

DOI:10.11937/bfyy.201706045

种子萌发的激素信号互作

周 峰^{1,2}

(1. 南京晓庄学院, 江苏 南京 211171; 2. 山东省黄河三角洲生态环境重点实验室, 山东 滨州 256603)

摘 要:种子萌发受到许多外界和内部因素的严格调控,激素可通过整合内源信号和环境信号协调调控种子萌发。现重点概述了脱落酸(abscisic acid, ABA)和赤霉素(gibberellins, GA)的信号互作及对光照、温度的响应,ABA和乙烯之间的信号互作。指出转录因子FUS3不仅是ABA和GA信号转导途径的枢纽节点,还能通过前馈和反馈调控回路控制种子成熟过程中ABA的积累。而且FUS3在ABA和乙烯的互作中也起重要作用,它负调控乙烯生物合成和信号转导基因的表达。此外,RGL2、XERICO和ABI5也是ABA和GA信号转导途径的枢纽位点。种子响应光质的ABA和GA调控枢纽元件是PII5/PIF1。而在正反馈调控回路中,高温下种子ABA/GA比例的增高可维持较高的FUS3蛋白含量水平增强ABA的响应。

关键词:种子萌发;信号互作;脱落酸;赤霉素

中图分类号:S 604⁺.1 **文献标识码:**A **文章编号:**1001-0009(2017)06-0195-04

植物激素可通过整合内源信号和环境信号,协调调控植物整个生活史中各个阶段的生长和发育。研究表明,激素信号途径不仅可以单独的进行线性

作者简介:周峰(1978-),男,山东淄博人,博士,副教授,现主要从事植物生理生化等研究工作。E-mail:zfbcas@163.com.

基金项目:国家高技术研究发展 863 计划资助项目(2012AA021701);江苏省自然科学基金青年基金资助项目(BK2012073);江苏省生态学重点学科建设资助项目(2012);山东省黄河三角洲生态环境重点实验室开放基金资助项目(2015KFJJ04)。

收稿日期:2016-12-16

调控,还可在各个水平形成复杂的调控网络以响应多重信号分子。这种相互作用可使植物在快速变化的环境条件下保持发育的协同性(plasticity)和鲁棒性(robustness)。生物鲁棒性是指生物在受到外部扰动或内部参数摄动等不确定因素干扰时,生物系统保持其结构和功能稳定的一种特性。很多激素的冗余功能归因于激素代谢和信号途径之间的互作(cross talk)。所谓激素信号之间的互作是指当多种激素共同参与某一生理活动的调节时,激素与激素之间往往存在着协同作用或拮抗作用,这对维持其功能活动的相对稳定起着重要作用。例如激素可通

Research Progress in Analysis and Biological Function of Amygdalin

XIE Yong¹, FAN Zhiping², SHI Jia¹, LI Gangfeng¹, ZHU Miao¹

(1. School of Material and Chemical Engineering, Tongren University, Tongren, Guizhou 554300; 2. Sichuan Provincial Yibin Institute Food and Drug Inspection and Testing Center, Yibin, Sichuan 644000)

Abstract: Amygdalin is one of the most important functional composition in kernel of many rose plants, and it has some special medicinal value. The advance research on content of amygdalin, extraction and purification, structure and characteristic, metabolism pathways and corresponding biological effects of amygdalin were comprehensively reviewed in this study. Finally, it presented outlooks on the research direction and application of amygdalin in the future.

Keywords: amygdalin; extraction and purification; characteristic and metabolism; anti-liver fibrosis; rheumatoid arthritis; bladder cancer

过激活或抑制其它激素生物合成或降解过程关键酶的活性,或通过影响其它激素在特殊组织中的运输来调控其它激素的水平或活性。激素也可通过调控其它激素信号组分(受体或下游效应物)的水平或活性来影响激素信号的感受及敏感性,而这些受体或下游效应物往往是信号互作的关键节点,这种调控方式称为次级或间接互作^[1]。激素还可调控其下游目标物的水平或活性,这些目标物往往是不同信号转导途径的枢纽节点。这种调控方式称为初级或直接调控。当互作结果是激素输出效应与输入效应相当或增加时,这种相互作用称为协同(synergistic);当互作结果是输出效应减弱时,称之为拮抗(antagonistic)^[2]。

种子萌发是植物生活史中一个重要发育阶段,标志着植物进入不可逆的营养生长阶段。萌发受到许多外界和内部因素的严格调控,使得萌发过程成为研究信号互作的理想对象。脱落酸(abscisic acid, ABA)和赤霉素(gibberellins, GA),二者相互拮抗共同对种子萌发进行直接调控,二者的比例而不是绝对含量在种子休眠的打破和种子萌发过程起重要作用。而 ABA/GA 的比例由它们的代谢、信号组分、与其它激素的互作及环境因素共同决定的^[3]。

1 ABA-GA 激素信号互作

早期对突变体的遗传分析研究发现,ABA 或 GA 的生物合成受到彼此代谢的下调影响。*gal* 突变体因缺乏 GA、ABA 含量高而不能萌发,这种萌发缺陷可通过降低 ABA 水平克服。而 ABA 缺陷突变体 *aba2* 中,即使 GA 的从头合成途径被抑制,但仍然含有大量的 GA,种子可萌发^[4]。后来研究发现调控种子休眠和萌发的 ABA 和 GA 调控元件作用方式相反。转录因子 FUSCA3(FUS3)蛋白可通过增加 ABA 水平、抑制 GA 合成基因从而促进休眠,抑制早期萌发;反过来 ABA 水平增加,GA 会降低 FUS3 蛋白含量水平。ABA 对 FUS3 的正调控是通过蔗糖非发酵型蛋白激酶(sucrose non-fermenting 1-related protein kinase, SnRK) AKIN10(alpha KIN10)的磷酸化完成的,而 AKIN10 的活化是由蛋白磷酸酶(protein phosphatase 2C, PP2C)调控^[5]。FUS3 不仅是 ABA 和 GA 信号转导途径的枢纽节点,而且还可通过前馈和反馈调控回路控制种子成熟过程中 ABA 的积累。但关于 GA 对 FUS3 的负调控机制尚不清楚。

ABA 不敏感 4(ABA-INSENSITIVE1, ABI4)和 ABA 不敏感 5(ABA-INSENSITIVE1, ABI5)是涉及种子萌发调节的 ABA 信号转导途径中的重要组分。

与 FUS3 相似,转录因子 ABI4 以相反的方式调控 GA 和 ABA 的代谢基因以维持初级休眠。ABI5 也是由 ABA 稳定,能结合到导致 GA 失活基因的启动子上,抑制有生理活性 GA 的积累。另一方面,GA 抑制萌发过程 ABA 的信号转导,*gal* 突变体因 GA 生物合成受到抑制从而表现为不萌发表型,这可由 *abi4* 和 *abi3* 突变体逆转从而萌发^[6]。后来发现 GA 可通过抑制 RGA(REPRESSOR OF *gal-3*) LIKE2 (RGL2)负调控 ABI5 的积累,而 ABA 作用相反能增加 RGL2 基因的表达。ABA 和 GA 信号途径的另一个枢纽节点是 RING 家族 E3 泛素连接酶 XERICO。XERICO 基因是 DELLA 蛋白的直接作用目标,正调控 ABA 水平。DELLA 蛋白作为 GA 响应的一种负调节因子,抑制种子萌发。XERICO 不能影响 ABA 生物合成基因的表达,它是通过降解 ABA 生物合成的负调控因子以增加 ABA 水平。DELLA 蛋白通过 XERICO 刺激 ABA 代谢从而抑制萌发。因此,RGL2、XERICO 和 ABI5 是 ABA 和 GA 信号转导途径的枢纽位点^[7]。

2 光照响应的 ABA-GA 互作

种子打破休眠和萌发还受很多环境因素的调控,其中光照和温度就是通过调控 ABA 和 GA 代谢关键基因的表达来调控种子萌发。光照通过光敏色素刺激需光性种子萌发。拟南芥和莴苣中,红光(red light, R)通过增加 GA 水平降低 ABA 水平刺激种子萌发。红光能刺激野生型种子的萌发但不能刺激 GA 严重缺陷型突变体的萌发。对 ABA 合成进行遗传或化学抑制后,即使在没有光照的情况下,种子仍可部分萌发。这说明种子能对光照条件快速有效进行响应^[8]。

种子响应光照的 ABA 和 GA 调控枢纽元件是 PIL5/PIF1(PHYTOCHROME-INTERACTING FACTOR3-LIKE 5)。PIFs 属于真核生物中具有“螺旋-环-螺旋”(basic helix-loop-helix, bHLH)结构的转录因子家族中的 1 个亚家族。PIL5 是光敏色素调控种子萌发的负调控因子,红光下 Pfr 能通过降解它的目标物 PIL5 从而诱导种子萌发。远红光(far-red light, FR)下,PIF5 稳定不会降解,它可通过直接激活转录因子 *DELLAs* 基因,抑制 GA 信号转导途径从而抑制种子萌发,这反过来会诱导 ABA 生物合成激活 ABI3^[9]。SOM(SOMNUS)和 *DAG1* (DOF AFFECTING GERMINATION 1)基因是 PIL5 的重要下游效应物。PIL5 也能通过诱导 SOM 和 *DAG1* 基因间接调控 GA 和 ABA 的代谢。核定位的 CCCH

型锌指蛋白 SOM 和转录因子 DAG1 正调控 ABA 代谢、负调控 GA 代谢, *som* 突变体在黑暗、缺少红光条件下可以萌发, 而 *dag1* 突变体在红光减少的情况下也能萌发。基因芯片和转录组研究表明, *ABI3* 和 *ABI5* 基因是 PIL5 的直接作用目标, 这表明 PIL5 直接调控 ABA 信号转导途径。然而 PIL5 还能结合到生长素(auxin)、油菜素内酯(brassinosteroids, BR)和茉莉酸(jasmonic acid, JA)信号基因的启动子上, 这表明 PIL5 可以调控种子萌发的不同信号转导途径^[8,10]。

3 温度响应的 ABA-GA 互作

低温能够解除或者缓解某些种子休眠, 而当温度高于适宜种子萌发的温度时, 或者温度逐渐升高时, 某些种子会进入次生休眠。所谓次生休眠是指原来无休眠或解除休眠后的种子, 由于高湿、低氧、高二氧化碳、低水势或缺乏光照等不适宜环境条件的影响诱发的休眠。这确保许多冬季一年生植物, 如拟南芥的种子在秋季发芽而不是在炎热的夏天。高温抑制种子萌发的现象称为种子萌发热抑制, 受 ABA 从头合成途径的调控, 这反过来会抑制 GA 合成和信号转导。例如, 高温下 GA 生物合成基因和 ABA 失活基因会下调表达, 而高温下 ABA 生物合成基因会上调表达。相反, 种子萌发热抑制可通过抑制 ABA 生物合成或信号转导途径得到缓解或者通过添加外源 GA 去抑制化^[11]。*FUS3* 基因功能缺失或获得突变体也会减弱或增强种子对高温的敏感性。高温通过诱导 ABA 从头合成而促进 *FUS3* 基因的 mRNA 和蛋白质合成, 延迟种子萌发。在正反馈调控回路中, 高温下 ABA/GA 比例的增高可维持较高的 *FUS3* 蛋白含量水平增强 ABA 的响应。高温下 ABA/GA 比例的增高还可增加 SOM mRNA 和蛋白水平进而诱导热抑制。这种方式受 DELLA、ABI5 和 ABI3 复合体与 SOM 基因的结合调控。此外, DELLA、ABI5 和 ABI3 复合体还可结合到高温诱导的基因上, 主要包括 ABA 响应元件(ABA-responsive elements, ABREs)和 B3 结构域结合基序(B3 domain binding motif)RY^[12]。

4 ABA-乙烯激素信号互作

乙烯能促进初级或次级休眠种子的萌发。一些条件下(湿冷层积、干燥后熟和 GA), 打破休眠能增加乙烯含量和敏感性, 而另外一些环境条件如高温导致的促进休眠, 则减少了乙烯含量和敏感性。乙烯在缺少 ABA 情况下不能促进种子萌发, 它是通过

降低 ABA 水平和敏感性打破休眠。乙烯高含量突变体 *etol* 和组成型乙烯响应基因突变体 *ctr1* 能降低休眠程度, 减少萌发过程的 ABA 敏感性。而乙烯不敏感突变体 *etr1* 和 *ein2* 能促进种子休眠, 增加对 ABA 的敏感性和 ABA 水平。乙烯不敏感突变体导致的促进种子休眠可由减少外源 ABA 水平或其信号转导得到缓解。相反 ABA 能抑制乙烯合成基因 *ACO1* 的表达, 所以 ABA 缺陷或不敏感突变体, 表现为乙烯生物合成基因高表达, 乙烯含量明显增加^[8,13]。上述研究表明, 乙烯和 ABA 共同抑制彼此的生物合成和信号转导途径。但这种拮抗作用的详细机制尚不清楚。*FUS3* 在 ABA 和乙烯的互作中起重要作用。它负调控乙烯生物合成和信号转导基因的表达, *FUS3* 能下调一些乙烯信号基因 *ERF*、*EDF* 等的表达, 这些基因具有 B3 结构域结合位点。这表明 *FUS3* 能直接调控乙烯下游效应物, 而 ABA 维持种子休眠的一种方式就是增加 *FUS3* 含量水平, 抑制和种子萌发有关的 GA 或乙烯的代谢^[14]。

但 ABA 和乙烯之间的信号转导途径更为复杂。*etr1* 和 *ein2* 突变体对 ABA 是过度敏感的, 而另外一个乙烯不敏感突变体 *ein3* 并没有改变 ABA 敏感性。尽管某些乙烯信号转导途径组分对乙烯反应来说是特殊的, 但其它组分是乙烯和其它激素信号转导途径的共同组分。基因芯片和转录组测序研究表明, EIN3 的直接目标作用物不仅包括乙烯还包括其它激素, 这说明有多种激素共同调控下游效应物。最终 EIN3 与多种激素在生物合成和信号组分的各种调控水平上相互作用, 构建反馈调控回路维持不同激素的稳态与平衡^[2,15]。

5 展望

种子的内源激素和萌发环境共同调控种子的萌发与休眠。ABA 对诱导种子休眠和维持种子休眠有积极调控作用, ABA 信号转导途径引起的一些生理生化过程诱导种子休眠的发生。GA 和乙烯通过调控 ABA 的代谢、敏感性拮抗 ABA, GA 和乙烯可通过降低 ABA 含量或敏感性促进种子萌发, 二者在这方面可相互取代^[16]。例如, 乙烯可部分恢复 *gal* 突变体的萌发缺陷, GA 也能促进乙烯不敏感突变体 *etr1* 的萌发, 增加野生型种子的乙烯含量。ABA 也会抑制 GA 和乙烯的代谢和信号转导, 但目前对 ABA-乙烯互作的触发机制研究较少。此外, 其它激素如 BR、细胞分裂素(cytokinin, CTK)、卡里金(karrikins, KAR₁)、独脚金内酯(strigolactone, SL)可通过拮抗 ABA 代谢或敏感性刺激种子萌发, 这表明

各种信号分子途径共同调控种子的萌发^[1-2]。但目前只有少数信号分子互作的枢纽节点被鉴定出来。将来通过鉴定出更多的不同信号转导途径与环境相互作用的调控枢纽节点,可为了解激素如何调控植物的生长发育提供更全面的认识。当然植物激素的互作研究需要考虑到不同细胞、器官和发育阶段等因素。例如,ABA和乙烯在种子萌发中相互拮抗,但在根的发育中具有增效作用。未来通过遗传学、分子生物学和系统生物学等研究手段,聚焦特殊的细胞层、器官和发育阶段,更好的在时空调控上研究植物信号途径与环境之间的相互作用关系。

参考文献

- [1] RAJJO L, DUVAL M, GALLARDO K, et al. Seed germination and vigor[J]. Annu Rev Plant Biol, 2012, 63: 507-533.
- [2] VANSTRAELEN M, BENKOVA E. Hormonal interactions in the regulation of plant development[J]. Annu Rev Cell Dev Biol, 2012, 28: 463-487.
- [3] KUPPUSAMY K T, WALCHER C L, NEMHAUSER J L. Cross-regulatory mechanisms in hormone signaling[J]. Plant Mol Biol, 2009, 69: 375-381.
- [4] NAMBARA E, OKAMOTO M, TATEMATSU K, et al. Absciscic acid and the control of seed dormancy and germination[J]. Seed Sci Res, 2010(20): 55-67.
- [5] CUTLER S R, RODRIGUEZ P L, FINKELSTEIN R R, et al. Absciscic acid: emergence of a core signaling network[J]. Annu Rev Plant Biol, 2010, 61: 651-679.
- [6] SHU K, ZHANG H, WANG S, et al. ABI4 regulates primary seed dormancy by regulating the biogenesis of absciscic acid and gibberellins in *Arabidopsis*[J/OL]. PLoS Genet, 2013(9): e1003577.
- [7] ARIIZUMI T, HAUVERMALE A L, NELSON S K, et al. Lifting the repression of *Arabidopsis* seed germination by nonproteolytic gibberellin signaling[J]. Plant Physiol, 2013, 162: 2125-2139.
- [8] GAZZARRINI S, TSAISAI A Y. Hormone cross-talk during seed germination[J]. Essays Biochem, 2015, 58: 151-164.
- [9] LAU O S, DENG X W. Plant hormone signaling lightens up: integrators of light and hormones[J]. Curr Opin Plant Biol, 2010, 13: 571-577.
- [10] GABRIELE S, RIZZA A, MARTONE J, et al. The Dof protein DAG1 mediates PIL5 activity on seed germination by negatively regulating GA biosynthetic gene *AtGA3ox1*[J]. Plant J, 2010, 61: 312-323.
- [11] CHIU R S, NAHAL H, PROVARTN J, et al. The role of the *Arabidopsis* FUSCA3 transcription factor during inhibition of seed germination at high temperature[J]. BMC Plant Biol, 2012, 12: 51-61.
- [12] LIM S, PARK J, LEE N, et al. ABA-INSENSITIVE3, ABA-INSENSITIVE5, and DELLAs interact to activate the expression of SOMNUS and other high-temperature-inducible genes in imbibed seeds in *Arabidopsis*[J]. Plant Cell, 2013(25): 4863-4878.
- [13] BEAUDOIN N, SERIZET C, GOSTI F, et al. Interactions between absciscic acid and ethylene signaling cascades[J]. Plant Cell, 2000, 12: 1103-1115.
- [14] LUMBAS, TSUCHIYA Y, DELMAS F, et al. The embryonic leaf identity gene *FUSCA3* regulates vegetative phase transitions by negatively modulating ethylene-regulated gene expression in *Arabidopsis*[J]. BMC Biol, 2012(10): 1-16.
- [15] ROSENTAL L, NONOGAKI H, FAIT A. Activation and regulation of primary metabolism during seed germination[J]. Seed Sci Res, 2014, 24: 1-15.
- [16] 乌凤章, 刘桂丰, 姜静, 等. 种子萌发调控的分子机理研究进展[J]. 北方园艺, 2008(2): 54-58.

Hormone Cross Talk in the Process of Seed Germination

ZHOU Feng^{1,2}

(1. Nanjing Xiaozhuang University, Nanjing, Jiangsu 211171; 2. Shandong Provincial Key Laboratory of Eco-environmental Science for Yellow River Delta, Binzhou, Shandong 256603)

Abstract: Seed germination is strictly regulated by many external and internal factors. The regulation of seed germination is integrated by endogenous and environmental signals. The cross talk between absciscic acid and gibberellins, and its response to light and temperature, as well as the cross talk of absciscic acid and ethylene were emphasized in this paper. It is showed that not only does FUS3 represent a node of cross-talk between ABA and GA signal, but also it established feedback and feedforward regulatory loops that result in the amplification of the ABA response during seed maturation. FUS3 also played a critical role in the cross-talk between ABA and ethylene. It negatively regulated the expression of ethylene biosynthesis and signaling genes. Moreover, RGL2, XERICO and ABI5 represented hubs between ABA and GA signal. The switch responsible for ABA and GA regulation in response to light quality was the PIL5/PIF1. In a positive-feedback loop, an increased ABA/GA ratio at high temperatures probably maintained a higher FUS3 protein level and enhanced the ABA response.

Keywords: germination; cross talk; absciscic acid; gibberellins