

植物多肽激素研究概况*

蒋细兵^{1,2}, 余迪求^{1**}

(1 中国科学院西双版纳热带植物园, 云南 昆明 650223; 2 中国科学院研究生院, 北京 100049)

摘要: 目前发现的植物多肽多达 9 种。基于配基-受体的胞间互作模式, 目前公认的植物多肽激素包括 4 种: 系统素 (Systemin)、植物硫肽激素 (Phytosulfokine)、SCR/SP11 和 CLV3, 分别参与了植食性昆虫防御反应、细胞增殖、自交不亲和的识别, 以及茎分生组织干细胞分裂与分化平衡的维持。本文对四种植物多肽激素基因家族的研究进展做了较为详尽的综述, 并结合本试验室的研究进展做了展望。

关键词: 系统素; 植物硫肽激素; SCR/SP11; CLV3; 多肽信号; 配基-受体互作; WUSATAg

中图分类号: Q 945

文献标识码: A

文章编号: 0253-2700 (2008) 03-333-07

Peptide Hormones in Plants

JIANG Xi-Bing^{1,2}, YU Di-Qiu^{1**}

(1 Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Kunming 650223, China;

2 Graduate University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China)

Abstract: There are at least nine members in the plant peptides, whose protein sequences have been published. Basing on the cell-to-cell interaction's pattern of "ligand-receptor", four peptides have been accepted as peptide hormones, including Systemin, Phytosulfokine, SCR/SP11 and CLV3, which are involved in wounding respond, cell proliferation, percipience between pollen and stigma in self-incompatibility, and balancing division and differentiation in the shoot apical meristem (SAM), respectively. Here, we outline recent understanding of these four plant peptide hormones, meanwhile make a prospection according to our research's advance.

Key words: Systemin; Phytosulfokine; SCR/SP11; CLV3; peptide signalling; ligand-receptor interaction

大量基于动物的研究表明, 多肽可能以其长度、序列和翻译后修饰的多样性, 而成为动物胞间互作最普遍的介质。一直以来人们认为, 高等植物的胞间互作主要由亲脂的小分子化合物完成, 如生长素、脱落酸、茉莉酸、细胞分裂素、赤霉素、乙烯和油菜素内酯等, 这些植物激素在植物的不同发育阶段, 广泛地介导胞间信号传导。近来大量的生化和遗传研究表明, 植物多肽信号同样参与了植物的生长和发育等不同方面的调控, 包括防御反应、细胞增殖、自交不亲和的识别、分生细胞的组织和组织脱落等。基于配基

-受体的胞间互作模式, 目前公认的植物多肽激素包括 4 种: 系统素 (Systemin)、植物硫肽素 (Phytosulfokine)、SCR/SP11 和 CLV3。

系统素 (Systemin)

多数植物物种在受到昆虫伤害之后, 都会产生系统的伤害反应, 激活一系列防御蛋白基因的转录, 在叶和茎组织大量积累防御蛋白, 从而抑制昆虫的取食。系统素用来描述植物响应机体损伤而诱导产生, 并局部地或系统性地激活防御基因表达的防御信号多肽 (Pearce 等, 2001)。目前

* 基金项目: 中国科学院“百人计划”择优项目

** 通讯作者: Author for correspondence; E-mail: ydq@xtbg.ac.cn

收稿日期: 2008-01-03, 2008-02-25 接受发表

作者简介: 蒋细兵 (1982-) 男, 在读硕士研究生, 主要从事植物基因功能分析研究。

距离的移位; 但系统性有效的长距离响应, 依赖于进入维管系统的系统素对周边维管组织的茉莉酸生物合成的激活, 并以茉莉酸为信号分子实现。

通过 [125 I] 标记的番茄系统素的结合分析, 发现存在一个与系统素蛋白亲和性很高的蛋白 SR160 (Meindl 等, 1998), 属于富含亮氨酸重复序列类受体激酶成员 (LRR-RLK, leucine-rich receptor-like kinase), 为番茄的油菜素内酯受体 tBRII 的直向同源物 (Montoya 等, 2002; Scheer 等, 2002)。在番茄悬浮细胞试验中, 油菜素内酯并不和系统素竞争结合 tBRII (SR160), 而可逆地抑制系统素诱导的蛋白酶抑制剂的合成 (Scheer 等, 2003), 暗示两者可能通过与同一个受体的不同识别位点作用, 实现信号传导。

植物硫肽激素 (Phytosulfokine)

悬浮培养的植物细胞增殖严格依赖于细胞的密度, 低密度的培养只能在条件培养基 (Conditional medium) 上进行。利用看护培养 (nurse cultures) 技术, 即将目的细胞团靠近但不接触高密度的看护细胞, 研究人员成功地实现了低密度细胞的增殖。直到植物硫肽激素基因 (PSK) 的发现, 才使得看护培养的分子原理得以解释。

植物硫肽素 (Phytosulfokine) 以两种形式存在, 即 PSK- α 和 PSK- β (Matsubayashi and Sakagami, 1996), PSK- β 较 PSK- α 在 C 末端少一个谷氨酰胺, 目前研究主要集中在 PSK- α 。PSK- α 为一个 5 个氨基酸的小肽 [sYIsYTQ], 即硫化色氨酸-异亮氨酸-硫化色氨酸-苏氨酸-谷氨酰胺。OsPSK 前体 (prephytosulfokine) 氨基酸长度为 89aa, 在 N 端拥有一个信号分泌信号, 在其近 C 端只有出现一次 PSK 序列, 通过剪切和修饰产生成熟的 PSK (Yang 等, 1999)。目前已经发现的 PSK 基因, 在其近 C 端都具有唯一的 PSK 保守区域。PSK 除了促进植物的细胞的增殖 (Matsubayashi and Sakagami, 1996; Matsubayashi 等, 1997), 促进百日菊 (*Zinnia elegans*) 叶肉悬浮细胞的管状分子 (tracheary element) 分化外 (Matsubayashi 等, 1999), 业已证明 PSK 在植物的不同生长阶段, 可以促进诸如日本柳杉 (*Cryptomeria japonica*) 体细胞胚胎发生和根、芽的形成及花

粉的产生, 高浓度 PSK 能够延长热胁迫幼苗的衰老 (Matsubayashi and Sakagami, 2006)、影响单个细胞生长和寿命的潜能 (Matsubayashi 等, 2006)。其他研究表明, 玉米 (*Zea mays* L.) PSK 的分子生物学功能可能主在转录水平上对特定组织和细胞类型及其发育进行调控 (Lorbiecke 等, 2005)。另外, PSK 前体基因在不同的裸子植物和被子植物中均有发现, 其中拟南芥拥有 6 个 (图 1: B), PSK 分布于大部分组织, 包括幼苗和成熟的叶、茎、根及愈伤组织 (Yang 等, 1999; Matsubayashi 等, 2006)。近来, 研究人员又在拟南芥悬浮培养细胞培养基中分离得到了一个长为 18aa 的硫化酪氨酸的糖肽, 命名为 PSY1, 能促进细胞的增殖, 并在拟南芥不同组织广泛地表达 (Amano 等, 2007)。

[35 S] 和 [3 H] 标记的 PSK, 特异结合悬浮培养细胞富含质膜的组分 (Matsubayashi 等, 1997), 借助 [125 I] 标记 PSK 类似物, 采用亲和柱层析法分离纯化得到两个与 PSK 特异结合的蛋白, 120-kD 和 160-kD (Matsubayashi and Sakagami, 2000)。通过亲和膜色谱技术, 从胡萝卜 (*Daucus carota*) 分离纯化出与 PSK 特异结合的 120-kD 膜蛋白 DcPSKR1 (Matsubayashi 等, 2002), 并确定配基 PSK 结合域为 DcPSKR1 的 Glu⁵⁰⁸-Lys⁵¹⁷ (Shinohara 等, 2007)。DcPSKR1 全长 cDNA 编码一个 1021aa 的受体蛋白, 包括膜外的亮氨酸重复序列, 单跨膜区域和胞内激酶域。通过对 PSK 进行 [3 H] 标记的响应试验发现, 胡萝卜细胞过量表达该受体激酶, 能显著地提高 PSK 结合位点数 (Matsubayashi 等, 2002)。依据与 DcPSKR1 氨基酸的相似性, 在拟南芥获得其同源基因 *At2g02220*; 对其进行功能性获得和缺失试验表明, PSK 信号途径在维持细胞寿命和生长潜能中扮演重要的角色 (Matsubayashi 等, 2006)。另外, AtPSY1 的识别依赖于基因 *At1g72300*, 为富含亮氨酸重复序列的受体激酶 (LRR-RK) (Amano 等, 2007)。

SCR/SP11

在植物两性生殖中, 很多开花植物具有自交不亲和系统 (self incompatibility, SI), 也是避免近亲繁殖最为重要的策略之一。当自身花粉与柱

头乳状细胞接触, 随即完全抑制花粉管侵入柱头表皮细胞, 从而实现自交不亲和 (Nasrallah, 1997)。

自交不亲和和有芸苔属 (*Brassica*)、茄科 (*Solanaceae*) 和罂粟科 (*Papaveraceae*) 为代表的 3 个不同类型, 芸苔属类型的 SI 是由单一的复等位基因位点, S 位点控制, 包括 3 个高度多态性的基因: *SRK* (S-receptor kinase) 基因、*SP11* (S-locus protein) 基因 [即 *SCR* (S-locus cysteine-rich protein) 基因] 和 *SLG* (S-locus glycoprotein) 基因。*SCR/SP11* 为只在花药绒毡层表达的富含半胱氨酸的胞外多肽, 为花粉粒自交不亲和识别所必需 (Schopfer 等, 1999; Takasaki 等, 2000)。*SLG* 和 *SRK* 显著地表达于柱头乳突细胞 (Takayama 等, 1987), *SLG* 编码一个定位于细胞壁的胞外糖基化蛋白 (Nasrallah 等, 1987), *SRK* 编码一个典型的胞外含有 S-结构域类受体激酶 (Stein 等, 1991)。*SLG* 对 *SRK* 与 *SP11* 的识别, 具有重要作用 (Takayama 等, 2001; Shimamoto 等, 2007)。由花粉绒毡层分泌的 *SCR/SP11* (Shiba 等, 2001), 随花粉的发育沉积于花粉鞘, 与柱头乳突细胞分泌的 *SLG/SCR* 受体复合物相互识别, 产生自交不亲和反应。

CLV3 基因

高等植物的茎分生组织是一个有活力的结构, 它的维持依赖于器官起始和干细胞的自我更新等两个过程的平衡。在拟南芥的茎分生组织和花分生组织, *WUS* (*WUSHEL*) 是保持干细胞特性所必需的, 同时 *CLV* (*CLV1*, *CLV2*, *CLV3*) 促进器官分化起始。*CLV3* 的表达抑制 *WUS* 的转

录水平, 而 *WUS* 的表达促进干细胞标志基因 *CLV3* 的表达, 维持干细胞特性, 从而在干细胞和潜在的器官中心建立一个自我调节的互作反馈环 (Schoof 等, 2000), *WUS* 和 *CLV3* 在调控茎端分生组织中, 分别扮演着相互作用的正向与反向反馈角色。

拟南芥 *CLAVATA* 位点 (*CLV1*、*CLV2*、*CLV3*) 编码的小肽, 是拟南芥干细胞分化和器官发生极为重要的信号化合物 (Kayes and Clark, 1998)。*CLV1* 编码一个富含亮氨酸重复序列的受体激酶, 其 mRNA 主要分布于茎分生组织的中心域的 L3 和花分生组织的第四期花中 (Di vart and Clark, 2003)。*CLV2* 编码一个含有小的跨膜域, 没有胞内激酶域, 富含亮氨酸重复序列的类受体蛋白, 其 mRNA 在包括茎分生组织和花分生组织的不同的组织广泛分布 (Jeong 等, 1999)。*CLV3* 编码一个长度为 96aa, 在其 N 端具有分泌信号肽, 其 mRNA 主要在茎分生组织和花分生组织中心域的 L1 和 L2 表达 (Fletcher 等, 1999)。在茎和花分生组织中, *WUS* 基因只在分生组织的中心, 位于最外层的三层细胞之下的小群细胞中表达 (Schoof 等, 2000) (图 2)。

目前研究表明, *CLV3* 的功能依赖于 *WUS* 的表达 (Brand 等, 2002)。过量表达 *WUS* 使干细胞的增殖失去控制 (Fiers 等, 2005; Xu 等, 2005), *wus* 突变体的干细胞无序分化而使茎分生组织消失 (Laux 等, 1996); *dv* 突变体则导致茎分生组织干细胞过度增殖 (Kayes and Clark, 1998; Di vart and Clark, 2003), 而 *CLV3* 过量表达植株不仅使茎分生组织的分生功能丧失, 也使根分生组织的分生功能丧失 (Hobe 等, 2003)。

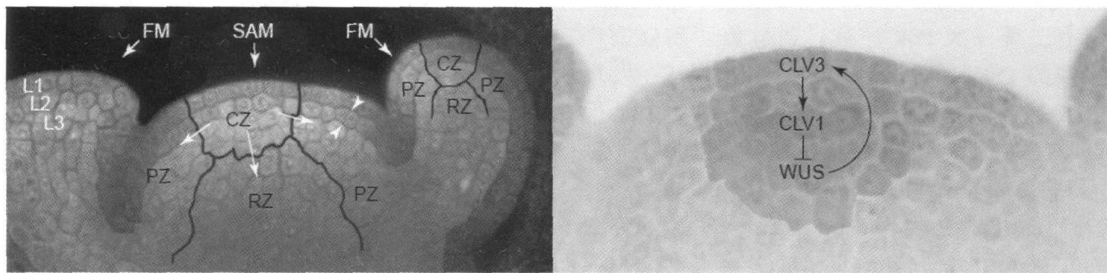


图 2 茎分生组织结构, 和 *CLV3*、*CLV1* 与 *WUS* 茎分生组织内的分布及互作简图 (引自 Carles and Fletcher, 2003)

Fig. 2 Structure of the shoot apical meristem (SAM), and the simply interactive pattern during

CLV3, *CLV1*, and *WUS* (Carles and Fletcher, 2003)

同时, 干细胞积累和命运依赖于 CLV3 的活性和 CLV3 信号途径专一的 CLV1/CLV2 受体激酶复合物, 通过激活 CLV 途径能抑制干细胞正调转录因子 WUS 的活性 (Brand 等, 2000)。CLV3 通过分泌途径转运, 胞外信号是其成功激活 CLV1/CLV2 受体复合物所必需的 (Rojo 等, 2002), CLV2 通过二硫键与 CLV1 结合, 提高 CLV1 蛋白活性水平并促进两个 CLV1 蛋白复合物的积累 (Jeong 等, 1999)。最新研究表明, 在拟蓝芥干细胞维持中 CLV3 通过直接与 CLV1 的胞外域结合, 以配基—受体形式发挥功能 (Ogawa 等, 2008)。

CLE (*CLV3-like*, *CLAVATA3/ESR-related*), 一个编码 *CLV-like* 基因的多肽家族 (Cock and McCormick, 2001), 拟南芥 *CLE* 家族有 26 个成员多肽 (Ito 等, 2006)。第一个鉴定的 *CLE* 为玉米 *Es* (embryo surrounding region) (Opsahl-Ferstad 等, 1997), 之后又从油菜 (*Brassica napus*) 分离得到 *BnCLE19* (Fiers 等, 2004)。尽管它们的蛋白质全序列没有多高的相似性, 却都拥有一个 *CLE* 保守域 (图 1: C), 而该域正是 *CLE* 和 *CLV3* 的功能域 (Fletcher 等, 1999; Hobe 等, 2003; Fiers 等, 2005; Kondo 等, 2006; Ni and Clark, 2006)。

CLE 不仅参与了茎分生组织平衡的调节, *CLE40* 与 *CLE19* 的研究表明它同样在根分生组织的维持中扮演重要的角色 (Casamitjana-Martinez 等, 2003; Hobe 等, 2003)。对管状分子分化抑制因子 TDIF 的研究, 发现 TDIF 为 12 个氨基酸组成的 *CLE* 域多肽, 即 HEVHypSGHypNPISN (Ito 等, 2006) (图 1: D)。该研究结果显示 *CLE* 同时具有促进细胞分化和抑制细胞分化的双重功能。

研究展望

系统素、植物硫肽激素、SCR/SP11 和 *CLV3* 均存在对其前体进行翻译后的剪切和修饰过程。PSK 保守域 N 端的天冬氨酸 (D) 位点可能在剪切识别中极为重要, PSK- α 保守域的 C 端与 PSK- β 相区分的最后一个谷氨酰胺 (Q) 的功能有待进一步阐述。综合分析目前 *CLE* 保守域氨基酸点突变及剔除试验的结果, 可以发现保守域内的精氨酸 (R)、组氨酸 (H) 和甘氨酸 (G) 对维持保守域的功能极为重要, 而其它保守域内的氨基酸, 对保守域功能的贡献可能是由氨基酸性质

类型决定。

基于已知在细胞间信号中起作用的植物多肽大多数为单外显子基因, 研究人员通过生物信息法从拟南芥全基因组内搜索得到 33809 个 ORFs (<http://peptidome.missouri.edu/>), 它们长度编码长度在 25 到 250 个氨基酸, 在 N 端有剪切信号肽, 并且同时无跨膜域和内质网腔滞留信号 (Lease and Walker, 2006)。本实验室通过 RT-PCR, 已在 mRNA 水平验证了近 30 多个多肽基因的存在 (数据未报道)。虽然通过生物信息学分析, 可以预测到大量植物多肽的存在, 但其分子生物学功能仍然需要大量的研究工作来阐明。

转录调控因子 WUS 和 *CLV3* 在茎分生组织形成反馈环, 维持干细胞的正常功能。通过对 *CLE40*、*CLE19* 和 *CLV3* 的启动子, 进行顺式元件分析发现, 前两者均不含有被 WUS 识别的顺式序列 (TTAATGG) (Lohmann 等, 2001), 而 *CLV3* 启动子序列包含 3 个 WUS 结合位点。这或许有助于解释 *CLV3* 的 *CLE* 域交换试验 (Ni and Clark, 2006) 和 *CLE40* 启动子域交换试验 (Hobe 等, 2003) 的分子机理。通过将多肽基因启动子与 GUS 报告基因融合, 分别构建相应转基因植物, 系统分析多肽表达模式以及相应启动子区域的 WUS 结合位点对其表达水平和表达模式的影响, 将有助于理解多肽表达调控机制及其分子生物学功能。

〔参 考 文 献〕

- Amano Y, Tsubouchi H, Shinohara H *et al.*, 2007. Tyrosine-sulfated glycopeptide involved in cellular proliferation and expansion in *Arabidopsis* [J]. *PNAS USA*, **104**: 18333—18338
- Brand U, Fletcher JC, Hobe M *et al.*, 2000. Dependence of stem cell fate in *Arabidopsis* on a feedback loop regulated by *CLV3* activity [J]. *Science*, **289**: 617—619
- Brand U, Grnewald M, Hobe M *et al.*, 2002. Regulation of *CLV3* expression by two homeobox genes in *Arabidopsis* [J]. *Plant Physiol*, **129**: 565—575
- Charles CC, Fletcher JC, 2003. Shoot apical meristem maintenance: the art of a dynamic balance [J]. *Trends in Plant Sci*, **8**: 394—401
- Casamitjana-Martinez E, Hofhuis HF, Xu J *et al.*, 2003. Root-specific *CLE19* overexpression and the *sol1/2* suppressors implicate a *CLV-like* pathway in the control of *Arabidopsis* root meristem maintenance [J]. *Curr Opin Plant Biol*, **13**: 1435—1441

- Cock JM, McCormick S, 2001. A large family of genes that share homology with CLAVATA3 [J]. *Plant Physiol*, **126**: 939—942
- Constabel CP, Yip L, Ryan CA, 1998. Prosystein from potato, black nightshade, and bell pepper: primary structure and biological activity of predicted systemin polypeptides [J]. *Plant Mol Biol*, **36**: 55—62
- Di vart A, Clark SE, 2003. Using mutant alleles to determine the structure and function of leucine-rich repeat receptor-like kinases [J]. *Curr Opin Plant Biol*, **6**: 507—516
- Fiers M, Hause G, Boutilier K *et al.*, 2004. Mis-expression of the CLV3/ESR-like gene CLE19 in *Arabidopsis* leads to a consumption of root meristem [J]. *Gene*, **327**: 37—49
- Fiers M, Golemic E, Xu J *et al.*, 2005. 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*, **17**: 2542—2553
- Fletcher JC, Brand U, Running MP *et al.*, 1999. Signaling of cell fate decisions by CLAVATA3 in *Arabidopsis* shoot meristems [J]. *Science*, **283**: 1911—1914
- Hobe M, Mittler R, Grnewald M *et al.*, 2003. Loss of CLE40, a protein functionally equivalent to the stem cell restricting signal CLV3, enhances root waving in *Arabidopsis* [J]. *Dev Genes Evol*, **213**: 371—381
- Howe GA, Lightner J, Browse J *et al.*, 1996. An octadecanoid pathway mutant (*jl5*) of tomato is compromised in signaling for defense against insect attack [J]. *Plant Cell*, **8**: 2067—2077
- Ito Y, Nakanomyo I, Motose H *et al.*, 2006. Dodeca-CLE peptides as suppressors of plant stem cell differentiation [J]. *Science*, **313** (5788): 842—845
- Jeong S, Trotochaud AE, Clark SE, 1999. The *Arabidopsis* CLAVATA2 gene encodes a receptor-like protein required for the stability of the CLAVATA1 receptor-like kinase [J]. *Plant Cell*, **11**: 1925—1934
- Kayes JM, Clark SE, 1998. CLAVATA 2, a regulator of meristem and organ development in *Arabidopsis* [J]. *Development*, **125**: 3843—3851
- Kondo T, Sawa S, Kinoshita A *et al.*, 2006. A plant peptide encoded by CLV3 identified by in situ MALDI-TOF MS analysis [J]. *Science*, **313**: 845—848
- Laux T, Mayer KFX, Berger J *et al.*, 1996. The WUSCHEL gene is required for shoot and floral meristem integrity in *Arabidopsis* [J]. *Development*, **122**: 87—96
- Lease KA, Walker JC, 2006. The *Arabidopsis* unannotated secreted peptide database, a resource for plant peptidomics [J]. *Plant Physiol*, **142**: 831—838
- Lee GI, Howe GA, 2003. The tomato mutant *pri* is defective in systemin perception and the production of a systemic wound signal for defense gene expression [J]. *The Plant J*, **33**: 567—576
- Lohmann JU, Hong RL, Hobe M *et al.*, 2001. A molecular link between stem cell regulation and floral patterning in *Arabidopsis* [J]. *Cell*, **105**: 793—803
- Lorbiecke R, Steffens M, Tömm JM *et al.*, 2005. Phytosulphokine gene regulation during maize (*Zea mays* L.) reproduction [J]. *J Exp Bot*, **56**: 1805—1819
- Matsubayashi Y, Sakagami Y, 1996. Phytosulphokine, sulfated peptides that induce the proliferation of single mesophyll cells of *Asparagus officinalis* L. [J]. *PNAS USA*, **93**: 7623—7627
- Matsubayashi Y, Takagi L, Sakagami Y, 1997. Phytosulphokine alpha, a sulfated pentapeptide, stimulates the proliferation of rice cells by means of specific high- and low-affinity binding sites [J]. *PNAS USA*, **94**: 13357—13362
- Matsubayashi Y, Takagi L, Omura N *et al.*, 1999. The endogenous sulfated pentapeptide phytosulphokine- α stimulates tracheary element differentiation of isolated mesophyll cells of *Zinnia* [J]. *Plant Physiol*, **120**: 1043—1048
- Matsubayashi Y, Sakagami Y, 2000. 120- and 160-kDa Receptors for Endogenous Mitogenic Peptide, Phytosulphokine alpha, in Rice Plasma Membranes [J]. *The J Biol Chem*, **275**: 15520—15525
- Matsubayashi Y, Sakagami Y, 2006. Peptide hormones in plants [J]. *The Annu Rev Plant Biol*, **57**: 649—674
- Matsubayashi Y, Ogawa M, Morita A *et al.*, 2002. An LRR receptor kinase involved in perception of a peptide plant hormone, Phytosulphokine [J]. *Science*, **296**: 1470—1472
- Matsubayashi Y, Ogawa M, Kihara H *et al.*, 2006. Disruption and overexpression of *Arabidopsis* phytosulphokine receptor gene affects cellular longevity and potential for growth. [J]. *Plant Physiol*, **142**: 45—53
- McGurl B, Pearce G, Orozco-Cardenas M *et al.*, 1992. Structure, expression, and antisense inhibition of the systemin precursor gene [J]. *Science*, **255**: 1570—1573
- Megurl B, Orozco-Cardenas M, Pearce G *et al.*, 1994. Overexpression of the prosystemin gene in transgenic tomato plants generates a systemic signal that constitutively induces proteinase inhibitor synthesis [J]. *PNAS USA*, **91**: 9799—9802
- Meindl T, Boller T, Felix G, 1998. The plant wound hormone systemin binds with the N-Terminal part to its receptor but needs the C-Terminal part to activate it [J]. *Plant Cell*, **10**: 1561—1570
- Montoya T, Nomura T, Farrar K *et al.*, 2002. Cloning the tomato Curl3 gene highlights the putative dual role of the Leucine-Rich repeat receptor kinase tBRI1/SR160 in plant steroid hormone and peptide hormone signaling [J]. *Plant Cell*, **14**: 3163—3176
- Narvaez-Vasquez J, Pearce G, Orozco-Cardenas ML *et al.*, 1995. Autoradiographic and biochemical evidence for the systemic translocation of systemin in tomato plants [J]. *Planta*, **195**: 593—600
- Narvaez-Vasquez J, Ryan CA, 2004. The cellular localization of prosystemin: a functional role for phloem parenchyma in systemic wound signaling [J]. *Planta*, **218**: 360—369
- Narvaez-Vasquez J, Orozco-Cardenas ML, Ryan CA, 2007. Systemic wound signaling in tomato leaves is cooperatively regulated by systemin and hydroxyproline-rich glycopeptide signals [J]. *Plant Molecular Biol*, **65**: 711—718
- Nasrallah JB, 1997. Evolution of the Brassica self-incompatibility locus: A look into S-locus gene polymorphisms [J]. *PNAS USA*, **94**: 9516—9519

- Nasrallah JB, Kao TH, Chen CH *et al.*, 1987. Amino-acid sequence of glycoproteins encoded by three alleles of the S locus of *Brassica oleracea* [J]. *Nature*, **326**: 617—619
- Ni J, Clark SE, 2006. Evidence for functional conservation, sufficiency, and proteolytic processing of the CLAVATA3 CLE domain [J]. *Plant Physiol*, **140** (2): 726—733
- Ogamawa M, Shinohara H, Sakagami Y *et al.*, 2008. *Arabidopsis* CLV3 peptide directly binds CLV1 ectodomain [J]. *Science*, **319** (5861): 294
- Opsahl-Ferstad HG, Deunff EL, Dumas C *et al.*, 1997. ZmEsr, a novel endosperm-specific gene expressed in a restricted region around the maize embryo [J]. *The Plant J*, **12**: 235—246
- Orozco-Cardenas M, McGurl B, Ryan CA, 1993. Expression of an anti-sense prosystemin gene in tomato plants reduces resistance toward *Manduca sexta* larvae [J]. *PNAS USA*, **90**: 8273—8276
- Pearce G, Ryan CA, 2003. Systemic signaling in tomato plants for defense against herbivores [J]. *The J Biol Chem*, **278**: 30044—30050
- Pearce G, Strydom D, Johnson S *et al.*, 1991. A polypeptide from tomato leaves induces wound-inducible proteinase inhibitor proteins [J]. *Science*, **253**: 895—897
- Pearce G, Moura DS, Stratmann J *et al.*, 2001. Production of multiple plant hormones from a single polypeptide precursor [J]. *Nature*, **411**: 817—820
- Roj E, Sharma VK, Kovaleva V *et al.*, 2002. CLV3 is localized to the extracellular space, where it activates the *Arabidopsis* CLAVATA stem cell signaling pathway [J]. *Plant Cell*, **14**: 969—977
- Scheer JM, Clarence A, Ryan J, 2002. The systemin receptor SR160 from *Lycopersicon peruvianum* is a member of the LRR receptor kinase family [J]. *PNAS USA*, **99**: 9585—9590
- Scheer JM, Pearce G, Ryan CA, 2003. Generation of systemin signaling in tobacco by transformation with the tomato systemin receptor kinase gene [J]. *PNAS USA*, **100**: 10114—10117
- Schoof H, Lenhard M, Haecker A *et al.*, 2000. The stem cell population of *Arabidopsis* shoot meristems is maintained by a regulatory loop between the CLAVATA and WUSCHEL genes [J]. *Cell*, **100**: 635—644
- Schopfer CR, Nasrallah ME, Nasrallah JB, 1999. The male determinant of self-incompatibility in *Brassica* [J]. *Science*, **286**: 1697—1700
- Shiba H, Takayama S, Iwano M *et al.*, 2001. A pollen coat protein, SP11/SCR, determines the pollen S-specificity in the self-incompatibility of *Brassica* species [J]. *Plant Physiol*, **125**: 2095—2103
- Shimosato H, Yokota N, Shiba H *et al.*, 2007. Characterization of the SP11/SCR High-Affinity binding site involved in Self/Nonself recognition in *Brassica* Self-Incompatibility [J]. *The Plant Cell*, **19**: 107—117
- Shinohara H, Ogawa M, Sakagami Y *et al.*, 2007. Identification of ligand binding site of phyto-sulfokine receptor by On-column photoaffinity labeling [J]. *The J Biol Chem*, **282**: 124—131
- Stein JC, Howlett B, Boyes DC *et al.*, 1991. Molecular cloning of a putative receptor protein kinase gene encoded at the Self-Incompatibility locus of *Brassica oleracea* [J]. *PNAS USA*, **88**: 8816—8820
- Takasaki T, Hatakeyama K, Suzuki G *et al.*, 2000. The S receptor kinase determines self-incompatibility in *Brassica* stigma [J]. *Nature*, **403**: 913—916
- Takayama S, Isogai A, Tsukamoto C *et al.*, 1987. Sequences of S-glycoproteins, products of the *Brassica campestris* self-incompatibility locus [J]. *Nature*, **326**: 102—105
- Takayama S, Shimosato H, Shiba H *et al.*, 2001. Direct ligand-receptor complex interaction controls *Brassica* self-incompatibility [J]. *Nature*, **413**: 534—538
- Xu YY, Wang XM, Li J *et al.*, 2005. Activation of the WUS gene induces ectopic initiation of floral meristems on mature stem surface in *Arabidopsis thaliana* [J]. *Plant Mol Biol*, **57**: 773—784
- Yang H, Matsubayashi Y, Nakamura K *et al.*, 1999. *Oryza sativa* PSK gene encodes a precursor of phyto-sulfokine- α , a sulfated peptide growth factor found in plants [J]. *PNAS USA*, **96**: 13560—13565