

单双子叶植物种子萌发和休眠的研究进展

杨楠¹, 曹亚从², 魏兵强¹, 王立浩²

(¹甘肃农业大学园艺学院, 兰州 730070; ²中国农业科学院蔬菜花卉研究所, 北京 100081)

摘要: 种子萌发和休眠是两个复杂且紧密联系的生理过程, 涉及一系列外界环境和内部因子的相互作用, 对农业高产稳产和生态进化具有重要意义。其遗传变异是典型的受多位点控制的数量性状, 受环境因素影响。近年来, 针对影响种子萌发和休眠等各种因素, 国内外学者发现了多个 QTL 位点, 并对其机制进行了解析。本文综述了遗传调控和外界因子对种子萌发和休眠的影响, 总结了目前研究存在的问题, 并对未来发展方向进行了展望。

关键词: 种子萌发; 休眠; 遗传规律; 环境; 数量性状位点 (QTL)

Research Progress on Seed Germination and Dormancy of Monocot and Dicot Plants

YANG Nan¹, CAO Ya-cong², WEI Bing-qiang¹, WANG Li-hao²

(¹College of Horticulture, Gansu Agricultural University, Lanzhou 730070;

²Institute of Vegetables and Flowers, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081)

Abstract: Seed germination and dormancy are two complex and closely related physiological processes involving a series of interactions between external environment and internal factors, which are of great significance to high and stable yield and ecological evolution. Its genetic variation is a typical quantitative trait controlled by multiple loci and influenced by environmental factors. In recent years, several QTL which are involved in seed germination and dormancy, and their functional mechanisms have been investigated. In this paper, the effects of genetic regulation and external factors on seed germination and dormancy were reviewed, the existing problems were summarized, and the future development direction was prospected.

Key words: seed germination; dormancy; genetic regulation; environment; quantitative trait loci (QTL)

种子萌发和休眠是植物适应自然界生命周期中的重要调控阶段^[1], 受到多种内源信号和环境因素的严格控制^[2]。萌发是指种子从吸水开始到胚根突破种皮的一系列生理生化变化过程; 休眠是指在适宜的生长环境下, 不萌发或生长极为缓慢或暂时停顿的现象, 是植物抵抗和适应不良环境的主动适应过程。植物中普遍存在种子后熟现象^[3], 也就是种子经过干燥一段时间后即可打破休眠, 但不同植物中调控机制不同^[4-5]。

种子休眠的原因主要包括:(1)种皮障碍。有些植物的种皮太厚、太硬, 阻碍种子对空气、水分的吸收, 抑制种子发芽, 使其处于休眠状态^[6-7];(2)种子胚休眠。有些种子胚发育不完全会导致休眠; 有些植物的种子胚胎已分化完全, 但需完成生理后熟才能萌发^[8];(3)抑制物质的存在。有些种子自身会产生某些有毒物质, 抑制种子的萌发, 使种子处于休眠状态^[9];(4)不良环境的影响。如水分、光照、温度和土壤等生长环境条件不适宜, 种子也可能处

收稿日期: 2022-03-14 修回日期: 2022-03-29 网络出版日期: 2022-04-12

URL: <https://doi.org/10.13430/j.cnki.jpgr.20220314001>

第一作者研究方向为蔬菜遗传与分子育种, E-mail: nicole_nanyang@163.com

通信作者: 曹亚从, 研究方向为辣椒遗传育种, E-mail: caoyacong@caas.cn

魏兵强, 研究方向为蔬菜遗传与分子育种, E-mail: bqwei@gsau.edu.cn

基金项目: 国家重点研发计划 (2020YFD1001102); 中国农业科学院科技创新工程项目 (CAAS-ASTIP-IVFCAAS); 国家现代农业产业技术体系项目 (CARS-23-A15)

Foundation projects: National Key R&D Program of China (2020YFD1001102); Science and Technology Innovation Program of the Chinese Academy of Agricultural Sciences (CAAS-ASTIP-IVFCAAS); Earmarked Fund for China Agriculture Research System (CARS-23-A15)

于休眠状态^[10-11]。

在农业生产中,生产者希望种子在收获和播种后能迅速一致地萌发。休眠较强会影响种子萌发的速度及种子萌发的均一性;休眠较弱则会导致种子在未收获前萌发,降低种子的产量和质量。因此研究种子萌发和休眠机制,进而通过分子标记辅助育种提高种子质量,对农业生产具有重要意义。

1 环境因子对种子萌发和休眠的影响

种子的萌发和休眠是植物生命周期中具有重要农艺和生态意义的关键组成部分^[12]。在种子的发育过程中,温度、水分、光照、硝酸盐等都会影响种子的萌发和休眠^[13-15]。

影响种子萌发最明显的因素是在发育过程中种子所经历的温度^[16-17]。在种子萌发过程中,发芽率一般与温度呈正相关。种子的萌发起源于水分的吸收,水分吸收是启动种子萌发的关键触发因素^[18]。成熟的干燥种子对水分的吸收分为三个阶段,首先是快速的初始吸收阶段,种子急剧吸水;然后是平稳期,种子利用已吸收的水分进行代谢作用;随着胚轴的伸长,水分吸收进一步增加^[19]。休眠种子不能进行水分的吸收。Dorone等^[20]在拟南芥中鉴定出一个朊病毒样蛋白 FLOE1,它在种子吸收水分时特异性分离,并使植物胚能够感知水势进而调控种子发芽的最佳时间。硝酸盐也会影响种子的休眠^[21]。拟南芥种子休眠深度与种子硝酸盐的含量呈负相关。硝酸盐也通过影响脱落酸的合成和降解来影响种子休眠,研究表明,内源硝酸盐含量的增加会导致拟南芥种子中脱落酸水平降低,进而影响种子休眠^[22]。光照对种子的萌发和休眠也有影响,研究表明,光敏色素 B (phyB) 光受体能够接收光信号并调控赤霉素的生物合成,进而调控种子萌发^[23-25]。在甘蓝中,NO 和 KAR1 (Karrikin 1) 的处理能够降低脱落酸的含量,增加赤霉素含量,诱导休眠种子萌发^[26]。

2 种子萌发与休眠过程中的激素调节

植物激素作为光照、温度、水分、氧气和营养等环境因子的内部媒介,控制着种子的萌发和休眠。激素代谢和激素信号转导相关基因对植物种子萌发和休眠的影响在多种植物中有相关报道(表1)。

2.1 脱落酸 (ABA, abscisic acid)

ABA 是许多植物萌发所必须的激素。ABA 促

进种子成熟,但在种子成熟后期诱导休眠,抑制种子萌发^[27-29]。ABA 可以通过调节和 ABA 相关的基因或功能蛋白来影响种子萌发过程。通常情况下,发育中的种子在早期阶段 ABA 积累量较低,而在发育中期,ABA 积累量最大,随着种子的成熟干燥而下降^[30]。ABA 生物合成和代谢基因的突变分析表明,ABA 在种子休眠的诱导和维持中发挥了重要作用,ABA 缺失突变体的种子休眠程度低于野生型。相比之下,ABA 分解途径突变体的种子比野生型积累了更高的 ABA 水平,休眠程度更深^[31]。

ABA 的代谢和信号转导对许多重要的发育过程和环境信号都有响应,这使其成为变化环境中生长的关键调控因子。ABA 及其相关转录因子如 *ABI3* 被认为是古老的休眠调节因子,在系统发育中广泛存在^[32]。在马铃薯中,ABA 是块茎休眠形成的主要激素调节因子。在块茎休眠过程中,*StNCED* 和 *StCYP707a* 基因在维持 ABA 合成过程中起到了决定性作用;休眠解除后,块茎芽中 ABA 表达量明显下降^[33-34]。ABA 不敏感的突变体,如拟南芥 *abi3* (*ABA-insensitive 3*),表现出种子休眠受损^[35]。在拟南芥中,种子休眠调控的关键基因 *DOG1* 已被证实受到 ABA 调控^[36]。*OsDSG1* (*Oryza sativa delayed seed germination 1*) 是 AIP2 的水稻同源物,属于水稻中的 Ring finger 泛素连接酶,通过降解 *OsABI3* 来减弱 ABA 信号,进而促进种子萌发^[37]。

2.2 赤霉素 (GA, gibberellin acid)

GA 被称为促生长激素,参与植物生长过程,如芽生长、花发育和种子萌发等^[38]。ABA 是诱导和维持休眠的正向调控因子,而 GA 是萌发的正向调控因子^[39],抵消 ABA 的影响。根据 Karssen 1986 年提出的修订后的种子休眠激素平衡假说,ABA 和 GA 在种子生长过程中起作用的时间和地点不同,而 GA 在抑制休眠和促进萌发过程中起关键作用^[40]。研究表明,GA 在促进拟南芥种子萌发中发挥着重要作用,GA 生物合成严重缺陷的突变体在没有外源激素的情况下,种子会出现深度休眠,无法萌发;缺乏 GA 的拟南芥 *gal-3* 突变体休眠也会增强,需要 GA 处理才能完全萌发^[41]。

ABA 和 GA 是两种主要的拮抗植物激素,通过调节其相关的功能蛋白来影响种子萌发。在生理水平上,ABA 和 GA 合成和分解代谢之间的动态平衡是促进种子萌发和休眠平衡的关键,决定种子的萌发能力;在分子水平上,ABA 和 GA 间的拮抗作用体现在转录因子的相互调节^[42]。在水稻中,GA 刺

激多个编码 α - 水解淀粉酶 (hydrolytic α -Amylase) 的基因表达, 这些水解酶可以分解储备的碳水化合物, 从而调动可以滋养幼苗的营养物质。GA 在水稻种子萌发中诱导的蛋白还包括 β - 淀粉酶 (β -Amylase) 和 α - 葡萄糖苷酶 (α -Glucosidase)^[43]。

如图 1 所示, Tuan 等^[44]对 ABA/GA 调控谷类种子的休眠与萌发中的基因互作模式进行了阐释。其中, ABA 通过促进 WRKY 转录因子的表达来抑

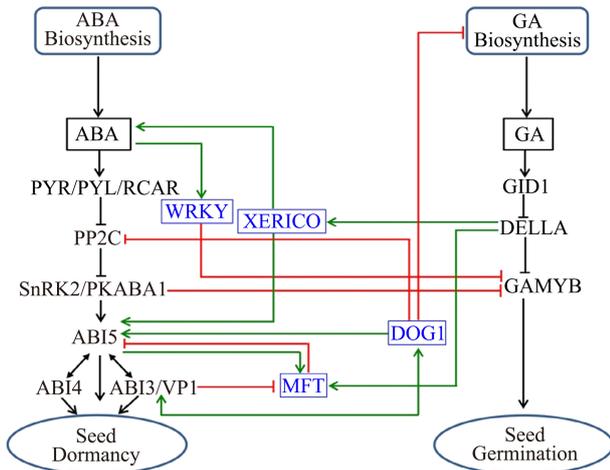


图 1 参与 ABA/GA 平衡和种子休眠与萌发之间转换的遗传 / 分子元素^[44]

Fig. 1 Genetic/molecular elements implicated in the regulation of ABA/GA balance and seed transition between dormancy and germination^[44]

制 GAMBYB 介导的 GA 反应^[45]; DELLA 蛋白通过与 XERICICO 的作用, 调控 ABA 和 GA 的平衡反应, 进而调控种子的萌发和休眠^[46]。缺乏 GA, DELLA 诱导 XERICICO 的表达, 进而提高 ABA 和 ABI5 的活性, 导致了休眠的维持, 抑制了种子的萌发; DOG1 通过抑制与 PP2C 的作用来调控 ABA 信号转导, 进而调控种子休眠^[47]。

2.3 乙烯 (ETH, ethylene)

ETH 调控植物种子萌发和幼苗形成等多种发育过程, 在许多植物解除休眠的过程中起着关键作用^[48]。ETH 对植物种子萌发有促进作用, 并表现出和 ABA 的拮抗作用, 如在拟南芥中, ETH 拮抗 ABA 抑制胚乳帽破裂和胚乳弱化。ETH 还能打破 GA 促进休眠种子的萌发, 例如在拟南芥中, ETH 能够恢复 GA 缺失突变体 *gal-3* 的萌发^[49]。

2.4 油菜素内酯 (BR, brassinolide)

油菜素甾醇 (BRs) 是一类在植物生长发育过程中发挥多种作用的类固醇激素, 在花粉和种子中的含量最高^[50-52]。BRs 家族中最活跃的成分是油菜素内酯, 它能够激活 BR 信号, 与其他植物激素一起调控植物的生长发育^[53](表 1)。在拟南芥的早期阶段, 如果 BR 生物合成受阻, 会导致其在正常生长条件下育性降低, 以及在外源 ABA 的存在下, 种子发芽率降低; 因此, BR 在种子萌发的调控中起着不可或缺的作用^[54]。

表 1 参与种子休眠和萌发的激素相关基因

Table 1 Hormone related genes involved in seed dormancy and germination

激素 Hormone	植物 Plant	基因 Gene	功能 Function	参考文献 Reference
ABA	马铃薯 (<i>Solanum tuberosum</i> L.)	<i>StNCED</i> , <i>StCYP707a</i>	启动和维持休眠	[33]
	拟南芥 (<i>Arabidopsis thaliana</i> (L.) Heynh.)	<i>abi3</i>	种子休眠受损	[35]
	拟南芥 (<i>Arabidopsis thaliana</i> (L.) Heynh.)	<i>AtABA2</i>	延迟发芽	[36]
	水稻 (<i>Oryza sativa</i> L.)	<i>OsDSG1</i>	减弱 ABA 信号促进萌发	[37]
GA	拟南芥 (<i>Arabidopsis thaliana</i> (L.) Heynh.)	<i>gal-3</i>	种子休眠增强	[41]
	水稻 (<i>Oryza sativa</i> L.)	hydrolytic α -Amylase	诱导种子萌发	[43]
	水稻 (<i>Oryza sativa</i> L.)	β -Amylase	诱导种子萌发	[43]
	水稻 (<i>Oryza sativa</i> L.)	α -Glucosidase	诱导种子萌发	[43]
	水稻 (<i>Oryza sativa</i> L.)	<i>miR156</i>	影响 GA 代谢增强种子休眠	[43]
	水稻 (<i>Oryza sativa</i> L.)	<i>OsVP1</i>	诱导休眠	[43]
ETH	番茄 (<i>Solanum lycopersicum</i> L.)	<i>ERF2</i>	促进萌发	[48]
	向日葵 (<i>Helianthus annuus</i> L.)	<i>ERF1</i>	HCN 诱导, 打破休眠	[48]
BR	水稻 (<i>Oryza sativa</i> L.)	<i>lea33</i>	减少 BR 积累和增强 GA 合成影响种子发芽	[53]

3 种子萌发和休眠的遗传调控

种子萌发和休眠是两个复杂且紧密联系的生理过程,主要受内部遗传因子调控,已明确多个基因在种子萌发和休眠中的作用(表2),属于数量性状遗传。

在番茄中,已有研究表明通过全基因组关联分析和转基因过表达验证,挖掘出一个调控番茄种子休眠的基因 *SIMAPK11*。其中, *SIMAPK11* 基因在休眠材料中的表达量显著高于非休眠材料,其转基因过表达能够降低种子发芽率; *SIMAPK11* 过表达植株对 ABA 的响应更为敏感,同时影响 ABA 合成和分解途径基因的表达,说明 *SIMAPK11* 是番茄种子休眠的正调控因子,其调控机理可能和 ABA 途径相关联^[55]。

也有研究表明在大白菜中,通过前人构建的大白菜-菜心 CSSLs 群体,进一步完善得到了趋于完整的含 75 个株系的 CSSLs 群体。对 CSSLs 群体进行种子休眠的鉴定和 QTL 定位,检测到 12 个与种子休眠相关的 QTL 位点,其中, *qD-1-1*、*qD-9-1* 为较稳定的控制休眠的 QTL 位点。在这 12 个 QTL 位点中,比对到 27 个与拟南芥同源的基因,其中 6 个与种子萌发相关,这些基因对种子休眠的调控起到了关键作用,但是每个基因的调控机理还需深入研究^[56]。

DOG1 (*Delay of germination 1*) 是特异调控种子休眠的基因,已被鉴定为参与拟南芥种子休眠控制的数量性状位点,首次是通过定位克隆和突变体分析从高度休眠的拟南芥 *Cape Verde Islands* (Cvi) 中鉴定得到的^[57-58],初期认为 *DOG1* 参与 ABA 生物合成途径。后来 Dekkers 等^[59]认为 *DOG1* 与 ABA 信号通路平行调控种子休眠。Graeber 等^[60]研究表明, *DOG1* 通过抑制 GA 调控的编码细胞壁重塑蛋白基因的表达来影响种子的萌发,其作用过程受环境温度影响;此外, *DOG1* 会改变种子中 GA 生物合成途径关键酶基因表达的温度依赖性。Kendall 等^[61]研究发现,在拟南芥种子成熟过程中, *DOG1* 的表达和休眠诱导不仅受 ABA 的调控,还受到低温和 GA 的调控。此外, *DOG1* 与种子休眠特异性相关,其表达量随种子的成熟不断增加。新收获种子中 *DOG1* 蛋白含量与休眠水平呈显著正相关,在种子成熟过程中,低温会增加 *DOG1* 的转录和蛋白质水平,与休眠水平的提高相对应^[62]。

Xiang 等^[63]鉴定出拟南芥种子中 *Delay of*

germination 18 (*DOG18*) 数量性状位点,该位点是种子休眠的自然变异。*DOG18* 编码 PP2C 蛋白磷酸酶 (2C protein phosphatases) 家族,之前的研究中将其鉴定为 *Reduced Dormancy 5* (*RDO5*) 基因,是种子休眠的正向调节因子。利用 *NIL-DOG18* 和 *Ler* 杂交的 F₂ 群体进行基因定位,将 *DOG18* 区间缩小到 4 号染色体上 700 kb 的区间,其中包含了 *RDO5* 基因^[64]。进一步通过生物化学和蛋白组学表明 *RDO5* 起假定磷酸酶的作用。*DOG18* 在拟南芥不同材料间具有广泛的序列变异和高频率的功能缺失等位基因。*DOG18* 对种子休眠的作用可以通过其他休眠位点如 *DOG1* 和 *DOG6*,以及母株在种子成熟过程中经历的温度来改变^[65]。

Sdr4 基因能够促进水稻种子休眠,该基因的表达受到种子成熟调控因子 *OsVPI* 的正向调控,进而调控种子休眠调控因子,并抑制萌发后基因的表达,这表明 *Sdr4* 在种子成熟过程中起到了中间调控作用^[66]。Zhang 等^[67-68]克隆出小麦中 *Sdr4* 的同源基因 *TaSdr-A1* 和 *TaSdr-B1*,与种子休眠密切相关,并开发了两个对应的 CAPS (Cleaved Amplified Polymorphism Sequence) 标记 *Sdr2A* 和 *Sdr2B*。

此外,控制大麦 (*Hordeum vulgare* L.) 种子休眠的两个主要 QTL 为 *SD1/Qsd1* 和 *SD2/Qsd2*,分别位于染色体 5H 的着丝粒和端粒附近。Han 等^[69]将 *SD1* 位点定位到一个 4.4 cM 的标记区间, Gao 等^[70]将 *SD2* 位点定位到一个 0.8 cM 的标记区间。其中,显性等位基因 *Qsd2* 编码丝裂原活化蛋白激酶 (*MKK3*, *MAP Kinase Kinase 3*),而从长休眠野生大麦中克隆的等位基因 *Qsd1* 编码丙氨酸转氨酶 (*AlaAT*),控制着种子长休眠^[71-73]。种子休眠基因在胚中特异性表达,长休眠和短休眠等位基因编码的 9AlaAT 同工酶在单个氨基酸残基上存在差异^[74]。野生大麦携带隐性长休眠等位基因,其 H602 蛋白的第 214 个氨基酸出现了亮氨酸 (L) 到苯丙氨酸 (F) 的非同义氨基酸突变,导致大麦种子表现为短休眠^[75]。

调控开花的典型基因,如 *Flowering Locus T* (*FT*)^[76]、*Short Vegetative Phase* (*SVP*)^[77] 和 *Flowering Locus C* (*FLC*)^[78] 等参与种子从休眠到萌发的过渡过程(表2),这表明种子休眠和开花的分子调控通路可能有重叠。植物磷脂酰乙醇胺结合蛋白 (PEBP) 家族存在于各种植物中,参与植物多种生理调节^[79]。*Flowering Locus T* (*FT*) 和 *Terminal Flower 1* (*TFL1*) 均属于其亚家族。在拟南芥中,

FT 和 *TFL1* 调控着拟南芥的开花时间, 其中, *FT* 调控植物提前开花, 而 *TFL1* 抑制开花; Shingo 等^[80] 使用小麦芯片分析和筛选了不同温度下生长的小麦成熟种子胚中的差异表达基因, 并鉴定出一个与小麦 *FT* 和 *TFL1* 同源的基因 *Mother of FT and TFL1* (*MFT*), 该基因是小麦种子萌发和温度影响种子休眠形成的关键因子之一, *MFT* 的过表达会抑制种

子萌发。在拟南芥中, *FT* 和 *TFL1* 被认为是生殖发育的分子开关, 而 *MFT* 是它们的系统进化祖先, *FT* 和 *MFT* 都调控种子休眠。研究表明, 在小麦和大豆中, *MFT* 的同源基因都参与调控种子休眠的过程; 在拟南芥中, *MFT* 在 ABA 和 GA 调控种子萌发的信号通路中起重要作用, 其表达受到 ABA 信号通路中转录因子 *ABI3* 和 *ABI5* 的调控^[81]。

表 2 参与种子休眠和萌发的相关基因

Table 2 Genes involved in seed dormancy and germination

植物 Plant	基因 Gene	功能 Function	参考文献 Reference
大白菜 (<i>Brassica Pekinensis</i> (Lour.) Rupr.)	Homologous genes in <i>Arabidopsis</i>	调控种子休眠	[56]
番茄 (<i>Solanum lycopersicum</i> L.)	<i>SIMAPK11</i>	调控种子休眠	[55]
大豆 (<i>Glycine max</i> (L.) Merr.)	<i>MFT</i> homologous gene	在种子中特异性表达, 参与控制休眠	[81]
生菜 (<i>Lactuca sativa</i> L.)	<i>DOG1</i> homologous gene	调控种子休眠和开花时间	[59]
拟南芥 (<i>Arabidopsis thaliana</i> (L.) Heynh.)	<i>Delay of germination 1</i> (<i>DOG1</i>)	萌发延迟	[57]
	<i>Delay of germination 18</i> (<i>DOG18</i>)	发芽延迟	[64]
	<i>Flowering Locus T</i> (<i>FT</i>)	调控开花时间, 参与种子休眠	[76]
	<i>Mother of FT and TFL1</i> (<i>MFT</i>)	促进休眠, 调节开花时间	[76]
	<i>Flowering Locus C</i> (<i>FLC</i>)	控制开花和种子萌发	[78]
	<i>Short Vegetative Phase</i> (<i>SVP</i>)	调控开花时间, 参与种子休眠	[77]
	水稻 (<i>Oryza sativa</i> L.)	<i>Sdr4</i>	促进种子休眠
小麦 (<i>Triticum aestivum</i> L.)	<i>TaSdr-A1</i>	调控种子休眠	[67]
	<i>TaSdr-B1</i>	调控种子休眠	[68]
	<i>MFT</i> homologous gene	调控种子发芽	[81]
大麦 (<i>Hordeum vulgare</i> L.)	<i>Qsd1</i>	控制种子长休眠	[69]
	<i>Qsd2</i>	调控种子休眠	[70]

4 问题与展望

4.1 存在的问题

4.1.1 种子萌发和休眠的控制机理尚不清楚 种子休眠原因是多方面的, 但目前的研究主要集中在激素方面的 ABA 和 GA 对休眠的影响, 其他影响因子的研究较少, 而且休眠因素相互影响的机理研究也较少, 其作用机理尚未十分明确, 且研究对象主要集中在模式作物上, 对其他蔬菜作物休眠机制的研究较少, 相关研究进展缓慢, 影响了这些作物关于休眠相关的分子标记选育进程。

4.1.2 生产中打破和促进休眠的措施不足 为了加速品种繁育, 育种工作者需要在种子收获后立即播种, 但是有的材料因为休眠深而不能及时萌发或者萌发数量少, 或者在引种时无法明确种子发芽率, 这

些都会影响工作进程。在实际生产中, 应当采取适当措施, 包括温度, 水分, 激素等, 打破或缩短休眠期限, 从而使种子快速萌发, 但是由于材料之间的遗传差异, 很难对多种材料确定统一的快速催芽方法, 影响了作物生产效率, 加大了现代工厂化管理难度。

另外, 在实际生产中有一些材料的休眠较轻, 往往在收获前就出现了种子萌发的现象, 对于繁种工作有一定影响, 但目前关于此现象的调控机制以及应对措施研究较少。

4.2 展望

随着分子生物学和生物信息学的发展, 育种工作者通过构建遗传图谱明确目标性状的遗传控制位点, 利用分子标记辅助育种, 加快了育种进程。关于种子萌发和休眠, 需要加强遗传研究, 进而投入到育种改良中, 首先是利用分子生物学和生物信息学等

学科,通过构建分子遗传连锁图谱来进行种子萌发和休眠的 QTL 定位,根据不同材料之间的对比研究以及基因功能分析,揭示其影响机理;其次可以利用与基因紧密连锁的分子标记,与种质创新和改良育种紧密结合,积极开展育种工作,在传统研究的基础上,带来更大突破与进展。

参考文献

- [1] Rajjou L, Duval M, Gallardo K, Catusse J, Job D. Seed germination and vigor. *Annual Review of Plant Biology*, 2012, 63: 507-533
- [2] 滕英姿,顾益银,张鑫,韩莹琰. 种子休眠机理及高温胁迫对种子萌发影响研究进展. *分子植物育种*, 2022, 2004(23): 1-20
Teng Y Z, Gu Y Y, Zhang X, Han Y Y. Research progress in seed dormancy mechanism and effect of high temperature stress on seed germination. *Molecular Plant Breeding*, 2022, 2004(23): 1-20
- [3] Iglesias-Fernández R, María R G, Matilla A J. Progress in research on dry afterripening. *Seed Science Research*, 2011, 21(2): 69-80
- [4] Haslekås C, Grini P E, Nordgard S H, Thorstensen T, Viken M K, Nygaard V, Aalen R B. *ABI3* mediates expression of the peroxiredoxin antioxidant *AtPER1* gene and induction by oxidative stress. *Plant Molecular Biology*, 2003, 53(3): 313-326
- [5] 朱莹,宋华,张琮琦,邓莲,安晖,张蕾. 20种鸢尾属植物种子休眠与萌发响应机制研究. *种子*, 2022, 41(1): 26-37
Zhu Y, Song H, Zhang C Q, Deng L, An H, Zhang L. Response mechanism of seed dormancy and germination in 20 species of iris plants. *Seed*, 2022, 41(1): 26-37
- [6] Wu Y, Bao W Q, Hu H, Shen Y B. Mechanical constraints in the endosperm and endocarp are major causes of dormancy in *Sinojackia xylocarpa* Hu (Styracaceae) seeds. *Journal of Plant Growth Regulation*, 2022, 10572(3): 1-14
- [7] 方少忠,苏海兰,郑益平,张洁,杨成龙,林智敏. 转录组学揭示七叶一枝花在种子休眠解除相关差异基因. *分子植物育种*, 2021, 19(23): 7791-7802
Fang S Z, Su H L, Zheng Y P, Zhang J, Yang C L, Lin Z M. Transcriptomic analysis reveals the different genes of pairs polyphylla related to seed dormancy release. *Molecular Plant Breeding*, 2021, 19(23): 7791-7802
- [8] Graeber K, Nakabayashi K, Miatton E, Leubner-Metzger G, Soppe W J J. Molecular mechanisms of seed dormancy. *Plant Cell & Environment*, 2012, 35(10): 1769-1786
- [9] 杜道,陈昊天,梁伟玲,赵敏,刘艳芬,武玉翠. 射干种子萌发抑制物特性研究. *河北农业科学*, 2021, 25(6): 71-75
Du X, Chen H T, Liang W L, Zhao M, Liu Y F, Wu Y C. Study on characteristics of seed germination inhibitors of *belamcanda chinensis*. *Journal of Hebei Agricultural Sciences*, 2021, 25(6): 71-75
- [10] 付楠,宋慧,王淑君,解慧芳,魏萌涵,邢璐,张扬,刘金荣. 种子的休眠与破除研究进展. *安徽农业科学*, 2018, 46(24): 10-12, 15
Fu N, Song H, Wang S J, Xie H F, Wei M H, Xing L, Zhang Y, Liu J R. Research progress on seed dormancy and breaking methods. *Journal of Anhui Agricultural Sciences*, 2018, 46(24): 10-12, 15
- [11] 郭丽萍. 种子休眠原因及休眠解除方法研究. 西安:西北农林科技大学, 2016
Guo L P. Study on dormancy and dormancy breaking of tree peony seeds. Xian: Northwest A&F University, 2016
- [12] 刘慧娜,张克亮,赵大球,孙静,孟家松,陶俊. 种子休眠与萌发综述. *分子植物育种*, 2020, 18(2): 621-627
Liu H N, Zhang K L, Zhao D Q, Sun J, Meng J S, Tao J. Advances in studies of seed dormancy and germination. *Molecular Plant Breeding*, 2020, 18(2): 621-627
- [13] Donohue K. Completing the cycle: Maternal effects as the missing link in plant life histories. *Philosophical Transactions Biological Sciences*, 2009, 364(1520): 1059-1074
- [14] 常彦鹏,耿梓宸,王坤,李梦琪,张博,赵文丽. 植物激素调控 *OsBLR1* 基因促进水稻萌发的机制分析. *河南农业大学学报*, 2021, 55(6): 1058-1064
Chang Y P, Geng Z C, Wang K, Li M Q, Zhang B, Zhao W L. Mechanism study of *OsBLR1* in promoting rice germination under hormones induction. *Journal of Henan Agricultural University*, 2021, 55(6): 1058-1064
- [15] 赵晓亭,毛凯涛,徐佳慧,郑钊,罗晓峰,舒凯. 蛋白质磷酸化修饰与种子休眠及萌发调控. *植物学报*, 2021, 56(4): 488-499
Zhao X T, Mao K T, Xu J H, Zheng C, Luo X F, Shu K. Protein phosphorylation and its regulatory roles in seed dormancy and germination. *Bulletin of Botany*, 2021, 56(4): 488-499
- [16] Abdellah E H, Hicham M, Mohamed Y, Asmaa B, Ayoub H, Abdelhamid M, Nouredine A E, Abdellah A, Fouad M. Effect of pretreatment, temperature, gibberellin (GA3), salt and water stress on germination of *Lavandula mairei* Humbert. *Journal of Applied Research on Medicinal and Aromatic Plants*, 2021, 24: 100314
- [17] Kuroda A, Sawada Y. Effects of temperature on seed dormancy and germination of the coastal dune plant *Viola grayi*: Germination phenology and responses to winter warming. *American Journal of Botany*, 2021, 109(2): 237-249
- [18] Barrios D, Flores J, Sánchez J A, González-Torres L R. Combined effect of temperature and water stress on seed germination of four *Leptocereus* spp. (Cactaceae) from Cuban dry forests. *Plant Species Biology*, 2021, 36(3): 512-533
- [19] Bewley J D, Bradford K J, Hilhorst H W M, Nonogaki H. *Seeds: Physiology of development, germination and dormancy*, 3rd edition. *Seed Ence Research*, 2013, 23(4): 289-289
- [20] Dorone Y, Boeynaems S, Flores E. A prion-like protein regulator of seed germination undergoes hydration-dependent phase separation. *Cell*, 2021, 184(16): 4284-4298
- [21] Khan M N, Alamri S, Abdullah A, Al-Amri, Alsubaie Q D, Al-Munqedi B, Ali H M, Singh V P, Siddiqui M H. Effect of nitric oxide on seed germination and seedling development of tomato under chromium toxicity. *Journal of Plant Growth Regulation*, 2020, 40(6): 1-13
- [22] Matakias T, Alboresi A, Jikumaru Y. The *Arabidopsis* abscisic acid catabolic gene *CYP707A2* plays a key role in nitrate control of seed dormancy. *Plant Physiology*, 2008, 149

- (2): 949-960
- [23] 李振华, 徐如宏, 任明见, 李鲁华. 光敏色素感知光温信号调控种子休眠与萌发研究进展. 植物生理学报, 2019, 55(5): 539-546
Li Z H, Xu R H, Ren M J, Li L H. Advances in phytochrome regulating seed dormancy and germination by sensing light and temperature signals. Plant Physiology Journal, 2019, 55(5): 539-546
- [24] Yang L W, Jiang Z M, Liu S G, Lin R C. Interplay between *REVEILLE1* and *RGA-LIKE2* regulates seed dormancy and germination in *Arabidopsis*. The New Phytologist, 2020, 225(4): 1593-1605
- [25] Liu S, Yang L, Li J, Tang W, Li J, Lin R. FHY3 interacts with phytochrome B and regulates seed dormancy and germination. Plant Physiology, 2021, 187(1): 289-302
- [26] Abdul Sami. 褪黑素减轻油菜镉铝害及外源调节物质诱导甘蓝次生休眠种子萌发. 合肥: 安徽农业大学, 2021
Sami A. Melatonin reduces cadmium and aluminum damage in rapeseed and induces the germination of secondary dormant seeds of cabbage. Hefei: Anhui Agricultural University, 2021
- [27] Sano N, Marion-Poll A. ABA metabolism and homeostasis in seed dormancy and germination. International Journal of Molecular Sciences, 2021, 22(10): 5069
- [28] 伍静辉, 谢楚萍, 田长恩, 周玉萍. 脱落酸调控种子休眠和萌发的分子机制. 植物学报, 2018, 53(4): 542-555
Wu J H, Xie C P, Tian C E, Zhou Y P. Molecular mechanism of abscisic acid regulation during seed dormancy and germination. Bulletin of Botany, 2018, 53(4): 542-555
- [29] Li Y M, Sun X R, You J L, Li X J, Li B, Xie Z S. Transcriptional analysis of the early ripening of 'Summer Black' grape in response to abscisic acid treatment. Scientia Horticulturae, 2022, 299: 111054
- [30] Ruiz-Partida R, Rosario S M, Lozano-Juste J. An update on crop ABA receptors. Plants, 2021, 10(6): 1087
- [31] 胡慧敏, 蔡婉茜, 穆可彬, 王爽, 麻浩. 大豆 ABA 信号途径 *GmCDPK SK5* 基因异源表达探究. 大豆科学. 2021, 40(6): 737-747
Hu H M, Cai W H, Mu K B, Wang S, Ma H. Study on the heterologous expression of *GMCDPK SK5* gene in soybean ABA signaling pathway. Soybean Science, 2021, 40(6): 737-747
- [32] 赵彦敏, 高海琴, 瓮巧云. 拟南芥 *ABI3* 基因缺失突变体的鉴定及对盐胁迫的响应. 上海农业学报, 2018, 34(4): 7-10
Zhao Y M, Gao H Q, Weng Q Y. Identification of *ABI3* gene deletion mutant in *Arabidopsis thaliana* and its response to salt stress. Acta Agriculturae Shanghai, 2018, 34(4): 7-10
- [33] Khokhlatchev A V, Canagarajah B, Wilsbacher J, Robinson M, Cobb M H. Phosphorylation of the MAP Kinase ERK2 promotes its homodimerization and nuclear translocation. Cell, 1998, 93(4): 605-615
- [34] De Zelicourt A, Colcombet J, Hirt H. The role of MAPK modules and ABA during abiotic stress signaling. Trends in Plant Science, 2016, 21(8): 677-685
- [35] Sengupta S, Ray A, Mandal D, Chaudhuri R N. *ABI3* mediated repression of *RAV1* gene expression promotes efficient dehydration stress response in *Arabidopsis thaliana*. Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-Gene Regulatory Mechanisms, 2020, 1863(9): 194582
- [36] Ooms J J J, Leon-Kloosterziel K M, Bartels D, Koornneef M, Karssen C M. Acquisition of desiccation tolerance and longevity in seeds of *Arabidopsis thaliana* (a comparative study using abscisic acid-insensitive *abi3* mutants). Plant Physiology, 1993, 102(4): 1185-1191
- [37] 邹文雄, 吴伟, 关亚静, 曹栋栋, 卞晓波, 施德云, 丁丽玲. 水稻种子休眠调控技术研究进展. 浙江农业学报, 2021, 33(2): 369-379
Zou W X, Wu W, Guan Y J, Cao D D, Bian X B, Shi D Y, Ding L L. Research progress of regulation techniques of rice seed dormancy. Acta Agriculturae Zhejiangensis, 2021, 33(2): 369-379
- [38] Quesada V. Advances in the molecular mechanisms of abscisic acid and gibberellins functions in plants. International Journal of Molecular Sciences, 2021, 22(11): 6080-6068
- [39] Groot S P C, Bruinsma J, Karssen C M. The role of endogenous gibberellin in seed and fruit development of tomato: Studies with a gibberellin-deficient mutant. Physiologia Plantarum, 2010, 71(2): 184-190
- [40] Yamaguchi S, Kamiya Y, Sun T. Distinct cell-specific expression patterns of early and late gibberellin biosynthetic genes during *Arabidopsis* seed germination: Cellular localization of GA biosynthetic genes. The Plant Journal, 2002, 28(4): 443-453
- [41] Gallardo K, Job C, Groot S, Puype M, Demol H, Job V D. Proteomics of *Arabidopsis* seed germination: A comparative study of wild-type and gibberellin-deficient seeds. Plant Physiology, 2002, 129(2): 823-837
- [42] 赫崇慧, 李景富, 王傲雪. 外源 ABA 和 GA 对番茄果实成熟发育中糖苷酶活性的影响. 东北农业大学学报, 2011, 42(7): 57-62
He C H, Li J F, Wang A X. Effect of exogenous ABA and GA on glycosidases activities during tomato development and ripening. Journal of Northeast Agricultural University, 2011, 42(7): 57-62
- [43] Oh E, Kang H, Yamaguchi S, Park J, Lee D, Kamiya Y, Choi G. Genome-wide analysis of genes targeted by phytochrome interacting factor 3-like5 during seed germination in *Arabidopsis*. Plant Cell, 2009, 21(2): 403-419
- [44] Tuan P A, Rohit K, Rehal P K, Toora P K, Ayele B T. Molecular mechanisms underlying abscisic acid/gibberellin balance in the control of seed dormancy and germination in cereals. Frontiers in Plant Science, 2018, 9: 668
- [45] Xie Z, Zhang Z L, Zou X L, Yang G X, Komatsu S, Shen Q X. Interactions of two abscisic-acid induced *WRKY* genes in repressing gibberellin signaling in aleurone cells. The Plant Journal: For Cell and Molecular Biology, 2006, 46(2): 231-242
- [46] Piskurewicz U, Jikumaru Y, Kinoshita N, Nambara E, Kamiya Y, Lopez-Molina L. The gibberellic acid signaling repressor *RGL2* inhibits *Arabidopsis* seed germination by stimulating abscisic acid synthesis and *ABI5* activity. Plant Cell, 2008, 20(10): 2729-2745
- [47] Guillaume N, Katharina K, Kazumi N, Yuan B J, Yong X, Miatton E, Finkemeier I, Soppe W J J. *Delay of Germination 1* requires PP2C phosphatases of the ABA signaling pathway to

- control seed dormancy. *Nature Communications*, 2017, 8 (1): 72
- [48] Linkies A, Muller K, Morris K, Tureckova V, Wenk M, Cadman C. Ethylene interacts with abscisic acid to regulate endosperm rupture during germination: A comparative approach using *Lepidium sativum* and *Arabidopsis thaliana*. *The Plant Cell Online*, 2009, 21 (12): 3803-3822
- [49] Matilla A J, Matilla-Vázquez M A. Involvement of ethylene in seed physiology. *Plant Science*, 2008, 175 (1): 87-97
- [50] BaJguz A, Tretyn A. The chemical characteristic and distribution of brassinosteroids in plants. *Phytochemistry*, 2003, 62 (7): 1027-1046
- [51] Xiong M, Yu J, Wang J, Gao Q, Huang L, Chen C, Zhang C, Fan X, Zhao D, Liu Q Q. Brassinosteroids regulate rice seed germination through the BZR1-RAMY3D transcriptional module. *Plant Physiology*, 2022, 189 (1): 402-418
- [52] 陈燕华, 王亚梁, 陈惠哲, 向镜, 张义凯, 张玉屏. 油菜素甾醇类化合物对水稻抗逆的作用及其机制研究进展. *作物研究*, 2020, 34 (6): 597-604
Chen Y H, Wang Y L, Chen H Z, Xiang J, Zhang Y K, Zhang Y P. Research progress on effect of brassinosteroids applied on rice stress tolerance and its mechanisms. *Crop Research*, 2020, 34 (6): 597-604
- [53] Schmidt J, Altmann T, Adam G. Brassinosteroids from seeds of *Arabidopsis Thaliana*. *Phytochemistry*, 1997, 45 (7): 1325-1327
- [54] Steber C M. A role for brassinosteroids in germination in *Arabidopsis*. *Plant Physiology*, 2001, 125 (2): 763-769
- [55] 邢亚莉. 调控番茄种子休眠的 *SIMAPK11* 基因功能研究. 武汉: 华中农业大学, 2017
Xing Y L. Functional characterization of *SIMAPK11* regulating seed dormancy in tomato. Wuhan: Huazhong Agricultural University, 2017
- [56] 李洋. 菜心种子休眠和生长发育相关农艺性状的 QTL 定位. 沈阳: 沈阳农业大学, 2018
Li Y. QTL mapping of seed dormancy and growth and development related agronomic traits in *Brassica campestris L. ssp. chinensis* var. Shenyang: Shenyang Agricultural University, 2018
- [57] Bentsink L, Jowett J, Hanhart C J, Koornneef M. Cloning of *DOG1*, a quantitative trait locus controlling seed dormancy in *Arabidopsis*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2006, 103 (45): 17042-17047
- [58] Chiang G, Bartsch M, Barua D, Nakabayashi K, Debieu M, Kronholm I, Koornneef M, Soppe W J J, Donohue K, DeMeaux J. *DOG1* expression is predicted by the seed-maturation environment and contributes to geographical variation in germination in *Arabidopsis Thaliana*. *Molecular Ecology*, 2011, 20 (16): 3336-3349
- [59] Dekkers S, Bentsink L. Regulation of seed dormancy by abscisic acid and *delay of germination 1*. *Journal of Thermal Science & Technology*, 2015, 25 (2): 82-98
- [60] Graeber K, Linkies A, Steinbrecher T, Mummenhoff K, Tarkovská Danuše, Turečková Veronika, Ignatz M, Sperber K, Voegelé A, de Jong H, Urbanová Terezie, Strnad M, Leubner-Metzger G. *Delay of Germination 1* mediates a conserved coat-dormancy mechanism for the temperature and gibberellin dependent control of seed germination. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2014, 111 (34): E3571-3580
- [61] Kendall S L, Hellwege A, Marriot P, Whalley C, Graham I A, Penfield S. Induction of dormancy in *Arabidopsis* summer annuals requires parallel regulation of *DOG1* and hormone metabolism by low temperature and CBF transcription factors. *Plant Cell*, 2011, 23 (7): 2568-2580
- [62] Nishiyama E, Nonogaki M, Yamazaki S, Nonogaki H, Ohshima K. Ancient and recent gene duplications as evolutionary drivers of the seed maturation regulators delay of germination1 family genes. *New Phytologist*, 2021, 230 (3): 889-901
- [63] Xiang Y, Song B X, Née G, Kramer K, Finkemeier I, Soppe W J J. Sequence polymorphisms at the *Reduced Dormancy 5* pseudophosphatase underlie natural variation in *Arabidopsis* dormancy. *Plant Physiology*, 2016, 171 (4): 2659-2670
- [64] Xiang Y, Nakabayashi K, Ding J, He F, Leónie Bentsink, Soppe W. Reduced dormancy 5 encodes a protein phosphatase 2C that is required for seed dormancy in *Arabidopsis*. *The Plant Cell Online*, 2014, 26 (11): 4362-4375
- [65] Bentsink L, Hanson J, Hanhart C J, Blankestijn-DeVries H, Coltrane C, Keizer P, El-Lithy M, Alonso-Blanco C, de Andrés M T, Reymond M, van Eeuwijk F, Smeeckens S, Koornneef M. Natural variation for seed dormancy in *Arabidopsis* is regulated by additive genetic and molecular pathways. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2010, 107 (9): 4264-4269
- [66] Sugimoto K, Takeuchi Y, Ebana K, Miyao A, Hirochika H, Hara N, Ishiyama K, Kobayashi M, Ban Y, Hattori T, Yano M. Molecular cloning of *Sdr4*, a regulator involved in seed dormancy and domestication of rice. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2010, 107 (13): 5792-5797
- [67] Zhang Y J, Miao X L, Xia X C, He Z G. Cloning of seed dormancy genes (*TaSdr*) associated with tolerance to pre-harvest sprouting in common wheat and development of a functional marker. *Theoretische und Angewandte Genetik*, 2014, 127 (4): 855-866
- [68] Zhang Y, Xia X, He Z. The seed dormancy allele *TaSdr-A1a* associated with pre-harvest sprouting tolerance is mainly present in Chinese wheat landraces. *Theoretical & Applied Genetics*, 2017, 130 (1): 1-9
- [69] Han F, Ullrich S E, Clancy J A, Han F, Ullrich S E, Clancy J A. Verification of barley seed dormancy loci via linked molecular markers. *Theoretical and Applied Genetics*, 1996, 92 (1): 87-91
- [70] Gao W, Clancy J A, Han F, Prada D, Kleinhofs A, Ullrich S E. Molecular dissection of a dormancy QTL region near the chromosome 7 (5H)L telomere in barley. *Theoretical and Applied Genetics*, 2003, 107 (3): 552-559
- [71] Hori K, Sato K, Takeda K. Detection of seed dormancy QTL in multiple mapping populations derived from crosses involving novel barley germplasm. *Theoretical and Applied Genetics*, 2007, 115 (6): 869-876
- [72] Prada D, Ullrich S E, Molina-Cano J L. Genetic control of dormancy in a triumph/morex cross in barley. *Theoretical and*

- Applied Genetics, 2004, 109(1): 62-70
- [73] Shingo N, Mohammad P, Hiromi M, Yuta K, Masako N, Kazuya I, Shigemi S, Hiroyuki K, Wu J Z, Tsuyu A, Goetz H, Mohammad S, Nils S, Kazuhiro S, Takashi M, Masahiro Y, Takao K. Mitogen-activated protein kinase kinase 3 regulates seed dormancy in barley. *Current Biology*, 2016, 26(6): 775-781
- [74] Sato K, Yamane M, Yamaji N. Alanine aminotransferase controls seed dormancy in barley. *Nature Communications*, 2016, 7(1): 11625
- [75] Shingo N, Mohammad P, Hiromi M, Mohammad S, Kazuhiro S, Takao K. Quantitative trait loci and maternal effects affecting the strong grain dormancy of wild barley (*Hordeum vulgare ssp. spontaneum*). *Frontiers in Plant Science*, 2017, 8: 1840
- [76] Turck F, Fornara F, Coupland G. Regulation and identity of florigen: *Flowering locus T* moves center stage. *Annual Review of Plant Biology*, 2008, 59(1): 573-594
- [77] Hartmann U, Höhmann S, Nettesheim K, Wisman E, Huijser P. Molecular cloning of *SVP*: A negative regulator of the floral transition in *Arabidopsis*. *The Plant Journal*, 2010, 21(4): 351-360
- [78] Chen F Y, Li Y, Li X Y, Li W L, Xu J M, Cao H, Wang Z, Li Y, Soppe W J J, Liu Y X. Ectopic expression of the *Arabidopsis* florigen gene *FLOWERING LOCUS T* in seeds enhances seed dormancy via the GA and DOG1 pathways. *The Plant Journal: For Cell and Molecular Biology*, 2021, 107(3): 909-924
- [79] Chardon F, Damerval C. Phylogenomic analysis of the *PEBP* gene family in cereals. *Journal of Molecular Evolution*, 2005, 61(5): 579-590
- [80] Shingo N, Chono M, Zdenek S, Vojtech H, Hiromi M, Mohammad P, Hiroyuki K, Wu J Z, Takashi M, Takao K. Diversification of the promoter sequences of wheat *Mother of FT and TFL1* on chromosome 3A. *Molecular Breeding*, 2015, 35(8): 164
- [81] Xi W, Liu C, Hou X, Yu H. *Mother of FT and TFL1* regulates seed germination through a negative feedback loop modulating ABA signaling in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 2010, 22(10): 1733-1748