植物学通报 *Chinese Bulletin of Botany* 2008, **25** (5): 597–607, www.chinbullbotany.com

·专题介绍·

种子蛋白质组的研究进展

黄荟[1,4], 姜孝成[3], 程红焱[2], 宋松泉[2*]

[1] 中国科学院西双版纳热带植物园, 云南勐腊 666303; [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; [4] 中国科学院研究生院, 北京 100049

摘要 蛋白质组学是通过对全套蛋白质动态的研究, 来阐明生物体、组织、细胞和亚细胞全部蛋白质的表达模式及功能模式。大量可用的核苷酸序列信息和灵敏高速的质谱鉴定技术, 使得蛋白质组学方法为分析模式植物和农作物的复杂功能开辟了新的途径。目前, 种子蛋白质组研究主要集中在两个方面: 一方面是鉴定尽可能多的蛋白, 以创建种子特定生命时期的蛋白质组参照图谱; 另一方面主要集中在差异蛋白质组, 通过比较分析不同蛋白质组, 以探明关键功能蛋白。该文综述了近年来种子蛋白质组的研究进展, 内容包括种子发育过程中蛋白质组的变化, 与种子休眠/萌发相关的蛋白质组、翻译后修饰蛋白质组、细胞与亚细胞差异蛋白质组以及环境因子对种子蛋白质组的影响; 并对种子蛋白质组研究的热点问题进行了展望。

关键词 细胞与亚细胞, 休眠与萌发, 蛋白质组学, 翻译后修饰, 种子

黄荟, 姜孝成, 程红焱, 宋松泉 (2008). **种子蛋白质组的研究进展**. **植物学通报 25**, 597–607.

种子是植物繁殖后代的重要方式, 是子代植株形成的开始。种子从结构和生理上已做好了传播的准备, 也贮藏了足够的养分以供幼苗长成自养体(Bewley and Black, 1994)。目前关于种子的形态结构和生理生化的研究较多, 但对于许多重要的内在机理还知之甚少。传统的种子研究方法已经进入“瓶颈”, 急需新的研究思路和方法。蛋白质是生理功能的执行者, 是生命现象的直接体现者, 对蛋白质结构和功能的研究将直接阐明生命在生理过程中或逆境条件下的变化机制。蛋白质在种子的形成、发育、萌发直至成苗的过程中都扮演着极其重要的角色, 它为幼苗生长发育提供养料, 也调控着种子的各种生理生化反应和代谢过程(Shewry and Casey, 1999)。

蛋白质组 (proteome) 最初是由Wilkins和Wiliams提出的。它是指一个基因组、一种生物或一种细胞/组织所表达的全套蛋白质(Wilkins, 1996)。蛋白质组是个动态的概念, 它不仅在同一机体的不同组织和细胞中不同, 在同一机体的不同发育阶段也发生变化; 机体处于不同的生理状态, 以及在不同外界环境下蛋白质组也不同。除了传统的双向电泳(2-DE)和质谱(mass spectrometry, MS)技术外, 被称为第二代蛋白质组学技术的各种新型的技术方法有多维蛋白质鉴定技术(multidimensional protein identification technology, MudPIT)及包括荧光差异双向电泳 (fluorescence 2-D difference gel electrophoresis, DIGE)、同位素亲和标记 (isotope-coded affinity tags, ICAT)、相对和绝对定量的同位素标记(isobaric tags for relative and absolute quantitation, iTRAQ) 和细胞培养中氨基酸稳定同位素标记(stable isotope labelling by amino acids in cell culture, SILAC)的定量蛋白质组技术等, 它们被广泛用于对不同基因型、不同品种、转基因和突变体种子的生活史各个阶段以及种子组织、亚细胞结构和环境对种子影响的蛋白质组研究中(Rossignol, 2001; Rossignol et al., 2006)。

在很多情况下, 人们栽培作物的目的是为了获得高产优质的种子。因此, 种子蛋白质组的研究愈来愈受到人们的重视。本文综述了近年来种子蛋白质组的研究进展, 包括种子发育过程中的蛋白质组、与种子休眠/萌发相关的蛋白质组、翻译后修饰蛋白质组、细胞和

收稿日期: 2007-11-12; **接受日期**: 2008-02-20

基金项目: 中国科学院知识创新工程重要方向性项目 (No.KZCX2-YW-414)

* **通讯作者**。E-mail: sqsong@ibcas.ac.cn

https://www.sciengine.com/doi/10.3724/CBB-t27-412

亚细胞差异蛋白质组以及种子的环境蛋白质组。

1 种子发育过程中蛋白质组的变化

被子植物的种子发育可以分为组织分化、成熟和脱水3个阶段。种子发育蛋白可分为种子蛋白 (seed protein) 和看家蛋白 (housekeeping protein) 两大类(Bewley and Black, 1994)。在组织分化过程中, 单细胞合子经历细胞分裂和分化, 形成由胚轴和子叶构成的幼胚; 同时有三倍体的胚乳形成。针对这一发育阶段的蛋白质组研究比较少。

成熟期种子的主要特征是细胞增大和贮藏物的积累。在大麦(*Hordeum vulgare*)种子中, 大约 80% 的蛋白都是在发育时期合成的贮藏蛋白(Finnie et al., 2004)。Finnie 等(2002, 2006)利用 2-DE 分离了大麦种子灌浆和成熟过程中约 1 000 个低盐提取的蛋白点, 并根据蛋白质出现和消失的时间把它们分为 6 大类。同时他们还鉴定了 36 个蛋白点中 19 种不同的蛋白质或多肽片段, 其中一些存在于大麦种子发育的整个过程(例如胞质苹果酸脱氢酶), 而另一些只存在于早期籽粒灌浆中(例如抗坏血酸过氧化物酶)。值得注意的是, 低分子量的 α- 淀粉酶 / 胰蛋白酶抑制剂、丝氨酸蛋白酶抑制剂和抗氧化酶等在籽粒发育过程中就已经开始积累, 这可能与保护种子贮藏物免受昆虫啃食有关。在灌浆期种子蛋白质组中鉴定到与能量、代谢相关的蛋白及与种子萌发能力的获得和蛋白积累密切相关的特殊蛋白 (Gallardo et al., 2003; Hajduch et al., 2006) 。在大麦(Kristoffersen and Flengsrud, 2000)、水稻 (Koller et al., 2002)和玉米(Méchin et al., 2004)种子中还进行过类似的蛋白质组分析。

Roberts(1973)根据种子的贮藏行为将种子分为正常性种子(orthodox seed)和顽拗性种子(recalcitrant seed)。正常性种子成熟过程通常被一定程度的脱水终止。当水分丧失时, 种子的代谢活性降低, 胚进入代谢不活跃或者静止状态(Kermode and Finch-Savage, 2002)。大麦种子脱水后, 胚乳中与防御相关的类蛋白抑制剂和一些高丰度蛋白失去代谢活性(φstergaar et al., 2002)。成熟脱水是正常性种子发育的末端事件, 是种子从发育过程向萌发过程转变的开关。菜豆 (*Phaseolus vulgaris*)种子在脱水阶段进行成熟前干燥, 发育过程中的可溶性蛋白(如可溶性凝集素) 不再合成, 但与萌发和萌发后有关的蛋白被诱导; 而在不耐脱水的发育阶段进行干燥处理的菜豆种子在重新水合后仍然合成发育相关蛋白, 但种子最终死亡(Kermode, 1995; 刘军等, 2001)。与种子脱水耐性相关的蛋白质组的研究正在大量开展, 其中与种子脱水耐性密切相关的胚胎发育后期高丰度表达蛋白(late embryogenesis-abundant proteins, LEA)研究偏多。棉花发育过程中出现 2 种类型的 LEA 蛋白, 这些蛋白的 mRNA 在整个脱水过程和成熟种子中存留, 在种子吸胀时迅速降解, 这可能是引起种子丧失脱水耐性的重要原因之一(Bewley and Black, 1994)。Grelet 等(2005)利用分子克隆和亚细胞定位技术鉴定了豌豆(*Pisum sativum*)线粒体中的 LEA 蛋白 (PsLEAm), 该蛋白在种子发育后期经历严重水分胁迫时表达, 并被脱落酸(ABA)诱导。杏仁(*Prunus duleis*)胚中类 LEA D11 的 Parab21 蛋白和大麦种子中的冷调控蛋白Cor14b也与种子脱水耐性密切相关, 它们在发育过程中的表达受渗透压和 ABA 调控(Campalans et al., 2000; Finnie et al., 2004)。经历慢速脱水的玉米(*Zea mays*)胚中, 一组分子量为 14.4-20.0 kDa 的低分子量蛋白大量表达; 而快速脱水的胚却不表达这组蛋白; 不同脱水速率诱导玉米胚产生不同蛋白质, 从而影响其脱水耐性(黄荟等, 数据待发表)。这些结果说明, 蛋白质组分析技术对于从新的角度揭示种子发育过程的相关分子机理是非常有利的。

利用蛋白质组技术, 能够系统地把握许多复杂生理过程的调控网络, 如三羧酸循环和糖酵解途径等, 创建种子成熟早期和晚期代谢蛋白的积累谱图。不同的蛋白质标记在检测种子活力、监测种子发育阶段和引动过程方面是非常有用的(Hochholdinger et al., 2006)。

2 种子休眠和萌发的相关蛋白质组

2.1 种子休眠的相关蛋白质组

种子休眠是植物在长期发育进程中获得的一种适应环境

https://www.sciengine.com/doi/10.3724/CBB-t27-412

变化, 以保持物种生存与进化的生物学特性。这种特性使许多植物的种子能够保持静止、避免受到恶劣环境的伤害以及较长时间地维持较高的种子活力, 直到环境条件适宜幼苗生长时才萌发。因此种子休眠是调节种子最佳萌发时间以及植株最佳空间分布的一种机制, 从而对植物个体的生存、延续和进化起重要作用(Baskin et al., 2006; Finch-Savage and Leubner-Metzger, 2006)。但是到目前为止, 人们对种子休眠的分子机制还不清楚。

目前解释种子休眠的主要假说之一是以植物激素的调控作用为基础。ABA 是一种休眠诱导的正调节物质, 萌发诱导的负调节物质。赤霉素 (GA) 具有释放休眠、促进萌发和抵抗 ABA 的作用。乙烯(ethylene)则起促进种子萌发和抵抗 ABA 的效应(Kucera et al., 2005; Finch-Savage and Leubner-Metzger, 2006)。Chibani 等(2006)发现新鲜收获的拟南芥休眠种子 (来源于佛得角群岛的休眠类型 Cvi) 和经后熟的非休眠种子中存在 32 种差异蛋白。外源 ABA 强烈抑制非休眠种子的萌发, 引起 71 种蛋白的改变; 其中大部分 (90%) 与能量和蛋白质代谢有关的蛋白表达丰度显著降低。^{35}S- 甲硫氨酸标记实验表明, 吸胀的休眠种子中有新合成的蛋白质组分, 说明外源 ABA 不抑制蛋白质的重新合成, 抑制种子萌发的原因不是蛋白质翻译的停滞。但用转录抑制剂 α- 鹅膏蕈碱 (RNA 聚合酶 II 转录抑制剂) 处理拟南芥种子, 萌发被强烈抑制, 且对 GA 的敏感性降低 15 倍 (Rajjou et al., 2004)。该研究揭示了种子休眠过程中能量和蛋白质代谢相关蛋白的显著减少是由于转录水平上发生了一系列事件所致, 而不是由翻译阻滞所引起。欧洲水青冈(*Fagus sylvatica*)和温带木材钟花樱桃(*Prunus campanulata*)的种子在经历不同激素(ABA 和 GA)和层积处理后, 种子休眠被打破。处理中发生变化的蛋白都参与不同的生理过程, 例如大多数 ABA 调控蛋白不仅参与蛋白和能量代谢过程, 还与种子发育密切相关。推测种子休眠破除的机制涉及许多生理过程, 从最初的激素信号启动、信号传输、转录、蛋白质的合成、能量代谢、贮藏物质动员到最后的细胞再生都与种子休眠密切相关(Lee et al., 2006; Pawlowski, 2007)。

2.2 种子萌发的相关蛋白质组

当成熟干燥的(非休眠)种子吸胀时, 预存的代谢系统重新活化, 新的细胞组分被合成, 导致细胞伸长 (胚根的伸长) 和细胞分裂的恢复(Kermode and Finch-Savage, 2002)。

种子萌发过程涉及许多蛋白的变化, 目前许多已鉴定的蛋白都是看家蛋白家族的组分(Rossignol et al., 2006)。成熟干燥和萌发后, 橡胶(*Hevea brasiliensis*)种子的蛋白质组之间存在 40% 的差异。一些蛋白, 如酸性外源植物血凝素及 GA_{20}-氧化酶只存在于成熟干燥种子中(Fong and Abubakar, 2005)。在萌发的番茄(*Lycopersicon esculentum*)种子胚和胚乳中存在许多贮藏蛋白, 已检测到看家酶、非特异性脂质转移蛋白和防御相关蛋白激酶等(Sheoran et al., 2005)。种子萌发早期, 淀粉胚乳中存在大量丝氨酸蛋白酶抑制剂 (serpins), 从而掩盖了双向电泳图谱中许多其它蛋白点 (φstergaard et al., 2002, 2004)。拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)种子中分离到 1 300 个蛋白, 其中 74 个蛋白的丰度在种子吸胀早期或胚根伸长时发生显著变化, 有 12 个蛋白具有调控功能, 其它蛋白均为结构蛋白或贮藏蛋白; 细胞骨架组分 α- 微管蛋白、β- 葡聚糖苷酶和 2 种 S-腺苷甲硫氨酸合成酶异构体与种子萌发密切相关, 引动促进微管蛋白亚基、水合引动特殊蛋白和一些低分子量的热激蛋白增加 (Gallardo et al., 2001)。用不同浓度的聚乙二醇 (polyethyleneglycol, PEG) 处理玉米种子, 随着 PEG 浓度增大引起水势降低, 玉米种子的萌发率和萌发速率均降低。低浓度的 PEG 使玉米胚乳中的一些蛋白减少; 而高浓度 PEG 处理的玉米胚则具有较多的热稳定性蛋白(黄荟等, 数据待发表)。

种子萌发时贮藏物被动员, 为萌发提供能量并为其它代谢提供碳骨架, 这需要各种酶的顺序作用。研究最多的是与控制淀粉贮藏物动员有关的α-淀粉酶及其与激素的相互关系。胚在萌发期间和萌发后合成 GA 并通过盾片释放到淀粉质胚乳, 该激素可能扩散至糊粉层, 并在那里启动一系列事件, 最终导致 α- 淀粉酶的合成和释

https://www.sciengine.com/doi/10.3724/CBB-t27-412

放。α- 淀粉酶在糊粉层中出现，然后逐渐增多，并与 β- 淀粉酶、α- 葡聚糖苷酶和少量的糊精酶共同作用动员胚乳淀粉(Zhang and Jones, 1995)。野生型和赤霉素缺陷型拟南芥种子萌发和幼苗生长的蛋白质组分析表明，GA_3 不参与胚根突破种皮之前的整个过程，如蛋白质和脂类代谢(Gallardo et al., 2002)，但 GA 能激活转录因子GAMyb，从而促进糊粉层和胚中α-淀粉酶的合成，为随后的种子萌发提供条件(Bak-Jensen et al., 2007)。在许多物种的萌发种子中，产生多种形式的 α- 淀粉酶。例如在萌发的小麦种子中 α- 淀粉酶有 20 种以上的同功酶。作用于 α- 淀粉酶 / 胰蛋白酶抑制剂、大麦 α- 淀粉酶 / 枯草杆菌蛋白酶抑制剂的硫氧还蛋白 h(thioredoxin h)异构体(Trxh1、Trxh2、Trxh3 和 Trxh4)能够调控萌发关键酶的活力，从而影响种子萌发。它们在谷类种子早期萌发生长过程中抑制贮藏物的动员(Finnie et al., 2004)。在许多植物体系中 ABA 的作用与 GA 相反，对 α- 淀粉酶的形成起抑制作用。拟南芥种子中的甲硫氨酸合成酶和 S- 腺苷甲硫氨酸合成酶也是控制代谢的重要组分，控制着种子萌发期间从静止到代谢活跃状态的转变。这些蛋白质积累事件的模式和胚根伸出后内源乙烯的作用基本一致，可能是种子萌发和幼苗生长所必需的(Gallardo et al., 2002)。

3 翻译后修饰蛋白质组

蛋白翻译后修饰(post-translational modifications, PTMs)被认为是许多生物学反应的最终执行者。蛋白质组学为研究蛋白的翻译后修饰提供了强有力的工具。潜在的蛋白质修饰作用大约有 300 多种，包括磷酸化、糖基化和酰基化等。许多 PTMs 是可逆的；低丰度蛋白、特殊亚细胞组分蛋白或特定发育阶段出现的蛋白的修饰作用很难被观测到，使得翻译后修饰蛋白质组不仅是目前研究的热点，也是难点之一。种子成熟期在母体植株的内质网上合成球蛋白和白蛋白，之后它们被分离，转化为不同的成熟形式，这些过程都与蛋白的翻译后修饰密切相关(Shimada et al., 2003)。蛋白质修饰作用中磷酸化作用被普遍关注，出现了磷酸化蛋白质组学(phosphoproteomics)。在植物接受非生物信号到基因表达诱导产生脱水耐性这一复杂的生理过程中，许多参与组分都发生了磷酸化 / 去磷酸化事件(Xiong et al., 2002)。有关磷酸化的研究有玉米(*Zea mays*)的 Rab17 (Plana et al., 1991)、拟南芥的 ERD14(Alsheikh et al., 2003)和芹菜(*Apium graveolens*)液泡相关蛋白 CVaB45(Heyen et al., 2002)。磷酸亲和色谱(phosphoaffinity chromatography)和质谱被用于研究拟南芥种子 LEA 蛋白和一些类贮藏蛋白的磷酸化蛋白质组，它们都是种子磷酸化蛋白质组的重要组成部分(Irar et al., 2006)。

相对于磷酸化蛋白质组，种子中其它翻译后修饰蛋白质组研究较少。禾本科和豆科种子中球蛋白是最广泛存在的一类贮藏蛋白。7S 球蛋白能够发生糖基化，产生新蛋白。蛋白质糖基化(carbonylation)是一种不可逆的氧化过程，导致修饰蛋白功能尽失。在成熟干燥的拟南芥种子中，12S cruciferins 是主要的糖基化对象。尽管糖基化蛋白的积累被认为是种子组织系统老化的特征，但是拟南芥种子仍具有高萌发率并产生健壮的植株。可以推断特定的蛋白质糖基化很可能能够抵抗和 / 或消除萌发种子中代谢活性恢复产生的活性氧(Job et al., 2005)。最近关于种子 PTMs 的报道一个是 GA 处理后大麦(*Hordeum vulgare*)糊粉层膜蛋白中的氧化还原蛋白质组变化，诱导产生的 17 种蛋白的还原形式和 5 种氧化形式被鉴定(Maya and Bernal-Lugo, 2006)。另一个是以水稻(*Oryza sativa*)米糠为材料，观测到水稻米糠蛋白中的硫氧还蛋白重组和内源调控，创建了二硫化物蛋白质组学(disulfide proteome)技术，全面地将蛋白氧化还原状态的转变过程进行可视化；鉴定了胚特征蛋白片段和可能是硫氧还蛋白靶物的二烯水解酶；提出氧化还原作用调控种子萌发的机理是硫氧还蛋白激活半胱氨酸激酶，同时将其底物——胚特殊蛋白进行去折叠以调控种子萌发。研究推测，很可能是硫氧还蛋白控制着特定蛋白的寿命(Yano and Kuroda, 2006)。硫氧还蛋白通过自身的氧化还原态调控种子的生命周期，它在种子发育过程中处于还原态，代谢静止时处于氧化态；当环境条件适合种子萌发时，硫氧还蛋白转变为还原态，减少关

https://www.sciengine.com/doi/10.3724/CBB-t27-412

键的靶物结合物, 改变相关蛋白的活性或可溶性, 从而促进萌发(Wong et al., 2003, 2004)。在种子中发现了几种硫氧还蛋白同型异构体, 分别是 Trxh1、Trxh2、Trxh3 和 Trxh4 (Francoise et al., 2003; Finnie et al., 2004)。同一蛋白质具有不同的构型, 而具有相同功能的不同蛋白质有相同的表达方式。在大麦种子 3 个蛋白点中检测到 1 种还原酶同型异构体, 它们分别出现在灌浆期、成熟脱水期和成熟期; 表明种子发育过程中存在蛋白翻译后修饰(Finnie et al., 2002, 2006)。在种子发育和萌发过程中, 活性氧在细胞水平上大量积累, 也能引起蛋白质修饰。

4 组织和亚细胞的差异蛋白质组

4.1 组织差异蛋白质组

种子中不同组织的功能主要是由其蛋白的种类及其表达的时间进程决定的。不同贮藏组织中具有不同的贮藏物积累的类型和比例, 在发育各个阶段所需的酶存在于特定的细胞区域中。组织水平的蛋白质组研究, 可以了解各个蛋白的真正来源以及蛋白质组的特异性表达; 同时能够减少分析成分的复杂性, 有效地可视化和鉴定低丰度蛋白。Finnie 和 Svensson (2003)将整粒大麦种子分成糊粉层、胚和胚乳 3 部分, 分别进行蛋白质组分析。成熟种子干重的 85% 都是淀粉胚乳, 可溶性蛋白中胚乳蛋白的比例约为 50%, 糊粉层和胚占种子干重的比例较小, 但蛋白点却远远多于淀粉胚乳。整粒种子的蛋白点为 850 个, 而胚乳、糊粉层和胚的蛋白点分别为 575、850 和 1 000 个。将不同的组织分别进行分析, 蛋白点的数量增加了约 15%; 只有一些蛋白点在种子的特定组织中不同, 大部分蛋白点在各种组织中类似, 只是数量不同。硫氧还蛋白异构体 h 的存在具有组织特异性, 大麦胚、胚乳和糊粉层中都有 Trxh1, 但是 Trxh2 只在胚中出现。Lee 等(2006)分别提取钟花樱桃种子的子叶、胚轴和种皮, 试图寻找在种子休眠和休眠打破后这些结构中蛋白质组发生的变化。

禾谷类和其它禾本科植物的胚乳中存在着独特的谷醇溶蛋白, 它是这些植物的主要贮藏蛋白。小麦(*Triticum aestivum*)胚乳中的许多重要成分直接关系到面粉质量。比较成熟前后的小麦种子蛋白质组并鉴定相关蛋白, 不仅构建了发育过程中发生的动态生化过程图谱, 而且绘制了胚乳蛋白质组的参照图, 揭示了胚乳蛋白质的复杂性和环境因子对胚乳蛋白质成分的影响(Skylas et al., 2000; Wong et al., 2003, 2004; Vensel et al., 2005) 。比较 2 种杂交水稻品种汕优 63 和粮优培九的胚乳蛋白质组, 发现一些过氧化还原酶(peroxiredoxin) 异构体和种子成熟蛋白只在汕优 63 中存在, 而醛糖还原酶和淀粉合成酶只在粮优培九中存在(Yang et al., 2006)。发育过程中玉米和大麦胚乳的蛋白质组图谱已构建完成, 代谢相关、蛋白定位、蛋白合成、细胞恢复、防御、细胞死亡和老化是表达最为丰富的功能蛋白组群(Kristoffersen and Flengsrud, 2000; Méchin et al., 2004) 。糊粉层是种子所特有的组织。禾谷类种子糊粉层的质膜能够感知萌发信号, 并将各种酶释放到淀粉胚乳。已鉴定出 46 种糊粉层质膜蛋白, 包括 10 种跨膜蛋白、2 种质膜 H^+-ATPase 异构体、2 种离子通道调控蛋白和 2 种未知功能的蛋白质(Hynek et al., 2006)。这是第一次使用蛋白质组学方法分析研究种子萌发过程中的膜蛋白变化。

4.2 亚细胞差异蛋白质组

拟南芥全基因组的测序早已完成, 但至今还有 1/3 它们编码的蛋白功能还不清楚。因此, 蛋白质组的亚细胞定位无疑是重要的功能分析信息。细胞器水平的蛋白质组研究已经取得了长足的进展(Cánovas et al., 2004), 如线粒体(Bardel et al., 2002; Rajjou et al., 2004)、叶绿体、硫氧还蛋白体 (Wong et al., 2003, 2004) 和内质网 (Maltman et al., 2007) 等。目前, 膜蛋白已成为蛋白质组研究的新热点。由于膜蛋白在细胞中的位置十分特殊, 因此被认为是外界环境和植物细胞间感受和传递信号的主要成分, 调控细胞和/或亚细胞间的物质交换和信息交流。但膜蛋白的疏水性、低丰度性以及至今没有标准化的膜蛋白提取纯化方法, 给研究工作带来了较大的困难。在植物亚细胞蛋白质组中对线粒体和叶绿体的研究最多, 种子中则是以线粒体为主

https://www.sciengine.com/doi/10.3724/CBB-t27-412

(Cánovas et al., 2004)。目前随着分离和鉴定技术的进步，内质网和液泡膜也普遍受到关注。

线粒体是种子细胞中的主要细胞器，除了为细胞代谢提供能量和碳骨架外，还是活性氧产生的主要部位。目前提取线粒体的方法已经比较成熟，这为研究线粒体蛋白质组提供了有利条件。很多线粒体蛋白都是疏水性的。它们参与各种生理过程，例如萌发、呼吸、氨基酸和核苷酸代谢及抵御 O_2 等。一些已鉴定的蛋白在植物线粒体中从未被报道，暗示线粒体存在一些新的功能(Kruft et al., 2001)。与其它植物细胞器相比，种子线粒体蛋白质组研究主要集中在一系列处理对线粒体蛋白质组变化的影响，而不是试图构建线粒体所有蛋白的系统分类。种子线粒体蛋白质组图谱揭示种子线粒体蛋白质组与其它植物组织有非常大的区别，其中最大的差异就是前者富含 HSP22 和 LEA 蛋白，它们都与种子脱水密切相关(Macherel et al., 2007)。种子吸胀和萌发过程中，活性氧在线粒体中大量产生，氧化磷酸化产生 ATP 也主要是在线粒体中进行。在萌发的豌豆种子线粒体中发现铁硫中心(iron-sulfur centers)重要组分——硫代硫酸转移酶(thiosulfate sulfur transferase, TST)，它参与硫元素的吸收和清除氰化物。活性氧胁迫诱导产生的HSP22热激蛋白和S3蛋白也在线粒体中大量表达(Bardel et al., 2002)。

随着分离鉴定技术的进步，种子膜蛋白质组已经逐渐成为研究热点，但还处于初级阶段，研究成果相对较少。水溶两相法是目前为止最有效的膜蛋白提取方法。最新的蛋白质组学方法 LOPIT、ICAT 和 iTRAQ 已经被用于鉴定组织混合物，在对内质网的研究中使用较多。内质网是贮藏蛋白和脂类合成的主要部位。Maltman 等(2002, 2007)利用 2-DE 技术第一次分析了发育和萌发 2 个阶段的蓖麻胚乳内质网的蛋白质组。发育过程中上调蛋白主要是种子贮藏物质合成和蛋白折叠的中间体。种子萌发过程中，上调蛋白主要是参与种子萌发相关的乙醛酸循环的苹果酸合成酶 (malate synthetase)。造粉粒是小麦种子胚乳中非常重要的结构，是小麦种子发育过程中淀粉合成和长期贮存的区域，在很大程度上控制了种子灌浆的时间、进程和速率；46% 的小麦造粉粒蛋白质已被成功鉴定(Andon et al., 2002)。最初，大多数人认为造粉粒中 85% 的蛋白仅仅被用来合成和降解淀粉并参与能量代谢。实际上，在鉴定的 289 个蛋白中参与淀粉合成和降解的蛋白不到 1/3，有许多蛋白参与信号转导、传输、抵抗胁迫和细胞骨架相关等重要的生命活动，说明造粉粒具有多功能性(Balmer et al., 2006)。

5 环境因子对种子蛋白质组的影响

种子暴露于外界环境中，感知环境刺激，包括生物 (病原体、食草动物和寄生植物) 和非生物(干旱、盐、紫外光和土壤污染等) 胁迫，将会发生一系列复杂的防御和适应反应，形成信号网络，诱导相关基因表达，引起蛋白质和代谢的改变。Agrawal 和 Rakwal(2006)提出了环境蛋白质组学 (environmental proteomics)的概念。到目前为止，环境因子对蛋白质组影响的研究主要是以具有不同抗逆性、与共生体 / 病菌兼容性和激素敏感性的野生型、突变体或者转基因植株或植物组织来进行逆境接种或激素处理，以研究差异蛋白质组的表达和改变方式(Jorrin et al., 2007)。

一般来说，在逆境条件下，由抗病或抗逆相关蛋白和抗氧化系统酶组成的一组功能蛋白在抗性基因型种子中大量表达，而光合和能量代谢相关酶在敏感品种中降低。许多蛋白受体，信号传导器和基因调控器都参与种子逆境反应。环境营养条件对种子蛋白质组的影响研究较为广泛。Higashi 等(2006)报道了野生型和甲硫氨酸过量积累突变体 *mto1-1* 拟南芥植株的蛋白质组鉴定结果，并结合转录组学技术进一步阐明了硫元素缺乏条件下种子蛋白组分的变化机制。硫元素缺乏条件下，植物改变硫元素的代谢途径，减少富含硫元素蛋白的合成以维持蛋白质水平稳定。同时还减少谷胱甘肽的合成，降低 LEA 蛋白基因表达，从而抑制种子发育。研究发现过量的铜元素使种子的萌发率、胚根伸长、生物量和含水量降低。这主要是由于一些关键的代谢酶下调，例如 α- 淀粉酶和烯醇化酶 (enolase)。而参与重要代谢过程的抗氧化物质、胁迫相关蛋白 (醛酮变位酶、过

https://www.sciengine.com/doi/10.3724/CBB-t27-412

氧化氧化还原蛋白和醛醣还原酶) 和调控蛋白上调, 如分子伴侣、蛋白酶和类受体激酶 (receptor-like kinase) (Ahsan et al., 2007)。在缺乏 K 离子的培养条件下拟南芥种子幼苗蛋白质组表达 56 种与信号转导密切相关的差异蛋白。植物对重金属的抵抗作用主要源于蛋白质之间的相互作用, 而重金属胁迫条件下植物产生的防御相关蛋白与过氧化和其它各种胁迫产生的蛋白非常相似(Labra et al., 2006)。

在逆境反应基因表达条件下, 对许多物种的蛋白质组学分析鉴定了大量种间和种内的特殊基因变异。一些蛋白在胁迫下表现出较强的生理优势, 是蛋白标记选择的潜在重要靶物和数量特征定位鉴定的合理候选基因。事实上, 新蛋白的合成和蛋白降解的瞬时表达在胁迫条件下是一种非常普遍的现象, 特别是敏感基因型品种 (Ndimba et al., 2005)。一些小分子量的致病相关蛋白 (pathogenesis related protein)10 在盐胁迫花生中大量表达。它们的不同磷酸化形式对种子抗盐性起作用(Jain et al., 2006)。病原菌胁迫也诱导小麦中与抗逆性相关的蛋白大量表达(Mak et al., 2006)。这些研究结果和技术都为作物育种提供了大量的实验依据。对紫外线诱变种子的蛋白质组学研究, 可以得到高产优质作物品种的蛋白表达特点。在对太空条件处理后的水稻突变体 971-5 与对照品种 971 进行比较蛋白质组研究后, Ma等 (2007) 认为前者之所以表现出明显的高产, 可能是由于太空环境条件在质量和数量上改变了水稻蛋白的表达。这一技术应用广泛, 甚至被应用于转基因植物和食物的安全性评价 (Ruebelt et al., 2006)。

6 研究展望

蛋白质组学原理的提出和技术的建立, 让人们从一个新的角度来认识蛋白质的结构与功能, 并进一步研究蛋白质的修饰加工、转运定位, 蛋白质与蛋白质、蛋白质与其它生物大分子的相互作用等。蛋白质组学一方面将基因表达与细胞代谢过程相连接, 另一方面又联系着遗传图谱, 是功能基因组学的中心工具(Zivy and Vienne, 2000)。蛋白质组学的运用将为种子生物学的研究开创一个全新的研究领域。种子结构基因组和功能基因组研究将是今后探索的重要领域, 而蛋白质组方法将会在种子功能基因组研究中发挥愈来愈重要的作用, 为功能基因组学的发展提供有力的工具(王文军和景新明, 2005)。现有实验结果表明, 应用蛋白质组方法具有传统方法无可比拟的优势, 对候选优质蛋白亚基的筛选与精确分子量的测定、蛋白质翻译后的修饰加工、蛋白质间的相互作用等将成为今后种子蛋白质组学研究的重要内容。蛋白质芯片(protein chips)技术可对成千上万蛋白质的活性、功能及相互作用进行分析, 并使检测系统小型化, 大大节约了样本和试剂用量, 缩短了检测时间, 提高了灵敏度。同时采用多维蛋白质鉴定技术可克服 2-DE 的缺陷, 能更快速准确并大规模地分析蛋白质 (Whitelegge, 2002)。

尽管大量实验发现了许多生物反应的重要参与蛋白, 但是缺乏对其内在机制的阐述。定位、修饰和相互作用仅仅提供了支持性的证据, 只有进一步结合生物化学和基因功能验证才能对蛋白功能进行确定。今后, 种子蛋白质组学的发展方向可能集中在以下几个方面: (1) 与胚胎形成和种子发育有关的蛋白质组, 包括特异蛋白的表达模式及功能分析; (2) 目标种子组分的生物合成及其代谢网络调控的蛋白质组; (3) 与种子脱水耐性和萌发能力获得相关的关键蛋白; (4) 与种子休眠萌发相关的蛋白质组; (5) 种子从发育向萌发转变的开关及其蛋白质组; (6) 与上述功能相应的蛋白质组的亚细胞定位, 蛋白质与蛋白质之间的相互作用和翻译后修饰。上述问题的研究对于种质的分子改良、植物种质资源的长期保存以及提高种子活力和播种品质都具有重要的理论和实践意义。

参考文献

刘军, 黄上志, 傅家瑞, 汤学军 (2001). 种子活力与蛋白质关系的研究进展. 植物学通报 **18**, 46-51.

王文军, 景新明 (2005). 种子蛋白质与蛋白质组的研究. 植物学通报 **22**, 257-266.

Agrawal GK, Rakwal R (2006). Rice proteomics: a cornerstone for cereal food crop proteomes. *Mass Spectrom Rev* **25**, 1-

https://www.sciengine.com/doi/10.3724/CBB-t27-412

53.

Alsheikh MK, Heyen BJ, Randall SK (2003). Ion-binding properties of the dehydrin ERD14 is dependent upon phosphorylation. *J Biol Chem* **278**, 40882-40889.

Ahsan N, Lee DG, Lee SH, Kang KY, Lee JJ, Kim PJ, Yoon HS, Kim JS, Lee BH (2007). Excess copper induced physiological and proteomic changes in germinating rice seeds. *Chemosphere* **67**, 1182-1193.

Andon NL, Hollingworth S, Koller A, Greenland AJ, Yates JR, Haynes PA (2002). Proteomic characterization of wheat amyloplasts using identification of proteins by tandem mass spectrometry. *Proteomics* **2**, 1156-1168.

Balmer Y, Vensel WH, Dupont FM, Buchanan BB, Hurkman W (2006). Proteome of amyloplasts isolated from developing wheat endosperm presents evidence of broad metabolic capability. *J Exp Bot* **7**, 1591-1602.

Bak-Jensen KS, Laugesen S, fstergaard O, Finnie C, Roepstorff P, Svensson B (2007). Spatio-temporal profiling and degradation of α-amylase isozymes during barley seed germination. *FEBS J* **274**, 2552-2565.

Bardel J, Louwagie M, Jaquinod M, Jourdain A, Luche S, Rabilloud T, Macherel D, Garin J, Bourguignon J (2002). A survey of the plant mitochondrial proteome in relation to development. *Proteomics* **2**, 880-898.

Baskin CC, Hidayati SN, Baskin JM, Walck JL, Huang ZY, Chien CT (2006). Evolutionary considerations of the presence of both morphophysiological and physiological seed dormancy in the highly advanced euasterids II order Dipsacales. *Seed Sci Res* **16**, 233-242.

Bewley JD, Black M (1994). Seeds, Physiology of Development and Germination. New York: Plenum Press.

Campalans A, Pages M, Messeguer R (2000). Protein analysis during almond embryo development. Identification and characterization of a late embryogenesis abundant protein. *Plant Physiol Biochem* **38**, 449-457.

Cánovas FM, Dumas-Gaudot E, Recorbert G, Jorrin J, Mock HP, Rossignol M (2004). Plant proteome analysis. *Proteomics* **4**, 285-298.

Chibani K, Ali-Rachedi S, Job C, Job D, Jullien M, Grappin P (2006). Proteomic analysis of seed dormancy in Arabidopsis. *Plant Physiol* **142**, 1493-1510.

Finch-Savage WE, Leubner-Metzger G (2006). Seed dormancy and the control of germination. *New Phytol* **171**, 501-523.

Finnie C, Melchior S, Roepstorff P, Svensson B (2002). Proteome analysis of grain filling and seed maturation in barley. *Plant Physiol* **129**, 1308-1319.

Finnie C, Svensson B (2003). Feasibility study of a tissue-specific approach to barley proteome analysis: aleurone layer, endosperm, embryo and single seeds. *J Cer Sci* **38**, 217-227.

Finnie C, Maeda K, fstergarrd O, Bak-Jensen KS, larsen J, Svensson B (2004). Aspects of the barley seed proteome during development and germination. *Prot Plant Pro* **32**, 517-519.

Finnie C, Jensen KSB, Laugesen S, Roepstorff P, Svensson B (2006). Differential appearance of isoforms and cultivar variation in protein temporal profiles reveals in the maturing barley grain proteome. *Plant Sci* **170**, 808-821.

Fong P, Abubakar S (2005). Post-germination changes in *Hevea brasiliensis* seeds proteome. *Plant Sci* **169**, 303-311.

Francoise M, Michelle R, Fatima A (2003). Identification and differential expression of two thioredoxin h isoforms in germinating seeds from pea. *Plant Physiol* **132**, 1707-1715.

Gallardo K, Job C, Groot SPC, Puype M, Demol H, Vandekerckhove J, Job D (2001). Proteomic analysis of Arabidopsis seed germination and priming. *Plant Physiol* **126**, 835-848.

Gallardo K, Job C, Groot SPC, Puype M, Demol H, Vandekerckhove J, Job D (2002). Proteomics of Arabidopsis seed germination. A comparative study of wild-type and gibberellin-deficient seeds. *Plant Physiol* **129**, 823-837.

Gallardo K, Signor CL, Vandekerchove J, Thompson RD, Burstin J (2003). Proteomics of *Medicago truncatula* seed development establishes the time frame of diverse metabolic processes related to reserve accumulation. *Plant Physiol* **133**, 664-682.

Grelet J, Benamar A, Teyssier E, Avelange-Macherel MH, Grunwald D, Macherel D (2005). Identification in pea seed mitochondria of a late embryogenesis abundant (LEA) protein able to protect enzymes from drying. *Plant Physiol* **137**, 157-167.

Hajduch M, Casteek JE, Hurrelmeyer KE, Song Z, Agrawal GK, Thelen JJ (2006). Proteomic analysis of seed filling (*Brassica napus*) developmental characterization of metabolic isozymes using high-resolution two-dimensional gel electrophoresis. *Plant Physiol* **141**, 32-46.

Heyen BJ, Alsheikh MK, Smith EA, Torvik CF (2002). The calcium binding activity of a vacuole-associated, dehydrin-like protein is regulated by phosphorylation. *Plant Physiol* **130**, 675-687.

https://www.sciengine.com/doi/10.3724/CBB-t27-412

Higashi Y, Hirai MY, Fujiwara T, Naito S, Noji M, Saito K (2006). Proteomic and transcriptomic analysis of Arabidopsis seeds molecular evidence for successive processing of seed proteins and its implication in the stress response to sulfur nutrition. *Plant J* **48**, 557-571.

Hochholdinger F, Sauer M, Dembinsky D, Hoecker N, Muthreich N, Saleem M, Liu Y (2006). Proteomic dissection of plant development. *Proteomics* **6**, 4076-4083.

Hynek R, Svensson B, Jensen ON, Barkholt V, Finnie C (2006). Enrichment and identification of integral membrane proteins from barley aleurone layers by reversed-phase chromatography, SDS-PAGE, and LC-MS/MS. *J Proteome Res* **5**, 3105-3113.

Irar S, Oliveira E, Pagès M, Goday A (2006). Towards the identification of late embryogenic abundant phosphoproteome in Arabidopsis by 2-DE and MS. *Proteomics* **6**, 175-185.

Jain S, Srivastava S, Sarin NB, Kav NNV (2006). Proteomics reveals elevated levels of PR 10 proteins in saline-tolerant peanut (*Arachis hypogaea*) calli. *Plant Physiol Biochem* **44**, 253-259.

Job C, Rajjou L, Lovigny Y, Belghazi M, Job D (2005). Patterns of protein oxidation in Arabidopsis seeds and during germination. *Plant Physiol* **138**, 790-802.

Jorrín JV, Maldonado AM, Castillejo MA (2007). Plant proteome analysis: a 2006 update. *Proteomics* **7**, 1-16.

Kermode AR (1995). Regulatory mechanisms in the transition from seed development to germination interactions between the embryo and the seed environment. In: Kigel J, Galili G, eds. Seed Development and Germination. New York: Marcel Dekker Inc. pp. 273-332.

Kermode AR, Finch-Savage BE (2002). Desiccation sensitivity in orthodox and recalcitrant seeds in relation to development. In: Black M, Pritchard HW, eds. Desiccation and Survival in Plants, Drying Without Drying. Wallingford: CAB International. pp.149-184.

Koller A, Washburn MP, Lange BM, Andon NL (2002). Proteomic survey of metabolic pathways in rice. *Proc Natl Acad Sci USA* **18**, 11969-11974.

Kristoffersen HE, Flengsrud R (2000). Separation and characterization of basic barley seed proteins. *Electrophoresis* **21**, 3693-3700.

Kruft V, Eubel H, Jansch L, Werhahn W, Braun HP (2001). Proteomic approach to identify novel mitochondrial proteins in Arabidopsis. *Plant Physiol* **127**, 1694-1710.

Kucera B, Cohn MA, Leubner-Metzger G (2005). Plant hormone interactions during seed dormancy release and germination. *Seed Sci Res* **15**, 281-307.

Labra M, Gianazza E, Waitt R, Eberini I, Sozzi A, Regondi S, Grassi F, Agradi E (2006). *Zea mays* L. protein changes in response to potassium dichromate treatments. *Chemosphere* **62**, 1234-1244.

Lee CS, Chien CT, Lin CH, Chiu YY, Yang YS (2006). Protein changes between dormant and dormancy broken seeds of *Prunus campanulata* Maxim. *Proteomics* **6**, 4147-4154.

Ma Y, Cheng Z, Wang W, Sun Y (2007). Proteomic analysis of high yield rice variety mutated from space flight. *Adv Space Res* **40**, 535-539.

Macherel D, Benamar A, Avelange-Macherel MH, Tolleter D (2007). Function and stress tolerance of seed mitochondria. *Physiol Plant* **129**, 233-241.

Maltman DJ, Gadd SM, Simon WJ, Wheeler CH, Dunn MJ, Wait R, Slabas AR (2002). Proteomic analysis of the endoplasmic reticulum from developing and germinating seed of castor (*Ricinus communis*). *Electrophoresis* **23**, 626-639.

Maltman DJ, Gadd SM, Simon WJ, Slabas AR (2007). Differential proteomic analysis of the endoplasmic reticulum from developing and germinating seeds of castor (*Ricinus communis*) identifies seed protein precursors as significant components of the endoplasmic reticulum. *Proteomics* **7**, 1513-1528.

Mak YX, Willows RD, Roberts TH, Wrigley CW, Sharp PJ, Copeland L (2006). Black point is associated with reduced levels of stress, disease- and defence-related proteins in wheat grain. *Mol Plant Pathol* **7**, 177-189.

Maya AV, Bernal-Lugo I (2006). Redox-sensitive target detection in gibberellic acid-induced barley aleurone layer. *Free Radic Biol Med* **40**, 1362-1368.

Méchin V, Balliau T, Chateau-Jourbert S, Davanture M, Langella O, Negroni L, Prioul JL, Thevenot C, Zivy M, Damerval C (2004). A two-dimensional proteome map of maize endosperm. *Phytochemistry* **65**, 1609-1618.

Ndimba BK, Chivasa S, Simon WJ, Slabas AR (2005). Identification of Arabidopsis salt and osmotic stress responsive proteins using two-dimensional difference gel electrophoresis and mass spectrometry. *Proteomics* **16**, 4185-4196.

fstergaard O, Melchior S, Roepstorff P, Svensson B (2002). Initial proteome analysis of mature barely seeds and malt. *Proteomics* **2**, 733-739.

fstergaard O, Finnie C, Laugesen S, Roepstorff P, Svensson B (2004). Proteome analysis of barley seeds: iden-

https://www.sciengine.com/doi/10.3724/CBB-t27-412

tification of major proteins from two-dimensional gels (pI 4-7). *Proteomics* **4**, 2437-2447.

Pawlowski TA (2007). Proteomics of European beech (*Fagus sylvatica* L.) seed dormancy breaking: influence of abscisic and gibberellic acids. *Proteomics* **7**, 2246-2257.

Plana M, Itarte E, Goday A, Pagès M, Martínez MC (1991). Phosphorylation of maize RAB-17 protein by casein kinase 2. *J Biol Chem* **266**, 22510-22514.

Rajjou L, Gallardo K, Debeaujon I, van de Kerckhove J, Job C, Job D (2004). The effect of α-amanitin on the Arabidopsis seed proteome highlights the distinct roles of stored and neosynthesized mRNAs during germination. *Plant Physiol* **134**, 1598-1613.

Roberts EH (1973). Predicting the storage life of seeds. *Seed Sci Technol* **1**, 499-514.

Rossignol M (2001). Analysis of the plant proteome. *Curr Opin Biotechnol* **12**, 131-134.

Rossignol M, Peltier JB, Mock HP, Matros A, Maldonado AM, Jorrin JV (2006). Plant proteome analysis: a 2004-2006 update. *Proteomics* **6**, 5529-5548.

Ruebelt MC, Leimgruber NK, Lipp M, Reynolds TL, Nemeth MA, Astwood JD, Engel KH, Jany KD (2006). Application of two-dimensional gel electrophoresis to interrogate alterations in the proteome of genetically modified crops. 1. Assessing analytical validation. *J Agric Food Chem* **54**, 2154-2161.

Sheoran IS, Oison DJH, Ross ARS, Sawhney VK (2005). Proteome analysis of embryo and endosperm from germinating tomato seeds. *Proteomics* **5**, 3752-3764.

Shewry PR, Casey R (1999). Seed Proteins. Dordrecht: Kluwer Academic.

Shimada T, Fuji K, Tamura K, Kondo M (2003). Vacuolar sorting receptor for seed storage proteins in *Arabidopsis thaliana*. *Proc Natl Acad Sci USA* **100**, 16095-16100.

Skylas DJ, Mackintosh JA, Cordwell SJ, Basseal DJ, Walsh BJ, Harry J, Blumenthal C, Copeland L, Wrigley CWW, Rathmell W (2000). Proteome approach to the characterisation of protein composition in the developing and mature wheat-grain endosperm. *J Cer Sci* **32**, 169-188.

Vensel WH, Tanaka CK, Cai N, Wong JH, Buchanan BB, Hurkman WJ (2005). Developmental changes in the metabolic protein profiles of wheat endosperm. *Proteomics* **5**, 1594-1611.

Whitelegge JP (2002). Plant proteomics: blasting out of a MudPIT. *Proc Natl Acad Sci USA* **99**, 11564-11566.

Wilkins MR (1996). From proteins to proteome: large scale protein identification by two dimensional electrophoresis and amino acid analysis. *Biol Technol* **14**, 61-65.

Wong JH, Balmer Y, Cai N, Tanaka CK, Vensel WH, Hurkman WJ, Buchanan BB (2003). Unraveling thioredoxin-linked metabolic processes of cereal starchy endosperm using proteomics. *FEBS Lett* **547**, 151-156.

Wong JH, Cai N, Balmer Y, Tanaka CK, Vensel WH, Hurkman WJ, Buchanan BB (2004). Thioredoxin targets of developing wheat seeds identified by complementary proteomic approaches. *Phytochemistry* **65**, 1629-1640.

Xiong L, Schumaker KS, Zhu JK (2002). Cell signaling during cold, drought and salt stress. *Plant Cell* **14**, 165-183.

Yang PF, Shen SH, Kuang TY (2006). Comparative analysis of the endosperm proteins separated by 2-D electrophoresis for two cultivars of hybrid rice (*Oryza sativa* L.). *J Integr Plant Biol* **48**, 1028-1033.

Yano H, Kuroda M (2006). Disulfide proteome yields a detailed understanding of redox regulations: a model study of thioredoxin-linked reactions in seed germination. *Proteomics* **6**, 294-300.

Zhang NY, Jones BL (1995). Characterization of germinated barley endoproteolytic enzymes by two-dimensional gel electrophoresis. *J Cer Sci* **21**, 145-153.

Zivy M, Vienne D (2000). Proteomics: a link between genomics, genetics and physiology. *Plant Mol Biol* **44**, 575-580.

https://www.sciengine.com/doi/10.3724/CBB-t27-412

Progress of Study of Seed Proteomes

Hui Huang[1,4], Xiaocheng Jiang[3], Hongyan Cheng[2], Songquan Song[2*]

[1] *Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Yunnan Mengla 666303, China*

[2] *Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China*

[3] *School of Life Sciences, Hunan Normal University, Changsha 410081, China*

[4] *Graduate School of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China*

Abstract Proteomics involves analysis of all dynamic proteins to elucidate the pattern of protein expression and function in all kinds of organisms, tissues, cells and organelles. Proteome analysis is becoming a powerful tool in the functional characterization of plants. Because of the availability of vast nucleotide sequence information and the progress in sensitive and rapid protein identification by mass spectrometry, proteome approaches open up new perspectives to analyze the complex functions of model plants and crop species at different levels. Seed proteomics mainly focus on two aspects: (1) identifying as many proteins as possible to establish a proteome reference profile for a specific physiological phase and (2) comparison proteomics. This review gives an overview of recent advances in seed proteomics. We discuss proteomes associated with seed development, dormancy and germination, cell and subcellular structures, PTMs and proteomes of responses to biotic and abiotic stresses. Perspectives on and challenges in study of seed proteomes are proposed.

Key words cell and organelle, dormancy and germination, proteome, PTMs, seeds

Huang H, Jiang XC, Cheng HY, Song SQ (2008). Progress of study of seed proteomes. *Chin Bull Bot* **25**, 597–607.

* Author for correspondence. E-mail: sqsong@ibcas.ac.cn

(**责任编辑**: **白羽红**)

https://www.sciengine.com/doi/10.3724/CBB-t27-412