

曾 芳, 高 娅, 潘 鑫, 等. 调控穗发芽的植物内源激素研究进展[J]. 江苏农业学报, 2023, 39(3): 848-858.

doi: 10.3969/j.issn.1000-4440.2023.03.027

## 调控穗发芽的植物内源激素研究进展

曾 芳, 高 娅, 潘 鑫, 邬晓勇, 孙雁霞

(成都大学农业农村部杂粮加工重点实验室, 四川 成都 610106)

**摘要:** 在作物生产中, 穗发芽 (PHS) 是一种十分普遍的现象, 该现象主要受作物生长外部环境和种子自身生理生化特性的影响, 严重影响了作物的产量、品质和食用价值。随着世界人口增长和自然灾害日益频繁发生, 粮食产量需要稳步提高以提升人民适应风险的能力。本文主要对赤霉素 (GA)、乙烯 (ETH)、油菜素甾醇 (BR)、脱落酸 (ABA)、生长素 (IAA)、茉莉酸 (JA) 和细胞分裂素 (CTK) 等植物内源激素在调控种子 PHS 过程中的作用及不同激素之间相互作用的最新研究进展进行综述, 旨在理解在调控作物 PHS 过程中, 植物激素间相互作用的分子机制, 以期作为作物抗 PHS 育种和预防 PHS 提供新思路。

**关键词:** 穗发芽; 作物育种; 植物内源激素

中图分类号: S311 文献标识码: A 文章编号: 1000-4440(2023)03-0848-11

## Research progress on plant endogenous hormones regulating pre-harvest sprouting

ZENG Fang, GAO Ya, PAN Xin, WU Xiao-yong, SUN Yan-xia

(Key Laboratory of Coarse Cereal Processing, Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Chengdu University, Chengdu 610106, China)

**Abstract:** Pre-harvest sprouting (PHS) is a very common phenomenon in crop production. PHS is mainly affected by the external environment during crop growth and the physiological and biochemical characteristics. PHS seriously affects the yield, quality and edible value of crops. As the world's population grows and natural disasters become more frequent, grain production needs to be steadily increased in order to improve people's ability to adapt to risks. In this paper, the role of plant endogenous hormones such as gibberellin (GA), ethylene (ETH), brassinosteroid (BR), abscisic acid (ABA), auxin (IAA), jasmonic acid (JA) and cytokinin (CTK) in regulating seed PHS and the latest progress in the interaction between different hormones were reviewed. The purpose of this paper was to understand the molecular mechanism of the interaction between plant hormones in the regulation of crop PHS, so as to provide new ideas for crop anti-PHS breeding and prevention of PHS.

**Key words:** pre-harvest sprouting; crop breeding; plant endogenous hormones

作物生理成熟后, 在连续多雨和潮湿的环境下若不能及时收获, 将直接在穗上发芽, 这种现象称为

穗发芽 (Pre-harvest sprouting, PHS)<sup>[1-2]</sup>。研究发现, PHS 通常发生在种子处于生理成熟和收获之间。PHS 现象受到水分、温度、光照、穗部形态及籽粒特征、种子休眠性和植物激素等内外因素的共同影响。PHS 对于全球的农业生产和经济发展而言是一个很严重的问题, 每年在全球范围内因 PHS 造成了约  $1 \times 10^9$  美元的经济损失<sup>[3-4]</sup>。在中国, PHS 的发生使长江流域、西南地区的大米产量减少了 10%~50%<sup>[5-6]</sup>, 尤其是在 2021 年, 江苏省水稻发生 PHS

收稿日期: 2022-06-26

基金项目: 四川省科技厅项目 (2021ZHFP0018); 农业农村部杂粮加工重点实验室开放基金项目 (2017Y0012)

作者简介: 曾 芳 (1998-), 女, 江西萍乡人, 硕士研究生, 主要从事藜麦育种与分子生物学研究。(E-mail) zeng-fang2549348536@163.com

通讯作者: 孙雁霞, (E-mail) sunyanxia1976@cdu.edu.cn

的现象非常严重。目前发现,种子内 $\alpha$ -淀粉酶等水解酶类的活性受到 PHS 的影响而升高,导致胚、胚乳中蛋白质、淀粉等储藏物质降解,使粮食产量与品质下降,进而给农民和食品加工商带来了重大经济损失<sup>[7]</sup>。此外,在作物发生 PHS 的过程中,由于蛋白质的水解而增加了游离天冬酰胺含量,天冬酰胺在高温加工(如面包烘焙)过程中会形成致癌的丙烯酰胺前体<sup>[8]</sup>。因此,如果使用 PHS 谷物加工成劣质食品,将会严重影响人类健康。

植物内源激素在作物休眠与萌发中发挥着重要作用,了解种子休眠与萌发的分子机制,对防控农业生产中谷物的 PHS 现象有重要意义。促进种子萌发的激素往往是 PHS 正向调控激素,抑制种子萌发的激素往往是 PHS 负向调控激素。本文主要通过植物内源激素在谷物发生 PHS 时的正负调控作用进行归纳总结,以期对抗 PHS 作物育种和预防 PHS 提供内源激素方面的理论依据。

## 1 穗发芽的成因

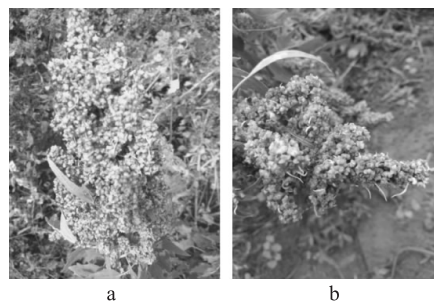
PHS 通常发生在种子处于生理成熟和收获之间。随着农业产业的发展,目前休眠期更短和发芽率更高的谷物更加符合国际市场的需求<sup>[9]</sup>。这些市场需求,加上通过人为干预选择休眠性状,导致驯化谷物品种的休眠水平低于野生品种<sup>[10]</sup>。种子休眠是一个连续的过程,在此过程中,成熟的种子不断感知周围环境,从而判断所处时期是否适宜萌发<sup>[11-12]</sup>。种子萌发需要特定的环境条件,为了适应环境条件,种子对环境的敏感性会不断变化。因此,种子萌发依赖于一系列内源激素和环境信号,如脱落酸(Absciscic acid, ABA)、赤霉素(Gibberellin, GA)、温度和水等<sup>[13]</sup>。在特定湿度和温度条件下,水稻、小麦和玉米等作物缺乏休眠会导致出现 PHS 现象,促进萌发的内源物质开始发挥作用,主要通过 $\alpha$ -淀粉酶降解淀粉,降低谷物品质<sup>[1]</sup>。

### 1.1 外部因素

**1.1.1 水分** 水分是引发 PHS 的关键因素,种子含水量、吸水速率是影响 PHS 的主要因素<sup>[14]</sup>。对 50 个小麦品种的保水性和 PHS 的研究结果表明<sup>[15]</sup>,种子保水性与 PHS 呈正相关关系。谷物种子充分吸水后,内部的 $\alpha$ -淀粉酶活性增强,促进种子萌发类植物激素含量增加,进而加快种子内贮藏物质转化,使田间未收获的成熟谷物种子易于穗上萌发<sup>[16]</sup>。有研究

结果证实<sup>[17]</sup>,当植物中的水分不足时,有利于 ABA 的合成和积累,ABA 可抑制种子萌发,可减少 PHS 现象的发生。

**1.1.2 温度** 温度变化对植物生长有影响<sup>[18]</sup>,温度是引发 PHS 最重要的环境因素之一。温度的季节性变化为种子提供了一个时间窗口信息,用于选择一年中合适的发芽时间<sup>[19-20]</sup>。低温会影响成熟种子中 GA、ABA 的代谢和信号传导,使种子内源 ABA 敏感性增强,含量增加,从而促进种子休眠<sup>[11,21]</sup>。杜世超等<sup>[22]</sup>利用不同温度、湿度条件处理成熟期的小麦,对小麦穗发芽率、整穗水分变化率和千粒质量等 PHS 指标的分析结果表明,温度和湿度互作对成熟期小麦发生 PHS 有显著影响。“谷物之王”藜麦是极易出现 PHS 现象的代表作物之一,不同品种的藜麦在 24 h 内的平均发芽率可达 100%<sup>[23]</sup>。藜麦在收获期遇到高温高湿气候时,出现的 PHS 情况如图 1 所示,该图片拍摄于成都大学农业农村部杂粮加工重点实验室藜麦试验基地。



a: 陇藜 1 号 b: 中藜 8 号。

图 1 藜麦穗发芽情况

Fig.1 Pre-harvest sprouting of quinoa

**1.1.3 光照** 光作为一种关键的环境信号,控制着植物种子的多种生物学过程<sup>[24-25]</sup>,如光形态发生、休眠和萌发、向光性、避阴和开花等。光信号激活因子 PIF1、PIL5 等可调控 ABA、GA 在种子休眠和萌发过程中的拮抗作用<sup>[26-28]</sup>。另外,光敏色素介导的种子萌发与 ABA 含量、信号强度的降低及 GA 含量和响应性的增强有关。在拟南芥种子萌发过程中,光介导转录调控网络的正调控因子组蛋白甲基转移酶(SUVH5)可通过抑制 ABA 生物合成和信号转导相关基因的转录促进种子萌发<sup>[29]</sup>。近期的研究发现<sup>[30]</sup>,光敏色素 B(phyB)光受体调控转录因子 RVE1 的表达和 RVE1 调控种子休眠、萌发都需要一种 DELLA 阻遏因子 RGL2,它是整合光与 GA 生

物合成及信号通路的关键节点,可为研究植物激素与光信号在种子发生 PHS 过程中的相互作用提供新思路。

## 1.2 内部因素

1.2.1 穗部形态及籽粒特征 一些其他因素,包括谷物穗形和发芽抑制化合物(麦芒、蜡质等)也与 PHS 抗性有关<sup>[31]</sup>。物理特征如种皮颜色、是否有芒和外表皮蜡质是否一致都对 PHS 的出现频率有影响<sup>[32]</sup>。在小麦中,种子果皮颜色和 PHS 抗性之间的联系研究得比较透彻,红小麦通常比白小麦有更强的休眠特性<sup>[33]</sup>。目前已确定红小麦品种具有一个独立于粒色的等位基因,可用于提高白小麦的 PHS 抗性<sup>[34]</sup>。对大多数高粱基因型的研究发现,颖片对高粱种子的萌发有显著的抑制作用,并且单独的着色种皮不能抵抗 PHS<sup>[35]</sup>。

1.2.2 种子休眠性 种子休眠被定义为种子在有利的环境条件下不萌发的状态,生理休眠是种子保持优势最常见的一种状态<sup>[36-37]</sup>。休眠有多种分类依据,包括胚的发育状态、种子的物理特性和种子对环境刺激的生理反应等<sup>[37]</sup>。对于谷类作物而言,在特定的湿度、温度条件下,缺乏休眠会导致 PHS 现象发生。

非休眠种子当遇到不适当的条件时会恢复休眠程序(二次休眠),相反,在条件足够的情况下可继续发芽,谷物发生 PHS 便属于这种情况。在这种情况下,非休眠种子的水分摄入会引发不同的生化、代谢和生理过程,如呼吸活动的恢复、激素含量改变、修复机制的激活、储存和新合成 mRNA 的蛋白质生物合成等<sup>[38]</sup>。淀粉是种子中最主要的储藏物质, $\alpha$ -淀粉酶是淀粉酶的主要形式<sup>[39]</sup>。内源  $\alpha$ -淀粉酶活性对谷物发生 PHS 的影响巨大,活性低的品种 PHS 抗性强,活性高的品种 PHS 抗性弱。在种子正常萌发过程中, $\alpha$ -淀粉酶由糊粉层合成并释放出来,用于降解储存在胚乳中的淀粉分子,使其从大的、完整的淀粉分子转化为单糖,为胚胎生长提供能量<sup>[16]</sup>。在发生 PHS 的过程中, $\alpha$ -淀粉酶可能被过早上调表达,导致谷物提前发芽,从而造成损害。

虽然休眠时间缩短可能提高小麦、大麦、水稻和玉米等谷类作物的经济价值,但过快的萌发速率容易引发 PHS 现象,造成经济损失,危害粮食安全。在成熟后收获前,对于种子休眠水平较低的高粱品种而言,其 PHS 的敏感性较高<sup>[35]</sup>。种子保持适当的休眠可以预防 PHS,充分研究和利用作物种子的

休眠特性,是解决 PHS 问题的一条有效途径。

1.2.3 植物内源激素 植物内源激素在种子发生 PHS 时扮演着重要角色,了解激素间相互作用的调控机制,对农业生产中防控谷物 PHS 现象有重要意义。在种子成熟过程中,植物激素正向调节营养物质的贮藏积累,抑制胚生长,诱导耐干燥和初级休眠特性。在过去的几十年里,人们已经做了很多工作来了解控制休眠和萌发的植物激素通信途径。但是,激素信号通路调控种子休眠和萌发只是在最近几年才得以深入研究。在调控 PHS 方面,ABA 和 GA 被认为是主要的 2 个相互拮抗的植物激素,并且二者还是连接外部与内部信号的枢纽<sup>[40]</sup>。近年来的众多研究结果表明,几乎所有的植物内源激素都参与到控制种子萌发的过程中及机制中,因此,各激素在谷物发生 PHS 时的作用也逐步进入研究者的视野<sup>[26,41-44]</sup>。

## 2 调控 PHS 的植物内源激素最新研究成果

植物内源激素是指植物体内产生的一些微量而且能调节(促进、抑制)自身生理过程的小分子有机化合物<sup>[45]</sup>。作为内源有机物,它们在植物种子成熟、萌发到植株开花、非生物/生物胁迫响应等生命周期中发挥着不同的作用<sup>[46-47]</sup>。大量研究发现<sup>[48-51]</sup>,植物激素的生理效应非常复杂,不同的植物激素会产生相互拮抗或协同的作用,在种子萌发调控中形成复杂的网络。总之,调控种子萌发的激素可正向促进 PHS 现象发生,反之,则可减少 PHS 现象出现。

### 2.1 PHS 正向调控激素因子

2.1.1 赤霉素 众所周知,赤霉素(GA)在种子的发育、休眠和萌发中起着重要作用,其合成及信号途径的缺损均可能使种子出现休眠障碍,种子缺少或无休眠对 PHS 的发生具有直接影响。GA 可以通过降解 DELLA 蛋白,影响转录因子 ICE1 与 ABI5 蛋白和 DELLA 蛋白相互作用形成复合物,拮抗 ABA 信号通路,进而打破种子的休眠状态<sup>[42,52]</sup>。GA 由胚合成并释放到胚乳中,常通过激发胚活力、克服糊粉层或种皮的机械限制和刺激胚的生长来促进发芽<sup>[53]</sup>。缺乏 GA 的突变体 gal 在没有外源 GA 的情况下无法发芽<sup>[54]</sup>。通过外源 GA 处理,会显著提高咖啡黄葵种子发芽初期的  $\alpha$ -淀粉酶活性,进而加快种子萌发<sup>[55]</sup>。在水稻种子萌发过程中,胚乳  $\alpha$ -淀粉酶的诱导也是由上皮细胞合成的 GA 引起的<sup>[56-57]</sup>, $\alpha$ -淀粉酶水解淀粉



则为发芽提供能量。预防 PHS 可以干预 GA 相关的信号途径,从而减弱 GA 对种子萌发的促进作用。有研究发现,*IPA1*、*SPL12* 基因的过表达可增强种子休眠并抑制 PHS,并通过对野生型和 *POle*; *SPL12* 过表达系的新鲜种子胚胎进行转录组分析,证明 *SPL12*、*IPA1* 基因过表达不是通过 ABA 途径增强种子休眠<sup>[58]</sup>。还有研究发现,*SPL12* 基因过表达时会使 GA 生物合成基因 *KO2* 和 4 个可能的 GA 受体基因 (*Os07g0162900*、*Os08g0475100*、*Os09g0462200* 和 *Os03g0790500*) 的表达量下调,而 GA 信号转导受体 *SLR1* 和 3 个重要的 GA 失活基因 (*GA2ox3*、*GA2ox10* 和 *HOX12*) 的表达量则上调,说明 *SPL12* 基因可以通过直接调控多个 GA 途径中的基因来增强种子休眠并抑制 PHS<sup>[58]</sup>。

**2.1.2 乙烯** 乙烯 (ETH) 是一种被人们熟知且已经被广泛应用于农业的小分子气态植物激素。作为一种响应外界刺激的激素,它广泛参与了对植物生长发育及生物、非生物胁迫的响应过程。除 ABA、GA 这 2 种激素外,ETH 也在控制种子休眠和萌发过程中发挥重要作用<sup>[36,40,59-60]</sup>。由 1-氨基环丙烷-1-羧酸 (1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid, ACC) 催化产生的 ETH 量是评价种子质量的标志<sup>[61]</sup>。种子发芽时,ETH 生成量的提高与 ACC 合成酶 (ACC-synthase, ACS) 转录本的逐渐积累和 ACC 氧化酶 (ACO) 的活性相关<sup>[62-63]</sup>。在拟南芥中,ABI4 介导的 ETH 合成基因 *ACS4*、*ACS8* 的转录会使 ETH 的产生受到抑制,从而加深种子休眠<sup>[64]</sup>。矮笔花豆种子生理休眠可被高浓度的 ETH 打破,而低浓度的 ETH 则能促进茛苳种子萌发<sup>[65-66]</sup>。有研究发现,ETH 响应因子 ERF12 在拟南芥的一个种子休眠突变体 *rdo3* 中上调表达,通过遗传和生理生化分析揭示 ERF12 可与休眠关键基因 *DOG1* 的启动子结合,抑制 *DOG1* 的表达,负调控种子休眠<sup>[67]</sup>。

ETH 可与 ABA 和 GA 相互作用以调控谷物种子的 PHS 过程。ETH 可以通过抑制不同植物体内 ABA 的释放,参与植物种子萌发过程<sup>[60]</sup>,也可以正向影响 GA<sub>5</sub> (包括 GA<sub>3</sub>、GA<sub>4</sub>、GA<sub>6</sub> 等) 的生物合成并参与其信号传导途径,进而促使种子发芽<sup>[68]</sup>。Wang 等<sup>[69]</sup>经过研究 ETH 对拟南芥 *PRT6* (PROTEOLYSIS 6) 突变体 *prt6* 种子的初级休眠发现,ETH 能够促进 *prt6* 种子的休眠,表明 *prt6* 种子对 ETH 不敏感,主要原因是由于 GA 信号受到干扰。且 ETH

的促进作用与 GA<sub>5</sub>、ABA 信号中的休眠相关基因 (如 *RGA*、*RGL2* 和 *ABI5*) 的下调表达有关。

**2.1.3 油菜素甾醇** 油菜素甾醇 (Brassinosteroids, BRs) 被称为第六类植物激素,其家族含有超过 40 种天然植物类固醇激素,广泛存在于各种植物中,参与各种生理生化过程,在植物中发挥着不可替代的作用。谷物种子含有相对较高水平的 BR,并且 BR 与胚胎生长和萌发有关。Steber 等<sup>[70]</sup>通过分析用 BR、ABA 处理的激素突变体的发芽率,首次报道了 BR 对种子萌发有促进作用。BR 的作用与 GA 相似,它有助于打破 ABA 诱导的休眠和刺激萌发,几个 GA 合成和信号转导突变体的萌发可以被 BR 部分恢复,与野生型相比,BR 合成突变体 *det2* 和不敏感突变体 *bri1* 对 ABA 更敏感<sup>[70]</sup>。BR 生物合成基因 *AtDWF4* 在种子特异性油质蛋白启动子的控制下在拟南芥中过表达,产生的转基因幼苗可以克服外源 ABA 诱导的萌发抑制,从而使幼苗对于外源 ABA 的作用不敏感<sup>[71]</sup>。BR 不敏感突变体 *bri1-5* 的种子发芽延迟,而氟啶酮 (ABA 生物合成抑制剂) 的处理在很大程度上可逆转这种情况,而且 *bri1-5* 种子对休眠的层积信号释放不敏感,表明 BR 在休眠、萌发信号通路中位于 ABA 信号的上游和层积信号的下游<sup>[72]</sup>。在拟南芥中过表达 BR 生物合成基因 *AtDWF4* (编码细胞色素 P450 酶,介导 BR 生物合成中的限速步骤),可使 ABA 对野生型拟南芥种子的萌发抑制作用降低<sup>[71]</sup>。

**2.1.4 其他植物激素** 水杨酸 (Salicylic acid, SA) 是植物体内的一种苯酚类植物生长调节剂,也是内源信号分子。SA 在调节植物对生物、非生物胁迫及对种子萌发、果实成熟和园艺产品保鲜等方面都具有明显作用。研究发现,施用外源 SA 可增强幼苗的抗氧化酶活性,减轻膜脂过氧化程度,从而增强种子活力,提高 NaCl 胁迫下大豆种子的萌发率<sup>[73]</sup>。茉莉酸甲酯 (Methyl Jasmonate, MeJA) 是茉莉酸类化合物 (JAs) 中的一种,有研究发现,MeJA 能增强小麦种子的干旱抗逆性,使干旱条件下种子的萌发率提高<sup>[74]</sup>。有研究发现,独脚金内酯 (Strigolactone, SL) 可以通过调控种子 ABA、GA 的生物合成来促进种子萌发<sup>[43]</sup>。上述激素的研究方向主要集中在解决植物的非生物胁迫方面,而在谷物发生 PHS 时,其具体作用机制尚不清楚。

## 2.2 PHS 负向调控激素因子

**2.2.1 脱落酸** 脱落酸 (ABA) 参与休眠的诱导和

维持,在不同植物物种中得到了广泛研究<sup>[75-77]</sup>,谷物中 ABA 代谢和信号转导在 PHS 调节中发挥着重要作用<sup>[40]</sup>。

在具有较深休眠表型的种子中,ABA 的生物合成会增强,例如在观察拟南芥生态型时发现,参与 ABA 生物合成的基因(如 *NCED*)在休眠诱导过程中大量增加<sup>[12]</sup>。休眠取决于 GA、ABA 合成和分解代谢之间的内在平衡,这种平衡将决定这 2 种激素及其下游信号级联的优势<sup>[12,19]</sup>。ABA 信号中的主调控因子(*ABI3/ABI5*)与 ABA 响应基因的启动子结合调节许多靶基因的表达,如 *ABI5* 与 ABA 响应的靶基因 *EMs* 相关基因 *EM1*、*EM6* 的结合,最终抑制种子萌发<sup>[52]</sup>。ABA 早期感知和信号通路需要如下 3 个主要成分参与:ABA 受体(*PYR*、*PYL*、*RCAR*)、*SnRK2* 蛋白激酶(*SnRK2*)和 *pp2c* 蛋白磷酸酶(*pp2c*)<sup>[38]</sup>。受体和 *SnRK2.2*、*SnRK2.3* 及 *SnRK2.6* 是 ABA 信号的正向调节因子,这些受体结合并抑制 *pp2c*(ABA 信号的负调节因子)的活性,反过来又激活 *SnRKs*,进而使下游调节因子磷酸化,如 *ABI5*、*bZIP* 类的 *AREB/ABFs* 转录因子<sup>[38]</sup>。*ABI5* 是发芽的抑制因子,主要通过调控 ABA 的信号通路抑制谷物种子发芽<sup>[38,78]</sup>。转录因子 *ABI3* 与 *ABI5* 相互促进表达,这种相互作用对于协同激活相关基因的表达很重要<sup>[78]</sup>。在萌发过程中,*ABI5* 表达的另一个正向调节因子是 *ABI4* 转录因子,它反过来抑制胚胎中的脂质分解<sup>[38]</sup>。研究发现,拟南芥 *MADS-Box* 转录因子 *AGL21*、*ANR1* 过表达系对外源 ABA 更敏感,*AGL21* 与 *ANR1* 分别通过调控 *ABI5* 与 *ABI3* 的表达而发挥种子萌发的负调控作用<sup>[79-80]</sup>。

水稻异淀粉酶 *ISA1* 的突变会导致胚乳中小分子糖的积累,从而抑制 ABA 信号通路中 2 个重要转录因子(*OsABI3*、*OsABI5*)的表达,导致产生 PHS 表型,进而揭示胚乳中的糖信号分子通过影响 ABA 信号传导来调节种子休眠和萌发的重要作用<sup>[81]</sup>。拟南芥 *HAB1* 基因编码 1 个 *pp2c* 磷酸酶,研究发现 *pp2c HAB1* 通过选择性剪接产生 2 个可变剪接体,其中编码的 *HAB1.1*、*HAB1.2* 可变剪接体在 ABA 介导的种子萌发和抑制其萌发后的生长中发挥着相反作用<sup>[82]</sup>。*HAB1.2* 主要是在 ABA 的存在下形成的,它阻止了种子的萌发和发芽后的生长,为谷物抗 PHS 育种研究提供了新思路<sup>[82]</sup>。藜麦极易出现 PHS,通过研究外源 ABA 处理对藜麦种子萌发和基因表达的影响,发现参与 ABA 调控种子休眠和萌发

过程的 *B3*、*bZIP*、*GATA* 和 *LBMD* 家族转录因子的表达量明显增加<sup>[83]</sup>。对休眠性强的红色种皮水稻品种进行杂交并研究相关基因的定位,发现红色种皮的水稻后代中出现种皮颜色变浅、穗发芽率降低的现象<sup>[84]</sup>。深入研究发现,红色种皮抑制 PHS 的现象与 *OsVPI*(控制 PHS 基因)、*Rc*(控制种皮颜色基因)及另一个调控因子 *OsC1* 之间的协同作用有关,它们通过促进原花色素的生物合成和 ABA 信号的感知,增强了种子对 ABA 的敏感性,最终抑制 PHS,在小麦中也有类似机制<sup>[84]</sup>。

植物激素 GA、ABA 的分布决定了种子休眠的打破过程<sup>[85]</sup>。在对 ABA、GA 拮抗分子机制的研究中发现,ABA 诱导 *GA2ox7*(GA 合成基因)的转录,而 GA 以依赖 *ABI4* 的方式抑制 *NCED6*(ABA 合成基因)的表达,ABA 稳定 *ABI4* 转录蛋白,而 GA 促进其降解,表明 ABA、GA 通过在 *ABI4* 转录本和蛋白质水平上的相反作用而相互拮抗<sup>[51]</sup>。除 GA 外,ABA 还通过调控 *ETH* 生物合成信号基因如 *ERF11*、*ACO* 和 *ACS* 与 *ETH* 相互作用,调节 ABA-ET 体系介导的种子成熟<sup>[41,86-89]</sup>。*ETH insensitive2* 位点的突变体 *era3*(增强了对 ABA3 的反应)使其对 ABA 的敏感性增加,说明 *ETH* 是 ABA 的负调控因子<sup>[90-91]</sup>。还有研究发现,生长素(*IAA*)和 ABA 在种子休眠中的作用是相互依赖的,在过表达 *MIR-160* 的植物、*IAA* 受体突变体或 *IAA* 生物合成突变体中,干扰 *IAA* 信号的传导会促进种子萌发,而增加 *IAA* 信号传导或生物合成会促进种子休眠<sup>[92]</sup>。在种子萌发过程中,*IAA* 通过招募 *IAA* 响应因子 *ARF10*、*ARF16* 来控制 *ABI3* 的表达,从而作用于休眠调节因子 *ABI3* 的上游<sup>[92]</sup>。

**2.2.2 生长素** 生长素在调控植物发育的过程中起着重要作用,是近年来发现的除 ABA 外的可诱导种子休眠的第 2 种植物激素。对小麦的转录组学分析结果显示,在种子吸水过程中,*IAA-alanine resistant3* 基因(简称 *TaIAR3* 基因,是 *IAA* 生物合成相关基因)被诱导,其在成熟籽粒中的表达水平低于休眠籽粒,表明 *IAA* 在小麦发芽过程中起负调控作用<sup>[93]</sup>。*IAA* 在拟南芥种子发育、休眠过程中也起着重要作用<sup>[92]</sup>。*IAA* 信号通路的下游生长素响应因子 *ARF10*、*ARF16*、*ARF17* 可参与 *DOG1* 介导的 *IAA* 调控种子休眠与萌发的过程<sup>[94]</sup>,该过程是否与 ABA 信号转导与生物合成途径相关,科研人员也在进一

步研究。有部分研究发现<sup>[92,95-97]</sup>, IAA 通过 ARF10、ARF16 间接刺激 ABI3 的表达,从而连接了 ABA、IAA 在种子萌发调控中的作用。除此之外, *ARF2* 突变体 *arf2* 在种子萌发中表现出 ABA 敏感性增强的现象,有研究发现 ARF2 与其靶标基因 *HB33* 共同调节 ABA 信号的输出,可参与种子 PHS 过程<sup>[98]</sup>。

**2.2.3 茉莉酸(JA)** JA 是植物体内一类十分重要的生长调节物质,参与调节植物发育和环境响应的许多方面,同时它可协同 ABA 调控种子萌发。JA 应答是由一种被称为茉莉酮酸酯 ZIM 结构域蛋白质区域的转录抑制因子控制的,这种转录抑制因子可以抑制转录因子 MYC2/MYC3/MYC4 的活性,而 MYC2/MYC3/MYC4 调控许多发育过程,包括 JA 应答事件<sup>[99]</sup>。JA-ile(植物中 JA 的一种生物活性形式)在 JA 信号转导过程中发挥关键作用,通过促进 JAZs、F-box 蛋白 COI1 (Coronatine insensitive 1) 的相互作用及 26S 蛋白酶体途径,导致 JAZ 蛋白依赖性降解, JAZ 蛋白的降解则导致其下游 JA 转录因子被激活,从而控制 JA 的响应事件<sup>[100-101]</sup>。截至目前,人们已经鉴定出 12 种 JAZ 蛋白。PYL6/RCAR 和 MYC2 之间通过 ABA 诱导的相互作用已经被确认,并证明了 ABA 和 JA 信号之间的联系<sup>[102]</sup>。

施加外源 JA 能够提高 ABA 对种子休眠的效应,相反,阻断内源 JA 信号通路会使种子更快萌芽。遗传表型分析发现, JA 激活 ABA 信号需要 ABI3、ABI5 发挥功能, JAZ 蛋白能抑制 ABI3、ABI5 的转录活性,从而减弱种子对 ABA 的敏感性<sup>[103]</sup>。同时,过表达 ABI3、ABI5 的调控基因可以恢复 JA 信号缺失突变体(如 *coi1-2*)对 ABA 不敏感的表现型<sup>[103]</sup>。综上所述, JA 信号途径的 JAZ 抑制蛋白质可与 ABI3、ABI5 转录因子相互作用形成转录复合物,从而精准调控 ABA 信号转导及种子萌发过程。JAZ3 在植物体内与 ABI5 相互作用并抑制 ABI5 的转录激活活性,施用外源 ABA 可抑制 JAZ 蛋白在 ABA 响应基因启动子中的富集,诱导 JA 生物合成基因的表达,从而导致 JAZ 蛋白的降解,进而解除 JAZ 对 ABI5 的抑制,促进种子萌发<sup>[104]</sup>。中国水稻研究所种子发育课题组鉴定和证实, SnRK2 激酶可以通过磷酸化修饰自身的 Ser177 位点来增强其活性,可以使 bZIP72 的 Ser71 位点也被磷酸化<sup>[79]</sup>。进一步的研究证实,磷酸化修饰增强了 bZIP72 结合 JA 合成途径关键因子 AOC 的能

力,促进了 AOC 的转录,从而提高体内的 JA 水平,抑制种子萌发。此外,他们还发现外施 JA 合成抑制剂可缓解种子萌发对 ABA 的敏感性,从而揭示了 ABA 通过 *SAPK10*-bZIP72-AOC 途径促进 JA 合成进而负调控种子萌发的新机制,为改良水稻 PHS 抗性提供了重要理论依据。目前, JA 与 ABA 等其他激素在谷物籽粒发生 PHS 过程中的相互作用还需进一步研究和完善。

### 2.3 PHS 双向调控激素因子

细胞分裂素(Cytokinin, CTK)可以调节植物生长和发育的多个方面,包括地上部和根系生长、叶绿体发育、种子灌浆及衰老和养分吸收等<sup>[105-107]</sup>。通过研究休眠和非休眠基因型的胚胎、胚乳组织中 CTK 相关基因(包括 *TacZOG*、*TaGLU* 和 *TaARR12*)的差异表达模式,发现 CTK 调控了种子的休眠诱导及休眠维持<sup>[108]</sup>。在种子休眠与萌发过程中, CTK 能够通过 ABA 相互作用促进种子萌发,主要是下调 ABI5 的表达、抵消 ABA 对拟南芥种子萌发的抑制作用<sup>[43,109]</sup>。同时,因为 ABI5 被 CTK 降解,所以 CTK 可以抵消 ABA 在种子萌发后幼苗生长中的负面作用<sup>[110]</sup>。此外, CTK 可以解除 ABA 抑制 GA 促进种子萌发的作用,因而认为 CTK 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<sup>[43]</sup>,而关于 CTK 在谷物发生 PHS 的过程中发挥何种作用,目前尚无文献报道。综合上述分析及相关文献,作物种子 PHS 进程中可能存在的激素互作机制如图 2 所示。

ETH 通过作用于 ACS 而催化 ACC 合成,并随后通过将 ACO 转化为 ETH(受 ABA 抑制),从而积极调节自身的生物合成,转录因子 EIN2 是 ETH 信号通路的积极调节者,作用于乙烯响应系统(ERFs)的上游。ETH 还通过抑制 ABA 的合成和促进其失活来下调 ABA 的积累,并对 ABA 信号转导进行负调节,从而促进种子萌发。ABA 与 PYR/PYL/RCAR 受体结合,进而使结合体与 *pp2c* 形成蛋白质复合物并抑制磷酸酶活性,在缺乏 ABA 的情况下, *pp2c* 使 *SnRK2* 去磷酸化。当存在 ABA 时,与受体结合的 *pp2c* 会解除对 *SnRK2* 活性的抑制,使 *SnRK2* 可以磷酸化下游靶点,包括 ABI5 相关转录因子。IAA 主要通过转录因子 ARF10、ARF16 作用于 ABI3,从而抑制种子萌发。在正常生长条件下, JAZ 蛋白直接与 ABI3/ABI5 相互作用,抑制 ABI3/ABI5 的转录活性,从而抑制 ABA 途径。在一定条件下,





育种提供参考依据。不难发现,目前绝大多数激素的研究成果主要与 ABA 的作用机制相关,各种激素均通过正向或负向调控 ABA 的降解和合成,达到促进或抑制种子萌发的目的。然而,诸如 GA、ETH 和 BR 等正向调控的内源激素以及 JA、IAA 和 ABA 等负向调控种子萌发的内源激素在调控种子萌发与休眠以及发生 PHS 时能否形成激素的相互作用网络等还未见报道,有关机制有待深入研究。

在前人研究的基础上,完善谷物种子发生 PHS 时内源激素相互作用的网络结构图,充分了解发生 PHS 时内源激素含量的变化及其相互作用,对解决 PHS 问题具有现实意义。一方面,通过将作物籽粒发生 PHS 时内源激素含量的变化与种子外部形态、内部结构和生理生化指标(如  $\alpha$ -淀粉酶活性)等进行关联,可更加深入地了解谷物种子发生 PHS 时内源激素的具体功能和各激素之间的相互作用。另一方面,通过研究内源激素相互作用的关系网络,找到激素间的相互作用关键点,进而对关键点进行干预,对相关内部特定的生理生化过程或相关基因进行调控或修饰,有助于预防 PHS 和培育抗 PHS 的作物新品种。

## 参考文献:

- [1] BEWLEY J D, BRADFORD K J, HILHORST H, et al. Seeds: physiology of development, germination and dormancy [M]. 3rd ed. New York-Heidelberg-Dordrecht-London: Cambridge University Press, 2013: 289.
- [2] MIAO C B, WANG Z, ZHANG L, et al. The grain yield modulator miR156 regulates seed dormancy through the gibberellin pathway in rice [J]. Nature Communications, 2019, 10(1): 3822.
- [3] LI T, WANG H J, XU X J, et al. Pre-harvest sprouting in cereals: genetic and biochemical mechanisms [J]. Journal of Experimental Botany, 2021, 72(8): 2857-2876.
- [4] LI C D, NONOGAKI H, BARRERO J M. Seed dormancy, germination, and pre-harvest sprouting [J]. Frontiers in Plant Science, 2018, 9: 1783.
- [5] LEE G A, JEON Y A, LEE H S, et al. Variation in pre-harvest sprouting resistance, seed germination and changes in abscisic acid levels during grain development in diverse rice genetic resources [J]. Plant Genetic Resources, 2016, 16(1): 18-27.
- [6] TAO L H, WANG X, TAN H J, et al. Physiological analysis on pre-harvest sprouting in recombinant inbred rice lines [J]. Frontiers of Agriculture in China, 2007, 1(1): 24-29.
- [7] GUBLER F, MILLAR A A, JACOBSEN J V. Dormancy release, ABA and pre-harvest sprouting [J]. Current Opinion in Plant Biology, 2005, 8(2): 183-187.
- [8] SIMSEK S, OHM J B, LU H Y, et al. Effect of pre-harvest sprouting on physicochemical properties of starch in wheat [J]. Journal of the Science of Food and Agriculture, 2014, 3(2): 205-212.
- [9] SATO K, YAMANE M, YAMAJI N, et al. Alanine aminotransferase controls seed dormancy in barley [J]. Nature Communications, 2016, 7: 11625.
- [10] MEYER R S, PURUGGANAN M D. Evolution of crop species: genetics of domestication and diversification [J]. Nature Reviews Genetics, 2013, 14(12): 840-852.
- [11] FINCH-SAVAGE W E, FOOTITT S. Seed dormancy cycling and the regulation of dormancy mechanisms to time germination in variable field environments [J]. Journal of Experimental Botany, 2017, 68(4): 843-856.
- [12] FINCH-SAVAGE W E, LEUBNER-METZGER G. Seed dormancy and the control of germination [J]. New Phytologist, 2006, 171(3): 501-523.
- [13] HOLDSWORTH M J, FINCH-SAVAGE W E, GRAPPIN P, et al. Post-genomics dissection of seed dormancy and germination [J]. Trends in Plant Science, 2008, 13(1): 7-13.
- [14] 陈兵先, 刘 军. 水稻穗萌及其调控的研究进展 [J]. 种子, 2017, 36(2): 49-55.
- [15] KING R W, RICHARDS R A. Water uptake in relation to pre-harvest sprouting damage in wheat: ear characteristics [J]. Australian Journal of Agricultural Research, 1984, 35(3): 327-336.
- [16] BROWN L K, WIERSMA A T, OLSON E L. Preharvest sprouting and  $\alpha$ -amylase activity in soft winter wheat [J]. Journal of Cereal Science, 2018, 79: 311-318.
- [17] SHIBATA M, COELHO C M M, DE GARIGHAN J A, et al. Seed development of *Araucaria angustifolia*: plant hormones and germinability in 2 years of seeds production [J]. New Forests, 2021, 52(5): 759-775.
- [18] TOPHAM A T, TAYLOR R E, YAN D W, et al. Temperature variability is integrated by a spatially embedded decision-making center to break dormancy in *Arabidopsis* seeds [J]. PNAS, 2017, 114(25): 6629-6634.
- [19] BUIJS G, VOGELZANG A, NIJVEEN H, et al. Dormancy cycling: translation-related transcripts are the main difference between dormant and non-dormant seeds in the field [J]. The Plant Journal, 2020, 102(2): 327-339.
- [20] FOOTITT S, HUANG Z Y, CLAY H A, et al. Temperature, light and nitrate sensing coordinate *Arabidopsis* seed dormancy cycling, resulting in winter and summer annual phenotypes [J]. The Plant Journal, 2013, 74(6): 1003-1015.
- [21] KENDALL S L, HELLWEGE A, MARRIOT P, et al. Induction of dormancy in *Arabidopsis* summer annuals requires parallel regulation of DOG1 and hormone metabolism by low temperature and CBF transcription factors [J]. Plant Cell, 2011, 23(7): 2568-2580.
- [22] 杜世超, 薛盈文, 郭 伟, 等. 不同温湿度环境对黑龙江省春小麦穗发芽的影响 [J]. 湖北农业科学, 2022, 61(3): 26-31.
- [23] 毛 琪, 晏兴珠, 王仕玉, 等. 30 份藜麦资源的穗发芽抗性评价 [J]. 种子, 2021, 40(10): 62-66, 73.



- [24] DE WIT M, GALVAO V C, FANKHAUSER C. Light-mediated hormonal regulation of plant growth and development[J]. Annual Review of Plant Biology, 2016, 67: 513-537.
- [25] JIANG Z M, XU G, JING Y J, et al. Phytochrome B and REVEILLE1/2-mediated signalling controls seed dormancy and germination in *Arabidopsis* [J]. Nature Communications, 2016, 7: 12377.
- [26] ALI F, QANMBER G, LI F G, et al. Updated role of ABA in seed maturation, dormancy, and germination[J]. Journal of Advanced Research, 2021, 35: 199-214.
- [27] OH E, KIM J, PARK E, 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 (11): 3045-3058.
- [28] YANG L W, JIANG Z M, JING Y J, et al. PIF1 and RVE1 form a transcriptional feedback loop to control light-mediated seed germination in *Arabidopsis* [J]. Journal of Integrative Plant Biology, 2020, 62(9): 1372-1384.
- [29] GU D C, JI R J, HE C M, et al. *Arabidopsis* histone methyltransferase SUVH5 is a positive regulator of light-mediated seed germination[J]. Frontiers in Plant Science, 2019, 10: 841.
- [30] YANG L W, JIANG Z M, LIU S R, et al. Interplay between REVEILLE1 and RGA-LIKE2 regulates seed dormancy and germination in *Arabidopsis* [J]. New Phytologist, 2020, 225(4): 1593-1605.
- [31] KING R W, WETTSTEIN-KNOWLES P V. Epicuticular waxes and regulation of ear wetting and pre-harvest sprouting in barley and wheat[J]. Euphytica, 2000, 112(2): 157-166.
- [32] PATWA N, PENNING B W. Environmental impact on cereal crop grain damage from pre-harvest sprouting and late maturity  $\alpha$ -amylase[M]. New York: Springer-Verlag, 2020: 23-41.
- [33] SOPER J F, CANTRELL R G, DICK J W. Sprouting damage and kernel color relationships in durum wheat [J]. Crop Science, 1989, 29(4): 895-898.
- [34] FAKTHONGPAN J, BAI G H, ST AMAND P, et al. Identification of markers linked to genes for sprouting tolerance (independent of grain color) in hard white winter wheat (HWW) [J]. Theoretical and Applied Genetics, 2016, 129(2): 419-430.
- [35] RODRÍGUEZ M V, ARATA G J, DÍAZ S M, et al. Phenotyping for resistance to pre-harvest sprouting in grain sorghum[J]. Seed Science Research, 2021, 31(3): 178-187.
- [36] ARC E, SECHET J, CORBINEAU F, et al. ABA crosstalk with ethylene and nitric oxide in seed dormancy and germination[J]. Frontiers in Plant Science, 2013, 4: 63.
- [37] WILLIS C G, BASKIN C C, BASKIN J M, et al. The evolution of seed dormancy: environmental cues, evolutionary hubs, and diversification of the seed plants[J]. New Phytologist, 2014, 203 (1): 300-309.
- [38] CARRERA-CASTANO G, CALLEJA-CABRERA J, PERNAS M, et al. An updated overview on the regulation of seed germination [J]. Plants, 2020, 9(6): 703.
- [39] DAMARIS R N, LIN Z Y, YANG P F, et al. The rice  $\alpha$ -amylase, conserved regulator of seed maturation and germination[J]. International Journal of Molecular Sciences, 2019, 20(2): 450.
- [40] TAI L, WANG H J, XU X J, et al. Cereal pre-harvest sprouting: a global agricultural disaster regulated by complex genetic and biochemical mechanisms[J]. Journal of Experimental Botany, 2021, 72(8): 2857-2876.
- [41] ZHANG M, YUAN B, LENG P. The role of ABA in triggering ethylene biosynthesis and ripening of tomato fruit [J]. Journal of Experimental Botany, 2009, 60(6): 1579-1588.
- [42] 唐 双, 于安民, 刘爱忠. 脱落酸和赤霉素相互作用调控种子休眠或萌发的分子机理[J]. 分子植物育种, 2022, 20(20): 6893-6900.
- [43] 于 敏, 徐 恒, 张 华, 等. 植物激素在种子休眠与萌发中的调控机制[J]. 植物生理学报, 2016, 52(5): 599-606.
- [44] 徐恒恒, 黎 妮, 刘树君, 等. 种子萌发及其调控的研究进展 [J]. 作物学报, 2014, 40(7): 1141-1156.
- [45] 黎 家, 李传友. 新中国成立 70 年来植物激素研究进展 [J]. 中国科学: 生命科学, 2019, 49(10): 1227-1281.
- [46] SHU K, ZHOU W G, CHEN F, et al. Abscissic acid and gibberellins antagonistically mediate plant development and abiotic stress responses[J]. Frontiers in Plant Science, 2018, 9: 416.
- [47] YANG C W, LI L. Hormonal regulation in shade avoidance [J]. Frontiers in Plant Science, 2017, 8: 1527.
- [48] CHITNIS V R, GAO F, YAO Z, et al. After-ripening induced transcriptional changes of hormonal genes in wheat seeds: the cases of brassinosteroids, ethylene, cytokinin and salicylic acid[J]. PLoS One, 2014, 9(1): e87543.
- [49] CUI D Y, ZHAO J B, JING Y J, et al. The *Arabidopsis* IDD14, IDD15, and IDD16 cooperatively regulate lateral organ morphogenesis and gravitropism by promoting auxin biosynthesis and transport[J]. PLoS Genet, 2013, 9(9): e1003759.
- [50] SHAN X Y, YAN J B, XIE D X. Comparison of phytohormone signaling mechanisms [J]. Current Opinion in Plant Biology, 2012, 15(1): 84-91.
- [51] SHU K, CHEN Q, WU Y R, et al. ABI4 mediates antagonistic effects of abscissic acid and gibberellins at transcript and protein levels[J]. The Plant Journal, 2016, 85(3): 348-361.
- [52] HU Y R, HAN X, YANG M L, et al. The transcription factor INDUCER OF CBF EXPRESSION1 interacts with ABSCISIC ACID INSENSITIVE5 and DELLA proteins to fine-tune abscissic acid signaling during seed germination in *Arabidopsis* [J]. Plant Cell, 2019, 31(7): 1520-1538.
- [53] CHEN W Q, WANG W, LYU Y S, et al. OsVP1 activates Sdr4 expression to control rice seed dormancy via the ABA signaling pathway[J]. The Crop Journal, 2021, 9(1): 68-78.
- [54] SUN T P, KAMIYA Y. The *Arabidopsis* GA1 locus encodes the cyclo-oxygenase ent-kaurene synthetase A of gibberellin biosynthesis [J]. The Plant Cell, 1994, 6(10): 1509-1518.

- [55] 李燕,汝姣,姬越. GA处理下咖啡黄葵种子萌发及与 $\alpha$ -淀粉酶相关性研究[J]. 种子, 2017, 36(3): 80-83.
- [56] KANEKO M, ITOH H, UEGUCHI-TANAKA M, et al. The  $\alpha$ -amylase induction in endosperm during rice seed germination is caused by gibberellin synthesized in epithelium[J]. Plant Physiology, 2002, 128(4): 1264-1270.
- [57] SUGIMOTO N, TAKEDA G, NAGATO Y, et al. Temporal and spatial expression of the  $\alpha$ -amylase gene during seed germination in rice and barley[J]. Plant Cell Physiology, 1998, 39(3): 323-333.
- [58] QIN M M, ZHANG Y, YANG Y M, et al. Seed-specific overexpression of *SPL12* and *IPA1* improves seed dormancy and grain size in rice[J]. Frontiers in Plant Science, 2020, 11:532771.
- [59] CORBINEAU F, XIA Q, BAILLY C, et al. Ethylene, a key factor in the regulation of seed dormancy[J]. Frontiers in Plant Science, 2014, 5: 539.
- [60] XIA Q, SAUX M, PONNAIAH M, et al. One way to achieve germination: common molecular mechanism induced by ethylene and after-ripening in sunflower seeds[J]. International Journal of Molecular Sciences, 2018, 19(8): 2464.
- [61] RZEWUSKI G, SAUTER M. Ethylene biosynthesis and signaling in rice[J]. Plant Science, 2008, 175(1/2): 32-42.
- [62] WANG N N, SHIH M C, LI N. The GUS reporter-aided analysis of the promoter activities of *Arabidopsis* ACC synthase genes *AtACS4*, *AtACS5*, and *AtACS7* induced by hormones and stresses[J]. Journal of Experimental Botany, 2005, 56(413): 909-920.
- [63] 宋松泉,刘军,徐恒恒,等. 乙烯的生物合成与信号及其对种子萌发和休眠的调控[J]. 作物学报, 2019, 45(7): 969-981.
- [64] KEP CZYNSKI J, CORBINEAU F, CÔME D. Responsiveness of *Amaranthus retroflexus* seeds to ethephon, 1-aminocyclopropane 1-carboxylic acid and gibberellic acid in relation to temperature and dormancy[J]. Plant Growth Regulation, 1996, 20: 259-265.
- [65] RIBEIRO D M, BARROS R S. Sensitivity to ethylene as a major component in the germination of seeds of *Stylosanthes humilis*[J]. Seed Science Research, 2006, 16(1): 37-45.
- [66] NE'EMAN G, HENIG-SEVER N, ESHEL A. Regulation of the germination of *Rhus coriaria*, a post-fire pioneer, by heat, ash, pH, water potential and ethylene[J]. Physiologia Plantarum, 1999, 106(1): 47-52.
- [67] LI X Y, CHEN T T, LI Y, et al. ETR1/RDO3 regulates seed dormancy by relieving the inhibitory effect of the ERF12-TPL complex on *DELAY OF GERMINATION1* expression[J]. Plant Cell, 2019, 31(4): 832-847.
- [68] 赵荣秋,杨湘虹. 乙烯在种子休眠与萌发中的调控作用[J]. 长江大学学报(自然科学版), 2016, 13(33): 47-51,56.
- [69] WANG X, GOMES M M, BAILLY C, et al. Role of ethylene and proteolytic N-degron pathway in the regulation of *Arabidopsis* seed dormancy[J]. Journal of Integrative Plant Biology, 2021, 63(12): 2110-2122.
- [70] STEBER C M, MCCOURT P. A role for brassinosteroids in germination in *Arabidopsis*[J]. Plant Physiology, 2001, 125(2): 763-769.
- [71] DIVI U K, KRISHNA P. Overexpression of the brassinosteroid biosynthetic gene *AtDWF4* in *Arabidopsis* seeds overcomes abscisic acid-induced inhibition of germination and increases cold tolerance in transgenic seedlings[J]. Journal of Plant Growth Regulation, 2010, 29(4): 385-393.
- [72] KIM S Y, WARPEHA K M, HUBER S C. The brassinosteroid receptor kinase, BRI1, plays a role in seed germination and the release of dormancy by cold stratification[J]. Journal of Plant Physiology, 2019, 241: 153031.
- [73] 倪祥银,齐泽民,廖姝,等. 外源水杨酸对 NaCl 胁迫下大豆种子萌发和幼苗生长生理的影响[J]. 西北植物学报, 2014, 34(1): 106-111.
- [74] ILYAS N, GULL R, MAZHAR R, et al. Influence of salicylic acid and jasmonic acid on wheat under drought stress[J]. Communications in Soil Science and Plant Analysis, 2017, 48(22): 1-9.
- [75] BARRERO J M, JACOBSEN J V, TALBOT M J, et al. Grain dormancy and light quality effects on germination in the model grass *Brachypodium distachyon*[J]. New Phytologist, 2012, 193(2): 376-386.
- [76] CANTORO R, CROCCO C D, BENECH-ARNOLD R L, et al. *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]. Journal of Experimental Botany, 2013, 64(18): 5721-5735.
- [77] 王熹,陶龙兴,黄效林,等. 外源 ABA 抑制水稻种子发芽的生理机制[J]. 作物学报, 2004,30(12): 1250-1253.
- [78] HOLDSWORTH M J, BENTSINK L, SOPPE W J J. Molecular networks regulating *Arabidopsis* seed maturation, after-ripening, dormancy and germination[J]. New Phytologist, 2008, 179(1): 33-54.
- [79] WANG Y F, HOU Y X, QIU J H, et al. Absciscic acid promotes jasmonic acid biosynthesis via a 'SAPK10-bZIP72-AOC' pathway to synergistically inhibit seed germination in rice (*Oryza sativa*) [J]. New Phytologist, 2020, 228(4): 1336-1353.
- [80] YU L H, WU J, ZHANG Z S, et al. *Arabidopsis* MADS-box transcription factor AGL21 acts as environmental surveillance of seed germination by regulating *ABI5* expression[J]. Molecular Plant, 2017, 10(6): 834-845.
- [81] DU L, XU F, FANG J, et al. Endosperm sugar accumulation caused by mutation of *PHS8/ISA1* leads to pre-harvest sprouting in rice[J]. The Plant Journal, 2018, 95(3): 545-556.
- [82] WANG Z J, JI H T, YUAN B J, et al. ABA signalling is fine-tuned by antagonistic HAB1 variants[J]. Nature Communications, 2015, 6: 8138.
- [83] WU Q, BAI X, WU X Y, et al. Transcriptome profiling identifies transcription factors and key homologs involved in seed dormancy and germination regulation of *Chenopodium quinoa* [J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2020, 151: 443-456.

- [84] WANG J, DENG Q W, LI Y H, et al. Transcription factors Re and OsVP1 coordinately regulate preharvest sprouting tolerance in red pericarp rice[J]. Journal of Agricultural and Food Chemistry, 2020, 68(50): 14748-14757.
- [85] BASSEL G W. To grow or not to grow? [J]. Trends Plant Sci, 2016, 21(6): 498-505.
- [86] JIANG Y M, JOYCE D C. ABA effects on ethylene production, PAL activity, anthocyanin and phenolic contents of strawberry fruit [J]. Plant Growth Regulation: An International Journal on Natural and Synthetic Regulators, 2003, 39(2): 171-174.
- [87] LI Z F, ZHANG L X, YU Y W, et al. The ethylene response factor AtERF11 that is transcriptionally modulated by the bZIP transcription factor HY5 is a crucial repressor for ethylene biosynthesis in *Arabidopsis* [J]. The Plant Journal, 2011, 68(1): 88-99.
- [88] TANAKA Y, SANO T, TAMAOKI M, et al. Ethylene inhibits abscisic acid-induced stomatal closure in *Arabidopsis* [J]. Plant Physiology, 2005, 138(4): 2337-2343.
- [89] ZHAO H Y, ZHANG H M, CUI P, et al. The putative E3 ubiquitin ligase *ECERIFERUM9* regulates abscisic acid biosynthesis and response during seed germination and postgermination growth in *Arabidopsis* [J]. Plant Physiology, 2014, 165(3): 1255-1268.
- [90] GHASSEMIAN M, NAMBARA E, CUTLER S, et al. Regulation of abscisic acid signaling by the ethylene response pathway in *Arabidopsis* [J]. Plant Cell, 2000, 12(7): 1117-1126.
- [91] HARRISON M A. Cross-talk between phytohormone signaling pathways under both optimal and stressful environmental conditions [M]. Berlin, Heidelberg: Springer, 2012: 49-76.
- [92] LIU X D, ZHANG H, ZHAO Y, et al. Auxin controls seed dormancy through stimulation of abscisic acid signaling by inducing ARF-mediated ABI3 activation in *Arabidopsis* [J]. PNAS, 2013, 110(38): 15485-15490.
- [93] LIU A H, GAO F, KANNO Y, et al. Regulation of wheat seed dormancy by after-ripening is mediated by specific transcriptional switches that induce changes in seed hormone metabolism and signaling [J]. PLoS One, 2013, 8(2): e56570.
- [94] 李继洋. 生长素响应因子 ARF10、16、17 调控拟南芥种子休眠和萌发的分子机制研究[D]. 乌鲁木齐: 新疆农业大学, 2018.
- [95] NEMHAUSER J L, HONG F X, CHORY J. Different plant hormones regulate similar processes through largely nonoverlapping transcriptional responses [J]. Cell, 2006, 126(3): 467-475.
- [96] SANTNER A, ESTELLE M. Recent advances and emerging trends in plant hormone signalling [J]. Nature, 2009, 459: 1071-1078.
- [97] WOLTERS H, JURGENS G. Survival of the flexible: hormonal growth control and adaptation in plant development [J]. Nature Reviews Genetics, 2009, 10(5): 305-317.
- [98] WANG L, HUA D, HE J, et al. Auxin Response Factor 2 (ARF2) and its regulated homeodomain gene HB33 mediate abscisic acid response in *Arabidopsis* [J]. PLoS Genetics, 2011, 7(7): e1002172.
- [99] VARSHNEY V, MAJEE M. JA shakes hands with ABA to delay seed germination [J]. Trends Plant Sci, 2021, 26(8): 764-766.
- [100] PAUWELS L, BARBERO G F, GEERINCK J, et al. NINJA connects the co-repressor TOPLESS to jasmonate signalling [J]. Nature, 2010, 464(7289): 788-791.
- [101] THINES B, KATSIR L, MELOTTO M, et al. JAZ repressor proteins are targets of the SCF(COI1) complex during jasmonate signalling [J]. Nature, 2007, 448: 661-665.
- [102] ALEMAN F, YAZAKI J, LEE M, et al. An ABA-increased interaction of the PYL6 ABA receptor with MYC2 transcription factor: a putative link of ABA and JA signaling [J]. Scientific Reports, 2016, 6: 28941.
- [103] PAN J J, HU Y R, WANG H P, et al. Molecular mechanism underlying the synergetic effect of jasmonate on abscisic acid signaling during seed germination in *Arabidopsis* [J]. Plant Cell, 2020, 32(12): 3846-3865.
- [104] JU L, JING Y X, SHI P T, et al. JAZ proteins modulate seed germination through interaction with ABI5 in bread wheat and *Arabidopsis* [J]. New Phytologist, 2019, 223(1): 246-260.
- [105] HWANG I, SHEEN J, MULLER B. Cytokinin signaling networks [J]. Annual Review of Plant Biology, 2012, 63: 353-380.
- [106] SAKAKIBARA H. Cytokinins: activity, biosynthesis, and translocation [J]. Annual Review of Plant Biology, 2006, 57: 431-449.
- [107] ZUBO Y O, SCHALLER G E. Role of the cytokinin-activated type-B response regulators in hormone crosstalk [J]. Plants, 2020, 9(2): 166.
- [108] TUAN P A, YAMASAKI Y, KANNO Y, et al. Transcriptomics of cytokinin and auxin metabolism and signaling genes during seed maturation in dormant and non-dormant wheat genotypes [J]. Scientific Reports, 2019, 9(1): 3983.
- [109] WANG Y P, LI L, YE T T, et al. Cytokinin antagonizes ABA suppression to seed germination of *Arabidopsis* by downregulating ABI5 expression [J]. The Plant Journal, 2011, 68(2): 249-261.
- [110] GUAN C M, WANG X C, FENG J, et al. Cytokinin antagonizes abscisic acid-mediated inhibition of cotyledon greening by promoting the degradation of abscisic acid insensitive5 protein in *Arabidopsis* [J]. Plant Physiology, 2014, 164(3): 1515-1526.
- [111] AHAMMED G J, GANTAIT S, MITRA M, et al. Role of ethylene crosstalk in seed germination and early seedling development: a review [J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2020, 151: 124-131.
- [112] WAADT R, SELLER C A, HSU P K, et al. Plant hormone regulation of abiotic stress responses [J]. Nature Reviews Molecular Cell Biology, 2022, 23: 680-694.

(责任编辑:徐 艳)