troas J (2002). Cell numbers and leaf development in *Arabidopsis*: a functional analysis of the *STRU-WWELPETER* gene. *EMBO J*, 21 (22): 6036~6049
- Blarer A, Keasar T, Shmida A (2002). Possible mechanisms for the formation of flower size preferences by foraging bumblebees. *Ethology*, 108 (4): 341~351
- Coen ES, Meyerowitz EM (1991). The war of the whorls: genetic

- interactions controlling flower development. *Nature*, 353 (5): 31~37
- Crepet WL (2000). Progress in understanding angiosperm history, success, and relationships: Darwin's abominably "perplexing phenomenon". *Proc Natl Acad Sci USA*, 97 (24): 12939~12941
- Delph LF, Arntz AM, Scotti-Saintagne C, Scotti I (2010). The genomic architecture of sexual dimorphism in the dioecious plant *Silene latifolia*. *Evolution*, 64 (10): 2873~2886
- Dewitte W, Scofield S, Alcasabas AA, Maughan SC, Menges M, Braun N, Collins C, Nieuwland J, Prinsen E, Sundaresan V et al (2007). *Arabidopsis* CYCD3 D-type cyclins link cell proliferation and endocycles and are rate-limiting for cytokinin responses. *Proc Natl Acad Sci USA*, 104 (36): 14537~14542
- Disch S, Anastasiou E, Sharma VK, Laux T, Fletcher JC, Lenhard M (2006). The E3 ubiquitin ligase BIG BROTHER controls *Arabidopsis* organ size in a dosage-dependent manner. *Curr Biol*, 16 (3): 272~279
- Dudash MR, Hassler C, Stevens PM, Fenster CB (2011). Experimental floral and inflorescence trait manipulations affect pollinator preference and function in a hummingbird-pollinated plant. *Am J Bot*, 98 (2): 275~282
- Elle E, Carney R (2003). Reproductive assurance varies with flower size in *Collinsia parviflora* (Scrophulariaceae). *Am J Bot*, 90 (6): 888~896
- Feng GP, Qin ZX, Yan JZ, Zhang XR, Hu YX (2011). *Arabidopsis* ORGAN SIZE RELATED1 regulates organ growth and final organ size in orchestration with ARGOS and ARL. *New Phytol*, 191 (3): 635~646
- Fenster CB, Armbruster WS, Wilson P, Dudash MR, Thomson JD (2004). Pollination syndromes and floral specialization. *Annu Rev Ecol Evol Syst*, 35: 375~403
- Ferrario S, Immink RGH, Angenent GC (2004). Conservation and diversity in flower land. *Curr Opin Plant Biol*, 7 (1): 84~91
- Fujikura U, Horiguchi G, Ponce MR, Micol JL, Tsukaya H (2009). Coordination of cell proliferation and cell expansion mediated by ribosome-related processes in the leaves of *Arabidopsis thaliana*. *Plant J*, 59 (3): 499~508
- Galen C, Cuba J (2001). Down the tube: pollinators, predators, and the evolution of flower shape in the alpine skypilot, *Polemonium viscosum*. *Evolution*, 55 (10): 1963~1971
- Goodwillie C, Sargent RD, Eckert CG, Elle E, Geber MA, Johnston MO, Kalisz S, Moeller DA, Ree RH, Vallejo-Marin M et al (2010). Correlated evolution of mating system and floral display traits in flowering plants and its implications for the distribution of mating system variation. *New Phytol*, 185 (1): 311~321
- Hermann K, Kuhlemeier C (2011). The genetic architecture of natural variation in flower morphology. *Curr Opin Plant Biol*, 14 (1): 60~65
- Horiguchi G, Ferjani A, Fujikura U, Tsukaya H (2006). Coordination of cell proliferation and cell expansion in the control of leaf size in *Arabidopsis thaliana*. *J Plant Res*, 119 (1): 37~42
- Hu YX, Poh HM, Chua NH (2006). The *Arabidopsis* ARGOS-LIKE gene regulates cell expansion during organ growth. *Plant J*, 47 (1): 1~9
- Hu YX, Xie Q, Chua NH (2003). The *Arabidopsis* auxin-inducible gene ARGOS controls lateral organ size. *Plant Cell*, 15 (9): 1951~1961
- Johnson K, Lenhard M (2011). Genetic control of plant organ growth. *New Phytol*, 191 (2): 319~333
- Kalisz S, Vogler DW, Hanley KM (2004). Context-dependent autonomous self-fertilization yields reproductive assurance and mixed mating. *Nature*, 430: 884~887
- Kim JH, Choi D, Kende H (2003). The AtGRF family of putative transcription factors is involved in leaf and cotyledon growth in *Arabidopsis*. *Plant J*, 36 (1): 94~104
- Kim JH, Kende H (2004). A transcriptional coactivator, AtGIF1, is involved in regulating leaf growth and morphology in *Arabidopsis*. *Proc Natl Acad Sci USA*, 101 (36): 13374~13379
- Krizek BA (2009). AINTEGUMENTA and AINTEGUMENTA-LIKE6 act redundantly to regulate *Arabidopsis* floral growth and patterning. *Plant Physiol*, 150 (4): 1916~1929
- Krizek BA, Anderson JT (2013). Control of flower size. *J Exp Bot*, 64 (6): 1427~1437
- Krizek BA, Eaddy M (2012). AINTEGUMENTA-LIKE6 regulates cellular differentiation in flowers. *Plant Mol Biol*, 78 (3): 199~209
- Larson-Rabin Z, Li ZY, Masson PH, Day CD (2009). FZR2/CCS52A1 expression is a determinant of endoreduplication and cell expansion in *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, 149 (2): 874~884
- Lee BH, Ko JH, Lee S, Lee Y, Pak JH, Kim JH (2009). The *Arabidopsis* GRF-INTERACTING FACTOR gene family performs an overlapping function in determining organ size as well as multiple developmental properties. *Plant Physiol*, 151 (2): 655~668
- Li YH, Zheng LY, Corke F, Smith C, Bevan MW (2008). Control of final seed and organ size by the DAI gene family in *Arabidopsis thaliana*. *Genes Dev*, 22: 1331~1336
- Liu C, Thong ZH, Yu H (2009a). Coming into bloom: the specification of floral meristems. *Development*, 136: 3379~3391
- Liu DM, Song Y, Chen ZX, Yu DQ (2009b). Ectopic expression of miR396 suppresses GRF target gene expression and alters leaf growth in *Arabidopsis*. *Physiol Plant*, 136 (2): 223~236
- Mizukami Y, Fischer RL (2000). Plant organ size control: AINTEGUMENTA regulates growth and cell numbers during organogenesis. *Proc Natl Acad Sci USA*, 97 (2): 942~947
- Mojica JP, Kelly JK (2010). Viability selection prior to trait expression is an essential component of natural selection. *Proc R Soc B*, 277 (1696): 2945~2950
- 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
- Nath U, Crawford BCW, Carpenter R, Coen E (2003). Genetic control of surface curvature. *Science*, 299 (5611): 1404~1407
- Navarro L, Medel R (2009). Relationship between floral tube length and nectar robbing in *Duranta erecta* L. (Verbenaceae). *Biol J Linn Soc*, 96 (2): 392~398
- Nole-Wilson S, Tranby TL, Krizek BA (2005). AINTEGUMENTA-like (AIL) genes are expressed in young tissues and may specify meristematic or division-competent states. *Plant Mol Biol*, 57 (5): 613~628
- O'Maoileidigh DS, Graciet E, Wellmer F (2013). Gene networks controlling *Arabidopsis thaliana* flower development. *New Phytol*, 201 (1): 16~30

- Parachnowitsch AL, Caruso CM (2008). Predispersal seed herbivores, not pollinators, exert selection on floral traits via female fitness. *Ecology*, 89 (7): 1802~1810
- Parachnowitsch AL, Kessler A (2010). Pollinators exert natural selection on flower size and floral display in *Penstemon digitalis*. *New Phytol*, 188 (2): 393~402
- Powell AE, Lenhard M (2012). Control of organ size in plants. *Curr Biol*, 22 (9): R360~R367
- Reinhardt D, Mandel T, Kuhlemeier C (2000). Auxin regulates the initiation and radial position of plant lateral organs. *Plant Cell*, 12 (4): 507~518
- Rodriguez RE, Mecchia MA, Debernardi JM, Schommer C, Weigel D, Palatnik JF (2010). Control of cell proliferation in *Arabidopsis thaliana* by microRNA miR396. *Development*, 137: 103~112
- Sargent RD, Goodwillie C, Kalisz S, Ree RH (2007). Phylogenetic evidence for a flower size and number trade-off. *Am J Bot*, 94 (12): 2059~2062
- Schommer C, Palatnik JF, Aggarwal P, Chetelat A, Cubas P, Farmer EE, Nath U, Weigel D (2008). Control of jasmonate biosynthesis and senescence by miR319 targets. *PLoS Biol*, 6 (9): 1991~2001
- Siriwardana NS, Lamb RS (2012). The poetry of reproduction: the role of *LEAFY* in *Arabidopsis thaliana* flower formation. *Int J Dev Biol*, 56: 207~221
- Specht CD, Bartlett ME (2009). Flower evolution: the origin and subsequent diversification of the angiosperm flower. *Annu Rev Ecol Evol Syst*, 40: 217~243
- Szecsí J, Joly C, Bordji K, Varaud E, Cock JM, Dumas C, Bendahmane M (2006). *BIGPETALp*, a *bHLH* transcription factor is involved in the control of *Arabidopsis* petal size. *EMBO J*, 25 (16): 3912~3920
- Tsukaya H (2008). Controlling size in multicellular organs: focus on the leaf. *PLoS Biol*, 6 (7): 1373~1376
- Tsukaya H, Beemster GTS (2006). Genetics, cell cycle and cell expansion in organogenesis in plants. *J Plant Res*, 119 (1): 1~4
- Varaud E, Brioude F, Szecsí J, Leroux J, Brown S, Perrot-Rechenmann C, Bendahmane M (2011). AUXIN RESPONSE FACTOR8 regulates *Arabidopsis* petal growth by interacting with the bHLH transcription factor BIGPETALp. *Plant Cell*, 23 (3): 973~983
- Venail J, Dell'Olivo A, Kuhlemeier C (2010). Speciation genes in the genus *Petunia*. *Phil Trans R Soc B*, 365 (1539): 461~468
- Wellmer F, Alves-Ferreira M, Dubois A, Riechmann JL, Meyerowitz EM (2006). Genome-wide analysis of gene expression during early *Arabidopsis* flower development. *PLoS Genetics*, 2 (7): 1012~1024
- Xu R, Li YH (2011). Control of final organ size by Mediator complex subunit 25 in *Arabidopsis thaliana*. *Development*, 138: 4545~4554
- Xu R, Li YH (2012). The Mediator complex subunit 8 regulates organ size in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Signal Behav*, 7 (2): 182~183