

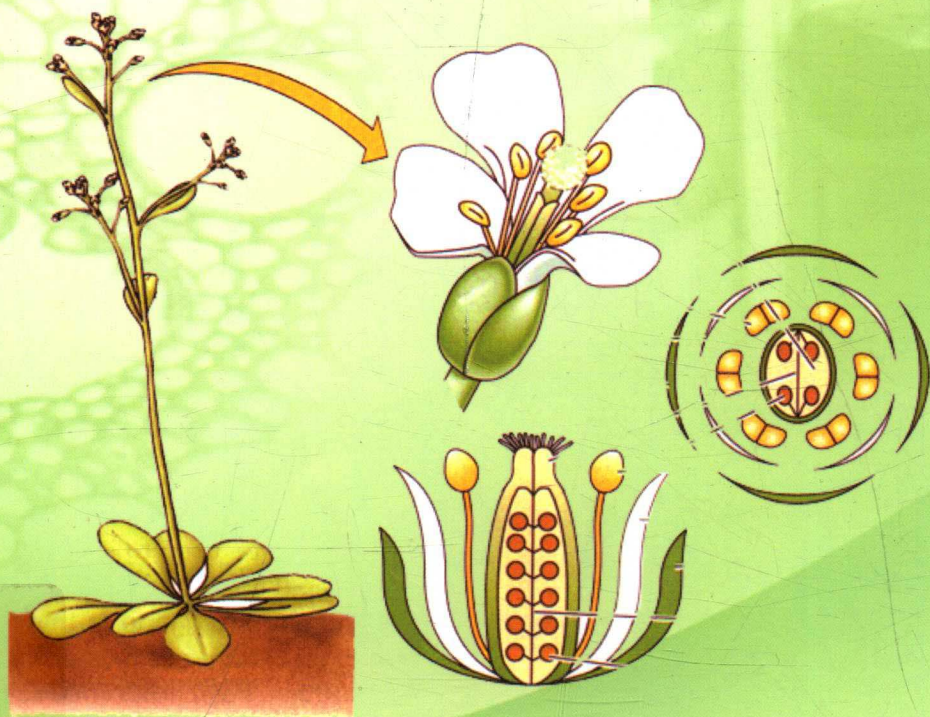


普通高等教育“十二五”规划教材  
全国高等农林院校规划教材

# 植物发育生物学导论

INTRODUCTION OF PLANT DEVELOPMENTAL BIOLOGY

蔡秀清 刘进平 ■ 编著



中国林业出版社

普通高等教育“十二五”规划教材  
全国高等农林院校规划教材

# 植物发育生物学导论

蔡秀清 刘进平 编著

中国林业出版社

## 内容简介

本书系参考国外发育生物学相关专著、教材及论文,结合编者的教学实践编写而成的。全书共分11章,较为全面地介绍了植物发育概论、胚胎发生、苗芽发育、叶片发育、根的发育、维管发育、光形态建成和向性生长、开花控制、花的发育、配子体发育和受精、种子与果实发育。本书在介绍相关基础理论和基本知识的同时,也尽可能地介绍相关领域的最新研究进展。

本书可作为高等院校生物学相关领域的本科生、研究生教材,也可供相关领域的初学者、科研人员和教育工作者阅读参考。

### 图书在版编目(CIP)数据

植物发育生物学导论 / 蔡秀清, 刘进平编著. —北京: 中国林业出版社, 2015. 6  
普通高等教育“十二五”规划教材 全国高等农林院校规划教材  
ISBN 978-7-5038-8055-1

I. ①植… II. ①蔡… ②刘… III. ①植物-发育生物学-高等学校-教材 IV. ①Q945.4

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2015)第 145335 号

### 中国林业出版社·教育出版分社

策 划: 杨长峰 责任编辑: 肖基洪 高兴荣  
电 话: (010)83143555 传 真: (010)83143516

出版发行 中国林业出版社(100009 北京市西城区德内大街刘海胡同7号)  
E-mail: jiaocai@public.163.com 电话: (010)83143500  
http: //lycb. forestry. gov. cn

经 销 新华书店  
印 刷 北京市昌平百善印刷厂  
版 次 2015年7月第1版  
印 次 2015年7月第1次印刷  
开 本 850mm × 1168mm 1/16  
印 张 13.25  
字 数 322千字  
定 价 33.00元

未经许可,不得以任何方式复制或抄袭本书之部分或全部内容。

**版权所有 侵权必究**

# 前言

发育和遗传是生命科学中最核心的问题。其中,植物发育生物学是研究植物生长发育机制的科学,是生物学最基础和最核心的学科。早期的植物发育生物学主要集中在胚胎发生,且多为描述性的知识,随着遗传学、生物化学、分子生物学、基因组学等多学科、多领域手段的发展和使用,植物发育生物学在近30年内转向以研究生长发育的遗传和分子机理的研究,获得了更多解释性知识,植物发育生物学也成为植物科学各分支中发展最快的前沿领域。我们在翻译国外优秀植物发育生物学教材、专著的基础上,参考最新的论文文献,编写了这本教科书。本书共分11章,包括:植物发育概论、胚胎发生、苗芽发育、叶片发育、根的发育、维管发育、光形态建成和向性生长、开花控制、花的发育、配子体发育和受精、种子与果实发育。本书尽可能系统全面地介绍植物发育生物学的基础概念、原理,图文并茂地阐述植物发育的主要方面,以便即时反映植物发育生物学最新研究进展和趋势。

需要说明的是,对本课程的学习应该在教材学习的基础上,大量阅读最新科技论文,及时跟踪和了解学科前沿领域的进展。尤其对于研究生以上层次的学生而言,更是如此。原因是植物发育生物学研究领域千头万绪,这方面的文献极为浩繁,任何一本植物发育生物学教材都难以对本学科的方方面面加以论述;同时,植物发育生物学研究进展十分迅速,教材出版周期远远落后于科技论文的出版周期,教材内容实际上难以囊括最新的研究进展。

本书出版受到了海南大学中西部高校提升计划(本科教学工程项目、教学创新团队建设)遗传学精品课程建设项目、中西部高校提升综合实力工作资金项目遗传学重点课程建设项目和屯昌鑫禾木苗有限公司的横向课题“几种果蔬、药物植物组织培养技术优化开发与应用研究”(2011039)资助,特此致谢。

本书可作为高等院校植物学相关领域的本科生、研究生教材,也可供植物学科研人员和教育工作者参考使用。

编著者  
2015年2月

## 前 言

<b>第 1 章 植物发育概论</b> .....	(1)
1.1 从细胞角度来理解植物发育 .....	(2)
1.2 从分子角度来理解植物发育 .....	(4)
1.3 植物发育的特点 .....	(4)
1.3.1 植物的不动性及对环境的反应 .....	(4)
1.3.2 植物独特的胚后发育 .....	(5)
1.3.3 植物细胞具有全能性并可实现植株再生 .....	(5)
1.3.4 植物无动物发育中的生殖细胞系 .....	(5)
1.3.5 植物的器官和细胞类型较少 .....	(6)
1.3.6 植物生长形式与细胞分裂板取向有关 .....	(6)
1.3.7 植物利用胞间连丝进行胞间通讯 .....	(6)
1.3.8 植物独特的配子体阶段和有性生殖 .....	(7)
1.4 植物发育生物学的研究方法 .....	(7)
参考文献 .....	(8)
<b>第 2 章 胚胎发生</b> .....	(9)
2.1 胚胎发生的早期事件 .....	(9)
2.2 胚胎发生遗传学 .....	(12)
2.2.1 胚胎致死突变体 .....	(13)
2.2.2 格式突变体 .....	(15)
2.3 胚胎发生中格式形成与生长素分布 .....	(18)
2.4 晚期胚胎发生调控 .....	(20)
参考文献 .....	(20)
<b>第 3 章 苗芽发育</b> .....	(23)
3.1 SAM 的组织结构 .....	(24)
3.2 SAM 突变体 .....	(27)

3.2.1 不能保持分生组织中增殖细胞的突变体 .....	(27)
3.2.2 在分生组织中过度产生增殖细胞的突变体 .....	(30)
3.3 SAM 的功能调控 .....	(31)
3.4 叶原基的产生和节间生长 .....	(33)
3.4.1 叶原基的产生 .....	(33)
3.4.2 节间生长 .....	(35)
3.5 营养生长的阶段变化 .....	(36)
参考文献 .....	(38)
<b>第4章 叶片的发育</b> .....	<b>(41)</b>
4.1 叶原基发育的决定 .....	(41)
4.2 植物叶片发育 .....	(42)
4.3 叶片发育遗传学 .....	(45)
4.3.1 双子叶植物 .....	(45)
4.3.2 单子叶植物 .....	(47)
4.4 复叶发育 .....	(49)
4.5 毛状体发育 .....	(51)
4.6 气孔发育 .....	(53)
参考文献 .....	(55)
<b>第5章 根的发育</b> .....	<b>(59)</b>
5.1 初生根的发育 .....	(61)
5.2 根分生组织发育的控制 .....	(63)
5.2.1 影响拟南芥根细胞层发育的突变体 .....	(63)
5.2.2 根分生组织发育的控制 .....	(65)
5.2.3 生长素作为形态发生素 .....	(68)
5.3 侧根发育 .....	(69)
5.4 根毛发育 .....	(72)
参考文献 .....	(74)
<b>第6章 维管发育</b> .....	<b>(76)</b>
6.1 木质部和韧皮部管道细胞的发育 .....	(76)
6.2 茎维管组织的发育 .....	(78)
6.3 叶维管组织的发育 .....	(80)
6.4 维管束的再生 .....	(84)
6.5 木质部和韧皮部分化及程序性细胞死亡 .....	(86)
6.6 维管分化过程中的突变体和基因表达 .....	(87)
6.6.1 KANADI 和 HD-ZIP 控制维管束的径向格式形成 .....	(90)

6.6.2	油菜素内酯和 HD-ZIP III 对木质部和韧皮部细胞增生的调控	(90)
6.6.3	MYB 转录因子促进韧皮部分化而阻遏木质部分化	(91)
6.6.4	木质素影响维管束的连通性和木质部的分化	(91)
	参考文献	(92)
<b>第 7 章</b>	<b>光形态建成和向性生长</b>	(94)
7.1	光敏色素与光敏色素反应	(95)
7.1.1	光敏色素的生化与分子特性	(96)
7.1.2	光敏色素反应	(97)
7.1.3	避阴反应	(98)
7.2	光形态建成机理	(99)
7.2.1	光敏色素 A 和 B 调控拟南芥种子发育	(99)
7.2.2	隐花色素与光敏色素互作调控去黄化作用	(99)
7.2.3	贯穿生活周期的光敏色素反应	(100)
7.2.4	光形态建成突变体和分子机理	(101)
7.3	向光性	(107)
7.3.1	向光性与生长素的不均匀分布	(109)
7.3.2	光感知与向光素	(110)
7.4	向重力性	(112)
7.5	植物生长激素与光敏色素互作及其他影响	(115)
	参考文献	(116)
<b>第 8 章</b>	<b>开花控制</b>	(121)
8.1	光周期途径控制开花	(122)
8.1.1	叶片中感知日长	(123)
8.1.2	夜长与昼夜节律控制开花	(124)
8.1.3	光敏色素是感知光周期和光质的主要光受体	(125)
8.2	春化作用途径控制开花	(126)
8.3	GA 途径控制开花	(128)
8.4	自主促进开花途径	(128)
8.5	成花素及控制开花的四条途径整合	(130)
	参考文献	(133)
<b>第 9 章</b>	<b>花的发育</b>	(136)
9.1	拟南芥花朵结构与发育特征	(136)
9.2	花器官特化的 ABC 模型	(139)
9.3	开花同源异型基因的鉴定	(142)
9.4	ABC 模型的改进	(143)

9.5	与花发育相关的许多基因产物为基因表达的负调控因子	(147)
9.6	相似的基因参与形成差异很大的花	(147)
9.7	单子叶和双子叶植物的性别决定	(148)
	参考文献	(150)
<b>第 10 章</b>	<b>配子体发育和受精</b>	<b>(153)</b>
10.1	花药发育与花粉形成	(155)
10.1.1	雄配子体在花药中形成	(155)
10.1.2	许多基因在雄配体中特异表达	(157)
10.1.3	雄配子体为复杂细胞壁所包裹	(159)
10.1.4	花药发育和花粉形成遗传学	(160)
10.2	雌配子体发育	(164)
10.2.1	雌蕊、胚珠和胚囊发育	(164)
10.2.2	影响雌蕊、胚珠和胚囊发育的突变体	(167)
10.3	植物授粉和受精	(170)
10.3.1	花粉萌发和花粉管生长	(171)
10.3.2	自交不亲和性机制	(176)
10.3.3	双受精和无融合生殖	(180)
	参考文献	(181)
<b>第 11 章</b>	<b>种子与果实发育</b>	<b>(185)</b>
11.1	种子发育	(185)
11.1.1	胚乳发育	(186)
11.1.2	贮藏营养沉积与种子成熟	(189)
11.1.3	种子脱水	(192)
11.1.4	种子休眠	(192)
11.1.5	萌发和生长恢复	(195)
11.2	果实发育	(196)
11.2.1	果实生长	(196)
11.2.2	果实成熟	(197)
	参考文献	(198)



# 第1章 植物发育概论

植物发育生物学(plant developmental biology)是研究植物个体生长发育规律及其遗传调控机理的学科。高等植物个体发育包括生殖细胞产生、受精、胚胎发生、种子和果实发育、实生苗发育、营养器官和生殖器官发育等过程。其个体发育的基础是细胞分裂、扩大、分化和死亡。植物个体发育过程复杂而有序,既受控于植物体内在的遗传机制,也受外界环境条件和生物因素影响。随着生物化学、分子生物学、遗传学和基因组学的发展,植物发育生物学已超越了胚胎学、形态学和解剖学等学科对植物发育现象的单纯描述阶段,进入阐明植物个体发育分子机制和解释发育本质的阶段。植物发育生物学目前是最活跃的植物科学前沿学科之一,几乎每个月都有激动人心的发现和进展。

为了让读者直观地了解植物生长和发育过程,图 1-1 展示了模式植物拟南芥从胚胎发生开始,经种子和果实发育、种子萌发、营养器官(根、茎、叶)发育,到开花、配子体形成和授粉等植物生活周期中的不同事件。

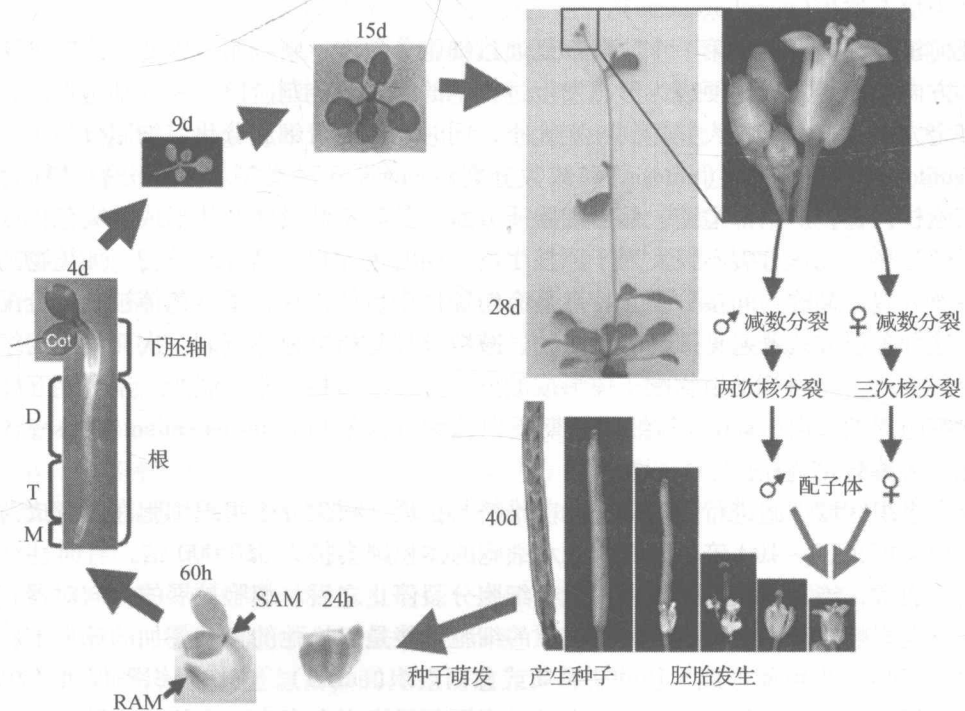


图 1-1 拟南芥生活周期(引自 Gutierrez, 2005)

从合子进行胚胎发生(图 1-1 右下),之后胚在成熟种子中充分成熟,种子萌发并迅速生长,其茎尖分生组织(SAM)和根尖分生组织(RAM)包含增殖细胞,在萌发后 60 h 被报告基因 57 标记。萌发 4 d 根已包含 3 个区域:分生组织(M)、开始分化的转变区(T)及包含完全分化细胞的成熟区(D),种子萌发产生的实生苗顶部由子叶和正在伸展的子叶(cot)组成并可分辨。实生苗在生长发育成一株开花的成熟植株,其基部发育成莲座状叶片,28 d 后在顶部开花。花由花器组成:萼片、花瓣、雄蕊和心皮。某些细胞经历减数分裂形成配子体,雌配子体为带有卵细胞的胚囊(在胚珠内),雄配子体为花粉(在花药内)。在授粉过程中,花药裂开,花粉粒落到柱头,并萌发形成花粉管,花粉管穿过柱头乳突、花柱和隔膜(子房壁)。花粉管在胚珠附近出现,并穿透胚珠,与胚囊中的卵和中央细胞受精。受精后进行胚胎发生、种子和果实发育(Gutierrez, 2005)。

## 1.1 从细胞角度来理解植物发育

一株成熟的植物是由许多不同的器官、组织和细胞类型构成的。植物发育从一个单细胞——合子(受精的卵子)细胞分裂开始,并形成种子内的胚胎。胚胎成熟时,已包含特征性的分生组织,种子萌发后依赖分生组织发育成一个完整植株。分生组织在植物的一生中保持分裂、形成新细胞的潜能,植物所有复杂的器官都是由看起来较为简单的分生组织通过细胞分裂、细胞扩大和细胞分化(一些情况下还包括细胞程序性死亡)组合发育而来的。这个过程称为形态发生(morphogenesis)。

任何植物结构形成的第一个阶段都是通过细胞分裂产生新细胞,因此,决定细胞分裂的位置、方向、数目及时间便成为形态发生过程中的第一个控制阶段。一旦细胞形成,之后即按照特定方向进行细胞扩大并达到一定大小,同时还伴随着细胞分化。细胞分裂可分为无丝分裂(amitosis)、有丝分裂(mitosis)和减数分裂(meiosis)3 种类型。无丝分裂又称为直接分裂,细胞核伸长,从中部缢缩,然后细胞质分裂,其间不涉及纺锤体形成及染色体变化,故称为无丝分裂。无丝分裂不仅发现于原核生物,同时也发现于高等动植物,如植物的胚乳细胞。有丝分裂,又称为间接分裂,特点是有纺锤体染色体出现,子染色体被平均分配到子细胞中,这种分裂方式普遍见于高等动植物。减数分裂是指染色体复制一次而细胞连续分裂两次的分裂方式,是高等动植物配子体形成的分裂方式。植物细胞分裂受一系列相互作用的蛋白质如细胞周期蛋白(cyclin)与细胞周期蛋白依赖性激酶(cyclin-dependent kinase, CDK)的磷酸化与去磷酸化调控。

分生组织区域细胞进行分裂时,向前推挤与扩展。根尖分生组织细胞在发育成薄壁细胞时,体积会扩大 30~100 倍,而西瓜贮水细胞的体积则会扩大 350 000 倍,有时甚至达到数百万倍。通常,绝大多数细胞扩大发生在细胞分裂停止之后。细胞扩展的方向对器官的塑性及生长方向影响较大。在所有方向上扩展的细胞可能是以松弛的相互叠加的球形细胞来填充空间(如水果),也可能形成大块的胼胝质或愈伤组织(callus)。愈伤组织不仅可在植物组织培养中获得,在自然条件下如植物受伤或受病原菌侵染也会产生。在绝大多数情况下,细胞扩展并非在各个方向整齐一致,而是受控制的及定向方式的。不对称细胞扩大可引起细胞迅速定向生长,如在向性弯曲现象中所观察到的结果,因此,不对称细胞扩大对植物响应环境

信号迅速做出反应十分重要。长期以来,生长素被认为控制着细胞扩大,但目前认为其他生长激素如赤霉素与细胞分裂素也会促进细胞增大。例如,在叶和子叶组织中,细胞分裂素可刺激细胞扩大;赤霉素可导致萌发的胚根伸长。生长素通过刺激位于原生质体膜上的  $H^+$  ATPase 活性,使氢离子由细胞质向胞外泵出,从而促进细胞壁酸化,这种理论称为酸性生长理论(acid growth theory)。

细胞分化可定义为特化结构和功能的发育。细胞分裂、扩大和分化是紧密联系、协调进行的过程。分化的细胞是由存在于(初生和次生)分生组织的细胞以位置依赖的方式产生的。包括分生组织在内的所有细胞都处于不同的内部环境中,由于内部环境中存在不同的环境组分如激素、营养、溶解的气体及源于周围细胞的信号的浓度梯度,因此细胞具有极性(polarity)。许多已分化的细胞仍保留脱分化及再生形成完整植株的能力,这种能力称为全能性(totipotency)。在离体培养条件下,植物细胞全能性可以得到表达。

特异性细胞死亡是包括植物和动物在内的许多真核生物生长和发育必不可少的环节。细胞死亡不仅在生物发育中发挥作用,也在应对生物和非生物胁迫反应中起着重要作用。由于生物控制细胞死亡过程的启动和执行,因此该类型细胞死亡称为程序性细胞死亡(programmed cell death, PCD)。衰老(senescence)和与超敏反应(hypersensitive response, HR)相关的细胞死亡是植物 PCD 的两个例子,揭示了植物 PCD 的形式和范围。衰老是组织在其寿命结束时相对缓慢的细胞死亡过程。衰老组织中的细胞组分有序解体,并使营养从衰老组织中最大程度地转移出,以便在存活的植物部分内再循环利用。HR 引起的 PCD 则大为不同,是由某些病原在试图感染部位或其附近引发的细胞死亡。

PCD 是正常生殖发育所需的。在被子植物的大配子形成过程中,大孢子母细胞减数分裂形成 4 个孢子,其中 3 个经历 PCD,剩余的 1 个大孢子产生卵和胚囊的其他组分。同样在小孢子形成过程中 PCD 也发挥作用,包围小孢子细胞的绒毡层会死亡和解体。绝大多数被子植物受精后,合子第一次有丝分裂产生两个细胞:其中一个产生胚,另一个产生胚柄。胚柄经数次有丝分裂后,胚柄细胞也会经历 PCD。籽粒达到收获成熟时,胚乳细胞死亡,而周围的糊粉层细胞保持成熟状态。淀粉质胚乳 PCD 的独特之处在于细胞死后仍保留全部内容物,包括细胞核和细胞器。在单、双子叶植物种子萌发过程中,胚乳也要经历 PCD。植物营养发育的许多方面是具有 PCD 依赖性的,如导管分子(tracheary element, TE)是一种功能成熟时死亡的细胞,在导管分子形成过程中,液泡破裂,释放出水解酶(如蛋白酶、核酸酶和磷酸酶)、降解细胞器和其他细胞内容物。龟背竹属植物(*Monstera* sp.)叶片发育过程中,PCD 给叶形带来了巨大变化。营养发育的其他方面也受选择性细胞死亡的影响。叶片的毛状体和茎枝上面的刺在成熟时都是死亡的。植物地上部分表面的不同类型腺体也是由细胞死亡产生的,例如,柑橘果实表面的油腺就是由表皮下细胞经历 PCD 后形成的空腔,并填充香精油。PCD 是一些植物对胁迫反应的一种自然反应。植物在胁迫条件下,例如,缺氧(hypoxia)条件下,植物在根中会形成通气(薄壁)组织(aerenchyma),形成管道,便于空气由此从茎向根扩散。衰老是与营养和生殖器官发育最后阶段相联系的类 PCD 过程。衰老一般在器官成熟后发生,并且不再生和器官发生;但却受环境和内源因素(如激素)变化影响巨大。衰老是一个高度受调控的过程,在此过程中新的代谢途径被激活,而其他的代谢途径则被关闭。

## 1.2 从分子角度来理解植物发育

在很早以前植物发育生物学通常只是植物解剖学家的领域，由他们对植物发育进行详细的描述并提供了大量认识植物构造的宝贵信息。之后，实验植物生物学家和生理学家又增进了我们对植物生长发育过程的理解。现今，植物发育生物学已经进入分子生物学时代，分子遗传学研究进展彻底改变了我们对植物发育的理解。

从分子角度讲，发育就是按照贮存在 DNA 中的遗传信息展开的结果，是基因有规则地在特定的时空条件下表达的结果。例如，复杂的花器发育过程可以描述为“若干主要的调控基因指导下有序进行的一组事件”。遗传分析过的绝大多数发育过程都是在内外因素（外部因素如光照、温度，内部因素如内源激素水平）的作用下，由等级有序的基因所控制的基因表达过程。在某一器官或发育阶段中，等级体系中顶端的主要调控因子控制其他基因的表达。主要调控因子多数是转录因子或细胞信号转导分子，它们负责调控其他基因。高等植物的基因调控包括在染色质水平、DNA 水平、转录水平、RNA 加工、RNA 运输、翻译水平和翻译后水平上的调控。在转录水平上的调控，如顺式调控元件（如启动子和增强子）及反式作用因子（如转录因子）的相互作用研究得最为详细。随着表观遗传学（epigenetics）和微 RNA 机制研究的深入，人们发现了生物基因表达调控的另一类奥秘。表观遗传是基因结构未改变但基因表达发生变化或染色质调节基因转录水平改变的遗传变化。目前除经典的遗传调控外，包括 DNA 甲基化作用（DNA methylation）、组蛋白修饰作用（histon modification）、染色质重塑（chromatin remodeling）、遗传印记（genetic imprinting）及非编码 RNA（non-coding RNAs）等调控作用机制也进入了植物发育生物学家的研究视野。

## 1.3 植物发育的特点

动植物发育之间的相似性可促使发育生物学家提出统一的发育学理论，但是动植物之间也存在许多差别。相同的方面，意味着植物发育可借鉴动物发育的理论和模型，例如，格式形成（pattern formation）就是一个在现代发育生物学中具有指导性意义的模型。格式形成的概念主要是从果蝇突变体分析中提出来的，它是由一个等级有序的基因网络驱动的。格式形成成为动物中许多发育突变体的分类提供了一个理论框架。在植物发育学研究中格式形成被当作有用的范例。花器发育最初就是视作格式形成过程，因此研究者集中研究那些破坏花器官正常格式的突变体。动植物发育之间的差异表明：植物发育具有不同于动物发育的策略。动植物发育之间的差异如下：

### 1.3.1 植物的不动性及对环境的反应

被子植物和高等动物（如哺乳动物）相比，最明显差别的特点是：动物是可移动的；植物则扎根于土壤，是不动的。另外，动物体内的细胞都能够运动，而植物体内的细胞因为具有细胞壁，是不能移动的。运动性（mobility）决定了生物如何对环境做出反应，如何哺育自身并进行繁殖。因此，植物在发育和生殖策略上与动物存在显著差异。其中一个最主要的差

别在于动物通常既可从行为上对环境变化做出反应，也可从生理上对环境变化做出反应，但植物由于不能运动以躲避逆境，因此主要局限于从生理上对环境变化做出反应。例如，动物会通过躲藏或快跑来避免被捕食，而植物则可能通过调控臭味化合物代谢合成来阻止食草动物的嚼食。

### 1.3.2 植物独特的胚后发育

在高等动物中，多数成年个体具有的器官在胚胎发生阶段就已经产生。以人为例，人类胚胎只是成体的一个微缩版。在高等植物中，胚并没有任何成年植株所具有的器官。组成植物胚的器官(子叶和胚轴)也是实生苗的器官，但不是成熟植株的器官。植物器官是在胚后发育中由芽和根分生组织形成的。由于器官形成可在胚后发育中持续进行，植物因而可以改变身体蓝图以适应环境变化。动物的身体蓝图是由胚胎发育预先决定的，而植物的身体蓝图具有很大的可塑性，能适应不同的环境压力。由于绝大多数植物器官是在胚后发育中产生的，因此植物发育生物学家们对分生组织和胚胎研究同样感兴趣。

### 1.3.3 植物细胞具有全能性并可实现植株再生

被子植物和高等动物受不同的发育策略控制。高等动物的发育通常可看作是一系列复杂途径，使未分化细胞逐渐地向更远的分化状态的细胞类型和细胞谱系转变。因此，动物发育势必限制单个细胞的发育潜力：一旦形成完整的动物，其内的细胞和器官通常最终到达分化状态。与此相反，植物细胞则通常保持细胞全能性或多能性，植物细胞分化是可逆转的，因此植物组织培养或体外培养被广泛应用，如对植物种苗进行快速繁殖和遗传工程等。目前动植物在干细胞研究方面的进展差距表明了动植物细胞全能性上的差别。许多分化完成的植物器官、组织和细胞仍保持再生的能力。植物组织培养中，分化细胞经器官发生(organogenesis)或体细胞胚胎发生(somatic embryogenesis)途径再生植株。在器官发生途径中，可不经胚胎发育阶段直接产生器官。体细胞胚胎发生的环境与合子胚十分不同，也没有其他母体组织和合子组织(胚乳)，但却会重复合子胚发育的步骤。值得注意的是，芽和根这样主要的植物器官系统即使在完全成熟的植株上仍然保有分化的能力。新的器官一般从分生组织(活跃的细胞分裂区域)产生，这使得成熟植株也能产生新的根、芽和叶。

### 1.3.4 植物无动物发育中的生殖细胞系

在动物中，生殖细胞系和体细胞在胚胎发育的极早期就已分化。在哺乳类动物中，生殖细胞系经历少数几次细胞分裂就停止，也正因为如此，雌性动物的生殖细胞才不至于像在持续分裂过程中那样累积突变。但在雄性动物中，生殖细胞如同体细胞一样经历很多次分裂，因而更易发生突变。而植物根本没有生殖细胞系。至少在胚胎发生过程中不同于动物中那样把生殖细胞系保存起来，生殖细胞的分化在植物发育的晚期才开始。成熟植株在芽和根的分生组织上产生新的营养器官，响应于发育和环境信号，植物的茎端会从营养分化模式向生殖分化模式转变。这种转变导致花和配子的产生。因此，产生植物种系的细胞是来自于分生组织区域，也就是先前产生植物营养组织(体细胞)部分的区域。这样，分生组织细胞的体细

胞突变具有改变配子基因型的潜力。植物中的生殖细胞起源于三个基础细胞层之一，产生生殖细胞的那一细胞层(L2)并不只是保留下来专门产生生殖细胞的，而是既产生生殖细胞，也产生植物的营养器官部分。有研究曾提出在顶端分生组织(shoot apical meristem, SAM)有一组静止细胞组成生殖细胞系，称之为 *méristème d'attente*，它会在营养生长中保留下来，但细胞系谱分析表明，在胚性茎尖分生组织中并没有一群细胞专门用来形成花或花的生殖器官。

### 1.3.5 植物的器官和细胞类型较少

高等动物器官和细胞类型比高等植物的更加丰富多样，但植物会产生数目大、变异多的某种特定器官(如叶片)。双子叶植物的胚只有 4 种器官：上胚轴或胚芽(子叶以上的胚轴)、子叶、下胚轴(子叶以下，胚根以上的胚轴)和幼根(胚根)。成熟植株只有 3 种营养器官：叶、茎和根。花则有 4 种器官：萼片、花瓣、雄蕊和雌蕊。其他器官在特定发育时期形成，如果实(成熟子房)。由于只具有少数不同的器官，高等植物的细胞类型也比高等动物少，有 40 种左右，而在高等动物中则有数百种之多。由于植物只有较少的器官和细胞类型，不同细胞和器官间的胞间信号转导网络相较动物也相对简单。动物细胞和受体间有数百个胞外信号转导分子和激素作用，而植物细胞只有少数激素、生长因子和信号分子在文献中有描述，可能还有更多，只是现在没有发现而已。在经典的文献中，主要是对生长素、细胞分裂素、乙烯、赤霉素和脱落酸 5 种激素的描述，另外还有新发现的油菜素内酯和茉莉酸。到目前为止，在植物上鉴定出 2 种信号肽分子，分别是伤信号分子系统素(systemin)和大豆 ENOD40 基因产物。ENOD40 基因在大豆根结形成早期的根皮层细胞内高度表达，参与诱导中柱鞘细胞分裂。这些发现表明，可能还有更多的其他植物基因编码参与植物发育过程的肽激素合成。其他信号分子如寡聚糖，特别是寡聚糖醛酸苷，参与受伤、病原入侵过程，还可能包括正常的发育过程。

### 1.3.6 植物生长形式与细胞分裂板取向有关

植物细胞因为有细胞壁，因此细胞固定在原来的位置不动。如前所述，植物细胞和组织不像动物一样在胚胎发育中可以迁移，因此，植物形式(plant form)的发育是由固定不动的细胞分裂和伸展决定的。这也是为什么植物发育生物学家用细胞分裂方式和分裂板来解释植物形式发育的原因。植物结构中的细胞分裂板的取向决定它如何生长。垂周分裂(anticlinal division)是细胞分裂板垂直于表面的分裂，它使表面伸展；而平周分裂(periclinal division)是细胞板平行于表面的分裂，它引起表面突起。占优势的细胞分裂板限定组织的特性，如表皮组织进行垂周分裂，形成的单细胞层扩展延伸，覆盖器官和其他结构的表面。而初生根中柱鞘中的细胞进行平周分裂，产生侧根并向外生长。

### 1.3.7 植物利用胞间连丝进行胞间通讯

植物细胞有细胞壁阻隔，但相互连接的程度却是十分惊人的。植物细胞是通过细胞质桥(cytoplasmic bridge)或胞间连丝(plasmodesmata)相互连接的。胞间连丝是直径约 3 nm 的细胞

之间的有效通道,可允许小的代谢物、离子和相对分子质量约 1 000 或略小的信号分子通过。在植物体的某些特定部分,细胞甚至连结形成合胞体(syncytium,连续细胞质)。如蔗糖等小分子可从合胞体的一个细胞向另一个细胞流动。细胞类型不同,胞间连丝的数目也不同。植物细胞间存在大量的相互连结,除小分子外,目前已有证据表明,蛋白质和核酸等大分子物质也可能通过胞间连丝流动。

### 1.3.8 植物独特的配子体阶段和有性生殖

哺乳动物雌雄异体,在生命周期中通常以二倍体的孢子体阶段为主,配子产生和受精不能离开亲本体内,单对雌雄亲本繁殖产生的后代数量有限,且不能实现自体受精。在一些低等植物(单细胞生物绿藻)中单倍体世代( $1n$ )在其生命周期中占优势,但在高等植物中作用则较少。高等植物有雌雄异株、雌雄同株异花、雌雄同花等多种形式,既可实现自花授粉或同株异花授粉,也可进行异株授粉,还可将花药(或花粉)及未受精胚珠培养来产生可成活的单倍体植株,生殖行为与动物迥异。高等植物的配子体如胚囊和花粉粒都是多细胞的。单倍体阶段的一个重要后果是,如果发生隐性突变,有可能在这个阶段致死或出现有害效果。但由于高等植物中经常发生多倍化和基因扩增,隐性突变未必在配子体上显现。植物配子体是多细胞结构,任何影响多细胞发育的突变可能在配子体阶段就不能存活。

## 1.4 植物发育生物学的研究方法

植物生物学的很多知识绝大多数来自于对模式植物所进行的研究。拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)由于生长周期短、产生种子多、基因高度纯合、容易诱变产生突变体、基因组小( $2n = 10$ ,基因组大小为 125 Mbp)且已有测序数据信息和突变体库等因素,目前是植物发育生物学、遗传学和分子生物学研究使用最广的模式植物,被誉为植物界的“果蝇”。水稻是研究单子叶植物的重要模式植物。尽管拟南芥在发育遗传研究方面有很大的优势,但由于单、双子叶植物存在巨大的差异,拟南芥不是粮食作物,本身没有经济价值,而很多单子叶植物都是重要的粮食作物,如水稻、玉米、小麦、高粱、小米(粟、谷子)、燕麦、大麦、青稞等。在禾谷类作物中水稻基因组(450 Mbp)是最小的,而且也有了序列信息和突变体库,且容易遗传转化。此外,玉米、豌豆(*Pisum sativum*)、矮牵牛(*Petunia hybrida*)、金鱼草(*Antirrhinum majus*)、番茄(*Solanum lycopersicum*)、烟草(*Nicotiana tabacum*)、百脉根(*Lotus japonicus*)及杨树(*Populus* sp.)也是经常采用的模式植物。这些植物在研究植物发育遗传方面各有优势,如番茄在研究果实发育和成熟方面具有优势;百脉根可作为研究豆科植物固氮的分子机理方面的模式植物;杨树单倍体( $n = 19$ , 450 ~ 550 Mbp),基因组相对较小,因此杨树成为研究木本植物的模式植物。

以往利用形态观察、解剖学和生理学研究已经积累了很多资料,目前,几乎植物生命周期中的每个发育过程都在采用分子遗传学的工具进行探索。遗传学家通常采用影响发育过程的一系列突变体进行研究。首先,利用 EMS 等化学诱变剂诱导产生点突变,然后用以分子标记为基础的定位克隆(positional cloning)或图位克隆(map-based cloning)结合测序方法来分离基因。图位克隆需要有高精度的遗传图谱和物理图谱。还有一个最直接的方法是,采用插

入突变对突体基因进行基因标签。在拟南芥上常用的方法是利用根癌农杆菌 (*Agrobacterium tumefaciens*) 的 T-DNA 转移来标签有关基因。获得大量的 T-DNA 插入突变体库后, 可从中选出目标突变体, 通过对插入的 T-DNA 旁侧 DNA 序列进行测序, 即可鉴定出被标签的基因。

反向遗传学手段可以对已知序列但功能或表型不明的基因进行研究, 如采用反义 RNA (antisense RNA) 或 RNA 干扰 (RNA interference, RNAi) 技术, 敲除基因功能, 可获得基因功能的大量信息, 但对表型影响微小且难以观测的基因, 或者功能冗余的基因效果不是很理想。与之相对的是, 利用组成型的强启动子, 如 CMV 35S 启动子、组织特异性启动子、化学诱导启动子等驱动目标基因的过量表达 (overexpression), 并同其他方法结合在一起可对基因功能进行鉴定。此外, 采用聚合酶链式反应 (polymerase chain reaction, PCR) 来检测随机插入突变体, 可找到发生突变的特定基因。

目前, 基因组学、蛋白质组学和转录组学手段及各种植株测序手段已用于植物发育生物学研究, 这些新技术同经典的分子遗传学手段相结合, 将对研究植物发育生物学发挥更大的作用。

## 参考文献

- Bewley J D, Hempel F D, McCormick S, Zambryski P. 2000. Reproductive development [C]. In: Buchanan B, Gruissem W, Jones R. eds. *Biochemistry & Molecular Biology of Plants*. Rockville, MD, USA, ASPB, pp. 988 - 1043.
- Gutierrez C. 2005. Coupling cell proliferation and development in plants [C]. *Nature Cell Biology*, 7, 535 - 541.
- Howell S H. 1998. *Molecular genetics of plant development* [M]. Cambridge: Cambridge University Press, 1 - 365.
- Leyser O. 2000. Mutagenesis [C]. In: Tucker G A, Roberts J A. *Methods in Molecular Biology*, Volume 141: *Plant Hormone Protocols*, Totowa: Humana Press, pp. 133 - 144.
- Meyerowitz E M, Somerville C R. 1994. *Arabidopsis* [M]. Cold Spring Harbor: Cold Spring Harbor Press.
- Öpik H, Rolfe S A. 2005. *The Physiology of Flowering Plants* [M]. 4th Edition. Cambridge: Cambridge University Press, pp. 1 - 287.



## 第2章 胚胎发生

胚胎发生(embryogenesis)一直是动物发育研究的焦点。在许多动物中,胚胎发生是身体蓝图基本特征的展开及器官系统的形成过程。与动物不同,植物很大程度上是胚后发育,植物胚通常不存在成熟器官,成熟器官是茎、根分生组织后来产生的。植物胚较为简单,由两个主要器官系统——胚轴(axis)和子叶(cotyledon)组成。组成胚轴的组织将产生实生苗和成年植株结构。在成熟胚中,胚轴由上胚轴(epicotyl)、茎尖分生组织(shoot apical meristem, SAM)、下胚轴(hypocotyl)、胚根或幼根(radicle)、根尖分生组织(root apical meristem, RAM)组成(图 2-1)。在拟南芥等植物的胚中,上胚轴发育程度不高,只是由 SAM 组成。在其他如豆类植物中,上胚轴或胚芽(plumule)由 SAM 和若干叶片组成。子叶为终端结构,包含胚和实生苗发育的营养贮备。

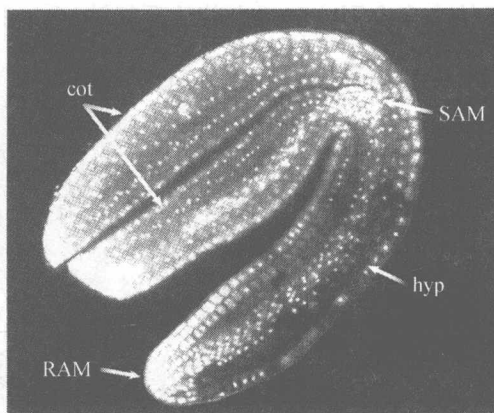


图 2-1 拟南芥的成熟胚(引自 Clark 等, 1995)

激光扫描共聚焦显微镜下可观察清晰的胚和到碘化丙啶染色的细胞核。茎尖分生组织(shoot apical meristem, SAM)和根尖分生组织(root apical meristem, RAM)区域细胞核密集分布。hyp: 下胚轴; cot: 子叶

合子经历一系列细胞分裂形成胚胎,胚胎按合点—珠孔轴排列,合点—珠孔轴被认为提供位置信息,决定胚胎发育的极性。胚胎发育是一系列有步骤的、按照确定细胞板进行细胞分裂的结果,经历一系列可从外形识别的阶段,这些阶段称为球形胚阶段、心形胚阶段和鱼雷形胚阶段。

胚胎发生包含 3 个重叠的阶段:组织分化、细胞增大和成熟(死亡)。在组织分化期间,受精卵经过多次细胞分裂和分化,形成胚组织和器官系统(球形胚到心形胚)。胚柄形成,并促进胚的发育,直到成熟中期(鱼雷形胚阶段)胚柄被生长中的胚所堵塞。鱼雷形胚阶段细胞增大,以适应贮藏营养的沉积。在成熟干燥阶段,发育过程终止,而胚准备并进行干燥脱水。由此可知胚胎发生不仅包括产生胚的形态发生事件,还包括胚的干燥(desiccation)、休眠(dormancy)和萌发(germination)等事件。本章主要论述胚的形态发生事件。

### 2.1 胚胎发生的早期事件

胚胎发育从卵子受精和合子形成开始。被子植物的受精是双受精过程,花粉粒(雄配子体)的两个精细胞与胚囊(雌配子体)的两个核融合。其中一个精细胞与卵细胞融合,而另一个精细胞与胚囊细胞中央的两个极核融合。受精后的卵细胞成为合子,中央细胞发育成三倍