

# Double Fertilization

Embryo and Endosperm Development  
in Flowering Plants

# 双受精

## —有花植物的胚和胚乳发育

[美] 雷加文  
杨弘远 著译



科学出版社  
[www.sciencep.com](http://www.sciencep.com)

# 双受精

——有花植物的胚和胚乳发育

[美] 雷加文 著  
杨弘远 译

科学出版社  
北京

图字：01-2006-3739号

## 内 容 简 介

本书共分9章。第1章是关于有花植物双受精发现历史的报道；第2章描述真双子叶植物与单子叶植物的胚如何建立形体构图的细节；胚胎发生期间控制胚和胚柄发育的遗传与分子因素的鉴定分别在第3~5章中介绍；第6章的内容涉及整个胚，描述了胚在静止或休眠期间的一般策略；关于胚乳的发育、遗传与分子研究，主要涵盖于第7、8两章；第9章描述无融合生殖、体细胞胚胎发生与花粉胚胎发生，展示在缺乏双受精时的胚胎发生和一部分的胚乳发育。全书文献资料丰富，囊括了这个时代有关有花植物双受精及胚和胚乳发育领域的世界研究进展。

本书适合高等院校植物学、发育生物学、遗传学专业的师生参考阅读。

Translation from the English Language edition:

*Double Fertilization* by Val Ranghavan

Copyright © Springer-Verlag Berlin Heidelberg 2005

Springer is a part of Springer Science+Business Media

All Rights Reserved

### 图书在版编目(CIP)数据

双受精：有花植物的胚和胚乳发育 / (美)雷加文 (Raghavan, V.) 著；杨弘远译. —北京：科学出版社，2007

ISBN 978-7-03-019182-3

I. 双… II. ①雷… ②杨… III. 植物-双受精 IV. Q944.44

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2007) 第 090509 号

责任编辑：李 悅 彭克里 刘 晶 / 责任校对：朱光光

责任印制：钱玉芬 / 封面设计：耕者设计工作室

科学出版社出版

北京东黄城根北街 16 号

邮政编码：100717

<http://www.sciencep.com>

新营印刷厂印刷

科学出版社发行 各地新华书店经销

\*

2007年7月第一版 开本：787×1092 1/16

2007年7月第一次印刷 印张：14 1/4 插页 8

印数：1—2 000 字数：314 000

定价：55.00 元

(如有印装质量问题，我社负责调换 (环伟))

## 中译本序

我很高兴为杨弘远教授（武汉大学）所译《双受精——有花植物的胚和胚乳发育》一书作序。我以往的两本胚胎学著作《维管植物实验胚胎发生》（1976）与《被子植物胚胎发生、发育及实验研究》（1986），分别由王伏雄教授与李中奎先生主动翻译。在《双受精》一书于2006年出版时，我开始考虑其中译本的出版问题，并很容易就选中了我信赖的译者。这不仅因为武汉大学杨弘远教授的课题组在有花植物生殖生物学中的多方面贡献众所周知，而且因为在1987年共同参加的一次会议上，我和杨弘远教授开始相识，并对他的实验室进行了短期访问。

过去20年来，关于有花植物生殖的分子生物学研究取得了巨大进步，其中许多进展是在胚和胚乳发育的研究方面。希望我们在认识了重要经济作物种子与谷物这两类的遗传学与分子机制细节之后，将能控制它们的发育使之有利于人类。我知道，本书所总结的胚和胚乳发育的知识，仅仅是世界上许多实验室中应用现代技术研究有花植物生殖的大量集成进展的一部分。我期望，本书的翻译能够为广大中国学生和研究者了解双受精产物发育的近期进展提供一幅易于理解的鸟瞰图，并告诉他们，解决有花植物胚胎发生遗传学与分子控制的最终奥秘，并非马上就能奏效的。

祝你们以自己喜爱的文字阅读本书时感到愉快！

V. Raghavan

俄亥俄州哥伦布市

2006年9月5日

## PREFACE TO THE CHINESE TRANSLATION

I am very pleased to write this preface for the Chinese translation by Professor Yang Hong-yuan(Wuhan University) of my book, *Double Fertilization. Embryo and Endosperm Development in Flowering Plants*. Two of my previous books on embryology, *Experimental Embryogenesis in Vascular Plants* (1976) and *Embryogenesis in Angiosperms. A Developmental and Experimental Study* (1986) were translated into Chinese on their initiative, by Professor Wang Fuxiong and Mr Li Zhong-kui et al. respectively. When I began to think about a Chinese translation of *Double Fertilization* upon the publication of the English edition of the book in 2006, the choice of the individual to entrust the job was easy to make. Not only were the multifaceted contributions of Professor Yang's group at Wuhan University to reproductive biology of flowering plants well-known, but I had also come to know Professor Yang personally at a meeting which we both attended and by a brief visit to his laboratory in 1987.

Great progress has been made in the molecular biology of flowering plant reproduction in the past twenty years and much of this progress has been in the study of embryo and endosperm development, in the hope that as we know the intimate details of the genetic and molecular mechanisms that control development of these two parts of economically important seeds and grains, we will be able to control their development to our advantage. Thus, I am aware that knowledge summarized in my book about embryo and endosperm development is only part of a large integrated approach to the study of flowering plant reproduction undertaken in many laboratories in the world using modern techniques. It is hoped that translation of this book will provide a wide spectrum of students and researchers in China easy access to a bird's eye view of the recent progress in understanding of the development of these products of double fertilization and tell them that the final mystery of the genetic and molecular control of embryogenesis in flowering plants is in no immediate danger of being solved.

I wish you a happy reading of my book in your favorite language!

V. Raghavan  
Columbus, Ohio  
September 5, 2006

## 译者序

雷加文教授（Prof. Dr. Raghvan）是中国植物生殖生物学界熟悉的老朋友。他在 20 世纪 70 与 80 年代的两部著作，先后被译成中文（《维管植物实验胚胎发生》和《被子植物胚胎发生、发育及实验研究》），对我国读者颇有教益。可惜他的另两部后期著作 *Molecular Embryology of Flowering Plants* (1997) 与 *Developmental Biology of Flowering Plants* (2000)，没有翻译成中文。本书是作者的最新一部著作。他的每一部著作，都反映了那个时代有关领域的世界研究进展，能够称得上与时俱进。著作中囊括的文献资料之丰富，令人叹为观止。不仅如此，他本人从事的实验研究工作，几十年来也从未中断，构成了他著书立说的有力支柱。他是一位名副其实的多产作家。熟悉他治学风格的人都知道，他指导的研究生与助手很少。他经常独自在实验室中，日日夜夜沉迷于科学研究。这种几十年如一日、锲而不舍的精神值得我们学习。

本书题名《双受精——有花植物的胚和胚乳发育》，实际上除第 1 章外，其余各章均论述胚和胚乳发育，而对受精本身的论述并不多，乍一看似乎名不副实，然而，胚和胚乳发育中的很多问题，尤其从分子角度来看，是与受精以及受精前的事件分不开的。也许正是因为强调这种前因后果的内在联系，使作者宁愿使用“双受精”作为本书的主标题。

本书的特点之一是其具有历史的观点。每个问题，常从几十年或十几年前最初提出该问题开始，逐步展现其研究的来龙去脉，动态而非静止地进行阐述。可以说，每一章都是一篇系统的专题综述。另一个特点是其严谨性。无论引证文献资料或提出讨论意见，下笔都很有分寸，给未来的发展变化留有空间，也给读者留下思考的余地。还有一个特点是，文中经常出现文艺性的词语，句型比较复杂。这一方面固然反映了作者的文采，但也给读者和翻译工作带来理解上或翻译上的困难。

我在翻译中，往往为了弄清原文的某些含义，不得不反复推敲，然后争取译成既不失原义而又不致过于晦涩的中文。在专业名词、尤其是分子生物学新名词方面，我不得不查询多本词典与词汇，或向他人请教。其中，《英汉汉英分子细胞生物学词汇》（章静波等编，科学出版社，2005）是收集词汇最为齐全的参考依据。在正文中，有些生僻的名词（专业的或文艺的），我在括号中写出原名；有些疑难之处，我在脚注中提出译者的看法，供读者参考。我认为，译书不限于被动地翻译，而且兼有一定的注释功能。

在译书过程中，涉及某些专业或文字方面的问题，我曾请教一些同事，得到他们的热情帮助：郭德银与彭珍荣教授分别帮助翻译德文与法文名词；于丹、黄双全、郭友好教授在植物系统发育与分类上给予了释疑；孙蒙祥教授帮助解决了某些语句上的难题；孟金陵教授帮我阐释了十字花科植物种子贮藏蛋白的类型；我女儿杨青博士也对有的语句含义作出了解答。甚至在几个有关内容的问题上，我直接向作者 Raghavan 教授咨询，也得到他及时而详细的答复。在整个翻译过程中，周端教授自始至终参与审阅与校对，给予了最大的支持与帮助；助手彭伟在全书的打印与编排上，以其熟练的电脑操

作，认真而不厌其烦地工作；最后，科学出版社的李悦编辑在全书编辑工作中付出了很大的努力，使本书得以顺利出版。我谨在此对以上朋友们的帮助表示衷心感谢。尽管一再小心从事，我仍不敢保证翻译或校对上不出任何差错。我只能尽力而为，希望给读者一个基本满意的交代。

杨弘远  
2006年11月

## 原书序

双受精被誉为有花植物生活史中的独有事件，其定义为：一个精子与卵结合，第二个精子与二倍体极核融合核结合，从而导致胚和胚乳形成的一连串事件。早在双受精发现之初，人们就已经认识到有花植物的种子形成过程中这两个融合事件的重要性，但在很长一段时间之后才认识到它们在作物种子的胚和胚乳发育中所起的中心作用。这些作物为人类和动物提供了广泛的营养。

在胚胎学中，研究起源于单细胞胚和胚乳的发育，在 20 世纪大部分时间内的有花植物生殖生物学的多方面研究中，一直占有重要的地位。近年来，在模式植物 *Arabidopsis thaliana* 的研究工作引领下，采用遗传学与分子生物学方法研究有花植物胚胎学的情况日益增多，从而掩盖了对胚和胚乳发育的描述性研究。尽管其中某些研究已被多次加以综述，但本人撰写此书的目的，则是为这一领域的已有成就及与双受精产物有关的未来突出问题提供一幅总览。分子与遗传学研究，包括突变体筛选、基因分离及其蛋白质产物鉴定，已被公认强调到某种程度而有损于结构和发育的研究。因此，我一直试图写一本书，其中的研究能够反映我们对将胚胎发生与胚乳发育看成一系列刻板分裂的终产物这种方式的重新思考。依我之见，这些分子含义的近期研究，已使我们接近认识胚珠细胞区域转变为种子成熟组织的关键性细节。

本书第 1 章是关于双受精发现历史的报道，在以双受精为名的书中，这个问题确实应占一定位置。关于真双子叶植物与单子叶植物的胚如何建立形体构图的细节，在第 2 章中描述，这为后续三章讨论以下问题的进展奠定了基础，即胚胎发生期间控制胚（第 3 章、第 5 章）和胚柄（第 4 章）发育的遗传与分子因素的鉴定。涉及整个胚的最后一章（第 6 章），描述胚在静止或休眠期间的一般策略。关于胚乳的发育、遗传与分子研究，主要涵盖于第 7 和第 8 两章。第 9 章描述无融合生殖、体细胞胚胎发生与花粉胚胎发生，展示在缺乏双受精时的胚胎发生和一部分的胚乳发育。各章的叙述水平均使之适合于想获得有花植物胚胎发生与胚乳发育当代系统观点的研究生，以及计划向这些主题中涵盖的悬而未决问题发起冲刺的研究者们。

最后，我要感谢很多出版者和参考文献的原作者，他们允许我在本书中采用已发表文章的插图。对制作本书定稿贡献最大的，除我本人之外，莫过于本系的网络主管 Mr. Eduardo Acosta。他将我用铅笔绘就的粗放草图变成正规的黑白图或美观的彩图，并负责将所有插图转录为适于印刷的电子版。对 Eduardo 的帮助我表示感谢。在海德堡施普林格公司的出版事宜方面，我赞赏版式编辑 Dr. Jutta Lindenborn 多次提出编辑方面的忠告和建议，感谢文稿编辑 Dr. Helen Rothnie 带给本书的专业意见、重要判断及其对题材的兴趣。最后，但并非最少的谢意，是感谢我的夫人 Lakshmi，感谢她欣赏

我的乐趣，使我得以长时间呆在办公室与实验室，惬意地投身学术活动。我的女儿 Anita 在我写作期间经常从英国伦敦遥致充满幽默感的问候。

V. Raghavan

俄亥俄州哥伦布市

2005年8月

## 缩略词

### 一般缩略词

ABA	abscisic acid
APC	anaphase-promoting-complex
CaMV	cauliflower mosaic virus
cDNA	complementary DNA
2,4-D	2,4-dichlorophenoxyacetic acid
EMS	ethylmethane sulfonate
ER	endoplasmic reticulum
GA	gibberellic acid
GABA	$\gamma$ -aminobutyric acid
GFP	green fluorescent protein
GlyRS	glycyl tRNA synthetase
GUS	$\beta$ -glucuronidase
IAA	indoleacetic acid
ICL	isocitrate lyase
JIM8	a monoclonal antibody
MS	malate synthase
MYB	recognition site in the genome identified with myeloblastosis-associated viruses
NAA	naphthaleneacetic acid
NPA	naphthylphthalamic acid
pcd	programmed cell death
rRNA	ribosomal RNA
RT-PCR	reverse transcription polymerase chain reaction
T-DNA	transferred DNA
TIBA	triiodobenzoic acid
TUNEL	terminal deoxyribonucleotidyl transferase-mediated dUTP-fluorescein nick end labeling

### cDNA 克隆、基因、突变体与蛋白质产物名录

以下列举正文中首次提及的 cDNA 克隆、基因、突变体与蛋白质产物及其缩略词。除少数例外，此处与正文中所出现的野生型基因的缩略词及名称为斜体大写；突变体为斜体小写；蛋白质产物为正体大写。

AAP	AMINO ACID PERMEASE
<i>aba</i>	<i>ABA-deficient</i>
ABC	ATP-binding cassette
<i>ABI</i>	<i>ABA-INSENSITIVE</i>
<i>abp</i>	<i>auxin-binding protein</i>
<i>Ac</i>	<i>Activator</i>
<i>adl</i>	<i>Arabidopsis dynamin-like proteins</i>
AGL	<i>AGAMOUS-Like</i>
AGO	<i>ARGONAUTE</i>
AHAP3	<i>Arabidopsis HAP3</i>
ALDP	adrenoleukodystrophy protein
ALE	<i>ABNORMAL LEAF SHAPE</i>
<i>aml</i>	<i>Arabidopsis Minute-like</i>
ANT	<i>AINTEGUMENTA</i>
AP2	<i>APETALA2</i>
ARF	ADP-ribosylation factor; auxin response factor
ARL2	a relative of the ARF-family of proteins
<i>AS</i>	<i>ASYMMETRIC LEAVES</i>
<i>ask</i>	<i>Arabidopsis thaliana Skip-like1</i>
ASK $\eta$	<i>Arabidopsis shaggy-related protein kinase etha</i>
ASK $\zeta$	<i>Arabidopsis shaggy-related protein kinase dzeta</i>
<i>Atcul</i>	<i>Arabidopsis thaliana cullin</i>
<i>AtEm</i>	<i>Arabidopsis thaliana Em</i>
<i>Athb</i>	<i>Arabidopsis thaliana HOMEO-BOX</i>
<i>AtLTP</i>	<i>Arabidopsis thaliana LIPID TRANSFER PROTEIN</i>
ATML	<i>Arabidopsis thaliana MERISTEM L1 LAYER</i>

<i>AtpA</i>	<i>atp1, ATPase1</i> ; a mitochondrial gene	<i>cts</i>	<i>comatose</i>
<i>AtPIN</i>	<i>Arabidopsis thaliana PIN-FORMED</i>	<i>CUC</i>	<i>CUP-SHAPED COTYLEDON</i>
<i>AtRPS5</i>	mutated gene of <i>aml1</i>	<i>CUL</i>	<i>CULLIN</i>
<i>ATS</i>	<i>ARABIDOPSIS THALIANA SEED</i>	<i>CYCD</i>	<i>CYCLIN D</i>
<i>AtSERK</i>	<i>Arabidopsis thaliana SERK</i>	<i>CycZme1</i>	<i>Zea mays mitotic cyclin belonging to the subgroup Zeama; CycB1 cytokinesis-defective mutant of pea</i>
<i>At2S3</i>	<i>Arabidopsis thaliana 2S ALBUMIN</i>	<i>cyd</i>	<i>cytokinesis-defective mutant of Arabidopsis</i>
<i>AX92</i>	a gene of <i>Brassica napus</i> embryos and seedlings	<i>DcSERK</i>	<i>Daucus carota SERK</i>
<i>axr</i>	<i>auxin-resistant</i>	<i>DDM</i>	<i>DECREASE IN DNA METHYLATION</i>
<i>B22E</i>	a barley endosperm gene	<i>dek</i>	<i>defective kernel</i>
<i>BAP</i>	<i>BASAL LAYER ANTIFUNGAL PROTEINS</i>	<i>DEM</i>	<i>DEFECTIVE EMBRYO AND MERISTEMS</i>
<i>BBM</i>	<i>BABY BOOM</i>	<i>des</i>	<i>defective seedling</i>
<i>bdl</i>	<i>bodenlos</i>	<i>dex</i>	<i>defective endosperm expressing xenia</i>
<i>BETL</i>	<i>BASAL ENDOSPERM TRANSFER LAYER</i>	<i>dgr</i>	<i>distorted growth</i>
<i>bga</i>	<i>borgia</i>	<i>dme</i>	<i>demeter</i>
<i>bio</i>	<i>biotin mutant</i>	<i>DOM</i>	<i>DOMINO</i>
<i>BIO2</i>	<i>biotin synthase gene</i>	<i>dsc</i>	<i>discolored</i>
<i>BOP</i>	<i>BLADE-ON-PETIOLE</i>	<i>dzr</i>	<i>a post-transcriptional regulator of zein</i>
<i>BP</i>	<i>BREVIPEDICELLUS</i>	<i>E1, E2</i>	<i>embryonic proteins</i>
<i>bt</i>	<i>brittle</i>	<i>edd</i>	<i>embryo-defective development</i>
<i>bZIP</i>	basic leucine zipper class of transcriptional regulators	<i>EED</i>	<i>EMBRYONIC ECTODERM DEVELOPMENT</i>
<i>C1</i>	a gene in the anthocyanin pathway of maize	<i>EEL</i>	<i>ENHANCED <i>Em</i> LEVEL</i>
<i>cab</i>	gene encoding chlorophyll <i>a/b</i> binding protein	<i>Em</i>	<i>EARLY METHIONINE-LABELLED</i>
<i>cap</i>	<i>capulet</i>	<i>EMB</i>	<i>EMBRYO-DEFECTIVE</i>
<i>CBF</i>	CCAAT-box-binding transcription factor	<i>emb</i>	<i>embryo-specific</i>
<i>CDC</i>	<i>CELL DIVISION CYCLIN</i>	<i>eml</i>	<i>embryoless</i>
<i>CDK</i>	cyclin-dependent kinase	<i>emp</i>	<i>empty pericarp</i>
<i>C-ESE</i>	<i>CARROT EARLY SOMATIC EMBRYOGENESIS</i>	<i>END</i>	<i>ENDOSPERM</i>
<i>CHAPER-ONIN-60<math>\alpha</math></i>	an <i>Arabidopsis</i> gene	<i>EP</i>	<i>EXTRACELLULAR PROTEIN</i>
<i>CHI</i>	<i>CHITINASE</i>	<i>ERG</i>	<i>ERA-RELATED GTPases</i>
<i>CHO</i>	<i>CHAMPIGNON</i>	<i>ESC</i>	<i>EXTRA SEX COMBS</i>
<i>CLE</i>	<i>CLAVATA-Like</i>	<i>Esr</i>	<i>EMBRYO SURROUNDING REGION</i>
<i>clv</i>	<i>clavata</i>	<i>F644</i>	<i>an <i>Arabidopsis</i> gene</i>
<i>CNA</i>	<i>CORONA</i>	<i>FBP</i>	<i>FLORAL BINDING PROTEIN</i>
<i>cox</i>	gene of cytochrome- <i>c</i> subunit	<i>fer</i>	<i>feronia</i>
<i>CPC</i>	<i>CAPRICE</i>	<i>FIE</i>	<i>FERTILIZATION-INDEPENDENT ENDOSPERM</i>
<i>cph</i>	<i>cephalopod</i>	<i>FIL</i>	<i>FILAMENTOUS FLOWER</i>
<i>cr</i>	<i>crinkly</i>	<i>FIS</i>	<i>FERTILIZATION-INDEPENDENT SEEDS</i>
<i>CRC</i>	<i>CRUCIFERIN</i>	<i>fist</i>	<i>an <i>Arabidopsis</i> embryo mutant</i>

<i>FK</i>	<i>FACKEL</i>	<i>MET1 a/s</i>	<i>METHYL TRANSFERASE anti-sense</i>
<i>fs</i>	<i>fass</i>	<i>mic</i>	<i>mickey</i>
<i>FUS</i>	<i>FUSCA</i>	<i>mgo</i>	<i>mgoun</i>
<i>FWA</i>	a late-flowering <i>Arabidopsis</i> gene	<i>mp</i>	<i>monopteros</i>
<i>GAI</i>	<i>GIBBERELLIN-INSENSITIVE</i>	<i>msi</i>	<i>multicopy suppressor of IRA</i> (inhibitory regulator of Harvey sarcoma virus oncogene RAS-cAMP pathway)
<i>gcs</i>	<i>glucosidase</i>	<i>MtSERK</i>	<i>Medicago truncatula SERK</i>
<i>gk</i>	<i>gurke</i>	<i>Mu</i>	<i>Mutator</i>
<i>GL</i>	<i>GLABRA</i>	<i>nam</i>	<i>no apical meristem</i>
<i>GLA</i>	<i>GLOBULAR ARREST</i>	<i>NRP</i>	<i>NO APICAL MERISTEM (NAM)-RELATED PROTEIN</i>
<i>GLM</i>	<i>GOLLUM</i>	<i>OLEO</i>	<i>OLEOSIN</i>
<i>glo</i>	<i>globby</i>	<i>ORG</i>	<i>ORIGIN RECOGNITION COMPLEX</i>
<i>GlyRS</i>	glycyl-tRNA synthetase	<i>OSH</i>	<i>ORYZA SATIVA HOMEobox</i>
<i>gn</i>	<i>gnom</i>	<i>OsKn1</i>	<i>Oryza sativa KNOTTED1-like</i>
<i>GRAS</i>	transcription factors encoded by <i>SHR</i> , <i>SCR</i> , <i>GAI</i> and <i>RGA</i> genes	<i>PAP85</i>	an <i>Arabidopsis</i> gene encoding a vicilin-like protein
<i>GRP94</i>	a chaperone protein	<i>PAS</i>	<i>PASTICCINO</i>
<i>HAL</i>	<i>HALLIMASCH</i>	<i>PEI</i>	an <i>Arabidopsis</i> gene
<i>HAP3</i>	heme-activated protein 3	<i>PER</i>	<i>PEROXIREDOXIN</i>
<i>hbt</i>	<i>hobbit</i>	<i>PFI</i>	<i>PFIFFERLING</i>
<i>hik</i>	<i>hinkel</i>	<i>PGA</i>	<i>PLANT GROWTH ACTIVATOR</i>
<i>HMG</i>	high mobility group protein	<i>PHB</i>	<i>PHABULOSA</i>
<i>HOS</i>	<i>HOMEobox GENE OF ORYZA SATIVA</i>	<i>PHE</i>	<i>PERHERES</i>
<i>HSP</i>	heat shock protein	<i>PIC</i>	<i>PINOCCHIO</i>
<i>HYD</i>	<i>HYDRA</i>	<i>PID</i>	<i>PINOID</i>
<i>ig</i>	<i>indeterminate gametophyte</i>	<i>PILZ</i>	a group of <i>Arabidopsis</i> genes
<i>iku</i>	<i>haiku</i>	<i>PIN</i>	<i>PIN-FORMED</i>
<i>JAG</i>	<i>JAGGED</i>	<i>pkl</i>	<i>pickle</i>
<i>KAN</i>	<i>KANADI</i>	<i>PLS</i>	<i>POLARIS</i>
<i>KAPP</i>	kinase associated protein phosphatase	<i>PLT</i>	<i>PLETHORA</i>
<i>keu</i>	<i>keu</i>	<i>PNH</i>	<i>PINHEAD</i>
<i>KIS</i>	<i>KIESEL</i>	<i>pol</i>	<i>poltergeist</i>
<i>kn</i>	<i>knolle</i>	<i>POR</i>	<i>PORCINO</i>
<i>KN</i>	<i>KNOTTED</i>	<i>PP2C</i>	<i>PROTEIN PHOSPHATASE 2C</i>
<i>knf</i>	<i>knopf</i>	<i>PRL</i>	<i>PROLIFERA</i>
<i>KTi</i>	Kunitz trypsin inhibitor	<i>pt</i>	<i>primordial timing</i>
<i>lachrima</i>	a maize gene	<i>pZE40</i>	a barley endosperm gene
<i>LEA</i>	LATE EMBRYOGENESIS ABUNDANT	<i>R</i>	<i>RED</i> (a gene controlling pigmentation of maize aleurone cells)
<i>LEC</i>	LEAFY COTYLEDON	<i>RAB</i>	<i>RESPONSIVE TO ABA</i>
<i>LIL</i>	<i>LEC1-LIKE</i>	<i>rbcL</i>	gene of the large subunit of Rubisco
<i>LLP</i>	ligand-like protein	<i>REV</i>	<i>REVOLUTA</i>
<i>LTP</i>	<i>LIPID TRANSFER PROTEIN</i>	<i>RGA</i>	<i>REPRESSOR OF GA</i>
<i>MADS-box</i>	floral organ identity genes	<i>rgf</i>	<i>reduced grain filling</i>
<i>MAT</i>	<i>MATURATION</i>		
<i>MEA</i>	<i>MEDEA</i>		
<i>MEG</i>	<i>MATERNALLY EXPRESSED GENE</i>		
<i>MET</i>	<i>METHYL TRANSFERASE</i>		

<i>RINO</i>	<i>myo-inositol-1-phosphate synthase gene</i>	<i>su</i>	<i>sugary</i>
<i>Roc</i>	<i>rice outermost cell-specific</i>	<i>sus</i>	<i>suspensor</i>
<i>Rop</i>	<i>Rho-like GTPase</i>	<i>TCP</i>	<i>Teosinte branched1, Cycloidea, and PCF1 genes which encode transcription factors</i>
<i>RPS16</i>	<i>ribosomal protein S16</i>	<i>TFC</i>	<i>tubulin folding cofactor</i>
<i>RSH</i>	<i>ROOT-SHOOT-HYPOCOTYL-DEFECTIVE</i>	<i>ton</i>	<i>tonneau</i>
<i>rsw</i>	<i>radially swollen</i>	<i>TOR</i>	<i>TARGET OF RAPAMYCIN</i>
<i>rsy</i>	<i>raspberry</i>	<i>tpl</i>	<i>topless</i>
<i>sal</i>	<i>supernumerary aleurone</i>	<i>tps</i>	<i>trehalose phosphate synthase</i>
<i>SCF</i>	<i>SKP1 [SUPPRESSOR OF KINETOCHEM PROTEINS1]/CDC53 [or CULLIN], F-box protein</i>	<i>TTG</i>	<i>TRANSPARENT TESTA GLABRA</i>
<i>SCR</i>	<i>SCARECROW</i>	<i>TTN</i>	<i>TITAN</i>
<i>SCZ</i>	<i>SCHIZORIZA</i>	<i>twn</i>	<i>twin</i>
<i>SCE7</i>	<i>a member of the ARF nucleotide exchange factors</i>	<i>vcl</i>	<i>vacuoleless</i>
<i>seg</i>	<i>shrunken endosperm caused by the maternal genotype</i>	<i>VP1</i>	<i>VIVIPAROUS1</i>
<i>SERK</i>	<i>SOMATIC EMBRYOGENESIS RECEPTOR KINASE</i>	<i>Vp1-R</i>	<i>wild type viviparous gene</i>
<i>SET domain</i>	<i>proteins encoded by SUPPRESSION OF VARIEGATION, ENHANCER OF ZEST, and TRITHORAX genes</i>	<i>vp1-R</i>	<i>mutant allele of Vp1-R</i>
<i>sex</i>	<i>shrunken endosperm expressing xenia</i>	<i>Vpp</i>	<i>a gene that encodes a type of vacuolar H<sup>+</sup>-translocating inorganic pyrophosphatase</i>
<i>sh</i>	<i>shrunken</i>	<i>Wee1</i>	<i>a protein kinase</i>
<i>SHAGGY</i>	<i>a gene that encodes a protein kinase in <i>Drosophila</i></i>	<i>WER</i>	<i>WEREWOLF</i>
<i>SHD</i>	<i>SHEPHERD</i>	<i>WOL</i>	<i>WOODEN LEG</i>
<i>shl</i>	<i>shootless</i>	<i>WOX</i>	<i>WUSCHEL-related homeobox</i>
<i>SHR</i>	<i>SHORT ROOT</i>	<i>wus</i>	<i>wuschel</i>
<i>sin</i>	<i>short integument</i>	<i>wx</i>	<i>waxy</i>
<i>slp</i>	<i>schlepperless</i>	<i>XTC</i>	<i>EXTRA COTYLEDON</i>
<i>sml</i>	<i>shootmeristemless</i>	<i>YAB</i>	<i>YABBY</i>
<i>smt</i>	<i>sterol methyl transferase</i>	<i>YEC2</i>	<i>yeast protein of unknown function</i>
<i>SNAP</i>	<i>a vesicle trafficking gene</i>	<i>Zeama;</i>	
<i>SNARE</i>	<i>soluble N-ethylmaleimide-sensitive factor attachment protein receptors</i>	<i>CycA1,</i>	<i>groups of the <i>Zea mays</i> mitotic cyclin gene</i>
<i>SOL</i>	<i>SUPPRESSOR OF LLP</i>	<i>B1, B2</i>	
<i>SPÄTZLE</i>	<i>a maize gene involved in endosperm cellularization</i>	<i>ZLL</i>	<i>ZWILL</i>
<i>SPL</i>	<i>SPOROCYTELESS</i>	<i>ZmAE</i>	<i>Zea mays ANDROGENIC EMBRYOS</i>
<i>srn</i>	<i>siréne</i>	<i>ZmEBE</i>	<i>Zea mays embryo sac/basal endosperm transfer layer/embryo surrounding region</i>
<i>SSR16</i>	<i>SMALL SUBUNIT RIBO-SOMAL PROTEIN S16</i>	<i>ZmHox</i>	<i>Zea mays homeobox</i>
<i>stm</i>	<i>shoot meristemless</i>	<i>ZmMRP</i>	<i>Zea mays MYB-RELATED PROTEIN</i>
		<i>ZmOCL</i>	<i>Zea mays OUTER CELL LAYER</i>
		<i>ZmPRPL</i>	
		<i>35</i>	<i>Zea mays PLASTID RIBO-SOMAL PROTEIN L35</i>
		<i>ZmSERK</i>	<i>Zea mays SERK</i>
		<i>ZmWee1</i>	<i>a maize homolog of Wee1</i>

# 目 录

中译本序

译者序

原书序

缩略词

第1章 双受精——有花植物的界定特征	1
1.1 双受精的发现	2
1.1.1 谁发现了双受精	2
1.1.2 双受精在有花植物中的普遍性	5
1.2 缺乏双受精的种子发育	7
1.3 裸子植物中双受精的事例	9
1.4 双受精的结构与细胞学的景象	11
1.4.1 精子与雄性生殖单位的细胞本质	12
1.4.2 花粉管导向及精子进入胚囊	13
1.4.3 核的融合	15
1.5 离体双受精	17
1.6 双受精与植物胚胎学即将来临的时代	20
1.6.1 变化中的场景	20
1.6.2 胚胎发生和胚乳发育的遗传学与分子研究	21
1.6.3 问题与展望	22
1.7 结语	23
参考文献	23
第2章 胚胎形体构图的建立——细胞谱系与细胞命运的重新评价	29
2.1 卵和合子的构建	30
2.2 从合子到胚	33
2.2.1 真双子叶植物的胚胎发生模型	35
2.2.2 单子叶植物的胚胎发生模型	40
2.2.3 胚器官与组织是否是受谱系局限的分隔空间?	42
2.2.4 异常的胚胎类型	43
2.3 胚胎发生的生理学思考	44
2.3.1 生长素极性运输在胚胎发生中的作用	44
2.3.2 胚的营养	46
2.3.3 胚胎培养研究	47
2.4 结语	50
参考文献	50

<b>第3章 胚的模式形成——位置信息的解释</b>	56
3.1 胚分生组织的发生与维持	57
3.1.1 苗尖分生组织	57
3.1.2 根尖分生组织	65
3.2 胚模式形成的遗传学与分子控制	68
3.2.1 胚的顶基模式形成	68
3.2.2 胚的辐射模式形成	71
3.3 结语	74
参考文献	75
<b>第4章 胚柄的生命与境况——胚和胚柄间的细胞信号转导</b>	80
4.1 形态学与生理学思考	81
4.1.1 胚柄的亚细胞形态学	84
4.1.2 胚柄的核细胞学	87
4.1.3 胚柄的功能生理学	88
4.1.4 胚柄细胞的发育生理学与程序性死亡	91
4.2 胚柄形式的遗传学控制	92
4.3 结语	95
参考文献	96
<b>第5章 胚胎发生的遗传学与分子控制——非合子与合子基因的作用</b>	99
5.1 亲体基因组的不对称贡献	100
5.1.1 母体效应基因的证据	100
5.1.2 父体基因的沉默	102
5.2 胚胎发生进程中的基因活动	104
5.2.1 胚胎发生早期的基因表达	106
5.2.2 胚胎发生晚期的基因表达及向萌发的转变	110
5.3 通过突变体筛选研究胚胎基因表达程序	112
5.3.1 <i>Arabidopsis</i> 的胚致死突变体	113
5.3.2 胞质分裂缺陷突变体领域	115
5.3.3 <i>Arabidopsis</i> 的胚缺陷突变体	118
5.3.4 玉米和水稻的胚缺陷突变体	119
5.4 结语	121
参考文献	121
<b>第6章 成熟与休眠——胚的生存策略</b>	127
6.1 胚的成熟	128
6.1.1 成熟蛋白质的合成	128
6.1.2 种子中的胚成熟是否在发育上被 ABA 调节?	130
6.1.3 ABA 对胚成熟的遗传学调节	132
6.2 胚的休眠	134
6.2.1 碳水化合物与耐干燥性	137

6.2.2 蛋白质与耐干燥性 .....	139
6.3 结语 .....	142
参考文献 .....	142
<b>第7章 胚乳的发育生物学与功能生物学——细胞相互作用集成曲 .....</b>	<b>146</b>
7.1 胚乳的细胞组建 .....	147
7.1.1 从游离核到细胞组织的“长征” .....	149
7.1.2 <i>Arabidopsis</i> 的胚乳发育 .....	151
7.2 胚乳的生物化学组建 .....	153
7.2.1 DNA 扩增 .....	153
7.2.2 贮藏产物的积累 .....	155
7.2.3 胚乳的程序性细胞死亡 .....	156
7.3 胚乳对胚营养的作用 .....	157
7.3.1 胚乳的构造变化 .....	157
7.3.2 生理学思考 .....	159
7.3.3 遗传学思考 .....	160
7.4 结语 .....	162
参考文献 .....	162
<b>第8章 胚乳的遗传学与分子生物学——两个模式系统的故事 .....</b>	<b>166</b>
8.1 <i>Arabidopsis</i> 胚乳形式的规定 .....	166
8.1.1 无需双受精的胚乳发育 .....	167
8.1.2 胚乳发育中的亲体基因剂量 .....	168
8.2 禾谷类胚乳的遗传学与分子生物学 .....	170
8.2.1 胚周区与传递层 .....	171
8.2.2 糊粉层细胞与淀粉胚乳 .....	173
8.3 结语 .....	175
参考文献 .....	175
<b>第9章 非合子胚的发育——无性胚胎发生 .....</b>	<b>179</b>
9.1 无融合生殖 .....	180
9.1.1 二倍体孢子生殖与无孢子生殖的无融合生殖植物的研究案例 .....	180
9.1.2 不定胚胎发生 .....	182
9.1.3 无融合生殖的分子遗传学 .....	184
9.2 体细胞胚胎发生 .....	184
9.2.1 近期研究历史 .....	185
9.2.2 胡萝卜及其他模式系统中的体细胞胚胎发生 .....	186
9.2.3 胚胎蛋白质与基因表达调节 .....	191
9.3 花粉胚胎发生 .....	193
9.3.1 花粉发育反应期与花粉胚胎发生潜能 .....	194
9.3.2 花粉胚胎发生的细胞学 .....	195
9.3.3 花粉胚胎发生的分子生物学 .....	197

9.4 结语 .....	198
参考文献.....	198
<b>索引.....</b>	<b>204</b>
<b>图版</b>	