

静止中心细胞静止的生物学意义

周 鹭, 钟正钰, 王 爽, 张汉马*

重庆师范大学生命科学学院, 植物环境适应生物学重庆市重点实验室, 重庆

收稿日期: 2025年3月27日; 录用日期: 2025年5月19日; 发布日期: 2025年5月31日

摘 要

静止中心是高等植物根尖分生组织和其中的干细胞微环境中的组织中心, 低细胞分裂活动是其标志性特征。虽然研究发现该特性受到非常严格与精确的调控, 但其生物学意义目前并不清楚。本文列举了拟南芥中3个静止中心细胞分裂并不影响根生长发育的例子, 旨在引发有兴趣的研究工作者开展进一步研究或进行进一步探讨与思考。

关键词

静止中心, 静止细胞分裂, 根干细胞, 根生长, 拟南芥

The Biological Significance of Quiescence in QC Cells

Lu Zhou, Zhengyu Zhong, Shuang Wang, Hanma Zhang*

Chongqing Key Laboratory of Plant Adaptative Biology, College of Life Sciences, Chongqing Normal University, Chongqing

Received: Mar. 27th, 2025; accepted: May 19th, 2025; published: May 31st, 2025

Abstract

The quiescent center (QC) serves as the organizing center in the root apical meristem of higher plants and maintains the stem cell niche. Its hallmark feature is low mitotic activity. Although studies have shown that this characteristic is under strict and precise regulation, its biological significance remains unclear. This article presents three examples in *Arabidopsis thaliana* where QC cell division does not affect root growth and development, aiming to inspire further research and discussion among interested scientists.

*通讯作者。

文章引用: 周鹭, 钟正钰, 王爽, 张汉马. 静止中心细胞静止的生物学意义[J]. 植物学研究, 2025, 14(3): 183-187.
DOI: 10.12677/br.2025.143021

Keywords

Quiescent Center, Quiescent Cell Division, Root Stem Cells, Root Growth, *Arabidopsis thaliana*

Copyright © 2025 by author(s) and Hans Publishers Inc.

This work is licensed under the Creative Commons Attribution International License (CC BY 4.0).

<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>



Open Access

1. 引言

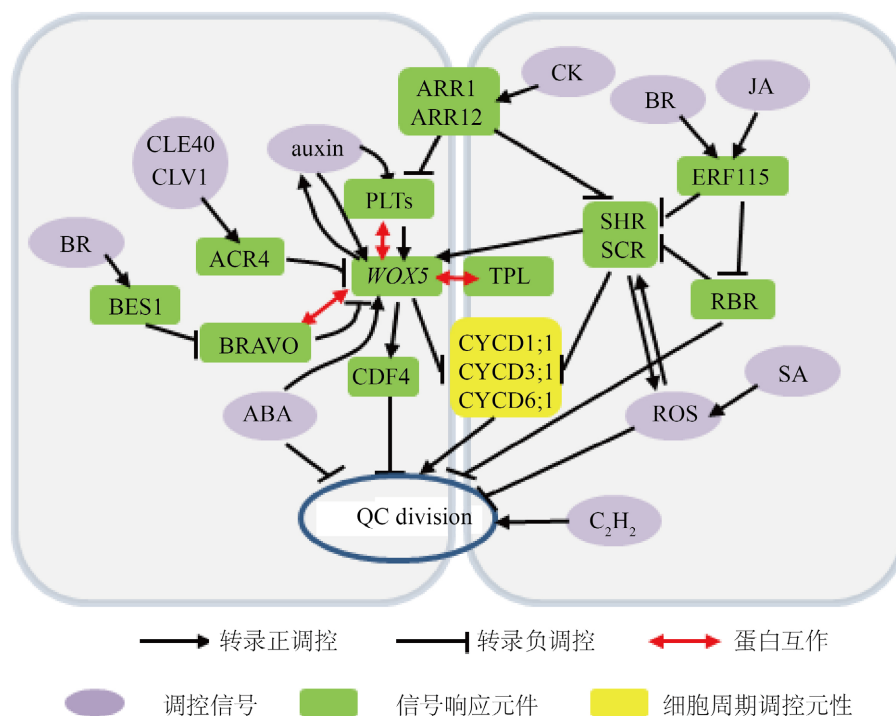
高等植物根系的生长与发育受控于根尖分生组织中的一类特殊细胞群——干细胞微环境(stem cell niche, SCN)。该细胞群包括两种细胞类型：位于中央的静止中心(quiescent center, QC)细胞和分布于其外围的各组织原基细胞(initials)。在模式植物拟南芥中，QC 由 4~8 个有丝分裂活性极低的细胞组成，而周围的原基细胞则环绕排列。研究表明，QC 细胞能够分泌特定信号分子，不仅维持邻近组织原基细胞的干细胞特性，还精确调控其分裂与分化的动态平衡。因此，QC 被视为 SCN 及根尖分生组织的组织中心，对根系持续生长发育具有不可替代的调控作用[1]-[6]。QC 细胞的一个标志性特征是低的细胞分裂活动，即所谓的“静止”，研究表明该性状是严格调控的结果，但其生物学意义目前还不是特别清楚。

2. 静止中心的功能与调控

静止中心的概念在上世纪 50 年代提出，但其生物学功能的确定则用了近半个世纪，直到 van den Berg 等(1997)用激光烧蚀方法在拟南芥根尖分生组织中进行细胞移除的实验[7]。他们发现当拟南芥根尖中的一个 QC 细胞被移除后，与其直接接触的远端组织原基细胞——柱干细胞(columella stem cell, CSC)会迅速丧失干细胞特性，分化为含淀粉粒的柱细胞(中央根冠细胞)。这一发现证明 QC 细胞可通过短距离信号传导机制维持 CSC 的干细胞特性并抑制其分化。后续研究鉴定出该机制中的一个关键调控因子 WOX5 (WUSCHEL-RELATED HOMEBOX 5)，为 WUS 家族的成员，在 QC 细胞中特异性表达，并能通过胞间连丝迁移至 CSC 细胞[6] [8]。功能缺失突变体分析显示，WOX5 功能缺失会导致 QC 细胞分裂和 CSC 提前分化；反之，WOX5 过表达则强烈抑制柱细胞分化，致使 QC 远端区域积累大量未分化细胞[6]。这些发现揭示了 WOX5 在 QC 细胞对其外围的干细胞的调控过程中扮演了非常重要的角色。

QC 细胞的一个标志性特征是低细胞分裂活动[3] [4]。有关这一特性形成的底层机制曾经有过多个不同的假设[3] [4]，如位置假说，认为 QC 细胞的静止特性是由于其所在的位置所决定的；机械压力假说，认为 QC 细胞的静止特性是由于其周围细胞的机械压力的结果，即周围细胞的机械压力严重限制了 QC 细胞分裂所需要的空间，从而导致 QC 细胞的分裂活动受到抑制；营养缺乏假设，认为 QC 外围组织原基细胞活跃的细胞分裂与代谢活动对营养物质的消耗导致 QC 细胞营养缺乏而细胞分裂活动受到抑制。上述解说均认为 QC 细胞的静止特性的形成原因来自于其所在的环境，而近年的遗传与分子生物学证据揭示 QC 细胞的分裂受到了非常严格与精密的调控，牵涉众多调控因子和非常复杂的调控网络(图 1)[3]，是主动调控的结果。目前已知的参与了该调控过程的因子包括多个植物激素，如生长素(auxin)、细胞分裂素(cytokinins, CK)、脱落酸(ABA)、油菜素内脂(BR)、茉莉酸(JA)、水杨酸(SA)、乙烯(C₂H₂)等，和活性氧(ROS)、小肽分子(如 CLE40、CLAVATA1 等)、WOX5 (WUSCHEL-RELATED HOMEBOX 5)、PLTs (PLETHORAS)、SHR (SHORTROOT)、SCR (SCARECROW)、ARRs (ARABIDOPSIS RESPONSE REGULATORS)、ARFs (AUXIN RESPONSE FACTORS)、BRAVO (BRASSINOSTEROIDS AT VASCULAR AND ORGANIZING CENTER)、BES1 (BRI1-EMS-SUPPRESSOR 1)、ERF115 (RESPONSE FACTORS 115)、信号肽受

体 ACR4 (ARABIDOPSIS CRINKLY4、CLV 家族信号肽受体), 细胞分化与细胞周期调控因子, 如 CDF4 (CYCLING DOF FACTOR 4)、RBR (RETINOBLASTOMA-RELATED)、CYCLINs (CYCLIND1;1, CYCLIND3;1, CYCLIND6;1)等(见图 1 和综述见[3]-[5])。



注: CK: 细胞分裂素; ABA: 脱落酸; BR: 油菜素内脂; JA: 茉莉酸; SA: 水杨酸; C₂H₂: 乙烯; ROS: 活性氧; CLE40: CLAVATA3/ESR-related 40; WOX5: WUSCHEL-RELATED HOMEBOX 5; PLTs: PLETHORAS; SHR: SHORTROOT; SCR: SCARECROW; ARRs: ARABIDOPSIS RESPONSE REGULATORS; ARFs: AUXIN RESPONSE FACTORS; BRAVO: BRASSINOSTEROIDS AT VASCULAR AND ORGANIZING Center; BES1: BRI1-EMS-SUPPRESSOR 1; ERF115: ETHYLENE RESPONSE FACTORS 115; ACR4: ARABIDOPSIS CRINKLY 4; CDF4: CYCLING DOF FACTOR 4; RBR: RETINOBLASTOMA-RELATED; 此图参考[3]。

Figure 1. Regulatory network of QC cell division in *Arabidopsis thaliana*

图 1. 拟南芥 QC 细胞分裂调控网络

3. 静止中心细胞分裂不影响根生长的例子

作为一个受到如此严格调控的特性, QC 细胞的静止的生物学意义目前并不十分清楚。有很多证据显示, QC 细胞分裂常与根生长发育的抑制或缺陷同时出现, 如在乙烯处理的拟南芥根尖, 根生长受到严重抑制, 同时 QC 细胞分裂频率显著升高[9]。但由于乙烯在根中不仅促进 QC 细胞分裂, 同时还抑制细胞伸长, 因此不容易确定 QC 细胞分裂是否与根生长抑制间存在直接的因果关系。另外, 在很多根生长发育异常的突变体根中, 如 *shr* [10]、*plt1plt2* [11]等, 短根的表型与 QC 分裂的表型同时出现。由于 SHR 和 PLT 蛋白的功能涉及 QC 之外的其他组织细胞, 也无法确定上述突变体中的短根与 QC 细胞分裂之间的因果关系。

与上述情形相反, 有证据显示 QC 细胞分裂与根生长发育没有直接关系。证据之一来自 *wox5* 突变体的表型[7]。WOX5 是拟南芥根尖分生组织和干细胞调控网络中的一个关键调控因子, 与很多根尖干细胞

调控因子存在相互作用。如生长素与 WOX5 之间存在非常复杂的相互调控: WOX5 在静止中心细胞中可通过对生长素合成基因在转录水平的上调增加生长素合成, 后者反过来可正向调控 WOX5 基因的转录, 由此形成一个正向反馈调控闭环[12]。此外, WOX5 还发现可与 PLTs 形成蛋白复合体共同调控下游基因表达, 而 PLTs 被认为是介导生长素干细胞调控功能的下游调控元件, 其编码基因受生长素调控[11]。WOX5 还被认为介导了多个根干细胞调控因子的调控功能, 如油菜素内酯、细胞分裂素、CLE40、ROW1 等。wox5-1 突变体呈现了非常强的 QC 细胞分裂表型, 但在根生长发育方面与野生型对照相比没有任何明显差别, 导致对 QC 细胞静止的生物学功能的疑问。

另一个证据来自 *bravo* 突变体的表型[13]。*BRAVO* 编码一个 R2R3-MYB 转录因子, 在维管组织的原基细胞(干细胞)和 QC 细胞中特异性表达, 其转录水平和蛋白含量受油菜素内酯(BRs)的负调控, 且调控幅度与油菜素内酯的剂量与处理时间呈现明显剂量关系。功能分析证实 *BRAVO* 是拟南芥根 SCN 中油菜素内酯信号通路的一个细胞特异性调控组分, 且能与 WOX5 结合形成蛋白复合体[13]。与 *wox5-1* 突变体相似, *bravo* 突变体也呈现出 QC 细胞分裂的表型, QC 细胞的分裂频率是野生型对照的 3 倍以上。与 *wox5* 突变体中的情况相同, *bravo* 突变体在根生长上与野生型对照无明显差别, 表明 QC 细胞分裂的增加并没有影响根的正常生长。

第 3 个例子是 ABA 对 QC 细胞分裂调控。Zhang 等(2010)[14]发现, 在 ABA 生物合成抑制剂氟啶酮处理的拟南芥野生型幼苗的根尖呈现 QC 细胞分裂增加的表型, 添加外源 ABA 能以剂量依赖方式逆转氟啶酮的影响和恢复 QC 细胞的静止状态。在不含氟啶酮的对照培养基中, ABA 缺陷突变体(*aba1-1*, *aba2-1*, *aba2-4*, *aba3-2*)和 ABA 不敏感突变体(*abi1*, *abi3-1*, *abi5-1*)幼苗的根尖中同样出现了 QC 细胞分裂升高的表型, 表明 ABA 可抑制 QC 细胞分裂[14]。与上述两个例子中的情况相似, 未经氟啶酮处理的 ABA 生物合成和 ABA 不敏感突变体幼苗中, 尽管 QC 细胞分裂频率显著升高, 但根生长与未经氟啶酮处理的野生型幼苗没有明显差异, 表明 QC 细胞分裂对根生长没有直接的影响。

4. 结语

静止中心细胞在根尖分生组织和根细胞调控中担负非常重要的作用, 其低细胞分裂活动是其标志性特征。虽然有大量证据证明该特性受到了严格和精准的调控, 但其生物学意义目前还不是十分明了。模式植物拟南芥中的研究提供了静止中心细胞的分裂可能对根生长发育没有显著影响的例子, 但是否正确还需要进一步研究加以论证。

参考文献

- [1] Dolan, L., Janmaat, K., Willemsen, V., Linstead, P., Poethig, S., Roberts, K., *et al.* (1993) Cellular Organisation of the *Arabidopsis thaliana* Root. *Development*, **119**, 71-84. <https://doi.org/10.1242/dev.119.1.71>
- [2] Bennett, T. and Scheres, B. (2010) Root Development—Two Meristems for the Price of One? *Current Topics in Developmental Biology*, **91**, 67-102. [https://doi.org/10.1016/s0070-2153\(10\)91003-x](https://doi.org/10.1016/s0070-2153(10)91003-x)
- [3] Eljebbawi, A., Dolata, A., Strotmann, V.I. and Stahl, Y. (2024) Stem Cell Quiescence and Dormancy in Plant Meristems. *Journal of Experimental Botany*, **75**, 6022-6036. <https://doi.org/10.1093/jxb/erae201>
- [4] Dubrovsky, J.G. and Ivanov, V.B. (2021) The Quiescent Centre of the Root Apical Meristem: Conceptual Developments from Clowes to Modern Times. *Journal of Experimental Botany*, **72**, 6687-6707. <https://doi.org/10.1093/jxb/erab305>
- [5] Dubrovsky, J.G. and Vissenberg, K. (2021) The Quiescent Centre and Root Apical Meristem: Organization and Function. *Journal of Experimental Botany*, **72**, 6673-6678. <https://doi.org/10.1093/jxb/erab405>
- [6] Sarkar, A.K., Luijten, M., Miyashima, S., Lenhard, M., Hashimoto, T., Nakajima, K., *et al.* (2007) Conserved Factors Regulate Signalling in *Arabidopsis thaliana* Shoot and Root Stem Cell Organizers. *Nature*, **446**, 811-814. <https://doi.org/10.1038/nature05703>
- [7] van den Berg, C., Willemsen, V., Hendriks, G., Weisbeek, P. and Scheres, B. (1997) Short-Range Control of Cell Differentiation in the *Arabidopsis* Root Meristem. *Nature*, **390**, 287-289. <https://doi.org/10.1038/36856>

-
- [8] Pi, L., Aichinger, E., van der Graaff, E., Llavata-Peris, C.I., Weijers, D., Hennig, L., *et al.* (2015) Organizer-Derived WOX5 Signal Maintains Root Columella Stem Cells through Chromatin-Mediated Repression of CDF4 Expression. *Developmental Cell*, **33**, 576-588. <https://doi.org/10.1016/j.devcel.2015.04.024>
- [9] Ortega-Martínez, O., Pernas, M., Carol, R.J. and Dolan, L. (2007) Ethylene Modulates Stem Cell Division in the *Arabidopsis thaliana* Root. *Science*, **317**, 507-510. <https://doi.org/10.1126/science.1143409>
- [10] Nakajima, K., Sena, G., Nawy, T. and Benfey, P.N. (2001) Intercellular Movement of the Putative Transcription Factor SHR in Root Patterning. *Nature*, **413**, 307-311. <https://doi.org/10.1038/35095061>
- [11] Galinha, C., Hofhuis, H., Luijten, M., Willemsen, V., Blilou, I., Heidstra, R., *et al.* (2007) PLETHORA Proteins as Dose-Dependent Master Regulators of *Arabidopsis* Root Development. *Nature*, **449**, 1053-1057. <https://doi.org/10.1038/nature06206>
- [12] Vilarrasa-Blasi, J., González-García, M., Frigola, D., Fàbregas, N., Alexiou, K.G., López-Bigas, N., *et al.* (2014) Regulation of Plant Stem Cell Quiescence by a Brassinosteroid Signaling Module. *Developmental Cell*, **30**, 36-47. <https://doi.org/10.1016/j.devcel.2014.05.020>
- [13] Betegón-Putze, I., Mercadal, J., Bosch, N., Planas-Riverola, A., Marquès-Bueno, M., Vilarrasa-Blasi, J., *et al.* (2021) Precise Transcriptional Control of Cellular Quiescence by BRAVO/WOX5 Complex in *Arabidopsis* Roots. *Molecular Systems Biology*, **17**, e9864. <https://doi.org/10.15252/msb.20209864>
- [14] Zhang, H., Han, W., De Smet, I., Talboys, P., Loya, R., Hassan, A., *et al.* (2010) ABA Promotes Quiescence of the Quiescent Centre and Suppresses Stem Cell Differentiation in the *Arabidopsis* Primary Root Meristem. *The Plant Journal*, **64**, 764-774. <https://doi.org/10.1111/j.1365-313x.2010.04367.x>