

DOI: 10.3724/SP.J.1005.2008.01127

植物叶发育的分子机理

严松, 严长杰, 顾铭洪

扬州大学农学院, 江苏省作物遗传生理重点实验室, 教育部植物功能基因组学重点实验室, 扬州 225009

摘要: 叶是植物进行光合作用和蒸腾作用的主要场所, 对植物的生长发育具有重要的作用。叶的发育包括叶原基的形成和极性的建立, 大量研究表明, 叶发育建成受到众多转录因子、小分子 RNA 以及生长素等因子的调控。文章综述了近年来叶发育和形态建成的分子机制研究进展, 以期了解叶发育的调控网络。

关键词: 叶发育; 形态建成; 基因调控

Molecular mechanism of leaf development

YAN Song, YAN Chang-Jie, GU Ming-Hong

The Key Laboratory for Plant Functional Genomics, Ministry of Education; The Jiangsu Province Key Laboratory of Crop Physiology and Genetics; Agricultural College, Yangzhou University, Yangzhou 225009, Jiangsu

Abstract: Leaf plays important roles during plant development for their function of photosynthesis and transpiration. Leaf development includes initiation of leaf primordium and establishment of leaf polarity. Various studies indicate that leaf development is controlled through the interaction of transcription factors, small RNAs and auxin. This review focuses on recent advances in studying on leaf development and morphogenesis, and provides information on the regulation network in the process.

Keywords: leaf development; morphogenesis; gene regulation

叶是植物进行光合作用的主要器官, 对植物的生命活动起着重要的作用。叶的发育是植物形态建成的一个重要方面, 与植物株型的形成密切相关。探明叶的发育机理, 不仅能使我们更多地了解植物叶的发育机制, 而且能帮助我们通过生物设计对株型进行改良。因此, 对叶发育机理进行深入的研究具有重要的理论意义和应用价值。

叶的形态构造看起来很简单, 但其发育的调控机理却十分复杂。决定叶的发育进程主要有两个因素: 环境因素和植物体内严格的遗传调控, 但这些因素的作用并不是孤立的, 它们之间有着错综复杂

的关系, 共同影响叶的发育。

从发育进程看, 叶的发育包括叶原基在茎顶端分生组织(Shoot apical meristem, SAM)的形成和分化, 以及之后从叶原基分化出来的叶片的发育。叶片的形态包括叶形、叶尖、叶缘、叶基和叶脉等外部特征。典型的成熟单叶(相对于复叶而言)有 3 个不对称轴: 基-顶轴(由叶的基部指向尖部); 腹-背轴(亦称近-远轴, 面向茎的为近轴面, 背向茎的为远轴面)和中-边轴(从叶的主脉指向边缘)^[1]。体内的遗传机制和体外的环境因子正是沿着这 3 个轴向来调控叶的发育和形态建成的^[2]。

收稿日期: 2008-01-07; 修回日期: 2008-05-26

基金项目: 博士科研项目基金和江苏省创新人才项目(编号: BK2006506)资助[Supported by the Doctoral Research Fund and Jiangsu Provincial Innovation Program (No. BK2006506)]

作者简介: 严松(1982-), 男, 江苏靖江人, 博士研究生, 研究方向: 植物生物技术。E-mail: yans11@163.com

通讯作者: 严长杰(1970-), 男, 江苏海安人, 博士, 副教授, 研究方向: 水稻遗传育种。Tel: 0514-87979210; E-mail: yichuan@yzu.edu.cn

近年来,随着分子生物学手段和突变体研究技术的广泛应用,各国科学家借助于双子叶植物拟南芥、金鱼草和单子叶植物玉米等一些模式植物广泛地进行了叶发育的研究,取得了一系列重要进展。

1 叶原基的发育

SAM是叶和茎组织的发源地^[3, 4]。在SAM的中央,有一团缓慢分裂的细胞,组成SAM的中心区。这些细胞始终处于非分化的状态,具有持续分裂能力,是植物生长发育的干细胞。在SAM中心区的外围,细胞分裂的速度明显加快,这些快速分裂的细胞,组成了SAM的周边区。在周边区里,有一些成簇的细胞性质开始发生变化,这些细胞称之为“起始细胞”(Founder cell)。起始细胞的分裂速度非常快,侧生器官的原基就是通过起始细胞的分裂形成的^[5]。

目前,拟南芥、玉米和金鱼草的分子遗传学研究,已经揭示了叶原基发育的两个机制(图 1)。

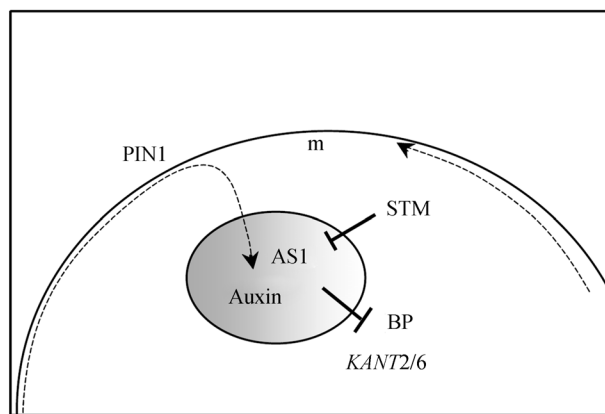


图 1 叶原基发育的调控因子示意图^[28]

PIN1 信号分布在分生组织(m)的外表皮细胞中,引导生长素向分生组织的顶端运输(虚线箭头所示)。KNOX基因在整个SAM中表达,而且受生长素调节。在叶原基形成过程中,生长素和AS1共同抑制KNOX基因家族的BP基因,促进叶的发育。此外,AS1负调控KNOX基因家族的KANT2和KANT6的表达,但这两个KNOX基因与生长素活性的关系仍不清楚。KNOX基因家族的STM负调控AS1的表达。T标识表示负调控。

Fig. 1 A cartoon depicting the factors controlling leaf initiation^[28]

PIN1 is localized in the epidermal cells of the meristem (m) and involved in the transport of auxin flux to the apical cells of the meristem. KNOX genes are expressed throughout the SAM and down-regulated in response to auxin. BP gene is one of KNOX family and its expression is repressed by Auxin and AS1, and leaf development is promoted through this repression. Other two KNOX genes, KANT2 and KANT6, are also negatively regulated by AS1, however, the regulation of these two genes with auxin is to be clarified. T bars indicate negative regulation.

第一个机制是KNOX(KNOTTED1-like homeobox)家族的基因对SAM的维持,这个过程牵涉到KNOX与含MYB结合域的ARP蛋白[ASYMMETRIC LEAVES1(AS1), ROUGH SHEATH2 (RS2), PHANTASTICA(PHAN)]的相互抑制^[6-11]。在单子叶和双子叶植物中,KNOX基因都参与了SAM的维持。拟南芥中在SAM中表达的KNOX基因有4个:KNAT1、KNAT2、KNAT6和STM^[12]。水稻中已报道的KNOX基因有10个:Oskn2、Oskn3、OSH1(Oryza sativa Homeobox1)、OSH3、OSH6、OSH10、OSH15、OSH16、OSH43和OSH71^[13-18]。如果这些基因持续表达,SAM的特征将会一直保持下去,但是在随后的叶原基发育和叶片发育过程中,KNOX基因在SAM中一直处于沉默状态,因为它们受到了ARP蛋白以及它们的辅助因子蛋白,即LATERAL ORGAN BOUNDARIES(LOB)一类的AS2蛋白的抑制。

另一个机制是,PIN-FORMED1(PIN1)和PINOID(PID)控制叶边界的形成,但它们并不是SAM形成和维持所必需的基因。利用吲哚类生长素处理叶原基局部的顶端分生组织时,生长素的运输受到PIN1和PID的调节,从而引起叶的分界(Leaf delimitation)^[19-23]。拟南芥pin1突变体的子叶常融合在一起或表现其它变形、部分叶片宽大、叶序紊乱而且花序呈针状排列,它的表型是由生长素极性运输过程中的外运载体PIN1失活所造成的^[20]。在pin1花原基的分生组织侧面点施IAA,该处能够长出一个新的花原基;在分生组织中心点施IAA,花原基会以此为中心形成一个环状分界^[21, 22]。PID在子叶原基的边界表达,它的转录受外源生长素诱导影响。pid突变体子叶表型与pin1相似,但与pin1不同的是,pid子叶融合的情形较少,突变体大多表现子叶数目增加或减少,从而破坏子叶的对称发育。pin1pid双突变体子叶完全消失,但SAM的功能正常,能够形成叶原基,然而这些叶原基却表现叶序异常,而且多彼此融合^[23]。这两个基因的功能研究表明,PIN1和PID作用冗余,它们不仅控制叶的边界形成,而且调控子叶的生长发育。

最近的研究发现,生长素和ARP/KNOX蛋白在叶发育中的作用途径是相互联系的。在器官特化早期,PIN1和KNOX基因在SAM中表达的区域几乎互为补充^[19]。此外,生长素信号或PIN1活性受KNOX基因家族的BP(BREVIPEDICELLUS)基因表达的负调控,说明KNOX基因的表达调节生长素的极性运

输^[24, 25], 亦有研究表明, 生长素的积累会抑制 *KNOX* 基因, 如 *SHOOT MERISTEMLESS*(*STM*) 基因^[26], 因而推测, *KNOX* 蛋白和生长素通过相互作用建立了一个反馈环, 两者之间的平衡关系影响了叶分生组织的分界。近来研究发现, *STM* 基因的表达直接受到 PcG(Polycomb group) 家族蛋白 *CURLY LEAF*(*CLF*) 和 *SWINGER*(*SWN*) 的抑制, 而这两个蛋白具有组蛋白转甲基酶活性, 说明 *KNOX* 的表达调控也存在表观遗传因素^[27]。

2 基-顶轴(Proximo-distal axis)发育

在双子叶植物烟草和拟南芥中, 营养叶包括远端的叶片和靠近基部的叶柄。在单子叶植物玉米和水稻中, 叶包括远端的叶片和靠近基部的叶鞘。玉米、水稻的叶片与叶鞘的分界是叶环, 以对应于该位置生长的叶舌及其两边的叶耳为显著标志。

玉米中已发现了不少叶舌不发育或发育不正常的突变体, *liguleless1*(*lg1*) 突变体在苗期叶舌发育与野生型没有显著差异, 成熟叶片的叶舌显著变短甚至完全消失^[29], 它的表型是细胞自发的^[30]。*LG1* 编码一个 SPL(SQUAMOSA promoter-binding protein-like) 蛋白, 主要在刚发育叶的叶舌区表达^[31]。水稻中的同源基因 *OsLG1* 与 *LG1* 具有相似的功能^[32]。

玉米 *liguleless2*(*lg2*) 突变体一般没有叶舌和叶耳, 或叶环发育不正常、叶舌和叶耳异位发育。*LG2* 编码一个碱性亮氨酸拉链蛋白, 它的表达时间比 *LG1* 早, 可能决定幼叶原基的叶环的正确起始^[33]。*lg2* 的表型是非细胞自发的, 对 *lg1lg2* 双突变体的分析表明, 两者可能在同一个代谢途径中发挥功能^[34]。

尽管 *KNOX* 基因在 SAM 中表达, 在叶原基中不表达, 但它们能影响叶片基-顶轴的发育^[35]。玉米 *liguleless3-O*(*lg3-O*) 是一个半显性突变体, 其叶片的中脉区域异化成了叶鞘。*LG3* 是 *KNOX* 基因家族成员之一, 在早期叶发育过程中发生异位表达而使叶片发育成叶鞘^[35]。水稻中 *KNOX* 的同源基因有 *OSH1*、*OSH6*、*OSH15*、*OSH16*、*OSH43*、*OSH71*、*Oskn2* 和 *Oskn3*, 它们的突变体表型都发生叶鞘向叶片的延伸; 或者叶耳/叶舌也发生移位, 出现在叶片的腹面^[13~18]。目前关于 *KNOX* 基因在叶片与叶鞘分界处发生异常表达的具体通路尚不清楚。

3 腹-背轴(Adaxial-abaxial axis)发育

叶的腹-背轴非对称发育是叶发育中非常关键的过程之一。第一个与腹-背轴分化有关的突变体是金鱼草突变体 *phantastica* (*phan*)^[9, 36]。*phan* 突变体在较早生长的叶片(叶位较低的叶)腹面出现一些成簇的带有背面特征的细胞; 在后期生长出来的一些叶中, 叶的细胞特征完全背面化, 形成针状叶。*PHAN* 基因编码一个 MYB 转录因子, 在叶原基中表达。但是 *PHAN* 本身并不提供腹-背轴信息, 而是在建立腹-背轴极性的基因调控网络中, 同其他蛋白(如 *AS2*)相互作用形成空间限制性表达模式。

近年来, 通过遗传学方法研究发现, 腹-背轴极性的建立受到多层调控网络的作用, 这个网络涉及了众多的转录因子、小分子 RNA(microRNA, miRNA; *trans-acting short-interfering RNA*, ta-siRNA)、生长素以及 26S 蛋白酶体降解的作用, 它们之间的相互作用十分复杂, 而且这些互作在不同种属间的差异仍不大明了。目前的研究表明, 叶的腹-背轴发育受到以下 5 种通路或因子的调控。

3.1 miRNA165/166 调控 HD-ZIP 基因的表达

HD-ZIP (Class Homeodomain-leucine Zipper) 基因是叶腹向发育的关键基因, 它们在叶的腹面表达, 并在转录后受到 miRNA 的调控^[37~42]。拟南芥中获得功能型突变体 *PHABULOSA*(*PHB*), *PHAVOLUTA*(*PHV*) 和 *REVOLUTA*(*REV*) 的侧生器官都表现腹面化, *PHB*、*PHV* 和 *REV* 基因都编码 HD-ZIP 蛋白, 它们最初在 SAM 和整个叶原基中表达, 随后在叶原基的腹面区域表达^[37, 38]。这些基因都有一段与 miRNA165/166 互补的序列^[41, 42], 它们的显性突变都破坏了 miRNA 的结合位点^[37, 39, 43, 44]。玉米中的不完全显性卷叶突变体 *Rolled leaf1-Original*(*Rld1-O*), 其叶片表现内卷; *Rld1-O* 是 *REV* 的同源基因, 编码 HD-ZIP 蛋白。在突变体中, 由于 *Rld1-O* 与 miRNA166 的匹配序列中发生了一个单核苷酸突变(G→A), 导致 miRNA166 不能正常介导 *Rld1-O* mRNA 的切割, 使得 *rld1* 编码的蛋白在叶背面持续表达, 从而引起叶片向腹面卷曲^[39, 45]。

除了发现 *HD-ZIP III* 家族成员与 miRNA 结合的靶位点发生突变, 使 miRNA 不能调控靶基因, 导致叶的腹-背轴极性发生变化外, 人们还发现参与 miRNA 剪接复合体形成的相关蛋白的变化也会影响叶的极性发育。例如, 拟南芥 *ARGONAUTE1*(*AGO1*) 基因突变后,

miRNA165 在叶的腹面发生了异位表达, 导致 *PHB* 基因表达的空间特征也发生了变化, 从而使得叶的轴性发生改变^[46]。

此外有研究表明, 某些基因的突变如果干扰了 miRNA 的合成和积累, 也会影响叶的腹背轴发育。拟南芥 *SERRATE(SE)* 基因编码锌指环蛋白, 它通过调控 miRNA166 的合成来影响 *HD-ZIP* 家族的 *PHB* 基因的表达。*SE* 基因突变后能破坏 miRNA165/166 的生物合成, 从而导致分生组织增大、叶片腹向化^[47], 可见 miRNA 对 *HD-ZIP* 的调控也有助于协调 SAM 的发育和叶原基的分化。

3.2 *KANADI* 与 *HD-ZIP* 相互抑制并调控 *YABBY* 的表达

KANADI(KAN) 和 *YABBY(YAB)* 基因是叶背向发育所必需的基因, 它们分别编码 GARP 和 HMG 转录因子, *KAN* 和 *YAB* 都属于小的基因家族^[48-52]。*KAN* 和决定腹面属性的 *HD-ZIP* 基因的表达具有相互抑制的作用^[43, 49], 并调控 *YAB* 基因的表达^[50]。

目前, *KAN* 家族已经报道了四个成员, 其中 *KAN1*、*KAN2* 和 *KAN3* 与叶背面的极性分化有关^[43, 51], *KAN4* 只影响子叶的发育, *kan4* 突变体的胚珠发育异常^[49, 53]。*kan1* 或 *kan2* 突变体植株没有明显的表型变化^[51], 但是 *kan1kan2* 双突变体的花器官明显腹向化, 而且叶片的背面出现一些类似叶片的器官, *kan1kan2kan3* 三突变体除叶片远端的末梢正常外, 整个叶片呈辐射状, 表现为完全腹向化^[50], 表明 *KAN1*、*KAN2* 和 *KAN3* 作用冗余。*kan1kan2kan4* 三突变体叶的表型与 *kan1kan2* 双突变体相似, 与 *kan1kan2kan3* 三突变体不同, 另外, *kan1kan2kan3kan4* 四突变体的表型是 *kan1kan2kan3* 和 *kan1kan2kan4* 两个三突变体表型的结合, 表明 *KAN4* 与 *KAN1KAN2* 作用部分重叠, 而 *KAN3* 与 *KAN4* 具有不同的功能, 且作用不重叠^[49]。

在拟南芥中, *YAB* 家族有六个紧密相关的转录因子, 其中的 *YAB2*、*YAB3* 和 *FILAMENTOUS FLOWER(FIL)* 3 个基因参与双子叶的叶背面属性的建立^[48]。但是, 比较单子叶和双子叶植物中 *YAB* 基因的表达模式发现, 单子叶植物中的 *YAB* 基因表达不同于双子叶。玉米中两个 *YAB* 基因 *yabby9(zyb9)* 和 *zyb14* 在叶原基的腹面区域表达^[54], 水稻中已经报道了 4 个 *YAB* 基因: 下垂叶基因 *DROOPING LEAF(DL)*、*YAB1*、*YAB3* 和 *OsYAB4*, 它们都不参与

叶片的极性发育^[55-58], *DL* 调控心皮的同一性并通过促进水稻叶片中央区域的细胞增殖来调控中脉的形成, *dl* 突变体的心皮转化成了雄蕊而且叶片的中脉缺失^[55], *YAB1* 的共抑制植株表现颖花发育异常而且叶片背向卷曲成筒状^[56], *YAB3* 参与叶片发育但不影响极性, *YAB3* 的 RNA 干涉植株叶片表现扭曲、多节, 而且叶舌叶耳缺失^[57], *OsYAB4* 主要在维管组织中表达^[58]; 小麦中的 *TaYAB1* 也不参与叶片的极性发育, 但是它在拟南芥中的异位表达能引起叶片发生部分背向化^[59]。由此看出, *YAB* 基因在双子叶植物中的表达模式保守, 而在单子叶植物中, *YAB* 基因只影响侧生器官的生长但不决定细胞的轴性分化。

3.3 ta-siRNA 通过 *AGO7* 的作用调控 *ARF3/ARF4* 的表达

生长素活性组分不仅决定叶原基的起始, 而且也参与了叶片极性的建立。生长素响应因子 *ARF3* (*AUXIN RESPONSE FACTOR 3*, 亦称 *ETTIN*) 和 *ARF4* (*ARF3* 的同源基因) 的功能与 *KAN* 家族基因的功能相似, 都在叶的背面表达。拟南芥 *ARF3* 的突变抑制了 *KAN1* 过量表达植株中花瓣的背向化^[60]。在突变体 *arf3* 中, 腹-背轴性的转变仅出现于花器官中, 而在 *arf3arf4* 双突变体的叶和花都发生了背面向腹面的转化, 双突变体的表型类似于 *kan* 突变体。单独过量表达 *ARF3* 和 *ARF4* 不能恢复 *kan* 的表型, 而且 *ARF3* 或 *ARF4* 的表达与 *KAN* 没有相关性, 表明 *ARF3* 和 *ARF4* 仅仅是促进了 *KAN* 对 *PHB* 的抑制。*ARF* 是生长素反应中激活或抑制转录的关键蛋白, *ARF3* 和 *ARF4* 与 *KAN* 蛋白的相互作用可能将生长素动态梯度和叶片腹背性发育联系了起来^[60]。

在拟南芥中, 除了一些调控叶腹-背发育基因表达的 miRNA 之外, 还发现了一类新的小分子 RNA 也影响叶发育基因的表达, 称之为反式作用干扰小分子 RNA (*trans-acting short-interfering RNA*, ta-siRNA)。ta-siRNA 跟 miRNA 一样来自基因组中特定基因的转录, 但与 miRNA 不同的是, ta-siRNA 的前体与普通的 mRNA 相同, 不像 miRNA 的前体那样形成“发夹”结构。这种 ta-siRNA 的转录本不翻译产生蛋白质, 只能在一些酶的参与下被加工形成小分子 RNA, 加工后的 ta-siRNA 会像 miRNA 那样作用于与之碱基配对的靶基因 mRNA^[61, 62]。

目前, 在拟南芥已鉴定出 5 个编码 ta-siRNA 的基因: *TAS1a*、*TAS1b*、*TAS1c*、*TAS2* 和 *TAS3*^[61-67], 其

中仅 *TAS3* 产生的 ta-siRNA 参与叶的极性发育。由 *TAS3* ta-siRNA 衍生的 ta-siR2141 和 ta-siR2142 (后称为 tasiR-ARF) 调控 *ARF3* 和 *ARF4* 的表达^[62,67]。Adenot 等^[64] 研究发现, *TAS3* ta-siRNA 控制叶的极性发育是通过 AGO7 蛋白的作用来实现的, *ago7(zip)* 突变体叶片表现背向卷曲。水稻中的卷叶基因 *OsAGO7*, 是拟南芥 *AGO7* 的同源基因, 过量表达 *OsAGO7* 能引起叶片腹向卷曲^[68]。

玉米 *LEAFBLADELESS1 (LBL1)* 是 ta-siRNA 生物合成所必需的基因, *lbl1* 突变体叶片表现为显著背向化的针状叶^[69], 它在拟南芥中的同源基因 *SUPPRESSOR OF GENE SILENCING (SGS3)*, 同样是 ta-siRNA 生物合成所必需的基因, 但是 *SGS3* 的突变却没有引起叶片极性的变化^[70]。

最新的研究发现, ta-siRNA 也调控 miRNA165/166 的表达, 由此提出了一种新的轴型形成机制 (mechanism of axial patterning), 即 *HD-ZIP* 基因的表达需经历连续两次小分子 RNA 的调控: ta-siRNA miRNA165/166 *HD-ZIP*^[69]。

3.4 *ASI/AS2* 调控 *HD-ZIP* 和 *YABBY*

在叶原基中表达的 *ASI/AS2* 除了具有抑制 *KNOX* 基因表达的功能, 它们也正调控 *HD-ZIP* 基因, 并抑制 *YAB* 基因的表达, 从而促进叶的腹向发育^[71]。另外, RNA-dependent RNA polymerases RdRPs 在真核生物的转录和转录后基因沉默过程中起着重要的作用, 但其在植物发育过程中的作用却知之甚少。拟南芥 *RNA-Dependent RNA Polymerase 6 (RDR6)* 基因 (或称为 *SDE1* 和 *SGS2*) 与 *ASI/AS2* 通过抑制 *BREVIPEDICELLUS (BP)* 和 miRNA165/166 的表达来共同调控叶的发育^[72,73]。

3.5 26S 蛋白酶体的蛋白降解作用

近来研究发现, 26S 蛋白酶体的蛋白降解功能也是叶的腹面属性建立所必需的。Huang 等^[74] 在拟南芥中筛选到一个能加重 *as1/as2* 突变表型的突变体 *ae3*, *ae3* 突变体表型略显畸形, 一些出现早的叶片表现为背面化的细长莲座叶, *ae3as1* 和 *ae3as2* 两个双突变体表型相似, 叶片的腹面属性均部分丧失, 表现为严重背面化的莲座叶或针状叶, 这种双突变体和单突变体表型的差异说明这 3 个基因或蛋白之间存在着相互作用的关系。*AE3* 编码 26S 蛋白酶体的亚基 RPN8a, 进一步研究发现 26S 蛋白酶体的其他部分亚基突变后也可加重 *as2* 的表型, 说明 26S 蛋

白酶体的蛋白降解功能影响叶片腹面发育, 因而揭示了翻译后水平的调控在叶形态建成中具有重要作用。

4 中-边轴 (Centro-lateral axis) 发育

中-边轴发育的特征是叶片沿中脉向两侧发育, 中-边轴的非对称性在玉米叶片发育早期就很明显, 即在环状分生组织的一侧形成中脉初始原基, 在另一侧形成边缘初始原基^[75], 目前对于中-边轴发育的机理研究还较少。

玉米窄叶鞘 *ns (narrow sheath)* 突变体叶片边缘部分缺失^[76], 但长度没有变化^[75,77]。*ns* 的表型是一个重复因子性状 (Duplicate factor trait), 它受控于两个不连锁的位点: *ns1* 和 *ns2*^[78], 只有这两个位点同时发生突变的纯合株才出现突变表型。*NS* 在侧生器官原基的边缘区域持续表达, *NS* 与拟南芥 *PRS* (Pressed flower) 蛋白高度同源^[75], *PRS* 编码一个类 WUSCHEL 的同源异型盒蛋白^[79], *prs* 突变体无叶托, *ns* 和 *prs* 突变引起的表型差异完全符合叶片分区和组织发生的模型 (Leaf zonation and histogenesis model)^[75], 该模型将被子植物的叶分为上下两个区域。在双子叶植物中, 叶的上部区域生长成叶片和叶柄, 下部区域长成叶基和叶托, 而单子叶植物的叶下部区域长成叶鞘和叶片, 上部区域生长成极简化的尖端末梢^[75]。根据这个模型, *NS* 和 *PRS* 这两个基因的作用部位并不矛盾, 都是在叶的下部区域表达, 说明它们在单子叶和双子叶植物中的功能保守。

5 结 语

近年来, 叶形态建成的分子机理研究取得了重大进展, 许多叶发育相关的关键基因、小分子 RNA 和生长素等调控因子被研究揭示出来 (表 1), 它们之间复杂的相互作用也得到了初步分析和阐述。我们发现, 调控叶原基及轴性发育因子间的信号转导通路没有一种是专有的, 比如在 SAM 中表达的 *KNOX* 家族基因也影响叶基-顶轴的发育, 调控腹-背发育的 *HD-ZIP* - *KAN* 通路也受到叶原基中 *ASI* 基因表达的影响, 以及生长素信号转导影响叶片发育的全过程等等, 这些结果表明各个通路之间存在着相互而紧密的联系, 它们共同调控叶的发育。

目前, 拟南芥中叶发育机理的研究较为深入, 单子叶植物玉米的叶发育研究也有了一些出色的

表 1 决定叶的 3 种极性发育的因子

Table 1 Determinants of the three polarity fate of leaves

| 3 个不对称轴 Three axes of asymmetry | | 蛋白家族、蛋白酶体 或小分子 RNA Proteins, proteasome or small RNA families | 代表成员 Notable members |
|------------------------------------|----------------------|--|--|
| 基-顶轴命运 Proximo-distal fate | | SPL | 玉米(Maize): <i>LGI</i> ^[31] 、 <i>LG2</i> ^[33] 水稻(Rice): <i>OsLGI</i> ^[32] |
| | | KNOX | 玉米(Maize): <i>LG3</i> ^[35] 水稻(Rice): <i>OSH1</i> ^[16] 、 <i>OSH6</i> ^[18] 、 <i>OSH15</i> ^[17] 、 <i>OSH16</i> ^[15] 、 <i>OSH43</i> ^[14] 、 <i>OSH71</i> ^[14] 、 <i>Oskn2</i> ^[13] 、 <i>Oskn3</i> ^[13] |
| 腹-背轴命运 Adaxial-abaxial fate | 腹向命运 Adaxial fate | HD-ZIP | 拟南芥(<i>Arabidopsis</i>): <i>PHB</i> ^[38] 、 <i>PHI</i> ^[38] 、 <i>REV</i> ^[37] 玉米(Maize): <i>Rld1</i> ^[39] |
| | | AS2 | 拟南芥(<i>Arabidopsis</i>): <i>AS2</i> ^[21] |
| | | AGO | 拟南芥(<i>Arabidopsis</i>): <i>AGO1</i> ^[46] 、 <i>AGO7</i> ^[64] 水稻(rice): <i>OsAGO7</i> ^[68] |
| | | ta-siRNA | 拟南芥(<i>Arabidopsis</i>): <i>tasiR-ARF</i> ^[62] |
| | | 26S Proteasome | 拟南芥(<i>Arabidopsis</i>): <i>AE3</i> ^[74] |
| | 背向命运 Abaxial fate | KANADI | 拟南芥(<i>Arabidopsis</i>): <i>KAN1</i> ^[51] 、 <i>KAN2</i> ^[50] 、 <i>KAN3</i> ^[50] 、 <i>KAN4</i> ^[53] |
| | | ARF | 拟南芥(<i>Arabidopsis</i>): <i>ARF3</i> ^[60] 、 <i>ARF4</i> ^[60] |
| | | YABBY | 拟南芥(<i>Arabidopsis</i>): <i>FIL</i> ^[48] 、 <i>YAB2</i> ^[48] 、 <i>YAB3</i> ^[48] |
| | | miRNA | 玉米(Maize)、拟南芥(<i>Arabidopsis</i>): <i>miR165</i> 、 <i>miR166</i> ^[37-42] |
| | | WUSCHEL | 玉米(Maize): <i>NS(NS1 & NS2)</i> ^[75-78] 拟南芥(<i>Arabidopsis</i>): <i>PR5</i> ^[79] |
| 中-边轴命运 Centro-lateral fate | | | |

进展。根据这些结果,已经初步明确了叶发育的分子调控网络,而作为主要粮食作物的水稻等植物的叶发育研究还相当薄弱,这在一定程度上阻碍了通过分子调控叶形来达到理想株型的设想的实施。另外,已发现的叶发育相关调控因子在不同植物中功能的保守性,以及它们之间更清晰的作用网络仍不十分明了,这是摆在我们面前的一个任务和挑战。随着基因组测序的完成、各种植物丰富的叶形遗传材料的积累以及叶发育调控网络的逐步明晰,将有力地推动众多植物的叶发育机理研究,相信随着研究的不断深入,复杂的叶发育调控网络将逐渐被理清。

参考文献(References):

[1] QU Li-Jia, DENG Xing-Wang. Mechanisms in Plant Development. Beijing: Higher Education Press, 2006, 75-76. 瞿礼嘉, 邓兴旺(译). 植物发育的机制. 北京: 高等教育出版社, 2006, 75-76.

[2] Tsukaya H. Leaf morphogenesis: genetic regulations for length, width and size of leaves. *Tanpakushitsu Kakusan Koso*, 2002, 47(12): 1576-1580.

[3] Hudson A. Axioms and axes in leaf formation. *Curr Opin Plant Biol*, 1999, 2(1): 56-60. [\[DOI\]](#)

[4] Scanlon MJ. Developmental complexities of simple leaves. *Curr Opin Plant Biol*, 2000, 3(1): 31-36. [\[DOI\]](#)

[5] HUANG Hai. Recent progresses from studies of leaf development. *Chin Bull Bot*, 2003, 20(4): 416-422. 黄海. 植物叶发育调控机理研究的进展. 植物学通报, 2003, 20(4): 416-422.

[6] Long JA, Moan EI, Medford JI, Barton MK. A member of the KNOTTED class of homeodomain proteins encoded by the *STM* gene of *Arabidopsis*. *Nature*, 1996, 379(6560): 66-69. [\[DOI\]](#)

[7] Ori N, Eshed Y, Chuck G, Bowman JL, Hake S. Mechanisms that control *knox* gene expression in the *Arabidopsis* shoot. *Development*, 2000, 127(24): 5523-5532.

[8] Byrne ME, Barley R, Curtis M, Arroyo JM, Dunham M, Hudson A, Martienssen RA. *Asymmetric leaves1* mediates leaf patterning and stem cell function in *Arabidopsis*. *Nature*, 2000, 408(6815): 967-971. [\[DOI\]](#)

[9] Tsiantis M, Schneeberger R, Golz JF, Freeling M, Langdale JA. The maize *rough sheath2* gene and leaf development programs in monocot and dicot plants. *Science*, 1999, 284(5411): 154-156. [\[DOI\]](#)

[10] Timmermans MC, Hudson A, Becraft PW, Nelson T. ROUGH SHEATH2: a Myb protein that represses *knox* homeobox genes in maize lateral organ primordia. *Science*, 1999, 284(5411): 151-153. [\[DOI\]](#)

[11] Waites R, Selvadurai HR, Oliver IR, Hudson A. The

- PHANTASTICA* gene encodes a MYB transcription factor involved in growth and dorsoventrality of lateral organs in *Antirrhinum*. *Cell*, 1998, 93(5): 779–789. [\[DOI\]](#)
- [12] Semiarti E, Ueno Y, Tsukaya H, Iwakawa H, Machida C, Machida Y. The ASYMMETRIC LEAVES2 gene of *Arabidopsis thaliana* regulates formation of asymmetric lamina, establishment of venation and repression of meristem-related homeo boxgenes in leaves. *Development*, 2001, 128(10): 1771–1783.
- [13] Postma-Haarsma Verwoert Iral GS, Stronk OP, Koster J, Lamers Gerda EM, Hoge JHC, Meijer AH. Characterization of the KNOX class homeobox genes *Oskn2* and *Oskn3* identified in a collection of cDNA libraries covering the early stages of rice embryogenesis. *Plant Mol Biol*, 1999, 39(2): 257–271. [\[DOI\]](#)
- [14] Sentoku N, Sato Y, Matsuoka M. Overexpression of rice *OSH* genes induces ectopic shoots on leaf sheaths of transgenic rice plants. *Dev Biol*, 2000, 220(2): 358–364. [\[DOI\]](#)
- [15] Ito Y, Eiguchi M, Kurata N. *KNOX* homeobox genes are sufficient in maintaining cultured cells in an undifferentiated state in rice. *Genesis*, 2001, 30(4): 231–238. [\[DOI\]](#)
- [16] Sato Y, Hong SK, Tagiri A, Kitano H, Yamamoto N, Nagato Y, Matsuoka M. A rice homeobox gene, *OSH1*, is expressed before organ differentiation in a specific region during early embryogenesis. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1996, 93(15): 8117–8122. [\[DOI\]](#)
- [17] Sato Y, Sentoku N, Nagato Y, Matsuoka M. Isolation and characterization of a rice homeobox gene, *OSH15*. *Plant Mol Bio*, 1998, 38(6): 983–998. [\[DOI\]](#)
- [18] Park SH, Kim CM, Je BI, Park SH, Park SJ, Piao HL, Xuan Y, Choe MS, Satoh K, Kikuchi S, Lee KH, Cha YS, Ahn BO, Ji HS, Yun DW, Lee MC, Suh S, Eun MY, Han C. A Ds-insertion mutant of *OSH6* (*Oryza sativa* Homeobox 6) exhibits outgrowth of vestigial leaf-like structures, bracts, in rice. *Planta*, 2007, 227(1): 1–12. [\[DOI\]](#)
- [19] Benkova E, Michniewicz M, Sauer M, Teichmann T, Seifertova D, Jurgens G, Friml J. Local, efflux-dependent auxin gradients as a common module for plant organ formation. *Cell*, 2003, 115(5): 591–602. [\[DOI\]](#)
- [20] Okadala K, Uedal J, Komaki MK, Bell CJ, Shimura Y. Requirement of the auxin polar transport system in early stages of *Arabidopsis* floral bud formation. *Plant Cell*, 1991, 3(7): 677–684. [\[DOI\]](#)
- [21] Reinhardt D, Pesce ER, Stieger P, Mandel T, Baltensperger K, Bennett M, Traas J, Friml J, Kuhlemeier C. Regulation of phyllotaxis by polar auxin transport. *Nature*, 2003, 426(6964): 255–260. [\[DOI\]](#)
- [22] Vogler H, Kuhlemeier C. Simple hormones but complex signaling. *Curr Opin Plant Biol*, 2003, 6(1): 51–56. [\[DOI\]](#)
- [23] Furutani M, Vernoux T, Traas J, Kato T, Tasakaand M, Aida M. *PIN-FORMED1* and *PINOID* regulate boundary formation and cotyledon development in *Arabidopsis* embryogenesis. *Development*, 2004, 131(20): 5021–5030. [\[DOI\]](#)
- [24] Hay A, Barkoulas M, Tsiantis M. ASYMMETRIC LEAVES1 and auxin activities converge to repress *BREVIPEDICELLUS* expression and promote leaf development in *Arabidopsis*. *Development*, 2006, 133(20): 3955–3961. [\[DOI\]](#)
- [25] Zgurski JM, Sharma R, Bolokoski DA, Schultz EA. Asymmetric auxin response precedes asymmetric growth and differentiation of *asymmetric leaf1* and *asymmetric leaf2* *Arabidopsis* leaves. *Plant Cell*, 2005, 17(1): 77–91. [\[DOI\]](#)
- [26] Scanlon MJ. The polar auxin transport inhibitor N-1-naphthylphthalamic acid disrupts leaf initiation, KNOX protein regulation, and formation of leaf margins in maize. *Plant Physiol*, 2003, 133(2): 597–605. [\[DOI\]](#)
- [27] Schubert D, Primavesi L, Bishopp A, Roberts G, Doonan J, Jenuwein T, Goodrich J. Silencing by plant polycomb-group genes requires dispersed trimethylation of histone H3 at lysine 27. *EMBO J*, 2006, 25(19): 4638–4649. [\[DOI\]](#)
- [28] Barkoulas M, Galinha C, Grigg SP, Tsiantis M. From genes to shape: regulatory interactions in leaf development. *Curr Opin Plant Biol*, 2007, 10(6): 660–666. [\[DOI\]](#)
- [29] Sylvester, AW, Cande ZW, Freeling M. Division and differentiation during normal and *liguleless-1* maize leaf development. *Development*, 1990, 110(3): 985–1000. [\[DOI\]](#)
- [30] Becraft PW, Bongard-Pierce DK, Sylvester AW, Poethig RS, Freeling M. The *liguleless-1* gene acts tissue specifically in maize leaf development. *Dev Biol*, 1990, 141(1): 220–232.
- [31] Moreno MA, Harper LC, Krueger RW, Dellaporta SL, Freeling M. *Liguleless1* encodes a nuclear-localized protein required for induction of ligules and auricles during maize organogenesis. *Genes Dev*, 1997, 11(5): 616–628. [\[DOI\]](#)
- [32] Lee J, Park JJ, Kim SL, Yim J, An G. Mutations in the rice *liguleless* gene result in a complete loss of the auricle, ligule, and laminar joint. *Plant Mol Biol*, 2007, 65(4): 487–499. [\[DOI\]](#)
- [33] Walsh J, Waters CA, Freeling M. The maize gene *liguleless2* encodes a basic leucine zipper protein involved in the establishment of the leaf blade-sheath boundary. *Genes Dev*, 1998, 12(2): 208–218. [\[DOI\]](#)
- [34] Harper L, Freeling M. Interactions of *liguleless1* and *liguleless2* function during ligule induction in maize. *Genetics*, 1996, 144(4): 1871–1882.
- [35] Muehlbauer GJ, Fowler JE, Girard L, Tyers R, Harper L, Freeling M. Ectopic expression of the maize homeobox gene *liguleless3* alters cell fates in the leaf. *Plant Physiol*, 1999, 119(2): 651–662. [\[DOI\]](#)
- [36] Waites R, Hudson A. *phantastica*: a gene required for dorsoventrality of leaves in *Antirrhinum majus*. *Development*, 1995, 121(7): 2143–2154.
- [37] Zhong R, Ye ZH. *IFL*, a gene regulating interfascicular fiber differentiation in *Arabidopsis*, encodes a homeodo-

- main-leucine zipper protein. *Plant Cell*, 1999, 11(11): 2139–2152. [\[DOI\]](#)
- [38] McConnell JR, Emery J, Eshed Y, Bao N, Bowman J, Barton MK. Role of *PHABULOSA* and *PHAVOLUTA* in determining radial patterning in shoots. *Nature*, 2001, 411(6838): 709–713. [\[DOI\]](#)
- [39] Juarez MT, Kui JS, Thomas J, Heller BA, Timmermans MC. MicroRNA-mediated repression of rolled leaf1 specifies maize polarity. *Nature*, 2004, 428(6978): 84–88. [\[DOI\]](#)
- [40] Reinhart BJ, Weinstein EG, Rhoades MW, Bartel B, Bartel DP. MicroRNAs in plants. *Genes Dev*, 2002, 16(13): 1616–1626. [\[DOI\]](#)
- [41] Rhoades MW, Reinhart BJ, Lim LP, Burge CB, Bartel B, Bartel DP. Prediction of plant microRNA targets. *Cell*, 2002, 110(4): 513–520. [\[DOI\]](#)
- [42] Tang G, Reinhart BJ, Bartel DP, Zamore PD. A biochemical framework for RNA silencing in plants. *Genes Dev*, 2003, 17(1): 49–63. [\[DOI\]](#)
- [43] Emery JF, Floyd SK, Alvarez J, Eshed Y, Hawker NP, Izhaki A, Baum SF, Bowman JL. Radial patterning of *Arabidopsis* shoots by class III HD-ZIP and *KANADI* genes. *Curr Biol*, 2003, 13(20): 1768–1774. [\[DOI\]](#)
- [44] McHale NA, Koning RE. MicroRNA-directed cleavage of *Nicotiana sylvestris PHAVOLUTA* mRNA regulates the vascular cambium and structure of apical meristems. *Plant Cell*, 2004, 16(7): 1730–1740. [\[DOI\]](#)
- [45] Nelson JM, Lane B, Freeling M. Expression of a mutant maize gene in the ventral leaf epidermis is sufficient to signal a switch of the leaf's dorsoventral axis. *Development*, 2002, 129(19): 4581–4589.
- [46] Kidner CA, Martienssen RA. Spatially restricted microRNA directs leaf polarity through *ARGONAUTE1*. *Nature*, 2004, 428(6978): 81–84. [\[DOI\]](#)
- [47] Grigg SP, Canales C, Hay A, Tsiantis M. SERRATE coordinates shoot meristem function and leaf axial patterning in *Arabidopsis*. *Nature*, 2005, 437(7061): 1022–1026. [\[DOI\]](#)
- [48] Siegfried KR, Eshed Y, Baum SF, Otsuga D, Drews GN, Bowman JL. Members of the *YABBY* gene family specify abaxial cell fate in *Arabidopsis*. *Development*, 1999, 126(18): 4117–4128.
- [49] Izhaki A, Bowman JL. *KANADI* and Class III HD-Zip gene families regulate embryo patterning and modulate auxin flow during embryogenesis in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 2007, 19(2): 495–508. [\[DOI\]](#)
- [50] Eshed Y, Izhaki A, Baum SF, Floyd SK, Bowman JL. Asymmetric leaf development and blade expansion in *Arabidopsis* are mediated by *KANADI* and *YABBY* activities. *Development*, 2004, 131(12): 2997–3006. [\[DOI\]](#)
- [51] Kerstetter RA, Bollman K, Taylor RA, Bombliès K, Poethig RS. *KANADI* regulates organ polarity in *Arabidopsis*. *Nature*, 2001, 411(6838): 706–709. [\[DOI\]](#)
- [52] Hawker NP, Bowman JL. Roles for Class III HD-Zip and *KANADI* genes in *Arabidopsis* root development. *Plant Physiol*, 2004, 135(4): 2261–2270. [\[DOI\]](#)
- [53] Mcabee JM, Hill TA, Skinner DJ, Izhaki A, Hauser BA, Meister RJ, Reddy GV, Meyerowitz EM, Bowman JL, Gasser CS. *ABERRANT TESTA SHAPE* encodes a *KANADI* family member, linking polarity determination to separation and growth of *Arabidopsis* ovule integuments. *Plant J*, 2006, 46(3): 522–531. [\[DOI\]](#)
- [54] Juarez MT, Twigg RW, Timmermans MC. Specification of adaxial cell fate during maize leaf development. *Development*, 2004, 131(18): 4533–4544. [\[DOI\]](#)
- [55] Yamaguchi T, Nagasawa N, Kawasaki S, Matsuoka M, Nagato Y, Hirano HY. The *YABBY* gene *DROOPING LEAF* regulates carpel specification and midrib development in *Oryza sativa*. *Plant Cell*, 2004, 16(2): 500–509. [\[DOI\]](#)
- [56] Dai M, Zhao Y, Ma Q, Hu Y, Hedden P, Zhang Q, Zhou DX. The rice *YABBY1* gene is involved in the feedback regulation of *Gibberellin* metabolism. *Plant Physiol*, 2007, 144(1): 121–133. [\[DOI\]](#)
- [57] Dai M, Hu Y, Zhao Y, Liu H, Zhou DX. A *WUSCHEL-LIKE HOMEODOMAIN* gene represses a *YABBY* gene expression required for rice leaf development. *Plant Physiol*, 2007, 144(1): 380–390. [\[DOI\]](#)
- [58] Liu HL, Xu YY, Xu ZH, Chong K. A rice *YABBY* gene, *OsYABBY4*, preferentially expresses in developing vascular tissue. *Dev Genes Evol*, 2007, 217(9): 629–637. [\[DOI\]](#)
- [59] Zhao W, Su HY, Song J, Zhao XY, Zhang XS. Ectopic expression of *TaYAB1*, a member of *YABBY* gene family in wheat, causes the partial abaxialization of the adaxial epidermises of leaves and arrests the development of shoot apical meristem in *Arabidopsis*. *Plant Sci*, 2006, 170(2): 364–371. [\[DOI\]](#)
- [60] Pekker I, Alvarez JP, Eshed Y. Auxin response factors mediate *Arabidopsis* organ asymmetry via modulation of *KANADI* activity. *Plant Cell*, 2005, 17(11): 2899–2910. [\[DOI\]](#)
- [61] Garcia D, Collier SA, Byrne ME, Martienssen RA. Specification of leaf polarity in *Arabidopsis* via the *trans*-acting siRNA pathway. *Curr Biol*, 2006, 16(9): 933–938. [\[DOI\]](#)
- [62] Allen E, Xie Z, Gustafson AM, Carrington JC. MicroRNA-directed phasing during *trans*-acting siRNA biogenesis in plants. *Cell*, 2005, 121(2): 207–221. [\[DOI\]](#)
- [63] Hunter C, Willmann MR, Wu G, Yoshikawa M, de la Luz Gutierrez-Nava M, Poethig SR. *trans*-acting siRNA-mediated repression of *ETTIN* and *ARF4* regulates heteroblasty in *Arabidopsis*. *Development*, 2006, 133(15): 2973–2981. [\[DOI\]](#)
- [64] Adenot X, Elmayan T, Lauressergues D, Boutet S, Bouche N, Gascioli V, Vaucheret H. DRB4-dependent *TAS3 trans*-acting siRNAs control leaf morphology through *AGO7*. *Curr Biol*, 2006, 16(9): 927–932. [\[DOI\]](#)
- [65] Timmermans MCP, Juarez MT, Phelps-Durr TL. A conserved microRNA signal specifies leaf polarity. *Cold Spring Harb Symp Quant Biol*, 2004, 69: 409–417. [\[DOI\]](#)
- [66] Fahlgren N, Montgomery TA, Howell MD, Allen E, Dvorak SK, Alexander AL, Carrington JC. Regulation of

- AUXIN RESPONSE FACTOR3* by *TAS3* ta-siRNA affects developmental timing and patterning in *Arabidopsis*. *Curr Biol*, 2006, 16(9): 939–944. [\[DOI\]](#)
- [67] Williams L, Carles CC, Osmont KS, Fletcher JC. A database analysis method identifies an endogenous *trans*-acting short-interfering RNA that targets the *Arabidopsis* *ARF2*, *ARF3*, and *ARF4* genes. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2005, 102(27): 9703–9708. [\[DOI\]](#)
- [68] Shi ZY, Wang J, Wan XS, Shen GZ, Wang XQ, Zhang JL. Over-expression of rice *OsAGO7* gene induces upward curling of the leaf blade that enhanced erect-leaf habit. *Planta*, 2007, 226(1): 99–108. [\[DOI\]](#)
- [69] Nogueira FT, Madi S, Chitwood DH, Juarez MT, Timmermans MC. Two small regulatory RNAs establish opposing fates of a developmental axis. *Genes Dev*, 2007, 21(7): 750–755. [\[DOI\]](#)
- [70] Peragine A, Yoshikawa M, Wu G, Albrecht HL, Poethig RS. *SGS3* and *SGS2/SDE1/RDR6* are required for juvenile development and the production of *trans*-acting siRNAs in *Arabidopsis*. *Genes Dev*, 2004, 18(19): 2368–2379. [\[DOI\]](#)
- [71] Lin WC, Shuai B, Springer PS. The *Arabidopsis* *LATERAL ORGAN BOUNDARIES*-domain gene *ASYMMETRIC LEAVES2* functions in the repression of *KNOX* gene expression and in adaxial–abaxial patterning. *Plant Cell*, 2003, 15(10): 2241–2252. [\[DOI\]](#)
- [72] Li H, Xu L, Wang H, Yuan Z, Cao X, Yang Z, Zhang D, Xu Y, Huang H. The putative RNA-dependent RNA polymerase *RDR6* acts synergistically with *ASYMMETRIC LEAVES1* and 2 to repress *BREVIPEDICELLUS* and microRNA165/166 in *Arabidopsis* leaf development. *Plant Cell*, 2005, 17(8): 2157–2171. [\[DOI\]](#)
- [73] Xu L, Yang L, Pi L, Liu Q, Ling Q, Wang H, Poethig RS, Huang H. Genetic interaction between the *AS1-AS2* and *RDR6-SGS3-AGO7* pathways for leaf morphogenesis. *Plant Cell Physiol*, 2006, 47(7): 853–863. [\[DOI\]](#)
- [74] Huang W, Pi L, Liang W, Xu B, Wang H, Cai R, Huang H. The proteolytic function of the *Arabidopsis* 26S proteasome is required for specifying leaf adaxial identity. *Plant Cell*, 2006, 18(10): 2479–2492. [\[DOI\]](#)
- [75] Nardmann J, Ji J, Werr W, Scanlon MJ. The maize duplicate genes *narrow sheath1* and *narrow sheath2* encode a conserved homeobox gene function in a lateral domain of shoot apical meristems. *Development*, 2004, 131(12): 2827–2839. [\[DOI\]](#)
- [76] Scanlon MJ, Schneeberger RG, Freeling M. The maize mutant *narrow sheath* fails to establish leaf margin identity in a meristematic domain. *Development*, 1996, 122(6): 1683–1691.
- [77] Scanlon MJ, Freeling M. The *narrow sheath* leaf domain deletion: a genetic tool used to reveal developmental homologies among modified maize organs. *Plant J*, 1998, 13: 547–561.
- [78] Scanlon MJ, Chen KD, McKnight CM. The *narrow sheath* duplicate genes: sectors of dual aneuploidy reveal ancestrally conserved gene functions during maize leaf development. *Genetics*, 2000, 155(3): 1379–1389.
- [79] Matsumoto N, Okada K. A homeobox gene, *PRESSED FLOWER*, regulates lateral axis-dependent development of *Arabidopsis* flowers. *Genes Dev*, 2001, 15(4): 3355–3364. [\[DOI\]](#)

《植物遗传资源学报》征订启事

《植物遗传资源学报》是中国农业科学院作物科学研究所和中国农学会主办的学术期刊，为中国科技核心期刊、全国优秀农业期刊。该刊为中国科技论文统计源期刊、中国科学引文数据库来源期刊（核心期刊）、中国核心期刊（遴选）数据库收录期刊、中国学术期刊综合评价数据库统计源期刊，又被《中国生物学文摘》和中国生物学文献数据库、中文科技期刊数据库收录。据中国期刊引证研究报告统计，2007 年度《植物遗传资源学报》影响因子达 0.914。

报道内容为大田、园艺作物，观赏、药用植物，林用植物、草类植物及其一切经济植物的有关植物遗传资源基础研究、应用研究方面的研究成果、创新性学术论文和高水平综述或评论。诸如，种质资源的考察、收集、保存、评价、利用、创新，信息学、管理学等；起源、演化、分类等系统学；基因发掘、鉴定、克隆、基因文库建立、遗传多样性研究。

季刊，大 16 开本，128 页。定价 20 元，全年 80 元。各地邮局发行，邮发代号：82-643。国内刊号 CN11-4996/S，国际统一刊号 ISSN1672-1810。

本刊编辑部常年办理订阅手续，如需邮挂每期另加 3 元。

地 址：北京市中关村南大街 12 号 中国农业科学院《植物遗传资源学报》编辑部

邮 编：100081

电 话：010-62180257 010-62180279（兼传真）

E-mail：zwyczyxb2003@163.com zwyczyxb2003@sina.com