

DOI: 10.13376/j.cbls/2024175

文章编号: 1004-0374(2024)12-1470-08

种子萌发的奥秘：生理、生态与分子的综合解析

李飞飞, 刘 杨, 徐 飞*

(武汉生物工程学院应用生物技术研究中心, 武汉 430415)

摘 要: 种子是植物繁殖的重要器官, 也是农业生产的基础。其中, 种子萌发是植物生长周期的起点, 其不仅对植物的生存、繁衍有着重要作用, 在农业生产和粮食安全中也具有重要意义。种子萌发受多种因素影响, 除了自身基因、种子成熟度和休眠状态以外, 还受到环境因素、体内激素以及小分子物质等的调节。本文针对植物种子萌发的主要调控因素进行了简要综述, 分析了不同因素对种子萌发调控的影响机理和研究进展。

关键词: 种子; 萌发调控; 激素; 小分子物质

中图分类号: Q945 **文献标志码:** A

The mystery of seed germination: an integrated physiological, ecological and molecular analysis

LI Fei-Fei, LIU Yang, XU Fei*

(Applied Biotechnology Center, Wuhan University of Bioengineering, Wuhan 430415, China)

Abstract: Seed is an important organ for plant reproduction and the basis of agricultural production. Among them, seed germination is the starting point of the plant growth cycle, and seed germination not only plays an important role in plant survival and reproduction, but also has great significance for agricultural production and food security. Seed germination is influenced by a variety of factors, including its own genes, seed maturity and dormancy, as well as environmental factors, hormones and small molecules. In this paper, we briefly review the main regulatory factors of plant seed germination and analyse the mechanism and research progress of different factors on the regulation of seed germination.

Key words: seeds; germination regulation; hormones; small molecules

种子是高等植物特有的一种器官, 是植物繁殖后代的主要工具, 在植物的生长发育和遗传演化过程中发挥着至关重要的作用。同时, 种子也是人类和许多动物的主要食物, 特别是谷物和豆类种子, 例如水稻、小麦、大豆等, 早已成为了人类赖以生存的重要口粮。种子萌发是植物生长发育的开始, 也是农作物种植中的关键环节, 种子萌发能力的强弱, 直接影响着植物的生长过程和最终产量。因此, 对种子萌发的相关研究有着重要的生物学和经济学意义。

1 种子的结构

种子的基本结构包含胚、胚乳和种皮。胚由花

粉受精后发育而成, 主要分为胚根、胚轴、胚芽和子叶四部分, 前三部分在萌发后分别发育成植物的根、茎、叶, 而子叶是养料储存或进行前期光合作用的部位, 植株长成幼苗后会自然脱落^[1]。胚乳由受精极核发育而成, 是支持胚胎生长和萌发的滋养组织, 具有提供营养、保护胚和控制胚生长的作用。胚乳的发育受胚发育调控, 胚的发育也受胚乳的影响, 两者之间通过相互作用和信号交换来协调。种皮是种子的外层壳, 由珠被发育而成, 具有保护种

收稿日期: 2024-07-29; 修回日期: 2024-09-11

基金项目: 国家自然科学基金项目(3190242, 31400242)

*通信作者: E-mail: feixu666@hotmail.com

子的作用, 萌发时还可以协助胚吸收水分。有的种子在最外层还具有一层果皮, 也就是我们常食用的果肉部分, 根据有无完整的果皮可以简单地把植物种子分为两大类: 裸子植物和被子植物。

2 种子萌发的基本过程

种子萌发是指有活力的种子在适宜的环境条件下, 通过一系列的生理生化过程使胚芽从种皮中突出, 开始生长和发育。种子萌发的主要过程可分为种子吸胀、胚根刺破胚周围组织和胚轴伸长 3 个阶段。在适宜的温度和湿度条件下, 种子吸收水分, 内部的胚乳和胚开始膨胀, 但水分不会均匀地进入所有区域, 如在烟草种子中, 水首先会到达胚乳和胚根尖端。之后, 种子利用储存在胚乳中的能量和营养物质来支持胚根和胚轴的发育, 随着胚轴和胚根的生长, 胚根突破种皮并开始向地性生长, 即萌发过程结束^[2]。

3 种子萌发的调控因素

3.1 基因表达

种子从休眠到发芽, 以及从发芽到幼苗建立的成功转变都离不开复杂的分子网络调节机制。从分子生物学的角度来讲, 种子萌发的过程是一个有次序的、选择性的基因表达过程, 在此期间, 转录因子 (transcription factor, TF) 及其调控的基因表达起到了至关重要的作用。转录因子是指能够特异性结合在基因上游核苷酸序列上, 调控基因转录的小分子蛋白质。值得注意的是, 转录因子对种子萌发的调控, 主要是通过控制植物激素合成和传递途径相关基因的表达来实现的, 例如 NTL8 和 NTM2 蛋白可以介导植物激素赤霉素 (gibberellin, GA) 和生长素 (Auxin) 信号, 从而调控种子萌发过程^[3]。很多参与萌发的基因一般只在种子萌发阶段大量表达, 萌发后表达量很低或者基本不表达。如甘露聚糖酶基因 *MAN2* 仅在胚乳的小皮区域 (胚乳帽) 表达, 可能作用是通过分解胚乳细胞壁中半乳甘露聚糖为幼苗生长提供营养, 或者是弱化细胞壁使胚根能够顺利突破种皮^[4]。*DOG1* 是种子休眠的主要遗传调节因子^[5], 通过与脱落酸 (abscisic acid, ABA) 协同作用诱导种子休眠。*DOG* 转录可以被乙烯反应因子 ERF12 和乙烯受体 RDO3/ETR 下游的 TOPLESS 复合物抑制^[7]。在成熟植物中, *DOG1* 的表达受 ABA 影响而下调; 在胁迫条件下, 如干旱时 *DOG1* 表达上调以激活 ABA 相关信号通路来响应胁迫^[6];

在种子发育过程中, *DOG1* 的表达量随种子的逐渐成熟而增大, 进而导致 ABA 的水平逐渐增加以造成种子休眠。值得注意的是, *DOG1* 不仅控制种子成熟过程中的休眠程度, 还在种子季节性出苗过程中发挥作用。

3.2 种子的成熟度

种子成熟度 (seed maturity) 是评价种子品质的一项重要指标, 种子成熟度常分为生理成熟和形态成熟两种。生理成熟度是指种子中胚发育完成, 种子具备了发芽的能力; 形态成熟是指营养物质积累结束, 水分含量降低, 种子形状或重量不再发生改变。大多数种子是先生理成熟, 经过一段时间后才达到形态成熟。不同作物的发芽能力随成熟度的增加而变化, 有关学者对玉米、小麦、蔬菜等作物种子作了一些研究, 结果表明绝大多数作物种子的成熟度与种子发芽率、活力指数呈正相关, 果实成熟度越高的种子萌芽率越高, 发芽越早, 种子活力随成熟度的提高而增加^[8]。

3.3 种子的休眠状态

种子休眠是植物的一种天然特性, 指具有生命活力的种子, 在适宜的环境条件 (温度、湿度、光照、氧气供应等) 下, 不能萌发或无法完成萌发的一种生理状态。种子休眠是植物在进化过程中为保障自身遗传信息的延续性而积累下来的保护机制, 通过感知外界环境的变化, 控制种子的萌发进程, 确保种子只有在最佳环境条件下才能发芽, 从而提高植物在逆境中的生存能力。种子休眠不仅受外界环境的调节, 也受遗传基因的调控。Xu 等^[9]研究发现基因 *SD6* 能够负调控水稻种子休眠性, 而转录因子 *ICE2* 可以正调控水稻种子休眠性, 两者可以直接反向调控 ABA 分解代谢基因 *ABA8OX3*, 并通过转录因子 *OsbHLH048* 间接调节 ABA 关键合成基因 *NCED2* 来调节 ABA 含量的高低, 从而及时调控种子的休眠与萌发。种子休眠对粮食安全高质量生产至关重要, 因此, 在农业生产应用中会使用各种方法打破种子休眠, 常见的解除种子休眠的方法包括物理解除 (干燥后熟、层积、变温等)、化学解除 (化学物质溶液浸泡) 和生物解除 (激素)^[10]。

4 环境因素对种子萌发的影响

种子的萌发和出苗受温度、pH、NaCl、水分胁迫、种子埋深和光照等多种环境因子影响。先前的研究表明, 温度是种子萌发的主要决定因素, 虽然其他因子的变化可能会延迟、减少或阻止种子发

芽。pH 值影响种子的发芽和养分的利用,但有些物种可以耐受不同范围的 pH 值。其次,种子埋藏深度和能量储备也是影响种子萌发的重要因素。近年来,土壤盐碱化受到全球关注,它是土壤退化的主要问题之一。其中,渗透和离子效应是由盐度导致。盐度影响的种子发芽取决于物种的类型和环境特征,当盐浓度超过阈值水平时,种子萌发会受到明显抑制。此外,光照强度和光照类型也会影响种子萌发,虽然大部分种子萌发都是避光的。因此,不同种子萌发是不同环境因素共同作用的结果。

4.1 温度

温度在决定种子萌发周期性和物种的分布方面起着重要作用^[11],过高和过低的温度都会通过破坏各种分子和生理过程来抑制或延迟种子发芽^[12]。种子发芽率通常随温度线性增加,高于最佳温度发芽率急剧下降。已有研究表明低温会导致种子内部水分吸收、蛋白质降解、碳水化合物代谢和能量产生减少,ABA 合成增加,从而延迟种子发芽^[13],严重时可致种子萌发后胚因冷冻胁迫而死。同时,温度过高会使种子内部各种酶的活性受到抑制,甚至失活,从而抑制种子萌发^[14],这就是通常所说的热抑制现象。随着全球气候变暖,热抑制现象对植物种子萌发的影响越来越普遍。对于大多数物种来说,种子发芽取决于胚胎的参与,Piskurewicz 等^[15]研究发现,拟南芥种子发芽的热抑制是由胚乳实现的。胚乳 phyB 能感知高温,从而加速其从活性的 Pfr 形式转变为非活性的 Pr 形式,这一过程导致了由植物色素相互作用因子(PIFs)介导的热抑制过程,包括 PIF1、PIF3 和 PIF5。其中,胚乳中的 PIF3 可抑制胚乳 ABA 分解基因 *CYP707A1* 的表达,促进胚乳 ABA 的积累并释放到胚中,从而抑制种子萌发^[15]。

另外,种子萌发的最适温度因种类而异,大部分植物种子的最佳萌发温度为 20~30 °C,如常见的蔬菜、大麦、荞麦种子萌发的最适温度都是 25 °C 左右,但对于生长在寒冷气候下的植物,通常只有在低温环境下才会发芽^[16]。例如,山桃种子在 0 °C 下层积种子发芽率可达到 55%^[17];低温层积可以增加紫衫种子对 GA3 的敏感性,从而促进休眠种子的萌发^[18];而在拟南芥中,4 °C 低温能够诱导 GA 合成基因 *AtGA20ox1*、*AtGA20ox2* 和 *AtGA3ox1* 的表达,同时,GA 降解基因 *AtGA2ox2* 的表达被明显抑制。此外,低温还可诱导 ABA 合成,抑制 ABA 分解代谢中的关键基因 *CYP707A1* 的表达^[19]。在甜菜中,10 °C 低温能够促进甜菜种子中 ABA 的降解,

多个 ABA 合成和降解基因分别受到抑制和促进^[20]。

4.2 盐度

盐度是限制作物生产的主要非生物因素之一,近年来,由于环境问题和不良灌溉方法等人为因素导致农业用地盐碱度逐渐增加^[21]。盐胁迫导致土壤水势降低,抑制植物对水分的吸收,进而抑制种子萌发,盐度对种子萌发的影响包括水分有效性降低、离子失衡、储备营养物质释放改变以及蛋白质结构组织的改变等。此外,盐胁迫还会诱导产生活性氧(reactive oxygen species, ROS),导致蛋白质和脂质氧化损伤、DNA 和 RNA 断裂、细胞渗漏、细胞膜和细胞器损伤^[22-23]。研究表明,早期的盐度导致种子吸水性降低,从而影响其他激素代谢和生理过程如促进 ABA 生成,进而导致种子休眠、萌发时间延长^[24]。引人注目的是,乙烯可以诱导苜蓿种子的耐盐性,从而提高盐胁迫下的发芽水平。这种乙烯介导的耐盐性取决于乙烯 RECEPTOR2 (*MsETR2*) 蛋白,因为实验发现 *MsETR2* 沉默会导致乙烯相关的耐盐性丧失^[25]。此外,研究表明,乙烯处理可能通过反馈调节导致乙烯生物合成 1-氨基环丙烷-1-羧酸氧化酶(1-aminocyclopropane-1-carboxylate oxidase, ACC oxidase) 基因 *MsACO* 和乙烯反应因子 *MsERF8* 的表达被抑制,从而提高种子对盐胁迫的耐受性。另一方面,乙烯处理后 *MsERF11* 的表达显著上调,表明乙烯在盐胁迫下控制种子萌发方面具有潜在的积极作用^[25]。

4.3 水分胁迫

在自然界中,土壤地下水位随雨水变化,当雨量较大时,地下水位升高淹没土壤所有孔隙就会形成水胁迫。对于植物来说,水是不可或缺的物质,没有水种子不能萌发,但水量过多也会对种子萌发造成影响。不同种子对湿度的要求有所不同,对于大部分种子来说,30%~60% 的相对湿度是最适宜的。Manz 等^[26]使用草本植物种子进行实验,发现当土壤水势低于 -0.8 MPa 时,种子萌发完全被抑制;而当土壤水分含量过高时,又会引发种子腐烂或发生霉变。另外,水胁迫最大的危害是导致土壤缺氧,土壤缺氧直接影响植物体呼吸作用,降低根系的呼吸代谢、生长和吸水能力,甚至直接造成根系死亡^[27]。水分胁迫也影响着植物内部相关基因表达的变化,种子萌发的关键在于前期对水分的吸收,在此过程中种子会经历许多水化-脱水循环,同时保持其发芽潜力。研究发现,*FLOE1* 基因是高等植物种子萌发时与水分胁迫相关的一类基因,预测为

一种固有无序的蛋白质, 该蛋白质使胚胎能够感知水势并在水分胁迫条件下调节种子发芽; 其次, FLOE1 蛋白作为发芽调节剂, 它会根据水的变化而改变其生物活性和在细胞中的位置^[28]。

4.4 光照

众所周知, 光是调节种子萌发的关键环境因素^[29-31], 光对种子萌发的调节作用主要取决于波长的不同^[32]。相关研究表明, 蓝光可以通过增强 ABA 生物合成基因的转录和抑制 ABA 分解代谢基因的表达来抑制种子发芽^[33], 而红光或远红光则可通过激活 GA 生物合成和限制 ABA 的产生来促进种子萌发^[34]。另外, 植物色素是光诱导促进种子萌发的关键光感受器。目前, 在拟南芥中已鉴定出 5 种光敏色素 (phyA~phyE), 其中 phyB 在光介导的种子萌发中起主导作用^[35-36]。phyB 介导红光和远红光可逆反应 (LFR) 以诱导种子发芽的早期阶段, 而 phyA 介导对不同光谱的极低通量响应 (very low flux response, VLFR) 和 R/FR 高辐照度响应 (high irradiance response, HIR), 以在没有活性 phyB 的情况下加速种子发芽^[35]。在胚乳和胚胎中, phyA 和 phyB 依赖性的发芽诱导在空间上是分开的^[37]。phyE 是连续远红光下发芽所必需的^[38], 研究表明 phyE 和 phyD 以非常低的红 / 远红比率刺激发芽, 而 phyC 拮抗光对发芽的促进作用。另外, bHLH 转录因子 PIF1 也在植物色素介导的种子萌发中起重要作用。PIF1 与 phyA 和 phyB 的 Pfr 形式相互作用, 并在抑制 phys 诱导的种子发芽中起关键作用; 同时, PIF1 还能直接诱导 *RGA*、*GA Insensitive*、*ABI3* 和 *ABI5* 的表达, 从而阻断 GA 信号转导并刺激 ABA 信号转导, 进而抑制种子萌发。Myb 型转录因子 REVEILLE1 (RVE1) 是 phyB 介导的休眠释放和萌发的另一个主调节因子, 它直接抑制 *GA3ox2* 的表达并促进 *RGL2* 的积累, 从而阻断 GA 降解并增加 GA 生物合成^[39]。PIF1 与 REVILLE1 (RVE1) 相互作用, 它们共同协同调节 ABA 和 GA 通路中参与 phyB 介导的种子萌发的多个基因的表达。因此, phyB-PIF1 和 phyB-RVE1 会降低萌发初期种子中的 ABA 水平 / 信号转导, 提高 GA 水平 / 信号转导, 以此调控植物种子的萌发与休眠^[40]。总之, 光照能够直接或间接调节参与植物激素代谢的基因的表达, 从而影响植物种子萌发。

5 植物激素对种子萌发的影响

植物激素是调控种子萌发的重要信号分子, 常

见的植物激素包括生长素 (Auxin)、脱落酸 (ABA)、赤霉素 (GA)、乙烯 (ethylene, ET)、细胞分裂素 (cytokinin, CTK) 等 5 大类。生长素是最早被发现的一类植物激素, 主要参与调控植物极性生长和器官生长。大量研究表明, 高浓度的生长素会抑制种子萌发, 在种子萌发期间使用生长素会导致种子休眠。ABA 和 GA 是调控种子从休眠到萌发状态转变的关键激素, 高浓度 ABA 和低浓度 GA 会导致种子深度休眠, 而低浓度 ABA 和高浓度 GA 会使种子提前发芽^[41]。另外, 最新的研究发现, ABA 诱导种子萌发期间 *PRR5*、*PRR7* 和 *ABI5* 等基因的表达, 并呈现出时间节律性, 从而在不同时间点维持适宜的种子萌发速率^[41-42]。

ET 是促进果实成熟的一种气体激素, 但研究发现 ET 可以打破种子休眠, 促进种子萌发。ET 除被证实可促进 GA 作用并抑制 ABA 的作用, 也有研究表明 ET 在休眠和萌发期间起调动种子储备的作用^[43]。有趣的是, 根据种子储备类型的差别, ET 可能对发芽过程有不同的贡献。在某些物种中, ET 参与调控碳水化合物代谢网络的水解酶活性。例如, 在苋科和豆科中, ET 刺激 α -半乳糖苷酶活性, 这是一种参与半乳甘露聚糖动员的酶。另一个可以受 ET 控制的是储存脂质的动员。研究证实, ET 处理的种子的萌发与脂质储存动员及其转化为碳水化合物有关。当种子经历发芽过程时, 脂质含量在 ET 的影响下急剧下降, 并观察到脂肪储存组织上形成微小体^[44-45]。

油菜素内酯 (brassinolide, BR) 又名芸苔素内酯, 是 20 世纪 70 年代才被发现的一种植物激素。BR 普遍存在于植物体中, 调控着各种植物的生长发育过程, 其功能与已发现的 5 类植物激素完全不同, 使用 BR 处理可使植物茎伸长、细胞膨大和乙烯的生物合成增加。研究发现, BR 与环境胁迫下的种子萌发有关。芥菜种子如果受到重金属物质如铅等的胁迫, 萌发会被抑制, 这时候外源施加 BR 可以减轻重金属抑制效果, 增强相关酶的活性, 从而促进种子萌发; 进一步研究发现, 外源施加 BR 还能减少种子对铅的吸收量, 减轻铅对种子的毒害作用^[3]。

茉莉酸 (jasmonic acid, JA) 是一类脂肪酸的衍生物, 主要作用是调控植物生理和对病原菌侵染做出反应, 诱导植物抗病基因的表达。外源 JA 施用会延迟种子萌发, 表明 JA 对种子萌发过程有抑制作用。有趣的是, JA 可以单独抑制 ABA 生物合成基因的转录并促进 ABA 失活的相关基因表达^[46],

表明 JA 与 ABA 之间存在拮抗作用,说明 JA 应该可以促进种子萌发。然而,目前尚不清楚为什么 JA 在种子萌发中的作用有时是矛盾的。

水杨酸 (salicylic acid, SA) 是植物体内普遍存在的一种小分子酚类化合物,也是植物多种防御途径相关的植物激素,能够激活植物过敏反应 (hypersensitive response, HR) 和系统获得性抗性 (systemic acquired resistance, SAR)。最新证据表明,SA 也作为双功能调节剂调节种子萌发。在正常生长条件下,SA 通过抑制 α -淀粉酶基因的表达来抑制发芽^[47];在高浓度盐胁迫下,SA 通过上调 GA 生物合成的关键基因的表达,同时下调 ABA 生物合成相关基因的表达,从而促进种子萌发^[48]。

独脚金内酯 (strigolactones, SLs) 是一类类胡萝卜素衍生化合物,通过抑制多种信号通路调节植物发育的许多方面。在寄生类杂草中,SLs 是一种寄主来源的发芽刺激剂,能够刺激寄生类种子的萌发,在其他物种中也能促进种子发芽,主要是通过降低 ABA/GA 比率^[49]。但是,关于 SLs 信号通路中的一些关键成分是如何影响种子萌发的,目前还没有明确的研究报告。

6 小分子物质对种子萌发的影响

除了气体分子乙烯,其他小分子气体或小分子化学物质也在不断被揭示参与了种子萌发的调控过程。目前,主要的小分子物质,如一氧化氮 (NO)、活性氧 (ROS)、硫化氢 (H_2S) 和氰化氢 (HCN) 等均被证实参与了种子萌发调控;尤其在低浓度时,这些小分子在胁迫或温度导致的初级休眠或非休眠种子中显示出高活性,可作为发芽诱导剂^[50]。

6.1 一氧化氮

NO 是小分子氮氧化合物,常温下为气体。NO 是一种在动物体内发挥重要作用的高反应性无机自由基,其气态分子的发现加快了对参与调节植物发育中各种过程的研究,包括调节种子休眠和发芽^[51]。NO 分子是水溶性的,很容易通过细胞膜扩散,因此有助于在打破植物种子休眠过程中发挥作用。一些研究也发现,NO 可通过 S 亚硝基化蛋白激酶 SnRK2.2 和 SnRK2.3 负向调节萌发和幼苗早期生长过程中的 ABA 信号转导,施用 NO 可打破种子休眠并减轻 ABA 对种子萌发和幼苗生长的抑制作用^[52]。此外,NO 也影响逆境条件下种子的萌发,例如种子如果受到重金属物质如镉等的胁迫,萌发通常会被抑制,这时候外源施加 NO,可以减

轻重金属抑制效果并促进种子萌发^[53]。更重要的是,NO 被认为是一种信号分子,与植物激素一起参与调节休眠和非休眠种子的萌发。研究发现,种子休眠需要适当浓度的 NO^[54],而 NO 浓度过低会降低种子发芽率,而浓度过高会导致细胞成分受损,从而抑制或延迟发芽。

6.2 活性氧

ROS 是生物体内含氧自由基和易形成自由基的过氧化物的总称。ROS 曾长期被当作植物生理过程产生的有毒代谢物,但近年来被发现可作为一类信号小分子,调节植物生长发育和保护植物细胞免受病原体侵害^[55]。其次,ROS 本身就是发芽过程的关键调节剂,在种子生命的各个阶段都发挥作用,包括种子成熟程序和干燥成熟种子可能发生的生理变化,例如休眠缓解等。低浓度的 ROS 可以促进种子萌发,主要表现在可加速种子细胞壁变薄、胚乳软化、种子营养成分的催化等^[56]。 N,N' -二甲基硫脲 (DMTU) 是一种 ROS 清除剂,经一系列浓度梯度的 DMTU 处理后,低浓度处理的种子活力高,高浓度处理的种子活力低,说明一定浓度的 ROS 是种子萌发所必需的^[57]。ROS 在种子发芽过程中的稳态也调节了发芽过程。种子中 ROS 的来源随着种子生命的阶段和发芽过程中的变化而变化,导致控制种子发芽的复杂氧化网络。种子萌发过程中的氧化信号转导会触发多种下游信号转导事件,包括从与植物激素的串扰到基因表达的变化和细胞壁特性的修饰等^[58]。

6.3 硫化氢

H_2S 最初被认为是一种有毒气体,近年来被确定为继 NO 和一氧化碳 (CO) 之后在植物体内发现的第 3 种气体信号分子^[59],广泛参与调节细胞代谢、种子萌发、光合作用和对环境胁迫的响应,以及蛋白质翻译后修饰和氧化还原稳态^[60-61]。作为信号分子, H_2S 通过改变基因表达和酶活性以及调节某些次级代谢产物含量来影响这些过程^[62]。在其调节作用中, H_2S 一般与其他气体递质、离子信号或植物激素相互作用,如 H_2S 作为 H_2O_2 的上游信号可通过调动储备蛋白促进绿豆种子萌发^[63];交替氧化酶 (alternative oxidase, AOX) 在 H_2S 信号转导的下游起作用, H_2S 可诱导 AOX 介导的抗氰呼吸^[64],从而加速拟南芥种子萌发。另外,在小麦种子萌发过程中 H_2S 通过诱导 β -淀粉酶活性增加,使淀粉水解为可溶性糖进而促进小麦种子萌发^[65]。值得注意的是, H_2S 与其他气体信号和植物生长调节剂之间的

调节串扰能够激活多种信号级联, 推动细胞适应^[66]。据报道, H_2S 可通过增强水稻种子发芽过程中抗氧化酶的活性, 减轻干旱胁迫对水稻种子萌发的抑制作用^[67], 该信号分子也可通过 NO 途径增强紫花苜蓿在种子萌发过程中对盐度的耐受性^[68-69]; H_2S 还可有效缓解盐胁迫对番茄种子萌发的抑制作用, 促进其种子萌发^[70]。在热胁迫中, H_2S 通常通过提高 ABA 含量来抑制种子萌发, 而 ABA 的作用是通过 ABI5 和 HY5 来实现的, 它们是 ABA 抑制种子萌发的正调控因子^[71]。在热胁迫下的玉米种子中, H_2S 可通过诱导抗氧化系统和调节渗透压来改善玉米种子的萌发和幼苗生长^[72]。在热胁迫下的拟南芥种子中, 0.1 mmol/L H_2S 处理可打破 ABA 对拟南芥种子萌发的抑制^[73]。上述结果表明, 在正常和逆境胁迫条件下, 激活内源 H_2S 或适当增加外源 H_2S 的含量都有助于种子萌发。

6.4 氰化氢

HCN 是剧毒小分子物质, 但却广泛存在于高等植物中。在高等植物体内, 合成乙烯的同时也会产生等量 HCN, 植物燃烧时烟火和烟灰中也含有 HCN^[74]。HCN 的气态分子具有高度挥发性, 可溶于水。HCN 水溶液被称为氢氰酸或普鲁斯酸。该化合物对包括人类在内的动物毒性很大, 对大多数物种具有快速麻痹作用。它还可能对含水量高的植物材料(例如水果)造成伤害。由于其毒性, HCN 迄今为止已被用作有效的熏蒸剂, 以对抗干燥储存期间影响种子的昆虫。值得注意的是, HCN 作为乙烯合成途径的副产物, 同样被证实和乙烯一样参与对种子萌发的调控, 能够打破种子休眠、促进种子萌发^[75]。这可能有助于解释自然界中一种很有趣的现象, 那就是植被燃烧后的地方植物往往萌发得更为快速、生长得更为茂盛, 原因之一是由于燃烧产生的焦炭和烟中含有大量的氮氧化物和氰醇类物质, 溶于水后能释放出 HCN, 刺激种子萌发, 并为植物生长提供氮类营养元素。

7 小结

种子萌发过程会受到多种因素的影响, 种子内部因素、环境因素以及其他因素的相互作用, 共同调节和控制着种子萌发。种子自身因素是影响种子萌发的核心因素, 包括种子基因组成、成熟度和休眠状态。在环境因素中, 适宜的温度是种子萌发的先决条件, 高温可以加速种子萌发, 低温可以减缓萌发速率; 湿度是种子萌发的一个限制因素, 湿度

过高可能引发种子腐烂或霉变, 湿度过低导致不能萌发; 而光照对大多数植物的种子萌发不是那么重要。同时, 植物激素如 Auxin、ABA、GA、CTK、ET、BR、JA、SA 和 SLs 等, 主要通过影响种子萌发中的代谢过程参与调控种子萌发。此外, 许多小分子类物质也能影响种子萌发, 如 NO、ROS 和氰化物等。深入研究种子萌发的影响因素, 有助于揭示种子生长和发育的机制, 为植物育种、农业生产和生态环境修复等领域的应用提供理论基础和技术支撑。

[参 考 文 献]

- [1] Baskin CC, Baskin JM. The rudimentary embryo: an early angiosperm invention that contributed to their dominance over gymnosperms. *Seed Sci Res*, 2023, 33: 63-74
- [2] Liu S, Wang W, Lu H, et al. New perspectives on physiological, biochemical and bioactive components during germination of edible seeds: a review. *Trends Food Sci Tech*, 2022, 123: 187-97
- [3] Vaistij FE, Gan Y, Penfield S, et al. Differential control of seed primary dormancy in *Arabidopsis* ecotypes by the transcription factor SPATULA. *Proc Natl Acad Sci U S A*, 2013, 110: 10866-71
- [4] Carrillo-Barral N, Matilla AJ, Rodriguez-Gacio MDC, et al. Mannans and endo- β -mannanase transcripts are located in different seed compartments during *Brassicaceae* germination. *Planta*, 2018, 247: 649-61
- [5] Alonso-Blanco C, Bentsink L, Hanhart CJ, et al. Analysis of natural allelic variation at seed dormancy loci of *Arabidopsis thaliana*. *Genetics*, 2003, 164: 711-29
- [6] Yatusovich R, Fedak H, Ciesielski A, et al. Antisense transcription represses *Arabidopsis* seed dormancy QTL *DOG1* to regulate drought tolerance. *EMBO Rep*, 2017, 18: 2186-96
- [7] Li X, Chen T, Li Y, et al. ETR1/RDO3 regulates seed dormancy by relieving the inhibitory effect of the ERF12-TPL complex on *DELAY OF GERMINATION* expression. *Plant Cell*, 2019, 31: 832-47
- [8] 刘修丽, 王志刚, 刘晓荣, 等. 果实成熟度及获取种子方式对草莓种子萌发的影响. *北方果树*, 2023, 3: 19-21
- [9] Xu F, Tang J, Wang S, et al. Antagonistic control of seed dormancy in rice by two bHLH transcription factors. *Nat Genet*, 2022, 54: 1972-82
- [10] Chandel NS, Tripathi V, Singh HB, et al. Breaking seed dormancy for sustainable food production: revisiting seed priming techniques and prospects. *Biocatal Agr Biotech*, 2023, 55: 102976
- [11] Reed RC, Bradford KJ, Khanday I. Seed germination and vigor: ensuring crop sustainability in a changing climate. *Heredity (Edinb)*, 2022, 128: 450-9
- [12] Farooq MA, Ma W, Shen S, et al. Underlying biochemical and molecular mechanisms for seed germination. *Int J Mol Sci*, 2022, 23: 8502
- [13] He J, Duan Y, Hua D, et al. DEXH box RNA helicase-

- mediated mitochondrial reactive oxygen species production in *Arabidopsis* mediates crosstalk between abscisic acid and auxin signaling. *Plant Cell*, 2012, 24: 1815-33
- [14] Mei S, Zhang M, Ye J, et al. Auxin contributes to jasmonate-mediated regulation of abscisic acid signaling during seed germination in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 2023, 35: 1110-33
- [15] Piskurewicz U, Sentandreu M, Iwasaki M, et al. The *Arabidopsis* endosperm is a temperature-sensing tissue that implements seed thermoinhibition through phyB. *Nat Commun*, 2023, 14: 1202
- [16] Klupeczyńska EA, Pawłowski TA. Regulation of seed dormancy and germination mechanisms in a changing environment. *Int J Mol Sci*, 2021, 22: 1357-74
- [17] 赵晓光. 打破山桃种子休眠方法的研究. *种子*, 2005, 24: 62-6
- [18] Chien CT, Kuo-Huang LL, Lin TP. Changes in ultrastructure and abscisic acid level, and response to applied gibberellins in *Taxus mairei* seeds with warm and cold stratification. *Ann Bot*, 1998, 81: 41-71
- [19] Yamauchi Y, Ogawa M, Kuwahara A, et al. Activation of gibberellin biosynthesis and response pathways by low temperature during imbibition of *Arabidopsis thaliana* seeds. *Plant Cell*, 2004, 16: 367-78
- [20] Hourston JE, Steinbrecher T, Chandler JO, et al. Cold-induced secondary dormancy and its regulatory mechanisms in *Beta vulgaris*. *Plant Cell Environ*, 2022, 45: 1315-32
- [21] Liang WJ, Ma XL, Wan P, et al. Plant salt-tolerance mechanism: a review. *Biochem Biophys Res Commun*, 2018, 495: 286-91
- [22] Gour T, Sharma A, Lal R, et al. Amelioration of the physio-biochemical responses to salinity stress and computing the primary germination index components in cauliflower on seed priming. *Heliyon*, 2023, 9: e14403
- [23] Chen L, Lu B, Liu LT, et al. Melatonin promotes seed germination under salt stress by regulating ABA and GA3 in cotton (*Gossypium hirsutum* L.). *Plant Physiol Biochem*, 2021, 162: 506-16
- [24] Krichen K, Ben Mariem H, Chaieb M. Ecophysiological requirements on seed germination of a Mediterranean perennial grass (*Stipa tenacissima* L.) under controlled temperatures and water stress. *S Afr J Bot*, 2014, 94: 210-17
- [25] Wang Y, Diao P, Kong L, et al. Ethylene enhances seed germination and seedling growth under salinity by reducing oxidative stress and promoting chlorophyll content via ETR2 pathway. *Front Plant Sci*, 2020, 11: 1066
- [26] Manz B, Kerstin M, Kucera B, et al. Water uptake and distribution in germinating tobacco seeds investigated *in vivo* by nuclear magnetic resonance imaging. *Plant Physiol*, 2005, 138: 1538-51
- [27] Cardarelli M, Woo SL, Rouphael Y, et al. Seed treatments with microorganisms can have a biostimulant effect by influencing germination and seedling growth of crops. *Plants*, 2022, 11: 259-73
- [28] Dorone Y, Boeynaems S, Flores E, et al. A prion-like protein regulator of seed germination undergoes hydration-dependent phase separation. *Cell*, 2021, 184: 4284-98
- [29] Yang L, Liu S, Lin R. The role of light in regulating seed dormancy and germination. *J Integr Plant Biol*, 2020, 62: 1310-26
- [30] Varshney V, Hazra A, Majee M. Phy meets ERFs to regulate seed germination. *Trends Plant Sci*, 2023, 28: 7-9
- [31] Li Z, Sheerin DJ, Roepenack-Lahaye E, et al. The phytochrome interacting proteins ERF55 and ERF58 repress light-induced seed germination in *Arabidopsis thaliana*. *Nat Commun*, 2022, 13: 1656
- [32] Springthorpe V, Penfield S. Flowering time and seed dormancy control use external coincidence to generate life history strategy. *Elife*, 2015, 4: e05557
- [33] Tuan, PA, Yamasaki Y, Kanno Y, et al. Transcriptomics of cytokinin and auxin metabolism and signaling genes during seed maturation in dormant and non-dormant wheat genotypes. *Sci Rep*, 2019, 9: 3983
- [34] Jiang A, Guo Z, Pan J, et al. The PIF1-miR408-PLANTACYANIN repression cascade regulates light-dependent seed germination. *Plant Cell*, 2021, 33: 1506-29
- [35] Yang L, Liu S, Lin R. The role of light in regulating seed dormancy and germination. *J Integr Plant Biol*, 2020, 62: 1310-26
- [36] Shinomura T, Nagatani A, Chory J, et al. The induction of seed germination in *Arabidopsis thaliana* is regulated principally by phytochrome B and secondarily by phytochrome A. *Plant Physiol*, 1994, 104: 363-71
- [37] Hajiabbasi M, Afshari RT, Abbasi A, et al. Germination and gene expression as affected by aminocyclopropane-1-carboxylic acid in deteriorated soybean seed. *J Crop Improv*, 2020, 34: 505-17
- [38] Lee KP, Piskurewicz U, Turečková V, et al. Spatially and genetically distinct control of seed germination by phytochromes A and B. *Genes Dev*, 2012, 26: 1984-96
- [39] Yang L, Jiang Z, Jing Y, et al. PIF1 and RVE1 form a transcriptional feedback loop to control light-mediated seed germination in *Arabidopsis*. *J Integr Plant Biol*, 2020, 62: 1372-84
- [40] Oh E, Yamaguchi S, Kamiya Y, et al. Light activates the degradation of PIL5 protein to promote seed germination through gibberellin in *Arabidopsis*. *Plant J*, 2006, 47: 124-39
- [41] Zhao H, Nie K, Zhou H, et al. ABI5 modulates seed germination via feedback regulation of the expression of the *PYR/PYL/RCAR* ABA receptor genes. *New Phytol*, 2020, 228: 596-608
- [42] Yang M, Han X, Yang J, et al. The *Arabidopsis* circadian clock protein PRR5 interacts with and stimulates ABI5 to modulate abscisic acid signaling during seed germination. *Plant Cell*, 2021, 33: 3022-41
- [43] Corbineau F, Xia Q, Bailly C, et al. Ethylene, a key factor in the regulation of seed dormancy. *Front Plant Sci*, 2014,

- 5: 539-52
- [44] Ahammed GJ, Gantait S, Mitra M, et al. Role of ethylene crosstalk in seed germination and early seedling development: a review. *Plant Physiol Biochem*, 2020, 151: 124-31
- [45] Bailly C. ROS in seed germination[M]//Advances in botanical research. Academic Press, 2023, 105: 177-204
- [46] Jacobsen JV, Barrero JM, Hughes T, et al. Roles for blue light, jasmonate and nitric oxide in the regulation of dormancy and germination in wheat grain (*Triticum aestivum* L). *Planta*, 2013, 238: 121-38
- [47] Xie Z, Zhang ZL, Hanzlik S, et al. Salicylic acid inhibits gibberellin-induced α -amylase expression and seed germination via a pathway involving an abscisic-acid inducible *WRKY* gene. *Plant Mol Biol*, 2007, 64: 293-303
- [48] Hongna C, Leyuan T, Junmei S, et al. Exogenous salicylic acid signal reveals an osmotic regulatory role in priming the seed germination of *Leymus chinensis* under salt-alkali stress. *Environ Exp Bot*, 2021, 188: 104498
- [49] Toh S, Kamiya Y, Kawakami N, et al. Thermoinhibition uncovers a role for strigolactones in *Arabidopsis* seed germination. *Plant Cell Physiol*, 2012, 53: 107-17
- [50] 朱建峰, 陈军华, 邓丞. 环境气体对植物种子萌发影响的作用过程研究进展. *中国野生植物资源*, 2023, 42: 77-84
- [51] Saini S, Sharma P, Singh P, et al. Nitric oxide: an emerging warrior of plant physiology under abiotic stress. *Nitric Oxide*, 2023, 140-41: 58-76
- [52] Wang P, Zhu JK, Lang Z. Nitric oxide suppresses the inhibitory effect of abscisic acid on seed germination by S-nitrosylation of SnRK2 proteins. *Plant Signal Behav*, 2015, 10: e1031939
- [53] Ohri P, Bhardwaj R, Kaur R. Nitric oxide: a key player in mitigating heavy metal toxicity in plants[M]//Singh VP, Tripathi DK, Sandalio LM. Nitric oxide in plant biology. Academic Press, 2022: 169-96
- [54] Li X, Pan Y, Chang B, et al. NO promotes seed germination and seedling growth under high salt may depend on EIN3 protein in *Arabidopsis*. *Front Plant Sci*, 2016, 6: 1203
- [55] Gomes M, Carneiro M, Nogueira C, et al. The system modulates ROS content in germinating seeds of two Brazilian savanna tree species exposed to As and Zn. *Acta Physiol Plant*, 2013, 35: 1011-22
- [56] 李敏, 何勇. 活性氧在种子萌发过程中的作用研究进展. *浙江农林大学学报*, 2023, 40: 254-64
- [57] Li WQ, Li JY, Zhang YF, et al. Effect of reactive oxygen scavenger N,N'-dimethylthiourea (DMTU) on seed germination and radicle elongation of maize. *Int J Mol Sci*, 2023, 24: 15557-75
- [58] Bailly C, Jurdak R, Corbineau F. Ethylene in the regulation of seed dormancy and germination: molecular mechanisms[M]//Khan NA, Ferrante A, Munné-Bosch S. The plant hormone ethylene. Academic Press, 2023: 41-60
- [59] Wang R. Two's company, three's a crowd: can H₂S be the third endogenous gaseous transmitter? *FASEB J*, 2002, 16: 1792-8
- [60] Li ZG, Fang JR, Bai SJ. Hydrogen sulfide signaling in plant response to temperature stress. *Front Plant Sci*, 2024, 15: 1337250
- [61] Hilal B, Khan TA, Fariduddin Q. Recent advances and mechanistic interactions of hydrogen sulfide with plant growth regulators in relation to abiotic stress tolerance in plants. *Plant Physiol Biochem*, 2023, 196: 1065-83
- [62] Xuan L, Li J, Wang X, et al. Crosstalk between hydrogen sulfide and other signal molecules regulates plant growth and development. *Int J Mol Sci*, 2020, 21: 4593
- [63] Li ZG, He QQ. Hydrogen peroxide might be a down stream signal molecule of hydrogen sulfide in seed germination of mung bean (*Vigna radiata*). *Biologia*, 2015, 70: 753-59
- [64] Fang H, Liu R, Yu Z, et al. Gasotransmitter H₂S accelerates seed germination via activating AOX mediated cyanide-resistant respiration pathway. *Plant Physiol Biochem*, 2022, 190: 193-202
- [65] 刘锐锋, 郭希凯, 张华. 硫化氢对小麦种子萌发早期淀粉酶活性的影响. *安徽农业科学*, 2010, 38: 7218-26
- [66] Khan MSS, Islam F, Ye Y, et al. The interplay between hydrogen sulfide and phytohormone signaling pathways under challenging environments. *Int J Mol Sci*, 2022, 23: 4272
- [67] 刘晶, 张鹤婷, 殷悦, 等. 外源硫化氢对干旱胁迫下萌发水稻种子抗氧化代谢的影响. *南方农业学报*, 2017, 48: 31-7
- [68] 孙玉莹, 邱雪梅, 叶芯好, 等. 植物中硫化氢和一氧化氮信号的交互作用. *生物技术通报*, 2020, 36: 153-61
- [69] Wang Y, Li L, Cui W, et al. Hydrogen sulfide enhances alfalfa (*Medicago sativa*) tolerance against salinity during seed germination by nitric oxide pathway. *Plant Soil*, 2012, 351: 107-19
- [70] 郑州元, 林海荣, 崔辉梅. 外源硫化氢对加工番茄种子耐盐性及抗氧化酶的影响. *干旱地区农业研究*, 2017, 35: 236-41
- [71] Chen Z, Huang Y, Yang W, et al. The hydrogen sulfide signal enhances seed germination tolerance to high temperatures by retaining nuclear COP1 for HY5 degradation. *Plant Sci*, 2019, 285: 34-43
- [72] Zhou ZH, Wang Y, Ye XY, et al. Signaling molecule hydrogen sulfide improves seed germination and seedling growth of maize (*Zea mays* L.) under high temperature by inducing antioxidant system and osmolyte biosynthesis. *Front Plant Sci*, 2018, 9: 1288-302
- [73] Bhagat PK, Verma D, Sharma D, et al. HY5 and ABI5 transcription factors physically interact to fine tune light and ABA signaling in *Arabidopsis*. *Plant Mol Biol*, 2021, 107: 117-27
- [74] 余璐璐, 刘杨, 徐飞. 氰化物的来源及其在植物中的功能研究进展. *生命科学*, 2019, 31: 128-34
- [75] Kępczyński J. Gas-priming as a novel simple method of seed treatment with ethylene, hydrogen cyanide or nitric oxide. *Acta Physiol Plant*, 2021, 43: 117