

花粉管引导机制的研究进展

蒋晶晶^{1,2} 曹家树^{1,2*}

(¹浙江大学蔬菜研究所细胞与分子生物学实验室, 杭州 310029;

²农业部园艺植物生长发育与品质调控重点开放实验室, 杭州 310029)

摘要 花粉管引导是指显花植物在受精过程中, 雌蕊组织与花粉管相互作用使花粉管定向生长并最终到达胚囊的过程, 其机制颇为复杂。该文基于调控花粉管生长的孢子体引导和配子体细胞引导两个主要过程, 阐述雌蕊中不同蛋白分子和其它小分子物质的浓度梯度在花粉管的孢子体组织引导中的作用, 以及胚囊中不同类型的细胞及其相关基因与蛋白在花粉管的配子体细胞引导中的作用。同时, 该文也对精细胞在花粉管引导中的作用进行了阐述。

关键词 配子体; 花粉管引导; 受精; 孢子体

1 引言

花粉管的生长包括了花粉的粘附、水合、萌发, 花粉管生长进入柱头(stigma), 花粉管在柱头和花柱(style)中生长, 花粉管生长进入子房(ovary), 花粉管生长到达胚珠(ovule)并释放两个精细胞(sperm cell), 从而促使双受精的发生等过程^[1-4]。花粉管生长的正常完成与花粉管引导的正常进行密切相关。花粉管引导指的是显花植物在受精过程中, 雌蕊组织与花粉管相互作用使花粉管定向生长并最终到达胚囊的过程(图1)。19世纪晚期, 人们发现花粉管能够朝着置于培养基上的离体柱头的方向生长, 于是提出了花粉管引导的概念^[5]。花粉管引导分为花粉管的孢子体引导和配子体细胞引导两个主要过程。花粉管的孢子体引导涉及引导组织胞外基质(extracellular matrix, ECM)中各种蛋白分子的引导和其它小分子物质的浓度梯度的信号转导。花粉管的配子体引导则涉及雌配子体细胞对花粉管生长调控的信号转导作用。自19世纪晚期以来, 探索与花粉管引导相关的各个方面的信息一直是科学研究的热点, 并在近几年取得了较大的进展。目前, 基于拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)、水稻(*Oryza sativa*)、玉米(*Zea mays*)、蓝猪耳(*Torenia fournieri*)和百合(*Lilium longiflorum*)等植物的细胞学、遗传学和分子生物学研究, 数个参与花粉管引导的基因已经被识别, 它们所编码的蛋白在花粉管引导过程中的功能也已经被鉴定。花粉管引导主要分为孢子体引导和配子体细胞引导两个主要过程, 雌蕊中不同蛋白分子和其它小分子物质的浓度梯度在花粉管的孢子体组织引导

中发挥作用, 胚囊中不同类型的细胞及其相关基因与蛋白在花粉管的配子体细胞引导中发挥作用。另外, 精细胞在花粉管引导中具有应答的作用。本文即对花粉管引导机制的研究进展作一介绍。

2 孢子体组织在花粉管引导中的作用

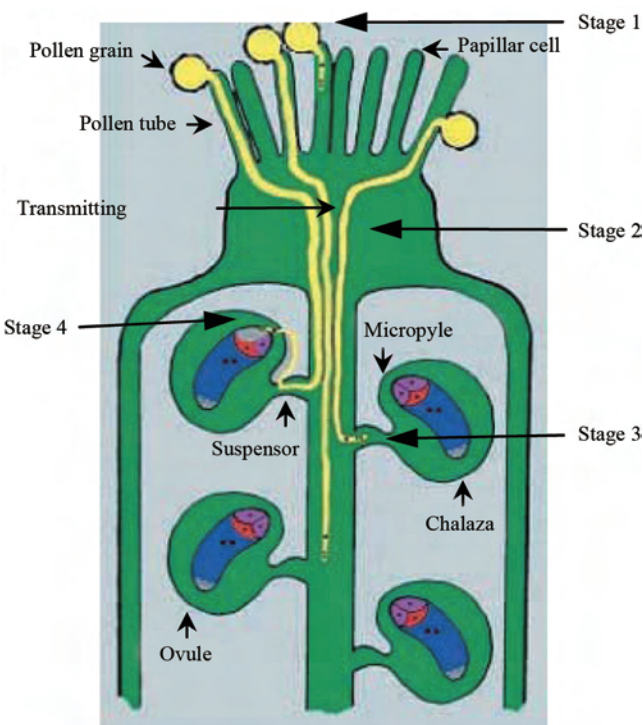
花粉管从萌发至其进入引导组织的整个过程都受到雌蕊的孢子体组织引导。拟南芥与蓝猪耳的花粉均能够在不具有雌配子体的雌蕊上正常萌发出花粉管^[2,7], 并且花粉管可生长穿过花柱^[7]。赤杨(*Alnus firma*)的大孢子发生过程在授粉之后才启动^[8]。可见, 至少在这些物种中, 花粉萌发穿过柱头, 至花粉管生长至花柱底部的过程并不需要雌蕊中的配子体细胞引导的参与。

雌蕊的孢子体组织对花粉管的生长具有机械导向作用。百合的花柱中空, 充满营养丰富的ECM。ECM通过提供粘附分子, 使得花粉管能够沿着既定的路径在最少阻力的情况下快速延伸^[9-10]。雌蕊的孢子体组织除提供机械导向的作用以外, 其引导组织中的蛋白分子和其它小分子物质也在此过程中发挥作用。这些蛋白分子和其它小分子物质包括Chemocyanin^[11-12]、 γ -氨基丁酸^[13-16]、花柱道特异的阿拉伯半乳糖蛋白(transmitting tissue specific protein, TTS)^[17-19]、一氧化氮(nitric oxide, NO)^[20-23]、钙离子(Ca^{2+})^[23-24]和环化腺苷酸(cyclic adenosine monophos-

收稿日期: 2011-05-16 接受日期: 2011-06-16

国家自然科学基金(No.30871715)资助项目

*通讯作者。Tel/Fax: 0571-88982188, E-mail: jshcao@zju.edu.cn



第一阶段: 花粉萌发出花粉管, 并穿透乳突细胞, 该阶段花粉管生长受到来自孢子体的信号引导; 第二阶段: 花粉管生长穿过乳突细胞底部, 进入引导组织, 该阶段花粉管生长受到来自孢子体的信号引导; 第三阶段: 花粉管从花柱道伸出, 生长至隔膜表面, 该阶段花粉管生长受到来自配子体细胞的引导; 第四阶段: 花粉管从隔膜表面转向沿着珠柄生长, 并最终达到珠孔, 该阶段花粉管的生长受到配子体细胞的引导。

Stage 1: the emerging pollen tube penetrates the cuticle of the papillar cell. During this stage, pollen tube is guided by the sporophytic tissues; Stage 2: at the base of the papillar cell, the pollen tube enters the transmitting tract. Here, the pollen tube commences intercellular growth and continues to grow basipetally in a straight course. Pollen tube is guided by sporophytic tissues; Stage 3: the pollen tube emerges from the transmitting tract onto the surface of the septum. During this stage, pollen tube is guided by the gametophytic cells; Stage 4: on the surface of the septum, the growth behavior changes dramatically in that the growing pollen tube now curves back and forth. The pollen tube then proceeds to a funiculus and to the micropyle where the pollen tube delivers the two sperm cells to the embryo sac, and double fertilization takes place. Pollen tube is guided by the gametophytic cells.

图1 花粉管引导的过程及其机制(以模式植物拟南芥为例, 图片引自参考文献[6], 并部分改动)

Fig.1 Diagrammatic representation of the processes and the corresponding mechanisms of pollen tube guidance (Take the model plant *Arabidopsis* for example. The base diagram with modified was accorded to reference [6])

phate, cAMP)^[25]等。

2.1 Chemocyanin与花粉管引导

Chemocyanin是在百合的柱头和花柱中强烈表达的一个碱性小蛋白, 具有强烈的花粉管引导活性^[11]。类似的, 拟南芥中Chemocyanin的同源蛋白Plantacyanin也在雌蕊尤其是花柱道中呈现较高的表达量。Plantacyanin的浓度还表现出从柱头至花柱再到胚珠呈逐渐上升的趋势^[12]。在拟南芥中, 当Plantacyanin在组成型启动子花椰菜花叶病毒CaMV 35S启动子驱动下过表达时, 过表达植株的雌蕊的花柱道内Plantacyanin表达水平显著上升。此时, 当将野生型花粉授到Plantacyanin过表达植株的雌蕊上时, 50%的花粉管在乳突细胞壁内环绕数圈后停止

生长, 导致结种率下降。切除柱头后再进行授粉, 结种率与野生型无异^[12]。可见Plantacyanin的异常表达的确影响了柱头引导花粉管的能力。

2.2 GABA梯度引导花粉管生长

GABA是哺乳动物神经系统中的一个重要的神经递质, 也是植物生殖过程中的一个重要的信号因子^[13-14]。研究表明, 拟南芥Pollen Pistil Interaction 2 (POP2)编码的转氨酶(transaminase)通过降解GABA, 而使得雌蕊组织中形成柱头端低, 胚珠端高的GABA浓度梯度。突变体pop2雌蕊中的GABA浓度总体升高, 并且柱头至胚珠的浓度梯度紊乱, 导致花粉管缠绕成团并停止生长或偏离胚珠继续生长。但这只发生在pop2自交的情况下发生, 野生型的花

粉能够在*pop2*的柱头上正常萌发,野生型的花粉管也能在*pop2*的雌蕊中正常生长。作者推测这可能是因为GABA直接或间接地在低浓度时刺激花粉管伸长,而在高浓度时抑制花粉管伸长。当将*pop2*突变体植株的花粉授到野生型植株的柱头时,前期野生型柱头的GABA浓度较低,花粉管正常生长,而当花粉管到达隔膜时,由于GABA浓度升高,花粉管的生长受到抑制,从而无法完成受精作用。而当将野生型植株的花粉授到*pop2*突变体植株的柱头时,由于野生型植株的花粉能够产生降解GABA的POP2转氨酶,花粉管在伸长过程中,降解*pop2*突变体植株雌蕊过高的GABA,从而能够完成正常的受精作用。

2.3 花柱道特异的阿拉伯半乳糖蛋白

阿拉伯半乳糖蛋白(arabinogalactan protein, AGPs)是花柱道ECM的主要成分之一^[17-18]。花粉管通过胞吞作用获取花柱道内的AGPs等细胞壁成分物质而不断向前延伸。在百合花粉离体萌发时,加入与AGPs结合的分子,花粉管生长即受一定程度的抑制^[19]。烟草中花柱道特异的阿拉伯半乳糖蛋白(transmitting tissue specific protein, TTS)自柱头到花柱再到子房,糖基化程度逐渐升高^[18]。纯化的TTS对穿过花柱的花粉管的生长方向有一定的控制作用^[17]。可见,AGPs尤其是花柱道特异的AGPs与花粉管的引导具有一定的相关性。

2.4 影响花粉管生长的其它小分子物质

除了上述的花粉管引导相关的物质外,雌性组织分泌的其它小分子物质也在花粉管引导中发挥作用,如NO、Ca²⁺和cAMP等^[2,20-22,25-26]。

通过百合花粉的离体萌发实验,发现NO是花粉管引导的一个负调节因子^[20-22],并且具有浓度效应。在具有NO浓度梯度的花粉萌发培养基上,所有花粉管都在到达同一浓度梯度时发生平均为97.7°±3.6°的转向^[21-22]。NO代谢异常可以引起植物育性降低。对拟南芥NO代谢异常的突变体*nitric oxide synthase 1 (nos1)*等的深入研究发现,NO能够在花粉管引导过程中引发一系列的信号级联反应,并通过NO的下游信号Ca²⁺进一步发生作用^[21-22,25-26]。与此一致的是,Wang等^[23]发现NO的供体S-nitroso-N-acetylpenicillamine (SNAP)能够促进花粉管的生长,且具有剂量效应,而其抑制物N-(omega)-nitro-L-arginine (L-NNA)和2-(4-carb-xyphenyl)-4,4,5,5-tetramethylimidazole-1-oxyl-3-oxide (cPTIO)则减慢花粉管的生长。

荧光标记显示,SNAP、L-NNA和cPTIO都是通过改变细胞内外的Ca²⁺流以及肌动蛋白的组织方式来影响囊泡的运输,从而调节果胶和胼胝质等细胞壁成分的分配和组装,并最终影响花粉管的生长^[23]。

2.5 珠被组织对花粉管引导的影响

孢子体组织对花粉管的引导作用除了上述的一系列蛋白分子和其它小分子物质的浓度梯度以外,珠被的发育与花粉管引导也有一定关系。拟南芥突变体*inner no outer (ino)*的雌配子体和内珠被均发育正常,而外珠被较野生型短,不能包裹至珠孔端。花粉管在*ino*的引导组织中生长时,生长方向发生紊乱,不能从正确的部位伸出^[23,27]。这可能说明外珠被与花粉管引导也存在一定关系。

此外,发育不成熟的胚囊不能正常引导花粉管。拟南芥蛋白二硫化物异构酶(protein disulfide isomerase like 2-1, PDIL2-1)表达异常会延迟胚囊的成熟而导致花粉管引导的失败。研究结果显示,PDIL2-1在珠被组织表达量比在珠孔区高,并且不在胚囊中表达^[28]。可见,PDIL2-1k是在孢子体表达进而影响胚珠结构和胚囊成熟,从而扰乱花粉管的生长。

3 配子体细胞在花粉管引导中的作用

花粉管生长受配子体细胞的引导^[2,29-30]。最近几年,雌配子体细胞对花粉管引导的研究取得了较大的进展。通过拟南芥、玉米和蓝猪耳突变体的研究,发现助细胞^[7,29-35]和中央细胞^[36-37]均在花粉管的引导中发挥着重要的作用。而且,目前已经鉴定了多个在花粉管引导中发挥重要作用并只在助细胞和中央细胞表达的基因和蛋白。

3.1 助细胞对花粉管引导的作用

助细胞在花粉管的引导中可能具有最重要的作用。蓝猪耳因其胚珠突出生长至珠孔的外部,而成为离体研究胚囊尤其是助细胞在花粉管引导中的作用的一个较好的材料。Higashiyama等^[29]采用激光杀死细胞方法,分别杀死蓝猪耳的卵细胞、中央细胞和助细胞,发现只有当助细胞被全部杀死时,花粉管才不能正常进入胚珠,从而认为助细胞在花粉管引导中起了最关键的作用。助细胞具有一个称为丝状器(filiform apparatus)的细胞壁加厚结构。这个特殊结构通过增大接触和分泌面积而在花粉管引导中发挥重要作用^[32]。

*Zea mays EGG APPARATUS 1 (ZmEAI)*是玉米

中一个花粉管引导所必需的基因^[31]。通过RNA干涉与反义RNA技术抑制*ZmEA1*的表达后, 植株在自交和作为母本进行杂交时, 均出现花粉管生长绕过珠孔而不能进入助细胞的表型, 可见*ZmEA1*在花粉管的引导过程中发挥着作用。*ZmEA1*编码的跨膜蛋白先在丝状器表达, 后在珠心细胞周围的细胞壁处表达, 这与其引导花粉管生长的功能相一致。但是, *ZmEA1*不是一个普遍存在的基因, 拟南芥和其它双子叶植物中均未找到其同源基因。

在拟南芥助细胞表达的基因*MYB98*编码一个R2R3-MYB转录因子。*myb98*的丝状器异常增厚。当将野生型植株的花粉授于*myb98*植株的柱头时, 花粉管能正常生长至胚柄, 却不能进入珠孔^[32]。作为转录因子, *MYB98*能够与特定的DNA序列(TAAC)结合从而调控下游基因表达。在检测*MYB98*调控的下游基因时, 发现其中有5个基因在丝状器表达。可见, *MYB98*可能通过激活丝状器基因的表达, 调控丝状器结构形成, 从而在花粉管引导时发挥作用^[34]。

拟南芥的*LORELEI (LRE)*编码一个植物特异的糖基化磷脂肌醇锚定蛋白(glucosylphosphatidylinositol-anchored protein, GAP)。*LRE*在助细胞中高表达, 并作用于雌雄配子间的信号传递过程^[33]。虽然*lre*植株的胚囊发育正常, 但当花粉管到达该胚囊时, 不是停止生长并释放精细胞, 而是环绕卷曲而无法进入珠孔。另外, 与野生型植株的胚囊受精后不再吸引花粉管不同的是, *lre*植株的胚囊继续吸引多条花粉管, 且这些花粉管仍然不能进入珠孔。可见, *LRE*在引导花粉管的生长方向时发挥着重要的作用。另外, 拟南芥突变体*feronia*与*lre*植株在花粉管引导的异常表型上十分相似。但是与*lre*的助细胞结构正常不同的是, *feronia*的助细胞的丝状器异常增厚。但是, *LRE*和*FERONIA*是否作用于同一条途径, 它们是否是*MYB98*的下游基因, 尚待进一步研究。

Okuda等^[35]在构建蓝猪耳助细胞的cDNA文库时, 发现文库中编码富含半胱氨酸多肽(cysteine-rich polypeptides, CRPs)的转录本最为丰富。其中, 最长的3个CRPs中有两个在助细胞表达, 且该蛋白被分泌到卵器(egg apparatus)表面。体外实验证明这两个CRPs均具有吸引花粉管的能力, 故被命名为*LURE1*和*LURE2*。对体外培养的蓝猪耳的胚囊进行*LUREs*的马福林(morpholino)反义寡核苷酸探针的注射来抑制两个*LUREs*的表达, 该胚囊吸引的花

粉管的数量即减少^[35]。此外, 花粉管引导具有物种特异性, *LUREs*只能吸引蓝猪耳的花粉管, 而同属于玄参科的狭叶母草(*Lindernia micrantha*)的花粉管则对*LUREs*没有响应^[35]。

3.2 中央细胞对花粉管引导的作用

在拟南芥、蓝猪耳和玉米等的花粉管引导中, 助细胞发挥了重要的作用。但是, 在研究玉米*ZmEA1*的功能时, 人们发现*ZmEA1*同时也在卵细胞中表达^[31]。那么, 胚囊中是否还存在除助细胞以外的其它细胞也与花粉管引导有关呢? 实验证明答案是肯定的^[36-37]。

Gemete-expressed 3 (GEX3)是拟南芥中央细胞表达的一个膜蛋白^[37]。正反交实验发现, 当将GEX3下调表达的植株作为母本时, 野生型的花粉能够正常萌发并生长。但当花粉管伸长至胚珠时, 方向迷失不能进入珠孔, 从而导致结籽率下降。

除GEX3外, 拟南芥中央细胞特异表达的*CENTRAL CELL GUIDANCE (CCG)*也是一个与花粉管引导相关的基因^[36]。类似的, 突变表型也是花粉管在到达珠孔时失去方向, 不能进入珠孔。*CCG*编码一个定位在中央细胞的细胞核上的N端含保守的锌β-带结构域的蛋白。该蛋白可与酵母的TFIIB转录因子发生互作, 说明*CCG*可能是参与花粉管引导的一个转录调节因子。而且*CCG*的表达能够使*ccg*的花粉管引导恢复正常。这些都说明, 除助细胞外, 中央细胞也可能在花粉管引导中发挥着重要作用。

3.3 胚囊其它细胞对花粉管引导的影响

通过对拟南芥突变体的研究还发现, 除助细胞和中央细胞在花粉管的配子体细胞引导中发挥作用外, 胚囊中其它细胞的异常也会导致受精失败^[2,27,38]。*Magatama 3 (MAA3)*编码一个RNA代谢所必需的酵母(*Saccharomyces cerevisiae*) *Splicing Endonuclease 1 (SEN1)*蛋白的同源蛋白。*maa3*突变体的胚囊较野生型发育缓慢, 其中央细胞的两个极核的核仁较野生型小, 并且在受精时也不会融合。大部分花粉管在生长至*maa3*的珠孔时, 只在珠孔附近徘徊, 不能进入珠孔与配子结合。另外, 与助细胞表达的*lre*的突变体表型类似, *maa3*的胚珠也吸引多条花粉管^[38]。

4 精细胞在花粉管引导中的作用

除了雌性组织对花粉管的引导作用外, 精细胞在花粉管引导中发挥应答作用^[39-40]。拟南芥中的

*Generative Cell Specific 1 (HAP2/GCSI)*编码一个精细胞特异蛋白。*hap2*植株的花粉在体内和体外萌发时,其花粉管的长度均与野生型无异。但当其在体内萌发时,大部分花粉管不能进入珠孔,少部分能够进入珠孔,并释放到精子至胚珠,这些精子也无法与卵细胞和中央细胞结合。可见*HAP2*在花粉管引导和受精过程均发挥作用^[39-40]。精子并不是以往人们一直认为的被动地由花粉管运送至胚囊并与雌配子结合,而是一个表达大量基因、包含大量蛋白的动力细胞(dynamic cells)。其中一些基因和蛋白在花粉管引导中起着应答作用。目前,这方面的研究较少,但这提供了另一个认知花粉管引导这个雌雄组织互动机制的崭新角度。

5 结语

花粉管引导是一个多阶段的、受多种信号调控的、雌蕊和花粉管之间相互作用的过程。最近几年,通过遗传学、分子生物学和生物化学的研究,科学家们已经获得了不同物种中多个可能与不同阶段的花粉管引导密切相关的基因和蛋白,为研究花粉管引导的分子机制奠定了良好的基础。然而,进一步明确花粉管引导的不同阶段的信号物质仍需进一步研究。同时,花粉管或者精细胞上是否存在一个或多个与其发生应答作用的因子,目前尚无明确答案。可见,关于花粉管引导的分子机制还不甚清楚,寻找和分离雌蕊上的花粉管引导物和花粉管上的受体分子仍然是个挑战。花粉管引导机制的阐明将丰富我们对受精这个植物生命周期的重要一环的理解,并将为深入认识植物生殖发育的一些关键环节提供理论支持。

参考文献 (References)

- Simon J, Hiscock MA. Diverse cell signalling pathways regulate pollen-stigma interactions: The search for consensus. *New Phytol* 2008; 179(2): 286-317.
- Hülkamp M, Shneitz K, Pruitt RE. Genetic evidence for a long-range activity that directs pollen tube guidance in *Arabidopsis*. *Plant Cell* 1995; 7(1): 57-64.
- 彭雄波, 孙蒙祥. 被子植物受精作用的分子和细胞生物学机制. *植物学通报* 2007; 24(3): 355-71.
- 王晓华, 郝怀庆, 王钦丽, 郑茂钟, 林金星. 花粉管细胞结构与生长机制研究进展. *植物学通报* 2007; 24(3): 340-54.
- Iwanami Y. Physiological studies of pollen. *J Yokohama City Univ* 1959; 116: 1-137.
- Huck N, Moore JM, Federer M, Grossniklaus U. The *Arabidopsis* mutant *feronia* disrupt the female gametophytic control of pollen tube reception. *Development* 2003; 130: 2149-59.
- Higashiyama T, Kuroiwa H, Kawano S, Kuroiwa T. Guidance *in vitro* of the pollen tube to the naked embryo sac of *Torenia fournieri*. *Plant Cell* 1998; 10(12): 2019-31.
- Sogo A, Tobe H. Intermittent pollen-tube growth in pistils of alders (*Alnus*). *Proc Natl Acad Sci USA* 2005; 102(24): 8770-5.
- Lord EM. Adhesion and guidance in compatible pollination. *J Exp Bot* 2003; 54(380): 47-54.
- 徐国华, 张绍铃, 刘友良. 雌蕊胞外基质在花粉管生长中的作用. *植物学通报* 2003; 20(2): 218-26.
- Kim S, Mollet JC, Dong J, Zhang K, Park SY, Lord EM. Chemo-cyanin, a small basic protein from the lily stigma, induces pollen tube chemotropism. *Proc Natl Acad Sci USA* 2003; 100(26): 16125-30.
- Dong J, Kim ST, Lord EM. Plantacyanin plays a role in reproduction in *Arabidopsis*. *Plant Physiol* 2005; 138(2): 778-89.
- Palanivelu R, Brass L, Edlund AF, Preuss D. Pollen tube growth and guidance is regulated by POP2, an *Arabidopsis* gene that controls GABA levels. *Cell* 2003; 114(1): 47-59.
- Yang Z. GABA, a new player in the plant mating game. *Dev Cell* 2003; 5(2): 185-92.
- Yu GH, Sun MX. Deciphering the possible mechanism of GABA in tobacco pollen tube growth and guidance. *Plant Signal Behav* 2007; 2(5): 393-5.
- Yu G, Chen Y. The language of GABA in pollen tube growth and guidance. *Front Biol China* 2008; 3(4): 439-42.
- Cheung AY, Wang H, Wu HM. A floral transmitting tissue-specific glycoprotein attracts pollen tubes and stimulates their growth. *Cell* 1995; 82(3): 383-93.
- Wu HM, Wang H, Cheung AY. A pollen tube growth stimulatory glycoprotein is deglycosylated by pollen tubes and displays a glycosylation gradient in the flower. *Cell* 1995; 82(3): 395-403.
- Mollet JC, Kim S, Jauh GY, Lord EM. Arabinogalactan proteins, pollen tube growth, and the reversible effects of Yariv phenylglycoside. *Protoplasma* 2002; 219(1/2): 89-98.
- Feijó JA, Costa S, Prado AM. Signaling by tips. *Curr Opin Plant Biol* 2004; 7(5): 589-98.
- Prado AM, Porterfield DM, Feijó JA. Nitric oxide is involved in growth regulation and re-orientation of pollen tubes. *Development* 2004; 131(11): 2707-14.
- Prado AM, Colaço R, Moreno N, Silva AC, Feijó JA. Targeting of pollen tubes to ovules is dependent on nitric oxide (NO) signaling. *Mol Plant* 2008; 1(4): 703-14.
- Wang Y, Chen T, Zhang C, Hao H, Liu P, Zheng M, *et al*. Nitric oxide modulates the influx of extracellular Ca^{2+} and actin filament organization during cell wall construction in *Pinus bungeana* pollen tubes. *New Phytol* 2009; 182(4): 851-62.
- Malhó R, Trewavas AJ. Localized apical increases of cytosolic free calcium control pollen tube orientation. *Plant Cell* 1996;

- 8(11): 1935-49.
- 25 Rato C, Monteiro D, Hepler PK, Malho R. Calmodulin activity and cAMP signaling modulate growth and apical secretion in pollen tubes. *Plant J* 2004; 38(6): 887-97.
 - 26 Guo FQ, Okamoto M, Crawford NM. Identification of a plant nitric oxide synthase gene involved in hormonal signaling. *Science* 2003; 302(5642): 100-3.
 - 27 Baker SC, Robinson-Beers K, Villanueva JM. Interactions among genes regulating ovule development in *Arabidopsis thaliana*. *Genetics* 1997; 145: 1109-24.
 - 28 Wang H, Boavida LC, Ron BM, McCormick S. Truncation of a protein disulfide isomerase, PDIL2-1, delays embryo sac maturation and disrupts pollen tube guidance in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell* 2008; 20(12): 3300-11.
 - 29 Higashiyama T, Yabe S, Sasaki N, Nishiki N, Miyagishima S, Kuroiwa H, *et al.* Pollen tube attraction by the synergid cell. *Science* 2001; 293(5534): 1480-3.
 - 30 Higashiyama T, Hamamura Y. Gametophytic pollen tube guidance. *Sex Plant Reprod* 2008; 21(1): 17-26.
 - 31 Marton ML, Cordts S, Broadhvest J, Dresselhaus T. Micropylar pollen tube guidance by *Egg Apparatus 1* of maize. *Science* 2005; 307(5709): 573-6.
 - 32 Kasahara RD, Portereiko MF, Sandaklie-Nikolova L, Rabiger DS, Drew GN. *MYB98* is required for pollen tube guidance and synergid cell differentiation in *Arabidopsis*. *Plant Cell* 2005; 17(11): 2981-92.
 - 33 Capron A, Gourgues M, Neiva LS, Capron A, Gourgues M, Neiva LS, *et al.* Maternal control of male-gamete delivery in *Arabidopsis* involves a putative GPI-Anchored protein encoded by the *LORELEI* gene. *Plant Cell* 2008; 20(11): 3038-49.
 - 34 Punwani JA, Drews GN. Development and function of the synergid cell. *Sex Plant Reprod* 2008; 21(1): 7-15.
 - 35 Okuda S, Tsutsui H, Shiina K, Sprunck S, Takeuchi H, Yui R, *et al.* Defensin-like polypeptide LUREs are pollen tube attractants secreted from synergid cells. *Nature* 2009; 458: 357-61.
 - 36 Chen YH, Li HJ, Shi DQ, Yuan L, Liu J, Sreenivasan R, *et al.* The central cell plays a critical role in pollen tube guidance in *Arabidopsis*. *Plant Cell* 2007; 19(11): 3563-77.
 - 37 Alandete-Saez M, Ron M and McCormick S. GEX3, expressed in the male gametophyte and in the egg cell of *Arabidopsis thaliana*, is essential for micropylar pollen tube guidance and plays a role during early embryogenesis. *Mol Plant* 2008; 1(4): 586-98.
 - 38 Shimizu KK, Okada K. Attractive and repulsive interactions between female and male gametophytes in *Arabidopsis* pollen tube guidance. *Development* 2000; 127: 4511-8.
 - 39 von Besser K, Frank AC, Johnson MA, Preuss D. *Arabidopsis HAP2 (GCSI)* is a sperm-specific gene required for pollen tube guidance and fertilization. *Development* 2006; 133: 4761-9.
 - 40 Mori T, Kuroiwa H, Higashiyama T, Kuroiwa T. *GENERATIVE CELL SPECIFIC 1* is essential for angiosperm fertilization. *Nat Cell Biol* 2005; 8: 64-71.

Pollen Tube Guidance During Pollination and Fertilization in Plants

Jiang Jingjing^{1,2}, Cao Jiashu^{1,2*}

(¹Laboratory of Cell & Molecular Biology, Institute of Vegetable Science, Zhejiang University, Hangzhou 310029, China; ²Key Laboratory of Horticultural Plant Growth, Development and Quality Improvement, Ministry of Agriculture, Hangzhou 310029, China)

Abstract Pollen tube guidance happens when pollen grains germinate on the pistil to produce pollen tubes and then navigate the pollen tubes down the transmitting tract to fertilize the ovule in flowering plants. In general, pollen tube guidance has two distinct phases: sporophytic phase and gametophytic phase. Here we reviewed the functions of some distinct proteins and other small molecules during the sporophytic guidance phase and the potential roles of genes expressed in the different cells within the embryo sac and their related proteins in the gametophytic phase. In addition, the sperm involved in directing the pollen tube to its target was also included.

Key words gametophyte; pollen tube guidance; pollination and fertilization; sporophyte

Received: May 16, 2011 Accepted: June 16, 2011

This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (No. 30871715)

*Corresponding author. Tel/Fax: 86-571-88982188, E-mail: jshcao@zju.edu.cn