

## 豆科复叶发育分子遗传机制的研究进展

杨霞<sup>1,2</sup>, 高金珊<sup>1,2</sup>, 杨素欣<sup>1\*</sup>

<sup>1</sup>中国科学院东北地理与农业生态研究所, 长春130102; <sup>2</sup>中国科学院大学, 北京100049

**摘要:** 复叶作为单叶对于环境适应进化的产物, 更能适应恶劣的外界机械压力。绝大多数豆科植物具有典型的复叶结构, 其发育过程反映了植物复叶发育的基本特征。本文介绍了近年来大豆、豌豆、蒺藜苜蓿和百脉根4种豆科植物复叶发育分子机制的研究进展, 比较了它们在复叶发育过程中的异同, 以期明晰豆科叶片复杂的发育机制, 为豆科作物分子育种改良提供理论指导。

**关键词:** 豆科植物; 复叶发育; 大豆; 豌豆; 蒺藜苜蓿; 百脉根

豆科(Leguminosae)是被子植物中仅次于菊科和兰科的第三大科, 约含751个属, 19 500个种, 广泛分布于世界各地, 包含云实亚科(Caesalpinjiaceae)、含羞草亚科(Mimosaceae)和蝶形花亚科(Papilionaceae)三个亚科。绝大多数豆科植物是典型的复叶物种, 仅有少数亚科为单叶, 如紫荆族分支; 豆科植物形态的多样性使之成为系统分类学、形态发生学、进化发育、遗传学以及古生物学等学科的最重要研究材料之一(Lewis等2005; Sprent 2007, 2008)。同时, 豆科植物具有重要的经济意义, 它是人类食品中淀粉、蛋白质、油和维生素的重要来源。

复叶与单叶相比, 虽然叶片的总面积减少了, 但遭受风、雨等所加到叶片上的压力或阻力却少得多, 因此极大地提高了植物适应恶劣环境的能力(Vogel 2009)。复叶产生于茎尖分生组织的周边区(peripheral zone, PZ), 其发育进程经历了3个连续的发育阶段: (1)叶原基的起始, 此阶段叶原基从茎尖分生组织周边区起始; (2)初级形态的建成, 此阶段复叶各主要组成部分的原基被划分出来, 如小叶、托叶等; (3)次级形态建成, 此阶段各个小叶分化产生成熟叶(Dengler和Tsukaya 2001)。复叶比单叶需要更长的初级形态建成期, 以便为小叶原基的产生提供发育的时间和空间。复叶的多样性源于复叶原基边缘分裂带(marginal blastozone)具有维持细胞短暂不分化的活性和起始侧生组织的潜力(Hagemann和Gleissberg 1996)。大豆(*Glycine max*)、豌豆(*Pisum sativum*)、蒺藜苜蓿(*Medicago truncatula*)和百脉根(*Lotus japonicus*)作为豆科重要的粮食作物和模式植物, 分别具有羽状复叶和掌状复叶, 研究其复叶性状不仅具有重要的科学价值, 同时还具有重大的应用前景。本文综述了大豆、

豌豆、蒺藜苜蓿和百脉根4种豆科植物复叶发育研究的进展, 以期为豆科植物改良提供依据。

### 1 豆科植物复叶发育的多样性

根据小叶在叶轴上排列方式的不同, 豆科植物复叶主要分为羽状复叶(pinnately compound leaf)、掌状复叶(palmately compound leaf)和单复叶(uni-foliolate compound leaf)。复叶的发育需要按不同的发育模式建立叶的属性和极性, 而非单叶的简单相加, 因此, 分析豆科中典型复叶的发育模式有助于我们深入探究高等植物叶发育的分子机理。

#### 1.1 大豆的复叶发育

大豆的复叶包括1对基部托叶、1对侧生小叶和1个顶端小叶(图1-A)。大豆复叶发育模式同豌豆和苜蓿复叶发育模式相似, 属于向顶式发育(Wang等2013)。大豆复叶发育主要分为6个时期: P0 (plastochron 0)期, 在半球形的茎端分生组织(shoot apical meristem, SAM)的侧部奠基细胞凸起形成叶原基; P1期, 叶原基逐渐膨大形成具有分生活性的复叶原基; P2期, 在复叶原基的两侧最先起始2个托叶原基; P3期, 在2个托叶原基和复叶原基之间起始一对侧生小叶原基, 此时托叶原基包裹侧生小叶原基和复叶原基; P4期, 复叶原基分化成顶端小叶原基, 此时托叶原基和侧生小叶原基开始分离, 形成边界; P5期, 侧生小叶原基和顶端小叶原基彼此分离, 托叶原基、侧生小叶原基和顶端小叶原基之间的近端区域开始分化出叶柄, 各

收稿 2017-04-22 修定 2017-05-12

资助 国家重点研发计划(2016YFD0101900和2016YFD0100401)、中科院创新团队国际合作伙伴计划(KZZD-EW-TZ-21)和百人计划项目。

\* 通讯作者(E-mail: yangsuxin@iga.ac.cn)。

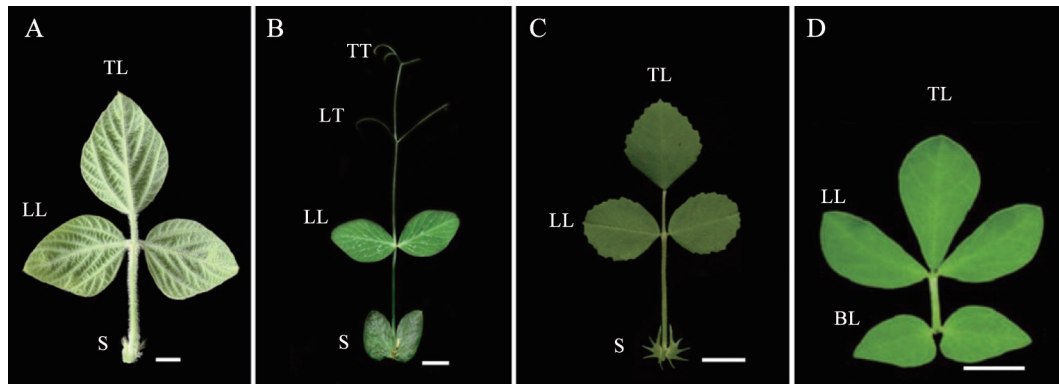


图1 四种豆科植物的复叶结构

Fig.1 Structures of compound leaves of four legumes

A: 大豆; B: 豌豆; C: 蒺藜苜蓿; D: 百脉根。TL: 顶端小叶; LL: 侧生小叶; BL: 基部小叶; LT: 侧端卷须; TT: 顶端卷须; S: 托叶。标尺=1 cm。

个器官原基沿轴继续生长、膨大, 最终发育为成熟的叶片(王连铮和王金陵1992; 田朝霞2002)。

### 1.2 豌豆的复叶发育

豌豆作为经典的遗传材料, 对其叶的发育研究比较透彻。典型的豌豆叶由1对叶状托叶、1对近轴端小叶、2对远轴端卷须和1个末端卷须组成的羽状复叶(图1-B)。托叶、小叶和卷须的原基依次从复叶原基两侧的边缘分裂带起始并按向顶式发育(Demason和Chetty 2014; Kumar等2009; Hofer和Ellis 1998)(图2-B)。豌豆的复叶发育分为6个时期: P0期, 叶原基膨大形成复叶原基; P1期, 在复叶原基基部的边缘分裂带起始一对托叶原基; P2期, 一对近端小叶原基在托叶原基和复叶原基之间的边缘分裂带起始发育; P3期, 在复叶原基顶部的边缘分裂带起始远端卷须原基, 此时托叶原基和侧生小叶原基向顶式继续发育; P4期, 不再起始更多的器官发生, 仅形成末端卷须; P5期, 各个器官逐渐分化、膨大, 最终成为成熟的复叶(Gourlay等2000)。

### 1.3 蒺藜苜蓿的复叶发育

蒺藜苜蓿的复叶包含1对基部托叶、1对侧生小叶和1个顶端小叶, 属于羽状类复叶。在苜蓿叶片发育过程中, 托叶优先于侧生小叶形成(Wang等2008)(图1-C)。苜蓿复叶发育分为10个时期: P0期, 少数奠基细胞在SAM上的周边分生区凸起, 形成叶原基; P1期, 叶原基逐渐膨大形成复叶原基; P2期, 在复叶原基的边缘分裂带起始一对托叶原基; P3期, 在托叶和复叶原基之间起始一对侧生小叶

原基; P4期, 复叶原基分化为顶端小叶原基, 与此同时托叶原基和侧生小叶原基开始分离形成边界; P5期, 侧生小叶原基与顶端小叶原基之间形成边界, 彼此分离; P6期, 托叶原基、侧生小叶原基和顶端小叶原基继续生长; P7期, 托叶原基和侧叶原基之间形成叶柄; P8期, 叶柄上分化出表皮毛; P9期, 侧生小叶原基和顶端小叶原基基部之间形成小叶柄, 发育完整的三叶型结构(Wang等2008)。

### 1.4 百脉根的复叶发育

百脉根是豆科的另一个模式植物, 其叶发育的研究也比较深入。其复叶由1对基部小叶、1对侧生小叶和1个顶端小叶构成(图1-D)。百脉根复叶发育分为3个阶段8个时期: P0时期, 复叶原基在SAM边缘起始; P1期, 复叶原基经过横向、纵向生长变大, 覆盖2/3的SAM区; P2~P4期, 主要为小叶原基的起始和发育, 包括顶端小叶、侧生小叶、基部小叶和退化小叶原基依次从复叶原基的顶端向基部起始, 复叶的发育模式为向基式; P5期, 小叶原基开始向SAM内侧弯曲, 并且在小叶的远轴面产生表皮毛; P6期, 复叶的叶轴生长, 小叶的叶柄开始分化; P7期, 小叶原基进入细胞分化和膨大的阶段, 最终形成成熟的叶片(Wang等2013)。

### 1.5 四种豆科植物发育的比较

根据对4种豆科植物复叶发育过程的研究, 可以看出豆科植物复叶形成既具有相同之处, 又各具特点。4种豆科植物均具有复叶发育的核心事件: 复叶原基属性决定和维持, 复叶原基极性的建立, 复叶原基边缘分生组织维持和小叶原基起始,

小叶极性的建成等发育过程。但是, 不同物种小叶发育的空间顺序和小叶的形态分化等有明显的差异, 如大豆、豌豆和苜蓿复叶发育模式为向顶式, 而百脉根复叶发育属于向基式; 4种植物的托叶叶型差异显著; 豌豆的小叶数目、叶型和特化结构的多样性显著增加。

## 2 豆科复叶属性和极性的遗传控制

豆科不同类群的复叶可能经历了多次的独立进化而产生, 是原始的发育程序在不同分支的物种中反复受抑制或活化的结果, 因此豆科不同物种的复叶形成了各自相对独立进化的途径(Bar和Ori 2015; Bharathan和Sinha 2001; Champagne等2007)。上述4种豆科物种复叶的发育存在相同点, 但也存在明显的差异, 其复叶的发育有相同的遗传模式, 同时也各自有独特的分子调控机制。控制这些复叶发育的分子遗传学研究表明, 一些重要的基因例如*KNOTTED-like homeobox (KNOX)*、*LEAFY (LFY)/FLOCCULATION (FLO)*和*APR*等都参与调控了这些发育过程, 这些基因在不同的物种中功能有明显的分化, 以下对于其中重要的几类基因在不同物种中的功能进行详细介绍(表1)。

### 2.1 *KNOX*基因家族

*KNOX*基因家族编码同源异型盒蛋白, 几乎存在于所有的单子叶植物和双子叶植物中, 在植物形态建成中发挥重要作用。根据基因的结构、表达模式以及系统发育关系将*KNOX*基因家族分为I类*KNOX*和II类*KNOX*亚家族(Champagne等2007; 李方正等2012)。典型的*KNOX1*蛋白含有N端MEINOX结构域和C端的同源异形盒结构域, 这两个结构域都参与*KNOX*二聚体的形成。对单叶模式植物拟南芥的研究表明: *KNOX1*在茎端分生组织表达, 而在P0期叶原基中的表达受到抑制, *KNOX1*基因家族具有维持分生组织活性和起始侧生器官发育的功能(Hagemann和Gleissberg 1996)。*KNOX1*基因在单叶发育中从P0期开始不再表达, 而在番茄等多数植物的复叶发育中*KNOX1*基因在复叶原基和小叶原基重新表达, 使边缘组织获得持续分化能力, 并促进小叶的起始, 因此复叶原基形成后*KNOX1*是否重新表达, 成为决定单叶和部分复叶植物发育模式的关键(Bharathan等2002)。当*KNOX1*基因不表达时, 碎米荠复叶变为单叶; *KNOX1*基因过量表达, 可以增加番茄复叶结构的

复杂性(Hareven等1996; Hay和Tsiantis 2006)。然而, 在豆科inverted repeat-lacking clade (IRLC)进化分支(包含豌豆和苜蓿等)和豆科非IRLC分支(包含大豆、百脉根和菜豆等)复叶发育过程中, *KNOX1*基因的功能存在差异(Champagne等2007; Wojciechowski等2000; Ge等2014; Zhou等2012, 2014; 张旻等2015)。

在豆科非IRLC分支的大豆和百脉根中, *KNOX1*基因在叶发育中的表达模式与番茄相似。*KNOX1*蛋白在SAM的中心区域持续表达, 但在SAM周边分生区形成叶原基时表达下调; 随后, *KNOX1*蛋白在发育的复叶原基边缘分裂带和小叶原基重新被活化并有较强的表达。这表明在大豆和百脉根复叶发育过程中, *KNOX1*可能参与复叶的起始和发育(Champagne等2007; Jasinski等2007)。

Hofer等(2001)和Tattersall等(2005)从豆科IRLC分支的豌豆中分离到*Pisum sativum knotted 1 (Pskn1)*和*Pisum sativum knotted 2 (Pskn2)*两个*KNOX1*同源基因。*Pskn1*和*Pskn2*基因在茎端分生组织SAM中表达, 但在复叶原基和小叶原基中检测不到*Pskn1*和*Pskn2*基因的表达, 推测*KNOX1*基因可能未参与豌豆复叶的发育。*MtBP*、*MtSTM*和*MtKNOX6*是蒺藜苜蓿中*KNOX1*的同源基因, 其基因的转录本均在SAM中有较强的表达信号, 但在复叶原基和小叶原基中也检测不到; 当*MtBP*、*MtSTM*或*MtKNOX6*基因缺失, 复叶的组成和叶的复杂性未发生变化, 这表明蒺藜苜蓿中复叶的发育与*KNOX1*基因的表达不相关(Ge等2014)。最新研究发现, 当把番茄中的*KNOX1*基因在蒺藜苜蓿中异位表达会产生额外的小叶, 在蒺藜苜蓿中过量表达*MtKNOX*类基因也会增加小叶数目和叶的复杂程度, 这些结果表明苜蓿中*KNOX1*基因参与了复叶发育的调控, 但是调控机制与大豆和百脉根存在区别(Champagne等2007; Zhou等2014)。

对番茄M类*KNOX*基因功能获得的显性突变体*Pts*的研究发现, *PTS (TKD)*促进复叶复杂度的增加; 拟南芥的M类*KNOX*基因特异在成熟器官之间的边界区表达(Magnani和Hake 2008)。蒺藜苜蓿中的*Fused Compound Leaf1 (FCL1)*基因编码M类*KNOX*蛋白(Peng等2011); 对蒺藜苜蓿的*fcl1*突变体的研究发现: 野生型复叶的侧生小叶与复叶原基在P2期分离, 但*fcl1*突变体小叶原基和复叶原基



表1 四种豆科植物调控复叶发育的关键基因

Table 1 Key genes responsible for the development of compound leaf in four leguminous plants

物种	基因	功能	参考文献
大豆	<i>GmKNOX1</i>	维持顶端分生组织活性, 可能参与复叶发育	Champagne等2007
	<i>GmLFY1</i>	参与调控小叶原基的起始	Champagne等2007
	<i>GmLFY2</i>	参与调控小叶原基的起始	Champagne等2007
	<i>Ln</i>	控制小叶的叶形和荚粒数	Jeong等2012; Fang等2013
	<i>GmLLPA1</i>	调控叶枕的分化和形态形成	Gao等2017
豌豆	<i>PsKN1</i>	未检测到该基因在复叶发育过程中的表达, 可能不参与复叶发育调控	Hofer等2001; Tattersall等2005
	<i>PsKN2</i>	未检测到该基因在复叶发育过程中的表达, 可能不参与调控复叶的发育	Tattersall等2005
	<i>CRI</i>	抑制 <i>KNOX1</i> 基因的表达而调控叶发育, 决定小叶极性的建立	Tattersall等2005; Demason和Chetty 2014
	<i>UNI</i>	决定复叶原基和小叶原基的起始和发育	Gourlay等2000; Hofer等2009
	<i>STP</i>	调控小叶原基的起始, 影响幼态叶向成熟叶的转换	Taylor等2001
	<i>LATH</i>	控制小叶叶片的侧向生长, 促进或维持卷须发育属性	Zhuang等2012
	<i>PsNAM1/2</i>	决定复叶小叶边界的建立	Blein等2009
	<i>PsCUC3</i>	决定复叶小叶的边界建立	Blein等2009
	<i>TL</i>	决定卷须发育属性	Marx 1987; Hofer和Ellis 1998; Gourlay等2000; Hofer等2009
	<i>AF</i>	抑制 <i>UNI</i> 基因的表达, 影响侧生小叶的起始及发育属性	Marx 1987; Hofer和Ellis 1998; Gourlay等2000
	<i>COCH</i>	抑制 <i>UNI</i> 基因的表达, 决定托叶起始和发育属性	Kumar等2009; Gourlay等2000
	<i>Apu</i>	决定叶枕发育属性	Chen等2012
	苜蓿	<i>MtKNOX1</i>	该基因不在复叶组织中表达, 可能不参与调控复叶的发育
<i>MtKNOX2</i>		该基因不在复叶组织中表达, 可能不参与复叶发育的调控	Ge等2014; Zhou等2014; Peng等2011
<i>MtKNOX6</i>		该基因不在复叶原基和小叶原基中表达, 可能不调控复叶发育	Ge等2014; Zhou等2014; Peng等2011
<i>MtPHAN</i>		调控小叶的发育以及叶极性的建立, 参与小叶边缘的形成	Ge等2014; Zhou等2014
<i>SGL1</i>		决定复叶原基和小叶原基起始和发育属性	Wang等2008; Zhou等2014
<i>MtPIN10</i>		影响复叶原基和小叶原基的相互分离以及小叶叶缘的形态发生	Peng和Chen 2011
<i>PALMI-1</i>		抑制 <i>SGL1</i> 基因的表达, 控制小叶起始	Ge等2010; Chen等2010
<i>FCL1</i>		决定小叶原基和复叶原基边界的建立	Peng等2011
<i>STF</i>		影响小叶叶片的侧向生长和叶脉的形成	Tadege和Mysore 2011
<i>NOOT</i>		调控托叶分化和形态形成	Couzigou等2012
<i>ELP1/PLP</i>		决定叶枕发育属性	Chen等2012; Zhou等2012
百脉根	<i>LjKN1</i>	可能不参与复叶原基边缘分生组织的维持和小叶原基的起始	Luo等2005
	<i>LjKN2</i>	未检测到该基因在复叶的组织中表达, 可能不调控复叶发育	Luo等2005
	<i>LjKN3</i>	可能不参与复叶原基边缘分生组织的维持和小叶原基的起始	Luo等2005
	<i>LjPHANa</i>	功能有待确定	Luo等2005
	<i>LjPHANb</i>	功能有待确定	Luo等2005
	<i>PFM</i>	参与调控基部小叶的起始	Dong等2005; Wang等2013
	<i>PFO</i>	参与调控小叶的起始	Dong等2005; Wang等2013
	<i>FUL1</i>	决定复叶边界的相互分离	Wang等2013
	<i>UML</i>	影响复叶原基和小叶原基边界的建立	Wang等2013
	<i>SLP</i>	决定叶枕发育属性	Chen等2012

没有形成明显的边界, 导致顶叶和侧生小叶融合。因此, *FCL1*突变缩短了叶边缘器官起始和发生的时间, 导致小叶原基的融合, 从而形成有裂隙的融合叶片(Peng等2011)。

## 2.2 ARP基因家族

*ARP*基因家族是*ASYMMETRIC LEAVES1 (AS1)*、

*ROUGH SHEATH2 (RS2)*和*PHANTASTICA (PHAN)*等一类编码*MYB*转录因子的统称, 该类基因除了N端高度保守的*MYB*结构域外, C端还有一个该家族特有的保守结构域(Timmermans等1999)。*ARP*基因和*KNOX1*基因作为在被子植物叶发育起着关键作用的两类基因, 它们的相互拮抗作用共同决定

叶的发生; *KNOXI*基因的功能是维持分生组织属性, 而*ARP*基因则参与侧生器官的发生和叶极性的建立等分化相关的发育过程(Byrne等2000; Waites等1998; Kim等2003)。在拟南芥中的研究表明: SAM干细胞中, *KNOXI*基因家族的*Shoot Meristemless (STM)*抑制*ASI*的表达; 在叶原基中, *ASI*抑制*KNOXI*基因家族的*BREVIPEDICELLUS (BP)*的表达; 正是*KNOXI*和*ARP*表达空间的排斥性使得SAM中分生细胞与叶奠基细胞在空间上发生分离(Byrne等2000; Long等1996; Hay和Tsiantis 2010)。

*ARP*基因家族的*PHAN*在豌豆中的直系同源基因*CRISPA (CRI)*, *cri*突变体和野生型的叶发育过程在P5期之前没有区别, 但*cri*突变体在P6期的小叶基部发生一个新的突起, 导致叶柄的近轴面形成异位的托叶, 进一步的研究表明, 该托叶的发生是豌豆中*KNOXI*基因家族的*Pskn2*基因在小叶的异位表达的结果(Tattersall等2005; Zhou等2014)。蒺藜苜蓿中有一个*PHAN*同源基因*MtPHAN*, *MtPHAN*基因突变也导致异位小叶的形成, 但是小叶的形成不是*KNOXI*异位表达引起的, *MtPHAN*和*KNOXI*基因在苜蓿复叶发育的过程中相互独立行使功能(Tattersall等2005; Demason和Chetty 2014; Zhou等2014)。

虽然*PHAN*基因的功能在这两种豆科植物中复叶的发生中存在差异, 但它们在豌豆和蒺藜苜蓿叶片极性建立的过程具有保守的功能(Byrne等2000; Timmermans等1999; Waites等1998)。 *cri*突变体叶片狭窄, 部分细胞特征腹部化, 有时产生针状叶(Tattersall等2005); *mtphan*突变体的叶片卷曲, 叶边缘锯齿状, 叶柄变短, 这表明*PHAN*基因控制两者叶片极性的建立(Ge等2014)。

在百脉根中, *PHAN*的同源基因*LjPHANa*和*LjPHANb*在复叶发育的P0期均具有较强的表达信号(Wang等2013; 罗江虹2003)。然而, *KNOXI*在百脉根中的同源基因*LjKN1*、*LjKN2*和*LjKN3*在P0期均不表达, 而在随后的复叶原基和小叶原基中*KNOXI*基因表达, 这表明在复叶发育的P0期*LjPHAN*基因抑制*KNOXI*基因的表达, 但是由于缺少相关的突变体, 具体的作用有待深入的研究(Wang等2013; Champagne等2007)。 *PHAN*基因在大豆中有

4个拷贝, 但大豆中*GmPHAN*基因的作用机制尚不明确(Wang等2013)。

### 2.3 *LFY/FLO*基因

*LFY/FLO*基因最早在模式植物拟南芥和金鱼草中发现, 是决定植物花分生组织属性和花器官属性调控网络中的关键基因(Coen等1990; Weigel等1992)。在豌豆和蒺藜苜蓿中, *LFY*代替*KNOXI*基因控制复叶分生组织的活性, 促进小叶的起始(Ge等2014; Zhou等2012, 2014)。豌豆*UNIFOLIATA (UNI)*、苜蓿*SINGLE LEAFLET1 (SGL1)*和百脉根*LjFLO*是*LFY/FLO*的直系同源基因, 与单叶中*LFY*的功能不同, 这些基因不仅控制豆科植物花的发育, 而且还参与复叶小叶的起始和发育(Gourlay等2000; Hofer等1997; Dong等2005)。

RNA原位杂交发现, *UNI*基因除了在花组织中表达外, 还在豌豆的复叶原基和小叶原基表达, 参与调控复叶原基发育; 在*uni*突变体中复叶原基属性提前被决定, 只分化为单叶; 过量表达豌豆*UNI*基因增加了复叶原基边缘分裂带活性, 促进小叶的起始(Gourlay等2000)。 *LFY*在蒺藜苜蓿中的同源基因*SGL1*与豌豆的*UNI*基因相似, *SGL1*突变导致复叶变单叶, 将*LFY*基因导入*sgl1*突变体可以使单叶变为复叶(Wang等2008)。过量表达*SGL1*基因, 复叶的复杂性未发生改变, 然而, 过量表达*Mt-KNOX*类基因会增加小叶数目和叶的复杂程度(Zhou等2014)。因此, 推测*KNOXI*和*SGL1*基因可能通过平行的途径在苜蓿中控制复叶的发育。

百脉根*proliferating floral meristem (pfm)*突变体中*LjFLO*基因转录提前终止形成不完全的蛋白, *pfm*突变体第六节叶片缺少2个或1个基部小叶, 只有3~4片小叶, 类似于幼态叶(Dong等2005; Wang等2013)。大豆中有2个*LFY*同源基因, 沉默*GmLFY*基因, 导致第二节成熟复叶的小叶数目由3个减少1个或2个, 变为幼态叶, 因此, 百脉根和大豆的*FLO/LFY*控制复叶的发育, 促进幼年期叶片到成年期叶片的过渡(Champagne等2007)。

### 2.4 *UFO/FIM*基因

拟南芥的*UNUSUAL FLORAL ORGAN (UFO)*和金鱼草的*FIMBRIATA (FIM)*基因编码F-box蛋白, 是E3泛素连接酶Skp1-Cullin-F-box complex (SCF)的一个亚基, *UFO*的N端结构域可以结合*LFY*, 并导

致LFY泛素化, 调控LFY蛋白的降解; 同时, *UFO*基因作为*LFY*的辅助激活因子, 共同激活*APETALA 3* (*AP3*), 决定雄蕊和花瓣的分化(Bharathan和Sinha 2001; Levin和Meyerowitz 1995; Simon等1994; Wang等2013)。*UFO/FIM*在豌豆和百脉根中的直系同源基因*STAMINA PISTILLOIDA (STP)*和*PROLIFERATING FLORAL ORGAN (PFO)*, 参与控制小叶原基的起始和形态发生。豌豆*stp*突变体在第三节仍然形成鳞状叶, 第一对复叶推迟到第四节形成, 幼态叶到成熟叶的转换期明显延迟, 叶片复杂度降低; *uni stp*双突变体的研究发现, *UNI*和*STP*协同作用决定复叶原基的起始(Taylor等2001)。百脉根*PFO*基因缺失, 导致70%的复叶缺失一个或一个以上的叶片(Dong等2005)。

## 2.5 生长素相关基因

在番茄和碎米芥中复叶的研究发现: 高浓度生长素在SAM的周边区域(复叶原基发生的位置)和叶边缘分裂带的积累决定叶原基起始和小叶发生, 和单叶一样, 生长素的浓度梯度分布依赖于生长素运输蛋白PIN-FORMED1 (*PIN1*)的调控(Bar和Ori 2015)。百脉根中*UML*基因与*PIN1*同源, *UML*突变体SAM变大并退化, 新的分枝会从退化SAM的周边形成; 5片小叶有不同程度的融合, 严重时5片小叶融合为1片叶; SAM周围小叶原基起始异常导致小叶原基融合, 呈现“雨伞状”或“杯子状”(Wang等2013)。*PIN1*在苜蓿中的同源基因为*MtPIN10/SMOOTH LEAF MARGINI (SLM1)*, 该基因突变导致小叶的融合, 同时子叶和小叶数目均增加, 可能是多个叶融合的结果, 且叶边缘锯齿减少变光滑(Peng和Chen 2011)。*sgl1 mtpin10*双突变体的叶类似于*sgl1*突变体的单叶表型, 但叶边缘锯齿光滑却类似于*mtpin10*突变体叶片, 这表明*SGL1*抑制*MtPIN10*在小叶发育中的作用, *MtPIN10*抑制*SGL1*在叶边缘形成过程中的作用(Peng和Chen 2011)。

## 2.6 其他转录因子

C2H2型锌指蛋白转录因子在复叶的发育中也有重要功能。蒺藜苜蓿的*palmate-like pentafoliata1 (palm1)*突变体具有5个小叶的掌状复叶, 比正常苜蓿的三出小叶增加了2个叶片。*PALM1*编码C2H2型锌指蛋白转录因子, 在侧生小叶原基表达。在*palm1-1*突变体中, *SGL1*基因的表达量和表达空间

得到显著的增加和扩大, *SGL1*的异位表达促进边缘分裂带的活性而形成更多的小叶。进一步研究发现, *PALM*蛋白与*SGL1*启动子的特异结合抑制*SGL1*基因的表达, 这表明*PALM1*基因通过抑制*SGL1*基因的空间表达, 控制复叶小叶的形成(Chen等2010; Ge等2010)。大豆中*Ln*基因也属于C2H2型锌指蛋白转录因子, 与拟南芥中的*JAGGED (JAG)*同源, 促进侧生器官的细胞分裂, 影响叶的宽窄(Ohno等2004; Dinneny等2004; Jeong等2012; Fang等2013)。*Ln*基因的突变导致小叶的叶片狭窄细长且叶边缘呈锯齿状; 在拟南芥*jag-3*突变体中过量表达*Ln*基因恢复了突变体变型, *jag-3*突变体狭窄和锯齿边缘的叶恢复为叶边缘光滑的圆叶(Jeong等2012)。以上研究结果表明, 不同类型的C2H2型锌指蛋白在豆科不同物种的复叶发育中具有重要功能。

*NOAPICAL MERISTEM (NAM)/CUP-SHAPED COTYLEDON (CUC)*基因编码NAC结构蛋白, 控制器官间边界区的形成和侧生器官的相互分离(Blein等2009; Berger等2009; Billsborough等2011; 王瑞芳等2014)。豌豆的*PsNAM1,2*和*PsCUC3*在分生组织和叶原基的边界区以及小叶原基连接区表达; 利用病毒诱导的基因沉默(virus induced gene silencing, VIGS)技术沉默豌豆*PsNAM1,2*或*PsCUC3*基因的表达, 导致小叶或卷须不同程度的融合、小叶数目减少, 表明豌豆的*PsNAM/PsCUC3*基因控制复叶小叶边界的形成(Blein等2009)。*NAM/CUC*在苜蓿中的同源基因*MtNAM*和在百脉根中的直系同源基因*FCL1*的表达模式和豌豆*PsNAM/PsCUC3*相似, *MtNAM*和*FUL1*基因突变均导致小叶融合。尽管不同植物在复叶形态建成过程中形成了各自独立的进化基因通道, 但*NAM/CUC3*在不同物种小叶边界的建成中的功能高度保守(Blein等2009; Wang等2013; Cheng等2012)。*sgl1 mtnam*双突变体的叶片为单叶, 与*sgl1*单突变体的叶片一样, 在小叶原基起始的过程中*SGL1*对*MtNAM*有抑制作用。研究发现, *NAM/CUC*通过与生长素相互作用实现对叶缘发育的调控(Zadnikova和Simon 2014)。

## 3 复叶特化结构的遗传控制

单叶向复叶的进化, 不仅是增加小叶数目, 而且演化出了不同的特化结构以适应生存的环境。叶枕、卷须和托叶是豆科中常见的几种特化结构,



这些特化结构的产生,是为了适应豆科植物昼夜运动、攀援运动和保护内部器官等功能。这些特化结构的发生和机制的演化是植物进化发育分子生物学的一个热点,已经取得了不少研究进展。

### 3.1 叶枕

叶枕是豆科植物重要的运动器官,是发生在叶或小叶基部具有不同于叶柄结构的膨大组织,叶枕的形成是叶和小叶的发生和发育的一个重要环节。蒺藜苜蓿*petiolule-like pulvinus (plp)/elongated petiolule1-1 (elp1-1)*突变体的叶枕缺失,被类似于叶轴或叶柄的结构代替,导致*plp/elp1-1*的叶片不能形成昼夜节律运动。*PLP/ELP1*编码含有保守lateral organ boundaries (LOB)结构域的转录因子,*LOB*基因参与侧生器官边界区的建立,*PLP/ELP1*主要在复叶原基和小叶的叶枕部位表达(Shuai等2002; Chen等2012)。过量表达*ELP1*基因导致叶柄和叶轴变短、叶柄和叶轴表皮细胞具有叶枕表皮细胞的特征,叶柄特化为叶枕(Chen等2012; Zhou等2012)。通过对叶枕缺失的豌豆*apulvinic (apu)*和百脉根*sleepless (slp)*突变体的基因和表型分析,发现*ELP-1*、*APU*、*SLP*基因序列高度同源,这些基因在决定豆科叶枕发育的功能上具有广泛的保守性(Chen等2012; Zhou等2012)。决定蒺藜苜蓿叶片极性建立的*PHAN*基因控制叶柄发育,*mtphan*突变体叶柄表皮细胞变小,具有叶枕细胞特点,该表型与*ELP1*的异位表达相关,表明*Mt-PHAN*通过负调控*ELP/PLP*基因的表达控制叶柄的发育(Ge和Chen 2014)。

控制大豆叶柄夹角的*GmILPA1*基因编码APC8-like蛋白,可以与GmAPC13a直接相互作用,通过APC复合体行使功能。大豆*ilpa1*突变体叶枕表皮层细胞数目减少导致叶枕变小,叶柄夹角增大;*GmILPA1*基因主要在叶原基基部细胞表达,通过促进细胞增殖及分化控制叶枕的形态构成。在不同大豆品种中,*GmILPA1*基因表达水平越高,叶柄夹角越小,两者呈显著负相关,是通过优化叶柄夹角改良大豆株型的一个很好的靶标基因(Gao等2017)。

### 3.2 卷须

豌豆复叶中的卷须在特殊的位置取代小叶,以适应攀援运动的需要(Demason和Chetty 2014; Gourlay等2000)。在特定条件下,小叶和卷须可相互转换(Gourlay等2000; Hofer和Ellis 1998; Marx 1987)。

豌豆卷须变小叶的经典突变体有*tendrill-less (tl)*和*lathyroides (lath)* (Hofer和Ellis 1998; Marx 1987; Zhuang等2012)。*TL*编码特异的HD-ZIP转录因子,是拟南芥*LATE MERISTEM IDENTITY1 (LMI1)/REDUCED COMPLEXITY (RCO)*的同源基因,*LMI1*蛋白直接结合*LFY*的启动子,促进花分生组织的属性,*RCO*基因突变导致碎米芥小叶缺失,形成单叶。*UNI*基因在*tl*突变体中表达上升,表明*TL*通过抑制*UNI*基因在卷须中的表达,决定卷须属性的建立(Hofer等2009)。豌豆*lath*突变体的托叶、小叶叶片和花瓣的侧向生长受抑制,卷须被狭窄的小叶取代。*TL*基因在*lath*突变体中的表达量比野生型显著下调,表明*LATH*基因可以通过促进或维持*TL*基因表达进而特异影响卷须属性,并参与复叶发育的分子调控(Zhuang等2012)。*LATH*编码功能保守的WUSCHEL-related homeobox1 (*WOX1*)类转录因子,其蒺藜苜蓿中同源基因*STENOFOLIA (STF)*在叶原基的背腹轴的交界区表达;百脉根中的同源基因*NARROW ORGANS 1 (NAOI)*影响小叶叶片侧向生长和叶脉的形成,这些基因的突变都使小叶叶片变窄,次级叶脉减少,表明*LATH*、*STF*和*NAOI*在控制复叶叶片侧向生长中的功能具有普遍的保守性,但是*LATH*控制卷须属性可能是豌豆进化过程中的独特事件(Tadege等2011; Zhuang等2012)。

相对于*tl*和*lath*突变体中的卷须小叶化,豌豆中还存在一类小叶卷须化的*afila (af)*突变体。*af*突变体的小叶变为卷须叶,即复叶结构的组成中,缺少侧生小叶,小叶着生的部位被卷须取代。*af tl*双突变体中所有的卷须均小叶化,类似*tl*突变体,而侧生小叶卷须化,类似*af*表型。因此,更深入的研究将有助于进一步解析卷须形成的机理及调控机制(Villani和DeMason 1997; Gourlay等2000; Mishra等2009; Zhuang等2012)。

### 3.3 托叶

托叶在豆科植物中普遍存在,起到保护叶芽的作用。豌豆的托叶很发达,与叶片相似,豌豆*cocholeata (coch)*突变体3~5节位的托叶生长受到抑制,变小或退化,6节以上复叶基部的侧生分生组织失去分化为托叶的能力,托叶分化为小叶或含小叶和卷须的复叶。*UNI*在豌豆*coch*突变体的托叶原基中异位表达,促进托叶的复叶化;*UNI*的突变

可以抑制 *coch* 突变体托叶复叶化的表型, 表明 *COCH* 可以通过抑制 *UNI* 基因在托叶中的表达而决定托叶的属性 (Demason 和 Chetty 2014; Kumar 等 2009; Gourlay 等 2000; Wellensiek 1959)。 *COCH* 在蒺藜苜蓿中的同源基因 *NODULE ROOT (NOOT)* 突变导致托叶的缺刻数目减少, 托叶结构简单化, 虽然 *COCH* 和 *NOOT* 均影响托叶的发育, 但是 *NOOT* 不影响蒺藜苜蓿托叶的属性 (Couzigou 等 2012)。 *NOOT* 和 *COCH* 编码 *NRPI* 基因家族的 BTB/POZ 锚蛋白, 与拟南芥的 *BOP* 基因同源, *bop1 bop2* 双突变体的叶柄上异位着生叶片。

#### 4 展望

植物复叶的形态建成是一个极其复杂的过程, 受外部环境和内部基因的共同调控。尽管目前对于豆科植物复叶发育的研究有了较大的进展, 但是与拟南芥、水稻等相比较, 豆科植物复叶发育的研究仍然不够系统化, 整个遗传调控的网络尚未完全揭示。随着多个豆科植物基因组测序的完成以及新一代基因组编辑技术的不断成熟, 相信豆科复叶发育的研究会在近期出现爆发式的进展: 一批模式植物中鉴定与叶发育相关基因在豆科植物中对应基因的功能将被揭示, 豆科复叶发育多样的分子进化机制将被认知, 豆科植物叶片特化结构形成分子机制的研究将极大丰富对于植物形态变异形成机制的知识, 豆科植物复叶形态与环境协同进化的研究将会推动植物进化发育生物学和逆境响应进化机制研究的发展。

#### 参考文献

- Bar M, Ori N (2015). Compound leaf development in model plant species. *Curr Opin Plant Biol*, 23: 61–69
- Berger Y, Harpaz-Saad S, Brand A, Melnik H, Sirding N, Alvarez JP, Zinder M, Samach A, Eshed Y, Ori N (2009). The NAC-domain transcription factor GOBLET specifies leaflet boundaries in compound tomato leaves. *Development*, 136 (5): 823–832
- Bharathan G, Goliber TE, Moore C, Kessler S, Pham T, Sinha NR (2002). Homologies in leaf form inferred from *KNOXI* gene expression during development. *Science*, 296 (5574): 1858–1860
- Bharathan G, Sinha NR (2001). The regulation of compound leaf development. *Plant Physiol*, 127 (4): 1533–1538
- Bilsborough GD, Runions A, Barkoulas M, Jenkins HW, Hasson A, Galinha C, Laufs P, Hay A, Prusinkiewicz P, Tsiantis M (2011). Model for the regulation of *Arabidopsis thaliana* leaf margin development. *Proc Natl Acad Sci USA*, 108 (8): 3424–3429
- Blein T, Pulido A, Vialette-Guiraud A, Nikovics K, Morin H, Hay A, Johansen IE, Tsiantis M, Laufs P (2009). A conserved molecular framework for compound leaf development. *Science*, 322 (5909): 1835–1839
- Byrne ME, Barley R, Curtis M, Arroyo JM, Dunham M, Hudson A, Martienssen RA (2000). *Asymmetric leaves1* mediates leaf patterning and stem cell function in *Arabidopsis*. *Nature*, 408 (6815): 967–971
- Champagne CEM, 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, Moreau C, Liu Y, Kawaguchi M, Hofer J, Ellis N, Chen R (2012). Conserved genetic determinant of motor organ identity in *Medicago truncatula* and related legumes. *Proc Natl Acad Sci USA*, 109 (29): 11723–11728
- Chen J, Yu JB, Ge LF, Wang HL, Berbel, Liu Y, Chen YH, Li GM, Tadege M, Wen JQ, et al (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
- Cheng XF, Peng JL, Ma JY, Tang YH, Chen RJ, Mysore KS, Wen JQ (2012). *NO APICAL MERISTEM (MtNAM)* regulates floral organ identity and lateral organ separation in *Medicago truncatula*. *New Phytol*, 195 (1): 71–84
- Coen ES, Romero JM, Doyle S, Elliott R, Murphy G, Carpenter R (1990). *floricaula*: a homeotic gene required for flower development in *Antirrhinum majus*. *Cell*, 63 (6): 1311–1322
- Couzigou JM, Zhukov V, Mondy S, Heba GA, Cosson V, Ellis THN, Ambrose M, Wen JQ, Tadege M, Tikhonovich I, et al (2012). *NODULE ROOT* and *COCHLEATA* maintain nodule development and are legume orthologs of *Arabidopsis* *BLADE-ON-PETIOLE* genes. *Plant Cell*, 24 (11): 4498–4510
- Demason DA, Chetty V (2014). Phenotypic characterization of the *CRISPA (ARP)* gene mutant of pea (*Pisum sativum*; Fabaceae): a reevaluation. *Am J Bot*, 101 (3): 408–427
- Dengler NG, Tsukaya H (2001). Leaf morphogenesis in dicotyledons: current issues. *Int J Plant Sci*, 162 (3): 459–464
- Dinneny JR, Yadegari R, Fischer RL, Yanofsky MF, Weigel D (2004). The role of *JAGGED* in shaping lateral organs. *Development*, 131 (5): 1101–1110
- Dong ZC, Zhao Z, Liu CW, Luo JH, Yang J, Huang WH, Hu XH, Wang TL, Luo D (2005). Floral patterning in *Lotus japonicus*. *Plant Physiol*, 137 (4): 1272–1282
- Fang C, Li W, Li G, Wang Z, Zhou ZK, Ma YM, Shen YT (2013). Cloning of *Ln* gene through combined approach of map-based cloning and association study in soybean. *J Genet Genomics*, 40 (2): 93–96
- Gao JS, Yang SX, Cheng W, Fu YF, Leng JT, Yuan XH, Jiang N, Ma JX, Feng XZ (2017). *GmILPA1*, encoding an APC8-like protein, controls leaf petiole angle in soybean. *Plant Physiol*, doi: 10.1104/pp.16.00074
- Ge L, Chen J, Chen R (2010). *Palmate-like pentafoliata1* encodes a novel Cys(2) His(2) zinc finger transcription factor essential for compound leaf morphogenesis in *Medicago truncatula*. *Plant*



- Signal Behav, 5 (9): 1134–1137
- Ge L, Chen R (2014). PHANTASTICA regulates leaf polarity and petiole identity in *Medicago truncatula*. Plant Signal Behav, 9 (3): e28121
- 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
- Gourlay CW, Hofer JM, 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. Pl Syst Evol, 199 (3): 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
- 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, Ellis N (1998). The genetic control of patterning in pea leaves. Trends Plant Sci, 3 (11): 439–444
- 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 J, Turner L, Moreau C, Ambrose M, Isaac P, Butcher S, Weller J, Dupin A, Dalmais M, Signor CL, et al (2009). Tendril-less regulates tendril formation in pea leaves. Plant Cell, 21 (2): 420–428
- Jasinski S, Kaur H, Tattersall A, Tsiantis M (2007). Negative regulation of KNOX expression in tomato leaves. Planta, 226 (5): 1255–1263
- Jeong N, Suh SJ, Kim MH, Lee S, Moon JK, Hong SK, Jeong SC (2012). Ln is a key regulator of leaflet shape and number of seeds per pod in soybean. Plant Cell, 24 (12): 4807–4818
- Kim M, Pham T, Hamidi A, McCormick S, Kuzoff RK, Sinha N (2003). Reduced leaf complexity in tomato wiry mutants suggests a role for PHAN and KNOX genes in generating compound leaves. Development, 130 (18): 4405–4415
- 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
- Levin JZ, Meyerowitz EM (1995). UFO: an Arabidopsis gene involved in both floral meristem and floral organ development. Plant Cell, 7 (5): 529–548
- Lewis GP, Schrire B, Mackinder B, Lock M (2005). Legumes of the World. Kew: Royal Botanic Gardens
- Li FZ, Yang SX, Wu CX, Wei HC, Qu RL, Feng XZ (2012). Structure and expression analysis of KNOX gene family in soybean. Chin Bull Bot, 47 (3): 236–247 (in Chinese with English abstract) [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]
- Long JA, Moan EI, Medford JI, Barton MK (1996). A member of the KNOTTED class of homeodomain proteins encoded by the STM gene of Arabidopsis. Nature, 379 (6560): 66–69
- Luo JH (2003). Primary study on molecular mechanism controlling compound leaf development in *Lotus japonicus* [PhD thesis]. Shanghai: Institute of Plant Physiology and Ecology, Chinese Academy of Sciences (in Chinese with English abstract) [罗江虹(2003). 百脉根复叶发育分子机制的初步研究(博士论文). 上海: 中国科学院上海植物生理生态研究所]
- Luo JH, Yan J, Weng L, Yang J, Zhao Z, Chen JH, Hu XH, Luo D (2005). Different expression patterns of duplicated PHANTASTICA-like genes in *Lotus japonicus* suggest their divergent functions during compound leaf development. Cell Res, 15 (8): 665–677
- Magnani E, Hake S (2008). KNOX lost the OX: the Arabidopsis KNATM gene defines a novel class of KNOX transcriptional regulators missing the homeodomain. Plant Cell, 20 (4): 875–887
- Marx G (1987). A suite of mutants that modify pattern formation in pea leaves. Plant Mol Biol Rep, 5 (3): 311–335
- 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
- Ohno C, Reddy G, Heisler M, Meyerowitz E (2004). The Arabidopsis JAGGED gene encodes a zinc finger protein that promotes leaf tissue development. Development, 131 (5): 1111–1122
- Peng J, Chen R (2011). Auxin efflux transporter MtPIN10 regulates compound leaf and flower development in *Medicago truncatula*. Plant Signal Behav, 6 (10): 1537–1544
- 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
- Shuai B, Reynaga-Peña CG, Springer PS (2002). The lateral organ boundaries gene defines a novel, plant-specific gene family. Plant Physiol, 129 (129): 747–761
- Simon R, Carpenter R, Doyle S, Coen E (1994). Fimbriata controls flower development by mediating between meristem and organ identity genes. Cell, 78 (1): 99–107
- Sprent J (2007). Evolving ideas of legume evolution and diversity: a taxonomic perspective on the occurrence of nodulation. New Phytol, 174 (1): 11–25
- Sprent J (2008). 60Ma of legume nodulation. What's new? What's changing? J Exp Bot, 59 (5): 1081–1084
- Tadege M, Lin H, Bedair M, Berbel A, Wen J, Rojas CM, Niu L, Tang Y, Sumner L, Ratet P, et al (2011). STENOFOLIA regulates blade outgrowth and leaf vascular patterning in *Medicago truncatula* and *Nicotiana sylvestris*. Plant Cell, 23 (6): 2125–2142
- Tattersall AD, Turner L, Knox MR, Ambrose MJ, Ellis THN, Hofer J (2005). The mutant *crispa* reveals multiple roles for PHANTASTICA in pea compound leaf development. Plant Cell, 17 (4): 1046–1060
- Taylor S, Hofer J, Murfet I (2001). *Stamina pistilloida*, the pea or-

- tholog of *Fim* and *UFO*, is required for normal development of flowers, inflorescences, and leaves. *Plant Cell*, 13 (1): 31–46
- Tian ZX (2002). Function analysis of the TCP-domain genes in legume and genetic analysis of *kw* mutants in *Lotus japonicus* [PhD thesis]. Shanghai: Institute of Plant Physiology and Ecology, Chinese Academy of Sciences (in Chinese with English abstract) [田朝霞(2002). 豆科中TCP domain基因功能的研究以及百脉根*kw*突变体的遗传分析(博士论文). 上海: 中国科学院上海植物生理生态研究所]
- Timmermans MC, Hudson A, Becraft PW, Nelson T (1999). ROUGH SHEATH2: a MYB protein that represses *KNOX* homeobox genes in maize lateral organ primordia. *Science*, 284 (5411): 151–153
- Villani PJ, DeMason DA (1997). Roles of the *AF* and *TL* genes in pea leaf morphogenesis: characterisation of the double mutant (*af tl*). *Am J Bot*, 84 (10): 1323–1336
- Vlad D, Kierzkowski D, Rast M, Vuolo F, Dello I, Galinha C, Gan X, Hajheidari M, Hay A, Smith RS, et al (2014). Leaf shape evolution through duplication, regulatory diversification, and loss of a homeobox gene. *Science*, 343 (6172): 780–783
- Vogel S (2009). Leaves in the lowest and highest winds: temperature, force and shape. *New Phytol*, 183 (1): 13–26
- Waites R, Selvadurai HRN, Oliver IR, Hudson A (1998). The *PHANTASTICA* gene encodes a MYB transcription factor involved in growth and dorsoventrality of lateral organs in *Antirrhinum*. *Cell*, 93 (5): 779–789
- 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
- Wang RF, Hu YS, Gao WR, Zhang YX, Song XS (2014). Function of NAC transcription factors family in stress responses in plants. *Plant Physiol J*, 50 (10): 1494–1500 (in Chinese with English abstract) [王瑞芳, 胡银松, 高文蕊, 张宜欣, 宋兴舜(2014). 植物NAC转录因子家族在抗逆响应中的功能. 植物生理学报, 50 (10): 1494–1500]
- Wang Z, Chen J, Weng L, Li X, Cao X, Hu X, Luo D, Yang J (2013). Multiple components are integrated to determine leaf complexity in *Lotus japonicus*. *J Int Plant Biol*, 55 (5): 419–433
- Weigel D, Alvarez J, Smyth D, Yanofsky M, Meyerowitz E (1992). *LEAFY* controls floral meristem identity in *Arabidopsis*. *Cell*, 69 (5): 843–859
- Wellensiek SJ (1959). Neutronic mutations in peas. *Euphytica*, 8 (3): 209–215
- Wojciechowski M, Sanderson M, Teele K, Liston A (2000). Molecular phylogeny of the “Temperate Herbaceous Tribes” of papilionoid legumes: a supertree approach. In: Herendeen PS, Bruneau A (eds). *Advances in Legume Systematics 9*. Kew: Royal Botanic Gardens, 227–298
- Zadnikova P, Simon R (2014). How boundaries control plant development. *Curr Opin Plant Biol*, 17 (1): 116–125
- Zhang Y, Zhao YM, Ding B, Qi XJ, Xie LN (2015). Regulation of *KNOX1* genes in compound leaf development of plant. *Plant Physiol J*, 51 (11): 1780–1786 (in Chinese with English abstract) [张旸, 赵月明, 丁兵, 齐学军, 解莉楠(2015). *KNOX1*基因在植物复叶发育过程中的调控作用. 植物生理学报, 51 (11): 1780–1786]
- Zhou C, Han L, Fu C, Chai M, Zhang W, Li G, Tang Y, Wang Z (2012). Identification and characterization of *petiole-like pulvinus* mutants with abolished nyctinastic leaf movement in the model legume *Medicago truncatula*. *New Phytol*, 196 (1): 92–100
- Zhou C, Han L, Li G, Chai M, Fu C, Cheng X, Wen J, Tang Y, Wang Z (2014). STM/BP-Like *KNOX1* is uncoupled from ARP in the regulation of compound leaf development in *Medicago truncatula*. *Plant Cell*, 26 (4): 1464–1479
- Zhuang L, Ambrose M, Rameau C, Weng L, Yang J, Hu X, Luo D, Li X (2012). *LATHYROIDES*, encoding a WUSCHEL-related homeobox1 transcription factor, controls organ lateral growth, and regulates tendril and dorsal petal identities in garden pea (*Pisum sativum* L.). *Mol Plant*, 5 (6): 1333–1345

## Progress of molecular mechanism of compound leaf development in legume plants

YANG Xia<sup>1,2</sup>, GAO Jin-Shan<sup>1,2</sup>, YANG Su-Xin<sup>1,\*</sup>

<sup>1</sup>Northeast Institute of Geography and Agroecology, Chinese Academy of Sciences, Changchun 130102, China; <sup>2</sup>University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

**Abstract:** Compound leaf is the outcome of single leaf adapting to environment, which makes plants acclimatize to external mechanical stress better. Most legume plants have typical compound leaf structure; their leaf development process can reflect the common characters of compound leaf in plant kingdom. In this paper, we review recent advances in the molecular mechanisms modulating leaf development in four legume plants, *Glycine max*, *Pisum sativum*, *Medicago truncatula* and *Lotus japonicus*. With comparison on their molecular mechanisms during leaf development, it reveals the complex developmental mechanism of legume leaves, and provides theoretical guidance for the molecular breeding of legume plants.

**Key words:** legume plants; compound leaf development; *Glycine max*; *Pisum sativum*; *Medicago truncatula*; *Lotus japonicus*

---

Received 2017-04-22 Accepted 2017-05-12

This work was supported by National Key Research and Development Project (Grant Nos. 2016YFD0101900 and 2016YFD0100401) from the Ministry of Science and Technology of China, Innovation International Team of the Chinese Academy of Sciences (KZZD-EW-TZ-21) and Hundred-Talent Program of the Chinese Academy of Sciences.

\*Corresponding author (E-mail: yangsuxin@iga.ac.cn).