

小麦籽粒胚乳发育及其与营养品质的关系

郑彦坤

(安庆师范大学生命科学学院,安徽安庆 246133)

摘要:小麦是人类的主要粮食作物之一,其籽粒是绿色有机食品与营养保健食品的重要原料。小麦籽粒中胚乳组织可分为胚乳运输细胞与贮藏细胞,前者是养分进入胚乳与胚的关键通道,后者是籽粒营养物质积累的主体,二者的发育状况都与籽粒的营养品质密切相关。本文综述了胚乳运输细胞与贮藏细胞的发育规律及其作用机制,总结了小麦籽粒胚乳发育及其与营养品质的关系,为高产优质小麦品种的培育提供理论依据。

关键词:小麦;胚乳;发育;营养品质

中图分类号:S512.1;S311

文献标识码:A

文章编号:1009-1041(2025)01-0096-07

Endosperm Development and Its Relationship with Nutrient Quality in Wheat Grain

ZHENG Yankun

(School of Life Sciences, Anqing Normal University, Anqing, Anhui 246133, China)

Abstract: Wheat is one of the primary staple crops for human beings, and wheat grain is an important raw materials for green organic food and nutritional health food. Endosperm tissue of wheat grain can be divided into endosperm transport cells and storage cells; the former is the key channel for nutrients to enter endosperm and embryo, and the latter is the bulk for grain nutrient accumulation. The developmental state of both is closely related to grain nutritional quality. In this paper, the developmental regularity and their functional mechanisms of endosperm transport cells and storage cells were reviewed, and the endosperm development and its relationship with nutrient quality in wheat grain were summarized, providing the theoretical basis for the cultivation of high yield and quality wheat varieties.

Keywords: Wheat; Endosperm; Development; Nutrient quality

小麦是人类的主要粮食作物之一,随着社会发展与人民生活水平的提高,以小麦籽粒为原材料的绿色有机食品和营养保健食品倍受关注。小麦籽粒养分形成机制及其改善方法已逐渐成为研究热点^[1-4]。

小麦籽粒的营养物质主要包括淀粉与蛋白质^[4-5],多贮藏于胚乳与胚。胚乳组织可分为胚乳运输细胞与贮藏细胞两大类,前者是养分进入胚乳和胚的关键通道,后者是籽粒营养物质积累的主体。部分胚乳运输细胞可以逐渐积累淀粉和蛋白质,进而转化形成胚乳贮藏细胞。胚乳运输细

胞通过自身的衰亡和解体为胚生长提供养分与空间。因此,小麦籽粒胚乳组织的发育状况都与其营养品质密切相关。

前人对小麦籽粒胚乳发育及其养分积累已有诸多研究^[3,6-7],但关于胚乳运输细胞的发育及其与胚乳贮藏细胞和胚增长的关系尚未完全阐明。本文探讨了小麦胚乳运输细胞与贮藏细胞的发育规律及其与籽粒营养品质的关系,进一步探讨籽粒营养品质的形成机理,以为高产优质小麦品种的选育提供理论基础。

收稿日期:2023-10-06

修回日期:2023-11-20

基金项目:安徽省高校重点科研项目(2023AH050505);安徽省高等学校省级质量工程项目(2023jyxm0499)

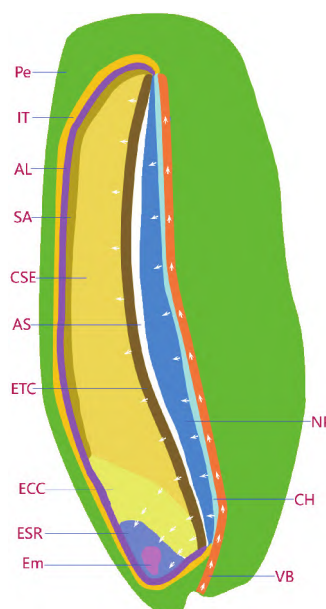
第一作者 E-mail:zhengyankun1985@163.com(郑彦坤)

1 胚乳运输细胞与贮藏细胞的发育

小麦籽粒胚乳组织的发育过程大致分为合胞体期、细胞化期、分化期和成熟期 4 个时期。在合胞体期初始阶段,位于中央细胞液泡底侧的受精极核经 3 次分裂形成胚乳基部游离核,游离核继续分裂,逐渐分散且围绕中央液泡分布。在细胞化期初始阶段,最外层游离核的核膜形成辐射微管系统,相邻辐射微管系统的反向交联区构建成膜体;由成膜体介导细胞板沉积,进而在游离核两侧形成垂周细胞壁,游离核近中央液泡一面因未形成平周细胞壁而开放;游离核向内层分裂,然后内外层游离核间形成平周细胞壁^[8]。不断重复以上过程,直至胚乳完全细胞化。

小麦籽粒胚乳分化产生胚乳传递细胞、胚乳输导细胞、胚周胚乳细胞、糊粉层细胞、亚糊粉层细胞及中心胚乳细胞(图 1)。进入分化期之后,胚乳组织可以按照位置效应与功能分为胚乳运输细胞与贮藏细胞两大类。其中,胚乳运输细胞又细分为胚乳传递细胞、胚乳输导细胞与胚周胚乳细胞;胚乳贮藏细胞细分为糊粉层细胞、亚糊粉层细胞与中心胚乳细胞。基因 *ENBI* 主要在胚乳传递细胞中表达,可编码一种纤维素合成酶,用于形成壁内突结构,增强胚乳的蔗糖供应。蔗糖可以通过影响胚乳传递细胞特异性转录因子 *Zm-MRPI* 来诱导 *ENBI* 的表达^[9]。葡萄糖信号途径也可以通过与生长素信号途径相互作用,进而调节胚乳传递细胞的分化^[10]。在胚乳分化初期,胚乳传递细胞径向伸长,壁内突初步增长^[11];胚周胚乳细胞包围着幼胚,含有很浓的细胞质;胚乳输导细胞位于胚乳传递细胞与胚周胚乳细胞之间,占据胚乳的比例较大,既无壁内突,也很少含淀粉体^[12]。糊粉层细胞内大体积液泡转化成许多小体积蛋白贮存液泡,液泡周围的圆球体逐渐增多;亚糊粉层细胞与中心胚乳细胞内的淀粉体与蛋白体形成并增大、增多^[13]。在胚乳分化中期,胚乳传递细胞的壁内突快速增长,但内层胚乳传递细胞积累淀粉体与蛋白体^[11-13];随着盾片的形成与增长,胚周胚乳细胞快速衰亡至消失;胚乳输导细胞所占胚乳比例减少,紧邻盾片的细胞衰亡,部分细胞已转分化成中心胚乳细胞^[12]。在胚乳分化后期,胚乳传递细胞中的内含物继续增多,直至几乎占满细胞空间,使其养分运输能力大大减弱^[11-12]。但是,盾片上皮细胞径向伸长,有利于吸

收胚乳养分。靠近盾片上皮的胚乳输导细胞大量衰亡,只剩下几层细胞残存^[12]。糊粉层细胞被糊粉粒所充满;亚糊粉层细胞向中心胚乳细胞转分化,中心胚乳细胞内含有密集的淀粉体,蛋白体受挤压而逐渐变形^[13]。当胚乳完全发育成熟时,最外层胚乳传递细胞含有密集的糊粉粒,转分化成糊粉层细胞;内层胚乳传递细胞被淀粉体所充满,转分化成中心胚乳细胞;中心胚乳细胞被密集的淀粉体所充满;盾片上皮细胞显著增长,其附近胚乳输导细胞早已衰亡消失,且近胚处中心胚乳细胞开始消亡^[12]。这表明,发育程度高的盾片上皮细胞可从胚乳贮藏细胞中吸收养分来代替因胚乳传递细胞转分化而减弱的养分输入。



AS: 质外体空间; AL: 糊粉层; CH: 合点; CSE: 中心胚乳细胞; ECC: 胚乳输导细胞; Em: 胚; ESR: 胚周胚乳细胞; ETC: 胚乳传递细胞; IT: 珠被; NP: 珠心突起; SA: 亚糊粉层; Pe: 果皮; VB: 维管束; 箭头表示养分输入途径。

AS: Apoplasmic space, AL: Aleurone layer; CH: Chalaza; CSE: Central endosperm cells; ECC: Endosperm conducting cells; Em: Embryo; ESR: Embryo surrounding region cells; ETC: Endosperm transport cells; IT: Integument; NP: Nucellar projection; SA: Sub-aleurone layer; Pe: Pericarp; VB: Vascular bundle; Arrows indicate nutrient importing pathways.

图 1 小麦籽粒胚乳细胞类型及养分输入胚乳与胚的途径示意图

Fig.1 Types of wheat grain endosperm cells and the sketch for pathways of nutrient importing into the endosperm and embryo

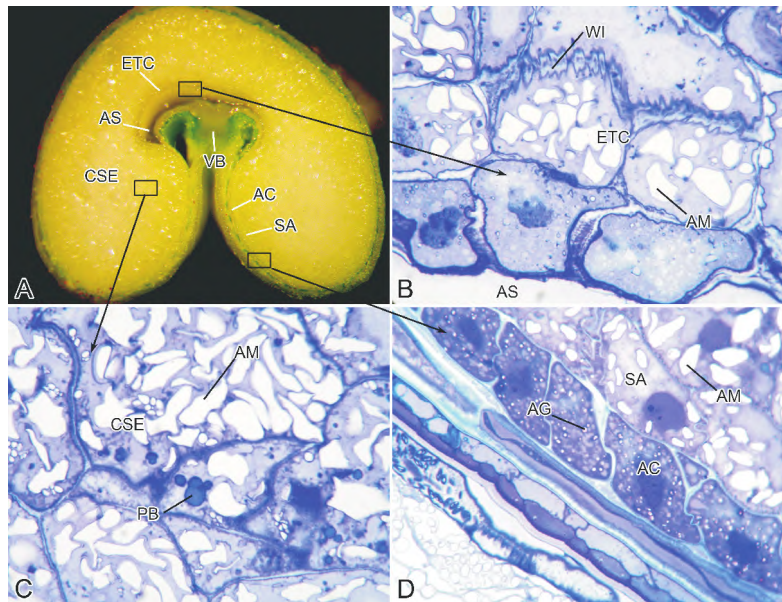
2 胚乳运输细胞的作用机制

胚乳传递细胞位于胚乳表层且邻近籽粒维管

束(图 2A),是胚乳与籽粒母体组织间的物质与信息交流通道。虽然胚乳与母体组织间没有胞间连丝,但是胚乳传递细胞形成壁内突结构,大大增加了质膜表面积,促进了质外体空间中的养分向胚乳内转运(图 2B)。胚乳中编码引导蛋白的*Zm-DRR206* 基因可能通过其在细胞壁构建和防御作用来协调胚乳细胞发育、营养物质积累及其抗逆反应。*ZmDRR206* 过表达诱导细胞壁组分(包括纤维素和酸溶性木质素)的含量骤降,导致胚乳传递细胞缩短且其壁向突较少,进而使得胚乳淀粉含量显著降低^[14]。另外,胚乳传递细胞的细胞壁疏松多孔且吸水性佳,适合水分扩散与养分吸收^[15]。胚乳传递细胞的壁内突周围有密集的线粒体,为壁内突形成和养分吸收提供能量。由基因*Emp5* 编码的一种三角形五肽重复蛋白(pentatricopeptide repeat protein)作用于线粒体 RNA 的编辑,对线粒体功能至关重要。在*emp5* 突变体中,胚乳传递细胞的发育受阻,进而影响胚和胚乳的生长^[16]。除线粒体外,内质网与高尔基体也是影响壁内突形成的重要细胞器。胚乳传递细胞的特异性细胞壁蔗糖转化酶 INCW2 可以将蔗糖分解为葡萄糖与果糖,增加细胞内单糖浓度,进而影响细胞壁多糖合成及糖基化反应。内质网参与 INCW2 的合成,高尔基体既参与 INCW2 的转

运,又是蛋白质糖基化、糖脂加工以及细胞壁非纤维素多糖合成的主要场所。在*mn1* 突变体中,内质网肿胀变形,高尔基体密度降低至野生型的近一半,造成 INCW2 合成与转运受阻,使得壁内突发育不良,进而导致胚乳细胞数量和体积都减少,籽粒重量减少了近 70%^[17]。胚乳传递细胞分化过程中,液泡化程度逐渐降低,细胞核也逐渐解体,减少了养分运输的阻力。

胚乳输导细胞是与胚乳传递细胞相邻的一类细胞,负责将胚乳传递细胞吸收的养分向内转运。随着胚乳养分的积累,部分胚乳输导细胞转分化形成胚乳贮藏细胞。胚乳输导细胞的发育状况与胚乳传递细胞的生理活动息息相关。在四倍体胚乳中,胚乳传递细胞分化失败时,胚乳输导细胞发育也异常^[18]。胚乳传递细胞特异性表达的 *ZmT-CRR-1&2* 蛋白可以进入胚乳输导细胞,参与细胞间信号转导^[19]。胚周胚乳细胞体积小且细胞质浓,位于胚乳传递细胞与胚之间,将胚乳传递细胞吸收的养分转运进胚,并阻止病原菌侵入胚^[20],从而协调胚与胚乳的发育。在玉米胚乳发育过程中,*ZmEBE* 基因仅在胚周胚乳细胞和胚乳传递细胞中表达,很可能参与这两种胚乳细胞的分化^[21],同时也表明这两类细胞间联系密切。



AC: 糊粉层细胞; AG: 糊粉粒; AM: 淀粉体; AS: 质外体空间; CSE: 中心胚乳细胞; ETC: 胚乳传递细胞; PB: 蛋白体; SA: 亚糊粉层细胞; VB: 维管束; WI: 壁内突。

AC: Aleurone cell; AG: Aleurone granule; AM: Amyloplast; AS: Apoplastic space; CSE: Central starchy endosperm cell; ETC: Endosperm transfer cell; PB: Protein body; SA: Sub-aleurone layer cell; VB: Vascular bundle; WI: Wall ingrowths.

图 2 授粉后 15 d 的小麦胚乳组织

Fig.2 Endosperm tissues of wheat at 15 days after pollination

在小麦籽粒发育初期,胚乳传递细胞的壁内突少,养分吸收能力较弱,胚乳传导细胞将胚乳传递细胞吸收的养分转运至胚周胚乳细胞暂存,使得胚周胚乳细胞的细胞质稠密。然后,幼胚通过胚柄吸收胚周胚乳细胞的解体产物^[13]。在小麦籽粒发育中期,胚乳传递细胞的壁内突增多,养分吸收能力增强。盾片形成并快速增长,逐渐代替衰亡的胚柄,从胚乳吸收养分。胚周胚乳细胞加速解体与消亡,为胚增长提供空间,其解体后的产物被胚所吸收。靠近盾片上皮的胚乳传导细胞负责将养分转运至胚周质外体空间,再由盾片上皮吸收进胚,胚乳传导细胞也逐渐解体,为胚提供生长空间。紧邻玉米盾片的胚乳传导细胞内大量表达转运蛋白,这类胚乳传导细胞随着胚生长而更新,原来紧邻盾片上皮的细胞因为胚生长提供空间而衰亡,新紧邻盾片上皮的细胞继续大量表达转运蛋白^[22]。在小麦籽粒发育后期,胚乳传递细胞转分化成胚乳贮藏细胞,养分输入阻力大,胚乳传导细胞衰亡,径向伸长的盾片上皮直接从中心胚乳细胞吸收养分,消耗其淀粉。因此,胚乳运输细胞控制着胚乳贮藏细胞与胚的养分输入,并在籽粒发育中后期进行转分化或衰亡解体,与胚的生长相适应。胚乳传递细胞及胚乳传导细胞向胚乳贮藏细胞转分化过程中,其养分转运功能逐渐转为养分贮藏功能,细胞器也发生相应的改变。其中,淀粉体与蛋白体发育是关键,其次是线粒体、内质网、高尔基体、细胞核及液泡等细胞器的一系列变化。

3 胚乳发育与籽粒营养品质的关系

蛋白质与淀粉的类型及其含量是衡量小麦籽粒营养品质的重要指标。籽粒中蛋白质与淀粉大多贮藏于胚乳,胚乳的发育状况决定了籽粒的营养品质。蛋白质分为清蛋白、球蛋白、醇溶蛋白与谷蛋白,前两者富含赖氨酸而营养价值高,后两者营养价值较低^[23]。淀粉分为支链淀粉与直链淀粉,直链淀粉含量的适度降低有利于提高籽粒的营养品质^[24]。因此,提高支链淀粉、清蛋白与球蛋白的含量可以有效改善小麦籽粒的营养品质。

小麦胚乳淀粉体可分为 A 型与 B 型,A 型淀粉体体积大且呈铁饼状,B 型淀粉体体积小且呈球形^[2]。A 型淀粉体形成于花后 4 d,在花后 14 d 停止生长;B 型淀粉体形成于花后 10 d,其数量和体积持续增长,直至籽粒成熟时才停止^[25]。A 型

和 B 型淀粉体生长发育的生化机制有所不同。其中,质体 α -葡聚糖磷酸化酶(PHS1)与多糖结合蛋白 B-GRANULE CONTENT1 (BGC1)相互作用,共同决定着 B 型淀粉体的形成,但不影响 A 型淀粉体生长^[7]。质体分裂蛋白 PARC6 控制着 A 型与 B 型淀粉体的增长,其编码基因突变后导致淀粉体数目增多且体积增大^[2]。B 型淀粉体的直链淀粉含量明显高于 A 型淀粉体^[26]。籽粒优质淀粉含量与 B 型淀粉体数目增长之间关系密切,可通过控制 B 型淀粉体数目来降低籽粒的直链淀粉含量,进而改善其营养品质。胚乳运输细胞控制着胚乳的养分输入,影响 A 型与 B 型淀粉体的形成、增大与充实,进而影响籽粒的营养品质。

糊粉层细胞位于除胚乳传递细胞以外的胚乳表层(图 2A),富含糊粉粒(图 2D)。糊粉粒是由球形小液泡积累蛋白质及矿物质等形成的,其周围分布着圆球体等细胞器^[27]。圆球体,又叫植物脂滴,是由内质网衍生小泡形成的细胞器,含有三酰甘油、甾醇酯等中性脂质以及蛋白质^[28]。在糊粉层细胞发育过程中,圆球体与糊粉粒逐渐形成并增多。亚糊粉层细胞来源于糊粉层细胞分裂产生的内层子细胞^[9]。亚糊粉层细胞具有细胞分裂活力,直至籽粒发育中期分裂活力才降低,为胚乳向外的继续增长提供细胞来源。在籽粒发育后期,亚糊粉层细胞逐渐被淀粉体所填充,进而转分化为中心胚乳细胞。中心胚乳细胞占据了胚乳的主体,富含淀粉体与蛋白体(图 2C)。淀粉体大致分为单粒淀粉体和复粒淀粉体^[29],蛋白体分为内质网衍生型蛋白体和液泡型蛋白体。小麦胚乳内淀粉体为单粒淀粉体,蛋白体为液泡型蛋白体。随着胚乳发育,蛋白体不断增多、增大,但在胚乳发育后期因淀粉体增长而使蛋白体被挤压变形,最终以基质蛋白的形式留存于淀粉体间隙内^[29]。因此,这三种胚乳贮藏细胞的发育程度直接决定了胚乳内淀粉、蛋白质、脂质及矿物质等营养成分的积累状况,对籽粒营养品质的形成具有极其重要的作用。

根据胚乳淀粉与蛋白的含量及蛋白体和淀粉体结合的方式等,可以将小麦胚乳分为角质胚乳与粉质胚乳。一般而言,成熟的亚糊粉层细胞及其相邻的中心胚乳细胞因蛋白质含量高且淀粉体大而密集,易形成角质胚乳。胚乳传递细胞与胚乳传导细胞转分化形成的胚乳贮藏细胞中,淀粉体充实较差,易形成粉质胚乳。靠近胚的中心胚

乳细胞受胚生长时养分消耗的影响,也易形成粉质胚乳。在角质胚乳中,淀粉体和蛋白体充实好,A型淀粉体多且间隙充塞着蛋白体,其营养价值高,面筋质量好,面团强度大,适宜加工优质面包。在粉质胚乳中,淀粉体和蛋白体充实较差,A型淀粉体之间充满了B型淀粉体和蛋白体的胶合物,其面筋质量差,面团强度小,营养价值较低,只适于生产饼干、糕点等食品。

4 展望

在胚乳传递细胞发育过程中,随着壁内突结构的形成与增多,细胞质中出现了大量线粒体、内质网及高尔基体^[17,30]。线粒体为壁内突的生长及其养分吸收提供能量,线粒体的数目减少与功能异常都会导致胚乳传递细胞发育受阻^[16]。内质网在细胞的蛋白质与脂质合成、钙离子贮藏以及应激反应等方面起着关键作用^[31]。高尔基体是细胞内膜泡运输的重要枢纽,在纤维素合成酶、结构蛋白、半纤维素和果胶等的形成和分选过程中发挥特殊作用,从而影响细胞壁的构建^[32]。在玉米突变体 $mn1$ 的胚乳传递细胞中,壁内突生长不良,而内质网肿胀,高尔基体密度降低到正常胚乳传递细胞的51%^[17]。壁内突使质膜表面积增大,其生长过程主要需要纤维素、膜脂与膜蛋白等物质。在以后的研究中,需深入阐明线粒体、内质网及高尔基体对壁内突生长与功能的作用机制。

在胚乳发育早期,胚周胚乳细胞围绕着幼胚。因胚生长需要空间,胚周胚乳细胞快速衰亡、解体,解体产物被胚吸收。胚周胚乳细胞对胚具有养分输入与病原菌阻断双重作用,因而研究它们的发育过程与作用机制具有重要意义。其中,胚周胚乳细胞内细胞核、线粒体、内质网以及高尔基体等细胞器的变化特点有待进一步阐明。

小麦胚乳中A型与B型淀粉体的生物合成机制不同,不同磷酸化修饰水平导致淀粉合成相关酶类的表达程度存在差异^[33]。二者的发生时间、增殖方式及其支链淀粉与直链淀粉的含量都有所差异^[25-26,34]。淀粉体是一种半自主性细胞器,其发育受到自身基因组和核基因组共同控制^[35]。淀粉合成需要ADPG焦磷酸化酶、可溶性淀粉合酶、束缚态淀粉合酶、淀粉分支酶、淀粉脱支酶等多种酶参与^[33,36]。蛋白体发育可分为形成、增大与变形三个基本时期。由糙面内质网合成的蛋白,经高尔基体加工与转运后在液泡中

积累,形成许多小蛋白体;小蛋白体融合形成大蛋白体。在胚乳发育后期,蛋白体以基质蛋白的形式填充于淀粉体之间的空隙^[29]。小麦籽粒发育状况与胚乳淀粉体和蛋白体发育及其物质积累的关系密切。然而,有关胚乳淀粉体与蛋白体发育的两个关键问题尚未完全阐明:(1)A、B型淀粉体发育与其内部DNA及淀粉合成相关酶有何关系?(2)在蛋白体发育过程中,细胞核、内质网、高尔基体、液泡及线粒体等细胞器是如何相互作用与变化的?

开展胚乳运输细胞对A、B型淀粉体发育影响的研究,有利于为小麦籽粒营养品质的改善提供重要理论依据与新途径。胚乳输导细胞在花后9~12d迅速转分化并产生淀粉体,而B型淀粉体在花后10d开始形成并持续增多^[26]。弄清胚乳输导细胞转分化与B型淀粉体数目增长的关系,有利于为胚乳内B型淀粉体数目控制及直链淀粉含量降低提供理论指导,从而为小麦籽粒营养品质的改善提供新途径。

小麦中心胚乳细胞和亚糊粉层细胞在蛋白、淀粉、脂质和细胞壁多糖含量上存在差异。与中心胚乳细胞相比,亚糊粉层细胞的来源、发育机制及影响因子等不同,导致其蛋白含量高和淀粉含量低^[37]。与糊粉层细胞相比,蛋白贮藏液泡在中心胚乳细胞和亚糊粉层细胞中发生了更为明显的形态与大小变化。从糊粉层细胞到中心胚乳细胞,锌浓度逐渐降低,而铁和磷浓度急剧下降。铁与磷在糊粉层细胞中共存,而锌与硫在亚糊粉层细胞中共存^[38]。*Shrunken4*(*Sh4*)编码的YELLOW STRIPE-LIKE寡肽金属转运蛋白(ZmYSL2),对玉米糊粉层细胞发育和中心胚乳细胞活性至关重要。ZmYSL2主要在糊粉层细胞和亚糊粉层细胞中积累,显示出铁和锌转运蛋白活性。在 $sh4$ 胚乳中,最外层胚乳细胞不能积累铁并失去糊粉层细胞特性,淀粉合成和降解相关基因的表达也受到影响^[39]。弄清糊粉层细胞、亚糊粉层细胞与中心胚乳细胞这三种胚乳贮藏细胞的发育规律及其相互关系,有利于为小麦籽粒营养品质的提高提供理论指导。

参考文献:

- [1] KUMAR A, KAPOOR P, CHUNDURI V, et al. Potential of *Aegilops* sp. for improvement of grain processing and nutritional quality in wheat (*Triticum aestivum*) [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2019, 10: 308.

- [2] ESCH L, NGAI Q Y, BARCLAY J E, *et al.* Increasing amyloplast size in wheat endosperm through mutation of PARC6 affects starch granule morphology [J]. *New Phytologist*, 2023, 240(1):224.
- [3] ZHONG Y, TIAN Y, GLAZOWSKA S, *et al.* Periodic changes in chain lengths distribution parameters of wheat starch during endosperm development [J]. *Food Chemistry*, 2023, 424:136455.
- [4] MUQADDASI Q H, BRASSAC J, EBMEYER E, *et al.* Prospects of GWAS and predictive breeding for European winter wheat's grain protein content, grain starch content, and grain hardness [J]. *Scientific Reports*, 2020, 10(1):12541.
- [5] MOOREK L, TOSI P, PALMER R, *et al.* The dynamics of protein body formation in developing wheat grain [J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2016, 14(9):1876.
- [6] SCHREIER T B, FAHY B, DAVID L C, *et al.* Introduction of glucan synthase into the cytosol in wheat endosperm causes massive maltose accumulation and represses starch synthesis [J]. *The Plant Journal*, 2021, 106(5):1431.
- [7] KAMBLE N U, MAKHAMADJONOV F, FAHY B, *et al.* Initiation of B-type starch granules in wheat endosperm requires the plastidial α -glucan phosphorylase PHS1 [J]. *The Plant Cell*, 2023, 35(11):4091.
- [8] OLSEN O A. Nuclear endosperm development in cereals and *Arabidopsis thaliana* [J]. *The Plant Cell*, 2004, 16(S):218.
- [9] WANG Q, WANG M, CHEN J, *et al.* ENBI encodes a cellulose synthase 5 that directs synthesis of cell wall ingrowths in maize basal endosperm transfer cells [J]. *The Plant Cell*, 2022, 34(3):1054.
- [10] ZHENG Y K. Molecular mechanisms of maize endosperm transfer cell development [J]. *Plant Cell Reports*, 2022, 41(5):1176.
- [11] ZHENG Y K, WANG Z. Contrast observation and investigation of wheat endosperm transfer cells and nucellar projection transfer cells [J]. *Plant Cell Reports*, 2011, 30(7):1283.
- [12] ZHENG Y K, YANG J C, WANG Z. Structure characteristics and function of wheat endosperm transport tissues [J]. *Brazilian Journal of Botany*, 2015, 38(3):681.
- [13] ZHENG Y K, WANG Z, YANG J C, *et al.* Observation and comparison of structure changes in wheat caryopsis maternal tissues and endosperm [J]. *Brazilian Journal of Botany*, 2015, 38(2):420.
- [14] LI Y, LI D, LIZHU E L, *et al.* ZmDRR206 regulates nutrient accumulation in endosperm through its role in cell wall biogenesis during maize kernel development [J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2023, 24(10):8735.
- [15] ROBERT P, JAMME F, BARRON C, *et al.* Change in wall composition of transfer and aleurone cells during wheat grain development [J]. *Planta*, 2011, 233(2):403.
- [16] LIU Y J, XIU Z H, MEELEY R, *et al.* Empty pericarp5 encodes a pentatricopeptide repeat protein that is required for mitochondrial RNA editing and seed development in maize [J]. *The Plant Cell*, 2013, 25(3):868.
- [17] KANG B H, XIONG Y, WILLIAMS D S, *et al.* Miniature1-encoded cell wall invertase is essential for assembly and function of wall-in-growth in the maize endosperm transfer cell [J]. *Plant Physiology*, 2009, 151(3):1366.
- [18] CHARLTON W L, KEEN C L, MERRIMAN C, *et al.* Endosperm development in *Zea mays*: Implication of gametic imprinting and paternal excess in regulation of transfer layer development [J]. *Development*, 1995, 121(9):3089.
- [19] MUÑIZ L M, ROYO J, GÓMEZ E, *et al.* Atypical response regulators expressed in the maize endosperm transfer cells link canonical two component systems and seed biology [J]. *BMC Plant Biology*, 2010, 10:84.
- [20] TOMBULOGLU H, AYDIN M, FILIZ E. Comparative analysis of embryo surrounding region (*Esr-6*) genes in Turkish maize varieties: Sequencing and modeling [J]. *Brazilian Journal of Botany*, 2016, 39(1):287.
- [21] MAGNARD J L, LEHOUCHE G, MASSONNEAU A, *et al.* ZmEBE genes show a novel, continuous expression pattern in the central cell before fertilization and in specific domains of the resulting endosperm after fertilization [J]. *Plant Molecular Biology*, 2003, 53(6):821.
- [22] DOLL N M, JUST J, BRUNAUD V, *et al.* Transcriptomics at maize embryo/endosperm interfaces identifies a transcriptionally distinct endosperm subdomain adjacent to the embryo *Scutellum* [J]. *The Plant Cell*, 2020, 32(4):833.
- [23] 朱新开, 周君良, 封超年, 等. 不同类型专用小麦籽粒蛋白质及其组分含量变化动态差异分析 [J]. *作物学报*, 2005, 31(3):342.
- ZHU X K, ZHOU J L, FENG C N, *et al.* Differences of protein and its component accumulation in wheat for different end uses [J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2005, 31(3):342.
- [24] 舒守贵, 孙家柱, 张爱民, 等. 糯小麦回交改良群体中 *Wx* 基因的遗传和品质效应 [J]. *应用与环境生物学报*, 2007, 13(5):624.
- SHU S G, SUN J Z, ZHANG A M, *et al.* Genetic and quality effects of *Wx* genes in improved backcross progenies of waxy wheat [J]. *Chinese Journal of Applied & Environmental Biology*, 2007, 13(5):624.
- [25] 李文阳, 闫素辉, 王振林. 小麦胚乳 A、B 型淀粉粒的形成与生长特征及氮素调节 [J]. *中国粮油学报*, 2016, 31(5):22.
- LI W Y, YAN S H, WANG Z L. Formation and developmental characteristics of A and B type starch granule in wheat endosperm and response to nitrogen [J]. *Journal of the Chinese Cereals and Oils Association*, 2016, 31(5):22.
- [26] 银永安, 齐军仓, 李卫华, 等. 小麦胚乳 A、B 型淀粉粒理化特性研究 [J]. *中国农业科学*, 2010, 43(11):2375.
- YIN Y A, QI J C, LI W H, *et al.* Physico-chemical characteristics of A, B type starch granule in wheat endosperm [J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2010, 43(11):2375.
- [27] REGVAR M, EICHERT D, KAULICH B, *et al.* New insights into globoids of protein storage vacuoles in wheat a-

- leurene using synchrotron soft X-ray microscopy [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2011, 62(11): 3932.
- [28] HUANG A H C. Plant lipid droplets and their associated proteins: Potential for rapid advances [J]. *Plant Physiology*, 2018, 176(3): 1894.
- [29] ZHENG Y K, WANG Z. The cereal starch endosperm development and its relationship with other endosperm tissues and embryo [J]. *Protoplasma*, 2015, 252(1): 37.
- [30] MONJARDINO P, ROCHA S, TAVARESA C, *et al.* Development of flange and reticulate wall ingrowths in maize (*Zea mays* L.) endosperm transfer cells [J]. *Protoplasma*, 2013, 250(2): 499.
- [31] SCHWARZ D S, BLOWER M D. The endoplasmic reticulum: Structure, function and response to cellular signaling [J]. *Cellular and Molecular Life Sciences*, 2016, 73(1): 79.
- [32] SINCLAIR R, ROSQUETE M R, DRAKAKAKI G. Post-Golgi trafficking and transport of cell wall components [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2018, 9: 1784.
- [33] CAO H, YAN X, CHEN G, *et al.* Comparative proteome analysis of A- and B-type starch granule-associated proteins in bread wheat (*Triticum aestivum* L.) and *Aegilops crassa* [J]. *Journal of Proteomics*, 2015, 112: 95.
- [34] 韦存虚, 张军, 周卫东, 等. 小麦胚乳小淀粉粒是复粒淀粉的结构观察[J]. 麦类作物学报, 2008, 28(5): 804.
- WEI C X, ZHANG J, ZHOU W D, *et al.* Ultrastructural observation on the development of small starch granule (compound starch granule) of wheat endosperm [J]. *Journal of Triticeae Crops*, 2008, 28(5): 804.
- [35] 陈建敏, 孙德兰. 淀粉质体遗传研究的现状与展望[J]. 植物遗传资源学报, 2008, 9(2): 258.
- CHEN J M, SUN D L. Current researches and prospect of amyloplast inheritance [J]. *Journal of Plant Genetic Resources*, 2008, 9(2): 258.
- [36] 闫素辉, 尹燕桦, 李文阳, 等. 灌浆期高温对小麦籽粒淀粉的积累、粒度分布及相关酶活性的影响[J]. 作物学报, 2008, 34(6): 1092.
- YAN S H, YIN Y P, LI W Y, *et al.* Effect of high temperature during grain filling on starch accumulation, starch granule distribution, and activities of related enzymes in wheat grains [J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2008, 34(6): 1092.
- [37] SHEWRY P R, WAN Y, HAWKESFORD M J, *et al.* Spatial distribution of functional components in the starchy endosperm of wheat grains [J]. *Journal of Cereal Science*, 2020, 91: 102869.
- [38] DETTERBECK A, PONGRAC P, PERSSON D P, *et al.* Temporal and spatial patterns of zinc and iron accumulation during barley (*Hordeum vulgare* L.) grain development [J]. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 2020, 68(44): 12229.
- [39] HE Y, YANG Q, YANG J, *et al.* *shrunk4* is a mutant allele of ZmYSL2 that affects aleurone development and starch synthesis in maize [J]. *Genetics*, 2021, 218(2): iyab070.