

植物激素对种子休眠和萌发调控机理的研究进展

杨荣超, 张海军, 王 倩, 郭仰东*

(中国农业大学, 农学与生物技术学院, 北京 100193)

摘要: 休眠与萌发是植物种子维持生存及适应环境变化的一种特征, 受许多基因调控和环境因子的影响。目前, 利用数量遗传学方法和突变体等手段对种子休眠和萌发特性已进行了深入研究, 但至今尚无完全揭示植物种子休眠与萌发的详细机制。激素是调节种子休眠与萌发的关键因子, 其与种子萌发及休眠的关系一直是种子生理生化研究的热点。随着分子生物学的快速发展和大量突变体的发现, 在种子休眠和萌发过程中, 单个激素的调控作用及激素之间相互作用关系的机理也日益明确, 但不同激素之间的信号传导网络中还有很多关键点没有研究清楚。本文重点阐述脱落酸(ABA)、赤霉素(GA)、乙烯(ETH)和油菜素内酯(BR)等激素在种子休眠和萌发过程中调控机理的研究进展, 同时进一步完善了这 4 种激素之间的信号传导关系。

关键词: 种子; 休眠; 萌发; 激素

中图分类号: Q945.3; Q946.885

文献标识码: A

文章编号: 1007-0435(2012)01-0001-09

Regulatory Mechanism of Plant Hormones on Seed Dormancy and Germination (Review)

YANG Rong-chao, ZHANG Hai-jun, WANG Qian, GUO Yang-dong*

(China Agricultural University, College of Agriculture and Biotechnology, Beijing 100193, China)

Abstract: Seed dormancy and germination are complex adaptive traits of plants influenced by a great number of genes and environmental factors. Although the utilization of quantity genetics methods (such as QTL analysis) and mutant approaches have made great development for dormancy and germination, the detailed mechanisms of dormancy and germination are not yet fully reported. Hormone, a factor to initiate seed germination, plays a key role in the regulation of seed dormancy and germination. Therefore, the relation between hormones and both germination and dormancy continues to be a research focus of seed physiology and biochemistry. With advancing understanding of the molecular biology and the discovery of a large number of mutants, regulatory mechanisms for a single hormone and interactions among hormones during seed dormancy and germination processes are better known. However, little knowledge about key points of networks for different hormones is known. This paper will focus on the functions of abscisic acid (ABA), gibberellin (GA), ethylene (ETH), brassinosteroids (BR) and other hormones during seed dormancy and germination progress, and further discusses the signaling relationship among these four hormones.

Key words: Seed; Dormancy; Germination; Hormone

种子休眠是植物推迟萌发至理想生长条件的一种适应机制, 而解除休眠是内外因素相互作用的结果。外因是指适宜的光照、温度、水分和氧气, 内因是指种子自身是否具有足够的储备以及利用这些储备在接受外部信号后启动各种生命活动相关的生物化学反应的能力。种子休眠和萌发在分子水平上的

研究主要集中在转录组学、蛋白质组学及种子在不同状态条件下内源激素含量的变化规律上。

在种子休眠和萌发过程中, 激素扮演着非常重要的角色, 它们能通过信号传导对种子内各种生理变化做出反应, 调节一系列蛋白质、酶的代谢, 从而调控种子的休眠和萌发。它们执行生物学功能过程

收稿日期: 2011-08-12; 修回日期: 2011-11-24

基金项目: “十二五”国家科技支撑计划(2011BAD17B01); 国家自然科学基金(30871821); 中央高校基本科研业务费专项(2009-2-06) 资助

作者简介: 杨荣超(1979-), 男, 山东德州人, 博士研究生, 主要从事植物生物技术研究, E-mail: yangrongchaobeijing@yahoo.cn; * 通信作者

Author for correspondence, E-mail: yaguo@cau.edu.cn

的实质就是一个细胞信号传导的过程。信号首先通过细胞受体被识别,再通过一系列细胞内的次级信使将信号放大并将信号传导到目标蛋白或细胞核内的目标基因上,引起酶活性的变化或基因表达水平的改变,从而导致很多生理生化效应发生改变。环境信号通过调节生物合成及代谢酶的表达水平来调控这种平衡状态。环境和激素的调节因子包括正调控因子和负调控因子,并且它们也能够通过反馈调节来增强或减弱这种感应。不依赖于脱落酸(abscisic acid, ABA)信号的母本物质、胚胎因子和依赖 ABA 信号途径的多种因子共同决定种子的休眠状态,而种子休眠的释放也需要多种环境因子的诱导,主要是通过调节信号分子 ABA 和赤霉素(gibberel-

lin, GA)相对含量和敏感性的变化,导致细胞壁扩张,最终胚根突破种皮。虽然 ABA 和 GA 在种子休眠和萌发过程中起着非常重要的作用,但这不是决定休眠和萌发的唯一调控因子。除了这 2 种激素外,还包括细胞分裂素(cytokinin, CTK)、乙烯(ethylene, ETH)和油菜素内酯(epibrassinolide, BR),并且这几种激素之间通过不同的信号途径相互调节,共同完成种子萌发这一复杂的生理过程^[1,2](图 1)。另外,Umehara 等^[3]认为独脚金(*Striga asiatica*)萌发素内酯(strigolactones)是一种控制植物分枝的新激素,并且这种激素能够促进种子的萌发,这种激素与其他激素之间的关系还没有相关的研究证明。

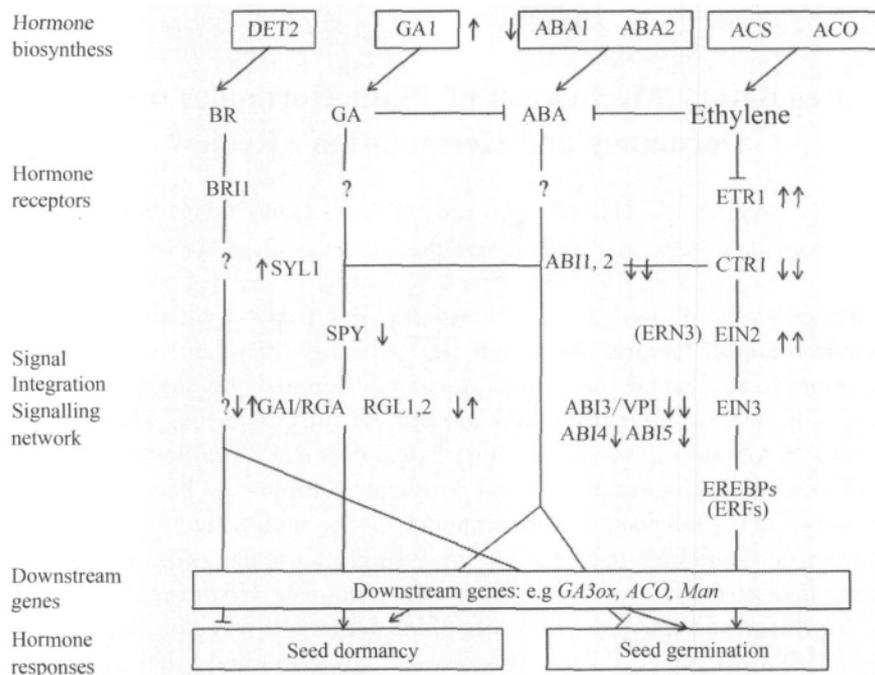


图 1 种子萌发过程中的信号调控网络

Fig. 1 Regulation network of seed germination

注:此模式图是依据拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)的植物激素突变体分析为依据而绘制的。

箭头表示调节物质对基因表达或作用过程的促进,短线表示对所示过程的抑制,箭头和短线所指示的位置不代表基因的作用顺序。

不同激素信号途径之间的直线代表这 2 种物质之间存在正调控或负调控关系^[1,2]

Note: This model is mainly based on *Arabidopsis thaliana* hormone mutant analyses. Arrows represent promotion of processes or expression of regulators. Bars represent inhibitors of indicated processes. The positions of loci do not imply the order of gene action.

The direct lines between different signaling pathway indicate that there might be positive or negative regulation^[1,2]

1 ABA 在种子休眠和萌发过程中的作用

1.1 ABA 在种子休眠过程中的作用

1.1.1 ABA 在诱导和维持种子休眠过程中的作用

种子休眠的释放需要多种刺激因子,如光、硝酸盐、温度(低温)、后熟,并且通常是多种刺激因子结

合才能够诱导种子休眠的释放,而且光是种子(需光种子)休眠完全释放的必需因子^[4]。多种激素在种子的休眠和萌发过程中起到显著的作用,ABA 促进休眠的诱导和维持,抑制种子的萌发^[5,6],并且在吸胀种子中,重新合成的 ABA 对维持种子的休眠是必须的^[7~9]。其相关的突变体分析证明,ABA 的营养

缺陷体能够增强种子的萌发力,甚至有时产生胎萌^[10],然而大量积累 ABA 的突变体其转基因株系却增强了休眠^[11,12],且这些转基因株系后代种子发育的过程中,ABA 能够抑制种子的早熟发芽和诱导种子的初级休眠。另外,在拟南芥 (*Arabidopsis thaliana*) 的基因组内大量数量性状位点 (QTL) 控制着种子的休眠,其数量性状位点通常命名为 DOG (delay of germination)^[13],其中 DOG1 是多个休眠突变体中普遍存在的数量性状位点,它编码一个未知功能的核蛋白^[14]。通过增强 *ABI4* 基因的表达,DOG1 能够提高种子对 ABA 和糖的感应性,从而有利于维持或增强种子的休眠^[15]。

1.1.2 ABA 在种子后熟过程中的作用 在常温条件下,种子干燥贮存一段时间后能释放休眠的现象称为后熟^[16],后熟过程的实质是提高发芽刺激信号的敏感性和降低发芽抑制信号的敏感性^[9]。经过后熟,种子对外源 ABA 的敏感性降低^[17],这种效应在 ABA 缺失突变体或不敏感突变体中都能够获得^[18]。另外,经过后熟的种子,其内源 ABA 对部分基因表达模式调控的改变和后续阶段基因对外源 ABA 感应性的变化对休眠型和完全不休眠型种子的萌发产生相同的效应。

在后熟过程中,胞质中积累大量的活性氧物质,活性氧的浓度直接影响着 H_2O_2 的浓度。最近的研究结果表明, H_2O_2 能增强 ABA 的代谢,促进 GA 的合成,这样会破除种子的休眠而有利于种子的萌发^[19]。定位于脂膜上的 NADPH 氧化酶以胞质中的 NADPH 为底物生成超氧化物,并将产生的超氧化物释放到质外体中。在拟南芥的 NADPH 氧化酶家族 (*AtrbohA-J*) 中,*AtrbohB* 氧化酶的活性决定着后熟过程和吸胀后的种子对 ABA 的敏感性,而且编码该酶基因的缺失突变体在其种子的干燥期蛋白质的氧化程度减弱^[20]。另外,在刚刚收获的种子中存在没有活性的 *AtrbohB* 基因前体 RNA,而这种前体 RNA 在种子后熟过程中被剪接成具有活性的形式,具有活性的 *AtrbohB* 基因能够减弱种子对 ABA 的敏感性,从而有利于种子休眠的释放。另外,外源 ABA 能够增强吸胀种子中前体 RNA 的剪接过程,说明该过程存在一定的回馈效应。当然,*Atrboh* 家族中的其他成员也参与了种子的后熟和萌发,其中 ABA 参与了它们部分的信号传导^[21]。目前,已经报道的后熟拟南芥突变体,主要是生物钟基因改变了 ABA 和 GA 代谢相关基因的表达模式而引起突变^[21]。蛋白质降解途径中组成蛋白的蛋白质水解酶 6 (PRT6) 和精氨酰-tRNA 的蛋白质转运酶降低了

ABA 的敏感性^[22],从而使得后熟过程诱导种子休眠的释放。另外,含有 2 个 AP2 结构域的转录因子 *CHO1* 是 *ABI4* 基因调控途径中的下游负调控因子^[23],这类转录因子能够降低 DOG1 对 ABA 的正调控作用,最终减弱种子对 ABA 的敏感性,利于种子的萌发。

1.2 ABA 在种子萌发过程中的主要作用

种子萌发一般经历 3 个吸水阶段,第一阶段快速大量吸水,第二阶段吸水量很少,此时种子原生质由凝胶状态转化为溶胶状态,呼吸代谢加强。第三阶段又开始大量吸水,这个过程主要与种子萌发的完成以及后期幼苗的生长相关。在萌发完成之前(即种子吸水第二阶段的后期),ABA 的含量恰好是种子能否完成萌发的决定因素^[7]。在一些物种中,胚周围的组织(胚乳、外胚乳和种皮)是胚根突破种皮的物理屏障^[24],这些组织不仅能够引起缺氧和抑制 ABA 的代谢,而且还能增强种子对 ABA 的敏感性^[25]。一些物种的胚乳是由活细胞组成的,如莴苣 (*Lactuca sativa*)、番茄 (*Solanum lycopersicum*)、拟南芥等,它们的胚乳必须经过软化后种子才能够完成萌发,而 ABA 就是通过抑制细胞壁降解酶的合成,使得种子的胚乳不能够软化,导致胚根尖不能够突破种皮而限制萌发^[26],但是在番茄发芽过程中,ABA 不能够抑制珠孔胚乳处内切 β -甘露聚糖酶降解细胞壁的活性^[27,28]。据报道,ABA 也能够调控细胞壁疏松酶的表达及氧化细胞壁多糖活性氧物质的积累。

种子吸胀后,ABA 含量的下降是种子吸胀过程中发生的重要现象,无论是休眠突变体 (*Cvi*) 还是非休眠的突变体 (*Col*),这主要取决于 *CYP707A2* 基因的活性^[11,29,30]。在 *Cvi* 和 *Col* 吸水 2~3 h 后,*CYP707A2* 基因开始表达,导致 ABA 含量快速下降,这表明 *CYP707A2* 基因编码蛋白参与了 ABA 合成代谢过程,促进 ABA 的降解。另外,几种诱导因子如硝酸盐、一氧化氮 (NO)、后熟等也都能够调控这种诱导现象^[31]。休眠的 *Cvi* 生态型种子和高温抑制 *Col* 生态型的种子在吸胀后 ABA 含量下降,但是随后其含量又开始上升^[32]。因此,种子吸胀最初阶段 ABA 含量的下降及敏感性的减弱是萌发和后期生长过程完成的先决条件。

2 GA 在种子休眠和萌发过程中的调节作用

赤霉素 (GA) 是植物中非常重要的一种激素,已经在多种植物上证明 GA 通过增强休眠的释放而促

进种子的萌发,但在不同植物上的作用机制不尽相同^[33]。在种子萌发的初期,GA 能够动员种子的贮存物质和刺激胚的扩张,同时有利于从胚到植物发育过渡生理过程的完成,这可能是促进了一种染色质重塑因子 PKL 的介导。在种子萌发的后期,GA 也能够通过增强软化屏障组织水解酶的表达,降低胚根尖的机械阻力,有利于胚根突破种皮^[34]。

在种子休眠释放过程中,GA 的作用仍有争议。尽管 GA 的积累与破除休眠和萌发密切相关,但是单独利用 GA 处理并不能够使所有物种种子萌发,这说明 GA 可能是种子萌发的必要条件,但不是该过程的充分条件。目前,编码 GA 生物合成酶基因的缺失导致种子不能够萌发^[35,36],外源 GA 能够恢复 GA 突变体的萌发能力。该突变不仅影响 ABA 的合成或其信号的传导,还影响种皮和胚乳的机械限制。因此,这也进一步证明了 GA 的生物合成是破除种子休眠必需的一步。与双子叶植物所不同的是,有些谷类作物的萌发不需要 GA,如水稻(*Oryza sativa*)突变体 *OsGID1* 中 α -淀粉酶的产量下降,这并没有影响种子的发芽,然而拟南芥上 3 个同类 *rID1* 基因缺失后显著抑制种子的萌发^[37,38],这说明单子叶植物和双子叶植物萌发过程存在一定差异。

目前,有相关研究证明,多种因素(如激素、光、后熟、分层等)影响 GA 的生物合成和敏感性,GA 的含量和敏感性变化直接与种子的休眠和萌发密切相关。其他激素的含量也直接或间接影响着 GA 的生理功能,其中 ABA 含量的降低是 GA 含量升高和敏感性增强的必要条件^[39,40]。在拟南芥种子后熟的过程中,GA 和光信号的敏感性提高,并且 GA 的含量能调节低温、潮湿解除休眠的效应^[41]。光能够促进 GA 的合成,并且光和 GA 信号能促进莠苣吸胀种子中 ABA 的降解^[42]。在后熟的过程中,种子中 GA 生物合成基因 *GA3ox2* 的转录水平显著提高,使得 GA 的含量升高,而在高度休眠 *Cvi* 生态型拟南芥种子中,解除 GA 活性酶基因(*GA2ox1*)表达量达到峰值^[43],GA 生理活性降低,导致该生态型种子的休眠程度加强。另外,分层引起 GA 的生物合成基因 *GA2ox1*,*GA2ox2* 和 *GA3ox1* 表达水平提高,而降低 GA 代谢基因 *GA2ox2* 的表达^[41],同样能够引起 GA 含量升高,促进种子萌发。

总之,多种外界条件通过调控 GA 的合成与代谢,进一步影响种子的休眠释放和萌发,并且 ABA 与 GA 之间存在相互的拮抗作用,它们的相对含量及敏感性在种子的休眠释放和萌发过程中往往起到

决定性作用^[44]。另外,其他外界环境信号及激素对这 2 种激素的合成和代谢也起到很大作用,二者之间信号网络途径如图 2 所示^[45,46]。

3 ETH 和 BR 在种子萌发与休眠过程中的作用

在种子萌发过程中,乙烯(ETH)的主要作用是增强种子的呼吸作用或增加水势,促进胚轴中胚根细胞的扩大,利于胚轴的伸长,同时也促进根毛的分化。在种子休眠释放过程中,虽然 ETH 能够促进一些物种休眠的释放,但对于许多物种,仅乙烯处理并不够释放种子的休眠。如 ETH 生物合成或其生物功能的抑制作用能阻止种子在光下萌发,但用 ETH 处理不能释放光休眠(photodormancy)^[47]。ETH 在不同休眠类型种子中释放量也存在一定的差异,非休眠种子的释放量较高,并且 ETH 释放量的峰值与种子萌发的完成基本一致,这说明 ETH 合成与分解的过程与 ETH 发挥生物功能的过程是相互联系在一起。在烟草(*Nicotiana tabacum*)种子的萌发过程中,内源 ETH 能够诱导 ABA 敏感型 I β -1,3-葡聚糖酶(*β Glu I*)基因的高水平表达,该基因的高水平表达有利于胚乳的破裂,促进种子的萌发,但 ETH 并不影响 *β Glu I* 基因表达的时空模式^[48]。

通过与 ABA 的相互作用,ETH 能够促进种子破除休眠,而有利于种子的萌发。ETH 不敏感型突变体 *etr1* 和 *ein2* 的休眠程度增强,它们可能提高了种子萌发过程中 ABA 的敏感性或促进 ABA 的合成,相应突变体种子萌发过程中对 ABA 敏感性分析如图 3 所示^[49]。相反,组成型三重反应突变体 *ctr1* 和 1-氨基环丙烷羧酸(ACC)处理的野生型种子都对 ABA 的敏感性降低,有利于种子休眠的释放。另外,*ctr1-2* 突变体大量积累 GA 的生理效应能够抵消其体内大量积累 ABA 对休眠的诱导作用。另外,黑黄檀(*Dalbergia fusca*)种子的萌发率和萌发进程被 1 mmol · L⁻¹ 和 2.5 mmol · L⁻¹ ABA 显著抑制。而 1 mmol · L⁻¹ ABA 对黑黄檀种子萌发的抑制作用能够被 0.1~10 mmol · L⁻¹ 乙烯利所拮抗^[50]。因此,ETH 是 ABA 诱导休眠与抑制种子萌发的拮抗剂。

GA 和 ETH 具有功能互补作用,外源添加 GA 能够恢复拟南芥 *gal-3* 的萌发,这可能与 GA 能够诱导吸胀种子中 ACO 的表达直接相关,但过量的乙烯也能够诱导拟南芥突变体 *gal1* 种子在正常光照条

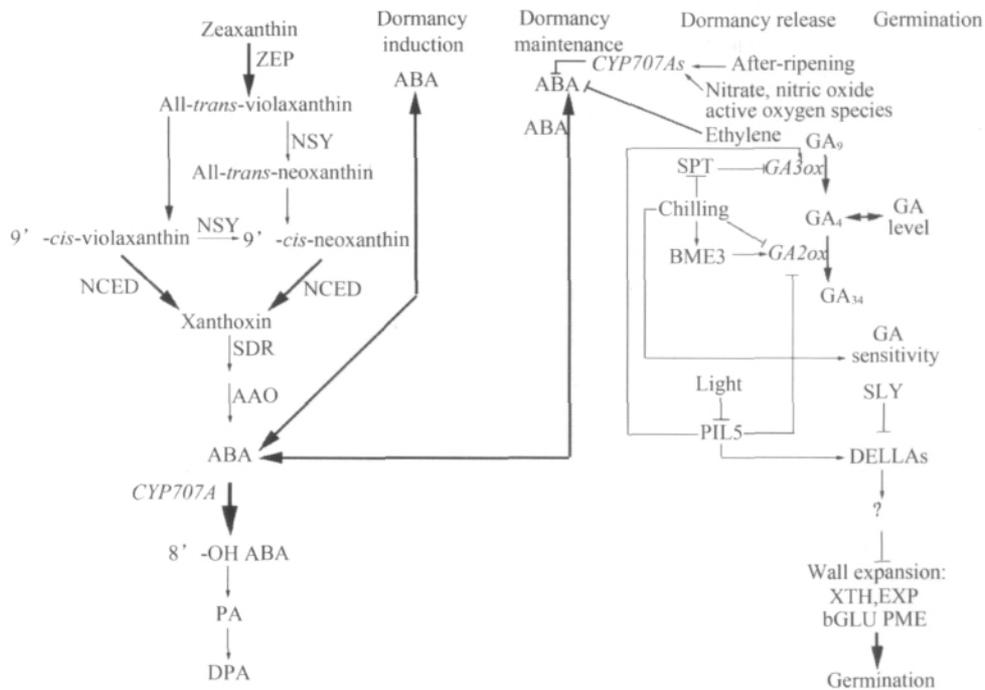


图 2 种子休眠诱导、释放和萌发主要过程,包括部分调节因子及 ABA 和 GA 合成代谢过程^[45,46]

Fig. 2 Time course of dormancy induction and release, including partial summary of regulatory factors and the progress for the synthesis and metabolism of ABA and GA^[45,46]

注:ABA 和 GA 的合成代谢过程中的箭头表示其反应方向,双向箭头表示 2 种物质等同,其他的箭头表示正向调控,横线表示负调控

Note: Arrows among the progress for the synthesis and metabolism of ABA and GA indicate the direction of the reaction. Positive regulation is indicated by arrows, negative regulation by bar

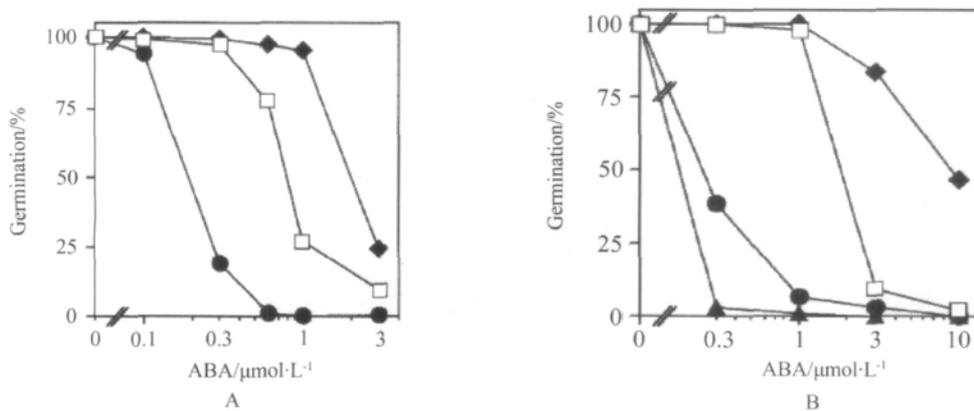


图 3 脱落酸抑制萌发的剂量反应^[49]

Fig. 3 ABA dose for germination inhibition^[49]

注:种子接种于指定 ABA 浓度的培养基上,黑暗条件下 4℃ 冷藏 4 d,然后在温度为 21℃,光照 16 h 的环境条件下培养。发芽率是完全出现胚根种子的数目占全部种子的百分数,每一处理的种子的数目为 100~200。A:野生型 Ler (□), *ctr1-10* (◆), *ein2-45* (●) 的种子,在 21℃ 条件下,培养 2 d。B:哥伦比亚野生型 Col(□), *ctr1-1* (◆), *ein2-1* (●), *etr1-1* (▲) 的种子,在 21℃ 条件下,培养 3 d

Note: Seeds were plated on medium supplemented with ABA, chilled for 4 days at 4℃ in darkness, and incubated at 21℃ with a 16-h-light photoperiod. Germination rate was the percentage of germinated seed (with radicle tip) numbers to plated seed numbers (100 to 200). (A) Seeds of Ler wild type (open squares), *ctr1-10* (filled diamonds), and *ein2-45* (filled circles) were incubated for 2 days at 21℃. (B) Seeds of the Col wild type (open squares), *ctr1-1* (filled diamonds), *ein2-1* (filled circles), and *etr1-1* (filled triangles) were incubated for 3 days at 21℃

件下萌发,在黑暗的条件下 ETH 并不能够恢复该突变体的萌发,这是 ETH 通过不同的途径促进 GA 的合成,但 GA 的合成又需要光照条件^[51,52],所以在黑暗的条件下 ETH 不能够恢复突变体 *ga1* 种子的萌发。对于乙烯突变体,高浓度的 GA 可使突变体 *etr1* 种子的萌发恢复到野生型水平,但 ETH 并不能够释放番茄突变体 *gib-1* 种子的休眠^[53,54]。总之,乙烯通过与 ABA 或 GA 之间的相互作用能够促进种子的萌发,减弱 ABA 对种子休眠诱导和萌发的抑制作用。

油菜素内酯(BR)不仅能控制植物光形态建成,促进细胞的伸长和提高抗逆性,并且也能够促进种

子的萌发。尽管 BR 生物合成和信号突变体的种子能够正常萌发,但是对 ABA 抑制性更为敏感,导致种子的萌发潜力下降。另外,在不施加外源 BR 的条件下,BR 的去黄化突变体 *det2* 和不敏感突变体 *br* 的种子最终也会萌发,但是它们的发芽率有所下降,这说明 BR 并不是种子萌发的必要条件(图 4)^[55]。外源表油菜素内酯(epibrassinolide, EBR)和芸苔素内酯(brassinolide, BL)能够恢复 GA 生物合成和信号突变体的萌发能力,但 BR 和 GA 通过不同的作用机制诱导完全不同的细胞壁松弛蛋白表达而诱导种子的萌发,这说明 BR 通过不同的信号途径和生化机理调节种子的萌发。

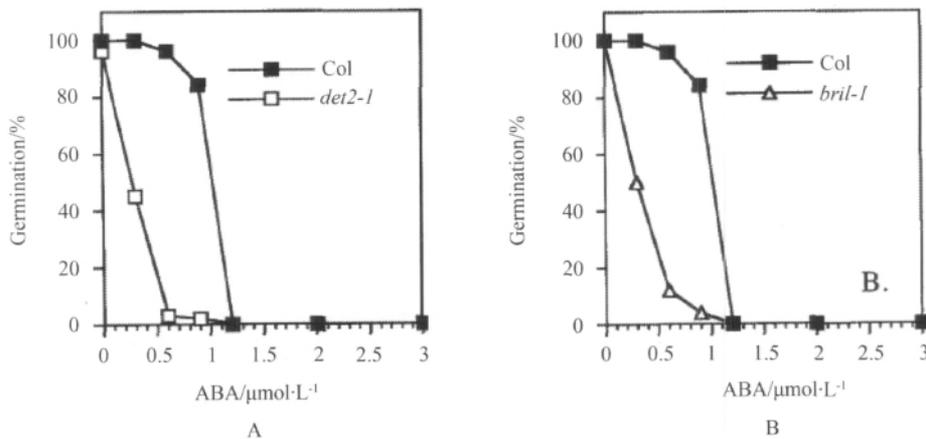


图 4 萌发对 ABA 的剂量反应^[55]

Fig. 4 Dose-response of germination to ABA^[55]

注: A 和 B 分别代表了哥伦比亚野生型相对于突变体 *det2-1* 和 *bri1-1* 的发芽率;

突变体 *det2-1* 和 *bri1-1* 用于发芽率计算的种子数分别为 50 和 30 粒

Note: A: Germination percentage of Col wild-type (■) and *det2-1* (□) (50 seeds);

B: Germination percentage of Col wild-type (■) and *bri1-1*(△) (30 seeds)

种子萌发过程是一个很复杂的过程,除这几种激素外,细胞分裂素(CTK)也能够促进很多物种释放休眠。CTK 能够促进莴苣种子萌发热抑制的释放,主要是通过提高 ETH 的生物合成促进休眠的释放和随后的萌发^[56~58]。其中 CTK 对种子萌发的促进作用主要是通过与 ABA 的相互作用,CTK 与 ABA 同时出现时表现出拮抗效应。不同浓度 GA 打破休眠的作用受到 ABA 的抑制,而 ABA 的抑制效应又被 CTK 所克服,因此 CTK 通常被人们认为是 GA 发挥其生物学功能的“许可”因子。目前已经筛选到抗 CTK 的烟草突变体种子,这些种子表现出休眠程度降低以及对 CTK-ABA 相互作用的多效性^[59]。另外,生长素在胚胎发生中能提供球形胚及其随后发育的正确位置信息,但生长素在种子休

眠释放过程中的作用还不清楚^[31,60]。

4 结论与展望

休眠与萌发受种子结构及胚发育潜力因素的影响,而胚的发育潜力又决定于母本的复合物和胚自身产生的一些物质。激素是种子发育过程中胚产生的重要物质,其中 ABA 和 GA 是影响种子发育的重要因子。ABA 参与诱导种子的休眠和维持种子的休眠,而 GA 在种子萌发中起到破除休眠和促进萌发的作用,ABA 和 GA 生物学功能存在拮抗作用,二者在种子内含量的动态平衡及不同物种对这 2 种激素敏感性的差异决定了种子萌发的命运,但这不是影响种子休眠与萌发的唯一因素^[61]。CTK,

ETH 和 BR 是种子萌发过程中 GA 生物学功能的促进因子,同时也是 ABA 的拮抗因子。种子休眠的释放和萌发是多种激素之间相互作用的结果,某一种激素含量和敏感性的变化并不能完成这一复杂的生理过程,需要多种激素及外界环境多种因子的综合作用才能够完成,本文对最近的研究进展进行了总结整理,完善了不同激素之间的网络信号途径。整理的信号途径结果表明,激素之间的信号途径不是独立的,而是不同的激素信号途径之间存在一定的交叉,不同激素之间存在直接或间接的促进作用或拮抗作用。因此,从中也可以得到一定的启示,要想明确种子萌发的生理生化机制仅仅从某单一因素考虑是不充分的,必须同时从整体上全面地分析影响种子萌发过程的各种因素。

随着分子生物学的快速发展及大量拟南芥突变体的发现,模式植物拟南芥种子内各种内源激素细胞的应答机理日渐明确,尤其是 ABA 的合成代谢途径及信号传导途径已取得了快速的发展。目前,接下来的挑战是整合已有知识来明确种子萌发复杂多样的生理机制。因为在种子萌发的过程中不同激素之间存在相互作用,并且一种激素的含量及敏感性变化在靶组织中具有时间特异性,所以进一步分析种子休眠及萌发过程中的生理机制还需要利用非模式作物的综合分析^[62~64]。另外,相同样品内不同激素在同一时间点上的量化是检测激素总体变化特征的一种有效方法^[65]。由于单个激素的代谢及信号途径逐渐明确,种子生理代谢和信号途径的网络研究将是一个研究热点。为了阐明代谢途径和信号传导途径的网络,还需要进一步对与萌发和休眠状态相关的功能基因进行功能鉴定,同时还有待克隆其他的数量位点,甚至需要对不同物种之间的保守和新的信号途径进行全面比较分析。另外,研究者还需要进一步研究清楚在后熟与分层过程中 GA 合成或发挥作用的时间要求及区分 ABA 信号位点在 ABA 感应与休眠过程中的作用。

种子的休眠和萌发性状的形成是一系列基因表达及多个功能蛋白执行功能的综合表现,涉及许多复杂的生理生化代谢反应和许多信号分子的转导。以往的研究主要针对单个或几个功能基因进行研究分析,无法同时对多个基因的时空表达进行研究。随着功能基因组学的快速发展,目前基因芯片及深度测序技术已经成为研究表达分析的有效工具,这些技术能够提供大量差异表达基因的信息,能够对种子休眠和萌发特异性基因进行分子识别^[66,67]。

另外,双向荧光差异凝胶电泳(2D-D IGE)技术也已经成功应用于种子萌发相关的研究,为研究种子的萌发和休眠机理提供了新的研究手段^[68]。相信随着分子生物学理论和技术的快速发展,种子休眠和萌发机理的研究也会更加深入,其生理生化机制将会更加明确,这将对科学研究具有更重要的指导意义。

参考文献

- [1] Birgit K, Marc A C, Leubner-Metzger G. Plant hormone interactions during seed dormancy release and germination[J]. *Seed Science Research*, 2005, 15: 281-307
- [2] Kim T W, Wang Z Y. Brassinosteroid signal transduction from receptor kinases to transcription factors[J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2010, 61: 681-704
- [3] Umehara M, Hanada A, Yoshida S, *et al.* Inhibition of shoot branching by new terpenoid plant hormones [J]. *Nature*, 2008, 455: 195-200
- [4] 杨期和, 宋松泉, 叶万辉, 等. 种子感光的机理及影响种子感光性的因素[J]. *植物学通报*, 2003, 20(2): 238-247
- [5] Hilhorst H W M. A critical update on seed dormancy. I. Primary dormancy [J]. *Seed Science Research*, 1995, 5: 61-73
- [6] Kermode A R. Role of abscisic acid in seed dormancy [J]. *Journal of Plant Growth Regulation*, 2005, 24: 319-344
- [7] Debeaujon I, Koornneef M. Gibberellin requirement for *Arabidopsis* seed germination is determined by both testa characteristics and embryonic abscisic acid [J]. *Plant Physiology*, 2000, 122: 415-424
- [8] Grappin P, Bouinot D, Sotta B, *et al.* Control of seed dormancy in *Nicotiana plumbaginifolia*: post-imbibition abscisic acid synthesis imposes dormancy maintenance [J]. *Planta*, 2000, 210: 279-285
- [9] Ali-Rachedi S, Bouinot D, Wagner M H, *et al.* Changes in endogenous abscisic acid levels during dormancy release and maintenance of mature seeds: studies with the Cape Verde Islands ecotype, the dormant model of *Arabidopsis thaliana* [J]. *Planta*, 2004, 219: 479-488
- [10] McCarty D R. Genetic control and integration of maturation and germination pathways in seed development [J]. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 1995, 46: 71-93
- [11] Okamoto M, Kuwahara A, Seo M, *et al.* CYP707A1 and CYP707A2, which encode ABA 80-hydroxylases, are indispensable for a proper control of seed dormancy and germination in *Arabidopsis* [J]. *Plant Physiology*, 2006, 141: 97-107
- [12] Okamoto M, Tatematsu K, Matsui A, *et al.* Genome-wide analysis of endogenous abscisic acid-mediated transcription in dry and imbibed seeds of *Arabidopsis* using tiling arrays [J]. *Plant Journal*, 2010, 62(1): 39-51
- [13] Alonso-Blanco C, Bentsink L, Hanhart C J, *et al.* Analysis of natural allelic variation at seed dormancy loci of *Arabidopsis*

- thaliana*[J]. *Genetics*,2003,164:711-729
- [14] Bentsink L, Jowett J, Hanhart C J, *et al.* Cloning of DOG1, a quantitative trait locus controlling seed dormancy in *Arabidopsis* [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the U. S. A.*,2006,103:17042-17047
- [15] Teng S, Rognoni S, Bentsink L, *et al.* The *Arabidopsis* GSQ5/DOG1 Cvi allele is induced by the ABA-mediated sugar signalling pathway, and enhances sugar sensitivity by stimulating ABI4 expression [J]. *Plant Journal*,2008,55:372-381
- [16] Finch-Savage W E, Leubner-Metzger G. Seed dormancy and the control of germination [J]. *New Phytologist*,2006,171:501-523
- [17] Yano R, Kanno Y, Jikumaru Y, *et al.* CHOI1, a putative double APETALA2 repeat transcription factor, is involved in ABA-mediated repression of gibberellin biosynthesis during seed germination in *Arabidopsis*[J]. *Plant Physiology*,2009,151:641-654
- [18] Carrera E, Holman T, Medhurst A, *et al.* Seed after-ripening is a discrete developmental pathway associated with specific gene networks in *Arabidopsis* [J]. *Plant Journal*,2008,53:214-224
- [19] Oracz K, El-Maarouf Bouteau H, Farrant J M, *et al.* ROS production and protein oxidation as a novel mechanism for seed dormancy alleviation [J]. *Plant Journal*,2007,50:452-465
- [20] Müller K, Carstens A C, Linkies A, *et al.* The NADPH-oxidase AtrbohB plays a role in *Arabidopsis* seed after-ripening [J]. *New Phytologist*,2009,184:885-897
- [21] Penfield S, Hall A. A role for multiple circadian clock genes in the response to signals that break seed dormancy in *Arabidopsis* [J]. *Plant Cell*,2009,21:1722-1732
- [22] Holman T J, Jones P D, Russell L, *et al.* The N-end rule pathway promotes seed germination and establishment through removal of ABA sensitivity in *Arabidopsis*[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the U. S. A.*,2009,106:13618-13623
- [23] Yamagishi K, Tatematsu K, Yano R, *et al.* CHOTTO1, a double AP2 domain protein of *Arabidopsis thaliana*, regulates germination and seedling growth under excess supply of glucose and nitrate[J]. *Plant Cell Physiology*,2009,50:330-340
- [24] Debeaujon I, Leon-Kloosterziel K M, Koornneef M. Influence of the testa on seed dormancy, germination and longevity in *Arabidopsis* [J]. *Plant Physiology*,2000,122:403-413
- [25] Benech-Arnold R L, Gualano N, Leymarie J, *et al.* Hypoxia interferes with ABA metabolism and increases ABA sensitivity in embryos of dormant barley grains[J]. *Journal of Experimental Botany*,2006,57:1423-1430
- [26] Müller K, Tintelnot S, Leubner-Metzger G. Endosperm-limited Brassicaceae seed germination:abscisic acid inhibits embryo-induced endosperm weakening of *Lepidium sativum* (cress) and endosperm rupture of cress and *Arabidopsis thaliana* [J]. *Plant Cell Physiology*,2006,47:864-877
- [27] Toorop P E, Bewley J D, Hilhorst H W M. Endo- β -isoforms are present in the endosperm and embryo of tomato seeds, but are not essentially linked to germination [J]. *Planta*,1996,200:153-158
- [28] 刘永庆,罗泽民, Karssen C M,等. 赤霉素和脱落酸对番茄种子发芽的生理调控[J]. *园艺学报*,1995,22(3):267-271
- [29] Liu Y, Shi L, Ye N, *et al.* Nitric oxide-induced rapid decrease of abscisic acid concentration is required in breaking seed dormancy in *Arabidopsis* [J]. *New Phytologist*,2009,183:1030-1042
- [30] Preston J, Tatematsu K, Kanno Y, *et al.* Temporal expression patterns of hormone metabolism genes during imbibition of *Arabidopsis thaliana* seeds; A comparative study on dormant and non-dormant accessions [J]. *Plant Cell Physiology*,2009,50:1786-1800
- [31] Matakiaadis T, Alboresi A, Jikumaru Y, *et al.* The *Arabidopsis* abscisic acid catabolism gene CYP707A2 plays a key role in nitrate control of seed dormancy [J]. *Plant Physiology*,2009,149:949-960
- [32] Toh S, Imamura A, Watanabe A, *et al.* High temperature-induced ABA biosynthesis and its role in the inhibition of GA action in *Arabidopsis* seeds [J]. *Plant Physiology*,2008,146:1368-1385
- [33] Thomas S G, Rieu I, Steber C M. Gibberellin metabolism and signaling [J]. *Vitamins and Hormones*,2005,72:289-338
- [34] Henderson J T, Li H C, Rider S D, *et al.* PICKLE acts throughout the plant to repress expression of embryonic traits and may play a role in gibberellin-dependent responses [J]. *Plant Physiology*,2004,134:995-1005
- [35] Mitchum M G, Yamaguchi S, Hanada A, *et al.* Distinct and overlapping roles of two gibberellin 3-oxidases in *Arabidopsis* development [J]. *Plant Journal*,2006,45:804-818
- [36] Steber C. De-repression of seed germination by GA signaling [J]. *See Reference*,2007,20:248-264
- [37] Willige B C, Ghosh S, Nill C, *et al.* The DELLA domain of GA INSENSITIVE mediates the interaction with the GA INSENSITIVE DWARF1A gibberellin receptor of *Arabidopsis* [J]. *Plant Cell*,2007,19:1209-1220
- [38] 江玲,万建民. 植物激素 ABA 和 GA 调控种子休眠和萌发的研究进展 [J]. *江苏农业学报*,2007,23(4):360-365
- [39] Jacobsen J V, Pearce D W, Poole A T, *et al.* Abscisic acid, phaseic acid and gibberellin contents associated with dormancy and germination in barley [J]. *Plant Physiology*,2002,115:428-441
- [40] 李宝珠,赵翔,安国勇. 赤霉素的研究进展 [J]. *中国农学通报*,2011,27(1):1-5
- [41] Yamauchi Y, Ogawa M, Kuwahara A, *et al.* Activation of gibberellin biosynthesis and response pathways by low temperature during imbibition of *Arabidopsis thaliana* seeds [J]. *Plant Cell*,2004,16:367-378
- [42] 童哲,赵玉锦,王台,等. 植物的光受体和光控发育研究 [J]. *植物学报*,2000,42(2):111-115
- [43] Finch-Savage W E, Cadman C S, Toorop P E, *et al.* Seed dor-

- mancy release in *Arabidopsis* Cvi by dry after-ripening, low temperature, nitrate and light shows common quantitative patterns of gene expression directed by environmentally specific sensing[J]. *Plant Journal*, 2007,51:60-78
- [44] 曹亚君,江玲,罗广林,等.水稻品种休眠特性的研究[J].*南京农业大学学报*,2001,24(2):1-5
- [45] Nambara E, Okamoto M, Tatematsu K, *et al.* Abscisic acid and the control of seed dormancy and germination [J]. *Seed Science Research*,2010,20:55-67
- [46] Shinjiro Yamaguchi. Gibberellin metabolism and its regulation [J]. *Annual Review of Plant Biology*,2008,59:225-251
- [47] Leubner-Metzger G, Petruzzelli L, Waldvogel R, *et al.* Ethylene-responsive element binding protein (EREBP) expression and the transcriptional regulation of class I β -1,3-glucanase during tobacco seed germination[J]. *Plant Molecular Biology*,1998,38:785-795
- [48] Beaudoin N, Serizet C, Gosti F, *et al.* Interactions between abscisic acid and ethylene signaling cascades[J]. *Plant Cell*, 2000,12:1103-1115
- [49] 邓志军,宋松泉. ABA对黑黄檀种子萌发的抑制作用以及其他植物激素对ABA的拮抗作用[J].*云南植物研究*,2008,30(4):440-446
- [50] Ogawa M, Hanada A, Yamauchi Y, *et al.* Gibberellin biosynthesis and response during *Arabidopsis* seed germination[J]. *Plant Cell*,2003,15:1591-1604
- [51] Koornneef M, Karssen C M. Seed dormancy and germination [M]//Meyerowitz E M, Somerville C R, eds. *Arabidopsis*. Cold Spring Harbor. New York:Laboratory Press,1994:313-334
- [52] Bleecker A B, Estelle M A, Somerville C, *et al.* Insensitivity to ethylene conferred by a dominant mutation in *Arabidopsis thaliana*[J]. *Science*,1988,241:1086-1089
- [53] Groot S P C, Karssen C M. Gibberellins regulate seed germination in tomato by endosperm weakening:a study with gibberellin-deficient mutants [J]. *Planta*,1987,171:525-531
- [54] Steber C, McCourt P. A role for brassinosteroids in germination in *Arabidopsis* [J]. *Plant Physiology*,2001,125:763-769
- [55] Cohn M A, Butera D L. Seed dormancy in red rice (*Oryza sativa*). 2. Response to cytokinins[J]. *Weed Science*,1982,30:200-205
- [56] Babiker A G T, Ma Y Q, Sugimoto Y, *et al.* Conditioning period, CO₂ and GR24 influence ethylene biosynthesis and germination of *Striga hermonthica* [J]. *Plant physiology*,2000,109:75-80
- [57] Matilla A J. Ethylene in seed formation and germination [J]. *Seed Science Reference*,2000,10:111-126
- [58] Rousselin P, Kraepiel Y, Maldiney R, *et al.* Characterization of three hormone mutants of *Nicotiana plumbaginifolia*: evidence for a common ABA deficiency [J]. *Theoretical and Applied Genetics*,1992,85:213-221
- [59] Fischer-Iglesias C, Neuhaus G. Zygotic embryogenesis-hormonal control of embryo development[M]//Bhojwani S S, Soh W Y, eds. *Current trends in the embryology of angiosperms*. Dordrecht;Kluwer Academic,2001:223-247
- [60] Teale W D, Paponov I A, Ditegou F, *et al.* Auxin and the developing root of *Arabidopsis thaliana*[J]. *Plant Physiology*, 2005,123:130-138
- [61] 黄上志,傅家瑞.种子的发育及其调控[J].*种子*,1992(2):39-42
- [62] Sharma N, Anderson M, Kumar A, *et al.* Transgenic increases in seed oil content are associated with the differential expression of novel *Brassica*-specific transcripts[J]. *BMC Genomics*,2008,29:619
- [63] Barrero J M, Talbot M J, White R G, *et al.* Anatomical and transcriptomic studies of the coleorhiza reveal the importance of this tissue in regulating dormancy in barley [J]. *Plant Physiology*,2009,150:1006-1021
- [64] Chiwocha S D S, Cutler A J, Abrams S R, *et al.* The *etr1-2* mutation in *Arabidopsis thaliana* affects the abscisic acid, auxin, cytokinin and gibberellin metabolic pathways during maintenance of seed dormancy, moist-chilling and germination [J]. *Plant Journal*,2005,42:35-48
- [65] 李子银,陈受宜.植物的功能基因组学研究进展[J].*遗传*, 2000,22(1):57-60
- [66] Ruan Y, Gilmore J, Conner T. Towards *Arabidopsis* genome analysis: monitoring expression profiles of 1400 genes using cDNA microarrays [J]. *Plant Journal*,1998,15:821-833
- [67] 黄荟,姜孝成,程红焱,等.种子蛋白质组的研究进展[J].*植物学通报*,2008,25(5):597-607
- [68] 刘军,黄上志,傅家瑞,等.种子活力与蛋白质关系的研究进展[J].*植物学通报*,2001,18(1):46-51

(责任编辑 李美娟)