

植物器官从头发生的细胞发育谱系研究进展

孙振美, 张倩茹, 张倩倩, 侯思佳, 鄢荣领, 郭允倩*

北京林业大学生物科学与技术学院, 计算生物学中心, 北京100083

摘要: 强大的再生能力是植物在复杂环境下生存的重要手段。植物再生主要分为组织修复(tissue repair)、器官从头发生(*de novo organogenesis*)以及体细胞胚发生(somatic embryogenesis)三种方式, 其中, 器官从头发生是指离体或受伤的植物器官上再生出不定根或不定芽的过程, 植物扦插生根与组织培养即是通过器官从头发生途径实现的。植物器官从头发生可以分为直接型器官从头发生和间接型器官从头发生, 在间接型器官从头发生过程中, 愈伤组织的诱导是关键起始步骤。就细胞发育谱系与组织形态建成方面而言, 植物器官从头发生主要可分为细胞分裂、干细胞龛(SCN)形成和器官建成三个阶段。植物器官再生机制研究有助于更好地开发物种潜能, 总结不定根与不定芽再生的细胞形态学变化规律可以为进一步探索器官从头发生机制提供参考。

关键词: 器官从头发生; 组织形态学; 愈伤组织; 干细胞龛

1 植物再生

1.1 植物再生现象

植物遭遇伤害或环境胁迫时, 其自身移动受限导致部分植物死亡, 但是植物拥有强大的自我再生能力去适应环境。植物再生即植物通过修复损伤的组织或者产生新的器官以保持自身持续遗传和进化。植物再生主要分为3类: 组织修复、体细胞胚发生以及器官从头发生。在自然界中, 植物将受伤部位修复为与原来生长状态一样的行为叫做组织修复; 体细胞胚发生是在激素或胁迫条件下, 植物的体细胞或原生质体转化为胚性细胞进而发育为体细胞胚的过程(Zhu等1997); 器官从头发生是指植物离体或受伤的器官上再生不定根或不定芽的过程。三种再生方式都是植物为适应自然环境采取的手段, 植物利用多样的再生途径面对不同程度的胁迫条件, 而器官从头发生途径在人工条件下植物再生研究与植物的实际生产中都发挥重要作用(姜福星等2018; Swanberg和Dai 2008), 所以植物器官从头发生途径是植物再生研究的重要方面。

自Steward等(1958)利用胡萝卜(*Daucus carota* var. *sativus*)的韧皮部细胞诱导出完整植株证明植物细胞的全能性以来, 对于组织培养与植株再生的研究也在不断完善。植物再生过程中发生一系列基因表达、转录因子以及组织形态与细胞结构的改变, 其中, 植物的组织形态与细胞结构改变是再

生过程中最直观、最清晰的体现, 因此, 植物的组织形态学和细胞学变化是植物再生研究的基础, 是更好地探索植物再生机制的起点和突破点。本文将主要介绍植物器官从头发生的组织形态变化。

1.2 植物的器官从头发生

植物器官从头发生现象随处可见, 扦插生根即利用植物器官从头发生的原理。根据发育过程的差异, 器官从头发生分为直接型器官发生途径和间接型器官发生途径, 二者的主要区别在于是否有非胚性愈伤组织的形成: 直接型器官发生途径无愈伤组织形成, 根创始细胞直接发育为根原基, 进而发育为不定根或侧根(孙贝贝等2016), 根原基在该途径中起重要作用; 而间接型器官发生途径过程中发挥根原基作用的是非胚性愈伤组织。间接型器官发生途径在植物组织培养中较为常用, 所以愈伤组织的形成是植物组织培养的基础, 是植物再生过程的重要事件。

2 愈伤组织

2.1 愈伤组织的分类

愈伤组织是植物伤口处经过激素诱导形成的组织, 分为胚性愈伤组织和非胚性愈伤组织。胚性

收稿 2019-09-25 修定 2020-04-18

资助 国家自然科学基金(31370669)和林木遗传育种国家重点实验室(东北林业大学)开放基金(K2013104)。

* 通讯作者(guoyunqian@bjfu.edu.cn)。

愈伤组织的形成是间接型体细胞胚发生途径的基础,而非胚性愈伤组织的形成是间接型器官发生途径的重要阶段。两者在形态结构和细胞特征上有明显的区别:胚性愈伤组织呈结节状,表面光滑,胚性细胞一般为等直径的小细胞,这些细胞的细胞核和核仁体积增大,细胞质致密,空泡小,细胞壁厚,代谢活性较高;相反地,非胚性愈伤组织呈海绵状,非胚性细胞的空泡大且细胞之间较松散(Jalil等2008)。非胚性愈伤组织(下文中统称为愈伤组织)的形成是植物器官从头发生过程的关键阶段,它与根原基在某种程度上具有非常大的同源性。

2.2 非胚性愈伤组织

长期以来,愈伤组织的诱导过程被认为是已分化细胞去分化获得多能性的过程(郭丽娟等1984),而Fehér (2019)表示,去分化过程不能作为一种细胞状态存在,且去分化后的细胞由于发育谱系的限制不具备全部基因的表达模式,故严格意义上来说,愈伤组织的形成并不是去分化过程。近年来,关于愈伤组织细胞学属性类似于根原基细胞的研究逐渐深入,有研究表明拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)的子叶与花瓣愈伤组织的形成是通过根系发育途径的激活完成的(Sugimoto等2010)。组织细胞学切片观察到水稻(*Oryza sativa*)根的横切片中愈伤组织和侧根起始的部位都集中在韧皮部中柱鞘细胞(再生潜能细胞)周围,且生长状态极为

相似,与周围细胞有明显区别,具有细胞密集、细胞核增大、染色加深等特征(图1)(Hu等2017; Zeng等2016);转录组对比分析也发现,愈伤组织的转录组与根尖分生组织中的干细胞龕(stem cell niche, SCN)区域的转录组有相似之处(Sugimoto等2010),说明二者的某些基因表达具有相似性。综上所述,愈伤组织很有可能是根原基细胞不断分裂形成的一团根原基细胞簇,具备根原基属性,再生潜能大,能够发育成植物的不定根与不定芽。

2.3 非胚性愈伤组织的再生

愈伤组织的再生主要分为三步:起始、增殖、释放。起始即再生潜能细胞转变为根创始细胞,拟南芥再生潜能细胞通常包括原形成层(pro-cambium)和附近的维管薄壁细胞(vascular parenchyma cell)(Welander等2014),再生潜能细胞接收到来自愈伤组织诱导培养基(callus-inducing medium CIM)的生长素通量信号后,启动分裂,形成根创始细胞(Yu等2017)。再生潜能细胞转化为根创始细胞过程中WOX11/12 (*WUSCHEL-related Homeobox gene11/12*)基因高度表达(Hu等2017; Liu等2014),该基因在愈伤组织与根原基的形成过程中发挥了重要作用。也有研究表明,拟南芥根和下胚轴外植体的愈伤组织起源于木质部的中柱鞘细胞或中柱鞘类似细胞(Atta等2009),这说明同一植物不同器官再生的起点有所差异(表1);而水稻根的再生

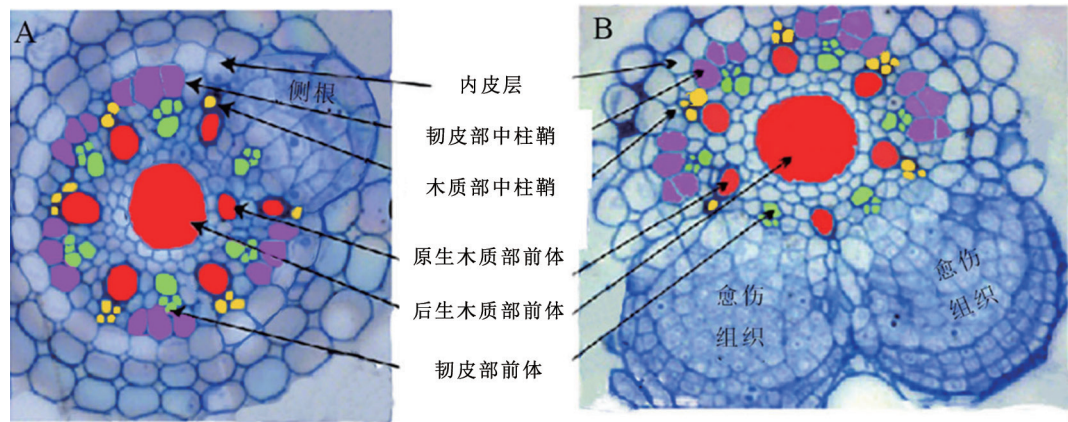


图1 水稻根部的侧根与愈伤组织
Fig.1 The lateral roots and calli of rice root
根据Zeng等(2016)和Hu等(2017)改画。

表1 单子叶植物与双子叶植物不同器官再生潜能细胞的区别

Table 1 Differences of regenerative potential cells in different organs of monocotyledonous plants and dicotyledonous plants		
种类	器官	部位
单子叶植物	叶片	维管束鞘和未分化的维管细胞
	根	韧皮部中柱鞘细胞
双子叶植物	叶片	原形成层和维管薄壁细胞
	根	木质部中柱鞘细胞

潜能细胞为韧皮部中柱鞘细胞(Hu等2017; Yu等2010), 说明不同物种的相同器官的再生潜能细胞也不尽相同。虽然单子叶植物与双子叶植物不同器官的再生潜能细胞有些微区别(表1), 但是水稻中原形成层和中柱鞘细胞都由原形成层前体(pre-procambium)发育而来, 总体上我们认为, 再生潜能细胞即原形成层以及周围薄壁细胞。

增殖阶段是指根创始细胞在外源生长素的诱导下继续分裂。将胡杨(*Populus euphratica*)叶片

培养于愈伤组织诱导培养基中, 取不同阶段叶片进行切片观察, 利用甲苯胺蓝对胡杨叶片进行染色。该阶段初期, 我们观察到维管束鞘周围出现部分形状不规则的分生细胞团, 细胞分裂明显, 部分细胞的细胞核增大, 说明细胞开始增殖(图2-A)。同时, 水稻根部韧皮部中柱鞘也出现类似现象(图1-B), 该阶段为愈伤组织增殖初期。胡杨叶片诱导愈伤组织产生的后期过程中, 培养基中的叶片加厚, 显微观察发现胡杨叶片的细胞数量迅速增多, 并在其中分布有形状不规则且分裂活跃的细胞团(图2-B), 这些细胞团可能发育为后期的愈伤组织。

释放阶段出现细胞团持续增殖并转移到植物边缘的现象。由于细胞团分裂旺盛, 其继续分裂导致叶片表皮破裂(图2-C), 进而形成肉眼可见的愈伤组织。再生潜能细胞是植物再生的起始点, 其分化为根创始细胞后, 生长素促进根创始细胞分裂为根原基/根属性的愈伤组织, 进而通过器官发生途径在体外诱导生根或者生芽。

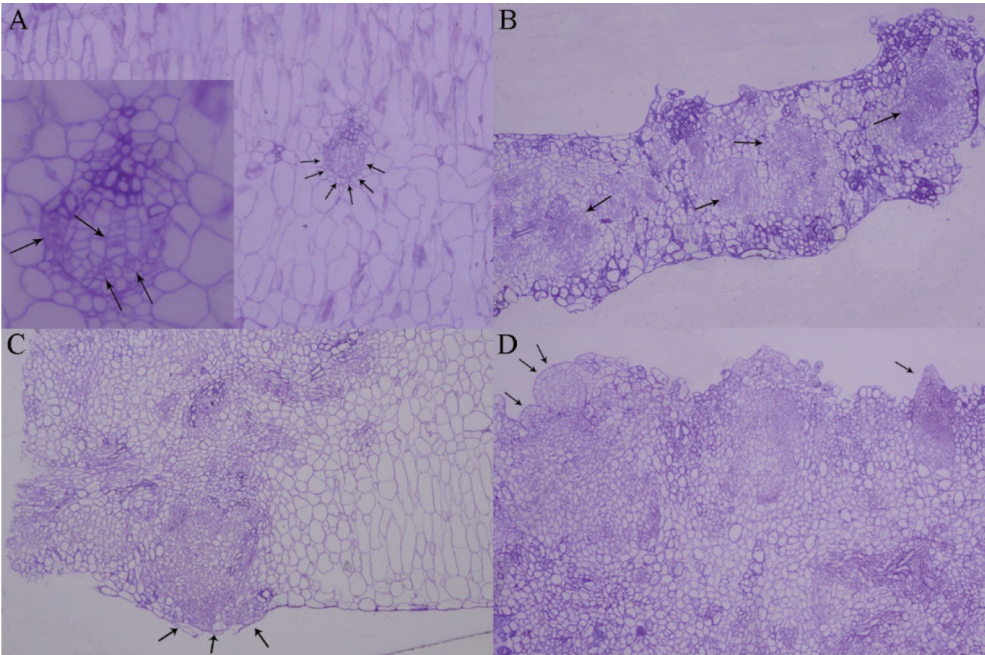


图2 胡杨叶片愈伤组织与初生芽
Fig.2 Callui and primary shoots of *P. euphratica*

A: 愈伤组织增殖阶段时期, 叶片维管束鞘细胞作为根创始细胞起始再生, 黑色箭头指示起始细胞分裂的位置; B: 黑色箭头指示的位置细胞团代谢活动比较强烈; C: 黑色箭头所示位置愈伤组织细胞持续分裂, 突破表皮细胞; D: 初生芽一般分布在植物表面的愈伤组织周围, 黑色箭头位置为芽的初始形态。

3 器官从头发生

器官从头发生是指植物离体或受伤的器官上再生不定根或不定芽的过程, 根据再生器官的不同, 分为根的从头发生途径(*de novo* root organogenesis)和芽的从头发生途径(*de novo* shoot organogenesis), 其本质是干细胞的命运转变。植物的三个主要干细胞系统是根尖分生组织、茎尖分生组织和形成层分生组织(ten Hove等2015), 干细胞的全(多)能性是植物再生的基础。

3.1 根从头发生过程

根指植物在地下的部分, 主要功能为固持植物体、吸收水分和溶于水中的矿物质、将水与矿物质输导到茎以及储藏养分。根的从头发生是指受伤或者离体的器官再生不定根的过程(Xu和Huang 2014), 主要可以分为3个阶段: 细胞分裂阶段、SCN显现阶段和根尖建成阶段。植物伤口处的中柱鞘细胞是根再生的起点。受某些调控机制的影响, 部分中柱鞘细胞通过极性不对称分裂进一步发育为根创始细胞, 1个或者1对根创始细胞通过垂周分裂形成10个细胞内的单层细胞原基(邢国芳等2015), 后者逐渐进入平周分裂, 形成愈伤组

织细胞团或者圆顶状的根原基(孙贝贝等2016)。Hu等(2017)利用原位杂交技术观察到水稻叶片和根的横切片中愈伤组织形区域*OsWOX5* (*WUSCHEL-related Homeobox gene 5*)高表达, 故*WOX5*可看作愈伤组织/根原基形成的标志。

细胞分裂阶段结束后, 细胞分化随之进行。根SCN是分化为根尖分生组织的多能细胞团, 产生于愈伤组织或者根原基中, 由静止中心(quescent center, QC)细胞和周围干细胞组成(图3-A) (Scheres 2007)。该阶段, *WOX5*由在根原基中均匀表达转为在QC细胞中特异性表达, 指导根尖的建成(Sarkar等2007)。SCN的形成是植物根再生的关键阶段, 在根的发生过程中起着不可替代的作用: 一方面, SCN能自我更新, 维持细胞的干性; 另一方面, 它们也能分化成其他的组织和器官(Greb和Lohmann 2016)。

表皮初始细胞、内胚层-皮层初始细胞、维管初始细胞、侧根冠初始细胞和小柱初始细胞构成周围初始细胞, 围绕在QC细胞周围, 共同发育成根。*WOX5*基因激活下游相关基因启动根的建成, 表皮初始细胞向外发育成根的表皮; 内胚层-皮层

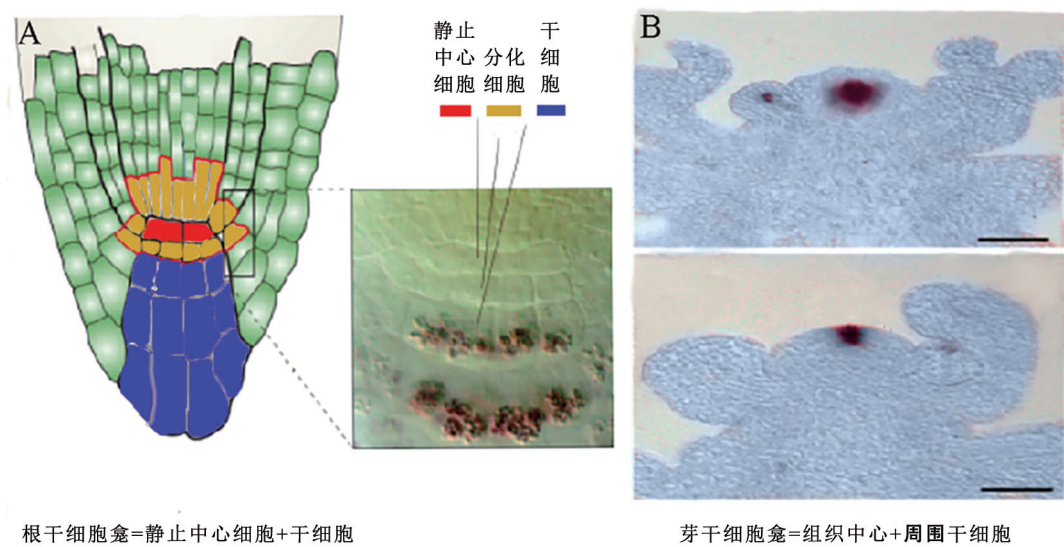


图3 根尖分生组织与茎尖分生组织的SCN
Fig.3 SCN of root apical meristem and shoot apical meristem
根据Scheres (2007)与Schuster等(2014)改画。

初始细胞发育为根中部的内胚层和皮层; 维管初始细胞发育为原形成层前体, 进而形成中柱鞘和原形成层, 中柱鞘继续分化为韧皮部中柱鞘和木质部中柱鞘, 原形成层则主要发育为木质部与韧皮部前体, 进而形成导管、筛管以及伴胞(表2) (Zeng等2016), 至此, 根尖的形态建成基本完成。其中, 水稻的内皮层和韧皮部中柱鞘可能发育成侧根或者愈伤组织。

3.2 芽从头发生过程

芽是植物生长之初发育成茎、叶、花的结构, 构成芽的五种结构分别是芽轴、顶端分生组织、芽原基、叶原基、幼叶。芽发育为植物地上部分进行光合作用, 以供给自身营养物质。芽形成过程中需要经历一个根系发育过程, 所以类比根从头发生途径, 间接型芽从头发生也主要分为3个阶段: 细胞分裂阶段、SCN显现阶段和幼叶建成阶段。首先, 将植物体培养于CIM, 诱导愈伤组织形成过程中, 原形成层以及周围细胞首先进入细胞分裂阶段, 形成分生细胞团(图2-A和B)。随着培养时间的增加, 大量的细胞分裂导致正常的细胞组织有序形态受到严重破坏(White 1939)。

将愈伤组织转移到芽诱导培养基(shoot induction medium, SIM)中, 这一过程涉及细胞由根属性到芽属性的转变。芽发育阶段初期, 细胞分裂阶段形成的愈伤组织细胞团出现在边缘位置, 中心部位为茎生长点, 外周分化出排列整齐的一类表皮细胞(图2-D)。芽发育阶段后期, 茎尖分生组织出现新的维管组织。维管组织对芽的发育至关重要,

它在植物体生长发育过程中起着运输养分和水分的作用, 在叶片和叶鞘中分布广泛(李梦阳等2017)。此时茎尖分生组织发育已经趋向于成熟, 成熟的茎尖分生组织主要分为三大部分: 中心区域(central zone)、组织中心(organizing center, OC)和肋状分生组织(rib meristem)。中心区域位于茎尖分生组织最顶层的三层细胞, 下方毗邻区域为组织中心。Schuster等(2014)利用原位杂交技术证明组织中心区域有强烈的*WUS* (*WUSCHEL*)基因表达(图3-B)。有研究指出*WUS*的表达是不定芽形成的显著性标记(Greb和Lohmann 2016), 故组织中心可能是茎尖分生组织的SCN。SCN与茎尖分生组织形成过程中, 细胞中微丝骨架的组织发挥了非常重要的作用。微丝解聚有助于SCN与茎尖分生组织形成, 利用药物(phalloidin)抑制微丝解聚会减少不定芽产生或导致畸形不定芽形成, 且被药物抑制的愈伤组织区域无*WUS*的表达(Tang等2017), 这表明植物再生过程组织结构的改变与基因息息相关。*WUS*主要有两个作用: 其一, 转运到中心区域诱导干细胞分化为芽, 目前其转运机制尚不明确(Daum等2014; Mayer等1998); 其二, *WUS*激活*CLV3* (*CLAVATA3*)-*CLV1/2* (*CLAVATA1/2*)信号通路(图3-B), 抑制*WUS*的表达(Schuster等2014), 保持细胞全(多)能性以维持茎尖分生组织的活性(Bleckmann等2010; Guo等2010)。芽SCN的形成对于芽的发生至关重要, 它不仅能调控芽的发育, 而且能够维持茎尖分生组织细胞的多能性, 使得植物拥有持续对抗逆境的能力。

表2 水稻根尖与幼叶的形态建成
Table 2 Morphogenesis of rice root tips and leaves

根		叶
起始细胞	QC细胞	叶缘细胞
SCN组分	表皮初始细胞、皮层-内皮层初始细胞、原形成层前体、侧根冠初始细胞、柱初始细胞、QC细胞	表皮初始细胞、叶肉-维管束鞘初始细胞、叶缘细胞
三层初始细胞(L1~3)	表皮初始细胞(L1) 皮层-内皮层初始细胞(L2) 原形成层前体(L3)	表皮初始细胞(L1) 叶肉前体(L2) 原形成层前体(L3)
L1发育方向	表皮	表皮
L2发育方向	皮层、内皮层	外鞘的远轴和近轴细胞
L3发育方向	中柱鞘、木质部前体、韧皮部前体	外鞘的两侧细胞、内鞘、木质部前体、韧皮部前体

茎尖分生组织分裂导致芽轴不断伸长,同时,叶原基和新的芽原基也不断建立。茎尖分生组织的周围环绕着叶原基,在叶原基的叶尖部分存在单个特定的叶片边缘细胞,即叶缘细胞,单子叶植物的叶缘细胞从茎尖分生组织招募起始发育的细胞层(Shimizu等2009)。Zeng等(2016)推测叶缘细胞及其周围细胞为叶发育过程的SCN。叶缘细胞经过诱导形成表皮初始细胞(layer 1, L1)与叶肉维管束初始细胞,前者分化为叶片表皮,覆盖在叶片最外层;后者分化为叶肉前体(layer 2, L2)和原形成层前体(layer 3, L3)。在发育过程中,两层叶肉前体细胞中间夹着一层原形成层前体细胞,类似“三明治结构”,但是诱导该阶段发育的信号以及相关因子还不清楚。叶肉前体位于表皮细胞下层,主要分化成叶肉细胞,剩余小部分叶肉前体发育为外鞘远轴、近轴细胞。原形成层前体一部分发育为外鞘的两侧细胞,与外鞘远轴、近轴细胞共同组成外鞘,外鞘细胞主要是大的薄壁细胞;另外一部分原形成层前体发育为原形成层,进而发育为木质部前体、韧皮部前体、内鞘和周围细胞(表2)。外鞘、内鞘、木质部以及韧皮部等结构成熟后,形成大小维管束分布于叶肉细胞中。至此,幼嫩的叶片结构基本发育完善。叶片和根的细胞发育谱系差异较为明显,二者的表皮初始细胞都发育为表皮,但是叶肉前体和原形成层前体的发育方向完全不同(表2)(Zeng等2016)。幼叶向成熟叶发育过程中,叶片极性的建立影响其成熟结构的形成。极性主要表现为背腹特征:叶片背侧距离顶端分生组织比较远,最终形成海绵组织;叶片腹侧距离顶端分生组织比较近,发育为栅栏组织(Donnelly等1999),伸展后成为成熟的叶片。

4 展望

按照发育过程的差异,植物器官从头发生分为直接型器官从头发生和间接型器官从头发生,根创始细胞是发育成根原基还是愈伤组织是其主要差别。直接型器官从头发生和间接型器官从头发生是人为地对植物器官从头发生现象进行的分类,已有许多研究证明愈伤组织实际上是根属性的细胞团(Sugimoto等2010; Atta等2009; Che等

2007),所以直接型器官从头发生和间接型器官从头发生可能共享相同的再生机制。按照发育目的的差异,植物器官从头发生分为根的从头发生途径和芽的从头发生途径,两者的发育过程可以分为大致相同的3部分:细胞分裂阶段、SCN形成阶段、器官建成阶段。激素、基因、转录因子等构成的复杂的调控网络,影响着每个阶段细胞结构和组织形态的改变。本文通过总结植物器官从头发生的组织形态改变,为探索植物再生机制提供线索。

另外,有研究指出木本植物吸收环境污染能力强于草本植物和农作物。木本植物是指根和茎增粗生长形成大量的木质部,细胞壁也多数木质化的植物。木本植物寿命长、根系深、生物量大,在植物修复研究方面有更广阔的前景(才满等2015)。但是关于木本植物的再生研究比较少,最主要的原因是木本植物的生长周期长,生长过程中容易黄化,甚至死亡,对环境的要求较高。所以对木本植物再生的分子机制和组织形态学方面了解不够深入。灌木植物茉莉花(*Jasminum sambac*)茎段在诱导愈伤组织过程中,利用切片观察和DAPI染色证实了原形成层区域细胞分裂活动剧烈,说明愈伤组织细胞起源于原形成层(Lu等2019),与拟南芥起始再生的位置相同。因此,模式生物中比较清楚的再生机制对木本植物再生研究也有一定的指导作用。以植物的细胞发育谱系为切入点,可初步探索木本植物再生器官位置的生长发育变化,为木本植物再生机制的研究打下基础。

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: 626–644
- Bleckmann A, Weidtkamp-Peters S, Seidel, CAM, et al (2010). Stem cell signaling in *Arabidopsis* requires *CRN* to localize *CLV2* to the plasma membrane. *Plant Physiol*, 152: 166–176
- Cai M, Li YL, Du KJ (2015). Effects of 4-BDE on microstructure and some physiological indexes in *Populus Tomentosa* seedlings. *Plant Physiol J*, 51: 105–111 (in Chinese with English abstract) [才满, 李燕玲, 杜克久(2015). 4-BDE对毛白杨组培苗的显微结构和一些生理指标的影响. *植物生理学报*, 51: 105–111]

- Che P, Lall S, Howell SH (2007). Developmental steps in acquiring competence for shoot development in *Arabidopsis* tissue culture. *Planta*, 226: 1183–1194
- Daum G, Medzihradszky A, Suzaki T, et al (2014). A mechanistic framework for noncell autonomous stem cell induction in *Arabidopsis*. *Proc Natl Acad Sci USA*, 111: 14619–14624
- Donnelly PM, Bonetta D, Tsukaya H, et al (1999). Cell cycling and cell enlargement in developing leaves of *Arabidopsis*. *Dev Biol*, 215: 407–419
- Fehér A (2019). Callus, dedifferentiation, totipotency, somatic embryogenesis: what these terms mean in the era of molecular plant biology? *Front Plant Sci*, 10: 536
- Greb T, Lohmann J (2016). Plant stem cells. *Curr Biol*, 26: R816–R821
- Guo LJ, Huang HL, Tao ZR (1984). Stages of callus induced by maize anther *in vitro*. *Chin Bull Bot*, 6: 32–35 (in Chinese) [郭丽娟, 黄华梁, 陶自荣(1984). 玉米花药离体诱导愈伤组织的阶段性. *植物学报*, 6: 32–35]
- Guo Y, Han L, Hymes M, et al (2010). *CLAVATA2* forms a distinct CLE-binding receptor complex regulating *Arabidopsis* stem cell specification. *Plant J*, 63: 889–900
- Hu B, Zhang G, Liu W, et al (2017). Divergent regeneration-competent cells adopt a common mechanism for callus initiation in angiosperms. *Regeneration*, 4: 132–139
- Jalil M, Chee WW, Othman RY, et al (2008). Morphohistological examination on somatic embryogenesis of *Musa acuminata* cv. Mas (AA). *Sci Hort*, 117: 335–340
- Jiang FX, Huang YX, Zhou P, et al (2018). Exploration and research on the regeneration of plant leaf. *Mol Plant Breed*, 16: 6832–6839 (in Chinese with English abstract) [姜福星, 黄远祥, 周鹏等(2018). 植物叶片再生的探究. *分子植物育种*, 16: 6832–6839]
- Li MY, Peng GY, Deng B, et al (2017). Research progress of rice vascular bundle. *Plant Physiol J*, 53: 1586–1590 (in Chinese with English abstract) [李梦阳, 彭冠云, 邓彪等(2017). 水稻维管束的研究进展. *植物生理学报*, 53: 1586–1590]
- Liu J, Sheng L, Xu Y, et al (2014). *WOX11* and *I2* are involved in the first-step cell fate transition during *de novo* root organogenesis in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 26: 1081–1093
- Lu Y, Liu Z, Lyu M, et al (2019). Characterization of *JsWOX1* and *JsWOX4* during callus and root induction in the shrub species *Jasminum sambac*. *Plants*, 8: 79
- Mayer KFX, Schoof H, Haecker A, et al (1998). Role of *WUSCHEL* in regulating stem cell fate in the *Arabidopsis* shoot meristem. *Cell*, 95: 805–815
- Sarkar AK, Luijten M, Miyashima S, et al (2007). Conserved factors regulate signalling in *Arabidopsis thaliana* shoot and root stem cell organizers. *Nature*, 446: 811–814
- Scheres B (2007). Stem-cell niches: nursery rhymes across kingdoms. *Nat Rev Mol Cell Biol*, 8: 345–354
- Schuster C, Gaillochet C, Medzihradszky A, et al (2014). A regulatory framework for shoot stem cell control integrating metabolic, transcriptional, and phytohormone signals. *Dev Cell*, 28: 438–449
- Shimizu R, Ji J, Kelsey E, et al (2009). Tissue specificity and evolution of meristematic *WOX3* function. *Plant Physiol*, 149: 841–850
- Steward F, Mapbs M, Mears K (1958). Growth and organized development of culture cells. II. organization in cultures grown from freely suspended cells. *Am J Bot*, 45: 705–708
- Sugimoto K, Jiao Y, Meyerowitz EM (2010). *Arabidopsis* regeneration from multiple tissues occurs via a root development pathway. *Dev Cell*, 18: 463–471
- Sun BB, Liu J, Ge YC, et al (2016). Recent progress on plant regeneration. *Chin Sci Bull*, (36): 3887–3902 (in Chinese with English abstract) [孙贝贝, 刘杰, 葛亚超等(2016). 植物再生的研究进展. *科学通报*, (36): 3887–3902]
- Swanberg A, Dai W (2008). Plant regeneration of periwinkle (*Catharanthus roseus*) via organogenesis. *HortScience*, 43: 832–836
- Tang L, Li X, Dong Y (2017). Microfilament depolymerization is a pre-requisite for stem cell formation during *in vitro* shoot regeneration in *Arabidopsis*. *Front Plant Sci*, 8: 158
- White PR (1939). Potentially unlimited growth of excised plant callus in an artificial nutrient. *Am J Bot*, 26: 59–64
- Xu L, Huang H (2014). Genetic and epigenetic controls of plant regeneration. *Curr Top Dev Biol*, 108: 1–33
- Yu Y, Feng Z, Wang G, et al (2010). Initiation of dedifferentiation and structural changes in *in vitro* cultured petiole of *Arabidopsis thaliana*. *Protoplasma*, 241: 75–81
- Zeng M, Hu B, Li J, et al (2016). Stem cell lineage in body layer specialization and vascular patterning of rice root and leaf. *Sci Bull*, 61: 847–858
- Zhu YM, Hoshino Y, Nakano M, et al (1997). Highly efficient system of plant regeneration from protoplasts of grapevine (*Vitis vinifera* L.) through somatic embryogenesis by using embryogenic callus culture and activated charcoal. *Plant Sci*, 123: 151–157

Advances of cell developmental lineages of plant *de novo* organogenesis

SUN Zhenmei, ZHANG Qianru, ZHANG Qianqian, HOU Sijia, WU Rongling, GUO Yunqian*

Center for Computational Biology, College of Biological Sciences and Technology, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China

Abstract: Plant can survive in complex environment due to its remarkable regeneration capacity. Tissue repair, *de novo* organogenesis and somatic embryogenesis are three types of plant regeneration. *De novo* organogenesis refers to the formation of adventitious roots or shoots from the regeneration-competent cells in wounded or detached plant organs. Cuttage and tissue culture are the examples of *de novo* organogenesis for rapid production of new plants. *De novo* organogenesis can be divided into direct *de novo* organogenesis and indirect *de novo* organogenesis and callus formation is an important process in the indirect *de novo* organogenesis. The cell developmental lineage and tissue morphogenesis of *de novo* organogenesis include three stages: cell division, the formation of stem cell niche (SCN) and organ formation. This paper summarizes the morphological changes of regenerative adventitious root and adventitious bud in order to provide reference for further exploration of the mechanism of *de novo* organogenesis.

Key words: *de novo* organogenesis; histomorphology; callus; stem cell niche

Received 2019-09-25 Accepted 2020-04-18

This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (31370669), and the State Key Laboratory of Tree Genetics and Breeding (Northeast Forestry University) (K2013104).

*Corresponding author (guoyunqian@bjfu.edu.cn).