

ABC 模型与花进化研究

李贵生 孟征* 孔宏智 陈之端 路安民*

(中国科学院植物研究所系统与进化植物学重点实验室, 北京 100093. * 联系人, E-mail: zhmeng@ns.ibcas.ac.cn, anmin@ns.ibcas.ac.cn)

摘要 介绍了经典的花发育 ABC 模型以及随后发展的 ABCD, ABCDE 和四聚体模型, 评述了在花进化研究中运用这些模型所取得的成果, 如对买麻藤与被子植物之间的系统发育关系的新认识, 花被演化方面的新结果, 双子叶植物和单子叶植物之间花器官的同源性鉴定. 目前的研究表明, 花发育进化的研究将会深入地揭示花的起源和多样性分化以及各类群间花器官的同源性.

关键词 ABC 模型 花的起源和多样性 花器官同源性 发育进化生物学

1 花发育的 ABC 模型

拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)是一种分子生物学研究的模式植物, 其花具有呈同心圆排列的 4 轮器官, 即最外轮 4 枚萼片、第 2 轮 4 枚花瓣、第 3 轮 6 枚雄蕊及第 4 轮 2 个心皮, 并且拟南芥的花有 3 种人工的同源异型突变体^[1](图 1). A 类突变体的花从最外轮到最内轮依次是心皮、雄蕊、雄蕊和心皮, B 类突变体的花是萼片、萼片、心皮和心皮, C 类突变体的花是萼片、花瓣、花瓣和萼片. 由于另一种模式植物金鱼草(*Antirrhinum majus*)具有相似的 4 轮花器官和 3 类突变体^[2], 人们推测, 至少在真双子叶植物如拟南芥和金鱼草的花发育中, 有 3 类基因行使功能, 4 轮花器官才得以形成, 进而提出了花发育的 ABC 模型^[1]. 3 类基因即 A, B 和 C 类基因. 在拟南芥中, A 类基因包括 *APETALA1*(*AP1*)^[3,4]和 *APETALA2*(*AP2*)^[5], B 类基因包括 *APETALA3*(*AP3*)^[6]和 *PISTILLATA*(*PI*)^[7], C 类基因包括 *AGAMOUS*(*AG*)^[8]基因. 该模型假设^[1]: (i) 每类基因在相邻两轮花器官行使功能, 即 A 类基因在第 1 和第 2 轮、B 类基因在第 2 和第 3 轮、C 类基因在第 3 和第 4 轮中发挥作用, 而且 A 和 C 类基因相互拮抗, 也就是说当 A 类基因被突变后, C 类基因会在第 1 和第 2 轮表达, 而当 C 类基因被突变后, A 类基因将在第 3 和第 4 轮表达; (ii) 基因的功能是形成花器官, 即 A 和 C 类基因单独行使功能分别形成萼片和心皮, 而 A+B 及 B+C 的联合作用分别形成花瓣和雄蕊.

花发育的 ABC 模型自提出之后不断地得到发展. 当 *FLORAL BINDING PROTEIN 11*(*FBP11*)被证明是形成胚珠的基因时, 人们将其命名为 D 基因, 并提出了 ABCD 模型^[9]. 并且, 因为 *SEPALLATA1*(*SEP1*),

SEPALLATA2 (*SEP2*)和 *SEPALLATA3* (*SEP3*)基因对于花瓣、雄蕊和雌蕊的形成不可或缺^[10,11], 人们把它们命名为 E 类基因, 并进而提出了 ABCDE 模型(图 2)^[12]. ABCDE 模型的提出标志着花部器官发育的充要条件被基本弄清^[13].

与此同时, 人们提出了关于这些基因间相互作用的分子机制的模型. 最著名的“四聚体模型”^[13](图 3)认为, 花 4 轮器官的发育是由 A, B, C 和 E 基因的蛋白质产物所形成的四聚体决定的. 在拟南芥中, *AP1-AP1-?-?*(?为未知蛋白)四聚体使第 1 轮花器官发育成萼片, *AP1-AP3-PI-SEP* 使第 2 轮花器官发育成花瓣, *AP3-PI-AG-SEP* 使第 3 轮花器官形成雄蕊, *AG-AG-SEP-SEP* 使第 4 轮花器官形成心皮. 此外, 含有 A 类基因产物的四聚体会抑制含有 C 类基因产物的四聚体的形成, 反之亦然. 这就是 A 类和 C 类基因间的相互拮抗. 根据“四聚体”模型, 那些蛋白首先形成二聚体, 这些二聚体能与靶基因调控区的 CA_nG 元件(5'-CCA/TGG-3')特异性结合. 然后 2 个二聚体通过蛋白的 C 末端形成四聚体. 最终四聚体激活或抑制靶基因的表达, 从而在特定的轮形成特定的花器官.

就在拟南芥和金鱼草中分离到 *AG* 和 *DEFICIENS*(*DEF*)^[14]之后, 人们发现这 2 个基因与人的 *SRF*^[15]和酵母的 *MCM1*^[16]具有很高的相似性, 即均在 N 端含有 1 个约 180 bp 的保守区域. 因此, 人们将这 4 个基因的名字的第 1 个字母缩写成 MADS 后, 称该区域为 MADS-box 区(MADS-box domain), 并将具有该区域的基因统称为 MADS-box 基因^[17]. ABCDE 模型中涉及的基因绝大部分属于 MADS-box 基因家族^[18]. 花发育中的 MADS-box 基因除了含有 MADS-box 区以外, 还含有 1 个约 90 bp 的 I-box 区, 1 个约 210 bp 的 K-box 区和 1 个比较多变的 C 末

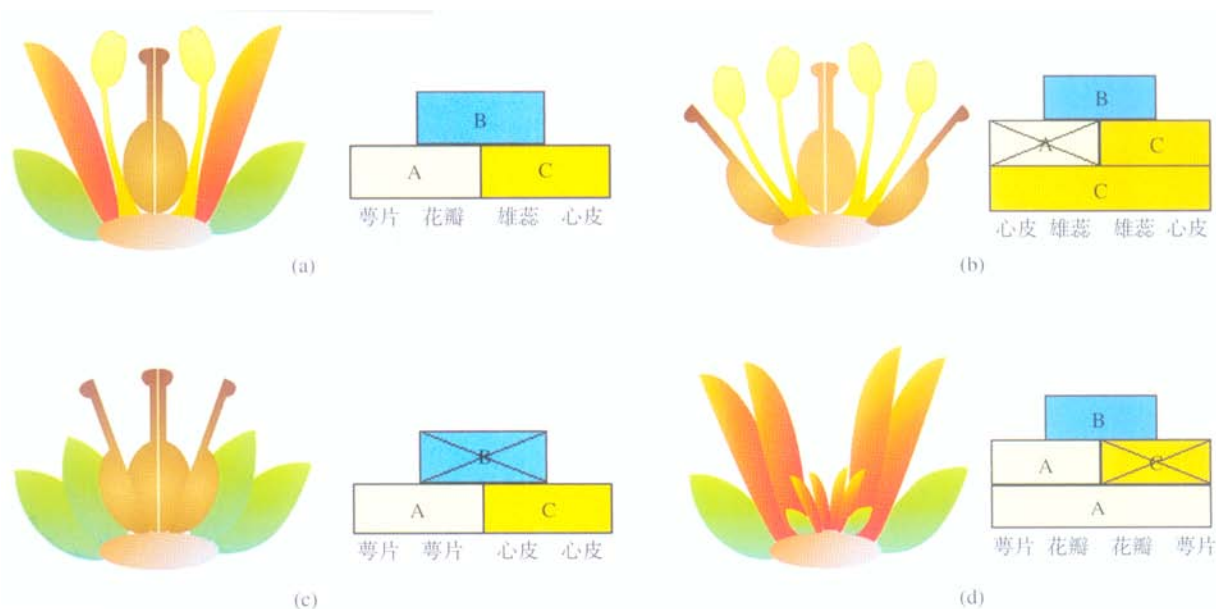


图1 经典的ABC模型(引自 Coen 和 Meyerowitz^[1])

(a) 野生型; (b) A 突变体; (c) B 突变体; (d) C 突变体. 图示真双子叶植物的野生型花及其3种同源型突变体, 以及对每种花的模型. 野生型的花有正常的四轮建构, 即从第1轮到第4轮的萼片-花瓣-雄蕊-心皮. 在A突变体中, 4轮器官是心皮-雄蕊-雄蕊-心皮, 这是因A基因突变后, 与之拮抗的C基因在A基因的功能区域起作用; 与此相似, 在C突变体中, 4轮器官是萼片-花瓣-花瓣-萼片; 在B突变体中, 4轮器官是萼片-萼片-心皮-心皮

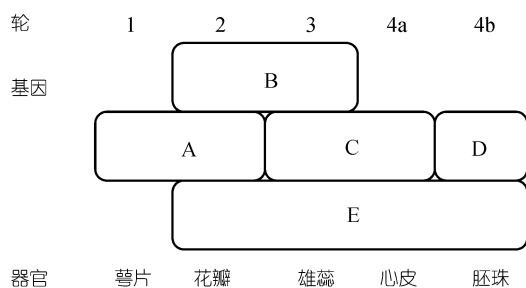


图2 ABCDE模型(引自 Theissen^[12])

胚珠是独立于心皮的花器官. 除了A, B和C基因, D和E基因也在花发育中起作用. 如B+C+E是雄蕊发育必要以及充分的条件

端^[19]. 因此准确地说, 这些基因应该叫作 MIKC 型 MADS-box 基因^[20,21].

到目前为止, 人们已经在至少27目39种被子植物中发现了 MADS-box 基因, 特别是能从基因组图谱预测拟南芥和水稻的 MADS-box 基因的总数, 如水稻中大约有71个^[22]MADS-box 基因, 拟南芥中约有80个 MADS-box 基因^[23]. 除此之外, 人们在裸子植物^[24,25]、蕨类植物^[26]和苔藓植物^[20,27]中也找到了 MADS-box 基因. 但值得一提的是, 虽然蕨类植物中含有 ABC 模型中一些基因的同源基因, 但这些基因

在蕨类植物的繁殖器官中的表达并没有专一性, 而只在种子植物的繁殖器官中专一性表达^[28]. 由此可见, 在陆地植物繁殖器官的进化过程中, MADS-box 基因发挥了非常重要的作用^[18]. 而被子植物花部器官的起源与进化, 有可能在根据模式植物提出的花发育模型的基础上, 通过研究 MADS-box 基因在各类陆地植物中的进化以及有花植物各大类群中不同形态花的发育机制而最终得以阐明.

在1995年人们就已将花发育ABC模型与被子植物花的起源和早期分化联系起来^[29], 我国研究人员也对此进行了介绍^[30,31]. 以下重点介绍近年来利用发育生物学方法在研究花的起源和多样性以及花器官的同源性方面的主要进展.

2 花部器官的起源

达尔文用“讨厌之谜”来称呼在早白垩世(距今约1.3亿至9千万年前)多种多样的被子植物在地球上突如其来地出现, 这样被子植物独有的花的起源可称为“谜中之谜”. 关于花的起源有2种假说^[18]: 第1种是真花说(Euanthium), 认为花起源于已绝灭的本内苏铁类的两性孢子叶球. 根据这一学说, 最原始的花是单轴、有花被的, 花被、雄蕊和心皮为叶性器官, 如

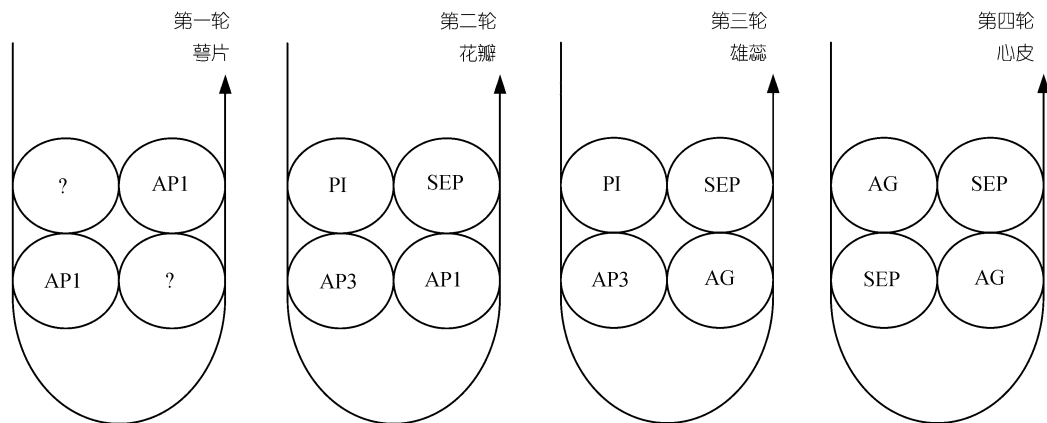


图 3 拟南芥花发育的“四聚体模型”(引自 Theissen^[12])

该模型认为转录因子形成的四聚体才能与靶基因的调控区结合,进而激活或抑制它们的表达,这样在每轮上形成一种花器官. AP1, AP3, PI, AG, SEP 是这些基因的蛋白质产物, ? 表示未知蛋白

现存的木兰属(*Magnolia*)的花. 与真花说类似的还有近来提出的“生花植物”(Anthophyte)假说,即认为本内苏铁目(Bennettitales)、五列木属(*Pentoxylon*)和买麻藤目(Gnetales)都有类似于花的繁殖器官而与被子植物关系较近.“新假花说”(Neopseudanthium)则认为买麻藤类(Gnetophyte)是被子植物的直接祖先而不仅仅是最近类群^[32]. 第 2 种是假花说(Pseudanthium),认为花起源于类似于种子蕨的单性的繁殖器官. 根据这一学说,最原始的花无花被,而雄蕊和心皮是轴性器官,如古果属(*Archaeofructus*)的花^[33].

在被子植物花的起源研究中,买麻藤类可被认为是一个“外类群”. 买麻藤类的繁殖器官是单性,雌“花”包括珠心、内珠被、外珠被(outer integument/envelope),雄“花”包括小孢子囊和苞片^[34,35]. 人们从灌状买麻藤(*Gnetum gnemon*)的“花”中分离得到 13 个 MADS-box 基因,并对它们进行了系统发育分析^[25],结果表明,买麻藤的基因总与松柏类的基因聚在一起,而与被子植物的基因分离开来,这表明买麻藤与松柏类(而非被子植物)有更近的系统发育关系^[25]. 与此同时,人们发现在买麻藤的外珠被上表达的是 C 类功能基因的同源基因,而非 B 类基因的同源基因,因此买麻藤的外珠被可能与被子植物的珠被^[25]甚至心皮^[18] (而非花瓣)同源,这样买麻藤与被子植物的系统发育关系并不像 Anthophyte^[32]假说的那样近. 这些结果更新了对种子植物系统发育关系的认识,并且暗示被子植物的祖先可能具有单性的生殖结构^[36]. 那么,这种从单性到两性的进化过程究竟是怎样进行的呢? “准雄性”(mostly male)理论认为,当胚

珠作为同源异型器官在雄性繁殖器官上形成后,两性繁殖器官才出现^[37]. 另一种说法是,雄性短枝的上部分不表达 B 基因时,该部分就变成雌性器官,从而产生两性器官. 另外,雌性短枝的下部分异位表达 B 基因时,该部分就变成雄性器官^[38].

在买麻藤中, C 类基因在雄性和雌性繁殖器官中表达,而在营养器官中不表达;而 B 类基因在雄性繁殖器官中表达,在雌性繁殖器官中不表达^[25],它们的表达模式与被子植物的 B 和 C 类基因的表达模式是相似的. 因此,在种子植物中, C 类基因的功能可能是将繁殖器官和营养器官区别开来,并且当它扩展到营养器官进行表达时,会将营养器官变成繁殖器官,从而使得繁殖器官日益复杂化^[25]; B 类基因的功能是将雄性和雌性繁殖器官区分开来,因而作为种子植物进化中的性别分化的分子基础^[25]. 另外,这两类基因保守的表达模式支持种子植物的繁殖器官可能是在 3 亿年前一次性起源的^[25].

裸子植物无花被可能是它们丢失了 A 基因^[28],但是人们从该类群分离到了 AP1 和 AP2 的同源基因^[24,39]. 原始的花也许无花被^[18,33],类似于草珊瑚(*Sarcandra glabra*)的花. 与裸子植物的繁殖器官一样,这种花只需要 B 和 C 基因即可形成^[18]. 花被的形成则有赖于 A 基因的产生. 传统的观点认为,原始的花有花被^[18]. 花被要么开始只有表达 A 和 B 基因的花瓣状器官(petaloid organs),而只表达 A 基因的花萼是后来形成的;要么开始只有表达 A 基因的花萼状器官(sepaloid organs),而花瓣是 B 基因向外扩展到内轮花萼状器官后形成的^[18]. 因此,为了阐明花被的起

源,人们需要在基部被子植物中对 A 类基因进行研究.金粟兰科的金粟兰属(*Chloranthus*)、草珊瑚属(*Sarcandra*)及 *Ascarina* 无花被,而雪香兰属(*Hedysum*)有花被.该类群具有早白垩世的化石记录,属于原始的被子植物^[29];在被子植物的八纲系统中,它与被子植物的基部类群无油樟属(*Amborella*)及樟目(*Laurales*)同属于樟纲(*Lauropsida*)^[40].因此对金粟兰科开展发育进化生物学研究有助于解决花被起源问题.

可喜的是, B 基因的研究加深了对花瓣起源的理解.在毛茛类(*Ranunculidae*)的野罂粟(*Papaver nudicaule*), *Dicentra eximia*, 鳞茎状毛茛(*Ranunculus bulbosus*)和 *Ranunculus ficaria* 中,人们发现 B 基因在花瓣中的表达既不统一又不稳定,而有别于其他真双子叶植物的 B 基因在花瓣中的表达模式^[41,42].该结果支持毛茛类的花瓣和其他真双子叶植物的花瓣有着不同起源的传统观点^[41,43,44].

由此可见,真花说和假花说间的争论推动了花的起源的研究,而发育进化生物学的发展加深了对这个问题的理解,为人们开拓了新的思路.

3 花多样性的分子基础

形态多样性是进化生物学的主题之一,其遗传基础是相关调控基因的变异^[45],因此花的多样性与 ABC 模型涉及基因丰富的变异有关.从拟南芥的一些野生居群,人们用 PCR(polymerase chain reaction)得到了 A 基因的横向同源基因 *CAULIFLOWER(CAL)* 基因和 B 类基因,然后对序列进行了进化分析,结果表明,这些基因在种内具有足够的核苷酸和氨基酸变异^[45].

夏威夷 *Silversword* 群(菊科(*Asteraceae*)向日葵族(*Heliantheae*)的亚族(*Madiinae*)的 3 属 *Argyroxiphium*, *Dubautia* 和 *Milkesia*, 共 30 个夏威夷特有种)植物是研究适应辐射的好材料,它们的生长习性和繁殖器官有很大变异.2001 年,人们克隆了它们的 A 和 B 类基因以及一个光合作用相关基因,并与北美 *Tarweeds* 群 (*Heliantheae-Madiinae* 的 *Aisocarupus scabridus* 和 *Carlruistia muirii* 等 11 种)植物进行了基因进化速率的比较^[46].结果显示,在夏威夷 *Silversword* 群中, A 和 B 类基因的非同义碱基替换与同义碱基替换的比值显著升高,但是中性突变没有普遍上升;与此形成对照的是,光合作用相关基因的非同

义碱基替换与同义碱基替换的比值升高较少.因此 A 和 B 类基因的变异与适应辐射中快速的形态多样化相关,可能是方向性选择作用于繁殖器官,从而导致了这些基因的适应性辐射.

这些基因序列上的变异是怎样导致花器官的形态多样性的呢?研究表明,这是由于这些基因的功能发生了变化.十字花科植物甘蓝(*Brassica oleracea*)的 *AP1* 的同源基因有 2 个拷贝,即有正常功能的 *BoAP1-A* 和无正常功能的 *BoAP1-B*; *AP1* 和它的横向同源基因 *CAL* 在花分生组织中共同发挥作用(*AP1* 的另一功能是形成花被). *BoAP1-B* 和 *CAL* 基因突变后,该种产生茎生花;但是由于 *BoAP1-A* 是正常的,因此茎生花具有正常的花被.与此对应的是拟南芥的 *AP1* 只有 1 个拷贝,如果它和 *CAL* 基因均突变,植株不仅产生茎生花,而且花无正常的花被^[47].另外,拟南芥 *CAL* 基因会自然产生一些等位基因,这些基因的功能存在差异,因而在选择下导致形态多样性^[44,48,49].

核苷酸序列的变异也可能引起花发育基因的表达区域的“边界平移”,从而导致花的多样性^[49].柳叶菜科植物优雅春再来(*Clarkia concinna*)的花有 4 枚萼片、4 枚花瓣、4 枚雄蕊和 1 个子房;1992 年人们描述了它的一个自然变种(*var bicalyx*),它的花有 8 枚萼片、没有花瓣,雄蕊和子房正常,显然萼片取代了花瓣.由于这一变种高度自交且育性不减,因此它可能是一个自然物种.杂交试验表明其表型是由一个隐性基因控制的.因此单基因的变化引起了自然的形态多样性^[50],并可能是 B 类基因的表达逐渐向中央收缩使花瓣变成了萼片^[49].

另外,在金露梅(*Potentilla fruticosa*), *Sanguinaria canadensis*, *Actaea rubra* 和扶桑(*Hibiscus rosa-sinensis*)中,由于 C 类基因向中央的收缩使外轮雄蕊变成花瓣,从而形成重瓣花^[49].在木兰科植物中,由于花被中 B 类基因的表达向中央逐渐收缩,花出现从花被片到完全分化为花萼和花瓣的不同形态. C 类基因向中央收缩使姜目(*Zingiberales*)不同科的花各有自己的特征,芭蕉科(*Musaceae*)、姜科(*Zingiberaceae*)和美人蕉科(*Cannaceae*)植物的在原本着生雄蕊的 6 个位置上发生不同形态的花瓣状结构.

虽然“边界平移”模型直观地说明了萼片、花瓣和雄蕊间的转换,但是它不能解释毛茛科中的情况.毛茛科一些植物的花有 2 轮花瓣,彼此不同,但每轮的花瓣一样.最近研究发现, B 类基因的复制及分化与

毛茛类的花瓣的多样性相关^[51]。基因克隆和系统发育分析表明,在毛茛类的9个属中有3类AP3的同源基因,并且能检测到AP3-Ⅲ的植物中绝大部分具有第2轮花瓣,反之亦然。因此AP3-Ⅲ与毛茛类的第2轮花瓣有关,而AP3-I,AP3-II可能与第1轮花瓣有关。

与绝大多数植物有4轮器官的花不同,在霉草科(Triuridaceae)植物*Lacandonia schismatica*的花中发现,花被片之内发生心皮,最里面出现雄蕊,这可能是B基因在中央被激活所致^[49]。

必须指出的是,花发育的ABC模型并不试图也不可能解释花的所有多样性。ABC模型是关于基因区域性表达和花器官同源异型的模型,因此难以阐明由基因表达强度和时间引起的花器官的变化^[52,53]以及花器官的性别^[18,54]、数目和大小^[1,29]、对称性^[1,55,56]等方面的变化。因此,ABC模型只是打开了一扇通向花多样性研究的大门。

4 花器官的同源性

同源性是遗传信息连续性引起的相似性^[57],也就是说只有在拥有共同祖先的前提下,才能探讨同源性^[58]。同源基因有2种,即通过物种形成事件产生的直系同源基因(orthologous genes)和通过基因复制事件产生的横向同源基因(paralogous genes)。在基因的系统发育重建以及同源器官的鉴别中,只有直系同源基因才有意义^[58]。

1986年,有人认为买麻藤类的外珠被与被子植物的花瓣同源^[59]。1999年,又有人提出买麻藤类的外珠被为衍征,在被子植物的花中它没有对应者^[35];就在同一年,又有人发现买麻藤的外珠被表达C类基因而不表达B类基因,因此外珠被可能同源于被子植物的珠被或心皮^[18]。因此,种子植物间的器官同源性需要在发育进化生物学水平上作重新评价。

玉米成熟的雄花有1个外稃、1个内稃、2个浆片和3个雄蕊,雌蕊败育。成熟的雌花有1个外稃、1个内稃、2个浆片和1个具丝状柱头的雌蕊。*silky1*雄性突变体有外稃和内稃,但是浆片被类似于外稃和内稃的结构置换,丝状突出物却占据了雄蕊的位置。除有正常的雌蕊外,*silky1*雌性突变体还另外有3个雌蕊。*SILKY1*是B类基因,因此浆片同源于花瓣,而外稃和内稃同源于萼片^[60]。

在单子叶植物泽泻亚纲(Alismatidae)的一些植物中,花器官发生的研究表明花被与雄蕊起始于独立的原基,花被和雄蕊原基间的居间生长使花被和雄

蕊发生了次生融合^[31]。后来,有人认为这种花被与雄蕊的联合代表了1个苞片和1个雄花,并推测有的泽泻亚纲植物的花起源于没有花序和花分化的原始繁殖结构,该结构是多轴的,主轴分化出“花序”,侧轴压缩成“花”^[31]。如果人们能克隆到该类植物的A类或B类基因,也许能证明该假说中花被和雄蕊、花和花序的关系。

在花器官同源性方面还有2个典型例子^[18]。百合科植物的花被常有2轮,每轮含3枚花瓣状器官,因第1轮表达B类基因而与花瓣同源;而蓼科及一些风媒传粉植物的花被是花萼状器官,因第2轮不表达B类基因,因此与花萼同源。这些工作为我们进一步理解花的演化和各分类群的系统发育关系提供了启示。

5 展望

进化生物学应该揭示生物多样性的本质,因此当进化生物学家发现1个或少数几个调控基因就能作为分子开关控制形态的发生时,他们更有信心探究形态变异的分子机制。从形态到基因,再由基因的进化来了解形态的进化,如此发育进化生物学应运而生。花发育的ABC模型为从分子水平上研究花的进化提供了可操作的工作框架。可供研究的基因日益增多,基因网络的概念得以建立;人们不仅可以研究编码序列,还可研究调控序列^[61~66];研究还可从基因水平上升到蛋白质水平^[67,68]。另外,被子植物系统发育的框架基本上得到建立^[69~71],新的分类系统适时地被提出^[40],这就为花进化研究提供了选材和选题的指南。所以基于花发育ABC模型开展花进化研究恰逢其时,运用基因组策略和遗传策略研究整个被子植物、特别是“缺失链环”(missing links)类群的花发育,必将推进对花的起源和多样性的理解^[72,73],并可能为生物多样性的保护提供依据。另外,在发育进化生物学学科概念体系形成之时^[74],花发育的进化研究将丰富该学科的内容,促进它的发展。

致谢 感谢洪德元院士和葛颂研究员对此项研究的支持和建议。本工作作为国家自然科学基金资助项目(批准号:30121003,30100011和30130030)。

参 考 文 献

- 1 Coen E S, Meyerowitz E M. The war of the whorls: Genetic interactions controlling flower development. *Nature*, 1991, 353: 31~37
- 2 Schwarz-Sommer Z, Huijser P, Nacken W, et al. Genetic control of flower development by homeotic genes in *Antirrhinum majus*. *Science*, 1990, 250: 931~936

- 3 Mandel M A, Gustafson-Brown C, Savidge B, et al. Molecular characterization of the *Arabidopsis* floral homeotic gene *APET-ALAI*. *Nature*, 1992, 360: 273~277
- 4 Irish V F, Sussex I M. Function of the *APETALA-1* gene during *Arabidopsis* floral development. *Plant Cell*, 1990, 2: 741~753
- 5 Jofuku K D, Boer B G W D, Montagu M V, et al. Control of *Arabidopsis* flower and seed development by the homeotic gene *APETALA2*. *Plant Cell*, 1994, 6: 1211~1225
- 6 Jack T, Brockman L L, Meyerowitz E M. The homeotic gene *APETALA3* of *Arabidopsis thaliana* encodes a MADS box and is expressed in petals and stamens. *Cell*, 1992, 68: 683~697
- 7 Krizek B, Meyerowitz E M. The *Arabidopsis* homeotic genes *APETALA3* and *PISTILLATA* are sufficient to provide the B class organ identity function. *Development*, 1996, 122(1): 11~22
- 8 Yanofsky M F, Ma H, Bowman J L, et al. The protein encoded by the *Arabidopsis* homeotic gene *AGAMOUS* resembles transcription factors. *Nature*, 1990, 346: 35~39
- 9 Colombo L, Franken J, Koetje E, et al. The petunia MADS box gene *FBP11* determines ovule identity. *Plant Cell*, 1995, 7: 1859~1868
- 10 Pelaz S, Ditta G S, Baumann E, et al. B and C floral organ identity functions require *SEPALLATA* MADS-box genes. *Nature*, 2000, 405: 200~203
- 11 Honma T, Goto K. Complexes of MADS-box proteins are sufficient to convert leaves into floral organs. *Nature*, 2001, 409: 525~529
- 12 Theissen G. Development of floral organ identity: Stories from the MADS house. *Curr Opin Plant Biol*, 2001, 4: 75~85
- 13 Theissen G, Saedler H. Floral quartets. *Nature*, 2001, 409: 469~471
- 14 Sommer H, Beltron J -P, Huijser P, et al. *DEFICIENS*, a homeotic gene involved in the control of flower morphogenesis in *Antirrhinum majus*: The protein shows homology to transcription factors. *EMBO J*, 1990, 9(3): 605~613
- 15 Norman C, Runswick M, Pollock R, et al. Isolation and properties of cDNA clones encoding SRF, a transcription factor that binds to the *c-fos* serum response element. *Cell*, 1988, 55(6): 989~1003
- 16 Herskowitz I. A regulatory hierarchy for cell specialization in yeast. *Nature*, 1989, 342: 749~757
- 17 Ma H, Yanofsky M F, Meyerowitz E M. *AGL1-AGL6*, an *Arabidopsis* gene family with similarity to floral homeotic and transcription factor genes. *Genes Dev*, 1991, 5(3): 484~495
- 18 Theissen G, Becker A, Rosa A D, et al. A short history of MADS-box genes in plants. *Plant Mol Biol*, 2000, 42: 115~149
- 19 Purugganan M D, Rounsley S D, Schmidt R J, et al. Molecular evolution of flower development: Diversification of the plant MADS-box regulatory gene family. *Genetics*, 1995, 140: 345~356
- 20 Henschel K, Kofuji R, Hasebe M, et al. Two ancient classes of MIKC-type MADS-box genes are present in the moss *Physcomitrella patens*. *Mol Biol Evol*, 2002, 19(6): 801~814
- 21 Johansen B, Pedersen L B, Skipper M, et al. MADS-box gene evolution-structure and transcription patterns. *Mol Phyl Evol*, 2002, 23: 458~480
- 22 Irish V F. The evolution of floral homeotic gene function. *Bioessays*, 2003, 25: 637~646
- 23 Jack T. Plant development going MADS. *Plant Mol Biol*, 2001, 46(5): 515~520
- 24 Rutledge R, Regan S, Nicolas O, et al. Characterization of an *AGAMOUS* homologue from the conifer black spruce (*Picea mariana*) that produces floral homeotic conversions when expressed in *Arabidopsis*. *Plant J*, 1998, 15(5): 625~634
- 25 Winter K, -U, Becker A, Münster T, et al. MADS-box genes reveal that gnetophytes are more closely related to conifers than to flowering plants. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1999, 96(13): 7342~7347
- 26 Munster T, Pahnke J, Rosa A D, et al. Floral homeotic genes were recruited from homologous MADS-box genes preexisting in the common ancestor of ferns and seed plants. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1997, 94(6): 2415~2420
- 27 Svensson M E, Johannesson H, Engstrom P. The *LAMB1* gene from the clubmoss, *Lycopodium annotinum*, is a divergent MADS-box gene, expressed specifically in sporogenic structures. *Gene*, 2000, 253(1): 31~43
- 28 Hasebe M. Evolution of reproductive organs in land plants. *J Plant Res*, 1999, 112: 463~474
- 29 Crane P R, Friis E M, Pedersen K R. The origin and early diversification of angiosperms. *Nature*, 1995, 374(2): 27~33
- 30 Wang X. Evolution of MADS-box gene and development of reproductive organ of plants. In: Li C, ed. *Advances in plant sciences*. Beijing: CHEP & Springer, 2001. 3~14
- 31 Sun K, Chen J, Chen Z. Progress in studies on floral development of angiosperms and some consideration on future studies. *Acta Phytotax Sin*, 1998, 36(6): 558~568
- 32 Frohlich M W. MADS about Gnetales. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1999, 96: 8811~8813
- 33 Sun G, Ji Q, Dileher D L, et al. Archaeofructaceae, a new basal angiosperm family. *Science*, 2002, 296: 899~904
- 34 Hufford L. The morphology and evolution of male reproductive structures of Gnetales. *Int J Plant Sci*, 1996, 157(6 Suppl): 95~112
- 35 Endress P K. Structure and function of female and bisexual organ complexes in Gnetales. *Int J Plant Sci*, 1996, 157(6 Suppl): 113~125
- 36 Donoghue M J, Doyle J A. Seed plant phylogeny: Demise of the Anthophyte hypothesis? *Curr Biol*, 2000, 10: 106~109
- 37 Frohlich M W, Parker D S. The mostly male theory of flower evolutionary origins: From genes to fossils. *Syst Bot*, 2000, 25(2): 155~170
- 38 Theissen G, Becker A, Winter K-U, et al. How the land plants learned their floral ABCs: The role of MADS-box genes in the evolutionary origin of flowers. In: Cronk Q C B, Bateman R M, Hawkins J A, eds. *Developmental Genetics and Plant Evolution*. London: Taylor & Francis, 2002. 173~205
- 39 Vahala T, Oxelman B, Arnold S V. Two *APETALA2*-like genes of *Picea abies* are differentially expressed during development. *J Exp Bot*, 2001, 52: 1111~1115
- 40 Wu Z, Lu A, Tang Y, et al. Synopsis of a new "polyphyletic-polychronic-polytopic" system of the angiosperms. *Acta Phytotax Sin*, 2002, 40(4): 289~322

- 41 Kramer E M, Irish V F. Evolution of genetic mechanisms controlling petal development. *Nature*, 1999, 399: 144~148
- 42 Kramer E M, Irish V F. Evolution of the petal and stamen developmental programs: Evidence from comparative studies of the lower eudicots and basal angiosperms. *Int J Plant Sci*, 2000, 161: 29~40
- 43 Cronk Q C B. Plant evolution and development in a post-genomic context. *Nat Rev Genetics*, 2001, 2: 607~619
- 44 Lawton-Rauh A L, Alvarez-Buylla E R, Purugganan M D. Molecular evolution of flower development. *Tree*, 2000, 15(4): 144~149
- 45 Purugganan M D, Suddith J I. Molecular population genetics of floral homeotic loci: Departures from the equilibrium-neutral model at the *APETALA3* and *PISTILLATA* genes of *Arabidopsis thaliana*. *Genetics*, 1999, 151: 839~848
- 46 Barrier M, Robichaux R H, Purugganan M D. Accelerated regulatory gene evolution in an adaptive radiation. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2001, 98(18): 10208~10213
- 47 Lowman A C, Purugganan M D. Duplication of the *Brassica oleracea* *APETALA1* floral homeotic gene and the evolution of domesticated cauliflower. *J Heredity*, 1999, 90: 514~520
- 48 Purugganan M D, Suddith J I. Molecular population genetics of the *Arabidopsis* *CAULIFLOWER* regulatory gene: Nonneutral evolution and naturally occurring variation in floral homeotic function. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1998, 95: 8130~8134
- 49 Bowman J L. Evolutionary conservation of angiosperm flower development at the molecular and genetic levels. *J Biosci*, 1997, 22(4): 515~527
- 50 Ford V S, Gottlieb L D. *Bicalyx* is a natural homeotic floral variant. *Nature*, 1992, 358: 671~673
- 51 Kramer E M, Stilio V S D, Schlüter P M. Complex patterns of gene duplication in the *APETALA3* and *PISTILLATA* lineages of the Ranunculaceae. *Int J Plant Sci*, 2003, 164(1): 1~11
- 52 Mizukami Y, Ma H. Separation of AG function in floral meristem determinacy from that in reproductive organ identity by expressing antisense AG RNA. *Plant Mol Biol*, 1995, 28: 767~784
- 53 Tooke F, Battey N H. A leaf-derived signal is a quantitative determinant of floral form in *impatiens*. *Plant Cell*, 2000, 12: 1837~1847
- 54 Kater M M, Franken J, Carney K J, et al. Sex determination in the monoecious species cucumber is confined to specific floral whorls. *Plant Cell*, 2001, 13: 481~493
- 55 Luo D, Carpenter R, Vincent C, et al. Origin of floral asymmetry in *Antirrhinum*. *Nature*, 1996, 383: 794~799
- 56 Luo D, Carpenter R, Copsey L, et al. Control of organ asymmetry in flowers of *Antirrhinum*. *Cell*, 1999, 99: 367~376
- 57 Hodin J. Plasticity and constraints in development and evolution. *Mol Dev Evol*, 2000, 288: 1~20
- 58 Theissen G. Secret life of genes. *Nature*, 2002, 415: 741
- 59 Doyle J A, Donoghue M J. Seed plant phylogeny and the origin of angiosperms: An experimental cladistic approach. *Bot Rev*, 1986, 52: 321~431
- 60 Ambrose B A, Lerner D R, Ciceri P, et al. Molecular and genetic analyses of the *SILKY1* gene reveal conservation in floral organ specification between eudicots and monocots. *Mol Cell*, 2000, 5: 569~579
- 61 Force A, Lynch M, Pickett F B, et al. Preservation of duplicate genes by complementary, degenerative mutations. *Genetics*, 1999, 151: 1531~1545
- 62 Carroll S B. Endless forms: The evolution of gene regulation and morphological diversity. *Cell*, 2000, 101: 577~580
- 63 Mena M, Ambrose B A, Meeley R B, et al. Diversification of C-function activity in maize flower development. *Science*, 1996, 274(5292): 1537~1540
- 64 Greer J M, Puetz J, Thomas K R, et al. Maintenance of functional equivalence during paralogous *HOX* gene evolution. *Nature*, 2000, 403: 661~665
- 65 Mattick J S, Gagen M J. The evolution of controlled multitasked gene networks: The role of introns and other noncoding RNAs in the development of complex organisms. *Mol Biol Evol*, 2001, 18(9): 1611~1630
- 66 Koch M A, Weisshaar B, Kroymann J, et al. Comparative genomics and regulatory evolution: Conservation and function of the *CHS* and *APETALA3* promoters. *Mol Biol Evol*, 2001, 18(10): 1882~1891
- 67 Winter K-U, Weiser C, Kaufmann K, et al. Evolution of class B floral homeotic proteins: Obligate heterodimerization originated from homodimerization. *Mol Biol Evol*, 2002, 19(5): 587~596
- 68 Ferrario S, Immink R G H, Shchennikova A, et al. The MADS box gene *FBP2* is required for *SEPALLATA* function in *Petunia*. *Plant Cell*, 2003, 15: 914~925
- 69 Qiu Y-L, Lee J, Bernasconi-Quadroni F, et al. The earliest angiosperms: Evidence from mitochondrial, plastid and nuclear genomes. *Nature*, 1999, 402: 404~407
- 70 Kuzoff R K, Gasser C S. Recent progress in reconstructing angiosperm phylogeny. *Trends Plant Sci*, 2000, 5(8): 330~336
- 71 Soltis P S, Soltis D E, Chase M W. Angiosperm phylogeny inferred from multiple genes as a tool for comparative biology. *Nature*, 1999, 402: 402~404
- 72 Baum D A, Doebley J, Irish V F, et al. Response: Missing links: The genetic architecture of flower and floral diversification. *Trends Plant Sci*, 2002, 7(1): 31~34
- 73 Soltis D E, Soltis P S, Albert V A, et al. Missing links: The genetic architecture of flower and floral diversification. *Trends Plant Sci*, 2002, 7(1): 22~31
- 74 Arthur W. The emerging conceptual framework of evolutionary developmental biology. *Nature*, 2002, 415: 757~764

(2003-05-21 收稿, 2003-10-20 收修改稿)