

DOI: 10.3724/SP.J.1005.2012.00621

蒺藜苜蓿花器官特异基因的表达分析

马利超, 王彦荣, 刘志鹏

兰州大学草地农业科技学院, 草地农业生态系统国家重点实验室, 兰州 730020

摘要: 蒺藜苜蓿(*Medicago truncatula* G.)花器官特异表达基因是参与其花器官形成与发育的重要基因。筛选蒺藜苜蓿的花器官特异表达基因, 寻找这类基因在其他模式植物中的直系同源基因, 并将其表达模式在不同植物间进行比较, 有利于深入的理解这类基因在蒺藜苜蓿花器官发育中的功能。根据蒺藜苜蓿表达谱, 并以其 *PISTILLATA(PI)* 基因为模板, 文章筛选了 97 个蒺藜苜蓿花器官特异表达基因(Ratio \geq 10, 且 Z \geq 7.9)。通过同源比对, 确定了这类基因在拟南芥(*Arabidopsis thaliana* L.)、大豆(*Glycine max* L.)、百脉根(*Lotus japonicus* L.)和水稻(*Oryza sativa* L.)中的直系同源基因。对这类基因在 5 种植物中的表达量、表达部位和功能进行比较, 发现进化关系较近的植物, 直系同源基因的表达变异较小, 而进化关系较远的植物, 直系同源基因的表达变异较大。进一步对表达分化较大的直系同源基因进行启动子分析, 发现不同植物中直系同源基因表达模式的变化与启动子中调控元件的特性有关。

关键词: 蒺藜苜蓿; 花器官; 同源基因; 表达模式

Expression analysis of the *Medicago truncatula* floral specific expression genes

MA Li-Chao, WANG Yan-Rong, LIU Zhi-Peng

College of Pastoral Agriculture Science and Technology, Lanzhou University, State Key Laboratory of Grassland Agro-Ecosystems, Lanzhou 730020, China

Abstract: The expression of genes specific to floral organ is important for the floral organ formation and development in *Medicago truncatula*. Screening of the genes specifically expressed in *M. truncatula* flowers and comparing the expression patterns of their orthologous homologous genes among different model plants can provide novel insights into the functions of these genes in controlling the floral organ development in *M. truncatula*. According to the expression profile data of *PISTILLATA (PI)*, we screened 97 genes specifically expressed in *M. truncatula* floral organs (ratio \geq 10 and Z \geq 7.9). Their homolog genes were also identified in *Arabidopsis thaliana*, soybean (*Glycine max* L.), *Lotus japonicus*, and rice (*Oryza sativa* L.). The results of comparing the gene expression levels, the gene expression patterns, and the gene functions among these species indicated that the expression variation of the orthologous homolog genes was small in the kindred species and

收稿日期: 2011-11-03; 修回日期: 2012-02-18

基金项目: 国家自然科学基金项目(编号: 31072072)资助

作者简介: 马利超, 在读硕士, 专业方向: 植物生殖分子生物学。Tel: 13893420553; E-mail: ma-lichao@163.com

通讯作者: 刘志鹏, 博士, 副教授, 研究方向: 植物生殖分子生物学。E-mail: lzp@lzu.edu.cn

网络出版时间: 2012-4-16 15:54:14

URL: <http://www.cnki.net/kcms/detail/11.1913.R.20120416.1554.002.html>

was great in distant species. Furthermore, we compared the *cis*-acting regulatory elements of the genes, which had large expression variation among different plants. These results suggest that the great discrepancy of the orthologous homolog gene expression caused by the different character of *cis*-element in the promoter region.

Keywords: *Medicago truncatula*; floral organ; orthologous homolog gene; expression pattern

在高等植物的生命过程中,花器官发育是一个非常非常重要的过程,一直受到科研人员的高度重视^[1]。早期对花器官发育的研究多限于形态描述和生理学研究,随着分子生物学和基因组学的发展,对花器官发育的研究已深入到分子水平。上世纪 90 年代,Coen等^[2]通过对拟南芥(*Arabidopsis thaliana* L.)和金鱼草(*Antirrhinum majus* L.)的研究,系统地阐述了花器官发育的ABC模型,随着AG、AP1、AP2、AP3、PI和SEP等基因的陆续发现,科研人员提出了ABCE模型和四因子模型^[3]。其中AG、AP1、AP3和PI基因属于MADS家族基因^[4,5],AP2基因属于AP2转录因子家族euAP2分支^[6]。在花分生组织或花器官发育的不同时期,这类基因通过差异表达发挥作用^[7]。

同源基因是指来自同一物种或不同物种的,在进化过程中源于共同祖先的基因,它们彼此在氨基酸序列上具有一定保守性。同源基因可分为直系同源基因(Orthologs)、旁系同源基因(Paralogs)和异源同源基因(Xenologous)。直系同源基因是与物种形成事件相关,在不同的物种中具有相近甚至相同的功能、相似的调控途径,扮演相似甚至相同的角色,并且在不同物种间的基因组中具有一定的共线性^[8]。直系同源基因的进化史在某种程度上可以反映该物种的进化史,其编码的蛋白在功能上具有较强的保守性,但同时也存在一定的差异,不同物种中直系同源基因突变后可能会产生不同的表现型^[9-11]。根据对拟南芥和金鱼草的研究,人们发现LFY/FLO和UFO/FIM是位于拟南芥和金鱼草花器官分生组织的两对直系同源基因^[12],同属ABC模型中B类基因。它们在花原基中表达,调控花的分化与发育,并诱导下游花器官相关基因的表达^[13]。豌豆(*Pisum sativum* L.)中LFY/FLO的直系同源基因UNI突变后会导致花瓣和雄蕊的缺失,同时会在花萼底部生长出额外的花状组织^[14],且复叶发育异常^[15]。百脉根PFO基因的直系同源基因为UFO/FIM,在PFO缺失

的百脉根突变体中也能观察到上述类似的表现型,但这一突变体会产生更多的异位花^[16]。

蒺藜苜蓿(*Medicago truncatula* G.)又称截形苜蓿,豆科苜蓿属一年生草本植物,其种子荚果螺旋紧密,具有硬刺^[17],花器官属于典型的蝶形花冠,包括1个旗瓣和2个翼瓣,以及由2个小花瓣融合在一起的龙骨瓣,雄蕊有10枚,9枚于花丝下部彼此联合,另1枚单独存在,形成二体雄蕊。该植物的花冠结构与拟南芥和金鱼草的花冠结构显著不同^[18]。但是,研究表明拟南芥和金鱼草发育的ABC相关基因在蒺藜苜蓿中同样存在着直系同源基因^[19]。作为豆科重要的模式植物,对蒺藜苜蓿花器官发育相关基因的研究,有助于阐明其花器官发育的分子机制,进而为豆科植物的遗传改良提供理论参考^[20]。随着蒺藜苜蓿全基因组测序的完成和分子生物学研究体系的建立^[21],以及基因芯片等高通量转录组技术在蒺藜苜蓿中的应用,使得这一研究成为可能。本研究通过分析蒺藜苜蓿PISTILLATA (PI)基因在不同器官和处理中的表达量,并结合相关数据库,筛选出97个蒺藜苜蓿花器官特异表达基因,并对这类基因在拟南芥、大豆(*Glycine max* L.)、百脉根(*Lotus japonicus* L.)和水稻(*Oryza sativa* L.)中的直系同源基因进行了比较,研究发现这类基因在5种植物中表达量、表达部位和功能存在差异,该现象与基因启动子中的调控元件特性有关。

1 材料和方法

1.1 相关数据库

蒺藜苜蓿花器官特异表达基因的表达量来源于表达谱网站(<http://mtgea.noble.org>)。蒺藜苜蓿花器官特异表达基因的名称、氨基酸序列和染色体定位图信息来源于蒺藜苜蓿基因组网站(<http://www.medicago.org>)。拟南芥基因名称和表达量来源于数据库TAIR(<http://www.arabidopsis.org/>)和AVT(

alliedvisiontec.com)。大豆、百脉根和水稻的基因名称来源于数据库 PlantGDB(<http://www.plantgdb.org>), 表达量分别来源于数据库 SoyBase and the Soybean Breeder's Toolbox(<http://www.soybase.org>)、The Lotus Transcript Profiling Resource(<http://cgi-www.cs.au.dk/cgi-compbio/Niels/index.cgi>)和 RiceGE5(<http://natural.salk.edu/database/RiceGE5>)。基因序列比对和启动子分析在 NCBI(<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/>)和 PLACE(<http://www.dna.affrc.go.jp/PLACE/>)网站进行。

1.2 蒺藜苜蓿花器官特异表达基因的筛选

首先, 以蒺藜苜蓿 *PI* 基因为模板, 通过蒺藜苜蓿基因表达谱网站查找蒺藜苜蓿花器官特异表达基因, 发现这些基因在花器官中的表达量远远高于其他器官和处理。然后, 再以这些探针的序列为模板, 通过蒺藜苜蓿基因组网站进行搜索, *E* 值设为 $1E-10$, 将所得基因去除重复后确定基因编号。最后, 再通过下列方程对所得基因的表达量进行分析^[22-23]。

$$Ratio = \frac{X}{Max(X_i)} \quad (1)$$

$$Z = \frac{X - \mu}{SD} \quad (2)$$

(1)、(2)式中 X 表示基因在花器官中表达量, X_i 表示基因在其他器官中表达量, μ 表示基因在除花器官以外各器官中表达量的平均值, SD 表示基因在所有器官中表达量的标准差。

1.3 其他植物中直系同源基因的筛选和表达分析

利用筛选出的蒺藜苜蓿花器官特异表达基因的氨基酸序列为模板, 在 TAIR 网站和 PlantGDB 网站进行 Blastp 搜索, *E* 值设定为 $1E-05$, 鉴定出拟南芥等 4 种植物中与蒺藜苜蓿花器官特异表达基因的直系同源基因, 再分别确定这些基因在 4 种植物不同器官中的表达量。最后, 运用 MeV(Ver.4.6.1)软件, 将表达量数据进行 Log₂ 转换和均一化处理后, 绘制表达量热能图。

1.4 *Medtr5g021270* 和 *Medtr1g110460* 的直系同源基因的表达分析

选取蒺藜苜蓿 *Medtr5g021270(PI)* 和 *Medtr1g110460* 的直系同源基因进行表达量与系统进化关系分析。分别以这两组基因所翻译的氨基酸序列为模板,

通过 ClustalW 软件构建系统发育树。由于不同植物表达谱的测定方法不同, 为了便于比较, 将绝对表达量换算为相对表达量。定义基因在花器官中相对表达量为 1, 其他器官中绝对表达量与花器官绝对表达量的比值为该器官的相对表达量。

1.5 蒺藜苜蓿花器官特异表达基因的启动子分析

通过蒺藜苜蓿基因组数据库网站, 先确定蒺藜苜蓿花器官特异表达基因的细菌 DNA 文库 BAC 编号, 再结合 NCBI 数据库, 搜索蒺藜苜蓿花器官特异表达基因起始密码子上游 2 000 bp 的 DNA 片段, 将这些片段在 PLACE 网站进行分析, 鉴定响应元件的特性。其他 4 种植物中直系同源基因的启动子分析均采用此方法。

1.6 蒺藜苜蓿花器官特异表达基因染色体定位

根据已知的蒺藜苜蓿花器官特异表达基因在细菌 DNA 文库的 BAC 编号, 再通过蒺藜苜蓿基因组数据库网站进行染色体定位, 使用 Photoshop 对图片进行处理。

2 结果与分析

2.1 *Medtr5g021270* 基因不同部位表达量分析

对蒺藜苜蓿花器官特异表达基因 *Medtr5g021270* 进行表达量分析, 发现该基因在蒺藜苜蓿不同部位的表达量差异很大, 在 64 个器官或处理中, 花器官中的表达量最高、种皮次之(图 1, 仅列出 7 个器官)。花器官中的绝对表达量为 9 393.3, 是种皮中的 441 倍, 表明该基因在花器官中是特异表达的。

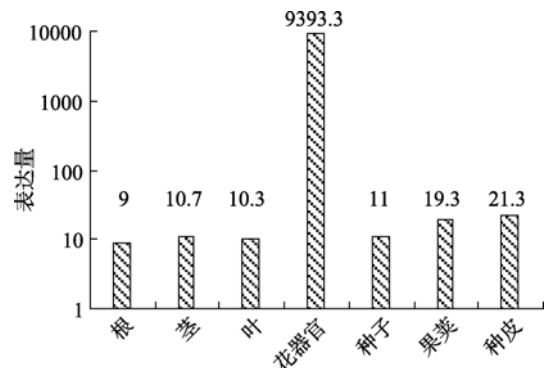


图 1 *PI* 基因在蒺藜苜蓿不同器官中的表达量

2.2 蒺藜苜蓿花器官特异表达基因的筛选

以蒺藜苜蓿 *PI* 基因的表达模式为模板, 在蒺藜苜蓿表达图谱网站进行检索, 发现与该基因表达模式相似的基因 170 个(相关系数大于 0.9), 在这 170 个基因中按照表达模式进行筛选(Ratio 10 且 $Z > 7.9$), 得到 97 个基因。我们定义这 97 个基因为蒺藜苜蓿花器官特异表达基因(图 2), 这类基因在花器官中的绝对表达量分布在 100~25 000 之间, 最小值为 162.3, 最大值为 24 472.3, Ratio 最小值为 10, 最大值为 506.9, 说明在蒺藜苜蓿这类基因花器官中的表达量比在其他器官中的表达量至少高 10 倍。

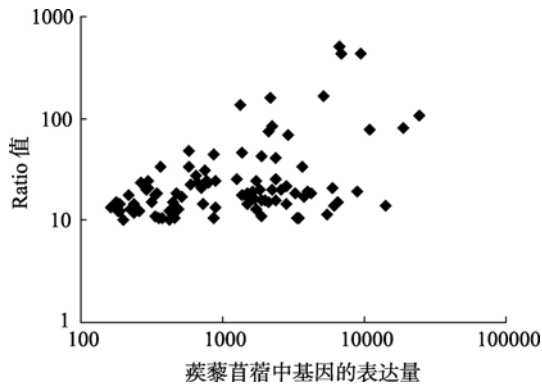


图 2 蒺藜苜蓿花器官特异表达基因的 Ratio 值分布

2.3 其他植物中直系同源基因的鉴定

以上述 97 个基因的氨基酸序列为模板, 设定参数后, 在相关数据库中进行检索。获得大豆直系同源基因 93 个, 百脉根直系同源基因 87 个, 拟南芥直系同源基因 86 个, 水稻直系同源 86 个(表 1)。从表 1 中可以看出, 这 4 种植物中的大部分直系同源基因与目的基因的同源性较高, 甚至在蛋白水平上无差异(E 值为 0), 但少部分基因的同源性较低, 与目的蛋白不具备直系同源关系(用 NA 表示)。结果表明, 不同植物中直系同源基因在进化过程中发生了不同程度的变异。

将 97 个蒺藜苜蓿花器官特异表达基因按功能分为 MYB 基因家族、半乳糖苷酶基因家族(CK)、蛋白激酶基因家族(PK)、非特异性脂转移蛋白基因家族(nsLTP)、果胶裂解酶基因家族(PE)、还原酶基因家族(SDS 和 SDR)、加氧酶基因家族(CYP)、糖基转移酶基因家族(GalT)、酯酶基因家族(EC)、

MADS-box 基因家族、香树脂醇合酶基因家族、脂肪还原酶基因家族(FAR)和未知家族基因(表 1)。进一步对拟南芥中的直系同源基因进行 GO 功能分析(图 3), 发现这些基因的功能不局限于某一细胞位置或某一生化过程, 不具备明显的偏好性。

2.4 蒺藜苜蓿等 5 种植物相关基因的表达分析

通过计算拟南芥、大豆、百脉根和水稻中这类基因的 Ratio 值(图 4), 发现与蒺藜苜蓿花器官特异表达基因的 Ratio 值分布范围不同。这 4 种植物中直系同源基因的 Ratio 值不完全大于 10。拟南芥、大豆和百脉根中 Ratio 值大于 10 的基因数分别为 33、34 和 30。值得注意的是, 水稻花器官中不存在 Ratio 值大于 10 的基因, 表明水稻中这类基因的表达模式发生了很大的变异。

为了进一步描述这些直系同源基因在不同器官中的表达量, 还进行了 Z 值分析。结果显示, 蒺藜苜蓿花器官特异表达基因的 Z 值的平均值为 7.91 ± 0.01 。大豆、拟南芥、百脉根和水稻中直系同源基因的该平均值相对较低, 且变化较大, 分别为 2.64 ± 1.65 、 1.28 ± 1.24 、 0.65 ± 1.58 和 -0.25 ± 1.20 。此外, 对这类基因在不同器官中的表达量做热图分析(图 5), 发现蒺藜苜蓿中这类基因在花器官中特异表达。大豆、拟南芥和百脉根中部分基因在花器官中特异表达, 而这些基因在水稻花器官中没有特异表达。

2.5 *Medtr5g021270* 和 *Medtr1g110460* 直系同源基因的表达分析

为了更详细地分析这类基因在不同植物中表达模式的变化, 本研究选取了蒺藜苜蓿的 *Medtr5g021270* 和 *Medtr1g110460* 直系同源基因, 对它们的表达模式以及进化关系进行植物间比较(图 6)。*Medtr5g021270* 属于 *MDAS-box* 家族基因, 图中显示其在 5 种植物的花器官中均特异表达, 说明这个基因在花器官中的表达存在保守性。同时, 比较 *Medtr1g110460* 和相关直系同源基因的表达模式, 发现除水稻外, 其他 4 个植物花器官中的表达量明显高于其他器官, 水稻中该基因在根中特异表达。同属豆科的蒺藜苜蓿、大豆和百脉根中这类基因的表达模式变异较小, 拟南芥和蒺藜苜蓿同属双子叶植物, 其表达模式变异也不大, 而水稻属单子叶植物, 与蒺藜苜蓿亲缘关系

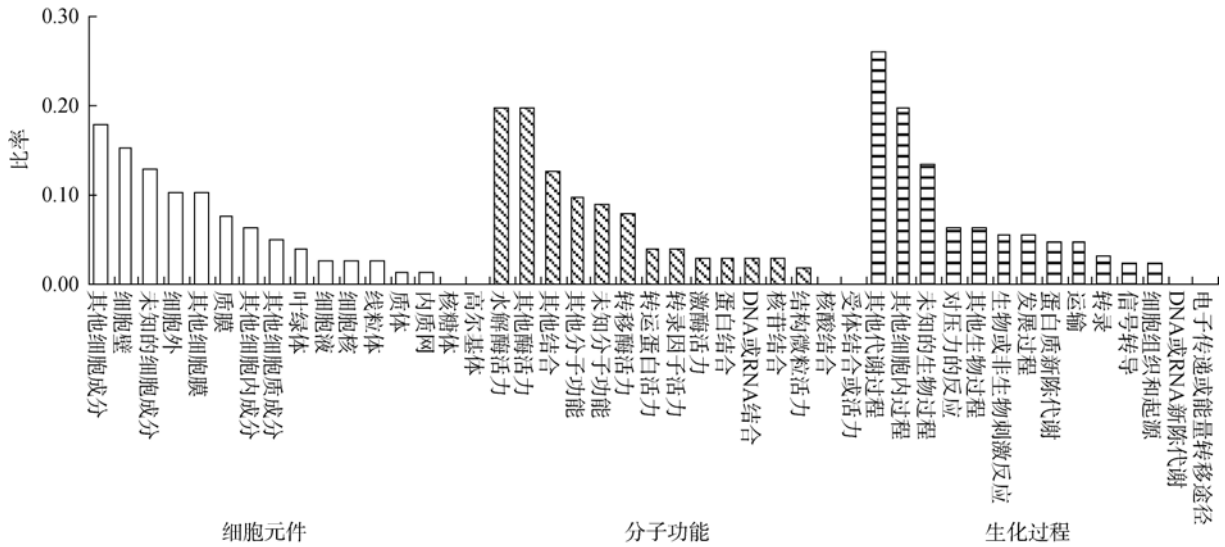


图 3 拟南芥中相关基因功能的 GO 分析

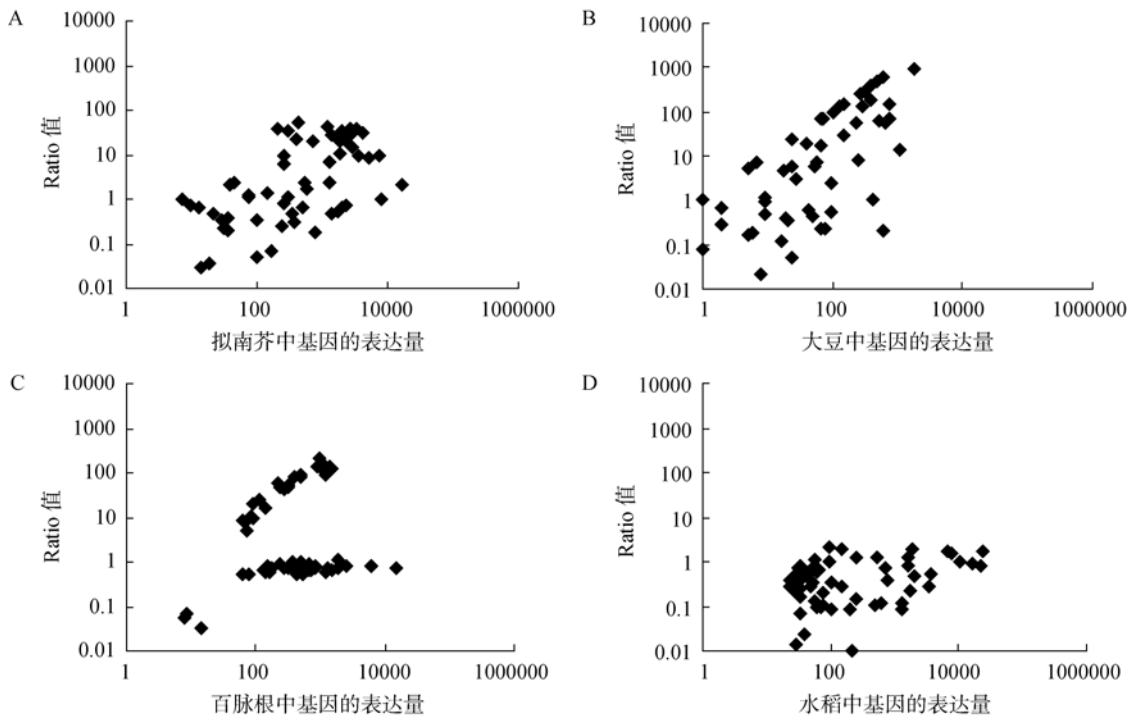


图 4 4 种植物中相关直系同源基因的 Ratio 值和表达量

较远, 所以水稻中这类基因的表达模式变异最大。

2.6 蒺藜苜蓿等 5 种植物直系同源基因的启动子分析

对 97 个蒺藜苜蓿相关基因的启动子进行分析, 发现所有的启动子中都含有 TATA-box、CAAT-box、POLLEN1LELAT52(AGAAA)和 GTGANTG10(GTGA) 4 个顺式元件(表 2)。TATA-box 为真核生物启动子

的必备元件, 它控制转录起始的准确性和频率; CAAT-box 一般在 TATA-box 上游, 它可以结合一个或多个转录因子, 可能与 RNA 聚合酶 II 的结构有关; POLLEN1LELAT52(AGAAA)和 GTGANTG10(GTGA) 元件都是调控基因在花器官中表达的必需元件^[21]。此外, 有 4 个基因的启动子含有 G-box 元件, 35 个基因的启动子含 CGACGOSAMY3(CGTCG)元件。

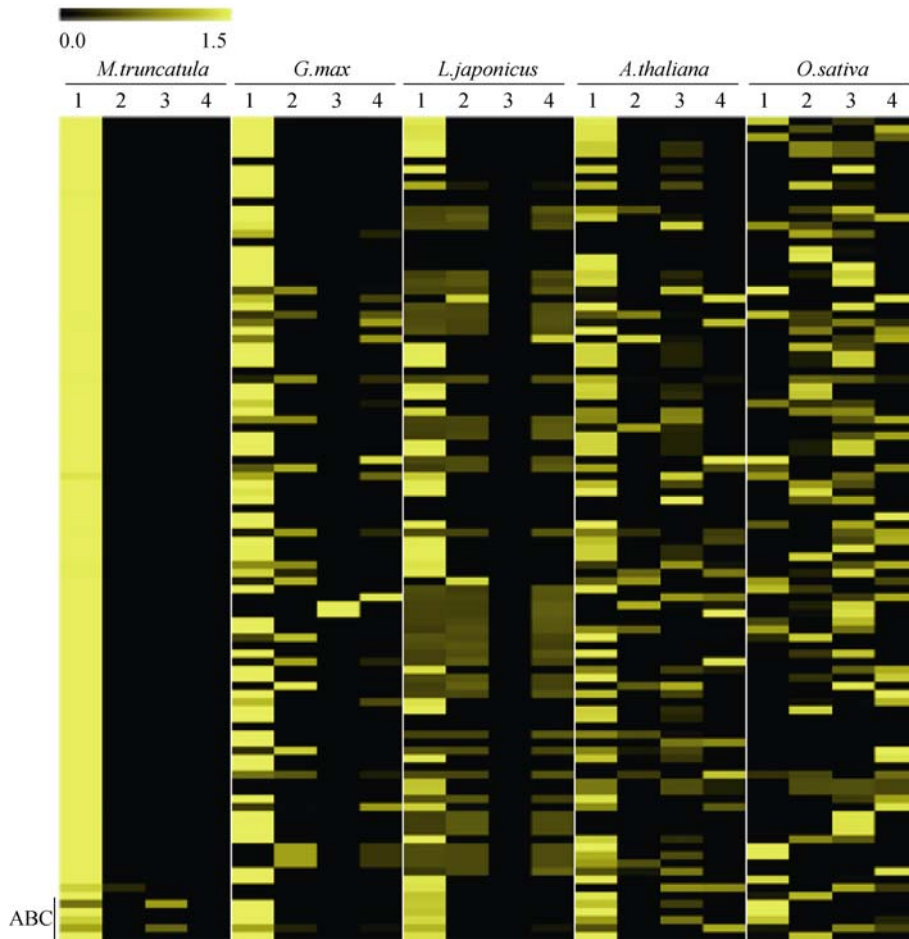


图 5 蒺藜苜蓿、大豆、百脉根、拟南芥和水稻中相关基因在不同器官中的表达量

图中 1、2、3 和 4 表示基因在花器官、叶、种子和根中的表达量。黄色表示基因表达上调，黑色表示基因表达下调。ABC 表示与花器官发育相关的“ABC”模型基因。

G-box是bZIP类转录因子的结合位点，受可见光和紫外线的诱导调控，参与基因在花器官中的特异表达^[24]，而CGACGOSAMY3(CGTCG)是G-box的耦合元件。

进一步对 *Medtr1g110460* 的启动子进行分析，发现该基因上游-453~-456 bp、-422~-425 bp、-407~-411 bp、-151~-154 bp、-268~-274 bp 和 -194~-199 bp 处分别为 CAAT-box、TATA-box、POLLENILELAT52(AGAAA)、GTGANTG10(GTGA)、EECCRCAH1(GATTTTC)和 MYBCORE(CTGTTA)。可见该基因在蒺藜苜蓿花器官中特异表达，受到多个启动子效应元件的调控。

作为 *Medtr1g110460* 的直系同源基因，*AT1G-68320* 调控赤霉素生物合成和控制花器官发育^[25]。比较两个基因的表达模式和启动子组成，发现它们

的表达模式非常相似，而且两个启动子中都含有调控赤霉素合成的特定元件和 MYB 转录因子结合位点。*Glyma10g41930* 的表达模式与上述两基因很接近，且启动子中含有花器官表达的必需元件。由此推断，*Medtr1g110460* 和 *Glyma10g41930* 的功能可能与 *AT1G68320* 相似，也是调控赤霉素生物合成和控制花器官发育。对 *Os01g03720* 的启动子分析发现，其中不含 POLLENILELAT52 或 GTGANTG10 效应元件，且该基因的表达模式与 *AT1G68320* 相差甚远，推测它的功能可能发生了变化。

2.7 蒺藜苜蓿花器官特异表达基因的染色体物理定位

对 97 个蒺藜苜蓿相关基因进行染色体定位，发现这类基因分布在蒺藜苜蓿 8 条染色体上(图 7)，说

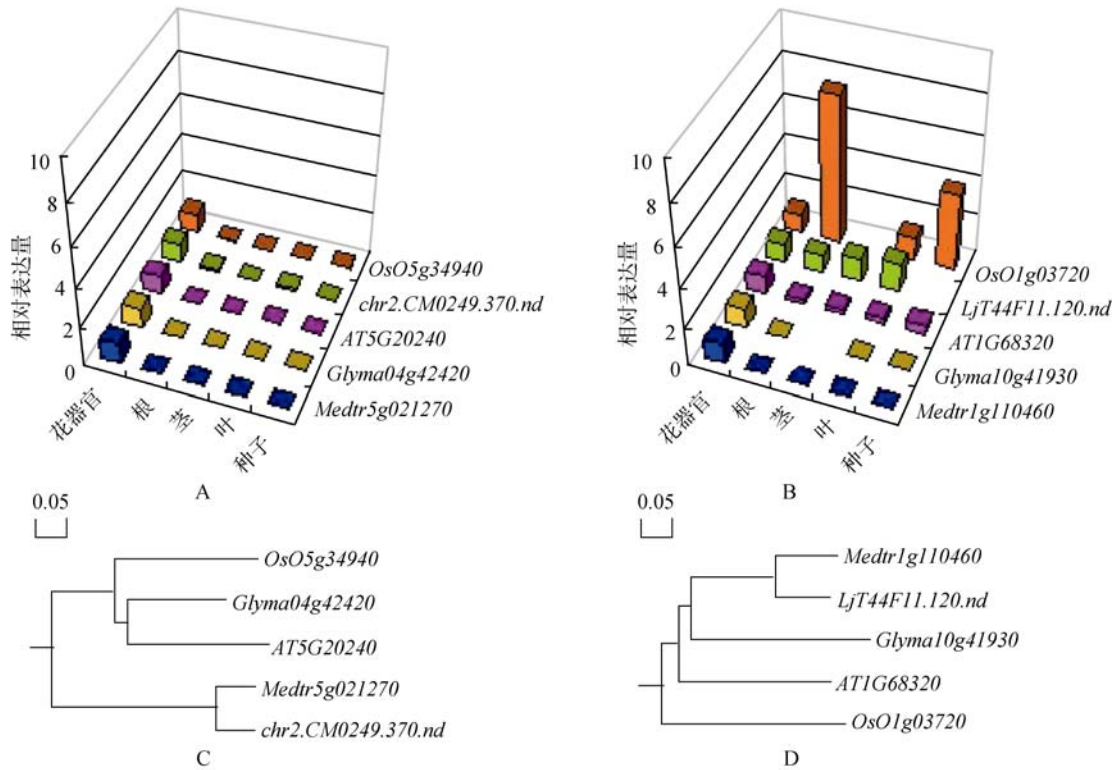


图 6 *Medtr5g021270* 和 *Medtr1g110460* 等基因不同器官相对表达量和系统进化分析

A : *Medtr5g021270* 及其直系同源基因在不同植物中的相对表达量; B : *Medtr1g110460* 及其同源基因在不同植物中的相对表达量, 空白部分表示数据缺失; C : *Medtr5g021270* 及其直系同源基因系统进化关系; D : *Medtr1g110460* 及其直系同源基因系统进化关系。

表 2 97 个蒺藜苜蓿花器官特异表达基因的启动子分析

启动子元件	含此元件基因数	不含此元件基因数	元件功能
TATA-box	97	0	启动子必备元件
CAAT-box	97	0	启动子必备元件
G-box	4	93	bZIP 转录因子结合位点
CGACGOSAMY3	35	62	G-box 耦合元件
POLLENILELAT52	97	0	花器官表达必需元件
GTGANTG10	97	0	花器官表达必需元件

明这些基因在染色体上的分布不存在偏好性。通过对比拟南芥直系同源基因的染色体定位图, 发现部分在蒺藜苜蓿染色体上紧密连锁的基因, 其同源基因在拟南芥染色体中也存在连锁关系, 如 *Medtr8g016990* 和 *Medtr8g016980* 与 *AT1G78950* 和 *AT1G78960*。表明这两组基因的定位和连锁关系在蒺藜苜蓿和拟南芥中存在较强的保守性。

3 讨论

随着拟南芥、水稻、大豆、蒺藜苜蓿和百脉根

等植物基因组测序和表达谱测定的相继完成, 这些工作为我们研究植物花器官的发育提供了大量的分子生物学信息。通过分析花器官发育相关的 ABC 模型基因(*AP1*、*AP2*、*AP3*、*PI* 和 *AG*), 我们发现这 5 个与花器官发育密切相关的基因在蒺藜苜蓿中的表达模式并不相同。*AG* 和 *AP2* 基因除了在花器官中表达外, 在种子中的表达量也较高(图 5)。原因可能是这两个基因只在花器官的某一个部位表达, 而我们统计的是整个花器官的表达量, 这在一定程度上对基因的表达量起到了稀释作用。而 *AP1*、*AP3*

和 *PI* 这 3 个基因中, 只有 *PI* 基因在花器官中表达量的 Ratio 值大于 10, 因此我们以 *PI* 基因的表达模式为模板, 筛选出蒺藜苜蓿花器官特异表达基因 97 个。这些基因并非我们想像的那样全是 MADS-box 基因, 而是分属不同的基因家族, 如 MYB、FAR 和 CYP 等。它们编码的蛋白质功能也不尽相同, 有转录因子, 酶类和电子传递载体等, 对拟南芥中直系同源基因的功能分析也得到了相同的结果。这一结果有助于我们更多地了解植物花器官发育的相关信息, 并以此为基础, 对这些基因的分子生物学意义进行更深入的研究。

通过对蒺藜苜蓿花器官特异表达基因及其直系同源基因的研究, 发现拟南芥等 4 种植物中直系同源基因数量并不相同, 大豆、百脉根、拟南芥和水稻中直系同源基因的数目分别为 93、87、86 和 86。因为蒺藜苜蓿、大豆和百脉根同属豆科植物, 三者的进化关系较近^[26], 所以大豆和百脉根中这类基因的数目较多, 且大部分在花器官中特异或优势表达。而水稻属于单子叶植物, 与蒺藜苜蓿的进化关系较远, 所以这类基因的数目较少, 表达模式和功能变化较大, 且不具备花器官特异表达的特性。从进化的角度分析, 蒺藜苜蓿和拟南芥同属双子叶蔷薇分枝 (Rosids)^[27,28], 具有较近的亲缘关系。因此, 拟南芥中这类基因的表达模式与虽蒺藜苜蓿相关基因存在一定的分化, 但总体而言差异不大。对蒺藜苜蓿 *SGL1* 基因及其在拟南芥中的直系同源基因 *LFY* 的研究证明了这一观点^[29]。*LFY* 是拟南芥花器官发生的调控基因, 通过在花原基中表达, 控制成花过程, 而蒺藜苜蓿中 *LFY* 的直系同源基因 *SGL1* 则在花器官和复叶的发育中共同起作用。*LFY* 可以代替 *SGL1* 在蒺藜苜蓿花器官和复叶发育过程中起作用, 但是 *SGL1* 却不能代替 *LFY* 在拟南芥单叶发育过程中的功能。之所以出现这样的结果, 是因为调控 *SGL1* 和 *LFY* 基因表达的启动子不同^[30]。

对 97 个蒺藜苜蓿相关基因的启动子进行分析, 发现这些启动子中都含有调控基因在花器官中特异表达的效应元件 POLLEN1LELAT52 和 GTGANTG10, 推测它们可能是调控基因在花器官中特异表达的关键元件。对其他 4 种植物相关基因的启动子分析, 发现并不是所有启动子中都包含上述两种元件。我们推测由于调控基因表达的启动子元件发生了改变,

导致直系同源基因的表达模式和功能发生改变, 进而导致在进化过程中不同植物的花器官具有不同的表型。

本文通过对蒺藜苜蓿基因组数据库的分析, 筛选出 97 个蒺藜苜蓿花器官特异表达基因。对这类基因及其直系同源基因的表达模式进行比较, 发现直系同源基因在不同植物中的表达模式和功能不完全相同。进一步分析发现, 产生这种现象的重要原因是启动子中效应元件具有不同的特性。上述研究结果, 为我们今后进一步探究植物花器官发育的分子机制提供了新的信息和线索。

参考文献(References):

- [1] Sawa S, Watanabe K, Goto K, Liu YG, Shibata D, Kanaya E, Morita EH, Okada K. *FILAMENTOUS FLOWER*, a meristem and organ identity gene of *Arabidopsis*, encodes a protein with a zinc finger and HMG-related domains. *Genes Dev*, 1999 13(9): 1079–1088. DOI
- [2] Coen ES, Meyerowitz EM. The war of the whorls: genetic interactions controlling flower development. *Nature*, 1991, 353(6339): 31–37. DOI
- [3] Theissen G, Saedler H. Plant biology: Floral quartets. *Nature*, 2001, 409(6819): 469–471. DOI
- [4] Honma T, Goto K. Complexes of MADS-box proteins are sufficient to convert leaves into floral organs. *Nature*, 2001, 409(6819): 525–529. DOI
- [5] Benlloch R, Berbel A, Serrano-Mislata A, Madueño F. Floral initiation and inflorescence architecture: A comparative view. *Ann Bot-London*, 2007, 100(3): 659–676. DOI
- [6] Tang MF, Li GS, Chen MS. The phylogeny and expression pattern of *APETALA2*-like genes in rice. *J Genet Genomics*, 2007, 34(10): 930–938. DOI
- [7] Foucher F, Morin J, Courtiade J, Cadioux S, Ellis N, Banfield MJ, Rameau C. *DETERMINATE* and *LATE FLOWERING* are two *TERMINAL FLOWER1/CENTRORADIALIS* homologs that control two distinct phases of flowering initiation and development in pea. *Plant Cell*, 2003, 15(11): 2742–2754. DOI
- [8] 潘增祥, 许丹, 张金璧, 林飞, 吴宝江, 刘红林. 基于直向同源序列的比较基因组学研究. *遗传*, 2009, 31(5): 457–463. DOI
- [9] Wendel JF. Genome evolution in polyploids. *Plant Mol Biol*, 2000, 42(1): 225–249. DOI
- [10] Sonnhammer ELL, Koonin EV. Orthology, paralogy and

- proposed classification for paralog subtypes. *Trends Genet*, 2002, 18(12): 619–620. [DOI](#)
- [11] 刘志鹏, 王能飞, 赵爱云, 沈继红, 刘小丽, 刘公社. 低拷贝核基因在异源多倍体植物中的进化与表达. *遗传*, 2007, 29(2): 163–171. [DOI](#)
- [12] Coen ES, Romero JM, Doyle S, Elliott R, Murphy G, Carpenter R. *Floricula*: a homeotic gene required for flower development in *Antirrhinum majus*. *Cell*, 1990, 63(6): 1311–1322. [DOI](#)
- [13] Weigel D, Alvarez J, Smyth DR, Yanofsky MF, Meyerowitz EM. *LEAFY* controls floral meristem identity in *Arabidopsis*. *Cell*, 1992, 69(5): 843–859. [DOI](#)
- [14] Hofer J, Turner L, Hellens R, Ambrose M, Matthews P, Michael A, Ellis N. *UNIFOLIATA* regulates leaf and flower morphogenesis in pea. *Curr Biol*, 1997, 7(8): 581–587. [DOI](#)
- [15] Zhang SL, Sandal N, Polowick PL, Stiller J, Stougaard J, Fobert PR. Proliferating floral organs (*PFO*), a *Lotus japonicus* gene required for specifying floral meristem determinacy and organ identity, encodes an F-box protein. *Plant J*, 2003, 33(4): 607–619. [DOI](#)
- [16] Taylor A, Hofer J, Murfet I. *Stamina pistilloida*, the pea ortholog of *FIM* and *UFO*, is required for normal development of flowers, inflorescences, and leaves. *Plant Cell*, 2001, 13(1): 31–46. [DOI](#)
- [17] Nair R, Howie J, Delalande M. *Medicago truncatula* cultivars. *Medicago truncatula* Handbook, 2006, 11: 1–14. [DOI](#)
- [18] Bowman JL, Smyth DR, Meyerowitz EM. Genes directing flower development in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 1989, 1(1): 37–52. [DOI](#)
- [19] Hecht V, Foucher F, Ferrándiz C, Macknight R, Navarro C, Morin J, Vardy ME, Ellis N, Beltrán JP, Rameau C, Weller JL. Conservation of *Arabidopsis* flowering genes in model legumes. *Plant Physiol*, 2005, 137(4): 1420–1434. [DOI](#)
- [20] Barker DG, Bianchi S, Blondon F, Dattée Y, Duc G, Essad S, Flament P, Gallusci P, Génier G, Guy P. *Medicago truncatula*, a model plant for studying the molecular genetics of the rhizobium-legume symbiosis. *Plant Mol Biol Rep*, 1990, 8(1): 40–49. [DOI](#)
- [21] Endre G, Kereszt A, Kevei Z, Mihacea S, Kaló P, Kiss GB. A receptor kinase gene regulating symbiotic nodule development. *Nature*, 2002, 417(6892): 962–966. [DOI](#)
- [22] Li MN, Xu WY, Yang WQ, Kong ZS, Xue YB. Genome-wide gene expression profiling reveals conserved and novel molecular functions of the stigma in rice. *Plant Physiol*, 2007, 144(4): 1797–1812. [DOI](#)
- [23] Wei LQ, Xu WY, Deng ZY, Su Z, Xue YB, Wang T. Genome-scale analysis and comparison of gene expression profiles in developing and germinated pollen in *Oryza sativa*. *BMC Genomics*, 2010, 11(2): 338. [DOI](#)
- [24] Sablowski RW, Baulcombe DC, Bevan M. Expression of a flower-specific MYB protein in leaf cells using a viral vector causes ectopic activation of a target promoter. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1995, 92(15): 6901–6905. [DOI](#)
- [25] Devaiah BN, Madhuvanthy R, Karthikeyan AS, Raghothama KG. Phosphate starvation responses and gibberellic acid biosynthesis are regulated by the *MYB62* transcription factor in *Arabidopsis*. *Mol Plant*, 2009, 2(1): 43–58. [DOI](#)
- [26] Young ND, Cannon SB^{Sato S}, Kim DJ, Cook DR, Town CD, Roe BA, Tabata S. Sequencing the genespaces of *Medicago truncatula* and *Lotus japonicus*. *Plant Physiol*, 2005, 137(4): 1174–1181. [DOI](#)
- [27] Ma H, dePamphilis C. The ABCs of floral evolution. *Cell*, 2000, 101(1): 5–8. [DOI](#)
- [28] Yoo MJ, Chanderbali AS, Altman NS, Soltis PS, Soltis DE. Evolutionary trends in the floral transcriptome: insights from one of the basalmost angiosperms, the water lily *Nuphar advena* (Nymphaeaceae). *Plant J*, 2010, 64(4): 687–698. [DOI](#)
- [29] Dong ZC, Zhao Z, Liu CW, Luo JH, Yang J, Huang WH, Hu XH, Wang TL, Luo D. Floral patterning in *Lotus japonicus*. *Plant Physiol*, 2005, 137(4): 1272–1282. [DOI](#)
- [30] Wang HL, Chen JH, Chen RJ, Wen JQ, Tadege M, Li GM, Liu Y, Mysore KS, Ratet P, Chen RJ. Control of compound leaf development by *FLORICAULA/LEAFY* ortholog *SINGLE LEAFLET1* in *Medicago truncatula*. *Plant Physiol*, 2008, 146(4): 1759–1772. [DOI](#)