

植物体细胞脱分化分子调控机制研究进展

刘娜, 代学焕, 向凤宁, 刘振华*

山东大学生命科学院, 植物发育与环境适应生物学教育部重点实验室, 山东青岛266237

摘要: 植物细胞具有全能性, 已分化的植物细胞可通过脱分化(dedifferentiation)和再分化(redifferentiation)两个过程再生组织、器官或植株。脱分化形成愈伤组织是植物细胞获得全能性的起始步骤, 因此也是组织培养中植株再生的关键步骤。本文主要从愈伤组织的细胞学特性以及愈伤组织形成的分子调控机制两个方面对近年来植物细胞脱分化的研究进展进行了综述。

关键词: 脱分化; 愈伤组织; 植物细胞全能性; 植株再生

高频植株再生体系是植物高效遗传转化系统的核心, 对现代分子育种技术及基因编辑技术(CRISPR-Cas9)在农作物育种中的应用具有重要意义。但目前由于对植物细胞全能性调控机理的认识不足, 大多数农作物缺乏高频再生体系, 这成为重要功能基因在农作物产量及品质改良中应用的瓶颈。在体外组织培养实践中, 植物细胞全能性的表达需要经历脱分化(dedifferentiation)和再分化(redifferentiation)两个过程(Ikeuchi等2016; Sugimoto等2011)。其中, 细胞脱分化也称去分化, 是指在离体条件下生长的细胞、组织或器官经过细胞分裂逐渐失去原来的结构和功能而恢复分生状态, 形成细胞团或愈伤组织(callus)的过程(Ikeuchi等2013; Fan等2012)。脱分化是植物细胞获得全能性的起始步骤, 因此也是植株再生的关键步骤。本文主要从细胞水平及分子调控水平两个方面对植物细胞脱分化的研究进展进行综述。

1 愈伤组织细胞学特性

在植物细胞脱分化过程中, 大多数情况下会形成愈伤组织。愈伤组织本是指植物在受伤之后于伤口表面形成的一团薄壁细胞。在组织培养中, 则指在人工培养基上由外植体长出来的增殖细胞团(Ikeuchi等2013)。传统的组织培养观点认为, 愈伤组织是一群完成脱分化的无序生长的薄壁细胞, 而现代细胞学和分子生物学研究表明, 不同的愈伤组织形成过程经历了不同的细胞学过程。从细胞学特性来区分, 愈伤组织主要包含两类: 类根愈伤组织、完全脱分化愈伤组织(Ikeuchi等2013; Iwase等2011; Sugimoto等2010; Atta等2009)。

1.1 类根愈伤组织细胞学特性

类根愈伤组织是指外植体在富含生长素的培养基上, 通过类似于侧根分生组织起始的途径, 形成的具有很多侧根分生组织特性的有序细胞团(Ikeuchi等2013, 2019; Sugimoto等2010)。在模式植物拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)中, 将根或下胚轴等作为外植体, 在富含生长素的愈伤组织诱导培养基(callus-inducing medium, CIM)上预培养, 细胞可脱分化形成愈伤组织, 而愈伤组织转至富含细胞分裂素的芽诱导培养基(shoot-inducing medium, SIM)上形成离体苗(图1-A和B) (Liu等2016; Che等2006)。以此为研究系统, Atta等(2009)发现, 拟南芥根和下胚轴在CIM培养下形成愈伤组织与侧根发生过程类似: 二者都起源于木质部对应的中柱鞘细胞, 发育模式类似, 形成的结构中根分生组织标志基因*QC25* (*QUIESCENT CENTER 25*)、*PLT1* (*PLETHORA 1*)、*RCH1* (*ROOT CLAVATA-HOMOLOG 1*)等都被激活(图1-C)。进一步研究发现, 由于拟南芥其他器官的维管束周围也存在类中柱鞘细胞, 其各种外植体, 包括地上部分的子叶和花等器官的愈伤发生过程都与侧根的起始程序类似, 形成的愈伤组织中根分生组织标志基因*WOX5* (*WUSCHEL-RELATED HOMEBOX 5*)、*SCR* (*SCARECROW*)、*SHR* (*SHORT ROOT*)的表达模式

收稿 2019-04-11 修定 2019-10-25

资助 国家转基因重大专项(2018ZX08009-14B)、山东省自然科学基金重大研究计划项目(ZR2018ZC0334)、NSFC-山东联合基金(U1906203)、国家自然科学基金(31770317和31970189)和国家转基因生物新品种培育重大专项(2016ZX08010002-009)。

* 通讯作者(http0528@163.com)。

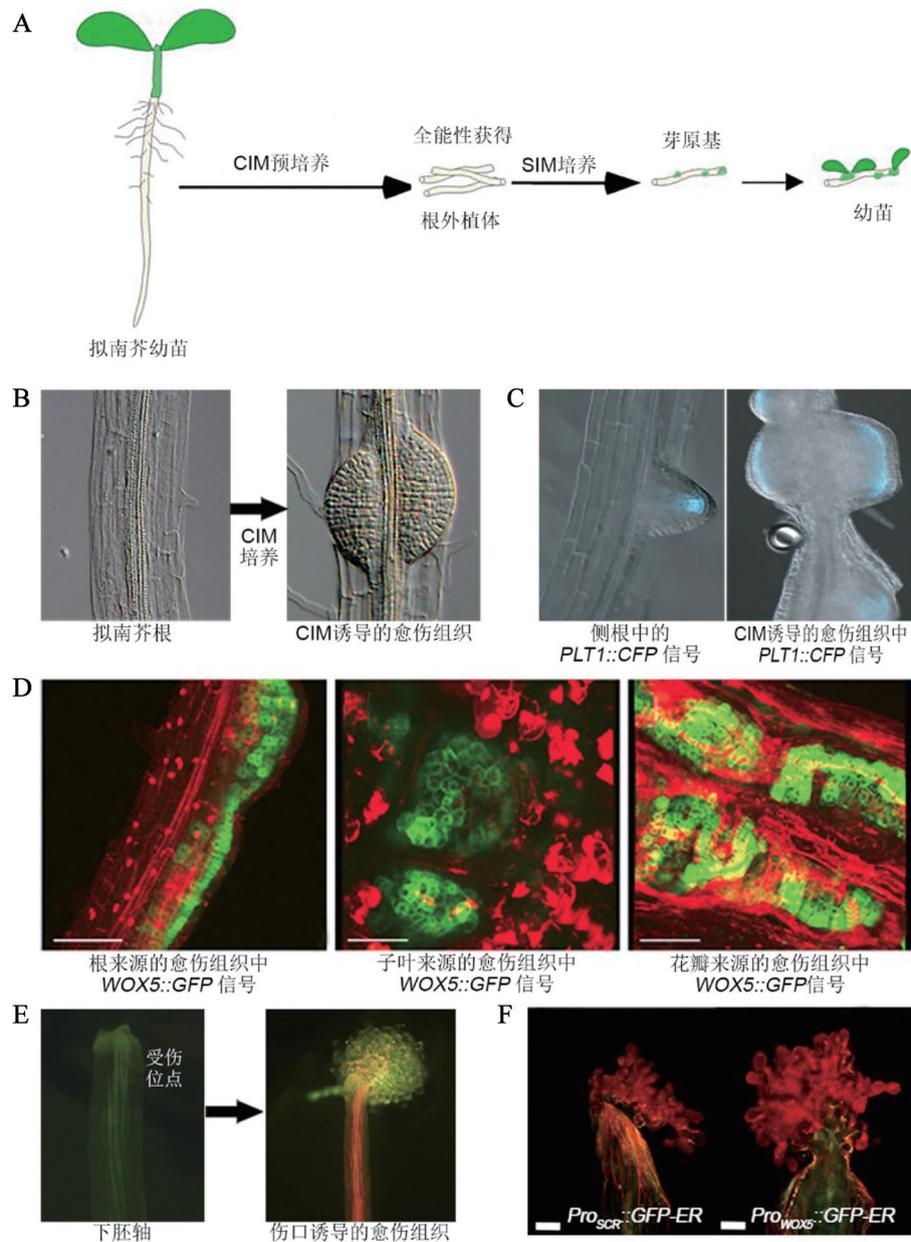


图1 CIM诱导愈伤组织与创伤诱导愈伤组织的细胞学特性

Fig.1 Cytological characteristics of CIM- and wound-induced calluses

A: 模式植物拟南芥的两步法植株再生培养体系; B: 拟南芥两步法培养体系中CIM诱导的愈伤组织; C: 根干细胞标志基因 $PLT1$ 在拟南芥侧根及CIM诱导愈伤组织中的表达; D: 根干细胞标志基因 $WOX5$ 在CIM诱导的拟南芥根、下胚轴、花瓣愈伤组织中的表达; E: 拟南芥下胚轴中创伤诱导的愈伤组织; F: 根干细胞标志基因 SCR 、 $WOX5$ 在创伤诱导愈伤组织中的表达。CIM: 愈伤组织诱导培养基; SIM: 芽诱导培养基; $PLT1$: *PLETHORA 1*; $WOX5$: *WUSCHEL-RELATED HOMEODOMAIN 5*; SCR : *SCARECROW*。根据Liu等(2016)、Sugimoto等(2010)、Atta等(2009)、Che等(2006)并略有修改。

与侧根中相似(图1-D) (Sugimoto等2011)。这些研究表明, 类根愈伤组织并不是一团处于完全脱分

化状态的无序增殖细胞, 而是有限脱分化形成的规则类根分生组织结构。

1.2 完全脱分化愈伤组织细胞学特性

完全脱分化愈伤组织是指不依赖外源生长素, 在外植体创伤部位或病原菌侵染部位形成的无序生长的薄壁细胞团(Ikeuchi等2013; Iwase等2011)。Iwase等(2011)研究发现, 拟南芥下胚轴或叶片在受伤的部位可形成无序增殖的细胞团, 起源于表皮细胞, 可再生新的器官或新的组织, 表明它们具有高度的多能性, 但其中检测不到根分生组织标志基因的表达, 故不具有根分生组织特性(图1-E和F), 因此可称其为完全脱分化愈伤组织。这类愈伤组织的外观、细胞学特性、基因表达特性与类根愈伤组织有明显不同(Ikeuchi等2013)。除此之外, 植物体上由于病原菌侵染而形成的瘤状结构多数由无序增殖的细胞构成, 也属于完全脱分化愈伤组织(Ikeuchi等2013)。

外源生长素对外植体中形成的愈伤组织的类型有重要的影响。研究发现, 将带叶柄的叶片在不含激素的Gamborg B5培养基上培养, 受伤部位不仅有不定根发生, 而且有愈伤组织形成, 这些愈伤组织中有 *WIND1* (*WOUND-INDUCED DEDIFFERENTIATION 1*) (完全脱分化愈伤组织的标志基因) 的表达, 而没有 *WOX5* (根干细胞标志基因) 的表达(Bustillo-Avenidaño等2018), 表明这些愈伤组织是完全脱分化愈伤组织。而如果将叶片直接在富含生长素的CIM上进行培养, 受伤部位会形成愈

伤组织, *WOX5*在其中高表达(Liu等2014), 表明这类愈伤组织是类根愈伤组织。

2 愈伤组织形成的分子调控机制

2.1 类根愈伤组织分子调控机制

由于生长素和细胞分裂素在组织培养中的广泛应用, 目前认为生长素诱导形成的类根愈伤组织代表着体细胞获得全能性这一典型的细胞命运转折过程, 这种细胞命运重编程对于随后再生出新器官或整个植株至关重要(Sugimoto等2010; Ikeuchi等2019)。类根愈伤组织相关缺陷突变体的研究为我们展示了一个初步的分子调控网络, 该网络包括以下基因或基因群。

2.1.1 生长素信号转导途径相关基因

生长素是诱导类根愈伤组织的关键外源因子, 因此, 生长素信号途径相关基因很可能参与类根愈伤组织形成。研究发现, 拟南芥生长素响应因子基因突变体 *arf7* (*auxin response factor 7*) *arf19* 的类根愈伤组织形成能力较野生型明显降低(Fan等2012), *arf10 arf16* 的类根愈伤组织的形成能力亦明显下降(Liu等2016)。生长素信号转导反馈抑制基因 *IAA14* (*INDOLE 3-ACETIC ACID INDUCIBLE 14*) 的功能获得突变体 *slr* 基本失去形成类根愈伤组织的能力(Shang等2016) (图2-A)。

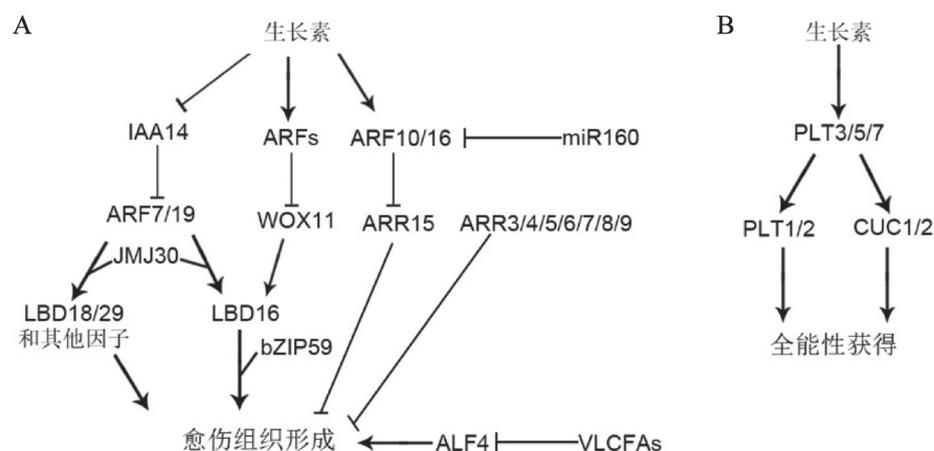


图2 类根愈伤组织形成的分子调控网络

Fig.2 Regulatory network of root meristem-like callus

IAA14: *INDOLE 3-ACETIC ACID INDUCIBLE 14*; *ARF*: *AUXIN RESPONSE FACTOR*; *miR160*: microRNA 160; *ARR15*: *ARABIDOPSIS RESPONSE REGULATOR 15*; *LBD16*: *LATERAL ORGAN BOUNDARIES DOMAIN 16*; *bZIP59*: basic-leucine zipper 59; *ALF4*: *ABERRANT LATERAL ROOT FORMATION 4*; *VLCFA*: very-long-chain fatty acids; *PLT1*: *PLETHORA 1*; *CUC1*: *CUP SHAPED COTYLEDON 1*。

2.1.2 侧根起始相关转录因子基因及根干细胞维持与分化相关基因

类根愈伤组织发生是中柱鞘细胞按照与侧根起始类似的程序,形成类根分生组织结构的过程(Sugimoto等2010),因此调控侧根起始以及根干细胞维持与分化的相关因子也可能在类根愈伤组织起始中扮演重要角色。拟南芥中的LBD16 (LATERAL ORGAN BOUNDARIES DOMAIN 16)、LBD17、LBD18和LBD29被认为是类根愈伤组织形成的关键调控子,可能执行类似于动物多能性干细胞诱导转录因子的功能(Fan等2012)。它们在CIM上受到快速的诱导表达,促进类根愈伤组织形成(Fan等2012; Xu等2018a)。生长素能增强拟南芥bZIP家族成员AtbZIP59 (*Arabidopsis* basic region/leucine zipper motif 59)蛋白的稳定性,并加强其与LBD蛋白的互作,AtbZIP59-LBD16复合体通过直接调控下游靶基因FAD-BD (*FAD-binding berberine*)的表达促进类根愈伤组织的形成(Xu等2018b)。在生长素诱导条件下对拟南芥LBD29的靶基因进行基因组分析发现,其靶基因参与转录调控、甲基化、活性氧(reactive oxygen species, ROS)代谢、细胞壁修饰、类脂物代谢和光响应等过程(Xu等2018a)。在类根愈伤组织发生及侧根起始中, LBDs作用于ARF7及ARF19的下游(Fan等2012; Lee等2009; Okushima等2007)。另外,研究还发现,侧根形成缺陷突变体*alf4* (*aberrant lateral root formation 4*)在CIM上不能形成类根愈伤组织(Sugimoto等2010) (图2-A)。根分生组织维持重要基因PLT3 (*PLETHORA 3*)、PLT5和PLT7通过促进PLT1、PLT2以及CUC1 (*CUP SHAPED COTYLEDON 1*)、CUC2的表达,促进了类根愈伤组织细胞全能性的获得(Ikeuchi等2019; Kareem等2015) (图2-B)。

2.1.3 WOX家族基因

WOX5在根尖分生组织的静止中心表达,维持根尖分生组织的稳定(Stahl等2009; Kamiya等2003),同时其也在类根愈伤组织表皮下的一层或几层细胞中表达(Sugimoto等2010)。WOX11和WOX12的功能冗余,通过激活WOX5和WOX7的表达,调控拟南芥叶片外植体不定根的形成,同时二者也促进类根愈伤组织的发生(Xu 2018; Hu和Xu

2016; Liu等2014)。WOX11通过激活类根愈伤组织中LBD16的表达,促进类根愈伤组织细胞全能性的获得(Liu等2018) (图2-A)。

2.1.4 超长链不饱和脂肪酸合成相关基因

超长链不饱和脂肪酸或其衍生物作为信号分子可抑制类根愈伤组织形成,其合成相关基因突变体*kcs1*则表现出类根愈伤组织形成增多的表型(Shang等2016)。*kcs1* (*3-ketoacyl-coa synthase 1*)突变可使外植体绕过*slr*突变的抑制,从而形成类根愈伤组织,表明超长链不饱和脂肪酸调控类根愈伤组织形成的途径独立于IAA14介导的生长素信号转导途径(Shang等2016)。研究发现,超长链不饱和脂肪酸通过直接抑制ALF4 (*ABERRANT LATERAL ROOT FORMATION 4*)的表达来抑制类根愈伤组织形成(Shang等2016) (图2-A)。

2.1.5 表观遗传调控因子基因

miR160 (microRNA 160)可通过剪切ARF10、ARF16、ARF17抑制其表达(Liu等2007; Wang等2005)。研究发现,miR160通过抑制ARF10表达,激活ARR15 (*ARABIDOPSIS RESPONSE REGULATOR 15*)的转录,最终抑制类根愈伤组织起始(Liu等2016)。PRC2 (polycomb repressive complex 2)介导的组氨酸H3K27三甲基化对叶片中类根愈伤组织的形成至关重要(He等2012)。组蛋白去甲基化酶JMJ30 (*JUMONJI C DOMAIN-CONTAINING PROTEIN 30*)与ARF7协同作用,激活LBD16和LBD29的表达,促进叶片中类根愈伤组织形成(Lee等2018) (图2-A)。

2.1.6 细胞分裂素信号转导相关基因

A类细胞分裂素响应子单突变体*arr7*以及多突变体*arr3/4/5/6/7/8/9*的类根愈伤组织形成能力明显增强(Buechel等2010)。过表达ARR15类根愈伤组织形成能力减弱,而*arr15*类根愈伤组织形成能力明显增强(Liu等2016; Buechel等2010) (图2-A),表明A类细胞分裂素响应子抑制类根愈伤组织形成。

需要注意的是,不同的物种,尤其是双子叶植物和单子叶植物,其类根愈伤组织形成的调控机制可能存在较大的差异(Guo等2018; Hu等2017)。研究发现,在双子叶植物拟南芥中,沿着主根的侧根发生区域诱导形成的类根愈伤组织受AtIAA14和

WOX11两条途径的调控, *Atiaa14*功能获得突变体在此区域仍旧能够形成部分类根愈伤组织, 而在单子叶植物水稻(*Oryza sativa*)中, 侧根发生区域诱导形成的类根愈伤组织仅受*OsIAA1*途径的调控, *Osaia11*功能获得突变体在此区域无法形成愈伤组织(Guo等2018)。

2.2 完全脱分化愈伤组织分子调控机制

有关创伤诱导的完全脱分化愈伤组织形成的分子调控机制, 目前的研究相对简单, 发现AP2/ERF转录因子基因*WIND1*和其同源基因*WIND2*、*WIND3*、*WIND4*是创伤响应通路中的中心调控因子(Iwase等2011)。*WIND1*在创伤部位被快速诱导表达, 促进细胞去分化, 随后进行细胞增殖产生多能性的愈伤组织(Iwase等2011)。*WIND1*通过B类细胞分裂素响应子ARR1和ARR12依赖性的信号通路促进细胞的脱分化(Iwase等2011)。另外, 研究发现*WIND1*通过激活并直接促进*ESR1* (*ENHANCER OF SHOOT REGENERATION 1*)的转录促进愈伤组织形成和离体苗再生(Iwase等2017)。

3 植物细胞脱分化研究面临的问题

在组织培养实践中, 体细胞获得全能性多数情况下属于生长素及细胞分裂素诱导形成的类根愈伤组织这一过程。在现代分子生物学研究的推动下, 针对类根愈伤组织, 多个调控其形成的基因得到鉴定, 初步的分子调控网络也已经形成, 但类根愈伤组织的分子调控机理研究还面临一些重要科学问题: 首先, 目前人们对类根愈伤组织发生的细胞学过程还缺乏清晰的认识。基于侧根与类根愈伤组织中基因表达相似性, 人们推测类根愈伤组织的发生过程与侧根起始过程类似。侧根的起始及发育过程包括4个阶段, 从根分生组织区到成熟区依次为: 启动阶段(priming, 以生长素响应最大化为标志)、建成细胞特化阶段(founder cell specification, 以细胞核定向移动为标志)、侧根起始阶段(LR initiation, 以建成细胞不对称分裂为标志)、侧根出现阶段(LR emergence, 以侧根突破表皮为标志)。然而, 类根愈伤组织发生的细胞学过程是否与上述侧根起始过程完全一致, 目前并不清楚。其次, 目前鉴定到的调控因子都是类根愈

伤组织形成的一些必要条件, 而对启动类根愈伤组织形成的充分和必要条件缺乏全面的认识。即脱分化的起始需要一把“钥匙”开启, 目前人们只了解这把“钥匙”的部分组成片段, 而缺乏对这把“钥匙”全貌的认识。最后, 不同物种, 甚至相同物种的不同生态型都具有不同的再生能力, 探究拟南芥脱分化关键调控因子在重要农作物中的同源基因的功能, 并将其应用于指导农作物高频再生体系建立, 可对农作物重要功能基因在产量及品质改良中进行应用产生巨大的促进作用。

参考文献(References)

- Atta R, Laurens L, Boucheron-Dubuisson E, et al (2009). Pluripotency of *Arabidopsis* xylem pericycle underlies shoot regeneration from root and hypocotyl explants grown *in vitro*. *Plant J*, 57 (4): 626–644
- Buechel S, Leibfried A, To JPC, et al (2010). Role of A-type *ARABIDOPSIS RESPONSE REGULATORS* in meristem maintenance and regeneration. *Eur J Cell Biol*, 89 (2–3): 279–284
- Bustillo-Avendaño E, Ibáñez S, Sanz O, et al (2018). Regulation of hormonal control, cell reprogramming, and patterning during de novo root organogenesis. *Plant Physiol*, 176 (2): 1709–1727
- Che P, Lall S, Nettleton D, et al (2006). Gene expression programs during shoot, root, and callus development in *Arabidopsis* tissue culture. *Plant Physiol*, 141 (2): 620–637
- Fan MZ, Xu CY, Xu K, et al (2012). LATERAL ORGAN BOUNDARIES DOMAIN transcription factors direct callus formation in *Arabidopsis* regeneration. *Cell Res*, 22 (7): 1169–1180
- Goh T, Joi S, Mimura T, et al (2012). The establishment of asymmetry in *Arabidopsis* lateral root founder cells is regulated by LBD16/ASL18 and related LBD/ASL proteins. *Development*, 139 (5): 883–893
- Guo F, Zhang H, Liu W, et al (2018). Callus initiation from root explants employs different strategies in rice and *Arabidopsis*. *Plant Cell Physiol*, 59 (9): 1782–1789
- He CS, Chen XF, Huang H, et al (2012). Reprogramming of H3K27me3 is critical for acquisition of pluripotency from cultured *Arabidopsis* tissues. *PLoS Genet*, 8 (8): e1002911
- Hu B, Zhang GF, Liu W, et al (2017). Divergent regeneration-competent cells adopt a common mechanism for callus initiation in angiosperms. *Regeneration*, 4 (3): 132–139
- Hu X, Xu L (2016). Transcription factors WOX11/12 directly

- activate *WOX5/7* to promote root primordia initiation and organogenesis. *Plant Physiol*, 172 (4): 2363–2373
- Ikeuchi M, Favero DS, Sakamoto Y, et al (2019). Molecular mechanisms of plant regeneration. *Annu Rev Plant Biol*, 70: 377–406
- Ikeuchi M, Ogawa Y, Iwase A, et al (2016). Plant regeneration: cellular origins and molecular mechanisms. *Development*, 143 (9): 1442–1451
- Ikeuchi M, Sugimoto K, Iwase A (2013). Plant callus: mechanisms of induction and repression. *Plant Cell*, 25 (9): 3159–3173
- Iwase A, Harashima H, Ikeuchi M, et al (2017). WIND1 promotes shoot regeneration through transcriptional activation of *ENHANCER OF SHOOT REGENERATION1* in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 29 (1): 54–69
- Iwase A, Mitsuda N, Koyama T, et al (2011). The AP2/ERF transcription factor WIND1 controls cell dedifferentiation in *Arabidopsis*. *Curr Biol*, 21 (6): 508–514
- Kamiya N, Nagasaki H, Morikami A, et al (2003). Isolation and characterization of a rice *WUSCHEL*-type homeobox gene that is specifically expressed in the central cells of a quiescent center in the root apical meristem. *Plant J*, 35 (4): 429–441
- Kareem A, Durgaprasad K, Sugimoto K, et al (2015). *PLETHORA* genes control regeneration by a two-step mechanism. *Curr Biol*, 25 (8): 1017–1030
- Lavenus J, Goh T, Roberts I, et al (2013). Lateral root development in *Arabidopsis*: fifty shades of auxin. *Trends Plant Sci*, 18 (8): 455–463
- Lee HW, Kim NY, Lee DJ, et al (2009). *LBD18/ASL20* regulates lateral root formation in combination with *LBD16/ASL18* downstream of *ARF7* and *ARF19* in *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, 151 (3): 1377–1389
- Lee K, Park OS, Seo PJ (2018). JMJ30-mediated demethylation of H3K9me3 drives tissue identity changes to promote callus formation in *Arabidopsis*. *Plant J*, 95 (6): 961–975
- Liu J, Hu XM, Qin P, et al (2018). The *WOX11-LBD16* pathway promotes pluripotency acquisition in callus cells during de novo shoot regeneration in tissue culture. *Plant Cell Physiol*, 59 (4): 734–743
- Liu JC, Sheng LH, Xu YQ, et al (2014). *WOX11* and *12* are involved in the first-step cell fate transition during de novo root organogenesis in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 26 (3): 1081–1093
- Liu PP, Montgomery TA, Fahlgren N, et al (2007). Repression of *AUXIN RESPONSE FACTOR10* by microRNA160 is critical for seed germination and post-germination stages. *Plant J*, 52 (1): 133–146
- Liu ZH, Li J, Wang L, et al (2016). Repression of callus initiation by the miRNA-directed interaction of auxin–cytokinin in *Arabidopsis thaliana*. *Plant J*, 87 (4): 391–402
- Okushima Y, Fukaki H, Onoda M, et al (2007). ARF7 and ARF19 regulate lateral root formation via direct activation of *LBD/ASL* genes in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 19 (1): 118–130
- Shang BS, Xu CY, Zhang XX, et al (2016). Very-long-chain fatty acids restrict regeneration capacity by confining pericycle competence for callus formation in *Arabidopsis*. *Proc Natl Acad Sci USA*, 113 (18): 5101–5106
- Stahl Y, Wink RH, Ingram GC, et al (2009). A signaling module controlling the stem cell niche in *Arabidopsis* root meristems. *Curr Biol*, 19 (11): 909–914
- Sugimoto K, Gordon SP, Meyerowitz EM (2011). Regeneration in plants and animals: dedifferentiation, transdifferentiation, or just differentiation? *Trends Cell Biol*, 21 (4): 212–218
- Sugimoto K, Jiao YL, Meyerowitz EM (2010). *Arabidopsis* regeneration from multiple tissues occurs via a root development pathway. *Dev Cell*, 18 (3): 463–471
- Vanneste S, De Rybel B, Beemster GTS, et al (2005). Cell cycle progression in the pericycle is not sufficient for SOLITARY ROOT/IAA14-mediated lateral root initiation in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell*, 17 (11): 3035–3050
- Wang JW, Wang LJ, Mao YB, et al (2005). Control of root cap formation by microRNA-targeted auxin response factors in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 17 (8): 2204–2216
- Xu CY, Cao HF, Xu EJ, et al (2018a). Genome-wide identification of *Arabidopsis* LBD29 target genes reveals the molecular events behind auxin-induced cell reprogramming during callus formation. *Plant Cell Physiol*, 59 (4): 749–760
- Xu CY, Cao HF, Zhang QQ, et al (2018b). Control of auxin-induced callus formation by bZIP59–LBD complex in *Arabidopsis* regeneration. *Nat Plants*, 4 (2): 108–115
- Xu L (2018). *De novo* root regeneration from leaf explants: wounding, auxin, and cell fate transition. *Curr Opin Plant Biol*, 41: 39–45

Research progress of molecular mechanisms underlying plant somatic cell dedifferentiation

LIU Na, DAI Xuehuan, XIANG Fengning, LIU Zhenhua*

The Key Laboratory of Plant Development and Environmental Adaptation Biology, Ministry of Education, College of Life Sciences, Shandong University, Qingdao, Shandong 266237, China

Abstract: Plant cell can be induced to regenerate tissue, organ and whole plants through dedifferentiation and redifferentiation in tissue culture systems based on the totipotency of plant cells. The regeneration of whole plants from single cells typically begins with the formation of calluses. In this review, we focus on recent advances about the cell characteristics of different types of callus and the regulatory mechanisms underlying plant cell dedifferentiation.

Key words: dedifferentiation; callus; plant cell totipotency; plant regeneration

Received 2019-04-11 Accepted 2019-10-25

This work was supported by the National Transgenic Project of China (2018ZX08009-14B), Major Program of Shandong Province Nature Science Foundation (ZR2018ZC0334), Joint Funds of NSFC-Shandong (U1906203), the National Natural Science Foundation of China (31770317 and 31970189), and the National Transgenic Major Project of China (2016ZX08010002-009).

*Corresponding author (http0528@163.com).