种子萌发调控的分子机理研究进展

乌凤章[1,2], 刘桂丰[1], 姜　静[1], 陆天聪[1], 王柏臣[1]

(1.东北林业大学 林木遗传育种与生物技术教育部重点实验室,黑龙江 哈尔滨 150040; 2.大连大学,辽宁 大连 116622)

摘　要:休眠与萌发是植物种子对环境变化的适应特征,受许多基因调控和环境因子的影响,至今尚未能清楚地阐明其调控机制。近年来从拟南芥等植物的突变体中鉴定了一些与种子萌发相关的基因,有助于阐明种子萌发的分子机制。现综述光和赤霉素、脱落酸等植物激素对种子萌发调控作用的分子机理以及相关的蛋白质组学的研究进展。

关键词:种子萌发;蛋白质组学;激素;光敏色素

中图分类号:S 604^{+}.1　文献标识码:A　文章编号:1001-0009(2008)02-0054-05

种子萌发是种子植物个体发育中最为关键的时期,是植物为适应环境(气候变化、温度差异等因素)以保持自身繁殖而形成的一种生物特性,它关系到是否能够保证种群顺利繁衍和进化,具有非常重要的生物学意义。

种子萌发是指有活力的种子,当其受潮吸水后,开始进行呼吸、物质合成及其它代谢活动,经过一定时期种胚突破种皮,露出胚根的过程。种子萌发在本质上是将胚轴恢复到静止或休眠期间暂时停止的连续生长状态,开始进行新的遗传程序即基因的相异转录。

种子萌发一直都是人们重点研究的问题之一。目前在这些研究领域已取得了长足的进步。研究表明种子的萌发和萌发后幼苗的建成是内外因素相互作用的结果。外因是指适宜的光照、温度、水分和氧气,内部因素是指种子自身是否具有足够的储备和是否具有利用这些储备在接受外部信号后启动各种生命活动的生物化学反应的能力。现主要概述近年来种子萌发研究在分子水平上的进展,并对今后的研究工作做一展望。

第一作者简介:乌凤章(1965-),男,副教授,东北林业大学在读博士,从事生物化学与分子生物学研究工作。E-mail:wfz1965@126.com。

通讯作者:王柏臣。E-mail:wangbaichen@gmail.com。

收稿日期:2007-11-30

[5] Schwimmer S, Makower RU, Rorem ES. Invertase and invertase inhibitor in potato[J]. Plant Physiol, 1961, 36:313-316.

[6] Pressey R. Separation and properties of potato invertase and invertase inhibitor[J]. Arch Biochem Biophys, 1966, 113:667-674.

[7] Pressey R. Invertase inhibitor from potatoes: purification, characterization, and reactivity with plant invertases[J]. Plant Physiol, 1967, 42:1780-1786.

[8] Jaynes T A, Nelson O E. An invertase inactivator in maize endosperm and factors affecting inactivation[J]. Plant Physiol, 1971, 47:629-634.

[9] Pressey R. Invertase inhibitor in tomato fruit[J]. Phytochemistry, 1994, 36:543-546.

[10] Weil M, Krausgrill S, Schuster A, et al. A 17-kDa Nicotiana tabacum cell-wall peptide acts as an in vitro inhibitor of the cell-wall isoform of acid invertase[J]. Planta, 1994, 193:438-445.

[11] Greiner S, Krausgrill S, Rausch T. Cloning of a tobacco apoplasmic invertase inhibitor. Proof of function of the recombinant protein and expression analysis during plant development[J]. Plant Physiol, 1998, 116:733-742.

[12] Camardella L, Carratore V, Ciardiello M A, et al. Kiwi protein inhibitor of pectin methylesterase amino acid sequence and structural importance of two disulfide bridges[J]. Eur J Bioch, 2000, 267:4561-4565.

[13] Greiner S, Koster U, Lauer K, et al. Plant invertase inhibitors: expression in cell culture and during plant development[J]. Aust J Plant Physiol, 2000, 27:807-814.

[14] Krausgrill S, Greiner S, Koester U, et al. In transformed tobacco cells the apoplasmic invertase inhibitor operates as a regulatory switch of cell wall invertase[J]. Plant J, 1998, 13:275-280.

[15] Rosenkranz H, Vogel R, Greiner S, et al. In wounded sugar beet (Beta vulgaris L.) tap-root, hexose accumulation correlates with the induction of a vacuolar invertase isoform[J]. J Exp Bot, 2001, 52:2381-2385.

[16] Greiner S, Rausch T, Sonnewald U, et al. Ectopic expression of a tobacco invertase inhibitor homolog prevents cold-induced sweetening of potato tubers[J]. Nat Biotech, 1999, 17:708-711.

[17] 成善汉,宋波涛,谢从华,等.烟草液泡转化酶抑制子基因调控马铃薯块茎低温还原糖累积的研究[J].中国农业科学,2007,40(1):140-146.

[18] Miller M E, Chourey P S. The maize invertase-deficient miniature-1 seed mutation is associated with aberrant pedicel and endosperm development[J]. Plant Cell, 1992, 4:297-305.

[19] Weber H, Buchner P, Borisjuk L, et al. Sucrose metabolism during cotyledon development of Vicia faba L. is controlled by the concerted action of both sucrose-phosphate synthase and sucrose synthase: expression patterns, metabolic regulation and implications for seed development[J]. Plant J, 1996, 9:841-850.

[20] Rausch T, Greiner S. Plant protein inhibitors of invertases[J]. Bioch Biophy Acta, 2004:253-261.

?1994-2015 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved.　http://www.cnki.net

1 光对种子萌发的诱导作用

绝大多数植物的种子萌发和萌发后的幼苗的建成形成都是光依赖的。光的各种信息如光的质量、强度和照射时间都能够为植物的光受体所感知,几乎影响到从种子萌发到开花的各个时期[1]。在众多的植物光受体中只有光敏色素被证明直接参与了对种子萌发的诱导。

在拟南芥(*Arabidopsis thaliana*(L.)Heynh.)中光敏色素(phytochrome)是由5个成员(PhyA-PhyE)组成的小基因家族编码的。其中PhyA和PhyB在种子萌发中起着最为关键的作用。研究表明,红光通过PhyA和PhyB诱导种子的萌发,而远红光对种子萌发的诱导则只通过PhyA来实现。进一步研究表明PhyB和PhyD干扰了PhyA调节的远红光诱导的种子萌发。在后来的研究中发现PhyE也调节远红光诱导的种子萌发,PhyE突变体种子在远红光条件下不能萌发,说明PhyE对于PhyA调控的远红光萌发可能是必需的。

生化和免疫细胞化学的研究表明,Phy主要在细胞质中发挥作用。活化形式的Pfr通过调节细胞内的第二信使cGMP和Ca^{2+}而激活光调节基因的表达。Pfr形式的Phy具有Ser/Thr蛋白激酶活性,可以磷酸化自身的功能基团而自我活化,可能调控光敏色素与其他信号分子之间的相互作用;也可以磷酸化其它蛋白,可能会改变那些蛋白的活性,并通过磷酸化级联反应调控生化反应。光敏色素结合蛋白(phytochromekinase substrate 1,PKS1)能被PhyA和PhyB的活化形式Pfr所磷酸化,是光敏色素转导光信号的负调节因子。研究表明非活性的Pr受光激发转变成活性的Pfr后,能够进入细胞核与一些基因表达调控因子相互作用,调节基因的表达。能与Phy相互作用的核因子中的PIL5是Phy调节种子萌发的重要负调控因子[2]。

有证据证实,光敏色素是通过影响赤霉素的生物合成以及对赤霉素的敏感性来影响种子的萌发。红光诱导拟南芥*GA4*以及其同源基因*GA4H*的转录,PhyB可能调节了这2种基因的表达,这两个基因编码赤霉素3β-羟化酶,催化赤霉素生物合成的最后一步反应。此外,生长在红光条件下的拟南芥gal突变体需要少量的外源赤霉素就能萌发,这说明光敏色素的信号传导可以提高种子对赤霉素的敏感性。

2 植物激素对种子萌发的调节作用

激素执行其生物学功能的过程,实质上是一个细胞信号转导过程。信号首先通过细胞受体被识别,识别后通过一系列细胞内下游信使将信号转导到"靶酶"或细胞核内"靶基因"上,最终直接引起酶活性的变化或基因表达的改变,从而发生生理效应。激素能通过信息传导对种子内的各种生理变化做出反应,调节种子内部一系列蛋白质、酶的代谢,从而控制种子的萌发。与种子生理活动有关的主要激素种类是赤霉素(GA),脱落酸(ABA)、细胞分裂素(CTK)和乙烯。其它的如内酯、固醇等也有类似激素的性质,也和一些种子的生理活动有复杂的关系。激素是构成种子萌发的生化过程的调节物,因而被推崇为首要的萌发因子。同样,关于激素与种子萌发及休眠的关系一直是种子生理生化研究的热点。

2.1 脱落酸(ABA)对种子萌发的调控作用

ABA在植物种子成熟、休眠和萌发以及对非生物胁迫做出反应等方面都发挥着重要的作用。同时,ABA也参与萌发后植物幼苗的发育调控,如地上部分的伸长,形态建成、维持根的生长等。在ABA如此众多的功能中研究的较为深入的是其对种子萌发和萌发后幼苗生长发育的抑制作用。ABA对种子的萌发有抑制作用的直接例证是对ABA不敏感的拟南芥突变体表现为没有休眠状态就可以直接萌发。ABA对种子萌发和萌发后的与贮藏物代谢有关的某些酶活性有抑制作用。用从大麦糊粉层中分离的核酸研究表明,ABA不仅阻碍α-淀粉酶的积累,而且抑制GA调控的相关转录。已知与萌发相关的许多酶(如磷酸酶、β-葡聚糖酶等)的表达受GA调节。

植物内源性的ABA水平是通过生物合成和分解代谢来调控的。最近的分子遗传学研究表明拟南芥中的9-顺-环氧类胡萝卜素-双加氧酶(9-cis-epoxycarotenoid dioxygenase AtNCED)家族的5个成员在种子发育和萌发过程中对ABA的合成有明显的调控作用[3]。其中AtNCED6和AtNCED9在这一过程中发挥着主要作用[4],而AtNCED3主要参与了萌发过程中高渗透压下对ABA的合成调控[5]。脱落酸8′-羟化酶(ABA 8′-hydroxylase)被认为是许多代谢途径中比较重要的分解代谢酶。在拟南芥中由CYP707A基因家族的基因编码ABA 8′-羟化酶。目前已经有4个基因[6,7]。其中*CYP707A2*在种子吸水后表达量明显上调,从而降低种子中ABA的水平,对萌发起到了间接的促进作用[8]。

到目前为止通过遗传学研究方法对ABA超敏感突变体的筛选表明很多生理过程如法呢化、1,4,5—三磷酸甘油酸肌醇(IP3)的去磷酸化、RNA的代谢等途径的启动都需要ABA信号的降低。最近Xin等发现ROP小GTP酶家族的一个成员ROP10能够通过多种特异途径调节一套基因,包括蛋白激酶和锌指家族蛋白基因对ABA的敏感度,实现对ABA反应的负向调控从而促进种子萌发[9]。

关于ABA受体的研究一直陷于困境,最近才有所突破。Shen等利用之前从蚕豆(*Vicia faba* Linn.)叶片中得到的ABA特异性结合蛋白ABAR的序列信息,研究了拟南芥中相应的同源基因的功能。结果发现拟南芥中ABAR与ABA也具有受体-配基结合特性;通过转

?1994-2015 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

基因上调 ABAR 的表达(overexpressingABAR)后,植物在种子萌发、幼苗生长和气孔运动方面对 ABA"超敏感";而通过转基因(RNAi, ABAR 反义)下调 ABAR 的表达后植物在种子萌发、幼苗生长和气孔运动方面对 ABA 反应"不敏感"。作者又研究证明了 ABAR 是一个 ABA 受体,其介导的 ABA 信号转导是一个独立于叶绿素合成和质体-核信号转导的不同的细胞信号过程[10]。

2.2　赤霉素对种子萌发的调控作用

GA 对种子的萌发有促进作用的直接例证是拟南芥 GA 生物合成的突变体 *ga*1-3 在不施加外源 GA 时不能起始 GA 合成;GA 生物合成的化学抑制剂 paclobutrazol(PAC)能够抑制种子的萌发,因此体内从头合成的 GA 对于种子萌发是十分必要的。

GA 合成受许多因素直接或间接调控,如其它激素、低温、光、有活性的 GA 等。Yamaguchi 等对种子萌发期间 GA 的生物合成的调控研究,结果发现在鉴定的对 GA 合成反应起调控作用的基因中包括了负责其它植物激素的合成、运输和信号传递的基因[11]。这表明 GA 在诱导/促进种子萌发时,其它植物激素对 GA 的合成也起调控作用。低温处理可促进种子萌发,在拟南芥中低温处理可提高 AtGA20ox1、AtGA20ox2、AtGA3ox1 及 AtGA3ox2 的表达,进而提高活性 GA 的浓度。Yamaguchi 等通过对一个丧失冷诱导的 GA 合成功能基因的拟南芥突变体 AtGA3ox1 的研究,发现该基因除了被温度调节,还受到有活性的光敏色素的正向调控和有生物活性的 GA 的负向调控[11]。

GA 可以促进种子萌发以及在幼苗发育过程中促进茎/下胚轴的伸长以及叶片的扩张[12],而这些功能是通过诱导其它基因来完成的。

*RGL*2 是编码一个预测的转录调控子 GRAS 家族中的一个成员,该家族成员都含有一个 DELLA 结构域,这个结构域对于保持蛋白质的稳定性非常重要[13]。*RGL*2 突变体即使在加入 GA 生物合成的化学抑制剂的条件下依然可以萌发,表明 *RGL*2 是种子萌发过程中 GA 信号的负调控因子。Lee 等发现 *RGL*2 的转录水平在种子吸涨时迅速升高而在萌发过程中又迅速下降;GUS 染色的原位杂交显示 *RGL*2 的表达被严格限制在胚根的伸长区,这一步证明了它只是控制种子萌发的 GA 信号的负调控因子[14]。又因为 *RGL*2 的表达是种子吸涨诱导的[15],所以它可能是通过外部环境和内源因素的共同作用来控制种子萌发的。

SPY(spindly)基因编码一种乙酰谷氨酸转移酶(O-linked N-acetyl glucosamine transferases, GlcNAc),拟南芥 SPY 突变体能够抵抗多效唑(paclobutrazol, PAC)对种子萌发的抑制作用和恢复 GA 合成突变体 *ga*1-2 种子的萌发表型。但是,在拟南芥和矮牵牛(*Petunia hybrida*)中 *SPY* 基因的高度表达会减弱 GA 对种子萌发的促进作用。因此,SPY 基因产物可能也是 GA 信号的负调控因子。

在拟南芥种子中分离出一种突变体 *sleepy*1(*sly*1),这种突变体表现严重的萌发缺陷,与赤霉素营养缺陷型非常相似。但突变体(*sly*1)引起的萌发抑制不能被外援 Gas 解除[16]。因此,*SLY*1 已经被推测是种子感受赤霉素信号的一个关键因子。Dill 等认为 SLY1 参与了 GA 调节的蛋白降解反应[17]。

另外研究相对较为深入的是一个类似转录因子 AP2 家族的基因—叶柄调控基因(*LEAFYPETIOLE*, *LEP*)。这个基因只在幼苗中特异表达而在成年植株中不表达,如果将这个基因在成年植株中过表达会导致叶片卷曲、叶柄缺失和出现性状不规则的果荚。通过对其突变体 *Lep*-1 进行研究表明,*LEP* 是 GA 诱导种子萌发的正向调控因子,可能参与了萌发后幼苗的发育[12]。

G 蛋白偶联受体(G protein-coupledreceptors, GCR)是感受外界信号的主要成分之一。研究表明,GCR 的高度表达可以解除种子休眠,并增强 2 种 GA 正调节基因 *Myb*65 和 Ser/Thr 磷酸化酶基因 PP2A 的表达,说明 GCR 可能参与 GA 信号的转导。

2.3　其它植物激素对种子萌发的调控作用

除了 ABA 和 GA 对种子萌发有影响外,其他植物激素如油菜素内脂(BR)、乙烯和细胞分裂素(cytokinin)对种子的萌发和幼苗发育的影响也有报道。

在拟南芥种子中 BR 去黄化突变体 *det*2 和 BR 不敏感突变体 *bri* 的种子萌发率都降低,即使没有外源 BR 种子最终也会萌发,与 GA 比较,BR 并不是种子萌发的必要条件,这说明 BR 和 GA 通过不同的途径和机理调节种子的萌发。

细胞分裂素(CTK)则不仅参与了种子的萌发、幼苗根、茎、叶的发育,还参与了一系列光的调控过程,如幼苗的去黄化和叶绿体的分化等过程。细胞分裂素最显而易见的作用是,当它与抑制物质,特别是脱落酸 ABA 同时施用时表现出了拮抗效应。各种浓度赤霉素打破休眠的作用受脱落酸的抑制,而脱落酸的抑制效应又被细胞分裂素所克服。因此认为,细胞分裂素具有使促进物质(GA)起作用的"许可"作用。

乙烯对种子萌发的调控作用也是很重要的方面,利用乙烯生物合成前体 1-氨基环丙烷-1-梭酸处理水浮莲种子,明显提高了发芽率。说明有了乙烯合成前体,加速乙烯合成,提高了发芽率。另外,加入乙烯生物合成抑制剂,氨基氧乙酸与 *CoC*12,明显抑制了其种子的萌发。拟南芥乙烯反应突变体即乙烯不敏感突变体(*ethylene insensitive*, *ein*)、乙烯 ETR 受体突变体(etr)和组成型三重反应突变体(*constutive triple response*, *ctr*)对

?1994-2015 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved.　http://www.cnki.net

乙烯和 ABA 的反应不同,推断乙烯是 ABA 调节种子休眠和萌发的拮抗剂。

3 种子萌发的蛋白质组学研究

蛋白质是生理功能的执行者,研究种子在一定的温度、湿度条件下萌发时期蛋白质的变化,反映了基因组被激活时基因的表达情况,也能反映种子内生理代谢从相对静止状态到活跃状态的转变,对探讨萌发的机理及完善种子生物学研究有重要的意义。蛋白质组学(proteomics)技术为研究这些动态变化的蛋白质提供了很好的手段,其核心技术包括双向电泳技术(2-dimensional gel electrophoresis,2-DE)和质谱技术(mass spectrometry,MS)。

拟南芥作为模式生物,其种子休眠和萌发的蛋白质组学研究开展得相对较多。Gallardo 等进行了拟南芥种子萌发过程蛋白质组分析,共分离得到 1 300 种蛋白质,其中有 74 种蛋白质在种子吸胀阶段或在胚突破过程中改变了丰度[18]。另外,除一些以前已经确认和萌发有关的蛋白质被识别外,还新发现了一些与萌发有关肌动蛋白异构体和 WD-40 重复蛋白。Gallardo 等为研究萌发时期 GA 对蛋白质表达的影响,比较了野生型拟南芥、萌发时加入 GA 抑制剂的野生型拟南芥和 GA 缺陷型突变体的萌发期间蛋白质组差异,结果在 46 个丰度发生变化的蛋白质中,只有 α-2,4-微管蛋白的出现依赖于 GAs 的活性[19]。Gallardo 通过蛋白质组学揭示了拟南芥种子萌发期间 2 种持家酶 Met 合成酶和 S-腺苷甲硫氨酸合成酶的不同积累。这 2 种持家酶在干种子中水平很低,吸胀 1 d 后开始增加,在胚根伸出的时刻大量积累。研究结果表明,它们是控制代谢的基本成分,控制着种子萌发期间从静止到高度活动状态的转变过程,而且这些蛋白质积累的时间模式和胚根伸出后内源乙烯的基本作用相一致[20]。Fu(2005)等用 MALDI-TOF-MS 和 MALDI-TOF-MS/MS 鉴定了 355 个独立基因编码的 437 个蛋白质点。其中 293 个蛋白质在种子萌发和幼苗发育的各个时期均有表达;95 个在胚根伸出种皮时才开始积累;18 个在以后稍晚时期才出现。通过进一步分析,将其中的 226 个定位到新陈代谢途径中。

除拟南芥外,stergaard 等用 2-DE 和 MS 鉴定了 103 个成熟大麦(*Hordeum vulgare* L.)种子萌发期间的水溶性蛋白质,这些蛋白包括持家酶、分子伴侣、防卫性蛋白(包括酶抑制剂)以及与脱水和氧化胁迫相关的蛋白。大多数蛋白在萌发期间发生了改变,其中包括丝氨酸蛋白酶抑制剂和 α-淀粉酶。徐晓燕等运用蛋白质组学技术对大豆(*Glycine max*)N2899 种子萌发 0 h、8 h、36 h、60 h 4 个时期蛋白质的差异表达情况进行了研究。结果发现,在可识别的点约 350 个,其中表达量变化 2.5 倍以上的蛋白质点有 24 个,而绝大部分大豆种子贮藏蛋白在萌发期尚未降解。在萌发的第 1 阶段,24 个差异表达蛋白中有 10 个蛋白质的丰度发生变化。第 2 阶段,差异表达蛋白的种类和量增加,其中 15 个蛋白质是动态变化的,14 个蛋白质在胚根突破种皮时表达量达到峰值,表明吸胀后种子内的生命活动越来越强。用质谱鉴定出 6 个蛋白质,分别是核苷二磷酸激酶、热激蛋白、硫氧还蛋白、35 ku 种子成熟蛋白及种子成熟蛋白 PM36[23]。这些差异蛋白在种子萌发过程中可能起重要的作用。

4 结论和展望

从以上的论述中可以看出,无论是光敏色素,还是激素中的赤霉素、脱落酸、细胞分裂素对种子的休眠和萌发的调控作用,都与本身存在的水平有关。利用研究遗传学方法,鉴定了一些影响它们合成的正向和负向调控因子。在种子萌发过程中光敏色素及各种激素所起作用不同,而且相互之间存在着促进或拮抗作用,在不同的植物中、不同的环境条件下,以不同作用方式来完成对种子萌发的调控作用。ABA 和 GA 是影响种子发育的重要因素,ABA 参与种子休眠,而 GA 在引起种子萌发中起首要作用,ABA 和 GA 之间存在拮抗作用,二者在种子内的平衡决定了种子的发育命运;细胞分裂素、乙烯和 BR 是种子萌发中 GA 作用的促进因子,同时也是 ABA 的拮抗因子;光和 GA 促进需光种子萌发,二者之间存在协同作用。

随着分子生物学技术的发展,人们已逐渐了解模式植物拟南芥内源激素细胞应答反应的机理,以及激素受体、信号中间介导体(激酶,磷酸酶和下游转录因子)在激素信号转导中的特殊作用。对激素信号转导途径中不同组分的鉴定,加深了人们对激素控制植物休眠与萌发机理的理解。尽管激素信号途径的基本框架已经建立,但是有许多热点问题尚不清楚。从 GA 信号的感知到信号的传递,都还存在不少问题尚待阐明,特别是对 GA 受体的研究还相对匮乏,目前很难有一个完整的 GA 信号传导链的认识。在 ABA 信号通路中,还存在未知的组分,ABA 的受体、下游信号中磷酸化酶和激酶的底物、ABA 信号直接作用和间接作用的组分都需要进一步的了解。在光信号调控种子萌发方面,虽然对各种光敏色素了解得比较清楚,但是对下游的信号组分以及各种信号之间是如何相互调节,相互作用的都没有清晰认识。此外究竟是什么作为第一信号启动种子萌发至今还是个未解之谜。

研究种子休眠与萌发的分子生物学技术主要有利用遗传学方法通过 GA、ABA 等突变体对萌发的影响、分子标记、转基因技术、反义 RAN 阻止基因的表达、cDNA 克隆技术等。此外,蛋白质组学分析在拟南芥种子萌发过程中的成功运用,为研究种子休眠和萌发机理提供了新的手段。利用蛋白质组学可从整体水平上探

?1994-2015 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

索种子休眠与萌发过程的代谢与调控、各种作用机制与生物学功能,将能有效地探寻生命科学研究中的未知领域。随着技术的不断创新与改进,关于种子萌发的生命机制将要更多更深入的被揭示。今后的研究工作将要着眼于与种子萌发和幼苗发育信号相关的因子的鉴定;种子萌发过程中各种激素信号受体的研究;信号转导相关基因表达与调控的研究;种子中贮藏物质(包括蛋白质和 RNA)的动员;种子萌发过程中蛋白质之间的相互作用;对特异性基因及蛋白质功能的评定以及各种信号系统上下游关系的鉴定。只有对这些生理生化反应机制充分了解,才能真正的理解种子萌发的规律及机制,才能更好地在今后的生产实践中加以应用。

参考文献

[1] Ryu J S, Kim J I, Kunkel T, Kim B C, et al. Phytochrome-specific type 5 phosphatase controls light signal flux by enhancing phytochrome stability and affinity for a signal transduce[J]. Cell, 2005, 120: 395-406.

[2] Ogawa M, Hanada A, Yamauchi Y, et al. PIL5, a phytochrome-interacting basic helix-loop-helix protein, is a key negative regulator of seed germination in Arabidopsis thaliana[J]. Plant Cell, 2004, 16: 3045-3058.

[3] Tan B C, Joseph L M, Deng W T, et al. DELLA Proteins and Gibberellin-Regulated Seed Germination and Floral Development in Arabidopsis [J]. Plant Physiol, 2004, 135: 1008-1019.

[4] Lefebvre V, North H, Frey A, et al. Marion-Poll A Functional analysis of Arabidopsis NCED6 and NCED9 genesindicates that ABA synthesised in the endosperm is involved in the induction of seed dormancy[J]. Plant J, 2006, 45: 309-319.

[5] Ruggiero B, Koiwa H, Manabe Y, et al. Uncoupling the effects of abscisic acid on plant growth and water relations. Analysis of sto1/nced3, an abscisic acid-deficient but salt-tolerant mutant in Arabidopsis[J]. Plant Physiol, 2004, 136: 3134-3147.

[6] Kushiro T, Okamoto M, Nakabayashi K, et al. The Arabidopsiscytochrome P450 CYP707A encodes ABA 8′-hydroxylases: key enzymesin ABA catabolism[J]. EMBO J, 2004, 23: 1647-1656.

[7] Saito S, Hirai N, Matsumoto C, et al. MArabidopsis CYP707As encode (+)-abscisic acid 8′-hydroxylase, a key enzyme in theoxidative catabolism of abscisic acid[J]. Plant Physiol, 2004, 134: 1439-1449.

[8] Okamoto M, Kuwahara A, Seo M, et al. CYP707A1 and CYP707A2, which encode ABA 8′-hydroxylases, are indispensable for a proper control of seed dormancy and germination in Arabidopsis[J]. Published on March 16, 2006, as DOI: 10.1104/pp.106.079475.

[9] Xin Z, Zhao Y, Zheng Z L. Transcriptome Analysis Reveals Specific Modulation of Abscisic Acid Signaling by ROP10 Small GTPase in Arabidopsis[J]. 2005, 139: 1350-1369.

[10] Shen Y Y, Wang X F, Wu F Q, et al. D. P. The Mg-chelatase H subunit is an abscisic acid receptor[J]. Nature, 2006, 443: 823-826.

[11] Yamauchi Y, Ogawa M, Kuwahara A, Hanada, et al. Activation of gibberellin biosynthesis and response pathways by low temperatureduring imbibition of Arabidopsis thaliana seeds[J]. Plant Cell, 2004, 16: 367-378.

[12] Ward J M, Smith A M, Shah P K, et al. A new role for the Arabidopsis AP2 transcription factor, LEAFY PETIOLE, in gibberellin-induced germination is revealed by the misexpression of a homologous gene, SOB2/DRN-LIKE[J]. Plant cell, 2006, 18: 29-39.

[13] Sun T P, Gubler F. Molecular mechanism of gibberellin signaling in plants[J]. Annu. Rev. Plant Biology, 2004, 55: 197-223.

[14] Lee S, Cheng H, King K, Wang W, et al. Gibberellin regulates Arabidopsis seed germination via RGL2, a GAI/RGA-like gene whose expression is up-regulated following imbibition[J]. Genes Dev, 2002, 16: 646-658.

[15] Tyler L, Thomas S G, Hu J, et al. Della proteins and gibberellin-regulated seed germination and floral development in Arabidopsis[J]. Plant Physiol, 2004, 135: 1008-1019.

[16] Steber C M, Cooney S, McCourt P. Isolation of the GA-response mutant sly1 as Stephen M S, Neit EO. Genetic analysis of gibberellin signal transduction[J]. Plant physiol, 1996, 112: 11-17.

[17] Dill A, Thomas S G, Hu J, et al. The Arabidopsis F-box protein sleepy1 targets gibberellin signaling repressors for gibberellin-induced degradation[J]. Plant Cell, 2004, 16: 1392-1405.

[18] Gallardo K, Job C, Groot S P C, et al. Proteomic analysis of arabidopsis seed germination and priming[J]. Plant Physiol, 2001, 126: 835-848.

[19] Gallardo K, Job C, Groot S P C, et al. Proteomics of Arabidopsis seed germination. a comparative study of wild-type and gibberellin-deficient seeds [J]. Plant Physiol, 2002, 129: 823-837.

[20] Gallardo K, Job C, Groot S P C, et al. Importance of methionine biosynthesis for Arabidopsis seed germination and seedling growth[J]. Physiologia Plantarum, 2002, 116: 238-247.

[21] Fu Q, Wang B C, Jin X, Li, et al. Proteomic analysis and extensive protein identification from dry, germinating Arabidopsis seeds and young seedlings[J]. J. Biochem. Mol. Biol, 2005, 38: 650-660.

[22] stergaard O, Finnie C, Laugesen S, et al. Proteome analysis of barley seeds: identification of major proteins from twodimensional gels (pI 4-7)[J]. Proteomics, 2004, 4: 2437-2447.

[23] 徐晓燕,郑蕊,李春梅,等. 大豆种子萌发过程中的差异蛋白质组研究[J]. 生物化学与生物物理进展, 2006, 33(11): 1106-1112.

Progress of Studies on Molecular Mechanisms of Regulation in Seed Germination

WU Feng-zhang[1,2], LIU Gui-feng[1], JIANG Jing[1], LU Tian-cong[1], WANG Bai-cheng[1]

(1. Key Laboratory of Forest Tree Genetic Improvement and Biotechnology, Ministry of Education of Northeast Forestry University, Harbin, Heilongjiang 150040, China; 2. Dalian University, Dalian, Liaoning 116622, China)

Abstract: Seed dormancy and germination are complex adaptive traits of plants influenced by a large number of genes and environmental factors, and their mechanisms are still unclear. Recently some genes correlated to seed germination had been identified from Arabidopsis and etc mutants, which would be helpful to understand the mechanisms of seed germination. This paper reviewed the progress in research on the light, gibberellins, abscisic acid and etc on molecular mechanisms of regulation and proteomics in relation to seed germination.

Key words: Seed Germination; Proteomics; Hormone; Phytochrome

?1994-2015 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net