

# Molecular Control of Plant Trichome Development

PU Li<sup>1,2</sup>, SUO Jin-Feng<sup>1</sup>, XUE Yong-Biao<sup>1,①</sup>

(1. Institute of Genetics and Developmental Biology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100080, China;

2. College of Life Sciences, Beijing Normal University, Beijing 100875, China)

**Abstract:** Plant trichome is a specialized unicellular structure that develops on surface of organs. Recently, many genes have been identified to control the initiation and morphogenesis of the trichomes using *Arabidopsis* as a model. All of them encode several classes of transcriptional factors including MYB (*GLABROUS1*, *TRIPTYCHON*, *CAPRICE*, *WEREWOLF*), WD-40 type (*TRANSPARENT TESTA GLABRA1*), bHLH (*GLABROUS3*), HD-ZIP (*GLABROUS2*) and a WRKY-related transcription factor (*TRANSPARENT TESTA GLABRA2*). Detailed molecular studies show that a *GL1/WER-GL3-TTG1* complex regulates trichome and root hair initiation. During the formation of each organ, the two neighboring cells are capable of competing with each other to express regulators that specify the primary cell fate (including *GL1/WER*, *GL3*, *TTG1*, *GL2*), as well as those that prevent their neighbors from adopting this fate (including *CPC* and *TRY*). The regulatory circuit is also involved in other developmental processes, such as seed coat and hypocotyls stomata formation.

**Key words:** *Arabidopsis thaliana*; trichomes; root hair; transcriptional factors

## 植物表皮毛发育的分子遗传控制

普莉<sup>1,2</sup>, 索金凤<sup>1</sup>, 薛勇彪<sup>1,①</sup>

(1. 中国科学院遗传与发育生物学研究所, 北京 100080

2. 北京师范大学生命科学学院, 北京 100875)

**摘要:** 植物表皮毛是一种特化的单细胞表皮结构。近年来,通过对拟南芥表皮毛的分子遗传研究已发现了多个直接控制表皮毛发育的基因,它们都编码转录因子,包括 M<sup>1</sup>YB 类转录因子(*GLABROUS1*, *WEREWOLF*, *TRIPTYCHON*, *CAPRICE*),含 WD40 重复序列的转录因子(*TRANSPARENT TESTA GLABRA1*),bHLH 类转录因子(*GLABROUS3*),含 HD-ZIP 的转录因子(*GLABROUS2*),WRKY 类转录因子(*TRANSPARENT TESTA GLABRA2*)。进一步的实验证明 *GL1/WER-GL3-TTG1* 通过形成一个转录调控复合体来控制表皮毛和根毛的发育。在根毛和表皮毛的发育过程中,临近的细胞竞争表达这些转录因子决定原初细胞的命运(包括 *GL1/WER*, *GL3*, *TTG1*, *GL2*),同时,还表达一些转录因子阻止临近细胞接受这个命运(包括 *TRY* 和 *CPC*)。此外,这一复合体还是其他器官(如种皮、下胚轴气孔等)发育所共用的一种调控机制。

**关键词:** 拟南芥; 表皮毛; 根毛; 转录因子

中图分类号: Q344

文献标识码: A

文章编号: 0379-4172(2003)11-1078-07

表皮毛(Trichome)是大多数植物地上部分表皮组织所特有的一种结构,其形态多种多样,可以由一个细胞构成,也可以由多个细胞构成;有分支的,也

有不分支的;有的有腺体,可分泌生物碱(如尼古丁、类砵等)、驱逐剂或有毒物质来驱赶植食性昆虫,有的则无腺体<sup>[1]</sup>。作为植物组织表面的表皮毛,它的

收稿日期: 2003-04-30; 修回日期: 2003-07-07

基金项目: 中国科技部转基因植物专项资助[Supported by the Transgenic Plant Program of the Ministry of Science and Technology of China]

作者简介: 普莉(1978-),女,河南人,在读硕士,专业方向: 分子遗传学

① 通讯作者。薛勇彪(1963-),男,汉族,山西人,研究员,博导,研究方向: 植物分子遗传学。E-mail: ybxue@genetics.ac.cn

(C)1994-2021 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. <http://www.cnki.net>

主要功能是增加表皮层厚度, 以减少热量和水分的散失; 并且保护植物免受昆虫和病原体的侵害及一些机械损伤<sup>[2]</sup>。有的植株可以同时生长多种表皮毛, 其类型和空间大小由生成表皮毛的植物器官或器官表面(如近轴和远轴、叶片和茎)决定。器官发生时, 表皮毛就开始发育<sup>[1]</sup>。

表皮毛是研究植物细胞分化调控的一种非常有用的模式, 它的形态发生与其周围的表皮细胞明显不同, 起源和发育也由于具有特殊性而易于观察。而且, 在实验条件下, 表皮毛对植物来说是非关键性的, 所以可对表皮毛进行基因控制而不会减弱植物的活性<sup>[1]</sup>。

拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)的表皮毛是一种特化的、典型的单细胞表皮毛, 无腺体, 一般有 3 个分支, 广泛分布于叶片、茎、莲座叶、花瓣和根上<sup>[3]</sup>。拟南芥的星状表皮毛虽然不分泌化学物质, 但可以阻碍草食动物的侵害<sup>[2]</sup>。拟南芥叶片表皮毛的发生过程与整个细胞的发育及核内 DNA 再复制有关<sup>[1]</sup>。首先可看到单个表皮细胞的增大, 在这个阶段这些细胞的大小大致均衡, 大约相隔 3~4 个细胞。随着表皮毛的生长, 膨大的表皮细胞向叶片表面外侧延伸, 核内 DNA 再复制几次, 以一种固定的方式形成 3 个分支。直到分化的最后一个阶段, 表皮毛才呈现玻璃化, 并同时形成乳突状。在成熟阶段, 表皮毛由一圈表皮支持细胞围绕<sup>[4]</sup>。由于这种单细胞表皮毛的发育过程简单, 在植物表面的分布有一定模式, 突变体不改变植物发育的其他性状而便于作遗传分析, 所以拟南芥表皮毛的发育过程已成为研究植物细胞命运决定的一种模式系统<sup>[5]</sup>。本文主要介绍一些在表皮毛发育过程中起重要作用的基因, 并对这些基因对表皮毛发育的作用进行一些阐述。

## 1 控制表皮毛发育的基因

近年来关于拟南芥表皮毛发育的分子遗传控制机理的研究已经取得了长足的进展。拟南芥叶片表皮毛的发育是一个受时空严格调控的过程, 已经分离到表皮毛突变体 70 多个, 可归为无表皮毛、表皮毛簇生、表皮毛减少、表皮毛扭曲、分支不正常和玻璃状表皮毛 6 种表型, 涉及 21 个基因的参与<sup>[3,6]</sup>。拟南芥表皮毛的发育需要不同转录因子<sup>[7]</sup>, 目前已知主要有几个基因参与调节, 包括 *GL1* (*GLABROUS1*)<sup>[8,9]</sup>、*TIG1* (*TRANSPARENT TESTA*

*GLABRA1*)<sup>[10]</sup> 和 *GL3* (*GLABROUS3*)<sup>[11]</sup>、*GL2* (*GLABROUS2*)<sup>[2,4]</sup>、*TTG2* (*TRANSPARENT TESTA GLABRA2*)<sup>[4]</sup>、*TRY* (*TRIPTYCHON*)、*CPC* (*CAPRICE*)<sup>[12]</sup> 以及 *WEREWOLF* (*WER*)<sup>[13]</sup>。其中 3 个转录因子对于表皮毛和根毛的发育启动是必需的<sup>[4]</sup>, 它们分别是: *GL1*/*WER*、*TIG1* 和 *GL3*。

*GL1* 是最早克隆到的控制表皮毛启动的基因。*gl-1* 突变体表现为叶片几乎没有表皮毛<sup>[5]</sup>;  $\gamma$ -辐射可增加野生型拟南芥表皮毛的数目, 但对 *gl-1* 却无效<sup>[6]</sup>, 说明 *GL1* 是控制拟南芥叶片表皮毛发育启动的关键基因。*gl-1* 的遗传背景是拟南芥“Landsberg”生态型<sup>[13]</sup>, 位于拟南芥第四号染色体<sup>[17]</sup>。*GL1* 编码一种 R2R3 类型的 MYB 蛋白, 由 228 个氨基酸组成, 含有 3 个外显子和 2 个内含子<sup>[9]</sup>; 3' 端存在一段该基因功能发挥必需的增强子序列。*GL1* 是表皮毛特异表达的基因, 只表达在开始及早期发育阶段的表皮毛中<sup>[8]</sup>。*GL1* 的过表达会使表皮毛数量减少, 表明它对表皮毛的发育启动还存在负调节作用<sup>[18]</sup>, 且该基因还调节 *GL2* 的适当表达<sup>[9]</sup>。

*TIG1* 编码含有 WD40 重复序列的蛋白, 认为此结构域的功能是提高与其他蛋白的相互作用, 该蛋白由 341 个氨基酸组成; 它在拟南芥中广泛表达, 控制着许多明显不相关的形状; 实验表明 *TIG1* 在大多数植物的主要器官中都有表达<sup>[2,10]</sup>。与 *gl-1* 只影响表皮毛的发育相比, *tig1* 的表型是多样的: 叶或茎上没有表皮毛; 种皮透明, 可以看到内部的黄色子叶, 即丧失花青素合成的能力; 产生更多的异位根毛; 不产生种壳黏液。*tig1* 种子的休眠特性也发生了改变, 不需干燥和冷处理就可萌发。*tig1* 的遗传背景也是拟南芥“Landsberg”生态型<sup>[13]</sup>, 位于拟南芥第五号染色体<sup>[17]</sup>。*TIG1* 在野生型中过表达不会产生过量的表皮毛<sup>[10]</sup>。在酵母中, *TIG1* 可以和 *GL3* 蛋白相互作用。*GL3* 过表达和玉米 *R bHLH* 基因可以克服 *tig1* 突变体对根毛和表皮毛的影响。说明 *TIG1* 可以某种方式激活 *GL3* 的表达。*GL2* 在根和叶子中的正常表达需要 *TIG1* 的存在<sup>[9]</sup>。

*GL3* 位于拟南芥第五号染色体<sup>[17]</sup>, 编码一种 bHLH 蛋白, 由 637 个氨基酸组成, 与玉米花青素合成调节基因 *R* 和金鱼草 *DELIA* 相似<sup>[4,11]</sup>。与 *tig1* 和 *gl1* 的表型不同的是, 在拟南芥“Landsberg”生态型中, *gl-3* 没有丧失表皮毛, 而是表皮毛数目减少, 且发育不完全, 表现为没有分支或分支少<sup>[13]</sup>; 而在“Columbia (Col)”生态型中, *gl-3* 对表皮毛数量影响

较小,但表皮毛成簇状增加。二者中,核内再复制(细胞分裂时,DNA合成周期数)都减少<sup>[2]</sup>。表皮毛的正常特化和形态发生需要GL3的作用。在酵母中,GL3可以和GL1蛋白相互作用,GL3和GL1过表达会增加表皮毛数量,说明GL3和GL1相互作用以决定表皮毛命运。尽管*gl3*突变体在根中无明显的影响,但是非根毛细胞的特化可能需要相似的双HLH-WER互作<sup>[19]</sup>。

*GL2*是一种Homeobox(同源异型盒)基因,编码一种转录因子,此转录因子含有亮氨酸拉链同源域结构模式(HD-ZIP),且表达于整个表皮毛发育过程<sup>[4,14]</sup>,对非根毛细胞及表皮毛的特化和分化是必需的。*GL2*优先表达在非根毛细胞的分生组织和伸长区及正在发育和成熟的叶片表皮毛中<sup>[19]</sup>。*gl2*表现为第一对叶片上的表皮毛退化,而其他叶片的表皮毛数量减少,且大部分无分支<sup>[15]</sup>。遗传分析表明,*GL2*作用于TTG1和GL1的下游<sup>[4]</sup>。在*gl3*,*gll*和*ttg1*中*GL2*的表达大大减少<sup>[18]</sup>,说明GL3、TTG1和GL1调节着*GL2*在表皮毛中的表达。

*TTG2*控制表皮毛早期发育及其他相关性状,它可能作用于GL1和TTG1下游。该基因编码一种植物特异的WRKY转录因子,由429个氨基酸组成,含两个高度保守序列,一个类似于锌指结构的保守序列。突变体*ttg2-1*中,表皮毛分支减少或者无分支(>95%的突变体无分支),而在野生型中,大部分表皮毛都有3个分支;每片叶子上的表皮毛数目会减少大约一半<sup>[4]</sup>。

*WER*是后来通过遗传分析发现的控制根毛发育的一个MYB基因,它编码一种R2R3 MYB蛋白,与拟南芥的另外2个R2R3 MYB蛋白GL1和AtMYB23相似。*WER*含有3个外显子和2个内含子,由203个氨基酸残基组成。Northern表明它只在根和下胚轴中表达,而且是只在发育表皮中的“N”类细胞中表达。*WER*控制着“N”类细胞发育成为非根毛细胞,*wer*表现为非根毛细胞有90%转化成了根毛,而野生型则只有5%的类似情况发生;*wer*并不影响叶片表皮毛的发育,也不影响根的结构<sup>[13]</sup>。

与上述基因相反,*TRIPTYCHON*(*TRY*)和*CAPRICE*(*CPC*)是两个负调节基因,二者决定根毛细胞和非表皮毛细胞的命运<sup>[19]</sup>。*TRY*半显性突变体会使表皮毛发育的负调节部分丧失,限制表皮毛成簇;*ty*表现为表皮毛分支增加,DNA量增加。*pc*是单基因隐性突变,表现为根毛减少,意味着它控制着根

毛细胞的发育,与*WER*控制非根毛细胞的发育正好相反。*CPC*过表达会减少表皮毛,所以,该基因也是一个负调节基因<sup>[2]</sup>。*TRY*和*CPC*都编码一种MYB相关转录因子,具高度同源性。该转录因子只含有一个DNA-结合域,但缺少转录激活域。二者在嫩叶原基和正在发育的表皮毛细胞中都表达<sup>[12]</sup>,*CPC*也表达在发育的非根毛细胞中。

## 2 表皮毛及根毛发育的调节模式

### 2.1 表皮毛

目前已证明,拟南芥表皮毛的启动至少是由3个基因(*GL1*、*GL3*和*TTG1*)产物组成的复合体MYB-bHLH-WD40控制的,但也并不排除它们中的每个单基因都对表皮毛的启动有促进作用<sup>[11,14]</sup>,而后期生长由HD-ZIP控制<sup>[4]</sup>。实验证据为,当*GL1*过表达在*ttg1*中时,并不能恢复表皮毛的产生,也即仍没有表皮毛,说明*GL1*的功能需要TTG1的存在<sup>[11]</sup>。虽然酵母双杂交分析没有发现TTG1与GL1存在互作效应,但在遗传上二者存在互作效应<sup>[11,20]</sup>。用酵母双杂交实验证明,GL1和GL3及TTG1和GL3有互作效应,GL3充当TTG1和GL1之间的桥梁,说明正常表皮毛的发育启动需要GL1-GL3-TTG1复合体的调控<sup>[2]</sup>。当*GL3*过表达在野生型中,表皮毛数目会明显增加;但过表达在*ttg1*中时,表皮毛的数目与野生型相比仍很少,表明GL3的功能发挥需要TTG1的存在;*GL3*的异位表达可恢复*ttg1*的表型,说明GL3作用于TTG1的下游<sup>[11]</sup>。然而当*GL1*和*GL3*过表达在野生型植株中时,表现为表皮毛没有异常增加,说明TTG1对于GL1和GL3复合体的正常功能的发挥是必需的;当二者过表达在*ttg1*中时,植株恢复野生型的表型,表明即使是在没有TTG1存在的情况下,拟南芥中GL1和GL3也有协同作用,说明TTG1对于GL3的作用只起结合的作用<sup>[11]</sup>。

除了MYB-WD40-bHLH途径外,表皮毛发育还受其他基因调节。在*ttg1-1 ttg2-1*双突变体中,*ttg1*对*ttg2*是上位效应,其表型是叶片无表皮毛。*gl2-1*单突变体中,前四片叶子上的表皮毛平均数与*ttg2-1*一样,大约是野生型的一半。说明TTG2和GL2对表皮毛发育启动并不起关键性的作用。实验表明,*TTG2*和*GL2*在控制表皮毛生长时有重叠作用。当*gl2-1*和*ttg2-1*结合时,败育表皮毛大量增加,有3/4

的表皮毛发育不完全, 大部分表皮毛短、玻璃化、无分支。这些结果说明, *TTG2* 和 *GL2* 协同作用, 控制调节表皮毛的生长<sup>[4]</sup>。

上述基因对表皮毛发育启动及生长都起着正调节作用, 还有一些基因起着负调节作用<sup>[12]</sup>。*TTG1* 和 *GL1* 是双功能基因, 而 *CPC* 和 *TRY* 是负调节基因<sup>[4]</sup>。有资料显示<sup>[12,4]</sup>, *TTG1* 和 *GL1* 都能限制表皮毛发育启动。例如, *GL1* 过表达导致叶片表皮毛减少, 但这种表型可被 *TTG1*、*TRY* 或 *COTYLEDON TRICHOME1 (COT1)* 基因突变体部分抑制。最近报道<sup>[12]</sup>, *TTG1* 和 *GL1* 的亚等位基因产生发育不完全的表皮毛簇。*gll* 和 *ttg1* 间等位特异互作导致非特异性簇的增加。这些都说明, *TTG1* 和 *GL1* 都能限制表皮毛的启动, 而且二者是作为复合体来行使其功能的, 其发育途径可能是通过表皮毛启动与表皮毛限制之间的平衡来调节。*TRY* 是能影响表皮毛发育启动活性, 且能与 *GL1* 和 *TTG1* 互作的蛋白, 它可以改变 *GL1* 和 *TTG1* 复合体的活性。如 *gll* 和 *ttg1*, *try* 和 *ttg1* 显示表皮毛簇等位特异性及非加型增加。*TRY* 和 *TTG1* 突变体都可以剂量方式抑制 *GL1<sup>oe</sup>* (*GL1<sup>oe</sup>* 指用花椰菜花叶病毒 35S 启动子) 表皮毛数目的减少。遗传分析表明, 这可能是 *GL1-TRY-TTG1* 复合体负调节表皮毛发育。*try* 突变体中, 约 5%~10% 的表皮毛成簇存在, 说明 *TRY* 介导早期表皮毛周边细胞的侧向抑制。现已有实验证明, *TRY* 主要功能是侧向抑制。*CPC* 过表达抑制表皮毛发生, 它也是一种负调节基因, 功能与 *TRY* 类似<sup>[2,12]</sup>。*g2* 对 *pc* 有上位效应, 在 *pc* 突变体中, *GL2* 始终表达在根的表皮中。这说明 *CPC* 和 *TRY* 作为 *GL2* 的负调节因子, 可启动根毛细胞的命运 (也可能是非表皮毛的命运)。由此推测, *CPC* 和 *TRY* 编码的含 1 个重复的 MYB 蛋白, 可能受上述 MYB/bHLH/*TTG1* 复合体形式及活性的影响<sup>[19]</sup>。

近来发现, 拟南芥中的 *AtMYB23* 是涉及表皮毛发育启动过程的另一个 MYB 基因。在 35S 启动子的作用下, 该基因可诱导产生异位表皮毛, 而且也需要 *TTG1* 来诱导表皮毛的启动; 还可部分恢复 *gll* 的表型<sup>[7]</sup>。*AtMYB23* 基因在野生型中的过表达可导致叶片表皮毛的数量的减少, 与 *GL1* 相同。拟南芥中的 *AtMYB23* 与 *GL1*、*WER* 序列相似性很高, 意味着它们功能的高度相似性。在 *WER* 和 *GL1* 的一系列互补实验中, *WER::GL1* 的植株表型与 *WER::WER* 的表型完全相同, *GL1::WER* 的表型也与 *GL1::GL1*

的完全相同, 表明 *WER* 和 *GL1* 是编码功能相同的蛋白质, 它们在植物发育中不同的生物学作用完全在于启动子的序列不同<sup>[21]</sup>。因此, *AtMYB23* 可能与 *GL1*/*WER* 部分功能重叠, 控制着拟南芥叶片表皮毛的发育启动<sup>[7]</sup>。但具体的作用方式目前仍不清楚。

## 2.2 根 毛

拟南芥根毛是发生在根部的另一种单细胞表皮毛。拟南芥根毛的发生是由位置效应决定的, 位于皮层 2 个细胞之间的表皮细胞即“H 型”细胞可发育成为根毛, 而仅仅与一个皮层细胞相连的表皮细胞即“N 型”细胞, 往往只能发育成为非根毛细胞<sup>[22,23]</sup> (图 1)。实验证明, *WER* 控制着“N”类细胞发育成为非根毛细胞。在 *wer-1* 背景下, 35S 启动子诱导下的 *WER* 转基因植株可恢复非根毛细胞的正常比例; 在野生型背景下, 35S 启动子诱导下的 *WER* 转基因植株可诱导 *GL2* 的异位表达。野生型中, 只有“H”型细胞发育成根毛, 然而, *ttg1* 和 *gl2* 突变体中几乎所有的表皮细胞都发育成了根毛<sup>[23-25]</sup>。*GL2* 抑制根毛从“H 型”细胞中生长, 而 *TTG1* 作用于早期, 控制 *GL2* 的功能<sup>[4,12]</sup>。*WER* 和 *GL1* 的一系列互补实验表明, *WER* 和 *GL1* 是编码功能相同的蛋白质<sup>[21]</sup>。酵母双杂交实验表明, 存在一个与 *WER* 互作的 bHLH 蛋白; *TTG1* 是根表皮非根毛细胞发育所需要的, 它的突变体表现为根毛异常增多。这就意味着在拟南芥的根毛发育中也存在 1 个 MYB-bHLH-WD40 复合体的调控模式<sup>[13]</sup>。*GL2* 是这 3 个基因的下游调节基因<sup>[14]</sup>。因此, 拟南芥根毛与叶片表皮毛具有相同的调控机制。

在根毛发育启动中还有一个 MYB 基因, 即 *CPC* 基因。它控制着根毛细胞的发育, 与 *WER* 控制非根毛细胞的发育正好相反。*pc gl2* 双突变体的表型接近于 *g2*, 表明 *CPC* 作用于 *GL2* 的上游, 可能是 *GL2* 的负调节因子; *pc ttg1* 双突变体的表型介于二者之间, 说明 *CPC* 和 *TTG1* 存在互作效应。产生异位根毛即根毛增多, 但叶、茎和萼片的表皮毛缺失。可能是由于它与 *TTG1* 互作且作用于 *GL2* 的上游, 从而在 *TTG1* 或 *GL2* 水平上干扰了 *GL1* 的作用<sup>[26]</sup>。

在根毛的发育过程中, *WER* 和 *CPC* 存在竞争机制, 表现在 *wer pc* 双突变体的表型介于二者之间, 说明它们之间存在互作效应; *WER* 与 *CPC* 都和共同的 bHLH 互作, *CPC* 过表达会增加根毛数量, 说明 *CPC* 在“N”类细胞中的过量, 干扰了 *WER*-bHLH 之

间的互作。WER-bHLH 组成转录激活复合体,而 CPC-bHLH 则组成转录失活复合体,WER 的活性集中在“N”位细胞中,而 CPC 的活性主宰“H”类细胞<sup>[13]</sup>。最近对拟南芥根的研究表明<sup>[13,19]</sup>,两种途径的各个转录因子互相调节控制。在发育的非根毛细胞中,WER 是 CPC 的正向调节因子;在发育的根毛细胞中 CPC 是 WER, CPC, GL2 的负向调节因子。此外, CPC 和 TRY 基因还可能是根毛细胞中 TRY 表达的负调节因子。

以上结果均说明一个表皮毛和根毛的发育调节模式。该模式即 MYB/bHLH/WD40 复合体,启动原

初细胞命运。同时产生 CPC 和 TRY 复调节因子(图 1),进而通过竞争机制诱导 GL2 表达,最终决定表皮毛和根毛的命运。目前,并不清楚这些负调节因子是从一个细胞移向另一个细胞,还是直接影响临近细胞的转录,或是激活了一条细胞-细胞信号通路。该模式表明,原初细胞通过相互抑制,都具有同等的机会竞争表达 MYB/bHLH/WD40 复合体。在根中,由于位置效应,此竞争机制以一种既定的方式进行;而在表皮毛中,结果却不可预知,它可能受到调节因子浓度等随机因素的影响<sup>[19]</sup>。

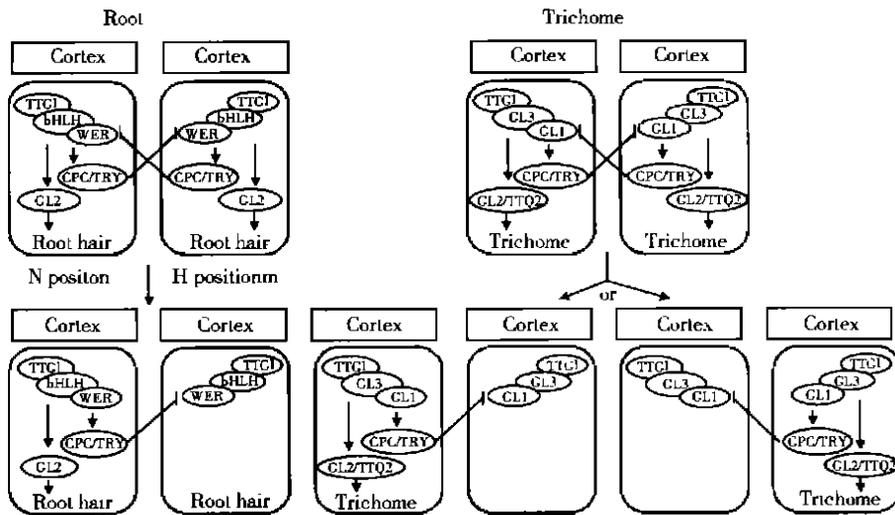


图 1 拟南芥表皮毛、根毛细胞命运模式图

图的上部分代表了具同等发育潜能的细胞,下部分则为已经决定了命运的细胞。在根中,由于位置效应(“⊥”抑制标志),“H-型”细胞(位于两个皮层细胞下)具有发育成根毛细胞的命运,而“N-型”细胞(一个皮层细胞下)则发育为非根毛细胞。

对于初级表皮毛细胞来讲,它们都可发育为表皮毛,参照 Schiefelbein<sup>[19]</sup>。

Fig. 1 Models for cell-type patterning in the root and shoot epidermis of *Arabidopsis*

The upper part of the figure shows the cells with equivalent developmental potentials, whereas the lower one shows the cells that have been specified to adopt a particular fate. In the root, a positional cue (indicated by the block symbol) directs the outcome of the patterning mechanism. A root epidermal cell in the ‘H position’ (between two underlying cortical cells) invariably adopts the hair cell fate, whereas a cell in the ‘N position’ (outside a single cortical cell) adopts the non-hair cell fate. A primary trichome cell would invariably adopt a trichome fate, Modified from Schiefelbein<sup>[19]</sup>.

### 3 其他植物表皮毛发育的遗传控制

烟草(*Nicotiana tabacum*)的叶片表皮毛不同于拟南芥,它们是一种多细胞的表皮毛。研究发现,烟草多细胞表皮毛与拟南芥单细胞表皮毛的发育机制既有相同之处,又有不同之处。相同之处在于都是由 MYB-bHLH-WD40 调控机制控制的,所不同的是

其中的 MYB 基因存在很大的差异<sup>[33]</sup>。有研究<sup>[27]</sup>将 GL1 过表达在烟草中,发现它并不能改变烟草表皮毛的表型,而将另一个从金鱼草中分离的控制花瓣表皮细胞形状的 MYB 基因 MIXTA 过表达在烟草中时,却发现了很多异常表型,其中最明显的是在子叶、叶片、茎的表面产生了很多表皮毛;但当 MIXTA 过表达在拟南芥中时,也不能恢复 gl-1 的表型<sup>[28]</sup>。CotMYB 是表达在棉花胚珠中的 1 个 MYB 基因,它

与 *MIXTA* 有一定的同源性, 但 *MIXTA* 和 *CotMYB* 都与 *GL1* 不属于一个 MYB 亚类型。将 *CotMYB* 过表达在拟南芥和烟草中, 发现对拟南芥的表皮毛表型没有影响, 而增加了烟草的表皮毛数目<sup>[28]</sup>。由此可见, 拟南芥和烟草的表皮毛只是类似的结构, 控制它们发育的 MYB 基因类型是不同的。也就是说, 不同类型(单细胞和多细胞)的表皮毛, 其分化启动需要不同类型的 MYB 基因。

由此看来, 拟南芥和烟草的表皮毛的发育机制都涉及 MYB-bHLH-WD40 复合体调控机制。此外还发现, 这一机制还是控制矮牵牛<sup>[29,30]</sup> 和玉米<sup>[31]</sup> 中花青素的合成、拟南芥下胚轴上气孔的发育<sup>[13,31,32]</sup> 和金鱼草花瓣表皮圆锥形细胞形成<sup>[33]</sup> 所共用的一种调控机制。*ugt1* 的多效性, 如涉及叶片表皮毛的发育、花青素的生物合成、根毛发育和种皮黏液的形成, 正是这一途径控制多方面功能的证据之一<sup>[20]</sup>。

## 4 结 语

目前的研究表明, 拟南芥表皮毛、根毛的发育共用一转录因子复合体模式, 即 MYB(WER/GL), bHLH (GL3/未知 bHLH) 和 WD-40 蛋白(TTG1), 但是对于此模式在根毛和表皮毛发育过程中的相似程度仍然不清楚。此外, 对于该模式的一些重要调节环节还不是非常清楚, 如 CPC/TRY 的作用方式、位置效应的本质等, 还需进一步全面了解。但是, 可以确定的是, 在植物发育过程中, 许多器官的发育都涉及 MYB/bHLH/WD-40 调节模式, 并以此来决定细胞的命运。

## 参考文献 (References):

- [ 1 ] Payne T, Clement J, Arnold D, Lloyd A. Heterologous myb genes distinct from *GL1* enhance trichome production when overexpressed in *Nicotiana tabacum*. *Development*, 1999, 126: 671~682.
- [ 2 ] Szymanski D B, Lloyd A M, Marks M D. Progress in the molecular genetic analysis of trichome initiation and morphogenesis in *Arabidopsis*. *Trends Plant Sci*, 2000, 5: 214~219.
- [ 3 ] Hulskamp M, Misera S, Jurgens G. Genetic dissection of trichome cell development in *Arabidopsis*. *Cell*, 1994, 76: 555~566.
- [ 4 ] Johnson C S, Kolevski B, Smyth D R. *TRANSPARENT TESTA GLABRA2*, a trichome and seed coat development gene of *Arabidopsis*, encodes a WRKY transcription factor. *Plant Cell*, 2002, 14: 1359~1375.
- [ 5 ] Marks M D. Molecular genetic analysis of trichome development in *Arabidopsis*. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol Biol*, 1997, 48: 137~163.
- [ 6 ] Larkin J C, Oppenheimer D G, Lloyd A M, Paparozzi E T, Marks M D. Roles of the *GLABROUS1* and *TRANSPARENT TESTA GLABRA* genes in *Arabidopsis* trichome development. *Plant Cell*, 1994, 6: 1065~1076.
- [ 7 ] Kink V, Bouyer D, Schobinger U, Benchtold N, Herzog M, Bonneville J M, Huskamp M. CPR5 is involved in cell proliferation and cell death control and encodes a novel transmembrane protein. *Curr Biol*, 2001, 11: 1891~1895.
- [ 8 ] Larkin J C, Oppenheimer D G, Pollock S, Marks M D. *Arabidopsis GLABROUS1* gene requires downstream sequences for function. *Plant Cell*, 1993, 5: 1739~1748.
- [ 9 ] Oppenheimer D G, Herman P L, Sivakumaran S, Esch J, Marks M D. A myb gene required for trichome differentiation in *Arabidopsis* is expressed in stipules. *Cell*, 1991, 67: 483~493.
- [ 10 ] Walker A R, Davison P A, Biolognesi-Winfield A C, James C M, Srinivasan N, Blundell T L, Esch J J, Marks M D, Gray J C. The *TRANSPARENT TESTA GLABRA1* locus, which regulates trichome differentiation and anthocyanin biosynthesis in *Arabidopsis*, encodes a WD40 repeat protein. *Plant Cell*, 1999, 11: 1337~1350.
- [ 11 ] Payne C T, Zhang F, Lloyd A M. *GL3* encodes a bHLH protein that regulates trichome development in *Arabidopsis* through interaction with *GL1* and *TTG1*. *Genetics*, 2000, 156: 1349~1362.
- [ 12 ] Schellmann S, Schnitger A, Kink V, Wada T, Okada K, Beermann A, Thumfahert J, Jurgens G, Hulskamp M. *TRIPYCHON* and *CAPRICE* mediate lateral inhibition during trichome and root hair patterning in *Arabidopsis*. *EMBO J*, 2002, 21(19): 5036~5046.
- [ 13 ] Lee M M, Schiefellbein J. WEREWOLF, a MYB-related protein in *Arabidopsis*, is a position-dependent regulator of epidermal cell patterning. *Cell*, 1999, 99: 473~483.
- [ 14 ] Szymanski D B, Lloyd A M, Marks M D. Progress in the molecular genetic analysis of trichome initiation and morphogenesis in *Arabidopsis*. *Trends Plant Sci*, 2000, 5: 214~219.
- [ 15 ] Koornneef M, Dellaert L M, van der Veen J H. EMS and radiation-induced mutation frequencies at individual loci in *Arabidopsis thaliana* (L.). *Heinh Mutat Res*, 1982, 93: 109~123.
- [ 16 ] Nagata T, Todoniki S, Hayashi T, Shilata Y, Mori M, Kanegae H. Gamma radiation induces leaf trichome formation in *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, 1999, 120: 113~120.
- [ 17 ] Koornneef M, van Eden J, Hanhart C J, Stam P, Braakma F J, Feerstra W J. Linkage map of *Arabidopsis thaliana*. *J Heredity*, 1983, 74: 265~272.
- [ 18 ] Szymanski D B, Jilk R A, Pollock S M, Marks M D. Control of *GL2* expression in *Arabidopsis* leaves and trichomes. *Development*, 1998, 125: 1161~1171.
- [ 19 ] Schiefelbein J. Cell-fate specification in the epidermis: a common patterning mechanism in the root and shoot. *Curr Opin Plant Biol*, 2003, 6: 74~78.
- [ 20 ] Larkin J C, Walker J D, Biolognesi-Winfield A C, Gray J G, Walker A R. Allele-specific interactions between *ttg* and *gl1* during trichome development in *Arabidopsis thaliana*. *Genetics*, 1999, 151: 1591~1604.
- [ 21 ] Lee M M, Schiefelbein J. Developmentally distinct MYB genes encode functionally equivalent proteins in *Arabidopsis*. *Development*, 2001, 128: 1539~1546.
- [ 22 ] Dolan L, Duckett C, Grierson C, Linseed P, Schneider K, Lawson E,

- Dean C, Poethig S, Roberts K. Clonal relations and patterning in the root epidermis of *Arabidopsis*. *Development*, 1994, 120: 2465 ~ 2474.
- [ 23 ] Galway M E, Masucci J D, Lloyd A M, Walbot V, Davis R W, Schiefelbein J W. The *TTG* gene required to specify epidermal cell fate and cell patterning in the *Arabidopsis* root. *Dev Biol*, 1994, 166: 740 ~ 754.
- [ 24 ] Di Cristina M, Sessa G, Dolan L, Linstead P, Baima S, Ruberti I, Morelli G. The *Arabidopsis* Athb-10 (*GLABRA2*) is an HD-Zip protein required for regulation of root hair development. *Plant J*, 1996, 10: 393 ~ 402.
- [ 25 ] Masucci J D, Renie W G, Foreman D R, Zhang M, Galway M E, Marks M D, Schiefelbein J. The homeobox gene *GLABRA2* is required for position-dependent cell differentiation in the root epidermis of *Arabidopsis thaliana*. *Development*, 1996, 122: 1253 ~ 1260.
- [ 26 ] Wada T, Tachibana T, Schimura Y, Okada K. Epidermal cell differentiation in *Arabidopsis* determined by a Myb homolog CPC. *Science*, 1997, 277: 1113 ~ 1116.
- [ 27 ] Noda K, Glover B J, Linstead P, Martin C. Flower colour intensity depends on specialized cell shape controlled by a Myb-related transcription factor. *Nature*, 1994, 369: 661 ~ 664.
- [ 28 ] Payne C T, Zhang F, Lloyd A M. *GL3* encodes a bHLH protein that regulates trichome development in *Arabidopsis* through interaction with *GL1* and *TTG1*. *Genetics*, 2000, 156: 1349 ~ 62.
- [ 29 ] de Vetten N, Quattrocchio F, Mol J, Koes R. The *an11* locus controlling flower pigmentation in petunia encodes a novel WD-repeat protein conserved in yeast, plants, and animals. *Genes Dev*, 1997, 11: 1422 ~ 1434.
- [ 30 ] Quattrocchio F, Wing J F, van der Woude K, Mol J N, Koes R. Analysis of bHLH and MYB domain proteins: specific-specific regulatory differences are caused by divergent evolution of target anthocyanin genes. *Plant J*, 1998, 13: 475 ~ 488.
- [ 31 ] Berger F, Hung C Y, Dolan L, Schiefelbein J. Control of cell division in the root epidermis of *Arabidopsis thaliana*. *Dev Biol*, 1998, 194: 235 ~ 245.
- [ 32 ] Hung C Y, Lin Y, Zhang M, Pollock S, Marks M D, Schiefelbein J. A common position-Development mechanism controls cell-type patterning and *GLABRA2* regulation in the root and hypocotyls epidermis of *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, 1998, 117: 73 ~ 84.
- [ 33 ] Glover B J, Perez Rodriguez M, Martin C. Development of several epidermal cell types can be specified by the same MYB-related plant transcription factor. *Development*, 1998, 125: 3497 ~ 3508.

(责任编辑:李绍武)

## 欢迎订阅《遗传学报》和《遗传》杂志

《遗传学报》、《遗传》杂志是中国遗传学会和中国科学院遗传与发育生物学研究所主办、科学出版社出版的国家级学术期刊,中国自然科学核心期刊。已被美国化学文摘(CA)、生物学数据库(BIOSIS)、生物学文摘(BA)、医学索引(Medical Index)、MEDLINE 以及俄罗斯文摘杂志(PJK)等多种国内外重要检索系统收录。内容涉及遗传学、发育生物学、基因组与生物信息学、生物进化等学科,读者对象为生物学、基础医学、农林牧渔等生命科学领域的科研、教学、开发人员以及大学生、研究生、中学生物教师等。

《遗传学报》(ISSN 0379-4172, CN11-1914/R)为月刊,全年12期。国内外公开发行,国内邮发代号2-819,国外发行代号:M63。2004年定价30元,全年360元。

《遗传》(ISSN 0253-9772, CN11-1913/R)为双月刊,全年6期。国内邮发代号2-810,国外发行代号:BM62。2004年定价25元,全年150元。

由高等教育电子音像出版社出版的《遗传学报》(1974~2003年)全文检索数据光盘定价1800元,《遗传》(1979~2003年)全文检索数据光盘定价1500元,于2004年初发行,欢迎邮购。样品光盘和订单函索即寄,两份光盘同时购买,9折优惠。

欢迎刊登广告。广告经营许可证:京朝工商广字第0037号。

广告面积:210×285mm;铜版纸印刷;广告价格:

彩色:每期每面4000元;黑白:每期每面2000元;

自备双面插页广告(2600份/期)2000元。

全年连续刊登6次9折优惠,连续刊登12次8折优惠。

凡在本刊发布的广告,同时在本刊网站免费发布,http://www.Chinagene.org

联系地址:北京安定门外大屯路 中国科学院遗传与发育生物学研究所

邮政编码:100101 编辑室主任/广告负责人:李绍武

Tel/Fax: 010-64889348; E-mail: swli@genetics.ac.cn