

## 脱落酸与种子休眠

孙果忠 肖世和\*

中国农业科学院作物育种栽培研究所, 北京 100081

## Abscisic Acid and Seed Dormancy

SUN Guo-Zhong, XIAO Shi-He\*

Institute of Crop Breeding and Cultivation, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081

**提要** 从植物生理学、信号转导和基因表达三个方面综述了种子休眠与脱落酸之间关系的研究进展。

**关键词** 脱落酸; 种子; 发育; 萌发; 休眠

植物的基因表达、生长发育以及对某些环境刺激的反应均受体内多种激素的制约。自上世纪60年代分离和鉴定ABA后,其生理功能不断被揭示。ABA缺失突变体的发现证实植物体内的ABA主要通过由多种基因控制的胡萝卜素(C<sub>40</sub>)途径合成<sup>[1]</sup>。内源ABA有多种代谢途径,其中以氧化作用和结合作用为主。ABA可氧化生成红花菜豆酸(PA),进而还原成失活的二氢红花菜豆酸(DPA);ABA还能与糖反应生成无活性的结合态ABA葡糖酯和ABA葡糖苷<sup>[2]</sup>。种子是人类赖以生存的主要物质和能量来源,人类对其认识和研究也由来已久。其中,种子休眠性一直是植物学研究的根本问题之一。据统计,仅1988~1997年这一领域就有700多套书籍出版<sup>[3]</sup>。与农业生产关系密切的许多问题,如谷物收获前的穗发芽<sup>[4]</sup>也决定于种子的休眠。休眠涉及种子发育至萌发过程中的极其复杂的基因表达与调控。尽管经过多年的研究取得了一定进展,但仍有许多基本问题尚待回答。业已查明ABA对种子休眠有调节作用,这一调节作用还受环境因素和种子自身对ABA的合成、代谢与反应能力的影响<sup>[2, 3]</sup>。

### 1 ABA在种子发育至萌发过程中的变化及其对休眠的调节

**1.1 种子发育过程的变化** 种子发育过程中干物质积累的同时也伴随着ABA含量变化。发育早期的小麦种子中ABA含量很低。通常在贮藏物积累最活跃的时期(大约在发育至成熟的1/3~1/2时)ABA含量最高,最大值可达 $10^{-7} \text{ mol} \cdot \text{L}^{-1}$ 。已知ABA对淀粉<sup>[5]</sup>、贮藏蛋白<sup>[6]</sup>、胚凝集素<sup>[7]</sup>的合成起调控作用。种子发育后期,ABA含量明显降

低,特别是成熟干燥后降至最低点<sup>[4]</sup>。

ABA可诱导发育种子的休眠,并抑制胚过早萌发。大量证据表明,ABA调节休眠的启动,但不清楚这种调节作用是如何进行的。用ABA合成抑制剂处理发育的玉米种子,可促进未成熟种子提早萌发,也可使成熟种子失去休眠<sup>[8]</sup>。去掉种子中内源ABA库,也能诱导大豆未成熟种子萌发<sup>[4]</sup>。研究表明,某些物种胚的过早萌发与ABA合成缺失或敏感性有密切关系。在拟南芥种子发育过程中,ABA参与休眠的启动。拟南芥ABA-缺失型(*aba*)突变体的种子失去休眠;ABA-不敏感型(*abi*)突变体的种子具有正常含量的内源ABA,但种子不休眠,表现和*aba*突变体相似<sup>[9]</sup>。

在籽粒发育过程中,内源ABA水平升高,可以阻止胚的过早萌发和淀粉贮藏物的过早水解。在体外培养的大麦未成熟胚或糊粉层组织中,外源ABA可促进 $\alpha$ -淀粉酶抑制蛋白质的合成<sup>[10]</sup>。花后25 d,小麦胚中的内源ABA浓度足以抑制 $\alpha$ -淀粉酶的合成;但将这些胚在液体培养基中浸洗后会降低ABA含量,从而诱导 $\alpha$ -淀粉酶合成<sup>[11]</sup>。

**1.2 种子萌发过程的变化** ABA在成熟种子中的分布是不均匀的,胚中含量通常是胚乳中的3~5倍,种皮中ABA含量只占总量的25%,但是胚乳中的10倍;萌发时ABA能从种皮转移到胚<sup>[12]</sup>。

收稿 2003-03-04 修定 2003-06-30

资助 国家自然科学基金(30070473)。

\* 通讯作者(E-mail:xiaoshh@mail.caas.net.cn, Tel:010-68918574)。

在不同休眠性种子萌发过程中, ABA 的代谢存在差异。如休眠与后熟过的大麦籽粒中, ABA 和 GA 的含量相似。在籽粒吸胀初期, 两种籽粒的胚内 ABA 含量均急剧下降, ABA 迅速代谢成 PA。但吸胀 18 h 后, 后熟籽粒的胚内 ABA 含量降低更明显, 而 GA 含量显著增加<sup>[13]</sup>。

ABA 对种子萌发和萌发后的与贮藏物代谢有关的某些酶活性有抑制作用。用从大麦糊粉层中分离的核酸研究表明, ABA 不仅阻碍  $\alpha$ -淀粉酶的积累, 而且抑制 GA 调控的相关转录<sup>[14]</sup>, 已知与萌发相关的许多酶(如磷酸酶、 $\beta$ -葡聚糖酶等)的表达受 GA 调节<sup>[15]</sup>。糊粉层是种子中主要的矿质元素贮藏器官,  $K^+$ 、 $Mg^{2+}$ 、 $Ca^{2+}$  和植酸以螯合的形式存在<sup>[16]</sup>。大麦糊粉层中无机离子的释放是受激素调控的, GA 可以刺激植酸酶的合成, 植酸的降解可为胚生长提供磷酸和阳离子<sup>[17]</sup>, ABA 可通过对 GA 的作用影响这些反应。ABA 和 GA 也能调节谷物糊粉层细胞的活性。GA 加速细胞的死亡而 ABA 可以提高细胞活性, 从而导致细胞编程性死亡(PCD)<sup>[18]</sup>。

## 2 影响ABA调节作用的因素

ABA 对种子休眠具有调节作用, 但这种调节也受种子发育至萌发过程中多种内外因素影响, 如干燥脱水、母体本身(胚乳、种皮、植株)、胚外部的渗透势以及胚对 ABA 的反应能力等。

**2.1 干燥脱水的影响** 籽粒发育过程中的环境条件能够影响 ABA 含量。干燥导致的水分胁迫可以使发育的小麦籽粒中 ABA 含量升高<sup>[8]</sup>。小麦籽粒成熟干燥的启动和内源 ABA 含量的降低在时间上存在着相关。田间条件下, 籽粒中 ABA 含量下降早于干燥失水<sup>[10]</sup>。成熟前干燥可以使 ABA 的降解加快, 并能诱导对 GA 反应的  $\alpha$ -淀粉酶合成能力增加<sup>[4]</sup>。成熟前干燥的速率和强度是十分关键的, 干燥不充分会导致内源 ABA 含量增加<sup>[19]</sup>。但种子中内源 ABA 含量下降和萌发能力之间不一定总是相关, 干燥过程中种子对 ABA 的敏感性是变化的。在棉花的离体胚中, 麦芽糖合成酶的合成受 ABA 促进或抑制决定于胚的生理状态和水分含量<sup>[20]</sup>; 小麦未成熟胚与成熟胚在  $\alpha$ -Amy-2 的合成上对 ABA 的反应也存在差异<sup>[21]</sup>。因此仅有 ABA 不足以调节某些基因的活性, 干燥可能是这些基因停止表达的首要条件。

**2.2 母体的影响** 母体对 ABA 调节作用的影响机制目前还不十分清楚。有人认为母体可能通过提供 ABA 的方式抑制胚萌发。如向培养基中加入生理浓度的 ABA 时, 可以阻止某些物种的未成熟胚萌发, 并促进未成熟胚的继续发育<sup>[4]</sup>。在白皮小麦籽粒发育过程中, 用  $0.05 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$  的 ABA 喷洒 2 次后穗发芽显著降低, 表明小麦母体的 ABA 可以抑制种子过早萌发<sup>[2]</sup>。但通过对拟南芥 *aba* 突变体和野生型杂交表明, 只有当胚自身产生 ABA 时才引发休眠。在产生 ABA 的母体 (*Aba/aba*) 上结的种子 (*aba/aba*) 没有休眠, 来源于母体和外施的 ABA 都不能诱导胚休眠<sup>[4]</sup>。类似的现象在玉米的 *vp5* 和 *vp8* 基因突变体中也存在<sup>[22]</sup>。Finkelstein 等<sup>[23]</sup>认为母体产生的 ABA 与贮藏物积累有关, 而胚合成的 ABA 与休眠和干燥耐受性有关。

**2.3 渗透势的作用** 在种子发育过程中, 未成熟胚不能萌发, 可能是内源 ABA 的抑制作用或胚外部组织的高渗透性造成的水分吸收限制所致。但研究表明, ABA 的作用与渗透胁迫是有区别的。用抑制剂 norflurazon 和甘露醇可以在内源 ABA 含量不升高的情况下, 引起小麦胚中编码胚胎后期成熟蛋白 (EM) 的 mRNA 表达增加<sup>[24]</sup>。在培养的大麦胚中, 不同的 ABA 和水分胁迫处理, 可以使编码胚胎后期丰富蛋白 (LEA) 的 mRNA 表达不同<sup>[25]</sup>。

**2.4 胚对ABA的反应能力** ABA 的调节作用还与不同基因型的胚对 ABA 的反应能力有关。尽管休眠是受发育过程中的 ABA 诱导的, 但休眠状态的保持不受 ABA 存在的影响, ABA 对休眠的影响或许在成熟前已经建立起来。特别是胚对 ABA 反应的敏感性可能对保持种子休眠有作用<sup>[26]</sup>。

## 3 胚对ABA的敏感性与种子休眠

植物离体实验经常需要高浓度的激素才能获得显著生理反应, 植物组织内激素浓度的微小变化往往不能解释生长发育的明显差异。因此, Trewavas<sup>[27]</sup>认为植物激素的作用强弱与浓度无关, 细胞对激素的敏感性才是激素作用的控制因素。ABA 对休眠或萌发的调节不仅要考虑激素水平, 还要考虑胚对 ABA 的敏感性。

**3.1 胚对ABA反应的敏感性** 研究表明, 不同基因型籽粒休眠性差异和成熟过程中内源 ABA 的水平并不一致, 而离体胚对外源 ABA 的反应与穗发

芽抗性高度相关。易穗发芽小麦品种“Greer”和抗穗发芽品种“Brevor”的离体胚在水中具有相似的萌发能力,但ABA对二者离体胚萌发的影响存在巨大差异。“Brevor”25d的幼胚对ABA的敏感性是“Greer”的10倍<sup>[26]</sup>。收获后的不同小麦基因型离体胚对ABA的敏感性也存在显著差异,深休眠基因型的胚对ABA的敏感性相对较高<sup>[28]</sup>。在多种作物,如大麦<sup>[29]</sup>、高粱<sup>[30]</sup>、野燕麦<sup>[31]</sup>中也发现了类似现象。更具说服力的证据是来自突变体的研究。小麦品种“Kitakei”的胚在发育后期对ABA敏感,而其3个成熟时不休眠突变体的胚(内源ABA含量与“Kitakei”相似)则迅速丧失对ABA的敏感性<sup>[32]</sup>。籽粒对外源ABA的敏感性也存在差异。在大麦品种“Triumph”和其*abi*突变体TL43的籽粒发育以及后熟的各个时期,二者的籽粒中内源ABA含量均无明显差异,但种子之间的起始萌发率( $GP_0$ )和对外源ABA的敏感性则差异显著<sup>[33]</sup>。

**3.2 影响胚对ABA敏感性的因素** 大量的研究表明,许多影响种子休眠深度的因素也同时影响胚对ABA的敏感性,二者间有相当的一致性。

**3.2.1 环境因素** 籽粒发育过程中的环境因素可以影响休眠深度和胚对ABA的敏感性。在15和25℃下发育的小麦籽粒,胚中的最终ABA含量没有差异;但在15℃下,籽粒发育过程中保持高水平的ABA;成熟时胚对ABA的敏感性增强,休眠加深<sup>[34]</sup>。Garello和Page-Degivry<sup>[35]</sup>研究了两个休眠深度不同的小麦品种“Recital”(浅)和“Scipion”(深)开花后在15和25℃下的生长情况,也得出相似的结论。萌发温度也会影响胚对ABA的敏感性。在30℃时,外源ABA对休眠野燕麦离体胚萌发的抑制作用比10℃下的强1000倍<sup>[31]</sup>。

萌发过程中胚对ABA的反应会受某些物质影响。糖影响ABA对拟南芥萌发的调节作用可能与降低胚对ABA的敏感性有关。相对低浓度(15~90 mmol·L<sup>-1</sup>)的葡萄糖、蔗糖或果糖能显著降低ABA对萌发的抑制作用。葡萄糖对ABA的调节作用依赖光照,并且仅限于胚根生长阶段,随后的幼苗生长阶段仍对ABA敏感<sup>[36]</sup>。糖与ABA在某些萌发相关的基因表达上存在互作。低浓度的葡萄糖或蔗糖能抑制水稻胚中*RAmy1A*和*RAmy3D*

基因的表达;ABA能抑制糊粉层中贮藏物的代谢,并促进糖对*RAmy1A*的抑制作用<sup>[37]</sup>。

**3.2.2 内部因素** 胚对ABA的敏感性与其生理状态有密切关系,但因材料与环境等因素的差异,其结果并不一致。在小麦发育后期,种子中的ABA含量下降,胚对外源ABA的敏感性也随着降低,发育胚和成熟胚对ABA的反应存在明显差异<sup>[4]</sup>。小麦早期的胚对ABA敏感性差异最大<sup>[26]</sup>,胚对ABA的敏感性大约在开花后的30d之前就开始<sup>[36]</sup>;而大麦则在生理成熟后<sup>[29]</sup>。苜蓿发育早期的胚对ABA是高度敏感的,而成熟干燥的胚则要求高浓度的ABA(10<sup>-3</sup> mol·L<sup>-1</sup>)才能阻止其萌发<sup>[4]</sup>。

随着种子休眠的解除,胚逐渐失去对ABA的敏感性。在后熟过程中,小麦易穗发芽品种(“Parker76”)和抗穗发芽品种(“Cream”)的内源ABA水平与休眠之间并不相关。尽管它们的种子和离体胚对ABA的敏感性均随着后熟过程而降低,但二者的种子和离体胚对外源ABA的敏感性存在差异,ABA对“Cream”的抑制作用更强烈<sup>[38]</sup>。休眠燕麦种子的离体胚萌发时对ABA的敏感性是不休眠的100~1000倍<sup>[39]</sup>。冷激处理在诱导雪松种子休眠解除的同时,也引起胚对ABA敏感性的明显降低<sup>[40]</sup>。

穗子和籽粒的某些遗传特性也会影响胚对ABA的敏感性。已经发现颖壳和粒色对休眠的影响与胚对ABA的敏感性有关。大麦颖壳对休眠的抑制作用与胚对ABA的敏感性相关<sup>[29]</sup>。成熟时,白皮小麦品种“NS67”较其红皮近等基因系“ANK”休眠性低,红皮小麦品种“AUS1490”较其白皮突变系“EMS-AUS”休眠性高。“AUS1490”和“EMS-AUS”的稃皮中均含有相当于1~10 μmol·L<sup>-1</sup> ABA的抑制物,因此“AUS1490”的种皮并不能通过稃皮中的抑制物增加休眠。“ANK”和“AUS1490”的成熟胚对ABA的敏感性明显比“NS67”和“EMS-AUS”高,这表明R基因主要通过增加胚对ABA的敏感性来提高籽粒休眠<sup>[41]</sup>。

#### 4 胚对ABA敏感性的机制

离体胚对外源ABA反应的敏感性与种子休眠之间的关系引起了许多学者的兴趣,目前胚的ABA敏感性研究已成为探索休眠内在机制的重要

途径。这些研究可概括为生理学、信号转导和基因表达三个方面。

**4.1 生理学** 许多通过离体培养和测定内源ABA含量变化的研究表明, 胚对ABA敏感性的差异可能与胚调节内源ABA含量的能力有关。Steibach等<sup>[30]</sup>认为种子抗穗发芽能力与胚对外源ABA的吸收能力有关。如将高粱的易穗发芽品种(“Redland B2”)和抗穗发芽品种(“IS 9530”)扬花35 d的种子放在外源ABA中浸泡24 h后, 前者胚的ABA含量约是后者的一半。Wang和Page-Degivry<sup>[42]</sup>认为胚的内源ABA扩散和合成能力以及胚对ABA的敏感性共同控制着萌发。Garello等<sup>[35]</sup>用ABA合成抑制剂fluridone处理萌发的小麦种子时, 发现休眠深度和胚的ABA合成能力相关。Jullien等<sup>[43]</sup>认为后熟作用并不能降低大麦种子中ABA的含量, 只是抑制吸胀胚的ABA合成能力, 使休眠种子的萌发代谢受到抑制, 胚根生长受阻。Jacobsen等<sup>[13]</sup>认为禾谷类种子休眠的解除可能与ABA的代谢或合成调节的内源ABA含量降低有关, 胚对ABA的敏感性有重要作用; 但敏感性变化只反映胚调节内源ABA含量的能力, 而不是胚向外分泌ABA和对ABA反应的能力。

**4.2 信号转导** 胚对ABA反应的下降可能与ABA信号转导途径有关。ABA信号转导可能在通过ABA调节的蛋白激酶催化的蛋白质磷酸化过程中起作用<sup>[14]</sup>。ABA受体的克隆是研究细胞信号转导的重要目标之一。激素受体的一个重要特征是受体蛋白与激素结合后使受体激活, 激活了的受体可引起特定的生理反应。但迄今ABA受体的克隆还未成功<sup>[44]</sup>。现有的关于植物激素信号转导的认识主要来自拟南芥等植物突变体的研究。ABA不敏感突变体 $vp1$ 和 $abi3$ 即使在有抑制剂存在的情况下也能萌发<sup>[3]</sup>, 暗示野生型的基因产物可以控制休眠。糖作为信号分子在植物体内调节多种生理活动。拟南芥突变体的研究表明糖也能调节胚对ABA的敏感性。如 $abi3$ 突变体的发育种子中积累的蔗糖是野生型种子中的3倍<sup>[45]</sup>。已经发现, 在高浓度的葡萄糖溶液(如 $388\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ )中,  $aba2$ 和 $abi4$ 突变体表现对葡萄糖不敏感。其表现分别和葡萄糖不敏感突变体 $gin1$ 和 $gin6$ 的相似<sup>[46]</sup>。有人推测,  $gin1$ 和 $gin6$ 能分别通过信号途径, 影响

$aba2$ 和 $abi4$ 的基因表达<sup>[47]</sup>。在拟南芥种子萌发过程中, ABA、乙烯和糖在信号转导途径上存在互作。糖能调节ABA对贮藏物代谢的抑制作用, 而乙烯又可以调节糖对ABA的作用<sup>[36, 48]</sup>。因此, 仅通过突变体对激素的表型反应和基因表达来确定信号转导途径往往是不准确的, 突变体的激素生理反应与其遗传差异常常不一致, 信号转导是一个复杂的网络。活性氧(reactive oxygen species, ROS)作为植物“第二信使”已成为逆境生物学研究领域的一个重大理论课题。 $\text{H}_2\text{O}_2$ 通过与ABA互作调节细胞的多种生理活动。研究表明 $\text{H}_2\text{O}_2$ 、ABA和GA在调节禾谷类糊粉层细胞的活性上存在密切关系。 $\text{H}_2\text{O}_2$ 能够杀死GA处理的糊粉层细胞, 但是不能杀死ABA处理的细胞。用紫外线(UV-A)照射GA处理的细胞, 可以产生更多的 $\text{H}_2\text{O}_2$ 。ABA处理的细胞活力和一个活性很强的抗氧化防御系统有密切关系, 这个系统通常在GA诱导细胞死亡之前就被破坏掉。细胞的死亡可能是由重新激活的ROS引起的<sup>[18]</sup>。但ABA与活性氧在种子休眠上的关系目前还不清楚。

**4.3 ABA特异“休眠基因”** ABA在休眠上的作用是通过调节某些基因的表达实现的。休眠性不同的小麦离体胚对外源ABA反应后, 在蛋白质合成上有明显的差异。在深休眠的胚中, ABA-反应型基因更利于表达, 某些mRNAs的含量丰富, 并产生一系列“休眠蛋白”。上世纪90年代初, 就有人发现休眠小麦的胚轴在吸胀最初4 h, 内源ABA增加2.5倍, 并合成一系列热稳定蛋白。不休眠的胚没有表现出类似的反应, 但将其浸在100~1 000倍生理浓度的ABA溶液中也可诱导这些蛋白合成<sup>[49]</sup>。之后, 又发现ABA可以诱导LEA蛋白、促进 $vp1$ 基因的表达等<sup>[50]</sup>。用突变体的研究也有类似发现。小麦品种“Kitakei”的休眠种子和其 $abi$ 突变体种子萌发时, 在 $abi$ 胚中不表达一种特殊多肽e, 而“Kitakei”种子吸胀过程中一直表达多肽e<sup>[51]</sup>。ABA预处理小麦种子还可增加脱水素和分子量15 kD的特异蛋白表达<sup>[52]</sup>。在mRNA水平上也有相关报道。已经从小麦、野燕麦和雀麦(*Bromus secalinus*)中克隆了几个cDNA, 种子吸胀后, 它们的表达量在休眠胚中比不休眠胚的高<sup>[50, 53, 54]</sup>; ABA处理也能增加这些基

因的表达。但许多ABA处理后表达的蛋白和胁迫诱导的蛋白相同。如胁迫处理后, 休眠野燕麦胚表达的某些特异蛋白和ABA处理的一致, 并且表达量较后熟胚的高<sup>[54]</sup>。受种子发育时间调控出现的高丰度亲水蛋白, 如LEA、EM蛋白与种子的干燥耐受性有关。ABA也可调节这些蛋白的合成。大麦离体胚在ABA溶液中培养5 d后, 会诱导少量的LEA蛋白合成<sup>[4]</sup>。把小麦EM蛋白启动子的650 bp接到Gus基因上, 然后转到水稻原生质体中, Gus基因在原生质体中的表达即能直接反映出ABA的调控作用<sup>[55]</sup>。目前, 还不能肯定上述研究中的基因与蛋白是否参与了休眠。近来, 转录组学的方法也应用于休眠的研究。Nakamura和Toyama<sup>[56]</sup>从休眠的小麦品种“Minamino”的cDNA文库中克隆了与vp1同源的一段序列。在休眠性不同的小麦品种萌发过程中, 胚中vp1基因的表达水平与种子的休眠和成熟胚对ABA的敏感性高度相关。ABA参与多种生理反应, 可以推测其作用的位点可能有多个, 因而需要加强对ABA立体化学结构的认识。Suzanne等<sup>[57]</sup>发现, ABA类似物对小麦的胚休眠具有保持作用, 表明与休眠相关的ABA接受位点对结构变化具有耐受性。

## 5 结束语

综上所述, 休眠涉及种子发育至萌发过程中的多种生理活动, ABA对休眠有调节作用, 这种调节作用又受各种内外因素的影响。离体胚对外源ABA反应的敏感性和种子休眠深度相关, 因此研究胚的ABA敏感性将有助于更好地认识休眠的内在机制。许多学者从生理学、信号转导和基因表达三个方面对胚的ABA敏感性进行了研究。但目前仍有许多问题还不清楚。如母体对胚休眠的影响机制; ABA与“休眠”基因; ABA的敏感性在萌发和休眠中受哪些内在信号分子(糖、乙烯、活性氧等)影响, 以及这些信号分子间的互作关系等。

## 参考文献

- 1 杨洪强, 接玉玲. 高等植物脱落酸的生物合成及其调控. 植物生理学通讯, 2001, 37(5): 457~460
- 2 李宗霆, 周 雯. 植物激素及其免疫检测技术. 南京: 江苏科学技术出版社, 1996. 169~203
- 3 Beweley JD. Seed germination and dormancy. Plant Cell, 1997, 9: 1055~1066
- 4 Kermode AR. Regulatory mechanism in the transition from seed development to germination interaction between the embryo and the seed environment. In Kigel J, Galili G (eds). Seed Development and Germination. New York: Marcel Dekker Press, 1995. 273~319
- 5 Hmadi AA, Baker DA. Effects of ABA on grain filling processes in wheat. Plant Growth Regul, 1999, 28: 187~197
- 6 Gallardo K, Job C, Groot SPC. Proteomics of arabidopsis seed germination. A comparative study of wild-type and gibberellin-deficient seeds. Plant Physiol, 2002, 129: 823~837
- 7 Morris PC, Madock SE, Jones MGK et al. Changes in the levels of wheat and barely-germ agglutinin during embryogenesis *in vivo*, *in vitro* and during germination. Planta, 1985, 166: 407~413
- 8 Corbineau F, Côme D. Dormancy of cereal seeds as related to embryo sensitivity to ABA and water potential. In Viemont JD, Crabbe J (eds). Dormancy in Plants—from Whole Plant Behavior to Cellular Control. Wallingford UK, CABI Press, 2000. 183~191
- 9 Karszen CM. Hormonal regulation of seed development, dormancy and germination studied by genetic control. In Kigel J, Galili G (eds). Seed Development and Germination. New York: Marcel Dekker Press, 1995. 333~346
- 10 King RW. Abscisic acid in developing wheat grains and its relationship to grain growth and maturation. Planta, 1976, 132: 43~51
- 11 Garcia-Maya M, Chapman JM, Black M. Regulation of  $\alpha$ -amylase formation and gene expression in the developing wheat embryo. Role of abscisic acid, the osmotic environment and gibberellin. Planta, 1990, 181: 296~303
- 12 Derera NF, Sci DA, Dip PB et al. Pre-harvest Field Sprouting in Cereals. Florida: CRC Press, 1989. 27~61
- 13 Jacobsen JV, Pearce DW, Poole AT et al. Abscisic acid, phaeic acid and gibberellin contents associated with dormancy and germination in barley. Physiol Plant, 2002, 115: 428~441
- 14 Jacobsen JV, Beach LR. Control of transient of  $\alpha$ -amylase and rRNA genes in barely aleurone protoplasts by gibberellic acid and abscisic acid. Nature, 1985, 316: 275~277
- 15 Ziegler P. Carbohydrate degradation during germination. In Kigel J, Galili G (eds). Seed Development and Germination. New York: Marcel Dekker Press, 1995. 447~467
- 16 Bethke PC, Swanson SJ, Hillmer S et al. From storage compartment to organelle, the metamorphosis of the aleurone protein storage vacuole. Ann Bot, 1998, 82: 399~412
- 17 Gabard KA, Jones RL. Localization of phytase and acid in the aleurone layers of barley. Physiol Plant, 1986, 67: 182~192
- 18 Bethke PC, Fath A, Spiegel YN et al. Abscisic acid, gibberellin and cell viability in cereal aleurone. Euphytica, 2002, 26: 3~11
- 19 Robertson L, Walker-Simmons MK, Munro D et al. Induction of  $\alpha$ -amylase inhibitor synthesis in barely embryos and seedlings by abscisic acid and dehydration stress. Plant Physiol, 1989, 91: 415~420
- 20 Choinski JS, Trelease RN, Doman DC. Control of enzyme activities in cotton cotyledons during maturation and germination, III. *In vitro* embryo development in the presence of abscisic acid. Planta, 1981, 152: 428~435
- 21 Confrd CA, Black M, Daussant J et al.  $\alpha$ -Amylase produc-

- tion by premature wheat (*Triticum aestivum* L.). *J Exp Bot*, 1987, 38: 277~285
- 22 McCarty DR. Genetic control and integration of maturation and germination pathways in seed development. *Ann Rev Plant Physiol Plant Mol Biol*, 1995, 46: 71~93
- 23 Finkelstein RR, Gampala SSL, Rock CD. Abscisic acid signaling in seeds and seedling. *Plant Cell*, 2002, (supp) 15~45
- 24 Morris AK, Bowles DJ, Cuming AC. Osmotic stress and abscisic acid induce expression of the wheat Em genes. *Eur J Biochem*, 1990, 190: 625~630
- 25 Espelund M, Saeboe-larssen S, Hughes DW et al. Late embryogenesis-abundant genes encoding proteins with different numbers of hypophytic repeats regulated differentially by abscisic acid and osmotic stress. *Plant J*, 1992, 2: 241~252
- 26 Walker-Simmons MK, Goldmark PJ. ABA levels and sensitivity in developing wheat embryos of sprouting resistant and susceptible cultivars. *Plant Physiol*, 1987, 84: 61~11
- 27 Trewavas AJ. Growth substance sensitivity: The limiting factor in development. *Physiol Plant*, 1982, 55: 60~72
- 28 Nyachiro JM, Clake FR, DePauw RM et al. The effect of cis-trans ABA on embryo germination and seed dormancy in wheat. *Euphytica*, 2002, 126: 129~133
- 29 Benech-Arnold RL, Giallorenzi MC, Frank J et al. Termination of hull-imposed dormancy in developing barley grains is correlated with changes in embryonic ABA levels and sensitivity. *Seed Sci Res*, 1999, 9: 39~47
- 30 Steibach HS, Benech-Arnold RL, Kristof G et al. Physiological basis of pre-harvest sprouting resistance in *Sorghum bicolor* (L.) Moench ABA levels and sensitivity in developing embryos of sprouting-resistant and -susceptible varieties. *J Exp Bot*, 1995, 28: 701~709
- 31 Corbineau F, Mayber AP, Côme D. Responsiveness to abscisic acid of embryos of dormant oat (*Avena sativa*) seeds. Involvement of ABA-inducible proteins. *Physiol Plant*, 1991, 83: 1~6
- 32 Kawakami N, Miyake Y, Noda K. ABA insensitivity and low ABA levels during seed development of non-dormant wheat mutants. *J Exp Bot*, 1997, 48: 1415~1421
- 33 Romagosa I, Prada D, Moralejo MA et al. Dormancy, ABA content and sensitivity of a barely mutant to ABA application during seed development and after ripening. *J Exp Bot*, 2001, 52 (360): 1499~1506
- 34 Walker-Simmons MK, Sessing J. Temperature effects on embryonic ABA levels during development of wheat grain dormancy. *J Plant Growth Regul*, 1990, 9: 51~56
- 35 Garello G, Page-Degivry MTL. Evidence for the role of abscisic acid in the genetic and environmental control of dormancy in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Seed Sci Res*, 1999, 9: 219~226
- 36 Finkelstein RR, Lynch TJ. Abscisic acid inhibition of radicle emergence but not seedling growth is suppressed by sugars. *Plant Physiol*, 2000, 122: 1179~1186
- 37 Finkelstein RR, Gibson SI. ABA and sugar interactions regulating development: cross-talk or voices in a crowd? *Curr Opin Plant Biol*, 2001, 5: 26~32
- 38 Morris CF, Moffatt JM, Sears RG et al. Seed dormancy and responses of caryopses, embryos and calli to ABA in wheat. *Plant Physiol*, 1989, 90: 643~647
- 39 Corbineau F, Black M, Côme D. Induction of thermodormancy in *Avena sativa* seeds. *Seed Sci Res*, 1993, 3: 111~117
- 40 Schmitz N, Abrams SR, Kermode AR. Changes in ABA turnover and sensitivity that accompany dormancy termination of Yellow-Cedar (*Chamaecyparis nootkatensis*) seeds. *J Exp Bot*, 2002, 53 (366): 89~101
- 41 HiMi E, Mares DJ, Yanagisawa A et al. Effect of grain color gene (R) on grain dormancy and sensitivity of the embryo to ABA in wheat. *J Exp Bot*, 2002, 53 (374): 1569~1574
- 42 Wang M, Heimovaara-Dijkstra S, Duijn BV. Modulation of germination of embryos isolated from dormant and nondormant barley grains by manipulation of endogenous abscisic acid. *Planta*, 1995, 195: 586~592
- 43 Jullien M, Brouinot D, Ali-Rachedi S et al. Abscisic acid control of seed dormancy expression in *Nicotiana Plumbaginifolia* and *Arabidopsis thaliana*. In Viemont JD, Crabbe J (eds). *Dormancy in Plants—from Whole Plant Behavior to Cellular Control*. Wallingford UK, CABI Press, 2000. 195~210
- 44 张 骁, 上官周平, 高峻凤等. 保卫细胞信号转导. *植物生理学报*, 2001, 27 (5): 361~368
- 45 Ooms JJJ, Léon-Kloosterziel KM, Bartels D et al. Acquisition of desiccation tolerance and longevity in seeds of *Arabidopsis thaliana*. *Plant Physiol*, 1993, 102: 1185~1191
- 46 Loreti L, Bellis LD, Alpi A et al. Why and how do plant cells sense sugar? *Ann Bot*, 2001, 88: 803~812
- 47 Gazzarrini S and McCourt P. Genetic interaction between ABA, ethylene and sugar signaling pathways. *Curr Opin Plant Biol*, 2001, 4: 387~390
- 48 Beaudoin N, Serizet C, Gosti F et al. Interaction between abscisic acid and ethylene signaling cascades. *Plant Cell*, 2000, 12: 1103~1115
- 49 Ried JL, Walker-Simmons MK. Synthesis of abscisic acid-responsive, heat-stable proteins in embryonic axes of dormant wheat grain. *Plant Physiol*, 1990, 93: 662~667
- 50 Morris CF, Anderberg RJ, Goldmark PJ et al. Molecular cloning and expression of abscisic acid-responsive genes in embryos of dormant wheat seeds. *Plant Physiol*, 1991, 95: 814~821
- 51 Walker-Simmons MK, Goldmark PJ. Characterization of genes expressed when dormant seeds of cereals and wild grasses are hydrated and remain growth-arrested. In Lang G (ed). *Plant Dormancy: Physiology, Biochemistry and Molecular Biology*. Wallingford UK, CABI Press, 1996. 283~290
- 52 Korol L, Klein JD. Profiles of trinexapac-ethyl- and ABA-induced heat-stable proteins in embryonic axes of wheat seeds. *Euphytica*, 2002, 126: 77~81
- 53 Goldmark PJ, Morris CG, Walker-Simmons MK. "dormancy genes" in *Bromus*. *Plant Mol Biol*, 1992, 19: 433~441
- 54 Li B, Foley ME. Transcriptional and posttranscriptional regulation of dormancy-associated gene expression by after ripening in wild oat. *Plant Physiol*, 1996, 110: 1267~1273
- 55 Marcotte WR, Bayley JR. Regulation of a wheat promoter by abscisic acid in rice protoplast. *Nature*, 1988, 335: 454~457
- 56 Nakamura S, Toyama T. Isolation of a VP1 homologue from wheat and analysis of its expression in embryos of dormant and non-dormant cultivars. *J Exp Bot*, 2001, 52 (357): 875~876
- 57 Suzanne R, Rose APA, Walker-Simmons MK. Structural requirements of the ABA molecule for maintenance of dormancy in excised wheat embryos. In: Lang G (ed). *Plant Dormancy: Physiology, Biochemistry and Molecular Biology*. Wallingford UK, CABI Press, 1996. 213~219