

植物细胞凋亡研究进展*

杨征 蔡陈峻 宋运淳¹⁾

(武汉大学生命科学院, 武汉 430072)

摘要 细胞凋亡是生物体生长发育、细胞分化和病理条件下细胞主动、有序的死亡过程。大量研究表明, 细胞凋亡是植物胚胎发育, 导管分子的形成, 根、茎、叶、花等器官正常生长发育的重要组成部分。在植物的超敏反应中, 寄主细胞凋亡对限制病原物的扩散、保护植物整体发挥着重要作用。

关键词 细胞凋亡, 植物, 发育, 超敏反应

学科分类号 Q943

细胞凋亡 (apoptosis) 又称程序性细胞死亡 (programmed cell death, PCD), 是细胞在一定的生理或病理条件下, 为了维持内环境稳定, 更好地适应生存环境而采取的一种由基因控制的细胞主动的、有序的死亡。

由于凋亡的细胞往往为单个或者几个细胞散在分布, 并且细胞膜始终保持完整, 细胞内容物无溢出, 不引起炎症反应, 所以长期以来未受到人们的重视。直到近 10 年来, 细胞凋亡才日渐受到关注, 成为当今生物学的研究热点之一。

有关植物细胞凋亡的研究尚处于起步阶段。近年来, 随着植物细胞凋亡研究的开展, 人们对植物细胞凋亡的认识进入了一个新的阶段。研究者们发现, 细胞凋亡不但是植物体正常生长发育必不可少的组成部分, 而且是植物抵御病原体的重要手段。

1 植物正常发育过程中的细胞凋亡

细胞凋亡在植物体的整个生长发育过程中普遍存在。植物从胚胎发育, 到根、茎、叶、花等器官的发育形成, 细胞在不断增殖, 分化的同时, 都伴随有细胞凋亡的现象。

1.1 胚的发育

胚胎是植物新生命活动的起点。在植物胚的发育过程中, 会有不同类型的细胞发生凋亡。

胚柄细胞: 胚柄是被子植物受精卵第一次分裂时形成的, 能建立并保持胚的极性, 并为胚的发育提供营养和生长调控因子。当胚发育至一定阶段, 胚柄的作用结束, 胚柄细胞便开始凋亡。早在 80 年代, Nomura 和 Komamine 就在诱导悬浮培养的胡萝卜体细胞形成胚的实验中, 用电子显微镜观察到了胚柄凋亡细胞与活细胞的区别是: 凋亡细胞的

细胞质与细胞壁分离, 原生质体固缩, 而活细胞中观察不到这些现象。拟南芥 (*Arabidopsis thaliana*) 的胚柄细胞在胚发育至鱼雷期时开始凋亡、消失, 成熟种子中不复存在。Schwartz 等^[1] 研究发现, 拟南芥胚柄细胞的凋亡与 *sus1*, *sus2*, *sus3* 基因密切相关, 这些基因如果发生隐性突变, 就会导致胚发育至心形期时其胚柄细胞不发生凋亡, 而是继续生长形成一个大胚柄, 从而破坏了胚的正常形态。Lu 等研究者在拟南芥中还发现, *atlm1* 基因仅在胚细胞中表达, 其基因产物可能与胚柄细胞凋亡相关。此外, 对拟南芥双胚突变体 (*twn*) 的研究表明, *twn* 基因与胚的正常发育密切相关。一旦 *twn* 基因突变, 胚发育至球形期时, 就会在原生胚柄上形成次生胚和次生胚柄; 随后, 双胚间的原生胚柄细胞首先凋亡, 然后才是次生胚柄凋亡^[2]。由此推测, 胚可能会产生某种信号, 诱导或抑制胚柄细胞凋亡。

糊粉细胞: 单子叶植物的胚胎在发育早期是由胚柄提供营养, 发育至后期则是由糊粉细胞分泌水解酶, 水解胚乳内物质, 为胚提供营养。糊粉细胞在种子萌发前发生细胞凋亡, 其凋亡的发生具有时空性, 靠近胚的糊粉细胞最先发生凋亡, 随着时间的推移, 远离胚的糊粉细胞发生凋亡, 并具有凋亡细胞的典型形态特征, 即细胞质和细胞核固缩, DNA 降解为寡核苷酸片段。植物激素中的赤霉素 (gibberellin, GA) 能诱导糊粉细胞凋亡; 脱落酸 (abscisic acid, ABA) 则能阻断 GA 效应, 延缓种子萌发, 延缓糊粉细胞凋亡。除了植物激素外, 有研

* 国家自然科学基金资助项目 (39570394)。

¹⁾ 通讯联系人。武汉大学生命科学院, 武汉 430072。

收稿日期: 1998-09-11, 修回日期: 1998-12-21

究报道一种磷脂酶抑制剂——冈田酸 (okadaic acid), 它能够阻断 Ca^{2+} 通道, 抑制由 GA 诱导产生的谷类作物糊粉细胞的凋亡^[3].

1.2 导管分子的形成

植物细胞凋亡的最典型例子就是木质部导管分子的形成. 木质部具有将水分从根部运输到植物其他部位的功能, 而且对植物体有机械支持作用. 让人惊叹的是, 对植物具有如此重要意义的木质部, 是由细胞凋亡后的死细胞——导管分子组成的.

百日菊 (*Zinnia elegans*) 叶肉细胞经分离培

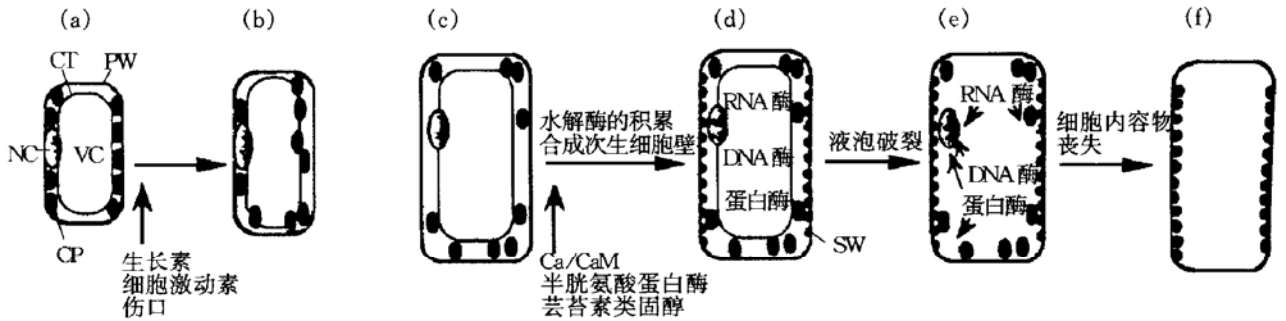


图 1 导管分子的形成

(a) 单个叶肉细胞; (b) 分化的细胞; (c) 导管分子前体; (d) 未成熟的导管分子; (e) 即将成熟的导管分子; (f) 成熟的导管分子. CP: 叶绿体 (chloroplast); CT: 细胞质 (cytoplasm); NC: 细胞核 (nucleus); PW: 原生细胞壁 (primary wall); SW: 次生细胞壁 (secondary wall); VC: 液泡 (vacuole).

由图 1 可以看出, 形成导管分子的叶肉细胞凋亡与动物细胞凋亡不同. 植物凋亡细胞的细胞内物质是在液泡中降解, 细胞壁不被吞噬掉, 而动物凋亡细胞则是形成凋亡小体, 被相邻的细胞吞噬. 但是, 形成导管分子的凋亡细胞也有许多形态特征与动物相似, 如 DNA 片段化, 形成凋亡小体. Mittler^[5]对豌豆 (*Pisum sativum*) 根尖导管分子的原位检测证明了这一点. 在对番茄叶片导管分子的形成进行的研究中又得到了进一步证实^[6].

植物导管分子的形成与导管分子分化相关基因 2 (tracheary element differentiation-related 2, ted2) 有关, 该基因仅在具有分化潜力, 能够分化为木质部细胞或韧皮部细胞的原形成层细胞中表达, 与豚鼠中编码苯醌氧化还原酶的基因有同源性^[7]. 在动物中, 氧化信号能诱导细胞凋亡. ted2 基因的产物可能就是植物氧化信号的来源, 决定了原形成层细胞的最终分化. Schindler 等^[8]的研究发现, 阿拉伯半乳聚糖蛋白 (arabinogalactan proteins, AGPs) 与木质部形成过程中细胞的死亡有关. 研究者们推测, AGPs 由于具有促使细胞壁松弛的作用, 这就有可能破坏细胞基质间的相互作

用, 可诱导分化为导管分子, 这为研究导管分子细胞凋亡过程的形态和生化变化提供了帮助. 研究发现, p48h-52、p48h-31、p48h-107 和 p48h-17 基因在百日菊叶肉细胞分化晚期表达, 与次生细胞壁增厚, 木质化及细胞自溶相关. 其中, p48h-17 编码一种与细胞质的分解相关的蛋白酶, 其 mRNA 在细胞培养 48 h 后迅速出现, 与细胞内物质降解、叶绿体迅速消失等现象同步发生. 百日菊叶肉细胞形成导管分子的过程如图 1 所示^[4]:

用, 诱导导管细胞发生细胞凋亡.

1.3 根的发育

当种子萌发生长时, 分生组织的原始细胞逐渐被新生的细胞置换到根的外周, 形成根冠, 以保护根的顶端分生组织, 根冠细胞形成几天后就会凋亡. Wang 等^[6]用末端脱氧核糖核酸转移酶介导的 dUTP 切口末端标记法 (TUNEL), 证明了洋葱根冠细胞凋亡时存在 DNA 降解现象.

通气组织存在于许多物种的根部, 它是由于土壤中的低氧压诱导根部细胞死亡后形成的, 具有加快气体从地上器官转移至根部的作用. 乙烯、钙离子通道阻断剂和蛋白磷酸化酶抑制剂会加速玉米根部细胞在正常低氧条件下的凋亡, 以加速形成通气组织; 反之, 钙离子螯合剂和蛋白激酶抑制剂能抑制低氧条件下根细胞的凋亡.

根部细胞除了在低氧条件下会发生凋亡外, 在受到盐胁迫时, 也会发生细胞凋亡. Katsuhara^[9]用高浓度的 NaCl 处理大麦, 结果发现其根部分生组织细胞的细胞核降解, 并出现 DNA 片段化现象.

1.4 叶的形成和衰老

在叶的形成过程中, 细胞凋亡会对某些物种叶

片的形状或图案产生影响. 如天南星科的龟贝竹 (*Monstera*), 它的叶片上有“奶酪”色的斑块、孔洞或裂隙, 其形成与叶片生长过程中的细胞死亡有关. 植物中这种类型的细胞死亡与动物体表图案的形成类似, 其中的分子机制尚不清楚.

叶片的衰老脱落是植物中的普遍现象, 对它的研究早已广泛开展. 现在运用分子生物学手段, 对叶片衰老又有了新的认识. 叶细胞的死亡也是细胞程序性死亡的过程, 凋亡细胞的细胞器按一定的程序先后分解, 叶绿体最先自溶. 叶片细胞凋亡时, 某些水解酶、RNA 酶、脂肪氧化酶的活性上升, 以液泡内的半胱氨酸蛋白酶活性上升最为显著. 到目前为止, 已在拟南芥、玉米、烟草、芦笋等植物中发现了大约 30 个衰老相关基因 (senescence associated gene, SAGs), 其中, *sag2* 和 *sag12* 基因编码半胱氨酸蛋白酶. 土豆中的衰老上游调控基因 *senu2* 和 *senu3* 也编码半胱氨酸蛋白酶. 这与线虫或哺乳动物在细胞凋亡过程中需要一种半胱氨酸蛋白酶 (如诱导凋亡的 *ced-3* 或 ICE 基因产物) 相似, 可能半胱氨酸蛋白酶 (caspases) 在植物细胞凋亡中起着同样重要的作用.

有关叶片衰老过程中的激素变化的研究较多. 有研究发现, 细胞分裂素的超量产生明显地抑制叶片的细胞凋亡, 然而却能诱导导管分子的细胞凋亡. 叶片衰老时细胞激动素水平下降, 外部施用细胞激动素可延缓衰老. *ipt* 是编码异戊烯转移酶的基因, 该酶能催化细胞激动素的生物合成速率. *Gan* 和 *Amasino*^[10] 将拟南芥中得到的一个与衰老高度相关基因 *sag12* 的启动子 (P_{SAG12}) 连接到 *ipt* 的编码区, 形成 P_{SAG12} -IPT 的嵌合基因转移至烟草中, 表达这种嵌合基因的转基因烟草植株不但发育正常, 而且叶片衰老被明显抑制.

1.5 花的发育

大多数被子植物的花为雌雄同体, 然而, 某些植物种类为仅具有雌蕊或雄蕊的单性花 (雌雄同株或雌雄异株), 其产生是由于花器官在成熟前, 雌蕊或雄蕊原基细胞发生凋亡所致. 玉米是一种雌雄同株的单性花植物, 其 *tasselseed2* 突变体的雄穗内有雌花形成. DeLong 等^[11] 研究者通过转座子标记得到了 *ts2* 基因, 该基因在野生型的雌蕊细胞发育的晚期表达, 引起雌蕊原基细胞凋亡, 其氨基酸序列与羟甾类脱氢酶极其相似. 羟甾类化合物中的赤霉素能影响植物发育, 尤其影响到玉米花的发育. 据此推测, *ts2* 是决定玉米成花性别的一个重要基

因. *TS2* 蛋白作用的底物可能是赤霉素或某种类甾分子, 由此产生了决定花器官最终分化的信号, 诱导雌蕊原基细胞凋亡.

在花药的开裂以及花的心皮、子房、引导组织等器官的发育过程中, 都观察到了细胞凋亡现象. 豌豆心皮衰老时具有核固缩, 核 DNA 片段化的细胞凋亡形态特征, 乙烯处理会加速心皮细胞 DNA 片段化. 花开后, 如果子房没有受到任何外来刺激 (授粉或赤霉素处理), 子房衰老, 表现为已知的动物细胞凋亡特征. 引导组织的细胞凋亡与花粉管的生长有关, 这一过程是选择性发生的, 因为远离花粉管的引导组织细胞不发生凋亡, 不亲和的花粉也不能诱导细胞凋亡. 引导组织细胞凋亡不但为花粉管的生长提供了营养, 而且为其提供了物理帮助.

1.6 植物的生殖

Havel 和 Durzan 观察到, 挪威云杉 (*Picea abies* [L.] Karst.) 在二倍体单性生殖和体细胞胚胎发生早期有细胞凋亡现象出现. 体细胞发生凋亡时, 其核 DNA 片段化, DNA 在 3' OH 端断裂, 并有凋亡小体形成^[12].

大孢子败育是蕨类植物 *Marsilea vestita* 和几乎所有种子植物都具有的一个典型特征, 减数分裂产生的四个细胞中有三个死亡, 仅一个发育为大孢子. Bell^[13] 认为这种选择性死亡是细胞凋亡的结果. 小孢子败育也是细胞凋亡的结果. 玉米的花粉母细胞在单核期末发生细胞凋亡, 定位于玉米第四染色体的雄性不育基因 *msx* 就与小孢子败育密切相关^[14].

2 植物超敏反应与细胞凋亡

以上描述的都是植物在正常生长发育过程中发生的细胞凋亡. 近年来的研究表明, 植物被病原物侵染后所引起的细胞死亡, 即超敏反应 (hypersensitive response, HR) 也是细胞凋亡的一种类型. 超敏反应表现为受病原物感染的部位迅速出现死斑, 由于死亡组织的迅速水解, 阻断了病原物的营养供应; 同时, 水杨酸 (salicylic acid, SA) 合成增加, 发病相关蛋白 (pathogenesis-related proteins, PRs) 以及植物抗毒素等抗病原物质的积累, 限制了病原物的扩散, 使植物整体得以保护, 这是植物抗病种的一个显著特征.

拟南芥中的 *acd2* (accelerated cell death) 基因与 HR 的产生有关. *ACD2* 突变株在没有病原物侵染的情况下能自发形成病斑, 并表现为 HR 的典型

特征^[15].

Mittler 和 Shulaev^[16]对病毒、细菌诱导的 HR 所产生的细胞凋亡在低氧压下的变化进行了研究, 得出受烟草花叶病毒 (TMV) 或细菌诱导产生的细胞凋亡可以在低氧压下受到抑制. Wang 等用 AAL 毒素 (番茄茎腐病的主要化学决定因素) 处理番茄原生质体和嫩叶, 检测到凋亡细胞的 DNA 在 3' OH 端断裂, 在琼脂糖凝胶电泳上呈 DNA 梯状图谱. 用豇豆锈菌处理两种具有抗性的豇豆栽培品种的叶片, 琼脂糖凝胶电泳检测发现, 其核 DNA 断裂为寡核小体片段, 为典型的 DNA 梯状图谱; 而被同样锈菌感染的易感植株叶片则无 DNA 梯状图谱出现, 进一步说明抗病植株的 HR 反应具有细胞凋亡的典型特征.

越来越多的研究证明, 活性氧 (reactive oxygen species, ROS) 在病原体诱导的的细胞凋亡过程中起着重要作用, 如 O_2^- 和 H_2O_2 就是超敏反应过程中细胞凋亡的主要介导因素, 这在拟南芥、大豆、烟草中都得到了证实. 拟南芥 *Isd1* 突变体表现为植株对死亡细胞的调控能力弱, 一旦细胞死亡就无法控制死亡扩散, 其过氧化物的积累与病斑形成密切相关. 然而, 某些植物具有解除 O_2^- 和 H_2O_2 毒性的机制, 使之能够抑制细胞凋亡. 细胞质抗坏血酸过氧化物酶 (cAPX) 是解除 H_2O_2 毒性的关键酶, 在病毒诱导烟草细胞凋亡的实验中发发现, cAPX 的表达在翻译过程中受到抑制, 因此细胞去除 H_2O_2 的能力降低, H_2O_2 积累引起细胞凋亡^[17].

3 植物细胞凋亡研究的意义及展望

随着动物细胞凋亡研究的深入, 植物细胞凋亡的研究也逐渐开展起来. 越来越多的研究表明, 植物与动物的细胞凋亡有许多相似的形态特征, 如细胞质、染色质固缩; 核 DNA 片段化; 以及凋亡小体的形成. 核酸酶在 DNA 降解过程中起着关键作用, 已确证有两种分子质量分别为 18 ku 和 30 ku 的核酸酶参与动物细胞凋亡过程, 1994 年, Szmidszinski^[18]在西葫芦 (*Cucurbita pepo*) 种子中发现了一种分子质量为 22 ku 的核酸酶参与植物细胞凋亡. *dad1* 基因是近年来从哺乳动物中克隆到的抗细胞凋亡基因, 人、鼠、线虫和爪蟾的 *dad1* 基因均高度同源. 1997 年, 从拟南芥中克隆到 *AtDAD1* 基因, 从水稻中也克隆到与哺乳动物 *dad1* 同源的 cDNA, 它们的功能与动物相似. 上述研究

结果表明, 动植物的细胞凋亡具有一定的保守性^[19, 20].

尽管目前对植物细胞凋亡和生存的机制所知不多, 但人们已越来越清楚地认识到, 细胞凋亡是植物生长发育的一个基本组成部分. 大量的研究结果证明, 植物体的各部分, 如根、茎、叶、花、果等的死亡, 注定会在生活史的特定阶段发生, 是特定位置, 特定时间的, 整株植物或植物的某器官的死亡都对植物体有着重要的生物学意义. 从个体发育的角度来说, 叶片衰老是适应营养重新分配的结果, 但是这个过程却对农产品的产量产生负效应. 如果能延迟水稻、玉米、小麦等重要农作物的功能叶片的衰老, 将会对农业生产产生深远影响. Gan 和 Amasino^[10]于 1995 年建立的一个植物衰老的抑制体系, 为提高农产品产量提供了重要思路.

植物细胞凋亡不但是保证植物正常发育成熟和维持正常生理过程所必需的, 而且是植物的一种重要防卫功能. 在超敏反应中, 必须破坏被病原体感染的宿主细胞, 才能根除隐患, 这是一种以牺牲少数细胞而保存整体的重要防卫机制. 植物的这种自身主动抗病反应, 在植物抗病育种中加以应用, 使植物能自动、有效地抵抗病原物的侵染, 就可以减少农药的施用, 避免环境污染, 从而提高人类生活质量.

综上所述, 对植物细胞凋亡进行研究, 将有助于进一步了解植物生长发育过程中正常的细胞死亡现象, 对植物的抗病和抗逆境研究, 农产品的贮存, 果实和鲜花的保鲜, 提高农产品的品质和质量等的具体应用具有重大意义. 因此, 阐明细胞凋亡的分子机制, 探讨细胞凋亡与衰老, 病原物等的关系, 不仅具有重要的理论意义, 而且具有广阔的应用前景.

参 考 文 献

- 1 Schwartz B W, Yeung E C, Meinke D W. Disruption of morphogenesis and transformation of the suspensor in abnormal suspensor mutants of *Arabidopsis*. *Development*, 1994, **120** (11): 3235~3245
- 2 Vernon D M, Meinke D W. Embryonic transformation of the suspensor in twin, a polyembryonic mutant of *Arabidopsis*. *Dev Biol*, 1994, **165** (2): 566~573
- 3 Kuo A, Cappelluti S, Cervantes M, et al. Okadaic acid, a protein phosphatase inhibitor, blocks calcium changes, genes expression, and cell death induced by gibberellin in wheat aleurone cells. *Plant Cell*, 1996, **8** (2): 259~269
- 4 Fukuda H. Tracheary element differentiation. *Plant Cell*, 1997, **9** (7): 1147~1156
- 5 Mittler R, Lam E. *In situ* detection of nDNA fragmentation

- during the differentiation of higher plants. *Plant Physiol*, 1995, **108** (2): 489~ 493
- 6 Wang H, Li J, Bostock R M, *et al.* Apoptosis: a function paradigm for programmed plant cell death induced by a host-selective phytotoxin and invoked during development. *Plant Cell*, 1996, **8** (3): 375~ 379
 - 7 Demura T, Fukuda H. Novel vascular cell-specific genes whose expression is regulated temporally and spatially during vascular system development. *Plant Cell*, 1994, **6** (6): 967~ 981
 - 8 Schindler T, Bergfeld R, Schopfer P. Arabinogalactan proteins in maize coleoptiles: developmental relationship to cell death during xylem differentiation but not to extension growth. *Plant J*, 1995, **7** (1): 25~ 36
 - 9 Katsuhara M. Apoptosis-like cell death in barley roots under salt stress. *Plant Cell Physiol*, 1997, **38** (9): 1091~ 1093
 - 10 Gan S, Amasino R M. Making sense of senescence: molecular genetic regulation and manipulation of leaf senescence. *Plant Physiol*, 1997, **113** (2): 313~ 319
 - 11 DeLong A, Calderon-Urrea A, Dellaporta S L. Sex determination gene TASSLESEED2 of maize encodes a short-chain alcohol dehydrogenase required for stage-specific floral organ abortion. *Cell*, 1993, **74** (5): 757~ 768
 - 12 Havel L, Durzan D J. Apoptosis during diploid parthenogenesis and early somatic embryogenesis of Norway spruce. *Int J Plant Sci*, 1996, **157** (1): 8~ 16
 - 13 Bell P R. Megaspore abortion: A consequence of selective apoptosis. *Int J Plant Sci*, 1996, **157** (1): 1~ 7
 - 14 Zhou H, Li J. Study on a new male sterile gene and apoptosis. *Maize Genetics Cooperation Newsletter*, 1997, **71** (1): 8~ 9
 - 15 Greenberg J T, Gue A, Kesslg D R, *et al.* Programmed cell death in plants: a pathogen-triggered response activated coordinately with multiple defense functions. *Cell*, 1994, **77** (4): 551~ 563
 - 16 Mittler R, Shulaev V, Seskar M, *et al.* Inhibition of programmed cell death in tobacco plants during a pathogen-induced hypersensitive response at low oxygen pressure. *Plant Cell*, 1996, **8** (11): 1991~ 2001
 - 17 Mittler R, Feng X, Cohen M. Post-transcriptional suppression of cytosolic ascorbate peroxidase expression during pathogen-induced programmed cell death in tobacco. *Plant Cell*, 1998, **10** (3): 461~ 473
 - 18 Szmidszinski R, Wilczynski G, Szopa J. Molecular cloning and sequencing of the cDNA encoding plant 22 kDa nuclease. *Acta Biochim Pol*, 1994, **41** (2): 193~ 140
 - 19 Gallois P, Makishima T, Hecht V, *et al.* An Arabidopsis thaliana cDNA complementing a hamster apoptosis suppressor mutant. *Plant J*, 1997, **1196** (10): 1325~ 1331
 - 20 Yoshikazu T, Tomoko M, Michiko S, *et al.* Da δ 1, a putative programmed cell death suppressor gene in rice. *Plant Cell Physiol*, 1997, **38** (3): 379~ 383

Recent Progress of Plant Apoptosis. YANG Zheng, CAI Cherr-Leng, SONG Yur-Chun (*College of Life Sciences, Wuhan University, Wuhan 430072, China*).

Abstract Apoptosis is an active programmed cell death process during the organism development, cell differentiation and pathological situation. Many studies have revealed that apoptosis is an important and normal part in plant embryo development, tracheary element formation and development of root, shoot, leaf, flower. In hypersensitive response, plants use apoptosis in response to infection by pathogens to protect the whole plant survival.

Key words apoptosis, plant, development, hypersensitive response

转化生长因子 β 受体的研究进展

唐桂林 苏先狮

(湖南医科大学附属第二医院, 长沙 410011)

摘要 转化生长因子 β 受体为胞膜蛋白, 存在5种形态, III型受体主要是调节受体与配体之间的亲和力及II型受体的膜上表达. 功能性受体则主要为I、II型. I、II型受体在介导信号传递时相互配合, 又存在分工不同: I型受体为介导转化生长因子 β 促细胞外基质合成的信号通道. 而II型受体则与细胞的增殖、分化密切相关.

关键词 转化生长因子 β 受体, 信号传递, 生物作用
学科分类号 R318

转化生长因子 β (TGF- β) 是近年来发现的一个重要的生长因子家族, 其生物学活性非常广泛, 参与体内形态发生、组织发育、免疫反应、造血及纤维化等过程. 而负责介导其信号传递的受体目前日益受到重视. 现已发现 TGF- β 受体 (T β R) 存

在5种形态, 分别为 T β R- I、II、III、IV、V. 其中 T β R- IV及 T β R- V 仅分别在垂体细胞和牛肝中发现. 目前研究得较多的是前三种受体. 几乎所有