

被子植物有性和无融合生殖过程中胼胝质壁的动态变化及其生物学意义

郝建华^{1,2} 强胜^{1,*}

¹南京农业大学杂草研究室, 南京 210095; ²常熟理工学院生物系, 江苏常熟 215500

Changes and Biological Significance of Callose Wall in Sexual Reproduction and Apomixis of Angiosperms

HAO Jian-Hua^{1,2}, QIANG Sheng^{1,*}

¹Weed Research Laboratory, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, China; ²Department of Biology, Changshu Institute of Technology, Changshu, Jiangsu 215500, China

提要 就被子植物有性生殖和无融合生殖过程中在某些特定时期和细胞中出现的胼胝质壁的活动情况作了介绍, 并探讨了其生物学意义。

关键词 胼胝质; 有性生殖; 无融合生殖; 胞外信使

胼胝质 (callose) 是 β -1, 3葡聚糖的混合物, 微量地存在于各种植物组织中。胼胝质具有迅速聚合和解聚的物理和生理特性。它广泛存在于胞间连丝通道、筛板、根毛以及多细胞绿藻和有胚植物分裂细胞的细胞板中 (Scherp 等 2001)。此外, 它也作为应激反应的一部分, 在植物受伤、遭受病原菌感染或受到各种胁迫时快速而大量地合成。在种子植物的生殖活动如花粉萌发、花粉与柱头亲和识别、胚乳发育等过程中都涉及到胼胝质的变化。特别是大小孢子母细胞壁上有无胼胝质壁的形成是判断正常发育的花药和胚珠的显著标志, 因此, 胼胝质的沉积常被视作为有性生殖发育过程中的特定生化标记物。近年来的研究还发现, 在无融合生殖植物中, 未减数胚囊起始细胞的壁上均无胼胝质积累 (Peel 等 1997; Carman 等 1991; Leblanc 和 Mazzucato 2001; Tucker 等 2001)。无融合生殖作为植物有性生殖过程中的补充形式, 在植物发展进化和环境适应性方面均具有重要生物学意义。由于无融合生殖所产生的胚中包含有母本的全部遗传信息, 它所产生的子代是母本的复制品, 这一特性对于种子生产具有巨大的意义, 因此, 长期以来, 特别是近几年来, 天然无融合生殖植物的研究和如何将无融合生殖特性导入作物中受到了人们的极大关注。尽管人们早已注意到胼胝质是一种在植物生殖的特殊组织和发育的特定时期出现和消失的重要细胞壁成分, 也注意到它在植物不同的生殖方式之间的特定细胞壁上的分

布和变化不同, 但是, 对胼胝质在生殖过程中各种变化的生物学意义尚缺乏深入的了解。本文就这方面的问题作一概括性的论述。

1 胼胝质在有性生殖过程中的动态变化及其意义

胼胝质沉积是有性生殖过程中的重要特征之一。胼胝质出现于某些处于特定发育时期的性细胞中, 特别是即将进行分裂的关键性细胞中, 如大小孢子母细胞、合子等壁上, 其对发育时期的转化是必需的 (Bhandari 1984; Rodkiewicz 1970)。

1.1 在小孢子发生和雄配子体发育过程中的动态变化

就大多数植物而言, 当小孢子母细胞 (pollen mother cell, PMC) 进入减数分裂前期 I 时, 胼胝质开始在质膜与初生壁间逐渐沉积, 它从角隅处侧向外延伸, 直至包围整个母细胞。至减数分裂完成时 (此时也是绒毡层能够产生孢粉素的时期), 胼胝质迅速分解, 小孢子从共同包围的胼胝质壁中释放出来, 各自独立发育为雄配子体 (Bhandari 1984)。当发育到二细胞花粉粒阶段时, 再次出现由胼胝质壁或胼胝质与纤维素共同构成的壁, 将刚形成的生殖细胞与营养细胞隔开。在花粉粒萌发后, 胼胝质在花粉管壁中沉积, 并在顶

收稿 2005-06-06 修定 2005-11-17

资助 江苏省科技攻关项目 (BE2005349)、国家自然科学基金 (30170619) 和国家基础研究专项 (2002CB111402)。

致谢 章文华先生提供有关参考文献, 并提出一些修改意见。

*通讯作者 (E-mail: wr1@njau.edu.cn, Tel: 025-84395117)。

端形成胼胝质塞(罗玉英和胡适宜 1995)。

Ferguson 等(1998)的研究表明,烟草(*Nicotiana tabacum* L.)、花烟草(*N. alata*)、油菜(*Brassicacampstris*)和麝香百合(*Liliumlongiflorum*)的花粉管内层壁由胼胝质与纤维素共同构成。胼胝质在这些植物的花粉管顶端和胞质囊泡中均不存在,它主要存在于横向胼胝质塞中。未萌发的烟草花粉粒中没有胼胝质,胼胝质出现于萌发花粉粒的内壁和质膜之间。拟南芥的PMC在减数分裂后4个单倍体核之间的细胞壁形成方式很特殊,称为减裂后细胞板形成类型。其胼胝质的合成只有在细胞板与质膜融合后才被激活(Otegui 和 Staehelin 2004)。

有些植物中的胼胝质变化比较特殊。如萝藦科植物 *Pergularia daemia* 为复合花粉类型,其PMC在减数分裂中或减裂后均未出现胼胝质壁(Vijayaragheven和Shukla 1977)。双孢子型的露兜树属植物 *Pandanus* 的小孢子母细胞壁上也未出现胼胝质(Periasamy和Amaiathas 1991)。黑麦小孢子母细胞的形成和发育过程中,在造孢细胞阶段胼胝质即已合成(李兆勇等 2001)。

1.2 在大孢子发生和雌配子体发育过程中的动态变化 蓼型胚囊发育过程中,当大孢子母细胞(megaspore mother cell, MMC)处于减数分裂的前期I时,胼胝质在其合点端壁出现,至中期I时,整个细胞为含胼胝质的壁包围。当MMC经过减数分裂至二分体、三分体和四分体时期时,胼胝质通常出现在横隔壁上,侧壁上有或无胼胝质沉积。胼胝质荧光常从蓼型胚囊的合点端消失,退化的大孢子壁上常有较长时期的胼胝质积累。在功能大孢子位于珠孔端的月见草型胚囊发育时,其胼胝质的首次出现和减少都发生在母细胞的珠孔端。但在有些植物的大孢子发生过程中,胼胝质分布模式与上述不同。Tucker 等(2001)的研究发现,行有性生殖的山柳菊属植物 *Hieracium pilosala* 中的胼胝质起初以帽状形式沉积在MMC的珠孔端壁上,后在大孢子四分体的珠孔端细胞壁上消失。因此,尽管它最终形成的是一个典型的蓼型胚囊,但胼胝质沉积方式完全是月见草型的,而不是先前认为是典型蓼型胚囊中的方式。王耀芝和陈超(1992)在掌叶大黄的蓼型胚囊发育过程中也观察到MMC的珠孔端先沉积的

是胼胝质帽,而且在减裂时期合点端的孢子壁上始终不沉积胼胝质。Barcaccia等(1996)等也观察到蓼型胚囊的紫苜蓿一亚种(*Medicago sativa* subsp. *falcata*)的MMC上的胼胝质首先以珠孔端帽的形式出现。田国伟等(1996)研究蒙古黄芪(*Astragalus mongholicus*)时发现,在减数分裂过程中,二分体形成之前一直未观察到胼胝质。金针菜(*Heimerocallis middendorfi*)和黄花萱草(*H. flava*)的蓼型胚囊发育过程中的四分体时期,合点端和珠孔端的胼胝质壁均已消失(郝建华和李师翁1995)。上述结果进一步说明,具有蓼型胚囊发育的植物,在其大孢子发生期间细胞壁上的胼胝质变化并非只有一种不变的模式。在不同种类的大孢子发生过程中胼胝质的沉积在细节上有差异,这些差异并不一定影响雌配子体发生和雌配子体分化等下游事件(Tucker 等 2001)。

另外,四孢子型胚囊的MMC壁上(被子植物中大约有95个属的胚囊以这种只进行核分裂而不进行胞质分裂的方式产生)没有胼胝质沉积(Rodkiewicz 1970)。

2 胼胝质在无融合生殖过程中的动态变化

2.1 胼胝质测试法与无融合生殖植物的鉴定 总的来说,目前对植物无融合生殖方式的鉴定仍然需要研究。人们通过对许多植物,包括有性和无性生殖植物的大孢子发生过程中胼胝质消长的研究发现,胼胝质是这一发育过程中正常减数分裂的标志。四孢子有性生殖和二倍体孢子生殖植物中的大孢子发生过程中不出现胼胝质是不正常的减数分裂的结果(如前者只有核分裂而无胞质分裂),胼胝质不像单孢子和二孢子型胚囊发生那样,通过降解来引导功能大孢子向配子体阶段转变,而是直接由MMC直接进入四核胚囊阶段。特别是摩擦禾等二倍体孢子生殖植物中,MMC壁上完全没有胼胝质、早熟禾等无孢子生殖植物中MMC壁上的珠孔端胼胝质帽等不完全的胼胝质沉积,可作为MMC减数分裂前或减数分裂异常的组织化学标记。据此,人们提出了一种鉴定植物生殖方式的新方法——胼胝质测试法,即通过观察大孢子母细胞壁上有无胼胝质的沉积以检测植物的生殖方式。Leblanc和Mazzucato (2001)已将其用在摩擦禾无融合植物的鉴别和筛选上。与无孢子生殖相比,此法对二倍体孢子生殖植物的鉴别更为有

效, 其原理是这些植物的未减数胚囊起始细胞与 MMC 在位置、大小和形状上比较相似。胼胝质测试法作为一种简便而快捷的鉴定无融合生殖的辅助方法, 有较好的应用前景, 对育种过程中无融合生殖方式的鉴定可能有一定的应用价值。

2.2 在配子体无融合生殖胚囊起始细胞中的变化

从未减数的胚囊中的卵细胞孤雌生殖发育为胚的无融合生殖通常分为二倍体孢子生殖(diplospory)和无孢子生殖(apospory)两种, 前者从不进行减数分裂或减数分裂异常的 MMC、后者从胚珠体细胞(即无孢子起始细胞, aposporous initial cell, AIC)形成未减数胚囊。在二倍体孢子生殖中, Carman 等(1991)最早报道了野麦滨草(*Elymus rectisetus*, 兼性无融合生殖)和其有性生殖的近缘种滨草(*E. scabrus*)的大孢子发生过程中, MMC 壁上胼胝质的变化。滨草减数分裂的 MMC 珠孔端壁在前期 I 和中期 I 比处于相应发育时期的无融合生殖的母细胞上的珠孔端壁明显加厚。减数分裂的珠孔端壁、合点端壁和侧壁在二分体和四分体时期比无融合生殖后期的 MMC、二分体或双核时期的也明显地厚。胼胝质的有无是造成有性生殖与无融合生殖 MMC 之间细胞形状和细胞壁厚度上发生差异的主要原因。Carman 等(1991)推测, 在其它进行二倍体孢子生殖种的 MMC 中, 可能也缺乏胼胝质沉积。这样的推测在后来的研究中得到了证实。如 Naumova 等(1993)和 Leblanc 等(1995)分别观察到了二倍体孢子生殖的林地早熟禾(*Poa nemoralis*)、8个摩擦禾(*Tripsacum*)的 MMC 壁上都缺少胼胝质。Peel 等(1997)在一种画眉草(*Eragrostis curvula*)和摩擦禾属中也证实这些靠二倍体孢子生殖的植物 MMC 壁上无胼胝质, 但胼胝质在野麦滨草(Carman等1991)、*Elymus curvula* (Peel等1997)和摩擦禾属(Leblanc等1995)的有性生殖(它们都是兼性无融合生殖, 其有性生殖发生的频率低于5%)的 MMC 上都存在。以上事实说明, 胼胝质的缺少或含量减少, 是二倍体孢子生殖的 MMC 的特征, 可以作为无融合生殖的鉴定指标。

在无孢子生殖过程中, MMC 仍然可以进行减数分裂, 但通常情况下, 或者是母细胞本身、或者是幼期减数胚囊败育。在草地早熟禾(*Poa pratensis*)和狼尾草属中的 *Pennisetum ciliare* 和 *P.*

squamulatum (Peel等1997)以及山柳菊属(Tucker等2001)等无孢子生殖植物中, 无孢子生殖的原始细胞完全没有胼胝质积累。草地早熟禾和狼尾草属中与无孢子生殖的原始细胞相邻的 MMC 中的胼胝质分布和数量无规律地减少, 推测可能是由于早期 MMC 退化或珠心原始细胞早期活化的结果(Peel等1997)。

2.3 缺少胼胝质壁的胚囊起始细胞与功能大孢子之间的关系

二倍体孢子生殖和无孢子生殖的未减数胚囊起始细胞缺少胼胝质壁, 其特征类似于有性生殖中的功能大孢子。这引起了人们对这些细胞与 MMC 和功能大孢子之间关系的思考。

Peel等(1997)根据这些细胞中胼胝质的缺乏和液泡化的特征, 认为无孢子生殖由珠心细胞的适度“配子体早熟化”引起, 二倍体孢子生殖由 MMC 的极度“配子体早熟化”引起, 因而这些启动未减数胚囊的起始细胞的特性发生改变, 变成了具有功能的大孢子。Carman (1997)赞同此观点, 并认为四孢子有性生殖的 MMC 和二倍体孢子生殖的未减数胚囊起始细胞缺乏胼胝质壁的特征, 相当于从这些细胞直接发育为雌配子体, 这与它们缺少功能大孢子向雌配子体的转变这一发育环节有关(在单孢子和二孢子胚囊发育过程中, 功能大孢子在其壁上的胼胝质壁降解后, 开始迅速膨大, 进入配子体发育阶段)。

Tucker 等(2003)进行的生殖标记基因的试验, 从分子水平上说明了山柳菊的无孢子生殖原始细胞与 MMC 和功能大孢子之间的关系。他们将拟南芥的 *SPL* (*SPOROCTELESS*) 和 *FIS* (*FERTILIZATION-INDEPENDENT ENDOSPERM*) 等生殖标记基因导入山柳菊后, 山柳菊的有性胚珠中的 *AtSPL:GUS* 即专一性地存在于 MMC 中, 在无孢子生殖胚珠的 MMC 中必能表达, 但在无孢子起始细胞中则不表达。*AtFIS2:GUS* 在山柳菊有性生殖植物核分裂后的功能大孢子和预定要退化的大孢子中都存在。他们在无孢子生殖植物的 MMC 减数分裂后的 4 个大孢子(它们都注定要退化)中也检测到了 *AtFIS2:GUS*, 而 AIC 与有性生殖植物中的功能大孢子一样, 在核分裂后此标记基因开始出现。山柳菊和拟南芥的 *SPL* 和 *FIS* 标记基因的表达模式说明, AIC 不具有 MMC 的特性, 但在核分裂后则相当于有性生殖过程中的功能大孢子。

上述结果表明, 缺少胼胝质壁的未减数胚囊, 其起始细胞在发育的某个时期变成了功能大孢子。但是, 按照无融合生殖是有性生殖在时间和空间上失调的观点(Koltunow和Grossniklaus 2003), 上述二倍体孢子生殖和无孢子生殖现象是这些植物有性生殖的异常表现形式, 配子体无融合生殖起始细胞缺少胼胝质壁的现象并不意味着它们是有功能的大孢子。因此, 还需要寻找其他生化或分子标记物, 以进一步检验启动未减数胚囊的起始细胞与功能大孢子之间的关系等问题。

3 胼胝质在生殖活动的出现和发生动态变化的生物学意义

在孢子发生和配子体发育中胼胝质壁的变化表明, 这种壁层在发育中可能起某些特殊功能, 经典的观点认为它起机械隔离、化学屏障或“分子筛”和保护等作用(Bhandari 1984)。

持机械隔离观点的认为, 从孢子体到配子体的转化和配子体基因组的表达都是依赖胼胝质对细胞有隔离作用。小孢子四分体和退化大孢子壁上的胼胝质是阻止营养物质吸收的屏障。只有胼胝质迅速而彻底地降解后, 小孢子才得以彼此分开, 吸收药室中的营养物质并进而发育为雄配子体, 并可促使有功能的大孢子从珠心中吸收营养物质而发育为雌配子体(Bhandari 1984)。Heslop-Harrison和Mackenzie (1967)在百合(*Lilium*)花药中用标记胸苷试验的结果表明, 此标记物不能穿进胼胝质包围的PMC或小孢子。他们认为胼胝质起“分子筛”的作用, 可降低细胞壁的通透性, 将母细胞与来自体组织细胞中的分子和化学信号隔离开来。但此观点遭到了Mascarenhas (1975)的质疑, 他认为Heslop-Harrison和Mackenzie在试验中观察到的标记胸苷未进入孢子母细胞, 是花粉囊壁细胞起了阻止作用, 并非胼胝质之功。Rowley和Dunbar (1970)报道, 在杨属(*Populus*)和柳属(*Salix*)中胶体铁能透过小孢子细胞的胼胝质壁。Rodriguez-Garcia和Majewska-Sawka (1992)的试验显示, 甜菜(*Beta vulgaris*)小孢子母细胞的胼胝质壁可允许某些物质(如铈离子)和铈离子与过氧化氢反应的产物 $[Ce-(OH)_2OOH]$ 自由通透。

也有一些试验则说明胼胝质壁与细胞分化之间有联系。如罗玉英和胡适宜(1995)根据玉竹和

小麦雄配子体的研究结果认为, 细胞壁上暂存的胼胝质壁是生殖细胞改变分化方向的一个必要的前题, 即可保证它和营养细胞在花粉这类封闭系统内沿着不同的分化道路发育。Vijayaragheven和Shukla (1977)发现, 萝藦科植物*Pergularia daemia*在小孢子发生中始终缺少胼胝质, 其花粉的外壁薄、不连续、无纹饰。Abramova等(2003)研究减数分裂时期的野生型玉米和其突变体的花药和胚珠中胼胝质合成和沉积的结果表明, 伴随着胼胝质合成的是造孢细胞向减数分裂的快速转换。启动减数分裂的信号似乎与胼胝质形成的信号相一致, 它对于大小孢子发生中孢子母细胞的正常发育是必需的。他们认为花药和胚珠中造孢细胞或孢原细胞一进入减数分裂后, 胼胝质就开始合成, 而且减数分裂的后续过程正常与否也不影响这一过程。这表明胼胝质作为一种特殊而又通用的细胞壁物质, 存在于重要的发育阶段(如花粉发育的起始阶段), 并起重要作用(Bhandari 1984)。

Heslop-Harrison (1968)在百合属中的研究结果表明, 花药中胼胝质壁的早期分解产物是1,3-寡聚糖, 如昆布二糖和昆布三糖等, 它们存在的时间很短, 并且很快分解成葡萄糖。Eschrich注意到, 黄瓜属(*Cucurbita*)四分体分离阶段的花药提取物中, 葡萄糖急剧增加(Bhandari 1984)。而最近的研究表明, 葡萄糖不仅调节光合作用过程中的基因表达, 而且作为信使分子, 还影响开花和衰老等植物生活史中的许多代谢和发育过程。葡萄糖信使分子的感受器是己糖激酶, 它与光照、激素和营养信号系统协同作用, 控制着植物的生长和发育过程, 并对变化的环境作出响应(Rolland和Sheen 2005; 张维和郭得平 2005; 陈俊伟等 2005; Smeekens 2000; Yanagisawa等 2003; Moore等 2003; 秦巧平等 2003)。

由于胼胝质是一种快速聚合和解离的葡聚糖, 是一种在植物生殖过程中的特定时期以及在特殊细胞或结构的壁上发生消长变化的物质, 根据已有的对胼胝质壁与细胞分化之间关系的研究结果, 加上近年来植物胞外信使分子在植物发育中的认识和糖信号功能的研究, 我们认为, 有必要对胼胝质在植物生殖器官中出现与否以及发生消长的生理意义重新进行评价。经典的隔离作用或分子筛等观点曾受到过一些质疑(Mascarenhas

1975), 也不适于解释一些植物的大、小孢子母细胞在减数分裂中或减数分裂后不出现胼胝质壁的现象, 如复合花粉类型的PMC和蒙古黄芪的MMC一直不出现胼胝质壁(Vijayaragheven和Shukla 1977; 田国伟等1996), 掌叶大黄和蚕豆(*Vicia faba*) MMC壁不完全被胼胝质包围(王耀芝和陈超1992; 王耀芝和丁惠宾1989)等。对此, 有些研究者早已指出, 胼胝质作为一种屏障可使MMC与体细胞暂时“隔离”的作用不能用之解释这些植物中产生的同类现象(田国伟等1996), 胼胝质在植物发育途径转变的关键时刻的出现和活动及其生物学意义, 可能是一个比我们目前的认识更为普遍而深刻的现象, 因此, 有一定的研究前景(王耀芝和丁惠宾1989)。

胼胝质的出现和消失可能是受基因控制的稳定的遗传特性, 在它出现和包围某个或某些处于发育关键时期的细胞或结构时, 是否携带着决定它们发育命运和分化方向的胞外信使分子(这些信使分子可能是一些葡萄糖分子), 并导引细胞的发育途径; 掌叶大黄等植物虽然是蓼型胚囊的发育方式, 但其胼胝质的分布模式却呈月见草型, 是否与其二分体时期的合点端及周围邻近一些细胞壁上积累少量的胼胝质携带着信使分子, 使其合点端而非珠孔端的大孢子开始发育有关; 草地早熟禾和狼尾草属中与无孢子生殖的原始细胞相邻的MMC中的胼胝质分布和数量无规律地减少, 是否是由于其携带着能使MMC退化的信息, 这些问题都值得探讨。

已有人通过有性生殖和无融合生殖过程中MMC胼胝质壁动态变化的比较研究, 提出胼胝质与植物生殖方式之间关系的新看法。如Tucker等(2001)认为, 胼胝质沉积对于蓼型胚囊的减数分裂是关键性的因子, 也是内在的遗传因素决定的必然事件。胼胝质的缺少可能会使减数分裂必需的调节因子扩散出MMC, 或者使来自珠心的调控有丝分裂的调节因子扩散进来。Barcaccia等(1996)认为, 蓼型胚囊珠孔端的大孢子之间和大孢子周围胼胝质的沉积似乎是起负选择作用, 由此也决定了只有合点端的大孢子才可发育为雌配子体。上述观点与胼胝质信使作用的观点一致。已有资料表明, β -1, 3葡聚糖酶在调控有性和无融合生殖胚囊的发育中起作用(Tucker等2001)。因

此, 胼胝质与葡聚糖酶如何相互作用, 如何调控植物的生殖方式和生殖过程等问题, 都有待深入探讨。

4 胼胝质与胚珠不育

正在发育的被子植物胚珠中, 胼胝质并不完全局限存在于大孢子发生过程中的细胞里。减数分裂中的细胞是胼胝质积累的主要部位, 但在不同种植物胚珠中的珠心细胞、承珠盘、内珠被、珠柄和胚珠输导组织周围都检测到了胼胝质(Tucker等2001; 王耀芝和陈超1992; Vishnyakova 1991)。如Vishnyakova(1991)对紫苜蓿(*Medicago sativa*)、红车轴草(*Trifolium pratense*)、树锦鸡儿(*Caragana arborescens*)、芥菜(*Brassica juncea*)、番茄(*Lycopersicon esculentum*)、黑麦(*Secale cereale*)和大麦(*Hordeum vulgare*)等分属于豆科、十字花科、茄科和禾本科等4个科的13种植物成熟胚珠中的胼胝质荧光和解剖学的观察表明, 可育胚珠无荧光, 而不育胚珠中则显示出不同程度的胼胝质荧光。不育胚珠中胼胝质沉积的位置和数量以及所发出的荧光强度因不同种类而异, 许多种是从合点端开始沉积的。Asthir等(2001)的免疫细胞化学定位的结果表明, 大麦颖果发育的特定时期, 其折痕处的珠心突出体和维管组织中出现胼胝质。

已有研究表明, 胼胝质在胚珠的其他部位出现, 与胚珠衰老、未受精和育性丧失有关(Dumas和Knox 1983)。因此, 开花期珠心中胼胝质的出现可作为胚珠不育性的标记(Vishnyakova 1991), 如苜蓿属(*Medicago*)中胼胝质的沉积是败育胚珠的首要特征(Rosellini等2003)。新近的分子生物学研究结果也支持上述观点, 如拟南芥的突变体*ant-9*不育胚珠的珠心区域中有胼胝质出现(Elliot等1996)。

Warmke和Overman(1972)在对高粱属(*Sorghum*)细胞质雄性不育系不育和可育花药的研究中, 早已观察到两者的胼胝质行为在减数分裂时期的不同, 其与花药的育性也有关。

虽然人们采用苯胺蓝诱导方法, 将胼胝质荧光作为一种简便实用的生物测定手段, 对植物不亲合系统和配子体间竞争性进行快速评价的报道较多, 但对胼胝质与胚珠育性之间的关系的研究还未引起足够的重视。以后应加强这方面的研究。

5 结束语

综上所述, 胼胝质在植物生殖中有着相对固定的分布和变化模式, 但也有多种变异形式。对大多数有性生殖的植物而言, 胼胝质的消长对启动孢子母细胞分化的独特途径是必需的, 它也直接参与有功能孢子的选择作用, 引导着孢子向配子体的发育。在无融合生殖植物中, 启动二倍体孢子生殖的MMC细胞壁上缺少胼胝质, AIC壁则完全缺少胼胝质。因此, 可根据胼胝质的有无来鉴定植物的生殖方式。

被子植物的生殖过程十分复杂, 有各种信使分子参与其调节。除了大量的胞内信使分子外, 近年来, 植物体外中胞外信使在植物发育中的作用也受到了广泛关注。一些植物胞外分子如细胞壁钙调素、胞外Ca²⁺、寡糖素和阿拉伯半乳糖蛋白(arabinogalactan-protein, AGP)等都是重要的信号源, 与植物的发育密切相关(刘曼等2005; 孙大业2000; 郝建华和沈宗根2002, 2003; 郝建华2004)。

胼胝质在特定细胞壁上的分布模式和时间以及它参与的生理过程, 表明它在植物细胞的生长和分化中起着某种作用。已有证据表明, 它可以在小孢子四分体阶段中短期分解为二糖和三糖等寡糖分子, 再进一步降解为葡萄糖。但它是否像其它寡糖素那样, 在植物的生殖中起胞外信使的作用, 或者通过降解为葡萄糖或其它单糖分子起信使作用; 如果它是一类信使分子, 那么信使分子的具体性质是什么; 不同植物种类、不同生殖阶段和不同部位的降解产物和信使分子是否相同; 受体的分子性质和细胞位点是什么, 它如何与受体分子相互作用; 其信号转导过程以及如何影响基因表达、酶的活性和其他细胞学过程等问题都有待深入探讨。

迄今虽然已观察到了一些植物的胼胝质在有性和无融合生殖的孢子发生和胚囊形成过程中存在差异, 但所有这些试验中采用的行无融合生殖的植物种类十分有限, 还需要在更大范围内对这一问题进行研究, 以进一步验证胼胝质测试法作为无融合生殖检测手段的可靠性。同时, 还需要采用其他标记物来进一步研究无融合胚囊的起始细胞是否具有MMC或功能大孢子的身份等问题。阐明胼胝质受基因控制的特性, 可以通过胼胝质基

因调控途径, 直接培育无融合生殖品种, 这将极大地推动有关利用无融合生殖特性育种的发展。

已有资料表明, β -1, 3葡聚糖酶除参与防御反应外, 还调节植物的某些生殖发育过程, 如小孢子发生(Lotan等1989)、花粉管生长(Worrall等1992)、山柳菊的有性和无孢子生殖胚囊的发育等(Tucker等2001)。在拟南芥和烟草中的研究表明, β -1, 3葡聚糖酶的作用位点在胞外, 属于胞外蛋白质(Delp和Palva1999)。据此看来, 未来的工作不仅要研究 β -1, 3葡聚糖酶和作为其底物的胼胝质各自在花发育中所起的作用, 还应探讨这两者之间是如何相互作用来影响植物的生殖过程的。胞外信使分子研究的深入, 对了解胼胝质等细胞壁成分的作用机制也显得很重要。

参考文献

- 陈俊伟, 谢鸣, 秦巧平(2005). 植物糖信号与激素信号之间的联系. 植物生理学通讯, 41 (3): 279~285
- 郝建华(2004). 细胞壁与细胞的发育. 生物学通报, 39 (2): 22~23
- 郝建华, 李师翁(1995). 金针菜大孢子的发生及雌配子体的发育. 兰州大学学报, 30 (3): 122~126
- 郝建华, 沈宗根(2002). 调节植物发育的胞外信使分子. 常熟高专学报, 16 (4): 46~50
- 郝建华, 沈宗根(2003). 细胞壁在植物生殖生长中的作用. 生物学杂志, 20 (4): 4~6
- 李兆勇, 王亚男, 王新宇(2001). 黑麦小孢子母细胞形成和发育过程中细胞胼胝质壁合成的变化. 西北植物学报, 21 (4): 700~705
- 刘曼, 毛国红, 孙大业(2005). 植物的钙调素亚型. 植物生理学通讯, 41 (1): 1~6
- 罗玉英, 胡适宜(1995). 玉竹生殖细胞壁在发育中的变化. 植物学报, 37 (1): 7~13
- 秦巧平, 张上隆, 徐昌杰(2003). 己糖激酶与植物生长发育. 植物生理学通讯, 39 (1): 1~8
- 孙大业(2000). 质外体——决定植物细胞发育命运的重要信号源. 植物学报, 42 (5): 441~445
- 田国伟, 殷华, 王好友, 申家恒(1996). 蒙古黄芪大孢子发生期间细胞壁胼胝质的观察. 哈尔滨师范大学自然科学学报, 12 (2): 77~80
- 王耀芝, 陈超(1992). 掌叶大黄胚珠的发育及胼胝质的变化. 西北植物学报, 12 (4): 266~271
- 王耀芝, 丁惠宾(1989). 蚕豆大孢子发生期间细胞壁胼胝质的观察. 西北植物学报, 9 (2): 82~87
- 张维, 郭得平(2005). 糖和脱落酸及乙烯互作及其与植物生长发育的关系. 植物生理学通讯, 41 (3): 376~380
- Abramova LI, Awalkina NA, Golubeva EA, Pyzhenkova ZS, Golubovskaya IN (2003). Synthesis and deposition of callose in anthers and ovules of meiotic mutants of maize (*Zea mays*). Russ J Plant Physiol, 50 (3): 324~329
- Asthir B, Spoor W, Duffus C, Parton RM (2001). The location of (1-3)- β -glucan in the nucellar projection and in the vascular

- tissue of the crease in developing barley grain using a (1-3)- β -glucan-specific monoclonal antibody. *Planta*, 214 (1): 85~88
- Barcaccia G, Mazzucato A, Falcinelli M, Veronsei F (1996). Callose localization in cell walls during meiotic and apomeiotic megasporogenesis in diploid alfalfa. *Caryologia*, 49: 45~56
- Bhandari N (1984). The Microsporangium. In: Johri BM (ed). *Embryology of Angiosperms*. Berlin, Heidelberg: Springer-Verlag, 102~106
- Carman JG (1997). Asynchronous expression of duplicate genes in angiosperms may cause apomixis, bispory, tetraspory, and polyembryony. *Biol J Linnean Soc*, 61: 51~94
- Carman JG, Crane CF, Riera-Lizarazu O (1991). Comparative histology of cell walls during meiotic and apomeiotic megasporogenesis in two hexaploid Australasian *Elymus* species. *Crop Sci*, 31: 1527~1532
- Delp G, Palva T (1999). A novel flower-specific *Arabidopsis* gene related to both pathogen-induced and developmentally regulated plant β -1,3-glucanase genes. *Plant Mole Biol*, 39: 565~575
- Dumas C, Knox RB (1983). Callose and determination of pistil viability and incompatibility. *Theor Appl Genet*, 67: 1~10
- Elliot RC, Betzner AS, Huttner E, Oakes MP, Tucker WQJ, Gerentes D, Perez P, Smyth D (1996). A integumenta, an *Apetala 2*-like gene of *Arabidopsis* with pleiotropic roles in ovule development and floral organ growth. *Plant Cell*, 8: 155~168
- Ferguson C, Teeri TT, Siika-aho M, Read SM, Bacic A (1998). Location of cellulose and callose in pollen tubes and grains of *Nicotiana tabacum*. *Planta*, 206: 452~460
- Heslop-Harrison J (1968). Tapetal origin of pollen coat substances in *Lilium*. *New Phytol*, 67: 779~786
- Heslop-Harrison J, Mackenzie A (1967). Autoradiography of soluble ($2\text{-}^{14}\text{C}$)-thymidine derivatives during meiosis and microsporogenesis in *Lilium* anthers. *J Cell Sci*, 2: 387~400
- Koltunow A, Grossniklaus U (2003). Apomixis: A developmental perspective. *Annu Rev Plant Biol*, 54: 547~568
- Leblanc O, Mazzucato A (2001). Screening procedures to identify and quantify apomixes. In: Savidan Y, Carman JG, Dresselhaus T (eds). *Flowering of Apomixis: From Mechanisms to Genetic Engineering*. Mexico: CIMMYT, IRD, European Commission DG VI, 121~136
- Leblanc O, Peel MD, Carman JG, Savidan Y (1995). Megasporogenesis and megagametogenesis in several *Tripsacum* species (Poaceae). *Am J Bot*, 82: 57~63
- Lotan T, Ori N, Fluhr R (1989). Pathogenesis-related proteins are developmentally regulated in tobacco flowers. *Plant Cell*, 1: 881~887
- Mascarenhas JP (1975). The biochemistry of angiosperm pollen development. *Bot Rev*, 41: 259~314
- Moore B, Zhou L, Rolland F, Hall Q, Cheng WH, Liu YX, Hwang Ildoo H, Tamara J, Jen S (2003). Role of the *Arabidopsis* glucose sensor HXK1 in nutrient, light, and hormonal signaling. *Science*, 300: 332~336
- Naumova TN, Den Nijs APM, Willemsse MTM (1993). Quantitative analysis of aposporous parthenogenesis in *Poa pratensis* genotypes. *Acta Bot Neerl*, 42: 299~312
- Otegui MS, Staehelin LA (2004). Electron tomographic analysis of post-meiotic cytokinesis during pollen development in *Arabidopsis thaliana*. *Planta*, 218: 501~515
- Peel MD, Carman JG, Leblanc O (1997). Megasporocyte callose in apomictic buffelgrass, Kentucky bluegrass, *Pennisetum squamulatum* Fresen, *Tripsacum* L. and weeping lovegrass. *Crop Sci*, 37 (3): 724~732
- Periasamy K, Amaithas J (1991). Absence of callose and tetrad in the microsporogenesis of *Pandanus odoratissimus* with well-formed pollen exine. *Ann Bot*, 67: 29~33
- Rodkiewicz B (1970). Callose in cell walls during megasporogenesis in angiosperms. *Planta*, 93: 39~47
- Rodriguez-Garcia MI, Majewska-Sawka A (1992). Is the special callose wall of microsporocytes an impermeable barrier? *J Exp Bot*, 43: 1659~1663
- Rolland F, Sheen J (2005). Sugar sensing and signalling networks in plants. *Bioche Soc Trans*, 33 (part 1): 269~271
- Rosellini D, Ferranti F, Barone P, Veronesi F (2003). Expression of female sterility in alfalfa (*Medicago sativa* L.). *Sex Plant Reprod*, 15: 271~279
- Rowley JR, Dunbar A (1970). Transfer of colloidal iron from sporophyte to gametophyte. *Pollen et Spore*, 12: 305~328
- Scherp P, Grotha R, Kutschera U (2001). Currence and phylogenetic significance of cytokinesis-related callose in green algae, bryophytes, ferns and seed plants. *Plant Cell Rep*, 20: 143~149
- Smeekens S (2000). Sugar-induced signal transduction in plants. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol*, 51: 49~81
- Tucker MR, Araujo ACG, Paech NA, Hecht V, Schmidt EDL, Rossell JB, de Vries SC, Koltunow AMG (2003). Sexual and apomictic reproduction in *Hieracium* subgenus *Piloseilla* are closely interrelated developmental pathways. *Plant Cell*, 15 (7): 1524~1537
- Tucker MR, Paech NA, Willemsse MTM, Koltunow AMG (2001). Dynamics of callose deposition and 1,3-glucanase expression during reproductive events in sexual and apomictic *Hieracium*. *Planta*, 212: 487~498
- Vijayaragheven MR, Shukla AK (1977). Absence of callose around the microspore tetrad and poorly developed exine in *Pergularia daemia*. *Ann Bot*, 41: 923~926
- Vishnyakova MA (1991). Callose as an indicator of sterile ovules. *Phytomorphology*, 41 (3~4): 245~252
- Warmke HE, Overman MA (1972). Cytoplasmic male sterility on *Sorghum*. I. Callose behaviour on fertile and sterile anthers. *J Hered*, 63: 103~108
- Worrall D, Hird DL, Hodge R, Paul W, Draper J, Scott R (1992). Premature dissolution of the microsporocyte callose wall causes male sterility in transgenic tobacco. *Plant Cell*, 4: 759~771
- Yanagisawa S, Yoo S-D, Sheen J (2003). Differential regulation of EIN3 stability by glucose and ethylene signalling in plants. *Nature*, 425: 521~525