

植物茎端分生组织 CLV/WUS 信号途径的研究进展

王希挺, 程治军, 万建民

(中国农业科学院作物科学研究所, 北京 100081)

摘要: 高等植物的最终形态主要依赖于茎端分生组织的发育调控, 拟南芥 CLV/WUS 途径是茎端分生组织最重要的调控机制之一。CLV 途径促进器官发生, WUS 途径诱导分生组织细胞增殖, 它们构成了负反馈调节环, 保证了拟南芥分生组织的正常增殖与分化。利用突变体基因克隆和系统发育比较, 证实了 CLV 和 WUS 的同源基因也存在于以水稻和玉米为代表的禾本科作物中, 说明 CLV/WUS 信号途径在禾本科作物中很可能是保守的。由于禾本科作物茎端分生组织的发育最终关系到作物的产量和品质, 因此, 深入研究禾本科作物的 CLV/WUS 信号途径将有助于禾本科作物的遗传改良。

关键词: 分生组织; 基因; CLV; WUS; 禾本科作物

中图分类号: Q756 **文献标识码:** A **文章编号:** 1008-0864(2008)04-0001-07

Research Progress on CLV/WUS Signal Pathway in Plant Shoot Apical Meristem

WANG Xi-ting, CHENG Zhi-jun, WAN Jian-min

(Institute of Crop Sciences, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081, China)

Abstract: Plant architecture is mainly determined by the developmental regulation of shoot apical meristem (SAM). In *Arabidopsis*, the CLV/WUS pathway is one of the most important regulatory mechanisms of shoot apical meristem. The CLV pathway promotes organogenesis, while the WUS pathway induces meristem cell proliferation. CLV/WUS pathway is a feedback loop, which would maintain the balance between proliferation and differentiation. Homologous CLV and WUS were confirmed to be existed in rice and corn, which are representatives of cereal crops. On the basis of mutant gene cloning and phylogenetic comparison, it was proved that CLV/WUS pathway was potentially conserved in cereal crops. Since the development of shoot apical meristem is correlated with yield and quality of cereal crops, further study on CLV/WUS signal pathway in cereal crops will contribute a lot to genetic improvement of cereal crops.

Key words: meristem; gene; CLV; WUS; cereal crop

高等植物的地上部分来自茎端分生组织 (shoot apical meristem, SAM), 即位于茎顶端的一群未分化的小细胞。茎端分生组织在植物不同生长阶段表现为不同的状态: 在营养生长阶段, 分化为茎和叶; 在生殖生长阶段, 转换为具有无限 (indeterminate) 分化能力的花序分生组织; 其上的局部组织又转换为有限的 (determinate) 花分生组织, 并按一定的空间结构分化为各轮花器官。由此可见, 植物体的形态依赖于茎端分生组织的发育调控, 而 CLV/WUS (CLAVATA/WUSCHEL) 途

径是其中重要的调控机制之一。

在单子叶植物如水稻中, 茎端分生组织也经历了类似的转变: 在生殖生长阶段, 水稻茎端分生组织直接转变为穗轴分生组织, 再形成初级枝梗分生组织, 随后凋亡。初级枝梗分生组织又转变为小穗分生组织, 产生小穗和次级枝梗。小穗分生组织形成两对护颖后转变为花分生组织, 在完成花器官的分化后, 最终转变为雌蕊。本文将对 CLV/WUS 途径在模式植物拟南芥及单子叶作物水稻、玉米中的研究进展作一总结。

收稿日期: 2008-06-04; 修回日期: 2008-09-01

基金项目: 国家自然科学基金项目 (30771316) 资助。

作者简介: 王希挺, 硕士研究生, 研究方向为水稻功能基因组学。通讯作者: 万建民, 教授, 博士生导师, 主要从事水稻分子育种研究。E-mail: wanjm@caas.net.cn

1 拟南芥的 CLV/WUS 途径

1.1 拟南芥的 CLV 途径

拟南芥的 CLV 途径涉及 3 个基因: *CLV1*、*CLV2* 和 *CLV3*, 这是一组促进器官发生的基因, 其中任何一个缺失都能影响所有阶段的茎端分生组织, 包括胚和营养生长阶段, 引起分生组织细胞积累, 导致器官发生推迟, 分生组织变大, 并产生额外的花器官^[1-5] (图 1B)。分子克隆结果表明, *CLV1* 编码一个受体激酶 (receptor-like kinase, RLK), 它的胞外结构域由富含亮氨酸的重复基序 (leucine-rich repeat, LRR) 组成^[1,6,7]; *CLV2* 编码一个受体蛋白 (receptor-like protein, RLP), 也具有富含亮氨酸重复基序的胞外结构域, 但缺少胞内激酶区^[8,9]; *CLV3* 编码一个分子量较小的分泌型蛋白, 属于 *CLE* (*CLV3/ESR*) 基因家族, 其名称源于拟南芥 *CLV3* 和玉米 *EMBRYO SURROUNDING REGION* (*ESR*) 这两个基因^[10,11]。*CLE* 家族基因编码分子量较小的蛋白, 都含有一段由 14 个氨基酸残基组成的保守基序^[12-15], 是植物形态发生和细胞间信号传导的关键基因^[16-22]。

对不同双突变体的分析发现, *clv1/clv2* 双突变体和 *clv2/clv3* 双突变体分别与 *clv1* 或 *clv3* 的表型相似, 说明 *clv1* 和 *clv3* 是 *clv2* 的上位表型^[4]。蛋白相互作用等研究结果表明, *CLV1* 与 *CLV2* 蛋白能形成异源二聚体^[6,7,9,14,23], 是定位于细胞膜上的信号受体, 胞外信号分子 *CLV3* 能直接与 *CLV1* 的外部结构域 LRR 结合, 通过激活二聚体的功能来调控分生组织的大小^[1,4,9,24,25]。

1.2 拟南芥 CLV 途径与 WUS 途径组成了负反馈调节环

wus 突变体的茎和花分生组织提前终止, 叶序混乱, 花缺失大部分雌、雄蕊器官, 多数情况下只形成一个雄蕊, 没有心皮产生^[26,27] (图 1C)。*WUS* 基因编码一个同源异型结构域 (homeodomain, HD) 蛋白, 能诱导分生组织细胞增殖, 并通过参与合成转录阻遏物抑制分化, 维持分生组织的状态^[28-31]。对基因 *CLV* 和 *WUS* 双突变体的研究发现: 双突变体 *wus/clv1* 和 *wus/clv3* 的花分生组织在各发育阶段与突变体 *wus* 没有本质差异, 最后都没有心皮产生。在正常植株中过量表

达 *CLV3*, 也能产生 *wus* 突变体类似表型。这些结果表明, *wus* 是 *clv* 的上位表型^[26,27]。

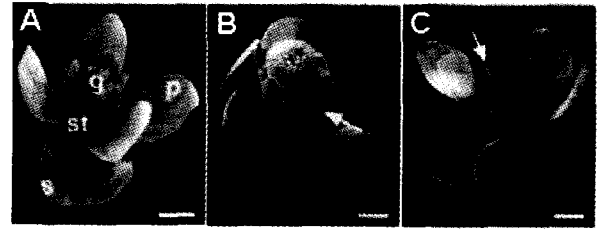


图 1 拟南芥的花^[26]

Fig. 1 Flower phenotypes of *Arabidopsis*^[26].

(A) 野生型花, 可见萼片、花瓣、雄蕊和雌蕊; (B) *clv1* 突变体花, 箭头指示心皮; (C) *wus* 突变体花, 可见萼片和花瓣, 但具有中央 1 个雄蕊, 箭头指示雄蕊。g: 雌蕊; st: 雄蕊; p: 花瓣; s: 萼片。

(A) Open flower of the wild type. Sepals, petals, stamens and the gynoecium are visible. (B) *clv1* mutant. Open flowers display supernumerary carpels (arrow). (C) *wus* mutant, sepals and petals are visible in open flower, but only one central stamen (arrow) and no female organs are present. g: gynoecium; st: stamen; p: petal; s: sepal.

进一步研究显示, *WUS* 在茎端分生组织中心 (organizing center, OC) 表达, 诱导分生组织细胞增殖, 产生反馈信号 *CLV3*, 再通过 *CLV1/CLV2* 受体复合体激活信号转导级联反应, 在转录水平上抑制 *WUS* 的表达, 形成了调控分生组织大小的负反馈调节环^[26,32-35]。在 *clv* 突变体中, 这一负反馈调节环被破坏, *WUS* 表达水平提高, 使分生组织体积增大, 形成了额外的花器官, 并残留着一些未分化组织。同样地, 在 *wus* 突变体中, *WUS* 表达水平严重下降, 不能有效地诱导分生组织细胞增殖, 使分生组织变小, 最终无法形成完整的花器官。由此可见, *CLV* 途径与 *WUS* 途径构成了负反馈调节环, 保证了拟南芥分生组织的正常维持与转化 (图 2)。

2 禾本科作物关于拟南芥 CLV 同源基因的研究

2.1 水稻中的 CLV 同源基因

2.1.1 关于水稻 *FON1* 基因的研究 20 世纪 90 年代, 日本科学家在水稻中也发现了一组与分生组织体积有关的、花器官数目增多的突变体^[37]。其中一个命名为 *floral organ number 1* (*fon1*, 后改名为 *fon1-1*), 另外两个是等位突变, 分别命名为 *floral organ number 2-1* (*fon2-1*) 和 *floral organ*

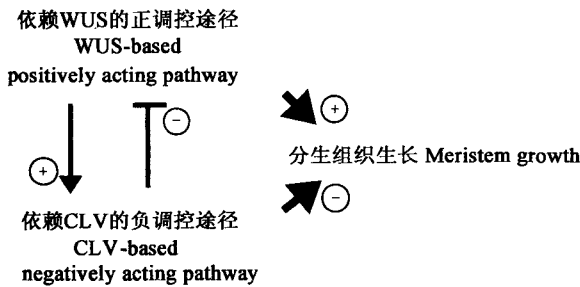


图2 植物对分生组织发育的正负调节途径^[36]

Fig. 2 The interaction of positively and negatively acting pathways controls meristem growth^[36].

WUS 途径促进分生组织的生长,同时也激活了 CLV 负调控途径的活性。CLV 途径通过抑制 WUS 正调控途径来抑制分生组织的生长,也有可能是直接影响分生组织的生长。⊕表示促进,⊖表示抑制。

The WUS-based pathway promotes meristem growth and, at the same time, promotes the activity of a negatively acting CLV-based pathway. The CLV-based pathway acts to suppress meristem growth via inhibition of the positively acting WUS-based pathway and, possibly, via a direct influence on meristem growth. ⊕ indicates positively acting; ⊖ indicates negatively acting.

number 2-2 (*fon2-2*)。这些突变体的茎端分生组织在胚和营养生长阶段没有受到影响,也没有观察到表型变异,但在外稃原基分化后所有突变体的顶端分生组织都变大了。比较而言,*fon1* 的畸形浆片更多一些,近半数小花的雌蕊有所增加(图 3B);而 *fon2-1* 和 *fon2-2* 多数小花的雌蕊数目增加,还有少量的浆片和雄蕊转化为花药和柱头。

Suzaki 等^[39]发现了一个 *fon1* 的强等位突变体 *fon1-2*。与弱突变体 *fon1-1* 相比,*fon1-2* 小花的全部器官都有变异,其中 70% 的小花有 4 或 5 枚雌蕊,一些极端的个体甚至达到了 9 枚;小花的雄蕊数目达 7 至 12 枚不等;大约 1/3 的小花有额外的浆片、内稃/外稃状或柱头样器官;多心皮;心皮原基上甚至有未分化的分生组织(图 3C)。另外,*fon1-2* 的初级枝梗数比野生型大约增加了 40%^[39]。遗传分析表明,*FON1* 编码一个富含亮氨酸重复基序的受体激酶^[38,40],与拟南芥 *CLV1* 同源。它们都有富含亮氨酸的重复基序和激酶结构域,相似性分别为 55.1% 和 73.2%,*FON1* 在水稻地上部分所有分生组织中都有表达^[1,38]。

在获得编码区单碱基突变体 *fon1-1* 和 *fon1-2* 的基础上,Moon 等^[40]还报道了 *FON1* 基因的两个敲除突变体 *fon1-3* 和 *fon1-4*。利用 RT-PCR 技

术没有检测到 *FON1* 的转录本,表明 *fon1-3* 和 *fon1-4* 是无效等位突变体 (null alleles)。二者分蘖数减少,植株衰老延迟。*fon1-3* 最显著的表型仍然是心皮和雄蕊数目的增加,浆片和内稃/外稃的数目偶尔也有增加,它的初级枝梗数目增加,长度变短,次级枝梗数目却有所减少,植株表现为半矮秆。同样地,*fon1-4* 的初级枝梗增加,次级枝梗减少,心皮有 2 个或更多的胚珠,雄蕊数目也有不同程度地增加。此表型说明 *FON1* 对水稻的营养生长和生殖生长都有影响。

2.1.2 水稻中其他 *CLV* 同源基因的研究 到目前为止,共报道了 3 个 *FON2* 的等位突变体:*fon2-1*、*fon2-2* 和 *fon2-3*^[41]。研究表明,*FON2* 是拟南芥 *CLV3* 的同源基因,它同样与水稻花分生组织发育有关^[39]。

与 *fon1* 相似,所有的 *FON2* 缺失突变体均表现为雌蕊增加(图 3D, E),而外轮花器官数目变化幅度不大。*fon2-1* 还形成了 2 个内稃状器官和额外的雄蕊。3 个 *fon2* 突变体都在内稃发生的早期出现了花分生组织增大的现象,到了雄蕊发育阶段,*fon2-1* 花分生组织的增大更为明显,在形成了多个心皮后,仍能观察到未分化的分生组织。与野生型相比,*fon2-1* 的初级枝梗和小花数目,以及花序分生组织体积没有变化。双突变体 *fon2-1/fon1-1* 和 *fon2-1/fon1-2* 的雌蕊数目都接近于单突变体 *fon2-1*,说明 *FON2* 和 *FON1* 可能参与同一条决定花发育的遗传途径^[39]。

遗传分析发现,位于 11 号染色体上的 *FON2* 与 *CLV3* 基因相似^[39],它编码一个分泌蛋白,在 N 端有疏水信号肽,C 端附近有一个与 *CLV3* 有很高相似性的 CLE 结构域。尽管 *fon2-1*、*fon2-2* 和 *fon2-3* 三个突变体的表型相似,但序列分析表明 *fon2-1* 和 *fon2-2* 是 *FON2* 基因的完全缺失突变体,*fon2-3* 仅是 CLE 结构域中的一个点突变,突变后甲硫氨酸代替了缬氨酸,说明 CLE 结构域对维持蛋白的功能具有关键作用^[15,22,39]。

水稻 *FON2* 的转基因拟南芥表现出 *wus* 突变体或过表达 *CLV3* 的表型,即茎端分生组织提前终止,说明分生组织的生长被 *FON2* 的高水平表达所抑制^[27,34]。拟南芥 *clv3* 突变体的水稻 *FON2* 转基因植株的表型则可分为 2 组:第一组与 *wus* 相似,茎端分生组织提前终止;第二组的花器官数目部分或完全恢复。这些结果说明,*FON2* 在拟



图3 水稻小花^[38,39]

Fig. 3 Flower phenotypes of rice (*Oriza sativa* L.)^[38,39].

(A)野生型 T65 小花有 6 枚雄蕊和 1 枚雌蕊;(B)*fon1-1* 小花有 7 个雄蕊和 2 个雌蕊;(C)*fon1-2* 小花有 7 个雄蕊和 4 个雌蕊;(D)*fon2-1* 小花有 9 枚雄蕊和 3 枚雌蕊;(E)*fon2-3* 小花有 7 枚雄蕊和 3 枚雌蕊。箭头指示雌蕊。

(A) Wild-type flower (T65) with six stamens and one pistil; (B) *fon1-1* flower with seven stamens and two pistils; (C) *fon1-2* flower with seven stamens and four pistils; (D) *fon2-1* flower with nine stamens and three pistils; (E) *fon2-3* flower with seven stamens and three pistils. Arrows indicate pistils.

南芥中的高水平表达能够抑制 *WUS* 的表达,水稻的 *FON2* 基因能够代替拟南芥的 *CLV3* 基因功能,拟南芥 *CLV* 信号途径也存在于水稻中^[39]。

Chu 等^[16]报道了水稻中另外一个拟南芥 *CLV3* 的同源基因 *FON4*。*fon4* 与 *fon2* 的小花表型相似,其他表型略有不同,*fon4* 的茎端分生组织在营养和生殖生长阶段都受到了影响,在胚发育和幼苗时期,*fon4-1* 的茎端分生组织就比野生型的明显增大,茎变粗,产生了更多的初级枝梗。*FON4* 基因也编码一个包含 CLE 结构域的分泌蛋白。比较 *FON2* 和 *FON4* 的序列发现,它们编码同一种多肽,是等位基因^[16,21]。

2.2 玉米中的 *CLV* 同源基因

玉米是雌雄异穗。雌穗又称雌花序,由叶腋中的腋芽发育而成,着生于穗柄顶部;雄穗又称雄花序,由茎端分生组织产生,着生于茎秆顶端。雌花序分生组织形成几排次级分生组织,即小穗对分生组织(spikelet pair meristems),它们产生分枝形成一对小穗分生组织,再分枝,产生一对花分生组织。对玉米穗部性状突变体的研究发现,基因 *THICK TASSEL DWARF1 (TD1)* 和 *FASCATED EAR2 (FEA2)* 分别是拟南芥 *CLV1* 和 *CLV2* 的同源基因^[42, 43]。

td1 对营养时期的茎分生组织影响很弱,植株略矮,叶片略少,其主要变异表现在穗部,即花分生组织异常^[42]。突变体雄穗变粗,雄小穗密度增加、排列不正常,偶尔会出现额外的护颖,雄蕊数也多于正常的 3 个。雌穗变得扁而宽,穗行不

规则,有时形成脊状结构,在正常发育的穗行中常散布有额外的不完整穗行,有的雌穗在成熟时分叉,随着雌穗的发育,表型也越来越明显,甚至能产生 54 行的雌穗,远高于野生型的 16 行。

利用转座子标签法克隆出了 *TD1* 基因。*TD1* 编码一个富含亮氨酸重复基序的受体激酶,系统进化分析表明,*TD1* 是拟南芥 *CLV1* 的同源基因,*TD1* 与 *CLV1* 的相似性为 79%^[42]。

fea2 在营养发育阶段没有明显异常。花序发育开始之前,侧生茎分生组织略有加宽,长度是野生型的 2 倍,但在花序发育开始后明显增大,几天之内高度和宽度几乎增加了 2 倍。与 *td1* 相似,*fea2* 的雄穗变粗,雄小穗密度提高,雄蕊数目增加。*fea2* 的分生组织的体积在生殖生长阶段也增大,引起雌穗扁化,产生正常穗 2 倍的穗行数,由于雌穗的长度比正常穗短,突变体的种子总数并没有明显增加(图 4)。

FEA2 也编码一个富含亮氨酸重复基序的受体蛋白,与拟南芥 *CLV2* 氨基酸序列的相似性为 58%,是 *CLV2* 的同源基因,具有与 *CLV2* 相似的蛋白结构,富含亮氨酸重复基序(LRR)、跨膜区和 15 个氨基酸残基组成的细胞质尾(cytoplasmic tail),定位于细胞膜上^[43]。

研究 *td1/fea2* 双突变体发现,在发育早期,双突变体的表型与 *td1* 突变体非常相似。在发育的后期,*td1/fea2* 双突变体表现出新的或协同表型,如:穗行数目是单突变体的 2 倍,雌穗变得更短,叶片数目也比单突变体少。新表型的出现可能表明:*TD1* 与 *FEA2* 没有像 *CLV1* 和 *CLV2* 那样,以形

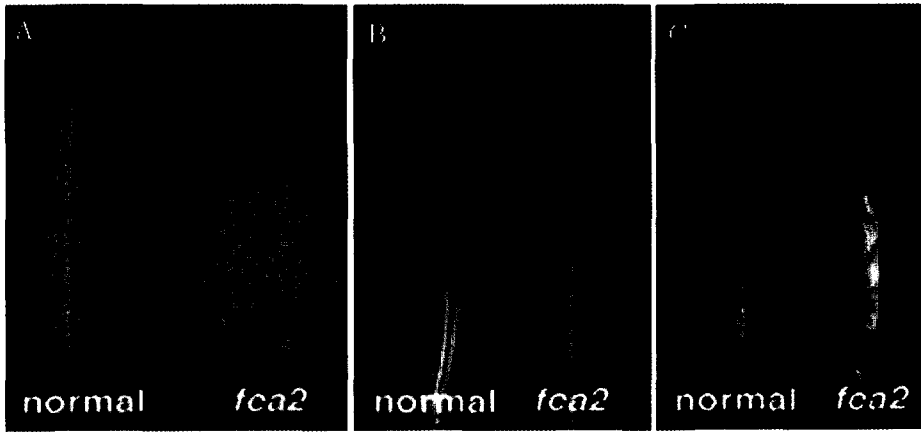


图 4 玉米突变体 *fea2* 与其野生型的穗^[43]

Fig. 4 Tassel and ear of *Zea mays fea2* and its wild type^[43].

(A) 雌穗; (B) 雄穗; (C) 放大后的部分中心雌穗。 *fea2* 雌穗, 比野生型短、扁、宽, 穗行不规则。雌穗轴比野生型粗 (为显示穗轴, *fea2* 雄穗花序下部已经被去掉)。

(A) Tassel; (B) Ear; (C) Magnification of part of the central spike of tassels. The ear of *fea2* is short, fasciated, wider and irregular rows of seed. Tassel axis is thicker than wild type.

成专一的受体复合体的形式, 在同一条遗传途径中起作用^[42]。

3 禾本科作物关于拟南芥 *WUS* 同源基因的研究

拟南芥基因 *WUS* 属于 *WOX* 基因家族 (*WUS-CHL* related homeobox)^[44]。Nardmann 等^[45]利用系统发育分析, 分别确定了 *WUS* 基因在水稻和玉米中的同源基因。水稻基因组中只有同源基因 *OsWUS*, 而玉米基因组中有 2 个同源基因, *ZmWUS1* 和 *ZmWUS2*。

ZmWUS1 或 *ZmWUS2* 与拟南芥 *WUS* 的氨基酸相似性分别为 83% 和 85%, 它们与 *OsWUS* 的相似性都为 97%。与 *WUS* 基因在茎端分生组织细胞的中心 (organizing centre) 表达不同^[29], *OsWUS* 在水稻茎端分生组织中只有短暂的表达, 但在幼叶原基中可以检测到它的转录本。同样地, 玉米 *ZmWUS1* 也在茎端分生组织中心表达, 并随着新节间的产生转向更深的细胞层中表达; *ZmWUS2* 与 *OsWUS* 相似, 主要在叶原基中表达。这些基因可能的功能与拟南芥 *WUS* 之间存在差异, 可能是由于水稻和玉米的 *CLV* 同源基因功能发生改变, 它们的 *WUS* 同源基因的功能也随之变化^[45]。

与拟南芥 *WUS* 直接诱导分生组织细胞增殖不同^[28-31], 蛋白互作实验表明, *OsWUS* 既能形成同源二聚体 (homodimer), 也能与不同家族的同源异型结构域蛋白形成异源二聚体 (heterodimer)。说明 *WUS* 途径在水稻中发生了修饰, *OsWUS* 可能需要其他因子的配合才能发挥作用^[46]。

4 小结与展望

虽然用突变体基因克隆方法, 还没有发现拟南芥 *CLV2* 在水稻、*CLV3* 在玉米中功能相似的同源基因, Lillian 等^[47]利用生物信息学的方法, 在水稻基因组中发现了位于 2 号染色体上的一个编码与发育相关的 RLP 蛋白基因 *OsPDO3* (putative developmental orthologs), 是拟南芥 *CLV2* 在水稻中的同源基因。*OsPDO3* 与 *CLV2* 的编码产物的相似性为 45%, 与玉米 *FEA2* 的相似性为 83%^[43]。Bonello 等^[48]研究发现, 玉米 *ESR* (embryo surrounding region) 蛋白的 CLE 结构域与 *CLV3* 具有很高的相似性。*ESR* 蛋白由胚周细胞分泌, 具有结合其他蛋白的能力, 是受体激酶的配体, 参与早期胚乳和胚之间的信号传导^[22]。从编码 *ESR* 蛋白基因的序列和功能上看, *ESR* 可能是拟南芥 *CLV3* 在玉米中的同源基因^[49]。

到目前为止, 在禾本科作物的基因组中已发

现了拟南芥 CLV/WUS 信号途径所有的关键基因,暗示 CLV/WUS 信号途径在禾本科作物中很可能是保守的。由于 CLV/WUS 信号途径可能同样作用于茎端分生组织,直接影响到作物枝梗、小穗的时空安排,特别是对花器官的发育结果产生影响,进而关系到作物的产量和品质,深入研究禾本科作物的 CLV/WUS 信号途径及表达调控将对作物品种改良具有重要的意义。

参 考 文 献

- [1] Fletcher J C, Brand U, Running M P, *et al.*. Signaling of cell fate decisions by *CLAVATA3* in *Arabidopsis* shoot meristems [J]. *Science*, 1999, 283(5409): 1911 - 1914.
- [2] Clark S E, Running M P, Meyerowitz E M. *CLAVATA1*, a regulator of meristem and flower development in *Arabidopsis* [J]. *Development*, 1993, 119: 397 - 418.
- [3] Clark S E, Running M P, Meyerowitz E M. *CLAVATA3* is a specific regulator of shoot and floral meristem development affecting the same processes as *CLAVATA1* [J]. *Development*, 1995, 121: 2057 - 2067.
- [4] Kayes J M, Clark S E. *CLAVATA2*, a regulator of meristem and organ development in *Arabidopsis* [J]. *Development*, 1998, 125: 3843 - 3851.
- [5] Laufs P, Grandjean O, Jonak C, *et al.*. Cellular parameters of the shoot apical meristem in *Arabidopsis* [J]. *Plant Cell*, 1998, 10: 1375 - 1390.
- [6] Clark S E, Williams R W, Meyerowitz E M. The *CLAVATA1* gene encodes a putative receptor kinase that controls shoot and floral meristem size in *Arabidopsis* [J]. *Cell*, 1997, 89: 575 - 585.
- [7] Williams R W, Wilson J M, Meyerowitz E M. A possible role for kinase-associated protein phosphatase in the *Arabidopsis* *CLAVATA1* signaling pathway [J]. *Proc. Natl. Acad. Sci.*, 1997, 94: 10467 - 10472.
- [8] Shepard K A, Purugganan M D. Molecular population genetics of the *Arabidopsis* *CLAVATA2* region. The genomic scale of variation and selection in a selfing species [J]. *Genetics*, 2003, 163: 1083 - 1095.
- [9] Jeong S, Trotochaud A E, Clark S E. The *Arabidopsis* *CLAVATA2* gene encodes a receptor-like protein required for the stability of the *CLAVATA1* receptor-like kinase [J]. *Plant Cell*, 1999, 11: 1925 - 1934.
- [10] Fletcher J C, Brand U, Running M P, *et al.*. Signaling of cell fate decisions by *CLAVATA3* in *Arabidopsis* shoot meristems [J]. *Science*, 1999, 283: 1911 - 1914.
- [11] Opsahl-Ferstad H G, Le Deunff E, Dumas C, *et al.*. *ZmEsr*, a novel endosperm-specific gene expressed in a restricted region around the maize embryo [J]. *Plant J.*, 1997, 12: 235 - 246.
- [12] Cock J M, McCormick S. A large family of genes that share homology with *CLAVATA3* [J]. *Plant Physiol.*, 2001, 126: 939 - 942.
- [13] Hobe M, Muller R, Grunewald M, *et al.*. Loss of *CLE40*, a protein functionally equivalent to the stem cell restricting signal *CLV3*, enhances root waving in *Arabidopsis* [J]. *Dev. Genes Evol.*, 2003, 213: 371 - 381.
- [14] Sharma V K, Ramirez J, Fletcher J C. The *Arabidopsis* *CLV3*-like (*CLE*) genes are expressed in diverse tissues and encode secreted proteins [J]. *Plant Mol. Biol.*, 2003, 51: 445 - 425.
- [15] Fiers M, Golemic E, Xu J, *et al.*. The 14-amino acid *CLV3*, *CLE19*, and *CLE40* peptides trigger consumption of the root meristem in *Arabidopsis* through a *CLAVATA2*-dependent pathway [J]. *Plant Cell*, 2005, 17: 2542 - 2553.
- [16] Chu H, Qian Q, Liang W, *et al.*. The *FLORAL ORGAN NUMBER4* gene encoding a putative ortholog of *Arabidopsis* *CLAVATA3* regulates apical meristem size in rice [J]. *Plant Physiol.*, 2006, 142: 1039 - 1052.
- [17] Fiers M, Golemic E, Schors R V D, *et al.*. The *CLAVATA3/ESR* motif of *CLAVATA3* is functionally independent from the nonconserved flanking sequences [J]. *Plant Physiol.*, 2006, 141: 1284 - 1292.
- [18] Ito Y, Nakanomyo I, Motose H, *et al.*. Dodeca-CLE peptides as suppressors of plant stem cell differentiation [J]. *Science*, 2006, 313: 842 - 845.
- [19] Ni J, Clark S E. Evidence for functional conservation, sufficiency, and proteolytic processing of the *CLAVATA3* *CLE* domain [J]. *Plant Physiol.*, 2006, 140: 726 - 733.
- [20] Strabala T J, Odonnell P J, Smit A M, *et al.*. Gain-of-function phenotypes of many *CLAVATA3/ESR* genes, including four new family members, correlate with tandem variations in the conserved *CLAVATA3/ESR* domain [J]. *Plant Physiol.*, 2006, 140: 1331 - 1344.
- [21] Suzuki T, Toriba T, Fujimoto M, *et al.*. Conservation and diversification of meristem maintenance mechanism in *Oriza sativa*: function of the *FLORAL ORGAN NUMBER2* gene [J]. *Plant Cell Physiol.*, 2006, 47: 1591 - 1602.
- [22] Jun J, Fiume H E, Fletcher J C. The *CLE* family of plant polypeptide signaling molecules [J]. *Cell. Mol. Life Sci.*, 2008, 65: 743 - 755.
- [23] Dié vart A, Dalal M, Tax F E, *et al.*. *CLAVATA1* dominant-negative alleles reveal functional overlap between multiple receptor kinases that regulate meristem and organ development [J]. *Plant Cell*, 2003, 15: 1198 - 1211.
- [24] Rojo E, Sharma V K, Kovaleva V, *et al.*. *CLV3* is localized to the extracellular space, where it activates the *Arabidopsis* *CLAVATA* stem cell signaling pathway [J]. *Plant Cell*, 2002, 14: 969 - 977.
- [25] Ogawa M, Shinohara H, Sakagami Y, *et al.*. *Arabidopsis* *CLV3* peptide directly binds *CLV1* ectodomain [J]. *Science*, 2008, 319(5861): 294.
- [26] Schoof H, Lenhard M, Haecker A, *et al.*. The stem cell population of *Arabidopsis* shoot, eristems is maintained by a regulatory loop between the *CLAVATA* and *WUSCHEL* genes [J]. *Cell*, 2000, 100: 635 - 644.
- [27] Laux T, Mayer K F, Berger J, *et al.*. The *WUSCHEL* gene is required for shoot and floral meristem integrity in *Arabidopsis* [J]. *Development*, 1996, 122(1): 87 - 96.
- [28] Lenhard M, Bohnert A, Jürgens G, *et al.*. Termination of

- stem cell maintenance in *Arabidopsis* floral meristems by interactions between *WUSCHEL* and *AGAMOUS* [J]. *Cell*, 2001, 105(6): 805 - 814.
- [29] Mayer K F, Schoof H, Haecker A, *et al.*. Role of *WUSCHEL* in regulating stem cell fate in the *Arabidopsis* shoot meristem [J]. *Cell*, 1998, 95: 805 - 815.
- [30] Kieffer M, Stern Y, Cook H, *et al.*. Analysis of the transcription factor *WUSCHEL* and its functional homologue in *Antirrhinum* reveals a potential mechanism for their roles in meristem maintenance [J]. *Plant Cell*, 2006, 18: 560 - 573.
- [31] Sablowski R. Flowering and determinacy in *Arabidopsis* [J]. *J. Exp. Bot.*, 2007, 58: 899 - 907.
- [32] Müller R, Borghi L, Kwiatkowska D, *et al.*. Dynamic and compensatory responses of *Arabidopsis* shoot and floral meristems to CLV3 signaling [J]. *Plant Cell*, 2006, 18: 1188 - 1198.
- [33] Brand U, Gr newald M, Hobe M, *et al.*. Regulation of *CLV3* expression by two homeobox genes in *Arabidopsis* [J]. *Plant Physiol.*, 2002, 129: 565 - 575.
- [34] Brand U, Fletcher J C, Hobe M, *et al.*. Dependence of stem cell fate in *Arabidopsis* on a feedback loop regulated by *CLV3* activity [J]. *Science*, 2000, 289: 617 - 619.
- [35] Clark S E. Cell signalling at the shoot meristem [J]. *Nat. Rev. Mol. Cell Biol.*, 2001, 2: 276 - 284.
- [36] Fleming A J. The control of leaf development [J]. *New Phytologist*, 2005, 166: 9 - 20.
- [37] Nagasawa N, Miyoshi M, Kitano H, *et al.*. Mutations associated with floral organ number in rice [J]. *Planta*, 1996, 198: 627 - 633.
- [38] Suzaki T, Sato M, Ashikari M, *et al.*. The gene *FLORAL ORGAN NUMBER1* regulates floral meristem size in rice and encodes a leucine-rich repeat receptor kinase orthologous to *Arabidopsis CLAVATA1* [J]. *Development*, 2004, 131: 5649 - 5657.
- [39] Moon S, Jung K H, Lee D E, *et al.*. The rice *FONI* gene controls vegetative and reproductive development by regulating shoot apical meristem size [J]. *Mol. Cells*, 2006, 21: 147 - 152.
- [40] Yamaki S, Satoh H, Nagato Y. Gypsy embryo specifies ovule curvature by regulating ovule/integument development in rice [J]. *Planta*, 2005, 222: 408 - 417.
- [41] Suzaki T, Toriba T, Fujimoto M, *et al.*. Conservation and diversification of meristem maintenance mechanism in *Oryza sativa*: function of the *FLORAL ORGAN NUMBER2* gene [J]. *Plant Cell Physiol.*, 2006, 47: 1591 - 1602.
- [42] Bommert P, Lunde C, Nardmann J, *et al.*. *thick tassel dwarf1* encodes a putative maize ortholog of the *Arabidopsis* CLAVATA1 leucine-rich repeat receptor-like kinase [J]. *Development*, 2005, 132: 1235 - 1245.
- [43] Taguchi-Shiobara F, Yuan Z, Hake S, *et al.*. The *fasciated ear2* gene encodes a leucine-rich repeat receptor-like protein that regulates shoot meristem proliferation in maize [J]. *Genes Dev.*, 2001, 15: 2755 - 2766.
- [44] Haecker A, Gross-Hardt R, Geiges B, *et al.*. Expression dynamics of *WOX* genes mark cell fate decisions during early embryonic patterning in *Arabidopsis thaliana* [J]. *Development*, 2004, 131: 657 - 668.
- [45] Nardmann J, Werr W. The shoot stem cell niche in angiosperms; expression patterns of *WUS* orthologues in rice and maize imply major modifications in the course of mono- and dicot evolution [J]. *Mol. Biol. Evol.*, 2006, 23: 2492 - 2504.
- [46] Nagasaki H, Matsuoka M, Sato Y. Members of TALE and WUS subfamilies of homeodomain proteins with potentially important functions in development form dimers within each subfamily in rice [J]. *Genes Genet. Syst.*, 2005, 80: 261 - 267.
- [47] Fritz-Laylin L K, Krishnamurthy N, Tör M, *et al.*. Phylogenomic analysis of the receptor-like proteins of rice and *Arabidopsis* [J]. *Plant Physiology*, 2005, 138: 611 - 623.
- [48] Bonello J F, Sevilla-Lecoq S, Berne A, *et al.*. ESR proteins are secreted by the cells of the embryo surrounding region [J]. *J. Exp. Bot.*, 2002, 53: 1559 - 1568.
- [49] Trotochaud A E, Jeong S, Clark S E. CLAVATA3, a multimeric ligand for the CLAVATA1 receptor-kinase [J]. *Science*, 2000, 289: 613 - 617.