广西植物 Guihaia Sept. 2023, 43(9): 1553-1567 http://www.guihaia-journal.com

DOI: 10.11931/guihaia.gxzw202303053

宋松泉, 唐翠芳, 雷华平, 等, 2023. ABA 调控种子发育的研究进展 [J]. 广西植物, 43(9): 1553-1567.
SONG SQ, TANG CF, LEI HP, et al., 2023. Research progress on seed development regulated by ABA [J]. Guihaia, 43(9): 1553-1567.

ABA 调控种子发育的研究进展

宋松泉[1,2*], 唐翠芳[1,3], 雷华平[1], 费思恬[1], 陈海波[1]

(1. 湘南学院南岭现代种业研究院, 湖南 郴州 423099; 2. 中国科学院植物研究所, 北京 100093; 3. 湖南师范大学 生命科学学院, 长沙 410081)

摘 要: 种子发育是一个复杂的生物学过程,受各种遗传和外界因素的调节,显著影响农作物特别是禾谷类作物的种子活力和产量与质量。脱落酸(ABA)是调控种子发育和萌发最重要的植物激素之一,其活性水平、信号转导及其 LAFL 网络在种子发育包括胚胎发生和成熟过程的调控中起关键作用。该文主要综述了近年来 ABA 调控种子发育的研究取得的重要进展,包括 ABA 代谢和信号转导对种子发育的调控,ABA 与种子成熟转录因子(AFL-B3、FUS3、ABI3、LEC2 等)的作用,以及 ABA 在种子发育中的作用机制,并提出了需要进一步研究的科学问题, 为深入理解种子发育的分子机制提供参考,从而提高种子的活力、产量和质量。

关键词: ABA 代谢, 脱落酸, 转录因子网络, 种子发育, 信号转导

中图分类号: Q944 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-3142(2023)09-1553-15

Research progress on seed development regulated by ABA

SONG Songquan[1,2*], TANG Cuifang[1,3], LEI Huaping[1], FEI Sitian[1], CHEN Haibo[1]

(1. *Nanling Research Institute for Modern Seed Industry*, *Xiangnan University*, Chenzhou 423099, Hunan, China; 2. *Institute of Botany*, *Chinese Academy of Sciences*, Beijing 100093, China; 3. *College of Life Sciences*, *Hunan Normal University*, Changsha 410081, China)

Abstract: Seed development is a complex biological process that is controlled by various genetic and external factors, and significantly affects the seed vigor, yield and quality of crops, especially cereal plant crops. Abscisic acid (ABA) is one of the most important phytohormones that regulate seed development and germination, and plays a key role in regulation of seed development through its activity level, signaling, and LAFL network, including embryogenesis and maturation process. In recent years, important progresses have been acquired in the research of seed development regulated by ABA. In the present paper, we have mainly reviewed the research achievements in this field, including the regulation of ABA metabolism and signaling on seed development, the action between ABA and transcription factors of seed maturation (AFL-B3, FUS3, ABI3, LEC2, etc.), and the action mechanism of ABA in seed development. In addition, we also propose some scientific questions that need to be further investigated in this field to provide some

收稿日期: 2023-05-20
基金项目: 国家科技支撑计划项目(2012BAC01B05); 郴州国家可持续发展议程创新示范区建设省级专项(2022sfq06)。
第一作者: 宋松泉(1957-), 博士, 研究员, 研究方向为种子生理与生物技术, (E-mail) sqsong2019@163.com
*通信作者

information for deeply understanding the molecular mechanism of seed development, so as to improve seed vigor and increasing yield and quality.

Key words: abscisic acid (ABA) metabolism, abscisic acid, network of transcription factor, seed development, signaling

在大多数被子植物中,种子是双受精(double fertilization)过程的产物,其中一个精核与卵细胞融合产生二倍体的合子,另一个精核与双核中央细胞融合形成三倍体的初生胚乳核(Baroux & Grossniklaus, 2019)。随后,单细胞合子经过细胞分裂和分化发育成为胚(Verma et al., 2021);而初生胚乳核通过一系列有丝分裂发育成为多核细胞后,细胞化成为胚乳(Li & Berger, 2012; Batista et al., 2019)。种皮由胚珠的珠被发育而成,外珠被形成外种皮,内珠被形成内种皮。种子发育(seed development)过程可分为胚胎发生(embryogenesis)和成熟(maturation)两个主要阶段(Ali et al., 2022; Kozaki & Aoyanagi, 2022)。胚胎发生包括胚、胚乳和种皮(母体来源)的形成与结构发育,其特征是高度协调的细胞分裂与分化(Kozaki & Aoyanagi, 2022)。种子成熟从胚胎发生结束时开始,当种子在生理上独立于亲本植物时结束(Ali et al., 2022)。种子成熟显著地影响农作物特别是禾谷类作物种子的活力和产量与质量。

种子发育是一个复杂的生物学过程,包括储藏物(如碳水化合物、蛋白和脂类)的积累、耐脱水性(desiccation tolerance)的获得、生长停滞和进入休眠(dormancy)(Bewley et al., 2013; Jo et al., 2019)。研究表明,种子发育受各种遗传和外界因素的调节,其中植物激素在种子发育调控中起关键作用(Shu et al., 2016; Kozaki & Aoyanagi, 2022)。在胚胎发生早期,生长素(auxin)通过影响顶端-基底端极性(apical-basal polarity)的形成和维管发育在拟胚体(embryonic body)建立中起重要作用。细胞分裂素(cytokinin)与生长素一起通过细胞分裂、发育和分化促进生长。油菜素内酯(brassinosteroid)调节胚珠的数量、种子的大小和形状,拮抗 ABA 的抑制作用也参与种子的萌发(Kozaki & Aoyanagi, 2022)。脱落酸(abscisic acid, ABA)和赤霉素(gibberellin, GA)被认为是拮抗调节种子发育的主要激素(Shu et al., 2016; Sano & Marion-Poll, 2021)。研究表明,GA 在种子的正常发育中起重要作用。豌豆(*Pisum sativum*)GA 缺陷突变体不能产生正常的种子(Swain et al., 1997)。豌豆 GA 2-氧化酶(GA 2-oxidase, GA2ox)基因在拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)种子中的过表达引起种子败育(seed abortion)(Singh et al., 2010)。番茄(*Solanum lycopersicu*)果实中 GA2ox 的过表达导致果实重量、种子数量和萌发率降低(Chen et al., 2016)。核心 GA 信号转导途径主要由 GA 受体 GID1 (GA INSENSITIVE DWARF1)、DELLA (Asp-Glu-Leu-Leu-Ala)蛋白、F-box 蛋白和 DELLA 调控的靶因子组成(Nelson & Steber, 2016)。当 GA 缺乏时,DELLA 蛋白比较稳定,可抑制 GA 的反应;当 GA 存在时,GID1 与 GA 的结合促进 GID1-GA-DELLA 复合物的形成,从而促进其与 SLY1 (SLEEPY 1)/GID2 F-box 蛋白结合和多泛素化 DELLA,并通过 26S 蛋白酶体靶向降解 DELLA。这样就解除了 GA 反应的 DELLA 抑制(Nelson & Steber, 2016; 宋松泉等, 2020; Sohn et al., 2021)。在拟南芥 DELLA 因子中,RGL2 (REPRESSOR OF GA-LIKE2)在抑制种子萌发中起主要作用(Sohn et al., 2021)。

近年来,植物激素 ABA 在调控种子发育中的研究取得了重要进展(Sano & Marion-Poll, 2021; Smolikova et al., 2021; Ali et al., 2022; Verma et al., 2022)。本文主要综述了本领域的研究成果,包括 ABA 代谢和信号转导对种子发育的调控,ABA 与种子成熟转录因子的作用,以及 ABA 在种子发育中的作用机制,并提出了在本领域需要进一步研究的科学问题,为深入理解种子发育的分子机制提供参考,从而提高种子活力和增加产量与质量。

1 ABA 代谢与信号转导对种子发育的调控

1.1 种子发育过程中 ABA 水平的变化

在拟南芥种子发育过程中,整个果实(长角果)和种子中的 ABA 水平在发育中期(约开花后 9 d)达到峰值,随后下降;但果实中的 ABA 水平在

开花后 12 d 又开始增加直到发育后期(约开花后 21 d)(Kanno et al., 2010; Kozaki & Aoyanagi, 2022)。然而,当合子组织缺乏 ABA 时,母体组织中合成的 ABA 会被转移到合子组织的胚中(Kanno et al., 2010)。合子组织中合成的 ABA 的主要作用是诱导和/或维持种子休眠;母体来源的 ABA 影响拟南芥成熟种子吸胀时释放的黏液层厚度(Kanno et al., 2010)。

在小麦(*Triticum aestivum*)种子发育过程中,ABA 的水平有 2 个峰值,其中发育后期(授粉后 35~40 d)合成的 ABA 与种子的休眠水平相关(Tuan et al., 2018)。水稻(*Oryza sativa*)和小黑麦(triticale)种子发育过程中的 ABA 水平只有一个峰值。在水稻种子中,与休眠诱导有关的 ABA 积累发生在种子发育的早期和中期(授粉后 10~20 d),比小麦种子早(Gu et al., 2011; Liu et al., 2014)。在小黑麦种子中,ABA 积累的峰值约为授粉后 35 d,在种子水分大量丧失之前(Fidler et al., 2016)。

1.2 ABA 代谢对种子发育的调控

活性 ABA 通过一条间接的途径从叶黄素(xanthophyll)[例如玉米黄质(zeaxanthin)、紫黄质(violaxanthin)和新黄质(neoxanthin)]合成(Marion-Poll & Leung, 2006)。3 个关键酶负责 ABA 生物合成的连续步骤,如玉米黄质环氧化酶(zeaxanthin epoxidase, ZEP)、9-顺式-环氧类胡萝卜素双加氧酶(9-*cis*-epoxycarotenoid dioxygenase, NCED)和脱落醛氧化酶(abscisic aldehyde oxidase, ABAO)(Dejonghe et al., 2018)。

ZEP 基因最初在拟南芥和皱叶烟草(*Nicotiana plumbaginifolia*)中被鉴定出来。其 ABA 缺陷突变体(*aba*1/*aba*2)在玉米黄质氧化为环氧玉米黄质(antheraxanthin)和紫黄质中受损,这被认为是 ABA 生物合成的初始步骤(Sano & Marion-Poll, 2021)。在水稻中,在 ABA 合成过程中玉米黄质的氧化存在缺陷,发现了一个具有胎萌的突变体 *Tos*17(Ali et al., 2022)。通过遗传筛选在玉米(*Zea mays*)中鉴定的其他 ABA 营养缺陷型突变体(*vp*2、*vp*5、*vp*7 和 *vp*9)存在 ZEP 活性缺陷,阻碍了类胡萝卜素生物合成的早期步骤(Ali et al., 2022)。综上表明,玉米黄质氧化是植物中 ABA 合成的一个重要且保守的阶段。目前,从全反式紫黄质(all-*trans*-violaxanthin)和全反式新黄质(all-*trans*-neoxanthin)到 9-顺式紫黄质(9-*cis*-violaxanthin)和 9-顺式新黄质(9-*cis*-neoxanthin)的转化还不清楚。然而,North 等(2007)发现 ABA4 负责从全反式紫黄质转化为全反式新黄质,为这些转化的研究提供了一些线索。

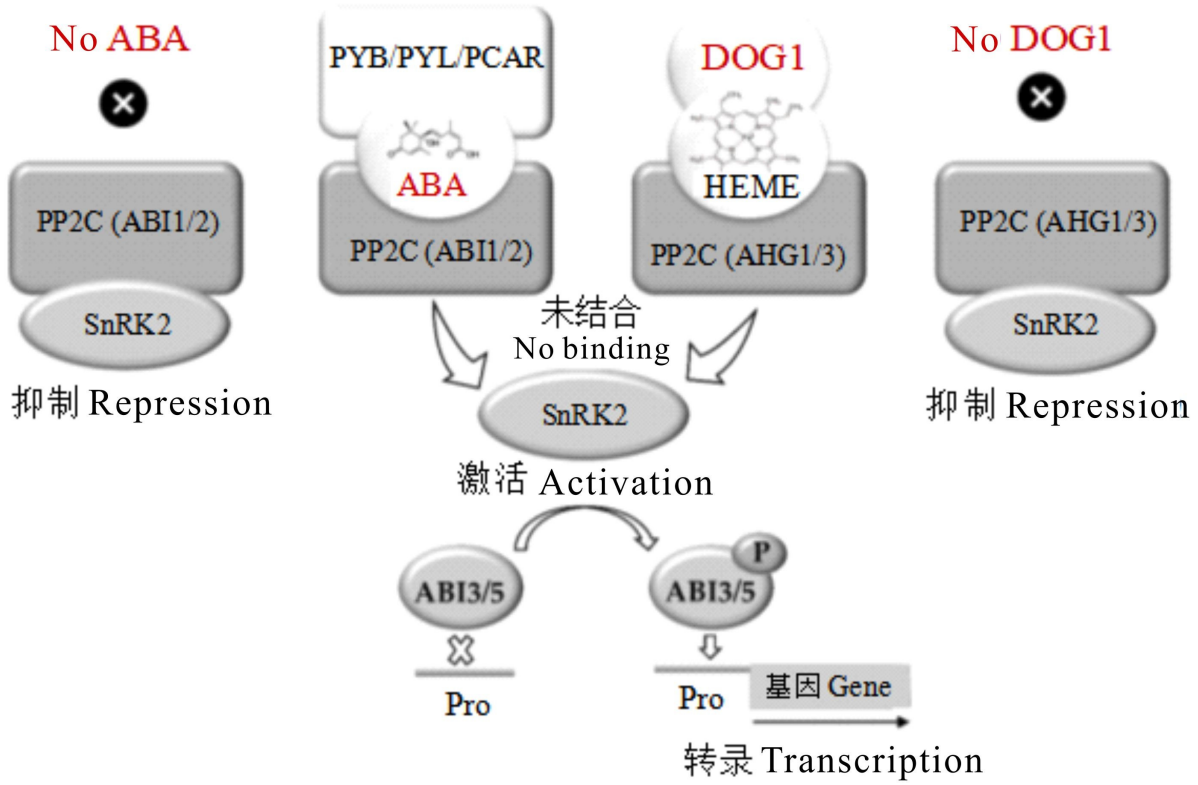
ABA 生物合成的第二个关键基因 *NCED* 最初在玉米胎生突变体 *vp*14(*viviparous* 14)中被克隆。*vp*14 突变体在 ABA 生物合成的步骤中存在 9-顺式-环氧类胡萝卜素的氧化缺陷,并在干种子中表现出 ABA 含量降低(Tan et al., 1997)。在拟南芥中,*NCED*2、*NCED*3、*NCED*5、*NCED*6 和 *NCED*9 被认为是 *VP*14 的同源基因,参与 ABA 生物合成的限速步骤(Nambara & Marion-Poll, 2005)。此外,分别从大豆(*Glycine max*)、番茄和二穗短柄草(*Brachypodium distachyon*)中鉴定出的 *PvNCED*1、*LeNCED*1 和 *BdNCED*1 也在 ABA 生物合成和种子发育过程中具有重要作用(Barrero et al., 2012)。综上表明,叶黄素的氧化裂解是 ABA 生物合成的主要步骤,可调节种子的发育。

脱落醛(abscisic aldehyde)的氧化是 ABA 生物合成的最后步骤,其中脱落醛被氧化成为 ABA(Dejonghe et al., 2018)。在番茄中鉴定的脱落醛氧化为 ABA 的缺陷突变体是 *flacca* 和 *sitiens*(Taylor et al., 1988)。在拟南芥中鉴定的脱落醛氧化酶 3(abscisic aldehyde oxidase 3, AAO3),在种子中的 ABA 生物合成的最后两个步骤中起作用,其表达也在种子成熟中后期的胚维管组织中被观察到(Seo et al., 2004)。

1.3 ABA 信号转导对种子发育的调控

核心 ABA 信号转导组分包括 ABA 受体 PYR/PYL/RCAR(pyrabactin resistance 1/pyrabactin resistance 1-like/regulatory components of ABA receptor)家族、A 组 2C 型蛋白磷酸酶(Group A Type 2C protein phosphatase, PP2C)和蔗糖非发酵-1-相关的蛋白激酶 2(sucrose non-fermenting-1-related protein kinase 2, SnRK2)(Nonogaki, 2019a, b; Lim et al., 2022)(图 1)。

在拟南芥中,PYR/PYL/RCAR 蛋白家族的 14 个成员被证明在种子中具有重要作用,例如 *pyr*1/*prl*1/*prl*2/*prl*4 四重突变体和 *pyl* 十二重突变体表现出种子休眠变弱,对 ABA 不敏感(Ma et al., 2009; Zhao et al., 2018)。此外,水稻中 *ospyl* 七重突变体在种子萌发过程中对 ABA 不敏感(Miao et al., 2018)。



PP2C 由 *ABI*1 和 *ABI*2 基因编码。萌发延迟 1(DOG1)信号转导的关键组分是血红素分子和由 *AHG*1 和 *AHG*3 基因编码的 PP2C。PCAR-ABA-PP2C 和/或 DOG1-HEME-PP2C 的三重复合物阻断 PP2C 与 SnRK2 的结合。活化的 SnRK2 磷酸化与 ABA 控制基因的启动子(Pro)结合的 ABI3 和 ABI5。在种子中,平行的 ABA 和 DOG1 信号转导途径激活棉子糖家族寡糖的合成、*LEA* 和 *HSP* 基因的表达,从而调控耐脱水性的开始和向休眠过渡。

PP2C is encoded by *ABI*1 and *ABI*2 genes. The key elements of delay of germination 1 (DOG1) signaling are heme molecule and PP2C encoded by *AHG*1 and *AHG*3 genes. Triplex complexes of PCAR-ABA-PP2C and/or DOG1-HEME-PP2C block the binding of PP2C to SnRK2. The active SnRK2 phosphorylates ABI3 and ABI5 which bind to the promoters (Pro) of ABA-controlled genes. In seeds, the parallel ABA and DOG1 signaling pathways activate synthesis of raffinose family oligosaccharide, expression of *LEA* and *HSP* genes, thus regulating the onset of desiccation tolerance and transit to dormancy.

图 1 种子中的脱落酸(ABA)和萌发延迟 1 (DOG1)信号转导途径

Fig. 1 Abscisic acid (ABA) and delay of germination 1 (DOG1) signaling pathways in seeds (Smolikova et al., 2021)

在 ABA 缺乏时,PYL 蛋白释放 PP2C,并激活其磷酸酶功能(Ma et al., 2009)。PP2C 蛋白包括 ABA 不敏感 1/2 (ABA-INSENSITIVE 1/2, ABI1/2)和 ABA 过敏感萌发 1/3 (ABA-HYPERSENSITIVE GERMINATION 1/3, AHG1/3),通过蛋白磷酸化抑制下游 ABA 信号转导蛋白的活性,从而阻断下游 ABA 信号转导网络的功能(Park et al., 2009)。因此,PP2C 在 ABA 信号转导系统中起负调控因子的作用,而在敲除突变体时则表现出对 ABA 过敏感和种子休眠减弱(Yoshida et al., 2006)。研究表明, EAR1 (ENHANCER OF ABA CO-RECEPTOR 1)能与 PP2C 蛋白(即 ABI1/2、HAB1/2 (Hypersensitive to ABA 1/2)和 AHG1/3)一起作用来增加 PP2C 的活性(Wang et al., 2018)。与 EAR1 一样,PR5K2 (PR5 receptor-like kinase 2)通过增加 ABI1/2 的磷酸化来抑制 ABA 信号转导(Baek et al., 2019)。此外, DOG1 (DELAY OF GERMINATION 1)与血红素结合,并与 AHG1 相互作用以阻止其磷酸酶功能,并增加种子休眠程度(Nishimura et al., 2018)。综上表明,PP2C 能够被 PYL 受体或被其他蛋白调节,但在种子发育过程中 PP2C、PYL 与其他调控因子(DOG1、PR5K2 和 EAR1)之间的相互关系尚不清楚。

在 ABA 存在时，PYR/PYL/RCAR 蛋白与 ABA 和 PP2C 蛋白结合，以抑制 PP2C 的磷酸酶活性，从而释放 SnRK2 并使其发挥功能。研究表明，拟南芥 PYL 蛋白家族的所有成员都能与 PP2C 家族成员相互作用，并在 ABA 介导的反应中起作用（Zhao et al.，2013）。在拟南芥中，总共 3 种 SnRK2（SnRK2.2、SnRK2.3 和 SnRK2.6）被发现作为 ABA 信号转导网络的正调控因子参与种子发育的许多过程，如脱绿（de-greening）、种子储藏产物的积累、耐脱水性的获得和萌发（Finkelstein et al.，2008）。ABA 信号转导终止子（ABA signaling terminator，ABT）是一种 WD40 蛋白，能够有效地阻断 ABA 信号转导，在种子萌发和幼苗建立中起重要作用。ABT 以 PYR1/PYL/RCAR-PP2C 依赖的方式被 ABA 诱导，并与 PYR1/PYPL/RCAR 和 PP2C 蛋白相互作用，干扰 PYR1/4 和 ABI1/2 之间的相互作用，从而阻断 ABA 信号转导（Wang et al.，2020）。

此外，SnRK2 的主要靶点是 ABF［ABRE（ABA RESPONSIVE ELEMENT）binding factor］。ABF 家族由 9 个成员组成，包括 *ABF*1、*ABF*2/*AREB*1（*ABRE BINDING PROTEIN* 1）、*ABF*3、*ABF*4/*AREB*2、*AREB*3、*ABI*5、*bZIP*15、*bZIP*67 和 *bZIP* 亚家族 *EEL*，主要参与 ABA 介导的转录调控（Nakashima et al.，2009）。*ABI*5 的转录能够被 SnRK2 通过与 *ABI*5 启动子中的 *ABRE* 顺式元件专一地结合来激活，进而在拟南芥种子成熟后期和吸胀的种子中激活 ABA 介导的转录活性。此外，另一个关键因子 ABI3 与 ABI5 转录因子相互作用，并与 ABI5 共同作用以促进下游 ABA 反应基因的转录，这两个基因均能被 RAV1（RELATED TO ABI3/VP1）通过与其启动子结合进行调控（Ali et al.，2022）。有趣的是，ABI5 也通过与 *PYL*11 和 *PYL*12 的启动子结合来调节 ABA 的反应，从而直接调控萌发过程中的转录。当 ABI5 突变时，由 *PYL*11 和 *PYL*12 过表达所引起的 ABA 过敏感反应被完全或部分受损（Zhao et al.，2020）。

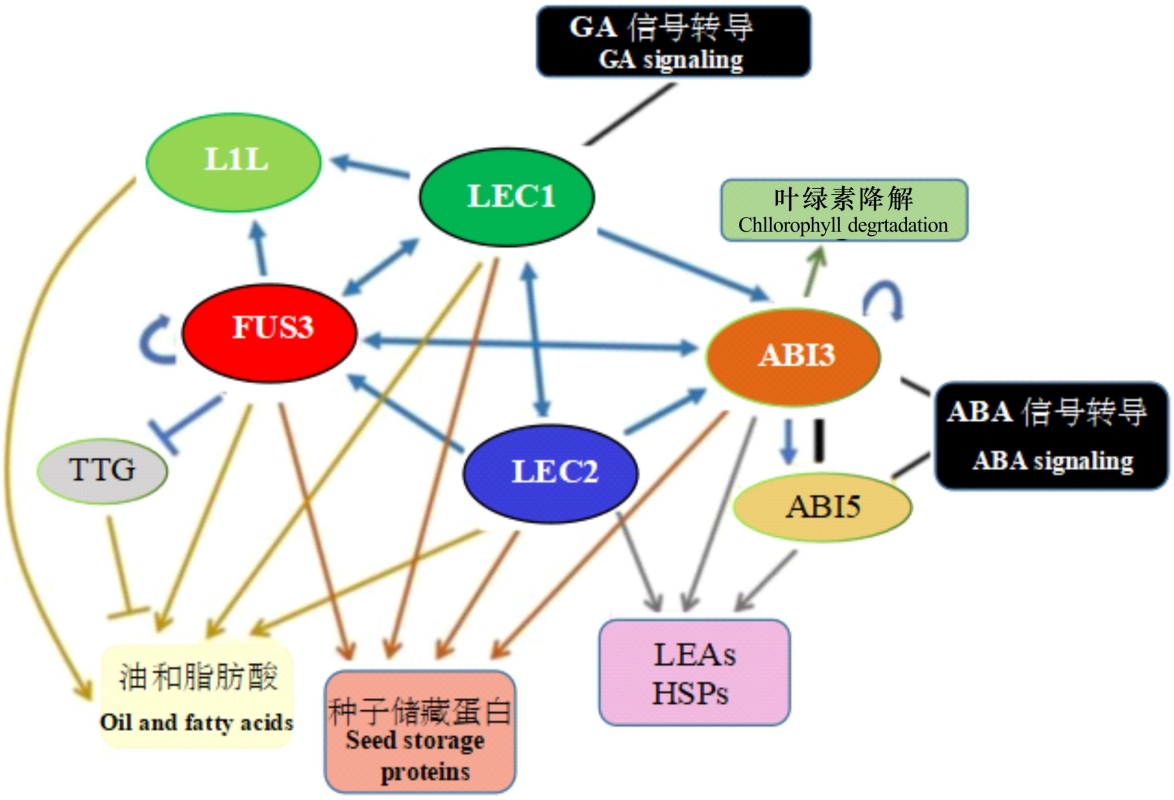
2　ABA 与种子成熟转录因子

通过遗传筛选发现，*LAFL* 基因在 ABA 介导的种子发育中起重要作用。LAFL 基因包括 AFL-B3（AFL clade of B3 domain plant-specific transcription factor）、FUS3（FUSCA3）、ABI3、LEC2（LEAFY COTYLEDON 2），以及 CBF（CCAAT-binding transcription factor）或 NF-Y（nuclear factor Y）的 HAP3 亚基、LEC1 和 L1L（LEC1-LIKE）（Smolikova et al.，2021；Kozaki & Aoyanagi，2022）（图 2）。*LAFL* 基因的突变影响种子发育的许多方面，如种子成熟时储藏物含量下降，耐脱水性和 ABA 水平降低以及休眠变弱（Holdsworth et al.，2008；Jia et al.，2014）。除种子发育外，LAFL 网络还调控一些与植物发育有关的基因，如锌指因子（zinc finger factor）PEI1、AP2（APETALA2）家族因子 BBM（BABY BOOM）、NAC 因子 CUC1（CUP-SHAPED COTYLEDON 1）和 MADS box 因子 FLC（FLOWERING LOCUS C）的基因（Jia et al.，2014）。

AFL 因子通过 RY 顺式元件（RY *cis*-element）激活靶基因，RY 顺式元件被 B3-DNA 结合结构域识别（Braybrook et al.，2006）。LEC1 和 L1L 作为 NF-Y 复合物的一个亚基，与 CCAAT DNA 基序结合（Miller，2016）。对拟南芥和大豆靶基因上游区域 LEC1 结合位点的全基因组分析表明，LEC1 除了调控 CCAAT 基序外，还在种子成熟过程中调控基因的启动子中富含 G-box、ABRE-like、RY 和 BPC1 顺式元件，表明 LEC1 通过与一些其他种类的转录因子相互作用来调节靶基因（Jo et al.，2019）。

遗传分析表明，在 *LAFL* 基因之间的相互作用比较复杂（图 2）。LEC1 能够激活 *ABI*3、*FUS*3 和 *LEC*2 的表达，而 *LEC*2 的异位表达能够上调 *LEC*1、*ABI*3 和 *FUS*3（To et al.，2006；Stone et al.，2008）。*ABI*3 和 *FUS*3 相互正向调控，并调控自身的表达（To et al.，2006；Mönke et al.，2012）。此外，*L1L* 被 *FUS*3 调控（Yamamoto et al.，2010）。ChIP（chromatin immunoprecipitation）分析表明，*LEC*1 调控 *L1L*（Junker et al.，2012），而 *FUS*3 调控 *LEC*1、*FUS*3 和 *ABI*3（Wang & Perry，2013）。

除了 *LAFL* 基因外，*ABI*5 及其相关的 bZIP 转录因子也与 ABRE 结合，参与种子成熟的调控。*ABI*5 是 ABA 信号转导的关键参与者（Collin et al.，2021）。种子成熟过程中一组 LAFL 调控的重要基因包括胚胎发生晚期丰富（*LATE EMBRYOGENESIS ABUNDANT*，*LEA*）基因，其启动子中具有 RY 和 ABRE 基序，并被 ABI3 和 ABI5 相



箭头和钝线分别表示激活和抑制。ABI3 和 ABI5 之间的黑线表示这两个蛋白的相互作用。LEC1、LEC2 和 FUS3(由粗黑线包围)参与耐脱水性的获得,所有 LAFL 蛋白都参与休眠的调控。LEC1 与 GA 信号转导有关,ABI3 和 ABI5 与 ABA 信号转导有关。
Arrows and blunted lines indicates activation and repression, respectively. Black line between ABI3 and ABI5 indicates the interaction of these two proteins. LEC1, LEC2, and FUS3 (surrounded by the thick black line) are involved in acquisition of desiccation tolerance and all LAFL proteins are involved in the regulation of dormancy. LEC1 is related to GA signaling, and ABI3 and ABI5 are related to ABA signaling.

图 2 LAFL 网络调控种子发育

Fig. 2 LAFL network regulates seed development (Kozaki & Aoyanagi, 2022)

关的 bZIP 转录因子的组合调控(Alonso et al., 2009)。因此,ABA 信号转导被 ABI5 及其相关的 bZIP 因子通过与 ABI3 的 N-端 COAR (co-activator/co-represso)结构域物理相互作用整合到 LAFL 网络中(Alonso et al., 2009)。在其他 LAFL 因子的靶基因启动子中也发现了 ABRE,表明 LAFL 的其他组分可能被 ABA 共同调控(Junker et al., 2012; Wang & Perry, 2013)。

在拟南芥中,外源 ABA 增加 *FUS*3 的表达(Kagaya et al., 2005),以及 *FUS*3 诱导 ABA 的增加(Gazzarrini et al., 2004)。因此,*FUS*3 和 ABA 是相互的正调控因子(Braybrook & Harada, 2008)。此外,*FUS*3 的表达也能够被生长素正向调控(Gazzarrini et al., 2004)。

3 ABA 在种子发育中的功能

3.1 储藏物的积累

在种子成熟过程中,储藏化合物如种子储藏蛋白(seed storage protein, SSP)、脂质和碳水化合物的积累与 ABA 的水平和信号转导密切相关(Finkelstein, 2013)(表 1)。ABA 信号转导组分如 *PYL* 和 *SnRK*2 的突变通常表现为种子储藏物减少(Nakashima et al., 2009; Zheng et al., 2010; Zhao et al., 2018)。*SnRK*2.6 失活导致种子的含油量降低,而 *SnRK*2.6 过表达则增加整个种子的重量(Zheng et al., 2010)。*SnRK*2 三重突变体(*snrk*2.2/3/6)和 *pyl* 十二重突变体通常表现出种

子储藏物减少，如 12S 球蛋白（Nakashima et al.，2009；Zhao et al.，2018）。玉米和水稻中的淀粉生物合成受蔗糖和 ABA 的协同调控（Huang et al.，2016；Chen et al.，2019）。

LAFL 基因参与储藏物积累的调控。LEC1 和 FUS3 在成熟过程中以 ABA 依赖的方式控制 ABI3 的积累，并相互作用调控储藏蛋白[包括拟南芥储藏蛋白 3（At2S3）和菜籽蛋白 C（cruciferin C，CRC）]的积累、花青素的合成以及叶绿素和脂质的积累（Mu et al.，2008；Zhang et al.，2016）。LEC1 通过与 bZIP67 的直接相互作用激活 *CRC*（Yamamoto et al.，2010）。

FUS3 负调控 *TTG*1（*TRANSPARENT TESTA GLABRA*1）的表达，*TTG*1 编码一种抑制拟南芥中 SSP 和油积累的转录因子（Chen et al.，2015）。*ttg*1 突变体的特征是储藏物显著增加，如 SSP 和油（Baud et al.，2008）。FUS3 可能通过抑制 *TTG*1 导致储藏物的积累（Chen et al.，2015）。FUS3 与 LEC2 结合也诱导 *WRI*1（*WRINKLED* 1）的表达；*WRI*1 编码 AP2 转录因子，并通过增加脂肪酸合成和糖降解基因的表达来调控种子中的含糖量和含油量（Yamamoto et al.，2010）。FUS3 与抑制 *TTG*1 表达和增加 *WRI*1 表达一起促进储藏油的积累。这种储藏油的积累通过激活 *WRI*1 被 *LEC*1 和 *AFL* 基因调控（Mu et al.，2008）。此外，LEC2 通过激活编码油体蛋白（oleosin）的基因 *OLE*1 和编码 2S 和 12S 储藏蛋白的基因表达来调控油和蛋白的积累（Braybrook et al.，2006）。

在种子成熟过程中，除了 *LAFL* 基因外，其他因子也参与储藏物的积累。bZIP67 与 L1L 和 NF-YC2（NUCLEAR FACTOR-YC2）一起调控 *FAD*3（*FATTY ACID DESATURASE* 3），该酶在种子成熟期间对 ω-3 脂肪酸的储藏具有一定作用（Mendes et al.，2013）。*DOGL*4（*DOG*1-*LIKE*4）基因的表达被 ABA 诱导，在种子成熟过程中调控一些种子储藏蛋白的表达，包括 CRC、白蛋白和油体蛋白（Sall et al.，2019）。

3.2 耐脱水性的获得

种子的耐脱水性是植物在长期进化过程中保证物种生存和繁衍的适应性机制，在农作物种子保存和植物种质资源长期保存中起关键作用（Smolikova et al.，2021；宋松泉等，2022）。种子的耐脱水性机制在种子成熟后期被激活，以及与 LEA 蛋白、小分子量热休克蛋白（small heat shock protein，sHSP）、非还原性寡糖和不同化学性质的抗氧化物的积累有关（Smolikova et al.，2021；宋松泉等，2022）。成熟和耐脱水性的主要调控因子是 ABA 和 DOG1 蛋白，它们控制转录因子网络，包括 LEC1、LEC2、FUS3、ABI3、ABI5、AGL67、PLATZ1、PLATZ2（Smolikova et al.，2021）（图 2）。

LEA 基因的表达被 ABI3 和 ABI5 调控（Bies-Ethève et al.，2008）。ABI3 也调控种子专一的热休克因子（heat shock factor）HSFA9 的表达（Kotak et al.，2007）。*LEA* 和 *HSP* 基因的表达被 DOG1 通过 ABI5/ABI3 增加；以及它们的表达增加种子中含 N 化合物的储藏，从而促进种子休眠和提高种子生活力（Dekkers et al.，2016）。研究表明，在种子成熟过程中 *DOG*1 的表达分别被 bZIP67 和 ERF12（ETHYLENE RESPONSE FACTOR 12）负调控或正调控（Bryant et al.，2019；Li et al.，2019）。在蒺藜苜蓿（*Medicago truncatula*）和豌豆中，*ABI*3、*ABI*4 和 *ABI*5 被认为是调控种子耐脱水性获得的主要中枢，以调控与棉子糖家族寡糖（raffinose family oligosaccharide，RFO）代谢和 LEA 蛋白合成有关的基因（Zinsmeister et al.，2016）（表 1）。

*LEC*1、*ABI*3 或 *FUS*3 的突变显著地影响种子的耐脱水性，表明激活种子的耐脱水性都需要这 3 种转录因子的（Roscoe et al.，2015）。LEC2 通过诱导 EEL（ENHANCED EM LEVEL）bZIP 转录因子的基因表达来影响 *LEA*、*EM*1（THE EARLY METHIONINE 1）和 *EM*6 基因的表达，从而参与耐脱水性的建立（Bentsink et al.，2006）。EEL bZIP 转录因子是拟南芥中 EM 蛋白的负调控因子（Braybrook et al.，2006）。

3.3 种子初生休眠的诱导与维持

休眠是一种暂时的静止状态，是野生植物种子在不利环境条件下避免萌发和确保下一代繁衍的重要特征；而对于栽培作物，具有迅速和整齐萌发的种子被选择以获得作物高产与优质。此外，种子休眠特别是收获休眠（harvest dormancy）的缺乏是不理想的农艺性状，因为它可能导致收获前萌发（preharvest sprouting，PHS），这是禾谷类作物栽培中所面临的严重问题，以及非休眠突变体可能降低种子的寿命（Finkelstein et al.，2008；Tuan

表 1 ABA 生物合成、信号转导及其种子成熟转录因子在种子发育中的功能

Table 1 Functions of ABA biosynthesis, signaling and transcription factors involved in maturation in seed development

基因/转录因子 Gene/transcription factor	功能描述 Function description	参考文献 Reference
储藏物积累 Accumulation of storage product		
*SnRK*2.6	活性失活导致种子含油量降低,过表达增加整个种子的重量 Inactivation of *SnRK*2.6 results in reduction of seed oil content, while overexpression of *SnRK*2.6 increases overall seed products	Zheng et al., 2010
PYL, *SnRK*2	基因突变通常表现出种子储藏物减少,如 12S 球蛋白 Mutations in *PYL* and *SnRK*2 often exhibit a reduced seed storage products, such as 12S globulin	Zheng et al., 2010; Zhao et al., 2018
LEC1	通过与 bZIP67 直接相互作用激活菜籽蛋白 *C* 基因 LEC1 activates *Cruciferin C* via a direct interaction with bZIP67	Yamamoto et al., 2010
LEC2	通过激活编码油体蛋白的基因 *OLE*1 和编码 2S 和 12S 储藏蛋白的基因的表达来调控油和蛋白的积累 LEC2 regulates oil and protein accumulation by activating the expressions of *OLE*1, oleosin and genes encoding 2S and 12S storage proteins	Braybrook et al., 2006
FUS3	负调控 *TTG*1 的表达,正调控 *WRI* 的表达 The expressions of *TTG*1 and *WRI*1 are regulated by FUS3 negatively and positively, respectively	Muet al., 2008; Chen et al., 2015
LEC1, FUS3	以 ABA 依赖的方式控制 ABI3 的积累,并相互作用调控储藏蛋白的积累、花青素的合成以及叶绿素和脂质的积累 LEC1 and FUS3 control the accumulation of ABI3 and function with each other to regulate the accumulation of storage proteins, anthocyanin synthesis, and accumulation of chlorophyll and lipid in an ABA-dependent manner	Mu et al., 2008; Zhang et al., 2016
LEC2, FUS3	FUS3 与 LEC2 结合来诱导 *WRI*1 的表达;*WRI*1 编码 AP2 转录因子,并通过增加脂肪酸合成和糖降解基因的表达来调控含糖量和含油量 FUS3, in combination with LEC2, induces the expression of *WRI*1, which encodes AP2 transcription factor and regulates sugar and oil contents by increasing the gene expression for fatty acid synthesis and sugar degradation	Yamamoto et al., 2010
*TTG*1	*TTG*1 编码一种抑制种子储藏蛋白(SSPs)和油积累的转录因子,突变体 *ttg*1 的特征是储藏物显著增加,如油和 SSP *TTG*1 encodes a transcription factor that suppresses the accumulation of seed storage proteins (SSPs) and oils. Mutant *ttg*1 is characterized by a dramatic increase in storage reserves, such as oils and SSPs	Baud et al., 2008; Chen et al., 2015
耐脱水性 Desiccation tolerance		
*ABI*3, *ABI*4, *ABI*5	*ABI*3, *ABI*4, *ABI*5 调控种子耐脱水性的获得,控制与棉子糖家族寡糖的代谢和 LEA 蛋白合成有关的基因 *ABI*3, *ABI*4, and *ABI*5 regulate acquisition of desiccation tolerance and control genes involved in raffinose family oligosaccharide metabolism and LEA proteins synthesis	Zinsmeister et al., 2016
*LEC*1, *ABI*3, *FUS*3	*LEC*1, *ABI*3, *FUS*3 基因突变显著地影响种子的耐脱水性 Mutations of *LEC*1, *ABI*3 and *FUS*3 significantly affect the desiccation tolerance of the seeds	Roscoe et al., 2015
*bZIP*67, *ERF*12	负或正控制 *DOG*1 的表达 The expression of *DOG*1 gene is controlled by *bZIP*67 *and* *RF*12 negatively or positively, respectively	Bryant et al., 2019; Li et al., 2019
LEC2	通过诱导 EEL bZIP 转录因子的基因表达来影响 *LEA*、*EM*1 和 *EM*6 基因的表达 LEC2 affects the expression of *LEA*, *EM*1 and *EM*6 genes by inducing the expression of the gene for ENHANCED EM LEVEL (EEL) bZIP	Bentsink et al., 2006
EEL bZIP	EM 蛋白的负调控因子 A negative regulator of the EM (early methionine) proteins	Braybrook et al., 2006
种子初生休眠的诱导和维持 Induction and maintenance of primary seed dormancy		
*AtNCED*6/ *AtNCED*9	*AtNCED*6 和 *AtNCED*9 突变体的成熟干燥种子表现出 ABA 水平和休眠程度降低 Mutants of *AtNCED*6 and *AtNCED*9 show a decreased ABA level and dormancy in mature dry seeds	Lefebvre et al., 2006
*PvNCED*1	在吸胀的烟草种子中 *PvNCED*1 异位表达和过表达增加 ABA 水平,引起种子萌发延迟 Ectopic expression and overexpression of *PvNCED*1 in imbibed tobacco seeds increased ABA level, resulting in delayed germination of seeds	Ali et al., 2022

续表 1

基因/转录因子 Gene/transcription factor	功能描述 Function description	参考文献 Reference
*LeNCED*1	基因过表达增加种子的 ABA 水平和休眠 Overexpression of *LeNCED*1 increases ABA level and dormancy of seeds	Ali et al., 2022
*TsNCED*1	增加 ABA 含量和对收获前萌发(PHS)的抗性 *TsNCED*1 increases ABA content and the resistance to preharvest sprouting (PHS)	Fidler et al., 2016
*TaABA*8′*OH*1*A*/ *TaABA*8′-*OH*1*D*	*AtCYP*707 的同源基因,其突变导致 ABA 水平和休眠程度增加 The homologs of *AtCYP*707, their mutation results in an increased ABA level and dormancy degree	Chono et al., 2013
ospyl, *snrk*2.2/3/6	*ospyl* 和 *snrk*2.2/3/6 基因突变导致水稻和拟南芥种子的成熟前萌发 A mutation in *ospyl* and *snrk*2.2/3/6 genes lead to premature germination in rice and *Arabidopsis* seeds	Nakashima et al., 2009; Miao et al., 2018
*aba*1, *aba*2/3	ABA 缺陷突变体(例如 *aba*1 和 *aba*2/3)种子表现出休眠水平降低 Seeds of ABA-deficient mutants (such as *aba*1 and *aba*2/3) show reduced dormancy levels	Kozaki & Aoyanagi, 2022
AtMYB96	直接激活 ABA 合成基因(*AtNCED*2,5,6 和 9),以及失活 GA 生物合成基因(*AtGA*3*ox*1 和 *AtGA*20*ox*1),诱导种子初生休眠 AtMYB96 directly activates ABA synthesis genes (*AtNCED*2,5,6, and 9) and inactivates GA biosynthesis genes (*AtGA*3*ox*1 and *AtGA*20*ox*1) to induce primary seed dormancy	Lee et al., 2015
AtABI4	直接与 *AtNECD*6 的启动子区域相互作用以增加 ABA 的生物合成,与 GA 失活基因 *AtGA*2*ox*7 的启动区域相互作用以抑制 GA 的积累;增加种子休眠 AtABI4 increases seed dormancy through direct interaction with promoter regions of *AtNECD*6 to increase ABA biosynthesis, and with promoter regions of *AtGA*2*ox*7, a GA inactivation gene, to inhibit GA accumulation	Shu et al., 2013, 2016
*VP*1	其突变导致 PHS 和胚的成熟中断,引起休眠水平和对 ABA 的敏感性变弱 A mutation in *VP*1 leads to PHS and disruption of embryo maturation, and causes a reduced dormancy level and sensitivity to ABA	Kozaki & Aoyanagi, 2022
*PLA*3	水稻 *VP*8 的同源基因,*PLA*3 突变表现出休眠降低 The mutation of *PLA*3, a *VP*8 homolog in rice, exhibits a reduced dormancy phenotype	Griffifiths et al., 2011
*DOG*1	独立于植物激素起作用,包括 ABA;抑制 PP2C 磷酸酶(AHG1 和 AHG3),促进和维持种子休眠;其突变完全解除种子休眠 *DOG*1 functions independently of the plant hormones, including ABA; and inhibits PP2C phosphatases (AHG1 and AHG3), as well as promotes and maintains seed dormancy; mutation of *DOG*1 can completely abolish seed dormancy	Nakabayashi et al., 2012; Née et al., 2017; Carrillo-Barral et al., 2020
*RDO*5	*RDO*5 是 PP2C 蛋白磷酸酶家族的一个成员,但不表现出磷酸酶活性;独立于植物激素起作用(包括 ABA);其突变可减少种子休眠 *RDO*5 is a member of the PP2C protein phosphatase family, but does not show phosphatase activity, which functions independently of the plant hormones (including ABA); mutation of *RDO*5 could reduce seed dormancy	Nakabayashi et al., 2012; Née et al., 2017; Carrillo-Barral et al., 2020
AtSDR4L	AtSDR4L 通过调节 DOG1 和 GA 途径中的 *RGA-LIKE*2(编码 DELLA 蛋白 RGL2)来调控种子休眠与萌发 AtSDR4L regulates seed dormancy and germination through regulation of DOG1 and *RGA-LIKE*2 (*RGL*2 encoding DELLA protein) in the GA pathway	Cao et al., 2019
*AtODR*1	*AtODR*1 作为 *OsSDR*4 的直系同源基因,与 bHLH57 一起作用,并在 *AtNCED*6 和 *AtNCED*9 的上游起作用,以控制 ABA 合成和种子休眠 *AtODR*1, an ortholog of *OsSDR*4, acts together with bHLH57 and functions upstream of *AtNCED*6 and *AtNCED*9 to control ABA synthesis and seed dormancy	Liu et al., 2020
种子脱绿 Seed de-greening		
*SnRK*2, *ABI*3	*SnRK*2 和 *ABI*3 是脱绿过程的重要组分 *SnRK*2 and *ABI*3 are important components of the de-greening process	Delmas et al., 2013
*snrk*2.2/*snrk*2.3/ *snrk*2.6	三重突变体 *snrk*2.2/3/6 的种子具有绿色种皮,对 ABA 不敏感 The seeds of the triple mutant *snrk*2.2/3/6 have greenish seed coats, and are insensitive to ABA	Nakashima et al., 2009; Zhao et al., 2018
*abi*3-6	突变体种子表现出缺乏脱绿,以及 ABI3 通过调控 *SGR* 的表达来控制胚的脱绿 The mutant seeds exhibit a lack of de-greening, and ABI3 control embryo de-greening through regulating the expression of *SGR* gene	Armstead et al., 2007; Delmas et al., 2013

et al., 2018)。种子在储藏物合成后和成熟结束时开始脱水,并储存新合成的 ABA,进入休眠。一些证据表明,ABA 是这些过程的关键调控因子(Finkelstein et al., 2008; Nambara et al., 2010)。ABA 生物合成、感知和信号转导的突变影响种子休眠(Nakashima et al., 2009; Zhao et al., 2018)(表 1)。

拟南芥 *AtNCED*6 和 *AtNCED*9 突变体的成熟干燥种子表现出 ABA 水平和休眠程度降低(Lefebvre et al., 2006),其他的 ABA 缺陷突变体,如 *aba*1 和 *aba*2/3,也显示出休眠水平降低(Kozaki & Aoyanagi, 2022)。拟南芥 *ODR*1 [*suppressor of RDO*5 (*REDUCED DORMANCY* 5)]与 bHLH57 一起作用,并在 *NCED*6 和 *NCED*9 的上游起作用,控制 ABA 合成与种子休眠(Liu et al., 2020)。大豆 *PvNCED*1 基因在吸胀的烟草(*Nicotiana tabacum*)种子中异位表达和过表达提高了 ABA 水平,并引起种子萌发延迟。在番茄中,*LeNCED*1 的过表达也通过提高种子中的 ABA 水平来增加休眠(Ali et al., 2022)。在小麦中,2 个 *TaABA*8′*OH*1 同源基因(*TaABA*8′*OH*1*A* 和 *TaABA*8′-*OH*1*D*;*AtCYP*707 的同源基因)的突变导致 ABA 含量和休眠程度的增加(Chono et al., 2013)。*TsNCED*1 也与较高的 ABA 含量和 PHS 抗性增加有关(Fidler et al., 2016)。ABA 信号转导组分的突变,如水稻 *ospyl* 七重突变体和 *snrk*2.2/3/6 三重突变体,也导致水稻和拟南芥种子的成熟前萌发(Nakashima et al., 2009; Miao et al., 2018)。

在拟南芥中,AtMYB96 直接激活 ABA 合成基因(*NCED*2、*NCED*5、*NCED*6 和 *NCED*9)和失活 GA 生物合成基因(*AtGA*3*ox*1 和 *AtGA*20*ox*1)来诱导种子的初生休眠(Lee et al., 2015)。AtABI4 通过直接与 *AtNECD*6 的启动子区域相互作用增加 ABA 的生物合成,与 GA 失活基因 *AtGA*2*ox*7 的启动区域相互作用抑制 GA 的积累来增加种子休眠(Shu et al., 2013, 2016)。

LAFL 基因的成员也参与休眠的获得。成熟种子中胚的生长停滞由 *FUS*3、*LEC*1 和 *LEC*2 控制,它们的突变体都不能完全使胚的生长停止,并表现出成熟前萌发(Gubler et al., 2005)。玉米 *VP*1 基因是拟南芥 *ABI*3 的同源基因,是最早鉴定和表征的一种 ABA 信号转导的关键组分。*VP*1 突变导致玉米收获前萌发和胚的成熟中断。小麦、水稻和高粱(*Sorghum bicolor*)的 *VP*1 基因也与休眠的水平以及对 ABA 和收获前萌发的敏感性有关(Kozaki & Aoyanagi, 2022)。在玉米中,*LAFL* 基因的成员被 *VP*8 (编码一种假定的肽酶)调控(Suzuki et al., 2008)。水稻中 *VP*8 同源基因 *PLA*3 (*PLATOCHRON* 3/*GO* (*COLIATH*))和拟南芥中 *AMP*1 (*ALTERDMERISTEM PROGRAM* 1)的突变表现出休眠变弱(Griffifiths et al., 2011)。ABI5 在小麦和豌豆种子成熟过程中也具有重要的休眠诱导作用(Zinsmeister et al., 2016; Yamasaki et al., 2017; Utsugi et al., 2020)。在高粱中,SbABI4 和 SbABI1 通过直接与 *SbGA*2*ox*3 的启动子结合增强其转录,从而延长种子休眠(Cantoro et al., 2013)。

*DOG*1 和 *RDO*5 已经被鉴定是两个主要的休眠基因,似乎独立于植物激素包括 ABA 起作用(Bentsink et al., 2006; Xiang et al., 2014; Carrillo-Barral et al., 2020)。RDO5 是 PP2C 蛋白磷酸酶家族的一个成员,但不表现出磷酸酶活性(Xiang et al., 2014),而 DOG1 是一个功能未知的蛋白(Carrillo-Barral et al., 2020)。*DOG*1 和 *RDO*5 的突变分别完全解除或减少种子休眠(Bentsink et al., 2006; Xiang et al., 2014)。遗传分析表明,*DOG*1 和 ABA 对于正常的种子休眠都是必需的(Bentsink et al., 2006; Nakabayashi et al., 2012)。

DOG1 与 4 种磷酸酶相互作用,其中 2 种属于 A 分支 2C 型蛋白磷酸酶,即 AHG1 和 AHG3(图 1)。ABA 途径和 DOG1 途径在 PP2C 磷酸酶水平上汇合:DOG1 抑制 AHG1 和 AHG3,而 ABA 抑制其他的 PP2C 磷酸酶和 AHG3。通过抑制 PP2C 磷酸酶,ABA 和 DOG1 促进和维持种子休眠(Antoni et al., 2012; Née et al., 2017)。DOG1 也是种子成熟的许多过程所必需的,部分是通过干扰 ABA 信号转导组分(Dekkers et al., 2016)。

OsSDR4 (SEED DORMANCY 4)被认为是一种与种子休眠有关的调控因子,在水稻中具有未知的功能(Sugimoto et al., 2010)。在拟南芥中,AtSDR4L (SDR4-LIKE)通过调节 DOG1 和 GA 途径中的 *RGA-LIKE*2 (编码 DELLA 蛋白 RGL2)来调控休眠释放和萌发(Cao et al., 2019)。Liu 等(2020)推测,AtODR1 (用于逆转 rdo5)是 OsSDR4 的一个直系同源基因,与 bHLH57 一起在 *AtNCED*6 和 *AtNCED*9 的上游起作用,以控制拟南芥中的 ABA 合成和种子休眠。

3.4 种子脱绿

在种子成熟过程中，*SnRK*2 和 *ABI*3 基因被鉴定为脱绿过程的重要组分（Delmas et al.，2013）。*snrk*2.2/*snrk*2.3/*snrk*2.6 三重突变体在种子发育过程中表现为对 ABA 不敏感，并产生绿色种子（Nakashima et al.，2009；Zhao et al.，2018）。研究发现，拟南芥 *abi*3-6 突变体表现出缺乏脱绿，ABI3 通过调控 *SGR*（*STAY GREEN*，*AtSGR*1 和 *AtSGR*）基因的表达来控制胚的脱绿，这些基因是由 Mendel I 位点编码的 *SGR* 基因的同源基因（Armstead et al.，2007；Delmas et al.，2013）。*ABI*5 也调控豆科植物种子的脱绿和种子寿命（Verdier et al.，2013；Zinsmeister et al.，2016）。

4　结束语

种子发育是一个复杂的过程，包括胚胎发生和成熟阶段，主要特征是储藏物的积累、耐脱水性的获得、生长停滞和获得休眠，并显著地影响种子活力和产量与质量（Kozaki & Aoyanagi，2022）。植物激素 ABA 对种子发育的调控主要是通过 ABA 代谢、信号转导及其 LAFL 网络实现的（Sano & Marion-Poll，2021；Ali et al.，2022）。尽管近年来 ABA 调控种子发育的研究已取得了重要进展，但是仍然有一些重要的科学问题尚不清楚。例如，内源 ABA 水平的调节通过类胡萝卜素途径合成，通过 8′-羟基化作用（8′-hydroxylation）失活；ABA 葡糖基转移酶（ABA glucosyltransferase）能将 ABA 转化成为 ABA-葡糖酯（ABA-glucose ester，ABA-GE），作为 ABA 的储存池；ABA-GE 又能被 β-葡糖苷酶（β-glucosidase）水解成为 ABA 和葡萄糖（Sano & Marion-Poll，2021）。这些酶及其基因如何响应发育或者环境变化以维持种子发育所需的正常 ABA 水平尚不清楚。

种子成熟和耐脱水性的主要调控因子是 ABA 和 DOG1 蛋白，它们控制转录因子网络，如 LEC1、LEC2、FUS3、ABI3、ABI5、AGL67、PLATZ1、PLATZ2（Smolikova et al.，2021）。核心 ABA 途径和 DOG1 途径在 PP2C 汇合。值得注意的是，在整合发育条件或者环境信号时 PP2C 优先响应哪一条途径，以及这两条途径怎样协调也还不够清楚。虽然 DOG1 是种子休眠的主要调控因子之一，但其分子功能仍然没有被确定（Nonogaki，2019a；Sano & Marion-Poll，2021）。

在种子成熟过程中，GA 的水平被 FUS3 和 LEC2 下调，从而抑制与生物活性 GA 合成有关的酶（Kozaki & Aoyanagi，2022）。在拟南芥中，GA 信号转导通过激活 *LEC*1 以增加胚胎发生晚期生长素的积累来促进胚的发育。GA 信号转导抑制因子 DELLA 与 LEC1 相互作用，从而促进 *YUC*（*YUCCA*）基因的表达，并通过增加生长素的积累来促进胚胎发生。GA 触发 DELLA 的降解，以解除其对 LEC1 的抑制，导致激活胚胎发生所必需的基因（Hu et al.，2018）。然而，GA 在胚胎发生中的详细功能尚不清楚（Kozaki & Aoyanagi，2022）。生长素促进 *ABI*3 的表达，*ABI*3 通过激活 *ARF*（*AUXIN RESPONSE FACTOR*）基因诱导胚胎同一性基因（Kozak & Aoyanagi，2022）。同样，生长素通过诱导 *ABI*3 表达来刺激 ABA 信号转导，从而控制种子休眠（Liu et al.，2013）。因此，其他植物激素及其与 ABA 的相互作用对种子发育的调控值得进一步研究。

目前，虽然许多参与种子成熟的转录因子已经在分子和遗传水平上被鉴定和表征，但对早期胚胎发生的转录调控研究仍然很少。此外，转录因子的活性被一些遗传和表观遗传因素的严格控制，然而对这些因素的了解也不完整（Verma et al.，2022）。这些问题的深入研究将有助于理解种子发育的分子机制，从而为提高种子活力和增加产量与质量提供新知识和新技术。

参考文献：

ALI F，QANMBER G，LI F，et al.，2022. Updated role of ABA in seed maturation，dormancy，and germination［J］. J Adv Res，35：199-214.

ALONSO R，OÑATR-SÁNCHEZ L，WELTMEIER F，et al.，2009. A pivotal role of the basic leucine zipper transcription factor bZIP53 in the regulation of Arabidopsis seed maturation gene expression based on heterodimerization and protein complex formation［J］. Plant Cell，21（6）：1747-1761.

ANTONI R，GONZALEZ-GUZMAN M，RODRIGUEZ L，et al.，2012. Selective inhibition of clade A phosphatases type 2C by PYR/PYL/RCAR abscisic acid receptors［J］. Plant Physiol，158（2）：970-980.

ARMSTEAD I，DONNISON I，AUBRY S，et al.，2007. Cross-species identification of Mendel’s I locus［J］. Science，

315(5808): 73.

BAEK D, KIM MC, KUMAR D, et al., 2019. AtPR5K2, a PR5-like receptor kinase, modulates plant responses to drought stress by phosphorylating protein phosphatase 2Cs [J]. Front Plant Sci, 10: 1146.

BAROUX C, GROSSNIKLAUS U, 2019. Seeds — An evolutionary innovation underlying reproductive success in flowering plants [M]. Curr Top Dev Biol, 131: 605-642.

BARRERO JM, JACOBSEN JV, TALBOT MJ, et al., 2012. Grain dormancy and light quality effects on germination in the model grass *Brachypodium distachyon* [J]. New Phytol, 193(2): 376-86.

BATISTA RA, MORENO-ROMERO J, QIU Y, et al., 2019. The MADS-box transcription factor PHERES1 controls imprinting in the endosperm by binding to domesticated transposons [J]. eLife, 8: e50541.

BAUD S, DUBREUCQ B, MIQUEL M, et al., 2008. Storage reserve accumulation in Arabidopsis: Metabolic and developmental control of seed filling [J]. Arab Book Am Soc Plant Biol, 6: e0113.

BENTSINK L, JOWETT J, HANHART CJ, et al., 2006. Cloning of *DOG*1, a quantitative trait locus controlling seed dormancy in Arabidopsis [J]. Proc Natl Acad Sci USA, 103(45): 17042-17047.

BEWLEY JD, BRADFORD KJ, HILHORST HWM, et al., 2013. Seed: physiology of development, germination and dormancy [M]. 3rd ed. New York: Springer.

BIES-ETHÈVE N, GAUBIER-COMELLA P, DEBURES A, et al., 2008. Inventory, evolution and expression profiling diversity of the LEA (late embryogenesis abundant) protein gene family in *Arabidopsis thaliana* [J]. Plant Mol Biol, 67(1/2): 107-124.

BRAYBROOK SA, HARADA JJ, 2008. LECs go crazy in embryo development [J]. Trends Plant Sci, 13(12): 624-630.

BRAYBROOK SA, STONE SL, PARK S, et al., 2006. Genes directly regulated by Leafy Cotyledon 2 provide insight into the control of embryo maturation and somatic embryogenesis [J]. Proc Natl Acad Sci USA, 103(9): 3468-3473.

BRYANT FM, HUGHES D, HASSANI-PAK K, et al., 2019. Basic LEUCINE ZIPPER TRANSCRIPTION FACTOR 67 transactivates DELAY OF GERMINATION1 to establish primary seed dormancy in Arabidopsis [J]. Plant Cell, 31(6): 1276-1288.

CANTORO R, CROCCO CD, BENECH-ARNOLD RL, et al., 2013. *In vitro* binding of *Sorghum bicolor* transcription factors ABI4 and ABI5 to a conserved region of a GA 2-OXIDASE promoter: Possible role of this interaction in the expression of seed dormancy [J]. J Exp Bot, 64(18): 5721-5735.

CAO H, HAN Y, LI J, et al., 2019. *Arabidopsis thaliana* SEED DORMANCY 4-LIKE regulates dormancy and germination by mediating the gibberellin pathway [J]. J Exp Bot, 71(3): 919-933.

CARRILLO-BARRAL N, DEL CARMEN RODRÍGUEZ-GACIO M, MATILLA AJ, 2020. Delay of germination 1 (DOG1): A key to understanding seed dormancy [J]. Plants, 9(4): 480.

CHEN T, LI G, ISLAM MR, et al., 2019. Abscisic acid synergizes with sucrose to enhance grain yield and quality of rice by improving the source-sink relationship [J]. BMC Plant Biol, 19(1): 525.

CHEN S, WANG X, ZHANG L, et al., 2016. Identification and characterization of tomato gibberellin 2-oxidases (GA2oxs) and effects of fruit-specific SlGA2ox1 overexpression on fruit and seed growth and development [J]. Hortic Res, 3: 16059.

CHEN M, ZHANG B, LI C, et al., 2015. TRANSPARENT TESTA GLABRA 1 regulates the accumulation of seed storage reserves in Arabidopsis [J]. Plant Physiol, 169(1): 391-402.

CHONO M, MATSUNAKA H, SEKI M, et al., 2013. Isolation of a wheat (*Triticum aestivum* L.) mutant in ABA 8′-hydroxylase gene: Effect of reduced ABA catabolism on germination inhibition under field condition [J]. Breed Sci, 63(1): 104-115.

COLLIN A, DASZKOWSKA-GOLEC A, SZAREJKO I, 2021. Updates on the role of ABSCISIC ACID INSENSITIVE 5 (ABI5) and ABSCISIC ACID-RESPONSIVE ELEMENT BINDING FACTORs (ABFs) in ABA signaling in different developmental stages in plants [J]. Cells, 10(8): 1996.

DEJONGHE W, OKAMOTO M, CUTLER SR, 2018. Small molecule probes of ABA biosynthesis and signaling [J]. Plant Cell Physiol, 59(8): 1490-1499.

DEKKERS BJ, HE H, HANSON J, et al., 2016. The Arabidopsis DELAY OF GERMINATION 1 gene affects ABSCISIC ACID INSENSITIVE 5 (ABI5) expression and genetically interacts with ABI3 during Arabidopsis seed development [J]. Plant J, 85(4): 451-465.

DELMAS F, SANKARANARAYANAN S, DEB S, et al., 2013. ABI3 controls embryo degreening through Mendel's I locus [J]. Proc Natl Acad Sci USA, 110(40): E3888-E3894.

FIDLER J, ZDUNEK-ZASTOCKA E, PRABUCKA B, et al., 2016. Abscisic acid content and the expression of genes related to its metabolism during maturation of triticale grains of cultivars differing in pre-harvest sprouting susceptibility [J]. J Plant Physiol, 207: 1-9.

FINKELSTEIN R, 2013. Abscisic acid synthesis and response [J]. Arab Book, 11: e0166.

FINKELSTEIN R, REEVES W, ARIIZUMI T, et al., 2008. Molecular aspects of seed dormancy [J]. Ann Rev Plant Biol, 59: 387-415.

GAZZARRINI S, TSUCHIYA Y, LUMBA S, et al., 2004. The transcription factor FUSCA3 controls developmental timing in Arabidopsis through the hormones gibberellin and abscisic acid [J]. Dev Cell, 7(3): 373-385.

GRIFFIFITHS J, BARRERO JM, TAYLOR J, et al., 2011. ALTERED MERISTEM PROGRAM 1 is involved in development of seed dormancy in Arabidopsis [J]. PLoS ONE, 6: e20408.

GU XY, FOLEY ME, HORVATH DP, et al., 2011. Association between seed dormancy and pericarp color is controlled by a pleiotropic gene that regulates abscisic acid and flavonoid synthesis in weedy red rice [J]. Genetics, 189(4): 1515-1524.

GUBLER F, MILLAR AA, JACOBSEN JV, 2005. Dormancy release, ABA and pre-harvest sprouting [J]. Curr Opin Plant Biol, 8(2): 183-187.

HOLDSWORTH MJ, BENTSINK L, SOPPE WJ, 2008. Molecular networks regulating Arabidopsis seed maturation, after-ripening, dormancy and germination [J]. New Phytol, 179(1): 33-54.

HU Y, ZHOU L, HUANG M, et al., 2018. Gibberellins play an essential role in late embryogenesis of Arabidopsis [J]. Nat Plants, 4(5): 289-298.

HUANG H, XIE S, XIAO Q, et al., 2016. Sucrose and ABA regulate starch biosynthesis in maize through a novel transcription factor, ZmEREB156 [J]. Sci Rep, 6: 27590.

JIA H, SUZUKI M, MCCARTY DR, 2014. Regulation of the seed to seedling developmental phase transition by the LAFL and VAL transcription factor networks [J]. Wiley Interdiscipl Rev Dev Biol, 3(1): 135-145.

JO L, PELLETIER JM, HARADA JJ, 2019. Central role of the LEAFY COTYLEDON 1 transcription factor in seed development [J]. J Integr Plant Biol, 61(5): 564-580.

JUNKER A, MÖNKE G, RUTTEN T, et al., 2012. Elongation-related functions of LEAFY COTYLEDON 1 during the development of *Arabidopsis thaliana* [J]. Plant J, 71(3): 427-442.

KAGAYA Y, OKUDA R, BAN A, et al., 2005. Indirect ABA-dependent regulation of seed storage protein genes by FUSCA3 transcription factor in Arabidopsis [J]. Plant Cell Physiol, 46(2): 300-311.

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 [J]. Plant Cell Physiol, 51(12): 1988-2001.

KOTAK S, VIERLING E, BAUMLEIN H, et al., 2007. A novel transcriptional cascade regulating expression of heat stress proteins during seed development of Arabidopsis [J]. Plant Cell, 19(1): 182-195.

KOZAKI A, AOYANAGI T, 2022. Molecular aspects of seed development controlled by gibberellins and abscisic acids [J]. Int J Mol Sci, 23(3): 1876.

LEE HG, LEE K, SEO PJ, 2015. The Arabidopsis MYB96 transcription factor plays a role in seed dormancy [J]. Plant Mol Biol, 87(4/5): 371-381.

LEFEBVRE V, NORTH H, FREY A, et al., 2006. Functional analysis of Arabidopsis *NCED*6 and *NCED*9 genes indicates that ABA synthesized in the endosperm is involved in the induction of seed dormancy [J]. Plant J, 45(3): 309-319.

LI J, BERGER F, 2012. Endosperm: Food for humankind and fodder for scientific discoveries [J]. New Phytol, 195(2): 290-305.

LI XY, CHEN TT, LI Y, et al., 2019. ETR1/RDO3 regulates seed dormancy by relieving the inhibitory effect of the ERF12-TPL complex on DELAY OF GERMINATION 1 expression [J]. Plant Cell, 31(4): 832-847.

LIM J, LIM CW, LEE SC, 2022. Core components of abscisic acid signaling and their post-translation modification [J]. Front Plant Sci, 13: 895698.

LIU Y, FANG J, XU F, et al., 2014. Expression patterns of ABA and GA metabolism genes and hormone levels during rice seed development and imbibition: A comparison of dormant and non-dormant rice cultivars [J]. J Genet Genom, 41(6): 327-338.

LIU F, ZHANG H, DING L, et al., 2020. REVERSAL OF RDO5 1, a homolog of rice seed dormancy 4, interacts with bHLH57 and controls ABA biosynthesis and seed dormancy in Arabidopsis [J]. Plant Cell, 32(6): 1933-1948.

LIU X, ZHANG H, ZHAO Y et al., 2013. Auxin controls seed dormancy through stimulation of abscisic acid signaling by inducing ARF-mediated ABI3 activation in Arabidopsis [J]. Proc Natl Acad Sci USA, 110(38): 15485-15490.

MA Y, SZOSTKIEWICZ I, KORTE A, et al., 2009. Regulators of PP2C phosphatase activity function as abscisic acid sensors [J]. Science, 324(5930): 1064-1068.

MARION-POLL A, LEUNG J, 2006. Abscisic acid synthesis, metabolism and signal transduction [M]//HEDDEN P, THOMAS SG. Plant hormone signalling. Ann Plant Rev, 24: 1-35.

MENDES A, KELLY AA, VAN ERP H, et al., 2013. bZIP67 regulates the omega-3 fatty acid content of Arabidopsis seed oil by activating fatty acid desaturase 3 [J]. Plant Cell, 25(8): 3104-3116.

MIAO C, XIAO L, HUA K, et al., 2018. Mutations in a subfamily of abscisic acid receptor genes promote rice growth and productivity [J]. Proc Natl Acad Sci USA, 115(23): 6058-6063.

MILLER M, 2016. Interactions of CCAAT/enhancer-binding protein β with transcriptional co-regulators [J]. Postepy Biochem, 62: 343-348.

MÖNKE G, SEIFERT M, KEILWAGEN J, et al., 2012.

Toward the identification and regulation of the *Arabidopsis thaliana ABI*3 regulon [J]. Nucl Acids Res, 40(17): 8240-8254.

MU J, TAN H, ZHENG Q, et al., 2008. LEAFY COTYLEDON 1 is a key regulator of fatty acid biosynthesis in Arabidopsis [J]. Plant Physiol, 148(2): 1042-1054.

NAKABAYASHI K, BARTSCH M, XIANG Y, et al., 2012. The time required for dormancy release in Arabidopsis is determined by DELAY OF GERMINATION 1 protein levels in freshly harvested seeds [J]. Plant Cell, 24(7): 2826-2838.

NAKASHIMA K, FUJITA Y, KANAMORI N, et al., 2009. Three Arabidopsis SnRK2 protein kinases, SRK2D/SnRK2.2, SRK2E/SnRK2.6/OST1 and SRK2I/SnRK2.3, involved in ABA signaling are essential for the control of seed development and dormancy [J]. Plant Cell Physiol, 50(7): 1345-1363.

NAMBARA E, MARION-POLL A, 2005. Abscisic acid biosynthesis and catabolism [J]. Ann Rev Plant Biol, 56: 165-185.

NAMBARA E, OKAMOTO M, TATEMATSU K, et al., 2010. Abscisic acid and the control of seed dormancy and germination [J]. Seed Sci Res, 20(2): 55-67.

NÉE G, KRAMER K, NAKABAYASHI K, et al., 2017. DELAY OF GERMINATION 1 requires PP2C phosphatases of the ABA signalling pathway to control seed dormancy [J]. Nat Commun, 8: 72.

NELSON SK, STEBER CM, 2016. Gibberellin hormone signal perception: Down-regulating DELLA repressors of plant growth and development [M]//HEDDEN P, THOMAS SG. The gibberellins. Ann Plant Rev, 49: 153-187.

NISHIMURA N, TSUCHIYA W, MORESCO JJ, et al., 2018. Control of seed dormancy and germination by DOG1-AHG1 PP2C phosphatase complex via binding to heme [J]. Nat Commun, 9: 2132.

NONOGAKI H, 2019a. Seed germination and dormancy: The classic story, new puzzles, and evolution [J]. J Integr Plant Biol, 61(5): 541-563.

NONOGAKI H, 2019b. ABA responses during seed development and germination [J]. Adv Bot Res, 92: 171-217.

NORTH HM, DE ALMEIDA A, BOUTIN JP, et al., 2007. The Arabidopsis ABA-deficient mutant *aba*4 demonstrates that the major route for stress-induced ABA accumulation is via neoxanthin isomers [J]. Plant J Cell Mol Biol, 50(5): 810-824.

PARK SY, FUNG P, NISHIMURA N, et al., 2009. Abscisic acid inhibits type 2C protein phosphatases via the PYR/PYL family of START proteins [J]. Science, 324(5930): 1068-1071.

ROSCOE TT, GUILLEMIINOT J, BESSOULE JJ, et al., 2015. Complementation of seed maturation phenotypes by ectopic expression of ABSCISIC ACID INSENSITIVE 3, FUSCA3 and LEAFY COTYLEDON 2 in Arabidopsis [J]. Plant Cell Physiol, 56(6): 1215-1228.

SALL K, DEKKERS BJW, NONOGAKI M, et al., 2019. DELAY OF GERMINATION 1-LIKE 4 acts as an inducer of seed reserve accumulation [J]. Plant J, 100(1): 7-19.

SANO N, MARION-POLL A, 2021. ABA metabolism and homeostasis in seed dormancy and germination [J]. Int J Mol Sci, 22(10): 5069.

SEO M, AOKI H, KOIWAI H, et al., 2004. Comparative studies on the Arabidopsis aldehyde oxidase (AAO) gene family revealed a major role of AAO3 in ABA biosynthesis in seeds [J]. Plant Cell Physiol, 45(11): 1694-1703.

SHU K, CHEN Q, WU Y, et al., 2016. ABI4 mediates antagonistic effects of abscisic acid and gibberellins at transcript and protein levels [J]. Plant J, 85(3): 348-361.

SHU K, ZHANG H, WANG S, et al., 2013. ABI4 regulates primary seed dormancy by regulating the biogenesis of abscisic acid and gibberellins in Arabidopsis [J]. PLoS Genet, 9(6): e1003577.

SINGH DP, FILARDO FF, STOREY R, et al., 2010. Overexpression of a gibberellin inactivation gene alters seed development, KNOX gene expression, and plant development in Arabidopsis [J]. Physiol Plant, 138(1): 74-90.

SMOLIKOVA G, LEONOVA T, VASHURINA N, et al., 2021. Desiccation tolerance as the basis of long-term seed viability [J]. Int J Mol Sci, 22(1): 101.

SOHN SI, PANDIAN S, KUMAR TS, et al., 2021. Seed dormancy and pre-harvest sprouting in rice — An updated overview [J]. Int J Mol Sci, 22(21): 11804.

SONG SQ, LIU J, HUANG H, et al., 2020. Gibberellin metabolism and signaling and its molecular mechanism in regulating seed germination and dormancy [J]. Sci Sin Vitae, 50(6): 599-615. [宋松泉, 刘军, 黄荟, 等, 2020. 赤霉素代谢与信号转导及其调控种子萌发与休眠的分子机制 [J]. 中国科学: 生命科学, 50(6): 599-615.]

SONG SQ, LIU J, TANG CF, et al., 2022. Research progress on the physiology and its molecular mechanism of seed desiccation tolerance [J]. Sci Agric Sin, 55(6): 1047-1063. [宋松泉, 刘军, 唐翠芳, 等, 2022. 种子耐脱水性的生理及分子机制研究进展 [J]. 中国农业科学, 55(6): 1047-1063.]

STONE SL, BRAYBROOK SA, PAULA SL, et al., 2008. Arabidopsis LEAFY COTYLEDON 2 induces maturation traits and auxin activity: Implications for somatic embryogenesis [J]. Proc Natl Acad Sci USA, 105(8): 3151-3156.

SUGIMOTO K, TAKEUCHI Y, EBANA K, et al., 2010. Molecular cloning of *Sdr*4, a regulator involved in seed dormancy and domestication of rice [J]. Proc Natl Acad Sci

USA, 107(13): 5792-5797.

SUZUKI M, LATSHAW S, SATO Y, et al., 2008. The maize *Viviparous* 8 locus, encoding a putative ALTERED MERISTEM PROGRAM1-like peptidase, regulates abscisic acid accumulation and coordinates embryo and endosperm development [J]. Plant Physiol, 146(3): 1193-1206.

SWAIN SM, REID JB, KAMIYA Y, 1997. Gibberellins are required for embryo growth and seed development in pea [J]. Plant J, 12(6): 1329-1338.

TAN BC, SCHWARTZ SH, ZEEVAART JA, et al., 1997. Genetic control of abscisic acid biosynthesis in maize [J]. Proc Natl Acad Sci USA, 94(22): 12235-12240.

TAYLOR IB, LINFORTH RST, AL-NAIEB RJ, et al., 2010. The wilty tomato mutants *flacca* and *sitiens* are impaired in the oxidation of ABA aldehyde to ABA [J]. Plant Cell Environ, 11(8): 739-745.

TO A, VALON C, SAVION G, et al., 2006. A network of local and redundant gene regulation governs Arabidopsis seed maturation [J]. Plant Cell, 18(7): 1642-1651.

TUAN PA, KUMAR R, REHAL PK, et al., 2018. Molecular mechanisms underlying abscisic acid/gibberellin balance in the control of seed dormancy and germination in cereals [J]. Front Plant Sci, 9: 668.

UTSUGI S, ASHIKAWA I, NAKAMURA S, et al., 2020. TaABI5, a wheat homolog of *Arabidopsis thaliana* ABA insensitive 5, controls seed germination [J]. J Plant Res, 133(2): 245-256.

VERDIER J, LALANNE D, PELLETIER S, et al., 2013. A regulatory network-based approach dissects late maturation processes related to the acquisition of desiccation tolerance and longevity of *Medicago truncatula* seeds [J]. Plant Physiol, 163(2): 757-774.

VERMA S, ATTULURI VPS, ROBERT HS, 2021. An essential function for auxin in embryo development [J]. Cold Spring Harbor Perspect Biol, 13(4): a039966.

VERMA S, ATTULURI VPS, ROBERT HS, 2022. Transcriptional control of Arabidopsis seed development [J]. Planta, 255(4): 90.

WANG K, HE J, ZHAO Y, et al., 2018. EAR1 negatively regulates ABA signaling by enhancing 2C protein phosphatase activity [J]. Plant Cell, 30(4): 815-834.

WANG F, PERRY SE, 2013. Identification of direct targets of FUSCA3, a key regulator of Arabidopsis seed development [J]. Plant Physiol, 161(3): 1251-1264.

WANG Z, REN Z, CHENG C, et al., 2020. Counteraction of ABA mediated inhibition of seed germination and seedling establishment by ABA signaling terminator in Arabidopsis [J]. Mol Plant, 13(9): 1284-1297.

XIANG Y, NAKABAYASHI K, DING J, et al., 2014. REDUCED DORMANCY 5 encodes a protein phosphatase 2C that is required for seed dormancy in Arabidopsis [J]. Plant Cell, 26(11): 4362-4375.

YAMAMOTO A, KAGAYA Y, USUI H, et al., 2010. Diverse roles and mechanisms of gene regulation by the Arabidopsis seed maturation master regulator FUS3 revealed by microarray analysis [J]. Plant Cell Physiol, 51(12): 2031-2046.

YAMASAKI Y, GAO F, JORDAN MC, et al., 2017. Seed maturation associated transcriptional programs and regulatory networks underlying genotypic difference in seed dormancy and size/weight in wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. BMC Plant Biol, 17: 154.

YOSHIDA T, NISHIMURA N, KITAHATA N, et al., 2006. ABA hypersensitive germination 3 encodes a protein phosphatase 2C (AtPP2CA) that strongly regulates abscisic acid signaling during germination among Arabidopsis protein phosphatase 2Cs [J]. Plant Physiol, 140(1): 115-126.

ZHANG YQ, LU X, ZHAO FY, et al., 2016. Soybean GmDREBL increases lipid content in seeds of transgenic Arabidopsis [J]. Sci Rep, 6: 34307.

ZHAO Y, CHAN Z, XING L, et al., 2013. The unique mode of action of a divergent member of the ABA-receptor protein family in ABA and stress signaling [J]. Cell Res, 23(12): 1380-1395.

ZHAO H, NIE K, ZHOU H, et al., 2020. ABI5 modulates seed germination via feedback regulation of the expression of the PYR/PYL/RCAR ABA receptor genes [J]. New Phytol, 228(2): 596-608.

ZHAO Y, ZHANG Z, GAO J, et al., 2018. Arabidopsis duodecuple mutant of PYL ABA receptors reveals PYL repression of ABA-independent SnRK2 activity [J]. Cell Rep, 23(11): 3340-3351.

ZHENG Z, XU X, CROSLEY RA, et al., 2010. The protein kinase SnRK2. 6 mediates the regulation of sucrose metabolism and plant growth in Arabidopsis [J]. Plant Physiol, 153(1): 99-113.

ZINSMEISTER J, LALANNE D, TERRASSON E, et al., 2016. ABI5 is a regulator of seed maturation and longevity in legumes [J]. Plant Cell, 28(11): 2735-2754.

（责任编辑　李　莉　王登惠）