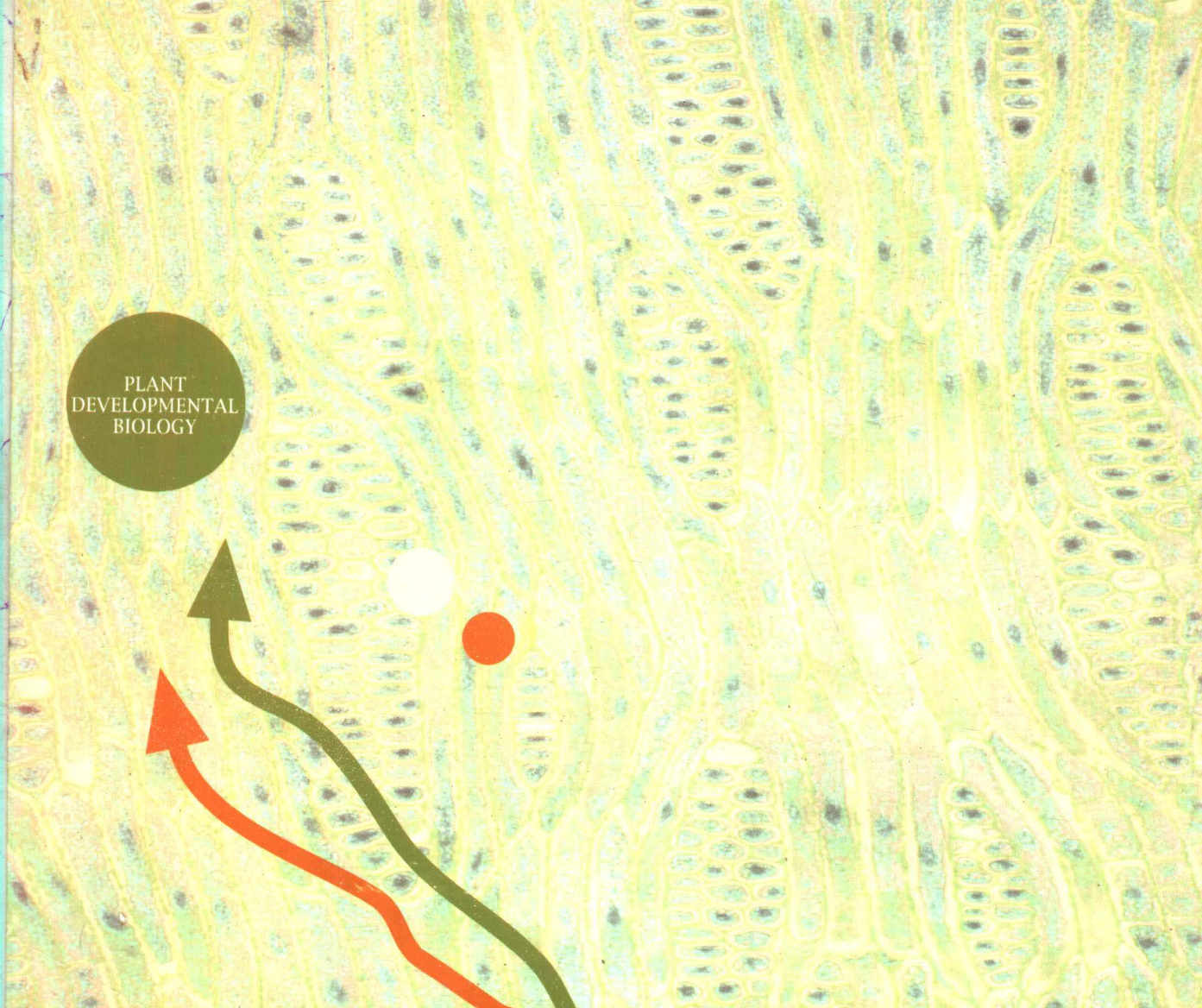




PLANT
DEVELOPMENTAL
BIOLOGY

PLANT DEVELOPMENTAL BIOLOGY

植物发育生物学

崔克明 著



北京大学出版社
PEKING UNIVERSITY PRESS

植物发育生物学

崔克明 著



北京大学出版社
PEKING UNIVERSITY PRESS

图书在版编目(CIP)数据

植物发育生物学/崔克明著. —北京:北京大学出版社, 2007. 1
ISBN 978-7-301-10788-1

I. 植… II. 崔… III. 植物-发育生物学 IV. Q945.4

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2006)第 060139 号

书 名: 植物发育生物学

著作责任者: 崔克明 著

责任编辑: 黄 炜

标准书号: ISBN 978-7-301-10788-1/Q · 0111

出版发行: 北京大学出版社

地 址: 北京市海淀区成府路 205 号 100871

网 址: <http://www.pup.cn>

电 话: 邮购部 62752015 发行部 62750672

编辑部 62752038 出版部 62754962

电子邮箱: zpup@pup.pku.edu.cn

印 刷 者: 北京大学印刷厂

经 销 者: 新华书店

787 毫米×1092 毫米 16 开本 24 印张 590 千字

2007 年 1 月第 1 版 2007 年 1 月第 1 次印刷

定 价: 39.00 元

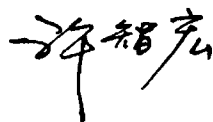
未经许可,不得以任何方式复制或抄袭本书之部分或全部内容。

版权所有,侵权必究

举报电话:010-62752024 电子邮箱:fd@pup.pku.edu.cn

序

由于分子和细胞生物学的发展,植物发育生物学在过去二十多年中取得了极大的进展。形态学是发育生物学的基础之一,而实验形态学是试图用实验的方法来研究形态发生问题。北京大学李正理教授领导的研究组自 20 世纪 50 年代末即开始利用组织培养技术进行实验形态学的研究,取得了一系列重要的结果。崔克明教授师从李正理先生,近三十年来专注于研究植物营养体发育,特别是维管形成层活动的机理。他从事“植物发育生物学”教学十几年,根据自己多年研究工作的积累,试图建立一个新的体系。他所著的《植物发育生物学》一书,系统介绍了植物发育生物学,特别是形态发生各方面的基础知识,兼有教科书和专著两者的特点,不失为一本供从事植物科学的研究者和研究生阅读和参考的很好的书。



2005 年 2 月 22 日晚

前 言

植物发育生物学是在植物形态解剖学、胚胎学、遗传学、生物化学及分子生物学等学科基础上发展起来的边缘学科,是生物学中继分子生物学后的又一个研究热点。像生物学中其他学科的发展一样,植物发育生物学的发展落后于动物发育生物学,不过,近年来有关研究的论文与日俱增,特别是有关维管形成层发生和活动的调控机理、发育中的信号传递及其作用方式、基因调控以及花芽分化基因调控的研究已取得很多成果。越来越多的发育生物学家开始利用现代细胞生物学和分子生物学的理论和技术研究生物个体发育的本质问题,同时也有越来越多的细胞生物学家、生物化学家和分子生物学家转向研究发育生物学,许多分子生物学家还寻求形态学家做自己的合作伙伴,共同进行发育生物学问题的研究。目前,我国在这方面的研究还较为落后,急需有人向大家介绍这些成果和前景,以推动这一学科在我国的发展。

本人长期在国家自然科学基金、高等学校博士学科点专项科研基金和国家重点基础研究和计划项目资助下,在对侧生分生组织较深入研究的基础上,对大量有关文献进行了系统的研究,根据自己的研究成果建立了全新的体系,用大量实验证据从组织学、细胞生物学和分子生物学等不同层次上对发育生物学中的一些重要理论问题作了系统而深入浅出的阐述,并用它们对各种发育现象作了解释。近 30 年来,不仅有二十多位研究生先后参加了有关的研究工作,而且二十多次以此书稿为讲义,为北京大学生命科学学院植物学专业的硕士和博士研究生(近 10 年来也有其他专业研究生选修),以及细胞学和遗传学专业的高年级本科生开设学位课或选修课,每次开课时都广泛听取学生的意见。特别应当指出的是,1998 年第一次作为讲义印刷时,原稿第十八章是请杨雄博士起草的,第十九和二十章是请林鸣博士起草的,这都是他们当时博士论文的内容,在使用期间经过多次修改,为了与全书一致,本人作了重写,并补充了大量新的进展,但他们对本书的贡献是本人永不忘怀的,并在此表示衷心的感谢。还应该说明的是,苏都莫日根教授和他的学生肖卫民博士特许我在第十八章有关嫁接的遗传变异一节中大量地使用他们的图和有关文字,在此表示深深的感谢。更应该指出的是,我的研究课题和这门课的开设都是我的老师李正理教授建议的,而且我长期在他的指导下开展工作,我的师母沈淑谨教授也长期帮我修改论文的英文稿,因此这本书也是我对他们长期教导的回报,在某种意义上说,这本书也是我和我的老师、师母及近 200 名学生共同研究的成果,在此对他们谨表诚挚的谢意。在最后成书过程中,我的老师李正理教授和胡适宜教授又同意我在书中使用他们绘制的图,更使本书增色不少,在此对他们表示衷心的感谢。不过,由于本人水平有限,加之专业的限制,文献阅读有限,本书尚有许多不完善之处,甚至有不少错误,欢迎批评指正。

作者

2005 年 11 月 29 日

目 录

第一章 绪论	(1)
1.1 什么是植物发育生物学	(1)
1.2 植物的生长发育与动物的不同	(1)
1.3 植物发育生物学的研究范围	(2)
1.4 植物发育生物学研究简史	(4)
1.5 用于植物发育生物学研究的实验系统	(5)
1.6 植物发育生物学和生产实践的关系	(6)
第二章 植物发育的细胞学基础	(7)
2.1 细胞周期	(7)
2.2 细胞分裂	(8)
2.3 细胞生长、分化及分化分裂的特点	(10)
2.4 位置效应在细胞分化启动上的控制作用	(14)
2.5 细胞分化过程的阶段性和有限可逆性	(14)
2.6 细胞分化中的临界状态	(14)
2.7 细胞分化和植物体发育的关系	(16)
第三章 植物发育中的细胞社会学和基因社会学	(17)
3.1 细胞社会学	(17)
3.2 基因社会学	(25)
第四章 植物细胞编程死亡及其与发育的关系	(28)
4.1 PCD 的概念	(28)
4.2 PCD 的特征及其与坏死的比较	(28)
4.3 检测 PCD 的方法	(29)
4.4 PCD 的机理	(32)
4.5 植物 PCD 的特点	(36)
4.6 PCD 在植物发育中作用	(37)
4.7 植物 PCD 的诱导及死亡信号的接受和传导	(41)
第五章 植物发育的时间纪录 ——龄	(42)
5.1 植物细胞分化的阶段性	(42)
5.2 位置效应与“龄”的关系	(46)
5.3 植物体上“龄”的痕迹	(47)
5.4 植物发育中“龄”的实质及其形成机理	(51)

5.5	研究植物“龄”的意义	(52)
第六章	调节植物发育的环境信号	(55)
6.1	水	(55)
6.2	温度	(61)
6.3	光照	(65)
6.4	气	(68)
6.5	机械压力	(68)
6.6	酸度	(69)
第七章	调节植物发育的化学信号	
	——植物生长调节剂	(70)
7.1	决定细胞分化的方向	(70)
7.2	在形成层活动中的控制作用	(71)
7.3	诱导器官建成	(77)
7.4	组织分化	(80)
7.5	植物生长调节剂调节植物发育的机理	(81)
第八章	植物体第一个细胞的诞生和早期发育	
	——胚胎发育	(84)
8.1	第一个细胞的发生及其后的分裂	(84)
8.2	器官发生	(91)
8.3	组织分化	(92)
8.4	位置效应在胚胎发育中的控制作用	(92)
8.5	胚胎发育的控制机理	(94)
8.6	重演律	(97)
第九章	成熟植物体中新器官的建成和新组织的发生	
	——I 茎端结构及其分生组织活动式样	(99)
9.1	茎端结构及有关组成方式	(99)
9.2	叶的发生、发育和衰老	(102)
9.3	侧芽的形成	(106)
9.4	茎的伸长	(107)
9.5	原形成层的发生和分化	(107)
9.6	初生加厚分生组织	(109)
9.7	茎端分生组织的实验研究和分化的分子调控	(109)
第十章	成熟植物体中新器官的建成和新组织的发生	
	——II 根端结构及其分生组织的活动式样	(112)
10.1	根端结构	(112)
10.2	侧根的发生	(114)
10.3	不定根的发生	(116)
10.4	根中维管组织的分化	(118)

10.5	根的向地性·····	(119)
10.6	有关根的实验研究和分子生物学研究概况·····	(123)
第十一章	细胞和组织克隆体的发生和发育·····	(125)
11.1	克隆的理论基础——细胞的潜在全能性·····	(125)
11.2	细胞和组织培养中形态建成的式样·····	(126)
11.3	细胞和组织培养中的 PCD·····	(135)
11.4	细胞和组织培养的科学意义和实用价值·····	(136)
第十二章	维管形成层的发生、发育和活动周期·····	(139)
12.1	形成层的结构特点和细胞组成·····	(139)
12.2	维管形成层的发生和发育·····	(146)
12.3	形成层的活动式样·····	(149)
第十三章	维管组织再生和形成层发生、活动机理·····	(159)
13.1	剥皮再生·····	(159)
13.2	植皮再生·····	(167)
13.3	去木质部再生·····	(171)
13.4	形成层发生和活动的机理·····	(175)
第十四章	木材发育·····	(180)
14.1	研究木质部分化常用的实验系统·····	(181)
14.2	木质部分化的诱导·····	(182)
14.3	管状分子分化中的 PCD·····	(183)
14.4	次生壁的构建及其与 PCD 的关系·····	(187)
14.5	木质部细胞的脱分化机理·····	(190)
14.6	应力木形成机理·····	(192)
第十五章	韧皮部和传递细胞的发育·····	(201)
15.1	长途运输组织——韧皮部·····	(201)
15.2	短途运输组织——传递细胞·····	(208)
第十六章	周皮的发生和发育·····	(216)
	——木栓形成层的发生和活动式样·····	(216)
16.1	周皮的结构·····	(216)
16.2	木栓形成层的发生和发育·····	(219)
16.3	木栓形成层的活动式样·····	(221)
16.4	创伤周皮·····	(221)
16.5	影响木栓形成层发生和活动的因素·····	(223)
16.6	木栓形成层发生和活动的机理·····	(225)
第十七章	扦插克隆体的发育·····	(228)
17.1	理论基础·····	(228)
17.2	枝插中不定根的发生和发育·····	(229)
17.3	叶插中不定根和不定芽的发生和发育·····	(234)

17.4	根插中不定芽的发生和发育·····	(238)
17.5	扦插中的极性·····	(239)
17.6	影响扦插中器官再生的条件·····	(239)
第十八章	嫁接克隆体的发育·····	(245)
18.1	嫁接体的形态发生·····	(245)
18.2	细胞学变化·····	(248)
18.3	离体嫁接与生理学·····	(249)
18.4	嫁接亲和性及其机理·····	(251)
18.5	嫁接的遗传变异·····	(252)
第十九章	被子植物生殖器官(花)的发生和发育·····	(258)
19.1	花的结构及其发生·····	(258)
19.2	从营养生长向生殖生长的转化·····	(260)
19.3	花序和花发育程序的启动·····	(271)
19.4	编码花发育程序的基因及其启动·····	(272)
19.5	花的形态建成·····	(275)
第二十章	种子植物的性别决定·····	(277)
20.1	植物性别决定的复杂性·····	(279)
20.2	植物性别决定的类型·····	(283)
20.3	饰变型性别决定植物·····	(283)
20.4	基因型性别决定植物·····	(289)
参考文献	·····	(300)
索引	·····	(347)

第一章 绪 论

1.1 什么是植物发育生物学

植物发育生物学是从分子生物学、生物化学、细胞生物学、解剖学和形态学等不同水平上,利用多种实验手段研究植物体的外部形态和内部结构的发生、发育和建成的细胞学和形态学过程及其细胞和分子生物学机理的科学。这是在植物形态解剖学、植物生理学、植物生物化学、遗传学、分子生物学、生物物理学等众多学科基础上发展起来的一门边缘学科,是农业、林业和药材生产管理的基础。发育生物学是生物学中继分子生物学后的又一个研究热点,它利用生物学中已用过的和还没用过的一切实验手段,研究各种植物体及其器官、组织和细胞的分化和建成中需表达的基因,以及这些基因如何编码成控制它们发育式样的程序,又有哪些调节基因在时空上调控不同程序的有序表达以及如何调控,等等。总之,植物发育生物学是一门既古老又不断发展的科学。

应该指出的是各个学科之间不存在高低之分,也无先进、落后之分,而是各有分工,相互渗透,相互依存的。

1.2 植物的生长发育与动物的不同

植物和动物是人类最初认识生物时所分出的两个大界,可见他们之间有着明显不同,有着一眼能看出的不同特征。就发育来说,它们之间既有着许多相同点,也有着许多不同点。

(1) 动物在胚胎发育中其组成细胞可移动位置,植物的则不能移动,细胞间彼此联结很紧密。

(2) 动物细胞通常没有细胞壁,植物则有,因此后者细胞死后仍保持一定的形态,死细胞和活细胞共同组成植物体。

(3) 植物细胞比动物细胞更容易表现出全能性,容易在人工培养条件下发育成新的个体或器官。

(4) 动物胚胎发育完成后几乎是全面地生长,成熟动物体中不在特定部位保留干细胞群(动物学和医学中的“干细胞”与植物学中的“分生组织细胞”具有同样的含义),不再增加新的器官和组织。植物则是在特定部位保留有分生组织细胞群,形成局部生长,一生中不断形成新的器官和组织。

(5) 动物在环境中是可以自由移动的,因此它们就有一定逃避不良环境的能力,其本身对环境的适应能力也就较差,而植物则通常不能主动移动,无法逃避不良环境,因此其内部结构和外部形态,甚至其生理活动都较容易受环境的影响,随环境条件的变化而发生一定的变化,以适应这些变化了的环境而生存下来。

(6) 动物的减数分裂发生于形成配子时,只有二倍体的动物体,没有单倍体的动物体,因此没有世代交替。而高等植物的减数分裂则都发生于形成孢子时,既有二倍体的植物体,也有单倍体的植物体,两种植物体交互出现形成世代交替。种子植物的配子体寄生在孢子体上,这就使得植物,特别是高等植物的性别概念不同于动物,性别决定问题也就更复杂。

1.3 植物发育生物学的研究范围

由于动物胚胎发育成熟后不再形成新的器官,“动物发育生物学”,通常称做“发育生物学”,其研究范围往往与胚胎发育相平行(Gilbert, 2000; Muller, 1998),而植物的发育中由于存在着世代交替,种子植物的配子体又寄生在孢子体上,人们习惯上就把孢子母细胞的发生、减数分裂及整个单倍体世代和受精完成到胚胎发育完成都归为生殖过程,对此过程的研究已由“植物胚胎学”发展为“植物生殖生物学”。此外“植物发育生物学”的研究范围还涉及由胚胎发育成成熟植物体及其分生组织的发生、活动形成新器官的过程。

1.3.1 植物的生长与分化

植物胚胎的发育过程与动物相似,是全面的生长发育,其间逐步完成器官的建成和组织的分化,发育完成后只由局部剩余的分生组织继续进行细胞分裂和分化。根据在体内的位置,分生组织分为两类:顶端分生组织(根端和茎端)和侧生分生组织,后者包括木栓形成层(cork cambium, phellogen)和维管形成层(vascular cambium)两类。

“生长”专指只有细胞数量的增加和体积的增大,例如,癌细胞、种子中的胚乳细胞、组织培养和组织再生过程中某些愈伤组织细胞的增多;“分化”则是指产生新的不同于母细胞(或母体)的新的细胞(或个体),如由形成层原始细胞分化成木质部细胞或韧皮部(phloem)细胞。有些生长是没有细胞分裂的生长,如辐射小麦种子,有时候虽然DNA的合成和有丝分裂受到了抑制,但并不能抑制种子的萌发和幼苗的生长,从而长成 γ -小植株,该植株中没有细胞分裂,只是胚胎中已存在的各种器官原基的展开,这是因为辐射处理前胚中已有了早期的分化,而且这种分化控制了以后的生长。另外,某些低等维管植物(一些蕨类的雌配子体)的发育早期则只有分化而没有生长。实际上,植物体的发育就是各种分生组织不断形成新的器官和新的组织的过程,所以各种分生组织的活动式样及其调控是植物发育生物学研究的主要内容。

1.3.2 植物发育中的一些现象

1.3.2.1 极性

植物在发育中十分有秩序地形成各种形态结构,使植物体具有特定的方向性,即具有明显的两极,或者说“轴化”(axiate)的特性,植物的这一特性就叫“极性”(polarity)。极性实际上是分化的一种形式。

任何植物体都有极性,即使单细胞植物体也不例外,如衣藻(chlamydomonas)、裸藻、硅藻等的植物体都有前后端之分。高等植物从受精卵开始就有极性,一端无细胞核而有大的液泡,细胞质稀薄,而另一端则具有大的细胞核,无大的液泡且细胞质浓厚。植物体都具有“体轴”,其两端在结构和生理上都有着明显的不同,即分为茎端和根端。极性并不是植物固有的特性,

而是植物体的一种不断运动的形式。通常没有分化的细胞,如未受精的卵细胞就看不到极性,以致受精以后才逐渐表现出各种不同的物质分化梯度,而且在空间上形成了一定的序列性。这种序列性还可因内外因素的影响发生各种变化,从而出现各种各样的极化现象。一旦一个细胞或细胞群极化之后,它们常常可以继续向前发展成一定的形态结构,不再需要另外的连续刺激。

1.3.2.2 位置效应

细胞或细胞群在整个植物体中的位置就决定了这个或这些细胞在未来分化中的命运,这就是位置效应(positional effects)。例如,胚胎的上端将来发育成茎叶系统,下端则一定发育成根系统。再如,维管形成层只有处在木质部和韧皮部之间才保持其形态,进行相应的活动,一旦暴露在外面就失去了形成层的一切特征。

1.3.2.3 再生作用

当植物体受伤后,很容易恢复或重新生长出失去的部分,或者可由植物体的一部分形成一完整的植物体的现象就叫再生作用(regeneration),这是生产上应用最早的克隆技术的基本原理。例如:

(1) 树木剥皮后再生形成新的树皮。

(2) 树木剥皮后,在不能再生新皮之处植上取自其他植株的树皮后,不仅上下连接处能愈合,而且中间树皮还能再生出新的形成层,进而向内分化出木质部,向外分化出韧皮部,从而形成树干状结构。

(3) 树木去除木质部后,能由留下的树皮内表面再生形成缺失的形成层和木质部,进而形成树干状结构。

(4) 当将树木树皮的周皮(periderm)剥除后,还能再生出新的周皮,生产上正是用此法生产商用木栓(软木)。

(5) 果树和花卉上常用的扦插技术就是使所扦插的植物器官再生形成所缺失的器官:枝插再生形成根,根插再生形成芽,叶插再生形成芽和根。

(6) 果树和花卉上常用的嫁接技术则是将取自不同植株的互为补充的器官连接在一起,使其连接处的组织愈合在一起形成一新的完整的植物体。

(7) 细胞和组织培养是在人工培养条件下使单个细胞或细胞群(组织)发育成完整植株或器官,实为一种特定条件下的再生。

1.3.2.4 相关和对称

植物体建成的过程中,即植物的生长发育中,各种器官间、各种组织间及各种生理过程间都不是孤立的,而是互相关联的,这就是“相关”(correlation)。早在19世纪就提出了这一问题,就用相关现象来解释芽、叶和茎生长间的相关现象。20世纪以来,对相关现象的研究已涉及成花控制、果实生长、脱落现象以及维管形成层活动等,甚至创伤愈合和嫁接愈合都与之有关。生长发育中的相关现象是由于一系列复杂的遗传和生理因素的交互作用引起的,这些生长因素大多来源于其他地方,然后再影响到某一部分的细胞活动。这种延伸到一定距离的相关现象是组织与组织、器官与器官之间相关生长的一种特性,如营养芽和根之间的相关现象,顶端优势,营养生长与生殖生长之间的相关关系都非常明显。

无论动物体还是植物体,都有一个对称轴、面或几何中心,其周围或两侧的组织、器官等结

构都成对称排列的现象就叫“对称”(symmetry)。植物体的轴不是物质结构意义上的“轴”，而只是一种几何学上的轴或面，由此将植物体或器官分成两面而成对称。这些沿着轴或纵向面的对称大致可分为辐射对称、两侧对称(也称左右对称)和腹背对称三种类型，辐射对称有三个或三个以上的对称面(图 1.1A)，两侧对称具有两个对称面(图 1.1B)，腹背对称只有一个对称面(图 1.1C)。在植物体中，无论外部形态还是内部结构都有对称现象，前者如叶序(phyllotaxy)和侧根排列，后者如茎中维管束的排列及根中初生木质部的排列形式等。

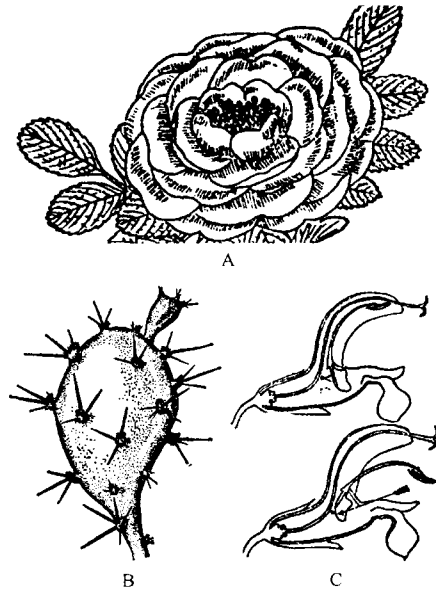


图 1.1 植物形态上的三种对称方式。A. 玫瑰(*Rosa rugosa*)花,示辐射对称;B. 仙人掌(*Opuntia* sp.)扁化的茎,示两侧对称;C. 鼠尾草(*Salvia* sp.)花,示腹背对称

1.4 植物发育生物学研究简史

1759 年德国 Wolff CF 在他的《发生论》(Theoria Generations)一书中就已提出,茎叶的生长是由于没有分化的顶端生长点不断发育,并且他还认为这种发育过程不是已形成结构的展开,而是由于胚性细胞的不断分化(后生论),但是 Wolff 的这些观点在当时并没有引起重视。一直到一个世纪以后,在 Nageli (1817—1891)一些理论的影响下,才对生长点分生组织的概念予以注意。也是在 18 世纪,法国的 Du Hamel (1700—1781)发现在木本植物和一些老的草本植物的软硬组织之间有一种胶质状的结构,它使植物体长粗,并称之为 cambium(形成层)。到了 19 世纪后期,Herman Vochting (1847—1918)在 1878 年出版的《植物的器官发生》一书中,深入全面地讨论了极性现象、分化和再生作用等问题,并初步勾画出了植物发育生物学所涉及的范畴。值得指出的是这方面早期的研究都注重在维管植物方面,但后来越来越多的试验证明,用低等植物也可以获得较好的结果,例如,在丝状的藻类植物中研究极性现象,利用粘菌的子实体研究形态发生的变化、进行生长与分化的分析等比高等植物更方便。一般说来,植物的许多初期分化现象都可在伞藻属中研究。

到了 20 世纪,这方面的研究发展更快。Haberlandt G 1902 年在他的论文中预言了离体

细胞在合适的培养条件下能够像受精卵那样发育成完整的植株,即后人所称的全能性(totipotency)。这实际上就是预言了改变组织或细胞的位置可改变它们分化的途径。不过,直到1950年Steward才将胡萝卜(*Daucus carota*)根中的韧皮部薄壁细胞在分离的单细胞状态下培养成功,1958年以后Muir WH等和Steward FC等才同时用实验完全证实了这一伟大的预言,为现代生物工程,特别是遗传工程中转基因技术的出现打下了坚实的基础。后来的大量实验研究表明,植物体中的许多生活的细胞,甚至是去壁的原生质体,例如,各种分生组织细胞、叶肉细胞、小孢子细胞、花粉细胞、胚及胚乳细胞、韧皮部薄壁细胞、未成熟的木质部和韧皮部细胞等在人工培养下或创伤后暴露的条件下都能发育成完整的小植株或某种器官。近年来细胞和组织培养技术已广泛应用于生产和科学研究中,成为生物工程的一个最重要的方面。

由于历史的原因,长期以来该学科在我国的发展既晚又慢,整个20世纪50~60年代,该领域的研究基本上都属于发育解剖学的范畴,20世纪70年代随着细胞和组织培养技术的发展和逐步完善,才开始了植物形态发生的研究。进而到20世纪80年代,随着细胞和组织培养技术的日趋完善和损伤系统的创新及应用,使得植物形态发生领域的研究取得了很大发展。而到了20世纪90年代,随着分子生物学的发展,相关技术在该领域中的应用以及大量生物化学家、分子生物学家的加入,使其迅速发展为植物发育生物学。到了20世纪末我国科学家在该领域的研究水平已差不多与世界同步。

1.5 用于植物发育生物学研究的实验系统

1.5.1 细胞和组织培养系统

这是植物细胞和组织培养技术诞生以来用于研究植物发育生物学问题的最主要的实验系统,其优越性是在人工控制之下进行,发生发育的条件较清楚,便于调节,缺点是缺乏体内一些组织发育所需要的位置效应,因此难于用来研究特定组织的发育。

1.5.2 损伤系统(切割实验、剥皮和去木质部实验等)

这是植物细胞和组织培养技术诞生前应用最广的一种试验系统,就是其后也仍然在一些研究领域中发挥着其他实验系统不可替代的作用。现在主要用于以下研究领域:

- (1) 关于形成层发生和活动的研究。
- (2) 关于顶端分生组织分区及活动的研究。
- (3) 关于维管组织分化的研究。
- (4) 关于扦插和嫁接的研究。

1.5.3 整体系统

此系统是利用正常发育的植物体研究植物发育问题。在植物发育生物学发生和发展的整个历史过程中一直发挥着其他实验系统无法替代的作用,就是在该学科未来的发展过程中也将发挥着它的独特作用。该系统主要应用的研究领域包括:

- (1) 正常胚胎发育过程的研究。
- (2) 正常营养器官发育过程的研究。

(3) 正常形成层活动周期的解剖学、细胞学、生物化学、生理学和分子生物学等的研究。

1.5.4 突变体系统

此系统是利用自然发生或人工诱导发生的突变体研究突变基因的结构及其在植物体发育过程中的功能和调控等。虽然此系统在植物发育生物学中应用是植物发育的分子生物学诞生以后的事,但却是此阶段所用的最重要、最基本的实验系统。

1.6 植物发育生物学和生产实践的关系

植物发育生物学的发生和发展是农林牧业生产发生和发展的必然结果,也就是说农林牧业生产的需要是此学科发生和发展的原动力。此领域的研究成果又反过来指导了农林牧业生产,推动农林牧业生产的发展,并主要应用于以下领域:

(1) 用于增加新优品系或株系的繁殖系数(细胞和组织培养、扦插等)。

(2) 用于植物育种,利用细胞组织培养中的变异扩大基因库;利用单倍体培养缩短育种时间;单倍体培养中进行物理或化学诱变,即应用微生物诱变育种的方法进行高等植物的育种;用于基因工程,如转基因植株的培育等。

(3) 利用光周期控制观赏植物或育种中杂交植株的开花期。

(4) 用于培养微缩植物。

(5) 用于培养获得所需的组织或器官。

(6) 用于中药材生产的工业化,如人参(*Panax ginseng*)愈伤组织的工业化生产,番红花(*Crocus sativus*)花柱的发酵罐生产等。

(7) 用于研究花芽形成的规律以控制其发生发育,如修剪、外源激素的使用等。

(8) 用于指导林业生产,研究形成层发生与活动的规律及影响它的因素,以利于林业的科学管理,培育适合生产要求的树种,选择合适的生产技术。

第二章 植物发育的细胞学基础

自 Schwann(1839)和 Schleiden(1838)创立细胞学说以来,人们已普遍承认细胞是生物体结构和功能的基本单位。任何植物发育(形态发生)的过程都是通过细胞的分裂和分化来完成的。所谓细胞分化,在细胞水平上就是指细胞由原始状态发育成具有一定结构和一定功能的成熟状态的过程;如果把由原始细胞分化为某一特定成熟细胞所需表达的全部基因称做基因群(gene group),那么在分子水平上则是指细胞内特定基因群的有序表达过程,也就是说分化过程是由相应的一群基因编码的程序控制的。因此,细胞分化的调节机理是生物学的基本理论问题,这方面的研究非常多(翟中和, 1995;李振刚, 1985),但还没有形成一个多数生物学家所能接受的理论。

2.1 细胞周期

2.1.1 处于不断分裂中细胞的细胞周期

20 世纪 50 年代以前,人们通过光学显微镜(简称光镜)看到的能连续分裂的细胞,除了分裂过程外就看不到其他变化,因此就把分裂期以外的时期称做“间期”,即把这种细胞从一次分裂到下次分裂的时间分为“分裂期”和“分裂间期”(或“静止期”)两个阶段。1953 年 Howard 和 Pelc 用 ^{32}P 标记后的放射自显影技术研究蚕豆(*Vicia faba*) 实生苗根尖细胞分裂过程时发现,有丝分裂过程必需的 DNA 复制发生于分裂间期中的一个区段,这一区段与有丝分裂期的前后各存在一个间隙期。由此他们明确提出了“细胞周期”的概念,专指连续分裂的细胞从一次有丝分裂结束到下一次有丝分裂结束所经历的整个过程,并把此过程划分为 4 个时期,即 S 期(DNA 合成期)、D 期(有丝分裂期,现称 M 期)、 G_1 期(D 期结束到 S 期间的间隙, G 即为 gap 的缩写)和 G_2 期(S 期结束到 D 期间的间隙)。细胞在此周期中顺序经过 $G_1 \rightarrow S \rightarrow G_2 \rightarrow M$ 而完成其增殖(图 2.1),其过程是由基因编码的程序控制的,过程进行中参与编制程序的各基因严格有序地按程序中的序列表达,其中有许多检验点,以保证每一时期正常完成后才能进入下一时期(图 2.2)。如果是分裂过程中的细胞就会再次进入 G_1 期,周而复始,直至其子细胞进入分化过程。

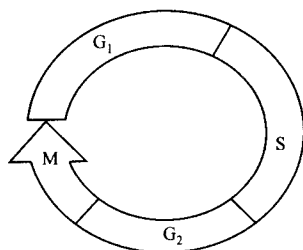


图 2.1 一直处于分裂状态的
细胞周期示意图

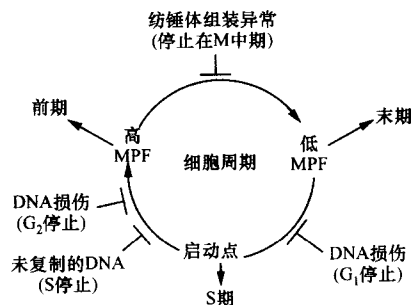


图 2.2 细胞周期中检验点调节与停止各时期进行的示意图(仿 Darnel et al, 1995)

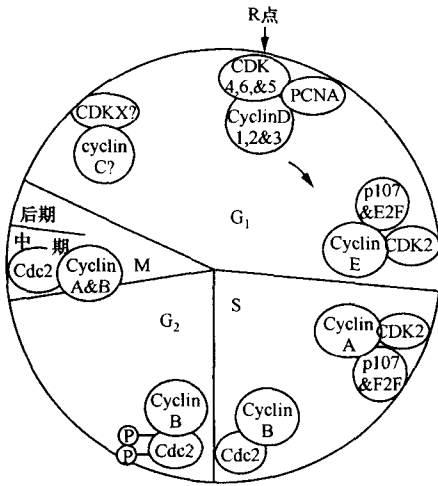


图 2.3 图解说明高等真核生物细胞周期中 CDKs-cyclin 作用。Cdc. 细胞周期基因; E2F, F2F. 周期蛋白; P. 蛋白激酶; PCNA. 细胞核复制抗原 (仿 Jonathan et al, 1990)

$S \rightarrow G_2 \rightarrow M$ 和退出有丝分裂的各个进程 (图 2.3)。

2.1.2 细胞分化与细胞周期

多细胞生物,特别是高等生物都是由一个原始细胞经不断地分裂分化形成的细胞社会。其中有些细胞处在不断分裂中,也就是处在不断运转的细胞周期中。但是大部分细胞分裂一定次数后就不再分裂,有的还分化成熟为具有特定结构的细胞。这些细胞在执行细胞周期程序的 G_1 期中发生变化,在分化诱导信号 (DIS) 的诱导下,发生与分化有关的 DNA 复制,经过与分化有关的 DG_2 期,随后发生分化分裂 (DM),其分裂结果是一个子细胞回到正常的细胞周期,另一个子细胞分化为具有特定功能的细胞 (DC),不再进行 DNA 复制,只进行与分化有关的一系列生理生化反应 (图 2.4),这一特化的 G_1 期通常称做 G_0 期,此期的细胞在一定条件下还可启动 DNA 的复制,回到正常的细胞周期中。但是那些将要分化成熟的细胞可能在进入 M 期前就已接受了新的与分化有关的信号,使其分裂方式不同于一般的分裂 (详见下节)。分裂完成后的一个或两个子细胞就不再进入 G_1 期执行细胞周期的程序,而是执行特定细胞的分化程序。

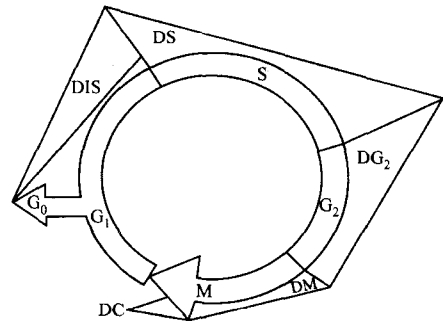


图 2.4 图解说明细胞周期与细胞分化的关系。DC. 分化细胞; DIS. 分化诱导信号; DG_2 . 分化分裂的 G_2 期; DM. 分化分裂的分裂期; DS. 分化分裂的 S 期

2.2 细胞分裂

植物的细胞分裂有多种方式,根据其过程中染色体的变化可分为主要发生于生殖过程