

植物激素在种子休眠与萌发中的调控机制

于敏^{1,2}, 徐恒², 张华², 朱英^{2,*}

¹浙江师范大学化学与生命科学学院, 浙江金华321004; ²浙江省农业科学院病毒学与生物技术研究, 浙江省植物有害生物防控重点实验室-省部共建国家重点实验室培育基地, 杭州310021

摘要: 种子休眠是重要的农艺性状, 它与农业生产中作物的产量和品质息息相关。低休眠水平作物种子容易穗发芽, 高休眠水平作物种子会造成播种季节的低萌发率。因此, 种子的最佳休眠水平对农业生产非常重要。影响种子休眠的因素众多, 本文重点阐述了内源激素调控种子休眠与萌发分子机制的研究进展, 以期阐明种子休眠和萌发的分子机理, 有效防控作物种子穗发芽。

关键词: 种子休眠; 内源激素; 调控机理

种子休眠(seed dormancy)是指有生活力的种子在适宜的温度、水分、氧气等萌发条件下仍不发芽的现象(Bewley 1997; Hilhorst 1995)。种子的休眠是一种天然特性, 是植物在进化过程中抵抗恶劣环境、延迟萌发直到外界环境比较适应后代存活而积累下来的一种原始性状, 对于植物完成整个生活史十分必要。例如温带植物的种子成熟后要经过寒冷的冬天, 在没有合适的光照和温度条件下, 种子必须保持休眠才能存活下来。不同的种子, 休眠期的长短会有很大的不同, 有些种子甚至不休眠(例如, 十字花科的白菜)。种子休眠与萌发是一种非此即彼的关系。当种子萌发时表明种子处于非休眠状态, 反之, 种子休眠时表明种子不萌发。种子休眠与萌发的调控是一个复杂的生理生化过程, 由种子本身的休眠水平和外界环境因素共同决定(Gubler等2005; Finkelstein等2008)。

正常种子的休眠与萌发之间存在着平衡。种子过度休眠, 会影响其萌发率或造成萌发推迟; 种子休眠过浅, 则会出现早萌现象, 不利于种子过冬。农业生产上早萌现象常发生在收获季节, 例如在水稻收获季节尤其是南方, 经常会遇到高温多雨的天气, 诱导水稻种子提前解除休眠, 出现在穗上发芽的“穗发芽”现象(Groos等2002)。穗发芽严重影响种子质量及稻米品质, 平均每年杂交稻种子因内部早萌性生理变化而导致的播种生活力下降的幅度逐年增加。穗发芽现象普遍存在于小麦、玉米和水稻等主要粮食作物中, 也是造成世界范围内的谷物减产的主要原因之一(Fang等2008; Liu等2013a)。因此, 了解种子休眠与萌发的分子机制, 对农业生产中防控种子穗发芽有重要作用。

1 影响种子休眠的因素概述

影响种子休眠的因素包括内在因素和外在因素。内在因素主要包括胚效应、种皮效应和内源激素。其中胚效应是指种子完成后熟后才能解除休眠, 即胚形态虽已经成熟, 但由于导致休眠的生理因素的存在, 种子继续维持休眠状态, 即胚休眠现象。种皮的厚度和结构对休眠的影响称为种皮效应。水稻种子的种皮不会阻碍水分的吸收, 但是会限制气体的吸收和排放, 很容易导致CO₂的积累和代谢产物的失调, 抑制种子的呼吸作用, 从而影响种子的萌发(郑光华等1990)。种皮的机械束缚能够阻碍胚芽从种皮中伸出。某些植物的种皮(例如玫瑰)也包含抑制种子萌发的物质如ABA、过氧化物酶等(邢勇和武月琴2003)。

植物激素是调控种子休眠与萌发过程中最重要的内源因素。许多植物激素参与种子休眠与萌发过程的调控, 其中脱落酸(abscisic acid, ABA)和赤霉素(gibberellin, GA)是两种最主要的调控激素(Bewley 1997; Gubler等2005; Finkelstein等2008)。此外, 其他内源激素, 包括乙烯(ethylene, ETH)、油菜素内酯(epibrassinolide, BR)和细胞分裂素(cytokinin, CTK)等通过直接或间接参与ABA或GA信号途径参与种子的休眠与萌发(Toh等2012)。本文后面部分将对植物激素调控种子休眠与萌发的分子机制研究进展做重点阐述。

外界环境条件是影响种子休眠与萌发的外在

收稿 2016-02-16 修定 2016-04-12

资助 浙江省自然科学基金杰出青年基金(LR14C020001)、国家重大研究计划(2012CB944803)和浙江省自然科学基金(LQ14C020001)。

* 通讯作者(E-mail: yzhu1974@hotmail.com)。

因素,包括水分、光照和温度等等。在种子灌浆成熟期间,若遇到连续高温多雨的天气,会导致种子的休眠性减弱、休眠期缩短。另外,成熟种子的储藏条件也可以影响种子的休眠水平,高温高湿可以缩短种子的休眠期,而低温低湿则可以使种子的休眠期延长,延缓种子休眠的解除。

对小麦穗发芽的研究结果表明,光周期变化可能影响种皮的厚度和颜色;种子在干燥的过程中酶类物质被氧化成深色的物质,可降低种皮的渗透性(Bewley和Black 1994)。光周期还与种子的激素水平及敏感性有关。黑暗下,拟南芥PIL5 (phytochrome interacting factor3-like 5)蛋白积累,PIL5通过影响ABA和GA合成基因的表达来提高体内ABA与GA的配比(Oh等2006),从而抑制种子的萌发。另一方面,PIL5也能直接结合到DELLA蛋白基因的启动子区,促进DELLA蛋白基因的表达,阻遏了GA信号的传导,从而进一步抑制种子萌发(Oh等2007)。

温度是种子休眠变化的主要调节因素。籽粒发育期间和萌发时的温度都会影响籽粒的萌发能力。一般来说,籽粒成熟时温度越高,休眠期就越短。高温(>26°C)下发育的小麦籽粒休眠程度低或者无休眠(Nielsen等1984)。籽粒成熟过程中任一阶段的高温都会减轻种子的休眠程度,但不同发育时期高温对种子休眠的影响程度不同。灌浆中期的高温会明显提高种子的萌发力。例如开花后15~25 d的小麦籽粒高温干燥后种子萌发能力明显增强,但开花后35 d的籽粒则几乎不受干燥温度的影响(Ueno 2002)。目前对于高温高湿影响种子休眠的研究还集中在生理生态水平,分子机制的研究还鲜有报道。

2 植物激素ABA在种子休眠与萌发中的调控作用

ABA可以促进种子休眠,抑制种子的萌发。随着种子的形成,胚发育成熟,种子进入一个相对静态的休眠期。这一过程与植物激素ABA的调控密切相关。研究结果表明,在拟南芥种胚发育过程中,内源ABA的积累量会出现两个高峰。第1个高峰出现在种子发育临近成熟期阶段,其ABA的积累主要来源于母体组织。种子发育到干燥期前,ABA的积累量出现第2个高峰,主要是由于此时种胚内合成大量ABA (Kanno等2010; Finkelstein等

2002; Xiong和Zhu 2003)。这也说明了拟南芥种子中的ABA可以在母体和受精卵中合成,并且母体中合成的ABA可以转运至胚中,从而诱导种子休眠(Finkelstein等2002)。在小麦、大麦等谷物种子的发育过程中,ABA含量保持在很高的水平,但在种子临近成熟干燥期前,体内ABA含量开始大幅度回落(Benech-Arnold等1999; Jacobsen等2002)。研究表明,拟南芥、玉米和番茄的ABA缺陷突变体丧失休眠性,导致种子提前解除休眠而进入萌发状态(Groot和Karssen 1992; McCarty 1995; Koornneef等2002)。反之,ABA合成基因的过表达,可以提高ABA表达量,加深种子的休眠水平而延缓种子的萌发(Finkelstein等2002; Nambara和Marion-Poll 2005; Holdsworth等2008)。因此,种胚发育成熟之前,内源激素ABA含量变化是决定种胚进入休眠状态或者提前萌发(穗发芽)的因素之一。玉米中已克隆的多个与穗发芽相关的基因(*Viviparous*), *Vp5*、*Vp7*、*Vp8*、*Vp10/Vp13*、*Vp14*和*Vp15*都与ABA合成相关。*Vp5*和*Vp7*基因编码类胡萝卜素合成途径中的酶,它们的突变体中ABA含量明显下降并伴有白化表型(Hable等1998; Singh等2003)。*Vp14*编码ABA合成过程中的关键限速酶,9-顺-环氧类胡萝卜素双加氧酶(9-*cis*-iepoxy-carotenoid, NCED),催化裂解9-顺-环氧类胡萝卜素为C15的ABA前体黄质醛(Tan等1997)。*Vp10/Vp13*和*Vp15*编码ABA生成过程中钼辅因子的合成,催化合成途径的最后一步,ABA醛转化为活性ABA (Suzuki等2006; Porch等2006)。*Vp8*调控ABA的积累、胚和胚乳的发育(Suzuki等2008)。目前已报道的4个水稻穗发芽突变体*phs* (*pre-harvest sprouting*)均表现为白化表型,它们的突变基因分别控制类胡萝卜素合成途径中的OsPDS (八氢番茄红素脱氢酶)、OsZDS (胡萝卜素脱氢酶)、OsCRTISO (类胡萝卜素异构酶)和OsLCY (番茄红素环化酶)(Fang和Chu 2008)。类胡萝卜素不仅在光合作用中发挥重要作用,它也是ABA合成的前体。在*phs1*、2、3、4突变体中由于前体合成的缺陷,造成ABA的含量明显变低,种子休眠发生障碍。

也有报道指出,种子是保持休眠还是萌发状态取决于种子对ABA的敏感性而非种子中ABA的含量,同时发现改变ABA信号传递可以在一定程

度上打破种子的休眠(Ni和Bradford 1992; Schmitz等2002; Feurtado等2007)。有大量证据揭示ABA含量与种子休眠并没有直接相关性,例如,拟南芥休眠性缺失突变体*rdo1*和*rdo2*,其内源ABA含量并无变化(Léon-Kloosterzie等1996),并且施加外源ABA可以恢复除种子休眠以外的其他突变表型(Koornneef等1989)。番茄种子的休眠程度与种子中ABA含量并不一致(Hilhorst 1995)。因此,有人认为激素ABA在种子休眠与萌发中的效应由种子对ABA的敏感性决定,而种子对ABA的敏感性又与体内ABA的生物合成和代谢平衡相关(Ni和Bradford 1992; Schmitz等2002; Feurtado等2007)。种子对ABA敏感性相似的不同休眠类型的个体间,ABA含量与种子休眠性差异相关(Hilhorst 1995; De Castro和Hilhorst 2000)。*Vp1*是第一个被克隆的参与植物ABA响应的基因。它编码玉米的一个含B3结构域并同时具有转录激活功能和转录抑制功能的转录因子,参与种子发育过程中的多个信号传导,调控种子的休眠和萌发(Hoecker等1995; McCarty等1991)。拟南芥中*Vp1*的同源基因*ABI3*,也具有类似的生物学功能。*abi3*突变体表现为对ABA不敏感,不耐干燥及休眠缺陷(Giraudat等1992)。由此可见,ABA的含量、ABA的运转及种子对ABA的敏感性都在一定程度上调控种子的休眠和萌发(Kermode 2005; Gianinetti和Vernieri 2007)。

3 植物激素GA在种子休眠与萌发中的调控作用

有学者提出,ABA含量与种子休眠性不相关是因为ABA间接参与调控、维持种子的休眠(Gianinetti和Vernieri 2007),并且与其他内源组分共同调控种子的休眠与萌发(Kermode 2005; Kucera等2005; Hauser等2011),其中一个非常重要的内源激素为GA。研究表明GA和ABA在调控种子休眠和萌发过程中存在相互拮抗关系(Bradford和Nonogaki 2007)。ABA诱导休眠,抑制种子萌发;而GA可以解除种子休眠,促进种子萌发(Bradford和Nonogaki 2007)。GA对种子萌发的促进作用可以通过GA生物合成突变体和信号传导突变体得到证实。例如拟南芥的GA合成缺陷突变体*gal-3*的种子必须用外源GA处理才能萌发(Michaels和Amasino 1999)。GA受体*GID1*基因突变后,突变体种子中 α -淀粉酶的表达和活性受到抑制,种子不能正常萌发(Grif-

fiths等2006)。DELLA蛋白是GA信号通路中关键负调控因子,水稻DELLA蛋白缺陷突变体*slr1*种子的休眠性减弱(Dai和Xue 2010)。水稻锌指类转录因子OsLOL1突变体种子的休眠性增加,与种子萌发过程中GA合成的缺陷相关(Wu等2014)。水稻GD1是最近克隆的一个B3结构域的转录因子,它是一个转录抑制子,通过负调控GA失活基因*Os-GA2ox3*的表达从而正调控GA的合成和活性,该基因缺失后突变体种子的萌发率显著下降(Guo等2013)。这些结果表明,种子中GA合成及信号途径的缺陷均可能造成种子的休眠障碍。

4 植物激素ETH在种子休眠与萌发中的作用

ETH影响种子的萌发主要是通过增强种子的呼吸作用,同时促进胚根细胞的扩大和胚轴的伸长与根毛分化。外源ETH可以促进多种休眠或非休眠植物种子的萌发,如ETH可以去除苹果、向日葵和花生等种子的原始休眠;去除苍耳、尾穗苋等种子的二次休眠(Kepczynski和Kepczynska 1997)。虽然ETH可以促进一些非休眠种子的萌发,但对于许多物种,仅ETH处理并不能完全破除种子的休眠(Kucera等2005),如抑制ETH的生物功能或其生物合成能阻止种子在光下萌发,但用ETH处理并不能释放光休眠(Leubner-Metzger等1998)。ETH不敏感突变体*etrl-1*、*etin2*种子休眠程度加深,ETH超敏感型突变体*Ctrl*种子的休眠性减弱,说明内源ETH是种子休眠的一种负调控因子(Kucera等2005)。

5 其他植物激素如BR、CTK等在种子休眠与萌发中的作用

种子休眠与萌发是一个很复杂的调控过程,除ABA、GA和ETH外,其他植物激素如油菜素内酯(BR)、细胞分裂素(CTK)、独角金内酯(SL)和生长素(auxin)等也发挥一定的作用(Toh等2012; Sirova等2011)。

BR不仅可以控制植物光形态的建成,提高抗逆性和促进细胞的伸长,还可以促进种子的萌发。例如BR可以促进GA缺陷突变体*gal-3*、*sleepy1*等种子的萌发。BR缺陷突变体并不表现为种子萌发障碍,其在不施加外源BR的条件下,种子最终也可以萌发,只是萌发率有所下降,因此过去有人认为BR并非种子萌发的必要条件(Cohn和Butera 1982)。但是BR突变体*det2-1*、*bri1*等在ABA存在条件下

均表现出种子萌发障碍,与野生型相比, *det2-1*、*br1*等种子对ABA更为敏感。因此, BR可能通过拮抗ABA的生物学作用来促进种子萌发(Steber和McCourt 2001)。

CTK能够促进很多物种释放休眠。CTK主要通过ABA的相互作用来促进种子的萌发,而且与ABA具有一定的拮抗效应。ABA可以抑制不同浓度GA对种子休眠的破除作用,而这种抑制效应又可被CTK解除,因此CTK又被人们认为是GA在种子休眠与萌发过程中发挥生物学功能的“许可”因子。

SL是新发现的控制植物分枝的激素,并且它可以促进种子的萌发(Umehar等2008)。研究发现,SL通过调控种子ABA和GA的生物合成促进种子的萌发(Toh等2012)。拟南芥*SMAX1* (*Suppressor of More Axillary Growth2 1*)基因与水稻中的*OsD53* (*Dwarf 53*)同源,都是SL信号途径中的基因,这些基因的变化可以影响种子的萌发(Stanga等2013; Jiang等2013; Zhou等2013)。

生长素对植物生长发育的调控一直备受关注。近年来的研究表明生长素也参与种子的休眠过程。外源施加生长素可增强拟南芥中ABA对种子萌发的抑制作用(Brady等2003; Liu等2007),同样也可延迟小麦的种子萌发(Morris等1988; Ramaih等2003)。Liu等(2013b)发现在拟南芥中生长素缺失突变体种子的休眠性都不同程度的减弱,而且生长素合成缺陷突变体种子的休眠性也减弱;相反,生长素合成过量突变体的种子休眠性得到了显著提高。分子机制的研究结果表明生长素通过下游ARF10和ARF16调控转录因子*ABI3*基因的表达控制了种子的休眠性。这一研究结果表明,生长素是除ABA之外第2个促进种子休眠的植物激素,它与ABA共同诱导和维持种子的休眠。

6 植物激素在种子休眠与萌发中的相互作用

在种子休眠与萌发的过程中,ABA和GA作为两种最为重要的植物激素,相互拮抗。早期的遗传学研究表明,ABA与GA两种激素可互相抑制对方的合成(Yamaguchi 2008; Nambara等2010)。例如*gal*突变体中ABA含量明显增加,其萌发障碍的表型可通过下调ABA的合成来恢复,*galab1 gala-ba2*双突变体表现为萌发正常。分子机制研究表

明, B3 domain的转录因子FUSCA3 (FUS3)是ABA与GA的信号互作中的关键因子。*FUS3*基因正调控ABA的合成,抑制GA的合成。在种胚初期阶段,*FUS3*基因的激活会增加胚中ABA/GA的比例,使种子正常脱水成熟进入休眠状态而不会过早进入萌发状态(McCourt等2005)。在种子打破休眠的过程中,*FUS3*基因表达下调,胚中ABA的代谢增强,GA的合成量上升,ABA/GA的比例下降,从而解除休眠,促进种子萌发(Gazzarrini等2004)。与*FUS3*相似,*ABI4*也通过正调控ABA的合成,负调控GA的合成,参与两种激素的互作,调控种子的休眠与萌发(Shu等2013)。bZIP类转录因子ABI5是ABA信号途径中关键正调因子,有结果显示ABI5可结合在GA钝化酶基因的启动子上游,从而阻止体内活性GA的积累(Cantoro等2013)。而反过来,GA又可以通过促进DELLA蛋白RGL2的降解来抑制ABI5在体内的积累(Piskurewicz等2008)。拟南芥休眠最重要调节子*DOG1* (*delay of germination1*)过去被认为是通过GA途径参与温度依赖的种子休眠(Graeber等2014),最近的报道显示它还可能通过与*ABI3*互作,影响*ABI5*的表达从而影响种子的发育(Dekkers等2016)。综上所述,种子是休眠还是萌发取决于ABA与GA的相对含量。ABA与GA的合成及信号传导并非独立,而是彼此交叉。FUS3、ABI4、ABI5、RGL2等是ABA与GA信号互作过程中的关键因子。

在种子休眠与萌发的过程中,除了ABA和GA之间存在相互作用,其他植物激素与它们也存在一定交叉对话。

ETH通过拮抗ABA的作用负调控种子的休眠,促进种子的萌发(Wang等2013)。ETH不敏感突变体*ein2*的种子对ABA敏感性增加,表现为休眠增强(Kucera等2005)。*Etr* (ethylene resistant)突变体种子在临近成熟期时ABA积累量会明显增加,干燥期种子的萌发率降低(Beaudoin等2000)。反过来,ABA又能抑制ETH合成基因*ACO1*的表达,从而调控ETH的合成。ABA合成缺陷或不敏感突变体中ETH合成基因的表达明显上升,ETH积累增加(Arc等2013),这些结果表明ABA与ETH可互相抑制对方的合成。*FUS3*在此过程中起了关键的调控作用。*EIN2*基因突变可恢复*fus3*突变体的休眠障

碍表型。FUS3可抑制一系列ETH信号响应基因(*ERF/EDF*)的表达,而这些基因的上游存在B3 domain转录因子结合的顺式元件(RY),表明FUS3有可能直接参与ETH信号的调控(Lumba等2012)。过量的ETH能够诱导GA合成突变体*ga-1*种子的萌发,表明ETH可能会通过某些途径诱导GA的合成(Groot和Karssen 1987)。转录组研究的结果表明GA可上调ETH合成、受体和响应基因的表达(Ogawa等2003)。以上结果表明ETH与ABA和GA之间都存在着交叉对话。

BR与GA及ABA之间也存在着互作。GA缺失和GA不敏感突变体种子萌发的滞后性可通过BR恢复,且*brl1*突变体对ABA非常敏感,推测BR可能与GA共同作用破除ABA对种子休眠的维持(Kucera等2005)。最近的研究结果表明BR信号途径中的负调控因子BIN2可以与ABI5蛋白互作,拮抗ABA对种子萌发的抑制(Hu和Yu 2014)。

上述结果也表明其他激素可能是通过与GA或ABA的交叉对话参与种子的休眠调控。

7 结论与展望

除了内源激素外,未成熟种子内部的糖、淀粉、 α -淀粉酶等的含量均对水稻种子解除休眠有着不同程度的影响。因而,种子休眠与萌发是非常复杂的性状,也是至今人们知之甚少的种子生物学现象之一(Bewley 1997; Finch-Savage和Leubner-Metzger 2006)。ABA与GA在种子中含量的动态平衡及物种对这两种激素的敏感性很大程度上影响种子的休眠与萌发,但这只是影响种子休眠与萌发的主要因素。研究表明,ETH、BR和CTK等激素是种子在休眠与萌发过程中GA的促进因子,同时也是ABA的拮抗因子。由此可见,种子保持休眠或者萌发状态是由多种激素及外界环境等诸多因子共同决定的,并且多种激素的信号途径并不是单独存在的,而是存在一定的交叉。因此要明确理解种子休眠与萌发的生理机制需要在整体上综合分析多种因素及其相互作用,而不能仅仅从某单一因素考虑。

通过正向和反向遗传学的方法,种子的休眠与萌发调控机制的研究在拟南芥中取得很大进展,但是许多关键问题至今并不清楚,尤其是作物的种子休眠调控机制研究目前仍有很多空白。虽然

种子休眠与萌发的调控机制在不同植物中具有一定的保守性,如玉米和拟南芥的*VPI*基因(Koornneef等1989; McCarty等1989)以及小麦和拟南芥中的*MFT*基因(Xi等2010; Nakamura等2011; Liu等2013b),但单、双子叶植物间及不同作物品种间的调控模式肯定存在一定的特异性,所以我们需要继续探索作物种子休眠的分子机制,挖掘控制种子休眠的主效基因及调控网络,以期对种子休眠与萌发有更全面更详尽的了解,更好的解决农业生产中穗发芽问题。

参考文献

- Arc E, Sechet J, Corbineau F, Rajjou L, Marion-Poll A (2013). ABA crosstalk with ethylene and nitric oxide in seed dormancy and germination. *Front Plant Sci*, 4: 63
- Beaudoin N, Serizet C, Gosti F, Giraudat J (2000). Interactions between abscisic acid and ethylene signaling cascades. *Plant Cell*, 12: 1103–1115
- Benech-Arnold RL, Giallorenzi MC, Frank J, Rodriguez V (1999). Termination of hull-imposed dormancy in developing barley grains is correlated with changes in embryonic ABA levels and sensitivity. *Seed Sci Res*, 9: 39–47
- Bewley JD (1997). Seed germination and dormancy. *Plant Cell*, 9 (7): 1055–1066
- Bewley JD, Black M (1994). *Seed Physiology of Development and Germination*. New York: Plenum Press, 199–389
- Bradford KJ, Nonogaki H (2007). *Seed Development, Dormancy and Germination*. Oxford: Blackwell Publishing
- Brady SM, Sarkar SF, Bonetta D, McCourt P (2003). The *ABSCISIC ACID INSENSITIVE 3 (ABI3)* gene is modulated by farnesylation and is involved in auxin signaling and lateral root development in *Arabidopsis*. *Plant J*, 34: 67–75
- Cantoro R, Crocco CD, Benech-Arnold RL, Rodrigues MV (2013). *In vitro* binding of *Sorghum bicolor* transcription factors ABI4 and ABI5 to a conserved region of a *GA 2-OXIDASE* promoter: possible role of this interaction in the expression of seed dormancy. *J Exp Bot*, 64: 5721–5735
- Cohn MA, Butera DL (1982). Seed dormancy in red rice (*Oryza sativa*). II. Response to cytokinins. *Weed Sci*, 30: 200–205
- Dai C, Xue HW (2010). Rice *early flowering1*, a CKI, phosphorylates DELLA protein SLR1 to negatively regulate gibberellin signaling. *EMBO J*, 29: 1916–1927
- De Castro RD, Hilhorst HWM (2000). Dormancy, germination and the cell cycle in developing and imbibing tomato seeds. *Rev Bras Fisiol Veg*, 12: 105–136
- Dekkers BJ, He H, Hanson J, Willems LA, Jamar DC, Cueff G, Rajjou L, Hilhorst HW, Bentsink L (2016). The *Arabidopsis DELAY OF GERMINATION 1* gene affects *ABSCISIC ACID INSENSITIVE 5 (ABI5)* expression and genetically interacts with *ABI3* during *Arabidopsis* seed development. *Plant J*, 85 (4): 451–465
- Fang J, Chai C, Qian Q, Li C, Tang J, Sun L, Huang Z, Guo X, Sun

- C, Liu M, et al (2008). Mutations of genes in synthesis of the carotenoid precursors of ABA lead to pre-harvest sprouting and photo-oxidation in rice. *Plant J*, 54: 177–189
- Fang J, Chu C (2008). Absciscic acid and the pre-harvest sprouting in cereals. *Plant Signal Behav*, 3 (12): 1046–1048
- Feurtado JA, Yang J, Ambrose SJ, Cutler AJ, Abrams SR, Kermode AR (2007). Disrupting absciscic acid homeostasis in western white pine (*Pinus monticola* Dougl. Ex D. Don) seeds induces dormancy termination and changes in absciscic acid catabolites. *J Plant Growth Regul*, 26: 46–54
- Finch-Savage WE, Leubner-Metzger G (2006). Seed dormancy and the control of germination. *New Phytol*, 171: 501–523
- Finkelstein R, Reeves W, Ariizumi T, Steber C (2008). Molecular aspects of seed dormancy. *Annu Rev Plant Biol*, 59: 387–415
- Finkelstein RR, Gampala SS, Rock CD (2002). Absciscic acid signaling in seeds and seedlings. *Plant Cell*, 14: S15–S45
- Gazzarrini S, Tsuchiya Y, Lumba S, Okamoto M, McCourt P (2004). The transcription factor *FUSCA3* controls developmental timing in *Arabidopsis* through the hormones gibberellin and absciscic acid. *Dev Cell*, 7: 373–385
- Gianinetti A, Vernieri P (2007). On the role of absciscic acid in seed dormancy of red rice. *J Exp Bot*, 58: 3449–3462
- Giraudat J, Hauge BM, Valon C, Smalle J, Parcy F, Goodman HM (1992). Isolation of the *Arabidopsis ABI3* gene by positional cloning. *Plant Cell*, 4: 1251–1261
- Graeber K, Linkies A, Steinbrecher T, Mummenhoff K, Tarkowska D, Tureckova V, Ignatz M, Sperber K, Voegelé A, de Jong H, et al (2014). *DELAY OF GERMINATION 1* mediates a conserved coat-dormancy mechanism for the temperature- and gibberellin-dependent control of seed germination. *Proc Natl Acad Sci USA*, 111: 3571–3580
- Griffiths J, Murase K, Rieu I, Zentella R, Zhang ZL, Powers SJ, Gong F, Phillips AL, Hedden P, Sun TP, Thomas SG (2006). Genetic characterization and functional analysis of the *GID1* gibberellin receptors in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 18 (12): 3399–3414
- Groos C, Gay G, Perretant MR, Gervais L, Bernard M, Dedryver F, Charmet G (2002). Study of the relationship between pre-harvest sprouting and grain color by quantitative trait loci analysis in white×red grain bread-wheat cross. *Theor Appl Genet*, 104 (1): 39–47
- Groot SP, Karssen CM (1987). Gibberellins regulate seed germination in tomato by endosperm weakening: a study with gibberellins-deficient mutants. *Planta*, 71: 525–531
- Groot SP, Karssen CM (1992). Dormancy and germination of absciscic acid-deficient tomato seeds: studies with the *sitiens* mutant. *Plant Physiol*, 99 (3): 952–958
- Gubler F, Millar AA, Jacobsen JV (2005). Dormancy release, ABA and pre-harvest sprouting. *Curr Opin Plant Biol*, 8 (2): 183–187
- Guo X, Hou X, Fang J, Wei P, Xu B, Chen M, Feng Y, Chu C (2013). 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*, 75 (3): 403–416
- Hable WE, Oishi KK, Schumaker KS (1998). *Viviparous-5* encodes phytoene desaturase, an enzyme essential for absciscic acid (ABA) accumulation and seed development in maize. *Mol Gen Genet*, 257 (2): 167–176
- Hauser F, Waadt R, Schroeder JI (2011). Evolution of absciscic acid synthesis and signaling mechanisms. *Curr Biol*, 21 (9): R346–R355
- Hilhorst HWM (1995). A critical update on seed dormancy. I. Primary dormancy. *Seed Sci Res*, 5 (2): 61–73
- Hoecker U, Vasil IK, McCarty DR (1995). Integrated control of seed maturation and germination programs by activator and repressor functions of *Viviparous-1* of maize. *Genes Dev*, 9 (20): 2459–2469
- Holdsworth MJ, Bentsink L, Soppe WJJ (2008). Molecular networks regulating *Arabidopsis* seed maturation, after-ripening, dormancy and germination. *New Phytol*, 179 (1): 33–54
- Hu Y, Yu D (2014). BRASSINOSTEROID INSENSITIVE2 interacts with ABSCISIC ACID INSENSITIVE5 to mediate the antagonism of brassinosteroids to absciscic acid during seed germination in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 24: 2857–4408
- Jacobsen JV, Pearce DW, Poole AT, Pharis RP, Mander LN (2002). Absciscic acid, phaseic acid and gibberellin contents associated with dormancy and germination in barley. *Physiol Plant*, 115: 428–441
- Jiang L, Liu X, Xiong G, Liu H, Chen F, Wang L, Meng X, Liu G, Yu H, Yuan Y, et al (2013). DWARF 53 acts as a repressor of strigolactone signalling in rice. *Nature*, 504 (7480): 401–405
- Kanno Y, Jikumaru Y, Hanada A, Nambara E, Abrams SR, Kamiya Y, Seo M (2010). Comprehensive hormone profiling in developing *Arabidopsis* seeds: examination of the site of ABA biosynthesis, ABA transport and hormone interactions. *Plant Cell Physiol*, 51 (12): 1988–2001
- Kepczynski J, Kepczynska E (1997). Ethylene in seed dormancy and germination. *Physiol Plant*, 101: 720–726
- Kermode AR (2005). Role of absciscic acid in seed dormancy. *J Plant Growth Regul*, 24: 319–344
- Koornneef M, Bentsink L, Hilhorst H (2002). Seed dormancy and germination. *Curr Opin Plant Biol*, 5 (1): 33–36
- Koornneef M, Hanhart CJ, Hilhorst HW, Karssen CM (1989). *In vivo* inhibition of seed development and reserve protein accumulation in recombinants of absciscic acid biosynthesis and responsiveness mutants in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Physiol*, 90 (2): 463–469
- Kucera B, Cohn MA, Leubner-Metzger G (2005). Plant hormone interactions during seed dormancy release and germination. *Seed Sci Res*, 15 (4): 281–307
- Léon-Kloosterziel KM, van de Bunt GA, Zeevaart JA, Koornneef M (1996). *Arabidopsis* mutants with a reduced seed dormancy. *Plant Physiol*, 110: 233–240
- Leubner-Metzger G, Petruzzelli L, Waldvogel R, Vögeli-Lange R, Meins F Jr (1998). Ethylene-responsive element binding protein (EREBP) expression and the transcriptional regulation of class I β -1,3-glucanase during tobacco seed germination. *Plant Mol Biol*, 38: 785–795
- Liu PP, Montgomery TA, Fahlgren N, Kasschau KD, Nonogaki H, Carrington JC (2007). Repression of *AUXIN RESPONSE FAC-*

- TOR10* by microRNA160 is critical for seed germination and post-germination stages. *Plant J*, 52 (1): 133–146
- Liu S, Sehgal SK, Li J, Lin M, Trick HN, Yu J, Gill BS, Bai G (2013a). Cloning and characterization of a critical regulator for preharvest sprouting in wheat. *Genetics*, 195 (1): 263–273
- Liu X, Zhang H, Zhao Y, Feng Z, Li Q, Yang HQ, Luan S, Li J, He ZH (2013b). Auxin controls seed dormancy through stimulation of abscisic acid signaling by inducing ARF-mediated *ABI3* activation in *Arabidopsis*. *Proc Natl Acad Sci USA*, 110 (38): 15485–15490
- Lumba S, Tsuchiya Y, Delmas F, Hezky J, Provart NJ, Lu QS, McCourt P, Gazzarrini S (2012). The embryonic leaf identity gene *FUSCA3* regulates vegetative phase transitions by negatively modulating ethylene-regulated gene expression in *Arabidopsis*. *BMC Biol*, 10: 8
- McCarty DR (1995). Genetic control and integration of maturation and germination pathways in seed development. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol*, 46: 71–93
- McCarty DR, Carson CB, Stinard PS, Robertson DS (1989). Molecular analysis of *viviparous-1*: an abscisic acid-insensitive mutant of maize. *Plant Cell*, 1 (5): 523–532
- McCarty DR, Hattori T, Carson CB, Vasil V, Lazar M, Vasil IK (1991). The *Viviparous-1* developmental gene of maize encodes a novel transcriptional activator. *Cell*, 66 (5): 895–905
- McCourt P, Lumba S, Tsuchiya Y, Gazzarrini S (2005). Crosstalk and abscisic acid: the roles of terpenoid hormone in coordinating development. *Physiol Plant*, 123: 147–152
- Michaels SD, Amasino RM (1999). The gibberellic acid biosynthesis mutant *ga1-3* of *Arabidopsis thaliana* is responsive to vernalization. *Dev Genet*, 25 (3): 194–198
- Morris CF, Mueller DD, Faubion JM, Paulsen GM (1988). Identification of L-tryptophan as an endogenous inhibitor of embryo germination in white wheat. *Plant Physiol*, 88 (2): 435–440
- Nakamura S, Abe F, Kawahigashi H, Nakazono K, Tagiri A, Matsu-moto T, Utsugi S, Ogawa T, Handa H, Ishida H, et al (2011). A wheat homolog of MOTHER OF FT AND TFL1 acts in the regulation of germination. *Plant Cell*, 23 (9): 3215–3229
- Nambara E, Marion-Poll A (2005). Abscisic acid biosynthesis and catabolism. *Annu Rev Plant Biol*, 56: 165–185
- Nambara E, Okamoto M, Tatematsu K, Yano R, Seo M, Kamiya Y (2010). Abscisic acid and the control of seed dormancy and germination. *Seed Sci Res*, 20: 55–67
- Ni BR, Bradford KJ (1992). Quantitative models characterizing seed germination responses to abscisic acid and osmoticum. *Plant Physiol*, 98 (3): 1057–1068
- Nielsen MT, McCrate AJ, Heyne EG, Paulsen GM (1984). Effects of weather variables during maturation on pre-harvest sprouting of hard white winter wheat. *Crop Sci*, 24 (2): 779–782
- Ogawa M, Hanada A, Yamauchi Y, Kuwahara A, Kamiya Y, Yamaguchi S (2003). Gibberellin biosynthesis and response during *Arabidopsis* seed germination. *Plant Cell*, 15: 1591–1604
- Oh E, Yamaguchi S, Hu J, Yusuke J, Jung B, Paik I, Lee HS, Sun TP, Kamiya Y, Choi G (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
- Oh E, Yamaguchi S, Kamiya Y, Bae G, Chung WI, Choi G (2006). Light activates the degradation of PIL5 protein to promote seed germination through gibberellin in *Arabidopsis*. *Plant J*, 47 (1): 124–139
- Piskurewicz U, Jikumaru Y, Kinoshita N, Nambara E, Kamiya Y, Lopez-Molina L (2008). The gibberellic acid signaling repressor RGL2 inhibits *Arabidopsis* seed germination by stimulating abscisic acid synthesis and ABI5 activity. *Plant Cell*, 20: 2729–2745
- Porch TG, Tseung CW, Schmelz EA, Settles AM (2006). The maize *Viviparous10/Viviparous13* locus encodes the *Cnx1* gene required for molybdenum cofactor biosynthesis. *Plant J*, 45 (2): 250–263
- Ramaih S, Guedira M, Paulsen GM (2003). Relationship of indoleacetic acid and tryptophan to dormancy and preharvest sprouting of wheat. *Funct Plant Biol*, 30 (9): 939–945
- Schmitz N, Abrams SR, Kermode AR (2002). Changes in ABA turnover and sensitivity that accompany dormancy termination of yellow cedar (*Chamaecyparis nootkatensis*) seeds. *J Exp Bot*, 53 (366): 89–101
- Shu K, Zhang H, Wang S, Chen M, Wu Y, Tang S, Liu C, Feng Y, Cao X, Xie Q (2013). ABI4 regulates primary seed dormancy by regulating the biogenesis of abscisic acid and gibberellins in *Arabidopsis*. *PLoS Genet*, 9 (6): e1003577
- Singh M, Lewis PE, Hardeman K, Bai L, Rose JK, Mazourek M, Chomet P, Brutnell TP (2003). *Activator* mutagenesis of the *pink scutellum1/viviparous7* locus of maize. *Plant Cell*, 15 (4): 874–884
- Sirova J, Sedlarova M, Piterkova J, Luhova L, Petrivalsky M (2011). The role of nitric oxide in the germination of plant seeds and pollen. *Plant Sci*, 181: 560–572
- Stanga JP, Smith SM, Briggs WR, Nelson DC (2013). *SUPPRESSOR OF MORE AXILLARY GROWTH2 1* controls seed germination and seedling development in *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, 163 (1): 318–330
- Steber CM, McCourt P (2001). A role for brassinosteroids in germination in *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, 125 (2): 763–769
- Suzuki M, Latshaw S, Sato Y, Settles AM, Koch KE, Hannah LC, Kojima M, Sakakibara H, McCarty DR (2008). The maize *Viviparous8* locus, encoding a putative ALTERED MERISTEM PROGRAM1-like peptidase, regulates abscisic acid accumulation and coordinates embryo and endosperm development. *Plant Physiol*, 146 (3): 1193–1206
- Suzuki M, Settles AM, Tseung CW, Li QB, Latshaw S, Wu S, Porch TG, Schmelz EA, James MG, McCarty DR (2006). The maize *viviparous15* locus encodes the molybdopterin synthase small subunit. *Plant J*, 45: 264–274
- Tan BC, Schwartz SH, Zeevaart JA, McCarty DR (1997). Genetic control of abscisic acid biosynthesis in maize. *Proc Natl Acad Sci USA*, 94 (22): 12235–12240
- Toh S, Kamiya Y, Kawakami N, Nambara E, McCourt P, Tsuchiya Y (2012). Thermo inhibition uncovers a role for strigolactones

- in *Arabidopsis* seed germination. *Plant Cell Physiol*, 53 (1): 107–117
- Ueno K (2002). Effects of desiccation and a change in temperature on germination of immature grains of wheat (*Triticum aestivum* L.). *Euphytica*, 126: 107–113
- Umehara M, Hanada A, Yoshida S, Akiyama K, Arite T, Takeda-Kamiya N, Magome H, Kamiya Y, Shirasu K, Yoneyama K, et al (2008). Inhibition of shoot branching by new terpenoid plant hormones. *Nature*, 455: 195–200
- Wang Z, Cao H, Sun Y, Li X, Chen F, Carles A, Li Y, Ding M, Zhang C, Deng X, Soppe WJ, Liu YX (2013). *Arabidopsis* paired amphipathic helix proteins SNL1 and SNL2 redundantly regulate primary seed dormancy via abscisic acid-ethylene antagonism mediated histone deacetylation. *Plant Cell*, 25: 149–166
- Wu JH, Zhu CF, Pang JH, Zhang XR, Yang CL, Xia GX, Tian YC, He CZ (2014). 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*, 80: 1118–1130
- Xi W, Liu C, Hou X, Yu H (2010). *MOTHER OF FT AND TFL1* regulates seed germination through a negative feedback loop modulating ABA signaling in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 22 (6): 1733–1748
- Xing Y, Wu YQ (2003). Seed dormancy and the factors that results in it. *Biol Teaching*, 28 (5): 7–8 (in Chinese) [邢勇, 武月琴(2003). 种子休眠与致休眠因子. 生物学教学, 28 (5): 7–8]
- Xiong L, Zhu JK (2003). Regulation of abscisic acid biosynthesis. *Plant Physiol*, 133 (1): 29–36
- Yamaguchi S (2008). Gibberellin metabolism and its regulation. *Annu Rev Plant Biol*, 59: 225–251
- Zheng GH, Shi ZL, Zhao TF, Tao JL (1990). *Applied Physiology of Seed*. Beijing: Beijing Agriculture Press, 158–213 (in Chinese) [郑光华, 史忠礼, 赵同芳, 陶嘉龄(1990). 实用种子生理学. 北京: 北京农业出版社, 158–213]
- Zhou F, Lin Q, Zhu L, Ren Y, Zhou K, Shabek N, Wu F, Mao H, Dong W, Gan L, et al (2013). D14-SCF^{D3}-dependent degradation of D53 regulates strigolactone signalling. *Nature*, 504 (7480): 406–410

Regulation of plant hormones on seed dormancy and germination

YU Min^{1,2}, XU Heng², ZHANG Hua², ZHU Ying^{2,*}

¹College of Chemistry and Life Science, Zhejiang Normal University, Jinhua, Zhejiang 321004, China; ²State Key Laboratory Breeding Base for Zhejiang Sustainable Pest and Disease Control, Institute of Virology and Biotechnology, Zhejiang Academy of Agricultural Science, Hangzhou 310021, China

Abstract: Seed dormancy is an important agricultural trait in crop. It is closely related with crop yield and quality. Disturbing of seed dormancy would cause either pre-harvest sprouting or germination deficiency. Seed dormancy and germination are regulated by many developmental cues, such as plant hormones, and many environmental cues, such as humidity and temperature. Here, we mainly focused on the regulation of plant hormones on seed dormancy. Further study on the key components in this process will help us to elucidate the molecular mechanism of seed dormancy and control the pre-harvest sprouting in crop.

Key words: seed dormancy; endogenous hormone; regulation mechanism

Received 2016-02-16 Accepted 2016-04-12

This work was supported by Zhejiang Natural Science Foundation for Distinguished Young Scientists (Grant No. LR14C020001), State Key Project of Basic Research (Grant No. 2012CB944803), and Zhejiang Natural Science Foundation (Grant No. LQ14C020001).

*Corresponding author (E-mail: yzhu1974@hotmail.com).