

CUC转录因子研究进展

张倩倩, 侯思佳, 孙振美, 陈静, 孟剑桥, 梁丹, 邬荣领, 郭允倩*

北京林业大学生物科学与技术学院, 计算生物学中心, 北京100083

*通信作者(guoyunqian@bjfu.edu.cn)

摘要: CUC (CUP-SHAPED COTYLEDON)是植物中特有的一类转录因子, 属于NAC (NAM/ATAF/CUC)超家族的一个亚族。该家族成员在植物器官边界分离、茎尖分生组织形成、叶片形态和花器官发育中发挥重要作用。本文主要对CUC亚家族基因的起源、进化、结构、分类、生物学功能及其参与的分子代谢通路、激素通路、表观遗传修饰调节过程进行综述性介绍, 并对近年来对该基因家族的最新研究成果进行总结, 以期为深入研究该转录因子在生长发育过程以及在不同物种中的功能提供参考和帮助。

关键词: CUC; 分子代谢通路; 生物学功能

Research progress of CUC transcription factors

ZHANG Qianqian, HOU Sijia, SUN Zhenmei, CHEN Jing, MENG Jianqiao, LIANG Dan, WU Rongling, GUO Yunqian*

College of Biological Sciences and Technology, Center for Computational Biology, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China

*Corresponding author (guoyunqian@bjfu.edu.cn)

Abstract: CUC (CUP-SHAPED COTYLEDON) is a family of plant-specific transcription factors, belonging to a subfamily of the NAC (NAM/ATAF/CUC) superfamily. Members of this family play important roles in plant organ boundary separation, shoot apical meristem formation, leaf morphology and floral organ development. This paper mainly reviews the origin, evolution, structure, classification and biological functions of CUC subfamily genes, as well as their molecular metabolic pathways, hormone pathways, and epigenetic modification regulation processes. The latest research progress on this gene family is summarized in order to provide reference and help for the further studies on the growth, development and functions of this transcription factor family in different species.

Key words: CUC; molecular metabolic pathway; biological function

CUC (CUP-SHAPED COTYLEDON)属于NAC (NAM/ATAF/CUC)家族, 是一类植物特异性转录因子, 因拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)突变体中子叶边缘融合表型像“杯状结构”而被命名, Aida等(1977)运用转座子标记(transposon tagging)方法成功克隆出第一个CUC2基因。自第一个CUC基因被鉴定以来, 不断深入研究发现, CUC亚家族在植物生长发育过程中发挥着重要作用, 其能促进相

邻器官间分离, 有利于植物形态建成、抑制子叶分离、花器官形成、叶片形态发育、愈伤组织诱导形成不定芽等。此外, CUC还与植物生物胁迫和非生物胁迫等逆境响应息息相关。

收稿 2021-06-10 修定 2021-07-19
资助 国家自然科学基金(31370669)和林木遗传育种国家重点实验室(东北林业大学)开放基金(K2013104)。

1 CUC转录因子起源进化

1.1 NAC转录因子家族

NAC转录因子家族是最大的植物特异性转录因子家族,其初始成员包括*NAM*、*ATAF1/2*、*CUC*,以3个基因的首字母命名。*NAM*基因主要在分生组织和原基边界处表达,最初在碧冬茄(*Petunia × hybrida*)中成功克隆。Souer等(1996)发现碧冬茄*nam*突变体不能形成茎尖分生组织,因此将这种突变表型称为“*nam*”(no apical meristem)。随后Aida等(1997)在拟南芥突变体中也发现了这种现象,不同的是突变体的子叶边缘能够融合形成一种杯状结构,因而称之为“*cuc*”(cup-shaped cotyledon),这是受拟南芥*CUC2*基因的影响。拟南芥*CUC2*基因与碧冬茄*NAM*基因具有很高的同源性,它们的共同特点是其N端均含有一段保守的氨基酸序列。*ATAF1*最早在拟南芥中被鉴定,参与拟南芥各种生物和非生物胁迫反应(Jensen等2007; Lu等2007)。研究表明, *NAC*参与植物生物和非生物胁迫调控,这些外界胁迫诱导植物内源激素、第二信使或活性氧产生,诱导*NAC*基因调控下游胁迫响应基因变化(Wang和Dane 2013),影响植物的生长发育、衰老、激素响应和逆境胁迫反应等生理过程(Olsen等2005b),因此NAC转录因子在培育改良抗逆性转基因作物中具有潜在的应用价值(Trans等2010)。

1.2 NAM/CUC3亚族

NAM/CUC3亚族是NAC超家族的18个亚族之一(Olsen等2005b), *NAM*蛋白和*CUC*蛋白属于同一个亚家族。通常“*CUC1*”和“*CUC2*”专用于十字花科及其近属鉴定出的基因,“*NAM*”用于其他物种,“*NAM/CUC3*”指这两个分支中的任何一个基因

(Maugarny等2016)。*NAM/CUC3*是NAC转录因子家族的部分成员,基于NAC结构域序列特征及是否有microRNA164 (miR164)结合位点, *NAM/CUC3*家族蛋白可以精确地分为两个分支: 第一个分支包括碧冬茄*NAM*蛋白和拟南芥*CUC1*、*CUC2*蛋白,所有的*NAM*基因都含有miR164结合位点; 另一个分支主要指*CUC3*蛋白, *CUC3*基因没有miR164结合位点,迄今为止检测到的物种中*CUC3*均为单拷贝(Blein等2008; Zimmermann和Werr 2005)。裸子植物中具有miRNA (microRNA)结合特性的基因不单独存在于*NAM*分支中,而是处于*NAM/CUC3*合并分支的姐妹支系中,可能是被子植物从裸子植物分离后经长期的基因复制事件形成*NAM*和*CUC3*两个分支,在该进化过程中*CUC3*谱系分支的miR164调控特性逐渐丢失,而*NAM*分支的miR164结合特性被保留(Vialette-Guiraud等2011)。其他复制事件发生也使被子植物*NAM/CUC3*蛋白的系统发育更复杂化,如拟南芥的*CUC1*和*CUC2*蛋白,经过两轮基因复制和基因重复事件*CUC1*和*CUC2*的谱系也有明显不同,蛋白功能不同。*NAM/CUC3*家族分类及特性总结如表1。

*NAM/CUC3*蛋白有两个主要的功能结构域: 有保守NAC结构域的氨基端结构域和多变的羧基端结构域。通过比对拟南芥、玉米(*Zea mays*)、蓝花耧斗菜(*Aquilegia caerulea*)、无油樟(*Amborella trichopoda*)、欧洲云杉(*Picea abies*)、江南卷柏(*Selaginella moellendorffii*)、小立碗藓(*Physcomitrella patens*)、毛球藻(*Chaetosphaeridium globosum*) NAC结构域,发现氨基端的NAC结构域可以划分为5个高度保守的亚结构区域(即A、B、C、D、E五个亚结构域),它们与DNA结合特异性密切相关;

表1 *NAM/CUC3*基因家族分类及特性

Table 1 Classification and feature of *NAM/CUC3* genes family

种类	科	家族分类	是否有miR164识别位点
裸子植物	—	<i>NAM/CUC3</i>	是
被子植物	十字花科	<i>CUC1</i> 、 <i>CUC2</i>	是
		<i>CUC3</i>	否
	其他科	<i>NAM1</i> 、 <i>NAM2</i>	是
		<i>CUC3</i>	否

CUC蛋白功能突变多发生在NAC区域, 因此保持NAC结构域完整性是CUC蛋白发挥功能不可缺少的条件(Maugarny等2016)。目前含有NAC结构域的蛋白与DNA的结合机制也逐渐被阐明, 有些NAC蛋白以同型或异型二聚体方式与目标序列结合, 蛋白在二聚化过程中可形成盐桥(Olsen等2005a); Tran等(2004)分析完整的NAC识别序列, 发现识别序列是包含CATGT并以CACG为核心的DNA结合位点; Jensen等(2010)分析了几个与NAC蛋白结合的DNA序列, 发现它们均有核心序列CGT[GA], 识别位点附近的碱基也存在差异; Lindemose等(2014)利用PBM (protein binding microarray)分析方法首次绘制出拟南芥NAC蛋白的DNA结合特异性图谱。以上结果表明NAC结构域识别的DNA序列位点具有多样性, 对NAC结构域识别位点的研究也在不断推进。

NAM/CUC3蛋白的C端结构域(carboxy-terminal domain, CTD)相比于N端结构域更多变。有研究已鉴定出一些基序, 如V基序(TEHVSCES)、L基序(SLPPL)和W基序(WNY)以及一些丝氨酸富集区域, 它们在CUC亚族蛋白间保守性存在差异。V基序mRNA是miRNA的切割靶点(Kasschau等2003), W基序在CUC蛋白中相对保守; 已有实验证明W和丝氨酸富集区域是CUC1和CUC2转录激活特性所需, V和L基序不是。经实验证明, NAC结构域对CUC蛋白的功能特异性必不可少; CTD并非功能特异性区域, 且可以被其他转录激活区域所取代使CUC蛋白正常发挥作用; 在CTD结构域还发现一些转录抑制区如疏水K区, 它是CUC2蛋白特有的结构域, 能够抑制CUC转录因子的激活活性(Taoka等2004)。目前并未在CUC1蛋白中发现疏水K区, 去除该区域后CUC2在酵母中的转录激

活活性明显提高(Larsson等2012), 表明K区可能与CUC1与CUC2蛋白之间活性差异有关(Hasson等2011)。NAM/CUC3结构模式如图1。

2 CUC转录因子的生物学功能

CUC是器官分离的关键调节因子, 也被称为边界基因。基因分析表明CUC具有部分功能冗余, 但在一些成员中也出现了功能特异性, 如CUC3在腋生分生组中作用较为突出, CUC2对胚胎发育贡献大于CUC1等。NAM/CUC3基因家族参与植物生长和代谢中的多个生物学过程, 如分生组织起始、叶片和花序形态、植物胚胎发育等。NAM/CUC3基因家族生物学功能近年的研究进展如表2所示。

2.1 CUC在组织边界和分生组织中的作用

高等植物的地上部分主要来源于茎尖分生组织(shoot apical meristem, SAM)。双子叶植物茎尖分生组织由胚胎时期两子叶原基间的部位发育而成, 也可以由已分化器官或愈伤组织在体外诱导形成。早在1997年, Aida等(1997)就提出了早期胚胎、同一轮生的花器官(萼片、花瓣、雄蕊)原基之间的分离模型。电镜下对比野生型拟南芥子叶和cuc1 cuc2突变体融合子叶的叶脉维管分布模式, 发现突变体的杯状结构包含有两个子叶, 子叶数量没有发生变化, 而是因为子叶分离受到阻碍导致形成杯状结构。并且在子叶弯曲阶段, 突变体不能形成茎尖分生组织, 无分生组织标记基因(SHOOT MERISTEMLESS, STM)表达(Aida等1999)。这些结果表明CUC缺失影响子叶分离和茎尖分生组织的发育。纵向切片实验表明突变体的假定SAM区域与正常拟南芥的SAM区域细胞数目相同, 只是体积略显增大, 表明子叶融合现象可能是由于细胞



图1 NAM/CUC3蛋白基本结构
Fig. 1 General structure of NAM/CUC3 proteins

A、B、C、D和E: 保守的NAC结构域; K、V、L和W: 非保守的激活结构域, 在不同CUC蛋白之间会有所差异。

表2 NAM/CUC3基因及其生物学功能最新研究进展

Table 2 Recent advances in NAM/CUC3 genes and their biological functions

生物学功能	基因	物种	参考文献
器官分离	<i>CUC1</i> 、 <i>CUC2</i> 、 <i>CUC3</i>	拟南芥	Lee等2015; Hepworth和Pautot 2015
	<i>PaNAC01</i>	欧洲云杉	Larsson等2012
胚珠数目	<i>CUC1</i> 、 <i>CUC2</i>	拟南芥	Cucinotta等2018
心皮边缘发育	<i>CUC1</i> 、 <i>CUC2</i>	拟南芥	Kamiuchi等2014
	<i>CUC1</i> 、 <i>CUC2</i> 、 <i>MtNAM</i>	拟南芥、蒺藜苜蓿	Vialette-Guiraud等2016
叶片形态	<i>FveCUC2a</i>	草莓	Zheng等2019
	<i>BpCUC2</i>	垂枝桦	Liu等2019
	<i>CUC2</i>	拟南芥	Li等2020a
花发育	<i>CUC1</i> 、 <i>CUC2</i>	拟南芥	González-Carranza等2017
不定芽再生	<i>CUC1</i> 、 <i>CUC2</i>	拟南芥	Kareem等2015
边界特异性、茎尖分生组织形成	<i>CUC1</i> 、 <i>CUC2</i> 、 <i>CUC3</i>	水稻	Wang等2020; Burian等2015; Xue等2020

子叶边界处细胞不正常伸长导致,因此*CUC*和*STM*可能起到抑制边界生长的作用(Aida等1999)。*STM*基因编码同源异型结构域KNOX家族蛋白,是顶端分生组织的形成、维持以及使细胞处于未分化状态必需的基因(Guo等2008),在顶端分生组织发育过程中最早表达(Balkunde等2017)。研究发现*CUC*基因能以依赖*STM*方式调控分生组织起始,在拟南芥顶端分生组织发育过程中,*CUC1*和*CUC2*在*STM*上游发挥作用调节*STM*表达,同时*CUC2*又受*STM*调节被限制在顶端分生组织和子叶分生组织之间的边界区域,这种基因间的相互作用影响顶端分生组织的发育模式(Spinelli等2011)。此外,Hibara等(2003)发现*CUC1*还可能以一种不依赖*STM*参与的方式调节茎尖分生组织形成。多数*cuc1*和*cuc2*单突变体没有特别明显的表型缺陷,只有部分产生了子叶一边融合的“心形”幼苗,表明*CUC*基因之间可能存在功能冗余效应(Takada等2001)。此外,还在其他物种中发现了具有类似功能的NAM/*CUC3*基因,包括蒺藜苜蓿(*Medicago truncatula*; Cheng等2012)的*NAM*基因、金鱼草(*Antirrhinum majus*; Weir等2004)的*CUP*基因、番茄(*Solanum lycopersicum*; Brand等2007; Berger等2009)的*GOB*基因以及棕榈(*Trachycarpus fortunei*; Zimmermann和 Werr 2005)的*NAM1*、*CUC3*基因。研究发现*drn drnl*突变体中*CUC*表达与SAM起始位置发生侧移,表

明*DRN* (*DORNROSCHEN*)、*DRNL* (*DRN-LIKE*)为*CUC*和*STM*基因表达提供了必要的位置信息,并在顶端发育过程中与*CUC*基因起冗余作用(Chandler等2011),因此*CUC*需受其他因子调控以精确调节分生组织发育。

2.2 CUC在芽发育中的作用

芽的从头再生明显分为以下几个阶段: (1)愈伤组织形成; (2)细胞分裂素(cytokinin, CK)诱导的愈伤组织细胞分化; (3)芽祖细胞径向模型建立; (4)分生组织形态建成。研究表明冗余转录因子*CUC1*和*CUC2*能够提高再生芽数目,*cuc*突变体植株的生芽率明显降低(Daimon等2003)。*CUC1*和*CUC2*的表达上调与愈伤组织形成有关,诱导前*CUC2*在根维管柱和侧根原基细胞中表达;经愈伤组织诱导培养基诱导后,*CUC2*在愈伤组织中表达明显上调,并在整个愈伤组织形成中持续保持较高水平;经芽诱导*CUC2*表达降低,局限于快速分裂的局部愈伤组织区域。这与Cary等(2010)的研究结果一致。这些*CUC*特定表达区最终发育成茎尖分生组织,形成芽祖细胞,此阶段内*CUC2*下调与*WUS*的上调具有时间一致性,在空间上呈现出非重叠的动态表达模式,因此愈伤组织内*CUC2*和*WUS*的动态分布影响茎尖分生组织的定位和细胞的命运转变。对*cuc1 cuc2*双突变体的下胚轴外植体进行愈伤组织诱导,形成的愈伤组织产生不定芽的数目明显

少于野生型愈伤组织,表明*CUC*参与愈伤组织诱导不定芽的再生过程(Gordon等2007)。SIM (shoot-inducing medium)培养的愈伤组织中*CUC1*和*CUC2*先于其他*SAM*调节基因表达,*CUC1*表达量还受到rRNA生物合成调节,影响早期分生组织细胞形成(Shinohara等2014),这种表达模式表明*CUC*的空间调控可能是芽再生早期的关键事件。结构域交换实验表明*CUC*蛋白促进不定芽形成的功能结构域位于高度保守的NAC结构域而非*CUC*亚家族特有基序所在的CTD结构域(Taoka等2004)。Kareem等(2015)证实*PLT*基因促进的芽再生的过程需要增强因子*CUC2*的参与,在芽再生两步机制中,*PLT3*、*PLT5*、*PLT7*激活根干细胞调节因子*PLT1*、*PLT2*建立多能性,*PLT3*、*PLT5*、*PLT7*通过调节*CUC2*促进不定芽发生,但该过程中*CUC2*调节芽起始的具体分子机制目前尚不清楚。*CUC*基因对芽再生的影响还涉及一些其他转录因子,如*ESR1* (*ENHANCER OF SHOOT REGENERATION 1*)和*ESR2* (*ENHANCER OF SHOOT REGENERATION 2*);在*ESR-CUC*通路中,*ESR*在*CUC*上游发挥作用影响早期茎尖分生组织形成,影响不定芽再生(Ikeda等2006)。响应伤口信号因子*WIND1*与*ESR1*启动子的顺式作用元件结合激活*ESR1*表达,将伤口信号通路与不定芽再生联系起来(Iwase等2017)。

*CUC*基因还参与形成植株地上部分侧枝的形成过程,对开花植物的形态多样性具有重要意义。*CUC2/CUC3-DA1-UBP15* (*UBIQUITIN-SPECIFIC PROTEASE15*)调控模型控制腋生分生组织起始,影响侧枝形态:*CUC2*和*CUC3*特异性识别泛素依赖性肽酶*DA1*的启动子区域(Li等2020b),激活*DA1*,使*DA1*结合并降解下游*UBP15* (Dong等2017),促进腋生分生组织起始发育形成腋芽,从而促进拟南芥侧枝形成。*RAX1* (*REGULATOR OF AXILLARY MERISTEM 1*)和*LOF1* (*LATERAL ORGAN FUSION1*)是编码MYB转录因子的基因,原位杂交实验表明*rax1*拟南芥突变体腋生分生组织处无*CUC2*表达(Keller等2006),*lof1*突变体中*CUC1*、*CUC2*、*CUC3*基因表达下调(Lee等2009),表明*RAX1*能诱导*CUC2*表达从而促进腋生分生组织形成,且*LOF1*和*RAX1*可能在*CUC*基因的上游发挥作用。*miR164*切割抗

性的*CUC1*和*CUC2*表达导致腋叶形成副芽,*mir164*突变体也有相同表型,过表达*miR164*的*cuc3-2*突变体腋生分生组织形成受到阻碍,表明腋芽形成和腋生分生组织建立需要*CUC1*、*CUC2*、*CUC3*共同参与调节(Raman等2008)。

2.3 *CUC*在叶片形态发育中的作用

叶片发育经过叶片初级形态建成和次级形态微调两个阶段,包括叶片近远轴极性的建成、叶片扩张、维管分化、特定叶边缘形态确定等过程,该发育过程受激素信号和转录因子等基因调控网络的影响。研究表明*NAM/CUC3*基因在复叶叶片形态建成中发挥着重要作用。Blein等(2008)分析了5种复合叶片物种中*NAM/CUC*基因的功能,发现这些基因在器官原基基部边界区域具有典型的表达模式,由此揭示其在物种间的保守作用:通过抑制局部细胞分裂来确定边界区域和器官分离。*UNI* (*UNIFOLIATA*)是*LFY* (*LEAFY*)的同源基因,该基因参与叶片形态的发育过程,研究发现豌豆(*Pisum sativum*)的*uni*突变体无*NAM*和*CUC3*基因表达,叶片表面光滑(Blein等2008)。*CUC2*与*miR164*平衡调节拟南芥叶缘锯齿深浅程度从而影响叶片形态,与野生型拟南芥相比*cuc2*突变体表现叶缘平滑;*miR164*调节缺陷导致的*CUC2*过表达植株叶缘锯齿更深,表明叶裂深浅程度与*CUC2*密切相关;*cuc3*突变体锯齿略少,表明*CUC3*对叶片锯齿深浅程度的影响要小于*CUC2*。在大量的突变体和转基因株系中发现*CUC2*和*CUC3*是锯齿形成的必要条件,*CUC2*为叶片发育早期必需,*CUC3*在叶片发育后期发挥作用(Hasson等2011),而*CUC1*不影响叶片锯齿的深浅(Nikovics等2006)。*CUC*基因还影响其他植物的叶片形态:番茄中*CUC2*的同源基因*GOB*丢失导致复叶和果实形状复杂性降低(Berger等2009),草莓(*Fragaria × ananassa*) *FveCUC2a*突变体表现叶缘平滑表型(Zheng等2019)。碎米荠(*Cardamine hirsuta*)中过表达*KNOX1*能够增加小叶数目,加深锯齿程度,进一步发现过表达*KNOX1*可以增加*CUC*表达量,沉默*CUC*则抑制该表型,表明*KNOX1*基因通过激活*CUC*促进小叶增多(Blein等2008)。在垂枝桦(*Betula pendula*)中*BpCUC2*也可以控制叶片形态和叶序发育,这是木本植物中*CUC*基因功

能的新发现(Liu等2019)。以上研究表明CUC基因在叶片形态建成中的功能具有保守性。

2.4 CUC对花器官发育的影响

*cuc1 cuc2*双突变体幼苗缺乏SAM, 胚胎后期无法发育成正常的器官。*cuc1 cuc2*下胚轴诱导的愈伤组织能产生不定芽, 其幼苗叶和茎看似正常, 但萼片和雄蕊发生融合, 表明这两个基因除了在早期胚胎发挥作用外还影响花器官发育。双突变体花型表现出严重的萼片和雄蕊融合现象, 花瓣和花蕊较少(Aida等1997), 而单突变体表型较弱(Hibara等2006), 进一步表明CUC基因之间存在一定程度上的功能冗余。扫描电镜下观察拟南芥花器官发现*cuc*突变不影响萼片原基的位置和数量, 却影响萼片边界间分离, 导致形成单个连续的萼片。在雌蕊发育过程中基因如何协调边缘结构融合和分化目前尚不清楚, 已有研究表明相关基因影响雌蕊发育。*CUC1*和*CUC2*是心皮边缘分生组织(carpel margin meristem, CMM)形成与定位的关键基因(Kamiuchi等2014), 阻止心皮融合, 双突变体的隔膜和胚珠丢失(Ishida等2000)。*SPT* (*SPATULA*)是心皮融合必需基因, *SPT*负调控雌蕊顶端*CUC1*和*CUC2*表达, 进而促进顶端雌蕊心皮融合, *CUC1*和*CUC2*又特异性影响雌蕊基部*SPT*表达, 表明这三个基因的相互作用影响拟南芥雌蕊的结构特异性(Nahar等2012)。此外*CUC1*、*CUC2*和ANT (*AINTEGUMENTA*)对胚珠原基形成具有加性效应, 影响早期胚珠发育(Galbiati等2013)。*miR164C*的突变等位基因*eep1*促使*CUC1*和*CUC2*表达量增加, 产生多余的花瓣(Baker等2005)。研究发现在拟南芥开花阶段, *CUC2*受*LFY*调节, *LFY*可能是*CUC*的正向调节因子(Winter等2011)。CK介导的拟南芥花数目增多也依赖于*CUC2*和*CUC3*表达, 花瓣发育与*CUC*基因密切相关(Li等2010)。

3 CUC基因与植物激素间的调控关系

编码生长素外排载体基因*PINI* (*PIN-FORMED1*)和生长素响应基因*MP* (*MONOPTEROS*)能够差异调节*CUC*表达, 调控早期胚胎顶端的发育模式(Aida等2002)。CK通过调控*CUC2*和*WUS* (*WUSCHEL*)等早期发育调节因子促进愈伤组织分化, 这

些基因表达进一步反馈到激素合成、转运和运输, 增强激素信号梯度进而再次改变*CUC2*和*WUS*的表达, *CUC2*表达标志着少量祖细胞增殖形成相对均匀的细胞团, 随后形成新的茎尖分生组织(Gordon等2007)。*CUC*能够调节CK动态平衡, 决定胚珠数目, 转录组数据分析确定了*CUC*下游调控基因*UGT*, 该基因在*cuc*突变体中表达上调, 以O-连接糖基化(O-glucosylation)修饰的方式催化CK失活, 将*CUC*与CK动态联系起来, 表明CK和*CUC*在决定作物种子产量中发挥重要作用(Cucinotta等2018)。在胎座发育和胚珠原基形成早期阶段, *MP*响应生长素信号调节*CUC1*、*CUC2*、ANT等转录因子, CK在*CUC*下游发挥作用影响*PIN*表达(Cucinotta等2016), 导致生长素逐渐积累从而促进胚珠发育(Galbiati等2013)。花原基中产生的CK通过CK受体拟南芥组蛋白激酶AHK2 (ARABIDOPSIS HISTIDINE KINASE 2)和AHK3 (ARABIDOPSIS HISTIDINE KINASE 3)信号通路使效应基因*CUC2*和*CUC3*表达量增加, 表明AHK2和AHK3信号通路介导的*CUC2*和*CUC3*表达可能在调控花发育中发挥作用(Li等2010)。油菜素内酯(brassinosteroid, BR)通过激活转录因子BZR1抑制*CUC*基因在边界器官处表达, 将BR信号通路与边界器官发育的分子网络通路联系起来(Kim和Wang 2010; Hothorn等2011; She等2011; Wang等2002)。

4 CUC基因的表现遗传修饰

表观遗传是染色质结构发生的可遗传改变, 即基因本身的DNA序列不发生变化, 经过修饰后其表达会发生变化, 目前主要有两种基因修饰形式: 一是基因转录前的修饰, 通过DNA甲基化和组蛋白修饰的方式控制基因的转录活性, 影响基因表达; 另一种是基因的转录后修饰, 是借助miRNA、siRNA (small interfering RNA)、lncRNA (long non-coding RNA)等一些非编码RNA降解靶标miRNA翻译或使靶标miRNA降解。

4.1 转录前修饰

DNA甲基化参与某些基因特异性表达、细胞分化与重编程(reprogramming)、植物开花等诸多生长发育过程以及逆境胁迫响应(Finnegan等1998,

2000)。分析拟南芥*CUC*启动子区域的甲基化修饰状态,发现在拟南芥根外植体诱导器官再生过程中,*CUC1*启动子区域及3'端区域发生明显甲基化,*CUC*表达随启动子某些区域甲基化水平升高而降低,表明*CUC*表达受到DNA甲基化修饰调控从而影响再生过程(宋玉光等2016)。*CUC1*和*CUC2*激活与组蛋白H3K4三甲基化、H3K9乙酰化水平升高以及启动子和编码区H3K9去甲基化水平降低有关,*CUC3*转录不依赖组蛋白修饰,而*CUC1*和*CUC2*的组蛋白修饰能够调节拟南芥芽再生(Song等2017)。

4.2 转录后修饰

miRNA是真核生物中一类长度约为20 nt的内源非编码RNA,能够与特定结构功能的蛋白结合形成RNA诱导沉默复合体(RNA-induced silencing complex, RISC),然后特异识别并降解miRNA或阻止miRNA正常翻译(Hammond等2000; Chen 2005),从而实现在转录后水平上调控基因,作为基因表达的负调控因子影响植物结构和生长发育过程。目前miRNA介导的转录因子调控已成为植物发育研究领域的一个新主题。miR164是植物所特有的一类miRNA,其主要的靶标是NAC转录因子家族,包括NAC家族的6个成员:*CUC2*、*CUC2*、*NAC1*、*NAC4*、*NAC5*、*ORE* (Laufs等2004; Mallory等2004; Guo等2005; Schwab等2005);干扰miR164定向调控会导致胚胎器官、营养器官和花器官发育异常(Mallory等2004)。*CUC*与miR164调控模式参与拟南芥发育的许多方面。研究表明,miR164通过降解*CUC1*和*CUC2*的mRNA抑制边界区域扩展(Laufs等2004);*LAS* (*LATERAL SUPPRESSOR*)编码GRAS家族转录因子,在拟南芥营养发育阶段,*miR164-CUC1/CUC2-LAS*调控模型控制拟南芥叶腋分生组织形成(Raman等2008);在拟南芥中异源表达毛竹(*Phyllostachys edulis*) *ped-miR164b*能够负调控内源*CUC*、*CUC2*、*NAC1*表达(Wang等2016)。*miR-NAC164/CUC2*形成中央调控模块,在侧生器官模式和扩展中发挥作用。对侧生器官正调控因子*CUC2*的miR164靶向位点进行突变,干扰miR164靶向影响*CUC2*与miR164间的平衡,导致*CUC2*转录本过度积累和表达区域扩展,最终表现为营养侧生器官和繁殖侧生器官增大(Larue等2009)。在叶片发

育过程中,*miR164a*和*CUC2*间平衡影响叶片锯齿深浅程度,过表达*miR164*拟南芥和*cuc2*突变体都表现为叶缘平滑(Nikovics等2006),而*mir164*突变体叶缘锯齿较深,同样表型在表达不受miR164调节的*CUC2*植株中被发现。此外,这类植株也表现出花序紧凑、节间缩短、花梗较长、不正常叶序排列模式等表型。还有研究发现表达不受miR164调节的*CUC2*的拟南芥叶序表现异常,分生组织起始正常但在茎中出现*CUC2*异位表达现象,表明叶序发育异常出现在茎生长阶段,叶序正常发育需要*CUC2*在合适时间表达,其发育模式不仅受初期分生组织器官发生活动的影响,也受到后期茎段发育生长模式的影响(Peaucelle等2007)。草莓*FveCUC2*在*Fvemir164a*下游发挥作用调节叶片形态,协同调节花序、花瓣和雄蕊发育(Zheng等2019)。转录因子RBE (*RABBIT EARS*)与*miR164c*启动子结合抑制其转录,影响萼片和花瓣发育过程中的miR164-*CUC*调控通路(Huang等2012)。*miR164c*以非冗余方式调节*CUC1*和*CUC2*转录本积累量从而影响花瓣数量(Baker等2005)。普通小麦(*Triticum aestivum*)中*tae-miR164*调节NAM亚家族的*TaNAC-21/22*增强小麦对条锈病的抗性(Feng等2014)。综上所述,miRNA-*CUC*调控模型能够影响不同的生物学过程,可能是由各个非重叠的表达模式导致。miR164作为植物发育过程的重要调控因子,在时间和空间上以不同的方式调节靶标基因的表达。

5 展望

*CUC*家族基因自被鉴定以来已积累了许多的实验数据,主要特点是在植物边界形成中起到核心作用,对植物体各个器官的影响作用机制比较保守,如对花器官和茎尖分生组织以及叶片形态的作用方式类似,均作用于器官原基边界,抑制细胞增殖和器官膨大,使器官分离更加彻底。*CUC1*、*CUC2*、*CUC3*基因之间存在功能冗余,在某些特殊的生物过程中这些贡献的效应也有所差异,其表达水平受各种调节因子调控,包括一些染色质调节因子如*BRM* (*BRAHMA*)和*SYD* (*SPLYAED*)等(Kwon等2006)。总之,*CUC*基因与许多转录因子、植物激素共同作用形成众多调控网络应对环境胁迫

迫以及调控生长发育等生理过程,其参与的植物分子调控网络如图2所示。

*CUC*基因另一个突出的特点是与miR164之间的相互作用。*CUC*-miR164作为一个保守的调控模型,在植物地上部分进化中发挥作用。但目前对于miR164与*CUC*的准确结合区域研究较少,多局限于十字花科。Kusumanjali等(2012)在6种十字花科植物中研究了*CUC1*与*miRNA164c*的序列保守性和差异性,鉴定了miRNA-转录因子结合区域的序列多态性。已有研究揭示NAM/*CUC3*家族中某些成员的功能及参与的分子调控网络,但仍有许多尚未解决的科学问题,如研究范围未涉及到其他草本及木本植物,可以以*CUC*基因在模式生物中的机制及功能为参考探究其在木本植物中的作用。除目前已经鉴定出的*CUC*下游靶基因,是否还有其他的靶基因? *CUC*基因如何响应植物激素信号应对环境胁迫以及调节生长发育过程?除了在边

界部分发挥作用之外, *CUC*基因是否还发挥其他功能? 如*cuc*突变体愈伤组织诱导不定芽的效率降低,根据这一特性可以探究*CUC*在离体器官再生过程中的功能等。

参考文献(References)

- Aida M, Ishida T, Fukaki H, et al (1997). Genes involved in organ separation in *Arabidopsis*: an analysis of the cup-shaped cotyledon mutant. *Plant Cell*, 9: 841–857
- Aida M, Ishida T, Tasaka M (1999). Shoot apical meristem and cotyledon formation during *Arabidopsis* embryogenesis: interaction among the *CUP-SHAPED COTYLEDON* and *SHOOT MERISTEMLESS* genes. *Development*, 126: 1563–1570
- Aida M, Vernoux T, Furutani M, et al (2002). Roles of *PIN-FORMED1* and *MONOPTEROS* in pattern formation of the apical region of the *Arabidopsis* embryo. *Development*, 129: 3965–3974
- Baker CC, Sieber P, Wellmer F, et al (2005). The *early extra petals1* mutant uncovers a role for microRNA *miR164c*

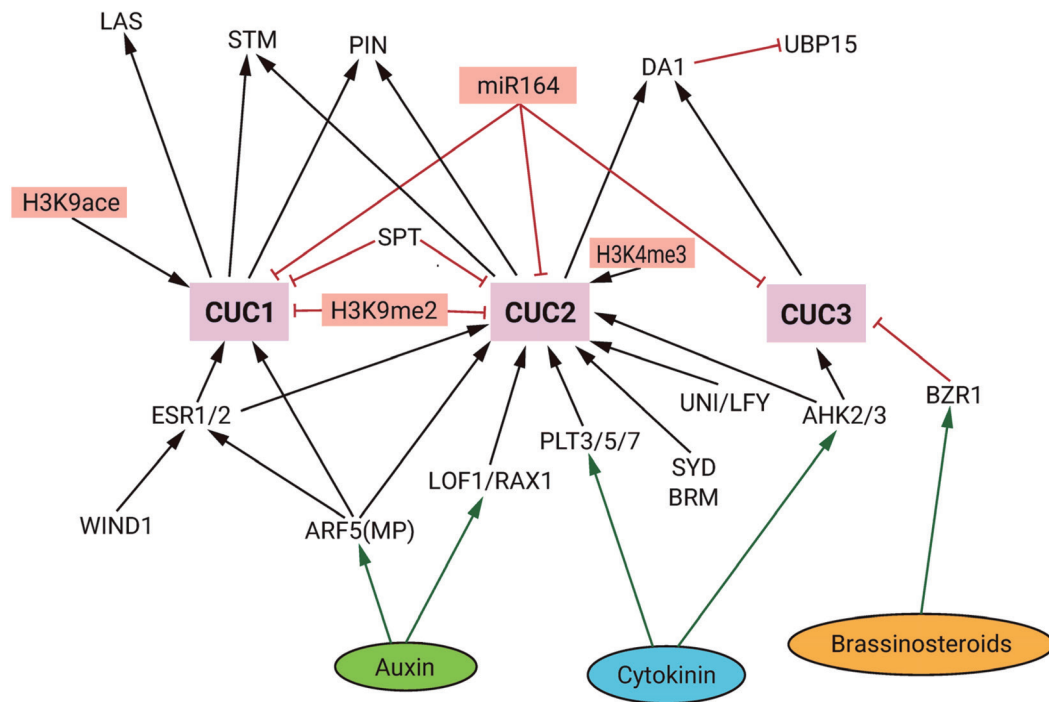


图2 *CUC*参与的分子调控网络

Fig. 2 *CUC*-mediated molecular regulation networks

Auxin: 生长素; Cytokinin: 细胞分裂素; Brassinosteroids: 油菜素内酯; H3K4me3: 组蛋白H3第4个氨基酸三甲基化; H3K9me2: 组蛋白H3第9个氨基酸二甲基化; H3K9ace: 组蛋白H3第9个氨基酸乙酰化; →: 促进作用; ⇨: 抑制作用; 红色线条: 表观遗传相关通路; 绿色线条: 激素相关通路; 黑色线条: 基因间相互调节作用。

- in regulating petal number in *Arabidopsis*. *Curr Biol*, 15: 303–315
- Balkunde R, Kitagawa M, Xu XM, et al (2017). SHOOT MERISTEMLESS trafficking controls axillary meristem formation, meristem size and organ boundaries in *Arabidopsis*. *Plant J*, 90: 435–446
- Berger Y, Harpaz-Saad S, Brand A, et al (2009). The NAC-domain transcription factor GOBLET specifies leaflet boundaries in compound tomato leaves. *Development*, 136: 823–832
- Blein T, Pulido A, Vialette-Guiraud A, et al (2008). A conserved molecular framework for compound leaf development. *Science*, 322: 1835–1839
- Brand A, Shirding N, Shleizer S, et al (2007). Meristem maintenance and compound-leaf patterning utilize common genetic mechanisms in tomato. *Planta*, 226: 941–951
- Burian A, Raczynska-Szajgin M, Borowska-Wykret D, et al (2015). The *CUP-SHAPED COTYLEDON2* and 3 genes have a post-meristematic effect on *Arabidopsis thaliana* phyllotaxis. *Ann Bot*, 115: 807–820
- Cary AJ, Che P, Howell SH (2010). Developmental events and shoot apical meristem gene expression patterns during shoot development in *Arabidopsis thaliana*. *Plant J*, 32: 867–877
- Chandler JW, Cole M, Jacobs B, et al (2011). Genetic integration of *DORNROSCHE* and *DORNROSCHE-LIKE* reveals hierarchical interactions in auxin signalling and patterning of the *Arabidopsis* apical embryo. *Plant Mol Biol*, 75: 223–236
- Chen XM (2005). MicroRNA biogenesis and function in plants. *FEBS Lett*, 579: 5923–5931
- Cheng X, Peng J, Ma J, et al (2012). *NO APICAL MERISTEM (MtNAM)* regulates floral organ identity and lateral organ separation in *Medicago truncatula*. *New Phytol*, 195: 71–84
- Cucinotta M, Manrique S, Cuesta C, et al (2018). *CUP-SHAPED COTYLEDON1 (CUC1)* and *CUC2* regulate cytokinin homeostasis to determine ovule number in *Arabidopsis*. *J Exp Bot*, 69: 5169–5176
- Cucinotta M, Manrique S, Guazzotti A, et al (2016). CYTOKININ RESPONSE FACTORS integrate auxin and cytokinin pathways for female reproductive organ development. *Development*, 143: 4419–4424
- Daimon Y, Takabe K, Tasaka M (2003). The *CUP-SHAPED COTYLEDON* genes promote adventitious shoot formation on calli. *Plant Cell Physiol*, 44: 113–121
- Dong H, Dumenil J, Lu FH, et al (2017). Ubiquitylation activates a peptidase that promotes cleavage and destabilization of its activating E3 ligases and diverse growth regulatory proteins to limit cell proliferation in *Arabidopsis*. *Genes Dev*, 31: 197–208
- Feng H, Duan X, Zhang Q, et al (2014). The target gene of tae-miR164, a novel NAC transcription factor from the NAM subfamily, negatively regulates resistance of wheat to stripe rust. *Mol Plant Pathol*, 15: 284–296
- Finnegan EJ, Genger PK, Kovac K, et al (1998). DNA methylation and the promotion of flowering by vernalization. *Proc Natl Acad Sci USA*, 95: 5824–5829
- Finnegan EJ, Peacock WJ, Dennis ES (2000). DNA methylation, a key regulator of plant development and other processes. *Curr Opin Genet Dev*, 10: 217–223
- Galbiati F, Roy DS, Simonini S, et al (2013). An integrative model of the control of ovule primordia formation. *Plant J*, 76: 446–455
- González-Carranza ZH, Zhang X, Peters JL, et al (2017). *HA-WAIIAN SKIRT* controls size and floral organ number by modulating *CUC1* and *CUC2* expression. *PLOS One*, 12: e0185106
- Gordon SP, Heisler MG, Reddy GV, et al (2007). Pattern formation during de novo assembly of the *Arabidopsis* shoot meristem. *Development*, 134: 3539–3548
- Guo HS, Xie Q, Fei JF, et al (2005). MicroRNA directs mRNA cleavage of the transcription factor *NAC1* to downregulate auxin signals for *Arabidopsis* lateral root development. *Plant Cell*, 17: 1376–1386
- Guo M, Thomas J, Collins G, et al (2008). Direct repression of *KNOX* loci by the ASYMMETRIC LEAVES1 complex of *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 20: 48–58
- Hammond SM, Bernstein E, Beach D, et al (2000). An RNA-directed nuclease mediates post-transcriptional gene silencing in *Drosophila* cells. *Nature*, 404: 293–296
- Hasson A, Plessis A, Blein T, et al (2011). Evolution and diverse roles of the *CUP-SHAPED COTYLEDON* genes in *Arabidopsis* leaf development. *Plant Cell*, 23: 54–68
- Hepworth SR, Pautot VA (2015). Beyond the divide: boundaries for patterning and stem cell regulation in plants. *Front Plant Sci*, 6: 1052
- Hibara KI, Karim R, Takada S, et al (2006). *Arabidopsis CUP-SHAPED COTYLEDON3* regulates postembryonic shoot meristem and organ boundary formation. *Plant Cell*, 18: 2946–2957
- Hibara KI, Takada S, Tasaka M (2003). *CUC1* gene activates the expression of SAM-related genes to induce adventitious shoot formation. *Plant J*, 36: 687–696
- Hothorn M, Belkhadir Y, Dreux M, et al (2011). Structural basis of steroid hormone perception by the receptor kinase BRI1. *Nature*, 474: 467–471
- Huang T, López-Giráldez F, Townsend JP, et al (2012). RBE controls microRNA164 expression to effect floral organogenesis. *Development*, 139: 2161–2169

- Ikeda Y, Banno H, Niu QW, et al (2006). The *ENHANCER OF SHOOT REGENERATION 2* gene in *Arabidopsis* regulates *CUP-SHAPED COTYLEDON 1* at the transcriptional level and controls cotyledon development. *Plant Cell Physiol*, 47: 1443–1456
- Ishida T, Aida M, Takada S, et al (2000). Involvement of *CUP-SHAPED COTYLEDON* genes in gynoecium and ovule development in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell Physiol*, 41: 60–67
- Jensen MK, Kjaersgaard T, Nielsen MM, et al (2010). The *Arabidopsis thaliana* NAC transcription factor family: structure–function relationships and determinants of *ANAC019* stress signalling. *Biochem J*, 426: 183–196
- Jensen MK, Rung JH, Gregersen PL, et al (2007). The *HvNAC6* transcription factor: a positive regulator of penetration resistance in barley and *Arabidopsis*. *Plant Mol Biol*, 65: 137–150
- Kamiuchi Y, Yamamoto K, Furutani M, et al (2014). The *CUC1* and *CUC2* genes promote carpel margin meristem formation during *Arabidopsis* gynoecium development. *Front Plant Sci*, 5: 165
- Kareem A, Durgaprasad K, Sugimoto K, et al (2015). *PLETHORA* genes control regeneration by a two-step mechanism. *Curr Biol*, 25: 1017–1030
- Kasschau KD, Xie ZX, Allen E, et al (2003). P1/HC-Pro, a viral suppressor of RNA silencing, interferes with *Arabidopsis* development and miRNA function. *Dev Cell*, 4: 205–217
- Keller T, Abbott J, Moritz T, et al (2006). *Arabidopsis* *REGULATOR OF AXILLARY MERISTEMS1* controls a leaf axil stem cell niche and modulates vegetative development. *Plant Cell*, 18: 598–611
- Kim TW, Wang ZY (2010). Brassinosteroid signal transduction from receptor kinases to transcription factors. *Annu Rev Plant Biol*, 61: 681–704
- Kusumanjali K, Kumari G (2012). Sequence conservation and divergence in *miR164C1* and its target, *CUC1*, in *Brassica species*. *Plant Biotechnol Rep*, 6: 149–163
- Kwon CS, Hibara KI, Pfluger J, et al (2006). A role for chromatin remodeling in regulation of CUC gene expression in the *Arabidopsis* cotyledon boundary. *Development*, 133: 3223–3230
- Larsson E, Sundström JF, Stibon F, et al (2012). Expression of *PaNAC01*, a *Picea abies* *CUP-SHAPED COTYLEDON* orthologue, is regulated by polar auxin transport and associated with differentiation of the shoot apical meristem and formation of separated cotyledons. *Ann Bot*, 110: 923–934
- Larue CT, Wen J, Walker JC (2009). A microRNA-transcription factor module regulates lateral organ size and patterning in *Arabidopsis*. *Plant J*, 58: 450–463
- Laufs P, Peaucelle A, Morin H, et al (2004). MicroRNA regulation of the *CUC* genes is required for boundary size control in *Arabidopsis* meristems. *Development*, 131: 4311–4322
- Lee BH, Jeon JO, Lee MM, et al (2015). Genetic interaction between GROWTH-REGULATING FACTOR and CUP-SHAPED COTYLEDON in organ separation. *Plant Signal Behav*, 10: e988071
- Lee DK, Geisler M, Springer PS (2009). *LATERAL ORGAN FUSION1* and *LATERAL ORGAN FUSION2* function in lateral organ separation and axillary meristem formation in *Arabidopsis*. *Development*, 136: 2423–2432
- Li X, Zheng Y, Xing Q, et al (2020a). Ectopic expression of the transcription factor CUC2 restricts growth by cell cycle inhibition in *Arabidopsis* leaves. *Plant Signal Behav*, 15: e1706024
- Li XG, Su YH, Zhao XY, et al (2010). Cytokinin overproduction-caused alteration of flower development is partially mediated by *CUC2* and *CUC3* in *Arabidopsis*. *Gene*, 450: 109–120
- Li Y, Xia T, Gao F, et al (2020b). Control of plant branching by the CUC2/CUC3-DA1-UBP15 regulatory module. *Plant Cell*, 32: 1919–1932
- Lindemose S, Jensen MK, Van de Velde J, et al (2014). A DNA-binding-site landscape and regulatory network analysis for NAC transcription factors in *Arabidopsis thaliana*. *Nucleic Acids Res*, 42: 7681–7693
- Liu C, Xu H, Han R, et al (2019). Overexpression of *BpCUC2* influences leaf shape and internode development in *Betula pendula*. *Int J Mol Sci*, 20: 4722
- Lu PL, Chen NZ, An R, et al (2007). A novel drought-inducible gene, *ATAF1*, encodes a NAC family protein that negatively regulates the expression of stress-responsive genes in *Arabidopsis*. *Plant Mol Biol*, 63: 289–305
- Mallory AC, Dugas DV, Bartel DP, et al (2004). MicroRNA regulation of NAC-domain targets is required for proper formation and separation of adjacent embryonic, vegetative, and floral organs. *Curr Biol*, 14: 1035–1046
- Maugarny A, Gonçalves B, Arnaud N, et al (2016). CUC transcription factors: to the meristem and beyond. In: Gonzalez DH (ed). *Plant Transcription Factors: Evolutionary, Structural and Functional Aspects*. Cambridge, Massachusetts, USA: Academic Press, 229–247
- Nahar AU, Ishida T, Smyth DR, et al (2012). Interactions of *CUP-SHAPED COTYLEDON* and *SPATULA* genes control carpel margin development in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell Physiol*, 53: 1134–1143
- Nikovics K, Blein T, Peaucelle A, et al (2006). The balance between the *MIR164A* and *CUC2* genes controls leaf

- margin serration in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 18: 2929–2945
- Olsen AN, Ernst HA, Lo Leggio L, et al (2005a). DNA-binding specificity and molecular functions of NAC transcription factors. *Plant Sci*, 169: 785–797
- Olsen AN, Ernst HA, Lo Leggio L, et al (2005b). NAC transcription factors: structurally distinct, functionally diverse. *Trends Plant Sci*, 10: 79–87
- Peaucelle A, Morin H, Traas J, et al (2007). Plants expressing a *miR164*-resistant *CUC2* gene reveal the importance of post-meristematic maintenance of phyllotaxy in *Arabidopsis*. *Development*, 134: 1045–1050
- Raman S, Greb T, Peaucelle A, et al (2008). Interplay of *miR164*, *CUP-SHAPED COTYLEDON* genes and *LATERAL SUPPRESSOR* controls axillary meristem formation in *Arabidopsis thaliana*. *Plant J*, 55: 65–76
- Schwab R, Palatnik JF, Riester M, et al (2005). Specific effects of microRNAs on the plant transcriptome. *Dev Cell*, 8: 517–527
- She J, Han Z, Kim TW, et al (2011). Structural insight into brassinosteroid perception by BRI1. *Nature*, 474: 472–476
- Shinohara N, Ohbayashi I, Sugiyama M (2014). Involvement of rRNA biosynthesis in the regulation of *CUC1* gene expression and pre-meristematic cell mound formation during shoot regeneration. *Front Plant Sci*, 5: 159
- Song YG, Liu YL, Qiu NW, et al (2017). Involvement of histone modification in regulating *CUP-SHAPED COTYLEDON* genes during shoot regeneration in *Arabidopsis*. *Biol Plant*, 61: 197–200
- Song YG, Ma ZQ, Qiu NW, et al (2016). DNA methylation modification status of *CUC1* during *in vitro* organogenesis in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Physiol J*, 52: 926–932 (in Chinese with English abstract) [宋玉光, 马宗琪, 邱念伟等(2016). 拟南芥离体器官再生过程中*CUC1*的DNA甲基化修饰状态分析. 植物生理学报, 52: 926–932]
- Souer E, van Houwelingen A, Kloos D, et al (1996). The *No Apical Meristem* gene of *Petunia* is required for pattern formation in embryos and flowers and is expressed at meristem and primordia boundaries. *Cell*, 85: 159–170
- Spinelli SV, Martin AP, Viola IL, et al (2011). A mechanistic link between *STM* and *CUC1* during *Arabidopsis* development. *Plant Physiol*, 156: 1894–1904
- Takada S, Hibara KI, Ishida T, et al (2001). The *CUP-SHAPED COTYLEDON1* gene of *Arabidopsis* regulates shoot apical meristem formation. *Development*, 128: 1127–1135
- Taoka KI, Yanagimoto Y, Daimon Y, et al (2004). The NAC domain mediates functional specificity of CUP-SHAPED COTYLEDON proteins. *Plant J*, 40: 462–473
- Tran LSP, Nakashima K, Sakuma Y, et al (2004). Isolation and functional analysis of *Arabidopsis* stress-inducible NAC transcription factors that bind to a drought-responsive *cis*-element in the *early responsive to dehydration stress 1* promoter. *Plant Cell*, 16: 2481–2498
- Tran LSP, Nishiyama R, Yamaguchi-Shinozaki K, et al (2010). Potential utilization of NAC transcription factors to enhance abiotic stress tolerance in plants by biotechnological approach. *GM Crops*, 1: 32–39
- Viallette-Guiraud ACM, Adam H, Finet C, et al (2011). Insights from ANA-grade angiosperms into the early evolution of *CUP-SHAPED COTYLEDON* genes. *Ann Bot*, 107: 1511–1519
- Viallette-Guiraud ACM, Chauvet A, Gutierrez-Mazariegos J, et al (2016). A conserved role for the *NAM/miR164* developmental module reveals a common mechanism underlying carpel margin fusion in monocarpous and syncarpous eudicots. *Front Plant Sci*, 6: 1239
- Wang J, Bao J, Zhou B, et al (2020). The *osa-miR164* target *OsCUC1* functions redundantly with *OsCUC3* in controlling rice meristem/organ boundary specification. *New Phytol*, 229: 1566–1581
- Wang L, Zhao H, Chen D, et al (2016). Characterization and primary functional analysis of a bamboo NAC gene targeted by *miR164b*. *Plant Cell Rep*, 35: 1371–1383
- Wang ZY, Dane F (2013). NAC (NAM/ATAF/CUC) transcription factors in different stresses and their signaling pathway. *Acta Physiol Plant*, 35: 1397–1408
- Wang ZY, Nakano T, Gendron J, et al (2002). Nuclear-localized BZR1 mediates brassinosteroid-induced growth and feedback suppression of brassinosteroid biosynthesis. *Dev Cell*, 2: 505–513
- Weir I, Lu J, Cook H, et al (2004). *CUPULIFORMIS* establishes lateral organ boundaries in *Antirrhinum*. *Development*, 131: 915–922
- Winter CM, Austin RS, Blanvillain-Baufumé S, et al (2011). LEAFY target genes reveal floral regulatory logic, *cis* motifs, and a link to biotic stimulus response. *Dev Cell*, 20: 430–443
- Xue Z, Liu L, Zhang C (2020). Regulation of shoot apical meristem and axillary meristem development in plants. *Int J Mol Sci*, 21: 2917
- Zheng G, Wei W, Li H, et al (2019). Conserved and novel roles of *miR164-CUC2* regulatory module in specifying leaf and floral organ morphology in strawberry. *New Phytol*, 224: 480–492
- Zimmermann R, Werr W (2005). Pattern formation in the monocot embryo as revealed by *NAM* and *CUC3* orthologues from *Zea mays* L. *Plant Mol Biol*, 58: 669–685