

植物花发育

的

Z W H F Y D F Z S W X

分子生物学

孟繁静 主编

中国农业出版社

植物花发育的分子生物学

孟繁静 主编

中国农业出版社

图书在版编目 (CIP) 数据

植物花发育的分子生物学/孟繁静主编. -北京: 中国农业出版社, 2000.9

ISBN 7-109-06304-6

I. 植... II. 孟... III. 花-发育-分子生物学
IV. Q945.6

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2000) 第 17305 号

中国农业出版社出版

(北京市朝阳区农展馆北路 2 号)

(邮政编码 100026)

出版人: 沈镇昭

责任编辑 黄 宇

中国农业出版社印刷厂印刷 新华书店北京发行所发行

2000 年 12 月第 1 版 2000 年 12 月北京第 1 次印刷

开本: 850mm × 1168mm 1/32 印张: 11.875

字数: 297 千字 印数: 1~1 000 册

定价: 46.00 元

(凡本版图书出现印刷、装订错误, 请向出版社发行部调换)

前 言

农业生产的收获对象最多的是果实和种子，而这又恰与花发育的优劣密切相关。花的发育需要在良好的个体生长的基础上以及某些特定的环境条件下才能完成。这是植物从营养生长转向生殖生长的结果，是极为复杂的生命现象。长期以来，科学家们为了揭示花发育的奥秘，曾付出过巨大的智慧和精力，但至今许多问题尚未阐明。花发育的问题已成为当今生命科学前沿的研究热点和难点之一。近年来，由于分子生物学和遗传学向发育生物学的渗透以及新研究手段的发展和应用，对植物的发育，特别是花的发育有了崭新、深入的研究和认识，不但使它与实践的联系更加直接和明朗，在理论上亦加深了理解，如在有关理论的指导下，应用基因工程技术改变花的形状和颜色，就是具有极大潜在商业价值的实例。花发育的分子生物学表明，研究花发育的两种模式植物（拟南芥和金鱼草）虽非同一种属，且有较远的进化亲缘关系，但这两种植物控制花发育的机理基本一致，又都有相应的进化上的同源基因参与，明确了花发育有遗传保守性的概念，又由于在植物进化过程中，控制花发育的分子机制发生了特化，因而有了对花发育和形态上的多样性的认识。

我组对花发育的研究已进行了近 20 年，有一定的研究积累。根据教学和科研工作的需要，结合我们的心得体会，将有关花发育的重要方面加以收集，并学习有关文献和最新进展，将它们汇集成册。我们深感学识浅薄，不妥或错误之处在所难免，恳请读者批评指正。

全书共分十一章，在编写过程中，参编者（韩玉珍博士、傅永福博士、赵德刚博士、国凤利博士、于静娟博士、陈其军硕士、李永文硕士等）认真负责，分工协作，最后由孟繁静教授统一在内容和文字方面进行调整和润色，充分发挥了集体的智慧。承赵微平（主审）、敖光明、刘道宏和王国英、高荣孚教授在百忙之中给予审阅并提出不少有益的建议，又得到中国农业出版社的帮助，在此一并深表谢意。

孟繁静

1998年11月

目 录

前 言

第一章 植物成花转变的控制	1
一、引言	1
二、环境控制	2
(一) 光周期与开花	3
(二) 低温与成花诱导	15
(三) 影响成花转变的其他环境因子	21
三、植物的幼年期与感受态	22
(一) 不同类型植物的幼年期	23
(二) 植物具有幼年期的原因	24
四、植物成花转变的遗传控制	27
(一) 拟南芥 (<i>Arabidopsis thaliana</i>)	27
(二) 小麦 (<i>Triticum aestivum</i>)	41
(三) 豌豆 (<i>Pisum sativum</i>)	43
五、结语	44
参考文献	45
第二章 光受体与植物光周期成花诱导	50
一、引言	50
二、光敏素	50
(一) 光敏素的理化性质	51
(二) 不同光敏素分子执行着不同的功能	52

(三) 光敏素分子的结构与功能关系	54
(四) 光敏素作用的原初生化机制	55
(五) 光敏素的信号转导	60
(六) 光敏素与基因表达	65
三、蓝光/UV-A 受体	68
四、光受体在光周期成花诱导过程中的作用	70
(一) 沙漏 (hourglass) 计时假说	71
(二) 光敏素与内源节奏的相互作用	71
五、结语	79
参考文献	79
第三章 植物的成花生理信号	84
一、引言	84
二、成花生理信号	86
(一) 糖类	86
(二) 细胞分裂素	88
(三) 赤霉素	93
(四) 生长素	95
(五) 乙烯	96
(六) 脱落酸	97
(七) 多胺	99
(八) 水杨酸	100
(九) 玉米赤霉烯酮	101
(十) 寡糖素	105
(十一) 其他物质	105
三、结语	108
参考文献	110
第四章 植物的成花决定	117
一、引言	117
二、实验体系	118

三、植物成花决定态特征	120
(一) “全或无” (all-or-none) 现象	120
(二) 植物成花决定	122
(三) 花序决定 (inflorescence determination)	126
(四) 各器官相互作用对植物成花决定的影响	127
(五) 成花决定态的稳定与逆转	128
(六) 成花决定的分子调控	135
四、结语	138
参考文献	140
第五章 植物发育中细胞分裂模式的遗传控制	147
一、引言	147
二、茎端的发育	148
(一) 茎端分生组织 (SAM)	148
(二) 茎端分生组织细胞的细胞分裂模式	149
(三) 分生组织细胞分裂的遗传控制	151
三、花	154
(一) 花的亚区 (floral subdomain)	155
(二) 花器官的发生 (initiation)	158
(三) 花器官的形状	159
四、细胞分裂模式与细胞周期的关系	159
五、结语	160
参考文献	161
第六章 高等植物的花发育基因	168
一、花分生组织的形成	168
(一) 花分生组织特征决定基因的遗传学研究	168
(二) 花分生组织特征决定基因的分子特性	170
二、花器官特征的决定	172
(一) 花器官特征决定基因的遗传学研究	172
(二) 花器官特征决定基因的分子生物学研究	174

(三) 花器官特征决定基因的活化和调控	176
三、展望	177
参考文献	177
第七章 植物的性别控制	182
一、引言	182
二、植物性别类型	183
(一) 植物性别类型的定义	183
(二) 植物性别类型的划分	183
(三) 植物性别的进化	186
(四) 性比	187
三、花发育的 ABC 模型与植物性别决定过程	187
四、植物性别决定的遗传理论	193
(一) 性染色体	193
(二) 性别决定基因	196
五、植物性别表达的生理生化机制	201
(一) 植物性别二形性	201
(二) 性别表达的激素调节	204
(三) 环境条件对性别表达的影响	209
六、植物性别决定分子生物学研究进展	210
七、结语	212
参考文献	213
第八章 植物花色的基因控制和调节	225
一、引言	225
二、类黄酮产生的生化途径	226
三、影响花颜色的突变体	229
四、结构基因	232
(一) 查尔酮合酶 (CHS)	232
(二) 查尔酮-黄烷酮异构酶 (CHI)	234

(三) 黄烷酮-3-羟化酶 (F3H)	235
(四) 二氢黄酮醇-4-还原酶 (DFR)	236
(五) 无色花色素向花色素转化所需要的酶	238
(六) B-环的羟化作用: 类黄酮-3'-羟化酶 (F3'H) 和 类黄酮-3'5'-羟化酶 (F3'5'H)	239
(七) UDP-葡萄糖-类黄酮 3-O-葡萄糖基转移酶 (UGT)	240
(八) 鼠李糖基转移酶	240
(九) 其他结构基因	241
五、调节基因	241
(一) 玉米花色素苷合成的基因调节	242
(二) 金鱼草花色素苷合成的基因调节	246
(三) 矮牵牛花色素苷合成的基因调节	248
(四) 其他物种花色素苷合成的基因调节	249
六、花色素苷生物合成的组织特异性	250
七、光和其他因素对花色素苷合成的影响	252
八、花色的遗传工程改造	255
九、结语	256
参考文献	256
第九章 有花植物的自交不亲和机理	270
一、引言	270
二、自交不亲和性的遗传控制	270
三、孢子体型自交不亲和性的分子机制	271
四、配子体型自交不亲和性的分子机制	273
(一) 核酸酶机制	273
(二) 罂粟科	276
(三) 禾本科	278
五、结语	279
参考文献	280
第十章 花衰老的分子基础	285
一、引言	285

二、花瓣衰老时形态与细胞超微结构的变化	285
三、花瓣衰老时的生理生化变化	287
(一) 细胞膜的变化	287
(二) 呼吸作用	293
(三) 水分代谢的变化	294
(四) 糖类、蛋白质和核酸的变化	295
四、花瓣色素的变化	296
五、花瓣衰老的调节	298
(一) 乙烯	298
(二) 其他植物激素	307
(三) 授粉	311
(四) 环境胁迫	314
六、花瓣的脱落	315
(一) 概述	315
(二) 脱落区的解剖学结构及超微结构	316
(三) 花瓣脱落的生理学	317
七、花瓣衰老的分子生物学	318
(一) 乙烯的生物合成酶及相应的基因	318
(二) 乙烯的信号转导	320
(三) 与花瓣衰老有关的基因	326
(四) 控制花瓣衰老的遗传工程	328
八、花瓣衰老与细胞的程序化死亡	330
(一) 细胞程序化死亡概述	331
(二) 植物细胞的程序化死亡	333
参考文献	335
第十一章 花发育的分子生物学研究技术	348
一、拟南芥突变体的产生及分析	348
(一) 突变体的种类	349
(二) 诱变 (mutagenesis)	350
(三) 突变体的筛选和选择	353

(四) 突变体的分析	354
二、花发育基因的分离	357
(一) 染色体步行	357
(二) 转座子标记	358
参考文献	362

第一章 植物成花转变的控制

一、引言

植物开花是一个极重要的过程，它不仅关系到物种的延续，而且与人类生活密切相关。人类食品主要依赖于植物有性繁殖的产物，同时美丽而又品种各异的花卉装饰和美化着我们的周围环境。了解植物开花行为是农学和园艺生产上极具经济意义的课题。从生物学角度看，它又是一个极富有挑战性的涉及到植物发育机制许多基本问题的课题，包括不同发育途径间的转换，复杂的生物结构的组建，及内源信号和环境信号的整合等。

从进化的角度看，植物生殖器官的形成及其特征是在巨大的进化压力下形成的，遗传信息重组和杂交优势所赋予的巨大选择性优势导致了植物在进化早期有性生殖能力的建立，进化出携带雌雄配子体的特化结构。因为植物是遵循自养、固着的生存方式，因此生殖结构发育的精确形式是与将雌雄配子体带到一起的机制直接相关的。花是配子体发育和受精的器官。花的结构在确定植物间进化关系上是极为重要的，是经典分类系统的关键，常根据花的构造和受精机制的复杂性确定植物在进化上的位置。花不仅在形式上具有很大差异，在植物生活周期中花在何时形成及如何形成也有很大差异，例如有些植物在萌发后不久便开花，而有些植物要经过很长的幼年期才开花。通过内在或环境因素对成花转变进行控制是植物生活方式一个重要方面。由于生态环境是

如此多样和易变，使得植物发育了多种不同的方式获得表观上共同的目的，例如，推迟花发生可通过内部发育控制：如花启动前必须达到一定叶片数；或是通过环境控制：如春化需要（阻止秋季生长的植物开花，直到次年春天到来）。因此，植物成花的控制表现出极其多样性，Salisbury（1963）曾提出如果将所有不同日长反应类型的植物与日长变化及温度相互作用结合起来，将会有 800 多种可能的开花反应类型。Bernier（1988）也强调了开花的多途径特性。几乎每一个代表性实验都受到植物相反行为的质疑，怎样才能阐明这些表面上如此复杂的问题呢？研究者们一般采用二种途径，其一是详细分析控制开花的各组成过程（如幼年期，光周期诱导等）的生理生化，最终目的是揭示控制这些特定过程的机制，该方法是与开花反应的生化 and 基因表达变化分析相关的，实验设计一般只考虑一个变量，消除其他影响因素，实验体系一般选择具有明确反应（有时是极端的，但不具有普遍性）的模式植物。有人认为对开花控制模式系统的研究是无效的，因为这些植物不具代表性。然而我们对植物开花生理的了解大多来自模式系统。研究成花控制机制的第二个方法是寻找种内个体间开花反应的遗传差异，所用指标可以是开花时间或营养生长向成花转变的发育方式。自发产生的或通过诱变产生的突变体是用于遗传分析的有力工具，用于鉴定和分离所涉及到的基因。遗传分析的优点是不需要预先提出特定的机制。然而对任何一个分离得到的基因功能的了解将依赖于对开花生理学知识的了解。

二、环境控制

几乎每一环境条件都能改变植物成花反应。一方面，植物可以利用可预测的季节变化保证其在适当时间开花，光周期现象和春化作用即是这种类型反应的例子；另一方面植物可采取更为机

动的方式开花，这种情况下，植物可通过偶然发生的特定条件开花，如在温带地区水分和高温胁迫，或在干旱地区水分的获得都可触发开花。光对于植物开花是尤其重要的，已经证明光照时间长短（光周期）、辐射强度和光谱分布都能影响开花。

（一）光周期与开花

早在 1914 年，法国的 Tournois 就发现大麻和蛇麻的开花受日长控制，然而第一次世界大战结束了他年轻的生命。真正对开花光周期现象做出杰出贡献的是美国农业部贝尔茨维尔（Beltsville）农业研究所的 W. W. Garner 和 H. A. Allard (1920)。他们以美洲烟草 Maryland Mammoth 为材料进行的一系列细致艰苦的实验，证明了“日照长度控制着植物的成花诱导”，明确提出“植物本身可以测量日照长度，并据此可感知季节”这一存在于生物界的所谓的光周期现象的普遍概念。Garner 和 Allard 的工作是开创性的，正是他们杰出的工作奠定了成花生理的基础，导致了随后一系列重大发现。

1. 植物的光周期反应类型

植物成花转变对光周期的反应主要有三种基本类型，即长日植物（LDP），短日植物（SDP）和日中性植物（DNP），此外还有长短日植物（LSDP）、短长日植物（SLDP）、和日中性植物等少数特殊类型。根据植物有无明确临界日长，还可把植物分为绝对长日、绝对短日和相对长日和相对短日植物。然而植物的光周期反应并不是一种固定不变的属性，通过改变其他环境，植物的光周期反应会发生根本性变化。例如紫花牵牛（*Pharbitis nil* var *violet*）通常被认为是一种典型的短日植物，但目前已知有六种处理能使它在长日下开花（Bernier, 1988），这六种处理分别是：细胞分裂素处理，矮壮素处理，增加光照强度，适当降低温度，

去根及不良的营养条件。长日植物麦瓶草 (*Silene armeria*) 在改变环境温度或增加空气中 CO_2 水平或去根的条件下都能在短日下开花。由此可见, 植物的光周期反应类型的划分只有在给定的条件下, 才有意义 (杨广笑和孟繁静, 1994)。

对于短日植物来说, 临界暗期对成花转变起着决定性作用, 暗期期间进行短暂的光间断, 可阻止短日植物开花。对于长日植物来说, 如果光期光谱成分不合适, 即使暗期长度短于临界暗期, 植物仍然不能开花 (Lane et al., 1965)。因此, 这类植物又被称为光显性植物 (light-dominant plant), 而将由暗期长度决定开花的植物称为暗显性植物 (dark-dominant plant), 光显性植物和暗显性植物基本上相应于经典分类的 LDP 和 SDP, 但也不完全吻合 (Vince-Prue, 1983)。

2. 光周期诱导

植物只要受到合适的光周期处理, 随后再回到非诱导条件下, 仍可形成花芽, 这便是所谓的光周期诱导。只要满足了植物所要求的诱导周期数, 植物差不多在相同的时间形成花芽, 而与诱导后所处的光周期条件关系不大。

光周期诱导是一个累积的过程, 可从长日植物麦瓶草得到证明 (Wellensick, 1969), 麦瓶草在长日下诱导开花, 但如果温度提高到 32°C , 在短日 (SD) 下也能开花。 32°C 下 4 个 SDs 在诱导阈值之下, 但随后再给予 2 个长日 (LD) (单独给予时勉强诱导开花), 可诱导花大量发生。这种情况说明两种阈值处理的效应是可以叠加的, 这种亚阈值的诱导称为部分诱导。

许多植物开花并不一定要求连续诱导, 在二个诱导阈值以下的诱导周期之间, 插入非诱导处理并不影响开花, 这种现象称为分段诱导现象 (Bernier, 1981)。分段诱导受温度, 光和插入的非诱导周期的时间影响, 如一年生甜菜 (至少需要 15 ~ 20 个 LDs 周期才能完成成花诱导) 如果交替给予 10LDs-16SDs-10LDs, 可

诱导花发生，但如给予 3LDs-3SDs-3LDs-3SDs-3LDs-3SDs…，则不能诱导花发生，在某些植物，分段诱导情况更为复杂。如短日植物鼠尾草 (*Salvia occidentalis*) 分段诱导不仅受插入时间影响，而且受温度影响。20℃下，如果在 10 个 SDs 后给予 2 个 LDs，强烈抑制开花，但 10 个 SDs 前或后给予 LDs 则抑制作用减弱。在 10℃下，插入的 LDs 基本不影响 SDs 的诱导效果 (Bhargava, 1964)。

在具有腋生花的植物如 Biloxi 大豆和海绿 (*Anagallis*)，分段诱导是不可能的，在这些植物，两个亚阈值的诱导不能叠加 (Ballard, 1969)。

由上述例子可见，光周期诱导是非常复杂的。一般认为亚阈值诱导不引起顶端的变化，那么叠加反应必然是在叶中进行。其内在机制还缺乏了解。

3. 在完全黑暗时的花发生

许多研究者都进行了在完全黑暗条件下植物开花情况的实验。有越来越多的植物 (包括各种典型的光周期植物) 被证明在完全黑暗条件下，能够开花。如短日植物牵牛，长日植物白芥 (*Sinapis*)，拟南芥 (*Arabidopsis*) 和金光菊 (*Rudbeckia*)。需低温的甜菜和冬小麦在春化完成后也可以在黑暗下开花。液体中震荡培养的拟南芥 *ld* 突变体 (绝对长日植物) 在完全黑暗下比在长日下开花更迅速。长日植物金光菊用两个亚阈值的处理：1 个连续黑暗 + 1 个长日周期，二者诱导效应可以叠加 (Bernier, 1981)。

糖是植物在黑暗下开花的必需条件。各种生态型拟南芥当垂直地 (培养皿垂直竖立) 培养在添加糖的 MS 的固体培养基中时，只要地上部接触到培养基，在黑暗中开花情况比在光下早的多。晚花突变体在这种培养条件下与野生型一样早开花 (Roldan et al., 1997)。