



植物细胞分化与器官发生



许智宏 种 康◎主编

许智宏题

科学出版社





PLANT
CELL DIFFERENTIATION
AND ORGANOGENESIS

植物细胞分化与器官发生

许智宏 种 康 / 主编

科 学 出 版 社

北 京

内 容 简 介

本书以国家自然科学基金委员会“植物细胞分化与器官发生”创新群体成员的研究成果和研究方向为主线,围绕细胞分裂和分化、器官发生和发育这些基本科学问题,介绍了从分生组织到器官形成的分子机制。本书在相关领域研究进展的背景下,突出各位作者的研究特色,纵论动态,力图做成图文并茂、简明扼要、通俗易懂的学术专著。全书共11章,系统全面地描述了植物细胞分化、器官发生的概念、问题和研究体系,阐述了细胞分裂、细胞分化和囊泡运输在植物发育中的作用以及相关研究技术;另外还对花器官的起源与演化、开花启动和花器官决定等的研究进展做了较为细致的阐述,内容涉及春化信号的感受、花发育模型、花器官发生调控网络、MADS-box基因家族;对花粉管极性生长、植物表皮毛极性生长、胚胎发育以及根尖和茎尖分生组织也进行了较为系统的介绍。全书结构精练、信息量大,既有理论、研究进展,又有研究方法。

本书以许智宏院士和种康研究员为主编,刘春明、王台、林金星、胡玉欣、黄善金为副主编,邀请孟征、乐捷、徐云远、朱生伟和王雷作为编委。本书的读者对象主要是植物学科研究生、高年级本科生和相关领域的科研工作者。

图书在版编目(CIP)数据

植物细胞分化与器官发生 / 许智宏, 种康主编. —北京: 科学出版社, 2015.6
ISBN 978-7-03-044504-9

I. ①植… II. ①许… ②种… III. ①植物—细胞分化 ②植物—器官发生
IV. ①Q942.5

中国版本图书馆CIP数据核字(2015)第117793号

责任编辑: 王 静 罗 静 白 雪 / 责任校对: 李 影
责任印制: 肖 兴 / 封面设计: 北京铭轩堂广告设计有限公司

科学出版社 出版

北京东黄城根北街16号

邮政编码: 100717

<http://www.sciencep.com>

北京利丰雅高长城印刷有限公司 印刷

科学出版社发行 各地新华书店经销

*

2015年6月第 一 版 开本: 787×1092 1/16

2015年6月第一次印刷 印张: 18 1/4

字数: 420 000

定价: 158.00元

(如有印装质量问题, 我社负责调换)

《植物细胞分化与器官发生》 编委会名单

主 编 许智宏 种 康

副主编 刘春明 王 台 林金星 胡玉欣 黄善金

编 委 孟 征 乐 捷 徐云远 朱生伟 王 雷

序

回顾起来，当初吸引我学习植物、直至后来从事植物科学研究的一个最重要原因应该是植物的千姿百态，繁复多样。这种多样性体现在根茎叶的形态多样和花色百态，其中既有一年生的绵绵小草，也有千年高龄的参天大树，还有为人类提供食物的五谷杂粮。从热带雨林到干旱的沙漠，从沼泽湿地到冰川下的喜马拉雅，绿色生命的足迹无处不在。春去秋来，滋生不息。

令科学家们困惑不解的是这些丰富多彩的绿色生命个体无一例外都是由一个单细胞的受精卵经过细胞分裂、组织分化和器官发生过程形成。在高分辨的显微镜下，植物的形态结构更加变幻多姿。其中的奥妙令无数学者为之付出毕生精力探究，前赴后继。

这本由北京大学前校长许智宏院士和中国科学院植物研究所种康研究员主编的《植物细胞分化与器官发生》是继许老师1997年主编的《植物发育的分子机理》之后对细胞分化和器官发生领域最新进展的总结。毫无疑问，在从1997年到2015年的十八年里，由于拟南芥、水稻、苜蓿和短柄草等模式植物使用，十种植物基因组测序的完成，大规模高通量组学技术的出现，植物细胞分化和器官发生研究进入日新月异时代，让我们对植物细胞分化和器官发生的机理有了更深的了解。

参加该书编写的学者多为国家自然科学基金委员会的“植物细胞分化与器官发生”创新群体成员，在其专业领域有很深的造诣。全书以细胞和器官类型为主线，以分生组织和特化细胞为重点，系统地介绍了拟南芥和水稻等模式植物分化与分生组织控制器官发生分子机制。全书共11章，系统描述了植物细胞分化和器官发生的基本概念、关键科学问题和研究体系，阐述了细胞分裂、细胞分化、囊泡运输在植物发育过程中的作用，从被子植物的胚胎发育、生长点功能、干细胞功能调控、花器官的起源与演化、春化信号的感受、花发育模型、花器官发生调控网络、花粉管和表皮毛的极性生长等问题进行了较为系统地介绍。

全书图文并茂，结构精练、既有理论，又有研究方法介绍。我相信对植物细胞分化与器官发生机理感兴趣的学者一定会把它作为必备的案头读物，该书也可以作为硕士和博士研究生的通用教材。



李家洋

2014年12月

前言

与动物不同，高等植物在受精后形成的胚是具有分生能力的组织，胚胎发育完成后，由形成的茎端分生组织和根尖分生组织在不同发育时期可不断分化形成新的器官。因此，细胞分化与器官发生是植物生长发育的基础，这也决定了不同组织器官的结构特殊性和植物个体的多样性，从而也使之成为植物科学研究的核心问题之一。研究这些科学问题，对于控制植物的生长发育、开发作物和经济植物的重要农艺性状定向控制技术，具有重要的意义。本书以分生组织和特有细胞生长与分化为重点系统地介绍模式植物拟南芥和水稻细胞分化与器官发生分子机制。

国家自然科学基金委员会（NSFC）设立的“创新群体”项目，支持具有国际竞争力的围绕同一科学问题的学科前沿领域研究群体。中国科学院植物研究所在细胞分化与器官发生研究领域有悠久的历史，从20世纪50年代开始在植物生理学、植物发育生物学和植物胚胎学等相关领域具有坚实的研究基础。例如，80年代的小麦春化过程中核酸和蛋白质代谢特征和生理变化、风信子和小麦等植物离体花器官诱导、植物小孢子雄核发育以及原生质体培养等研究成果受到当时国际同行的关注。这批老一辈科学家的研究成果及其培养的人才梯队，为90年代后期植物研究所发育生物学的发展奠定了坚实的基础，也形成了具有一定学术特征的研究团队。

2008年以种康作为首席科学家，刘春明、林金星、王台、胡玉欣和黄善金为学术骨干组成团队，申报了“NSFC创新群体”，许智宏院士作为该群体学术顾问。经过中国科学院推荐，NSFC匿名同行评审、报告答辩和专家组在实验室现场考察竞争性评审程序，获得NSFC为期6年的研究计划资助。该创新群体是在中国科学院植物研究所原有的基础上，经过十多年的发展和近年来的人才引进逐渐形成的，群体所在的实验室从20世纪90年代起，在许智宏院士培养和指导下，瞄准植物分子发育生物学的研究前沿科学问题，在开花决定、花粉发育和育性等领域逐渐形成了植物发育和生殖生物学的研究队伍。较早进入植物研究所的群体学术骨干（种康、林金星、王台）是在本土成长起来的年轻科学家，各自在继承和发展原有工作的基础上，在开花与减数分裂基因调控（王台、种康）、花粉蛋白质组学（林金星、王台、种康）、水稻TILLING突变体库筛选（刘春明、种康）等共同感兴趣的问题上相互合作，形成了相互协作的研究团队。通过中国科学院“百人计划”人才项目从荷兰、新加坡和美国引进了在该领域作出重要学术贡献的优秀年轻学术带头人刘春明博士、胡玉欣博士和黄善金博士。其中，刘春明博士在细胞分化、胚胎发育等领域是国际上有影响的年轻科学家，胡玉欣博士在器官分化的基因调控领域有杰出的成就，黄善金博士在植物细胞骨架结构与功能研究领域具有重要的学术贡献。所有群体成员的共同研究兴趣集中在植物细胞分

化和器官发生分子调控机理这一领域。

为了总结该创新群体近年来研究成果，撰写本书，并以“创新群体”名称作为书名《植物细胞分化与器官发生》。本书是以NSFC“植物细胞分化与器官发生”创新群体成员和相关专家（孟征研究员、乐捷研究员、徐云远研究员、朱生伟副研究员）的研究成果为主线，系统地描述了植物细胞分化与器官发生的概念、问题和研究体系。全书共11章，阐述了细胞分裂、细胞分化、囊泡运输的原理以及它们在植物发育中的作用；另外对被子植物花器官的起源与演化、开花启动以及花器官发生的研究进展做了较为细致的阐述，内容涉及春化信号的感受、花发育模型、花器官发生调控网络、MADS-box基因家族；对花粉管极性生长、植物表皮毛极性生长、根的发育和干细胞功能调控也进行了系统的介绍。本书的读者对象主要是研究生、高年级本科生和植物科学领域的科研工作者。全书结构精练、信息量大，既有理论、研究进展，又提供一些研究方法。本书是在相关领域的国内外新近进展的背景下，重点以研究思路为主线，以相关研究组主要研究成果为基础，以突出相关研究特色为核心，纵论动态，力求做成图文并茂、简明扼要、通俗易懂的具有特色的学术专著。

本书得到国家自然科学基金委员会创新群体项目的资助。撰写过程中得到李珂博士的协助，全书图片由任仕超、侯秀丽和卢燃同学协助完成，在此一并致谢。

许智宏 许智宏

种康 种康

2014年12月

目 录

序

前言

第 1 章 植物细胞分裂及其调控

1.1 植物细胞周期的控制	3
1.1.1 细胞周期进程的划分及其基本事件	3
1.1.2 细胞周期进程调控关键因子及其作用	5
1.1.3 细胞周期进程的重要分子事件	9
1.1.4 植物激素及环境信号对细胞周期的调控	12
1.2 植物器官发育过程中细胞分裂的调控	15
1.2.1 细胞周期正确运行是植物正常生长发育的前提	16
1.2.2 植物器官发育过程中细胞分裂与细胞膨大的协同性	17
1.2.3 细胞分生能力持续时间影响器官大小	19
1.3 植物细胞分裂研究常用的技术方法	22
1.3.1 细胞悬浮培养系统	22
1.3.2 荧光活体实时显微观察	23
1.3.3 嵌合诱导表达系统	24

第 2 章 细胞分化

2.1 气孔的基本结构和分布	28
2.2 气孔发育过程（以拟南芥和水稻为例）	29
2.3 调控气孔发育的关键因子	31
2.3.1 转录因子在气孔发育过程中的作用	31
2.3.2 气孔发育过程中的信号转导	34
2.3.3 气孔发育过程中细胞内的信号转导(MAPK信号的级联放大)	36
2.3.4 植物激素对气孔发育的影响	39
2.3.5 气孔发育过程中极性的建立	40
2.3.6 miRNA对气孔发育调控的研究	42
2.3.7 环境因子对气孔发育的影响	42

2.3.8 细胞周期蛋白对气孔发育的调控	43
2.4 气孔发育研究中存在的问题以及未来的研究方向	43
2.4.1 转录因子及其靶基因将是今后气孔发育研究的主要方面	44
2.4.2 气孔发育信号转导途径的研究有待进一步深化	44
2.4.3 植物对逆境的响应和气孔发育之间关系的研究有待深入	45
2.4.4 植物激素在气孔发育中的作用将是今后研究的一个热点	45

第3章

植物细胞胞吐与胞吞作用机制

3.1 引言	48
3.2 植物细胞胞吐作用	48
3.2.1 胞吐囊泡的形成和转运	49
3.2.2 胞吐囊泡的拴系和锚定	52
3.2.3 胞吐囊泡的启动、触发和融合	53
3.3 植物细胞胞吞作用	54
3.3.1 笼形蛋白依赖的胞吞途径	54
3.3.2 不依赖于笼形蛋白的胞吞	58
3.3.3 其他胞吞途径	59
3.4 研究进展	60
3.4.1 拟南芥R-SNARE蛋白VAMP721和VAMP722介导的反面高尔基体网络到质膜的分泌运输	60
3.4.2 拟南芥类突触结合蛋白SYT2参与非经典蛋白的分泌过程	61
3.4.3 花粉管胞吞胞吐动态的实时动态研究	62
3.4.4 拟南芥脂筏蛋白AtFlot1参与介导一种不依赖于笼形蛋白的胞吞途径	64
3.4.5 胞吞途径对质膜功能蛋白调控的单分子研究	64
3.5 研究技术	66
3.5.1 实验材料和体系	66
3.5.2 样品标记技术	68
3.5.3 成像技术	73

第4章

花粉管极性生长及其调控

4.1 花粉管极性生长的细胞生理学机制	82
4.1.1 细胞壁的组成与可塑性调控	82
4.1.2 离子梯度与功能	86
4.1.3 细胞骨架的组织与动态调控	88

4.1.4 囊泡运输	92
4.2 顶端质膜定位的信号分子与信号通路	95
4.2.1 Rac/ROP GTPase	95
4.2.2 磷脂信号分子	97
4.2.3 信号通路的互作与信号网络	99

第5章 表皮毛发育

5.1 拟南芥表皮毛的发育过程及调控机制	104
5.1.1 拟南芥表皮毛的结构及发生过程	104
5.1.2 拟南芥表皮毛不同发育阶段的调控机制	105
5.2 棉花种皮毛的发生及调控机制	117
5.2.1 棉纤维起始	117
5.2.2 纤维伸长	119
5.2.3 纤维次生壁增厚	121
5.2.4 脱水成熟	121
5.3 拟南芥表皮毛和棉花纤维常用的研究方法	122
5.3.1 拟南芥表皮毛的获得	122
5.3.2 表皮毛分布格局分析	123
5.3.3 拟南芥表皮毛发育时期的跟踪	124
5.3.4 拟南芥表皮毛细胞周期分析	125
5.3.5 拟南芥表皮毛细胞形态分析	125
5.3.6 棉花胚珠的扫描电镜制样和观察	126
5.3.7 棉花胚珠体外培养及各种激素的处理	127

第6章 根毛发生、发育和顶端生长

6.1 根毛区表皮细胞的命运决定	130
6.2 根毛的起始	134
6.3 根毛的尖端生长	136
6.4 根毛的成熟	141
6.5 细胞骨架与根毛的生长发育	141
6.5.1 微管骨架与根毛的生长发育	141
6.5.2 微丝骨架与根毛的生长发育	144
6.6 根毛研究方面的实验体系	146
6.6.1 根毛的培养	146

6.6.2 根毛中钙离子的成像技术	147
6.6.3 根毛中微丝和微管细胞骨架的观察	148

第7章 植物胚胎发育的分子调控

7.1 植物胚胎的结构	154
7.2 合子激活	157
7.3 母-合转换	157
7.4 极性建立	158
7.5 细胞命运决定	159
7.6 胚胎的模式形成	160
7.7 胚胎顶基轴建立	162
7.8 子叶形成	163
7.9 胚胎特异表达的基因	164
7.10 胚柄的发育	165
7.11 胚乳的发育	166

第8章 茎尖分生组织

8.1 茎尖分生组织中的基因表达	171
8.1.1 茎尖分生组织中基因表达的组学分析	171
8.1.2 茎尖分生组织中几个基因的表达位置和突变体表型	172
8.2 茎尖分生组织的稳态调控	176
8.2.1 WUS和CLV3反馈环调控茎尖/花序分生组织	176
8.2.2 AG和WUS之间的反馈环调节花分生组织的有限性	179
8.2.3 miRNA和miProtein对茎尖分生组织的调节	182
8.2.4 其他调控茎尖分生组织的基因	183
8.3 激素对茎尖分生组织的调控	185
8.3.1 细胞分裂素对茎尖分生组织的调控	185
8.3.2 生长素等对茎尖分生组织的调控	189

第9章 根的发育与干细胞调控

9.1 根的基本结构与胚胎发育起源	194
9.1.1 根的纵向分区	194
9.1.2 根的辐射面组织分层	196
9.1.3 根的胚胎发育起源	199

9.2 调控根发育的信号分子	201
9.2.1 生长素	201
9.2.2 细胞分裂素	202
9.2.3 其他激素调控根发育	203
9.2.4 多肽激素	207
9.2.5 活性氧和氧化还原组件	210
9.3 调控根发育的重要转录因子	211
9.3.1 PLETHORA(PLT)与根尖干细胞维持	211
9.3.2 WUS-RELATEDHOMEODOMAIN(WOX)与QC维持及维管组织分化	211
9.3.3 SCARECROW(SCR)基因与皮层细胞分化	212
9.3.4 SHORT ROOT(SHR)基因与皮层细胞分化	212
9.3.5 其他转录因子	213
9.4 根发育的调控网络	214
9.4.1 位置信号与根发育	214
9.4.2 营养供给对根发育的影响	215
9.4.3 根瘤菌与根的相互作用	215

第 10 章

开花启动

10.1 生物钟与光周期途径	218
10.1.1 植物对光照变化的感受机制	218
10.1.2 光信号的转换	219
10.1.3 开花信号的传递, 成花素(florigen)的发现	222
10.1.4 成花素在茎尖分生组织中诱导开花	223
10.1.5 光周期对短日照植物开花的调控	224
10.1.6 光周期对长日照禾谷类植物的调控	226
10.2 春化及自主途径	227
10.2.1 拟南芥春化作用的分子机理的研究	227
10.2.2 禾谷类植物春化调控机理的研究	230
10.2.3 自主开花途径对FLC基因的调控	230
10.3 春化信号的感知	233
10.3.1 春化信号的感受器官	233
10.3.2 春化信号的细胞感知	234
10.4 赤霉素途径	235
10.5 环境温度影响开花	237
10.6 发育年龄调控途径	238

第 11 章

花器官决定

11.1 被子植物花的起源	243
11.2 花的发育	246
11.2.1 花序分生组织的起始	247
11.2.2 花分生组织的起始	248
11.2.3 花器官属性的决定	250
11.3 花发育的理论模型	250
11.3.1 花发育的ABC模型	250
11.3.2 MADS-box转录因子家族	253
11.3.3 花发育的ABCDE模型	254
11.3.4 花发育的四聚体模型	255
11.4 MADS-box基因家族与被子植物花器官发育分子机制	256
11.4.1 SQUA /API 亚家族	257
11.4.2 DEF/AP3和GLO/PI亚家族	258
11.4.3 AG亚家族(C/D)	259
11.4.4 SEP亚家族	261
11.5 miRNA调控花器官的形成	262
11.5.1 miRNA169	262
11.5.2 miRNA159	263
11.5.3 miRNA319	265
11.5.4 miRNA167和miRNA160	265
11.5.5 miRNA164	266
11.5.6 miRNA165/miRNA166	267
11.6 其他参与花器官发生的基因	267
11.7 花器官特征属性基因的靶点	269
索引	271



植物细胞分裂及其调控

内容提要

细胞分裂是植物生长发育和形态建成过程中最基本且最为重要的细胞学事件。在细胞水平，细胞分裂的调控表现为对细胞周期各个时期的控制，其主要通过周期蛋白及周期蛋白依赖性激酶的严密调控实现。上述细胞周期进程关键因子还受到植物激素、营养及环境信号等调控，进而介导内、外源因素对细胞分裂的控制。在植物的器官和个体水平，细胞分裂的调控则必须纳入发育的进程，并且其与细胞大小调控的协同作用决定了植物器官的发生、发育及大小。近年来，随着对植物器官发生及器官大小决定分子机制方面的研究，人们已经初步发现了包括 ANT、ARGOS 及 ARF2、BB、DA1 等在内的一系列参与器官发育过程中正向或负向控制细胞分裂的重要因子。这些研究不仅揭示了植物细胞分裂在发育过程中的控制机制，也为增强植物抗逆性及提高生物产量提供重要的理论和实践依据。本章主要介绍植物细胞分裂过程中细胞周期的调控机制；同时，将对植物整体发育水平上细胞分裂的调控及其与细胞分化、细胞大小协同控制植物器官发育的相关研究进展进行综述和讨论；最后，对研究植物细胞分裂的一些常用技术方法进行了简单介绍。

1.1 植物细胞周期的控制	3
1.2 植物器官发育过程中细胞分裂的调控	15
1.3 植物细胞分裂研究常用的技术方法	22

作为多细胞生物组织、器官生长发育及细胞更新的基础, 细胞分裂(cell division)对动、植物发育和形态建成过程起着决定性的作用。首先, 由单个受精卵发育成完整胚胎的过程本身就是细胞不断分裂和分化的结果。其次, 在胚胎发育完成之后, 器官的形态建成也是细胞经由细胞分裂并分化成为具有特定功能的细胞而完成的。而正常的细胞分裂也是动、植物干细胞更新及干细胞中心的维持所必需的(Wildwater et al., 2005)。另外, 细胞分裂对于动、植物的配子体及胚胎发育过程中也具有重要作用。当细胞分裂存在缺陷时, 动、植物的配子体及胚胎发育会受到影响甚至完全不育或致死。以模式植物拟南芥为例, 当其细胞分裂的关键调控因子如A类周期蛋白依赖性蛋白激酶(cyclin-dependent kinase A;1, CDKA;1)等突变后, 可导致配子或胚胎致死的表型(Hemerly et al., 2000; Nowack et al., 2012)。RBR(retinoblastoma-related)及CDKA;1等细胞周期进程调控因子突变后将导致配子体发育缺陷(Ebel et al., 2004; Iwakawa et al., 2006; Liu and Qu, 2008; Zheng et al., 2011)。细胞分裂异常还会导致植物干细胞中心异常, 组织、器官发育异常甚至导致个体死亡的现象(Wang and Chen, 2004; Wildwater et al., 2005; Desvoves et al., 2006; Andersen et al., 2008; Vanstraelen et al., 2009)。当细胞分裂过度进行时, 将会导致动物肿瘤细胞的形成(Cho and Liang, 2011), 在植物中则表现出子叶或茎顶端分生组织融合、愈伤状组织结构形成等异常发育现象(Aida et al., 1997; Griffith et al., 2007)。

细胞分裂在细胞水平上表现为细胞周期(cell cycle)的正常进行, 即细胞通过不可逆转的细胞周期完成增殖的过程, 并在适当的时期停滞进入静止期(quiescent phase, G₀期)。在细胞分裂过程中, 染色体的复制、细胞器分配、胞质分裂等事件都是细胞周期正常进行所必需的(Jürgens, 2005; Gutierrez, 2009)。近年来对于不同物种参与细胞周期进程调控关键因子及其功能的研究取得了长足的进展, 植物细胞周期的调控及其相关调控因子的作用机制也逐渐清晰。另外, 在植物器官或个体发育的水平上, 细胞分裂受到植物发育整体水平严格的调控, 单独改变细胞分裂或改变某些细胞周期进程调控因子并不能实现对器官发育的调控。事实上, 器官发育是细胞分裂、细胞分化和细胞膨大协同进行的结果(Lloyd and Meinke, 2012)。目前的研究发现, 只有在细胞分裂与其他细胞学事件协同的前提下, 才可能在一定程度上实现调控器官发育的目的。综上所述, 鉴于细胞分裂及其调控关键因子在植物发育过程中的重要作用, 本章在对细胞周期及其调控关键因子进行系统介绍的基础上, 简述了各种内、外源信号调控细胞分裂的作用机制, 进一步从器官和植物个体层面去探究了细胞分裂与植物器官发育的关系, 并对目前已经发现的影响植物形态建成的关键因子以及这些关键因子在细胞分裂和植物发育调控中的分子基础进行概述(De Veylder et al., 2007)。在本章的最后部分, 我们简单介绍了植物细胞悬浮培养系统及常见细胞周期进程阻断剂, 荧光活体实时观察及细胞分拣、嵌合诱导表达系统等研究植物细胞分裂的一些常用技术方法, 以期能够为相关领域的研究者提供参考。

1.1 植物细胞周期的控制

在细胞水平上,细胞分裂的核心事件表现为细胞周期的运行及其调控。在此过程中涉及遗传物质的复制、其他细胞组分及细胞器的复制、染色体组装与分配、细胞板形成等过程,最终进行胞质分裂等过程。在分子水平上,细胞周期进程的主要事件包括DNA合成与损伤修复(DNA synthesis and repair)、相关蛋白翻译及翻译后修饰(post-translational modification)、蛋白质选择性降解(selected proteolysis)等过程。上述过程主要是由细胞周期进程调控关键因子调控的。这些因子包括周期蛋白(cyclin)、周期蛋白依赖性蛋白激酶(cyclin-dependent kinase, CDK)、周期蛋白依赖性蛋白激酶激活激酶(CDK-activating kinase, CAK)、周期蛋白依赖性蛋白激酶抑制物(interactor of CDC kinase/KIP-related protein, ICK/KRP)、后期促进复合物(anaphase-promoting complex/cyclosome, APC/C)、RBR(retinoblastoma-related)、E2F(E2 promoter-binding factor)、DP(dimerization partner)、WEE1等。这些因子的蛋白质水平及活性在细胞周期进程的不同时期周期性地变化并最终参与细胞周期进程调控(Vandepoele, 2002; Marrocco et al., 2010)。其中,CDK通过与cyclin结合形成复合物并经进一步磷酸化激活从而参与启动细胞周期,KRP能够与cyclin或CDK结合抑制CDK-cyclin复合体的活性而在细胞周期进程调控中发挥抑制作用。另外,APC/C能够通过26S蛋白酶体或通过microRNA介导的转录事件调控上述相关蛋白的水平,进而保证细胞周期进程的正常进行(Adachi et al., 2006; Zheng et al., 2011)。近年来,通过对拟南芥和烟草等模式生物的研究,在植物细胞周期研究方面已取得较大的进展。借助分子遗传学和生物信息学相关技术方法,研究人员发现了一系列植物细胞周期进程调控关键因子,同时对这些因子在植物细胞周期进程调控过程中的作用机制及内、外源发育信号如何参与调控细胞周期进程有了初步的认识(Inzé, 2005)。

1.1.1 细胞周期进程的划分及其基本事件

依据各时期事件的不同,植物细胞周期进程主要划分为G₁期(postmitotic interphase, 第一间隔期)、S期(DNA synthesis phase, DNA合成期)、G₂期(premitotic interphase, 第二间隔期)和M期(mitosis/cytokinesis phase, 有丝分裂期/胞质分裂期)4个时期(图1-1)(Francis, 2007)。G₁期是细胞遗传物质复制的前期,主要进行必要的蛋白质、糖类、脂质等物质的合成,为S期做准备。在DNA损伤或DNA复制缺陷等特殊情况下,G₁期细胞停止分裂,细胞进入G₀期(quiescent phase, 静止期)。S期是核DNA和组蛋白及相关蛋白等物质进行复制的时期。G₂期介于S期和M期之间,为M期的正确进行提供基础。M期细胞进行遗传物质的分配和胞质分裂,产生两个新的子代细胞。

与动物和真菌等通过肌动蛋白和肌球蛋白组装形成的收缩环(contractile ring)将细胞质膜牵引到赤道板中间，并通过收缩环处细胞质膜融合的方式完成胞质分裂不同，植物借助于细胞骨架形成的成膜体(phragmoplast)将包含细胞膜组分的囊泡转运到赤道板附近，这些囊泡内组分参与形成细胞板(cell plate)，后者最终生长并与原有的细胞壁相融合最终完成胞质分裂，形成两个完整细胞(Gutierrez, 2009)。细胞周期进程中的胞质分裂事件及其调控机制本身也是非常有意义的问题，具体的过程及研究进展感兴趣的读者可参考相关的文献(Jürgens, 2005; Barr and Gruneberg, 2007; Van Damme, 2009)。在上述细胞周期进程中，有两个关键的控制点： G_1/S 转换点(G_1/S transition)和 G_2/M 转换点(G_2/M transition)，用以检验上一时期事件是否正确完成和决定是否进入下一时期。

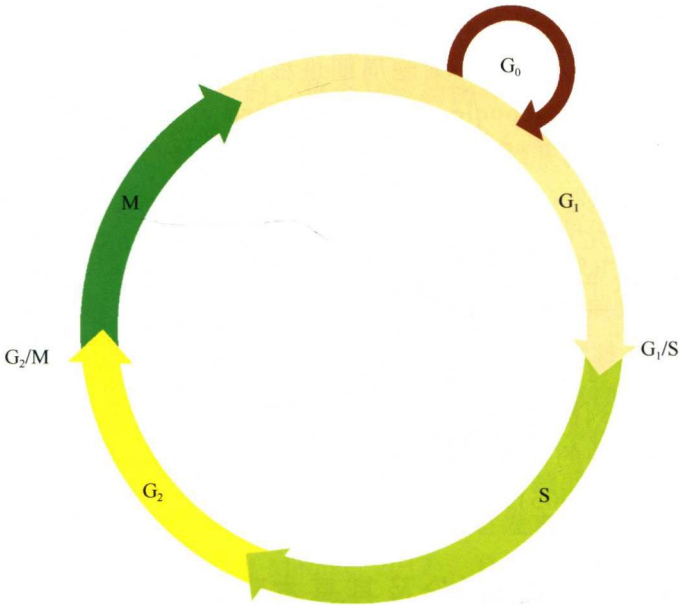


图1-1 植物细胞周期基本进程示意图

植物细胞周期分为4个时期： G_1 期、S期、 G_2 期、M期，各个时期是时间上相继的过程。在DNA损伤或复制缺陷等情况下，植物细胞周期进程停滞，进入 G_0 期。植物细胞周期进程中两个关键的转换点： G_1/S 转换点和 G_2/M 转换点

在细胞周期进程中，特定细胞周期进程调控关键因子特异性表达，其活性受到磷酸化修饰的激活或抑制作用，同时部分因子被选择性不可逆地降解，这就决定了单个细胞周期的进行是单向性的(unidirectional)。一般而言，一个细胞周期仅能够进行一次遗传物质的复制并最终进行胞质分裂。在一定的内、外源发育信号调控下，某些细胞持续进行几轮遗传物质的复制，但不进行胞质分裂，导致细胞内遗传物质是正常