



UPPSALA
UNIVERSITET

ABC-modellen: från meristem till blomma



Roos van der Spoel

Independent Project in Biology
Självständigt arbete i biologi, 15 hp, vårterminen 2012
Institutionen för biologisk grundutbildning, Uppsala universitet

Sammandrag

Att växter kan växa hela livet igenom beror på deras meristematiska celler, som motsvarar en människas stamceller. Dessa celler delar sig, och dottercellerna differentierar sedan till växtens olika organ, bland annat dess blomma. Blomningen är en komplicerad process som styrs av många olika faktorer, både genetiska och miljöbetingade. *Arabidopsis thaliana* och *Antirrhinum majus* är två angiospermarter vars blomningsmekanismer studerats väl i många år. Blomutvecklingen i dessa arter beskrivs med den så kallade ABC-modellen, där *A*, *B* och *C* står för olika gener. Aktivering av dessa gener aktiverar i sin tur tusentals andra gener som ger blomorganen dess identitet. Genernas funktion har studerats med hjälp av mutationsanalys, där man genom att studera mutantens fenotyp kunnat konstatera vad de olika generna har för ordinarie uppgift. *A*-generna styr utvecklingen av foderblad, *A+B* styr utvecklingen av kronblad, *B+C* styr utvecklingen av ståndare och *C*-genen styr utvecklingen av karpellen. *ABC*-generna i *Arabidopsis* är homologer till *ABC*-generna i *Antirrhinum*, det vill säga att de har ett gemensamt genetiskt ursprung. Homologer till dessa gener har även hittats i basala angiospermer, bland annat Amborellaceae, Nymphaeaceae och Austrobaileyales, som förmodas vara de andra angiospermernas systergrupp. Homologer till flera *ABC*-gener har även hittats i gymnospermer, men *E*-gener från den uppdaterade varianten av ABC-modellen; ABCE-modellen, har inte hittats i gymnospermer. Dessa gener skulle alltså kunna vara avgörande faktorer för angiospermernas uppkomst.

Inledning

Växter växer hela livet igenom, vilket är möjligt tack vare deras meristematiska celler (Raven *et al.* 2005). Meristem kallas regionerna av växtens stamceller som har förmågan att lägga till ett obestämt antal celler till växten. All tillväxt härstammar från meristemen och då främst de apikala meristemen, som är de som styr växtens förlängning. Ett apikalt meristem finns i skottspetsen och ett i rotspetsen. När växten ska börja blomma omvandlas det apikala skottmeristemet till ett blomställningsmeristem, vilket i sin tur senare omvandlas till blommeristemet som bildar själva blomman (Raven *et al.* 2005).

Angiospermer är den nu levande grupp av växter som har det absolut största artantalet (åtminstone 300 000 arter) och skulle därför kunna ses som den mest framgångsrika nu levande gruppen (Raven *et al.* 2005). Fossila dokumentationer på angiospermer har visat att de första blomväxterna dök upp under tidsperioden Krita, för 130 miljoner år sedan (Raven *et al.* 2005). Det finns även nyare, molekylära undersökningar som uppskattar att angiospermerna är så gamla som 140-190 miljoner år (Bell *et al.* 2005). Inte bara angiospermernas ålder är diskuterad, utan även deras släktskap med övriga växtgrupper. Troligen är de utdöda fröväxtklasserna Bennettitales och Caytoniales, samt de nu levande gnetofyterna (som innehåller släktena Gnetum, Ephedra och Welwitschia) närmast släkt med angiospermerna. Släktskapet däremellan är dock ännu inte klargjort (Raven *et al.* 2005, Doyle 2006).

Familjerna Amborellaceae (som innehåller en art, *Amborella trichopoda*), Nymphaeaceae (näckrosor) samt ordningen Austrobaileyales (stjärnanis med flera) är basala angiospermer som har visat sig vara de närmaste släktingarna till den grupp som innehåller magnoliderna, monokotyledonerna samt eudikotyledonerna. Dessa tre angiospermgrupper anses vara viktiga att undersöka närmare för att kunna avgöra hur angiospermerna har uppstått, då de verkar vara de mest basala nu levande angiospermer (Soltis *et al.* 2007).

Angiospermernas uppkomst är ett mysterium. Man vet varken när de första angiospermerna uppstod, ur vilken grupp de har uppstått eller när det skedde. Forskare undersöker hur

angiospermernas blomformation går till, då blomman som reproduktionsorgan är det gemensamma för blomväxterna. Genom att förstå blomformationen och hur den skiljer sig från reproduktionsorgansbildningen hos andra växter hoppas man förstå hur angiospermerna har uppstått. Två olika angiospermer vars blomma och blomningsmekanismer har studerats väl är *Arabidopsis thaliana* (backtrav) och *Antirrhinum majus* (lejongap). *Arabidopsis* är en till synes obetydlig växt, inte mer än ett ogräs. Ändå är det tack vare denna korsblommiga växt som man vet så pass mycket som man gör om växters blomning. Även *Antirrhinum* har bidragit mycket till forskningen som en så kallad modellväxt (Raven *et al.* 2005).

Arabidopsis, som tillhör underklassen Rosider och *Antirrhinum*, som tillhör underklassen Asterider, använder homologa mekanismer för blommandets mönsterbildning (Coen & Meyerowitz 1991). Homologi innebär att generna som styr mönsterbildningen har ett gemensamt ursprung (Campbell *et al.* 2008). Dessa två växter har studerats väl med avseende på så kallade homeotiska mutationer. Att en mutant är homeotisk innebär att ett organ finns på en plats där ett annat organ hittas i vanliga fall. En homeotisk mutation som beskrevs redan i antikens Grekland och Rom är den dubbla blomman, där kronblad ersätter ståndare (Weigel & Meyerowitz 1994). Sådana fenotyper är vanliga i blomsterhandeln idag, till exempel har i princip alla rosor som finns att köpa hos en florist långt fler än fem kronblad, som är det normala för vildtypen (Raven *et al.* 2005).

Med fokus på *Arabidopsis* och *Antirrhinum* kommer jag genom denna uppsats att presentera den så kallade ABC-modellen som beskriver blomformation och de mekanismer som ligger bakom. Jag kommer även att undersöka om modellen går att applicera än idag, samt om den verkar fungera för andra angiospermarter än de två som huvudsakligen undersökts.

ABC-modellen för blomformation

Tre klasser av gener som är essentiella för formationen av blomman har hittats hos *Arabidopsis* och *Antirrhinum*. Klasserna kallas A-, B- och C-gener och tillsammans verkar de i den modell som beskriver blomformationen, nämligen ABC-modellen (Coen & Meyerowitz 1991). För att förstå denna modell är det fördelaktigt att man vet hur utvecklingen hos vildtyper av *Arabidopsis* och *Antirrhinum* går till.

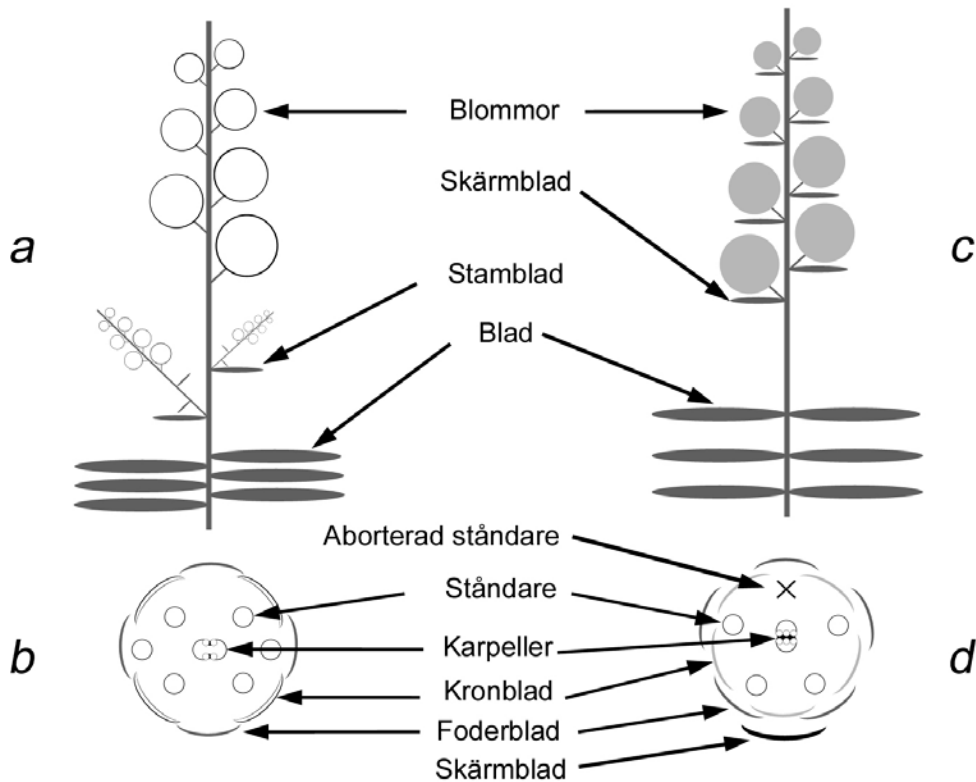
Utvecklingen hos *Arabidopsis* och *Antirrhinum*

Efter groningen av fröet hos *Arabidopsis thaliana* producerar dess vegetativa apikala meristem blad i ett spiralarrangemang runt stammen (Coen & Meyerowitz 1991). Dessa blad separeras av korta internoder. Internoden är den bit av stammen som sitter mellan två blادنoder, där alltså inga andra blad fäster. Detta resulterar i att bladen hos *Arabidopsis* får en rosettförm. När bladen har bildats omorganiserar det apikala meristemet till ett blomställningsmeristem som till en början producerar några små stamblad i samma spiralmönster som tidigare. Dessa blad är dock separerade av längre internoder. Blomställningsmeristemet fortsätter sedan att producera blommeristem i samma spiralmönster (figur 1a). Varje blommeristem utvecklas slutligen till en ensam blomma (Coen & Meyerowitz 1991).

Arabidopsis-blomman består av fyra kransar, även kallade koncentrisk regioner, vilket betyder att kransarna har en gemensam medelpunkt. Den yttersta kransen består av fyra foderblad och i kransen innanför finns fyra kronblad. Den tredje kransen består av sex ståndare och i mitten finns en pistill bestående av två sammansmälta karpeller (figur 1b). En karpell är en bladlik bildning som bildar fröämnen på sin yta (Coen & Meyerowitz 1991, Bowman *et al.* 1993). Blomman är vit och aktinomorf, det vill säga att den har mer än ett

spegelplan (Coen & Meyerowitz 1991). Blommans uppbyggnad är fyrtalig och relativt enkel, alla kronblad ser likadana ut (figur 2) (Keck *et al.* 2003).

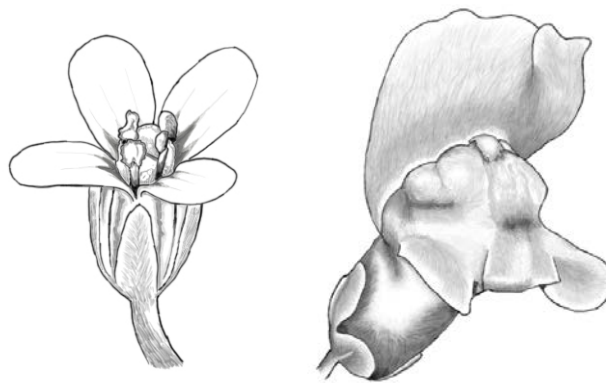
Hos *Antirrhinum majus* producerar det vegetativa meristemet ett skott med korsvis motsatta blad som är separerade av långa internoder. Det vegetativa meristemet omvandlas sedan till ett blomställningsmeristem som i sin tur producerar små skärmblad i en spiralform. Skärmbladen är separerade av korta internoder. I varje bladveck finns sedan ett blommeristem, som senare ger upphov till blommor (figur 1c) (Coen & Meyerowitz 1991).



Figur 1 a, Schematisk bild av växtens uppbyggnad hos *Arabidopsis*. b, Schematisk bild av blommans generella struktur hos *Arabidopsis thaliana*. c, Schematisk bild av växtens uppbyggnad hos *Antirrhinum*. d, Schematisk bild av blommans generella struktur hos *Antirrhinum majus*. Omritad efter Coen & Meyerowitz (1991).

Antirrhinum-blomman består även den av fyra kransar. Den yttersta kransen består av fem foderblad och i nästa krans finns fem kronblad. Den tredje kransen består av fyra ståndare (i början av utvecklingen finns fem anlag men ett försvinner tidigt) och den sista kransen av två sammansmälta karpeller (figur 1d). Blomman har bara ett spegelplan, det vill säga den är zygomorf (Coen & Meyerowitz 1991). Blomman är femtalig och består av kronblad som alla har olika form. *Antirrhinum*-blomman har två dorsala kronblad (upptill), två laterala kronblad (på sidorna) och ett ventralt kronblad (nedtill) (figur 2) (Keck *et al.* 2003).

Blomningen hos angiospermer induceras av bland annat miljöbetingade faktorer såsom dagslängd, solstrålning och temperatur (sammanfattat av Searl & Coupland 2004). Generna som påverkas av dessa faktorer är de som förmedlar övergången mellan vegetativ och reproduktiv tillväxt. Man tror att denna övergång sker genom att meristemidentitetsgenerna aktiveras.



Figur 2 Vänster: *Arabidopsis thaliana*, vildtyp. Höger: *Antirrhinum majus*, vildtyp.

Meristemidentitetsgenerna styr övergången från vegetativt meristem till

blomställningsmeristem och senare från blomställningsmeristem till det slutliga blommeristemet. Precis som namnet antyder är det alltså meristemidentitetsgenerna som ger meristemet dess identitet. I blommeristemet är det sedan de gränssättande generna som begränsar de olika kransarnas utveckling i blomman. Detta innebär alltså att de gränssättande generna reglerar organidentitetsgenerna (sammanfattat av Theissen *et al.* 2000).

Mekanismerna bakom ABC-modellen

Homeotiska mutationer hos *Antirrhinum* och *Arabidopsis* förändrar ordningen i blommans kransar, då ett organ bildas på en plats där det normalt finns en annan sorts organ (Weigel & Meyerowitz 1994). Två välstuderade klasser av gener i *Arabidopsis* och *Antirrhinum*, vars mutanter är homeotiska, är meristemidentitetsgenerna och organidentitetsgenerna (Coen & Meyerowitz 1991). Mutationer i meristemidentitetsgenerna leder till att blommor omvandlas till skott, vilket betyder att aktivering av meristemidentitetsgenerna är nödvändig för blombildning. Organidentitetsgenerna regleras av en grupp gener som kallas gränssättande gener (eng. *caudal genes*). Denna rumsliga reglering gör att organen bildas på rätt plats och ingen annanstans (Weigel & Meyerowitz 1994).

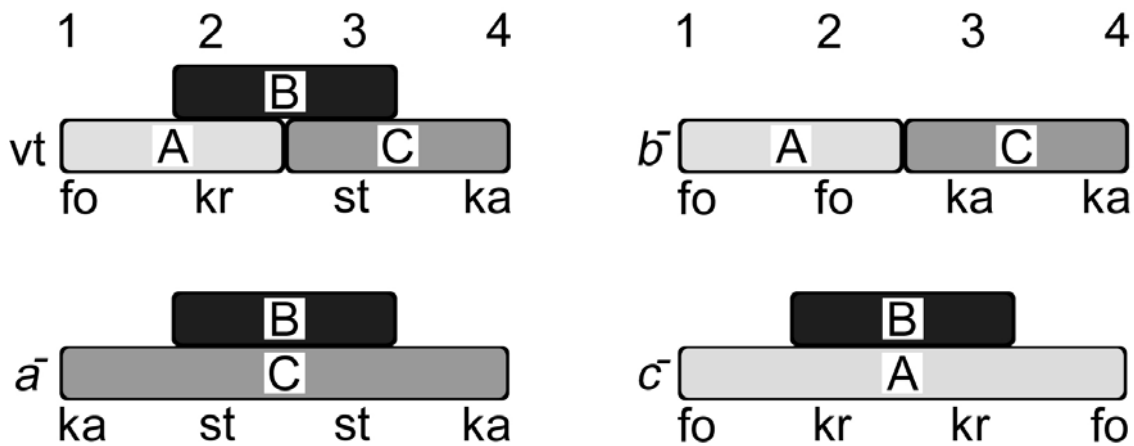
Tabell 1 En modell för genreglering av blomorganens identitet där bokstäverna *A*, *B* och *C* är gener. Modellen visar att dessa tre gener ger organen deras identitet genom att uttryckas (På) eller inte uttryckas (Av) i de olika organ som visas. Efter Haughn & Somerville (1988).

Organ	<i>A</i>	<i>B</i>	<i>C</i>
Karpell	Av	Av	På
Ståndare	Av	På	På
Kronblad	På	På	Av
Foderblad	På	Av	Av

Organidentitetsgenerna i *Arabidopsis* och *Antirrhinum* brukar, som tidigare nämnts, delas in i tre olika klasser; *A*-, *B*- och *C*-gener. Aktivitet hos *A*-gener ger foderblad, *A+B*-aktivitet ger kronblad, *B+C*-gener ger ståndare och *C*-aktivitet ger karpeller (tabell 1). När dubbelmutanter studerats har det visat sig att *B*-gener agerar oberoende av *A*- och *C*-gener i *Arabidopsis*. Däremot om antingen *A* eller *C* är muterad kommer den andra genen uttryckas i både sina egen och i den muterade genens kransar (figur 3) (Weigel & Meyerowitz 1994).

I mutanterna hos organidentitetsgenerna förändras organidentiteten i två närliggande kransar vardera. Komplet förlust av *A*-funktion ger en transformation av första kransens foderblad till karpeller och andra kransens kronblad till ståndare. I *B*-mutanten hittas foderblad istället för andra kransens kronblad och karpeller istället för tredje kransens ståndare. I *C*-mutantens ersätts tredje kransens ståndare av foderblad och fjärde kransens karpeller ersätts av kronblad

(figur 3) (Weigel & Meyerowitz 1994).



Figur 3 Schematisk bild över ABC-modellen. I övre vänstra hörnet visas vildtypen. I krans 1 är A-genen aktiv → foderblad (fo), i krans 2 är A+B aktiva → kronblad (kr), i krans 3 är B+C aktiva → ståndare (st) och i krans 4 är endast C aktiv → karpeller (ka). I nedre vänstra hörnet visas *a*-mutanten. C-genen tar över A-genens plats och i kransarna 1-4 bildas organen i ordningen karpell, ståndare, karpell. I övre högra hörnet visas *b*-mutanten. Växten bildar organen i ordningen foderblad, foderblad, karpell, karpell (i krans 1-4). I *c*-mutanten, som visas i nedre högra hörnet har A-genen tagit över C-genens plats och i kransarna 1-4 bildas organen i ordningen foderblad, kronblad, kronblad, foderblad. Omritad efter Weigel & Meyerowitz (1994).

Förståelse av vildtypsgener genom mutantanalys

För drygt 20 år sen lade Haughn & Somerville (1988) fram den första varianten av ABC-modellen (tabell 1). Modellen utvecklades för att förklara hur homeotiska gener styr organidentitet under blommans utveckling (Theissen 2001; Coen & Meyerowitz 1991; Schwarz-Sommer *et al.* 1990). Man har alltså genom mutantanalys kunnat dra många slutsatser kring genernas ordinarie funktioner i vildtypen. Generna som beskrivs nedan är alla homeotiska gener i *Arabidopsis* och *Antirrhinum*. Dessa gener finns alla sammanfattade i tabell 2, i vilken det även går att läsa vad genens homolog (i *Arabidopsis*/*Antirrhinum*) heter samt vilken/vilka av grupperingarna den tillhör. Generna, mutanterna och proteinerna har alla samma namn men dessa betecknas olika. Genen betecknas *GEN*, mutanten betecknas *gen* och proteinet som genen kodar för betecknas *GEN*.

APETALA 1-funktionen i *Arabidopsis* liknar *SQUAMOSA*-funktionen i *Antirrhinum* *apetalal*-mutanter (*ap1*) har ingen förändrad bladbildning (Bowman *et al.* 1993). Däremot bildar meristem som i vanliga fall skulle ge upphov till en ensam blomma istället en avgränsad, grenad struktur som omfattar flera blommor. Denna struktur består då av en primär blomma samt de övriga blommorna, vilka uppstår i bladvecket hos den primära blommans första krans. Dessa sekundära blommor kan även i sin tur ha blommor i sina bladveck och detta kan även fortgå till dess att det finns tertiära och kvartära blommor. Detta gör att hela växten blir komplext grenad (Bowman *et al.* 1993).

Antirrhinum-genen *SQUAMOSA* (*SQUA*), som även den är en A-gen, är troligen nödvändig för omvandlingen av vegetativt meristem till blomställningsmeristem, då mutantens fenotyp är ett långt skott med många skärmbblad. Foder- och kronbladen ser ut som en blandning av just foder- och kronblad, det vill säga att foderbladen är till form och färg kronbladslika och kronbladen är lite gröna till färgen (Huijser *et al.* 1992). Både *SQUA* och *API* spelar roll för

omvandlingen till blommeristem, men även senare i blommans utveckling vid formation av foder- och kronblad. Dock är dessa roller inte helt likvärdiga, trots att generna är homologer (68 % överensstämmelse i aminosyrasekvensen) (Bowman *et al.* 1992).

Tabell 2 Homeotiska blomgener i *Arabidopsis thaliana* och *Antirrhinum majus*. Omritad efter data från Weigel & Meyerowitz (1994) och Keck *et al.* (2003).

<i>Arabidopsis</i>	<i>Antirrhinum</i>
Organidentitetsgener	
A-funktion	
<i>AP1</i>	<i>SQUA</i>
<i>AP2</i>	<i>LIP1/LIP2</i>
B-funktion	
<i>AP3</i>	<i>DEF</i>
<i>PI</i>	<i>GLO</i>
C-funktion	
<i>AG</i>	<i>PLE</i>
Gränssättande gener	
<i>AP2</i>	EB*
<i>AG</i>	<i>PLE</i>
Meristemidentitetsgener	
<i>LFY</i>	<i>FLO</i>
<i>AP1</i>	<i>SQUA</i>
<i>AP2</i>	EB*

*EB, ej bestämd.

Utan APETALA2 (AP2) bildas inga foder- och kronblad i Arabidopsis

Mutanten *ap2* gör att foderbladen ersätts av karpeller och kronbladen får ofta ståndarkaraktär (Bowman *et al.* 1991). Den muterade blomman får alltså ordningen karpell – ståndare – ståndare – karpell i kransarna 1-4 (figur 3). Detta indikerar att *AGAMOUS (AG)*, som vanligen kontrollerar bildandet av karpeller och ståndare i kombination med *APETALA3/PISTILLATA* har tagit över i krans 1 och 2 där *AP2* är inaktiv (*AGAMOUS*, *APETALA3* och *PISTILLATA* beskrivs nedan). Utifrån detta skulle man kunna dra slutsatsen att *AG* och *AP2* negativt reglerar varandras uttryck i vildtypen, det vill säga att de begränsar varandras uttryck i de egna kransarna. *AP2* förhindrar att *AG* uttrycks i krans 1 och 2 och *AG* förhindrar alltså att *AP2* uttrycks i krans 3 och 4 (Bowman *et al.* 1991).

AP2-motsvarigheterna i Antirrhinum heter LIPLESS1 och LIPLESS2

Antirrhinum har två motsvarigheter till *A*-genen *APETALA2*, nämligen *LIPLESS1 (LIP1)* och *LIPLESS2 (LIP2)* (figur 3, tabell 2). Dessa gener är redundanta för *A*-funktionen, vilket innebär att de har samma uppgift i växten, så en mutation i någon av generna ger ingen fenotypförändring. En mutant med endast en av *LIP*-generna muterad får alltså ingen förändrad fenotyp. En stor skillnad mellan *LIP*-generna och *AP2* är att *LIP* inte fungerar som en negativ regulator av *C*-genen, *PLENA* (Keck *et al.* 2003).

B-generna i Arabidopsis och Antirrhinum krävs för bildning av kronblad och ståndare

PISTILLATA (PI) och *APETALA3 (AP3)* heter *B*-generna i *Arabidopsis*. Dess homologer i *Antirrhinum* heter *DEFICIENS (DEF)* och *GLOBOSA (GLO)* (Weigel & Meyerowitz 1994). Dessa gener kontrollerar (tillsammans med *A*-gener) bildningen av kronblad och (tillsammans

med C-gener) ståndare, vilket innebär att en mutant för någon av dessa gener kommer ha en blomma med organen foderblad – foderblad – karpell – karpell i kransarna 1-4 (figur 3) (Bowman *et al.* 1989).

AGAMOUS är essentiell för blommans reproduktiva delar i Arabidopsis

Mutanten *agamous* (*ag*) har fler än de fyra kransar som finns i *Arabidopsis*-vildtypen (Haughn & Somerville 1988). Blommor hos växter som bär på *agamous*-mutationen är uppbyggda av ett antal hyllen (det gemensamma begreppet för foderblad och kronblad). Dessa hyllen består i mutanten av en krans med fyra foderblad och tre kransar med ungefär tio kronblad. Inga ståndare eller karpeller finns. Haughn & Somerville (1988) föreslår att de tio kronbladen i *ag*-mutanten visar på en homeotisk omvandling från ståndare till kronblad, alltså 6 ståndare plus 4 kronblad ger totalt 10 kronblad. Haughn & Somerville föreslår även att foderbladen i kransen innanför kronbladen är en omvandling från karpell till foderblad, vilket i sin tur initierar utvecklingen av ett nytt hylle. Därför får *ag*-mutanten alltså fler än fyra kransar. Med denna tolkning kan man dra slutsatsen att aktivering av *AGAMOUS*-genen är det som krävs för produktion av reproduktionsorgan i *Arabidopsis*. Detta innebär även att denna mutant är en *c*-mutant, alltså att *AGAMOUS* är en C-gen (figur 3, tabell 1). Haughn & Somerville (1988) diskuterar även om det är av betydelse att den enda mutanten som saknar karpeller även är den enda som har ett obestämt tillväxtmönster, i och med att blomman aldrig terminerar.

AG fungerar även som en förmodad repressor för *AP2* och *AP2* är i sin tur en förmodad repressor av *AG*. Detta skulle innebära att *AGAMOUS* och *APETALA2* är så kallat gemensamt antagonistiska, alltså att de negativt reglerar varandras uttryck i fel kransar. Är en av dem inaktiv kommer den andra att uttryckas i alla kransar (Bowman *et al.* 1991).

Drews *et al.* (1991) undersökte var *AGAMOUS* var aktiv genom *in situ*-hybridisering (*in situ* = på plats). *In situ*-hybridisering innebär att man genom hybridisering (att DNA- eller RNA-strängarna basparar) kan få in ett sökfragment (eng. probe), det vill säga en kort nukleotidsekvens som är inmärkt med något vilket senare går att spåra i vävnaden. Detta gör att man kan se var på kromosomen en viss gen är belägen, eller se i vilken vävnad en gen är uttryckt (Nationalencyklopedin 2012). I detta fall hade de märkt in en RNA-probe med den radioaktiva väteisotopen tritium (^3H) för att kunna spåra var genen var aktiv. Den radioaktiva signalen gick sedan att läsa av beroende på om *AGAMOUS* var aktiv i den undersökta delen av växten eller inte. *AG* är inte aktiv precis i början av *Arabidopsis* utveckling, men lite senare i blommans utveckling är *AG* aktiv i blommeristemet med undantag i foderbladsprimordierna. Hybridiseringssignalen syns i blommeristemetets alla olika lager. Senare i blommans utveckling var *AG* enbart aktiv i de två innersta kransarna. Detta innebär att genen först är inblandad i processen där de olika organen specificeras och senare bara vid bildandet av ståndare och karpeller (Drews *et al.* 1991).

plena-mutanten ger dubbla blommor i *Antirrhinum*

C-genen *PLENA* (*PLE*) i *Antirrhinum* är nödvändig för bildandet av blommans reproduktionsorgan. Mutanten *ple* bildar inga ståndare, utan där bildas istället ännu fler kronblad. Mutanten gör karpellen mycket kronbladlik (Causier *et al.* 2009).

Reglering av blomformation uppströms ABC-generna

Övergången från vegetativ tillväxt till reproduktiv tillväxt kulminerar i aktiveringen av meristemidentitetsgenerna. En av dessa meristemidentitetsgener är *LEAFY* (*LFY*), som i sin tur aktiverar många andra meristemidentitetsgener. Dessa geners aktivitet gör att blommeristem bildas, vilket senare gör att växten kan börja blomma.

Meristemidentitetsgenerna finns alltså uppströms om ABC-generna och reglerar blomningen därifrån (Grandi *et al.* 2012). *Lfy*-mutanten utvecklar inga blommor (Haughn & Somerville 1988). På blomskotten utvecklas bara blad eller foderbladslika organ, förutom organen i toppen som ofta får ett utseende likt en öppen karpell. Internoderna mellan blomorgan hos *lfy*-växter elongerar för att till slut producera ett avgränsat skott. *Lfy*-mutantens fenotyp stödjer den generella hypotesen att en blomma härstammar från ett modifierat skott och att *LFY*-genens produkt agerar tidigt i den process som avgör alla de laterala meristemens egenskaper (Haughn & Somerville 1988).

Varianter av ABC-modellen

I och med framstegen som har gjorts inom forskningen på blommans utveckling har ABC-modellen anpassats för att förklara blomningsmekanismerna även hos andra arter än *Arabidopsis* och *Antirrhinum*. Mycket fokus har även legat på att finna likheter mellan ABC-gener i de olika undersökta arterna.

MADS-boxen är det som förenar ABC-generna

MADS-boxen är en starkt konserverad DNA-sekvens som hittats i nästan alla undersökta eukaryoter, bland annat i däggdjur, växter, jäst, nematoder (rundmaskar) och basala vertebrater (Messenguy & Dubois 2003). Namnet MADS är en akronym för de fyra grundande proteinerna, nämligen MCM1 (från jäst, *Saccharomyces cerevisiae*), AG (från *Arabidopsis*), DEF (från *Antirrhinum*) och SRF (från människa) (Schwarz-Sommer *et al.* 1990). Gener som innehåller en MADS-box kallas gemensamt för MADS-boxgener och proteindomänen de kodar för kallas för MADS-domän (Schwarz-Sommer *et al.* 1990). DNA-sekvensen som utgör MADS-boxen är ungefär 180 baspar lång (Kaufmann *et al.* 2004). Det innebär i sin tur att motsvarande MADS-domän i proteinet är 56-60 aminosyror lång (Rounsley *et al.* 1995). MADS-boxen återfinns hos bland andra *API*, *AP3*, *PI* och *AG* i *Arabidopsis* (Theissen *et al.* 2000). MADS-domänen är högt konserverad hos de olika MADS-boxgenerna i *Arabidopsis* (Rounsley *et al.* 1995). I *Antirrhinum* finns MADS-boxen hos bland andra *SQUA*, *DEF*, *GLO* och *PLE* (Weigel & Meyerowitz 1994). Alla ABC-gener är medlemmar i MADS-boxgenfamiljen, med undantag för *AP2* och dess homologer (Soltis *et al.* 2006).

Ska modellen egentligen heta ABCD?

Utöver de ABC-gener som nämnts tidigare har man även hittat MADS-boxgener som visat sig vara nödvändiga för bildningen av fröämnet i bland annat *Petunia*, en eudikotyledon som tillhör familjen Solanaceae (Colombo *et al.* 1995). Generna *FBP7* och *FBP11* (floral binding protein 7 och 11) är båda MADS-boxgener som kontrollerar bildningen av fröämnet. Colombo *et al.* (1995) föreslår därför en utvecklad ABC-modell där fröämnet får tillhöra kategori *D* i en utökad ABCD-modell. Homologer till dessa *D*-gener har även upptäckts i monokotyledonen ris, *Oryza sativa*. Generna *OsMADS13* och *OsMADS21* hör båda till *D*-generna, alltså de som kontrollerar bildandet av fröämnet (Dreni *et al.* 2007).

Gener som styr bildningen av fröämnen har hittats i *Arabidopsis* också. Dessa gener, *SEEDSTICK* (*STK*), *SHATTERPROOF1* (*SHP1*) och *SHATTERPROOF2* (*SHP2*), är nära besläktade med *AGAMOUS* som är en *C*-gen. *STK*, *SHP1* och *SHP2* verkar vara redundanta för fröämnesformation (Pinyopich *et al.* 2003). Pinyopich *et al.* (2003) såg enbart förändring i fenotypen i trippelmutanten *stk shp1 shp2*, då inget fröämne bildades. Även *AGAMOUS* visade sig ha en uppgift i bildningen av fröämnet, då den har en redundant roll i kontrollen av fröämnesidentitet tillsammans med *STK*, *SHP1* och *SHP2* (Pinyopich *et al.* 2003). Dessa

resultat från *Arabidopsis* indikerar i alla fall att skillnaden mellan *C*- och *D*-gener inte är helt tydlig och att ABCD-modellen inte alltid går att applicera (Kramer *et al.* 2004).

SEPALLATA -generna är allierade med ABC-generna

En blomma bestående av foderblad, foderbladlika strukturer och i mitten ännu en blomma bestående av foderblad – det är fenotypen för trippelmutanten *sep1 sep2 sep3* (Pelaz *et al.* 2000). Generna *SEPALLATA 1*, *SEPALLATA 2* och *SEPALLATA 3* är nödvändiga för bildandet av blomman, vilket syns då alla tre generna är utslagna, alltså i trippelmutanten *sep1 sep2 sep3*. En enkelmutant för godtycklig *SEPALLATA*-gen har ingen större fenotypisk effekt, vilket tyder på att de tre generna är redundanta. Detta innebär att det inte blir någon skillnad i funktionaliteten förrän alla tre generna är inaktiva (Pelaz *et al.* 2000).

Ditta *et al.* (2004) visade senare att en fjärde *SEP*-gen finns, nämligen *SEPALLATA 4*. De visade att blomorganen i kvadrupelmutanten *sep1 sep2 sep3 sep4* konverterades till blad. De visade även att *SEP3*-genen verkade vara den starkaste transkriptionella aktivatorn, genom att undersöka mutanter homozygota för *sep1* och *sep2* men heterozygot för *sep3*. Dessa mutanter bildade en nästan normal blomma, medan en blomma med genotypen *sep1 sep2 sep3* inte utvecklade några blomorgan alls, förutom foderbladlika strukturer (Pelaz *et al.* 2000; Ditta *et al.* 2004). Trippelmutanten *sep1 sep2 sep4* visar inte några direkta störningar i blomutvecklingen (Ditta *et al.* 2004). *SEP*-generna är alltså redundanta för blomorganens identitet, vilket kan konstateras i och med att kvadrupelmutanten inte har några normala blomorgan utan bara bladliknande organ i alla fyra kransar (Pelaz *et al.* 2000; Ditta *et al.* 2004).

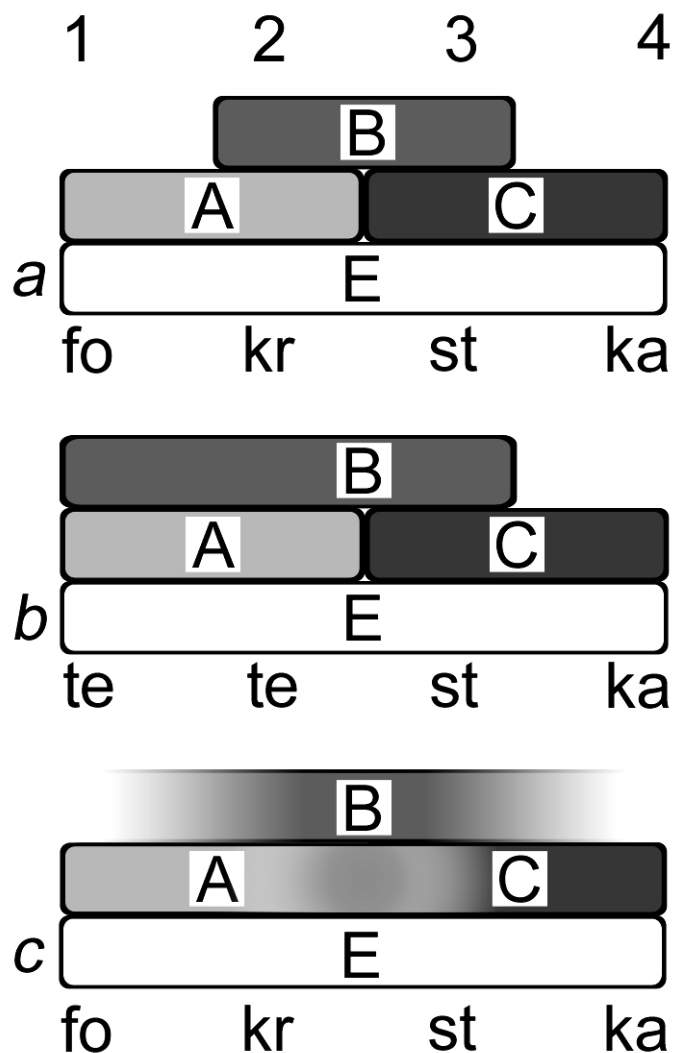
De olika *SEPALLATA*-generna tillhör alla en grupp som kallas *E*-gener och i och med att de är nödvändiga för bildandet av själva blomman ingår de i ytterligare en variant av ABC-modellen, nämligen ABCE-modellen (figur 4a). Den modellen är vida accepterad i och med att man har hittat homologer till *SEPALLATA*-generna i många olika växtgrupper (Soltis *et al.* 2007).

Modifierade ABC-modeller blir aktuella

I vissa arter inom eudikotyledonfamiljen Ranunculaceae (smörblommeväxter) (för fylogeni se figur 5) verkar olika genduplikationshändelser förändrat både utseende och egenskaper i blomman (Kramer *et al.* 2003). I den första kransen i blomman har smörblommeväxterna foderblad som ser ut som typiska kronblad. Dessa kallas ändå för foderblad i och med deras position och utveckling. I den andra kransen har många växter i familjen Ranunculaceae kronblad som starkt påminner om ståndare. De ståndarlika kronbladen är sterila, medan de riktiga ståndarna som sitter i kransen innanför är fertila. De flesta arter inom familjen Ranunculaceae är dock mer lika *Arabidopsis* och *Antirrhinum*, med fotosyntetiserande foderblad, färggranna kronblad och typiska ståndare och karpeller (Kramer *et al.* 2003).

Även bland monokotyledonerna (figur 5) finns det några grupper av växter vars blomorganisation skiljer sig från växtmodellorganismerna *Arabidopsis* och *Antirrhinum*. En av dem är familjen Liliaceae (liljeväxter), där flertalet arter har nästan identiska kronbladlika organ, så kallade kalkblad (eng. tepal), i de yttersta två kransarna (Kanno *et al.* 2003). För att förklara detta utseende hos bland annat tulpaner har en modifierad ABC-modell utvecklats (figur 4b), där *B*-genen är aktiv även i den yttersta kransen och ger tulpanen (med flera) sina kalkblad. Kanno *et al.* (2003) undersökte om *A*- och *B*-generna i tulpan uttrycktes i krans 1, 2 och 3 för att se om denna modifierade modell verkade stämma och

kunde visa att så var fallet.



Figur 4 *a*, Vanlig ABC-modell där *E*-genen har tagits med i beräkningen. *b*, "Sliding boundary"-modellen som förklarar utseendet hos exempelvis liljeväxter och smörblommeväxter, som har kalkblad (tepaler) eller kronbladlika foderblad i första kranzen. *c*, "Fading borders"-modellen som förklarar den gradvisa övergången mellan blomorganen i vissa basala angiospermer. Omritad efter Soltis *et al.* (2007).

ABC-homologer i andra blomväxtfamiljer

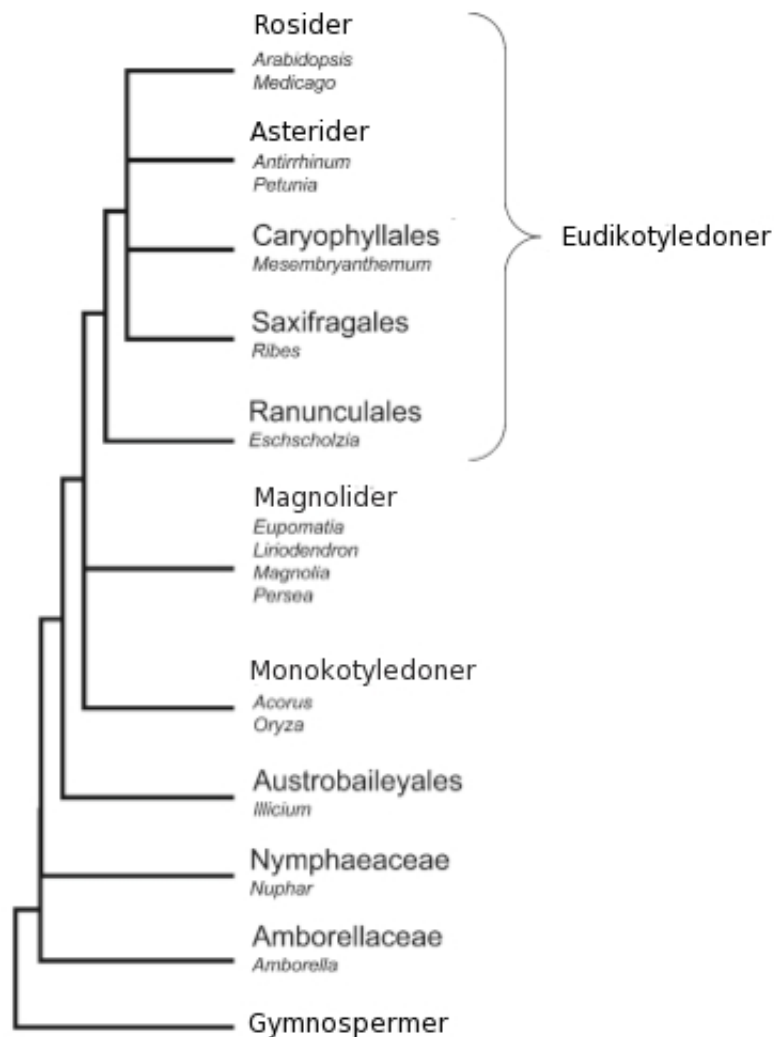
Homologer till de flesta MADS-boxgener som är inblandade i blomningen har hittats i de mest basala angiospermerna såväl som i basala eudikotyledoner och högre eudikotyledoner.

Fylogenetiska analyser av MADS-boxgener har visat att duplikationer av dessa gener har spelat stor roll för den diversitet som finns idag (Soltis *et al.* 2007). MADS-boxgener har hittats hos i stort sett alla undersökta organismer och dessa gener generellt verkar ha olika uppgifter för organismens utveckling (Messenguy & Dubois 2003). Att de har hittats i så många olika organismgrupper är inte så konstigt, då MADS-boxgenerna delades upp i två stora släktlinjer redan innan växter och djur blev två olika riken (Alvarez-Buylla *et al.* 2000).

Sedan dess verkar det som att generna har duplicerats flera gånger, bland annat dupliceringen som ledde till att två gener med *B*-funktion (*AP3* och *PI* och deras homologer) finns (Kim *et*

al. 2000). Denna duplikation skedde för ungefär 260 miljoner år sedan, alltså cirka 100 miljoner år före de äldsta fossila angiospermerna. Detta betyder dock inte att kronblad, som dessa två gener kodar för, uppstod direkt efter duplikationshändelsen. Däremot kan dessa gener ha kodat för kronbladslänkande, pollinatörsattraherande organ redan då (Kim *et al.* 2004).

I basala angiospermer, till exempel *Amborella*, näckrosväxter och växter inom ordningen Austrobaileyales (figur 5), har *B*- och *C*-generna ett mindre tydligt uttryck än i *Arabidopsis* och *Antirrhinum*, där *B*-generna enbart uttrycks i kronblad och ståndare och *C*-gener enbart i ståndare och karpeller. I vissa ovan nämnda basala angiospermer har blomorganen ett spiralformat arrangemang utan tydliga gränser mellan de olika organen (Buzgo *et al.* 2004). Fading borders-modellen (figur 4c) är en modell som skapats för att beskriva hur blommans utveckling ser ut hos till exempel *Amborella*. De gradvisa övergångarna mellan blommans olika organ beror på en gradient av uttryckta geners produkter. Ett svagt uttryck av en gen överlappar ofta med uttrycket från en annan gen i närliggande celler. Denna överlappning skapar organ som morfologiskt ligger mittemellan två organtyper och förklarar morfologin hos *Amborella*, vars blomma består av organ som är av svårbestämbar karaktär (Kim *et al.* 2005).



Figur 5 Angiospermernas fylogeni med gymnospermer som utgrupp. Exempelsläkten är utmärkta. Omritad efter Zahn *et al.* (2005).

Homologer till *SEPALATA*-gener har hittats i *Amborella trichopoda* samt i näckrosväxten *Nuphar advena* (Zahn *et al.* 2005). *Amborella*, *Nuphar* och *Illicium* (en växt inom Austrobaileyales) tillhör alla de mest basala angiospermerna, som tros vara systergrupp till alla andra nu levande angiospermer (Kim *et al.* 2005). Inte bara *ABC*-gener har hittats i andra växter än *Arabidopsis* och *Antirrhinum*. *SEPALATA*-homologer har även hittats i *Persea americana* (avokado), magnoliaväxten *Liriodendron tulipifera* (tulpanträd), monokotyledonen *Acorus americanus* och smörblommeväxten *Eschscholzia californica* (sömmtuta) (Zahn *et al.* 2005). Ingen av dessa växter tillhör gruppen eudikotyledoner, vilket visar att fyndet av *E*-gener inte är något unikt för högre angiospermer.

ABC-homologer i gymnospermer

Tandre *et al.* (1995) visade att tre stycken gener som är homologa till de gener som kontrollerar blomutveckling i angiospermer även finns i gran (*Picea abies*), en gymnosperm. De hittade de tre generna *DAL1*, *DAL2* och *DAL3* (*DEFICIENS-A GAMOUS-LIKE 1,2,3*). Dessa tre gener är alltså de första MADS-boxgenerna i icke-blommade fröväxter som hittats. Sundström *et al.* (1999) visade att homologer till *B*-generna i angiospermer även finns i gran. En förmodad gymnosperm-unik MADS-boxgen (*DAL10*) som uttrycks i han- och honkottar hittades av Carlsbecker *et al.* (2003). Några homologer till *SEP*-generna har inte hittats i gymnospermer (Zahn *et al.* 2005).

Diskussion

För att sammanfatta kan man säga att ingen blomväxt är den andra lik. Även om många angiospermgrupper kan ha likheter både morfologiskt och molekylärt skiljer de sig alltid från varandra på ett eller annat sätt. Den stora diversitet som finns hos angiospermer idag beror nästan enbart på det som gör angiospermerna unika, nämligen dess reproduktionsorgan blomman. Att angiospermerna är så oerhört dominanta inom växtriket med sina 300 000 arter (Raven *et al.* 2005), tros till stor del bero på olika genduplikationer som har skett, framförallt hos MADS-boxgener (Soltis *et al.* 2007). Duplikation ger generellt stor variation, då en dubbel uppsättning av en gen ger redundans och på så sätt möjlighet för en av generna att evolvera fritt utan att för den skull påverka funktionen hos växten (Pinyopich *et al.* 2003).

Blommans utveckling är en avancerad process som är essentiell att förstå om man vill förstå angiospermernas uppkomst och senare också erövringen av växtriket (Soltis *et al.* 2007). *ABC*-modellen är ett enkelt sätt att förklara den komplicerade processen som blomformationen är. Detta är troligen dess syfte också, i och med att själva modellen liknar *ABC*-klossar som barn leker med. *ABC*-modellen lades fram i sin första, ursprungliga form år 1988 av Haughn & Somerville (tabell 1). Modellen med klossarna som vi känner den idag lades fram av Coen & Meyerowitz (1991).

De allra första varianterna av *ABC*-modellen byggde på studier av de avlägset besläktade eudikotyledonerna *Arabidopsis thaliana* och *Antirrhinum majus* (Weigel & Meyerowitz 1994). Under åren som har gått har modellen blivit mer specifik, fler gener och mekanismer har upptäckts och förståelsen för de genetiska interaktionerna i blomman har ökat. Generna som jag har valt att ta upp i denna uppsats är dels några av de tidigast studerade och dels några ganska nyligen upptäckta. Mutanterna visar tydligt vilket organ som är defekt eller saknas och därifrån kan man få förståelse för vilken gen som slagits ut och därefter kartlägga det.

Arabidopsis och *Antirrhinum* är rent morfologiskt två ganska olika växter. *Arabidopsis* är en liten, oansenlig växt som de flesta inte skulle lägga märke till. Blomman är bara några

millimeter stor och vit till färgen. *Antirrhinum* däremot är en större, uppseendeväckande växt som finns i flertalet färger och planteras ofta i trädgårdar (Coen & Meyerowitz 1991). Molekylärt däremot är de ganska lika. Generna som styr blommans utveckling, alltså organidentitetsgenerna, har hittats i båda växterna och är dessutom homologa (tabell 2) (Weigel & Meyerowitz 1994, Keck *et al.* 2003). ABC-modellen baseras på organidentitetsgenernas uttryck och studier av deras mutanter, vilket gör att det är viktigt att känna till dem för att förstå ABC-modellen fullt ut.

A-generna *APETALA 1* och *SQUAMOSA* är homologer och dessutom ser mutanterna ganska lika ut, alltså har de i princip samma funktioner i växten (Huijser *et al.* 1992; Bowman *et al.* 1993). *APETALA 2* och dess motsvarigheter *LIPLESS1* och *LIPLESS2* är homologer och A-gener även de, men utöver det är likheterna inte lika stora. *AP2* interagerar med C-genen *AGAMOUS*, då de negativt reglerar varandras uttryck i de egna kransarna, men *LIP1* och *LIP2* har inte alls samma samverkan med motsvarande C-gen, *PLENA*, i *Antirrhinum* (Bowman *et al.* 1991; Keck *et al.* 2003). B-generna *APETALA 3* och *PISTILLATA* respektive *DEFICIENS* och *GLOBOSA* är homologer och mycket lika i *Arabidopsis* och *Antirrhinum* (Bowman *et al.* 1989). *AGAMOUS* och *PLENA* är homologa C-gener och bådas mutantfenotyper har liknande uttryck, vilket innebär att de har i stort sett samma uppgift i växten (Drews *et al.* 1991). Den största skillnaden mellan dessa gener är att *AG* och *AP2* motverkar varandra, medan *PLE* inte regleras alls av *LIP1* och *LIP2* (Keck *et al.* 2003).

Det som är gemensamt för alla ABC-gener, med undantag för *AP2*, *LIP1* och *LIP2*, är att de alla är MADS-boxgener (Weigel & Meyerowitz 1994; Rounsley *et al.* 1995; Soltis *et al.* 2006). MADS-boxen har varit till stor hjälp för att hitta homologer och besläktade gener i andra angiospermer, bland annat i olika eudikotyledoner, monokotyledoner, magnolider, basala angiospermer och gymnospermer (Colombo *et al.* 1995; Zahn *et al.* 2005; Dreni *et al.* 2007).

Den vanliga ABC-modellen fungerar bra för att på grundläggande nivå beskriva hur blomformationen kontrolleras av ABC-generna, men då endast i *Arabidopsis* och *Antirrhinum*. Naturligtvis är modellen applicerbar även på andra arters blomutveckling, men det är viktigt att det tydligt framgår att denna modell varken förklarar allt eller fungerar på alla arter. Två anledningar till att ABC-modellen som den ser ut i sin enklaste form (figur 3) inte skulle fungera skulle vara upptäckten av D- och E-gener. D-gener, som hittats i bland annat *Petunia*, ris och *Arabidopsis*, kontrollerar bildningen av fröämnet (Colombo *et al.* 1995; Pinyopich *et al.* 2003; Dreni *et al.* 2007).

D-generna i *Arabidopsis* är nära besläktade med C-genen *AGAMOUS* och D-generna och *AG* verkar dessutom vara redundanta för fröämnesbildningen (Pinyopich *et al.* 2003). Detta gör att det inte specifikt går att säga att D-generna bildar fröämnet och C-generna bildar karpellen, vilket gör att en ABCD-modell är diskuterbar. Det skulle ju kunna vara så att D-generna har motsvarigheter som till exempel är nödvändiga för att bilda mikrosporangier i blommans ståndare. Skulle det tas hänsyn till alla sådana gener som är inblandade i blommans utveckling, vilket naturligtvis är oerhört många, kommer modellen till slut bli orimligt komplicerad.

ABCE-modellen är baserad på att E-generna krävs för att A-, B- och C-generna överhuvudtaget ska kunna fungera (figur 4a). E-generna *SEPALLATA 1* – *SEPALLATA 4* i *Arabidopsis* krävs för att en normal blomma ska utvecklas (Pelaz *et al.* 2000; Ditta *et al.* 2004). Homologer har hittats i de flesta andra arter (Soltis *et al.* 2007) vilket gör att denna

modell är mer använd. ABCE-modellen känns mer trovärdig för att *E*-generna verkligen har visats vara helt nödvändiga för bildandet av en blomma och också för att homologer har identifierats i så många olika arter. Dock kan man ju alltid diskutera om till exempel *LEAFY* skulle kunna klassas som en form av *E*-gen, i och med att *lfy*-mutanter inte bildar några blommor (Haughn & Somerville 1988). Det faktum att *SEPALATA*-gener främjar bildandet av alla blomorgan kombinerat med frånvaron av *SEP*-gener i gymnospermer visar att dessa gener kan ha spelat en viktig, kanske till och med avgörande, roll i blommans uppkomst (Zahn *et al.* 2005).

Ännu finns mycket att lära om blommans utveckling och angiospermernas uppkomst, men med denna uppsats har jag kunnat konstatera att ABC-modellen inte är så enkel som den verkar vid första anblicken och att hur vi människor än försöker få naturens mönster att passa in i våra ramar kommer det aldrig finnas någon modell som fungerar för allt. ABC-modellen fungerar bra som en grundläggande modell för att beskriva blommans utveckling i bland annat *Arabidopsis* och *Antirrhinum*, men vill man ha en modell för basala angiospermer eller växter som har blommor som avviker från strukturen hos *Arabidopsis* och *Antirrhinum* behöver andra modeller tas till. Sliding boundary-modellen och fading borders-modellen är exempel på sådana reviderade ABC-modeller som jag tycker fungerar bra. I framtiden tror jag att ett ännu större fokus kommer att ligga på att studera blomningsmekanismer på molekylär nivå hos basala angiospermer och gymnospermer. I och med att blomman är det som är unikt för den artrikaste växtgruppen på jorden (Raven *et al.* 2005) finns mycket att lära sig om angiospermers uppkomst bara genom att lära sig om blomman.

Tack

Ett stort tack till min handledare Annelie Carlsbecker för ovärderliga råd och stora fackkunskaper! Jag vill tacka mina medstudenter Anna Gellerbring, Elin Nannstedt, Emmy Borgmästars och David Kosek för den fantastiska återkoppling jag fått, samt Adam Ekholm för stöd och tips. Mest av allt vill jag tacka min Erika Modig för hjälpen med figurerna, korrekturläsningen och framförallt för all uppmuntran.

Referenser

- Alvarez-Buylla ER, Pelaz S, Liljegren SJ, Gold SE, Burgeff C, Ditta GS, de Pouplana LR, Martinez-Castilla L, Yanofsky MF. An ancestral MADS-box gene duplication occurred before the divergence of plants and animals. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **97**: 5328-5333.
- Bell CD, Soltis DE, Soltis PS. 2005. The age of the angiosperms: a molecular timescale without a clock. *Evolution* **59**: 1245-1258.
- Bowman JL, Smyth DR, Meyerowitz EM. 1989. Genes directing flower development in *Arabidopsis*. *The Plant Cell* **1**: 37-52.
- Bowman JL, Smyth DR, Meyerowitz EM. 1991. Genetic interactions among floral homeotic genes of *Arabidopsis*. *Development* **112**: 1-20.
- Bowman JL, Alvarez J, Weigel D, Meyerowitz EM, Smyth DR. 1993. Control of flower development in *Arabidopsis thaliana* by *APETALA 1* and interacting genes. *Development* **119**: 721-743.
- Buzgo M, Soltis PS, Soltis DE. 2004 Floral developmental morphology of *Amborella trichopoda* (Amborellaceae). *International Journal of Plant Sciences* **165**: 925-947.
- Campbell NA, Reece JB, Urry LA, Cain ML, Wasserman SA, Minorsky PV, Jackson RB. 2008. *Biology*. 8:e uppl. Pearson Education.

- Carlsbecker A, Sundström J, Tandré K, Englund M, Kvarnheden A, Johanson U, Engström P. 2003. The *DAL10* gene from Norway spruce (*Picea abies*) belongs to a potentially gymnosperm-specific subclass of MADS-box genes and is specifically active in seed cones and pollen cones. *Evolution & Development* **5**: 551-561.
- Causier B, Bradley D, Cook H, Davies B. 2009. Conserved intragenic elements were critical for the evolution of the floral C-function. *The Plant Journal* **58**: 41-52.
- Coen ES, Meyerowitz EM. 1991. The war of the whorls: genetic interactions controlling flower development. *Nature* **353**: 31-37.
- Colombo L, Franken J, Koetje E, van Went J, Dons HJM, Angenent GC, van Tunen AJ. 1995. The petunia MADS box gene *FBP11* determines ovule identity. *The Plant Cell* **7**: 1859-1868.
- Colombo L, Battaglia R, Kater MM. 2008. *Arabidopsis* ovule development and its evolutionary conservation. *Trends in Plant Science* **13**: 444-450.
- Ditta G, Pinyopich A, Robles P, Pelaz S, Yanofsky MF. 2004. The *SEP4* gene of *Arabidopsis thaliana* functions in floral organs and meristem identity. *Current Biology* **14**: 1935-1940.
- Doyle JA. 2006. Seed ferns and the origin of angiosperms. *The Journal of the Torrey Botanical Society* **133**: 169-209.
- Dreni L, Jacchia S, Fornara F, Fornari M, Ouwerekerk PBF, An G, Colombo L, Kater MM. 2007. The D-lineage MADS-box gene *OsMADS13* controls ovule identity in rice. *The Plant Journal* **52**: 690-699.
- Drews GN, Bowman JL, Meyerowitz EM. 1991. Negative regulation of the *Arabidopsis* homeotic gene *AGAMOUS* by the *APETALA2* product. *Cell* **65**: 991-1002.
- Grandi V, Gregis V, Kater MM. 2012. Uncovering genetic and molecular interactions among floral meristem identity genes in *Arabidopsis thaliana*. *The Plant Journal* **69**: 881-893.
- Haughn GW, Somerville CR. 1988. Genetic control of morphogenesis in *Arabidopsis*. *Developmental Genetics* **9**: 73-89.
- Huijser P, Klein J, Lönning W-E, Meijer H, Saedler H, Sommer H. 1992. Bracteomania, an inflorescence anomaly, is caused by the loss of function of the MADS-box gene *squamosa* in *Antirrhinum majus*. *The European Molecular Biology Organization Journal* **11**: 1239-1249.
- Kanno A, Saeki H, Kameya T, Saedler H, Theissen G. 2003. Heterotopic expression of class B floral homeotic genes supports a modifier ABC model for tulip (*Tulipa gesneriana*). *Plant Molecular Biology* **52**: 831-841.
- Kaufmann K, Melzer R, Theissen G. 2004. MIKC-type MADS-domain proteins: structural modularity, protein interactions and network evolution in land plants. *Gene* **347**: 183-198.
- Keck E, McSteen P, Carpenter R, Coen E. 2003. Separation of genetic functions controlling organ identity in flowers. *The European Molecular Biology Organization Journal* **22**: 1058-1066.
- Kim S, Yoo M-J, Albert VA, Farris JS, Soltis PS, Soltis DE. 2004. Phylogeny and diversification of B-function MADS-box genes in angiosperms: evolutionary and functional implications of a 260-million year old duplication. *American Journal of Botany* **91**: 2102-2118.
- Kim S, Koh J, Yoo M-J, Kong H, Hu Y, Ma H, Soltis PS, Soltis DE. 2005. Expression of floral MADS-box genes in basal angiosperms: implications for the evolution of floral regulators. *The Plant Journal* **43**: 724-744.
- Kramer EM, Di Stilio VS, Schlüter PM. 2003. Complex patterns of gene duplication in the *APETALA3* and *PISTILLATA* lineages of the Ranunculaceae. *International Journal of Plant Sciences* **164**: 1-11.

- Kramer EM, Jaramillo MA, Di Stilio VS. 2004. Patterns of gene duplication and functional evolution during the diversification of the *AGAMOUS* subfamily of MADS box genes in angiosperms. *Genetics* **166**: 1011-1023.
- Messenguy F, Dubois E. 2003. Role of MADS box proteins and their cofactors in combinatorial control of gene expression and cell development. *Gene* **316**: 1-21.
- Nationalencyklopedin. 2011. In situ-hybridisering. WWW-dokument 2012-05-11: <http://www.ne.se/in-situ-hybridisering>. Hämtad 2012-05-11.
- Pelaz S, Ditta GS, Baumann E, Wisman E, Yanofsky MF. 2000. B and C floral organ identity functions require *SEPALLATA* MADS-box genes. *Nature* **405**: 200-203.
- Pinyopich A, Ditta GS, Savidge B, Liljegren SJ, Baumann E, Wisman E, Yanofsky MF. 2003. Assessing the redundancy of MADS-box genes during carpel and ovule development. *Nature* **424**: 85-88.
- Raven H, Evert RF, Eichhorn SE. 2005. *Biology of plants*. 7:e uppl. W. H. Freeman and Company, New York.
- Rounsley SD, Ditta GD, Yanofsky MF. 1995. Diverse roles for MADS box genes in *Arabidopsis* development. *The Plant Cell* **7**: 1259-1269.
- Schwarz-Sommer Z, Huijser P, Nacken W, Saedler H, Sommer H. 1990. Genetic control of flower development by homeotic genes in *Antirrhinum majus*. *Science* **250**: 931-936.
- Searl I, Coupland G. 2004. Induction of flowering by seasonal changes in photoperiod. *The European Molecular Biology Organization Journal* **23**: 1217-1222.
- Soltis PS, Soltis DE, Kim S, Chanderbali A, Buzgo M. 2006. Expression of floral regulators in basal angiosperms and the origin and evolution of ABC-function. *Advances in Botanical Research* **44**: 483-506.
- Soltis DE, Ma H, Frohlich MW, Soltis PS, Albert VA, Oppenheimer DG, Altman NS, dePamphilis C, Leebens-Mack J. 2007. The floral genome: an evolutionary history of gene duplication and shifting patterns of gene expression. *Trends in Plant Science* **12**: 358-367.
- Sundström J, Carlsbecker A, Svensson ME, Svenson M, Johanson U, Theissen G, Engström P. 1999. MADS-box genes active in developing pollen cones of Norway spruce (*Picea abies*) are homologous to the B-class floral homeotic genes in angiosperms. *Developmental Genetics* **25**: 253-266.
- Tandre K, Albert VA, Sundås A, Engström P. 1995. Conifer homologues to genes that control floral development in angiosperms. *Plant Molecular Biology* **27**: 67-78.
- Theissen G, Becker A, Di Rosa A, Kanno A, Kim JT, Münster T, Winter K, Saedler H. 2000. A short history of MADS-box genes in plants. *Plant Molecular Biology* **42**: 115-149.
- Theissen G. 2001. Development of floral organ identity: stories from the MADS house. *Current Opinion in Plant Biology* **4**: 75-85.
- Weigel D, Alvarez J, Smyth DR, Yanofsky MF, Meyerowitz EM. 1992. *LEAFY* controls floral meristem identity in *Arabidopsis*. *Cell* **69**: 843-859.
- Weigel D, Meyerowitz EM. 1994. The ABCs of floral homeotic genes. *Cell* **78**: 203-209.
- Zahn LM, Kong H, Leebens-Mack JH, Kim S, Soltis PS, Landherr LL, Soltis DE, dePamphilis CW, Ma H. 2005. The evolution of the *SEPALLATA* subfamily of MADS-box genes: a preangiosperm origin with multiple duplications throughout angiosperm history. *Genetics* **169**: 2209-2223.