

ABC ARCHITEKTURY KWIATU

ABC OF FLOWER ARCHITECTURE

Magdalena TURCZYN

Zakład Morfologii i Rozwoju Roślin, Instytut Biologii Roślin,
Uniwersytet Wrocławski

Streszczenie: W ciągu ostatnich lat jednymi z szerzej badanych problemów współczesnej biologii, nie tylko ewolucyjnej ale również molekularnej, stały się pochodzenie i rozwój kwiatu, charakterystycznej struktury roślin okrytonasiennych. Dwie dekady temu, dzięki badaniom nad *Arabidopsis thaliana* i *Anthirrhinum majus*, E. Coen oraz E. Meyerowitz sformułowali model obrazujący genetyczną regulację powstawania określonych struktur w obrębie kwiatu, tzw. system ABC. Zakłada on zależność tożsamości kolejnych elementów budujących kwiat od interakcji trzech klas genów homeotycznych, dając w efekcie charakterystyczny dla danego okółka fenotyp. Zgodnie z zaproponowanym modelem za powstanie działek kielicha odpowiada ekspresja genów klasy A w najbardziej zewnętrznym okółku, płatków korony – współdziałanie genów klasy A i B, pręcików – jednoczesna ekspresja genów należących do klas B i C, słupków natomiast – ekspresja wyłącznie genów klasy C w wewnętrznym okółku kwiatu. U rośliny modelowej *Arabidopsis* wyizolowano następujące geny należące do klasy A: *APETALA1 (AP1)* i *APETALA2 (AP2)*, do klasy B: *APETALA3 (AP3)* i *PISTILLATA (PI)*, do klasy C: *AGAMOUS (AG)* oraz *SHATTERPROOF (SHT)*. Dalsze badania ukierunkowane na poznanie modelu ABC przyczyniły się do jego rozszerzenia o kolejne klasy genów: D oraz E. To rozbudowanie modelu pozwoliło na zobrazowanie działania genów należących do klas ABC na poziomie tetramerycznych pakietów białkowych. Ekspresja genów klasy D odpowiada za prawidłowe wykształcenie załąźni, natomiast geny klasy E współdziałają z pozostałymi genami modelu, a ich produkty białkowe są niezbędnym czynnikiem nadającym pełną funkcjonalność tetramerycznym pakietom. Prawie wszystkie geny modelu ABC (z wyjątkiem *AP2*) należą do rodziny genów typu MADS. Przynależność ta opiera się na wspólnym planie budowy genów, czyli obecności domen: konserwatywnej MADS, łącznikowej I, charakterystycznej dla roślin domeny K oraz terminalnej C. Rodzina MADS występuje nie tylko u roślin, ale również u grzybów oraz zwierząt. Model ABC został początkowo zaproponowany dla roślin dwuliściennych i tylko na nich był szeroko badany. Okazał się być jednak bardzo dobrym narzędziem do analizy budowy kwiatu również u roślin jednoliściennych. Badania prowadzone na ryżu, pszenicy czy kukurydzy potwierdziły obecność i zasadę działania genów należących do modelu ABC w homologicznych do roślin dwuliściennych elementach kwiatu. Ciekawych wyników dostarczyły badania nad kwiatami storczyków, gdzie nie tylko kombinacje poszczególnych klas genów odpowiadają za tożsamość kolejnych okółków, ale również obecność paralogicznych genów w obrębie klasy może zdecydowanie zmieniać fenotyp danej struktury. Na podstawie działania modelu ABC przedstawiono liczne hipotezy wyjaśniające powstanie wielu unikatowych struktur w obrębie kwiatu, szczególnie wśród pierwotnych dwuliściennych. Jedną z nich, tzw. „sliding boundary”, pokazuje mechanizm przesunięcia granic ekspresji genów, którego efektem jest brak zróżnicowa-

nia okwiatu u tej grupy roślin oraz który wyjaśnia pochodzenie zjawiska petalodii obserwowanego np. u *Magnolia stellata*. Poznane zostały genetyczne podstawy budowy takich elementów jak staminodia (przekształcone w powabnię pręciki) czy kalyptry (struktury zamykającej elementy kwiatu w pąku). Zidentyfikowanie genów należących do rodziny MADS u roślin nasiennych, mchów, paproci, a nawet u glonów, sugeruje bardzo wczesne ewolucyjnie powstanie genów należących do modelu ABC. Wielokrotne duplikacje genomu w trakcie ewolucji roślin przyczyniały się do zmian w morfologii kwiatu. Zmianom ulegała funkcja genu oraz miejsce i czas jego ekspresji. Śledząc kolejne duplikacje genów można zauważyć ich bezpośrednie odzwierciedlenie w drzewie filogenetycznym roślin, np. pierwsza znana duplikacja genów klasy B miała miejsce w momencie wyodrębnienia się ze wspólnego drzewa magnoliidów, czyli pierwotnych dwuliściennych. Model ABC opisuje jeden z mechanizmów rozwoju rośliny, który współdziałając z innymi programami, przyczynia się do powstania obserwowanej różnorodności morfologicznej kwiatów.

Słowa kluczowe: model ABC, geny homeotyczne, geny typu MADS, budowa kwiatu, pierwotne magnoliidy

Summary: In recent years, the mechanisms of the origin and development of a flower, which is a characteristic structure of angiosperms, became one of the most intensively studied problems in modern evolutionary studies. Two decades ago, the research of two independent scientific groups, led by E. Coen and E. Meyerowitz on *Anthirrhinum majus* and *Arabidopsis thaliana* flowers respectively, resulted in a model of the genetic regulation of the successive whorls (sepals, petals, stamens and carpels) development within the flower, called ABC model. This model assumes that the characteristic whorl phenotype depends on the interaction of three classes of homeotic genes. The expression of the class A genes alone in the outermost whorl is responsible for the sepal formation. Interaction of the genes from the A and B classes in the second whorl and from B and C classes in the third whorl results in formation of the petal crown and stamens, respectively. The carpels develop as a result of the C class genes activity which are expressed exclusively in the inner whorl. Further research revealed that the additional classes of genes, D and E, are necessary for the proper ovary formation (D class genes) and the full functionality of other ABC genes (E class genes). Almost all the genes of the ABC model belong to the MADS-box family. Their classification is based on a gene structure, namely on the presence of four domains: the conservative MADS domain, intervening (I), the typical of plant keratin-like (K) and the C-terminal domain. Initially, the ABC model was proposed for eudicots only, and was widely studied for them. However, it appeared to be a very good tool for the analysis of the monocot flower architecture, too. Research on rice, wheat and corn confirmed the presence and functioning of the ABC genes in parts homologous to the eudicot flower. Furthermore, the analysis of orchid flowers provided the evidence that the combinations of different gene classes together with the presence of paralogous genes within the class are responsible for the identity of the elements and can significantly alter the phenotype of the structure. The ABC model is the basis on which the appearance of many unique structures within the flowers, especially in basal angiosperms, has been explained. One of the theories, called „sliding boundary”, suggests that the shift of the expression borders of the class B genes is responsible for undifferentiated perianth and explains the origin of e.g. petalody the observed phenomenon, in *Magnolia stellata*. MADS-box genes have been discovered in different organisms, including seed plants, ferns, mosses and algae. This suggests an early evolutionary emergence of genes of the ABC model. Multiple duplications of the genome in the course of plant evolution coupled with the changes in the flower morphology, required specialization of the new orthologs which gained in turn new roles/functions. The successive gene duplications can be traced directly in the plant phylogenetic tree: for instance, the first known B class gene duplication occurred at the time of separation of magnoliids, the basal angiosperms, from a common tree. The ABC model describes one of the mechanisms in plants, which interacting with other developmental programs results in the wide morphological diversity of flowers. The ABC model provides a new tool to test phylogenetic relationships between plants and generates new insight into plant evolution.

Key words: ABC model, homeotic genes, MADS-box genes, flower architecture, basal angiosperms, magnoliids.

1. WSTĘP

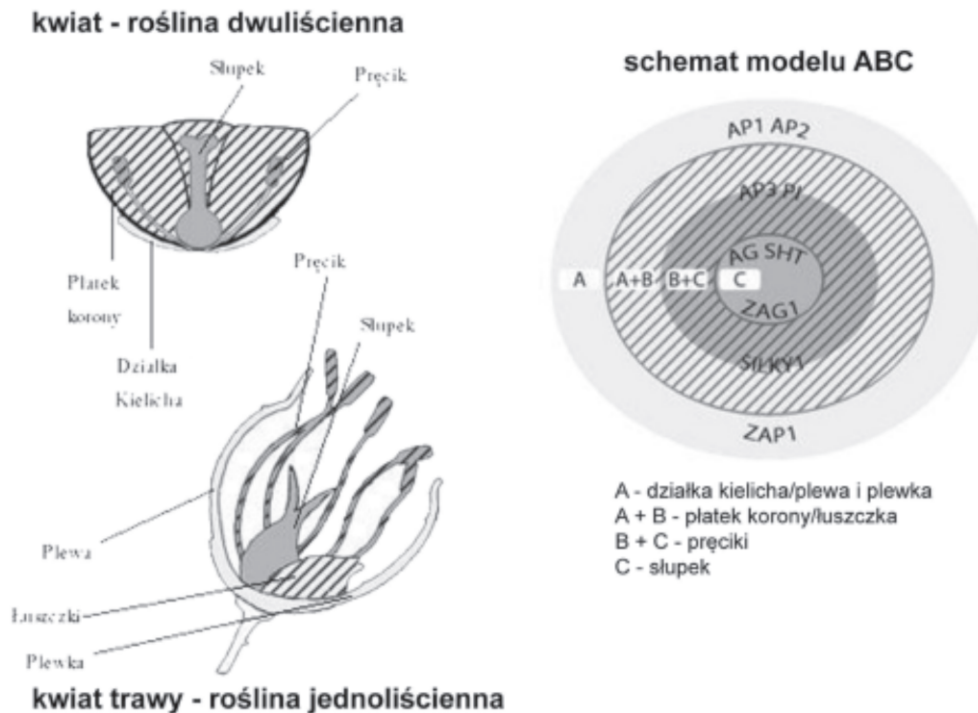
Kwiat jest charakterystyczną strukturą roślin okrytonasiennych. Jego pochodzenie i rozwój stały się jednym z szerzej badanych zagadnień ostatnich lat. Ważnym krokiem w kierunku poznania mechanizmów kształtowania się kwiatu, zarówno w trakcie ontogenezy jak i filogenezy, były badania prowadzone na mutantach roślinnych *Antirrhinum majus* oraz *Arabidopsis thaliana* przez zespoły Enrico Coena i Eliota Meyerowitza. Ich efektem było sformułowanie modelu genetycznej regulacji powstawania kolejnych struktur w obrębie kwiatu, tzw. systemu ABC, który stał się podstawą do wyjaśnienia zagadki powstania różnorodnych form morfologicznych kwiatów [6].

Podstawowy schemat budowy kwiatu zakłada istnienie czterech koncentrycznych okółków utworzonych przez cztery różne typy organów (ryc. 1). Są to kolejno: działki kielicha, płatki korony, pręciki i centralnie umieszczone słupki. Spotykane są odstępstwa od tego wzoru, między innymi w tożsamości poszczególnych elementów, kolejności następowania po sobie okółków, zmiany liczby okółków oraz elementów je budujących, a także powstawania zupełnie nowych struktur [11, 16, 31].

2. MODEL ABC

Model ABC zakłada zależność tożsamości kolejnych elementów kwiatu od interakcji trzech grup genów homeotycznych, czyli takich, których ekspresja w określonym miejscu i czasie reguluje aktywność innych genów na zasadzie kaskady, dając w efekcie charakterystyczny dla danego okółka fenotyp [7]. Zgodnie z modelem każda z klas genów ulega ekspresji tylko w dwóch sąsiadujących ze sobą okółkach, w których tożsamość elementów z kolei definiowana jest przez interakcje pomiędzy tymi klasami [5, 6]. Według modelu, ekspresja genów klasy A w najbardziej zewnętrznym (pierwszym) okółku powoduje wykształcenie działek kielicha. Geny klasy A oraz B działające jednocześnie w drugim okółku odpowiadają za tożsamość płatków korony. W kolejnym, trzecim okółku, geny klasy A są nieaktywne ze względu na antagonizm w stosunku do genów klasy C, które to w interakcji z genami klasy B odpowiadają za fenotyp pręcików. W najbardziej wewnętrznej części kwiatu (czwarty okółek) powstają słupki jako efekt ekspresji genów wyłącznie klasy C. Antagonizm genów klasy A i C został potwierdzony w badaniach nad mutantami, u których brak ekspresji genów klasy A w pierwszym okółku powoduje wykształcenie słupka zamiast działek, ze względu na ekspresję nieblokowanych genów klasy C [14, 34].

U *Arabidopsis* genami należącymi do klasy A są: *APETALA1 (AP1)* i *APETALA2 (AP2)* (ryc.1). Efektem fenotypowym mutacji w obrębie tej klasy genów jest brak wykształconego okwiatu. W skutek przesunięcia ekspresji genów klasy C na



RYCINA 1. Schemat działania modelu ABC u roślin dwu- i jednoliściennych
 FIGURE 1. ABC model in eudicotyledons and monocotyledons

obszar nieaktywnych genów klasy A, na miejscu działek kielicha wytwarzane są słupki, natomiast zamiast płatków korony pojawia się okółek pręcików. Pozostałe wewnętrzne okółki kwiatu pozostają niezmienione [2, 26]. W trakcie ontogenezy kwiatu gen AP2 pełni trzy kluczowe role: współdziałając z genami *APETALA1*, *LEAFY* oraz *CAULIFLOWER* odpowiada za rozwój merystemu kwiatowego [23, 25], z genami należącymi do modelu ABC odpowiada za tożsamość elementów okwiatu oraz kontroluje czasową i przestrzenną aktywność innych genów, biorących udział w organogenezie kwiatu [14]. Do klasy B należą *APETALA3 (AP3)* oraz *PISTILLATA (PI)* natomiast do genów klasy C zalicza się *AGAMOUS (AG)* oraz *SHATTERPROOF (SHT)*. Mutacja w obrębie genów klasy B skutkuje wykształceniem kwiatów zbudowanych z dwóch okółków działek, z powodu braku interakcji genów klas A i B oraz dwóch okółków słupków, natomiast efektem fenotypowym mutacji w obrębie genów klasy C są kwiaty pozbawione elementów generatywnych, czyli zbudowane wyłącznie z przemiennie rozmieszczonych okółków działek kielicha oraz płatków korony [53]. U *Antirrhinum* przedstawicielami modelu ABC są geny: *SQUAMOSA (SQUA)* należący do klasy A, *GLOBOSA (GLO)* i *DEFICIENTS (DEF)* należące do klasy B [47] oraz gen *PLENA* z klasy C. Mutacje w obrębie każdej z klas genów mają taki sam skutek, jak u *Arabidopsis* [4].

3. BUDOWA GENÓW TYPU MADS

Pierwsze badania nad sekwencjami genów *DEF* i *AG* wykazały wysoką homologię do domeny wiążącej DNA genu *MCMI*, odpowiadającego za regulację zmiany typu płciowego u drożdży oraz genu *SRF*, kodującego czynnik odpowiedzi na surowicę krwi u zwierząt. Z akronimu tych czterech genów: *MCMI*, *AG*, *DEF*, *SRF* powstała nazwa domeny MADS-box oraz nowej rodziny genów, posiadającej tę domenę w swojej budowie, tzw. rodziny genów typu MADS [24]. Do tej grupy zaliczane są wszystkie znane geny wchodzące w skład modelu ABC, z wyjątkiem *AP2*. Ich cechą charakterystyczną jest obecność czterech domen: konserwatywnej dla całej rodziny domeny MADS, wiążącej DNA w homo- lub heterodimery, domeny łącznikowej – I oraz dwóch domen charakterystycznych dla podgrupy typu MIKC występującej u roślin: domeny K oraz domeny terminalnej C. Struktura białkowego produktu ekspresji domeny K jest podobna w budowie do keratyny, czyli zbudowana jest z amfipatycznych α -helis białkowych, uformowanych dzięki specyficznemu rozmieszczeniu hydrofobowym aminokwasom, pełniących istotną funkcję przy dimeryzacji [56]. Domena terminalna C odpowiada natomiast za tworzenie struktur trzecio- i czwartorzędowych [32]. Rodzina MADS jest charakterystyczna nie tylko dla roślin okrytonasiennych. Geny do niej zaliczane zostały wyizolowane również z roślin nagonasiennych [36, 46], a także z niższych roślin lądowych: paproci [19], widłaków [42], mszaków [37], a także glonów [43].

Gen *APETALA2*, podobnie jak inne geny homeotyczne, koduje białko pełniące funkcje czynnika transkrypcyjnego, jednak nie posiada w swojej strukturze domeny MADS. Jego wyróżniającym elementem jest domena kodująca region umożliwiający przyłączenie się do DNA genu docelowego, czyli tzw. motyw AP2 lub RAP2 (z ang. *related to AP2* – związany z AP2). U *Arabidopsis* zsekwencjonowano 12 genów o podobnej budowie i połączono je we wspólną rodzinę RAP2 [38].

4. ROZSZERZENIE MODELU ABC O GENY KLASY D i E

Model ABC opisuje podstawowe zależności pomiędzy działaniem genów a ich efektem fenotypowym. Jednak wraz z rozwojem badań okazał się niewystarczający do wyjaśnienia niektórych przekształceń występujących w obrębie kwiatu. Z tego względu został rozszerzony przez włączenie do niego genów klasy D, odpowiedzialnych za rozwój załazni. Ta klasa genów wykazuje wysoki konserwatyzm w rozwoju filogenetycznym roślin, jeśli nie największy wśród całej rodziny genów typu MADS [9]. Pierwsze badania nad tą grupą genów prowadzone były na kwiatach *Petunia* sp., z której wyizolowano gen *FLORAL BINDING PROTEIN 7 (FBP7)* [8]. Odpowiednikiem tego genu u *Arabidopsis* jest *SEEDSTICK (STK)*. *STK* współdziała głównie z dwoma genami należącymi do klasy C: *SHP1 (SHATTERPROOF1)* oraz

SHP2. Analiza pojedynczych mutantów wykazała, iż ekspresja przynajmniej jednego z tych genów jest wymagana, aby rozwinęła się załąźnia. Dopiero potrójny mutant *stk/shp1/shp2* był pozbawiony prawidłowo rozwiniętej i funkcjonującej załąźni [39]. Badania prowadzone przez zespół Favaro [17] dokładnie umiejscowiły działanie genów klasy D w czasie rozwoju kwiatu oraz określiły miejsce ich ekspresji. Geny te kodują białka bardzo zbliżone w budowie do produktów genów klasy C. Ponadto ich ektopowa, czyli zachodząca w nieprawidłowym miejscu, ekspresja wymusza również ektopową ekspresję genów klasy C. Taka kombinacja aktywności genów na ograniczonej przestrzeni, w najbardziej wewnętrznym okółku kwiatu, odpowiada za powstanie załąźni [17].

Odkrycie genów, których mutacja powoduje rozwój wyłącznie działek kielicha na miejscu innych elementów kwiatu przyczyniło się do dalszego udoskonalania modelu. Początkowo za przyczynę takiego fenotypu uznano podwójną mutację w genach klasy B oraz C, jednak dalsze analizy pozwoliły zidentyfikować nową grupę genów – klasę E, których mutacja dawała taki właśnie efekt. Należą do niej pochodzące z *Arabidopsis* geny *SEPALLATA* (*SEP*) – wcześniej nazywane *AGAMOUSLIKE* (*AGL*). Ich ektopowa ekspresja w tkankach wegetatywnych nie daje żadnych efektów fenotypowych, natomiast koekspresja z genami klas ABC zmienia tożsamość organów wegetatywnych w generatywne [12, 18, 44]. Badania nad genami *STK* oraz *SEP* stały się przyczynkiem do rozszerzenia modelu ABC do ABCDE.

Rozszerzenie modelu ABC o dwie nowe klasy D i E pozwoliło na sprecyzowanie zasad współdziałania produktów aktywności genów należących do modelu. Ich działanie oparte jest na interakcji kompleksów zbudowanych z czterech białek – czynników transkrypcyjnych, będących produktami odpowiednich dla danego okółka genów. W pierwszym okółku u *Arabidopsis* jest to kompleks białek SEP-SEP-AP1-AP1 (geny klas E-E-A-A), w drugim okółku AP3-PI-AP1-SEP (geny klas B-B-A-E), w kolejnym PI-AP3-SEP-AG (geny z klas B-B-E-C) oraz w najbardziej wewnętrznym AG-SEP-SEP-AG (geny z klas C-E-E-C) [44, 45]. Przestrzenna budowa tetrameru białkowego umożliwia przyłączenie się specyficznych domen I oraz K w odpowiednim miejscu, tak zwanym CArG-box, w regionie promotorowym nici DNA genu docelowego. W ten sposób następuje aktywacja bądź blokowanie ekspresji danego genu [22]. Istotną rolę w tworzeniu tetramerowych kompleksów białkowych pełnią geny klasy E, działając jako specyficzny czynnik łączący pozostałe białka w funkcjonalną całość [21]. Geny klasy D powstały najprawdopodobniej na drodze duplikacji genów należących do klasy C. Potwierdzeniem tego wydarzenia może być dzielenie funkcji pomiędzy tymi dwiema klasami genów w rozwoju zarodni, a także podobieństwo w budowie pomiędzy produktami ich ekspresji [40].

5. MODEL ABC U ROŚLIN JEDNOLIŚCIENNYCH

Model ABC początkowo został opisany dla roślin dwuliściennych, jednak w trakcie badań okazało się, że obowiązuje również u roślin jednoliściennych. We współczesnej filogenezie rośliny jednoliścienne są uważane za oddzielną grupę w stosunku do roślin dwuliściennych. Budowa ich kwiatu jest inna pod względem morfologicznym, np. u traw zbudowany jest on z plew, plewek, łuszczyk oraz organów generatywnych. Plevy i plewki są strukturami homologicznymi do działek kielicha roślin dwuliściennych (ryc. 1) natomiast łuszczyki są homologiczne z płatkami korony [55]. Jedne z pierwszych badań, mające na celu sprawdzenie, czy geny klas ABC obecne są także w kwiecie roślin jednoliściennych, przeprowadzono na kukurydzy (*Zea mays*). U tego gatunku wyizolowano kilka genów należących do rodziny MADS, wśród których oznaczono geny o funkcji klasy A oraz C. Są to odpowiednio *ZEA APETALA HOMOLOG 1 (ZAP1)* oraz *ZEA AGAMOUS HOMOLOG 1 (ZAG1)* [35]. Podczas dalszych analiz fenotypowych odkryto u mutantu *silky1* wyraźne podobieństwa do morfologii kwiatu *Arabidopsis* z mutacją w obrębie genów klasy B. W kwiatach mutantu *silky1* w miejscu naturalnie nierozwijających się pręcików wykształcają się słupki, a w miejscu łuszczyk plewy i plewki. U roślin dwuliściennych z analogiczną mutacją w obrębie genów klasy B zamiast pręcików rozwijają się słupki, a w miejscu płatków korony wykształcane są działki kielicha. Na tej podstawie uznano, iż gen *SILKY1 (SII)* jest funkcjonalnym odpowiednikiem, ortologiem, genów *AP3* i *DEF* u dwuliściennych [1]. Ponadto analiza fenotypowa kwiatów podwójnych mutantów *SILKY1* i *ZAG1*, zbudowanych wyłącznie z plew i plewek, potwierdziła, że zasada działania modelu ABC u roślin jednoliściennych i dwuliściennych jest taka sama. Podobne badania przeprowadzono na ryżu (*Oryza sativa*), u którego wyizolowano homologi genów *PI* oraz *AG*, odpowiednio *OsMADS4* oraz *OsMADS3* [57]. Najnowsze badania wykazały również obecność u roślin jednoliściennych genów homologicznych do *SEPALLATA*, czyli należących do klasy E. Geny te zsekwencjonowano u pszenicy *Triticum aestivum (TaMADS1)*, lilii *Lilium* sp. (*LMADS3*) oraz alpinii lekarskiej *Alpinia hainanensis (AhSEP3)* [51]. Świadczy to nie tylko o powiązaniach między okwiatem roślin dwuliściennych a sterylnymi częściami kwiatu jednoliściennych, czyli o homologii plew i plewek do działek kielicha, a łuszczyk do płatków korony, ale również o uniwersalności modelu ABC oraz o dużej konserwatywności filogenetycznej tych grup genów.

Bardzo ciekawą grupę jednoliściennych ze względu na silnie zmodyfikowaną strukturę kwiatu stanowią *Orchidaceae*. U storczyków kwiat składa się z dwóch zewnętrznych okółków zbudowanych przeważnie z tepali, czyli z niezróżnicowanych elementów okwiatu oraz z labellum (warżki) pełniącej rolę powabni, powstałej przez zrośnięcie części okwiatu i pręcików, a także z centralnie umieszczonego gynostemium tworzonego przez zrośnięte elementy generatywne. Analiza kolejnych okółków pokazała, iż nie tylko konkretne geny systemu ABC odpowiadają za tożsamość poszczególnych elementów [52], lecz również kombinacja ekspresji genów paralogicznych nie tylko

przestrzenie, ale również w czasie rozwoju ma istotne znaczenie w tworzeniu tak zaawansowanej ewolucyjnie struktury [33]. Badania nad genami klasy B u *Oncidium* (*OMADS3*, *OMADS5*, *OMADS8*, *OMADS9*) potwierdziły ich znaczenie dla rozwoju warzki i powstawaniu innych elementów okwiatu [10].

6. MODEL ABC U PIERWOTNYCH OKRYTONASIENNYCH

W obrębie drzewa filogenetycznego roślin okrytonasiennych wyróżnia się obecnie grupę magnoliidów, która wyodrębniła się, zanim doszło do rozdziału okrytonasiennych na jedno- i dwuliścienne. Tworzona jest ona przez ok. 3% wszystkich roślin okrytonasiennych [13].

Teoretyczną podstawą wyjaśniającą brak zróżnicowania okwiatu w tej grupie roślin w kontekście modelu ABC była hipoteza tzw. „sliding boundary” [29] lub „shifting boundary” [3], czyli hipoteza przesunięcia ekspresji genów klasy B na najbardziej zewnętrzny okółek kwiata. Analogiczną sytuację można zauważyć u tulipana, u którego dwa zewnętrzne okółki są prawie identyczne [48]. Ekspresja tej klasy genów może być przesunięta, nie tylko w kierunku bazalnym. U *Magnolia stellata* zaobserwowano jej przesunięcie w kierunku apikalnym, czego efektem jest pojawienie się płatków w miejscu pręcików. Na szczególną uwagę zasługuje fakt, iż płatki te rozmieszczone są spiralnie na osi kwiata, a nie w trójkrotnych okółkach, charakterystycznych dla rodzaju *Magnolia*. Świadczy to o niezależnym współdziałaniu dwóch mechanizmów: określającego rozmieszczenie poszczególnych elementów na osi kwiatowej oraz odpowiedzialnego za tożsamość tych elementów, opisywanego przez model ABC [58,59].

Magnoliidy z dwuliściennymi właściwie różnią się wzorem ekspresji genów homologicznych do *API*, czyli do genu należącego do klasy A, a nie do genów z klasy B, na co wskazywałyby hipotetyczne założenia. U magnoliidów geny grupy A są aktywne w liściach, okwiecie a nawet częściach generatywnych, podczas gdy u dwuliściennych właściwych ekspresja *API* ogranicza się jedynie do okwiatu. Takie zróżnicowanie funkcji jednego genu u różnych grup roślin może sugerować, iż regulacja tożsamości elementów okwiatu u dwuliściennych właściwych jest ściśle związana ze znanym mechanizmem duplikacji genów oraz uzyskaniem przez nie nowych funkcji w trakcie ewolucji [28].

Wśród pierwotnych *Angiospermae* występują grupy roślin o specyficznych strukturach w obrębie kwiata. Takim przykładem może być australijska rodzina drzew *Eupomatiaceae*, należąca do rzędu *Magnoliales* [50, 60]. Jej cechą specyficzną jest niezwykle struktura całego kwiata, w którym brak jest typowych działek i płatków, a ich rolę pełnią spiralnie rozmieszczone staminodia (pręciki przekształcone w powabnię) oraz właściwe pręciki, natomiast wewnętrzną część kwiata zajmują również spiralnie zaaranżowane słupek. Unikalną strukturą jest kalyptra, która zamyka w pąku wszystkie części kwiata. Podobną strukturę posiadają gatunki należące do *Himantandraceae*, innej rodziny z rzędu *Magnoliales* [15]. Analizy genetyczne

kalyptry wykazały ekspresję genów klasy A, B (za wyjątkiem homologów genu *PI*) oraz E, sugerując początkowo jej okwiatowe pochodzenie. Taki sam zestaw genów ulega jednak ekspresji również w liściach, nie tylko w rodzinie *Himantandraceae*, lecz także u innych przedstawicieli rzędu, na przykład u *Magnolia grandiflora*. Ze względu na brak ekspresji genów charakterystycznych dla okwiatu, szczególnie *PI* uznano jednak, iż kalyptra jest strukturą pochodzącą od organów wegetatywnych [27].

7. EWOLUCJA ROŚLIN NASIENNYCH A GENY MODELU ABC

Geny należące do rodziny MADS zostały zidentyfikowane w różnych grupach roślin w tym mszaków, paprotników oraz roślin nasiennych [49], a także u siostrzanej w stosunku do roślin lądowych grupy glonów *Charophyceae* [43]. Z tego względu przyjmuje się hipotezę, iż geny ABC mogły powstać znacznie wcześniej, zanim pojawiły się rośliny okrytonasienne. Wielokrotne duplikacje genomu, jakie miały miejsce w trakcie ewolucji roślin, mogły mieć znaczenie w powstaniu kwiatu i ewolucji roślin kwiatowych. Takie zdarzenia mogą być źródłem nowych funkcji genu, innej jego ekspresji czy powstania genu homologicznego [61]. Dobrze poznana jest historia genów klasy B w ewolucji roślin nasiennych. Homologiczne geny do tych z klasy B zsekwencjonowano u *Gnetum* – *GGM2* [54] oraz *Picea abies* – *DAL11*, *DAL12* [41]. Badania nad mutantami *gmm2*, *dal11* oraz *dal12* pokazały podobieństwo do fenotypów mutantów *ap3 Arabidopsis*. Na miejscu szyszek męskich, do powstania których przyczyniają się współdziałające geny klas B oraz C, u mutantów powstawały szyszki żeńskie [41]. Pierwsza duplikacja tych genów miała miejsce w momencie wyodrębnienia się magnoliidów i dała w efekcie dwie linie genów: *paleoAP3* i *PI*. Ich produkty białkowe mogły nabrać zdolności tworzenia heterodimerów po zmianie, jaka zaszła w domenie K. Obecnie linia *paleoAP3* występuje głównie u magnoliidów [20]. Następną duplikacją spowodowała wyróżnienie grupy *Ranunculidae* z właściwych dwuliściennych, a gen *paleoAP3* dał początek liniom *euAP3*, charakterystycznej wyłącznie dla właściwych dwuliściennych oraz *TM6 (TOMATO MADS BOX GENE6)*, która pełni funkcję kopii linii *paleoAP3* u dwuliściennych właściwych [30].

Model ABC, od momentu jego odkrycia ponad 20 lat temu, jest obiektem wielu badań dotyczących przyczyn istnienia różnorodności form współczesnych kwiatów. Zróżnicowanie architektury kwiatów okazało się być wynikiem współlistnienia modelu ABCDE z wieloma wcześniej znanymi programami genetycznymi, działającymi w obrębie merystemu kwiatowego czy kontrolującymi symetrię kwiatu [23]. Stał się również źródłem cennych informacji na temat ewolucji roślin, nie tylko kwiatowych. Odkrycie genów typu MADS u przedstawicieli innych grup roślin zmusiło badaczy do zrewidowania dotychczasowych powiązań filogenetycznych. Model ABCDE to kolejny krok w kierunku zrozumienia i rozwiązania zagadki powstania kwiatu.

LITERATURA

- [1] AMBROSE BA, LERNER DR, CICERI P, PADILLA CM, YANOFSKY MF, SCHMIDT RJ. Molecular and genetic analyses of the *silky1* gene reveal conservation in floral organ specification between eudicots and monocots. *Mol Biol Cell* 2000; 5: 569-579.
- [2] BOWMAN JL, ALVAREZ J, WEIGEL D, MEYEROWITZ EM, SMYTH DR. Control of flower development in *Arabidopsis thaliana* by *APETALA1* and interacting genes. *Development* 1993; 119: 721-743.
- [3] BOWMAN JL. Evolutionary conservation of angiosperm flower development at the molecular and genetic levels. *J. Biosci.* 1997; 22: 515-527.
- [4] BRADLEY D, CARPENTER R, SOMMER H, HARTLEY N, COEN E. Complementary floral homeotic phenotypes result from opposite orientations of a transposon at the *PLENA* locus of *Antirrhinum*. *Cell* 1993; 72: 83-95.
- [5] CAUSIER B, SCHWARZ – SOMMER Z, DAVIES B. Floral organ identity: 20 years of ABCs. *Seminars in Cell & Developmental Biology* 2010; 21: 73-79.
- [6] COEN ES, MEYEROWITZ EM. The war of the whorls: genetic interactions controlling flower development. *Nature* 1991; 353: 31-37.
- [7] COEN E. *The art of genes. How organisms make themselves*, Oxford University Press, Oxford, New York 1999.
- [8] COLOMBO L, FRANKEN J, KOETJE E, VAN WENT J, DONS HJ, ANGENENT GC, VAN TUNEN AJ. The petunia MADS box gene *FBP11* determines ovule identity. *Plant Cell* 1995; 7:1859-1868.
- [9] COLOMBO L, BATTAGLIA R, KATER MM. *Arabidopsis* ovule development and its evolutionary conservation. *Trends Plant Sci* 2008; 13(8): 444-450.
- [10] CHANG Y-Y, KAO N-H, LI J-Y, HSU W-H, LIANGY-L. Characterization of the possible roles for B class MADS box genes in regulation of perianth formation in orchid. *Plant Physiol* 2010; 152: 837-853.
- [11] CRAENE LPR. Are petals sterile stamens or bracts? The origin and evolution of petals in the Core Eudicots. *Ann Bot* 2007; 100 (3): 621-630.
- [12] DITTA G, PINYOPICH A, ROBLES P, PELAZ S, YANOFSKY MF. The *SEP4* gene of *Arabidopsis thaliana* functions in floral organ and meristem identity. *Curr Biol* 2004; 14: 1935-1940.
- [13] DRINNAN AN, CRANE LPR, HOOT SB. Patterns of floral evolution in the early diversification of non-magnoliid dicotyledons (eudicots). *Plant Syst. Evol Suppl* 1994; 8: 93-122.
- [14] DREWS GN, BOWMAN JL, MEYEROWITZ EM. Negative regulation of the *Arabidopsis* homeotic gene *AGAMOUS* by the *APETALA2* product. *Cell* 1991; 65(6): 991-1002.
- [15] ENDRES PK. Early floral development and nature of the calyptra in Eupomatiaceae (Magnoliales). *Int J Plant Sci* 2003; 164: 489-503.
- [16] ENDRES PK. Perianth biology in the basal grade of extant angiosperms. *Int J Plant Sci* 2008; 169(7): 844-862.
- [17] FAVARO R, PINYOPICH A, BATTAGLIA R, KOOIKER M, BORGHI L, DITTA G, YANOFSKY M, KATER M, COLOMBO L. MADS-box protein complexes control carpel and ovule development in *Arabidopsis*. *Plant Cell* 2003; 15: 2603-2611.
- [18] GUTIERREZ-CORTINES ME, DAVIES B. Beyond the ABCs: ternary complex formation in the control of floral organ identity. *Trends Plant Sci* 2000; 5: 471-476.
- [19] HASABE M, WEN C-K, KATO M, BANKS JA. Characterization of MADS homeotic genes in the fern *Ceratopteris richardii*. *Proc Natl Acad Sci* 1998; 95: 6222-6227.
- [20] HERNANDEZ-HERNANDEZ T, MARTINEZ-CASTILLA LP, ALVAREZ-BUYLLA ER. Functional diversification of B MADS-box homeotic regulators of flower development: adaptive evolution in protein-protein interaction domains after major gene duplication events. *Mol Biol Evol* 2007; 24(2): 465-481.
- [21] IMMINK RGH, TONACO IAN, DE FOLTER S, SHCHENNIKOVA A, VAN DIJK ADJ, BUSSCHER-LANGE J, BORST JW, ANGENENT GC. *SEPALLATA3*: the «glue» for MADS box transcription factor complex formation. *Genome Biology* 2009; 10(2): R24: 1-16.
- [22] IMMINK RGH, KAUFMANN K, ANGENENT GC. The 'ABC' of MADS domain protein behaviour and interactions. *Seminars in Cell & Developmental Biology* 2010; 21: 87-93.
- [23] IRISH VF. The flowering of *Arabidopsis* flower development. *Plant J* 2010; 61: 1014-1028.
- [24] IRISH VF. The evolution of floral homeotic gene function. *BioEssays* 2003; 25: 637-646.

- [25] IRISH VF, SUSSEX IM. Function of the *APETALA-1* gene during *Arabidopsis* floral development. *Plant Cell* 1990; 2: 741-753.
- [26] JOFUKU KD, BART DEN BOER GW, VAN MONTAGU M, OKAMUROA JK. Control of *Arabidopsis* flower and seed development by the homeotic gene *APETALA2*. *The Plant Cell* 1994; 6: 1211-1225.
- [27] KIM S, KOH J, YOO M-J, KONG H, HU Y, MAH, SOLTIS P, SOLTIS DE. Expression of floral MADS-box genes in basal angiosperms: implications for the evolution of floral regulators. *Plant J* 2005; 43: 724-744.
- [28] KIM S, KOH J, MAH, ENDRESS PK, HAUSER BA, BUZGO M, SOLTIS P, SOLTIS DE. Expression of floral MADS-box genes in basal angiosperms: implications for the evolution of floral regulators. *Int Plant J Sci* 2005; 166(2): 185-198.
- [29] KRAMER EM, DI STILLIO VS, SCHLUTER PM. Complex patterns of gene duplication in the *APETALA3* and *PISTILLATA* lineages of the Ranunculaceae. *Int J Plant Sci* 2003; 164: 1-11.
- [30] KRAMER EM, DORIT RL, IRISH VF. Molecular evolution of genes controlling petal and stamen development: duplication and divergence within the *APETALA3* and *PISTILLATA* MADS-box gene lineages. *Genetics* 1998; 149: 765-783.
- [31] KRAMER EM, IRISH VF. 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 (6 Suppl.): S29-S40.
- [32] LI G, MENG Z, KONG H, CHEN Z, LU A. ABC model and floral evolution. *Chin. Sci. Bull.* 2003; 48(24): 2651-2657.
- [33] LITTA A, KRAMER EM. The ABC model and the diversification of floral organ identity. *Seminars in Cell & Developmental Biology* 2010; 21: 129-137.
- [34] LIU Z, MARA C. Regulatory mechanism for floral homeotic gene expression. *Seminars in Cell & Developmental Biology* 2010; 21: 80-86.
- [35] MA H, DEPAMPHILIS C. The ABC of floral evolution. *Cell* 2000; 101: 5-8.
- [36] MELZER R, WANG Y-Q, THEISSEN G. The naked and the dead: The ABCs of gymnosperm reproduction and the origin of the angiosperm flower. *Seminars in Cell & Developmental Biology* 2010; 21: 118-128.
- [37] NG M, YANOFSKY MF. Function and evolution of the plant MADS-box family. *Nat Rev Genet* 2001; 2: 186-195.
- [38] OKAMURO JK, CASTER B, VILLARROEL R, VAN MONTAGU R, JOFUKU KD. The AP2 domain of *APETALA2* defines a large new family of DNA binding proteins in *Arabidopsis*. *Proc Natl Acad Sci USA* 1997; 94(13): 7076-7081.
- [39] PINYOPICHA, DITTA GS, SAVIDGE B, LILJEGREN SJ, BAUMANN E, WISMAN E, YANOFSKY MF. Assessing the redundancy of MADS-box genes during carpel and ovule development. *Nature* 2003; 424: 85-88.
- [40] RIJPKEMA AS, VANDENBUSSCHE M, KOES R, HEIJMANS K, GERATS T. Variations on a theme: Changes in the floral ABCs in angiosperms. *Seminars in Cell & Developmental Biology* 2010; 21: 100-107.
- [41] SUNDSTROM J, ENGSTROM P. Conifer reproductive development involves B-type MADS-box genes with distinct and different activities in male organ primordia. *Plant J* 2002; 31:161-169.
- [42] SVENSSON ME, JOHANNESSEN H, ENGSTRÖM 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.
- [43] TANABE Y, HASEBE M, SEKIMOTO H, NISHIYAMA T, KITANI M, HENSCHER K, MUENSTER T, THEISSEN G, NOZAKI H, ITO M. Characterization of MADS-box genes in charophycean green algae and its implication for the evolution of MADS-box genes. *Proc Nat Sci* 2005; 102: 2436-2441.
- [44] THEISSEN G. Development of floral organ identity: stories from the MADS house. *Curr. Opin. Plant Biol.* 2001; 4: 75-85.
- [45] THEISSEN G, SAEDLER H. Floral quartets. *Nature* 2001; 409: 469-471.
- [46] THEISSEN G, BECKER A. Gymnosperm orthologues of class B floral homeotic genes and their impact on understanding flower origin. *Crit. Rev. Plant Sci.* 2004; 23: 129-148.
- [47] TRÖBNER W, RAMIREZ L, MOTTE P, HUE I, HUIJSER P, LONNIG WE, SAEDLER H, SOMMER H, SCHWARZ-SOMMER Z. *GLOBOSA* a homeotic gene which interacts with *DEFICIENS* in the control of Antirrhinum floral organogenesis. *EMBO J* 1992; 11: 4693-4704.
- [48] VAN TUNEN AJ, EIKELBOOM W, ANGENENT GC. Floral organogenesis in Tulipa. *Flow. Newsl.* 1993; 16: 33-38.

- [49] PURUGGANAN MD. The MADS-box floral homeotic gene lineages predate the origin of seed plants: phylogenetic and molecular clock estimates. *Mol. Evol.* 1997; 45: 392-396.
- [50] SOLTIS DE, SOLTIS P, CHASE MW, MORT ME, ABACH DC, ZANIS M, SAVOLAINEN V. Angiosperm phylogeny inferred from 18S rDNA, vbcL, and atpB sequences. *Bot. J.Linn. Soc.* 2000; 133: 381-461.
- [51] SONG J, CHEN Z, LIAO J. Isolation and characterization of a SEP-like gene from *Alpinia hainanensis* (Zingiberaceae). *Mol. Biol. Rep.* 2010; 37: 917-922.
- [52] TSAI W-C, PAN Z-J, HSIAO Y-Y, JENG M-F, WU T-F, CHEN W-H, CHEN H-H. Interactions of B-class complex proteins involved in tepal development in *Phanelpsis* orchid. *Plant Cell Physiol* 2008; 49(5): 814-824.
- [53] WEIGEL D, MEYEROWITZ EM. The ABCs of floral homeotic genes. *Cell* 1994;78: 203-209.
- [54] WINTER K, WEISER C, KAUFMANN K, BOHNE A, KIRCHNER C, KANNO A, SAEDLER H, THEISSEN G. Evolution of class B floral homeotic proteins: obligate heterodimerization originated from homodimerization. *Mol Biol Evo* 2002; 19: 587-596.
- [55] WHIPPLE CJ, CICERI P, PADILLA CM, AMBROSE BA, BANDONG SL, SCHMIDT RJ. Conservation of B-class floral homeotic gene function between maize and *Arabidopsis*. *Development* 2004; 131: 6083-6091.
- [56] YANG Y, FANNING L, JACK T. The K domain mediates heterodimerization of the *Arabidopsis* ?oral organ identity proteins, *APETALA3* and *PISTILLATA*. *Plant J* 2003; 33: 47-59.
- [57] YAO S-G, OHMORI S, KIMIZU M, YOSHIDA H. Unequal genetic redundancy of rice *PISTILLATA* orthologs, *OsMADS2* and *OsMADS4*, in lodicule and stamen development. *Plant Cell Physiol* 2008; 49(5): 853-857.
- [58] ZAGÓRSKA-MAREK B. O przyczynach zmienności planu budowy kwiatu. *Postępy Biologii Komórki* 2000; 27(1): 97-109.
- [59] ZAGÓRSKA-MAREK B. Magnolia flower – the living crystal. *Magnolia*.2011; 89: 11-21.
- [60] ZANIS M, SOLTIS P, QIU YL, ZIMMER E, SOLTIS DE. Phylogenetic analyses and perianth evolution in basal angiosperms. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 2003; 90: 129-150.
- [61] ZAHN LM, LEEBENS-MACK J, DE PAMPHILIS CW, MA H, THEISSEN G. To B or not to B a flower: the role of *DEFICIENS* and *GLOBOSA* orthologs in the evolution of the Angiosperms. *J Her* 2005; 96(3): 225-240.

Redaktor prowadzący – Janusz Kubrakiewicz

Otrzymano: 22.08.2011 r.

Przyjęto: 17.11.2011 r.

mgr Magdalena Turczyn

Instytut Biologii Roślin

Uniwersytet Wrocławski

ul. Kanonia 6/8

50-328 Wrocław

tel. kontaktowy: 695-067-111

e-mail: magdalena.turczyn@gmail.com