

特约综述 Invited Review

植物维管系统形成的调节机制

宋东亮, 沈君辉, 李来庚*

中国科学院上海生命科学研究院植物生理生态研究所, 上海 200032

摘要: 植物维管系统形成与分化包含着贯穿植物生长发育全过程的一系列细胞分裂与分化事件。这些事件的发生和发展过程受到很多遗传和其他内源因子的调控。对维管系统形成及其调控的认识近年来获得了较大的进展。研究表明植物激素、转录因子、短肽信号分子和microRNA等在植物维管系统建成中发挥重要调控作用。

关键词: 木质部; 韧皮部; 形成层; 植物激素; 转录因子; 短肽信号分子; microRNA

Regulation of Plant Vascular System Formation

SONG Dong-Liang, SHEN Jun-Hui, LI Lai-Geng*

Institute of Plant Physiology and Ecology, Shanghai Institutes for Biological Sciences, Chinese Academy of Sciences, Shanghai 200032, China

Abstract: The formation of plant vascular system involves a set of cell-programed events including cells division, cell fate determination and differentiation, which occurs through the entire life of plant development. In recent years significant progresses have been achieved in discovery of endogenous genetic and epigenetic signal molecules and circuits which play key roles in regulation of these events. Plant hormones, transcription factors, short signal peptides and microRNAs are involved in the formation of plant vascular system and its regulation.

Key words: xylem; phloem; cambium; plant hormones; transcription factors; short signal peptides; microRNA

维管系统(vascular system)是高等植物中运输水分、矿物质和光合产物的输导系统, 同时又是维持植物直立生长的机械支撑系统, 并且贮存了植物光合作用所积累的大部分生物质。维管系统包括木质部和韧皮部组织, 木质部细胞包括导管(管胞)、木质薄壁细胞、木质纤维细胞, 韧皮部细胞包括筛管(筛胞)、伴胞、韧皮部薄壁细胞和韧皮纤维细胞。

植物维管系统形成的过程首先是连续性初生维管系统的形成, 在此基础上具有次生生长(secondary growth)的双子叶植物和裸子植物中还会进一步形成次生维管系统。初生维管系统的形成起始于前原形成层细胞(preprocambial cell), 它分裂产生木质部前体细胞和韧皮部前体细胞, 木质部前体细胞分化形成初生木质部(primary xylem), 韧皮部前体细胞分化为初生韧皮部(primary phloem)。维管系统在植物的营养和生殖器官中形成连续一体的输导系统。随着植物生长发育的进行, 维管系统细胞不断分裂和分化, 进一步扩展和更新初生维管系

统, 保证了各种物质的运输畅通和维持植物向上生长所需的机械支撑力。植物的次生长起始于维管形成层(vascular cambium), 它通过径向分裂向内形成次生木质部(secondary xylem), 向外形成次生韧皮部组织(secondary phloem)。其次在维管组织的形成过程中由于木质部和韧皮部在维管组织中排布不同, 进而形成了不同类型的维管束, 主要包括外韧维管束, 双韧维管束, 周木维管束和周韧维管束等。这样, 维管系统的形成主要包括: 维管系统连续性形成、形成层多能干细胞分裂和分化以及维管组织类型决定等过程。

除苔藓植物外, 其他高等植物都具有发达的维管系统。近几年的研究发现一系列基因和信号分子在多层面上参与了维管系统的形成、分化与调

收稿 2010-03-19 修定 2010-04-09

资助 中国科学院知识创新工程重要方向项目(KSCX2-YW-N-070, KSCX2-YW-G-033)和国家杰出青年科学基金(30725025)。

* 通讯作者(E-mail: lgli@sippe.ac.cn; Tel: 021-54924151)。

控过程。以下是这方面研究的概况。

1 维管系统连续性形成

植物维管系统将植物体连成一个整体,从根、茎一直延伸到叶片的叶脉系统。随着植物的生长不断扩展,由于维管系统发育调控过程复杂,对这一过程的认识还在不断深化之中。

1.1 生长素与维管系统形成 生长素影响维管系统形成是很早就已注意到的一个现象。近年研究表明生长素对形成连续的维管系统是必需的。用特定的抑制剂来阻止生长素的极性运输可以促使维管细胞发生局部聚集,并且导致叶发育受阻,形成不连续的叶纹(Mattsson等1999; Sieburth 1999)。由于这类抑制剂对维管细胞分化的影响不大,因此推断这些抑制剂是通过阻碍生长素的运输进而影响了原形成层的发育模式。由此提出了“生长素流诱导的定向发育假说(auxin-flow canalization hypothesis)”,认为生长素通过扩散起始,然后沿着一系列细胞运输,导致生长素极性运输系统的形成。生长素在定向运输过程中诱导了原形成层细胞的形成与分化,最终使植物定向发育出功能性的维管束(Berleth等2000; Sachs 2000)。

通过研究拟南芥生长素极性运输的突变体,可以观察到生长素沿植物主干极性运输对维管束发生的影响。AtPIN1是生长素外流载体,它定位于原形成层细胞和木质部薄壁细胞质膜的基部,这种极性定位是通过激活GNOM来实现的。GNOM是ADP-核糖基化因子G蛋白的一个特异性鸟苷酸置换因子(ADP-ribosylation factor G protein guanine-nucleotide exchange factor, ARF GEF),它的活化促使运输AtPIN1的特定小泡(AtPIN1-specific vesicles, AtPINSVs)将AtPIN1从内质网运到质膜。AtPIN1的极性定位决定了生长素由上到下的运输模式(Okada等1991; Galweiler等1998)。这种不对称分布所形成的极性生长素流诱导形成一系列连续的原形成层细胞。*van7*是GNOM基因的突变体,表型观察发现*van7*的叶片和子叶产生了过量的片断化的维管束结构(Steinmann等1999; Koizumi等2000; Geldner等2003; Kleine-Vehn等2008)。研究还发现PIN1的表达和细胞定位受到生长素的反馈调节(Sieberer等2000; Paciorek等2005; Vieten等2005; Sauer等2006; Tsugeki等2009)、受到细胞命运决

定的影响(Sauer等2006; Xu等2006)、磷酸化的调节(Benjamins等2001; Michniewicz等2007)和不依赖于生长素的调节(Willemsen等2003; Bennett等2006)等。

在生长素内流载体的帮助下生长素可以被快速地转运到细胞内,AUX1是内流载体,它受AXR4蛋白的调节,不对称地分布在PIN1位置的另一侧,同时AUX1和PIN1在细胞内的运输还受到CHP1MA和CHP1MB的调节。AUX1蛋白的组织定位观察发现它定位于根部的原生韧皮部,这虽然和PIN1的组织定位有所不同,但是极有可能AUX1基因家族的其他成员参与了原形成层和木质部细胞的生长素内流调控(Swarup等2001; Dharmasiri等2006; Kleine-Vehn等2006; Spitzer等2009)。

1.2 生长素信号响应对维管束发生的影响 当遇到生长素后并不是所有的细胞都可以分化为维管细胞,对拟南芥突变体的研究表明能够响应生长素信号是形成连续维管束所必需的。

*mp*突变体具有不连续的维管束并且数量上也大大减少。研究发现:MP基因编码1个转录因子,属于生长素反应因子ARFs家族,该家族有23个成员,MP蛋白可以结合响应生长素的顺式元件。MP基因在胚胎发育早期广泛表达,发育后期则逐步局限于原形成层部位。这表明MP蛋白能够响应生长素的信号并对形成连续性维管束起到关键作用(Berleth和Jurgens 1993; Przemeck等1996; Hardtke和Berleth 1998; Ulmasov等1999)。另外拟南芥*auxin resistant-6*和*bodenlos*突变体的表型与*mp*突变体类似,对施加外源生长素不敏感,维管系统发育严重不完全(Hamann等1999)。

MP的转录活性受到AUX/IAA蛋白的调节,它特异地结合生长素响应因子(auxin response factors, ARFs)并且抑制它们的转录活性。高浓度的生长素可以促进其受体TIR1和AUX/IAA蛋白相结合并经由SCFTIR1介导的泛素途径来降解。从而解除了对转录因子ARF家族蛋白的抑制,进而激活或者抑制下游基因的表达(Hellmann和Estelle 2002; Weijers等2005; Woodward和Bartel 2005)。目前在百日草(*Zinnia elegans*)的原形成层中发现了1个编码AUX/IAA蛋白的基因IAA8,但是还没有证据表明IAA8能够与MP相互作用(Groover等2003)。

研究表明MP下游的1个植物特异性HD-ZIPIII转录因子AtHB8参与对维管组织发生的调节,在叶脉发育的研究中发现:AtHB8维持并限制了生长素诱导细胞的前原形成层细胞(preprocambial cell)状态,并参与协调原形成层细胞(procambial cell)的形成(Donner等2009)。MP蛋白的另一个直接的下游蛋白DRN编码一种AP2型转录因子,也同样参与了生长素的运输与响应(Chandler等2007; Cole等2009)。

这些发现表明当高浓度的生长素流经过植物细胞时诱导了原形成层细胞的生成与维持,原形成层细胞进一步分裂与分化最终促使了连续性的植物维管系统的形成。但我们仍需要更详细了解这一过程中所发生的调控与信号传导,从而完全阐明这一过程的机理。

1.3 不依赖于生长素流调节的维管束发育 在筛选维管束突变体的过程中,发现了一些基因突变之后维管束发生了片段化,但是突变体对生长素的响应、合成与运输都没有影响(Carland等1999)。SFC基因突变之后主脉结构没有受到影响,但是子叶侧脉发生了片段化(Deyholos等2000)。以上证据暗示了生长素流与维管束发育的关系并不是很紧密(Nelson和Dengler 1997; Aloni 2001; Feugier和Iwasa 2006)。目前这方面研究结果有限,详细机理需要进一步研究。

2 维管组织类型决定

在植物叶片的维管束中,木质部、韧皮部和原形成层形成独特的背腹结构,木质部位于背部(近轴面),韧皮部位于腹部(远轴面),原形成层位于二者之间,维管组织的背腹结构决定了维管组织的类型。拟南芥和金鱼草(*Antirrhinum majus*)中的一些突变体表现出背腹极性丧失,表明了这些突变的基因参与了叶片维管组织维管束类型的形成。

2.1 调控近轴面特性的PHAN基因和HD-ZIPIII基因 PHANTASTICA (PHAN)编码1个MYB类似的转录因子,在金鱼草发育中的叶片器官起始和近轴部细胞中表达(Waites等1998)。PHAN基因功能丧失的表型为:叶片中的近轴面组织被具有远轴面属性的组织所代替,维管束中韧皮部包围着木质部,即周韧维管束(Waites和Hudson 1995)。这些表明,PHAN可能参与了叶片近轴特性的确立。拟南芥

中PHAN基因的同源基因为AS1和AS2。as1和as2突变体表型为极性丧失,异位表达AS2基因可以诱导形成周木维管束(Lin等2003; Xu等2003)。这表明了PHAN基因参与了植物近轴面特性的确立。

拟南芥中有5个HD-ZIPIII同源基因:PHB (PHABULOSA/AtHB14)、PHV (PHAVOLUTA/AtHB9)、REV (REVOLUTA)/INTERFASCICULAR FIBERLESS 1 (IFL1)、AtHB8和CAN/AtHB15。其中PHB、PHV和REV主要在维管组织和侧生器官的近轴区表达。PHB、PHV和REV三基因突变后的幼苗失去了两侧对称性,子叶完全远轴化,维管束中韧皮部围绕着木质部,维管组织的类型变为了周韧维管束(Emery等2003)。反之,PHB或REV功能性获得突变体表现为:远轴面组织被具有近轴面属性的组织所替代,木质部将韧皮部包围起来,导致维管束类型变为了周木维管束(McConnell和Barton 1998; McConnell等2001; Emery等2003)。这表明,PHB、PHV和REV三个基因参与了叶片近轴面特性的确立。

2.2 调控远轴面特性的KANADI基因家族和YABBY基因家族 KANADI基因家族和YABBY基因家族调控远轴面细胞的命运。KANADI基因编码一种GARP类型的转录因子。KANADI1、KANADI2和KANADI3三个基因突变后,突变体茎的维管束变为了辐射状的周木维管束(Emery等2003)。YABBY基因家族也控制着叶片远轴面细胞的命运,其成员FIL和YABBY3基因丧失功能后,远轴面位置细胞属性发生近轴面化,但是维管组织的类型并没有发生改变(Sawa等1999; Siegfried等1999),推测YABBY基因家族可能有其他成员参与了维管组织类型的调控。

总之,近轴面和远轴面的发育可能有独立的调控过程,也可能是由近轴面决定基因和远轴面决定基因之间的相互作用和平衡决定的(Engstrom等2004; Hawker和Bowman 2004),在发育中占到优势的基因将主导相应组织的发育,从而决定维管束发育的类型。

3 维管系统细胞分化

原形成层细胞具有多能干细胞的特征,细胞分裂时一分为二,一个细胞保持形成层细胞的特性以维持形成层的功能,另一个细胞则向木质部前体细

胞或韧皮部前体细胞分化。然后木质部和韧皮部前体细胞进一步分化为各种类型的细胞。

3.1 原形成层细胞的形成和维持 细胞分裂素对原形成层细胞的形成和维持具有关键作用。研究发现细胞分裂素在特定的维管细胞中合成。拟南芥中有7个细胞分裂素合成的关键酶——异戊烯基转移酶(ATP/ADP isopentenyltransferase, *IP*)的基因, 它们分别命名为 *AtIP1* 和 *AtIP3~AtIP8* (Kakimoto 2001; Takei 等 2001)。其中许多基因都在根部维管束中表达(Miyawaki等2004), 这暗示了细胞分裂素可能在维管组织的分化过程中起到信号分子的作用。

细胞分裂素受体基因 *WOL/AtHK4/CRE1* 发生突变后, 突变体 *wol* 胚胎原形成层的细胞数目减少 (Scheres 等 1995; Mahonen 等 2000; Inoue 等 2001), 而且 *WOL* 基因主要在原形成层中表达。这暗示了 *WOL* 基因对维持原形成层细胞的数目与活性是必需的。细胞分裂素受体 *AHK2* 和 *AHK3* 也参与信号的传导(Higuchi 等 2004; Nishimura 等 2004; Kim 等 2006; Riefler 等 2006)。用雌激素诱导, 并由 *CRE1* 启动子驱动细胞分裂素氧化酶(*pCRE1-CKX-1::YFP*) 在根部表达的实验发现, 细胞分裂素降低后, 维管束中所有的细胞都变成了原生木质部细胞。如果将野生型的幼苗培养在含有细胞分裂素的培养基上, 原生木质部细胞的分化受到强烈的抑制 (Mahonen 等 2006)。这些表明了细胞分裂素可以阻止原形成层细胞向木质部细胞分化, 进而维持原形成层细胞的特性。

组氨酸磷酸转运因子(histidine-containing phosphotransfer factors, *AHP*)是细胞分裂素受体的下游组分, 拟南芥中有6个(*AHP1~AHP6*), 其中 *AHP6* 蛋白缺少功能性的组氨酸残基(Hwang 等 2002)。研究发现 *AHP6* 在细胞分裂素的信号途径中可以起到负调节因子的作用, 通过负调节细胞分裂素的信号来促进原生木质部细胞的分化, 反之细胞分裂素也可以通过调节 *AHP6* 蛋白的表达来维持原形成层细胞的特性(Mahonen 等 2006)。

拟南芥中响应细胞分裂素的转录调节因子有22个(*ARR1~ARR22*), 除 *ARR22* 外, 它们可以分为2个亚家族。A型亚家族有10个成员, 该亚家族基因可以很快地被细胞分裂素所诱导, 但相应的蛋白

没有DNA结合活性。B型亚家族有11个成员, 具有转录激活功能(Hwang 和 Sheen 2001; Sakai 等 2001)。野生型植株中, A型 *ARR15* 和 *ARR16* 基因可以分别在根的原形成层细胞和中柱鞘中被细胞分裂素所诱导表达, 但在突变体 *cre1* 中却不被诱导 (Kiba 等 2002), 表明了 *ARR15* 和 *ARR16* 参与了根部细胞分裂素的响应。进一步的研究发现 *ARR15* 具有抑制B型 *ARR* 的功能(Kiba 等 2003)。 *ARR* 和其他因子响应细胞分裂素信号的机制还需要深入的研究。

应该强调的是, 细胞分裂素功能的发挥需要生长素。百日草细胞悬浮培养物中, 原形成层类似细胞的形成需要共同施加外源性的生长素和细胞分裂素(Fukuda 1997)。

3.2 韧皮部细胞的分化与 *APL* 基因 目前的研究中, 鉴定参与韧皮部细胞分化基因的工作较少, 以 *APL* 基因为例。 *APL* 基因可以促进韧皮部组织的分化, 抑制木质部组织的分化, 它编码1个 *MYB* 基因家族的转录因子, 特异地在韧皮部表达, 该基因突变后根部韧皮部的筛管和伴胞没有形成, 取而代之的是木质部的细胞。异位表达 *APL* 基因可以抑制木质部细胞的分化(Bonke 等 2003)。 *APL* 基因对韧皮部细胞分化的调控机制目前尚无深入研究。一些木质部细胞分化的负调节因子也可能参与了韧皮部细胞的分化, 如 *TDIF* 和 *ATHB15* 等(Kim 等 2005; Hirakawa 等 2008)。

3.3 木质部细胞的分化 木质部组织不仅在保证植物水分与矿质营养运输畅通, 提供植物生长所需要的机械支撑力上具有重要功能, 同时也是植物体的主要部分。特别在木本植物中, 木质部是木材、纤维和生物质积累的主要组织。木质部分化的研究不仅是一个重要的科学问题, 同时对木材、纤维材料和生物能源的生产具有重要的应用价值, 木质部细胞的分化及其调控过程在近几年受到高度关注, 已成为植物生物学研究的一个热点领域。最近研究表明木质部分化受到很多因子的调控。

3.3.1 甾醇(brassinosteroids, BRs) 早期的研究发现内源性的甾醇可以促进木质部细胞的分化而抑制韧皮部细胞的分化。 *BRs* 合成相关酶基因的突变体植株矮小, 维管束中韧皮部增加而木质部减少 (Szekeres 等 1996; Choe 等 1999)。用特异性 *BRs*

合成的抑制剂, 对水芹(*Lepidium sativum*)幼苗进行处理可以诱导过量韧皮部地产生和木质部的减少(Asami 和 Yoshida 1999; Nagata 等 2001)。在百日草悬浮细胞分化的研究中发现, 内源性的BRs合成始于原形成层类似细胞分化出来之后, 在原形成层类似细胞向木质化细胞分化的过程起重要作用(Yamamoto 等 1997; 2001)。

BR 信号的传导是通过一种与膜相连的丝氨酸/苏氨酸蛋白激酶受体BRI1来发挥作用的。*bri1*突变体与BR不能合成的突变体具有类似的表型。然而由于BRI1基因在植物体内广泛的表达, 因此BRI1可能不是参与维管细胞的分化过程的特异性受体(Clouse 等 1996; Li 和 Chory 1997; Friedrichsen 等 2000; Wang 等 2001; Kinoshita 等 2005)。拟南芥基因组中有3个与BRI1同源的基因: *BRL1*、*BRL2*和*BRL3*, 这3个基因都在维管组织中表达。除了*BRL2*, *BRL1*和*BRL3*都能够结合油菜素内酯(brassinolide), 用BRI1的启动子驱动*BRL1*和*BRL3*也可以回复*bri1*突变体的表型(Clay和Nelson 2002; Yin 等 2002a)。进一步研究发现*BRL1*和*BRL3*突变体的维管组织中韧皮部细胞大量分化而木质部细胞大量减少(Cano-Delgado 等 2004), 这表明了BRs可以通过其受体BRL1和BRL3来促进木质部细胞的分化, 抑制韧皮部细胞的分化。

BR-BRI1信号途径中, BR与BRI1结合, BAK1和BSKs被磷酸化而与BRI1分离, 负调节因子BIN2(糖原合酶激酶-3, glycogen synthase kinase3, GSK3)和正调节因子BSU1(丝氨酸/苏氨酸磷酸酶)被激活, 非磷酸化的BRF(BES1和BZR1/2)蛋白转运到细胞核内从而调节下游基因的表达(Yin等2002b; He 等2005; Li 2005; Belkadir和Chory 2006; Belkadir 等 2006a, b; Gampala 等 2007; Gendron 和 Wang 2007; Helariutta 2007; Tang 等 2008; Yan 等 2009)。

在研究百日草木质细胞分化的过程中发现BR有可能是通过HD-ZIPIII基因来调节细胞分化的。HD-ZIPIII基因*ZeHB10*、*ZeHB11*和*ZeHB12*在用油菜素内酯处理1小时后可以被诱导, 如果BR耗尽, 它们的表达则受到极大抑制(Ohashi-Ito等2002; Ohashi-Ito 和 Fukuda 2003)。这3个基因快速响应BRs的方式暗示了它们之间的相关性。目前对BR-BRI1信号途径调节维管组织细胞分化机制还不是

很清楚, 发现响应BR-BRL1/BRL3信号途径的转录因子将有利于深入了解这一机制。

3.3.2 HD-ZIPIII转录因子家族和MicroRNAs 拟南芥HD-ZIPIII基因*REV/IFL1*突变后, 茎中束间纤维细胞减少, 木质部变少, 表明了*REV*基因可以促进木质部细胞的分化(Zhong 和 Ye 1999)。*AtHB8*基因的表达与原形成层的形成相关(Scarpella 等 2004), 虽然*athb8*突变体与野生型相比维管束没有明显差异, 但是过量表达*AtHB8*可以促进维管细胞的分裂和木质部细胞的分化(Baima 等 2001)。

研究发现HD-ZIPIII基因受到MicroRNAs的调控。PHB、PHV和REV的START结构域位置(预测的甾酮/脂类结合结构域)上的显性同义突变可以引起功能性获得的表型(McConnell 等 2001)。研究发现, 这些突变位点正好是*MIR165*或*MIR166*的结合区(Reinhart 等 2002; Rhoades 等 2002)。这表明了HD-ZIPIII基因受到*MIR165*和*MIR166*的调控。

功能性获得的*MIR166*突变体导致*CAN/ATHB15*基因转录的显著下降, 茎中木质部细胞和束间纤维细胞分化增加。这表明*ATHB15*基因负调节木质部细胞的分化(Kim等2005)。拟南芥HD-ZIPIII基因家族的基因在表达和功能上重叠与拮抗, 与*MIR165*和*MIR166*共同参与了维管细胞分化的调控(Fukuda 2004; Carlsbecker 和 Helariutta 2005; Prigge 等 2005; Demura 和 Fukuda 2007)。

3.3.3 NAC和MYB转录因子家族 木质部中有许多种类型的细胞, 研究发现这些细胞的分化和细胞壁的合成受到NAC和MYB转录因子家族的调节。

拟南芥花粉囊内皮细胞的增厚受到MYB26和NST1/NST2的调节。MYB26或NST1/NST2基因突变后会导致花粉囊内皮细胞次生壁合成受阻而无法开裂, 由于MYB26突变以后NST1/NST2基因的表达下降, 推测它们位于MYB26基因的下游, 异位表达NST1或者NST2基因可以导致薄壁细胞中次生壁的合成(Steiner-Lange 等 2003; Mitsuda 等 2005; Yang 等 2007)。

拟南芥后生木质部与原生木质部的发育分别受到NAC基因VND6和VND7的调控。研究发现VND6和VND7的表达与体外条件下培养的拟南芥悬浮细胞的木质化过程相关。VND6和VND7功能

的丧失分别导致了后生木质部与原生木质部发育受阻, 导管不能形成, 而过表达可以使叶肉细胞中产生环状的次生细胞壁沉积(Kubo等2005; Yamaguchi等2008)。XND1也影响木质部导管的发育, 该基因突变可以导致后生木质部增多, 过表达则抑制导管的发育, 表明了XND1可能是木质部发育的负调节因子, 在程序性细胞死亡过程中发挥作用(Zhao等2008)。

拟南芥纤维细胞(fiber cell)中次生壁的合成受到SND1(NST3)和NST1的调控。SND1在束间纤维细胞中特异性表达, SND1功能受到抑制后, 纤维细胞的细胞壁合成强烈受阻, 过表达SND1可以诱导纤维素、半纤维素和木质素合成基因的表达, 最终使叶片薄壁细胞的细胞壁增厚(Zhong等2006, 2007b; Ko等2007; Mitsuda等2007; Mitsuda和Ohme-Takagi 2008)。因此Ye认为SND1(NST3)是控制次生壁合成的总开关(Zhong和Ye 2007)。

在SND1(NST3)调节的信号通路中, MYB46、MYB83、SND3、MYB103、KNAT7都是SND1或VND6/VND7直接的下游调控基因。SND2、MYB85、MYB52、MYB54虽然不是直接的下游, 也受SND1或VND6、VND7的调控, 上述基因功能的丧失都可以导致纤维细胞次生壁合成受阻, 研究发现MYB63、MYB52和AtC3H14也受MYB46的调控, 激活次生壁合成相关基因的表达(Zhong等2007a, 2008; Ko等2009; McCarthy等2009)。MYB58和MYB63则特异调控拟南芥中木质素的合成, 二者在纤维细胞和导管细胞中表达, 能够与木质素合成途径中的各个合成酶基因的启动子结合, 异位表达该基因可以导致木质素在薄壁细胞中的沉积(Zhou等2009)。

木质部分化过程中其他一些基因也参与其中, 如AtbHLH068、AtbZIP47、ANAC012、ANAC073、ANT和MYR1等等(Ehltting等2005; Zhao等2005; Ko等2006)。对这些基因功能的详细解析将有助于我们更深入地了解木质部发育的过程。

3.3.4 Xylogen和TDIF短肽信号分子 近年研究发现一些短肽信号分子参与了木质部分化过程的调控。已知有2种短肽信号分子, 一种是Xylogen, 另一种是TDIF。它们都参与了细胞的木质化过程, 但两者的作用却相反。

Xylogen是一类阿拉伯树胶酸蛋白, 正调节百日草悬浮细胞的木质化分化过程。它是在观察百日草叶肉细胞分化为管胞状细胞(tracheary-element)的过程中发现的。在薄层固体培养时, 培育的细胞倾向于聚集在一起, 而且微珠悬浮培养的细胞中, 管胞状细胞的比例与微珠的浓度成正比。这些表明了百日草细胞分化过程中存在局部的细胞间信号交流。进一步的研究发现这种信号分子是一类分泌型的阿拉伯树胶酸蛋白。利用 β -GlcY除去培养物中的阿拉伯树胶酸蛋白, 发现百日草细胞向管状厚壁细胞的分化受到抑制但是分裂没有受到影响。而且Xylogen的活性在原形成层细胞和木质部前体细胞中被诱导, 表明了Xylogen对管胞状细胞的分化起到正调节作用。目前Xylogen的结构还不清楚, 尚需进一步的鉴定(Motose等2001a, b)。

TDIF是一种抑制细胞木质化的蛋白因子, 它是在百日草悬浮细胞培养体系中分离到的, 经质谱鉴定TDIF同源成熟的CLV3短肽(Ito等2006)。CLV3属于CLE蛋白家族(Cock和McCormick 2001), 通过原位基质辅助激光解吸/电离飞行时间质谱(*in situ* MALDI-TOF MS)的方法发现成熟的CLV3短肽为12个氨基酸(Kondo等2006)。在顶端分生组织中, 它可以通过CLV1/CLV2信号途径抑制WUS基因的表达来促进细胞的分化(Fletcher等1999; Brand等2000; Schoof等2000; Rojo等2002; Lenhard和Laux 2003; Reddy和Meyerowitz 2005)。进一步的研究发现TDIF可以抑制拟南芥叶脉木质部中导管的发育, 促进下胚轴原形成层细胞的分裂。通过筛选TDIF不敏感的突变体, 鉴定了拟南芥中TDIF的受体TDR, 发现TDR主要在原形成层细胞中表达, 拟南芥中TDIF的同源蛋白CLE41、CLE44主要在韧皮部中表达。由此推测TDIF可能通过分泌的途径经由TDR传导信号, 促进原形成层细胞的分裂, 抑制木质部细胞的分化(Simon和Stahl 2006; Hirakawa等2008)。TDIF-受体激酶信号途径向我们展示了维管细胞之间信号交流的有趣过程, 是否有其他的短肽分子也参与这一过程尚不清楚。

4 结语

植物维管系统发育是植物形态建成的重要组成部分。各种信号对维管系统发育的作用不是单

独起作用的,而是相互交叉、相互补充同时又相互拮抗。目前的研究表明生长素和细胞分裂素对维管组织形成层细胞的起始、形成与维持起着重要的作用, BRs则有可能促进了形成层细胞的进一步分化。在此过程中, 转录因子基因 *HD-ZIPIII* 和 *MicroRNA* 则对维管组织的极性的建立, 即维管组织类型的确立发挥了重要的作用。在维管组织的分化特别是木质部细胞分化的过程中各类转录因子如 *HD-ZIPIII*、*NAC* 和 *MYB* 等以及 *Xylogen* 和 *TDIF* 短肽信号分子在时空上的顺序表达, 从而调控了维管束中各类细胞的分化与细胞壁的合成。

目前的研究发现激素对植物维管组织的整体构建上发挥了重要的作用, 但是它们之间信号交流对维管组织发育作用的研究还比较少。有研究表明除了生长素、细胞分裂素和 BRs 之外赤霉素和乙烯也参与了植物维管系统的发育, 但是具体的作用机制还不是很清楚。对维管组织分化调节的研究中发现 *HD-ZIPIII* 转录因子在其中具有关键的作用, 受到生长素和 BRs 的调节, 但是对于它下游调节的目的基因还没有报道。细胞壁合成调控的研究发现 *SND1 (NST3)-MYB* 信号通路控制了次生细胞壁的合成, 其中特异调控木质素合成的转录因子已经鉴定。但是对于调控纤维素和半纤维合成的途径还不是很清楚, 这还有待于发现调控这一过程的转录因子或其他基因。在导管发育的末期过程中程序性细胞死亡发挥了重要的作用, 对 *XND1* 的研究暗示它可能参与这一过程的调节, 但目前对这一过程的研究还不够深入。实际上, 我们目前对植物维管系统形成与分化过程的了解还很有限, 对上述几方面的深入研究将为我们认识维管组织分化及其调节机制提供新的知识。

另一方面, 植物在进化过程中形成了不同类型的维管系统, 单子叶植物与双子叶植物具有不同的维管系统, 裸子植物与被子双子叶植物维管系统由不同的细胞类型构成。什么机理导致植物形成不同的维管系统? 产生不同的细胞类型构成? 对这些问题的认识, 不仅有助于阐明维管系统本身的形成机理, 同时将为认识植物的进化过程打开新的窗口。

参考文献

Aloni R (2001). Foliar and axial aspects of vascular differentiation: hypotheses and evidence. *J Plant Growth Regul*, 20: 22~34

- Asami T, Yoshida S (1999). Brassinosteroid biosynthesis inhibitors. *Trends Plant Sci*, 4: 348~353
- Baima S, Possenti M, Matteucci A, Wisman E, Altamura MM, Ruberti I, Morelli G (2001). The *Arabidopsis* ATHB-8 HD-*zip* protein acts as a differentiation-promoting transcription factor of the vascular meristems. *Plant Physiol*, 126: 643~655
- Belkhadir Y, Chory J (2006). Brassinosteroid signaling: a paradigm for steroid hormone signaling from the cell surface. *Science*, 314: 1410~1411
- Belkhadir Y, Wang X, Chory J (2006a). *Arabidopsis* brassinosteroid signaling pathway. *Sci STKE*, 2006: cm5
- Belkhadir Y, Wang X, Chory J (2006b). Brassinosteroid signaling pathway. *Sci STKE*, 2006: cm4
- Benjamins R, Quint A, Weijers D, Hooykaas P, Offringa R (2001). The PINOID protein kinase regulates organ development in *Arabidopsis* by enhancing polar auxin transport. *Development*, 128: 4057~4067
- Bennett T, Sieberer T, Willett B, Booker J, Luschnig C, Leyser O (2006). The *Arabidopsis* MAX pathway controls shoot branching by regulating auxin transport. *Curr Biol*, 16: 553~563
- Berleth T, Jurgens G (1993). The role of the *monopteros* gene in organizing the basal body region of the *Arabidopsis* embryo. *Development*, 118: 575~587
- Berleth T, Mattsson J, Hardtke CS (2000). Vascular continuity and auxin signals. *Trends Plant Sci*, 5: 387~393
- Bonke M, Thitamadee S, Mahonen AP, Hauser MT, Helariutta Y (2003). APL regulates vascular tissue identity in *Arabidopsis*. *Nature*, 426: 181~186
- Brand U, Fletcher JC, Hobe M, Meyerowitz EM, Simon R (2000). Dependence of stem cell fate in *Arabidopsis* on a feedback loop regulated by CLV3 activity. *Science*, 289: 617~619
- Cano-Delgado A, Yin Y, Yu C, Vafeados D, Mora-Garcia S, Cheng JC, Nam KH, Li J, Chory J (2004). BRL1 and BRL3 are novel brassinosteroid receptors that function in vascular differentiation in *Arabidopsis*. *Development*, 131: 5341~5351
- Carland FM, Berg BL, FitzGerald JN, Jinamornphongs S, Nelson T, Keith B (1999). Genetic regulation of vascular tissue patterning in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 11: 2123~2137
- Carlsbecker A, Helariutta Y (2005). Phloem and xylem specification: pieces of the puzzle emerge. *Curr Opin Plant Biol*, 8: 512~517
- Chandler JW, Cole M, Flier A, Grewe B, Werr W (2007). The AP2 transcription factors DORNROSCHEN and DORNROSCHEN-LIKE redundantly control *Arabidopsis* embryo patterning via interaction with PHAVOLUTA. *Development*, 134: 1653~1662
- Choe S, Noguchi T, Fujioka S, Takatsuto S, Tissier CP, Gregory BD, Ross AS, Tanaka A, Yoshida S, Tax FE, et al (1999). The *Arabidopsis dwf7/ste1* mutant is defective in the delta7 sterol C-5 desaturation step leading to brassinosteroid biosynthesis. *Plant Cell*, 11: 207~221
- Clay NK, Nelson T (2002). VH1, a provascular cell-specific receptor kinase that influences leaf cell patterns in *Arabidopsis*.

- Plant Cell, 14: 2707~2722
- Clouse SD, Langford M, McMorris TC (1996). A brassinosteroid-insensitive mutant in *Arabidopsis thaliana* exhibits multiple defects in growth and development. *Plant Physiol*, 111: 671~678
- Cock JM, McCormick S (2001). A large family of genes that share homology with *CLAVATA3*. *Plant Physiol*, 126: 939~942
- Cole M, Chandler J, Weijers D, Jacobs B, Comelli P, Werr W (2009). DORNROSCHEN is a direct target of the auxin response factor MONOPTEROS in the *Arabidopsis* embryo. *Development*, 136: 1643~1651
- Demura T, Fukuda H (2007). Transcriptional regulation in wood formation. *Trends Plant Sci*, 12: 64~70
- Deyholos MK, Corder G, Beebe D, Sieburth LE (2000). The *SCARFACE* gene is required for cotyledon and leaf vein patterning. *Development*, 127: 3205~3213
- Dharmasiri S, Swarup R, Mockaitis K, Dharmasiri N, Singh SK, Kowalchuk M, Marchant A, Mills S, Sandberg G, Bennett MJ, et al (2006). AXR4 is required for localization of the auxin influx facilitator AUX1. *Science*, 312: 1218~1220
- Donner TJ, Sherr I, Scarpella E (2009). Regulation of preprocambial cell state acquisition by auxin signaling in *Arabidopsis* leaves. *Development*, 136: 3235~3246
- Ehling J, Mattheus N, Aeschliman DS, Li E, Hamberger B, Cullis IF, Zhuang J, Kaneda M, Mansfield SD, Samuels L, et al (2005). Global transcript profiling of primary stems from *Arabidopsis thaliana* identifies candidate genes for missing links in lignin biosynthesis and transcriptional regulators of fiber differentiation. *Plant J*, 42: 618~640
- 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. *Curr Biol*, 13: 1768~1774
- Engstrom EM, Izhaki A, Bowman JL (2004). Promoter bashing, microRNAs, and knox genes. New insights, regulators, and targets-of-regulation in the establishment of lateral organ polarity in *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, 135: 685~694
- Feugier FG, Iwasa Y (2006). How canalization can make loops: a new model of reticulated leaf vascular pattern formation. *J Theor Biol*, 243: 235~244
- Fletcher JC, Brand U, Running MP, Simon R, Meyerowitz EM (1999). Signaling of cell fate decisions by *CLAVATA3* in *Arabidopsis* shoot meristems. *Science*, 283: 1911~1914
- Friedrichsen DM, Joazeiro CA, Li J, Hunter T, Chory J (2000). Brassinosteroid-insensitive-1 is a ubiquitously expressed leucine-rich repeat receptor serine/threonine kinase. *Plant Physiol*, 123: 1247~1256
- Fukuda H (1997). Tracheary element differentiation. *Plant Cell*, 9: 1147~1156
- Fukuda H (2004). Signals that control plant vascular cell differentiation. *Nat Rev Mol Cell Bio*, 5: 379~391
- Galweiler L, Guan CH, Muller A, Wisman E, Mendgen K, Yephremov A, Palme K (1998). Regulation of polar auxin transport by AtPIN1 in *Arabidopsis* vascular tissue. *Science*, 282: 2226~2230
- Gampala SS, Kim TW, He JX, Tang W, Deng Z, Bai MY, Guan S, Lalonde S, Sun Y, Gendron JM, et al (2007). An essential role for 14-3-3 proteins in brassinosteroid signal transduction in *Arabidopsis*. *Dev Cell*, 13: 177~189
- Geldner N, Anders N, Wolters H, Keicher J, Kornberger W, Muller P, Delbarre A, Ueda T, Nakano A, Jurgens G (2003). The *Arabidopsis* GNOM ARF-GEF mediates endosomal recycling, auxin transport, and auxin-dependent plant growth. *Cell*, 112: 219~230
- Gendron JM, Wang ZY (2007). Multiple mechanisms modulate brassinosteroid signaling. *Curr Opin Plant Biol*, 10: 436~441
- Groover AT, Pattishall A, Jones AM (2003). *IAA8* expression during vascular cell differentiation. *Plant Mol Biol*, 51: 427~435
- Hamann T, Mayer U, Jurgens G (1999). The auxin-insensitive bodenlos mutation affects primary root formation and apical-basal patterning in the *Arabidopsis* embryo. *Development*, 126: 1387~1395
- Hardtke CS, Berleth T (1998). The *Arabidopsis* gene *MONOPTEROS* encodes a transcription factor mediating embryo axis formation and vascular development. *EMBO J*, 17: 1405~1411
- Hawker NP, Bowman JL (2004). Roles for class III *HD-Zip* and *KANADI* genes in *Arabidopsis* root development. *Plant Physiol*, 135: 2261~2270
- He JX, Gendron JM, Sun Y, Gampala SS, Gendron N, Sun CQ, Wang ZY (2005). BZR1 is a transcriptional repressor with dual roles in brassinosteroid homeostasis and growth responses. *Science*, 307: 1634~1638
- Helariutta Y (2007). Cell signalling during vascular morphogenesis. *Biochem Soc Trans*, 35: 152~155
- Hellmann H, Estelle M (2002). Plant development: regulation by protein degradation. *Science*, 297: 793~797
- Higuchi M, Pischke MS, Mahonen AP, Miyawaki K, Hashimoto Y, Seki M, Kobayashi M, Shinozaki K, Kato T, Tabata S, et al (2004). In planta functions of the *Arabidopsis* cytokinin receptor family. *Proc Natl Acad Sci USA*, 101: 8821~8826
- Hirakawa Y, Shinohara H, Kondo Y, Inoue A, Nakanomyo I, Ogawa M, Sawa S, Ohashi-Ito K, Matsubayashi Y, Fukuda H (2008). Non-cell-autonomous control of vascular stem cell fate by a CLE peptide/receptor system. *Proc Natl Acad Sci USA*, 105: 15208~15213
- Hwang I, Chen HC, Sheen J (2002). Two-component signal transduction pathways in *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, 129: 500~515
- Hwang I, Sheen J (2001). Two-component circuitry in *Arabidopsis*

- cytokinin signal transduction. *Nature*, 413: 383~389
- Inoue T, Higuchi M, Hashimoto Y, Seki M, Kobayashi M, Kato T, Tabata S, Shinozaki K, Kakimoto T (2001). Identification of CRE1 as a cytokinin receptor from *Arabidopsis*. *Nature*, 409: 1060~1063
- Ito Y, Nakanomyo I, Motose H, Iwamoto K, Sawa S, Dohmae N, Fukuda H (2006). Dodeca-CLE peptides as suppressors of plant stem cell differentiation. *Science*, 313: 842
- Kakimoto T (2001). Identification of plant cytokinin biosynthetic enzymes as dimethylallyl diphosphate: ATP/ADP isopentenyltransferases. *Plant Cell Physiol*, 42: 677~685
- Kiba T, Yamada H, Mizuno T (2002). Characterization of the ARR15 and ARR16 response regulators with special reference to the cytokinin signaling pathway mediated by the AHK4 histidine kinase in roots of *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell Physiol*, 43: 1059~1066
- Kiba T, Yamada H, Sato S, Kato T, Tabata S, Yamashino T, Mizuno T (2003). The type-A response regulator, ARR15, acts as a negative regulator in the cytokinin-mediated signal transduction in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell Physiol*, 44: 868~874
- Kim HJ, Ryu H, Hong SH, Woo HR, Lim PO, Lee IC, Sheen J, Nam HG, Hwang I (2006). Cytokinin-mediated control of leaf longevity by AHK3 through phosphorylation of ARR2 in *Arabidopsis*. *Proc Natl Acad Sci USA*, 103: 814~819
- Kim J, Jung JH, Reyes JL, Kim YS, Kim SY, Chung KS, Kim JA, Lee M, Lee Y, Kim VN, et al (2005). MicroRNA-directed cleavage of *ATHB15* mRNA regulates vascular development in *Arabidopsis* inflorescence stems. *Plant J*, 42: 84~94
- Kinoshita T, Cano-Delgado A, Seto H, Hiranuma S, Fujioka S, Yoshida S, Chory J (2005). Binding of brassinosteroids to the extracellular domain of plant receptor kinase BRI1. *Nature*, 433: 167~171
- Kleine-Vehn J, Dhonukshe P, Sauer M, Brewer PB, Wisniewska J, Paciorek T, Benkova E, Friml J (2008). ARF GEF-dependent transcytosis and polar delivery of PIN auxin carriers in *Arabidopsis*. *Curr Biol*, 18: 526~531
- Kleine-Vehn J, Dhonukshe P, Swarup R, Bennett M, Friml J (2006). Subcellular trafficking of the *Arabidopsis* auxin influx carrier AUX1 uses a novel pathway distinct from PIN1. *Plant Cell*, 18: 3171~3181
- Ko JH, Beers EP, Han KH (2006). Global comparative transcriptome analysis identifies gene network regulating secondary xylem development in *Arabidopsis thaliana*. *Mol Genet Genomics*, 276: 517~531
- Ko JH, Kim WC, Han KH (2009). Ectopic expression of *MYB46* identifies transcriptional regulatory genes involved in secondary wall biosynthesis in *Arabidopsis*. *Plant J*, 60: 649~665
- Ko JH, Yang SH, Park AH, Lerouxel O, Han KH (2007). ANAC012, a member of the plant-specific NAC transcription factor family, negatively regulates xylary fiber development in *Arabidopsis thaliana*. *Plant J*, 50: 1035~1048
- Koizumi K, Sugiyama M, Fukuda H (2000). A series of novel mutants of *Arabidopsis thaliana* that are defective in the formation of continuous vascular network: calling the auxin signal flow canalization hypothesis into question. *Development*, 127: 3197~3204
- Kondo T, Sawa S, Kinoshita A, Mizuno S, Kakimoto T, Fukuda H, Sakagami Y (2006). A plant peptide encoded by CLV3 identified by in situ MALDI-TOF MS analysis. *Science*, 313: 845~848
- Kubo M, Udagawa M, Nishikubo N, Horiguchi G, Yamaguchi M, Ito J, Mimura T, Fukuda H, Demura T (2005). Transcription switches for protoxylem and metaxylem vessel formation. *Gene Dev*, 19: 1855~1860
- Lenhard M, Laux T (2003). Stem cell homeostasis in the *Arabidopsis* shoot meristem is regulated by intercellular movement of CLAVATA3 and its sequestration by CLAVATA1. *Development*, 130: 3163~3173
- Li J (2005). Brassinosteroid signaling: from receptor kinases to transcription factors. *Curr Opin Plant Biol*, 8: 526~531
- Li J, Chory J (1997). A putative leucine-rich repeat receptor kinase involved in brassinosteroid signal transduction. *Cell*, 90: 929~938
- Lin WC, Shuai B, Springer PS (2003). The *Arabidopsis* LATERAL ORGAN BOUNDARIES-domain gene *ASYMMETRIC LEAVES2* functions in the repression of *KNOX* gene expression and in adaxial-abaxial patterning. *Plant Cell*, 15: 2241~2252
- Mahonen AP, Bishopp A, Higuchi M, Nieminen KM, Kinoshita K, Tormakangas K, Ikeda Y, Oka A, Kakimoto T, Helariutta Y (2006). Cytokinin signaling and its inhibitor AHP6 regulate cell fate during vascular development. *Science*, 311: 94~98
- Mahonen AP, Bonke M, Kauppinen L, Riikonen M, Benfey PN, Helariutta Y (2000). A novel two-component hybrid molecule regulates vascular morphogenesis of the *Arabidopsis* root. *Gene Dev*, 14: 2938~2943
- Mattsson J, Sung ZR, Berleth T (1999). Responses of plant vascular systems to auxin transport inhibition. *Development*, 126: 2979~2991
- McCarthy RL, Zhong R, Ye ZH (2009). MYB83 is a direct target of SND1 and acts redundantly with MYB46 in the regulation of secondary cell wall biosynthesis in *Arabidopsis*. *Plant Cell Physiol*, 50: 1950~1964
- McConnell JR, Barton MK (1998). Leaf polarity and meristem formation in *Arabidopsis*. *Development*, 125: 2935~2942
- McConnell JR, Emery J, Eshed Y, Bao N, Bowman J, Barton MK (2001). Role of *PHABULOSA* and *PHAVOLUTA* in determining radial patterning in shoots. *Nature*, 411: 709~713

- Michniewicz M, Zago MK, Abas L, Weijers D, Schweighofer A, Meskiene I, Heisler MG, Ohno C, Zhang J, Huang F, et al (2007). Antagonistic regulation of PIN phosphorylation by PP2A and PINOID directs auxin flux. *Cell*, 130: 1044~1056
- Mitsuda N, Iwase A, Yamamoto H, Yoshida M, Seki M, Shinozaki K, Ohme-Takagi M (2007). NAC transcription factors, NST1 and NST3, are key regulators of the formation of secondary walls in woody tissues of *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 19: 270~280
- Mitsuda N, Ohme-Takagi M (2008). NAC transcription factors NST1 and NST3 regulate pod shattering in a partially redundant manner by promoting secondary wall formation after the establishment of tissue identity. *Plant J*, 56: 768~778
- Mitsuda N, Seki M, Shinozaki K, Ohme-Takagi M (2005). The NAC transcription factors NST1 and NST2 of *Arabidopsis* regulate secondary wall thickenings and are required for anther dehiscence. *Plant Cell*, 17: 2993~3006
- Miyawaki K, Matsumoto-Kitano M, Kakimoto T (2004). Expression of cytokinin biosynthetic isopentenyltransferase genes in *Arabidopsis*: tissue specificity and regulation by auxin, cytokinin, and nitrate. *Plant J*, 37: 128~138
- Motose H, Fukuda H, Sugiyama M (2001a). Involvement of local intercellular communication in the differentiation of *Zinnia* mesophyll cells into tracheary elements. *Planta*, 213: 121~131
- Motose H, Sugiyama M, Fukuda H (2001b). An arabinogalactan protein(s) is a key component of a fraction that mediates local intercellular communication involved in tracheary element differentiation of *Zinnia* mesophyll cells. *Plant Cell Physiol*, 42: 129~137
- Nagata N, Asami T, Yoshida S (2001). Brassinazole, an inhibitor of brassinosteroid biosynthesis, inhibits development of secondary xylem in cress plants (*Lepidium sativum*). *Plant Cell Physiol*, 42: 1006~1011
- Nelson T, Dengler N (1997). Leaf vascular pattern formation. *Plant Cell*, 9: 1121~1135
- Nishimura C, Ohashi Y, Sato S, Kato T, Tabata S, Ueguchi C (2004). Histidine kinase homologs that act as cytokinin receptors possess overlapping functions in the regulation of shoot and root growth in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 16: 1365~1377
- Ohashi-Ito K, Demura T, Fukuda H (2002). Promotion of transcript accumulation of novel *Zinnia* immature xylem-specific HD-Zip III homeobox genes by brassinosteroids. *Plant Cell Physiol*, 43: 1146~1153
- Ohashi-Ito K, Fukuda H (2003). HD-Zip III homeobox genes that include a novel member, *ZeHB-13* (*Zinnia*)/*ATHB-15* (*Arabidopsis*), are involved in procambium and xylem cell differentiation. *Plant Cell Physiol*, 44: 1350~1358
- Okada K, Ueda J, Komaki MK, Bell CJ, Shimura Y (1991). Requirement of the auxin polar transport-system in early stages of *Arabidopsis* floral bud formation. *Plant Cell*, 3: 677~684
- Paciorek T, Zazimalova E, Ruthardt N, Petrasek J, Stierhof YD, Kleine-Vehn J, Morris DA, Emans N, Jurgens G, Geldner N, et al (2005). Auxin inhibits endocytosis and promotes its own efflux from cells. *Nature*, 435: 1251~1256
- Prigge MJ, Otsuga D, Alonso JM, Ecker JR, Drews GN, Clark SE (2005). Class III homeodomain-leucine zipper gene family members have overlapping, antagonistic, and distinct roles in *Arabidopsis* development. *Plant Cell*, 17: 61~76
- Przemeck GKH, Mattsson J, Hardtke CS, Sung ZR, Berleth T (1996). Studies on the role of the *Arabidopsis* gene *MONOPTEROS* in vascular development and plant cell axialization. *Planta*, 200: 229~237
- Reddy GV, Meyerowitz EM (2005). Stem-cell homeostasis and growth dynamics can be uncoupled in the *Arabidopsis* shoot apex. *Science*, 310: 663~667
- Reinhart BJ, Weinstein EG, Rhoades MW, Bartel B, Bartel DP (2002). MicroRNAs in plants. *Gene Dev*, 16: 1616~1626
- Rhoades MW, Reinhart BJ, Lim LP, Burge CB, Bartel B, Bartel DP (2002). Prediction of plant microRNA targets. *Cell*, 110: 513~520
- Riefler M, Novak O, Strnad M, Schmulling T (2006). *Arabidopsis* cytokinin receptor mutants reveal functions in shoot growth, leaf senescence, seed size, germination, root development, and cytokinin metabolism. *Plant Cell*, 18: 40~54
- Rojo E, Sharma VK, Kovaleva V, Raikhel NV, Fletcher JC (2002). CLV3 is localized to the extracellular space, where it activates the *Arabidopsis* CLAVATA stem cell signaling pathway. *Plant Cell*, 14: 969~977
- Sachs T (2000). Integrating cellular and organismic aspects of vascular differentiation. *Plant Cell Physiol*, 41: 649~656
- Sakai H, Honma T, Aoyama T, Sato S, Kato T, Tabata S, Oka A (2001). ARR1, a transcription factor for genes immediately responsive to cytokinins. *Science*, 294: 1519~1521
- Sauer M, Balla J, Luschnig C, Wisniewska J, Reinohl V, Friml J, Benkova E (2006). Canalization of auxin flow by Aux/IAA-ARF-dependent feedback regulation of PIN polarity. *Gene Dev*, 20: 2902~2911
- Sawa S, Watanabe K, Goto K, Liu YG, Shibata D, Kanaya E, Morita EH, Okada K (1999). *FILAMENTOUS FLOWER*, a meristem and organ identity gene of *Arabidopsis*, encodes a protein with a zinc finger and HMG-related domains. *Gene Dev*, 13: 1079~1088
- Scarpella E, Francis P, Berleth T (2004). Stage-specific markers define early steps of procambium development in *Arabidopsis* leaves and correlate termination of vein formation with mesophyll differentiation. *Development*, 131: 3445~3455
- Scheres B, Di Laurenzio L, Willemsen V, Hauser M, Janmaat K, Weisbeek P, Benfey P (1995). Mutations affecting the radial organisation of the *Arabidopsis* root display specific

- defects throughout the embryonic axis. *Development*, 121: 53
- Schoof H, Lenhard M, Haecker A, Mayer KF, Jurgens G, Laux T (2000). The stem cell population of *Arabidopsis* shoot meristems is maintained by a regulatory loop between the *CLAVATA* and *WUSCHEL* genes. *Cell*, 100: 635~644
- Sieberer T, Seifert GJ, Hauser MT, Grisafi P, Fink GR, Luschnig C (2000). Post-transcriptional control of the *Arabidopsis* auxin efflux carrier EIR1 requires AXR1. *Curr Biol*, 10: 1595~1598
- Sieburth LE (1999). Auxin is required for leaf vein pattern in *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, 121: 1179~1190
- 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: 4117~4128
- Simon R, Stahl Y (2006). Plant cells CLEave their way to differentiation. *Science*, 313: 773~774
- Spitzer C, Reyes FC, Buono R, Sliwinski MK, Haas TJ, Otegui MS (2009). The ESCRT-related CHMP1A and B proteins mediate multivesicular body sorting of Auxin carriers in *Arabidopsis* and are required for plant development. *Plant Cell*, 21: 749~766
- Steiner-Lange S, Unte US, Eckstein L, Yang C, Wilson ZA, Schmelzer E, Dekker K, Saedler H (2003). Disruption of *Arabidopsis thaliana* *MYB26* results in male sterility due to non-dehiscent anthers. *Plant J*, 34: 519~528
- Steinmann T, Geldner N, Grebe M, Mangold S, Jackson CL, Paris S, Galweiler L, Palme K, Jurgens G (1999). Coordinated polar localization of auxin efflux carrier PIN1 by GNOM ARF GEF. *Science*, 286: 316~318
- Swarup R, Friml J, Marchant A, Ljung K, Sandberg G, Palme K, Bennett M (2001). Localization of the auxin permease AUX1 suggests two functionally distinct hormone transport pathways operate in the *Arabidopsis* root apex. *Gene Dev*, 15: 2648~2653
- Szekerés M, Nemeth K, Koncz-Kalman Z, Mathur J, Kauschmann A, Altmann T, Redei GP, Nagy F, Schell J, Koncz C (1996). Brassinosteroids rescue the deficiency of CYP90, a cytochrome P450, controlling cell elongation and de-etiolation in *Arabidopsis*. *Cell*, 85: 171~182
- Takei K, Sakakibara H, Sugiyama T (2001). Identification of genes encoding adenylate isopentenyltransferase, a cytokinin biosynthesis enzyme, in *Arabidopsis thaliana*. *J Biol Chem*, 276: 26405~26410
- Tang W, Kim TW, Oses-Prieto JA, Sun Y, Deng Z, Zhu S, Wang R, Burlingame AL, Wang ZY (2008). BSKs mediate signal transduction from the receptor kinase BRI1 in *Arabidopsis*. *Science*, 321: 557~560
- Tsugeki R, Ditengou FA, Sumi Y, Teale W, Palme K, Okada K (2009). NO VEIN mediates Auxin-dependent specification and patterning in the *Arabidopsis* embryo, shoot, and root. *Plant Cell*, 21: 3133~3151
- Ulmasov T, Hagen G, Guilfoyle TJ (1999). Activation and repression of transcription by auxin-response factors. *Proc Natl Acad Sci USA*, 96: 5844~5849
- Vieten A, Vanneste S, Wisniewska J, Benkova E, Benjamins R, Beeckman T, Luschnig C, Friml J (2005). Functional redundancy of PIN proteins is accompanied by auxin-dependent cross-regulation of PIN expression. *Development*, 132: 4521~4531
- Waites R, Hudson A (1995). *Phantastica*: a gene required for dorsoventrality of leaves in *Antirrhinum majus*. *Development*, 121: 2143~2154
- Waites R, Selvadurai HR, Oliver IR, Hudson A (1998). The *PHANTASTICA* gene encodes a MYB transcription factor involved in growth and dorsoventrality of lateral organs in *Antirrhinum*. *Cell*, 93: 779~789
- Wang ZY, Seto H, Fujioka S, Yoshida S, Chory J (2001). BRI1 is a critical component of a plasma-membrane receptor for plant steroids. *Nature*, 410: 380~383
- Weijers D, Benkova E, Jager KE, Schlereth A, Hamann T, Kientz M, Wilmoth JC, Reed JW, Jurgens G (2005). Developmental specificity of auxin response by pairs of ARF and Aux/IAA transcriptional regulators. *EMBO J*, 24: 1874~1885
- Willemsen V, Friml J, Grebe M, van den Toorn A, Palme K, Scheres B (2003). Cell polarity and PIN protein positioning in *Arabidopsis* require STEROL METHYLTRANSFERASE1 function. *Plant Cell*, 15: 612~625
- Woodward AW, Bartel B (2005). A receptor for auxin. *Plant Cell*, 17: 2425~2429
- Xu J, Hofhuis H, Heidstra R, Sauer M, Friml J, Scheres B (2006). A molecular framework for plant regeneration. *Science*, 311: 385~388
- Xu L, Xu Y, Dong A, Sun Y, Pi L, Huang H (2003). Novel *as1* and *as2* defects in leaf adaxial-abaxial polarity reveal the requirement for *ASYMMETRIC LEAVES1* and *2* and *ERECTA* functions in specifying leaf adaxial identity. *Development*, 130: 4097~4107
- Yamaguchi M, Kubo M, Fukuda H, Demura T (2008). VASCULAR-RELATED NAC-DOMAIN7 is involved in the differentiation of all types of xylem vessels in *Arabidopsis* roots and shoots. *Plant J*, 55: 652~664
- Yamamoto R, Demura T, Fukuda H (1997). Brassinosteroids induce entry into the final stage of tracheary element differentiation in cultured *Zinnia* cells. *Plant Cell Physiol*, 38: 980~983
- Yamamoto R, Fujioka S, Demura T, Takatsuto S, Yoshida S, Fukuda H (2001). Brassinosteroid levels increase drastically prior to morphogenesis of tracheary elements. *Plant Physiol*, 125: 556~563

- Yan Z, Zhao J, Peng P, Chihara RK, Li J (2009). BIN2 functions redundantly with other *Arabidopsis* GSK3-like kinases to regulate brassinosteroid signaling. *Plant Physiol*, 150: 710~721
- Yang C, Xu Z, Song J, Conner K, Vizcay Barrena G, Wilson ZA (2007). *Arabidopsis* MYB26/MALE STERILE35 regulates secondary thickening in the endothecium and is essential for anther dehiscence. *Plant Cell*, 19: 534~548
- Yin Y, Wu D, Chory J (2002a). Plant receptor kinases: systemin receptor identified. *Proc Natl Acad Sci USA*, 99: 9090~9092
- Yin Y, Wang ZY, Mora-Garcia S, Li J, Yoshida S, Asami T, Chory J (2002b). BES1 accumulates in the nucleus in response to brassinosteroids to regulate gene expression and promote stem elongation. *Cell*, 109: 181~191
- Zhao C, Craig JC, Petzold HE, Dickerman AW, Beers EP (2005). The xylem and phloem transcriptomes from secondary tissues of the *Arabidopsis* root-hypocotyl. *Plant Physiol*, 138: 803~818
- Zhao CS, Avci U, Grant EH, Haigler CH, Beers EP (2008). XND1, a member of the NAC domain family in *Arabidopsis thaliana*, negatively regulates lignocellulose synthesis and programmed cell death in xylem. *Plant J*, 53: 425~436
- Zhong R, Richardson EA, Ye ZH (2007a). The MYB46 transcription factor is a direct target of SND1 and regulates secondary wall biosynthesis in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 19: 2776~2792
- Zhong R, Ye ZH (1999). *IFL1*, a gene regulating interfascicular fiber differentiation in *Arabidopsis*, encodes a homeodomain-leucine zipper protein. *Plant Cell*, 11: 2139~2152
- Zhong RQ, Demura T, Ye ZH (2006). SND1, a NAC domain transcription factor, is a key regulator of secondary wall synthesis in fibers of *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 18: 3158~3170
- Zhong RQ, Lee CH, Zhou JL, McCarthy RL, Ye ZH (2008). A battery of transcription factors involved in the regulation of secondary cell wall biosynthesis in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 20: 2763~2782
- Zhong RQ, Richardson EA, Ye ZH (2007b). Two NAC domain transcription factors, SND1 and NST1, function redundantly in regulation of secondary wall synthesis in fibers of *Arabidopsis*. *Planta*, 225: 1603~1611
- Zhong RQ, Ye ZH (2007). Regulation of cell wall biosynthesis. *Curr Opin Plant Biol*, 10: 564~572
- Zhou JL, Lee CH, Zhong RQ, Ye ZH (2009). MYB58 and MYB63 are transcriptional activators of the lignin biosynthetic pathway during secondary cell wall formation in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 21: 248~266