

# 细胞壁在植物胚胎发生中的作用

张涛<sup>1,2</sup> 曹孜义<sup>3</sup> 牛炳韬<sup>1</sup> 王新宇<sup>1\*</sup>

(1 兰州大学生命科学学院, 兰州 730000; 2 甘肃省农业科学院, 兰州 730070;

3 甘肃农业大学生命科学技术学院, 兰州 730070)

**摘要** 在植物的生长与发育过程中, 细胞壁不仅在决定和维持细胞形态方面发挥了重要作用, 而且还参与了对细胞生长与分化的调控, 这种调控涉及一些细胞壁信号分子, 尤其是一些细胞壁水解产物在细胞内和细胞间的转导。现对细胞壁在植物胚胎发生中的作用进行综述。

**关键词** 细胞壁; 胚胎发生

植物胚胎发生是指从单细胞的受精卵(合子)开始, 通过分裂与分化, 沿顶端到基部(胚珠合点到珠孔)的方向, 依次形成外观上可见的茎端分生组织、子叶、下胚轴、根与根分生组织, 同时以顶端-基部轴为中心, 由外向内依次形成最外部的表皮、内部基本组织和中间输导组织的过程。胚胎发生早期, 作为新一代植物生活史起始点的合子经过一次不对称分裂形成一个顶细胞和一个基细胞, 前者经过连续三次分裂形成上、下两层、每层 4 个细胞的 8 细胞胚体。上层细胞通过分裂分化将注定成为茎顶端分生区和子叶的大部分, 下层细胞则经过一次横向分裂成为上、下两个部分, 上部分后来形成子叶, 下部分形成胚轴、根和根分生组织中近基原始细胞。植物胚胎也可从离体培养的已分化的体细胞获得(体细胞胚胎发生), 且体细胞胚胎发生过程与合子胚胎发生过程相似, 所形成的胚具有类似于合子胚的极性和典型的胚性器官, 如胚根、下胚轴、子叶等。一个简单受精卵(或体细胞胚)通过何种调节机制分化成如此多的在结构、功能和未来发育命运方面截然不同的组织和细胞, 这是植物学家历来十分关心的问题, 也是当今植物发育生物学研究的热点领域之一。近年来, 随着化学诱变、转座子和 T-DNA 插入诱变技术的应用, 人们先后从豌豆、水稻、玉米、拟南芥等植物中获得了许多胚胎发生模式突变体(其中拟南芥 300 个, 水稻 180 个)<sup>[1]</sup>, 依赖这些突变体, 先后鉴定和克隆了许多与胚胎细胞命运和胚胎模式决定相关的基因, 对了解胚胎发生过程的分子调控产生了巨大影响。然而, 这些基因在时间和空间上的选择性表达又是受何种因子的调节目前仍不完全清楚。

植物细胞都潜在有分化成各种类型细胞的全能

性, 但每个特定的细胞在特定条件下只能发育为一种特定的细胞类型。来自于同一个细胞的子细胞为什么具有不同的发育命运, 这主要与这个细胞或细胞群在植物体内所占据的特定位置, 即所谓的位置效应有关。每个细胞一产生就在植物体中占有特定的位置, 从而也就获得了此处所特有的位置信息。近年来的研究表明, 处于特定位置的细胞与其周围细胞之间的相互作用可能在决定其发育方向上起了重要作用, 而具位置信息的细胞命运决定因子在细胞间传递是完成这一过程的重要保证。

过去一直认为细胞壁是一种惰性结构, 其功能主要是维持细胞形状、进行物质运输及防御病菌入侵等。但近年来人们不再认为它是无生命的、刚性的结构, 而是一种高度动态的可塑展的信号发布者, 一些最初从细胞中分泌出来的物质一旦定位于细胞壁后, 就可反作用于分泌细胞自身或相邻的细胞, 从而决定这些细胞们的命运<sup>[2]</sup>。此外, 细胞壁上还存在胞间连丝和胞质通道这样的共质连接, 它们为来自其他细胞的具位置信息的细胞命运决定因子在细胞间传递提供了必要的通道。因此, 细胞壁不仅在决定和维持细胞形状方面起关键性作用, 而且还参与了细胞生长和分化的调控, 这种调控是复杂的, 涉及一些细胞壁信号分子在细胞间和细胞内的转导, 它们以某种方式将信息传递给细胞, 从而调节细胞的行为, 以便对各种影响因素做出相应的反应。

## 1 细胞壁结构组分

细胞壁是由纤维素和果胶交联的多糖和蛋白质

收稿日期: 2004-09-15 接受日期: 2005-01-31

\* 通讯作者。Tel: 0931-8912515, Fax: 0931-8912561, E-mail:

wangxy@lzu.edu.cn

构成的既彼此独立,又相互作用的三维动力学网络。细胞壁中的许多结构组分积极参与了植物细胞发育的调节过程,植物的许多发育过程依赖于植物细胞壁结构成分的变化,这些变化与植物细胞感知环境、发送信号、防御反应、细胞间通讯、选择交换界面等功能密切相关。

### 1.1 果胶质

果胶质是细胞壁中间层的主要组分,在植物细胞生长和发育过程中,果胶质在高尔基体中合成,然后通过高尔基体分泌泡转运到细胞壁。在植物生长与分化过程中,细胞壁的物理化学特性不断发生变化,为了确保合适的细胞形状,果胶质和半纤维素必须被运送到细胞壁的特定位置,因此,果胶质和半纤维素从合成位点向细胞壁的转运(分泌)对于植物的发育具有重要的影响。这一点可以在拟南芥 GNOM/EMB30(GN)突变体中得到证明。GNOM/EMB30(GN)突变体的特点是合子第一次分裂为对称分裂,结果形成的顶端与基细胞大小相似,从而导致正常的胚顶-基轴向异常,所形成的胚胎长度小于野生型的胚胎长度,无根和下胚轴,子叶变短且加厚,并倾向于进行对称分裂<sup>[3]</sup>。EMB30 基因在整个发育过程中持续表达,编码的产物参与果胶质向细胞壁的定向转运,控制细胞分裂、伸长和黏连,稳定胚体顶端-基部的轴向。GNOM/EMB30 突变体的产生被认为是由于 EMB30 基因发生突变导致果胶质转运受阻最终导致细胞间黏附能力下降的结果<sup>[4]</sup>。

果胶质控制植物胚胎发生的作用在拟南芥 *quasimodo-1* (*qual-1*)和 *quasimodo-2* (*qual-2*)突变体中也同样存在<sup>[5]</sup>。Quasimodo 突变体的特征是细胞形态异常,并可能由此导致植株矮小,种子形成出现缺陷。由于 QUA1 基因编码一种可与质膜结合的果胶质正常生物合成和细胞黏附所必需的糖基转移酶,据此推断,Quasimodo 突变体的产生可能是由于 QUA1 基因突变后,正常的果胶质合成受阻,最终引起细胞间黏附能力减弱及细胞壁强度改变的结果。

### 1.2 富羟脯氨酸糖蛋白和富含甘氨酸蛋白

富羟脯氨酸糖蛋白(HRGPs)和富含甘氨酸蛋白(GRPs)是植物组织中最丰富,也是目前研究得较为详细的两种细胞壁蛋白。HRGPs 的合成及其在细胞壁中的交联程度直接影响细胞壁的强度和细胞壁的伸展,因此在调节植物细胞生长的过程中发挥很重要的作用。

伸展蛋白(extensin)是 HRGP 家族中的一员,有人发现拟南芥的 RSH 基因编码一种类似于伸展蛋白的细胞壁蛋白。RSH 基因突变通常因细胞壁形成位置改变而导致胚胎发育异常。据分析 RSH 蛋白可能与细胞板的定向或细胞壁的力度有关。此外,Ruiz-Avila 等<sup>[6]</sup>发现编码 HRGP 的基因与玉米胚胎细胞的分裂与分化有关。

GRPs 是发现较晚的一类细胞壁蛋白,其一级结构含有 70% 的甘氨酸,二级结构有几股反平行的  $\beta$  折叠片,因而在维管的发育过程中赋予细胞壁张力和弹性。在拟南芥体细胞胚胎发生早期阶段发现,编码 GRP 的基因(*Atgrp-5*)的表达模式随时间的推移而发生一定的变化,表明 GRP 对于胚胎发育是必需的。推测 *Atgrp-5* 基因的产物可能通过调节 GRP 的生物合成直接或间接参与了体细胞胚胎发生过程中细胞壁结构组分的修饰<sup>[7]</sup>。

扩张蛋白(expansin)是近年来从黄瓜下胚轴细胞壁分离出来的一类不含糖链的细胞壁蛋白,在体外能促进植物细胞壁的伸长。最近有人发现,纯化的扩张蛋白可引起烟草顶端分生组织局部膨胀和诱导叶原基形成<sup>[8]</sup>。

## 2 细胞壁信号分子

细胞壁不仅具有供信号转导的通道,也包含许多信号分子,这些信号分子在细胞间和细胞内的转导以某种方式将信息传递给细胞,从而调节细胞的行为。目前已经发现许多细胞壁衍生物可能通过参与细胞间信号转导调节植物的胚胎发生和发育。这些信号分子主要包括几丁质酶、阿拉伯半乳糖蛋白、木葡聚糖内转葡糖基酶、病程相关蛋白、过氧化物酶等。

### 2.1 几丁质酶

几丁质酶(1,4-N-acetyl- $\beta$ -D-glucosaminide glycanhydrolase)是一种水解 1,4-N-乙酰- $\beta$ -D-葡糖胺的酶,能够水解几丁质和部分脱乙酰几丁质(chitosan)多聚物中的  $\beta$ (1-4) 键<sup>[9]</sup>,在植物防御土壤寄生虫和真菌侵染的机制中起关键作用。关于几丁质酶对植物胚胎发生的调节作用主要来自对胡萝卜 *tsll* 细胞系的研究。*Tsll* 细胞系是一个通过化学诱变剂诱导产生的温度敏感细胞系,其特点是在 32 °C 体细胞胚胎发育被阻断在球形胚阶段<sup>[10]</sup>。当在培养基中添加来自于野生型胚性细胞分泌蛋白的混合物后,被阻断在球形胚阶段的体细胞胚可以继续发

育, 研究证明在其中起作用的是一个来自细胞壁的, 分子量为 32 kDa 的糖基化酸性内几丁质酶(命名为 EP3)<sup>[11]</sup>。在 32 °C 条件下 Ts11 细胞系体细胞胚发育受阻的原因可能是由于 EP3 内几丁质酶的分泌机制受损的结果<sup>[12]</sup>。

关于 EP3 内几丁质酶作用的底物目前还不清楚, 但推测可能是至少由 3 个 N-乙酰葡萄糖胺残基构成的寡聚物。如果这种底物确实存在, 那么 EP3 酶催化反应的产物可能就是被称作 NodRlv-V 的结瘤因子(Nod 因子)的类似物。Nod 因子是根瘤菌产生的一种信号分子, 为  $\beta(1-4)$  键连接的乙酰葡萄糖胺寡聚分子。因此, EP3 被认为可能参与了和 Nod 因子功能相类似的信号分子的形成, 而这种信号分子可能来自细胞壁中一种特殊的带有 N-乙酰化的氨基葡萄糖残基的前体分子。为了证明这一点, 有人检测了多种含 N-乙酰葡萄糖胺的细胞壁组分对胚胎发生潜能恢复的影响, 最终发现 Nod 因子与 EP3 一样有效, 也能促进胡萝卜体细胞胚缺陷突变细胞系 tsII 恢复正常的胚胎发生能力。

几丁质酶的分泌与胚胎发生的关系在其他植物的离体培养研究中也得到了证实。如在云杉(*Picea abies*)的离体培养研究中发现, 几丁质酶分泌物可使早期胚性细胞团(proembryogenic mass, PEM)恢复形成正常胚的能力<sup>[13]</sup>。拟南芥 *elp1* 突变体是一个由于木质素异位沉积而导致胚胎发育异常的突变体, 由于它的表型可以被 AtCTL1 基因的组成型表达所抑制, 因此推测拟南芥 *elp1* 突变体在胚胎发育上的缺陷可能是由于细胞内类似于几丁质酶的蛋白质参与切割寡聚糖片段的活性丧失的缘故, AtCTL1 蛋白可能参与了作为信号分子的寡聚多糖片段的切割<sup>[14]</sup>。然而, 在高等植物的细胞壁上目前尚未发现有几丁质或去乙酰壳多糖类型的多聚物存在, 所以要证明上述假说的正确与否, 关键是要寻找到真正的几丁质酶的作用底物。

## 2.2 阿拉伯半乳聚糖蛋白

阿拉伯半乳聚糖蛋白(AGPs)是细胞壁富羟脯氨酸糖蛋白(HRGP)家族中的一员, 具有一个多羟脯氨酸的蛋白质骨架, 上面连着阿拉伯半乳聚糖, 是一种细胞表面黏蛋白。它们有多种类型, 且在发育的不同阶段、不同器官、组织和细胞中差异表达, 从而使细胞在不同的时间、空间, 甚至同一细胞的不同位置都具有异质性。由于 AGPs 是质外体和质膜上可溶解、可扩散的组分, 因此, 在细胞分化期间

细胞与细胞相互作用时, 它们很可能作为细胞位置的标记或信使而起作用。JIM8 是一种甜菜原生质体产生的可特异识别表面 AGPs 多糖抗原决定簇的单克隆抗体, Pennell 等<sup>[15]</sup>研究发现, JIM8 仅能与那个将来发育成胚柄的子细胞结合, 而不能与那些发育成胚体的子细胞结合, 表明发育成胚柄的子细胞和发育成胚体的子细胞在细胞壁的组成上有一定的差异。

AGPs 不仅在合子胚发生期间差异性表达, 而且在体细胞胚胎发生过程中也表现出明显的差异性。Kreuger 等<sup>[16]</sup>发现在胡萝卜非胚性细胞系中添加由成熟胡萝卜种子或胚性细胞系分离的 AGPs 可诱导非胚性的或弱胚性的细胞转变成胚性细胞系。在单细胞体细胞胚胎发生体系中, 最初单细胞表达一种特异的被 JIM8 识别的 AGP 抗原决定簇, 并且证明这个单细胞具有发育成胚胎的潜能。但是在这个单细胞分裂时, 那些未来注定发育成胚体的子细胞失去了结合 JIM8 的能力, 而哺育细胞(相当于合子胚的胚柄细胞)则能继续表达 AGP 蛋白。这一点与合子胚形成早期, AGPs 只在胚柄细胞中的表达模式一样, 表明 AGP 可能在调节细胞命运方面起重要作用。为了证明 AGP 的作用, McCabe 等<sup>[17]</sup>分别纯化了 JIM8 阳性和阴性细胞, 并得到了由每一种细胞细胞壁释放的细胞壁组分, 进一步分析发现, JIM8 阴性细胞细胞壁分泌物不能与 JIM8 结合(即不存在 AGP), JIM8 阴性细胞也不能继续分裂并形成体细胞胚。然而, 当把从哺乳细胞(JIM8 阳性细胞)收集到的 JIM8 抗原决定物添加到培养基后, 胚胎起始细胞(JIM8 阴性)即可继续分裂并发育成胚, 表明 JIM8 抗原决定物能够用来鉴别那些在细胞间通讯和早期细胞命运决定方面发挥作用的细胞。此外还发现, JIM8 只能与球形的液泡化细胞结合, 但不能与球形的非液泡化细胞结合, 不能与 JIM8 结合的球形非液泡化细胞只有在与 JIM8 阳性的球形液泡化细胞共存的情况下, 或将 JIM8 阴性细胞转移到 JIM8 阳性细胞生长过的培养基中后才能够形成体细胞胚<sup>[17]</sup>, 说明 JIM8 阳性细胞可分泌一种能够促进体细胞胚胎发育的可溶性因子。Yariv 试剂是 AGP 的特异抑制剂, 二者的结合可抑制 AGPs 的生物活性。培养基中添加 Yariv 试剂可以抑制悬浮培养细胞的分裂, 当转移到无 Yariv 试剂的培养基后细胞分裂又重新开始。此外还发现, 在培养基中添加人工合成的苯基葡萄糖苷 [phenylglucoside (Yariv)]也可阻止体细胞胚的发生<sup>[18]</sup>。

为了弄清与细胞壁结合的 AGPs 和几丁质酶与

体细胞胚发生的关系, van Hengel 等<sup>[19]</sup>检测了胡萝卜原生质体形成体胚的能力, 发现脱壁细胞形成体胚的数目减少, 然而添加从种子或胚性细胞系细胞壁分离的 AGP 后, 体胚的数目回升; 添加被几丁质酶水解过的 AGPs 后, 体胚的数目又进一步增加, 而非胚性细胞系细胞壁分离的 AGPs 则没有这种能力, 原生质体的细胞壁重新形成后, AGPs 的作用随即消失。此外还发现, AGPs 可以分泌到培养基中, 在含糖胺和 N-乙酰-D-葡萄糖胺的非成熟种子中也有存在。这些证据表明 AGPs 很可能就是几丁质酶的底物。后来有人在松树<sup>[20]</sup>和胡萝卜<sup>[21]</sup>胚性细胞系中也发现了类似于几丁质酶的蛋白质(CLPs), 这些蛋白质同样具有剪切 AGPs 糖链的能力。

### 2.3 细胞壁壳寡糖

最近, Dyachok 等<sup>[22]</sup>发现从云杉(*Picea abies*)胚性细胞系中分离出的一种壳寡糖(chitooligosacchride)在 PEM 中能够刺激细胞分裂。同时还发现, 这种壳寡糖在结构上与 Nod 因子一样, 是一种亲脂性的含 N-乙酰化葡萄糖胺的寡聚物。在培养基中添加这种壳寡糖、几丁质酶或 Nod 因子, 都可以替代 2,4-D 的作用, 由此推测, 这种壳寡糖也可能是几丁质酶的作用底物, 几丁质酶可能通过参与壳寡糖的生成或降解在胚胎发生中起调控作用。几丁质酶的催化产物是寡聚多糖, 然而不同来源的几丁质酶的作用方式有所不同, 来自胡萝卜的 EP3 几丁质酶和来自云杉的一种几丁质酶可以诱导亲脂性的壳寡糖的形成而另一个由云杉体细胞胚分泌的分子量为 28 kDa 的几丁质酶却可以诱导壳寡糖水解。

### 2.4 木葡聚糖内转葡糖基酶

细胞壁的机械性能(如弹性、可塑性等)可影响细胞的生长。木葡聚糖内转葡糖基酶(xyloglucan endotransglycosylases, XET)由于具有剪切木葡聚糖链并把它们插入到不同位点的能力, 所以它的活性可改变细胞壁的可塑性与弹性<sup>[23]</sup>。许多 XET 还能催化新的木葡聚糖寡多糖分子连接到已有的木葡聚糖链上<sup>[24]</sup>。TCH4 是从拟南芥中克隆的编码 XET 的基因家族中的一员, 研究表明, TCH4 的表达受机械刺激、温度变化、光照和生长调节剂的调控。如在有风条件下生长的拟南芥, 其表皮和薄壁组织中的 TCH4 mRNA 水平高于在无风条件下生长的拟南芥, 表明 TCH4 蛋白可能与机械刺激诱发的形态发生的改变有关。由此推测, 在离体胚悬浮培养过程所存在的机械刺激(如水与培养物表面和培养物与培

养物表面之间的磨擦)可能导致许多基因的活化, 并最终产生一些预想不到的结果<sup>[25]</sup>。XET 还在各种植物叶基、子叶、下胚轴、维管束组织等生长细胞的细胞间隙积累<sup>[26]</sup>。

### 2.5 果胶质

果胶质不仅作为一种结构组分在植物的胚胎发生过程中发挥重要的作用, 而且也可作为一种信号分子在植物的胚胎发生过程中发挥重要的作用。均聚半乳糖醛酸(homo galacturonates)是一类果胶质多聚物, 现已发现这种寡聚糖可作为信号分子参与细胞间的信号转导<sup>[27]</sup>。与壳多糖相似, 从长的糖链释放出来的寡聚半乳糖醛糖苷(galacturonide)参与植物生长、发育及抗性反应相关的过程<sup>[28]</sup>。寡聚半乳糖醛糖苷引发依赖于钙调素的胞浆游离钙的活化、胞浆的酸化<sup>[29]</sup>、钾离子外流<sup>[30]</sup>及过氧化氢的生成<sup>[31]</sup>。这些由果胶质参与的信号转导过程受多胺的调节<sup>[29]</sup>。

### 2.6 过氧化物酶

过氧化物酶(peroxidase, POX)也是一种重要的细胞壁蛋白, 参与多种细胞内和细胞外的生理和生化过程。作为一种氧化剂, 在过氧化氢存在的条件下, 能催化多种氧化还原反应。植物中存在许多 POX 同工酶, 而且主要分布在细胞壁和液泡内。Cordewener 等<sup>[32]</sup>曾经发现柔荑花的 POX 对于胡萝卜体细胞胚的诱导是必需的。衣霉素(tunicamycin)是分泌糖蛋白糖基化的抑制剂, 在球形胚阶段之前于培养基中添加衣霉素可抑制胡萝卜体细胞胚的发生, 但是这种抑制作用可以被柔荑花正常体细胞胚发生过程中分泌出的 POX 所逆转, 表明 POX 能够降低衣霉素的活性, 这种效果与在体细胞胚诱导过程中从培养基中除去生长素的效果类似。最近, Takeda 等<sup>[33]</sup>发现, 芦笋(*Asparagus officinalis* L)的体细胞胚在发生过程中向细胞壁分泌一种 38 kDa 的蛋白质(AoPOX1), cDNA 序列分析表明这种蛋白质与植物的过氧化物酶相同, 而且编码该蛋白质的转录子在体细胞胚发生的早期最为丰富。进一步研究发现, 纯化的重组 AoPOX1 可以和一系列酚类化合物反应, 其中包括松柏醇(coniferyl alcohol)。AoPOX1 与松柏醇的反应产物是脱氢松柏醇, 后者在培养体细胞胚的培养基中的浓度约为  $10^{-5}$  mol/L, 表明 AoPOX1 的确在调节胚胎发生方面起重要作用。

此外还发现, 在胚性细胞悬浮培养过程的不同阶段, POX 的活性有所不同, 如在胡萝卜胚性细胞悬浮培养中, 由胚性细胞细胞壁分离出来的可溶性

POX 的活性是来自非胚性细胞细胞壁 POX 活性的三倍<sup>[34]</sup>。与非胚性细胞相比,胚性细胞含有较高水平的与膜结合的 POX, 这种与膜结合的 POX 主要定位在胚性细胞团细胞间基质中的分泌小泡中。

植物中存在许多 POX 同工酶, 它们定位于细胞壁或液泡, 可以被损伤、病原菌、原生质体再生和植物发育所诱导。POX 在过氧化氢存在的条件下可催化多种氧化还原反应, 并可参与木质素的合成和调节多糖的交联及细胞壁的伸展<sup>[35]</sup>, 因此在细胞壁构建与调节细胞壁可塑性方面起着重要作用。POX 在调节胚胎发生中的作用可能与它们的这些特性有关。

## 2.7 病程相关蛋白

病程相关蛋白是植物遭受病、虫侵袭或损伤后诱导产生的细胞壁蛋白, 除上述的几丁质酶和 Nod 因子外, 渗透蛋白(osmotin) 和  $\beta$ -1,3-葡聚糖酶( $\beta$ -1,3 glucanase) 也被发现在体细胞胚的诱导方面有一定的作用。

渗透蛋白是植物抵御真菌入侵时产生的一种植物毒素, 可在细胞间隙起到杀灭真菌的作用。渗透蛋白存在于液泡内, 高盐分可诱导其生成, 因此称为渗透蛋白。Helleboid 等<sup>[36]</sup>在菊苣细胞悬浮培养中发现, 渗透素具有诱导体细胞胚发生的作用。

$\beta$ -1,3-葡聚糖酶是与抗真菌有关的蛋白质, 是真菌生长的强烈抑制子, 它们在体外能水解真菌细胞壁的葡聚糖(主要细胞壁组分之一)。在菊苣细胞悬浮培养中还发现,  $\beta$ -1,3-葡聚糖酶也能诱导菊苣体细胞胚的形成, 而且所形成的体细胞胚的数量与所添加的  $\beta$ -1,3-葡聚糖酶的量成正相关, 据分析这种酶可能与切割胚性细胞及幼胚细胞细胞壁中的胼胝质有关<sup>[37]</sup>。

## 2.8 细胞壁转化酶

细胞壁转化酶(invertase)有酸性胞壁及液泡转化酶、中性胞质转化酶之分。Tang 等<sup>[38]</sup>认为酸性转化酶可能通过控制糖的合成和代谢, 在调节早期胚胎发育上起重要作用。

## 3 细胞壁机械作用

细胞壁具有抵抗细胞内静态压力的能力, 细胞壁对机械形变的抗力决定细胞内的压力。因细胞壁张力改变而产生的刺激也可引发级联信号转导, 最终使特异的细胞产生特异的应答(反应)。此外, 由于细胞膨压与细胞壁和相邻细胞间的相互影响而产

生的机械力对细胞的分化也能产生重要影响。细胞分裂的方向和未来发育的命运可以被直接施加的外力所改变<sup>[39]</sup>。也有研究表明机械刺激对胚胎的模式形成有一定的影响, 如墨角藻(Fucus)合子的第一次分裂决定胚胎基本极轴的建立。在高等植物胚胎发育过程中, 合子和胚胎周围的营养组织机械作用对合子和胚胎的发育有很强烈的影响, 这也就是胚胎的极轴为什么总是由合子的第一次分裂来决定的原因<sup>[40]</sup>。

对植物细胞壁组分的研究发现, 一些质膜受体激酶的胞外结构域与相应配体间的相互作用是受细胞壁调节的, 如硫位点受体激酶(S-locus receptor kinase)就是其中的一种。此外还发现, 与植物细胞壁结合的激酶(wall-associated kinases, WAKs)把质膜与细胞壁中的碳水化合物基质连接为一体, 并且可能通过它们在细胞质一侧的激酶结构域(kinase domain)直接参与信号转导。在拟南芥中已发现了 5 种 WAKs, 每一种在细胞质一侧都有一个丝氨酸/苏氨酸蛋白激酶域, 这些 WAKs 跨越过质膜, 延伸到细胞壁内。反义表达研究表明, WAKs 水平降低导致细胞扩展能力的丧失。WAKs 通常与果胶多糖共价连接, 与果胶多糖连接的 WAKs 通常磷酸化。有一种 WAKs 可与一种分泌性的富含甘氨酸糖蛋白(GRP)结合, 表明 WAKs 作为一种磷酸化激酶不仅可以与果胶质结合, 也可与 GRP 结合<sup>[41]</sup>。WAKs 是如何与果胶质和 GRP 一起协调地参与信号转导的, 这将是了解细胞壁在细胞生长过程中所起作用的关键。

## 4 胞间连丝介导的蛋白质胞间转移

细胞分化是特殊的基因在细胞个体水平表达的结果, 不同细胞间基因的表达需要通过细胞间通讯来协调。植物细胞周围有一层厚而坚硬的细胞壁, 由于壁的存在使细胞与细胞不能直接接触, 为了便于细胞间的物质运输和交流, 细胞间便形成了一些通道, 即胞间连丝(plasmodesmos, PD), 胞间连丝穿过细胞壁把相邻细胞的原生质连为一体。胞间连丝赋予植物独特的胞间通讯方式, 即细胞与细胞之间形成直接的通道(conduits or channel), 由此形成了一个由具有共同组分的细胞组成的域(domain)。在过去相当长的一段时期内, 胞间连丝一直被认为是一个静态的结构, 而且只能允许水分子、离子、氨基酸等小于 1 kDa 的物质通过。近年来, 关于胞

间连丝的研究取得了两个重大突破, 一是自然的(非病毒感染的)胞间连丝不再被认为是一种静态的结构, 而被认作是一种极其复杂的高度动态的胞间细胞器, 其形态、结构、组成、SEL、数目、分布因组织和细胞的类型、发育阶段和环境因子的变化而变化<sup>[42]</sup>; 二是越来越多的证据表明, 一些外源的(如GFP)和内源蛋白(如转录因子)<sup>[43~45]</sup>以及RNA, 如mRNA<sup>[46]</sup>、基因沉默信号<sup>[47]</sup>都能通过PD进行细胞-细胞运动。如用GFP和它的融合蛋白发现至少50 kDa的蛋白质分子能够在叶子的细胞间运动, 而且较幼嫩的叶片比老的叶片显示更广泛的蛋白质细胞间运动<sup>[48]</sup>。在研究茎端分生组织分化和花的发育过程中发现, 许多调节营养器官和花发育的基因编码的产物是一些转录因子, 这些转录因子通过它们特异的时空表达模式影响营养器官和花的发育模式。现在已经清楚, 这些转录因子可以穿越PD在细胞间运动, 而且这种运动是高度受调节的<sup>[45]</sup>。如在玉米茎尖分生组织中, 调节细胞分化的KNOTTED1基因只在较内细胞层表达, 而在最外面的细胞层中没有表达。然而免疫组织化学定位表明它所编码的KN1转录因子却出现在最外层<sup>[43]</sup>。最近用GFP-KN1融合蛋白分析发现, 该蛋白质在不同的组织中的运动是有方向性的<sup>[44]</sup>。Ap1和Lfy代表两个与开花有关的转录因子, Ap1和Lfy基因都可在花茎端分生组织的较外层细胞表达, 但Lfy可以运动到较靠内的细胞层中, 而AP1则始终停留在靠外面的细胞层中。在研究根端分生细胞分化时发现, SHORT-ROOT (SHR) mRNA及其编码的蛋白质均可在根尖中心区的中柱细胞中表达, 但唯有Shr蛋白能够向邻近的一排细胞中转移, 并诱导这些细胞中的SCARECROW基因的表达<sup>[49]</sup>。这些结果表明PD不仅可以调节总的运输潜能, 而且可以控制那些与PD相互作用并要通过PD的大分子的特异性。

以上PD通过控制大分子的细胞间运动调节茎端分生组织细胞分化的作用表明, 在植物胚胎发生过程中, PD可能通过调节它们的胞间传送能力诱导或调节细胞的分化。事实上也的确如此, 如有人发现, 在拟南芥胚胎发生的所有阶段, 小分子荧光示踪物在胚胎细胞间的运动是没有方向的, 较大示踪物(10 kDa荧光葡聚糖)的细胞间运动只出现在早期阶段的胚胎中。在胚胎发生的中期阶段, 也就是初生根和叶开始形成的时期, 葡聚糖的细胞间运动则终止, 表明在这个阶段, PD的孔径受发育的负调

节<sup>[50]</sup>。除蛋白质和核酸这些生物大分子外, PD也可能参与其他信号分子, 如上面提到的AGPs, 几丁质酶等的细胞间运动。

## 5 展望

植物细胞壁通常是由二种或三种相互独立又相互作用的网络组成的骨架。细胞壁这种复杂的高度组织化的结构规定了每一个细胞的形态, 并最终决定植物个体的形态。此外, 相邻的细胞之间还存在许多供细胞间物质交流和通讯用的管道, 如胞间连丝、胞质通道等, 通过这些管道, 细胞与细胞之间保持一定的连续性。近年来, 随着新技术和新方法的不断涌现和应用, 细胞壁已不再被视为一种无生命活力的机械支架, 而被认为在细胞发育过程中起了关键作用(如细胞的生长、分化、细胞识别及抗病性等)。在植物胚胎发生过程中, 随着特定基因的被激活, 一方面使细胞本身表现出一系列生命活动, 另一方面细胞本身产生并分泌一些信号分子, 这些分子通过胞间连丝进行胞间通讯或直接定位于细胞壁中, 从而对细胞本身以及相邻细胞的进一步发育产生影响。但细胞壁在胚胎发生中的精确作用还需要生理生化、基因表达和调控、功能基因组研究等多种技术的应用。随着植物体细胞胚胎发生及其机制在生理生化、细胞和分子生物学、基因调控等不同层面上的系统阐明, 对于深入理解细胞壁在植物胚胎发生过程中的作用具有重要的意义。

## 参考文献 (References)

- [1] 许智宏. *植物学报*, 1999, **41**: 909
- [2] Strauss E. *Science*, 1998, **282**: 28
- [3] Mayer U et al. *Development*, 1993, **117**: 149
- [4] Shevell DE et al. *Plant Cell*, 2000, **12**: 2047
- [5] Bouton S et al. *Plant Cell*, 2002, **14**: 2577
- [6] Ruiz-Avila L et al. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1992, **89**: 2414
- [7] Magioli C et al. *Plant Sci*, 2001, **161**: 559
- [8] Fleming AJ et al. *Science*, 1997, **276**: 1415
- [9] Brunner F et al. *Plant J*, 1998, **14**: 225
- [10] Baldan B et al. *Planta*, 1997, **203**: 381
- [11] Kragh KM et al. *Plant Mol Biol*, 1996, **31**: 631
- [12] de Jong AJ et al. *Dev Genet*, 1995, **16**: 332
- [13] Mo LH et al. *Ann Bot*, 1996, **77**: 143
- [14] Zhong R et al. *Plant Cell*, 2002, **14**: 165
- [15] Pennell RI et al. *J Cell Biol*, 1992, **119**: 1371
- [16] Kreuger M et al. *Planta*, 1993, **189**: 243
- [17] McCabe PF et al. *Plant Cell*, 1997, **9**: 2225
- [18] Chapman A et al. *Planta*, 2000, **211**: 305
- [19] van Hengel AJ et al. *Plant Physiol*, 2001, **125**: 1880

- [20] Domon JM *et al.* *J Plant Physiol*, 2000, **156**: 33  
[21] Passarinho PA *et al.* *Planta*, 2001, **212**: 556  
[22] Dyachok J *et al.* *Plant Physiol*, 2002, **128**: 523  
[23] Xu W *et al.* *Plant Cell*, 1995, **7**: 1555  
[24] Thompson JE *et al.* *Plant Journal*, 2001, **26**: 23  
[25] Kieran PM *et al.* *Adv Biochem Eng/Biotechnol*, 2000, **67**: 139  
[26] Campbell P *et al.* *Trends Plant Sci*, 1999, **4**: 361  
[27] Fry SC *et al.* *Plant Physiol*, 1993, **103**: 1  
[28] Ridley BL *et al.* *Phytochemistry*, 2001, **57**: 929  
[29] Messiaen J *et al.* *Planta*, 1999, **208**: 247  
[30] Mathieu Y *et al.* *Plant Journal*, 1991, **1**: 333  
[31] Legendre L *et al.* *Plant Physiol*, 1993, **102**: 233  
[32] Cordewener J *et al.* *Planta*, 1991, **184**: 478  
[33] Takeda H *et al.* *Plant Physiol*, 2003, **131**: 1765  
[34] Martensson B *et al.* *Plant Physiol Biochem*, 1998, **36**: 515  
[35] Brownleader MD *et al.* *Planta*, 2000, **210**: 668  
[36] Helleboid S *et al.* *J Exp Bot*, 2000, **51**: 1189  
[37] Helleboid S *et al.* *Planta*, 1998, **205**: 56  
[38] Tang GQ *et al.* *Plant Cell*, 1999, **11**: 177  
[39] Hall Q *et al.* *Plant Cell*, 2002, **14**: 1161  
[40] Krikorian AD *et al.* In: Lindsey K (eds.) *Plant Tissue Culture Manual*, Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 1992, **A9**: 1  
[41] Baluska F *et al.* *Plant Physiol*, 2003, **133**: 482  
[42] Roberts AG *et al.* *Plant Cell Environ*, 2003, **26**: 103  
[43] Lucas WJ *et al.* *Science*, 1995, **270**: 1980  
[44] Kim JY *et al.* *Development*, 2003, **130**: 4351  
[45] Wu X *et al.* *Development*, 2003, **130**: 3735  
[46] Kim M *et al.* *Science*, 2001, **293**: 287  
[47] Baulcombe DC. *Curr Biol*, 1999, **9**: R599  
[48] Crawford KM *et al.* *Plant Physiol*, 2001, **125**: 1802  
[49] Nakajima K *et al.* *Nature*, 2001, **413**: 307  
[50] Kim I *et al.* *Development*, 2002, **129**: 1261

## Roles of Cell Wall Components in Plant Embryogenesis

Tao Zhang<sup>1,2</sup>, Zi-Yi Cao<sup>3</sup>, Bing-Tao Niu<sup>1</sup>, Xin-Yu Wang<sup>1\*</sup>

(<sup>1</sup>School of Life Science, Lanzhou University, Lanzhou 730000, China; <sup>2</sup>Gansu Academy of Agricultural Science, Lanzhou 730070, China; <sup>3</sup>School of Life Science and Technology, Agriculture University of Gansu, Lanzhou 730070, China)

**Abstract** Cell wall participates in not only the determination of the cell shape, but also the regulation of cell development and differentiation during plant development. In the process, some signal molecules, especially the products derived from the hydrolysis of cell wall compounds play very important roles in the intra- and extra-cellular signal transduction that is essential for cell differentiation. In this review, we briefly describe the recent experimental evidences concerning cell wall involvement in regulation of plant embryogenesis.

**Key words** cell wall; embryogenesis

Received: September 15, 2004 Accepted: January 31, 2005

\*Corresponding author. Tel: 86-931-8912525, Fax: 86-931-8912561, E-mail: wangxy@lzu.edu.cn