

LAF1基因在种子发育和萌发中的功能

郭秀芬, 张海龙, 王明晶, 赵振杰, 宋扬, 李立新*

东北林业大学盐碱地生物资源环境研究中心, 东北盐碱植被恢复与重建教育部重点实验室, 哈尔滨150040

摘要: 植物种子是人类粮食和家畜饲料的主要营养来源。种子的营养价值很大程度上依赖于在发育阶段积累的储藏物质, 包括蛋白质、脂类等。LAF1基因(*LEC1*、*ABI3*、*FUS3*和*LEC2*)编码的转录因子从多层面调控种子发育, 包括胚胎发生和储藏物质的积累过程。这些因子通过与其他因子间的相互作用形成复杂的调控网络, 调控胚胎发生和种子成熟之间的转换以及成熟种子和发芽之间的转换。本文综述了LAF1基因在种子发育、萌发等过程中的作用的最新研究进展。

关键词: LAF1基因; 胚胎发生; 种子成熟; 种子发育调控

种子的发育和成熟是一种进化优势, 这种优势使大多数植物能够应对不利环境, 在不利条件下中断生命周期, 在有利条件下恢复生长从而延续种族(张雪晶等2016)。不同物种的种子在形态、生理和成熟等方面存在相当大的多样性, 所以会有不同种类的储藏物质, 比如油脂、种子储藏蛋白(seed storage protein, SSP)、淀粉等, 这些物质储存在不同的组织中。种子的成熟不是所有植物生长周期的一个重要环节, 低等植物苔藓、蕨类和藻类不产生种子, 所以这些物种的胚胎成熟是不必要的环节(丰景和卢江2018)。此外, 种子的成熟不是一个必须的过程, 如果把胚胎从种子中移除, 并且排除脱落酸(abscisic acid, ABA)的影响, 它们可以直接进入萌发阶段, 发育成正常的幼苗。在某些植物中, 如红树是从胚胎发生直接进入幼苗发育阶段的。其他植物例如蝴蝶兰(*Phalaenopsis aphrodite*)、枇杷(*Eriobotrya japonica*)、铁皮石斛(*Dendrobium officinale*)等胎生突变体也表现出类似的现象(Vicente-Carbajosa和Carbonero 2005)。即使在被子植物中, 一些物种的胚胎在未成熟时被切离母体组织也能够生长, 同样, 种子成熟有缺陷的突变体也能通过母体发芽形成幼苗(Vicente-Carbajosa和Carbonero 2005)。这些观察结果结合系统发育的研究结果, 揭示了种子成熟其实是祖先植物的生活史中插入的一段发育和代谢阶段, 比如胚胎生长阶段紧接着幼苗发育阶段。根据推测, 植物生活史中已有的生理反应和发育过程被保留并发展起来, 最终使种子发育成熟。成熟的种子

使植物能够应对不利环境, 比如脱水等条件, 并在有利条件下重新恢复生长从而延续后代(田美华等2016)。事实上, 被子植物花粉和苔藓的孢子中也含有一些种子蛋白, 比如LEA (late embryogenesis-abundant)蛋白、油脂蛋白(oleosin)和SSP。此外, 分子生物学分析也支持蕨类孢子以及裸子植物、被子植物种子中基因表达调控机制的保守性。

1 LAF1基因的表达

在种子发育的不同阶段, 包括胚胎发生、种子成熟、干燥、休眠等过程中, 成百个高度和特异性表达的基因说明了转录调控在种子整个发育过程的重要性(Harada和Pelletier 2012)。在拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)中, LAF1基因编码重要的转录调节因子, 诱导并调控种子不同阶段的发育并抑制早熟前种子萌发和营养生长, 比如*LEC1*、*ABI3*、*FUS3*、*LEC2*均参与调控SSP的积累、叶绿素的降解、毛状体的形成等过程(图1) (Braybrook和Harada 2008)。LEC1 (LEAFY COTYLEDON 1)是NF-YB9 (CCAAT box结合因子HAP3的亚基)蛋白家族的成员, 有一个同源性很高的类LEC1同源蛋白(LEC1-like, L1L, NF-YB6家族成员) (Braybrook等2016)。ABI3 (ABSCISIC ACID insensitivity 3)、FUS3 (FUSCA3)、

收稿 2019-01-25 修定 2019-03-06

资助 国家自然科学基金(31570246)、黑龙江省自然科学基金(C2016002)和中央高校基本科研业务费专项资金(DL-09DA02)。

* 通讯作者(lixinli0515@163.com)。

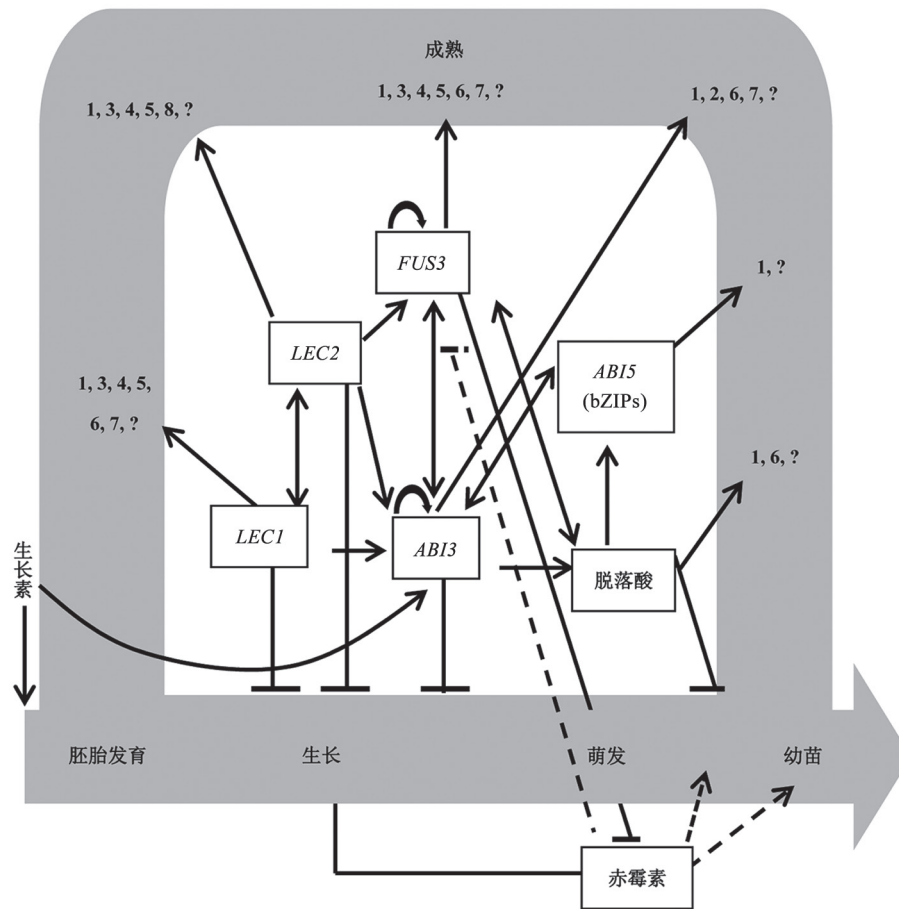


图1 拟南芥种子发育和成熟过程的调控网络

Fig.1 Proposed model of regulatory network involved in the control of seed development and maturation in *A. thaliana*

箭头表示正调控, T形线表示负调控, 方框表示诱导和维持种子成熟的因素, 实线表示诱导和维持种子成熟的调节因子, 虚线表示促进细胞生长和分化的调控因子, 数字表示调控的生理过程(1: 种子储藏蛋白; 2: 叶绿素的降解; 3: 表皮毛的形成; 4: 维管系统的抑制; 5: 花青素的抑制; 6: 干燥耐受性; 7: 脱落酸敏感性; 8: 油脂的合成)。LCE1: *LEAFY COTYLEDON 1*; LCE2: *LEAFY COTYLEDON 2*; FUS3: *FUSCA3*; ABI3: *ABSCISIC ACID insensitivity 3*; ABI5: *ABSCISIC ACID insensitivity 5*; bZIPs: bZIP转录因子。根据Santos-Mendoza等(2008)略作修改。

LEC2属于植物特异性含B3功能区的转录因子家族, 故又称AFL-B3调节因子。

目前为止, 在已研究的被子植物中, 包括水稻 (*Oryza sativa*)、玉米 (*Zea mays*)、小麦 (*Triticum aestivum*)、大豆 (*Glycine max*)、大麦 (*Hordeum vulgare*) 等重要作物, 都发现了 *LEC1*、*ABI3* 和 *FUS3* 的同源基因 (Verdier 和 Thompson 2008)。其中一些基因在单子叶植物和较低等植物中的同源基因具有相似功能 (Tan 等 2017)。*LEC2* 只存在于双子叶植物中 (Li 等 2010), 其主要功能是在种子成熟期提高胚对水的抗性, 从而抑制萌发。单子叶植物中的 *LEC2* 同源蛋白虽然有序列相似性, 但功能不尽相

同, 还有一些单子叶植物的 *LEC2* 同源蛋白功能未知, 比如玉米胚乳中表达的 *LEC2* 同源蛋白 *ZmA-FL4* 参与碳代谢和淀粉积累; 单子叶植物特异的 *LEC2* 相关蛋白 (*LEC2*-related protein) 的同源蛋白 (*IDE*-binding factor, *IDEF*) 能够识别缺铁响应元件 (*iron deficiency-responsive element 1*, *IDE1*) 中的 *CATGC* 序列, 作为谷物缺铁的早期反应因子调控植物根系对铁离子的吸收和运输 (Li 等 2010)。目前尚不清楚 *LEC2* 是进化过程中单子叶植物和双子叶植物分离后, 来源于双子叶植物中 *ABI3* 基因的重复, 还是在分离之前发生基因重复导致了单子叶植物中 *LEC2* 的进化或者缺失。*ABI3* 可能是 *AFL-B3*

的共同祖先, 它和*LEC2*有一些功能上的相似之处(Li等2010)。因此, 在大多数植物中, 如果有*ABI3*或一些密切相关的蛋白质发挥功能时, 则*LEC2*不是必需的(Lepiniec等2018)。

一般条件下, 在未成熟的种子中检测不到*LAF1* mRNA的表达。*LAF1*基因启动子在营养组织中是有活性的, 并且, *laf1*突变体有营养生长缺陷的表型, 比如叶片花青素的异常积累以及表皮毛缺失等。在避光生长的幼苗中, *FUS3*和*LEC2*调控侧根的形成, *LEC1*调控下胚轴的伸长(Tang等2016)。近年的研究表明*LEC1*在种子中特异表达, 并在胚胎发育早期诱导开花基因*FLC* (FLOWERING LOCUS C)的表达(Tao等2017)。*LAF1*基因在营养发育过程中的活性局限于特定的细胞或特定的胁迫条件下, 如损伤或暗形态建成和发育。在拟南芥种子中, 胚胎发育早期就能检测到*LAF1*基因的mRNA, 其中*LEC1*和*LEC2*的mRNA水平在授粉后一周内达到最高峰, 而*ABI3*、*FUS3*和*LIL*的mRNA水平在授粉一周后达到最高峰(Tsuchiya等2003), 并且值得注意的是, *FUS3*主要在种子表皮中表达。此外, 在胚乳中也能检测到*LAF1*基因的mRNA, 这表明, *LAF1*因子还需要其他调节因子的配合, 特异性地调控胚和胚乳中不同营养成分的积累(Lepiniec等2018)。

2 *LAF1*蛋白的功能

2.1 *LAF1*调控种子成熟

*LAF1*对种子成熟基因的诱导作用已经得到了广泛的分析, 对其分子机制的理解也取得了较大的进展(Devic和Roscoe 2016; Boulard等2017)。*AFL-B3*能够结合RY基序(核心序列5'-CATG-3'), 虽然核心序列是一致的, 但核心序列两侧的核苷酸序列具有特异性, 这些特异性决定了脂质和蛋白质的合成和储藏的直接和间接调控。在多亚基复合体中, *LEC2*和*ABI3*蛋白都能与*LEC1*协同作用激活其靶基因。相反, *LEC1*与*FUS3*之间并没有直接的相互作用, *LEC1*调控胚胎成熟的整个过程, 而*FUS3*参与胚胎成熟后期的调控, 这说明*FUS3*调控靶基因的分子机制是不同的, 可能需要其他*cis*-DNA序列和作用因子配合(Lepiniec等2018)。除了RY基序, E/G-box (5'-CANNTG-3'/5'-CACGTG-3')

对于*AFL-B3*靶基因的激活也是必需的, *AFL-B3*可以与结合在E/G-Box上的bHLH或bZIP转录因子协同作用发挥功能。此外, MYB、MADS、DOF或AP2家族的转录因子也调控种子成熟基因的表达(Lara等2003)。

2.2 *LAF1*调控脂肪酸合成、SSP积累及糖代谢

不同的转录因子结合*LAF1*发挥不同的功能, 调节不同储藏物质比如油脂、淀粉或SSP在不同的组织比如胚或胚乳中的积累(图2)。*LAF1*的重要靶基因*WRI1* (*WRINKLED 1*)和两个相关基因*MYB115*/*MYB118*分别在调控油脂积累、控制脂肪酸生物合成和去饱和过程中起关键作用(Braybrook等2016)。*WRI1*蛋白是拟南芥种子成熟过程中调控油脂积累的重要调控因子, 它是植物特异的转录因子家族(AP2/EREBP)的成员, 该家族含有1~2个DNA结合结构域(AP2结构域)。在*WRI1*过表达转基因植物的种子中, *WRI1*作为转录增强子调控参与碳代谢的基因的表达。*PKp-b1*和*BCCP2*分别编码糖酵解和脂肪酸生物合成途径的酶, *WRI1*通过调节*PKp-b1*和*BCCP2*启动子活性实现对这两条途径的调控。在调节种子脂肪酸代谢过程中, *WRI1*是*LEC2*的直接作用靶点并受其调控。此外, *MYB118*和*MYB115*两个密切相关的转录因子在进入种子成熟阶段时, 在胚乳中被诱导转录, 并且共享转录靶点(Troncoso-Ponce等2016), 它们能够激活两种负责 ω -7单不饱和脂肪酸生物合成的 Δ 9-棕榈酰载体蛋白去饱和酶(Δ 9-palmitoyl-acyl carrier protein desaturase), *LEC2*作为关键调节因子正调控*MYB118*和*MYB115*, 而*MYB118*对*LEC2*表达有负反馈作用, *myb118*突变体通过过表达*MYB115*得到了部分表型回复。*myb115 myb118*双突变体的胚乳油脂缺乏 ω -7单不饱和脂肪酸(Troncoso-Ponce等2016), 证明这两种MYBs是胚乳中 ω -7单不饱和脂肪酸合成的正向调节因子。在拟南芥中, *LEC2*对于胚的成熟也很重要, 因为*LEC2*诱导*ABI3*和*FUS3*基因的转录, 这两个基因编码调节SSP和脂质积累的重要的转录因子, *lec2*突变体种子中, 油和蛋白质的含量降低了(Troncoso-Ponce等2016)。在组成型启动子(35S)控制下, *ABI3*和*FUS3*基因的异位表达刺激营养组织中2S白蛋白(*At2S1*)和十字花科蛋白

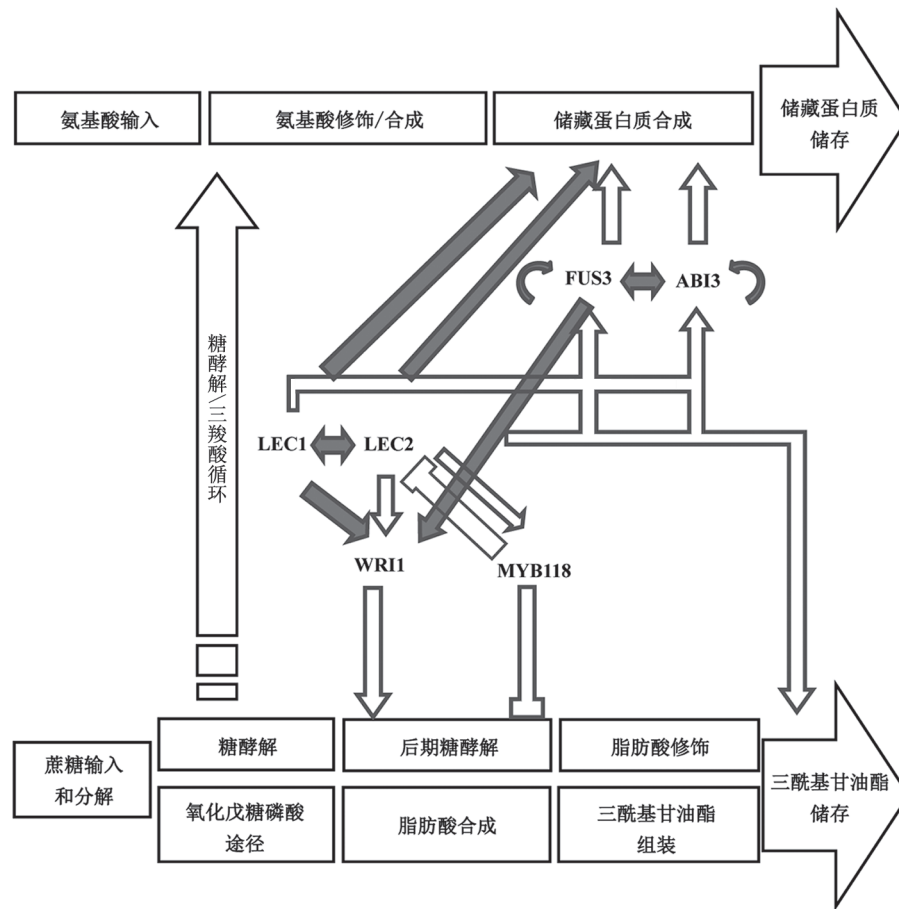


图2 拟南芥成熟期的种子储藏物质合成和积累的调控网络

Fig.2 Control of storage compound synthesis and accumulation in maturing seeds of *A. thaliana*

成熟过程中的胚胎细胞利用蔗糖通过糖酵解途径和氧化戊糖磷酸途径合成脂肪酸的前体。质体中产生的脂肪酸以酰基辅酶A的形式输出到细胞溶胶中转化成三酰甘油,最终储存在油脂体中。成熟过程中合成储藏蛋白质所需要的氨基酸直接来自于母体组织或在胚胎组织中合成及修饰。储藏蛋白质最终储存在特定的液泡中。实心箭头表示正向转录调控。LCE1: LEAFY COTYLEDON 1; LCE2: LEAFY COTYLEDON 2; FUS3: FUSCA3; ABI3: ABSCISIC ACID insensitivity 3; WRI 1: WRINKLED 1。参考Santos-Mendoza等(2008)和Fatih等(2016)并略有调整。

(CRU3)基因的转录。与其他十字花科一样,模式植物拟南芥的种子主要积累脂质和SSP。2S白蛋白和12S球蛋白是拟南芥主要的SSP,占种子干重的1/3。SSP在短时间和特定空间的高表达受到严格的调控,这一调控是如何完成的仍知之甚少。尽管重要的顺式元件在不同的SSP启动子中都有定位,但目前只有少数几个反式作用因子被鉴定出来。OPAQUE2蛋白是玉米中重要的转录激活因子,调控SSP基因的表达;PBF (prolamin-box factor)是醇溶谷蛋白(prolamin)转录激活因子,醇溶谷蛋白与OPAQUE2协同调控SSP基因的表达。在双子叶植

物中,甘蓝型油菜(*Brassica napus*)的*napA*基因编码一种2S SSP,它的启动子包含一个由Dist (GC-CACTTGTC)和ProxB (CAAACACC)元件组成的B-box、两个RY基序(CATGCA)和一个G-box (CACGTG)。这些元件中的每一个突变都会导致种子中的*napA*启动子活性降低,但是结合这些元素的转录因子还不甚清楚。最可能与RY元件结合的候补因子是B3家族的转录因子。B3结构域最初是来自于玉米的*VIVIPAROUS-1* (*VPI*)和拟南芥的*ABI3*之间的一段保守结构域。利用*VPI*分离的B3结构域和玉米的Sph基序(其含有RY基序)的体外实

验证了B3对特异DNA序列的结合能力。拟南芥ABI3蛋白从未被证明有结合DNA的能力,但利用*abi3*突变体和营养组织中ABI3的异位表达证明其对SSP基因有调控作用。此外,ABI3在烟草(*Nicotiana tabacum*)幼苗中通过B-box和RY基序激活*napA*的表达,证明ABI3确实直接与SSP启动子结合。拟南芥中,两种B3因子FUS3和LEC2是最接近ABI3的同源蛋白,与ABI3一样,它们调控种子成熟过程的各个方面,如干燥耐受性、胚胎发育停滞以及SSP的积累等。由于*fus3*突变体中SSP基因表达量降低,并且FUS3在体外能与豆科蛋白启动子中的RY基序结合,说明FUS3也很可能直接激活SSP基因的表达。相比之下,LEC2对SSP基因的直接调控作用尚未阐明。*lec2*突变体子叶尖端缺少储藏蛋白体,产生这种表型可能是LEC2蛋白在发育早期就开始行使功能,因此,ABI3、FUS3和LEC2是调控SSP基因表达的潜在直接调节因子,但它们各自的功能、作用模式和它们之间的相互作用方式仍有待研究。LEAFY COTYLEDON1 (LEC1)是CAAT结合因子的HapIII亚基,调控种子发育过程中从早期胚胎发育到晚期种子成熟的各个方面。ABI3、FUS3和LEC2这三种具有植物特异性B3 DNA结合域的转录调控因子也与LEC1和ABA协同作用,在调控种子成熟过程中发挥关键作用(Stone等2001)。LEC1和LEC2的强制表达能够使幼苗产生胚胎性状。拟南芥的3种蛋白,即HIGH-LEVEL EXPRESSION OF HSI2 (SUGAR-INDUCIBLE GENE 2)、HSL1 (HSI2-Like 1)和HSL2 (HSI2-Like 2)的B3结合域与ABI3、FUS3和LEC2的相似。HSI2是一种糖诱导的报告基因的转录抑制因子。HSI2和HSL1是幼苗生长过程中糖诱导种子成熟基因异位表达的抑制因子,这两种蛋白冗余,在调控种子从成熟到幼苗的过渡过程中发挥至关重要的作用。

NF-YB LEC1和L1L可以与NF-YA/C亚基蛋白以及LEC2、ABI3和一些bZIP因子相互作用。LEC1也与LEC2、ABI3和bZIP因子协同作用,调控与脂类代谢和激素信号转导相关的基因(图2)(Yoshii等2015)。

2.3 *LAF1*与植物激素的调节反馈机制

*LAF1*的另一个重要功能是调控各种植物激素

代谢和信号转导。例如,在胚胎发生过程中,LEC1和LEC2对于生长素生物合成基因不同程度的调控可以使全能干细胞维持状态或诱导发生分化。FUS3还与LEC2相互作用,在侧根形成过程中诱导生长素的生物合成,生长素以正反馈调节方式诱导FUS3的表达(Tang等2016)。FUS3通过抑制赤霉素(gibberellin, GA)的生物合成以及促进ABA的积累来调节ABA/GA的平衡,而ABI3参与了ABA的信号转导(Curaba等2004)。此外,*LAF1*的活性也受激素信号通路的调控,比如ABA和GA的正反馈或负反馈通路。ABA激活ABI3的表达,而GA抑制FUS3的表达(Lopez-Molina等2002)。在种子成熟过程中诱导ABI3表达的转录因子WRKY41是受ABA负调控的(Kanno等2010)。此外,ABA和GA通过翻译后调控来调节ABI3和FUS3的活性。最后,种子萌发过程中油菜素内酯抑制ABI3的表达,而且还参与种子对ABA的应答(Ryu等2014)。

2.4 *LAF1*维持胚胎细胞状态并抑制营养发育

虽然*LAF1*作为种子成熟基因的正调节因子,其功能已经得到很好的证实,但是它们在抑制种子萌发、成苗和营养发育方面的作用还有待深入研究(Yoshii等2015)。*LAF1*调控ABA/GA的平衡。胚胎中较高的ABA/GA比例能够促进种子成熟,而*lec1*或*fus3*突变体胚胎中发现较低的ABA/GA比例能够激活幼苗的发育(Curaba等2004)。在*lec1*和*fus3*突变体胚中观察到拟南芥根和下胚轴特异表达的黑芥子酶PYK10过早表达现象,在*gal lec1*和*gal fus3*双突变体中也观察到了相同的现象,说明*lec1*或*fus3*单突变体中PYK10异时表达与赤霉素水平升高无关(Yoshii等2015)。而且在*laf1*突变体中,*LAF1*基因表达的时间与异常表型出现的时间没有内在联系。这些观察结果以及*laf1*突变体胚胎中PYK10的随机表达和细胞自主表达模式,组蛋白对PYK10位点的修饰,都证明*LAF1*参与了胚发生过程中抑制萌发后基因表达的表观遗传调控(Lepiniec等2018)。

2.5 *LAF1*基因的功能冗余

*LAF1*基因在种子发育过程中协同作用但存在部分功能冗余(To等2006)。*laf1*的单突变体的SSP受到影响,双突变体和三突变体表型更加严重,

比如*lec2*单突变体种子SSP积累受到的影响比较小,而双突变体种子中SSP的积累均显著降低,三突变体检测不到SSP (Roscoe等2015)。而且LAF1还有若干共同的靶蛋白(Lepiniec等2018)。此外,通过单个AFL-B3的表达对双突变体或三突变体的有效互补证实了这些调控因子之间存在功能冗余(Roscoe等2015)。

尽管如此,每个LAF1蛋白对脂肪酸(fatty acid, FA)、三酰基甘油(triacylglyceride, TAG)、SSP的合成和积累、维管束分化、类黄酮和叶绿素降解或者干燥耐受性等的调控水平和特异性均有明显差异(Mönke等2012)。尽管一些异位表达的AFL-B3恢复了*afl*的胚胎形态及营养物质的储存,但不能恢复干燥耐受性以及休眠,这说明了中期和晚熟的胚胎成熟没有必然的联系,它们是通过不同的LAF1蛋白调控的。而不能回复的*afl*突变体的表型可能由于AFL因子的冗余造成的营养发育的缺陷(Carbonero等2016)。总之,这些结果说明AFL-B3因子的表达量对于种子的发育非常重要。B3 DNA结合结构域的保守性对于胚胎的形态建成和营养物质的储存至关重要,AFL蛋白的功能特异性是由它们的表达时空特异性以及它们的相互作用因子来决定的(Lepiniec等2018)。

LAF1基因的突变不仅会影响种子的成熟,而且对于植物的整体发育也有影响,比如使胚胎不经过成熟阶段而直接进入营养发育阶段,或者使子叶表现出真叶的特点如表皮毛发育、花青素积累、过早的气孔和木质部的发育,因此得名“leafy cotyledon”(叶状子叶)。这种突变体表型的多样性可能是同源转化修饰的结果(Santos-Mendoza等2008)。*lec1*突变体中,本来幼苗特异性表达的PYK10基因在胚胎发育的球形胚到心形胚过渡阶段、种子成熟基因还没有激活之前就已经过早表达。这表明*lec1*胚胎中幼苗基因的过早表达不仅是种子成熟进程发生紊乱的结果,也是在早期胚胎发生过程中抑制幼苗基因表达的能力丧失的结果。LECI和LEC2在营养组织中的异位表达能够诱发种子的成熟和体细胞胚发生,进一步证明它们发育过程中的调节功能;而*lec1*和*lec2*突变体诱发体细胞胚发生的能力就很低。LECI/LEC2的这

种活性说明了LAF1基因在种子发育过程中的表达受到精确控制,并且在营养生长过程中受到强烈的抑制(Lepiniec等2018)。

3 展望

LAF1调节因子具有直接激活成熟基因、维持胚胎发育过程、抑制营养生长的多重功能,这种功能的多样性一定程度上阻碍了对其潜在分子机制的研究。近年来,利用遗传学、分子生物学、细胞生物学等多种方法,对LAF1的研究取得了一定的进展。然而,由于缺乏关于调控这些多重功能的信息,我们对LAF1调控网络的理解仍然受到限制(Buenrostro等2015)。最近发展起来的将激光辅助微解剖(laser-assisted microanatomy)技术与转录组测序(transcriptome sequencing, RNA-seq)技术、染色质开放性测序(assay for transposase-accessible chromatin with high-throughput sequencing, ATAC-seq)技术、染色质免疫共沉淀(chromatin immunoprecipitation assay, CHIP-seq)技术等研究方法相结合,可以为LAF1网络的绘制和LAF1模型的预测提供更精确的数据。LAF1调控因子的活性受到表观遗传、转录、转录后和翻译后调控的严格调控。这些机制在种子发育过程中精准地调节了LAF1调控因子的活性,比如在胚胎中LAF1基因的细胞特异性表达,以及在随后的成熟和营养生长过程中LAF1基因的表达受到抑制。研究LAF1网络及其组成部分对环境变化的响应以及它们参与调控的生物或非生物胁迫下的种子活力具有很好的实用价值,能为当前气候条件变化下的作物改良提供有价值的目标(Sakai等2018)。

参考文献(References)

- Boulard C, Fatihi A, Lepiniec L, et al (2017). Regulation and evolution of the interaction of the seed B3 transcription factors with NF-Y subunits. *BBA-Gene Regul Mech*, 1860: 1069–1078
- Braybrook SA, Harada JJ, et al (2008). LECs go crazy in embryo development. *Trends Plant Sci*, 13 (12): 1360–1385
- Braybrook SA, Stone SL, Park S, et al (2016). Genes directly regulated by LEAFY COTYLEDON2 provide insight into the control of embryo maturation and somatic embryogenesis. *Proc Natl Acad Sci USA*, 103 (9): 3468–

- 3473
- Buenrostro JD, Wu B, Chang HY, et al (2015). ATAC-seq: a method for assaying chromatin accessibility genome-wide. *Curr Protoc Mol Biol*, 109 (1): 21–29
- Carbonero P, Iglesias-Fernández R, Vicente-Carbajosa J (2016). The AFL subfamily of B3 transcription factors: evolution and function in angiosperm seeds. *J Exp Bot*, 68 (4): 871–880
- Curaba J, Moritz T, Blervaque R, et al (2004). *AtGA3ox2*, a key gene responsible for bioactive gibberellin biosynthesis, is regulated during embryogenesis by *LEAFY COTYLEDON2* and *FUSCA3* in *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, 136 (3): 3660–3669
- Devic M, Roscoe T (2016). Seed maturation: simplification of control networks in plants. *Plant Sci*, 252: 335–346
- Fatih A, Boulard C, Bouyer D, et al (2017). Deciphering and modifying LAF1 transcriptional regulatory network in seed for improving yield and quality of storage compounds. *Plant Sci*, 250: 198–204
- Feng J, Lu J (2018). Advances in PRC1 protein functions in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Physiol J*, 54 (5): 702–708 (in Chinese with English abstract) [丰景, 卢江(2018). 拟南芥PRC1蛋白功能研究进展. *植物生理学报*, 54 (5): 702–708]
- Harada JJ, Pelletier J (2012). Genome-wide analyses of gene activity during seed development. *Seed Sci Res*, 22: S15–S22
- Kanno Y, Jikumaru Y, Hanada A, et al (2010). Comprehensive hormone profiling in developing *Arabidopsis* seeds: examination of the site of ABA biosynthesis, ABA transport and hormone interactions. *Plant Cell Physiol*, 51 (12): 1988–2001
- Lara P, Oñate-Sánchez L, Abraham Z, et al (2003). Synergistic activation of seed storage protein gene expression in *Arabidopsis* by ABI3 and two bZIPs related to OPAQUE2. *J Biol Chem*, 278 (23): 21003–21011
- Lepiniec L, Devic M, Roscoe TJ, et al (2018). Molecular and epigenetic regulations and functions of the LAF1 transcriptional regulators that control seed development. *Plant Reprod*, 31 (3): 291–307
- Li Y, Jin K, Zhu Z, et al (2010). Stepwise origin and functional diversification of the AFL subfamily B3 genes during land plant evolution. *J Bioinf Comput Biol*, 8 (S1): 33–45
- Lopez-Molina L, Mongrand S, McLachlin DT, et al (2002). ABI5 acts downstream of ABI3 to execute an ABA-dependent growth arrest during germination. *Plant J*, 32 (3): 317–328
- Mönke G, Seifert M, Keilwagen J, et al (2012). Toward the identification and regulation of the *Arabidopsis thaliana* ABI3 regulon. *Nucleic Acids Res*, 40 (17): 8240–8254
- Roscoe T, Guillemot J, Bessoule JJ, et al (2015). complementation of seed maturation phenotypes by ectopic expression of *ABSCISSIC ACID INSENSITIVE3*, *FUSCA3* and *LEAFY COTYLEDON2* in *Arabidopsis*. *Plant Cell Physiol*, 56 (6): 1215–1228
- Ryu H, Cho H, Bae W, et al (2014). Control of early seedling development by BES1/TPL/HDA19-mediated epigenetic regulation of *ABI3*. *Nat Commun*, 5: 4138
- Sakai K, Taconnat L, Borrega N (2018). Combining laser-assisted microdissection (LAM) and RNA-seq allows to perform a comprehensive transcriptomic analysis of epidermal cells of *Arabidopsis* embryo. *Plant Methods*, 14: 10
- Santos-Mendoza M, Dubreucq B, Baud S, et al (2008). Deciphering gene regulatory networks that control seed development and maturation in *Arabidopsis*. *Plant J*, 54 (4): 608–620
- Stone SL, Kwong LW, Yee KM, et al (2001). *LEAFY COTYLEDON2* encodes a B3 domain transcription factor that induces embryo development. *Proc Natl Acad Sci USA*, 98:11806–11811
- Tan T, Sun Y, Peng X, et al (2017). *ABSCISSIC ACID INSENSITIVE3* is involved in cold response and freezing tolerance regulation in *Physcomitrella patens*. *Front Plant Sci*, 8: 1599
- Tang LP, Zhou C, Wang SS, et al (2016). FUSCA3 interacting with LEAFY COTYLEDON2 controls lateral root formation through regulating *YUCCA4* gene expression in *Arabidopsis thaliana*. *New Phytol*, 213 (4): 1740–1754
- Tao Z, Shen L, Gu X, et al (2017). Embryonic epigenetic reprogramming by a pioneer transcription factor in plants. *Nature*, 551: 124–128
- Tian MH, Zhao ZW, Tang AJ (2016). Desiccation sensitivity and effects of temperature and moisture content of the substrate during storage on after-ripening in seeds of *Cycas revoluta*. *Plant Physiol J*, 52 (2): 225–233 (in Chinese with English abstract) [田美华, 赵正武, 唐安军(2016). 苏铁种子的脱水敏感性及温湿条件对种子后熟的影响. *植物生理学报*, 52 (2): 225–233]
- To A, Valon C, Savino G, et al (2006). A network of local and redundant gene regulation governs *Arabidopsis* seed maturation. *Plant Cell*, 18 (7): 1642–1651
- Troncoso-Ponce MA, Barthole G, Tremblais G, et al (2016). Transcriptional activation of two delta-9 palmitoyl-ACP desaturase genes by MYB115 and MYB118 is critical for biosynthesis of omega-7 monounsaturated fatty acids in the endosperm of *Arabidopsis* seeds. *Plant Cell*, 28: 2666–2682
- Tsuchiya Y, Nambara E, Naito S, et al (2017). The *FUS3* transcription factor functions through the epidermal regulator *TTG1* during embryogenesis in *Arabidopsis*. *Plant J*, 37:

- 73–81
- Verdier J, Thompson RD (2008). Transcriptional regulation of storage protein synthesis during dicotyledon seed filling. *Plant Cell Physiol*, 49 (9): 1263–1271
- Vicente-Carbajosa J, Carbonero P (2005). Seed maturation: developing an intrusive phase to accomplish a quiescent state. *Int J Dev Biol*, 49: 645–651
- Yoshii M, Yamamoto A, Kagaya Y, et al (2015). The *Arabidopsis* transcription factor NAI1 is required for enhancing the active histone mark but not for removing the repressive mark on PYK10, a seedling-specific gene upon embryonic-to-postgerminative developmental phase transition. *Plant Signal Behav*, 10: e1105418
- Zhang XJ, Jiang WB, Pang YZ (2016). Advances in the regulation mechanism of plant seed size. *Plant Physiol J*, 52 (7): 998–1010 (in Chinese with English abstract) [张雪晶, 江文波, 庞永珍(2016). 植物种子大小调控机制的研究进展. *植物生理学报*, 52 (7): 998–1010]

Roles of *LAF*L genes in seed development and germination

GUO Xiu-Fen, ZHANG Hai-Long, WANG Ming-Jing, ZHAO Zhen-Jie, SONG Yang, LI Li-Xin*

Key Laboratory of Saline-Alkali Vegetation Ecology Restoration of Ministry of Education, Alkali Soil Natural Environmental Science Center, Northeast Forestry University, Harbin 150040, China

Abstract: Plant seeds are a major source of nutrients for human and animal. The nutritive value of seeds is largely due to storage products that accumulated during seed development, including proteins and lipids. The *LAF*L genes (*LEC2*, *ABI3*, *FUS3* and *LEC1*) encoding transcription factors regulate seed development including embryogenesis and accumulation of storage compounds. These transcription factors form a complex network with other players to control the switch between embryo development and seed maturation, and between seed maturation and germination. This paper reviews the latest research progress of *LAF*L genes in seed development and germination.

Key words: *LAF*L genes; embryogenesis; seed maturation; seed development regulation

Received 2019-01-25 Accepted 2019-03-06

This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (31570246), Natural Science Foundation of Heilongjiang Province of China (C2016002), and the Fundamental Research Funds for the Central Universities (DL09DA02).

*Corresponding author (lixinli0515@163.com).