

DOI: 10.13376/j.cblls/2017079

文章编号: 1004-0374(2017)06-0582-07

## 脱落酸调控种子萌发和休眠的研究进展

操春燕, 陈 熙, 吴 燕\*

(武汉大学生命科学学院, 杂交水稻国家重点实验室, 武汉 430072)

**摘 要:** 脱落酸 (abscisic acid, ABA) 是重要的植物激素之一。在促进种子休眠、抑制种子萌发的过程中, ABA 发挥着举足轻重的调节作用。种子的萌发始于种子的吸水膨胀, 止于胚轴的伸长, 是高等植物生命周期中最为关键的阶段。在新生个体萌动的阶段, ABA 与其他激素协同互动调控着这一重要的发育过程。现围绕 ABA 在种子休眠、萌发以及萌发后幼苗生长过程中的信号转导机制, 着重从 ABA 与细胞分裂素和赤霉素等相互作用调控种子萌发的角度, 概述相关的最新研究进展, 并对今后的研究方向作出展望。

**关键词:** 脱落酸; 细胞分裂素; 赤霉素; 种子萌发; 互动调控

**中图分类号:** Q946.5 **文献标志码:** A

## Advance in the regulation of abscisic acid on seed germination and dormancy

CAO Chun-Yan, CHEN Xi, WU Yan\*

(State Key Laboratory of Hybrid Rice, College of Life Sciences, Wuhan University, Wuhan 430072, China)

**Abstract:** The ABA (abscisic acid) is one of the most important phytohormones in plant development. It is essential for stimulating and maintaining seed dormancy and inhibiting seed germination. The imbibition and radicle emergency of seeds are two remarks of seed germination, which mark the key step of the life cycle of a plant individual. With interacting with other plant hormones, ABA plays its crucial role in the seed germination. By highlighting the recent research progresses on the ABA signaling, we discuss the molecular mechanisms concerning the interplay of ABA with other phytohormones such as cytokinin and gibberellin acid during seed germination and post-germination growth of plants. Moreover, we pinpoint the prospects for future researches.

**Key words:** abscisic acid; cytokinin; gibberellin acid; seed germination; cross-talk

20 世纪 60 年代初, 脱落酸 (abscisic acid, ABA) 作为生长抑制剂在即将脱落的棉铃果实中被人们发现<sup>[1]</sup>, 是植物中研究较早的逆境激素和信号分子之一。它不仅调控着植物生长发育的整个生命进程, 还参与了植物抵御多种生物和非生物胁迫。在维持种子休眠进而抑制种子萌发的过程中, ABA 的作用至关重要<sup>[2]</sup>。在种子萌发后幼苗的生长, 特别是子叶的变绿<sup>[3]</sup>和幼根的生长及伸长<sup>[4]</sup>, 以及叶表面气孔的运动<sup>[5]</sup>、开花时间早晚<sup>[6]</sup>等诸多发育过程中, ABA 的调节作用逐渐被揭晓。在植物适应非生物胁迫, 如高盐、温度变化和干旱缺水等逆境过程中, ABA 的调节作用无可替代<sup>[7]</sup>。此外, ABA 还能通过促进气孔的关闭, 从而抵御病原微生物对植物体的入侵<sup>[8]</sup>。几十年来, ABA 信号通路的关键成员逐

渐被鉴定, PYR/PYL/RCAR 是现在公认的毫无争议的 ABA 受体。与 ABA 结合的 PYRs 可以结合并抑制 PP2C (protein phosphatase 2C) 的活性。通常情况下, PP2C 可以通过与下游效应蛋白 SnRKs (SNF1-related protein kinase) 结合来抑制 ABA 信号的转导。当细胞受 ABA 刺激时, ABA 与 PYRs 结合, 从而抑制了 PP2C 的磷酸酶活性, 并解除了 PP2C 对下游效应蛋白的抑制, 最终激活 ABA 下游的信号通路<sup>[9]</sup>。

ABA 是一种由 15 个碳原子组成的芳香族类倍

收稿日期: 2016-12-19; 修回日期: 2017-01-16

基金项目: 国家自然科学基金项目(31270333, 90817013)

\*通信作者: E-mail: wuy@whu.edu.cn; Tel: 027-68753805

半萜烯, 呈弱酸性。其合成是一个复杂的生物学催化过程, 主要是由异戊烯基焦磷酸 (isopentenyl diphosphate, IPP) 前体经过一系列催化反应合成。植物类异戊二烯主要有两条合成途径, 即甲羟戊酸途径 (mevalonate pathway, MVP) 和 MEP (2C-methyl-D-erythritol-4-phosphate) 途径<sup>[10]</sup>。ABA 早期的合成依赖 MEP 途径且发生在质体上。9-顺式-环氧树脂类胡萝卜素-双加氧酶 (9-cis-epoxycarotenoid dioxygenases, NCED) 催化叶黄素 (xanthophyll) 裂解是在质体上发生的最后一步 ABA 合成步骤, 也是最关键的限速步骤<sup>[11]</sup>。而在细胞质中, 叶黄素经催化合成脱落醛 (abscisic aldehyde), 最后通过脱落醛氧化酶 (abscisic aldehyde oxidase, AAO) 氧化生成脱落酸。在拟南芥中, ABA 的代谢途径也主要有两种: P450 型单加氧酶 (CYP707A) 介导的羟基化途径和葡糖基转移酶 (glucosyltransferases, UGTs) 参与的螯合途径。羟基化途径是通过羟基化和异构化作用将具有生物活性的 ABA 转化成有较弱生物学活性的红花菜豆酸 (phaseic acid, PA) 和无生物学活性的二氢红花菜豆酸 (dihydrophaseic acid, DPA); 而螯合途径则是将游离状态的 ABA 通过与另外一种分子共价结合, 从而形成失去生物学活性的结合状态的 ABA。其中, ABA 的葡糖基酯形式 (ABA glucose ester, ABA-GE) 是 ABA 的主要非活性状态。此外, 在其他物种中还发现 ABA-diols、7'-hydroxy-ABA 和 ABA-1'-glucoside 等多种次级代谢产物。

种子萌发是植物体生命周期的开始, 也是其生命周期中最为关键的阶段。而休眠则是种子在不确定的环境条件下采取的一种暂时规避风险的有效策略<sup>[12]</sup>。种子的休眠为其传播提供了充足的时间并确保了种子的存活率<sup>[13]</sup>。在所有种子组织中均有 ABA 的积累, 它们既来源于母本韧皮部, 又能依靠种子自身合成<sup>[14]</sup>。大部分 ABA 是在种子成熟期合成的, 虽然胚胎发生早期只检测到很低水平的 ABA, 但 ABA 的合成通路却是在这一时期被激活的。ABA 作为种子萌发的信号物质, 可以抑制种子萌发, 促进并维持种子休眠。除 ABA 外, 赤霉素 (gibberellin acid, GA) 在促进种子萌发过程中的作用也尤为突出。内源 GA 调控种子萌发主要通过两个步骤: (1) 降低胚胎周围组织的机械阻力; (2) 激发胚胎的生长潜能<sup>[15]</sup>。种子萌发时, GA 会促进营养储备的代谢与胚胎的增长, 并使种皮内的屏障组织松散<sup>[16]</sup>。GA 能诱导合成并激活细胞壁裂解酶, 促进胚芽/胚根的突出, 从而完成种子的萌发。另外, 细胞分

裂素 (cytokinin, CK) 在打破种子休眠、调控种子萌发以及萌发后生长和提高种子活力过程中所发挥的作用也正被众多研究者所重视。本文基于前人的研究以及本实验室的研究成果, 概述了 ABA 及其与 CK、GA 互作调控种子萌发信号通路的研究进展, 为植物激素调控种子萌发的机理研究和农作物的改良育种提供重要理论依据。

## 1 ABA与种子休眠

种子休眠是指活性种子在适宜环境条件下不萌发而暂时处于静止状态<sup>[17]</sup>。种子的休眠能控制种子萌发的时间, 从而应对外界环境条件的变化, 并在种子植物的物种进化和适应气候变化上发挥了重要作用<sup>[18]</sup>。种子由成熟干燥状态转向萌发状态需要经历脱休眠过程。ABA 作为种子休眠激素, 主要是通过诱导并维持种子休眠来抑制种子萌发。ABA 不仅能诱导正处于发育阶段的种子休眠, 还能在种子吸胀时维持休眠。种子成熟后期, 胚胎中 ABA 的积累达到最高水平<sup>[19]</sup>。在拟南芥中, 多种 ABA 合成突变体均表现出不同程度的种子休眠表型, 如 *NCED6* 和 *NCED9* 在种子成熟期间均特异性表达, *NCED9* 在胚胎和胚乳中均有表达而 *NCED6* 仅在胚乳中表达。遗传学研究发现, 在 *Atnced6 Atnced9* 双突变体中, 种子的休眠程度减弱<sup>[20]</sup>。相反地, ABA 代谢基因 *CYP707A1*、*CYP707A2* 和 *CYP707A3* 的功能缺失突变体表现出加强的种子休眠表型<sup>[21]</sup>。2013年, Shu 等<sup>[22]</sup>通过遗传实验发现在 *cyp707a1* 突变体和 GA 突变体 *gal-t* 中, ABI (ABA-insensitive) 4 功能的缺失能恢复种子萌发滞后表型和减轻种子不萌发表型, 并证明 ABI4 能直接结合在 *CYP707A1* 和 *CYP707A2* 的启动子上, 从而抑制两者的表达。该研究结果表明, 在种子中, ABI4 能通过促进 ABA 的合成和抑制 GA 的合成, 进而诱导种子的休眠。除 ABI4 外, DAG1 (DOF AFFECTING GERMINATION 1) 也是诱导拟南芥种子休眠的重要调控因子。2016年, Boccaccini 等<sup>[23]</sup>发现在 *dag1* 突变体的种子中, ABA 的含量较低而 GA 的含量较高, 并证明了 DAG1 不仅能直接抑制 GA 合成基因 *GA3ox1* (gibberellin 3- $\beta$ -dioxygenase 1) 的转录, 还能降低 ABA 代谢基因 *CYP707A2* 的表达。由此说明, DAG1 也能通过调控 ABA 和 GA 的合成代谢从而诱导并维持种子休眠。

此外, 拟南芥中的泛素-蛋白酶系统 (ubiquitin proteasome system, UPS) 参与 ABA 调控种子休眠的

分子机制研究近来也取得新进展<sup>[24]</sup>。UPS 能通过蛋白质降解的方式来促进种子脱休眠,从而调控种子萌发,如促进种子休眠的 FUS3 (FUSCA3) 转录因子就能被 26S 泛素-蛋白酶系统降解,从而解除种子休眠。在适宜的温度条件下(21 °C),拟南芥中的蛋白酶体活性以及泛素化途径被激活,从而利于种子萌发。高温条件下(32 °C),UPS 的功能受到抑制,从而使种子处于休眠状态。研究发现,在 ABA 合成缺失突变体中,这种抑制作用减弱,从而表明高温产生的种子萌发抑制是由依赖 ABA 的 UPS 功能受阻导致的。此外,在水稻中也发现深度休眠的水稻栽培变种 N22 在种子发育期间具有很高的 ABA 水平;而不休眠的 G46B 品种中则 ABA 含量较低<sup>[25]</sup>。由此可见,种子的休眠与 ABA 的激素水平密切相关。

## 2 ABA抑制种子萌发的信号转导

种子萌发通常是在 ABA 合成途径被抑制而代谢途径被激活的情况下发生的。通过筛选在种子萌发过程中对 ABA 反应异常的突变体,人们鉴定出了多个参与 ABA 信号转导的基因,从而为研究 ABA 在种子萌发过程中的信号通路奠定了基础。目前,人们对 5 个命名为 *ABI* 的基因: *ABI1*、*ABI2*、*ABI3*、*ABI4* 和 *ABI5* 的研究较为深入<sup>[26]</sup>。在拟南芥种子萌发过程中,这些基因的相关突变体对 ABA 不敏感,其中突变体 *abi1*、*abi2* 和 *abi3* 均表现出了减弱的种子休眠表型。*ABI1* 和 *ABI2* 编码同源的苏氨酸/丝氨酸磷酸酶 (PP2C),在 ABA 信号通路中起负调控作用。PP2C 在拟南芥中的研究由来已久,最近在水稻中同样取得了重大进展。*OsPP2C51* (protein phosphatase 2C clade A) 是水稻 PP2C 家族分支 A 中的一员。Bhatnagar 等<sup>[27]</sup> 研究发现, *OsPP2C51* 是水稻种子萌发的正调控因子。在 *OsPP2C51* 超表达的植株中,  $\alpha$ -淀粉酶合成基因表达水平很高。此外,该研究还证明了 *OsPP2C51* 能直接抑制 *OsZIP10* 的磷酸化,从而促进水稻种子萌发。*ABI3* 则与玉米中的种子特异性转录因子 VP1 同源,是一种含 B2 和 B3 结构域的转录因子,它是拟南芥胚胎发育的主要调控因子,能抑制种子萌发和幼苗生长<sup>[28]</sup>。*ABI4* 作为 AP2 (APETALA2) 家族的成员,能通过正调控种子中 ABA 的合成、负调控 GA 的合成,诱导种子的休眠<sup>[22]</sup>。*ABI5* 是拟南芥中研究最为广泛的 bZIP (basic leucine zipper) 转录因子,它通过与 ABA 应答元件 (ABA-responsive-element, ABRE)

结合来激活种子中 ABA 介导的基因转录。*ABI5* 能在种子萌发、幼苗建成以及随后的营养生长阶段加强植物个体对外源 ABA 的应答<sup>[29]</sup>。与 *ABI* 基因不同,在同源重组缺陷的拟南芥突变体中,植株则表现出加强的 ABA 敏感性,并且该研究还发现在种子萌发以及幼苗生长阶段,野生型植株中同源重组相关基因的表达水平显著提高<sup>[30]</sup>。

随着分子机制研究成为热点,其他参与 ABA 抑制种子萌发的信号转导途径的蛋白质组分也相继被发现。本实验室发现,植物小 G 蛋白 ROPs (Rho of plants) 活性调控因子 RopGEF2 (Rop guanine nucleotide exchange factors 2) 在 ABA 抑制的种子萌发以及萌发后幼苗生长发育的过程中发挥了非常重要的作用<sup>[31]</sup>。该研究结果首次揭示了 ABA 调控 RopGEF2 蛋白稳定性的作用机制。研究发现,ABA 可以通过启动 26S 泛素-蛋白酶系统来降解 RopGEF2 蛋白,从而抑制 ROPs 的活性。因此,RopGEF2 功能的发挥与 ABA 抑制的种子萌发密切相关。研究结果还表明,RopGEF2 蛋白的稳定性与其亚细胞定位以及 ROPs 的结合状态密切相关,这为探讨 RopGEFs 在 ABA 信号通路中的作用机制提供了重要依据。另外,还有研究发现泛素连接酶 SDIR1 (SALT-AND DROUGHT-INDUCED RING FINGER 1) 能通过调控 bZIP 和 *ABI4* 这两类转录因子的基因表达,增强 ABA 信号通路,从而参与调控种子萌发等生理过程<sup>[32]</sup>。

## 3 ABA与赤霉素相互作用调控种子萌发

赤霉素 (GA) 是调控种子萌发的另一大植物激素。近年来,调控种子萌发的 GA 信号通路的研究相继取得新成果。含 B3 结构域的转录因子在精细调控种子从成熟到萌发的进程中起着极其重要的作用。储成才课题组通过大规模筛选水稻种子萌发缺陷突变体,鉴定和克隆了一个编码 B3 结构域的抑制因子 GD1 (germination defective 1)。研究发现,在种子成熟和萌发过程中,GD1 通过抑制转录因子 OsLFL1 (LEAFY COTYLEDON-like 1) 的表达水平,影响赤霉素合成与降解相关基因的转录调控过程,进而控制种子中赤霉素的含量<sup>[33]</sup>。随后又有研究报道,水稻抗病调控蛋白 OsLOL1 (Lesions Stimulating Disease-One-Like 1) 能与碱性亮氨酸拉链蛋白 OsbZIP58 互作,促进 GAs 生物合成基因 OsKO2 (ent-kaurene oxidase 2) 的表达来调控 GAs 的生物合成,从而影响糊粉层细胞的凋亡和种子萌发<sup>[34]</sup>。



ABA 与 GA 在调控种子萌发过程中发挥相反的作用。ABA 能建立并维持种子休眠, 抑制种子早熟萌发, 有利于种子顺利度过恶劣的自然环境和便于储存; 而 GA 能打破种子休眠, 促进种子萌发, 使种子在适宜的环境和合适的时间萌发, 并为随后的幼苗生长作准备<sup>[35]</sup>。RGL2 (RGA-LIKE 2) 是抑制种子萌发的关键 DALLE 因子, GA 通过加强蛋白酶体介导的 RGL2 降解过程来促进种子萌发。相反, ABA 是通过诱导抑制种子萌发的 ABI5 转录因子的表达, 从而阻碍种子萌发。Piskurewicz 等<sup>[36]</sup>发现, *sleepy 1* 突变体的种子含有较高的 RGL2 蛋白水平而使得种子萌发受到抑制, 并且此时的种子中还大量积累了 ABI5 蛋白。通过一年的后熟作用 (after-ripening) 后, 这些种子才开始萌发, 而此时的 ABI5 水平明显下调。该结果不仅说明了 ABI5 是抑制种子萌发的最下游调控因子, 而且首次阐明了 ABI5 在 GA 和 ABA 互作调控种子休眠和萌发过程中的关键作用。此外, 侯兴亮课题组发现 NF-YC (NUCLEAR FACTOR Y-C) 家族基因在调控植物种子萌发中发挥着重要作用<sup>[37]</sup>, 并且还发现 RGL2 是 NF-YC 的互作因子。该研究证实了 NF-YC 和 RGL2 在转录调控上具有相互依赖的关系, 两者通过结合到 ABI5 基因启动子的 CCAAT 元件上来促进其转录, 以此来协同 GA 和 ABA 信号, 从而介导种子萌发的调控。B3 结构域转录因子 FUS3 也是抑制种子休眠、促进种子萌发的一个关键因子。Gazzarrini 等<sup>[38]</sup>发现, 瞬时诱导 FUS3 的表达会引起 ABA 含量的升高并抑制 GA 生物合成基因 *AtGA3ox1* 和 *AtGA20ox1* 的表达。因此, FUS3 可以分别作为 GA 与 ABA 水平调控的负调控因子和正调控因子, 并且 ABA 与 GA 也能反过来正、负调控 FUS3 的蛋白水平。这种反馈调控模式对于平衡种子中 GA 和 ABA 的激素水平十分重要。谢旗课题组还报道了在种子萌发后阶段 ABI4 对 GA 和 ABA 的体内平衡以及拮抗作用的发挥起着关键作用。拟南芥中 ABI4 基因的过表达能显著提高 ABA 合成关键基因 *NCED6* 以及 GA 代谢关键基因 *GA2ox7* 的表达, 并且 ABI4 是通过直接结合到两者的启动子上, 从而激活它们的转录<sup>[39]</sup>, 这为理解 ABA 与 GA 拮抗调控种子萌发的分子机制提供了重要依据。

#### 4 ABA与细胞分裂素相互作用调控种子萌发及萌发后生长

细胞分裂素 (CK) 最早在组织培养中作为一种

细胞分裂的有效诱导剂而被鉴定, 是调控细胞周期的关键因子<sup>[40]</sup>, 在植物生长和响应非生物胁迫中发挥着重要且复杂的作用<sup>[41-43]</sup>。CK 能调控植物细胞的增殖与分化, 并控制着植物生长发育的多种生命进程<sup>[44]</sup>, 其中研究的最为清楚的有延缓植物衰老<sup>[45]</sup>、调控芽和根的分化<sup>[46]</sup>、营养物质的信号转导<sup>[47]</sup>以及提高作物产量<sup>[48]</sup>。近来, CK 在种子休眠与萌发以及萌发后生长等方面的作用也越来越多地被报道。最早发现激动素 (kinetin, KT) 作为一种非天然的细胞分裂素能部分回复离子辐射对萌发的抑制作用, 打破休眠, 从而促进种子萌发<sup>[49]</sup>。

各种植物激素在调控种子萌发过程中既有功能的特异性, 相互之间也存在着调控和制约。ABA 与 GA 以及 ABA 与生长素 (auxin) 在种子萌发中的相互作用很早就有过报道<sup>[34,50]</sup>, 但 ABA 与 CK 互作调控种子萌发的研究则相对较少。本实验室通过对拟南芥 *AtIPT8* (adenosine phosphate-isopentenyltransferase 8) 基因的诱导超表达转基因植株和 T-DNA 插入缺失突变体的分析, 揭示出了 CK 和 ABA 之间的互作调控机制, 为探讨这两种激素在植物发育过程中的相互调控关系提供了首例证据<sup>[51]</sup>。磷酸腺苷-异戊烯基转移酶 (adenosine phosphate-isopentenyltransferase, IPT) 在细胞分裂素合成中具有限速酶的作用<sup>[52]</sup>。在拟南芥中超表达 *AtIPT8* 基因能引起 CK 的大量积累, 可以导致在盐、糖和甘露醇的胁迫条件下抑制主根生长和真叶的形成<sup>[53]</sup>。ARRs (*Arabidopsis* response regulators) 是拟南芥中介导 CK 信号的响应调节因子<sup>[54]</sup>。在拟南芥中有两种类型的 ARR 参与了 CK 的信号转导: A 型 ARR 和 B 型 ARR。本实验室的研究结果显示, 超表达 *AtIPT8* 基因能够提高 CK 的初级响应基因的表达量, 如 A 型 ARR (*ARR4*、*ARR5*、*ARR6*)。而 A 型 ARR 的激活能够抑制 ABA 信号通路中 bZIP 转录因子 ABI5 的转录水平。因此, 在拟南芥中, CK 和 ABA 两种激素之间的互相遏制可能是通过 A 型 ARR 和 ABI5 两者之间的相互拮抗实现的<sup>[51]</sup>。

子叶变绿是种子萌发后生长的一个关键发育事件, 标志着植株从此能够进行光合作用。Zuo 等<sup>[55]</sup>发现 CK 能拮抗 ABA 对子叶变绿这一过程的抑制作用, 并探讨了该拮抗作用的分子机制。他们发现 CK 主要通过其受体基因 *CRE1/AHK4* 和下游的 *AHP2*、*3*、*5* 基因以及在上游作用于 ABI5 的 B 型 ARR (*ARR12*) 基因来调控子叶变绿这一活动。CK 虽然不能明显地调控 ABI5 的转录水平, 但却能有

效地促进蛋白酶体对 ABI5 蛋白的降解,从而解除 ABA 对子叶变绿的抑制作用。除此之外,最近还有研究发现,ABA 信号通路在种子萌发和子叶变绿期间下调 *ARRs* (*ARR6*、*ARR7*、*ARR15*) 的表达,而 A 型 *ARRs* 又能抑制种子萌发以及萌发后子叶变绿过程对 ABA 应答。该研究进一步发现,ABI4 能直接结合在 *ARR6*、*ARR7* 和 *ARR15* 的启动子上负调控其表达。这些都表明,ABI4 可能通过抑制 A 型 *ARRs* 的转录,实现 ABA 和 CK 互作调控种子萌发<sup>[56]</sup>。

## 5 小结与展望

种子中的 ABA 活动主要表现在 ABA 的合成、代谢、运输以及对 ABA 的敏感性等方面,分析种子生理机能上的 ABA 活动不仅要考虑激素水平的调控,还要考虑到这些激素与其他信号转导网络的相互作用<sup>[57]</sup>。高等植物的种子萌发是由多种信号转导分子参与介导的复杂过程,如活性氧 (reactive oxygen species, ROS)、抗氧化剂 (antioxidants) 和植物激素。各种激素之间调控种子萌发的信号通路通常存在着相互交流和调控。如图 1 所示,ABFs (ABA response element binding factor)、RGL2 和 *ARRs* 分别为 ABA、GA 和 CK 调控种子萌发信号通路内的关键调控因子。ABI5、RGL2 和 *ARR4*、5、6 是这些调控因子中的代表性成员。GA 能通过加强 RGL2 蛋白的降解,引起 ABA 含量的降低,并下调 ABI5 蛋白水平,从而促进种子萌发。CK 与 ABA 互作调控种子萌发则主要是通过 *ARRs* 抑制 *ABI5* 的转录实现的。目前发现,ABA 除了能与 GA 和 CK 互作调控种子萌发外,还能与乙烯 (ethylene)、油菜素内酯 (brassinosteroids, BRs) 和生长素相互作用调控种子萌发。乙烯能拮抗 ABA 信号,促进种子脱休眠<sup>[21]</sup>。刘艳军等<sup>[58]</sup>在番茄中发现,

ABA 能诱导乙烯受体蛋白 NR (*LE-ETR3*) 基因的表达,促进乙烯信号的转导。大量研究已经证明了 BRs 是决定种子大小和形态的重要激素<sup>[59]</sup>。在 BRs 合成和信号转导突变体中,种子虽然能正常萌发,但这些突变体对 ABA 的敏感性会明显加强<sup>[21]</sup>。另外,还有研究报道 BRs 可能以一种不依赖 GA 的方式直接增强胚胎生长潜力,从而促进种子萌发<sup>[60]</sup>。Belin 等<sup>[50]</sup>发现,ABA 能加强胚轴伸长区的生长素效应元件的应答,从而影响子叶变绿这一生长活动。近来,生长素又被当作种子二次休眠激素,它通过与 ABA 信号相互作用来调控种子的休眠与萌发<sup>[61]</sup>。

种子休眠和萌发活力的研究对于作物的遗传育种和国民经济价值意义非凡。休眠是种子植物的一种优良的生态适应性,能使其抵御外界不良环境,确保种子的存活率并保证种子正常萌发以及萌发后生长。一直以来人们对于植物激素在种子萌发过程中的作用机制进行了不断地探索和研究,揭示出 ABA 实际上可以与其他激素协同互作调控种子萌发和萌发后幼苗的生长。其中有关 ABA 和 GA 拮抗相互作用调控种子萌发的研究进展尤为突出;而关于 ABA 与 CK 拮抗互作调控种子萌发过程的研究则相对较少。除此之外,种子萌发还涉及多层次调控过程,如 miRNA 抑制、mRNA 区域化以及表观遗传调控等。这些悬而未决的问题为探讨种子萌发调控机制开辟了新的研究方向。

## [参 考 文 献]

- [1] Nakabayashi K, Okamoto M, Koshiba T, et al. Genome-wide profiling of stored mRNA in *Arabidopsis thaliana* seed germination: epigenetic and genetic regulation of transcription in seed. *Plant J*, 2005, 41: 697-709
- [2] Rodríguez-Gacio MDC, Matilla-Vázquez MA, Matilla AJ. Seed dormancy and ABA signaling. *Plant Signal Behav*, 2009, 4: 1035-49
- [3] Pandey S, Chen JG, Jones AM, et al. G-protein complex mutants are hypersensitive to abscisic acid regulation of germination and postgermination development. *Plant Physiol*, 2006, 141: 243-56
- [4] Xing L, Zhao Y, Gao J, et al. The ABA receptor PYL9 together with PYL8 plays an important role in regulating lateral root growth. *Sci Rep*, 2016, 6: 27177
- [5] Kim TH, Böhmer M, Hu H, et al. Guard cell signal transduction network: advances in understanding abscisic acid, CO<sub>2</sub>, and Ca<sup>2+</sup> signaling. *Annu Rev Plant Biol*, 2010, 61: 561-91
- [6] Wang Y, Li L, Ye T, et al. The inhibitory effect of ABA on floral transition is mediated by ABI5 in *Arabidopsis*. *J Exp Bot*, 2013, 64: 675-84
- [7] Zhu JK. Salt and drought stress signal transduction in

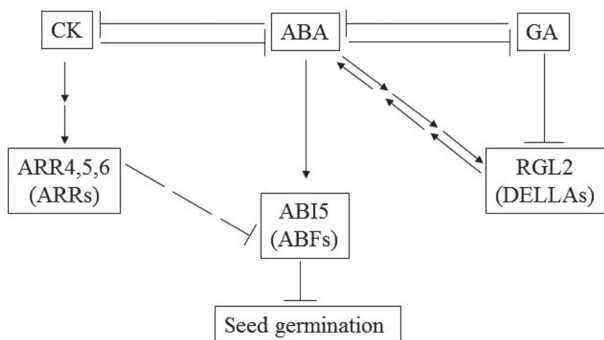


图1 植物激素ABA、GA和CK调控种子萌发的相互关系

- plants. *Annu Rev Plant Biol*, 2002, 53: 247-73
- [8] Melotto M, Underwood W, Koczan J, et al. Plant stomata function in innate immunity against bacterial invasion. *Cell*, 2006, 126: 969-80
- [9] Peterson FC, Burgie ES, Park SY, et al. Structural basis for selective activation of ABA receptors. *Nat Struct Mol Biol*, 2010, 17: 1109-13
- [10] Kirby J, Keasling JD. Biosynthesis of plant isoprenoids: perspectives for microbial engineering. *Plant Biol*, 2009, 60: 335-55
- [11] Nambara E, Marion-Poll A. Abscisic acid biosynthesis and catabolism. *Plant Biol*, 2005, 56: 165-85
- [12] Venable DL. Bet hedging in a guild of desert annuals. *Ecology*, 2007, 88: 1086-90
- [13] Donohue K, de Casas RR, Burghardt L, et al. Germination, postgermination adaptation, and species ecological ranges. *Annu Rev Ecol Evol Syst*, 2010, 41: 293-319
- [14] Karssen CM, Brinkhorst-van der Swan DL, Breeklund AE, et al. Induction of dormancy during seed development by endogenous abscisic acid: studies on abscisic acid deficient genotypes of *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. *Planta*, 1983, 157: 158-65
- [15] Karssen CM, Zagorski S, Kepczynski J, et al. Key role for endogenous gibberellins in the control of seed germination. *Ann Bot*, 1989, 63: 71-80
- [16] Groot SP, Karssen CM. Gibberellins regulate seed germination in tomato by endosperm weakening: a study with gibberellin-deficient mutants. *Planta*, 1987, 171: 525-31
- [17] Bewley JD. Seed germination and dormancy. *Plant Cell*, 1997, 9: 1055-66
- [18] Linkies A, Graeber K, Knight C, et al. The evolution of seeds. *New Phytol*, 2010, 186: 817-31
- [19] Kanno Y, Jikumaru Y, Hanada A, et al. Comprehensive hormone profiling in developing *Arabidopsis* seeds: examination of the site of ABA biosynthesis, ABA transport and hormone interactions. *Plant Cell Physiol*, 2010, 51: 1988-2001
- [20] Lefebvre V, North H, Frey A, et al. Functional analysis of *Arabidopsis NCED6* and *NCED9* genes indicates that ABA synthesized in the endosperm is involved in the induction of seed dormancy. *Plant J*, 2006, 45: 309-19
- [21] Finkelstein R, Reeves W, Ariizumi T, et al. Molecular aspects of seed dormancy. *Annu Rev Plant Biol*, 2008, 59: 387-415
- [22] Shu K, Zhang H, Wang S, et al. ABI4 regulates primary seed dormancy by regulating the biogenesis of abscisic acid and gibberellins in *Arabidopsis*. *PLoS Genet*, 2013, 9: e1003577
- [23] Boccaccini A, Lorrai R, Ruta V, et al. The DAG1 transcription factor negatively regulates the seed-to-seedling transition in *Arabidopsis* acting on ABA and GA levels. *BMC Plant Biol*, 2016, 16: 198
- [24] Chiu RS, Pan S, Zhao R, et al. ABA-dependent inhibition of the ubiquitin proteasome system during germination at high temperature in *Arabidopsis*. *Plant J*, 2016, 88: 749-61
- [25] Liu Y, Fang J, Xu F, et al. Expression patterns of ABA and GA metabolism genes and hormone levels during rice seed development and imbibition: a comparison of dormant and non-dormant rice cultivars. *J Genet Genomics*, 2014, 41: 327-38
- [26] Koornneef M, Reuling G, Karssen CM. The isolation and characterization of abscisic acid-insensitive mutants of *Arabidopsis thaliana*. *Physiol Plantarum*, 1984, 61: 377-83
- [27] Bhatnagar N, Min MK, Choi EH, et al. The protein phosphatase 2C clade A protein OsPP2C51 positively regulates seed germination by directly inactivating OsbZIP10. *Plant Mol Biol*, 2016: 1-13
- [28] Kurup S, Jones HD, Holdsworth MJ. Interactions of the developmental regulator ABI3 with proteins identified from developing *Arabidopsis* seeds. *Plant J Cell Mol Biol*, 2000, 21: 143-55
- [29] Lopez-Molina L, Chua NH. A postgermination developmental arrest checkpoint is mediated by abscisic acid and requires the ABI5 transcription factor in *Arabidopsis*. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2001, 98: 4782-7
- [30] Roy S, Das KP. Homologous recombination defective *Arabidopsis* mutants exhibit enhanced sensitivity to abscisic acid. *PLoS One*, 2017, 12: e0169294
- [31] Zhao S, Wu Y, He Y, et al. RopGEF2 is involved in ABA-suppression of seed germination and post-germination growth of *Arabidopsis*. *Plant J*, 2015, 84: 886-99
- [32] Zhang Y, Yang C, Li Y, et al. SDIR1 is a RING finger E3 ligase that positively regulates stress-responsive abscisic acid signaling in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 2007, 19: 1912-29
- [33] Guo X, Hou X, Fang J, et al. The rice *GERMINATION DEFECTIVE 1*, encoding a B3 domain transcriptional repressor, regulates seed germination and seedling development by integrating GA and carbohydrate metabolism. *Plant J*, 2013, 75: 403-16
- [34] Wu JH, Zhu CF, Pang JH, et al. OsLOL1, a C2C2-type zinc finger protein, interacts with OsbZIP58 to promote seed germination through the modulation of gibberellin biosynthesis in *Oryza sativa*. *Plant J*, 2014, 80: 1118-30
- [35] Hauvermale AL, Tuttle KM, Takebayashi Y, et al. Loss of *Arabidopsis thaliana* seed dormancy is associated with increased accumulation of the GID1 GA hormone receptors. *Plant Cell Physiol*, 2015, 56: 1773-85
- [36] Piskurewicz U, Jikumaru Y, Kinoshita N, et al. The gibberellic acid signaling repressor RGL2 inhibits *Arabidopsis* seed germination by stimulating abscisic acid synthesis and ABI5 activity. *Plant Cell*, 2008, 20: 2729-45
- [37] Liu X, Hu P, Huang M, et al. The NF-YC-RGL2 module integrates GA and ABA signalling to regulate seed germination in *Arabidopsis*. *Nat Commun*, 2016, 7: 12768
- [38] Gazzarrini S, Tsuchiya Y, Lumba S, et al. The transcription factor *FUSCA3* controls developmental timing in *Arabidopsis* through the hormones gibberellin and abscisic acid. *Dev Cell*, 2004, 7: 373-85
- [39] Shu K, Chen Q, Wu YR, et al. ABI4 mediates antagonistic effects of abscisic acid and gibberellins at transcript and protein levels. *Plant J*, 2016, 85: 348-61
- [40] Miller CO, Skoog F, Okumura FS, et al. Isolation, struc-



- ture and synthesis of kinetin, a substance promoting cell division. *J Am Chem Soc*, 1956, 78: 1375-80
- [41] Ha S, Vankova R, Yamaguchi-Shinozaki K, et al. Cytokinins: metabolism and function in plant adaptation to environmental stresses. *Trends Plant Sci*, 2012, 17: 172-9
- [42] Zwack PJ, Rashotte AM. Interactions between cytokinin signalling and abiotic stress responses. *J Exp Bot*, 2015, 66: 4863-71
- [43] Hwang I, Sheen J, Müller B. Cytokinin signaling networks. *Annu Rev Plant Biol*, 2012, 63: 353-80
- [44] Hitoshi S. Cytokinins: activity, biosynthesis, and translocation. *Plant Biol*, 2006, 57: 431-49
- [45] Gan S, Amasino RM. Inhibition of leaf senescence by autoregulated production of cytokinin. *Science*, 1995, 270: 1986-8
- [46] Werner T, Motyka V, Laucou V, et al. Cytokinin-deficient transgenic *Arabidopsis* plants show multiple developmental alterations indicating opposite functions of cytokinins in the regulation of shoot and root meristem activity. *Plant Cell*, 2003, 15: 2532-50
- [47] Takei K, Sakakibara H, Taniguchi M, et al. Nitrogen-dependent accumulation of cytokinins in root and the translocation to leaf: implication of cytokinin species that induces gene expression of maize response regulator. *Plant Cell Physiol*, 2001, 42: 85-93
- [48] Ashikari M, Sakakibara H, Lin S, et al. Cytokinin oxidase regulates rice grain production. *Science*, 2005, 309: 741-5
- [49] Miller CO. Kinetin and related compounds in plant growth. *Annu Rev Plant Physiol*, 2003, 12: 395-408
- [50] Belin C, Megies C, Hauserova E, et al. Abscisic acid represses growth of the *Arabidopsis* embryonic axis after germination by enhancing auxin signaling. *Plant Cell*, 2009, 21: 2253-68
- [51] Wang Y, Li L, Ye T, et al. Cytokinin antagonizes ABA suppression to seed germination of *Arabidopsis* by downregulating ABI5 expression. *Plant J*, 2011, 68: 249-61
- [52] Taya Y, Tanaka Y, Nishimura S. 5'-AMP is a direct precursor of cytokinin in *Dictyostelium discoideum*. *Nature*, 1978, 271: 545-7
- [53] Wang Y, Shen W, Chan Z, et al. Endogenous cytokinin overproduction modulates ROS homeostasis and decreases salt stress resistance in *Arabidopsis Thaliana*. *Front Plant Sci*, 2015, 6: 1004
- [54] Hwang I, Sheen J. Two-component circuitry in *Arabidopsis* cytokinin signal transduction. *Nature*, 2001, 413: 383-9
- [55] Guan C, Wang X, Feng J, et al. Cytokinin antagonizes abscisic acid-mediated inhibition of cotyledon greening by promoting the degradation of abscisic acid insensitive5 protein in *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, 2014, 164: 1515-26
- [56] Huang X, Zhang X, Gong Z, et al. ABI4 represses the expression of type-A ARRs to inhibit seed germination in *Arabidopsis*. *Plant J*, 2017, 89: 354-65
- [57] Nambara E, Marion-Poll A. ABA action and interactions in seeds. *Trends Plant Sci*, 2003, 8: 213-7
- [58] 刘艳军, 张伟玉, 杨静慧, 等. 干旱和乙烯介导下番茄生长生理反应及NR基因的表达. *天津农业科学*, 2003, 9: 1-4
- [59] Jiang WB, Lin WH. Brassinosteroid functions in *Arabidopsis* seed development. *Plant Signal Behav*, 2013, 8: e25928
- [60] Leubner-Metzger G. Brassinosteroids and gibberellins promote tobacco seed germination by distinct pathways. *Planta*, 2001, 213: 758-63
- [61] Liu X, Zhang H, Zhao Y, et al. Auxin controls seed dormancy through stimulation of abscisic acid signaling by inducing ARF-mediated ABI3 activation in *Arabidopsis*. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2013, 110: 15485-90