

· 主编评述 ·

2005 年中国植物科学若干领域的重要研究进展 Advances on Plant Science Research in China in 2005

2005年应该是我国植物科学研究进入飞跃发展的一年。据不完全统计, 2005年中国本土植物生命科学领域的科学家在植物科学及其相关学科专业顶级学术刊物 Plant Cell、Plant Journal、Plant Physiology、Proteomics 和 Bioinformatics 上发表的论文有46篇, 较2004年的22篇增加了一倍。这反映了我国科研总体水平正在迅速提高, 并受到国际同行的高度关注。本文基于我国科学家发表在上述主流刊物上的成果作一简单介绍。对我国在模式植物拟南芥研究方面的进展, 读者可参阅许智宏院士全面的评述(Xu, 2006)。由于篇幅有限和统计上的困难, 我们相信这些介绍难于代表我国植物科研取得的全部成果, 但是希望从一些侧面反映我国科学家在本土所做研究的主要进展, 本文就不同研究领域举例介绍。

1 植物发育的遗传调控与信号转导

植物生殖生物学分子机制 雌雄性生殖器官之间及其内部的有丝分裂周期和同步化发育对于植物的有性生殖是必不可少的。然而在高等植物中, 人们对于配子体形成期间单倍体基因组的有丝分裂周期进行的遗传控制还很不清楚。中国科学院遗传与发育生物学研究所杨维才研究组在 Plant Cell 上报道了一个拟南芥突变体 *slow walker1 (swa1)*, 其雌配子体的有丝分裂的过程受到阻断, 分子生物学分析结果表明 *SWA1* 编码一个定位于核内的 WD 蛋白, RNAi 分析表明其参与了 18S 前体 rRNA 的形成。他们的发现暗示 rRNA 生物发生对于植物配子体发生的有丝分裂周期是必要的, 加深了人们对配子体发生的分子机制的认识 (Shi et al., 2005a)。

精卵细胞的融合导致合子的形成和胚胎发育的开始, 此过程涉及父源和母源基因组的重编程、细胞周期的调控和代谢途径的调整等分子遗传机制, 但目前还了解极少。中国科学院上海植物生理生态研究所的科学家与国外合作通过筛选化学诱变突变体, 分离到1个合子致死的突变体 *embryonic factor1 (fac1)*, 证明 *FAC1* 是合子早期发育所需要的。*FAC1* 编码 AMP 脱氨酶 (AMPD), 催化 AMP 向 IMP 转化。在从 ADP 合成 ATP 的可逆反应中, AMPD 使 AMP 减少、促进 ADP 向 ATP 合成方向进行, 从而调控细胞能量代谢。说明合子发育需要较高的能量, *FAC1* 突变后, ATP 减少可能导致依赖 ATP 的信号转导 (如 Ca^{2+} 振荡) 和代谢途径不能进行, 使合子不能发育 (Xu et al., 2005c)。

开花植物中花粉管穿过柱头、花柱、花粉管通道将精核运送到深埋在雌性组织中的卵细胞。然而目前对于这个重要的生理功能的调控机制还知之甚少。中国农业大学叶德研究组从拟南芥突变体 *vgd1* 入手, 分离并鉴定了 *VGD1* 基因。*VGD1* 编码一个果胶甲基转移酶的同源蛋白。*VGD1* 基因突变后, 果胶甲基转移酶活性降低引起花粉管生长严重受阻, 导致了雄性育性的急剧降低。该结果表明 *VGD1* 蛋白对花粉管的生长是必要的, 并且可能通过修饰细胞壁和加强花粉管与花柱的相互作用使得花粉管进入胚囊 (Jiang et al., 2005b)。

棉纤维发育 棉花纤维是棉花所特有的一种表皮毛细胞。对于棉花纤维的发生与伸长的研究不仅具有重要的理论意义, 也具有实际应用价值。中国科学院遗传与发育生物学研究所杨维才研究组首先利用棉纤维特异的

cDNA文库克隆到几个肌动蛋白编码基因,并预测其中的ACTIN1具有独特的蛋白结构。与此同时发现ACTIN1是棉纤维特异表达的基因。在ACTIN1的RNAi转基因植株中,棉纤维可以正常发生,但无法伸长。在拟南芥中已有的研究表明,ACTIN在细胞中可以与很多蛋白结合,其中与著名的ARP2/ARP3复合体结合后可以决定细胞的形态。在棉纤维的生长过程中可能也存在同样的决定机理。因此,将棉纤维的生长与ACTIN联系在一起为解释棉纤维生长机理奠定了基础(Li et al., 2005d)。

花模式形成机制 花的模式形成一直是人们很感兴趣的领域,目前利用的模式植物主要有拟南芥和金鱼草。中国科学院上海植物生理生态研究所罗达研究组鉴于蝶形花科植物在花器官上的独特性,利用*Lotus japonicus*作为模式植物来研究花的模式形成。他们分析了由乙基甲磺酸诱变产生的2个*Lotus japonicus*突变体——*pfm*和*pfo-2*;证明发生突变的基因分别是*LjLFY*和*LjUFO/pfo*。通过和拟南芥比较ABC同源基因,他们发现基因的重复、表达模式的改变、功能结构域的获得和丢失以及关键基因的改变都会对*Lotus japonicus*花模式形成的多样性起作用。这些研究结果将加深人们对花模式形成机制的理解(Dong et al., 2005b)。

叶片发育 拟南芥中ASYMMETRIC LEAVES1 (AS1)和AS2可以抑制class I KNOTTED1-like homeobox (KNOX)基因的表达,对控制叶片的背腹性起着重要的作用。RNA-dependent RNA polymerases(RdRPs)在真核生物的转录和转录后基因沉默过程中起着重要的作用,但其在植物发育过程中的作用却知之甚少。中国科学院上海植物生理生态研究所黄海研究组发现RDR6基因(或称为SDE1和SGS2)与AS1和AS2通过抑制BP和MIR165/166的表达来共同调控了叶片的发育,在拟南芥中有2个拷贝的miR165和7个拷贝的miR166,对其表达方式

的研究将使人们进一步了解其在叶片发育过程中的作用(Li et al., 2005a)。

叶片的卷曲 植物叶片的卷曲是植物应对自然界中的逆境刺激的一种反应。北京大学瞿礼嘉研究组鉴定了1个显性突变体*iamt1-D*,其表型是由IAMT1基因上调引起的叶片上卷。IAMT1编码一个吲哚乙酸(IAA)羧甲基转移酶,在体外可以将IAA转变成IAA甲酯,表明IAA的甲基化在调节植物的发育和植物生长素的动态平衡上起重要作用。该研究组发现,外源施加的IAA甲酯其抑制主根和下胚轴的伸长的活性比IAA更强,表明植物可以通过甲基化来有效地调节IAA活性。进一步的研究发现,拟南芥中IAMT1基因的时空表达模式受叶片发育的调控,改变IAMT1的这种表达模式或是表达量会产生严重的叶片卷曲表型。该项研究的意义在于:一是发现IAA甲酯有可能是一种具有IAA活性的IAA缀合物,可能参与叶片的平展过程;二是由于IAA甲酯是一种非极性分子,不需要通常IAA所需要的极性运输,而可以通过细胞间扩散进行运输。因此,该项研究可能发现了一种IAA活性物质的新的运输方式,并且参与叶片的发育过程。这对于深入了解植物生长素调节的多种发育过程的分子本质具有重要的意义(Qin et al., 2005)。

根的发育与糖基化水平 水稻的不定根对于水稻的固着生长和物质吸收有重要的生物学和农业生产意义,与拟南芥的根有明显的差别。浙江大学吴平研究组通过对水稻不定根缺失突变体的研究,克隆鉴定了ARL1基因,该基因包含LOB(LATERAL ORGAN BOUNDARIES)结构域。研究结果显示该基因的编码产物可能作为转录因子控制禾本科植物侧根原基的发端,并且其功能受到生长素的调控(Liu et al., 2005b)。该项研究暗示了生长素控制水稻根细胞分化的机理,并提供了用基因工程改良作物根系的可能性。

UDP-GlcNAc是真核生物蛋白和脂类糖基

化的供体,对于实现蛋白和脂类的生物功能非常重要,但目前对与糖基化在植物生长发育过程中的作用了解很少。浙江大学吴平研究组通过研究水稻短根突变体,发现参与糖基化供体UDP-GlcNAc合成途径的*OsGNA1*基因突变后,内源UDP-GlcNAc水平显著降低,导致N或O连接的GlcNAc糖基化水平相应降低,同时细胞代谢、细胞形状和微管稳定性出现异常。该研究结果证明糖基化在植物体内确实具有重要的生理意义(Jiang et al., 2005a)。希望进一步的蛋白组学研究能找到具有重要功能的依赖于糖基化的蛋白。

营养细胞分化 在真核生物中,有很多实验证据证实钙离子作为一个非常重要的第二信使参与各种细胞进程。但是长期以来,原核细胞中钙离子的作用却一直研究的很少。蓝细菌是一类最古老的原核生物,在缺少化合态氮源时分化异形胞。异形胞具有特殊形态结构并呈规律性分布,是生物固氮的场所。以前对钙在异形胞分化的研究大多集中在外源钙浓度对异形胞分化的影响方面,很少有涉及机理的报道。北京大学赵进东实验室在近年来利用蓝细菌研究异形胞分化控制机理有系统的工作,在钙离子与原核细胞分化方面进行了较深入的工作,取得了较大进展。该实验室的研究显示蓝细菌细胞中存在一种新的钙结合蛋白Ccbp,对Ccbp和编码Ccbp的基因的研究表明Ccbp对细胞内的游离钙离子浓度的调节起着关键作用,而钙离子浓度调节异形胞的分化,从而在分化过程中Ccbp被降解,导致了游离钙上升,使分化能够继续。在分化形成的异形胞中有较高浓度的钙离子积累。这是首次证实钙离子在蓝细菌细胞分化和格式形成中起着重要作用,同时显示钙离子在生命进化的早期就调节细胞分化(Zhao et al., 2005b)。

生殖器官细胞分化 叶德等人早先的研究表明,拟南芥花药绒毡层细胞特化需要*TAPETUM DETERMINANT1 (TPD1)*的作用。*tpd1*

突变体与*ems1/exs (excess microsporocytes1 / extra sporogenous cells)*突变体具有相同的表型,说明它们在同一条发育途径中起作用。那么,*TPD1*和*EMS1/EXS*之间究竟具有什么关系呢?最近,叶德研究组发表了进一步的实验结果。他们首先将*TPD1*基因在野生型拟南芥过表达,发现过表达*TPD1*的心皮细胞数目增加,表明基因的过表达使细胞分裂增加。将过表达*TPD1*基因的植株与*ems1/exs-2*突变体进行杂交并进一步分析表型,发现在*ems1/exs-2*中,*TPD1*不能促进心皮细胞分裂,说明*TPD1*基因依赖于*EMS1/EXS*而起作用。*TPD1*基因在绒毡层细胞的过表达还引起绒毡层延迟降解。研究结果表明,*TPD1*除了能够调节绒毡层细胞的分化,还与*EMS1/EXS*基因共同作用调节细胞的发育方向(Yang et al., 2005a)。

2 植物发育的表观遗传调控

根毛的发生是研究细胞命运决定的模式系统之一。在拟南芥模式中,根表皮细胞命运受其位置的影响,位于皮层细胞上的表皮细胞不发育成根毛,只有位于两个皮层细胞的表皮细胞发育成根毛。近20年的遗传研究表明,这种位置效应是由CPC、ETC、GL2、GL3/EGL3、WER和TTG 6个细胞特异表达的转录因子相互作用的结果。其中CPC、GL2和WER在非根毛细胞表达,调控GL3/EGL2在根毛细胞的表达。这些基因的表达是怎样调控的呢?北京大学白书农和许智宏研究组发现当拟南芥幼苗生长在含组蛋白脱乙酰化酶(HDAC)的特异抑制剂Trichostatin A (TSA)的培养基上时,根毛增多,其数量随TSA浓度的增加而增多,位于皮层细胞上的表皮细胞也发育成根毛了。这种现象与*HDAC18*的突变体表型相吻合,说明*HDAC18*参与了该调控过程。进而发现TSA抑制了根中组蛋白H3和H4的脱乙酰化,同时改变了CPC、GL2和WER的表达模式。这些发现显示*HDAC18*介导的组蛋白H3、H4脱乙

酰化参与了调控CPC、GL2和WER的表达模式和水平,进而调控根表皮细胞的命运。*HDAC18*基因并不是细胞特异表达,而在所有根细胞都表达,说明在组蛋白H3、H4修饰的上游,还有另更高层次的调控,如所谓的“Positional cue”,其本质还不清楚(Xu et al., 2005a)。

除根毛外,根冠和侧根的发育也受表观遗传调控。中国科学院上海植物生理生态研究所的陈晓亚小组发现2个生长素反应因子*ARF10*和*ARF16*同时受*miRNA160*调控,在生长素信号途径中通过抑制细胞分裂和促进细胞分化控制根冠细胞的形成。在过表达*miRNA160*的*Pro35S:MIR160*转基因植物中,*ARF10*和*ARF16*表达受到抑制,根尖的细胞分裂失调,细胞分化受到抑制,结果形成瘤状根尖,失去重力感应。*arf10arf16*双突变体表型和*Pro35S:MIR160*转基因植物一样。这些结果表明,miRNA调节生长素的信号转导对植物的发育有重要作用(Wang et al., 2005a)。

与miRNA160相似,miRNA164调控*NAM/ATAF/CUC(NAC)*家族基因,包括控制侧根形成的*NAC1*和*NAC2*基因。在生长素调控侧根发生的途径中,*NAC1*位于*TIR1*的下游,促进侧根形成。中国科学院微生物研究所的郭惠珊和遗传与发育生物学研究所的谢旗发现miRNA164调控*NAC1*的mRNA水平。*miRNA164*突变导致miRNA164量减少,*NAC1*mRNA量增加,侧根也增多。有趣的是*miRNA164*本身的表达受生长素诱导,说明生长素可能通过诱导*miRNA164*来清除*NAC1*mRNA,从而控制生长素信号转导与侧根发生(Guo et al., 2005)。

miRNA和siRNA介导转录后的基因沉默,参与真核生物的发育、基因组的稳定和防御等多种过程,已知miRNA的加工和成熟等过程,由一类Dicer-like(DCL)蛋白参与。水稻作为单子叶的模式植物,其miRNA的种类和产生机制还了解不多。中国科学院遗传与发育生物学

研究所的曹晓风研究组发现了12个新的miRNA,找到4个*OsDCL*,并用RNAi方法证明*OsDCL1*是拟南芥*DCL1*的直系同源基因,参与miRNA的加工过程,对水稻的发育有重要的作用(Liu et al., 2005a)。这项工作很好地把拟南芥中的研究成果转化到水稻中,将会促进对其他单子叶植物中小分子RNA的研究,我们期待着*OsDCL*在miRNA和siRNA加工过程中的分工机制的进一步阐明。

细胞染色体中的着丝粒,主要是由单一序列的重复排列构成的。这些单一序列单位是各式各样的,但最终在细胞分类时行使的功能却是相同的。这些重复序列是怎样来行使着丝粒功能的呢?解决这个问题的第一步就是在活体中观察重复序列所构成的着丝粒区的染色体结构。中国科学院遗传与发育生物学研究所的程祝宽研究组以*Oryza punctata*为研究对象,在确定其特有的CENTO序列后,测量了12个染色体的着丝粒大小。并且进一步确定了CRR在着丝粒中与CENTO区域的镶嵌分布。同时利用着丝粒特异结合蛋白CENH3的免疫荧光定位,以及CENTO序列的染色体原位杂交荧光定位,确定着丝粒的重要功能区域为CENTO区。研究同时发现CENTO区发生了高度甲基化,但是这个区域却具有转录活性,转录产物可以产生2种siRNA。该文不仅在细胞水平观察了着丝粒的结构形态,而且进一步从分子水平解释了着丝粒结构形成的机制主要与染色质甲基化和siRNA相关。这些研究结果为深入研究着丝粒结构与功能的联系提供了线索(Zhang et al., 2005b)。

3 环境胁迫和适应

3.1 植物对非生物胁迫反应的分子机理

盐胁迫是我国农作物生产面临的重大问题之一,了解植物抗盐的分子遗传调控对农业生产是非常重要的。中国科学院上海植物生理生态研究所林鸿萱研究组和美国加州大学栾升等

合作在Nature Genetics发表他们克隆抗盐基因的研究结果。用抗盐籼稻品种 Nona Nokra 与盐敏感粳稻品种 Koshihikari 杂交,经过多年的努力,建立了大量近等位基因系(NIL),鉴定出了**与盐相关的数量性状QTL**)。其中 *SHOOT K⁺ CONTENT1 (SKC1)* 位点维持植物在盐胁迫下的钾离子平衡,与抗盐有关。该实验室最近通过图位克隆法分离到了 *SKC1* 基因, *SKC1* 编码一个 HKT 型转运子 (OsHKT8), 特异地转运 Na⁺。比较发现,抗盐和敏感品系的 SKC1 蛋白之间有4个氨基酸发生了变异,分别是A140P、H184R、D332H和V395L,前3个在质膜内,后1个在质膜外区域。这些氨基酸变异是怎样影响其结构和功能,与抗盐的关系如何?目前还不清楚。该基因在根部表达最高,受盐胁迫的诱导。启动子 *GUS* 报告基因分析显示 *SKC1* 在维管束木质部周围的薄壁细胞中表达,与抗盐有关。*SKC1* 也在其他细胞如韧皮细胞中表达,但韧皮细胞中的K⁺/Na⁺浓度在抗盐和敏感植株中并无差异,这可能与 *SKC1* 基因家族的遗传和功能冗余有关。本研究结果提示, HKT-type transporter 的功能研究可能为水稻抗盐分子育种提供新的思路(Ren et al., 2005)。

中国科学院遗传与发育生物学研究所陈受宜研究组发现NAC家族除参与侧根发育外,还可能参与抗盐胁迫反应(He et al., 2005)。*AtNAC2* 表达受盐胁迫、植物激素 ABA、NAA 和 ACC 等诱导。*AtNAC2* 的盐诱导在乙烯过表达突变体 *eto1-1* 中得到加强,而在乙烯不敏感突变体 *etr1-1* 和 *ein2-1* 及生长素不敏感突变体 *tir1-1* 中受到抑制,但在ABA不敏感突变体 *abi2*、*abi3* 和 *abi4* 中不受影响,这些说明 *AtNAC2* 对盐胁迫的反应受乙烯和生长素的调节,与 ABA 无关。另外, *AtNAC2* 可能作为转录因子环境反应与侧根的形成之间起协调作用。

除盐胁迫之外,植物还面临温度、干旱、光等胁迫,了解植物对这些因子反应的分子机理

无疑对农业生产和作物改良具有重要意义。中国农业大学巩志忠研究组获得了一个耐干旱胁迫的拟南芥突变体 *leaf wilting 2(lew2)*。与突变体相比, *lew2* 积累更多的 ABA、脯氨酸和可溶性糖,及相应信号途径的标志基因表达。*LEW2* 编码纤维素合成酶复合体的一个亚基 AtCESA8/IRX1,该工作提示细胞壁纤维素合成参与了植物对干旱和渗透压胁迫的反应(Chen et al., 2005b)。另外,该小组还与美国加州大学基因组研究所的朱建康合作,筛选到增强低温诱导 CBF2 和下游基因强度的拟南芥突变体 *cryophyte*,该突变体更抗寒和抗冻,但对热和ABA更敏感,还表现出高温依赖的生长迟缓和早花。*CRYOPHYTE*和 *LOS4* 是同一个基因,点突变引起 Glu94Lys 变化,命名为 *los4-2*。*LOS4* 编码一个 DEAD box RNA helicase,定位于核膜外周,参与 mRNA 从细胞核向胞质运输。在对 CBF 及其下游基因的低温诱导方面, *los4-2* 与早前分离的 *los4-1* 呈相反的反应。*los4-1* 对寒胁迫更敏感,而 *cryophyte/los4-2* 则表现出抗寒特性,一种解释是 Glu94Lys 突变使 *LOS4-2* 对热敏感,在低温时可增强 mRNA 的转运,而 *LOS4-1* 转运 RNA 的能力则不受温度的影响。但 *LOS4* 作为 RNA helicase 参与 mRNA 的转运,似乎并无特异性,因此推断观察到的可能只是其中的部分表型(Gong et al., 2005)。

植物对盐和干旱等环境胁迫的反应多是通过 ABA、乙烯等植物激素信号转导途径来调控下游应答基因的表达来实现的。如干旱和盐胁迫导致植物体内ABA积累,ABA再通过其信号转导途径激活下游的应答基因,使植物产生适当的反应。河南大学宋纯鹏研究组与美国加州大学基因组研究所的朱建康合作,研究干旱、ABA及其信号转导机理,发现 APETALA2/EREBP 的家族成员 AtERF7 参与了植物对干旱反应的 ABA 信号途径。AtERF7 转录因子特异结合应答基因启动子的 GCC box,作为负调节因子抑制下游基因的表达; AtERF7 本身的活性受蛋白激

酶 PKS3 和转录抑制因子 AtSIN3 的调节。AtSIN3和组蛋白脱乙酰化酶HDA19作用,增强 AtERF7 的转录抑制活性,降低植物体内 ABA 反应和对盐胁迫的耐受性。该研究结果提示了盐胁迫、ABA 信号与染色体表观遗传调控之间的可能关系(Song et al., 2005)。

土壤和水体的砷污染给公众健康带来很大威胁。揭示超富集植物中砷解毒和富集的机理对通过植物修复清除砷污染有重要意义。中国科学院生态环境研究中心朱永官研究组首次报道砷超富集蕨类植物蜈蚣草(*Pteris vittata*)中砷酸盐还原酶(AR)的反应机制类似于已报道的酵母砷酸盐还原酶 Acr2p。该研究组通过动力学分析,得出蜈蚣草AR的米氏常数较纯化的 Acr2p 低 15 倍。砷酸盐处理后的蜈蚣草根中的AR特异活性较目前已知的非砷酸盐抗性植物高 7 倍,但地上部分检测不到 AR 活性。他们证实拟南芥T-DNA敲除编码Acr2 基因的突变体没有 AR 活性。研究结果表明蜈蚣草叶中积累的亚砷酸盐可能主要由根中砷酸盐还原而来,因此AR在砷超富集植物的解毒中起重要作用(Duan et al., 2005)。

3.2 植物对生物胁迫反应的分子机理

植物由于其不能移动的特性,不仅要面对其生长环境的胁迫,还要面对昆虫和微生物病原的袭击,所以植物必须进化相应的免疫防御机制,才能很好地生存。其中一种是先天免疫防御。北京生命科学研究所周俭民研究组通过拟南芥中对非宿主假单胞杆菌(*Pseudomonas syringae*)抗性基因 *NONHOST1(NHO1)* 的研究发现, *NHO1*本身表达受细菌鞭毛蛋白的诱导,而DC3000 菌株的鞭毛蛋白是 *NHO1* 很强的诱导因子,但它的诱导作用是暂时的,很快就被DC3000 菌 Type 分泌系统分泌的 Hop 类和 AvrPto效应物所抑制,因而可以解除拟南芥植物的先天免疫防御。虽然鞭毛蛋白对 *NHO1* 的诱导是非特异的,但细菌分泌的效应物的抑制作用确是具有种属特性的,可以解除植物对该细菌

的先天免疫防御(Li et al., 2005c)。

病毒大多都借用植物体内已有的机制达到其繁殖的目的。水稻被水稻矮化病毒(RDV)感染后,植物生长迟缓,变矮,其致病机理还不是很清楚。北京大学李毅研究组以 RDV 外壳蛋白P2为切入点,通过酵母双杂交发现, P2与赤霉素合成的关键酶之一的贝壳衫稀氧化酶互作,使得被侵染植株中赤霉素含量下降,从而使植株变得矮小。该研究提示病毒可以通过其外壳蛋白来调控赤霉素的合成,但对病毒本身的侵染有何帮助,还有待进一步研究(Zhu et al., 2005)。

与病毒不同,病原菌多通过分泌诱导物(elicitor)来诱导植物细胞产生相应的分子去降低植物的抗性反应。比如黑曲霉菌细胞壁诱导物可以诱导宿主细胞产生一氧化氮(NO)、茉莉酮酸(JA)和金丝桃素(hypericin)等。浙江大学朱睦元研究组研究了NO清除剂cPITO、合成酶抑制剂和十八碳二烯酸合成途径的抑制剂对黑曲霉菌细胞壁诱导物的作用机理,发现NO通过JA途径介导黑曲霉菌诱导物诱导宿主细胞产生金丝桃素。该研究增进了对黑曲霉菌致病机理的了解(Xu et al., 2005e)。

4 信号转导

BR 的信号转导 动物细胞研究表明,甾醇类激素主要通过其受体及其结合蛋白(SBP)来发挥作用。在植物中油菜素内脂(brassinosteroids, BR)是主要的甾醇类激素,它调控细胞伸长、育性、开花、光形态发生和衰老等多个发育过程。近年的遗传学研究表明, BR通过与其膜受体BRII(一种富含亮氨酸重复序列的膜受体蛋白激酶)介导的信号转导途径来调控植物生长发育。BR是否直接结合BRII还缺乏生化证据,SBP是否也参与了BR的信号转导?中国科学院上海植物生理生态研究所的薛红卫和许智宏研究组运用生物信息学、生物化学和反向遗传学等手段,发现一个膜SBP1蛋白可以结合BR,参与其信号转导,作为负调节因子控

制细胞伸长。*MSBP1* 过表达增加转基因植物对BR的敏感性,抑制下胚轴细胞伸长;而抑制*MSBP1*表达则降低植物对BR的敏感性,促进细胞伸长。*MSBP1*可能通过和BR结合,调节细胞伸长相关基因如*KORRIGAN*和*EXPANSIN*的表达。*MSBP1*本身的表达受光的调节,说明*MSBP1*也可能参与光形态发生。上述工作证明在植物中SBP也参与了BR的信号转导。研究同时发现*MSBP1*与不同BR的亲合力不同($38\sim 126\text{ nmol}\cdot\text{L}^{-1}$),比BRI1复合体低($7.9\text{ nmol}\cdot\text{L}^{-1}$) (Yang et al., 2005c)。薛红卫和许智宏研究组还发现在多磷酸肌醇-5-磷酸酶(*At5PTase*)突变体中,子叶叶脉的数目、分支和图式等异常。而BR处理可以部分恢复该突变体表型,表明BR参与了磷脂酰肌醇信号转导途径。同时,外源生长素可以完全恢复 *at5ptase* 的叶脉表型。在该突变体中生长素浓度降低,生长素合成和运输的基因表达受到抑制。过去的研究证明生长素是维管发育的主要植物激素,上述的研究提示BR、生长素和磷脂酰肌醇信号转导途径之间存在相互作用,并在子叶维管图式的形态建成中起着重要作用(Lin et al., 2005)。另外,BR也可能通过促进生长素的极性运输和改变体内生长素的分布来调控植物发育和对重力的反应(Li et al., 2005b)。

Ca²⁺介导的信号转导 肌醇磷酸酶是真核细胞中的一种重要的核内信号分子。在高等植物中这种信号分子的类型及水平的调控机制还不清楚。薛红卫和许智宏研究组利用反向遗传学的方法研究了拟南芥基因*AtIPK2a*的生理功能。*AtIPK2a*编码一个肌醇多磷酸激酶,可以将肌醇1,4,5-三磷酸和肌醇1,3,4,5-四磷酸磷酸化形成肌醇1,3,4,5,6-五磷酸。转基因分析表明,当*AtIPK2a*转录水平下降后在低[Ca²⁺]时会促进花粉萌发和花粉管生长,在高的外源[Ca²⁺]下或加入EGTA后,根的生长受到刺激。该研究结果暗示*AtIPK2a*以及肌醇磷酸的一个可能的重要功能是通过调节

钙信号转导进而调节植物的生长发育(Xu et al., 2005d)。

磷信号转导 在大肠杆菌和酵母中存在磷(Pi)信号转导系统。首先发现的组分是PHO₄bHLH转录因子。PHO₄与PHO₂相互作用,共同调节下游基因的表达。在植物中发现的PHR1是一个MYB转录因子,暗示磷信号转导途径在高等植物中的存在。浙江大学吴平研究组在水稻中发现了一个bHLH转录因子,可以与PHO-like和TATA box-like的序列结合,并且该基因的过表达植株可以具有高效的磷利用率。该研究结果很明确地确认了PHO-like的磷信号转导途径在高等植物中的存在(Yi et al., 2005b)。

光信号与气孔开闭 植物叶表气孔的开和关是植物与环境互作的又一典范。中国科学院上海植物生理生态研究所杨洪全研究组研究了拟南芥蓝光受体与光形态建成和气孔开合的关系。通过遗传分析发现 *cry1cry2* 双突变体气孔表现为减弱的蓝光反应,而CRY1过量表达的气孔则表现出对蓝光的超敏反应;*phot1phot2* 双突变体仍然表现蓝光反应,在 *cry1cry2phot1phot2* 四突变体则蓝光反应丧失。COP1参与了气孔的蓝光反应,*cry1cry2-cop1* 和 *phot1phot2cop1* 三突变体气孔表型与 *cop1* 是一样的,说明CRY和PHOT蓝光受体能够调控蓝光下的气孔开合,COP1则能够抑制它们的这种功能(Mao et al., 2005a)。杨洪全研究组还发现通过CRY N端区域介导的形成二聚体是其C端区域介导组成型光形态建成所必需的(Sang et al., 2005)。

一氧化氮介导大豆根的向重力弯曲 植物的根具有向重力,它在感受方向变化后通过不对称生长产生弯曲并进而重新向下生长。Cholodny-Went假说指出生长素趋向处于水平方向的根下侧分布导致根不对称生长。但对于这一过程的细节还了解得很少。中国科学院上海植物生理生态研究所的蔡伟明研究组与

西英格兰大学植物科学研究中心合作的研究表明: 内源信号分子一氧化氮(NO)和cGMP介导大豆初生根向重性反应。水平放置大豆的根造成了初生根尖中NO和cGMP的累积。共聚焦显微镜的结果显示NO集中不对称积累于根下侧面。用NO猝灭剂去除NO和用抑制剂抑制NO合酶都可以降低NO的积累和向重性弯曲。生长素可以诱导根原生质体内NO的累积和根尖NO的不对称积累。重力刺激、NO、生长素都可以诱导cGMP的积累。生长素运输抑制剂可以抑制NO的不对称积累和向重性弯曲,而这种弯曲又可以在用NO或cGMP的类似物8-bromo-cGMP处理后出现。这些结果显示生长素诱导的NO和cGMP介导了大豆根的向重性弯曲(Hu et al., 2005)。

5 光合作用分子机制

叶绿体发育 叶绿体蛋白质分别由核基因和叶绿体基因编码形成。为了了解核编码叶绿体蛋白在叶绿体生成过程中的作用,香港科技大学的李凝研究组筛选到了一个具有叶绿素含量降低和子叶下胚轴重力曲率(gravicurvature)异常性状的拟南芥突变体*egy1-1*。通过图位克隆和DNA序列分析,发现了突变体*EGY1*基因中有10个碱基对的缺失。*EGY1*基因编码一种依赖ATP和结合的膜上的金属蛋白酶,叶绿体的发育需要这种酶的参与。*EGY1*蛋白主要存在于叶和茎的组织中,对光和乙烯有应答。*EGY1*-GFP杂合蛋白位于叶绿体内。在*egy1-1*突变体叶绿体中,基粒类囊体变少,片层结构发育受到影响,光合系统的捕光色素蛋白复合体含量降低。他们的研究结果证明*EGY1*是叶绿体发育所必需的,*EGY1*基因的缺失对叶绿体发育和光照生长下胚轴的乙烯依赖性的向重力性有多效性影响(Chen et al., 2005a)。

环式电子流 光系统的环式电子流是光合电子传递中一条重要的途径,然而目前对于参与环式电子流的一些组分还不清楚。北京

大学赵进东研究组对蓝细菌中的一个跨膜蛋白FesM的研究表明,*fesM*缺失突变后蓝细菌不能进行光合异养,说明FesM的存在对于呼吸电子传递和环式电子传递是必需的。FesM包含9个跨膜螺旋,其所有的功能域都位于类囊体膜的细胞质方向,其中的cAMP结合域对于其功能的实现是必要的。该研究为进一步完全弄清光合反应机制提供了基础(Xu et al., 2005b)。

CO₂同化对高温应答 中国科学院植物研究所卢从明研究组研究了在烟草植株中表达菠菜甜菜碱醛脱氢酶(betaine aldehyde dehydrogenase, BADH)基因而产生的烟草苗的抗热性。转基因使得甘氨酸甜菜碱(glycine-betaine)主要在叶绿体中积累,并提高了幼苗在生长过程中对高温的抗性。另外,转基因植株的CO₂同化对高温的耐性要显著高于野生植株。研究还表明,高温下光合作用的增强与PS II的功能无关,但是与Rubisco活化酶介导的Rubisco活化有关;高温胁迫导致了Rubisco活化酶与类囊体膜的结合。他们证明在高温胁迫下,甘氨酸甜菜碱可能参与了对Rubisco活化酶的结构和功能的维持。同时,实验结果表明转化编码BADH基因的基因工程是增强植物高温抗性的一种有效方法(Yang et al., 2005b)。

6 细胞分子生物学

微管结合蛋白AtMAP65的功能差异 微管结合蛋白在微管的功能调控方面有重要的作用。MAP65是一类在植物中发现的微管结合蛋白。在拟南芥基因组中,MAP65是一个由9个成员组成的AtMAP65家族,但是由于缺少对这9个AtMAP65的深入研究,尚并不清楚它们在功能上是否具有互补性,或者具备不同的生理功能。中国农业大学袁明研究组提出拟南芥AtMAP65家族成员对微管具有不同功能的假设,并利用生物化学和细胞生物学的实验方法,对AtMAP65家族的2个成员——AtMAP65-1

和 AtMAP65-6 进行了研究。他们的研究发现, 这2个蛋白在对微管的结合以及它们的组织特性有很大的差别。AtMAP65-1 具有促进微管聚合, 在微管间形成横桥结构使微管形成粗大的微管束并稳定微管的功能; 而 AtMAP65-6 不具有促进微管聚合和稳定微管的性质, 但是可以使微管交联成网络状的结构。免疫荧光定位的研究结果发现 AtMAP65-6 定位在细胞的线粒体上, 并与微管共定位。这一研究证明了 AtMAP65 家族成员具有不同的功能, 为研究 AtMAP65 蛋白的功能提供了新思路(Mao et al., 2005b)。

液泡动态对气孔运动的调控 气孔运动是控制植物气体和水分交换的重要途径。虽然早已知道保卫细胞的液泡通过渗透势调节参与气孔的运动过程, 但是长期以来并不清楚保卫细胞的液泡在气孔运动过程中的动态变化以及液泡是以何种方式参与气孔的运动。中国农业大学王学臣研究组利用活体观察的方法, 对保卫细胞液泡系统在气孔运动过程中的动态变化进行了细致的观察和分析。他们的研究发现: 在气孔的开张过程中保卫细胞中的小液泡和膜系统融合形成大液泡; 反之, 在气孔的关闭过程中保卫细胞中大液泡分裂为小液泡。液泡融合的抑制剂可以抑制气孔的开张; 同样, 在拟南芥的抑制液泡融合的突变体中气孔的开张也受到阻碍。该研究说明了保卫细胞液泡系统不仅作为调控细胞渗透势的细胞结构参与气孔的运动, 同时其融合和分裂的动态过程也是气孔运动所必需的步骤, 气孔运动的调控机理不仅有细胞渗透势调节的问题, 同时保卫细胞液泡动态的调控也是重要的方面(Gao et al., 2005)。

植物细胞类 formin 蛋白的功能 微丝骨架参与许多细胞中的重要生理过程。在细胞中微丝聚合的成核过程受到许多细胞因子的调控, 微丝结合蛋白 formin 是一类新的微丝成核因子, 具有至少2个控制微丝聚合的formin同源域: FH1 和 FH2。但是在植物中一直未见有关

formin功能的报道。北京师范大学任海云研究组从拟南芥中克隆到一个类 formin 的蛋白 AtFH8, 并对这一蛋白的保守域进行了生物化学的功能分析。她们的研究发现, 纯化的 AtFH8 的 FH1 和 FH2 的重组蛋白能够促进微丝成核, 在微丝的倒刺端结合并降低肌动蛋白的加入和解离的速率, 并且具有切割微丝的功能; AtFH8 的 FH1 域可以直接结合 profilin, 在肌动蛋白结合 profilin 的条件下 AtFH8 的 FH1 域是微丝聚合的成核所必需的; profilin 在一定程度上抑制 AtFH8 (FH1-FH2) 的成核效应, 但促进微丝的伸长速率; 在拟南芥中过量表达 AtFH8 导致根毛细胞的明显的生长以及微丝骨架组织的异常。这一研究首次对植物细胞中类 formin 的功能进行了分析, 证明了植物类 formin 在微丝动态和组织方面的重要功能, 为了解和阐明植物细胞中微丝骨架的组织 and 调控机理提供了新的实验依据和理论模型(Yi et al., 2005a)。

花粉萌发过程中囊泡运输 花粉管是一种高度极化的细胞, 然而目前对于花粉管萌发过程中的胞泌、胞吞以及囊泡运输的机制认识还远远不够。中国科学院植物研究所的林金星研究组利用胞吞/胞吐探针 FM4-64, 结合激光共聚焦观察、以及电镜和 FTIR 分析, 探讨了 Brefeldin A (BFA) 对裸子植物白杆 (*Picea meyeri*) 花粉萌发和花粉管生长的影响。研究结果表明, BFA 不但能抑制胞吐作用阻碍细胞壁新物质的生成, 还对胞吞具有促进作用从而加速质膜循环。该研究为分泌系统干扰剂 BFA 的作用机理提供了反向证据(Wang et al., 2005b)。

7 植物功能基因组学研究:

光、暗形态建成的转换使植物的发育发生显著变化, 水稻光形态建成的研究还具有重要的经济意义, 功能基因组学为认识该过程提供了新的工具。北大-耶鲁联合研究中心的邓兴旺研究组利用寡核苷酸芯片首次对水稻和拟南芥在光调控下基因组表达谱进行比较, 发现存在大

范围(20%)的转录组重编程及转录水平的级联反应(transcriptional cascade);光形态建成中基因组的表达模式比暗形态建成中保守,与推测的进化历史吻合,其中代谢途径比转录因子基因的表达模式更保守;水稻与拟南芥类似,不同器官的表达谱有显著差异,研究中相应找到了高显示度的顺式作用结构域(Jiao et al., 2005a)。这项工作对光信号应答的下游事件给出了新的认识,并作为研究单子叶植物光形态建成的基础性工作,具有重要的意义。

真核生物完整的发育过程可以看作是基因组不同部分的基因在环境和发育信号的影响下,在不同器官和组织中表达的结果。所以发育生物学所要解决的一大目标就是确定每个器官或组织中所特定表达的基因和其表达的程度。北大-耶鲁联合研究中心邓兴旺研究组使用70-mer oligomer microarray,对拟南芥的全基因组基因,在其完整的生命周期中的18个器官或组织中表达的情况作了详细的统计分析。他们发现,每种器官或组织有其特异表达的基因,并且每种器官的特异的基因表达方式之间的相似程度与它们在发育上的关系呈正相关。他们还特别关注了光信号对拟南芥幼苗的根、下胚轴和子叶这3种器官的基因表达谱的影响,发现不同器官有其各自不同的表达谱;并且同一基因家族的各个成员的表达存在组织特异性,而且对光信号表现出不同的表达方式,推测同一基因家族中的成员可能进化出不同的功能。在人类、果蝇、拟南芥和酵母中已经发现染色体上位置相邻的基因存在着共调节(coregulate)的表达方式。该研究组发现12%的拟南芥基因的表达表现为这种共调节方式,但这种调节方式的具体机制还不清楚,推测可能与染色质的修饰有关。对拟南芥部分器官的全基因组组蛋白的修饰情况进行分析,可能会对这种推测提供更充分的证据(Ma et al., 2005)。

PhyA是持续远红光的主要受体,PHY是PhyA所调控的光信号途径的一个正调控因

子。在远红光下,*fhy1*、*fhy3*和*far1*的下胚轴伸长不受抑制,所以这3个基因可能在PhyA所调控的幼苗发育过程中起着重要的作用。北大-耶鲁联合研究中心邓兴旺研究组通过对*fhy1*和*PhyA*的全基因组进行表达分析,发现两者基因表达很相近,推测PHY1和phyA在PhyA所调控的光形态建成途径中有着很强的功能相关性。研究结果表明:PHY1在暗下生长的幼苗中大量积累,而光信号使其降解,并且是通过26S蛋白复合体系统进行的,同时phyA作为光受体,参与了光信号对PHY1的调控过程。PHY1在暗条件下的积累,需要COP/DET/FUS的参与,推测COP/DET/FUS可能负调控一种影响PHY1在暗条件下积累的负调控因子,但影响PHY1在暗下和光下积累的具体作用机制目前还有待进一步的研究(Shen et al., 2005)。

北大-耶鲁联合研究中心邓兴旺研究组与中国科学院上海国家基因研究中心韩斌研究组合作将完全测序的水稻4号染色体序列,分段克隆,点成芯片。提取水稻不同组织和发育阶段的混合RNA,反转录标记,与芯片杂交。根据杂交信号,分析染色体的转录区域。此方法中的染色体序列相邻克隆头尾重叠,跨越整个染色体,被称为覆瓦式芯片(tilling)。这为计算机基因预测的检验提供了实验证据,同时也可以探测到新的基因(Jiao et al., 2005b)。作者的分析比较新颖,从基因组水平将基因的表达与染色质结构联系在一起。

中国科学院基因组研究所和北京华大基因研究中心杨焕民研究组改进了鸟枪法测序的方法将水稻粳稻*indica*和籼稻*japonica*两个亚种的序列进一步完善,并且用新的基因预测方法对已有序列的基因进行了预测。通过序列之间的比较发现,在进化历程中水稻产生前有一次基因组序列的全面复制。此外,这种序列复制现象仍存在于现有的基因组中。这一现象有利于新基因的产生。并且可能是禾本科植物成员分化的重要原因(Yu et al., 2005)。

RNA经过反转录形成cDNA后又重新整合入基因组的过程被称为反转录转座,整合入基因组的那段cDNA被称为反转录子。随着对几种模式生物基因组测序的开展,大量的反转录子被鉴定出来,但在植物中,还很少有这方面的报道。中国科学院上海国家基因研究中心所韩斌研究组采用了一种生物信息学的方法对拟南芥基因组中的反转录子的数量、组成和转录活性进行了鉴定,并对它们可能起到的作用进行了讨论。他们在拟南芥基因组中共鉴定出了69个反转录子,它们大部分来自于成熟的mRNA(Zhang et al., 2005c)。反转录子可以被用作生物地理学研究的标记,可以用来分析新基因的产生及其进化情况,而且还可以用来分析反转录子的祖先基因在远古时代的表达情况。对植物中的反转录子功能的更进一步了解,还需要采用能模仿反转录子形成的体内系统来进行研究,此方法已成功应用到对人类反转录子的研究上。

番茄作为一种重要的蔬菜作物而成为分子生物学研究的模式种,同时也是大规模测序的候选。番茄染色体的一大部分是由围中心粒异染色质所组成,然而对于其结构和组织区域的认识还远远不够。中国科学院遗传与发育生物学研究所凌宏清研究组报告了对于接近围中心粒异染色质的*FER*基因的一段长198 kb的序列的分析,发现该区域低基因密度和高转座子密度的特点。对其中的基因和转座子的组织方式与拟南芥进行了共线性比较,结果表明番茄DNA的重排和拟南芥基因组的多次重复是二者直系同源基因序列之间保守性镶嵌模式形成的一种机制,并暗示了围中心粒异染色质的远端包含许多有用的基因,从而形成番茄基因组进化的活跃部分(Guyot et al., 2005)。

水稻基因功能的预测 中国科学院基因组研究所和华大基因研究中心的于军研究组利用基因表达的系列分析技术,检测了超级杂交水稻(*Oryza sativa*)株系LYP9的3种主要组织——

复总状花序、叶和根的转录组,并和其亲本栽培中—籼稻3-11和粳稻PA64s作了比较,共鉴定出595个上调基因和25个下调基因。有趣的是绝大多数上调基因都与增强碳代谢和氮的吸收相关,在下调基因中存在一个光呼吸必需的丙氨酸醛酸氨基转移酶1。此发现为理解栽培种水稻的杂种优势的机理和基因调控网络增加了关键性的一组数据(Bao et al., 2005)。华中农业大学王石平研究组构建了水稻的不同部位以及不同发育阶段组织的cDNA文库,通过对库中的克隆测序,获得转录基因的信息,从而在染色体相应位置上找到转录基因区域。其中,由于在水稻中与水稻产量性状相关的基因同线性规律,一般是成簇聚集在染色体特定部位的,如果将cDNA文库中新探测到的基因定位到这种区域,表明这一基因很可能参与水稻农业性状的调节。这对于改善水稻的农业性状具有很重要的作用(Zhang et al., 2005a)。

8 植物蛋白质组学

中国科学院上海植物生理生态研究所严顺平等利用双向电泳技术研究了不同时间的盐胁迫处理对水稻根蛋白质组的影响。研究检测到34个盐胁迫上调和20个盐胁迫下调的蛋白质点。蛋白质鉴定结果显示它们代表了10个不同的蛋白,主要涉及碳氮的能量代谢,活性氧的清除、mRNA与蛋白质加工以及细胞骨架的稳定等生理过程(Yan et al., 2005)。清华大学刘进元研究组研究了水稻幼苗在冷适应过程中的蛋白质组变化,利用双向电泳技术检测到了60个受冷处理上调的蛋白质点,并利用质谱技术鉴定了其中的41个。蛋白质亚细胞定位预测结果显示这些(43.9%)被鉴定蛋白可能定位于叶绿体内,表明叶绿体对冷胁迫比较敏感(Cui et al., 2005)。中国科学院基因组研究所和北京华大基因研究中心刘思奇研究组用双向电泳分析了水稻幼苗至种子成熟6个不同时间点叶蛋白的动态变化,结果显示随着水稻由营养生长转入生

殖生长,随着开花、受精与种子成熟,叶蛋白的数量呈下降趋势,其中包括抗氧化蛋白(Zhao et al., 2005a)。南京农业大学科学家利用双向电泳结合质谱技术研究了小麦疮痂病原菌(*Fusarium graminearum*)侵染对小麦穗蛋白质组的影响,发现一些侵染上调或下调的蛋白,这些蛋白主要涉及碳代谢、光合作用和防御反应(Wang et al., 2005d)。复旦大学科学家利用绿色荧光蛋白(GFP)标签分析了烟草(*Nicotiana tabacum*)和水稻 NAPI(nucleosome assembly protein 1)蛋白的亚细胞定位以及与其他蛋白的互作关系。证明该家族的一些成员(如 NtNAP1;1, OsNAP1;1)能在细胞质与细胞核间穿梭,烟草的NAPI能与微管蛋白和细胞周期蛋白(cyclin)相互作用。这些结果对于深入研究植物 NAPI 蛋白的功能提供了有用信息(Dong et al., 2005a)。

数据库平台建设 复旦大学钟扬研究组开发了一套“多蛋白搜索系统”(multi-protein survey system, MPSS)。该系统整合了目前国际上几个流行的数据库,如 SwissProt、TrEMBL、PDB 和 InterPro。利用这个平台,使用者可以通过提交一组蛋白质的 IDs、登录名、SwissProt/TrEMBL 存取号和 GenBank GIs 中的任意一项而同时获取多个蛋白的序列。MPSS 还可提供蛋白质的三维结构、结构域和生化途径等相关信息。MPSS 可以通过登陆 <http://www.scbit.org/mpss/> 免费使用(Hao et al., 2005)。

9 植物转基因工程评价与生物技术

中国科学院农业政策研究所黄季焜、胡瑞法与美国学者合作,在 Science 杂志上发表的研究报告指出,通过对2个已经通过田间和环境释放试验并进入大田生产试验的转基因水稻粳优 63 和 -Youming 86 在 8 个不同水稻试验区试验的数据进行经济学分析,试图回答三个问题: (1)种植转基因水稻是否有助于减少农民对

抗虫药物的使用? (2)转基因新品种的水稻是否获得增产? (3)食用转基因水稻的农民是否出现明显的健康反应? 通过将苏云金芽孢杆菌(Bt)毒素基因转入粳优 63(能够对蛀茎昆虫和卷叶虫产生抗性),在湖北省5个县7个村试种;通过将豇豆胰蛋白酶抑制剂(CpTI)基因转入 -Youming 86(能够对蛀茎昆虫产生抗性),在福建省的1个村试种。对2002~2003年种植户购置杀虫剂费用、使用量、杀虫剂喷施次数、消耗的劳动力以及水稻产量等数据的统计分析表明,种植抗虫转基因水稻使用杀虫剂量减少了80%,比对照增产6%~9%。作者认为,农民大幅减少了农药施用量、提高了水稻产量,节省了钱并有效地减少了因施用农药引起的相关中毒现象(Huang et al., 2005)。

病毒诱导的基因沉默(VIGS)可以用以研究基因的功能。中国农业大学罗运波研究组运用注射浸润(syringe-infiltrating)的方法将烟草脆裂病毒(tobacco rattle virus, TRV)质粒导入受体幼嫩番茄表面、茎以及果柄部位,或者利用真空渗入法将质粒导入离体的幼嫩果实,发现 TRV 可以有效地在番茄果实中扩散并复制,并且在授粉后 10 天将质粒注射到受体果实的果柄最为有效。利用这种方式可以使乙烯反应基因和果实成熟基因 *LeCTR1* 和 *LeEILs* 沉默, *LeEIN2* 基因的沉默还导致番茄果实的成熟受到抑制。这一结果表明 VIGS 技术是研究果实成熟中基因功能的有效方法(Fu et al., 2005)。

10 植物系统进化学与生态学

利用 DNA 序列或基因组数据探讨植物类群的系统发育关系、谱系分化时间和生物地理格局仍是本学科的研究热点。台湾学者赵淑妙等根据叶绿体 *matK* 基因、*trnK* 内含子和核糖体 ITS 序列研究了苏铁类现存 12 属植物之间的关系,发现苏铁科在苏铁类植物中关系较为孤立, *Dioon* 属是该类植物最基部的分支,非洲的 *Stangeria* 属网结于新大陆分布的 *Zamiodeae*

亚科之中(Chaw et al., 2005)。中国科学院西北高原生物研究所林金星研究员根据 *ndhF*、*trnL-F* 和 ITS 序列探讨了菊科千里光族中 *Ligularia-Cremanthodium-Parasenecio* 属群的系统发育关系,发现款冬亚族的 *Doronicum* 属应排除于该亚族之外,且为千里光族最基部的分支。*Ligularia-Cremanthodium-Parasenecio* 属群内的关系没有得到分辨,可能是该群植物经历了快速进化辐射的结果。进一步的分子钟分析说明这种快速辐射主要发生在过去的两千万年,和早中新世至更新世青藏高原的迅速隆起相对应。胎萌和泌盐是红树类植物最典型的特征,中山大学施苏华研究组根据 18S rRNA、*rbcL* 和 *matR* 基因序列重建了红树类植物的系统发育,提出胎萌和泌盐性状是独立起源的(Shi et al., 2005b)。该小组还利用分子标记证实海桑属(*Sonneratia*)内的所有杂种均属于 F_1 代的, *S. x gulngai* 和 *S. x hainanensis* 都不是真正的杂种(Zhou et al., 2005)。

生态系统的结构与功能是生态学永恒的研究主题。围绕草地植物功能型,中国科学院植物研究所的汪涛平等人运用常年积累的草地生物量数据,分析了草地群落稳定的机制。他们发现,植物地上部分的生物量并不受1~7月份降水量的影响,而是在不同群落中表现出显著差异,如在羊草群落中,年均降水量与地上部生物量呈现明显的正相关,而在大针茅群落中则找不到这个关系。草地植物群落稳定性并不一定存在植物功能型的补偿作用机制(Wang et al., 2005c)。围绕草地植物功能型,2004和2005年 *Nature* 连续发表了3篇中国学者的文章或讨论(Bai et al., 2004; Guo, 2005; Wang et al., 2005c),显示了中国的生态学已经由单纯的描述性工作跃升到机理性探讨。

我国植物科学科研人员在2005年取得的成果令人瞩目。在国际主流刊物发表论文数目的大幅度增加不仅表明了相关领域的国际同

行认可,同时也显示了我国植物科学科研人员的原始创新能力的整体提高,标志着我国植物科学研究从单纯的跟踪性研究向创新性研究的过渡。2005年我国植物科学领域的主要进展也反映了国际植物科学领域的发展热点。植物发育及其环境应答研究从分析单个基因在发育过程的遗传控制功能,已经进入到了在生理生化、细胞生物学和分子遗传多层次研究不同基因及其互作的分子机制,初步显露出植物系统生物学(systems biology)的端倪。在植物表观遗传学(epigenetics)研究方面我国多个实验室发表了关于miRNA产生机制及其与组蛋白修饰在控制根系器官发生和发育的分子调控机理方面的论文,表明在该国际新热点研究领域中国人已占有一席之地。激素作用机理、抗性机制以及光合作用等植物生理学研究已完全进入全新的分子时代,利用分子遗传学、生物化学和细胞生物学以及功能基因组学和蛋白质组学等高通量技术策略来揭示生命过程分子机制已成为热点,表明植物生理学已从研究低谷进入具有基因组学为核心的“组学”特征新阶段。模式植物基因组序列及其生物信息学发展正在全面推动系统进化的研究。大尺度监测手段和高通量快速分析等实验生物学手段的利用也正在使生态学研究从描述性工作进入假说验证式的理论探索阶段。我们期待与广大中国植物科学界同行和读者分享更多原创性成果带来的激动和喜悦。

致谢 诚挚感谢中国科学院植物研究所林金星研究员、麻密研究员、张传领博士和于昕博士对本文的建设性讨论。

种 康 中国科学院植物研究所

瞿礼嘉 北京大学生命科学学院

杨维才 中国科学院遗传与发育生物学研究所

王 台 中国科学院植物研究所

王小菁 华南师范大学生命科学学院

袁 明 中国农业大学生物学院

许亦农 中国科学院植物研究所

陈之端 中国科学院植物研究所

蒋高明 中国科学院植物研究所

参考文献

- Bai, Y., Han, X., Wu, J., Chen, Z., and Li, L. (2004). Ecosystem stability and compensatory effects in the Inner Mongolia grassland. *Nature* **431**, 181-184.
- Bao, J., Lee, S., Chen, C., Zhang, X., Zhang, Y., Liu, S., Clark, T., Wang, J., Cao, M., Yang, H., Wang, S.M., and Yu, J. (2005). Serial analysis of gene expression study of a hybrid rice strain (LYP9) and its parental cultivars. *Plant Physiol.* **138**, 1216-1231.
- Chaw, S.M., Walters, T.W., Chang, C.C., Hu, S. H., and Chen, S.H. (2005). A phylogeny of cycads (Cycadales) inferred from chloroplast *matK* gene, *trnK* intron, and nuclear rDNA ITS region. *Mol. Phylogenet. Evol.* **37**, 214-214.
- Chen, G., Bi, Y.R., and Li, N. (2005a). *EGY1* encodes a membrane-associated and ATP-independent metalloprotease that is required for chloroplast development. *Plant J.* **41**, 364-375.
- Chen, Z., Hong, X., Zhang, H., Wang, Y., Li, X., Zhu, J.K., and Gong, Z. (2005b). Disruption of the cellulose synthase gene, *AtCesA8/IRX1*, enhances drought and osmotic stress tolerance in Arabidopsis. *Plant J.* **43**, 273-283.
- Cui, S., Huang, F., Wang, J., Ma, X., Cheng, Y., and Liu, J. (2005). A proteomic analysis of cold stress responses in rice seedlings. *Proteomics* **5**, 3162-3172.
- Dong, A., Liu, Z., Zhu, Y., Yu, F., Li, Z., Cao, K., and Shen, W.H. (2005a). Interacting proteins and differences in nuclear transport reveal specific functions for the NAP1 family proteins in plants. *Plant Physiol.* **138**, 1446-1456.
- Dong, Z.C., Zhao, Z., Liu, C.W., Luo, J.H., Yang, J., Huang, W.H., Hu, X.H., Wang, T.L., and Luo, D. (2005b). Floral patterning in *Lotus japonicus*. *Plant Physiol.* **137**, 1272-1282.
- Duan, G.L., Zhu, Y.G., Tong, Y.P., Cai, C., and Kneer, R. (2005). Characterization of arsenate reductase in the extract of roots and fronds of Chinese brake fern, an arsenic hyperaccumulator. *Plant Physiol.* **138**, 461-469.
- Fu, D.Q., Zhu, B.Z., Zhu, H.L., Jiang, W.B., and Luo, Y.B. (2005). Virus-induced gene silencing in tomato fruit. *Plant J.* **43**, 299-308.
- Gao, X.Q., Li, C.G., Wei, P.C., Zhang, X.Y., Chen, J., and Wang, X.C. (2005). The dynamic changes of tonoplasts in guard cells are important for stomatal movement in *Vicia faba*. *Plant Physiol.* **139**, 1207-1216.
- Gong, Z., Dong, C.H., Lee, H., Zhu, J., Xiong, L., Gong, D., Stevenson, B., and Zhu, J.K. (2005). A DEAD box RNA helicase is essential for mRNA export and important for development and stress responses in Arabidopsis. *Plant Cell* **17**, 256-267.
- Guo, H.S., Xie, Q., Fei, J.F., and Chua, N.H. (2005). MicroRNA directs mRNA cleavage of the transcription factor NAC1 to downregulate auxin signals for Arabidopsis lateral root development. *Plant Cell* **17**, 1376-1386.
- Guo, Q. (2005). Plant communities: Ecosystem maturity and performance. *Nature* **435**, E6; discussion E6-7.
- Guyot, R., Cheng, X., Su, Y., Cheng, Z., Schlagenhauf, E., Keller, B., and Ling, H.Q. (2005). Complex organization and evolution of the tomato pericentromeric region at the *FER* gene locus. *Plant Physiol.* **138**, 1205-1215.
- Hao, P., He, W.Z., Huang, Y., Ma, L.X., Xu, Y., Xi, H., Wang, C., Liu, B.S., Wang, J.M., Li, Y.X., and Zhong, Y. (2005). MPSS: An integrated database system for surveying a set of proteins. *Bioinformatics* **21**, 2142-2143.
- He, X.J., Mu, R.L., Cao, W.H., Zhang, Z.G., Zhang, J.S., and Chen, S.Y. (2005). AtNAC2, a transcription factor downstream of ethylene and auxin signaling pathways, is involved in salt stress response and lateral root development. *Plant J.* **44**, 903-916.
- Hu, X., Neill, S.J., Tang, Z., and Cai, W. (2005). Nitric oxide mediates gravitropic bending in soybean roots. *Plant Physiol.* **137**, 663-670.

- Huang, J., Hu, R., Rozelle, S., and Pray, C. (2005). Insect-resistant GM rice in farmers' fields: Assessing productivity and health effects in China. *Science* **308**, 688-690.
- Jiang, H., Wang, S., Dang, L., Wang, S., Chen, H., Wu, Y., Jiang, X., and Wu, P. (2005a). A novel short-root gene encodes a glucosamine-6-phosphate acetyltransferase required for maintaining normal root cell shape in rice. *Plant Physiol.* **138**, 232-242.
- Jiang, L., Yang, S.L., Xie, L.F., Puah, C.S., Zhang, X.Q., Yang, W.C., Sundaresan, V., and Ye, D. (2005b). *VANGUARD1* encodes a pectin methylesterase that enhances pollen tube growth in the Arabidopsis style and transmitting tract. *Plant Cell* **17**, 584-596.
- Jiao, Y., Ma, L., Strickland, E., and Deng, X.W. (2005a). Conservation and divergence of light-regulated genome expression patterns during seedling development in rice and Arabidopsis. *Plant Cell* **17**, 3239-3256.
- Jiao, Y., Jia, P., Wang, X., Su, N., Yu, S., Zhang, D., Ma, L., Feng, Q., Jin, Z., Li, L., Xue, Y., Cheng, Z., Zhao, H., Han, B., and Deng, X.W. (2005b). A tiling microarray expression analysis of rice chromosome 4 suggests a chromosome-level regulation of transcription. *Plant Cell* **17**, 1641-1657.
- Li, H., Xu, L., Wang, H., Yuan, Z., Cao, X., Yang, Z., Zhang, D., Xu, Y., and Huang, H. (2005a). The putative RNA-dependent RNA polymerase *RDR6* acts synergistically with *ASYMMETRIC LEAVES1* and 2 to repress *BREVIPEDICELLUS* and microRNA165/166 in Arabidopsis leaf development. *Plant Cell* **17**, 2157-2171.
- Li, L., Xu, J., Xu, Z.H., and Xue, H.W. (2005b). Brassinosteroids stimulate plant tropisms through modulation of polar auxin transport in *Brassica* and Arabidopsis. *Plant Cell* **17**, 2738-2753.
- Li, X., Lin, H., Zhang, W., Zou, Y., Zhang, J., Tang, X., and Zhou, J.M. (2005c). Flagellin induces innate immunity in nonhost interactions that is suppressed by *Pseudomonas syringae* effectors. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **102**, 12990-12995.
- Li, X.B., Fan, X.P., Wang, X.L., Cai, L., and Yang, W.C. (2005d). The cotton *ACTIN1* gene is functionally expressed in fibers and participates in fiber elongation. *Plant Cell* **17**, 859-875.
- Lin, W.H., Wang, Y., Mueller-Roeber, B., Brearley, C.A., Xu, Z.H., and Xue, H.W. (2005). *At5PTase13* modulates cotyledon vein development through regulating auxin homeostasis. *Plant Physiol.* **139**, 1677-1691.
- Liu, B., Li, P., Li, X., Liu, C., Cao, S., Chu, C., and Cao, X. (2005a). Loss of function of *OsDCL1* affects microRNA accumulation and causes developmental defects in rice. *Plant Physiol.* **139**, 296-305.
- Liu, H., Wang, S., Yu, X., Yu, J., He, X., Zhang, S., Shou, H., and Wu, P. (2005b). ARL1, a LOB-domain protein required for adventitious root formation in rice. *Plant J.* **43**, 47-56.
- Liu, J.Q., Wang, Y.J., Wang, A.L., Hideaki, O., and Abbott, R.J. (2006). Radiation and diversification within the *Ligularia-Cremnathodium-Parasenecio* complex (Asteraceae) triggered by uplift of the Qinghai-Tibetan Plateau. *Mol. Phylogenet. Evol.* **38**, 31-31.
- Ma, L., Sun, N., Liu, X., Jiao, Y., Zhao, H., and Deng, X.W. (2005). Organ-specific expression of Arabidopsis genome during development. *Plant Physiol.* **138**, 80-91.
- Mao, J., Zhang, Y.C., Sang, Y., Li, Q.H., and Yang, H.Q. (2005a). From the cover: A role for Arabidopsis cryptochromes and COP1 in the regulation of stomatal opening. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **102**, 12270-12275.
- Mao, T., Jin, L., Li, H., Liu, B., and Yuan, M. (2005b). Two microtubule-associated proteins of the arabidopsis MAP65 family function differently on microtubules. *Plant Physiol.* **138**, 654-662.
- Qin, G., Gu, H., Zhao, Y., Ma, Z., Shi, G., Yang, Y., Pichersky, E., Chen, H., Liu, M., Chen, Z., and Qu, L.J. (2005). An indole-3-acetic acid carboxyl methyltransferase regulates Arabidopsis leaf development. *Plant Cell* **17**, 2693-2704.
- Ren, Z.H., Gao, J.P., Li, L.G., Cai, X.L., Huang, W., Chao, D.Y., Zhu, M.Z., Wang, Z.Y., Luan, S., and Lin, H.X. (2005). A rice quantitative trait locus

- for salt tolerance encodes a sodium transporter. *Nat. Genet.* **37**, 1141-1146.
- Sang, Y., Li, Q.H., Rubio, V., Zhang, Y.C., Mao, J., Deng, X.W., and Yang, H.Q.** (2005). N-terminal domain-mediated homodimerization is required for photoreceptor activity of Arabidopsis CRYPTOCHROME 1. *Plant Cell* **17**, 1569-1584.
- Shen, Y., Feng, S., Ma, L., Lin, R., Qu, L.J., Chen, Z., Wang, H., and Deng, X.W.** (2005). Arabidopsis FHY1 protein stability is regulated by light via phytochrome A and 26S proteasome. *Plant Physiol.* **139**, 1234-1243.
- Shi, D.Q., Liu, J., Xiang, Y.H., Ye, D., Sundaresan, V., and Yang, W.C.** (2005a). *SLOW WALKER1*, essential for gametogenesis in Arabidopsis, encodes a WD40 protein involved in 18S ribosomal RNA biogenesis. *Plant Cell* **17**, 2340-2354.
- Shi, S., Huang, Y., Zeng, K., Tan, F., He, H., Huang, J., and Fu, Y.** (2005b). Molecular phylogenetic analysis of mangroves: Independent evolutionary origins of vivipary and salt secretion. *Mol. Phylogenet. Evol.* **34**, 159-159.
- Song, C.P., Agarwal, M., Ohta, M., Guo, Y., Halfter, U., Wang, P., and Zhu, J.K.** (2005). Role of an Arabidopsis AP2/EREBP-type transcriptional repressor in abscisic acid and drought stress responses. *Plant Cell* **17**, 2384-2396.
- Wang, J.W., Wang, L.J., Mao, Y.B., Cai, W.J., Xue, H.W., and Chen, X.Y.** (2005a). Control of root cap formation by microRNA-targeted auxin response factors in Arabidopsis. *Plant Cell* **17**, 2204-2216.
- Wang, Q., Kong, L., Hao, H., Wang, X., Lin, J., Samaj, J., and Baluska, F.** (2005b). Effects of brefeldin A on pollen germination and tube growth. Antagonistic effects on endocytosis and secretion. *Plant Physiol.* **139**, 1692-1703.
- Wang, S., Niu, H., Cui, X., Jiang, S., Li, Y., Xiao, X., Wang, J., Wang, G., Huang, D., Qi, Q., and Yang, Z.** (2005c). Plant communities: Ecosystem stability in Inner Mongolia. *Nature* **435**, E5-6; discussion E6-7.
- Wang, Y., Yang, L., Xu, H., Li, Q., Ma, Z., and Chu, C.** (2005d). Differential proteomic analysis of proteins in wheat spikes induced by *Fusarium graminearum*. *Proteomics* **5**, 4496-4503.
- Xu, C.R., Liu, C., Wang, Y.L., Li, L.C., Chen, W. Q., Xu, Z.H., and Bai, S.N.** (2005a). Histone acetylation affects expression of cellular patterning genes in the Arabidopsis root epidermis. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **102**, 14469-14474.
- Xu, D., Liu, X., Zhao, J., and Zhao, J.** (2005b). FesM, a membrane iron-sulfur protein, is required for cyclic electron flow around photosystem I and photoheterotrophic growth of the Cyanobacterium *Synechococcus* sp. PCC 7002. *Plant Physiol.* **138**, 1586-1595.
- Xu, J., Zhang, H.Y., Xie, C.H., Xue, H.W., Dijkhuis, P., and Liu, C.M.** (2005c). *EMBRYONIC FACTOR 1* encodes an AMP deaminase and is essential for the zygote to embryo transition in Arabidopsis. *Plant J.* **42**, 743-758.
- Xu, J., Brearley, C.A., Lin, W.H., Wang, Y., Ye, R., Mueller-Roeber, B., Xu, Z.H., and Xue, H.W.** (2005d). A role of Arabidopsis inositol polyphosphate kinase, AtIPK2{alpha}, in pollen germination and root growth. *Plant Physiol.* **137**, 94-103.
- Xu, M.J., Dong, J.F., and Zhu, M.Y.** (2005e). Nitric oxide mediates the fungal elicitor-induced hypericin production of *Hypericum perforatum* cell suspension cultures through a jasmonic-acid-dependent signal pathway. *Plant Physiol.* **139**, 991-998.
- Xu, Z.H.** (2006). Recent Progress in Arabidopsis Research in China: A Preface. *J. Integr. Plant Biol.* **48**, 1-4.
- Yan, S., Tang, Z., Su, W., and Sun, W.** (2005). Proteomic analysis of salt stress-responsive proteins in rice root. *Proteomics* **5**, 235-244.
- Yang, S.L., Jiang, L., Puah, C.S., Xie, L.F., Zhang, X.Q., Chen, L.Q., Yang, W.C., and Ye, D.** (2005a). Overexpression of *TAPETUM DETERMINANT1* alters the cell fates in the Arabidopsis carpel and tapetum via genetic interaction with *excess microspores1/extra spogenous cells*. *Plant Physiol.* **139**, 186-191.
- Yang, X., Liang, Z., and Lu, C.** (2005b). Genetic engineering of the biosynthesis of glycinebetaine en-

- hances photosynthesis against high temperature stress in transgenic tobacco plants. *Plant Physiol.* **138**, 2299-2309.
- Yang, X.H., Xu, Z.H., and Xue, H.W. (2005c). Arabidopsis membrane steroid binding protein 1 is involved in inhibition of cell elongation. *Plant Cell* **17**, 116-131.
- Yi, K., Guo, C., Chen, D., Zhao, B., Yang, B., and Ren, H. (2005a). Cloning and functional characterization of a formin-like protein (AtFH8) from Arabidopsis. *Plant Physiol.* **138**, 1071-1082.
- Yi, K., Wu, Z., Zhou, J., Du, L., Guo, L., Wu, Y., and Wu, P. (2005b). OsPTF1, a novel transcription factor involved in tolerance to phosphate starvation in rice. *Plant Physiol.* **138**, 2087-2096.
- Yu, J., Wang, J., Lin, W., Li, S., Li, H., Zhou, J., Ni, P., Dong, W., Hu, S., Zeng, C., Zhang, J., Zhang, Y., Li, R., Xu, Z., Li, S., Li, X., Zheng, H., Cong, L., Lin, L., Yin, J., Geng, J., Li, G., Shi, J., Liu, J., Lv, H., Li, J., Wang, J., Deng, Y., Ran, L., Shi, X., Wang, X., Wu, Q., Li, C., Ren, X., Wang, J., Wang, X., Li, D., Liu, D., Zhang, X., Ji, Z., Zhao, W., Sun, Y., Zhang, Z., Bao, J., Han, Y., Dong, L., Ji, J., Chen, P., Wu, S., Liu, J., Xiao, Y., Bu, D., Tan, J., Yang, L., Ye, C., Zhang, J., Xu, J., Zhou, Y., Yu, Y., Zhang, B., Zhuang, S., Wei, H., Liu, B., Lei, M., Yu, H., Li, Y., Xu, H., Wei, S., He, X., Fang, L., Zhang, Z., Zhang, Y., Huang, X., Su, Z., Tong, W., Li, J., Tong, Z., Li, S., Ye, J., Wang, L., Fang, L., Lei, T., Chen, C., Chen, H., Xu, Z., Li, H., Huang, H., Zhang, F., Xu, H., Li, N., Zhao, C., Li, S., Dong, L., Huang, Y., Li, L., Xi, Y., Qi, Q., Li, W., Zhang, B., Hu, W., Zhang, Y., Tian, X., Jiao, Y., Liang, X., Jin, J., Gao, L., Zheng, W., Hao, B., Liu, S., Wang, W., Yuan, L., Cao, M., McDermott, J., Samudrala, R., Wang, J., Wong, G.K., and Yang, H. (2005). The genomes of *Oryza sativa*: A history of duplications. *PLoS Biol.* **3**, e38.
- Zhang, J., Feng, Q., Jin, C., Qiu, D., Zhang, L., Xie, K., Yuan, D., Han, B., Zhang, Q., and Wang, S. (2005a). Features of the expressed sequences revealed by a large-scale analysis of ESTs from a normalized cDNA library of the elite *indica* rice cultivar Minghui 63. *Plant J.* **42**, 772-780.
- Zhang, W., Yi, C., Bao, W., Liu, B., Cui, J., Yu, H., Cao, X., Gu, M., Liu, M., and Cheng, Z. (2005b). The transcribed 165-bp CentO satellite is the major functional centromeric element in the wild rice species *Oryza punctata*. *Plant Physiol.* **139**, 306-315.
- Zhang, Y., Wu, Y., Liu, Y., and Han, B. (2005c). Computational identification of 69 retrotransposons in Arabidopsis. *Plant Physiol.* **138**, 935-948.
- Zhao, C., Wang, J., Cao, M., Zhao, K., Shao, J., Lei, T., Yin, J., Hill, G.G., Xu, N., and Liu, S. (2005a). Proteomic changes in rice leaves during development of field-grown rice plants. *Proteomics* **5**, 961-972.
- Zhao, Y., Shi, Y., Zhao, W., Huang, X., Wang, D., Brown, N., Brand, J., and Zhao, J. (2005b). CcbP, a calcium-binding protein from *Anabaena* sp. PCC 7120, provides evidence that calcium ions regulate heterocyst differentiation. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **102**, 5744-5748.
- Zhou, R., Shi, S., and Wu, C.I. (2005). Molecular criteria for determining new hybrid species—An application to the *Sonneratia* hybrids. *Mol. Phylogenet. Evol.* **35**, 595-601.
- Zhu, S., Gao, F., Cao, X., Chen, M., Ye, G., Wei, C., and Li, Y. (2005). The rice dwarf virus P2 protein interacts with *ent*-Kaurene oxidases *in vivo*, leading to reduced biosynthesis of gibberellins and rice dwarf symptoms. *Plant Physiol.* **139**, 1935-1945.

(责任编辑: 于昕)