

- [15] Sasaki, Y. et al., 1990, *The Biology and Medicine of Signal Transduction*, 345—351, Raven Press, New York.
- [16] Pfeffer, L. M. et al., 1990, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.*, 87: 6537—6541.
- [17] Houskey, G. M. et al., 1988, *Cell*, 52: 343—354.
- [18] Persons, D. A. et al., 1988, *Cell*, 52: 447—458.
- [19] Krauss, R. S. et al., 1989, *Oncogene*, 4: 991—998.
- [20] Eldar, H. et al., 1990, *J. Bio. Chem.*, 265(22): 13290—13296.
- [21] Jaken, S. et al., 1989, *J. Cell. Bio.*, 109: 697—704.
- [22] Melloni, E. et al., 1990, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.*, 87: 4417—4420.
- [23] Hashimoto, K. et al., 1990, *FEBS Lett* 261 (1): 31—34.
- [24] Choi, P. M. et al., 1990, *Mol. Cell. Biol.*, 10 (9): 4650—4657.
- [25] Pai, J. K. et al., 1991, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.*, 88: 598—602.
- [26] Vogt, P. K. et al., 1989, *Trend Biochem. Sci.*, 14: 172—175.
- [27] Lenardo, M. J. et al., 1989, *Cell*, 58: 227—229.
- [28] Bacher, N. et al., 1991, *Mol. Cell. Biol.*, 11(1): 126—133.

开花的探索——植物开花的分子遗传学研究

Rebecca Chasan

开花是一个复杂的、发生在植物生活史上的一个重大变化：从无限型的营养生长过渡到有限的生殖结构的生长。花的形成要经历几个明显的阶段（参阅评论：Schwarz-Sommer 等人，1990；Meyerowitz, 1991）。首先，茎顶端分生组织停止形成叶子，而开始形成花序或花分生组织。下一步，花原基起源于这些花分生组织。接着，出现四轮花器官各自的原基——花萼*、花瓣、雄蕊和心皮，并逐渐特化。最后，花器官原基分化出与其相应的细胞及组织类型。环境因子，如日照长度和温度都影响这些过程，但对于开花控制的遗传基础还不大了解。

在过去的几个世纪里，园艺学家已经收集并描述了许多开花植物的突变体。在这些突变体中，花的形态发生改变，常常是显著的改变（参阅评论：Meyerowitz 等人，1989；Coen, 1991）。通过最近的一些研究，分离到一些具有类似的花发育变态的拟蓝芥及金鱼草的突变体（例如，Haughn 和 Somerville, 1988）。开花这一过程，在从花芽发育的极早期的花原基发端到花芽发育后期的花器官分化的各个不同的阶段受到各种不同突变的影响。

Schultz 和 Haughn (1991) 描述了拟蓝芥的一个基因，该基因看来作用于开花过程中较早的阶段。称叶状基因 (LFY)。在野生型拟蓝芥中，侧生花枝和花都

出自主花序轴；在较低的节位，形成带苞叶的侧生花枝，而在较高的节位则形成花。在 *lfy* 突变的植株中，许多花为有苞叶包被的花序轴样结构所取代，使整个植株看上去都是枝叶。就是有花形成，那些花也是不正常的，通常只具有心皮样或花萼样的细胞类型。因此，LFY 基因可控制从花序到花分生组织这一转变。金鱼草中的花茎基因 (*floricaula*) (Coen 等人，1990)，其突变体也具有类似上述的表型。

双重突变的分析进一步证实了 LFY 基因对开花的重要性。无花瓣基因 2 (*AP₂*) 是与花器官轮特性有关的基因，其等位基因纯合植株在原应长花萼的花器官轮上不长花萼，而是发育出心皮 (Kunst 等人，1989)。Ify, *ap 2* 双重突变的植株类似 *lfy* 单一突变的植株，这表明 *ap 2* 突变要影响第一轮花器官的特性，野生型 LFY 基因的产物是必不可少的。该结果意味着 LFY 基因在 *AP 2* 基因前起作用，作用的方式或是通过对花分生组织发育的正调节，或是通过对花序分生组织发育的负调节。

Bowman 等人 (1991) 探索了拟蓝芥花发育的后期阶段，即花器官形态建成中细胞特异类型的分化。为

* 按照花器官在花托上的着生位置，可分为四轮，从第一轮到第四轮，依次为花萼、花瓣、雄蕊、心皮 (译者注)。

了评估 AG 基因(无性基因)在花的细胞特化过程中的作用, Bowman 等人分析了 AG 基因的后期表达类型。AG 基因对于有生殖力的花器官的发育, 如雄蕊和心皮的发育, 以及对于花的有限生长*, 是必不可少的(Bowman 等人, 1989)。在缺失 AG 的情况下, 花的第三轮器官——雄蕊被花瓣所取代, 而第四轮器官——心皮则被一新的 ag 突变的花所取代。在野生型花早期发育的第三和第四轮的原基中, AG 转录本分布均匀(Drews 等人, 1991), 这种转录格局与 AG 在遗传学上所确定的作用是一致的, 即起确定雄蕊和心皮的作用。Bowman 和他的同事已经发现, 一旦雄蕊和心皮开始形态学上的分化, AG 的转录本就局限于花器官的某些细胞中。在雄蕊, AG RNA 集中在花丝、花药壁以及药隔中; 在心皮, AG RNA 被发现主要存在于柱头组织和胚珠中。而在花粉或胚囊中均未有显著性水平的 AG RNA 的存在。预测的 AG 蛋白含有一段类似于已知的结合 DNA 的区域(DNA-binding motif)(Yanofsky 等人, 1990)。AG 蛋白有可能在花的发育后期表达, 直接调节细胞类型特异化基因的表达。

Drews 等人(1991)最近在拟蓝芥中发现 AP 2 基因(AP 2 的正常功能是确定花萼和花瓣的发育)可以负调节 AG 基因在花的外部两个轮位中的早期表达。在 ap 2 强突变植株中, AG 在所有花轮位中均有表达。而且第一轮以及第四轮位上的原基发育成心皮。Bowman 和他的同事现在已经发现 AG 的表达在突变体花的发育后期进行, 而且在 ap 2 突变株的第一轮位上的心皮中的表达类型与正常植株中的第四轮位上的心皮中的表达类型是相同的。由于在野生型植株以及 ap 2 突变植株中, AG 基因的后期表达类型是相同的, 因此, AP 2 可能不直接调节 AG 的后期表达。那么, 是什么在调节与后期细胞特异化有关的 AG 表达呢? AG 的后期表达肯定不依赖 AG 的早期表达, 这是因为虽然在 ap 2 弱等位基因的纯合植株中第一轮位的早期原基中测不出 AG RNA, 可是, 在这种植株的第一轮位上形成的偶尔具有类心皮细胞类型的叶状器官的发育后期中发现 AG RNA 的积累。这些作者指出, AG 后期表达所需的因子, 无论它们的性质如何, 必定存在于 ap 2 突变体花的第一轮位中。

虽然大多数研究花发育的工作集中于核基因, 可是花的形态发生可能由于线粒体基因组的参与而复杂化。在许多雄性不育的烟草品种中, 雄蕊发育是不正常的(Rosenberg 和 Bonnett, 1983)。雄性不育可以由一个种的细胞核与另一亲缘密切的种的细胞质回交

而引起, 这是线粒体的突变或核与线粒体间不亲和的结果(Newton, 1988)。有时, 伴随雄性不育的雄蕊变态是母性遗传的, 这也可能是由于核-质不亲和产生的, 但花粉败育(雄性不育)与雄蕊结构变态之间的准确关系尚不清楚。

Kofer 等人(1991)扩展了他们以前对与雄性不育相关的雄蕊变态的观察。这种雄蕊变态与雄性不育的现象存在于用不同品种的雄性不育烟草的原生质体融合形成的胞质杂种植株的花中(Kofer 等人, 1990)。这些品种有着共同的核来源, 但细胞质来源于不同的种类: 从胞质杂种再生的植株呈现出种类繁多的表型: 一些类似于亲本中的一个或另一个, 另外一些具有双亲表型的特征, 还有一些则呈现新的表型, 与它们的双亲无相似之处。这些具有稳定母性遗传的表型, 包括那些雄蕊组织变态为花瓣样或心皮样组织的同源异形转化表型。

通过分析亲本的和胞质杂种的线粒体 DNA, Kofer 及其同事已经能够把线粒体 DNA 片段的特殊变化格局与花瓣及雄蕊的变态相互联系起来。通过对一系列重组表型的观察, 这些作者得出结论, 认为有两个分离的线粒体基因参与了花瓣的发育, 并且至少有一个基因参与了雄蕊的发育。虽然迄今为止, 所有已鉴定的线粒体基因都是编码线粒体酶复合体或核糖体的亚基, 或是编码转移 RNA, 但是, 这些基因可能编码花器官建成中的调节成分或结构组成(Newton, 1988)。另一个可能是, 花发育的某些方面, 象花粉发育, 可能对于由于线粒体突变或核-线粒体不亲和引起的线粒体功能紊乱特别敏感。为了解释雄蕊变态的起因。有必要去鉴定线粒体 DNA 中, 相应 DNA 片段发生了改变的那部分基因。

开花控制是目前在植物研究中最热门的课题之一, 虽然其奥秘只是近几年才开始揭开。近期发表的文章, 汇集了大量的、与此有关的分子的和遗传学的研究文章, 表明花的发端以及形态建成的控制程度可能确实是非常复杂的。要完全揭开调节开花的奥秘, 尚需时间。

陈永宁译自《The plant Cell》, Vol. 3, p.745-746, 1991。(张爱兰、曹振民、卢建平 校)

* 在 ag 突变体中, 花的发育是无限生长式的, 即花中有花; 在花的第四轮位上形成新的花, 并可以如此重复下去。参阅 Bowman 等人, 1989 (译者注)。