

·主编评述·

## 2006 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 2006

在我国经济持续稳定发展的背景下, 国家通过各种研究计划(如 973 计划、863 项目、NSFC 等)和国家知识创新体系等形式大力支持具有国家战略需求的基础研究, 使植物科学研究飞速发展并受到国际同行的高度重视。体现在我国不少科学家担任国际学术组织负责人或重要国际期刊编委, 如许智宏院士担任国际植物组织培养与生物技术联合会(The International Association for Plant Tissue Culture and Biotechnology, IAPTC & B; 现改名为 The International Association for Plant Biotechnology, IAPB)主席, 2006 年 8 月, 他作为大会主席在北京组织召开了第 11 届国际植物组织培养和生物技术大会, 充分展示了我国在植物科学和生物技术领域的研究实力。同时, 国际重要期刊也积极介绍我国总体科研实力, 如 *The Plant Cell* 主编约请耶鲁大学邓兴旺教授和宾州州立大学马红教授撰写中国植物科学研究发展的评述(Chen et al., 2006b)。该文全面评述了我国植物生物学在不同阶段的重要发展历程, 特别强调了近年来水稻生物学研究的突破性进展和拟南芥研究的快速进展以及在国际上的重大影响。2006 年我国科学家在本土做出一系列具有原始创新意义的突破性研究成果, 体现出我国植物科学研究队伍整体跨入一个新的高速发展阶段。例如, 武维华研究组在 *Cell* 上发表了钾离子通道 AKT1 活性调节新模型(Xu et al., 2006); 张大鹏研究组在 *Nature* 上发表了 ABA 新受体(Shen et al., 2006)等。据不完全统计, 2006 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*, *Proteomics* 和其它重要综合性期刊 *Nature*(及其姊妹刊), *Science*, *Cell*, *PNAS* 等上共发表论文 78 篇, 比 2004 年(22 篇)和 2005 年(46 篇)明显增长。在这里值得

一提也是我们植物科学工作者值得自豪的一件大事, 那就是李振声院士在小麦远缘杂交理论和实践等研究领域的突出贡献, 获得 2006 年度“国家最高科学技术奖”。

本文基于我国科学家发表在上述主流刊物上的最新重要成果作以简单介绍。但由于篇幅有限和统计上的困难, 这些介绍难以代表我国植物研究取得的全部成果, 可能是挂一漏万, 但希望能部分展现我国科学家在本土所作研究工作的基本概况。实际上在 2006 年许智宏院士和李家洋院士在“植物激素与绿色革命”香山会议上也对我国近年来植物激素的相关研究作了全面的概括和综述(许智宏和李家洋, 2006), 本刊为配合此次香山会议, 特邀该领域著名专家左建儒研究员、傅向东研究员和瞿礼嘉教授负责组织出版了一期“植物激素”综述和研究论文的特别专辑。另外, 我国科学家在国际期刊上发表了相关研究的综述文章, 如瞿礼嘉和朱玉贤综述了拟南芥转录因子研究进展(Qu and Zhu, 2006)等。这些文章有助于读者在国际植物科学发展的背景下了解我国植物科学的主要进展。

#### 1 植物抗性与信号转导

植物抵御生物和非生物胁迫分子机理对于了解细胞接受信号并做出应答具有重要的意义, 也是作物分子设计的理论基础。分子遗传学手段和细胞生物学、生理学等手段的结合是揭示分子机制的有效途径。我国科学家在植物营养胁迫、ABA 信号转导和抗病分子机理方面取得了突破性的进展。武维华研究组研究表明, 拟南芥根细胞钾离子通道 AKT1 的活性受一蛋白激酶 CIPK23 的正向调控, 而 CIPK23 的上游受 2 种钙信号感受器 CBL1 和 CBL9 的正向调控。在拟南芥植物中过量表达

*LKS1*、*CBL1*或*CBL9*基因以增强AKT1的活性,能显著提高植株对低钾胁迫的耐受性。基于研究结果,提出了包括*CBL1/9*、*CIPK23*和*AKT1*等因子的植物响应低钾胁迫的钾吸收分子调控理论模型(Xu et al., 2006)。

ABA介导植物对环境胁迫(如水分、盐分等)应答的信号转导途径。ABA受体的研究有助于人们理解其应答机制。张大鹏研究小组多年来通过生物化学的方法分离ABA结合蛋白,最近他们提纯了一种高亲和力的ABA特异结合蛋白,命名为ABAR,其化学性质是镁螯合酶H亚基,分子遗传学实验证明该蛋白是ABA受体(Shen et al., 2006)。这是继FCA具有ABA受体功能报道后的又一新受体。最近,马力耕研究组在拟南芥中发现G蛋白耦联受体GCR2也具有受体的性质和功能(Liu et al., 2007)。迄今ABA已有3个不同的受体,对这些受体特异性功能的深入研究有助于理解植物发育过程中ABA作用的多样性。王石平研究组在水稻中发现水稻Xa13基因对于花粉发育是必需的,该基因启动子突变导致水稻对白叶枯病抗性的改变(Chu et al., 2006)。该研究可能提供一个提高水稻抗病性并增加产量的育种新思路。

## 2 植物发育与生殖的遗传调控

**顶端分生组织的遗传调控** 顶端分生组织是植物胚后发育的关键,研究其遗传调控机理对了解植物生长和农作物生产具有重要意义。中国科学院植物研究所刘春明研究员与国外科学家合作研究证明了拟南芥*CLAVATA3 (CLV3)*编码一个多肽配体,它通过与*CLV1/CLV2*受体作用,调控顶端分生组织干细胞数。最近的研究显示*CLV3*的CLE基元是*CLV3*的功能区(Fiers et al., 2006)。上海交通大学张大兵研究组和中国水稻研究所的钱前等通过图位克隆法克隆了决定水稻花器官数目的基因*FON4*。该基因功能缺失导致顶端分生组织异常变大,花器官数目增加,类似拟南芥*clavata*突变体的表型。分析发现*FON4*是*CLV3*的同源基因,编码一个分泌的小蛋白。通过原位表达谱分析和用合成*FON4*和*CLV3*中

的保守区(CLE)小肽体外处理分生组织,进一步证明*FON4*和*CLV3*在功能上是相同的。该研究结果表明单子叶和双子叶植物在顶端分生组织的分子调控机理上是保守的(Chu et al., 2006)。有趣的是,和*CLV3*一样,*FON4*对根顶端分生组织并没有影响,说明茎和根顶端分生组织的调控机理是不同的。浙江大学吴平研究组发现组氨酸平衡可能对于根顶端分生组织的维持起着关键作用(Mo et al., 2006)。当编码磷酸组氨醇氨基转移酶的基因*HPA*突变后,导致胚胎致死。而在Ala69Thr点突变体*hpa1*中,其组氨酸含量仅为野生型的30%,但并不表现组氨酸饥饿表型,其明显特征是主根生长不正常。通过对大量根尖细胞特异的形态和分子标记的分析,发现根顶端分生组织在种子萌发2天后开始发育异常,分生区和根冠变短,最后完全失去顶端分生组织,不能生长。虽然表型很清楚,但其背后的分子机理还需要进一步探讨。比如组氨酸合成受阻是否会导致其合成途径上游的中间产物(如谷氨酸)的积累,继而造成根的表型?谷氨酸是植物氮代谢的关键分子之一。北京生命科学研究所邓兴旺研究组发现当谷氨酸受体同源基因*GLR3,1*突变后,水稻根也变短,细胞凋亡加快,最终丧失根顶端分生组织(Li et al., 2006a)。这些研究结果提示谷氨酸这个神经信号转导中的重要分子在植物发育特别是根顶端分生组织发育中具有重要作用,值得深入探讨。

**花粉管生长的细胞生化基础** 花粉管是研究细胞极性生长的好材料之一,也是研究细胞骨架和囊泡运输的理想体系。清华大学李一勤研究组通过DNA微阵列法从百合(*Lilium longiflorum*)中分离到一个在花粉管高度表达的基因*LIANK*,*LIANK*编码一个含有5个ANKYRIN重复结构域的RING锌指蛋白。*LIANK*蛋白定位在细胞膜泡上,在体外具有泛素连接酶活性。*LIANK*瞬时过表达和RNAi都影响百合花粉管的正常生长,说明*LIANK*参与了花粉管极性生长,但具体机理还有待进一步研究(Huang et al., 2006)。中国科学院植物研究所林金星研究组发现蛋白酶体抑制剂MG132和

Epoxomicin 抑制花粉管生长和改变花粉管形态。进一步分析发现抑制剂处理引起内质网液泡化并积累泛素化的蛋白,同时细胞骨架系统也受到破坏,但对钙离子梯度影响不大,其结果是果胶和纤维素等细胞壁物质不能运输到快速生长的花粉管顶部,导致花粉管生长受阻(Sheng et al., 2006)。以上研究结果为了解泛素/蛋白酶体途径在花粉管中的作用机制提供了细胞学证据。

新技术手段对植物科学研究起了极大的促进作用。近来,全内反射荧光显微技术的兴起,实现了对单个荧光分子的直接探测,用全内反射产生的隐失波可使照明区域限定在样品表面的一薄层范围内,对于观察膜泡类细胞器尤为有效。林金星研究组探索了用消散波显微技术研究花粉管极性生长过程中膜泡的动态变化(Wang et al., 2006d),发现膜泡呈现复杂的震荡现象,而不是以前认为的简单布朗运动,肌动蛋白细胞骨架对膜泡动态影响比微管骨架大。同样,利用蛋白组学手段,林金星研究组发现简单的肌动蛋白聚合抑制剂Latrunculin B 处理,会引起细胞器和蛋白组学水平的巨大变化(Chen et al., 2006f)。这些工作加深了我们对花粉管极性生长的认识。

**胚胎发育与细胞增殖与分化** 中国科学院遗传与发育生物学研究所杨维才研究组利用增强子诱捕的方法,筛选到一个后代抗性分离比偏离孟德尔遗传学比例的拟南芥突变体,进一步研究发现这种分离比的偏差是由于 *GRP23* 基因的缺失引起 1/4 的拟南芥早期胚胎发育停滞在 16 细胞时期所致(Ding et al., 2006)。该基因在胚胎发育至心型胚时期表达,并且通过酵母双杂交实验和双分子荧光互补实验发现 *GRP23* 蛋白可以通过其 C 端富含 Gln 的 WQQ 重复结构域与 RNA 聚合酶 II 的一个 36-kDa 亚基 III(RBP36B)相互作用。在起始转录时, RNA 聚合酶 II 需要通过“招募”形成复合物,因而他们推测, *GRP23* 可能先利用其 N 端的连甘氨酸链结构与 DNA 结合,然后通过招募 RNA 聚合酶 II 的方式调控下游基因的表达。这也可能是 *GRP23* 的缺失导致胚胎早期发育停滞的原因。

植物的器官发生几乎完全是胚后发育过程,细胞的

增殖与分化是严格耦联的。植物 RBR 蛋白通过调节 E2F 转录因子来限制细胞增殖,其功能的缺失影响了配子的形成与早期发育而导致胚胎致死。为了确定在胚后的器官发生过程中, RBR/E2F 途径除了参与细胞分裂还有哪些作用,中国科学院遗传与发育生物学研究所的谢旗与西班牙科学家合作,利用一个可诱导的系统,以拟南芥叶片为材料,使 RBR 功能失活并释放 E2F 的活性,结果表明在叶发育过程中 RBR 在早期细胞增殖占主导时限制细胞分裂,而在晚期阶段调节内循环事件(Desvoyes et al., 2006)。刚刚离开细胞周期后,大部分叶表皮鳞状细胞保持再进入细胞周期并增殖的能力,而内层的叶肉细胞对 RBR 活性缺失并没有这种响应。可见在拟南芥叶发育过程中,为了维持细胞分化与内复制之间的平衡,不同的细胞对 RBR 失活具有不同的响应,即 RBR/E2F 途径在叶发育过程中的功能具有细胞类型特异性。这一研究为研究植物器官发生过程中细胞增殖与分化之间的平衡问题提供新的证据与思路。

**自交不亲和与细胞质雄性不育** 花粉 S 位点的 F-box (SLF/SFB) 是 Solanaceae、Scrophulariaceae 和 Rosaceae 科植物自交不亲和反应中的关键因子,一般认为它是泛素连接酶 SCF (SKP1-CUL1-F-box) 的一个亚基,但缺乏直接的实验证据。薛勇彪研究组通过酵母双杂交实验发现一个与金鱼草 (*Antirrhinum hispanicum*) 花粉 AnSLF 互作的蛋白 AhSSK1 (SLF-interacting SKP1-like1),证明 AhSSK1 具有将 AnSLF 连接到 CUL1-like 蛋白的作用,这为深入研究自交不亲和的机制提供了新的切入点(Huang et al., 2006)。

细胞质雄性不育及其育性恢复广泛存在于高等植物,目前已在超过 150 个植物种中观察到这种有性生殖现象。细胞质雄性不育是一种母体遗传性状,经常与线粒体基因组产生的异常编码产物密切相关。而这种细胞质雄性不育系的育性往往可以被核编码的基因恢复。因此,细胞质雄性不育及其育性恢复不仅由于其在杂种优势育种中的应用备受关注,而且也是研究细胞质核互作的好材料。华南农业大学刘耀光研究组发现,水稻 Boro II 型细胞质雄性不育性状是由于异常的线粒体阅读

框orf79与加倍(duplicated)基因 $atp6(B-atp6)$ 共转录的产物编码一个细胞毒多肽引起的(Wang et al., 2006f)。这种有毒多肽特异地在小孢子中积累, 导致小孢子败育。该研究组同时也鉴定了2个相关的育性恢复基因, 即 $Rf1a$ 和 $Rf1b$ 。两者都编码含有pentatricopeptide重复序列的蛋白质, 并且定位在线粒体, 它们通过降解 $B-atp6/orf79$  mRNA, 阻止毒肽的形成, 恢复育性。该研究组还发现, 在裂解mRNA方面,  $RF1A$ 上位于 $RF1B$ 。而且,  $RF1A$ 除了能裂解 $B-atp6/orf79$  mRNA外, 还能促进 $atp6$  mRNAs的编辑。他们的这项研究成果解释了水稻Boro II型细胞质雄性不育性状及其育性恢复的分子机制, 对促进雄性不育系在杂种优势育种上的应用具有重要意义。

### 3 蛋白质组学、功能基因组学与基因进化

**蛋白质组学分析** 北京大学朱玉贤研究组利用2-DE、MALDI-TOF MS和ESI-MS/MS等蛋白质组学的方法研究了拟南芥中的cp29A和cp29B蛋白。 $cp29A$ 和 $cp29B$ 是拟南芥8个叶绿体核糖核蛋白(cpRNPs)基因中起主导作用的2个基因(Wang et al., 2006a)。2-DE、MALDI-TOF MS和nano-ESI-MS/MS的分析发现,  $cp29A$ 蛋白可以在N端发生乙酰化修饰, 而 $cp29B$ 蛋白具有2种不同的修饰方式, 一是在蛋白质N端发生5个氨基酸残基的切除, 二是在蛋白质N端发生乙酰化修饰。对 $cp29A$ 和 $cp29B$ 蛋白的不同存在形式在种子萌发后各个时期的表达量分析表明, 二者从种子萌发后0小时起表达量开始升高, 到萌发后48-96小时达到稳定值。另外, 虽然在暗条件下萌发的拟南芥白化幼苗中 $cp29A$ 和 $cp29B$ 的表达量同光照条件下萌发时的水平相差不大, 但 $cp29A$ 和 $cp29B$ 相应的修饰形式(N-乙酰化和N端5个氨基酸残基的切除)的含量远低于光照条件下萌发的拟南芥幼苗。并且, 对这些暗条件下萌发的拟南芥幼苗进行光照处理后, 可导致 $cp29A$ 和 $cp29B$ 的修饰形式含量上升。这说明对 $cp29A$ 和 $cp29B$ 蛋白的修饰受到光信号的调控, 是一种翻译后调控而非转录调控。研究表明这种对叶绿体核糖核蛋白的修饰可能导致 $cp29A$ 和

$cp29B$ 与RNA分子的结合能力降低, 从而释放更多的RNA分子参与翻译过程。

水稻中连接下部茎秆与穗的最上部节间形成了运输来自根系矿物质和叶片(特别是剑叶)光合产物的重要通道。乳熟期是种子成熟的第一个时期, 水稻乳熟期的最上部节间对种子品质和产量极为重要。中国科学院植物研究所沈世华研究组利用蛋白质组学方法对水稻(籼稻)最上部节间总的可溶性蛋白进行了分析, 对在2-D胶分离到的762种蛋白质中的132种丰度较高的蛋白质进行了MALDI-TOF-MS分析, 根据蛋白质数据库的分析, 确定了80个基因产物的98种蛋白质; 这些蛋白质分别属于主要与能量生成相关的11个功能组; 蛋白质的大量积累与代谢、信号以及抗逆等过程有关, 说明水稻最上部节间具有较高的生理和抗逆活性(Yang et al., 2006b)。这一研究结果同时也丰富了水稻蛋白组数据库的内容, 为研究水稻的生理学研究提供了重要的依据。中国科学院北京基因组研究所刘思奇研究组比较了杂交水稻LYP及其亲本99311和PA64S胚乳与幼胚的蛋白质表达谱的差异, 发现杂交稻与其亲本胚乳蛋白数目和分布模式都非常相似, 但是, 它们的胚蛋白质表达谱的分布模式却存在显著差异, 子代胚中的蛋白质点或来自于父本或遗传于母本, 其自身不存在新的蛋白(Xie et al., 2006)。这一研究成果为水稻杂交品种的优势品质的预测提供了新的思路和可操作性的实验技术。

Lee等(2006)利用蛋白质组学方法分析了*Prunus campanulata*种子休眠的蛋白质基础, 通过比较休眠与休眠解除后种子的蛋白质表达谱的变化, 发现了一些可能参与种子休眠调节的蛋白质。Wu等(2006)利用竹子幼茎的水溶性蛋白质制备了单克隆抗体库, 获得了192种单克隆抗体, 并利用免疫印渍验证了这些抗体的有效性, 为研究蛋白质的互作关系提供了新的材料。

木材的形成是一个复杂的、包含许多生物学反应的过程。为阐述木材形成的关键发育阶段, 中国林业科学院林业研究所卢孟柱研究组利用毛白杨剥皮再生系统模拟形成层细胞的形成和分化, 研究在形成层细胞形成和分化的不同时期的差异表达蛋白质(Du et al., 2006)。他们通过形态学观察, 证明在毛白杨剥皮后的几周内

新的形成层和木质部细胞的再生;利用蛋白质组学技术研究不同再生阶段蛋白质表达的变化,通过肽质量指纹鉴定共获得244种差异表达蛋白质,对其中199种进行功能分类的结果表明,调控细胞周期、细胞分化的基因主要在形成层形成过程中表达;参与调控细胞次生壁形成的基因主要在木质部发育阶段表达。他们的研究结果表明,基因表达类型的变化与次生维管系统再生发生的时间和部位相对应。这一研究结果,不仅有助于揭示木材形成的分子机制,而且也为进一步通过基因工程手段提高木材质量奠定基础。

紫杉醇(taxol)在癌症的治疗方面有重要的应用。传统上主要通过从紫杉中提取这种植物次生代谢产物。为了保护生态环境及珍稀植物,人们一直试图利用细胞培养的方法获得紫杉醇。但是培养细胞中紫杉醇含量很低,难以形成有经济价值的生产体系。因此对培养条件下紫杉醇生物合成的基础性研究显得尤为重要。天津大学化工学院元英进研究组通过蛋白组学的分析方法,比较了悬浮培养和固着培养紫杉(*Taxus cuspidata*)细胞的蛋白组,结果发现:两种培养方式下细胞蛋白组存在一些丰度差异显著的蛋白质,其中6种蛋白质与碳水化合物、氮以及硫代谢的调控相关;与悬浮培养方式相比,固着培养方式下中间层细胞和中部细胞的紫杉醇产量增加;这种紫杉醇产量的增加与细胞的分裂指数呈负相关,细胞分裂指数较高的培养细胞中紫杉醇产量较低,细胞分裂指数较低的培养细胞中紫杉醇产量则较高;固着培养细胞中丰度差异显著的蛋白质S-腺苷甲硫氨酸合成酶(S-adenosylmethionine synthetase)的丰度与细胞分裂活性呈正相关。他们的研究结果为改进紫杉细胞的培养条件,获得有经济价值的紫杉醇生产体系提供了重要的理论依据(Cheng and Yuan, 2006)。

**基因组与基因进化** Wang等(2006c)将水稻所有全长cDNA序列,经过冗余、剔除可能非编码蛋白质的基因(开放读码框<100个氨基酸),并过滤掉可能是转座子的序列,得到13 089个较可信的编码蛋白质的基因,并利用这些序列在水稻(*ssp. indica*)全基因组中进行对比,最终得到8 98个可能由反转录转座机制

(retroposition)形成的新基因。这些基因中的大部分在进化中受到负选择作用,因而可能是具有功能的反转座基因(retrogene)。在这898个基因中,42%的序列在进化的过程中“招募”了其它序列,从而形成具有新功能的嵌合基因(chimeric gene)。这些嵌合基因有的还相当“年轻”,暗示着通过反转录转座机制形成新基因可能是一个持续进行的过程,并且其发生速率要比在灵长类动物中的速率大得多。长期以来,人们认为在植物中很少通过反转录转座机制形成新基因。2005年Plant Physiology上发表的一篇文章,也报道了在拟南芥中仅找到69个可能通过反转录转座机制形成的新基因,并且其中大于1/3的基因被认为是假基因,而剩下的那些基因具有未知的功能(种康等, 2006)。中国科学院王文、王俊等人与芝加哥大学龙漫远等人合作的研究通过在水稻的全基因组中搜索反转座基因,并利用RT-PCR实验对其进行验证,反驳了这种观点,并且认为通过反转录转座形成新基因是水稻等禾本科植物中非常普遍的机制。

Tian等(2006)比较了籼稻93-11和粳稻来源的PA64S线粒体基因组序列,通过比较多态性位点序列在这2个线粒体基因组的多态性,认为籼粳稻线粒体基因组分化发生在45 000-250 000年之前。Sun等(2006)分析了水稻枯萎病抗性相关的受体激酶抗性基因家族成员的进化,结果显示在选择压力下点突变是该基因家族成员分化的主要进化动力。水稻基因组的完成使我们能够在基因组水平上比较单子叶和双子叶植物在基因数量和调控因子的构成、进化 and 功能。张大兵研究组比较了水稻中basic/helix-loop-helix(bHLH)转录因子家族。水稻基因组中有167个bHLH基因,通过分析其家系、DNA结合域、内含子/外显子结构特征等,表明基因和基因组水平的复制是该家族扩增的主要原因之一(Li et al., 2006b)。部分bHLH基因在其表达的时空上具有相似性,说明它们在功能上的保守性。这些分析为进一步研究bHLH转录因子提供了方便。

全长cDNA对于基因组注释和基因的功能分析是十分重要的,但是目前已知的玉米全长cDNA的数量十分有限。中国农业科学院作物科学研究所王国英研究组通过改进的CAP trapper方法,构建了玉米苗在渗透逆

境条件下富含全长cDNA的文库。他们从中得到1 728 (83.4%)个新的基因全长cDNA序列(Jia et al., 2006)。用cDNA微阵列芯片对这2 073个玉米全长cDNA的表达进行分析的结果表明: 79个基因被逆境处理上调, 而329个基因被下调; 在上调的79个基因中, 30个基因在启动子中含有ABRE, DRE, MYB, MYC等核心序列或者含有其他对非生物逆境反应的顺式作用元件。这些研究结果说明这些顺式作用元件以及它们相应的转录因子参与了植物对渗透胁迫的反应。此外, 分析结果还表明乙烯信号途径可能也参与了玉米对干旱的反应。这一研究结果对玉米基因组分析以及基因功能分析都具有重要的意义, 同时也为植物对干旱逆境的研究提供了重要的信息。

#### 4 光合作用与碳循环

光系统II(PSII)是叶绿体类囊体膜中的一个色素蛋白复合体, 在光合作用光反应过程中起重要作用。为了阐明PSII的组装过程, 中国科学院植物研究所张立新研究组对PSII低含量的拟南芥突变体(*lpa1*)进行了研究。结果表明, 体外蛋白质标记实验显示*lpa1*突变体中的D1和D2合成受到抑制, 但是其它质体编码蛋白质的合成速率与野生型的相似(Peng et al., 2006)。另外, *lpa1*突变体中PSII核心蛋白CP47、CP43、D1和D2更新率比野生型的高。*lpa1*突变体中新合成的PSII蛋白质可以装配成有功能的蛋白复合体, 但组装效率较低。LPA1基因编码一个含有2个tetratricopeptide repeat domains的叶绿体蛋白, 是一种膜内在蛋白, 但不属于PSII。酵母双杂交实验表明, LPA1与D1相互作用。因此, LPA1可能是通过D1作用于PSII组装的膜内在伴侣蛋白。

在高等植物中, 光合作用的循环电子传递途径受到NAD(P)H脱氢酶(NDH)复合体的调节。米华玲研究组与国外研究者合作, 以烟草*ndhC-ndhK-ndhJ*( $\Delta$ NdhCKJ)缺失突变体为材料, 研究了热胁迫(42 °C)和冷胁迫(4 °C)条件下, 依赖NDH的途径中活性氧的积累、光合电子传递活性、CO<sub>2</sub>同化以及磷酸化等的变

化(Wang et al., 2006b)。结果表明, 在热胁迫下, 当卡尔文循环受阻时, NDH介导的PSI-循环电子传递在光合机构的优化过程中发挥重要作用。该作用的实现是通过叶绿体呼吸, 为CO<sub>2</sub>同化的调节提供额外的 $\Delta$ pH和ATP, 平衡电子传递物质的氧化还原水平, 从而减少了ROS的产生。

大部分叶绿体蛋白质由细胞核基因编码, 他们在细胞质中合成后再转入到叶绿体中执行功能。这些胞质前体蛋白质在叶绿体外被膜和内被膜上的一些运输蛋白复合体的帮助下, 被运输到叶绿体中。位于叶绿体外膜的运输蛋白复合体叫做Toc蛋白, 位于内被膜的被称为Tic蛋白。邓伊珊等(Teng et al., 2006)利用标记基因(marker gene)的方法, 筛选到了蛋白质输入叶绿体机制缺失的拟南芥突变体*cia5* (chloroplast import apparatus 5)。研究结果表明, CIA5是一个位于叶绿体内被膜中的内在膜蛋白, 它的分子量为21 kDa, 并有4个预测的跨膜区。*cia5*突变株白化, 并积累未加工蛋白。在*cia5*中, 蛋白质可以结合在叶绿体的表面, 但是不能被运输到叶绿体中。进一步研究表明, CIA5和拟南芥中的At Tic20蛋白在叶绿体生物合成中具有相似的功能。他们将CIA5重新命名为*Arabidopsis* Tic21 (At Tic21), 并认为它不但与叶绿体内被膜蛋白质传导通道功能有关, 还可能在叶片的后期发育中扮演更重要的角色。

海洋中的浮游植物除了利用CO<sub>2</sub>, 还可利用HCO<sub>3</sub><sup>-</sup>进行光合作用。但吸收HCO<sub>3</sub><sup>-</sup>的机制还不清楚。通过测定pH值变化、比较光合速率与重碳酸根(HCO<sub>3</sub><sup>-</sup>)向理论CO<sub>2</sub>的转化率等方法, 研究海硅藻属的三角褐指藻(*Phaeodactylum tricornutum*)对无机碳的光合利用。发现只有在较高的碱性条件下才可诱导产生K<sup>+</sup>依赖的HCO<sub>3</sub><sup>-</sup>转运。K<sup>+</sup>参与海藻对HCO<sub>3</sub><sup>-</sup>的吸收为HCO<sub>3</sub><sup>-</sup>吸收机制的深入研究奠定了基础(Chen et al., 2006d)。

磷脂酰甘油(PG)是构成光合膜脂的重要甘油脂, 在光合膜的结构和功能中起重要的作用。PG生物合成最后一步是磷脂酰甘油磷酸(PGP)的脱磷酸反应, 反应过程由PGP磷酸酶催化。但是, 编码PGP磷酸酶的基因一直没有从高等植物或蓝细菌中克隆得到。中国科学院植物研究所匡廷云研究组从Cyanobacterium *Anabaena*

sp. PCC7120筛选到了一个 $alr1715$ 基因遭受破坏的突变体,其PG含量降低了30%。伴随着PG含量的降低,突变体光合自养生长受到限制,细胞中的叶绿素含量降低。突变体单细胞的净光合活性和光合系统II(PSII)活性均降低(Wu et al., 2006a)。同时,PSII的光化学效率降低,传向PSII的激发能减少。这些结果表明,从*Anabaena* sp. PCC7120克隆得到的基因 $alr1715$ 是一个与PG生物合成有关的基因。

## 5 植物激素与信号转导

**脱落酸、茉莉酸和赤霉素** ABA主要调节种子发育、幼苗生长、叶片气孔行为和植物对逆境的适应。在执行其生物学功能的过程中,ABA信号首先通过其受体被识别,然后通过一系列细胞内下游信号转导,从而发挥其生理效应。由于ABA受体在ABA信号通路中的关键地位而始终是国际植物科学界最关注的焦点之一,然而ABA受体的鉴定一直是一个亟待解决的重要问题。中国农业大学张大鹏研究组发现ABAR基因编码一个已知蛋白质,即定位于质体内的参与叶绿素合成和质体-核信号转导的镁螯合酶H亚基。通过超表达技术上调ABAR/CHLH基因表达,可以使植物在种子萌发、幼苗生长和气孔运动方面对ABA反应“超敏”;而用稳定表达的RNA干扰、反义RNA、化学诱导的RNA干扰技术或通过稳定表达的突变体对ABAR/CHLH基因表达下调,发现使植物在种子萌发、幼苗生长和气孔运动方面对ABA反应“脱敏”。ABAR的基因敲除突变体,由于种子不能正常成熟,是致死突变。进一步的证据表明,ABAR介导的ABA信号转导是一个独立于叶绿素合成和质体-核信号转导的不同的细胞信号过程。所以,ABAR是一种介导种子发育、幼苗生长和叶片气孔行为的ABA受体(Shen et al., 2006)。该成果以研究论文的形式发表在Nature上,是对ABA受体研究的重大突破,为深入阐明ABA的信号转导途径奠定了重要的基础。

ABA在活性氧的产生、诱导抗活性氧基因表达以及激活抗氧化酶活性等方面都有重要的作用,但是有关

ABA与植物抗氧化防御体系间的信号转导过程仍有待研究。南京农业大学生命科学学院蒋明义与香港浸会大学张建华等人通过研究发现玉米叶中46 kDa的MAPK(mitogen-activated protein kinase)参与了ABA诱导的植物抗氧化防御体系(Zhang et al., 2006a)。他们的研究证明:MAPK与活性氧的交互作用在ABA信号转导过程中起着关键的作用;ABA诱导产生活性氧,活性氧激活MAPK,而激活的MAPK进一步诱导抗氧化基因的表达和抗氧化酶的激活;MAPK的激活同时促进 $H_2O_2$ 的产生,形成正反馈途径。他们的研究结果为深入了解植物的抗氧化机制中ABA信号转导途径提供了新的思路。此外,ABA是重要的植物激素,而MAPK级联信号转导途径是细胞中主要信号转导途径之一,因此该研究对植物生长发育以及植物的抗逆性等方面的研究也有重要启示作用。

三聚体G-蛋白介导的信号转导途径在真核生物响应外界刺激的生理和生化过程中起着非常重要的作用。G-蛋白介导的信号转导途径受到细胞中多种因子的调控。RGS(regulator of G-protein signaling)蛋白通过促进G蛋白 $\alpha$ 亚基的GTPase活性使其从GTP结合状态转变为GDP结合状态,从而调控G-蛋白介导的信号转导途径。扬州大学生物科学与生物技术学院梁建生与香港浸会大学张建华等研究了拟南芥种子萌发过程对ABA和糖信号进行响应的两条途径中AtRGS1蛋白的作用(Chen et al., 2006g)。他们通过对AtRGS1和G-蛋白的拟南芥突变体的分析,证明了AtRGS1蛋白参与了对种子萌发的调节; $rgs1-2$ 突变体种子萌发对葡萄糖的超敏反应可能是由于种子萌发过程中ABA生物合成被减弱的缘故。他们提出假设:在种子萌发过程中,高浓度的葡萄糖通过诱导ABA积累而抑制种子萌发,而AtRGS1蛋白作为ABA生物合成的正调控因子刺激ABA合成关键酶基因NCED3和ABA2的表达。这一研究结果,不仅证明了AtRGS1蛋白在种子萌发中的重要调控作用,而且进一步说明了种子萌发过程对ABA和糖信号进行响应的两条途径中AtRGS1蛋白的可能作用机制,为阐明种子萌发的复杂调控机理提供了新的研究方向。

转录因子功能的解析是植物科学中的另一研究热点,薛勇彪研究组发现水稻锌指蛋白质编码基因*OsDOS*可能通过协调发育与茉莉酸信号转导,在延迟叶衰老过程中起重要作用。*SPL*(*SQUAMOSA* promoter-binding-like)蛋白是一类植物特异性的转录因子,Xie等(2006a)从水稻基因组序列数据库中预测了19 *SPL* 基因(*OsSPL*)与12*OsmiR156*前体,发现其中11*OsSPL*可能是*OsmiR156*的靶序列。Liang等(2006)建立了检测目标基因功能的载体(*in vivo*)反式转录激活实验系统(binary GAL4-VP16-UAS transactivation system),利用该系统成功地分析了一些水稻转录因子基因的功能(Kong et al., 2006)。番茄伤害反应基因的诱导剂苯丁抑制素(bestatin)是一些氨基肽酶的有效抑制剂。李传友研究组证实苯丁抑制素可以特异性激活植物中的茉莉酸(JA)信号转导途径(Zheng et al., 2006)。苯丁抑制素能激活番茄和拟南芥中JA诱导基因的表达,这种诱导作用是通过COI1依赖的JA信号途径,但不严格依赖于JA的生物合成;芯片分析表明,苯丁抑制素处理后的植物基因表达谱与JA处理的相似;苯丁抑制素还促进JA相关的植株表型的出现。推测苯丁抑制素通过调节JA信号途径中一些关键调节因子起作用。作者以苯丁抑制素抑制根伸长为指标,筛选获得了3类拟南芥苯丁抑制素抗性突变体(bestatin-resistant: JA不敏感、JA超敏感、对苯丁抑制素不敏感但正常应答JA的ber突变体)。通过对ber突变体的研究,已经分离出几个参与JA信号途径的新位点,这对阐明苯丁抑制素生物学功能以及进一步阐明JA信号途径有重要意义。

水稻隐性高秆突变体 *eui* (*elongated uppermost internode*)的最上部节间在抽穗期急剧伸长,活性赤霉素含量高。何祖华研究组(Zhu et al., 2006)利用图位克隆技术证实, *Eui* 基因编码一个细胞色素 P450 单加氧酶 CYP714D1。该酶催化非 13- 羟基化 GAs 的 16a,17-环氧化,这种环氧化作用降低水稻 GA4 的活性。结果表明,水稻节间生长过程中存在一个未被认知的EUI钝化GA的途径。*Eui*的发现为研究GA代谢途径与调控水稻生长发育提供新的线索。

**生长素与原活化蛋白激酶信号途径** 生长素极性运输(PAT)在调控植物生长发育的过程中发挥着重要的作用。中国科学院遗传与发育生物学研究所李家洋研究组鉴定了一个半显性突变体*bud1*,该突变体表现出多分支、矮化、纯合体不育以及一些明显的生长素活性缺陷的表型,如高温下(29℃)下胚轴没有明显的伸长、侧根数目减少、更简单的叶脉模式以及增强的向地性响应等。遗传和分子生物学分析表明*bud1*的表型是由MKK7基因上调引起的,MKK7是植物促分裂原活化蛋白激酶D类的成员之一,其激酶活性是其发挥功能所必需的(Dai et al., 2006)。进一步的生化 and 遗传分析表明,MKK7是生长素极性运输的负调控因子。该研究为阐明促分裂原活化蛋白激酶信号途径与生长素活性的关系提供了新的遗传证据,同时也为进一步研究植物中D类促分裂原活化蛋白激酶的功能提供了新的线索和思路。

**光信号转导机制** 植物蓝光受体(cryptochromes, CRY)介导各种植物的光反应。在拟南芥中已经证明CRY通过与光形态建成的负调控因子COP1之间的相互作用,参与抑制下胚轴生长、促进子叶扩张、花青苷积累以及气孔开张等许多光反应过程,并且在许多植物中对CRY进行了分析。但是并不清楚这一光反应体系在单子叶植物中的功能和反应机制。中国科学院上海植物生理生态研究所杨洪全研究组对水稻的CRY(*OsCRY1*)进行了研究(Zhang et al., 2006b)。他们的研究结果证明:水稻*OsCRY1*参与了水稻在早期苗发育阶段蓝光抑制下胚轴和叶片伸长的反应;在水稻中*OsCRY1*的信号转导过程中同样有*OsCRY1*与*OsCOP1*的直接相互作用。这一研究结果将拟南芥中研究得比较清楚的CRY光反应信号转导机制扩展到单子叶模式植物水稻,证明了这是一个在植物中普遍存在的光反应信号转导途径。这也是将模式植物中获得的基础研究结果结合模式作物进行研究的很好的例子,为进一步的应用研究奠定了很好的基础。

植物等生物的形态建成过程受光照控制,这种现象



被称为光形态建成(photomorphogenesis)。COP9 信号复合体(CSN)、CDD 复合体和 COP1 复合体是植物体内的蛋白复合体, 它们对植物的光合形态建成具有抑制作用, 但是, 人们不知道这3个复合体是如何共同作用于光合形态建成的抑制。北京生命科学研究所等单位的研究人员以拟南芥为材料, 揭示了光形态发生抑制作用过程中 CSN、CDD 和 COP1 的相互调节作用。他们发现拟南芥 CULLIN4 (CUL4) 与 CDD 复合体及一个催化亚基结合, 形成一个有活性的泛素连接酶(ubiquitin ligase, E3)(Chen et al., 2006a)。CUL4 部分功能的丧失导致组成型光形态发生表型(constitutive photo-morphogenic phenotype)的产生光调控基因表达的升高。另外, CUL4 表现出与 COP10 和 DET1 有很强的遗传交互作用。因此, 基于 CUL4 的 E3 连接酶是抑制光形态建成所必须的。同时, 以 CUL4 为核心的 E3 连接酶与 COP1 E3 连接酶有相互作用, 并对 COP1 调控下的光形态建成转录因子的降解具有促进作用, CSN 复合体则通过对 CUL4 的修饰调控以 CUL4 为核心的 E3 连接酶的活性。

**糖的信号分子功能** 在植物中, 糖不仅是提供细胞生长所必需的物质和能量基础, 同时也具有信号分子的功能。在谷类作物中, 种子发芽受到 GA 和缺糖的诱导, 以及受到 ABA 及糖的抑制。种子萌发和苗生长中的关键酶  $\alpha$ -淀粉酶的表达受到胚中糖的负调控, 而胚乳中 GA 则通过糖反应复合体(sugar response complex, SRC)以及 GA 反应复合体(GA response complex, GARC)对其进行正调控。“中央研究院”(中国台湾)余淑美研究组分析了水稻  $\alpha$ -淀粉酶的 2 个启动子  $\alpha Amy3$  及  $\alpha Amy8$ , 发现:  $\alpha Amy3$  仅含有 SRC, 而  $\alpha Amy8$  含有重叠的 SRC 和 GARC; 在胚及胚乳中  $\alpha Amy3$  对糖敏感而对 GA 无反应,  $\alpha Amy8$  则在胚中对糖敏感而在胚乳中对 GA 反应;  $\alpha Amy8$  中 GA 反应元件(GARE)的突变使  $\alpha Amy8$  丧失其 GA 反应, 但是促进其对糖的敏感性; 而在  $\alpha Amy3$  插入 GARE 使其在胚乳中获得 GA 反应活性但对糖不敏感; 在胚乳中 GA 诱导与 GARE 作用的转录因子 MYBGA 的表达, 而在敲除 MYBGA 的突变体胚乳

中  $\alpha Amy8$  变得对糖敏感, 说明 MYBGA-GARE 的相互作用抑制了  $\alpha Amy8$  的糖敏感性; 在胚中过量表达 MYBGA 使  $\alpha Amy8$  变为糖不敏感性; 在胚乳中有活性的  $\alpha$ -淀粉酶的启动子含有 GARE, 而在胚中有活性的  $\alpha$ -淀粉酶的启动子则有或没有 GARE, 说明 GARE 与 GA 诱导的 MYBGA 的相互作用阻止了糖对胚乳的  $\alpha$ -淀粉酶基因的反馈抑制。他们的研究证明了 MYBGA-GARE 相互作用影响水稻苗生长过程的能量生产平衡中糖的反馈控制, 阐明了糖和 GA 信号相互作用对  $\alpha$ -淀粉酶表达的组织特异性调控机制(Chen et al., 2006c)。

**MAPK 级联信号转导** MAPK(mitogen-activated protein kinase)级联信号转导途径是细胞中主要的信号转导途径之一。烟草中的 2 个 MAPK: Ntf4 与 SIPK 在氨基酸序列上具有 93.6% 的同源性。中国农业大学生物学院任东涛的研究表明, ntf4 在包括根、茎、叶和花等组织中均有与 SIPK 类似的表达, Ntf4 持续激活后导致与病原菌诱导的 HR 类似的细胞死亡, Ntf4 和 SIPK 拥有共同的上游 MAPKK(NtMEK2), 在包括对病原菌等多种胁迫响应的信号传递过程中具有类似的功能, 指出 Ntf4 和 SIPK 基因可能是烟草进化中同一个原始基因复制的结果(Ren et al., 2006)。他们的研究结果对有关 Ntf4 和 SIPK 基因的不同研究报道和争论提供了新的思路, 今后进行 ntf4 和 SIPK 功能研究时, 必须考虑 2 个基因的功能冗余问题。

## 6 蛋白降解、RNA 代谢和 DNA 修饰

小分子 RNA 是近年来的研究热点。其中 miRNA 是真核生物中普遍存在的内源的非编码 RNA。由 miRNA 的前体 pri-miRNA 加工产生 pre-miRNA 是 miRNA 成熟过程的第一步。中国科学院上海植物生理生态研究所黄海研究组发现以前认为参与染色质修饰的锌指蛋白 SERRATE 可能与一个 RNA 结合蛋白 HYL1 一起与 DCL1 蛋白共同执行 pri-miRNA 加工的第一步, 对于 miRNA 和 ta-siRNA 的积累起关键作用(Yang et al., 2006a)。这项研究成果为揭示 SERRATE 蛋白在真核

生物 miRNA 成熟过程的作用奠定了基础。

叶片近-远轴(ad/abaxial axis)的建立是叶形态建成中最重要的过程之一。以往研究发现对叶片极性建成的调控主要由转录因子和 miRNA 参与。中国科学院上海植物生理生态研究所黄海研究组通过遗传筛选发现 26S 蛋白酶体的亚基 RPN8a 缺失后可以加重叶近轴属性部分丧失的突变体 *as2* 的表型, 进一步研究发现 26S 蛋白酶体的部分其他亚基突变后均可加重 *as2* 的表型 (Huang et al., 2006c)。这些遗传学证据说明 26S 蛋白酶体的蛋白降解功能对于叶片近轴属性的建立是必需的, 因而揭示了翻译后水平的调控在叶形态建成中的重要作用。

转录水平的基因沉默(TGS)参与浓缩染色质的结构建成, 这种结构建成通常是与 DNA 的过度甲基化相关的。中国农业大学巩志忠研究组通过 EMS 筛选 *ros1* 的抑制子鉴定到 *ros1* 突变体背景下的 2 个等位突变体 *ror1-1* 和 *ror1-2*, 图位克隆结果表明 *ROR1* 基因编码一个与 DNA 复制蛋白 A2(RPA2A) 类似的 31 kDa 的蛋白 (Xia et al., 2006)。该基因的突变可以重新激活 *ros1* 突变体中沉默的 *Pro35S:NPTII* 基因, 并且这种作用不依赖于 DNA 甲基化, 而是与染色质组蛋白修饰的改变有关。此外, 该研究组还发现 *ROR1/RPA2A* 基因在细胞分裂活跃的分生组织和幼嫩组织中大量表达, 同时该基因的突变还影响了分生组织的细胞分裂和 DNA 修复功能。该研究深入分析了 *ROR1/RPA2A* 基因在表观基因沉默和调控植物发育过程中的重要作用, 为进一步研究转录水平基因沉默(TGS)的形成和维持的分子机制提供了新的线索。

木质素是细胞壁中除纤维素外的第二个重要生物大分子多聚物。中国科学院遗传与发育生物学研究所与中国水稻研究所、扬州大学、中国科学院研究生院等 4 家单位合作, 对 *gh2* 突变体进行研究 (Zhang et al., 2006c), 证实 *GH2* 编码一个肉桂醇脱氢酶(CAD)。 *gh2* 突变体是一个木质素生物合成缺失的突变体, 它的根、节间、谷壳以及圆锥花序的提取物中 CAD 活性显著降低, 并且检测不到芥子醇 (sinapyl alcohol) 脱氢酶的活性。研究表明, *GH2* 是一种多功能的 CAD, 在水稻木质

素合成途径中催化松柏醇和芥子醇前体物质的合成。该研究为改善水稻木质素的含量与组成提供潜在的可能性。

伴随着现代农业和工业的高速发展, 大量的土壤和水体受到有机化合物的污染。由于一些芳香化合物难以降解, 对环境的破坏更严重。利用细菌体降解基因在植物中的表达清除有机化合物对环境的污染被认为是解决有机污染的好方法。有机污染物的芳香环结构是造成其难以降解的主要原因。氯儿茶酚 1,2- 双加氧酶 (TfdC) 能够裂解芳香环。复旦大学将一个来自邻单胞菌属 (*Plesiomonas*) 氯儿茶酚 1,2-双加氧酶基因 (*tfdC*) 转入拟南芥。与野生植株相比较, 转基因植株在表型和生长方面均无差别, 但是, 转基因植株对儿茶酚的抗性明显增强 (Liao et al., 2006b)。转基因植株能吸收培养基中的儿茶酚, 并将其转变为芳香环代谢中间产物顺、顺-己二烯二酸 (cis,cis-muconic acid)。这项研究表明, TfdC 在植物中的表达是植物降解儿茶酚所必需的, 同时也说明了微生物降解基因可以通过基因工程的方法转到植物中, 并将这种植物应用到由芳香化合物造成污染的环境的生物修复。

## 7 细胞物质运输与离子平衡的调节

**膜泡发生和运输** 细胞内物质运输和蛋白的极性定位大多是通过胞内膜泡来完成的, 因此, 研究胞内膜泡的动态及其在细胞功能和植物个体发育中的作用尤为重要。香港中文大学姜里文研究组利用 GFP 和免疫荧光等技术, 研究了拟南芥中 7 个液泡分选受体 (VSR) 的亚细胞定位, 发现它们都定位在多囊泡体 (MVB) 上 (Miao et al., 2006b)。利用类似的技术, 该研究组还研究了植物液泡前体 (prevacuolar compartment, PVC) 动态及其对 Brefeldin A (BFA) 的反应情况 (Tse et al., 2006), 发现 BFA 的作用不只限于内质网和高尔基体, 其实对 PVC 也是有作用的。这些结果对深入研究膜泡发生和运输提供了很好的基础。

GTP 酶蛋白在植物的生长发育过程中起着重要作用。Song 等 (2006) 的研究表明拟南芥 RPA, 一个 ARF

GTP酶激活蛋白质,可能通过影响高尔基体与内质网间的囊泡运输调节根毛与花粉管的极性生长。种康研究组证明小麦 *TaRAN1*, 一个Ran类型的GTP酶基因, 在拟南芥和水稻中过量表达导致细胞周期延迟、对生长素敏感性的增加和侧根分化与发育的抑制(Wang et al., 2006e)。

**极性运输** 蛋白的极性定位对于植物激素的运输是非常重要的, 尤其是生长素的极性运输。对拟南芥的研究发现生长素是由输入载体AUX1和流出载体PIN1在细胞膜的不对称分布来实现的。PIN1在胞内的运输和膜定位是由鸟嘌呤核苷酸交换因子GNOM介导的, 但对AUX1不对称定位的调节机理还不清楚。中国科学院植物研究所种康研究组发现水稻ADP核糖基化因子-GTPase激活因子OsAGAP可能是介导AUX1细胞极性分布的蛋白(Zhuang et al., 2006)。研究发现OsAGAP过量表达干扰了生长素的极性运输和根的发育, 而且, 根的发育缺陷可以通过外源施加不需要输入载体生长素NAA, 而需要输入载体生长素IAA和2,4-D则不行; 同样, OsAGAP在拟南芥表达可以影响生长素输入载体AUX1的胞内运输和膜定位以及生理活性, 而不影响输出载体, 囊泡运输介导的内膜系统参与这一过程。这是小G蛋白特异调节输入载体活性进而控制极性运输的最新进展。

**韧皮部卸载运输** 物质运输和合理分配对作物产量和瓜果质量同样是至关重要的。光合产物通过共质体运输运到胞外, 再经质外体运输和维管系统把物质运到其储存和所需要的部位。其中一个重要的步骤是韧皮部卸载(phloem unloading), 物质从韧皮部卸出后是通过质外体运输呢, 还是通过共质体运输? 中国农业大学张大鹏研究组利用电镜技术、荧光标记等方法研究了葡萄(*Vitis vinifera*)浆果发育过程中韧皮部卸载运输途径, 发现发育早期和中期是以共质体运输为主, 而后期则是以质外体运输为主, 二者的转换标志着浆果成熟发育的开始(Zhang et al., 2006d)。这对提高葡萄品质具有重要的指导意义。

**离子吸收平衡的调节** 离子是所有有机体所必需的, 参与许多细胞活动。拟南芥为了从土壤中获得离子, 需要通过三价铁螯合还原酶(FRO)将高铁还原成亚铁。许多植物种中, *FRO*基因表现出特定的表达模式, 但是关于*FRO*基因的调控机制目前还不是很清楚。中国科学院遗传与发育生物学研究所左建儒研究组系统鉴定了*AtFRO6*基因在植物生长发育过程中的表达模式(Feng et al., 2006)。*AtFRO6*基因编码一个高铁螯合还原酶, 该研究组发现*AtFRO6*基因主要在绿色气生组织中表达, 并且这种表达是光依赖性的。启动子缺失和突变分析结果表明, 该基因的启动子区域的多个光响应元件可能协同作用赋予*AtFRO6*启动子的光响应性。此外, 在*kor1-2*去分化的绿色愈伤组织或来自野生型外植体的非分化愈伤组织中都检测不到*AtFRO6*的表达。这些结果说明, 光调控的*AtFRO6*的表达表现出绿色组织特异性和细胞分化特异性。该研究阐明了在光诱导的发育过程以及细胞分化过程中, 植物通过增强高铁还原酶的活性来响应对离子需求的增多, 为进一步研究植物吸收离子的机制提供了很好的线索。

磷是植物生长发育与繁殖所必需的矿物质营养之一, 无机磷酸盐是磷元素被植物根吸收以及在植物体内转运的主要形式, 植物通过调节体内无机磷酸盐的动态平衡来适应环境中可利用的磷的变化, 但目前对于调节这一复杂过程的机制了解很少。“中央研究院”农业生物科技研究中心(中国台湾)邱子珍研究组提出通过一个特异的microRNA, miR399抑制泛素结合酶E2的调节机制(Chiou et al., 2006)。该研究组发现磷饥饿可以诱导miR399的聚集, 而其靶基因*AtUBC24*(一个泛素结合酶E2)则受到抑制。在miR399过量表达的转基因植株中, *AtUBC24*的转录受到抑制, 植株中积累的无机磷水平比正常高5-6倍, 并表现出无机磷中毒的症状, 与*AtUBC24*功能缺失突变体的表型一致。进一步的研究发现无机磷中毒是由于磷的吸收、转运以及在植株中的保持能力增强导致的, 而且miR399过量表达植株老叶子中无机磷的再动员能力也减弱了。这一研究的意义在于提出了植物通过miRNA调节蛋白质水解装置的组分来控制体内无机磷酸盐动态平衡的假说, 为进一步

了解无机磷酸盐动态平衡的调节机制打下基础。

酸性土壤中常有铝害和缺磷共存的现象,这严重限制着大豆生长与发育。华南农业大学严小龙研究组与国外研究者合作,运用均相和非均相营养液培养研究大豆根生长和根中有机酸分泌中铝和磷的相互作用(Liao et al., 2006a)。在均相溶液实验中,增加磷含量时,4种磷效率不同的大豆基因型都明显地提高了对铝的耐性。在高磷条件下,2种磷高效基因型的植株比2个磷低效基因型有更高的铝耐受性。根的分泌物分析表明,铝害诱导柠檬酸盐的渗出,缺磷激活了草酸的分泌,而铝害和缺磷都可诱导苹果酸盐的释放。研究还表明,尽管在实验室中根释放出3种相同的有机酸,但它们的分泌模式不同于均相溶液体系的模式。2个磷高效基因型植株从主根尖端分泌更多的苹果酸盐,这暗示了磷营养的改善可能是通过提高根中有机酸的释放来增强植物对铝的耐受能力。大豆磷效率可能对铝的耐受性起着一定的作用。磷高效基因型不但能直接通过铝-磷相互作用增强铝的耐受性,也可以间接通过刺激特定的根和根区域中不同铝螯合有机酸的分泌来起作用。

## 8 环境胁迫与适应

**生物胁迫的适应机理** 由稻瘟病菌引起的水稻枯萎是世界范围破坏性最大的疾病之一。水稻变种 Digu 中的显性抗性基因 *Pi-d2* (曾命名 *Pi-d(t)2*), 对中国枯萎菌株表现出基因对基因抗性。李士贵、朱立煌等研究组的合作研究(Chen et al., 2006e), 采用图位克隆的方法分离了 *Pi-d2* 基因, 其编码受体样激酶蛋白, 具有一个推测的特异结合凝集素(B-lectin) 的球形甘露醇胞外域和胞内丝氨酸-苏氨酸结构域。*Pi-d2* 是一个单拷贝基因, 组成型表达于水稻变种 Digu。携带有 *Pi-d2* 基因的转基因植株对稻瘟病菌 ZB15 有特异的抗性。*Pi-d2* 蛋白定位于细胞膜, 第441位一个氨基酸的不同使水稻枯萎抗性基因 *Pi-d2* 等位基因的抗性和易感性不同。由于具有新的胞外结构域, *Pi-d2* 代表了一类新型的植物抗性基因。

萌发素(germins)及其类似蛋白(germin-like

proteins, GLPs)在植物的抗病中起作用, 但是否参与对植食性昆虫的防卫应答反应还不清楚。浙江大学娄永根与德国科学家合作, 发现烟草天蛾(*Manduca sexta*)侵害烟草或注射幼虫口腔分泌物(larval oral secretions, OS)到植株时, 引起GLP的转录上调(Lou and Baldwin, 2006)。他们克隆了 *NaGLP* 的全长, 并且用反义抑制和病毒诱导基因沉默的方法在烟草中沉默该基因的表达。结果表明, 单插入位点纯合突变体和基因沉默植株中 *NaGLP* 的转录水平都明显下降。*NaGLP* 沉默改变了烟草植食昆虫 *M. sexta* 和 *Tupiocoris notatus* 的行为表现, 削弱了 OS 诱导的  $H_2O_2$ 、双萜糖苷以及胰蛋白酶抑制剂的产生, 但 *NaGLP* 沉默并不影响 OS 诱导的茉莉酸和水杨酸的猝发和释放。研究结果说明 *NaGLP* 可能是通过  $H_2O_2$  或乙烯信号转导途径来影响烟草的植食性昆虫的防卫应答反应。

CYP51 固醇脱甲基酶(sterol demethylases)是动物、植物以及真菌必需固醇合成中唯一一个功能保守的细胞色素P450酶。中国科学院植物研究所漆小泉(Qi et al., 2006)与国外科学家合作, 发现了CYP51酶的另一种新功能。研究表明, 植物 AsCYP51H10 对于必需固醇的合成来说不是必要的, 而在燕麦抗菌物质(燕麦素avenacins)的合成中是必需的。AsCYP51H10 基因与先前报道的 *Sad2* 同源。而作者先前报道的 *Sad1* 编码燕麦素合成过程的第一个限速酶。*Sad2* 和 *Sad1* 存在着一个共有的 70 kb 片段, 这2个基因在根尖的表皮细胞内表达, 这也是燕麦素积累的位点。研究表明了固醇和燕麦素合成之间存在着密切的进化关系, 对与防卫相关代谢途径成员的聚集、共进化以及调节相关的研究提供线索。

像动物一样, 植物对入侵的细菌有先天免疫反应。植物先天免疫反应已知的诱导方式有两类, 一类是由病原相关分子特征(PAMPs)如细菌的鞭毛蛋白、脂多糖等引发的免疫反应(PTI); 另一类是由细菌的效应蛋白引发的免疫反应(ETI), 后者在传统植物病理学中被称为基因对基因抗性。植物PTI的存在, 使大多数病原菌不能致病; 而一些病原细菌进化出的效应蛋白能抑制其寄主的PTI, 导致植物的感病; 而植物进一步进化出识别细菌

效应蛋白的相应抗性基因, 引发 ETI, 产生抗病性。目前, 效应因子的致病分子机理以及同 ETI 在进化中的联系还不清楚。在感病植物上, 假单胞细菌的效应蛋白 AvrB 能调节植物的感病性以促进细菌繁殖。北京生命科学研究所周俭民研究组的研究发现, 拟南芥 RAR1 是一个 PTI 负调控蛋白(Shang et al., 2006)。AvrB 通过作用于寄主蛋白 RAR1 而抑制 PTI 并帮助细菌繁殖。免疫共沉淀实验证明 RAR1 和 AvrB 在同一个蛋白复合体中。而 RAR1 过去所知的功能是作为 HSP90 的共同分子伴侣, 调节抗病蛋白的稳定性, 对 ETI 不可或缺。他们提出, 抗病蛋白可能是在细菌效应蛋白借助 RAR1 抑制 PTI 的选择压力下进化产生的, 它们通过 RAR1 感应细菌效应蛋白从而激活抗病。该研究为解释效应因子的致病分子机理以及同 ETI 在进化联系提供了新的研究证据, 为植物抗病性的研究提供了新思路。

**非生物胁迫的适应机理** 植物随水分、盐分和温度等非生物胁迫有一些共同的适应机制, 在拟南芥研究中有很好的进展, 但各自也有特异性。在植物抗冷反应的信号转导中, 转录因子 ICE1 和相关蛋白通过激活 C-repeat (CRT)-binding factors (CBFs) 表达, 引起下游效应基因的转录。中国科学院遗传与发育生物学研究所张一跃、谢旗与国外研究者合作, 鉴定了 1 个拟南芥冷害应答的负调控因子 HOS1 (high expression of osmotically responsive gene 1 (Dong et al., 2006)。HOS1 是泛素 E3 连接酶, 在离体和活体条件下可介导 ICE1 的泛素化。HOS1 介导的 ICE1 泛素化/蛋白体途径减弱拟南芥对冷胁迫的应答反应。推测 HOS1 也可能介导 CBFs 基因以及其它调节蛋白的泛素化和降解。研究还发现, *hos1* 突变体提前开花, 且 *FLC* 基因表达水平下降, 说明 HOS1 还可能是 *FLC* 的调节因子。

环境胁迫下植物体内产生的活性氧(ROS)如果过量, 会对许多生物分子造成伤害。NADPH 作为一种具有还原能力的物质是抗氧化体系所必需的。然而, NADPH 的来源以及维持细胞质氧化还原平衡的分子机制还不是很清楚。中国农业大学王学臣研究组报道了拟南芥中一个在几种非生物胁迫应答中具有生物功能的潜在的胞

质 NADH 激酶(NADK3)(Chai et al., 2006)。研究发现, NADK3 是 NADPH 的胞质来源, 它对多种非生物胁迫应答来说是必需的。ABA、MV、高盐以及渗透压变化都会影响 NADK3 的表达。NADK3 无义突变体在种子萌发以及幼苗生长中都显示出对氧化胁迫的超敏感性, 并在种子萌发时对 ABA、盐以及甘露醇的敏感性增强。此外, 在这个突变体中还找到了几个甘露醇和 MV 上调的胁迫相关基因。河南大学与中国农业大学的合作研究, 从拟南芥中筛选到 2 个拟南芥谷胱甘肽过氧化物酶(*GLUTATHIONE PEROXIDASE3*, *ATGPX3*)T-DNA 插入突变体(Miao et al., 2006a)。这 2 个突变体在干旱胁迫下具有更高的失水率, 种子萌发和幼苗发育期对  $H_2O_2$  有较高的敏感性, 而且保卫细胞中  $H_2O_2$  的含量提高。相比之下, *ATGPX3* 的超表达植株对干旱胁迫的敏感性比野生型降低, 蒸腾失水减弱, 叶片表面的温度升高。*atgpx3* 突变体抑制了 ABA 激活的钙通道和 ABA 诱导的胁迫相关基因的表达。*ATGPX3* 与 PP2C-类蛋白磷酸酶 ABI2 有较强的相互作用, 而与 ABI1 的相互作用较弱。此外,  $H_2O_2$  可以调节 *ATGPX3* 和 ABI2 的氧化还原状态。*ATGPX3* 被氧化后, ABI2 的磷酸酶活性降低约 5 倍。体外添加氧化状态的 *ATGPX3*, ABI2 由还原状态转变为氧化状态, 这一过程可能介导了 ABA 和氧化信号传递过程。这些结果表明, *ATGPX3* 在  $H_2O_2$  的动态平衡中可能起到双重而独特的功能, 第一它有清除  $H_2O_2$  的功能, 第二在 ABA 和干旱胁迫信号途径中它作为氧化信号转导子有传递  $H_2O_2$  信号的作用。

华中农业大学张启发研究组发现, 在生殖期遇严重干旱胁迫下, 胁迫应答基因 *SNAC1* (*STRESS-RESPONSIVE NAC 1*) 超表达能明显地提高转基因水稻对干旱的抗性, 但对其表型及产量并没有影响(Hu et al., 2006)。在营养生长期转基因水稻也显示出对干旱和盐胁迫耐受增强的现象。与野生型相比较, 转基因水稻对 ABA 的敏感性增强, 气孔关闭更多失水更慢, 但光合速率并没有明显的不同。干旱主要诱导保卫细胞中 *SNAC1* 产生, *SNAC1* 编码具有转录活性的 *NAM*、*ATAF* 和 *CUC* (*NAC*) 转录因子。DNA 芯片分析发现 *SNAC1* 超表达水稻中许多的胁迫应答基因都被上调。

这些都说明SNAC1在改良水稻对干旱和盐度的耐受中有很大的前景。

Activation sequence-1(as-1)同族启动子元件普遍存在于植物防卫相关基因和植物病原体启动子中, as-1类元件能对多种胁迫刺激做出应答, 为研究不同信号途径之间的交叉点以及新组分提供机会。中国科技大学向成斌与国外研究人员合作, 建立了一个能对JA、SA、H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>、宾主共栖生物以及重金属做出应答的as-1类顺式元件控制的绿色荧光蛋白报告体系(Devi et al., 2006)。在此基础上开展了大规模的T-DNA突变, 进而建立了一个能对不同的胁迫刺激做出不同应答的高效的突变体筛选方法。他们获得了许多能对胁迫做出应答的突变体, 其中一些已被确定为是as-1信号转导途径的新成员。对D8L4突变体进行的功能分析证明了高效筛选胁迫信号突变体方法的可行性。中国科学院植物研究所黄芳(Huang et al., 2006a)与国外研究者合作, 以蛋白质组学方法从盐胁迫集胞藻PCC6803(*Synechocystis* sp. strain PCC6803)细胞的原生质膜蛋白中筛选出66个不同基因编码的109种蛋白, 其中20种蛋白表达水平因盐胁迫增强或诱导, 5种蛋白表达水平则降低。大多数盐增强或诱导蛋白属于ABC转运蛋白的外周结合蛋白或假似蛋白(hypothetical proteins)。增强最明显的包括FutA1(Slr1295)和Vipp1(Sll0617), 这2种蛋白被认为分别参与缺铁的光系统保护以及类囊体的形成。其它盐胁迫蛋白还包括调节蛋白如PII蛋白, LrtA以及属于CheY亚家族成员的蛋白。

中国科学院遗传与发育生物学研究所朱桢研究组利用直接进化策略, 鉴定了水稻EPSPS (5-Enolpyruvylshikimate 3-phosphate synthase)草干膦抗性突变体(Zhou et al., 2006)。EPSPS能够被除草剂草干膦识别。他们利用定点突变, 转化大肠杆菌, 筛选对草干膦不敏感的有效突变位点。该突变基因转化烟草植株表现出抗草干膦的特征, 这一基因具有用于作物的潜力。

## 9 植物生态学与系统进化

随着全球变化研究的深入, 碳循环研究受到人们的普遍

关注, 成为当前全球变化研究的热点之一。土壤有机碳的分布及其转化由于其对预测气候变化具有重要的意义而日益成为全球有机碳循环研究的热点。经典生态学理论认为, 与非成熟森林相比, 成熟森林作为碳汇的功能较弱, 甚至接近于零, 故其作为碳汇的意义不大。而中国科学院华南植物园的周国逸研究员及其同事对位于广东省中部的鼎湖山国家自然保护区内成熟森林(林龄>400年)土壤有机碳进行了长达25年的观测, 结果显示, 该森林0-20 cm土壤层的有机碳贮量以平均每年610 kg·hm<sup>-2</sup>的速度增加(Zhou et al., 2006a)。这表明成熟森林可持续积累碳, 因此可能是重要的碳汇, 这为确认成熟森林作为一个新的碳汇奠定了理论基础。“成熟森林可持续积累碳”这一发现有力冲击了成熟森林土壤有机碳平衡理论的传统观念, 从根本上改变了学术界对现有生态系统碳循环过程的看法, 并将催生生态系统碳循环非平衡理论框架的建立。这一成果被评为2006年度中国科学十大成就之一。

植物物种灭绝速度的逐渐加快及其对生态系统功能的作用也是生态研究中热点问题之一。以往大多数工作都是在人工植物群落中研究物种多样性和生产力之间的关系, 最近中国科学院植物研究所周志勇等在我国北方的半干旱草原生态系统中连续2个生长季探索了物种多样性与地上部分初级生产力之间的关系, 发现其受不同土地利用方式支配。他们认为在半干旱草原生态系统中, 干扰的方式和严重程度是解释物种多样性和生产力之间关系的重要因素(Zhou et al., 2006b)。

氮素利用效率的概念对于理解生态系统功能具有重要作用, 一般认为草原生态系统中的植物生长主要受土壤氮素和湿度的限制。中国科学院植物研究所李凌浩研究组在内蒙古草原选取了20个样地, 通过测定净初级生产力中的氮素含量探索了2种针茅属植物(大针茅和克氏针茅)的氮吸收和氮利用效率, 发现净初级生产力的氮素含量随土壤氮素和水分利用率增加而增加, 而单株植物的氮素利用、吸收和响应效率随土壤氮素和水分的减少而增加, 且贫瘠地区(干旱)高于肥沃地区(湿润)(Yuan et al., 2006)。贺金生等对我国草原生态群系中的199个样地的213个物种进行了叶片碳、氮及碳氮

比的系统调查,发现在内蒙古、西藏高原和新疆维吾尔自治区这3个不同的气候区中,尽管其共存的物种及不同的植被类型之间存在相当大的差异,但叶片的碳氮比没有明显的差异。在生物群系尺度上,温度影响叶片氮主要通过物种组成而不是通过温度本身(He et al., 2006)。另外,邓建明等研究了中国西北地区植物沿水分梯度的植物生物量-密度关系,认为代谢尺度理论(metabolic scaling theory)可能适用于多种生长条件,但是不适用于干旱胁迫下的地上生物量(Deng et al., 2006)。

中国科学院南京地质古生物研究所陈均远研究员等在中国贵州瓮安前寒武纪陡山沱组磷块岩中发现了与现生具极叶胚胎类似的胚胎化石,化石数量丰富,并构成了一个发育系列,这个发育系列可以和现生具极叶动物胚胎的不同发育阶段相对比。这一发现确定了瓮安胚胎化石与现代生物的亲缘性,不仅进一步证明了两侧对称动物的出现,也暗示它们已经进一步分化为辐射和螺旋卵裂两大类群,螺旋卵裂胚胎不对称机制和细胞早期分化的机制可能已经开始。这一发现把以极叶伸缩方式导致胚胎不对称形成的机制前推到寒武纪之前4 000万年(Chen et al., 2006h)。

西北大学舒德干等在早寒武世澄江动物群中发现了保存有软躯体构造细节的春光虫化石,并发现春光虫既保留有“蕨叶”状文德生物的基本构型,又具有双胚层动物特别是栉水母类的一些特有性状,因而很可能代表着栉水母的一种祖先类型。他们同时研究了另一类双胚层动物——刺胞类的早寒武世代表八射珊瑚。这2种动物代表着整个动物界中除演化“侧枝”海绵类之外已知最原始的“真动物”类群。他们认为,文德生物并不构成一个单谱系类群,而是既包括某些特殊的原生生物,也包含一些绝灭了原始双胚层动物的复合体(Shu et al., 2006)。

种 康 (中国科学院植物研究所)

瞿礼嘉 (北京大学)

袁 明 (中国农业大学)

王小菁 (华南师范大学)

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)

许亦农 (中国科学院植物研究所)

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)

## 参考文献

- 种康,瞿礼嘉,杨维才,王台,王小菁,袁明,许亦农,陈之端,蒋高明 (2006). 2005 年中国植物科学若干领域的重要研究进展. *植物学通报* **23**, 225-241.
- 许智宏,李家洋 (2006). 中国植物激素研究: 过去、现在和未来. *植物学通报* **23**, 433-442.
- Aung K, Lin SI, Wu CC, Huang YT, Su CL, Chiou TJ (2006). *pho2*, a phosphate over-accumulator, is caused by a non-sense mutation in a microRNA399 target gene. *Plant Physiol* **141**, 1000-1011.
- Chai MF, Wei PC, Chen QJ, An R, Chen J, Yang S, Wang XC (2006). NADK3, a novel cytoplasmic source of NADPH, is required under conditions of oxidative stress and modulates abscisic acid responses in Arabidopsis. *Plant J* **47**, 665-674.
- Chen H, Shen Y, Tang X, Yu L, Wang J, Guo L, Zhang Y, Zhang H, Feng S, Strickland E, Zheng N, Deng XW (2006a). Arabidopsis CULLIN4 forms an E3 ubiquitin ligase with RBX1 and the CDD complex in mediating light control of development. *Plant Cell* **18**, 1991-2004.
- Chen H, Karplus VJ, Ma H, Deng XW (2006b). Plant biology research comes of age in China. *Plant Cell* **18**, 2855-2864.
- Chen PW, Chiang CM, Tseng TH, Yu SM (2006c). Interaction between rice MYBGA and the gibberellin response element controls tissue-specific sugar sensitivity of  $\alpha$ -amylase genes. *Plant Cell* **18**, 2326-2340.
- Chen X, Qiu CE, Shao JZ (2006d). Evidence for  $K^+$ -dependent  $HCO_3^-$  utilization in the marine diatom *Phaeodactylum tricornutum*. *Plant Physiol* **141**, 731-736.
- Chen X, Shang J, Chen D, Lei C, Zou Y, Zhai W, Liu G, Xu J, Ling Z, Cao G, Ma B, Wang Y, Zhao X, Li S, Zhu L (2006e). A B-lectin receptor kinase gene conferring rice blast resistance. *Plant J* **46**, 794-804.
- Chen Y, Chen T, Shen S, Zheng M, Guo Y, Lin J, Baluška F, Šamaj J (2006f). Differential display proteomic analysis of *Picea meyeri* pollen germination and pollen-tube growth after inhibition of actin polymerization by latrunculin B. *Plant J* **47**, 174-195.

- Chen Y, Ji F, Xie H, Liang J, Zhang J** (2006g). The regulator of G-protein signaling proteins involved in sugar and abscisic acid signaling in Arabidopsis seed germination. *Plant Physiol* **140**, 302-310.
- Chen JY, Bottjer DJ, Davidson EH, Dornbos SQ, Gao X, Yang YH, Li CW, Li G, Wang XQ, Xian DC, Wu HJ, Hwu YK, Tafforeau P** (2006h). Phosphatized polar lobe-forming embryos from the precambrian of southwest China. *Science* **312**, 1644-1646.
- Cheng JS, Yuan YJ** (2006). Proteomic analysis reveals the spatial heterogeneity of immobilized *Taxus cuspidata* cells in support matrices. *Proteomics* **6**, 2199-2207.
- Chiou TJ, Aung K, Lin SI, Wu CC, Chiang SF, Su CL** (2006). Regulation of phosphate homeostasis by microRNA in Arabidopsis. *Plant Cell* **18**, 412-421.
- Chu H, Qian Q, Liang W, Yin C, Tan H, Yao X, Yuan Z, Yang J, Huang H, Luo D, Ma H, Zhang D** (2006). The *FLORAL ORGAN NUMBER4* gene encoding a putative ortholog of Arabidopsis CLAVATA3 regulates apical meristem size in rice. *Plant Physiol* **142**, 1039-1052.
- Chu Z, Yuan M, Yao J, Ge X, Yuan B, Xu C, Li X, Fu B, Li Z, Jeffrey L, Bennetzen, Zhang Q, Wang S** (2006). Promoter mutations of an essential gene for pollen development result in disease resistance in rice. *Genes Dev* **20**, 1250-1255.
- Dai Y, Wang H, Li B, Huang J, Liu X, Zhou Y, Mou Z, Li J** (2006). Increased expression of MAP KINASE KINASE7 causes deficiency in polar auxin transport and leads to plant architectural abnormality in Arabidopsis. *Plant Cell* **18**, 308-320.
- Deng J, Wang G, Morris CE, Wei X, Li D, Chen B, Zhao C, Liu J, Wang Y** (2006). Plant mass-density relationship along a moisture gradient in north-west China. *J Ecol* **94**, 953-958.
- Desvoyes B, Ramirez-Parra E, Xie Q, Chua NH, Gutierrez C** (2006). Cell type-specific role of the retinoblastoma/E2F pathway during Arabidopsis leaf development. *Plant Physiol* **140**, 67-80.
- Devi SR, Chen X, Oliver DJ, Xiang C** (2006). A novel high-throughput genetic screen for stress-responsive mutants of *Arabidopsis thaliana* reveals new loci involving stress responses. *Plant J* **47**, 652-663.
- Ding YH, Liu NY, Tang ZS, Liu J, Yang WC** (2006). *Arabidopsis GLUTAMINE-RICH PROTEIN23* is essential for early embryogenesis and encodes a novel nuclear PPR motif protein that interacts with RNA polymerase II subunit III. *Plant Cell* **18**, 815-830.
- Dong CH, Agarwal M, Zhang Y, Xie Q, Zhu JK** (2006). The negative regulator of plant cold responses, HOS1, is a RING E3 ligase that mediates the ubiquitination and degradation of ICE1. *Proc Nat Acad Sci USA* **103**, 8281-8286.
- Du J, Xie HL, Zhang DQ, He XQ, Wang MJ, Li YZ, Cui KM, Li MZ** (2006). Regeneration of the secondary vascular system in poplar as a novel system to investigate gene expression by a proteomic approach. *Proteomics* **6**, 881-895.
- Feng H, An F, Zhang S, Ji Z, Ling H, Zuo J** (2006). Light-regulated, tissue-specific, and cell differentiation-specific expression of the Arabidopsis Fe(III)-chelate reductase gene *AtFRO6*. *Plant Physiol* **140**, 1345-1354.
- Fiers M, Golemiec E, van der Schors R, van der Geest L, Li KW, Stiekema WJ, Liu CM** (2006). The CLAVATA3/ESR motif of CLAVATA3 is functionally independent from the nonconserved flanking sequences. *Plant Physiol* **141**, 1284-1292.
- He J, Fang J, Wang Z, Guo D, Flynn DFB, Geng Z** (2006). Stoichiometry and large-scale patterns of leaf carbon and nitrogen in the grassland biomes of China. *Oecologia* **149**, 115-122.
- Hu H, Dai M, Yao J, Xiao B, Li X, Zhang Q, Xiong L** (2006). Overexpressing a NAM, ATAF, and CUC (NAC) transcription factor enhances drought resistance and salt tolerance in rice. *Proc Natl Acad Sci USA* **103**, 12987-12992.
- Huang F, Fulda S, Hagemann M, Norling B** (2006a). Proteomic screening of salt-stress-induced changes in plasma membranes of *Synechocystis* sp strain PCC 6803. *Proteomics* **6**, 910-920.
- Huang J, Chen F, del Casino C, Autino A, Shen M, Yuan S, Peng J, Shi H, Wang C, Cresti M, Li Y** (2006). An ankyrin repeat-containing protein, characterized as a ubiquitin ligase, is closely associated with membrane-enclosed organelles and required for pollen germination and pollen tube growth in Lily. *Plant Physiol* **140**, 1374-1383.
- Huang J, Zhao L, Yang Q, Xue Y** (2006b). AhSSK1, a novel SKP1-like protein that interacts with the S-locus F-box protein SLF. *Plant J* **46**, 780-793.
- Huang W, Pi L, Liang W, Xu B, Wang H, Cai R, Huang H** (2006c). The proteolytic function of the *Arabidopsis* 26S proteasome is required for specifying leaf adaxial identity. *Plant Cell* **18**,



2479 - 2492.

- Jia J, Fu J, Zheng J, Zhou X, Huai J, Wang J, Wang M, Zhang Y, Chen X, Zhang J, Zhao J, Su Z, Lv Y, Wang G (2006)** Annotation and expression profile analysis of 2073 full-length cDNAs from stress-induced maize (*Zea mays* L.) seedlings. *Plant J* **48**, 710 - 727.
- Kong Z, Li M, Yang W, Xu W, Xue Y (2006)**. A novel nuclear-localized CCCH-type zinc finger protein, OsDOS, is involved in delaying leaf senescence in rice. *Plant Physiol* **141**, 1376 - 1388.
- Lee CS, Chien CT, Lin CH, Chiu YY, Yang YS (2006)**. Protein changes between dormant and dormancy-broken seeds of *Prunus campanulata* Maxim. *Proteomics* **6**, 4147 - 4154.
- Li J, Zhu S, Song X, Shen Y, Chen H, Yu J, Yi K, Liu Y, Karplus VJ, Wu P, Deng XW (2006a)**. A rice glutamate receptor-like gene is critical for the division and survival of individual cells in the root apical meristem. *Plant Cell* **18**, 340 - 349.
- Li X, Duan X, Jiang H, Sun Y, Tang Y, Yuan Z, Guo J, Liang W, Chen L, Yin J, Ma H, Wang J, Zhang D (2006b)**. Genome-wide analysis of basic/helix-loop-helix transcription factor family in rice and Arabidopsis. *Plant Physiol* **141**, 1167 - 1184.
- Liang D, Wu C, Li C, Xu C, Zhang J, Kilian A, Li X, Zhang Q, Xiong L (2006)**. Establishment of a patterned GAL4-VP16 transactivation system for discovering gene function in rice. *Plant J* **46**, 1059 - 1072.
- Liao H, Wan H, Shaff J, Wang X, Yan X, Kochian LV (2006a)**. Phosphorus and aluminum interactions in soybean in relation to aluminum tolerance exudation of specific organic acids from different regions of the intact root system. *Plant Physiol* **141**, 674 - 684.
- Liao Y, Zhou X, Yu J, Cao Y, Li X, Kuai B (2006b)**. The key role of chlorocatechol 1,2-dioxygenase in phytoremoval and degradation of catechol by transgenic Arabidopsis. *Plant Physiol* **142**, 620 - 628.
- Liu X, Yue Y, Li B, Nie Y, Li W, Wu W, Ma L (2007)**. A G protein-coupled receptor is a plasma membrane receptor for the plant hormone abscisic acid. *Science* **23**, 1712 - 1716.
- Lou Y, Baldwin IT (2006)**. Silencing of a germin-like gene in *Nicotiana attenuata* improves performance of native herbivores. *Plant Physiol* **140**, 1126 - 1136.
- Miao Y, Lv D, Wang P, Wang XC, Chen J, Miao C, Song CP (2006a)**. An Arabidopsis glutathione peroxidase functions as both a redox transducer and a scavenger in abscisic acid and drought stress responses. *Plant Cell* **18**, 2749 - 2766.
- Miao Y, Yan PK, Kim H, Hwang I, Jiang L (2006b)**. Localization of green fluorescent protein fusions with the seven Arabidopsis vacuolar sorting receptors to prevacuolar compartments in tobacco BY-2 cells. *Plant Physiol* **142**, 945 - 962.
- Mo X, Zhu Q, Li X, Li J, Zeng Q, Rong H, Zhang H, Wu P (2006)**. The *hpa1* mutant of Arabidopsis reveals a crucial role of histidine homeostasis in root meristem maintenance. *Plant Physiol* **141**, 1425 - 1435.
- Peng L, Ma J, Chi W, Guo J, Zhu S, Lu Q, Lu C, Zhang L (2006)**. LOW PSII ACCUMULATION1 is involved in efficient assembly of photosystem II in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell* **18**, 955 - 969.
- Qi X, Bakht S, Qin B, Leggett M, Hemmings A, Mellon F, Eagles J, Werck-Reichhart D, Schaller H, Lesot A, Melton R, Osbourn A (2006)**. A different function for a member of an ancient and highly conserved cytochrome P450 family: from essential sterols to plant defense. *Proc Natl Acad Sci USA* **103**, 18848 - 18853.
- Qu LJ, Zhu YX (2006)**. Transcription factor families in Arabidopsis: major progress and outstanding issues for future research. *Curr Opin Plant Biol* **9**, 544 - 549.
- Ren DT, Yang KY, Li GJ, Liu YD, Zhang SQ (2006)**. Activation of Ntf4, a tobacco mitogen-activated protein kinase, during plant defense response and its involvement in hypersensitive response-like cell death. *Plant Physiol* **141**, 1482 - 1493.
- Shang Y, Li X, Cui H, He P, Thilmony R, Chintamanani S, Zwiesler-Vollick J, Gopalan S, Tang X, Zhou JM (2006)**. RAR1, a central player in plant immunity, is targeted by *Pseudomonas syringae* effector AvrB. *Proc Natl Acad Sci USA* **103**, 19200 - 19205.
- Shen YY, Wang XF, Wu FQ, Du SY, Cao Z, Shang Y, Wang XL, Peng CC, Yu XC, Zhu SY, Fan RC, Xu YH, Zhang DP (2006)**. The Mg-chelatase H subunit is an abscisic acid receptor. *Nature* **443**, 823 - 826.
- Sheng X, Hu Z, Lu H, Wang X, Baluska F, Samaj J, Lin J (2006)**. Roles of the ubiquitin/proteasome pathway in pollen tube growth with emphasis on MG132-induced alterations in ultrastructure, cytoskeleton, and cell wall components. *Plant Physiol* **141**, 1578 - 1590.
- Shi YM, Zhao WX, Zhang W, Ye Z, Zhao JD (2006)**. Regulation of intracellular free calcium concentration during heterocyst

- differentiation by HetR and NtcA in *Anabaena* sp. PCC 7120. *Proc Natl Acad Sci USA* **103**, 11334 - 11339.
- Shu DG, Morris SC, Han J, Li Y, Zhang XL, Hua H, Zhang ZF, Liu JN, Guo JF, Yao Y, Yasui K** (2006). Lower ambrian vendobionts from China and early diploblast evolution. *Science* **312**, 731 - 734.
- Song XF, Yang CY, Liu J, Yang WC** (2006). RPA, a class II ARFGAP protein, activates ARF1 and U5 and plays a role in root hair development in *Arabidopsis*. *Plant Physiol* **141**, 966 - 976.
- Sun X, Cao Y, Wang S** (2006). Point mutations with positive selection were a major force during the evolution of a receptor-kinase resistance gene family of rice. *Plant Physiol* **140**, 998 - 1008.
- Teng YS, Su YS, Chen LJ, Lee YJ, Hwang I, Li HM** (2006). Tic21 is an essential translocon component for protein translocation across the chloroplast inner envelope membrane. *Plant Cell* **18**, 2247 - 2257.
- Tian X, Zheng J, Hu S, Yu J** (2006). The rice mitochondrial genomes and their variations. *Plant Physiol* **140**, 401 - 410.
- Tse YC, Lo SW, Hillmer S, Dupree P, Jiang L** (2006). Dynamic response of prevacuolar compartments to brefeldin A in plant cells. *Plant Physiol* **142**, 1442 - 1459.
- Wang BC, Wang HX, Feng JX, Meng DZ, Qu LJ, Zhu YX** (2006a). Post-translational modifications, but not transcriptional regulation, of major chloroplast RNA-binding proteins are related to *Arabidopsis* seedling development. *Proteomics* **6**, 2555 - 2563.
- Wang P, Duan W, Takabayashi A, Endo T, Shikanai T, Ye JY, Mi H** (2006b). Chloroplastic NAD(P)H dehydrogenase in tobacco leaves functions in alleviation of oxidative damage caused by temperature stress<sup>1</sup>. *Plant Physiol* **141**, 465 - 474.
- Wang W, Zheng H, Fan C, Li J, Shi J, Cai Z, Zhang G, Liu D, Zhang J, Vang S, Lu Z, Wong GKS, Long M, Wang J** (2006c). High rate of chimeric gene origination by retroposition in plant genomes. *Plant Cell* **18**, 1791 - 1802.
- Wang X, Teng Y, Wang Q, Li X, Sheng X, Zheng M, Šamaj J, Baluška F, Lin J** (2006d). Imaging of dynamic secretory vesicles in living pollen tubes of *Picea meyeri* using evanescent wave microscopy. *Plant Physiol* **141**, 1591 - 1603.
- Wang X, Xu Y, Han Y, Bao S, Du J, Yuan M, Xu Z, Chong K** (2006e). Overexpression of *RAN1* in rice and *Arabidopsis* alters primordial meristem, mitotic progress, and sensitivity to auxin. *Plant Physiol* **140**, 91 - 101.
- Wang ZH, Zou YJ, Li XY, Zhang QY, Chen LT, Wu H, Su DH, Chen YL, Guo JX, Luo D, Long YM, Zhong Y, Liu YG** (2006f). Cytoplasmic male sterility of rice with boro II cytoplasm is caused by a cytotoxic peptide and is restored by two related PPR motif genes via distinct modes of mRNA silencing. *Plant Cell* **18**, 676 - 687.
- Wu F, Yang Z, Kuang T** (2006a). Impaired photosynthesis in phosphatidylglycerol-deficient mutant of Cyanobacterium *Anabaena* sp. PCC7120 with a disrupted gene encoding a putative phosphatidylglycerophosphatase. *Plant Physiol* **141**, 1274 - 1283.
- Wu YJ, Chen HM, Wu TT, Wu JS, Chu RM, Juang RH** (2006b). Preparation of monoclonal antibody bank against whole water-soluble proteins from rapid-growing bamboo shoots. *Proteomics* **6**, 5898 - 5902.
- Xia R, Wang J, Liu C, Wang Y, Wang Y, Zhai J, Liu J, Hong X, Cao X, Zhu JK, Gong Z** (2006). ROR1/RPA2A, a putative replication protein A2, functions in epigenetic gene silencing and in regulation of meristem development in *Arabidopsis*. *Plant Cell* **18**, 85 - 103.
- Xie K, Wu C, Xiong L** (2006a). Genomic organization, differential expression, and Interaction of SQUAMOSA promoter-binding-like transcription factors and microRNA156 in rice. *Plant Physiol* **142**, 280 - 293.
- Xie Z, Wang J, Cao M, Zhao C, Zhao K, Shao J, Lei T, Xu N, Liu S** (2006b). Pedigree analysis of an elite rice hybrid using proteomic approach. *Proteomics* **6**, 474 - 486.
- Xu J, Li HD, Chen LQ, Wang Y, Liu LL, He L, Wu WH** (2006). A protein kinase, interacting with two calcineurin B-like proteins, regulates K<sup>+</sup> transporter AKT1 in *Arabidopsis*. *Cell* **125**, 1347 - 1360.
- Yang L, Liu Z, Lu F, Dong A, Huang H** (2006a). SERRATE is a novel nuclear regulator in primary microRNA processing in *Arabidopsis*. *Plant J* **47**, 841 - 850.
- Yang PF, Liang Y, Shen SH, Kuang TY** (2006b). Proteome analysis of rice uppermost internodes at the milky stage. *Proteomics* **6**, 3330 - 3338.
- Yuan Z, Li L, Han X, Chen S, Wang Z, Chen Q, Bai W** (2006). Nitrogen response efficiency increased monotonically with decreasing soil resource availability: a case study from a semi-arid grassland in northern China. *Oecologia* **148**, 564 - 572.
- Zhang AY, Jiang MY, Zhang JH, Tan MP, Hu XL** (2006a).

- Mitogen-activated protein kinase is involved in abscisic acid-induced antioxidant defense and acts downstream of reactive oxygen species production in leaves of maize plants. *Plant Physiol* **141**, 475-487.
- Zhang YC, Gong SF, Li QH, Sang Y, Yang HQ** (2006b). Functional and signaling mechanism analysis of rice CRYPTOCHROME 1. *Plant J* **46**, 971-983.
- Zhang K, Qian Q, Huang Z, Wang Y, Li M, Hong L, Zeng D, Gu M, Chu C, Cheng Z** (2006c). *GOLD HULL AND INTERNODE2* encodes a primarily multifunctional cinnamyl-alcohol dehydrogenase in rice. *Plant Physiol* **140**, 972-983.
- Zhang XY, Wang XL, Wang XF, Xia GH, Pan QH, Fan RC, Wu FQ, Yu XC, Zhang DP** (2006d). A shift of phloem unloading from symplasmic to apoplasmic pathway is involved in developmental onset of ripening in grape berry. *Plant Physiol* **142**, 220-232.
- Zheng W, Zhai Q, Sun J, Li CB, Zhang L, Li H, Zhang X, Li S, Xu Y, Jiang H, Wu X, Li C** (2006). Bestatin, an inhibitor of aminopeptidases, provides a chemical genetics approach to dissect jasmonate signaling in Arabidopsis. *Plant Physiol* **141**, 1400-1413.
- Zhou G, Liu S, Li Z, Zhang D, Tang X, Zhou C, Yan J, Mo J** (2006a). Old-growth forests can accumulate carbon in soils. *Science* **314**, 1417-1417.
- Zhou Z, Sun OJ, Huang J, Gao Y, Han X** (2006b). Land use affects the relationship between species diversity and productivity at the local scale in a semi-arid steppe ecosystem. *Funct Ecol* **20**, 753-762.
- Zhu Y, Nomura T, Xu Y, Zhang Y, Peng Y, Mao B, Hanada A, Zhou H, Wang R, Li P, Zhu X, Mander LN, Kamiya Y, Yamaguchi S, He Z** (2006). *ELONGATED UPPERMOST INTERNODE* encodes a cytochrome P450 monooxygenase that epoxidizes gibberellins in a novel deactivation reaction in rice. *Plant Cell* **18**, 442-456.
- Zhuang X, Jiang J, Li J, Ma Q, Xu Y, Xue Y, Xu Z, Chong K** (2006). Over-expression of OsAGAP, an ARF-GAP, interferes with auxin influx, vesicle trafficking and root development. *Plant J* **48**, 581-591.

(责任编辑: 韩亚琴)

