

综 述 Reviews

光敏色素感知光温信号调控种子休眠与萌发研究进展

李振华*, 徐如宏, 任明见, 李鲁华

贵州大学农学院, 国家小麦改良中心贵州分中心, 贵阳550025

摘要: 光和温度是影响种子休眠与萌发的两个重要的环境因子。光敏色素(PHY)是光和温度的受体, 本文将围绕PHY展开, 对种子休眠与萌发的光温敏感性和光温信号通路进行综述。作为光受体, PHYA和PHYB是调控种子萌发的两个关键PHY蛋白, 它们通过调节光敏色素互作蛋白(PIF1)的降解, 来解除受PIF1抑制的植物激素脱落酸(ABA)和赤霉素(GA)代谢和信号基因的表达, 从而控制ABA和GA的水平和信号来调控种子萌发。作为温度受体, PHYB是调控种子萌发的关键PHY蛋白。温度信号调控活性PHYB到非活性PHYB的转变速率, 每日温度循环促进PHYB调节的种子萌发。在发现PHY为光温二受体后, 其整合光温信号调控种子休眠与萌发将成为今后的一个研究热点。

关键词: 光敏色素; 种子休眠; 种子萌发; 光温敏感性; 光温信号

种子休眠是指具有生活力的种子在适宜的环境下, 即使光、温、水和气等条件均适宜, 却不能萌发的现象(Finch-Savage和Leubner-Metzger 2006)。种子萌发始于种子吸胀, 止于胚根突破胚乳和种皮等露白(Finch-Savage和Leubner-Metzger 2006)。光和温度是影响种子休眠与萌发的两个重要环境因子。不同物种间温度敏感性(thermosensitivity)具有相似的规律, 适温萌发, 低温或者高温不宜萌发。但是, 光敏感性(photosensitivity)存在较大差异, 大致可划分为3个类群: (1)喜光性种子, 种子萌发喜光, 在非光条件下种子不能萌发或萌发率显著降低, 呈现休眠现象; (2)忌光性种子, 种子萌发厌光, 光的存在诱导种子产生次生休眠(secondary dormancy); (3)光中性种子, 光照与否种子均可萌发(赵笃乐1995)。

自Borthwick等(1952)通过远红光和红光可逆调控莴苣(*Lactuca sativa*)种子萌发实验发现光敏色素(phytochrome, PHY)以来, 经过半个多世纪的研究, 在模式植物拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)中PHY感知光调控种子休眠与萌发的信号通路取得了显著进展, PHYs作为上游分子, 感知光信号后通过光敏色素互作因子(phytochrome-interacting factors, PIFs)调控脱落酸(abscisic acid, ABA)和赤霉素(gibberellin, GA)代谢与信号基因的表达, 进而控制ABA和GA的含量与种子对ABA和GA的敏感性, 调

控种子休眠与萌发(Vanstraelen和Benková 2012)。近十年来, PHY调控种子休眠与萌发取得以下几个方面的进展: PHYs调控种子休眠与萌发时不同成员感知温度信号分工不同(Donohue等2007, 2008; Heschel等2007); PHYB和PHYA在调控种子萌发时存在时空特异性(Lee等2012; de Wit等2016); PHYB既是光受体, 还是温度受体(Jung等2016; Legris等2016)。在前人研究的基础上, 本文将重点对种子休眠与萌发的光温敏感性和光温信号通路进行综述, 并对今后的研究热点进行展望。

1 种子休眠与萌发的光温敏感性

植物不同科属的种子萌发温度敏感性具有相似规律, 但光敏感性差异很大。有些科属的种子普遍对光敏感, 如桑寄生科、苦苣苔科、禾本科牧草的种子萌发需光, 而田基麻科、百合科、葱属和黑种草属的种子萌发忌光(赵笃乐1995)。有些科属的种子普遍对光不敏感, 如禾本科、十字花科、豆科植物等的种子, 光照与否, 种子均可以

收稿 2018-12-05 修定 2019-04-18

资助 国家自然科学基金(31860420和31660390)、国家重点研发计划“七大农作物育种”重点专项(2017YFD0100900)、贵州省科技计划项目(黔科合平台人才[2018]5781号)、贵州省自然科学基金(黔科合基础[2019]1069)和贵州大学引进人才科研项目[贵大人基合字(2018)37号]。

* 通讯作者(lixing_19841014@126.com)。

萌发。经长期自然选择和人工驯化,主要栽培作物的种子已普遍丧失光敏感性,但在一些珍贵的野生资源中该性状依然有所保留。而模式植物拟南芥、烟草(*Nicotiana tabacum*)和莴苣的种子对光普遍敏感,这为研究种子休眠与萌发的光敏感性奠定了基础。

1.1 光敏感性

烟草是研究种子萌发光敏感性的模式作物,它的种质资源类型非常丰富。孙雨珍和陈辉(1990)研究表明不同类型烟草的种子光敏感性存在较大差异,野生烟和香料烟种子对光极敏感,在有光照和完全黑暗条件下发芽率差异分别高达94%和78%;白肋烟和雪茄烟种子对光较敏感,其差异为34%和20%;烤烟、晒烟和黄花烟种子对光不敏感,其差异仅分别为10%、9%和2%。宋碧清等(2017)研究也表明多数烤烟品种的种子萌发对光不敏感。而我们研究发现多数烤烟栽培种的种子萌发对光比较敏感(李振华2013),新采收种子暗发芽率普遍小于50%,这可能是因为种子的光敏感性是一个复杂的性状,具有遗传性,但受环境影响大。为了避免环境干扰,前期我们收集了国内外400多份烤烟种质,在同一个生态背景下栽培,相同条件下收获和干燥,结果发现种子光敏感性性状的变幅在27.67%~99%,表现为连续性变异,由此推断种子光敏感性是一个数量性状。

烟草种子光敏感性由种质的基因型决定,但受环境影响较大,包括种子的发育环境和储藏环境等(李振华2013)。Leubner-Metzger和Meins(2000)研究表明在室温下储藏6个月后,种子完成后熟,光敏感性就基本丧失,但后熟时间与种子含水量和储藏温度有关,7%~10%的含水量有利于种子后熟,而含水量大于14%或者小于5%均不利于种子后熟(Leubner-Metzger和Meins 2000)。适温(25°C)比相对低温条件(18°C)利于种子后熟(宋碧清等2017);而在10°C低温下,有些种子储藏2年后仍然未完成成熟(李振华2013)。

1.2 光温敏感性

光和温度是调控种子休眠与萌发的两个重要环境因子,它们之间存在相互作用。对于光敏感性种子,光是调控种子萌发的主要因子,而温度是辅

因子,光和温度既存在协同作用也存在拮抗作用。如烟草种子萌发的适宜温度为25~30°C,最低温度为8°C,最高温度为40°C。在20°C下光能加速烟草种子萌发,在黑暗条件下30°C的温度明显抑制烟草种子萌发(招启柏等2001)。10~20°C黑暗环境可以正常萌发的莴苣种子,在25~30°C诱导了莴苣种子萌发对光的需求(Borthwick等1952)。对于光中性种子,由于该类种子萌发对光不敏感,其在光温敏感性方面的报道甚少。

2 PHY感知光温信号调控种子休眠与萌发的分子机理

2.1 PHY是光温二受体

早在1952年, Borthwick等(1952)就发现适温黑暗条件下可以正常萌发的莴苣种子,高温诱导了莴苣种子萌发对光的需求。因此,从萌发这一现象就可以推测光和温度在调控种子休眠和萌发时存在交互作用,且可能与PHY有关。2016年,在拟南芥中研究发现黑暗中温度调控PHYB与下游靶基因启动子区的直接结合(Jung等2016),在黑暗条件下温度还调控PHYB蛋白在非活性形式Pr和活性形式Pfr之间的转换(Legris等2016),说明PHY除具有光受体功能外,还是温度的受体(Jung等2016; Legris等2016)。

作为光受体,PHY感知光信号变化,其发色团构象发生改变,引起PHY蛋白活性的变化,从而调控种子休眠与萌发。对模式作物拟南芥,光介导调控的种子萌发中PHYB和PHYA起关键作用(Shinomura 1996),另外PHYC、PHYD和PHYE也具有重要作用(Dechaine等2009),它们的功能冗余且存在差异。PHY调控种子萌发受光的波长和辐射照度等影响,在极低辐照度($0.1 \sim 1 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)、300~780 nm波长光照下PHYA促进种子萌发。在极低辐照度持续的远红光条件下,PHYA促进种子萌发依赖于PHYE的参与。在低辐照度($1 \sim 1000 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)红光条件下,PHYB和PHYA协同调控种子萌发。在高辐照度远红光($>1000 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)条件下,PHYE可促进种子萌发(图1-B和C)。

作为温度受体,PHY不同成员感知温度信号的分工也不同。PHYA参与调控相对温暖环境下

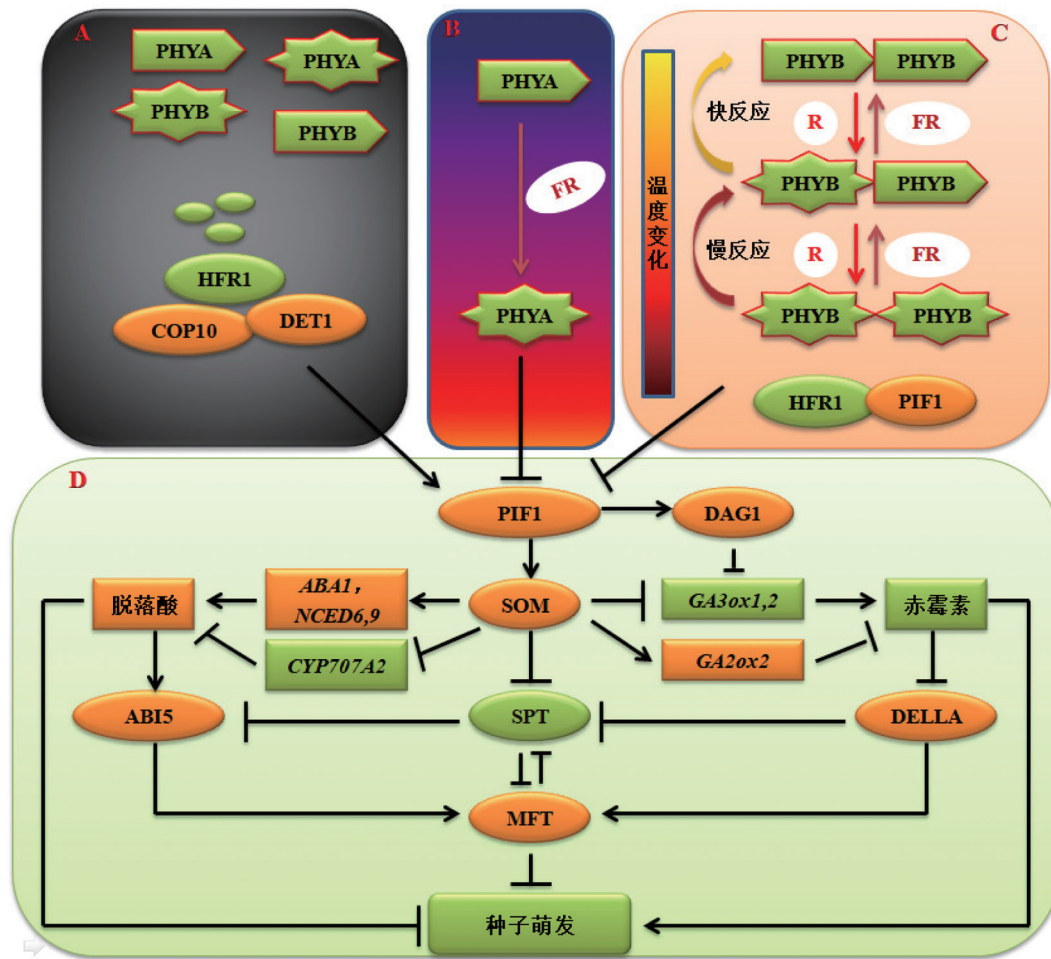


图1 光敏色素(PHY)感知光温信号调控种子休眠与萌发的信号网络

Fig.1 A signal network of the phytochrome regulating seed dormancy and germination by sensing light and temperature signals

A~D模块共同组成该信号网络图, A、B和C模块分别表示黑暗、远红光和白光下PHY的(非)活性状态及其相互转变。➡和➡分别表示活性和非活性的PHY, R和FR分别表示红光和远红光, →和—分别表示正和负调控, 图形的绿色和橙色分别表示该分子促进和抑制种子萌发。ABA1: ABSCISIC ACID 1; ABI5: ABSCISIC ACID-INSENSITIVE 5; COP10: CONSTITUTIVE PHOTOMORPHOGENIC 10; DAG1: DOF AFFECTING GERMINATION 1; DET1: DE-ETIOLATED 1; GA2ox2: GIBBERELLIN 2-OXIDASE 2; GA3ox1,2: GIBBERELLIN 3-OXIDASE 1, 2; HFR1: LONG HYPOCOTYL IN FAR-RED 1; MFT: MOTHER-OF-FT-AND-TFL 1; NCED6,9: 9-CIS-EPOXYCAROTENOID DIOXYGENASE 6, 9; PIFs: phytochrome-interacting factors, 光敏色素互作因子; SOM: SOMNUS; SPT: SPATULA。

的种子萌发, PHYE参与调控相对寒冷环境下的种子萌发, 而PHYB参与调控种子萌发的温度范围比较宽泛(Heschel等2007)。PHY的功能与种子吸胀温度有密切关系, PHYB对未经历低温吸胀的种子萌发非常重要, PHYD是高温吸胀种子完成萌发所必须的。PHYE在种子经历由高温转变为低温的过程中具有重要作用(Heschel等2008)。

作为光温二受体, PHY的活性水平不仅受光而且受温度的调节(图1-C)。红光将钝化形式的Pr转

变为活性形式的Pfr, 而远红光将Pfr迅速逆转钝化的Pr (Li等2011)。近来, Halliday和Davis (2016)提出了PHY感知光温信号的工作模型, Pfr-Pfr具有活性, 而Pfr-Pr和Pr-Pr均不具备活性; 红光和远红光可迅速逆转PHY活性的转变; 而温度调控Pfr-Pfr到Pfr-Pr转变比较缓慢, 调控Pfr-Pr到Pr-Pr的转变比较迅速。

2.2 种子休眠与萌发的光信号通路

在拟南芥中, PHY感受光调控种子萌发的信

号通路取得了显著进展(图1-C和D)。光是影响种子萌发的重要环境因子。GA和ABA是调控种子萌发的两个主要植物激素。作为光受体, PHYB感知光信号后与转录因子PIF1互作进而促使PIF1降解, 从而解除受PIF1抑制的GA合成代谢和信号基因, 结果导致GA水平增加; 在高水平GA条件下, GA抑制ABA合成代谢基因的表达, 促进ABA分解代谢基因的表达, ABA水平降低, GA/ABA比值提高, 促进种子萌发(De等2016)。

黑暗条件下, PHYB以不具备生物活性的形式Pr存在于细胞质中, 其下游靶标蛋白PIF1在细胞核中积累, 通过调控GA信号转导和代谢抑制种子萌发。在GA信号转导层面, PIF1直接诱导两个*DELLA*基因*RGA* (*GAI-3*)和*GAI* (*GIBBERELLIC ACID-INSENSITIVE*)的表达, 负调控GA信号(Oh等2007), 抑制种子萌发。在GA代谢层面, PIF1又以两种方式调控种子中活性GA的水平: (1) PIF1通过激活DAG1 (DOF AFFECTING GERMINATION 1)来抑制GA合成基因*GA3ox1* (*GIBBERELLIN 3-OXIDASE 1*)的转录从而降低GA的水平(Gabriele等2010); (2) PIF1激活其直接靶标SOM (SOMNUS)的转录, SOM反过来抑制GA合成基因*GA3ox1*和*GA3ox2*的表达, 促进GA失活基因*GA2ox2*的表达, 降低活性GA的水平(Kim等2008)。在低水平GA条件下, ABA水平增加, 进一步抑制了种子萌发。调控方式为: (1) DELLA蛋白GAI、RGA和RGL2 (RGA-LIKE 2)促进ABA合成(Piskurewicz等2009); (2) SOM激活ABA合成基因*ABA1*、*NCED6* (*9-CIS-EPOXYCAROTENOID DIOXYGENASE 6*)和*NCED9*的表达, 抑制ABA分解代谢基因*CYP707A2*的表达(Kim等2008); (3) PIF1直接诱导ABA响应转录因子ABI3 (ABSCISIC ACID-INSENSITIVE 3)和ABI5转录的表达水平(Oh等2009), ABI3反过来激发SOM的启动子表达(Park等2011), SOM进一步激活ABA合成代谢, 抑制GA合成代谢和ABA分解代谢, ABA水平增加。

在光条件下, PHYB以具备生物活性的Pfr存在, 在细胞核中PHYB与PIF1互作导致PIF1磷酸化后被CUL4^{COP1-SPA} E3泛素连接酶降解(Zhu等2015), PIF1降解后受其抑制的代谢被解除: (1)解除了

DAG1和SOM对GA合成代谢的抑制; (2)解除了对ABA合成代谢的激活。结果导致种子中GA水平升高而ABA水平下降, 使得种子萌发。另外, PIF1与转录调控因子HFR1 (LONG HYPOCOTYL IN FAR-RED 1)形成异源二聚体后, 使得PIF1不能与靶基因结合, 促进种子萌发(Shi等2013)。

在PHYs-PIF1和HFR1-PIF1调控途径的基础上, 近来研究发现了PIF1和HFR1上游的关键调控蛋白DET1 (DE-ETIOLATED 1), 黑暗条件下DET1与COP10 (CONSTITUTIVE PHOTOMORPHOGENIC 10)结合通过E3泛素连接酶CDD-CUL4降解HFR1, 并且稳定PIF1抑制种子萌发; 在光下, DET1失活, HFR1与PIF1结合形成二聚体, 解除受PIF1抑制的激素信号和代谢基因的表达, 提高GA/ABA比值, 从而促进种子萌发(Shi等2015)。与PIF1同属于bHLH转录因子, 不同的是SPT (SPATULA)是种子萌发的正调控因子, SPT通过抑制休眠正调控因子MFT (*MOTHER-OF-FT-AND-TFL 1*)的表达来抑制种子萌发(Vaistij等2018)。

在谷物种子中, GA和ABA调控种子萌发源于共同作用于下游靶标基因 α -amylase。GAs通过DELLA依赖的一种方式诱导转录因子GAMyb的表达, GAMyb结合到GA应答基因 α -amylase的启动子元件上激活其表达; 相反, ABA下调 α -amylase的表达是通过诱导Ser/Thr激酶PKABA1, PKABA1抑制GAMyb的转录(Gómez-Cadenas等2001)。近来研究发现两类Myb型转录因子RVE1 (REVEILLE 1)和RVE2可以促进种子休眠, 同时抑制红光/远红光介导的萌发, 且RVE1位于PHYB的下游, 它可以结合到*GA3ox2*的启动子元件上抑制其表达, 降低活性GA的含量而促进种子休眠和抑制萌发(Jiang等2016)。

2.3 种子休眠与萌发的光温整合信号通路

在发现PHY是光温二受体后, 受其整合的光温信号通路将成为今后的一个研究热点(Halliday和Davis 2016)。近来研究发现PHYB整合光温信号促进种子萌发, 在变温(昼夜温差)和黑暗条件下吸胀的种子中, DOG1 (DELAY OF GERMINATION 1)的水平降低, 在变温红光条件下PHYB调节ABA和GA代谢及信号基因(*GA3ox1*、*NCED9*、

*CYP707A2*等)和细胞壁松弛基因(*Expansion10*)的表达,从而促进GA/ABA比值提高和细胞壁松弛,进而促进种子萌发。生物钟基因*TOC1 (TIME OF CAB EXPRESSION1)*和*PRR7 (PSEUDO-RESPONSE REGULATOR7)*参与了光和温度信号的整合(Arana等2017)。

3 PHYA和PHYB分别在胚和胚乳中协同调控种子休眠和萌发

早在1971年,就发现解剖后莴苣的胚光照与否均可以萌发,因此曾经一度认为种子光休眠属于物理休眠。随后光休眠与胚乳和种皮的关系在烟草种子上被广泛报道。在黑暗条件下,新采收的烟草种子种皮破裂, β 葡聚糖酶(β Glu I)富集,胚乳破裂均被抑制(Leubner-Metzger 2002)。光和后熟可以解除种子光休眠,顺义表达 β Glu I可以替代后熟促进光休眠种子种皮破裂的作用(Leubner-Metzger和Meins 2000)。在反义表达 β Glu的烟草种子中,后熟促进种皮破裂的作用被制止,似乎说明 β Glu I在种子光休眠释放中起到正调控作用。然而顺义表达 β Glu I的烟草种子并没有促进种子光休眠的释放或者加速萌发(Leubner-Metzger和Meins 2001),说明种子光休眠形成不仅与胚乳,而且和种皮的阻碍有关。

近来,通过种子解剖实验,在拟南芥中发现PHYB和PHYA在调控种子萌发时存在时空特异性,PHYB和PHYA分别在胚乳和胚中发挥功能(Lee等2012),且受胚乳调控的萌发在种子吸胀后就开始,而受胚调控的萌发启动地稍晚(de Wit等2016)。在红光或者白光条件下,胚中的PHYA和胚乳中的PHYB均处于激活状态,活性的PHYA促进胚中GA水平的提高,而活性PHYB抑制了胚乳中ABA水平的提高,促进种子萌发。在远红光或者黑暗条件下,胚乳中的PHYB处于失活状态,而胚中的PHYA处于激活状态。PHYB失活导致胚乳中ABA水平提高,胚乳中增加的ABA向胚中运输,从而抑制了胚中GA的合成,且此时在胚中ABA对GA的抑制作用远大于PHYA对GA的促进作用,促进了种子休眠。随着种子吸胀时间的延长,胚乳中的ABA信号减弱,再照射远红光时,在胚中PHYA促

进GA水平的提高,从而促进种子萌发(Lee等2012; de Wit等2016)。

4 种子萌发的光温敏感性受种子发育环境影响,与PHY有关

在黑暗条件下萌发的莴苣、番茄(*Solanum lycopersicum*)和黄瓜(*Cucumis sativus*)种子中均检测到了活性的Pfr。那么Pfr是如何储藏在种子中的呢?推测Pfr或者Pr伴随种子成熟脱水而储藏起来(图1-A),在种子萌发前被激活。持续远红光照射且在较为温暖气候下成熟的拟南芥种子,黑暗下萌发率为0;而持续远红光照射且在冷凉气候下成熟的种子,黑暗下发芽率为12%;持续白光照射且在冷凉气候下成熟的种子,黑暗发芽率为45%。说明种子成熟阶段的光温环境影响Pfr的积累,从而影响黑暗条件下种子的萌发。

近来,Donohue等(2007, 2008)发现在温暖气候下成熟的拟南芥PHYA和PHYE缺失突变体的种子萌发显著减少,PHYA突变体的种子甚至在收获的当季不能萌发;在冷凉气候下成熟的种子,PHYB缺失突变体的种子萌发显著减少。说明在不同成熟脱水环境中,种子PHY家族不同成员的mRNA和蛋白质在植物种子中储藏有所差异,这可能影响到种子萌发的光温敏感性,但这方面的报道甚少,值得今后去研究。

5 展望

至今,关于种子休眠与萌发的光温敏感性研究已有超过100年的历史,种子萌发光信号通路的研究也取得了显著进展。然而,关于种子萌发的温度信号通路和光温整合信号通路却知之甚少。种子萌发的光敏感性和温度敏感性存在明显的差异,几分钟的一束光即可以改变种子的休眠和萌发状态,而其对温度的响应是一个长期积累的过程,说明二者的信号通路可能存在差异。在发现PHY是温度受体后,PHY整合光温信号调控种子萌发将成为今后的一个研究热点。

植物种子萌发的光温敏感性不同,光是调控光敏感性种子萌发的主因子,温度是辅因子,光温之间存在互作,PHY在其中发挥了关键作用。而对

于光中性种子, 种子萌发与否不受光的调控, PHY在其中是否具有作用? 其分子机制是什么? 目前仍然未知, 值得今后去研究。拟南芥、烟草和番茄的PHY均包括4个亚家族, 其种子萌发对光敏感; 而禾本科作物PHY只存在3个亚家族, 其种子萌发对光不敏感, 这可能与PHY的成员不同和不同成员的功能有关。然而, 与拟南芥相比, 烟草与番茄PHYs的同源性更高, 但烟草和拟南芥是需光性种子, 番茄是厌光性种子, 说明种子光敏感性形成的分子机制是比较复杂的, 在PHY外, 还存在其他关键调控因子。

种子萌发的光敏感性是否具有遗传性? 是细胞质遗传还是细胞核遗传? 由于种子萌发光敏感性性状受环境影响较大, 且这种影响可能源于种子的发育和(或)种子的储藏过程, 所以解析种子光敏感性的分子机制是一个长期的、困难的但十分有意义的工作。种子光敏感性随着种子后熟逐渐减弱乃至解除, 种子自身和后熟环境均影响到光敏感性的解除效率, PHY是否参与了这个过程? 其分子机制是什么? 值得今后去研究。

参考文献(References)

- Alba R, Kelmenson PM, Cordonnier-Pratt MM, et al (2000). The phytochrome gene family in tomato and the rapid differential evolution of this family in angiosperms. *Mol Biol Evol*, 17 (3): 362–373
- Arana MV, Tognacca RS, Estravis-Barcalá M, et al (2017). Physiological and molecular mechanisms underlying the integration of light and temperature cues in *Arabidopsis thaliana* seeds. *Plant Cell Environ*, 40: 3113–3121
- Borthwick HA, Hendricks SB, Parker MW, et al (1952). A reversible photoreaction controlling seed germination. *Proc Natl Acad Sci USA*, 38 (8): 662–666
- Butler WL, Norris KH, Siegelman HW, et al (1959). Detection, assay, and preliminary purification of the pigment controlling photoresponsive development of plant. *Proc Natl Acad Sci USA*, 45: 1703–1708
- de Wit M, Galvão VC, Fankhauser C (2016). Light-mediated hormonal regulation of plant growth and development. *Annu Rev Plant Biol*, 67: 513–537
- Dechaine JM, Gardner G, Weinig C (2009). Phytochromes differentially regulate seed germination responses to light quality and temperature cues during seed maturation. *Plant Cell Environ*, 32 (10): 1297–1309
- Donohue K, Heschel MS, Butler CM, et al (2008). Diversification of phytochrome contributions to germination as a function of seed-maturation environment. *New Phytol*, 177 (2): 367–379
- Donohue K, Heschel MS, Chiang GCK, et al (2007). Phytochrome mediates germination responses to multiple seasonal cues. *Plant Cell Environ*, 30 (2): 202–212
- Finch-Savage WE, Leubner-Metzger G (2006). Seed dormancy and the control of germination. *New Phytol*, 171 (3): 501–523
- Fragoso V, Oh Y, Kim SG, et al (2017). Functional specialization of *Nicotiana attenuata* phytochromes in leaf development and flowering time. *J Integr Plant Biol*, 59 (3): 205–224
- Gabriele S, Rizza A, Martone J, et al (2010). The Dof protein DAG1 mediates PIL5 activity on seed germination by negatively regulating GA biosynthetic gene *AtGA3ox1*. *Plant J*, 61 (2): 312–323
- Gómez-Cadenas A, Zentella R, Walker-Simmons MK, et al (2001). Gibberellin/abscisic acid antagonism in barley aleurone cells: site of action of the protein kinase PKABA1 in relation to gibberellin signaling molecules. *Plant Cell*, 13 (3): 667–679
- Halliday KJ, Davis SJ (2016). Light-sensing phytochromes feel the heat. *Science*, 354 (6314): 832–833
- Heschel MS, Butler CM, Barua D, et al (2008). New roles of phytochrome during germination. *Int J Plant Sci*, 169: 531–540
- Heschel MS, Selby J, Butler C, et al (2007). A new role for phytochromes in temperature-dependent germination. *New Phytol*, 174 (4): 735–741
- Jiang Z, Xu G, Jing Y, et al (2016). Phytochrome B and REV-EILLE1/2-mediated signalling controls seed dormancy and germination in *Arabidopsis*. *Nat Commun*, 7: 12377
- Jung JH, Domijan M, Klose C, et al (2016). Phytochromes function as thermosensors in *Arabidopsis*. *Science*, 354 (6314): 886–889
- Kim DH, Yamaguchi S, Lim S, et al (2008). SOMNUS, a CCH-type zinc finger protein in *Arabidopsis*, negatively regulates light-dependent seed germination downstream of PIL5. *Plant Cell*, 20 (5): 1260–1277
- Lee KP, Piskurewicz U, Turečková V, et al (2012). Spatially and genetically distinct control of seed germination by phytochromes A and B. *Gene Dev*, 26 (17): 1984–1996
- Legris M, Klose C, Burgie ES, et al (2016). Phytochrome B integrates light and temperature signals in *Arabidopsis*. *Science*, 354 (6314): 897–900
- Leubner-Metzger G (2002). Seed after-ripening and over-expression of class I β -1,3-glucanase confer maternal effects on tobacco testa rupture and dormancy release. *Planta*,

- 215 (6): 959–968
- Leubner-Metzger G, Meins Jr F (2000). Sense transformation reveals a novel role for class I β -1,3-glucanase in tobacco seed germination. *Plant J*, 23 (2): 215–221
- Leubner-Metzger G, Meins Jr F (2001). Antisense-transformation reveals novel roles for class I β -1,3-glucanase in tobacco seed after-ripening and photodormancy. *J Exp Bot*, 52 (362): 1753–1759
- LI ZH (2013). Advances in hormones during tobacco seed germination. *J Yunnan Agr Univ*, 28 (3): 416–423 (in Chinese with English abstract) [李振华(2013). 烟草种子萌发的激素效应研究进展. 云南农业大学学报, 28 (3): 416–423]
- Oh E, Kang H, Yamaguchi S, et al (2009). Genome-wide analysis of genes targeted by PHYTOCHROME INTERACTING FACTOR 3-LIKE5 during seed germination in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 21 (2): 403–419
- Oh E, Yamaguchi S, Hu J, et al (2007). PIL5, a phytochrome-interacting bHLH protein, regulates gibberellin responsiveness by binding directly to the *GAI* and *RGA* promoters in *Arabidopsis* seeds. *Plant Cell*, 19 (4): 1192–1208
- Park J, Lee N, Kim W, et al (2011). ABI3 and PIL5 collaboratively activate the expression of *SOMNUS* by directly binding to its promoter in imbibed *Arabidopsis* seeds. *Plant Cell*, 23 (4): 1404–1415
- Piskurewicz U, Turečková V, Lacombe E, et al (2009). Far-red light inhibits germination through DELLA-dependent stimulation of ABA synthesis and ABI3 activity. *EMBO J*, 28 (15): 2259–2271
- Sharrock RA, Clack T, Goosey L (2003). Differential activities of the *Arabidopsis* phyB/D/E phytochromes in complementing *phyB* mutant phenotypes. *Plant Mol Biol*, 52 (1): 135–142
- Shi H, Wang X, Mo X, et al (2015). *Arabidopsis* DET1 degrades HFR1 but stabilizes PIF1 to precisely regulate seed germination. *Proc Natl Acad Sci USA*, 112: 3817–3822
- Shi H, Zhong S, Mo X, et al (2013). HFR1 sequesters PIF1 to govern the transcriptional network underlying light-initiated seed germination in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 25 (10): 3770–3784
- Shinomura T, Nagatani A, Hanzawa H, et al (1996). Action spectra for phytochrome A- and B-specific photoinduction of seed germination in *Arabidopsis thaliana*. *Proc Natl Acad Sci USA*, 93 (15): 8129–8133
- Song B, Zheng Y, MA W, et al (2017). Effects of storage temperature on after-ripening of tobacco seed. *Seed*, 36 (4): 77–79 (in Chinese) [宋碧清, 郑昀晔, 马文广等(2017). 贮藏温度对烟草种子后熟的影响研究. 种子, 36 (4): 77–79]
- Sun Y, Chen H (1990). Relationship between seed germination and light in tobacco. *Chin Tob*, (2): 1–4 (in Chinese) [孙雨珍, 陈辉(1990). 烟草种子发芽与光照的关系. 中国烟草, (2): 1–4]
- Vaistij FE, Barros-Galvão T, Cole AF, et al (2018). *MOTHER-OF-FT-AND-TFL1* represses seed germination under far-red light by modulating phytohormone responses in *Arabidopsis thaliana*. *Proc Natl Acad Sci USA*, 115: 8442–8447
- Vanstraelen M, Benková E (2012). Hormonal interactions in the regulation of plant development. *Annu Rev Cell Dev*, 28: 463–487
- Zhao D (1995). Effects of light on seed dormancy and germination (I). *Bull Biol*, 30 (7): 24–25 (in Chinese) [赵笃乐(1995). 光对种子休眠与萌发的影响(上). 生物学通报, 30 (7): 24–25]
- Zhao QB, Song P, Wang GZ, et al (2001). Effect of light, temperature and phytohormone on seed germination and seedling growth of *Nicotiana tabacum*. *Chin Tob Sci*, (4): 29–32, 46 (in Chinese with English abstract) [招启柏, 宋平, 王广志等(2001). 光、温、激素对烟草种子萌发和幼苗生长的影响. 中国烟草学报, (4): 29–32, 46]
- Zhu L, Bu Q, Xu X, et al (2015). CUL4 forms an E3 ligase with COP1 and SPA to promote light-induced degradation of PIF1. *Nat Commun*, 6: 7245

Advances in phytochrome regulating seed dormancy and germination by sensing light and temperature signals

LI Zhen-Hua*, XU Ru-Hong, REN Ming-Jian, LI Lu-Hua

Guizhou Sub-center of National Wheat Improvement Center, College of Agronomy, Guizhou University, Guiyang 550025, China

Abstract: Light and temperature are two important environmental factors in regulating seed dormancy and germination. Phytochromes (PHYs) are receptors for both light and temperature. In this paper, the photothermal sensitivity and signal pathway mediated by PHY during seed dormancy and germination were reviewed. As the light sensors, PHYA and PHYB are key photochromic regulators during seed germination which can promote the degradation of photochrome interaction factor 1 (PIF1), resulting in the release of genes involved in abscisic acid (ABA) and gibberellin (GA) metabolism and signal transduction to regulate seed germination by altering level and signal of them. As a temperature sensor, PHYB might be the unique phytochrome to regulate seed germination. The conversion rate from active PHYB to inactive PHYB is regulated by temperature signal, and the daily temperature cycle promotes PHYB-mediated seed germination. The photothermal signal pathway integrated by phytochrome (as the sensors of light and temperature) during seed dormancy and germination would become a hot topic in the future.

Key words: phytochrome; seed dormancy; seed germination; photothermal sensitivity; photothermal signal

Received 2018-12-05 Accepted 2019-04-18

This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (31860420 and 31660390), the National “Seven Major Crop Breeding” Key Project of China (2017YFD0100900), the Science and Technology Plan Project of Guizhou Province (QKHPTRC[2018]5781), the Natural Science Foundation of Guizhou Province (QKHJC[2019]1069), and the Talent Project of Guizhou University [GDRJHZ(2018)37].

*Corresponding author (lixing_19841014@126.com).