

SHR/SCR和PLTs在植物中表达和功能多样性的研究进展

赵滢滢, 李均瑶, 张汉马, 南文斌*

重庆师范大学生命科学学院, 重庆市植物环境适应分子生物学重点实验室, 重庆

收稿日期: 2024年1月25日; 录用日期: 2024年3月12日; 发布日期: 2024年3月27日

摘要

*SHORT-ROOT (SHR)/SCARCROW (SCR)*和*PLANT HOMEODOMAIN TRANSCRIPTION FACTORS (PLTs)*是调控植物器官发育非常重要的转录因子, *SHR/SCR*在根辐射模式和干细胞维持中的作用已经取得了大量的研究进展。研究显示拟南芥中*PLT1*和*PLT3*能与*PCNA (TCP)*和*SCR*形成复合体调控*WUSCHEL-RELATED HOMEODOMAIN 5 (WOX5)*的表达和干细胞的维持, 且*SHR/SCR*和*PLTs*在其它植物中也参与调控了多个生长发育过程。因此, 本文从基因的表达和蛋白移动特征以及功能方面综述了*SHR/SCR*和*PLTs*在不同植物生长发育过程中的表达和功能的多样性。此外, 深入了解*SHR/SCR*和*PLTs*在不同植物功能中的差异, 有助于为农业生产提供理论基础。

关键词

SCR, *SHR*, *PLTs*, 基因表达, 功能多样性, 植物发育

Advances in the Expression and Functional Diversity of *SHR/SCR* and *PLTs* in Plants

Yingying Zhao, Junyao Li, Hanma Zhang, Wenbin Nan*

Chongqing Key Laboratory of Molecular Biology of Plants Environmental Adaptations, College of Life Sciences, Chongqing Normal University, Chongqing

Received: Jan. 25th, 2024; accepted: Mar. 12th, 2024; published: Mar. 27th, 2024

Abstract

The transcription factors *SHORT-ROOT (SHR)/SCARCROW (SCR)*, and *PLANT HOMEODOMAIN TRANSCRIPTION FACTORS (PLTs)* play crucial roles in regulating plant organ development. Significant

*通讯作者。

文章引用: 赵滢滢, 李均瑶, 张汉马, 南文斌. *SHR/SCR*和*PLTs*在植物中表达和功能多样性的研究进展[J]. 植物学研究, 2024, 13(2): 173-185. DOI: 10.12677/br.2024.132019

research progress has been made regarding the involvement of *SHR* and *SCR* in root radiation patterns and stem cell maintenance. Studies have demonstrated that *PLT1* and *PLT3* in *Arabidopsis thaliana* can form a complex with *PCNA* (*TCP*) and *SCR* to regulate the expression of *WUSCHEL-RELATEDHOMEBOX5* (*WOX5*) and maintain stem cells in *Arabidopsis thaliana*. Furthermore, *SHR*, *SCR* and *PLTs* are also participated in regulating various growth and development processes in different plant species. This paper reviewed the expression and function diversity of *SHR*, *SCR* and *PLTs* in different plant growth and development processes from the aspects of gene expression, protein movement and function. A comprehensive understanding of the distinctions for *SHR*, *SCR* and *PLTs* in diverse plant functions will contribute to establishing a theoretical foundation for agricultural production.

Keywords

SCR, *SHR*, *PLTs*, Gene Expression, Functional Diversity, Plant Development

Copyright © 2024 by author(s) and Hans Publishers Inc.

This work is licensed under the Creative Commons Attribution International License (CC BY 4.0).

<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>



Open Access

1. 引言

植物是地球上最大的生命群体之一，对维持生态系统和人类生存具有至关重要的作用。植物发育是一个复杂而有序的过程，涉及到细胞分化、器官发育和形态建成等多个方面[1]。植物生长发育这一过程离不开植物干细胞，植物干细胞位于分生组织，是处于未分化状态的细胞，它们液泡化程度低，线粒体活性较高，遗传稳定，具有很强的自我更新和再生能力[2]，这种再生能力使植物能够适应各种环境变化，并能够在持续的生长和修复过程中维持机体的完整性。植物干细胞主要在茎尖分生组织(SAM)，根尖分生组织(RAM)和维管分生组织中[3]，这些干细胞的维持主要依赖于 SAM 中的组织中心(OC)和 RAM 中的静止中心(QC) [4]。在植物体内，器官和组织发育依赖于干细胞生态位的活性，干细胞的不对称分裂和位置信号控制细胞类型分化[5] [6]。

在植物发育过程中，转录因子(TF)也发挥着关键的调控作用，它们能够与特定的 DNA 序列结合，调控基因的表达，从而影响植物的发育过程[7]。*SHR/SCR* 和 *PLTs* 是调控植物器官发育非常重要的转录因子家族，它们在植物根辐射模式、干细胞维持和地上部分发育中的作用已经取得了大量的研究进展[8] [9] [10]。比如，*SHR/SCR* 和 *PLTs* 等植物重要的干细胞调控相关转录因子不仅在不同植物的根尖干细胞中表达，同时在干细胞周围细胞和地上部分以及豆科植物的根瘤原基中也有表达[8] [9] [11]，这说明这些基因不仅能够维持干细胞的活性，还在植物其他生长发育过程中发挥着重要的作用。同时研究揭示 *PLT1*、*PLT3* 和 *SCR* 与植物特有的 *PCNA* (*TCP*)转录因子之间具有蛋白互作，这三者在 *WOX5* 启动子的 *PLT* 结合位点上形成 *PLT-TCP-SCR* 复合物，对胚胎发生过程中的干细胞生态位起决定性的影响，并在胚胎形成后根发育中维持干细胞的稳定[12]，这说明在植物根尖干细胞的维持中 *PLT* 途径与 *SHR-SCR* 途径是有交联作用的。此外，转录因子家族成员的扩展和物种之间的不同导致基因出现重复拷贝[13]，这可能会使基因表达和功能在不同植物中呈现多样化，研究发现 *SHR/SCR* 不仅能够参与调控拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)生长发育的过程，还能够调控豆科植物根瘤的形成、玉米(*Zea mays*)叶片“花环结构”的形成，水稻(*Oryza sativa*)气孔的发育等[14]，因此本文主要从基因的表达特征、蛋白移动和功能方面综述了 *SHR/SCR* 和 *PLTs* 在不同植物发育中的表达和功能多样性的研究进展。

2. *SHR/SCR* 和 *PLTs* 基因的表达和蛋白移动特征

SHR 属于 GRAS 转录因子基因家族, 作为一种重要的调控因子, 它的表达与根辐射形态形成有直接的关系[15]。研究发现 *SHR* 基因在拟南芥根的中柱和番茄(*Solanum lycopersicum*)毛状根的中柱表达[16] [17]。水稻、蒺藜苜蓿(*Medicago truncatula*)、大豆(*Glycine max*)、毛果杨(*Populus trichocarpa*)和玉米根中则有多数 *SHR* 基因[14] [18] (见表 1)。*SHR* 在水稻中分别是 *OsSHR1* 和 *OsSHR2* [19] [20], 两者与拟南芥 *SHR* 在根中柱中的表达模式相似[20]。*SHR* 在蒺藜苜蓿和大豆中分别有 2 个和 6 个, *MtSHR1* 和 *MtSHR2* 在蒺藜苜蓿毛状根的中柱表达, *GmSHR1*、*GmSHR2*、*GmSHR3* 和 *GmSHR6* 均在大豆根的中柱表达[21] [22], 而 *GmSHR4* 和 *GmSHR5* 的表达是由根瘤菌诱导的, 接种根瘤菌前可在内皮层细胞、维管组织和皮层细胞中检测到少量的 *GmSHR4* 表达, 但 *GmSHR5* 主要在大豆根分生组织和仅限于成熟区的维管组织中表达; 接种根瘤菌后, *GmSHR4/5* 在根瘤形成早期阶段的皮层细胞中大量表达, 在成熟根瘤中则消失[22], 说明大豆中 *SHR* 基因具有不同的时空表达特点, *GmSHR4/5* 在根瘤中产生了新的表达模式。序列比对分析发现 *SHR* 基因在杨树中分别为 *PtSHR1*, *PtSHR2A* 和 *PtSHR2B*, 与拟南芥同源性最高的是 *PtSHR1* [23], 它在杨树主根中柱和侧根中表达[24], *PtSHR2B* 主要在木栓形成层和根尖侧根冠表达[23], 说明 *PtSHR2B* 在杨树根中的表达模式与 *PtSHR1* 和 *AtSHR* 是有明显差异的。*SHR* 在玉米中有 3 个, 分别为 *ZmSHR1*、*ZmSHR2* 和 *ZmSHR2h*, 它们均在玉米根的内皮层表达, 而不是在中柱表达[25], 这与上述其它植物的 *SHR* 基因主要在根中柱的表达模式截然不同。因此, *SHR* 基因在不同植物根中的表达模式既有相似性, 如在大部分植物根的中柱表达, 也有差异性, 如玉米中具有全新的表达特征, 而且拷贝数的增多会使同一植物的不同 *SHR* 基因产生新的表达模式。

SHR 基因不仅在植物的根部表达, 而且在植物的地上部分也有表达。研究发现 *SHR* 在拟南芥的下胚轴、花序、茎和叶的维管组织中都有表达[17]。*OsSHR1* 在水稻幼叶原基基部的整个表皮细胞表达, 在叶片气孔保卫母细胞和分裂产生的保卫细胞中也有表达[14], *OsSHR2* 在水稻叶原基周围维管束鞘细胞分化后的叶脉特异短暂的表达, 这与拟南芥中 *SHR* 在叶片原形成层并贯穿整个维管发育过程的表达模式不同[26]。*ZmSHR1* 在玉米叶片的维管束鞘细胞中表达[27], 但是将 *ZmSHR1* 在水稻叶片的维管束鞘细胞和成熟叶脉中表达并未改变水稻维管束鞘细胞中的维管结构[26]。*PtSHR1* 在杨树茎维管形成层以及茎尖中央区下方和叶原基原维管组织中表达[24], *PtSHR2B* 能够在茎尖和腋芽分生组织表达, 但在叶片中未检测到其表达[23] (见表 1)。因此, 在拟南芥叶的维管组织、水稻叶片的气孔、玉米叶片的维管束鞘细胞、杨树的腋芽分生组织中均有 *SHR* 基因的表达, 这说明 *SHR* 基因参与了不同植物生长发育过程。

SCR 和 *SHR* 是属于同一个家族的转录因子, 在植物根中也有表达[6]。与 *SHR* 不同, 在植物地下部分, *SCR* 基因主要在拟南芥的根尖 QC、皮层/内皮层初始(CEI)细胞和内皮层细胞中特异性表达[28]。研究发现 *OsSCR* 在水稻根尖内皮层和 QC 细胞特异性表达[14] [19], *CsSCR* 在黄瓜(*Cucumis sativus*)初生根和侧根的内皮层细胞表达[29], *SISCR* 在番茄发根农杆菌诱导的毛状根内皮层和 QC 表达[16], 说明 *SCR* 基因在拟南芥、水稻、番茄和黄瓜根中的表达模式相似。此外, 研究发现 *CsSCR* 在黄瓜体细胞胚胎发生的球形期和心形期的未分化细胞, 以及体细胞胚胎的鱼雷期和子叶期细胞中也有表达[29]。*ZmSCR1* 和 *ZmSCR1h* 基因主要在玉米根的内皮层表达, 在皮层中也发现了低水平的表达[30] [31]。*SvSCR1* 和 *SvSCR2* 在狗尾草根的中柱表达[25]。*MtSCR* 在蒺藜苜蓿根内皮层和皮层中均有表达, 并且在其它豆科植物如大豆、百脉根、鹰嘴豆、豌豆和白羽扇豆中的表达模式也是如此[21], 说明 *SCR* 在 C4 植物和豆科植物中也产生了基因表达的多样性(见表 1)。

SCR 和 *SHR* 相似, 不仅在植物根部表达, 同样在地上部分也有表达。*AtSCR* 主要在拟南芥的下胚轴, 花序茎中表达[28] [32]。*SvSCR1/2* 在狗尾草叶片的“花环结构”中表达[31]。*OsSCR* 在水稻幼叶原基的表

皮层以间隔的方式在特定细胞中表达, 这些细胞在后期会产生气孔, 此外, *OsSCR* 在气孔形成过程中不对称分裂产生的副卫母细胞和分裂前的保卫母细胞中表达, 而一旦保卫母细胞分裂为保卫细胞, 则 *OsSCR* 的表达迅速降低, 因此在成熟的气孔中没有 *OsSCR* 的表达[14]。 *ZmSCR1/1h* 在玉米发育的叶原基基本分生组织细胞中表达[33](见表 1)。

与 *SHR/SCR* 基因相比, *PLTs* 家族基因在拟南芥以外的其它植物中研究相对较少。 *PLTs* 家族在拟南芥中共有 6 个基因, 分别为 *PLT1*、*PLT2*、*PLT3/AIL6*、*PLT4/BABY BOOM*、*PLT5/AIL5* 和 *PLT7/AIL7* [34], 这些基因在植物根和茎的发育、叶序、根系趋向和胚胎发育等过程中发挥了重要的调节作用[35] [36]。例如, *PLT1* 和 *PLT2* 基因是拟南芥根分生组织和干细胞活性维持的关键调节基因[34]。 *PLT1* 和 *PLT2* 基因首先在胚胎基底组织区域表达, 然后在胚根原基中表达, 最后在根尖分生组织干细胞区表达[34]。 *PLTs* 在水稻中共有 10 个基因, 分别为 *OsPLT1-OsPLT10* [37]。 *OsPLTs* 基因的表达模式分析显示 *OsPLT1-5*、*OsPLT7-9* 和 *OsPLT10* 分别主要在水稻根、茎和种子中表达, *OsPLT6* 在根和种子中都有表达, 进一步的原位杂交分析显示 *OsPLT1-6* 在水稻冠根原基, 临近主根、冠根和侧根静止中心的起始细胞表达[37]。转录组分析显示在水稻花序分生组织中 *OsPLT1*、*OsPLT2* 和 *OsPLT10* 表达量低, *OsPLT7* 表达中等, 而 *OsPLT8* 和 *OsPLT9* 表达较高[37]。 *MtPLT1-4* 在蕨藜苜蓿的主根尖干细胞区也有明显的表达, 除此之外在根瘤原基形成的各个阶段也有表达[38], 这与拟南芥 *PLT1* 和 *PLT2* 基因的表达模式既有相似性, 也有区别, 说明不同植物之间可能由于器官结构和功能的差异导致了基因表达模式的变化。

植物细胞受细胞壁的限制无法移动, 需要通过细胞间的通讯来整合内部和外部环境中的生长发育信号。植物中预计大约 17~29% 的转录因子具有靶向或非靶向的细胞间移动能力[39]。 *SHR* 蛋白是一个典型的移动转录因子, 其在拟南芥根的中柱表达后能移动到内皮层(见表 1), 在内皮层与 *SCR* 蛋白相互作用, 进而激活 *SCR* 的转录, *SCR* 蛋白能影响 *SHR* 蛋白的亚细胞定位, 中柱细胞中 *SHR* 蛋白在细胞核和细胞质定位, 内皮层细胞中 *SHR* 蛋白主要在细胞核定位, *SHR* 蛋白的细胞质定位对其移动和功能的发挥至关重要[16] [40]。研究发现番茄的 *SHR* 蛋白也能够从根尖中柱移动到内皮层, 进而调节 *SCR* 的转录和根皮层/内皮层细胞的命运[16] [40], 说明 *SHR* 蛋白的移动在不同植物中具有一定的保守性。拟南芥 *SHR* 和 *SCR* 蛋白结合后, *SHR* 蛋白会被局限在内皮层细胞的细胞核内, 无法继续移动[18] [19], 当 *SCR* 的表达降低到一定阈值时, *SHR* 蛋白可以摆脱 *SCR* 蛋白的限制向皮层细胞移动而不是被限制在内皮层细胞, 形成多层基本组织, 并且这种作用在水稻和拟南芥中具有保守性[19] [41]。研究发现二穗短柄草的 *BdSHR* 与水稻的 *OsSHR1* 和 *OsSHR2* 及拟南芥的 *AtSHR* 蛋白在拟南芥根尖都能移动, 与拟南芥 *SHR* 不同的是其它 *SHR* 同源蛋白能移动到多层细胞决定根尖皮层细胞的数目, 而不是被限制在内皮层[41], 说明水稻和二穗短柄草的 *SHR* 有比拟南芥 *SHR* 蛋白强的移动能力。研究发现 *ZmSHR1* 蛋白在玉米根的内皮层和至少 8 个皮层细胞有分布[25] (见表 1), 说明 *ZmSHR1* 蛋白在玉米根的内皮层表达后能移动到皮层细胞。此外, 研究发现 *MtSHR1/2* 蛋白在中柱、内皮层、皮层和表皮细胞中有分布[21], 说明蕨藜苜蓿的 *SHR* 蛋白在根中柱表达后能移动到内皮层、皮层和表皮细胞(见表 1)。因此一些植物的 *SHR* 蛋白具有不同的蛋白移动能力, 虽然在拟南芥中没有发现 *SCR* 蛋白具有移动能力, 只在 QC、皮层/内皮层起始细胞和内皮层细胞表达[28], 但研究发现 *ZmSCR1* 蛋白在玉米根的中柱和内皮层分布, 说明玉米的 *SCR* 蛋白也是一个移动蛋白, 在皮层和内皮层表达后能移动到中柱, 且其移动方向与玉米 *SHR* 蛋白相反[25]。研究还发现拟南芥的 *SHR* 蛋白可以从叶片的维管细胞移动到维管束鞘细胞(BS)中发挥功能[42]。因此, *SHR* 和 *SCR* 均是移动蛋白, 在不同的植物中蛋白移动特征既有相似性也有差异性。此外, 研究发现拟南芥中生长素能诱导 *PLT* 转录因子的表达, 且生长素和 *PLT* 蛋白在根尖呈梯度分布, *PLT* 蛋白梯度的形成是通过缓慢的生长稀释和细胞间的蛋白移动实现的[43], 说明 *PLT* 也是移动蛋白, 在表达后能移动到相邻细胞, 其移动性对维持蛋白梯度和调控拟南芥根的生长发育至关重要。

Table 1. Expression and protein movement of *SHR* and *SCR* in different plants
表 1. *SHR* 和 *SCR* 在不同植物中的表达和蛋白移动特征

种类	名称	数量	基因表达	蛋白移动	参考文献
拟南芥	<i>AtSHR</i>	1	根中柱 下胚轴, 花序, 茎, 叶的维管组织	中柱到内皮层 维管细胞到束鞘细胞	[40] [17] [19] [62]
	<i>AtSCR</i>	1	根内皮层, QC 下胚轴, 花序, 茎	不移动 -	[28] [32]
水稻	<i>OsSHR</i>	2	根中柱 叶片表皮细胞, 保卫母细胞, 保卫细胞, 叶脉	中柱到多层细胞层, 不限制在内皮层 -	[17] [19] [17] [26]
	<i>OsSCR</i>	1	根内皮层, QC 幼叶原基的表皮层, 副卫母细胞, 保卫母细胞	- -	[17] [19] [17] [67]
玉米	<i>ZmSHR</i>	3	根内皮层 叶片“花环结构”, 叶脉	内皮层到皮层, 共移动 8 层 -	[18] [25] [63]
	<i>ZmSCR</i>	2	根内皮层, 皮层 叶原基基本分生组织, 叶肉 细胞, 叶片“花环结构”	皮层和内皮层到中柱 -	[25] [31] [33] [63]
杨树	<i>PtSHR</i>	3	根中柱, 侧根, 木栓形成层, 侧根冠 茎, 叶原基维管组织, 腋芽分生 组织	- -	[23] [48] [49] [24] [49] [66]
	<i>MtSHR</i>	2	根中柱	中柱到内皮层, 皮层, 表皮	[21]
藜藜苜蓿	<i>MtSCR</i>	1	根内皮层, 皮层	-	[21]
大豆	<i>GmSHR</i>	6	根中柱, 根瘤外皮层	-	[22]
狗尾草	<i>SvSHR</i>	2	根皮层	-	[25]
	<i>SvSCR</i>	2	根中柱 叶片“花环结构”, 气孔	- -	[25] [69]
番茄	<i>SISHR</i>	1	根中柱	中柱到内皮层	[16]
	<i>SISCR</i>	1	根内皮层, QC	-	[16]
黄瓜	<i>CsSCR</i>	1	体细胞胚, 根内皮层, QC	-	[29]

注: 表格中“-”表示未知。

3. *SHR/SCR* 和 *PLTs* 在植物地下部分生长发育中的功能

SHR/SCR 对调控拟南芥根系发育有着非常重要的作用, 能够调控根尖分生组织干细胞的命运[5], 且 *SHR/SCR* 相互作用后直接激活 *CYCD6;1* 的转录, 从而调节皮层和内皮层细胞的分裂[10] [28] [44] [45]。此外, 研究还发现 *SCL23*、*BIRD/INDETERMINATE DOMAIN (IDD)*、*JACKDAW (JKD)*、*MAGPIE (MGP)*、*MED31*、*PHABULOSA (PHB)*、*SCHIZORIZA (SCZ)*和 *NAC1* 蛋白等与 *SCR* 或 *SHR* 能够相互作用, 进而调控拟南芥根的生长发育[10] [46]。

除拟南芥外, *SHR/SCR* 基因在其它植物根生长发育中的功能也已进行了大量的研究。拟南芥 *shr* 突

变体根尖 QC 细胞的结构不规则, 因不能进行内皮层和皮层细胞不对称分裂, 仅有一层只具有皮层特征的基本组织, 从而影响根辐射模式的形成[8] [47] (见图 1(A))。研究发现在拟南芥和水稻中过表达 *SHR* 基因均能产生额外的皮层组织[20], 将水稻的 *OsSHR1* 和 *OsSHR2* 以及杨树的 *PtSHR1* 基因在拟南芥 *shr* 突变体表达都能回补其根尖只有一层基本组织的表型[24] [20] [48], 番茄 *slshr* 突变体的表型也与拟南芥 *shr* 突变体相似[16], 说明 *SHR* 基因在调控拟南芥、水稻、杨树和番茄根皮层和内皮层细胞分裂中具有重要的作用。此外, 通过 CRISPR/Cas9 系统产生的杨树 *PtaSHR* 基因缺失材料的毛根缺乏明确的内皮层和压紧的皮层组织[48]。 *ZmSHR* 基因的单缺失突变未造成玉米根结构的变化, 但 *zmshr2zmshr2-h* 双突变体中玉米皮层数量明显减少, 但仍具有内皮层的结构[25]。类似地, *svshr1svshr2* 双突变体根也呈现减少的基本组织层数[25], 这说明 *SHR* 可通过功能冗余的方式调控玉米和狗尾草根皮层组织的扩张(见图 1(A))。研究发现蒺藜苜蓿的 *mtshr2MtSHR1* RNAi 植株呈现明显减少的毛状根生长和根瘤原基形成, 在皮层特异表达 *MtSHR1-SRDX* 融合蛋白和抑制 *MtSHR1* 和 *MtSHR12* 蛋白的移动同样能减少根瘤原基的形成[21]。最近研究发现 *GmSHR4* 和 *GmSHR5* 过表达大豆的根有更多的皮层组织和根瘤数, 而 *GmSHR4/5-amiR* 的根中则相反[22], 说明 *SHR* 在蒺藜苜蓿和大豆根皮层细胞的分裂和根瘤的形成中具有重要的调控作用。因此, *SHR* 基因在调控植物根皮层和内皮层细胞分裂方面的功能具有保守性, 但在豆科植物的根中产生了新的功能, 能够调控根瘤的形成。将 *ZmSHR1* 在水稻中过表达会导致水稻根伸长和侧根增多, 但并未影响水稻内皮层和皮层的数量, 这与过表达 *OsSHR2* 导致水稻短根和多层皮层的表型不同[20] [26], 说明 *ZmSHR1* 基因在水稻中的功能并不保守。此外, 在杨树不定根形成之前剪切或生长素处理能诱导 *PtSHR2B* 基因的表达, 过表达 *PtSHR2B* 基因会导致茎基部生长素的增加, 进而调节杨树不定根的形成[49] (见图 1(A))。因此, 植物中 *SHR* 基因拷贝数的增加可能使其产生了新的表达特征, 参与新的植物生长发育调控过程, 从而使其功能呈现多样性。

拟南芥 *scr* 突变体根尖也不能进行皮层和内皮层细胞的不对称分裂, 使根组织只有一层基本组织, 同时具备内皮层和皮层细胞的特性, 从而阻碍根的生长[32] [47] [50], 说明 *SCR* 对拟南芥干细胞活性维持和根系发育也至关重要。研究发现水稻 *ossr1ossr2* 双突变体呈现比野生型更短的根, 而且没有明显的内皮层和皮层[51], 且玉米 *zmscr1zmscr1h* 双突变体根中也不能形成内皮层结构[33], 说明 *OsSCR1* 和 *OsSCR2* 以及 *ZmSCR1* 和 *ZmSCR1h* 基因以功能冗余的方式调控水稻和玉米根内皮层和皮层组织的形成。蒺藜苜蓿 *mtscr* 突变体和皮层特异表达 *MtSCR-SRDX* 融合蛋白能减少根瘤的形成, 且 *AtSCR* 能恢复 *mtscr* 突变体根辐射模式和地上部分负向重力性的缺陷, 但不能恢复根瘤形成减少的表型[21], 说明 *SCR* 基因在调控植物根皮层和内皮层细胞分裂方面的功能是保守的, 但调控蒺藜苜蓿根瘤形成的功能是 *MtSCR* 基因特有的。

研究发现 *PLT1* 和 *PLT2* 表达区域与 *SCR* 分布区域是重叠的, 说明它们共同为根尖干细胞微环境提供信号[52]。在拟南芥中 *PLT1* 和 *PLT2* 基因的单缺失不会引起根系结构变化, 但是 *plt1plt2* 双突变体根短, 小柱层内细胞数增加, 分层结构扰乱, 淀粉颗粒堆积[34]。研究发现 *DAR2*、*RGF1*、*UBP12/13*、*SOS2*、*BR* 信号、细胞分裂素和生长素等均能调节 *PLTs* 的表达, 从而影响根分生组织发育和胁迫响应[53] [54] [55] [56] [57]。内源性 L-半胱氨酸和根中 *CTR1* 和 *EIN2* 对乙烯感知能够共同影响 *PLT* 和 *SCR-SHR* 这两个主要途径从而调节根干细胞的增殖能力和生态位活性[55] [58]。此外, 研究还发现水稻 *CROWN ROOTLESS 5 (CRL5/OsPLT8)* 能够被生长素诱导, 其通过抑制细胞分裂素信号调节水稻冠根的起始和发育[59] (见图 1(B))。蒺藜苜蓿中 *MtPLT1-4* 的 RNAi 株系的根瘤数目和大小明显减少[38], 进一步说明 *MtPLTs* 在蒺藜苜蓿根瘤分生组织的形成中具有重要的作用(见图 1(B))。虽然目前关于 *PLTs* 基因在拟南芥以外的其它植物根生长发育中的功能研究较少, 但其在水稻根发育和蒺藜苜蓿根瘤形成中的作用显示出功能的丰富性。

4. *SHR/SCR* 和 *PLTs* 在植物地上部分生长发育中的功能

SHR/SCR 和 *PLTs* 家族基因除了在植物地下部分具有重要调节作用外, 还参与植物地上部分生长发育的调控。拟南芥 *shr* 突变体影响叶片束鞘的分化[60], 此外 *SHR* 功能缺失还对拟南芥叶片细胞增殖产生影响从而导致 *shr* 突变体的叶片面积减小[32], 这表明 *SHR* 基因在叶片发育过程中直接控制细胞的增殖分裂。*SHR* 既能够直接激活维管束鞘中 *SCR* 和 *SCL23* 的表达, 也能调节 *XTH18*、*XTH22* 和 *XTH24* 的表达, 从而影响拟南芥地上部分的发育[61] [62]。研究发现水稻 *osshr1* 和 *osshr2* 单突变体叶片气孔与野生型类似, *osshr1osshr2* 双突呈现异常的气孔发育, 而过表达 *OsSHR1* 和 *OsSHR2* 不会影响气孔的发育[41] [51], 说明水稻 *SHR* 功能冗余的方式调节气孔的发育。此外, 玉米叶片中叶肉细胞和维管束鞘细胞在叶脉周围呈同心圆排列, 形成“花环结构”, C4 植物的叶脉仅被两个维管束细胞和两个叶肉细胞隔开, 而 C3 植物的叶脉之间有更多的叶肉细胞, 因此 C4 植物具有比 C3 植物更高的叶脉密度和光合效率[63]。玉米 *zmshr1* 突变体呈现植株生长减少、叶片发育异常、“花环结构”紊乱和小叶脉减少的表型, 说明 *ZmSHR* 在玉米地上部分生长发育中具有重要的调控作用[63] [64]。因此 *SHR* 基因在拟南芥、水稻和玉米地上部分生长发育调控中的功能是不同的。过表达 *ZmSHR1* 导致水稻表皮气孔密度增加, 但并不影响水稻地上部分和叶片的形态[20] [26], 说明 *SHR* 调控的生理过程与植物种类相关。最近的研究发现不同植物来源的 *SHR* 过量表达能强烈促进水稻和玉米叶肉细胞分裂并降低叶脉密度, 敲除 *SHR* 则可抑制细胞分裂, 增加叶脉密度, 另一方面外源施用生长素可以提高叶脉密度, 因此通过同时提高水稻叶片中的 *OsSHR1* 表达量和生长素处理能够诱导水稻叶片中诱导形成类似 C4 植物叶脉的分布模式[65], 这说明 *SHR* 和生长素水平的协同增加可能是单子叶植物叶片维管束分布模式从 C3 植物向类似 C4 植物演化的关键所在。此外, 研究发现在杨树和拟南芥中部分下调 *SHR* 的表达会呈现增强的初级和次级生长速率, 从而产生更高的植株[24], 这与拟南芥和玉米中 *SHR* 基因完全缺失导致植株减小的表型不同, 说明 *SHR* 的功能具有剂量依赖效应。过表达 *PtSHR2B* 会导致杨树植株生长的减少和增加的树皮占比, 说明 *PtSHR2B* 基因能在木栓形成层发挥作用, 从而调节木栓和周皮的形成[23]。*PtSHR2B* 基因还能在杨树腋芽成熟和激活的过程中表达上调, 过表达 *PtSHR2B* 能通过影响生长素的转运扰乱腋芽的内部激素平衡, 从而促进腋芽的生长[66], 说明杨树中 *SHR* 基因拷贝数的增加使其在地上部分生长发育的调控中产生了新的功能。近期的研究发现在 C3 植物水稻和 C4 植物狗尾草中 *SHR* 蛋白能与 INDETERMINATE DOMAIN (IDD) 蛋白相互作用介导生长素的转运, 通过负调节 PIN-FORMED (PIN) 蛋白的表达调控叶片小脉的形成和基本组织细胞的分化[67]。因此 *SHR* 在调控植物叶脉的形成中维持了功能的保守性, 而在调控水稻的气孔发育、玉米叶片的“花环结构”和杨树的周皮与腋芽发育中出现了功能的多样性。

叶片中 *SCR/SHR* 相似, 拟南芥 *scr* 突变体叶片表型与 *shr* 突变体相似, 说明 *SCR* 在叶片发育过程的功能与 *SHR* 相同[32]。运用 CRISPR/Cas9 系统产生的水稻 *osscr1* 突变体叶片产生停滞的拟分生组织和减少的气孔密度的表型, *osscr2* 突变体具有正常的气孔表型, 但 *osscr1osscr2* 双突变体具有比 *osscr1* 更严重的气孔表型[41] [51], 过表达 *OsSCR1* 和 *OsSCR2* 能诱导产生额外的副卫细胞[51] [68], 说明水稻 *SCR* 同样以功能冗余的方式调节气孔的发育, 而且比 *SHR* 的作用更明显。研究发现 *ZmSCR1* 和 *ZmSCR1h* 突变导致玉米维管束鞘细胞的增殖和叶脉密度的减少, 说明它们也以功能冗余的方式调控玉米叶片“花环结构”的形成[31] [63] [33]。水稻 *osscr1osscr2* 突变体叶片没有出现类似 *zmscr1zmscr1h* 突变体“花环结构”的缺陷, *zmscr1zmscr1h* 突变体也没有出现类似水稻气孔异常的表型[51], 说明 *SCR* 在水稻和玉米叶片中的功能也具有多样性。此外研究发现 *SvSCR1* 和 *SvSCR2* 能调控狗尾草叶片“花环结构”的形成, 但 *svscr1svscr2* 突变体的生长紊乱表型比玉米 *zmscr1zmscr1h* 突变体严重, 而与水稻 *osscr1osscr2* 突变体相似, 同时呈现叶片气孔发育异常的表型[69], 说明在狗尾草中 *SCR* 既能调控叶片气孔的发育, 又能调控

“花环结构”的形成并且 *SCR* 调节气孔的发育并不是 C3 植物特有的功能。

最新研究发现拟南芥中 *WRKY23* 促进 *PLT1*、*PLT2* 和 *WOX5* 的表达来建立愈伤组织再生的多能性[70]。研究发现在水稻中发现 *cr15* 突变体具有比野生型更小的植株与更多的分蘖数和花序, *plt9* 突变体具有更长的主分支和更多的次级分支数目[37]。此外, 研究显示 *OsPLT9* 和 *OsPLT10* 在栽培稻和野生稻中与花序分支相关[71], 说明水稻 *PLTs* 家族基因在地上部分的发育中也具有重要的调控作用。研究还发现 *OsPLT6* (*Os11g0295900*)编码水稻 *AP2* 家族转录因子, 它参与调节水稻合子发育的起始[72]。

SHR、*SCR* 和 *PLTs* 在植物中的基因表达、蛋白移动和功能既有保守性, 也有多样性。*SHR*、*SCR* 和 *PLTs* 蛋白都能移动, 不同植物中蛋白移动能力有所不同, 这些对植物生长发育至关重要。*SHR* 和 *SCR* 在不同植物中对根干细胞维持, 内皮层和皮层细胞分裂以及叶脉形成的调控是相似的。水稻和狗尾草中两者能影响气孔的发育; 玉米和狗尾草中 *SHR* 和 *SCR* 调控叶片“花环结构”的形成; 杨树中的 *SHR* 则能调控周皮、不定根和腋芽的形成; 豆科植物中两者则能够调控根瘤的形成(见图 1(A))。*PLTs* 除在拟南芥根、地上部分和胚胎发育中发挥作用外, 还能够调控水稻花序分支、冠根、合子的起始和发育, 以及调控蒺藜苜蓿根瘤的形成(见图 1(B))。

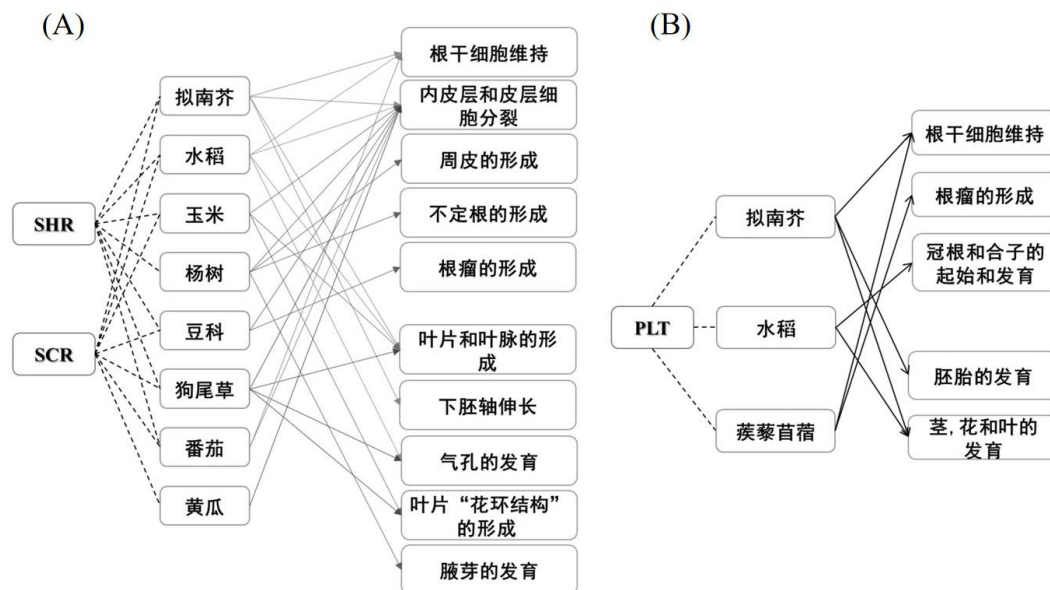


Figure 1. *SHR/SCR* and *PLTs* regulate plant growth and development processes. A) *SHR/SCR* regulate plant growth and development; B) *PLTs* regulate plant growth and development.

图 1. *SHR/SCR* 和 *PLTs* 调控植物生长发育过程。A) *SHR/SCR* 调控植物生长发育过程; B) *PLTs* 调控植物生长发育过程

5. 展望

SHR/SCR 和 *PLTs* 转录因子在植物生长发育的过程中起着关键的调节作用, 它们在不同的植物中具有相似或相异的表达特征, 参与调节众多的生长发育过程, 具有功能的多样性。对不同植物中这些基因表达和功能的研究有助于加深我们对生物多样性调控机制的认识。虽然目前已有较多的研究报道, 但随着生物技术的进步和研究的深入, 将会有更多植物中 *SHR/SCR* 和 *PLTs* 的表达特征和功能被揭示。使用 CRISPR/Cas9 系统和一些新的植物遗传转化技术, 如 Cut-dip-budding (CDB) 传递系统[73]可以对大量的植物进行基因改造和功能研究。而且 *SHR/SCR* 和 *PLTs* 在植物生长发育中的调控机理的研究也将会更深入, 会有更多的互作蛋白和下游基因被发现。此外, *SHR/SCR* 和 *PLTs* 的相关研究可能在科学研究和农业生

产中发挥重要作用, 如通过调控 *SHR* 基因的表达量改变水稻叶脉的分布模式和杨树的株高[24] [65]。*PLT5* 可以显著提高植物植物体内和体外的遗传转化效率[74], 促进现代农业中基因编辑和其它生物技术的应用。

基金项目

本文得到了重庆市教委科学技术研究项目(KJQN202000527、KJQN202300507)的资助。

参考文献

- [1] De Coninck, T., Gistelink, K., Janse Van Rensburg, H.C., Van Den Ende, W. and Van Damme, E.J.M. (2021) Sweet Modifications Modulate Plant Development. *Biomolecules*, **11**, Article 756. <https://doi.org/10.3390/biom11050756>
- [2] 刘连, 王义, 史植元, 张美萍, 孙春玉. 植物干细胞培养研究进展[J]. 生物工程学报, 2018, 34(11): 1734-1741.
- [3] Wang, J., Su, Y., Kong, X., Ding, Z. and Zhang, X.S. (2020) Initiation and Maintenance of Plant Stem Cells in Root and Shoot Apical Meristems. *ABIOTECH*, **1**, 194-204. <https://doi.org/10.1007/s42994-020-00020-3>
- [4] Berckmans, B., Kirschner, G., Gerlitz, N., Stadler, R. and Simon, R. (2020) CLE40 Signaling Regulates Root Stem Cell Fate. *Plant Physiology*, **182**, 1776-1792. <https://doi.org/10.1104/pp.19.00914>
- [5] Dolan, L., Janmaat, K., Willemsen, V., Linstead, P., Poethig, S., Roberts, K. and Scheres, B. (1993) Cellular Organisation of the *Arabidopsis thaliana* Root. *Development*, **119**, 71-84. <https://doi.org/10.1242/dev.119.1.71>
- [6] Benfey, P.N. and Scheres, B. (2000) Root Development. *Current Biology*, **10**, R813-R815. [https://doi.org/10.1016/S0960-9822\(00\)00814-9](https://doi.org/10.1016/S0960-9822(00)00814-9)
- [7] 刘强, 张贵友, 陈受宜. 植物转录因子的结构与调控作用[J]. 科学通报, 2000, 45(14): 1465-1474.
- [8] Sabatini, S., Heidstra, R., Wildwater, M. and Scheres, B. (2003) *SCARECROW* Is Involved in Positioning the Stem Cell Niche in the *Arabidopsis* Root Meristem. *Genes & Development*, **17**, 354-358. <https://doi.org/10.1101/gad.252503>
- [9] 徐庞连, 阳成伟, 李春鑫, 袁东柯. 植物根尖干细胞微环境的遗传调控[J]. 华南师范大学学报(自然科学版), 2013, 45(2): 12-19.
- [10] 姜颖茹, 李祖亮, 董寰. *SHR* 调控植物根系发育研究进展[J]. 植物生理学报, 2021, 57(2): 337-346.
- [11] Roux, B., Rodde, N., Jardinaud, M.F., Timmers, T., Sauviac, L., Cottret, L., Carrère, S., Sallet, E., Courcelle, E., Moreau, S., Debelle, F., Capela, D., de Carvalho-Niebel, F., Gouzy, J., Bruand, C. and Gamas, P. (2014) An Integrated Analysis of Plant and Bacterial Gene Expression in Symbiotic Root Nodules Using Laser-Capture Microdissection Coupled to RNA Sequencing. *The Plant Journal*, **77**, 817-837. <https://doi.org/10.1111/tpj.12442>
- [12] Shimotohno, A., Heidstra, R., Blilou, I. and Scheres, B. (2018) Root Stem Cell Niche Organizer Specification by Molecular Convergence of *PLETHORA* and *SCARECROW* Transcription Factor Modules. *Genes and Development*, **32**, 1085-1100. <https://doi.org/10.1101/gad.314096.118>
- [13] Lehti-Shiu, M.D., Panchy, N., Wang, P., Uygun, S. and Shiu, S.H. (2017) Diversity, Expansion, and Evolutionary Novelty of Plant DNA-Binding Transcription Factor Families. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-Gene Regulatory Mechanisms*, **1860**, 3-20. <https://doi.org/10.1016/j.bbagr.2016.08.005>
- [14] Kamiya, N., Itoh, J., Morikami, A., Nagato, Y. and Matsuoka, M. (2003) The *SCARECROW* Gene's Role in Asymmetric Cell Divisions in Rice Plants. *The Plant Journal*, **36**, 45-54. <https://doi.org/10.1046/j.1365-313X.2003.01856.x>
- [15] 高潜, 刘玉瑛, 费一楠, 李大朋, 刘祥林. 拟南芥根的辐射形态相关基因 *SHORT-ROOT* 研究进展[J]. 植物学通报, 2008, 25(3): 363-372.
- [16] Ron, M., Kajala, K., Pauluzzi, G., Wang, D., Reynoso, M.A., Zumstein, K., Garcha, J., Winte, S., Masson, H., Inagaki, S., Federici, F., Sinha, N., Deal, R.B., Bailey-Serres, J. and Brady, S.M. (2014) Hairy Root Transformation Using *Agrobacterium rhizogenes* as a Tool for Exploring Cell Type-Specific Gene Expression and Function Using Tomato as a Model. *Plant Physiology*, **166**, 455-469. <https://doi.org/10.1104/pp.114.239392>
- [17] Yoon, E.K., Oh, J. and Lim, J. (2022) (Don't) Look Up!: Is *Short-Root* Just a *Short-Root* Plant? *Frontiers in Plant Science*, **13**, Article 1069996. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.1069996>
- [18] Shaar-Moshe, L. and Brady, S.M. (2023) *SHORT-ROOT* and *SCARECROW* Homologs Regulate Patterning of Diverse Cell Types within and between Species. *New Phytologist*, **237**, 1542-1549. <https://doi.org/10.1111/nph.18654>
- [19] Cui, H., Levesque, M.P., Vernoux, T., Jung, J.W., Paquette, A.J., Gallagher, K.L., Wang, J.Y., Blilou, I., Scheres, B. and Benfey, P.N. (2007) An Evolutionarily Conserved Mechanism Delimiting *SHR* Movement Defines a Single Layer

- of Endodermis in Plants. *Science*, **316**, 421-425. <https://doi.org/10.1126/science.1139531>
- [20] Henry, S., Dievart, A., Divol, F., Pauluzzi, G., Meynard, D., Swarup, R., Wu, S., Gallagher, K. L. and Périn, C. (2017) *SHR* Overexpression Induces the Formation of Supernumerary Cell Layers with Cortex Cell Identity in Rice. *Developmental Biology*, **425**, 1-7. <https://doi.org/10.1016/j.ydbio.2017.03.001>
- [21] Dong, W., Zhu, Y., Chang, H., Wang, C., Yang, J., Shi, J., Gao, J., Yang, W., Lan, L., Wang, Y., Zhang, X., Dai, H., Miao, Y., Xu, L., He, Z., Song, C., Wu, S., Wang, D., Yu, N. and Wang, E. (2021) An *SHR-SCR* Module Specifies Legume Cortical Cell Fate to Enable Nodulation. *Nature*, **589**, 586-590. <https://doi.org/10.1038/s41586-020-3016-z>
- [22] Wang, C., Li, M., Zhao, Y., Liang, N., Li, H., Li, P., Yang, L., Xu, M., Bian, X., Wang, M., Wu, S., Niu, X., Wang, M., Li, X., Sang, Y., Dong, W., Wang, E., Gallagher, K.L. and Wu, S. (2022) *SHORT-ROOT* Paralogs Mediate Feed-forward Regulation of D-Type Cyclin to Promote Nodule Formation in Soybean. *PNAS Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **119**, e2108641119. <https://doi.org/10.1073/pnas.2108641119>
- [23] Miguel, A., Milhinhos, A., Novák, O., Jones, B. and Miguel, C.M. (2016) The *SHORT-ROOT*-Like Gene *PtSHR2B* Is Involved in *Populus phellogen* Activity. *Journal of Experimental Botany*, **67**, 1545-1555. <https://doi.org/10.1093/jxb/erv547>
- [24] Wang, J., Andersson-Gunneras, S., Gaboreanu, I., Hertzberg, M., Tucker, M.R., Zheng, B., Leśniewska, J., Mellero-wicz, E.J., Laux, T., Sandberg, G. and Jones, B. (2011) Reduced Expression of the *SHORT-ROOT* Gene Increases the Rates of Growth and Development in Hybrid Poplar and *Arabidopsis*. *PLOS ONE*, **6**, e28878. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0028878>
- [25] Ortiz-Ramírez, C., Guillotin, B., Xu, X., Rahni, R., Zhang, S., Yan, Z., Coqueiro Dias Araujo, P., Demesa-Arevalo, E., Lee, L., Van Eck, J., Gingeras, T.R., Jackson, D., Gallagher, K.L. and Birnbaum, K.D. (2021) Ground Tissue Circuitry Regulates Organ Complexity in Maize and *Setaria*. *Science*, **374**, 1247-1252. <https://doi.org/10.1126/science.abj2327>
- [26] Schuler, M.L., Sedelnikova, O.V., Walker, B.J., Westhoff, P. and Langdale, J.A. (2018) *SHORTROOT*-Mediated Increase in Stomatal Density Has No Impact on Photosynthetic Efficiency. *Plant Physiology*, **176**, 757-772. <https://doi.org/10.1104/pp.17.01005>
- [27] Tausta, S.L., Li, P., Si, Y., Gandotra, N., Liu, P., Sun, Q., Brutnell, T.P. and Nelson, T. (2014) Developmental Dynamics of Kranz Cell Transcriptional Specificity in Maize Leaf Reveals Early Onset of C₄-Related Processes. *Journal of Experimental Botany*, **65**, 3543-3555. <https://doi.org/10.1093/jxb/eru152>
- [28] Gallagher, K.L., Paquette, A.J., Nakajima, K. and Benfey, P.N. (2004) Mechanisms Regulating *SHORT-ROOT* Inter-cellular Movement. *Current Biology*, **14**, 1847-1851. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2004.09.081>
- [29] Wiśniewska, A., Pietraszewska-Bogiel, A., Zuzga, S., Tagashira, N., Łotocka, B., Malepszy, S. and Filipecki, M. (2013) Molecular Characterization of *SCARECROW* (*CsSCR*) Gene Expressed during Somatic Embryo Development and in Root of Cucumber (*Cucumis sativus* L.). *Acta Physiologiae Plantarum*, **35**, 1483-1495. <https://doi.org/10.1007/s11738-012-1189-2>
- [30] Lim, J., Helariutta, Y., Specht, C. D., Jung, J., Sims, L., Bruce, W.B., Diehn, S. and Benfey, P.N. (2000) Molecular Analysis of the *SCARECROW* Gene in Maize Reveals a Common Basis for Radial Patterning in Diverse Meristems. *The Plant Cell*, **12**, 1307-1318. <https://doi.org/10.1105/tpc.12.8.1307>
- [31] Lim, J., Jung, J.W., Lim, C.E., Lee, M.H., Kim, B.J., Kim, M., Bruce, W.B. and Benfey, P.N. (2005) Conservation and Diversification of *SCARECROW* in Maize. *Plant Molecular Biology*, **59**, 619-630. <https://doi.org/10.1007/s11103-005-0578-y>
- [32] Dhondt, S., Coppens, F., De Winter, F., Swarup, K., Merks, R.M., Inzé, D., Bennett, M.J. and Beemster, G.T. (2010) *SHORT-ROOT* and *SCARECROW* Regulate Leaf Growth in *Arabidopsis* by Stimulating S-Phase Progression of the Cell Cycle. *Plant Physiology*, **154**, 1183-1195. <https://doi.org/10.1104/pp.110.158857>
- [33] Hughes, T.E., Sedelnikova, O.V., Wu, H., Becraft, P.W. and Langdale, J.A. (2019) Redundant *SCARECROW* Genes Pattern Distinct Cell Layers in Roots and Leaves of Maize. *Development*, **146**, dev177543. <https://doi.org/10.1242/dev.177543>
- [34] Aida, M., Beis, D., Heidstra, R., Willemsen, V., Blilou, I., Galinha, C., Nussaume, L., Noh, Y.S., Amasino, R. and Scheres, B. (2004) The *PLETHORA* Genes Mediate Patterning of the *Arabidopsis* Root Stem Cell Niche. *Cell*, **119**, 109-120. <https://doi.org/10.1016/j.cell.2004.09.018>
- [35] Galinha, C., Hofhuis, H., Luijten, M., Willemsen, V., Blilou, I., Heidstra, R. and Scheres, B. (2007) *PLETHORA* Proteins as Dose-Dependent Master Regulators of *Arabidopsis* Root Development. *Nature*, **449**, 1053-1057. <https://doi.org/10.1038/nature06206>
- [36] Horstman, A., Willemsen, V., Boutilier, K. and Heidstra, R. (2014) Aintegumenta-Like Proteins: Hubs in a Plethora of Networks. *Trends in Plant Science*, **19**, 146-157. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2013.10.010>

- [37] Luong, A.M., Adam, H., Gauron, C., Affortit, P., Ntakirutimana, F., Khong, N.G., Le, Q.H., Le, T.N., Fournel, M., Lebrun, M., Tregear, J. and Jouannic, S. (2021) Functional Diversification of *euANT/PLT* Genes in *Oryza sativa* Panicle Architecture Determination. *Frontiers in Plant Science*, **12**, Article 692955. <https://doi.org/10.3389/fpls.2021.692955>
- [38] Franssen, H.J., Xiao, T.T., Kulikova, O., Wan, X., Bisseling, T., Scheres, B. and Heidstra, R. (2015) Root Developmental Programs Shape the *Medicago truncatula* Nodule Meristem. *Development*, **142**, 2941-2950. <https://doi.org/10.1242/dev.120774>
- [39] Rim, Y., Huang, L., Chu, H., Han, X., Cho, W. K., Jeon, C.O., Kim, H.J., Hong, J.C., Lucas, W. J. and Kim, J.Y. (2011) Analysis of *Arabidopsis* Transcription Factor Families Revealed Extensive Capacity for Cell-to-Cell Movement as Well as Discrete Trafficking Patterns. *Molecules and Cells*, **32**, 519-526. <https://doi.org/10.1007/s10059-011-0135-2>
- [40] Nakajima, K., Sena, G., Nawy, T. and Benfey, P.N. (2001) Intercellular Movement of the Putative Transcription Factor *SHR* in Root Patterning. *Nature*, **413**, 307-311. <https://doi.org/10.1038/35095061>
- [41] Wu, S., Lee, C.M., Hayashi, T., Price, S., Divol, F., Henry, S., Pauluzzi, G., Perin, C. and Gallagher, K.L. (2014) A Plausible Mechanism, Based upon *SHORT-ROOT* Movement, for Regulating the Number of Cortex Cell Layers in Roots. *PNAS Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **111**, 16184-16189. <https://doi.org/10.1073/pnas.1407371111>
- [42] Cui, H., Kong, D., Liu, X. and Hao, Y. (2014) *SCARECROW*, *SCR*-LIKE 23 and *SHORT-ROOT* Control Bundle Sheath Cell Fate and Function in *Arabidopsis thaliana*. *The Plant Journal*, **78**, 319-327. <https://doi.org/10.1111/tpj.12470>
- [43] Motte, H., Vanneste, S. and Beeckman, T. (2019) Molecular and Environmental Regulation of Root Development. *Annual Review of Plant Biology*, **70**, 465-488. <https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-050718-100423>
- [44] Pauluzzi, G., Divol, F., Puig, J., Guiderdoni, E., Dievart, A. and Périn, C. (2012) Surfing along the Root Ground Tissue Gene Network. *Developmental Biology*, **365**, 14-22. <https://doi.org/10.1016/j.ydbio.2012.02.007>
- [45] Bais, P., Alidrissi, L. and Blilou, I. (2023) Detecting Protein-Protein Interactions Using Bimolecular Fluorescence Complementation (BiFC) and Luciferase Complementation Assays (LCA). In: Mukhtar, S., Ed., *Protein-Protein Interactions. Methods in Molecular Biology*, Vol. 2690, Humana, New York, 121-131. https://doi.org/10.1007/978-1-0716-3327-4_12
- [46] Xie, C., Li, C., Wang, F., Zhang, F., Liu, J., Wang, J., Zhang, X., Kong, X. and Ding, Z. (2023) *NAC1* Regulates Root Ground Tissue Maturation by Coordinating with the *SCR/SHR-CYCD6*; 1 Module in *Arabidopsis*. *Molecular Plant*, **16**, 709-725. <https://doi.org/10.1016/j.molp.2023.02.006>
- [47] Benfey, P.N., Linstead, P.J., Roberts, K., Schiefelbein, J.W., Hauser, M.T. and Aeschbacher, R.A. (1993) Root Development in *Arabidopsis*: Four Mutants with Dramatically Altered Root Morphogenesis. *Development*, **119**, 57-70. <https://doi.org/10.1242/dev.119.1.57>
- [48] Triozzi, P.M., Schmidt, H.W., Dervinis, C., Kirst, M. and Conde, D. (2021) Simple, Efficient and Open-Source CRISPR/Cas9 Strategy for Multi-Site Genome Editing in *Populus tremula* × *alba*. *Tree Physiology*, **41**, 2216-2227. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpab066>
- [49] Qiao, L., Zhang, T., Yang, H., Yang, S. and Wang, J. (2022) Overexpression of a *SHORT-ROOT* Transcriptional Factor Enhances the Auxin Mediated Formation of Adventitious Roots and Lateral Roots in Poplar Trees. *Plant Science*, **323**, Article 111408. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2022.111408>
- [50] Di Laurenzio, L., Wysocka-Diller, J., Malamy, J.E., Pysh, L., Helariutta, Y., Freshour, G., Hahn, M.G., Feldmann, K.A. and Benfey, P.N. (1996) The *SCARECROW* Gene Regulates an Asymmetric Cell Division that Is Essential for Generating the Radial Organization of the *Arabidopsis* Root. *Cell*, **86**, 423-433. [https://doi.org/10.1016/S0092-8674\(00\)80115-4](https://doi.org/10.1016/S0092-8674(00)80115-4)
- [51] Hughes, T.E. and Langdale, J.A. (2022) *SCARECROW* Is Deployed in Distinct Contexts during Rice and Maize Leaf Development. *Development*, **149**, dev200410. <https://doi.org/10.1242/dev.200410>
- [52] 马克学, 李芬, 席兴字. 植物干细胞调控的分子机制[J]. 生命的化学, 2007, 27(4): 315-317.
- [53] Peng, Y., Chen, L., Lu, Y., Ma, W., Tong, Y. and Li, Y. (2013) *DAR2* Acts as an Important Node Connecting Cytokinin, Auxin, *SHY2* and *PLT1/2* in Root Meristem Size Control. *Plant Signaling & Behavior*, **8**, e24226. <https://doi.org/10.4161/psb.24226>
- [54] An, Z., Liu, Y., Ou, Y., Li, J., Zhang, B., Sun, D., Sun, Y. and Tang, W. (2018) Regulation of the Stability of RGF1 Receptor by the Ubiquitin-Specific Proteases UBP12/UBP13 Is Critical for Root Meristem Maintenance. *PNAS Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **115**, 1123-1128. <https://doi.org/10.1073/pnas.1714177115>

- [55] Méndez-Bravo, A., Ruiz-Herrera, L.F., Cruz-Ramírez, A., *et al.* (2019) CONSTITUTIVE TRIPLE RESPONSE1 and PIN2 Act in a Coordinate Manner to Support the Indeterminate Root Growth and Meristem Cell Proliferating Activity in *Arabidopsis* Seedlings. *Plant Science*, **280**, 175-186. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2018.11.019>
- [56] Hao, R., Zhou, W., Li, J., Luo, M., Scheres, B. and Guo, Y. (2023) On Salt Stress, PLETHORA Signaling Maintains Root Meristems. *Developmental Cell*, **58**, 1657-1669. <https://doi.org/10.1016/j.devcel.2023.06.012>
- [57] Zhao, Z., Wu, S., Gao, H., Tang, W., Wu, X. and Zhang, B. (2023) The BR Signaling Pathway Regulates Primary Root Development and Drought Stress Response by Suppressing the Expression of PLT1 and PLT2 in *Arabidopsis thaliana*. *Frontiers in Plant Science*, **14**, Article 1187605. <https://doi.org/10.3389/fpls.2023.1187605>
- [58] Wang, Z., Mao, J.L., Zhao, Y.J., Li, C.Y. and Xiang, C.B. (2015) L-Cysteine Inhibits Root Elongation through Auxin/PLETHORA and SCR/SHR Pathway in *Arabidopsis thaliana*. *Journal of Integrative Plant Biology*, **57**, 186-197. <https://doi.org/10.1111/jipb.12213>
- [59] Kitomi, Y., Ito, H., Hobo, T., Aya, K., Kitano, H. and Inukai, Y. (2011) The Auxin Responsive AP2/ERF Transcription Factor CROWN ROOTLESS5 Is Involved in Crown Root Initiation in Rice through the Induction of OsRR1, a Type-A Response Regulator of Cytokinin Signaling. *The Plant Journal*, **67**, 472-484. <https://doi.org/10.1111/j.1365-313X.2011.04610.x>
- [60] Wysocka-Diller, J.W., Helariutta, Y., Fukaki, H., Malamy, J.E. and Benfey, P.N. (2000) Molecular Analysis of SCARECROW Function Reveals a Radial Patterning Mechanism Common to Root and Shoot. *Development*, **127**, 595-603. <https://doi.org/10.1242/dev.127.3.595>
- [61] Yoon, E.K., Dhar, S., Lee, M.H., Song, J.H., Lee, S.A., Kim, G., Jang, S., Choi, J.W., Choe, J.E., Kim, J.H., Lee, M.M. and Lim, J. (2016) Conservation and Diversification of the SHR-SCR-SCL23 Regulatory Network in the Development of the Functional Endodermis in *Arabidopsis* Shoots. *Molecular Plant*, **9**, 1197-1209. <https://doi.org/10.1016/j.molp.2016.06.007>
- [62] Dhar, S., Kim, J., Yoon, E.K., Jang, S., Ko, K. and Lim, J. (2022) SHORT-ROOT Controls Cell Elongation in the Etiolated *Arabidopsis* Hypocotyl. *Molecules and Cells*, **45**, 243-256. <https://doi.org/10.14348/molcells.2021.5008>
- [63] Slewinski, T.L., Anderson, A.A., Zhang, C. and Turgeon, R. (2012) SCARECROW Plays a Role in Establishing Kranz Anatomy in Maize Leaves. *Plant Cell Physiology*, **53**, 2030-2037. <https://doi.org/10.1093/pcp/pcs147>
- [64] Slewinski, T.L., Anderson, A.A., Price, S., Withee, J.R., Gallagher, K. and Turgeon, R. (2014) Short-Root1 Plays a Role in the Development of Vascular Tissue and Kranz Anatomy in Maize Leaves. *Molecular Plant*, **7**, 1388-1392. <https://doi.org/10.1093/mp/ssu036>
- [65] Dong, W., Chang, T., Dai, H., Yang, W., Su, Y., Chao, D., Zhu, X. G., Wang, P., Yu, N. and Wang, E. (2023) Creating a C₄-Like Vein Pattern in Rice by Manipulating SHORT ROOT and Auxin Levels. *Science Bulletin*, **68**, 3133-3136. <https://doi.org/10.1016/j.scib.2023.10.005>
- [66] Yi, M., Yang, H., Yang, S. and Wang, J. (2022) Overexpression of SHORT-ROOT2 Transcription Factor Enhances the Outgrowth of Mature Axillary Buds in Poplar Trees. *Journal of Experimental Botany*, **73**, 2469-2486. <https://doi.org/10.1093/jxb/erac040>
- [67] Liu, Q., Teng, S., Deng, C., Wu, S., Li, H., Wang, Y., Wu, J., Cui, X., Zhang, Z., Quick, W.P., Brutnell, T.P., Sun, X. and Lu, T. (2023) SHORT ROOT and INDETERMINATE DOMAIN Family Members Govern PIN-FORMED Expression to Regulate Minor Vein Differentiation in Rice. *The Plant Cell*, **35**, 2848-2870. <https://doi.org/10.1093/plcell/koad125>
- [68] Wu, Z., Chen, L., Yu, Q., Zhou, W., Gou, X., Li, J. and Hou, S. (2019) Multiple Transcriptional Factors Control Stomata Development in Rice. *New Phytologist*, **223**, 220-232. <https://doi.org/10.1111/nph.15766>
- [69] Hughes, T.E., Sedelnikova, O., Thomas, M. and Langdale, J.A. (2023) Mutations in NAKED-ENDOSPERM IDD Genes Reveal Functional Interactions with SCARECROW during Leaf Patterning in C₄ Grasses. *PLOS GENETICS*, **19**, e1010715. <https://doi.org/10.1371/journal.pgen.1010715>
- [70] Xu, C., Chang, P., Guo, S., Yang, X., Liu, X., Sui, B., Yu, D., Xin, W. and Hu, Y. (2023) Transcriptional Activation by WRKY23 and Derepression by Removal of bHLH041 Coordinately Establish Callus Pluripotency in *Arabidopsis* Regeneration. *The Plant Cell*, **36**, 158-173. <https://doi.org/10.1093/plcell/koad255>
- [71] Harrop, T.W.R., Mantegazza, O., Luong, A.M., Béthune, K., Lorieux, M., Jouannic, S. and Adam, H. (2019) A Set of AP2-Like Genes Is Associated with Inflorescence Branching and Architecture in Domesticated Rice. *Journal of Experimental Botany*, **70**, 5617-5629. <https://doi.org/10.1093/jxb/erz340>
- [72] Rahman, M.H., Toda, E., Kobayashi, M., Kudo, T., Koshimizu, S., Takahara, M., Iwami, M., Watanabe, Y., Sekimoto, H., Yano, K. and Okamoto, T. (2019) Expression of Genes from Paternal Alleles in Rice Zygotes and Involvement of OsASGR-BBML1 in Initiation of Zygotic Development. *Plant & Cell Physiology*, **60**, 725-737. <https://doi.org/10.1093/pcp/pcz030>
- [73] Cao, X., Xie, H., Song, M., Lu, J., Ma, P., Huang, B., Wang, M., Tian, Y., Chen, F., Peng, J., Lang, Z., Li, G. and Zhu,

-
- J.K. (2022) Cut-Dip-Budding Delivery System Enables Genetic Modifications in Plants without Tissue Culture. *The Innovation*, **4**, Article 100345. <https://doi.org/10.1016/j.xinn.2022.100345>
- [74] Lian, Z., Nguyen, C.D., Liu, L., Wang, G., Chen, J., Wang, S., Yi, G., Wilson, S., Ozias-Akins, P., Gong, H. and Huo, H. (2022) Application of Developmental Regulators to Improve *in planta* or *in vitro* Transformation in Plants. *Plant Biotechnology Journal*, **20**, 1622-1635. <https://doi.org/10.1111/pbi.13837>