

细胞壁在细胞极性建立和胚胎发生中的作用

何玉池^{1,2}, 汤行春¹, 何宇清¹, 孙蒙祥^{1*}

(1. 武汉大学生命科学学院, 植物发育生物学教育部重点实验室, 武汉 430072; 2. 湖北大学生命科学学院, 武汉 430062)

摘要: 植物细胞壁是一个活性的动态结构, 其结构层次与组分随着发育进程而发生变化, 且广泛参与细胞的各项生命活动, 特别是在参与细胞命运决定、充当细胞发育信使、调控植物胚胎早期极性建立以及模式建成等方面发挥重要作用。

关键词: 细胞壁; 胚胎发育; 极性

中图分类号: Q 944

文献标识码: A

文章编号: 1000-470X(2006)05-0464-05

Roles of Cell Wall in Cell Polarity Establishment and Embryogenesis

HE Yu-Chi^{1,2}, TANG Xing-Chun¹, HE Yu-Qing¹, SUN Meng-Xiang^{1*}

(1. Key Laboratory of MOE for Plant Developmental Biology, College of Life Sciences, Wuhan University, Wuhan 430072, China;

2. College of Life Science, Hubei University, Wuhan 430062, China)

Abstract: Cell wall acts as cell regulatory signal and plays important role in cell metabolism, cell fate determination and various developmental process. It's specific components and structure change with different developmental stages. Recent investigations reveal that it takes critical part in cell polarity establishment and pattern formation in early embryogenesis.

Key words: Cell wall; Embryogenesis; Polarity

细胞壁曾经被认为是一种被动地包裹活性原生质体的纤维素盒子, 是无活性的机械外壳。最近的20多年里, 随着现代实验技术的发展, 研究者对细胞壁给予了相当的关注, 从而在很大程度上更新了人们的认识, 形成了日趋全面而又客观的细胞壁的现代概念。细胞壁是一个动态的、活跃的代谢结构, 参与细胞的生长、分化、识别、抗病等一系列过程, 是植物细胞生命活动不可缺少的一部分。国内有关细胞壁的综述文章从细胞壁的结构与功能、细胞壁与胚胎发育的关系等角度已进行了阐述^[1-3]。本文将侧重阐述细胞壁的动态变化以及在极性建立和胚胎发生方面的作用。

1 动态的细胞壁

生物体的细胞都合成一些产物, 分泌到周围环境中形成细胞外基质(extracellular matrix, ECM)^[4]。细胞壁作为植物细胞外基质的重要部分, 积极参与细胞的发育调控, 它们以某种方式将信息传递给细胞, 调节细胞的行为, 以便对各种外界环境作出相应的反应。植物细胞的细胞壁主要由纤维素、半纤维

素、果胶以及蛋白质等组成。植物细胞壁的结构和化学组成与动物的ECM存在明显区别, 但是二者的大分子都排列成三维网状结构^[5]。不同类型细胞, 不仅组成细胞壁的基本成分如纤维素、木质素等的分布具有差异, 而且不同的糖蛋白(如阿拉伯半乳聚糖蛋白(AGPs)、富含羟脯氨酸糖蛋白(HRGPs)、富含甘氨酸的蛋白(GRPs)、富含脯氨酸的蛋白(PRPs)在细胞壁不同层次上分布并非均一。甚至单个细胞的不同区域如墨角藻(*Fucus*)合子的假根端和叶状体端细胞壁的超微结构和组织化学反应都是不同的^[6-9]。通过单克隆抗体的研究表明, 不同发育命运的细胞, 其细胞壁蛋白如阿拉伯半乳聚糖蛋白(AGPs)的分布随着发育进程呈现动态变化^[10]。细胞壁已经不再被认为是一种环绕植物细胞的惰性结构, 而是对生长和发育发挥重要调节作用的活性结构, 是植物发育必需的微环境^[11-13]。

2 细胞壁的功能

2.1 影响细胞的发育命运

墨角藻的合子和一次分裂后的细胞壁, 对植物

收稿日期: 2006-01-06, 修回日期: 2006-07-13。

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(30370743, 90408002); 国家杰出青年基金资助项目(30225006); 湖北大学人才专项基金资助项目。

作者简介: 何玉池(1974-), 女, 发育生物学博士, 湖北大学生命科学学院教师, 研究方向为植物发育生物学(E-mail: heyuchi@126.com)。

* 通讯作者(E-mail: mxsun@whu.edu.cn)。

体早期极性轴的建立和模式建成是必要的^[14]。用激光切割技术将墨角藻假根细胞的细胞质去掉,只保留完整的细胞壁,当叶状体的细胞接触到残留的假根细胞壁时,这些注定成为叶状体的细胞就改变了发育命运,转变成假根细胞。用激光破坏假根细胞的细胞质和一部分细胞壁后,与假根细胞残留细胞壁相邻的叶状体细胞发育成了假根,而与假根细胞被破坏的细胞壁相邻的叶状体细胞仍按原来的方向发育。由此可见,影响细胞分化的作用因子可能存在于细胞壁中。这被认为与细胞壁的复杂成分尤其是糖蛋白有关^[14,15]。随后研究者用激光显微术结合人工培养技术对墨角藻合子发育过程中细胞间的相互作用和细胞命运决定之间的关系进行了探讨,用激光束照射并破坏叶状体端或假根端细胞,使两端各自不能再产生相应的抑制因子时,两端细胞的发育命运发生了改变。说明影响细胞分化的可能是一些位于细胞壁中的可扩散的抑制因子,其作用的发挥具有位置依赖性^[16]。

细胞壁影响细胞发育命运的观点,同样在高等植物中得到证实。在拟南芥的研究中,发现只有两个皮层细胞的结合部位才能生长根毛。即使利用激光手术将两个相邻皮层细胞的细胞质破坏,而仅留下中空的细胞壁,接触到皮层细胞之间结合部位的细胞仍然能长出根毛^[17]。研究者认为特化细胞命运的信使可能位于细胞壁内。

2.2 充当细胞发育信使

细胞壁蛋白主要有细胞壁结构蛋白、酶蛋白、功能尚未确定的蛋白质三大类,其中一些在植物的生长发育中充当重要的发育信使。主要具有参与细胞识别,促进细胞分裂增殖以及调控植物发育等重要作用。细胞壁是植物细胞最大的钙库,细胞壁中还含有水溶性的钙调素(CaM),以离子键结合于壁上,可以促进细胞增殖。富含羟脯氨酸糖蛋白(HRGPs)、富含甘氨酸的蛋白(GRPs)、富含脯氨酸的蛋白(PRPs)和阿拉伯半乳聚糖蛋白(AGPs)是目前研究最为详细和深入的几种细胞壁蛋白^[18],本文将着重介绍在植物的发育中发挥重要作用的AGPs、Expansin以及细胞壁相关的蛋白激酶(WAKs)的研究概况。

2.2.1 阿拉伯半乳聚糖蛋白(AGPs)的作用

AGPs是一种胞外的糖蛋白,在有性生殖特别是胚胎发生过程中扮演重要角色,其在植物发育调控上的重要性受到广泛关注^[10,19]。它在发育的不同阶段,不同的器官、组织、细胞中分别表达,从而使不

同时间、空间存在的细胞甚至同一细胞的不同位置都具有异质性。AGPs自有其复杂而又特殊的分布定位模式,这种分布模式的产生与胚胎发生的潜力、细胞增殖的状态以及发育时期存在密切关联^[10,20-24]。在油菜合子胚胎发生过程中,合子时期没有检测到JIM8识别的AGPs表面受体,在二胞原胚时,顶基细胞都能检测到JIM8识别的AGPs。然而,到了球形胚之后,JIM8识别的AGPs只在胚柄上发现^[10]。McCabe等^[21]纯化了对JIM8正反应和负反应的细胞。对JIM8正反应的细胞群能进一步发育成体细胞胚,而对JIM8负反应的细胞则朝愈伤组织化方向发展。然而,培养过JIM8正反应细胞群的条件培养基能使对JIM8负反应的细胞群发育成体细胞胚。这表明对JIM8正反应的细胞能释放一种可溶性的分子,并直接影响细胞的发育命运。最近研究表明AGPs在苔藓细胞伸长尤其是顶-基端伸长中发挥重要作用^[22]。油菜小孢子胚胎发生中,培养基中添加一种人工合成的 β -D-glucosyl Yariv(β GlcY)试剂到培养基中,它能以浓度依赖的行为显著干扰小孢子的胚胎发生。 β GlcY/AGP相互作用调控胚的表皮细胞的发育命运,并且强烈地影响根的再生和发育。因此,AGPs明显在油菜小孢子胚胎发生起始和胚胎细胞分化的维持过程中起重要作用。另外,这些蛋白也可能参与了根生长的调控^[23]。

2.2.2 膨胀素(Expansin)的作用 1992年首次从黄瓜下胚轴细胞壁中鉴定出两种蛋白质,可以使提取的细胞壁在酸性条件下伸展,具有细胞壁松弛酶的特性,这种在酸性条件下能使热失活的细胞壁恢复伸展活性的蛋白质被命名为Expansin,中文译为扩张蛋白,又名膨胀素,Expansin是已发现能使细胞壁伸展的第一个细胞壁内源蛋白质^[25],引起了研究者极大的关注。在细胞生长过程中,膨胀素蛋白可以解开细胞壁的多糖网络,促进细胞伸长^[26,27]。在生长的组织中,细胞壁若要打破约束而扩展体积,必须取决于细胞壁的生物合成与维持结构完整性及强度的壁松弛协调机制。Expansin参与了细胞增大,花粉管及根系生长等众多生长发育过程。*expansion*是一个多基因家族,目前主要分为两大类。*expansion*在特定的时间和特定的位点特异表达,调控植物生长。多数*expansion*具有细胞特异性表达,在细胞生长过程中不同细胞型内大量表达的*expansion*是明显不同的。在一些植物组织中,如木质部,至少有3种不同的*expansion*的表达,表明他们的作用是

相互交迭的。利用装载纯化 Expansin 的珠子,可以诱导西红柿茎的生长点产生类叶状结构^[28]。这说明 Expansin 可能具有改变细胞发育机制的作用。

2.2.3 细胞壁相关的蛋白激酶家族 在拟南芥中,有5个与细胞壁相关的蛋白激酶(WAKs)家族,推测在细胞壁和细胞质之间充当感应器的功能。最近的研究表明,WAKs是叶片细胞正常生长发育过程所必须的^[29]。反义表达 *wak* 降低 WAK 蛋白的量,使细胞的伸展受到抑制^[9]。反义表达与细胞壁有关的蛋白激酶 WAK4,限制细胞的伸长和改变细胞的形态,但不影响细胞的分裂。在细胞的伸长和植物的发育过程中 WAKs 发挥了至关重要的作用。当 WAKs 的表达受到抑制时, *expansion* 表达水平急剧下降。但 WAKs 信号转导路径是否与 *expansion* 相关联仍然有待确定^[30]。

3 细胞壁与胚胎发育的关系

细胞壁在植物胚胎发育中发挥重要作用。细胞壁是位置信息的重要因素,参与了早期胚胎发育或其它类似发育过程的调控^[14]。在墨角藻合子第一次分裂后,位置信息便开始发挥作用^[14,31,32]。通过细胞壁物质的精确沉积调控细胞的定向生长,控制着植物形态发育的许多方面。同时,细胞壁在维持细胞的分化状态,决定发育模式和发育命运中均发挥重要作用^[6,7,14]。

3.1 细胞壁与低等植物合子发育极性建立和稳定的关系

细胞壁的不对称性对墨角藻合子发育产生了重要影响。在墨角藻合子发育过程中,合子所分泌的硫酸(盐)化多糖复合物可以作为合子极性建立的标志,说明细胞壁组分的差异在决定假根和叶状体命运特化方面发挥作用^[33,34]。随后人们从墨角藻合子细胞壁中分离出一种磺化多糖,它是一种调控分子,能够被一种酪氨酸磷酸化抑制剂抑制,壁的定向分泌可以稳定极性的轴向,结果表现为细胞壁的非对称性^[35]。细胞壁的不对称性作为位置信息,指导合子启动一系列极性事件,导致不均等分裂的产生,从而最终决定两个子细胞的发育命运^[35,36]。特定靶区域的分泌小泡,分布在细胞表面的特定位置,以此产生和保持细胞壁间的极性^[37]。细胞壁的作用在于维持定向分泌产物在细胞表面的定向分布。定向分泌和高尔基转运小泡内含物协同进入细胞壁是影响合子第一次正确分裂的关键因素^[36]。电镜研究表明,墨角藻合子不同部位的细胞壁,其超微结

构和组织化学反应均存在着差异^[6,7],墨角藻假根细胞细胞壁具有一套独特的大分子,与其余部位的细胞壁成分不同^[35]。极性分泌和细胞壁的不对称性在墨角藻合子极性建立过程中发挥重要作用。肌动蛋白微丝和完整无缺的细胞壁,二者不仅为定向分泌小泡所必需,而且也为稳定细胞轴向所必需,如以酶处理使墨角藻合子失去细胞壁,或者用药物扰乱它的肌动蛋白丝,合子便不能保持极性^[36]。

3.2 细胞壁对高等植物合子极性以及胚胎发育的影响

细胞壁对高等植物合子胚胎发育影响的报道相对较少,值得关注的是拟南芥 *emb30/gnom* 突变体的发现, *emb30/gnom* 基因影响了胚胎顶端-基部极性, *gnom* 基因在整个胚胎发育进程中持续表达。该突变体表现为细胞壁缺陷,细胞壁成分在突变体中表现为非正常分布^[38-40]。 *rsh* (Root-shoot-hypocotyl-defective) 对拟南芥胚胎发育中分裂面的正确定位是非常关键的, *rsh* 定位在细胞壁上,编码一种细胞壁糖蛋白。 *rsh* 突变体表现为合子第一次不等分裂受到影响,随后胚胎的细胞形态以及分裂面被扰乱^[41]。 *Club*, *Bublina* 等突变体的发现也证实细胞壁的极性沉积影响细胞的分裂^[42]。烟草合子定向伸长过程中,也与墨角藻合子相似,建立了细胞壁的极性。在烟草合子分离的过程中,合子珠孔端有增厚的细胞壁存在,明视野下便可以观察到加厚的细胞壁,荧光增白剂(CW)染色发现合子珠孔端比其他部位荧光强度大。经酶处理分离出来的二细胞原胚,往往顶细胞先于基细胞数小时形成原生质体。这些现象表明基细胞与顶细胞的细胞壁成分具有一定区别。烟草二细胞原胚 Con A (伴刀豆凝集素) 结合位点也表现为极性分布。结合到基细胞表面 FITC-Con A 荧光强度比顶细胞强,且这种极性分布状况一直持续到16胞的早期原胚中^[43]。细胞壁某些糖蛋白的极性分布有可能对胚胎发育产生极为重要的影响,因其具有识别作用,是重要的发育调控因子。

我们对烟草合子发育过程中的细胞壁积累过程进行了详细的超微结构观察,发现卵细胞受精之前业已建立了细胞壁的不对称性,在受精后这种不对称性被保持和强化。由于细胞壁成分的高度极性分布,限定了细胞的形态,维持着细胞的极性(作者未发表资料)。在烟草合子体外培养中,人为脱去细胞壁,即使细胞壁再生完好,合子极性也不复存在。原生质体状态的合子与保留原有细胞壁的合子在分

裂模式上显示出明显不同^[44],前者不能象后者一样形成具有胚柄结构的原胚。一方面,在具壁合子中细胞壁维持了合子的形态,特定形态的保持意味着细胞器与细胞核极性分布的维持,同时也维持了细胞壁自身的极性,但这一系列的极性因素在相同发育时期合子原生质体中均被改变,从而导致了二者分裂模式与发育命运的不同。

3.3 细胞壁对体细胞胚及小孢子胚胎发生的影响

在高等植物的体细胞胚胎发生过程中,细胞壁对胚胎发育的作用有许多报道^[18]。细胞壁中的许多化学成分均参与了体细胞胚胎发生,如几丁质酶、阿拉伯半乳聚糖蛋白、木聚糖转葡萄糖基酶、过氧化物酶、胶质等成分,均在体细胞胚胎诱导过程中发挥作用^[21,45,46]。

在体细胞胚胎发生过程中,一般都不形成胚柄^[47,48]。但在合子培养中,唯独具有细胞壁的合子可以形成典型的胚柄结构。胚柄的产生是依赖细胞壁的自身状态还是依赖合子本身所固有的极性仍然没有明确的答案。油菜小孢子培养中,外壁破裂的裂外壁小孢子可以诱导产生具有胚柄结构的胚,而细胞壁完整的小孢子所发育的胚则不具备胚柄结构^[49]。外壁的弹性和刚性以及外壁所具有的活性成分可能均在胚胎发生过程中发挥作用。

4 结语

近年关于细胞壁结构和功能研究的飞速进展,逐渐丰富和更新了我们对细胞壁的认识。目前,这一领域的研究正方兴未艾。利用墨角藻和拟南芥作为研究细胞壁的合成、结构、功能的模式系统,利用一系列的突变体探讨细胞壁相关基因功能的研究与日俱增。拟南芥 *gnom* 突变体, *knolle* 突变体,与细胞分裂有关的两个突变体 *cyt1* 和 *cyt2* 等的研究揭示了许多关键的问题^[38,50,51]。拟南芥基因组共有 25498 个基因,其中 17% 的基因编码信号肽,超过 400 个蛋白质定位在细胞壁上,估计 15% 的基因与细胞壁的结构和功能有密切关系^[52,53]。植物发育机理与细胞壁的关系必将日益引起研究者的关注。

参考文献:

- [1] 张涛,曹孜义,牛炳韬,王新宇. 细胞壁在植物胚胎发生中的作用[J]. 细胞生物学杂志, 2005, 27: 306-312.
- [2] 颜季琼. 高等植物细胞壁的结构与功能(一)[J]. 生物学通报, 1999, 34: 5-7.
- [3] 颜季琼. 高等植物细胞壁的结构与功能(二)[J]. 生物学通报, 1999, 34: 7-10.

- [4] Brownlee C, Berger F. Extracellular matrix and pattern in plant embryos: on the lookout for developmental information [J]. *Trends Genetic*, 1995, 11: 344-348.
- [5] Smith L G. Plant cell division: building walls in the right places [J]. *Nature*, 2001, 2: 33-40.
- [6] Bisgrove S R, Kropf D L. Asymmetric cell division in fucoid algae: a role for cortical adhesions in alignment of the mitotic [J]. *J Cell Sci*, 2001a, 114: 4319-4328.
- [7] Bisgrove S R, Kropf D L. Cell wall deposition during morphogenesis in fucoid algae [J]. *Planta*, 2001b, 212: 648-658.
- [8] Roberts K. How the cell wall acquired a cellular context [J]. *Plant Phys*, 2001, 125: 127-130.
- [9] Tanya A, Bruce D K. Wall-associated kinase are expressed through plant development and are required for cell expansion [J]. *Plant Cell*, 2001, 13: 303-318.
- [10] Pennell R L, Janniche L, Kjellbom P, Scofield G N, Peart J M, Roberts K. Developmental regulation of a plasma membrane arabinogalactan protein epitope in oilseed rape flowers [J]. *Plant Cell*, 1991, 3: 1317-1326.
- [11] Sun Y(孙颖), Sun D Y(孙大业). Roles for extracellular matrix in plant development [J]. *Chinese Bulletin Bot*, 1998, 15: 30-35.
- [12] Reiter W D. The molecular analysis of cell wall components [J]. *Trends Plant Sci*, 1998, 3: 27-32.
- [13] John C S. The Arabidopsis *SKU5* gene encodes an extracellular glycosyl phosphatidylinositol-anchored glycoprotein involved in directional root growth [J]. *Plant Cell*, 2002, 14: 1635-1648.
- [14] Berger C, Taylor A, Brownlee C. Cell fate determination by the cell wall in early *Fucus* development [J]. *Science*, 1994, 263: 1421-1423.
- [15] Hernandez M L, Passas H J, Smith L G. Clonal analysis of epidermal patterning during maize leaf development [J]. *Dev Biol*, 1999, 216: 646-658.
- [16] Bouget F Y, Berger F, Brownlee C. Position dependent control of cell fate in the *Fucus* embryo: role of intercellular communication [J]. *Development*, 1998, 125: 1999-2008.
- [17] Evelyn S. When walls can talk, plant biologists listen [J]. *Science*, 1998, 282: 28-29.
- [18] Robert M, Marcin F. The role of cell wall in plant embryogenesis [J]. *Cellular & Molecular Biology Letters*, 2002, 7: 1137-1151.
- [19] García G A, Vielle-Calzada J P. A classical Arabinogalactan protein is essential for the initiation of female gametogenesis in *Arabidopsis* [J]. *Plant Cell*, 2004, 16: 2614-2628.
- [20] Knox J P, Linstead P J, Peart J, Cooper C, Roberts K. Developmentally regulated epitopes of cell surface arabinogalactan proteins and their relation to root tissue pattern formation [J]. *Plant J*, 1991, 1: 317-326.
- [21] McCabe P F, Valentine T A, Forsberg L S, Pennell R I. Soluble signals from cells identified at the cell wall establish a developmental pathway in carrot [J]. *Plant Cell*, 1997, 9: 2225-2241.
- [22] Lee K J D, Sakata Y, Mau S-L, Pettolino F, Bacic A, Quatrano R S, Knight C D, Knox J P. Arabinogalactan proteins are required for apical cell extension in the moss *Physcomitrella patens* [J]. *Plant Cell*, 2005, 17: 3051-3065.

- [23] Tang X C(汤行春), He Y Q(何宇清), Wang Y(王颖), Sun M X(孙蒙祥). The role of arabinogalactan proteins binding to yariv reagents in the initiation, cell developmental fate, and maintenance of microspore embryogenesis in *Brassica napus* cv. L [J]. *J Exp Bot*, 2006, **57**: 2639 – 2650.
- [24] Champman A, Blervacq A S, Vasseur J, Hilbert J L. Arabinogalactan-proteins in *Cichorium* somatic embryogenesis: effect of β -glucosyl Yariv reagent and epitope localisation during embryo development [J]. *Planta*, 2000, **211**: 305 – 314.
- [25] McQueen-Mason S J, Durachko D M, Cosgrove D J. Two endogenous protein that induce cell wall extension in plants [J]. *Plant Cell*, 1992, **4**: 1425 – 1433.
- [26] Cosgrove D J. Loosening of plant cell walls by expansins [J]. *Nature*, 2000, **407**: 321 – 326.
- [27] Zenoni S, Reale L, Torielli G B, Lanfaloni L, Porceddu A, Ferrarini A, Moretti C, Zamboni A, Speghini A, Ferranti F, Pezzottia M. Down regulation of the *Petunia hybrida* α -expansin gene *PhEXPI* reduces the amount of crystalline cellulose in cell walls and leads to phenotypic changes in petal limbs [J]. *Plant Cell*, 2004, **16**: 295 – 308.
- [28] Fleming A J, McQueen-Mason S, Mandel T, Kuhlmeier C. Induction of leaf primordial by the cell wall protein expansion [J]. *Science*, 1997, **276**: 1415 – 1418.
- [29] Cosgrove D J. Plant cell walls: wall associated kinases and cell expansion [J]. *Curr Bio*, 2001, **11**: 558 – 559.
- [30] Lally D, Ingmire P, Tong H Y, He Z H. Antisense expression of a cell wall-associated protein kinase, WAK4, inhibits cell elongation and alter morphology [J]. *Plant Cell*, 2001, **13**: 1317 – 1332.
- [31] Berg C, Willemsen V, Hage W, Weisbeek P, Scheres B. Cell fate in the *Arabidopsis* root meristem determined by directional signaling [J]. *Nature*, 1995, **378**: 62 – 65.
- [32] Bouget F Y, Gerttula S, Shaw S L, Quatrano R S. Localization of actin mRNA during the establishment of cell polarity and early cell divisions in *Fucus* embryos [J]. *Plant Cell*, 1996, **8**: 189 – 201.
- [33] Quatrano R S, Shaw S L. Role of the cell wall in the determination of cell polarity and the plane of cell division in *Fucus* embryos [J]. *Trends Plant Sci*, 1997, **2**: 15 – 21.
- [34] Corellou F, Potin P, Brownlee C, Kloareg B, Bouget F Y. Inhibition of the establishment of zygotic polarity by protein tyrosine kinase inhibitors leads to an alteration of embryo pattern in *Fucus* [J]. *Dev Biol*, 2000, **219**: 165 – 182.
- [35] Shaw S L, Quatrano R S. The role of targeted secretion in the establishment of cell polarity and the orientation of the division plane in *Fucus* zygotes [J]. *Development*, 1996, **122**: 2623 – 2630.
- [36] Belanger K D, Quatrano R S. Polarity: the role of localized secretion [J]. *Curr Opin Plant Biol*, 2000, **3**: 67 – 72.
- [37] Drubin D, Nelson W. Origin of cell polarity [J]. *Cell*, 1996, **84**: 335 – 344.
- [38] Mayer U, Buttner G, Jürgens G. Apical-basal pattern formation in the *Arabidopsis* embryo: studies on the role of the *gnom* gene [J]. *Development*, 1993, **117**: 149 – 162.
- [39] Shevell D E, Leu W M, Gilimor C S, Xia G, Feldmann K A, Chua N H. EMB30 is essential for normal cell division, cell expansion, and cell adhesion in *Arabidopsis* and encodes a protein that has similarity to Sec7 [J]. *Cell*, 1994, **77**: 1051 – 1062.
- [40] Shevell D E, Kunkel T, Chua N H. Cell wall alteration in the *Arabidopsis emb30* mutant [J]. *Plant Cell*, 2000, **12**: 2047 – 2059.
- [41] Hall Q, Cannon M C. The cell wall hydroxyproline-rich glycoprotein RSH is essential for normal embryo development in *Arabidopsis* [J]. *Plant Cell*, 2002, **14**: 1161 – 1172.
- [42] Söllner R, Glässer G, Wanner G, Somerville C R, Jürgens J, Assaad F F. Cytokinesis-defective mutants of *Arabidopsis* [J]. *Plant Phys*, 2002, **129**: 678 – 690.
- [43] Fang K F(房克凤), Sun M X(孙蒙祥), Zhou C(周嫦). Dynamic distribution of three lectin receptors on cell surface during embryogenesis in *Nicotiana tabacum* and *Torenia fournieri* [J]. *J plant Phys Mole Bio*, 2003, **29**: 463 – 468.
- [44] He Y C(何玉池), Sun M X(孙蒙祥), Yang H Y(杨弘远). Regeneration of fertile plants from isolated tobacco zygotes by *in vitro* culture [J]. *Chinese Sci Bulletin*, 2004, **49**: 457 – 461.
- [45] Brownlee C. Role of the extracellular matrix in cell-cell signaling: Paracrine paradigms [J]. *Curr Opin Plant Biol*, 2002, **5**: 396 – 401.
- [46] Takeda H, Kotakel T, Nakagawa N, Sakurai N, Nevins D J. Expression and function of cell wall-bound cationic peroxidase in asparagus somatic embryogenesis [J]. *Plant Phys*, 2003, **131**: 1765 – 1774.
- [47] Yeung E C, Meinle D W. Embryogenesis in angiosperms: development of the suspensor [J]. *Plant Cell*, 1993, **5**: 1371 – 1381.
- [48] Zimmerman J L. Somatic embryogenesis: a model for early development in higher plants [J]. *Plant Cell*, 1993, **5**: 1411 – 1423.
- [49] Tian H(田辉), Sun M X(孙蒙祥). Embryoid formation and plantlet regeneration from exine-dehiscence microspores in *Brassica napus* L. cv. Topa [J]. *Acta Agron Sin*, 2003, **29**: 49 – 53.
- [50] Thomas T L. Gene expression during plant embryogenesis and germination: an overview [J]. *Plant Cell*, 1993, **5**: 1401 – 1410.
- [51] Grebe M, Friml J, Swarup R, Ljung K, Sandberg G, Terlou M, Palme K, Bennett M J, Scheres B. Cell polarity signaling in *Arabidopsis* involves BFA-Sensitive auxin influx pathway [J]. *Curr Bio*, 2002, **12**: 329 – 334.
- [52] Arabidopsis Genome Initiative. Analysis of the genome sequence of the flowering plant *Arabidopsis thaliana* [J]. *Nature*, 2000, **408**: 796 – 815.
- [53] Zhong R Q, Burk D H, Morrison III W H, Ye Z H. *FRAGILE FIBER3*, an *Arabidopsis* gene encoding a type II inositol polyphosphate 5-phosphatase, is required for secondary wall synthesis and actin organization in fiber cells [J]. *Plant Cell*, 2004, **16**: 3242 – 3259.