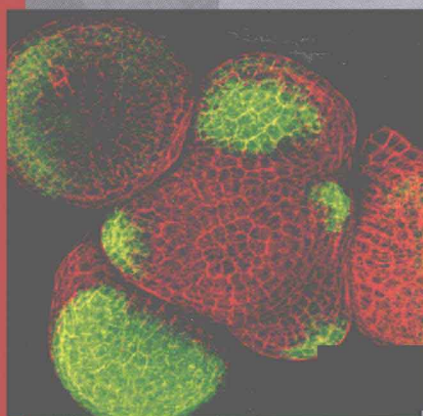


植物发育分子生物学

严海燕 编著



科学出版社

植物发育分子生物学

严海燕 编著



科学出版社

北京

内 容 简 介

本书将近年来国内外最新的关于植物发育领域分子机理的研究成果融入植物发育过程分子机理的描述中,并将组织类型特性分子决定机理的相似性和器官差异性也分散在各发育时期及部位介绍,使读者对整个植物发育周期各时期和部位发育机理一体性及特殊性有更深刻的理解。本书包括两篇共 10 章内容,上篇包括前 5 章内容,主要介绍植物花的发育、高等植物的性别决定和生殖器官的发育、植物的传粉和受精、植物胚胎发育、果实发育的机制,属于生殖发育部分;下篇包括后 5 章内容,主要介绍植物的光形态建成、激素对植物发育的影响、根的开发机制、植物茎顶端和叶的发育、逆境中植物的发育,属于营养发育部分。

本书是彩版印刷,适合本科三年级以上学生,以及研究生、教师和科研工作者阅读。

图书在版编目(CIP)数据

植物发育分子生物学/严海燕编著. —北京:科学出版社, 2012

ISBN 978-7-03-034054-2

I. ①植… II. ①严… III. ①植物—发育生物学—分子生物学—研究
IV. ①Q945.4

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2012) 第 070824 号

责任编辑:夏 梁 刘 晶/ 责任校对:朱光兰
责任印制:钱玉芬/ 封面设计:耕者设计工作室

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>

天竺彩色印刷有限公司 印刷

科学出版社发行 各地新华书店经销

*

2012 年 5 月第 一 版 开本: 787×1092 1/16

2012 年 5 月第一次印刷 印张: 23 1/4

字数: 551 000

定价: 80.00 元

(如有印装质量问题, 我社负责调换)

前 言

近年来，大量的研究成果补充到了植物发育机制的资料库中，然而很少有人系统地将这些结果以植物发育的自然过程综合整理，以此来全面深入地解释植物发育的全过程。为了将这些知识系统化，作者按照植物发育的自然顺序，对植物个体从花和花各部分的形成，经过配子形成、传粉受精、胚胎发育与分化、种子的发育、萌发，到各营养器官的发育和生长，从分子、细胞、组织器官角度，将近年来的研究成果综合整理，进行了深入系统的综合描述和分析；同时对植物发育中最重要的因素——激素和光对植物作用的分子机理进行了专门探讨，对植物在逆境中的发育和分子机理也进行了探讨。

本书引进了一些新的模式，如开花决定的机制引进了“促进开花和使能够开花”两类途径调控流新思路，对生物钟（生理节奏）的分子机理进行了详细阐述，介绍了生物钟的温度补偿效应。书中对雌配子体和雄配子体发育过程中各种结构分化的分子机制、花粉管的萌发过程和在花柱中的向胚胎定向生长过程、胚胎发育、胚乳发育、拟南芥果实发育及根茎叶发育等的分子机理，都进行了详细描述。

本书并未将组成植物的分生组织、薄壁组织、维管组织等按照组织类型分类提取出来专门进行分化机理的介绍，而是将其共同的分化机理融合在器官发育的分子调控中介绍。各类组织的分化机理具有共同的特性，然而在不同器官的相似组织中有相似但不同的基因发挥作用，涉及类似同工酶类的基因、蛋白质、多肽的多型性。例如，分生组织分化中 CLE/KNOX/BLH/WOX 类系统在茎顶端、根尖、形成层及叶片发育、侧根形成等过程中都有不同之处。

科学的发展就是经过逐渐细化和深入使事物的本质一点一点地展现出来，而全方位的图像也需要经过不断的补充和更新，将多个点综合联系起来。例如，在胚胎发育的文献中，有很多文章单独研究生长素可以诱导某个基因的表达，而又有一些文章讲述某个基因影响植物的某些发育过程和表型，这些基因和基因之间也有相互影响的关系，通过总结归纳这些相关的文章会发现，一些影响某性状的不同基因都与生长素有关。此外，生长素对胚不同部位、不同器官的影响，结合基因群的表达分析，解释了植物组织培养中利用生长素就能控制植物分化的原因。

本书的内容是在研究生和高年级本科生课程“植物发育分子生物学”教学内容的基础上补充发展而来，尽可能系统化、通俗化，同时也尽可能与大学植物科学领域的相关内容形成连续的知识体系。例如，植物生理学中开花决定的光周期与春化作用，与本书中开花决定机制模型的关系可以通过基因调控流的几个路线图中光周期与春化作用在开花决定综合模型中的位置和关系来清楚地进行说明。

作者深深感谢美国植物生物学学会 (ASPB)、发育 (Development)、美国科学院院报 (PNAS)、国际版权许可中心、Curr Sci, Global Right Dpt of Elsevier Ltd Gene & Dev 以及许多科学家提供和许可在本书中使用他们的图片, 特别感谢 Jan Traas 和 Elliot M. Meyerowitz 教授为本书提供高分辨率的封面图。没有这些支持, 本书不可能完成。

由于作者知识和时间有限, 编写经验不足, 本书中可能出现各种不足和错误, 欢迎大家批评指正。

严海燕

2011 年 12 月 15 日

目 录

前言

引言	1
----------	---

上篇 植物生殖发育

第一章 植物开花决定与花型决定	5
第一节 开花决定	5
一、使开花能够进行的途径	6
二、促进开花的途径	9
三、开花因素的综合作用	17
第二节 花序的发育	18
一、无限花序形成的分子机理	18
二、有限花序形成的分子机理	21
第三节 花芽和花器官的发育	21
一、花芽的发育	21
二、花器官决定	23
第四节 花型的发育	26
参考文献	27
第二章 高等植物的性别决定和生殖器官的发育	30
第一节 开花植物的性多态现象	30
第二节 单性同株植物的性别决定	30
第三节 单性异株被子植物	32
第四节 雄蕊和雄配子体的发育	33
一、雄蕊原基的分化	33
二、花药和花粉的形成	36
三、花药的开裂	50
第五节 雌蕊和雌配子体的发育	51
一、雌蕊和雌配子的形态发生	52
二、雌蕊和雌配子发育的分子机理	53
三、雌配子体与雄配子体发育的协调控制	62
参考文献	62

第三章 植物的传粉和受精	68
第一节 花粉的萌发	68
一、花粉的种类和结构	68
二、柱头的类型和多样性	72
三、花粉与柱头的识别和亲和性	72
第二节 花粉管的结构、生长与细胞骨架	80
一、花粉管的结构	80
二、花粉管的生长	81
第三节 花粉管与花柱的相互作用	83
一、花柱中花粉管生长的引导	83
二、胚珠对花粉管生长的指引	85
第四节 同型花自交不亲和的分子机理	89
一、配子体自交不亲和	89
二、孢子体自交不亲和	91
参考文献	92
第四章 植物胚胎发育	95
第一节 胚发生的起始控制	96
一、等位基因印记	96
二、位点印记及其分子机理	97
第二节 极性的建立	98
一、合子中的顶端-基部极性	98
二、DNA 的甲基化影响极性分化	100
三、生长素的极性分布决定顶端-基部极性	101
四、细胞壁上极性分化的信号分子	103
五、细胞内物质的极性运输	103
六、其他与极性有关的调控	105
第三节 组织分化概述	107
一、种子结构的胚起源	107
二、组织间的位置效应	108
第四节 胚胎区域类型的形成	109
一、顶端区域类型的形成	109
二、顶端中心-周围区域的形成	111
三、表皮的分化	112
四、胚中心区域类型的形成	113
五、基部区域的形成	114

第五节 胚乳和胚柄的形成及作用	115
一、胚乳的起源	115
二、胚乳的发育过程	116
三、胚乳的结构和功能	118
第六节 种子大小的决定	120
一、母体珠被影响胚乳的发育和种子大小	120
二、雌配子体和胚乳控制种皮的细胞繁殖及分化	121
三、决定种子大小的调控因子	122
四、胚乳发育中转录的基因种类	123
第七节 无融合生殖	123
一、无融合生殖的种类	123
二、无融合生殖相关基因的研究	124
参考文献	125
第五章 果实发育的机制	129
第一节 果实的结构和发育过程	129
一、肉果及其类型	129
二、干果及其类型	130
三、果实发育的形态学变化过程	130
第二节 拟南芥果实发育和成熟的分子调控	136
一、影响心皮特性的调控	137
二、果实中极性轴的决定	152
三、果实发育中的受精与激素的作用	157
四、其他因素引起的未受精的果实发育	159
参考文献	159

下篇 植物营养发育

第六章 植物的光形态建成	165
第一节 作用于植物的光质和植物的光受体	165
一、作用于植物的光的性质	165
二、植物中感受光的物质基础	166
第二节 植物的光形态建成	176
一、起始生长阶段	177
二、光对植物细胞水平生长和运动的影响	179
三、光在形态建成中的功能	181

四、光受体之间相互作用共同决定生长反应	182
五、光信号受体和生理钟	183
六、其他因素与光反应作用	184
第三节 光的信号传递	188
一、光敏素的信号转导	188
二、隐花素的信号转导	190
三、趋光素的信号转导	192
参考文献	193
第七章 植物激素与植物发育	202
第一节 植物激素作用的细胞机制	202
一、生长素对细胞扩张、分裂、分化的作用	202
二、细胞分裂素的细胞学作用	210
三、其他激素对细胞周期的调控	213
四、赤霉素和乙烯对细胞延长的作用	213
五、植物激素在细胞分化中的作用	214
第二节 植物激素的信号转导	216
一、生长素信号转导	216
二、细胞分裂素信号转导	219
三、赤霉素信号转导	225
四、乙烯信号转导	230
五、脱落酸信号转导	233
六、芸薹素信号转导	234
第三节 植物激素在生长发育中的作用	235
一、生长素在植物发育中的作用	236
二、细胞分裂素在植物发育中的作用	240
三、乙烯在植物形态发育中的作用	254
参考文献	258
第八章 植物根的发育	271
第一节 主根的结构和发育机制	271
一、根的发育过程和结构	271
二、根发育控制的综合因素	275
第二节 根辐射对称组织的发育机制	278
一、表皮细胞的分化机制	279
二、皮层/内皮层组织的分化	282

三、根中维管束的分化	284
第三节 根毛细胞分化过程和形成影响因子	288
一、激素对根毛细胞特化的影响	289
二、根毛的发生过程	289
三、根毛形成的影响因子	293
第四节 侧根和不定根的形成与分化	294
一、侧根起始的机制和影响生长的因素	294
二、不定根形成和生长的机制	295
第五节 根边缘细胞的形成、分离与功能	296
参考文献	298
第九章 植物茎顶端和叶的发育	305
第一节 侧生原基的定位和起始	305
一、茎顶端分生组织光诱导的基因表达与相关功能的时间曲线	306
二、茎顶端分生组织发育的分子机制	307
三、侧生原基的定位起始	313
第二节 叶发育和叶型建成	316
一、叶脉网络的定位和形成	317
二、叶片生长、极性的确定和组织分化	319
三、叶型的决定	323
第三节 叶表皮毛和气孔的发育	331
一、表皮毛的发育	331
二、气孔发育机理	334
参考文献	338
第十章 逆境中植物的发育	344
第一节 植物在干旱逆境中的发育	344
一、植物地上部和地下部对干旱的反应不同	344
二、ABA 是抗旱反应中的主要激素	346
三、不同品种和物种具有不同的抗旱途径	346
第二节 植物在低温逆境中的发育	347
第三节 植物在盐分逆境中的发育	350
第四节 植物在高温逆境中的发育	352
第五节 植物对淹水逆境的适应性	354
第六节 植物对各种逆境反应之间的相关性	355
参考文献	358

引 言

植物的生活史严格地说是从合子开始，经过细胞的分裂分化形成成熟的胚。胚被包裹在种子中，成为形态学上新植株的起始点。种子的萌发开始了植物形态学新植株的生长周期。胚通过胚根、芽、胚轴的生长和伸长，长成了幼苗。幼苗的生长主要通过初生的茎顶端分生组织（shoot apical meristem, SAM）、根尖分生组织（root apical meristem, RAM）、腋间分生组织（axillary meristem），以及在有侧生和（或）次生生长的植物中侧生或次生分生组织的不断分裂、分化而形成新的营养器官枝叶并扩展长大。这些生长都是营养生长。到了一定大小和阶段，植物的一些茎端或腋生营养生长顶端转变成花序或花生长顶端，形成花或花器官，进而形成雌配子和雄配子体花粉，经过花粉的传播和雌配子的受精，形成新一代的合子。合子进一步发育形成种子，即完成了一个生活周期。

植物的生长可以被分成营养生长和生殖生长两个阶段。植物在整个生活周期中的生长分化过程实质上是基因在内外因素的作用下，有序地、选择性地调控表达，控制特定的酶或蛋白质在特定的时间、特定的空间表达，精确控制一定的生理生化反应、代谢过程及结构建成在一定的时间和空间进行，从而引起形态学上有序的发展变化。植物形态解剖学和发育生物学介绍了植物生活史中各阶段宏观及微观形态结构变化的历史进程；植物生理学和生物化学介绍了植物生活史中植物各阶段各部位及各种功能的生理生化代谢过程与物理化学过程，以及环境对植物生长的生理生化过程的影响和其机理。植物发育分子生物学将介绍在环境（光、温度及其他外界因素）和植株内在因素（激素、发育阶段等）作用下基因的有序调控表达，以及复杂的基因表达调控网络和信号传递等如何引起植物的生长发育，从而从分子生物学水平深入解释植物生长发育的机理。

植物体的结构可以从组织学水平分析。植物的根、茎、叶、花各部分都有表皮、薄壁组织、分生组织、干细胞、维管组织等具有共同特性的组织类型，也有各自的特性。各类组织的分化和扩张都是通过细胞分裂与增大、进行特定物质合成代谢形成具有相应特性的组织及器官。因此在分子水平的系列调控也具有相应的共性和特殊性。

在各类组织的生长过程中，都涉及细胞分裂、分化、扩张，这些活动受到决定分生组织特性系统的家族基因、相关的促进或抑制决定分生组织特性系统的家族基因，包括近轴-远轴极性基因、边缘基因及各种修饰基因的综合调控。各种基因的表达在植物各组织中根据时间和空间的不同有机组合与分布，促进相应区域的细胞朝正确方向发育。

与植物各部分细胞分裂、繁殖、分化有关的调控系统包括广泛分布在植物各组织中的小分子多肽 CLE 系统、CLV 类膜蛋白激酶识别和传递系统、WOX 类转录调控因子控制系统。CLE、WOX 在植物中都是以一系列相似而不同的基因或蛋白质家族，在

不同器官和组织控制特定区域细胞的增殖及分化。与这些基因和蛋白质交互作用的还有各种不同的边缘特性基因、极性决定基因等。这些基因共同作用，造就了植物的干细胞、分生细胞，以及周围各种器官的分化。

植物表皮、皮层和维管组织的分化在各器官中也具有相似而又不同的决定机理。例如，表皮的形成需要两种 MYB 蛋白（WER 和 CPC）、WD40 蛋白、bHLH 转录因子 GL 类蛋白，其在胚、根、茎、叶的发育中都涉及，但机理有相似和不同。同样，皮层分化的 SHR 和 SCR 的决定机制、维管束分化的近轴-远轴决定基因、生长素与细胞分裂素、CLE/CLV/WOX 系统的复杂作用等，在整个植物各组织发育过程中都表现出既具有一定规律又具有特异类型的组合变异。

本书将以器官及发育阶段为轴心和线路，通过对近年来研究结果的综合分析，对植物结构形成的机制按照时间顺序和空间结构进行系统的介绍。

上篇 植物生殖发育

植物的生殖发育可以分为三个阶段：花的发育、配子体的发育和配子形成、传粉受精与合子的形成。

花的发育包括植物营养生长顶端向生殖生长顶端的转变、生殖生长顶端的形态建成（即花序的生长和形态建成）、花分生组织的形成和花器官决定几个过程。具有不同花序类型和花型的不同物种，其花的发育机理会有不同，但基本机理在进化上有保守性。本篇以拟南芥为例介绍当前分子生物学在植物生殖发育方面的研究成果。

配子体和配子发育的分子机理在第二章中进行介绍。除此之外，第二章还介绍了不同类型的配子体。第三章介绍传粉受精过程的分子机制。第四章与第五章分别介绍种子发育和果实发育，从在环境中生存的角度和整体植物学发育的进程看，其也归为繁殖发育部分，因此放在生殖发育部分介绍。

第一章 植物开花决定与花型决定

植物花的发育由开花决定、花的发端和花器官形成三个阶段组成。开花决定过程使茎营养生长顶端转变形成花序生长顶端（或花生长分生组织），由花序生长顶端生长延长形成花序。在花序上的顶端和腋间分生组织形成花分生组织，将未来花器官的各部分预先规划定位，即花的发端，最后定位好的花器官的各部位分别发育形成完整的花器官。花的发端在基因表达调控网络中处于关键阶段，其中以 *LEAFY* 为连接开花诱导途径和激活花器官定位及形成的 ABC 基因的关键基因 (Jack, 2004; Nilsson *et al.*, 1998; Blazquez and Weigel 2000; Weigel and Meyerowitz, 1993; Lohmann *et al.*, 2001)。参与诱导花的发端的途径有多种，各种途径之间有复杂的相互联系。不同植物中参与诱导的途径和其相互作用方式根据植物开花诱导的种类有所不同。

第一节 开花决定

开花决定是植物营养生长向生殖生长的转变，即茎营养分生组织向花序分生组织的转变。这个过程是在整个生活周期中一系列环境因素和内在因素共同控制的及有序的基因表达调控控制下逐步实现的。在胚发育过程中，基因表达重新设定，然后抑制和促进开花的两类因素按时间、空间有序地进行作用 (图 1.1) (Boss *et al.*, 2004)。从种子或幼苗阶段起，就已经开始了花决定的基因表达调控，春化作用 (vernalization) 决定开花与否就是一种早期控制花发育的表达调控的例子。营养生长过程中环境的光周期的长短、光质 (红光/远红光、蓝光的照射) 及植物内在的因素如赤霉素、碳水化合物代谢等都能诱导花的形成，这些内外因素通过开花决定基因的表达调控，诱导花的发端，从而决定开花的时间。每种途径都为诱导开花贡献一部分力量，在开花决定过程中有叠加作用。

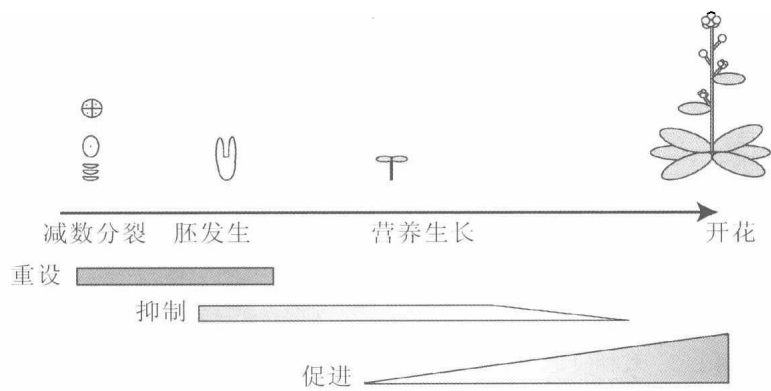


图 1.1 植物生命周期中生殖发育的重设、抑制和促进 (Boss *et al.*, 2004, 经 ASPB 许可)

决定开花的途径被 Boss 等 (2004) 分为使能够开花 (花决定) 和促进开花两类。促进开花的途径有光周期、激素、光质、环境温度等, 这类途径激活开花基因的表达, 被称为综合因子 (integrator); 另一类基因通过控制开花抑制基因的表达影响开花, 这类基因是使能够开花的基因, 它们使开花能够进行。

一、使开花能够进行的途径

使开花能够进行的途径是指调节与激活开花途径综合因子 (integrator) 相拮抗的抑制因子 (repressor) 的途径, 其中包括增强和降低抑制因子活性的调节。这条途径的开花抑制因子已经发现的有 *Flowering locus C* (*FLC*)、*Terminal flower1* (*TFL1*)、*Flowering locus M* (*FLM*)、*Short vegetative phase* (*SVP*)、*Target of eat1/2* (*TOE1/2*), 以及 *FLC* 类似基因。

使开花能够进行途径的概念源自对传统生理学影响开花的光周期、自控途径和赤霉素途径单、双、三突变体的综合分析 (Reeves and Coupland, 2001)。*co-2*、*fca-1*、*gal-3* 分别是拟南芥影响长日、自控制及依赖赤霉素促进开花途径的突变。在这个实验中, 对拟南芥 *co-2*、*fca-1*、*gal-3* 三个突变基因的 8 种组合突变体进行了研究 (表 1.1)。其中, 三种单突变体及三种双突变组合突变体 *co-2fca-1*、*co-2gal-3*、*fca-1gal-3* 尽管开花时间都延迟, 最终还是开了花; 而三突变体无论在长日还是短日条件下始终没有开花, 只有在春化处理下才开花。在突变体中, *FLOWERING LOCUS C* (*FLC*) 有很高浓度的积累, 说明 *FLC* 是一个关键的抑制因子。*FLC* 基因编码 MADS 类型的转录因子, 通过抑制 *FLOWERING LOCUS T* (*FT*) 和 *SUPPRESSOR OF OVEREXPRESSION OF CONSTANTS* (*SOC1*) 来抑制决定花分生组织特性的基因 *LEAFY* (*LFY*) 和 *APETALA1* (*AP1*) 的表达, 从而抑制开花 (图 1.2) (Jack, 2004)。春化作用及自调控途径的一些基因通过不同的分子机制抑制和下调 *FLC* 的表达, 释放它对 *FT* 和 *SOC1* 的抑制, 进而使 *LFY* 和 *AP1* 可以表达, 使开花能够进行。

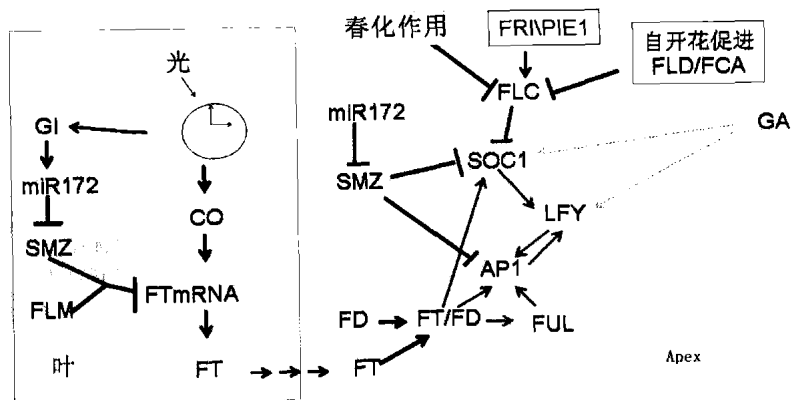


图 1.2 几种决定开花时间的途径中基因调控路径 (Haiyan Yan)

表 1.1 几种开花基因突变体的开花时间*

长日			短日			
单突变体	<i>co-2</i>	<i>fca-1</i>	<i>gal-3</i>	<i>co-2</i>	<i>fca-1</i>	<i>gal-3</i>
开花时间	8	8	8			
双突变体	<i>fca-1 gal-3</i>	<i>co-2 gal-3</i>	<i>co-2 fca-1</i>	<i>fca-1 gal-3</i>	<i>co-2 gal-3</i>	<i>co-2 fca-1</i>
开花时间	9	12				<i>gal-3</i>

* 根据 Reeves and Coupland, 2001 改制。

(一) 自开花调控途径对 *FLC* 表达的抑制

自开花调控途径中抑制 *FLC* 表达的基因有 *FCA*、*FY*、*FPA*、*FVE*、*LD*、*FLD*。*FCA* 编码含有两个 RNA 结合位点和 C 端一个 WW 蛋白结合位点的基因 (Macknight *et al.*, 1997), 它的转录产物被有选择性地加工剪切成 4 种可探测到的转录产物, 只有 1 种翻译出有控制开花时间活性的蛋白质。*FCA* 促进在第三个内含子中链的切断并进行多聚腺苷酸的修饰, 形成一条无活性的转录产物, 通过降低活性产物的量而实现对其本身表达的负调控。*FCA* 的这种负调控需要它和与其 C 端 WW 蛋白结合位点结合的 *FY* 基因蛋白产物的共同作用 (Macknight *et al.*, 2002; Quesada *et al.*, 2003; Simpson *et al.*, 2003)。*FY* 编码一个含 WD 重复序列、C 端含有两个 PPLP 序列、在真核生物中高度保守的蛋白质, 它是酵母同源基因 *PFS2P* 编码参与 RNA 3' 端加工的蛋白质复合体的一个必需组分蛋白 (Ohnacker *et al.*, 2000)。因此, 一个可能的模式是通过 *FCA* 的 WW 区域和 *FY* 的 PPLP 区域的相互作用把 *FCA* 的两个 N 端 RNA 结合区域与 3' 端目标 RNA 结合起来进行作用, *FCA* pre-mRNA 就是一个目标, *FLC* 是否为目标需要继续研究。

FPA 编码一个 RNA 结合蛋白 (Schomburg *et al.*, 2001), *FVE* 编码一个含有 WD 重复序列的蛋白质 (Blazquez *et al.*, 2001), 在抑制 *FLC* 表达方面, 它们属于同一个上位效应组。然而它们的作用机制还不清楚。

LUMINIDEPENDENS (*LD*) 和 *FLOWERING LOCUS D* (*FLD*) 是另外两个抑制 *FLC* 表达的基因。*LD* 也是 RNA 结合蛋白, 位于核中, 可能在核中通过与上述两种蛋白质相似的作用对 *FLC* 进行 RNA 加工的调控; *FLD* 则可能通过对 *FLC* 所在的染色质组蛋白末端脱酰基化阻止 *FLC* 的转录, 从而促进开花。

(二) 春化作用对 *FLC* 表达的抑制

春化作用是指过冬植物经过冬季的低温逐渐积累某种物质, 下调 *FLC* 的表达, 加速开花的过程。在一定时间范围内, 春化作用的低温处理具有数量累积效应, 低温处理的时间越长, 开花越早。低温处理的过程发生在营养生长期, 其效果不受有丝分裂影响, 可以保持到开花。经过低温处理的枝条剪切插枝后仍能开花。在种子发育过程中, 要消除掉母体受到低温处理的春化效果, 使种子在萌发后重新设置新的低温循环 (Boss *et al.*, 2004)。