评述

植物发育程序: 基于有性生殖周期的“双环”

白书农

北京大学生命科学学院, 蛋白质与植物基因研究国家重点实验室, 北京大学定量生物学中心, 北京 100871

E-mail: shunongb@pku.edu.cn

收稿日期: 2015-07-13; 接受日期: 2015-08-04; 网络版发表日期: 2015-08-25

国家重大科学研究计划(批准号: 2009CB941502)和国家自然科学基金(批准号: 31370343)资助项目

doi: 10.1360/N052015-00208

摘要 长期以来, 人们一直认为植物具有“无限生长”的特点. 可是, 如果植物是“无限生长”的, 那么被用于进行遗传研究的材料该如何划分上下代? 因为遗传学研究是根据后代表型的变化来寻找决定表型的基因并研究其作用方式的; 如果不是“无限生长”, 植物生活周期的起点和终点分别是什么? 而且, 对很多被子植物而言, 不同器官类型的发生存在先后顺序. 这种顺序是如何决定的? 本文基于作者近年以植物雄蕊早期发育为对象的研究, 在“植物发育单位”、“有性生殖周期”等概念的基础上, 对“植物发育程序”的内涵进行了概要的探讨. 为上述两个问题给出了自己的回答.

关键词植物发育单位
器官形成
有性生殖周期
水稻雄蕊基因表达谱
植物发育程序

植物生活周期从什么地方开始, 到什么地方结束? 为什么拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)的形态建成通常都是先出子叶, 然后渐次出现莲座叶、茎生叶和几类花器官? 在过去二三十年里, 国际上植物研究者对这些问题莫衷一是. 一个流传甚广的观点是, 植物具有无限生长(indeterminate growth)的特征. 可是如果假设一个植物的合子开始形成植株并进入无限生长的程序^[1], 那么这个生长程序就成为一个射线, 下一代该从什么时候开始呢?

早在 20 世纪 90 年代初于美国加州大学伯克利分校宋仁美实验室参加拟南芥 *emf* 突变体功能分析研究时, 为理解为什么一个单基因突变会导致整个“营养生长”过程的缺失^[2,3], 作者曾经对苔藓、蕨类、裸子和被子植物的生活周期进行了系统的比较, 于 1993 形成了“植物发育单位(plant developmental unit, PDU)”的概念^[4-6]. 这个概念指出, 一棵植株并非如

人们经验上认为的那样, 是一个相当于一只果蝇(*Drosophila melanogaster*)、一只小鼠(*Mus musculus*)或者一个人(*Homo sapiens*)那样的个体(individual), 而是相当于一丛珊瑚(*Coral*)那样的聚合体(colony). 在植物中, 相当于动物个体、作为完成生活周期形态学载体的, 是在生活周期完成过程中所出现的各种器官类型的组合, 被定义为“植物发育单位”. 对于被子植物的模式植物拟南芥而言, 形态上可见的器官类型, 就是子叶、莲座叶、茎生叶、萼片、花瓣、雄蕊和心皮这 7 类器官(图 1). 一棵植株, 是无数由全部或部分器官类型构成的发育单位的聚合体. 从这个视角来看开篇提到的第一个问题, 答案就很清楚: 植物生活周期以发育单位为载体完成, 从合子开始, 到配子结束. 通过复杂的配子传递程序完成配子相遇、形成新的合子, 开始新一代. 植株则由于可以通过分枝, 不断产生新的生长点并发展成新的发育单位,

引用格式: 白书农. 植物发育程序: 基于有性生殖周期的“双环”. 中国科学: 生命科学, 2015, 45: 811-819

Bai S N. Plant developmental program: sexual reproduction cycle derived “double ring”. SCIENTIA SINICA Vitae, 2015, 45: 811-819, doi: 10.1360/N052015-00208

图1 动植物发育单位的比较

左图中灰色标记区域(其中基部的深灰色圆形表示合子)的过程在本质上可类比于动物的胚胎发生(见右图中的浅灰色三角区域), 因此相关结构被称为“虚拟胚(virtual embryo)”。右图以果蝇为例表示从合子(最左侧实心圆)开始的胚胎发育(灰色标记三角区域所表示)、蛹、成体的发育过程。由于动物个体发育的主体是胚胎发育, 因此, 可以将动物的胚胎看作是动物个体发育的基本单位。据此, 将功能上类似动物发育的植物“虚拟胚”及其之后的器官形成产物看作植物的“发育单位”。植物以“发育单位”为其完成生活周期的形态学载体。植株是由大量完整或者局部“发育单位”聚生而成的聚合体(图引用自文献[6])

表现为“无限生长”。

可是, “植物发育单位”概念本身, 无法回答开篇第2个问题, 即作为其构成单元的各种器官类型为什么会在生活周期完成过程中渐次发生。

进入20世纪以后, 人们普遍认为, 动物发育是一个从合子开始, 由一个代代相传的遗传程序决定的、多细胞有机体的形态建成过程^[7,8]。动物发育生物学研究, 本质上就是解析这个遗传程序是什么, 以及被编程的遗传信息如何被解读为多细胞有机体的形态建成事件。同是多细胞有机体, 植物的形态建成过程是否也由遗传程序决定? 如何找到这个程序并了解这个遗传程序如何指导形态建成过程的完成? 这是植物发育的研究者无法回避的基本问题。作者在1998年加盟北京大学生命科学学院之后, 为探索指导植物形态建成的遗传程序, 根据当时对植物发育单位的理解, 选择了器官形成作为研究对象。这个选择的依据是, 构成植物发育单位的各个侧生器官从原基到成体的展开过程也是一个程序化过程。因此, 解析器官形成过程中的调控程序, 也可以为理解植

物形态建成中的程序控制问题有所贡献。

在具体课题方面, 本实验室选择了两个方向: (i) 从器官形成调控的角度研究黄瓜(*Cucumis sativus* L.)单性花发育调控的分子机制; (ii) 设法构建水稻(*Oryza sativa*)雄蕊早期发育过程的基因表达谱, 以期从对这个过程的分子描述中找到解析调控程序的切入点。

选择黄瓜单性花发育调控分子机制研究的首要原因是, 长期以来, 人们一直认为单性花研究可以揭示植物性别分化的机制, 而性别分化是生命世界中最基本的现象之一; 同时, 北京大学在该领域有良好的基础, 故值得研究(系统的历史回顾, 见文献[6])。目前能找到的最早系统阐述利用单性花研究植物性别问题的专著^[9]中有这样的表述: 性别最终表现为雌雄细胞; 由于雌雄细胞的分化分别源自雌雄器官, 那么了解雌雄器官的分化就可以帮助了解雌雄细胞的分化。因此, 他们认为, 如果一朵花只产生雄蕊或者雌蕊, 那么通过研究这种单性花形成的机制, 就可以帮助了解植物如何产生雄性或者雌性细胞, 也即了

解性别分化的机制. 可是本实验室的研究发现, 在黄瓜单性花发育过程中, 雌花的形成是其中雄蕊发育停滞的直接结果^[10,11]. 这与当年 Robbins 和 Pearson 期待从单性花中寻找植物性别分化机制的初衷南辕北辙: 导致单性花发生的机制并不是他们所预期的指向相关性细胞的性器官如何形成, 例如, 雌花中指向卵细胞产生的雌蕊如何形成; 而恰好相反, 是应向另一类性细胞的性器官发育如何受阻, 例如, 雌花中的雄蕊发育的停滞. 这种情况不只是黄瓜单性花的形成过程的特例, 几乎所有已知调控机制的单性花, 如玉米(*Zea mays*)、番木瓜(*Carica papaya*)、柿子(*Diospyros lotus*), 都具有类似的特征^[6,12]. 面对这种局面, 作者提出“鸟和鸟巢困境”来解释过去 80 多年利用单性花研究植物性别分化问题的误区, 并指出, 单性花是一种促进异交的机制, 而不是性别分化的机制^[6,13,14].

“鸟和鸟巢困境”可以说明通过研究单性花无法帮助理解植物性别分化机制, 但并不能说明究竟什么才是植物性别分化的机制. 为寻找究竟什么才是植物性别分化问题的关键, 作者曾经通过比较从单细胞真核生物到三大类多细胞生物(植物、动物、真菌)中有关性别的研究, 探索究竟什么是性别, 然后再探索什么是性别分化. 在对什么是性别的探索中发现一个非常有趣的现象, 即从单细胞真核生物开始, 减数分裂从细胞行为, 到相关蛋白, 到编码这些蛋白的基因, 都高度保守^[15,16]. 进一步思考发现, 从单细胞真核生物中所出现的情况看, 在合子经减数分裂到完成受精形成新的合子的完整过程中, 细胞数量的变化是一个二倍体的合子经减数分裂变成 4 个单倍体细胞; 这 4 个单倍体细胞分化为配子之后, 通过受精形成 2 个二倍体合子. 如果以过程前后的二倍体合子为分析对象, 则这个过程的净结果是一个细胞变成 2 个细胞, 等同于一次有丝分裂.

上述发现让作者意识到, 对于经过减数分裂和受精而完成的从合子到合子的生物过程而言, 在细胞数量变化层面上等同于有丝分裂, 都是由 1 个细胞变为 2 个细胞. 二者间不同之处在于, 前者通过减数分裂和受精, 引入了高效增加自主变异的机制, 使细胞可以更好地适应不可预测的环境变化. 因此, 将由减数分裂、异型配子形成和受精这 3 件可能是独立起源的生物学事件构成的从合子到下一代合子的生物

学过程称为有性生殖周期(sexual reproduction cycle, SRC)(图 2). 从细胞增殖的层面而言, 与有丝分裂可比的不是减数分裂这一个事件, 而是有性生殖周期这一个过程^[17].

SRC 的形成, 标志着在单细胞真核生物中第一次出现了通过细胞分化和细胞协同来高效产生遗传变异以适应不可预测的环境改变的遗传程序. 这个遗传程序的出现标志着生命世界“代(generation)”的出现. 更有意义的是, 这个遗传程序的出现, 为多细胞生物的出现提供了一个框架. 多细胞生物的出现, 可以看作是多细胞结构以不同的形式插入到 SRC 3 个核心单细胞(合子、生殖细胞, 即减数分裂前体细胞、配子)状态之间的 2 个间隔期的结果(图 3)^[17].

SRC 的发现, 以及有组织多细胞插入 SRC 3 个单核心细胞之间的 2 个间隔期, 从而产生多细胞生物的假设, 为回答前面提到的在植物发育单位中, 作为其构成单元的各种器官类型为什么会在生活周期完成过程中渐次发生提供了一个合理的前提. 可是真正发现不同器官类型在生活周期完成过程中渐次发生的可能内在规律, 还缘于实验室以雄蕊为对象的器官形成研究中的第 2 个内容: 水稻雄蕊早期发育过程基因表达谱的构建与分析.

图 2 有性生殖周期

下部 3 个由直线关联的 3 个带灰色椭圆的圆角长方形代表从 1 个细胞(左侧)经过有丝分裂形成 2 个细胞(右侧). 右侧虚线箭头表示类似的细胞分裂可以周而复始地不断进行, 形成所谓的“细胞周期”. 中间由深灰色虚线串起来的 3 个模块, 表示在有丝分裂的起始(左侧)和产物(右侧)细胞之间, 插入了减数分裂、异型配子形成和受精这 3 个事件, 从而在原有的 1 个细胞变成 2 个细胞的一个“细胞周期”中加入了自主产生变异的功能, 使得这个过程的产物细胞在基因组构成上和起始细胞出现了实质性的差别, 增加了细胞应对环境变化的能力. 这个经过修饰的细胞周期称为“有性生殖周期”

图3 基于 SRC 的三大类多细胞生物(动物、植物、真菌)形态建成策略的比较

黄色背景表示二倍体阶段. 动物(红线)和植物(绿线)的多细胞结构插入在合子(Z)和生殖细胞(germ cell, GC)之间的间隔期, 而真菌(粉线)就没有多细胞结构插在这个间隔期. 淡蓝色背景表示单倍体阶段. 植物和真菌的多细胞结构插入在减数分裂产物细胞和产配子细胞之间, 而动物则除了生殖细胞系之外, 没有多细胞结构插在这个间隔期(图引用自文献[17])

当初选择水稻雄蕊早期发育过程进行基因表达谱分析的基本考虑是, 器官形成过程中最重要的事件如模式形成、细胞命运决定等, 应该都完成在减数分裂之前的早期过程. 由于在过去二十多年里, 国内外很多实验室对雄蕊发育过程的突变体分析只找到非常有限的能在这个阶段产生表型的基因, 采用基因表达谱技术对这个过程进行尽可能详细的分子描述不失为一个可操作、有意义的尝试. 在利用当时最先进的水稻全基因组芯片构建了水稻雄蕊发育 2~6 期的动态基因表达谱之后, 为更有效地发掘其中的基因调控信息, 本实验室又针对当时能获得的已知影响雄蕊器官形成的 C 类 MADS 基因 *OsMADS58* 的抗体, 对该蛋白可能结合的 DNA 序列进行了 ChIP-seq(chromatin immunoprecipitation based sequencing)分析. 比较两组数据发现一个非常意外的现象: 即在 ChIP-seq 的数据中, *OsMADS58* 蛋白结合的靶基因中, 有大量光合作用相关基因; 而在表达谱数据中, 相应的光合基因在雄蕊样品中都处于低表达水平!

就在困惑于上述现象并对之进行一系列实验验证

的过程中, 美国斯坦福大学的 Walbot 实验室 2012 年发表了一篇文章, 报道在玉米雄蕊发育过程中, 氧化态会抑制生殖细胞的形成, 而还原态则促进生殖细胞形成^[18]. 这个报道为解释上述现象提供了一个关键的启示, 那就是, 如果 Walbot 实验室报道的还原态有利于玉米雄蕊中生殖细胞分化的现象在水稻雄蕊中也存在, 那么就可以解释为什么 *OsMADS58* 蛋白结合光合基因并抑制其表达: 抑制叶绿体发育, 从而在雄蕊中抑制光合作用, 减少光合放氧, 营造有利于生殖细胞分化的还原性微环境! 在完成 *OsMADS58* 结合相关光合基因并抑制其表达的验证之后, 比较了野生型水稻和 *osmads58* 突变体雄蕊中的叶绿体发育和氧化还原状态, 发现果然如所推测的, 野生型水稻的雄蕊细胞中的确没有成型的叶绿体, 突变体雄蕊中检测到了较野生型显著增加的过氧化物^[19].

就在上述工作期间, 美国宾州大学的 Poethig 实验室和中国科学院上海生命科学研究院植物生理生态研究所的王佳伟实验室同时各自发表了一篇文章,

报道糖可以调控影响拟南芥叶片中 miR156 的表达水平, 从而影响植株的开花时间^[20,21]. 考虑到 Poethig 实验室在过去大约 20 年间大量工作证明, miRNA156 在不同叶片类型的渐次发生过程中扮演关键的角色^[22], 如果按照植物发育单位中不同器官出现的先后顺序将上述各种信息放在一起, 则可以看到以下事件先后发生: 作为光合作用主要产物的糖调控 miRNA156, 决定不同叶片类型的渐次发生并直至诱导开花; 作为花器官的雄蕊特征决定相关基因 *OsMADS58* 结合光合基因并抑制其表达、在雄蕊原基中营造还原态微环境; 还原态微环境诱导生殖细胞产生、进入减数分裂. 这种顺序揭示了一个非常有趣的逻辑关联: 即对于进行光合自养的多细胞生物而言, 在 SRC 的框架上, 植物的合子分裂开始后, 多细胞结构会因光合自养的获能属性而形成尽可能大的光合面积, 并由此而远离 SRC 的单细胞状态. 可是光合面积增加, 必然带来维持光合面积的内在结构胁迫和外在环境胁迫的增加. 当胁迫增加到一定程度时, 光合面积增加的趋势受到抑制, 多细胞结构通过形成生殖器官并在其中诱导产生生殖细胞而回归 SRC 的单细胞状态, 以实现“自变应变”. 对于被子植物而言, 插入 SRC 的多细胞结构在形态建成上的表现, 人类肉眼可见的基本上就是由孢子体阶段渐次发生的不同类型的侧生器官. 这就合理地解释了开篇提出的第 2 个问题, 即为什么拟南芥的形态建成通常都是先出子叶, 然后渐次出现莲座叶、茎生叶和几类花器官.

在现阶段, 人们还未能同一种植物上完整地证明上述过程的各个环节的分子机制, 而且现有的证据表明, 在不同植物中, 同一个环节上, 例如, 雄蕊中生殖细胞诱导, 水稻和拟南芥可能有不同的机制(例如, 水稻中迄今尚未发现类似拟南芥 *SPOROCTELESS* 的基因, 而在拟南芥雄蕊中存在发育完好的叶绿体). 可是, 植物发育单位和 SRC 两个概念, 以及在水稻雄蕊早期发育过程的表达谱研究中所发现的 *OsMADS58* 结合光合基因并抑制其表达, 改变雄蕊细胞氧化还原状态的现象说明, 构成植物发育单位的不同器官类型渐次发生的现象, 必然有其内在原因. 目前看来, 其中最主要的两个原因, 应该就是光合自养属性所带来的增加光合面积的驱动力, 以及因为光合面积增加所带来的内外胁迫. 这两个因素的相互作用, 决定了植物形态建成过程的程

序性变化. 根据这种分析, 可以这样来定义植物发育程序(plant developmental program, PDP): 在 SRC 的框架上, 多细胞结构在光合面积增加和内外胁迫增加这两个因素的作用下, 从远离 SRC 的单细胞状态而形成多细胞结构以提高光合自养效率, 到回归 SRC 的单细胞状态而实现“自变应变”; 经二倍体和单倍体各一次这样的“远离”和“回归”, 最终完成以 SRC 为核心的生活周期过程(图 4).

长期以来, 人们对植物形态建成的研究, 主要以被子植物为对象. 可是, 考虑到 SRC 形成于单细胞真核生物阶段, 多细胞生物均以之为基本框架, 上述对植物发育程序的定义, 就应该不仅适用于被子植物, 也适用于包括苔藓、蕨类和裸子植物的其他 3 大类陆地植物. 的确, 如果以 SRC 为核心框架, 将多细胞结构的形成过程“插入”SRC 3 种核心细胞之间的两个间隔期, 可以发现, 苔藓、蕨类和裸子的形态建成过程, 都具有类似图 4 所示的被子植物发育的程序性(图 5). 由于 4 大类陆地植物的发育程序图示都表现出以 SRC 为核心的二倍体和单倍体阶段由各自不同器官类型渐次发生所构成的两个“环”, 作者将植物发育的基本模式称为“双环模式(double-ring mode)”.

植物发育程序概念及“双环模式”不仅为理解植物发育的核心过程及其内在机制提供了一个完整的

图 4 以 SRC 为核心的植物发育程序

在有性生殖周期的框架上, 在光合自养(左侧环中的绿色方框表示)的作用下, 不同类型的器官渐次发生, 推动光合面积增加, 形态建成过程远离 SRC. 可是, 随着光合面积增加, 所伴随的内外胁迫(左侧环中灰色方框表示)也增加. 内外胁迫增加到一定程度, 迫使多细胞结构回归 SRC, 以“自变应变”. 这个发生在二倍体的形态建成过程可表示为左侧的环. 多细胞结构形态建成过程也发生在单倍体阶段, 可以类似地表示为右侧浅绿色的环

图 5 苔藓、蕨类、裸子植物的生活周期
图注见下页

(接上页)A: 小立碗藓生活周期图示. 合子形成后即形成孢蒴(即孢子体, sporophyte). 其中的细胞通过减数分裂形成孢子. 孢子萌发后, 先形成具有不同特点的丝状体(茎丝体和绿丝体). 其中一些细胞团成为“芽”, 可以通过顶端生长形成轴叶结构的配子体. 最后, 在配子体的部分末端形成精子器和颈卵器, 在其中形成异型配子, 在水的介导下完成受精(图引用自文献[23]); B: 以 SRC 为框架的苔藓生活周期模式图. 合子形成后即通过细胞分裂形成孢蒴(capsule, Cap), 其中的细胞进入减数分裂. 孢子散出形成独立生存的配子体, 至精子器和颈卵器产生异型配子, 通过受精完成生活周期; C: 铁线蕨生活周期图示. 在颈卵器中的卵细胞受精形成合子后, 随即形成幼胚, 并通过顶端生长, 形成具有轴叶结构的二倍体多细胞结构, 即植株(孢子体). 植株生长到一定阶段, 在叶的边缘形成孢子囊, 其中的细胞进入减数分裂形成孢子. 孢子萌发后, 先形成简单的丝状体, 很快渐次形成棒状及心形的配子体. 最后, 在配子体中部形成精子器和颈卵器, 在其中形成异型配子, 在水的介导下完成受精(图引用自文献[24]); D: 以 SRC 为框架的同型孢子蕨类生活周期模式图. 合子形成后即通过细胞分裂在颈卵器中形成幼胚, 并持续生长形成具有轴叶结构的二倍体多细胞结构. 之后以不同的形式形成孢子囊(sporangia, Sp), 其中的细胞进入减数分裂. 孢子散出形成独立生存的配子体, 至精子器和颈卵器产生异型配子, 通过受精完成生活周期. Sp 上部绿色箭头表示持续生长的茎端生长点; E: 以 SRC 为框架的裸子植物生活周期模式图. 合子形成后即通过细胞分裂在胚珠中形成幼胚, 幼胚与胚珠中其他附属结构一起成为种子(右下部灰色椭圆环所示)被散出. 在环境合适的条件下, 种子萌发, 其中的幼胚生长点(shoot apical meristem, SAM)持续生长, 形成具有轴叶结构的、由不同类型侧生器官构成的二倍体多细胞结构. 这些侧生器官中最后的类型是大小孢子叶, 分别形成小孢子囊(microsporangia, Mi)和具有大孢子囊(megasporangia Ma)功能的胚珠. 其中的细胞分别进入减数分裂, 形成大小孢子. 大小孢子分别在胚珠和花粉中继续发育, 逐步分化为性细胞, 通过受精完成生活周期. 减数分裂之后的配子体发育过程在图示中略. 左环上部绿色箭头表示可持续生长的茎端生长点

图 6 动植物发育模式的比较

A: 显示细胞周期, 从 1 个细胞经有丝分裂成为 2 个细胞; B: 显示 SRC, 从 M(表示减数分裂)到 F(表示受精)的 2 个弧线箭头表示异型配子; C: 显示动物发育的二叉模式, 上下两组虚线分别表示雌雄个体的体细胞结构和生殖细胞系, 以及 2 个配子(G)融合受精; D: 显示植物发育的双环模式, 在 SRC 框架上, 左侧灰色虚线环表示由不同类型器官构成的二倍体多细胞结构; 右侧浅灰色虚线环表示由不同类型器官构成的单倍体多细胞结构

逻辑框架, 可以帮助对不同大类群植物的发育或者形态建成过程或事件进行合理的比较研究, 还可以帮助将动植物发育的核心过程进行合理的比较研究. 图 6 表明, 由于动植物获能方式不同(动物为取食的异养), 在同样的 SRC 的框架下, 动物只在合子到可进入减数分裂的生殖细胞之间的间隔期有一次多细

胞结构的插入. 执行获能及大部分适应功能的多细胞结构(soma)与作为完成 SRC 载体的生殖细胞系(germline)之间形成“二叉模式(dichotomous)”. 由此可见, 动植物虽然获能方式不同, 形态建成策略不同, 但它们的生活周期维持过程都有起点和终点, 都是程序化过程, 都由遗传程序决定. 以胚胎为对象,

让人们得以揭示动物发育的遗传程序及其解读机制. 相信以植物发育单位为对象, 以光合面积增加和胁迫响应增加这两个形态建成主要驱动力之间的消长关系为切入点, 解析决定“双环模式”中从单细胞到

细胞团、从细胞团到器官、不同器官类型渐次发生, 以及从器官经细胞团回归 SRC 中单细胞的调控机制, 必将最终揭示植物发育的遗传程序的本质、其对形态建成过程的决定作用、以及在演化过程中的形成机制.

致谢 感谢芝加哥大学龙漫远教授邀请撰稿介绍有关植物发育程序的研究与思考. 感谢美国范德堡大学陈锐博士对图片进行处理.

参考文献

- 1 Goldberg R B. Plants: novel developmental processes. *Science*, 1988, 240:1460–1467
- 2 Sung Z R, Belachew A, Bai S, et al. EMF, an Arabidopsis gene required for vegetative shoot development. *Science*, 1992, 258: 1645–1647
- 3 Bai S N, Sung Z R. The role of EMF1 in regulating the vegetative and reproductive transition in *Arabidopsis thaliana* (Brassicaceae). *Am J Bot*, 1995, 82: 1095–1103
- 4 白书农. 现象, 对现象的解释和植物发育单位. 李承森, 主编. 植物科学进展(第二卷). 北京: 高等教育出版社, 1999. 52–69
- 5 白书农. 植物发育生物学. 北京: 北京大学出版社, 2003
- 6 Bai S N, Xu Z H. Unisexual cucumber flowers, sex and sex differentiation. In: Jeon K, ed. *International Review of Cell and Molecular Biology*. Waltham: Academic Press, 2013, 304: 1–56
- 7 Raff R A. Evo-devo: the evolution of a new discipline. *Nat Rev Genet*, 2000, 1: 74–79
- 8 Davidson E H, Erwin D H. Gene regulatory networks and the evolution of animal body plans. *Science*, 2006, 311: 796–800
- 9 Robbins W W, Pearson H M. *Sex in Plant World*. New York: D. Appleton-Century Company, 1933
- 10 Hao Y J, Wang D H, Peng Y B, et al. DNA damage in the early primordial anther is closely correlated with stamen arrest in the female flower of cucumber (*Cucumis sativus* L.). *Planta*, 2003, 217: 888–895
- 11 Wang D H, Li F, Duan Q H, et al. Ethylene perception is involved in female cucumber flower development. *Plant J*, 2010, 61: 862–872
- 12 Akagi T, Henry I M, Tao R, et al. A Y-chromosome-encoded small RNA acts as a sex determinant in persimmons. *Science*, 2014, 346: 646–650
- 13 白书农, 许智宏. 从“乙烯促雌”到“乙烯抑雄”: 黄瓜单性花非正常器官发育命运研究的回顾. *中国科学: 生命科学*, 2010, 40: 469–475
- 14 Bai S N, Xu Z H. Bird-nest puzzle: can the study of unisexual flowers such as cucumber solve the problem of plant sex determination? *Protoplasma*, 2012, 249: S119–S123
- 15 Logsdon J M Jr. Evolutionary genetics: sex happens in *Giardia*. *Curr Biol*, 2012, 18: R66–R68
- 16 Schurko A M, Logsdon J M Jr. Using a meiosis detection tool kit to investigate ancient asexual “scandals” and the evolution of sex. *Bioessay*, 2008, 30: 579–589
- 17 Bai S N. The concept of the sexual reproduction cycle and its evolutionary significance. *Front Plant Sci*, 2015, 6: 11
- 18 Kelliher T, Walbot V. Hypoxia triggers meiotic fate acquisition in maize. *Science*, 2012, 337: 345–348
- 19 Chen R, Shen L P, Wang D H, et al. A gene expression profiling of early rice stamen development that reveals inhibition of photosynthetic genes by OsMADS58. *Mol Plant*, 2015, 8: 1069–1089
- 20 Yang L, Xu M, Koo Y, et al. Sugar promotes vegetative phase change in *Arabidopsis thaliana* by repressing the expression of *MIR156A* and *MIR156C*. *ELife*, 2013, 2: e00260
- 21 Yu S, Cao L, Zhou C M, et al. Sugar is an endogenous cue for juvenile-to-adult phase transition in plants. *Elife*, 2013, 2: e00269
- 22 Poethig R S. Vegetative phase change and shoot maturation in plants. *Curr Top Dev Biol*, 2013, 105: 125–152
- 23 Vidali L, Bezanilla M. *Physcomitrella patens*: a model for tip cell growth and differentiation. *Curr Opin Plant Biol*, 2012, 15: 625–631
- 24 Li X, Fang Y H, Yang J, et al. Overview of the morphology, anatomy, and ontogeny of *Adiantum capillus - veneris*: An experimental system to study the development of ferns. *J Syst Evol*, 2013, 51: 499–510

Plant Developmental Program: Sexual Reproduction Cycle Derived “Double Ring”

BAI ShuNong

*State Key Laboratory of Protein & Plant Gene Research, Quantitative Biology Center, College of Life Science,
Peking University, Beijing 100871, China*

It is believed for a long time that plants have indeterminate developmental program. If so, how to divide the two generations if one wants to do genetic analyses, which mainly depend on phenotype segregation in offspring population to identify genes and study their functions; if not, what are the starting and ending points of a life cycle? In addition, to many angiosperms, different organ types are sequentially produced by the shoot apical meristem. How is such a sequence regulated? This review article proposes a concept of “plant developmental program”, based on the author’s previous work on “plant developmental unit” and “sexual reproduction cycle”, and provides answers to the two questions.

plant developmental unit, organ formation, sexual reproduction cycle, gene expression profile of rice stamen, plant developmental program

doi: 10.1360/N052015-00208