DOI：10.11913/PSJ.2095-0837.2021.50552
易艾霖，刘冬梅，皮利民. 转录因子的胞间移动在植物生长发育中的作用[J]. 植物科学学报，2021，39(5)：552-558
Yi AL，Liu DM，Pi LM. Role of intercellular movement of transcription factors in plant growth and development[J]. *Plant Science Journal*，2021，39(5)：552-558

转录因子的胞间移动在植物生长发育中的作用

易艾霖#，刘冬梅#，皮利民*

（武汉大学高等研究院，武汉 430070）

摘　要：多细胞生物体的生长发育依赖于细胞和细胞之间物质的交流和信号的传递。细胞命运的特化受到来自旁临细胞信息的调控。作为细胞-细胞通讯方式之一的蛋白质胞间运输广泛的存在于植物各种发育过程中。本文总结了近年来有关植物重要发育调控转录因子在细胞间移动的研究进展，综述了这些因子移动的细胞学基础和分子调控模型，并对今后蛋白胞间移动研究面临的挑战和需引入的新技术手段进行了展望。

关键词：胞间移动；细胞-细胞通讯；胞间连丝；细胞命运特化

中图分类号：Q943.2　　**文献标识码**：A　　**文章编号**：2095-0837(2021)05-0552-07

Role of intercellular movement of transcription factors in plant growth and development

Yi Ai-Lin#，Liu Dong-Mei#，Pi Li-Min*

（*Institute for Advanced Studies*，*Wuhan University*，Wuhan 430070，China）

Abstract：The growth and development of multicellular organisms relies on substance exchange and signal transmission between cells. Cell fate specification is tightly controlled by signals from adjacent cells. Intracellular protein transport is widely involved in various developmental processes in plants. In this review，we summarize recent advances in the intercellular movement of key transcription factors controlling plant development. We also review the cellular basis and molecular regulatory models of movement. Finally，we discuss challenges and new techniques for studying intercellular protein movement.

Key words：Intercellular movement；Cell-cell communication；Plasmodesmata；Cell-cell communication

不同细胞类型的特化是多细胞生物的基本特征。多细胞生物的生长和发育依赖于不同细胞类型之间物质和信息的交换，也就是所谓的细胞-细胞通讯(cell-cell communication)。与动物不一样，植物绝大部分的器官形成都是胚后进行的；此外，植物细胞通过刚性的细胞壁联合在一起，具有相对确定的位置。这两方面的特征决定了植物比动物更加依赖细胞间的通讯来整合外界环境因素和内源信号，协调机体的生长和发育。蛋白质移动介导的胞间通讯方式在细胞命运决定中发挥了非常重要的作用。迄今为止，在模式植物拟南芥(*Arabidopsis thaliana*(L.)Heynh.)和玉米(*Zea mays* L.)中鉴定到一些能在胞间转运且调控发育模式建成的关键转录因子，如：玉米中维持茎顶端分生组织(shoot

收稿日期：2021-03-30，修回日期：2021-05-10。
基金项目：国家自然科学基金项目(31830057)。
This work was supported by a grant from the National Natural Science Foundation of China (31830057).
作者简介：易艾霖(1995-)，女，硕士研究生，研究方向为植物干细胞命运调控(E-mail：570944191@qq.com)；刘冬梅(1996-)，女，硕士研究生，研究方向为植物干细胞命运调控(E-mail：1143236452@qq.com)。
\# 共同第一作者。
* 通讯作者(Author for correspondence. E-mail：limin.pi@whu.edu.cn)。

© Plant Science Journal http://www.plantscience.cn

apical meristem，SAM）的转录因子 KNOTTED1（KN1）[1] 及其在拟南芥中的同源蛋白 SHOOT MERISTEMLESS（STM）[2]、根毛细胞决定因子 CAPRICE（CPC）[3]、花序分生组织决定因子 LEAFY（LFY）[4]、内皮层分化因子 SHORT ROOT（SHR）[5] 以及茎尖/根尖干细胞关键决定因子 WUSCHEL（WUS）[6] 和 WUSCHEL RELATED HOMOBOX 5（WOX5）[7] 等。本文回顾了近年来这些可移动的转录因子的研究进展，阐述了植物转录因子胞间运输的细胞学和分子机制。最后，我们也总结了该领域亟待解决的重要问题并对未来的研究方向进行了展望。

1　胞间连丝和共质体运输

目前普遍认为转录因子是通过胞间连丝进行移动的。胞间连丝（plasmodesma，PD）是植物为了克服细胞壁对细胞间通讯的物理障碍而进化出的连接相邻细胞的特殊通道[8]。PD 外部界限由相邻细胞间的质膜决定[9]。PD 的轴心被称为连丝微管[10]，由压缩的内质网组成。连丝微管和细胞质膜之间的区域是细胞质套，是分子从一个细胞传递到另一个细胞的主要通道[11]。通过 PD 将几乎所有植物细胞的细胞质连接起来，形成共质体，允许大分子的选择性通过[12]。已经提出了两种穿过胞间连丝的运动模式，非靶向运输与靶向运输。非靶向运输主要是以扩散的形式通过 PD，可溶性蛋白的分子量需小于分子大小排除限（size exclusion limit，SEL），被动地通过细胞质套。而靶向运动的蛋白质被认为直接与 PD 相互作用以增加细胞质套的 SEL，从而促进其自身的运输[9]。

2　KN1 和 STM 维持植物顶端分生组织

植物茎端分生组织是地上部分顶端一个凸起的穹顶结构，其中包括了一群拥有不同分化潜力的干细胞，是植物器官形成的源泉[13]。针对 SAM 细胞不同的分裂速率和致密程度可以从径向上分为中央区（central zone，CZ）、周缘区（peripheral zone，PZ）、肋状区（rib zone，RZ）3 个部分[14]。侧器官来自周缘区的细胞，而茎组织则来自肋状区的细胞。中央区是干细胞的贮存器，它补充周缘区和肋骨区，并维持中央区的完整性。这些区域差异除了在分裂频率上的具体区别，也表现在细胞分裂的极性模式上。根据细胞的层状分布可以将 SAM 划分为原套和原体两部分。原套由最外层的表皮细胞（L1 层）和下方的表皮细胞（L2 层）构成。在原套下面是原体，由多层细胞构成(L3 层）[15]。

玉米的 KN1 是植物中第一个被鉴定的可胞间移动的转录因子。KN1 含有一个典型的同源异型结构域（homeodomain，HD）。通过对比分析其 mRNA 和蛋白质的分布模式，发现 KN1 蛋白能从 SAM 的 L2 层向 L1 层细胞移动。位于 HD 中的细胞核定位信号（nuclear localization signal，NLS）是 KN1 自身蛋白移动所必需的[1]。此外，注射烟草（*Nicotiana tabacum* L.）瞬时表达的实验结果还显示 KN1 很可能也可以促进自身 mRNA 在细胞间移动[1]。与 KN1 相类似，拟南芥中的同源蛋白 STM 也具有胞间移动的能力[2,16]。然而由于 STM 的 mRNA 表达在整个 SAM 细胞中，其蛋白是否在生理状态下真正跨细胞移动及其移动是否是维持 SAM 活性所必需的还有待更严格的证明。通过正向遗传筛选的研究手段，研究者鉴定出Ⅱ型分子伴侣蛋白 CHAPERONIN CONTAINING TCP1 8（CCT8）。它能与 STM 形成蛋白复合体，进而帮助 STM 的胞间转运，维持了 SAM 的正常发育[17]。

3　WUS/WOX5 控制植物干细胞多能性

作为 *WOX* 基因家族的奠基成员 *WUS*，它是专一性的表达在位于中心区下部的一类细胞，这一表达区域也被称之为组织中心（organizing center，OC）[18]。*WUS* 基因突变后，干细胞不能自我更新和维持，导致侧生器官原基的起始得不到足够的细胞供给，进而使叶片不能正常生长[19]。异位表达则会抑制细胞的分化进程，造成干细胞异常增殖，甚至分生组织的从头再生[20,21]。这些研究表明，WUS 是茎尖干细胞多能性决定的主调控器（master regulator）。自 *WUS* 基因克隆以来，数十年中大部分关于植物茎尖干细胞的研究都围绕 *WUS* 展开。遗传和分子的证据表明，WUS 以非细胞自主性的方式维持了中心区干细胞的未分化属性，同时促进了 *CLAVATA3*（*CLV3*）基因的表达。中心区表达的 CLV3 多肽经翻译后的加工修饰形成成熟的小肽，与 CLAVATA1 为主要受体的蛋白复合体结合后激活下游信号传导途径，最后抑制 *WUS* 在 OC 区的表达。这一 WUS-CLV 负反馈调节环平衡了茎

© Plant Science Journal　http://www.plantscience.cn

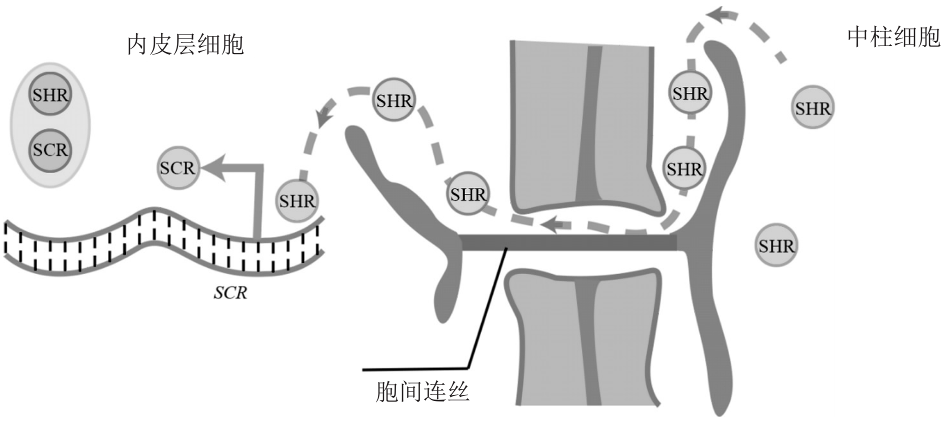
尖干细胞的分裂和分化，确保了干细胞群始终处于一个相对稳定的状态[20, 22]。通过比对 *WUS* mRNA 和蛋白质分布模式，研究者发现 WUS 蛋白能从组织中心移动到顶部干细胞区域并且直接结合于 *CLV3* 的启动子区，激活 *CLV3* 的表达。转基因遗传互补实验证实了 WUS 的移动对干细胞的维持是必需的[6]。WUS 在细胞间的移动很好的解释了早期提出的 WUS 特化干细胞的非细胞自主性机制。随后，WUS 胞间移动这一现象也被另外一研究小组独立证实[23]。同时，该小组通过遗传操作减小 *CLV3* 表达区域的胞间连丝的孔径，在 CZ 区就检测不到 WUS-GFP 融合蛋白。这说明 WUS 蛋白很可能也是通过胞间连丝在细胞间进行移动的。此外，该小组还发现 WUS 的 HD 是 WUS 移动必需的，而中间一段非保守区可以限制 WUS 蛋白的移动范围。这段非保守区恰好也是 WUS 形成同源二聚体所必需的。因此，研究者推测高浓度条件下 WUS 形成二聚体，促进 WUS 蛋白的转运[23]。通过体外生化和体内荧光成像实验发现，WUS 蛋白不同的结构域对其核-质分布、DNA 依赖的同源二聚化以及蛋白稳定性都有重要的调控作用。这种利用同一个结构域同时控制自身蛋白浓度和转录功能的性质，可能对 WUS 调节干细胞基因互作网络提供了更高的稳健性[24]。在干细胞稳态维持过程中，细胞分裂素被报道也可以作用于那些控制 WUS 蛋白核–质分布和转录调节的结构域，从而稳定 WUS[25]。总之，WUS 蛋白的亚细胞定位和通过胞间连丝转运形成的组织区域分布对其维持茎尖干细胞稳态是非常重要的。WUS 蛋白在胞内和胞外的动态分布既取决于其本身结构域的特征，也受控于外部与之直接相互作用的蛋白因子。近期报道了 SAM 维持因子 STM 可以和 WUS 直接互作共同调控干细胞的多能性[26]。考虑到 STM 在胞间移动的特性，它也有可能参与 WUS 的移动过程，这需要后续的研究提供证据。

WOX5 与 WUS 同属 WOX 转录因子家族，它专一性地表达在静止中心（quiescent center，QC）细胞中。拟南芥 *wox5* 突变体中小柱干细胞（columella stem cell，CSC）不能正常维持，过早分化为含有淀粉粒的小柱细胞（columella cell，CC）[27]。*wox5* 与其它干细胞因子突变体如 *plethora*、*shr* 和 *scr* 等组成多突变后，干细胞缺失的表型进一步增强[28]。相反，如果在高度分化的小柱细胞中表达 *WOX5*，小柱细胞则可被重编程成为未分化的小柱干细胞[7]。这些证据表明 WOX5 是维持根尖干细胞多能性的关键因子。与 WUS 类似，WOX5 蛋白也具有细胞间移动的能力，能从 QC 移动到小柱干细胞中。在干细胞中 WOX5 招募 TOPLESS-Histone Deacetylase 19（TPL-HAD 19）复合体，通过改变所结合的 DNA 区段的染色质性质，抑制下游基因如促分化因子 *CYCLING DOF FACTOR 4*（*CDF 4*）的表达，进而维持干细胞的未分化状态[7]。WOX5 蛋白移动的发现也在一定程度上解释了 20 年前提出的维持干细胞的 QC 信号本质。

4 SHR 在根中特化内皮层的细胞命运

目前在胞间转运蛋白中，拟南芥 GRAS 转录因子家族成员 SHR 的移动机制研究相对较为深入。*SHR* 表达在中柱中，其蛋白质通过胞间连丝移动到相邻的内皮层及根的静止中心细胞中[29, 30]。在内皮层细胞中 SHR 直接激活另外一个 GRAS 转录因子 SCARCROW（SCR）的表达，二者以蛋白复合体的形式共同调节下游基因互作网络，从而特化了内皮层细胞的命运（图 1）。此外，SCR 与 SHR 的结合也阻止了 SHR 进一步向皮层细胞移动，确保了皮层细胞不受 SHR 的影响[29]。*JACKDAW*（*JKD*）基因突变后，SHR 蛋白移动更远，到达更外层的细胞，启动额外的一次平周分裂，产生 3 个类似皮层细胞的细胞层[31]。这也表明 SHR 的移动受到 SCR 与 JKD 的限制。此外，研究还发现 SHR-SCR 复合体会调节 C2H2 锌指结构域转录因子 JKD 和 MAGPIE（MGP）的表达，四者形成复合体在核内聚集来指定 SHR-SCR 的作用范围[31]。最近，国内研究小组在豆科植物蒺藜苜蓿（*Medicago truncatula* Gaertn.）中发现，SHR 的同源蛋白 MtSHR 由于一小段多肽区域的变异导致其能突破内皮层的限制移动到皮层细胞中，与皮层中的 MtSCR 共同启动干细胞程序，赋予了豆科植物皮层细胞形成固氮根瘤的潜能[32]。这些年来对 SHR 移动机制的研究发现，细胞器内吞体（endosome）和细胞骨架微管（microtubule）都能促进 SHR 的移动[33]。这表明 SHR 在胞内的转运受到比较严格的调控。通过筛选 SHR 的互作蛋白，研究者鉴定到

© Plant Science Journal http://www.plantscience.cn



SHR 从中柱细胞通过胞间连丝移动到内皮层细胞，激活下游基因 *SCR* 的表达。表达的 SCR 与 SHR 形成复合体，将 SHR 限制在细胞核内，阻止 SHR 的移动。
SHR moves from stele cells to cortex cells through PD and activates expression of downstream gene *SCR*. SCR forms a complex with SHR, which restricts SHR in the nucleus and prevents SHR from moving.

图 1　SHR 移动示意图
Fig. 1　Schematic of SHR movement

一个含 HEAT 结构域的蛋白 SHORT-ROOT INTERACTING EMBRYONIC LETHAL（SIEL）。SIEL 定位于细胞核和内吞体中，能促进 SHR 的胞间转运[34]。最近，一种植物特有的驱动蛋白 KINESIN G（KinG）被报道能与 SIEL 直接结合，帮助了 SIEL-SHR 复合物在胞内和胞间的移动[35]。这些调节 SHR 移动的分子机制是否适用于其它蛋白的转运还需要进一步的研究证实。

5　LFY 与 MADS-box 基因调控花的发育

LFY 是重要的花分生组织识别蛋白，它可以移动到相邻细胞激活下游基因的表达[36]。在 *lfy* 的突变体中，部分花原基被错误发育成花芽，表明 LFY 在花原基命运决定过程中起到了重要作用[37]。LFY 的 mRNA 在幼嫩的花原基中均有表达[37]，但用花原基 L1 层特异的启动子驱动其表达时，能在整个花原基中检测到蛋白的存在，这表明 LFY 能够在花内移动[36]。截短实验未能发现 LFY 中存在特定的运动信号，暗示 LFY 的移动可能是非靶向的。通过构建并观察 GFP 与 LFY 融合蛋白，发现融合蛋白移动能力降低，且更偏向于顶端-基部运动，横向运动较为困难。融合蛋白也无法完全回复突变体表型，暗示 LFY 蛋白的运动对于花原基的建立是必须的，但不排除是由于 GFP 使它转录调控能力减弱导致[38]。Winter 等[39]发现 *lfy* 突变体中胼胝质产量和对病原体的抗性增加。由于 LFY 在整个 SAM 中是被动移动的，LFY 减少胼胝质的能力可能有助于其自身的移动。

在拟南芥中，AGAMOUS（AG）属于 MADS-box C 类基因，控制着雄蕊和心皮的特化以及花分生组织[40, 41]。AG 可以通过 PD 从花分生组织的 L1 层细胞到 L2/L3 层。在 L1 层表达 AG 蛋白，能够完全回复 *ag* 突变体的表型，显示了它在花器官模式形成和花决定中的非细胞自主功能[42]。在金鱼草（*Antirrhinum majus* L.）中，DEFICIENS（DEF）与 GLOBOSA（GLO）均属于 MADS-box B 型基因，两者形成异源二聚体共同调控花瓣与雄蕊的发育[43]。两者均表现出受调节的移动能力，其中 DEF 的运动是极性的，沿着从内层到表皮细胞层的方向移动[44]。

6　CPC 调控根毛细胞的发育

根毛是根表皮细胞的管状突起，由根的成熟区形成的生毛细胞衍生而来。根表皮上，生毛细胞与非毛细胞交替排列，根毛细胞的命运决定与其细胞位置紧密相关。与两个皮质细胞接触的表皮细胞（H 位），将发育成根毛细胞；仅与一个皮质细胞接触的表皮细胞（N 位），则发育为非毛细胞[45]。在根毛细胞命运决定过程中，移动转录因子 CPC 发挥了重要作用。

CPC 编码一个小的 MYB 蛋白，是一个促毛因子。*CPC* 和两个 *CPC* 相关基因 *TRIPTYCHON*

© Plant Science Journal　http://www.plantscience.cn

(*TRY*)和 *ENHANCER OF TRY AND CPC 1*(*ETC1*)以部分冗余的方式指定毛细胞的命运。在 *cpc* 突变体的根表皮中，许多H位细胞分化为非毛细胞而不是毛细胞，*TRY* 或 *ETC1* 突变后增强了 *cpc* 的表型。但 *CPC* 的转录发生在N位细胞，同为MYB转录因子的WARE-WOLF(WER)在N位激活 *CPC* 和 *GLABRA2*(*GL2*)的表达[46]，GL2是非毛细胞命运决定所必须的[47]。CPC蛋白会以浓度依赖性的方式通过PD向H位转运[48]，在H位抑制 *WER* 与 *GL2* 的表达，决定H位发育为根毛。*WER*、*CPC* 和 *GL2* 基因之间的负反馈调节通路，决定了根毛细胞与非根毛细胞命运的差异[46]。通过CPC蛋白质截短实验，发现N-末端区域和Myb结构域对其运动能力十分重要。Myb结构域中的W76和M78对靶向转运至关重要，并且W76调控了蛋白质的核内积累[3]。CPC的运动受到受体样激酶SCRAMBLED(SCM)和跨膜蛋白QUIRKY(QKY)的调控。QKY与SCM都优先在H位积累，QKY通过稳定质膜上的SCM蛋白来调节CPC在表皮细胞间的运动[49]。此外，CPC蛋白在表皮细胞中的运动并不是单向的，在H位细胞中高表达的CPC蛋白能从H位移动到N位细胞，暗示着CPC蛋白的移动方向主要是由其表达水平决定的[49]。在野生型中，*CPC* 的转录不仅发生在N位细胞，也发生在中柱细胞中。Kurata等[3]发现，中柱特异表达的CPC蛋白不能从中柱移动到内皮层，表明CPC的移动是具有组织特异性的。此外，CPC蛋白还存在一种核捕获机制，ENHANCER OF GLABRA3(EGL3)能够将H位细胞中的CPC-GFP优先汇集在细胞核中[49]。表1列举了本研究总结的植物发育过程中重要的可移动转录因子。

7 总结和展望

在过去的几十年中，对模式生物特别是拟南芥转录因子移动的研究逐渐深入。首先，大量的证据表明转录因子胞间移动在细胞命运决定和发育模式建成中有非常重要的作用；其次，这种移动受到严格的时空调控。蛋白质在胞内的运输与内膜系统以及细胞骨架都有很紧密的关系。胞间连丝是胞间转运的通道，其孔径大小排除机制也决定了蛋白质运输选择的特异性。尽管我们对蛋白质胞间短距离运输机制的认识有了很大的进步，然而还有一些基本的问题亟待回答。诸如：可移动的蛋白质是否存在通用的特征从而决定其运动能力？蛋白质在胞内的转运途径及相关调控机制是什么？可移动因子到达目的细胞后，是什么机制限制了其被进一步转运？胞间移动介导的蛋白质分布动态如何决定区域内细胞的命运和协作等。此外，研究蛋白质移动还有待

表1 植物发育过程中重要的可移动转录因子

Table 1 Important mobile transcription factors in plant development

转录因子 Transcription factor	表达区域 Expression pattern	主要功能 Description	参考文献 References
KNOTTED1(KN1)	茎尖分生区	第一个被发现可以移动的转录因子,其蛋白在SAM中从L2移动到L1	[1]
SHOOT MERISTEMLESS (STM)	茎尖分生区	维持茎尖分生区稳态,全局性表达,其蛋白可以移动,但移动的功能还有待研究	[2]
WUSCEL(WUS)	茎尖分生区	WUS从OC移动到CZ,调控下游基因CLV3的表达,维持干细胞稳态	[6, 23]
WUSCHEL RELATED HOMOBOX 5(WOX5)	根尖分生区	WOX5蛋白从QC移动到CSC,特化CSC细胞命运	[7]
SHORT ROOT(SHR)	根中柱	SHR蛋白从中柱移动到内皮层细胞,与SCR形成复合体调节下游基因互作网络,从而特化内皮层细胞的命运	[29]
LEAFY(LFY)	花原基	重要的花分生组织识别基因,其蛋白质的移动是花原基建立所必须的	[36, 37]
AGAMOUS(AG)	花器官	控制着雄蕊和心皮的特化以及花分生组织的确定,其蛋白能够从L1层移动到L2/L3	[42]
DEFICIENS(DEF)与GLOBOSA(GLO)	花器官	两者形成异源二聚体共同调控花瓣与雄蕊的发育,两者均具有移动能力,其中DEF移动具有极性,沿着从内层到表皮细胞层的方向移动	[44]
CAPRICE(CPC)	表皮细胞	CPC蛋白从N移动到H位,在H位抑制WER与GL2的表达,决定H位特化为根毛	[46]

© Plant Science Journal http://www.plantscience.cn

新技术的开发和应用。例如，单分子荧光成像是近年来迅速发展的前沿技术，对蛋白质在活细胞内的实时监测，将生命活动的细节呈现提高到新的维度。综合运用这些前沿技术以及经典的生化和细胞学研究手段无疑将非常有助于我们进一步解析植物发育过程中蛋白移动的分子细胞学基础及其调控机制。

参考文献：

[1] Lucas WJ, Bouché-Pillon S, Jackson DP, Nguyen L, Baker L, *et al*. Selective trafficking of KNOTTED 1 homeodomain protein and its mRNA through plasmodesmata [J]. *Science*, 1995, 270(5244): 1980-1983.

[2] Kim JY, Yuan Z, Jackson D. Developmental regulation and significance of KNOX protein trafficking in *Arabidopsis* [J]. *Development*, 2003, 130(18): 4351-4362.

[3] Kurata T, Ishida T, Kawabata-Awai C, Noguchi M, Hattori S, *et al*. Cell-to-cell movement of the CAPRICE protein in *Arabidopsis* root epidermal cell differentiation [J]. *Development*, 2005, 132(24): 5387-5398.

[4] Sessions A, Yanofsky MF, Weigel D. Cell-cell signaling and movement by the floral transcription factors LEAFY and APETALA1 [J]. *Science*, 2000, 289(5480): 779-782.

[5] Nakajima K, Sena G, Nawy T, Benfey PN. Intercellular movement of the putative transcription factor SHR in root patterning [J]. *Nature*, 2001, 413(6853): 307-311.

[6] Yadav RK, Perales M, Gruel J, Girke T, Jönsson H, *et al*. WUSCHEL protein movement mediates stem cell homeostasis in the *Arabidopsis* shoot apex [J]. *Genes Dev*, 2011, 25(19): 2025-2030.

[7] Pi L, Aichinger E, van der Graaff E, Llavata-Peris CI, Weijers D, *et al*. Organizer-derived WOX5 sgnal maintains root columella stem cells through Chromatin-mediated repression of *CDF4* expression [J]. *Dev Cell*, 2015, 33(5): 576-588.

[8] Lucas WJ, Ham BK, Kim JY. Plasmodesmata-bridging the gap between neighboring plant cells [J]. *Trends Cell Biol*, 2009, 19: 495-503.

[9] Crawford KM, Zambryski PC. Subcellular localization determines the availability of non-targeted proteins to plasmodesmatal transport [J]. *Curr Biol*, 2000, 10(17): 1032-1040.

[10] Robards AW. A new interpretation of plasmodesmatal ultrastructure [J]. *Planta*, 1968, 82(3): 200-210.

[11] Barton DA, Cole L, Collings DA, Liu DY, Smith PM, *et al*. Cell-to-cell transport via the lumen of the endoplasmic reticulum [J]. *Plant J*, 2011, 66(5): 806-817.

[12] Roberts AG, Oparka KJ. Plasmodesmata and the control of symplastic transport [J]. *Plant Cell Environ*, 2010, 26(1): 103-124.

[13] Steeves TA, Sussex IM. Patterns in Plant Development [M]. New York: Cambridge University Press, 1989.

[14] Clark SE. Organ formation at the vegetative shoot meristem [J]. *Plant Cell*, 1997, 9(7): 1067-1076.

[15] Satina S, Blakeslee AF. Periclinal chimeras in *Datura stramonium* in relation to development of leaf and flower [J]. *Am J Bot*, 1941, 28(10): 862-871.

[16] Kim JY, Rim Y, Wang J, Jackson D. A novel cell-to-cell trafficking assay indicates that the KNOX homeodomain is necessary and sufficient for intercellular protein and mRNA trafficking [J]. *Genes Dev*, 2005, 19(7): 788-793.

[17] Xu XM, Wang J, Xuan Z, Goldshmidt A, Borrill PG, *et al*. Chaperonins facilitate KNOTTED1 cell-to-cell trafficking and stem cell function [J]. *Science*, 2011, 333(6046): 1141-1144.

[18] Mayer KF, Schoof H, Haecker A, Lenhard M, Jürgens G, *et al*. Role of *WUSCHEL* in regulating stem cell fate in the *Arabidopsis* shoot meristem [J]. *Cell*, 1998, 95(6): 805-815.

[19] Laux T, Mayer KF, Berger J, Jürgens G. The *WUSCHEL* gene is required for shoot and floral meristem integrity in *Arabidopsis* [J]. *Development*, 1996, 122(1): 87-96.

[20] Schoof H, Lenhard M, Haecker A, Mayer KF, Jürgens G, *et al*. The stem cell population of *Arabidopsis* shoot meristems in maintained by a regulatory loop between the *CLAVATA* and *WUSCHEL* genes [J]. *Cell*, 2000, 100(6): 635-644.

[21] Gallois JL, Nora FR, Mizukami Y, Sablowski R. WUSCHEL induces shoot stem cell activity and developmental plasticity in the root meristem [J]. *Genes Dev*, 2004, 18(4): 375-380.

[22] Brand U, Fletcher JC, Hobe M, Meyerowitz EM, Simon R. Dependence of stem cell fate in *Arabidopsis* on a feedback loop regulated by CLV3 activity [J]. *Science*, 2000, 289(5479): 617-619.

[23] Daum G, Medzihradszky A, Suzaki T, Lohmann JU. A mechanistic framework for noncell autonomous stem cell induction in *Arabidopsis* [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2014, 111(40): 14619-14624.

[24] Rodriguez K, Perales M, Snipes S, Yadav RK, Diaz-Mendoza M, *et al*. DNA-dependent homodimerization, sub-cellular partitioning, and protein destabilization control WUSCHEL levels and spatial patterning [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2016, 113(41): 6307-6315.

[25] Snipes SA, Rodriguez K, de Vries AE, Miyawaki KN, Perales M, *et al*. Cytokinin stabilizes WUSCHEL by acting on the protein domains required for nuclear enrichment and

© Plant Science Journal　http://www.plantscience.cn

transcription[J]. *PLoS Genet*, 2018, 14(4): e1007351.
[26] Su YH, Zhou C, Li YJ, Yu Y, Tang LP, *et al*. Integration of pluripotency pathways regulates stem cell maintenance in the *Arabidopsis* shoot meristem[J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2020, 117(36): 22561-22571.
[27] Van den Berg C, Willemsen V, Hendriks G, Weisbeek P, Scheres B. Short-range control of cell differentiation in the *Arabidopsis* root meristem[J]. *Nature*. 1997, 390(6657): 287-289.
[28] Sarkar AK, Luijten M, Miyashima S, Lenhard M, Hashimoto T, *et al*. Conserved factors regulate signalling in *Arabidopsis thaliana* shoot and root stem cell organizers[J]. *Nature*, 2007, 446(7137): 811-814.
[29] Cui H, Levesque MP, Vernoux T, Jung JW, Paquette AJ, *et al*. An evolutionarily conserved mechanism delimiting SHR movement defines a single layer of endodermis in plants[J]. *Science*, 2007, 316(5823): 421-425.
[30] Vatén A, Dettmer J, Wu S, Stierhof YD, Miyashima S, *et al*. Callose biosynthesis regulates symplastic trafficking during root development[J]. *Dev Cell*, 2011, 21(6): 1144-1155.
[31] Welch D, Hassan H, Blilou I, Immink R, Heidstra R, *et al*. *Arabidopsis* JACKDAW and MAGPIE zinc finger proteins delimit asymmetric cell division and stabilize tissue boundaries by restricting SHORT-ROOT action[J]. *Genes Dev*, 2007, 21(17): 2196-2204.
[32] Dong W, Zhu Y, Chang H, Wang C, Yang J, *et al*. An SHR-SCR module specifies legume cortical cell fate to enable nodulation[J]. *Nature*, 2021, 589(7843): 586-590.
[33] Wu S, Gallagher KL. Intact microtubules are required for the intercellular movement of the SHORT-ROOT transcription factor[J]. *Plant J*, 2013, 74(1): 148-159.
[34] Koizumi K, Wu S, MacRae-Crerar A, Gallagher KL. An essential protein that interacts with endosomes and promotes movement of the SHORT-ROOT transcription factor [J]. *Curr Biol*, 2011, 21(18): 1559-1564.
[35] Spiegelman Z, Lee CM, Gallagher KL. KinG is a plant-specific kinesin that regulates both intra- and intercellular movement of SHORT-ROOT[J]. *Plant Physiol*, 2018, 176(1): 392-405.
[36] Sessions A, Yanofsky MF, Weigel D. Cell-cell signaling and movement by the floral transcription factors LEAFY and APETALA1[J]. *Science*, 2000, 289(5480): 779-782.
[37] Weigel D, Alvarez J, Smyth DR, Yanofsky MF, Meyerowitz EM. LEAFY controls floral meristem identity in *Arabidopsis*[J]. *Cell*, 1992, 69(5): 843-859.
[38] Wu X, Dinneny JR, Crawford KM, Rhee Y, Citovsky V, *et al*. Modes of intercellular transcription factor movement in the *Arabidopsis* apex[J]. *Development*, 2003, 130(16): 3735-3745.
[39] Winter CM, Austin RS, Blanvillain-Baufumé S, Reback MA, Monniaux M, *et al*. LEAFY target genes reveal floral regulatory logic, cis motifs, and a link to biotic stimulus response[J]. *Dev Cell*, 2011, 20(4): 430-443.
[40] Bowman JL, Smyth DR, Meyerowitz EM. Genes directing flower development in *Arabidopsis*[J]. *Plant Cell*, 1989, 1: 37-52.
[41] Lenhard M, Bohnert A, Jürgens G, Laux T. Termination of stem cell maintenance in *Arabidopsis* floral meristems by interactions between WUSCHEL and AGAMOUS[J]. *Cell*, 2001, 105(6): 805-814.
[42] Urbanus SL, Martinelli AP, Dinh QD, Aizza LC, Dornelas MC, *et al*. Intercellular transport of epidermis-expressed MADS domain transcription factors and their effect on plant morphology and floral transition[J]. *Plant J*, 2010, 63(1): 60-72.
[43] Tröbner W, Ramirez L, Motte P, Hue I, Huijser P, *et al*. *GLOBOSA*: a homeotic gene which interacts with *DEFICIENS* in the control of *Antirrhinum* floral organogenesis [J]. *EMBO J*, 1992, 11(13): 4693-4704.
[44] Perbal MC, Haughn G, Saedler H, Schwarz-Sommer Z. Non-cell-autonomous function of the *Antirrhinum* floral homeotic proteins DEFICIENS and GLOBOSA is exerted by their polar cell-to-cell trafficking[J]. *Development*, 1996, 122(11): 3433-3441.
[45] Salazar-Henao JE, Mokkapati G, Khor EHX, Chou YC, Jane WN, *et al*. Characterization of root epidermal cell patterning and differentiation in *Arabidopsis*[J]. *Methods Mol Biol*, 2018, 1761: 85-93.
[46] Lee MM, Schiefelbein J. Cell pattern in the *Arabidopsis* root epidermis determined by lateral inhibition with feedback[J]. *Plant Cell*, 2002, 14(3): 611-618.
[47] Di Cristina M, Sessa G, Dolan L, Linstead P, Baima S, *et al*. The *Arabidopsis* Athb-10 (GLABRA2) is an HD-Zip protein required for regulation of root hair development [J]. *Plant J*, 1996, 10(3): 393-402.
[48] Kang YH, Song SK, Schiefelbein J, Lee MM. Nuclear trapping controls the position-dependent localization of CAPRICE in the root epidermis of *Arabidopsis*[J]. *Plant Physiol*, 2013, 163(1): 193-204.
[49] Song JH, Kwak SH, Nam KH, Schiefelbein J, Lee MM. QUIRKY regulates root epidermal cell patterning through stabilizing SCRAMBLED to control CAPRICE movement in *Arabidopsis*[J]. *Nat Commun*, 2019, 10(1): 1744.

(责任编辑：周 媛)

© Plant Science Journal http://www.plantscience.cn