

# 植物发育的机制

## Mechanisms in Plant Development

- [英] Ottoline Leyser Stephen Day
- 瞿礼嘉 邓兴旺 译



高等教育出版社  
Higher Education Press



# 植物发育的机制

## Mechanisms in Plant Development

- [英] Ottoline Leyser Stephen Day
- 瞿礼嘉 邓兴旺 译



高等教育出版社  
Higher Education Press

图字:01-2003-3785号

译自

Ottoline Leyser and Stephen Day  
**Mechanisms in Plant Development**  
ISBN 0-86542-742-9

Copyright © 2003 by Blackwell Science Ltd., a Blackwell Publishing company  
All right reserved. No part of this publication may be reproduced, stored in a retrieval system, or transmitted, in any form or by any means, electronic, mechanical, photocopying, recording or otherwise, except as permitted by the UK Copyright, Designs and Patents Act 1998, without the prior permission of the publisher.

This edition is published by arrangement with **Blackwell Publishing Ltd.**, Oxford.

### 图书在版编目(CIP)数据

植物发育的机制/(英)雷萨(Leyser, O.)(英)德(Day, S.)著;瞿礼嘉, 邓兴旺译. —北京:高等教育出版社, 2006. 1  
书名原文: Mechanisms in Plant Development  
ISBN 7-04-017746-3

I. 植... II. ①雷...②德...③瞿...④邓...  
III. 植物-生长发育-高等学校-教材 IV. Q945.3

中国版本图书馆CIP数据核字(2005)第151317号

策划编辑 吕庆娟 责任编辑 吕庆娟 版式设计 李杰  
封面设计 王凌波 责任绘图 朱静 责任印制 宋克学

出版发行 高等教育出版社  
社 址 北京市西城区德外大街4号  
邮政编码 100011  
总 机 010-58581000

经 销 蓝色畅想图书发行有限公司  
印 刷 北京人卫印刷厂

开 本 787×960 1/16  
印 张 15.75  
字 数 280 000

购书热线 010-58581118  
免费咨询 800-810-0598  
网 址 <http://www.hep.edu.cn>  
<http://www.hep.com.cn>  
网上订购 <http://www.landaco.com>  
<http://www.landaco.com.cn>  
畅想教育 <http://www.widedu.com>

版 次 2006年1月第1版  
印 次 2006年1月第1次印刷  
定 价 32.50元

本书如有缺页、倒页、脱页等质量问题,请到所购图书销售部门联系调换。

版权所有 侵权必究

物料号 17746-00

## 郑重声明

高等教育出版社依法对本书享有专有出版权。任何未经许可的复制、销售行为均违反《中华人民共和国著作权法》，其行为人将承担相应的民事责任和行政责任，构成犯罪的，将被依法追究刑事责任。为了维护市场秩序，保护读者的合法权益，避免读者误用盗版书造成不良后果，我社将配合行政执法部门和司法机关对违法犯罪的单位和个人给予严厉打击。社会各界人士如发现上述侵权行为，希望及时举报，本社将奖励举报有功人员。

**反盗版举报电话：**(010) 58581897/58581896/58581879

**传 真：**(010) 82086060

**E - mail：**dd@hep.com.cn

**通信地址：**北京市西城区德外大街4号

高等教育出版社打击盗版办公室

**邮 编：**100011

**购书请拨打电话：**(010)58581118

## 译者的话

近年来,国际上有关植物发育的机制方面的研究进展可以用日新月异来形容;而中国国内也有越来越多的科学家开始或正在开展这方面的研究,并且研究的水平逐渐与国际接轨。在这样一种大环境下,北大-耶鲁植物分子遗传学及农业生物技术联合研究中心在国家自然科学基金委员会、吴瑞学会和北京大学的大力支持下,从1998年开始每年夏天都在北京大学校园内举办"植物分子及发育生物学暑期班及研讨会",邀请多位海外植物分子及发育生物学研究领域的优秀科学家进行为期一周的讲学和研讨;近几年参加这项活动的科研人员和学生每年都在500人以上,有力地促进了我国这个领域研究的发展。在活动举办过程中,我们也常常感到有一种迫切的需要,需要有一本相应的植物发育方面的教材来与这项活动配套,方便活动参加人员更好地理解学到的知识并进行深入交流。经过多方寻找,我们终于找到了这本2003年由Blackwell出版公司出版的《植物发育的机制》。虽然其中的有些内容由于发展太快现在看来又已经有所更新了,我们仍然觉得应该把它翻译过来以飨读者,也可解暑期班和研讨会的燃眉之急。

《植物发育的机制》是由英国约克大学生物系的欧特兰·莱瑟博士和科研作家斯蒂芬·黛合作编写的,主要阐述植物发育的分子机制;这本书篇幅不大,它简明扼要却颇为全面地介绍了包括环境因素和内源信号在内的多种因子是如何通过协同作用调节植物发育的。更为重要的是,《植物发育的机制》在内容的选择、顺序的安排以及撰写的方式上与其他有关植物发育方面的书籍有所不同,本书侧重的是让读者在整体水平上理解植物发育过程共同的机制问题,而不是按照植物生活周期的各个生长发育阶段对机制进行逐一分解。这一点很重要,它为我们深入理解植物发育的机制提供了一个更为完整全面的视角,对此我们非常欣赏。

经过一年多的努力,在高等教育出版社的全力支持下,今天《植物发育的机制》的中文版终于和读者见面了。值得一提的是,中文版采用了与原版

同样的双色印刷,使每一幅图都层次分明,一目了然。感谢我们在北京大学和耶鲁大学的学生李继刚、高兆锋、张湘波、王哲和朱丹萌等参加本书的部分翻译。北大-耶鲁植物分子遗传学及农业生物技术联合研究中心的顾红雅教授对全稿进行了校阅,在此我们深表感谢。同时也感谢高等教育出版社生命科学分社的吴雪梅社长和吕庆娟编辑为本书的成功付梓付出的大量心血。

衷心希望本译著的出版能为我国植物发育生物学研究的发展出一份力。

北大-耶鲁植物分子遗传学及农业生物技术联合研究中心

瞿礼嘉 邓兴旺

2005年岁末于燕园

# 前 言

发育生物学研究的是多细胞生物体的每一个细胞如何获得并维持某一特定的功能。植物的发育是一个连续的过程,贯穿整个生活周期的始终。包括环境因素和内源信号在内的多种因子协同作用,调节细胞的特化,从而产生出各种各样的植物类型。

本书讨论的是植物发育调控的机制,因此本书的结构也是围绕着这些机制,而不是围绕植物生活周期的各个阶段,因为植物在生活周期的不同阶段和植物的不同部位可以采取类似的调控机制。本书是专为植物发育生物学课程的本科四年级学生以及研究生而撰写的。显然它不会是一部有关植物发育过程的所有知识的全面综述,但我们期望本书可以为理解植物发育过程提供一个概念框架。

我们要感谢 Francesca 和 Joshua,他们每天都按时上床睡觉,我们才能进行本书的撰写。

# 导 言

发育生物学的中心问题是一个单个细胞是如何变成一个复杂的生物体的。对于这一问题的最初的回答一定是描述性的。目前有若干个物种都已经在细胞水平上有了关于发育的比较完整的解释,即细胞分裂、生长、分化、细胞死亡以及细胞运动(动物中)综合作用的结果产生了成年生物体。然而,虽然描述好过程很重要,但要理解发育我们就必须理解控制发育的机制。到底是什么因子调控细胞的行为,使之分裂、生长、运动、分化或是死亡呢?

本书讨论的就是有花植物(被子植物)发育的机制。植物的发育并不仅限于其生活周期的某个阶段,而是会连续地产生一些新的结构,如叶、根和花;因此,那些意在理解植物发育调控的研究就必须包括植物生活周期的所有阶段;而不同的阶段依然有可能采用类似的发育机制,所以,本书的构架并不是围绕植物的生活周期,而是集中于发育机制本身。

本书讨论发育的机制,第1章先简单介绍被子植物的发育过程,既可作为那些对植物发育不太熟悉的人的导论,又可以作为后续章节的参照文献。第2章则讨论植物发育的重要细胞和形态特性对发育机制研究的意义。

要长成一株功能完整的植株,细胞必须要根据其所在的位置而决定其命运。叶细胞注定走变成叶的道路,根细胞必须要变成根,叶表面的细胞一定与叶片内部的细胞表现不同,如此等等。第3、4、5和6章讨论的就是植物细胞的发育命运与其所在的位置之间的关系,其中,第3章关注的是细胞内在的信息,如谱系关系。第4、5和6章则介绍那些产生细胞外部位置信息机制的研究。

植物发育的一个最惊人的特征就是其对环境信号的反应可塑性。它既包含空间发育(如生长方向),又包含随时间的发育(如芽生长和开花的时间)。第7和8章讨论的是植物对环境信号的发育反应,其中第7章讨论了很多光对植物发育的影响,第8章则讨论植物对其他环境信号的反应。这



些内在的和环境的信号对植物发育的影响都是紧密地协调的。第9章讨论这些协调作用与芽发育的关系。

最后,第10章把植物发育调控的机制与动物发育调控的机制作一比较。

# 目 录

第 1 章 有花植物导论 .....	(1)
世代交替 .....	(1)
配子体发育 .....	(2)
孢子体发育 .....	(3)
胚胎发生 .....	(3)
萌发 .....	(5)
初级营养发育 .....	(6)
根的初级发育 .....	(7)
茎的初级发育 .....	(9)
次级营养发育 .....	(15)
茎从幼年向成熟的转型 .....	(17)
花的发育 .....	(18)
进一步阅读材料 .....	(19)
第 2 章 植物发育的特点 .....	(20)
植物细胞 .....	(20)
细胞壁 .....	(20)
胞间连丝 .....	(22)
更大的模式 .....	(24)
连续的发育 .....	(24)
可塑性发育 .....	(25)
再生 .....	(26)
研究发育机制的理论框架 .....	(27)
细胞内源和细胞外源信息 .....	(27)
结论 .....	(28)
进一步阅读材料 .....	(28)
第 3 章 细胞的内源信息 .....	(30)
细胞谱系 .....	(30)

细胞谱系与细胞位置之间的关系 .....	(31)
茎顶端分生组织细胞谱系的命运 .....	(32)
细胞谱系与细胞位置之间有更多的联系 .....	(33)
谱系研究实例 .....	(34)
研究实例 3.1: 拟南芥根尖细胞的激光切除 .....	(35)
研究实例 3.2: 绿-白-绿平周嵌合体 .....	(37)
茎的不同层间的协调生长 .....	(39)
研究实例 3.3: 影响分裂模式的突变 .....	(40)
玉米 <i>tangled1</i> 突变体 .....	(40)
拟南芥 <i>fass</i> 突变体 .....	(42)
年龄与位置之间的关系 .....	(43)
研究实例 3.4: 影响拟南芥叶起始速率的突变 .....	(44)
结论 .....	(46)
进一步阅读材料 .....	(47)
第 4 章 初生轴的发育 .....	(49)
胚轴 .....	(50)
研究实例 4.1: 墨角藻胚胎的纵轴 .....	(50)
合子中极性的建立 .....	(51)
细胞壁在纵轴维持中的作用 .....	(52)
细胞壁在纵轴发育中的作用 .....	(53)
由墨角藻看有花植物 .....	(54)
研究实例 4.2: 拟南芥胚的纵轴 .....	(55)
合子的极性向胚胎纵轴的转变 .....	(55)
胚中生长素极性运输的作用 .....	(57)
顶端分生组织的形成 .....	(61)
研究实例 4.3: 拟南芥胚的径向轴 .....	(65)
径向轴的形成 .....	(65)
径向轴位置信息的特征 .....	(67)
胚中纵轴和径向轴之间的关系 .....	(70)
结论 .....	(71)
进一步阅读材料 .....	(71)
第 5 章 叶和花器官中轴的发育 .....	(75)
叶 .....	(75)

研究实例 5.1: 叶的近 - 远轴	(76)
近 - 远轴不对称性的获得	(77)
近 - 远轴的维持	(80)
近 - 远轴不对称性和叶片的发育	(82)
近轴叶组织和茎顶端分生组织的发育	(83)
研究实例 5.2: 叶的基 - 顶轴	(84)
为什么 <i>knotted1</i> 影响了基 - 顶轴?	(86)
研究实例 5.3: 叶“有限”发育的本质	(87)
<i>KNOX</i> 基因和“无限”的发育	(87)
复叶	(89)
什么决定了叶的大小?	(89)
花	(91)
研究实例 5.4: 花的径向轴	(91)
ABC 模型	(93)
A, B 和 C 活性模式的建立	(95)
ABC 机制的进化	(98)
径向轴的其他方面	(99)
研究实例 5.5: 金鱼草花的近 - 远轴	(100)
金鱼草的花	(100)
近 - 远轴不对称性的遗传控制	(100)
结论	(104)
进一步阅读材料	(104)
第 6 章 相对于特定细胞、组织或器官的位置	(110)
研究实例 6.1: 拟南芥叶片表皮毛的模式建成	(111)
克隆分析	(112)
表皮毛模式建成的遗传分析	(112)
表皮毛间隔模式的一个模型	(114)
研究实例 6.2: 拟南芥根毛的模式建成	(116)
生毛细胞/无毛细胞的发育	(116)
生毛细胞/无毛细胞命运决定的遗传分析	(117)
根毛和表皮毛发育的关系	(122)
研究实例 6.3: 叶序	(123)
叶起始的模式	(123)

叶序的“手术”实验 .....	(123)
区域理论 .....	(126)
生长素 .....	(127)
扩展素 .....	(128)
叶特化的时间性 .....	(129)
叶序的起始 .....	(129)
研究实例 6.4: 叶和维管组织发育的相互协调 .....	(130)
生长素诱导维管组织的发育 .....	(131)
定向发育假说 .....	(131)
原形成层至叶的信号传导 .....	(133)
结论 .....	(133)
进一步阅读材料 .....	(134)
第 7 章 光 .....	(138)
光的感受 .....	(138)
光敏色素 .....	(139)
隐花色素 .....	(142)
NPH1 .....	(142)
对光的发育应答 .....	(143)
研究实例 7.1: 光诱导的萌发 .....	(143)
光敏色素突变体 .....	(143)
赤霉素 .....	(145)
研究实例 7.2: 幼苗黄化和光形态建成 .....	(146)
幼苗的光感受 .....	(147)
光形态建成的负调控因子 .....	(149)
研究实例 7.3: 避荫反应 .....	(151)
R:FR .....	(152)
R:FR 的感受 .....	(153)
信号传导 .....	(153)
研究实例 7.4: 向光性 .....	(153)
向光性中的光感受和信号传导 .....	(154)
研究实例 7.5: 开花的光周期控制 .....	(155)
对光周期的要求 .....	(156)
光周期的测定 .....	(156)

<i>CONSTANS</i> .....	(160)
结论 .....	(161)
进一步阅读材料 .....	(161)
第 8 章 除光以外的其他环境信息 .....	(166)
研究实例 8.1: 向重力性 .....	(167)
重力的感受 .....	(168)
平衡细胞的信号传导 .....	(170)
平衡细胞与其他细胞的信号传递 .....	(170)
光对向重力性的影响 .....	(173)
研究实例 8.2: 触发形态发生 .....	(173)
对机械刺激的早期应答 .....	(174)
<i>TOUCH</i> 基因 .....	(175)
乙烯 .....	(175)
研究实例 8.3: 不平衡营养供应对根发育的影响 .....	(178)
硝酸盐的供应和拟南芥的根结构 .....	(178)
<i>ANRI</i> 基因 .....	(180)
硝酸盐应答反应的适应性意义 .....	(180)
研究实例 8.4: 春化 .....	(181)
春化的要求 .....	(181)
冷的感受 .....	(182)
春化中感受冷的位点 .....	(182)
春化状态的维持 .....	(184)
<i>FLOWERING LOCUS C (FLC)</i> 和 <i>FRIGIDA</i> .....	(184)
结论 .....	(186)
进一步阅读材料 .....	(186)
第 9 章 发育的协调 .....	(191)
研究实例 9.1: 茎顶端分生组织的起始和维持 .....	(192)
<i>SAM</i> 起始和维持的遗传调控 .....	(194)
<i>SAM</i> 是一种自体永生的结构 .....	(200)
研究实例 9.2: 胚胎发育向胚后期发育的过渡 .....	(200)
种子的成熟和萌发 .....	(200)
研究实例 9.3: 萌发后各发育时期的转换 .....	(203)
花器官的特性 .....	(205)

花序的结构 .....	(208)
成花过程中的信号整合 .....	(209)
营养期转变的调控与开花调控的关系 .....	(212)
研究实例 9.4: 茎的分枝 .....	(212)
调控茎分枝的因素 .....	(213)
生长素的作用 .....	(213)
细胞分裂素的作用 .....	(215)
豌豆的 <i>ramosus</i> 突变体 .....	(215)
分枝调控过程中的信号整合 .....	(216)
结论 .....	(218)
进一步阅读材料 .....	(218)
第 10 章 植物和动物发育的比较 .....	(224)
细胞命运的控制 .....	(225)
模式的发育 .....	(226)
细胞不移动性与细胞移动性 .....	(227)
控制细胞命运 .....	(227)
自养与异养的后果 .....	(229)
结论 .....	(230)
进一步阅读材料 .....	(230)
索引 .....	(231)

# 第 1 章

## 有花植物导论

被子植物的生活周期是在较长的二倍体时期 (diploid phase) 和有限的单倍体时期 (haploid phase) 之间交替的。二倍体时期的植物就是我们日常所看到的植物,其发育过程包括:(1) 胚胎发生 (embryogenesis); (2) 萌发过程 (germination); (3) 初级发育 (primary development), 在此阶段茎和根延长并且产生分支;(4) 次级发育 (secondary development), 在此阶段根和茎加粗。植物发育包含了初级和次级发育这两个过程,也可分为营养发育 (vegetative) 和生殖发育 (reproductive) 两大阶段。营养发育可进一步分成幼年期 (juvenile phase) 和成熟期 (adult phase)。

### 世代交替

植物生活周期的二倍体和单倍体时期的定义本身就反映了各个时期所产生的生殖细胞的类型。植物的单倍体时期称为配子体 (gametophyte), 因为在此时期植物通过有丝分裂产生雄性和雌性配子 (gametes), 雄雌配子融合成合子 (zygote), 二倍体就是从合子发育开始的。同样,植物的二倍体时期也称为孢子体时期 (sporophyte), 因为此时期的植物通过减数分裂产生单倍体的孢子 (spores), 植物的单倍体时期从这个时候开始。有花植物有独立的雄性和雌性配子体, 分别产生精子和卵细胞。雌配子体从一



个大孢子 (megaspore) 发育而来, 而雄配子体是从一个小孢子 (microspore) 发育而来的。参与组成雌雄配子体的细胞很少, 而且这些细胞完全依靠孢子体供给营养。

## 配子体发育

雌配子体 (又称为胚囊, embryo sac) 在心皮 (carpel) 中进行发育 (图 1.1)。典型的心皮包括一个子房 (ovary)、一个丝状花柱 (style) 以及一个黏性的托盘状柱头 (stigma)。子房中有一个或多个胚珠, 胚囊就是在胚珠中进行发育的。每一个胚珠中都有鸡蛋形状的一团细胞, 称为珠心 (nucellus); 外面包裹珠心的两层细胞称为珠被

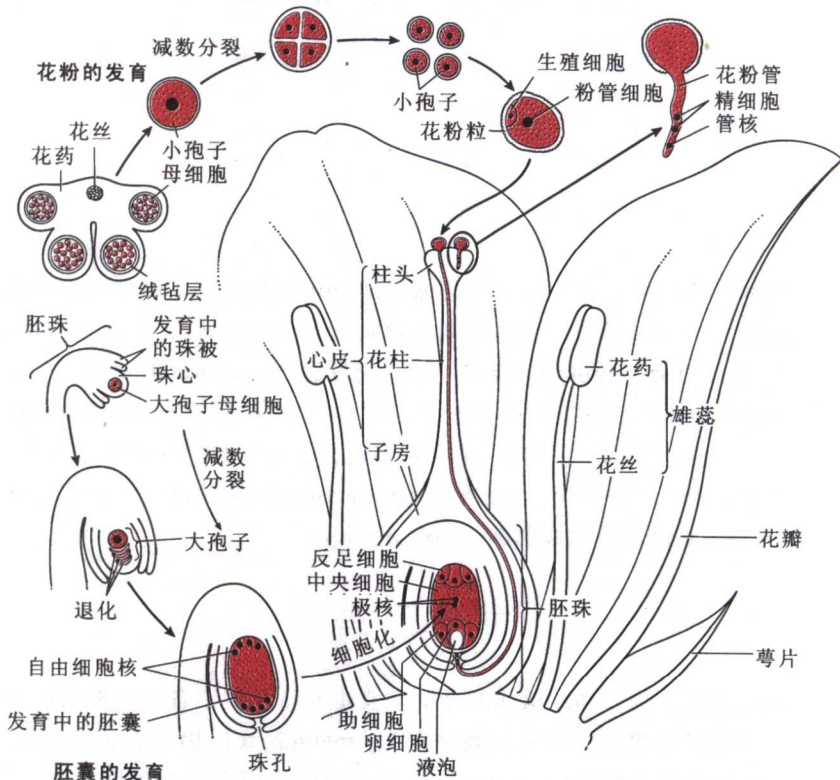


图 1.1 被子植物的配子体发育。雌配子体在胚珠中发育形成胚囊。雄配子体在花药中发育形成花粉粒。