

WOX5在拟南芥根尖的调控功能：组织与器官之间的落差

钟正钰, 周 鹭, 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7日; 发布日期: 2025年5月19日

摘 要

WOX5是拟南芥根尖干细胞调控网络中的一个关键因子, 正常时空表达时主要在静止中心和柱干细胞中发挥作用, 在细胞与组织层面具有促进干细胞特性维持和抑制细胞分化的功能, 但WOX5功能完全缺失的突变体在器官与个体水平没有明显的表型, 弄清引起WOX5在细胞组织和器官个体之间功能差异的原因可能会刷新我们目前有关根干细胞调控的认识。

关键词

WOX5, 根干细胞, 根生长, 拟南芥, 干细胞维持

The Regulatory Function of WOX5 in *Arabidopsis* Root Tips: The Disparity between Tissues and Organs

Zhengyu Zhong, Lu Zhou, 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 7th, 2025; published: May 19th, 2025

Abstract

WOX5 is a key factor in the regulatory network of root tip stem cells in *Arabidopsis*. Under normal spatiotemporal expression, it primarily functions in the quiescent center (QC) and columella stem

*通讯作者。

文章引用: 钟正钰, 周鹭, 王爽, 张汉马. WOX5 在拟南芥根尖的调控功能: 组织与器官之间的落差[J]. 植物学研究, 2025, 14(3): 145-150. DOI: 10.12677/br.2025.143017

cells, promoting stem cell identity maintenance and suppressing cell differentiation at the cellular and tissue levels. However, WOX5 loss-of-function mutants show no obvious phenotype at the organ or whole-plant level. Understanding the mechanisms behind this functional disparity in WOX5 between cellular tissue and organ individual levels may reshape our current understanding of root stem cell regulation.

Keywords

WOX5, Root Stem Cells, Root Growth, *Arabidopsis*, Stem Cell Maintenance

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

根是高等植物不可或缺的器官,承担着吸收养分与水分、固着地表等重要生物学功能。根尖分生组织是根生长发育的主要活动场所和调控中心,而其内的干细胞则是根生长发育研究中的核心对象。过去30多年在模式植物拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)中的研究揭示了根尖干细胞的调控牵涉众多调控因子和复杂的调控网络。作为目前已知的根干细胞关键调控因子之一,WOX5 (WUSCHEL-RELATED HOMEODOMAIN 5)的调控功能备受关注,其在细胞组织层面的作用及所参与的调控网络目前已有比较深入的了解,但在器官和个体水平的作用目前还比较模糊,且在文献中很少被提及。本文针对我们目前对该调控因子在组织细胞水平和器官个体水平上的功能的认识落差进行了简要介绍,旨在抛砖引玉引发进一步的研究和探讨。

2. 拟南芥根尖的细胞结构和干细胞微环境

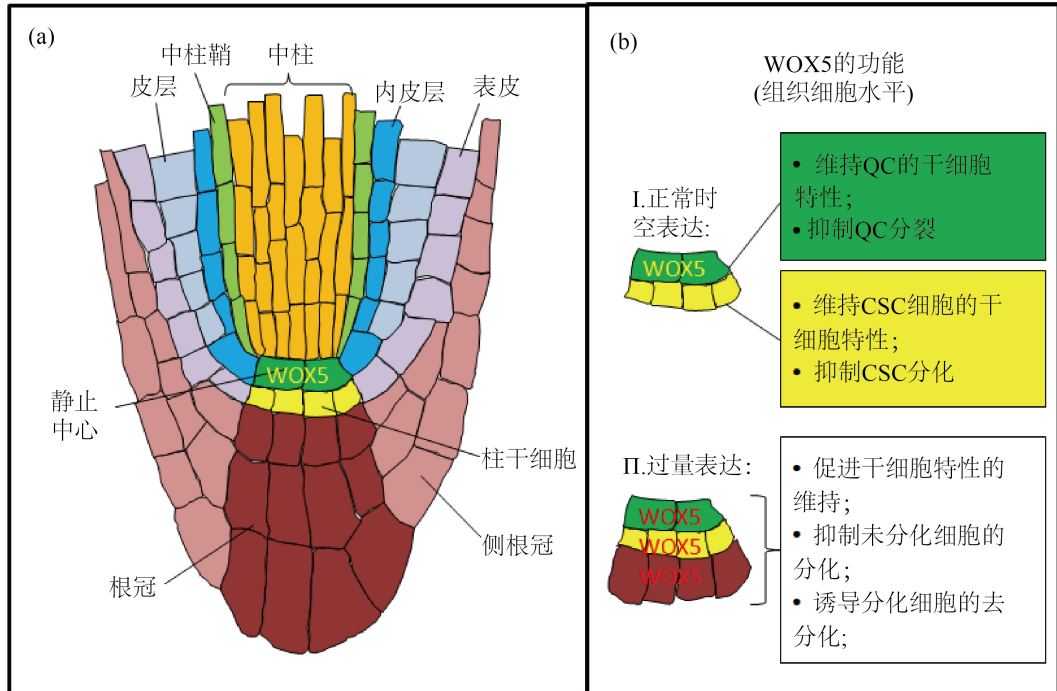
在拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)中,根尖分生组织内的干细胞,包含静止中心(Quiescent Center, QC)及其周围不同组织的原初细胞,它们共同构成一个特殊的区域,称为干细胞微环境(Stem Cell Niche, SCN) [1]-[3]。QC细胞位于SCN的中央,通常处于细胞分裂不活跃的状态。在QC外围的干细胞是根中不同组织的原初细胞,它们通过不对称性细胞分裂实现自我复制,并按照各自的位置为特定组织的生长发育提供新细胞。位于QC近端(茎向端)的干细胞产生的子细胞分化形成维管组织、维管鞘、皮层和内皮层细胞;位于QC远端的干细胞为柱干细胞(columella Stem Cell, CSC),其子细胞分化形成柱细胞(中央根冠细胞, columella cap cell);表皮/侧根冠干细胞位于QC的侧面,是表皮与侧根冠细胞的来源[1]-[4] (图1(a))。

QC作为SCN的组织中心,在维持周围干细胞的活性和稳定性中发挥着关键作用。一方面,QC以其不活跃的细胞分裂活动维持SCN和根尖分生组织的结构稳定性;另一方面,QC通过释放信号分子(如植物激素和肽类信号),精确调控周围细胞的干细胞特性及其子细胞的分裂与分化进程,从而确保根尖组织的持续生长和发育[1]-[4]。此外,QC细胞的低增殖率被认为有利于保存基因组免受复制错误[4]。它们还充当根干细胞的储备库,能够在干细胞受损时促进其自身分裂速率以补充干细胞[4]。

3. WOX5在根干细胞调控中的作用和所参与的调控网络

WOX5 (WUSCHEL-RELATED HOMEODOMAIN 5)是植物根尖分生组织干细胞调控网络中的一个关键转录因子[5]。作为WUSCHEL (WUS)家族的重要成员,WOX5在静止中心细胞中特异性表达。自2007年Sarkar等首次报道其在根尖干细胞调控中的作用以来[5],围绕该调控因子的研究不断深入,目前对其在

组织细胞层面的调控机制及其与其他调控因子的相互作用已有较为全面的认识(图 1)。



注: (a) 拟南芥根尖细胞结构, 示根尖的不同组织(以不同颜色填充), 静止中心(QC), 柱干细胞(CSC), 根冠(中央根冠), 侧根冠, 表皮, 皮层, 内皮层, 中柱鞘, 中柱, 以及 WOX5 的表达部位; (b) WOX5 在细胞组织层面的调控功能, 包括在正常时空表达时的调控功能和在过量表达时的功能。QC: Quiescence Center; CSC: Columella Stem Cell。

Figure 1. Cell structure diagram of *Arabidopsis* root tip and the regulatory functions of WOX5 at the cellular tissue levels

图 1. 拟南芥根尖细胞结构模式图和 WOX5 在细胞组织层面的调控功能

在功能层面, WOX5 功能缺失的突变体 *wox5-1* 的表型主要在 QC 细胞及其远端(下方)的柱干细胞(CSC)中。在 QC 细胞中, *wox5-1* 突变体呈现出 QC 细胞分裂频率升高、干细胞功能减弱的表型[5], 表明 WOX5 在 QC 细胞中的主要功能是促进干细胞特性, 抑制细胞分裂。鉴于静止中心细胞通常分裂活动非常低的特性, *wox5-1* 突变体中的 QC 分裂与干细胞功能减弱的表型可看成是该类细胞已经分化的标志。在 CSC 细胞中, *wox5-1* 突变体呈现出 CSC 细胞的干细胞特性消失并分化成带淀粉粒的柱细胞的表型, 表明 WOX5 在此处的功能是促进干细胞特性和抑制细胞分化[5]。总之, *wox5-1* 突变体的表型说明 WOX5 在 QC 和 CSC 细胞中均有明显的调控功能。在过量表达时, WOX5 的功能集中在 QC、CSC 及其子细胞所在的区域, 导致大量未分化细胞在这些区域(包括 QC、CSC、中央根冠区)累积, 与其促进干细胞特性和抑制细胞分化的功能相符。

在所参与的调控网络方面, WOX5 蛋白已发现与多个与根生长发育相关的调控因子/调控网络存在互作关系。例如, WOX5 与生长素之间存在复杂的相互调控关系。一方面, WOX5 在 QC 细胞中通过上调生长素合成相关基因的表达促进生长素的局部生物合成[6][7], 另一方面, 生长素又可反过来上调 WOX5 的表达, 如此形成一个 WOX5 与生长素之间的正向反馈调控环路[5][8]。WOX5 还发现与油菜素内酯(Brassinosteroid, BR)信号通路相互作用共同调控 QC 细胞的分裂, 如 WOX5 蛋白与油菜素内酯信号通路中的关键调控元件 BRAVO (BRASSINOSTEROIDS AT VASCULAR AND ORGANIZING CENTER)可形

成蛋白复合体抑制 QC 细胞的分裂[9][10]。WOX5 与细胞分裂素(CK)间也存在相互作用, WOX5 基因的表达受细胞分裂素信号的负调控,该调控过程由细胞分裂素响应元件 B 型 ARR 的 (ARR1 和 ARR12)介导,是细胞分裂素促进 QC 细胞分裂和分化的重要机制[11][12]。

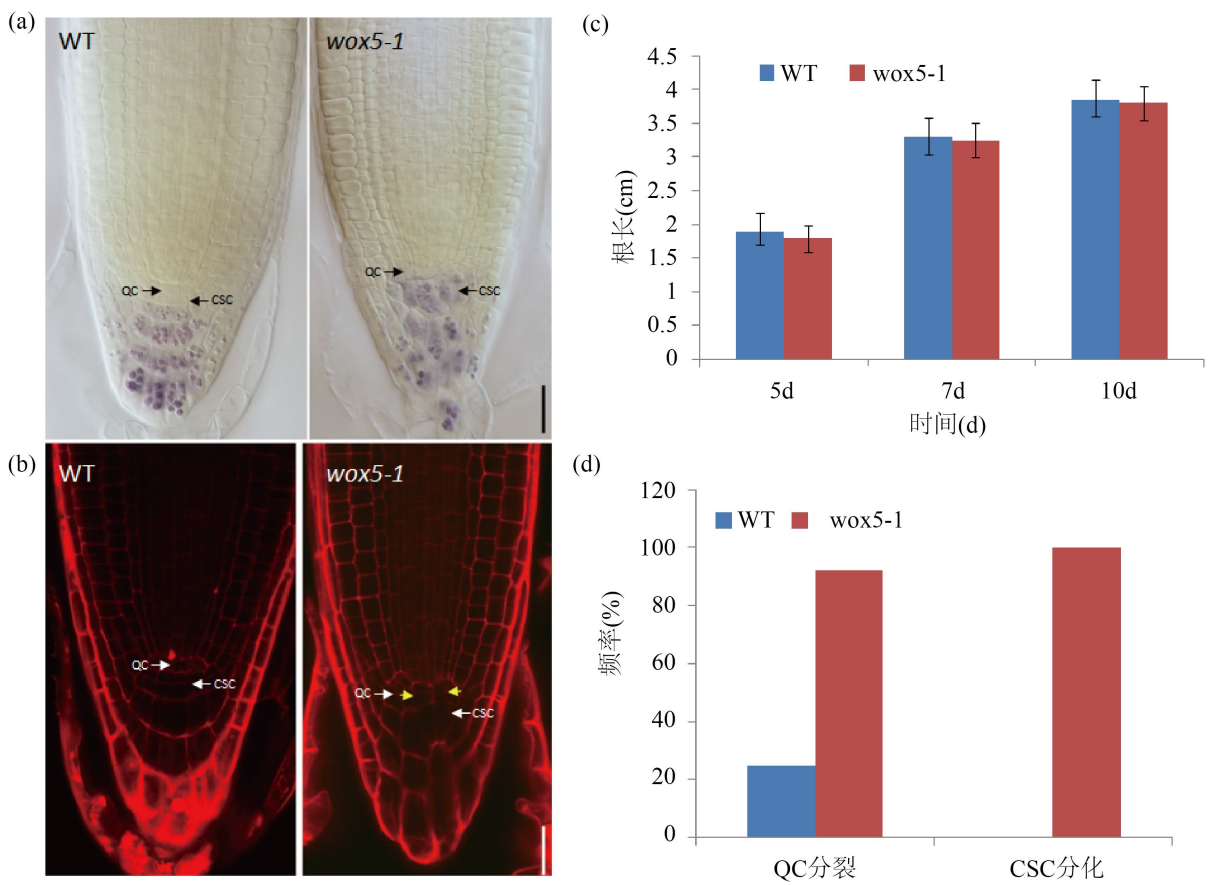
除植物激素外, WOX5 还与多个重要根尖干细胞调控基因/蛋白相互作用。例如, WOX5 与 PLT (PLETHORA)家族蛋白相互作用,包括在转录水平的相互正调控和在蛋白质水平的直接结合形成蛋白复合体,共同维持柱干细胞的特性。PLT 家族蛋白在干细胞微环境(SCN)中表达水平最高,是根干细胞调控的重要因子。WOX5 与 PLT 蛋白的编码基因在转录水平存在相互的正向调控关系。此外, WOX5 还能与 TOPLESS (TPL)/TOPLESS RELATED (TPR)蛋白直接结合形成蛋白复合体,抑制特定下游基因的转录[3][13]。WOX5 还可通过招募 TPL/TPR/HISTONE DEACETYLASE 19 (HDA19)复合物后与其下游靶基因 *CYCLIC DOF FACTOR 4 (CDF4)*的启动子区域结合,减少与转录活性染色质相关的 H3K9ac 和 H3K14ac 标记,抑制 *CDF4* 的转录。*CDF4* 编码一个柱细胞分化的促进因子。WOX5 介导的 *CDF4* 转录调控降低 *CDF4* 蛋白在 QC 细胞的累积,导致 QC 和 CSC 细胞间彼此逆向的 WOX5 和 *CDF4* 梯度,由此平衡干细胞的维持与分化[14]。

WOX5 还与 SCR (SCARECROW)和 SHR (SHORT-ROOT)等调控因子相互作用。SHR-SCR 是调控 QC 细胞特性以及皮层/内皮层原初细胞(干细胞)纵向分裂的关键因子。在 QC 细胞中, WOX5 的表达受 SCR 和 SHR 的调控, SHR 和 SCR 功能缺失型突变体中 WOX5 的 mRNA 水平显著降低。此外, WOX5 通过抑制 QC 细胞分裂,帮助建立和维持 QC 的静止状态。与此相反, WOX5 与 *CYCD3;3/CYCD1;1* 共同促进新产生的柱细胞的增殖。在 WOX5 突变体中, QC 细胞的额外分裂现象可以通过与 D 型细胞周期蛋白 *CYCD3;3* 和 *CYCD1;1* 的突变组合而得到抑制。进一步研究发现,在 QC 中异位表达 *CYCD3;3* 足以诱导 QC 细胞的分裂。因此, WOX5 通过部分与 *CYCD3;3* 启动子相互作用,抑制 QC 中 *CYCD3;3* 的表达,从而阻断了由 *CYCD3;3* 和 *CYCD1;1* 促进的 QC 细胞分裂活动。基于这些发现,研究者提出 WOX5 通过排除 QC 中的 *CYCD* 活性,在启动和维持 QC 静止状态中发挥特定的调控功能。此外, WOX5 基因的表达还受 CLE 肽的调控,后者通过与其特异性结合的受体激酶(如 ACR4)结合,及其所连接的下游信号通路抑制 WOX5 的表达,从而调控根尖干细胞的分化(见综述[3])。

4. WOX5 功能在器官个体水平上的隐性及其原因与思考

与在细胞组织水平所呈现的明显功能相反, WOX5 在器官和植物个体水平没有明显的表型。*wox5-1* 突变体在根生长发育和植株形态方面与野生型植株无明显差别[6] (图 2)。这与该突变体在细胞组织水平所呈现的表型,以及同家族蛋白 WUS (WUSCHEL)的功能缺失后在茎尖的明显表型[15]形成反差[15]。WUS 在茎尖分生组织的组织中心的细胞中特异性表达,其功能缺失的突变体不仅在细胞组织层面(茎尖分生组织功能丧失),在器官和个体水平也呈现出非常强的表型[15]。如果将 WOX5 在 WUS 基因的启动子驱动下表达可以在 WUS 突变体中恢复茎尖分生组织的正常功能和茎尖的正常发育,反之将 WUS 在 WOX5 基因的启动子驱动下在 WOX5 突变体中表达同样可以恢复 QC 和柱干细胞的正常干细胞特性,表明 WOX5 和 WUS 在功能上可以互换[6]。

尽管围绕 WOX5 的调控功能开展了大量研究,但令人诧异的是文献中对其在细胞组织层面和器官个体层面功能之间的落差却很少提及,而个人认为找到该落差背后的原因具有非常重要的意义。从逻辑分析的角度,导致 WOX5 在细胞组织水平与器官个体水平所呈现的功能差异的原因可能包括如下两种: 1) 功能冗余,即 WOX5 在细胞组织水平的调控功能被其它同家族的调控因子的功能所替代; 2) 受 WOX5 调控的细胞特性对根的生长发育没有显著影响。鉴于目前所收集到的数据显示没有其它 WOX 家族成员在 QC 中心特异性表达,且其它 WOX 家族基因的功能缺失突变体在 QC 和柱干细胞中没有发现任何表



注: (a) 萌发后 7 天的野生型(Col)和 *wox5-1* 突变体幼苗的根尖光学显微镜照片, 其中深紫色为经 Lugl's 染色的淀粉粒, 为根冠细胞分化的标记, 注意在 *wox5-1* 突变体幼苗的根尖中淀粉粒(即细胞分化)出现在 CSC 细胞中, 显示 SCS 细胞已经分化。(b) 萌发后 7 天的野生型(Col)和 *wox5-1* 突变体幼苗的根尖共聚焦显微镜照片, 根尖经 PI 染色以显示细胞壁轮廓, 注意 *wox5-1* 根尖中静止中心细胞分裂(用黄色箭头标示)。(c) 萌发后不同时间 WT 和 *wox5-1* 幼苗根长度比较, 每个数据代表 20 个幼苗的平均值和标准误差。(d) 萌发后 7 天的 WT 和 *wox5-1* 幼苗根间 QC 分裂与 CSC 分化频率比较, 每个数据来自 40 个幼苗根尖。幼苗生长条件, 光学照片和共聚焦照片拍摄所有仪器见[16]。(a)和(b)中的标尺为 20 μ m。

Figure 2. Phenotypic comparison of wild-type and *wox5-1* mutant seedlings

图 2. 野生型与 *wox5-1* 突变体幼苗表型比较

型, 加之 *WOX5* 突变体在 QC 和 CSC 中呈现明显的表型等现象, 前一种可能性应该比较低。如果是第二种可能性, 即受 *WOX5* 调控的 QC 和 CSC 干细胞特性对于根的生长发育没有影响, 将对我们现有有关根尖分生组织和根干细胞的生物学功能和调控机理的认识提出严重挑战, 因为这将对 QC 和 CSC 细胞在根尖分生组织和根干细胞调控中的作用乃至它们的生物学意义提出质疑。在我们目前的认知体系中, QC 和 CSC 细胞被认为是根尖干细胞的核心, 吸引了大量的研究兴趣和聚集了大量研究成果。因此, 弄清楚 *WOX5* 及其调控的细胞过程在根生长发育调控中的作用对了解根系发育调控机理和准确解析大量研究成果具有非常重要的意义。

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? In: *Current Topics in Developmental Biology*, Elsevier, 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/erac201>
- [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] 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>
- [6] Savina, M.S., Pasternak, T., Omelyanchuk, N.A., Novikova, D.D., Palme, K., Mironova, V.V., *et al.* (2020) Cell Dynamics in WOX5-Overexpressing Root Tips: The Impact of Local Auxin Biosynthesis. *Frontiers in Plant Science*, **11**, Article 560169. <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.560169>
- [7] Sharma, M., Friedrich, T., Oluoch, P., Zhang, N., Peruzzo, F., Jha, V., *et al.* (2024) A Coherent Feed-Forward Loop in the *Arabidopsis* Root Stem Cell Organizer Regulates Auxin Biosynthesis and Columella Stem Cell Maintenance. *Nature Plants*, **10**, 1737-1748. <https://doi.org/10.1038/s41477-024-01810-z>
- [8] Ding, Z. and Friml, J. (2010) Auxin Regulates Distal Stem Cell Differentiation in *Arabidopsis* Roots. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **107**, 12046-12051. <https://doi.org/10.1073/pnas.1000672107>
- [9] 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>
- [10] Betegón-Putze, I., Mercadal, J., Bosch, N., Planas-Riverola, A., Marqués-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>
- [11] Zhang, W., Swarup, R., Bennett, M., Schaller, G.E. and Kieber, J.J. (2013) Cytokinin Induces Cell Division in the Quiescent Center of the *Arabidopsis* Root Apical Meristem. *Current Biology*, **23**, 1979-1989. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2013.08.008>
- [12] Zhang, W., To, J.P.C., Cheng, C., Eric Schaller, G. and Kieber, J.J. (2011) Type-A Response Regulators Are Required for Proper Root Apical Meristem Function through Post-Transcriptional Regulation of PIN Auxin Efflux Carriers. *The Plant Journal*, **68**, 1-10. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3113x.2011.04668.x>
- [13] Aida, M., Beis, D., Heidstra, R., Willemsen, V., Blilou, I., Galinha, C., *et al.* (2004) The *Plethora* Genes Mediate Patterning of the *Arabidopsis* Root Stem Cell Niche. *Cell*, **119**, 109-120. <https://doi.org/10.1016/j.cell.2004.09.018>
- [14] 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>
- [15] Leibfried, A., To, J.P.C., Busch, W., Stehling, S., Kehle, A., Demar, M., *et al.* (2005) WUSCHEL Controls Meristem Function by Direct Regulation of Cytokinin-Inducible Response Regulators. *Nature*, **438**, 1172-1175. <https://doi.org/10.1038/nature04270>
- [16] 王甜, 严欢欢, 陈丽华, 张汉马. 位置效应对拟南芥根冠柱细胞的影响[J]. 植物学研究, 2020, 9(3): 262-267.