

党梦圆,李晓龙,朱莎莎,等. 不同植物激素影响谷物种子休眠的机制[J/OL]. 大麦与谷类科学,2025,42(5):12-18(2025-10-17). <https://doi.org/10.14069/j.cnki.32-1769/s.2025.05.002>.

# 不同植物激素影响谷物种子休眠的机制

党梦圆,李晓龙,朱莎莎,邢燕平,杨 燕\*

(麦类种质创新利用自治区高等学校重点实验室/内蒙古农业大学生命科学学院植物生物技术功能实验室,内蒙古呼和浩特 010026)

**摘要:**水稻、小麦、玉米等谷物收获前的穗发芽问题严重影响了籽粒的加工品质和营养品质。穗发芽问题与种子休眠的形成与解除密切相关,主要受脱落酸(ABA)、赤霉素(GA)、茉莉酸(JA)、生长素(IAA)、油菜素内酯(BR)、乙烯(ET)、细胞分裂素(CTK)等植物激素联合调控。从影响种子休眠的植物激素及其调控途径的生理和分子机制阐述激素对谷物种子休眠的影响,对提高谷物产量和品质具有重要意义。

**关键词:**禾谷类作物;植物激素;休眠;萌发;谷物品质

**中图分类号:**S963.31+1

**文献标志码:**A

**文章编号:**1673-6486-20250048

水稻、小麦、玉米等禾谷类作物是世界上主要的粮食作物,对人类的膳食安全与营养平衡具有不可替代的作用。种子休眠特性不仅影响种子对穗发芽的抵抗能力,而且也在很大程度上决定了谷物的品质<sup>[1]</sup>。育种者在禾谷类作物的驯化和培育过程中长期缺乏对其收获期休眠特性的关注,以致目前生产上穗发芽(pre-harvest sprouting, PHS)现象的发生较为普遍,尤其是小麦和水稻<sup>[2]</sup>。美国以及加拿大等世界主要小麦生产国穗发芽现象普遍存在<sup>[3]</sup>。我国约占小麦总面积 83%的种植区都发生过严重的穗发芽灾害。严重的穗发芽不仅导致谷物产量降低,还会在加工过程中产生致癌物<sup>[4]</sup>。因此,食用含有 PHS 谷物制成的劣质食品,无疑会严重威胁人类的健康安全。穗发芽是影响我国粮食生产的重要因素,也是全球粮食产量下降的重要因素之一。

由于栽培技术和管理上的不到位以及阴雨天气的影响,穗发芽问题至今未能得到根本解决。众所周知,小麦穗发芽(PHS)通常发生在种子生理成熟后至完全成熟前的关键窗口期,这一过程受到多因素协同调控,包括环境因子(水分、温度、光照)、

穗部形态特征及种子内在特性(休眠性、激素水平等)。其中,种子休眠特性是决定小麦萌发抗性的核心遗传因素。种子休眠的形成与解除主要与脱落酸(ABA)<sup>[5]</sup>、赤霉素(GA)<sup>[6]</sup>、生长素(IAA)<sup>[6]</sup>、茉莉酸(JA)<sup>[7]</sup>、乙烯(ET)<sup>[8]</sup>、油菜素内酯(BR)<sup>[9]</sup>和细胞分裂素(CTK)等密切相关<sup>[10]</sup>。在这些激素中,ABA 和 GA 作为主要的两种拮抗性激素,在种子休眠与萌发的调控过程中发挥着核心作用,它们充当着连接外界环境信号与内部生理响应的枢纽,成为种子休眠和萌发调控机制研究的重点,其他影响种子休眠的因素大多是通过调控 ABA 和 GA 的合成、代谢及其信号转导途径中相关基因的表达来实现对种子休眠特性的影响。

## 1 脱落酸

### 1.1 脱落酸的发现及其化学性质

脱落酸是一种关键植物激素,于 20 世纪 60 年代由 Addicott(研究棉铃脱落)和 Wareing(研究芽休眠)团队分别发现,1967 年统一命名,属倍半萜羧酸。脱落酸是一种具有 15 个碳的倍半萜结构的植物激素,在植物界广泛分布,天然存在于三球悬铃木(*Platanus orientalis*)、桦木(*Betula pendula*)、玫瑰叶(*Rosa spp.*)、卷心菜(*Brassica oleracea var. capitata*)、土豆(*Solanum tuberosum*)等植物中。它抑制种子的萌发,调节芽的休眠,促进离层形成与器官的衰老、脱落。

收稿日期:2025-05-06;修回日期:2025-09-11。

基金项目:国家自然科学基金(32460475);内蒙古自然科学基金重点项目(2023ZD08);内蒙古自治区直属高校基本科研业务费(BR231519)。

作者简介:党梦圆(1998—),女,硕士研究生,主要从事小麦抗穗发芽研究。Email: mengyuan9809@163.com。

\* 通信作者:杨 燕(1976—),女,博士,教授,主要从事小麦抗逆和品质研究。Email: yangyanchutao@126.com。

## 1.2 脱落酸影响种子休眠的生理机制

内源 ABA 水平对种子休眠起着重要作用,种子内源 ABA 积累取决于 ABA 合成与代谢途径的动态平衡。 $\beta$ -胡萝卜素是 ABA 合成的前体物质,在一系列酶催化下转变成 ABA<sup>[11]</sup>。*Osaba1* 是水稻中第一个与穗发芽相关的突变体,其穗发芽表型主要是由于 ABA 合成基因 *OsABA1* 发生突变而导致的<sup>[12]</sup>。在大麦中,*HvCYP707A1* 主要在胚根中表达,当种子吸涨后其表达水平显著增加,使得 ABA 水平迅速下降,表明该基因可能调节了大麦种子的萌发<sup>[13]</sup>。另外种子的休眠特性还与胚对外源 ABA 的敏感性相关,对 ABA 越敏感的材料,其休眠程度越强<sup>[14]</sup>。在 ABA 信号传导机制方面,有研究已阐明一条经典的信号转导通路:ABA 首先与受体蛋白 PYR/PYL/RCARs 结合,这种结合会抑制蛋白磷酸酶 PP2Cs 的活性,进而解除其对 SnRK2s 蛋白激酶的抑制作用,被激活的 SnRK2s 通过磷酸化修饰转录因子 ABFs 及其他下游靶蛋白,从而在转录水平和翻译后水平精确调控相关生理过程。具体而言,当 PRY1/PYL/RCAR 受体感知 ABA 信号后,会与 PP2C 形成蛋白复合物,解除 PP2C 对 SnRK2s 的抑制。随后,激活的 SnRK2s 进入细胞核内,通过磷酸化修饰转录因子来调控 ABA 响应基因的表达,最终实现 ABA 信号的级联放大<sup>[15]</sup>。Jia 等研究发现,组蛋白去甲基化酶 OsJM1718 通过去除 PP2C 磷酸酶 OsPP2C 和转录因子 OsERF 的 H3K9me3 甲基化并激活其表达,进而分别抑制 ABA 信号通路和促进乙烯信号通路而促进种子萌发<sup>[16]</sup>。研究表明,水稻中存在一条新型的 ABA 信号调控模块即 *OsPP2C51* 能够直接使 *OsABI5* 失活,这一发现揭示了除经典的 *OsPYL/RCAR5-OsPP2C51-OsSAPK2-OsABI5* 信号通路外,还存在一条更简化的 *OsPYL/RCAR5-OsPP2C51-OsABI5* 调控路径<sup>[17]</sup>。此外,研究还发现 *OsMKKK62* 的过量表达会导致水稻种子休眠性丧失,而其下游成员 *OsMKK3*、*OsMPK7* 和 *OsMPK14* 的敲除则显著增强种子休眠水平,这表明 MKK3 级联反应在 ABA 信号转导过程中具有重要调控作用<sup>[18]</sup>。这些研究成果充分证明,ABA 代谢途径中的关键酶系及其调控分子在植物休眠与萌发过程中发挥着核心的调控功能。

## 1.3 脱落酸影响种子休眠的分子机制

近年来,在主要谷物作物中,研究人员已成功克隆并鉴定了多个与拟南芥同源基因功能相似的基因。以水稻为例,大量研究表明 ABA 在调控种子休眠和

抑制萌发过程中起着关键作用:He 等研究发现,水稻 FLOWERING LOCUST (FT)/TERMINAL FLOWER 1 (TFL1) 家族成员 *OsCEN2* 抑制种子的萌发,*OsCEN2-RNAi* 种子的萌发能力高于野生型,并伴随种子内 ABA 含量降低,而 *OsCEN2* 过表达株系表现出相反趋势<sup>[19]</sup>;Huang 等进一步研究发现,转录因子 *OsNAC3* 直接结合 ABA 分解代谢基因 *OsABA8ox1* 和细胞扩展基因 *OsEXP4* 的启动子,在种子萌发过程中激活它们的表达,从而促进 ABA 降解和细胞伸长,最终促进种子萌发<sup>[20]</sup>;Li 等研究发现,转录因子 *OsSAE1* 正调控水稻种子的萌发,*OsSAE1* 直接与 *OsABI5* 的启动子结合并抑制其表达<sup>[21]</sup>。WRKY 转录因子是植物中最大的转录因子家族,转录因子 WRKY29 靶向 *OsABF1* 和 *OsVPI* 抑制其表达,减弱 ABA 信号从而控制水稻种子休眠<sup>[22]</sup>。ABA 调控种子休眠的研究结果在玉米中也得到了证实。在 ABA 介导的穗发芽抑制途径中,*ZmVPI* 是一个至关重要的调节因子。*ZmABI4* 通过结合 ABA 响应基因启动子中的 coupling element 1 (CE1) 顺式作用元件 (CACCG and CCAC motif) 以调节靶基因的表达<sup>[23]</sup>。Utsugi 等研究发现,小麦中 *ABI5* 的同源基因 *TaABI5* 的表达量在种子萌发后显著下降,在拟南芥中异源表达 *TaABI5* 后发现种子的萌发受到抑制<sup>[24]</sup>。Rehal 等研究表明,小麦中 *TaNCEDs* 和 *TaABI5* 的表达水平与籽粒的内源 ABA 含量及其信号转导途径紧密相关<sup>[25]</sup>。

## 2 赤霉素

### 2.1 赤霉素的发现及其化学性质

20 世纪早期,发现某些植物在某些情况下会呈现出不需休眠也能发芽等的生长特征,随后经过试验发现这种化合物,并将其命名为赤霉素。赤霉素化学结构中包含 1 个吡啶环和 1 个戊二醛结构。赤霉素具有促进植物生长的作用,还具有热稳定性,可以在高温下保持活性。赤霉素对植物的生长发育有多方面的影响,它能解除种子休眠,加快其萌发。

### 2.2 赤霉素影响种子休眠的生理机制

在赤霉素 (GA) 信号转导机制中,核心通路主要由 3 个关键组分构成:GA 受体 *GID1* (GA-insensitive dwarf1)、E3 泛素连接酶 SCF-SLY1 复合物 (SKP1-cullin-F-box protein complex) 以及 DELLA (Asp-Glu-Leu-Leu-Ala) 蛋白家族。当 *GID1* 感知

GA 信号后, 会激活 SLY1 介导的 DELLA 蛋白泛素化降解过程。这一降解过程具有重要的调控功能: 一方面, 通过解除 DELLA 蛋白对转录因子 ICE1 的抑制作用; 另一方面, 通过破坏 DELLA 蛋白与 ABI5 形成的复合物, 从而有效拮抗 ABA 信号通路, 最终促进种子休眠状态的解除。从生理功能角度而言, GA 主要由胚组织合成并分泌至胚乳, 其通过多重机制促进种子萌发: 包括激活胚活力、突破糊粉层或种皮的机械屏障限制, 以及直接刺激胚的生长。这些发现系统阐释了 GA 在种子萌发过程中的核心调控作用及其分子机制。在谷物中, GA3oxs 具有多种酶活性, 比如水稻 *OsGA3ox1* 含有额外的 2 $\beta$ -羟化酶和 2,3-去饱和酶活性, 小麦 *TaGA3ox2* 具有 3 $\beta$ -羟化酶、2 $\beta$ -羟化酶、2,3-去饱和酶、2,3-环氧酶和 1,3-羟化酶活性<sup>[26]</sup>。赤霉素受体最早在水稻中被发现, 其在水稻中的核心信号转导途径是 OsGID1-slender rice 1 (OsSLR1)-OsSCFGID2<sup>[27]</sup>。玉米有 2 个 DELLA 蛋白, 分别是 dwarf plant8 (d8) 和 dwarf plant9 (d9)<sup>[28]</sup>。在大麦中, GA 主要由 GA sensitivity 1 (HvGSE1) 感知, 被 slender1 (HvSLN1) 抑制<sup>[29]</sup>。赤霉素通过 GID1 受体-SCFSLY1-DELLA 蛋白核心通路调控种子萌发: 降解 DELLA 蛋白, 拮抗 ABA 信号, 激活胚活力。谷物中 GA 代谢酶具有多样性, 受体与 DELLA 蛋白存在物种特异性。在反应过程中, 能拮抗 ABA 通路, 从而增强胚活力, 突破种皮限制, 激活种子萌发。

### 2.3 赤霉素影响种子休眠的分子机制

谷类作物的赤霉素代谢系统较拟南芥更为复杂, 表现为基因家族成员的显著扩增。以水稻为例, 其赤霉素代谢通路涉及多个酶类基因家族: 包括 4 个 *OsCPSs*<sup>[30]</sup>、9 个 *OsKSs*、5 个 *OsKOs*<sup>[31]</sup>、1 个 *OsKAO*、4 个 *OsGA20oxs*、2 个 *OsGA3oxs*<sup>[26]</sup>等。然而, 功能研究表明, 仅有 *OsCPS1*、*OsKS1*、*OsKO2* 和 *OsKAO* 参与 GA 生物合成的早期关键步骤<sup>[30]</sup>。在玉米中, 也有 3 个 *ZmCPSs*、4 个 *ZmKSs* 和 2 个 *ZmKOs*。在玉米籽粒萌发过程中, 共监测到 15 个赤霉素代谢相关基因的表达, 他们分别是 *ZmCPS1*、*ZmCPS2*、*ZmKS1*、*ZmKS2*、*ZmKS4*、*ZmKO1*、*ZmKO2*、*ZmKAO*、*ZmGA20ox1*、*ZmGA20ox4*、*ZmGA20ox5*、*ZmGA3ox1*、*ZmGA2ox1*、*ZmGA2ox3* 和 *ZmGA2ox10*<sup>[32]</sup>。另外, 有研究发现玉米 MYB59 通过直接调控 GA 失活关键基因 *GA2ox-3* 和 *GA2ox-10* 表达, 减少活性 GA 含量, 抑制种子萌

发<sup>[33]</sup>。在小麦的后熟籽粒中, 检测到了 *TaKS*、*TaKO1*、*TaKAO1*、*TaGA20ox1*、*TaGA2ox1* 和 *TaGA2ox8* 这 6 个 GA 代谢基因的表达, 表明这些基因可能参与了小麦的休眠调控<sup>[34]</sup>。尽管基因数量增多, 但功能具有特异性, 并在萌发和休眠中起核心调控作用。

## 3 乙烯

### 3.1 乙烯的发现及其化学性质

乙烯(C<sub>2</sub>H<sub>4</sub>)是 19 世纪首次发现的一种植物激素, 在 1934 年, Gane 首次从成熟苹果中分离出乙烯, 确认其作为内源性植物激素的作用<sup>[35]</sup>。1960 年后, 乙烯被正式确立为五大经典植物激素之一。乙烯作为气体激素, 调控多种植物过程, 如叶片的脱落、花和果实成熟等。

### 3.2 乙烯影响种子休眠的生理机制

乙烯在种子吸胀开始后立即产生, 并随着萌发时间的延长而增加; 乙烯释放高峰与胚根突破种皮一致<sup>[36]</sup>。种子中的乙烯生成具有物种依赖性, 但是, 膨胀期乙烯的释放量往往比气相色谱法测定的要低。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>[37]</sup>。

### 3.3 乙烯影响种子休眠的分子机制

乙烯(ETH)作为重要的植物激素, 在调控种子休眠与萌发过程中发挥着关键作用, 并与 ABA 和 GA 形成复杂的互作网络共同调控谷物穗发芽 (PHS) 过程。研究表明, ABA 和 GA 处理可通过调节 ACC 氧化酶 (ACO) 的表达水平来影响乙烯的生物合成。在乙烯合成突变体 *aco2* 中, 由于 ACO 功能缺失导致乙烯合成受阻<sup>[38]</sup>。从作用机制来看, 乙烯主要通过两条途径参与种子萌发调控: 一方面, 通过抑制植物体内 ABA 的释放来促进萌发; 另一方面, 通过正向调控 GA3、GA4、GA6 等活性赤霉素 (GAS) 的生物合成及其信号转导途径来促进种子发芽<sup>[39]</sup>。这些发现揭示了乙烯在种子休眠与萌发调控网络中的枢纽作用。Wang 等经过研究 ETH 对拟南芥 *PRT6* (PROTE-OLYSIS6) 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 GAs、ABA 信号中的休眠相关基因(如 *RGA*、*RGL2* 和 *ABI5*)的下调表达有关<sup>[40]</sup>。研究发现乙烯响应因子 ERF12 可以与 *DOG1* 启动子上的 DRE/CRT 元件直接结合,抑制 *DOG1* 基因的表达,进而调控种子的休眠性<sup>[41]</sup>。

## 4 生长素

### 4.1 生长素的发现及其化学性质

克格尔在 1933 年从人的尿液和酵母中分离出吲哚乙酸,并用其在燕麦试验中使胚芽鞘发生弯曲,从而证实了吲哚乙酸(indole-3-acetic acid, IAA)是一种广泛存在于植物组织中的生长素。生长素作为一种广泛存在于植物细胞内的信号分子,参与植物的生长发育以及对外界环境的应答。

### 4.2 生长素影响种子休眠的生理机制

此前,生长素并不被认为是种子休眠和萌发的关键调控因子,尽管它参与 ABA 的串扰过程<sup>[42]</sup>。通过施加外源生长素可以抑制高盐浓度条件下的种子萌发,表明该激素在种子休眠和萌发中起重要作用。早期的研究表明,IAA 可以延缓小麦种子的萌发,抑制小麦的穗发芽<sup>[43]</sup>。生长素信号通路的异常会显著改变种子萌发过程对 ABA 的响应敏感性。转录因子 *ABI4* 和 *ABI5* 被证实是生长素调控种子萌发抑制的关键中介分子,这一发现揭示了 ABA 通过调控这些关键因子来拮抗生长素介导的萌发过程<sup>[44]</sup>。进一步研究发现,种子在后熟过程中对生长素敏感性的逐渐降低与其休眠状态的解除密切相关。生长素以浓度依赖的方式调控种子的休眠与萌发,在种子萌发过程中,生长素负调控 GA 的生物合成与信号转导途径<sup>[45]</sup>。因此,生长素与 ABA 和 GA 共同构成了调控种子休眠与萌发的核心激素网络,在种子生理调控中发挥着不可替代的重要作用。

### 4.3 生长素影响种子休眠的分子机制

基于上述,生长素也是具有诱导种子休眠功能的植物激素。在诱导种子休眠调控过程中,生长素信号通路下游的生长素响应因子(ARF)ARF10/16/17 发挥着关键调控作用<sup>[46]</sup>。研究发现,参与 ABA 信号转导和生物合成的关键基因如 *ABI* 家族和 *NCED* 家族等具有两个显著特征<sup>[47]</sup>:首先,这些基因在不同发育阶段的表达水平存在明显差异;其次,它们的启动子区均含有“TGTGTC”序列的生长素响应元件

(AuxRE)<sup>[48]</sup>。ARF10 和 ARF16 能够直接结合 *NCED9* 启动子区的 AuxRE,激活其表达促进 ABA 合成,从而抑制种子萌发<sup>[49]</sup>。ARF3 则通过结合 *ABI3* 启动子区的 AuxRE(“TGTCTC/TGTGTC”)来调控其表达,介导生长素与 ABA 的相互作用<sup>[50]</sup>。通过进一步分析这些基因启动子区 RY 元件的保守性,研究人员鉴定出多个关键调控基因,包括种子休眠相关基因 *DOG1* 和生长素信号转导相关基因 *MIR160* 等<sup>[46]</sup>。这些发现为深入理解生长素介导的种子休眠机制提供了重要线索。

## 5 其他

种子休眠与萌发是一个很复杂的调控过程,其他植物激素包括茉莉酸酯(Jasmonate, JAs)、油菜素内酯(Brassinosteroid, BR)和细胞分裂素(Cytokinin, CK)也参与了谷物籽粒穗发芽的调节。茉莉酸甲酯(MeJA)与 ABA 的作用类似,能够提高谷物的穗发芽抗性;BR、CK 与 GA 的作用类似,能够促进谷物萌发。

茉莉酸酯(JAs)是调节种子休眠和萌发的植物激素之一,JAs 的这些作用是由种子 JA 水平和敏感性介导的<sup>[51]</sup>。JAs 在调节种子休眠和萌发中的作用已经在拟南芥和小麦中得到研究。Pan 等发现,茉莉酸信号途径中的 Jaz 蛋白可以与 ABA 信号通路中的 *ABI3*、*ABI5* 相互作用,同时阻碍由 *ABI3/ABI5* 所介导的下游靶标基因的转录激活,进而促进了种子的休眠,延缓了种子萌发<sup>[52]</sup>。

油菜素内酯(BR)对种子休眠的调控主要表现为拮抗脱落酸(ABA)的作用,从而促进休眠解除和萌发。BR 通过其核心信号通路(*BRI1*-*BAK1*-*BIN2*-*BZR1/ BES1*)激活下游基因表达,一方面直接抑制 ABA 生物合成关键基因(如 *NCED*)的表达并促进其降解,降低内源 ABA 水平;另一方面,BR 信号通路组分与 ABA 信号通路中的 *ABI3*、*ABI5* 等关键转录因子发生互作,干扰其抑制萌发的功能。BR 是另一种通过 GA 和 ABA 信号促进谷物发芽的植物激素。BR 信号中的转录因子 *BES1* 通过 non-E-box 基序[5'-AA(A/T)CAAC(C/T)T-3']与 *GA20ox1*、*GA3ox1* 和 *GA3ox4* 的启动子结合以诱导 GA 合成<sup>[53]</sup>。此外,*BES1* 还可以通过抑制 *ABI5* 促进拟南芥种子萌发<sup>[54]</sup>。水稻 brassinazole resistant 1 (*OsBZR1*)是另一个 BR

调节的转录因子,在正常生理条件下以BR诱导的方式与*OsGA3ox2*的启动子结合,导致水稻中GA1的积累;但当BR水平过高时,*OsBZR1*诱导*OsGA2ox3*表达使GA失活,从而控制水稻体内的GA平衡<sup>[55]</sup>。

细胞分裂素在种子休眠与萌发过程中主要发挥促进萌发、拮抗休眠的作用。其机制主要通过干扰脱落酸(ABA)的信号传导来实现:细胞分裂素可诱导蛋白磷酸酶PP2C的表达,从而抑制ABA核心信号组分SnRK2s的活性,并进一步抑制下游ABI5等转录因子的功能,减弱ABA介导的休眠维持信号,促进种子萌发<sup>[56]</sup>。细胞分裂素通过抑制ABA生物合成基因(如*NCED6*)和信号基因(如*ABI3*、*ABI4*、*ABI5*)的表达,从而打破种子休眠<sup>[56]</sup>。同时,细胞分裂素与赤霉素(GA)存在协同效应,共同激活细胞周期相关基因表达、促进胚细胞分裂与分化。外源施加细胞分裂素或提高内源细胞分裂素水平能够有效打破拟南芥和水稻等种子的休眠状态,而细胞分裂素氧化酶(CKX)过表达导致的细胞分裂素缺陷型则往往表现出休眠加深<sup>[57]</sup>。因此,细胞分裂素通过拮抗ABA信号、协同GA途径,在调控种子休眠解除中扮演关键角色。大麦中细胞分裂素的作用与乙烯和ABA通路密切相关,其机制在不同物种中可能具有保守性,但也存在物种特异性。

## 6 结语

收获前穗发芽是制约谷物产量与品质提升的关键因素。深入研究植物激素的作用机制,有助于全面揭示穗发芽的生理与分子机制,为防控措施的开发提供理论依据。在众多解决方案中,利用育种手段培育抗穗发芽品种,被认为是最经济、最环保且最具根本性的途径。基于激素调控机制的分子设计育种,能够实现对目标性状的精准改良,并显著提高育种效率。

此外,依据脱落酸(ABA)和赤霉素(GAs)合成与代谢的关键途径,可开发新型化学调控剂,通过外源调节内源激素水平,可有效控制种子休眠与萌发进程。同时,对种子休眠特性的深入解析,也为制定科学的种子贮藏策略、健全种子活力检测体系及完善质量标准提供了重要支撑,对推动现代种子产业的高质量发展和保障农业用种安全具有至关重要的意义。

## 参考文献:

- [1] 张维军,赵俊杰,何进尚,等. 宁夏小麦种质资源穗发芽抗性鉴定及相关分子标记的有效性评价[J]. 麦类作物学报, 2019,39(5):532-539.
- [2] XU F,TANG J Y,GAO S P,et al. Control of rice pre-harvest sprouting by glutaredoxin-mediated abscisic acid signaling[J]. The Plant Journal,2019,100(5):1036-1051.
- [3] LANG J,FU Y X,ZHOU Y,et al. Myb10-D confers PHS-3D resistance to pre harvest sprouting by regulating NCED in ABA biosynthesis pathway of wheat[J]. New Phytologist,2021,230(5):1940-1952.
- [4] 吴玉,沈永宝,史锋厚. 调控植物种子发育的转录因子研究进展[J]. 生物技术通报,2019,35(11):150-159.
- [5] LIU X,WANG J,YU Y,et al. Identification and characterization of the rice pre-harvest sprouting mutants involved in molybdenum cofactor biosynthesis[J]. New Phytologist,2019,222(1):275-285.
- [6] CHENG X R,WANG S X,XU D M,et al. Identification and analysis of the *GASR* gene family in common wheat (*Triticum aestivum* L.) and characterization of *TaGASR34*, a gene associated with seed dormancy and germination[J]. Frontiers in Genetics,2019,10:980.
- [7] LIU S B,SEHGAL S K,LI J R,et al. Cloning and characterization of a critical regulator for preharvest sprouting in wheat[J]. Genetics, 2013,195(1):263-273.
- [8] 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.
- [9] LIN Y C,YANG L,PAUL M,et al. Ethylene promotes germination of *Arabidopsis* seed under salinity by decreasing reactive oxygen species:evidence for the involvement of nitric oxide simulated by sodium nitroprusside[J]. Plant Physiology and Biochemistry,2013,73:211-218.
- [10] LI W,XIE H X,REN Z H,et al. Response of N<sub>2</sub>O emissions to N fertilizer reduction combined with biochar application in a rain-fed winter wheat ecosystem[J]. Agriculture,Ecosystems & Environment,2022,333:107968.
- [11] FINKELSTEIN R. Abscisic acid synthesis and response[J]. The Arabidopsis Book,2013,11:e0166.
- [12] AGRAWAL G K,YAMAZAKI M,KOBAYASHI M,et al. Screening of the rice viviparous mutants generated by endogenous retrotransposon *Tos17* insertion. Tagging of a zeaxanthin epoxidase gene and a novel *OsTATC* gene[J]. Plant Physiology,2001,125(3):1248-1257.
- [13] CHONO M,HONDA I,SHINODA S,et al. Field studies on the regulation of abscisic acid content and germinability during grain development of barley:molecular and chemical analysis of pre-harvest sprouting[J]. Journal of Experimental Botany,

- 2006,57(10):2421–2434.
- [14] FENG Y M,HAN Y,HAN B,et al. A 4 bp InDel in the promoter of wheat gene *TaAFP-B* affecting seed dormancy confirmed in transgenic rice[J]. *Frontiers in Plant Science*,2022,13:837805.
- [15] NISHIMURA N,TSUCHIYA W,MORESCO J J,et al. Control of seed dormancy and germination by DOG1–AHG1 PP2C phosphatase complex via binding to heme[J]. *Nature Communications*,2018,9(1):2132.
- [16] JIA J T,LUO Y J,WU Z Y,et al. *OsJMJ718*,a histone demethylase gene,positively regulates seed germination in rice[J]. *The Plant Journal*,2024,118(1):191–202.
- [17] BHATNAGAR N,MIN M K,CHOI E H,et al. The protein phosphatase 2C clade A protein OsPP2C51 positively regulates seed germination by directly inactivating OsbZIP10[J]. *Plant Molecular Biology*,2017,93(4/5):389–401.
- [18] MAO X X,ZHANG J J,LIU W G,et al. The MKKK62–MKK3–MAPK7/14 module negatively regulates seed dormancy in rice[J]. *Rice*,2019,12(1):2.
- [19] HE Y,LI L Y,SHI W B,et al. Florigen repression complexes involving rice CENTRORADIALIS2 regulate grain size[J]. *Plant Physiology*,2022,190(2):1260–1274.
- [20] HUANG C W,ZHAO J,HUANG Q Q,et al. OsNAC3 regulates seed germination involving abscisic acid pathway and cell elongation in rice[J]. *New Phytologist*,2024,241(2):650–664.
- [21] LI Y X,ZHOU J H,LI Z,et al. Salt and ABA response *erf1* improves seed germination and salt tolerance by repressing ABA signaling in rice[J]. *Plant Physiology*,2022,189(2):1110–1127.
- [22] ZHOU C L,LIN Q B,LAN J,et al. WRKY transcription factor OsWRKY29 represses seed dormancy in rice by weakening abscisic acid response[J]. *Frontiers in Plant Science*,2020,11:691.
- [23] MCCARTY D R,HATTORI T,CARSON C B,et al. The Viviparous-1 developmental gene of maize encodes a novel transcriptional activator[J]. *Cell*,1991,66(5):895–905.
- [24] UTSUGI S,ASHIKAWA I,NAKAMURA S,et al. TaABI5,a wheat homolog of *Arabidopsis thaliana* ABA insensitive 5, controls seed germination[J]. *Journal of Plant Research*,2020,133(2):245–256.
- [25] REHAL P K,TUAN P A,NGUYEN T N,et al. Genetic variation of seed dormancy in wheat (*Triticum aestivum* L.) is mediated by transcriptional regulation of abscisic acid metabolism and signaling[J]. *Plant Science*,2022,324:111432.
- [26] ITOH H,UEGUCHI-TANAKA M,SENTOKU N,et al. Cloning and functional analysis of two gibberellin 3 beta -hydroxylase genes that are differently expressed during the growth of rice[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*,2001,98(15):8909–8914.
- [27] UEGUCHI-TANAKA M,NAKAJIMA M,KATOH E,et al. Molecular interactions of a soluble gibberellin receptor,GID1, with a rice DELLA protein, SLR1, and gibberellin[J]. *The Plant Cell*,2007,19(7):2140–2155.
- [28] LAWIT S J,WYCH H M,XU D P,et al. Maize DELLA proteins dwarf plant8 and dwarf plant9 as modulators of plant development[J]. *Plant & Cell Physiology*,2010,51(11):1854–1868.
- [29] CHANDLER P M,HARDING C A,ASHTON A R,et al. Characterization of gibberellin receptor mutants of barley (*Hordeum vulgare* L.)[J]. *Molecular Plant*,2008,1(2):285–294.
- [30] SAKAMOTO T,MIURA K,ITOH H,et al. An overview of gibberellin metabolism enzyme genes and their related mutants in rice[J]. *Plant physiology*,2004,134(4):1642–1653.
- [31] ZHANG H,LI M,HE D L,et al. Mutations on ent-kaurene oxidase 1 encoding gene attenuate its enzyme activity of catalyzing the reaction from ent-kaurene to ent-kaurenoic acid and lead to delayed germination in rice[J]. *PLoS Genetics*,2020,16(1):e1008562.
- [32] SONG J,GUO B J,SONG F W,et al. Genome-wide identification of gibberellins metabolic enzyme genes and expression profiling analysis during seed germination in maize[J]. *Gene*,2011,482(1/2):34–42.
- [33] 翟凯辉. ZmMYB59 参与 GA 信号通路负调控玉米种子萌发的分子机制研究[D]. 杭州:浙江农林大学,2022:40–41.
- [34] 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.
- [35] GANE R. Production of ethylene by some ripening fruits[J]. *Nature*,1934,134(3400):1008.
- [36] EL-MAAROUF-BOUTEAU H,SAJJAD Y, BAZIN J,et al. Reactive oxygen species,abscisic acid and ethylene interact to regulate sunflower seed germination[J]. *Plant,Cell & Environment*,2015,38(2):364–374.
- [37] 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]. *The Plant Cell*,2019,31(4):832–847.
- [38] VAN DE POEL B,SMET D,VAN DER STRAETEN D. Ethylene and hormonal cross talk in vegetative growth and development[J]. *Plant Physiology*,2015,169(1):61–72.
- [39] 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.
- [40] 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.
- [41] 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]. *The Plant Cell*, 2019,31(4):832–847.
- [42] 王 平. 野生稻种子休眠基因的挖掘和育种利用[D]. 南京:南京农业大学, 2022:9.
- [43] RAMAIIH S, GUEDIRA M, PAULSEN G M. Relationship of indoleacetic acid and tryptophan to dormancy and preharvest sprouting of wheat [J]. *Functional Plant Biology*, 2003,30(9): 939–945.
- [44] MATILLA A J. Auxin: hormonal signal required for seed development and dormancy[J]. *Plants*, 2020,9(6):705.
- [45] SHUAI H W, MENG Y J, LUO X F, et al. Exogenous auxin represses soybean seed germination through decreasing the gibberellin/abscisic acid (GA/ABA) ratio[J]. *Scientific Reports*, 2017,7(1):12620.
- [46] CHOI H S, SEO M, CHO H T. Two TPL–binding motifs of ARF2 are involved in repression of auxin responses[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2018,9:00372.
- [47] 李继洋, 代培红, 杨 洁, 等. 基于 ARF10 转录因子功能验证及其对拟南芥种子休眠和萌发的影响[J]. *新疆农业大学学报*, 2018,41(2):109–116.
- [48] BOER D R, FREIRE–RIOS A, VAN DEN BERG W A M, et al. Structural basis for DNA binding specificity by the auxin–dependent ARF transcription factors[J]. *Cell*, 2014,156(3):577–589.
- [49] 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]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2013,110(38):15485–15490.
- [50] MEI S, ZHANG M H, YE J W, et al. Auxin contributes to jasmonate–mediated regulation of abscisic acid signaling during seed germination in *Arabidopsis* [J]. *The Plant Cell*, 2023,35(3):1110–1133.
- [51] LINKIES A, LEUBNER–METZGER G. Beyond gibberellins and abscisic acid: how ethylene and jasmonates control seed germination[J]. *Plant Cell Reports*, 2012,31(2):253–270.
- [52] PAN J J, HU Y R, WANG H P, et al. Molecular mechanism underlying the synergistic effect of jasmonate on abscisic acid signaling during seed germination in *Arabidopsis* [J]. *The Plant Cell*, 2020,32(12):3846–3865.
- [53] 于好强, 孙福艾, 冯文奇, 等. 转录因子 BES1/BZR1 调控植物生长发育及抗逆性[J]. *遗传*, 2019,41(3):206–214.
- [54] ZHAO X, DOU L R, GONG Z Z, et al. BES1 hinders ABSCISIC ACID INSENSITIVE5 and promotes seed germination in *Arabidopsis* [J]. *New Phytologist*, 2019,221(2):908–918.
- [55] TONG H N, XIAO Y H, LIU D P, et al. Brassinosteroid regulates cell elongation by modulating gibberellin metabolism in rice [J]. *The Plant Cell*, 2014,26(11):4376–4393.
- [56] 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.
- [57] YANG W B, CORTIJO S, KORSBO N, et al. Molecular mechanism of cytokinin–activated cell division in *Arabidopsis* [J]. *Science*, 2021,371(6536):1350–1355.

## Regulation Mechanism of Different Plant Hormones on Grain Seed Dormancy

DANG Mengyuan, LI Xiaolong, ZHU Shasha, XING Yanping, YANG Yan

(Key Lab of Germplasm Innovation and Utilization of Triticeae Crop at Universities of Inner Mongolia Autonomous Region / Functional Laboratory of Plant Biotechnology, College of Life Sciences, Inner Mongolia Agricultural University, Hohhot 010026, China)

**Abstract:** Cereal crops are important food crops in the world, providing essential nutrients for human beings. The problem of pre-harvest sprouting seriously affects the processing quality and nutritional quality of grains. The problem of pre-harvest sprouting is closely related to the formation and release of seed dormancy, which are mainly regulated by abscisic acid (ABA), gibberellin (GA), jasmonic acid (JA), auxin (IAA), brassinolide (BR), ethylene (ET), cytokinin (CTK), and so on. This paper mainly expounds the effects of hormones on grain dormancy from the physiological and molecular mechanisms of plant hormones affecting seed dormancy and hormone regulation pathways, which is of great significance for improving grain yield and quality.

**Key Words:** Cereal crops; Plant hormone; Dormancy; Germination; Cereal quality