

· 主编评述 ·

2010年中国植物科学若干领域重要研究进展

摘要 2010年中国植物科学研究继续快速发展。中国科学家在植物科学各领域中取得了大量的具有原创意义的研究成果,尤其是在水稻产量决定的遗传机制和作物基因组研究方面获得了一系列突破,农业生态学研究等方面也取得了重大进展,获得国内外的高度评价。该文对2010年中国本土植物生命科学若干领域取得的重要研究进展进行概括性评述,旨在全面追踪当前中国植物科学领域发展的最新前沿和热点事件,并展现我国科学家所取得的杰出成就。

关键词 中国, 植物科学, 研究进展, 2010

袁明, 王小菁, 钱前, 杨维才, 瞿礼嘉, 王台, 孔宏智, 许亦农, 蒋高明, 种康 (2011). 2010年中国植物科学若干领域重要研究进展. 植物学报 46, 233–275.

进入新世纪以来,在中国综合国力快速增强的大背景下,随着国家对科研项目资金的多年持续性投入以及国内外学术交流和联合项目合作的日益频繁,中国植物科学研究得到了突飞猛进的发展,取得了众多令世人瞩目的成绩,在国际植物学研究领域最前沿占据了一席之地。2010年中国植物科学领域的研究成果继续在质量和产量上获得双丰收,为新世纪的第1个10年画上了一个圆满的句号。近日ISI公布的数据显示,近11年(2000–2010年)动物与植物科学领域论文总被引频次中国已跃居世界第10位,单篇被引频次为5.37。单篇引用情况可能基本上代表了我国植物科学目前的总体状况——已进入或正在进入世界前列方阵。据本刊不完全统计,2010年中国本土植物生命科学领域的科学家在植物科学及其相关学科主流学术刊物上共发表论文215篇,其中63篇发表在国际最具影响力的期刊上,如 *Science*、*Molecular Cell*、*Developmental Cell*、*PNAS*、*EMBO J*、*Plant Cell*、*Molecular Cell Proteomics*、*Nature*及其系列。而在2009年这两类文章的数量分别为175篇和53篇。值得一提的是,在保持原有重点研究机构且其优势不断扩大的同时,越来越多的研究组开始纷纷加入到稳定高产论文的行列中来,同时研究范围和内容也更趋广泛,显现出了巨大的发展潜力。2010年中国植物科学进展的基本特点是以水稻(*Oryza sativa*)为代表的功能基因组学多点突破、环境对作物的影响和转基因植物生态安全长期基础性检测研究的深入以及学科交叉产生的新亮点。

中国植物科学研究进展中水稻科学研究堪称代表。植物基础科学研究的重心从完全的基本理论探索开始转向围绕重大应用价值性状的机制解析并应用于生产。高产是我国育种学家最重视的目标农艺性状,其决定因素包括单位面积穗数、每穗粒数以及粒重。这些生物学性状受株型、穗型以及根构型等因素的控制和影响。2010年,多个由中国科学家牵头组建的研究组分别在株型(Jiao et al., 2010)、谷粒大小及粒型控制基因(如GS3)(Mao et al., 2010)等方面取得了重要进展。中国科学院遗传与发育生物学研究所李家洋院士和中国水稻研究所钱前研究员领导的科研团队成功分离鉴定了控制水稻理想株型的主效基因IPA1,揭示了调控理想株型形成的一个重要的分子机制,为培育理想株型的超级水稻品种奠定了坚实的基础(Jiao et al., 2010)。*Science*杂志的科学新闻栏目报道了IPA1的研究成果,并认为该研究发现了推动水稻产量提高的遗传学基础。同时该项研究成果还被Nature China作为研究亮点进行了报道。这是中国科学家在揭示水稻高产的分子奥秘上迈出的重要一步,入选“2010年度中国科学十大进展”,同时被评为“瀚霖杯2010年中国十大科技进展新闻”。

2010年中国科学家在以基因组测序技术为基础的植物基因组学研究方面的实力和影响得到进一步加强。在高通量测序技术的支撑下,全基因组关联分析(GWAS)技术的应用已经从医学扩展到植物学研究中,为低成本高通量地分析性状决定基因提供了重要的工具。中国科学院上海生命科学研究院植物生理生

态研究所国家基因研究中心韩斌研究组与国内外多家单位合作,对517份水稻品种的14个重要农艺性状进行了全基因组关联分析,确定了这些农艺性状相关的候选基因位点。该研究首次成功开发出大样本、低丰度的基因组测序和基因分型方法,为水稻遗传学研究和分子育种提供了重要的基础数据(Huang et al., 2010b)。Nature Genetics同期发表述评称之为作物遗传学研究中里程碑式的工作。在全基因组深度测序方面,中国科学家对野生大豆和栽培大豆(Lam et al., 2010)、优异玉米(Zea mays)自交系(Lai et al., 2010)全基因组进行了大规模的遗传多态性分析,为种质资源保护和分子育种带来新的科学启示。

2010年农业生态系统领域的研究进展也值得高度关注。环境污染导致土壤酸化,对农业生产、生态环境和人类健康构成严重潜在威胁,成为土壤学、生态学和环科学领域广受关注的重大问题。中国农业大学张福锁研究组对这一问题进行了系统的理论分析,首次全面报道了自20世纪80年代以来我国主要农田土壤出现显著酸化的现象,并且发现过量施用氮肥是导致农田土壤酸化的最主要原因(Guo et al., 2010c)。该研究结果为在集约化农业背景下农田土壤酸化的风险评估、生态环境效应及其防治对策研究等方面提供了理论指导,使得如何在持续提高作物产量的同时,降低氮肥用量、有效减少过量氮素对环境的负面影响成为国际农业和生态环境领域所共同面临的重大科学问题,对我国乃至世界的粮食安全和环境安全具有深远影响。在转基因抗虫棉生态安全性评价方面,中国农业科学院植物保护研究所吴孔明研究组继2008年在Science杂志发表论文后又获得了重要进展。他们以我国华北地区商业化种植Bt棉花为案例,系统研究了在长达12年的时间里Bt棉花商业化种植对非靶标害虫盲蝽蟥种群区域性演化的影响(Lu et al., 2010b)。这一研究成果明确了我国商业化种植Bt棉花对非靶标害虫的生态效应,为阐明转基因抗虫作物对昆虫种群演化的影响机理提供了理论基础,对发展利用Bt植物可持续控制重大害虫区域性灾变的新理论、新技术有重要指导意义。

国家重大研究计划促进了结构生物学和化学等多学科的交叉,从而推动植物科学基础理论研究的快速发展。其中“蛋白质科学”等国家重大计划引起了

结构生物学家对植物细胞大分子结构解析的关注,并取得重要进展。中国科学院生物物理研究所常文瑞院士研究组解析了高等植物光合膜蛋白——菠菜次要捕光复合物CP29的晶体结构,为深入研究高等植物次要捕光复合物的高效捕光和能量传递,尤其是光保护等能量调节机制提供了结构基础(Pan et al., 2011)。国家自然科学基金委员会(NSFC)“植物激素作用机理”重大研究计划项目的实施,促使化学家致力于解决植物内源激素测定这一制约植物激素作用机理研究的瓶颈。多种痕量多衍生物类激素(如独角金内酯、赤霉素)以及极少量植物材料的激素的鉴定与定量技术取得突破。如武汉大学冯钰锜教授等建立的多种赤霉素及其衍生物同时分析鉴定技术系统解决了我国该领域的技术难题。独角金内酯(Lin et al., 2009)、生长素(Zhou et al., 2010b)以及赤霉素(Li et al., 2011)等相关研究工作发表在国际顶级刊物上,标志着我国激素测定技术进入新的时代,必将极大推动我国激素研究领域创新性研究成果的产生。

除了大量原创性研究成果之外,2010年中国科学家还在国际植物科学权威综述性杂志Annual Reviews of Plant Biology等上发表了多篇特邀综述文章,表明越来越多的中国植物学家的工作获得了国际主流学术界的认可和关注。这些研究工作涉及水稻分枝与发育(Wang and Li, 2011; Li and Chua, 2011)、水稻产量的分子遗传基础和杂种不育(Xing and Zhang, 2010; Ouyang et al., 2010b)、植物雌雄配子体发育(Yang et al., 2010c; Shi and Yang, 2011)、植物组蛋白甲基化(Liu et al., 2010b)以及植物数量抗病基因(Kou and Wang, 2010)等领域。

21世纪的第一个10年是中国植物科学蓬勃发展、快速提升的10年。在这期间越来越多的中国科学家登上并活跃在国际植物科学研究的学术舞台,成为推动世界植物科学发展的重要力量,同时国内的整体研究水平也随之不断提升。作为“中国植物科学若干领域重要研究进展”系列年评的编写者,我们有幸与读者共同见证了这一个重要的历史阶段。希望此文能够帮助广大读者全面追踪当前中国植物科学领域的大事件和大进展,并以此彰显我国科学家所取得的杰出成就。由于资料收集和篇幅的限制,难免疏漏,请读者谅解。下面按照不同研究方向分别进行评述。

1 植物发育、代谢与生殖的遗传调控

1.1 植物发育遗传调控

在植物中,表皮毛的数量和分布受到严格的时空调控。进入生殖发育期后,表皮毛的数量沿着花序轴迅速减少,花器官(除萼片外)基本是光滑的。中国科学院上海生命科学研究院植物生理生态研究所陈晓亚研究组发现,miR156的靶基因*SQUAMOSA PROMOTER BINDING PROTEIN LIKE(SPL)*调控拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)表皮毛的分布。他们指出,过量表达miR156,可以在花序轴和花器官上异位产生表皮毛;相反,提高*SPLs*基因的表达量,则可以减少拟南芥的表皮毛数量。在植物发育过程中,MYB转录因子*TRICHOMELESS1(TCL1)*和*TRIPTYCHON (TRY1)*是表皮毛发育的负调控因子。他们还证明,*SPL9*通过结合启动子区直接激活*TCL1*和*TRY1*来抑制表皮毛的发育,这种激活不依赖于*GLABROUS1(GL1)*(Yu et al., 2010d)。反式作用小干扰RNA(ta-siRNA)途径在植物生长发育过程中起重要作用,拟南芥*SUPPRESSOR OF GENE SILENCING3*和*ARGONAUTE7/ZIPPY*是ta-siRNA途径的关键组分。中国科学院上海生命科学研究院植物生理生态研究所罗达研究组发现百脉根(*Lotus japonicus*)*REL1*和*REL3*基因是拟南芥*SUPPRESSOR OF GENE SILENCING3*和*ARGONAUTE7/ZIPPY*的同源基因,并证明这两个基因参与调控百脉根复合叶与花的发育(Yan et al., 2010)。

植物叶极性的建立对于叶片的形态建成至关重要。叶片近-远轴(adaxial-abaxial axis)的建立可能是叶极性建立的原初和关键步骤。虽然近年来发现了一些与叶片近-远轴建立相关的基因,并初步揭示了叶片近-远轴建立过程的分子调控网络,但是新的相关调控因子仍有待鉴定。中国科学院上海生命科学研究院植物生理生态研究所黄海研究组克隆并分析了一个与叶片近-远轴极性建立和细胞增殖相关的拟南芥基因*AS1/2 ENHANCER7(AE7)*。*AE7*是真核生物中广泛表达的基因,但是对其功能的研究较少。研究结果表明,*AE7*突变导致叶片近-远轴极性异常,并且*AE7*为细胞周期进行所必需。由此认为正常的细胞增殖是叶片近-远轴极性建立所必需的,并且提出了26S蛋白酶体和核糖体基因调控叶片近-远轴极性建

立的可能模型(Yuan et al., 2010b)。该研究鉴定了新的参与叶片近-远轴极性建立的调控因子,为阐明叶片近-远轴极性建立过程的分子调控网络提供了重要的理论和实验依据。

研究发现,生长素和细胞分裂素在不同比例的情况下可以促进或抑制分蘖芽的生长,其在调节高等植物的植株形态方面发挥着重要的作用。中国科学院遗传与发育生物学研究所李家洋研究组在植株形态调控方面取得了新的进展。研究人员通过一个拟南芥突变体*bud2*展开研究。*bud2*是由于多胺合成途径中的一个限速酶——S-腺苷甲硫氨酸脱羧酶(*SAMDC4*)基因发生突变造成的,该突变导致多胺合成的缺陷,使突变植株出现半矮化、维管束发育异常和顶端优势降低等表型。同时,*BUD2*的表达可以被生长素诱导。*bud2*在愈伤诱导实验中表现出对生长素的敏感性降低和对细胞分裂素的敏感性提高。研究结果表明,多胺通过影响细胞分裂素稳态和植物对生长素和细胞分裂素的敏感性调控植物的形态建成(Cui et al., 2010b)。

最近的研究表明,酪蛋白磺基转移酶(tyrosylprotein sulfotransferase, TPST)催化的酪氨酸磺基化作用以及其产物硫化酪氨酸多肽(也称为根分生组织生长因子RGFs)在拟南芥生长发育过程中具有重要作用。中国科学院遗传与发育生物学研究所李传友研究组报道了TPST在维持根尖干细胞区域稳定性方面的作用。他们将TPST基因突变后,根干细胞区域稳定性受到破坏,从而降低根分生组织的活性,延缓根的生长。TPST的表达受生长素正调控,该基因突变后会通过降低一系列PIN基因和干细胞中与生长素合成相关基因的表达水平,影响生长素的分布,并影响基部诱导和生长素诱导的干细胞转录因子基因*PLETHORA(PLT)*的表达;而*PLT2*基因的超表达可以恢复由TPST基因缺失引起的功能缺陷。因此推断,TPST通过调控PLT1及PLT2的表达来维持根干细胞区域的稳定,而依赖于TPST的RGFs磺基化作用则使生长素与PLTs两者之间建立了联系,共同参与根干细胞区域的稳态调控(Zhou et al., 2010b)。

根与茎顶端分生组织细胞命运的维持以及细胞分裂的调控在植物生长发育过程中起重要作用。中国科学院植物研究所胡玉欣研究组发现*SMO2(SMALL ORGAN 2)*功能缺失引起器官发生过程中细胞周期相

关基因的组成型激活以及*CYCB1;1-GUS*报告基因的过量积累,导致突变体产生小的地上部分器官和短的根。序列分析结果表明,*SMO2*编码一个酵母TRM112的同源蛋白,在酵母中TRM112是调控细胞发育的多功能蛋白,参与tRNA和蛋白甲基化的调节(Hu et al., 2010b)。多肽激素CLAVATA3(*CLV3*)对于植物茎端分生组织干细胞数目的维持起着极其重要的作用。过去的研究认为CLAVATA1/CLAVATA2(*CLV1/CLV2*)复合体是*CLV3*多肽在细胞膜上的唯一受体,而最近的遗传学分析筛选到了一个新的受体蛋白激酶COR-*YNE*(*CRN*),并发现*CRN*在*CLV3*信号途径中起着重要作用。基于遗传学研究,目前假设的*CLV3*信号转导通路是*CLV1*同源二聚体与*CLV2/CRN*异源复合体可能平行独立地介导*CLV3*信号,但该模型缺乏生物化学和细胞学方面的证据。为了更深入地理解这3个可能的受体蛋白之间的相互关系,中国科学院植物研究所林金星研究组利用新型的活体下检测蛋白质相互作用的技术——萤火虫荧光素酶互补技术(firefly luciferase complementation imaging assay, *LCI*)在拟南芥叶肉原生质体(mesophyll protoplasts)和烟草(*Nicotiana benthamiana*)叶片2个体系中分析了*CLV1*、*CLV2*和*CRN*三个受体蛋白之间的相互作用。*LCI*技术和免疫共沉淀技术(co-immunoprecipitation assay)均证实*CLV2*在没有*CLV3*多肽刺激的情况下可以直接与*CRN*发生相互作用;外源的*CLV3*多肽处理并不会明显影响*CLV2-CRN*之间的互作强度;进一步的*LCI*实验还发现*CLV1*不能与*CLV2*发生直接的相互作用,但与*CRN*有微弱的相互作用。除此之外,还发现*CRN*自身可以形成同源二聚体,而*CLV1*或*CLV2*自身不能形成同源二聚体(Zhu et al., 2010a)。这些生化和细胞学结果为新提出的*CLV3*平行双通路假设提供了直接的证据。

棉花(*Gossypium* spp.)纤维细胞是快速伸长的种子表皮毛单细胞,是研究细胞伸长机制的重要模式细胞。对棉花纤维细胞伸长机制的研究不仅在农业生产方面具有重要价值,而且在科学理论方面也具有重要意义。虽然人们一直认为蔗糖转化酶(invertase, *VIN*)在细胞扩张过程中有重要作用,但是缺少直接的证据。中国科学院上海生命科学研究院植物生理生态研究所阮勇凌研究组利用棉花纤维细胞对这一问题进行了研究。他们发现,*VIN*的活性水平与棉纤维的发

生和快速伸长有关;通过克隆和转化棉花*GhVIN1*基因(编码定位于液泡的*VIN*),证明*GhVIN1*可以回复拟南芥*VIN T-DNA*插入突变体的短根表型,并促进野生型根的伸长;在棉纤维中*GhVIN1*的表达水平与*VIN*的活性水平一致,同时,抑制或者过量表达*GhVIN1*则会降低或促进棉纤维的伸长(Wang et al., 2010k)。这一研究结果证明了液泡*GhVIN1*活性在细胞伸长调控中的重要作用,同时还提出了*GhVIN1*分别通过渗透依赖型和非依赖型2种途径对细胞伸长进行调控的机制。

中国农业大学生物学院王学臣研究组发现,组成型表达DOF(for DNA binding with one finger)转录因子家族成员*AtDOF4.7*的拟南芥(35S::*AtDOF4.7*)缺乏不依赖于乙烯的花器官脱落表型,其植株离区的组织结构正常,但中间层细胞不能正常分离。研究表明,*AtDOF4.7*是一个定位于细胞核的转录因子,在体内和体外实验中都具有与果胶酶基因*PGAZAT*启动子的DOF顺式作用元件相结合的活性,而过表达*AtDOF4.7*导致*PGAZAT*表达下调。*AtDOF4.7*还可与拟南芥的另一个花器官脱落相关转录因子ZINC FINGER PROTEIN2发生相互作用。因此推测*AtDOF4.7*作为转录因子复合物的一部分直接调控细胞壁水解酶的表达,从而参与控制器官脱落(Wei et al., 2010a)。此外,该研究组继开发了基于多轮Gateway反应的体外多基因转化平台之后,最新报道了在细菌体内通过多轮位点特异性重组实现多基因组装的系统(MISSA),为生物技术和合成生物学研究提供了强大的工具。他们利用细菌结合的方式实现载体在菌株之间的穿梭,并反复利用2个不同的位点特异性重组系统实现了多基因的组装。他们还利用该方式克服了高容量载体在转化农杆菌时片段易丢失的技术问题。作为范例,研究人员通过15轮反应将9个元件共计33.3 kb的序列成功转入拟南芥体内(Chen et al., 2010e)。

1.2 植物代谢遗传调控

淀粉的生物合成对植物发育具有重要的作用,也是影响作物质量和营养价值的一个重要因素。淀粉的生物合成是一条复杂的代谢途径,对于它的调控机制人们理解得还很不明晰。中国科学院上海生命科学研究院植物生理生态研究所薛红卫研究组利用基因的共表达分析方法对可能参与淀粉合成调控的相关候选基

因进行了鉴定。结果表明, 淀粉合成相关基因可以分成2类: I类负责胚乳中淀粉的合成; II类负责非贮藏组织中临时性淀粉的合成。研究人员进一步获得了307和621个分别与2类淀粉合成基因共表达的基因, 这些基因涉及多种不同的生物学过程, 提示淀粉合成的调控与多种因素相关。其中一个AP2/EPEBP家族转录因子, 他们将其命名为RSR1(rice starch regulator1)。RSR1的表达与I类淀粉合成基因的表达呈负相关, 其缺失后导致水稻苗期淀粉合成基因的表达增强。通过基因敲除得到的*rsr1*突变体中直链淀粉的含量增加, 支链淀粉的精细结构发生改变, 结果形成了大而宽松的淀粉颗粒, 从而降低了糊化温度。同时, *rsr1*突变体的种子变大, 产量增加。而在RSR1过表达的转基因植株中, 支链淀粉的结构和淀粉的糊化特性均发生了相反趋势的改变。说明RSR1基因参与调控水稻种子的淀粉合成(Fu and Xue, 2010)。该研究成果显示, 基因共表达分析对于研究水稻淀粉合成和其它复杂代谢过程的调控是非常有效的, 同时所得到的共表达基因及RSR1基因的相关结果, 为进一步改良稻米淀粉品质提供了有利的线索。脂类分子是细胞的重要结构组分, 其中一些还是重要的信号分子。 β -ketoacyl-[acyl carrier protein] synthase I (KASI)催化脂肪酸(fatty acid, FA)的生物合成, 薛红卫研究组的另一项工作表明KASI基因功能缺失导致极性脂组分的变化和FA水平的降低, 从而抑制叶绿体的分裂以及引起胚胎发育的异常(Wu and Xue, 2010)。

李传友研究组发现, 拟南芥茉莉酸(jasmonic acid, JA)超敏感突变体*jah1-1*表现出在根生长抑制反应中对JA的敏感性增强等表型。基因克隆实验证实, *jah1-1*中细胞色素C P450蛋白CYP82C2发生了突变, JA诱导的抗性基因表达和吲哚硫代葡萄糖苷的积累下调, 突变体对灰霉菌的抗性降低; 而CYP82C2的超表达植株却具有相反的表型。进一步的研究证明, CYP82C2影响了JA诱导的吲哚硫代葡萄糖苷前体物质色氨酸的积累, 但不影响JA诱导的IAA或病原菌诱导的代谢物camalexin的积累。研究结果表明CYP-82C2在JA水平提高的条件下, 对植物中色氨酸介导的次生代谢途径有调控作用(Liu et al., 2010c)。

苯丙烷类代谢途径是植物特有的也是最主要的次生代谢途径之一, 产生包括类黄酮、木质素等次生代谢物。4-香豆酸:辅酶A连接酶(4CL)负责活化4-香豆

酸为4-香豆酰辅酶A, 在整个苯丙烷类代谢途径的流量控制中起核心作用。中国科学院生物物理研究所王大成研究组解析了毛白杨(*Populus tomentosa*)4CL1的晶体结构, 包括无辅基形式和结合中间态类似物AMP和APP的复合体形式。进一步的结构-功能研究确定了在其催化活性和底物结合中起关键作用的氨基酸残基, 解释了4CL酶的底物特异性, 并提出了结合底物后通过构象变化实现催化功能的机理(Hu et al., 2010a)。该项研究为改造4CL酶, 实现人为操纵苯丙烷类代谢途径打下了坚实的基础。

以C苷键与糖结合所形成的C-黄酮苷在植物中广泛存在。香港大学Clive Lo研究组鉴定了催化黄酮转变为C-黄酮苷的酶。他们证明由Os06g01250编码的P450 CYP93G2蛋白具有黄酮-2-羟化酶的功能。CYP93G2属于CYP93B亚家族, 该家族成员组成了双子叶植物的黄酮合成酶II。当NADPH存在时, CYP93G2催化底物形成2-羟基黄酮。如果将CYP93G2与C-葡糖转移酶OsCGT同时在拟南芥中表达, 能够形成C-羟基黄酮苷, 说明在植物中CYP93G2产生的2-羟基黄酮成为OsCGT的底物, 进一步又可形成C-羟基黄酮苷(Du et al., 2010b)。

香港大学Mee-Len Chye研究组在分析脂酰辅酶A结合蛋白家族成员ACBPs(acyl-CoA binding proteins)功能时发现, 拟南芥ACBP1超表达植株对冰冻胁迫的敏感性提高, 磷脂酰胆碱(phosphatidylcholine, PC)的含量下降而磷脂酸(phosphatidic acid, PA)含量增加; *acbp1*突变体对冰冻胁迫的抗性增强, 同时伴随PC积累和PA含量下降。在ACBP1超表达植株中将PC水解为PA的水解酶基因PLD α 1的表达量升高, 冰冻抗性的正调节因子PLD δ 的表达下调。而在*acbp1*突变体中PLD δ 的表达升高。ACBP1定位于质膜和内质网, 可能通过与PA的结合调节与膜相关的PA库, 从而调控PLD α 1和PLD δ 的表达(Du et al., 2010c)。该研究组的另一项工作表明, ACBP3超表达植株的叶片衰老加速, 而在*acbp3* T-DNA插入突变体和ACBP3-RNAi转基因拟南芥植株中黑暗诱导的叶片衰老被延缓。在超表达植株中磷脂酰乙醇胺(phosphatidylethanolamine, PE)的含量增加, 而突变体和RNAi植株中则含量下降。此外, 在超表达植株中, PC和磷脂酰肌醇含量明显减少, 而脂类过氧化产生的PA、溶血磷脂以及半乳糖脂(galactolipids, 也称为

arabidopsides)含量则上升,从而可能导致叶片早衰。进一步的研究发现,ACBP3是一个磷脂结合蛋白,通过调节磷脂代谢和ATG8的稳定性参与调控拟南芥叶片衰老,而其N端的信号肽/跨膜区域对于ACBP3发挥功能是必需的(Xiao et al., 2010b)。

1.3 植物生殖遗传调控

生殖发育是植物生活周期的重要组成部分,包括花器官发生、配子发生、受精和胚胎发育等过程。营养生长向生殖生长的转换以及花器官的形成是个体发育与环境相互作用的结果。例如在胁迫条件下植物会加快向生殖生长的转换;反之亦然,如穗发芽和假胎萌(pseudovivipary)。后者在单子叶植物中比较普遍,但对其发生的分子遗传机制并不了解。中国科学院遗传与发育生物学研究所程祝宽和薛勇彪研究组合作,发现了一个水稻假胎萌的突变体*pho*,该突变体的花全部发育成了小苗。遗传分析发现,该表型实际上是由OsMADS15的遗传突变和OsMADS1的表观突变构成的双突变所致(Wang et al., 2010j)。该发现表明OsMADS15和OsMADS1可能协同作用控制植物的生活习性,这一结果为进一步认识假胎萌现象奠定了基础。

植物性别的分化是植物学家长期以来感兴趣的问题之一。在黄瓜(*Cucumis sativus*)中,雌雄花性别的决定受F、A和M三个遗传位点控制。研究发现,F和M都编码乙烯合成途径的酶ACS,说明乙烯是决定性别的关键因素,但并不清楚乙烯是如何调控性器官发育的。北京大学生命科学学院白书农和许智宏研究组的工作表明,乙烯可能是通过其受体ETR1来调控花器官发育的。研究发现,在拟南芥雄蕊中下调ETR1的表达可以诱导其向雌性花的转变;同时还证实雌性花的发育过程中,乙烯是通过诱导雄蕊的细胞凋亡来促进雌花发育的(Wang et al., 2010c)。这一结果加深了人们对乙烯调控性别发育机制的认识。

碳源分配或库源关系对植物的生长发育和农业生产非常重要,但人们对其调控的遗传机制了解甚少。上海交通大学生命科学技术学院张大兵研究组在水稻中克隆了调控碳源分配的基因CSA(CARBON STARVED ANTHER),它编码一个在花药绒毡层特异表达的R2R3-MYB转录因子,其通过调控单糖转运子MST8的表达来控制从营养组织向生殖器官的糖

运输。*csa*突变体的花器官中糖水平较低,导致雄性不育,而营养器官叶和茎中糖和淀粉的积累量增加(Zhang et al., 2010c)。该研究揭示了植物光合产物从营养器官向生殖器官转运的遗传调控机制,但目前尚不清楚花粉败育究竟是因为碳源缺乏,还是由于花药绒毡层和药室壁发育异常所致,有待进一步研究。

花药壁特别是绒毡层的发育和适时降解对于小孢子的发育是非常重要的,绒毡层通常为小孢子发育提供营养、胼胝质降解所需的酶以及花粉壁形成所需的蛋白质和脂类物质等。以往的研究表明,bHLH类(AtAMS、AtDYT1、OsTDR、OsUDT1)和homeobox转录因子(MS1)等参与调控绒毡层的发育和功能。张大兵研究组和英国诺丁汉大学Wilson研究组合作,利用DNA芯片和染色质免疫共沉淀(ChIP)技术,确定了受AMS直接调控的13个下游基因,它们参与绒毡层发育和花粉壁的形成。其中ABC转运子WBC27的突变会导致花粉不育(Dou et al., 2010)。通过酵母双杂交技术,进而发现AMS可能通过与AtbHLH089和AtbHLH091相互作用来调控绒毡层和花粉壁的发育(Xu et al., 2010a)。该研究组还发现脂转运蛋白基因OsC6参与了绒毡层细胞中乌氏体的形成(Zhang et al., 2010b);细胞色素P450家族成员CYP704B2催化16和18碳链脂肪酸的 ω -羟基化,参与水稻花粉外壁和表皮几丁质的形成(Li et al., 2010f)。同样,华中农业大学傅廷栋研究组也发现在油菜(*Brassica napus*)中,CYP704B1的突变造成雄性不育(Yi et al., 2010)。说明脂代谢对于花粉壁的形成是至关重要的。

阿拉伯半乳糖蛋白(AGP)是一类特殊的细胞表面蛋白,它通过GPI锚定在细胞膜上。AGP在不同细胞(包括配子体细胞)的表面存在,其具体功能还不清楚。研究表明,AGP18参与胚囊的发育,AGP6和AGP11调控花粉萌发。武汉大学生命科学学院赵洁研究组发现类似成束蛋白的AGP基因FLA3在拟南芥花粉和花粉管中特异表达,可能参与了花粉内壁的发育(Li et al., 2010g)。中国农业大学生物学院叶德研究组发现真核翻译起始因子3f(AtelF3f)与AtelF3e和AtelF3h相互作用,其突变影响花粉萌发,说明翻译活性的调控对于花粉萌发非常重要(Xia et al., 2010a)。

花粉母细胞(pollen mother cell, PMC)与体细胞有什么不同?中国科学院上海生命科学研究院植物生理生态研究所唐威华研究组尝试对这一问题进行解

答。他们通过激光显微切割和芯片技术,分析了水稻PMC的表达谱。共发现了1 158个在PMC中优势表达和127个特异表达的基因,包括与DNA复制与修复、减数分裂、MADS类转录因子以及细胞分裂素合成和赤霉素信号相关的基因,其中有关激素在PMC中的作用值得进一步探讨(Tang et al., 2010a)。联会复合体(synaptonemal complex, SC)是减数分裂特异的蛋白结构,在减数分裂前期I增强同源染色体之间的附着。程祝宽研究与扬州大学顾铭洪研究组合作,在水稻中发现了一个SC横向丝蛋白ZEP1,其定位于SC的中心区。该基因的突变体中SC不能很好地组装,同源染色体交换频率增加,同时PAIR2和MER3的解聚延迟(Wang et al., 2010o)。这些结果提示在水稻中染色体交换与联会的关系不大。另外,程祝宽研究组还发现,作为一个SC蛋白,PAIR3是Bouquet形成、同源染色体配对、重组和SC组装所必需的,并与PAIR2和染色体的联系有关(Wang et al., 2011)。

南京农业大学园艺学院张绍铃研究组利用膜片钳技术结合突变体分析,发现亚精胺通过其氧化产生的过氧化氢信号激活超极化钙离子通道,从而使花粉管中钙离子浓度升高,促进花粉管的生长(Wu et al., 2010a)。有意思的是,该研究组还发现在S-RNase介导的自交不亲和反应中,S-RNase特异地阻止不亲和花粉管尖端的线粒体和细胞壁中活性氧(reactive oxygen species, ROS)的产生,进而影响钙离子流和肌动蛋白骨架解聚(Wang et al., 2010b)。在茄科等自交不亲和体系中,一般认为柱头分泌的S-RNase被花粉决定因子SLF介导的SCF复合体识别,产生亲和与不亲和反应。中国科学院遗传与发育生物学研究所薛勇彪研究组在矮牵牛(*Petunia hybrida*)中分离到一个SLF互作蛋白PhSSK1。PhSSK1在花粉中特异表达,其表达下调会明显降低异交亲和性反应(Zhao et al., 2010a)。说明在异交亲和反应中,花粉因子抑制了非己S-RNase活性。

精卵细胞识别、融合是受精的最后过程,然而人们对这个过程的了解非常少,目前已知GCS1/HAP2融合蛋白参与了精卵细胞核的融合过程。湖南师范大学生命科学学院李东屏与加州大学栾升研究组合作,发现线粒体蛋白ANK6的突变导致精卵细胞不能融合,同时部分胚囊发育停止在功能大孢子时期(Yu et al., 2010a)。这是非常有趣的发现,表明线粒体在某

种程度上参与了精卵识别,其作用机理有待揭示。

在动物和大多数被子植物中,线粒体和质体等细胞器DNA多是通过母性遗传(单向遗传)的方式传递的,但在少数被子植物中,细胞器基因组存在双亲(biparental)或父性遗传(paternal)的现象。目前了解的有2种细胞生物学机制,一是在减数分裂母细胞或合子中线粒体极性分布,通过细胞不对称分裂达到排除细胞器的双亲遗传;另一种机制是线粒体、质体DNA在精细胞发育和成熟过程中被降解或在受精过程中发生精子细胞质丢失。北京大学生命科学学院苏都莫日根研究组定量测定了不同遗传类型植物生殖细胞的线粒体DNA(mtDNA)拷贝数,发现卵细胞中mtDNA拷贝数与体细胞相当,但精细胞中的mtDNA拷贝数变化非常大。在母性遗传型植物如拟南芥中,精子一般没有mtDNA或者mtDNA拷贝数少于1,平均只有0.083拷贝/精子;而在双亲和父性遗传类型植物如西瓜(*Cucumis melo*)中,精细胞mtDNA的拷贝数是体细胞的21倍,达到1 296.3拷贝/精子。此外,在母性遗传型植物中,mtDNA在花粉发育过程中逐渐减少,生殖细胞中尤其明显。这说明在被子植物生殖细胞发生过程中,存在特殊的调控机制控制mtDNA的遗传,既有mtDNA的清除,也有复制和扩增,因其遗传类型而异(Wang et al., 2010d)。这种物种特异的mtDNA遗传的分子机制还有待进一步研究。

长期以来,虽然植物激素对生殖发育的作用是植物学家感兴趣的问题,但其对配子体发育的影响最近才取得比较大的进展。在胚囊发育中,生长素对配子体细胞命运起着决定作用,但对于细胞分裂素的作用并不清楚。中国科学院遗传与发育生物学研究所左建儒研究组发现,拟南芥组氨酸激酶CKI1作用于AHP的上游,独立于细胞分裂素受体AHKs发挥作用。CKI1突变导致胚囊发育异常,而该异常表型可以通过表达细胞分裂素合成相关的基因IPT8得以恢复,说明细胞分裂素也是胚囊发育所必需的(Deng et al., 2010b)。油菜素内酯(brassinosteroid, BR)最初是从花粉中分离出来的,但一直不清楚它在生殖发育中究竟起什么作用。复旦大学生命科学学院王学路研究组系统地研究了一系列BR合成和信号通路突变体中花药的发育,发现花粉数目、活力和花粉释放效率在这些突变体中都受到了不同程度的影响。通过ChIP实验发现,一个在BR信号转导中重要的转录因子, BES1

可以直接调控许多花药和花粉发育的关键基因,如 *SPL/NZZ*、*TDF1*、*AMS*、*MS1*和*MS2*,从而揭示了BR在植物生殖发育中的功能(Ye et al., 2010)。

1.4 水稻农艺性状的遗传调控

增加作物产量是现代农业的主要目标。水稻等作物的株型是决定其产量的核心因素之一。水稻株型的形成主要取决于植株高度、分蘖数目、分蘖角度以及穗形态等因素。在水稻育种中,株型的改良对水稻产量的提高发挥了重要作用,并且一直是品种选育的重要指标。李家洋研究组和钱前研究组合作,利用具有理想株型特征的水稻材料“少蘖粳”,通过系统的遗传学分析和图位克隆等手段,对水稻的半显性数量性状 *IPA1*进行了克隆和定位,分离鉴定了控制水稻理想株型的主效数量性状基因 *IPA1*(*Ideal Plant Architecture 1*)。 *IPA1*基因编码一个含SBP-box的转录因子,其翻译与稳定性受microRNA OsmiR156的调控。 *IPA1*参与调控多个生长发育过程,能极度改变水稻的植株形态,并且充分提升水稻产量,因而是一个多效基因。为了探索 *IPA1*基因的应用价值,研究人员通过回交转育方法将突变 *ipa1*基因导入水稻品种秀水11中。通过对回交后代的近等基因系的分析发现,与其亲本秀水11相比较,含突变 *ipa1*基因的株系具有“理想株型”的典型特征:植株分蘖数减少、茎秆粗壮、穗粒数和千粒重显著增加,在田间小区实验中产量增加了10%以上(Jiao et al., 2010)。该研究结果揭示了调控理想株型形成的一个重要分子机制,在阐明水稻理想株型形成的分子机理方面取得了突破性进展,被菲律宾国际水稻研究所的水稻遗传学家Hei Leung评价为“从遗传学上阐明水稻产量控制机制的卓越成果”。

水稻单株的有效分蘖数、每穗粒数和千粒重是影响水稻产量的3个主要性状。谷粒大小是决定谷类作物产量的主要因素之一,并对谷粒的外观品质有着重要影响。华中农业大学张启发研究组在谷粒大小和粒型的调控研究方面取得重大进展。他们分离克隆了控制谷粒大小的QTL——*GS3*,并对 *GS3*的遗传和分子特征进行了研究。结果表明, *GS3*野生型等位基因由4个区域组成,即N端的OSR区域、1个横向跨膜区、TNFR/NGFR家族的富含半胱氨酸区和C端的VWFC区。这些区域在调节谷粒大小方面发挥着不同的作

用。 *GS3*基因编码产物包含相互拮抗的前后2个部分。其中前一段(N-端)是控制粒型的关键区域,即OSR (organ size regulation), OSR缺失型水稻表现出长粒表型;后面一段(C-端)的TNFR/NGFR和VWFC结构域对OSR的功能有抑制作用,这2个功能域缺失的突变体粒型非常小。 *GS3*蛋白的首尾2部分相互作用,最终决定籽粒的大小。没有 *GS3*蛋白(或该蛋白无功能)的稻谷品种为长粒型(谷粒长度约10 mm),含有完整 *GS3*蛋白的水稻品种粒型中等(谷粒长度约8 mm),而只有OSR的水稻品种的谷粒为短粒(长度约6 mm)。说明 *GS3*负调控谷粒和器官的大小,而OSR区域作为负调控子是充分且必要的。研究还发现,几乎所有的优良粳稻品种都含有完整的 *GS3*蛋白,表现为中等粒型,而优良长粒型籼稻品种的 *GS3*蛋白无功能。通过对该基因的导入和替换,能有效地改变水稻品种的粒型,表明 *GS3*对水稻的产量和品质有重要的决定作用,是粒型变异和演化的主要决定因子之一(Mao et al., 2010)。该研究将 *GS3*蛋白质结构域的功能与水稻种子籽粒大小的自然变异联系起来。在其它物种,包括玉米、大麦(*Hordeum vulgare*)和大豆等中也发现了与 *GS3*同源的基因。 *GS3*基因的变异可作为分子标记直接应用于水稻籽粒大小的选育,提高水稻的产量;此外,根据水稻的研究信息,可以对其它物种的 *GS3*同源基因进行克隆,从而指导相应物种的品种改良。

稻穗的构成主要包括籽粒大小和穗的形态,二者直接决定最终产量。直立穗作为中国北方水稻理想株型的重要性状已受到越来越多育种专家的重视。中国科学院遗传与发育生物学研究所储成才研究组在直立穗研究方面获得了新的进展。研究人员利用一个直立密穗突变体 *dep2*展开相关研究。研究发现 *DEP2*基因编码一个目前功能未知的植物特有蛋白,主要在幼嫩组织(尤其是幼穗)中表达。形态和表达分析表明, *DEP2*主要影响穗轴、一次枝梗和二次枝梗的伸长,但并不减弱穗原基的启动和形成。进一步的分析表明, *dep2*的穗长减少是因为在穗指数生长时细胞增殖减少所致。尽管 *dep2*植株具有更加紧凑的株型,但其在产量方面与野生型并未有显著差异(Li et al., 2010e)。该研究结果可以加深人们对稻穗发育的了解,而且在水稻育种中具有重要的应用价值。

叶倾角是一个重要的农艺性状,对作物的株型形

态和产量都具有重要的作用。薛红卫研究组与钱前研究组合作,在控制水稻叶倾角大小的分子机理研究方面取得重要突破。研究人员利用图位克隆的方法成功分离出LC2基因,发现其编码一个类vernalization insensitive 3 (VIN3)蛋白。在叶片发育过程中LC2主要在叶片和叶鞘连接处表达,并且其表达受到脱落酸、赤霉素、生长素和油菜素内酯的诱导。LC2是一个核定位蛋白,lc2突变体中细胞分裂和激素响应基因的表达发生改变;与野生型相比,lc2突变体的叶片和叶鞘连接处上皮细胞的分裂增强,从而导致叶角变大;遗传互补实验能恢复突变体的表型(Zhao et al., 2010c)。上述结果表明LC2通过调节叶枕细胞分裂控制叶倾角的大小,在激素响应中起着重要作用。

质膜和细胞内间隔区之间的膜运输是调节细胞壁多糖沉积和新陈代谢的一个重要过程。DRPs (dynamin-related proteins)在管膜和囊泡形成中发挥作用,与细胞壁的生物发生密切相关。然而,关于DRPs如何参与细胞壁合成的分子机制还知之甚少。中国科学院遗传与发育生物学研究所周奕华研究组对编码OsDRP2B蛋白的Brittle Culm3 (BC3)基因进行了功能特征分析,该蛋白是水稻DRP2亚家族的3个成员之一。研究发现,bc3突变体中纤维素含量减少,次生细胞壁的结构发生改变,从而导致植株机械强度降低。体外生物化学分析证明OsDRP2B是真正的膜相关动力蛋白。在原生质体中对荧光标记的OsDRP2B进行亚细胞定位,结果显示该蛋白不仅存在于质膜和网格蛋白介导的囊泡中,而且也定位于反式高尔基体网络(trans-Golgi network, TGN)。在转基因植株中表达绿色荧光蛋白标记的OsDRP2B并结合FM4-64吸收实验,证实OsDRP2B参与了细胞的内存作用途径。BC3基因的突变和过表达均能改变质膜和内膜系统中纤维素合成酶催化亚基4(OsCESA4)的含量。OsDRP2B的突变破坏了膜运输,影响了次生细胞壁的正常纤维素合成,从而最终导致水稻植株机械强度的降低(Xiong et al., 2010)。

植物中的驱动蛋白由一个大基因家族编码,它参与植物发育的许多基本过程。然而,在水稻中对这些功能的认知还比较有限。周奕华研究组借助图位克隆方法分离到一个编码双靶向驱动蛋白-4的基因BC12,并对其功能进行了分析。研究表明,bc12突变体中细胞数目显著减少,导致植株矮化;纤维素微纤维方向

和细胞壁组分的改变使bc12表现出脆秆的表型;突变体的细胞周期进程受到了影响,BC12可能受到CDKA;3的调控。由此可见,BC12参与了单子叶植物水稻的细胞周期进程、纤维素微纤维的积累和细胞壁组分的构成(Zhang et al., 2010g)。

产量、植株高度和开花时间是水稻的3个重要农艺性状,是由多基因位点控制的。中国农业科学院作物科学研究所万建民研究组鉴定了一个新的能够同时调节这3个农艺性状的QTL基因DTH8。该基因编码一个含有CCAAT-box-binding结构域的HAP3亚基。研究人员将Asominori中有功能的DTH8等位基因导入CSSL61(一个含有DTH8功能缺失等位基因的染色体片段置换系),发现在长日照条件下,该基因能显著延长后者的抽穗期,同时增加株高和每穗粒数。DTH8在许多组织中表达,DTH8蛋白主要定位于细胞核内。荧光定量PCR分析表明,DTH8在长日照条件下能够下调Ehd1和Hd3a的转录。其它光周期基因Ghd7和Hd1也能够下调Ehd1和Hd3a的表达。研究组还证实,DTH8的表达独立于Ghd7和Hd1,并且该基因的自然突变会导致植物光周期敏感性减弱和株高降低(Wei et al., 2010b)。以上研究结果表明,DTH8作为一个新的开花抑制因子,可能在光周期调控开花的信号网络中发挥着重要作用,同时还影响植物的株高和产量性状。

杂交水稻的推广在很大程度上解决了全世界的粮食问题,但是一些优良品种尤其是一些籼型品种在中后期衰老快,限制了更多有机物的形成和积累,不利于结实率和千粒重等产量相关性状的提高。华中农业大学林拥军研究组在减缓水稻衰老研究方面取得了重要突破。研究人员利用与拟南芥衰老相关蛋白SAG12有55%同源性的水稻半胱氨酸蛋白酶SAG39展开研究。他们分离了SAG39的启动子(P_{SAG39})并进行表达分析,发现在成熟叶片中SAG39的表达量较低,在胚乳中则完全不表达。在衰老进程中SAG39的转录积累增多,导致其mRNA水平增加。凝胶阻滞(EMSA)实验表明,P_{SAG39}中的2个顺式作用组分HB-OXCONSENSUSPVCHS和WRKY71OS能够响应叶片衰老。为了验证P_{SAG39}能否通过增加细胞分裂素含量和延缓衰老来增加水稻的产量,研究人员把ipt基因与P_{SAG39}相连接并转化中花11,获得了纯合的转基因作物。通过检测剑叶的叶绿素水平发现转基因植物

*P_{SAG39:ipt}*出现持绿表型,而野生型则没有该表型。细胞分裂素含量的变化导致转基因植物萌发后70天提前开花并出现大量小穗。对剑叶中含糖量和含氮量的测定结果显示,转基因植物的库源关系发生变化,相对于野生型其植物含氮量减少得更慢,而含糖量损失的速度则较快,因而减缓了叶片的衰老。同时该研究也就上述改变对水稻生理、产量和早熟的影响进行了相关的讨论(Liu et al., 2010i)。研究结果为延缓水稻叶片衰老提供了一条新途径,进而为提高有机物在作物籽粒中的积累奠定了坚实的理论基础。

2 “组学”与基因进化

2.1 蛋白质组学分析

据不完全统计,2010年中国植物科学家在蛋白质组学主要国际学术期刊上发表植物蛋白质组方面的研究论文约12篇,涉及植物发育(Li et al., 2010c; Pang et al., 2010a; Xu et al., 2010c; Zhao et al., 2010b)和光合作用(Chen et al., 2010d),对高温、干旱与盐胁迫响应(Li et al., 2010b; Pang et al., 2010b; Wang et al., 2010t; Zhang et al., 2010f, 2010h)以及植物与微生物的相互作用(Chi et al., 2010a; Ma et al., 2010c)等。在技术方法上,主要是基于双向电泳与质谱的蛋白质定量分析。一些研究在蛋白质组的工作基础上结合遗传学、细胞学和生理学实验详细探讨了相关过程的调控机制。由于受目前国内植物蛋白质组研究的设备条件的制约,基于质谱技术的同位素标记或非标记(label-free)的高通量定量蛋白质组技术在植物蛋白质组研究中尚未得到普遍应用,因此从系统生物学角度在全蛋白质组水平揭示重要生物学过程的调控机制的目标还难以实现。此外,蛋白质修饰方面的研究尚待加强。

导致株高改变的细胞伸长、影响种子品质的胚乳细胞发育以及淀粉合成的协调机制的研究对粮食生产至关重要。中国科学院植物研究所种康研究组以新发现的赤霉素不敏感的半显性矮秆小麦(*Triticum aestivum*)突变体*gaid*为材料,通过蛋白质组学策略研究发现,类亲环蛋白在突变体中的表达量升高,转基因实验证明该基因过量表达可导致植株矮化。进一步的生化分析证明该蛋白通过调控阻止DELLA蛋白降解的赤霉素信号途径,调节细胞伸长和株高(Li et

al., 2010c)。该研究揭示了一个新的调控机制,相关论文被*Journal of Proteome Research*评为当年的热点论文。中国科学院植物研究所王台研究组针对胚乳细胞发育和淀粉合成的协调机制,通过蛋白质组学和细胞学研究发现,水稻胚乳细胞淀粉粒包装的完成伴随着活性氧的爆发,随后胚乳细胞进入程序性死亡(programmed cell death, PCD),此间近70%的差异表达蛋白是氧化还原反应的靶蛋白,它们参与淀粉合成、糖异生及其它生物大分子代谢过程。这些结果表明氧化还原稳态可能是协调淀粉合成、PCD过程中细胞组分来源碳骨架流向淀粉合成的重要因子(Xu et al., 2010c)。

棉纤维的长度和强度依赖于细胞壁合成特性,是决定棉纤维质量的重要特征。北京大学生命科学学院朱玉贤研究组比较了棉花无棉绒突变体(*fuzzless-lintless*)与野生型胚珠的蛋白质组差异,发现果胶多糖合成相关蛋白及其转录本在野生型胚珠中特异性积累。在离体培养条件下,施加促进棉纤维合成的试剂乙烯或二十四烷酸能上调上述蛋白质及其转录本的水平;研究还证明棉纤维含高水平的果胶,而胚珠包含更多的半纤维素,离体培养条件下在培养基中添加果胶合成的前体能促进纤维伸长。相应地,拟南芥短根毛突变体*uer1-1*和*gae6-1*分别显示二十四烷酸合成和乙烯信号转导途径的异常,利用棉花果胶合成途径的相关基因或果胶合成的前体能恢复这2个突变体短根毛的表型。以上结果表明,乙烯和二十四烷酸通过调控果胶的合成促进棉纤维或根毛的伸长(Pang et al., 2010a)。中国科学院微生物研究所夏桂先研究组比较了短棉绒突变体(*Ligon lintless, Li₁*)与野生型棉花纤维的蛋白质组的差异,发现细胞骨架相关蛋白的表达水平在突变体纤维中被显著下调,与之相对应的是微丝骨架与囊泡运输显著异常,同时发现未折叠蛋白质响应途径相关的蛋白表达被显著上调(Zhao et al., 2010b)。

蕨类植物*Selaginella tamariscina*是最原始的维管复苏植物,其在脱水状态下能够生存,当水分适应时可以恢复生长。东北林业大学戴绍军研究组利用蛋白质组学和生理学等技术手段研究了*Selaginella tamariscina*耐脱水的机制。结果显示在脱水过程中,其内源脱落酸、渗透调节剂可溶性多糖和脯氨酸水平增加,抗氧化相关酶的活性提高,而光合作用速率和

叶绿素含量下降,膜的完整性丧失。脱水与复水过程的定量蛋白质组分析结果显示,在脱水过程中,80%的差异表达蛋白水平被显著下调。通过系统比较生理学与蛋白质组学研究结果,表明细胞结构修饰、光合作用下调、抗氧化系统上调以及转录或翻译后修饰过程是该植物响应脱水反应所必需的(Wang et al., 2010t)。东北林业大学阎秀峰研究组比较了甜土植物(glycophytes)拟南芥和盐生植物(halophytes)星星草(*Thellungiella halophila*)在盐胁迫条件下叶片蛋白质组的差异,发现在盐胁迫条件下拟南芥比星星草蛋白质组有更多蛋白质的表达水平发生变化(Pang et al., 2010b)。中国科学院成都生物研究所李春阳研究组比较了雌雄性杨树(*Populus*)对干旱响应的差异,结果表明,干旱导致杨树光合系统受伤害,叶绿体、线粒体和膜系统遭到破坏,从而抑制植株生长,但与雌性植株相比,雄性植株具有较强的耐干旱能力;比较蛋白质组学分析还揭示,在干旱胁迫条件下一些涉及光合作用、氧化还原稳态以及胁迫响应的相关蛋白表达水平的变化具有性别差异。这些结果为深入分析雌雄性植物耐干旱能力的差异提供了蛋白质组学基础(Zhang et al., 2010h)。孢子萌发是植物病原真菌感染寄主的第一步,pH值作为一个重要的环境参数对孢子萌发产生关键的影响。中国科学院植物研究所田世平研究组发现在酸性和碱性胁迫下,青霉(*Penicillium expansum*)孢子的吸胀、萌发和芽管伸长均被明显抑制。蛋白质组学分析发现多个与蛋白质合成或折叠相关蛋白的表达量被下调。同时,pH胁迫下青霉孢子胞内蛋白含量下降,而胞内凝集蛋白的水平增加。这些结果表明影响蛋白质的合成与折叠可能是环境pH影响青霉孢子萌发的主要原因(Li et al., 2010b)。

中国科学院上海生命科学研究院植物生理生态研究所李来耕研究组采用免疫共沉淀和蛋白质组学等分析手段研究了杨树纤维素合酶复合物(CSCs)的特性以及它与木质部分化的关系。结果表明,在杨树木质部膜蛋白组中至少存在2类CSC,它们均存在于次生壁的合成中,是由不同的纤维素合成酶蛋白组装的。此外,一些非纤维素合成酶蛋白也可能参与了CSCs的组装(Song et al., 2010)。中国农业大学张子丁研究组通过梳理公共数据库中的拟南芥蛋白质互作数据,并通过将蛋白质互作数据与拟南芥基因组水平的互作组相整合,构建了涉及营养生长与生殖发育

的互作模块(modules)(He et al., 2010a)。

2.2 基因组及转录组学分析

全基因组关联研究(genome-wide association study, GWAS)是一种利用自然样本在历史上长期积累的重组来寻找基因变异与表型之间关系的遗传学方法。在水稻基因的克隆和功能研究方面,目前采取的主要方法是利用人工杂交的重组群体进行图位克隆。中国科学院上海生命科学研究院植物生理生态研究所韩斌研究组与中国水稻研究所合作,在水稻重要农艺性状的全基因组关联分析方面取得重要进展。研究人员选取栽培稻2大亚种(粳稻和籼稻)的517份地方品种作为实验材料,这些地方品种分布广泛,其原产地涵盖了我国主要的水稻种植区,具有高度的遗传多样性。通过测定517个水稻地方品种的全基因组序列,构建出一张高密度的水稻单倍体型基因图谱,鉴定了约360万个单核苷酸多态性(single-nucleotide polymorphism, SNP)位点。进一步利用含373个籼稻品种的群体对14个农艺性状进行了全基因组连锁分析,这些性状包括水稻株型(分蘖数、叶片角度)、产量(粒宽、粒长、粒重、穗数)、籽粒品质(糊化温度、淀粉含量)、着色(尖端颜色、种皮颜色、稃壳颜色)和生理特征(抽穗期、耐寒性、种子开裂度)等不同方面。通过连锁分析鉴定的位点可解释约36%的表型变异,其中有6个位点的峰值信号与之前鉴定的农艺性状基因紧密连锁(Huang et al., 2010b)。这项研究表明,利用第二代高通量基因组测序结合全基因组关联分析可以进行水稻品种精细度的多性状遗传作图。同时,对水稻地方品种的直接重测序也在当前水稻的LD衰变情况下提供了丰富的多态性序列和全基因组关联分析的高关联密度。这种低覆盖率、大样本的高通量测序分析方法及分析结果,为水稻遗传学研究和育种工作提供了重要的基础数据,同时为水稻及其它更多物种的研究开辟了新途径。

香港中文大学、华大基因研究院、农业部和中国农业科学院等单位合作,大范围分析了大豆全基因组遗传变异的模式。研究人员运用新一代测序技术对17株野生大豆和14株栽培大豆进行了全基因组重测序,比较了野生大豆与栽培大豆的遗传变异模式,发现野生大豆具有更高水平的遗传多样性。此外,研究人员还报道了大豆基因组中的基因连锁不平衡位点及其

分布, 鉴定了20多万个标签SNPs, 这些工作将有利于大豆数量性状位点分析及相关研究(Lam et al., 2010)。该项研究第一次为大豆基因组学研究提供了全面的重测序数据, 为未来的大豆群体遗传学研究、分子标记育种和新基因的发现奠定了坚实的基础。

玉米具有非常显著的杂交优势, 利用该优势是提高其产量的主要手段之一。中国农业大学玉米中心、华大基因研究院、美国爱荷华大学和明尼苏达大学等单位合作对6个中国重要玉米杂交组合骨干亲本进行了全基因组重测序, 利用SOAP软件v2.18比对获得的12.6亿个75 bp的双末端片段与玉米的参考基因组序列, 发现了100多万个单核苷酸多态性(SNPs)位点和3万多个插入缺失多态性(indel polymorphisms, IDPs)位点, 建立了高密度的分子标记基因图谱。同时研究还发现了101个低序列多态性区段, 在这些区段中含有大量在选择过程中与玉米性状改良有关的候选基因。此外, 通过将玉米自交系Mo17及其它自交系的基因序列与玉米自交系B73的基因序列进行比对, 研究人员对玉米自交系中基因丢失与获得的多态性进行了研究, 发现在不同的自交系中存在不同数量的基因丢失与获得性变异。利用SOAPdenovo软件对在其它自交系中存在而在B73中缺失的序列进行组装, 研究人员发现了很多目前公布的B73参考基因组序列中丢失的基因, 这种基因丢失与获得的多态性变化和其它无义突变的互补作用可能与杂种优势有关(Lai et al., 2010)。该研究不仅为高产杂交玉米育种骨干亲本的培育提供了重要的多态性标记, 同时也补充了玉米基因数据集, 将对玉米基因组学研究和应用起到巨大的推动作用。

虽然对水稻DNA微阵列的使用已经有了许多报道, 但是水稻转录组的功能复杂性还没有完全阐明。新一代DNA测序技术(RNA测序)为转录组的测定和分析提供了新方法。韩斌研究组通过对世界上不同品种粳稻和籼稻的高通量测序描绘了水稻全基因组的转录轮廓图。他们共鉴定了15 708个新的转录激活区域, 其中有51.7%的转录激活区域与公共蛋白数据没有同源性, 大于63%的转录激活区域是推测的单个外显子转录, 它们与编码蛋白的基因(<20%)明显不同。研究还发现大约有48%的水稻基因具有选择性的剪切模式。以可利用的水稻基因模式为基础, 高通量RNA测序确认了83.1%的现有水稻基因模式(46 472

个基因), 并且鉴定出有6 228个基因在5'端和/或3'端延伸了至少50 bp。比较转录组分析认为有3 464个基因表现出不同的转录模式。非同一替换和同一替换的SNP比例接近于1:1.06(Lu et al., 2010a)。该研究通过审视和比对水稻2个亚种的转录组, 以最大分辨率揭示了水稻整体上的转录情况, 为水稻的系统发育和遗传进化研究、重要农艺性状调控基因的克隆和分子调控机理研究奠定了分子基础, 提供了新技术和新方法。

双亲杂交中转录组(转录谱)和表观基因组的行为一直是研究者的根本兴趣所在。北京大学生命科学学院邓兴旺研究组研究了2个水稻亚种日本晴和9311及其正反杂交种的表观基因组(甲基化以及3种组蛋白修饰)高密度综合图、mRNA以及小RNA的转录图谱。结果表明, 表观遗传修饰的差异与杂交组合及亲本转录水平的改变有着紧密的联系。通过对单核苷酸多态性序列数据的分析, 观察到正反杂交种中表观遗传修饰或基因表达模式的等位基因偏好性与其在不同亲本之间的差异有着高度的相关性。不同大小种类的小RNA丰度在2个亲本间具有明显的差异, 并且在正反杂交种中受到负调控的小RNA比受正调控的要多(He et al., 2010b)。该研究系统分析了水稻杂种优势中的转录和表观遗传趋势, 为水稻遗传研究提供了有益的资源。

基因在适宜时间、组织和丰度上的程序性表达控制着植物的生长和发育。水稻作为禾本科基因组研究的模式植物, 最近几年其基因组研究得到了快速的发展, 但是基因表达图谱的数据仍然不足以揭示转录组与发育进程的相关性, 因此基因组序列和表型之间还存在着很大的差异。张启发研究组利用珍汕97和明恢63为材料, 对39个涉及整个生育周期的组织提取RNA并进行Affymetrix水稻基因组芯片分析, 得到了全基因组范围内的表达数据。通过总体的转录组分析, 他们发现在跨越组织和发育阶段得到的基因表达动态图谱中存在许多有趣的特征。他们共识别了38 793个表达中的探针位点, 其中69%的转录子在组织或器官中表现出显著的变异表达水平; 转录组在器官中的相似性与它们的发育相关性具有较好的对应性。大约有5.2%的转录子在1个或2个水稻材料中表现出组织特异性表达, 22.7%的转录子呈现组成型表达, 其中有19个基因在全部组织中均高效而稳定地表达

(Wang et al., 2010n)。相关研究结果为植物基因组研究提供了一套通用的数据来源, 利用这些信息可以将转录组和发育进程联系起来, 了解发育过程中的调控网络以及描绘单个基因的表达图谱和鉴定用于数量表达分析的参照基因。

基因的数量性状座位表达分析(eQTLs)能够揭示表达变异和调控因子之间的遗传关系, 进而为调控网络的识别提供信息。利用RNA-寡核苷酸表达微阵列杂交系统能同时提供有关分子标记和转录丰度的数据。张启发研究组利用Affymetrix水稻基因组芯片对110个重组自交系发芽后72小时的水稻嫩芽进行了eQTLs分析, 该重组自交系来源于明恢63与珍汕97的杂交。该研究组共鉴定了1 632个寡聚核苷酸多态性(single-feature polymorphisms, SFPs)和23个PCR标记。它们被置于601个重组子箱中, 跨越长度为1 459 cM, 可以作为重组自交系基因分型的标记。他们同时获得了16 372个表达性状(每个至少带有1个eQTL), 共有26 051个eQTL(包括cis-和trans-eQTL)。另外, 在水稻基因组中鉴定了171个eQTL热点, 每个热点都控制许多表达性状的转录变异。基因本体分析发现, 在一些eQTL热点中富含某种功能类别的基因; 一些与DNA代谢过程相关的表达性状的eQTL明显富集在染色体3、5和10上的几个eQTL热点中。几个与cis-eQTL共定位的表达性状表现出与上百个表达性状明显的相关性, 表明可能存在共调控。研究人员同时检测出芽干重QTL与eQTL的相关性, 提示这些QTL有可能是这个性状的候选基因(Wang et al., 2010h)。相关研究结果为在转录水平上确定和分析整个水稻基因组的调控网络提供了线索。

3 叶绿体发生和光形态建成

3.1 叶绿体发生

DG1(Delayed Greening 1)是一种包含PPR结构的蛋白质, 它参与拟南芥早期叶绿体的发育和基因表达的调节。中国科学院植物研究所张立新研究组进一步研究了DG1的作用方式。他们采用酵母双杂交筛选的方法鉴定到1个SIG6蛋白, 该蛋白隶属叶绿体的sigma因子家族, 负责子叶中PEP依赖型(依赖质体编码的RNA聚合酶)的叶绿体基因的转录。进一步分析表明, DG1蛋白的C末端和SIG6蛋白的N末端是DG1-

SIG6蛋白相互作用的关键部位。将缺失了C末端的DG1蛋白在野生型拟南芥中过表达, 结果出现了DG1蛋白的缺失表型。DG1和SIG6基因的双突变体则出现了更为严重的黄化表型, 并且PEP依赖型的叶绿体基因的转录水平相对于单突变体而言也有大幅度下降。SIG6基因的过表达恢复了DG1单基因缺失突变体子叶中叶绿素不足的表型, 但在幼嫩叶片中却没有体现出同样的作用。此外, 在DG1单基因缺失突变体中, SIG6基因的过表达还促进了依赖于PEP的叶绿体基因转录本的积累(Chi et al., 2010b)。这些结果表明, DG1与SIG6的相互作用对于拟南芥子叶中PEP依赖型叶绿体基因的转录调节非常重要。

光系统II(PSII)是由20多种蛋白质构成的、在光合作用中具有重要作用的蛋白复合体。PSII的形成需要这些蛋白亚基按照一定的方式和顺序进行组装, 但是, 人们对于各亚基是如何组装成有功能的PSII的分子机制尚知之甚少。张立新研究组发现了一个叶绿体蛋白LPA3, 该蛋白对于拟南芥PSII复合体中CP43亚基的组装是必需的。LPA3与以前发现的PSII CP43组装因子LPA2可以相互作用。与2种单突变体相比, LPA2和LPA3的双突变体更加不利于亚基的组装(Cai et al., 2010)。该研究结果表明, LPA2和LPA3在协助CP43组装方面具有重叠的功能, 而且LPA2和LPA3的相互合作对于PSII的组装是必需的。

光是光合作用的基本能量来源, 但是过强的光照往往会造成植物的光氧化损伤, 进而降低光合效率, 这种现象被称为光抑制。光氧化主要发生在光系统II。其中, 反应中心D1蛋白被认为是光氧化的原初位点。但是后来人们发现, 其它PSII蛋白也会受到损伤并发生降解。目前尚不清楚D1蛋白和其它PSII蛋白的降解是否与一些之前尚未鉴定的蛋白酶有关。DegP是一类具有分子伴侣和蛋白酶双重活性的蛋白, 拟南芥中含有16个DegP类似的蛋白酶, 其中有4个定位于叶绿体。张立新研究组发现, 结合于类囊体膜基质侧外围的Deg7蛋白酶直接作用于PSII, 且参与光损伤的D1、D2、CP43和CP47蛋白的初步剪切, 这一活性对于光系统II的修复极为关键(Sun et al., 2010a)。叶绿体DegP类似蛋白的蛋白酶活性已经得到证明, 然而它是否同时具有分子伴侣的功能尚不确定。张立新研究组的另一项工作表明叶绿体Deg1也具有分子伴侣的功能, 类似于大肠杆菌中的DegP。在Deg1含量

下降的转基因拟南芥中可以积累正常水平的主要光合蛋白复合体的不同亚基,但是光系统II的二聚体和超复合体的水平却有所下降。体内蛋白脉冲标记实验表明,在转基因植物中,光系统II的二聚体和超复合体的组装受到损害,而叶绿体蛋白的合成速率并未受影响。蛋白覆盖检测表明Deg1与光系统II的反应中心蛋白D2相互作用(Sun et al., 2010b)。这些结果表明Deg1可能通过与蛋白D2相互作用来协助光系统II复合体的组装。

细菌蛋白YqeH是一个环形序列的GTPase(一种GTP水解酶),其植物同源蛋白由植物核基因编码。水稻中的该同源蛋白OsNOA1/RIF1由单拷贝基因Os-02g01440编码。OsNOA1/RIF1基因能在不同组织中表达,并受光诱导。OsNOA1/RIF1-EYFP融合蛋白定位于转基因拟南芥植株的叶绿体中。另外,水稻的该同源基因可以恢复拟南芥rif1突变体的大部分生长表型。浙江省农业科学院陶跃之研究组的研究表明,水稻OsNOA1/RIF1的RNAi突变体植株表现黄化特征,色素含量和PSII活性均降低,叶绿体16S rRNA丰度下降。但是,叶绿体基因组编码基因*rbcL*、*atpB*、*psaA*和*psbA*的表达均未受影响。同位素标记相对和绝对定量-液相-串联质谱分析表明,水稻突变体的蛋白质组变化与预期的OsNOA1/RIF1在叶绿体翻译过程中的功能相一致(Liu et al., 2010f)。他们的研究表明,水稻OsNOA1/RIF1与拟南芥AtNOA1 RIF1是同源蛋白,一个高度保守的植物cGTPase对于叶绿体功能的发挥是必需的。

叶绿素是光合色素的主要成分,在光能吸收、传递和转换中起关键作用。在叶绿素生物合成途径中,联乙烯还原酶(叶绿素合成的一个关键酶)将四吡咯上的8-乙烯基还原为乙基。四川农业大学水稻研究所邓晓建研究组以水稻的自然黄化突变体824ys为材料,采用图位克隆技术,成功克隆了单子叶植物水稻的联乙烯还原酶基因。他们还通过酶学实验证实了一种新的联乙烯还原酶活性,即催化联乙烯叶绿素a转化为单乙烯叶绿素a(Wang et al., 2010r)。这项研究成果对于进一步阐明叶绿素的生物合成途径具有重要意义。

叶绿体含有2 000多种蛋白,绝大多数蛋白由核基因编码,在细胞质中合成,然后定向转运到叶绿体中。因此,这些蛋白能否被正确地运输至叶绿体中决定着叶绿体能否正常行使功能。Hsp70蛋白家族具有

将蛋白转运到线粒体和内质网的功能。但是,Hsp70是否与蛋白转运至叶绿体有关还不清楚。“中央研究院”(中国台湾)的Su和Li(2010)利用2个拟南芥叶绿体基质蛋白cpHsc70s的敲除突变体(*cpHsc70-1*和*cpHsc70-2*)研究了Hsp70是否与蛋白转运至叶绿体有关。结果表明,cpHsc70是叶绿体易位子的成员,对驱动蛋白进入叶绿体基质非常重要。Toc12(*toc*:叶绿体外膜转运子)是从豌豆(*Pisum sativum*)叶绿体中鉴定到的一个新的包含J域的蛋白,其定位于叶绿体被膜的膜间隙,且与其中的Hsp70有关联。这表明Toc12对叶绿体被膜蛋白的跨膜运输起着重要作用。Toc12和拟南芥中的DnaJ-J8具有高度的序列相似性,而DnaJ-J8被认为是拟南芥叶绿体基质中存在的可溶性蛋白。因此,“中央研究院”(中国台湾)Chiu等(2010)分离了豌豆中编码DnaJ-J8的基因,发现Toc12是豌豆DnaJ-J8s家族某个基因截短的克隆。蛋白输入分析实验表明,Toc12和DnaJ-J8s具有可切割的转运肽且定位于基质中。

3.2 光形态建成

光是影响植物生长和发育的重要环境因子。植物体内包含不同种类的光受体,接收不同波谱的光,激活不同的信号转导通路,协调植物的生长和发育过程。光敏色素A(phytochrome A, phyA)是拟南芥接收远红光和介导多种光反应的受体。FHY1(*far-red elongated hypocotyl 1*)和它的同源蛋白FHL1(FHY1-like)是植物特有的2个小蛋白,是介导phyA的光控核积累以及此后一系列下游信号转导的必需因子。FHY3和它的同源蛋白FAR1(*far-red impaired response 1*)是2个转座酶驱动的转录因子,通过直接激活FHY1/FHL的转录来介导phyA的核积累以及下游信号转导。邓兴旺研究组发现,光形态建成过程中重要的bZIP转录因子,HY5(*elongated hypocotyl 5*)能够直接与FHY/FHL启动子区上包含ACGT序列的顺式作用元件结合,且该结合位点位于FHY3/FAR1结合位点的不远处。大量遗传和生化实验结果证明,在远红光条件下,HY5与FHY3/FAR1由于各自在FHY/FHL启动子区上的DNA结合位点很接近而发生相互作用,前者负调控后者对FHY1/FHL基因表达的激活作用(Li et al., 2010h)。由于HY5已经被证实是phyA信号通路的正调控因子,所以该研究阐明了HY5在phyA信号转导

的负反馈调节中发挥的作用,为认识phyA信号通路的稳态调节和光形态建成的精细调控提供了很好的材料。

研究发现,在真核生物体内存在一大类以CUL4-DDB1蛋白为骨架的泛素-蛋白连接酶复合体,其中DDB1作为接头蛋白连接不同的底物识别亚基,介导各自特定蛋白底物的降解,从而参与调控生物体的多种生物学途径。邓兴旺研究组发现CUL4-DDB1与COP1-SPA复合体在体内和体外均存在相互作用,并且确定了各个蛋白中影响这一相互作用的氨基酸或基序。CUL4基因的共抑制突变体增强了cop1弱突变体的光形态建成的表型,并且在短日照条件下出现早花表型。与此相一致的是,FLOWERING LOCUS T的转录水平上调。通过一系列遗传和生化实验,他们证明CUL4-DDB1-COP1-SPA组成的E3连接酶复合体在植物体内抑制光形态建成,同时可能调控开花时间(Chen et al., 2010a)。

光和油菜素内酯(BR)相互拮抗,共同调控黑暗条件下生长幼苗从暗形态建成向光形态建成的转变。中国科学院植物研究所王志勇研究组利用拟南芥研究发现,GATA类转录因子GATA2介导BR与光信号通路的互作。过量表达GATA2的转基因幼苗在暗条件下呈现组成型光形态建成表型,而降低GATA2的表达水平可抑制光或BR缺失引起的光形态建成。芯片分析与染色质免疫共沉淀实验证明,GATA2可直接调控光和BR响应基因的表达;BR信号通路的转录因子BZR1可直接与GATA2基因的启动子结合,抑制其转录;光可以诱导GATA2蛋白质的积累,而GATA2蛋白水平的升高反馈抑制其自身基因的表达。在暗条件下GATA2的降解依赖于COP1介导的泛素化。这些结果表明,GATA2是BR与光信号通路互作的重要连接因子(Luo et al., 2010)。

4 植物激素与信号转导

北京大学生命科学学院郭红卫研究组一直致力于乙烯信号转导的具体生化机理研究。在先前的研究中已经发现植物激素乙烯能促进重要转录因子EIN3的蛋白积累。他们发现EIN3的同源基因EIL1也参与介导乙烯反应,并同样受到依赖于EBF1/EBF2的蛋白降解途径的调控。与EIN3不同的是,EIL1主要的功能是抑

制叶片的扩展和茎的伸长。如果EBF1/EBF2基因受到破坏,EIN3和EIL1会在细胞核内组成型地积累,并且对外源施加的乙烯不敏感。EBF1和EBF2的蛋白水平在外源施加乙烯时会降低,而在加入MG132之后蛋白水平会上升,这表明乙烯稳定EIN3/EIL1蛋白水平是通过促进EBF1和EBF2的降解来实现的。此外,他们还发现EIN2对于乙烯介导的上述过程是必需的。有关这一乙烯信号转导途径的研究还首次提出了激素通过调控F-box蛋白降解作为信号转导的关键机制,提示F-box在激素信号转导途径中可能具有更为广泛的功能(An et al., 2010)。

脱落酸(abscisic acid, ABA)是调控植物生长发育以及响应环境信号的重要植物激素之一。清华大学张大鹏研究组前期的研究发现拟南芥镁-原卟啉螯合酶H亚基(CHLH/ABAR)是一个ABA受体。在此基础上,他们发现ABAR定位于叶绿体外膜,其细胞质侧的C-端区能与WRKY类转录因子WRKY40、WRKY18和WRKY60相互作用;这些WRKY蛋白是调控种子萌发与萌发后生长的ABA信号通路的负调控因子,其中WRKY40抑制ABA响应基因ABI5等的表达,是一个核心的负调控因子。高水平的ABA导致细胞核定位的WRKY40向细胞质富集,促进ABAR与WRKY40的互作,而ABAR则通过抑制WRKY40基因的表达从而消除其对ABI5基因表达的抑制。这些结果扩展了对ABA信号转导网络的认识(Shang et al., 2010)。

DELLA蛋白是众所周知的赤霉素(gibberellin, GA)信号途径的负调节因子,寻找DELLA的上下游组分是研究GA信号通路的重要工作之一。薛红卫研究组通过T-DNA插入的方法获得了水稻el1突变体,该突变体具有早花的表型并对GA的反应增强。EL1编码一个酪氨酸激酶家族成员,定位于细胞核中。体内和体外实验证实,该酶磷酸化水稻DELLA蛋白SLR1。因此,EL1是一个新的GA信号通路的负调控因子,通过磷酸化SLR1起到稳定DELLA蛋白的作用(Dai and Xue, 2010)。

在对拟南芥突变体的研究中人们广泛采用图位克隆技术,尤其是针对通过EMS或者快中子诱变产生的突变体。图位克隆成功与否,关键在于能否找到足够分辨2种生态型之间多态性的分子标记。长期以来,有关分子标记的信息来源有限,TAIR提供的分子标记仅覆盖了25%的拟南芥BAC,其余部分需要根

据不同的突变体来摸索确定。鉴于此,北京大学生命科学学院瞿礼嘉研究组发展了一套高分辨率的用于拟南芥图位克隆的分子标记,包括1 346个标记位点,覆盖了75%的拟南芥BAC,并且建立了相应的数据库,便于查询和使用。他们将这一平台应用于实验室长期从事的生长素代谢及信号转导途径的研究中,取得了一些进展(Hou et al., 2010)。这一技术将会大大提高对拟南芥突变体进行图位克隆的效率和准确性,已经引起了同行的广泛关注。

5 植物抗性与信号转导

丁香假单胞杆菌(*Pseudomonas syringae*)通过III型分泌系统效应蛋白HopF2抑制PAMP诱导的免疫反应(PTI),但是长期以来效应蛋白HopF2的生物化学功能并不清楚,而且HopF2在宿主中的靶标蛋白尚不明确。北京生命科学研究所周俭民研究组对此进行了深入研究。他们首先根据过量表达HopF2的转基因植物中气孔成簇分布的表型,推测HopF2可能影响了参与气孔发育的MAPK激酶级联途径,进而将HopF2的靶蛋白锁定为MKK5。根据之前的结构生物学研究结果,他们推测并证实HopF2具有ADP-核糖基转移酶活性,在体内与MKK5相互作用,在体外可以ADP-核糖基化MKK5的C端。进而用点突变的HopF2证明了其对MKK5的修饰和毒性之间的相关性,说明MKK5是HopF2抑制PTI机制中的一个重要靶标蛋白,它通过ADP-核糖基化修饰抑制MKK5的激酶活性,从而抑制MAPK级联途径,并最终导致PTI反应降低(Wang et al., 2010x)。此外,周俭民研究组还对丁香假单胞杆菌效应蛋白AvrPto干扰植物激素信号途径的分子机理进行了研究。他们发现在拟南芥中AvrB的这些功能依赖于MAP kinase 4(MPK4)、Hsp90分子伴侣复合体以及AvrB互作蛋白RIN4。AvrB与Hsp90蛋白复合体、MPK4互作,诱导了MPK4的磷酸化。RIN4可能作用于MPK4的下游,是茉莉酸信号途径的一个正调控因子(Cui et al., 2010a)。这些发现揭示了AvrB干扰植物激素,促进植物感病的一个新的信号通路。

抗性蛋白在植物和动物的防卫体系中具有重要的功能。其中含有NB和LRR结构域的NLR蛋白是植物中最为重要的一类抗性蛋白,但是关于这些蛋白如何向下游传导防卫信号还很不清楚。北京生命科学研

究所张跃林研究组通过筛选抗性基因*snc1*突变体库,找到一个可以部分回复*snc1*突变体表型的*tpr1(topless-related 1)*突变体。*TPR1*及其同源基因*TPL*和*TPR4*的多突变体表现出对丁香假单胞杆菌和卵菌(*Hyaloperonospora arabidopsidis*)的抗性减弱;而在野生型拟南芥背景下过量表达*TPR1*基因,植物具有类似于*snc1*的矮化表型,对卵菌的抗性增强,并且抗病的标志性基因*PR1*和*PR2*表达水平升高,植物体内水杨酸的水平也高于野生型。遗传学实验证明,*TPR1*过表达植株所具有的抗病表型依赖于功能性SNC1蛋白的存在,并且TPR1可以与SNC1的TIR结构域相互作用。进一步的功能分析发现,TPR1作为一个转录共抑制子行使功能,并且在体内与组蛋白去甲基化酶HDA19相互作用;2个编码植物防卫反应负调控因子DND1和DND2的基因可能是TPR1的直接目标基因,暗示TPR1可能通过抑制负调控因子的表达来激活抗性蛋白介导的植物防卫反应(Zhu et al., 2010b)。

植物有3类主要的抗性基因,最大的一类NB-LRR抗性蛋白定位于植物细胞内部,另外2类类受体激酶和类受体蛋白(RLP)定位于植物细胞膜上。拟南芥中有57个类受体蛋白,之前还没有任何确认具有抗性蛋白功能的成员。张跃林研究组通过筛选*npr1-1*的EMS突变体,得到一个半显性的抑制*npr1-1*表型的突变体*snc2-1D*。该突变体具有组成型的抗病表型。利用图位克隆的方法,发现*snc2-1D*是由于RLP51跨膜区域的一个点突变引起的。对*snc2-1D*进行EMS诱变寻找回复突变体,并将其中一个突变体进行图位克隆,发现该基因编码WRKY70转录因子,说明WRKY70可能位于*snc2-1D*的下游。此外,通过遗传学分析发现,*snc2-1D*的表型不受已知的影响NB-LRR抗性蛋白信号转导的突变体所影响,暗示类受体抗性蛋白的下游信号通路可能有别于NB-LRR抗性蛋白的信号通路(Zhang et al., 2010k)。该突变体的鉴定为研究类受体抗性蛋白的下游信号转导通路提供了一个很好的系统。

水杨酸(salicylic acid, SA)是一种重要的植物激素,在植物防卫反应中发挥重要功能。病原菌的侵染可以诱导植物体内水杨酸水平的升高,其中异分支酸合酶I(isochorismate synthase I, ICS1)是水杨酸合成中的一个关键酶,现有研究证明ICS1基因受病原菌的诱导表达,从而促进水杨酸的合成,但病原菌如何

诱导ICS1的表达还是一个未解之谜。张跃林研究组借助一种新的拟南芥抗病性鉴定体系得到一个系统获得性抗性缺失的突变体*sard1*(*SAR Deficient 1*)。*sard1*的基础抗性和系统获得性抗性都受到削弱;而过表达*SARD1*可以提高植物对病原菌的抗性,植物体内的水杨酸水平也显著高于野生型。*SARD1*属于一类植物特有的蛋白家族ACBP60,该家族的另一成员*CBP60g*与*SARD1*一样也受到病原菌的诱导调控。在*sard1-1 cbp60g-1*双突变体中,病原菌对ICS1基因表达水平和体内水杨酸水平的诱导均受到抑制,突变体植物的基础抗性减弱,并且丧失了系统获得性抗性。染色质免疫共沉淀实验表明,在病原菌侵染的条件下,*SARD1*和*CBP60g*可以结合ICS1基因的启动子序列。同时凝胶阻滞实验也表明,这2个蛋白可以识别ICS1启动子区的特定序列,暗示着它们可能通过调控ICS1基因的表达来控制植物体内水杨酸的合成(Zhang et al., 2010j)。

RNA沉默途径(RNAi途径)和水杨酸抗性途径(SA途径)是植物抗病反应调控系统中2条非常重要的信号转导通路。植物中依赖于RNA的RNA聚合酶(RNA-dependent RNA polymerases, RDRs)家族有不同成员各自参与这2条抗性途径。其中RDR6在RNA沉默以及抗病毒沉默的放大效应中发挥作用,而RDR1主要参与SA介导的抗病毒途径。中国科学院微生物研究所郭惠珊研究组将普通烟草(*Nicotiana tabacum*)的RDR1转化本氏烟草(*Nicotiana benthamiana*)。获得的转基因植株表现出类似于RDR6沉默的本氏烟草(RDR6i)植株对病毒的超敏表型。RNA沉默的瞬时诱导实验显示, Nt-RDR1具有RNA沉默抑制子的活性,它的作用并非干扰依赖于RDR6的siRNA积累,而是抑制依赖于RDR6的sense转基因诱导的转录后基因沉默(S-PTGS)(Ying et al., 2010)。结合该研究组先前的研究表明, RDR1具有双重功能,一是参与水杨酸介导的抗病毒反应,二是抑制RDR6介导的抗病毒RNA沉默反应。

6 表观遗传调控和RNA代谢

基因沉默可以分为转录水平的基因沉默(transcriptional gene silencing, TGS)和转录后水平的基因沉默(post-transcriptional gene silencing, PTGS)。其中

前者依赖于基因区段染色体组蛋白以及DNA序列的甲基化,从而造成基因转录水平的下降。*ROS1*(*REPRESSOR OF SILENCING 1*)基因编码一个DNA去甲基化酶,能够移除DNA上共价结合的甲基,从而逆转基因原有的沉默状态。中国农业大学生物学院巩志忠研究组在先前的工作中以沉默的*35S-NPTII*作为筛选标记获得了*ros1*突变体,以此为基础,他们进一步通过遗传筛选分离了一个*ros1-1*的抑制子,这个抑制子在编码DNA复制因子C最大的一个亚基的基因*RFC1*(*replication factor C1*)上发生了突变。该突变体能够再次激活突变体*ros1*中发生沉默的*35S-NPTII*,也能够提高着丝粒附近的反转录转座子*Athila*(被称为transcriptional silent information, 转录沉默信息)的转录。相对于野生型,*rfc1*对DNA破坏剂甲基甲烷磺酸盐和DNA交联剂顺氯氨铂更加敏感;并且组成型表达细胞分裂G2/M期特异的细胞周期蛋白*CycB1*以及其它DNA修复相关基因。在*35S-NPTII*的表达水平上,DNA破坏剂的处理能重现*rfc1*突变体的表型,暗示*RFC1*突变自发引起的基因组不稳定可能是TGS受到抑制的部分原因。*rfc1*突变体中体细胞同源重组的频率显著上升,端粒长度和端粒酶的表达量均下调;而*ros1*中端粒长度增加(Liu et al., 2010k)。这项工作揭示在拟南芥中*RFC1*可能参与了基因组稳定性和转录水平基因沉默的维持过程。在该研究组获得的另一个*ros1*的抑制子*pola/incurvata2(icu2)*中,沉默的*35S-NPTII*也被重新活化。研究表明,*POLa/ICU2*编码一个DNA聚合酶 α 的催化亚基,它的突变不影响甲基化,但减少了*35S*启动子中组蛋白H3 Lys9的双甲基化修饰。*POLa*突变影响茎顶端分生组织的发育,促进G2/M期标志基因*CycB1;1:GUS*表达而延迟G2/M期。此外,突变体的同源重组频率提高。上述结果表明,DNA聚合酶 α 参与了拟南芥DNA同源重组中表观遗传状态的调节(Liu et al., 2010g)。

5'和3'非翻译区(UTR)是真核生物信使RNA(mRNA)具有的共同结构,许多转录调控元件都位于这些区域内。位于3'UTR的元件在mRNA出核、细胞质定位、翻译效率和稳定性的维持方面发挥着重要作用,并且位于3'UTR的序列还负责招募加尾复合体(polyA complex)。Poly(A) tail可参与RNA聚合酶II(Pol II)调节的转录终止过程。最近的研究表明,转录终止有利于增强信使RNA前体的加工和最终蛋白的

表达。3'UTR异常或缺失会导致转录的不正常终止,产生没有聚腺苷酸化的mRNA,这些RNA不稳定,成为以RNA为模板的RNA聚合酶6(RDR6)的底物,进而被切割为小片段RNA(small RNA),在转录后水平被降解(PTGS)。然而目前还不清楚真核生物细胞如何在转录起始时限制异常RNA的转录。中国农业大学生物学院郭岩研究组对限制异常RNA转录通读的机制进行了研究,他们构建了2个相似的质粒,二者的共同点是都具有强启动子(CaMV 35SP)驱动的 β -葡萄糖醛酸酶基因(*GUS*)和荧光素酶基因(*LUC*);区别在于两者的*LUC*基因一个带有3'UTR(35SP-*LUC*-3'UTR),另一个则没有(35SP-*LUC*)。通过对一个稳定的无荧光表型的野生型转基因株系(35SP-*LUC*)进行EMS诱变,筛选到了表达*LUC*蛋白的突变体(*mom44-1*)。已有文献报道*MOM1*(*MORPHEUS' MOLECULE1*)是不依赖于DNA甲基化的调节转录水平基因沉默(TGS)的基因。郭岩研究组的工作表明,在缺失*MOM1*的突变体中,3'UTR不规则的基因可以利用下游基因的3'UTR稳定mRNA,说明*MOM1*的一个功能是限制异常RNA的转录通读(Zhou et al., 2010c)。

随着臭氧层不断遭到破坏,到达地球表面的UV-B辐射逐年增加,高剂量的UV-B辐射会对植物的生长发育造成严重的不利影响。郭岩研究组利用正向遗传学方法,筛选到一个对UV-B敏感的突变体(*csaat-1a-3*),克隆基因后发现*CSAat1A*编码一个与哺乳动物中Cockayne Syndrome (CSA)同源的蛋白。拟南芥中还存在一个与*CSAat1A*高度同源的蛋白*CSAat1B*,完全缺失*CSAat1A*或*CSAat1B*的突变体表现出对UV-B和MMS(methyl methanesulfonate)敏感的表现。研究发现*CSAat1A*和*CSAat1B*通过转录偶联修复(transcription-coupled repair, TCR)方式对损伤的DNA进行修复,它们均能与CUL4(CULLIN4)-DDB1A在细胞核内形成复合物,*CSAat1A*和*CSAat1B*的WDxR motif对复合物的形成均起重要作用。另外,*CSAat1A*和*CSAat1B*能在细胞核内形成异源四聚体。该复合物的形成对2个蛋白行使功能至关重要(Zhang et al., 2010a)。这些发现揭示CUL4-DDB1-*CSAat1A/B*是一类新的通过促进底物泛素化来应答DNA损伤修复的E3复合物。

作为一种普遍而且重要的转录后修饰方式,精氨酸甲基化在蛋白质加工过程中起着重要的作用。在拟

南芥中,对称性精氨酸双甲基转移酶(symmetric arginine dimethyltransferase, AtPRMT5)的突变,会导致拟南芥在发育过程中的很多缺陷,包括晚花、生长阻滞、卷叶和春化不敏感等,但是具体作用机制并不明确。中国科学院遗传与发育生物学研究所曹晓风研究组从蛋白质组学入手,揭示了AtPRMT5调控拟南芥发育过程的分子机制。他们发现,除了组蛋白外,AtPRMT5可以甲基化广谱的非组蛋白底物,包括RNA加工蛋白U snRNP AtSmD1、D3和AtLSm4。通过高通量的RNA测序技术(RNA-seq),他们发现AtPRMT5的缺陷会导致几百个基因的转录本剪接出现异常,特别是开花发育调节基因。在*atprmt5*突变体中,开花调节基因*FLK*(*FLOWERING LOCUS KH DOMAIN*)的第1个内含子剪切发生异常,导致其正常功能转录本的减少和蛋白水平的下降,使*FLC*(*FLOWERING LOCUS C*)的表达上调,从而导致晚花表型(Deng et al., 2010a)。

microRNAs(miRNAs)是一类内源性的小分子RNAs,在基因的表达调控中起着重要作用。在植物中,miRNAs的长度一般为21 nt,其产生依赖于Dicer-like 1(DCL1)。miRNAs产生后与argonaute1 (AGO1)蛋白结合形成基因沉默效应复合物(RNA-induced silencing complex, RISC),从而通过切割靶标基因的mRNA或抑制翻译的方式在转录后水平调控基因表达。北京生命科学研究所以威益军研究组在水稻中发现了一类长度为24 nt的miRNAs,并将其定名为long miRNAs(lmiRNAs)。该研究组发现,与常规的21 nt的miRNAs不同,lmiRNAs由另一个Dicer家族成员DCL3切割产生,并与AGO4亚家族蛋白形成RISCs。进一步的研究表明,lmiRNAs与AGO4的特异性互作不仅取决于lmiRNAs的5'末端核苷酸,而且依赖于上游lmiRNAs的产生机制。更为重要的是,他们还发现lmiRNAs不是在转录后水平调控靶基因,而是通过介导靶标基因DNA的甲基化在转录水平抑制其表达(Wu et al., 2010b)。这些发现揭示了miRNAs对靶标基因的一种新的调控方式。在植物的RNA沉默中,通常会发生siRNA的二次形成,它与miRNA相互作用可放大沉默的效应。“中央研究院”(中国台湾)Wu Shu-Hsing研究组结合生物信息学分析方法证明,只有22 nt siRNA才能引发与miRNA的相互作用,而通常认为21 nt siRNA无法完成与miRNA的相互作用

(Chen et al., 2010b)。

传统的病毒诱导的基因沉默(virus-induced gene silencing, VIGS)是由siRNA介导的,其原理是将目的基因片段转录成双链RNA,在Dicer蛋白作用下产生siRNA,从而沉默目的基因。VIGS的缺点是会产生一系列长度不同的从21 nt到24 nt的小RNA,造成非目的基因的转录抑制。另一方面,人工miRNA (artificial miRNA, amiRNA)技术已经越来越成熟,它可以特异地抑制某一个或某一类基因的表达。清华大学生命科学学院刘玉乐研究组以卷心菜叶曲病毒(cabbage leaf curl virus, CbLCV)基因组为框架,将其改造成适合表达amiRNA或内源miRNA基因的载体,用于miRNA介导的VIGS。如果表达的是根据特定基因序列设计的amiRNA,则可以造成特定基因的VIGS,从而研究特定基因的功能;如果表达的是内源miRNA,则可以研究内源miRNA在植物中的作用(Tang et al., 2010b)。

泛素-蛋白酶体途径在植物的各种生理及发育过程中均发挥着重要的作用。但是,由于受技术上的限制,在植物中E3连接酶和底物的结合以及蛋白的泛素化只有少数几例得到了证实。中国科学院遗传与发育生物学研究所谢旗研究组长期从事有关植物泛素化调控途径的研究。最近,他们报道了一种用于在体内(*in vivo*)和体外(*in vitro*)高效检测蛋白泛素化反应的方法。他们用农杆菌介导的基因瞬时表达系统在烟草中共注射E3连接酶和底物,例如经过广泛研究的E3连接酶COP1及其底物HY5,可以检测到底物与E3连接酶之间的特异相互作用、底物的泛素化及降解程度,也可以检测出MG132对于这一过程的影响(Liu et al., 2010j)。泛素化调控途径在真核生物中广泛存在,在拟南芥基因组中就已经发现超过1 300种E3连接酶,其中大部分酶的底物和功能未知,因此这一方法对于该领域未来的研究具有重要意义。

7 细胞骨架与物质运输

长期以来生物学研究主要是实验性的研究。随着生物学研究数据的不断积累以及不同学科研究间的交叉融合,利用数学和计算机模拟方法对生物学过程进行分析成为当前生物学研究中一个新的重要研究方向。植物细胞的周质微管以特定的排列方式形成微管阵

列,这种微管的组织方式是与周质微管的功能相适应的。虽然近年来对植物周质微管动态特性及其在细胞中的组织方式已经有了相当深入的了解,但是有关微管的动态调控影响微管组织方式的机制仍然需要得到进一步的解释。南京大学马余强研究组利用动态Monte Carlo模拟(kinetic Monte Carlo simulations)以及理论计算证明植物周质微管的组织方式可以被微管动态特性参数所调控,揭示了微管动态特性的调控(例如众多微管结合蛋白的调控作用)在微管组织中的重要作用和机制(Shi and Ma, 2010)。他们所建立的模型不仅可以确定不同微管动态参数对微管组织方式的不同影响,而且也可以预测在微管组织方式的改变过程中可能的微管动态参数的调控作用。研究结果为阐释微管动态特性调控微管组织方式的机制提供了重要的理论依据,也为进一步的生物学研究提供了重要线索。该研究是利用数学和计算机模拟方法对生物学过程进行分析研究的一个很好范例,同时也为相关研究提供了可以参照的重要方法。

花粉管萌发和快速生长是被子植物完成双受精过程的重要生理过程之一。同时,花粉管也是研究植物细胞极性生长的重要模式材料。微丝细胞骨架在花粉管萌发和伸长过程中形成有规律的空间排布,控制花粉管的极性生长以完成其重要的生物学功能。但到目前为止,有关花粉管中各微丝结构产生和维持的分子机理人们还知之甚少。Actin结合蛋白(actin binding proteins, ABPs)对微丝的组装、动态特性以及排布方式有重要的调控作用。FIMBRIN家族蛋白是一类能使微丝形成高级结构的ABP。中国科学院植物研究所黄善金研究组对FIMBRIN家族成员FIMBRIN5的研究发现,缺失FIMBRIN5可引起拟南芥花粉管生长受阻。体内微丝标记实验表明,在FIMBRIN5缺失的花粉管中微丝出现紊乱。体外生化分析表明,FIMBRIN5具有使微丝成束并稳定微丝的作用。进一步的实验发现,FIMBRIN5缺失增加了花粉管生长对微丝解聚剂处理的敏感性,证实其在体内具有稳定微丝的作用(Wu et al., 2010d)。研究结果表明,FIMBRIN5对于花粉管中微丝稳定性的维持以及微丝的空间组织至关重要,为植物FIMBRIN在花粉萌发和花粉管生长过程中的生理学功能提供了直接的细胞学和遗传学证据。该研究不仅是花粉萌发和花粉管生长中微丝骨架稳定机制研究方面的重要进展,而且为深入解析FIMBRIN家

族蛋白的功能和作用机制以及微丝骨架高级结构的形成机制奠定了基础。

花粉管顶端的钙离子梯度对于花粉管的伸长具有重要作用,但有关钙离子与微丝动态调控间关系的具体分子机制尚不清楚。**VILLIN**家族蛋白是一类受钙离子调控的蛋白,包含多种具有调控微丝组装功能的**ABP**。黄善金研究组对在花粉中高丰度表达的微丝结合蛋白**VILLIN5**的功能进行了研究。他们发现缺失**VILLIN5**的拟南芥花粉管中微丝的稳定性的迅速下降,进而影响花粉管的生长,说明拟南芥**VILLIN5**很可能通过稳定微丝来调控花粉管的极性生长。利用体外生化分析和体内反射荧光显微技术,他们还发现**VILLIN5**具有使微丝成束和依赖于钙离子的微丝切割功能,并且生理水平的钙离子浓度足以激活**VILLIN5**的切割活性(Zhang et al., 2010d)。该研究为阐明植物**VILLIN**在细胞内的生理学功能提供了直接证据,同时表明**VILLIN5**很可能通过协同钙离子信号来调控花粉管的生长,为深入探索**VILLIN**家族蛋白的功能,以及进一步研究花粉管生长与钙离子信号及微丝骨架重排的功能关系提供了重要的理论和实验基础。

微管和微丝是植物细胞骨架的2个重要组成部分,它们分别形成了各自的网络结构,在细胞分裂、生长和发育过程中起重要作用。越来越多的证据表明,微管和微丝之间的相互作用对许多细胞生物学过程至关重要,但是有关微丝和微管相互作用的分子机制仍有待研究。**Formin**是已知的可以调控微丝结构的微丝结合蛋白。北京师范大学生命科学学院任海云研究组发现拟南芥**FORMIN14(AFH14)**不仅作用于微丝,而且能够调控微管阵列。**AFH14**在烟草BY-2细胞中可参与早前期带、纺锤体和成膜体的微管定位,并且可以诱导微管和微丝的共定位。在拟南芥悬浮细胞中**AFH14**也定位于微管结构。在有丝分裂的细胞中抑制**AFH14**的表达会影响微管和微丝之间的相互作用,使微管阵列不正常,进而形成异常的有丝分裂器。体外生化实验显示,**AFH14**可与微管和微丝直接结合,其**FH2**功能域对于**AFH14**结合骨架并使之成束的功能是必需的。当微管和微丝同时存在时,**AFH14**会促进微管和微丝之间的相互作用。研究表明,**AFH14**是直接联系微管和微丝的连接蛋白,是目前**Formin**家族中唯一所知的同时作用于微丝和微管骨架的成员,并且在植物细胞分裂过程中起重要作用

(Li et al., 2010m)。该研究对于了解微丝和微管的相互作用具有重要意义,同时也证明了在植物细胞分裂过程中微丝和微管之间相互作用的重要生理学意义。

大分子物质通过胞间连丝的转运在植物发育、细胞分化以及病毒侵染过程中起重要作用。植物病毒运动蛋白(movement protein, **MP**)在病毒分子通过植物细胞胞间连丝进行系统性侵染的过程中具有非常重要的作用。**MP**可以提高胞间连丝的分子扩散上限(size exclusion limit, **SEL**),进而使病毒分子在细胞间进行转移。虽然有大量的研究结果表明,**MP**与细胞骨架之间存在重要的相互作用,但是在**MP**提高胞间连丝**SEL**的过程中是否有细胞骨架的参与还不清楚。中国农业大学生物学院袁明研究组对黄瓜花叶病毒(cucumber mosaic virus, **CMV**)运动蛋白与微丝的相互关系进行了深入研究。他们利用显微注射、药理学实验和生物化学方法,证明**CMV MP**具有切割微丝的活性,并且**CMV MP**诱导胞间连丝**SEL**增加的过程需要微丝骨架的参与。进一步通过对**CMV MP**突变蛋白的一系列分析证明,**CMV MP**切割微丝的活性是其诱导胞间连丝**SEL**增加所必需的(Su et al., 2010b)。该研究提出了病毒运动蛋白通过切割微丝调控胞间连丝**SEL**的重要机制,是植物病毒运动蛋白功能研究方面的重要进展。同时,该研究结果还揭示出植物细胞通过微丝骨架对胞间连丝通透性进行调控的可能性,为植物细胞胞间连丝通透性调控机制的研究指出了重要的方向。

细胞胞吐过程是细胞向胞外输送物质的重要生理过程。在胞吐过程中高尔基囊泡与质膜发生融合以便将囊泡中的物质排出细胞。**Exocyst**是在囊泡和质膜的融合过程中起重要作用的蛋白复合体,其**Exo70**亚基对于**exocyst**在靶标膜区域的极性定位至关重要。香港中文大学生物系姜里文研究组对**exocyst**蛋白复合体中的**Exo70**进行了研究,将(X)FP标记的拟南芥**Exo70**同源蛋白在拟南芥悬浮细胞和烟草BY-2细胞中进行表达,并通过**Exo70**特异抗体标记,在细胞中发现了一个新的细胞器小体,将其命名为**EXPO(exocyst positive organelles)**。高尔基器、反式高尔基网络(胞内体)和多囊泡体(晚期胞内体)等细胞器的标记物均不与**EXPO**共定位;分泌和外排途径的抑制物也不影响**EXPO**。**Exo70E2-(X)FP**可定位于质膜形成不连续的点状结构,并被分泌出细胞。利用高压冷

冻和免疫金标记技术证明EXPO呈球状的双层膜结构, 类似于细胞的自噬体。但是EXPO并不像自噬体那样受到饥饿的诱导, 也不与水解的细胞小室或胞内体融合。EXPO与质膜融合并释放出单层膜结构的囊泡进入细胞壁。在其它类型的细胞, 如根尖细胞、根毛细胞和花粉等中均发现了EXPO的存在。因此, EXPO是一种植物特有的、以非常规的分泌方式产生的胞内结构(Wang et al., 2010g)。该研究是有关exocyst蛋白复合体功能研究的重要进展, 提出了新的植物细胞特有的分泌方式, 为阐明植物细胞分泌的分子机制提供了新的内容和研究方向。姜里文研究组还研究了膜泡运输途径在花粉管快速生长中的作用, 发现在百合(*Lilium longiflorum*)的花粉管中, 液泡分拣受体(vacuolar sorting receptor, VSR)主要定位于花粉管躯干部分, 在多泡体(multivesicular body, MVB)和液泡中存在, 而在花粉管尖端的透明区没有分布; 分泌泡载膜蛋白(secretory carrier membrane protein, SCAMP)则主要分布于透明区的内吞小泡、反式高尔基网络和液泡中。二者可能共同作用调控分泌和内吞途径中的蛋白运输, 参与花粉管的快速生长(Wang et al., 2010f)。

虽然在大多数动物和酵母中仅有单个EXO70基因, 但是在植物中却存在数目众多的EXO70基因。中国科学院植物研究所刘春明研究组对拟南芥的所有23个EXO70基因的表达模式进行了分析。结果表明, EXO70基因主要在胞吐活动活跃的和正处于生长和发育过程的细胞中表达, 在发育成熟的细胞中则没有表达; 其中有6个EXO70基因在小孢子发育和花粉萌发过程中特异表达。进一步的研究发现, EXO70C1的突变导致花粉管生长迟滞及雄配子体传递受阻。以上研究结果表明, 植物可能利用不同的EXO70基因来实现针对不同细胞类型和转运物质的特异的胞吐调控机制(Li et al., 2010l)。该研究为深入探讨EXO70在植物细胞中的功能及其在胞吐过程中的作用机制提供了重要的研究基础。

细胞内吞作用可以使胞外的分子和颗粒性物质进入细胞内, 也能够以溶酶体(液泡)降解或者重新循环的方式从质膜上回收多余的物质。细胞极性的建立、胞浆运动和细胞极性生长、信号转导都需要内吞作用的参与。依赖于网格蛋白(clathrin)的细胞内吞途径在酵母和动物细胞中研究的较多, 但是其在植物细

胞中的相关分子机制却仍不清楚。美国加州大学河滨分校杨贞标教授在中国农业大学成立的研究组以拟南芥和烟草花粉管为模式材料, 研究了磷酸肌醇phosphatidylinositol 4-phosphate(PI4P)和phosphatidylinositol 4,5-bisphosphate[PI(4,5)P₂]在花粉管顶端网格蛋白介导的细胞内吞过程中所起的调控作用。研究结果发现, 在花粉中高表达的拟南芥蛋白phosphatidylinositol-4-phosphate 5-kinase 6(PIP5K6)优先定位于花粉管的亚顶端质膜, 网格蛋白将PI4P转化为PI(4,5)P₂, 进而调控花粉管中依赖于网格蛋白的细胞内吞过程。通过RNAi抑制PIP5K6的表达量可以削弱顶端生长并可抑制花粉管中依赖于网格蛋白的细胞内吞作用。过量表达PIP5K6则会诱导花粉管顶端的质膜大量内陷, 这是由于依赖于网格蛋白的过度膜内陷造成的。上述结果表明, PI(4,5)P₂在依赖于网格蛋白的细胞内吞作用的早期起作用, 而PI4P则对细胞内吞的完成起作用(Zhao et al., 2010e)。该研究证明维持PI4P与PI(4,5)P₂之间的平衡对于花粉管顶端依赖于网格蛋白的细胞内吞作用是必需的, 并提出了磷酸肌醇调控依赖于网格蛋白的细胞内吞作用的重要机制, 是植物细胞内吞作用研究方面的重要突破。

植物种子中的贮藏蛋白是种子萌发和幼苗生长的重要氮素来源。谷蛋白(glutelins)是水稻种子的主要贮藏蛋白, 也是水稻胚乳细胞的主要蛋白质。在细胞内质网中首先合成水稻谷蛋白前体(pro-glutelins), 之后被运送到蛋白贮藏液泡并加工形成成熟的谷蛋白。但是对于这一过程的分子机制并不清楚。万建民研究组分离到一个水稻gpa1突变体, 该突变体种子积累57 kDa的谷蛋白前体并形成不正常的胚乳。gpa1胚乳细胞中与谷蛋白合成、贮藏和输送相关的内质网腔、蛋白体II(protein body II, PBII)以及囊泡结构发生异常, 同时谷蛋白的输送过程也发生异常。分离鉴定实验表明, 该突变表型是由于一个编码小GTPase的基因OsRab5a突变所致。在拟南芥原生质体中, OsRab5a蛋白定位于前体液泡小室(pre-vacuolar compartments, PVC)中。由此, 他们提出OsRab5a在谷蛋白向蛋白体II的输送过程中起关键作用, 同时该蛋白在水稻胚乳细胞内膜系统的组织中也可能有重要作用(Wang et al., 2010w)。该成果对于研究胚乳细胞中贮藏蛋白形成过程的调控途径有重要意义。

8 营养的吸收和转运

8.1 磷吸收及稳态调控

维持磷(Pi)在植物体中的平衡(homeostasis)对于植物的生长和发育至关重要。植物体内的Pi平衡涉及Pi的获取、运输和代谢等一系列过程。水稻OsPHR2是Pi信号调控途径中具有关键调控作用的拟南芥转录因子AtPHR1的同源物。浙江大学生命科学学院吴平研究组对Pi平衡的信号调控途径进行了研究。他们发现, OsPHR2在水稻根中通过与OsPHO2的相互作用, 正调控低亲和Pi转运体基因OsPT2; OsPT2负责由OsPHR2介导的Pi在苗中的积累; OsSPX1则抑制OsPHR2对OsPT2表达的调控作用及Pi在苗中的积累(Liu et al., 2010d)。他们提出了一个新的Pi信号调控途径: 在水稻根中OsSPX1作为OsPHR2的负调控因子对OsPHR2和OsPHO2组成的Pi信号调控网络进行反馈调节。这一研究结果对于阐明植物中Pi吸收、运输、分配和平衡的调控机制具有重要意义。

白羽扇豆(*Lupinus albus*)在磷缺乏条件下会形成丛生根, 并诱导根分泌特定的有机物。中国农业大学资源与环境学院申建波研究组对NO在磷缺乏诱导的白羽扇豆丛生根形成以及柠檬酸盐分泌过程中的作用进行了研究。他们发现, 磷缺乏诱导了根中NO的生成; 在根的不同区域、发育时期以及磷营养状态下, NO的生成表现出特定的模式; 在磷缺乏条件下, NO调控白羽扇豆丛生根的形成以及柠檬酸盐的分泌(Wang et al., 2010a)。该研究为植物响应磷缺乏的发育调控模式及机理研究提出了新的内容, 同时也为NO在其中的调控作用提供了重要证据。

华南农业大学资源环境学院廖红研究组从生长在磷饥饿条件下的菜豆(*Phaseolus vulgaris*)根中纯化了一个新的紫色酸性磷酸酶家族成员PvPAP3。该酶是一个分子量为34 kDa的单体, 与ATP作用时pH值范围广, 热稳定性强, 属于植物磷酸酶家族中的低分子量蛋白。在洋葱细胞中的瞬时表达结果显示, 该酶锚定在质膜并能分泌到质外体中。磷饥饿诱导PvPAP3在菜豆根和叶中表达, 并且这种表达依赖于磷的可利用状态和磷饥饿时间。磷高效菜豆品种G19833与非磷高效品种DOR364相比, 该基因在前者中的诱导表达迅速且量大, 说明PvPAP3可能在菜豆的磷高效利用中发挥功能。在根毛中超表达

PvPAP3的实验表明, 当将ATP作为外部唯一的磷供给来源时, 磷吸收水平明显提高, 生长加快。说明PvPAP3通过促进外部ATP的吸收使菜豆适应缺磷环境(Liang et al., 2010a)。

8.2 硝态氮的根茎运输

高等植物通过根系吸收NO₃⁻后, 一般会将其长途转运到地上部位进行同化, 因为将光合碳同化和代谢过程直接偶联能够产生巨大的能量耦合优势, 从而使物种处于有利的进化地位。但是环境胁迫却往往导致更多的NO₃⁻逆向分配到植物的根部, 这一生理现象明显违背了能量优势原则, 其具体调控机制和生物学意义尚不清楚。中国科学院上海生命科学研究院植物生理生态研究所龚继明研究组对这些问题进行了研究。他们的工作表明, NRT1.8基因负责NO₃⁻在木质部的卸载过程, 与NRT1.5通过时空协调表达调节NO₃⁻在植物地上和地下部位间的长途转运和分配过程; NRT1.8和NRT1.5调控的NO₃⁻逆向再分配可能作为一种通用机制调控植物对逆境的抗性。此外, 他们的研究还证明NRT1.8所调控的硝酸盐分配在植物耐受镉胁迫的过程中起重要作用(Li et al., 2010j)。该研究成果是植物氮素营养调控, 尤其是逆境条件下氮素营养效率研究的重要突破。

8.3 铁缺乏的响应机制

缺铁(Fe)是农作物生产, 特别是石灰性土壤上农作物生产的主要限制因素之一。植物在缺铁环境下进化出2类适应性机制, 即双子叶植物和非禾本科单子叶植物中的Strategy I及禾本科植物中的Strategy II。在Strategy I的植物中, 由于根系只能吸收二价铁离子, 因此铁缺乏诱导根系细胞质膜上的高铁还原酶(ferric chelate reductase, FCR)是这类植物适应缺铁胁迫的关键环节。经过近40年的研究, 人们对FCR酶活性、功能及基因(FRO2)诱导等已有了较为全面的了解; 在植物感受和响应缺铁信号的研究方面, 虽有研究证明生长素和NO可能参与了FCR的诱导, 但FCR酶活性诱导中的信号转导过程仍不清晰。浙江大学生命科学学院植物科学研究所郑绍建研究组利用一系列与生长素合成、极性运输和NO合成相关的拟南芥突变体材料, 并结合添加外源生长素和NO供体、生长素极性运输和NO合成抑制剂、NO淬灭剂等实验, 深入探

讨了同时作为信号物质的生长素和NO在诱导FCR活性过程中的上下游关系,证明NO位于生长素的下游,NO直接作用于激活FRO2的转录因子FIT,并最终激活FRO2的表达(Chen et al., 2010f)。上述研究成果不仅加深了人们对参与铁缺乏诱导FCR活性过程中的信号物质及其作用机理的理解,完善了这一过程中的信号转导模型,而且拓展了对NO参与植物非生物胁迫响应的认识。

铁缺乏反应包括分子、生理和发育等一系列的调节过程,最终导致细胞铁平衡的改善。“中央研究院”(中国台湾)Li和Schmidt(2010)通过蛋白组学研究,发现在黄瓜根尖中,泛素连接酶UBC13的转录后水平受到是否缺铁的重要影响。将黄瓜UBC13基因在拟南芥中表达,在铁缺乏条件下会导致显著的分叉根毛形成。当拟南芥UBC13A发生突变时,植株在铁缺乏条件下并不形成分叉根毛,而表现出铁调控的基因表达异常。在拟南芥UBC13A和UBC13B(UBC13基因)的双突变体中,植株的根毛密度显著降低。而E3连接酶基因RGLG2和RGLG1的突变则造成了不依赖于铁的分叉根毛的组成型形成,表明多泛素化参与了根表皮细胞的分化过程。该研究证明,UBC13可能通过Lys63连接的泛素链的形成,在表皮细胞的分化中起关键作用,并且对于铁响应基因的调控和铁缺乏条件下的发育反应也十分重要。

缺铁条件会引起植物的一系列反应以维持植物体内需铁的重要生理过程。虽然对植物响应缺铁的生理和分子调控途径研究已有了长足的进步,但是铁匮乏条件下植物在整体转录水平上的调控模式仍需进一步研究。“中央研究院”(中国台湾)Yang等(2010b)对拟南芥(Col-0和C24)在缺铁条件下基因转录的变化进行了分析。通过对铁响应基因共表达模式的聚类分析推断拟南芥缺铁症状的功能模式,发现铁饥饿响应的关键在于转换铁的再分配。由FIT调控的铁转运体的表达调控是一种预期的调控反应,而不是对铁再分配过程的响应。与此相反,锌转运体(如ZRT和ZIP2/3/4)的调控则依赖于细胞内锌的水平,铁对它们的调节是次级效应。细胞内铁的稳态平衡与质体内铁相关的生理过程相偶联。这种利用聚类基因作诱饵进行基因挖掘的研究模式,能够为我们提供一些铁亏缺方面功能未知基因的潜在作用的重要信息。在研究结果中提出了有关拟南芥对缺铁条件适应和互作的

调控网络,为深入研究植物缺铁响应的机理提供了重要的基础和研究方向。

8.4 其它必需营养元素

钾是植物生长发育所必需的大量元素之一。植物通过钾离子通道和钾转运体从外界吸收钾营养,而这些钾离子通道和钾转运体的活性又受到多种调节因子的调控。由此,植物的钾吸收过程被非常精细地调控,以应对复杂的钾营养胁迫环境。AKT1已经被证明是拟南芥中介导根部钾吸收的重要钾离子通道蛋白,其活性可能受上游多种调控因子的控制。中国农业大学生物学院武维华课题组利用正向遗传学方法筛选并获得了拟南芥耐低钾基因AtLKT1,它编码拟南芥的一个钾离子通道蛋白AtKC1,可能是AKT1的重要调控因子。通过蛋白互作和生理表型检测实验发现,AtKC1可以与AKT1结合,并调控AKT1介导的根部钾离子吸收过程。进一步的电生理学实验结果表明,AtKC1通过与AKT1结合形成钾离子通道复合体蛋白,从而使AKT1的激活电压朝向负向偏移,进而抑制AKT1通道的活性,削弱根部的钾离子吸收(Wang et al., 2010v)。这一研究结果揭示了一个新的AKT1的调控因子,结合该课题组之前的研究成果,逐步建立起了一个以AKT1为中心的植物响应低钾胁迫的分子调控网络。该研究也为全面了解植物钾营养分子遗传调控机制奠定了重要基础。

硫是植物的必需营养元素。缺少硫元素会对植物的生长发育产生重要的影响,特别是在农业生产中会对作物的产量产生重要影响。硫酸盐(sulfate)是植物从土壤中吸收并经长距离运输至植物各组织器官中的硫元素的主要形式。miR395是植物中广泛存在的保守的microRNA。有报道显示,miR395的水平会由于硫的缺乏而显著上调,并且作用于参与硫代谢的2类基因,即编码ATP sulfurylases家族的APS和编码sulfate transporter 2;1家族的SULTR2;1。中国科学院西双版纳热带植物园余迪求课题组对拟南芥在硫饥饿条件下miR395如何作用于APS和SULTR2;1而调控植株对硫酸盐的吸收和分配机制进行了研究。研究表明,miR395一方面作用于APS基因使得硫酸盐在苗中积累,另一方面通过剪切SULTR2;1来调控硫酸盐在老叶片之间的分配,并由此提出了硫饥饿条件下miR395参与的调控途径模型(Liang et al.,

2010b)。该研究是有关miR395调控硫营养分配分子机制的重要进展,同时了对了解microRNA调控植物营养吸收和分配的作用模式有一定的借鉴意义。

硒(Se)是人体必需的营养元素。水稻作为主要的食物是人体Se的主要来源。但是水稻吸收Se的分子机制仍有待研究。中国科学院南京土壤研究所沈仁芳研究组在水稻中鉴定到一个介导稻田土壤中生物活性态的硒——亚硒酸盐(selenite)吸收的硅内向转运体Lsi1(OsNIP2;1)。他们发现,当外施亚硒酸盐时,OsNIP2;1突变体植株的茎和木质部汁液中的Se含量明显下降。然而,当用硒酸盐(selenate)处理时,Se在野生型和突变体水稻植株中的含量却没有明显差异。降低溶液pH值可大幅度提高植株对亚硒酸盐的吸收能力。在低pH条件下,硅和硅酸都不能抑制水稻和酵母对亚硒酸盐的吸收。将OsNIP2;1在酵母中表达,可以在pH3.5和5.5条件下增加酵母对亚硒酸盐的吸收,但在pH7.5条件下则无此效果。另外,硒的外向转运体Lsi2的缺失并不影响水稻从亚硒酸盐或硒酸盐中吸收硒。该研究证明硅的内向转运体OsNIP2;1对于水稻吸收亚硒酸盐起重要作用(Zhao et al., 2010d)。

9 环境胁迫与适应

9.1 生物胁迫

病原体效应物是一类可以使植物致病的毒性因子。这些效应物的宿主靶标如何促进病原体侵染植物的机理目前尚不清楚。华中农业大学生命科学技术学院王石平研究组发现一种黄单孢菌属病原体(*Xanthomonas oryzae* pv *oryzae*, Xoo)的效应物促使水稻的敏感基因Xa13在转录水平上活跃表达,使水稻感染细菌性的枯萎病。Xa13编码一类十分重要的细胞膜蛋白,这类蛋白属于MtN3/saliva家族成员。研究还发现,XA13蛋白与COPT1和COPT5协同作用,促进铜离子在木质部导管中的转移,从而使病原菌Xoo快速繁殖和蔓延,引起植株致病。而作为植物重要微量元素铜离子也是许多农药的重要组成成分,这些农药可以抑制病原菌的生长。病原菌Xoo的一个株系PXO99比其它株系对铜离子更加敏感,其对水稻的侵染需要XA13、COPT1和COPT5的活化,继而调节铜离子在水稻中的再分配。XA13在铜离子再分配机制中的作用很可能与细菌毒力的作用机理有密切关

系(Yuan et al., 2010a)。该研究组在水稻中的研究还表明,OsMPK6可以同时作为水稻抗病原菌Xoo反应的激活子和抑制子,并与水杨酸、茉莉酸信号途径以及系统获得性抗性相关(Shen et al., 2010)。

由华中农业大学、肯塔基大学和中国农业大学组成的联合研究组从引起植物致病的真菌(*Sclerotinia sclerotiorum*)中分离得到了与控制病毒性有关的环状单链DNA真菌病毒。这种单链DNA病毒的基因组被命名为SsHADV-1(*Sclerotinia sclerotiorum* hypovirulence-associated DNA virus1),全长2 166 nt,负责编码复制起始蛋白(replication initiation protein, Rep)和衣被蛋白(coat protein, CP)。虽然系统进化树同源性分析表明,SsHADV-1的复制起始蛋白与双粒病毒组(geminiviruses)有关,但是无论在基因组组成还是在形态上这种单链DNA病毒都与双粒病毒有显著的差异。研究人员通过聚乙烯-乙二醇介导的真菌原生质体的转染方法,成功纯化得到了SsHADV-1蛋白颗粒并从具有感染性的菌丝体上分离得到了病毒性DNA(Yu et al., 2010f)。这种单链DNA病毒的发现拓展了真菌病毒作为分子调控真菌和控制植物真菌病的有用工具的可能性,同时扩充了我们对病毒生态和发展变化过程的认识。

9.2 非生物胁迫

9.2.1 盐碱和干旱胁迫

虽然对植物盐胁迫的机理研究近年来有了长足的进展,但是在自然条件下,盐碱胁迫往往是更加普遍的逆境胁迫。质膜H⁺-ATPase为其它离子(小分子)的跨膜转运提供能量,在植物的生长、发育和对环境胁迫的响应中起重要作用。同时,质膜H⁺-ATPase在盐碱胁迫下可维持植物细胞内pH的平衡。虽然大量的研究表明,质膜H⁺-ATPase C-端的磷酸化对其活性的调节至关重要,但参与的具体激酶以及调控过程尚不清楚。郭岩研究组对盐碱胁迫下质膜H⁺-ATPase的调控机制进行了研究,发现拟南芥蛋白激酶PKS5通过磷酸化质膜H⁺-ATPase C-端的Ser-931位点,抑制其活性,进而负向调节植物的耐盐碱胁迫反应。同时分子伴侣蛋白DnaJ3可以与PKS5相互作用,抑制PKS5的激酶活性,从而正向调节质膜H⁺-ATPase的活性及植物的耐盐碱胁迫反应(Yang et al., 2010e)。该研究提出了植物在应答盐碱胁迫时激活(抑制)质膜H⁺-ATP-

ase活性的调控途径,为了解植物的耐盐碱胁迫反应机制提供了重要的研究基础。

南京农业大学生命科学学院章文华研究组的研究表明,NaCl处理可诱导野生型拟南芥MPK6的激活,同时有一种特殊的磷脂酸(16:0-18:2 PA)含量上升并能与MPK6发生结合,继而通过促进C端磷酸化而作用于下游的SOS1(质膜上的Na⁺/H⁺反向运输体家族成员)。而磷脂酶D(phospholipase D, PLD)基因突变体*plda1*植株中MPK6的激活被阻断。因此证明磷脂酶D和水解产物磷脂酸通过调控MPK6来调节拟南芥的盐胁迫信号转导(Yu et al., 2010c)。

中国科学院遗传与发育生物学研究所陈受宜研究组分析了水稻类受体激酶OsSIK1的生化特性及其在水稻耐干旱中的作用。结果显示,OsSIK1在锰离子存在下具有激酶活性,干旱、盐或H₂O₂处理上调OsSIK1的表达;OsSIK1过量表达显著提高过氧化物酶(peroxidase, POX)等抗氧化系统相关酶的活性,并提高转基因植株的耐盐与抗干旱能力,而OsSIK1的功能缺失则显著降低突变体的耐盐与抗干旱能力。这些结果表明OsSIK1通过调节氧化还原稳态调控水稻的耐盐与抗干旱能力(Ouyang et al., 2010a)。

水缺乏会对植物的生长和发育造成广泛的影响。植物的根是吸收水分的主要器官,而水缺乏会诱导根的死亡。但是尚不清楚这种水分胁迫诱导的根死亡的生理性质及其发生机理。有研究表明,逆境胁迫可以诱导细胞的程序化死亡(PCD),同时内质网胁迫反应(endoplasmic reticulum (ER) stress response)介导了一些细胞的程序化死亡过程。现已发现了一些与内质网胁迫反应和PCD有关的基因,如位于内质网的AtBI1(BAX inhibitor-1),其对细胞死亡具有重要的抑制作用。中国科学院遗传与发育生物学研究所李霞研究组对拟南芥初生根尖在水分胁迫条件下的细胞死亡进行了系统分析。他们发现,当水分严重缺乏时,初生根顶端的分生组织细胞首先发生细胞程序化死亡;AtBI1和内质网胁迫反应参与了水分胁迫诱导的PCD的调控(Duan et al., 2010)。这一研究结果揭示了PCD在水分胁迫条件下对根系发育的调节作用,为进一步研究其机理奠定了重要基础。

钙(Ca²⁺)是植物体内最重要的第二信使,它在植物响应逆境胁迫的反应中起着关键作用。而植物中的钙信号需要被特殊的钙感受器蛋白识别并向下游传

递。CDPKs (calcium-dependent protein kinases)是植物中一类特异的钙依赖蛋白激酶,它们可以作为钙感受器感受钙信号,并通过磷酸化作用调控下游靶蛋白,进而参与植物响应逆境胁迫的各种生理反应。武维华研究组对拟南芥钙依赖蛋白激酶CPK10参与干旱胁迫反应进行了深入研究。研究发现,*cpk10*突变体表现出显著的干旱敏感表型;ABA和Ca²⁺诱导的气孔关闭反应也在*cpk10*突变体中完全消失。利用酵母双杂交筛选的方法获得了CPK10的下游靶蛋白HSP1。对*hsp1*的表型和生理检测发现,突变体表现出与*cpk10*一致的干旱敏感表型及类似的气孔运动反应。进一步的电生理实验证明,在*hsp1*和*cpk10*突变体中,ABA和Ca²⁺对保卫细胞内向钾电流的抑制作用完全消失。研究结果表明,CPK10与HSP1结合,通过调控ABA和Ca²⁺依赖的气孔运动,进而控制拟南芥响应干旱胁迫的反应(Zou et al., 2010)。该研究揭示了钙依赖蛋白激酶参与植物干旱胁迫反应的分子作用机制,为今后研究植物响应干旱胁迫的信号转导通路和分子遗传调控机制奠定了研究基础。

WRKYs转录因子家族在植物发育中具有重要调控作用,但有关其与非生物胁迫的关系报道较少。巩志忠研究组鉴定了该家族成员AtWRKY63的T-DNA插入突变体*abo3*。该突变体幼苗生长中对ABA超敏感,对干旱胁迫更敏感;而在气孔关闭反应中对ABA的敏感性降低。在ABA处理早期,突变体中ABA反应相关转录因子ABF2/AREB1以及胁迫诱导基因RD-29A和COR47的表达下调。体外实验证实ABO3可以结合ABF2启动子的W-box,并正调节ABF2的表达。研究证明WRKY转录因子参与了ABA反应和干旱胁迫的调控(Ren et al., 2010)。该研究组还通过对突变体*abo5*的表型观察和基因表达研究,发现ABO5参与植物对ABA的反应。ABO5基因编码的蛋白参与线粒体*nad2*基因内含子3的顺式剪切,而*nad2*基因负责编码线粒体膜复合体I的一个亚基(Liu et al., 2010l)。

促分裂素原活化蛋白激酶信号传递链(MAPK cascades)在真核生物中很保守,参与植物发育、激素反应、细胞分裂、抗病以及非生物胁迫等过程。该传递链由3类蛋白激酶MAPKKK、MAPKK和MAPK组成。MAPKKK由MEKK和Raf两个家族组成。华中农业大学生命科学技术学院熊立仲研究组在水稻中鉴定得到一个对干旱超敏感的突变体(*drought-hyper-*

sensitive mutant1, dsm1)。DSM1缺失突变导致植株幼苗期与穗发育期对干旱胁迫更加敏感,失水更迅速。DSM1-RNAi转基因植株同样对干旱胁迫十分敏感。DSM1蛋白属于类Raf家族中的B3亚家族成员,定位于细胞核。DSM1基因受盐胁迫、干旱胁迫和ABA的诱导表达,但不受冷胁迫影响。基因芯片分析表明,与野生型相比,*dsm1*突变体中2种过氧化物酶基因POX22.3和POX8.1表达量显著下调。说明DSM1可能参与活性氧(ROS)信号途径。通过测定过氧化物酶活性、电解质渗漏、叶绿素含量以及3,3'-二氨基联苯胺染色实验,结果表明*dsm1*突变体对氧化胁迫更加敏感,这与过氧化物酶活性降低导致活性氧损伤增加有关。超表达DSM1基因可以提高水稻幼苗期对脱水胁迫的耐受力(Ning et al., 2010)。以上研究结果表明,DSM1很可能是一类新的MAPKKK,在水稻对干旱胁迫响应的信号途径早期发挥作用,通过清除活性氧损伤提高植株的抗旱能力。

熊立仲研究组的另一项工作以水稻中花11为实验材料,从T-DNA插入突变体库中筛选到一个对干旱极为敏感的突变体*dsm2*。该突变体表型是由于T-DNA插入一个编码 β -胡萝卜素羟化酶(BCH)的基因中引起的。据推测,BCH是与ABA合成前体玉米黄素生物合成相关的基因。在干旱胁迫处理后,*dsm2*的玉米黄素及ABA含量与野生型相比均明显降低,叶片失水速率较快,光合速率、生物量及水稻产量均明显下降;相反,丙二醛含量及气孔开度则增加。同时突变体还表现出对氧化胁迫敏感。与野生型相比,突变体中光系统II的光化学与非光化学抑制能力最大效率明显降低,表明在光系统II中存在光抑制从而降低了通过热散失清除过剩能量的能力。在水稻中超表达DSM2后植物对干旱及氧化胁迫的抗性明显增强,并出现了叶黄素含量及非光化学抑制作用增加的表型,同时某些胁迫相关的ABA应答基因在超表达植株中也表现为表达上调。因此研究人员推测叶黄素及ABA均在水稻抵御干旱胁迫方面发挥着极为重要的作用,而DSM2基因则通过对叶黄素循环及ABA合成的调控影响植物对干旱的抗性(Du et al., 2010a)。

山东大学生命科学院夏光敏研究组从小麦中获得了—个锌指蛋白家族基因TaCHP,其编码产物富含半胱氨酸、组氨酸及脯氨酸。该基因主要在三叶期幼苗的根中表达且主要定位于根尖皮层及分生组

织中。在正常条件下,抗盐小麦品种中TaCHP的表达水平明显高于盐敏感的小麦品种,而盐、干旱胁迫以及ABA处理后该基因表达均下调。将TaCHP分别在盐敏感的小麦和拟南芥中超表达后,2种植物的抗盐性都增强。对超表达植株的一系列胁迫报告基因的表达分析发现,TaCHP是一个连接依赖ABA与不依赖ABA两条途径的关键组分,通过MYB15间接促进CBF3及DREB2A两个基因的表达来参与非生物胁迫的应答反应(Li et al., 2010d)。

最近,寻找MAPK底物的研究有了新的进展。河南大学生命科学学院宋纯鹏研究组发现,在拟南芥mpk6突变体中,H₂O₂诱导的一氧化氮(NO)合成和硝酸盐还原酶(nitrate reductase, NR)活性都显著下降。他们还发现,由MPK6介导并受H₂O₂诱导的NO合成需要NR同工酶NIA2的参与。在体内和体外实验中,NIA2都能作为MPK6的一个底物与MPK6发生相互作用。生化分析结果证实,MPK6使NIA2的第627位丝氨酸发生磷酸化,从而导致硝酸盐还原酶活性增加。在向拟南芥幼苗外施NO供体硝普钠或H₂O₂后,突变体mpk6-2和mpk6-3的幼苗与野生型相比产生更多更长的侧根(Wang et al., 2010q)。该研究强有力地证明在拟南芥的侧根发育过程中,MPK6在响应H₂O₂而进行的NO合成以及信号转导中具有重要的功能。华南农业大学资源环境学院严小龙研究组发现了一个大豆(Glycine max)根特异性表达的WNK激酶同源蛋白GmWNK1,该基因受ABA、甘露醇、蔗糖、PEG以及盐的诱导表达下调,与侧根的形成有关。体内和体外实验均证实,该蛋白可以与ABA代谢相关的ABA 8'羟化酶相互作用。超表达该基因的大豆植株侧根少且短,说明大豆中的WNK激酶主要通过ABA稳态的精细调节来调控大豆侧根的形成(Wang et al., 2010y)。

9.2.2 高温和冷冻胁迫

热胁迫是植物在自然环境中经常遇到的非生物胁迫,对于农业生产有重要的影响。因此,研究植物响应和耐受热胁迫的机理不仅具有重要的科学理论意义,而且也可满足农业生产上的实际需求。植物对热胁迫的反应涉及相当复杂的调控系统,其中包括转录因子的调控,因此细胞核运输在此具有重要的作用。“国立中央大学”(中国台湾)生命科学系吴少杰研究组在拟

南芥中筛选到对适度热胁迫超敏感的突变体 *hit2* (*heat-intolerant 2*)。 *hit2* 突变体对氧化胁迫也表现出超敏感, 同时植株在热胁迫条件下的存活与光照条件有关。对突变基因的分析结果表明, *EXPORTIN1A* (*XPO1A*) 基因发生了突变。该基因编码一个细胞核转运受体。 *XPO1A* 对于植物的正常生长发育并非必需, 但是对于植物的热耐受非常关键(Wu et al., 2010c)。该研究发现了植物中响应热胁迫反应的特有的细胞核转运受体, 同时证明其参与了植物抵抗热诱导的氧化胁迫的保护过程。

热激反应(heat shock response, HSR)是生物体中普遍存在的机制。基础耐热性(basal thermotolerance)是生物体固有的在适度热胁迫下维持存活的能力, 而获得性耐热性(acquired thermotolerance)则是生物体受到适度高温诱导后产生的对致死热激的抵抗能力。当受到热激(heat shock, HS)后生物体通过对热激转录因子(HSF)和热激蛋白(HSP)的调控和相互作用来防止受到热胁迫的伤害。HSF binding protein(HSBP)是在不同生物中广泛存在的小分子量蛋白质。有研究表明, 人的HsHSBP1通过结合HSF1并调控其活性来参与热激反应。台湾大学植物科学研究所靳宗洛研究组对拟南芥AtHSBP的功能进行了研究。他们发现, AtHSBP的表达受热诱导, 并响应HS从细胞质转移至细胞核; AtHSBP对于种子的发育至关重要; AtHSBP参与获得性耐热性, 但不参与基础耐热性, 是HSR的负调控因子; AtHSBP可以与热激转录因子AtHSFA1a、AtHSFA1b和AtHSFA2相互作用, 并负调控AtHSFA1b的DNA结合活性; 改变AtHSBP的水平导致细胞在HS后的恢复过程中HSP的表达发生变化(Hsu et al., 2010)。这些研究结果阐明了HSBP在植物热激反应中的负调控因子功能, 同时也证明AtHSBP在种子发育过程中具有重要作用。

有研究表明, 钙调素(CaM)和一氧化氮(NO)都参与了植物对高温胁迫的响应。但是对CaM和NO在植物热激(HS)反应中的相互关系仍缺乏认识。河北师范大学生命科学学院赵立群研究组利用拟南芥中与NO生成相关的突变体, 对NO在响应HS信号途径中的作用机制进行了研究。他们发现, 内源NO水平影响植株对HS的敏感性; AtCaM3的表达水平受NO水平的调控, 并作为NO信号转导途径中的下游因子发挥作用; 在HS处理条件下, NO通过AtCaM3激活HS转录因子

的DNA结合活性并促进热激蛋白Hsp18.2的积累。这些研究结果表明, NO处于HS信号转导途径中AtCaM3的上游, 并通过影响HS转录因子的DNA结合活性以及热激蛋白的积累增强植物的耐热性(Xuan et al., 2010)。该研究为探明植物热激响应中NO与CaM的相互关系提供了重要的证据, 也为研究热激响应中NO的信号转导途径提供了新的内容。

热激蛋白Hsp70s在植物抵抗热胁迫中发挥功能, 其蛋白的ATPase区域负责水解ATP形成ADT, 由此激发底物构象的变化。在生理条件下, ATP和ADT的循环是调控Hsp70s发挥功能的限速因子, 由一系列蛋白因子参与调控。山东师范大学刘建研究组报道了一个新的定位于细胞质的Hsp70s结合蛋白AtFes1A。该基因的缺失突变体 *atfes1a* 表现出对热胁迫更加敏感, 一系列热诱导相关基因表达, 而Hsp70s的含量下降。说明AtFes1A是热激转录的负调控因子, 通过抑制Hsp70s降解而发挥作用。 *atfes1a* 突变体中蛋白泛素化水平的增高意味着AtFes1A不仅参与耐热反应, 还在热激信号转导途径中起作用(Zhang et al., 2010e)。

近年来, 对植物的低温信号转导途径有了较深入的研究。低温胁迫反应通常直接与活性氧(ROS)信号途径发生相互作用。中国农业大学生物学院杨淑华研究组鉴定了 *Isd1-3* 和 *Isd1-4* 两个同源基因突变体, 冷胁迫使其细胞死亡加速。冷处理后 *Isd1-3* 中 *PR1* 和 *PR2* 基因表达上调, 水杨酸积累, H_2O_2 水平以及谷胱甘肽总量都有所增加。遗传学分析表明, *Isd1-3* 对冷胁迫的敏感表型需要抗性反应信号途径的2个关键因子 *PAD4* 和 *EDS1* 的参与。研究表明, *SD1* 在调节冷胁迫引起的细胞死亡信号途径中起作用, 并且连接了冷胁迫和ROS相关的信号途径(Huang et al., 2010d)。该研究组的另一项工作将冷胁迫与抗病信号途径联系起来。他们从拟南芥 *chs2* (*chilling-sensitive2*) 和 *chs3-1* (*chilling-sensitive 3*) 突变体入手展开研究。当从22°C转至低于16°C时, *chs2* 表现出叶片黄化并下垂、细胞的离子渗漏性和脯氨酸积累增加、叶绿体被破坏、 H_2O_2 和水杨酸积累以及ROS信号途径相关基因表达上调等表型。进一步的研究表明, *chs2* 突变体的这些表型是由于TIR-NB-LRR类型的R基因 *RPP4* 激活而导致抗性反应上调而引起的。 *chs2* 在 *RPP4* 的NB-ARC1区域有一个S389F的功能获得性突变, 而NB-

ARC1区域与ATP的结合或水解相关,是该基因活性的分子开关(Huang et al., 2010c)。对*chs3-1*的分析则表明,*CH3*也编码一个未知的类似于TIR-NB-LRR的抗病蛋白,其C末端具有锌指结构域(Yang et al., 2010a)。TIR-NB-LRR类型的抗性蛋白在植物应对冷胁迫中的作用值得关注。

以往的研究表明MYB家族成员*MYBS3*在糖信号通路中发挥作用。最近“国立成功大学”(中国台湾)于素梅研究组发现该基因还在水稻的耐冷信号通路中发挥作用。在4°C下处理10天龄的*MYBS3*超表达植株至少1周,对产量没有明显的影响,而RNAi植株则有相反的表型。以分别超表达和敲减该基因的植株为材料进行的芯片分析表明,一些*MYBS3*诱导表达的基因也受冷诱导,并且参与非生物胁迫反应。令人感到意外的是,*MYBS3*在转录水平抑制依赖于DREB1/CBF的冷信号转导途径。研究人员认为,对于冷胁迫,*DREB1*反应迅速而短暂,而*MYBS3*则反应较慢。说明水稻在冷适应中利用不同的信号通路以获得持续而互补的功能效应(Su et al., 2010a)。

9.2.3 重金属和氧化胁迫

重金属污染对于植物的生长发育有重要影响。研究表明,一氧化氮(NO)与活性氧的相互作用在植物响应重金属胁迫中有重要作用。锌(Zn)是植物必需的微量元素,但是过量的Zn同样会对植物造成毒害。中国科学院遗传与发育生物学研究所刘小京研究组就NO积累对于植物耐受Zn的作用进行了研究。他们发现,在龙葵(*Solanum nigrum*)根中Zn诱导的NO生成促进了活性氧的积累,并导致主根根尖细胞的程序化死亡(PCD); Zn诱导的NO生成影响了根长、侧根数和根毛生长等根系结构;在Zn过量的条件下,NO对于金属离子(特别是铁)的吸收和体内平衡(homeostasis)是必需的。他们的研究表明,当植物处于过量Zn的环境中时,NO生成及其诱导的根尖细胞的PCD调整了根系结构,这对于植物适应长期过量Zn造成的毒害是有利的(Xu et al., 2010b)。该研究提出了植物通过生成NO响应Zn毒害以及适应Zn过量环境的重要途径,同时也为NO在根系结构调整方面的功能提出了重要的研究方向。

Lysophospholipids是磷脂代谢的中间产物。逆境胁迫以及lysophospholipases去毒害(detoxify) lyso-

phosphatidylcholine (lysoPC)的过程会生成lysophospholipids。在动物和细菌中已经鉴定了许多lysophospholipases,但是在植物中鲜有报道。香港大学生物系Gao等(2010b)在拟南芥中鉴定到一个与acyl-CoA-binding protein 2 (ACBP2)互作的lysophospholipase 2 (lysoPL2)。lysoPL2的缺失突变体表现出对Zn和H₂O₂超敏感,而其过量表达植株则表现出对H₂O₂和Cd的耐受性增强。因此,lysoPL2可能参与了由重金属胁迫引起的脂类过氧化反应后的磷脂修复过程,ACBP2和lysoPL2在氧化胁迫条件下对植物起保护作用。体外分析结果证明,ACBP2可以结合lyso-PL2。ACBP2通过结合lysoPC和lysoPL2,促进lyso-PC的降解,以增强植物对Cd诱导的氧化胁迫的耐受性。这一研究结果对于阐明逆境胁迫条件下的磷脂代谢响应有重要意义,同时为植物适应逆境胁迫的机制提供了重要的研究内容。

10 植物系统进化

10.1 分子进化、比较基因组学和进化发育生物学

基因重复为生物体的遗传多样性、表型多样性以及适应性进化提供了原始材料。重复基因分化机制的研究一直是分子进化与进化发育生物学的热点。TFIIA蛋白是RNA聚合酶II所必需的一类转录因子,而TFIIA γ 是TFIIA转录因子中的一个小亚基,在水稻基因组中存在2种TFIIA γ 类基因:TFIIA γ 1和TFIIA γ 5。中国科学院植物研究所葛颂研究组对这对重复基因在稻族及其近缘类群中的分子进化进行了研究。结果表明:这一对重复基因是通过发生在禾本科祖先中的全基因组加倍事件产生的;基因重复发生之后,TFIIA γ 5在进化中受到了较强的选择压力,而TFIIA γ 1受到的选择压力则较弱;TFIIA γ 5仍然保持着与祖先基因相同的表达范围与功能,而与TFIIA γ 5相比,TFIIA γ 1的表达量降低且表达范围明显缩小。该研究表明,禾本科TFIIA γ 类基因在进化过程中很可能发生了基因的亚功能化(subfunctionalization)(Sun and Ge, 2010)。

在基因流存在的情况下,物种形成事件如何发生一直是进化生物学中有争议的问题。葛颂研究组采用多基因测序和分子群体遗传学方法,利用5个核基因(*Ks1*、*Lhs1*、*SSII1*、*Waxy*和*Hd3a*)和2个叶绿体DNA片段(*ndhC-tRNV*和*trnP-RPL33*),通过对栽培稻近缘

野生种 *Oryza rufipogon* 和 *O. nivara* 全分布区的 26 个群体样本的序列测定对这 2 个近缘野生种进行了分子群体遗传学和分子进化研究。他们首次在多基因序列水平上揭示了野生稻天然群体的多样性水平和群体遗传结构, 发现 2 个野生种在持续基因流存在的情况下产生了近期(约 16 万年内)的同域生态型分化, 并推测开花物候差异是物种间产生生殖隔离的主要原因 (Zheng and Ge, 2010)。该研究为植物生态式物种形成提供了一个典型实例。

有花植物中, 许多异源多倍体物种复合体常存在辐射演化(evolutionary radiation)现象, 而复合体中不同进化类群之间的基因流促进了辐射演化的发生。*Achillea collina* 是菊科蓍草多倍复合体(*Achillea millefolium* agg.)中的一类四倍体物种, 它有 2 个二倍体祖先种(丝叶蓍(*A. setacea*)和 *A. asplenifolia*), 其形态特征介于 2 个祖先种之间, 生长区域也常与祖先种重合(丝叶蓍常生长于干燥环境中, 而 *A. asplenifolia* 常生长于潮湿环境中)。北京师范大学生命科学学院郭延平研究组通过对 *A. collina* 及 2 个祖先种的 2 个单拷贝核基因序列(ncpGS 和 *PgiC*)和基因组 AFLP 数据的分析, 发现四倍体的 *A. collina* 是杂交起源种, 且与亲本之间一直存在着由于回交而产生的基因渐渗现象(introgression), 因此与亲本间一直存在基因流。该研究认为, 蓍草多倍体物种复合体中各物种的多次杂交很可能是造成其遗传与表型多样性差异以及生态分化的原因(Ma et al., 2010b)。

苏铁属(*Cycas*)是苏铁类植物中分布最广且物种多样性较为丰富的一个类群, 也是现存最古老的种子植物之一。中国科学院西双版纳热带植物园朱华研究组对 6 种苏铁属植物的 nrDNA 序列(ITS1、5.8S 和 ITS2)进行了测定与分析, 发现这些序列的个体多样性水平较高, 可能是不完全致同进化的结果。通过与有功能的 ITS cDNA 序列在长度、碱基替代率、GC 含量、二级结构稳定性、5.8S 基因序列的保守区特点以及进化速率方面进行比较, 发现扩增所得的 ITS 各拷贝序列是假基因、重组基因或有功能的同源基因中的一种。他们推测, ITS 的不完全致同进化可能与苏铁属植物有多个染色体核仁组织区有关; 这些假基因可能起源于苏铁属分化之前, 因而积累了较多的突变 (Xiao et al., 2010a)。该研究为这些分子标记的进化研究以及利用这些分子标记进行系统发育分析提供

了新的证据和参考。

木质素的形成对于植物适应陆生环境具有极为重要的意义。肉桂醇脱氢酶(cinnamyl alcohol dehydrogenase, CAD)是木质素单体生物合成过程中的一类关键酶, 对于植物木质素多样性的形成具有重要作用。中国科学院植物研究所汪小全研究组对 CAD 基因家族的进化历史与功能分化进行了研究。他们选取了 52 个物种, 包括细菌、早期真核生物和绿色植物, 进行系统发育和基因结构及功能分析。结果表明, 除 2 种苔藓植物外, 陆生植物的 CAD 基因可分为 3 类。第 1 类(bona fide CAD)是维管植物木质素单体生物合成中最主要的一类基因, 在系统发育树上与石松类植物的 CAD 基因聚为一支, 这一类基因编码的蛋白序列具有保守的三维结构和底物结合区。鉴于卷柏已具有真正的木质素, 因而此类基因可能最早起源于石松类植物。第 2 类包括与杨树芥子醇脱氢酶(sinapyl alcohol dehydrogenase, SAD)基因相似的 CAD 基因, 可分为石松类、裸子植物和被子植物 3 组。第 3 类基因仅存在于陆生植物中。这 3 类基因进化与表达式样的差异表明它们已发生了分化。此外, 该研究认为红藻和维管植物的木质素生物合成功能是趋同演化(convergent evolution)的结果(Guo et al., 2010a)。

A、B、C 和 E 类 MADS-box 基因是调控花部器官发生和发育的关键因子。已有研究表明, 这些基因的编码蛋白只有通过形成四元复合体才能调控下游基因的表达。因此, 揭示这些基因在蛋白水平上的互作关系及其进化式样是理解花部性状起源和多样化机制的关键。中国科学院植物研究所孔宏智研究组与陈之端研究组合作, 从被子植物的不同分支中选择代表性植物, 克隆了相关基因并利用酵母双杂交技术研究了它们在蛋白质水平上的互作关系。系统发育重建的结果进一步表明, 这些互作关系及其所形成的互作网络在总体上是保守的, 但随着新基因的加入而趋于复杂。进化上高度保守的互作关系可能对维持花部结构的相对稳定性至关重要, 而进化上不够保守的互作关系则可能与花部性状的多样化有关。该研究为从分子层面上深入理解花部器官的起源和多样化机制提供了关键线索(Liu et al., 2010a)。

10.2 植物系统学与生物地理学

北美箭竹族(Arundinarieae)是禾本科(Poaceae)竹亚

科(Bambusoideae)中的一类温带竹类群,主要分布于北温带(或旧世界热带)的高海拔地区,包括约32个属600个种,其中大部分分布于中国和日本。中国科学院昆明植物研究所李德铎研究组对主要分布于中国的该族26个属146个物种以及5个外类群物种的8个叶绿体DNA片段(*atpI/H*、*psaA-ORF170*、*rpl32-trnL*、*rpoB-trnC*、*rps16-trnQ*、*trnD/T*、*trnS/G*和*trnT/L*)进行了系统发育分析。结果表明:北美箭竹族是一个单系类群;而该族的2个主要亚族,即北美箭竹亚族(Arundinariinae)和倭竹亚族(Shibataeinae),则是复系类群;该族的大多数属也都是并系类群或复系类群。此外,根据系统发育分析结果,该族物种可以分为10个主要分支,包括前人研究总结的6个分支(Bergbamboes、the African alpine bamboos、香竹属(*Chimonocalamus*)、倭竹分支(the *Shibatae* clade)、刚竹分支(the *Phyllostachys* clade)和北美箭竹分支(the *Arundinaria* clade)),以及该研究所支持的4个单种分支(贡山竹(*Gaoligongshania megalothyrsa*)、水银竹(*Indocalamus sinicus*)、鄂西箬竹(*Indocalamus wilsonii*)和箬竹(*Thamnocalamus spathiflorus*))。该研究虽然利用了超过9 000 bp的叶绿体DNA序列数据,但仍不能很好地解决该族10个分支之间和分支内部的系统发育关系问题。因此,需要采用更多的DNA序列或叶绿体基因组序列,以获得更多的序列变异数据(Zeng et al., 2010)。

瓦韦属(*Lepisorus*)是水龙骨科(Polypodiaceae)中的一大类群,主要分布于旧世界热带和亚热带地区。中国科学院植物研究所张宪春研究组利用叶绿体DNA的4种分子标记(*rbcl*、*rbcl-atpB*、*rps4+rps4-trnS*和*trnL-trnF*),对该属54个种的77份样本序列进行了分子系统发育研究。结果表明:该属可分为9个主要分支,与丝带蕨(*Drymotaenium miyoshianum*)以及分布于古热带地区的尖嘴蕨属(*Belvisia*)形成并系类群。此外,他们还推断了该属植物的3种形态学特征(根状茎鳞片的网眼特征、根状茎鳞片边缘是否具齿及落叶/常绿型叶片)和染色体组型的进化历程,以找出可用于识别某个谱系的特定的一个或多个形态学特征。该研究认为特有性状比同源性状具有更重要的分类学意义;瓦韦属植物染色体数目的变异主要是因为发生了一次非整倍体变异事件,而不是因为该属植物在进化过程中染色体数目逐步减少造成的

(Wang et al., 2010)。

芭蕉科(Musaceae)是典型的分布于热带地区的植物类群,该科包括3个属,即地涌金莲属(*Musella*)、象腿蕉属(*Ensete*)和芭蕉属(*Musa*)。虽然芭蕉科的传统分类系统得到了广泛认可,但是在芭蕉属内各组间与种间的亲缘关系仍不清楚。中国科学院华南植物园葛学军研究组对代表芭蕉科3个属的36个物种共42个个体和4个外类群物种进行了核基因(ITS)与叶绿体DNA(*atpB-rbcl*、*rps16*和*trnL-F*)片段测序,并结合从GenBank数据库中下载的象腿蕉属和地涌金莲属6个物种共10个个体的ITS和*trnL-F*序列进行了分子系统学研究。分子系统发育分析表明,芭蕉科是一个单系类群,该科主要包括2个谱系:一支由象腿蕉属和地涌金莲属物种组成,另一支则只包括芭蕉属物种。因此,该研究支持将芭蕉科分为这3个属。此外,由芭蕉属物种组成的谱系包括2个主要的亚支:第一个亚支为染色体基数 $x=11$ 的*Musa*组和*Rhodochlamys*组;另一个亚支为 $x=10/9/7$ 的*Callimusa*组、*Australimusa*组和*Ingentimusa*组。基于该结果,他们不支持将芭蕉属分为5个组,而建议将该属分为2个组,即将*Musa*和*Rhodochlamys*合并为一个组,将*Callimusa*、*Australimusa*和*Ingentimusa*合并为另一个组(Li et al., 2010k)。

目前人们普遍接受的植物DNA分子标记主要有5种,即*rbcl*、*matK*、ITS、ITS2和*psbA-trnH*,但是这些DNA分子标记对于确定植物大类群(尤其是包括大量近缘物种的类群)内部系统发育关系的实际应用能力尚不清楚。菊科(Asteraceae)是被子植物中物种最为丰富且形态变异最为多样的一科,包括1 600多个属,23 000多种植物。虽然菊科内种间的系统发育关系很难确定,但是该科却为辨别各种分子标记的能力提供了良好的材料。中国医学科学院北京协和医学院药用植物研究所陈士林研究组通过对菊科48个属63种植物的110份样本材料中5种分子标记的测定,并结合对搜索到的菊科494个属2 315种植物的3 490条ITS2序列的分析,对这5种分子标记的实用性进行了研究。结果表明:在这些分子标记中,ITS2对于确定菊科内各类群系统发育关系的能力最强;利用搜索到的菊科植物ITS2序列可以分别准确地种和属的水平上辨别76.4%和97.4%的植物样本;ITS2对于植物不同属间的辨别能力是不同的。该研究认为,ITS2是

目前研究菊科植物系统发育关系最好的DNA分子标记, 利用DNA分子标记技术能够有效地解决菊科属及种水平的分类学问题(Gao et al., 2010a)。

喜马拉雅-横断山地区是世界生物多样性的热点地区之一, 其独特的地貌为探讨地理隔离在物种分化中的作用以及晚新生代气候的剧烈波动对生物地理分布格局的影响提供了便利条件。汪小全研究组利用母系遗传的线粒体基因(*nad5* intron 1和*cox1*)、父系遗传的叶绿体基因(*trnS/fm*和*atpH/I*)及双亲遗传的核基因(*LEAFY*), 对分布于喜马拉雅-横断山地区风媒传粉的云南铁杉(*Tsuga dumosa*)进行了群体遗传学研究。结果发现, 横断山区拥有全部的叶绿体和线粒体基因单倍型以及绝大部分*LEAFY*等位基因, 细胞质基因单倍型从东向西逐渐纯化, 至喜马拉雅群体变得高度单一, 且绝大部分*LEAFY*等位基因呈局域分布。上述结果表明, 青藏高原隆升形成的一系列山脉是基因交流的天然屏障, 极大地促进了群体间的遗传分化, 进而加速物种形成。结合化石证据和分子钟估测, 他们推测与第四纪末次盛冰期相比较早的冰期对青藏高原植物分布和进化的影响可能更大, 云南铁杉在末次盛冰期之前从其避难所横断山区回迁到喜马拉雅山脉, 且在回迁过程中发生了强烈的奠基者效应(founder effects)(Cun and Wang, 2010)。

青藏高原的形成是新生代最为显著的地质学事件之一。它不仅明显地改变了亚洲的地貌和气候, 而且对青藏高原及其邻近区域的生物多样性也产生了巨大影响。但是目前人们对于青藏高原隆升对该地区植物的分布、分化以及适应的作用仍然不清楚。复旦大学生命科学学院张文驹研究组以青藏高原特有的西藏沙棘(*Hippophae tibetana*)为材料, 通过对37个居群891个个体的叶绿体DNA片段*trnT-trnF*序列的分析, 研究了青藏高原的隆升及第四纪冰期对该地区植物的影响。结果表明: 在这37个种群中有50个单倍型, 该物种现有种群在青藏高原西部、中部和东部各有1个支系, 它们的分化时间大约在距今315万年前; 50个单倍型中共有33个(66%)仅存在于单个种群内, 且分散于现有的各分布区域, 表明在末次盛冰期甚至更早的冰期时该物种在现有分布区域内可能存在多处微避难所; 该物种在西部的大多数末次盛冰期的微避难所处于海拔4 000 m的位置, 是目前已知的海拔最高的避难所。该研究认为, 在最近的340年内青藏

高原的迅速隆升及相应的气候变化对西藏沙棘的分布、分化及其谱系地理结构均有重要影响(Wang et al., 2010e)。

青藏高原的隆升和第四纪气候的剧烈波动对中国西藏地区植被的分布与演化产生了巨大影响。中国科学院昆明植物研究所孙航研究组以分布于横断山区至青藏高原以及中国北部平原地区的狼毒(*Stellera chamaejasme*)26个居群及12个外类群为研究材料, 利用3个叶绿体DNA分子标记(*trnT-L*、*trnL-F*和*rpl16*), 对该物种进行了系统发育和谱系地理学研究。结果发现, 狼毒起源于约658.92万年前, 与青藏高原隆升的时间(距今约700万年)基本一致, 而狼毒种内的分化时间大约在距今210万年以前。该物种有12个单倍型, 且具有高度的遗传多样性和居群分化程度, 因此, 各居群间基因流较少, 存在明显的地理隔离。单倍型H1分布于中国北部平原以及青藏高原北部和西部的各居群中, 而其它单倍型大多分布于横断山区的狭窄区域内, 这表明横断山区是第四纪气候剧烈波动时期的一处避难所, 或者是狼毒的一个多样性中心。该研究推测, 在冰期后该物种从其避难所横断山区快速扩张至邻近具有相似草原生境的区域, 并在扩张过程中发生了奠基者效应(Zhang et al., 2010i)。

茄科(Solanaceae)是一个世界上广泛分布的大科。然而, 在该科中天仙子族(Hyoscyameae)和茄参族(Mandragoreae)的分布区仅限于欧亚大陆的2个类群, 并存在地中海-吐兰区(Mediterranean-Turanian region)和青藏高原(Tibetan Plateau)2个多样性中心。孙航研究组与美国史密森尼博物馆的文军教授合作, 利用6个叶绿体基因(*atpB*、*ndhF*、*rps16-trnK*、*rbcL*、*trnC-psbM*和*psbA-trnH*)的联合分析, 对这2个族的起源和生物地理多样性进行了研究。结果表明: 这2个族各自构成一个单系类群, 且均起源于中新世早期的新世界祖先类群; 这2个族各自独立地从新世界扩散至欧亚大陆; 大约在中新世中后期, 天仙子族的祖先在到达欧亚大陆之后发生了快速分化, 形成了族下的大部分属, 而在同一时期, 茄参族分化为地中海-吐兰区和青藏高原2个分支; 在中新世中期至第四纪晚期, 这2个族在到达欧亚大陆后, 由于地理隔离、迁移扩散、回迁和冰川作用等生物地理因素的影响, 又在地中海-吐兰区和青藏高原2个主要分布区发生了进一步分化(Tu et al., 2010)。

近年来,有关东亚温带森林在更新世冰期时的生长区域是否相互隔离的问题一直受到研究者的关注。中国科学院植物研究所白伟宁博士与北京师范大学张大勇教授合作,利用10个核基因微卫星序列和7个叶绿体DNA分子标记,通过对33个自然群体中670份样本的序列分析,对中国北部和东北部以及日本和韩国等地区的温带落叶植物胡桃楸(*Juglans mandshurica*)进行了谱系生物地理学研究。结果表明:分布于中国北部和东北部的群体是2个不同的单体型;根据微卫星序列,东北部各群体(即单体型A)中有3个群体与北部各群体聚为一类,有4个群体均来自2类不同的祖先群体。该研究认为,在末次盛冰期,中国北部的胡桃楸分布区域内存在2处独立的避难所;叶绿体序列与微卫星序列分析结果的不完全一致表明,这2处避难所之前存在不对称的基因流(Bai et al., 2010)。

马蹄香属(*Saruma* Oliv.)隶属马兜铃科(Aristolochiaceae),为中国特有的单种属,仅马蹄香(*Saruma henryi* Oliv.)一种,被世界自然保护联盟(IUCN)列为红色物种。西北大学生命科学学院赵桂仿研究组利用叶绿体微卫星序列和*atpB-rbcL*序列对16个居群的马蹄香样本进行了遗传多样性和谱系地理学研究。结果表明,马蹄香具有较高的遗传多样性和明显的居群间遗传分化差异。他们分析鉴定出了叶绿体微卫星序列和*atpB-rbcL*基因间隔序列的11个单倍型。结合这些单倍型的地理分布与分子系统发育关系,他们推测在秦岭、巴山东部及云贵高原东南部存在多个冰期避难所。该研究认为,马蹄香各居群复杂多样的地理环境与较弱的扩散能力造成了它们之间较高的分化程度与明显的谱系地理式样。此外,他们还发现该物种在秦岭西部和巴山东部有向邻近区域扩张的现象(Zhou et al., 2010a)。

同倍性杂交种高山松(*Pinus densata*)是我国松属双维管束亚属松树中海拔分布最高的物种,居于其亲本种油松(*P. tabulaeformis*)和云南松(*P. yunnanensis*)之上。为了研究这3个物种的生境分化机制,兰州大学刘建全研究组测定了它们在不同干旱胁迫处理下的15种生理指标。分析结果表明:高山松在总干重和长期水分利用效率等多个指标上比亲本种具有更高的适应性;高山松对极端生境的适应能力比其亲本种更强,因而在极端环境中也具有较快的幼苗生长

速率和较高的水分利用效率,而这些特征也使得高山松具有比亲本种更高的抗旱能力。该研究认为,这些特点很可能是促使高山松与亲本种产生生境分化并生长于高海拔地区的原因;高山松对因气候变化导致的干旱可能具有比亲本种更强的适应能力(Ma et al., 2010a)。

11 植物生态与环境生物学

2010年,大型生态工程与水利工程对生态环境的影响再次引起了中国生态学家的关注。中国林业科学研究院杨晓晖研究组提出,中国造林工程应包括种植灌木,干旱区严重的土壤侵蚀和环境灾害是环境退化的关键原因,造林工程加剧环境退化的提法不合适;造林树种选择不当以及不恰当的造林密度和方法使得造林工程不能有效地发挥作用(Yang et al., 2010d)。然而,中国农业大学曹世雄研究组反对径流是干旱地区土壤侵蚀的主导因素的观点,他们认为在干旱区种植灌木也会引起土壤水分消耗,加剧环境退化(Cao et al., 2010)。三峡大坝的修建与蓄水,显著改变了三峡库区的陆地和水域生态系统,并使啮齿动物优势种群的组成、密度和分布均发生改变。库区水位大幅度提升,导致地域性差异,生物所需要的食物来源也发生了变化(Wang et al., 2010i)。

生态系统对气候变化存在元素调控机制。在自然生态系统中,升温之所以能促进植物生物量增长,其关键机制是通过调整物种构成,增加C₄植物占有率进而提高氮利用效率来实现的(Niu et al., 2010)。在农田生态系统中,近80%的非洲国家面临氮不足或者氮紧缺问题,40%输入的氮在生态系统中丢失(Liu et al., 2010h)。元素添加可缓解上述问题。中国科学院植物研究所韩兴国研究组在内蒙古锡林郭勒草原进行了2年的氮磷添加实验,并结合一个1 200 km的样带考察和草原站27年的长期监测实验,发现内稳性高的生态系统具有较高的生产力和稳定性。通过调节生物对环境因子的响应,化学计量内稳性成为维持生态系统结构、功能和稳定性的重要机理(Yu et al., 2010e)。

近年来,全球变暖始终是生态学研究的热点问题之一。中国科学院昆明植物研究所许建初研究组利用卫星照片,分析1982–2006年间青藏高原季节植物生

长规律后发现, 气候变暖使植物生长季推后、生长期缩短, 导致一年中某些时期出现牧草短缺现象(Yu et al., 2010b)。中国科学院植物研究所万师强研究组通过Mata分析表明, 陆生植物生物量与年平均温度之间呈二次方程关系, 生物量对气候变暖产生独立响应, 与植物的功能型并不相关(Lin et al., 2010)。这一发现对研究陆生植物特定功能型对气候的响应及预测大气-陆地碳反馈有重要意义。北京大学朴世龙等的研究表明, 森林年呼吸量空间格局在全球范围内受温度控制, 温度每增加10°C将导致森林年呼吸量Q10系数增加1.9–2.5。在个体尺度上, 自养呼吸量与森林总生物量呈幂函数关系; 然而在生态系统尺度上, 两者既不呈线性关系, 也不呈幂函数关系。这意味着个体代谢理论在生态系统尺度上并不适用(Piao et al., 2010)。

生物多样性保护对于人类的生存和发展具有重要意义。中山大学束文圣研究组进行的海藻群体镉(Cd)污染实验结果显示, 对镉有抗性及对镉敏感的海藻群体各项指标均有所提高, 镉处理对生物多样性生产效率具有触发作用(Li et al., 2010i)。这一发现改变了人们以往认为的重金属对生物多样性具有破坏作用的观点。东北师范大学王德利研究组发现植物丰富度的增加导致羊日营养摄入量的增加。他们认为, 维护牧场的植物物种丰富度将有利于提高国内食草动物产品的供给和生物多样性保护水平(Wang et al., 2010m)。中国科学院植物研究所马克平研究组利用广义线性混合模型和交叉随机效应对其在保持群落多样性方面的相对贡献度进行了评价。研究结果表明, 幼苗在空间和群落层面的动力学特性与密度依赖型预测值一致, 然而, 生境结合体在短时间内促使幼苗成活方面发挥了更为重要的作用; 在生境分区的前提下, 密度依赖型能够促进不同树种的共存(Chen et al., 2010c)。

生物多样性的重要性还表现在生物协同进化方面。中国科学院昆明动物研究所王瑞武研究组通过对某无花果(*Ficus racemosa*)和其传粉者黄蜂(*Ceratostolen fusciceps*)互利机制的研究发现, 空间生态位分化不能有效防止资源掠夺者过度地利用公共资源。当没有或不完全传粉时, 无花果选择性的败育或者减少掠夺者的繁殖, 通过瘾头花序的活动来促进进化并维持与传粉者的协作, 可能会导致掠夺者种群趋于区

域性灭绝(Wang et al., 2010s)。中国科学院西双版纳热带植物园陈进研究组通过对种子雨、种子和花粉权衡的基因流, 以及局部选择影响下的雌雄异株无花果的空间遗传结构的研究发现, 所有的年龄分组均表现出从种子到幼苗、树苗再到成株呈下降趋势的集群模式, 种子散布者对小环境的喜好导致种子高度聚集; 间伐对空间分布的影响可能会通过从幼苗到成株引起空间遗传结构的丧失(Zhou and Chen, 2010)。

国内生态学家在生物入侵机理研究方面也取得了重要突破。中国科学院武汉植物园丁建清研究组首次研究了入侵植物对不同昆虫类群在抗性和耐受性方面的响应及资源分配机制。结果表明, 乌桕(*Triadica sebifera*)入侵地种群(美国)与原产地种群(中国)相比, 对专食性昆虫癩皮夜蛾(*Gadirtha inexacta*)具有较高的耐受性和较低的抗性水平, 对广食性昆虫黄刺蛾(*Cnidocampa flavescens*)具有较高的耐受性。就耐受性而言, 入侵地种群对广食性昆虫的耐受性要显著高于对专食性昆虫的耐受性(Huang et al., 2010a)。

植物对环境的适应表现出多样化的特点, 2010年中国生态学家寻找并获得了更多的案例。中国科学院植物研究所董鸣研究组通过分析中国北方半干旱和干旱地区14个植物群落的64个种发现, 由于气候和土壤的迁移, 从半干旱到干旱地区, 叶片单位面积含氮量与根单位长度含氮量比增加, 而特定叶面积与特定根长比和叶片含氮量与根含氮量比下降。在空间尺度和地理区域内, 根与叶呈显著的正相关(Liu et al., 2010e)。兰州大学杜国祯研究组通过对青藏高原东部9个马先蒿(*Pedicularis*)种的38个种群间的平均种子大小随海拔高度变化的研究发现, 海拔高度、植物大小和每个果实的种子量都与平均种子大小有相关关系。与决定一个种群的平均种子大小的内在因子相比, 海拔是次要因子; 平均种子大小随海拔的增高而减小(Guo et al., 2010b)。北京大学郭大立研究组在野外对短暂存活的呼吸根进行了取样和鉴别, 通过含磷量及氮磷比分析, 发现地上部分和地下部分呈现出相反的分次序-营养关系; 在氮和磷之间以及物种居群之间, 这种关系的特定模式有所不同; 在所有根系的根分次序中, 根尖的营养富集程度与叶片极其相似(Xia et al., 2010b; Li et al., 2010a)。

此外, 在不同生活型植物水分传导效率和耐旱性研究、植物暗呼吸过程中的个体发育、植物竞争效果

与竞争响应机制及植物种群空间格局等研究中, 中国植物生态学家也取得了重要进展(Hao et al., 2010; Peng et al., 2010; Wang et al., 2010p, 2010u)。由于篇幅限制, 不再一一赘述。

袁 明 (中国农业大学)

王小菁 (华南师范大学)

钱 前 (中国水稻研究所)

杨维才 (中国科学院遗传与发育生物学研究所)

瞿礼嘉 (北京大学)

王 台 (中国科学院植物研究所)

孔宏智 (中国科学院植物研究所)

许亦农 (中国科学院植物研究所)

蒋高明 (中国科学院植物研究所)

种 康 (中国科学院植物研究所)

致谢 本刊编辑部刘慧君、白羽红和孙冬花同志在本文的资料收集、统计分析和文字编辑工作中有重要贡献, 特此致谢!

参考文献

- An FY, Zhao Q, Ji YS, Li WY, Jiang ZQ, Yu XC, Zhang C, Han Y, He WR, Liu YD, Zhang SQ, Ecker JR, Guo HW (2010). Ethylene-induced stabilization of ETHYLENE INSENSITIVE3 and EIN3-LIKE1 is mediated by proteasomal degradation of EIN3 Binding F-Box 1 and 2 that requires EIN2 in Arabidopsis. *Plant Cell* **22**, 2384–2401.
- Bai WN, Liao WJ, Zhang DY (2010). Nuclear and chloroplast DNA phylogeography reveal two refuge areas with asymmetrical gene flow in a temperate walnut tree from East Asia. *New Phytol* **188**, 892–901.
- Cai WH, Ma JF, Chi W, Zou MJ, Guo JK, Lu CM, Zhang LX (2010). Cooperation of LPA3 and LPA2 is essential for photosystem II assembly in Arabidopsis. *Plant Physiol* **154**, 109–120.
- Cao SX, Wang GS, Chen L (2010). Assessing effects of afforestation projects in China Reply. *Nature* **466**, 315–315.
- Chen HD, Huang X, Gusmaroli G, Terzaghi W, Lau OS, Yanagawa Y, Zhang Y, Li JG, Lee JH, Zhu DM, Deng XW (2010a). Arabidopsis CULLIN4-damaged DNA binding protein 1 interacts with CONSTITUTIVELY PHOTOMORPHOGENIC1-SUPPRESSOR OF PHYA complexes to regulate photomorphogenesis and flowering time. *Plant Cell* **22**, 108–123.
- Chen HM, Chen LT, Patel K, Li YH, Baulcombe DC, Wu SH (2010b). 22-nucleotide RNAs trigger secondary siRNA biogenesis in plants. *Proc Natl Acad Sci USA* **107**, 15269–15274.
- Chen L, Mi XC, Comita LS, Zhang LW, Ren HB, Ma KP (2010c). Community-level consequences of density dependence and habitat association in a subtropical broad-leaved forest. *Ecol Lett* **13**, 695–704.
- Chen M, Zhao L, Sun YL, Cui SX, Zhang LF, Yang B, Wang J, Kuang TY, Huang F (2010d). Proteomic analysis of hydrogen photoproduction in sulfur-deprived *Chlamydomonas* cells. *J Proteome Res* **9**, 3854–3866.
- Chen QJ, Xie M, Ma XX, Dong L, Chen J, Wang XC (2010e). MISSA is a highly efficient *in vivo* DNA assembly method for plant multiple-gene transformation. *Plant Physiol* **153**, 41–51.
- Chen WW, Yang JL, Qin C, Jin CW, Mo JH, Ye T, Zheng SJ (2010f). Nitric oxide acts downstream of auxin to trigger root ferric-chelate reductase activity in response to iron deficiency in Arabidopsis. *Plant Physiol* **154**, 810–819.
- Chi F, Yang P, Han F, Jing Y, Shen S (2010a). Proteomic analysis of rice seedlings infected by *Sinorhizobium meliloti* 1021. *Proteomics* **10**, 1861–1874.
- Chi W, Mao J, Li QN, Ji DL, Zou MJ, Lu CM, Zhang LX (2010b). Interaction of the pentatricopeptide-repeat protein DELAYED GREENING 1 with sigma factor SIG6 in the regulation of chloroplast gene expression in Arabidopsis cotyledons. *Plant J* **64**, 14–25.
- Chiu CC, Chen LJ, Li HM (2010). Pea chloroplast DnaJ-J8 and Toc12 are encoded by the same gene and localized in the stroma. *Plant Physiol* **154**, 1172–1182.
- Cui HT, Wang YJ, Xue L, Chu JF, Yan CY, Fu JH, Chen MS, Innes RW, Zhou JM (2010a). *Pseudomonas syringae* effector protein AvrB perturbs Arabidopsis hormone signaling by activating MAP KINASE 4. *Cell Host Microbe* **7**, 164–175.
- Cui X, Ge CM, Wang RX, Wang HZ, Chen WQ, Fu ZM, Jiang XN, Li JY, Wang YH (2010b). The *BUD2* mutation affects plant architecture through altering cytokinin and auxin responses in Arabidopsis. *Cell Res* **20**, 576–586.
- Cun YZ, Wang XQ (2010). Plant recolonization in the Himalaya from the southeastern Qinghai-Tibetan Plateau: geographical isolation contributed to high population differentiation. *Mol Phylogenet Evol* **56**, 972–982.
- Dai C, Xue HW (2010). Rice *early flowering1*, a CKI, phos-

- phorylates DELLA protein SLR1 to negatively regulate gibberellin signaling. *EMBO J* **29**, 1916–1927.
- Deng X, Gu LF, Liu CY, Lu TC, Lu FL, Lu ZK, Cui P, Pei YX, Wang BC, Hu SN, Cao XF** (2010a). Arginine methylation mediated by the Arabidopsis homolog of PRMT5 is essential for proper pre-mRNA splicing. *Proc Natl Acad Sci USA* **107**, 19114–19119.
- Deng Y, Dong HL, Mu JY, Ren B, Zheng BL, Ji ZD, Yang WC, Liang Y, Zuo JR** (2010b). Arabidopsis histidine kinase CK11 acts upstream of HISTIDINE PHOSPHOTRANSFER PROTEINS to regulate female gametophyte development and vegetative growth. *Plant Cell* **22**, 1232–1248.
- Dou XY, Yang KZ, Zhang Y, Wang W, Liu XL, Chen LQ, Zhang XQ, Ye D** (2010). WBC27, an adenosine triphosphate-binding cassette protein, controls pollen wall formation and patterning in Arabidopsis. *J Integr Plant Biol* **53**, 74–88.
- Du H, Wang NL, Cui F, Li XH, Xiao JH, Xiong LZ** (2010a). Characterization of the β -carotene hydroxylase gene *DSM2* conferring drought and oxidative stress resistance by increasing xanthophylls and abscisic acid synthesis in rice. *Plant Physiol* **154**, 1304–1318.
- Du YG, Chu H, Chu IK, Lo C** (2010b). CYP93G2 is a flavanone 2-hydroxylase required for C-glycosylflavone biosynthesis in rice. *Plant Physiol* **154**, 324–333.
- Du ZY, Xiao S, Chen QF, Chye ML** (2010c). Depletion of the membrane-associated acyl-coenzyme A-binding protein ACBP1 enhances the ability of cold acclimation in Arabidopsis. *Plant Physiol* **152**, 1585–1597.
- Duan YF, Zhang WS, Li B, Wang YN, Li KX, Sodmergen, Han CY, Zhang YZ, Li X** (2010). An endoplasmic reticulum response pathway mediates programmed cell death of root tip induced by water stress in Arabidopsis. *New Phytol* **186**, 681–695.
- Fu FF, Xue HW** (2010). Coexpression analysis identifies Rice Starch Regulator1, a rice AP2/EREBP family transcription factor, as a novel rice starch biosynthesis regulator. *Plant Physiol* **154**, 927–938.
- Gao T, Yao H, Song JY, Zhu YJ, Liu C, Chen SL** (2010a). Evaluating the feasibility of using candidate DNA barcodes in discriminating species of the large Asteraceae family. *BMC Evol Biol* **10**, 324.
- Gao W, Li HY, Xiao S, Chye ML** (2010b). Acyl-CoA-binding protein 2 binds lysophospholipase 2 and lysoPC to promote tolerance to cadmium-induced oxidative stress in transgenic Arabidopsis. *Plant J* **62**, 989–1003.
- Guo DM, Ran JH, Wang XQ** (2010a). Evolution of the Cinnamyl/Sinapyl Alcohol Dehydrogenase (CAD/SAD) gene family: the emergence of real lignin is associated with the origin of Bona Fide CAD. *J Mol Evol* **71**, 202–218.
- Guo H, Mazer SJ, Du GZ** (2010b). Geographic variation in seed mass within and among nine species of *Pedicularis* (Orobanchaceae): effects of elevation, plant size and seed number per fruit. *J Ecol* **98**, 1232–1242.
- Guo JH, Liu XJ, Zhang Y, Shen JL, Han WX, Zhang WF, Christie P, Goulding KWT, Vitousek PM, Zhang FS** (2010c). Significant acidification in major Chinese croplands. *Science* **327**, 1008–1010.
- Hao GY, Sack L, Wang AY, Cao KF, Goldstein G** (2010). Differentiation of leaf water flux and drought tolerance traits in hemiepiphytic and non-hemiepiphytic *Ficus* tree species. *Funct Ecol* **24**, 731–740.
- He F, Zhou Y, Zhang ZD** (2010a). Deciphering the Arabidopsis floral transition process by integrating a protein-protein interaction network and gene expression data. *Plant Physiol* **153**, 1492–1505.
- He GM, Zhu XP, Elling AA, Chen LB, Wang XF, Guo L, Liang MZ, He H, Zhang HY, Chen FF, Qi YJ, Chen RS, Deng XW** (2010b). Global epigenetic and transcriptional trends among two rice subspecies and their reciprocal hybrids. *Plant Cell* **22**, 17–33.
- Hou XH, Li LC, Peng ZY, Wei BY, Tang SJ, Ding MY, Liu JJ, Zhang FX, Zhao YD, Gu HY, Qu LJ** (2010). A platform of high-density INDEL/CAPS markers for map-based cloning in Arabidopsis. *Plant J* **63**, 880–888.
- Hsu SF, Lai HC, Jinn TL** (2010). Cytosol-localized heat shock factor-binding protein, AtHSBP, functions as a negative regulator of heat shock response by translocation to the nucleus and is required for seed development in Arabidopsis. *Plant Physiol* **153**, 773–784.
- Hu YL, Gai Y, Yin L, Wang XX, Feng CY, Feng L, Li DF, Jiang XN, Wang DC** (2010a). Crystal structures of a *Populus tomentosa* 4-Coumarate: CoA ligase shed light on its enzymatic mechanisms. *Plant Cell* **22**, 3093–3104.
- Hu ZB, Qin ZX, Wang M, Xu CY, Feng GP, Liu J, Meng Z, Hu YX** (2010b). The Arabidopsis SMO2, a homologue of yeast TRM112, modulates progression of cell division during organ growth. *Plant J* **61**, 600–610.
- Huang W, Siemann E, Wheeler GS, Zou JW, Carrillo J, Ding JQ** (2010a). Resource allocation to defence and growth are driven by different responses to generalist and specialist herbivory in an invasive plant. *J Ecol* **98**, 1157–1167.

- Huang XH, Wei XH, Sang T, Zhao Q, Feng Q, Zhao Y, Li CY, Zhu CR, Lu TT, Zhang ZW, Li M, Fan DL, Guo YL, Wang AH, Wang L, Deng LW, Li WJ, Lu YQ, Weng QJ, Liu KY, Huang T, Zhou TY, Jing YF, Li W, Lin Z, Buckler ES, Qian Q, Zhang QF, Li JY, Han B (2010b). Genome-wide association studies of 14 agronomic traits in rice landraces. *Nat Genet* **42**, 961–967.
- Huang XZ, Li JY, Bao F, Zhang XY, Yang SH (2010c). A gain-of-function mutation in the Arabidopsis disease resistance gene *RPP4* confers sensitivity to low temperature. *Plant Physiol* **154**, 796–809.
- Huang XZ, Li YS, Zhang XY, Zuo JR, Yang SH (2010d). The Arabidopsis *LSD1* gene plays an important role in the regulation of low temperature-dependent cell death. *New Phytol* **187**, 301–312.
- Jiao YQ, Wang YH, Xue DW, Wang J, Yan MX, Liu GF, Dong GJ, Zeng DL, Lu ZF, Zhu XD, Qian Q, Li JY (2010). Regulation of *OsSPL14* by OsmiR156 defines ideal plant architecture in rice. *Nat Genet* **42**, 541–544.
- Kou YJ, Wang SP (2010). Broad-spectrum and durability: understanding of quantitative disease resistance. *Curr Opin Plant Biol* **13**, 181–185.
- Lai JS, Li RQ, Xu X, Jin WW, Xu ML, Zhao HN, Xiang ZK, Song WB, Ying K, Zhang M, Jiao YP, Ni PX, Zhang JG, Li D, Guo XS, Ye KX, Jian M, Wang B, Zheng HS, Liang HQ, Zhang XQ, Wang SC, Chen SJ, Li JS, Fu Y, Springer NM, Yang HM, Wang J, Dai JR, Schnable PS, Wang J (2010). Genome-wide patterns of genetic variation among elite maize inbred lines. *Nat Genet* **42**, 1027–1030.
- Lam HM, Xu X, Liu X, Chen WB, Yang GH, Wong FL, Li MW, He WM, Qin N, Wang B, Li J, Jian M, Wang J, Shao GH, Wang J, Sun SSM, Zhang GY (2010). Resequencing of 31 wild and cultivated soybean genomes identifies patterns of genetic diversity and selection. *Nat Genet* **42**, 1053–1059.
- Li A, Guo DL, Wang ZQ, Liu HY (2010a). Nitrogen and phosphorus allocation in leaves, twigs, and fine roots across 49 temperate, subtropical and tropical tree species: a hierarchical pattern. *Funct Ecol* **24**, 224–232.
- Li B, Lai T, Qin G, Tian S (2010b). Ambient pH stress inhibits spore germination of *Penicillium expansum* by impairing protein synthesis and folding: a proteomic-based study. *J Proteome Res* **9**, 298–307.
- Li B, Xu W, Xu Y, Zhang Y, Wang T, Bai Y, Han C, Zhang A, Xu Z, Chong K (2010c). Integrative study on proteomics, molecular physiology, and genetics reveals an accumulation of cyclophilin-like protein, TaCYP20-2, leading to an increase of Rht protein and dwarf in a novel GA-insensitive mutant (*gaid*) in wheat. *J Proteome Res* **9**, 4242–4253.
- Li CL, Lü J, Zhao X, Ai XH, Zhu XL, Wang MC, Zhao SY, Xia GM (2010d). *TaCHP*: a wheat zinc finger protein gene down-regulated by abscisic acid and salinity stress plays a positive role in stress tolerance. *Plant Physiol* **154**, 211–221.
- Li F, Liu WB, Tang JY, Chen JF, Tong HN, Hu B, Li CL, Fang J, Chen MS, Chu CC (2010e). Rice DENSE AND ERECT PANICLE 2 is essential for determining panicle outgrowth and elongation. *Cell Res* **20**, 838–849.
- Li H, Pinot F, Sauveplane V, Werck-Reichhart D, Diehl P, Schreiber L, Franke R, Zhang P, Chen L, Gao Y, Liang W, Zhang D (2010f). Cytochrome P450 family member CYP704B2 catalyzes the ω -hydroxylation of fatty acids and is required for anther cutin biosynthesis and pollen exine formation in rice. *Plant Cell* **22**, 173–190.
- Li J, Jiang JF, Qian Q, Xu YY, Zhang C, Xiao J, Du C, Luo W, Zou GX, Chen ML, Huang YQ, Feng YQ, Cheng ZK, Yuan M, Chong K (2011). Mutation of rice *BC12/GDD1*, which encodes a kinesin-like protein that binds to a GA biosynthesis gene promoter, leads to dwarfism with impaired cell elongation. *Plant Cell* **23**, 628–640.
- Li J, Yu M, Geng LL, Zhao J (2010g). The fasciclin-like arabinogalactan protein gene, *FLA3*, is involved in microspore development of Arabidopsis. *Plant J* **64**, 482–497.
- Li JG, Li G, Gao SM, Martinez C, He GM, Zhou ZZ, Huang X, Lee JH, Zhang HY, Shen YP, Wang HY, Deng XW (2010h). Arabidopsis transcription factor ELONGATED HYPOCOTYL5 plays a role in the feedback regulation of phytochrome A signaling. *Plant Cell* **22**, 3634–3649.
- Li JT, Duan HN, Li SP, Kuang JL, Zeng Y, Shu WS (2010i). Cadmium pollution triggers a positive biodiversity-productivity relationship: evidence from a laboratory microcosm experiment. *J Appl Ecol* **47**, 890–898.
- Li JY, Chua NH (2011). A comprehensive understanding of plant growth and development. *Curr Opin Plant Biol* **14**, 1–3.
- Li JY, Fu YL, Pike SM, Bao J, Tian W, Zhang Y, Chen CZ, Zhang Y, Li HM, Huang J, Li LG, Schroeder JI, Gassmann W, Gong JM (2010j). The Arabidopsis nitrate transporter NRT1.8 functions in nitrate removal from the xylem sap and mediates cadmium tolerance. *Plant Cell* **22**, 1633–1646.

- Li LF, Häkkinen M, Yuan YM, Hao G, Ge XJ (2010k). Molecular phylogeny and systematics of the banana family (Musaceae) inferred from multiple nuclear and chloroplast DNA fragments, with a special reference to the genus *Musa*. *Mol Phylogenet Evol* **57**, 1–10.
- Li SP, van Os GMA, Ren SC, Yu DL, Ketelaar T, Emons AMC, Liu CM (2010l). Expression and functional analyses of *EXO70* genes in *Arabidopsis* implicate their roles in regulating cell type-specific exocytosis. *Plant Physiol* **154**, 1819–1830.
- Li WF, Schmidt W (2010). A lysine-63-linked ubiquitin chain-forming conjugase, UBC13, promotes the developmental responses to iron deficiency in *Arabidopsis* roots. *Plant J* **62**, 330–343.
- Li YH, Shen Y, Cai C, Zhong CC, Zhu L, Yuan M, Ren HY (2010m). The type II *Arabidopsis* formin14 interacts with microtubules and microfilaments to regulate cell division. *Plant Cell* **22**, 2710–2726.
- Liang CY, Tian J, Lam HM, Lim BL, Yan XL, Liao H (2010a). Biochemical and molecular characterization of PvPAP3, a novel purple acid phosphatase isolated from common bean enhancing extracellular ATP utilization. *Plant Physiol* **152**, 854–865.
- Liang G, Yang FX, Yu DQ (2010b). MicroRNA395 mediates regulation of sulfate accumulation and allocation in *Arabidopsis thaliana*. *Plant J* **62**, 1046–1057.
- Lin DL, Xia JY, Wan SQ (2010). Climate warming and biomass accumulation of terrestrial plants: a meta-analysis. *New Phytol* **188**, 187–198.
- Lin H, Wang RX, Qian Q, Yan MX, Meng XB, Fu ZM, Yan CY, Jiang B, Su Z, Li JY, Wang YH (2009). DWARF27, an iron-containing protein required for the biosynthesis of strigolactones, regulates rice tiller bud outgrowth. *Plant Cell* **21**, 1512–1525.
- Liu CJ, Zhang J, Zhang N, Shan HY, Su KM, Zhang JS, Meng Z, Kong HZ, Chen ZD (2010a). Interactions among proteins of floral MADS-box genes in basal eudicots: implications for evolution of the regulatory network for flower development. *Mol Biol Evol* **27**, 1598–1611.
- Liu CY, Lu FL, Cui X, Cao XF (2010b). Histone methylation in higher plants. *Annu Rev Plant Biol* **61**, 395–420.
- Liu F, Jiang HL, Ye SQ, Chen WP, Liang WX, Xu YX, Sun B, Sun JQ, Wang QM, Cohen JD, Li CY (2010c). The *Arabidopsis* P450 protein CYP82C2 modulates jasmonate-induced root growth inhibition, defense gene expression and indole glucosinolate biosynthesis. *Cell Res* **20**, 539–552.
- Liu F, Wang ZY, Ren HY, Shen CJ, Li Y, Ling HQ, Wu CY, Lian XM, Wu P (2010d). OsSPX1 suppresses the function of OsPHR2 in the regulation of expression of *OsPT2* and phosphate homeostasis in shoots of rice. *Plant J* **62**, 508–517.
- Liu GF, Freschet GT, Pan X, Cornelissen JHC, Li Y, Dong M (2010e). Coordinated variation in leaf and root traits across multiple spatial scales in Chinese semi-arid and arid ecosystems. *New Phytol* **188**, 543–553.
- Liu HJ, Lau E, Lam MPY, Chu H, Li SJ, Huang G, Guo P, Wang JQ, Jiang LW, Chu IK, Lo C, Tao YZ (2010f). OsNOA1/RIF1 is a functional homolog of AtNOA1/RIF1: implication for a highly conserved plant cGTPase essential for chloroplast function. *New Phytol* **187**, 83–105.
- Liu J, Ren XZ, Yin HB, Wang Y, Xia R, Wang YQ, Gong ZZ (2010g). Mutation in the catalytic subunit of DNA polymerase α influences transcriptional gene silencing and homologous recombination in *Arabidopsis*. *Plant J* **61**, 36–45.
- Liu JG, You LZ, Amini M, Obersteiner M, Herrero M, Zehnder AJB, Yang H (2010h). A high-resolution assessment on global nitrogen flows in cropland. *Proc Natl Acad Sci USA* **107**, 8035–8040.
- Liu L, Zhou Y, Szczerba MW, Li XH, Lin YJ (2010i). Identification and application of a rice senescence-associated promoter. *Plant Physiol* **153**, 1239–1249.
- Liu LJ, Zhang YY, Tang SY, Zhao QZ, Zhang ZH, Zhang HW, Dong L, Guo HS, Xie Q (2010j). An efficient system to detect protein ubiquitination by agroinfiltration in *Nicotiana benthamiana*. *Plant J* **61**, 893–903.
- Liu Q, Wang JG, Miki D, Xia R, Yu WX, He JN, Zheng ZM, Zhu JK, Gong ZZ (2010k). DNA replication factor C1 mediates genomic stability and transcriptional gene silencing in *Arabidopsis*. *Plant Cell* **22**, 2336–2352.
- Liu Y, He JN, Chen ZZ, Ren XZ, Hong XH, Gong ZZ (2010l). *ABA overly-sensitive 5 (ABO5)*, encoding a pentatricopeptide repeat protein required for *cis*-splicing of mitochondrial *nad2* intron 3, is involved in the abscisic acid response in *Arabidopsis*. *Plant J* **63**, 749–765.
- Lu TT, Lu GJ, Fan DL, Zhu CR, Li W, Zhao Q, Feng Q, Zhao Y, Guo YL, Li WJ, Huang XH, Han B (2010a). Function annotation of the rice transcriptome at single-nucleotide resolution by RNA-seq. *Genome Res* **20**, 1238–1249.
- Lu YH, Wu KM, Jiang YY, Xia B, Li P, Feng HQ, Wyckhuys KAG, Guo YY (2010b). Mirid bug outbreaks in multiple crops correlated with wide-scale adoption of Bt

- cotton in China. *Science* **328**, 1151–1154.
- Luo XM, Lin WH, Zhu S, Zhu JY, Sun Y, Fan XY, Cheng M, Hao Y, Oh E, Tian M, Liu L, Zhang M, Xie Q, Chong K, Wang ZY** (2010). Integration of light- and brassinosteroid-signaling pathways by a GATA transcription factor in *Arabidopsis*. *Dev Cell* **19**, 872–883.
- Ma F, Zhao CM, Milne R, Ji MF, Chen LT, Liu JQ** (2010a). Enhanced drought-tolerance in the homoploid hybrid species *Pinus densata*: implication for its habitat divergence from two progenitors. *New Phytol* **185**, 204–216.
- Ma JX, Li YN, Vogl C, Ehrendorfer F, Guo YP** (2010b). Allopolyploid speciation and ongoing backcrossing between diploid progenitor and tetraploid progeny lineages in the *Achillea millefolium* species complex: analyses of single-copy nuclear genes and genomic AFLP. *BMC Evol Biol* **10**, 100.
- Ma W, Muthreich N, Liao CS, Franz-Wachtel M, Schütz W, Zhang FS, Hochholdinger F, Li CJ** (2010c). The mucilage proteome of maize (*Zea mays* L.) primary roots. *J Proteome Res* **9**, 2968–2976.
- Mao HL, Sun SY, Yao JL, Wang CR, Yu SB, Xu CG, Li XH, Zhang QF** (2010). Linking differential domain functions of the GS3 protein to natural variation of grain size in rice. *Proc Natl Acad Sci USA* **107**, 19579–19584.
- Ning J, Li XH, Hicks LM, Xiong LZ** (2010). A raf-like MAPKKK gene *DSM1* mediates drought resistance through reactive oxygen species scavenging in rice. *Plant Physiol* **152**, 876–890.
- Niu SL, Sherry RA, Zhou XH, Wan SQ, Luo YQ** (2010). Nitrogen regulation of the climate–carbon feedback: evidence from a long-term global change experiment. *Ecology* **91**, 3261–3273.
- Ouyang SQ, Liu YF, Liu P, Lei G, He SJ, Ma B, Zhang WK, Zhang JS, Chen SY** (2010a). Receptor-like kinase OsSIK1 improves drought and salt stress tolerance in rice (*Oryza sativa*) plants. *Plant J* **62**, 316–329.
- Ouyang YD, Liu YG, Zhang QF** (2010b). Hybrid sterility in plant: stories from rice. *Curr Opin Plant Biol* **13**, 186–192.
- Pan X, Li M, Wan T, Wang L, Jia C, Hou Z, Zhao X, Zhang J, Chang W** (2011). Structural insights into energy regulation of light-harvesting complex CP29 from spinach. *Nat Struct Mol Biol* **18**, 309–315.
- Pang CY, Wang H, Pang Y, Xu C, Jiao Y, Qin YM, Western TL, Yu SX, Zhu YX** (2010a). Comparative proteomics indicates that biosynthesis of pectic precursors is important for cotton fiber and *Arabidopsis* root hair elongation. *Mol Cell Proteomics* **9**, 2019–2033.
- Pang Q, Chen S, Dai S, Chen Y, Wang Y, Yan X** (2010b). Comparative proteomics of salt tolerance in *Arabidopsis thaliana* and *Thellungiella halophila*. *J Proteome Res* **9**, 2584–2599.
- Peng YH, Niklas KJ, Reich PB, Sun SC** (2010). Ontogenetic shift in the scaling of dark respiration with whole-plant mass in seven shrub species. *Funct Ecol* **24**, 502–512.
- Piao SL, Luysaert S, Ciais P, Janssens IA, Chen AP, Cao C, Fang JY, Friedlingstein P, Luo YQ, Wang SP** (2010). Forest annual carbon cost: a global-scale analysis of autotrophic respiration. *Ecology* **91**, 652–661.
- Ren XZ, Chen ZZ, Liu Y, Zhang HR, Zhang M, Liu Q, Hong XH, Zhu JK, Gong ZZ** (2010). ABO3, a WRKY transcription factor, mediates plant responses to abscisic acid and drought tolerance in *Arabidopsis*. *Plant J* **63**, 417–429.
- Shang Y, Yan L, Liu ZQ, Cao Z, Mei C, Xin Q, Wu FQ, Wang XF, Du SY, Jiang T, Zhang XF, Zhao R, Sun HL, Liu R, Yu YT, Zhang DP** (2010). The Mg-chelatase H subunit of *Arabidopsis* antagonizes a group of WRKY transcription repressors to relieve ABA-responsive genes of inhibition. *Plant Cell* **22**, 1909–1935.
- Shen XL, Yuan B, Liu HB, Li XH, Xu CG, Wang SP** (2010). Opposite functions of a rice mitogen-activated protein kinase during the process of resistance against *Xanthomonas oryzae*. *Plant J* **64**, 86–99.
- Shi DQ, Yang WC** (2011). Ovule development in *Arabidopsis*: progress and challenge. *Curr Opin Plant Biol* **14**, 74–80.
- Shi XQ, Ma YQ** (2010). Understanding phase behavior of plant cell cortex microtubule organization. *Proc Natl Acad Sci USA* **107**, 11709–11714.
- Song DL, Shen JH, Li LG** (2010). Characterization of cellulose synthase complexes in *Populus* xylem differentiation. *New Phytol* **187**, 777–790.
- Su CF, Wang YC, Hsieh TH, Lu CA, Tseng TH, Yu SM** (2010a). A novel MYBS3-dependent pathway confers cold tolerance in rice. *Plant Physiol* **153**, 145–158.
- Su PH, Li HM** (2010). Stromal Hsp70 is important for protein translocation into pea and *Arabidopsis* chloroplasts. *Plant Cell* **22**, 1516–1531.
- Su SZ, Liu ZH, Chen C, Zhang Y, Wang X, Zhu L, Miao L, Wang XC, Yuan M** (2010b). *Cucumber Mosaic Virus* movement protein severs actin filaments to increase the plasmodesmal size exclusion limit in tobacco. *Plant Cell* **22**, 1373–1387.

- Sun HZ, Ge S** (2010). Molecular evolution of the duplicated *TFIIA γ* genes in Oryzeae and its relatives. *BMC Evol Biol* **10**, 128.
- Sun XW, Fu TJ, Chen N, Guo JK, Ma JF, Zou MJ, Lu CM, Zhang LX** (2010a). The stromal chloroplast Deg7 protease participates in the repair of photosystem II after photoinhibition in Arabidopsis. *Plant Physiol* **152**, 1263–1273.
- Sun XW, Ouyang M, Guo JK, Ma JF, Lu CM, Adam Z, Zhang LX** (2010b). The thylakoid protease Deg1 is involved in photosystem II assembly in *Arabidopsis thaliana*. *Plant J* **62**, 240–249.
- Tang X, Zhang ZY, Zhang WJ, Zhao XM, Li X, Zhang D, Liu QQ, Tang WH** (2010a). Global gene profiling of laser-captured pollen mother cells indicates molecular pathways and gene subfamilies involved in rice meiosis. *Plant Physiol* **154**, 1855–1870.
- Tang Y, Wang F, Zhao JP, Xie K, Hong YG, Liu YL** (2010b). Virus-based microRNA expression for gene functional analysis in plants. *Plant Physiol* **153**, 632–641.
- Tu TY, Volis S, Dillon MO, Sun H, Wen J** (2010). Dispersals of Hyoscyameae and Mandragoreae (Solanaceae) from the New World to Eurasia in the early Miocene and their biogeographic diversification within Eurasia. *Mol Phylogenet Evol* **57**, 1226–1237.
- Wang BL, Tang XY, Cheng LY, Zhang AZ, Zhang WH, Zhang FS, Liu JQ, Cao Y, Allan DL, Vance CP, Shen JB** (2010a). Nitric oxide is involved in phosphorus deficiency-induced cluster-root development and citrate exudation in white lupin. *New Phytol* **187**, 1112–1123.
- Wang CL, Wu J, Xu GH, Gao YB, Chen G, Wu JY, Wu HQ, Zhang SL** (2010b). S-RNase disrupts tip-localized reactive oxygen species and induces nuclear DNA degradation in incompatible pollen tubes of *Pyrus pyrifolia*. *J Cell Sci* **123**, 4301–4309.
- Wang DH, Li F, Duan QH, Han T, Xu ZH, Bai SN** (2010c). Ethylene perception is involved in female cucumber flower development. *Plant J* **61**, 862–872.
- Wang DY, Zhang Q, Liu Y, Lin ZF, Zhang SX, Sun MX, Sodmergen** (2010d). The levels of male gametic mitochondrial DNA are highly regulated in angiosperms with regard to mitochondrial inheritance. *Plant Cell* **22**, 2402–2416.
- Wang H, Qiong L, Sun K, Lu F, Wang YG, Song ZP, Wu QH, Chen JK, Zhang WJ** (2010e). Phylogeographic structure of *Hippophae tibetana* (Elaeagnaceae) highlights the highest microrefugia and the rapid uplift of the Qinghai-Tibetan Plateau. *Mol Ecol* **19**, 2964–2979.
- Wang H, Tse YC, Law AHY, Sun SSM, Sun YB, Xu ZF, Hillmer S, Robinson DG, Jiang L** (2010f). Vacuolar sorting receptors (VSRs) and secretory carrier membrane proteins (SCAMPs) are essential for pollen tube growth. *Plant J* **61**, 826–838.
- Wang J, Ding Y, Wang JQ, Hillmer S, Miao YS, Lo SW, Wang XF, Robinson DG, Jiang LW** (2010g). EXPO, an exocyst-positive organelle distinct from multivesicular endosomes and autophagosomes, mediates cytosol to cell wall exocytosis in Arabidopsis and tobacco cells. *Plant Cell* **22**, 4009–4030.
- Wang J, Yu HH, Xie WB, Xing YZ, Yu SB, Xu CG, Li XH, Xiao JH, Zhang QF** (2010h). A global analysis of QTLs for expression variations in rice shoots at the early seedling stage. *Plant J* **63**, 1063–1074.
- Wang JZ, Huang JH, Wu JG, Han XG, Lin GH** (2010i). Ecological consequences of the Three Gorges Dam: insularization affects foraging behavior and dynamics of rodent populations. *Front Ecol Environ* **8**, 13–19.
- Wang K, Tang D, Hong L, Xu W, Huang J, Li M, Gu M, Xue Y, Cheng Z** (2010j). *DEP* and *AFO* regulate reproductive habit in rice. *PLoS Genet* **6**, e1000818.
- Wang K, Wang M, Tang D, Shen Y, Qin B, Li M, Cheng Z** (2011). PAIR3, an axis-associated protein, is essential for the recruitment of recombination elements onto meiotic chromosomes in rice. *Mol Biol Cell* **22**, 12–19.
- Wang L, Li XR, Lian H, Ni DA, He YK, Chen XY, Ruan YL** (2010k). Evidence that high activity of vacuolar invertase is required for cotton fiber and Arabidopsis root elongation through osmotic dependent and independent pathways, respectively. *Plant Physiol* **154**, 744–756.
- Wang L, Qi XP, Xiang QP, Heinrichs J, Schneider H, Zhang XC** (2010l). Phylogeny of the paleotropical fern genus *Lepisorus* (Polypodiaceae, Polypodiopsida) inferred from four chloroplast DNA regions. *Mol Phylogenet Evol* **54**, 211–225.
- Wang L, Wang DL, He ZB, Liu GF, Hodgkinson KC** (2010m). Mechanisms linking plant species richness to foraging of a large herbivore. *J Appl Ecol* **47**, 868–875.
- Wang L, Xie WB, Chen Y, Tang WJ, Yang JY, Ye RJ, Liu L, Lin YJ, Xu CG, Xiao JH, Zhang QF** (2010n). A dynamic gene expression atlas covering the entire life cycle of rice. *Plant J* **61**, 752–766.
- Wang M, Wang K, Tang D, Wei C, Li M, Shen Y, Chi Z, Gu M, Cheng Z** (2010o). The central element protein ZEP1 of the synaptonemal complex regulates the number of

- crossovers during meiosis in rice. *Plant Cell* **22**, 417–430.
- Wang P, Stieglitz T, Zhou DW, Cahill JF** (2010p). Are competitive effect and response two sides of the same coin, or fundamentally different? *Funct Ecol* **24**, 196–207.
- Wang PC, Du YY, Li Y, Ren DT, Song CP** (2010q). Hydrogen peroxide-mediated activation of MAP kinase 6 modulates nitric oxide biosynthesis and signal transduction in Arabidopsis. *Plant Cell* **22**, 2981–2998.
- Wang PR, Gao JX, Wan CM, Zhang FT, Xu ZJ, Huang XQ, Sun XQ, Deng XJ** (2010r). Divinyl chlorophyll(ide) can be converted to monovinyl chlorophyll(ide) by a divinyl reductase in rice. *Plant Physiol* **153**, 994–1003.
- Wang RW, Sun BF, Zheng Q** (2010s). Diffusive coevolution and mutualism maintenance mechanisms in a fig-fig wasp system. *Ecology* **91**, 1308–1316.
- Wang X, Chen S, Zhang H, Shi L, Cao F, Guo L, Xie Y, Wang T, Yan X, Dai S** (2010t). Desiccation tolerance mechanism in resurrection fern-ally *Selaginella tamariscina* revealed by physiological and proteomic analysis. *J Proteome Res* **9**, 6561–6577.
- Wang XG, Wiegand T, Hao ZQ, Li BH, Ye J, Lin F** (2010u). Species associations in an old-growth temperate forest in north-eastern China. *J Ecol* **98**, 674–686.
- Wang Y, He L, Li HD, Xu J, Wu WH** (2010v). Potassium channel α -subunit AtKC1 negatively regulates AKT1-mediated K^+ uptake in Arabidopsis roots under low- K^+ stress. *Cell Res* **20**, 826–837.
- Wang YH, Li JY** (2011). Branching in rice. *Curr Opin Plant Biol* **14**, 94–99.
- Wang YH, Ren YL, Liu X, Jiang L, Chen LM, Han XH, Jin MN, Liu SJ, Liu F, Lü J, Zhou KN, Su N, Bao YQ, Wan JM** (2010w). OsRab5a regulates endomembrane organization and storage protein trafficking in rice endosperm cells. *Plant J* **64**, 812–824.
- Wang YJ, Li JF, Hou SG, Wang XW, Li Y, Ren DT, Chen S, Tang XY, Zhou JM** (2010x). A *Pseudomonas syringae* ADP-ribosyltransferase inhibits Arabidopsis mitogen-activated protein kinase kinases. *Plant Cell* **22**, 2033–2044.
- Wang YX, Suo HC, Zheng Y, Liu KD, Zhuang CX, Kahle KT, Ma H, Yan XL** (2010y). The soybean root-specific protein kinase GmWINK1 regulates stress-responsive ABA signaling on the root system architecture. *Plant J* **64**, 230–242.
- Wei P, Tan F, Gao X, Zhang X, Wang G, Xu H, Li L, Chen J, Wang X** (2010a). Overexpression of AtDOF4.7, an Arabidopsis DOF family transcription factor, induces floral organ abscission deficiency in Arabidopsis. *Plant Physiol* **153**, 1031–1045.
- Wei XJ, Xu JF, Guo HN, Jiang L, Chen SH, Yu CY, Zhou ZL, Hu PS, Zhai HQ, Wan JM** (2010b). *DTH8* suppresses flowering in rice, influencing plant height and yield potential simultaneously. *Plant Physiol* **153**, 1747–1758.
- Wu GZ, Xue HW** (2010). Arabidopsis β -ketoacyl-[acyl carrier protein] synthase I is crucial for fatty acid synthesis and plays a role in chloroplast division and embryo development. *Plant Cell* **22**, 3726–3744.
- Wu J, Shang Z, Wu J, Jiang X, Moschou PN, Sun W, Roubelakis-Angelakis KA, Zhang S** (2010a). Spermidine oxidase-derived H_2O_2 regulates pollen plasma membrane hyperpolarization-activated Ca^{2+} -permeable channels and pollen tube growth. *Plant J* **63**, 1042–1053.
- Wu L, Zhou HY, Zhang QQ, Zhang JG, Ni FR, Liu C, Qi YJ** (2010b). DNA methylation mediated by a microRNA pathway. *Mol Cell* **38**, 465–475.
- Wu SJ, Wang LC, Yeh CH, Lu CA, Wu SJ** (2010c). Isolation and characterization of the Arabidopsis *heat-intolerant 2 (hit2)* mutant reveal the essential role of the nuclear export receptor EXPORTIN1A (XPO1A) in plant heat tolerance. *New Phytol* **186**, 833–842.
- Wu YJ, Yan J, Zhang RH, Qu XL, Ren SL, Chen NZ, Huang SJ** (2010d). Arabidopsis FIMBRIN5, an actin bundling factor, is required for pollen germination and pollen tube growth. *Plant Cell* **22**, 3745–3763.
- Xia C, Wang YJ, Li WQ, Chen YR, Deng Y, Zhang XQ, Chen LQ, Ye D** (2010a). The Arabidopsis eukaryotic translation initiation factor 3, subunit F (AtelF3f), is required for pollen germination and embryogenesis. *Plant J* **63**, 189–202.
- Xia MX, Guo DL, Pregitzer KS** (2010b). Ephemeral root modules in *Fraxinus mandshurica*. *New Phytol* **188**, 1065–1074.
- Xiao LQ, Möller M, Zhu H** (2010a). High nrDNA ITS polymorphism in the ancient extant seed plant *Cycas*: incomplete concerted evolution and the origin of pseudogenes. *Mol Phylogenet Evol* **55**, 168–177.
- Xiao S, Gao W, Chen QF, Chan SW, Zheng SX, Ma J, Wang M, Welti R, Chye ML** (2010b). Overexpression of Arabidopsis acyl-CoA binding protein ACBP3 promotes starvation-induced and age-dependent leaf senescence. *Plant Cell* **22**, 1463–1482.
- Xing YZ, Zhang QF** (2010). Genetic and molecular bases of rice yield. *Annu Rev Plant Biol* **61**, 421–442.
- Xiong GY, Li R, Qian Q, Song XQ, Liu XL, Yu YC, Zeng DL, Wan JM, Li JY, Zhou YH** (2010). The rice dynamin-

- related protein DRP2B mediates membrane trafficking, and thereby plays a critical role in secondary cell wall cellulose biosynthesis. *Plant J* **64**, 56–70.
- Xu J, Yang C, Yuan Z, Zhang D, Gondwe MY, Ding Z, Liang W, Zhang D, Wilson ZA** (2010a). The *ABORTED MICROSPORES* regulatory network is required for post-meiotic male reproductive development in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell* **22**, 91–107.
- Xu J, Yin HX, Li YL, Liu XJ** (2010b). Nitric oxide is associated with long-term zinc tolerance in *Solanum nigrum*. *Plant Physiol* **154**, 1319–1334.
- Xu SB, Yu HT, Yan LF, Wang T** (2010c). Integrated proteomic and cytological study of rice endosperms at the storage phase. *J Proteome Res* **9**, 4906–4918.
- Xuan Y, Zhou S, Wang L, Cheng YD, Zhao LQ** (2010). Nitric oxide functions as a signal and acts upstream of AtCaM3 in thermotolerance in *Arabidopsis* seedlings. *Plant Physiol* **153**, 1895–1906.
- Yan J, Cai X, Luo J, Sato S, Jiang Q, Yang J, Cao X, Hu X, Tabata S, Gresshoff PM, Luo D** (2010). The *REDUCED LEAFLET* genes encode key components of the *trans*-acting small interfering RNA pathway and regulate compound leaf and flower development in *Lotus japonicus*. *Plant Physiol* **152**, 797–807.
- Yang HB, Shi YT, Liu JY, Guo L, Zhang XY, Yang SH** (2010a). A mutant CHS3 protein with TIR-NB-LRR-LIM domains modulates growth, cell death and freezing tolerance in a temperature-dependent manner in *Arabidopsis*. *Plant J* **63**, 283–296.
- Yang TJW, Lin WD, Schmidt W** (2010b). Transcriptional profiling of the *Arabidopsis* iron deficiency response reveals conserved transition metal homeostasis networks. *Plant Physiol* **152**, 2130–2141.
- Yang WC, Shi DQ, Chen YH** (2010c). Female gametophyte development in flowering plants. *Annu Rev Plant Biol* **61**, 89–108.
- Yang XH, Jia ZQ, Ci LJ** (2010d). Assessing effects of afforestation projects in China. *Nature* **466**, 315–315.
- Yang YQ, Qin YX, Xie CG, Zhao FY, Zhao JF, Liu DF, Chen SY, Fuglsang AT, Palmgren MG, Schumaker KS, Deng XW, Guo Y** (2010e). The *Arabidopsis* chaperone J3 regulates the plasma membrane H⁺-ATPase through interaction with the PKS5 kinase. *Plant Cell* **22**, 1313–1332.
- Ye Q, Zhu W, Li L, Zhang S, Yin Y, Ma H, Wang X** (2010). Brassinosteroids control male fertility by regulating the expression of key genes involved in *Arabidopsis* anther and pollen development. *Proc Natl Acad Sci USA* **107**, 6100–6105.
- Yi B, Zeng F, Lei S, Chen Y, Yao X, Zhu Y, Wen J, Shen J, Ma C, Tu J, Fu T** (2010). Two duplicate *CYP704B1*-homologous genes *BnMs1* and *BnMs2* are required for pollen exine formation and tapetal development in *Brassica napus*. *Plant J* **63**, 925–938.
- Ying XB, Dong L, Zhu H, Duan CG, Du QS, Lü DQ, Fang YY, Garcia JA, Fang RX, Guo HS** (2010). RNA-dependent RNA polymerase 1 from *Nicotiana tabacum* suppresses RNA silencing and enhances viral infection in *Nicotiana benthamiana*. *Plant Cell* **22**, 1358–1372.
- Yu F, Shi J, Zhou J, Gu J, Chen Q, Li J, Cheng W, Mao D, Tian L, Buchanan BB, Li L, Chen L, Li D, Luan S** (2010a). ANK6, a mitochondrial ankyrin repeat protein, is required for male-female gamete recognition in *Arabidopsis thaliana*. *Proc Natl Acad Sci USA* **107**, 22332–22337.
- Yu HY, Luedeling E, Xu JC** (2010b). Winter and spring warming result in delayed spring phenology on the Tibetan Plateau. *Proc Natl Acad Sci USA* **107**, 22151–22156.
- Yu LJ, Nie JN, Cao CY, Jin YK, Yan M, Wang FZ, Liu J, Xiao Y, Liang YH, Zhang WH** (2010c). Phosphatidic acid mediates salt stress response by regulation of MPK6 in *Arabidopsis thaliana*. *New Phytol* **188**, 762–773.
- Yu N, Cai WJ, Wang SC, Shan CM, Wang LJ, Chen XY** (2010d). Temporal control of trichome distribution by microRNA156-targeted *SPL* genes in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell* **22**, 2322–2335.
- Yu Q, Chen QS, Elser JJ, He NP, Wu HH, Zhang GM, Wu JG, Bai YF, Han XG** (2010e). Linking stoichiometric homeostasis with ecosystem structure, functioning and stability. *Ecol Lett* **13**, 1390–1399.
- Yu X, Li B, Fu YP, Jiang DH, Ghabrial SA, Li GQ, Peng YL, Xie JT, Cheng JS, Huang JB, Yi XH** (2010f). A geminivirus-related DNA mycovirus that confers hypovirulence to a plant pathogenic fungus. *Proc Natl Acad Sci USA* **107**, 8387–8392.
- Yuan M, Chu ZH, Li XH, Xu CG, Wang SP** (2010a). The bacterial pathogen *Xanthomonas oryzae* overcomes rice defenses by regulating host copper redistribution. *Plant Cell* **22**, 3164–3176.
- Yuan ZH, Luo DX, Li G, Yao XZ, Wang H, Zeng MH, Huang H, Cui XF** (2010b). Characterization of the *AE7* gene in *Arabidopsis* suggests that normal cell proliferation is essential for leaf polarity establishment. *Plant J* **64**, 331–342.
- Zeng CX, Zhang YX, Triplett JK, Yang JB, Li DZ** (2010). Large multi-locus plastid phylogeny of the tribe Arundinar-

- ieae (Poaceae: Bambusoideae) reveals ten major lineages and low rate of molecular divergence. *Mol Phylogenet Evol* **56**, 821–839.
- Zhang CG, Guo HP, Zhang J, Guo GQ, Schumaker KS, Guo Y** (2010a). Arabidopsis cockayne syndrome A-like proteins 1A and 1B form a complex with CULLIN4 and damage DNA binding protein 1A and regulate the response to UV irradiation. *Plant Cell* **22**, 2353–2369.
- Zhang D, Liang W, Yin C, Zong J, Gu F, Zhang D** (2010b). OsC6, encoding a lipid transfer protein, is required for postmeiotic anther development in rice. *Plant Physiol* **154**, 149–162.
- Zhang H, Liang W, Yang X, Luo X, Jiang N, Ma H, Zhang D** (2010c). Carbon starved anther encodes a MYB domain protein that regulates sugar partitioning required for rice pollen development. *Plant Cell* **22**, 672–689.
- Zhang H, Qu XL, Bao CC, Khurana P, Wang QN, Xie YR, Zheng YY, Chen NZ, Blanchoin L, Staiger CJ, Huang SJ** (2010d). Arabidopsis VILLIN5, an actin filament bundling and severing protein, is necessary for normal pollen tube growth. *Plant Cell* **22**, 2749–2767.
- Zhang JX, Wang C, Yang CY, Wang JY, Chen L, Bao XM, Zhao YX, Zhang H, Liu J** (2010e). The role of Arabidopsis *AtFes1A* in cytosolic Hsp70 stability and abiotic stress tolerance. *Plant J* **62**, 539–548.
- Zhang M, Li G, Huang W, Bi T, Chen G, Tang Z, Su W, Sun W** (2010f). Proteomic study of *Carissa spinarum* in response to combined heat and drought stress. *Proteomics* **10**, 3117–3129.
- Zhang M, Zhang BC, Qian Q, Yu YC, Li R, Zhang JW, Liu XL, Zeng DL, Li JY, Zhou YH** (2010g). Brittle Culm 12, a dual-targeting kinesin-4 protein, controls cell-cycle progression and wall properties in rice. *Plant J* **63**, 312–328.
- Zhang S, Chen F, Peng S, Ma W, Korpelainen H, Li C** (2010h). Comparative physiological, ultrastructural and proteomic analyses reveal sexual differences in the responses of *Populus cathayana* under drought stress. *Proteomics* **10**, 2661–2677.
- Zhang YH, Volis S, Sun H** (2010i). Chloroplast phylogeny and phylogeography of *Stellera chamaejasme* on the Qinghai-Tibet Plateau and in adjacent regions. *Mol Phylogenet Evol* **57**, 1162–1172.
- Zhang YX, Xu SH, Ding PT, Wang DM, Cheng YT, He J, Gao MH, Xu F, Li Y, Zhu ZH, Li X, Zhang YL** (2010j). Control of salicylic acid synthesis and systemic acquired resistance by two members of a plant-specific family of transcription factors. *Proc Natl Acad Sci USA* **107**, 18220–18225.
- Zhang YX, Yang YN, Fang B, Gannon P, Ding PT, Li X, Zhang YL** (2010k). Arabidopsis *snc2-1D* activates receptor-like protein-mediated immunity transduced through WRKY70. *Plant Cell* **22**, 3153–3163.
- Zhao L, Huang J, Zhao ZH, Li Q, Sims TL, Xue YB** (2010a). The Skp1-like protein SSK1 is required for cross-pollen compatibility in S-RNase-based self-incompatibility. *Plant J* **62**, 52–63.
- Zhao PM, Wang LL, Han LB, Wang J, Yao Y, Wang HY, Du XM, Luo YM, Xia GX** (2010b). Identification of differentially expressed proteins in the *Ligon lintless* mutant of upland cotton (*Gossypium hirsutum* L.). *J Proteome Res* **9**, 1076–1087.
- Zhao SQ, Hu J, Guo LB, Qian Q, Xue HW** (2010c). Rice leaf inclination2, a VIN3-like protein, regulates leaf angle through modulating cell division of the collar. *Cell Res* **20**, 935–947.
- Zhao XQ, Mitani N, Yamaji N, Shen RF, Ma JF** (2010d). Involvement of silicon influx transporter OsNIP2;1 in selenite uptake in rice. *Plant Physiol* **153**, 1871–1877.
- Zhao Y, Yan A, Feijó JA, Furutani M, Takenawa T, Hwang I, Fu Y, Yang ZB** (2010e). Phosphoinositides regulate clathrin-dependent endocytosis at the tip of pollen tubes in Arabidopsis and tobacco. *Plant Cell* **22**, 4031–4044.
- Zheng XM, Ge S** (2010). Ecological divergence in the presence of gene flow in two closely related *Oryza* species (*Oryza rufipogon* and *O. nivara*). *Mol Ecol* **19**, 2439–2454.
- Zhou HP, Chen J** (2010). Spatial genetic structure in an understory dioecious fig species: the roles of seed rain, seed and pollen-mediated gene flow, and local selection. *J Ecol* **98**, 1168–1177.
- Zhou TH, Li S, Qian ZQ, Su HL, Huang ZH, Guo ZG, Dai PF, Liu ZL, Zhao GF** (2010a). Strong phylogeographic pattern of cpDNA variation reveals multiple glacial refugia for *Saruma henryi* Oliv. (Aristolochiaceae), an endangered herb endemic to China. *Mol Phylogenet Evol* **57**, 176–188.
- Zhou WK, Wei LR, Xu J, Zhai QZ, Jiang HL, Chen R, Chen Q, Sun JQ, Chu JF, Zhu LH, Liu CM, Li CY** (2010b). Arabidopsis tyrosylprotein sulfotransferase acts in the auxin/PLETHORA pathway in regulating postembryonic maintenance of the root stem cell niche. *Plant Cell* **22**, 3692–3709.
- Zhou Y, Zhang J, Lin HX, Guo GQ, Guo Y** (2010c). MORPHEUS' MOLECULE1 is required to prevent aberrant RNA transcriptional read-through in Arabidopsis.

Plant Physiol **154**, 1272–1280.

Zhu Y, Wang Y, Li R, Song X, Wang Q, Huang S, Jin JB, Liu CM, Lin J (2010a). Analysis of interactions among the CLAVATA3 receptors reveals a direct interaction between CLAVATA2 and CORYNE in *Arabidopsis*. *Plant J* **61**, 223–233.

Zhu ZH, Xu F, Zhang YX, Cheng YT, Wiermer M, Li X, Zhang YL (2010b). *Arabidopsis* resistance protein SNC1

activates immune responses through association with a transcriptional corepressor. *Proc Natl Acad Sci USA* **107**, 13960–13965.

Zou JJ, Wei FJ, Wang C, Wu JJ, Ratnasekera D, Liu WX, Wu WH (2010). *Arabidopsis* calcium-dependent protein kinase CPK10 functions in abscisic acid- and Ca²⁺-mediated stomatal regulation in response to drought stress. *Plant Physiol* **154**, 1232–1243.

Research Advances on Plant Science in China in 2010

Ming Yuan¹, Xiaojing Wang², Qian Qian³, Weicai Yang⁴, Lijia Qu⁵, Tai Wang⁶, Hongzhi Kong⁶, Yinong Xu⁶, Gaoming Jiang⁶, Kang Chong⁶

¹College of Biological Sciences, China Agricultural University, Beijing 100094, China; ²College of Life Sciences, South China Normal University, Guangzhou 510631, China; ³China National Rice Research Institute, Hangzhou 310006, China; ⁴Institute of Genetics and Developmental Biology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China; ⁵College of Life Sciences, Peking University, Beijing 100871, China; ⁶Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China

Abstract Plant science in China has been developing rapidly in 2010. Chinese scientists reported a lot of original research findings in various aspects of plant biology. A series of breakthrough in the identification of important functional genes controlling rice yield and analysis of crop genome has been made. Moreover, the ecological research of agriculture achieved significant progresses. This review aims to provide an overall picture of plant research in China and highlights some of the important findings in 2010.

Key words China, plant science, research advances, 2010

Yuan M, Wang XJ, Qian Q, Yang WC, Qu LJ, Wang T, Kong HZ, Xu YN, Jiang GM, Chong K (2011). Research advances on plant science in China in 2010. *Chin Bull Bot* **46**, 233–275.

(责任编辑: 刘慧君)