

## 细胞分裂素在果实及种子发育中的作用

周蕾 魏琦超 高峰\*

西南大学生命科学学院, 重庆 400715

### The Effect of Cytokinins on Fruit and Seed Development

ZHOU Lei, WEI Qi-Chao, GAO Feng\*

School of Life Sciences, Southwest University, Chongqing 400715, China

**提要** 就最近几年来细胞分裂素与果实及种子发育的研究进展作简要介绍。

**关键词** 细胞分裂素; 座果; 落果; 胚乳; 顺式-反式-异构酶

细胞分裂素是一类调节细胞分裂的激素, 此类物质中最早发现的是激动素(kinetin, KT), 随后又发现了玉米素(zeatin, ZT)、异戊烯基腺嘌呤(iP)等。在结构上, 大多数细胞分裂素是腺嘌呤的衍生物, 主要在腺嘌呤N<sup>6</sup>氨基上连接着一个异戊烯基侧链。细胞分裂素在植物体内的合成途径主要有两条: (1) 从头合成: 这是植物体内合成细胞分裂素的主要机制, 其主途径可能是: 5'-AMP→[9R-5' P]iP→[9R-5' P]Z→[9R]Z→ZT; (2) 由tRNA核苷酸的碱基修饰产生。在植物、微生物和动物的一些tRNA核苷酸中含有被修饰过的碱基, 这些tRNA生成的细胞分裂素, 主要是[9R]iP、顺式-[9R]Z和它们的2-甲硫基衍生物。

细胞分裂素与植物生长发育关系密切, 它不仅增强细胞的分裂, 促进地上部分植株分化, 诱导叶绿体分化, 抑制叶片衰老, 而且在种子发育以及果实生长中起作用。本文对这方面的研究进展作一介绍。

#### 1 细胞分裂素在果实及种子发育中的作用

细胞分裂素的活性和浓度与果实的发育过程有密切关系。Salopek-Sondi等(2002)的研究表明, 圣诞蔷薇(*Helleborus niger* L.)的子房在受精前, 即果实发育I期, 细胞分裂素的含量很少, 而在果实发育的II期(包括从受精到幼果发育至直径约3 cm的时期)则增加了36倍, 尤其是核糖基玉米素(ZR), 大约为果实发育I期的230倍, 是该时期细胞分裂素的主要成分。在果实发育和成熟过程中, 有活性的细胞分裂素(如ZT和ZR)开始积累, 而无活性的葡糖苷细胞分裂素(如9-β-葡糖基玉米素)的比例则有所下降。有活性的细胞分

裂素和无活性的细胞分裂素的比例从I期的4.6上升为II期的9.7, 成熟后降到5.0。可见, 果实中细胞分裂素的变化和果实的发育过程密切相关, 是参与果实发育的调节因子之一。

总的来说, 细胞分裂素在果实及种子发育中的作用主要有促进座果、影响果实种子中同化物的积累及胚乳发育等。

**1.1 促进座果** 在许多植物的生殖生长中, 花的败育及落花落果是普遍现象。许多环境因子能够影响花的发育程度, 而落花落果则导致作物产量下降, 造成较大的经济损失, 因此这方面的研究受到了广泛的重视。Dragovoz等(2002)发现, 内源细胞分裂素的含量增加或活性上升能够刺激紫花苜蓿(*Medicago sativa* L.)花芽发育和果实的形成。他们的研究表明, 在次生花序的形成过程中, 细胞分裂素的含量增加。对紫花苜蓿的花芽施加外源细胞分裂素可以增加种子数量, 种子总重也增加19%~21%。

在其它植物中, 施用细胞分裂素也得到类似的结果。Nagel等(2001)用N<sup>6</sup>-苄基腺嘌呤(6-BA)处理温室中栽培的大豆[*Glycine max* (L.) Merr.]的花序组织的结果表明, 施用5×10<sup>-7</sup> mol的6-BA可使豆荚数、每个豆荚中的种子数和每株植物的种子总重量分别高出不施加6-BA的58%、62%和79%。这说明, 细胞分裂素水平在决定大豆产量

收稿 2005-10-30 修定 2006-03-13

资助 国家自然科学基金(2006-30270929)。

\*通讯作者(E-mail: peak0041@vip.sina.com, Tel: 023-68252365)。

中的作用很大。据此他们认为,在特定的环境中设法增加植株中细胞分裂素的含量可以提高种子产量。有人在羽扇豆(*Lupinus angustifolius*)中也发现,对其花序施加外源细胞分裂素能够阻止落果并促进种子发育(Atkins和Pigeaire 1993)。

在白羽扇豆的研究中有人发现,花序中高花位(此位置的小花在花序中开花较晚,约为第7~10朵花)上将要凋零的子房不再积累细胞分裂素,其生长中止于开花后的第4天(Emery等2000)。外源细胞分裂素必须在开花4 d内施用才有防止落果的作用,一旦花开始凋谢(开花5 d后),施加外源6-BA几乎不再有促进座果的作用。据此可以推测,开花前4 d是决定子房是否继续发育及能否形成果实的关键时期。施加外源细胞分裂素可能是通过促进微管组织的发育,恢复子房吸收同化物的能力,从而启动果实的发育。

**1.2 影响果实种子中同化物积累** 早在1963年, Mothes和Engelbrecht用同位素示踪方法发现,以细胞分裂素局部处理叶片可引起 $^{14}\text{C}$ 标记的氨基酸向处理部位转移。1983年, Leonard等报道,用6-BA处理败育的番茄幼花序可降低 $^{14}\text{C}$ 光合同化物在茎中的分布而增加在花序中的积累。在窄叶羽扇豆(*Lupinus angustifolius*) (Pate和Farrington 1981)和大豆(Brun和Betts 1984)的试验中也发现,所有花在开花初期对标记的 $^{14}\text{C}$ 同化物吸收都很低,甚至为零。开花4 d后,能正常座果的花中,有活性的细胞分裂素含量增加,吸收同化物的能力增强;而在那些不能形成果实的花中,活性细胞分裂素含量迅速下降,也不具有吸收同化物的能力。上述研究均表明,花序中的细胞分裂素含量与其吸收同化物的能力密切相关。

为了进一步研究细胞分裂素对种子或胚中同化物的运输及代谢变化的影响,戴玉玲等(1998)用KT处理发育中的大豆荚果时发现,一定浓度的KT可促进种皮中光合同化物的卸出和向子叶中的分配,特别是有利于胚对己糖的主动吸收。在拟南芥中也发现,细胞分裂素能调节蔗糖酶的表达和调动己糖的运输(Truernit等1996)。

营养器官中合成的同化物运输到果实和种子等贮藏器官,需要胞外转化酶和己糖运输蛋白的

共同作用,而细胞分裂素参与此过程的调节。Harms等(1994)在马铃薯(*Solanum tuberosum*)中发现,蔗糖转移蛋白参与蔗糖从韧皮部中释放到非原质体的过程,而此蛋白的编码基因 *StSUT1* 的mRNA水平受6-BA的调节。在玉米(*Zea mays*)中,液泡转移酶基因 *IVR1* 和 *IVR2* 受施加的外源KT诱导(Ying等1999),而液泡转移酶能够动员贮藏在液泡中的蔗糖。据此推测,细胞分裂素是通过诱导胞外转移酶、蔗糖转移蛋白以及液泡转移酶的表达而调动碳水化合物的运输。

**1.3 影响胚乳发育** 许多报道指出,在豌豆(*Pisum* sp.)、豆(*Phaseolus* sp.)、玉米、小麦和水稻的种子发育中,细胞分裂素含量最高的时期也是种子分化期和胚乳发育最快的时期(Lur和Sette 1993; Morris等1993; Yang等2000, 2002)。种子中的高含量细胞分裂素与高水平的细胞分裂现象相吻合(Morris 1997)。

为了证明水稻胚乳的细胞数目和细胞分裂活性受来源于胚乳和根中的细胞分裂素水平的调节, Yang等(2000)用营养液培养6种基因型的水稻,并检测其根和胚乳中细胞分裂素的含量,结果表明,胚乳中ZT和ZR的含量水平与细胞分裂速率密切相关,而胚乳中这两种细胞分裂素含量的改变又受根中细胞分裂素含量的影响。但改变根中 $\Delta^6$ -( $\Delta$ -异戊烯基)腺嘌呤(iP)和 $\Delta^6$ -( $\Delta$ -异戊烯基)腺苷(iPR)的含量并不明显影响这两种细胞分裂素在胚乳中的含量以及细胞分裂速率。水稻根部用激动素处理时,胚乳的细胞数和谷粒重有所增加,并且其增加幅度大于喷洒激动素于叶片和花序上所引起的增加。这个结果说明,水稻胚乳中的细胞数目和细胞分裂活性受细胞分裂素的调节,而起源于根中的ZT及ZR似乎起至关重要的作用。

**1.4 增加果实大小** Stern等连续4年对苹果品种‘Toygal Gala’进行施加6-BA和氯吡苯脲[cytokinin-1-(2-chloro-4-pyridyl)-3-phenylurea, CPPU]的试验,以探讨外源细胞分裂素类似物对果实大小的影响。结果表明,施加 $1 \times 10^{-5}$  mol的CPPU和 $5 \times 10^{-5}$  mol的6-BA 2周后,果实体积显著增加(大于50%)。细胞分裂素增大果实体积是通过促进果肉细胞分裂实现的。这两种细胞分裂素能增大果实的体积而不会改变果实的形状和种子数,也不影

响来年的座果和产量 (Stern等2003a)。他们将TDZ施用在梨品种‘Spadona’和‘Coscia’的幼果上, 也得到相似的结果 (Stern等2003b)。

## 2 细胞分裂素作用机制

**2.1 细胞分裂素信号传递及作用方式** 近两年的研究表明, 高等植物细胞分裂素的信号传递过程与多数原核生物和低等真核生物中存在的二元组分信号转导(two-component signaling, TCS)系统相似, 均具有典型的组氨酸蛋白激酶结构 (Hwang和Sheen 2001)。在拟南芥中发现的细胞分裂素受体为CRE1与AHK4 (Inoue等2001; Suzuki等2001a; Ueguchi等2001)、AHK2和AHK3 (Hwang和Sheen 2001; Yamada等2001)的蛋白激酶复合物。这3组细胞分裂素受体的N末端激酶结构域含有一个保守的组氨酸残基, 而定位在质膜内侧的C末端接受结构域具有保守的天冬氨酸残基, 胞外具有CHASE配体结合区, 该区域能与多种低分子量的配体相结合。细胞分裂素以配体的形式与胞外的CHASE区结合, 通过组氨酸-天冬氨酸磷酸化将信号传递下去。细胞分裂素信号转导路径的下游信号复合物是由5个组氨酸转移蛋白(*Arabidopsis* histidine phosphor-transmitters, AHPs) (Suzuki等2001b)和22个反应调节子蛋白(*Arabidopsis* response regulators, ARR) (Hwang等2002; Haberer和Kieber 2002; Lohrman和Harter 2002)所组成。ARRs可分为A-ARR和B-ARR两种类型。

细胞分裂素信号传递的大致过程为, 细胞分裂素作用于细胞分裂素受体后, 通过TCS系统的磷酸基团将信号传递给AHP, 活化的AHP进入细胞核后, 将磷酸基团传递给两种ARR。两种ARR与各种效应物相互作用, 从而改变细胞功能代谢 (Alexander和Thomas 2003)。根据已有的报道, 虽然还没有确切的证据证明大多数的AHPs和ARRs元件与细胞分裂素信号转导有直接联系, 但是已经确认其中几个元件在细胞分裂素转导途径中的具体功能。例如: ARR2能够在花粉中大量表达, 传递细胞分裂素的信号, 从而调节孢子发育过程中ATP的合成 (Lohrmann等2001); ARR4能影响光敏色素B的敏感性, 从而介导细胞分裂素参与的红光信号转导途径 (Sweere等2001); ARR4也能与DNA结合蛋白AtDBP1和AtDBP2相互作用

(Yamada等1998), 而该蛋白所结合的DNA为生长素转导的相关基因, 说明ARR4能介导细胞分裂素和生长素之间相互作用的信号转导途径。

在拟南芥中, 细胞周期基因CycD3是细胞分裂素信号转导途径最主要的下游靶标。细胞分裂素能够诱导CycD3的生成, 而CycD3作用于细胞周期, 促进细胞从G<sub>1</sub>期转换到S期, 启动细胞分裂。同时CycD3的过量表达可以代替细胞分裂素诱导拟南芥的叶片长出愈伤组织 (Riou-Khamlichi等1999)。而在细胞分裂素诱导CycD3产生的过程中, 正常的蔗糖含量是必要条件。在拟南芥离体培养中, 只有在蔗糖含量正常的情况下, 细胞分裂素才能使处于静止期的细胞开始分裂 (Riou-Khamlichi等2000)。另外, Herbers和Sonnewald (1998)认为, 正在发育的蚕豆胚里, 细胞分裂素是通过糖信号机制来保持细胞分裂的。同时, 细胞分裂素也能够通过诱导胞外转移酶、蔗糖转移蛋白以及液泡转移酶的表达, 来调动碳水化合物向细胞分裂素含量高的区域运输。可见, 在植物的发育过程中, 细胞分裂素需要通过糖信号机制保持细胞分裂, 而蔗糖又受细胞分裂素的调动, 这两个过程形成一个正反馈效应, 共同作用于库器官的发育和有机物的贮藏。

**2.2 细胞分裂素产生的部位** 虽然普遍认为合成细胞分裂素的部位主要是根, 但也有报道认为其它器官也能产生细胞分裂素。Miyawaki等 (2004)研究ATP/ADP异戊烯基转移酶的基因表达方式时证明细胞分裂素能在广泛的细胞类型和器官中产生: 在拟南芥中细胞分裂素合成的关键限速步骤是ATP/ADP异戊烯基转移酶催化的, 这些酶包括拟南芥异戊烯基转移酶(*Arabidopsis thaliana* isopentenyl transferase, AtIPT) 1、AtIPT4以及同源物AtIPT3、AtIPT5、AtIPT6、AtIPT7和AtIPT8。

通过它们的mRNA水平检测, 并将每个AtIPT基因的调节序列与GUS基因融合后, 再通过GUS基因的表达分析, 来综合分析上述AtIPT系列基因可能的表达调控情况: AtIPT1::GUS, 根尖木质部生长点细胞、叶腋、胚珠和未成熟种子; AtIPT3::GUS, 韧皮部; AtIPT4::GUS和AtIPT8::GUS, 未成熟种子, 特别是在胚乳区有大量的表达; AtIPT5::GUS, 根原基、根冠、花序的上

部; *AtIPT7::GUS*, 根伸长区的内皮层、幼叶的毛状体和一些花粉管。*AtIPT1*、*AtIPT3*、*AtIPT5*和*AtIPT7*的表达在4 h内受细胞分裂素的负调控, 而*AtIPT5*和*AtIPT7*在4 h内受生长素的正调控。在缺乏矿物质营养的拟南芥中, 施加硝酸盐1 h后能上调*AtIPT3*在根中的表达(Takei等2004), 在玉米中, 硝酸盐和铵盐都能增加细胞分裂素的表达, 当根吸收含氮矿物质时, 叶中的细胞分裂素诱导基因表达上升, 但直接将含氮矿物质作用于叶面上则无此作用(Sakakibara等1998)。根据此项结果可以推论, 细胞分裂素从根到茎尖的信号传输与根中的氮营养状态有关。

一般认为, 异戊基化的 tRNA 可能不是细胞分裂素的重要来源。Miyawaki 等(2004)检测 tRNA 异戊稀基转移酶基因——*AtIPT2*和*AtIPT9*, RT-PCR 和对启动子的分析结果表明, 它们在生长快速的组织中有高水平而广泛的表达。但与 ATP/ADP 异戊稀基转移酶基因不同, tRNA 异戊稀基转移酶基因不受细胞分裂素、生长素和营养状况的影响(Miyawaki 等 2004)。

**2.3 细胞分裂素构型与活性的关系** Emery等(2000)在白羽扇豆的研究中发现, 在开花 4 d 内, 容易落花的区域中顺式细胞分裂素的水平有明显的上升, 而在那些能够结果的花组织中顺式细胞分裂素并没有升高。在整个花序最先开的 1~3 朵小花中, 顺式构型与反式构型细胞分裂素的比值从开花 1 d 时大于 17:1 降低到开花 10 d 时的 1:1, 开花顺序在 4~6 朵小花中此比例从 16:1 降低到 3:1, 而在第 7~10 朵小花中顺式细胞分裂素一直保持很高比例, 两者比值在 10 d 内从 7:1 升至大于 19:1。值得注意的是, 白羽扇豆花序中先开的花比后开的花结实率更高。由此可以推论, 顺式异构体细胞分裂素作为反式构型的竞争抑制物, 对果实及胚发育有负作用。Bassil 等(1993)从发育中的菜豆(*Phaseolus vulgaris*)种子胚乳中分离出了玉米素的顺式反式异构酶, 此酶负责顺式-玉米素与反式-玉米素的结构转化。

### 3 结语

近年来, 研究者在植物细胞分裂素合成相关的酶以及基因的研究中虽然取得了较大的进展, 但由于植物中存在着复杂的基因调控和信号转导机

制, 至今未能明确其具体合成过程及作用方式。其次, 除了大量报道认为根是细胞分裂素合成的部位以外, 植物体内其它部位也能合成细胞分裂素, 但关于细胞分裂素是否会在体内运输以及如何运输还存在争论。再者, 大多数研究者都是以细胞分裂素为单独的研究对象来探讨细胞分裂素在种子和果实发育中的作用, 但植物体内各种激素之间是相互作用的, 因此, 细胞分裂素如何与其它激素或者调节信号相互作用而影响果实的发育也是值得进一步研究的。

### 参考文献

- 戴玉玲, 张蜀秋, 杨世杰(1998). 细胞分裂素对大豆种子发育时期同化物卸出及胚代谢的影响. 作物学报, 24 (5): 613~617
- Alexander H, Thomas S (2003). Cytokinin signal perception and transduction. *Curr Opin Plant Biol*, 6: 480~488
- Atkins CA, Pigeaire A (1993). Application of cytokinins to flowers to increase pod set in *Lupinus angustifolius*. *Aust J Agr Res*, 44: 1799~1819
- Bassil NV, Mok DWS, Mok MC (1993). Partial purification of a *cis-trans*-isomerase of zeatin from immature seed of *Phaseolus vulgaris* L. *Plant Physiol*, 102: 867~872
- Brun WA, Betts KJ (1984). Source/sink relations of abscising and nonabscising soybean flowers. *Plant Physiol*, 75: 187~191
- Dragovoz IV, Kots SY, Chekhun TI, Yavorskaya VK, Volkogon NV (2002). Complex growth regulator increases alfalfa seed production. *Russ J Plant Physiol*, 49 (6): 823~827
- Emery RJN, Ma Q, Atkins CA (2000). The forms and sources of cytokinins in developing white lupine seeds and fruits. *Plant Physiol*, 123 (4): 1593~1604
- Haberer G, Kieber JJ (2002). Cytokinins: new insights into a classic phytohormone. *Plant Physiol*, 128: 354~362
- Harms K, Woehner RV, Schulz B, Frommer WB (1994). Isolation and characterization of P-type H<sup>+</sup>-ATPase genes from potato. *Plant Mol Biol*, 26: 979~988
- Herbers K, Sonnewald U (1998). Molecular determinants of sink strength. *Curr Opin Plant Biol*, 1 (3): 207~216
- 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
- Lohrmann J, Harter K (2002). Plant two-component signaling systems and the role of response regulators. *Plant Physiol*, 128: 363~369
- Lohrmann J, Sweere U, Zabaleta E, Baurle I, Keitel C, Kozma-

- Bognar L, Brennicke A, Schafer E, Kudla J, Harter K (2001). The response regulator ARR2: a pollen-specific transcription factor involved in the expression of nuclear genes for components of mitochondrial complex I in *Arabidopsis*. *Mol Genet Genomics*, 265: 2~13
- Lur HS, Setter TL (1993). Role of auxin in maize endosperm development: timing of nuclear DNA endoreduplication, zein expression, and cytokinins. *Plant Physiol*, 103: 273~280
- 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
- Morris RD, Blevins DG, Dietrich JT, Durly RC, Gelvin SB, Gray J, Hommes NG, Kaminek M, Mathews LJ, Meilan R et al (1993). Cytokinins in plant pathogenic bacteria and developing cereal grains. *Aust J Plant Physiol*, 20: 621~637
- Morris RO (1997). Hormonal regulation of seed development. In: Larkins BA, Vasil IK (eds). *Cellular and Molecular Biology of Plant Seed Development*. The Netherlands, Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 117~149
- Mothes K, Engelbrecht L (1963). On the activity of a kinetin like root factor. *Life Sci*, 11: 852~857
- Nagel L, Brewster R, Riedell WE, Reese RN (2001). Cytokinin regulation of flower and pod set in soybeans (*Glycine max* (L.) Merr.). *Ann Bot*, 88: 27~31
- Pate JS, Farrington P (1981). Fruit set in *Lupinus angustifolius* cv. Unicrop: II. Assimilate flow during flowering and early fruiting. *Aust J Plant Physiol*, 8: 307~318
- Riou-Khamlichi C, Huntley R, Jacquard A, Murray JAH (1999). Cytokinin activation of *Arabidopsis* cell division through a D-type cyclin. *Science*, 283: 1541~1544
- Riou-Khamlichi C, Menges M, Healy JMS, Murray JAH (2000). Sugar control of the plant cell cycle: differential regulation of *Arabidopsis* D-type cyclin gene expression. *Mol Cell Biol*, 20 (13): 4513~4521
- Stern RA, Shargal A, Flaishman MA (2003a). Thidiazuron increases fruit size of 'Spadona' and 'Coscia' pear (*Pyrus communis* L.). *J Hort Sci Biotechnol*, 78 (1): 51~55
- Stern RA, Ben-Arie R, Neria O, Flaishman M (2003b). CPPU and BA increase fruit size of 'Royal Gala' (*Malus domestica*) apple in a warm climate. *J Hort Sci Biotechnol*, 78 (3): 297~302
- Sakakibara H, Suzuki M, Takei K, Deji A, Taniguchi M, Sugiyama T (1998). A response-regulator homologue possibly involved in nitrogen signal transduction mediated by cytokinin in maize. *Plant J*, 14: 337~344
- Salopek-Sondi B, Kovac M, Prebeg T, Magnus V (2002). Developing fruit direct post-floral morphogenesis in *Heliborus niger* L. *J Exp Bot*, 53 (376): 1949~1957
- Suzuki T, Miwa K, Ishikawa K, Yamada H, Aiba H, Mizuno T (2001a). The *Arabidopsis* sensor His-kinase, AHK4, can respond to cytokinins. *Plant Cell Physiol*, 42: 107~113
- Suzuki T, Sakurai K, Ueguchi C, Mizuno T (2001b). Two types of putative nuclear factors that physically interact with histidine-containing phosphotransfer (Hpt) domains, signalling mediators in His-to-Asp phosphorelay, in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell Physiol*, 42: 37~45
- Sweere U, Eichenberg K, Lohrmann J, Mira-Rodado V, Bäurle I, Kudla J, Nagy F, Schäfer E, Harter K (2001). Interaction of the response regulator ARR4 with the photoreceptor phytochrome B in modulating red light signalling. *Science*, 294: 1108~1111
- Takei K, Ueda N, Aoki K, Kuromori T, Hirayama T, Shinozaki K, Yamaya T, Sakakibara H (2004). AtIPT3 is a key determinant of nitrate-dependent cytokinin biosynthesis in *Arabidopsis*. *Plant Cell Physiol*, 45: 1053~1062
- Truernit E, Schmid J, Epple P, Illig J, Sauer N (1996). The sink-specific and stress-regulated *Arabidopsis* STP4 gene: enhanced expression of a gene encoding a monosaccharide transporter by wounding elicitors, and pathogen challenge. *Plant Cell*, 8: 2169~2182
- Ueguchi C, Sato S, Kato T, Tabata S (2001). The AHK4 gene involved in the cytokinin-signaling pathway as a direct receptor molecule in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell Physiol*, 42: 751~755
- Yamada H, Hanaki N, Imamura A, Ueguchi C, Mizuno T (1998). An *Arabidopsis* protein that interacts with the cytokinin-inducible response regulator, ARR4, implicated in the His-Asp phosphorelay signal transduction. *FEBS Lett*, 436: 76~80
- Yamada H, Suzuki T, Terada K, Takei K, Ishikawa K, Miwa K, Mizuno T (2001). The *Arabidopsis* AHK4 histidine kinase is a cytokinin-binding receptor that transduces cytokinin signals across the membrane. *Plant Cell Physiol*, 42: 1017~1023
- Yang JC, Zhang JH, Huang ZL, Wang ZQ, Zhu QS, Liu LJ (2002). Correlation of cytokinin levels in the endosperms and roots with cell number and cell division activity during endosperm development in rice. *Ann Bot*, 90: 369~377
- Yang J, Peng S, Visperas RM, Sanico AL, Zhu Q, Gu S (2000). Grain filling pattern and cytokinin content in the grains and roots of rice plants. *Plant Growth Regul*, 30: 261~270
- Ying Z, Wu Y, Avigne W, Koch K (1999). Sugar responses of maize invertase genes are altered by cytokinins: whole plant implications for sugar sensing in a developmental context. In: *Proceedings of the international conference on assimilate transport and partitioning*. Newcastle, 197