

*KNOX1*基因在植物复叶发育过程中的调控作用

张旻¹, 赵月明¹, 丁兵¹, 齐学军², 解莉楠^{1,*}

¹东北林业大学生命科学学院, 哈尔滨150040; ²辽宁政法职业学院, 沈阳110161

摘要: 在高等植物中, *KNOX1* (Class I *KNOTTED*-like homeobox)基因维持植物顶端分生组织的功能, 并在植物叶片发育过程中起到关键作用。近年来研究发现, *KNOX1*基因在单叶植物和复叶植物的发育过程中表达模式有所差别, 叶原基形成后*KNOX1*基因是否重新上调表达, 成为区别单叶植物和复叶植物发育模式的关键。*KNOX1*基因在豆科IRLC (inverted repeat-lacking clade)分支物种中存在特殊表达模式, *LEAFY*的同源基因取代了*KNOX1*基因的功能来控制复叶发生。本文主要介绍近年来*KNOX1*基因在植物复叶发育过程中的作用, 以及在豆科IRLC分支物种中复叶发育的特殊模式。

关键词: *KNOX1*基因; 复叶发育; IRLC; 豆科作物

Regulation of *KNOX1* Genes in Compound Leaf Development of Plants

ZHANG Yang¹, ZHAO Yue-Ming¹, DING Bing¹, QI Xue-Jun², XIE Li-Nan^{1,*}

¹College of Life Sciences, Northeast Forestry University, Harbin 150040, China; ²Liaoning Vocational College of Political Science and Law, Shenyang 110161, China

Abstract: In higher plants, *KNOX1* (Class I *KNOTTED*-like homeobox) genes are crucial for maintenance of shoot apical meristem, and play the key role in leaf development. In recent years, *KNOX1* genes have been found to show different expression patterns in simple leaf and compound leaf. Up-regulation of *KNOX1* after generation of leaf primordium is useful for identification of development models for simple leaf and compound leaf. *KNOX1* gene is unique during compound leaf development in the branch of leguminous plant IRLC (inverted repeat-lacking clade). *LEAFY* gene can substitute *KNOX1* gene to control compound leaf development. This paper reviewed the latest progress of research on *LEAFY* function in compound leaf development of leguminous plants, and special expression pattern of compound leaf development in IRLC.

Key words: *KNOX1* gene; compound leaf development; IRLC; Leguminous plants

在自然界中叶片的形态是多种多样的, 它是植物体进行光合作用和蒸腾作用的主要发生部位。叶片的形态有单叶和复叶之分, 单叶植物是只有一片叶着生在叶轴上, 复叶植物则是有多片叶以不同的排列方式着生在叶轴上。复叶植物比单叶植物能更有效地进行光合作用, 同时也能够减少风、雨、水所加到叶片上的压力或阻力, 在一定程度上降低了外界对植物体的伤害。无论是单叶植物还是复叶植物, 它们的形态建成经过叶原基的起始发育、叶三维极性的建立以及后期叶原基的分化发育(崔晓峰和黄海2011)。叶片的发育都是从顶端分生组织的侧面起始的, 顶端分生组织具有维持自我生长和分化的能力。早期的研究发现, *KNOX1*蛋白是维持顶端分生组织分生能力的重要参与者(Nishimura等1999)。本文将重点介绍*KNOX1*基因在叶片发育过程中的表达模式, 以及在豆科IRLC分支物种中复叶发育过程中的特殊性。

1 *KNOX1*基因家族

*KNOX*基因家族是植物5个同源异型盒基因家族之一, 几乎存在于所有的单子叶和双子叶植物中, 在植物形态建成中起到多重作用(李方正等2012)。*KNOX*基因通过多种方式来调控植物的生长发育, 例如与生长素、赤霉素和细胞分裂素介导的激素途径相互作用, 整合内源和外源因子, 激活植物体内的信号通路(Bharathan等2002)。在分析*KNOX*同源域中氨基酸序列相似性的基础上, 根据内含子的位置、表达模式和系统分析, 通常将*KNOX*基因家族分为两个子类: I类*KNOX*亚家族和II类*KNOX*亚家族。植物叶片的发育最早是从叶原基细胞生长分化开始, 在复杂而精细的基因调控

收稿 2015-06-16 修定 2015-09-09

资助 “十二五”农村领域国家科技计划课题项目(2013AA102706)。

* 通讯作者(E-mail: linanxie@126.com; Tel: 0451-82191783)。

网络中, *KNOX1*基因是分生组织起始发育与维持分化能力所必需的关键基因(Bharathan等2002)。

玉米(*Zea mays*)中*Knotted1 (Kn1)*基因是第1个从植物中发现的*KNOX1*亚家族基因, 通过转座子标签技术从*kn1*突变体中被分离出来, 从而揭示了*Kn1*基因的功能(Vollbrecht等1991)。玉米*Kn1*基因维持顶端分生组织分化成不同功能的细胞群, 它的出现标志着由顶端分生组织分化的侧生器官开始生长发育(Smith等1992)。顶端分生组织在发育过程中逐渐建立极性, 边界分化出一系列干细胞群, 继续维持侧生器官的生长发育。在模式植物拟南芥基因组中包含4个*KNOX1*家族基因: *SHOOT MERISTEMLESS (STM)*、*BREVIPEDICELLUS (BP)*、*Knotted1-like2 (KNAT2)*和*Knotted1-like6 (KNAT6)*。这些基因参与拟南芥生命周期的生长发育进程, 它们在顶端分生组织特定的区域表达, 以维持顶端分生组织的分裂活性以及侧生器官的持续发育。*STM*基因是在顶端分生组织发育时期中最早表达的(Long等1996)。拟南芥*stm*突变体与玉米*kn1*突变体在顶端分生组织发育有相似的缺陷表现, 都不能形成具有正常分化能力的茎端分生组织(Vollbrecht等2000)。*KNAT2*基因在整个发育过程中表达, *KNAT6*基因在顶端分生组织的对称性建立和边界确定的时期表达(Belles-Boix等2006)。*BP*基因在*STM*、*KNAT2*和*KNAT6*基因表达后期表达(Byrne等2002)。遗传学上分析, *KNAT6*基因和*BP*基因对维持顶端分生组织活性和侧生器官的形成有重要的作用(Dockx等1995)。

*KNOX1*基因家族具有维持分生组织的功能, 主要作用于侧生器官的发育过程(Hagemann和 Gleissberg 1996), 因此它是植物形态建成方面的关键基因, 单基因突变体在叶片发育过程有明显的缺陷和形态方面较为突出的变化。在植物界中形态区别较为明显的单复叶植物, *KNOX1*基因家族在单复叶片发育过程中的作用也有很大差别。

2 *KNOX1*基因在单复叶植物中的不同表达模式

2.1 单叶植物中的表达模式

在单叶的模式植物拟南芥、玉米和烟草中, 茎和叶的发育是由于*KNOX1*基因异位表达的结果(Sinha等1993)。例如: 在转基因的拟南芥中, *KNOX1*基因家族中任何一个基因的异位表达都会

引起叶边缘产生许多浅裂形成的小叶(Shani等2009), 这些叶边缘的浅裂的形成是由于叶边缘分生组织所决定的(Sinha等1993)。在这些模式植物叶片的发育过程中, 当叶原基出现在顶端分生组织的边缘区域, 在边缘特定的区域内参与维持分生组织能力的*KNOX1*基因家族中各个基因的表达量下降, 甚至消失, 而决定细胞分化属性的*ASYMMETRIC LEAVES1 ROUGH SHEATH2 Phantastica (ARP)*基因家族上调表达(Lincoln等1994)。在单子叶植物和双子叶植物中, *ARP*基因是*MYB*基因家族中的成员, 它们的同源性很高, 表达模式相似, 参与早期叶的发育途径。例如在拟南芥*asymmetry leaves1 (as1)*, 属于*ARP*家族基因)突变体中(Hay等2006), 莲座叶变小, 叶边缘卷曲, 出现裂片叶, 同时可以检测到*as1*突变体中*KNOX1*基因异位表达, *STM*基因表达不发生改变, 而*KNAT*基因在野生型的叶片中有较低水平表达, 而在突变体的叶片中表达水平上调(Chuck等1996)。因此认为*ARP*基因对*KNOX1*基因的表达有拮抗作用。

2.2 复叶植物中的表达模式

*KNOX1*基因在复叶植物叶片中的表达模式与单叶植物有所区别, 在单叶植物叶发育过程中, 顶端分生组织出现叶原基后, *KNOX1*基因表达下调。那么, 在复叶植物叶片发育过程中, *KNOX1*基因是否持续表达或者形成其他的表达模式, 从而导致叶片结构复杂化(Bharathan等2002; Hareven等1996)。研究发现, *KNOX1*基因与复叶植物的形态建成有明显的关系, 在*KNOX1*基因参与复叶发育的物种中, 如果增加*KNOX1*基因的表达, 可以产生明显的复叶重复结构单元(Hareven等1996; Hay和 Tsiantis 2006)。如番茄*mouse ears (me)*显性突变体中*LeT6*基因超表达后, 复叶分支程度与野生型相比更为复杂, 复杂程度比野生型植株高出3~5倍, 形成了超级复叶结构。*LeT6*基因是*KNOX1*基因家族成员, 与*STM*是同源基因, 它在*me*突变体中表达区域比野生型范围有明显的扩张, 表达量有明显增加, 从而说明在番茄中*KNOX1*基因在叶片发育过程中被重新表达, 继而边缘分生组织获得持续分化的能力, 是形成复叶分枝结构的关键(Pamis等1997)。因此, *KNOX1*基因家族具有诱导顶端分生组织分化不同细胞的特殊功能。在植物叶片发育

过程中,叶原基形成后*KNOXI*基因是否重新上调表达,成为区别单叶植物和复叶植物发育模式的关键。

在大多数复叶植物中,*KNOXI*基因的表达具有一定的保守性,但是在豆科进化中出现的IRLC(叶绿体基因组缺少一个拷贝的反向重复序列)分支的物种中,*KNOXI*基因不参与复叶的发育进程。常见的IRLC豆科植物主要有豌豆(*Pisum sativum*)、苜蓿(*Medicago truncatula*)和百脉根(*Lotus japonicus*)。IRLC分支外的豆科复叶物种有大豆(*Glycine max*)、含羞草(*Mimosa pudica*)和菜豆(*Phaseolus vulgaris*),它们的复叶发育模式与番茄相似,可以在复叶发育过程中检测到*KNOXI*基因的表达(Champagne等2007)。

3 *KNOXI*基因在豆科IRLC分支作物复叶发育过程中的特殊性

豆科(*Leguminosae*)约690属,17 600余种,广泛分布于世界各地,豆科作物大多数为复叶物种(李春苑等2012)。豆科作为重要的粮食作物和牧草资源,对于其生物学特性的研究有重要的经济意义。关于豆科复叶发育方面的研究,最多的是豌豆、百脉根和蒺藜苜蓿等,都属于蝶形花亚科物种,由于它们生长周期短、基因组小和自花授粉等性状,常作为豆科作物研究的模式植物。牧草是以收获茎和叶为主,叶片对草的产量有重要的贡献,如何增加叶片的复杂性是使牧草增产,成为当前研究的热点问题。

研究发现在复叶发育过程中,在豆科IRLC分支中*KNOXI*基因与复叶的形成无直接关系(Hofer等2001)。近年来研究发现在豆科IRLC分支中,例如豌豆*UNIFOLIATA (UNI)*基因和苜蓿*SINGLE LEAFLET1 (SGL1)*基因编码*FLORICAULA (FLO)/LEAFY (LFY)-type*转录因子,在复叶发育过程中起到与番茄等双子叶植物*KNOXI*基因相类似的作用(Wang等2008)。首先,*KNOXI*基因不在豆科IRLC分支物种的叶原基和叶片中表达,说明*KNOXI*基因在此类物种的复叶发育过程中没有作用(Hofer等2001; Peng等2011)。其次,研究发现豌豆*uni*突变体和苜蓿*sgl1*突变体为单叶表型;在苜蓿*pal-mate-like pentafoliata (palm1)*突变体中,*SGL1*基因超表达,增加了复叶的复杂程度(Chen等2010)。第

三,在缺失*KNOXI*基因功能的苜蓿中,并没有出现叶片复杂程度减小的现象(Ge等2014)。因此,*KNOXI*基因功能被*LEAFY*的同源基因所代替(Gourlay等2000)。目前对*LEAFY*基因研究主要集中在花发育过程,*LEAFY*基因是花分生组织特征基因,是植物体从营养生长向生殖生长转变的关键基因(Blazquez等1997)。*LEAFY*基因与其他成花途径相关基因具有协同作用,从而维持花分生组织的正常功能,防止花分生组织的逆转(Shannon 1993; Mizukami 1997)。*LEAFY*基因在花转变前在叶原基上表达,当表达量累积到一定水平时,对叶原基的启动产生抑制作用,进而促进花原基的形成(Madueño等1996; Coen和Carpenter 1993)。最近研究发现*LEAFY*同源基因不仅调控开花时间和成花转变,而且在复叶发育中也起到重要作用(Jaket 2004)。

3.1 豌豆复叶发育

豌豆复叶结构由一对托叶、一对近轴端小叶、两对远轴端卷须和一个末端卷须所构成。豌豆的托叶、小叶以及卷须叶是从叶原基向顶式产生的,且豌豆叶的发育是复杂程度不断增加的过程,在第一、二节点只有鳞片叶,从第三节点开始具有复叶结构,在随后的生长发育中通过增加小叶和卷须数,从而增加豌豆复叶的复杂性(Demason和Chetty 2014)。

研究显示 *UNIFOLIATA (UNI)*基因是豌豆中*LEAFY*的直系同源基因(Kumar等2009)。通常将豌豆的复叶发育分为5个时期,P0期从顶端分生组织分化出复叶原基;P1期后期出现托叶原基;P2时期小叶原基起始发育;P3时期卷须原基起始发育,此时托叶原基与小叶原基进一步向顶式发育;P4时期终端卷须形成。*UNI*基因首先表达在复叶原基中,P1期复叶原基中*UNI*基因在叶柄-叶轴原始细胞中表达,这个时期小叶还未分化。在叶原基中*UNI*基因在叶轴中表达下降,而在新产生的小叶原基、小叶叶柄中表达增强,因此在豌豆复叶发育中*UNI*基因参与维持复叶原基发育状态(Hofer等1997)。研究表明,豌豆*uni*突变体降低了叶片复杂性(Gourlay等2000)。利用原位杂交技术,发现*UNI*基因在豌豆的复叶原基、小叶原基、花序原基和侧芽原基中均有表达,而且*UNI*基因在花器官原基

起始发育时表达,当花器官发育到一定程度时,*UNI*基因表达被抑制(Hofer和Ellis 1998)。*UNI*基因与花分生组织决定基因*LEAFY*表达模式相似,从而证明*UNI*基因与*LEAFY*基因在参与豌豆生殖发育过程中有相似的作用,它不仅与豌豆花发育相关,还参与复叶发育(Demason等2013)。

*UNI*基因除了与叶原基发育相关外,实验还证明过表达*UNI*基因,增强了边缘分裂带的活性(Demason和Chetty 2011)。参与维持分裂带活性还有一些其它基因,如番茄中*TRIFOLIATE (TF)*、豌豆中同源的基因*AFILA (AF)* (Mishra等2009)。有趣的是,*UNI*基因可促进叶片无限生长的作用,而与其在豌豆花发育控制有限生长相反,在其他物种中也发现*UNI*基因存在类似的现象,因此,不同的植物物种可以在不同的发育阶段由同一个基因调控(Bar和Ori 2015; Hay和Tsiantis 2010; Harrison等2005)。同时研究发现,在豌豆复叶发育调控网络中,*ARP*基因下调了*UNI*基因的表达,在豌豆*arp*突变体中,出现很多叶片畸形情况:托叶的融合、叶柄弯曲、小叶变窄等(Demason和Chetty 2014; Tattersall等2005)。

在最近的研究中发现*UNI*基因赤霉素(gibberellin, GA)也有相互作用,在番茄中,上调GA表达水平,叶片成熟加快,复杂性降低,说明GA促进叶片成熟(Fleishon等2011; Hay等2002; Jasinski等2008)。在豌豆中GA延迟了叶片的形态建成,说明与在番茄中的作用相反,在豌豆*uni*突变体中,过表达*UNI*基因或增加GA含量,都能够促进突变体表型回复(Goliber等1999)。GA上调*UNI*基因表达从而增加了叶片的复杂性,如豌豆中过表达GA₃氧化酶,使GA含量增高,延迟了顶端分生组织的寿命(Reinecke等2013)。

3.2 蒺藜苜蓿复叶发育

蒺藜苜蓿(*Medicago truncatula*)属于豆科IRLC分支,成熟的蒺藜苜蓿是三叶的,由顶端一片小叶及侧生的两片小叶组成。叶的边缘呈锯齿状,叶的基部还有小托叶,而且在叶片发育过程中,小托叶发育早于侧生的小叶。

在蒺藜苜蓿中*SINGLE LEAFLET1 (SGL1)*基因因为*LEAFY*同源基因,分子克隆得到的*SGL1*基因有3个外显子和2个内含子,基因结构和*LEAFY/UNI*

基因非常相似,而且*LEAFY*基因的系统进化分析发现,*SGL1*基因与豌豆*UNI*基因和百脉根*FLO*基因都有很高的同源性。分子遗传学研究发现,*LEAFY*基因的同源基因对豆科作物的复叶发育起重要的作用,功能缺失的*LEAFY*突变体在不同程度上减少豌豆和百脉根的复叶复杂性。*LEAFY*基因与*SGL1*基因之间有功能互补的作用,从野生型蒺藜苜蓿中分离出*SGL1*基因转入*sgl1*突变体中,获得的转基因植株完全恢复出野生型的三出羽状复叶的表型。同时将*LEAFY*基因转入蒺藜苜蓿*sgl1*突变体,获得的转基因植株完全回复了突变体表型。也有研究证明,蒺藜苜蓿*sgl1*突变体和野生型在叶柄发育上也有所不同,*sgl1*突变体叶柄的长度明显比野生型植物叶柄的长度短,这说明*SGL1*基因对植物的叶柄发育也起到重要的作用。可见*SGL1*基因在蒺藜苜蓿复叶发育中起至关重要的作用(Wang等2008; Zhou等2014)。

最近的研究显示在蒺藜苜蓿发育过程中,除了*SGL1*基因外,*KNOX1*基因也有一定作用,但与*SGL1*基因调控方式不同。首先,蒺藜苜蓿中过表达*KNOX1*基因,使蒺藜苜蓿叶产生了额外的小叶,比较蒺藜苜蓿过表达*KNOX1*基因和*SGL1*基因的植株表型,两者都增加了叶片的复杂性,发现*KNOX1*基因和*SGL1*基因通过平行的途径来控制复叶发育过程;其次,M型*KNOX1*基因被发现在叶片边缘及近轴端表达(Peng等2011; Chen等2010)。因此*SGL1*基因可能在特定发育时期才参与到蒺藜苜蓿的复叶发育过程中,具体在哪些时期发挥作用还有待研究。

3.3 百脉根复叶发育

百脉根属于豆科IRLC分支,百脉根为三出掌状复叶,主叶轴上着生5片小叶,顶生小叶为轴对称式,非对称形式的一对侧生小叶和一对基部小叶。百脉根的复叶发育模式为向基式发育,顶生小叶从茎端分生组织中最先出现,随后侧生小叶和基部小叶起始发育。百脉根的复叶发育主要经历6个时期:P0时期,在顶端分生组织周围出现具有分生组织能力的细胞群;P1时期,在顶端分生组织旁边出现长条状的细胞带,复叶原基就此形成。P2时期,复叶原基原基建立了近轴面-远轴面的结构模式;P3时期,小叶原基从复叶原基近轴面

区域起始发育; P4时期, 小叶原基表皮的毛状体开始发育; P5时期, 小叶原基开始伸展, 复叶模式逐渐形成(罗江虹2003)。

在百脉根复叶发育中*FLOCCULATION (FLO)*与*ARP*基因共同调控了复叶发育的过程, 参与叶细胞属性的决定和维持叶片极性的形成, *LjFLO*是*LEAFY*基因的直系同源基因。*ASYMMETRIC LEAVES 1*基因包括两个*LjAS1a*基因和*LjAS1b*基因, 他们都属于*ARP*基因家族, *LjAS1a*和*LjAS1b*基因表达有部分重叠模式、也有各自独特的表达区域, 功能上既有冗余、也有差异。它们共同表达在P0~P2期复叶原基中, 建立和维持了复叶原基属性和近轴面区域。在此后的复叶发育中它们表达模式不同、行使各自独特功能。百脉根复叶发育的不同时期中*LjAS1*基因在表达过程中动态变化, P0时期是百脉根复叶发育的起点, 在茎端分生组织边缘区的一些细胞中*LjKNOX1*和*LjKNOX3*基因表达被抑制, 而*LjAS1a*和*LjAS1b*基因表达上调; P1~P2期, *LjAS1a*和*LjAS1b*基因叶原基近轴面表达量积累, 从而确定小叶原基在准确的位置起始发育。*LjFLO*在*LjAS1a*和*LjAS1b*基因表达之后表达, 在P0时期的复叶原基中开始表达, 并持续积累在复叶发育P1~P2时期; P3时期, *LjFLO*基因的表达在复叶原基的位置被抑制, *LjAS1b*在小叶原基近轴面表达, 此时小叶原基起始发育; P4期, *LjFLO*和*LjAS1b*表达量累积, 在此阶段小叶原基继续生长发育(陈江华2006)。实验证明*LjFLO*基因在叶原基表达, 与*LjAS1a*和*LjAS1b*共同参与了在百脉根的复叶发育过程。*LjFLO*是否受到*LjAS1a*和*LjAS1b*基因的调控, 还是平行表达, 还有待于进一步研究。

通过对3种豆科IRLC分支物种的研究发现, *LEAFY*基因不仅仅调控花的发育, 同时其同源基因在复叶发育中具有重要作用, 通过两种调控机制来调控复叶发育, 在豌豆和百脉根中*LEAFY*的同源基因代替了*KNOX1*基因作用, 从而作为复叶发育中的关键基因。而在蒺藜苜蓿中有所不同, *LEAFY*基因和*KNOX1*基因是通过两种平行途径来控制复叶发育。这将对研究豆科作物IRLC分支中其他作物的复叶发育模式提供有利的条件, 对于阐明豆科作物复叶发育的分子机制提供理论基础。目前尽管*LEAFY*基因有了深入的研究, 但如何确定

*LEAFY*基因在豆科作物IRLC分支中对复叶发育过程的重要作用, 以及*LEAFY*基因与*KNOX1*基因如何发挥协同作用来控制植物复叶的发育都有待于进一步研究。例如在蒺藜苜蓿中的复叶发育机制与其他豆科作物存在一定的特殊性, 深入了解哪些基因发挥了重要作用, 这将对研究清楚豆科复叶发育分子机制提供有利的条件, 为研究豆科作物叶形及株型发育相关的特性奠定重要的基础。

4 展望

目前, 对于模式生物叶形态建成方面已经有了较为深入的了解, *KNOX1*基因家族的功能与表达模式已经展开了广泛的研究, 这些研究成果对园林绿化及畜牧业有重要的贡献, 尤其是豆科作物作为牧草的重要来源, 随着牧区可利用种植面积的不断退化, 牧民要对种植区域进行定期的翻修, 以维持土地营养成分平衡。牧草的种类良多, 但大部分都以豆科牧草为主, 它具备其他种类牧草所没有的性状, 如生态固氮、富含蛋白质及维生素等。大面积种植豆科牧草, 可以改良土壤肥力, 减少化肥投入进而改善生态环境。现如今, 大力推广优质豆科牧草是生态建设所必须的。牧草的品质主要由收获的茎和叶决定, 而豆科作物多叶性状能够增加植物的叶面积, 增强光合作用, 从而增加产量。因此, 将增加豆科作物叶片复杂性作为新的育种目标具有非常重要的经济意义。随着对复叶发育分子机制研究不断推进, 研究调控复叶发育相关基因的功能, 旨在后期通过生物工程技术获得复叶性状优良的植株, 是增加牧草产量的有效途径。

参考文献

- 陈江华(2006). 百脉根侧生器官边界形成分子机制的初步研究[学位论文]. 上海: 中国科学院上海植物生理生态研究所
- 崔晓峰, 黄海(2011). 叶发育的遗传调控机理研究进展. 植物生理学报, (7): 631~640
- 罗江虹(2003). 百脉根复叶发育分子机制的初步研究[学位论文]. 上海: 中国科学院上海植物生理生态研究所
- 李春苑, 阮美煜, 贾海燕, 王崇英(2009). 同源异型盒基因I类*KNOX*的表达调控及在植物形态建成中的作用. 中国细胞生物学学报, (5): 635~640
- 李方正, 杨素欣, 吴春霞, 魏海超, 曲瑞莲, 冯献忠(2012). 大豆*KNOX*基因家族的结构和表达分析. 植物学报, 47 (3): 236~247
- Bar M, Ori N (2015). Compound leaf development in model plant species. *Curr Opin Plant Biol*, 23: 61~69
- Belles-Boix E, Hamant O, Witiak SM, Morin H, Traas J, Pautot

- V (2006). *KNAT6*: an *Arabidopsis* homeobox gene involved in meristem activity and organ separation. *Plant Cell*, 18 (8): 1900~1907
- Bharathan G, Goliber TE, Moore C, Kessler S, Pham T, Sinha NR (2002). Homologies in leaf form inferred from *KNOX1* gene expression during development. *Science*, 296 (5574): 1858~1860
- Blazquez MA, Soowal LN, Lee I, Weigel D (1997). *LEAFY* expression and flower initiation in *Arabidopsis*. *Development*, 124 (19): 3835~3844
- Byrne ME, Simorowski J, Martienssen RA (2002). *ASYMMETRIC LEAVES1* reveals knox gene redundancy in *Arabidopsis*. *Development*, 129 (8): 1957~1965
- Champagne CE, Goliber TE, Wojciechowski MF, Mei RW, Townsley BT, Wang K, Paz MM, Geeta R, Sinha NR (2007). Compound leaf development and evolution in the legumes. *Plant Cell*, 19 (11): 3369~3378
- Chen J, Yu J, Ge L (2010). Control of dissected leaf morphology by a Cys(2)His(2) zinc finger transcription factor in the model legume *Medicago truncatula*. *Proc Natl Acad Sci USA*, 107 (23): 10754~10759
- Chuck G, Lincoln C, Hake S (1996). *KNAT1* induces lobed leaves with ectopic meristems when overexpressed in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 8 (8): 1277~1289
- Coen ES, Carpenter R (1993). The metamorphosis of flowers. *Plant Cell*, 5 (10): 1175~1181
- Demason DA, Chetty VJ (2011). Interactions between GA, auxin, and *UNI* expression controlling shoot ontogeny, leaf morphogenesis, and auxin response in *Pisum sativum* (Fabaceae): or how the unittac mutant is rescued. *Amer J Bot*, 98 (5): 775~791
- Demason DA, Chetty V (2014). Phenotypic characterization of the *CRISPA* (*ARP* gene) mutant of pea (*Pisum sativum*; Fabaceae): a reevaluation. *Amer J Bot*, 101 (3): 408~427
- Demason DA, Chetty V, Barkawi LS, Liu X, Cohen JD (2013). Unifoliata-Afila interactions in pea leaf morphogenesis. *Amer J Bot*, 100 (3): 478~495
- Dockx J, Quaedvlieg N, Keultjes G, Kock P, Weisbeek P, Smeekens S (1995). The homeobox gene *ATK1* of *Arabidopsis thaliana* is expressed in the shoot apex of the seedling and in flowers and inflorescence stems of mature plants. *Plant Mol Biol*, 28 (4): 723~737
- Fleishon S, Shani E, Ori N, Weiss D (2011). Negative reciprocal interactions between gibberellin and cytokinin in tomato. *New Phytol*, 190 (3): 609~617
- Ge L, Peng J, Berbel A, Madueño F, Chen R (2014). Regulation of compound leaf development by phantastica in *Medicago truncatula*. *Plant Physiol*, 164 (1): 216~228
- Goliber T, Kessler S, Chen JJ, Bharathan G, Sinha N (1999). Genetic, molecular, and morphological analysis of compound leaf development. *Curr Top Devel Biol*, 43 (4): 259~290
- Gourlay CW, Hofer JMI, Ellis THN (2000). Pea compound leaf architecture is regulated by interactions among the genes *UNIFOLIATA*, *COCHLEATA*, *AFILA*, and *TENDRIL-LESS*. *Plant Cell*, 12 (8): 1279~1294
- Hagemann W, Gleissberg S (1996). Organogenetic capacity of leaves: The significance of marginal blastozones in angiosperms. *Plant Sys Evol*, 199 (3-4): 121~152
- Hareven D, Gutfinger T, Parnis A, Eshed Y, Lifschitz E (1996). The making of a compound leaf: Genetic manipulation of leaf architecture in tomato. *Cell*, 84 (5): 735~744
- Harrison CJ, Corley SB, Moylan EC, Alexander DL, Scotland RW, Langdale JA (2005). Independent recruitment of a conserved developmental mechanism during leaf evolution. *Nature*, 434 (7032): 509~514
- Hay A, Barkoulas M, Tsiantis M (2006). *ASYMMETRIC LEAVES1* and auxin activities converge to repress *BREVIPEDICELLUS* expression and promote leaf development in *Arabidopsis*. *Development*, 133 (20): 3955~3961.
- Hay A, Kaur H, Phillips A, Hedden P, Hake S, Tsiantis M (2002). The gibberellin pathway mediates *KNOTTED1*-type homeobox function in plants with different body plans. *Curr Biol Cb*, 12 (18): 1557~1565
- Hay A, Tsiantis M (2006). The genetic basis for differences in leaf form between *Arabidopsis thaliana* and its wild relative *Cardamine hirsuta*. *Nat Genet*, 38 (8): 942~947
- Hay A, Tsiantis M (2010). *KNOX* genes: versatile regulators of plant development and diversity. *Development*, 137 (19): 3153~3165
- Hofer J, Gourlay C, Michael A, Ellis TH (2001). Expression of a *class 1 knotted1*-like homeobox gene is down-regulated in pea compound leaf primordia. *Plant Mol Biol*, 45 (4): 387~398
- Hofer J, Turner L, Hellens R, Ambrose M, Matthews P, Michael A, Ellis N (1997). *UNIFOLIATA* regulates leaf and flower morphogenesis in pea. *Curr Biol*, 7 (8): 581~587
- Hofer JMI, Ellis THN (1998). The genetic control of patterning in pea leaves. *Trend Plant Sci*, 3 (11): 439~444
- Jaket TJ (2004). Molecular and genetic mechanisms of floral control. *Plant Cell*, suppl 16 (1): S1~17
- Jasinski S, Tattersall A, Piazza P, Hay A, Martinez-Garcia JF, Schmitz G, Theres K, McCormick S, Tsiantis M (2008). *PROCERA* encodes a DELLA protein that mediates control of dissected leaf form in tomato. *Plant J*, 56 (4): 603~612
- Kumar S, Mishra RK, Kumar A, Srivastava S, Chaudhary S (2009). Regulation of stipule development by *COCHLEATA* and *STIPULE-REDUCED* genes in pea *Pisum sativum*. *Planta*, 230 (3): 449~458
- Lincoln C, Long J, Yamaguchi J, Serikawa K and Hake S (1994). A *Knotted1*-like homeobox gene in *Arabidopsis* is expressed in the vegetative meristem and dramatically alters leaf morphology when overexpressed in transgenic plants. *Plant Cell*, 6 (12): 1859~1876
- Long JA, Moan EI, Medford JI, Barton MK (1996). A member of the *KNOTTED* class of homeodomain proteins encoded by the *SHOOTMERISTEMLESS* gene of *Arabidopsis*. *Nature*, 379 (6560): 66~69
- Madueño F, Ruiz Garcia L, Wilkinson M, Haughn G, Salinas J, Martinez Zapater J (1996). Different roles of flowering time genes in the activation of floral initiation genes in *Arabidopsis*. *Int J Dev Biol*, suppl 1 (11): 125S~126S
- Mishra RK, Chaudhary S, Kumar A, Kumar S (2009). Effects of

- MULTIFOLIATE-PINNA*, *AFILA*, *TENDRIL-LESS* and *UNIFOLIATA* genes on leafblade architecture in *Pisum sativum*. *Planta*, 230 (1): 177~190
- Mizukami (1997). Determination of *Arabidopsis* floral meristem identity by *AGAMOUS*. *Plant Cell*, 9 (3): 393~408
- Nishimura A, Tamaoki M, Sato Y, Matsuoka M (1999). The expression of tobacco knotted1-type class 1 homeobox genes correspond to regions predicted by the cytohistological zonation model. *Plant J*, 18 (4): 337~347
- Pamis A, Cohen O, Gutfinger T, Hareven D, Zamir D, Lifschitz E (1997). The dominant developmental mutants of tomato, Mouse-ear and Curl, are associated with distinct modes of abnormal transcriptional regulation of a *Knotted* gene. *Plant Cell*, 9 (12): 2143~2158
- Peng J, Yu J, Wang H, Guo Y, Li G, Bai G, Chen R (2011). Regulation of compound leaf development in *Medicago truncatula* by fused *Compound Leaf1*, a Class M *KNOX* Gene. *Plant Cell*, 23 (11): 3929~3943
- Reinecke DM, Wickramarathna AD, Ozga JA, Kurepin LV, Jin AL, Good AG, Pharis RP (2013). Gibberellin 3-oxidase gene expression patterns influence gibberellin biosynthesis, growth, and development in pea. *Plant Physiol*, 163 (2): 929~945
- Shani E, Burko Y, Ben-Yaakov L, Berger Y, Amsellem Z, Goldshmidt A, Sharon E, Ori N (2009). Stage-specific regulation of *Solanum lycopersicum* leaf maturation by class 1 *KNOTTED1-LIKE HOMEODOMAIN* proteins. *Plant Cell*, 21 (10): 3078~3092
- Shannon (1993). Genetic interactions that regulate inflorescence development in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 5 (6): 639~655
- Sinha NR, Williams RE, Hake S (1993). Overexpression of the maize homeobox gene, *KNOTTED-1*, causes a switch from determinate to indeterminate cell fates. *Gen Devel*, 7 (5): 787~795
- Smith LG, Greene B, Veit B, Hake S (1992). A dominant mutation in the maize homeobox gene, *Knotted-1*, causes its ectopic expression in leaf cells with altered fates. *Development*, 116 (1): 21~30
- Tattersall AD, Turner L, Knox MR, Ambrose MJ, Ellis TH, Hofer JM (2005). The mutant *crispa* reveals multiple roles for *PHANTASTICA* in pea compound leaf development. *Plant Cell*, 17 (4): 1046~1060
- Vollbrecht E, Veit B, Sinha N, Hake S (1991). The developmental gene *Knotted-1* is a member of a maize homeobox gene family. *Nature*, 350 (6315): 241~243
- Vollbrecht E, Reiser L, Hake S (2000). Shoot meristem size is dependent on inbred background and presence of the maize homeobox gene, *knotted1*. *Development*, 127 (14): 3161~3172
- Wang H, Chen J, Wen J, Tadege M, Li G, Liu Y, Mysore KS, Ratet P, Chen R (2008). Control of compound leaf development by *FLORICAULA/LEAFY* ortholog *SINGLE LEAFLET1* in *Medicago truncatula*. *Plant Physiol*, 146 (4): 1759~1772
- Zhou C, Han L, Li G, Chai M, Fu C, Cheng X, Wen J, Tang Y, Wang ZY (2014). STM/BP-like *KNOXI* is uncoupled from *ARP* in the regulation of compound leaf development in *Medicago truncatula*. *Plant Cell*, 26 (4): 1464~1479