

## 옥수수 성 결정 메커니즘: 세포 사멸, 세포 방어, 세포주기 멈춤

김종철 · 이균오\*

경상대학교 환경생명과학 국가핵심연구센터

Received June 5, 2006 / Accepted June 28, 2006

### The Sex Determination Mechanisms in Maize: Cell Death, Cell Protection and Cell Cycle Arrest.

Jong Cheol Kim and Kyun Oh Lee\*. *Environmental Biotechnology National Core Research Center Gyeongsang National University, 900 Gajwa-dong, Jinju 660-701, Korea* – Maize (*Zea mays* L.) is a monoecious plant, which separates male (tassel) and female (ear) floret that evolved into increasing heterogeneity. In each floret, male or female, bears both one pistil and three stamens primordia before diverged to unisexual state. When diverged to tassel, pistil cell death occurs in the pistil primodium, which is mediated by *TASSELSEED* genes. In contrast, cell protection occurs in the ear pistil from *TASSELSEED*-mediated cell death, which is mediated by *SILKLESS1* gene. On the other hand, cell cycle arrest occurred for a long time in the ear stamens and then the stamens eventually dye. The cell cycle regulating genes such as *CYCLIN B* and *WEE1* are involved in this process. Furthermore, the temporal and spatial regulation of gibberellin biosynthesis may cause cell cycle block in arresting stamen cells. This review describes the cell death, cell protection, and cell cycle arrest mechanism during maize sex determination process at the molecular, cellular and developmental biology, and genetic levels.

**Key words** – Maize, sex determination, cell death, cell arrest, cell protection

## 서 론

개화식물의 대부분은 타가수분에 의한 보편적인 교배 메커니즘을 가지고 있다. 타가수분은 근친 억제 효과를 피하고 이형 집합성, 유전적 다양성과 유전적 교환을 증가시킴으로써 그 결과 오랜 기간 동안 살아남을 수 있고 그 종의 적응력을 높인다. 식물들은 타가수분을 증가시키기 위해 한 식물체에 암꽃과 수꽃이 다른 곳에 존재하거나(자웅동주), 암꽃과 수꽃이 다른 개체에 분리되어 존재하는(자웅이주) 등 다양한 메커니즘으로 진화해왔다. 하지만 자연계에서는 자웅동주나 자웅이주의 비율은 낮다고 보고되고 있다. 자연계 약 12만 식물 종을 조사한 결과 약 70%가 양성화이었으며 자웅동주나 자웅이주는 속씨식물의 10%에 불과하였다[30]. 타가수분의 효율을 높이기 위해서는 많은 인자가 관여하는데, 성의 공간적 분리, 한 꽃 속에서 시간적으로 다르게 성숙하기, 개체 농도, 꽃가루의 특성, 매개곤충, 환경적 요인 등이 그것이다 [6].

옥수수는 자웅동주 식물로서 성 결정 연구에 뛰어난 유전 시스템을 제공하고 있다. 옥수수의 단성화들은 분리된 상태로 발생하는데 수꽃은 분열조직의 끝에서 형성되어 tassel이라고 불리고 수꽃차례만을 가지고 있다. 암꽃은 엽액에서 발생하므로 ear로 불리고 암꽃만을 가지고 있다. 옥수수의 개

화 프로그램은 영양분열 조직이 꽃 분열조직으로 전환되면서 유도된다. 그 후 꽃 분열조직에서 가지분열조직 이 아래에서부터 위쪽으로 차례로 생성된다. 다음으로 하나의 영화분화세포(spikelet initial)가 두 개로 나누어져서 두 개의 영화분화세포가 형성되고 각 spikelet 원시세포는 두 개의 포엽, 영포를 형성하고 이어서 각 spikelet 원시세포는 두 개의 꽃 분열 조직으로 분화된다. 즉 하나의 spikelet에서 두 개의 꽃(floret)이 형성되는데 Fig. 1에서 보는바와 같이 암꽃의 경우 위쪽을 E1 (ear floret1), 아래쪽 꽃을 E2라 명명하고 수꽃의 경우 각각 T1 (tassel floret1) 과 T2라 명명 하였다. 각 꽃 원시세포는 연속적으로 하나의 외화경, 내화경, 두 개의 인피, 3개의 수술, 중앙에 하나의 암술을 형성 한다[6,7,20], (Fig. 1). 옥수수의 성 결정은 초기 꽃 기관(floral organ initiation)이 형성된 후 시작하는데, 이 시기는 양성상태로서 세포사멸, 세포 방어, 식물 호르몬인 지베렐린에 의해 매개되는 세포 멈춤 등의 조절을 받아 단성 상태 즉 암꽃과 수꽃으로 각각 분화한다[2,7,16,28]. 이 과정에는 다양한 유전자들이 관여하는데 암술 세포사멸에 관여하는 *TASSELSEED* 유전자(*ts1*, 2, 3, 5), 수술 세포 멈춤에 관여하는 *DWARF* 유전자(*d1*, 3, 5, 8) 및 *ANTHER EAR* (*an1*) 그리고 암술 세포 방어에 관여하는 *SILKLESS1*, *PISTILLATE1*, 2 등의 유전자가 관여 한다고 알려져 있다(Fig. 1). 따라서 본 총설에서는 이들 유전자의 기능을 중심으로 세포사멸, 세포 방어, 세포 멈춤에 따른 세 가지 성 결정 메커니즘을 고찰하고자 한다.

### \*Corresponding author

Tel : +82-55-751-6521, Fax : +82-55-759-9363

E-mail : leeko@gnu.ac.kr

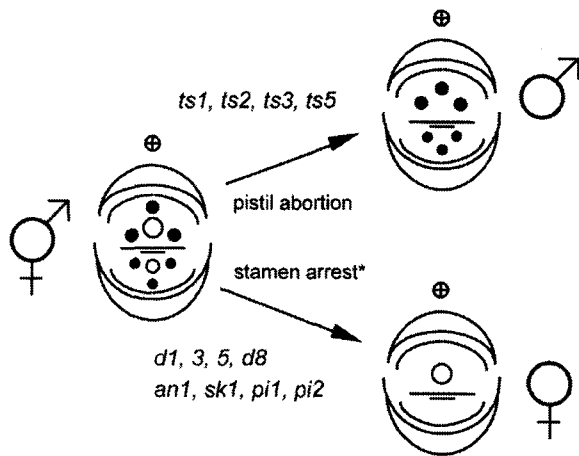


Fig. 1. Sex determination pathway in maize. Maize floral diagrams showing an immature spikelet (left) with two perfect (bisexual) floral meristems, each with a central pistil initial (o), three stamen initials (•), a palea (—), lemma (∩), and subtending glumes (∪); lodicules are not shown. The diagram depicts the transition to double staminate spikelets in the tassel (top right) and to solitary pistillate spikelets in the ear (bottom right). \*Secondary pistils also abort in ear florets. The *TASSELSEED* (*TS*) genes 1, 2, 3 and 5 are required for pistil abortion in the tassel and in the secondary ear florets. The *dwarf* (*d*) 1, 3, 5 and 8 and *anther ear1* (*an1*) genes are required for stamen arrest in ear spikelets and in *ts2* mutant tassel spikelets. The *SILKLESS1* (*SK1*) gene protects primary ear pistils from *TASSELSEED*-mediated cell death. The *pistillate* (*pi1*, *pi2*) genes are required for E2 pistil abortion.

**TASSELSEED 유전자에 의해 매개되는 암술 세포사멸에 의한 성 결정**

*TASSELSEED* (*TS*) 유전자의 돌연변이는 수꽃(tassel)의 암꽃화 즉 성의 역전을 유발하는데, 오래전부터 돌연변이 연구를 통하여 다양한 *tasselseed* 돌연변이들의 표현형을 분석하고 분류하였는데 *ts4*, *ts5*, *ts6* 돌연변이들은 양성화된 수꽃 (bisexual tassel floret)을 가지고 있고 *ts2* 와 *ts1* 돌연변이들은 보다 심각하게 암술과 암꽃화 된 주변구조를 가지고 있다 [10,22]. 이들 *TS* 유전자 중에서 기능이 가장 잘 밝혀진 것은 *TS2* 단백질이다. *TS2* 유전자는 transposon-tagging 돌연변이로부터 클로닝되었는데 short-chain alcohol dehydrogenase를 암호화 하고 있으며 특히 박테리아(*Comamonas testosteroni*)의 3-β-hydroxysteroid dehydrogenase와 유사성이 41%로 가장 높았다[8,31]. 이 효소는 조효소로서 dinucleotide 결합부위인 잘 보존된 Rossmann-fold 와 tyrosine-의존적인 촉매활성 영역을 가지고 있다[27]. *In situ* hybridization을 통하여 *TS2* 유전자는 발달하고 있는 수꽃에서 발현하는데 특히 죽어가는 암술의 기저상피(subepidermis) 세포에서 가장 높은 발현을 보여주었다. 또한 Fig. 2에서 보듯이 4',6-dia-

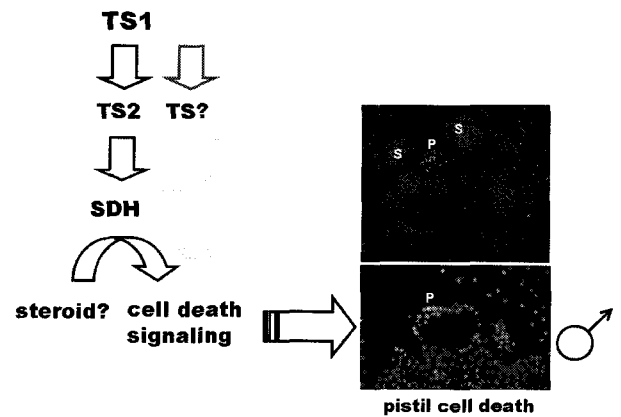


Fig. 2. *TASSELSEEDS*-mediated pistil cell death in maize tassel. The *TS2* encoding steroid dehydrogenase (*SDH*) protein, a short chain alcohol dehydrogenase, is a major executor of steroid-induced cell death signaling which involved in subepidermal pistil cell death. The lower panel shows nuclear degeneration of pistil in the tassel floret by DAPI staining. In the upper panel, the yellow and green colors in the dying pistil indicate DNA fragmentation performed by TUNEL assay. The *TS1* may regulate *TS2* gene expression but the mutant phenotype is perfectly matched with *ts2* mutant. p= pistil; s=stamen.

midino-2-phenylindole (DAPI)를 이용한 핵 염색과 TdT-mediated dUTP-biotin nick end labeling (TUNEL) assay를 통하여 *ts2* mutant의 성장하고 있는 수꽃을 관찰해보면 암술의 핵에서 DNA가 분해되어 사라지고 있는 것을 관찰할 수 있는데, 이곳은 *TS2* 유전자의 발현장소와 시기가 일치하므로 *TS2* 단백질에 의한 암술 세포사멸임을 제안하고 있다 [2,8,17]. 옥수수에서 *TS2* 단백질의 세포사멸 기작을 연구하기 위해 *TS2* 결합 단백질을 yeast two-hybrid 시스템을 통하여 두 종류의 유전자를 클로닝 하였는데, 하나는 *TS2* 단백질과 유사성이 있는 유전자였는데 단백질-단백질 결합을 통하여 이 단백질이 *TS2* 단백질과 hetero-dimerization 될 뿐만 아니라 자기 자신과 결합하는 homo-dimerization도 가능함을 제안하고 있다(Kim 등, 미출판 데이터). 또 다른 하나는 protein phosphatase5 (*PP5*)로서 N-말단에 단백질-단백질 결합부위로 알려진 3개의 tetrapeptide repeat (*TPR*)-도메인을 가지고 있고 C-말단에는 phosphatase 촉매 활성부위를 가지고 있으면서 다양한 세포내 기능 즉 세포사멸, 세포분열 조절 등에 관여한다고 알려져 있다[4,21].

한편, 옥수수의 다른 식물에서도 *TS2* 유사유전자들이 보고되었는데, eastern gamagrass (*Tripsacum dactyloides*)의 *GSF1* (gynomonoecious sex form1) 유전자는 암술 세포 사멸에 관여하며 돌연변이의 표현형도 *tasselseed* 돌연변이체와 일치 하였다. *Tripsacum*과 maize의 중간교배를 통하여 두 돌연변이가 대립유전자임을 증명하였다[19]. 또한 *Silene* 과

*Arabidopsis*의 TS2 유사 유전자는 *Sta1*과 *Ata1*으로서 타페텀에 특이적으로 발현하면서 주변원형체와 기관분화 중에 프로그램화된 세포사멸을 유도 한다[18]. 이 결과로 볼 때 *Sta1*과 *Ata1*은 성 결정에는 관여하지 않지만 일반적인 세포사멸에 관여 하는 것으로 생각된다. *Arabidopsis* 게놈분석을 통하여 TS2 유전자의 Rossmann-fold와 촉매활성영역을 가진 유전자를 조사한 결과 적어도 10개의 TASSESEED2 유사유전자(*tasselseed-like*)가 있음이 확인되었다. 현재 T-DNA 돌연변이 분석을 통하여 이들 *tasselseed-like* 유전자의 기능을 규명하고 있다 (Dellaporta, 미출판 데이터). 최근에 이들 중 하나인 short-chain dehydrogenase/reductase1 (SDR1) 단백질은 색소체와 카로티노이드에 의해 유도되는 크산틴의 앱시스산(ABA)으로의 전환에 관여한다고 알려졌다. SDR1 유전자의 일시적이면서 공간특이적인 발현은 ABA전구체나 ABA의 역동적인 움직임에 관련 있을 것으로 제안되고 있다[3].

*ts1* 유전자 좌는 열성 돌연변이로 표현형은 *ts2*와 구별할 수 없이 완전히 일치한다. 즉 수꽃대의 수꽃이 암술로 전환된다[9]. *ts1*과 *ts2*의 동일한 표현형 결과는 *ts1*과 *ts2* 유전자가 같은 성 결정 경로에 존재할 것으로 짐작할 수 있다. 그러나 이들은 표현형이 같기 때문에 정상적인 상위성 분석을 할 수 없다. 그리하여 *ts1* 돌연변이체에서 TS2 유전자의 발현을 RT-PCR을 통하여 조사한 결과 TS2 유전자 발현이 사라짐을 보고하고 있다[2]. 이는 아마도 *ts1* 유전자 산물이 직접적으로 TS2 유전자의 전사를 조절하는 전사조절 인자 이거나 간접적으로 *ts1*이 TS2 발현을 조절 할 수 있을 것으로 생각된다(Fig. 2). 즉 TS2 유전자 발현을 직접 조절하는 다른 인자가 *ts1*의 조종 하에 있을 수 있다. 앞으로 *ts1* 유전자의 클로닝을 통하여 위의 궁금증을 해결 할 수 있을 것이다.

**암술 세포 방어에 의한 성 결정**

TS2 단백질은 옥수수에서 tassel spikelet의 T1, T2 floret뿐만 아니라 ear의 E2 floret의 암술에서 세포사멸을 유도한다. 다시 말하면 *ts2* 돌연변이체에서는 T1, T2, E2 암술에서 세포사멸이 일어나지 않는다. 흥미롭게도 TS2 유전자는 silk가 형성되는 E1 암술에서도 발현이 된다[2]. 이 결과로부터 의문점이 도출되는데 TS2가 세포사멸을 유도한다면 왜 E1 암술에서는 TASSESEED에 의해 매개되는 세포사멸이 일어나지 않을까? 이에 대한 해답은 SILKLESS1 (SK1) 유전자와 TS2 유전자의 상호작용에 의해서 그 해답을 찾을 수 있다. *sk1* 돌연변이체에서는 E1의 암술이 사멸되는 표현형을 가지는 반면 *sk1/ts2* 이중돌연변이체에서는 E1의 암술이 살아남는 표현형을 가진다. 이것은 SK1이 TS2에 의해 유도 되는 세포사멸을 방어해주는 역할을 수행한다. SK1과 TS2사이의 우위성은 지금까지 많이 수행되어져 왔으나 아직까지 이 둘의 유전적 관계는 완전히 성립되지 않고 있다[2, 16, 29]. 위의 결과로 볼 때 아마도 SK1 단백질이 직접 혹은 간접적으로 TS2 단

백질과 결합하거나 다른 하위 단백질들과 결합해서 E1의 암술 세포를 보호하는 것 같다(Fig. 3).

또한 두 군데의 *pistillate 1, 2* 돌연변이 유전자 좌는 ear에서 E2 floret의 암술 세포사멸을 억제 한다[15,29]. 즉 정상적인 야생형 옥수수에서는 E2 암술이 프로그램 된 세포사멸에 의해 사멸하지만 *pi1,2* 돌연변이체에서는 E2 암술이 발달하게 된다. 결론적으로 이 유전자들의 역할은 E2 암술 세포사멸에 필요하다. 하지만 이 유전자들은 수꽃 대 spikelet의 암술세포사멸에는 영향을 주지 않는다. 비록 이 유전자의 실체는 규명되지 않았지만 *ts2/pistillate* 이중 돌연변이의 표현형을 연구함으로써 이 두 유전자의 관계를 규명 할 수 있을 것이다. 참고적으로 야생형 옥수수에서는 E2 암술이 사멸하게 되지만 *ts1,2* 돌연변이체에서는 E2 암술이 발달하게 된다.

**지베렐린에 의해 매개되는 수술 세포 멈춤에 의한 성 결정**

옥수수의 암술을 만드는 spikelet 즉 ear에서는 수술이 성숙하지 않게 되는데 이때는 세포사멸에 의해서라기보다는 발생적으로 세포 멈춤이 일어나게 된다. 이 수술 멈춤 과정은 식물호르몬인 지베렐린이 관여하는데, 지베렐린의 생합성과 인식에 관련하는 돌연변이체(*dwarf* 혹은 *d mutants*)들에서는 수술세포 멈춤이 일어나지 않게 된다[11,25]. 그 결과 *dwarf* 돌연변이체(*d1, d2, d3, d5, an1, D8*) 식물의 ear spikelet에서는 6개의 수술이 성적으로 성숙하게 된다. 즉 E1에서는 양성상태가 되고 E2에서는 옹화가 형성된다. 그러나 TASSESEED에 의해 매개되는 암술 퇴화 과정은 이들 돌연변이체에 의해서는 전혀 영향을 받지 않는다. 그리고 이들

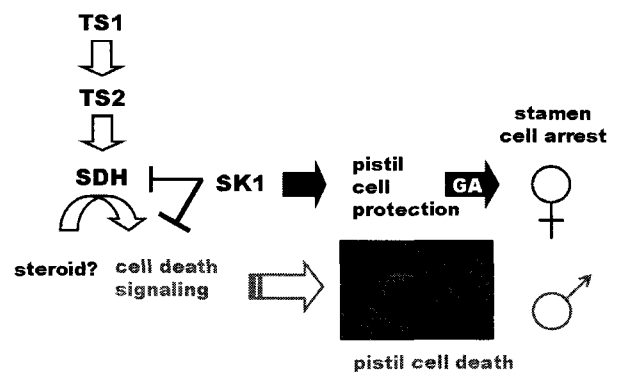


Fig. 3. Proposed model of SILKLESS1-mediated pistil cell protection and gibberellin (GA) induced stamen arrest in maize ear. The SK1 protects TASSESEEDs-mediated pistil cell death in the E1 pistil which may refer that TS2 is epistatic to SK1 gene. Subsequently, the growing pistil causes increases of GA concentration through vascular tissues surrounded pistil cells. As a result, the induced GA is required for stamen arrest. The stamen arrest is responsible for cell cycle arrest in the mitotic phases, which involved in the regulations of CYCLIN B and WEE1 gene expression.

*dwarf* 돌연변이 식물체 외부에서 생화학적으로 활성화된 지베렐린을 처리하면 성이 역전 된다[24]. 예외적으로 D8 돌연변이체는 외부 지베렐린에 의해 반응 하지 않고 지베렐린의 신호전달에 관여 한다[12,13,23]. 마찬가지로 야생형 옥수수에서 수꽃 대에 지베렐린을 처리하면 암꽃으로 변하게 된다. 이와 같은 현상은 단일조건이나 저온처리에서도 일어나고 있다[14,26].

위에서 고찰 한바와 같이 *ts2* 돌연변이 수꽃 대에서 수술의 멈춤이 일어나서 암술이 형성되는데 *ts2/d* 이중 돌연변이체에서는 지베렐린 의존적인 암술과 수술이 발달하여 완전한 양성화 상태가 된다[1]. 이 결과로 볼 때 기능적인 암술의 출현은 수술발달에 길항적인 역할을 하는 것 같은데, 이는 아마도 암술에 의한 지베렐린의 농도가 증가하여 수술 멈춤을 유도할 것이라는 가정을 할 수 있다(Fig. 3). 이를 증명하기 위해서 지베렐린 생합성의 첫 번째 단계에 관여하는 *an1* 유전자를 프로브로 이용하여 암술이 형성되는 *ts2* 돌연변이 tassel spikelet에 *in situ* hybridization으로 유전자 발현을 조사하였을 때 이 유전자가 과 발현 되어 있었다[1]. 그러므로 *ts2* 돌연변이체의 성 역전은 다음의 두 메커니즘의 조합에 의해 야기됨을 알 수 있다. 첫째, *TASSELSEED* 유전자에 의한 암술 세포사멸의 부재가 그것이고 둘째, *ts2* 돌연변이체의 암술주위에 지베렐린 생합성의 활동향진에 의해서 수술 멈춤 표현형이 야기된다. 즉 tassel 화서에서 암술의 생성은 수술성숙을 억제한다.

Kim과 그의 동료들은 옥수수 수술 멈춤에 의한 성 결정 시 세포주기 조절에 의해서 수술 멈춤이 일어나는지 혹은 다른 메커니즘에 의해 수술 멈춤이 일어나는지를 조사하였다. 수술에서 세포주기 조절을 조사하기 위해서 다양한 세포주기 조절 유전자들 즉 *CYCLIN B*, *MAD2*, *cyclin dependent kinase (CDK)*, *WEE1*, *CDK inhibitor (CDKI)* 등의 유전자를 RT-PCR로 클로닝 하여 *in situ* hybridization을 수행하였다. 그 결과 세포주기의 양성조절자인 *CYCLIN B*, *MAD2*, *CDK* 유전자들은 성장이 정지되고 있는 수술에서 발현이 사라지고 있었다. 반면 세포주기의 음성조절자인 *WEE1*은 성장이 정지되고 있는 수술에서 유전자 발현이 증가 하였다 (Kim등, 미출판 데이터). *WEE1*은 인산화효소로서 세포주기의 M-phase에서 CDK를 인산화 하여 세포주기를 억제시키는 단백질로 알려져 있다[5]. 한편, tassel에서 암술 세포사멸이 일어날 때는 비록 *CYCLIN B*의 발현은 줄어들었지만 *WEE1* 발현이 관찰되지 않았다. 이 결과가 의미하는 것은 아마도 체세포 분열의 음성조절자인 *WEE1*이 수술의 세포주기 멈춤에 주도적으로 참여 하는 것 같지만 암술의 퇴화에는 관여하지 않는 것 같다.

## 결 론

이상의 결과를 정리하면 옥수수 ear에서 홀로 암술만 생

성되는 이유는 *TASSELSEED1* 과 2에 의한 E2 암술의 세포사멸의 결과이고, 이와 더불어 E1 암술에서는 *SILKLESS1*이 *TASSELSEED*에 의해 매개되는 세포사멸을 방어하고 있다. 야생형 옥수수의 tassel에서는 암술 시원세포가 죽게 됨으로서 지베렐린 합성의 공간적인 원천을 제거함으로써 수술 성장 멈춤이 일어나지 않아 발달하게 되고, 만일 *ts* 돌연변이체처럼 암술이 성장하게 되면 지베렐린이 공간 특이적으로 생성되고 이것에 의해 수술 시원세포의 세포분열이 멈추게 된다. Ear에서는 고농도의 지베렐린이 수술성장 멈춤을 유도하게 된다. 이와 더불어 수술의 세포주기 멈춤은 CDK 억제 유전자인 *WEE1*의 발현증가에 기인한다. 종합하면 옥수수의 단성화는 두 개의 독립적인 과정의 산물이다. 즉 하나는 E2 ear floret과 tassel의 모든 암술이 *TASSELSEED*에 매개되는 암술 세포사멸 과정이고 또 하나는 ear에서 수술생장이 지베렐린에 의해 매개되는 세포주기 멈춤에 의해서 억제된다.

## 요 약

옥수수(*Zea mays*)는 단성화 식물로서 암꽃과 수꽃이 한 식물체내에 분리되어서 존재하며 수정시 이질성을 높이는 방향으로 진화되었다. 암꽃과 수꽃 각각은 단성화 상태로 분화하기 전에 한 개의 암술과 세 개의 수술 원시세포가 동일하게 형성된다. 옥수수가 수꽃으로 분화할 때는 암술 원시세포에서 세포사멸 현상이 일어나는데 이것은 *TASSELSEED* 유전자들에 의해 매개된다. 이와 대조적으로 암꽃의 암술에서는 *TASSELSEED* 유전자들에 의한 세포사멸이 억제되는데 여기에는 *SILKLESS1* 유전자가 관여한다. 한편, 암꽃의 수술에서는 세포주기 멈춤 현상이 오랜 시간 지속되다가 결국에는 수술이 죽게 된다. 이때 세포주기를 조절하는 유전자인 *CYCLIN B* 와 *WEE1* 유전자가 이 과정에 참여한다. 이와 더불어, 지베렐린 생합성의 시간적 공간적 조절이 수술의 세포주기 멈춤의 원인이 된다. 본 총설에서는 옥수수의 성 결정 과정 중에 일어나는 세포사멸, 세포 방어, 세포주기 멈춤에 대하여 분자세포 발생 생물학 및 유전학적인 견지에서 고찰 하였다.

## 감사의 글

본 연구는 한국과학재단/과학기술부의 환경생명과학 국가핵심연구센터(EB-NCRC: R15-2003-012-01001-0) 연구비 지원으로 이루어짐. 김종철은 또한 한국과학재단의 2001 해외 포스트닥터의 연구비 지원에 감사드립니다.

## 참 고 문 헌

1. Calderon-Urrea, A. 1996. Molecular genetics of the sex de-

- termination process in maize, PhD Diss., Yale University, New Haven.
2. Calderon-Urrea, A., and Dellaporta, S. L. 1999. Cell death and cell protection genes determine the fate of pistils in maize. *Development* **126**, 435-441.
  3. Cheng, W. H., Endo, A., Zhou, L., Penney, J., Chen, H. C., Arroyo, A., Leon, P., Nambara, E., Asami, T., Seo, M., 2002. A unique short-chain dehydrogenase/reductase in *Arabidopsis* glucose signaling and abscisic acid biosynthesis and functions. *Plant Cell* **14**, 2723-2743.
  4. Chinkers, M. 2001. Protein phosphatase 5 in signal transduction. *Trends Endocrinol. Metab.* **12**, 28-32.
  5. Coleman, T. R., and Dunphy, W. G. 1994. Cdc2 regulatory factors. *Curr. Opin. Cell Biol.* **6**, 877-882.
  6. Dellaporta, S. L., and Calderon-Urrea, A. 1993. Sex determination in flowering plants. *Plant Cell* **5**, 1241-1251.
  7. Dellaporta, S. L., and Calderon-Urrea, A. 1995. The sex determination process in maize. *Science* **266**, 1501-1505.
  8. DeLong, A., Calderon-Urrea, A., and Dellaporta, S. L. 1993. Sex determination gene *TASSELSEED2* of maize encodes a short-chain alcohol dehydrogenase required for stage-specific floral organ abortion. *Cell* **74**, 757-768.
  9. Emerson, R. A. 1920. Heritable Characters of Maize II. Pistillated Flowered Maize *Plants. J. Hered.* **11**, 65-76.
  10. Emerson, R. A. 1932. The present status of maize genetics. *Sixth Int Congress Genet. Proc.* **1**, 141-152.
  11. Emerson, R. A., and Emerson, S. H. 1922. Genetic interrelations of two andromonoecious types of maize, *dwarf* and *anther ear*. *Genetics* **7**, 203-236.
  12. Fujioka, S., Yamane, H., Spray, C. R., Katsumi, M., Phinney, B. O., Gaskin, P., MacMillan, J., and Takahashi, N. 1988. The dominant non-responding dwarf mutant (*D8*) of maize accumulates native gibberellins. *Proc. Natl. Acad. Sci.* **85**, 9031-9035.
  13. Harberd, N., and Freeling, M. 1989. Genetics of dominant gibberellin-insensitive dwarfism in maize. *Genetics* **121**, 827-838.
  14. Heslop-Harrison, J. 1961. The experimental control of sexuality and inflorescence structure in *Zea mays* L. *Proceedings of the Linnean Society of London* **172**, 108-123.
  15. Huelsen, W. A., and Gillis, M. C. 1929. Inheritance of kernel arrangement in sweet corn. *University of Illinois Agricultural Experiment Station* **320**, 299-336.
  16. Irish, E. E., Langdale, J. A., and Nelson, T. M. 1994. Interactions between *Tasselseed*s and other sex determining genes in Maize. *Developmental Genetics* **15**, 155-171.
  17. Irish, E. I. 1997. Experimental analysis of tassel development in maize mutant *Tassel Seed 6*. *Plant Physiology* **114**, 817-825.
  18. Lebel-Hardenack, S., Ye, D., Koutnikova, H., Saedler, H., and Grant, S. R. 1997. Conserved expression of a *TASSELSEED2* homolog in the tapetum of the dioecious *Silene latifolia* and *Arabidopsis thaliana*. *Plant J.* **12**, 515-526.
  19. Li, D., Blakey, C. A., Dewald, C., and Dellaporta, S. L. 1997. Evidence for a common sex determination mechanism for pistil abortion in maize and in its wild relative *Tripsacum*. *Proc. Natl. Acad. Sci. U S A* **94**, 4217-4222.
  20. McSteen, P., Laudencia-Chingcuanco, D., and Colasanti, J. 2000. A floret by any other name: control of meristem identity in maize. *Trends Plant Sci.* **5**, 61-66.
  21. Morita, K., Saitoh, M., Tobiume, K., Matsuura, H., Enomoto, S., Nishitoh, H., and Ichijo, H. 2001. Negative feedback regulation of ASK1 by protein phosphatase 5 (PP5) in response to oxidative stress. *Embo J.* **20**, 6028-6036.
  22. Nickerson, N. H., and Dale, E. E. 1955. Tassel modifications in *Zea mays*. *Annals of the Missouri Botanical Garden* **42**, 195-211.
  23. Peng, J., Richards, D. E., Hartley, N. M., Murphy, G. P., Devos, K. M., Flintham, J. E., Beales, J., Fish, L. J., Worland, A. J., Pelica, F., 1999. 'Green revolution' genes encode mutant gibberellin response modulators. *Nature* **400**, 256-261.
  24. Phinney, B. O. 1956. Growth response of single-gene dwarf mutants in maize to gibberellic acid. *Proc. Natl. Acad. Sci.* **42**, 185-189.
  25. Phinney, B. O. 1961. Dwarfing genes in *Zea mays* and their relation to the Gibberellins, pp. 489-501. In R. M. Klein, (ed.), *Plant growth regulation*, Iowa State University Press, Ames
  26. Richey, F., and Sprague, G. 1932. Some factors affecting the reversal of sex expression in the tassel of maize. *American Naturalist* **66**, 433-443.
  27. Rossmann, M. G., Liljas, A., Branden, C. I., and Banaszak, L. J. 1976. *The Enzymes*, pp. 62-102. In P. D. Boyer, (eds.), Academic Press, New York
  28. Veit, B., Greene, B., Lowe, B., Mathern, J., Sinha, N., Vollbrecht, E., R., W., and Hake, S. 1991. Genetic approaches to inflorescence and leaf development in maize. *Development Supplement* **1**, 105-111.
  29. Veit, B., Schmidt, R. J., Hake, S., and Yanofsky, M. F. 1993. Maize floral development: new genes and old mutants. *Plant Cell* **5**, 1205-1215.
  30. Yampolsky, C., and Yampolsky, H. 1922. Distribution of sex forms in the phanerogamic flora. *Bibliotheca Genet.* **3**, 34-45
  31. Yin, S.-J., Vagelopoulos, N., Lundquist, G., and Jornvall, H. 1991. Pseudomonas 3beta-hydroxysteroid dehydrogenase: primary structure and relationships to other steroid dehydrogenases. *Eur. J. Biochem* **197**, 359-365.