

ARTÍCULO DE REVISIÓN

Genes involucrados en el desarrollo foliar de *Jatropha curcas*

Adriana Sánchez-Gutiérrez, Eber Rojas-Salmerón, Miguel Salvador-Figueroa*

Instituto de Biociencias, Universidad Autónoma de Chiapas. Tapachula, Chiapas, México.

Resumen

Jatropha curcas L. es una planta de la familia *Euphorbiaceae* cuyas semillas poseen alto contenido de aceite, el cual representa una fuente de energía alternativa. Además, es de rápido crecimiento y se adapta a diversas condiciones ambientales. Dado que la hoja es el órgano responsable de funciones vitales que determinarán la vida y productividad de la planta, comprender los mecanismos moleculares involucrados en el desarrollo foliar, permitirá el desarrollo de métodos adecuados para optimizar su producción y mejorar su resistencia en diferentes condiciones ambientales. A continuación, se abordarán aspectos moleculares involucrados en el desarrollo de las hojas de *J. curcas*. La formación de los primordios foliares inicia en los laterales del meristemo apical del brote (por sus siglas en inglés, SAM), posteriormente se establecen los ejes abaxial-adaxial, proximal-distal, medio-lateral, y finalmente el crecimiento intercalar. Esta revisión está enfocada en los procesos iniciales de la formación de las hojas. Entre los genes involucrados en dichos procesos descritos para *J. curcas* se encuentran, WUS, CLV1, CLV3, ARF y KNOXI (STM, KNAT1/2/6), KNOXI (STM, KNAT1/2/6), AS1/2, CUC, BOP, LOB, PIN1, miR164 y GA20OX, YAB (YAB1/2/3/5, CRC), HDZIPIII (PHB, REV, ATHB8, ATHB15), ZPR, SDN, miR166, AGO1/7/10 y SDN3/5, los cuales son abordados en distinto grado.

Palabras clave:

Abaxial-adaxial
Iniciación de la hoja
Meristemo apical del brote (SAM)
Proximal-distal
Regulación molecular

Keywords:

Abaxial-adaxial
Leaf initiation
Shoot Apical Meristem (SAM)
Proximal-distal
Molecular regulation

Genes involved in leaf development of *Jatropha curcas*

Abstract

Jatropha curcas L. is a plant from the *Euphorbiaceae* family whose seeds have a high oil content, which represents an alternative energy source. In addition, it is fast growing and adapts to various environmental conditions. Because the leaf is the organ responsible for vital functions that will determine the life and productivity of the plant, understanding the molecular mechanisms involved in leaf development will allow the development of appropriate methods to optimize its production and improve its resistance in different environmental conditions. Next, molecular aspects involved in the development of *J. curcas* leaves are addressed. The formation of leaf primordia begins on the sides of the shoot apical meristem (SAM), subsequently the abaxial-adaxial, proximal-distal, medio-lateral axes and finally intercalary growth are established. This review focuses on the initial processes of leaf formation. Among the genes involved in these processes described for *J. curcas* are WUS, CLV1, CLV3, ARF and KNOXI (STM, KNAT1/2/6), KNOXI (STM, KNAT1/2/6), AS1/2, CUC, BOP, LOB, PIN1, miR164 and GA20OX, YAB (YAB1/2/3/5, CRC), HDZIPIII (PHB, REV, ATHB8, ATHB15), ZPR, SDN, miR166, AGO1/7/10 and SDN3/5, which are addressed at different level.

* Autor para correspondencia:

Instituto de Biociencias,
Universidad Autónoma de Chiapas.
Boulevard Príncipe Akishino
sin número, Colonia
Solidaridad 2000, CP.
30798.
Tapachula, Chiapas, México.
Teléfono: + 52 9626427972.
Correo-electrónico:
miguel.salvador@unach.mx

1. Introducción

La hoja es el órgano responsable de la fotosíntesis, respiración, regulación de la temperatura, sobrevivencia y productividad de la planta, además, contribuyen al flujo de nutrientes y a su estado nutricional (Jiajia et al., 2020; Omidbakhshfard et al., 2018). Estudios realizados en diversas plantas demuestran que el área foliar, la forma de las hojas y la tasa de fotosíntesis son determinantes en la productividad. En este sentido, Jiajia et al. (2020) reportaron que una hoja con forma “ideal” puede mejorar significativamente la producción de arroz. Además, el área de las hojas puede ser un parámetro para predecir de manera parcial el crecimiento general de la planta (Weraduwage et al., 2015). Koester et al. (2014) reportan que mejorando la captura de luz a través de la hoja se puede influir de manera positiva en el rendimiento de los cultivos. Por otro lado, en álamos, se reportó que los clones de mejor desempeño (Raspalje y Beaupré) fueron aquellos con hojas más grandes, alto índice de área foliar y altas tasas de fotosíntesis (Barigah et al., 1994). Por lo tanto, comprender el origen y formación de las hojas permite la posibilidad de mejorar los cultivos, optimizar la productividad de la planta y aumentar la resistencia a las condiciones ambientales.

Las plantas expresan hojas de diferentes formas y tamaños (Hajheidari et al., 2019; Zhang et al., 2020), a pesar de ello muestran patrones comunes en las redes de genes involucradas en cada etapa del desarrollo. Este proceso de desarrollo se ajusta según la especie, la etapa y las circunstancias ambientales (Li et al., 2020; Vasco y Ambrose, 2020). El desarrollo de la hoja en plantas dicotiledóneas es un proceso que involucra interacciones complejas, una multitud de vías reguladoras genéticas, hormonales, nutricionales y físicas como la luz y la temperatura (Brunkard et al., 2020; Muszynski et al., 2020; Schenkels et al., 2020; Testone et al., 2019). La mayoría de la información disponible sobre los mecanismos moleculares involucrados en la formación de las hojas está centrada en la planta modelo *Arabidopsis thaliana* y es escasa en otras especies, más aún en especies leñosas como *Jatropha curcas*. *Jatropha curcas* es un árbol perenne de la familia Euphorbiaceae. Es nativa de Mesoamérica y actualmente cultivada en regiones tropicales y subtropicales del mundo (Adriano-Anaya et al., 2016; Kumar et al., 2017; Ovando-Medina et al., 2011). Sus semillas representan una fuente de energía alternativa prometedora debido a su alto contenido de aceite, además la planta es de rápido crecimiento y se adapta a diversos ambientes (Ha et al., 2019). *J. curcas* aún está en proceso de domesticación y muchos aspectos de su biología de desarrollo y de los mecanismos moleculares implicados en ello no han sido del todo estudiados. Las características del desarrollo vegetativo son importantes para la productividad de las plantas y, se ha reportado alto nivel de variación genética en los rasgos vegetativos de accesiones de *J. curcas*; entre ellos el área foliar, peso de la hoja, tasa de fotosíntesis y altura de la planta, siendo las accesiones centroamericanas las que presentan niveles más altos de

variación genética (Montes Osorio et al., 2014; Saadaoui et al., 2015).

Como antes se mencionó, la información respecto al desarrollo foliar de *J. curcas* es escasa, y la información disponible sobre los genes involucrados en el desarrollo foliar de *A. thaliana* que ha sido descritos en *J. curcas*, está enfocada principalmente en el papel de estos en el florecimiento. La formación de los primordios foliares inicia en los laterales del meristemo apical del brote (por sus siglas en inglés, SAM), posteriormente se establecen los ejes abaxial-adaxial, proximal-distal, medio-lateral, y finalmente el crecimiento intercalar. Por ello el objetivo de esta revisión es discutir la regulación de los genes involucrados en la iniciación, y el establecimiento de los ejes abaxial-adaxial, y proximal-distal del desarrollo de las hojas con enfoque en *J. curcas*.

2. Meristemo Apical del Brote (SAM)

Los órganos y tejidos de las plantas, se producen a partir de células madre pluripotentes ubicadas en las puntas de crecimiento, es decir, en SAM y en el meristemo apical de la raíz (por sus siglas en inglés, RAM) (Li et al., 2017; Wein et al., 2020). El SAM, es la fuente de todos los órganos de la superficie, mientras que, del RAM, se forman los órganos subterráneos. SAM contiene células pluripotentes que se dividen mitóticamente, pequeñas y casi esféricas, con un citoplasma denso y relativamente pocas vacuolas pequeñas (Dolzblasz et al., 2018; Kosentka et al., 2019)

El SAM tiene forma anticlinal, y está estructurado en diferentes zonas (Figura 1), zona central (CZ), zona periférica (PZ), centro organizador (OC), zona de costillas (RZ) y capas celulares (L1-L3) (Mandel et al., 2016; Swid et al., 2018). En CZ la división celular es menos frecuente, y actúa como un conjunto de células indeterminadas e indiferenciadas. En PZ las células se dividen con mayor frecuencia y se incorporan a los primordios de las hojas. En RZ se forma el cuerpo del tallo. La capa más externa (L1), comprende células epidérmicas que se dividen solo anticlinalmente, además, sirve como conducto para el transporte de auxinas y para que los patrones filotácticos se formen (Mandel et al., 2016). Las células de las capas internas L2 y L3 se dividen tanto anticlinal como periclinalmente y dan lugar a los tejidos internos de las hojas y el tallo (Alvarez et al., 2016).

A nivel de regulación genética en SAM, se sabe que en *Arabidopsis*, los genes de la familia WUSCHEL (WUS) se expresan en el OC, regulando la generación de células madre en los meristemos del brote y las flores. La proteína WUS se mueve de manera simplástica a través de plasmodesmos hacia el dominio suprayacente (la CZ) para encausar el destino de las células madre (Gaillochet y Lohmann, 2015). WUS promueve la actividad de las células madre, sin embargo, CLAVATA3 (CLV3) la suprime. El mecanismo implica que WUS activa directa o indirectamente la transcripción del gen que codifica CLV3, este péptido corto que es reconocido en el medio extracelular por CLAVATA1

(CLV1)/CLAVATA2 (CLV2) envía señales al promotor de WUS para reprimir su transcripción. A su vez, CLV3, Homeodominio-Leucina Zipper Clase III (HDZIP III) y ERECTA (ER) regulan el tamaño, la organización y la morfología del meristemo. CLV3 restringe la expansión del meristemo a lo largo del eje apical-basal, mientras que las vías de HDZIPIII y ER restringen la expansión lateral del meristemo (Mandel et al., 2016). Se ha reportado que las fitohormonas auxinas y citoquininas juegan un papel determinante en la proliferación y diferenciación celular (Skoog y Miller, 1957; Zhao et al., 2010). El dominio de señalización de citoquinina abarca el OC y las capas de células vecinas, donde la citoquinina promueve la expresión de WUS (Snipes et al., 2018).

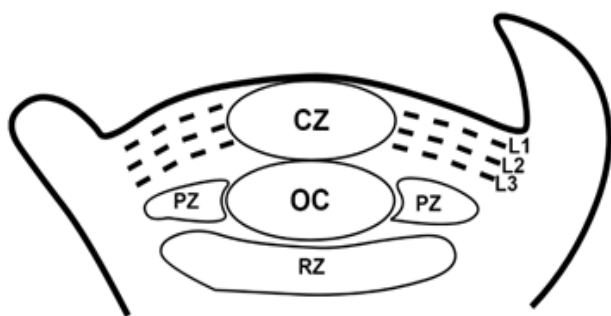


Figura 1. Estructura del meristemo apical del brote (SAM).

KNOXI (KNOTTED-LIKE HOMEODOMAIN Class I) es una familia de genes reportada en *A. thaliana* que incluye: SHOOTMERISTEMLESS (STM), BREVIPEDICELLUS (BP, también conocido como KNAT1), KNOTTED1-like *Arabidopsis thaliana* 2 (KNAT2) y KNAT6 (Hay y Tsiantis, 2010). Las células madre se mantienen en un estado indiferenciado en todo el SAM por la actividad de KNOXI STM. Además, la señal CLV3 también se transmite a través de la actividad cooperativa del complejo proteico del receptor CLV2 / CORYNE (CRN) y a través de la RECEPTOR-LIKE PROTEIN KINASE 2 (RPK2), que en conjunto delimitan tres vías paralelas que median la comunicación de CZ a OC (Gaillochet y Lohmann, 2015). Se sabe que KNOXI STM regula la producción de citoquininas activando la expresión de ISOPENTENYL-TRANSFERASE (IPT7). A su vez, WUS facilita la señalización de citoquininas reprimiendo directamente la expresión de Type-A ARABIDOPSIS RESPONSE REGULATOR (ARR), ARR7 y ARR15 (Adibi et al., 2016; Gaillochet et al., 2015), mientras que ARR7 actúa como un regulador negativo de la señalización de citoquininas (Lee et al., 2008).

La sinergia de la auxina con la citoquinina promueve la actividad de las células madre en el centro del meristemo para equilibrar la formación de órganos con la actividad pluripotente. Las señales de auxina a través del factor de transcripción (FT) de AUXIN RESPONSE FACTOR (ARF) y MONOPTEROS (MP) reprimen directamente la expresión

de ARR7 y ARR15, mejorando así la salida de señalización de citoquininas y por lo tanto la expresión de WUS (Gaillochet y Lohmann, 2015) (Figura 2).

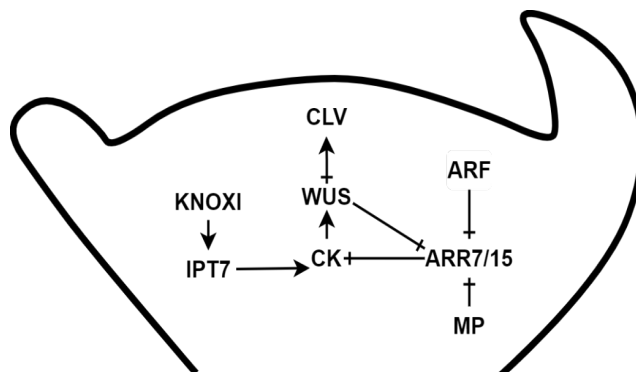


Figura 1. Redes en SAM. Regulación positiva (→). Regulación negativa (⊖).

3. Iniciación de la formación de la hoja

Las células que se convertirán en hojas se aglomeran en PZ. Posteriormente se originan los primordios foliares (P1, P2, P3, según vayan originándose). Después comienza el crecimiento y se establecen los ejes Abaxial-Adaxial y Proximal-Distal. Luego inicia el crecimiento de la lámina de la hoja en los ejes medio-lateral. Finalmente ocurre el crecimiento intercalar múltiples direcciones por toda la hoja. Estos son los pasos del desarrollo de la hoja en dicotiledóneas y puede variar dependiendo de la especie (Du et al., 2018; Li et al., 2017; Merelo et al., 2017; Swid et al., 2018)

Los máximos de auxina ("Aux", en la Figura 3) determinan los sitios de iniciación del primordio en los laterales del SAM. Además, la capa L1 permite el transporte de auxinas y que los patrones de filotaxis se formen en la superficie del SAM (Mandel et al., 2016). PAT (Polar Auxin Transport) establece los máximos de auxina mediante las proteínas transmembranales PINFORMED1 (PIN1), las cuales tienen un papel crucial en el transporte polar de auxinas (Adamowski y Friml, 2015), solo las células PZ que se superponen con los máximos periódicos de auxina están designadas para convertirse en hojas.

El aumento en la concentración de auxina reprime los genes KNOXI, lo cual induce el crecimiento de los promordios (Du et al., 2018; Fritz et al., 2018). El mantenimiento del estado reprimido de los genes KNOXI en el primordio de la hoja depende de los factores de transcripción del dominio ARP MYB, que reciben el nombre de ASYMMETRIC LEAF1 (AS1) en *Arabidopsis*, ROUGH SHEATH2 (RS2) en maíz y PHANTASTICA (PHAN) en *Antirrhinum* (Byrne et al., 2000; Timmermans et al., 1999; Tsiantis et al., 1999).

Otras fitohormonas están relacionadas con el desarrollo de las hojas. Las Citoquininas (CK) son hormonas vegetales con funciones en el desarrollo, la resistencia al estrés (Antoniadi et al., 2020), además de tener un importante papel durante la iniciación foliar y el mantenimiento de SAM (Gordon et al., 2009; Kurakawa et al., 2007; Werner et al., 2003). La

especificación de la iniciación foliar implica equilibrio y retroalimentación entre auxinas y citoquininas (Bar y Ori, 2014). El gen IPT7 (ISOPENTENYL-TRANSFERASE 7) está involucrado en la biosíntesis de citoquininas (Yanai et al., 2005). En *A. thaliana*, KNOXI regula positivamente a IPT7 dando como resultado la expresión de las CK. Esta vía es dependiente de KNOXI, aunque puede haber otras vías independientes de KNOXI.

Las giberelinas (GA) son fitohormonas que influyen en el crecimiento de la planta, y hay evidencias de su participación en el desarrollo de las hojas (Claeys et al., 2014). GIBBERELLIN 20-OXIDASE 1 (GA20ox1, también conocido como ATGA20OX1), gen de biosíntesis de GA, codifica GIBBERELLIN 20-OXIDASE (GA20ox), una enzima responsable de la biosíntesis de la GA (Nam et al., 2017). KNOXI inhibe directamente el gen de biosíntesis GA20ox1, para reducir los niveles de GA, y en otra vía, de manera indirecta, activa el gen catabólico GA2ox1 (GIBBERELLIN 2-OXIDASE 1) (Bolduc y Hake, 2009). La familia GA2ox en *A. thaliana*, contiene al menos cuatro genes: ATGA2OX1, ATGA2OX2, ATGA2OX3 y ATGA2OX4. ATGA2OX2 y ATGA2OX4 se expresan en la base de SAM y en los primordios foliares en desarrollo. KNOXI, regula negativamente la síntesis de GA, a través de la actividad de las CK. Como se describe previamente, el complejo KNOXI STM induce la biosíntesis de CK, las cuales son necesarias para activar la expresión de ATGA2OX2 (Jasinski et al., 2005).

Otros elementos involucrados en la regulación del desarrollo foliar son los micro-RNA (miRNA), pequeños RNA de aproximadamente 21nt que regulan la expresión génica a nivel post-transcripcional (Zeng et al., 2009). El gen miR164 codifica un microRNA, que entre otras funciones, se dirige a CUC2 para modular el dentado del margen de la hoja (Nikovics et al., 2006). La familia de genes CUC (CUP-SHAPED COTYLEDON) incluye a CUC1, CUC2 y CUC3. CUC2 también se expresa en el límite entre SAM y los primordios foliares. KNOXI mediante STM activa directamente la expresión de CUC1 (Hibara et al., 2003; Ishida et al., 2000; Spinelli et al., 2011; Takada et al., 2001). Tanto CUC1 y CUC2, son regulados negativamente por miR164. Se sugiere la posibilidad de que KNOXI y CUC se retroalimenten entre sí (Du et al., 2018)

El gen LATERAL ORGAN BOUNDARIES (LOB) codifica el FT LOB que establece el límite entre SAM y los órganos laterales iniciadores. LOB es regulado positivamente por el complejo AS1/2 (ASYMMETRIC LEAVES 1/2) (Bell et al., 2012; Shuai et al., 2002). Del mismo modo, BOP1/2 (BLADE ON PETIOLE 1/2) regula positivamente a LOB al inducir su transcripción (Ha et al., 2007). BOP1, un gen que codifica una proteína de dominio BTB (Broad-Complex/Tramtrack/Bric-a-brac) /POZ (Pox virus/Zinc finger) con repeticiones de Anquirina, se expresa en el primordio de la hoja joven. Además, transcripciones de BOP1 se han localizado en la base de los cotiledones en desarrollo cerca del SAM (Ha et al., 2004). BOP2

interacciona y parece ser genéticamente redundante con BOP1, en conjunto regulan la morfogénesis de la hoja, la flor y el fruto (Hepworth y Pautot, 2015; Khan et al., 2014). KNOXI está involucrado con BOP y AS1/2 en un circuito de retroalimentación negativa. KNOXI STM, es regulado negativamente por BOP1/2 (Ha et al., 2003), y su vez, este reprime la expresión de BOP1/2 para establecer un meristemo apical de brote embrionario funcional (Jun et al., 2010). Por otro lado, BOP1/2 induce la transcripción de AS2 (Jun et al., 2010), lo que permite la formación del complejo AS1/AS2 el cual reprime la expresión de KNOXI (KNAT1 y KNAT2) (Guo et al., 2008; Machida et al., 2015). Finalmente, KNOXI STM regula también negativamente a AS1 (Byrne et al., 2000, 2002; Scofield et al., 2013).

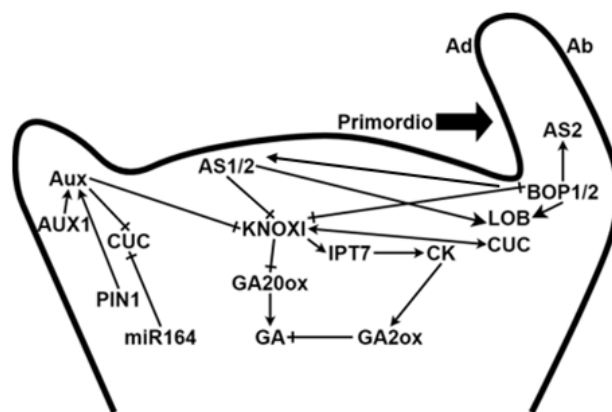


Figura 2. Regulación de la iniciación de la formación de la hoja. Regulación positiva (→). Regulación negativa (⊣).

4. Establecimiento de los ejes Adaxial-Abaxial

El establecimiento de los ejes Adaxial-Abaxial inicia con la separación de los primordios del SAM. La región más cercana a SAM se denomina adaxial y se convertirá en la parte superior de la hoja y la más alejada se denomina abaxial y se convertirá en la parte inferior de la hoja. Las interacciones entre los genes que regulan los patrones Adaxial-Abaxial están descritas de la siguiente manera: el FT HDZIPIII promueven el destino de las células adaxiales, y los FTs KANADI (KAN) y YABBY (YAB) promueven el destino de las células abaxiales (Fritz et al., 2018; Satterlee y Scanlon, 2019; Yang et al., 2019).

HDZIPIII contiene 5 genes en *Arabidopsis*: PHABULOSA (PHB), PHAVOLUTA (PHV), REVOLUTA (REV), ARABIDOPSIS THALIANA HOMEBOX 8 (ATHB8) y ATHB15 (también conocido como CORONA <CNA>). PHB, PHV y REV pertenecen a un grupo que se expresa en el dominio adaxial de los primordios foliares en desarrollo, en la zona central de la SAM y en el polo xilema de la vasculatura, mientras que ATHB8 y ATHB15 se expresan exclusivamente en tejidos vasculares (Yamaguchi et al., 2012). Los miR165/166 interacciona con ARGONAUTE 10 (AGO10) y como resultado regulan de manera negativa la transcripción de HDZIPIII (PHV, PHB y REV) (Emery et al.,

2003; Tatematsu et al., 2015; Zhou et al., 2015). Los miR165/166 se expresan en el dominio abaxial de la hoja, mientras que los genes de ARGONAUTE 1 (AGO1), AGO7 y AGO10 se expresan en el lado adaxial de la hoja. Tanto AGO1 y AGO10 tiene afinidad de unión a miR165/166, sin embargo, AGO10 tiene mayor afinidad. AGO7 actúa de manera sinérgica con AS2 para promover el destino de las células adaxiales. El equilibrio de miR165/166 se mantiene por medio de la actividad degradadora de SMALL RNA DEGRADING NUCLEASE 1 (SDN1) y SMALL RNA DEGRADING NUCLEASE 2 (SDN2). Por otro lado, HDZIPIII también es reprimido por las proteínas LITTLE ZIPPER (ZPR), las cuales se localizan en la zona adaxial de los primordios foliares (Fritz et al., 2018; Satterlee y Scanlon, 2019; Yang et al., 2019).

La identidad de la zona abaxial es establecida por los genes KAN y YAB. YAB es una familia de genes que incluye al menos seis miembros: YAB1 (<AT2G45190> también conocida como ABNORMAL FLORAL ORGANS <AFO>, o FILAMENTOUS FLOWER <FIL>), YAB2, YAB3, YAB5, INO (INNER NO OUTER) y CRC (CRABS CLAW) (Bowman, 2000; Siegfried et al., 1999). Los genes YAB tienen un papel importante en el inicio y desarrollo de las hojas y los órganos derivados de las hojas en diversas angiospermas. Suprimen la expresión de genes específicos de meristemas en los primordios de las hojas, regulan el establecimiento de la polaridad abaxial-adaxial de las hojas, el inicio del meristemo marginal y la diferenciación del floema en las venas de las hojas, por ejemplo, YAB1/2/3/5 marca el dominio abaxial de la hoja en desarrollo (Romanova et al., 2021). Además, YAB1 regula positivamente a KAN1, ARF4 y AS1 (Bonaccorso et al., 2012). YAB1/3 es regulado negativamente por BOP1/2 (C. M. Ha et al., 2010). También se observa regulación positiva por parte de KAN al activar a YAB (Chitwood et al., 2007; Yamaguchi et al., 2012; Yang et al., 2018).

KAN es miembro de la familia GARP de factores de transcripción, y es clave para la formación del meristemo, la identidad abaxial y el crecimiento de las hojas en *A. thaliana* (Huang et al., 2014). KAN tiene cuatro parálogos (KAN1-4) en *A. thaliana*, aunque KAN1 y KAN2 intervienen específicamente para determinar la polaridad abaxial de la hoja, los cuatro están involucrados en la determinación adecuada de la polaridad de los órganos (Zumajo-Cardona et al., 2019). KAN interacciona con HDZIPIII y AS1/2 y en ambos casos la interacción es una retroalimentación negativa. KAN restringe la expresión de AS2 al dominio adaxial a través de una interacción represiva directa (Ram et al., 2020; Zumajo-Cardona et al., 2019). KAN restringe a los FT HDZIPIII (PHB, PHV y REV) (Emery et al., 2003). La interacción de KAN y AS1/2 interviene en la polaridad de la hoja.

AS1/2 reprime a KAN2, ARF3/4, YAB5 y a miR166a (Husbands et al., 2015; Iwakawa et al., 2007; Iwasaki et al., 2013). Además, AS1/2 activa indirectamente a miR390 para reprimir a ARF3/4 (Iwasaki et al., 2013). miR390 tiene como

objetivo TAS3 (trans-acting small interfering RNA3); la expresión de TAS3 resulta en la biogénesis de tasiRNA (trans-acting small interfering RNA), a su vez, tasiRNA regula negativamente a ARF3/4 para regular la identidad abaxial de la hoja (Allen et al., 2005; Husbands et al., 2015; Luong et al., 2018; Machida et al., 2015; Matsumura et al., 2016; Pekker et al., 2005).

La hormona vegetal auxina está involucrada en patrón de las hojas a lo largo del eje adaxial-abaxial. KAN1 es un represor transcripcional que regula la biosíntesis, transporte y señalización de la auxina. Los genes relacionados con auxinas están regulados por KAN1 y REV. REV activa los genes relacionados con la auxina inicialmente y KAN1 funciona de manera antagónica a REV en la regulación de un grupo común de objetivos (Huang et al., 2014; Merelo et al., 2017; Ram et al., 2020) (Figura 4.)

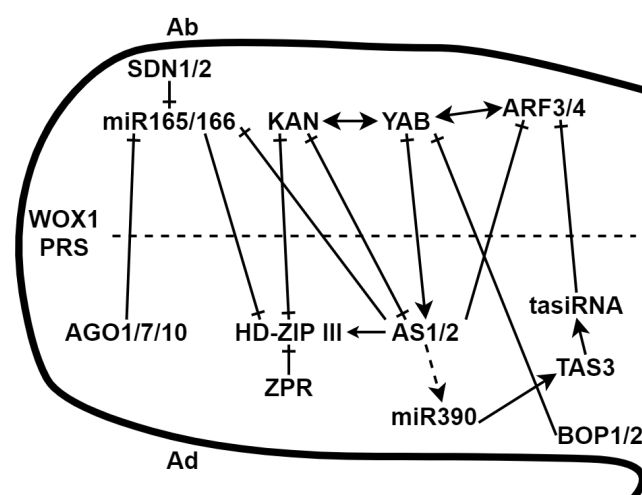


Figura 3. Establecimiento de los ejes adaxial-abaxial. Regulación positiva (→). Regulación negativa (⊖). Regulación positiva indirecta (--->)

5. Genes involucrados en el desarrollo foliar de *Jatropha curcas*

En este sentido, la información hasta ahora conocida de lo que sucede en *J. curcas* aun es escasa. Zhang et al. (2014), identificaron en *J. curcas*, la expresión génica de supuestos DEGs (Differentially expressed genes) en hojas, los cuáles podrían estar involucrados en el desarrollo foliar: ARF, Receptor protein kinase CLAVATA1 precursor, KNAT, YAB2, ARF IAA1, ARF4, Auxin-responsive protein IAA27, homeobox protein y homeobox transcription factor.

Por su parte, Wang et al. (2012) aislaron 52 miRNA (JcumiR001-JcumiR052) de hojas y semillas en *J. curcas*. Seis resultaron homólogos de miRNA ya conocidos, mientras que 46 fueron novedosos. De estos, 24 fueron detectados exclusivamente en hojas. Uno de los objetivos identificados de JcumiR004, es el gen homólogo ARF7. Además, se encontró que JcumiR004 puede afectar la composición del aceite de la hoja de *J. curcas* (Wang et al., 2012). Dado que el principal interés en esta planta es la

calidad y cantidad de aceite que produce y que pudiera utilizarse en la generación de biocombustibles, resulta interesante investigar qué genes regulados por JcumiR004 podrían estar involucrados tanto en el desarrollo foliar como en la composición del aceite.

Sun et al. (2017), reportaron que JcARF19 está presente en *J. curcas* y es un modulador positivo en sentido ascendente en la señalización de auxinas y además puede controlar el tamaño de los órganos de la planta. Plantas tratadas con agrobacterias que contenían vectores VIGS de JcARF19 expresaron hojas nuevas más pequeñas y distintas que las plantas control. También determinaron que JcARF19 era esencial para el proceso adecuado de transducción de señales mediado por auxinas en las células foliares de *Jatropha*. Es importante destacar que la sobreexpresión transgénica de JcARF19 aumentó significativamente el tamaño de la semilla y el rendimiento de la semilla en plantas de *A. thaliana* y *J. curcas* (Sun et al., 2017).

Zeng et al. (2009), reportaron 23 familias de miRNA que están involucradas en el desarrollo de 4 especies de *Euphorbiaceae* (*Ricinus communis*, *Jatropha curcas*, *Manihot esculenta* y *Hevea brasiliensis*). Los miRNA relacionados con la señalización de auxinas (familias miR160, miR164 y miR167) intervienen en la morfología floral y foliar, así como en la formación de raíces y brotes. miR164 tiene funciones en la formación de límites de órganos/iniciación del meristemo apical del brote (SAM). miR165/166 regula la polaridad de los órganos. miR172 y miR159 juegan un papel en la identidad del órgano floral y el desarrollo reproductivo y miR319 está relacionado con la formación de hojas arrugadas. Recientemente, Tang et al. (2020) identificaron 12 genes WOX en *J. curcas*. JcWOX3, JcWOX7 y JcWOX12 se expresaron altamente en semillas. En hojas, JcWOX6 se expresó levemente, JcWOX5 y JcWOX12 se expresaron moderadamente y JcWOX8 fuertemente, los cuales pudieran estar relacionado con la morfogénesis de las hojas.

Por otro lado, se identificó el homólogo de PIN1 (AT1G73590) en *J. curcas*, el cual en *Arabidopsis* está involucrado en la regulación de la iniciación del desarrollo foliar, mediante la inducción de la biogénesis y señalización de las auxinas (Chen et al., 2017). Otros genes homólogos que en *Arabidopsis* participan en distintos momentos del desarrollo foliar, han sido identificados en *J. curcas*, cuyas funciones estudiadas están principalmente asociadas al desarrollo floral. JcKNAT6, controla el desarrollo floral y está involucrado en la diferenciación sexual de flores de *J. curcas* (Chen et al., 2017). Los homólogos JcWOX3, JcYAB1, JcYAB3, JcARF3, JcARF4, JcAS1, JcAS2, JcCUC2, JcCUC3, JcMP, JcPIN1, JcREV, JcWUS, JcSTM están implicados en el desarrollo de las inflorescencias. Mientras que los genes JcGA2OX2, JcGA2OX4, JcGA2OX5 están involucrados en la vía de señalización y metabolismo de GA (Chen et al., 2017), JcAux/IAA1 y JcARF, genes de respuesta primarios/tempranos a las auxinas consisten, están involucrada en el desarrollo del saco

embrionario. JcARF6 junto con JcARF8 regulan la elongación del tallo de la inflorescencia, elongación del filamento del estambre, dehiscencia de las anteras, elongación de las papilas estigmáticas, la maduración del gineceo y la apertura de las yemas florales (Xu et al., 2016). Además, genes homólogos de CLV1 en *J. curcas*: el Unigene4053_S7 está implicado en la diferenciación del estambre, mientras que el Unigene19315_S7, está involucrado en el desarrollo del saco embrionario (Xu et al., 2016).

6. Conclusión

La comprensión de las redes involucradas en el desarrollo de la hoja de *Jatropha curcas* ha tenido pocos avances. En esta revisión se tomaron como base los conocimientos que se tienen a la fecha del desarrollo de la hoja en la planta modelo *Arabidopsis thaliana*, y mostramos los genes que se han identificado en *Jatropha curcas* y que pudieran estar relacionados con el desarrollo foliar. Dado que el principal interés en esta planta es el aceite que produce y su potencial para utilizarse en la generación de biocombustibles, genes como JcumiR004, JcumiR164, JcWOX12, JcWOX8, las familias ARF y CUC, y los relacionados con la síntesis de fitohormonas como citoquinas y giberelinas, podrían tomarse en cuenta en futuros estudios debido a su probable relación tanto con el desarrollo de las hojas como con la síntesis de aceite y el desarrollo de las flores, procesos que impactan en la tanto en la cantidad y calidad de semillas que la planta produce.

Debido a que el conocimiento sobre cómo estos genes están involucrados en las redes reguladoras del desarrollo de la hoja aún es limitado para *J. curcas*, creemos que lo expuesto en este documento, puede ayudar a la planificación de futuras investigaciones.

Conflicto de intereses

Los autores declaran no tener ningún conflicto de intereses

Referencias

- Adamowski M, Friml J. 2015. PIN-dependent auxin transport: Action, regulation, and evolution. *Plant Cell* 27(1): 20–32.
- Adibi M, Yoshida S, Weijers D, Fleck C. 2016. Centering the organizing center in the *Arabidopsis thaliana* shoot apical meristem by a combination of cytokinin signaling and self-organization. *Plos One* 11(2): e0147830.
- Adriano-Anaya ML, Pérez-Castillo E, Salvador-Figueroa M, Ruiz-González S, Vázquez-Ovando A, Grajales-Conesa J, Ovando-Medina I. 2016. Sex expression and floral diversity in *Jatropha curcas*: A population study in its center of origin. *PeerJ* 4: e2071.
- Ali S, Khan N, Xie L. 2020. Molecular and hormonal regulation of leaf morphogenesis in *Arabidopsis*. *International Journal of Molecular Sciences* 21(14): 5132.
- Allen E, Xie Z, Gustafson AM, Carrington JC. 2005. microRNA-

- directed phasing during trans-acting siRNA biogenesis in plants. *Cell* 121(2): 207-221.
- Alvarez JP, Furumizu C, Efroni I, Eshed Y, Bowman JL. 2016. Active suppression of a leaf meristem orchestrates determinate leaf growth. *ELife* 5: e15023.
- Antoniadi I, Novák O, Gelová Z, Johnson A, Plíhal O, Simerský R, Mík V, Vain T, Mateo-Bonmatí E, Karady M, Pernisová M, Plačková L, Opassathian K, Hejátko J, Robert S, Friml J, Doležal K, Ljung K, Turnbull C. 2020. Cell-surface receptors enable perception of extracellular cytokinins. *Nature Communications* 11(1): 4284.
- Barigah TS, Saugier B, Mousseau M, Guittet J, Ceulemans R. 1994. Photosynthesis, leaf area and productivity of 5 poplar clones during their establishment year. *Annales Des Sciences Forestieres* 51(6): 613-625.
- Bell EM, Lin W, Husbands AY, Yu L, Jaganatha V, Jablonska B, Mangeon A, Neff MM, Girke T, Springer PS. 2012. Arabidopsis lateral organ boundaries negatively regulates brassinosteroid accumulation to limit growth in organ boundaries. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 109(51): 21146-21151.
- Bolduc N, Hake S. 2009. The maize transcription factor KNOTTED1 directly regulates the gibberellin catabolism gene *ga2ox1*. *The Plant Cell* 21(6): 1647-1658.
- Bonaccorso O, Lee JE, Puaah L, Scutt CP, Golz JF. 2012. FILAMENTOUS FLOWER controls lateral organ development by acting as both an activator and a repressor. *BMC Plant Biology* 12: 176.
- Bowman JL. 2000. The YABBY gene family and abaxial cell fate. *Current Opinion in Plant Biology* 3(1): 17-22.
- Brunkard JO, Xu M, Regina-Scarpin M, Chatterjee S, Shemyakina EA, Goodman HM, Zambryski P. 2020. TOR dynamically regulates plant cell-cell transport. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 117(9): 5049-5058.
- Byrne ME, Barley R, Curtis M, Arroyo JM, Dunham M, Hudson A, Martienssen RA. 2000. Asymmetric leaves1 mediates leaf patterning and stem cell function in Arabidopsis. *Nature* 408(6815): 967-971.
- Byrne ME, Simorowski J, Martienssen RA. 2002. ASYMMETRIC LEAVES1 reveals knox gene redundancy in Arabidopsis. *Development* 129(8): 1957-1965.
- Chen MS, Pan BZ, Fu Q, Tao YB, Martínez-Herrera J, Niu L, Ni J, Dong Y, Zhao ML, Xu ZF. 2017. Comparative transcriptome analysis between gynoeious and monoecious plants identifies regulatory networks controlling sex determination in *Jatropha curcas*. *Frontiers in Plant Science* 7: 1953
- Chen MS, Zhao ML, Wang GJ, He HY, Bai X, Pan BZ, Fu QT, Tao YB, Tang MY, Martínez-Herrera J, Xu ZF. 2019. Transcriptome analysis of two inflorescence branching mutants reveals cytokinin is an important regulator in controlling inflorescence architecture in the woody plant *Jatropha curcas*. *BMC Plant Biology* 19(1): 468.
- Chitwood DH, Guo M, Nogueira FTS, Timmermans MCP. 2007. Establishing leaf polarity: the role of small RNAs and positional signals in the shoot apex. *Development* 134(5): 813-823.
- Claeys H, De Bodt S, Inzé D. 2014. Gibberellins and DELLAs: Central nodes in growth regulatory networks. *Trends in Plant Science* 19(4): 231-239.
- Dolzbłasz A, Gola EM, Sokołowska K, Smakowska-Luzan E, Twardawska A, Janska H. 2018. Impairment of meristem proliferation in plants lacking the mitochondrial protease AtFTSH4. *International Journal of Molecular Sciences* 19(3): 853.
- Du F, Guan C, Jiao Y. 2018. Molecular mechanisms of leaf morphogenesis. *Molecular Plant* 11(9): 1117-1134.
- Emery JF, Floyd SK, Alvarez J, Eshed Y, Hawker NP, Izhaki A, Baum SF, Bowman JL. 2003. Radial patterning of Arabidopsis shoots by class III HD-ZIP and KANADI genes. *Current Biology* 13(20): 1768-1774.
- Fritz MA, Rosa S, Sicard A. 2018. Mechanisms underlying the environmentally induced plasticity of leaf morphology. *Frontiers in Genetics* 9: 478.
- Gaillochet C, Daum G, Lohmann JU. 2015. O Cell, Where Art Thou? The mechanisms of shoot meristem patterning. *Current Opinion in Plant Biology* 23: 91-97.
- Gaillochet C, Lohmann JU. 2015. The never-ending story: From pluripotency to plant developmental plasticity. *Development* 142(13): 2237-2249.
- Guo M, Thomas J, Collins G, Timmermans MCP. 2008. Direct repression of KNOX loci by the ASYMMETRIC LEAVES1 complex of Arabidopsis. *Plant Cell* 20(1): 48-58.
- Ha CM, Jun JH, Fletcher JC. 2010. Control of arabidopsis leaf morphogenesis through regulation of the YABBY and KNOX families of transcription factors. *Genetics* 186(1): 197-206.
- Ha CM, Jun JH, Nam HG, Fletcher JC. 2004. BLADE-ON-PETIOLE1 encodes a BTB/POZ domain protein required for leaf morphogenesis in *Arabidopsis thaliana*. *Plant and Cell Physiology* 45(10): 1361-1370.
- Ha CM, Jun JH, Nam HG, Fletcher JC. 2007. BLADE-ON-PETIOLE 1 and 2 control Arabidopsis lateral organ fate through regulation of LOB domain and adaxial-abaxial polarity genes. *The Plant Cell* 19(6): 1809-1825.
- Ha CM, Kim GT, Kim BC, Jun JH, Soh MS, Ueno Y, Machida Y, Tsukaya H, Nam HG. 2003. The BLADE-ON-PETIOLE 1 gene controls leaf pattern formation through the modulation of meristematic activity in Arabidopsis. *Development* 130(1): 161-172.
- Ha J, Shim S, Lee T, Kang YJ, Hwang WJ, Jeong H, Laosatit K, Lee J, Kim SK, Satyawand D, Lestari P, Yoon MY, Kim MY, Chitkineni A, Tanya P, Somta P, Srinives P, Varshney RK, Lee SH. 2019. Genome sequence of *Jatropha curcas* L., a non-edible biodiesel plant, provides a resource to improve seed-related traits. *Plant Biotechnology Journal* 17(2): 517-530.
- Hajheidari M, Wang Y, Bhatia N, Vuolo F, Franco-Zorrilla JM, Karady M, Mentink RA, Wu A, Oluwatobi BR, Müller B, Dello-Ioio R, Laurent S, Ljung K, Huijser P, Gan X, Tsiantis M. 2019. Autoregulation of RCO by low-affinity binding modulates cytokinin action and shapes leaf diversity. *Current Biology* 29(24): 4183-4192.
- Hay A, Tsiantis M. 2010. KNOX genes: Versatile regulators of plant development and diversity. *Development* 137(19): 3153-3165.
- Hepworth SR, Pautot VA. 2015. Beyond the divide: Boundaries for patterning and stem cell regulation in plants. *Frontiers in Plant Science* 6: 1052.
- Hibara K, Takada S, Tasaka M. 2003. CUC1 gene activates the expression of SAM-related genes to induce adventitious

- shoot formation. *The Plant Journal* 36(5): 687-696.
- Huang T, Harrar Y, Lin C, Reinhart B, Newell NR, Talavera-Rauh F, Hokin SA, Kathryn-Barton M, Kerstetter RA. 2014. *Arabidopsis* KANADII acts as a transcriptional repressor by interacting with a specific cis-element and regulates auxin biosynthesis, transport, and signaling in opposition to HD-ZIPIII factors. *Plant Cell* 26(1): 246-262.
- Husbands AY, Benkovic AH, Nogueira FTS, Lodha M, Timmermans MCP. 2015. The ASYMMETRIC LEAVES complex employs multiple modes of regulation to affect adaxial-abaxial patterning and leaf complexity. *Plant Cell* 27(12): 3321-3335.
- Ishida T, Aida M, Takada S, Tasaka M. 2000. Involvement of CUP-SHAPED COTYLEDON genes in gynoecium and ovule development in *Arabidopsis thaliana*. *Plant and Cell Physiology* 41(1): 60-67.
- Iwakawa H, Iwasaki M, Kojima S, Ueno Y, Soma T, Tanaka H, Semiarti E, Machida Y, Machida C. 2007. Expression of the ASYMMETRIC LEAVES2 gene in the adaxial domain of *Arabidopsis* leaves represses cell proliferation in this domain and is critical for the development of properly expanded leaves. *The Plant Journal* 51(2): 173-184.
- Iwasaki M, Takahashi H, Iwakawa H, Nakagawa A, Ishikawa T, Tanaka H, Matsumura Y, Pekker I, Eshed Y, Vial-Pradel S, Ito T, Watanabe Y, Ueno Y, Fukazawa H, Kojima S, Machida Y, Machida C. 2013. Dual regulation of ETTIN (ARF3) gene expression by AS1-AS2, which maintains the DNA methylation level, is involved in stabilization of leaf adaxial-abaxial partitioning in *Arabidopsis*. *Development* 140(9): 1958-1969.
- Jasinski S, Piazza P, Craft J, Hay A, Woolley L, Rieu I, Phillips A, Hedden P, Tsiantis M. 2005. KNOX action in *Arabidopsis* is mediated by coordinate regulation of cytokinin and gibberellin activities. *Current Biology* 15(17): 1560-1565.
- Jiajia W, Jing X, Qian Q, Guangheng Z. 2020a. Development of rice leaves: How histocytes modulate leaf polarity establishment. *Rice Science* 27(6): 468-479.
- Jun JH, Ha CM, Fletcher JC. 2010. BLADE-ON-PETIOLE1 coordinates organ determinacy and axial polarity in *Arabidopsis* by directly activating ASYMMETRIC LEAVES2. *Plant Cell* 22(1): 62-76.
- Kawade K, Tanimoto H, Horiguchi G, Tsukaya H. 2017. Spatially different tissue-scale diffusivity shapes ANGUSTIFOLIA3 gradient in growing leaves. *Biophysical Journal* 113(5): 1109-1120.
- Khan M, Xu H, Hepworth SR. 2014. BLADE-ON-PETIOLE genes: Setting boundaries in development and defense. *Plant Science* 215-216: 157-171.
- Koester RP, Skoneczka JA, Cary TR, Diers BW, Ainsworth EA. 2014. Historical gains in soybean (*Glycine max* Merr.) seed yield are driven by linear increases in light interception, energy conversion, and partitioning efficiencies. *Journal of Experimental Botany* 65(12): 3311-3321.
- Kosentka PZ, Overholt A, Maradiaga R, Mitoubi O, Shpak ED. 2019. EPFL signals in the boundary region of the SAM restrict its size and promote leaf initiation. *Plant Physiology* 179(1): 265-279.
- Kumar S, Sreeharsha RV, Mudalkar S, Sarashetti PM, Reddy AR. 2017. Molecular insights into photosynthesis and carbohydrate metabolism in *Jatropha curcas* grown under elevated CO₂ using transcriptome sequencing and assembly. *Scientific Reports* 7(1): 11066.
- Lee DJ, Kim S, Ha YM, Kim J. 2008. Phosphorylation of *Arabidopsis* response regulator 7 (ARR7) at the putative phospho-accepting site is required for ARR7 to act as a negative regulator of cytokinin signaling. *Planta* 227(3): 577-587.
- Li Xiaojuan Cai W, Liu Y, Li H, Fu L, Liu Z, Xu L, Liu H, Xu T, Xiong Y. 2017. Differential TOR activation and cell proliferation in *Arabidopsis* root and shoot apices. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 114(10): 2765-2770.
- Li Xiaoyu, Zheng Y, Xing Q, Ardiansyah R, Zhou H, Ali S, Jing T, Tian J, Song XS, Li Y, Müller-Xing R. 2020. Ectopic expression of the transcription factor CUC2 restricts growth by cell cycle inhibition in *Arabidopsis* leaves. *Plant Signaling and Behavior* 15(1): 1706024.
- Li Z, Li B, Shen WH, Huang H, Dong A. 2012. TCP transcription factors interact with AS2 in the repression of class-I KNOX genes in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Journal* 71(1): 99-107.
- Luong TQ, Keta S, Asai T, Kojima S, Nakagawa A, Micol JL, Xia S, Machida Y, Machida C. 2018. A genetic link between epigenetic repressor AS1-AS2 and DNA replication factors in establishment of adaxial-abaxial leaf polarity of *Arabidopsis*. *Plant Biotechnology*, 35(1): 39-49.
- Machida C, Nakagawa A, Kojima S, Takahashi H, Machida Y. 2015. The complex of ASYMMETRIC LEAVES (AS) proteins plays a central role in antagonistic interactions of genes for leaf polarity specification in *Arabidopsis*. *Wiley Interdisciplinary Reviews: Developmental Biology* 4(6): 655-671.
- Mandel T, Candela H, Landau U, Asis L, Zelinger E, Carles CC, Williams LE. 2016. Differential regulation of meristem size, morphology and organization by the ERECTA, CLAVATA and class III HD-ZIP pathways. *Development* 143(9): 1612-1622.
- Matsumura Y, Ohbayashi I, Takahashi H, Kojima S, Ishibashi N, Keta S, Nakagawa A, Hayashi R, Sáez-Vázquez J, Echeverría M, Sugiyama M, Nakamura K, Machida C, Machida Y. 2016. A genetic link between epigenetic repressor AS1-AS2 and a putative small subunit processome in leaf polarity establishment of *Arabidopsis*. *Biology Open* 5(7): 942-954.
- Merelo P, Paredes EB, Heisler MG, Wenkel S. 2017. The shady side of leaf development: the role of the REVOLUTA/KANADII module in leaf patterning and auxin-mediated growth promotion. *Current Opinion in Plant Biology* 35: 111-116.
- Montes-Osorio LR, Torres-Salvador AF, Jongschaap REE, Azurdia-Perez CA, Berduo-Sandoval JE, Trindade LM, Visser RGF, van Loo EN. 2014. High level of molecular and phenotypic biodiversity in *Jatropha curcas* from Central America compared to Africa, Asia and South America. *BMC Plant Biology* 14(1): 77.
- Muszynski MG, Moss-Taylor L, Chudalayandi S, Cahill J, Del Valle-Echevarria AR, Alvarez-Castro I, Petefish A, Sakakibara H, Krivosheev DM, Lomin SN, Romanov GA, Thamocharan S, Dam T, Li B, Brugièrè N. 2020. The maize hairy sheath FRAYED1 (HSF1) mutation alters leaf patterning through increased cytokinin signaling. *Plant Cell* 32(5): 1501-1518.

- Nakata M, Matsumoto N, Tsugeki R, Rikirsch E, Laux T, Okada K. 2012. Roles of the middle domain-specific WUSCHEL-RELATED HOMEBOX genes in early development of leaves in Arabidopsis. *Plant Cell* 24(2): 519-535.
- Nam YJ, Herman D, Blomme J, Chae E, Kojima M, Coppens F, Storme V, Van Daele T, Dhondt S, Sakakibara H, Weigel D, Inzé D, Gonzalez N. 2017. Natural variation of molecular and morphological gibberellin responses. *Plant Physiology* 173(1): 703-714.
- Nikovics K, Blein T, Peaucelle A, Ishida T, Morin H, Aida M, Laufs P. 2006. The balance between the MIR164A and CUC2 genes controls leaf margin serration in Arabidopsis. *Plant Cell* 18(11): 2929-2945.
- Noor-Camellia NA, Thohirah LA, Abdullah NAP. 2012. Floral biology, flowering behaviour and fruit set development of *Jatropha curcas* L. in Malaysia. *Pertanika Journal of Tropical Agricultural Science* 35(4): 725-736.
- Omidbakhshfard MA, Fujikura U, Olas JJ, Xue GP, Balazadeh S, Mueller-Roeber B. 2018. GROWTH-REGULATING FACTOR 9 negatively regulates arabidopsis leaf growth by controlling ORG3 and restricting cell proliferation in leaf primordia. *PLoS Genetics* 14(7): e1007484.
- Ovando-Medina I, Espinosa-García FJ, Núñez-Farfán JS, Salvador-Figueroa M. 2011. State of the art of genetic diversity research in *Jatropha curcas*. *Scientific Research and Essays* 6(8): 1709-1719.
- Pekker I, Alvarez JP, Eshed Y. 2005. Auxin response factors mediate Arabidopsis organ asymmetry via modulation of KANADI activity. *Plant Cell* 17(11): 2899-2910.
- Ram H, Sahadevan S, Gale N, Caggiano MP, Yu X, Ohno C, Heisler MG. 2020. An integrated analysis of cell-type specific gene expression reveals genes regulated by REVOLUTA and KANADI1 in the Arabidopsis shoot apical meristem. *PLoS Genetics* 16(4): e1008661.
- Romanova MA, Maksimova AI, Pawlowski K, Voitsekhovskaja OV. 2021. YABBY genes in the development and evolution of land plants. *International Journal of Molecular Sciences* 22(8): 4139.
- Saadaoui E, Martín JJ, Bouazizi R, Romdhane CB, Grira M, Abdelkabar S, Khouja ML, Cervantes E. 2015. Phenotypic variability and seed yield of *Jatropha curcas* L. introduced to tunisia. *Acta Botanica Mexicana* 110: 119-134.
- Sánchez-Gutiérrez A, Ovando-Medina I, Adriano-Anaya L, Vázquez-Ovando A, Salvador-Figueroa M. 2018. Dynamics of miR156 and miR172 involved in the flowering of *Jatropha curcas* L. *Acta Botanica Brasiliica* 32(1): 99-106.
- Satterlee JW, Scanlon MJ. 2019a. Coordination of leaf development across developmental axes. *Plants* 8(10): 433.
- Schenkels L, Saey W, Lauwers A, De Proft MP. 2020. Green light induces shade avoidance to alter plant morphology and increases biomass production in *Ocimum basilicum* L. *Scientia Horticulturae* 261: 109002.
- Scofield S, Dewitte W, Nieuwland J, Murray JAH. 2013. The Arabidopsis homeobox gene SHOOT MERISTEMLESS has cellular and meristem-organisational roles with differential requirements for cytokinin and CYCD3 activity. *The Plant Journal: For Cell and Molecular Biology* 75(1): 53-66.
- Shuai B, Reynaga-Peña CG, Springer PS. 2002. The Lateral Organ Boundaries gene defines a novel, plant-specific gene family. *Plant Physiology* 129(2): 747-761.
- Siegfried KR, Eshed Y, Baum SF, Otsuga D, Drews GN, Bowman JL. 1999. Members of the YABBY gene family specify abaxial cell fate in Arabidopsis. *Development* 126(18): 4117-4128.
- Skoog F, Miller CO. 1957. Chemical regulation of growth and organ formation in plant tissues cultured *in vitro*. *Symposia of the Society for Experimental Biology* 11: 118-130.
- Snipes SA, Rodriguez K, Devries AE, Miyawaki KN, Perales M, Xie M, Reddy GV. 2018. Cytokinin stabilizes WUSCHEL by acting on the protein domains required for nuclear enrichment and transcription. *Plos Genetics* 14(4): e1007351.
- Spinelli SV, Martin AP, Viola IL, Gonzalez DH, Palatnik JF. 2011. A mechanistic link between STM and CUC1 during Arabidopsis development. *Plant Physiology* 156(4): 1894-1904.
- Sun Y, Wang C, Wang N, Jiang X, Mao H, Zhu C, Wen F, Wang X, Lu Z, Yue G, Xu Z, Ye J. 2017. Manipulation of Auxin Response Factor 19 affects seed size in the woody perennial *Jatropha curcas*. *Scientific Reports* 7: 40844
- Swid N, Nevo R, Kiss V, Kapon R, Dagan S, Snir O, Adam Z, Falconet D, Reich Z, Charuvi D. 2018. Differential impacts of FtsZ proteins on plastid division in the shoot apex of Arabidopsis. *Developmental Biology* 441(1): 83-94.
- Takada S, Hibara K, Ishida T, Tasaka M. 2001. The CUP-SHAPED COTYLEDON1 gene of Arabidopsis regulates shoot apical meristem formation. *Development* 128(7): 1127-1135.
- Tang M, Bai X, Niu LJ, Chai X, Chen MS, Xu ZF. 2018. miR172 regulates both vegetative and reproductive development in the perennial woody plant *Jatropha curcas*. *Plant and Cell Physiology* 59(12): 2549-2563.
- Tang Y, Li H, Guan Y, Li S, Xun C, Dong Y, Huo R, Guo Y, Bao X, Pei E, Shen Q, Zhou H, Liao J. 2020. Genome-wide identification of the physic nut WUSCHEL-Related homeobox gene family and functional analysis of the abiotic stress responsive gene JcWOX5. *Frontiers in Genetics* 11: 670.
- Tatematsu K, Toyokura K, Miyashima S, Nakajima K, Okada K. 2015. A molecular mechanism that confines the activity pattern of miR165 in Arabidopsis leaf primordia. *The Plant Journal* 82(4): 596-608.
- Testone G, Baldoni E, Iannelli MA, Nicolodi C, Di Giacomo E, Pietrini F, Mele G, Giannino D, Frugis G. 2019. Transcription factor networks in leaves of cichorium endivia: New insights into the relationship between photosynthesis and leaf development. *Plants* 8(12): 531
- Timmermans MCP, Hudson A, Becraft PW, Nelson T. 1999. ROUGH SHEATH2: A Myb protein that represses KNOX homeobox genes in maize lateral organ primordia. *Science* 284(5411): 151-153.
- Tsiantis M, Schneeberger R, Golz JF, Freeling M, Langdale JA. 1999. The maize rough sheath2 gene and leaf development programs in monocot and dicot plants. *Science* 284(5411): 154-156.
- Vasco A, Ambrose BA. 2020. Simple and divided leaves in ferns: Exploring the genetic basis for leaf morphology differences in the genus *Elaphoglossum* (Dryopteridaceae). *International Journal of Molecular Sciences* 21(15): 5180.

- Vercruyssen L, Verkest A, Gonzalez N, Heyndrickx KS, Eeckhout D, Han SK, Jégu T, Archacki R, Van Leene J, Andriankaja M, De Bodt S, Abeel T, Coppens F, Dhondt S, De Milde L, Vermeersch M, Maleux K, Gevaert K, Jerzmanowski A, Benhamed M, Wagner D, Vandepoele K, De Jaeger G, Inzé D. 2014. ANGUSTIFOLIA3 binds to SWI/SNF chromatin remodeling complexes to regulate transcription during Arabidopsis leaf development. *Plant Cell* 26(1): 210-229.
- Wang CM, Liu P, Sun F, Li L, Liu P, Ye J, Yue GH. 2012. Isolation and identification of miRNAs in *Jatropha curcas*. *International Journal of Biological Sciences* 8(3): 418-429.
- Wein A, Le Gac AL, Laux T. 2020. Stem cell ageing of the root apical meristem of *Arabidopsis thaliana*. *Mechanisms of Ageing and Development* 190: 111313.
- Weraduwege SM, Chen J, Anozie FC, Morales A, Weise SE, Sharkey TD. 2015. The relationship between leaf area growth and biomass accumulation in *Arabidopsis thaliana*. *Frontiers in Plant Science* 6: 167.
- Xu G, Huang J, Yang Y, Yao Y. 2016. Transcriptome analysis of flower sex differentiation in *Jatropha curcas* l. using rna sequencing. *Plos ONE* 11(2): e0145613.
- Yamaguchi T, Nukazuka A, Tsukaya H. 2012. Leaf adaxial-abaxial polarity specification and lamina outgrowth: Evolution and development. *Plant and Cell Physiology* 53(7): 1180-1194.
- Yanai O, Shani E, Dolezal K, Tarkowski P, Sablowski R, Sandberg G, Samach A, Ori N. 2005. Arabidopsis KNOXI proteins activate cytokinin biosynthesis. *Current Biology*, 15(17): 1566-1571.
- Yang T, Wang Y, Teotia S, Wang Z, Shi C, Sun H, Gu Y, Zhang Z, Tang G. 2019. The interaction between miR160 and miR165/166 in the control of leaf development and drought tolerance in Arabidopsis. *Scientific Reports* 9(1): 2832.
- Yang T, Wang Y, Teotia S, Zhang Z, Tang G. 2018. The making of leaves: how small rna networks modulate leaf development. *Frontiers in Plant Science* 9: 824.
- Zeng C, Wang W, Zheng Y, Chen X, Bo W, Song S, Zhang W, Peng M. 2009. Conservation and divergence of microRNAs and their functions in Euphorbiaceae plants. *Nucleic Acids Research* 38(3): 981-995.
- Zhang L, Zhang C, Wu P, Chen Y, Li M, Jiang H, Wu G. 2014. Global analysis of gene expression profiles in physic nut (*Jatropha curcas* L.) seedlings exposed to salt stress. *PLoS ONE* 9(5): e97878.
- Zhang Z, Runions A, Mentink RA, Kierzkowski D, Karady M, Hashemi B, Huijser P, Strauss S, Gan X, Ljung K, Tsiantis M. 2020. A WOX/Auxin biosynthesis module controls growth to shape leaf form. *Current Biology* 30(24): 4857-4868.e6.
- Zhao Z, Andersen SU, Ljung K, Dolezal K, Miotk A, Schultheiss SJ, Lohmann JU. 2010. Hormonal control of the shoot stem-cell niche. *Nature* 465(7301): 1089-1092.
- Zhou Y, Honda M, Zhu H, Zhang Z, Guo X, Li T, Li Z, Peng X, Nakajima K, Duan L, Zhang X. 2015. Spatiotemporal sequestration of miR165/166 by Arabidopsis argonaute10 promotes shoot apical meristem maintenance. *Cell Reports* 10(11): 1819-1827.
- Zumajo-Cardona C, Vasco A, Ambrose BA. 2019. The evolution of the KANADI gene family and leaf development in Lycophytes and Ferns. *Plants* 8(9): 313.