# مکانیسم الگودهی مریستم ساقه

**طاهره میراخورلی (نویسنده مسئول) [۱*] و فاطمه پژم [۲]**

۱*- دانشجوی دکتری، گروه زیست‌شناسی، دانشکده کشاورزی، واحد گرمسار، دانشگاه آزاد اسلامی، گرمسار، ایران،
t_mirakhorli@yahoo.com

۲- دانشجوی دکتری، گروه زیست‌شناسی، دانشکده کشاورزی، واحد گرمسار، دانشگاه آزاد اسلامی، گرمسار، ایران،pezhamf@gmail.com

تاریخ دریافت: تیر ۱۳۹۶ تاریخ پذیرش: شهریور ۱۳۹۶

# The mechanisms of shoot meristem patterning

***Tahereh Mirakhorli (Corresponding author)[1*] and Fatemeh Pezham[2]***

*1*- Ph.D Student, Biology Department, Agriculture college, Garmsar Branch, Islamic Azad University, Garmsar, Iran, t_mirakhorli@yahoo.com*

*2- Ph.D Student, Biology Department, Agriculture college, Garmsar Branch, Islamic Azad University, Garmsar, Iran, pezhamf@gmail.com*

*Received: July 2017 Accepted: August 2017*

**چکیده**

گیاهان به طور پیوسته از سلول‌های بنیادی (SC) فعال تعبیه شده در بافت‌های تخصصی به نام مریستم که در نقاط رو به رشد ساقه و ریشه قرار دارد، توسعه می‌یابند. بافت‌های مریستمی از مجموعه سلول‌های جنینی ساخته شده‌اند که تکثیرشان سریع است. چون تمایز یابی در مرحله طویل شدن سلول رخ می‌دهد، سلول‌های مریستمی همواره به حالت مریستمی باقی می‌مانند و رشد نامحدود گیاهان آوندی را سبب می‌شوند. سلول‌های بنیادی از زمان ساخته شدن تا هدایت به سمت تمایز درون مریستم راسی ساقه تحت تأثیر حضور ساب دومین‌های متفاوتی می‌باشند. این دومین‌ها به شکل تنظیم کننده شبکه سیگنالینگ فیتو هورمونی و لوپ های نسخه برداری در ارتباطات درون سلولی ظاهر می‌شوند. در این مقاله مروری، هدف ما به طور خلاصه بررسی مکانیسمهای اساسی موجود در مریستم راسی ساقه و توالی ملکولی که در طول حیات سلول‌های ساقه از زمان تولد تا تمایز اتفاق می افتد می‌باشد.

**کلمات کلیدی**: فیتوهورمون، مریستم راسی، هومودومین



**Abstract**

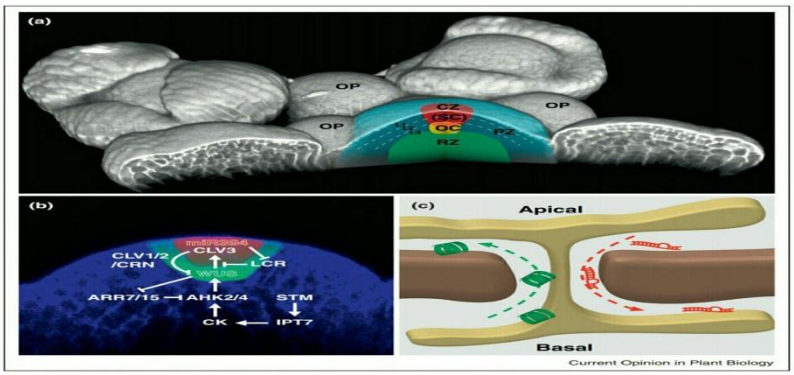
Plants develop postembryonically from pools of continuously active stem cells embedded in specialized tissues called meristems, which are located at the growing points of shoot and root. How these stem cells are established, maintained and guided towards differentiation within the highly dynamic shoot apical meristem is only beginning to emerge. At the core of the complex regulatory system are spatially distinct subdomains within the shoot apex, in which cells carry out defined functions, despite highly similar phenotypes. Spatial and temporal control of these domains appears to rely on an elaborate network of phytohormone signaling, transcriptional loops and intercellular trafficking of key regulators. In this review, we aim at summarizing and connecting the mechanisms underlying the spatial organization of the shoot apical meristem and the sequence of molecular events occurring during the life of a shoot cell, from its birth towards its differentiation.

**Keywords:** Apical meristem, Homeodomain, Phytohormone

فصلنامه زیست شناسی سلولی و مولکولی گیاهی
سال ۱۳۹۶، دوره ۱۲، شماره ۲، صص ۴۷-۴۱

## مقدمه و کلیات

گیاهان به عنوان موجودات ثابت (حرکت نمی‌کنند)، نیاز به مقابله باتغییرات شدید شرایط محیطی در طول روز یا در طول فصل دارند، تا برنامه رشدی خود را بر این اساس انطباق دهند. این رشد غیرقابل برگشت در بخشی از سلول‌های ساقه انجام می‌شوند که به نام مریستم ها معروفند. همانند بیشتر گیاهان، گونه *Arabidopsis thaliana* دارای دو نوع مریستم اولیه می‌باشد، مریستم انتهایی ساقه (SAM) و مریستم انتهایی ریشه (RAM)، که به ترتیب در نوک ساقه و ریشه قرار دارند. تولید سلول‌های ساقه در طی امبریوژنز زودرس آغاز می‌شود و تولید سلول‌ها به طور مداوم در طول مرحله بعد جنینی نیز ادامه می‌یابد. در منطقه گنبدی شکل SAM، SCs در منطقه مرکزی (CZ) در سه لایه سلولی متمایز شبه سلولی یافت می‌شود (L1–L3)، که به ترتیب باعث ایجاد اپیدرم، بافت‌های زمینه‌ای و آوندی می‌شود (شکل ۱a). همانطور که سلول‌های ساقه در CZ تقسیم می‌شوند، بخشی از نسل آنها به منطقه جانبی (PZ) و بیشتر به سمت پریموردیوم ها و یا به طور کلی به OC یا منطقه ریشه (RZ)، جایی که سلول‌های بنیادی متفاوت را می‌پذیرند ادامه می‌یابند (شکل ۱a). علاوه بر این، از آنجایی که سلول‌های گیاهی به دلیل دیواره‌های سفت و سخت خود نمی‌توانند به طور فعال مهاجرت کنند، سلول‌ها به طور انحصاری از بافت‌های مشتق شده از تقسیم سلولی جایگزین شده‌اند که به مریستم ها و پریموردیم ها محدود شده‌اند. بدین ترتیب، سرنوشت سلول برای موقعیت فعلی، به طور مداوم نیاز به تنظیم دارد، گاهی اوقات در نتیجه چندین سوئیچ، سلول‌ها ترکیب شده و یک اندام به وجود می‌آید، وتمایز انتهایی که در بسیاری از موارد شامل گسترش سلولی است انجام می‌گیرد. چنین روند تنظیم غیر قابل برگشت نیاز به یک سیستم دقیق ارتباطی بین دامنه‌های عملکردی مختلف SAM به منظور هماهنگ سازی تکثیر سلول‌های بنیادی در مرکز باتمایز و تشکیل اندام در حاشیه که این توازن سلول‌های بنیادی پیچیده‌ای دارد. اینکه چگونه زیر دامنه‌های SAM ایجاد شده‌اند و با وجود ماهیت بسیار پویایی این بافت، در طول زندگی گیاهی پایدار نگه داشته شده‌اند، در بسیاری از آزمایشگاه‌ها در دهه‌های گذشته مورد توجه بوده و تعداد قابل توجهی مکانیسم مولکولی و سلولی کشف شده‌اند. در این بررسی ما قصد داریم پیشرفت‌های اخیر در درک چگونگی ارتباطات بین سلولی، سیگنال‌های هورمونی وشبکه های رونویسی که به شکل گیری و نگهداری حوزه‌های مختلف SAM آرابیدوپسیس عمل می‌کنند، بپردازیم.




اتصال C) به بافت‌های نزدیک WUS حرکت سیمپلاستی b) نمایش شماتیک رأس ساقه آرابیدوپسیس a) شکل ۱: سیمپلاستی سلول‌های مجاور

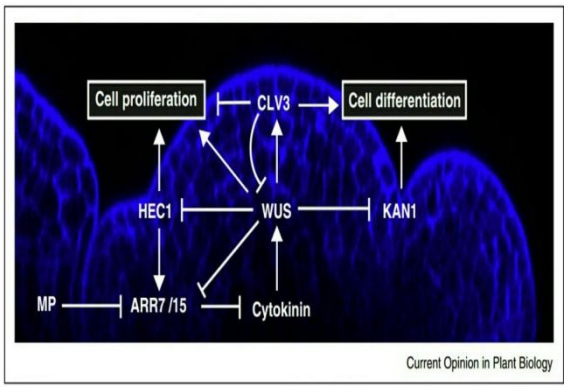
**Fig.1. (a) Schematic representation of an Arabidopsis inflorescence apex. (b) WUS symplastically moves to the nearby tissues (c) symplastically connect**

**ایجاد مرکز سازماندهی:** OC توسط بیان فاکتور رونویسی (WUSCHEL (WUS)) (TF، مشخص می‌شود که برای تمامیت SAM ضروری است، و از دست دادن عملکرد WUS منجر به تخلیه SC و تمایز SAM می‌شود (Laux *et al*, 1995). در حال حاضر بیان WUS در مرحله ۱۶ سلولی جنین آرابیدوپسیس، قبل از بیان مارکرهای سلولی ساقه CLAVATA3 (CLV3) قابل تشخیص است که نشان می‌دهد فعالیت WUS و ایجاد OC برای تنظیم سلولهای ساقه ضروری هستند (Mayer *et al*, 1998., Fletcher *et al*, 1999). در این راستا مطالعات تخریبی لیزر در گوجه فرنگی نشان داده است که WUS، ۲۴ ساعت پس از تخریب CZ و OC و قبل از تشکیل سیستم جدید سلول‌های ساقه، در PZ دوباره فعال شده است (Reinhardt *et al*, 2003). همچنین Gallois و همکاران (۲۰۰۴) نشان دادند که القاء نابجای WUS در ریشه برای تشکیل پایدار بافتهای ساقه کافی می‌باشد. این مطالعات نقش برجسته WUS را در تنظیم سیستم سلول‌های بنیادی ساقه و تمایز سلولهای ساقه نشان می‌دهد. بیان WUS در OC تنظیم می‌شود، که به طور فعال نیاز به تنظیم مداوم جهت تعادل تعداد SC و میزان گسترش آن دارد. مشخص است که WUS به صورت موازی با فاکتورهای رونویسی مریستمی ساقه عمل می‌کند، که بیوسنتز سیتوکینین (CK) با فعال شدن ژن OPENTENYLTRANSFERASE7 (IPT7) تحریک می‌شود (Yanai *et al*, 2005., Jasinski *et al*, 2005). سیتوکینین نه تنها از تمایز ممانعت نمی‌کند بلکه یک محیط مناسب برای ترمیم و نگهداری سلول‌های ساقه ایجاد می‌کند، وهمچنین به طور مستقیم به عملکرد WUS مرتبط می‌باشد (Clark *et al*, 1993., Gordon *et al*, 2009).

**کنترل سلول‌های ساقه: ارتباط بین OC و CZ:** برای کنترل دائمی گسترش SC توسط WUS، OC و CZ از طریق ارتباطات بین سلولی دو جهته به شدت به هم متصل می‌شوند. در هسته این سیستم یک حلقه فیدبک منفی شامل WUS و ژنهای CLAVATA است (شکل ۱b). هنگامی که این ترکیبات در OC تولید می‌شوند، پروتئین WUS برای فعال کردن سلول‌های ساقه به CZ حرکت می‌کند (Yadav *et al*, 2011., Daum *et al*, 2014). عدم وجود WUS در SC یا به وسیله محلول شدن پروتئین در OC یا توسط کاهش خاصی در CZ، منجر به از دست دادن SC شده و ارتباط عملکردی تحرک WUS را نشان می‌دهد (Yadav *et al*, 2011., Daum *et al*, 2014). سلول‌های ساقه به نوبه خود پپتید CLV3 را تولید و ترشح می‌کنند، به این ترتیب سیگنالینگ به OC برای سرکوب بیان WUS از طریق مسیر انتقال سیگنال از جمله گیرنده‌های LRR CLV1 / CLV2 / CORYNE عمل می‌کند (Fletcher *et al*, 1999., Schoof *et al*, 2000). علاوه بر مسیر کانال WUS / CLV3،RNA های غیر سلولی به طور خودکار در SAM عمل می‌کنند. Naeureh و همکاران (۲۰۱۳) نشان دادند که miR394، تنها در L1 بیان شده است. از مشاهدات چندگانه تنظیم کننده‌های درون سلولی با فعالیت‌های خودمختار غیر سلولی، این سؤال مطرح می‌شود چگونه حرکت سلول به سلول‌های مختلف از طریق فاکتورهای گوناگونی واسطه تنظیم شده است. ارتباط غیر ترشحی، اما متحرک فاکتورها برای ظهور با مطالعات روی KNOTTED1 (KN1) همولوگ

های ذرت STM آرابیدوپسیس آغاز می‌شود. این هسته مستقر در فاکتور رونویسی KN1 قادر به حرکت از سلولی به سلول دیگراز طریق پلاسمودسماتا است یعنی همان پل‌های سیتوپلاسمی خاص گیاهان که سلول‌ها را به هم متصل می‌کنند (شکل ۱c) (Laufs, 1998). این تحرک سلول به سلول توسط WUS تنظیم شده است و ممکن است WUS یکی از مکانیزم های تنظیم حرکت سلول به سلول باشد (Daum, 2014). مکانیسم‌های پلاسمودسماتا تحت واسطه حرکت پروتئین تا حد زیادی مبهم است و فقط دو جزء به طور مستقیم حرکت سلول به سلول ترویج می‌دهد و تا به حال شناسایی شده است. اول، چاپرون CCT8 که برای حرکت مؤثر از STM به OC مورد نیاز است و دوم، گیاهان مؤثر در عملکرد فاکتور SIEL که کاهش حرکت سلول به سلول را نشان می‌دهد (Wu *et al*, 2013).

**توازن سلول‌های تکثیر: ارتباطات بین OC / CZ و PZ:** هنگامی که چرخه سلولهای ساقه به طور آهسته در داخل CZ تقسیم می‌شوند، آن‌ها سلول‌های دختر خود را به ناحیه جانبی می‌فرستند، جایی که در آن، سلول‌ها با سرعت بالاتر تقسیم می‌شوند (Laufs *et al*, 1998., Reddy *et al*, 2004). علاوه بر این عملکرد مرکزی درترمیم و نگهداری SC، مسیر WUS /CLV3نقش مهمی را در تعیین کردن مرز بین CZ و PZ بازی می‌کند ولی همچنین بخش‌های غیر سلولی به طور مستقل میزان تکثیر سلولی در PZ را کنترل می‌کنند (Laufs *et al*, 1998., Reddy *et al*, 2004). شناسایی اخیر فاکتور رونویسی HEC1 (bHLH HECATE1) به درک بیشتر ما در حلقه‌های در هم آمیخته ارتباط بین OC، CZ و PZ کمک خواهد کرد (Busch *et al*, 2010). به طور مداوم، HEC1، بیان ARR7 و ARR15 را فعال می‌کند که از طریق حرکت سلولی به سلول دیگر یک سیستم ارتباطی اضافی بین OC، CZ و PZ را تعریف می‌کند (شکل ۲).

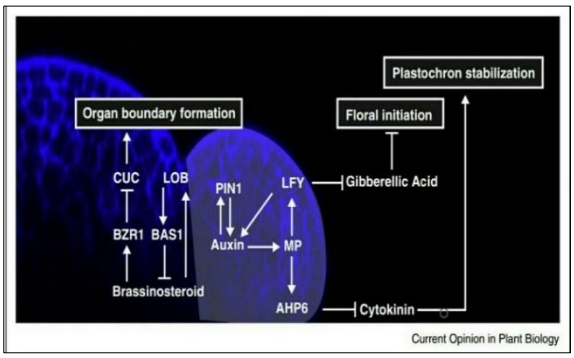



**شکل۲: ارتباط بین OC و CZ و PZ:**

**Fig 2. Communication between OC, CZ, and PZ**

**ساخت اندام‌های جدید: شروع اندام‌های جانبی:** تشکیل اندام‌های جانبی، برگ یا گل، زمانی اتفاق می افتد که سلولها از PZ به بخش بیرونی SAM حرکت می‌کنند. آرایش منظم اندامها، و یا فیلوتاکسی، اخیراً به طور گسترده بررسی شده است (تراس، ۲۰۱۳). فیتوهورمون اکسین، که به طور قطعی از طریق ناقلها جریان داده می‌شود (Petrasek *et al*, 2009). نقش مهمی را در این فرآیند بازی می‌کند (Reinhardt *et al*, 2003). در نوک ساقه یک حلقه فیدیکی بین قطبی ایجاد شده، PIN1 به سمت خارج حمل می‌شود و اکسین در نقطه بخصوصی متمرکز می‌شود (غلظت اکسین در این محل افزایش می‌یابد) که در نهایت موقعیت پریموردیوم را مشخص می‌نماید. این مشاهدات در ترکیب با مدل سازی محاسباتی نشان می‌دهد که تشکیل میدان‌های مهار کننده اکسین الگوهای phyllotactic قوی تولید می‌کند (Jonsson *et al*, 2006). قطعاً فاکتور نسخه برداری ARF مونوپتروس (MP) برای شکل گیری اندامهای جانبی

ضروری می‌باشد. به سمت مسیر تمایز، MP مستقیماً فاکتورهای رونویسی LEAFY(LFY), AINTEGUMENTAو ANTEGUMENTA-LIKE6 (AIL6)را تنظیم می‌کند که برای کسب رشد گل لازم است ( Weigel *et al*, 1992., Yamaguchi *et al*, 2013) LFY به نوبه خود، می‌تواند سیگنالهای اکسین را تقویت کند و بسیاری از ژن‌هایی که به طور مستقیم با LFY مرتبط می‌باشند نیز به اکسین عکس العمل نشان می‌دهند. این نتایج به وضوح نشان می‌دهند که یک مدار بازخورد مثبت بین LFY و مسیر سیگنالی اکسین است که ممکن است به عنوان یک سوئیچ برای شروع گل دهی عمل کند (شکل ۳) ( Yamaguchi *et al*, 2013).




شکل ۳: شبکه ژنی کنترل مهار گلدهی و شکل گیری اندام جانبی

**Fig 3.Gene network controlling flower initiation and organ formation boundar**

**ایجاد محدودیت‌ها: تشکیل مرز اندام‌ها:**

هنگامی که پریموردیوم ها شروع به تشکیل می‌کنند جداسازی بین اندام‌های جانبی و مریستم ساقه با ایجاد یک دامنه مرزی با کاهش میزان تقسیم سلولی ایجاد می‌گردد. مطالعات اخیر نشان داده است که فیتوهورمون براسینو آستروئید (BR) نقش کلیدی در شناسایی این دامنه‌ها از طریق تنظیم ژن‌های خاص مرزی بازی می‌کند (Gordon *et al*, 2012). یک کاهش در سیگنال‌های براسینو آستروئید در دامنه مرزی اجازه می‌دهد ژن CUC از طریق تضعیف فعالیت فاکتور رونویسی ( BRASSINAZOL RESISTANT 1 (BZR1 بیان شود. این سطوح پایین براسینو آستروئید توسط فعالیت LOB تضمین شده‌اند، که به طور مستقیم فعال می‌شود. جالب است، براسینو آستروئید همچنین بیان LOB را تقویت می‌کند در نتیجه، باعث ایجاد فیدبک منفی ارتباطات می‌گردد که می‌تواند اقدام به تثبیت اندازه این دامنه مرزی بکند.

**نتیجه‌گیری کلی**

مطالعات اخیر بسیاری از تنظیم کننده‌های کلیدی را کشف کرده‌اند وطی آن بخش‌هایی از شبکه‌های تنظیمی ژنی تحت الگو برداری و فعالیت مریستم ساقه شرح داده شده است. نگهداری دامنه‌های عملکرد پایدار در یک بافت پویا که شامل یک ادغام تنگاتنگ بین سیگنال‌های فیتوهورمونی، شبکه‌های رونویسی و تنظیمی است، حرکت عوامل بین سلولی را نشان می‌دهد. فیتوهورمون ها، به عنوان ورودی‌های کلیدی اطلاعاتی به منظور تعیین مکان فضایی شبکه‌های رونویسی محلی عمل می‌کنند. با این حال، دانش ما در مورد چگونگی این کدهای تنظیمی ترجمه شده به سلول‌های مختلف و توابع سلولی هنوز هم ضعیف است. در آینده، مطالعات خاص سلولی از حوزه‌های مختلف SAM( Yadav *et al*, 2014)، در ترکیب با نمایش‌های ژنتیکی حساس و تکنیک‌های تصویربرداری زنده، بیشتر مشخص می‌گردد و همینطور ساختارهای مولکولی جدید و درک آن و استقرار و نگهداری فضایی و زمانی از حوزه‌های کاربردی مختلف درون مریستم ساقه به محققین کمک خواهد کرد.

## منابع


1- 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. Science 2000, 289:617-619.

2- Busch W, Miotk A, Ariel FD, Zhao Z, Forner J, Daum G, Suzaki T, Schuster C, Schultheiss SJ, Leibfried A et al.: Transcriptional control of a plant stem cell niche. Dev Cell 2010, 18:849-861.

3- Clark SE, Running MP, Meyerowitz EM: CLAVATA1, a regulator of meristem and flower development in Arabidopsis. Development 1993, 119:397-418.

4- Chickarmane VS, Gordon SP, Tarr PT, Heisler MG, Meyerowitz EM: Cytokinin signaling as a positional cue for patterning the apical–basal axis of the growing Arabidopsis shoot meristem. Proc Natl Acad Sci U S A 2012, 109:4002-4007.

5- Daum G, Medzihradszky A, Suzaki T, Lohmann JU: A mechanistic framework for noncell autonomous stem cell induction in Arabidopsis. Proc Natl Acad Sci U S A 2014, 111:14619-14624.

6- Fletcher JC, Brand U, Running MP, Simon R, Meyerowitz EM: Signaling of cell fate decisions by CLAVATA3 in Arabidopsis shoot meristems. Science 1999, 283:1911-1914.

7- Gallois J-L, Nora FR, Mizukami Y, Sablowski R: WUSCHEL induces shoot stem cell activity and developmentalplasticity in the root meristem. Genes Dev 2004, 18:375-380.

8- Gordon SP, Chickarmane VS, Ohno C, Meyerowitz EM: Multiple feedback loops through cytokinin signaling control stem cell number within the Arabidopsis shoot meristem. Proc Natl Acad Sci U S A 2009, 106:16529-16534.

9- Jasinski S, Piazza P, Craft J, Hay A, Woolley L, Rieu I, Phillips A, Hedden P, Tsiantis M: KNOX action in Arabidopsis is mediated by coordinate regulation of cytokinin and gibberellin activities. Curr Biol 2005, 15:1560-1565.

10- Jonsson H, Heisler MG, Shapiro BE, Meyerowitz EM, Mjolsness E: An auxin-driven polarized transport model for phyllotaxis. Proc Natl Acad Sci U S A 2006, 103:1633-1638.

11- Kuroha T, Tokunaga H, Kojima M, Ueda N, Ishida T, Nagawa S, Fukuda H, Sugimoto K, Sakakibara H: Functional analyses of LONELY GUY cytokinin-activating enzymes reveal importance of the direct activation pathway in Arabidopsis. Plant Cell 2009, 21:3152-3169.

12- Laufs P, Grandjean O, Jonak C, Kieˆ u K, Traas J: Cellular parameters of the shoot apical meristem in Arabidopsis. Plant Cell 1998, 10:1375-1390.

13- Laux T, Mayer KF, Berger J, Jurgens G: The WUSCHEL gene is required for shoot and floral meristem integrity in Arabidopsis. Development 1995, 122:87-96.

14- Leibfried A, To JPC, Busch W, Stehling S, Kehle A, Demar M, Kieber JJ, Lohmann JU: WUSCHEL controls meristem function by direct regulation of cytokinin-inducible response
regulators. Nature 2005, 438:1172-1175.

15- Mayer KF, Schoof H, Haecker A, Lenhard M, Jurgens G, Laux T: Role of WUSCHEL in regulating stem cell fate in the Arabidopsis shoot meristem. Cell 1998, 95:805-815.

16- Mu¨ ller R, Bleckmann A, Simon R: The receptor kinase CORYNE of Arabidopsis transmits the stem cell-limiting signal CLAVATA3 independently of CLAVATA1. Plant Cell 2008, 20:934-946.

17- Petrasek J, Friml J: Auxin transport routes in plant development. Development 2009, 136:2675-2688.

18- Reinhardt D, Pesce E-R, Stieger P, Mandel T, Baltensperger K, Bennett M, Traas J, Friml J, Kuhlemeier C: Regulation of phyllotaxis by polar auxin transport. Nature 2003, 426:255-260.

19- Reddy GV, Heisler MG, Ehrhardt DW, Meyerowitz EM: Real-time lineage analysis reveals oriented cell divisions associated with morphogenesis at the shoot apex of Arabidopsis thaliana. Development 2004, 131:4225-4237.

20- Reddy GV, Meyerowitz EM: Stem-cell homeostasis and growth dynamics can be uncoupled in the Arabidopsis shoot apex. Science 2005, 310:663-667.

21- Reinhardt D, Frenz M, Mandel T, Kuhlemeier C: Microsurgical and laser ablation analysis of interactions between

the zones and layers of the tomato shoot apical meristem. Development.
22- Schoof H, Lenhard M, Haecker A, Mayer KF, Jurgens G, Laux T: The stem cell population of Arabidopsis shoot meristems inmaintained by a regulatory loop between the CLAVATA and WUSCHEL genes. Cell 2000, 100:635-644.
23- Smith RS, Guyomarc'h S, Mandel T, Reinhardt D, Kuhlemeier C, Prusinkiewicz P: A plausible model of phyllotaxis. Proc Natl Acad Sci U S A 2006, 103:1301-1306.
24- Traas J: Phyllotaxis. Development 2013, 140:249-253.
25- Weigel D, Alvarez J, Smyth DR, Yanofsky MF, Meyerowitz EM: LEAFY controls floral meristem identity in Arabidopsis. Cell 1992, 69:843-859.
26- Wu S, Gallagher KL: Intact microtubules are required for the intercellular movement of the SHORT–ROOT transcription factor. Plant J 2013, 74:148-159.
27- Xu XM, Wang J, Xuan Z, Goldshmidt A, Borrill PGM, Hariharan N, Kim JY, Jackson D: Chaperonins facilitate KNOTTED1 cellto- cell trafficking and stem cell function. Science 2011, 333:1141-1144.
28- Yadav RK, Perales M, Gruel J, Girke T, Jo¨ nsson H, Reddy GV: WUSCHEL protein movement mediates stem cell homeostasis in the Arabidopsis shoot apex. Genes Dev 2011, 25:2025-2030.
29- Yanai O, Shani E, Dolezal K, Tarkowski P, Sablowski R, Sandberg G, Samach A, Ori N: Arabidopsis KNOXI proteins activate cytokinin biosynthesis. Curr Biol 2005, 15:1566-1571.
30- Yamaguchi N, Wu M-F, Winter CM, Berns MC, Nole-Wilson S, Yamaguchi A, Coupland G, Krizek BA, Wagner D: A molecular framework for auxin-mediated initiation of flower primordia. Dev Cell 2013, 24:271-282.