

研究报告 Original Papers

花生开花下针期¹⁴C-生长素的运输与分布

彭琼, 李合松, 张顺超, Mohammed H. Kabir, 黄志刚, 萧浪涛*

湖南农业大学植物激素与生长发育湖南省重点实验室, 长沙410128

摘要: 为研究花生开花下针期生长素在植株中的运输与分布规律, 以‘中花4号’花生为试验材料, 以¹⁴C-IAA为示踪物, 对花生不同部位中¹⁴C-IAA的分布进行放射自显影定位分析, 并利用液体闪烁计数器进行定量检测。结果表明: 涂布于花生主茎顶叶的¹⁴C-IAA在处理48 h后向根和茎中的转运量增加, 向下运输的速率约为5 mm·h⁻¹。通过浸泡处理进入根系的¹⁴C-IAA具有向顶传导的能力, 但在根系中的滞留量较高, 处理24 h时¹⁴C-IAA向地上部分转运的能力较强。涂布于果针着生部位上方茎段的¹⁴C-IAA可同时向上、下两个方向运输, 且处理24 h时运输能力较强。带有果针的花在涂布处理72 h后其¹⁴C-IAA主要向下运输; 而尚未形成果针的花涂布处理后其¹⁴C-IAA运输至不同部位的含量为: 叶>茎>根。

关键词: 同位素示踪; ¹⁴C-IAA; 生长素运输; 开花下针期

Transportation and Distribution of ¹⁴C-Labelled Auxin in the Pegging Stage of Peanut (*Arachis hypogaea* L.)

PENG Qiong, LI He-Song, ZHANG Shun-Chao, Mohammed H. Kabir, HUANG Zhi-Gang, XIAO Lang-Tao*

Hunan Provincial Key Laboratory of Phytohormones and Growth Development, Hunan Agricultural University, Changsha 410128, China

Abstract: In order to reveal the transportation and distribution of ¹⁴C-labelled auxin in different parts at the pegging stage of peanut, ‘Zhonghua 4’ was used as the experimental material by locally applying ¹⁴C-IAA on top leaves, roots, flowers and stem portions below where pegs were originated, the autoradiographs were analysed and the radioactivity in the different parts was determined by using a liquid scintillation counter. The results showed that the ¹⁴C-IAA contents in roots and stems were higher than in leaves at 48 h after the treatment, and the transport rate was approximately 5 mm·h⁻¹ from top leaves to downwards of stems when top leaves were treated. In case of root treatment, ¹⁴C-IAA had a transportation trend upwards. The accumulation of ¹⁴C-IAA in roots was higher than in other parts, moreover the upwards transportation ability of ¹⁴C-IAA was stronger at 24 h after the treatment. Whereas ¹⁴C-IAA applied in the stem portions transported both upwards and downwards simultaneously, and ¹⁴C-IAA content was found to be high in roots, stems and leaves after treated 24 h. The transportation of ¹⁴C-IAA from flowers with pegs was found mainly downwards after treated for 72 h. However the highest content of ¹⁴C-IAA was found in leaves followed by stems and the lowest was in roots in case of ¹⁴C-IAA transportation from flowers without pegs.

Key words: isotopic tracing; ¹⁴C-IAA; auxin transport; pegging stage

生长素(IAA)是最早发现的、在植物中唯一具有极性运输特性的植物激素, 主要合成于具有分生能力的茎尖、幼叶和根等组织器官中(Ljung等2001), 在调节植物从胚胎发生到成熟的生长进程中起着决定性作用(Vanneste和Friml 2009)。

生长素在植物体内主要通过极性和非极性两种运输方式从合成部位运往其他的组织细胞中。植物体胚的发育、顶端分生组织的形成以及叶、根的发生等发育过程均受到生长素流的控制(Teale等2006; 李林川和瞿礼嘉2006)。成熟叶片中

合成的生长素通过韧皮部进行非极性运输, 而极性运输方式使生长素在植株体内形成以器官顶端为中心的浓度梯度, 并维持植物不同组织中的生长素浓度差, 特异性地调控植物器官发生、发育

收稿 2013-01-11 修定 2013-01-25
资助 国家自然科学基金重大研究计划项目(90817101和9111-7006)和湖南农业大学2011年湖南省研究生科研创新项目(CX2011B291)。

* 通讯作者(E-mail: langtaoxiao@163.com; Tel: 0731-84635261)。

和向性反应等生理过程(李俊华和种康2006)。双子叶植物顶端组织输出的生长素通过茎向根部移动,移动的方式具有缓慢、极性运输等特征(Goldsmith 1977; Morris 2000)。近年来,单克隆抗体的免疫定位技术(Moctezuma和Feldman 1999)、人工合成的生长素特异性诱导启动子*DR5* (Aloni等2006; Dubrovsky等2008)及同位素示踪技术(Liu等2010; 冯晓黎2005)等都被应用于IAA运输的研究。通过将*PIN*和*AUX1/LAX*等生长素运输蛋白基因与*GUS*和*GFP*等报告基因融合也可以揭示IAA在茎尖和根尖等部位的流动情况(Prusinkiewicz等2009; Petersson等2009)。

花生(*Arachis hypogaea* L.)具有独特的地上开花、地下结果的遗传特性。花生的开花下针期是花生营养生长向生殖生长转变的关键时期,也是植株体内生长素运输和分布变化最显著的时期(冯啟理和潘瑞焯1989)。此时形成的花生果针(子房与子房柄)具有与根相似的向地性,而植物的向地性反应正是由生长素的不对称分布引起的。因此,探讨花生开花下针期植株体内生长素的运输与分布对研究植物中生长素运输及其在荚果发育中的作用具有参考价值。本文以‘中花4号’花生为试验材料,利用标记合成的 ^{14}C -IAA,采用放射性自显影及液体闪烁测定技术,对花生开花下针期植株体内 ^{14}C -IAA的吸收、运输和分布规律进行研究,从而为揭示花生花针期生长素的运输特性以及利用*PIN*和*AUX/LAX*等IAA运输蛋白的进一步研究提供一定的植株水平的试验依据。

材料与方法

1 试验材料

供试材料为‘中花4号’花生(*Arachis hypogaea* L.),由湖南农业大学旱作研究所李林教授提供。

2 供试仪器和试剂

TRI-CARB 2100TR液体闪烁计数器(美国Packard公司),用于 ^{14}C -IAA示踪剂的检测。 ^{14}C -IAA制剂产自Sigma公司,其比放射性活度为 $0.95 \times 37 \times 10^6 \text{ kBq} \cdot \text{L}^{-1}$ 。常规药品:2,5-二苯基恶唑(PPO)、1,4-双-[2-(5-苯基恶唑)]-苯(POPOP)、乙醇胺、萘、乙二醇乙醚、1,4-二氧六环均产自国药集团化学试剂有限公司。放射自显影胶片来源于上海道鹏生物科技有限公司。

3 试验方法

以开花下针期的盆栽花生植株为试验材料,利用 ^{14}C -IAA分别对花生植株的主茎顶叶、根部、果针着生部位上方的茎段及花器官进行同位素示踪剂的标记,处理一定时间后取样并进行放射自显影及放射性活度测定。所测结果采用Microsoft Excel 2003作图,采用唐启义DPS v7.05数据分析系统进行统计分析。

3.1 植株主茎顶叶的 ^{14}C -IAA标记

利用小毛笔对主茎顶叶均匀涂布1%的Triton X-100溶液后,采用微量进样器将示踪剂饲喂到植株主茎顶叶,所引入的 ^{14}C -IAA放射性活度为74 kBq,在处理部位的下方涂布一圈凡士林,以避免对植株其他部位造成放射性污染,分别于处理后的24和48 h取样,随即用水洗净其表面所粘附的示踪剂,用吸水纸吸去残余水分,将花生植株平铺在具有多层吸水纸的标本夹中,于60 °C干燥箱中烘至恒重,之后固定于纸板上,在暗室条件下置于放有X光胶片的暗匣中开始曝光,30 d(经预备试验后确定的理想曝光时间)后将底片冲洗获得放射自显影片,观察分析 ^{14}C -IAA在花生植株中的运输与分布。将放射性的植株标本按根、茎、叶等部位进行分样、称重、粉碎,采用密闭燃烧法制备其液体闪烁测量样品,利用TRI-CARB 2100TR液体闪烁计数器测定样品的放射性,并作淬灭校正和本底扣除,计数重复3次,所测得的比活度 $[\text{kBq} \cdot \text{mg}^{-1}$ (干样)]乘以各部位的干物质重量(mg)即得到各部位的放射性活度(kBq),用以作为 ^{14}C -IAA在各部位的分布量。

3.2 果针着生部位上方茎段的 ^{14}C -IAA标记

利用小毛笔在花生侧枝果针着生部位上方的茎段上均匀的涂布1% Triton X-100溶液后,采用微量进样器将示踪剂饲喂到果针着生部位上方的茎段上,所引入的 ^{14}C -IAA放射性活度为37 kBq,分别于处理后的24和48 h取样,进行放射自显影及放射性活度测定,具体方法见3.1节。

3.3 花生根部的 ^{14}C -IAA标记

采用浸泡法从根部引入 ^{14}C -IAA的放射性活度为74 kBq,分别于处理24和48 h后取样,进行放射自显影及放射性活度测定,具体方法见3.1节。

3.4 花生花器官的 ^{14}C -IAA标记

采用微量进样器将 ^{14}C -IAA示踪剂饲喂到带

有果针的花和尚未形成果针的花上, 所引入的¹⁴C-IAA放射性活度为37 kBq, 72 h后取样并进行放射自显影及放射性活度的测定, 具体方法见3.1节。

实验结果

1 花生植株中¹⁴C-IAA的运输

1.1 花生主茎顶叶涂布处理后¹⁴C-IAA的运输

利用¹⁴C-IAA标记处理花生主茎顶叶24 h后, 自显影片中除主茎顶叶外的其他部位基本上没有显影, 表明¹⁴C-IAA向下运输的量极少(图1-A)。而处理48 h后¹⁴C-IAA在植株体内主要从涂布部位向下进行运输。通过测量花生植株标本以及自显影片中¹⁴C-IAA移动的距离, 推算出¹⁴C-IAA在花生的运输速度约为5 mm·h⁻¹(图1-B)。

1.2 根部浸泡处理后¹⁴C-IAA的运输

利用¹⁴C-IAA溶液对花生植株的根部进行浸泡处理后, 外施的标记生长素向上运输的能力并没有随着处理时间的延长而增强。从自显影片可以看出, 浸泡处理48 h后进入根系的¹⁴C-IAA量高于处理后的24 h(图1-C、D)。根系浸泡处理后, 花生植株地上部分的茎和叶中均有IAA的积累, 说明花生植株根部浸泡处理一定时间后¹⁴C-IAA具有向顶传导的能力。

1.3 果针着生部位上方的茎段涂布处理后¹⁴C-IAA的运输

涂布于花生果针着生部位上方茎段的¹⁴C-IAA既可以向果针上部的茎、叶方向运输, 又可以向果针及根部的方向运输, 且运输能力与处理时间相关。处理24 h时, 外施的标记生长素通过侧枝维管组织的运输能力明显高于处理48 h时(图1-E、F)。果针着生部位上方茎段处理24 h后, 在未被直接处理的上部叶片中¹⁴C-IAA表现为从叶片中心部位的叶脉向叶片边缘传导和分布的趋势(图1-E)。

1.4 花器官涂布处理后¹⁴C-IAA的运输

采用涂布法对带有果针的花(图1-G)和尚未形成果针的花(图1-H)进行¹⁴C-IAA处理。带有果针的花器官在处理72 h后, 外源标记的生长素向下运输, 主要分布于涂布部位就近的叶片及向下生长的果针中, 并有小部分¹⁴C-IAA通过维管束进入根部。而尚未形成果针的花器官在处理72 h后, ¹⁴C-IAA主要向上运输至叶片中, 少部分进入根部。

2 花生植株中¹⁴C-IAA的动态分布

2.1 主茎顶叶涂布处理后¹⁴C-IAA的动态分布

将¹⁴C-IAA示踪剂均匀的涂布于主茎顶叶上, 处理24和48 h后对植株的根、茎、叶3个部位中¹⁴C-IAA含量进行测定, 其结果见表1。根、茎、叶中¹⁴C-IAA含量在处理24和48 h时均具有显著差异。与处理24 h相比, 处理48 h后花生植株中¹⁴C-IAA的总吸收量增加, 根和茎中¹⁴C-IAA的分配比例也增加, 但叶中¹⁴C-IAA的分配比例降低。表明处理48 h后主茎顶叶中施入的¹⁴C-IAA在叶中的滞留量较少, 向根和茎中的转运量增加。

表1 主茎顶叶及根部处理后¹⁴C-IAA在花生植株中的放射性活度及分配比例

Table 1 Radioactivity and its distribution proportion locally treated with ¹⁴C-IAA on top leaves and roots

处理部位	测定部位	处理时间/h			
		24		48	
		放射性活度/kBq	比例/%	放射性活度/kBq	比例/%
主茎顶叶	根	0.15 ^c	4.10	0.51 ^c	12.50
	茎	0.56 ^b	15.30	0.95 ^b	23.28
	叶	2.95 ^a	80.60	2.62 ^a	64.22
根	根	1.45 ^a	93.75	2.97 ^a	95.51
	茎	0.06 ^b	3.59	0.09 ^b	2.85
	叶	0.04 ^b	2.66	0.05 ^b	1.64

同一处理部位不同测定部位之间数字旁不同小写字母表示5%水平的差异显著性。下表同此。

2.2 根部浸泡处理后¹⁴C-IAA的动态分布

将花生植株的根部置于含有¹⁴C-IAA示踪剂的溶液中分别浸泡24和48 h后进行根、茎、叶中¹⁴C-IAA含量的测定(表1)。试验结果表明, 处理24和48 h后根部所吸收¹⁴C-IAA中的绝大部分仍滞留在根中, 其比例分别为93.75%和95.51%, 而转运至茎和叶中¹⁴C-IAA比例很小。与根系浸泡处理24 h相比, 处理48 h后花生植株中¹⁴C-IAA的总吸收量较高, 且滞留于根系中的¹⁴C-IAA所占的吸收比例也较大, 而运输至茎、叶中¹⁴C-IAA的吸收比例却相对较小, 说明根部浸泡48 h处理的花生根系向地上部分转运¹⁴C-IAA的能力是有限的。

2.3 果针着生部位上方的茎段涂布处理后¹⁴C-IAA的动态分布

将¹⁴C-IAA均匀的涂布于侧枝果针着生部位

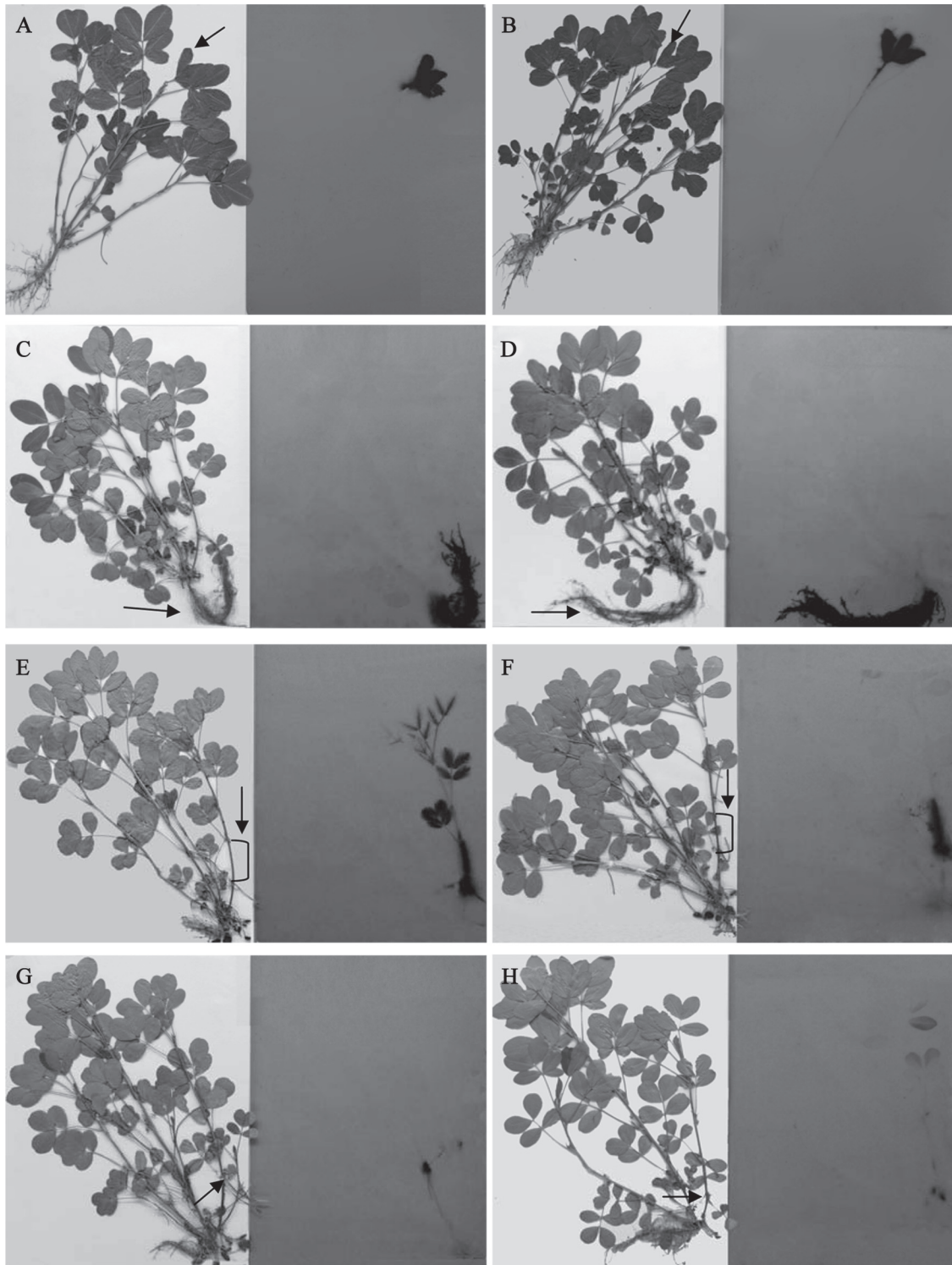


图1 ^{14}C -IAA处理花生植株后的标本和自显影图

Fig.1 The plant samples and their autoradiographs for peanut plants locally treated with ^{14}C -IAA

A、B分别为 ^{14}C -IAA处理主茎顶叶24和48 h; C、D分别为 ^{14}C -IAA处理根部24和48 h; E、F分别为 ^{14}C -IAA处理果针着生部位上方的茎段24和48 h; G、H分别为 ^{14}C -IAA处理带有果针和尚未形成果针的花器官72 h。每张图片的左侧代表植物标本, 右侧代表自显影片, 箭头代表标记部位。

上方的茎段上, 处理24和48 h后进行根、茎、叶及标记部位中¹⁴C-IAA含量的测定。从表2可知随处理时间的延长, 花生植株中¹⁴C-IAA总吸收量增加, 标记部位中¹⁴C-IAA的分配比例也依次增加, 但处理48 h后根、茎、叶中¹⁴C-IAA的分配比例低于处理24 h各部位中¹⁴C-IAA的分配比例。这说明处理48 h时较多的¹⁴C-IAA滞留在标记部位没有输出。处理24 h时植株根、茎、叶中¹⁴C-IAA的分配比例较大, 表明涂布于侧枝果针上方茎段24 h时¹⁴C-IAA向地上部分和地下部位的运输能力较强。

表2 果针上方的茎段涂布处理后¹⁴C-IAA在花生植株中的放射性活度及分配比例

Table 2 Radioactivity and distribution of ¹⁴C-IAA in peanut plants locally treated on stem portions below where pegs were originated

测定部位	处理时间/h			
	24		48	
	放射性活度/ kBq	比例/ %	放射性活度/ kBq	比例/ %
标记茎部	1.66 ^a	53.08	3.80 ^a	87.25
其他茎部	0.46 ^c	14.83	0.32 ^b	7.37
叶	0.81 ^b	25.95	0.13 ^c	2.93
根	0.19 ^d	6.14	0.11 ^c	2.45

2.4 花器官涂布处理后¹⁴C-IAA的分布特点

以尚未形成果针的花涂布处理72 h后的植株为测定材料, 进行植株不同部位¹⁴C-IAA含量的测定。结果发现外施的标记生长素在不同部位的含量为: 叶>茎>根。叶中的¹⁴C-IAA含量是茎和根中¹⁴C-IAA含量的1.78和6.03倍(图2)。

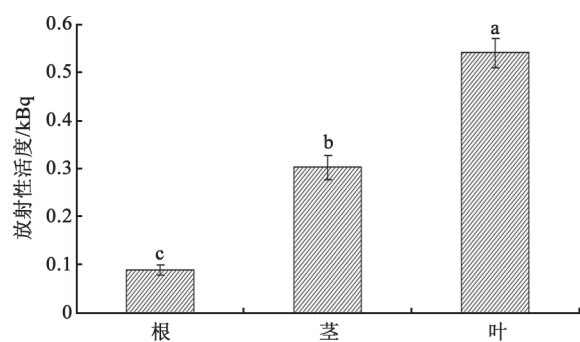


图2 花器官涂布处理后¹⁴C-IAA在花生植株体内的分布
Fig.2 Distribution of the radioactivity in peanut plants locally treated with ¹⁴C-IAA on flowers

柱形上不同小写字母表示5%水平的差异显著性。

讨 论

本研究采用¹⁴C-IAA示踪技术对花生开花下针期IAA的运输及分布进行了初步定位和定量分析。结果表明涂布于花生主茎顶叶的¹⁴C-IAA主要通过维管组织从涂布部位往根系方向运输, 运输速率约为5 mm·h⁻¹。Morris和Thomas (1978)、Rowntree和Morris (1979)将¹⁴C-IAA施用到豌豆苗顶芽后, 只有少量¹⁴C-IAA通过缓慢的极性运输系统从茎运输到根部。施用于植物茎端的生长素在维管形成层及其分化的薄壁细胞中只能通过极性慢速运输途径进行, 与同化物的运输无关, 并且还受到运输抑制剂NPA等的抑制(Rashotte等2000)。这种运输方式需要消耗能量, 运输速度为0.3~1.5 cm·h⁻¹ (Hollis和Tepper 1971; Morris等1973), 因此可以推测本研究中涂布于花生主茎顶叶的¹⁴C-IAA的运输方式是极性的慢速运输。

标记生长素的运输与处理时间相关, 由主茎顶叶涂布¹⁴C-IAA试验发现主茎顶端的¹⁴C-IAA在处理48 h时向下运输的能力较强, 而侧枝上果针着生部位上方茎段涂布的¹⁴C-IAA在处理24 h就能输出到根、茎和叶中, 这可能是因为涂布于果针着生部位上方茎段的¹⁴C-IAA是经过韧皮部进行的双向、非极性运输, 此时的运输速率显著地高于极性运输速率, 因而能在短时间内检测到¹⁴C-IAA在花生植株不同部位中的分布。由根部浸泡处理后发现, 处理48 h时花生植株中¹⁴C-IAA的总吸收量比处理24 h时有所增加, 且¹⁴C-IAA在根中的滞留量也增加, 但其中只有极少部分进入植株的地上部分, 表明¹⁴C-IAA向地上部分转运的能力较弱。主茎顶叶和根部处理后¹⁴C-IAA在植株内的运输差异表明¹⁴C-IAA在花生中的运输方式主要是向基运输。

通过在侧枝上果针着生部位上方茎段涂布¹⁴C-IAA的研究结果发现, ¹⁴C-IAA既可以向果针上部的茎、叶方向运输, 又可以向根部方向运输, 且处理24 h时植株标记部位¹⁴C-IAA的滞留量较少, 转移至根、茎、叶中¹⁴C-IAA的比例较大, 表明¹⁴C-IAA同时向上、向下运输的能力较强。这一运输方式与韧皮部中物质运输的方式相似, 但对于花生韧皮部和木质部中¹⁴C-IAA的运输方式还需进一

步研究。尚未形成果针的花器官在经过 ^{14}C -IAA处理后,外施的标记生长素在不同部位的含量为:叶>茎>根。这可能是因为在未形成果针的情况下,生长素主要运往地上部分,促进地上部分的生长,用于合成较多的有机物,从而促进果针生长及荚果发育。

准确掌握生长素在组织水平的运输与分布对于深入阐明生长素介导的生长发育过程及调控的有关机制十分必要和迫切。生长素的极性运输在很大程度上归功于IAA输出蛋白(PINs) (Krecek等2009)和IAA输入蛋白(AUX1/LAX) (Robert和Friml 2009; Lee等2011)的作用。IAA运输蛋白介导的极性运输是植物体发育模式及不同生长反应的基础。因此在现有研究基础上,利用PIN-GFP对花生花针期的IAA运输和分布进行深入研究,有望实现花针期生长素在植株组织水平上的精确定位。

参考文献

- 冯啟理,潘瑞焱(1989).花生结荚期间生长素、赤霉素和乙烯的变化.植物生理学通讯,(2):25~28
- 冯晓黎(2005).生长素对花药及植物维管发育作用的研究[博士论文].上海:中国科学院上海生命科学研究院植物生理生态研究所
- 李俊华,种康(2006).植物生长素极性运输调控机理的研究进展.植物学通报,23(5):466~477
- 李林川,瞿礼嘉(2006).生长素对拟南芥叶片发育调控的研究进展.植物学通报,23(5):459~465
- Aloni R, Aloni E, Langhans M, Ullrich CI (2006). Role of auxin in regulating *Arabidopsis* flower development. *Planta*, 223: 315~328
- Dubrovsky JG, Sauer M, Mendivil SN, Ivanchenko MG, Friml J, Shishkova S, Celenza J, Benkova E (2008). Auxin acts as a local morphogenetic trigger to specify lateral root founder cells. *Proc Natl Acad Sci USA*, 105 (25): 8790~8794
- Goldsmith MHM (1977). The polar transport of auxin. *Annu Rev Plant Physiol*, 28: 439~478
- Hollis CA, Tepper HB (1971). Auxin transport within intact dormant and active white ash shoots. *Plant Physiol*, 48: 146~149
- Krecek P, Skupa P, Libus J, Naramoto S, Tejos R, Friml J, Zazimalova E (2009). The PIN-FORMED (PIN) protein family of auxin transporters. *Genome Biol*, 10: 249~260
- Lee C, Chronis D, Kenning C, Peret B, Hewezi T, Davis EL, Baum TJ, Hussey R, Bennett M, Mitchum MG (2011). The novel cyst nematode effector protein 19C07 interacts with the *Arabidopsis* auxin influx transporter LAX3 to control feeding site development. *Plant Physiol*, 155: 866~880
- Liu JX, An X, Cheng L, Chen FJ, Bao J, Yuan LX, Zhang FS, Mi GH (2010). Auxin transport in maize roots in response to localized nitrate supply. *Ann Bot*, 106: 1019~1026
- Ljung K, Bhalerao RP, Sandberg G (2001). Sites and homeostatic control of auxin biosynthesis in *Arabidopsis* during vegetative growth. *Plant J*, 28: 465~474
- Moctezuma E, Feldman LJ (1999). Auxin redistributes upwards in graviresponding gynophores of the peanut plant. *Planta*, 209: 180~186
- Morris DA, Kadir GO, Barry AJ (1973). Auxin transport in intact pea seedlings (*Pisum sativum* L.): The inhibition of transport by 2,3,5-triiodobenzoic acid. *Planta*, 110: 173~182
- Morris DA, Thomas AG (1978). A microautoradiographic study of auxin transport in the stem of intact pea seedlings (*Pisum sativum* L.). *J Exp Bot*, 29: 147~157
- Morris DA (2000). Transmembrane auxin carrier systems-dynamic regulators of polar auxin transport. *Plant Growth Regul*, 32 (23): 161~172
- Petersson S, Johansson A, Kowalczyk M, Makoveychuk A, Wang J, Moritz T, Grebe M, Benfey P, Sandberg G, Ljung K (2009). An auxin gradient and maximum in the *Arabidopsis* root apex shown by high-resolution cell-specific analysis of IAA distribution and synthesis. *Plant Cell*, 21: 1659~1668
- Prusinkiewicz P, Crawford S, Smitha RS, Ljung K, Bennett T, Ongaro V, Leyser O (2009). Control of bud activation by an auxin transport switch. *Proc Natl Acad Sci USA*, 106 (41): 17434~17436
- Rashotte AM, Brady SR, Reed RC, Ante SJ, Muday GK (2000). Basipetal auxin transport is required for gravitropism in roots of *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, 122: 481~490
- Robert HS, Friml J (2009). Auxin and other signals on the move in plants. *Nat Chem Biol*, 5 (5): 325~332
- Rowntree RA, Morris DA (1979). Accumulation of ^{14}C from exogenous labelled auxin in lateral root primordia of intact pea seedlings (*Pisum sativum* L.). *Planta*, 144: 463~466
- Teale WD, Paponov IA, Palme K (2006). Auxin in action: signalling, transport and the control of plant growth and development. *Nat Rev Mol Cell Biol*, 7: 847~859
- Vanneste S, Friml J (2009). Auxin: a trigger for change in plant development. *Cell*, 136 (6): 1005~1016