

· 主编评述 ·

2017年中国植物科学若干领域重要研究进展

摘要 2017年中国植物科学继续保持高速发展态势, 重大成果频出, 具体表现在中国植物学家在国际顶级学术期刊发表的文章数量平稳上升。中国植物科学领域的研究工作者成果精彩纷呈, 如新型广谱抗病机制的发现、水稻广谱抗病遗传基础及机制和疫霉菌诱发病害成灾机制研究等。2017年中国生命科学领域十大进展评选中, 有两项植物科学领域的研究成果入选。水稻生物学、进化与基因组学和激素生物学等领域学科发展突出。另外, 值得一提的是, 长期从事高等植物与代谢途径调控分子网络研究和水稻品种设计育种的李家洋院士的研究成果“水稻高产优质性状形成的分子机理及品种设计”荣获2017年国家自然科学一等奖。这一具有重大国际影响的开创性贡献标志着中国植物科学在该领域的国际科学前沿居于引领和卓越地位。该文对2017年中国本土科学家在植物科学若干领域取得的重要研究成果进行了系统梳理, 旨在全面追踪和报道当前中国植物科学领域发展的最新前沿动态, 与广大读者共同分享我国科学家所取得的辉煌成就。

关键词 中国, 植物科学, 研究进展, 2017年

陈凡, 钱前, 王台, 董爱武, 漆小泉, 左建儒, 杨淑华, 林荣呈, 萧浪涛, 顾红雅, 陈之端, 姜里文, 白永飞, 孔宏智, 种康 (2018). 2017年中国植物科学若干领域重要研究进展. 植物学报 53, 391–440.

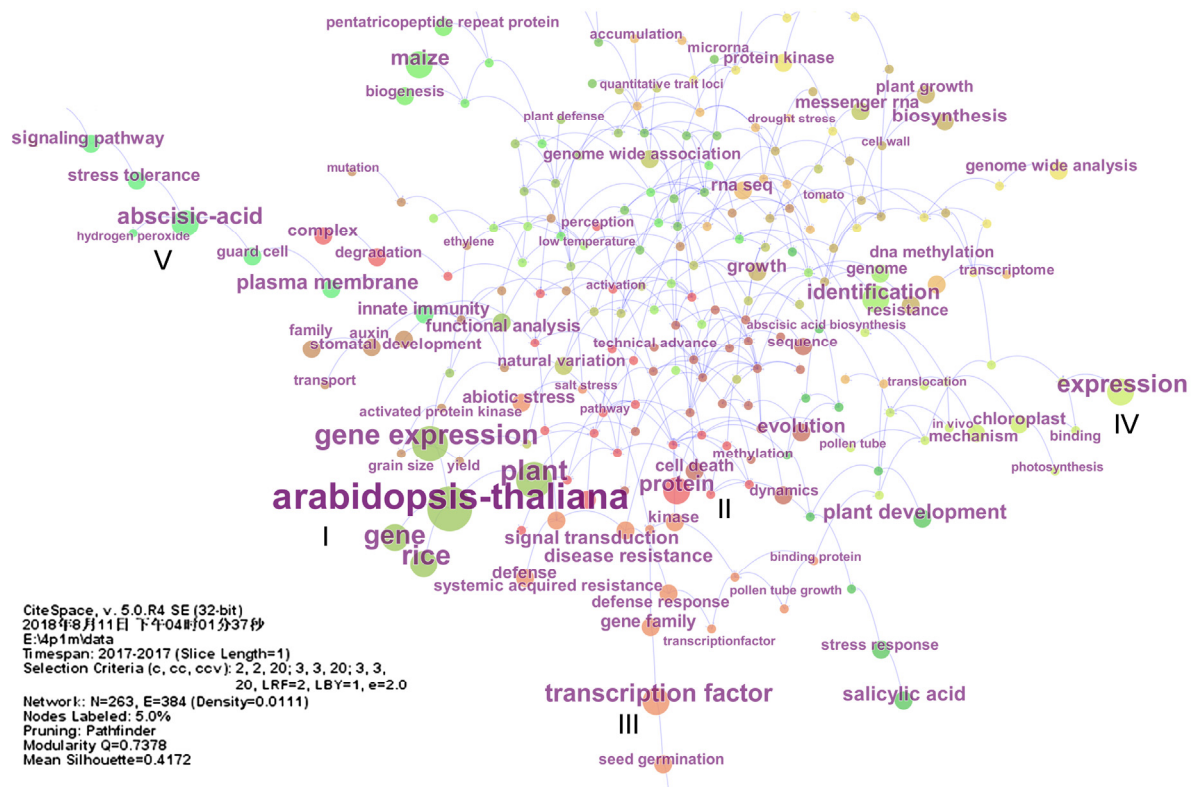
2017年在深圳召开的第19届国际植物学大会, 是该大会自1900年首届在法国巴黎举办以来, 首次在发展中国家召开。此次大会集中展示了中国植物科学各领域的优秀研究成果, 受到国内外同行的高度赞誉。习近平主席在给植物学大会的贺信中, 对中国植物科学(特别是在水稻(*Oryza sativa*)育种、基因组学、进化生物学和生物技术等领域)取得的成绩给予了高度评价(习近平, 2017)。2017年, 我国植物科学研究领域重大成果频现, 一些领域呈现引领势头。中国植物学家在世界顶级综合性学术期刊(如*Cell*、*Nature*和*Science*等)以及植物科学领域主流期刊(如*The Plant Cell*、*Plant Physiology*和*The Plant Journal*等)发表的高水平研究论文数量不断增加。水稻生物学、进化与基因组学、激素生物学、分子遗传学和表观遗传学等领域表现尤为突出。这些成果再次印证了中国植物生物学研究已确立了其在全球的卓越地位(Editorial Office of Nature Plants, 2017)。统计数据显示, 2007年, 中国本土科学家在植物科学领域公认的传统高影响力刊物(如*The Plant Cell*、*Plant Physiology*和*The Plant Journal*)上发表的论文总数仅占世界的7.5%(位居世界第6), 到2017年在*The Plant Cell*和*Plant Physiology*期刊上这一数字迅速增长至约25%(位居世界第2), 而在*The Plant Journal*和*Molecular Plant*期刊上中国本土科学家发表的论文总数跃居世界第1

(表1)(数据来源: Web of Science)。对我国科学家在上述四大植物学期刊发表的研究论文进行关键词共现聚类(图1), 显示出了中国植物科学的研究热点及近年研究特征的转变。中国植物科学研究已经显示出从对模式植物(如拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)等)进行探索, 扩展到兼具模式与作物(如水稻)或重要作物(如小麦(*Triticum aestivum*)和玉米(*Zea mays*)等)的特点, 并且聚焦点作物生产发展等重大基础科学问题开始成为中国植物科学研究的主流趋势。此外, 据我刊不完全统计, 2017年中国本土科学家在植物及相关学科主流学术期刊上发表的论文总数为457篇(2013年为330篇), 其中137篇(2013年为131篇)发表在最具影响力的刊物上, 如*Science*、*Cell*和*Nature*系列、*PNAS*、*EMBO Journal*、*The Plant Cell*和*Molecular Biology and Evolution*等, 与2013年相比平稳上升。这些成绩的取得主要得益于国家在植物科学及其相关的农林产业持续投入及科技人才队伍的快速发展壮大(包括海外留学归国和国内培养的年轻学者)(武维华等, 2018)。

2017年有五方面亮点成果, 具有引领意义, 值得重点回顾。第一, 水稻相关研究成果获得国家自然科学一等奖。国家自然科学一等奖是中国自然科学领域最高科技成果奖项。2017年, 李家洋、韩斌和钱前团队的研究成果“水稻高产优质性状形成的分子机

表1 2017年中国与3个欧美国家在植物学五大学术期刊的发文量统计(数据来源: Web of Science)**Table 1** The number of plant science publications originating from four countries (China, America, Germany and France) in 2017, based on five plant science journals (data sources: Web of Science)

	The Plant Cell		Plant Physiology		The Plant Journal		Nature Plants		Molecular Plant	
	文章数量	所占比例 (%)	文章数量	所占比例 (%)	文章数量	所占比例 (%)	文章数量	所占比例 (%)	文章数量	所占比例 (%)
美国	99	39.3	170	33.3	108	29.2	51	22.8	42	25.3
中国	63	25	127	24.9	109	29.5	31	13.8	103	62
德国	45	17.9	93	18.2	69	18.7	24	10.7	16	9.6
法国	22	8.7	57	11.2	30	8.1	26	11.6	11	6.6

**图1** 2017年中国本土科学家在植物学四大学术期刊的研究主题(数据来源: Web of Science)

运用CiteSpace软件对中国本土科学家发表在植物科学四大学术期刊(*The Plant Cell*、*The Plant Journal*、*Plant Physiology*和*Molecular Plant*) (以此为列)上的研究论文进行关键词共现聚类。结果显示,我国科学家在植物科学方面的研究热点主要包括5个方面: (I) 模式植物拟南芥和水稻的基因及基因表达研究(深绿色); (II) 植物(拟南芥和水稻)蛋白质复合物降解及转化研究(深棕色); (III) 转录因子基因家族及植物(小麦等)抗性与信号转导(棕色); (IV) 蛋白(含结构域)表达,叶绿体被膜的光合作用及组织运输机制(拟南芥和烟草等)(黄绿色); (V) 脱落酸调控胁迫耐受性的信号通路和保卫细胞质膜的天然免疫研究(绿色)。

Figure 1 Research themes of Chinese scientists based on four plant science journals in 2017 (data sources: Web of Science) Keyword co-occurrence cluster analysis on papers published in four plant science journals (*The Plant Cell*, *The Plant Journal*, *Plant Physiology* and *Molecular Plant*) of Chinese scientists was carried out by CiteSpace. The results showed that main hot topics studied by Chinese plant scientists included five aspects: (I) Gene and gene expression of model plant *Arabidopsis* and rice (dark green); (II) Degradation of plant (*Arabidopsis* and rice) protein complex, and transformation (dark brown); (III) Transcription factor gene family, plant resistance and signal transduction (brown); (IV) Expression of domain containing protein, photosynthesis of chloroplast inner envelope membrane, and translocation mechanism of plant tissue (*Arabidopsis* and tobacco etc.) (yellow green); (V) Signaling pathway of abscisic acid regulating stress tolerance, innate immunity of guard cell plasma membrane (green).

理及品种设计”荣获国家自然科学基金一等奖。这一重大成果是继“绿色革命”和“杂交水稻”后的又一次重大突破,为我国水稻分子设计育种与生产的跨越式发展奠定了开创性基础。

第二是植物与微生物互作取得系列重大突破。四项成果先后在顶级综合性学术期刊发表(毕志国和周俭民, 2017)。有两项成果入选2017年中国生命科学十大进展,分别为何祖华研究组的水稻广谱持久抗病与产量平衡的遗传与表观调控机制以及陈学伟研究组的水稻新型广谱抗病遗传基础发现与机制解析。四川农业大学水稻研究所陈学伟研究组的成果“新型广谱抗病机制的发现”意义重大, BioArt特邀董莎萌和王莫针对该文撰写了特别评论。该文也是继我国科研人员在*Cell*发表文章阐明水稻感知寒害的分子机制之后,又一篇在该刊发表的水稻生物学研究论文。该研究鉴定并克隆了抗病遗传基因位点*Bsr-d1*,阐明了水稻C2H2类转录因子*Bsr-d1*优异等位基因启动子变异导致水稻对稻瘟病具有广谱抗性机制,为防治稻瘟病提供了全新路径(Li et al., 2017n)。入选2017年“中国生命科学十大进展”的另一项植物科学成果是中科院上海植生所何祖华研究组发现的水稻广谱抗病遗传基础及机制,揭示了水稻中*Pigm*位点包含13个串联NB-LRR类抗病基因簇,*PigmR*和*PigmS*组成1对功能拮抗的受体蛋白控制稻瘟病与产量的平衡(Deng et al., 2017)。该研究为解决作物高抗与产量之间的矛盾提供了新理论,也为作物抗病育种提供了有效技术。目前,该成果已被40多家单位应用于抗病分子育种,并有多项广谱抗病新品种被审定和大规模推广,具有极大的应用潜力。

另外,南京农业大学王源超研究组揭示了大豆中疫霉菌通过“诱饵模式”成功入侵植物的分子机制(Ma et al., 2017e)。研究成果一方面为开发诱导植物广谱抗病性生物农药和作物抗病育种提供了科学依据,另一方面为发展安全高效作物病害控制奠定了基础。中科院上海植生所王二涛研究组在研究丛枝菌根真菌(*Rhizophagus irregularis*)与植物互作时,发现脂肪酸是植物为菌根真菌提供碳源营养的主要形式,该发现挑战了传统认识(Jiang et al., 2017b),为选育抗寄生真菌病害作物品种提供了新思路与新方法。

第三是在开花与生殖发育研究领域取得突破。中科院上海植物逆境中心何跃辉研究组揭示了开花后

的胚胎发育早期擦除“低温记忆”重置春化状态,染色质状态重编程,激活*FLC*基因,使下一代又需经历冬季低温才能在春季开花的分子机制(Tao et al., 2017)。该研究是开花领域的重要进展(许淑娟和种康, 2018)。生殖发育方面,北京大学瞿礼嘉研究组首次找到了拟南芥有性生殖过程中参与控制花粉管细胞完整性与精细胞释放的信号分子及其受体复合体,并揭示了花粉管在生长过程中保持自身完整性的信号识别机制(Ge et al., 2017)。该研究极大地推进了人们在分子水平对被子植物有性生殖调控过程的理解,是该领域的重大进展。

第四是光合固氮与代谢取得重要进展。清华大学隋森芳研究组报道了关键光合作用蛋白——藻蓝蛋白的低温电子显微结构,揭示了藻蓝蛋白的组装机制和能量转移途径(Zhang et al., 2017j)。该研究为了解藻蓝蛋白的复杂组装及能量转移机制奠定了坚实的结构基础。厦门大学史大林研究组则首次对铁限制下的天然束毛藻群落开展了酸化研究,发现海水酸化在降低固氮速率的同时上调了固氮酶基因的转录,表明酸化导致固氮效率下降(Hong et al., 2017)。该研究为国际上对该问题的争议提供了科学解释。另外,中国农科院深圳农业基因组所黄三文研究组发现了33种影响人们喜好的主要风味物质,并获得了控制风味的250多个基因位点,首次阐明了番茄风味的遗传基础(Tieman et al., 2017)(马爱民和漆小泉, 2018)。这项成果为培育美味番茄提供了切实可行的路线图。

第五是在被子植物起源与多样性研究方面取得突破。中科院植物所陈之端研究组等通过模拟构建物种水平的生命之树,揭示了中国被子植物系统发育多样性形成的时空格局(Lu et al., 2017a)。深圳兰科植物保护研究中心刘仲健研究组等则揭示了兰花的起源及其花部器官发育和生长习性以及多样性形成的分子机制与演化路径,成功解开了困扰人类一百多年的兰花进化之谜(Zhang et al., 2017g)。该研究成果对推动兰花相关产业链的发展具有重要意义。

在中国植物科学研究迅猛发展的同时,我国主办的学术期刊既作为科技成果展示平台,在某种意义上又代表了中国植物科学总体水平。我国学术期刊诸如*Molecular Plant* (MP)和*Journal of Integrative Plant Biology* (JIPB)等如影随形也继续保持了良好的上升势头。MP的影响因子由去年(2016年)的8.827迅速飙

升至9.326 (数据来源: JCR), 据此判断MP已成为国内植物学领域的领头期刊。JIPB拥有60多年的办刊历史, 然而在新贵期刊(*Nature Plants*、*Molecular Plant*和*New Phytologist*)迅速崛起的冲击下, 连续6年稳居Q1区。科技期刊作为科技信息的重要载体, 其持续稳定的发展毋庸置疑助推了我国植物科学研究的快速稳步提升。

2017年度, 我国植物科学领域的研究工作者成果依然精彩纷呈。下面我们将按照不同的研究方向对2017年中国植物科学领域的重要成果进行分类评述(资料来源: 国际著名的综合性学术期刊和植物科学顶级及顶尖期刊), 使读者更好地了解当前中国植物科学发展的最新前沿动态。由于资料收集和篇幅所限, 不能一应俱全, 如有疏漏, 请同行专家谅解。

1 水稻生物学

1.1 水稻育性及作物育种

杂交水稻在生产上主要有三系杂交稻和两系杂交稻之分。近年来, 两系不育系因配组自由等优点极大地促进了两系杂交稻在生产中的应用和推广。但目前生产中使用的不育系主要为温(光)敏型不育系, 基因来源为安农S-1和PA64S, 育性转换受表观遗传调控, 易出现不育起点温度向上漂移的现象。因此, 挖掘新的温(光)敏雄性不育调控基因资源在两系杂交育种中具有重要的应用价值。张大兵研究组发现水稻*tms10*突变体表现出高温雄性不育而低温雄性可育的表型, 育性转换临界点温度为22–24°C。细胞学分析和基因克隆发现, *TMS10*编码1个亮氨酸受体激酶, 高温条件下*TMS10*激酶活性在水稻花药绒毡层的降解过程中起重要作用, 而在*tms10*突变体中绒毡层不能够正常降解, 导致花药外壁发育异常。深入研究发现, *TMS10*及其同源基因*TMS10L*冗余地调控水稻花药发育, *tms10/tms10*双突变体高低温下均表现出雄性不育, 暗示*TMS10*基因特异地在高温条件下调控水稻花药发育。此外, 该研究组还利用CRISPR-Cas9基因编辑技术和传统的杂交转育方法分别在粳稻与籼稻中获得*tms10*纯合突变体, 所有不育系均表现出高温不育而低温可育的表型, 表明*TMS10*在粳稻和籼稻中功能保守(Yu et al., 2017b)。该研究为进一步在生产中应用该基因位点, 研发新的温(光)敏型不育系材

料奠定了基础。

杂交水稻是利用杂种优势的成功例子。而籼粳杂种存在严重的不育现象, 导致结实率下降, 极大地限制了籼、粳杂种优势的利用。因此, 克隆控制籼、粳杂种不育的基因并阐明其分子机理, 在理论和生产实践上均有重要意义。*Sc*座位是控制籼、粳杂种不育的1个主要遗传座位, 但其分子基础尚不明确。刘耀光研究组克隆了*Sc*座位的目标基因。序列分析发现, 籼稻和粳稻*Sc*等位基因的结构发生了很大变异。粳型等位基因座*Sc-j*仅包含1个花粉发育必需基因, 而籼型基因座*Sc-i*存在序列重组和大片段基因拷贝数重复。重复拷贝的数目越多, 籼、粳杂种不育的程度则越严重。进一步研究发现, 籼、粳杂种F₁中*Sc*等位基因的遗传互作会导致粳型*Sc-j*基因表达水平大幅度下降, 造成携带*Sc-j*的花粉选择性败育(Shen et al., 2017b)。该研究揭示了一种基于等位基因剂量效应驱动的选择性基因沉默(即称为等位抑制)(allelic suppression)的新型杂种不育分子机制, 深化了人们对杂种不育分子遗传机制的认识。此外, 张启发研究组也对水稻籼粳杂种的育性进行了研究。他们通过对来自水稻品种BL (Balilla)的具有转化的ORF5+ (BL5+)产生不育雌配子的BL, 以及具有转化的ORF3+和ORF5+ (BL3+5+)产生可育配子的BL进行转录组分析。在大孢子母细胞减数分裂之前(MMC)、减数分裂中(MEI)和减数分裂后(AME)收集的组织的RNA测序检测到表达的19 269–20 928个基因。BL5+与BL之间的比较表明, ORF5+分别诱导MMC、MEI和AME中的8 339、6 278和530个基因的差异表达。在MMC中, 细胞壁修饰基因和生物/非生物应答基因的大规模差异表达表明, 细胞壁完整性损伤会诱导严重的生物和非生物胁迫。这些过程持续到MEI并诱导内质网(ER)胁迫, 导致MEI和AME中发生程序性细胞死亡, 从而造成雌配子流产。在BL3+5+/BL比较中, 分别有3 986 749和370个基因在MMC、MEI及AME中差异表达。在MMC中也诱导了细胞壁修饰及生物和非生物应答基因, 但是这种诱导作用在MEI中很大程度上受到抑制, 而不诱导ER应激和程序性细胞死亡, 从而产生可育配子(Zhu et al., 2017f)。该研究对理解生殖障碍背后的生物过程具有普遍意义。

CRISPR-Cas9核酸酶在体外及体内的序列特异性剪切活性被证实后, 其作为有力的定向修饰核酸酶

工具, 被广泛应用于动、植物及微生物的基因功能解析和新种质创制等基础研究及应用实践工作中。尽管CRISPR-Cas9编辑方法简单、高效且被认为是遗传研究领域的革命性技术, 但CRISPR系统的改进及拓展工作仍在进行中。2015年, 科学家发现了新的能够在单一crRNA引导下实现人源细胞内源DNA定向剪切的II型CRISPR系统新成员: CRISPR-Cpf1; 并证明其可应用于人源细胞及小鼠基因组定向修饰。但其是否可有效地在植物基因组定向修饰中发挥功能, 尚需切实的实验证据证实。张勇研究组基于前期构建的高效CRISPR-Cas9单一转录单元(single transcript unit CRISPR-Cas-9, STU-Cas9)定向修饰系统, 针对CRISPR-Cpf1的核酸酶蛋白及向导RNA的表达特性, 构建了Pol II型启动子融合核酶(ribozyme)驱动的Cpf1蛋白和crRNA植物表达单元, 实现了针对水稻内源基因*OsPDS*、*OsDEP1*以及*OsROC5*的有效定向修饰。此外, 他们还对比测试了之前人源细胞中报道的2种CRISPR-Cpf1核酸酶在植物细胞中的适用性, 发现尽管2种CRISPR-Cpf1核酸酶均显示了进行植物定向修饰的能力, 但LbCpf1的定向修饰活性显著优于AsCpf1。随后, 在水稻稳定转化实验中, CRISPR-Cpf1核酸酶显示出了惊人的高效定向修饰活性。他们还进一步探讨了基于CRISPR-Cpf1系统的目的基因定向转录抑制能力(Tang et al., 2017a)。该研究基于新发现的CRISPR-Cpf1核酸酶开发了一种简单、高效且特异的水稻(植物)基因组定向修饰新系统, 为植物基因组定向修饰提供了又一利器。

1.2 水稻农艺性状的遗传调控

水稻株型是决定水稻产量的主要因素之一, 理想株型的塑造是提高水稻产量的重要途径。控制水稻理想株型的主基因*IPA1* (*Ideal plant Architecture 1*)编码1个含SBP-box的转录因子, 参与调控多个生长发育过程。李家洋研究组与王永红研究组合作发现, *IPA1*的互作蛋白IPI1是1个RING-finger E3 ligase, 能与*IPA1*在细胞核内互作, 并泛素化*IPA1*蛋白。IPI1功能丧失突变体的*IPA1*蛋白水平在茎基部降低, 但在穗部升高, 相应地植株表现出分蘖数增加、穗子变大和每穗粒数增加的表型。进一步生化分析揭示, IPI1对*IPA1*的泛素化具组织特异性, 从而精细调控不同组织的*IPA1*蛋白水平(Wang et al., 2017h)。该研究为进

一步解析水稻株型遗传调控网络和水稻品种设计奠定了基础。此外, 李家洋研究组还与何祖华研究组合作利用超级稻品种甬优12的原始育种品系, 通过图位克隆的方法, 克隆了调控株型的主效位点*qWS8/ipa1-2D*。该位点位于*IPA1*基因上游的一段大片段三元串联重复序列, 该基因组结构变异导致了*IPA1*启动子区甲基化水平降低, *IPA1*基因表达量上升, 从而使植株出现理想株型的表型, 并同时具有适当的分蘖数。进一步研究表明, *IPA1*对株型具精细的剂量调控效应, 利用*IPA1*的不同等位点, 实现*IPA1*的适度表达是形成大穗、适当分蘖和粗秆抗倒理想株型的关键(Zhang et al., 2017n)。该研究为今后水稻理想株型的分子设计育种提供了重要遗传资源和技术途径。

另外, 种康研究组发现, 水稻中*OsmiR396d*过量表达时, 呈现部分矮化和叶夹角增大的表型。进一步通过生理学检测、生化手段验证和遗传学观察, 他们证实油菜素内酯(BRs)信号途径中的核心组分Os-BZR1直接激活*OsMIR396d*基因的表达, *OsmiR396d*又分别控制靶基因*OsGRF4*与*OsGRF6*的转录。在对水稻株高的调控中, *OsmiR396d*通过抑制*OsGRF6*的表达, 导致赤霉素的合成与信号均减弱, 引起水稻部分矮化表型; 而在调节水稻苗期叶夹角过程中, *OsmiR396d*通过抑制*OsGRF4*进而释放对油菜素内酯信号的抑制, 从而正调控叶夹角(Tang et al., 2018)。该研究阐明了水稻中*miR396d*通过赤霉素和油菜素内酯信号途径调控水稻株高与叶夹角的分子机制, 为理解植物激素精细调节水稻株型提供了新资料。

油菜素内酯是一类植物特有的类固醇激素。在水稻中, 增强油菜素内酯合成相关基因的表达与植物叶倾角调控密切相关。Seonghoe Jang研究组鉴定了1个水稻T-DNA插入突变体(*osbul1*)。研究发现*OsBUL1*基因敲除突变体(*osbul1*)和双链RNA干扰(dsRNAi)转基因水稻的表型均为小颗粒和叶直立; 然而, *OsBUL1*过表达及激活标记单株能增加水稻植株的叶倾角及籽粒大小。*OsBUL1*的表达受油菜素内酯诱导, *osbul1*则不受油菜素内酯诱导。为进一步了解水稻*OsBUL1*分子调控网络, 该研究组分离出1种新的*OsBUL1*互作蛋白LO9-177, 该蛋白是1种非典型包含KxDL结构域的蛋白。*OsBC1*是1个bHLH转录激活子, 只有当LO9-177存在时, 形成水稻三聚体复合物才能调控水稻叶枕细胞的伸长。在油菜素内酯诱

导下, OsBC1与OsBUL1有1个类似的应答模式, 导致其上调表达(Jang et al., 2017)。该研究表明OsBUL1是水稻籽粒长度的正向调节子, 通过与典型bHLH蛋白互作从而影响水稻植株的叶倾角与籽粒大小。

小穗是禾本科植物一种独特的花序结构。在水稻产量构成的三要素中, 每穗粒数(颖花数)是最重要的因素之一。正常水稻1个小穗内小花的数目恒定, 只包含1个可育小花。早在1937年就有科学家提出水稻“三花小穗”假说, 认为水稻小穗中2个“无用”的护颖实际上是由2个侧生的小花退化而来, 也就是说原始的水稻可能由3个小花构成, 但是一直以来该假说缺乏直接的证据。何光华研究组利用EMS诱变首次分离鉴定了1个显性功能获得性突变体*lf1* (*lateral florets1*), 该突变体小穗除了产生正常的顶生小花外, 护颖处还发育出1–2个包含正常器官的侧生小花。通过图位克隆和分子生物学等手段, 发现LF1蛋白可直接与OSH1的启动子结合。这些结果表明, LF1的突变导致了OSH1异位表达, 并引起侧生分生组织在护颖原基的腋下生成侧生小花(Zhang et al., 2017t)。该研究不仅明确证实了水稻“三花小穗”假说, 而且为大幅提高“每穗粒数”提供了一条新途径。此外, 该研究组还筛选获得了1个窄叶突变体*avb* (*abnormal vascular bundles*)。该突变体侧生器官原基中原形成层细胞的分化受到抑制, 导致地上部器官中维管束数目减少, 特别是穗茎轴上的维管束数目减少, 进而引起穗部枝梗数和穗粒数减少。AVB基因编码1个陆生植物中高度保守的功能未知蛋白, 其表达受生长素信号调控, 并参与生长素介导的原形成层细胞的建立(Ma et al., 2017b)。该研究发现了水稻地上部器官分化与发育的新机制, 并为水稻分子设计育种提供了基因资源。

水稻穗发育FZP (*FRIZZY PANICLE*)是1个很重要的基因, 具有阻止腋芽分生组织形成并建立花分生组织的功能, 与水稻产量密切相关。其编码蛋白改变会导致水稻无法结穗。但可通过控制FZP的表达量来控制水稻产量, 即FZP功能强, 水稻粒子变大, 籽粒数变少, 反之FZP功能弱, 水稻粒子变小, 籽粒数变多。邢永忠研究组对利用粒形差异显著的亲本川7和豪博卡构建的群体进行图位克隆, 在川7亲本的FZP上游5.3 kb处发现1个18 bp片段的转录沉默子发生复

制, 造成拷贝数变异(copy number variation, CNV), 命名为CNV-18bp, 使得川7内有2个18 bp片段串联在一起。进一步研究发现, 转录抑制子OsBZR1结合CNV-18bp中的CGTG基因序列, 从而抑制FZP的表达。这种有2个18 bp片段的FZP表达量比单个拷贝的要低, 使得穗分枝时间更长, 从而产生更多的种子(种子略微变小)。另外, 该研究组还发现有2个18 bp片段的水稻千粒重减少了约10%, 每穗粒数增加了40%–50%, 穗数并无显著差异, 但水稻产量比仅有1个18 bp片段的高15%。通过对500多份水稻材料进行检测, 发现只有印度和孟加拉等东南亚地区的少数品种有2个串联的18 bp片段, 这是在自然界中发生的变异(Bai et al., 2017)。该研究结果可用于分子标记辅助育种, 且FZP优良等位基因在我国具有极高的增产育种应用前景。

水稻粒型是决定籽粒重量进而影响水稻产量和品质的重要性状。籽粒的大小和性状主要由长、宽和厚度决定。前人的研究表明, 有3个信号通路影响水稻籽粒大小的发育, 即蛋白酶体降解途径、植物激素信号通路和G-蛋白信号通路。然而, 它们之间的互作机理至今未知。万建民研究组解析了控制水稻粒宽与粒重关键基因GW5通过BR信号通路调控水稻籽粒发育过程的机理, 并初步阐述了其功能作用模式与遗传调控网络(Liu et al., 2017b)。该研究为水稻高产育种提供了重要理论依据, 也为其它禾谷类作物增产提供了新思路。

2 激素生物学

2.1 生长素与细胞分裂素

生长素不仅调控植物发育的多个方面, 而且在植物对环境改变的响应过程中也发挥重要作用。生长素合成主要通过依赖色氨酸氨基转移酶基因(*TAA1/TAR*)途径完成。童依平研究组通过对普通小麦 (*Triticum aestivum*)进行全基因组分析, 鉴定了拟南芥*TAA1/TAR*的同源基因。在鉴定的15个TaTAR基因中, 有12个与拟南芥*AtTAR2*在演化上近缘, 3个与*AtTAR3*近缘。其中, *TaTAR2.1*的表达量最高, 且其在根部的表达量可被氮上调。*TaTAR2.1*表达量下调会显著抑制根和茎的生长, 过量表达*TaTAR2.1-3A*会显著提升小麦产量及地上部氮的积累(Shao et al., 2017)。该研

研究表明, *TaTAR2.1*对小麦的生长发育具有重要作用, 对提升小麦产量和氮利用率均具有重要价值。

植物具有强大的再生能力, 可以从单个细胞或愈伤组织再生成为完整植株。外源施加细胞分裂素(cytokinin)和生长素(auxin)可诱导茎尖干细胞群的建立, 进而分化成为芽。*WUS* (*WUSCHEL*)是调控茎尖干细胞分化并维持干细胞活性的重要因子, 也参与侧芽的形成。有关*WUS*的研究大多聚焦于其调控茎尖分生组织的机制和功能方面, 而*WUS*本身表达的调控机制并不清楚。中国3个不同研究组同时发现了细胞分裂素信号传递途径中的转录激活子Type-B ARR激活*WUS*表达的机制, 揭示了2条重要信号通路互作调控干细胞发育的分子机理。其一为王佳伟研究组, 他们发现在再生过程中, 细胞分裂素特异地移除*WUS*基因位点上的组蛋白H3K27me3修饰, 从而解除*WUS*的转录抑制, 特异起始*WUS*在芽原基细胞中的表达(Zhang et al., 2017u)。该研究揭示了细胞分裂素介导芽的再生以及*WUS*从头激活的分子机制。其二为焦雨铃研究组, 该研究组发现细胞分裂素在叶腋处激活*WUS*基因的从头表达, 进而促进侧芽的起始。*WUS*的激活与组蛋白修饰状态相关, 受组蛋白甲基化和乙酰化调控(Wang et al., 2017f)。该研究揭示了细胞分裂素调控*WUS*基因表达与侧芽起始的分子机理。其三为张宪省研究组, 他们发现Type-B ARR转录因子通过抑制生长素合成关键基因*YUCCA*的表达, 减少生长素的积累, 进而间接促进*WUS*的激活, 对茎尖干细胞群的从头建立具有重要作用(Meng et al., 2017)。该研究解析了细胞分裂素信号传递与*WUS*的调控在细胞命运决定过程中的紧密联系。上述3项研究分别从不同角度出发, 对干细胞发育中调控*WUS*基因表达的分子机制进行了深度解析, 在相关领域产生了重要国际影响。

作物的分枝在营养生长和生殖生长阶段由不同的分生组织转变而来, 分别称为分蘖与花序分枝。细胞分裂素在分生组织的起始和维持中发挥重要作用。水稻和玉米中, 分生组织的转变对分枝模式的形成十分重要, 而这一过程由若干复杂且保守的调控网络决定。*UB3* (*UNBRANCHED3*)是*SPL*转录因子家族成员之一, 在玉米中通过负调控花序分生组织的大小来控制粒行数。张祖新研究组将*UB3*基因分别转入水稻和玉米, 发现*UB3*可结合细胞分裂素合成途径重要基

因*LOG1* (*LONELY GUY1*)和信号转导重要因子Type-ARRs基因的启动子并调控其表达(Du et al., 2017d)。该研究揭示了通过调控细胞分裂素合成与信号传递, 进而控制水稻和玉米分枝形成的分子机理。

2.2 脱落酸

脱落酸(abscisic acid, ABA)在植物生长发育过程(特别是种子休眠、萌发以及萌发后生长等)中具有重要作用, 并调控植物对环境胁迫的响应。ABA受体PYR/PYL与共受体PP2C在感受ABA信号后, 激活下游的SnRK2蛋白激酶, 从而启动ABA信号传递。李霞研究组发现, AtPP2-B11是SCF E3泛素连接酶复合体的组分, 其能够与SnRK2.3直接互作, 并通过降解SnRK2.3负调控植物对ABA的响应(Cheng et al., 2017)。该研究发现了ABA信号传递和植物非生物胁迫响应的1个新的调控元件。此外, ABA信号也可整合环境信号调节种子萌发。向成斌研究组报道了MADS-box转录因子AGL21参与ABA信号途径对种子萌发的调控。AGL21过表达植株对ABA、盐和渗透胁迫超敏感, *agl21*突变体则不敏感。在种子萌发调控中, AGL21对ABI5具有上位性, AGL21可直接结合ABI5启动子正调控其表达。此外, 他们还发现, AGL21作用于ABA信号途径转录因子ABI1/2的下游和ABI5的上游(Yu et al., 2017c)。该研究拓展了人们对ABA信号通过MADS-box转录因子调控种子萌发过程的认识。冷平研究组从番茄中克隆了3个UGT基因, 即*SIUGT75C1*、*SIUGT76E1*和*SIUGT73C4*。这3个基因在果实成熟过程中高度表达, 且体外实验证实三者都具有糖基化功能。在*SIUGT75C1*基因沉默的番茄果实中, 果实成熟进程受阻, ABA含量增加同时促进乙烯的释放(Sun et al., 2017e)。该研究表明葡糖基转移酶在ABA介导的果实成熟过程中发挥重要作用。

水生植物登陆后, 产生了一系列重要的形态改变以适应陆地生活, 其中包括ABA信号调控的气孔开关。早期研究表明, ABA调控气孔开闭可能始于蕨类植物的分化, 最早在苔藓和石松类植物中发现, 蕨类植物则对ABA不响应。陈仲华研究组通过对ABA信号途径中关键蛋白的演化进行分析, 发现在两种水生蕨类中存在ABA信号途径的同源蛋白家族, 但并未形成完整的信号通路, 陆生蕨类中则存在一系列ABA响应基因, 编码ABA合成、转运及信号传递等一系列关键

功能蛋白(Cai et al., 2017b)。该研究从分子生物学和生理学角度证实了在蕨类中已出现ABA调控气孔开合的机制,为水生植物登陆后的适应性演化提供了新证据。

分离鉴定ABA受体的拮抗剂对解析ABA信号传递机制及作物栽培生产均具有重要意义,但至今尚未发现有广谱适用的拮抗剂。赵杨研究组与朱健康研究组合作在拟南芥中鉴定了ABA受体的广谱拮抗化合物AA1 (ABA ANTAGONIST1)。该化合物可直接进入PYL2受体结合配体(即ABA)的口袋中,竞争性地阻止配体的结合,从而阻断ABA信号传递(Ye et al., 2017b)。该研究分离鉴定了结构简单且易人工合成的ABA受体拮抗剂,其在农业生产中具有良好的应用潜力。

2.3 茉莉素与水杨酸

茉莉酸(jasmonate, JA)通过受体介导的信号途径调控植物免疫和发育过程。COI1 (CORONATINE INSENSITIVE 1)是茉莉酸受体,参与形成1个SCF型E3泛素连接酶复合体SCF^{COI1},直接参与降解转录抑制因子JAZ (jasmonate-ZIM domain),从而解除其对MYC2转录因子的抑制作用,调控下游靶基因的表达。李传友研究组发现,转录激活中介因子MED25协助COI1结合到MYC2靶基因的启动子上,介导JAZ转录抑制子的降解,进而激活下游基因的表达。在此过程中, MED25也与HAC1蛋白直接互作,调控MYC2靶基因启动子上组蛋白H3K9乙酰化,从而调控其靶基因的表达(An et al., 2017a)。

为了快速适应环境变化,激素信号传递以及下游响应基因的表达都十分迅速。另外,为了直接调控激素响应基因的转录,动、植物均演化出了在细胞核内感知激素的独特机制。刘培研究组以拟南芥为材料对JAs在细胞间以及细胞内的转运机制进行了研究,鉴定了1个拟南芥茉莉酸转运蛋白AtJAT1/AtABCG16。该蛋白具有核膜和质膜双重定位,这种定位模式使其可通过调节茉莉酸在细胞质中的输出以及细胞核内的输入控制茉莉酸核内外的浓度差,从而保障核内的活性茉莉酸浓度来激活茉莉酸信号传递(Li et al., 2017h)。该研究揭示了转运蛋白介导植物激素入核进而启动激素信号传递的机制。

植物开花过程受到复杂信号转导网络的调控。以

往的研究表明,除了传统的开花诱导途径外, JAs信号途径也参与开花诱导过程,但其分子机理仍不清楚。余迪求研究组发现, JAs激活的转录调控因子MYC2、MYC3和MYC4 (MYC2/3/4)协同调控拟南芥的开花诱导。*myc2/3/4*三突变体的开花时间较野生型明显提前,成花素*FT*基因的表达显著提高。进一步研究发现, MYC2能直接结合*FT*并抑制其转录。外施JA能有效抑制植物开花及*FT*的转录,但这一过程部分依赖于MYC2/3/4 (Wang et al., 2017c)。该研究证实了JA通过其激活的转录因子MYC2/3/4来抑制*FT*的转录,进而抑制植物的开花诱导。此外, JAs信号途径也可参与调控青蒿素的合成及腺毛的发育,但具体分子机理并不清楚。唐克轩研究组利用青蒿中JAs信号途径的抑制蛋白AaJAZ8进行酵母双杂交筛库,获得了1个HD-ZIP IV亚家族转录因子蛋白AaHD1。进一步分析发现,该蛋白与腺毛发育的起始模式相似,主要在幼叶的腺毛基部表达。AaHD1的表达受Me-JA诱导,且AaJAZ8结合AaHD1后能降低AaHD1蛋白的活性。AaHD1过表达植株叶片表面分泌型和非分泌型腺毛密度及青蒿素含量均显著提高; AaHD1 RNAi抑制表达植株中,两种腺毛密度及青蒿素含量均显著降低,表明AaHD1可同时调控青蒿分泌型与非分泌型腺毛的发育。Me-JA处理后, AaHD1 RNAi抑制表达植株腺毛增加的百分比显著低于野生型植株(Yan et al., 2017b)。该研究为全面解析JAs信号途径调控青蒿素合成和腺毛发育的分子机理奠定了基础。另外,肖仕研究组报道了JAs信号在植物应对缺氧后复氧过程中的作用。拟南芥在复氧后JA快速积累,同时JA合成基因的表达升高。外施JA能提高野生型拟南芥的复氧耐受力,而JA合成缺失突变体对复氧更敏感。过表达转录因子MYC2也可增强植物应对复氧的能力, MYC2功能缺失突变体*myc2-2*则对复氧的敏感性增强。进一步研究发现, MYC2能调控抗坏血酸和谷胱甘肽合成限速酶基因VTC和GSH的表达。同时,过表达VTC和GSH能回复*myc2-2*的缺陷表型(Yuan et al., 2017)。该研究证明JAs信号在植物抗氧化途径中调控拟南芥的复氧响应。

水杨酸(SA)是一种酚类激素,可调控植物的生长发育。根的分生组织活性决定了根的生长和形态建成,进而影响植物对水分及营养的吸收。易可可研究组鉴定到1个水稻短根突变体,该突变体根的分生活性降

低。图位克隆分析表明, 其根的表型为*AIM1*基因突变所致, 该基因编码3-羟酰基辅酶A脱氢酶, 参与 β -氧化过程。研究发现*aim1*根分生活性下降是由于SA含量降低引起, 且能够通过外施SA回复。*aim1*中ROS的水平明显降低, 同时受SA诱导的转录抑制因子WRKY62和WRKY76的表达降低, 后者能抑制氧化还原和ROS清除相关基因的表达(Xu et al., 2017c)。该研究表明水稻中AIM1可调控SA的合成, 进而影响ROS的积累并调控根的生长及分生活性。

叶片衰老是一个涉及多种信号的复杂调控过程, SA和ROS诱导叶片衰老, 但其机制尚不明确。郭红卫研究组鉴定到1个调控叶片衰老的正调控因子WRKY75。叶龄、SA和H₂O₂均能诱导WRKY75的表达。WRKY75超表达能促进叶片的衰老, 而其基因敲除和敲低突变体均表现出叶片衰老延迟。生化遗传实验表明, WRKY75不仅能上调*SID2*基因的转录, 促进SA含量增加; 而且可抑制*CAT2*基因的表达, 降低H₂O₂的清除速度。进一步研究发现, *SID2*突变抑制WRKY75超表达材料的早衰表型, 而*CAT2*基因超表达也具有同样的效果。据此, 他们提出了一个由WRKY75、SA和ROS互作调控叶片衰老的环形模型(Guo et al., 2017b)。

2.4 油菜素内酯

油菜素内酯是植物特有的甾醇类激素, 在植物的生长发育中发挥重要作用。BRs的信号识别起始于受体蛋白BRI1对BRs的感知, 进而通过一系列信号组分实现对下游靶基因表达的调控。目前, 水稻BRs信号途径中的一些关键组分已被鉴定, 但其信号转导的分子机制还不清楚。王学路研究组报道了RLA1/SMOS1作为GSK2直接下游转录复合体的整合因子发挥功能, 在水稻BRs信号途径中发挥重要作用。OsBZR1是BRs信号转导的下游信号分子, GSK2能与RLA1/SMOS1互作, 并对它进行磷酸化, 进而降低其稳定性。RLA1/SMOS1作为BRs信号通路的正向调控因子参与调控OsBZR1的功能。此外, 他们还鉴定到1个LRR-RLK激酶ER (ERECTA), 其可通过与BKI1互作调控植物叶柄的长度等。遗传生化结果表明, BKI1可调控部分ER反应相关基因, 并可抑制ER激酶活性, 而解除BKI1对ER的抑制在很大程度上依赖于BRI1活性(Qiao et al., 2017)。该研究证明了BKI1可作为1个

通用抑制子参与BRI1和ER两个RLK激酶对植物生长发育的调控。此外, 该研究组还发现BR介导的BKI1从质膜上的分离可解除BKI1对ER的抑制, 促进ER信号传递(Wang et al., 2017b)。之后, 该研究组又对拟南芥SINATs蛋白进行了研究, 发现其可特异地降解去磷酸化的BES1, 二者在光照条件下协同抑制BR信号传递(Yang et al., 2017f)。该研究加深了人们对BES1降解机制的理解, 揭示了光照影响内源激素信号传递进而差异控制植物生长的机理。

BRI1是拟南芥中BR的1个主要受体。过去的20年里, 科研人员已鉴定了20多个不同的*bri1*突变位点。黎家研究组为了进一步理解BRI1的分子机制, 对采用TILLING技术诱导产生的BRI1突变位点进行了全面筛选, 获得了83个新的BRI1点突变材料, 其中9个具有不同程度的*bri1*突变表型。*bri1-702*是目前为止发现的唯一1个突变位点位于BRI1活化环区域的弱突变体。生化实验表明, *bri1-702*蛋白在体外的自磷酸化活性降低, 且其体内的BAK1磷酸化对BL的响应敏感性也有所降低。*bri1-706*的表型也较弱, 但根生长分析发现, 其对BL很不敏感, 类似于*bri1*强突变体。此外, 该研究组还发现, 弱表型突变体*bri1-301*仍具有激酶活性, 澄清了之前关于激酶活性对BRI1功能不必要的认知(Sun et al., 2017a)。这些不同表型突变体的鉴定有助于深入研究BRs信号转导早期事件的有关细节。薛红卫研究组通过对水稻突变群体中叶倾角异常材料的筛选, 鉴定了一个叶倾角增大、分蘖增多且株高降低的材料。遗传分析发现, 其表型是由于1个水稻特异的类受体蛋白ELT1表达升高, 进而导致BRs信号增强所致。进一步分析表明, ELT1直接与BRI1互作, 从而抑制BRI1的泛素化及其介导的内吞, 导致BRI1积累以及BR信号增强(Yang et al., 2017a)。该研究鉴定了一个新的类受体蛋白并阐明了其调控水稻生长发育的机制, 为阐释单子叶植物中油菜素内酯的信号调控机制提供了重要线索。

2.5 其它植物激素

乙烯是一种气体激素, 其可促进植物果实的成熟和花器官的衰老, 因而特异性的乙烯合成抑制剂具有重要的农业应用价值。郭红卫研究组利用化学遗传学技术发现, 治疗结核病的药物吡嗪酰胺(PZA)能抑制拟南芥中乙烯的合成。在植物细胞中, PZA被转化成吡嗪

甲酸(POA)从而抑制1-氨基环丙烷-1-羧酸氧化酶(ACO)的活性,而后者是催化乙烯合成的关键限速酶。ACO2和POA或2-PA(POA的类似物)复合物晶体结构显示,POA或2-PA能结合到ACO2的活性位点,从而抑制ACO与其底物的结合(Sun et al., 2017d)。该研究表明PZA及其衍生物可作为植物中乙烯合成的调节剂。此外,该研究组还发现乙烯信号途径中的转录因子EIN3与根毛发育的正调控因子RHD6直接互作,这2个蛋白可激活根毛长度调控基因RSL4的表达,进而促进根毛的伸长(Feng et al., 2017c)。该研究揭示了乙烯调控根毛起始与伸长的分子机制。

独脚金内酯(strigolactones, SLs)是近年来发现的1种植物激素,在植物株型建成中发挥重要作用。李家洋研究组前期的研究发现了水稻转录因子IPA1(Ideal Plant Architecture 1)是调控理想株型的核心元件(Jiao et al., 2010);同时,鉴定了独脚金内酯信号通路中关键的负调控因子D53,解析了独脚金内酯信号转导的“去抑制化激活”机制(Jiang et al., 2013)。该研究组最新的研究表明,IPA1是位于D53下游的直接靶基因。D53与IPA1直接互作,抑制IPA1的转录激活活性,而IPA1直接结合于D53的启动子上,实现负反馈调节(Song et al., 2017)。该研究揭示了IPA1即是长久以来寻找的D53下游直接调控的转录因子,参与独脚金内酯信号途径,为水稻株型建成的两条重要调控途径建立了直接联系。

一氧化氮(nitric oxide, NO)是一种非经典植物激素。甲基化和NO介导的亚硝基化是两种高度保守的蛋白质翻译后修饰形式。高等真核生物中,PRMT5催化精氨酸的双对称性甲基化修饰,对许多重要蛋白起调控作用。左建儒研究组发现,在胁迫响应中,NO通过对PRMT5的Cys-125位点进行亚硝基化修饰,正调控PRMT5的甲基转移酶活性,从而加大了植物体内精氨酸双对称性甲基化修饰水平,促进了胁迫相关基因的前体mRNA正常剪切,进而增强了植物对胁迫的耐受性(Hu et al., 2017a)。该研究发现了蛋白质亚硝基化修饰与甲基化修饰信号通路互作的机制,为解析蛋白质翻译后修饰机制提供了参考。

2.6 植物激素互作与调控网络

茉莉酸(JA)可促进园艺作物果实乙烯的合成与果实成熟,但具体分子机理尚不清楚。王爱德研究组发现,

JA诱导其信号途径关键转录因子MdMYC2的表达,而MdMYC2可直接结合乙烯合成基因MdACS1和MdACO1的启动子并促进其转录;MdMYC2也可结合MdERF3的启动子并促进其转录,进而促进MdACS1的转录;此外,MdMYC2还可在蛋白水平上与MdERF2互作,直接促进MdACS1的转录,同时削弱MdERF2与MdERF3的互作,释放出更多的MdERF3,以促进MdACS1的转录(Li et al., 2017k)。该研究阐明了JA信号通路中的重要转录因子MdMYC2通过转录调控和蛋白互作促进果实中乙烯合成的分子机制。

水稻幼苗主要由根、中胚轴、胚芽鞘以及真叶组成。其中,中胚轴和胚芽鞘的伸长促进水稻幼苗出土。因此,解析中胚轴和胚芽鞘伸长的机制,对于培育早种直播水稻品种具有重要意义。张劲松研究组和陈受宜研究组合作通过对1个高腰突变体gy1(gaoyao1)的遗传分析,鉴定了调控中胚轴和胚芽鞘伸长的基因GY1。进一步分析发现,GY1通过促进茉莉酸合成进而抑制中胚轴和胚芽鞘的伸长,而乙烯通过抑制GY1基因的表达从而降低茉莉酸的水平(Xiong et al., 2017)。该研究揭示了水稻种子萌发出土过程中,乙烯通过抑制茉莉酸合成进而调控水稻生长发育的新机制。

3 逆境生物学

3.1 植物抗性与信号转导

3.1.1 抗性与基因沉默

自然环境中生长的植物通常都会受到生物(或非生物)胁迫,其中病毒、细菌、真菌和害虫等生物胁迫对作物的危害极大。面对这类胁迫,植物体有多种抵抗机制。miRNA(MicroRNA)作为一类内生调控因子,在病原体与植物互作过程中发挥重要调节作用。李毅研究组与曹晓风研究组合作发现了一个单子叶植物特有的、且能被病毒感染所抑制的水稻负调控抗病因子miR528。水稻条纹病毒(RSV)感染宿主时,miR528选择性剪切L-抗坏血酸氧化酶(AO),导致由AO介导的活性氧(ROS)积累降低。低水平的ROS积累最终会降低水稻对RSV的抗性。进一步研究发现,在RSV引起的环境胁迫下,miRNA调控蛋白AGO18会与AGO1竞争性结合miRNA528,从而阻断其对AO含量的抑

制作用(Wu et al., 2017b)。该研究证实了水稻AGO蛋白在水稻抗病毒防御中的重要作用, 并揭示了植物抗病毒防御网络的复杂性与多样性。此外, 范在丰研研码究组在研究玉米时, 发现了一类叶绿体蛋白——紫黄质脱环氧化酶(ZmVDE), 该酶具有特异性抑制甘蔗花叶病毒(SCMV)的能力。他们研究发现, SCMV在侵染时所产生的辅助成分蛋白酶(HC-Pro)具有抑制RNA沉默以及促进病毒颗粒合成等多种功能, 而ZmVDE可与SCMV HC-Pro在胞内特异性结合, 进而抑制HC-Pro的RSS活性, 使其无法干预植物体自身启动的免疫性RNA沉默并进一步抑制病毒的积累(Chen et al., 2017b)。该研究揭示了病毒宿主因子直接参与单子叶植物抗病毒反应的分子机制。周涛研究组则解析了玉米苗期2个不同发育阶段的叶片响应甘蔗花叶病毒系统侵染的蛋白质组学异同和光合作用等生理指标的差异, 明确了玉米蛋白在SCMV增殖中的功能, 为深入揭示玉米矮花叶病发生机制和设计抗病毒新策略提供了重要线索(Chen et al., 2017a)。另外, 洪益国研究组与英国的科研单位合作, 在烟草(*Nicotiana tabacum*)中发现了双重防御调节机制控制植物细胞内的自发性RNA沉默及细胞间的非自发性RNA沉默。得出一种调节机制模型, 即由最初被感染的DCL4诱发细胞内自发性RNA沉默作为第一重防御, 此时DCL2被DCL4抑制; 而当第一重防御被破坏时, DCL2不再被抑制, 而是产生由DCL2处理的siRNA, 其作为信号分子转导至相邻细胞内引发细胞间的非自发性RNA沉默, 此作为第二重防御(Qin et al., 2017a)。之后, 郭军研究组利用RNA干扰(RNAi)构建了对条锈病具持续高抗的转基因小麦。小麦条锈病主要由真菌*Pst* (*Puccinia striiformis* f. sp. *tritici*)引起。*PsFUZ7*是*Pst*中编码丝裂原活化蛋白激酶(MAPK)的基因, MAPK在植物病原真菌中高度保守, 且直接参与菌丝形态与发育的调控, 对*Pst*的侵染具有重要作用。在小麦中表达基于*PsFUZ7*构建的双链RNA(dsRNA)时, 受到*PsFUZ7*基因沉默的影响, *Pst*在宿主中的生长发育被抑制(Zhu et al., 2017d)。该研究为小麦条锈病的持续防治提供了新的技术策略。

3.1.2 抗性相关的转录调控

除基因沉默外, 植物还可在转录水平上发挥自身的抗病性。核纤层蛋白在动物细胞中参与众多细胞核内重

要的生物学过程。CRWN (CROWDED NUCLEI)家族蛋白是拟南芥中核纤层的类似蛋白, 但目前对其功能尚知之甚少。方玉达研究组对拟南芥进行了研究, 发现其*crwn1/crwn2*双突变体对病原菌具有较强的抗性。*CRWN1*基因在转录和转录后水平均受到病原菌及水杨酸的调控。*CRWN1*与抗病途径的NAC类转录因子NTL9互作, 加强NTL9对下游抗病基因*PR1*的转录抑制。进一步研究表明, *crwn1/crwn2*的抗病相关表型依赖于抗病通路中的关键蛋白NPR1 (Guo et al., 2017c)。该研究发现了由*CRWN1*、*NTL9*及*NPR1*等蛋白组成的调控*PR1*基因表达的分子遗传网络。

叶锈病、黑斑病和叶枯病等真菌病害对杨树的生长危害极大, 如何提高杨树的抗真菌能力对杨树的生长造林极其重要。罗克明研究组在毛白杨中分析了与拟南芥*TT2* (*TRANSPARENT TESTA2*)基因类似的转录因子MYB115对原花青素(PA)合成的影响。发现在杨树中MYB115与TTG1和TT8通过形成1个三元复合物, 共同参与PA合成的调控(Wang et al., 2017k)。该研究为杨树的抗病分子育种提供了新思路。

灰葡萄孢菌(*Botrytis cinerea*)是一类可感染多种作物并在侵染时破坏宿主细胞的死体营养型病原。当作物受到该病原侵害时, 会激活损伤及抗病双重反应。李传友研究组与李常保研究组合作, 发现茉莉酸信号通路的核心转录因子MYC2通过正向调控机械损伤相关基因, 及病程相关基因等与抗病抗虫密切相关基因的表达实现植物对病虫害侵害的有效防御。他们在番茄全基因组范围内确定了一系列MYC2直接结合的靶标基因; 并发现这些靶标基因中富含转录因子基因, 表明MYC2是茉莉酸信号通路中高层级的转录调控元件。进一步研究发现, MYC2与其直接结合的次级转录因子形成一系列的转录级联调控模块(transcription module), 在免疫转录重编程的激活和级联放大中起至关重要的作用(Du et al., 2017c)。该研究对深入理解茉莉酸调控植物抗病抗虫的机理具有重要意义。

3.1.3 抗性相关的信号转导

植物激素除了作用于植物的生长发育, 还是植物抗性反应中重要的信号分子。植物体存在多种由植物激素介导的抗病相关信号通路, 茉莉素被证实介导多种植物的抗病反应。陈建平研究组发现在受到水稻黑条矮

缩病毒(RBSDV)感染的植株中, JA介导的反应通路被激活, 而油菜素内酯介导的反应通路则被抑制。当在水稻叶片上分别施加茉莉酮酸甲酯(MeJA)或表油菜素内酯(BL)人工诱导各自的信号通路时, 发现施加MeJA的植株表现为对RBSDV抗病, 而施加BL的植株表现为易感, 同时施加MeJA和BL的植株依然表现为抗病。由此推测, JA通路可能抑制BR通路。进一步研究发现, 接收JA信号的受体COI1在激活调控抗病性的JA通路时, 也在抑制调控感病性的BR通路中起关键作用(He et al., 2017)。之后, 陈晓亚研究组对JA介导的植物抗虫反应进行了研究, 发现随着拟南芥植株的发育成熟, JA的累积及其介导的反应随之降低, 但与发育成熟的植株相比幼苗具有更强的抗虫性。SPL9 (SQUAMOSA PROMOTER BINDING PROTEIN-LIKE9)是拟南芥中受miRNA156调控的可作用于植株发育成熟的一类蛋白, 而miRNA156-SPL9对JA的积累具抑制作用并可降低植株的抗虫性。酵母双杂交实验显示, SPL9可与多个JA信号通路的抑制子JAZ (JA ZIM-DOMAIN)蛋白互作, 并可显著促进JAZ3的积累。因此, miRNA156-SPL9-JAZ3形成了一个调控模块, 随着植株的成熟逐渐降低JA的积累和影响。而与JA降低相对的葡萄糖异硫氰酸盐(GLSs)随着植株的生长成熟含量不断上升, 提高了拟南芥的抗虫性(Mao et al., 2017)。该研究不仅揭示了植物精妙的抗虫机制, 而且对设计更加科学合理的农田及森林虫害防治策略也具有重要的指导意义。

植物细胞表面有多种与抗性及信号转导相关的模式识别受体(PRR)蛋白, 这些蛋白在识别病原相关分子模式(PAMP)及激活下游相关抗病反应时起重要作用。MAPK级联由MAPK、MAPK激酶(MAPKK)及MAPK激酶激酶(MAPKKK)组成, 涉及多种植物的抗性相关反应。水稻几丁质诱导子受体激酶-1 (OsCE-RK-1)在细胞表面可识别作为PAMP的几丁质和引起MAPK反应的PRR蛋白。许玲研究组与王二涛研究组合作, 发现水稻中存在的一种胞内PRR联合类受体激酶(OsRLCK185)是将信号从OsCERK-1传递至MAPK级联的重要蛋白。他们的研究表明, 当OsCERK-1接收到几丁质分子信号时, 可以将OsRLCK185磷酸化, 而被激活的OsRLCK185可与MAPK级联中上游的OsMAPKKK ϵ 结合, 并将其磷酸化以激活MAPK信号通路。在该信号通路中, 已知的几丁质信

号受体OsMPKK4可激活OsMPK3/6并最终引起植物细胞的抗病反应; 而OsMAPKKK ϵ 作为上游的调控蛋白, 可与OsMPKK4结合并将其磷酸化。当OsMAPKK ϵ 的表达受RNAi影响降低时, 水稻对稻瘟病的抗性显著减弱(Wang et al., 2017a)。该研究揭示了由OsCERK-1开始, 经OsRLCK185至OsMAPK级联, 以磷酸化为手段最终激活细胞抗病反应的几丁质信号通路模型, 为水稻抗稻瘟病研究奠定了基础。之后, 王石平研究组发现, MPKK10.2作为水稻MAPKK的1个成员, 对水稻的生物和非生物胁迫抗性均发挥重要作用。过量表达MPKK10.2时, 水稻对引起病毒性条斑病的水稻白叶枯病菌(*Xanthomonas oryzae* pv. *oryzicola*, Xoc)及干旱胁迫的抗性均显著提升; 而MPKK10.2的表达量受RNAi影响而降低时, 这两种抗性也随之降低。进一步研究显示, 当水稻受到Xoc或干旱影响时, 需分别通过JA或ABA信号通路来激活MPKK10.2。MPK6和MPK3作为MPKK10.2下游的目标激酶, 均可被MPKK10.2磷酸化并激活, 进而分别激活抗病或抗旱反应(Ma et al., 2017a)。该研究表明水稻MPKK10.2是抗生物与非生物胁迫反应的关键激酶。

此外, 刘俊研究组发现, LecRK-IX.2蛋白在PRRs诱发的免疫反应中具有正调控作用。病原菌*Pst* DC3000侵染能激活LecRK-IX.2的转录, LecRK-IX.2缺失突变体表现出超敏表型。遗传生化实验表明, 拟南芥中LecRK-IX.2可能通过募集钙离子依赖蛋白激酶(Calcium-dependent protein kinases, CPKs)触发RbohD的磷酸化, 从而导致ROS产生。LecRK-IX.2的过表达能使ROS含量升高, 并增加SA含量, 从而增强植物的系统获得性免疫能力(Luo et al., 2017c)。该研究表明LecRKs在植物免疫和SA的生物合成中具有重要作用。另外, 钙依赖蛋白激酶(CPK)也是调控植物抗病免疫反应的PRR蛋白。唐定中研究组揭示了钙依赖蛋白激酶CPK5与胞吐复合体成员EXO70B1和非典型性免疫蛋白TN2之间的关系, 以及在植物免疫中的作用(Liu et al., 2017f)。继而, 该研究组发现了免疫模式受体复合体的新成员LLG1, 并通过分子生物学及细胞生物学方法解析了LLG1调控植物免疫的分子机理(Shen et al., 2017a)。该研究为深入理解植物生长发育与植物免疫的交互应答提供了新线索。

NLR是植物细胞内的类免疫受体。与细胞表面的

模式识别受体PRR不同, NLR类受体通过识别病原物编码的一些特定的效应蛋白发挥作用。陶小荣研究与美国的科研单位合作发现, 来自番茄的免疫受体蛋白Sw-5b可通过识别美洲型番茄斑萎病毒编码的移动蛋白NSm中的一段高度保守(21个氨基酸组成)的肽段(NSm21), 从而实现其对该类病毒的广谱抗性(Zhu et al., 2017c)。该研究阐明了番茄免疫受体蛋白Sw-5b对番茄斑萎病毒的广谱抗性机制。

植物超敏反应蛋白(HIR)在植物受到病原菌感染时参与自发超敏反应坏死斑的形成过程, 并且HIR的蛋白水平与宿主被感染部位的细胞死亡及防卫反应相关。但是AtHIRs参与植物免疫的调控机制目前仍不清楚。林金星研究组发现AtHIR1存在于植物细胞膜组织结构的膜微区中, 并与膜微区标记蛋白REM1.3共定位。他们通过单分子跟踪分析, 进一步发现膜微区和细胞骨架调控AtHIR1在质膜上的横向移动并促进其寡聚化。此外, 通过蛋白质邻近性指数测量, 荧光相关光谱和生化实验分析, 证明在感应病原体时AtHIR1复合物的形成需要完整的膜微区和细胞骨架(Lv et al., 2017)。该研究为阐明病原菌感应的防御调控机制提供了新思路。

3.2 病原侵染及宿主细胞防御机制

大豆疫霉根腐病是大豆生产上的毁灭性病害之一。其防治始终是困扰国内外大豆生产的重要难题。董莎萌研究组发现, 大豆疫霉菌分泌的效应蛋白PsAvr3c能够进入大豆的细胞核内, 通过与可变剪切复合体上的亚基GmSKRPs蛋白互作, 抑制GmSKRPs的降解, 进而影响其蛋白的稳定性。进一步研究发现, 在大豆体内瞬时表达效应蛋白PsAvr3c以及靶标蛋白Gm-SKRPs均能使寄主防卫相关基因的可变剪切发生改变, 进而导致大豆对大豆疫霉菌的抗病性显著降低(Huang et al., 2017)。该研究首次发现了病原菌在mRNA剪切水平上调控寄主免疫反应的1种新机制, 有望应用于农作物的抗病性改良。此外, 周雪平研究组与戚益军研究组合作对芜菁黄花叶病毒(TYMV)进行了研究, 发现P69可与GARP转录因子家族中的GLK1和GLK2结合, GLK1与GLK2定位于叶肉细胞的细胞核中。通过观察过表达P69的转基因植株P69-HAox与glk1/glk2双突变植株, 他们发现二者的叶绿体均小于野生型, 且叶绿体中的类囊体片层更薄并更

稀疏。进一步研究表明, P69通过与GLK结合抑制其与所调控基因的启动子结合, 进而引起一系列光合作用相关基因的转录水平下调, 并最终导致如浅叶色等植株感病表型(Ni et al., 2017)。

稻瘟病是水稻的重要病害之一。cAMP-PKA信号途径在稻瘟病菌的形态分化和致病过程中发挥重要的调节作用。由于PKA的2个催化亚基CPKA和CPK2存在功能冗余, PKA的作用目前尚不十分清楚。许金荣研究组创制了cpka和cpk2的双突变体菌株, 并发现突变菌株在侵染植物过程中分生孢子和附着胞的形成及菌丝的生长都表现异常。而在另外2个抑制菌株中, 突变菌株的生长异常现象却被恢复。经鉴定, 抑制菌株中的失活基因为与酵母中PKA的下游靶标SFL1基因同源的转录因子MoSFL1基因。MoSFL1的C端与PKA途径的另一个负调控子MoCyc8发生互作。因此, MoSFL1的失活可造成PKA途径中断, 从而恢复因cpka和cpk2突变造成的生长异常(Li et al., 2017o)。该研究有助于人们更深入地理解病原菌的致病机理。

3.3 环境胁迫的应答调控

3.3.1 温度胁迫

温度是植物生长发育过程中不可或缺的环境因子之一。但温度过低或过高都会对植物造成伤害, 甚至导致植物死亡。因此, 科学家们一直致力于研究植物响应温度胁迫的生理及分子机制, 旨在为培育抗低温或高温的作物新品种提供丰富的基因资源。

随着研究的不断深入, 关于植物响应低温胁迫的机理取得了很大进展。然而, 低温信号如何从细胞膜传递到细胞核还不清楚。杨淑华研究组筛选到1个细胞膜定位的蛋白激酶CRPK1 (Cold responsive protein kinase 1), 并证实其参与了这一过程。CRPK1激酶受低温诱导激活, 激活的CRPK1通过磷酸化14-3-3蛋白促使其从细胞质向细胞核迁移。有意思的是, 细胞核中的14-3-3蛋白能够与低温信号重要的转录因子CBF1和CBF3 (C-repeat-binding factors)互作, 并促使CBF1与CBF3蛋白在低温下降解, 从而负调控植物的抗冻能力(Liu et al., 2017k)。该研究首次阐明了低温信号由细胞膜传递到细胞核的分子机理。先前的研究表明, bHLH家族转录因子ICE1 (Inducer of CBF gene expression 1)蛋白作用于CBF基因的上

游,参与调控*CBF*基因的表达。*ICE1*蛋白存在许多翻译水平的修饰,如SUMO化和磷酸化(Dong et al., 2006; Miura et al., 2007; Ding et al., 2015),表明*ICE1*蛋白的稳定性对调整植物的耐冷性十分重要,但是*ICE1*蛋白水平的精密调控方式并不清楚。杨淑华研究组和朱健康研究组以背靠背形式分别发文阐明了这一过程。两个研究组发现,拟南芥MPK3/6 (Mitogen-activated protein kinase 3/6)的激酶活性受低温诱导激活;激活的MPK3/6与*ICE1*互作并磷酸化*ICE1*蛋白。该过程导致*ICE1*蛋白降解,从而造成植物的抗冻性降低(Li et al., 2017c; Zhao et al., 2017b)。此外,杨淑华研究组还与李继刚研究组合作,发现了光信号关键转录因子PIF3 (Phytochrome-interacting factor 3)负调控植物的抗冻性。*PIF3*基因突变使植物的抗冻能力增强,而过表达*PIF3*的植物表现出冻敏感表型。进一步研究证实,在常温光照下,PIF3蛋白与E3泛素连接酶EBF1和EBF2 (EIN3 binding F-box 1/2)互作,通过26S蛋白酶体途径降解;低温黑暗下促使EBF1/2蛋白降解,从而使PIF3蛋白更加稳定(Jiang et al., 2017a)。另外,该研究组也对BR在植物抗冻过程中的作用进行了探索,发现油菜素内酯信号通路中的蛋白激酶BIN2 (Brassinosteroid insensitive 2)和下游关键转录因子BZR1 (Bassinazole-resistant 1)在植物抗冻过程中发挥非常重要的作用。当突变*BIN2*及其同源基因时,植株表现出抗冻表型;过表达*BIN2*则使植物的抗冻能力大大减弱。进一步研究发现,BZR1作用于*CBF*的上游,通过正调节*CBF*基因的表达进而调控植物的抗冻性。此外,BZR1还通过不依赖*CBF*的途径调控植物的抗冻性(Li et al., 2017d)。

其次,水稻中也存在以OsICE1为主要节点的寒害耐受机制,种康研究组在水稻中发现了与拟南芥MAPK-ICE1不同的耐寒信号途径。他们对以OsHHLH002/OsICE1为核心的调控途径进行了研究,发现当水稻遇到低温胁迫时,OsMAPK3被激活,通过直接磷酸化OsHHLH002增强后者的转录激活能力,其靶基因OsTPP1介导海藻糖的合成,提高植物的耐寒性。同时,此二者之间的互作抑制了OsHOS1与OsHHLH002的互作,进而减少了OsHHLH002的泛素化和降解过程(Zhang et al., 2017z)。该研究通过转录因子OsHHLH002,建立起激酶级联信号、渗透保护物质和非生物胁迫之间的联系,揭示了OsMAPK3-

OsHHLH002-OsTPP1调控水稻对低温响应和耐受的新途径,对水稻分子设计育种具有重要的理论意义。

水稻孕穗期是关乎水稻产量和品质的关键时期。若水稻在该时期遭受低温胁迫则会导致水稻谷粒不能正常发育而严重减产。李自超研究组通过构建水稻孕穗期耐冷粳稻“昆明小白谷”和冷敏感粳稻“十和田”的近等基因系,利用QTL方法鉴定到1个水稻孕穗期耐冷基因*CTB4a* (Cold tolerance at booting stage)。该基因编码1个类受体蛋白激酶,其与ATPase的 β 亚基AtpB互作,从而增强水稻在低温下的ATP酶活性和ATP的含量。此过程可增强水稻花粉的育性,从而提高水稻的结实率和产量。单倍型分析表明,耐冷单倍型Tej-Hap-KMXBG是温带粳稻(Temperate japonica)驯化过程中在特定低温环境中产生的新等位基因(Zhang et al., 2017aa)。该研究系统阐释了水稻在育性阶段抵抗低温胁迫的生理及分子机制,为培育水稻耐冷新品种提供了线索。

植物生殖阶段是保证植物产量的关键。刘建祥研究组与常芳研究组合作,通过转录组分析挖掘出大量参与拟南芥生殖器官对高温胁迫响应过程的基因,包括花药和胚珠发育早期相关基因、减数分裂早期基因和UPR (Unfolded protein response)通路相关基因(Zhang et al., 2017s)。该成果揭示了植物生殖组织抵抗高温的分子机理,为理解UPR通路在植物高温下育性中的作用提供了直接的分子证据。植物的花器官对高温极为敏感,但是,关于植物花絮抵抗高温胁迫的分子机理研究不多。陈晓亚研究组揭示了植物花絮抵抗高温胁迫的分子机理。他们发现突变*SPL1*和*SPL12* (*Squamosa promoter binding protein like 1/12*)基因可造成植物花絮对高温超敏感,过表达*SPL1/12*则使植物在生殖生长阶段表现出极高的抗高温能力。进一步研究表明,在花絮组织中,*SPL1*和*SPL12*在高温调控的转录重编程(transcriptional reprogramming)中发挥重要作用。这其中包含了一些高温诱导的ABA应答基因。外源施加ABA能增强植株花絮的抗高温能力(Chao et al., 2017)。该研究为植物花絮组织抵抗高温胁迫提供了直接的分子依据。

3.3.2 盐碱和干旱胁迫

干旱和盐碱胁迫严重影响植物的生长发育,对作物生长造成了极大的危害。研究植物应答盐碱和干旱胁迫

的分子机制,是提高植物抗盐碱和抗旱的有效手段之一。在自然界中,植物通常会通过胁迫记忆(stress memory)来快速应对遭遇的胁迫。光信号是否参与了胁迫记忆响应目前还不清楚。华学军研究组发现,植物对盐胁迫诱导的脯氨酸积累是可记忆的。脯氨酸作为1种代谢产物能够在逆境胁迫下快速积累以应对所遭遇的伤害。当植物再次遭受盐胁迫时,脯氨酸合成酶P5CS1 ($\Delta 1$ -pyrroline-5-carboxylatesynthetase 1)基因表达显著增强,并且这种记忆诱导依赖光。进一步研究发现,光信号重要组分HY5能够直接结合到P5CS1启动子区的C/A-box顺式元件上,调控盐胁迫诱导的P5CS1的H3K4me3甲基化修饰,进而调控P5CS1在胁迫条件下的转录记忆(Feng et al., 2016)。该研究揭示了1种全新的植物应对胁迫环境所产生的胁迫记忆调节机制。

AtHKT1 (*High-affinity potassium transporter 1*)编码1个 K^+/Na^+ 共转运体,是植物耐盐所必须的关键基因。晁代印研究组发现,*AtHKT1*的自然变异确实影响了拟南芥的耐盐性。之前的研究发现,沿海地区的*AtHKT1*弱等位基因品种Tsu-1在盐胁迫下花中的钠含量降低。相关性分析显示,*AtHKT1*的表达水平与拟南芥对盐的适应性呈正相关。*AtHKT1*基因是影响野生型与Tsu-1对盐适应性不同的关键基因。此外,嫁接实验揭示Tsu-1的耐盐性由地上部的*AtHKT1*基因决定,而Col-0的耐盐性由根中的*AtHKT1*基因决定。进一步研究发现,Tsu-1的*AtHKT1*基因在茎中高表达,并且比野生型的*AtHKT1*基因更能限制花中的钠积累,使得Tsu-1在盐胁迫下比Col-0具有更高的育性,有助于Tsu-1对沿海环境的适应(An et al., 2017b)。该研究不仅证明了*AtHKT1*基因在植物盐适应性中的作用,还揭示了植物新的耐盐机制。

核孔蛋白复合体(nuclear pore complex, NPC)是核被膜上沟通核质和细胞质的复杂隧道结构,由多种核孔蛋白构成,研究表明,在植物中NPC参与非生物胁迫过程,但其调控机制尚不清楚。朱健康研究组利用正向遗传学方法在*sic-1* (*sickle-1*)突变体背景下筛选到1个抑制因子,该抑制因子由NUP85 (*Nucleoporin 85*)基因突变所致。研究结果表明,ABA与盐胁迫诱导了RD29A、COR15A和COR47等基因的表达。在*nup85*突变体和其它核孔突变体(如*nup160*)中,ABA与盐胁迫诱导的RD29A、COR15A和COR47等

基因的表达严重受阻。免疫沉淀和质谱分析显示,NUP85、HOS1、其它核孔蛋白及中介体亚基结合在一起形成nup107-160复合体。进一步分析发现,在MED18与NUP85之间有直接的物理交互作用。与NUP85突变相似,*med18*突变体也可减弱相关应答基因的表达(Zhu et al., 2017e)。该研究不仅揭示了NUP85及其它核孔蛋白参与调节ABA和盐胁迫反应的过程,还揭示了核孔蛋白复合体及中介体复合体调控干旱基因表达的分子机制。此外,该研究组还利用生物化学等方法,对已知的ABA受体激动剂AM1的苯甲基环人为添加氟原子,得到了1种新的ABA活性类似物AMF4。AMF4可与ABA受体PYL形成更多的氢键,显著增强其对ABA受体的亲和性。外源喷施AMF能持续抑制气孔的开放和激活干旱逆境响应基因,有效提高植物的抗旱能力。在拟南芥和大豆中,过表达ABA受体家族成员PYL2的转基因植株,可进一步增强AMF4化合物的效果(Cao et al., 2017)。该研究提出了通过跨学科交叉来提高作物抗逆性的新理念。PP2C-A磷酸酶在ABA信号途径和干旱胁迫中发挥重要作用。但是人们对自然变异的PP2C-A基因直接影响干旱胁迫的分子机制并不十分清楚。代明球研究组利用368个不同玉米品种对ZmPP2C-A家族基因进行关联分析,发现干旱响应基因ZmPP2C-A-10与干旱胁迫紧密相关。玉米栽培品种耐干旱的程度与ZmPP2C-A-10基因表达呈负相关。同时,与其拟南芥中的同源基因类似,ZmPP2C-A-10同样与玉米ABA受体ZmPYL及激酶ZmSnRK2互作,暗示ZmPP2C-A-10可能参与调控玉米中ABA信号响应。过表达ZmPP2C-A-10转基因植株负调控玉米的抗旱性。进一步研究发现,在1个缺失片段的ZmPP2C-A-10自然变异品种中,ZmPP2C-A-10基因的5'-UTR区内质网应激响应元件(ERSE)缺失,该段缺失导致内质网应激响应所诱导的ZmPP2C-A-10基因表达被抑制,从而提高了玉米的抗旱性(Xiang et al., 2017b)。该研究揭示了内质网应激响应与抗旱性的关联性,为培育抗旱栽培玉米品种提供了基因资源。

3.4 营养转运与胁迫适应

3.4.1 磷的转运与胁迫适应

磷(Pi)是植物生长发育与繁殖必需的营养元素之一,在植物体内参与光合作用、呼吸作用和能量储存等过

程,促进植物的生长与发育。过去研究发现,当植物面对磷缺乏的环境时,会表现出一系列的适应性生长变化来增强磷的获取和利用。这些生长发育的改变很多都是由1个重要的MYB转录因子PHR1 (PHOSPHATE STARVATION RESPONSE1)调控。但是PHR1响应磷缺乏和其它环境信号来启动磷缺乏反应的分子机理目前尚不清楚。王海洋研究组发现,光作为调控植物生长和发育最重要的环境信号因子之一,可促进PHR1基因的表达。3个重要的光信号转导因子(FHY3、FAR1和HY5)可直接与PHR1的启动子结合,其中FHY3和FAR1促进,而HY5抑制PHR1的转录。另外,植物激素乙烯通过其信号转导关键转录因子EIN3直接激活PHR1的转录。FHY3还可与EIN3直接互动,而HY5能抑制FHY3和EIN3对PHR1的转录激活。光和乙烯均可促进FHY3蛋白的积累,而乙烯可抑制HY5蛋白的积累(Liu et al., 2017j)。该研究揭示了PHR1响应植物磷缺乏的分子机理,为培育磷高效利用作物新品种提供了理论依据。

此外, Pi缺乏还会诱导根系结构重塑。刘栋研究组发现拟南芥突变体*hps10*在Pi供应充足的条件下,形态正常,但在Pi缺乏条件下,表现出主根生长受阻,侧根增多的表型。分析发现,*hps10*是ALS3基因的等位基因(*als3-3*),与铝毒的耐受性有关。进一步研究发现,*als3-3*是单基因控制的隐性突变,在缺Pi条件下,*als3-3*突变体根系中累积大量的Fe³⁺。酵母双杂交以及Western Blot等分析发现,ALS3及其互作蛋白AtSTAR1在液泡膜中形成ATP结合盒(ABC)转运蛋白复合物。在拟南芥中,*LPR1*和*LPR2*编码铁氧化酶,*LPR1/2*突变后,其根中的Fe³⁺积累量降低,根系生长对Pi缺乏不敏感。经研究证实,ALS3和*LPR1/2*在相同的调控途径中发挥作用,缺Pi诱导的*als3-3*根系结构重塑可能是由于其根中Fe³⁺的过度累积所致(Dong et al., 2017b)。

3.4.2 钾的转运与胁迫适应

钾在植物生长发育中发挥重要作用。植物根系吸收K⁺和植物体内运输K⁺主要依靠K⁺通道和K⁺转运蛋白。目前,普遍认为NO₃⁻的吸收和转运与K⁺耦联。王毅研究组利用正向遗传学方法鉴定到编码NRT1.5/NPF7.3的基因LKS2。拟南芥LKS2突变后,对低浓度K⁺表现出敏感表型,叶片萎黄、干重减轻,且仅在K⁺浓度偏

低时出现,与NO₃⁻浓度无关。突变体根中K⁺与NO₃⁻浓度均高于野生型,地上部则相反,木质部分泌液中K⁺浓度也显著降低,说明突变体中K⁺与NO₃⁻从根向地上部运输受阻。对*Skor*和*chx21*,以及*nrt1.7*和*nrt1.8*在低钾条件下的分析表明,NRT1.5自身在将K⁺运输至木质部的过程中具重要作用,且不依赖于SKOR。推测NRT1.7和NRT1.8可能不直接参与K⁺的运输。利用非洲爪蟾卵母细胞分析NRT1.5在K⁺运输中的作用,发现蛋白结构直接与运输活性相关,胞外pH值越高,运输活性越低。进一步分析发现,NRT1.5主要将K⁺从胞内运输至胞外,将H⁺从胞外运输至胞内,且不受NO₃⁻的影响。电压钳技术(TEVC)分析显示,NRT1.5主要调节H⁺和K⁺的电中性运输(Li et al., 2017e)。该研究揭示了NRT1.5/NPF7.3在植物体内是1个H⁺/K⁺逆向转运体,对K⁺/Na⁺在体内的分布具重要的调控作用。

此外,康国章研究组发现,茉莉酸在植物对钾离子胁迫响应过程中起重要作用。他们基于质谱蛋白质组学分析,发现植物在缺钾条件下差异表达的蛋白质大部分为参与JA合成的蛋白。丙二烯氧合酶(TaAOS)是JA合成途径的关键酶,其在缺钾小麦幼苗中的表达显著上升,引起K⁺和JA含量显著升高以此响应钾胁迫。同时水稻中OsAOS的功能缺失会增强植物对钾胁迫的敏感性(Li et al., 2017b)。该研究为深入探索植物响应钾缺乏的分子机制提供了新线索。

3.4.3 其它营养元素

氮占植物干重的1%–3%,在植物生命活动中具重要作用。作物自身进行生物固氮一直是人们关注的热点。生物固氮是一个高能耗过程,需要消耗大量的ATP和还原力。因此,实现植物自主固氮需解决的首要问题是将固氮酶系统导入植物细胞。固氮酶系统包括电子传递链(ETC)、金属原子簇和核心酶三大模块,其中电子传递链提供固氮过程中所必需的大量还原力。前期研究表明,叶绿体、白体或线粒体是真核生物中表达固氮酶的适宜场所。因此,开展不同固氮酶体系与这些潜在宿主靶细胞器中原有功能元件之间的适配性研究,是最终实现植物自主固氮的重要步骤。王忆平研究组对来自质体和线粒体中的ETC模块是否能使大肠杆菌中MoFe和FeFe固氮系统具有活性进行了探究。他们发现来自莱茵衣藻、拟南芥、玉

米、水稻和小麦的质体铁氧还蛋白与(铁氧还蛋白)氧化还原酶NifJ组成杂合ETC, 能将电子直接传递至固氮酶, 从而不同程度地激活MoFe和FeFe固氮系统, 而线粒体铁氧还蛋白却无此活性。他们还发现来自植物的FNRS与NifJ组成的杂合ETC模块不能激活固氮酶系统; 而与AsFdxH组成的杂合模块可部分恢复固氮酶活性, 且来自拟南芥的MFDR与AsFdxB组合时能将电子传递至固氮酶。对2个模块进行活性检测后, 发现由植物质体的FNRS与铁氧化还原蛋白组成的完整ETC均能部分恢复固氮酶系统活性, 而各自独立存在时以及来自线粒体的组分不具有活性(Yang et al., 2017d)。该研究对实现植物自主固氮这一终极目标具有极其重要的指导意义。

铜是植物正常生命活动所必需的7种微量元素之一。其不仅参与植物生长发育过程中的多种代谢反应, 还可作为辅助因子在乙烯受体的生物合成及特定功能中发挥重要作用。拟南芥中铜转运蛋白RAN1 (RESPONSIVE-TO-ANTAGONIST1)为铜离子转运所必需, 但铜离子如何被运输至RAN1以及如何影响乙烯受体的合成尚不清楚。赵阳研究组鉴定到1个新型化学小分子triplin, 其可通过螯合铜离子激活乙烯信号通路, 从而导致暗生长的拟南芥幼苗表现出三重反应表型。乙烯抗性突变体*etr1-1*和*ein2*对triplin也有抗性, 而铜转运蛋白的突变体*ran1-1*和*ran1-2*对triplin高度敏感, 在培养基上添加铜离子可部分回复由triplin导致的植株表型。质谱分析显示, triplin可结合铜离子。与已知的螯合剂相比, triplin表现出更好的铜离子结合特异性并可抑制过量铜离子对根系生长的毒副作用。ATX1 (ANTIOXIDANT PROTEIN 1)的突变体对triplin也敏感, 但敏感程度低于*ran1-1*和*ran1-2*, 表明ATX1可能作用于铜转运蛋白RAN1的上游。亚细胞定位结果显示, ATX1和RAN1共定位于内质网。酵母双杂交及Co-IP实验表明, ATX1与RAN1存在互作(Li et al., 2017I)。该研究证实了铜离子为乙烯受体生物合成所必需, 并揭示了其信号转导是从ATX1到RAN1最后到乙烯受体。

4 发育、代谢与生殖生物学

4.1 植物发育生物学

表皮毛是特化的植物表皮细胞, 广泛分布于植物的叶

片和茎秆等器官的表面, 对植物具有重要的保护作用。目前, 表皮毛作为表皮细胞分化和形态建成研究的模式已得到广泛研究, 然而关于水稻表皮毛发育的遗传基础和分子机理还不清楚。余四斌研究组发现, HL6 (Hairy Leaf 6)编码1个AP2/ERF转录因子, 可转录调控水稻表皮毛的伸长。HL6与调控水稻表皮毛起始的关键因子OsWOX3B存在互作, 其调控表皮毛的伸长依赖于有功能的OsWOX3B。同时, HL6与OsWOX3B也存在分子互作, 它们形成蛋白复合体共同调控生长素代谢相关基因的表达, 影响生长素的含量与分布, 进而调控表皮毛的起始和伸长。HL6除了调控表皮毛的发育外, 还影响水稻的产量性状。群体遗传学分析表明, HL6在水稻驯化过程中受到了强烈的负向选择, 导致现有栽培稻中HL6有毛等位基因的频率稀少(Sun et al., 2017c)。该研究揭示了HL6和OsWOX3B参与生长素介导的水稻表皮毛发育的调控机制, 对利用HL6改良水稻的叶片及产量等性状具有重要的指导意义。

细胞壁是植物细胞的特征性结构之一, 细胞壁上乙酰化修饰的丰度与分布在不同植物及不同发育阶段被严格调控。周奕华研究组与储成才研究组合作发现了1个水稻脆鞘并矮生突变体*bs1*。*BS1*基因编码1个GDSL酯酶家族(Plant GDSL lipase/esterase-like family)成员, 定位于多糖“合成工厂”高尔基体上。通过对野生型和突变体细胞壁成分与结构进行分析, 发现*bs1*突变体细胞壁中总乙酰酯含量升高, 且差异来自水稻中最主要的半纤维素木聚糖。核磁共振(HSQC)分析进一步明确了突变体中乙酰化修饰变异的位置。重组*BS1*蛋白具有特异的木聚糖乙酰酯酶活性, 反应产物得到了液相质谱(LC-QTOF)与核磁共振分析的验证, 表明*BS1*确为木聚糖乙酰酯酶。*BS1*在富含次生壁的维管束和厚壁组织中高表达, 影响木质部导管的结构, 进而影响植株形态等农艺性状(Zhang et al., 2017c)。该研究不仅发现了细胞壁乙酰化修饰存在去乙酰化过程, 也首次提出了细胞壁乙酰化修饰调控的新理论——双向调控理论。

巫永睿研究组对经典玉米胚乳粉质突变体*floury3*进行了基因克隆和功能解析, 发现突变体千粒重比野生型下降近60%, 但对营养和生殖生长没有明显的影响。*FL3*基因编码1个PLATZ (plant AT-rich sequence- and zinc-binding)家族蛋白, 其PLATZ结

构域的Asn/His氨基酸替换导致显性突变。FL3特异地 在胚乳组织中表达,且约90%以上的转录本来自母本, 偏离胚乳中正常的母本父本之比2:1。同时父本基 因组中的FL3基因启动子也被发现具有更高的甲基化 水平。研究表明,FL3是1个新发现的玉米印迹基因, 主要由母本表达,所以导致的显性突变表现为半显性 遗传效应。利用酵母双杂交筛选,发现FL3可与RNA 聚合酶III转录复合体中的RPC53和TFC1互作。RNA 聚合酶III下游的5S rRNA和tRNA转录本在突变体中 也显著降低,表明突变的FL3蛋白直接参与并负调控 RNA聚合酶III的转录(Li et al., 2017g)。该研究首次报 道了植物特有PLATZ转录因子家族的遗传和功能。

高等生物的生长发育均依赖于干细胞的维持和持 续的分化过程,因此研究干细胞维持与分化调控的分子 机制一直是干细胞研究的热点。赵忠研究组揭示了 两类活性氧(ROS)分子——超氧根和H₂O₂作为新的 信号分子参与植物干细胞命运的决定。植物顶端分生 组织中,超氧根在干细胞所在的区域显著富集,并通 过激活干细胞重要调控基因WUS维持干细胞的命运, 清除干细胞中的ROS则会导致干细胞命运的终止。 H₂O₂则在分化细胞所在的周边区富集,通过抑制 WUS和促进细胞分裂调控干细胞的分化。因此,超氧 根与H₂O₂的平衡是决定植物干细胞命运的关键信号 分子(Zeng et al., 2017)。该研究为探讨高等生物干细 胞的共同属性和调控的共同机制提供了重要理论线 索。

DNA拓扑异构酶1 (TOP1)是RNA转录和DNA复 制过程中调节DNA拓扑结构的重要因子。前期的研究 表明,植物的生长发育需要TOP1,但关于其在植物 不同生理过程中如何调节转录过程R-loop的产生还 知之甚少。孙前文研究组发现,水稻OsTOP1在根尖 特异表达,尤其是在分生组织和中柱。OsTOP1 RNAi 抑制表达或CPT (TOP1的抑制剂)处理的水稻幼苗与 WT或二甲基亚砷(DMSO)处理的水稻幼苗(对照组) 相比,其根的发育和向地性产生缺陷。CPT处理后, 水稻根尖生长素信号变弱,极端运输受损,且非对称 分布强烈。生长素信号转导和运输相关基因ARF19 和ABCB14在CPT处理后表达量明显降低。生物信息 学分析表明,大部分生长素响应及运输相关基因具有 形成R-loops的潜力。DRIP和LM-PCR实验证明,敲 降OsTOP1或抑制OsTOP1活性都将导致R-loop在

ARF19、ABCB13和ABCB14过度积累(Shafiq et al., 2017)。该研究增强了人们对植物激素信号转导过程 中基因转录调控的认识。

水稻茎尖分生组织决定了株高和穗长等重要农 艺性状。植物分生组织受多条信号通路调控,其中 AGO10和miR165/166互作通过调控HD-ZIP III基因的 表达水平,在维持植物分生组织活性和侧生器官发 育上发挥重要作用。万建民研究组鉴定了1个水稻转 录因子LBD12-1,其可通过抑制AGO10减小茎分生 组织。过表达LBD12-1表现为株高降低、茎尖分生组 织变小、生长迟缓、叶片扭曲、结实率下降和分蘖数 增加。系统进化分析显示,LBD12-1与拟南芥At LBD12最为接近。用DEX处理LBD12-1-GR转基因幼 苗,结果表明LBD12-1基因是引起株高降低以及茎尖 分生组织变小的原因。LBD12-1几乎在所有组织中均 有表达。LBD12-1蛋白主要在茎尖、侧芽、幼穗和叶 鞘基部维管束组织中积累。LBD12-1蛋白定位于细胞 核中,无转录自激活活性。进一步实验表明,LBD12-1 直接结合在AGO10启动子上抑制其表达。过表达 AGO10能回复LBD12-1过表达植株的表型。盐胁迫下 LBD12-1表达上升,AGO10转录受抑制,茎尖分生组 织变小(Ma et al., 2017d)。该研究对认识植物茎尖分 生组织的调控机制具有重要意义。

水稻茎秆发育包括茎秆的伸长和髓腔的形成,二 者分别由居间和剩余分生组织决定。姚善国研究组发 现,水稻中与拟南芥LFY基因同源的矮实秆基因SSC (SHORT and solid culm)点突变可导致水稻茎秆显著 缩短,并伴随髓腔无法形成。通过对轻度过表达SSC 的转基因植株进行分析,发现过表达植株株高显著降 低且髓腔变小,说明髓腔的发育过程受到SSC基因 调控。转录组分析显示,与野生型相比,ssc突变体中 KNOX类和赤霉素类代谢基因的表达水平明显改变, 且此两类基因具有非常保守的与LYF结合的顺式元 件。遗传分析表明,突变体茎秆变短的表型可被赤霉 素累积型突变体eui回复,然而髓腔形成的缺陷在 ssc/eui双突变体中依然存在。SSC主要通过维持赤霉 素的稳态来影响茎秆的伸长,同时可能通过KNOX通 路调节剩余分生组织的活性从而影响髓腔的形成 (Wang et al., 2017g)。

TIE1转录抑制因子通过招募共抑制因子 TPL/TPRs在蛋白水平上抑制TCP转录因子的活性,

从而调控叶片的发育。秦跟基研究组筛选到与TIE1互作且含有RING结构域的E3泛素连接酶TEAR1 (TIE1-associated RING-type E3 ligase 1)。研究表明TEAR1具有泛素连接酶活性, 而TIE1确实在植物体内能泛素化并被降解调控。降低TEAR1及其同源基因的功能可导致叶片边缘过度生长和叶锯齿增多等表型。遗传分析表明, 过表达TEAR1可缓解TIE1过表达导致的叶片发育缺陷表型, 而TEAR1缺失可增强因TCP转录因子活性降低引起的叶片发育缺陷表型。TEAR1根据内部条件和外部环境决定TIE1的降解来解除TIE1对TCP活性的抑制, 从而正调控TCP的活性(Zhang et al., 2017k)。该研究不仅首次发现了一类RING类泛素连接酶在调控叶片发育过程中的重要功能, 还揭示了一种新的精确调控TCP活性和叶片发育的分子机制。

植物由营养生长向生殖生长的转换过程称为开花, 而开花时间对于植物能否成功繁衍至关重要。CO (CONSTANS)是光周期调控植物开花时间的关键因子。孙加强研究组发现一类被miR319调控的TCP转录因子在CO表达以及植物开花时间调控中发挥重要作用。其研究显示, TCP转录因子能富集在CO启动子区的特定区段, 并通过直接物理互作与开花正调控因子FBHs和PFT1形成蛋白复合体, 进而激活CO的表达, 促进植物开花(Liu et al., 2017a)。该研究揭示了TCPs-FBHs-PFT1转录调控模块通过精细调控CO转录表达协同调控植物开花时间的分子机理。成花素蛋白是植物开花诱导的重要信号分子, 由FT (FLOWERING LOCUS T)基因编码。植物多条开花路径均整合于对FT的表达调控, 然而除FT转录水平的调控, 其它水平的调控及其作用机制还报道较少。武亮研究组与毛龙研究组合作在麦类模式植物二穗短柄草 (*Brachypodium distachyum*)中发现FT同源基因FT2 mRNA可通过选择性加工(alternative splicing, AS)同时产生FT2 α 和FT2 β 两种蛋白, 且2种剪切体的积累受植物发育阶段的影响。生化机制研究表明, FT2 β 可干扰FT2 α 介导开花复合物的形成过程。特异敲除FT2 α 和FT2 β 的转基因植株分别出现开花显著延迟和提前表型, 表明FT2 AS直接影响麦类作物年龄介导的开花路径(Qin et al., 2017b)。该研究为全面解析植物开花的作用机制提供了新思路(Wu et al., 2013; Qin et al., 2017c)。

Hd1是水稻光周期开花网络的核心元件。短日照下, 其正调控FT的同源基因Hd3a (*Heading date 3a*); 长日照下, 则负调控Hd3a的表达。Hd1实现自身功能转变的分子机制尚不清楚。欧阳鑫昊研究组发现, Hd1在长日照下对Hd3a的转录抑制依赖长日照开花抑制因子DTH8。如果DTH8功能缺失, Hd1能在长日照下表现出对Hd3a的转录激活活性。研究表明, DTH8可与Hd1直接互作并结合到Hd3a的启动子区域, 使H3K27me3水平显著增加, 从而发生转录抑制; 当DTH8失去功能时, Hd1单独存在于Hd3a的启动子区域, 使H3K27me3水平显著下降, 从而发生转录激活(Du et al., 2017a)。该研究揭示了DTH8-Hd1复合体在长日照下抑制水稻Hd3a转录的分子机制, 对人们理解光周期调控的Hd1功能转换有促进作用。

大豆是世界上重要的经济粮食作物, 起源于我国黄淮海地区, 是典型的短日照作物。通常情况下, 高纬度地区大豆品种引种到低纬度区域时, 由于其对光周期极其敏感, 成熟期大大提前, 导致大豆植株生物量和产量降低, 这极大地限制了低纬度地区大豆的种植。大豆长童期(long juvenile, LJ)性状的导入, 突破了大豆在低纬度地区产量极低的限制, 使大豆在低纬度地区得以快速扩张和推广。孔凡江研究组与国内多家单位合作克隆了J基因, 发现该基因是拟南芥ELF3 (EARLY FLOWERING 3)的同源基因。他们通过功能互补实验等方法验证了该基因的功能。在低纬度(短日照)条件下突变型j与野生型J相比大豆产量提高30%–50%。进一步研究表明, 短日照条件下, J蛋白能与大豆光周期开花的核心调控因子E1启动子的LUX元件直接结合, 进而抑制E1基因的表达, 从而解除E1对FT的抑制, 促进FT基因的表达上调。同时, 研究还发现J基因的表达受到光敏色素蛋白E3和E4的抑制, 揭示了大豆特异的光周期调控开花的PHYA (E3E4)-J-E1-FT遗传网络。群体遗传学分析表明, J基因在适应低纬度大豆品种中至少存在8种功能缺失型等位变异。J基因多种变异的产生是大豆适应低纬度地区和产量增加的重要进化机制, 低纬度地区的环境压力是J基因产生变异的主要驱动力(Lu et al., 2017b)。

ABC模型阐述了同源异型MADS-box蛋白通过相互作用决定各轮花器官的发生和发育(Coen and Meyerowitz, 1991)。在被子植物进化中, B-和C-功能

的花器官特征决定高度保守, 决定花被器官特征的A-功能的保守性则存在争议(Theissen et al., 2000; Litt, 2007; Causier et al., 2010)。孟征研究组通过解析水稻*AP1/FUL-like*所有成员(*OsMADS14*、*OsMADS15*、*OsMADS18*和*OsMADS20*)的功能, 证明了*OsMADS-14*和*OsMADS15*行使典型的A-功能, 从而完善了以水稻为代表的单子叶植物花发育的分子模型, 并为进一步解析*AP1/FUL-like*基因在单双子叶植物进化中的功能演化提供了新线索(Wu et al., 2017a)。植物花序形态通过影响昆虫等传粉者与植物的互作, 进而在决定植物传粉受精的成功率及后代繁衍过程中发挥重要作用。秦源研究组发现, 细胞表面类受体蛋白激酶*ERECTA*通过与染色质重塑复合物*SWR1*遗传互作, 调节下游转录因子*PRE1*染色体构象, 激活其表达, 从而促进植物花柄细胞的分裂以及伸长, 进而调控拟南芥花序的形态建成(Cai et al., 2017a)。

4.2 植物代谢生物学

植物次生代谢产物对植物的生长发育作用重要, 然而次生代谢产物影响植物生理进程的分子机制并不十分清楚。罗杰研究组通过对水稻自然群体的黄酮代谢组数据进行全基因组关联分析(GWAS), 得到了2个主效基因(黄酮-7-氧糖基转移酶基因*OsUGT706D1* (*Flavone 7-O-glucosyltransferase*)和黄酮-5-氧糖基转移酶基因*OsUGT707A2* (*Flavone 5-O-glucosyltransferase*)), 这2个主效基因的等位变异控制不同水稻品种中5-氧糖基黄酮及7-氧糖基黄酮的含量, 从而影响植物的紫外线耐受能力, 且其超表达均能显著提高植株的紫外线耐受性(Peng et al., 2017)。该研究揭示了水稻氧糖基黄酮自然变异的生化基础及其在紫外线耐受方面的作用, 为作物遗传改良提供了新资源。

异黄酮是具有多种功能的生物活性物质, 在植物防御及共生系统中行使重要功能。异黄酮含量是大豆的重要品质性状之一, 是复杂的数量性状。目前对大豆异黄酮生物合成的调控机制了解很少。喻德跃研究组使用大豆355K SNP高通量芯片, 通过全基因组关联分析, 克隆到1个与大豆异黄酮含量相关的R2R3型MYB转录因子基因*GmMYB29*。结合亚细胞定位等研究, 他们证明*GmMYB29*对大豆异黄酮的生物合成基因(*IFS2*和*CHS8*)具正向调控作用, 进而影响大豆

异黄酮的含量(Chu et al., 2017)。该研究为大豆异黄酮分子育种提供了新的基因信息。

番茄是现代人类饮食中有机酸、糖和抗氧化营养素的重要来源之一。苹果酸作为果实中主要的有机酸, 其含量及比例决定了大多数果实的风味品质。叶志彪研究组通过对272份材料进行全基因组关联分析、连锁作图和基因功能分析, 定位到调控番茄苹果酸积累的主要QTL (*TFM6*)。TFM6编码1个铝激活苹果酸转运蛋白(*ALMT9*), 该蛋白定位于液泡膜上。研究发现*ALMT9*启动子中的1个3 bp插入缺失(InDel)与果实中苹果酸含量完全连锁。进一步分析表明, *ALMT9^{indel-3}*位于*SI-ALMT9*启动子中的1个可被WRKY42直接结合的W-box元件中。WRKY42通过结合*SI-ALMT9*启动子上的W-box负调控*SI-ALMT9*的表达, 进而抑制番茄果实中苹果酸的积累。此外, 过表达*SI-ALMT9*能提高根系苹果酸的转运, 进而增强番茄对铝毒的耐受性。进化分析显示, *SI-ALMT9^{indel-3}*在番茄驯化改良过程中受到人工选择(Ye et al., 2017a)。该研究表明, *SI-ALMT9*可能是番茄驯化和改良过程中的关键位点, 为改善果实风味与品质奠定了遗传基础。此外, 张劲松研究组通过分析大豆种子发育不同阶段根、茎和叶等转录组数据中的表达差异基因, 及栽培大豆特异的调控籽粒油分的基因共表达网络, 鉴定出油脂快速合成时期的种子偏好表达转录因子基因*GmZF351*。研究表明该基因在驯化中受到人工选择。*GmZF351*编码串联CCCH锌指蛋白, 该蛋白定位于细胞核并具有转录激活活性。过表达*GmZF351*显著提高转基因拟南芥和转基因大豆种子的油脂含量。*GmZF351*可直接激活油脂合成及贮存基因*BCCP2*、*KASIII*、*TAG1*和*OLEO2*。*GmZF351*还结合*WRI1*的启动子正调控其表达, 并通过*WRI1*下游基因*Pkpa*和*Pkpβ1*进一步提高转基因拟南芥的质体丙酮酸激酶活性, 为脂肪酸合成提供更多的乙酰-CoA, 从而促进油脂在种子中的积累。对*ZF351*进行单倍体型和进化树分析, 发现*GmZF351*单倍体型来自野生大豆III型, 并与高基因表达量、启动子活性和油脂含量相关联(Li et al., 2017i)。该研究揭示了大豆中新的油脂积累调控机制, 为驯化过程中提高油脂含量提供了理论支持。

另外, 李刚研究组对植物光信号相关突变体内淀粉的含量进行了详细检测, 发现光信号蛋白FHY3和FAR1在植物淀粉代谢中具有重要的调控作用。遗传

学实验证实,在*fhy3/far1*双突变体内组成型表达淀粉去分支酶*ISA2*基因能显著提高植株叶淀粉的含量,并能回复淀粉粒结构异常的表型。该研究揭示了FHY3和FAR1通过直接调控淀粉合成过程中*ISA2*基因的表达,从而介导外界光信号与内源糖信号共同调控淀粉的合成(Ma et al., 2017c)。

4.3 植物生殖生物学

亲和的花粉黏着到柱头上后,萌发产生极性生长的花粉管。通过花粉管将精细胞运送至胚囊启动双受精。目前,微丝骨架动态组装对花粉管生长的重要作用已普遍被人们所接受,但潜在的作用机制还不清楚,其原因是人们对生长区域微丝的动态特性和空间排布形式还缺乏统一的认识。黄善金研究组研究表明,花粉管顶端微丝主要从质膜聚合而来,并在花粉管顶端区域形成特定的空间排布:周质微丝束和胞质纤细微丝。这些微丝在调控花粉管中囊泡的向顶端运输和回流方面发挥不同功能。其中,周质微丝束负责囊泡的向顶端运输;中间的胞质微丝则可能通过发挥物理屏障作用主动调控囊泡回流。当花粉管拐弯时,微丝在朝向的一侧经历快速解聚和聚合过程,使顶端微丝结构重排以引导囊泡往新的生长位置聚集,进而推动花粉管向新的方向生长(Qu et al., 2017b)。后续该研究组对微丝解聚因子ADF10的功能进行了研究,发现胞质内微丝的特定空间排布方式对其发挥物理屏障作用至关重要(Jiang et al., 2017c)。微丝骨架作为细胞器和囊泡运输的轨道,将生长相关物质运往顶端。但在花粉管顶端,微丝骨架和囊泡如何互动尚不确定。任海云研究组发现,百合formin蛋白LIFH1定位在花粉管顶端的囊泡上并参与微丝刷状环结构的形成。体外生化实验证明,LIFH1在profilin存在的条件下可促进肌动蛋白成核,并促进微丝正端的延伸。由此推测LIFH1可能从囊泡上起始微丝的组装(Li et al., 2017j)。该研究揭示了LIFH1与profilin协同调控花粉管顶端微丝与囊泡的互动。ADF (actin-depolymerizing factor)是一类在所有真核生物中都保守存在的微丝结合蛋白,通过剪切和解聚微丝的蛋白参与调控细胞中微丝骨架的动态变化。向云研究组发现,被子植物微丝结合蛋白ADF通过内含子滑动机制演化出束化微丝的新功能(Nan et al., 2017)。此外,他们还发现ADF5的功能缺失导致花粉萌发速率和花粉管生长

速率均显著降低,且显著降低*adf5*突变体花粉萌发过程中微丝数量和微丝束化程度及减慢*adf5*突变体微丝的动态变化(Zhu et al., 2017b)。该研究表明ADF5成束微丝功能对被子植物花粉萌发和花粉管生长至关重要。

植物的受精过程涉及复杂的花粉管与雌性细胞的互动,以调控花粉管导向胚囊以及花粉管的完整性和适时释放精细胞。已有研究表明,半胱氨酸丰富小肽LURE和亮氨酸丰富重复基序型受体激酶(LRR-RK) PRK6在花粉管导向珠孔的过程中起关键作用。柴继杰研究组通过大量的体外生化以及半体内功能实验,证明PRK6是LURE的体内直接受体,并通过解析PRK6-LURE1.2复合物晶体结构揭示了原子层面的特异识别机制。研究结果显示,LURE可能通过干扰花粉管PRK6正常的生长功能来实现花粉管吸引(Zhang et al., 2017v)。该研究为更好地理解花粉管吸引的分子机制提供了新线索。

许多顶端生长的细胞能够响应引导信号,在此过程中,细胞精确调控其朝向信号源生长。虽然已鉴定出一些信号感知因子,但对引导过程中控制生长方向的下游信号知之甚少。杨贞标研究组发现,调控花粉管极性生长的信号网络在花粉管导向生长过程中起重要作用。在此信号网络中,花粉管顶端定位的胞吐具有整合花粉管导向信号和ROP1信号以及协调胞内信号与细胞壁张力的作用(Luo et al., 2017a)。该研究揭示了一种胞吐协调信号机制,在细胞响应信号梯度及顶端生长与引导的联系间起重要作用。此外,郭毅研究组证明,拟南芥花粉和花粉管优势表达的A36和A39具有典型天冬氨酸蛋白酶活性,定位于花粉管细胞膜,参与调控花粉的发育及花粉管导向(Gao et al., 2017)。

另外,张彦研究组发现,衔接蛋白复合体1G亚基(AP1G)参与助细胞在感受花粉管后的死亡过程,突变体不能使花粉管爆裂释放精细胞,无法完成双受精。进一步遗传学分析表明,AP1G通过调控助细胞内质子泵的活性,改变助细胞液泡的酸度,从而影响花粉管接纳(Wang et al., 2017i)。该研究揭示了液泡酸度对细胞死亡过程的关键作用,为解析植物特异性细胞死亡过程提供了重要信息。

自交不亲和是存在于显花植物中区分自己和异己花粉的一种重要的种内生生殖障碍,主要由1个复等

位基因构成的单一遗传位点(S位点)控制。在茄科、车前科和蔷薇科物种中, S位点编码的花柱S因子S-核酸酶与花粉S因子SLF分别控制花柱和花粉的自交不亲和性。已有研究显示, S-核酸酶与SLF在细胞质中的互作决定了两者自己异己识别的特异性, 但特异性识别的机制尚不清楚。薛勇彪研究组发现, SLF和S-核酸酶的蛋白表面静电势介导了自己异己的特异性识别(Li et al., 2017f)。该研究为深入阐明自交不亲和机制提供了新见解。

花粉发育除受自身基因的调控, 也涉及花粉与花药壁细胞的互作。花粉外壁是花粉表面的保护性结构, 可保护花粉不受环境胁迫的影响。孢粉素是花粉外壁的主要成分, 是一种由脂肪酸衍生物和酚类化合物构成的高分子聚合物。由于孢粉素的高度化学惰性, 其具体的化学组成一直是一个未解之谜, 特别是对芳香类组分及其作用还了解甚少。梁婉琪研究组揭示了水稻乙酰转移酶DPW2 (DEFECTIVE POLLEN WALL 2)在花药外壁形成中的作用。DPW2隶属水稻BAHD家族HXXXD类型乙酰转移酶, 具有羟基肉桂酰辅酶A- ω -羟基脂肪酸乙酰转移酶活性。其在花药绒毡层和小孢子中高水平表达, 功能缺失导致花粉外壁发育缺陷。dpw2突变体花药角质组分中的羟基脂肪酸和芳香性脂肪酸单体较野生型有不同程度的升高, 而花粉外壁中酚类物质含量下降, 表明DPW2可能影响水稻花药中芳香酸的羧基基团与脂肪酸羟基基团之间的交联(Xu et al., 2017b)。该研究为解析水稻花粉外壁的化学组成提供了新线索。已有研究揭示众多调控因子在促进花粉壁组分合成与运输及发育过程中的作用, 但抑制花粉外壁相关组分过量合成的信号分子尚不清楚。常芳研究组解析了负向调控花粉外壁形成过程的胞外信号分子CLE多肽激素及其作用机制, 发现CLE通过抑制AMS-ATMY-B103/80-MS1转录网络的有害过量表达, 将花粉外壁组分合成维持在合理水平, 最终保证花粉外壁的正常结构和育性(Wang et al., 2017m)。WRKY蛋白是植物特有的转录因子, 广泛参与调控逆境应答反应和生长发育过程。余迪求研究组发现, 拟南芥WRKY34和WRKY2能与花粉特异表达蛋白VQ20在细胞核内互作形成复合物, 调控花粉的发育和活性(Lei et al., 2017)。

花药角质层和花粉是花粉发育与受精的保护屏障。金危危研究组发现了1个花药角质层和花粉外壁

发育缺陷的玉米雄性不育突变体*ipe1* (*irregular pollen exine 1*)。IPE1在花药绒毡层中特异性表达, 编码1个定位于内质网的葡萄糖-甲醇-胆碱氧化还原酶, 该酶催化羟基脂肪酸转化为二元脂肪酸, 从而保障花药的正常发育过程(Chen et al., 2017d)。该研究揭示了一种新的植物雄性育性形成的分子机制, 为玉米雄性不育化制种提供了种质资源。花药发育过程中, 孢原细胞(*archesporial cell*)通过细胞分裂形成内层的初生造孢细胞(*primary sporogenous cell*, PS)以及外层的初生周缘细胞(*primary parietal cell*, PP), PS通过细胞分裂发育成花粉母细胞, 而PP发育成花药的壁层细胞。SPL/NZZ (SPOROCYTELESS/NOZZLE)已被证明是调控拟南芥孢原细胞分化的关键因子。白书农研究组发现, 蛋白激酶MPK3/6可通过磷酸化SPL蛋白调控孢原细胞的分化(Zhao et al., 2017c)。该研究既进一步证实了SPL基因表达的特异性, 也提供了一个全新的研究二倍体生殖细胞分化所需的分子工具。

被子植物受精后, 合子经过1次不均等分裂产生1个较小的顶细胞, 1个较大的基细胞。这2个姊妹细胞的发育命运截然不同, 前者发育为胚胎, 后者主要发育为胚柄并最终解体消失。合子的不等分裂及顶基细胞发育命运的特化对胚胎发生和种子形成至关重要。合子分裂后是否就已决定2个子细胞的发育命运, 抑或顶基细胞的不同发育命运是何时开始编程的, 该问题多年来一直是个未解之谜。孙蒙祥研究组通过激光切割技术结合单细胞培养, 体内体外实验证实了在二胞原胚时期基细胞发育命运的特化已然启动, 且是一种自主特化过程(Qu et al., 2017a)。这一发现例证了合子极性发育的生物学意义, 为揭示合子胞质极性分布及其在细胞命运决定中的作用提供了可信的依据。真核生物中, 蛋白质的SUMO修饰(SUMOylation)参与重要的发育过程。陈福祿研究组发现, 拟南芥SUMO蛋白酶SPF1 (SUMO PROTEASE RELATED TO FERTILITY 1)和SPF2基因通过调节花结构、雌雄配子体和胚胎的发育, 协同调节植物的育性。这2种蛋白酶在体内外均能将蛋白上的SUMO切除, 其功能缺失导致生殖和胚胎特异性基因的异位表达, 进而导致雌雄配子以及胚胎发育严重异常(Liu et al., 2017d)。该研究解析了SUMO蛋白酶调控植物育性的分子机制, 为后续作物改良提供了新线索和思路。绝

大多数植物的种子由1个合子胚发育而来,而大多数柑橘(*Citrus reticulata*)品种1粒种子可产生2–10个由珠心组织体细胞发育的无性胚。柑橘的多胚性是自然界中最稳定的无融合生殖类型之一,在苗木繁育中常利用多胚性来生产整齐一致的砧木。在柑橘栽培过程中也常利用多胚性保存优良基因型。徐强研究组利用单分子测序技术构建了迄今为止最为完整的柑橘基因组,发掘到控制柑橘多胚的关键基因*CitRWP*,明确了多胚形成与MITE转座子插入有关(Wang et al., 2017p)。柑橘多胚基因的发掘和利用对提高柑橘育种效率具有重要意义,同时对大田作物引入无融合生殖性状固定杂种优势也具有借鉴价值。

动物中,减数分裂的产物可直接发育成配子,而高等植物中花粉母细胞经过减数分裂产生小孢子,每个小孢子经过2次有丝分裂产生包括1个营养细胞核和2个精细胞的花粉(即雄配子体)。瞿礼嘉研究组发现,在拟南芥中**HLH**转录因子**DROP1/2**功能缺失突变体产生没有精细胞的花粉,这种异常的花粉能萌发产生花粉管,因此表明精细胞不是花粉管发育所必需的(Zhang et al., 2017i)。减数分裂是单倍体性细胞发生的关键环节之一,其间的染色体重组保证了同源二价体的形成及其后期的正确分离。已有研究表明,减数分裂重组起始于**SPO11**催化的DNA双链断裂,断裂末端在重组酶**RAD51**家族成员的帮助下完成单链入侵,形成1个重组中间体**D-loop**。哺乳动物和植物**RAD51**家族有7个成员,植物**RAD51**、**RAD51C**和**XRCC3**在重组中功能非冗余,但其重组机制还不清楚。王应祥研究组发现,在拟南芥中,**RAD51C**和**XRCC3**通过与**RAD51**互作形成蛋白复合体,促进**RAD51**在染色体上的正确定位,从而保证重组的有序进行(Su et al., 2017b)。该研究为理解真核生物减数分裂重组中**RAD51**家族成员的作用机制提供了新认识。

DNA双链断裂(DNA double-strand breaks, DSBs)对细胞来说是最严重也是最致命的DNA损害类型,而同源性重组(homologous recombination, HR)是细胞的DSB主要修复方式。戚益军研究组以拟南芥为研究材料,通过**GUS**染色发现,双链RNA结合蛋白**IDN2**(INVOLVED IN DE NOVO 2)及其同源蛋白**IDP1**和**IDP2**对DSB有效修复是必需的,且在丧失RNA结合能力的*idn2-1*突变体中,DSB修复效率显著下降,表明RNA可能在**IDN2**调控DSB修复中发挥

作用。通过BiFC等实验发现,**IDN2**能与HR修复通路中的1个关键蛋白**RPA**(Replication Protein A)互作。**IDN2**以及**diRNA**效应蛋白**AGO2**(ARGONAUTE 2)功能的丧失可导致**RPA**在**DSB**位点过多聚集,并造成HR通路关键重组酶**RAD51**发生错误定位。上述结果表明,**IDN2**可在**AGO2/diRNA**的引导下,与**DSB**位点结合的**RPA**发生相互作用,促进**DSB**位点**RPA**被**RAD51**替换,进而促进**DSB**修复(Liu et al., 2017e)。该研究为真核细胞复杂精细的**DSB**修复机制提供了新证据。

减数分裂过程中,性母细胞会主动产生**DSB**,起始同源重组。同源重组正常发生在同源DNA之间,若在同源DNA之间发生重组,则会导致后代基因组紊乱。程祝宽研究组发现1个新的重组中间体蛋白**MEICA1**(MEIOTIC CHROMOSOME ASSOCIATION 1),该蛋白是一个非常保守的真核生物蛋白。**MEICA1**突变导致染色体间的异常黏连和染色体碎片,这些异常黏连和碎片依赖于**SPO11-2**和**DMC1**,但与**KU70**介导的非同源末端连接修复途径无关。**MEICA1**能与**MHS7**互作,共同参与抑制非同源重组的发生。**MEICA1**亦能与**TOP3a**互作,并且**MEICA1**突变能部分回复突变体*msh5*和*hei10*的染色体交叉结数目,说明**MEICA1**具有调节重组频率的功能(Hu et al., 2017b)。此外,该研究组还通过图位克隆,在水稻中发现了1个新的参与偶线期染色体形态建成的因子**ZYGO1**(ZYGOTENE 1)。在*zygo1*突变体中,偶线期染色体不能聚集,从而散布在整个细胞核中,端粒花束也不能形成。因而在整个减数分裂期,观察不到偶线期的出现,从而表现为一个没有偶线期的突变体。**ZYGO1**突变影响**OsSAD1**在核膜的极性定位,并且由**ZYGO1**控制的染色体形态建成独立于**DSB**形成等一系列重要事件。由于偶线期染色体形态不能正确建成,对随后的同源染色体配对、联会和交换均产生很大影响。**ZYGO1**编码1个新的**F-box**蛋白,该蛋白通过其**F-box**结构域与**OSK1**蛋白互作,表明**ZYGO1**作为**SCF**复合体的组分,调控偶线期染色体的形态建成(Zhang et al., 2017f)。

5 蛋白质组学

在植物蓝铜蛋白中最为著名的当属光合电子传递链上的质体蓝素(plastocyanin)。陈月琴研究组通过系统

的形态学和细胞学观察结合分子生物学手段,揭示了 *miR408* 靶向蓝铜蛋白编码基因 *OsUCL8* 可影响叶绿体内铜离子的稳态,进而导致水稻光合速率增强和产量增加。他们发现, *miR408* 过表达可使水稻产量增加,而其靶基因 *OsUCL8* 的CRISPR敲除或RNAi敲低植株也表现出与 *miR408* 过表达一致的表型。该研究表明,细胞质定位的蓝铜蛋白 *OsUCL8* 会影响植物细胞的总铜含量和叶绿体铜库,导致叶绿体内质体蓝素的稳定性发生变化,进而改变植株的光合作用效率及株型等产量性状(Zhang et al., 2017I)。

果胶是植物细胞壁的重要组分,也是植物细胞壁结构最为复杂的多糖。果胶裂解酶是众多果胶降解酶中的成员之一,其能通过 β -消除机制将去酯化的果胶降解成1个短链的果胶分子和1个4,5-不饱和寡聚半乳糖醛酸。在植物中,果胶裂解酶的功能主要表现在花粉和花药发育及果实成熟等方面,但其在水稻中的功能还报道较少。曾大力研究组与国内多家单位合作利用1个水稻矮秆、早衰突变体 *del1* (*dwarf and early-senescence leaf 1*),借助图位克隆手段分离了 *DEL1* 基因,该基因编码1个果胶裂解酶前体(Pectate Lyase Precursor)。*DEL1* 突变导致细胞壁组成成分及结构发生变化,同时引起同聚半乳糖醛酸(homogalacturonan)甲酯化升高。上述结果表明,果胶裂解酶介导的细胞壁变化可引起水稻叶片衰老(Leng et al., 2017)。该研究揭示了水稻植株发育和叶片衰老的新机制。

拟南芥细胞核HtrA蛋白酶Deg9参与信号蛋白ARR4的质量控制,从而调控光信号与细胞分裂素信号,对维持和协调叶绿体的发育及功能非常重要。张立新研究组通过体外纯化Deg9蛋白,解析了Deg9的晶体结构。他们发现Deg9是1个新颖的八聚体,由2个不同构象的四聚体组成。根据结构及生化分析,他们提出了Deg9识别与降解底物ARR4的结构模型, Deg9是在细胞核中首次被发现的非泛素蛋白酶降解体系(Ouyang et al., 2017)。该研究揭示了一种新的蛋白酶调节机制,拓宽了人们对蛋白酶结构与功能及细胞核中蛋白降解机理的认识。

6 光合作用与光形态建成

6.1 叶绿体发育与光合作用

叶绿体是一类由双层膜包裹的细胞器,以二元分裂的

方式进行增殖,其分裂对于维持子代细胞与亲代细胞的连续性等具有重要意义。叶绿体的分裂由一个巨大的、在叶绿体中部组装起来的、贯穿内外膜且主要由蛋白质构成的分子机器介导。该分裂机器的核心成分包括内膜基质侧的FtsZ环和外膜胞质侧的ARC5环。这2个环状物主要由内膜蛋白ARC6和外膜蛋白PDV2互作连接与调控,但目前其连接和调控机制尚不清楚。冯越研究组与高宏波研究组合作,首先通过蛋白质结构生物学手段解析了ARC6-PDV2复合物位于叶绿体膜间隙部分的三维晶体结构。从结构出发,他们进一步证明了PDV2的N端通过自身形成二聚体,拉近2个ARC6分子,从而使ARC6所结合的FtsZ分子相互靠近,以起到稳定以及凝聚FtsZ原丝(protofilament)的作用(Wang et al., 2017n)。据此,该研究提出了PDV2介导叶绿体分裂装置组装的一个简化模型,为植物叶绿体分裂领域的研究奠定了重要的结构基础。卢从明研究组揭示了PPR-SMR蛋白SOT1参与拟南芥叶绿体23S-4.5S核糖体RNA前体加工的分子机制。他们发现, SOT1的PPR结构域可特异识别叶绿体23S-4.5S核糖体RNA前体5'末端一段13个核苷酸的序列,并通过其SMR结构域剪切该识别序列的下游序列,从而参与拟南芥叶绿体23S-4.5S核糖体RNA前体的成熟。通过突变SOT1蛋白的PPR结构域的特定位点,他们证明了SOT1具有序列特异的RNA内切酶活性,且能被人工改造用来识别并剪切预期的RNA底物,为RNA操作提供了一种新的潜在工具(Zhou et al., 2017d)。此外,该研究组还通过对拟南芥中PSI复合物积累期间PsaC的组装进行探索,揭示了TPR蛋白Pyg7通过与PSI组分PsaC互作参与PSI生物合成的分子机制(Yang et al., 2017b)。目前,人们已对拟南芥质体MORFs蛋白的功能进行了大量研究,但MORFs在其它物种(特别是水稻)中影响植物发育的潜在分子机制仍不十分清楚。路铁刚研究组与谷晓峰研究组合作鉴定到1个水稻 *wsp1* 突变体。基因克隆实验表明, *WSP1* 编码1个与拟南芥MORF同源的蛋白,定位于叶绿体。其突变改变了叶绿体多个RNA编辑位点的编辑效率、叶绿体核糖体生成以及 *ndhA* 剪切,同时影响了叶绿体的发育及叶绿素合成(Zhang et al., 2017x)。该研究证明了水稻 *WSP1* 蛋白在叶绿体发育中具有重要作用,拓宽了人们对水稻MORF家族蛋白的认识。

叶绿素是光合作用最重要的色素,关于叶绿素的合成研究多集中在其卟啉环的代谢过程方面,而对其植烯侧链的供应研究尚少。植烯来自叶绿体的牻牛儿基牻牛儿基焦磷酸(GGPP),GGPP也是赤霉素等重要生理物质合成的前体。庐山研究组发现,GGPP合酶(GGPPS)可在叶绿体基质中形成同源二聚体,而在类囊体中与招募蛋白GRP组成异源二聚体。酶活分析等实验证明,异源二聚体的结合能力更强,且酶促活性更高,反应更专一。叶绿素的生物合成依赖于类囊体上由GGPPS/GRP异源二聚体所产生的GGPP。根据对突变体植株的研究表明,水稻利用GRP调控GGPPS在同源和异源二聚体之间的分配,并以此调配GGPPS在叶绿体基质和类囊体上的分布与酶活,从而优先为叶绿素植烯侧链的合成提供底物(Zhou et al., 2017a)。该研究发现了水稻叶绿体中一个新蛋白GRP,并很好地解释了植物对叶绿素合成的保障机制,对农作物生产具有重要意义。王宏斌研究组也对叶绿素合成进行了研究,揭示了2个叶绿体氧化还原调节因子——硫氧还蛋白(TRX)和NADPH依赖的硫氧还蛋白还原酶C (NTRC),通过作用于镁原卟啉IX甲基转移酶CHLM实现对叶绿素合成途径的调控(Da et al., 2017)。叶绿素降解同样具有重要的生物学功能。镁去螯合酶NYE1和NYE2是催化叶绿素降解的关键酶。蒯本科研究组发现,NYE1和NYE2同时缺失可导致拟南芥绿色种子成熟过程中积累游离叶绿素,光照后产生过多的活性氧,致使种子逐渐褪绿并最终丧失发芽能力(Li et al., 2017p)。

光合作用是地球上最为重要的化学反应之一。植物、藻类和蓝细菌进行的放氧型光合作用不仅为地球上的生命活动提供了赖以生存的物质和能量,而且维持着地球大气环境及碳氧的平衡。光合膜蛋白复合物的组装与功能调控是光合能量高效传递和转化的基础。黄芳研究组通过系统生物学研究,在莱茵衣藻(*Chlamydomonas reinhardtii*)中发现1个新的专门负责PSI功能调控的捕光蛋白因子Msf1。研究表明,Msf1在协调PSI核心蛋白合成与色素合成之间起桥梁作用,色素结合蛋白参与PSI的功能维护或生物发生过程(Zhao et al., 2017e)。杨春虹研究组则以重组天线及从野生型和缺失新黄质的拟南芥突变体提取的捕光天线为材料,应用不同色素组合的体外重组技术等,探究了新黄质在PSII大量天线中的功能调节作

用,发现新黄质的结合显著影响紫黄质对大量天线的亲和力,并进一步影响叶黄素循环和非光化学淬灭的调控(Wang et al., 2017j)。

光合作用需要与植物生长环境相适应,高温会造成类囊体膜上复合体蛋白迅速降解,叶片光合机能丧失,进而导致作物严重减产甚至最终死亡。高温胁迫会启动大量热激蛋白的合成,其中包括核基因编码且定位于叶绿体的小热激蛋白HSP21。郭房庆研究组揭示了小热激蛋白HSP21作为分子伴侣蛋白通过与PSII核心亚基蛋白直接结合,维持高温胁迫下PSII复合体及类囊体膜的稳定性,进而提高植物高温胁迫下的光合效率及存活率。他们发现,高温诱导HSP21表达受叶绿体反馈信号途径关键组分GUN5的调控。遗传证据表明,组成型表达HSP21可显著提高高温胁迫敏感突变体*gun5*的存活率(Chen et al., 2017c)。该研究为阐释HSP21的保护功能奠定了坚实的细胞学基础。线粒体交替氧化酶(AOX)在PSII的光保护中发挥作用。高辉远研究组比较分析了C3和C4植物AOX途径的作用机制,发现在C3植物中AOX途径具有光保护作用,主要通过维持光呼吸及从叶绿体输出过量的还原物质实现;而在C4植物中,AOX途径不具有光保护功能(Zhang et al., 2017y)。

6.2 光形态建成和信号转导

光受体感知光的波长和方向等信号。隐花色素CRY2是植物的1个蓝光受体,在植物开花调控等方面发挥重要作用。磷酸化修饰作为隐花色素信号转导途径中的重要生化反应,其分子机制还不清楚。左泽乘研究组与美国的科研单位合作发现了隐花色素CRY2的蛋白激酶PPKs,并证明PPKs对CRY2的磷酸化特异性地依赖于蓝光。通过质谱分析,他们鉴定出PPKs磷酸化CRY2的位点,发现这些位点与植物体内CRY2的位点基本一致,揭示了PPKs是CRY2的主要蛋白激酶。此外,植物体内PPKs蛋白的缺失会显著影响CRY2蛋白的磷酸化程度和稳定性,并最终影响CRY2蛋白的生理功能,导致拟南芥植株开花延迟(Liu et al., 2017g)。另外,该研究组与美国的科研单位合作,发现CRY1和CRY2可与其互作蛋白BIC1及BIC2 (Blue Light Inhibitors of Cryptochromes 1 and 2)形成负反馈环,相互调控它们的活性(Wang et al., 2017o)。

光敏色素(phytochromes, phy)是植物体内感受

红光和远红光的主要光受体,具有抑制避荫反应的功能。王海洋研究组发现拟南芥在遮荫条件下光敏色素的功能受到抑制,导致其互作因子PIFs蛋白快速积累,PIF蛋白能与MIR156基因家族多个成员的启动子直接结合并抑制MIR156基因的表达,引起其靶基因SPL家族成员表达升高,SPL蛋白进一步调控植物株高以及开花时间等一系列重要农艺性状(Xie et al., 2017b)。该研究首次阐明了光敏色素phyB-PIFs和miR156-SPLs调控模块之间的互作关系,完善了避荫反应的调控机理。PIFs是最早发现的与光敏色素互作的bHLH型转录因子,其是光信号通路的另一类关键负调控因子。黑暗中PIF3稳定存在,见光后则迅速降解。PIF3随着光暗变化的机制对于植物在不同光环境下生存具有决定意义。因此,其稳定性调控一直备受关注。陈浩东研究组近期鉴定到一组新的促进PIF3降解的E3泛素连接酶SCF^{EBF1/2}。与之前报道的CRL3LRBs不同,SCF^{EBF1/2}正调控光形态建成。他们的研究表明,黑暗中生长的植物在见光过程中,SCF^{EBF1/2}可通过泛素化PIF3促进其快速降解,但并不影响phyB的含量。该调控过程依赖于被光激活的光敏色素诱导的PIF3磷酸化。然而,PIF3与EBF1/2互作不依赖于光信号或PIF3磷酸化,但PIF3-EBF1/2与SCF核心组分的结合依赖于光信号或PIF3磷酸化(Dong et al., 2017a)。该研究揭示出一种新的SCF复合体激活机制。

COP1 (CONSTITUTIVELY PHOTOMORPHOGENIC 1)是植物光信号转导通路中的核心抑制因子。在拟南芥中,COP1可以与SPA (SUPPRESSOR of phyA-105)蛋白形成十分紧密的复合体,作为E3泛素连接酶通过介导光信号的正调控因子泛素化降解来参与调控植物的多个光控生长发育过程。邓兴旺研究组最新研究表明,COP1/SPA复合体除作为E3泛素连接酶发挥作用外,在持续黑暗生长的幼苗中,还可通过非蛋白降解途径来抑制光形态建成。他们的研究表明,油菜素内酯信号通路中重要的负调控因子BIN2 (BRASSINOSTEROID-INSENSITIVE 2)是另一类光形态建成抑制因子PIF3 (PHYTOCHROME INTERACTING FACTOR 3)的一个激酶。黑暗条件下,BIN2可直接介导PIF3的磷酸化与降解,且在COP1的下游起作用。COP1/SPA复合体可通过抑制BIN2活性进而促进蛋白的稳定来发挥作用(Ling et al.,

2017)。该研究揭示了COP1抑制光形态建成的新机制,对深入发掘动植物中COP1的新功能与作用机理提供了重要启示。同时,邓兴旺研究组的另一项工作阐明了COP1复杂而精密的调控机制。他们结合遗传学和生物化学的方法,证明了丝氨酸/苏氨酸激酶(Serine/Threonine Kinase) PID (PINOID)直接与COP1互作,并可针对其第20位丝氨酸残基进行磷酸化修饰,该翻译后修饰导致COP1活性适度降低,从而维持植物体内COP1的活性处于一个正常稳定的状态,以使植物在生长过程中适应多变的生长环境,确保其顺利进行光形态建成(Lin et al., 2017)。该研究揭示了光调控植物幼苗形态建成的一个重要分子机制,对进一步理解光调控植物生长发育信号通路具有重要意义。此外,毛同林研究组和李继刚研究组发现了COP1的新底物——微管结合蛋白WDL3。黑暗条件下,COP1通过与WDL3直接结合定位到微管骨架上,在细胞质中经过泛素化WDL3介导其降解,进而影响微管的稳定性和动态变化,调控植物下胚轴细胞的伸长生长(Lian et al., 2017)。该研究揭示了黑暗下分布于细胞质的COP1介导下游底物降解的新功能。

植物幼苗在黑暗下利用种子所带的能量进行暗形态建成,此时质体是白色体,没有叶绿素合成,在土壤中幼苗同时承受着土壤机械压力;幼苗破土见光后,白色体很快发育成叶绿体,并伴随叶绿素的合成,幼苗变绿,植物进入光合自养生长,该转变过程对植物至关重要。施慧研究组和钟上威研究组合作,发现乙烯信号途径的关键转录因子EIN3与光信号途径的重要抑制因子PIF3能直接互作,形成相互依存的转录复合体,并结合到光合作用捕光天线复合体基因LHC的启动子上,从而抑制其表达,阻止叶绿体的发育。EIN3响应土壤机械压信号,黑暗下ein3突变体的白色体提前发育,而过量表达单个LHC基因也可使白色体发育提前(Liu et al., 2017i)。该研究表明由EIN3-PIF3组成的转录调控元件可整合土壤的多种信号,调控叶绿体的早期发育。林荣呈研究组则发现了1个SWI2/SNF2型的染色质重塑因子BRM (BRAHMA),该因子在黄化幼苗见光过程中负向调控叶绿素的合成。BRM基因的表达降低导致拟南芥幼苗从异生长向见光自养生长的过程中,子叶转绿加快,活性氧积累减少。BRM蛋白可特异结合到原叶绿素酸酯氧化还原酶基因PORC的启动子上,调节PORC启动子

区H3K4me3的组蛋白甲基化程度,并抑制其表达,这种结合作用依赖于BRM与PIF1转录因子的直接互作(Zhang et al., 2017e)。该研究揭示了叶绿素合成在染色质重塑和组蛋白修饰层面的调控方式。

此外,林荣呈研究组还发现B-box型蛋白家族第4亚家族成员BBX23可促进红光、远红光和蓝光条件下的光形态建成。在转录水平上,PIF1和PIF3蛋白能直接结合到HY5及BBX23的启动子上并激活它们的表达;在翻译后水平上,BBX23蛋白在黑暗下受到COP1介导的泛素化降解。同时,BBX23通过与HY5互作被招募到下游光响应基因的启动子上,并与HY5协同调控下游基因的表达(Zhang et al., 2017w)。该研究揭示了由PIF1/PIF3、HY5和BBX23组成的转录级联反应调控植物光形态建成的分子机制。黑暗中生长的植物具有伸长的下胚轴和闭合的子叶,而光下生长的植物下胚轴缩短并且子叶打开变绿,以更好地吸收太阳光进行光合作用。朱自强研究组发现,用JA处理黑暗中生长的幼苗会抑制其下胚轴伸长并促进子叶打开,且同时抑制植物光形态建成重要负调控因子COP1的活性,从而稳定受COP1降解的多个光形态建成正调控因子。RNA测序分析显示,JA处理会引起黑暗中生长的幼苗体内部分受光调控的基因表达发生改变,而这其中多数基因与植物细胞壁修饰或IAA反应有关,即与细胞伸长行为改变直接相关。进一步研究表明,JA可能通过2种方式抑制COP1的活性:一是削弱COP1与SPA1间的互作;二是减少COP1蛋白在细胞核内的积累(Zheng et al., 2017)。该研究揭示了JA通过调节光信号组蛋白影响植物形态建成的机理,对理解植物中外环境因子与植物激素信号途径的整合具有重要意义。

7 表观遗传调控

以孟德尔为代表的生物学家提出的经典遗传学认为,生物体表型改变由DNA序列变化引起。而表观遗传学是指DNA序列不变的情况下,遗传性状发生的改变。表观遗传调控机制主要包括组蛋白修饰、依赖于ATP的染色质重塑、组蛋白变体的替换、DNA甲基化以及非编码RNA的调控等。

7.1 组蛋白修饰

组蛋白核心组分比较保守,但其尾端可被动态修饰,

包括甲基化、乙酰化和泛素化等。

组蛋白赖氨酸甲基化作为真核生物保守的表观遗传修饰,可发生在不同组蛋白的不同赖氨酸残基,如H3第4、9、27和36位及H4第20位等。H3K4甲基化修饰广泛分布于常染色质区,然而,目前谷类植物中关于H3K4甲基转移酶的研究尚不多见。沈文辉研究组报道了具有H3K4甲基化催化活性的水稻甲基转移酶SDG701。对SDG701的功能缺失突变体及过量表达植株的分析表明,SDG701参与水稻生长发育等过程并最终影响水稻的产量。进一步分析表明,SDG701能直接富集到成花素基因*Hd3a*和*RFT1*的染色质区,建立H3K4me3修饰并促进两者的表达,进而促进水稻开花(Liu et al., 2017c)。

组蛋白乙酰化是一种激活型的表观修饰。组蛋白高乙酰化水平使染色质呈开放状态以激活基因的表达,低乙酰化水平则促进染色质压缩进而抑制基因的表达。水稻根冠的形成影响水稻的整个生长发育过程,WOX11被发现可调控根冠的起始和伸长,但具体机制尚不清楚。周道绣研究组通过酵母双杂交实验筛选获得了WOX11的结合蛋白ADA2,而ADA2能与乙酰化酶GCN5互作。进一步研究表明,WOX11通过招募ADA2-GCN5复合物建立H3乙酰化修饰,从而激活下游根冠分生组织中靶基因的表达。水稻ADA2与GCN5基因在根的分生组织中高度表达并且为细胞的分裂和生长所必需。同时,WOX11和ADA2-GCN5参与调控一系列根中特异表达的基因(Zhou et al., 2017b)。该研究是水稻根冠发育调控机制研究上的又一重要突破。此外,吴克强研究组报道了拟南芥去乙酰化酶HDA6与组蛋白甲基转移酶SUVH4/5/6互作调控转座子沉默的机制。他们发现HDA6能结合组蛋白甲基转移酶SUVH4/5/6,进而证明HDA6的C端结构域负责与SUVH5互作。进一步模拟磷酸化实验证明,HDA6的C端第427和429位丝氨酸磷酸化可提高HDA6的酶活性,若将第427位的丝氨酸突变为丙氨酸,HDA6便丧失了与SUVH5/6结合的能力,表明HDA6的磷酸化修饰对其功能至关重要(Yu et al., 2017a)。该研究提出了一个HDA6与SUVH4/5/6协同消除H3的乙酰化修饰并建立H3K9甲基化修饰进而抑制基因转录的新模型。

染色质修饰与光介导的植物生长有关,但潜在机制仍不明确。侯兴亮研究组鉴定了4个拟南芥核因子

NY的同源物NF-YC1、NF-YC3、NF-YC4和NF-YC9 (NF-YCs)。这4个同源物彼此之间功能冗余,且可以通过组蛋白去乙酰化抑制光控制的下胚轴伸长。NF-YCs的功能缺失突变体在光下表现出下胚轴伸长等表型。NF-YCs在光下能够与组蛋白去乙酰化酶HDA15互作,并共同富集在一系列调控下胚轴伸长基因的启动子区,通过H4去乙酰化进而抑制基因的表达;在黑暗条件下,这种结合便会消失,从而导致靶基因上H4乙酰化水平升高。进一步分析表明,NF-YCs的转录抑制功能部分依赖于HDA15的去乙酰化活性,且HDA15的缺失可回复NF-YCs过量表达植株下胚轴较短的表型(Tang et al., 2017b)。该研究表明NF-YCs通过表观遗传修饰响应外界环境变化,进而调控植物的生长发育过程。

7.2 染色质组装与重塑

ATP依赖的染色质重塑因子、组蛋白分子伴侣、组蛋白变体以及组蛋白修饰酶均参与调节染色质的结构变化进而影响染色质的复制、转录和修复等过程。

核小体是染色质的基本单位,组蛋白分子伴侣在核小体的组装及去组装过程中行使重要功能。董爱武研究组与麻锦彪研究组合作报道了H2A-H2B分子伴侣NRP1 (NAP1-Related Protein 1)在根毛发育中的作用。前期的研究表明,NRP1和NRP2的功能缺失突变体表现出根毛发育异常的表型。最新的研究证明NRP1在体内和体外均能与转录因子WER发生互作,并富集在GL2基因的启动子区。体内功能分析显示,NRP1对GL2的调控依赖于WER。晶体结构分析显示,NRP1通过其N端的 α 螺旋形成二聚体,破坏 α 螺旋或去掉C端的酸性结构域均会影响NRP1与组蛋白或WER的结合,进而无法激活GL2的转录,并最终无法回复 $nrp1-1/nrp2-1$ 突变体的表型。生化实验进一步证明,NRP1能释放组蛋白对WER-DNA复合物的抑制作用(Zhu et al., 2017g)。该研究阐明了在细胞分化过程中,关键的转录因子可将组蛋白分子伴侣招募到特定的靶基因,改变相关区域的染色质结构,促进基因转录,进而影响细胞的命运决定。

组蛋白变体的掺入或替换可改变染色质的结构,进而影响基因的表达等。目前已发现的组蛋白H2A的变体主要有H2A.X、H2A.Z、macroH2A和H2A.Bbd

(Barr body deficient)。H2A.Z是组蛋白H2A在进化上最为保守的变体。秦源研究组利用高通量测序(ChIP-seq)等技术手段,以野生型和 $arp6$ 突变体的花序为材料,比较了全基因组范围内H2A.Z、H3K4me3、H3K27me3修饰及核小体的占位,发现H2A.Z在启动子区与H3K4me3共同富集,然而在增强子上与H3K27me3共同富集并负向调控基因的表达。H2A.Z在+1核小体位置处的分布与基因的表达密切相关,同时其通过促进H3K27me3抑制H3K4me3修饰的建立来抑制增强子的活性(Dai et al., 2017)。该研究为组蛋白变体及组蛋白甲基化修饰协同调控基因的表达提供了新思路。此外,苏震研究组通过ChIP-seq技术分析了H2A.Z在水稻愈伤组织及幼苗中的分布,发现其主要分布在高表达基因的5'端,同时在高表达基因的3'端也有一定的富集。H2A.Z的分布与基因的表达水平呈正负相关性,说明其对水稻基因表达的调控具双重性。通过与其它类型的修饰进行比对,他们发现H3K4me3修饰与H2A.Z的分布均在表达基因的5'端,而H3K27me3的分布与H2A.Z部分重合(Zhang et al., 2017m)。该研究揭示了H2A.Z在水稻基因组范围内的分布情况,阐明了其分布在基因转录乃至水稻发育过程中的作用。

组蛋白包含着生命个体生长和发育的信息,这些信息通过组蛋白上的不同修饰位点及不同组蛋白变体来完成功能。丁勇研究组报道了植物特异的组蛋白H2A第95位丝氨酸磷酸化修饰的功能。拟南芥MLK4 (MUT9P-LIKE-KINASE4)能磷酸化H2A第95位丝氨酸,而该位点是植物特有的组蛋白修饰位点。突变MLK4会引起拟南芥在长日照条件下特异的晚花表型,表明MLK4对拟南芥开花时间的调控依赖于光周期途径。此外,MLK4能够与CCA1 (CIRCADIAN CLOCK ASSOCIATED 1)结合并富集到GI基因的启动子区,CCA1可与染色质重塑复合体SWR1及NuA4共有的亚基YAF9a结合,因此可同时调控H2A.Z的掺入及H4乙酰化修饰。MLK4的缺失导致H2A第95位丝氨酸磷酸化水平降低,并伴随GI基因上H2A.Z和H4乙酰化富集程度降低及GI的表达下调,进而导致突变体产生晚花表型(Su et al., 2017c)。该研究揭示了植物中特有的组蛋白H2A修饰位点及其功能,为组蛋白修饰调控植物开花时间与组蛋白变体间的转换提

供了一个范例。

7.3 DNA甲基化与非编码RNA

生物体通过DNA甲基化与去甲基化反应使基因组的甲基化状态达到动态平衡。朱健康研究组利用CRISPR/Cas9技术获得了番茄*SIDML2*的突变体。*SIDML2*是拟南芥去甲基化酶*ROS1*的同源基因,其缺失可造成番茄全基因组范围DNA甲基化水平升高,致使促进果实成熟的相关基因的表达受到抑制,呈现出果实不能够正常成熟的表型。进一步研究发现,*SIDML2*参与成熟相关基因的激活表达(Lang et al., 2017)。该研究不仅揭示了*SIDML2*基因的DNA去甲基化功能,而且表明了DNA甲基化可能是转录因子和植物激素之外的第三个最重要的调节果实成熟因子,具有重要的理论和应用价值。此外,该研究组还利用生化手段鉴定到拟南芥中的1个染色质调控因子*ASI1*的互作蛋白——AIPP1 (ASI1 IMMUNOPRECIPITATION PROTEIN 1),发现该蛋白可作为“桥梁”蛋白介导*ASI1*与*EDM2*在细胞内的互作,形成蛋白复合体共同在内含子含有异染色质组基因的RNA正确加工中起作用(Duan et al., 2017a)。该研究对于我们理解高等真核生物中表观遗传修饰介导的异染色质沉默与RNA加工机制之间的互作关系具有重要意义。

miRNA (MicroRNA)是一类在生物体内普遍存在的非编码、长度约为21个核苷酸的小分子RNA。它在调控植物器官发育、信号转导和响应逆境胁迫过程中发挥重要作用。由于miRNA基因较小,且大多数miRNA家族都由多个成员组成,具有遗传冗余性,所以很难通过传统的基因功能缺失突变体的方式对其进行研究。最新发明的靶标模拟(target mimic, TM)和短串联靶标模拟(short tandem targets mimic, STTM)技术,使从基因组水平上大规模研究miRNA的功能成为可能。朱健康研究组利用STTM技术降低了35个水稻重要miRNA家族的表达水平,发现了水稻许多miRNA调控农艺性状的新功能。研究人员发现在STTM-miRNA株系中miRNA参与调控水稻株高和穗粒数等众多重要农艺性状,且这种受调控的表型可在连续5代中稳定遗传。同时,通过对miRNA的遗传调控,验证了miRNA也可作为作物改良的重要靶标(Zhang et al., 2017h)。该研究不但拓展了人们对水稻中miRNA功能的认识,也为进一步研究水稻和其它

作物的miRNA功能及品种改良提供了宝贵资源。另外,该研究组也对拟南芥中的SnRK2蛋白激酶家族进行了研究,发现该家族有10个成员(SnRK2.1–SnRK2.10)。其中,*snrk2.2/2.3/2.6*三突变体对ABA不敏感,且其miR160等miRNA的含量降低,但miRNA前体及其靶基因表达却上调,说明SnRK2蛋白激酶在miRNA合成过程中发挥重要作用。此外,*snrk2.2/2.3/2.6*三突变体与miRNA缺陷突变体*se-1*和*hyl1-2*在形态学上存在一些共同特征。HYL1蛋白是调控miRNA合成途径的核心组分,其在三突变体和对渗透胁迫敏感的*snrk2*十突变体中表达量均显著降低,表明HYL1蛋白的稳态水平依赖于SnRK2蛋白激酶。进一步研究表明,HYL1和SE蛋白可能是SnRK2蛋白激酶的磷酸化底物(Yan et al., 2017a)。以上研究为揭示miRNA生物合成的调控机制提供了新思路。此后,郑丙莲研究组发现了miRNA生物合成过程中的新因子SMEK1,并证明磷酸酶复合物PP4/SMEK1介导了HYL1的去磷酸化。*smek1*突变体表现为全基因组范围内的miRNA水平降低,而这种降低是由于HYL1的降解所致。SMEK1通过2种方式稳定HYL1蛋白:一种是SMEK1作为1个抑制因子抑制MAPK的激活,进而减弱HYL1的磷酸化;另一种是SMEK1作为磷酸酶PP4的调节亚基,以HYL1为底物进行去磷酸化(Su et al., 2017a)。该研究为探索植物miRNA的加工过程开拓了新路径。miR156是植物从幼年向成年阶段转变的重要调控因子,但其上游的调控机制尚不清楚。吴刚研究组报道了miR159通过MYB33抑制miR156的产生,进而调控拟南芥从幼年到成年阶段的转变(Guo et al., 2017a)。该研究发现了不同miRNA共同调控植物生长发育过程的新机制。

8 细胞骨架与囊泡运输

8.1 细胞骨架系统及其调控

细胞骨架(cytoskeleton)系统主要包括微管(microtubules, MTs)和微丝(actin filaments, F-actin),其在调控植物生长发育和细胞形态建成等生理过程中起重要作用。然而,目前人们对微管和微丝的调控形成机理及其影响植物形态发育和发生机制的认识还十分有限。林德书研究组揭示了微管骨架通过时空排列调控花瓣锥形细胞形态建成的分子遗传机制。他们首先

建立了拟南芥花瓣锥形细胞的活细胞成像技术平台, 定量统计锥形细胞形态和微管骨架的排列方式。然后通过遗传突变体筛选和药剂处理, 该研究组证明了微管而非微丝在花瓣锥形细胞发育过程中起决定作用。进一步他们利用活细胞成像技术阐明了微管骨架的时空排列调控花瓣锥形细胞的形态建成(Ren et al., 2017)。该成果有望应用于农业生产, 实现作物品质改良和产量增加。

根毛在植物吸收水分、营养物质及与外界环境互作的过程中发挥重要作用。作为典型的进行顶端生长的植物细胞, 根毛是真核细胞中研究细胞极性建立、维持以及形态发生的模式系统之一。傅纓研究组研究表明, MAP18 (microtubule-associated protein 18) 可与微管和微丝蛋白结合。在根毛中, MAP18既能作用于微丝骨架调控细胞核的正确定位, 也参与ROP2信号途径调控根毛的顶端生长。ROP2是一类植物特有的小G蛋白, 调控根毛的起始和极性生长。体内与体外生化实验表明, MAP18可与ROP2直接结合, 并更倾向于结合无活性形式的ROP2。进一步研究表明, MAP18能正调控根毛顶端ROP2的活性, 其通过与AtRhoGDI1/SCN1 (RhoGTPase GDP dissociation inhibitor 1/Supercentipede 1) 竞争性结合无活性的ROP2, 促进根毛顶端ROP2的激活, 从而调控根毛的生长发育(Kang et al., 2017)。该研究为深入理解植物细胞极性生长和形态建成的调控机理及真核细胞中Rho GTPases的信号转导机制具有重要意义。

8.2 囊泡运输

细胞内的囊泡运输是生命活动中一个极其复杂的动态生物学过程, 参与各种植物的生长发育和对环境的响应。蛋白质分选、囊泡运输的特异性以及关键调控因子影响囊泡运输的过程并调控生长素的极性分布, 进而调控植物根的生长发育。

植物液泡通过调控离子平衡及次生代谢物质储存维持渗透压, 参与植物响应环境信号等过程。定位在液泡膜上的离子转运蛋白和酶类等对液泡发挥功能至关重要。这些蛋白质从内质网合成后可通过4条囊泡运输途径到达液泡膜。目前依赖复合体COPII途径研究得较为清楚, 而由内质网直接到达液泡的独立演化途径的分子机制仍然未知。张彦研究组利用

COPII的小G蛋白SAR1c-DN阻断PAT10靶向液泡膜, 证明了PAT10经SAR1c运输从内质网到达高尔基体, HOPS复合体的VPS41亚基也参与该融合过程(Feng et al., 2017b)。

植物在生长发育过程中或面对环境变迁时, 需不断将细胞膜上的特定蛋白质泛素化, 之后经由内体分拣转运复合体运送到液泡进行降解, 以维持正常的生长发育。赵光裕研究组通过研究拟南芥内体分拣转运复合体ESCRT中第二复合体的VPS36, 发现该蛋白质具有与泛素结合的能力, 且可与其它内体分拣转运复合体第二复合体的蛋白VSP22和VPS25结合。此外, VPS36蛋白缺失还可造成拟南芥生长发育严重缺失。借助细胞分子遗传学方式, 他们将可标定不同细胞器的荧光标记蛋白导入VPS36突变株, 发现其细胞内的细胞膜上负责输送生长素的PINs (PIN-FORMEDs)和AUX1 (AUXIN RESISTANT 1)及其它膜蛋白(如PIP1)在细胞质内的次级内体(late endosome)异常累积。另外, 在VPS36突变株细胞中亦可发现液泡生成明显受阻。该研究表明, 拟南芥VPS36对内体分拣的正常运作及后续液泡的形成非常重要(Wang et al., 2017e)。

细胞程序性死亡介导的植物绒毡层降解是小孢子发育和花粉外壁形成的必需过程。然而, 关于调节绒毡层细胞程序性死亡的机制还不十分清晰。姜里文研究组发现, 由Rab7介导的半胱氨酸蛋白酶的液泡转运与绒毡层降解有关。他们提供了以下5方面相关证据。(1) 在*mon1*突变体中, Rab7的激活缺陷导致绒毡层和雄性配子体成熟障碍, 从而造成植物雄性不育;(2) 在花药中, *MON1*在绒毡层细胞和花粉的表达量最高;(3) *mon1*突变体的绒毡层细胞程序性死亡和降解出现延迟, 造成花粉外壁无法正常形成, 从而导致植株育性下降;(4) *MON1/CCZ1*介导的Rab7激活对与绒毡层降解相关的半胱氨酸蛋白酶的液泡运输不可或缺;(5) *MON1*突变影响花粉萌发和花粉管伸长(Cui et al., 2017)。该研究表明, 在拟南芥中*MON1/CCZ1*介导的液泡转运对花药绒毡层细胞程序性死亡及花粉发育非常重要。此外, 姜里文研究组还对植物自噬体的膜起源进行了研究, 揭示了植物ATG9蛋白在自噬体内质网生物发生过程中的独特功能, 为证实植物细胞中存在自噬体的膜起源问题提供了有力证

据(Zhuang et al., 2017)。

9 植物系统进化

9.1 分子进化、比较基因组学和进化发育生物学

基因组学的快速发展为植物在各种生境中的演化机制提供了重要信息。拟南芥起源于伊比利亚半岛和北非地区,如今已沿着欧亚大陆扩散到长江流域。其在扩张过程中如何适应气候变化是一个非常重要的进化生物学问题。郭亚龙研究组与国内多家单位合作,对长江流域分布的118个拟南芥株系进行了重测序分析,发现长江流域的拟南芥群体从原始群体中分离大约发生在61 409年前,并在2个不同的时间点发生过基因流事件,随后该群体在最近的几千年内散布到整个长江流域。拟南芥的一些生物学调控进程在适应过程中发生了改变。通过遗传作图,他们发现1个调控开花时间的基因SVP在拟南芥适应长江流域环境的过程中发挥了重要作用(Zou et al., 2017)。该研究为解释物种如何适应不同区域性气候条件提供了新思路。此外,郭亚龙研究组还对拟南芥及其近缘种芥菜(*Capsella rubella*)进行了全基因组比较,发现尽管拟南芥与芥属物种的分化发生在800万年前,但二者仍有许多古老的平衡选择位点。在数百个共享编码区多态性的基因中,他们发现5个基因受到长期的平衡选择,这些基因参与生物和非生物胁迫以及一些其它的基础生化通路。进一步研究显示,具有不同单倍型的群体间在生态上有显著分化,说明受平衡选择的基因与植物的适应性密切相关(Wu et al., 2017c)。该研究首次提供了在全基因组水平上开展植物平衡选择研究的案例,揭示了植物中存在的平衡选择位点对其适应性起关键作用。

苹果是温带地区栽培面积最大的蔷薇科果树之一,但栽培苹果的起源及其演化历程长期以来一直不清楚。陈学森研究组与美国的科研单位合作,对分布于世界范围的苹果属24个种、117份种质资源进行了全基因组重测序,检测到大量的基因组的多态性(Duan et al., 2017b)。该研究为苹果分子标记育种和品种改良提供了重要信息。

林木重要经济性状不仅受到编码蛋白基因的调控,还受到非编码调控因子(如microRNA)的影响。这些谱系特异的miRNA在进化过程中经历了一个快速

产生和变化的过程,但它们的起源与功能仍存在争议。张德强研究组对林木中非编码miRNA的功能进化与等位变异进行了研究。他们选取毛白杨(*Populus tomentosa*) 6种组织上的miRNA进行二代测序;并通过群体遗传学方法,解析了杨树特有miRNA群体的适应性机制,剖析了SNP位点的遗传效应。进化分析表明,杨树特有的miRNA具有更快的更新速率,在表达水平上经历了由低到高的进化模式,并倾向于调控杨树全基因组复制后留下的基因,这些基因在抗病和信号转导等方面具有重要作用(Xie et al., 2017a)。该研究全面解析了miRNA的起源及功能,为探索其在林木遗传改良中的作用奠定了基础。

要理解物种的基因组结构、遗传变异和演化,1个高质量的参考基因组是非常重要的。水稻有2个亚种:粳稻和籼稻,现在的参考基因组主要来自粳稻品种。梁承志研究组与李仕贵研究组合作报道了1个高质量的籼稻(蜀恢498)基因组参考序列。他们组装得到的390.3 Mb基因组对蜀恢498基因组的覆盖率在99%以上,该基因组将作为水稻中基因研究和结构变异的重要参考(Du et al., 2017b)。

甘薯(*Ipomoea batatas*)在中国是除水稻、小麦和玉米之外的第四大粮食作物。杨俊研究组与国内外多家单位合作成功绘制了甘薯精细的六倍体基因组图谱(Yang et al., 2017c)。该研究揭开了甘薯起源之谜,为合理开发利用甘薯近缘野生种资源提供了新思路。

十字花科的异源四倍体油菜(*Brassica napus*)是1种非常重要的油料作物。为进一步理解它在多样性和适应上的遗传机制,王汉中研究组与国内外多家单位合作发布了1种亚洲半冬性油菜ZS11的基因组草图,并将其与冬季性油菜品种Darmor-bzh及两亲本物种进行了比较(Sun et al., 2017b)。该研究加深了人们对亚洲不同芜菁油菜形态型的遗传多样性及半冬性油菜驯化历史的理解。菠菜(*Spinacia oleracea*)是苋科一种重要的叶用蔬菜,含有丰富的类胡萝卜素等营养物质。王全华研究组与美国的科研单位合作报道了菠菜的基因组序列草图(Xu et al., 2017a)。该研究为菠菜的演化和驯化提供了新视角。

三七(*Panax notoginseng*)为五加科物种,是世界上价值最高的药用植物之一。高立志研究组与国内科研单位合作测定了1个广为栽培的二倍体三七的基因组草图。他们估测该基因组的大小为2 002–2 110

Mb, 预测其中编码蛋白质的基因有34 369个(Zhang et al., 2017d)。该研究为全面理解三七生化多样性和药理性质打下了坚实的基础。此外, 高立志研究组还对山茶科栽培茶树(*Camellia sinensis*)的基因组进行了序列测定, 发现其基因组大小为3.02 Gb。其中少数几个长末端重复序列(LTR)反转录转座子家族经历了缓慢、稳定而长期的扩增, 导致茶树基因组变得十分庞大, 并具有大量重复序列(80.9%)。另外, 他们还发现黄酮类物质代谢和生物合成相关基因具有品系特异的扩增, 从而提高了这些品系中儿茶酸生成和萜类酶活化及其胁迫耐受性, 这些性状对茶的风味具有重要作用(Xia et al., 2017)。该研究将有助于培育更多风味的茶叶, 从而在世界范围内满足更多饮茶爱好者的需求。

博落回(*Macleaya cordata*)隶属罂粟科, 富含血根碱和白屈菜红碱等同时具有抗菌和生长促进功能的代谢物, 可作为牲畜食用抗菌饲料添加剂的安全来源植物。曾建国研究组与国内科研单位合作完成了博落回的全基因组测序, 估测其基因组大小为378 Mb, 含有22 328个蛋白质编码基因, 转座元件占43.5%。此外, 他们还发现博落回中存在完整的血根碱和白屈菜红碱合成途径(Liu et al., 2017h)。该研究为未来通过作物改良或微生物途径重建血根碱和白屈菜红碱的生产提供了重要的参考信息。苦荞麦(*Fagopyrum tataricum*)是蓼科的非谷类作物, 对逆境有较强的适应能力, 其不含谷蛋白的谷粒中含有完全蛋白质, 是一种著名的健康食品。乔治军研究组与国内多家单位合作测得了苦荞麦的基因组序列。分析表明, 该基因组大小为489.3 Mb, 含有33 366个蛋白质编码基因(Zhang et al., 2017p)。该研究将有助于农业和营养学中重要基因的发现及苦荞麦的遗传改良。

玉米是从低地大刍草(*Zea mays ssp. parviglumis*)驯化而来, 但高地大刍草(*Z. mays ssp. mexicana*)对现代玉米的贡献仍然未知。严建兵研究组将一种近交的现代玉米(Mo17)与高地大刍草进行杂交, 对其10个后代株系进行了基因组测序。序列比较分析表明, Mo17、B73和高地大刍草的基因组之间存在很大程度的多样性; 玉米基因组中有超过10%存在高地大刍草基因组的渐渗, 暗示高地大刍草对玉米的适应和品质提高有很大贡献(Yang et al., 2017g)。该研究对提升现代玉米性状的遗传多样性具有重要意义。

蔷薇科(Rosaceae)中具有许多高经济价值的水果和花卉。因此, 对蔷薇科系统发育关系的确定将有助于人们合理开发利用该科的资源。伊廷双研究组与国内外多家单位合作利用蔷薇科79属132种的叶绿体基因组信息, 重建了一棵具有高支持率和高分辨率的系统发育树, 并解析了亚科、族和属间的系统发育关系。在此基础上, 研究人员估算了蔷薇科及其主要分支的起源和分化时间, 并推断出古气候和地质时间对蔷薇科主要分支产生的影响(Zhang et al., 2017q)。该研究对揭示蔷薇科的起源和多样化的产生意义重大。

蕨类作为古老的陆生维管植物, 在植物进化过程中占据重要位置。以往使用不同的基因片段构建蕨类植物系统关系时一直难以获得较为稳定的支持。为了解决这一难题, 严岳鸿研究组与张宪春研究组合作, 选取世界蕨类植物PPG (pteridophyte phylogeny group)系统中11目38科69种, 开展了大规模的转录组测序。他们从中筛选出大量的直系同源基因来构建系统发育树, 并结合多种方法进行相互验证, 最终获得了具有高支持率的蕨类系统进化关系(Shen et al., 2018)。该研究澄清了很多蕨类系统进化中的争议问题, 为研究早期陆地植物进化提供了大量基础数据。

稻属含有2个栽培种, 即亚洲栽培稻和非洲栽培稻(*O. glaberrima*), 它们分别起源于亚洲的普通野生稻(*O. rufipogon*)和非洲的短舌野生稻(*O. barthii*)。亚洲栽培稻在驯化和改良过程中, 增加穗粒数和提高产量是重要目标之一。为了揭示产量提高的遗传机理, 孙传清研究组与谢道昕研究组合作, 克隆了水稻穗粒数相关基因NOG1 (NUMBER OF GRAINS 1), 在水稻品种特青中过表达该基因可提高产量19.5%, 且不影响其它农艺性状。对该基因进一步分析表明, 其编码烯酰-CoA水合酶/异构酶(enoyl-CoA hydratase/isomerase)蛋白, 在其启动子区域的12 bp插入可增加NGO1基因的表达量进而增加穗粒数(Huo et al., 2017)。该研究为揭示水稻产量性状调控的分子机制提供了新线索。此外, 朱作峰研究组与美国的科研单位合作, 利用图位克隆方法从非洲野生稻中分离了1个控制籽粒长度的基因GL4 (Grain Length 4), 该基因控制水稻颖壳细胞纵向伸长。对GL4的分子进化研究表明, 非洲栽培稻驯化过程中选择GL4基因第1外显子上1个SNP的变异导致GL4蛋白提前终止, 最终引起非洲栽培稻籽粒变小, 野生稻等位基因能使非洲

栽培稻籽粒增大, 单株产量提高约15%。另外, *GL4*同时控制水稻种子的落粒性, 选择该SNP变异引起非洲栽培稻种子落粒性丧失。该研究组前期的研究表明, *GL4*在亚洲栽培稻的同源基因*SHA1*中的1个SNP变异引起亚洲栽培稻种子落粒性丧失, 但该SNP变异并未使亚洲栽培稻的籽粒变小(Wu et al., 2017d)。*GL4*基因的分离和鉴定为作物的平行驯化提供了新的分子证据。另外, 李云海研究组与国内多家单位合作对籼稻102份品种进行了基因组测序和表型分析, 定位到1个能控制谷粒大小的基因*GSE5* (*GRAIN SIZE ON CHROMOSOME 5*)。研究表明, 部分籼稻品种的*GSE5*基因启动子有950 bp的缺失。进一步研究发现, 该基因通过调控细胞数目来影响籽粒宽度, 并认为*GSE5*在不同水稻品种间的差异表达可能是造成粒宽差异的主要原因(Duan et al., 2017c)。该研究阐明了籼稻品种间和籼稻亚种间粒宽差异的分子遗传机制, 对进一步提高水稻产量具有重大意义。

栽培大豆可能是从野大豆(*Glycine soja*)逐步驯化而来, 在此过程中大豆种子显著增大, 然而人们对这一变化的遗传学机制尚知之甚少。贺超英研究组与国内多家单位合作发现位于种子大小相关QTL位点区间内的*SoyWRKY15a*基因在栽培大豆SN14和野大豆ZYD00006间存在差异表达。群体分析表明, 该基因在栽培大豆中的位点*GmWRKY15a*与野大豆中的位点*GsWRKY15a*编码区序列完全一致, 但*GmWRKY15a*在果实中的表达量显著高于*GsWRKY15a*。通过对4种单倍型进行分析, 他们发现*SoyWRKY15a*的5'非翻译区“CT”重复数目的变异影响该基因的表达量。进一步对不同单倍型中调控区的变异式样进行研究, 发现该基因很可能参与大豆的驯化过程(Gu et al., 2017)。该研究为解析大豆种子大小的遗传变异基础及理解大豆驯化过程和机制提供了新思路。

长期驯化过程显著改变了陆地棉的纤维产量和品质。张献龙研究组与英国的科研单位合作, 利用267份材料对纤维品质相关性状进行了GWAS分析, 共鉴定19个显著位点, 其中4个位点位于驯化选择区内。从陆地棉A亚基因组鉴定到一些受到驯化选择的基因, 与纤维的长度相关; 在D亚基因组鉴定到一些与逆境响应相关的基因, 它们在驯化种中下调表达, 可能促进纤维的伸长。此外, 研究还发现D亚基因

组的类黄酮代谢关键基因受到驯化选择, 在驯化种中下调表达, 可能与白色纤维的发育相关(Wang et al., 2017i)。该研究结果为对棉花纤维品质进行遗传改良奠定了基础。另外, 张天真研究组与杜雄明研究组合作通过对318份棉花的全基因组进行重测序, 鉴定出25个品种改良相关位点和119个产量与纤维品质等关联位点, 尤其是鉴定出能同时提高2–3个产量性状或纤维品质性状的关联基因(Fang et al., 2017)。该研究为棉花“精准育种”提供了优异的基因资源, 有非常重要的理论意义和应用价值。

寻找或推测多倍体物种的祖先物种是一项极具挑战性的工作。早期的研究主要从形态学等方面进行, 现在科学家开始从基因组分析中寻找相关证据。刘建全研究组通过基因组原位杂交等方法探索了异源多倍体中华山蓼(*Oxyria sinensis*) ($2n=40$)的起源。中华山蓼的染色体中有14条来自一个其已知亲本的二倍体同属物种山蓼($2n=14$), 而26条来自另一个未知的祖先。中华山蓼发生过2次基因组重复事件; 且其在大约600–700万年前拓展了分布范围, 这很可能紧跟第2次多倍化事件之后。此外, 他们还发现, 未知的四倍体“幽灵”物种的灭绝与中华山蓼的起源有千丝万缕的联系(Luo et al., 2017b)。该研究为寻找多倍体的已灭绝的“幽灵”祖先提供了一个极具参考价值的案例。

异源多倍化是指2个或多个不同的基因组在同一个核(质)中相伴融合、加倍。人们已知它会改变全基因组范围的转录组动态。然而, 转录组变化对种群水平的表型差异产生了何种贡献尚不确定。刘宝研究组以籼稻和粳稻亲本、体外实验“杂种”(亲本混合)、互交 F_1 代杂种和自交第5代的互交四倍体为材料, 对其转录组进行对比分析, 发现杂交和全基因组复制(WGD)对等位基因和部分同源基因的表达影响在 F_1 代杂种及四倍体中相反; 杂交会对二倍体杂种等位基因的表达差异产生强烈的衰减效应, 而WGD会增强亲本的固有差异并产生广泛且多样的部分同源产物, 引起四倍体植物表达模式多样化; 年轻片段异源多倍体演化的重要特征可能是大量的部分同源序列随机重排, 而非基因组整体表达水平的改变(Sun et al., 2017f)。该研究从实验上支持了“高等植物中异源多倍化可催化表型快速多样化”的观点。此外, 该研究组还以1组均为cv中国春遗传背景的、不同类型全基

基因组非整倍体的普通小麦为材料,系统研究了非整倍体对基因组、亚基因组和染色体范围内基因表达的影响(Zhang et al., 2017a)。该研究对未来了解非整倍体基因组的演化和培育新的非整倍体作物具有重要的参考价值。

另外,贾继增研究组也以普通小麦为材料进行了相关研究。他们测得粗山羊草(*Aegilops tauschii*, D基因组)的高质量参考基因组序列,并对D基因组染色体上的基因座、基因表达、假基因和转座元件(TE)等进行了细致分析,发现半数以上的基因携带TE,是已测序基因组中携带TE基因最多的物种,也是迄今为止报道的假基因数量最多的物种。TE通常还抑制基因的表达。此外,他们还比对了所有的小麦分子标记,并依据基因组序列构建了高分辨率综合遗传图谱。他们首次将之前检测到的有重要农艺性状的基因或QTL定位到粗山羊草的基因组上,获得了1个完整的整合图谱(Zhao et al., 2017d)。该研究将极大地促进小麦基因克隆和分子育种工作。

生活在热带及亚热带海边红树林中的植物面临生境中的高盐和缺氧等逆境,在这种严酷的生境中,亲缘关系较远的植物经常会演化出相似的表型特征,即趋同演化。施苏华研究组开发了一种从基因组层次检测保守位点趋同性的新方法,并采用该方法检测了红树林中一些物种的大约400个基因,发现它们的趋同性高于非红树亲缘种趋同性的基准水平。这些趋同的基因主要富集在胁迫响应和胚胎发育等通路上(Xu et al., 2017d)。该研究表明,在一些特殊环境中,亲缘关系较远的植物其基因也发生了趋同演化,它们可能对适应红树林的环境发挥重要作用。此外,该研究组在物种入侵新环境形成的快速适应方面也进行了研究。他们利用群体转录组学对来自东南亚和南亚的19个种群的群体转录组进行了分析,发现多个源种群对此次入侵起到了重要作用。进一步利用全基因组数据构建的计算机模拟事件支持了此次入侵过程中发生的遗传混合及奠基者事件(Yang et al., 2017e)。该研究为进一步阐明物种入侵的适应性机制奠定了理论基础。

异型花柱(heterostyly)一直被认为是植物繁育系统最经典的研究模式;而异型花柱向同型花柱(homostyly)转变被认为是研究植物繁殖系统由杂交向自交转变的经典系统。其中,性别多态性(sexual

polymorphism)丢失可能导致群体结构和花形态的改变。然而对于这种多态性在种内维持与丢失的内在机制,以及异型与同型花柱之间的进化关系却不清楚。李德铎研究组与国内外多家单位合作以中甸灯台报春(*Primula chungensis*)为研究对象,探讨了花柱类型转变的过程与机制。他们采集了四川、西藏和云南3地20个不同的种群,通过谱系关系重建等方法进行了分析。结果表明该物种在早期就发生了分化,同型花柱至少有2次独立的起源;该属的扩张途径可能通过借助适合度优势进行长距离传播形成奠基种群,或是通过竞争选择实现原位花型的固定(Zhou et al., 2017c)。该研究为植物性系统相关的表型多态性演变和瓦解现象提供了首例生物学解释。

9.2 系统发育与生物地理学

随着测序技术的成熟和分析方法的不断发展,中国学者在解决植物类群的系统发育关系时,不仅取样更全面而且分子标记的选取更有效。叉蕨属(*Tectaria*)是最大的蕨类植物属之一,也是在界定及确定系统发育关系方面最令人困惑的蕨类属。高信芬研究组基于全球范围取样,利用8个质体和1个核的分子标记对大约130种叉蕨属植物的360个取样个体进行了系统发育分析,并选取多个近缘物种作为外类群。研究结果强烈支持最近界定的叉蕨属为单系,并确定了叉蕨属4个代表早期分化的超群,其中旧世界物种与新世界物种为姐妹群。此外,他们还根据系统发育关系推断13个形态特征的进化,并鉴定了各个分支的形态共源性状,特别是推断出叉蕨属中的开放脉序是由闭合脉序反复衍生而来,而此种进化现象之前在维管植物中尚未得到证实(Zhang et al., 2017o)。

叶绿体序列片段是植物系统发育分析中采用最为广泛的分子标记,但由于单个叶绿体片段的分辨率较低,在解决低层次的属内种间关系时效用有限。而叶绿体基因组能为种间及居群水平的研究提供充足的信息位点。在二代测序技术发展的大背景下,康明研究组组装了报春苣苔属(*Primulina*) 3个完整的叶绿体基因组并进行结构注释,提出了2种开发高变异分子标记的新策略。第1种策略命名为Con_Sea;第2种策略简称为SACRing(Feng et al., 2017a)。该研究为从非模式植物中大规模获取叶绿体基因组信息提供了新思路。

系统发育基因组学是基因组学和系统发育生物学融合产生的一个交叉学科, 主要用基因组水平的大规模分子数据解析生物之间的系统发育关系, 并利用系统发育原理研究基因组进化机制。伊廷双与李德铎研究组合作利用叶绿体系统发育基因组学的方法重建了蔷薇科(Rosaceae) 79属132种的系统发育树, 成功解析了蔷薇科各亚科、族和属间系统发育关系, 3个亚科和16个族的单系性都得到高度支持。基于这棵高支持率、高分辨率的系统发育树, 他们还估算了蔷薇科及其主要分支的起源和分化时间, 推断蔷薇科可能在晚白垩纪起源, 之后经历了多次多样化速率的转变。其中, 亚科和族的快速多样化发生在晚白垩纪的温暖湿润环境, 属的多样化则发生在从早渐新世以来的干冷环境中(Zhang et al., 2017r)。该研究利用叶绿体系统发育基因组学的方法揭示了蔷薇科的深度系统发育关系和多样化历史, 为进一步阐明该类群的进化历史奠定了基础。

生物地理学探究的是生物的时空分布格局及其成因, 中国学者对经典的生物地理分布式样持续高度关注。目前, 东亚和北美生物地理学上的间断问题已得到广泛研究, 但由于缺乏对具有复杂地质、地形、气候及生境的东亚大陆内的生物地理学探究, 使得进一步了解大陆间洲际间断的演化受到阻碍。为此, 周世良研究组利用3个非编码的叶绿体DNA片段和47个居群共365个样本, 研究了人参属(*Panax*)东亚-北美东部间断的生物地理历史, 并着重探讨了其在亚洲大陆内的不均衡多样化。结果表明, 该属起源于古新世北半球的亚热带, 曾独立的发生过2次东亚-北美的间断事件, 分别在始新世早期和中新世中期, 且该属的洲际多样化与全球温度的升高具时间相关性。在亚洲大陆内, 中国西南的横断山区是该属的一个主要的辐射进化中心, 东亚大陆内天然的地理屏障隔离促进了该属的辐射进化(Zuo et al., 2017)。该研究有助于进一步加强对东亚和北美物种多样化不均衡的理解。

东亚具有高水平的生物多样性和特有性, 但这种生物多样性分布的生物地理式样和演化进程尚待厘清。王伟研究组利用3个质体和1个核DNA序列对贯穿东亚温带和亚热带森林的特有属——毛茛科人字果属(*Dichocarpum*)的历史生物地理进行了探讨。结果表明, 人字果的最近共同祖先出现在早中新世最早期的中国中部地区和日本, 从而支持了在中国和日本之间

发生过1次古老的隔离分化事件。他们推断该属在中国大陆内部于中新世末至渐新世早期发生过3次迁移事件, 可能与青藏高原东南部隆升有关, 对应于当时中国亚热带森林的扩张; 而在更新世早期可能发生过1次从中国中部到台湾的扩散事件(Xiang et al., 2017a)。该研究揭示了中国大陆与台湾及日本植物区系间的联系, 对研究东亚生物地理历史具有重要意义。

10 植物生态与环境生物学

冻土区土壤碳库超过全球土壤碳库的50%, 在全球碳循环中起重要作用。然而, 目前仍不清楚气候变暖背景下冻土区土壤有机碳库究竟如何变化。杨元合研究组利用重采样获得的大尺度数据库分析表明, 过去10年间青藏高原冻土区活动层土壤碳库在以 $28.0 \text{ gC}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$ 的速率显著增加, 并且在高寒草原和高寒草甸呈现一致增加的趋势; 土壤碳的积累仅发生在下层土壤(10–30 cm), 且主要源于有机碳含量的增加(Ding et al., 2017)。他们进一步研究发现, 温度升高促进了生长季前期生态系统的碳固定, 但这种促进效应在生长季后期消失。这一现象主要与植物提前衰老引起的叶片氮磷浓度下降有关, 表明增温引起的植物养分变化并未增加生态系统的碳固定, 反而抑制了增温对生态系统碳固定的促进效应(Li et al., 2017a)。该研究为认识气候变暖背景下生态系统碳-氮-磷交互作用提供了新视角。

植物凋落物和木质残体是森林生态系统碳储量和碳汇的重要组成部分, 但由于以往数据不足及缺乏有效的研究方法, 致使我国森林植物残体碳储量及其变化缺乏准确的估算, 从而限制了我国森林生态系统碳收支的全面评估。方精云研究组于2011–2016年对我国森林植被、土壤、凋落物和木质残体碳密度进行了系统调查, 并结合森林清查和遥感数据, 首次量化了我国森林凋落物碳和木质残体的碳储量及其变化, 测得其碳储量约为 $9.3\times 10^8 \text{ t}$ 碳单位, 并以每年 $6.7\times 10^6 \text{ t}$ 碳的速率增长(Zhu et al., 2017a)。该成果对全球陆地生态系统碳循环研究及碳源/汇评估具有重要意义。

陆地生态系统植被生产力一直是生态学领域的研究热点, 对其模拟的准确与否直接影响陆地碳循环的模拟精度, 也关系到能否准确评估陆地生态系统对人类社会可持续发展的支持能力。彭长辉研究组利用

普适性的全球陆地生态系统生产力模型(GPP model), 基于最低消耗与协同限制假说, 将较短时间尺度(分钟到小时)的光合作用生物化学模型与较长时间尺度(周到月)的光能利用率模型有机地联系在一起, 实现了从叶片水平的光合作用到生态系统水平的植被总初级生产力之间的尺度转换(Wang et al., 2017d)。该研究发展了传统的植物光合作用理论, 为陆地生态系统光能利用率模型奠定了理论基础。

半干旱生态系统是陆地上分布最广泛的生态系统类型, 且对水分变化非常敏感。以往的研究均表明增加降水会显著促进生态系统的碳水循环过程, 减少降水会抑制这一过程, 但其对增加和减少降水的响应是否一致还不清楚。韩兴国研究组通过在内蒙古半干旱草原设置降水梯度控制实验, 研究草原生态系统碳水循环对降水变化的响应。结果表明, 生态系统总光合、呼吸、净光合、蒸散以及碳水利用效率对减少降水的敏感性均大于增加降水。同时, 他们还发现生态系统总光合、呼吸和蒸散的变化主要由土壤含水量的变化引起, 而生态系统净光合和碳水利用效率的变化主要受限于土壤温度变化(Zhang et al., 2017b)。该研究对深入理解生态系统碳水循环过程对气候变化的响应具有重要意义。

过度放牧引起了世界范围内草地生物多样性和生态系统功能退化。有关放牧对多样性和生态系统功能影响的研究已有大量报道, 但尚不清楚放牧强度增加如何影响群落结构和生态系统功能阈值的变化, 以及物种及其性状在其中的作用。白永飞研究组通过在内蒙古典型草原开展长期放牧实验, 发现群落结构和生态系统功能对放牧强度的响应阈值均在每公顷3.0只羊; 群落中常见种与稀有种的组成及其生物量决定了结构和功能的响应阈值; 植物的比叶面积和叶片含氮量差异导致物种对放牧强度的不同响应(Li et al., 2017m)。该研究为草地管理中确定可持续的放牧强度以及半干旱草地多样性保护提供了重要理论依据。

作物模型是研究气候变化对农作物影响的重要手段, 在世界范围内得到了广泛应用。朴世龙研究组通过比较全球范围内大田水稻增温实验和3种模型(经验统计模型、基于站点以及全球格点尺度的作物过程模型)的模拟结果, 发现经验统计模型和全球作物模型可能低估了增温对全球水稻的减产效应。同时, 针对不同全球作物模型模拟结果间存在较大不确定

性的问题, 他们首次结合条件概率的方法, 估算了未来气候变暖对水稻产量的潜在影响。结果表明, 未来长期温度升高导致全球水稻的潜在减产效应约为8% K^{-1} 。这一减产幅度较国际食物政策研究所(IFPRI)的评估结果高约60% (Zhao et al., 2017a)。该研究为作物模型改善、农业管理和制订缓解与适应气候变化的政策提供了理论依据。

寄生是一种比较常见的互作关系, 由于寄生植物特殊的生理生态和进化特性, 近年来受到越来越多的关注。菟丝子(*Cuscuta australis*)是旋花科茎全寄生植物, 然而, 关于菟丝子与寄主间的互作研究还比较缺乏。吴建强研究组与德国的科学家合作, 创新性地提出了“菟丝子及其连接的不同寄主形成微群落”这一崭新概念, 并且发现在这种微群落中, 菟丝子能在不同寄主植物间传递有生态学效应的抗虫系统性信号。该系统性抗虫信号在不同物种间非常保守, 甚至可在不同科的寄主植物间传递并诱导抗虫性。尽管寄生植物一向被视为对寄主有害无益, 但该研究表明, 菟丝子在某些条件下可帮助不同寄主之间建立起抗虫防御“联盟”(Hettenhausen et al., 2017)。该研究对了解植物抗虫系统性信号具有非常重要的意义。

世界上许多恶劣的外来入侵植物具有克隆性, 并能在克隆内实现资源共享(克隆整合), 特别是在异质性环境中。于飞海研究组通过对同属起源且在自然环境中共存的中国外来入侵植物和本地克隆植物进行对比, 发现异质性环境中克隆整合提高了植物的生物量, 但是, 外来入侵克隆植物的克隆整合获益比本地植物更高, 入侵克隆植物比本地植物积累了更高的生物量。该研究表明, 克隆整合可能赋予了外来入侵植物相对于本地植物的竞争优势。因此, 克隆整合能力差异在一定程度上可以解释外来克隆植物进入到资源异质性分布的区域时的入侵成功(Wang et al., 2017q)。

致谢 本刊编辑部孙冬花、朱亚娜和白羽红在资料收集、统计分析和文字编辑中有重要贡献; 中科院植物所吴兴文博士对文章亦有贡献。特此一并致谢!

陈凡 (中国科学院遗传与发育生物学研究所)

钱前 (中国农业科学院水稻研究所)

王台 (中国科学院植物研究所)

董爱武 (复旦大学)

漆小泉 (中国科学院植物研究所)

左建儒 (中国科学院遗传与发育生物学研究所)
 杨淑华 (中国农业大学)
 林荣呈 (中国科学院植物研究所)
 萧浪涛 (湖南农业大学)
 顾红雅 (北京大学)
 陈之端 (中国科学院植物研究所)
 姜里文 (香港中文大学)
 白永飞 (中国科学院植物研究所)
 孔宏智 (中国科学院植物研究所)
 种康 (中国科学院植物研究所)

参考文献

- 毕国志, 周俭民 (2017). 厚积薄发: 我国植物-微生物互作研究取得突破. *植物学报* **52**, 685–688.
- 马爱民, 漆小泉 (2018). 利用多组学手段解析番茄育种过程中代谢物变化的机制. *植物学报* **53**(5), doi: 10.11983/CBB1-8053.
- 武维华, 朱玉贤, 种康 (2018). 从跟踪到引领——快速发展的中国植物科学. *科技导报* **36**, doi: 10.3981/j.issn.1000-7857.2018.
- 习近平 (2017). 习近平致第十九届国际植物学大会的贺信. (来源: 新华社深圳7月24日电http://www.xinhuanet.com/politics/2017-07/24/c_1121372408.htm).
- 许淑娟, 种康 (2018). “先驱”转录因子LEC1在早期胚胎重置春化状态的机制. *植物学报* **53**, 1–4.
- An CP, Li L, Zhai QZ, You YR, Deng L, Wu FM, Chen R, Jiang HL, Wang H, Chen Q, Li CY (2017a). Mediator subunit MED25 links the jasmonate receptor to transcriptionally active chromatin. *Proc Natl Acad Sci USA* **114**, E8930–E8939.
- An D, Chen JG, Gao YQ, Li X, Chao ZF, Chen ZR, Li QQ, Han ML, Wang YL, Wang YF, Chao DY (2017b). AtHKT1 drives adaptation of *Arabidopsis thaliana* to salinity by reducing floral sodium content. *PLoS Genet* **13**, e1007086.
- Bai XF, Huang Y, Hu Y, Liu HY, Zhang B, Smaczniak C, Hu G, Han ZM, Xing YZ (2017). Duplication of an upstream silencer of FZP increases grain yield in rice. *Nat Plants* **3**, 885–893.
- Cai HY, Zhao LH, Wang LL, Zhang M, Su ZX, Cheng Y, Zhao HM, Qin Y (2017a). ERECTA signaling controls *Arabidopsis* inflorescence architecture through chromatin-mediated activation of PRE1 expression. *New Phytol* **214**, 1579–1596.
- Cai SG, Chen G, Wang YY, Huang YQ, Marchant DB, Wang YZ, Yang Q, Dai F, Hills A, Franks PJ, Nevo E, Soltis DE, Soltis PS, Sessa E, Wolf PG, Xue DW, Zhang GP, Pogson BJ, Blatt MR, Chen ZH (2017b). Evolutionary conservation of ABA signaling for stomatal closure. *Plant Physiol* **174**, 732–747.
- Cao MJ, Zhang YL, Liu X, Huang H, Zhou XE, Wang WL, Zeng A, Zhao CZ, Si T, Du J, Wu WW, Wang FX, Xu HE, Zhu JK (2017). Combining chemical and genetic approaches to increase drought resistance in plants. *Nat Commun* **8**, 1183.
- Causier B, Schwarz-Sommer Z, Davies B (2010). Floral organ identity: 20 years of ABCs. *Sem Cell Dev Biol* **21**, 73–79.
- Chao LM, Liu YQ, Chen DY, Xue XY, Mao YB, Chen XY (2017). Arabidopsis transcription factors SPL1 and SPL12 confer plant thermotolerance at reproductive stage. *Mol Plant* **10**, 735–748.
- Chen H, Cao Y, Li Y, Xia Z, Xie J, Carr JP, Wu B, Fan Z, Zhou T (2017a). Identification of differentially regulated maize proteins conditioning *Sugarcane mosaic virus* systemic infection. *New Phytol* **215**, 1156–1172.
- Chen L, Yan Z, Xia Z, Cheng Y, Jiao Z, Sun B, Zhou T, Fan Z (2017b). A violaxanthin deepoxidase interacts with a viral suppressor of RNA silencing to inhibit virus amplification. *Plant Physiol* **175**, 1774–1794.
- Chen ST, He NY, Chen JH, Guo FQ (2017c). Identification of core subunits of photosystem II as action sites of HSP21, which is activated by the GUN5-mediated retrograde pathway in *Arabidopsis*. *Plant J* **89**, 1106–1118.
- Chen XY, Zhang H, Sun HY, Luo HB, Zhao L, Dong ZB, Yan SS, Zhao C, Liu RY, Xu CY, Li S, Chen HB, Jin WW (2017d). IRREGULAR POLLEN EXINE1 is a novel factor in anther cuticle and pollen exine formation. *Plant Physiol* **173**, 307–325.
- Cheng CH, Wang ZJ, Ren ZY, Zhi LY, Yao B, Su C, Liu L, Li X (2017). SCFA₁PP2-B11 modulates ABA signaling by facilitating SnRK2.3 degradation in *Arabidopsis thaliana*. *PLoS Genet* **13**, e1006947.
- Chu S, Wang J, Zhu Y, Liu S, Zhou X, Zhang H, Wang CE, Yang W, Tian Z, Cheng H, Yu D (2017). An R2R3-type MYB transcription factor, GmMYB29, regulates isoflavone biosynthesis in soybean. *PLoS Genet* **13**, e1006770.
- Cui Y, Zhao Q, Xie HT, Wong WS, Wang XF, Gao CJ, Ding

- Y, Tan YQ, Ueda T, Zhang Y, Jiang LW (2017). MON-ENSIN SENSITIVITY1 (MON1)/CALCIUM CAFFEINE ZINC SENSITIVITY1 (CCZ1)-mediated Rab7 activation regulates tapetal programmed cell death and pollen development. *Plant Physiol* **173**, 206–218.
- Da QG, Wang P, Wang ML, Sun T, Jin HL, Liu B, Wang JF, Grimm B, Wang HB (2017). Thioredoxin and NADPH-dependent thioredoxin reductase C regulation of tetrapyrrole biosynthesis. *Plant Physiol* **175**, 652–666.
- Dai XZ, Bai YH, Zhao LH, Dou XY, Liu YH, Wang LL, Li Y, Li WM, Hui YN, Huang XY, Wang ZH, Qin Y (2017). H2A.Z represses gene expression by modulating promoter nucleosome structure and enhancer histone modifications in Arabidopsis. *Mol Plant* **10**, 1274–1292.
- Deng YW, Zhai KR, Xie Z, Yang DY, Zhu XD, Liu JZ, Wang X, Qin P, Yang YZ, Zhang GM, Li Q, Zhang JF, Wu SQ, Milazzo J, Mao BZ, Wang ET, Xie HA, Tharreau D, He ZH (2017). Epigenetic regulation of antagonistic receptors confers rice blast resistance with yield balance. *Science* **355**, 962–965.
- Ding J, Chen L, Ji C, Hugelius G, Li Y, Liu L, Qin S, Zhang B, Yang G, Li F, Fang K, Chen Y, Peng Y, Zhao X, He H, Smith P, Fang J, Yang Y (2017). Decadal soil carbon accumulation across Tibetan permafrost regions. *Nat Geosci* **10**, 420–424.
- Ding YL, Li H, Zhang XY, Xie Q, Gong ZZ, Yang SH (2015). OST1 kinase modulates freezing tolerance by enhancing ICE1 stability in Arabidopsis. *Dev Cell* **32**, 278–289.
- Dong CH, Agarwal M, Zhang YY, 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 Natl Acad Sci USA* **103**, 8281–8286.
- Dong J, Ni W, Yu R, Deng XW, Chen HD, Wei N (2017a). Light-dependent degradation of PIF3 by SCFEBF1/2 promotes a photomorphogenic response in Arabidopsis. *Curr Biol* **27**, 2420–2430.
- Dong J, Pinos MA, Li X, Yang H, Liu Y, Murphy AS, Kochian LV, Liu D (2017b). An Arabidopsis ABC transporter mediates phosphate deficiency-induced remodeling of root architecture by modulating iron homeostasis in roots. *Mol Plant* **10**, 244–259.
- Du AP, Tian W, Wei MH, Yan W, He H, Zhou D, Huang X, Li SG, Ouyang XH (2017a). The DTH8-Hd1 module mediates day length dependent regulation of rice flowering. *Mol Plant* **10**, 948–961.
- Du HL, Yu Y, Ma YF, Gao Q, Cao YH, Chen Z, Ma B, Qi M, Li Y, Zhao XF, Wang J, Liu KF, Qin P, Yang X, Zhu LH, Li SG, Liang CZ (2017b). Sequencing and de novo assembly of a near complete *indica* rice genome. *Nat Commun* **8**, 15324.
- Du M, Zhao J, Tzeng DTW, Liu Y, Deng L, Yang T, Zhai Q, Wu F, Huang Z, Zhou M, Wang Q, Chen Q, Zhong S, Li C, Li C (2017c). MYC2 orchestrates a hierarchical transcriptional cascade that regulates jasmonate-mediated plant immunity in tomato. *Plant Cell* **29**, 1883–1906.
- Du YF, Liu L, Li MF, Fang S, Shen XM, Chu JF, Zhang ZX (2017d). *UNBRANCHED3* regulates branching by modulating cytokinin biosynthesis and signaling in maize and rice. *New Phytol* **214**, 721–733.
- Duan CG, Wang X, Zhang L, Xiong X, Zhang Z, Tang K, Pan L, Hsu CC, Xu H, Tao WA, Zhang H, Zhu JK (2017a). A protein complex regulates RNA processing of intronic heterochromatin-containing genes in Arabidopsis. *Proc Natl Acad Sci USA* **114**, E7377–E7384.
- Duan NB, Bai Y, Sun HH, Wang N, Ma YM, Li MJ, Wang X, Jiao C, Legall N, Mao LY, Wan SB, Wang K, He TM, Feng SQ, Zhang ZY, Mao ZQ, Shen X, Chen XL, Jiang YM, Wu SJ, Yin CM, Ge SF, Yang L, Jiang SH, Xu HF, Liu JX, Wang DY, Qu CZ, Wang YC, Zuo WF, Xiang L, Liu C, Zhang DY, Gao Y, Xu YM, Xu KN, Chao T, Fazio G, Shu H, Zhong GY, Cheng LL, Fei ZJ, Chen XS (2017b). Genome re-sequencing reveals the history of apple and supports a two-stage model for fruit enlargement. *Nat Commun* **8**, 249.
- Duan PG, Xu JS, Zeng D, Zhang BL, Geng MF, Zhang GZ, Huang K, Huang LJ, Xu R, Ge S, Qian Q, Li YH (2017c). Natural variation in the promoter of *GSE5* contributes to grain size diversity in rice. *Mol Plant* **10**, 685–694.
- Editorial Office of Nature Plants (2017). A Chinese renaissance. *Nat Plants* **3**, 17006.
- Fang L, Wang Q, Hu Y, Jia Y, Chen J, Liu B, Zhang Z, Guan X, Chen S, Zhou B, Mei G, Sun J, Pan Z, He S, Xiao S, Shi W, Gong W, Liu J, Ma J, Cai C, Zhu X, Guo W, Du X, Zhang T (2017). Genomic analyses in cotton identify signatures of selection and loci associated with fiber quality and yield traits. *Nat Genet* **49**, 1089–1098.
- Feng C, Xu MZ, Feng C, von Wettberg EJB, Kang M (2017a). The complete chloroplast genome of *Primulina*

and two novel strategies for development of high polymorphic loci for population genetic and phylogenetic studies. *BMC Evol Biol* **17**, 224.

Feng QN, Song SJ, Yu SX, Wang JG, Li S, Zhang Y (2017b). Adaptor protein-3-dependent vacuolar trafficking involves a subpopulation of COPII and HOPS tethering proteins. *Plant Physiol* **174**, 1609–1620.

Feng XJ, Li JR, Qi SL, Lin QF, Jin JB, Hua XJ (2016). Light affects salt stress-induced transcriptional memory of P5-CS1 in *Arabidopsis*. *Proc Natl Acad Sci USA* **113**, E8335–E8343.

Feng Y, Xu P, Li BS, Li PP, Wen X, An FY, Gong Y, Xin Y, Zhu ZQ, Wang YC, Guo HW (2017c). Ethylene promotes root hair growth through coordinated EIN3/EIL1 and RHD6/RSL1 activity in *Arabidopsis*. *Proc Natl Acad Sci USA* **114**, 13834–13839.

Gao H, Zhang YH, Wang WL, Zhao KK, Liu CM, Bai L, Li R, Guo Y (2017). Two membrane-anchored aspartic proteases contribute to pollen and ovule development. *Plant Physiol* **173**, 219–239.

Ge ZX, Bergonci T, Zhao YL, Zou YJ, Du S, Liu MC, Luo XJ, Ruan H, García-Valencia LE, Zhong S, Hou SY, Huang QP, Lai LH, Moura DS, Gu HY, Dong J, Wu HM, Dresselhaus T, Xiao JY, Cheung AY, Qu LJ (2017). *Arabidopsis* pollen tube integrity and sperm release are regulated by RALF-mediated signaling. *Science* **358**, 1596–1600.

Gu YZ, Li W, Jiang HW, Wang Y, Gao HH, Liu M, Chen QS, Lai YC, He CY (2017). Differential expression of a *WRKY* gene between wild and cultivated soybeans correlates to seed size. *J Exp Bot* **68**, 2717–2729.

Guo C, Xu Y, Shi M, Lai Y, Wu X, Wang H, Zhu Z, Poethig RS, Wu G (2017a). Repression of miR156 by miR159 regulates the timing of the juvenile-to-adult transition in *Arabidopsis*. *Plant Cell* **29**, 1293–1304.

Guo P, Li Z, Huang P, Li B, Fang S, Chu J, Guo H (2017b). A tripartite amplification loop involving the transcription factor *WRKY75*, salicylic acid, and reactive oxygen species accelerates leaf senescence. *Plant Cell* **29**, 2854–2870.

Guo T, Mao X, Zhang H, Zhang Y, Fu M, Sun Z, Kuai P, Lou Y, Fang Y (2017c). Lamin-like proteins negatively regulate plant immunity through NAC WITH TRANSMEMBRANE MOTIF1-LIKE9 and NONEXPRESSOR OF PR

GENES1 in *Arabidopsis thaliana*. *Mol Plant* **10**, 1334–1348.

He Y, Zhang H, Sun Z, Li J, Hong G, Zhu Q, Zhou X, MacFarlane S, Yan F, Chen J (2017). Jasmonic acid-mediated defense suppresses brassinosteroid-mediated susceptibility to rice black streaked dwarf virus infection in rice. *New Phytol* **214**, 388–399.

Hettenhausen C, Li J, Zhuang H, Sun H, Xu Y, Qi J, Zhang J, Lei Y, Qin Y, Sun G, Wang L, Baldwin IT, Wu J (2017). Stem parasitic plant *Cuscuta australis* (dodder) transfers herbivory-induced signals among plants. *Proc Natl Acad Sci USA* **114**, E6703–E6709.

Hong HZ, Shen R, Zhang FT, Wen ZZ, Chang SW, Lin WF, Kranz SA, Luo YW, Kao SJ, Morel FMM, Shi DL (2017). The complex effects of ocean acidification on the prominent N₂-fixing cyanobacterium *Trichodesmium*. *Science* **356**, 527–531.

Hu JL, Yang HJ, Mu JY, Lu TC, Peng JL, Deng X, Kong ZS, Bao SL, Cao XF, Zuo JR (2017a). Nitric oxide regulates protein methylation during stress responses in plants. *Mol Cell* **67**, 702–710.

Hu Q, Li Y, Wang H, Shen Y, Zhang C, Du G, Tang D, Cheng Z (2017b). Meiotic Chromosome Association 1 interacts with TOP3alpha and regulates meiotic recombination in rice. *Plant Cell* **29**, 1697–1708.

Huang J, Gu L, Zhang Y, Yan T, Kong G, Kong L, Guo B, Qiu M, Wang Y, Jing M, Xing W, Ye W, Wu Z, Zhang Z, Zheng X, Gijzen M, Wang Y, Dong S (2017). An oomycete plant pathogen reprograms host pre-mRNA splicing to subvert immunity. *Nat Commun* **8**, 2051.

Huo X, Wu S, Zhu ZF, Liu FX, Fu YC, Cai HW, Sun XY, Gu P, Xie DX, Tan LB, Sun CQ (2017). *NOG1* increases grain production in rice. *Nat Commun* **8**, 1497.

Jang SH, An GH, Li HY (2017). Rice leaf angle and grain size are affected by the *OsBUL1* transcriptional activator complex. *Plant Physiol* **173**, 688–702.

Jiang BC, Shi YT, Zhang XY, Xin XY, Qi LJ, Guo HW, Li JG, Yang SH (2017a). *PIF3* is a negative regulator of the CBF pathway and freezing tolerance in *Arabidopsis*. *Proc Natl Acad Sci USA* **114**, E6695–E6702.

Jiang L, Liu X, Xiong GS, Liu HH, Chen FL, Wang L, Meng XB, Liu GF, Yu H, Yuan YD, Yi W, Zhao LH, Ma HL, He YZ, Wu ZS, Melcher K, Qian Q, Xu HE, Wang YH, Li JY (2013). *DWARF 53* acts as a repressor of strigolactone

- signaling in rice. *Nature* **504**, 401–405.
- Jiang YN, Wang WX, Xie QJ, Liu N, Liu LX, Wang DP, Zhang XW, Yang C, Chen XY, Tang DZ, Wang ET** (2017b). Plants transfer lipids to sustain colonization by mutualistic mycorrhizal and parasitic fungi. *Science* **356**, 1172–1175.
- Jiang YX, Wang J, Xie YR, Chen NZ, Huang SJ** (2017c). ADF10 shapes the overall organization of apical actin filaments by promoting their turnover and ordering in pollen tubes. *J Cell Sci* **130**, 3988–4001.
- Jiao YQ, Wang YH, Xue DW, Wang J, Yan MX, Liu GF, Dong GJ, Zeng DL, Zhu XD, Qian Q, Li JY** (2010). Regulation of OsSPL14 by OsmiR156 defines ideal plant architecture in rice. *Nat Genet* **42**, 541–544.
- Kang E, Zheng M, Zhang Y, Yuan M, Yalovsky S, Zhu L, Fu Y** (2017). The microtubule-associated protein MAP18 affects ROP2 GTPase activity during root hair growth. *Plant Physiol* **174**, 202–222.
- Lang Z, Wang Y, Tang K, Tang D, Datsenka T, Cheng J, Zhang Y, Handa AK, Zhu JK** (2017). Critical roles of DNA demethylation in the activation of ripening-induced genes and inhibition of ripening-repressed genes in tomato fruit. *Proc Natl Acad Sci USA* **114**, E4511–E4519.
- Lei RH, Li XL, Ma ZB, Lv Y, Hu YR, Yu DQ** (2017). Arabidopsis WRKY2 and WRKY34 transcription factors interact with VQ20 protein to modulate pollen development and function. *Plant J* **91**, 962–976.
- Leng YJ, Yang YL, Ren DY, Huang LC, Dai LP, Wang YQ, Chen L, Tu ZJ, Gao YH, Li XY, Zhu L, Hu J, Zhang GH, Gao ZY, Guo LB, Kong ZS, Lin YJ, Qian Q, Zeng DL** (2017). A rice *PECTATE LYASE-LIKE* gene is required for plant growth and leaf senescence. *Plant Physiol* **174**, 1151–1166.
- Li F, Peng Y, Natali SM, Chen K, Han T, Yang G, Ding J, Zhang D, Wang G, Wang J, Yu J, Liu F, Yang Y** (2017a). Warming effects on permafrost ecosystem carbon fluxes associated with plant nutrients. *Ecology* **98**, 2851–2859.
- Li GZ, Wu YF, Liu GY, Xiao XH, Wang PF, Gao T, Xu MJ, Han QX, Wang YH, Guo TC, Kang GZ** (2017b). Large-scale proteomics combined with transgenic experiments demonstrates an important role of jasmonic acid in potassium deficiency response in wheat and rice. *Mol Cell Proteomics* **16**, 1889–1905.
- Li H, Ding YL, Shi YT, Zhang XY, Zhang SQ, Gong ZZ, Yang SH** (2017c). MPK3-and MPK6-mediated ICE1 phosphorylation negatively regulates ICE1 stability and freezing tolerance in Arabidopsis. *Dev Cell* **43**, 630–642.
- Li H, Ye KY, Shi YT, Cheng JK, Zhang XY, Yang SH** (2017d). BZR1 positively regulates freezing tolerance via CBF-dependent and CBF-independent pathways in Arabidopsis. *Mol Plant* **10**, 545–559.
- Li H, Yu M, Du XQ, Wang ZF, Wu WH, Quintero FJ, Jin XH, Li HD, Wang Y** (2017e). NRT1.5/NPF7.3 functions as a proton-coupled H(+)/K(+) antiporter for K(+) loading into the xylem in Arabidopsis. *Plant Cell* **29**, 2016–2026.
- Li JH, Zhang Y, Song YZ, Zhang H, Fan JB, Li Q, Zhang DF, Xue YB** (2017f). Electrostatic potentials of the S-locus F-box proteins contribute to the pollen S specificity in self-incompatibility in *Petunia* hybrid. *Plant J* **89**, 45–57.
- Li Q, Wang J, Ye J, Zheng X, Xiang X, Li C, Fu M, Wang Q, Zhang Z, Wu Y** (2017g). The maize imprinted gene *Floury3* encodes a PLATZ protein required for tRNA and 5S rRNA transcription through interaction with RNA Polymerase III. *Plant Cell* **29**, 2661–2675.
- Li QQ, Zheng J, Li SZ, Huang GR, Skilling SJ, Wang LJ, Li L, Li MY, Yuan LX, Liu P** (2017h). Transporter-mediated nuclear entry of jasmonoyl-isooleucine is essential for jasmonate signaling. *Mol Plant* **10**, 695–708.
- Li QT, Lu X, Song Q, Chen HW, Wei W, Tao JJ, Bian XH, Shen M, Ma B, Zhang WK, Bi YD, Li W, Lai YC, Lam SM, Shui G, Chen SY, Zhang JS** (2017i). Selection for a zinc-finger protein contributes to seed oil increase during soybean domestication. *Plant Physiol* **173**, 2208–2224.
- Li SW, Dong HJ, Pei WK, Liu CN, Zhang S, Sun TT, Xue XH, Ren HY** (2017j). LIFH1-mediated interaction between actin fringe and exocytic vesicles is involved in pollen tube tip growth. *New Phytol* **214**, 745–761.
- Li T, Xu Y, Zhang L, Ji Y, Tan D, Yuan H, Wang A** (2017k). The jasmonate-activated transcription factor MdMYC2 regulates ETHYLENE RESPONSE FACTOR and ethylene biosynthetic genes to promote ethylene biosynthesis during apple fruit ripening. *Plant Cell* **29**, 1316–1334.
- Li W, Lacey RF, Ye Y, Lu J, Yeh KC, Xiao Y, Li L, Wen CK, Binder BM, Zhao Y** (2017l). Triplin, a small molecule, reveals copper ion transport in ethylene signaling from ATX1 to RAN1. *PLoS Genet* **13**, e1006703.
- Li W, Xu F, Zheng S, Taube F, Bai Y** (2017m). Patterns and thresholds of grazing-induced changes in community st-

- structure and ecosystem functioning: species-level responses and the critical role of species traits. *J Appl Ecol* **54**, 963–975.
- Li WT, Zhu ZW, Chern M, Yin JJ, Yang C, Ran L, Cheng MP, He M, Wang K, Wang J, Zhou XG, Zhu XB, Chen ZX, Wang JC, Zhao W, Ma BT, Qin P, Chen WL, Wang YP, Liu JL, Wang WM, Wu XJ, Li P, Wang JR, Zhu LH, Li SG, Chen XW** (2017n). A natural allele of a transcription factor in rice confers broad-spectrum blast resistance. *Cell* **170**, 114–126.
- Li Y, Zhang X, Hu S, Liu H, Xu JR** (2017o). PKA activity is essential for relieving the suppression of hyphal growth and appressorium formation by MoSfl1 in *Magnaporthe oryzae*. *PLoS Genet* **13**, e1006954.
- Li ZP, Wu SX, Chen JY, Wang XY, Gao J, Ren GD, Kuai BK** (2017p). NYEs/SGRs-mediated chlorophyll degradation is critical for detoxification during seed maturation in Arabidopsis. *Plant J* **92**, 650–661.
- Lian N, Liu XM, Wang XH, Zhou YY, Li H, Li JG, Mao TL** (2017). COP1 mediates dark-specific degradation of microtubule-associated protein WDL3 in regulating Arabidopsis hypocotyl elongation. *Proc Natl Acad Sci USA* **114**, 12321–12326.
- Lin F, Xu DQ, Jiang Y, Chen HD, Fan LM, Holm M, Deng XW** (2017). Phosphorylation and negative regulation of CONSTITUTIVELY PHOTOMORPHOGENIC 1 by PINOID in Arabidopsis. *Proc Natl Acad Sci USA* **114**, 6617–6622.
- Ling JJ, Li J, Zhu DM, Deng XW** (2017). Noncanonical role of Arabidopsis COP1/SPA complex in repressing BIN2-mediated PIF3 phosphorylation and degradation in darkness. *Proc Natl Acad Sci USA* **114**, 3539–3544.
- Litt A** (2007). An evaluation of A-function: evidence from the *APETALA1* and *APETALA2* gene lineages. *Int J Plant Sci* **168**, 73–91.
- Liu J, Cheng XL, Liu P, Li DY, Chen T, Gu XF, Sun JQ** (2017a). MicroRNA319-regulated TCPs interact with FBHs and PFT1 to activate CO transcription and control flowering time in Arabidopsis. *PLoS Genet* **13**, e1006833.
- Liu JF, Chen J, Zheng XM, Wu FQ, Lin QB, Heng YQ, Tian P, Cheng ZJ, Yu XW, Zhou KN, Zhang X, Guo XP, Wang JL, Wang HY, Wan JM** (2017b). GW5 acts in the brassinosteroid signaling pathway to regulate grain width and weight in rice. *Nat Plants* **3**, 17043.
- Liu K, Yu Y, Dong A, Shen WH** (2017c). *SET DOMAIN* GROUP701 encodes a H3K4-methyltransferase and regulates multiple key processes of rice plant development. *New Phytol* **215**, 609–623.
- Liu LP, Jiang Y, Zhang XM, Wang X, Wang YB, Han YZ, Coupland G, Jin JB, Searle I, Fu YF, Chen FL** (2017d). Two SUMO proteases SUMO PROTEASE RELATED TO FERTILITY1 and 2 are required for fertility in Arabidopsis. *Plant Physiol* **175**, 1703–1719.
- Liu M, Ba Z, Costa-Nunes P, Wei W, Li L, Kong F, Li Y, Chai J, Pontes O, Qi Y** (2017e). IDN2 interacts with RPA and facilitates DNA double-strand break repair by homologous recombination in Arabidopsis. *Plant Cell* **29**, 589–599.
- Liu N, Hake K, Wang W, Zhao T, Romeis T, Tang D** (2017f). CALCIUM-DEPENDENT PROTEIN KINASE5 associates with the truncated nlr protein TIR-NBS2 to contribute to exo70b1-mediated immunity. *Plant Cell* **29**, 746–759.
- Liu Q, Wang Q, Deng WX, Wang X, Piao MX, Cai DW, Li YX, Barshop WD, Yu XL, Zhou TT, Liu B, Oka Y, Wohlschlegel J, Zuo ZC, Lin CT** (2017g). Molecular basis for blue light-dependent phosphorylation of Arabidopsis cryptochrome 2. *Nat Commun* **8**, 15234.
- Liu XB, Liu YS, Huang P, Ma YS, Qing ZX, Tang Q, Cao HF, Cheng P, Zheng YJ, Yuan ZJ, Zhou Y, Liu JF, Tang ZS, Zhuo YX, Zhang YC, Yu LL, Huang JL, Yang P, Zeng JG** (2017h). The genome of medicinal plant *Macleaya cordata* provides new insights into benzylisoquinoline alkaloids metabolism. *Mol Plant* **7**, 975–989.
- Liu XQ, Liu RL, Li Y, Shen X, Zhong SW, Shi H** (2017i). EIN3 and PIF3 form an interdependent module that represses chloroplast development in buried seedlings. *Plant Cell* **29**, 3051–3067.
- Liu Y, Xie Y, Wang H, Ma X, Yao W, Wang H** (2017j). Light and ethylene coordinately regulate the phosphate starvation response through transcriptional regulation of PHOSPHATE STARVATION RESPONSE 1. *Plant Cell* **29**, 2269–2284.
- Liu ZY, Jia YX, Ding YL, Shi YT, Li Z, Guo Y, Gong ZZ, Yang SH** (2017k). Plasma membrane CRPK1-mediated phosphorylation of 14-3-3 proteins induces their nuclear import to fine-tune CBF signaling during cold response. *Mol Cell* **66**, 117–128.
- Lu LM, Mao LF, Yang T, Ye JF, Liu B, Li HL, Sun M, Miller**

- JT, Mathews S, Hu HH, Niu YT, Peng DX, Chen YH, Smith SA, Chen M, Xiang KL, Le CT, Dang VC, Lu AM, Soltis PS, Soltis DE, Li JH, Chen ZD (2017a). Evolutionary history of the angiosperm flora of China. *Nature* **554**, 234–238.
- Lu S, Zhao X, Hu Y, Liu S, Nan H, Li X, Fang C, Cao D, Shi X, Kong L, Su T, Zhang F, Li S, Wang Z, Yuan X, Cober ER, Weller JL, Liu B, Hou X, Tian Z, Kong F (2017b). Natural variation at the soybean *J* locus improves adaptation to the tropics and enhances yield. *Nat Genet* **49**, 773–779.
- Luo N, Yan A, Liu G, Guo JZ, Rong DY, Kanaoka MM, Xiao Z, Xu GS, Higashiyama T, Cui XP, Yang ZB (2017a). Exocytosis-coordinated mechanisms for tip growth underlie pollen tube growth guidance. *Nat Commun* **8**, 1687.
- Luo X, Hu QJ, Zhou PP, Zhang D, Wang Q, Abbott RJ, Liu JQ (2017b). Chasing ghosts: allopolyploid origin of *Oxyria sinensis* (Polygonaceae) from its only diploid congener and an unknown ancestor. *Mol Ecol* **26**, 3037–3049.
- Luo X, Xu N, Huang J, Gao F, Zou H, Boudsocq M, Coaker G, Liu J (2017c). A lectin receptor-like kinase mediates pattern-triggered salicylic acid signaling. *Plant Physiol* **174**, 2501–2514.
- Lv XQ, Jing YP, Xiao JW, Zhang YD, Zhu YF, Julian R, Lin JX (2017). Membrane microdomains and the cytoskeleton constrain AtHIR1 dynamics and facilitate the formation of an AtHIR1-associated immune complex. *Plant J* **90**, 3–16.
- Ma H, Chen J, Zhang Z, Ma L, Yang Z, Zhang Q, Li X, Xiao J, Wang S (2017a). MAPK kinase 10.2 promotes disease resistance and drought tolerance by activating different MAPKs in rice. *Plant J* **92**, 557–570.
- Ma L, Sang XC, Zhang T, Yu ZY, Li YF, Zhao FM, Wang ZW, Wang YT, Yu P, Wang N, Zhang CW, Ling YH, Yang ZL, He GH (2017b). *ABNORMAL VASCULAR BUNDLES* regulates cell proliferation and procambium cell establishment during aerial organ development in rice. *New Phytol* **213**, 275–286.
- Ma L, Xue N, Fu XY, Zhang H, Li G (2017c). *Arabidopsis thaliana* FAR-RED ELONGATED HYPOCOTYLS3 (FHY3) and FAR-RED-IMPAIRED RESPONSE1 (FAR1) modulate starch synthesis in response to light and sugar. *New Phytol* **213**, 1682–1696.
- Ma W, Wu F, Sheng P, Wang X, Zhang Z, Zhou K, Zhang H, Hu J, Lin Q, Cheng Z, Wang J, Zhu S, Zhang X, Guo X, Wang H, Wu C, Zhai H, Wan J (2017d). The LBD12-1 transcription factor suppresses apical meristem size by repressing Argonaute 10 expression. *Plant Physiol* **173**, 801–811.
- Ma ZC, Zhu L, Song TQ, Wang Y, Zhang Q, Xia YQ, Qiu M, Lin YC, Li HY, Kong L, Fang YF, Ye WW, Wang Y, Dong SM, Zheng XB, Tyler BM, Wang YC (2017e). A paralogous decoy protects *Phytophthora sojae* apoplastic effector PsXEG1 from a host inhibitor. *Science* **355**, 710–714.
- Mao Y, Liu Y, Chen D, Chen F, Fang X, Hong G, Wang L, Wang J, Chen X (2017). Jasmonate response decay and defense metabolite accumulation contributes to age-regulated dynamics of plant insect resistance. *Nat Commun* **8**, 13925.
- Meng WJ, Cheng ZJ, Sang YL, Zhang MM, Rong XF, Wang ZW, Tang YY, Zhang XS (2017). Type-B ARA-BIDOPSIS RESPONSE REGULATORS specify the shoot stem cell niche by dual regulation of *WUSCHEL*. *Plant Cell* **29**, 1357–1372.
- Miura K, Jin JB, Lee J, Yoo CY, Stirn V, Miura T, Ashworth EN, Bressan RA, Yun DJ, Hasegawa PM (2007). SIZ1-mediated sumoylation of ICE1 controls CBF3/DRE-B1A expression and freezing tolerance in Arabidopsis. *Plant Cell* **19**, 1403–1414.
- Nan Q, Qian D, Niu Y, He YX, Tong SF, Niu ZM, Ma JC, Yang Y, An LZ, Wan DS, Xiang Y (2017). Plant actin-depolymerizing factors possess opposing biochemical properties arising from key amino acid changes throughout evolution. *Plant Cell* **29**, 395–408.
- Ni F, Wu L, Wang Q, Hong J, Qi Y, Zhou X (2017). Turnip yellow mosaic virus P69 interacts with and suppresses GLK transcription factors to cause pale-green symptoms in Arabidopsis. *Mol Plant* **10**, 764–766.
- Ouyang M, Li XY, Zhao S, Pu H, Shen JR, Adam Z, Clausen T, Zhang LX (2017). The crystal structure of Deg9 reveals a novel octameric-type HtrA protease. *Nat Plant* **3**, 973–982.
- Peng M, Shahzad R, Gul A, Subthain H, Shen S, Lei L, Zheng Z, Zhou J, Lu D, Wang S, Nishawy E, Liu X, Tohge T, Fernie AR, Luo J (2017). Differentially evolved glucosyltransferases determine natural variation of rice flavone accumulation and UV-tolerance. *Nat Commun* **8**, 1975.

- Qiao S, Sun S, Wang L, Wu Z, Li C, Li X, Wang T, Leng L, Tian W, Lu T, Wang X** (2017). The RLA1/SMOS1 transcription factor functions with OsBZR1 to regulate brassinosteroid signaling and rice architecture. *Plant Cell* **29**, 292–309.
- Qin C, Li B, Fan Y, Zhang X, Yu Z, Ryabov E, Zhao M, Wang H, Shi N, Zhang P, Jackson S, Tör M, Cheng Q, Liu Y, Gallusci P, Hong Y** (2017a). Roles of dicer-like proteins 2 and 4 in intra- and intercellular antiviral silencing. *Plant Physiol* **174**, 1067–1081.
- Qin Z, Wu J, Geng S, Feng N, Chen F, Kong X, Song G, Chen K, Li A, Mao L, Wu L** (2017b). Regulation of FT splicing by an endogenous cue in temperate grasses. *Nat Commun* **8**, 14320.
- Qin ZR, Bai YX, Wu L** (2017c). Flowering on time: multilayered restrictions on FT in plants. *Mol Plant* **10**, 1365–1367.
- Qu LH, Zhou XM, Li XB, Li SS, Zhao J, Zhao P, Liu Y, Sun MX** (2017a). The autonomous cell fate specification of basal cell lineage: the initial round of cell fate specification occurs at the two-celled proembryo stage. *Plant J* **91**, 1051–1063.
- Qu XL, Zhang RH, Zhang M, Diao M, Xue YB, Huang SJ** (2017b). Organizational innovation of apical actin filaments drives rapid pollen tube growth and turning. *Mol Plant* **10**, 930–947.
- Ren HB, Dang X, Cai XZ, Yu PH, Li YJ, Zhang SS, Liu MH, Chen BQ, Lin DS** (2017). Spatio-temporal orientation of microtubules controls conical cell shape in *Arabidopsis thaliana* petals. *PLoS Genet* **13**, e1006851.
- Shafiq S, Chen C, Yang J, Cheng L, Ma F, Widemann E, Sun Q** (2017). DNA Topoisomerase 1 prevents R-loop accumulation to modulate auxin-regulated root development in rice. *Mol Plant* **10**, 821–833.
- Shao A, Ma WY, Zhao XQ, Hu MY, He X, Teng W, Li H, Tong YP** (2017). The auxin biosynthetic *TRYPTOPHAN AMINOTRANSFERASE RELATED TaTAR2.1-3A* increases grain yield of wheat. *Plant Physiol* **174**, 2274–2288
- Shen H, Jin DM, Shu JP, Zhou XL, Lei M, Wei R, Shang H, Wei HJ, Zhang R, Liu L, Gu YF, Zhang XC, Yan YH** (2018). Large scale phylogenomic analysis resolves a backbone phylogeny in ferns. *Giga Science* **7**, 1–11.
- Shen Q, Bourdais G, Pan H, Robatzek S, Tang D** (2017a). *Arabidopsis* glycosylphosphatidylinositol-anchored protein LLG1 associates with and modulates FLS2 to regulate innate immunity. *Proc Natl Acad Sci USA* **114**, 5749–5754.
- Shen RX, Wang L, Liu XP, Wu J, Jin WW, Zhao XC, Xie XR, Zhu QL, Tang HW, Li Q, Chen LT, Liu YG** (2017b). Genomic structural variation-mediated allelic suppression causes hybrid male sterility in rice. *Nat Commun* **8**, 1310.
- Song XG, Lu ZF, Yu H, Shao GN, Xiong JS, Meng XB, Jing YH, Liu GF, Xiong GS, Duan JB, Yao XF, Liu CM, Li HQ, Wang YH, Li JY** (2017). IPA1 functions as a downstream transcription factor repressed by D53 in strigolactone signaling in rice. *Cell Res* **27**, 1128–1141.
- Su C, Li Z, Cheng J, Li L, Zhong S, Liu L, Zheng Y, Zheng B** (2017a). The protein phosphatase 4 and SMEK1 complex dephosphorylates HYL1 to promote miRNA biogenesis by antagonizing the MAPK cascade in Arabidopsis. *Dev Cell* **41**, 527–539.
- Su H, Cheng ZH, Huang JY, Lin J, Copenhaver GP, Ma H, Wang YX** (2017b). Arabidopsis RAD51, RAD51C and XRCC3 proteins form a complex and facilitate RAD51 localization on chromosomes for meiotic recombination. *PLoS Genet* **13**, e1006827.
- Su Y, Wang S, Zhang F, Zheng H, Liu Y, Huang T, Ding Y** (2017c). Phosphorylation of histone H2A at Serine 95: a plant-specific mark involved in flowering time regulation and H2A.Z deposition. *Plant Cell* **29**, 2197–2213.
- Sun C, Yan K, Han JT, Tao L, Lv MH, Shi T, He YX, Wierzbica M, Tax FE, Li J** (2017a). Scanning for new BRI1 mutations via TILLING analysis. *Plant Physiol* **174**, 1881–1896.
- Sun FM, Fan GY, Hu Q, Zhou YM, Guan M, Tong CB, Li JN, Du DZ, Qi CK, Jiang LC, Liu WQ, Huang SM, Chen WB, Yu JY, Mei DS, Meng JL, Zeng P, Shi JQ, Liu KD, Wang X, Wang XF, Long Y, Liang XM, Hu ZY, Huang GD, Dong CH, Zhang H, Li J, Zhang YL, Li LW, Shi CC, Wang JH, Lee SMY, Guan CY, Xu X, Liu SY, Liu X, Chalhoub B, Hua W, Wang HZ** (2017b). The high-quality genome of *Brassica napus* cultivar ‘ZS11’ reveals the introgression history in semi-winter morphotype. *Plant J* **92**, 452–468.
- Sun WQ, Gao DW, Xiong Y, Tang XX, Xiao XF, Wang CR, Yu SB** (2017c). Hairy Leaf 6, an AP2/ERF transcription factor, interacts with OsWOX3B and regulates trichome formation in rice. *Mol Plant* **10**, 1417–1433.
- Sun X, Li Y, He W, Ji C, Xia P, Wang Y, Du S, Li H, Raikhel N, Xiao J, Guo H** (2017d). Pyrazinamide and derivatives

- block ethylene biosynthesis by inhibiting ACC oxidase. *Nat Commun* **8**, 15758.
- Sun Y, Ji K, Liang B, Du Y, Jiang L, Wang J, Kai W, Zhang Y, Zhai X, Chen P, Wang H, Leng P** (2017e). Suppressing ABA uridine diphosphate glucosyltransferase (SIUGT-75C1) alters fruit ripening and the stress response in tomato. *Plant J* **91**, 574–589.
- Sun Y, Wu Y, Yang CW, Sun S, Lin XY, Liu LX, Xu CM, Wendel JF, Gong L, Liu B** (2017f). Segmental allotetraploidy generates extensive homoeologous expression rewiring and phenotypic diversity at the population level in rice. *Mol Ecol* **26**, 5451–5466.
- Tang X, Lowder LG, Zhang T, Malzahn AA, Zheng XL, Voytas DF, Zhong ZH, Chen YY, Ren QR, Li Q, Kirkland ER, Zhang Y, Qi YP** (2017a). A CRISPR-Cpf1 system for efficient genome editing and transcriptional repression in plants. *Nat Plants* **3**, 17018.
- Tang Y, Liu X, Liu X, Li Y, Wu K, Hou X** (2017b). Arabidopsis NF-YCs mediate the light-controlled hypocotyl elongation via modulating histone acetylation. *Mol Plant* **10**, 260–273.
- Tang YY, Liu HH, Guo SY, Wang B, Li ZT, Chong K, Xu YY** (2018). OsmiR396d miRNA affects gibberellin and brassinosteroid signaling to regulate plant architecture. *Plant Physiology* **176**, 946–959.
- Tao Z, Shen LS, Gu XF, Wang YZ, Yu H, He YH** (2017). Embryonic epigenetic reprogramming by a pioneer transcription factor in plants. *Nature* **551**, 124–128.
- Theißen G, Becker A, Di Rosa A, Kanno A, Kim JT, Münster T, Winter KU, Saedler H** (2000). A short history of MADS-box genes in plants. *Plant Mol Biol* **42**, 115–149.
- Tieman D, Zhu GT, Resender M, Lin T, Nguyen C, Bies D, Rambla JL, Beltran KSO, Taylor M, Zhang B, Ikeda H, Liu ZY, Fisher J, Zemach I, Monforte A, Zamir D, Granell A, Kirst M, Huang SW, Klee H** (2017). A chemical genetic roadmap to improved tomato flavor. *Science* **355**, 391–394.
- Wang C, Wang G, Zhang C, Zhu P, Dai H, Yu N, He Z, Xu L, Wang E** (2017a). OsCERK1-mediated chitin perception and immune signaling requires receptor-like cytoplasmic kinase 185 to activate an MAPK cascade in rice. *Mol Plant* **10**, 619–633.
- Wang DX, Yang CJ, Wang HJ, Wu ZH, Jiang JJ, Liu JJ, He ZN, Chang F, Ma H, Wang XL** (2017b). BK11 regulates plant architecture through coordinated inhibition of the brassinosteroid and ERECTA signaling pathways in Arabidopsis. *Mol Plant* **10**, 297–308.
- Wang H, Li Y, Pan J, Lou D, Hu Y, Yu D** (2017c). The bHLH transcription factors MYC2, MYC3, and MYC4 are required for jasmonate-mediated inhibition of flowering in Arabidopsis. *Mol Plant* **10**, 1461–1464.
- Wang H, Prentice IC, Keenan TF, Davis TW, Wright IJ, Cornwell WK, Evans BJ, Peng C** (2017d). Towards a universal model for carbon dioxide uptake by plants. *Nat Plant* **3**, 734–741.
- Wang HJ, Hsu YW, Guo CL, Jane WN, Wang H, Jiang L, Jauh GY** (2017e). VPS36-dependent multivesicular bodies are critical for plasmamembrane protein turnover and vacuolar biogenesis. *Plant Physiol* **173**, 566–581.
- Wang J, Tian CH, Zhang C, Shi BH, Cao XW, Zhang TQ, Zhao Z, Wang JW, Jiao YL** (2017f). Cytokinin signaling activates *WUSCHEL* expression during axillary meristem initiation. *Plant Cell* **29**, 1373–1387.
- Wang J, Wang R, Wang Y, Zhang L, Zhang L, Xu Y, Yao S** (2017g). Short and Solid Culm/RFL/APO2 for culm development in rice. *Plant J* **91**, 85–96.
- Wang J, Yu H, Xiong GS, Lu ZF, Jiao YQ, Meng XB, Liu GF, Chen XW, Wang YH, Li JY** (2017h). Tissue-specific ubiquitination by IPA1 INTERACTING PROTEIN1 modulates IPA1 protein levels to regulate plant architecture in rice. *Plant Cell* **29**, 697–707.
- Wang JG, Feng C, Liu HH, Feng QN, Li S, Zhang Y** (2017i). AP1G mediates vacuolar acidification during synergid-controlled pollen tube reception. *Proc Natl Acad Sci USA* **114**, E4877–E4883.
- Wang K, Tu WF, Liu C, Rao Y, Gao ZM, Yang CH** (2017j). 9-*cis*-neoxanthin in light harvesting complexes of photosystem II regulates the binding of violaxanthin and xanthophyll cycle. *Plant Physiol* **174**, 86–96.
- Wang L, Ran L, Hou Y, Tian Q, Li C, Liu R, Fan D, Luo K** (2017k). The transcription factor MYB115 contributes to the regulation of proanthocyanidin biosynthesis and enhances fungal resistance in poplar. *New Phytol* **215**, 351–367.
- Wang M, Tu L, Lin M, Lin Z, Wang P, Yang Q, Ye Z, Shen C, Li J, Zhang L, Zhou X, Nie X, Li Z, Guo K, Ma Y, Huang C, Jin S, Zhu L, Yang X, Min L, Yuan D, Zhang Q, Lindsey K, Zhang X** (2017l). Asymmetric subgenome

- selection and *cis*-regulatory divergence during cotton domestication. *Nat Genet* **49**, 579–587.
- Wang SS, Lu JN, Song XF, Ren SC, You CJ, Xu J, Liu CM, Ma H, Chang F** (2017m). Cytological and transcriptomic analyses reveal important roles of CLE19 in pollen exine formation. *Plant Physiol* **175**, 1186–1202.
- Wang WH, Li JY, Sun QQ, Yu XY, Zhang WW, Jia N, An CJ, Li YQ, Dong YN, Han FJ, Chang N, Liu XM, Zhu ZL, Yu Y, Fan SL, Yang MJ, Luo SZ, Gao HB, Feng Y** (2017n). Structural insights into the coordination of plastid division by the ARC6-PDV2 complex. *Nat Plant* **3**, 17011.
- Wang X, Wang Q, Han YJ, Liu Q, Gu LF, Yang ZH, Su J, Liu BB, Zuo ZC, He WJ, Wang J, Liu B, Matsui M, Kim JI, Oka Y, Lin CT** (2017o). A CRY–BIC negative-feedback circuitry regulating blue light sensitivity of Arabidopsis. *Plant J* **92**, 426–436.
- Wang X, Xu YT, Zhang SQ, Cao L, Huang Y, Cheng JF, Wu GZ, Tian SL, Chen CL, Liu Y, Yu HW, Yang XM, Lan H, Wang N, Wang L, Xu JD, Jiang XL, Xie ZZ, Tan ML, Larkin RM, Chen LL, Ma BG, Ruan YJ, Deng XX, Xu Q** (2017p). Genomic analyses of primitive, wild and cultivated citrus provide insights into asexual reproduction. *Nat Genet* **49**, 765–772.
- Wang YJ, Mueller-Schaerer H, van Kleunen M, Cai AM, Zhang P, Yan R, Dong BC, Yu FH** (2017q). Invasive alien plants benefit more from clonal integration in heterogeneous environments than natives. *New Phytol* **216**, 1072–1078.
- Wu F, Shi X, Lin X, Liu Y, Chong K, Theißen G, Meng Z** (2017a). The ABCs of flower development: mutational analysis of *AP1/FUL*-like genes in rice provides evidence for a homeotic (A)-function in grasses. *Plant J* **89**, 310–324.
- Wu J, Yang R, Yang Z, Yao S, Zhao S, Wang Y, Li P, Song X, Jin L, Zhou T, Lan Y, Xie L, Zhou X, Chu C, Qi Y, Cao X, Li Y** (2017b). ROS accumulation and antiviral defence control by microRNA528 in rice. *Nat Plants* **3**, 16203.
- Wu L, Liu D, Wu J, Zhang R, Qin Z, Li A, Fu D, Zhai W, Mao L** (2013). Regulation of FLOWERING LOCUS T by a microRNA in *Brachypodium distachyon*. *Plant Cell* **25**, 4363–4377.
- Wu Q, Han TS, Chen X, Chen JF, Zou YP, Li ZW, Xu YC, Guo YL** (2017c). Long-term balancing selection contributes to adaptation in Arabidopsis and its relatives. *Genome Biol* **18**, 217.
- Wu WG, Liu XY, Wang MH, Meyer RS, Luo XJ, Ndjiondjop M, Tan LB, Zhang JW, Wu JZ, Cai HW, Sun CQ, Wang XK, Wang RA, Zhu ZF** (2017d). A single-nucleotide polymorphism causes smaller grain size and loss of seed shattering during African rice domestication. *Nat Plants* **3**, 17064.
- Xia EH, Zhang HB, Sheng J, Li K, Zhang QJ, Kim CH, Zhang Y, Liu Y, Zhu T, Li W, Huang H, Tong Y, Nan H, Shi C, Shi C, Jiang JJ, Mao SY, Jiao JY, Zhang D, Zhao Y, Zhao YJ, Zhang LP, Liu YL, Liu BY, Yu Y, Shao SF, Ni DJ, Eichler E, Gao LZ** (2017). The tea tree genome provides insights into tea flavor and independent evolution of caffeine biosynthesis. *Mol Plant* **10**, 866–877.
- Xiang KL, Zhao L, Erst AS, Yu SX, Jabbour F, Wang W** (2017a). A molecular phylogeny of *Dichocarpum* (Ranunculaceae): implications for eastern Asian biogeography. *Mol Phylogenet Evol* **107**, 594–604.
- Xiang Y, Sun X, Gao S, Qin F, Dai M** (2017b). Deletion of an endoplasmic reticulum stress response element in a *Zm-PP2C-A* gene facilitates drought tolerance of maize seedlings. *Mol Plant* **10**, 456–469.
- Xie JB, Yang XH, Song YP, Du QZ, Li Y, Chen JH, Zhang DQ** (2017a). Adaptive evolution and functional innovation of *Populus*-specific recently evolved microRNAs. *New Phytol* **213**, 206–219.
- Xie YR, Liu Y, Wang H, Ma XJ, Wang BB, Wu GX, Wang HY** (2017b). Phytochrome-interacting factors directly suppress MIR156 expression to enhance shade-avoidance syndrome in Arabidopsis. *Nat Commun* **8**, 348.
- Xiong Q, Ma B, Lu X, Huang YH, He SJ, Yang C, Yin CC, Zhao H, Zhou Y, Zhang WK, Wang WS, Li ZK, Chen SY, Zhang JS** (2017). Ethylene-inhibited jasmonic acid biosynthesis promotes mesocotylcoleoptile elongation of etiolated rice seedlings. *Plant Cell* **29**, 1053–1072.
- Xu CX, Jiao C, Sun HH, Cai XF, Wang XL, Ge CH, Zheng Y, Liu WL, Sun XP, Xu YM, Deng J, Zhang ZH, Huang SW, Dai SJ, Mou BQ, Wang QX, Fei ZJ, Wang QH** (2017a). Draft genome of spinach and transcriptome diversity of 120 *Spinacia* accessions. *Nat Commun* **8**, 15275.
- Xu DW, Shi JX, Rautengarten C, Yang L, Qian XL, Uzair M, Zhu L, Luo Q, An G, Waßmann F, Schreiber L, Heazlewood JL, Scheller HV, Hu JP, Zhang DB, Liang WQ** (2017b). *Defective Pollen Wall 2 (DPW2)* encodes an

- acyl transferase required for rice pollen development. *Plant Physiol* **173**, 240–255.
- Xu L, Zhao H, Ruan W, Deng M, Wang F, Peng J, Luo J, Chen Z, Yi K** (2017c). ABNORMAL INFLORESCENCE MERISTEM1 functions in salicylic acid biosynthesis to maintain proper reactive oxygen species levels for root meristem activity in rice. *Plant Cell* **29**, 560–574.
- Xu SH, He ZW, Guo ZX, Zhang Z, Wyckoff GJ, Greenberg A, Wu CI, Shi SH** (2017d). Genome-wide convergence during evolution of mangroves from woody plants. *Mol Biol Evol* **34**, 1008–1015.
- Yan J, Wang P, Wang B, Hsu CC, Tang K, Zhang H, Hou YJ, Zhao Y, Wang Q, Zhao C, Zhu X, Tao WA, Li J, Zhu JK** (2017a). The SnRK2 kinases modulate miRNA accumulation in Arabidopsis. *PLoS Genet* **13**, e1006753.
- Yan T, Chen M, Shen Q, Li L, Fu X, Pan Q, Tang Y, Shi P, Lv Z, Jiang W, Ma YN, Hao X, Sun X, Tang K** (2017b). HOMEODOMAIN PROTEIN 1 is required for jasmonate-mediated glandular trichome initiation in *Artemisia annua*. *New Phytol* **213**, 1145–1155.
- Yang BJ, Lin WH, Fu FF, Xu ZH, Xue HW** (2017a). Receptor-like protein ELT1 promotes brassinosteroid signaling through interacting with and suppressing the endocytosis-mediated degradation of receptor BRI1. *Cell Res* **27**, 1182–1185.
- Yang HX, Li P, Zhang AH, Wen XG, Zhang LX, Lu CM** (2017b). Tetratricopeptide repeat protein Ptg7 is essential for photosystem I assembly by interacting with PsaC in Arabidopsis. *Plant J* **91**, 950–961.
- Yang J, Moeinzadeh M, Kuhl H, Helmuth J, Xiao P, Haas S, Liu GL, Zheng JL, Sun Z, Fan WJ, Deng GF, Wang HX, Hu FH, Zhao SS, Fernie A, Boerno S, Timmermann B, Zhang P, Vingron M** (2017c). Haplotype-resolved sweet potato genome traces back its hexaploidization history. *Nat Plants* **3**, 696–703.
- Yang J, Xie X, Yang M, Dixon R, Wang YP** (2017d). Modular electron-transport chains from eukaryotic organelles function to support nitrogenase activity. *Proc Natl Acad Sci USA* **114**, E2460–E2465.
- Yang M, He ZW, Huang YL, Lu L, Yan YB, Hong L, Shen H, Liu Y, Guo Q, Jiang L, Zhang YW, Greenberg A, Zhou RC, Ge XJ, Wu CI, Shi SH** (2017e). The emergence of the hyperinvasive vine, *Mikania micrantha* (Asteraceae), via admixture and founder events inferred from population transcriptomics. *Mol Ecol* **26**, 3405–3423.
- Yang MR, Li CX, Cai ZY, Hu YM, Nolan T, Yu FF, Yin YH, Xie Q, Tang GL, Wang XL** (2017f). SINAT E3 ligases control the light-mediated stability of the brassinosteroid-activated transcription factor BES1 in Arabidopsis. *Dev Cell* **41**, 47–58.
- Yang N, Xu XW, Wang RR, Peng WL, Cai LC, Song JM, Li WQ, Luo X, Niu LY, Wang YB, Jin M, Chen L, Luo JY, Deng M, Wang L, Pan QC, Liu F, Jackson D, Yang XH, Chen LL, Yan JB** (2017g). Contributions of *Zea mays* subspecies mexicana haplotypes to modern maize. *Nat Commun* **8**, 1874.
- Ye J, Wang X, Hu T, Zhang F, Wang B, Li C, Yang T, Li H, Lu Y, Giovannoni JJ, Zhang Y, Ye Z** (2017a). An InDel in the promoter of Al-ACTIVATED MALATE TRANSPORTER9 selected during tomato domestication determines fruit malate contents and aluminum tolerance. *Plant Cell* **29**, 2249–2268.
- Ye YJ, Zhou LJ, Liu X, Liu H, Li DQ, Cao MJ, Chen HF, Xu L, Zhu JK, Zhao Y** (2017b). A novel chemical inhibitor of ABA signaling targets all ABA receptors. *Plant Physiol* **173**, 2356–2369.
- Yu CW, Tai R, Wang SC, Yang P, Luo M, Yang S, Cheng K, Wang WC, Cheng YS, Wu K** (2017a). HISTONE DEACETYLASE6 acts in concert with histone methyltransferases SUVH4, SUVH5, and SUVH6 to regulate transposon silencing. *Plant Cell* **29**, 1970–1983.
- Yu JP, Han JJ, Kim YJ, Song M, Yang Z, He Y, Fu RF, Luo ZJ, Hu JP, Liang WQ, Zhang DB** (2017b). Two rice receptor-like kinases maintain male fertility under changing temperatures. *Proc Natl Acad Sci USA* **114**, 12327–12332.
- Yu LH, Wu J, Zhang ZS, Miao ZQ, Zhao PX, Wang Z, Xiang CB** (2017c). Arabidopsis MADS-box transcription factor AGL21 acts as environmental surveillance of seed germination by regulating ABI5 expression. *Mol Plant* **10**, 834–845.
- Yuan LB, Dai YS, Xie LJ, Yu LJ, Zhou Y, Lai YX, Yang YC, Xu L, Chen QF, Xiao S** (2017). Jasmonate regulates plant responses to postsubmergence reoxygenation through transcriptional activation of antioxidant synthesis. *Plant Physiol* **173**, 1864–1880.
- Zeng J, Dong ZC, Wu HJ, Tian ZX, Zhao Z** (2017). Redox regulation of plant stem cell fate. *EMBO J* **36**, 2844–2855.
- Zhang A, Li N, Gong L, Gou XW, Wang B, Deng X, Li CP,**

- Dong QL, Zhang HK, Liu B** (2017a). Global analysis of gene expression in response to whole-chromosome aneuploidy in hexaploid wheat. *Plant Physiol* **175**, 828–847.
- Zhang B, Tan X, Wang S, Chen M, Chen S, Ren T, Xia J, Bai Y, Huang J, Han X** (2017b). Asymmetric sensitivity of ecosystem carbon and water processes in response to precipitation change in a semi-arid steppe. *Funct Ecol* **31**, 1301–1311.
- Zhang B, Zhang L, Li F, Zhang D, Liu X, Wang H, Xu Z, Chu C, Zhou Y** (2017c). Control of secondary cell wall patterning involves xylan deacetylation by a GDSE esterase. *Nat Plants* **3**, 17017.
- Zhang D, Li W, Xia EH, Zhang QJ, Liu Y, Zhang Y, Tong Y, Zhao Y, Niu YC, Xu JH, Gao LZ** (2017d). The medicinal herb *Panax notoginseng* genome provides insights into ginsenoside biosynthesis and genome evolution. *Mol Plant* **6**, 903–907.
- Zhang D, Li YH, Zhang XY, Zha P, Lin RC** (2017e). The SWI2/SNF2 chromatin-remodeling ATPase BRAHMA regulates chlorophyll biosynthesis in Arabidopsis. *Mol Plant* **10**, 155–167.
- Zhang F, Tang D, Shen Y, Xue Z, Shi W, Ren L, Du G, Li Y, Cheng Z** (2017f). The F-Box protein ZYGO1 mediates bouquet formation to promote homologous pairing, synapsis, and recombination in rice meiosis. *Plant Cell* **29**, 2597–2609.
- Zhang GQ, Liu KW, Li Z, Lohaus R, Hsiao YY, Niu SC, Wang JY, Lin YC, Xu Q, Chen LJ, Yoshida K, Fujiwara S, Wang ZW, Zhang YQ, Mitsuda N, Wang M, Liu GH, Peroraro L, Huang HX, Xiao XJ, Lin M, Wu XY, Wu WL, Chen YY, Chang SB, Sakamoto S, Takagi M, Yagi M, Zeng SJ, Shen CY, Yeh CM, Luo YB, Tsai WC, Van de Peer Y, Liu ZJ** (2017g). The *Apostasia* genome and the evolution of orchids. *Nature* **549**, 379–383.
- Zhang H, Zhang JS, Yan J, Gou F, Mao YF, Tang GL, Botella JR, Zhu JK** (2017h). Short tandem target mimic rice lines uncover functions of miRNAs in regulating important agronomic traits. *Proc Natl Acad Sci USA* **114**, 5277–5282.
- Zhang J, Huang QP, Zhong S, Bleckmann A, Huang JY, Guo XY, Lin Q, Gu HY, Dong J, Dresselhaus T, Qu LJ** (2017i). Sperm cells are passive cargo of the pollen tube in plant fertilization. *Nat Plant* **3**, 17079
- (2017j). Structure of phycobilisome from the red alga *Griffithsia pacifica*. *Nature* **551**, 57–63.
- Zhang J, Wei B, Yuan R, Wang J, Ding M, Chen Z, Yu H, Qin G** (2017k). The Arabidopsis RING-Type E3 ligase TEAR1 controls leaf development by targeting the TIE1 transcriptional repressor for degradation. *Plant Cell* **29**, 243–259.
- Zhang JP, Yu Y, Feng YZ, Zhou YF, Zhang F, Yang YW, Lei MQ, Zhang YC, Chen YQ** (2017l). MiR408 regulates grain yield and photosynthesis via a phytocyanin protein. *Plant Physiol* **175**, 1175–1185.
- Zhang K, Xu W, Wang C, Yi X, Zhang W, Su Z** (2017m). Differential deposition of H2A.Z in combination with histone modifications within related genes in *Oryza sativa* callus and seedling. *Plant J* **89**, 264–277.
- Zhang L, Yu H, Ma B, Liu GF, Wang JJ, Wang JM, Gao RC, Li JJ, Liu JY, Xu J, Zhang YY, Li Q, Huang XH, Xu JL, Li JM, Qian Q, Han B, He ZH, Li JY** (2017n). A natural tandem array alleviates epigenetic repression of IPA1 and leads to superior yielding rice. *Nat Commun* **8**, 14789.
- Zhang L, Zhou XM, Chen DK, Schuettpelz E, Knapp R, Lu NT, Luong TT, Dang MT, Duan YF, He H, Gao XF, Zhang LB** (2017o). A global phylogeny of the fern genus *Tectaria* (Tectariaceae: Polypodiales) based on plastid and nuclear markers identifies major evolutionary lineages and suggests repeated evolution of free venation from anastomosing venation. *Mol Phylogenet Evol* **114**, 295–333.
- Zhang LJ, Li XX, Ma B, Gao Q, Du HL, Han YH, Li Y, Cao YH, Qi M, Zhu YX, Lu HW, Ma MC, Liu LL, Zhou JP, Nan CH, Qin YJ, Wang J, Cui L, Qiao ZJ** (2017p). The tartary buckwheat genome provides insights into rutin biosynthesis and abiotic stress tolerance. *Mol Plant* **10**, 1224–1237.
- Zhang SD, Jin JJ, Chen SY, Chase M, Soltis D, Li HT, Yang JB, Li DZ, Yi TS** (2017q). Diversification of Rosaceae since the Late Cretaceous based on plastid phylogenomics. *New Phytol* **214**, 1355–1367.
- Zhang SD, Jin JJ, Chen SY, Chase MW, Soltis DE, Li HT, Yang JB, Li DZ, Yi TS** (2017r). Diversification of Rosaceae since the Late Cretaceous based on plastid phylogenomics. *New Phytol* **214**, 1355–1367.
- Zhang SS, Yang HX, Ding L, Song ZT, Ma H, Chang F, Liu JX** (2017s). Tissue-specific transcriptomics reveals an important role of the unfolded protein response in main-

- taining fertility upon heat stress in Arabidopsis. *Plant Cell* **29**, 1007–1023.
- Zhang T, Li YF, Ma L, Sang XC, Ling YH, Wang YT, Yu P, Zhuang H, Huang JY, Wang N, Zhao FM, Zhang CW, Yang ZL, Fang LK, He GH (2017t).** LATERAL FLORET 1 induced the three-florets spikelet in rice. *Proc Natl Acad Sci USA* **114**, 9984–9989.
- Zhang TQ, Lian H, Zhou CM, Xu L, Jiao YL, Wang JW (2017u).** A two-step model for de novo activation of *WUS-CHEL* during plant shoot regeneration. *Plant Cell* **29**, 1073–1087.
- Zhang XX, Liu WJ, Nagae TT, Takeuchi H, Zhang HQ, Han ZF, Higashiyama T, Chai JJ (2017v).** Structural basis for receptor recognition of pollen tube attraction peptides. *Nat Commun* **8**, 1331.
- Zhang XY, Huai JL, Shang FF, Xu G, Tang WJ, Jing YJ, Lin RC (2017w).** A PIF1/PIF3-HY5-BBX23 transcription factor cascade affects photomorphogenesis. *Plant Physiol* **174**, 2487–2500.
- Zhang ZG, Cui X, Wang YW, Wu JX, Gu XF, Lu TG (2017x).** The RNA editing factor WSP1 is essential for chloroplast development in rice. *Mol Plant* **10**, 86–98.
- Zhang ZS, Liu MJ, Scheibe R, Selinski J, Zhang LT, Yang C, Meng XL, Gao HY (2017y).** Contribution of the alternative respiratory pathway to PSII photoprotection in C3 and C4 plants. *Mol Plant* **10**, 131–142.
- Zhang ZY, Li JH, Li F, Liu HH, Yang WS, Chong K, Xu YY (2017z).** OsMAPK3 phosphorylates OsbHLH002/OsICE1 and inhibits its ubiquitination to activate OsTPP1 and enhances rice chilling tolerance. *Dev Cell* **43**, 731–743.
- Zhang ZY, Li JJ, Pan YH, Li JL, Zhou L, Shi HL, Zeng YW, Guo HF, Yang SM, Zheng WW, Yu JP, Sun XM, Li GL, Ding YL, Ma L, Shen SQ, Dai LY, Zhang HL, Yang SH, Guo Y, Li ZC (2017aa).** Natural variation in *CTB4a* enhances rice adaptation to cold habitats. *Nat Commun* **8**, 14788.
- Zhao C, Piao S, Wang X, Huang Y, Ciais P, Elliott J, Huang M, Janssens IA, Li T, Lian X, Liu Y, Mueller C, Peng S, Wang T, Zeng Z, Penuelas J (2017a).** Plausible rice yield losses under future climate warming. *Nat Plant* **3**, 16202.
- Zhao CZ, Wang PC, Si T, Hsu CC, Wang L, Zayed O, Yu ZP, Zhu YF, Dong J, Tao WA, Zhu JK (2017b).** MAP kinase cascades regulate the cold response by modulating ICE1 protein stability. *Dev Cell* **43**, 618–629.
- Zhao F, Zheng YF, Zeng T, Sun R, Yang JY, Li Y, Ren DT, Ma H, Xu ZH, Bai SN (2017c).** Phosphorylation of SPO-ROCYTELESS/NOZZLE by the MPK3/6 kinase is required for anther development. *Plant Physiol* **173**, 2265–2277.
- Zhao GY, Zou C, Li K, Wang K, Li TB, Gao LF, Zhang XX, Wang HJ, Yang ZJ, Liu X, Jiang WK, Mao L, Kong XY, Jiao YN, Jia JZ (2017d).** The *Aegilops tauschii* genome reveals multiple impacts of transposons. *Nat Plants* **3**, 946–955.
- Zhao L, Cheng DM, Huang XH, Chen M, Dall’Osto L, Xing JL, Gao LY, Li LY, Wang YL, Bassi R, Peng LW, Wang YC, Rochaix JD, Huang F (2017e).** A light harvesting complex-like protein in maintenance of photosynthetic components in chlamydomonas. *Plant Physiol* **174**, 2419–2433.
- Zheng Y, Cui X, Su L, Fang S, Chu J, Gong Q, Yang J, Zhu Z (2017).** Jasmonate inhibits COP1 activity to suppress hypocotyl elongation and promote cotyledon opening in etiolated Arabidopsis seedlings. *Plant J* **90**, 1144–1155.
- Zhou F, Wang CY, Gutensohn M, Jiang L, Zhang P, Zhang DB, Dudareva N, Lu S (2017a).** A recruiting protein of geranylgeranyl diphosphate synthase controls metabolic flux toward chlorophyll biosynthesis in rice. *Proc Natl Acad Sci USA* **114**, 6866–6871.
- Zhou S, Jiang W, Long F, Cheng S, Yang W, Zhao Y, Zhou DX (2017b).** Rice homeodomain protein WOX11 recruits a histone acetyltransferase complex to establish programs of cell proliferation of crown root meristem. *Plant Cell* **29**, 1088–1104.
- Zhou W, Barrett S, Li HD, Wu ZK, Wang XJ, Wang H, Li DZ (2017c).** Phylogeographic insights on the evolutionary breakdown of heterostyly. *New Phytol* **214**, 1368–1380.
- Zhou W, Lu QT, Li QW, Wang L, Ding SH, Zhang AH, Wen XG, Zhang LX, Lu CM (2017d).** PPR-SMR protein SOT1 has RNA endonuclease activity. *Proc Natl Acad Sci USA* **114**, E1554–E1563.
- Zhu J, Hu H, Tao S, Chi X, Li P, Jiang L, Ji C, Zhu J, Tang Z, Pan Y, Birdsey RA, He X, Fang J (2017a).** Carbon stocks and changes of dead organic matter in China’s forests. *Nat Commun* **8**, 151.
- Zhu JG, Nan Q, Qin T, Qian D, Mao TL, Yuan SJ, Wu XR, Niu Y, Bai QF, An LZ, Xiang Y (2017b).** Higher-ordered actin structures remodeled by Arabidopsis ACTIN-DE-

- POLYMERIZING FACTOR5 are important for pollen germination and pollen tube growth. *Mol Plant* **10**, 1065–1081.
- Zhu M, Jiang L, Bai B, Zhao W, Chen X, Li J, Liu Y, Chen Z, Wang B, Wang C, Wu Q, Shen Q, Dinesh-Kumar SP, Tao X** (2017c). The intracellular immune receptor Sw-5b confers broad-spectrum resistance to spoviruses through recognition of a conserved 21-amino acid viral effector epitope. *Plant Cell* **29**, 2214–2232.
- Zhu X, Qi T, Yang Q, He F, Tan C, Ma W, Voegelé RT, Kang Z, Guo J** (2017d). Host-induced gene silencing of the MAPKK gene *PsFUZ7* confers stable resistance to wheat stripe rust. *Plant Physiol* **175**, 1853–1863.
- Zhu Y, Wang B, Tang K, Hsu CC, Xie S, Du H, Yang Y, Tao WA, Zhu JK** (2017e). An Arabidopsis nucleoporin NUP85 modulates plant responses to ABA and salt stress. *PLoS Genet* **13**, e1007124.
- Zhu YF, Yu YM, Cheng K, Ouyang YD, Wang J, Gong L, Zhang QH, Li XH, Xiao JH, Zhang QF** (2017f). Processes underlying a reproductive barrier in indica-japonica rice hybrids revealed by transcriptome analysis. *Plant Physiol* **174**, 1683–1696.
- Zhu Y, Rong L, Luo Q, Wang B, Zhou N, Yang Y, Zhang C, Feng H, Zheng L, Shen WH, Ma J, Dong A** (2017g). The histone chaperone NRP1 interacts with WEREWOLF to activate GLABRA2 in Arabidopsis root hair development. *Plant Cell* **29**, 260–276.
- Zhuang XH, Chung KP, Cui Y, Lin WL, Gao CJ, Kang BH, Jiang LW** (2017). ATG9 regulates autophagosome progression from the endoplasmic reticulum in Arabidopsis. *Proc Natl Acad Sci USA* **114**, E426–E435.
- Zou YP, Hou XH, Wu Q, Chen JF, Li ZW, Han TS, Niu XM, Yang L, Xu YC, Zhang J, Zhang FM, Tan DY, Tian ZX, Gu HY, Guo YL** (2017). Adaptation of *Arabidopsis thaliana* to the Yangtze River basin. *Genome Biol* **18**, 239.
- Zuo YJ, Wen J, Zhou SL** (2017). Intercontinental and intracontinental biogeography of the eastern Asian-Eastern North American disjunct *Panax* (the ginseng genus, Araliaceae), emphasizing its diversification processes in eastern Asia. *Mol Phylogenet Evol* **117**, 60–74.

Research Advances in Plant Science in China in 2017

Fan Chen¹, Qian Qian², Tai Wang³, Aiwu Dong⁴, Xiaoquan Qi³, Jianru Zuo¹, Shuhua Yang⁵,
Rongcheng Lin³, Langtao Xiao⁶, Hongya Gu⁷, Zhiduan Chen³, Liwen Jiang⁸,
Yongfei Bai³, Hongzhi Kong³, Kang Chong³

¹Institute of Genetics and Developmental Biology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China; ²China National Rice Research Institute, Hangzhou 310006, China; ³Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China; ⁴School of Life Sciences, Fudan University, Shanghai 200433, China; ⁵College of Biological Sciences, China Agricultural University, Beijing 100094, China; ⁶College of Bioscience and Biotechnology, Hunan Agricultural University, Changsha 410128, China; ⁷College of Life Sciences, Peking University, Beijing 100871, China
⁸The Chinese University of Hong Kong, Shatian, China

Abstract Plant science in China continued to maintain high-speed progress in 2017, with frequent remarkable achievements and a steady increase in the number of original papers published in international top journals. Researchers in plant science in China have made brilliant achievements, such as the discovery of new broad-spectrum disease resistance mechanisms, the genetic basis and mechanism of rice broad-spectrum disease resistance, and the mechanism of *Phytophthora* infestation. Two achievements were included in the "Breakthrough of the year: The top 10 scientific achievements of life science in China in 2017". Rice biology, evolution and genomics and hormone biology were highlighted. Also, academician Li Jiayang, who researches the molecular network of higher plants and metabolic pathway as well as rice design breeding, won first prize of National Natural Science in 2017 for his research "Molecular Mechanisms and Variety Design of High Yield and Quality Characters of Rice". This groundbreaking contribution with significant international impact marks the leading position of Chinese plant science in the international scientific frontier of this field. In this review, we give an overview of the significant progress made in plant science in China in 2017, review the latest findings and hot events in plant science in 2017, and share the great achievements made by Chinese scientists.

Key words China, plant science, research advances, 2017

Chen F, Qian Q, Wang T, Dong AW, Qi XQ, Zuo JR, Yang SH, Lin RC, Xiao LT, Gu HY, Chen ZD, Jiang LW, Bai YF, Kong HZ, Chong K (2018). Research advances in plant science in China in 2017. *Chin Bull Bot* **53**, 391–440.

(责任编辑: 孙冬花)