

DOI: 10.3724/SP.J.1005.2008.01615

拟南芥 *Peptide5* 和 *Peptide6* 的表达谱分析

蒋细兵^{1,2}, 余迪求¹

1. 中国科学院西双版纳热带植物园昆明分部, 昆明 650223;
2. 中国科学院研究生院, 北京 100049

摘要: 通过对 5 个拟南芥(*Arabidopsis thaliana* L.) 预测性多肽进行 RT-PCR 分析, 在 mRNA 水平证实了 *Peptide5* 和 *Peptide6* 预测性多肽的真实性。表达谱分析表明: 两基因在不同的发育期和不同的组织普遍表达, 为组成型基因; 对 NaCl、聚乙二醇 4000(PEG4000)、茉莉酸甲酯(MeJA)、水杨酸(SA)、机械损伤和冷害做出基因转录水平的响应。启动子顺式作用元件分析提示, 拟南芥 *Peptide5* 基因可能参与了次生木质部的形成。

关键词: 预测性多肽基因; *Peptide5*; *Peptide6*; 表达谱; 顺式作用元件分析

Expression profile analysis of *Peptide5* and *Peptide6* in *Arabidopsis*

JIANG Xi-Bing^{1,2}, YU Di-Qiu¹

1. Kunming Section, Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Kunming 650223, China;
2. Graduate University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

Abstract: Two predicted peptide genes in *Arabidopsis thaliana* L., *Peptide5* and *Peptide6*, was confirmed by RT-PCR in mRNA level. The expression profile indicated that both genes were generally expressed at different developmental stages and tissues as constitutive gene expression, and they also responded to six treatments including NaCl, PEG, MeJA (methyl jasmonate), SA (salicylic acid), cold and wound in transcription level. Analysis of the promoter sequence suggests that *Peptide5* in *Arabidopsis* may contribute to the secondary xylem formation.

Keywords: predicted peptide gene; *Peptide5*; *Peptide6*; expression profile; cis-acting element analysis

大量动物研究表明, 多肽可能以其序列和翻译后修饰的多样性而成为动物胞间互作最为普遍的介质。一直以来, 亲脂性小分子化合物被认为是高等植物胞间互作的主要信号分子, 近来大量的研究已表明, 植物多肽参与了植物生长与发育等不同方面的调控, 包括植物防御、细胞增殖、分生组织调控、自交不亲和、组织脱落、豆科植物根瘤形成等过程。对其功能和作用方式较明确且被公认为植物多肽激素的有: 响应机械损伤并系统性诱导防御蛋白基因转录的系统素(Systemin), 包括番茄系统素(TomSys)

和富含羟脯氨酸糖肽(HypSys, hydroxyproline-rich glycopeptides)^[1~3]; 使看护培养的分子原理得以解释并参与细胞增殖的植物硫肽激素(PSK)^[4]; 由花粉绒毡层分泌并随花粉的发育沉积于花粉鞘, 与柱头乳突细胞分泌的 SLG/SRK 受体复合物相互识别, 产生孢子体自交不亲和反应的 SCR/SP11^[5~7]; 通过直接与 CLV1 的胞外域结合, 以配基—受体形式发挥功能^[8], 参与茎分生组织干细胞分生与分裂平衡维持的 CLV3^[9]。目前, 植物多肽功能研究主要集中在发育等过程, 对其响应环境因子并未见报道。而本文研

收稿日期: 2008-04-08; 修回日期: 2008-06-06

基金项目: 中国科学院“百人计划”择优资助项目[Supported by “Hundred talents” Program of the Chinese Academy of Sciences]

作者简介: 蒋细兵(1982-), 男, 硕士研究生, 专业方向: 植物基因功能分析。E-mail: wrkyprotein@yahoo.com

通讯作者: 余迪求(1964-), 男, 研究员, 研究方向: 植物功能基因分析、植物抗逆信号传导及分子生物学。E-mail: ydq@xtbg.ac.cn

究结果提示,植物多肽可能普遍参与了植物不同阶段的发育,并对环境因子的改变做出转录水平的响应。

利用生物信息学方法进行全基因组搜索,研究人员发现拟南芥基因组内存在大量的预测性多肽^[10],但这些多肽存在的真实性和相应的分子生物学功能仍然需要大量的研究工作来验证和解析。本实验基于 RT-PCR 技术,从 mRNA 水平检测该数据库内的 5 个预测性多肽,并对验证的多肽进行表达谱分析。表达谱借助 Bio1D 软件进行象素化处理,获得对应的 mRNA 相对表达量柱状图。启动子顺式元件分析提示 *Peptide5* 可能参与了次生木质部的形成。这些研究结果,将为今后该基因的功能研究提供重要参考。

1 材料和方法

1.1 材料

实验使用的拟南芥为野生哥伦比亚生态型 (*Arabidopsis thaliana* L., Col.), 生长条件为温度 22℃, 相对湿度 50%, 光照周期 10 光/14 暗(光照时间 8:30~18:30)。用于处理的材料为 3 w 苗龄,除 4℃ 冷害处理则采用全光照,其他均保持原光照周期。

RNA 提取试剂盒和 DNase 由天根生化科技有限公司提供(货号 DP402 和 RT411), 反转录试剂盒和 PCR 聚合酶采用 MBI 公司产品(货号 1632), 引物

由上海生物工程有限公司合成, PCR 仪器型号为 PTC-100, 凝胶成像系统为 Vilber Lourmat。

本文研究的 5 个预测性多肽均位于拟南芥 1 号染色体, 来自 Lease 和 Walker 于 2006 年建立的数据库 (<http://peptidome.missouri.edu/>)^[10], 基本信息见表 1。

1.2 方法

总 RNA 提取采用柱型硅胶吸附法提取, 并进行 DNase 消化。反转录采用 Oligo-d(T)₁₈ 反转录 1 μg 总 RNA, 1 μL 反转录产物用作 PCR 模板, 反转录产物-80℃ 保存(具体操作步骤请参考试剂盒手册)。

为了保证实验结果的可靠性, 每组反应均配有阳性对照和阴性对照, 分别以拟南芥基因组 DNA 和 ddH₂O 为模板。只有目的 PCR 产物与阳性对照位置一致且阴性对照无产物; 或目的 PCR 无产物且阴性和阳性均正常, 才认可 PCR 结果。*Actin2* 作为内标基因; PCR 循环数基于预实验, 选择适宜的次数; 每组 RT-PCR 重复 3 次以上。

PCR 体系(30 μL): *Taq* buffer (10 ×) 3 μL; MgCl₂ (25 mmol/L) 2 μL; dNTP (2.5 mmol/L each) 2 μL; 正向和反向引物(0.1 μg/μL)各 2 μL(引物序列见表 2); *Taq* 聚合酶(5 U/μL) 0.25 μL; 模板 1 μL, 水补齐至 30 μL。PCR 循环程序: 95℃, 5 min (95℃, 45 s, T_m, 45 s, 72℃, 30 s) × n, 72℃, 5 min (T_m 表示复性温度, n 表示循环数, 见表 2)。

表 1 本文多肽的基本信息(前原蛋白的下划线, 标示预测的信号肽)

Table 1 The basic information of the five predicted peptides (predicted N-terminal signal sequences are underlined for prepro-protein)

简称 Abbreviation	检索名 Name	基因序列 Gene sequence	前原蛋白 Preproprotein
Peptide1	ath_mu_ch_22top	ATGAGTCAAAGGAATTCACAGTGGAACTATCTCAAGAA A TGATCATTTGGCTTCTTATTGTTTCATCTCCATCATTGGCTG ; ATCATTCTGGTTCAAGAGGTCAAATTATATACATAAC ; GATCTAAGAAGTATAGTGATGCAATTAA	<u>MSQRNSQWNYLKNMIIGF</u> L FISIIGWIIIVQEVKLYIHNC ; KKYSVVN
Peptide2	ath_mu_ch_48top	ATGCTATTGTTGACTAGATATAAATTTGGTGTGTGCAGT A TACACAACCTTTTATTCGTATACACACTCTGGTTTTTGAAC G AAATATCAGAATCCTTATATCATACTAAAAATTATGCATA A TCATCAAATAAATAAGTATATTAAGATTATTAA	<u>MLLLTRYKFGVCSDTQLLI</u> V <u>YTLWFLKEISESLYHTKIM</u> N HQINKYIKIY
Peptide3	ath_mu_ch_138top	ATGCTTATCAGTATCAGCCCACTGATATTTGTGATACCA T ATCATCTGACGTGGCTTCTTCTGATTGGTTACATTGAC A AAGCAAAAAATATTATATATATTTATTAA	<u>MLISISPLIFVIPVSSDVASS</u> I WLHLTKAKNIYYIY
Peptide4	ath_mu_ch_163top	ATGTTTTTTGCATTTTTGGTTGTTATATGTTGGCAGCATG ; AGCAGCCAACGAGTTATGTGTAGATGCTGGTTCAACCA C TCGACCTATATGGGTTATAGTTATACGAGTTGTTGA	<u>MFFAFLVVICWQHAAANE</u> C VDAGSTNSTYMGYSYTSC
Peptide5	ath_mu_ch_372top	ATGTCGTTAATGTTGTCTTTTTTCTTTCACTTCCGTCTG T TTTTTGTGGTATTGGTTAATTCGAAAAGATTCGGAACC A TTGGCCGGCAAAAAAGTTATCCAAATGA	<u>MSLMLSFFLSLPSVFFVVL</u> N SKRFGTYWPAKKLSK

表 2 RT-PCR 使用的引物、复性温度和循环数

Table 2 Primer sequence, annealing temperature, and cycles used in RT-PCR

引物名称 Primer name	引物序列 Primer sequence (5' 3')	复性温度 Tm (°C)	循环数 Cycles
Actin2	ATTCAGATGCCCAGAAGTCTTGT GAAACATTTTCTGTGAACGATTCC	63.4	23
Peptide2	TCTATAGAAAAACGGGTGGGA TCAAGTCTCGTTTTGTTTTAATTGA	60.4	44
Peptide3	CTTTGTCAATAGTTGCTAACATGCT TATATGCAGATCCACACGCA	60.5	44
Peptide5	ATATGCTTATCAGTATCAGCCCA AGGTGATACTCACAAAATATCATCAA	59.6	39
Peptide6	ACTGACAAAATCTGACTTGGCTT TTGAACCATAAATTCGGTCAA	60.0	39
Peptide12	TTACTGCCAGCATTATCAGAAGA TGACACGTGTAATTCTTCTTTTTTGT	60.8	44

象素化做柱状图: 采用胶浓度为 2.0% 的 agarose 胶分离 PCR 产物, 利用 Bio1D 软件对 Vilber lourmat 凝胶成像系统收集目的条带, 进行亮度总象素转换; 将目标基因的不同时间点 PCR 产物分别与其对应 *Actin2* 相除, 获得该处理组某时间点 mRNA 相对表达量, 并制作对应样品的 mRNA 相对表达量柱状图。

2 结果与分析

2.1 *Peptide5* 和 *Peptide6* 为组成型表达

正常条件生长的野生型拟南芥(Col.), 分别在其营养生长期(3 d、2 w 和 3 w)和生殖生长期(5 w)的不同器官(根、莲座叶、茎生叶、花分生组织和花)进行取材, 获得 *Peptide5* 和 *Peptide6* 相应的表达谱。*Peptide5* 和 *Peptide6* 在营养生长期的第 3 d、2 w 和 3 w, 以及生殖生长期(5 w)的根、莲座叶、茎生叶、花分生组织和花器官都有表达(图 1); 尽管在 2 w 时, *Peptide5* 表达很弱, 但仍有明显可见的扩增条带。随着发育的进行(3 d ~ 5 w), *Peptide5* 和 *Peptide6* 的表达总体呈现上升的趋势, 并在花分生组织和花器官中表达最高。基于 *Peptide5* 和 *Peptide6* 在不同的发育期和不同的器官均有表达的结果, 认为 *Peptide5* 和 *Peptide6* 基因的表达模式为组成型表达。

2.2 *Peptide5* 和 *Peptide6* 对 NaCl 和 PEG 的响应

PEG4000(10%)采用根灌, NaCl(300 mmol/L)采用活体原位全株喷施, 分别处理野生型拟南芥(3 w)1 h、6 h 和 24 h; PCR 扩增对应的总 RNA 反转录产物, 获得 *Peptide5* 和 *Peptide6* 对 NaCl 和 PEG 响应的表达谱。对于 NaCl 的响应, *Peptide5* 在“1 h”上升至最高, 随后相对表达量维持在较对照为 2 倍的水平; *Peptide6* 同样在“1 h”上升到最高的相对表达水平, 随后降至对照的一半水平, 到“24 h”达到

近最高表达水平的状态(图 2, A)。对于 PEG 的响应, *Peptide5* 和 *Peptide6* 均受 PEG 强烈诱导, 相对表达量最高的均为对照的 4 倍左右, 变化趋势基本一致; 只是 *Peptide5* 的相对最高表达量出现在“6 h”, 而 *Peptide6* 出现在“1 h”(图 2, A)。

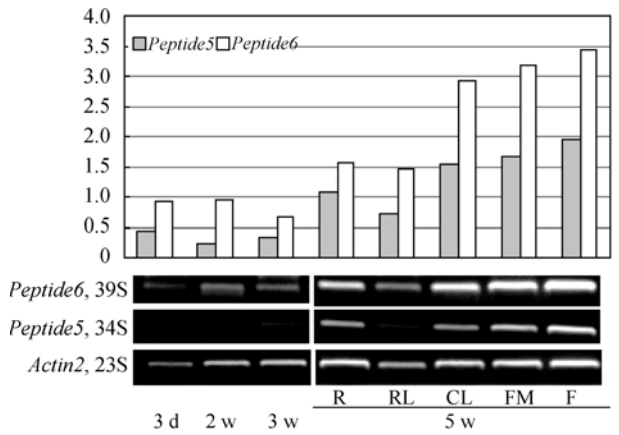


图 1 *Peptide5* 和 *Peptide6* 在不同发育期和组织的表达谱 R: 根; RL: 莲座叶; CL: 茎生叶; FM: 花分生组织; F: 花。图中“S”表示循环数, 下同。

Fig. 1 Expression profile of *Peptide5* and *Peptide6* at different developmental stages and tissues

R: Root; RL: Rosette leaf; CL: Cauline leaf; FM: Floral meristems; F: Flower. “S” means cycles and same meaning for the following figures.

2.3 *Peptide5* 和 *Peptide6* 对 MeJA 和 SA 的响应

水杨酸(SA, 2 mmol/L)、茉莉酸甲酯(MeJA, 100 μmol/L)采用活体原位全株喷施, 分别处理野生型拟南芥(3 w)1 h、6 h 和 24 h; PCR 扩增对应的总 RNA 反转录产物, 获得 *Peptide5* 和 *Peptide6* 对 SA 和 MeJA 响应的表达谱。响应茉莉酸甲酯处理, *Peptide5* 和 *Peptide6* 的相对表达量呈上升的趋势, 分别在“1 h”和“6 h”达到峰值, 并同时在“24 h”降低。但当 *Peptide5* 仍维持较对照 2 倍多的表达水平时,

Peptide6 的表达量已较对照下降了 30% 左右(图 2, B)。在响应水杨酸时, *Peptide5* 和 *Peptide6* 首先出现降低的趋势, 均在“1 h”的表达量较对照降低了 1 倍左右; 并在“6 h”显著升高, 表达量分别为对照的 2 倍多和近 3 倍; 在出现峰值后的“24 h”, *Peptide5* 相对对照表达量虽有所下降, 但仍维持在 2 倍的水平, 而 *Peptide6* 此时基本无表达(图 2, B)。

2.4 *Peptide5* 和 *Peptide6* 对机械损伤和冷害的响应

机械损伤(Scissor)采用灭菌小剪刀, 对叶面进行不伤主叶脉的模拟机械损伤; 冷害在 4 °C 环境中

进行。两处理分别在 1 h、6 h 和 24 h 取材, 总 RNA 经反转录后进行 PCR, 获得 *Peptide5* 和 *Peptide6* 对机械损伤和冷害响应的表达谱。模拟机械损伤诱导 *Peptide5* 和 *Peptide6* 持续增加表达量, 高峰期均出现在“6 h”; 随后二者在“24 h”出现不同程度的降低, 但仍维持在相对对照 2 倍的水平(图 2, C)。冷害诱导 *Peptide5* 持续增强表达, 并在“24 h”达到峰值, 相对表达量为对照的近 3 倍; *Peptide6* 在“6 h”前持续降低, 并在“24 h”突然增加, 相对表达量为“6 h”的 2 倍多, 并高出对照 40% 左右。

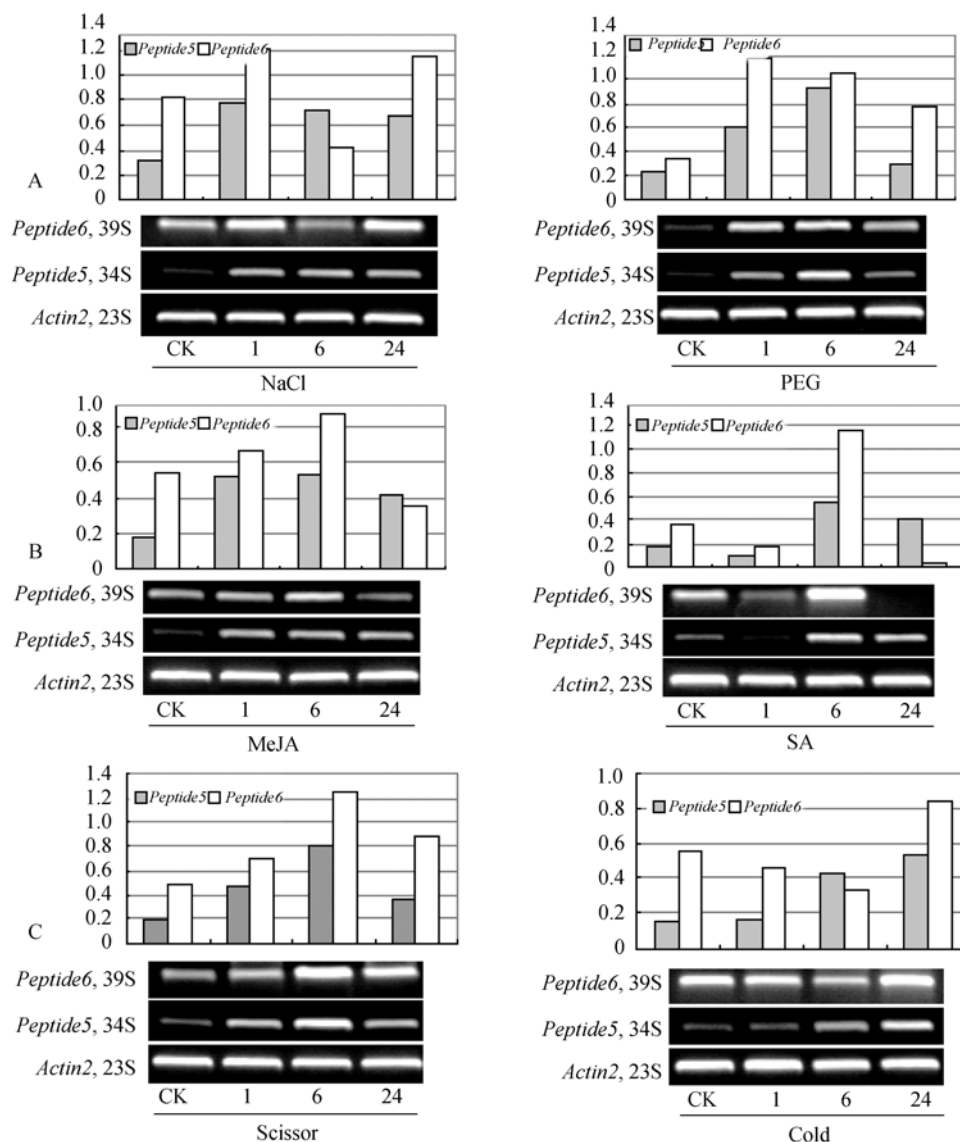


图 2 *Peptide5* 和 *Peptide6* 对 6 种逆境因子响应的表达谱

A: *Peptide5* 和 *Peptide6* 对 NaCl 和 PEG 响应的表达谱; B: *Peptide5* 和 *Peptide6* 对 MeJA 和 SA 响应的表达谱; C: *Peptide5* 和 *Peptide6* 对机械损伤(Scissor)和冷害(Cold)响应的表达谱。

Fig. 2 Expression profile of *Petide5* and *Peptide6* in response to 6 stress factors

A: Expression profile of *Petide5* and *Peptide6* in response to NaCl and PEG treatments; B: Expression profile of *Petide5* and *Peptide6* in response to MeJA and SA treatments; C: Expression profile of *Petide5* and *Peptide6* in response to wound and cold treatments.

2.5 *Peptide5* 启动子序列分析

基于对 *CLE40*、*CLE19* 和 *CLV3* 的启动子进行顺式元件分析, 认为顺式作用元件 WUSATAg(TTAATGG)^[11]对 *CLV3* 功能具有重要的作用^[12]。对 *Peptide5* 上游 1.5 kb 碱基序列, 分析该基因的启动子顺式作用元件发现, 在 *Peptide5* 启动子序列具有 1 个 WUSATAg(<http://www.dna.affrc.go.jp/PLACE/signalscan.html>); 同时包含 1 个 XYLAT(ACAAAGAA), 该顺式作用元件参与了拟南芥次生木质部形成^[13](图 3); 另外普遍存在着大量的 WRKY 蛋白识别的 W-box 以及与发育相关蛋白识别的元件。

3 讨论

对 5 个预测性多肽进行了 RT-PCR 水平的验证, 除了 *Peptide5* 和 *Peptide6* 有表达且丰度很低外, 其他 3 个均未检测到信号, 可能由于丰度极低或者并

没有表达的缘故。低丰度表达可能意味着, 其分子生物学功能, 可能类似于系统素通过激活周边维管组织的茉莉酸合成实现系统性防御反应的作用方式, 是通过影响特定基因的转录水平或蛋白积累实现的。*Peptide5* 和 *Peptide6* 在植物的不同发育期和生殖生长期的不同组织的 RT-PCR 表达谱显示, 2 个组成型基因可能直接或间接地参与环境因子的响应过程。

Peptide5 和 *Peptide6* 在“1 h”, 对 NaCl 和 PEG 的响应表达谱的变化趋势一致, 均呈上升趋势; 该结果显示盐害早期首先表现为对水势变化的响应, 随后凸现盐离子效应, 这也得到相关文献结果的支持^[14]。对 NaCl 和冷害的响应中, *Peptide5* 的表达量变化情况都是较对照明显地增强, 暗示 *Peptide5* 在这 2 种逆境中的响应功能类似。另外, *Peptide5* 和 *Peptide6* 对 MeJA 和 SA 响应中, 相对响应 MeJA 的先升高后回落的变化趋势, 在响应水杨酸(SA)时,

```

-1478 CGACATGTACCTCACTAAGTTTTCTAATTATATACTTCTATCTTCGAGCATAATTGGGAA
-1418 TTTTGTGGCCACTAATATCGCAAAGAAATGTGTACTATTATATTTGATGTGAGGACTG
-1358 AAATTACAAAATTTATTGAATACTAACAGATTATGATAATAATTACCACTAAAAATCTTT
-1298 GATTTTCTTTTATATTTTAATCTTAAATAATGGATGGATCAAAAGTTCAAAACACTA
-1238 AACTATAGTACAACATTACTCACGGATTCTATATCACAGCATAAACTTCACATAATTA
-1178 AAAAAGGTTTACATCTCTCGCGAAATCTTAGCATATGATTGATTCTTCATCCACCAAG
-1118 TAAGTTATTAATTTTAGGTTAAACAAAATTCAAAACTTTCTTAAGAATTTTGTGGGTTA
-1058 TATATACTTCCAGCCTGAATAAAGGTTGAGTAACCTGGTAAATCTTGATCTCCATTATAG
-998 TTCTAATTTTGCTTTCTGTTTTTAATTTAAATTTTGGATCAATAAGAAGAGACATGCATG
-938 TGTTCCTGCAAACTCCGCGCAACATCGAAACTTCTCTCTTATTATTCAACATAGATG
-878 TAGGGAAGAGATAATTACTGTTAGTTTATTCTAATTTACTAGAGGAAAAAGGATTTAG
-818 GGAGAAAAGGTAAATTAATATTCATATTTCTTCTTAGATAGATCAACCACTGACAAAT
-758 ACAAAGAAGCCACTAATAAATATGCACGATGACTATTTCTAAATCAAACGTCATATTT
-698 GATTCAGATTCGAGAAATGACTGGGAAAAAGAAACACTTTTGAACAAGATAGACTAATC
-638 ATAATCAGGTGAGATTTGTGACTTTCACAATAATTTCTCCATCTTAATTGTTCCGATCT
-578 TCATTGGATCCCTTTTACACTTTTTTTTTTTTCTTTCATTGGATCCATCTAGTTGCAC
-518 TACTTATATATGTGGTATATATAAACTTTAATTTTGAAGTGAATAAATTTAGAGTGAT
-458 ATCATTTAGCCCCCGATGGAGGATTGAATTGTCTCGAACTAATGCGTAATGCAACACTA
-398 TGGTTTTGAATAGTGAATAGGAAGATGCGAATAAAAAATAGAAACGTATAAACGAAAAC
-338 AATAGTGATGTAATTAGGTGAAACCGTGAAGTGCGCAACGAATCATTAGCATATAAGA
-278 AGAAGATTGTGTCCACCCTGAGTTAGATACGAATACTTTATGTGTGAAATCTAATTGTTT
-218 ACGATTGACTCTTCAGAGTTTAAAGGCTGGCTAACAAAGTTAAGCTGCGTTTTAGGGTT
-158 TGGGCAATAAATTCAGCAATGAACCGGTTTAATGGCATTAAATAGCCCATAGTGAATGT
-98 TGCAATCAAGAAATAGTTATAAAACCATGTACATGGGTGATATTTTAGATTATCACAAAG
-38 TACAAAAATTATTTTATATTAGTAAAGCAATTAGAATATGCTTATCAGTATCAGCCCAC

```

图 3 *Peptide5* 启动子序列

框内示 TATA box 和起始密码子, 并令起始密码子的 A 为“+1”; CAAT box 加下划线; 顺式作用元件 WUSATAg 用阴影表示, XYLAT 以下划线加阴影表示。

Fig. 3 DNA sequences of *Peptide5* promoter

TATA box and initiation codon are framed, and A of the initiation codon is “+1”. Cis-acting element of WUSATAg and XYLAT are both in gray blackground. XYLAT is underlined.

呈现出先降低后显著升高再回落的变化态势;该结果与普遍认为的“茉莉酸防御途径和水杨酸防御途径拮抗”的观点基本吻合^[15]。而 *Peptide5* 和 *Peptide6* 对 MeJA 和机械损伤的响应中, MeJA 与机械损伤表达谱的变化趋势基本一致。启动子序列分析结果预示着, 拟南芥 *Peptide5* 可能参与了次生木质部的形成;而拟南芥是研究木质形成 (wood formation) 的模式植物之一^[16], 这将为 *Peptide5* 功能研究指明了一个方向。

尽管在 mRNA 水平证实了 2 个预测性多肽基因为组成型表达基因, 并获得了包括植物激素和环境因子在内的 6 个处理的表达谱;但对其在不同处理中牵涉的信号途径和发挥的功能以及如何行使该功能, 仍需通过转基因植株进行大量的研究进行验证与阐述。

参考文献(References):

- [1] Pearce G, Strydom D, Johnson S, Ryan CA. A polypeptide from tomato leaves induces wound-inducible proteinase inhibitor proteins. *Science*, 1991, 253(5022): 895–897. [\[DOI\]](#)
- [2] Pearce G, Moura DS, Stratmann J, Ryan CA. Production of multiple plant hormones from a single polypeptide precursor. *Nature*, 2001, 411(6839): 817–820. [\[DOI\]](#)
- [3] Pearce G, Ryan CA. Systemic signaling in tomato plants for defense against herbivores. Isolation and characterization of three novel defense-signaling glycopeptide hormones coded in a single precursor gene. *J Biol Chem*, 2003, 278(32): 30044–30050. [\[DOI\]](#)
- [4] Matsubayashi Y, Sakagami Y. Phytosulfokine, sulfated peptides that induce the proliferation of single mesophyll cells of *Asparagus officinalis* L. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1996, 93(15): 7623–7627. [\[DOI\]](#)
- [5] Schopfer CR, Nasrallah ME, Nasrallah JB. The male determinant of self-incompatibility in *Brassica*. *Science*, 1999, 286(5445): 1697–1700. [\[DOI\]](#)
- [6] Shiba H, Takayama S, Iwano M, Shimosato H, Funato M, Nakagawa T, Che FS, Suzuki G, Watanabe M, Hinata K, Isogai A. A pollen coat protein, SP11/SCR, determines the pollen S-specificity in the self-incompatibility of *Brassica* species. *Plant Physiol*, 2001, 125(4): 2095–2103. [\[DOI\]](#)
- [7] Takasaki T, Hatakeyama K, Suzuki G, Watanabe M, Isogai A, Hinata K. The S receptor kinase determines self-incompatibility in *Brassica* stigma. *Nature*, 2000, 403(6722): 913–916. [\[DOI\]](#)
- [8] Ogawa M, Shinohara H, Sakagami Y, Matsubayashi Y. *Arabidopsis* CLV3 peptide directly binds CLV1 ectodomain. *Science*, 2008, 319(5861): 294–last page.
- [9] Schoof H, Lenhard M, Haecker A, Mayer KF, Jürgens G, Laux T. The stem cell population of *Arabidopsis* shoot meristems is maintained by a regulatory loop between the CLAVATA and WUSCHEL genes. *Cell*, 2000, 100(6): 635–644. [\[DOI\]](#)
- [10] Lease KA, Walker JC. The *Arabidopsis* unannotated secreted peptide database, a resource for plant peptidomics. *Plant Physiol*, 2006, 142(3): 831–838. [\[DOI\]](#)
- [11] Lohmann JU, Hong RL, Hobe M, Busch MA, Parcy F, Simon R, Weigel D. A molecular link between stem cell regulation and floral patterning in *Arabidopsis*. *Cell*, 2001, 105(6): 793–803. [\[DOI\]](#)
- [12] JIANG Xi-Bing, YU Di-Qiu. Peptide hormones in plants. *Acta Botanica Yun-nanica*, 2008, 30(3): 333–339.
蒋细兵, 余迪求. 植物多肽激素研究概况. 云南植物研究, 2008, 30(3): 333–339.
- [13] Ko JH, Beers EP, Han KH. Global comparative transcriptome analysis identifies gene network regulating secondary xylem development in *Arabidopsis thaliana*. *Mol Genet Genomics*, 2006, 276(6): 517–531. [\[DOI\]](#)
- [14] Munns R. Comparative physiology of salt and water stress. *Plant Cell Environ*, 2002, 25(2): 239–250. [\[DOI\]](#)
- [15] Koornneef A, Pieterse CM. Cross talk in defense signaling. *Plant Physiol*, 2008, 146(3): 839–844. [\[DOI\]](#)
- [16] Chaffey N, Cholewa E, Regan S, Regan S, Sundberg B. Secondary xylem development in *Arabidopsis*: a model for wood formation. *Physiol Plant*, 2002, 114(4): 594–600. [\[DOI\]](#)