DOI：10.19789/j.1004-9398.2024.04.007
文献引用：高卢卢，施慧．环境因子调控植物种子萌发研究进展[J]．首都师范大学学报（自然科学版），2024，45（4）：48-57. GAO L L，SHI H. Advancements in environmental factors regulating plant seed germination[J]. Journal of Capital Normal University（Natural Science Edition），2024，45（4）：48-57.

环境因子调控植物种子萌发研究进展*

高卢卢**，施　慧**
（首都师范大学生命科学学院，北京　100048）

摘要：种子是种子植物重要的繁殖器官。在自然条件下，种子萌发表明植物开启了新的生命周期，农作物种子的优质萌发决定了其产量的高低。然而，种子萌发是一个复杂且脆弱的过程，即在较短时间内，种子在分子和生理层面产生剧烈的变化，并受到内部和外部环境多种因素的综合影响。为了提高种子萌发的品质，本文介绍了种子萌发调控机制的研究进展，重点综述了影响种子萌发的主要环境因子的作用机制，包括水分、温度、光和环境中的小分子物质等，以期在面临复杂的农业生产环境时，可以定制出优良萌发率的品种。

关键词：种子萌发；环境因子；水分；温度；光
中图分类号：Q94　　**文献标志码**：A

Advancements in environmental factors regulating plant seed germination*

GAO Lulu**，SHI Hui**
（College of Life Sciences，Capital Normal University，Beijing　100048）

Abstract：Seeds are important reproductive organs of seed plants. In natural ecosystems，seed germination indicates that the plants have started a new life cycle，and the high quality germination of crop seeds determines its yield. However，seed germination is a complex and delicate process，with seeds undergoing drastic changes at the molecular and physiological levels within a short period. This process is susceptible to the combined effects of various internal and external environmental factors. This review introduces the research progress of the regulation mechanism of seed germination，with a particular focus on environmental factors，including water，temperature，light，and small molecule substances，influence seed germination. It is expected that varieties with good germination rate can be customized in the face of complex agricultural production environment.

Keywords：seed germination；environmental factors；moisture；temperature；light
CLC：Q94　　**DC**：A

0　引　言

被子植物，或称开花植物，是现存高等生物中最繁盛的类群，是全球陆地生态系统的主要组成部分。被子植物与人类有着极为密切的关系，参与食物供给、生产能源，维持生态环境平衡等[1]。种子是

收稿日期：2024-06-03
* 国家自然科学基金项目（32300221）；“十四五”北京市属高校高水平科研创新团队支持计划项目（BPHR20220114）
** 通信作者：llgaocau@163.com；hui.shi@cnu.edu.cn

被子植物最重要的部分,代表着生命的延续和种群的繁衍,对被子植物在陆地上广泛分布并适应各种环境起着至关重要的作用。种子感应所处的环境并顺利萌发是植物生命周期中的关键过程,决定了植物能否顺利进入自然或农业生态系统[2]。本文拟综述多种环境因素对种子萌发的影响并引入最新结果,以种子萌发的生理和激素水平变化入手,详细介绍多种调控种子萌发的环境因子的作用机制,并以光信号为例重点阐述环境因子调控种子萌发的分子机制研究进展。

1 种子萌发的生理变化与激素调控

成熟的被子植物种子由胚、胚乳和种皮3个部分构成。胚是种子的核心部分,由受精卵发育而成,包括胚芽、胚轴、子叶和胚根等组成部分,其在种子发芽后进一步发育成为植物的根、茎和叶。在胚的外部,存在着2层覆盖层,即胚乳和种皮。胚乳,由受精极核发育而来,是种子中养料的储存场所。不同植物的胚乳所含成分不同。胚乳外层的种皮由胚珠发育而来,起保护胚与胚乳的作用[2-4]。

种子从成熟到萌发分为种子休眠诱导,维持、休眠的释放和种子萌发3个阶段。种子成熟意味着独立的下一代植物的出现,此时植物胚胎会停止发育,种子进入休眠状态。当种子完全成熟时就会开始干燥阶段,也被称为后熟阶段,休眠水平逐渐降低。种子冷藏和其他环境触发因素会加速此过程,使干燥的种子能够萌发[5]。在恶劣的环境中,休眠的种子也能保持活力并存活很长时间,跨越寒冬,在环境变得适宜萌发时发芽,并进入新的生命周期。

种子萌发,作为种子植物生命周期中至关重要的一个环节,对于新生命何时融入自然或农业生态环境具有决定性影响,这是作物生产的基础,也会直接影响作物的产量。种子开始萌发是一个关键的生理转变,对于非休眠的拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)种子,36~48 h内约1/3转录组和代谢发生剧烈变化[2]。萌发通常由3个阶段组成:第1阶段,干种子快速吸水,逐步恢复基因表达、脱氧核糖核酸(deoxyribonucleic acid,DNA)修复、代谢活性、蛋白质合成和加工[6-8];第2阶段,含水量略微增加,种子内部代谢发生重要变化,出现了种子向发芽的显著转变[9];第3阶段,胚根细胞伸长,突破胚乳和种皮的束缚[10],种子破裂,这也标志着种子发芽的完成。随后种子内储备营养运输转化,幼苗形态建成阶段开始[3-4]。

种子萌发过程受到内源和外源信号的调节,赤霉素(gibberellins,GA)和脱落酸(abscisic acid,ABA)是2种主要的内源性植物激素,二者相互拮抗,决定着种子的休眠和萌发状态。即:种子休眠,对应高浓度ABA和低浓度GA;种子萌发,对应低浓度ABA和高浓度GA[11-12]。在种子吸胀后,激素在不同的种子组织产生并发挥作用。GA在胚中生成,会进入到糊粉层并引起储存在胚乳的碳源分解和转运;ABA主要由胚乳组织产生,通过特定的转运体输出到胚胎中[13]。这种代谢激活、胚乳细胞液泡化是种子向萌发状态转变的第1个可见迹象,之后胚细胞的膨大导致种皮、胚乳破裂和胚根的突出,表征种子萌发的完成[14]。在拟南芥中,GA产生在根尖分生组织,其信号从根部移动到下胚轴底部细胞,激活水分吸收和代谢[15]。下胚轴细胞随后进行扩张并产生机械压力帮助根部突出。此时大量核糖体被合成,使基本代谢和细胞生长的核心蛋白质顺利表达。同时,胚乳向珠孔分泌细胞壁疏松酶,减弱胚乳和珠孔间的接触,使胚根能顺利突出。而这些活动都是由ABA抑制、GA促进。在种皮破裂后,活性氧(reactive oxygen species,ROS)和NO信号传入会减弱ABA[15]。

休眠信号的释放与GA的积累有关,而种子萌发常伴随着ABA水平和敏感性的降低,因此ABA浓度的降低和GA浓度的增加都是种子萌发所必需的[3,16-17]。ABA合成缺陷突变体的种子比野生型发芽更快[18],组成型过表达ABA生物合成的关键酶基因,如9-顺式环氧类胡萝卜素双加氧酶(*9-cis-epoxycarotenoid dioxygenase*,*NCED*)*6*、细胞色素P450(*cytochrome P450*,*CYP*)*707A2*和*NCED9*,使种子保持更深度地休眠[19-21]。而当ABA分解代谢基因突变时,内源ABA水平升高,种子休眠则会加深[22]。转录因子ABA不敏感(abscisic acid-insensitive,ABI)3、ABI4和ABI5是ABA信号传导下游的正转录因子,其突变体种子的萌发率提高[10,23-24]。

在吸胀的种子中,GA对种皮和胚乳的破裂以及胚根的突出不可或缺。对于GA缺陷突变体*GA1*和*GA2*来说,二者表现的强烈种子休眠现象正是由于GA的缺乏导致的。外源GA处理,即通过提供足够的GA来弥补突变体种子自身的GA缺陷,从而促进种皮和胚乳的破裂,使胚根能够突出并启动萌发过程。去掉种皮和胚乳也可以在一定程度上解决

萌发问题,可以消除由于GA缺乏导致的种皮和胚乳破裂障碍,使胚根能够更容易地突出[24-25]。相反,GA降解代谢基因赤霉素2氧化酶2(*gibberellin 2 oxidase 2*,*GA2ox2*)缺失突变体中GA降解能力减弱,种子打破休眠[26]。同样,GA信号通路的负调节因子DELLA的基因突变,可以弥补*GA1*基因的不萌发表型[25,27]。包括:(1)DELLA蛋白GA1样2抑制子(repressor of GA1 like 2,RGL2)与核因子-YC(nuclear factor YC,NF-YC)相互作用,通过提高*ABI5*基因表达来抑制种子萌发[28];(2)DELLA蛋白赤霉素不敏感(gibberellic acid insensitive,GAI)可以与萌发抑制因子Dof影响发芽(Dof affecting germination,DAG)1相互作用,通过隔离转录因子与靶基因结合,从而抑制靶基因GA合成基因赤霉素3氧化酶1(*gibberellin 3 oxidase 1*,*GA3ox1*)的转录,进而抑制种子萌发[29];(3)在吸胀后GA水平上升,DELLA蛋白降解,下游信号中间因子可以表达,引起种子萌发[30];(4)DELLA通过抑制转录因子teosinte-branched1/cycloidea/PCF(TCP)14和TCP15的活性来限制细胞周期进程,从而将种子胚胎维持在静止状态[31]。

除了ABA和GA外,几乎所有其他植物激素,包括细胞分裂素(cytokinin,CTK)、生长素(auxin,IAA)、茉莉酸(jasmonic acid,JA)、乙烯(ethylene,ET)、独脚金内酯(strigolactone,SL)、油菜素内酯(brassinosteroid,BR)和水杨酸(salicylic acid,SA)都可能参与调节种子休眠和萌发,尽管其最有可能通过介导ABA与GA平衡参与这个过程,但还需要进一步的研究。除了这些激素外,其他环境因子如湿度、温度、光、小分子土壤硝酸盐、NO和烟雾小分子(karrikins,KARs)等也参与种子休眠和萌发调控[4,32]。

2 环境因子调控种子萌发

2.1 水分影响种子萌发

植物种子在成熟过程中会逐渐脱水进入休眠,使胚胎免受各种环境压力的影响,当环境适宜萌发时,种子可以在短时间内吸水,并启动萌发[6,33]。种子萌发的第1个阶段是开始吸收水分,后续完成萌发的各阶段也是随种子吸水时间而进行。干燥种子具有非常低的水势,能迅速吸收水分。种子的吸水动力学受其结构影响:在刚开始吸水时,细胞壁和细胞内的贮藏物会开始水合[34];吸水量取决于干种子中水合细胞的增加量。在烟草种子中,水由种子的珠孔端渗入胚乳和胚根,感受水分后胚生理代谢活动快速恢复。其他植物种子,如小麦也有相似的吸水特点[35-36]。种子吸水后体积会发生显著膨胀,这个过程伴随着大量物理和代谢事件,种子恢复细胞活动,是种子萌发前的关键阶段[6,37]。

正因为种子萌发过程中,大量生理事件发生变化,因此萌发需要非常精确的时间控制,一旦萌发启动就无法再返回休眠状态。尽管种子韧性惊人,但对于整个生命周期而言,从种子向幼苗的过渡阶段尤为脆弱,对于植物种子如何感知水并开始生命循环就显得尤为重要。现有研究表明[38]:植物中的水分传感器朊病毒样(FLOE1)蛋白能感受环境中的水分变化并出现蛋白质相分离现象,即蛋白在液滴和凝胶状态的转换;在种子胚胎发育过程中*FLOE1*基因表达水平逐渐上升,并在干燥种子中达到最大值;干燥种子吸水后,FLOE1蛋白会形成凝集体,而在高盐模拟的脱水状态下,其不形成凝集体,解除高盐环境又会恢复凝集体,说明FLOE1的蛋白状态与水分紧密相关;在高盐模拟的脱水环境下,种子是不能萌发的,而*FLOE1*基因突变体却能够萌发,说明FLOE1会抑制种子萌发。这种敏锐感应环境水分,通过相分离控制种子萌发的机制对于植物的存活十分重要。

2.2 温度影响种子萌发

种子可以在土壤中休眠多年,直到条件适宜植物成长和繁殖。种子的休眠深度会随着一系列环境信号而不断变化,这些信号会告知种子季节、土壤深度和竞争植物的存在,温度是该过程中非常重要的环境信号[39-40]。冬季,随着土壤温度的下降,ABA合成基因*NCED6*和GA降解代谢基因*GA2ox2*表达的增加,休眠期增加。然后,种子休眠在春季和夏季下降,这个过程伴随着ABA降解代谢基因*CYP707A2*和GA合成基因*GA3ox1*的表达增加,内源性ABA和ABA信号转导(ABI2和ABI4)降低[39]。干燥种子的休眠状态除了可以通过在常温环境下的后熟过程逐渐解除,还可以通过冷处理来解除,也就是对吸胀种子的低温处理[41-42]。吸胀的拟南芥种子处于低温时,GA合成基因*GA3ox1*表达,种子中的生物活性GA水平就会上升,进而引发GA信号调控的基因转录丰度增加,从而帮助吸胀的种子解除休眠[43]。据报道,碱性螺旋-环-螺旋(basic helix-loop-helix,bHLH)转录因子SPATULA(SPT)在温度控制休眠种子的萌发过程中起作用。

SPT通过抑制*GA3ox*基因的表达来维持休眠,并且SPT直接结合*ABI5*、*mother-of-FT-and-TFL1*(MFT)和GAI抑制子(*repressor of GA1*,*RGA*)的启动子来介导种子萌发,SPT对于低温诱导种子萌发的调控在不同生态型中有差异[44-45]。

另外高温也会影响种子的萌发。高温激活了*SOMNUS*(SOM)基因的mRNA丰度并增加了SOM蛋白水平。与表达模式一致,在高温下*SOM*基因突变体萌发频率比野生型高,而*SOM*基因过表达株系比野生型低。这些高温信号由ABI3、ABI5和DELLA介导,常结合在RY基序和ABA反应元件,激活*SOM*基因表达,从而引起高温对种子萌发的抑制[46]。高温通过ABA信号转导成分ABI3加速*SOM*基因的表达,与野生型种子相比,*ABI3*和*SOM*基因突变体种子在高温下都表现出较高的萌发率。表观遗传因子POWERDRES(PWR)为ABI3相互作用蛋白,PWR负调控*SOM*基因的表达,过表达*PWR*基因增强了种子的发芽耐热性,是由于PWR通过对*SOM*基因的表观遗传修饰提高种子发芽的耐热性[47]。另外也有研究证实[48],MADS-box转录因子agamous-like 67(AGL67):一方面能够识别*SOM*基因启动子中的CArG-box,并介导高温下*SOM*基因的反式激活;另一方面AGL67招募了在短时间内识别*SOM*基因染色质H3K4me3的组蛋白标记阅读器early bolting in short day(EBS),从而表观遗传激活*SOM*基因的表达,最终抑制高温胁迫下的种子萌发。高温还通过诱导光形态发生的正调节因子远红光下的长下胚轴(long hypocotyl in far-red,HFR)1在C164位点的S-亚硝基化,导致其降解,从而释放对种子萌发核心负转录因子光敏色素互作因子(phytochrome-interacting-factor,PIF)1的抑制,激活PIF1靶向的*SOM*基因表达来改变GA和ABA代谢,最终抑制种子萌发。活性光敏色素(phytochrome,phy)B通过增加S-亚硝基谷胱甘肽还原酶(GSNOR)活性拮抗HFR1的S-亚硝基化和降解,因此高温和phyB拮抗调节HFR1的S-亚硝基化水平来协调种子萌发[49]。

2.3 光影响种子萌发

植物作为固着的生物,在其种子落入土壤后便很难通过更换地理位置来选择适宜的生活环境,因此敏锐感知环境变化尤为重要。对于需光性种子,光照在决定其是否萌发和萌发率高低等方面起着重要影响作用[2,4]。

依据种子萌发期间对光的需求,将种子分为嫌光、光中和需光性种子。嫌光性种子一般为大粒种子,其储存了足够的营养物质,能支持幼苗较长时间生活在地下黑暗中,比如百合科(Liliaceae)、葱属(*Allium*)、田基麻科(Hydrophyllaceae)、黑草属(*Buchnera*)、茄科(Solanaceae)的曼陀罗(*Datura stramonium*)和樱桃番茄(*Lycopersicon esculentum*)等,光会引起种子的休眠、抑制萌发,因此需要遮阴条件才会发芽。光中性种子对光不敏感,光照与否均可萌发,如十字花科(Cruciferae)、禾本科(Gramineae)和豆科(Leguminosae)等植物,人工驯化种降低了栽培作物的光敏感性。需光性种子对光敏感,在无光下无法萌发,其大多为小粒种子,当处于不透光的土层时会保持休眠,只有处于土表感知到了光照信号时,才会动员种子储存的少量营养物质,启动萌发,并将子叶伸出土表开始自养生长。如果在黑暗条件下发芽,幼苗还未突破土壤就已经耗尽营养储备而死亡,如苦苣苔科(Gesneriaceae)、桑寄生科(Loranthaceae)和禾本科等。模式植物拟南芥和莴苣(*Lactuca sativa*)、烟草(*Nicotiana tabacum*)[50-53]属于需光性种子,为研究其他种子休眠和萌发的光敏感性奠定了基础[54]。

光通量、光照时间、光周期和光谱成分是光影响种子萌发的4个属性。光促进萌发对有些植物种子只需要几秒[55],有些则需要长时间光照或多次瞬时红光曝光,对拟南芥光敏色素*phyA*和*phyB*双重突变体的研究表明,多次重复的红光闪射或连续红光照射会明显提高萌发率[56],这种现象被称为光通量依赖萌发[57]。其他草本植物研究表明,光照时间和光通量平衡调节种子萌发,高光强照射较短时间和低光强照射较长时间均能使种子萌发[58]。光周期也会影响某些种子的萌发,如秋海棠(*Begonia evansiana*)在8~12 h的光周期才有最高萌发率[59],早熟禾(*Poa annua*)萌发需要8~10 h的光周期[60]。

另外,光谱在种子萌发的抑制和促进过程中十分重要[61]。蓝光可以抑制大麦(*Hordeum vulgare*)[62]、黑麦草(*Lolium perenne*)[63]的种子萌发,其可以通过受体隐花色素诱导ABA合成,调节ABA信号通路,从而抑制谷物种子萌发[62,64]。20世纪90年代,Borthwick等[50]使用大型光谱仪确定了促进和抑制莴苣种子萌发的光波长分别为600~700和720~760 nm;其他物种中也有这种现象[65-66]。新鲜脱落的谷物种子并不会在土壤表面萌发,在埋入土壤后或者随着

种子的后熟完成,萌发抑制效应逐渐减弱,这时种子才开始发芽[67]。这种现象引出了一种假设,即土壤会过滤光谱使得种子感受到光环境不同。在土壤表面,蓝光占主导效应并抑制种子萌发。但随着土壤厚度的增加,穿透性差的短波长光(如蓝光)会在最初的几毫米迅速衰退,而长波长光(如远红光)的穿透力更强,在较浅层土壤红光与远红光的比例还比较高,这时种子可以感应不同波长的光并在适宜情况下萌发,在更深的土层中,红光与远红光的比例大幅降低,萌发被抑制[68]。因此对需光种子而言,主要通过感受周围的光谱环境决定种子是否萌发。

光对植物种子萌发的影响是一个复杂且精细的生理过程,涉及了光信号的传递和基因表达的调控。这一过程不仅关乎种子的萌发,还直接影响植物后续的生长和发育。

2.4 光敏色素介导种子萌发过程

当前,光对种子萌发研究最为深入的分子调控机制是光敏色素介导的种子萌发过程。光敏色素在种子萌发中的作用首次被发现是在莴苣种子中。1952年,Borthwick等[50]证实了红光诱导莴苣种子萌发,而远红光对这一过程有抑制作用,种子的萌发状态由最后一次照射光的类型决定。随后,在拟南芥中也观察到同样的现象[51,68]。

目前定义了3种光敏色素响应模式:(1)极低辐照度反应(very low fluence response,VLFR)在光强0.02 μmol/m^{2}时即可触发,用于刺激一些需要光的种子萌发,这种萌发的启动不会被远红光的照射逆转;(2)低辐照度反应(low fluence response,LFR)需要稍高的光流量来诱导,其光流量范围在1~1 000 μmol/m^2,在此条件下启动的萌发可通过远红光的照射而恢复,体现了红光与远红光间的典型可逆性;(3)高辐照度反应(high irradiance response,HIR)则需要>1 000 μmol/m^{2}的光触发,光照时间越长,反应越显著,如莴苣幼苗下胚轴的延长[69],但是HIR启动的生理过程并不具有可逆转性。SEO等[70]进行光诱导萌发实验,表明在种子吸胀的早期阶段,phyA的蛋白质水平很低,LFR下的种子萌发受到phyB的R/FR可逆反应介导;而在黑暗中长时间吸胀时,phyA积累到高水平,phyA介导对各种光谱的VLFR反应和远红光高辐射响应,在没有活性phyB的情况下加速种子萌发。HIR抑制种子萌发可能通过phyA起作用[71]。在*phyB*基因无效突变体和*phyA*、*phyB*基因双突变体种子中仍然有部分LFR反应,可能是其他光敏色素phyC、phyD和phyE在发挥作用[57]。在连续的远红光下萌发需要phyE,phyE、phyD在非常低的红光和远红光比例下刺激萌发,phyC则拮抗光促进萌发反应[72]。

光敏色素是植物体内的一种色素蛋白,具有感知红光和远红光的能力。这种色素蛋白在植物体内以吸收红光的非活性形式(red light-absorbing form,Pr)和吸收远红光的活性形式(far-red light-absorbing form,Pfr)2种构象存在。激活的Pfr形式会易位到细胞核中,通过改变转录因子的表达以控制ABA和GA激素水平。但是通过将种皮和胚乳解剖分开后再组合的方式,phyA和phyB依赖的种子萌发诱导是被空间分离。远红光抑制胚乳中phyB依赖的萌发,激活胚胎中phyA依赖的萌发,这种干扰涉及胚乳ABA信号的释放和光敏色素组分的不同空间活性。在远红光下,胚乳ABA通过转录因子ABI5抑制phyA信号,而转录因子ABI5与PIF1共享几个负调控胚萌发的靶基因[73]。

与光敏色素相互作用的蛋白PIF1通过调节GA和ABA的代谢进而调控种子萌发。功能缺失的*PIF1*基因突变体种子即使在非诱导光条件下也会表现出组成型萌发,而*PIF1*基因过表达需要更高的光通量才能使种子萌发,因此PIF1有抑制种子萌发的作用。PIF1是一种bHLH蛋白,优先与光敏色素的活性形式相互作用,促进26S蛋白酶体对PIF1蛋白的降解,解除光照下PIF1对种子萌发的抑制作用,进而在见光后种子萌发[74]。

基因表达分析和激素水平定量表明,PIF1通过调控GA和ABA的合成代谢水平,调节种子萌发。在*PIF1*基因突变体中,GA合成基因*GA3ox1*和*GA3ox2*的表达被激活,而GA降解代谢基因*GA2ox2*被抑制。激素水平与基因表达模式一致,与野生型相比,*PIF1*基因突变体的内源性GA4水平增加。ABA合成基因*ABA1*、*NCED6*和*NCED9*在远红光照射种子中高表达,但在红光照射的种子中受到抑制,红光下ABA降解基因*CYP707A2*表达增加[74]。但抑制ABA降解代谢蛋白CYP707A2通过SOM依赖的途径[75]。染色质免疫沉淀(chromatin immunoprecipitation,ChIP)分析表明,PIF1与*RGA*和*GAI*基因的启动子结合,但不与任何GA和ABA降解代谢基因的启动子结合,说明PIF1直接调控GA信号基因,从而间接调控代谢基因[76]。PIF1还能直接诱导*ABI3*和*ABI5*基因的表达从而激活ABA信号[77]。此外,

PIF1抑制*SPT*基因的转录,其产物进一步降低*MFT*和*ABI5*基因的信使核糖核酸(messenger ribonucleic acid,mRNA)丰度,从而抑制Ler生态型背景下拟南芥种子萌发[45]。

PIF1调控靶基因时也有其他转录因子或转录辅助因子协同作用。HFR1通过与PIF1形成异源二聚体来阻止PIF1与DNA结合,从而阻断PIF1的转录活性。同时全基因组分析表明,HFR1和PIF1在吸胀的种子中介导相反的光调节转录组[78]。进一步的研究表明,光诱导种子萌发的中枢抑制因子DET1在HFR1和PIF1的上游起作用:一方面DET1通过组装E3泛素连接酶复合物,靶向HFR1进行蛋白质降解;另一方面DET1直接与PIF1相互作用并促进蛋白质稳定,共同形成phyB-DET1-HFR1-PIF1和phyB-DET1-Protease-PIF1介导种子萌发对光响应的信号模型[79]。

2.5 环境小分子影响种子萌发

除了水分、温度和光信号,环境中的多种小分子也在种子萌发过程中起重要的调控作用,包括NO_3^-、NO和KARs等,环境因子对种子萌发的调控方式列于表1[13,15-16,18,21-22,25-26,33,36,39,41-43,46-47,49-53,80-84]。

表1 种子萌发的调节因子

调控因素	萌发调控	参考文献
赤霉素	正调节	[13,15,25,43]
脱落酸	负调节	[13,18,21]
水	正调节	[33,36]
低温	负调节	[39]
高温	负调节	[46-47,49]
种子后熟	正调节	[41-42]
冷处理	正调节	[41-43]
光(对需光种子)	正调节	[50-53]
NO_3^-	正调节	[16,22]
NO	正调节	[13,80-81]
烟雾小分子	正调节	[82-84]

NO_3^-是大多数植物的主要氮源,能够促进许多植物的种子休眠释放和萌发;NO_2^-是其同化产物,也可以减少种子休眠状态。在种子成熟或吸胀后,用NO_3^-进行外源处理可以减少种子对光的需求并有力地促进拟南芥种子萌发,这一点被证实是因为对种子ABA含量产生负面影响的结果。拟南芥中,NIN类蛋白(NIN-like protein,NLP)8是一种关键的NO_3^-传感器,可以直接调控*CYP707A2*基因表达,因而NO_3^-信号可以通过调控种子中ABA激素代谢来调节种子休眠的释放和萌发[16]。此外,控制母株的NO_3^-供给实验表明,干燥成熟种子中ABA含量与内源性NO_3^-浓度呈负相关,这是由于ABA分解代谢酶*CYP707A2*基因的表达受到内源性和外源性NO_3^-的正向调节[22]。因此,NO_3^-可能通过种子中的激素代谢介导的种子休眠释放和萌发。

土壤中气体NO浓度取决于土壤微生物环境,此外,外源氮肥也可以增加土壤中NO的释放[86]。NO被证明可以有效地打破多种物种的休眠并促进种子发芽[13]。NO清除剂可以防止ABA合成抑制剂对发芽的积极作用,而外源施加NO可以降低种子对外源ABA的敏感性,提高ABA合成抑制剂打破种子休眠的作用[80];外源NO处理种子可增强*CYP707A2*基因转录和蛋白质积累,引起ABA分解[81];NO位于GA信号上游,导致胚乳中储存细胞的液泡化,这一过程被ABA抑制[13]。因此在拟南芥种子吸胀的第一阶段,胚乳层中NO的快速积累,是打破休眠的必需条件[81]。

KARs是一类在野火烟雾中发现的小分子,在植物种子休眠释放、发芽调节和幼苗建立中发挥着显著作用[82]。KARs可能通过介导ABA、GA和IAA的生物合成和信号转导来调节种子萌发[82];提高种子对光的敏感性,使种子在弱光条件下萌发,在黑暗中这种加速作用消失[83]。然而,只有在种子后熟后才对KARs处理变得敏感,新鲜的拟南芥种子对KARs不敏感[84]。此外,KARs对种子萌发的加速效果还取决于拟南芥生态型和种子休眠深度。进一步的研究表明:ABA消除了KARs对发芽的加速作用,KARs需要GA的生物合成才能促进种子发芽;KARs处理促进了GA合成基因*GA3ox1*和*GA3ox2*的表达,但到目前为止还没有关于影响ABA的证据[82-83]。

3 结论与展望

近些年,越来越多的农作物开始采用种子直播而不经过传统的育苗、移栽的方式种植,虽然种子直播省时、省工,但是对于种子发芽条件的要求较为苛刻,高温、干旱和播种深度等问题极易导致播种后难全苗,并对后续统一管理造成困难。虽然种子萌发的调控研究在拟南芥中取得很大进展,但是在模式植物和作物中,双子叶和单子叶植物中的调控方式肯定存在差异。很多关键问题,尤其是作物的田间应用情况仍有大量空白,甚至说每种作物面对不同环境状况的萌发都会有所不同。因此,因地

制宜地研究并提高作物种子萌发率,对农业专业化、规模化的顺利推进极为重要。

很多信号分子在萌发的早期阶段参与种子萌发调控。虽然种子的萌发状态是由种子内动态ABA与GA的平衡和种子对这2种激素的敏感性决定,但是周围环境如水、温度和光也是萌发的关键因素,小分子以及其他激素如ET、BR和IAA等对萌发也有重要的调节作用。种子萌发是一个复杂而精密的过程,是由多种激素及环境因素交叉协同决定,在自然界中种子更是要经历复杂的生态环境。因此要理解种子萌发的生理机制不能仅从单一因素入手,而要多因素综合分析,探索更加清晰的种子萌发信号交叉网络,对于解决农业生产中的实际问题具有重要应用价值。

参 考 文 献

[1] LI H T, LUO Y, GAN L, et al. Plastid phylogenomic insights into relationships of all flowering plant families [J]. BMC Biology, 2021, 19: 232.

[2] WEITBRECHT K, MÜLLER K, LEUBNER-METZGER G. First off the mark: early seed germination [J]. Journal of Experimental Botany, 2011, 62(10): 3289-3309.

[3] BEWLEY J D. Seed germination and dormancy [J]. Plant Cell, 1997, 9(7): 1055-1066.

[4] FINCH-SAVAGE W E, LEUBNER-METZGER G. Seed dormancy and the control of germination [J]. New Phytologist, 2006, 171(3): 501-523.

[5] ANGELOVICI R, GALILI G, FERNIE A R, et al. Seed desiccation: a bridge between maturation and germination [J]. Trends in Plant Science, 2010, 15(4): 211-218.

[6] RAJJOU L, DUVAL M, GALLARDO K, et al. Seed germination and vigor [J]. Annual Review of Plant Biology, 2012, 63: 507-533.

[7] RAJJOU L, GALLARDO K, DEBEAUJON I, et al. The effect of alpha-amanitin on the *Arabidopsis* seed proteome highlights the distinct roles of stored and neosynthesized mRNAs during germination [J]. Plant Physiology, 2004, 134(4): 1598-1613.

[8] SANO N, PERMANA H, KUMADA R, et al. Proteomic analysis of embryonic proteins synthesized from long-lived mRNAs during germination of rice seeds [J]. Plant and Cell Physiology, 2012, 53(4): 687-698.

[9] LOPEZ-MOLINA L, MONGRAND S, MCLACHLIN D T, et al. ABI5 acts downstream of ABI3 to execute an ABA-dependent growth arrest during germination [J]. The Plant Journal, 2002, 32(3): 317-328.

[10] BENTSINK L, KOORNNEEF M. Seed dormancy and germination [J]. Arabidopsis Book, 2008, 6: e0119.

[11] 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.

[12] SHU K, LIU X D, XIE Q, et al. Two faces of one seed: hormonal regulation of dormancy and germination [J]. Molecular Plant, 2016, 9(1): 34-45.

[13] BETHKE P C, LIBOUREL I G, AOYAMA N, et al. The Arabidopsis aleurone layer responds to nitric oxide, gibberellin, and abscisic acid and is sufficient and necessary for seed dormancy [J]. Plant Physiology, 2007, 143(3): 1173-1188.

[14] PENFIELD S. Seed dormancy and germination [J]. Current Biology, 2017, 27(17): R874-R878.

[15] MITCHUM M G, YAMAGUCHI S, HANADA A, et al. Distinct and overlapping roles of two gibberellin 3-oxidases in *Arabidopsis* development [J]. The Plant Journal, 2006, 45(5): 804-818.

[16] ALI-RACHEDI S, BOUINOT D, WAGNER M H, et al. Changes in endogenous abscisic acid levels during dormancy release and maintenance of mature seeds: studies with the Cape Verde Islands ecotype, the dormant model of *Arabidopsis thaliana* [J]. Planta, 2004, 219(3): 479-488.

[17] JACOBSEN J V, PEARCE D W, POOLE A T, et al. Abscisic acid, phaseic acid and gibberellin contents associated with dormancy and germination in barley [J]. Physiologia Plantarum, 2002, 115(3): 428-441.

[18] FREY A, EFFROY D, LEFEBVRE V, et al. Epoxycarotenoid cleavage by NCED5 fine-tunes ABA accumulation and affects seed dormancy and drought tolerance with other NCED family members [J]. The Plant Journal, 2012, 70(3): 501-512.

[19] DE WIT M, GALVÃO V C, FANKHAUSER C. Light-mediated hormonal regulation of plant growth and development [J]. Annual Review of Plant Biology, 2016, 67: 513-537.

[20] MARTÍNEZ-ANDÚJAR C, ORDIZ M I, HUANG Z, et al. Induction of 9-cis-epoxycarotenoid dioxygenase in *Arabidopsis thaliana* seeds enhances seed dormancy [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2011, 108(41): 17225-17229.

[21] OKAMOTO M, KUWAHARA A, SEO M, et al. CYP707A1 and CYP707A2, which encode abscisic acid

8'-hydroxylases, are indispensable for proper control of seed dormancy and germination in *Arabidopsis*[J]. Plant Physiology,2006,141(1):97-107.

[22] MATAKIADIS T, ALBORESI A, JIKUMARU Y, et al. The *Arabidopsis* abscisic acid catabolic gene *CYP707A2* plays a key role in nitrate control of seed dormancy [J]. Plant Physiology,2009,149(2):949-960.

[23] KANAI M, NISHIMURA M, HAYASHI M. A peroxisomal ABC transporter promotes seed germination by inducing pectin degradation under the control of ABI5 [J]. The Plant Journal,2010,62(6):936-947.

[24] SHU K, ZHANG H W, WANG S F, et al. ABI4 regulates primary seed dormancy by regulating the biogenesis of abscisic acid and gibberellins in *Arabidopsis*[J]. PLoS Genetics,2013,9(6):e1003577.

[25] LEE S C, CHENG H, KING K E, et al. Gibberellin regulates *Arabidopsis* seed germination via RGL2, a GAI/RGA-like gene whose expression is up-regulated following imbibition [J]. Genes & Development, 2002, 16(5):646-658.

[26] YAMAUCHI Y, TAKEDA-KAMIYA N, HANADA A, et al. Contribution of gibberellin deactivation by AtGA2ox2 to the suppression of germination of dark-imbibed *Arabidopsis thaliana* seeds[J]. Plant and Cell Physiology,2007,48(3):5555-5561.

[27] JACOBSEN S E, OLSZEWSKI N E. Mutations at the SPINDLY locus of *Arabidopsis* alter gibberellin signal transduction [J]. Plant Cell,1993,5(8):887-896.

[28] LIU X, HU P W, HUANG M K, et al. The NF-YC-RGL2 module integrates GA and ABA signalling to regulate seed germination in *Arabidopsis* [J]. Nature Communications,2016,7:12768.

[29] SÁNCHEZ-MONTESINO R, BOUZA-MORCILLO L, MARQUEZ J, et al. A regulatory module controlling GA-mediated endosperm cell expansion is critical for seed germination in *Arabidopsis* [J]. Molecular Plant, 2019,12(1):71-85.

[30] ROMBOLÁ -CALDENTEY B, RUEDA-ROMERO P, IGLESIAS-FERNÁNDEZ R, et al. *Arabidopsis* DELLA and two HD-ZIP transcription factors regulate GA signaling in the epidermis through the L1 box cis-element [J]. Plant Cell,2014,26(7):2905-2919.

[31] RESENTINI F, FELIPO-BENAVENT A, COLOMBO L, et al. TCP14 and TCP15 mediate the promotion of seed germination by gibberellins in *Arabidopsis thaliana* [J]. Molecular Plant,2015,8(3):482-485.

[32] YANG L W, LIU S R, LIN R C. The role of light in regulating seed dormancy and germination [J]. Journal of Integrative Plant Biology,2020,62(9):1310-1326.

[33] BOOTHBY T C, PIELAK G J. Intrinsically disordered proteins and desiccation tolerance:elucidating functional and mechanistic underpinnings of anhydrobiosis [J]. Bioessays,2017,39(11):1700119.

[34] HADAS A, RUSSO D. Water uptake by seeds as affected by water stress, capillary conductivity, and seed-soil water contact. I. experimental study [J]. Agronomy Journal, 1974, 66(5): 643-647.

[35] RATHJEN J R, STROUNINA E V, MARES D J. Water movement into dormant and non-dormant wheat (*Triticum aestivum* L.) grains [J]. Journal of Experimental Botany,2009,60(6):1619-1631.

[36] MANZ B, MÜLLER K, KUCERA B, et al. Water uptake and distribution in germinating tobacco seeds investigated in vivo by nuclear magnetic resonance imaging[J]. Plant Physiology,2005,138(3):1538-1551.

[37] NONOGAKI H, BASSEL G W, BEWLEY J D. Germination-still a mystery [J]. Plant Science, 2010, 179(6):574-581.

[38] DORONE Y, BOEYNAEMS S, FLORES E, et al. A prion-like protein regulator of seed germination undergoes hydration-dependent phase separation [J]. Cell,2021,184(16):4284-4298.e27.

[39] FOOTITT S, DOUTERELO-SOLER I, CLAY H, et al. Dormancy cycling in *Arabidopsis* seeds is controlled by seasonally distinct hormone-signaling pathways [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America,2011,108(50):20236-20241.

[40] FOOTITT S, HUANG Z, 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.

[41] HE H Z, DE SOUZA V D, SNOEK L B, et al. Interaction between parental environment and genotype affects plant and seed performance in *Arabidopsis* [J]. Journal of Experimental Botany,2014,65(22):6603-6015.

[42] 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.

[43] YAMAUCHI Y, OGAWA M, KUWAHARA A, et al. Activation of gibberellin biosynthesis and response pathways by low temperature during imbibition of *Arabidopsis thaliana* seeds[J]. Plant Cell,2004,16(2): 367-378.

[44] VAISTIJ F E, GAN Y, PENFIELD S, et al. Differential control of seed primary dormancy in *Arabidopsis* ecotypes by the transcription factor SPATULA [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2013, 110(26): 10866-10871.

[45] PENFIELD S, JOSSE E M, KANNANGARA R, et al. Cold and light control seed germination through the bHLH transcription factor SPATULA [J]. Current Biology, 2005, 15(22): 1998-2006.

[46] LIM S, PARK J, LEE N, et al. ABA-insensitive 3, ABA-insensitive 5, 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(12): 4863-4878.

[47] YANG W J, CHEN Z, HUANG Y W, et al. Powerdress as the novel regulator enhances *Arabidopsis* seeds germination tolerance to high temperature stress by histone modification of SOM locus [J]. Plant Science, 2019, 284: 91-98.

[48] LI P, ZHANG Q L, HE D N, et al. AGAMOUS-LIKE67 cooperates with the histone mark reader EBS to modulate seed germination under high temperature [J]. Plant Physiology, 2020, 184(1): 529-545.

[49] YING S B, YANG W J, LI P, et al. Phytochrome B enhances seed germination tolerance to high temperature by reducing S-nitrosylation of HFR1 [J]. EMBO Reports, 2022, 23(10): e54371.

[50] BORTHWICK H A, HENDRICKS S B, PARKER M W, et al. A reversible photoreaction controlling seed germination [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 1952, 38(8): 662-666.

[51] HENNIG L, POPPE C, SWEERE U, et al. Negative interference of endogenous phytochrome B with phytochrome A function in *Arabidopsis* [J]. Plant Physiology, 2001, 125(2): 1036-1044.

[52] SAWADA Y, KATSUMATA T, KITAMURA J, et al. Germination of photoblastic lettuce seeds is regulated via the control of endogenous physiologically active gibberellin content, rather than of gibberellin responsiveness [J]. Journal of Experimental Botany, 2008, 59(12): 3383-3393.

[53] WANG Y, ZHANG M, DONG S, et al. The opposite roles of white light in regulating germination of fresh and aged seed in tobacco [J]. Plants-Basel, 2021, 10(11): 2457.

[54] 赵笃乐.光对种子休眠与萌发的影响(上)[J].生物学通报, 1995, 30(7): 24-25.

[55] MILBERG P, ANDERSSON L, NORONHA A. Seed germination after short-duration light exposure: implications for the photo-control of weeds [J]. Journal of Applied Ecology, 1996, 33(6): 1469-1478.

[56] GRUBIŠIĆ D, KONJEVIĆ R. Light and nitrate interaction in phytochrome-controlled germination of *Paulownia tomentosa* seeds [J]. Planta, 1990, 181(2): 239-243.

[57] POPPE C, SCHÄFER E. Seed germination of *Arabidopsis thaliana phyA/phyB* double mutants is under phytochrome control [J]. Plant Physiology, 1997, 114(4): 1487-1492.

[58] OHADI S, MASHHADI H, TAVAKKOL-AFSHARI R, et al. Modelling the effect of light intensity and duration of exposure on seed germination of *Phalaris minor* and *Poa annua* [J]. Weed Research, 2010, 50(3): 209-217.

[59] FOSKET E B, BRIGGS W R. Photosensitive seed germination in *Catalpa speciosa* [J]. Internationl Journal of Plant Sciences, 1970, 131(2): 167-172.

[60] MCELROY J S, WALKER R H, GLENN R W, et al. Annual bluegrass (*Poa annua*) populations exhibit variation in germination response to temperature, photoperiod, and fenarimol [J]. Weed Science, 2004, 52(1): 47-52.

[61] 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.

[62] GUBLER F, HUGHES T, WATERHOUSE P, et al. Regulation of dormancy in barley by blue light and after-ripening: effects on abscisic acid and gibberellin metabolism [J]. Plant Physiology, 2008, 147(2): 886-896.

[63] GOGGIN D E, STEADMAN K J, POWLES S B. Green and blue light photoreceptors are involved in maintenance of dormancy in imbibed annual ryegrass (*Lolium rigidum*) seeds [J]. New Phytologist, 2008, 180(1): 81-89.

[64] XU P, XIANG Y, ZHU H L, et al. Wheat cryptochromes: subcellular localization and involvement in photomorphogenesis and osmotic stress responses [J]. Plant Physiology, 2009, 149(2): 760-774.

[65] LINDIG-CISNEROS R, ZEDLER J. Effect of light on seed germination in *Phalaris arundinacea* L. (reed canary grass) [J]. Plant Ecology, 2001, 155(1): 75-78.

[66] HILTON J R, BITTERLI C J. The influence of light on the germination of *Avena fatua* L. (wild oat) seed and its ecological significance [J]. The New Phytologist, 1983,

95(2):325-333.

[67] BLISS D, SMITH H. Penetration of light into soil and its role in the control of seed germination [J]. Plant, Cell & Environment, 1985, 8(7):475-483.

[68] SHINOMURA T, NAGATANI A, CHORY J, et al. The induction of seed germination in *Arabidopsis thaliana* is regulated principally by phytochrome B and secondarily by phytochrome A [J]. Plant Physiology, 1994, 104(2): 363-371.

[69] SMITH H, WHITELAM G C, MCCORMAC A C. Do the members of the phytochrome family have different roles? Physiological evidence from wild-type, mutant and transgenic plants [M]//THOMAS B, JOHNSON C B. Phytochrome properties and biological action. Berlin: Springer, 1991:217-236.

[70] SEO M, NAMBARA E, CHOI G, et al. Interaction of light and hormone signals in germinating seeds [J]. Plant Molecular Biology, 2009, 69(4):463-472.

[71] HESCHEL M S, BUTLER C M, BARUA D, et al. New roles of phytochromes during seed germination [J]. International Journal of Plant Sciences, 2008, 169(4): 531-540.

[72] ARANA M V, SÁNCHEZ-LAMAS M, STRASSER B, et al. Functional diversity of phytochrome family in the control of light and gibberellin-mediated germination in *Arabidopsis* [J]. Plant Cell and Environment, 2014, 37 (9):2014-2023.

[73] LEE K P, PISKUREWICZ U, TURECKOVA V, et al. Spatially and genetically distinct control of seed germination by phytochromes A and B [J]. Genes & Development, 2012, 26(17):1984-1996.

[74] OH E, YAMAGUCHI S, KAMIYA Y, et al. Light activates the degradation of PIL5 protein to promote seed germination through gibberellin in *Arabidopsis* [J]. The Plant Journal, 2006, 47(1):124-139.

[75] KIM D H, YAMAGUCHI S, LIM S, et al. SOMNUS, a CCCH-type zinc finger protein in *Arabidopsis*, negatively regulates light-dependent seed germination downstream of PIL5 [J]. Plant Cell, 2008, 20(5):1260-1277.

[76] OH E, YAMAGUCHI S, HU J, et al. PIL5, a phytochrome-interacting bHLH protein, regulates gibberellin responsiveness by binding directly to the GAI and RGA promoters in *Arabidopsis* seeds [J]. Plant Cell, 2007, 19(4):1192-1208.

[77] OH E, KANG H, YAMAGUCHI S, et al. Genome-wide analysis of genes targeted by phytochrome interacting factor 3-like5 during seed germination in *Arabidopsis* [J]. Plant Cell, 2009, 21(2):403-419.

[78] SHI H, ZHONG S W, MO X R, et al. HFR1 sequesters PIF1 to govern the transcriptional network underlying light-initiated seed germination in *Arabidopsis* [J]. Plant Cell, 2013, 25(10):3770-3084.

[79] SHI H, WANG X, MO X R, et al. *Arabidopsis* DET1 degrades HFR1 but stabilizes PIF1 to precisely regulate seed germination [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2015, 112(12):3817-3822.

[80] PITERKOVÁ J, LUHOVÁ L, HOFMAN J, et al. Nitric oxide is involved in light-specific responses of tomato during germination under normal and osmotic stress conditions [J]. Annals of Botany, 2012, 110 (4): 767-776.

[81] LIU Y G, SHI L, YE N H, et al. Nitric oxide-induced rapid decrease of abscisic acid concentration is required in breaking seed dormancy in *Arabidopsis* [J]. New Phytologist, 2009, 183(4):1030-1042.

[82] MENG Y J, SHUAI H W, LUO X F, et al. Karrikins: regulators involved in phytohormone signaling networks during seed germination and seedling development [J]. Frontiers in Plant Science, 2016, 7:2021.

[83] FLEMATTI G R, DIXON K W, SMITH S M. What are karrikins and how were they 'discovered' by plants? [J]. BMC Biology, 2015, 13:108.

[84] WATERS M T, SCAFFIDI A, SUN Y K, et al. The karrikin response system of *Arabidopsis* [J]. The Plant Journal, 2014, 79(4):623-631.

(责任编辑:王 媛)