

·主编评述·

## 2007 年中国植物科学若干领域重要研究进展

### Research Advances on Plant Science in China in 2007

2007 年在中国整体科研实力迅猛增长的大背景下, 我国植物科学研究继续呈现飞跃发展的态势, 更加高产, 与世界的联系也更加广泛。这不仅仅反映在大量发表在国际主流刊物的原创性研究论文上, 而且中国科学家在国际相关研究领域的影响力也日益增强。如华中农业大学张启发院士当选为美国国家科学院外籍院士, 并在《美国科学院院刊》上发表题为“发展绿色超级水稻策略”的文章, 全面阐述了在可持续农业的大前提和水稻功能基因组研究长足发展的大背景下, 发展绿色超级稻的策略和主张(Zhang, 2007c)。另外, 我国科学家在国际重要期刊上发表了多篇相关研究的综述文章, 如 GA 在 de-DELTA 抑制信号转导中的作用(Jiang and Fu, 2007)、磷脂信号分子在植物生长和激素反应中的作用(Xue et al., 2007)以及 CLE 多肽信号在分生组织建成中的作用(Fiers et al., 2007)等等。我国植物科学总体科研实力的发展也越来越引起关注, 继耶鲁大学邓兴旺教授和宾州州立大学马红教授 2006 年在 *The Plant Cell* 上发表了关于中国植物科学研究发展的评述文章后(Chen et al., 2006), 2007 年邓兴旺教授和马红教授等又在《中国农业科技导报》上发表了题为走向成熟的中国植物生物学研究的评述文章(陈浩东等, 2007)。该文通过描述中国的一些代表性研究机构的发展历程, 以及总结它们在水稻和拟南芥两大植物研究领域中所取得的突破, 清晰地指出了中国植物学研究的光辉前景和面临的挑战, 对我国未来植物科学研究领域的发展具有前瞻性作用。据不完全统计, 2007 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专业顶级学术刊物 *The Plant Cell*、*The Plant Journal*、*Plant Physiology*、*Molecular Cell Proteomics*、*Journal of Proteome Research*、*Proteomics* 和其它重要综合性期刊 *Nature*、*Science*、*Cell*、*PNAS* 和 *EMBO J* 等

上共发表论文近 120 篇, 较 2006 年(78 篇)又有大幅增加。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。与往年相比, 2007 年论文发表呈现 3 个明显的发展趋势:(1)论文数量多且内容涉及多个研究领域;(2)发表论文水平提高, 在 *Nature*、*Science*、*Cell*、*PNAS*、*EMBO J* 和 *The Plant Cell* 等最具影响力的综合性期刊发表论文的数量增加迅速, 达到 30 篇。(3)科研机构分布范围广, 合作性强。从发表论文的研究机构分布范围可以看出, 我国从事植物科学研究的中坚力量正在逐步扩大, 呈现由个别重点科研机构向地方普通研究机构的扩散态势, 且机构间的合作增强, 包括国际和国内合作。这表明经过多年的发展和积累, 我国的整体科研水平日益提升, 并已开始进入 1 个良性循环的发展轨道。同时值得一提的是, 继李振声院士获得 2006 年度“国家最高科学技术奖”后, 2007 年吴征镒院士基于其对中国和世界植物系统分类学和其它相关研究领域作出的重要贡献, 被授予“国家最高科学技术奖”, 这充分表明了国家对植物科学领域研究工作的重视以及对已取得成绩的肯定。

本文针对 2007 年我国科学家在上述主流刊物上发表的成果作一简单介绍。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所取得的全部成果, 但希望能够部分展现我国科学家们在本土所做研究工作的基本概况。

#### 1 植物抗性与信号转导

病原微生物利用效应蛋白增强寄主植物的感病性。然而, 植物进化出一套复杂的“免疫系统”, 通过体内同类的抗病蛋白高度特异检测这些效应蛋白, 激发快速和局部的细胞死亡, 即超敏反应, 从而限制病原菌生长。科

学家对病原效应蛋白和植物抗性蛋白做了大量的遗传和生化研究,然而这种相互作用的结构基础还不清楚。番茄蛋白激酶Pto和假单胞菌(*Pseudomonas syringae*)效应蛋白 AvrPto,通过核苷酸结合位点/富含亮氨酸重复(NBS-LRR)的抗病蛋白Prf介导,直接相互作用并激发抗病性和细胞程序性死亡。北京生命科学研究所以柴继杰研究组和周俭民研究组解析了AvrPto-Pto复合物的晶体结构。与以前广泛被接受的AvrPto激活Pto激酶活性的假说相反,他们的结构和生物化学研究结果发现AvrPto在体外是Pto激酶的抑制子。AvrPto-Pto相互作用是通过磷酸化稳定Pto蛋白上的P+1环和另外1个环,这2个环在没有AvrPto的番茄中负调控Prf蛋白介导的防御反应。该研究表明,AvrPto通过和Pto蛋白的2个防御抑制环来抑制寄主抗性(Xing et al., 2007)。

植物通过起始一系列的信号过程对不利的环境做出反应,这些信号途径通常包含多种多样的蛋白激酶,包括钙调神经磷酸酶B亚基样蛋白互作蛋白激酶(CIPKs)。华中农业大学熊立仲研究组对水稻基因组中可能的30个CIPK基因(*OsCIPK01*-*OsCIPK30*)进行了研究,发现这些基因中有20个能够被干旱、盐、冷、聚乙二醇以及脱落酸等非生物胁迫中的至少一种胁迫所诱导。在“中华11”粳稻中过量表达其中的3个CIPK基因*OsCIPK03*、*OsCIPK12*和*OsCIPK15*可以显著增强其对冷、干旱和盐胁迫的耐受性。同时,在冷和干旱胁迫下,过量表达*OsCIPK03*和*OsCIPK12*的转基因植株可以比野生型积累更多脯氨酸以及可溶性糖类。他们的研究表明水稻CIPK基因在不同的胁迫反应中可能有多样性的功能,其中的一些基因可能在改进水稻耐胁迫方面具有潜在的价值(Xiang et al., 2007b)。

在模式植物中已经有很多关于类受体激酶的研究,但是在作物中还很少有相关报道。中国科学院遗传与发育生物学研究所的张相歧和王道文2个研究组合作研究了小麦中的3个新的类受体激酶(TaRLK-R1、2和3)的功能。3个蛋白都包含有1个信号肽、1个富含半胱氨酸的细胞外结构域、1个跨膜结构域和1个预测的激酶结构域。研究发现其与GFP融合后的蛋白都定位于细胞膜上。它们的转录本主要存在于绿色组织并受光

诱导表达,三者的转录水平都在对条锈菌的HR反应中上调。另外,*TaRLK-R3*的转录本还受到非生物胁迫的诱导。进一步分析发现含TaRLK-R3激酶结构域的重组蛋白在体外具有自磷酸化活性。通过病毒诱导的基因沉默方法分别以及全部降低3个基因的转录水平,均降低了小麦对条锈菌的HR反应。证明这3个类受体激酶是小麦响应条锈菌的HR反应的正调节因子。该工作为研究重要的类受体激酶家族指明了新的方向,并有可能促进抗条锈菌小麦变种的育种工作(Zhou et al., 2007a)。

甜菜碱醛脱氢酶(BADH)是甜菜碱合成中的关键酶,在耐盐与耐旱中有重要作用。四川大学、复旦大学与四川农业科学院的合作研究(Niu et al., 2007)发现,在水稻以及其它单子叶作物如玉米、小麦与大麦中,BADH在干旱和不同盐离子胁迫下的转录后的加工过程中发生改变,导致该基因在5'外显子区域发生缺失或插入,因而在翻译过程中发生起始位点的移位、功能区域的丢失或者错误地出现终止密码的现象。相反,双子叶植物如拟南芥、菠菜以及番茄则具有正确的BADH转录后加工过程。研究还发现,在异常的转录后加工过程中,围绕缺失或插入位点,存在着成对的SDR(short direct repeats)片段。不同的胁迫条件改变缺失或插入位点的选择,SDR可能在选择中具有作用。这项研究表明,不同植物种类中甜菜碱的含量不同可能是由于BADH转录后加工过程的变化,导致BADH正确转录产物的缺乏而引起。

在植物耐盐性中起作用的SOS信号系统含有3个重要的组分:SOS1、SOS2以及SOS3。当拟南芥受到盐害时,钙离子感受器SOS3将激酶SOS2激活,后者对质膜上的钠离子/反向离子运输器SOS1具有上调的作用。北京生命科学研究所以郭岩研究组的工作(Quan et al., 2007)发现,SOS3的同源基因SCABP8/*CBL10*也编码1个钙离子感受器,与SOS3相同,可以与SOS2发生相互作用,并通过SOS1起作用。研究表明,SCABP8与SOS3在耐盐信号转导中部分冗余,在盐胁迫反应中二者既具有相加的作用,又具有各自特殊的作用。

非致死热诱导的热激蛋白(Hsps)使植物产生获得性的耐热性(acquired thermotolerance, AT)。通过筛选突变体并结合反向遗传学研究方法,“中央研究院”(中国台湾)Tsu-tsuen Wang 研究组发现了1个热诱导的转录因子 HsfA2, 它可使 Hsps 持续表达从而延长拟南芥 AT 的持续时间(Charny et al., 2007)。

## 2 植物发育与生殖的遗传调控

### 植物生长发育的遗传调控

真核生物翻译起始因子 eIF-5A 在哺乳动物与酵母中都与 RNA 代谢和运输有关, 因此它能影响生长发育进程。中国科学院遗传与发育生物学研究所左建儒研究组(Feng et al., 2007a) 获得了拟南芥 *fbr12* 突变体, 对其进行表型分析发现, 该突变体的细胞程序性死亡和暗诱导的叶片衰老受到抑制, 生长发育受阻, 表现为植株矮小、花器官细胞发育不正常等。遗传与分子实验证据表明, *FBR12* 编码 eIF-5A 蛋白。FBR12 cDNA 可以互补酵母 *eIF-5A* 缺失突变体, 恢复正常表型。因此认为, FBR12/eIF-5A 可能通过调节细胞的分裂、生长和死亡来影响植物的生长发育。

人类 *PRMT5* 基因编码 II 型蛋白质精氨酸甲基转移酶, 其在动物与酵母中的同源基因担负着调节 RNA 加工、信号转导以及基因表达的功能。中国科学院遗传与发育生物学研究所曹晓风研究组从花椰菜中获得了植物组蛋白精氨酸甲基转移酶, 与拟南芥 AtPRMT5 基本相同。通过实验证明, AtPRMT5 属于 II 型酶, 在体外能够使组蛋白 H4、H2A 和髓鞘碱性蛋白甲基化。*atprmt5* 突变体表型分析表明, AtPRMT5 在调节生长发育和依赖于 FLC 的自主开花途径中起作用(Pei et al., 2007)。

绒毡层细胞为发育的花粉提供营养, 是花粉正常发育所必需的。上海师范大学杨仲南研究组分离了拟南芥 *AtMYB103* 突变体, 该突变体的绒毡层发育异常, 胼胝质不能适时解体, 花粉解体或缺乏外壁, 结果表明 *AtMYB103* 是绒毡层发育和花粉壁形成所必需的基因(Zhang et al., 2007i)。Rad21 蛋白是调控姐妹染色体

黏着的关键组分, 酵母与后生动物基因组编码 2 个 Rad21 蛋白质, 分别参与有丝分裂与减数分裂过程中染色体的黏着。中国科学院植物研究所王台研究组发现水稻基因组中有 4 个编码 Rad21 家族蛋白的基因。免疫荧光定位分析显示, OsRad21-3 定位于有丝分裂的染色体上。比较这 4 个基因的表达特性发现水稻 4 个 *RAD21* 基因中, OsRAD21-3 是唯一在减数分裂后花粉发育过程中表达的基因。OsRAD21-3 RNAi 转基因水稻植株产生不育的花粉, 但其雄性减数分裂过程没有受到严重影响; 而减数分裂后的小孢子和花粉发育过程则出现了显著异常, 表现为花粉有丝分裂的停滞或异常的染色体分离。这些结果表明 OsRAD21-3 应主要通过花粉的有丝分裂过程中发挥功能而参与减数分裂后的雄配子体发育过程, 也在一定程度上说明了为什么水稻中会存在 4 个 *RAD21* 基因。该研究为深入了解花粉发育和在进化过程中基因的功能分化机制提供了新的证据(Tao et al., 2007)。

拟南芥 steroid 5 $\alpha$ -reductase (DET2) 是催化油菜素内酯(brassinosteroid, BR)生物合成的主要限速酶之一。Luo 等研究了棉花 *DET2*(*GhDET2*) 基因在棉纤维发育中的功能。离体酶活性分析显示该基因编码的蛋白具有 steroid 5 $\alpha$ -reductase 活性。*GhDET2* 在棉纤维启动和快速伸长阶段高水平表达, 反义 RNA 抑制该基因的表达抑制棉纤维的启动和伸长; 利用 steroid 5 $\alpha$ -reductase 活性抑制剂处理离体培养的胚珠同样抑制棉纤维的伸长; 这些结果表明 *GhDET2* 在棉纤维发育过程中起重要作用(Luo et al., 2007)。中国科学院遗传与发育生物学研究所陈受宜研究组从大豆中分离了 28 个 Dof 类转录因子基因, 分析了其中 7 个花特异表达基因和 1 个组成型表达基因所编码蛋白的 DNA 结合与转录激活活性。对转基因拟南芥的研究发现, *GmDof4* 和 *GmDof11* 的过量表达能提高种子中酯类的含量并增加千粒重, 同时分析了这 2 个转录因子的下游靶基因(Wang et al., 2007a)。

MADS 转录因子编码基因 *FLC*(flowering locus C) 是调控开花的关键基因之一, 该基因的表达产物阻止植物由营养生长向生殖生长的过渡。早期的研究结果显

示组蛋白在 H3K9 与 H3K27 位点的去乙酰化和甲基化抑制 *FLC* 基因的表达, 而在 H3K4 与 H4K36 位点的甲基化激活 *FLC* 的表达, 从而影响开花时间。中国科学院植物研究所种康研究组与鲍时来研究组合作发现拟南芥精氨酸甲基转移酶 *SKB1* 催化组蛋白 H4R3 的对称性双甲基化; *SKB1* 基因位点的功能缺失突变上调 *FLC* 的表达, 导致晚花表型。进一步的证据显示 *SKB1* 调控的 H4R3 双甲基化涉及 *FLC* 基因表达以及开花时间的调控 (Wang et al., 2007e)。Dicer 或 Dicer-like (*DCL*) 是调控 microRNAs 与 siRNAs (small interfering RNAs) 加工的主要蛋白质。中国科学院遗传与发育生物学研究所曹晓风研究组研究了水稻 *DCL4* (*OsDCL4*) 基因的功能, 该基因的减量表达和功能缺失突变体表现为营养生长异常与花发育异常。这些表型明显不同于拟南芥 *dcl4* 突变体, 说明与拟南芥 *DCL4* 相比, 水稻的 *DCL4* 有着更广泛的功能 (Liu et al., 2007a)。

*YABBY* 和 *WUSHEL-LIKE HOMEBOX (WOX)* 基因在侧枝器官的形成和分生组织的功能中发挥着重要作用。法国巴黎大学植物生物技术研究室的周道绣在华中农业大学的研究小组对水稻 *YAB3* 和 *WOX3* 基因在叶片发育过程中的功能进行了研究。*YAB3* 与玉米 *ZmYAB14* 以及拟南芥 *FILAMENTOUS FLOWER (FIL)* 基因密切相关, 而 *WOX3* 与玉米 *narrow sheath 1 (NS1)* 和 *NS2* 以及拟南芥 *PRESSED FLOWER (PRS)* 基因具有高度的保守性。原位杂交实验显示这 2 个基因在大多数的侧枝器官原基以及幼嫩的叶片中共表达, 但是不存在近远轴的极性。*YAB3* 的减量表达或者 *WOX3* 的过量表达都可以诱导缺乏叶鞘和清晰界限的叶片的结节状过度生长, 同时伴随着 *KNOX* 基因在转基因植株叶片中的异位表达。*WOX3* 基因的诱导表达以及 DNA 结合实验也表明, *WOX3* 基因是 *YAB3* 基因的 1 个转录抑制子。该研究揭示了在水稻叶片发育过程中存在着 1 个包含 *YAB3*、*WOX3* 和 *KNOX* 基因的调控网络 (Dai et al., 2007b)。

### 植物生殖遗传调控

我国科学家在植物生殖生物学领域的研究继续保持良好

的发展势头, 在雄配子体发生、温敏雄性不育、花粉管导向和受精卵发育方面取得了重要进展。

与动物不同, 高等植物的精细胞在进化过程中失去了运动能力, 取而代之的是由 2 个精细胞和 1 个营养细胞组成的多细胞雄配子体(花粉)的出现。花粉的营养细胞萌发出花粉管, 把精子运送到胚囊, 并完成受精。过去 20 多年的研究证实花粉管是在胚囊信号的引导下进入胚囊的, 即花粉管导向。在这个过程中, 胚囊珠孔端的助细胞起着关键作用。一方面, 助细胞表达的基因(如 *MYB98* 和 *ZmEA1*) 突变导致胚囊花粉管导向能力的丧失 (Kasahara et al., 2005; Márton et al., 2005); 另一方面, 激光破坏助细胞使蓝猪耳草胚珠丧失吸引花粉管的能力, 而破坏其它胚囊细胞则对其导向能力没有影响 (Higashiyama et al., 2001)。中国科学院遗传与发育生物学研究所杨维才实验室最近通过对 CCG 基因的研究证实, 胚囊中央细胞在花粉管导向中也起着非常重要的作用, 改变了人们固有的观点, 丰富了对花粉管导向这一现象的认识 (Chen et al., 2007e)。CCG 编码 1 个核蛋白, 可能通过调节 RNA 聚合酶 II 系统参与中央细胞特异基因表达的调控。花粉管到达胚珠珠孔后, 与助细胞识别并释放出精细胞。

温敏雄性不育材料在作物遗传育种中用途广泛, 但温敏不育材料不易获得。武汉大学何光存研究组通过 RNAi 抑制 UDP-葡萄糖焦磷酸化酶 (*UGPase*) 基因 *UGP1*, 引起水稻花药早期发育时胼胝质沉积异常, 花粉母细胞在减数分裂早期降解, 导致雄性不育。*UGP1* RNAi 可以同时抑制 *UGP1* 和 *UGP2*。同时, *UGP1* 过表达导致共抑制发生, 内源 *UGP1* 完全被降解, 但共抑制转基因水稻中存在含内含子的未被加工的前体 mRNA, 而这些异常前体 mRNA 的加工依赖于温度的变化。当温度低于 21°C 时, *UGP1* 前体 mRNA 能被有效剪切从而产生足够量的 *UGPase*, 转基因植株育性正常; 但在 28°C 时, *UGP1* 前体 mRNA 不能被加工, 蛋白量减少, 导致雄性不育 (Chen et al., 2007d)。所以 *UGP1* 共抑制植株表现出典型的温敏雄性不育。最近有人报道水稻雄性不育突变 *ms-h* 就是 *UGP1* (Woo et al., 2008), 进一步证实了上述发现。该工作为通过转基因

实现温敏雄性不育提供了很好的证据, 同时证实 UGPase 是花粉胼胝质沉积所必需的。

细胞外基质在动物胚胎发育和形态建成中起着非常重要的作用, 在植物中关于细胞壁对胚胎发育和形态建成的作用研究不多。武汉大学孙蒙祥和杨弘远研究组通过体外合子胚胎发生体系研究了细胞壁对合子极性、分裂和胚胎基-顶轴建立的作用。他们的研究发现, 细胞壁和极性生长是决定胚胎形态建成的关键因素。只有具备完整细胞壁的合子才能进行极性生长, 并发育成正常的胚胎; 没有细胞壁的合子原生质体不能进行极性生长, 须能分裂形成球状结构, 但不能形成胚柄(He et al., 2007)。在低等植物 *Fucus* 中细胞壁对胚胎细胞的命运也是至关重要的(Berger et al., 1994), 说明细胞壁在植物合子和胚胎发育中的作用机制可能在进化上是保守的。

### 水稻分蘖角度的遗传调控

水稻分蘖数目和角度是决定其产量的2个非常重要的生物因子, 继我国科学家在水稻分蘖数目的遗传调控的开创性工作以来(Li et al., 2003), 在水稻分蘖角度的遗传调控方面取得了重要进展。最近, 中国科学院遗传与发育生物学研究所李家洋研究组和中国农业大学孙传清研究组分别克隆了控制水稻分蘖角度的经典基因 *LAZY1* (Li et al., 2007d)和主要 QTL 位点 *TAC1*(Yu et al., 2007a)。*LAZY1* 编码1个禾谷类特有的功能未知的蛋白, 它通过调控生长素的极性运输来控制分蘖的角度; 同样, *TAC1*也编码1个未知功能的蛋白。*LAZY1*和 *TAC1*的作用可能都是使分蘖保持直立或较小的角度, 它们的突变导致分蘖角度偏大。这些研究成果丰富了人们对水稻分蘖角度调控机理的认识, 为水稻的分子改良奠定了基础。

## 3 “组学”与基因进化

### 蛋白质组学分析

厦门大学的彭宜宪研究组利用 2-DE 比较了  $Al^{3+}$  胁迫对

水稻根蛋白质表达谱的影响, 鉴定了17个铝胁迫反应的蛋白质, 其中12个上调表达, 5个下调表达。这些蛋白质主要涉及信号转导、抗氧化等反应, 如半胱氨酸合酶。这些结果结合该酶的反应产物谷胱甘肽的定量分析表明, 半胱氨酸合酶可能在水稻抗铝胁迫反应中起重要作用(Yang et al., 2007b)。Li 等利用 2-DE 比较了  $1\ 000\ \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$  (对照)或  $5\ \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}\ \text{KH}_2\text{PO}_4$  处理17天玉米根的蛋白质表达谱, 发现低磷处理导致约有20%的蛋白质点的表达水平发生显著的变化, 并利用质谱鉴定了106个差异表达的蛋白质(Li et al., 2007a)。中国科学院植物研究所田世平研究组分析了拮抗酵母 *Pichia membranefaciens* 和水杨酸处理对桃蛋白质表达谱的影响, 鉴定了25个受这2个诱导剂或其中之一诱导表达的蛋白质, 其中包括抗氧化蛋白、致病相关蛋白和糖代谢相关的酶类(Chan et al., 2007)。早期的工作将 *Echinochloa crusgalli* 基因组 DNA 导入受体水稻品系 R207 培育了水稻恢复系 RB207, 中科院北京基因组研究所刘斯奇研究组利用蛋白质组技术比较了 *Echinochloa crusgalli*、R207 以及 RB207 叶与胚蛋白质组的差异, 发现这2个水稻品系间有一些差异表达的蛋白, 但总的表达谱比较类似, 而它们与 *Echinochloa crusgalli* 的蛋白质表达谱则缺乏可比性(Zhao et al., 2007a)。为了深入研究植物抗枯萎病的机制, 中科院上海植物生理生态所何祖华研究组利用枯萎病菌 (*Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae*) 侵染12与24小时的、表达抗病基因 *Xa21* 的水稻悬浮细胞分离与纯化质膜, 利用 2-DE 发现了20个应答枯萎病菌侵染的质膜蛋白质, 其中11个得到了质谱鉴定(Chen et al., 2007a)。

中国科学院遗传与发育生物学研究所朱立煌研究组利用 2-DE 分析了水稻愈伤细胞分化过程中蛋白质表达谱的动态变化, 发现了79个差异表达的蛋白质点, 并利用质谱鉴定了其中的60个; 同时利用基因芯片和实时定量 PCR 比较了相应 mRNA 在愈伤细胞分化的2个早期阶段的变化趋势。结果显示这些蛋白质及其 mRNA 的变化趋势有较高的一致性(Yin et al., 2007)。中国科学院植物研究所沈世华研究组利用 2-DE 比较了水稻种子萌发过程的蛋白质表达谱, 发现了148个差异表达的蛋

白质, 其中 63 个下调表达, 69 个上调表达; 下调表达的蛋白质包括贮藏蛋白以及涉及种子成熟与脱水的蛋白质, 而上调的蛋白质主要涉及糖酵解(Yang et al., 2007a)。中国农大孙其信研究组利用 2-DE 比较了小麦杂种及其亲本根蛋白质表达谱的差异, 检测到了 45 个差异表达的蛋白质(Song et al., 2007)。

中科院植物研究所王台研究组比较了成熟与萌发花粉的蛋白质组差异, 发现了 120 个与萌发和花粉管极性生长相关的蛋白质。结果显示: (1)这些蛋白质主要涉及碳与能量代谢、细胞壁合成与降解、蛋白质代谢以及细胞骨架动态变化; (2)细胞壁合成与降解相关蛋白有不同的变化特征, 细胞壁合成与重塑相关的蛋白在萌发和花粉管生长过程中表达量增加, 而壁水解与疏松相关的蛋白质是可释放的, 表明前者主要参与了花粉管壁的合成与动态的调节, 后者可能参与了花粉管在雌蕊入侵生长过程中雌蕊细胞壁的降解; (3)在蛋白质代谢相关的蛋白质中, 大部分是 26S 蛋白质选择性降解途径的酶类, 而且均显示表达量增加(Dai et al., 2007c)。

除了研究工作外, 东北林业大学戴绍军等的综述文章比较系统地讨论了花粉发育与萌发的蛋白质组学研究(Dai et al., 2007d)。

磷酸甘露糖变位酶(PMM)可以催化甘露糖-6-磷酸和甘露糖-1-磷酸之间的转换反应。然而, 高等植物中 PMM 的系统性分子及功能研究未见报道。在中国科学院遗传与发育生物学研究所王道文研究组的工作中, PMM 的 cDNA 在拟南芥、烟草、大豆、番茄、水稻和小麦中得以克隆。氨基酸的序列比对结果暗示高等植物的 PMM 蛋白与它们在真菌和哺乳动物中的同源蛋白序列具有很高的一致性。与其一级结构的相似性对应的是, 以上蛋白可以对酵母的 *sec53-6* 温度敏感突变体进行功能补偿。体外表达并纯化的 His- 标记 PMM 蛋白可以将甘露糖-1-磷酸催化转变为甘露糖-6-磷酸以及葡萄糖-1-磷酸。前 1 个转化反应的效率更高。在拟南芥和烟草中, PMM 在植物的营养器官以及生殖器官中均有持续表达。通过病毒诱导的基因沉默对 PMM 进行表达抑制, 可以导致烟草叶片中维生素 C 含量的降低。相反, 在烟草中过量表达 PMM, 可以使维生素 C

酸的含量相对升高 20% - 50%。与该发现相一致的是, AtPMM-GFP 融合蛋白的过量表达也可以导致维生素 C 酸的含量升高 25% - 33%。总之, 该研究加深了我们对植物 PMM 分子及功能特征的了解, 并提供了 PMM 参与 AsA 在拟南芥和烟草中生物合成的遗传学证据(Qian et al., 2007)。

## 基因组与基因进化

在被子植物中, 柱头为花粉的萌发和花粉管的生长过程提供了起始的营养和引导作用, 但是人们对于水稻中参与调控这一过程的基因的研究却很少。中科院遗传与发育生物学研究所薛勇彪研究组利用 57K 的 Affymetrix 水稻全基因组微阵列和 10 K 的水稻 cDNA 微阵列得到了水稻中柱头特异或者柱头优先表达基因的表达模式。通过这两种不同的技术平台, 共鉴定出 548 个在水稻柱头乳突细胞中特异或者优先表达的基因。其中大部分基因共有一些已知胁迫反应基因的顺式作用元件, 这也支持了调控受精和胁迫 / 防御反应的遗传学过程具有一定重叠性的观点。同时, 他们也发现在水稻和拟南芥的柱头中参与细胞壁代谢以及细胞间相互作用的基因具有一定的保守性, 说明水稻和拟南芥的柱头中可能共有保守的分子机制(Li et al., 2007c)。

大豆的 *PvSR2* 基因对重金属离子有特殊响应。中国科学院研究生院柴团耀研究组对 *PvSR2* 基因的启动子区(-1 623/+148), 从 5' 端进行系列缺失发现, 启动子区的 -222/-147 区域对于重金属离子对 *PvSR2* 基因的诱导起关键作用。进一步研究发现, 该区域中的 -222/-188 和 -187/-147 区域分别可以单独行使诱导功能。-222/-188 区域含有 1 个与动物 *metallothionein* 基因启动子中的金属调节元件同源性很高的元件, 这个元件的突变会减弱 -222/-188 区域对金属离子的响应。-187/-147 区域不含有已知的金属调节元件, 表明有新的响应元件存在于其中。以 *PvSR2* 基因的一段启动子区(-687/+48)+*GUS* 基因构建转基因烟草, 发现其幼苗对不同种类和浓度的重金属离子表现出不同程度的反应。这一发现使我们对 *PvSR2* 基因在转录水平上的调节有了新的认识, 并且提供给人们一种新的受重金属

离子诱导的启动子系统(Qi et al., 2007)。

水稻 T-DNA 插入突变体库是水稻功能基因组研究的宝贵资源, T-DNA 插入侧翼序列是突变体库的关键数据。华中农业大学的吴昌银和张启发研究组与上海国家基因研究中心韩斌研究组合作, 对增强子捕获突变体库的 13 804 个 T-DNA 插入侧翼序列进行了鉴定和分析。发现 T-DNA 插入在基因组的不同层次都呈现非随机分布, 整体上倾向于较大的染色体, 在染色体末端粒较之于两端少, T-DNA 插入更多见于基因而少见于转座元件, 在基因内则更倾向于非编码区, 同时与某些基因功能呈现相关性; 此外还分析了插入位点附近的碱基组成。该项研究将有助于对 T-DNA 整合机制的理解(Zhang et al., 2007b)。

检测特异的核酸序列在植物生物科学和技术研究领域有广泛的应用, 例如 SNP 鉴定和转基因植物检测。北大-耶鲁联合中心邓兴旺研究组发展了一种基于硅片的可视薄膜生物传感器技术, 该技术可以准确、高效和便捷地检测植物中特异的核酸序列, 在作物分子育种、突变体图位克隆和植物病原鉴定等领域有良好的应用前景(Bai et al., 2007b)。

## 4 光合作用与碳循环

DEGP 蛋白酶分布广泛, 在降解发生了损伤和错误折叠的蛋白中起着重要作用。拟南芥中有 16 个 DEGP 类蛋白酶, 其中 4 个定位于叶绿体。中科院植物所张立新研究组的研究表明(Sun et al., 2007b), DEG5 和 DEG8 在类囊体内腔中形成六聚体, DEG8 重组体有降解蛋白的活性, 能分解底物类似物( $\beta$ -酪蛋白)及受到光损伤的 PSII 的 D1 蛋白, 产生 16 kDa 的 N 端和 18 kDa 的 C 端片段。在 *deg5* 和 *deg8* 双突变体中, 新合成的 D1 蛋白的利用率降低。对突变体进行强光处理, 并施以叶绿体蛋白合成抑制剂林肯霉素(lincomycin)时, D1 蛋白的降解速度减缓。因此, DEG5 和 DEG8 对 D1 蛋白的高效利用及活体内光抑制下的保护是非常重要的。与 *deg5* 和 *deg8* 单突变体相比, *deg5 deg8* 双突变体对光的敏感性增加, D1 蛋白降解速度降低。光抑制处理后, 能在野

生型植株中检测到 D1 蛋白降解产生的 16 kDa 的 N 端片段, 在 *deg5 deg8* 突变体中则检测不到。因此, DEG5 和 DEG8 对 PSII 反应中心 D1 蛋白降解中 CD 环的初级裂解有促进作用。

该研究组还在形成 PSII 超复合体方面有缺陷的拟南芥突变体 *lpa2* 为材料, 研究了 PSII 装配的分子机制(Ma et al., 2007)。在 *lpa2* 突变体中, 编码 PSII 亚基的 RNAs 的表达水平和后期加工模式均未发生改变。活体内原位蛋白标记实验表明, 在 *lpa2-1* 突变体中, CP43 (与叶绿素 a 结合的蛋白)的合成明显减少, 但是 CP47、D1 和 D2 蛋白合成速率仍正常。在 *lpa2-1* 中, 新合成的 CP43 蛋白迅速降解, 而 D1 和 D2 蛋白的利用率高于野生型植株。新合成的 PSII 蛋白装配成 PSII 复合体, 但突变体中 PSII 的装配速率明显低于野生型植株。LPA2 编码类囊体的 1 个膜内在蛋白, 该蛋白不是 PSII 亚基的必要组分。酵母双杂交实验表明, LPA2 与 PSII 的核心蛋白 CP43 结合, 而不与反应中心的 D1 或 D2 蛋白结合。另外, 还检测到 LPA2 和参与了类囊体膜的生物合成、细胞分裂的 Albino3(Alb3)直接结合。以上结果表明, LPA2 可能与 Alb3 形成 1 个复合体, 与 CP43 一起参与了 PSII 的装配。

中科院植物研究所卢丛明研究组发现高温胁迫能够诱导菠菜 PSII 捕光天线复合体的聚集(Tang et al., 2007)。他们将整株菠菜在黑暗高温(25 - 50°C)条件下处理 30 分钟。结果发现, 当温度高于 35°C 时, CO<sub>2</sub> 的同化率显著降低。在 45°C 以下时, PSII 的最大光化学效率保持不变, 而当温度高于 50°C 时略有下降。无论在有 DTT 的情况下, 非光化学淬灭均显著增加。叶片的 77 K 荧光发射光谱在 698 nm 处表现出特异的谱带。对叶子进行热胁迫后立即分离提取类囊体膜蛋白, 进行非变性绿胶分析, 结果表明, 许多色素蛋白复合体聚集停留在浓缩胶(积层凝胶)中。SDS-PAGE 和免疫印迹分析表明, 该聚集体由 PSII 的主要捕光天线复合体(LHCIIb)组成。为分析聚合体性质, 将分离的 PSII 核心复合体在黑暗中 25 - 50°C 温育 10 分钟。当温度高于 35°C, 许多色素蛋白复合体在非变性绿胶分析中, 保持聚集态停留在浓缩胶中, 免疫印迹分析证明聚集体由

LHCIIb 组成。该研究结果表明, LHCII 的聚集可能是植物遇到胁迫时耗散多余激发能的一种保护机制。

复旦大学茆本科研究组报道了 1 个在拟南芥叶片衰老过程中调节叶绿素降解的叶绿体蛋白 AtNYE1 (Ren et al., 2007)。植物营养器官衰老和果实的成熟伴随着叶绿素的大幅度降解。虽然人们很早就知道叶绿素降解的生化途径, 但是对这个途径的调控机制却了解很少。作者获得了 1 个非黄化的拟南芥突变体 (*nye1-1*), 这个突变体在 6 天黑暗处理后, 其叶绿素含量仍然保留 50%, 然而在同样黑暗条件下处理的野生型拟南芥中, 叶绿素含量至少下降了 90%。*nye1-1* 与野生型拟南芥在光合作用和衰老方面没有显著差异。进一步研究表明突变性状是由 1 个不完全显性基因突变引起的。他们克隆了这个基因。通过定量 PCR 分析发现, 衰老信号可以诱导产生大量 AtNYE1, 过量表达 AtNYE1 可以产生浅黄色叶片, 甚至白化苗。这些结果表明 NYE1 对衰老过程中叶绿素的降解具有重要的调控作用, 其调控作用是通过调节脱镁叶绿素 a 氧化酶的活性而实现的。

叶绿素合成酶是催化叶绿素生物合成中的关键酶。中国农科院万建民研究组通过对 1 个自然变异的水稻黄绿叶突变体 *ysl1* 基因的图位克隆和功能分析, 探讨了水稻黄绿叶突变性状的分子机理。他们获得了 1 个水稻 (*Oryza Sativa*) 叶绿素缺失突变体 (*ysl1*)。这个突变体的幼苗叶呈黄绿色, 叶绿体发育迟缓。遗传分析表明 *ysl1* 表型是由 1 个核基因的隐性突变造成的。克隆这个基因并进行序列分析, 结果表明其编码叶绿素合成酶。研究者分析, *ysl1* 中编码叶绿素 a/b 结合蛋白的 *cab1R* 基因的 mRNA 受到严重抑制。另外, *ysl1* 幼苗中一些与叶绿素合成或叶绿体发育有关的细胞核基因的表达也受到抑制。这些结果说明, 编码不同叶绿体蛋白的核基因表达可能受到叶绿素或其前体水平的反馈调控。该研究揭示了引起水稻黄绿叶突变性状的分子机理 (Wu et al., 2007b)。

叶绿体在衰老过程中呈现剧烈的生理及形态变化, 其中可见的症状是叶绿素降解。但是人们对其机制并不很清楚。中国科学院华南植物园吴国江研究组得到了 1 个水稻的长绿突变体 *stay green*, 该突变体能保持

叶绿素, 具有稳定的叶绿素-蛋白复合体以及稳定的类囊体膜结构, 但在衰老过程中失去了光合作用的能力。他们通过图位克隆的方法得到了该基因, 命名为 *SGR*, 发现其编码 1 个转运肽。通过一系列的表型分析, 他们认为 *SGR* 可能参与 PaO 活性的调节并影响叶绿素和色素-蛋白质复合体的降解。该工作为此类型的水稻突变体保持长绿的机制作出了一定的解释 (Jiang et al., 2007b)。

## 5 植物激素与信号转导

### 脱落酸、水杨酸、赤霉素和油菜素内酯

在真核生物中, 通过质膜上 G 蛋白偶联受体接受并传递胞外信号是一条保守的信号转导途径, 但目前仍缺乏在植物中的证据。北京生命科学研究所马力耕实验室首次以拟南芥为材料, 发现细胞质膜上 G 蛋白偶联受体 GCR2 作为 ABA 受体, 通过 G 蛋白介导 ABA 反应 (Liu et al., 2007c)。他们首先采用生化与遗传分析方法, 证明 GCR2 的 C 端与 G $\alpha$  亚基 GPA1 可发生直接的相互作用, 继而通过 GCR2 插入突变体和基因超表达突变体进行表型分析, 发现插入突变体对 ABA 不敏感, ABA 诱导的抑制种子萌发、气孔关闭、K<sup>+</sup> 离子通道活化等反应减弱, 而超表达植株都具有使 ABA 反应增强的表型。GPA1 缺失突变体 *gpa1* 具有相似的表型。此外, *gcr2 gpa1* 双突变体与 2 个基因的超表达植株都表现出与单个基因的缺失突变以及超表达相似的表型, 说明二者共同作用参与了 ABA 信号转导。进一步的实验表明, GCR2 可与 ABA 高亲和结合, 二者复合物的解离常数与 ABA 的生理浓度范围相一致。作者认为, 质膜上的 GCR2 可与 G 蛋白发生结合, 而 GCR2 与 ABA 的结合导致 G $\alpha$  与其它组分的解离, 继而由 G $\alpha$  引起下游一系列 ABA 反应。

中国农业大学张大鹏研究组的工作提供了 CDPKs 在 ABA 信号转导中起作用的分子遗传学证据 (Zhu et al., 2007b)。CPK4 和 CPK11 是 CDPKs 家族成员, CPK4 和 CPK11 缺失突变体在种子萌发、幼苗生长、气孔运动以及萌发过程中的抗盐反应等方面表现出对



ABA 不敏感, 二者的双突变体有加强反应。而 2 个基因的超表达植株则表现出与缺失突变体相反的表现型。体外实验表明, CPK4 和 CPK11 可使 ABF1 与 ABF4 磷酸化。在植物整体水平上, 这 2 个激酶作为重要的正调控因子参与了 CDPK/Ca<sup>2+</sup> 介导的 ABA 信号途径。

外源 ABA 大都可诱导胁迫反应基因的表达。中国科学院遗传与发育生物学研究所谢旗研究组通过大量筛选, 获得了拟南芥中一个受盐与干旱诱导的指环状 E3 连接酶 *SDIR1* 基因 (Zhang et al., 2007f)。芯片分析与基因时空表达实验表明, 干旱胁迫后 *SDIR1* 表达升高, 并在保卫细胞和叶片薄壁细胞中表达。GFP 融合表达的细胞定位实验表明, 该基因产物定位于细胞内膜系统。生化和遗传学实验证明, *SDIR1* 具有 E3 连接酶的作用, 超表达 *SDIR1* 植株对 ABA 超敏感, 并表现出 ABA 相关反应加强的表现型。此外, ABA 和胁迫标记基因的表达在 35S-*SDIR1* 以及 *SDIR1* 缺失突变体 *sdir1-1* 植株中大都表现出相反的变化。进一步的研究表明, *SDIR1* 作为 ABA 信号转导中的正调控因子, 位于 ABI5、ABF3 和 ABF4 的上游。

“中央研究院”(中国台湾) Wan-Hsing Cheng 研究组发现了 1 个在调节 ABA 合成中后期表达的基因 *ABA2*, 它编码 1 个短链脱氢/还原酶, 该基因通过对胁迫反应的原初代谢进行精细调节而起作用。在琼脂平板上和土壤中, 超表达该基因的植株与野生型相比, 表现出种子萌发延迟和对盐害的耐性增加的表型 (Lin et al., 2007)。

水杨酸在植物抗病中具有重要作用, 而调控生长发育的生长素在植物感病性中也具有功能。中国科学院上海生命科学院植物生理生态研究所何祖华研究组筛选获得了 *GH3.5* 表达增强的矮化突变体 *gh3.5-1D*, 该突变体表现出根短、侧根数减少以及对外源生长素不敏感的表现型; 病原菌侵染后突变体自由 IAA 和水杨酸水平均增高, 病程相关蛋白基因 *PR-1* 表达增强。对 *GH3.5* 功能研究的结果表明, 该基因在抗病与发育过程中具有双重功能 (Zhang et al., 2007g)。

华中农业大学周道绣实验室发现水稻中 *YABBY1* (*YAB1*) 基因与 GA 合成途径中的 *GA3ox2* 以及 *GA20ox2* 具有相似的表达模式。外施 GA 可以恢复 *YAB1* 超表达

植株半矮化的表型, 超表达植株的内源 GA<sub>20</sub> 含量增加而 GA<sub>1</sub> 含量减少, *GA3ox2* 表达也下降。进一步的实验表明, *YAB1* 可与 *GA3ox2* 启动子序列中的 GA 反应元件相结合, 在水稻 GA 生物合成的反馈调节中起作用 (Dai et al., 2007a)。

GA 不仅调节生长发育, 还参与植物的磷营养代谢, 但具体机理尚不清楚。中国科学院遗传与发育生物学研究所傅向东研究组的研究表明, 磷饥饿引起的拟南芥根构型变化以及花色素苷积累反应是受 GA-DELLA 信号途径调节的。外施 GA 可抑制拟南芥根茎的磷饥饿反应, DELLA 功能缺失突变体也有同样的表型。相反, DELLA 功能促进突变体则表现出磷饥饿反应的增强。磷饥饿导致植株活性 GA 的含量减少以及相关代谢酶转录水平的减少, 从而引起 DELLA 的积累 (Jiang et al., 2007a)。

目前的研究认为, BR 与受体 BRI1 结合之后, 激活了细胞内蛋白激酶的活性, 从而激发了信号转导途径。中国科学院植物研究所种康研究组与美国斯坦福大学王志勇实验室合作采用反向遗传学的方法, 研究了水稻 BR 信号途径中的转录因子 *OsBZR1* 以及 14-3-3 蛋白的功能。采用 RNAi 将 *OsBZR1* 表达抑制之后, 转基因水稻植株表现出矮化、旗叶伸展角度改变、对 BR 敏感性下降以及 BR 反应基因表达发生变化, 说明 *OsBZR1* 在 BR 反应中具有功能。酵母双杂交实验发现 14-3-3 蛋白可与 *OsBZR1* 发生相互作用, 14-3-3 蛋白可能具有减少 *OsBZR1* 在细胞核的定位而直接抑制 *OsBZR1* 的功能 (Bai et al., 2007a)。

## 乙烯信号转导途径

乙烯是重要的植物激素, 在植物的许多生理过程中起重要的作用。有关乙烯的信号转导途径研究一直受到植物科学家的关注。拟南芥 *RTE1* 编码 1 个负调控乙烯反应的膜蛋白。中国科学院上海植物生理生态研究所文啟光研究员实验室通过遗传学分析证明, *RTE1* 的功能主要依赖于乙烯受体 *ETR1*, 而与其它乙烯受体无关。*RTE1* 的过表达会导致植物对乙烯不敏感, 而这一效应可以被 *etr1-7* 的突变所抑制, 但是却不能被其它受体的突

变所抑制。ETR1 的 N-端(aa 1-349)足以激活 ETR1 的功能, 而 RTE1 的 N-端部分并非 *etr1-2* 作用于 RTE1 所必需。在植株中表达 GFP-RTE1 同样导致对乙烯不敏感, 同时观察结果显示 GFP-RTE1 在细胞质中快速运动。GFP-RTE1 在细胞中的定位观察结果以及利用药物处理的实验证明 RTE1 可能定位于高尔基体中。这一研究结果证明了在植物中存在特异的由 ETR1 到 RTE1 的信号转导途径, 并且细胞内膜系统可能在这一乙烯信号转导途径中起重要的作用(Zhou et al., 2007c)。

北京大学朱玉贤研究组研究了在棉纤维形成过程中乙烯影响长链脂肪酸合成与纤维细胞形成的关系。发现在子房培养基中外施 20 - 30 个碳原子的长链脂肪酸 VLCFA 可促进棉纤维细胞的伸长, 正在伸长的纤维细胞中 VLCFA 含量较高。施加抑制 VLCFAs 合成的抑制剂 ACE 可阻断细胞伸长, 如果施加 24 个碳原子的脂肪酸 (C24:0) 则逆转 ACE 的作用。C24:0 促进 ACO 表达, 促进乙烯合成。研究表明, VLCFA 促进棉纤维的伸长以及其它细胞反应可能是通过活化乙烯生物合成来实现(Qin et al., 2007)。

中国科学院遗传与发育生物学研究所张劲松研究组致力于乙烯在植物非生物胁迫中的作用机理研究。乙烯受体超表达可使植株发生盐胁迫敏感反应, 他们将烟草中的乙烯受体同源基因 *NTHK1* 转化拟南芥, 转基因植物表现出莲座叶增大和晚开花的表型, 电解质渗漏增加, 根的生长受到抑制, 对盐胁迫更加敏感, 盐胁迫反应基因的表达量也增加。而乙烯合成前体 ACC 则抑制植株对盐胁迫的敏感性。研究结果证明在植物耐盐的信号转导中有乙烯的参与(Cao et al., 2007)。

### 磷脂酰肌醇相关信号转导途径

磷脂酰肌醇信号途径在调控植物生长发育中有重要的功能。中国科学院上海生命科学研究院植物生理生态研究所薛红卫研究组对磷脂酰肌醇单磷酸激酶(PIP5K)在糖介导的根生长中的功能进行了研究。通过采用突变体分析、芯片分析、酵母双杂交以及代谢组分析等方法, 发现 PIP5K 与 CIN1 可发生相互作用, *cin1* 与 *pip5k9-d* 突变体中的多个发育过程、糖代谢产物以及

相关基因的表达发生了改变。作者提出的模型认为, PIP5K 可能通过抑制 CIN1, 继而影响糖代谢, 使蔗糖含量下降, 后者通过影响细胞壁松弛而影响细胞生长。同时, PIP5K 还可能参与细胞骨架的调控(Lou et al., 2007)。

武汉大学夏惠君研究组对肌醇磷酸代谢中的肌醇磷酸 6/3 激酶基因(*Atipk2b*)的生理功能进行研究, 在 *Atipk2b* 超表达植株中, 生长素合成、运输以及生长素调节的分支基因都发生了改变。*Atipk2b* 通过生长素信号途径调节植物侧枝的分支作用(Zhang et al., 2007h)。

磷脂酶 D(PLD)及其产物磷脂酸(phosphatidic acid, PA)在植物细胞的各种生理活动中有重要的功能, 包括对植物激素和逆境反应、囊泡运输以及细胞骨架的重排等等。中国科学院上海植物生理生态所薛红卫研究组从拟南芥中克隆到 *PLDx2* 基因并对其功能进行了分析。他们的研究发现: *PLDx2* 基因敲除突变体以及干扰其表达的转基因拟南芥植株产生对生长素不敏感、根向重力减弱以及依赖于生长素的下胚轴伸长被抑制等表型, 而过量表达 *PLDx2* 的转基因拟南芥植株则表现为相反的表型, 说明 *PLDx2* 参与了生长素正向介导的过程。通过对生长素反应的基因以及对 *d1px2* 和含有 *DR5-GUS* 株系的杂交株系中 GUS 表达的观察结果表明 *PLDx2* 或 PA 刺激了生长素反应。进一步的观察表明当 *PLDx2* 缺失或 PLD 被抑制的情况下囊泡的运输被抑制, 而 PA 或 *PLDx2* 的过量表达则促进囊泡的运输。并且, *PLDx2* 缺失并不影响 PIN2 (生长素向顶端运输所必需)的定位, 但是却影响 PIN2 的周转(Li and Xue, 2007)。因此, *PLDx2* 和 PA 对于含有 PIN2 的囊泡周转、生长素分布以及促进生长素反应等生理过程是必需的。这一研究为深入探讨 PLD 在植物激素反应过程中的机理提供了重要的理论依据。

### 糖的信号分子功能

在植物中, 糖除了作为代谢产物与结构组分之外, 还具有类似激素的调节活性。水稻 *SnRK1* 是酵母 Snf1 激酶的直向同源基因, 在酵母中 *Snf1* 编码 Ser/Thr 蛋白激酶  $\alpha$  亚基, 在信号转导中与转录因子激活有关。台湾大学

余素梅实验室研究了水稻 SnRK1 的功能。研究表明, SnRK1 是糖信号转导途径中的重要中间组分, 位于 MYBS1 和 aAmy3 相互作用的上游, 在水稻种子萌发与生长中起重要作用(Lu et al., 2007)。

### 光信号转导机制

蓝光受体 CRY2 调节拟南芥下胚轴伸长的光抑制和开花的光周期反应。林辰涛研究组研究发现细胞核定位的 CRY2 调控了上述反应, 在细胞核中, CRY2 发生蓝光依赖性的磷酸化, 磷酸化的 CRY2 最终被降解。除了磷酸化修饰外, 细胞核定位的 CRY2 也存在蓝光依赖性的泛素化, 泛素修饰的蛋白通过 26S 蛋白质酶体被降解。这些结果表明拟南芥 CRY2 可以在细胞核内完成其翻译后的修饰(Yu et al., 2007b)。进一步, 利用 CRY2 的不同序列片段构建的融合蛋白分析解析了该蛋白的功能与磷酸化修饰位点, 结果表明 1 个由 80 个氨基酸残基组成的基元(motif)(NC80)是 CRY2 功能所必需的, 但 NC80 不被磷酸化修饰, 而该蛋白质的 C 端区域是蓝光调控的磷酸化修饰位点(Yu et al., 2007c)。

拟南芥转录因子 LONG HYPOCOTYL5(HY5)位于多种光受体的下游, 促进光形态建成。HY5 被认为能够调控目标基因表达, 但是关于体内 HY5 和其调控基因启动子的结合还未见报道。北京大学生命科学院邓兴旺研究组通过染色质免疫共沉淀方法确认了体内预期的 HY5 结合位点。他们发现在不同光质或者光-暗转变过程中 HY5 和目标启动子的结合不发生改变。通过和拟南芥基因组高密度 DNA 芯片杂交偶联, 他们定位了体内 HY5 结合位点, 发现 HY5 在体内倾向于结合启动子区域, 并且有超过 3 000 个染色体位点可能是 HY5 的结合目标。HY5 结合位点在早期光响应基因和转录因子基因中有富集趋势。该研究表明 HY5 可能是光形态建成转录级联反应中的 1 个高等级调控者(Lee et al., 2007)。

生物钟是包括人、动物、植物和微生物中自我调节的一种机制, 它使得物种保持了以地球的 24 小时为周期一致的昼夜节律, 从而使得自身更好地适应与之而来的节律性的变化。生物钟的研究一直是生物学研究中

经久不衰的话题。北京大学生命科学院瞿礼嘉研究组新发现了 1 个 MYB 家族的转录因子 CIR1 参与了生物钟的调控。CIR1 本身受光的强烈诱导, 并且受到中心振荡器的调控。组成型表达 CIR1 导致中心振荡器 4 个组分的周期缩短, 尤其是 *CCA1* 和 *LHY*。同时还严重影响了自身、奴隶振荡器和效应基因 *Lhcb* 和 *CAT3* 的 RNA 的生物节律。过量表达 *CIR1* 的植物还出现晚花、下胚轴伸长以及黑暗中种子萌发率下降等现象。因此他们认为 CIR1 很有可能是生物钟反馈环中的 1 个重要成员, 它控制了一系列的输出途径并调节中心振荡器。这是国内的研究组首次在植物中报道的生物钟新成员, 对中国在生物钟研究领域的发展具有重要意义(Zhang et al., 2007e)。

在植物光形态建成反应中, 已知 FIN219 在光敏色素 A 介导的远红光信号转导中具有作用, 台湾大学 Hsu-Liang Hsieh 研究组获得了与 FIN219 发生相互作用的 FIP1 蛋白, 该蛋白具有谷胱甘肽转硫酶活性, 属于谷胱甘肽转硫酶家族成员。FIP1 可能作为 1 个蛋白复合物的成员而调节生长发育过程, 如细胞伸长以及开花。FIP1 定位于细胞核与细胞质, *FIP1* 的表达依赖于光, 并受发育进程的调控 (Chen et al., 2007c)。

## 6 蛋白降解、RNA 代谢和 DNA 修饰

拟南芥 Kryptonite(也称作 SU(VAR)3-9 同源物)突变引起 H3K9(H3 组蛋白的第 9 位赖氨酸)甲基化缺失, 降低基因组 DNA 甲基化水平并增强转座元件的转录, 然而水稻中 H3K9 甲基化的功能还不清楚。中国科学院遗传与发育生物学研究所曹晓风研究组与储成才研究组合作报道水稻 *SET Domain Group Protein 714*(SDG714)基因编码 1 个组蛋白 H3K9 特异的甲基转移酶。SDG714 蛋白的 C 末端具有酶活性和底物识别特异性, 而 N 末端具有核定位信号。通过 RNA 干扰得到 *SDG714* 功能缺失突变体, 其颖壳、叶片、茎秆缺少大表皮毛, 导致植株表现出几乎无毛表型。这些转基因植株也表现出低水平的 CpG 和 CNG 胞嘧啶甲基化, 并且在 *Tos17* 位点 H3K9 的甲基化水平降低。更有趣的是, *SDG714* 功能

缺失增强 *Tos17* 的转录并引起其转座。他们的研究表明 SDG714 介导的组蛋白 H3K9 甲基化在水稻 DNA 甲基化、转座元件的转座和基因组的稳定性中起作用 (Ding et al., 2007)。

*SILENT INFORMATION REGULATOR2 (SIR2)* 基因家族编码 NAD<sup>+</sup> 依赖的组蛋白乙酰转移酶, Sir2 参与了酵母中交配型位点、rDNA 和端粒区染色质的沉默, 同时和酵母、线虫、果蝇生命周期的延长有关, 并且广泛地参与了其它的一些过程。法国巴黎大学植物生物技术研究所周道绣在华中农业大学的研究组对水稻中 SIR2 相关蛋白 OsSRT1 进行研究, 该蛋白在快速分裂的组织中是一种高表达的核蛋白。对于 *OsSRT1* 基因的 RNAi 转基因植株的表型和分子生物学分析显示该基因参与了组蛋白 H3K9 (H3 组蛋白的第 9 位赖氨酸) 的去乙酰化过程, 这一过程是转位因子和细胞凋亡相关基因转录抑制所必需的。他们的研究揭示了水稻 *SIR2* 类基因对于维护基因组的稳定性以及细胞损伤从而保证植物细胞的生长是必需的, 然而这种作用可能与酵母以及动物中的同源基因具有不同的分子机制 (Huang et al., 2007a)。

组蛋白乙酰化是基因表达在转录后水平调节的 1 个重要的修饰过程。拟南芥的组蛋白乙酰化酶 AtHAC1 与动物的组蛋白乙酰化酶 p300/CREB (cAMP-responsive element-binding protein)-binding proteins 有很高的序列相似性。AtHAC1 的缺失会导致植物晚花、主根短、部分育性降低等生理缺陷。中科院遗传与发育生物学研究所曹晓风研究组的研究表明, *hac1* 突变体对光照时间、GA 处理和春化的反应都属正常, 并且开花抑制因子 *FLOWERING LOCUS C (FLC)*、*MADS AFFECTING FLOWERING 4 (MAF4)* 和 *MAF5* 的表达量增加, 所有已知的自主开花途径的基因表达都发生了变化, 因此推测 HAC1 通过影响 *FLC* 上游的表观遗传学影响因素来起作用 (Deng et al., 2007)。

RNA 干扰 (RNA interference, RNAi) 途径中, 内源小 RNA 通过调节 mRNA 剪切、翻译抑制或者染色质修饰来调控基因表达。植物和动物中含有许多 microRNA (miRNA), 它们在发育中起着非常重要的作用, 包括细胞

类型和组织命运的特化。到目前为止, 单细胞生物中还未见有 miRNA 存在的报道。北京生命科学研究所戚益军研究组和中国科学院遗传与发育生物学研究所王秀杰研究组合作发现单细胞绿藻 (*Chlamydomonas reinhardtii*) 编码很多 miRNA, 而且其中 1 个 miRNA 可以在体外和体内指导它的目标 mRNA 的剪切。绿藻的一些 miRNA 在配子体形成过程中表达量上调或下调。除了 miRNA 外, 绿藻还具有其它类型的小 RNA, 包括小干扰 RNA (small interfering RNA, siRNA), 这些 siRNA 和植物的 trans-acting siRNA 以及蛋白编码基因和转座子起源的 siRNA 相类似。他们的研究表明 miRNA 途径和 siRNA 途径在基因调控中是 1 个非常古老的机制, 并在多细胞生物出现之前就已经进化出来 (Zhao et al., 2007d)。

拟南芥 *HYPONASTIC LEAVES1 (HYL1)* 基因编码 miRNA 合成蛋白, HYL1 与 DICER-LIKE1 的相互作用对于 miRNA 的前体合成起着关键的调控作用。为了阐明 HYL1 的各个结构域在此过程中的作用, 中国科学院上海植物生理生态研究所何玉科研究组在 *hyl1* 的突变体背景下, 转入 HYL1 系列缺失片段, 其中含有 dsRBD1 (double-stranded RNA binding domain 1) 和 dsRBD2 的结构域的 N 端部分能够完全恢复 *hyl1* 突变体的表型, 并且造成了 miR166 和 miR160 的积累以及它们相应的靶基因的表达量减少。体外的生化分析表明, HYL1 的含有 dsRBDs 结构域的 N 端区域, 可以完全行使 miRNA 前体剪切及后续加工等成熟过程。瞬时和稳定表达分析表明, 预测的 NLS 区域可以起到核定位功能, 而含有 dsRBDs 结构域的 N 端区域不完全定位于细胞核, 因此推测含有 dsRBDs 结构域的 N 端区域可能行使 HYL 的全部功能 (Wu et al., 2007a)。

trans-acting siRNAs (ta-siRNAs) 是一类在植物发育过程的基因表达调控中有重要作用的小分子 RNA。“中央研究院”(中国台湾)植物暨微生物学研究所的吴素幸研究组首次开发出可以在小分子 RNA 数据库中预测和统计评估 ta-siRNAs 的算法, 并且应用该方法成功找到了一条小分子 RNA 的级联调控途径, 即 miRNA 173 作用于 *TAS2* 基因产生的初级 ta-siRNA——ta-siR2140,

进一步作用于 *At1g63130* 和 *At1g63080* 基因而产生次级的 ta-siRNA——siR9as, siR9as 可以进一步作用于 *At1g62930* 基因。由于 ta-siRNAs 存在于高等植物、真菌和线虫等不同生物类型中, 该研究方法结合新的测序技术必将推动在这些生物中 ta-siRNAs 的研究(Chen et al., 2007b)。

## 7 细胞物质运输与离子平衡的调节

### 膜泡发生和运输

内吞作用在细胞的生理活动中有重要作用。虽然有关动物细胞中内吞途径和调控机理已经有了比较多的研究, 但是植物细胞中内吞作用的途径和机制仍然有待深入的研究。香港中文大学生物系姜里文实验室在发现植物细胞在分泌和内吞途径中以多囊泡体(multivesicular bodies, MVBs)作为前液泡小室(prevacuolar compartments, PVCs)的基础上, 克隆了编码水稻类 SCAMP1(secretory carrier membrane protein1)蛋白的基因, 并建立了表达 YFP-SCAMP1 或 SCAMP1-YFP 融合蛋白的转基因烟草 BY-2 悬浮细胞系。利用免疫荧光共聚焦显微镜和免疫金标记电镜等技术证明了 SCAMP1 蛋白定位在细胞质膜和细胞质中运动的颗粒结构上。通过药理学的实验证明 SCAMP1 蛋白定位的颗粒结构不同于高尔基体和 PVC, 这种 SCAMP1 蛋白定位的细胞器可能是内吞途径中的早期内吞体, 并随内吞过程的进行与 PVC 融合。进一步的电镜观察表明, 这种 SCAMP1 蛋白定位的细胞器是位于高尔基器trans面的管状囊泡结构, 并具有网格蛋白(clathrin)的包被(Lam et al., 2007)。通过这一研究发现了重要的有关植物细胞内吞过程中的特殊结构和途径, 为阐明植物细胞内吞途径提供了重要的基础。

植物种子的贮藏蛋白被贮存在贮藏蛋白液泡(protein storage vacuoles, PSVs)中, 并且在种子萌发时为幼苗的生长提供营养。但是有关贮藏蛋白降解的分子和细胞生物学机制仍有待研究。香港中文大学生物系姜里文实验室提出液泡分选受体(vacuolar sorting receptor, VSR)蛋白可能在种子贮藏蛋白的降解过程中起重要作用。

他们通过对绿豆萌发过程中 VSR 和水解蛋白酶的生物化学和细胞生物学观察, 证明了绿豆萌发过程中有 VSR 和水解蛋白酶从头合成的过程; VSR 在萌发的初期位于多囊泡体的外周膜上, 并随萌发的进行进入 MVBs 的腔内; VSR 特异地与半胱氨酸蛋白酶 aleurain 作用, 并共同定位于 MVBs 和 PSVs。因此, 萌发种子中 MVBs 具有双重功能: 首先, 在成熟种子中作为与 PSVs 分离的蛋白酶贮存分室; 再者, 在花粉萌发过程中作为中间分室参与 VSR 介导的将蛋白酶从高尔基体运输到 PSVs, 从而将贮藏蛋白降解(Wang et al., 2007b)。本研究工作对于深入了解种子萌发中贮藏蛋白降解的分子机制, 特别是液泡分选受体蛋白的功能有重要意义。

### 细胞骨架的功能及其调控

在细胞的生长发育过程中, 微管骨架对细胞生长和细胞形态建成有非常重要的调控作用, 而微管的功能主要受微管结合蛋白(microtubule associated proteins, MAPs)的控制。中国农业大学表明实验室通过基因组以及一系列的生物化学、分子生物学和细胞生物学的分析, 在拟南芥中发现了新的植物微管结合蛋白, 命名为 MAP18 (Microtubule-Associated Protein18)。他们的研究结果证明 MAP18 在体外条件下结合微管并抑制微管的聚合。通过对过量表达和抑制表达 MAP18 株系的分析, 证明了 MAP18 对植物细胞的生长和形态建成有重要的作用, 并对细胞微管骨架的排列方式有重要影响。进一步用药理学的的方法证明 MAP18 在细胞中对微管有去稳定作用(Wang et al., 2007c)。由于以往所发现的与微管组织方式相关的植物微管结合蛋白多数具有稳定微管的作用, 因此具有微管去稳定作用的 MAP18 蛋白的发现提供了新的微管蛋白作用机制, 为阐明微管结合蛋白在植物细胞形态建成方面的重要作用提供了新的理论和实验依据。

植物细胞中微丝骨架的动态受到各种类型的微丝结合蛋白的调控, 因此对微丝结合蛋白的研究对于阐明微丝骨架的功能调控有重要的理论意义。Villin/gelsolin/fragmin 是重要的微丝结合蛋白超家族, 并在植物的顶端生长中起重要作用。然而在拟南芥和水稻的基因组中

并没有发现编码gelsolin/fragmin蛋白的基因, 因此编码这类蛋白的 mRNA 可能通过 villin mRNA 的剪接机制获得。北京师范大学任海云实验室从百合(*Lilium longiflorum*)中克隆到一个全长为1 006 bp的cDNA, 其编码263个氨基酸, 除C-端的6个氨基酸残基外与135-ABP(百合 Villin 蛋白)的N-端部分完全相同。他们的研究证明该29 kDa蛋白是1个Villin/gelsolin/fragmin超家族的微丝结合蛋白, 称其为百合ACTIN BINDING PROTEIN29 (ABP29)。纯化的重组ABP29蛋白在体外可以加速微丝聚合的成核过程, 封闭微丝的倒刺端, 并且以Ca<sup>2+</sup>和/或phosphatidylinositol 4, 5-bisphosphate 调控的方式切割微丝。将该蛋白用显微注射方式引进雄蕊毛细胞, 结果导致细胞的跨液泡索(主要以微丝束为骨架)崩解。用基因枪方法将ABP29在百合花粉中进行瞬时表达, 结果导致细胞中微丝发生片断化并抑制花粉的萌发和花粉管的生长(Xiang et al., 2007a)。该研究工作证明了ABP29是Villin/gelsolin/fragmin家族成员, 可能是百合Villin的剪接产物。ABP29对花粉萌发和花粉管生长过程中微丝的重新排列有重要作用。这一研究不仅发现了新的植物微丝结合蛋白, 并且在其编码特性方面也有新的发现, 为研究植物Villin/gelsolin/fragmin超家族蛋白提供了重要线索。

微管与微丝骨架系统在细胞中相互作用的研究对于了解细胞骨架的功能及其调控机理有重要意义。中国农业大学袁明实验室通过生物化学分析和细胞生物学观察, 证明了马铃薯花粉中特异表达的SB401蛋白是新的植物微管结合蛋白。SB401蛋白具有使微管成束并稳定微管的特性, 特别是在较低温条件下能够稳定微管并促进微管聚合。除此之外, SB401蛋白还可以结合微丝。在体外条件下, SB401蛋白优先结合微管, 并可以将微管与微丝连接到一起。因此, SB401蛋白可能在微管和微丝骨架系统间的相互作用方面有重要的作用, 并且在花粉管的伸长生长中起重要的作用(Huang et al., 2007b)。这一研究结果为阐明微丝和微管骨架间的相互作用提供了新的实验证据。

在植物细胞的生长中植物细胞壁起关键的作用, 纤维素的合成对于细胞壁的功能和控制细胞的扩展方向等

都是必需的。长期以来, 植物细胞的细胞壁与微管骨架间的相互关系是1个存在争议并亟待解决的问题。中国科学院遗传与发育生物学研究所谢旗研究组对编码拟南芥纤维素合酶A家族的AtCESA2进行了研究。通过对转基因苗的分析, 证明AtCESA2在除了根毛之外的所有器官中表达。atcesa2突变体中AtCESA2的表达缺失, 苗的下胚轴生长受阻, 成熟植株的种子产量大量减少。在atcesa2突变体中周质微管的排列方向发生改变, 特别是在下胚轴和叶柄细胞中。在atcesa2突变体中表达AtCESA2可以恢复突变体的表型。他们的研究表明, 干扰纤维素的合成会导致周质微管排列的改变, 并引起植物生长不正常。他们还证明了AtCESA2的类锌指域可以形成同型二聚体, 可能与纤维素合酶A在质膜上的聚集有关(Chu et al., 2007)。这一研究为阐明纤维素合成与周质微管的关系提供了新的实验证据。

### 蛋白的定向运输

氯氟碳chlorofluorocarbons (CFCs)和氯碳化合物chlorocarbons (CCs)能够破坏大气层中的臭氧层。伴随人类的活动和制冷剂使用量的增加, 臭氧层受到日益严重的破坏。研究生物抵抗紫外线辐射的机理变得更有意义。北京生命科学研究所的郭岩实验室证明(Zhao et al., 2007c), SAD2编码类核运输受体, 把负责紫外吸收物质(sinapate ester)合成的负调控转录因子AtMYB4运到细胞核中。由于sad2突变体中AtMYB4不能在细胞核中行使功能, 因此突变体积累较多的紫外吸收物质, 导致有较强的抗UV能力。此外, 类黄酮物质(flavonoids)同样是紫外吸收物质中的重要组成部分, 在sad2中也有较高的积累, 说明SAD2有可能同时负责把其它的转录因子运进细胞核。在相同剂量的UV-B照射下, 由于较多紫外吸收物质的存在, sad2体内DNA的损伤程度要低于相应野生型体内的损伤, 但野生型和突变体中受损DNA在修复方面没有明显差异。AtMYB4蛋白能够抑制自身的转录, 使植物体内的AtMYB4蛋白和mRNA之间维持在1个相对稳定的状态, 这对AtMYB4的功能有重要的意义。

植物细胞叶绿体中的许多功能或结构蛋白需要由细

胞质输入, 这一特异的蛋白质分选过程需要特定信号以及蛋白质的参与。蛋白质输入叶绿体的过程需要组成易位子(translocon)的特定叶绿体外膜蛋白(Toc proteins)以及叶绿体内膜蛋白(Tic proteins)的介导。“中央研究院”(中国台湾)分子生物学研究所李秀敏实验室通过蔗糖密度梯度离心和活性凝胶电泳(blue-native polyacrylamide gel electrophoresis, BN-PAGE)等方法, 鉴定处于动态输入状态而非静态结合状态的与输入前体蛋白(precursor proteins)相联系的易位子蛋白复合体。叶绿体膜中输入蛋白的前体蛋白在蔗糖梯度中形成大小 2 个峰值。大峰与已报道的 Tic/Toc 超复合体相同。他们利用 BN-PAGE 对小峰的分析结果显示, 前体蛋白在至少 2 个复合体中富集。第 1 个复合体的泳动位置接近铁蛋白(ferritin)二聚体(大约 880 kDa), 并仅含有 Toc 组分。动力学分析表明, 在蛋白输入过程中这一 Toc 复合体与 Tic/Toc 超复合体相比处于较早期步骤。第 2 个复合体的泳动位置接近铁蛋白三聚体(大约 1 320 kDa), 除了 Toc 组分外还含有 Tic110、Hsp93 以及 1 个 hsp70 类似物, 但是并不包含 Tic40。2 种不同的前体蛋白与同一复合体相联系, 而完成加工的成熟输入蛋白则首先出现在 Tic/Toc 超复合体组分中(Chen and Li, 2007)。因此, 输入蛋白的加工过程在其前体蛋白仍然结合在超复合体上时就已经开始进行。这一研究为阐明蛋白质输入叶绿体的机理提供了实验证据。

### 离子吸收平衡的调节

质子偶联的运输蛋白是植物阳离子运输的重要方式, 在植物生长发育和植物与环境相互作用中起重要作用。单价阳离子/质子反向运输载体家族在拟南芥中有 8 个成员, 已有报道其中有的成员参与钠离子和钾离子的运输。中国农业大学王学臣研究组对其中的另一成员 *AtNHX8* 基因进行了一系列的功能分析, 发现它编码了 1 个专一运输锂离子的氢离子反向转运体。*AtNHX8* 基因 T-DNA 插入突变体和过量表达突变体研究都表明 *AtNHX8* 可能负责锂离子的输出, 并在维持钾离子吸收及胞内锂离子平衡过程中发挥作用。细胞定位实验证明 *AtNHX8* 位于细胞质膜(An et al., 2007)。该研究可

帮助理解植物体内毒性离子的运输和离子平衡机制, 可以作为研究阳离子转运体选择性的 1 个模型; 同时, *AtNHX8* 可以被进一步开发作为转基因植物锂离子抗性筛选的报告基因。

细胞钙离子水平的变化对于植物气孔保卫细胞的运动起重要的调控作用。虽然有实验表明应力激活的钙离子通道(SA  $\text{Ca}^{2+}$  channels)可能在调节保卫细胞膨压的过程中起作用, 但是有关这类钙离子通道在渗透调节信号转导过程中的作用以及这类钙离子通道的活性调控机制仍然需要进一步的研究。中国农业大学武维华实验室在蚕豆保卫细胞中鉴定到对渗透敏感的应力激活的钙离子通道, 并利用膜片钳和活细胞钙离子水平成像等技术对这种钙离子通道的特性及其活性的调控方式进行了一系列的研究。他们的研究证明, 稳定细胞微丝导致 SA 钙离子通道的活性受到抑制, 而破坏微丝则激活 SA 钙离子通道的活性, 因此细胞微丝系统参与了细胞内钙水平上升的调控。保卫细胞利用 SA 钙离子通道作为渗透状态的感受器, 在保卫细胞膨胀时引起细胞钙水平的上升, 因此抑制了细胞的过度膨胀(Zhang et al., 2007d)。这种 SA 钙离子通道介导的反馈调控机制对于保卫细胞运动的调控具有重要的意义。

铁是植物生长的必需元素。浙江大学吴平实验室筛选到 1 个不能在以 Fe(III)-柠檬酸盐为唯一铁源条件下生长, 但是可以在添加 Fe(II)-EDTA 条件下生长的水稻突变体。在添加 Fe(II)-EDTA 或水田条件下, 这一突变体比野生型积累更多的铁元素和其它二价阳离子, 并且突变体的谷粒中铁含量显著增加。进一步的研究证明, 这一突变体的这一表型是由于其 nicotianamine 氨基转移酶(NAAT1)基因发生了点突变。该突变体由于无法产生脱氧麦根酸因而无法有效地吸收 Fe(III), 而 NAAT1 的底物 nicotianamine 在突变体的根和茎中显著积累。基因芯片的分析表明突变体中若干与 Fe(II)相关基因的表达显著增加。这一研究证明了水稻中干扰脱氧麦根酸的合成可以刺激 Fe(II)的吸收并导致铁元素在水稻中的积累(Cheng et al., 2007)。该研究为阐明水稻铁吸收的机理提供了新的实验证据, 并为进一步提高水稻铁营养元素提供了理论依据。

## 8 环境胁迫与适应

农作物抗逆机制的研究具有重要的经济意义。中科院植物所康研究组通过对水稻冷胁迫响应基因的研究,找到水稻中逆境响应的 1 个关键基因 *OsMYB3R-2*, 它是 MYB 转录因子家族 R1R2R3 类型的一个新成员。该基因受冷、旱和盐胁迫的诱导, 并且在拟南芥中过量表达该基因可以显著提高植物对上述胁迫的耐受性, 同时逆境响应基因 *RD29A*、*DREB2A*、*CBF1*、*COR15a* 等都显著上调。该研究对分子育种和农作物抗逆的研究具有重要意义(Dai et al., 2007e)。

多胺广泛存在于各种生物中, 并且在生物体的发育和生长中起重要作用。研究表明, 在多种逆境条件下植物体内的多胺显著增加, 但是尚不清楚这种变化的生理功能。南京大学赵福庚以及河南大学宋纯鹏研究组利用膜片钳技术研究大麦原生质体中多胺对离子通道的影响。他们的研究结果表明: 外施多胺可以显著地抑制根表皮和皮层细胞的内向  $K^+$  和  $Na^+$  电流, 这种抑制效应与多胺浓度呈正相关; 在木质部薄壁细胞中, 外加亚精胺抑制内向  $K^+$  电流, 并促进外向  $K^+$  电流; 在植物整体水平上, 外源亚精胺可以显著降低根的  $K^+$  含量以及根和苗的  $Na^+$  含量。总体来说, 多胺通过限制  $Na^+$  进入根细胞的内流, 并阻止  $K^+$  从苗的外流, 从而改善  $K^+$ / $Na^+$  平衡。因此, 在盐胁迫的条件下, 植物细胞中多胺的增加可以通过调整  $K^+$ / $Na^+$  平衡以保护植物免受  $K^+$ / $Na^+$  不平衡所带来的伤害(Zhao et al., 2007b)。这一研究结果对于阐明多胺在植物对逆境响应的作用机制有重要意义。

在研究植物铝毒害机理方面, 浙江大学朱睦元研究组以酵母为材料, 发现短时间低浓度铝离子处理下, 细胞分裂受到促进; 但长时间高浓度铝处理, 则诱导生长的抑制和细胞死亡, 呈现出细胞凋亡的现象。如果在酵母中表达抗细胞凋亡的 *Ced-9*、*Bcl-2* 以及植物中 *Bax* inhibitor-1 的类似物 *PpBI-1*, 则耐铝毒。研究表明, 这 3 种物质并非通过活性氧而是通过降低钙离子水平而起作用(Zheng et al., 2007)。

针对植物根缺铁条件下分泌酚类物质的现象, 浙江

大学、杭州大学与澳大利亚 La Trobe 大学开展了合作研究。他们以豆科植物红车轴草为材料进行的研究发现, 如果去除培养液中根分泌出来的酚类物质, 将完全抑制根质外体铁的重新利用, 使根中铁含量明显增加, 茎的铁含量下降而叶片缺绿, 导致植株缺铁。实验还发现, 去除酚类物质还增加了根中铁螯合还原酶活性和质子的泵出, 这两个现象通常都受到缺铁的诱导(Jin et al., 2007)。研究首次用实验证明, 双子叶植物根缺铁诱导的酚类物质分泌将通过促进根质外体铁的重新利用而改善铁营养, 从而进一步改善茎的铁营养。

## 9 植物生态学与系统进化

### 植物生态学

间作可以显著提高作用产量。众所周知, 豆科与禾本科的间作可以增产, 这是因为豆科植物的固氮作用。然而, 很多耕种土壤是缺磷的。中国农业大学李隆研究组在低磷高氮土壤上进行了 4 年的蚕豆与玉米间作的田间试验, 首次阐明了间套作提高土壤养分资源利用效率, 尤其是磷素资源利用的机制。这项研究揭示了蚕豆促进玉米磷营养的机理。这一促进作用不仅体现在作物根系占据土壤空间的互补性方面, 而且体现在蚕豆和玉米种间根际效应上。玉米的产量增加了 43%, 蚕豆的产量则增加了 26%。间作使玉米的产量和地上部生物量显著增加, 研究发现玉米的增产归功于其地下部与蚕豆地下部的相互作用。间作可增加低磷土壤的生产力, 因此对严重分化的土壤尤其重要(Li et al., 2007b)。

台湾热带生态学与生物多样性研究中心孙义方等在马来西亚的帕索森林保护区研究低地龙脑香科森林(lowland dipterocarp forest)不定期大开花现象(general flowering event)。在 2001、2002 和 2005 年分别发生了一次不同程度的大开花现象, 他们通过记录种子传播前的掠食数量(pre-dispersal seed predation)、种子传播后的掠食数量(post-dispersal seed predation)和种子存活总数(overall seed survival)分析了种子掠食总数(seed predation)和种子存活的关系, 验证了掠食者饱和



假说(predator satiation hypothesis)的2个推论。一是发生大开花现象时种子存活数量增加;二是大开花发生后种子掠食行为减少。同时他们还认为在大开花现象中与种子传播后掠食相比,种子传播前掠食扮演更重要角色(Sun et al., 2007a)。

糖是花蜜的主要成分,诱导授粉者为植物传粉,但人们一直重视研究花蜜中的次生代谢物质在授粉中的重要作用,却忽略了糖的作用。中国科学院西双版纳热带植物园的研究人员发现花蜜中的次生代谢物质和糖在植物授粉过程中都起着非常重要的作用。通过比较蜜蜂对不同酚类浓度的蜂蜜的反应发现,当蜂蜜中的糖浓度在15%–35%范围内时对蜜蜂有吸引作用,否则会产生抗虫性,将阻止蜜蜂采集花蜜。这个发现为研究植物与授粉者关系提供了新的思路(Liu et al., 2007b)。

生物入侵生态学研究一直是生态研究中的热点问题之一。中国科学院西双版纳热带植物园冯玉龙等从入侵植物的氮素分配来阐述其入侵机理。他们发现,来自欧洲8个不同地方的大叶醉鱼草的生理生态指标间没有差异,而与当地的木本植物相比,作为生物入侵种的大叶醉鱼草具有更高的最大光合速率、光合系统中的氮利用效率和水分利用效率;并且在叶片氮分配方面,大叶醉鱼草提高了叶氮向光合机构的分配比例,从而具有更高的资源捕获能力和利用效率,更利于其生物入侵(Feng et al., 2007b)。

## 系统进化

中科院植物所葛颂研究组(Zhang and Ge, 2007)对稻属C染色体组3个二倍体物种分布区内24份样品的10个单拷贝核基因进行了序列分析,发现C染色体组物种的核苷酸多样性明显低于其它物种,可能是因为祖先群体规模较小和一定程度的近交造成的。该研究证实C染色体组物种是2次快速物种形成(30–40万年前)的产物。该研究还发现斯里兰卡的*Oryza eichingeri*和*O. rhizomatis*之间存在着广泛的基因流,并提出*O. eichingeri*的洲际间断分布格局是由于该种从西伯利亚向斯里兰卡的长距离扩散造成的。通过对栽培稻及其野生祖先种10个单拷贝核基因的序列分析,该研究组

(Zhu et al., 2007a)还发现亚洲栽培稻的核苷酸多样性明显低于其它作物,仅相当于其近缘野生种的20%–30%,说明在栽培稻的驯化过程中发生了严重的瓶颈效应。栽培稻的2个近缘野生种(*O. rufipogon*和*O. nivara*)之间没有明显的遗传分化,不宜作为2个独立的种处理。他们总结了亚洲栽培稻的最新研究进展,提出了水稻起源的2个假说(Sang and Ge, 2007)。

在对物种形成的研究中,人们可以通过研究现存近缘种在多个基因位点上的异同来推断祖先物种的核苷酸多态性。中山大学施苏华研究组(Zhou et al., 2007b)利用近60个基因的序列数据,估计了红树植物海桑属祖先物种的多态性,并通过与现有物种多态性的比较,推断了海桑属物种的邻域式物种形成模式。

青藏高原隆升可能导致该地区特有类群的起源。以往对不同科特有属起源时间的分子钟标记结果显示,它们具有不同的起源时间。兰州大学刘建全研究组利用线粒体和叶绿体DNA序列分子标记研究了青藏高原、贺兰山和大青山地区间断分布的青海云杉的谱系地理学。他们的研究结果表明腾格尔沙漠阻止了2个地区的种子交流,导致了2个地区的母系遗传分化;该物种在高原边缘可能有多个避难所,高原东北部种群可能是来自冰期后的扩张与再间断;但是,地理隔离并没有阻止间断地区由花粉介导的基因交流(Meng et al., 2007)。此外,该研究组还对胡杨*Populus euphratica*的抗盐机理进行了卓有成效的研究,发现NO和H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>作为中间信号分子能够诱导质膜H<sup>+</sup>-ATPase酶活性的升高,从而提高K<sup>+</sup>/Na<sup>+</sup>比,增加研究材料的抗盐性(Zhang et al., 2007a)。

蔷薇类(rosids)是被子植物中的1个大支,包含了13个目和近三分之一的被子植物物种。长期以来,对该类植物中各个目、科之间的系统发育关系颇有争议。中科院植物所陈之端研究组(Zhu et al., 2007c)通过研究72科172种代表植物中线粒体*matR*基因的进化,较好地解释了蔷薇类内部各目、科间的系统发育关系,发现了一系列有启示的新结果,并揭示了植物中*matR*基因进化的特点及其在植物系统发育研究中的应用前景。该研究对于全面理解被子植物的系统发育关系和进化历

史有重要意义, 同时为较小尺度上的研究提供了背景。

基因重复事件在生物进化中扮演了重要角色, 因为新基因的产生为新性状的获得奠定了物质基础。但是, 重复基因产生的主要机制以及基因家族快速膨胀的原因尚不清楚。中国科学院植物研究所孔宏智研究组(Kong et al., 2007)在基因组的层面上研究了 *SKP1* 类基因的结构、位置和系统发育, 发现该类基因在被子植物中的进化是 1 个快速的生与死的过程, 新基因产生的速率比平均水平高 10 倍以上, 新基因产生的基本机制是串联重复和反转录转座, 而非片段重复。这一结果不仅揭示了 *SKP1* 类基因本身的进化, 而且清楚地表明反转录转座也能像片段重复和串联重复一样成为基因家族快速膨胀的重要机制。他们(Shan et al., 2007)还对 *AP1* 类 MADS-box 基因的序列结构、表达模式和系统发育进行了深入研究, 从基部真双子叶植物中发现了 1 个能够通过可变剪接产生 2 种类型蛋白质的基因, 澄清和纠正了前人在系统发育分析中的错误, 命名了 1 个结构上比较保守的蛋白质基元(即 *FUL* 基元), 并系统地总结和描述了该类基因在序列结构、表达模式和功能上的进化规律, 提出了基部被子植物和基部真双子叶植物中 *FUL* 型的 *AP1* 类 MADS-box 基因可能并不决定花被形成的论点, 探讨了可变剪接在基因结构和功能分化中的重要意义。

核糖体 DNA 是生物系统发育研究中的 1 个重要分子标记, 也是研究协同进化问题的 1 个模式。核糖体 DNA 的 ITS 区是分子系统发育研究中的常用标记, 具有进化速率中等偏快的特点, 但是在松科中存在着巨大的长度变异。中科院植物所汪小全研究组(Kan et al., 2007)对松科所有 11 个属 ITS 区的长度变异、GC 含量、亚重复单位(SR)的组成和分布以及次级结构等进行了深入研究, 发现了一系列有意思的新现象, 如亚重复单位在数目上的变异和在属间和种间的同源性等, 并提出亚重复单位的多次重复和重组可能是导致松科植物中 ITS 长度变异的主要原因。

北京师范大学张大勇研究组利用微卫星 - 亲本分析方法对雌雄异熟物种核桃楸的交配模式和花粉散布模式进行了研究, 发现该种植物是高度异交和非选型交配的

物种; 同型个体间的亲缘关系显著高于异型个体间的亲缘关系, 且表现出一定的近交衰退。与一般的风媒传粉物种不同, 核桃楸种群内的花粉散布距离较近, 并表现出很强的局域配偶效应(Bai et al., 2007c)。研究表明雌雄异型异熟的性系统不仅可以避免自交, 而且能够有效地减弱型内近交。

武汉大学黄双全研究组(Sun et al., 2008)对我国特有的第三纪孑遗植物——珙桐(又名鸽子树, 国家一类珍稀保护植物, 被誉为植物活化石和绿色熊猫)进行了传粉生态学方面的观察和研究, 发现其花序基部 2 片白色的、像鸽子翅膀一样的大苞片不仅有助于吸引传粉者, 而且能够保证花粉不受雨水的冲刷和破坏。

被子植物起源与演化是植物学研究中备受关注的话题。长期以来, 由于无法证明侏罗纪被子植物的存在, 因此古植物学不仅在被子植物的起源问题上丧失了很多发言权, 而且有与分子生物学渐行渐远的趋势。中国科学院南京地质古生物研究所王鑫等(Wang et al., 2007d)对 1 个具有近 170 年研究历史的化石植物进行了观察和研究, 认为按照目前关于被子植物的认识和定义, 施迈斯内果是生活于中国和欧洲早侏罗世到中侏罗世的被子植物。这一研究动摇了很多欧美学者一直坚守的只有白垩纪才有被子植物观念的基础, 不仅把被子植物的起源时间向前推进到三叠纪, 而且大大缩小了古生物学与分子生物学间的分歧, 预示着 1 个被子植物演化的新局面的到来, 并为分子钟和系统学研究提供了重要的年代控制点和校正依据。

瞿礼嘉 (北京大学)

王小菁 (华南师范大学)

王 台 (中国科学院植物研究所)

杨维才 (中国科学院遗传与发育生物学研究所)

许亦农 (中国科学院植物研究所)

袁 明 (中国农业大学)

蒋高明 (中国科学院植物研究所)

孔宏智 (中国科学院植物研究所) (特邀)

种 康 (中国科学院植物研究所)

**致谢** 本文写作过程中刘慧君博士在文献查阅、资料收集和文字润色等工作中给予积极的协助,在此表示感谢。

## 参考文献

- 陈浩东, Karplus JV, 马红, 邓兴旺, 李继刚 (2007). 走向成熟的中国植物生物学研究. 中国农业科技导报 **9**(4), 1-11.
- An R, Chen QJ, Chai MF, Lu PL, Su Z, Qin ZX, Chen J, Wang XC (2007). *AtNHX8*, a member of the monovalent cation: proton antiporter-1 family in *Arabidopsis thaliana*, encodes a putative  $\text{Li}^+/\text{H}^+$  antiporter. *Plant J* **49**, 718-728.
- Bai MY, Zhang LY, Gampala SS, Zhu SW, Song WY, Chong K, Wang ZY (2007a). Functions of OsBZR1 and 14-3-3 proteins in brassinosteroid signaling in rice. *Proc Natl Acad Sci USA* **104**, 13839-13844.
- Bai SL, Zhong XB, Ma LG, Zheng WJ, Fan LM, Wei N, Deng XW (2007b). A simple and reliable assay for detecting specific nucleotide sequences in plants using optical thin-film biosensor chips. *Plant J* **49**, 354-366.
- Bai WN, Zeng YF, Zhang DY (2007c). Mating patterns and pollen dispersal in a heterodichogamous tree, *Juglans mandshurica* (Juglandaceae). *New Phytol* **176**, 699-707.
- Berger F, Taylor AR, Brownlee C (1994). Cell fate determination by the cell wall in early *Fucus* development. *Science* **263**, 1421-1423.
- Cao WH, Liu J, He XJ, Mu R, Zhou HL, Chen SY, Zhang JS (2007). Modulation of ethylene responses affects plant salt-stress responses. *Plant Physiol* **143**, 707-719.
- Chan ZL, Qin GZ, Xu XB, Li BQ, Tian SP (2007). Proteome approach to characterize proteins induced by antagonist yeast and salicylic acid in peach fruit. *J Proteome Res* **6**, 1677-1688.
- Charng Y, Liu H, Liu N, Chi W, Wang C, Chang S, Wang T (2007). A heat-inducible transcription factor, HsfA2, is required for extension of acquired thermotolerance in *Arabidopsis*. *Plant Physiol* **143**, 251-262.
- Chen F, Yuan YX, Li Q, He ZH (2007a). Proteomic analysis of rice plasma membrane reveals proteins involved in early defense response to bacterial blight. *Proteomics* **7**, 1529-1539.
- Chen H, Karplus VJ, Ma H, Deng XW (2006). Plant biology research comes of age in China. *Plant Cell* **18**, 2855-2864.
- Chen HM, Li YH, Wu SH (2007b). Bioinformatic prediction and experimental validation of a microRNA-directed tandem trans-acting siRNA cascade in *Arabidopsis*. *Proc Natl Acad Sci USA* **104**, 3318-3323.
- Chen I, Huang IC, Liu MJ, Wang ZG, Chung SS, Hsieh HL (2007c). Glutathione S-transferase interacting with far-red insensitive 219 is involved in phytochrome A-mediated signaling in *Arabidopsis*. *Plant Physiol* **143**, 1189-1202.
- Chen KY, Li HM (2007). Precursor binding to an 880-kDa Toc complex as an early step during active import of protein into chloroplasts. *Plant J* **49**, 149-158.
- Chen R, Zhao X, Shao Z, Wei Z, Wang Y, Zhu L, Zhao J, Sun M, He R, He G (2007d). Rice UDP-glucose pyrophosphorylase1 is essential for pollen callose deposition and its cosuppression results in a new type of thermosensitive genic male sterility. *Plant Cell* **19**, 847-861.
- Chen YH, Li HJ, Shi DQ, Yuan L, Liu J, Sreenivasan R, Baskar R, Grossniklaus U, Yang WC (2007e). The central cell plays a critical role for pollen tube guidance in *Arabidopsis*. *Plant Cell* **19**, 3563-3577.
- Cheng LJ, Wang F, Shou HX, Huang FL, Zheng LQ, He F, Li JH, Zhao FJ, Ueno DS, Ma JF, Wu P (2007). Mutation in nicotianamine aminotransferase stimulated the Fe(II) acquisition system and led to iron accumulation in rice. *Plant Physiol* **145**, 1647-1657.
- Chu ZQ, Chen H, Zhang YY, Zhang ZH, Zheng NY, Yin BJ,

- Yan HY, Zhu L, Zhao XY, Yuan M, Zhang XS, Xie Q** (2007). Knockout of the *AtCESA2* gene affects microtubule orientation and causes abnormal cell expansion in Arabidopsis. *Plant Physiol* **143**, 213-224.
- Dai M, Zhao Y, Ma Q, Hu Y, Hedden P, Zhang Q, Zhou DX** (2007a). The rice *YABBY1* gene is involved in the feedback regulation of gibberellin metabolism. *Plant Physiol* **144**, 121-133.
- Dai MQ, Hu YF, Zhao Y, Liu HF, Zhou DX** (2007b). A *WUSCHEL-LIKE HOMEOBOX* gene represses a *YABBY* gene expression required for rice leaf development. *Plant Physiol* **144**, 380-390.
- Dai SJ, Chen TT, Chong K, Xue YB, Liu SQ, Wang T** (2007c). Proteomics identification of differentially expressed proteins associated with pollen germination and tube growth reveals characteristics of germinated *Oryza sativa* pollen. *Mol Cell Proteomics* **6**, 207-230.
- Dai SJ, Wang T, Yan XF, Chen SX** (2007d). Proteomics of pollen development and germination. *J Proteome Res* **6**, 4556-4563.
- Dai XY, Xu YY, Ma QB, Xu WY, Wang T, Xue YB, Chong K** (2007e). Overexpression of an *R1R2R3 MYB* gene, *OsMYB3R-2*, increases tolerance to freezing, drought, and salt stress in transgenic Arabidopsis. *Plant Physiol* **143**, 1739-1751.
- Deng WW, Liu CY, Pei YX, Deng X, Niu LF, Cao XF** (2007). Involvement of the histone acetyltransferase *AtHAC1* in the regulation of flowering time via repression of *FLOWERING LOCUS C* in Arabidopsis. *Plant Physiol* **143**, 1660-1668.
- Ding Y, Wang X, Su L, Zhai JX, Cao SY, Zhang DF, Liu CY, Bi YP, Qian Q, Cheng ZK, Chu CC, Cao XF** (2007). *SDG714*, a histone H3K9 methyltransferase, is involved in *Tos17* DNA methylation and transposition in rice. *Plant Cell* **19**, 9-22.
- Feng H, Chen Q, Feng J, Zhang J, Yang X, Zuo J** (2007a). Functional characterization of the Arabidopsis eukaryotic translation initiation factor 5A-2 that plays a crucial role in plant growth and development by regulating cell division, cell growth, and cell death. *Plant Physiol* **144**, 1531-1545.
- Feng YL, Harald A, Ebeling SK** (2007b). Invasive *Buddleja davidii* allocates more nitrogen to its photosynthetic machinery than five native woody species. *Oecologia* **153**, 501-510.
- Fiers M, Ku KL, Liu CM** (2007). CLE peptide ligands and their roles in establishing meristems. *Curr Opin Plant Biol* **10**, 39-43.
- He YC, He YQ, Qu LH, Sun MX, Yang HY** (2007). Tobacco zygotic embryogenesis *in vitro*: the original cell wall of the zygote is essential for maintenance of cell polarity, the apical-basal axis and typical suspensor formation. *Plant J* **49**, 515-527.
- Higashiyama T, Yabe S, Sasaki N, Nishimura Y, Miyagishima S, Kuroiwa H, Kuroiwa T** (2001). Pollen tube attraction by the synergid cell. *Science* **293**, 1480-1483.
- Huang LM, Sun QW, Qin FJ, Li C, Zhao Y, Zhou DX** (2007a). Down-regulation of a *SILENT INFORMATION REGULATOR2*-related histone deacetylase gene, *OsSRT1*, induces DNA fragmentation and cell death in rice. *Plant Physiol* **144**, 1508-1519.
- Huang SL, Jin LF, Du JZ, Li H, Zhao Q, Ou GS, Ao GM, Yuan M** (2007b). *SB401*, a pollen-specific protein from *Solanum berthaultii*, binds to and bundles microtubules and F-actin. *Plant J* **51**, 406-418.
- Jiang CF, Fu XD** (2007). GA action: turning on de-DELLA repressing signaling. *Curr Opin Plant Biol* **10**, 461-465.
- Jiang C, Gao X, Liao L, Harberd NP, Fu X** (2007a). Phosphate starvation root architecture and anthocyanin accumulation responses are modulated by the gibberellin-DELLA signaling pathway in Arabidopsis. *Plant Physiol* **145**, 1460-1470.
- Jiang HW, Li MR, Liang NT, Yan HB, Wei YB, Xu XL, Liu J, Xu ZF, Chen F, Wu GJ** (2007b). Molecular cloning and function

- analysis of the *stay green* gene in rice. *Plant J* **52**, 197 - 209.
- Jin CW, You GY, He YF, Tang C, Wu P, Zheng SJ** (2007). Iron deficiency-induced secretion of phenolics facilitates the reutilization of root apoplastic iron in red clover. *Plant Physiol* **144**, 278 - 285.
- Kan XZ, Wang SS, Ding X, Wang XQ** (2007). Structural evolution of nrDNA ITS in Pinaceae and its phylogenetic implications. *Mol Phylogenet Evol* **44**, 765 - 777.
- Kasahara RD, Portereiko MF, Sandaklie-Nikolova L, Rabiger DS, Drews GN** (2005). *MYB98* is required for pollen tube guidance and synergid cell differentiation in Arabidopsis. *Plant Cell* **17**, 2981 - 2992.
- Kong H, Landherr LL, Frohlich MW, Leebens-Mack J, Ma H, dePamphilis CW** (2007). Patterns of gene duplication in the plant *SKP1* gene family in angiosperms: evidence for multiple mechanisms of rapid gene birth. *Plant J* **50**, 873 - 885.
- Lam SK, Siu CL, Hillmer S, Jang SH, An GH, Robinson DG, Jiang LW** (2007). Rice SCAMP1 defines clathrin-coated, trans-golgi-located tubular-vesicular structures as an early endosome in tobacco BY-2 cells. *Plant Cell* **19**, 296 - 319.
- Lee JE, He K, Stolc V, Lee H, Figueroa P, Gao Y, Tongprasit W, Zhao HY, Lee I, Deng XW** (2007). Analysis of transcription factor HY5 genomic binding sites revealed its hierarchical role in light regulation of development. *Plant Cell* **19**, 731 - 749.
- Li G, Xue HW** (2007). Arabidopsis *PLDx2* regulates vesicle trafficking and is required for auxin response. *Plant Cell* **19**, 281 - 295.
- Li KP, Xu CZ, Zhang KW, Yang AF, Zhang JR** (2007a). Proteomic analysis of roots growth and metabolic changes under phosphorus deficit in maize (*Zea mays* L.) plants. *Proteomics* **7**, 1501 - 1512.
- Li L, Li SM, Sun JH, Zhou LL, Bao XG, Zhang HG, Zhang FS** (2007b). Diversity enhances agricultural productivity via rhizosphere phosphorus facilitation on phosphorus-deficient soils. *Proc Natl Acad Sci USA* **104**, 11192 - 11196.
- Li MN, Xu WY, Yang WQ, Kong ZS, Xue YB** (2007c). Genome-wide gene expression profiling reveals conserved and novel molecular functions of the stigma in rice. *Plant Physiol* **144**, 1797 - 1812.
- Li PJ, Wang YH, Qian Q, Fu ZM, Wang M, Zeng DL, Li BH, Wang XJ, Li JY** (2007d). *LAZY1* controls rice shoot gravitropism through regulating polar auxin transport. *Cell Res* **17**, 402 - 410.
- Li X, Qian Q, Fu Z, Wang Y, Xiong G, Zeng D, Wang X, Liu X, Teng S, Hiroshi F, Yuan M, Luo D, Han B, Li J** (2003). Control of tillering in rice. *Nature* **422**, 618 - 621.
- Lin PC, Hwang SG, Endo A, Okamoto M, Koshida T, Cheng WH** (2007). Ectopic expression of *ABSCISIC ACID 2/GLUCOSE INSENSITIVE 1* in Arabidopsis promotes seed dormancy and stress tolerance. *Plant Physiol* **143**, 745 - 758.
- Liu B, Chen ZY, Song XW, Liu CY, Cui X, Zhao XF, Fang J, Xu WY, Zhang HY, Wang XJ, Chu CC, Deng XW, Xue YB, Cao XF** (2007a). *Oryza sativa Dicer-like4* reveals a key role for small interfering RNA silencing in plant development. *Plant Cell* **19**, 2705 - 2718.
- Liu F, Chen J, Chai J, Zhang X, Bai X, He D, Roubik DW** (2007b). Adaptive functions of defensive plant phenolics and a non-linear response to nectar components. *Funct Ecol* **21**, 96 - 100.
- Liu X, Yue Y, Li B, Nie Y, Li W, Wu WH, Ma L** (2007c). A G protein-coupled receptor is a plasma membrane receptor for the plant hormone abscisic acid. *Science* **315**, 1712 - 1716.
- Lou Y, Gou JY, Xue HW** (2007). PIP5K9, an Arabidopsis phosphatidylinositol monophosphate kinase, interacts with a cytosolic invertase to negatively regulate sugar-mediated root growth. *Plant Cell* **19**, 163 - 181.
- Lu CA, Lin CC, Lee KW, Chen JL, Huang LF, Ho SL, Liu HJ, Hsing YI, Yu SM** (2007). The SnRK1A protein kinase plays a

- key role in sugar signaling during germination and seedling growth of rice. *Plant Cell* **19**, 2484-2499.
- Luo M, Xiao YH, Li XB, Lu XF, Deng W, Li DM, Hou L, Hu MY, Li Y, Pei Y** (2007). GhDET2, a steroid 5 $\alpha$ -reductase, plays an important role in cotton fiber cell initiation and elongation. *Plant J* **51**, 419-430.
- Ma JF, Peng LW, Guo JK, Lu QT, Lu CM, Zhang LX** (2007). LPA2 is required for efficient assembly of photosystem II in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell* **19**, 1980-1993.
- Márton ML, Cordts S, Broadhvest J, Dresselhaus T** (2005). Micropylar pollen tube guidance by egg apparatus 1 of maize. *Science* **307**, 573-576.
- Meng L, Yang R, Abbott RJ, Miehle G, Hu T, Liu J** (2007). Mitochondrial and chloroplast phylogeography of *Picea crassifolia* Kom. (Pinaceae) in the Qinghai-Tibetan Plateau and adjacent highlands. *Mol Ecol* **16**, 4128-4137.
- Niu X, Zheng W, Lu BR, Ren G, Huang W, Wang S, Liu J, Tang Z, Luo D, Wang Y, Liu Y** (2007). An unusual posttranscriptional processing in two betaine aldehyde dehydrogenase loci of cereal crops directed by short, direct repeats in response to stress conditions. *Plant Physiol* **143**, 1929-1942.
- Pei Y, Niu L, Lu F, Liu C, Zhai J, Kong X, Cao X** (2007). Mutations in the type II protein arginine methyltransferase AtPRMT5 result in pleiotropic developmental defects in *Arabidopsis*. *Plant Physiol* **144**, 1913-1923.
- Qi XT, Zhang YX, Chai TY** (2007). Characterization of a novel plant promoter specifically induced by heavy metal and identification of the promoter regions conferring heavy metal responsiveness. *Plant Physiol* **143**, 50-59.
- Qian WQ, Yu CM, Qin HJ, Liu X, Zhang AM, Johansen IE, Wang DW** (2007). Molecular and functional analysis of phosphomannomutase (PMM) from higher plants and genetic evidence for the involvement of PMM in ascorbic acid biosynthesis in *Arabidopsis* and *Nicotiana benthamiana*. *Plant J* **49**, 399-413.
- Qin YM, Hu CY, Pang Y, Kastaniotis AJ, Hiltunen JK, Zhu YX** (2007). Saturated very-long-chain fatty acids promote cotton fiber and *Arabidopsis* cell elongation by activating ethylene biosynthesis. *Plant Cell* **19**, 3692-3704.
- Quan R, Lin H, Mendoza I, Zhang Y, Cao W, Yang Y, Shang M, Chen S, Pardo JM, Guo Y** (2007). SCABP8/CBL10, a putative calcium sensor, interacts with the protein kinase SOS2 to protect *Arabidopsis* shoots from salt stress. *Plant Cell* **19**, 1415-1431.
- Ren GD, An K, Liao Y, Zhou X, Cao YJ, Zhao HF, Ge XC, Kuai BK** (2007). Identification of a novel chloroplast protein AtNYE1 regulating chlorophyll degradation during leaf senescence in *Arabidopsis*. *Plant Physiol* **144**, 1429-1441.
- Sang T, Ge S** (2007). Genetics and phylogenetics of rice domestication. *Curr Opin Genet Dev* **17**, 533-538.
- Shan H, Zhang N, Liu C, Xu G, Zhang J, Chen Z, Kong H** (2007). Patterns of gene duplication and functional diversification during the evolution of the AP1/SQUA subfamily of plant MADS-box genes. *Mol Phylogenet Evol* **44**, 26-41.
- Song X, Ni ZF, Yao YY, Xie CJ, Li ZX, Wu HY, Zhang YH, Sun QX** (2007). Wheat (*Triticum aestivum* L.) root proteome and differentially expressed root proteins between hybrid and parents. *Proteomics* **7**, 3538-3557.
- Sun IF, Chen YY, Hubbell SP, Wright SJ, Noor NSMD** (2007a). Seed predation during general flowering events of varying magnitude in a Malaysian rain forest. *J Ecol* **95**, 818-827.
- Sun JF, Gong YB, Renner SS, Huang SQ** (2008). Multifunctional bracts in the Dove tree *Davidia involurata* (Nyssaceae: Cornales): rain protection and pollinator attraction. *Am Nat* **171**, 119-124.
- Sun XW, Peng LW, Guo JK, Chi W, Ma JF, Lu CM, Zhang LX** (2007b). Formation of DEG5 and DEG8 complexes and their involvement in the degradation of photodamaged photosystem

- II reaction center D1 protein in Arabidopsis. *Plant Cell* **19**, 1347-1361.
- Tang YL, Wen XG, Lu QT, Yang ZP, Cheng ZK, Lu CM** (2007). Heat stress induces an aggregation of the light-harvesting complex of photosystem II in spinach plants. *Plant Physiol* **143**, 629-638.
- Tao JY, Zhang LR, Chong K, Wang T** (2007). *OsRAD2 1-3*, an orthologue of yeast *RAD21*, is required for pollen development in *Oryza sativa*. *Plant J* **51**, 919-930.
- Wang HW, Zhang B, Hao YJ, Huang J, Tian AG, Liao Y, Zhang JS, Chen SY** (2007a). The soybean Dof-type transcription factor genes, *GmDof4* and *GmDof11*, enhance lipid content in the seeds of transgenic Arabidopsis plants. *Plant J* **52**, 716-729.
- Wang JQ, Li YB, Lo SW, Hillmer S, Sun SSM, Robinson DG, Jiang LW** (2007b). Protein mobilization in germinating mung bean seeds involves vacuolar sorting receptors and multivesicular bodies. *Plant Physiol* **143**, 1628-1639.
- Wang X, Zhu L, Liu BQ, Wang C, Jin LF, Zhao Q, Yuan M** (2007c). Arabidopsis Microtubule-Associated Protein18 functions in directional cell growth by destabilizing cortical microtubules. *Plant Cell* **19**, 877-889.
- Wang X, Duan S, Geng B, Cui J, Yang Y** (2007d). *Schmeissneria*: a missing link to angiosperms? *BMC Evol Biol* **7**, 14-14.
- Wang X, Zhang Y, Ma QB, Zhang ZL, Xue YB, Bao SL, Chong K** (2007e). SKB1-mediated symmetric dimethylation of histone H4R3 controls flowering time in Arabidopsis. *EMBO J* **26**, 1934-1941.
- Woo MO, Ham TH, Ji HS, Choi MS, Jiang W, Chu SH, Piao R, Chin JH, Kim JA, Park BS, Seo HS, Jwa NS, McCouch S, Koh HJ** (2008). Inactivation of the UGPase1 gene causes genic male sterility and endosperm chalkiness in rice (*Oryza sativa* L.). *Plant J* doi: 10.1111/j.1365-313X.2008.03405.x.
- Wu FJ, Yu L, Cao WG, Mao YF, Liu ZY, He YK** (2007a). The N-terminal double-stranded RNA binding domains of Arabidopsis HYPOPLASTIC LEAVES1 are sufficient for pre-microRNA processing. *Plant Cell* **19**, 914-925.
- Wu ZM, Zhang X, He B, Diao LP, Sheng SL, Wang JL, Guo XP, Su N, Wang LF, Jiang L, Wang CM, Zhai HQ, Wan JM** (2007b). A chlorophyll-deficient rice mutant with impaired chlorophyllide esterification in chlorophyll biosynthesis. *Plant Physiol* **145**, 29-40.
- Xiang Y, Huang X, Wang T, Zhang Y, Liu QW, Hussey PJ, Ren HY** (2007a). Actin binding protein29 from *Lilium* pollen plays an important role in dynamic actin remodeling. *Plant Cell* **19**, 1930-1946.
- Xiang Y, Huang YM, Xiong LZ** (2007b). Characterization of stress-responsive *CIPK* genes in rice for stress tolerance improvement. *Plant Physiol* **144**, 1416-1428.
- Xing WM, Zou Y, Liu Q, Liu JN, Luo X, Huang QQ, Chen S, Zhu LH, Bi RC, Hao Q, Wu JW, Zhou JM, Chai JJ** (2007). The structural basis for activation of plant immunity by bacterial effector protein AvrPto. *Nature* **449**, 243-247.
- Xue HW, Chen X, Li G** (2007). Involvement of phospholipid signaling in plant growth and hormone effects. *Curr Opin Plant Biol* **10**, 483-489.
- Yang PF, Li XJ, Wang XQ, Chen H, Chen F, Shen SH** (2007a). Proteomic analysis of rice (*Oryza sativa*) seeds during germination. *Proteomics* **7**, 3358-3368.
- Yang QS, Wang YQ, Zhang JJ, Shi WP, Qian CM, Peng XX** (2007b). Identification of aluminum-responsive proteins in rice roots by a proteomic approach: cysteine synthase as a key player in Al response. *Proteomics* **7**, 737-749.
- Yin L, Tao Y, Zhao K, Shao JM, Li XB, Liu GZ, Liu SQ, Zhu LH** (2007). Proteomic and transcriptomic analysis of rice mature seed-derived callus differentiation. *Proteomics* **7**, 755-768.
- Yu B, Lin Z, Li H, Li X, Li J, Wang Y, Zhang ZX, Zhu Z, Zhai W, Wang X, Xie D, Sun C** (2007a). *TAC1*, a major quantitative

- trait locus controlling tiller angle in rice. *Plant J* **52**, 891 - 898.
- Yu XH, Klejnot J, Zhao XY, Shalitin D, Maymon M, Yang HY, Lee J, Liu XM, Lopez J, Lin CT** (2007b). Arabidopsis cryptochrome 2 completes its posttranslational life cycle in the nucleus. *Plant Cell* **19**, 3146 - 3156.
- Yu XH, Shalitin D, Liu XM, Maymon M, Klejnot J, Yang HY, Lopez J, Zhao XY, Bendehakalu KT, Lin CT** (2007c). Derepression of the NC80 motif is critical for the photoactivation of Arabidopsis CRY2. *Proc Natl Acad Sci USA* **104**, 7289 - 7294.
- Zhang F, Wang Y, Yang Y, Wu H, Wang D, Liu J** (2007a). Involvement of hydrogen peroxide and nitric oxide in salt resistance in the calluses from *Populus euphratica*. *Plant Cell Environ* **30**, 775 - 785.
- Zhang J, Guo D, Chang YX, You CJ, Li XW, Dai XX, Weng QJ, Zhang JW, Chen GX, Li XH, Liu HF, Han B, Zhang QF, Wu CY** (2007b). Non-random distribution of T-DNA insertions at various levels of the genome hierarchy as revealed by analyzing 13 804 T-DNA flanking sequences from an enhancer-trap mutant library. *Plant J* **49**, 947 - 959.
- Zhang LB, Ge S** (2007). Multilocus analysis of nucleotide variation and speciation in *Oryza officinalis* and its close relatives. *Mol Biol Evol* **24**, 769 - 783.
- Zhang QF** (2007c). Inaugural article: strategies for developing green super rice. *Proc Natl Acad Sci USA* **104**, 16402 - 16409.
- Zhang W, Fan LM, Wu WH** (2007d). Osmo-sensitive and stretch-activated calcium-permeable channels in *Vicia faba* guard cells are regulated by actin dynamics. *Plant Physiol* **143**, 1140 - 1151.
- Zhang XB, Chen YH, Wang ZY, Chen ZL, Gu HY, Qu LJ** (2007e). Constitutive expression of *CIR1* (*RVE2*) affects several circadian-regulated processes and seed germination in Arabidopsis. *Plant J* **51**, 512 - 525.
- Zhang Y, Yang C, Li Y, Zheng N, Chen H, Zhao Q, Gao T, Guo H, Xie Q** (2007f). SDIR1 is a RING finger E3 ligase that positively regulates stress-responsive abscisic acid signaling in Arabidopsis. *Plant Cell* **19**, 1912 - 1929.
- Zhang Z, Li Q, Li Z, Staswick PE, Wang M, Zhu Y, He Z** (2007g). Dual regulation role of GH3.5 in salicylic acid and auxin signaling during Arabidopsis-*Pseudomonas syringae* interaction. *Plant Physiol* **145**, 450 - 464.
- Zhang ZB, Yang G, Arana F, Chen Z, Li Y, Xia HJ** (2007h). Arabidopsis inositol polyphosphate 6-/3-kinase (AtIpK2 $\beta$ ) is involved in axillary shoot branching via auxin signaling. *Plant Physiol* **145**, 942 - 951.
- Zhang ZB, Zhu J, Gao JF, Wang C, Li H, Li H, Zhang HQ, Zhang S, Wang DM, Wang QX, Huang H, Xia HJ, Yang ZN** (2007i). Transcription factor *AtMYB103* is required for anther development by regulating tapetum development, callose dissolution and exine formation in Arabidopsis. *Plant J* **52**, 528 - 538.
- Zhao CF, Zhao BR, Ren Y, Tong W, Wang JQ, Zhao K, Shu SK, Xu NZ, Liu SQ** (2007a). Seeking transformation markers: an analysis of differential tissue proteomes on the rice germplasm generated from transformation of *Echinochloa crusgalli* genomic DNA. *J Proteome Res* **6**, 1354 - 1363.
- Zhao FG, Song CP, He JQ, Zhu H** (2007b). Polyamines improve K<sup>+</sup>/Na<sup>+</sup> homeostasis in barley seedlings by regulating root ion channel activities. *Plant Physiol* **145**, 1061 - 1072.
- Zhao JF, Zhang WH, Zhao Y, Gong XM, Guo L, Zhu GL, Wang XC, Gong ZZ, Schumaker KS, Guo Y** (2007c). SAD2, an importin  $\beta$ -like protein, is required for UV-B response in Arabidopsis by mediating MYB4 nuclear trafficking. *Plant Cell* **19**, 3805 - 3818.
- Zhao T, Li GL, Mi SJ, Li S, Hannon GJ, Wang XJ, Qi YJ** (2007d). A complex system of small RNAs in the unicellular green alga *Chlamydomonas reinhardtii*. *Genes Dev* **21**, 1190 - 1203.
- Zheng K, Pan JW, Ye L, Fu Y, Peng HZ, Wan BY, Gu Q, Bian**



- HW, Han N, Wang JH, Kang B, Pan JH, Shao HH, Wang WZ, Zhu MY** (2007). Programmed cell death-involved aluminum toxicity in yeast alleviated by antiapoptotic members with decreased calcium signals. *Plant Physiol* **143**, 38-49.
- Zhou HB, Li SF, Deng ZY, Wang XP, Chen T, Zhang JS, Chen SY, Ling HQ, Zhang AM, Wang DW, Zhang XQ** (2007a). Molecular analysis of three new receptor-like kinase genes from hexaploid wheat and evidence for their participation in the wheat hypersensitive response to stripe rust fungus infection. *Plant J* **52**, 420-434.
- Zhou R, Zeng K, Wu W, Chen X, Yang Z, Shi S, Wu CI** (2007b). Population genetics of speciation in nonmodel organisms: I. Ancestral polymorphism in mangroves. *Mol Biol Evol* **24**, 2746-2754.
- Zhou X, Liu Q, Xie F, Wen CK** (2007c). RTE1 is a golgi-associated and ETR1-dependent negative regulator of ethylene responses. *Plant Physiol* **145**, 75-86.
- Zhu Q, Zheng X, Luo J, Gaut BS, Ge S** (2007a). Multilocus analysis of nucleotide variation of *Oryza sativa* and its wild relatives: severe bottleneck during domestication of rice. *Mol Biol Evol* **24**, 875-888.
- Zhu SY, Yu XC, Wang XJ, Zhao R, Li Y, Fan RC, Shang Y, Du SY, Wang XF, Wu FQ, Xu YH, Zhang XY, Zhang DP** (2007b). Two calcium-dependent protein kinases, CPK4 and CPK11, regulate abscisic acid signal transduction in Arabidopsis. *Plant Cell* **19**, 3019-3036.
- Zhu XY, Chase MW, Qiu YL, Kong HZ, Dilcher DL, Li JH, Chen ZD** (2007c). Mitochondrial matR sequences help to resolve deep phylogenetic relationships in rosids. *BMC Evol Biol* **7**, 217-217.

(责任编辑: 刘慧君)

