

被子植物核型胚乳的细胞化

刘满希, 王忠*, 谢兆伟, 陈士强, 吴小美

扬州大学江苏省作物遗传生理重点实验室, 江苏扬州 225009

Cellularization of Nuclear Endosperm in Angiosperms

LIU Man-Xi, WANG Zhong*, XIE Zhao-Wei, CHEN Shi-Qiang, WU Xiao-Mei

Key Laboratory of Crop Genetics and Physiology of Jiangsu Province, Yangzhou University, Yangzhou, Jiangsu 225009, China

摘要: 文章介绍被子植物胚乳多核体的产生及其意义、初始垂周壁和初始平周壁的产生以及微管在初始垂周壁和初始平周壁产生中的作用、胚乳发育及胚乳核细胞化的分子机制以及胚乳细胞壁的物质来源和组成的研究进展。

关键词: 胚乳多核体; 核型胚乳; 细胞化; 成膜体

被子植物中, 胚乳是由受精极核发育而来的, 多数为三倍体, 其主要功能是为胚或幼苗的发育提供营养。胚乳发育不但在植物个体发育中有重要意义, 而且在谷类作物中, 胚乳又是籽粒的主要部分, 是一种可再生的、生物能够分解利用的原材料(旷仁平等 2006)。胚乳细胞的发育状况决定着籽粒的重量与质量(Olsen 等 1999)。在胚乳细胞增殖期, 如能增加胚乳细胞的分裂速度, 就能增加产量(顾蕴洁等 1994)。因此, 研究胚乳发育在理论和生产中都有意义。早期胚乳发育, 根据初生胚乳核分裂过程中是否伴随壁的形成, 胚乳的发育可分为核型(nuclear type)、细胞型(cellular type)和沼生目型(helobial type)等类型(Brink 和 Cooper 1947; Vijayaraghavan 和 Prabhakar 1984)。其中以核型最为普遍(Olsen 2001)。核型胚乳在发育过程中有一个从游离核转变为胚乳细胞的过程, 此过程称为游离核的细胞化。胚乳发育中的胚乳细胞化机制一直是人们关注的热点。

1 胚乳多核体的产生及其意义

禾谷类植物胚乳发育早期阶段形态变化, 先是通过共聚焦显微镜观察在大麦中得到描述的(Brown 等 1994), 而后在水稻中得到证实(Brown 等 1996a, b)。大麦中央细胞三倍体胚乳核的早期分裂显示了核型胚乳发育的特点——初生胚乳核的第一次分裂和以后的多次分裂, 都不伴随壁的形成, 许多游离核在中央细胞中靠边缘排列成为胚乳多核体(endosperm coenocyte)亦称合胞体(syncytium), 随后胞质开始分裂并产生细胞壁, 胚乳组织由四周向中央液泡推进, 直至胚乳全部

细胞化。水稻胚乳核的细胞分裂主要有 2 种形式: 有丝分裂与无丝分裂。游离核的发育初期(花后 1 d 前后), 核的分裂方式以有丝分裂为主, 且分裂较同步, 其后随着核数量的增加, 分裂的同步性降低, 无丝分裂所占的比例提高(顾蕴洁等 1995)。无丝分裂时, 核膜和核仁伸长, 连同核质一分为二。无丝分裂末期, 2 个子核仍靠在一起, 以后分开。在水稻中观察到, 有些处在有丝分裂末期的 2 个子核不经过间期, 随即进行无丝分裂, 这种分裂 1 次能产生 4 个子核。游离核的分裂能力很强, 由游离核分裂产生的子核都能继续成倍分裂(王忠等 1995)。核周围的细胞质中富含线粒体、内质网、质体、高尔基体和高尔基体小泡等细胞器(王忠等 1998)。在游离核增殖的同时, 核周围的细胞质以及其中的细胞器也在不断增殖。随着游离核和细胞质的增多, 以及胚囊内中央大液泡的形成与扩大, 游离核连同细胞质被挤向胚囊的周缘, 形成一层胚乳核层, 并构成胚乳囊(即由胚乳游离核层或初生胚乳细胞层组成的内有中央大液泡的囊状结构), 最初胚乳囊外侧仅被一层质膜包裹, 看不到细胞壁的存在。胚乳囊在胚乳细胞化前后一段时间内会随子房的生长而扩展(王忠等 1995)。

胚乳多核体的产生有什么意义? 我们认为可

收稿 2007-03-19 修定 2007-04-27

资助 国家自然科学基金(30471045)。

* 通讯作者(E-mail: wangzhong@yzu.edu.cn; Tel: 0514-7979354)。

能有以下3个方面:(1)有利于短时间内细胞数目的迅速增加。游离核的分裂速度比体细胞和胚细胞快得多。通常体细胞分裂的细胞周期需10 h以上,而游离核在30 °时的分裂周期为3~5 h(王忠等 1996a)。(2)不受壁对分裂的限制。由于没有细胞壁的限制,核的分裂基本同步,产生的新的胚乳核迅速占领胚囊表层空间,从而为幼胚的发育创造有利条件。(3)节省能量和物质供给。由于游离核体积小,不形成壁,细胞周期又短,因而细胞分裂可节省能量与物质。胚乳核在短时间内达到一定数量后细胞化,以后胚乳细胞再生长充实,这可能是禾谷类植物种子对环境的一种适应。

2 初始垂周壁和初始平周壁的产生

2.1 初始垂周壁的产生

胚乳多核体细胞化时,首先在胚囊周边形成一层胚乳细胞,该层细胞与胚囊壁垂直的细胞壁先形成,所以称为初始垂周壁。有人认为初始垂周壁来源于胚乳游离核间的胚囊壁内突,胚囊壁内突向心游离生长插入游离核之间,形成初始垂周壁(Newcomb 1973, 1978; Newcomb 和 Fowke 1973; Mares 等 1977; 张伟成等 1990)。也有人认为,初始垂周壁来源于正常的胞质分裂产生的细胞板,当游离核胚乳细胞化开始后,游离核进行有丝分裂产生成膜体,形成细胞板,细胞板向两端延伸,其一端与胚囊壁接触并结合形成初始垂周壁(Fineran 等 1982; 李师翁等 1992; 席湘媛 1987)。我们认为胚乳初始垂周壁的形成与胚囊壁内突无关,它是来自成膜体产生的细胞板,且垂周壁的形成还可早于胚囊壁的形成。有人之所以认为垂周壁来自胚囊壁的内突,可能是因为在细胞化刚开始时,在距离上初始成膜体的边缘离胚囊质膜很近,两者融合时间很短,是难以发现垂周成膜体与胚囊质膜的融合过程的。另外,初始垂周成膜体离胚囊质膜的一端向胚囊腔延伸,易被人误认为它是来自胚囊壁的内突向心游离生长的细胞板(王忠等 2005)。另外,“初始垂周壁来源于胚乳游离核间的胚囊壁内突”的观点也与下面阐述的“微管参与的核型胚乳细胞化过程”的机制(杨弘远 2005)不符。

2.2 初始平周壁的产生

关于初始平周壁的发生,

也有2种看法。一种观点认为,当初始垂周壁形成后,游离核即进行平周分裂,与分生细胞类似,形成成膜体与细胞板,细胞板的发育即形成初始平周壁,与垂周壁融合,因而产生一层开放细胞层(Fineran 等 1982; 席湘媛 1987; Otegui 等 1999)。另一种观点认为,平周壁除来源于细胞板外,还有另一种来源,即垂周壁的游离末端自由生长,以适当的角度发生分枝,与相邻的另一个垂周壁的游离末端分枝相互融合,形成平周壁(李师翁和屠骊珠 1991; Morrison 和 O'Brien 1976)。

据我们观察,垂周壁与平周壁的前体均来自成膜体。成膜体由细胞质中高尔基体小泡等膜泡在某一面排列而成,它首先出现在两核中间,其后以此为中心向四周扩展,在扩展的同时,处于中间的,即先形成的成膜体发生膜泡融合。膜连成一体成为质膜,膜泡中内含物连成一体便构成细胞板。成膜体的先端可分岔,伸入到其他未成壁的游离核间。随着成膜体的扩展与融合,细胞板的质膜不断扩大,将核分隔。当核周围各方向上的细胞板或成膜体相互连接起来并融为一体时,游离核就变成了四周有壁的胚乳细胞(王忠等 1996b)。据我们观察,成膜体必须是在两核间的细胞质中产生。成膜体中的囊泡遇液泡时不会与液泡膜融合,因而处在胚乳囊内侧的胚乳核,在靠近胚囊中央大液泡一侧不产生质膜和细胞壁,而形成所谓的开放细胞层。开放细胞层因外周胚乳细胞的分裂和生长被挤压到胚乳中心(王忠等 2005)。

2.3 微管在初始垂周壁和初始平周壁产生中的作用

在拟南芥与玉米中,当胚乳起始细胞化时,以细胞核为中心,出现向四周辐射的微管阵列,称为辐射微管系统(radial microtubule system, RMS)(Brown 等 1994; Olsen 2004)(图 1-a、e)。RMS可促使细胞核和它周围的细胞质形成一个称为核质域(nuclear cytoplasmic domains, NCD)的区域(Brown 和 Lemmon 1992)。而后,相邻NCD的微管彼此相遇,在交界处出现成膜体,称之为胞质成膜体(cytoplasmic phragmoplast),主要由 β -D-葡聚糖组成的细胞壁成分在此处沉积下来(图 1-f)(Brown 等 1994)。通过胞质成膜体形成细胞壁并非胚乳独有,在其他植物中也有,如大配子体的

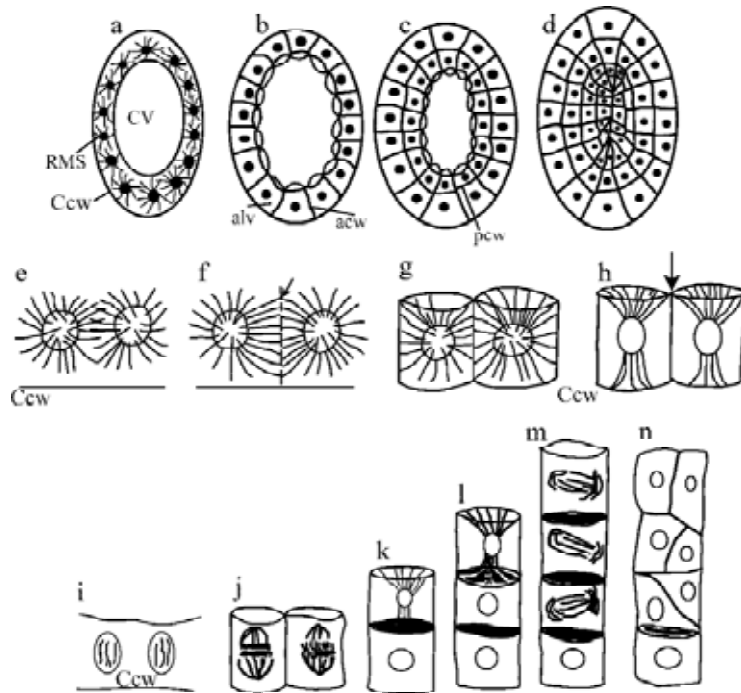


图1 谷类作物胚乳细胞化过程(改编自 Olsen 2004)

a~d: 胚乳多核体的细胞化过程。a: 胚乳核核膜周围形成 RMS。b: 在胚乳核间产生垂周细胞壁(acw), 产生蜂巢状细胞(管状细胞, alv)。详细内容见 e~h。c: 平周分裂产生的细胞壁(pcw), 使外层细胞和内层新的蜂巢状细胞分隔开。d: 平周分裂重复进行直到胚乳核完全细胞化。e~h: 胚乳初始垂周壁的产生过程。e: 两相邻细胞核表面发出的 RMS。f: 相邻的 RMS 形成胞质成膜体, 调节细胞板的沉积(箭头)。g: 通过胞质成膜体产生蜂巢状细胞。h: 蜂巢向心延伸, RMS 重新排布, 在中央大液泡处形成伞盖, 导致不定成膜体的形成(箭头)。i~n: 游离核的细胞化。i: 细胞核被微管网络包围, 显示进入了有丝分裂。j 和 k: 首次在姐妹细胞核间出现区间成膜体, 平周细胞壁把开放细胞层分为外周细胞层和新的蜂巢状细胞。l: 第三层蜂巢状细胞形成。m: 完成胚乳细胞化过程后, 淀粉胚乳细胞的前体细胞(除了外周的最早的糊粉层细胞)在任意方向随机分裂。n: 多次细胞分裂后, 细胞就不再分层分布。Ccw: 中央细胞壁; CV: 中央液泡。

细胞化, 低等植物中孢子的发生, 裸子植物和被子植物中雌雄配子体的发育以及裸子植物中胚胎的发育(Brown 和 Lemmon 2001)。胞质成膜体形成垂周壁后, 使每个胚乳核成为蜂巢(alveolus)状细胞(或称为管状细胞), 即游离核被外切向壁和垂周壁包围, 仅内切向面(即靠近中央大液泡一侧)无壁(图 1-b、g), 初始垂周细胞化胚乳多核体似为“蜂巢”。随后, RMS 重新组织, 胞质成膜体向中央大液泡方向延伸, 形成不定成膜体(adventitious phragmoplast), 其功能是进一步促使蜂巢的管状细胞向心延伸(Brown 等 1994)。而后, 纺锤体赤道面上出现区间成膜体(interzonal phragmoplast), 胚乳细胞核进行平周分裂。这些平周分裂形成的细胞壁是由胚乳细胞周期中首次出现的区间成膜体产生的(图 1-j)。这些平周细胞壁将原来的蜂巢状细胞分裂成外面一层细胞和里面一

层新的蜂巢状细胞, 开口端朝向中央液泡(图 1-c、k), 结果在第一层蜂巢状结构之内产生第二层蜂巢状细胞。嗣后, 以同样方式继续进行平周分裂, 形成第三、四……层胚乳细胞(图 1-l、m), 直至整个中央液泡被细胞充满。

微管参与的核型胚乳细胞化过程可概括为: (1) RMS 胞质成膜体 垂周壁 蜂巢(管状)细胞形成; (2) RMS 不定成膜体 蜂巢(管状)细胞延伸; (3) 区间成膜体 平周壁 细胞层次增加(杨弘远 2005)。

至于其他植物的微管系统中, 核型胚乳的 RMS 产生的分子机制还不清楚(Canaday 等 2000)。在动物细胞中, 其中心体起到微管组织中心的作用, 而植物细胞的微管起始聚合部位还不完全清楚。一个可能是, 在植物体中微管最初聚集在细胞核的表面, 这些构成微管的前体物很可能运输

到后来其所在细胞内的特定地点。如果是这样的话, 则NCD很可能是通过这样一套机制产生的, 即微管从细胞核表面运输、聚合、延伸, 直至形成整个放射状的NCD。如果弄清楚植物的微管形成机制, 人们对RMS的形成机制及其调节过程的认识会更加深入一步(Olsen 2004)。

2.4 胚乳发育及胚乳游离核细胞化的分子机制 Ohad等(1996)在拟南芥中发现了一种突变体*fie* (*fertilization-independent endosperm*), 其中央细胞在未受精时启动分裂形成胚乳。随后, 其他研究者又相继发现*fis*系列突变体*fis1*、*fis2*、*fis3* (Chaudhury等1997)与*mea* (*medea*) (Grossniklaus等1998), 也具有相似的表型特点。其中,*fie*与*fis3*相同,*mea*与*fis1*相同。这样, 现在知道至少有3种基因共同控制胚乳的发育, 它们是*MEA/FIS1*、*FIS2*、*FIE/FIS3*。拟南芥*MEDEA* (*MEA*)基因的作用之一是防止中央胚乳核在未受精状态下分裂繁殖。如果*MEA*突变,*mea*雌配子体在未受精时, 其中央细胞胚乳核分裂形成多核中央细胞, 类似合胞体胚乳结构, 不能进一步发育成为可供胚营养的胚乳组织(Friedman 2001)。*MEA*基因的另一作用是限制受精后胚乳的增殖(Grossniklaus等1998)。*MEA/FIS1*、*FIS2*、*FIE/FIS3*所编码的蛋白质都与在果蝇及小鼠的胚胎发育中起重要作用的polycomb蛋白质相似。其中,*MEA/FIS1*编码polycomb蛋白的SET区;*FIS2*编码其中的锌指蛋白(zinc-finger)区;而*FIE/FIS3*编码WD区(Luo等1999; Kiyosue等1999; Ohad等1999; Yadegari等2000; Grossniklaus等2001)。Kinoshita等(2004)发现, 在拟南芥中有一种与晚开花有关的突变基因*fwa*专一地定位于中央细胞与胚乳中, 表现专一的母体印记。该基因的突变是由于DNA的去甲基化。*FWA*在拟南芥胚乳中, 母本等位基因表达, 父本等位基因沉默, 但这种表达模式在胚乳中的确切功能尚不清楚(Kinoshita等2004)。

胚乳细胞化的起始步骤是由核质微管系统导致胞质成膜体的形成。胞质成膜体和一般细胞分裂时的区间成膜体在形成机理上, 既有共同性, 又有特殊性。共同点在于, 二者均起因于高尔基体小泡的融合, 而小泡融合过程均受某些共同基

因的调节。拟南芥有一种*KNOLLE*基因参与这一过程, 其突变体*knolle*在胚乳和胚中均不能发生胞质分裂。在*knolle* (*kn*)突变体中, 缺失表皮层, 异常增大的细胞包围维管组织, 这种表型是由于八分体原胚细胞不发生平周分裂而形成的。通过染色体步行法已克隆*KN*基因, 其产物同参与膜形成过程中小泡运输和膜融合蛋白syntaxins相似, 可能与胞质分裂过程中细胞板的形成有关(Lokowitz等1996)。此外, 还有一些类似*knolle*的突变也阻碍或推迟胚乳细胞化过程。影响微管形成的一基因如*titan*系列基因, 也会阻碍胚乳细胞化。*TITAN*蛋白与ADP核糖基化因子相关, 是小分子GTP-结合蛋白RAS家族的成员, 调控真核细胞多种功能。T-DNA插入*TITAN* (*TTN*)的突变改变了胚乳发育中的减数分裂和细胞循环控制(Tzafrir等2002)。胚乳细胞化还受一些特殊基因的调节, 例如*spätzle*突变体的胚乳共质体在组成NCD时发生异常变化, 从而阻碍细胞形成。另外, 胚乳细胞壁最初是由胼胝质组成的, 所以影响胼胝质的基因也会影响胚乳的细胞化(Olsen 2004)。

3 壁物质的来源

不同植物胚乳的细胞化过程中, 构成壁的物质来源可能不同。已有报道认为来源有:(1)高尔基体, 如在向日葵中, 壁生长主要靠其末端的高尔基体合成(Newcomb 1973);(2)内质网, 如花生(邢树平和席湘媛 1995);(3)游离核膜, 外层核膜发生明显外突, 小泡是从外突的核膜上分离下来的(国凤利和邵宗泽 1991);(4)线粒体, 如白刺(*Nitraria sibirica*) (李师翁等 1992);(5)外围珠心解体产物, 如小麦(张伟成等 1990);(6)微体, 如繁缕(Newcomb和Fowke 1973)。在某一种植物中往往有2种或2种以上的来源, 如在棉花中, 除高尔基体小泡在壁生长末端融合外, 内质网和微管也可能与这种壁的形成有关(Jensen等1977)。

我们的实验表明, 细胞质中高尔基体小泡等小囊泡先集中排列在两核间的同一个面上, 然后向四周延伸组成成膜体, 成膜体内的小泡膜相互融合形成新细胞的质膜, 其中内含物连成一片, 构成细胞板, 穿插在成膜体中的内质网成为胞间连丝。细胞板形成后, 造壁物质在高尔基体小泡

内继续运输,并释放到质膜外,使新形成的壁就得以充实,也就是说,合成胚囊细胞壁的物质可能是通过“内质网合成—高尔基体加工—高尔基体小泡运输—小泡与质膜融合后外排”途径向质膜外转运成壁物质的(王忠等2005)。

4 胚乳细胞的细胞壁组成

胚乳细胞壁和体细胞壁都有木聚糖(β -1,4-葡萄糖)存在(Otegui和Staehelin 2000),木聚糖在高尔基体中合成,以分泌小泡的形式参与细胞板的形成,进而形成细胞壁。在体细胞中,木聚糖的末端残基岩藻糖始终存在,但在胚乳细胞中,岩藻糖始终都不存在。Levy等(1991,1997)认为岩藻糖残基具有稳定木聚糖构象的作用,可使之与纤维素纤丝相连接。而岩藻糖残基缺失后,木聚糖即丧失原有的构象,而不能与纤维素纤丝相连。这样,木聚糖更易受到水解酶的水解,这种木聚糖更适合以多糖的形式贮存。同时,由于纤维素没有木聚糖的连接而变得很少交联,以致细胞壁机械强度很弱,可塑性增强。

Otegui和Staehelin(2000)以免疫细胞化学定位方法研究的结果表明,胼胝质(β -1,3-葡萄糖)在胚乳细胞板的形成中就已出现,这一点与体细胞在细胞板形成时相似,但与体细胞不同的是,胼胝质在体细胞细胞壁形成后消失,而胚乳细胞壁中胼胝质则否。Otegui和Staehelin(2000)认为,胼胝质在胚乳细胞壁中可能起2个作用:(1)作为碳水化合物的一种贮存形式,为以后胚的发育提供营养物质;(2)由于胼胝质具有胶状的物理特性,能够提高胚乳细胞壁的可塑性,尤其是在快速发育的胚周围的胚乳细胞中,其形状的改变使胚的扩张有了可能。

5 结语

过去几年来,人们对核型胚乳发育机制的了解已经取得显著进展,目前核型胚乳的研究主要是以禾谷类如玉米、水稻和大麦以及双子叶植物如拟南芥(Olsen 2004)进行的。

在分子水平上,胚乳发育相关基因的研究可为提高粮食产量和品质提供更多的信息。发现和阐明这些基因的功能需要综合运用遗传学、分子生物学和基因组学等知识和技术。拟南芥全基因组测序的完成,极大地增加人们对胚乳发育相关

基因的了解。而全基因组表达谱分析技术中的基因芯片和蛋白芯片则是鉴定参与胚乳发育目标基因的有力工具。

从细胞、亚细胞水平上,对禾谷类植物和拟南芥核型胚乳的进化、多核体的发育、细胞周期的调节、细胞命运的决定和分化等研究还有待深入。有丝分裂过程中原先无壁的两游离核间成壁的机制已基本研究清楚,但无丝分裂过程中的成壁机制以及胚乳细胞化过程中参与细胞壁形成的囊泡及其中内含物的种类和数量、内含物参与成壁过程的机制和控制因素等问题均尚待进一步探讨。

参考文献

- 顾蕴洁,王忠,陈刚(1995).小麦胚乳游离核的分裂及其分裂周期的观察.植物生理学通讯,31(1):52~55
- 顾蕴洁,王忠,吴月萍(1994).小麦胚乳细胞的分离及其淀粉体的计数.植物生理学通讯,30(3):210~213
- 国凤利,邵宗泽(1991).矮生菜豆胚乳细胞形成时的超微结构的研究.实验生物学报,24:1~13
- 旷仁平,姜孝成,刘姜瑾,张春来,Adrian SLATER(2006).胚乳的发育及其调控.植物生理学通讯,42(2):182~190
- 李师翁,马虹,屠丽珠(1992).白刺胚乳早期发育的超微结构的研究.云南植物研究,14(2):151~156
- 李师翁,屠丽珠(1991).白刺胚和胚乳发育的研究.植物学报,33:500~506
- 王忠,陈刚,李克武,桂玉清,顾蕴洁(1996a).稻麦胚乳游离核的分裂.江苏农学院学报,17:11~20
- 王忠,顾蕴洁,李卫芳,陈刚,石火英,陈秀花(1998).小麦胚乳发育及其养分输入的途径.作物学报,24:536~543
- 王忠,顾蕴洁,李卫芳,练兴明,陈刚(1996b).关于大麦胚乳发育的研究.中国农业科学,29(6):38~45
- 王忠,李卫芳,顾蕴洁,陈刚,石火英,高煜珠(1995).水稻胚乳发育及其养分输入的途径.作物学报,21:520~527
- 王忠,刘满希,顾蕴洁,陈刚,熊飞(2005).水稻胚乳核的分裂及其细胞化的过程.见:作物栽培生理研究文集.北京:中国农业出版社,103~109
- 席湘媛(1987).大葱胚和胚乳的发育.植物学报,29(7):459~464
- 邢树平,席湘媛(1995).花生胚乳细胞化的超微结构观察.云南植物研究,17(4):433~438
- 杨弘远(2005).水稻生殖生物学.杭州:浙江大学出版社,132
- 张伟成,严文梅,高小彦(1990).小麦胚乳细胞化初始壁形成特征的研究.植物学报,25:599~613
- Brink RA, Cooper DC(1947).The endosperm in seed development. Bot Rev, 13: 423~541
- Brown RC, Lemmon BE(1992).Cytoplasmic domain: a model for spatial control of cytokinesis in reproductive cells of plants. EMSA Bull, 22: 48~53
- Brown RC, Lemmon BE(2001).The cytoskeleton and spatial control of cytokinesis in the plant life cycle. Protoplasma, 215: 35~49

- Brown RC, Lemmon BE, Olsen OA (1994). Endosperm development in barley: microtubule involvement in the morphogenetic pathway. *Plant Cell*, 6: 1241~1252
- Brown RC, Lemmon BE, Olsen OA (1996a). Development of the endosperm in rice (*Oryza sativa* L.): cellularization. *J Plant Res*, 109: 301~313
- Brown RC, Lemmon BE, Olsen OA (1996b). Polarization predicts the pattern of cellularization in cereal endosperm. *Protoplasma*, 192: 168~177
- Canaday J, Stoppin-Mellet V, Mutterer J, Lambert A-M, Schmit A-C (2000). Higher plant cells: γ -tubulin and microtubule nucleation in the absence of centrosomes. *Microsc Res Tech*, 149: 487~495
- Chaudhury AM, Ming L, Miller C, Craiq S, Dennis ES, Peacock WJ (1997). Fertilization-independent seed development in *Arabidopsis thaliana*. *Proc Natl Acad Sci USA*, 94: 4223~4228
- Fineran BA, Wild DJC, Ingerfeld M (1982). Initial wall formation in the endosperm of wheat, *Triticum aestivum*: a reevaluation. *Can J Bot*, 60: 1776~1795
- Friedman WE (2001). Developmental and evolutionary hypotheses for the origin of double fertilization and endosperm. *C R Acad Sci III*, 324 (6): 559~567
- Grossniklaus U, Spillane C, Page DR, Köhler C (2001). Genomic imprinting and seed development: endosperm formation with and without sex. *Curr Opin Plant Biol*, 4: 21~27
- Grossniklaus U, Vielle-Calzada JP, Hoepfner MA, Gagliano WB (1998). Maternal control of embryogenesis by *MEDEA*, a polycomb-group gene in *Arabidopsis*. *Science*, 280: 446~450
- Jensen WA, Shulz P, Ashton ME (1977). An ultrastructural study of early endosperm development and synergid changes in unfertilized cotton ovules. *Planta*, 133: 179~189
- Kinoshita T, Miura A, Choi Y, Kinoshita Y, Cao XF, Jacobsen SE, Fischer RL, Kakutani T (2004). One-way control of *FWA* imprinting in *Arabidopsis* endosperm by DNA methylation. *Science*, 303 (5657): 521~523
- Kiyosue T, Ohad N, Yadegari R, Hannon M, Dinneny J, Wells D, Katz A, Margossian L, Harada JJ, Goldberg RB et al (1999). Control of fertilization-independent endosperm development by the *MEDEA* polycomb gene in *Arabidopsis*. *Proc Natl Acad Sci USA*, 96: 4186~4191
- Levy S, Maclachlan G, Staehelin LA (1997). Xyloglucan sidechains modulate binding to cellulose during *in vitro* binding assays as predicted by conformational dynamics simulations. *Plant J*, 11: 373~386
- Levy S, York WS, Stuike-Prill R, Meyer B, Staehelin LA (1991). Simulations of the static and dynamic molecular conformations of xyloglucan. The role of the fucosylated sidechain in surface-specific sidechain folding. *Plant J*, 1 (2): 195~215
- Lokowitz W, Mayer U, Jurgens G (1996). Cytokinesis in the *Arabidopsis* embryo involves the syntaxin-related *KEOLLE* gene product. *Cell*, 84: 761~771
- Luo M, Bilodeau P, Koltunow A, Dennis ES, Peacock WJ, Chaudhury AM (1999). Genes controlling fertilization-independent seed development in *Arabidopsis thaliana*. *Proc Natl Acad Sci USA*, 96: 296~301
- Mares DJ, Stone BA, Jeffery C, Norstog K (1977). Early stages in the development of wheat endosperm: ultrastructural observations on cell wall formation. *Aust J Bot*, 25: 599~613
- Morrison IN, O'Brien TP (1976). Cytokinesis in the developing wheat grain: division with and without a phragmoplast. *Planta*, 130: 57~67
- Newcomb W (1973). The development of the embryo sac of sunflower *Helianthus annuus* after fertilization. *Can J Bot*, 51: 879~890
- Newcomb W (1978). The development of cells in the coenocytic endosperm of the African blood lily *Haemanthus katherinae*. *Can J Bot*, 56: 483~501
- Newcomb W, Fowke LC (1973). The fine structure of the change from the free-nuclear to cellular condition in the endosperm of chickweed *Stellaria media*. *Bot Gaz*, 134 (3): 236~241
- Ohad N, Margossian L, Hsu YC, Williams C, Repetti P, Fischer RL (1996). A mutation that allows endosperm development without fertilization. *Proc Natl Acad Sci USA*, 93: 5319~5324
- Ohad N, Yadegari R, Margossian L, Hannon M, Plichaeli D, Harada JJ, Goldberg RB, Fisher RL (1999). Mutations in *FIE*, a WD polycomb group gene, allow endosperm development without fertilization. *Plant Cell*, 11: 407~415
- Olsen OA (2001). Endosperm development: cellularization and cell fate specification. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol*, 52: 233~267
- Olsen OA (2004). Nuclear endosperm development in cereals and *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell*, 16 (supp), S214~S227
- Olsen OA, Linnestad C, Nichols SE (1999). Developmental biology of the cereal endosperm. *Trends Plant Sci*, 4 (7): 253~257
- Otegui M, Lima C, Maldonado S, de Lederkremer RM (1999). Development of the endosperm of *Myrsine laetevirens* (Myrsinaceae). I. Cellularization and deposition of cell-wall storage carbohydrates. *Int J Plant Sci*, 160: 491~500
- Otegui M, Staehelin LA (2000). Syncytial-type cell plates: a novel kind of cell plate involved in endosperm cellularization of *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 12: 933~947
- Tzafrir I, McElver JA, Liu CM, Yang LJ, Wu JQ, Martinez A, Patton DA, Meinke DW (2002). Diversity of *TITAN* functions in *Arabidopsis* seed development. *Plant Physiol*, 128: 38~51
- Vijayaraghavan MR, Prabhakar K (1984). The endosperm. In: Johri BM (ed). *Embryology of Angiosperms*. Berlin: Springer-Verlag, 319~376
- Yadegari R, Kinoshita T, Lotan O, Cohen G, Katz A, Choi Y, Katz A, Nakashima K, Harada JJ, Goldberg RB et al (2000). Mutation in the *FIE* and *MEA* genes that encode interacting polycomb proteins cause parent-of-origin effects on seed development by distinct mechanisms. *Plant Cell*, 12: 2367~2381