

# 生长素调控种子的休眠与萌发

帅海威, 孟永杰, 罗晓峰, 陈锋, 戚颖, 杨文钰, 舒凯

四川农业大学农学院生态农业研究所, 农业部西南作物生理生态与耕作重点实验室, 成都 611130

**摘要:** 植物种子的休眠与萌发, 是植物生长发育过程中的关键阶段, 也是生命科学领域的研究热点。种子从休眠向萌发的转换是极为复杂的生物学过程, 由外界环境因子、体内激素含量及信号传导和若干关键基因协同调控。大量研究表明, 植物激素脱落酸(Abscissic acid, ABA)和赤霉素(Gibberellin acid, GA)是调控种子休眠水平, 决定种子从休眠转向萌发的主要内源因子。ABA 与 GA 在含量和信号传导两个层次上的精确平衡, 确保了植物种子能以休眠状态在逆境中存活, 并在适宜的时间启动萌发程序。生长素(Auxin)是经典植物激素之一, 其对向性生长和组织分化等生物学过程的调控已有大量研究。但最近有研究证实, 生长素对种子休眠有正向调控作用, 这表明生长素是继 ABA 之后的第二个促进种子休眠的植物激素。本文在回顾生长素的发现历程、阐释生长素体内合成途径及信号传导通路的基础上, 重点综述了生长素通过与 ABA 的协同作用调控种子休眠的分子机制, 并对未来的研究热点进行了讨论和展望。

**关键词:** 生长素; ABA; GA; 种子休眠; 萌发

## The roles of auxin in seed dormancy and germination

Haiwei Shuai, Yongjie Meng, Xiaofeng Luo, Feng Chen, Ying Qi, Wenyu Yang, Kai Shu

Key Laboratory of Crop Ecophysiology and Farming System in Southwest China Ministry of China, Institute of Ecological Agriculture, College of Agronomy, Sichuan Agricultural University, Chengdu 611130, China

**Abstract:** Seed dormancy and germination are attractive topics in the fields of plant molecular biology as they are key stages during plant growth and development. Seed dormancy is intricately regulated by complex networks of phytohormones and numerous key genes, combined with diverse environmental cues. The transition from dormancy to germination is a very important biological process, and extensive studies have demonstrated that phytohormones abscissic acid (ABA) and gibberellin acid (GA) are major determinants. Consequently, the precise balance between ABA and GA can ensure that the seeds remain dormant under stress conditions and germinate at optimal times. Here we review the role of auxin in seed dormancy and germination. Auxin is one of the classic phytohormones effective during tropism growth and tissue differentiation. Recent studies, however, show that auxin possesses positive effects on seed dormancy, which suggests that auxin is the second phytohormone that induces seed dormancy, besides ABA.

收稿日期: 2015-11-11; 修回日期: 2015-12-30

基金项目: 国家重点基础研究发展计划(973 计划)(编号: 2011CB100402)和中国博士后科学基金项目(编号: 2014M552377)资助[Supported by the

National Basic Research Program of China (No. 2011CB100402) and China Postdoctoral Science Foundation (No. 2014M552377)]

作者简介: 帅海威, 在读硕士研究生, 专业方向: 植物分子生物学。E-mail: shuaihaiwei@foxmail.com

通讯作者: 舒凯, 博士, 副研究员, 硕士生导师, 研究方向: 植物遗传学, 分子生物学。E-mail: kshu@sicau.edu.cn

杨文钰, 教授, 博士生导师, 研究方向: 大豆栽培生理。E-mail: mssiyangwy@sicau.edu.cn

DOI: 10.16288/j.ycz.15-464

网络出版时间: 2016/1/14 16:51:55

URL: <http://www.cnki.net/kcms/detail/11.1913.R.20160114.1651.004.html>

We will focus on the synthetic effects in detail between auxin and ABA pathways on seed dormancy and propose future research directions.

**Keywords:** auxin; ABA; GA; seed dormancy; germination

种子的休眠(Dormancy)和萌发(Germination)是种子的两种发育状态,两者既彼此联系又相互区别。休眠是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<sup>[1]</sup>。休眠能够提高种子防御逆境的能力,保障自身遗传信息的延续性。依据休眠发生时间的不同,种子休眠又可分为初级休眠和次级休眠。种子在成熟过程中,由于脱落酸(Absciscic acid, ABA)含量增加而诱发的休眠称为初级休眠;而次级休眠则是指种子在萌发期间,因外界环境条件突然变化(如温度降低等),萌发程序暂时中止而进入休眠状态<sup>[2]</sup>。萌发是指种子吸胀后,代谢作用增强,与种子萌发相关的关键基因开始表达,胚根逐渐伸长最终突破种皮的过程<sup>[3]</sup>。在农业生产中,调控种子休眠与萌发具有重大生产意义:一方面,如果种子萌发率不高,造成作物出苗率低或出苗不整齐,将导致作物大幅度减产;另一方面,如果种子休眠水平过低,易导致穗发芽,严重影响种子的产量与品质,以上两方面均不利于农业生产<sup>[4,5]</sup>。因此,深入研究植物种子的休眠与萌发,调控种子在适宜的时间和地点萌发,对农业生产的发展具有重要推动作用。

种子的休眠与萌发受到内部基因和外界环境因子的共同调控,植物在感受环境因素的变化后会相应的调整相关基因表达,进而影响植物中激素水平的变化。而激素含量的变化,以及不同激素之间的相互作用,在很大程度上影响种子的休眠与萌发。经典的植物激素包括生长素(Auxin)、赤霉素(Gibberellin, GA)、细胞分裂素(Cytokinin, CTK)、脱落酸(Absciscic acid, ABA)、乙烯(Ethyne, ETH)和油菜素甾醇(Brassinosteroid, BR),以上激素精细而准确地调控着植物生长发育的整个过程<sup>[6]</sup>。大量研究表明,经典植物激素中的ABA和GA在种子的休眠与萌发过程中具有决定性的作用<sup>[7]</sup>,其中ABA能够促进种子或芽的休眠<sup>[8]</sup>;而GA则有助于打破休眠,促进萌发<sup>[9]</sup>。在调控种子休眠和萌发的过程中,ABA与GA含量

的动态平衡决定种子的休眠与否。在ABA合成基因突变体,如*nced3*、*nced5*、*nced9*、*aba2*和*aao3*等种子中,ABA的合成受到抑制,其萌发速率明显快于野生型种子<sup>[10,11]</sup>;而在ABA合成过量的基因型,如*ABA2*、*ABI4*、*NCED6*和*NCED9*等过表达植株的种子中,其休眠程度加深<sup>[12~14]</sup>。相反,在GA合成受阻的突变体如*gal*中,其种子中GA含量极低,在正常情况下无法完成萌发,需施加外源GA后才能帮助其启动萌发<sup>[15]</sup>。因此ABA和GA含量之间的动态平衡,对种子正常的休眠与萌发至关重要<sup>[16]</sup>。

生长素是经典植物激素之一,其对向性生长、组织分化等过程的调控已有大量深入的研究。最近研究证实,生长素对种子的休眠有正向调控作用,表明生长素是继ABA之后第二类促进种子休眠的激素<sup>[17]</sup>。本文在回顾生长素的发现历程、阐释生长素体内合成途径及信号传导通路的基础上,重点综述了生长素通过与ABA的协同作用正向调控种子休眠的分子机制,并对将来研究的重点进行了讨论和展望。

## 1 生长素简介

### 1.1 生长素的发现

生长素是最早被应用于植物科学研究的激素之一。早在19世纪80年代,在对植物的向地性和向光性进行研究时,科学家们便发现这是因为某种物质分布不均所导致。然而直到1931年,人们才在人尿液中分离出这一物质,并将其描述为一种可移动的、调控向性生长的物质,且将其命名为3-吲哚乙酸(IAA)。随着研究的深入,其他3种天然的生长素陆续被发现,分别是4-氯-3-吲哚乙酸(4-Cl-IAA)、苯乙酸(PAA)和3-吲哚丁酸(IBA)。其共同点是都含有一个芳香环和一个羧酸基,这也是决定其生理功能的活性功能团<sup>[18]</sup>。植物体内同时含有这4种不同形式的生长素,其中IAA的生物活性最强<sup>[19]</sup>。

除调节向性生长外,后续的研究发现生长素还能调控植物生长发育的其他多个方面,如调控组织

分化<sup>[20]</sup>、器官发生和形态建成<sup>[21]</sup>、顶端优势<sup>[22]</sup>和花期<sup>[23]</sup>等。因为对植物的生长发育具有如此众多的作用,所以生长素被广泛应用于农业生产中。由于天然的生长素不易提取且见光易分解,为提高经济效益,目前普遍使用人工合成的方法生产生长素类似物,包括 2, 4-二氯苯氧乙酸(2, 4-D)、 $\alpha$ -萘乙酸( $\alpha$ -NAA)、2, 4, 5-三氯苯氧基乙酸(2, 4, 5-T)等。

## 1.2 生长素的体内合成通路

植物体内的 IAA 合成通路包括依赖色氨酸途径(Trp-dependent pathway)和非依赖色氨酸途径(Trp-independent pathway),两条途径共同决定植物体内 IAA 的最终产量<sup>[24, 25]</sup>。在依赖色氨酸途径中,植物体内的 Trp 主要由叶绿体内的分支酸途径(Chorismate pathway)产生。生成的 Trp 被运输到细胞质基质,经由 4 条不同路径生成 IAA。这 4 条通路按照中间产物命名,分别是吲哚丙酮酸途径(IPA)<sup>[26]</sup>、吲哚乙酰

胺途径(IAM)<sup>[27]</sup>、色胺途径(TAM)<sup>[28]</sup>和吲哚乙醛肼途径(IAOx)<sup>[29]</sup>。非依赖色氨酸途径不需要 Trp,而是利用分支酸途径的中间产物吲哚丙三醇磷酸盐(IGP)生成 IAA,虽然该途径发现已久,但其中的分子机理依然有待进一步研究<sup>[30,31]</sup>。

以模式植物拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)的 IAA 合成通路为例介绍两条不同途径(图 1)。Trp 是依赖色氨酸途径能够顺利进行的重要前提,在叶绿体中,分支酸需先转化为 IGP, IGP 经色氨酸合成酶的  $\alpha$  亚基(TSA)生成吲哚(Indole), Indole 再由色氨酸合成酶的  $\beta$  亚基(TSB)加工成为 Trp。Trp 被运送到细胞质基质中,通过 4 条依赖色氨酸途径生成 IAA,其中 IPA 途径是这 4 条途径最重要的一条<sup>[32]</sup>。Trp 首先生成 IPA, IPA 在 YUCCA 家族蛋白的作用下转化为 IAA<sup>[28]</sup>,当 YUC 基因突变后,生长素含量会显著下降。IAOx 途径和 IAM 途径联系密切,IAOx 可直接生成 IAA,也可以转化为 IAM 从而进入 IAM 途

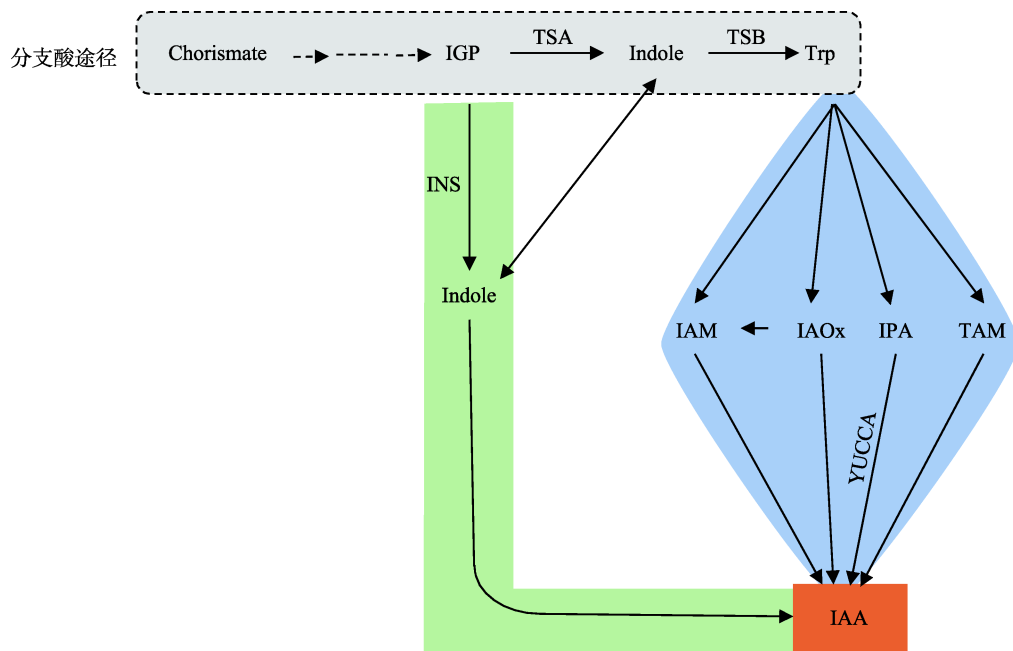


图 1 拟南芥体内 IAA 合成通路

Fig. 1 The IAA biosynthesis pathways in *Arabidopsis*

虚线框内为分支酸途径(Chorismate pathway),该途径在叶绿体中进行。分支酸首先反应生成吲哚丙三醇磷酸盐(IGP), IGP 再由色氨酸合成酶的  $\alpha$  亚基(TSA)催化转化为吲哚(Indole), Indole 最后经色氨酸合成酶的  $\beta$  亚基(TSB)生成 Trp。浅绿背景为非依赖色氨酸途径(Trp-independent pathway),该途径在细胞质基质中进行。分支酸途径产生的 IGP 被运输到细胞质基质后,在吲哚合酶(INS)的作用下生成 Indole, Indole 再经过一系列反应生成 IAA。分支酸途径中产生的 Indole 也可被运输到细胞质基质中,参与非依赖色氨酸途径反应。浅蓝背景依赖色氨酸途径(Trp-dependent pathway),该途径也在细胞质基质中进行。分支酸途径产生的 Trp 被运输到细胞质基质后,经由吲哚丙酮酸途径(IPA)、吲哚乙酰胺途径(IAM)、色胺途径(TAM)和吲哚乙醛肼途径(IAOx)这 4 条不同的途径产生 IAA。其中 IPA 途径尤为重要, IPA 在生成 IAA 的过程中 YUCCA 家族蛋白有着重要作用。IAOx 可直接生成 IAA,也可转化为 IAM 再生成 IAA。

径。在 Trp 合成受阻的情况下, 中间产物 IGP 也会被运输到细胞质基质中, 由非依赖色氨酸途径生成 Indole 后再产生 IAA<sup>[33]</sup>。

目前的研究主要集中在依赖色氨酸途径上, 而对非依赖色氨酸途径研究相对较少, 虽有研究证明 IGP 可以生成 IAA, 但并不清楚其中的分子机理。早在 2004 年, 有学者提出假设: 通过同位素标记吲哚有可能阐明非依赖色氨酸途径合成生长素的分子机理<sup>[34]</sup>, 但是该假设仍有待进一步验证。

2015 年, 中国科学院遗传与发育生物学研究所李家洋课题组在 IAA 的非依赖色氨酸途径的研究中取得了重要进展<sup>[35]</sup>。他们通过同位素标记的方法, 标记分支酸途径中的重要中间产物邻氨基苯甲酸 (ANT), 对 TSA 的突变体 *trp3-1*, 吲哚合酶 (INS) 的突变体 *ins-1* 以及野生型植株外源添加同位素标记的  $^{13}\text{C}_6$ -ANT, 并测定植株体内  $^{13}\text{C}_6$ -IAA 的最终含量。把单独施加  $^{13}\text{C}_6$ -ANT 和同时施加 Trp 与  $^{13}\text{C}_6$ -ANT 的植株进行比较, 结果表明在野生型和 *ins-1* 的植株中  $^{13}\text{C}_6$ -IAA 的含量下降均极显著; 而在 *trp3-1* 的植株中, 两种处理均只产生少量  $^{13}\text{C}_6$ -IAA, 但含量差异并不显著。该结果表明, 在 *ins-1* 植株中非依赖色氨酸途径受到了损坏, 而在 *trp3-1* 植株中依赖色氨酸途径受到了破坏。并且, 在对突变体 *sur2* (因依赖色氨酸途径生成 IAA 过多, 而导致下胚轴瘦长、叶柄粗大<sup>[36]</sup>) 的研究中发现, 双突变体 *trp3-1 sur2* 的表型变得与 *trp3-1* 一致, 而 *ins-1 sur2* 的表型却依然与 *sur2* 相同。以上结果表明, INS 在非依赖色氨酸途径生成 IAA 的过程中具有决定性作用。但是, 当 INS 将 IGP 转化为 Indole 后, Indole 再生成 IAA 的分子机理依然知之甚少, 有待进一步研究。

### 1.3 生长素的信号传递通路

在植物合成生长素后, 生长素信号是如何被感知、传递, 并最终调控植物生长发育进程呢? 在植物体内, 生长素的信号通路主要是由以下 3 种因子组成 (图 2): TIR1/AFB (Transport inhibitor resistant 1/Auxin signaling F-box) 是生长素受体, 能与生长素结合; AUX/IAA (Auxin/indole acetic acid) 是生长素信号途径的转录抑制子, 能够限制生长素响应基因的表达; ARF (Auxin response factor) 是响应生长素的转录因

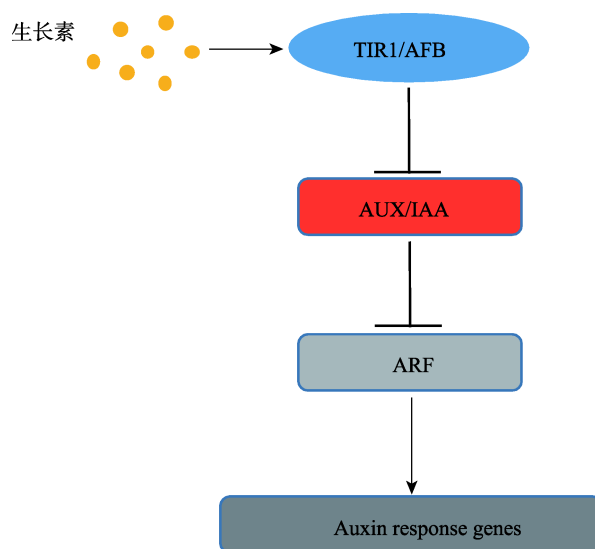


图2 植物体内生长素信号传导通路

Fig. 2 The auxin signaling transduction pathway in plant

生长素首先与受体 TIR1/AFB 结合, 与生长素结合后的 TIR1/AFB 通过 26S 蛋白酶体途径降解转录抑制子 AUX/IAA, 进而释放 ARF, 使转录因子 ARF 能促进下游生长素响应基因的表达。箭头表示促进作用, 型符号表示抑制作用。

子, 能直接调控下游响应基因的表达<sup>[37,38]</sup>。在 TIR1/AFB 调节生长素的信号途径中, 生长素首先与 TIR1/AFB 受体蛋白结合, 使 TIR1 能与 AUX/IAA 蛋白结合, 通过 26S 蛋白酶体途径使 AUX/IAA 蛋白降解, 从而解除其对转录因子 ARF 的抑制, 进而顺利开启下游的生长素响应基因的表达<sup>[39]</sup>, 实现生长素信号的传递和生物学效应。

## 2 生长素对休眠与萌发的影响

ABA 和 GA 是调控种子休眠与萌发的关键激素。但最近研究发现, 生长素对种子的休眠与萌发也有调控作用。

### 2.1 生长素对萌发的调控

早期研究表明, 在小麦 (*Triticum aestivum* L.) 成熟期施加 IAA 溶液能有效抑制穗发芽现象<sup>[40]</sup>, 在蒺藜状苜蓿 (*Medicago truncatula*) 和羊草 (*Leymus chinensis*) 种子的萌发实验中, IAA 对种子萌发的调控具体表现为: 低浓度促进萌发, 高浓度抑制萌发; 且 IAA 浓度的敏感性因植物不同而不同<sup>[41,42]</sup>。同样, 在高盐条件下, 对拟南芥种子外源施加 IAA 溶液也能调控



其萌发,且随着施加 IAA 溶液浓度的增加,对萌发的抑制效果也愈加明显<sup>[43,44]</sup>。转基因拟南芥 *iaaM-OX* 由于自身产生大量 IAA,其种子萌发同样受到了强烈的抑制<sup>[45]</sup>。这些证据表明,生长素在调控种子的萌发过程中扮演着重要角色,且主要表现为对萌发的抑制作用。但是,生长素在调控萌发的过程中,其更加深入、具体的分子机制以及其调控是否与 GA 相关联,还值得进一步深入研究。

## 2.2 生长素对休眠的调控及其关键因子

2013 年,中国科学院上海植物生理生态研究所何祖华研究组发现,生长素是继 ABA 之后的第二个正调控种子休眠的激素<sup>[17]</sup>。

研究发现,当生长素含量发生变化后,种子休眠水平也发生改变。其中,*YUC* 基因突变后,其突变体种子休眠水平显著降低<sup>[17]</sup>,这是在生长素代谢水平上对种子休眠的调控。

在生长素信号转导层面,当过表达 *MIR160*(35S:*MIR160*)转基因拟南芥种子的休眠水平与野生型相比显著降低<sup>[17,46]</sup>。*MIRNA160* 的靶标基因 *ARF10*、*ARF16* 和 *ARF17* 在过表达 *MIR160* 植株体内的表达量会显著降低,而 *ARF10*、*ARF16* 和 *ARF17* 是生长素信号传导途径中 3 种重要的转录因子<sup>[46~48]</sup>。这说明,当种子体内生长素信号传导强度发生变化时,其休眠水平会受到影响(表 1)。

为了找到生长素信号传导途径中调控休眠的关键因子,对该途径中的受体、转录因子和转录因子抑制子单独进行分析,并用相关突变体种子进行萌发试验。受体的三突变体 *tir1 afb2 afb3* 和四突变体

*tir1 afb1 afb2 afb3* 种子因完全无法接收生长素信号,表现出胚胎发育不良的强烈表型,进而丧失了萌发的能力<sup>[17,49]</sup>,因此使用双突变体进行分析。双突变体 *tir1 afb2* 和 *tir1 afb3* 种子可以完成萌发过程,且其休眠水平显著低于野生型<sup>[17]</sup>。*IAA7/AXR2* 和 *IAA17/AXR3* 是 *TIR1/AFB* 调节生长素信号途径中两个特征明显的转录抑制子,两者的突变体 *axr2-1* 和 *axr3-1* 是功能获得型突变体,其体内的生长素信号被削弱<sup>[50]</sup>,其休眠水平与 *tir1 afb2* 和 *tir1 afb3* 种子的程度相似,也是显著快于野生型种子<sup>[17]</sup>。

在 *MIR160* 的转基因植株中,*ARF10*、*ARF16* 和 *ARF17* 的表达量被下调,导致其种子休眠水平降低,因而萌发速率加快。那么是否说明,生长素信号传导途径中的 ARF 才是生长素调控休眠过程中最关键的因子呢?为验证这一假设,对 *ARF* 基因的相关突变体种子进行萌发速率的测定。结果表明,*arf10* *arf16* 休眠水平极显著低于野生型,而两者的过表达植株 *mARF10* 和 *mARF16* 的种子,其休眠水平极显著增强<sup>[17,46,48]</sup>。综上所述,在生长素调控种子休眠水平的过程中,转录因子 ARF 相比于受体 *TIR1/AFB* 和转录抑制子 *AUX/IAA*,其作用效果更加显著,是该调控过程中的关键因子,其中 *ARF10* 和 *ARF16* 是直接参与到调控过程的两个关键 ARF 基因。

## 2.3 生长素与 ABA 协同作用

以往的研究认为 ABA 在调控种子休眠的过程中起着决定性的作用。既然生长素也参与了该过程,那么二者之间是否存在相互作用呢?生长素具有抑制萌发的作用,这和 ABA 的作用相似。并且在种子

表 1 生长素代谢及信号途径中关键基因与种子休眠调控

Table 1 Auxin metabolism and signaling genes involved in seed dormancy regulation

相关基因	生物学功能	通路中所在位置	参考文献
<i>TIR1/AFBs</i>	生长素受体;其三突变体、四突变体表型非常强烈、不能正常发育;双突变体种子的休眠水平显著降低。	受体	[17,37]
<i>IAA7/AXR2</i> 和 <i>IAA17/AXR3</i>	生长素信号转导中的抑制子,其功能获得型突变体种子的休眠水平降低。	转录因子抑制子	[17,37]
<i>ARF10</i> 和 <i>ARF16</i>	响应生长素信号的转录因子,直接参与调控下游响应基因;其突变体种子休眠程度显著降低。	转录因子	[17,37]
<i>IAA30</i>	非典型生长素转录抑制子,在生长素的信号传导途径中与典型转录抑制子有着相类似作用;高盐环境诱导其转录,并进而抑制种子萌发。	转录因子抑制子	[43,44]
<i>YUCCAs</i>	生长素合成途径中的关键酶;其双突变体种子休眠水平显著降低。	生长素合成酶	[17,28]

萌发时, ABA 抑制下胚轴的伸长也是通过增强生长素信号来实现的<sup>[51]</sup>。这些证据表明, 生长素在整个调控种子萌发等发育过程中与 ABA 有着交互作用。

单独施加外源生长素时, 种子的萌发速率会下降; 同时施加外源生长素和 ABA, 其萌发速率更是显著下降, 激素的协同抑制效果变得极为显著。此外, *axr2-1* 与 *axr3-1* 突变体的种子对 ABA 的敏感性较野生型种子有所降低<sup>[17]</sup>。这说明在调控种子的休眠与萌发这个过程中, 生长素很可能不是单独产生作用, 而是和 ABA 协同作用, 且 ABA 可能才是调控休眠与萌发的最终决定因素。

按照生长素与 ABA 协同作用调控种子休眠的假设, 生长素影响 ABA 可能有两种方式: 一是促进 ABA 的合成, 增加 ABA 的产量; 二是增强植物对 ABA 的敏感性。然而, ABA 的合成缺陷突变体 *aba2-1* 在萌发时, IAA 对种子萌发的抑制作用依然存在<sup>[52]</sup>。并且, 在通过蒸腾速率来测定 ABA 对气孔的影响时, 发现 *iaaM-OX*、*tir1* *afb1* *afb2* *afb3* 和 *arf10* *arf16* 这 3 种突变体中的 ABA 含量并无变化<sup>[17]</sup>。以上结果表明, 在 ABA 合成出现缺陷时, 生长素依然能产生作用, 且生长素含量的变化并未引起 ABA 含量的变化。这表明生长素不能通过促进 ABA 的合成来调控种子的休眠与萌发, 而是通过增强种子对 ABA 的敏感性, 也就是正向调控 ABA 信号, 进而调控种子的休眠与萌发。

ABI3、ABI4 和 ABI5 是 ABA 信号传导途径中的 3 个关键因子, 但是只有 ABI3 能调控种子的休眠与萌发而不参与气孔运动的调节<sup>[53]</sup>。因此, ABI3 很可能在生长素和 ABA 的协同作用中起着关键作用。同时施加外源 IAA 和 ABA, *abi3-1* 植株的种子能够正常萌发, 而本身对 ABA 超敏感的 *iaaM-OX* 突变体, 在构建成双突变体 *iaaM-OX/abi3* 后, 其种子的休眠程度有所减弱<sup>[17]</sup>。更直接的证据表明, 野生型种子在吸胀之后其 ABI3 mRNA 的含量会保持一个较高的量, 在开始萌发后其含量显著降低<sup>[54]</sup>。但是突变体 *iaaM-OX* 和 *mARF10* 的种子萌发时, ABI3 mRNA 的含量在萌发后却依然可以在很长一段时间维持较高水平。与之相反的是, 在突变体 *arf10* *arf16* 的种子萌发时, ABI3 mRNA 含量却提前开始降低。以上结果均表明, ABI3 在生长素与 ABA 协同作用

抑制种子萌发的过程中起着关键作用。其机理可能是 ARF10、ARF16 能调控和保持 ABI3 的表达, 从而维持 ABA 信号的强度, 进而促进种子休眠。因此, 生长素通过调控和保持 ABI3 的含量来实现与 ABA 的协同作用, 进而调控种子休眠。

从生长素和 ABA 的信号通路可以看出(图 3), 在生长素与 ABA 协同抑制种子萌发的过程中, ARF 是关键调控因子。在生长素的信号传导通路中 ARF 能够调节下游的生长素响应基因, 并且能对 ABA 信号通路中的 ABI3 进行调控, 进而影响 ABA 的信号传导, 最终调控种子的休眠与萌发。

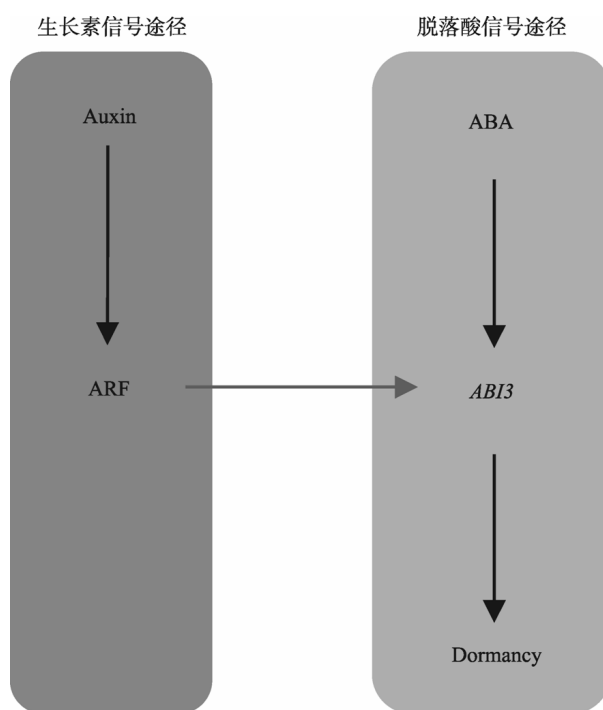


图3 生长素与脱落酸协同作用调控种子休眠

Fig. 3 Auxin and ABA regulate seed dormancy with synergistic effect

左边深灰背景表示生长素信号通路, 右边浅灰背景表示 ABA 信号通路。在 ABA 信号通路中, ABA 诱导 ABI3 基因的表达进而增强种子休眠水平。而在生长素信号通路中, 生长素会诱导 ARF 基因的表达, ARF 再通过诱导 ABI3 基因转录, 从而使生长素具有增强种子休眠水平的能力。

### 3 结语与展望

植物激素作用于植物生长发育的各个过程。正是有了植物激素的调控, 植物才能适应不同的环境得以更好的生存。不同种类植物激素虽然调控的

生理活动不同,但是其内部信号通路却能够相互影响,甚至产生互作。探究不同植物激素之间的关联,对于研究整个植物激素的信号调控网,以及更好的研究植物生长发育进程具有非常重要的意义。生长素能与 ABA 协同作用进而正向调控种子休眠是一项重大发现。生长素与 ABA 互作的分子机制也已阐明,但种子的休眠与激素的互作都是复杂深奥的问题,仍有许多关键点值得进一步研究。

首先,在种子休眠与萌发的调控过程中,ABA 与 GA 是关键性激素,现在发现生长素能与 ABA 的协同作用来调控休眠,那么生长素与 GA 的合成与信号转导是否也相关呢?GA 是调控萌发的关键激素,已有研究表明,生长素在种子萌发的过程中同样具有调控作用,但是其调控的分子机制以及调控过程与 GA 相关,还有待进一步研究。

其次,ABA 在种子的发育过程中,特别是成熟时期,也发挥着重要的促进作用。那么在这个过程中,生长素是否也参与其中呢?如果生长素能够参与调控种子成熟,那么是否又和 ABA 相互作用进而产生作用呢?

最后,种子内部的激素变化通常是由外部环境因素的变化引起的。在种子休眠与萌发的这个过程中,环境因素,如温度和光照等,通过影响 ABA 和 GA 的合成与信号通路来产生作用。那么,在生长素调控休眠的这个过程中,环境因素是否同样作用于生长素呢?环境因素在整个激素信号调控网中又是扮演怎样一个角色呢?

生长素对种子的休眠具有调控作用,深入研究进而发现其与 ABA 的协同作用。在对地钱的芽休眠的研究中,发现生长素对芽的休眠也有促进作用<sup>[55]</sup>。在调控休眠的这个过程中,生长素与 ABA 是协同作用,然而在干旱条件下,植物减少侧根的生长以抵抗干旱,此时的 ABA 与生长素又是互相拮抗的<sup>[56]</sup>。这说明,生长素与 ABA 的关系并不总是固定的,在不同生理过程中二者的关系也随之改变。ABA 对植物生长发育的调控还体现在其他多个方面,那么在 ABA 调控的其他生理活动中,生长素是否依然和 ABA 关联呢?在证明生长素参与 ABA 调控种子休眠休眠的过程后,其是否同样参与到了其他激素调控的不同生理过程中呢?

## 参考文献(References):

- [1] Bewley JD. Seed germination and dormancy. *Plant Cell*, 1997, 9(7): 1055–1066. [DOI]
- [2] Baskin JM, Baskin CC. A classification system for seed dormancy. *Seed Sci Res*, 2004, 14(1): 1–16. [DOI]
- [3] Woolhouse HW. Physiology and biochemistry of seeds in relation to germination. Vol. 1: development, germination and growth. by Bewley JD, Black M. *J Ecol*, 1980, 68(1): 315. [DOI]
- [4] Simsek S, Ohm JB, Lu HY, Rugg M, Berzonsky W, Alamri MS, Mergoum M. Effect of pre-harvest sprouting on physicochemical changes of proteins in wheat. *J Sci Food Agr*, 2014, 94(2): 205–212. [DOI]
- [5] Shu K, Meng YJ, Shuai HW, Liu WG, Du JB, Liu J, Yang WY. Dormancy and germination: how does the crop seed decide? *Plant Biol*, 2015, 17(6): 1104–1112. [DOI]
- [6] Weyers JDB, Paterson NW. Plant hormones and the control of physiological processes. *New Phytol*, 2001, 152(3): 375–407. [DOI]
- [7] Shu K, Liu XD, Xie Q, He ZH. Two faces of one seed: hormonal regulation of dormancy and germination. *Mol Plant*, 2016, 9(1): 34–45. [DOI]
- [8] Ali-Rachedi S, Bouinot D, Wagner MH, Bonnet M, Sotta B, Grappin P, Jullien M. 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*. *Planta*, 2004, 219(3): 479–488. [DOI]
- [9] Karssen CM, Brinkhorst-van der Swan DLC, Breekland AE, Koornneef M. Induction of dormancy during seed development by endogenous abscisic acid: studies on abscisic acid deficient genotypes of *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. *Planta*, 1983, 157(2): 158–165. [DOI]
- [10] Seo M, Hanada A, Kuwahara A, Endo A, Okamoto M, Yamauchi Y, North H, Marion-Poll A, Sun TP, Koshida T, Kamiya Y, Yamaguchi S, Nambara E. Regulation of hormone metabolism in *Arabidopsis* seeds: phytochrome regulation of abscisic acid metabolism and abscisic acid regulation of gibberellin metabolism. *Plant J*, 2006, 48(3): 354–366. [DOI]
- [11] Frey A, Effroy D, Lefebvre V, Seo M, Perreau F, Berger A, Sechet J, To A, North HM, Marion-Poll A. Epoxycarotenoid cleavage by NCED5 fine-tunes ABA accumulation and affects seed dormancy and drought tolerance with other NCED family members. *Plant J*, 2012, 70(3): 501–512. [DOI]
- [12] Frey A, Audran C, Marin E, Sotta B, Marion-Poll A.

- Engineering seed dormancy by the modification of zeaxanthin epoxidase gene expression. *Plant Mol Biol*, 1999, 39(6): 1267–1274. [DOI]
- [13] Martínez-Andújar C, Ordiz MI, Huang ZL, Nonogaki M, Beachy RN, Nonogaki H. Induction of 9-cis-epoxycarotenoid dioxygenase in *Arabidopsis thaliana* seeds enhances seed dormancy. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2011, 108(41): 17225–17229. [DOI]
- [14] Shu K, Zhang HW, Wang SF, Chen ML, Wu YR, Tang SY, Liu CY, Feng YQ, Cao XF, Xie Q. ABI4 regulates primary seed dormancy by regulating the biogenesis of abscisic acid and gibberellins in *Arabidopsis*. *PLoS Genet*, 2013, 9(6): e1003577. [DOI]
- [15] Koornneef M, van der Veen JH. Induction and analysis of gibberellin sensitive mutants in *Arabidopsis thaliana* (L.) heyneh. *Theor Appl Genet*, 1980, 58(6): 257–263. [DOI]
- [16] Finkelstein R, Reeves W, Ariizumi T, Steber C. Molecular aspects of seed dormancy. *Annu Rev Plant Biol*, 2008, 59(1): 387–415. [DOI]
- [17] Liu XD, Zhang H, Zhao Y, Feng ZY, Li Q, Yang HQ, Luan S, Li JM, He ZH. 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(38): 15485–15490. [DOI]
- [18] Bonner J, Bandurski RS. Studies of the physiology, pharmacology, and biochemistry of the auxins. *Annu Rev Plant Biol*, 1952, 3: 59–86. [DOI]
- [19] Simon S, Petrášek J. Why plants need more than one type of auxin. *Plant Sci*, 2011, 180(3): 454–460. [DOI]
- [20] Reinhardt D. Vascular patterning: more than just auxin? *Curr Biol*, 2003, 13(12): R485–R487. [DOI]
- [21] Bohn-Courseau I. Auxin: a major regulator of organogenesis. *CR Biol*, 2010, 333(4): 290–296. [DOI]
- [22] Kepinski S, Leyser O. Plant development: auxin in loops. *Curr Biol*, 2005, 15(6): R208–R210. [DOI]
- [23] van Doorn WG, Dole I, Çelikel FG, Harkema H. Opening of *Iris* flowers is regulated by endogenous auxins. *J Plant Physiol*, 2013, 170(2): 161–164. [DOI]
- [24] Woodward AW, Bartel B. Auxin: regulation, action, and interaction. *Ann Bot*, 2005, 95(5): 707–735. [DOI]
- [25] Wang JL, Liu DC, Guo XL, Zhang AM. Research advances in auxin biosynthesis. *Chin Bull Bot*, 2012, 47(3): 292–301.  
王家利, 刘冬成, 郭小丽, 张爱民. 生长素合成途径的研究进展. *植物学报*, 2012, 47(3): 292–301. [DOI]
- [26] Koga J. Structure and function of indolepyruvate decarboxylase, a key enzyme in indole-3-acetic acid biosynthesis. *Biochim Biophys Acta*, 1995, 1249(1): 1–13. [DOI]
- [27] Patten CL, Glick BR. Bacterial biosynthesis of indole-3-acetic acid. *Can J Microbiol*, 1996, 42(3): 207–220. [DOI]
- [28] Zhao YD, Christensen SK, Fankhauser C, Cashman JR, Cohen JD, Weigel D, Chory J. A role for flavin monooxygenase-like enzymes in auxin biosynthesis. *Science*, 2001, 291(5502): 306–309. [DOI]
- [29] Zhao YD, Hull AK, Gupta NR, Goss KA, Alonso J, Ecker JR, Normanly J, Chory J, Celenza JL. Trp-dependent auxin biosynthesis in *Arabidopsis*: involvement of cytochrome P450s CYP79B2 and CYP79B3. *Gene Dev*, 2002, 16(23): 3100–3112. [DOI]
- [30] Zhao YD. Auxin biosynthesis and its role in plant development. *Annu Rev Plant Biol*, 2010, 61(1): 49–64. [DOI]
- [31] Cohen JD, Slovin JP, Hendrickson AM. Two genetically discrete pathways convert tryptophan to auxin: more redundancy in auxin biosynthesis. *Trends Plant Sci*, 2003, 8(5): 197–199. [DOI]
- [32] Tao Y, Ferrer JL, Ljung K, Pojer F, Hong FX, Long JA, Li L, Moreno JE, Bowman ME, Ivans LJ, Cheng YF, Lim J, Zhao YD, Ballaré CL, Sandberg G, Noel JP, Chory J. Rapid synthesis of auxin via a new tryptophan-dependent pathway is required for shade avoidance in plants. *Cell*, 2008, 133(1): 164–176. [DOI]
- [33] Ouyang J, Shao X, Li JY. Indole-3-glycerol phosphate, a branchpoint of indole-3-acetic acid biosynthesis from the tryptophan biosynthetic pathway in *Arabidopsis thaliana*. *Plant J*, 2000, 24(3): 327–334. [DOI]
- [34] Ilić N, Cohen JD. Synthesis of [<sup>13</sup>C]-isotopomers of indole and tryptophan for use in the analysis of indole-3-acetic acid biosynthesis. *J Labelled Compd Rad*, 2004, 47(10): 635–646. [DOI]
- [35] Wang B, Chu JF, Yu TY, Xu Q, Sun XH, Yuan J, Xiong GS, Wang GD, Wang YH, Li JY. Tryptophan-independent auxin biosynthesis contributes to early embryogenesis in *Arabidopsis*. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2015, 112(15): 4821–4826. [DOI]
- [36] Barlier I, Kowalczyk M, Marchant A, Ljung K, Bhalerao R, Bennett M, Sandberg G, Bellini C. The *SUR2* gene of *Arabidopsis thaliana* encodes the cytochrome P450 CYP83B1, a modulator of auxin homeostasis. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2000, 97(26): 14819–14824. [DOI]
- [37] Chapman EJ, Estelle M. Mechanism of auxin-regulated gene expression in plants. *Annu Rev Genet*, 2009, 43(1): 265–285. [DOI]
- [38] Liu ZH, Yu YC, Xiang FN. Auxin response factors and plant growth and development. *Hereditas (Beijing)*, 2011, 33(12): 1335–1346.



- 刘振华, 丁延冲, 向凤宁. 生长素响应因子与植物的生长发育. 遗传, 2011, 33(12): 1335–1346. [DOI]
- [39] Dharmasiri N, Dharmasiri S, Estelle M. The F-box protein TIR1 is an auxin receptor. *Nature*, 2005, 435(7041): 441–445. [DOI]
- [40] Ramaih S, Guedira M, Paulsen GM. Relationship of indoleacetic acid and tryptophan to dormancy and preharvest sprouting of wheat. *Funct Plant Biol*, 2003, 30(9): 939–945. [DOI]
- [41] Liu JL. Effects of 7 plant growth regulators on seed germination of *Medicago truncatula*. *Agric Res Arid Areas*, 2010, 28(2): 113–117.
- 刘建利. 7 种激素对蒺藜状苜蓿种子发芽的影响. 干旱地区农业研究, 2010, 28(2): 113–117. [DOI]
- [42] Ma HY, Liang ZW, Huang LH, Yan C, Kong XJ. Effects of four kinds of exogenous hormones on the germination and seedling growth of *Leymus chinensis*. *Agric Res Arid Areas*, 2008, 26(2): 69–73.
- 马红媛, 梁正伟, 黄立华, 闫超, 孔祥军. 4 种外源激素处理对羊草种子萌发和幼苗生长的影响. 干旱地区农业研究, 2008, 26(2): 69–73. [DOI]
- [43] Park J, Kim YS, Kim SG, Jung JH, Woo JC, Park CM. Integration of auxin and salt signals by the NAC transcription factor NTM2 during seed germination in *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, 2011, 156(2): 537–549. [DOI]
- [44] Remington DL, Vision TJ, Guilfoyle TJ, Reed JW. Contrasting modes of diversification in the *Aux/IAA* and *ARF* gene families. *Plant Physiol*, 2004, 135(3): 1738–1752. [DOI]
- [45] Cheng YF, Dai XH, Zhao YD. Auxin biosynthesis by the YUCCA flavin monooxygenases controls the formation of floral organs and vascular tissues in *Arabidopsis*. *Gene Dev*, 2006, 20(13): 1790–1799. [DOI]
- [46] Wang JW, Wang LJ, Mao YB, Cai WJ, Xue HW, Chen XY. Control of root cap formation by microRNA-targeted auxin response factors in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 2005, 17(8): 2204–2216. [DOI]
- [47] Mallory AC, Bartel DP, Bartel B. MicroRNA-directed regulation of *Arabidopsis AUXIN RESPONSE FACTOR17* is essential for proper development and modulates expression of early auxin response genes. *Plant Cell*, 2005, 17(5): 1360–1375. [DOI]
- [48] Liu PP, Montgomery TA, Fahlgren N, Kasschau KD, Nonogaki H, Carrington JC. Repression of *AUXIN RESPONSE FACTOR10* by microRNA160 is critical for seed germination and post-germination stages. *Plant J*, 2007, 52(1): 133–146. [DOI]
- [49] Cheng YF, Dai XH, Zhao YD. Auxin synthesized by the YUCCA flavin monooxygenases is essential for embryogenesis and leaf formation in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 2007, 19(8): 2430–2439. [DOI]
- [50] Nagpal P, Walker LM, Young JC, Sonawala A, Timpte C, Estelle M, Reed JW. *AXR2* encodes a member of the Aux/IAA protein family. *Plant Physiol*, 2000, 123(2): 563–574. [DOI]
- [51] Belin C, Megies C, Hauserová E, Lopez-Molina L. Absciscic acid represses growth of the *Arabidopsis* embryonic axis after germination by enhancing auxin signaling. *Plant Cell*, 2009, 21(8): 2253–2268. [DOI]
- [52] González-Guzmán M, Apostolova N, Bellés JM, Barrero JM, Piqueras P, Ponce MR, Micol JL, Serrano R, Rodríguez PL. The short-chain alcohol dehydrogenase ABA2 catalyzes the conversion of xanthoxin to abscisic aldehyde. *Plant Cell*, 2002, 14(8): 1833–1846. [DOI]
- [53] Brocard-Gifford IM, Lynch TJ, Finkelstein RR. Regulatory networks in seeds integrating developmental, abscisic acid, sugar, and light signaling. *Plant Physiol*, 2003, 131(1): 78–92. [DOI]
- [54] Lopez-Molina L, Mongrand S, McLachlin DT, Chait BT, Chua NH. ABI5 acts downstream of ABI3 to execute an ABA-dependent growth arrest during germination. *Plant J*, 2002, 32(3): 317–328. [DOI]
- [55] Eklund DM, Ishizaki K, Flores-Sandoval E, Kikuchi S, Takebayashi Y, Tsukamoto S, Hirakawa Y, Nonomura M, Kato H, Kouno M, Bhalerao RP, Lagercrantz U, Kasahara H, Kohchi T, Bowman JL. Auxin produced by the indole-3-pyruvic acid pathway regulates development and gemmae dormancy in the liverwort *Marchantia polymorpha*. *Plant Cell*, 2015, 27(6): 1650–1669. [DOI]
- [56] Seo PJ, Xiang FN, Qiao M, Park JY, Lee YN, Kim SG, Lee YH, Park WJ, Park CM. The MYB96 transcription factor mediates abscisic acid signaling during drought stress response in *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, 2009, 151(1): 275–289. [DOI]

(责任编辑: 李传友)