

植物休眠的分子调控

李小方*, 王洋

华东师范大学生命科学学院, 上海 200062

Regulation of Plant Dormancy

LI Xiao-Fang*, WANG Yang

School of Life Sciences, East China Normal University, Shanghai 200062, China

提要: 本文介绍植物季节性休眠尤其是冬季休眠的诱导、建立、维持、解除以及重建的分子机制研究进展。

关键词: 休眠; 调控; 机制; 植物

休眠是植物抵制不良自然环境的一种保护性的生存策略,是在一定时间内分生组织活动停止,并对生长促进信号不敏感的状态,直到休眠解除后才能够恢复生长(Volaire 和 Norton 2006; Rohde 和 Bhalerao 2007)。休眠有多种形式,一、二年生植物大多是种子休眠;多年生落叶树是芽和维管形成层休眠;而许多二年生或多年生草本植物则是鳞茎、球茎、块根和块茎等休眠(表1)。温带地区的植物通常有冬季休眠阶段,而有些夏季高温干旱地区的植物有夏季休眠阶段。一般季节性的植物休眠是通过对环境因素敏感的激素信号来调控细胞生长发育中一些关键时期(Erwin 和 Engelen-Eigles 1998)实现的。但环境因素和内源激素信号在时间上如何整合,彼此之间如何互作,特别是确定它们的下游作用因子则是近年来才开始受到关注的(Horvath 等 2003; Tanino 2004; Rohde 和 Bhalerao 2007)。迄今为止植物的季节性休眠机制的研究主要集中于模式植物杨树(*Populus spp.*)等多年生木本植物的冬季休眠,而对夏季休眠机制的研究则浅而又少。

1 植物冬季休眠的调控

植物的休眠发育进程其顺序有:生长停止的诱导、休眠的建立和维持[其中包括和休眠相关的一定的形态结构(如休眠芽)的形成、脱水和寒冷驯化]、休眠的解除、休眠的重置等过程。

1.1 植物生长停止的诱导 休眠的第一步是生长停止,通常由各种可预见而稳定的环境(如光周期、寒冷或干旱)来诱导(Nitsch 1957; Rohde 和 Bhalerao 2007)。迄今,一定的临界日长诱导植物生长停止

是由光敏色素感应介导的,其下游信号转导元件中已取得突破性的研究进展,即确定了一年生植物响应光周期控制开花的CO (CONSTANS)/FT (FLOWERING LOCUS T)调控途径,不仅控制了杨树开花,也介导了短日照所诱导的生长停止和休眠芽的形成(Bohlenius 等 2006; Hsu 等 2006)。杨树中 FT1 和 CO 同源基因在山杨(*Populus tremula*)中过量表达后,其幼年期植株就能开花,并且在短日照下其生长也不停止(Bohlenius 等 2006)。采用 RNA 干扰 (RNAi) 技术下调 FT1 的表达可导致杨树断生长停止和休眠芽的形成,这一现象的发生与日长无关(Bohlenius 等 2006)。而且杨树中与 FT 同类的 TFL1 (TERMINAL FLOWER1)/CENL1 (CENTRO RADIALIS-LIKE1) 特异性在肋状分生组织(rib meristem)中表达,其表达受光周期调节,并可介导短日照特异性地促进肋状分生组织的休眠(Ruonala 等 2008)。可见 FT 类蛋白与生长的维持相关。在这之前的研究结果还表明, CO/FT 调控单元参与长日照、短日照和日中性植物的光周期诱导开花,也参与短日照下野生型马铃薯(*Solanum tuberosum*)块茎的形成(Hayama 和 Coupland 2004; Lifschitz 等 2006; Rodriguez-Falcon 等 2006),禾本科植物小麦和大麦的春化和需要长日照都可以通过调控 FT 基因的表

收稿 2009-06-01 修订 2009-10-09

资助 上海市基础研究重点项目(09JC1405100)和科技兴农重点攻关项目(沪农科攻字 2005 第 1-2)。

* 通讯作者(E-mail: xfli@bio.ecnu.edu.cn; Tel: 021-62233582; Fax: 021-62233754)。

表1 常见植物的休眠类型及其休眠器官

休眠类型	植物	休眠器官
夏休眠	风信子(<i>Hyacinthus orientalis</i>)	鳞茎
	郁金香(<i>Tulipa gesneriana</i>)	鳞茎
	中国水仙(<i>Narcissus tazetta</i> var. <i>chinensis</i>)	鳞茎
	仙客来(<i>Cyclamen persicum</i>)	块茎
	番红花(<i>Crocus sativus</i>)	球茎
	小苍兰(<i>Freesia refracta</i>)	球茎
	铃兰(又称草玉铃) (<i>Convallaria majalis</i>)	根茎
	洋葱(<i>Allium cepa</i>)	鳞茎
	大蒜(<i>Allium sativum</i> var. <i>viviparum</i>)	鳞茎
	马铃薯(<i>Solanum tuberosum</i>)	块茎
	冬休眠	唐菖蒲(<i>Gladiolus gandavensis</i>)
百合(<i>Lilium</i> spp)		鳞茎
大丽花(<i>Dahlia pinnata</i>)		块根
美人蕉(<i>Canna indica</i>)		根茎
石蒜(<i>Lycoris radiata</i>)		鳞茎
晚香玉(<i>Polianthes tuberosa</i>)		鳞茎
蛇鞭菊(<i>Liatris spicata</i>)		块茎
球根秋海棠(<i>Begonia tuberhybrida</i>)		块茎
	多数温带落叶木本植物	芽、维管形成层

达来促进开花(Yan 等 2006)。由此看来, FT 显然是一种多功能的调节因子, 它介导受环境控制的多种发育途径。最近有人研究欧洲山杨和桃树 [*Prunus persica* (L.) Batsch] 芽休眠的结果表明, 一些与休眠相关的 MADS-box (dormancy-associated MADS-box) 基因参与休眠调控 (Hoenicka 等 2008; Li 等 2009), 在欧洲山杨中过量表达 *BpMADS4* 基因抑制其芽的休眠(Hoenicka 等 2008)。这些基因和 FT 是否属于同一调控途径尚有待进一步研究。

1.2 植物休眠的建立 一旦植物生长结束时, 休眠状态就通过一定的顺序激活光和激素信号转导通路而逐渐建立起来, 直到分生组织完全对生长促进信号不能响应为止。Ruttink 等(2007)曾对杨树休眠芽作了非常出色的研究工作, 他们采用系统生物学方法, 分析了从短日照诱导开始到休眠完成的全过程中的分子事件。他们观察到, 光、乙烯和脱落酸 (abscisic acid, ABA) 信号转导通路分别按顺序控制休眠芽的形成和不同发育过程的起始、修饰或终止(Rohde 等 2002; Ruttink 等 2007)。杨树 *FCA* (*flowering time control protein*) 的同源基因在茎尖休眠启动时表达上调(Battey 2000), 而 *FCA* 可以与 ABA 结合, 在休眠建立阶段, ABA 可能通过与 *FCA* 结合而破坏后者的功能, 从而导致开花抑制因子 *FLC* (*FLOWERING LOCUS C*) 呈高水平表达 (Razem

等 2006), *FLC* 可能是抑制 FT 或其它靶基因的表达而促进建立休眠。另外, 赤霉素和生长素信号通路在休眠中也起作用(Rinne 和 van der Schoot 1998; Rinne 等 2001)。休眠的建立和脱水/冷适应是相伴随的, 因此伴随这一过程的是一系列适应性反应基因的表达(Rohde 等 2002, 2007)。

此外, 休眠中染色质的重塑一直受到人们的关注(Horvath 等 2003)。马铃薯块茎休眠解除中涉及 DNA 甲基化和组蛋白乙酰化的变化(Law 和 Suttle 2003, 2005); 在杨树休眠芽和维管形成层休眠诱导初期, 都有参与染色质重塑因子[如 *FIE* (*FERTILIZATION-INDEPENDENT ENDOSPERM DEVELOPMENT*)]的强烈上调(Ruttink 等 2007)。因此认为, 休眠的稳定性质可能取决于染色质重塑的表达状态。

分生组织的最终失活是休眠诱导中的特点之一(Ruttink 等 2007)。在诱导休眠时, 细胞周期调控因子和细胞增殖的分子标记在休眠启动的关键时期表达并发生变化, 在杨树休眠芽中脱落酸出现高峰时, 细胞增殖基因如 *ANT* 和几乎所有与细胞周期相关的基因 *CDKA* 和 *CDKB* 均下调, *CYCD1* 和 *CYCD2* 表达上调, *CYCD3* 表达下调(Ruttink 等 2007), 这些基因表达变化符合细胞分裂间期1 (G1) 细胞数量的相对增加(Wang 等 2004), 也与流式细

胞仪的数据所显示的休眠芽的细胞主要停滞于G1期的结果相符(Rohde等1997; Ruttink等2007)。而杨树的形成层在过渡到休眠之前, E2F磷酸化增加, 而磷酸化视网膜母细胞瘤基因蛋白(retino-blastoma protein)则在过渡到内生休眠之后才下降(Espinosa-Ruiz等2004)。

1.3 植物休眠的维持 由于休眠是分生组织细胞对生长促进信号不敏感的一种状态(Rohde和Bhalerao 2007), 一旦休眠建立, 其维持机制至今还不清楚。在白桦树(*Betula pubescens*)芽的休眠进程中, 其分生组织细胞的胞间连丝被 β -1,3-D葡聚糖形成的胼胝质堵塞, 直到经过一定低温即在休眠解除时, 胞间连丝才重新通畅(Rinne和van der Schoot 1998; Rinne等2001)。可见在植物转变为内生休眠时分生组织细胞和周围细胞的胞间连丝通道受阻断而彼此孤立起来, 以致于与生长促进信号绝缘。在冷杉形成层细胞从生长到休眠的不断转变周期中, 形成层细胞中的生长素水平并不改变, 但生长素响应则发生变化(Little和Bonga 1974; Ugglu等1996)。

1.4 植物休眠的解除 冬季休眠解除需要低温。植物休眠解除所需要的低温程度和时间因植物而异, 为此Chouard (1960)提出“需冷量”(chilling requirement)的概念。在实际生产中, 人们常用变温处理方法或用促进生长的激素打破植物休眠(Huang等2001; Sun等2003; Qian等2004; Yang等2005)。但在休眠解除的分子机制尚不清楚的情况下, 由于不同植物休眠时停滞的细胞周期时相的不同, 彼此得到的结果常常有些矛盾。一定时间的低温也是春化作用促进植物开花的必要条件, 其分子机制在拟南芥中已经研究得比较清楚, 有研究发现, 低温主要是通过抑制其体内开花抑制因子 FLC 的表达而促进开花的, 并且这种抑制是通过染色质修饰的表遗传调控(epigenetic regulation), 也即其效应只能通过细胞有丝分裂保留, 但不能传给经过减数分裂的子代(Bastow等2004; Sung和Amasino 2004; Mylne等2006; Sung等2006)。植物冬季休眠的解除也要经过一定时间的低温, 低温有恢复植物生长的作用, 但并不促进植物生长。最近有研究发现, 在杨树休眠芽解除的低温处理过程中, 有类似于春化作用途径中的 FLC -like基因差异表达(Chen和Coleman 2006), 目前对 FLC 类似因子在休眠解除中的作用还不清楚。

1.5 多年生植物中休眠的重置(dormancy reset) 与一年生植物春化作用不同的是, 春化作用的表遗传标记(epigenetic marker)在植物经历减数分裂过程中发生重置, 导致其子代生长过程中再次需要低温才能开花(Mylne等2006)。而多年生植物的营养器官分生组织细胞不进行减数分裂, 一旦植物经历低温休眠被解除并恢复生长时, 就需要休眠重置。如果表遗传调控参与诱导休眠, 则表遗传标记就必须重置, 营养分生组织重置机制可能不同于春化作用的重置。

2 植物夏季休眠的调控

夏季休眠的植物有许多种, 如葱属、兰科、禾本科和百合科中的一些植物。它们的休眠机制很少受到人们的关注。

2.1 夏季休眠的诱导 植物夏季休眠的启动是一个程序性的自主发育过程(Naor和Kigel 2002), 也可以说是一种环境诱导的过程。在诱导型的夏季休眠中, 一般是随着日长和温度的增加, 植物的分生组织开始进入内生休眠(Ofir和Kigel 2007)。植物处于冬季条件下, 如给予以短日照和低温预处理, 植物对这些环境因素即发生响应(Ofir和Kigel 1999, 2006)。自然条件下这种诱导反应常发生在初冬, 冬季的早期诱导因素可通过赤霉素或ABA介导(Ofir和Kigel 1998)。在非诱导的短日照条件下, 缺水和ABA都能够诱导鳞茎早熟禾(*Poa bulbosa*)的休眠。缺水诱导的休眠和植物体内ABA含量增加有关系。但是这些环境条件的分子途径及其下游靶因子还很少有研究报道。对洋葱(*Allium cepa*)的夏季休眠研究很多, 但多数集中于休眠过程中生理生化变化(陈沁滨等2007)。

2.2 夏季休眠的解除 进行生理性休眠的植物即使在适合生长的环境条件下也不生长, 只有经过夏季高温, 休眠才逐步解除(Ofir和Kigel 2007), 这可能与冬季休眠解除需要一定时间的低温类似, 夏季休眠可能需要一定时间的高温, 但是这方面的研究很少。鳞茎早熟禾休眠的研究表明, 其鳞茎在40℃的干燥条件下贮存2个月后, 休眠即可解除, 与休眠诱导不同的是, 休眠解除过程中ABA的水平变化不大(Ofir和Kigel 2007)。通过高温解除生理休眠后, 具有恢复生长能力的植物也可能处于强迫性休眠状态, 直到初秋温度降低时, 生长才重新恢复(Ofir 1986)。

3 结语

休眠是环境条件和内源复杂信号转导网络共同调节的植物发育事件。植物冬季休眠的分子调控机制在一些模式植物中已得到一定程度的揭示,尤其是开花与休眠调控的机制有很多是类似的,如都有表遗传特性和相同的发育分子调控单元(如CO/FT)(Bohlenius等2006),对于休眠调控来说,CO/FT调控单元如何启动休眠下游因子,以及和其它诱导信号所导致的休眠之间的关系可能是今后进一步研究的方向。相对而言,由于缺少模式植物,人们对夏季休眠调控机制的认识还很有限,而对休眠过程中的分子事件也缺少认识。如介导长日照植物拟南芥开花的CO/FT,它也介导短日照植物水稻的开花,唯一不同的是,CO在不同植物中是分别作为转录调控的正、负调节因子而起作用的(Hayama和Coupland2004)。以此类推,在植物冬季休眠中的分子调控单元或分子标记有可能会被用于控制植物夏季休眠中的调控过程,这可能是研究植物夏季休眠调控机制的一种途径。

参考文献

- 陈沁滨, 侯喜林, 王建军, 邓晓辉(2007). 外源脱落酸对洋葱鳞茎休眠的影响. 南京农业大学学报, 30 (1): 30~33
- 黄作喜, 丁忠贵, 张云林(2001). 促进百合种球整齐发芽技术. 林业科技开发, 15 (6): 13~14
- 钱剑林, 朱旭东, 田松青(2004). 东方百合‘Sorbonne’试管成球和低温处理的初步探讨. 园艺学报, 31: 828
- 孙红梅, 李天来, 李云飞, 王建峰(2003). 百合鳞茎低温处理效应初报. 沈阳农业大学学报, 34 (3): 169~172
- 杨琳, 张延龙, 牛立新(2005). 低温对百合种球休眠的影响. 陕西农业科学, 3: 49~51
- Bastow R, Mylne JS, Lister C, Lippman Z, Martienssen RA, Dean C (2004). Vernalization requires epigenetic silencing of FLC by histone methylation. Nature, 427: 164~167
- Batthey NH (2000). Aspects of seasonality. J Exp Bot, 51: 1769~1780
- Bohlenius H, Huang T, Charbonnel-Campaa L, Brunner AM, Jansson S, Strauss SH, Nilsson O (2006). CO/FT regulatory module controls timing of flowering and seasonal growth cessation in trees. Science, 312: 1040~1043
- Chen K-Y, Coleman GD (2006). Type II MADS-box genes associated with poplar apical bud development and dormancy. American Society of Plant Biologists Meeting, Boston, MA, USA, 5~9
- Chouard P (1960). Vernalization and its relations to dormancy. Annu Rev Plant Physiol, 11: 191~238
- Erwin JE, Engelen-Eigles G (1998). Influence of simulated shipping and rooting temperature and production year on easter lily (*Lilium longiflorum* Thunb.) development. Amer Soci Hort Sci, 123: 230~233
- Espinosa-Ruiz A, Saxena S, Schmidt J, Mellerowicz E, Miskolczi P, Bako L, Bhalerao RP (2004). Differential stage-specific regulation of cyclin-dependent kinases during cambial dormancy in hybrid aspen. Plant J, 38: 603~615
- Hayama R, Coupland G (2004). The molecular basis of diversity in the photoperiodic flowering response of *Arabidopsis* and rice. Plant Physiol, 135: 677~684
- Hoenicke H, Nowitzki O, Hanelt D, Fladung M (2008). Heterologous overexpression of the birch FRUITFULL-like MADS-box gene BpMADS4 prevents normal senescence and winter dormancy in *Populus tremula* L. Planta, 227: 1001~1011
- Horvath DP, Anderson JV, Chao WS, Foley ME (2003). Knowing when to grow: signals regulating bud dormancy. Trends Plant Sci, 8: 534~540
- Hsu CY, Liu Y, Luthe DS, Yuceer C (2006). Poplar FT2 shortens the juvenile phase and promotes seasonal flowering. Plant Cell, 18: 1846~1861
- Law RD, Suttle JC (2003). Transient decreases in methylation at 5'-cCGG-3' sequences in potato (*Solanum tuberosum* L.) meristem DNA during progression of tubers through dormancy precede the resumption of sprout growth. Plant Mol Biol, 51: 437~447
- Law RD, Suttle JC (2005). Chromatin remodeling in plant cell culture: patterns of DNA methylation and histone H3 and H4 acetylation vary during growth of asynchronous potato cell suspensions. Plant Physiol Biochem, 43: 527~534
- Li Z, Reighard GL, Abbott AG, Bielenberg DG (2009). Dormancy-associated MADS genes from the EVG locus of peach [*Prunus persica* (L.) Batsch] have distinct seasonal and photoperiodic expression patterns. J Exp Bot, 60: 3521~3530
- Lifschitz E, Eviatar T, Rozman A, Shalit A, Goldshmidt A, Amsellem Z, Alvarez JP, Eshed Y (2006). The tomato FT ortholog triggers systemic signals that regulate growth and flowering and substitute for diverse environmental stimuli. Proc Natl Acad Sci USA, 103: 6398~6403
- Little CHA, Bonga JM (1974). Rest in the cambium of *Abies balsamea*. Can J Bot, 52: 1723~1730
- Mylne JS, Barrett L, Tessadori F, Mesnage S, Johnson L, Bernatavichute YV, Jacobsen SE, Franz P, Dean C (2006). LHP1, the *Arabidopsis* homologue of HETEROCHROMATIN PROTEIN1, is required for epigenetic silencing of *FLC*. Proc Natl Acad Sci USA, 103: 5012~5017
- Naor V, Kigel J (2002). Temperature affects plant development, flowering and tuber dormancy in calla lily (*Zantedeschia*). J Hort Sci Biotechnol, 77: 170~176
- Nitsch JP (1957). Photoperiodism in woody plants. Proc Amer Soc Hort Sci, 70: 526~544
- Ofir M (1986). Seasonal changes in the response to temperature of summer-dormant *Poa bulbosa* L. bulbs. Ann Bot, 58: 81~89
- Ofir M, Kigel J (1998). Abscisic acid involvement in the induction of summer-dormancy in *Poa bulbosa*, a grass geophyte. Physiol Plant, 102: 163~170
- Ofir M, Kigel J (1999). Photothermal control of the imposition

- of summer-dormancy in *Poa bulbosa*, a perennial grass geophyte. *Physiol Plant*, 105: 633~640
- Ofir M, Kigel J (2006). Opposite effects of daylength and temperature on flowering and summer dormancy of *Poa bulbosa*. *Ann Bot (Lond)*, 97: 659~666
- Ofir M, Kigel J (2007). Regulation of summer dormancy by water deficit and ABA in *Poa bulbosa* ecotypes. *Ann Bot (Lond)*, 99: 293~299
- Razem FA, El-Kereamy A, Abrams SR, Hill RD (2006). The RNA-binding protein FCA is an abscisic acid receptor. *Nature*, 439: 290~294
- Rinne PL, Kaikuranta PM, van der Schoot C (2001). The shoot apical meristem restores its symplasmic organization during chilling-induced release from dormancy. *Plant J*, 26: 249~264
- Rinne PL, van der Schoot C (1998). Symplasmic fields in the tunica of the shoot apical meristem coordinate morphogenetic events. *Development*, 125: 1477~1485
- Rodriguez-Falcon M, Bou J, Prat S (2006). Seasonal control of tuberization in potato: conserved elements with the flowering response. *Annu Rev Plant Biol*, 57: 151~180
- Rohde A, Bhalerao RP (2007). Plant dormancy in the perennial context. *Trends Plant Sci*, 12: 217~223
- Rohde A, Prinsen E, De Rycke R, Engler G, Van Montagu M, Boerjan W (2002). PtABI3 impinges on the growth and differentiation of embryonic leaves during bud set in poplar. *Plant Cell*, 14: 1885~1901
- Rohde A, Ruttink T, Hostyn V, Sterck L, Van Driessche K, Boerjan W (2007). Gene expression during the induction, maintenance, and release of dormancy in apical buds of poplar. *J Exp Bot*, 58: 4047~4060
- Rohde A, Van Montagu M, Inze D, Boerjan W (1997). Factors regulating the expression of cell cycle genes in individual buds of *Populus*. *Planta*, 201: 43~52
- Ruonala R, Rinne PL, Kangasjarvi J, van der Schoot C (2008). CENL1 expression in the rib meristem affects stem elongation and the transition to dormancy in *Populus*. *Plant Cell*, 20: 59~74
- Ruttink T, Arend M, Morreel K, Storme V, Rombauts S, Fromm J, Bhalerao RP, Boerjan W, Rohde A (2007). A molecular timetable for apical bud formation and dormancy induction in poplar. *Plant Cell*, 19: 2370~2390
- Sung S, Amasino RM (2004). Vernalization in *Arabidopsis thaliana* is mediated by the PHD finger protein VIN3. *Nature*, 427: 159~164
- Sung S, He Y, Eshoo TW, Tamada Y, Johnson L, Nakahigashi K, Goto K, Jacobsen SE, Amasino RM (2006). Epigenetic maintenance of the vernalized state in *Arabidopsis thaliana* requires LIKE HETEROCHROMATIN PROTEIN 1. *Nat Genet*, 38: 706~710
- Tanino K (2004). Hormones and endodormancy induction in woody plants. *J Crop Improv*, 10: 157~199
- Uggla C, Moritz T, Sandberg G, Sundberg B (1996). Auxin as a positional signal in pattern formation in plants. *Proc Natl Acad Sci USA*, 93: 9282~9286
- Volaire F, Norton M (2006). Summer dormancy in perennial temperate grasses. *Ann Bot*, 98: 927~933
- Wang G, Kong H, Sun Y, Zhang X, Zhang W, Altman N, De Pamphilis CW, Ma H (2004). Genome-wide analysis of the cyclin family in *Arabidopsis* and comparative phylogenetic analysis of plant cyclin-like proteins. *Plant Physiol*, 135: 1084~1099
- Yan L, Fu D, Li C, Blechl A, Tranquilli G, Bonafede M, Sanchez A, Valarik M, Yasuda S, Dubcovsky J (2006). The wheat and barley vernalization gene VRN3 is an orthologue of FT. *Proc Natl Acad Sci USA*, 103: 19581~19586