

文章编号: 1004-0374(2011)08-0804-08

## 植物叶脉发育的分子机制

黄俊丽\*, 马娜娜, 车树刚, 金 良, 王贵学  
(重庆大学生物工程学院, 重庆 400030)

**摘 要:** 叶脉在高等植物发育过程中扮演着为叶片输送水分和营养及支撑叶片的重要角色。植物叶片的形态构造看起来简单, 而叶脉发育的分子机理却十分复杂。大量研究表明, 植物叶脉发育与生长素的极性运输紧密相关, 此外, 还受到众多转录因子、小分子 RNA 以及细胞分裂素、油菜素内酯等因素的调控。综述了近年来叶脉发育的分子机制研究进展, 以期了解叶脉发育的调控网络。

**关键词:** 叶脉发育; 分子机制; 生长素极性运输 (PAT)

**中图分类号:** Q945.4      **文献标志码:** A

## Molecular mechanism of plant leaf vein development

HUANG Jun-Li\*, MA Na-Na, CHE Shu-Gang, JIN Liang, WANG Gui-Xue  
(College of Biological Engineering, Chongqing University, Chongqing 400030, China)

**Abstract:** The plant leaf veins play a key role in transporting photoassimilates and water and providing mechanical support of leaf. Though the leaf morphology and structure looks plain, the molecular mechanism of plant leaf vein development is very complicated. A series of studies demonstrate that leaf vein development is related closely to polar auxin transport (PAT). In addition, interactions of transcription factors, small RNAs, cytokinin and brassinosteroid also regulate leaf vein development. This review focuses on recent advances in studying on leaf vein development and provides information of the regulation network in the process.

**Key words:** leaf vein development; molecular mechanism; polar auxin transport (PAT)

叶片是高等植物进行光合作用的主要器官。在植物叶片的个体发育过程中, 各级叶脉的形成是有规律分布, 形成了叶片的输导网络<sup>[1]</sup>。各级叶脉的发生和发育与叶片的生长有着直接关系, 在植物发育过程中扮演着为叶片输送水分和营养及支撑叶片的重要角色<sup>[2-4]</sup>。此外, 叶脉也与植物株型的形成密切相关<sup>[5]</sup>。探明叶脉发育的分子机理, 不仅能更多地了解植物维管束系统的发育机制, 而且能帮助人们通过生物设计对株型进行改良。因此, 对叶脉发育的分子机理进行深入研究具有重要的理论意义和应用价值。

高等植物叶脉的发育是一个多基因调控的、多种内外环境影响的生理过程<sup>[6-9]</sup>, 分为维管束结构建成 (formation) 及维管束排布延伸 (pattern) 两个相对独立的部分, 后者在双子叶植物和单子叶植物中不尽相同。双子叶植物 (拟南芥) 的叶脉是典型的

网状脉; 而单子叶植物 (水稻) 则具有平行脉<sup>[10]</sup>。

近年来, 随着分子生物学技术及突变体研究手段的广泛应用, 各国科学家借助双子叶植物拟南芥和单子叶植物水稻等模式植物进行了植物叶脉发育分子机制的研究, 取得了一系列的研究进展。

### 1 生长素极性运输(polar auxin transport, PAT)参与植物叶脉分化

作为植物维管束系统发育的模式植物, 拟南芥叶脉突变体的研究为人们了解叶脉发育的分子机制

收稿日期: 2011-03-18; 修回日期: 2011-06-03

基金项目: 重庆市自然科学基金项目(CSTS, 2010-BB1045); 国家自然科学基金项目(30900882); 中央高校基本科研业务费(CDJXS11 2300)

\*通信作者: E-mail: huangjunli@cqu.edu.cn

开辟了道路。决定叶脉发育进程的因素主要有两个: 环境因素和植物体内严格的遗传调控, 但这些因素的作用并不是孤立的, 它们之间有着错综复杂的关系, 共同影响叶脉的发育<sup>[9,11-14]</sup>。生长素作为植物生长发育过程中的一种重要信号分子, 直接或间接调控植物叶脉的发育过程。因此, 生长素响应突变体是研究叶脉发育分子机制的良好材料。在目前已经发现一些植物叶脉发育突变体中, 与生长素直接相关的就有 *axr6*<sup>[15]</sup>、*smt1<sup>orc</sup>*<sup>[16]</sup>、*hev/cand1*<sup>[17]</sup> 及 *fk-J79*<sup>[18]</sup> 等突变体。除此之外, 还有一些与生长素没有直接关系, 但其作用机理是与生长素间接相关的突变体, 涉及到了信号转导、其他激素或生长调节剂类物质合成等。典型的例子就是 *cvp1*(*STM2* 基因突变体, 涉及甾类激素合成途径<sup>[19]</sup>) 和 *cvp2*<sup>[20]</sup> (*CVP2* 为拟南芥中磷酸肌醇信号转导途径中的一个 5PTase)。CVP2 和 CVL1(*CVP2* 的同系物) 结合产生一种特异的磷酸肌醇来调控叶脉维管束的排布延伸, 而磷酸肌醇是 SFC/VAN3 的配体, SFC/VAN3 又反馈影响生长素的极性运输<sup>[7,21]</sup>。拟南芥不连续叶脉系统突变体 *van1-van7*<sup>[22]</sup> 的研究也表明, *VAN3* 基因与生长素极性运输没有直接关系, 但受生长素的间接调控。这些突变体的突变基因来自于各种代谢和信号转导途径, 显示了植物叶脉发育的复杂性。

基于生长素响应突变体及生长素极性运输抑制剂对植物叶脉发育的影响, 植物叶脉发育的理论模型——生长素渠化 (canalization-of-auxin-flow)<sup>[23]</sup> 模型被提出并受到广泛关注。生长素渠化模型认为: 生长素的流动决定了叶脉的形成。由于诱导叶脉分化的生长素是以一种极性 (由细胞的顶部到基部) 的方式运输, 因此, 被“渠化”形成狭窄的维管束管道。目前通过生理学、生物化学和分子生物学等多种方法和手段对生长素合成、极性运输载体以及响应突变体详细研究后, 这一理论得到了更加直接的证明<sup>[12,24-30]</sup>。我们通过水稻 *dl2* 突变体<sup>[31]</sup> 的研究也证明, 生长素极性运输及分布调控水稻叶片中脉的发育, 同时也影响水稻的营养生长。

### 1.1 生长素极性运输特性

大量研究表明, 植物组织和器官具有极性生长的特性, 这与植物细胞内信号分子的极性运输有关。生长素作为植物生长发育过程中的重要信号分子, 它在细胞内是以极性的方式被运输。目前普遍被大家所接受的叶脉发育的分子模型——生长素渠化模型, 即是基于植物细胞内生长素极性运输的特性。

生长素 (IAA) 是植物体自身合成的一类作用广

泛的生长激素。作为一种弱有机酸, IAA 在生物体内存在解离平衡 ( $pK_a=4.75$ ) (图 1A)。一般认为, 非解离的 IAA 分子可以自由穿透质膜进入胞内, 而解离的 IAA 分子 (负离子) 则通过活性载体运输至细胞质膜。因此, 存在于胞外 ( $pH=5.5$ ) 高浓度的非解离 IAA 分子通过浓度梯度扩散到胞内 ( $pH=7.0$ ), 随即变成解离的 IAA 分子, 解离的 IAA 分子随后被泵至质膜<sup>[32]</sup>。如果生长素运输载体不对称地分布于质膜, 那么细胞内的生长素则以一种极性的方式运输至胞外 (图 1B)。生长素输入载体 (AUX1) 位于细胞顶部, 而输出载体 (PIN1) 位于细胞基部 (图 1B)<sup>[33-34]</sup>, 因此, 细胞内的生长素从顶部运输至基部<sup>[35]</sup>。

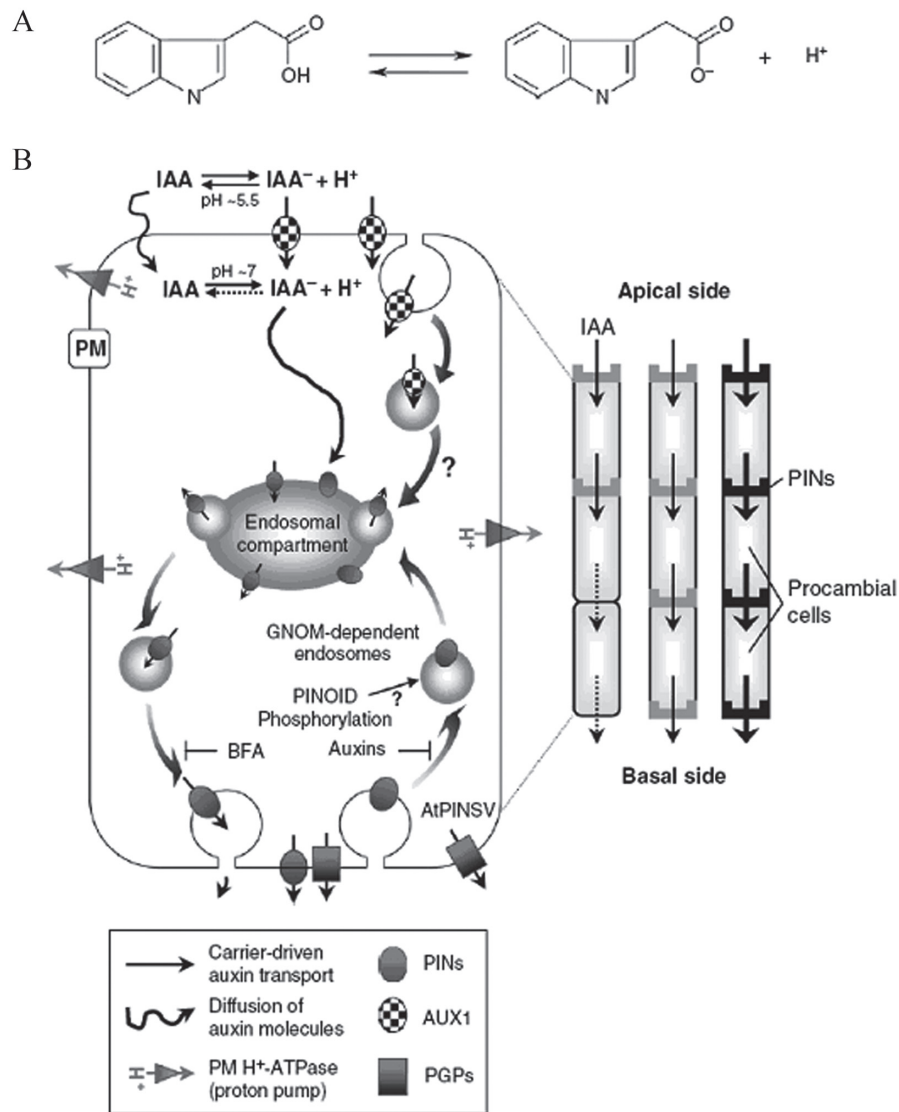
### 1.2 生长素输入/输出载体

近年来, 一系列参与生长素运输的基因被鉴定, 这在很大程度上提高了我们对生长素调控信号途径的认识。AUXIN1(AUX1) 是第一个被发现的生长素输入载体<sup>[36-37]</sup>, 随后在拟南芥中又发现了 LAX1、LAX2 和 LAX3 (类似于 AUX1) 等生长素输入载体, 其中 AUX1 及 LAX3 以主动运输的方式将生长素运输至胞内<sup>[38-39]</sup>。此外, AUX1 在茎顶端分生组织 (SAM) 的最外层表达, 对叶序分化起着至关重要的作用<sup>[11]</sup>, 说明生长素输入载体可能还对植物组织模式有影响。

通过对拟南芥突变体 *pin-formed1* 的研究发现了生长素输出载体 PIN-FORMED1 (PIN1)<sup>[40]</sup>。拟南芥有 8 个 PIN 蛋白, 这些蛋白有 10~12 个跨膜区域<sup>[41-43]</sup>, 而且在质膜上呈不对称性分布。水稻中已被鉴定出 12 个 PINs, 但它们的表达模式差异很大<sup>[44]</sup>。PINs 作为生长素输出载体在生长素极性运输中的重要作用早已得到充分证明<sup>[33,45]</sup>, 但直到 2006 年才得到 PINs 决定生长素运输方向的直接证据<sup>[46]</sup>。PIN1 是生长素输出载体中研究最为详尽的一种。PIN1 位于维管组织细胞的基部, 负责将细胞内的生长素运输至胞外, 在植物器官、胚胎发育及维管束系统发育方面起重要作用<sup>[46-47]</sup>。

## 2 叶脉发育的分子模型

关于植物叶脉发育的分子调控机理, 最初的“渠化”模型认为: PIN1 等输出蛋白负责将生长素由胞内输出至胞外, 作为一种反馈调控机制, 输出至胞外的生长素又正向反馈调控 *PIN1* 的表达, 且 *PIN1* 的组织特异性表达依赖于 AUX/IAA 信号转导途径<sup>[47-48]</sup>。*PIN1* 的表达及生长素的流动诱导叶原



**A:** 生长素的可逆性解离; **B:** 生长素的输入/输出载体在质膜上的不对称性分布

**图1 信号分子生长素极性运输(PAT)的分子机制<sup>[35]</sup>**

基向原形成层细胞的分化。

随着更多植物叶脉发育突变体的发现,一系列参与叶脉发育的调控因子相继被识别,从而也丰富了叶脉发育的分子模型。Wenzel等<sup>[49]</sup>根据拟南芥叶脉发育过程中MONOPTEROS(MP)/AUXIN RESPONSE FACTOR5(ARF5)和PIN1的表达动态特性提出了一个包含生长素、MP和PIN1的反馈调控机制(图2)。受生长素的诱导,MP开始转录表达;刚合成的MP由于被AUX/IAA抑制而没有活性<sup>[50]</sup>,而胞外游离的生长素可以降解AUX/IAA,因此,无活性的MP转变成有活性的MP;随后MP和生长素共同调控PIN1的表达。随着生长素的浓度升高,MP表达量增加,最终也产生大量PIN1。

由于该反馈调控环不断循环,叶脉开始形成(图2)。该研究结果为生长素渠化模型提供了新的证据,在一定程度上解释了主脉发育的向顶性与生长素运输方向相反的矛盾。

Ohashi-Ito和Fukuda<sup>[27]</sup>在生长素渠化模型<sup>[49]</sup>的基础上,进一步丰富了反馈调控环,该反馈调控环涉及ATHB8。基本的反馈调控环主要由生长素流、MP及PIN1组成,生长素流动诱导MP表达,MP诱导PIN1的表达,随后高水平的PIN1又促进了生长素的流动。在新的反馈机制中,MP在诱导PIN1表达的同时,也诱导ATHB8的上调表达,ATHB8产生一种对生长素具有“抗性”的物质,该“抗性”物质在高浓度生长素条件下,促进该反馈环持续不断

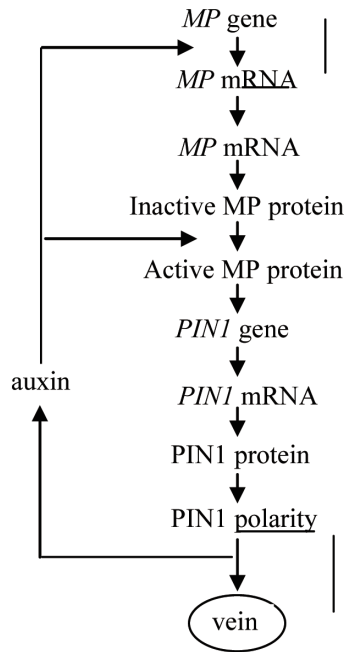


图2 植物叶片主脉发育的反馈调控环模型<sup>[49]</sup>

循环,而在低浓度生长素条件下终止生长素的流动,因此,生长素的“集中”流向也会诱导原形成层细胞“集中”形成,从而形成叶脉维管束(图3a)。

### 3 叶脉发育过程中的关键调控因子

#### 3.1 原形成层细胞分化的调控

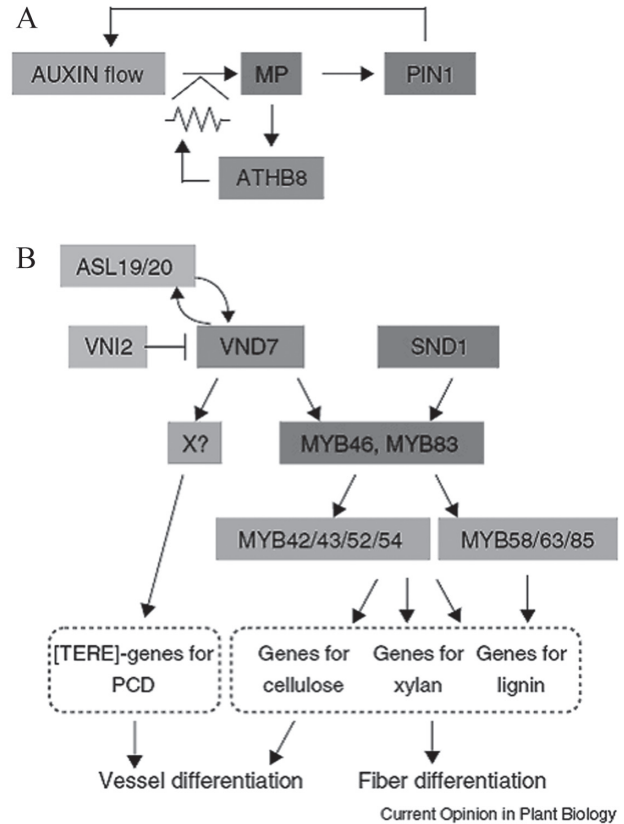
在叶片的个体发育过程中,叶脉是由叶片基部分生组织(叶原基)按特定程序发育而来,且发育过程受时空因素调控<sup>[13,27,51-52]</sup>,在PIN1的表达和生长素流的诱导下,叶原基细胞开始向原形成层细胞分化。原形成层细胞的产生是维管束细胞脱离周围叶原基细胞而进入特殊分化的第一步。

KANADI(KAN)和YABBY(YAB)基因是叶脉发育所必需的基因,它们分别编码GARP和HMG转录因子<sup>[53-54]</sup>。拟南芥KAN家族有4个成员KAN1~4,各种kan突变体(kan1~4)表现出原形成层细胞分化明显增强<sup>[55]</sup>,推测KAN可能通过抑制PIN1的表达限制原形成层细胞的分化。

KAN和HD-ZIP III(Class III Homeodomain-leucine Zipper)基因的表达具有相互抑制的作用<sup>[55]</sup>,两者共同调控维管束组织的径向发育。KAN基因调控维管束组织的近轴端(abaxial)发育,而HD-ZIP III基因调控维管束组织的远轴端(adaxial)发育。KAN和HD-ZIP III基因调控YAB基因的表达<sup>[54]</sup>,且在单双子叶植物中表达模式不同。拟南芥YAB家

族有6个紧密相关的转录因子,其中的YAB2、YAB3和FILAMENTOUS FLOWER(FIL)3个基因参与双子叶植物细胞核和器官极性的建立<sup>[56]</sup>。但是,单子叶植物中的YAB基因只影响侧生器官的生长,并不决定细胞的轴性分化。水稻中已报道了4个YAB基因:叶片披垂基因DROOPING LEAF(DL)、YAB1、YAB3和OsYAB4,它们不参与叶片的极性发育<sup>[57-60]</sup>。DL调控心皮的同一性,并通过促进水稻叶片中央区域的细胞增殖来调控中脉的形成<sup>[57]</sup>;YAB1<sup>[58]</sup>和YAB3<sup>[59]</sup>参与叶片发育,OsYAB4主要在维管组织中表达<sup>[60]</sup>。

MP是原形成层前体细胞发育过程中关键的生长素响应因子。在百日草木纤维组织培养中,外源加入萘乙酸(NAA)诱导原形成层前体细胞的同时,MP也被快速诱导表达<sup>[26]</sup>。mp突变体表现叶脉维管束数量减少及不连续性<sup>[61]</sup>。最近,又鉴定出了几个与MP直接作用的基因<sup>[62]</sup>,其中编码bHLH转录因子的TMO5及编码Dof-类型的锌指结构蛋白的TOM6在原形成层细胞前体细胞及胚胎的原形成层



A: 生长素流动及相关基因表达的正向反馈调控环; B: 木  
质部导管及纤维分化的调控网络

图3 生长素渠化模型的反馈调控环及维管束分化的调  
控网络<sup>[27]</sup>

细胞中优先表达。

*HD-ZIP III* 是调控植物叶脉发育的关键基因。拟南芥中有 5 个 *HD-ZIP III* 基因, 分别为 *PHABULOSA (PHB)*、*PHAVOLUTA (PHV)*、*REVOLUTA (REV)*、*CORONA (CNA)*/*ATHB15* 和 *ATHB8*。其中 *ATHB8* 在原形成层前体细胞和原形成层细胞中特异性表达, 而且受 MP 的直接调控<sup>[62]</sup>。MP 通过生长素响应元件 TGTCTG(ARE) 与 *ATHB8* 结合, 调控 *ATHB8* 的表达。*mp/athb8* 双突变体研究也表明, *ATHB8* 作用于 MP 的下游调控叶脉的发育<sup>[62]</sup>。除此之外, 其他的 *HD-ZIP III* 基因 (*ATHB15*、*PHV*、*PHB* 和 *REV/IFL*) 也可能受 MP 的调控, 因为在 *mp* 突变体中, 这些基因的表达明显受到抑制<sup>[63]</sup>。与野生型相比, *athb8* 突变体叶原基形成更多原形成层细胞<sup>[62]</sup>, 而 *phb/phv/rev/can/athb8* 五突变体的叶原基虽分化大量原形成层细胞, 但没有任何进一步分化为维管束细胞的迹象<sup>[64]</sup>。类似地, 由 *ATHB15* 启动子启动的 *miR165* 的异位表达迅速增加了原形成层细胞的数量<sup>[55]</sup>。此外, 就 *PIN1* 的表达来看, *ATHB8* 对生长素的敏感性降低<sup>[62]</sup>。因此, 包括 *ATHB8* 在内的 *HD-ZIP III* 基因家族可能通过降低对生长素的敏感性, 以稳定原形成层前体细胞的特异性, 从而指导原形成层前体细胞向狭长型原形成层细胞的定向转变<sup>[62]</sup>。这些结果显示, *HD-ZIP III* 基因参与 auxin-flow-MP-PIN1-auxin-flow 反馈调控环, 有助于指导将原形成层前体细胞转变成连续的、狭长的原形成层细胞 (图 3a)。

### 3.2 原形成层细胞的持续分裂

原形成层细胞一方面分化为维管束细胞, 另一方面还不断分裂产生新的原形成层细胞。TDR(XI 类型 LRR-RLK) 是 TDIF 的受体, 在维持原形成层细胞的持续分裂方面起作用<sup>[65-66]</sup>。在 SAM 中, 转录因子 WUSCHEL(WUS) 作用于 CLV3 (CLE 多肽)-CLV1(XI 类型 LRR-RLK) 信号转导途径的下游调控原形成层细胞的分裂<sup>[67]</sup>。此外, CLE40-ACR4-WOX5 (WUS-related homeobox 5) 控制根尖分生组织中原形成层细胞的命运 (分裂或进一步分化)<sup>[68]</sup>。WOX4(WUS-related homeobox4) 的表达模式研究表明, WOX4 在拟南芥和番茄<sup>[69]</sup> 的原形成层细胞及白杨<sup>[70]</sup> 的形成层细胞中表达, 改变 WOX4 的表达量影响原形成层细胞的分裂能力<sup>[52]</sup>。因此, WOX4 可能在维持原形成层细胞的分裂能力方面起重要作用。

细胞分裂素也是维持原形成层细胞不断分裂的

另一重要因素。细胞分裂素受体 (一种组氨酸激酶) 缺乏突变体 *wol (wooden leg)* 及细胞分裂素受体三突变体均表现出消耗过多的原形成层细胞而形成异位维管束组织。在 SAM 中, WUS 直接抑制 A-型 *ARRs (ARR5、ARR6、ARR7 和 ARR15)* 的表达, 而 A-型 *ARRs* 即为细胞分裂素信号转导途径上的主要成分<sup>[71]</sup>。百日草木纤维的培养也表明, 细胞分裂素在非分化 (uncommitted) 细胞向原形成层前体细胞的分化过程中起作用<sup>[72]</sup>。

### 3.3 原形成层细胞向木质部细胞分化

*HD-ZIP III* 基因不但在叶脉分化早期调控原形成层前体细胞的发育, 而且在原形成层细胞向木质部细胞的特化方面也起重要作用, 并在转录后受到 miRNA 的调控<sup>[73-75]</sup>。在 *phb/phv/rev/can/athb8* 五突变体<sup>[64]</sup> 及 *pATHB8::miR165* 转基因植株中<sup>[55]</sup>, 原形成层细胞中的 *HD-ZIP III* 基因表达显著下降, 原形成层细胞不能分化形成木质部细胞, 却分裂产生更多的原形成层细胞, 表明 *HD-ZIP III* 基因在木质部细胞分化过程中起重要作用。但是 *HD-ZIP III* 基因的四突变体根部表现出了木质部的异位形成<sup>[64]</sup>, 而且 *PHB* 对突变体功能拯救也诱导异位木质部导管的形成<sup>[64]</sup>, *ATHB8* 的过表达促进木质部的分化, 说明 *HD-ZIP III* 基因促进木质部的特异性分化。

油菜素内酯也是调控原形成层细胞分化为木质部细胞的重要因子<sup>[8,76]</sup>。油菜素内酯促进原形成层细胞形成<sup>[76]</sup> 及原形成层细胞向木质部细胞分化。此外, 油菜素内酯诱导 *HD-ZIP III* 基因的表达<sup>[27]</sup>, 说明 *HD-ZIP III* 基因至少参与维管束细胞分化的部分过程。

### 3.4 木质部细胞的分化和发育

转录因子 VND6 和 VND7 被认为是维管束细胞分化的关键转录调控子 (图 3b), 这是因为 VND6 或 VND7 的过表达诱导木质部导管在维管束组织及其他非维管束组织的异位形成<sup>[73]</sup>。但是 *vnd6* 和 *vnd7* 突变体的维管束发育却没有表现出明显缺陷<sup>[77]</sup>, 说明 VND1-VND5 与 VND6-VND7 的功能是冗余的。VND7 与 ASL20/LBD18 及 ASL19/LBD30 (编码 AS2/LBD domain 的蛋白) 形成了一个正向反馈调控环, 反馈调控环中基因的快速大量表达促进木质部细胞的快速、不可逆地分化<sup>[78]</sup>。VND7 在蛋白质水平上也受到调控, 主要通过 NAC 转录抑制子的互作形成 VND-INTERACTING2 (VNI2)<sup>[79]</sup>。因为在木质部细胞中 VNI2 表达先于 VND7, 所以 VNI2 抑制 VND7 的活性。VNI2 蛋白具有不稳定性,

因此当木质部细胞分化时, VND7 即可以快速表现其功能。

VND7 和 SND1 分别是木质部导管及纤维分化的关键调控因子。MYB46 和 MYB83 是第二级调控因子, 受 VND7 和 SND1 的调控, 第三级调控因子为 MYB42、43、52 和 54 (A 组) 及 MYB58、63、和 85 (B 组), A 组基因和 B 组基因作为转录因子共同调控纤维素合成酶基因、木聚糖合成酶基因及木质素合成酶基因 (图 3b)。VND6 和 VND7 直接或间接诱导启动子具有 TERE 序列的基因, 这些基因参与 PCD<sup>[80-82]</sup>。

#### 4 结语

近年来, 叶脉发育的分子调控机理研究取得了重大进展。在原形成层细胞的形成和发育过程中, 生长素、细胞分裂素、油菜内酯素作为信号分子, 与 TDIF、miRNA 及转录因子形成的调控网络相结合, 共同调控植物叶脉及其他维管束系统的分化。在 auxin-flow-MP-PIN1-auxin-flow 的反馈调控环中, 反馈转录激活对细胞的分化起着至关重要的作用。目前, 一系列叶脉发育相关的关键基因、小分子 RNA 和生长素等调控因子被研究揭示出来, 它们之间复杂的相互作用也得到了初步分析和阐述。但是要明晰植物叶脉维管束细胞分化的转录调控机制, 需要对这些转录因子之间互作情况进行深入研究。随着更多参与叶脉发育的调控因子的鉴定, 我们将会对植物叶脉发育的分子机制有一个更为清楚的认识。

目前, 拟南芥叶脉发育机理的研究较为深入, 而作为主要粮食作物的单子叶模式植物水稻的叶脉发育研究还相当薄弱。虽然叶脉发育相关调控因子在不同植物中的功能具有保守性, 但由于单双子叶植物叶脉排布延伸的差异, 叶脉发育相关调控因子的功能可能也不同, 因此通过比较不同植物物种、不同器官之间的维管束发育的异同, 将有力地推动众多植物叶脉发育的分子机理研究。

#### [参 考 文 献]

- [1] Esau K. Vascular differentiation in plants, Holt[M]. New York: Rinehart and Winston Inc., 1965
- [2] Evert RF, Eichhorn SE. Esau's plant anatomy: meristems, cells, and tissues of the plant body: their structure, function, and development[M]. 3rd ed. New Jersey: John Wiley & Sons, Inc., 2006: 624
- [3] Brodribb TJ, Feild TS, Jordan GJ. Leaf maximum photosynthetic rate and venation are linked by hydraulics. *Plant Physiol*, 2007, 144(4): 1890-8
- [4] Brodribb TJ, Feild TS, Sack L. Viewing leaf structure and evolution from a hydraulic perspective. *Funct Plant Biol*, 2010, 37(6): 488-98
- [5] Roth-Nebelsick A, Uhl D, Mosbrugger V, et al. Evolution and function of leaf venation architecture. *Ann Bot*, 2001, 87(5): 553-66
- [6] Robles P, Fleury D, Candela H, et al. The *RON1/FRY1/SAL1* gene is required for leaf morphogenesis and venation patterning in *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, 2010, 152(3): 1357-72
- [7] Carland F, Nelson T. *CVP2*-and *CVL1*-mediated phosphoinositide signaling as a regulator of the ARF GAP SFC/VAN3 in establishment of foliar vein patterns. *Plant J*, 2009, 59(6): 895-907
- [8] Ceserani T, Trofka A, Gandotra N, et al. VH1/BRL2 receptor-like kinase interacts with vascular-specific adaptor proteins VIT and VIK to influence leaf venation. *Plant J*, 2009, 57(6): 1000-14
- [9] Gardiner J, Sherr I, Scarpella E. Expression of *DOF* genes identifies early stages of vascular development in *Arabidopsis* leaves. *Int J Dev Biol*, 2010, 54(8-9): 1389-96
- [10] Scarpella E, Rueb S, Meijer AH. The *RADICLELESS1* gene is required for vascular pattern formation in rice. *Development*, 2003, 130(4): 645-58
- [11] Bainbridge K, Guyomarc'h S, Bayer E, et al. Auxin influx carriers stabilize phyllotactic patterning. *Genes Dev*, 2008, 22(6): 810-23
- [12] Smith RS, Bayer EM. Auxin transport-feedback models of patterning in plants. *Plant Cell Environ*, 2009, 32(9): 1258-71
- [13] Bayer EM, Smith RS, Mandel T, et al. Integration of transport-based models for phyllotaxis and midvein formation. *Genes Dev*, 2009, 23(3): 373-84
- [14] Teotia S, Lamb RS. *RCD1* and *SRO1* are necessary to maintain meristematic fate in *Arabidopsis thaliana*. *J Exp Bot*, 2011, 62(3): 1271-84
- [15] Hobbie L, McGovern M, Hurwitz LR, et al. The *axr6* mutants of *Arabidopsis thaliana* define a gene involved in auxin response and early development. *Development*, 2000, 127(1): 23-32
- [16] Deyholos MK, Corder G, Beebe D, et al. The *SCARFACE* gene is required for cotyledon and leaf vein patterning. *Development*, 2000, 127(15): 3205-13
- [17] Alonso-Peral MM, Candela H, del Pozo JC, et al. The *HVE/CAND1* gene is required for the early patterning of leaf venation in *Arabidopsis*. *Development*, 2006, 133(19): 3755-66
- [18] Pan JW, Fujioka S, Peng JL, et al. The E3 ubiquitin ligase SCFTIR1/AFB and membrane sterols play key roles in auxin regulation of endocytosis, recycling, and plasma membrane accumulation of the auxin efflux transporter PIN2 in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell*, 2009, 21(2): 568-80
- [19] Candela H, Martinez-Laborda A, Micol JL. Venation

- pattern formation in *Arabidopsis thaliana* vegetative leaves. *Dev Biol*, 1999, 205(1): 205-16
- [20] Carland FM, Nelson T. Cotyledon vascular pattern2-mediated inositol (1,4,5) triphosphate signal transduction is essential for closed venation patterns of *Arabidopsis* foliar organs. *Plant Cell*, 2004, 16(5): 1263-75
- [21] Naramoto S, Sawa S, Koizumi K, et al. Phosphoinositide-dependent regulation of VAN3 ARF-GAP localization and activity essential for vascular tissue continuity in plants. *Development*, 2009, 136(9): 1529-38
- [22] Koizumi K, Naramoto S, Sawa S, et al. VAN3 ARF-GAP-mediated vesicle transport is involved in leaf vascular network formation. *Development*, 2005, 132(7): 1699-711
- [23] Sachs T. The control of the patterned differentiation of vascular tissues. *Adv Bot Res*, 1981, 9: 152-262
- [24] Blakeslee JJ, Bandyopadhyay A, Lee OR, et al. Interactions among PIN-FORMED and P-glycoprotein auxin transporters in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 2007, 19(1): 131-47
- [25] Mravec J, Kubes M, Bielach A, et al. Interaction of PIN and PGP transport mechanisms in auxin distribution-dependent development. *Development*, 2008, 135(20): 3345-54
- [26] Yoshida S, Iwamoto K, Demura T, et al. Comprehensive analysis of the regulatory roles of auxin in early transdifferentiation into xylem cells. *Plant Mol Biol*, 2009, 70(4): 457-69
- [27] Ohashi-Ito K, Fukuda H. Transcriptional regulation of vascular cell fates. *Curr Opin Plant Biol*, 2010, 13(6): 670-6
- [28] Gardiner J, Donner TJ, Scarpella E. Simultaneous activation of *SHR* and *ATHB8* expression defines switch to preprocambial cell state in *Arabidopsis* leaf development. *Dev Dyn*, 2011, 240(1): 261-70
- [29] Ivanchenko MG, Napsucially-Mendivil S, Dubrovsky JG. Auxin-induced inhibition of lateral root initiation contributes to root system shaping in *Arabidopsis thaliana*. *Plant J*, 2010, 64(5): 740-52
- [30] Donner TJ, Sherr I, Scarpella E. Regulation of preprocambial cell state acquisition by auxin signaling in *Arabidopsis* leaves. *Development*, 2009, 136(19): 3235-46
- [31] Huang J, Che S, Jin L, et al. The physiological mechanism of a *drooping leaf2* mutation in rice. *Plant Sci*, 2011, 180(6): 757-65
- [32] Kramer EM, Bennett MJ. Auxin transport: a field in flux. *Trends Plant Sci*, 2006, 11(8): 382-6
- [33] Morris AD, Friml J, Zazimalova E. Auxin transport[M]// Davies PJ. Plant hormones: biosynthesis, signal transduction, action! Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 2004: 437-70
- [34] Zazimalova E, Krecek P, Skupa P, et al. Polar transport of the plant hormone auxin - the role of PIN-FORMED (PIN) proteins. *Cell Mol Life Sci*, 2007, 64(13): 1621-37
- [35] Jung JH, Kim SG, Seo PJ, et al. Molecular mechanisms underlying vascular development. *Adv Bot Res*, 2008, 48: 1-68
- [36] Marchant A, Kargul J, May ST, et al. AUX1 regulates root gravitropism in *Arabidopsis* by facilitating auxin uptake within root apical tissues. *EMBO J*, 1999, 18(8): 2066-73
- [37] Swarup R, Friml J, Marchant A, et al. Localization of the auxin permease AUX1 suggests two functionally distinct hormone transport pathways operate in the *Arabidopsis* root apex. *Genes Dev*, 2001, 15(20): 2648-53
- [38] Swarup K, Benkova E, Swarup R, et al. The auxin influx carrier LAX3 promotes lateral root emergence. *Nat Cell Biol*, 2008, 10(8): 946-54
- [39] Yang YD, Hammes UZ, Taylor CG, et al. High-affinity auxin transport by the AUX1 influx carrier protein. *Curr Biol*, 2006, 16(11): 1123-7
- [40] Galweiler L, Guan CH, Muller A, et al. Regulation of polar auxin transport by AtPIN1 in *Arabidopsis* vascular tissue. *Science*, 1998, 282(5397): 2226-30
- [41] Friml J, Benkova E, Blilou I, et al. AtPIN4 mediates sink-driven auxin gradients and root patterning in *Arabidopsis*. *Cell*, 2002, 108(5): 661-73
- [42] Friml J, Wisniewska J, Benkova E, et al. Lateral relocation of auxin efflux regulator PIN3 mediates tropism in *Arabidopsis*. *Nature*, 2002, 415(6873): 806-9
- [43] Mravec J, Skupa P, Bailly A, et al. Subcellular homeostasis of phytohormone auxin is mediated by the ER-localized PIN5 transporter. *Nature*, 2009, 459(7250): 1136-40
- [44] Miyashita Y, Takasugi T, Yukihiko I. Identification and expression analysis of PIN genes in rice. *Plant Sci*, 2010, 178: 424-8
- [45] Friml J, Palme K. Polar auxin transport-old questions and new concepts? *Plant Mol Biol*, 2002, 49(3-4): 273-84
- [46] Wisniewska J, Xu J, Seifertova D, et al. Polar PIN localization directs auxin flow in plants. *Science*, 2006, 312(5775): 883
- [47] Friml J, Vieten A, Sauer M, et al. Efflux-dependent auxin gradients establish the apical-basal axis of *Arabidopsis*. *Nature*, 2003, 426(6963): 147-53
- [48] Scarpella E, Marcos D, Friml J, et al. Control of leaf vascular patterning by polar auxin transport. *Genes Dev*, 2006, 20(8): 1015-27
- [49] Wenzel CL, Schuetz M, Yu Q, et al. Dynamics of MONOPTEROS and PIN-FORMED1 expression during leaf vein pattern formation in *Arabidopsis thaliana*. *Plant J*, 2007, 49(3): 387-98
- [50] Leyser O. Molecular genetics of auxin signaling. *Ann Rev Plant Biol*, 2002, 53: 377-98
- [51] Heisler MG, Ohno C, Das P, et al. Patterns of auxin transport and gene expression during primordium development revealed by live imaging of the *Arabidopsis* inflorescence meristem. *Curr Biol*, 2005, 15(21): 1899-911
- [52] Ji JB, Strable J, Shimizu R, et al. WOX4 promotes procambial development. *Plant Physiol*, 2010, 152(3): 1346-56
- [53] Izhaki A, Bowman JL. KANADI and class III HD-zip gene families regulate embryo patterning and modulate auxin flow during embryogenesis in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 2007, 19(2): 495-508
- [54] Eshed Y, Izhaki A, Baum SF, et al. Asymmetric leaf development and blade expansion in *Arabidopsis* are

- mediated by KANADI and YABBY activities. *Development*, 2004, 131(12): 2997-3006
- [55] Ilegems M, Douet V, Meylan-Bettex M, et al. Interplay of auxin, KANADI and Class III HD-ZIP transcription factors in vascular tissue formation. *Development*, 137(6): 975-84
- [56] Siegfried KR, Eshed Y, Baum SF, et al. Members of the *YABBY* gene family specify abaxial cell fate in *Arabidopsis*. *Development*, 1999, 126(18): 4117-28
- [57] Yamaguchi T, Nagasawa N, Kawasaki S, et al. The *YABBY* gene *DROOPING LEAF* regulates carpel specification and midrib development in *Oryza sativa*. *Plant Cell*, 2004, 16(2): 500-9
- [58] Dai MQ, Zhao Y, Ma QF, et al. The rice *YABBY1* gene is involved in the feedback regulation of gibberellin metabolism. *Plant Physiol*, 2007, 144(1): 121-33
- [59] Dai MQ, Hu YF, Zhao Y, et al. A *WUSCHEL-LIKE HOMEBOX* gene represses a *YABBY* gene expression required for rice leaf development. *Plant Physiol*, 2007, 144(1): 380-90
- [60] Liu HL, Xu YY, Xu ZH, et al. A rice *YABBY* gene, *OsYABBY4*, preferentially expresses in developing vascular tissue. *Dev Genes Evol*, 2007, 217: 629-37
- [61] Przemek GK, Mattsson J, Hardtke CS, et al. Studies on the role of the *Arabidopsis* gene *MONOPTEROS* in vascular development and plant cell. *Planta*, 1996, 200(2): 229-37
- [62] Donner TJ, Scarpella E. Auxin-transport-dependent leaf vein formation. *Botany/Botanique*, 2009, 87(7): 678-84
- [63] Mattsson J, Ckurshumova W, Berleth T. Auxin signaling in *Arabidopsis* leaf vascular development. *Plant Physiol*, 2003, 131(3): 1327-39
- [64] Carlsbecker A, Lee JY, Roberts CJ, et al. Cell signaling by microRNA165/6 directs gene dose-dependent root cell fate. *Nature*, 2010, 465: 316-21
- [65] Hirakawa Y, Shinohara H, Kondo Y, et al. Non-cell-autonomous control of vascular stem cell fate by a CLE peptide/receptor system. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2008, 105(39): 15208-13
- [66] Etchells JP, Turner SR. The PXY-CLE41 receptor ligand pair defines a multifunctional pathway that controls the rate and orientation of vascular cell division. *Development*, 137(5): 767-74
- [67] Veit B. Determination of cell fate in apical meristems. *Curr Opin Plant Biol*, 2004, 7(1): 57-64
- [68] Stahl Y, Wink RH, Ingram GC, et al. A signaling module controlling the stem cell niche in *Arabidopsis* root meristems. *Curr Biol*, 2009, 19(11): 909-14
- [69] Ji JB, Strable J, Shimizu R, et al. *WOX4* promotes procambial development. *Plant Physiol*, 152(3): 1346-56
- [70] Schrader J, Nilsson J, Mellerowicz E, et al. A high-resolution transcript profile across the wood-forming meristem of poplar identifies potential regulators of cambial stem cell identity. *Plant Cell*, 2004, 16(9): 2278-92
- [71] Leibfried A, To JPC, Busch W, et al. *WUSCHEL* controls meristem function by direct regulation of cytokinin-inducible response regulators. *Nature*, 2005, 438(7071): 1172-5
- [72] Fukuda H. Signals that control plant vascular cell differentiation. *Nat Rev Mol Cell Biol*, 2004, 5(5): 379-91
- [73] Zhong R, Ye ZH. Transcriptional regulation of lignin biosynthesis. *Plant Signal Behav*, 2009, 4(11): 1028-34
- [74] Demura T, Fukuda H. Transcriptional regulation in wood formation. *Trends Plant Sci*, 2007, 12(2): 64-70
- [75] Mitsuda N, Iwase A, Yamamoto H, et al. NAC transcription factors, NST1 and NST3, are key regulators of the formation of secondary walls in woody tissues of *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 2007, 19(1): 270-80
- [76] Yamamoto R, Fujioka S, Iwamoto K, et al. Co-regulation of brassinosteroid biosynthesis-related genes during xylem cell differentiation. *Plant Cell Physiol*, 2007, 48(1): 74-83
- [77] Kubo M, Udagawa M, Nishikubo N, et al. Transcription switches for protoxylem and metaxylem vessel formation. *Genes Dev*, 2005, 19(16): 1855-60
- [78] Soyano T, Thitamadee S, Machida Y, et al. *ASYMMETRIC LEAVES2-LIKE19/LATERAL ORGAN BOUNDARIES DOMAIN30* and *ASL20/LBD18* regulate tracheary element differentiation in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 2008, 20(12): 3359-73
- [79] Yamaguchi M, Ohtani M, Mitsuda N, et al. VND-IINTERACTING2, a NAC domain transcription factor, negatively regulates xylem vessel formation in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 2010, 22(4): 1249-63
- [80] McCarthy RL, Zhong R, Ye ZH. 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*, 2009, 50(11): 1950-64
- [81] Zhong R, Lee C, Zhou J, et al. A battery of transcription factors involved in the regulation of secondary cell wall biosynthesis in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 2008, 20(10): 2763-82
- [82] Zhou J, Lee C, Zhong R, et al. MYB58 and MYB63 are transcriptional activators of the lignin biosynthetic pathway during secondary cell wall formation in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 2009, 21(1): 248-66