

· 主编评述 ·

2015年中国植物科学若干领域重要研究进展

摘要 2015年中国植物科学研究处于飞速发展的态势，主要表现在中国植物生命科学家在国际顶级学术刊物发表文章的数量呈现出明显的优势。中国科学家在植物学诸多领域取得了骄人的成果，如高等植物PSI与捕光天线的超分子复合物晶体结构的解析、水稻感知和耐受寒害机制、乙烯信号转导分子机制研究等。2015年中国生命科学领域十大进展中，植物科学领域有两项成果入选。值得一提的是，中国本土科学家因青蒿素的发现与抗疟疾药物新疗法的开创首次获得自然科学领域的诺贝尔奖，标志着中国植物化学和中药学对人类健康事业的巨大贡献受到国际高度关注，也标志着中国科学家围绕国家重大需求开展科学技术问题研究模式的有效性和影响力。中国植物科学从跟踪、并行，逐渐迈入领跑学科发展的方阵。该文对2015年中国本土植物科学若干领域取得的重要研究成果进行了概括性评述，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，并与国内读者分享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，2015年

杨淑华，王台，钱前，王小菁，左建儒，顾红雅，姜里文，陈之端，白永飞，孔宏智，陈凡，萧浪涛，董爱武，种康 (2016). 2015年中国植物科学若干领域重要研究进展. 植物学报 51, 416–472.

随着中国经济持续快速发展，国家对基础研究的投入不断增加(冷静等, 2016)。数十年来大批优秀中青年学者的成长以及海外学子的归国，推动中国植物科学从跟踪、并行进而迈入领跑学科发展的方阵。中国植物生物学家在*Cell*、*Nature*、*Science*和植物科学国际主流期刊发表的论文数量剧增，原创性的成果助推了部分前沿领域的发展(种康等, 2016)。21世纪初，中国植物科学影响力开始在世界范围凸显，以水稻(*Oryza sativa*)生物学等领域重要进展为代表的重大成果在国际学术界产生了巨大的反响(种康等, 2016)。自此之后，中国植物科学研究一直处于飞速发展态势，使中国植物科学的研究水平得到整体提升。中国本土科学家在植物科学主流刊物发表的研究论文数就是一个例证，在过去10年间增加了4.6倍，特别是在国际顶级学术刊物，如*Cell*、*Nature*和*Science*等上发表论文量大幅度增加(Chong and Xu, 2014)，这也暗示在某些领域我国植物科学研究已从跟踪发展到引领地位(种康等, 2016)。据统计，2015年，中国本土科学家在植物科学领域三大顶级刊物(*The Plant Cell*、*Plant Physiology*和*The Plant Journal*)发表的论文总数为242篇，仅次于美国，位居世界第二(表1)。此外，近5年来的统计数字显示，中国作者在上述三大顶级刊物上发表的文章数量一直呈上升趋势；而其它国家作者总和在三刊的文章数

表1 2015年在植物科学三大顶级刊物发表文章总数前5名的国家(数据来源: Web of Science)

Table 1 The number of articles published in *The Plant Cell*, *Plant Physiology*, and *The Plant Journal* from top 5 countries in 2015 (data sources: Web of Science)

国家	文章数量	所占比例(%)
美国	367	36.6
中国	242	24.2
德国	185	18.5
日本	111	11.1
法国	107	10.7

量持续走低(图1)。特别是在*The Plant Journal*和*Plant Physiology*两刊上，2015年中国作者发表的文章数量与前一年相比分别增长了近20%，成为世界上发表文章数量最多的国家之一，且呈现出强劲的上升态势。

另外，据我刊不完全统计，2015年中国本土植物生命科学领域的科学家在植物及相关学科主流学术期刊上发表论文总数为379篇，其中120篇发表在最具影响力的刊物，如*Science*、*Cell*和*Nature*系列、*PNAS*、*EMBO Journal*、*The Plant Cell*和*Molecular Biology and Evolution*等上，与2011年的数据(217篇和65篇)相比有大幅提升。中国本土植物生命科学家在主流刊物发表文章数量上处于明显的优势地位。近5年来中国作者在三大顶级刊物上发表文章的篇均被引

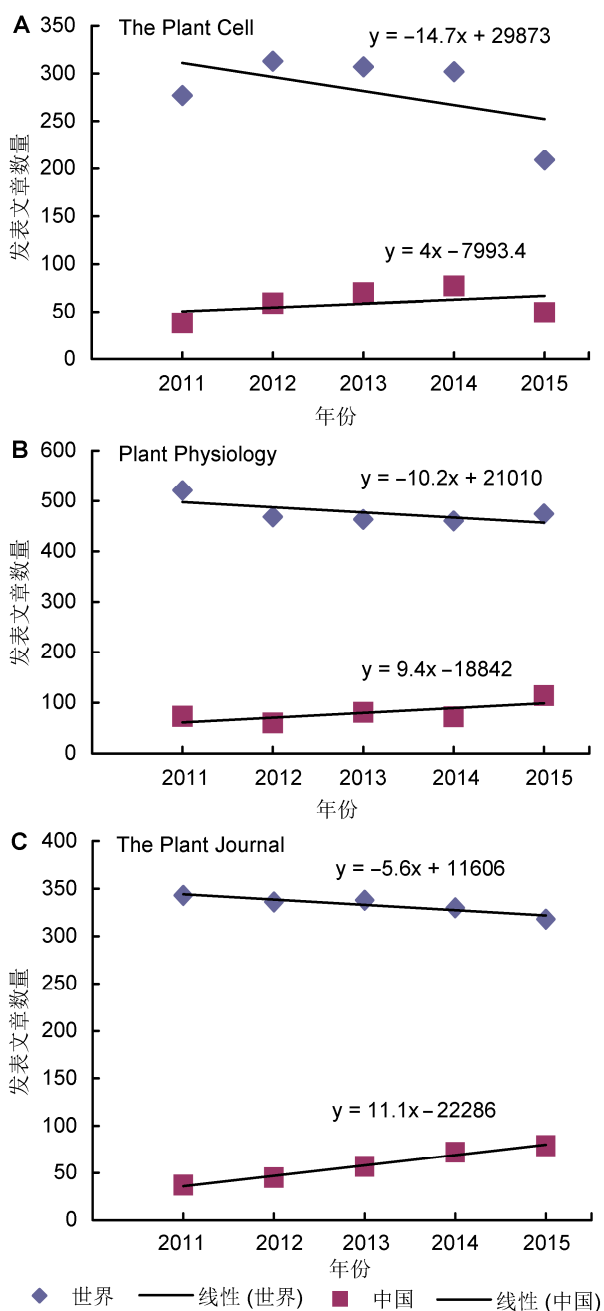


图1 2011–2015年中国与世界其它国家作者在三大植物科学领域著名学术期刊的发文量统计(数据来源: Web of Science)

Figure 1 Annual number of plant science publications originating from China and other countries in the world from 2011 to 2015, based on 3 top plant science journals (data sources: Web of Science)

频次与欧美等发达国家相当(图2)。在植物科学的诸多领域, 中国科学家取得了令国际同行所瞩目的成果。

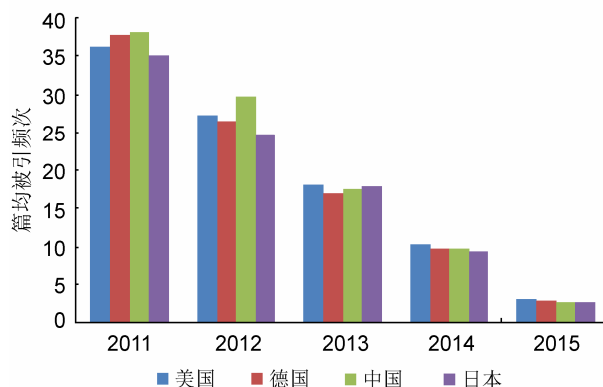


图2 2011–2015年中国与美国、德国及日本作者在三大著名学术期刊(*The Plant Cell*、*Plant Physiology*和*The Plant Journal*)发表文章的篇均被引频次(数据来源: Web of Science)

Figure 2 Average citations per paper in China, USA, Germany and Japan during 2011 to 2015, based on 3 top plant science journals (*The Plant Cell*, *Plant Physiology* and *The Plant Journal*) (data sources: Web of Science)

2015年中国生命科学领域十大进展中, 植物科学有两项入选, 即水稻耐寒机制研究和高等植物光系统I (PSI)与捕光天线的超分子复合物(LHCI)晶体结构的解析。中科院植物所种康研究组的研究成果“水稻低温QTL基因编码蛋白COLD1感受与防御寒害机制的发现”在*Cell*期刊上以长文的形式并作为封面文章发表, 且入选了“*Cell* 2015年度最佳论文”和“2015 Cell Press中国年度论文”; 同时, 被同行专家评为“2015细胞信号转导突破”之一(Adler, 2016)。该研究组利用籼稻93-11和粳稻日本晴构建了遗传群体, 发现水稻耐寒性是由1个重要数量性状遗传位点(QTL)基因COLD1决定。该基因7个SNP位点中的SNP2特异地影响了COLD1活性而赋予粳稻耐寒性。COLD1编码1个具有9次跨膜结构域的G-蛋白信号调节因子, 蛋白质定位于细胞膜和内质网上, 可能作为离子通道或其一部分调控细胞中Ca²⁺的浓度(Ma et al., 2015c)。研究成果揭示了通过人工驯化及选择得到的COLD1等位基因和特异SNP赋予水稻耐寒性的新机制, 可直接用于对超级杂交稻亲本93-11和其它籼粳稻的耐寒性改良, 对于水稻稳产分子设计育种有巨大的应用潜力。这一重要发现受到国内外同行专家的关注和高度评价。*Cell* (Manishankar and Kudla, 2015)和*Science Signaling* (Gough, 2015; Adler,

2016)等诸多主流学术期刊对该文进行了专评(左建儒和陈凡, 2015; Gardener and Kumar, 2015; Shi and Gong, 2015; Shi and Yang, 2015; Wan, 2015; Li and Lin, 2016)。

中国科学院植物研究所匡廷云研究组解析了高等植物PSI-LHCI超分子复合物2.8Å的最高分辨率晶体结构。该成果以长文形式并作为封面文章发表在*Science*期刊上。该研究组首次在原子水平上揭示了这一分子量高达600 kDa的超大分子复合物的精细结构,并根据这一高分辨率结构提出了LHCI向PSI核心复合体能量传递的4条可能途径(Qin et al., 2015)。研究成果为探究高等植物高效吸能、传能和转能的机理奠定了结构基础;对于阐明光合作用机理以及实现光合作用高效人工模拟均具有重大的理论和现实意义。值得一提的是,人工模拟植物光系统II (PSII)研究中有重要进展,中科院化学所张纯喜研究组成功地合成了结构和性能均与自然界光合裂解水催化中心Mn4Ca簇类似的人工模拟物(Zhang et al., 2015c),该成果发表在*Science*期刊上,且同期以“光系统II放氧复合物近似模拟”为题刊发了评论文章(Sun, 2015)。

在乙烯信号转导分子机制研究方面也取得了重要进展。郭红卫研究组与美国北卡罗来纳州立大学的研究人员同期分别证明了EIN2具有转导乙烯信号的重要功能,并发现了1条由EIN2、EIN5和EBF1/2非编码区共同组成的在P-body中进行乙烯信号翻译水平调控的新通路。该研究是近年来继EIN2“剪接、穿梭”模型后,乙烯信号转导研究的又一重要突破(Li et al., 2015j; Merchante et al., 2015; 施怡婷和杨淑华, 2016)。研究成果首次证明了mRNA非编码区在植物中参与信号识别,为植物信号转导的解析和完善提供了重要思路。此外,郭红卫研究组在植物调控基因沉默方面也有新突破,他们揭示了植物内源基因避免遭受细胞内重要的免疫机制,即转录后基因沉默系统攻击的机制,发现了抑制内源转录后基因沉默的双保险模块——功能冗余的2条细胞质RNA降解途径。该研究显示,尽管基于RNAi的免疫系统对植物必不可少,但它是一把“双刃剑”,如果失控会严重危及自身的基因表达(Zhang et al., 2015j)。

清华大学柴继杰研究组和中科院遗传与发育所杨维才研究组合作,首次探明了磺胺素受体激酶

(PSKR)识别磺胺素(PSK)及识别后的激活机制,为理解植物小肽-受体激酶的作用方式提供了一个新的模型。该研究发现,PSK小肽结合到细胞膜上的PSKR1胞外结构域中不完整的island结构域上,稳定其结构,进而PSKR1招募共受体形成异源二聚体,通过LRR结构域的二聚化完成配体感应,使其胞内结构域磷酸化并激活下游信号通路(Wang et al., 2015x)。

中国科学家田大成在植物突变与杂合度的相关性研究中取得了重要进展,发现了双亲染色体之间的差异在子代染色体中可能有着潜在的促进突变作用(Yang et al., 2015d)。这一成果不仅表明了生物体的突变速率与物种的交配方式和个体的染色体差异等有着密切的关系,而且加深了人们对突变的分子基础及物种形成和演化过程的理解。

春季展叶物候期的变化是描述气候变化所带来的生态影响的关键指标。北京大学朴世龙研究组使用1 245个站点的7种欧洲主要树种的春季展叶物候数据证明,植被展叶物候期对于气候变暖的敏感性发生了显著降低(Fu et al., 2015)。该研究成果对现有的物候模型和科学界对于物候与环境驱动因子之间关系的理解是一个巨大的挑战。

2015年可以说是中国自然科学领域的里程碑年,由于发现青蒿素及其抗疟疾新药疗法,屠呦呦先生获得2015年诺贝尔生理学或医学奖。1960–1970年,在国家组织协调之下,攻关“疟疾新药”,屠呦呦研究团队与中科院等机构科学家合作,从《肘后备急方》等中医古典文献中获取灵感,发现了青蒿素,开创了疟疾治疗新方法,使数以亿计患者受益。这是中国本土科学家首次获得的自然科学领域诺贝尔奖,也是中国植物化学和中药学巨大成就受到国际认可的例证。

在中国植物科学高速发展的带动下,中国植物科学学术期刊(如*Molecular Plant (MP)*和*Journal of Integrative Plant Biology (JIPB)*)也步入了国际同类期刊的前列。MP创刊仅9年,其排名在SCI收录的国际植物科学209种期刊中跃升至第6位,居于前2.87%。具有中国植物科学历史传承作用的JIPB在2015年国际植物科学期刊的排名上升至第24位,居于前11.5%。上述刊物在国际同类期刊中声名鹊起无疑在某种程度上契合了我国植物科学在国际学术界的地位,是中国作者在国际学术界展示研究成果的高水平交流平台。而以《植物学报》为代表的中文学术

期刊受到国家的重点支持(2015年荣获中国科协精品科技期刊工程项目(第4期)——学术质量提升),增强了我们长期以来坚持办好中文期刊的信心。《植物学报》是科技信息的交流平台,同时也是传播中国科学文化和培育青年科学家成才以及宣传普及科学知识的平台。

下面我们将按照不同的研究方向简要回顾2015年中国植物科学领域取得的较为重要的研究成果(资料来源:国际著名的综合性学术期刊和植物科学的顶级及顶尖刊物),以帮助读者全面、系统地了解当前中国植物科学发展的最新前沿和热点。由于资料收集及篇幅所限,难免遗漏,敬请谅解。

1 植物发育、代谢与生殖的遗传调控

1.1 植物发育的遗传调控

植物种子和器官大小是重要的产量性状,大小调控也是一个基本的发育生物学问题。然而,植物决定其种子和器官最终大小的分子机理目前并不清楚。中科院遗传与发育所李云海研究组从拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)中分离了一些大种子和器官的突变体 da 。其中, $da1-1$ 突变体形成大的种子和器官。 $DA1$ 编码1个泛素受体蛋白,该蛋白是调控种子和器官大小的关键因子。该研究组进一步研究发现, $DA1$ 、 $DAR1$ 和 $DAR2$ 能与转录因子TCP14及TCP15互作,调控TCP14和TCP15蛋白的稳定性,进而通过调控细胞周期相关基因的表达抑制核内复制(Peng et al., 2015)。该研究结果表明,泛素受体 $DA1$ 、 $DAR1$ 和 $DAR2$ 及转录因子TCP14、TCP15通过影响核内复制调控细胞和器官的生长。在此基础上,李云海研究组又以拟南芥和水稻为模式,对调控种子大小的机制进行了系统研究。他们筛选鉴定了1个 $da1-1$ 的显性抑制子突变体 $sod7$,发现 $SOD7$ 编码1个转录抑制因子 $NGAL2$ 。该抑制因子能够通过母本效应的方式抑制胚珠和种子珠被的细胞分裂,从而控制种子大小。过量表达 $SOD7$ 导致种子变小,而同时敲除 $SOD7$ 及其同源基因 $DPA4/NGAL3$ 的双突变体的种子显著变大。进一步研究表明, $SOD7$ 和 $DPA4/NGAL3$ 与调节种子大小的基因 KLU 作用于同一条途径,且 $SOD7$ 能直接结合 KLU 基因的启动子进而抑制其表达(Zhang et al., 2015k)。该研究对于深入理解植物种子和器官

大小调控的分子机理及提高产量等具有重要意义。此外,西北农林科技大学赵惠贤研究组还对影响小麦(*Triticum aestivum*)籽粒大小的分子机制进行了探讨。他们对 $TaCYP78A3$ 基因在影响种子大小方面展开了相关功能研究,发现 $TaCYP78A3$ 编码小麦细胞色素P450 CYP78A3蛋白,在小麦的生殖器官中特异性表达。 $TaCYP78A3$ 基因的缺失会导致小麦种皮细胞数量减少,种子变小(11%);而在拟南芥中过量表达该基因则会导致种皮细胞数量增多以及种子变大(11%–48%)。该研究表明, $TaCYP78A3$ 是1个影响小麦种子大小和种子发育的重要基因(Ma et al., 2015b)。

粒重是影响作物产量的重要农艺性状。中国农科院油料作物所王汉中研究组揭示了油菜粒重调控的分子机制。他们利用千粒重差异显著的油菜(*Brassica napus*)品系zy72360和R1构建群体,通过精细定位和表型相关性分析,结合基因测序及转基因功能分析确定了 $ARF18$ 是控制粒重及角果长度的关键基因。该基因的过量表达可使粒重变异15%,而角粒数保持不变。研究表明, $ARF18$ 具有转录抑制活性。进一步应用基因表达模式和转录组分析显示,油菜zy72360的 $ARF18$ 功能丧失导致角果变长,从而增加了角果皮光合面积,为种子发育提供了更多的光合产物,进而导致种子粒重增加(Liu et al., 2015c)。该研究不仅为油菜高产品种的分子设计和培育奠定了基础,而且为小麦和棉花等其它重要多倍体作物产量基因克隆提供了借鉴。

种子萌发受到许多外界环境的影响,其中种子如何精确地感知光对于植物生存至关重要。北京大学邓兴旺研究组发现了1个在黑暗条件下抑制拟南芥种子萌发的基因—— $DET1$ 。突变体 $det1$ 在黑暗条件下萌发率高,过表达 $DET1$ 则会降低黑暗条件下拟南芥种子的萌发率。研究表明 $DET1$ 位于促进种子萌发基因 $HFR1$ 和抑制种子萌发基因 $PIF1$ 的上游,且 $DET1$ 能与 $COP10$ 形成复合体介导 $HFR1$ 的降解,同时 $DET1-COP10$ 复合体还能与 $PIF1$ 结合,阻止 $PIF1$ 的降解。通过计算分析发现,光调控种子萌发存在 $phyB-DET1-Protease-PIF1$ 这样一条独立的调控途径(Shi et al., 2015b)。该研究揭示了光调控种子萌发的中心抑制子及转录因子上游的调控机理,并深入全面地阐述了光调控种子萌发的分子网络,为分子改良农作物

种子萌发性状,提高种子发芽率提供了重要理论依据。

植物分枝直接关系到植物发育的可塑性和作物的产量。一系列重要的转录因子,如RAX1、RAX2和RAX3等,控制了侧分生组织的形成。北京大学秦跟基研究组发现了导致拟南芥分枝增多的基因EXB1 (EXCESSIVE BRANCHS1),该基因编码1个WRKY家族转录因子WRKY71。过表达EXB1和获得性功能突变都导致拟南芥分枝增加,株型矮小。研究表明,EXB1通过直接调控RAX1、RAX2和RAX3的表达从而控制腋芽分生组织的起始过程。同时,植物激素生长素也在EXB1促进植物分枝形成的过程中起重要作用(Guo et al., 2015a)。该研究不仅发现了一个重要的调控植物分枝的基因,完善了植物分枝调控网络,还为通过分子设计育种提高农作物产量提供了基因资源。

拟南芥表皮毛的形成是研究植物细胞分化和发育的重要模型。浙江大学甘银波研究组前期的工作表明,拟南芥GIS和GIS2等C2H2类锌指蛋白通过调控赤霉素(gibberellic acid, GA)和细胞分裂素信号通路进而调控气孔细胞的发育。在此基础上,该研究组进一步鉴定了1个新的C2H2锌指蛋白GIS3。gis3突变体在茎生叶、侧枝、萼片和主茎上呈现出气孔数量显著减少的表型,GIS3过量表达则导致表皮毛密度增加,并在雌蕊表面出现异位的表皮毛。深入研究后发现GIS和GIS2是GIS3的直接靶点(Sun et al., 2015a)。

冠根(不定根)是水稻须根系的主要组成部分。华中农业大学赵毓研究组早期的研究发现WOX11在新起始的冠根分生组织中特异表达,对冠根的发育起重要作用(Zhao et al., 2009)。后续研究中,赵毓研究组鉴定到1个WOX11的互作蛋白ERF3,该蛋白是AP2/ERF转录因子家族的一个成员。ERF3基因在冠根发生和生长过程中表达,为冠根发育所必需,并对生长素和细胞分裂素响应基因的表达具调控作用。在wox11突变体中,下调ERF3基因的表达导致更严重的根部表型,在wox11突变体中过表达ERF3则回复wox11突变体的表型,说明这2个基因在调控冠根发育的过程中协同作用。ERF3和WOX11共同调控细胞分裂素响应基因RR2,但二者的表达谱仅有部分重叠,二者对RR2基因表达以及冠根发育调控具有时空特异性。此外,ERF3调控的RR2基因表达参与冠根的

起始,而ERF3/WOX11的互作很可能在冠根伸长过程中抑制RR2基因的表达(Zhao et al., 2015e)。该研究揭示了水稻冠根发育的一种根本调控机制,加深了我们对作物不定根形成的理解。

拟南芥GL2基因编码1个调控表皮组织细胞分化的转录因子。在根毛的形态建成过程中,GL2在非根毛细胞中抑制根毛发育,是细胞命运决定和细胞分化调控网络中的关键节点。但目前对GL2调控下游靶基因及其相关信号通路的机制还所知甚少。北京大学瞿礼嘉研究组与日本的科研单位合作,鉴定了5个GL2的直接靶基因。这些靶基因均编码bHLH类转录因子,并在根毛细胞中特异表达,而在非根毛细胞中被GL2抑制。利用GL2启动子驱动其中2个靶基因在非根毛细胞中表达会导致根毛发生(Lin et al., 2015b)。该研究揭示了GL2通过直接抑制bHLH类转录因子基因表达进而调控根毛发育的机制。根瘤菌通过侵染线进入豆科植物根系,引起根毛顶端膨胀、分支和卷曲。但目前根瘤菌诱导根毛变形的分子机制尚不清楚。中科院上海植物生理生态所王彦章研究组发现,根瘤菌分泌的寡糖信号分子——结瘤因子不仅能够诱导根毛中1个II类小GTP酶ROP10短暂地上调表达,而且可以改变根毛顶端质膜上ROP10蛋白的定位。ROP10:GFP定位于结瘤因子诱导的新极性生长点、分权根毛以及包裹根瘤菌的卷曲根毛的质膜上,响应结瘤因子处理和根瘤菌侵染。进一步研究发现,ROP10以依赖于GTP结合的形式与结瘤因子受体激酶NFP的激酶区互作。过表达野生型和GTP结合形式的ROP10也增强结瘤因子诱导的标记基因ENOD11的表达(Lei et al., 2015c)。该研究为认识豆科植物共生体系建立过程中根毛细胞极性变化以及根毛侵染起始调控提供了新线索,显著促进了对根瘤共生过程的根毛变形分子机制的理解。

根尖分生区通过细胞分裂不断产生新的细胞,是根生长发育的基础。所有植物根尖分生区均有一个静止中心(quiescent centre, QC),围绕着QC的是根部不同组织发生的起始细胞,即根尖干细胞。QC又被称为干细胞组织中心,是维持干细胞非分化状态所必需的。干细胞组织中心细胞、干细胞和根尖分化细胞共同构成了根尖干细胞微环境(stem cell niche)。WOX5 (WUSCHEL-HOMEOBOX 5)是WUS的一个同源蛋白,在QC细胞中特异表达,是调控根尖QC维持的重

要转录因子(许智宏和种康, 2015)。北京大学朱玉贤研究组发现, ROW1 (REPRESSOR OF WUSCHEL1)能与WOX5启动子区的H3K4me3结合, 抑制WOX5在近分生组织区(proximal meristem)的表达, 是QC维持和干细胞微环境发育所必需的(Zhang et al., 2015)。该研究证实ROW1是1个关键性负调控因子, 可以同时抑制干细胞决定因子WUS和WOX5的表达, 进而维持整个植物茎端和根端分生组织干细胞的正常发育与分化, 是继发现ROW1调控茎端分生组织发育以来在植物干细胞研究方面的又一重要突破。

玉米(*Zea mays*)胚乳的发育过程中, O2 (Opaque2)是一个非常重要的转录因子。O2基因的缺失会提升玉米种子的营养价值, 但同时也会带来其它影响造成农艺品质下降。上海大学宋任涛研究组对O2的转录调控网络展开研究, 检测了o2突变体的转录组以及O2的DNA结合靶点基因。通过整合转录组和靶点分析数据, 鉴定了35个受O2转录因子调控的候选靶基因。同时, 他们通过功能分析鉴定了4个O2转录因子结合的顺式作用元件, 并发现O2能直接调控大多数玉米醇溶蛋白的表达以及2个与碳、氨基酸代谢和非生物胁迫响应相关的转录因子(Li et al., 2015a)。该研究给出了一个分层调控的模型, 解释了Opaque2突变造成的多效性的生物学效应, 是玉米蛋白品质研究的一个重要进展。

植物在从萌发向幼苗发育转变的过程中需要进行暗形态生长, 包括下胚轴的快速伸长等。中科院华南植物园侯兴亮研究组利用拟南芥下胚轴发育异常突变体鉴定了LEC1 (LEAFY COTYLEDON1)基因。研究表明, LEC1可以在光照和黑暗条件下的幼苗中表达, 但不在莲座叶中表达, 异位表达LEC1可充分诱导体细胞胚的形态建成。PIF4的功能缺失突变体表现出下胚轴变短, 类似于lec1-4的表型。研究人员发现, PIF4可与LEC1以一种黑暗依赖性的方式互作。在拟南芥中, LEC1和PIF4通过直接结合下胚轴伸长基因启动子区的G-box, 调节下胚轴生长相关基因(如IAA19、YUC8、ATHB-2和IAA29)的表达。LEC1能够增强PIF4对下游靶基因的亲和力(Huang et al., 2015b)。该研究表明LEC1与PIF4形成的复合体共同调节下游胚后发育基因的表达, 从而控制自身种子萌发向幼苗生长的转变过程。

籽粒大小与颖花数是影响水稻产量的重要因素, miR396-GRF模块在拟南芥和水稻等植物的营养器官和花器官生长发育过程中扮演着多面角色。武汉大学李绍清研究组利用miRNA芯片筛选杂交水稻Yuetai-A/9311及其亲本幼嫩花序中差异表达的miRNA, 发现将筛选到的miR396b在籼稻Yuetai-B中过量表达会导致其花序短小、次级枝梗和颖花数量严重减少; 过表达miR396b的无效类似物(MIM396)或OsGRF6 (miR396b的靶基因), 水稻的次级枝梗数和颖花数量则显著增加。RNA-seq和ChIP-seq分析发现, OsGRF6是生长素IAA信号途径的正调控因子, 在生长素相关基因FMO (OsYUCCA-like)、OsARF2和OsARF7的启动子区显著富集。OsGRF6可以体外结合花序发育的重要调控基因OsTAWAWA1以及OsMADS34的CGSMR序列, 由此调控水稻花序的发育(Gao et al., 2016)。该研究揭示了miR396-GRF模块调控水稻籽粒大小和穗粒数的分子机制, 显示多个miR396变体参与了水稻粒形的调控, 为进一步探讨这些分子的调控网络奠定了坚实的基础(刘玲童和王台, 2016)

细胞分裂素是调控植物生长发育的重要激素。植物地上部分的器官原基起始于顶端分生组织, 并在营养生长阶段发育成叶片, 在生殖生长阶段发育成花。在顶端分生组织和正在起始的原基之间, 形成了一群特殊的边界细胞, 这些细胞将分生组织活动与器官生长区分开来。中国农业大学张小兰研究组对拟南芥边界调控基因HAN、2个分生组织调控因子BP和PNH以及3个器官原基特异表达基因PTL、JAG和BOP在花发育过程中的互作展开研究。结果表明, 拟南芥边界调控基因HAN对花瓣的数量起决定作用。HAN通过与PNH互作而调控分生组织的形成, 通过直接促进JAG和BOP2的表达来调控花器官的发育, 并且通过调控编码细胞分裂素降解酶基因CKX3的表达进而介导细胞分裂素在边界细胞中的内稳态(Ding et al., 2015a)。该研究解析了边界细胞中HAN的功能, 揭示了植物边界细胞与分生组织和器官原基之间在花发育过程中的相互联系。

中国农业大学贾文锁和李冰冰研究组对不耐储存水果草莓(*Fragaria ananassa*)的果实成熟信号转导机制进行了深入研究, 发现草莓FaSnRK2.6蛋白是果实发育和成熟的负调控因子, 并同时参与调节温

度介导的草莓果实成熟。草莓果实成熟对温度高度敏感,高温促进成熟,低温抑制成熟。在草莓发育和成熟过程中,*FaSnRK2.6*的表达显著降低。转基因实验显示,降低*FaSnRK2.6*基因表达促进果实成熟,过量表达该基因则抑制果实成熟。与之相吻合,随着温度的升高,*FaSnRK2.6*的表达显著降低,而改变*FaSnRK2.6*的表达水平会影响一系列温度响应基因的表达(Han et al., 2015c)。

磷酸化是重要的蛋白翻译后修饰方式,然而未有明确证据表明磷酸化在植物木质素合成中的作用。东北林业大学姜立泉研究组的研究表明,杨树(*Populus*)可以通过磷酸化关键酶PtrAldOMT2的活性开启或关闭木质素的生物合成。体外磷酸化以及蛋白质组学分析均表明,PtrAldOMT2的Ser¹²³或Ser¹²⁵被磷酸化后会直接影响到PtrAldOMT2的活性进而终止木质素的合成反应,使得杨树木质素含量及组成发生改变。该木质素酶磷酸化位点在多种植物中是保守的,这说明木材形成过程中磷酸化普遍介导了木质素的合成(Wang et al., 2015h)。该研究加深了我们对木质素形成机制的认识,为建立木材的重要经济用途奠定了基础。

植物种子的老化劣变是自然界的普遍现象,也是种质资源保存面临的严重问题。北京林业大学汪晓峰研究组发现,榆树(*Ulmus pumila*)种子老化过程存在典型的细胞程序性死亡特征。他们利用激光共聚焦显微镜和透射电镜检测了种子老化过程中线粒体在胞内的分布及聚集情况,证实老化过程中活性氧的产生与线粒体的形态改变具有时空一致性。此外,研究还发现线粒体通透性转换孔(mitochondrial permeability transition pore, MPTP)相关基因在种子老化初期明显上调,时间上响应于活性氧的产生并与线粒体形态改变密切相关(Wang et al., 2015s)。该研究为从细胞和分子水平上阐明种子老化机理打下了坚实的理论基础,为进一步探究延缓种子老化的方法提供了重要线索。

1.2 植物代谢遗传调控

玉米是全世界最重要的作物之一,初级代谢又是植物正常生长和发育的分子基础。但目前对玉米初级代谢的遗传尚知之甚少。华中农业大学严建兵研究组与德国的科研单位合作构建了1个玉米重组自交系群体的

高密度遗传图谱,测定了玉米重组自交系3个不同组织的初级代谢产物,并构建了玉米初级代谢网络,进而探究初级代谢产物与玉米农艺性状之间的联系。他们从重组自交系的3个不同组织中鉴定出79个初级代谢产物;从定位到的297个数量性状位点(QTL)来看,其中13.8%的效应值比较大(>15%),86.2%的效应值比较小(<15%)。上位互作效应存在于四分之一的代谢物中,平均能解释表型变异为6.6%,暗示上位性在某些初级代谢物中起着重要作用。通过构建网络,他们发现初级代谢产物具有组织特异性,与农艺性状间存在紧密联系,并发现与农艺性状共定位的QTL(Wen et al., 2015)。该研究为进一步利用代谢产物进行产量及品质性状的遗传改良奠定了基础。

柑橘(*Citrus reticulata*)是全球最重要的果树作物,但柑橘采后生物学研究一直处于柑橘产业链的薄弱环节,直接限制了其贮藏保鲜理论和技术创新。华中农业大学程云江研究组以4种主栽柑橘品种的成熟果实为材料,通过分析转录组和代谢组数据揭示了柑橘果实采后衰老特征并建立了柑橘衰老模型。此外,他们还构建了柑橘全基因组水平的代谢网络(citrus Cys)。分析结果显示,糖类在果肉中更活跃,而有机酸在果皮中更活跃且在整个代谢网络中有更强的影响力。结合其它网络分析方法,发现了决定宽皮柑橘与紧皮柑橘差异的转录因子,及柑橘果实衰老过程存在果皮-果肉之间水分和营养的运输,转运蛋白参与该过程。另外,通过比较柑橘与番茄(*Lycopersicon esculentum*)和葡萄(*Vitis vinifera*)的激素相关基因表达模式,揭示了柑橘特有的非呼吸跃变特征受到乙烯和ABA的共同调控(Ding et al., 2015c)。该研究为柑橘果实成熟衰老调控和贮藏保鲜新技术研发提供了重要的理论依据,对揭示跃变型与非跃变型水果成熟衰老调控途径的异同提供了丰富的数据支持,具有普遍的植物生物学意义。

R2R3-MYB类转录因子参与调控植物苯丙烷类代谢途径。在拟南芥中,MYB4、MYB7和MYB32是含有EAR抑制基序的一类R2R3-MYB转录因子。SAD2(sensitive to ABA and drought2)蛋白能与MYB4蛋白互作从而介导SAD2-MYB4复合体进入细胞核启动MYB4的抑制子功能。然而,SAD2介导MYB4进入细胞核的分子机理尚待阐明。中国农科院吴燕民研究组和四川农业大学邵继荣研究组合作,发现SAD2蛋白

是介导MYB4蛋白进入细胞核的关键蛋白, SAD2蛋白不仅与MYB4互作, 还与MYB7和MYB32相互作用。进一步研究发现, MYB类转录因子除含有EAR抑制基序外, 还含有1个非常保守的GY/FDFLGL基序。蛋白质互作实验表明, GY/FDFLGL基序对MYB-SAD2复合体的形成起着关键作用。定点突变证明GY/FDFLGL基序中的天冬氨酸(Asp, D)起主要作用, 天冬氨酸(D)突变成天冬酰胺(Asn, N)后, MYB类抑制子不能进入细胞核(Zhou et al., 2015b)。该研究揭示了MYB类转录抑制子调控植物次生代谢生物合成的新机制。

类黄酮是自然存在于植物里的多酚抗氧化剂, 是植物重要的一类次生代谢产物。由R2R3-MYB蛋白、bHLH转录因子以及WD40-repeat蛋白构成的转录因子复合体MBW (MYB-bHLH-WD40)参与调控类黄酮合成途径相关基因的表达, 从而控制植物器官的着色, 以及参与调控多种其它生物学过程。已有研究表明, GL2 (GLABRA2)转录因子参与调控拟南芥表皮毛的形成和黏液的合成, 以及控制根部无根毛(non-hair)细胞和下胚轴无气孔细胞的形成, 其基因表达受到MBW复合体的调控。东北师范大学王树才研究组揭示了GL2的新功能, 证实了该基因可通过抑制部分MBW复合体基因的表达, 从而抑制花色素苷的合成。研究表明, GL2蛋白可结合到拟南芥PAP1、PAP2、MYB113和MYB114等基因启动子区的L1-box上。此外, GL2高表达抑制花色素苷合成途径基因DFR、ANS和UF3GT的表达, 这与MBW复合体表达被抑制以及花色素苷含量降低的表型相一致(Wang et al., 2015q)。

花色素苷(包括花青苷等)是水溶性黄酮类色素中最重要的一类, 存在于绝大部分陆生植物的液泡中, 是水果和花卉中主要呈色物质。血桃(*Prunus persica*)富含花青苷, 因具备清除体内自由基等保健功效, 深受消费者的青睐。中科院武汉植物园韩月澎研究组通过遗传作图将控制血桃呈色的基因定位于1个200 kb的区间, 然后结合比较转录组学研究, 克隆了控制血桃着色基因BL, 该基因位于花青苷MYB调节基因的上游, 在果实发育后期能与其它NAC基因形成异质二聚体激活MYB基因的转录, 进而促进花青苷代谢相关基因的表达, 最终导致果肉大量积累花青苷呈血色。但在果实发育前期SPL1基因抑制BL基因的表达,

因而果实不显红色(Zhou et al., 2015a)。该研究揭示了植物花青苷合成调控的新机制, 为今后植物花青素着色的遗传改良提供了理论基础与分子工具。

蝴蝶兰属植物及其栽培种具有丰富的色泽(黑、紫、红、黄和白等), 且花朵的着色模式多样化, 是研究花色和着色模式控制的理想材料。台湾成功大学陈虹桦研究组发现3个R2R3-MYB基因(*PeMYB2*、*PeMYB11*和*PeMYB12*)控制蝴蝶兰(*Phalaenopsis aphrodite*)红色的形成和着色模式。研究结果证实, *PeMYB2*是控制红色的主要基因, *PeMYB11*和*PeMYB12*也都可通过促进花色素苷合成途径中*PeF3H5*、*PeDFR1*和*PeANS3*的表达来促进花色素苷在花器官中的积累。*PeMYB2*、*PeMYB11*和*PeMYB12*共同控制花萼与花瓣的着色模式, 其中*PeMYB2*控制全红模式(full-red pattern), *PeMYB11*控制斑点模式(spot pattern), *PeMYB12*控制网脉模式(venation pattern)。唇瓣的着色则主要由后两者控制, 其中*PeMYB11*控制蕊柱和侧裂片内侧的红色斑点或条索的形成, *PeMYB12*控制中裂片的红色(全红模式)(Hsu et al., 2015a)。

油菜是世界上重要的油料和蔬菜作物, 其花原本为白色, 但由于发生了基因突变, 花瓣中积累了大量的类胡萝卜素, 结果变成黄色。尽管油菜花色的遗传研究已开展多年, 但其花色形成的分子机制尚不清楚。华中农业大学刘克德研究组从油菜中通过图位克隆的方法获得控制油菜花色的基因*BnaC3.CCD4*。研究发现, 白花株系的*BnaC3.CCD4*具有完整且有功能的读码框。黄花株系中*BnaC3.CCD4*的等位基因位点上含有CACTA-like转座子(TE1)插入, 导致编码框中断, 通过 β - β 途径积累较多紫黄素和其它类胡萝卜素物质, 同时也激活 β - ϵ 分支途径积累叶黄素(Zhang et al., 2015a)。该研究加深了人们对花色形成机理的认识, 为培育不同花色油菜新品种提供了可能。

1.3 植物生殖遗传调控

花粉管通过顶端生长将精子运送到胚珠以完成受精。位于花粉管顶端和亚顶端的微丝在这一过程中发挥重要作用, 并受到胞质内微丝结合蛋白的调控。前人的研究发现, 花粉管顶端高度动态的微丝从质膜上起始形成, 然而, 顶端质膜上形成的微丝是如何从膜上脱离进入胞质进行自我组织的却并不清楚。*RIC1*是植

物重要的分子开关ROP GTPases下游效应子RICs家族的成员蛋白。中国农业大学傅纛研究组发现, 敲除RIC1能促进花粉管的生长, 过量表达RIC1则显著抑制花粉管的生长。体外生化实验证明, RIC1具有Ca²⁺依赖的切割微丝的能力, 并能在微丝的正端起封端作用。在体内, RIC1定位在花粉管顶端的质膜上。花粉管顶端微丝切割频率在ric1-1花粉管中显著降低, 而在RIC1 OX花粉管中明显增加。通过构建影响质膜定位的RIC1点突变蛋白并在花粉管中表达, 发现RIC1的质膜定位对其调控花粉管的生长至关重要(Zhou et al., 2015e)。该研究证明了ROP信号途径中的重要成员RIC1在花粉管顶端质膜上以及胞质中通过切割微丝并在微丝正端封端调控微丝的组织动态与丰度, 揭示了花粉管顶端生长过程中调控微丝组织与动态的新机制, 为阐明花粉管顶端生长的调控机理提供了新证据。

膨压普遍存在于植物细胞, 与生长发育密切相关, 但人们对其调控的分子机制认识非常有限。杨维才研究组发现了1个影响花粉管体内生长的突变体*tod1 (turgor regulation defect 1)*, 该突变体花粉管内的钙离子浓度下降, 在花柱内生长缓慢, 不能及时有效地从花柱道中穿出, 导致部分雄性不育; 同时, 该突变体还表现出气孔关闭失调, 对植物激素ABA不敏感。对体外萌发花粉管的模拟压力环境生长实验和膨压测定显示突变细胞膨压增加, 表明TOD1基因参与调控花粉管和气孔保卫细胞的膨压。TOD1基因编码1个高尔基体蛋白, 在花粉管和角果表皮的保卫细胞中特异表达。进一步研究表明TOD1具有碱性神经酰胺酶活性, 它通过调节细胞内鞘氨醇及其下游活性分子——磷酸鞘氨醇的量和钙信号来调控细胞的膨压(Chen et al., 2015f)。该研究揭示了鞘脂类物质在花粉管膨压调节中的重要作用, 加深了人们对植物细胞膨压调控机制的认识。

花粉管导向机制对植物受精至关重要。目前的研究发现, 被子植物胚囊的助细胞、中央细胞和卵细胞都参与胚囊对花粉管的导向过程。但除了助细胞外, 中央细胞和卵细胞是如何调控花粉管导向的仍不清楚。杨维才研究组前期的研究证实, 中央细胞特异表达的转录因子CCG功能缺失会导致胚囊不能吸引花粉管。最近, 他们通过生化的方法分离了CCG的互作蛋白CBP1。CBP1编码1个在中央细胞特异表达的核

蛋白, 其突变导致胚囊不能吸引花粉管。进一步研究发现, CBP1与RNA Pol II、中介体(mediator)和AGL类转录因子互作, 调控助细胞中花粉管导向相关基因的表达。基于以上研究结果, 他们提出了花粉管吸引信号产生的非自主调控假说, 即中央细胞对助细胞的成熟及功能起关键作用(Li et al., 2015b)。该研究开创了从胚囊的整体作用来探讨花粉管导向调节机制的新思路, 为进一步探讨有性生殖过程中的细胞间通讯提供了重要切入点。同时, CBP1作为1个新的转录调控因子被发现, 也为中介体介导的转录调控分子机制研究提供了新线索。

遗传重组是物种进化的重要动力之一, 也是作物遗传改良的理论基础。长期以来, 遗传学家主要依赖于分离群体或者突变体材料来定位与重组有关的基因和剖析重组机制。分离群体通常通过杂交、自交和回交获得, 难以准确估计每次减数分裂过程发生重组交换的数目和来源。而突变体材料仅在拟南芥等少数物种中存在, 数目也非常有限。四分体是1个花粉母细胞减数分裂后的直接产物, 是遗传重组分析的理想材料。分离四分体的4个小孢子并进行单细胞基因型分析是研究遗传重组机制的最佳方案。尽管目前动物单细胞测序技术较为成熟, 但在植物中, 因为细胞壁的存在使得单细胞DNA的获取较为困难, 迄今未见植物单细胞测序的相关报道。面对这一挑战, 严建兵研究组创建了一种简单可行的方法, 成功分离了玉米四分体的4个小孢子, 并提取了其完整DNA, 首次实现了植物单细胞全基因组测序。通过对玉米F1单株24个四分体96个小孢子的全基因组测序分析, 获得了近60万高质量的SNP标记; 构建了接近单碱基水平的重组图谱, 首次准确计算出玉米单个细胞1次减数分裂平均发生19.3次重组交换; 定位了多个重组热点区域, 发现了基因转换(gene conversion)在重组过程中普遍发生的重要遗传现象; 并通过第1代测序技术验证了5个基因的转换区域, 同时精确估计了它们的大小(Li et al., 2015k)。该研究证实了在植物中存在较强的染色体和染色单体的负干涉及环境因素显著影响重组频率的重要遗传学现象。

1.4 水稻育性遗传调控及作物育种

细胞质雄性不育系是杂种优势利用的基础, 细胞雄性不育系、保持系和恢复系三系配套杂交水稻制种技术

的利用极大地提升了水稻产量,同时也带动了作物育种技术的发展。红莲型细胞质雄性不育(HL-CMS)是水稻细胞质雄性不育的主要类型之一。武汉大学朱英国研究组发现了HL-CMS的恢复基因RF6,研究显示RF6是1个三角状五肽家族(pentatricopeptide repeat family)蛋白。在线粒体内,RF6与己糖激酶6协同促进异常CMS相关转录本atp6-orfH79的加工,从而恢复HL-CMS的育性(Huang et al., 2015c)。该研究揭示了己糖激酶与细胞质雄性不育恢复之间的关联性,为认识细胞质雄性不育及育性恢复机制提供了新知识。

杂交水稻育种技术的成功是我国近几十年来取得的一项重要科技成就。伴随着汕优63和两优培九等一大批高产杂交稻品种的大面积推广,我国水稻总产量在较短时间内有了大幅度提升,为我国的粮食安全作出了巨大贡献。杂交稻的高产来自对水稻杂种优势的利用。杂种优势在很多物种中存在,但其遗传机理还不完全清楚。中科院上海生命科学研究院植物生理生态所韩斌研究组与国内多家科研单位合作对我国水稻主产区的1 495份杂交稻品种进行了基因组测序分析,揭示了大量杂种优势相关的优异等位基因。他们开发了一套全新的分析方法,有效地鉴定了高度杂合材料的基因型,构建了一幅杂交稻品种的精细基因型图谱。由于大多数杂交稻品种的亲本材料无法直接获得,他们还开发了一种多层迭代的计算方法,利用这1 000多份杂交稻品种和少量常用亲本的基因组信息,准确推测出这些杂交稻双亲(涵盖了目前育种中使用到的绝大多数不育系和恢复系)的基因组信息。该研究组在三亚和杭州两地对这些杂交稻品种进行了产量、品质和抗病共38项表型指标的鉴定考察;并利用这些农艺性状在群体水平上对杂交稻材料的纯合及杂合基因型的遗传效应进行了精细分析。结果表明,杂交稻中产量性状的表现与杂合程度相关性不高,杂交稻的高产主要来自大量优异等位基因的聚合。此外,他们还发现单位点超显性的存在;但无论数目上还是效应上,杂交稻品种中杂种优势的形成更多地依赖于产量位点上正向的不完全显性(Huang et al., 2015d)。该研究提供了丰富的杂交稻品种的基因组信息,阐明了产量优势的遗传基础,为杂交水稻的分子设计育种、杂种优势的机制研究以及通过基因组辅助的聚合育种技术培育出具有超亲优势的常规稻新品种打下了坚实的基础。

全基因组关联分析(genome-wide associations study, GWAS)方法,可使人们以相对较低的成本测试大量的水稻品种。华中农业大学张启发和练兴明研究组使用该方法对来自73个国家的1 479个水稻品种的低覆盖测序数据进行了分析,在籼稻亚种中鉴别出两大主要的亚群IndI (indica I)和IndII (indica II);并发现两亚群对应于籼稻中的2个杂种优势群。与自然选择类似,育种选择也会在基因组上留下印迹。研究人员检测了在indica I和indica II之间受到不同选择的200个基因组区段,覆盖了水稻基因组的7.8%。由于它们与育种有着密切的联系,故将其称为“育种印迹”。这些区段包括了与产量、株型、抗性以及营养吸收等重要农艺性状相关的许多已知功能基因和大量功能未知的位点。进一步研究发现,品种中育种印迹的数量与该品种的产量成正比,暗示了一个品种中育种印迹的数量可用于预测该品种的育种潜力;并且由于杂交水稻的双亲分别来源于不同亚群,因此杂种聚集了比双亲更多的育种印迹,推测育种印迹可能与杂种优势形成有一定的关系(Xie et al., 2015)。该研究所鉴定的育种印迹区段为进一步改良水稻提供了重要靶点,并且可能对改进基因组选择育种的策略也会有所帮助。

转基因作物具有许多优良的农艺性状,如抗虫、抗病和丰产等。但多数转基因系统用抗生素基因等作为选择标记,具有潜在的风险。由此,一批无选择标记的转基因技术开始涌现。浙江省农科院瞿绍洪研究组与国内多家科研单位合作,利用玉米Ac-Ds转座因子构建了水稻无选择标记转基因载体系统。他们将携带有目标基因的Ds元件与GFP蛋白基因相连,通过GFP蛋白的反向选择和PCR正向选择从子代中筛选出无选择标记、成功重整合并表达的水稻株系(Gao et al., 2015b)。该系统具有插入片段完整、片段边界明确及对初代转基因植株数目需求小的特点,有望在水稻及其它重要农作物改良中得到应用。

水稻多倍化后,多个等位基因互作产生了更多的组合和更多样的功能变化,从而比二倍体亲本拥有更高的杂合性和更迅速的环境适应能力。相对于二倍体杂交,水稻亚种间同源四倍体杂交在生物学和产量方面均具有更大的优势。然而,由于高度花粉不育导致的低生育力限制了其应用。华南农业大学刘向东和卢永根研究组利用杂种花粉不育基因近等基因系加倍

而来的同源四倍体水稻和携带多座位互作的F1配置杂交组合,获得F1花粉不育位点(Sa、Sb和Sc)上的同源四倍体杂交体。对其花粉母细胞减数分裂期间染色体行为和基因表达谱差异进行水稻同源四倍体的等位互作及相应的分子机制研究,发现水稻多倍性显著增强了花粉不育位点的等位基因间的上位互作,使F1减数分裂异常性增加,许多重要基因(如55个减数分裂时期特异表达的基因以及7个光系统I基因等)显著下调,其中编码DNA修复重组蛋白基因Os02g-0497500和泛素蛋白酶体基因Os02g0490000的下调十分明显,严重影响了减数分裂相关基因网络的协调性,导致F1花粉育性严重偏低(Wu et al., 2015c)。该成果不仅为进一步揭示杂种花粉不育基因多座位互作效应的分子机理并克服其不育性奠定了理论基础,而且为培育多倍体可育系的优势杂交水稻提供了新思路。

1.5 水稻农艺和品质性状的遗传调控

1.5.1 水稻农艺性状的遗传调控

水稻的生长形态如株型、种子粒型和穗型等都对水稻产量具有重要影响,但侧分枝模式(包括分蘖和花序分枝)是其产量的一个主要决定因素。张启发研究组在水稻中鉴定了1个由miRNA和转录因子组成的,控制分蘖(营养生长期产生)和稻穗(生殖生长期产生)分枝的调控网络。该基因网络由miR156/miR529/SPL和miR172/AP2通路组成。SPL基因对分蘖进行负调控,但正调控花序分生组织和小穗转变。SPL产生过多或过少都会减少稻穗分枝,但作用机制并不相同(Wang et al., 2015i)。该研究为理解禾本科植物的分枝调控及水稻遗传改良提供了重要启示。

株型是另一个决定产量的重要农艺性状,也是水稻人工驯化改良过程中的主要目标。目前,虽然一些与株型和产量相关的重要基因已被相继分离出来,但它们之间的内在调控机理还不够清晰。中国农业大学孙传清研究组与国内多家科研单位合作分离到1个影响水稻株型和产量的基因PAY1 (PLANT ARCHITECTURE AND YIELD 1)。基因功能研究的结果表明,PAY1通过影响生长素运输活动和改变内源性吲哚-3-乙酸的分布来调控水稻株型发育。与对照相比,PAY1基因过表达植株的每穗粒数显著增加,产量提高近38%;利用分子标记辅助选择将PAY1基因渗入水稻

栽培品种后,发现产量与亲本相比同样有显著提高,证实了PAY1基因是一个有利于建立理想株型和培育高产水稻品种的重要遗传资源(Zhao et al., 2015b)。该研究结果为超高产水稻理想株型分子设计育种提供了基因资源,同时也为水稻有利基因的聚合利用奠定了理论基础。

籽粒大小是水稻产量的构成要素之一,长期以来一直是很多作物育种改良的重要目标。生长素作为最重要的植物激素之一,参与了植物生长发育的许多关键过程。尽管生长素的合成、运输和信号转导在模式植物拟南芥中研究得比较深入,然而其在作物中的研究和对作物产量的影响仍知之甚少。中科院遗传与发育所储成才研究组与李家洋研究组合作,通过对1个水稻大粒显性突变体Bg1-D (Big grain1)的研究,发现BG1编码1个受生长素特异诱导的早期响应的未知功能蛋白,该蛋白在水稻茎和穗的维管组织中特异表达。他们同时发现BG1过表达株系生长素极性运输能力显著增强,并导致水稻籽粒显著增大。田间实验表明,BG1过量表达株系与对照相比千粒重增加25%,产量增加21%;且BG1过表达植株生物量也显著提高。进化分析表明,BG1在高等植物中具有高度保守性。过表达BG1同样使双子叶植物拟南芥种子增大及生物量增加(Liu et al., 2015g)。该研究揭示了BG1在单、双子叶植物生物量及作物产量改良中均具有极大的应用潜力。

穗发育是水稻生殖过程中的重要阶段,对谷物产量起着决定性作用;同时,水分散失过快会使植物受到干旱胁迫,引起植物早衰,严重影响作物的产量。但目前对水稻穗退化和植物对失水环境胁迫响应的分子机制还所知甚少。中科院遗传与发育所左建儒研究组鉴定到1个TUT1/OsSCAR1基因,该基因具“一因多效”功能,同时影响根、茎秆、叶片、气孔、花药和花粉粒等多个性状的发育。分子遗传研究表明,TUT1编码cAMP受体/Wiskott-Aldrich综合症蛋白家族类verprolin同源(SCAR/WAVE)蛋白。研究发现,TUT1包含真核生物中SCAR/WAVE蛋白的保守功能结构域,可在体外激活2/3的肌动蛋白相关蛋白,进而促进肌动蛋白成核与聚合,在水稻穗发育中发挥重要作用(Bai et al., 2015)。中国水稻研究所曾大力研究组也进行了类似研究。他们利用1个苗期叶片边缘就开始发白并枯萎的早衰突变体es1 (early senes-

cence 1), 借助图位克隆手段分离了*ES1*基因, 该基因编码1个类SCAR蛋白(SCAR/WAVE复合体的一个重要组分)。*ES1*突变引起水稻单位叶面积上的气孔数明显增多, 导致水分散失过快而表现早衰。*es1*还表现水分循环加快及根部吸水能力增强等适应性特征(Rao et al., 2015)。该研究为培育水稻耐旱新品种提供了新的基因资源。

穗型及粒型也是水稻重要的农艺性状, 与稻米的产量以及外观和加工品质紧密相关。其中水稻直立穗型是继矮化和理想株型育种后, 在适应更高产量要求中的又一次重要形态变化, 成为株型育种的一项重要形态指标。水稻穗型和粒型是受多基因控制的数量性状, 其形成包含表达水平与蛋白水平的复杂调控过程, 但具体机制尚不明确且许多与之相关的基因仍有待分离和鉴定。中国农科院作物所万建民研究组以水稻宽粒和直立穗突变体*fuwa*为材料, 通过图位克隆的方法鉴定分离了1个水稻粒型和穗型的关键调控因子*FUWA*。该基因编码1个含有NHL结构域的未知功能蛋白。研究发现, *FUWA*主要在穗原基和小花原基部位表达, 通过负调控细胞分裂影响稻穗的生长发育。对125份来自16个不同地区水稻品种的*FUWA*编码区的测序和遗传多样性分析结果表明, *FUWA*基因在这些资源中高度保守。在所测的普通野生稻(*Oryza rufipogon*)中共存在13种*FUWA*氨基酸单倍型, 而受瓶颈效应影响, 栽培种只包含1种单倍型(Hap_1)。遗传转化实验结果表明, 普通野生稻中的13种单倍型以及玉米和高粱(*Sorghum vulgare*)中的*FUWA*同源基因都可回复*fuwa*突变体的表型, 说明*fuwa*是自然界中一个暂未发现的新的遗传变异资源(Chen et al., 2015b)。该研究为阐明水稻粒型与穗型形成的分子机制提供了理论依据, 同时对挖掘和利用新的遗传变异资源起到了积极的推动作用。

培育对生态区域和种植季节具良好适应性的水稻品种也非常重要。尽管已发现一些抽穗期基因在决定水稻品种的区域适应性中起作用, 但这些基因之间的相互联系以及不同基因组合在水稻品种区域适应性中的作用还不十分清楚。华中农业大学邢永忠研究组与国内其它科研单位合作, 发现普通的籼稻栽培品种珍秈97由于携带非功能性的*Ghd7*和*Ghd8*等位基因具有较短的生长周期, 而当*Ghd7*和*Ghd8*的强等位基因型在珍秈97中聚合时(珍秈97-*Ghd7/8*), 该品种

表现出极端推迟抽穗的表型。同时他们发现, 籼稻品种93-11携带有与珍秈97-*Ghd7/8*中相同的*Ghd7*和*Ghd8*强等位基因型, 抽穗期却比珍秈97-*Ghd7/8*提前35天。为阐明导致上述抽穗期差异的原因, 研究人员通过图位克隆的方法, 分离了调控*Ghd7*和*Ghd8*互作的调节因子*Hd1*, 并发现三者共同作用调控水稻抽穗期的长短。已有的研究表明, *Hd1*与拟南芥中的*CO* (*CONSTANS*)基因同源, 在短日照条件下促进开花, 在长日照条件下延迟开花, 同时该基因能调节穗的发育并影响产量。自然变异分析显示, 当*Ghd7*、*Ghd8*和*Hd1*的功能缺失型等位基因型组合时, 有助于将水稻品种扩展到高纬度地区进行种植; 而将品种中*Ghd7*和*Ghd8*强等位基因型与古老的亚洲栽培稻中特有的*Hd1*功能获得型等位基因组合时(SSF组合), 却起到相反的作用。携带其它基因组合类型的品种, 也具有各自偏爱的种植区域或生态区域适应性, 以及较理想的产量性状。该研究表明, 将*Ghd7*、*Ghd8*和*Hd1*进行组合应用, 在一定程度上明确了水稻品种的生态地理适应性和产量形成潜力。育种专家可以利用携带SSF基因型组合的品种, 在热带区域进行种植, 从而充分利用光以及热资源, 以获得更高的产量(Zhang et al., 2015f)。此外, 华南农业大学郭晶心和刘耀光研究组也对水稻的区域适应性进行了研究, 揭示了*RFT1*在水稻长日照抽穗及地区适应性中具有重要作用。他们对*Ehd1* (*ehd1*)和*Hd3a/RFT1* (*Hd3a/rft1*)不同遗传组合的抽穗期分离群体进行了研究, 发现*Hd3a*完全受*Ehd1*的诱导, 而*RFT1*除了受*Ehd1*的调控, 还受到其它因子的诱导。在无功能*ehd1*的背景下, *RFT1*在短日照和长日照条件下都能维持低丰度表达进而促进抽穗。研究还发现, 种植于高纬度地区的水稻都携带功能型*RFT1*, 而低纬度区域的水稻中功能型*RFT1*和无功能型*rft1*等位基因都存在, 从而证明了*RFT1*是高纬度地区水稻适应长日照的重要基因之一。在水稻对高纬度地区的适应过程中, 有功能的*RFT1*等位基因受到了选择(Zhao et al., 2015a)。

*Hd1*是水稻中一个重要的抽穗期基因, 在禾本科作物上比较保守且决定了品种的地域分布(光周期反应), 但*Hd1*基因调控水稻抽穗期的分子机制并不清楚。华中农业大学吴昌银研究组通过筛选酵母库的方法, 鉴定出与*Hd1*互作的因子HAF1 (heading date associated factor 1)。研究表明, HAF1编码1个具有

RING finger结构域的泛素连接酶(E3), Hd1是HAF1直接的泛素化底物。体外泛素化和体内蛋白降解实验进一步证明, HAF1通过26S蛋白酶复合体降解Hd1; 并且HAF1基因突变导致Hd1蛋白累积。短日照条件下, 植株表现为晚抽穗表型(Yang et al., 2015g)。该研究首次揭示了Hd1翻译后蛋白的昼夜累积是其调控水稻抽穗期的分子基础; 阐释水稻抽穗期分子网络, 有望在分子水平上解析长日照与短日照植物开花习性的异同, 对调控水稻抽穗期的分子育种具指导作用。

1.5.2 水稻品质性状的遗传调控

杂种优势的利用使水稻产量明显提高, 但稻米品质的改善仍面临挑战。“高产不优质, 优质不高产”问题一直是水稻育种有待解决的难题。中科院遗传与发育所傅向东研究组与中国水稻研究所钱前研究组各自独立在水稻中发现了1个能够控制稻米长度以及品质的基因位点, 为下一步精确改良水稻品质奠定了坚实的理论基础。傅向东研究组从优质杂交水稻保持系泰丰(TFB)中鉴定了1个控制水稻粒形的重要基因——GW7。该基因编码1个具有TRM结构域蛋白, 可明显提高稻米品质, 但不影响产量。而来自优质水稻品种Basmati的OsSPL16基因能使稻米在外观和口感等多方面的品质得到提升, 但伴随约14%的产量降低。研究发现GW7的启动子序列中存在OsSPL16的结合位点。OsSPL16能够通过直接结合GW7的启动子, 进而负调控GW7的表达来控制稻米品质。将OsSPL16和GW7基因的优异等位变异聚合并应用到我国高产水稻中, 可明显提高稻米品质, 同时还可提高产量(Wang et al., 2015o)。水稻OsSPL16-GW7基因的克隆初步揭示了水稻品质和产量协同提升的分子奥秘, 为水稻高产优质分子育种提供了有重要应用价值的新基因。

钱前研究组则发现水稻7号染色体上GL7位点的染色体拷贝数变异能引起水稻籽粒大小的多样性, 可调控水稻的粒长和品质。研究表明, GL7编码拟南芥LONGIFOLIA蛋白的同源蛋白, 而LONGIFOLIA能调节细胞的纵向伸长。GL7位点17.1 kb片段的串联重复, 引起GL7表达水平上调, 并下调GL7邻近的负调控因子的表达水平, 导致粒长增加、垩白度和垩白率降低, 从而增加水稻粒长并改善稻米外观品质(Wang

et al., 2015u)。

2 蛋白质组学分析

磷酸化是最重要的蛋白质翻译后修饰之一, 蛋白质磷酸化和去磷酸化为真核细胞提供了调节机制。香港大学Lim Boon-Leong研究组对多向细胞器RNA编辑因子3前体的前序列进入拟南芥线粒体的磷酸化和去磷酸化研究表明, 多向细胞器RNA编辑因子(MORF3、MORF5和MORF6)与拟南芥中的紫色酸性磷酸酶(AtPAP2)结合, 以前序列依赖的方式定位于叶绿体和线粒体外膜上。磷酸化MORF3前体的前序列主要依靠内源激酶, 而这些内源激酶存在于小麦胚芽翻译裂解液及叶子提取物中, 兔网织红细胞翻译裂解物中不存在, 导致蛋白质进入线粒体受到抑制。将前序列中的苏氨酸/丝氨酸残基改变为丙氨酸(防止磷酸化)可以解除这种蛋白质进入抑制。磷酸化缺失的突变体pMORF3表现出进入小麦胚芽翻译裂解液的速度加快。进一步研究发现, 小麦胚芽翻译裂解液中合成的pMORF3进入pap2突变株线粒体的速度要慢于进入野生型线粒体的速度, 然而兔网织红细胞翻译裂解物中合成的pMORF3并未出现这样的速度差异(Law et al., 2015)。该研究阐明了磷酸化以及去磷酸化对pMORF3进入植物线粒体的作用机制, 并指出相关激酶(STK、STK和AtPAP2)参与蛋白质进入线粒体和叶绿体。PP1是一类广泛存在于真核生物中的丝氨酸/苏氨酸蛋白磷酸酶, 它参与许多细胞生物学过程, 因而备受关注。兰州大学侯岁稳研究组发现, 蛋白磷酸酶TOPP4通过对生长素极性运输蛋白PIN1去磷酸化进而调控细胞形态。在模式植物拟南芥中TOPP4-1酶既能将RGA和GAI去磷酸化, 促进GA蛋白的降解, 也可通过对PIN1去磷酸化进而调节其在细胞中的极性分布和植物表皮扁平细胞形态。TOPP4去磷酸化PIF5蛋白, 抑制PIF5的降解, 是光形态建成中新的负调控因子(Guo et al., 2015d)。该研究揭示了拟南芥蛋白磷酸酶1调控赤霉素和生长素信号转导的新机理。

醇溶蛋白(Zein)是玉米种子中最主要的储存蛋白, 占其总蛋白含量的60%以上。转录调控决定了Zein基因只在玉米胚乳灌浆期特异并高度表达。前人的研究发现, 玉米胚乳重要转录因子O2 (opaque2)

和PBF (prolamin binding factor)特异地调控Zein不同亚家族基因的表达。中科院上海生命科学研究院植物生理生态所巫永睿研究组通过遗传和分子生化手段,发现O2异源二聚体蛋白OHPs (O2 heterodimerizing proteins)能特异地识别27 kDa γ -Zein基因启动子上的O2-like box顺式作用元件并调控其表达;通过进一步构建o2、*PbfRNAi*和*OhpRNAi*不同组合的双突变和三突变,他们揭示了这几个转录因子以加性和协同作用方式调控了90%的醇溶蛋白的表达;并基于不同家族Zein蛋白在玉米胚乳蛋白体形态建成中的作用,提出了这几个转录因子调控蛋白体形成的分子模型(Zhang et al., 2015n)。该研究进一步推进了人们对玉米籽粒醇溶蛋白合成及其它作物种子储存蛋白表达调控分子机理的认识。另外,“中央研究院”(中国台湾)植物暨微生物学研究所王中茹研究组对玉米中1个轴向原件蛋白DSY2 (DESYNAPTIC2)进行了研究。他们发现该蛋白调节减数分裂双链分离和联会复合物的形成。在减数分裂过程中,同源染色体配对并通过编程性DNA双链分裂(DNA double-strand breaks, DSBs)的修复过程发生重新组合。DNA双链分裂在染色质呈现环状的情况下发生,这些环状结构锚定了蛋白质轴向原件AE (axial element)。之后,AE作为联会复合物(synaptonemal complex, SC) (提供暂时且紧密的同源染色体之间的连接)组建框架。该研究显示,DSY2是一种卷曲螺旋蛋白,介导DNA双链分裂并且直接参与玉米中联会复合物的形成。在*dsy2*突变株中,DNA双链分裂的形成和放射性敏感51蛋白(RAD51)的基因座位大幅度减少,性母细胞中的联会复合物完全缺失,ASY1的定位被改变且其与1个中间原件ZYP1 (ZIPPER1)的结合关系被打乱。进一步研究表明,DSY2定位于轴向原件AE上,并与HORMA结构域蛋白质ASY1 (ASYNAPTIC1)形成显著的交替形式。酵母双杂交和生物分子荧光互补实验证明,ZYP1与DSY2结合,但不与ASY1结合。DSY2作为一个轴向原件蛋白,不仅介导了DNA双链分裂,而且在减数分裂中连接轴向原件与联会复合物的中间原件(Lee et al., 2015)。该研究解析了玉米轴向原件蛋白DESYNAPTIC2,为深入探究减数分裂双链分离的产生和联会复合物的形成等重要调控机制奠定了细胞与分子生物学基础。

植物病毒的细胞间移动既需要病毒蛋白质又需

要宿主蛋白质。以往的研究表明,马铃薯Y病毒的细胞-细胞运动需要移码蛋白P3N-PIPO和CI (CYLINDRICAL INCLUSION)。山东农业大学李向东研究组发现,1个携带58个氨基酸残基截短PIPO域的烟草脉条纹花叶病毒(TVBMV,属马铃薯Y病毒)突变体能在细胞间移动,并诱导植物全身感染;而携带7、20或43个氨基酸残基PIPO域的突变体却不能在细胞间移动,故也不能引起该宿主植物全身感染。此外,研究还发现运动缺陷突变体产生的后代可以消除先前引入的终止密码子,从而恢复它们在个体中的移动能力;烟草(*Nicotiana benthamiana*)质膜蛋白(NbDREPP)与P3N-PIPO和CI存在互作,抑制NbDREPP基因表达可阻碍TVBMV在细胞间的运动。NbDREPP与P3N-PIPO和CI共定位于胞间连丝(PD),并且通过早期分泌途径和肌球蛋白动力系统NbDREPP可被运输到胞间连丝体上,特别是肌球蛋白的XI-2对于运送NbDREPP到PD上具有重要作用(Geng et al., 2015)。

3 叶绿体发育和光形态建成

3.1 叶绿体发育

叶绿体是光合作用的重要细胞器,位于叶绿体类囊体膜上的ATP合成酶负责催化光驱动的ATP合成,为碳固定提供能量。ATP合成酶是多蛋白复合体,由来源于核及叶绿体的不同蛋白亚基组成。中科院植物所张立新研究组鉴定了叶绿体ATP合成酶的关键装配因子PAB (PROTEIN IN CHLOROPLAST ATPASE BIOGENESIS),并通过功能分析阐明了叶绿体ATP合成酶催化活性中心 $\alpha_3\beta_3\gamma$ 复合物的装配机制。研究发现,PAB与核编码的 γ 亚基直接互作,在分子伴侣60 (Cpn60)介导的CF1 γ 亚基折叠后,促进其装配进入叶绿体ATP合成酶CF1活性中心。进一步研究发现,PAB并不具有任何保守的基序或结构域,这可能是PAB与叶绿体基因向核内转移共进化的结果,这种协调机制可以确保多蛋白光合作用复合体的正确组装,在进化中相当保守(Mao et al., 2015b)。叶绿体中的类NADH脱氢酶(NADH dehydrogenase-like, NDH)复合物参与光合系统I (PSI)及叶绿体呼吸中环状电子的传递过程。中科院植物所彭连伟研究组鉴定了NDH复合物中的NdhV亚基,并揭示了该亚基的功

能。研究表明,在洗涤剂、盐及碱液存在的条件下,该亚基容易从NDH复合物中分离出来。在拟南芥 $ndhv$ 突变体中,NDH亚复合体A(subcomplex A, SubA)及SubE的积累部分受阻,由此影响NDH的活性。NdhV主要定位于类囊体膜上,其在类囊体中的积累严格依赖于NDH复合体的存在。NDH的诸多亚基都能与NdhV发生互作,表明NdhV为NDH亚基的固有组分。进一步研究发现,NdhV并不直接影响NDH的活性,但在高光处理下SubA及SubE在 $ndhv$ 突变体中的降解比在野生型中更迅速。由此推测,NdhV作为NDH的亚基,尤其是在高光条件下具有稳定该复合物的作用(Fan et al., 2015b)。

植物叶绿体有其自身的基因组和基因表达系统,其核糖体具有细菌核糖体类似的多种组成和功能特征。然而,对于植物叶绿体核糖体的生物合成尚知之甚少。东北林业大学程玉祥研究组发现,拟南芥中一个保守的核糖核酸内切酶YbeY功能完全缺失时是致死的;该基因功能被敲减时,叶绿体则失去正常结构,植株叶片泛白。与此同时,由叶绿体基因组编码的16S、23S和4.5S rRNA前体的5'和3'端的成熟切割受到影响,导致前体rRNA积累,而成熟rRNA含量降低,严重影响叶绿体核糖体的组装,进而影响蛋白质的合成。该酶蛋白定位于叶绿体。体外实验表明,YbeY蛋白可以切割叶绿体基因组编码的rRNA、tRNA或mRNA,是一个核糖核酸内切酶(Liu et al., 2015f)。该研究揭示了植物YbeY基因编码的核糖核酸内切酶参与叶绿体rRNA的成熟和维持植物的正常生长发育。

*THF1*在拟南芥叶绿体发育过程中发挥重要作用。 $thf1$ 突变体表现为叶绿素合成受阻而出现斑叶表型。中科院上海生命科学研究院植物生理生态所黄继荣研究组对*THF1* (*Thylakoid Formation1*)基因的功能进行了研究。他们利用EMS对 $thf1$ 突变体种子进行二次诱变并筛选获得了1个叶片回复变绿的突变体株系42-6。图位克隆及遗传互补实验证实,42-6中斑叶形成受阻是由于SIG6 (σ -FACTOR6)突变所致。SIG6为质体类转录因子,可通过质体编码的RNA聚合酶调控下游基因的表达。基因表达分析显示,质体基因不仅在42-6及 $sig6$ 中表达,而且在 $thf1$ 叶绿体早期发育阶段中均下调。此外,与SIG6同一家族的SIG2也可抑制 $thf1$ 的斑叶表型。进一步研究发现, $thf1$ 和 $var2$ (*variegated2*)的斑叶表型还受到*yellow seedling1*、

*brz-insensitive-pale gree2*以及*nitric oxide-associated protein1*等绿色突变的抑制。由此表明,绿色突变体可以抑制斑叶的形成(Hu et al., 2015b)。该研究结果为深入揭示THF1介导的斑叶形成提供了分子依据。

在叶绿素合成途径中,镁螯合酶(magnesium chelatase, MgCh)负责催化将镁离子插入原卟啉IX的中心区域,生成镁原卟啉,这是叶绿素分支途径的第1步反应。该酶有3个亚基,分子量为150 kDa的催化亚基ChIH及2个AAA家族成员ChII和ChID,它们共同协调完成催化作用。中科院植物所刘琳研究组与中国科技大学龚为民研究组合作解析了光合蓝细菌集胞藻ChIH分辨率为2.5 Å的晶体结构,发现它可以分为6个结构域,形似一个沙槌。活性位点深埋在蛋白内部,其周围的残基在进化上极为保守,推测它可能是镁螯合酶的活性中心(Chen et al., 2015h)。这一结构的解析可以解释已报道的ChIH亚基突变体*cch*和*gun5*功能缺失的原因,为深入研究MgCh的催化机理奠定了基础。

植物成熟衰老过程中最明显的特征是叶绿素快速降解所引起的叶片褪绿。脱镁叶绿酸a加氧酶(pheophorbide oxygenase, PAO)是叶绿素降解所需的关键酶,目前有关PAO基因的转录调控还不十分清楚。复旦大学蒯本科研究组通过酵母单杂交筛选以及体内和体外的互作分析,发现了JA诱导的叶绿素降解调控网络。他们发现拟南芥MYC2/3/4蛋白能直接结合到PAO基因的启动子上,在拟南芥原生质体中过量表达MYC2/3/4能够显著增强PAO的启动子活性,并且茉莉酸甲酯(MeJA)能够通过MYC2/3/4诱导PAO的表达。进一步研究发现,MYC2/3/4同时还能够直接结合到另一个叶绿素降解代谢酶基因NYC1以及叶绿素降解关键调控基因NYE1/SGR1的启动子上,以促进它们的表达。*myc2myc3myc4*三突变体表现出明显的叶片滞绿表型,在MeJA处理下过表达MYC2/3/4则能够加速叶片变黄。此外,研究还发现3个NAC蛋白ANAC019/055/072也能够直接结合到叶绿素降解代谢基因(NYE1/SGR1、NYE2/SGR2和NYC1)上并促进它们的表达;*anac019anac055-anac072*也表现出明显的叶片滞绿表型,MYC2和ANAC019可能通过相互作用协同促进NYE1的表达(Zhu et al., 2015b)。

3.2 光合作用和光形态建成

光合作用是自然界光能高效转换的典范, 研究的核心问题是揭示光能的高效吸收、传递和转化的微观机理。光合作用需要2个光系统(PSI和PSII)的平衡运转来实现光驱动的能量物质生成过程。植物利用1对分别被称为Stt7 (或STN7)和TAP38 (或PPH1)的叶绿体蛋白激酶和磷酸酶来调控天线复合物LHCII的磷酸化水平, 实现光能在2个光系统间的动态平衡分配。中科院生物物理所柳振峰研究组解析了拟南芥TAP38/PPH1核心结构域蛋白本身, 及其与磷酸化天线蛋白Lhcb1的氨基端多肽复合物的高分辨率晶体结构。通过对2个结构的分析和比较揭示了TAP38/PPH1特异性地识别磷酸化LHCII的分子机制。研究发现TAP38/PPH1中存在2段特有的氨基酸序列和相应的结构膜, 它们参与形成2个特异底物的结合和识别位点, 在底物识别过程中发挥关键作用(Wei et al., 2015b)。该研究对阐明植物在2个光系统间的状态转换机制具有重要意义, 同时也加深了人们对2C型蛋白磷酸酶催化过程反应机制的理解。华中农业大学赵开弘研究组与德国的科研单位合作解析了蓝细菌藻胆体核膜连接蛋白N端色素结构域的晶体结构, 发现其拥有不同于其它藻胆蛋白的色素结构ZZZssa, 并结合瞬态光谱分析了其特征光谱红移的原因及其能量传递机制(Tang et al., 2015a)。该研究为进一步解析蓝细菌光合作用的捕光传能, 利用其结构与光谱特征人工设计光合作用器件打下了坚实的基础。

蓝光受体隐花色素(CRY)在光形态建成中发挥重要作用。目前认为, 隐花色素的光激活依赖于色氨酸三联体黄素光的还原作用。吉林大学杨振明研究组与美国的科研单位合作深入探究了该原理。他们对拟南芥CRY1的色氨酸三联体进行了定点突变, 并分析了在蓝光下转基因株系下胚轴长度等表型。结果发现, 所有光还原不足的CRY1色氨酸三联体突变株都能够保持生理活性(Gao et al., 2015a)。该研究对揭示隐花色素光受体的光激活机制具有重要意义。

4 植物激素与信号转导

4.1 生长素

生长素(auxin)是一类重要的植物激素, 参与调控植

物生长发育的诸多过程。生长素的从头合成存在色氨酸依赖和非色氨酸依赖2条途径。目前对依赖于色氨酸的生长素合成已有较深入的认识, 但对于非色氨酸依赖的生长素合成途径的组成与调控机制了解甚少。中科院遗传与发育所李家洋研究组发现, 在拟南芥吲哚合酶(indole synthase, INS)基因的突变体中, 非色氨酸依赖的生长素合成途径出现缺陷。INS定位于细胞质中, 催化非色氨酸依赖的生长素合成途径中从IGP生成吲哚的反应。INS基因在胚胎发育过程中具有时空特异性表达模式, 主要参与胚珠中非色氨酸依赖途径的生长素合成, 而该途径对于早期胚胎发育过程中顶-基部轴向的建立意义重大。INS蛋白是非色氨酸依赖的生长素合成途径中第1个被鉴定的重要成员(Wang et al., 2015a)。该研究解析了非色氨酸依赖生长素合成途径的分子与生化机理, 揭示了该途径在胚胎早期发育过程中具有重要作用。

PIN蛋白作为生长素向外运输的载体, 能够介导生长素在细胞间的运输, 从而在多个方面调控植物的生长和发育, 并对外界环境变化做出响应。拟南芥R2R3-MYB转录因子FLP (FOUR LIPS)及其同源蛋白MYB88, 能够调控气孔发育和雌性生殖器官发育过程中的细胞分裂及胁迫响应。中科院植物所乐捷研究组与其合作者发现, FLP和MYB88在功能上冗余, 但在主根和侧根的重力感应细胞中, 二者调控PIN3和PIN7转录时出现功能分化。在主根中, FLP参与重力响应过程; 侧根中, 在建立侧根的向地点角度时, FLP和MYB88的功能相互补充(Wang et al., 2015f)。该研究表明FLP与MYB88基因的表达特异地决定了PIN3和PIN7转录的时空分布, 从而与根的向重力性响应密切相关。

在生长素信号转导途径中, 生长素介导其受体TIR1与转录抑制子Aux/IAA蛋白直接互作。TIR1作为E3泛素连接酶促使后者降解, 将下游的转录因子去抑制化, 从而激活生长素信号通路。目前发现的所有aux/iaa功能获得性突变主要发生在该类蛋白高度保守的Domain II, 导致Aux/IAs抑制子蛋白异常积累, 呈现对生长素不敏感的表型。左建儒研究组在水稻中发现了亲环素蛋白(cyclophilin) LRT2 (LATERAL ROOTLESS2)具肽酰脯氨酰顺-反异构酶活性, LRT2通过催化水稻OsIAA11蛋白Domain II的肽酰脯氨酰顺-反异构化进而调控OsIAA11蛋白与受体OsTIR1互

作,从而促进OsIAA11抑制子蛋白降解。*Irt2*突变抑制了OsIAA11与OsTIR1的互作,使得OsIAA11蛋白异常积累,从而阻遏了生长素信号通路的激活并导致侧根缺失等严重的生长发育缺陷(Jing et al., 2015a)。该研究揭示了生长素信号传递一种新的调控机制,在生长素信号转导研究方面具有里程碑式意义(于倩倩等, 2015)。中科院微生物所郭惠珊研究组也进行了类似研究。他们发现生长素上调拟南芥miR847,靶向并剪接下调抑制蛋白IAA28的mRNA,从而上调生长素信号通路,调控细胞的增殖与器官的横向生长(Wang and Guo, 2015)。该研究揭示了拟南芥由IAA28蛋白的泛素化降解与miR847/IAA28 mRNA模块协同调控,实现生长素信号通路快速去抑制化的有关机制。

在不同物种中,生长素也发挥着多种物种特异的调控功能。例如,参与调控根瘤的发育和体细胞胚胎发生等。中科院遗传与发育所李霞研究组的研究发现,大豆(*Glycine max*)小RNAmiR167对侧根及侧根根瘤的生长具正调控作用。在接种了*Bradyrhizobium japonicum*菌株USDA110后,miR167c在大豆根部维管束、中柱鞘和皮层中的表达量大幅提升。miR167可通过抑制目标基因*GmARF8a*和*GmARF8b*(拟南芥的同源基因,编码生长素响应转录因子)的表达促进根瘤数目的增加,而miR167及其目标基因的表达分别被生长素上调和下调(Wang et al., 2015r)。该研究表明miR167-*GmARF8*在生长素介导的根瘤和侧根形成过程中起重要作用。华中农业大学张献龙研究组则对生长素参与调控体细胞的胚胎发生进行了研究,他们鉴定了1个陆地棉(*Gossypium hirsutum*)基因*GhCKI*,该基因是体细胞胚胎发生的关键调控因子。过表达*GhCKI*会阻断非胚性愈伤组织向体细胞胚胎的转化,进而抑制胚状体的形成和植株再生;*GhCKI*基因缺失则促进该进程的发生。同时,*GhCKI*能够调控棉花*PIF4*基因的表达,从而改变生长素的内稳态,促进细胞增殖,进而抑制体细胞胚胎的形成(Min et al., 2015)。

4.2 脱落酸

脱落酸(abscisic acid, ABA)是调控植物发育及其对外界环境适应的重要信号分子。已有大量研究对ABA的合成途径进行了解析,但相关合成基因在植物发育过程中的分子调控机理仍然知之甚少。中科院上海生

命科学研究院植物生理生态所肖晗研究组发现番茄锌指蛋白转录因子SIZFP2在果实发育过程中参与ABA的生物合成。过量表达和敲除SIZFP2基因会造成果实成熟和种子萌发等多个方面的相反表型。SIZFP2通过抑制ABA合成基因NOTABILIS、SITIENS和FLACCA等的表达负调控ABA的合成。他们通过寻找SIZFP2蛋白的结合位点并利用转录组分析鉴定了SIZFP2的193个候选靶基因。进一步研究表明,SIZFP2是果实发育过程中精细调控ABA生物合成的抑制子(Weng et al., 2015)。该研究为揭示ABA在果实成熟中的作用提供了潜在且有价值的工具。

脱落酸稳态的维持取决于其合成与降解间的平衡。四川大学杨毅研究组发现,拟南芥UDP葡萄糖基转移酶基因突变体*ugt71c5*的种子萌发延迟、抗旱能力增强且体内的脱落酸含量升高,下调*UGT71C5*基因的表达得到了相同的表型,*UGT71C5*过表达时则相反(Liu et al., 2015k)。该研究揭示了*UGT71C5*通过催化脱落酸的糖基化来维持脱落酸的稳态。

在ABA信号传递以及植物对胁迫的响应过程中,PP2C类磷酸酶为负调控因子。但目前对PP2C调控模式的研究仍然较少。李霞研究组的研究发现拟南芥HAB1基因编码1个PP2C蛋白。通过可变剪接HAB1转录本可产生两种剪接形式,分别编码HAB1.1和HAB1.2蛋白,这两种蛋白在ABA介导的种子萌发和萌发后发育阻滞过程中起相反的作用。HAB1.1的可变剪接可能受到RBM25的调控。HAB1.2在ABA存在的情况下大量合成,能够抑制种子萌发以及萌发后生长。进一步研究发现,HAB1.2蛋白与OST1/SnRK2.6互作,但不能抑制OST1的激酶活性,从而正调控ABA信号通路(Wang et al., 2015v)。该研究揭示了ABA信号转导与植物适应非生物胁迫的一种新机制。此外,武汉大学吴燕研究组对拟南芥种子萌发进行了研究,发现在脱落酸信号转导过程中,作为调控植物小G蛋白ROPs活性的调控因子RopGEF2参与调控受脱落酸抑制的种子萌发以及萌发后的幼苗生长发育过程。脱落酸可通过启动泛素化途径降解RopGEF2蛋白抑制ROPs的活性(Zhao et al., 2015d)。该研究表明RopGEF2功能的发挥与种子萌发密切相关。

种子休眠是生物界普遍存在的一种现象,脱落酸在维持种子休眠中起关键作用,但目前对种子由休眠

转向萌发过程中的脱落酸脱敏机制仍不清楚。复旦大学刘建祥研究组发现,膜结合转录因子肽酶S2P (site-2 protease)通过活化膜结合转录因子bZIP17,并控制编码脱落酸信号途径负调节因子的基因表达,在与种子萌发有关的脱落酸脱敏过程中起作用。S2P功能缺失突变体的种子萌发过程对脱落酸高度敏感。在s2p突变体中表达缺失的跨膜结构域及C-端的bZIP17能恢复对脱落酸敏感的表型。同时,他们还发现转录因子ATHB7及其靶基因HAB1、HAB2、HAI1和AHG3等脱落酸信号途径的负调控因子在脱落酸处理后的野生型种子中上调表达,但该现象在s2p突变体中未出现(Zhou et al., 2015c)。

植物细胞内的E3泛素连接酶SDIR1 (SALT-AND DROUGHT-INDUCED REALLY INTERESTING NEW GENE FINGER1)通过影响植物激素脱落酸的信号转导,从而调控ABA相关的种子萌发和对逆境胁迫的应答。中科院遗传与发育所谢旗研究组通过酵母双杂交实验筛选到1个与SDIR1互作的蛋白SDIRIP1 (SDIR1-INTERACTING PROTEIN1)。研究表明,SDIRIP1可调控转录因子ABI5 (ABA-INSENSITIVE5)的表达;并且证实SDIR1的泛素化底物是SDIRIP1,它可以通过26S蛋白酶体系统影响SDIRIP1的稳定性,从而选择性地调控下游转录因子ABI5的表达,进而通过ABF3和ABF4来调控ABA介导的种子萌发和盐胁迫应答(Zhang et al., 2015d)。

干旱会诱导植物体内脱落酸的累积,随后快速激活蛋白激酶OST1/SnRK2.6,将保卫细胞中的大量蛋白质磷酸化,从而关闭气孔并减少水分蒸腾。中科院上海植物逆境生物学研究中心朱健康研究组揭示了脱落酸信号转导的一个负调控机制。他们发现脱落酸能促使保卫细胞产生一氧化氮(NO),并使SnRK2.6激酶催化位点附近的1个半胱氨酸残基发生S-亚硝基化,进而阻断SnRK2.6的激酶活性。研究显示,S-亚硝基谷胱甘肽(GSNO)还原酶功能失调会导致保卫细胞累积过多的GSNO,使SnRK2.6持续发生S-亚硝基化,致使气孔运动对脱落酸信号不再敏感(Wang et al., 2015l)。该研究结果表明,脱落酸诱导的NO能够通过失活SnRK2.6对脱落酸信号进行负反馈调控。

4.3 赤霉素与细胞分裂素

赤霉素(gibberellic acid, GA)是调控种子萌发的重要

植物激素。然而,GA信号途径抑制子DELLA蛋白的下游组分和调控网络尚不清楚。GASA (gibberellic acid-stimulated Arabidopsis)基因家族成员是少数几个被鉴定的DELLA蛋白下游组分之一。华南师范大学王小菁研究组的工作表明,GASA家族成员AtGASA6在GA、ABA和葡萄糖调节的种子萌发中发挥重要作用,通过促进根尖——下胚轴过渡区(hypocotyl-radicle transition region)细胞的伸长来促进胚轴伸长。在各信号途径关键组分突变体(如*rgl2*、*abi5*和*gin2*)中,AtGASA6的表达显著上调。*rgl2/gasa6*和*gin2/GASA6-RNAi*明显增加了*rgl2*与*gin2*分别对PAC及6%葡萄糖的敏感性,表明AtGASA6分别在RGL2和GIN2的下游行使功能。膨脹素AtEXPA1也通过促进胚轴细胞的伸长参与GA、ABA和葡萄糖调节的种子萌发过程。在AtGASA6-OE中AtEXPA1表达显著增加,在RNAi株系中则明显受到抑制;而在*expa1*和AtEXPA1-OE中AtGASA6表达无明显变化。此外,AtGASA6-OE/*expa1*明显增加了AtGASA6-OE对PAC、ABA和6%葡萄糖的敏感性,表明AtEXPA1在AtGASA6的下游起作用(Zhong et al., 2015)。该研究结果证明AtGASA6是种子萌发的正调控因子,位于RGL2、ABI5和GIN2的下游,是连接RGL2与AtEXPA1的新组分。

纤维素是细胞壁的主要成分,其含量与结构影响茎秆机械强度等农艺性状。赤霉素在增强作物抗倒伏性方面具有重要作用。然而,目前对该激素参与调控纤维素合成的相关分子机制知之甚少。中科院遗传与发育所周奕华研究组发现,水稻赤霉素相关突变体*sd1-8*的茎秆纤维素含量下降,且其机械组织厚壁细胞的壁变薄;而赤霉素信号转导抑制因子SLR1 (SL-ENDER RICE1)突变和外施赤霉素均能够上调纤维素合酶基因的表达,且纤维素含量增加,表明赤霉素可促进纤维素的合成。其原因是SLR1与次生壁合成相关的转录因子NAC29/NAC31直接互作,抑制其对下游转录因子MYB61的转录激活,进而抑制MYB61对下游纤维素合酶基因的转录(Huang et al., 2015a)。该研究揭示了赤霉素通过介导SLR1与NAC类转录因子直接互作来调控纤维素合酶基因转录的信号通路,为提高作物产量及抗倒伏提供了理论依据。

根系是植物从环境中获取水分和养分的主要器

官。根系的活力决定了植物对其生长环境的适应能力,进而影响其地上部分的生物量及产量。因此,开展单子叶作物特别是水稻根系的研究,对提高其产量具有重要意义。华中农业大学须健研究组通过筛选水稻T-DNA插入突变体,获得了初生根显著变短的突变体*shb* (*shoebox*)。进一步研究发现,*shb*突变体初生根变短主要是由于其分生区皮层细胞变短和细胞分裂降低所致。其原因是1个调控赤霉素合成的AP2家族转录因子SHOEBOX的功能在突变体中出现了缺失(Li et al., 2015d)。该研究从一个全新的视角剖析了赤霉素对水稻根系分生区细胞大小的调控机制。为植物细胞、组织与器官大小的调控机理研究和作物构型的分子遗传改良提供了重要的理论基础与基因资源。

细胞分裂素(cytokinin)是调控植物生长发育的重要激素,该激素可以促进芽的分化。中科院上海生命科学研究院植物生理生态所王佳伟研究组选择年龄相关的小RNA——miR156,通过过表达转基因功能研究,发现miR156的含量与植物芽再生能力呈正相关,过表达miR156可以显著提高植物芽的再生能力。实验证实,随着植物年龄的增长,miR156的表达逐渐降低,其靶基因SPL类转录因子含量上升。SPL可以与细胞分裂素途径的关键转录因子B类ARR结合,导致其转录激活活性受到抑制,呈现细胞分裂素的不敏感性,进而使芽的再生能力下降从而降低了芽的再生能力(Zhang et al., 2015g)。该研究结果表明,年龄途径可以通过调控细胞分裂素的信号输出进而调控植物的再生能力。同时这一发现也提示,年龄可能是植物细胞全能性的一个重要调控因素,对提高植物再生成功率 and 保护濒危稀有树木具有潜在的应用价值。

4.4 茉莉素

开花是植物从营养生长向生殖生长转化的重要发育事件。在适宜条件下开花结实对于植物繁衍后代至关重要,因而植物在长期的进化过程中形成了精细复杂的调控机制来控制开花时间。中科院遗传与发育所李传友研究组和浙江大学汪俏梅研究组合作,发现茉莉素(jasmonate, JA)通过负调控成花素基因*FT*的表达延迟开花。其中,AP2类转录因子TOE1和TOE2与部分JAZ蛋白互作形成“转录因子-转录抑制子”复合体,该复合体直接结合*FT*的染色质区域进而调控其表达。正常生长条件下,JAZ拮抗TOE对*FT*转录的抑

制作用,使*FT*的表达维持在一定水平,保证植物正常开花。当植物受到病虫害侵袭时,体内的活性茉莉素含量升高,诱导JAZ泛素化并通过蛋白酶体降解,引起TOE去抑制化,使得*FT*的表达降低,植物开花延迟。TOE与JAZ互作可特异性地调控开花时间,而不影响茉莉素诱导的抗性反应。该研究表明植物受到病虫害侵袭时能通过茉莉素途径主动延迟开花,以保证开花结实和繁衍后代的顺利进行(Zhai et al., 2015)。

另外,清华大学谢道昕研究组的研究表明,茉莉素也能调控雄蕊发育从而影响植物的育性。他们发现IIIe亚组bHLH转录因子MYC5在茉莉素对雄蕊发育的调控中作为JAZ的靶标,并与同属IIIe亚组bHLH类转录因子的MYC2、MYC3和MYC4功能冗余。*myc2*、*myc3*、*myc4*和*myc5*突变体表现出明显的雄蕊发育等相关缺陷。IIIe亚组转录因子bHLH能与MYB21和MYB24转录因子互作并形成bHLH-MYB复合体,协同调控雄蕊的发育(Qi et al., 2015a)。此外,该研究组还发现,MYC2、MYC3和MYC4功能冗余地激活茉莉素诱导的叶片衰老。MYC2能够结合至靶基因SAG29的启动子区域起激活作用,而IIId亚组bHLH转录因子(bHLH3、bHLH13、bHLH14和bHLH17)也能结合至SAG29的启动子区域抑制其表达,从而消减MYC2、MYC3和MYC4的激活作用。IIIe与IIId亚组bHLH转录因子的拮抗互作有利于茉莉素诱导的叶片衰老维持在适当水平以提高环境适应性(Qi et al., 2015b)。该研究揭示了茉莉素诱导叶片衰老的新调控机制。

气孔是陆生植物表皮内负责气体交换和进行蒸腾作用的重要结构;同时也是许多细菌性病原体入侵的门户。中科院遗传与发育所周俭民研究组的研究发现,丁香假单胞菌效应蛋白AvrB通过与RIN4互作,正调控H⁺-ATPase AHA1的活性,从而导致气孔张开,以利于细菌的入侵。但AHA1对气孔保卫细胞运动的调控并非仅通过改变离子通道就可实现,而是通过产生一种未知信号,促进茉莉素受体COI1与转录抑制子JAZ的互作进而增强茉莉素信号通路来实现(Zhou et al., 2015f)。该研究发现了一条病原细菌入侵时作用于COI1上游,调节茉莉素信号和气孔开放的新途径。茉莉酸甲酯(MeJA)也能诱导气孔关闭。北京林业大学沈应柏研究组应用非损伤微测技术检测拟南芥气孔保卫细胞H⁺、Ca²⁺和K⁺等的跨膜运输时,

发现MeJA诱导H⁺和K⁺从质膜流出并诱导Ca²⁺流入,但在*coi1-1*突变体中离子的运输消失(Yan et al., 2015b)。该研究表明MeJA诱导的跨膜离子运输需要COI1,而这一过程伴随着离子的大量跨膜流出。

4.5 乙烯

乙烯(ethylene, ETH)是一种气体植物激素,其信号转导途径在多个层次上受到调控,使得植物能够在多变的环境下做出相应的动态反应,以利于生存。中科院上海生命科学研究院植物生理生态所文啟光研究组发现,拟南芥乙烯受体ETR1受到膜蛋白RTE1的正调控,而RTE1基因的正常转录延伸依赖于RNA转录/输出复合体THO/TREX。THO/TREX组分HPR1除了调控RTE1基因的转录延伸外,还能与RNA剪接蛋白SR33在核内共定位。另外,THO/TREX组分TEX1也参与RTE1的表达调控,TREX-2组分SAC3B则未参与。该研究表明乙烯信号转导调控能够在基因表达的转录延伸水平上发生(Xu et al., 2015a)。

气孔运动是植物应对环境变化的一种适应机制。陕西师范大学贺军民研究组报道了异三聚体G蛋白 α 亚基(G α)和乙烯信号转导组分在乙烯诱导拟南芥保卫细胞过氧化氢(H₂O₂)生成与气孔关闭中的作用及其相互关系。他们的研究发现,在铜离子转运体RAN1的协助下乙烯与其5个受体中的ETR1、ERS1和EIN4结合使乙烯信号转导负调控因子CTR1失活,从而活化G α 导致NADPH氧化酶来源的H₂O₂产生,H₂O₂又依赖乙烯受体ETR1、ERS1和乙烯信号转导元件EIN2、EIN3和ARR2诱导气孔关闭(Ge et al., 2015)。该研究结果证明了G蛋白在乙烯信号转导中的作用,并初步阐明了乙烯诱导拟南芥保卫细胞H₂O₂生成以及气孔关闭过程中乙烯信号转导组分、G蛋白和H₂O₂之间的相互关系。

叶绿素降解导致的叶片失绿是植物衰老的主要特征。植物内源信号及外界环境因素均可导致叶绿素降解,其中乙烯的产生是叶绿素降解的主要诱因之一。蒯本科研究组发现,*ein3eil1*双突变体中受乙烯诱导的NYE1、NYC1和PAO三个CCGs的表达均被明显抑制。EIN3及其下游靶基因ORE1能够直接结合NYE1、NYC1和PAO的启动子,对其表达起正调节作用(Qiu et al., 2015)。这些研究表明,EIN3、ORE1和CCGs构成正反馈调节网络,参与叶片衰老过程中乙

烯介导的叶绿素降解。另外,乙烯也参与调控授粉引发的花衰老与脱落。“国立”中兴大学(中国台湾)杨长贤研究组以拟南芥为材料对该问题进行了研究,揭示了花朵中的MADs-box基因FYF(FOREVER YOUNG FLOWER)能有效抑制导致花朵衰老的植物激素乙烯的作用路径,进而控制拟南芥花的衰老与脱落(Chen et al., 2015g)。

乙烯还可介导植物-病原物间的互作。中国农科院作物所关荣霞研究组与美国的科研单位合作,对乙烯在抵抗细菌性病害中的功能进行了研究。她们发现病原相关分子模式激发的免疫反应(PTI)和效应蛋白激发的免疫反应(ETI)均能诱导拟南芥中乙烯的生物合成,且水杨酸(SA)预处理具有增强效果。此外,他们还发现植物病原菌株Pst以依赖III型分泌系统的方式抑制乙烯的诱导。该研究证明了乙烯在植物细菌抗性方面也具有正调控作用(Guan et al., 2015)。

4.6 独脚金内酯与油菜素内酯

独脚金内酯(strigolactones, SLs)是一类新的植物激素,调控侧芽伸长、株高、叶片形状、衰老、种子萌发和侧根生长等发育过程。李家洋研究组在前期研究中发现,水稻独脚金内酯信号转导依赖于F-box蛋白D3(DWARF3)与独脚金内酯受体D14(DWARF4)介导的D53(DWARF53)蛋白的降解,从而解除其对下游基因表达的抑制。在最新的研究中,李家洋研究组发现拟南芥中D53的同源基因SMXL6、SMXL7和SMXL8具有类似的调控作用。*smxl6/7/8*三突变体能够完全回复独脚金内酯合成缺陷突变体*max3*以及独脚金内酯信号突变体*max2*的矮生多分枝表型。外源施加独脚金内酯人工合成类似物GR24能够诱导SMXL6/7/8发生泛素化和降解;SMXL6/7/8能够与AtD14、MAX2以及TPR2(TOPLESS-RELATED PROTEIN2)互作,并且SMXL6/7与AtD14的互作受到独脚金内酯的诱导。进一步研究表明,SMXL6/7/8具有依赖于转录共抑制子TPR2的转录抑制活性,并且能够抑制独脚金内酯早期响应基因BRC1(BRANCHED1)的表达(Wang et al., 2015j)。该研究揭示了D53在单、双子叶植物中功能的保守性,解析了拟南芥独脚金内酯信号传递的关键成员D53-like SMXLs在调控分枝数目和叶片发育中的重要作用,为深入理解独脚金内酯调控植物生长发育的分子机制奠定了

基础。

油菜素内酯(brassinosteroids, BRs)是一类重要的甾醇类激素,参与调控植物的生长和发育。BR信号通路的重要转录因子BES1能够调控众多下游基因的表达。华中农业大学王学路研究组发现拟南芥中特有的BES1的长异构体BES1-L较之其短异构体BES1-S具有更强的活性。BES1-L在N端含有双向核定位信号,使之能够更有效地定位于核中。此外,BES1-L也能够通过与BES1-S和BZR1 (BRASSINAZOLE-RESISTANT1)形成二聚体而使这2个蛋白也定位于核中。BES1-L和BES1-S的不同转录由BR调控并取决于BES1-S的启动子中是否含有G-box元件。BES1-L特异地在大多数拟南芥生态型中表达,而在其它十字花科的近缘物种(包括琴叶拟南芥(*Arabidopsis lyrata*))中没有该蛋白的存在。BES1-L的过量表达和截短实验结果表明,BES1-L是拟南芥中特有的一个更为重要的异构体形式,可能对拟南芥的演化具有一定的贡献(Jiang et al., 2015)。该研究对于认识BR信号途径的分子机制及植物进化具有重要意义。

4.7 激素交互与调控网络

脱落酸(ABA)是一种应激反应植物激素,它可以通过抑制种子萌芽及幼苗生长来适应不利的环境条件。赤霉素(GA)是一种促生长植物激素,可以促进种子萌发和幼苗生长等。前人的研究发现ABA通过抑制DELLA蛋白的降解来抑制GA信号途径,但GA如何抑制ABA信号途径仍然未知。万建民研究组的研究证实,功能缺失突变体*te*对脱落酸过敏,而对赤霉素敏感性下降。TE与ABA受体OsPYL/RCARs互作,并通过蛋白酶体途径促进后者的降解。ABA通过激活SnRK2s使TE磷酸化来抑制APC/CTE的活性,磷酸化的TE与OsPYL/RCARs之间的互作减弱,进而稳定了OsPYL/RCARs蛋白。与之相反,GA可以降低SnRK2s的活性,进而促进APC/CTE介导的OsPYL/RCARs降解(Lin et al., 2015c)。该研究表明SnRK2-APC/CTE调控模块介导了ABA与GA信号通路的对抗作用,是二者的一个潜在调控中枢。

在植物生长发育过程中,乙烯和ABA既协同作用,又相互拮抗。ABA来源于类胡萝卜素合成途径。目前人们对水稻中乙烯信号途径及类胡萝卜素合成途径的调控还知之甚少。中科院遗传与发育所张劲松

研究组和陈受宜研究组合作分离鉴定了一系列水稻乙烯反应突变体并对其中的*mhz5*进行了深入研究。*mhz5*呈现胚芽鞘过敏而根钝感的表型。图位克隆实验表明,*MHZ5*编码类胡萝卜素异构酶。*MHZ5*突变造成类胡萝卜素合成途径阻断,从而导致ABA缺失及乙烯合成增加。施加ABA可回复*mhz5*突变体的乙烯响应缺陷。在根中,乙烯能够促进*MHZ5*的表达,从而编码产生ABA生物合成前体新黄质,导致ABA的积累。*MHZ5*的过量表达会造成根对乙烯的敏感性增强,而胚芽鞘对乙烯的敏感性降低。进一步分析发现,*MHZ5*在根中介导的ABA途径作用于乙烯信号途径的下游来抑制根的生长;而在胚芽鞘中,*MHZ5*介导的ABA途径作用于乙烯信号途径的上游,且通过抑制乙烯信号传递来调控胚芽鞘的生长(Yin et al., 2015)。这项研究成果揭示了乙烯调控水稻中类胡萝卜素的合成以及乙烯与ABA互作并差异调控根和胚芽鞘生长的新机制,为研究类胡萝卜素合成的调控及乙烯对水稻等作物重要生长发育过程的调控机理提供了新线索。

乙烯不仅可与ABA互作,而且可与油菜素内酯(BRs)协同作用。陕西师范大学余小平研究组报道了植物激素乙烯和G蛋白等在油菜素内酯诱导拟南芥气孔关闭中的作用及其相互关系。他们发现BRs通过促进乙烯合成限速酶(ACC合酶)基因的表达参与乙烯的合成,激活了异三聚体G蛋白 α 亚基,进而诱导NADPH氧化酶Atrboh F催化的 H_2O_2 产生和硝酸还原酶1(Nia1)催化的NO合成,最终导致气孔关闭(Shi et al., 2015a)。

5 植物抗性与信号转导

适应性免疫(CRISPR-CAS)系统普遍存在于古细菌和细菌中,该系统在序列互补性的基础上特异切割外源DNA。中科院遗传与发育所高彩霞研究组利用CRISPR-CAS的特点,将这一系统引入植物,在植物中建立了DNA病毒防御体系。他们以甜菜严重曲顶病毒BSCTV为模式病毒,以模式植物本氏烟和拟南芥为寄主材料。首先将表达系统注入本氏烟,建立了高效的抗病毒sgRNA活体筛选体系,并在瞬时转染植物及转基因植物中同时证明,向植物中引入高效的CRISPR/CAS系统能有效地抑制BSCTV在寄主植物

中的积累。靶位点的突变分析表明,该系统能特异性切割病毒DNA。研究还发现高效靶位点的选取与靶位点序列所在基因的功能无直接关系。利用此方法培育抗病毒植物,无需深入理解病毒基因的功能,简单易行,通用性强(Ji et al., 2015b)。该研究证明了CRISPR-CAS系统的广泛适用性,对培育抗DNA病毒作物具有理论意义。

非生物逆境胁迫是农作物最主要的自然灾害,植物通过长期的进化形成了许多复杂灵活的适应机制, RNA编辑过程中的选择性剪接就是植物适应逆境的重要手段之一。中科院上海植物逆境生物学研究中心战强研究员与美国的科研单位合作,以拟南芥为研究材料,发现了1个在植物脱落酸胁迫应答途径中起关键作用的RNA剪接因子ROA1。作为拟南芥中唯一1个同时具有PWI和RRM结构域的蛋白,ROA1的功能缺失导致许多与植物生长发育和逆境胁迫应答相关基因的剪接出现异常。其中,编码PP2C蛋白的HAB1基因在转录后编辑过程中的剧烈变化是导致roa1突变体对脱落酸敏感异常的主要原因。同时,ABA对野生型植株中ROA1蛋白的调控也说明该蛋白在植物应答非生物胁迫中起重要作用(Zhan et al., 2015)。该研究结果为进一步了解剪接因子及其调控的选择性剪接现象在植物逆境应答机制中的作用提供了重要信息。

华中农业大学张忠明研究组发现了根瘤形成因子受体(nodulation factor receptors, NFRs)并揭示了其下游信号通路的根瘤形成因子的形成机制。他们的研究发现,百脉根(*Lotus corniculatus*)网格蛋白重链1(CHC1)与Rho-类似的GTP酶ROP6相关联,并参与根瘤的形成。他们在百脉根中发现了1个根瘤形成因子受体5(NFR5)。CHC1基因被证明在植物所有组织中表达,并在根瘤菌感染的根毛和根瘤原基中被激发表达。烟草叶片表达实验显示,CHC1和ROP6共同定位于细胞周围和细胞质中的点状结构上。在被根瘤菌感染的根毛组织中,CHC蛋白质位于宿主细胞的感染线状膜与细胞质膜的感染口袋附近的细胞质点状结构上。转化的植物表达CHC1-Hub结构域(此结构域是网格蛋白介导的细胞内吞作用中主要的负效应子)导致早期根瘤基因表达受到抑制和根瘤菌感染受到损害,从而减少根瘤的形成(Wang et al., 2015d)。该研究显示网格蛋白质在根瘤菌与豆科植物共生过程

中发挥重要作用。

卵菌(Oomycetes)是一类引发植物病害的植物病原真菌,病原菌相关分子模式(PAMPs)是植物对病原体(卵菌)防御系统的一个重要组成部分。然而植物识别卵菌并且抵抗感染的分子机制并不清楚。南京农业大学王源超研究组鉴定了1个糖苷水解酶(GH12)家族蛋白XEG1,该蛋白具有木葡聚糖酶和 β -葡聚糖酶活性,在大豆疫霉菌(*Phytophthora sojae*)的致病作用中扮演着重要角色,但也可在大豆和茄科(Solanaceae)等多种植物中作为PAMP分子引发细胞死亡等防卫反应。GH12蛋白广泛存在于微生物中,多种GH12蛋白在烟草中诱导细胞死亡。XEG1的PAMP活性不依赖于其木葡聚糖酶活性,而是依赖于植物防卫反应类受体激酶BAK1。大豆疫霉感染植物迅速诱发XEG1的表达。多种大豆疫霉效应因子RXLR能抑制XEG1诱导的防卫反应。以上研究结果表明,XEG1作为类PAMP的效应蛋白可通过PAMP机制被植物识别(Ma et al., 2015d)。该研究为揭示植物与病原菌相互识别及作用机制增添了新证据。

表面受体激活的抗性(PTI)和胞内免疫受体激活的抗性(ETI)是植物抗病的基本方式。内吞作用可将表面受体运输到胞内进行降解和循环利用,在PTI反应中发挥重要作用。有研究表明网格蛋白介导的内吞作用是植物主要的内吞方式,然而植物如何调控内吞作用以及内吞如何参与先天免疫反应并不清楚。中科院遗传与发育所唐定中研究组筛选出一系列对白粉病抗性增强的突变体,并利用图位克隆的方法鉴定得到1个拟南芥未知功能基因EDR4,该基因在白粉病抗性中起负调节作用。EDR4主要定位于细胞膜和胞内各组分中。遗传分析表明,EDR4和MAPK激酶EDR1作用在同一条信号途径。细胞生物学分析显示,EDR1和EDR4在白粉病感染的穿透部位聚集。进一步研究发现,EDR4通过与EDR1互作,将其招募到真菌穿透部位上。暗示EDR4与网格蛋白CHC2形成复合体参与内吞作用,而EDR1可能是EDR4介导的内吞作用所运输的货物。EDR4通过调控EDR1的亚细胞定位影响植物的先天免疫反应(Wu et al., 2015a)。该研究揭示了植物内吞参与先天免疫反应的机制,对于人们深入理解植物与病原菌互作的分子机理具有重要意义。

低温与植物抗病紧密相关,且该问题一直备受科

学家关注,但其中的分子机制还不清楚。中国农业大学杨淑华研究组对一系列低温相关的抗病突变体进行了系统研究。该研究组在前期筛选到1个低温敏感突变体——*chs3*。*CHS3*基因编码1个R蛋白,其低温敏感表型是*chs3*位点导致的功能获得性突变,引发植株防卫反应组成性激活。为进一步揭示CHS3介导的温度依赖防卫反应机制,研究人员通过图位克隆鉴定到1个*chs3*的抑制子,编码双特异性磷酸酶的基因*IBR5*。遗传及生化实验证明,*IBR5*通过与分子伴侣HSP90-SGT1b形成复合体,共同参与CHS3的调控。进一步研究发现,*IBR5*还参与SNC1、RPS4及RPM1介导的防卫反应(Liu et al., 2015d)。该研究发现了一个防卫反应途径中的新组分,为研究低温与抗病的相互作用分子机制提供了新证据。在研究植物抗盐性与抗病的过程中,中山大学姚楠研究组报道了1个与人类碱性神经酰胺酶同源的拟南芥神经酰胺酶AtACER。AtACER的突变使植物表现出植株矮小和蜡质层不规则等表型。该突变体对盐胁迫的敏感性增强,同时对丁香假单胞菌的敏感性增强(Wu et al., 2015e)。该研究揭示了神经酰胺在植物生物及非生物胁迫中具有重要的生物学功能。

病毒感染是全世界水稻生产的一大威胁。植物保护自己免受病毒侵染的一种方法是通过RNAi识别和摧毁病毒产生的RNA分子。这个过程依赖于AGO (Argonaute)蛋白家族成员,但该蛋白家族组分的功能尚不清楚。北京大学李毅研究组与国内多家单位合作,发现水稻侵染病毒后,会诱导植株体内AGO1及AGO18的表达。遗传及生化研究表明,AGO18通过与miR168互作,阻止其降解AGO1。AGO1的抗病毒活性在缺少AGO18的植株中被减弱,而过表达AGO18能够使水稻更好地对抗病毒感染。这些结果表明AGO18与AGO1共同调控水稻的抗病毒能力(Wu et al., 2015d)。该研究揭示了两种不同AGO蛋白的新的合作抗病毒机制,并提出了控制水稻病毒性疾病的新策略。

白粉病是最具破坏性的小麦真菌疾病之一。二倍体小麦(*Haynaldia villosa*)对白粉病具有高度抗性,并且其抗病遗传资源如Pm21基因位点已被广泛应用于小麦育种中。南京农业大学王秀娥研究组鉴定得到1个编码U-box E3泛素连接酶的抗白粉病基因CMPG1-V。过表达CMPG1-V的转基因小麦中水杨酸

响应基因表达升高并有过氧化氢积累,在幼苗和成年阶段显示出广谱的抗白粉病表型(Zhu et al., 2015c)。该研究揭示了E3连接酶参与活性氧及植物激素介导的小麦白粉病抗性新机制。

稻瘟病是重要的水稻病害之一,利用植物自身抗性基因(R基因)进行抗病育种是目前最有效的防御手段。R基因具有等位基因多样性,其构成的强大免疫系统使水稻能够有效抵抗微生物病原体,但水稻基因克隆周期长且效率低。南京大学田大成研究组另辟新径,建立了以植物与病菌共进化为基础的基因克隆方法,通过全基因组分析挑选候选基因。该研究组从5个抗病品种中克隆了332个NBS-LRR类基因,证实其中的98个是功能性的稻瘟病抗性基因(Zhang et al., 2015i)。该研究建立了一种全新的植物抗病基因高通量克隆方法,大大提高了抗病基因的克隆效率,为克隆更多更好的广谱高抗基因奠定了基础。浙江大学娄永根研究组克隆了1个水稻WRKY基因OsWRKY53,发现其在调控植物过度防御反应中起重要作用。该基因的表达水平在水稻被植食性害虫二化螟伤害后迅速升高。OsWRKY53与OsMPK6互作并抑制其体外激酶活性,从而负调控水稻体内茉莉酸(JA)及乙烯的合成,阻止植物过度防御反应(Hu et al., 2015c)。该研究对深入揭示植物诱导抗虫性机理具有重要意义。此外,华中农业大学王石平研究组也对WRKY基因进行了研究。他们发现WRKY42作为转录抑制子抑制水稻对稻瘟病菌的抗性。WRKY42-RNAi和WRKY42过表达植物显示出对稻瘟病菌抗性增强与敏感,并伴随有JA含量的变化。JA预处理增强WRKY42过表达植物对稻瘟病菌的抗性。对3种WRKY的作用机制进行分析,发现WRKY13直接抑制WRKY42的活性,而WRKY45-2作为转录激活子直接激活WRKY13的表达。进一步研究发现,WRKY13通过反馈调节抑制WRKY45-2的转录水平。这些结果表明,3种转录因子通过形成转录调控级联反应,调控水稻对稻瘟病菌感染的响应(Cheng et al., 2015)。该研究为阐明水稻与稻瘟病菌的互作机制提供了新证据。

玉米丝黑穗病在全球各地均有发生,严重危害玉米的生产,然而克隆抗病相关的QTL非常困难。中国农业大学徐明良研究组利用重组自交系后代群体进行连续精细定位,成功在玉米第2号染色体上定位到

1个抗丝黑穗病主效QTL——*qHSR1*。该QTL可提高25%的抗病率。转基因互补实验证明,该主效抗病QTL为*ZmWAK*基因,该基因编码1个细胞壁合成相关激酶。病原丝轴黑粉菌从玉米幼根侵入后,沿着中胚轴营养最丰富的韧皮部组织向上生长,抗病基因*ZmWAK*则在此处呈现高水平表达,激活水杨酸依赖的抗病基因,从而抑制病原菌的生长。在中胚轴抑制*ZmWAK*的表达可降低玉米的抗病能力(Zuo et al., 2015)。该研究揭示了玉米黑穗病相关QTL的克隆和抗病机理,为阐释异化授粉玉米特有的抗病机制奠定了基础。

杂种优势后代表型优于亲本的特征已在拟南芥的许多性状,如生长速率、生物量及应激耐受性等方面得到体现,但其在防卫反应中的作用仍然未知。北大-耶鲁联合研究中心邓兴旺和何光明研究与安成才研究组合作,发现一些拟南芥杂交种表现出对活体营养细菌丁香假单胞菌*PstDC3000*的抗性增强。对杂交种和亲本接种后进行转录组比较分析,发现调控水杨酸(SA)合成的几个关键基因显著上调,并且杂交品种中SA水平高于其任何一种亲本。*PAD4*的突变阻断了SA的合成途径,从而显著抑制了杂交品种对*PstDC3000*抗性的增强,而SA合成基因的组蛋白H3乙酰化增加与它们在受感染的杂交种中表达量上调有关。研究表明,激活拟南芥杂交种中的SA合成途径可能有助于增强植株对活体营养细菌的抗性(Yang et al., 2015b)。该研究为深入理解杂种优势在抗病性方面的分子机理提供了新证据,对在农作物中开展抗病杂交育种具有重要的借鉴意义。

内质网质量监控系统(endoplasmic reticulum quality control, ERQC)可将错误折叠的蛋白质滞留在内质网内,也可识别并将折叠错误的蛋白质在细胞质中降解。植物对逆境胁迫的反应与ERQC密切相关。在ERQC中包含一种特殊的UPS机制,称为ER相关的蛋白降解机制(ER associated protein degradation, ERAD)。酵母和哺乳动物细胞中ERAD机制的研究已比较透彻,而植物中ERAD的关键性组分蛋白迄今未见报道。中科院上海植物逆境生物学研究中心李建明研究组通过EMS突变筛选鉴定到受体激酶BR11 (brassinosteroid insensitive 1)抑制子EBS7 (ethyl methanesulfonate-mutagenized brassinosteroid-insensitive 1 suppressor 7),并发现该抑制子基因编

码1个定位于ER上的保守ERAD组分。缺失*EBS7*会阻碍两个*BR11*突变体*bri1-9*和*bri1-5*的ER相关蛋白的降解,从而导致这两个突变蛋白在ER上堆积后被运输到质膜上。进一步研究表明,在内质网胁迫下*EBS7*会在ER上积累,缺失*EBS7*则会引起突变体*bri1-9*和*bri1-5*对内质网及盐胁迫的超敏反应。*EBS7*与ERAD中关键的泛素连接酶AtHrd1a (HMG-CoA reductase degradation 1a)互作,而*EBS7*缺失会导致AtHrd1a对*bri1-9*的多泛素化不稳定(Liu et al., 2015j)。该研究揭示了植物ERAD途径1个新的特定组分,并阐明了其可能的生化功能。

植物遭害虫咬噬后所释放的萜类化合物可吸引害虫的天敌。玉米萜类合成酶TPS10是合成倍半萜类物质的关键酶,中国农科院郎志宏研究组与黄大昉研究组合作,发现响应茉莉素的AP2/ERF转录因子ERE58是调控玉米TPS10基因表达的关键因子。ERE58通过与TPS10启动子中的顺式作用元件GCC-box结合,激活TPS10的表达并诱导玉米产生法尼烯以及(E)- α -香柑油烯,达到间接防御的目的(Li et al., 2015h)。该研究揭示了AP2/ERF家族中的ERE58通过调控TPS10的表达参与玉米的间接防御,为解析植物防御体系的分子调控网络提供了重要线索。

6 表观遗传调控

6.1 组蛋白修饰和染色质重塑

组蛋白甲基化修饰是真核生物中保守存在的一种表观遗传修饰,在基因表达调控中发挥重要作用。常见的组蛋白赖氨酸甲基化修饰位点包括组蛋白H3第4、9、27、36、79位(H3K4、H3K9、H3K27、H3K36和H3K79)和组蛋白H4第20位(H4K20)。赖氨酸有3个可被甲基修饰(methylation, me)的化学键,根据修饰程度可分为零(me0)、一(me1)、二(me2)和三甲基(me3)共价修饰。其中H3K4、H3K36和H3K79位点的甲基化修饰通常与基因的转录激活相关;而H3K9、H3K27和H4K20位点的甲基化修饰与基因的转录沉默相关。关于不同的组蛋白甲基转移酶如何定位到特定靶基因以及如何发挥相应的生理功能,目前仍所知甚少。复旦大学刘建祥研究组发现,拟南芥内质网胁迫响应转录因子bZIP28和bZIP60能够与植物COM-

PASS-like复合物(负责组蛋白H3K4甲基化修饰)的亚基ASH2和WDR5A在体外及体内发生直接互作,并影响bZIP28/bZIP60靶基因启动子区域H3K4me3的修饰水平。进一步研究发现,在zip28zip60双突变中,RNA聚合酶II (RNAPII)在这些靶基因上的结合也明显降低(Song et al., 2015)。该研究揭示了拟南芥在内质网胁迫应答中在相关基因上建立H3K4me3修饰并启动基因表达的分子机理。

MADS box家族基因在植物花器官建成中发挥关键作用。拟南芥中多个MADS box家族基因的表达都受到组蛋白H3第27位赖氨酸三甲基化(H3K27me3)的调控,该修饰由PcG (Polycomb group)家族蛋白建立。中科院上海生命科学研究院植物生理生态所何祖华研究组和万建民研究组分别通过不同的遗传筛选获得了同一个水稻MADS box家族蛋白OsMADS58的抑制因子,分别命名为CCP1 (CURVED CHIMERIC PALEA 1)和DFO1 (DEFORMED FLORAL ORGAN 1)。他们分别发现ccp1或dfo1突变体的花器官发育异常,并证明该异常表型是由于OsMADS58的过量表达造成。遗传定位分析证实,CCP1/DFO1为水稻EMF1 (PcG成员)家族基因。ChIP实验表明,ccp1/dfo1背景下OsMADS58基因上的H3K27me3修饰显著降低。此外,CCP1/DFO1能够与水稻中的其它PcG蛋白,如AtRING1的同源蛋白、OsMSI1以及OsiEZ互作。这些研究结果表明,PcG蛋白复合体介导的H3K27me3通过抑制MADS家族基因进而调控花器官形态建成在植物中是保守的(Yan et al., 2015a; Zheng et al., 2015)。

华中农业大学周道秀研究组发现,水稻中的H3K27甲基转移酶SDG711影响花序分生组织(IM)的活性。过表达SDG711会增强IM的活性,产生更多的花穗,SDG711的RNAi突变体则呈现相反的表型。研究人员分别对WT和sdg711Ri的SAM、IM做了转录组分析以及H3K27me3与H3K4me3的ChIP-seq分析,发现在SAM转换为IM的过程中很多基因的转录水平发生了改变,而这种改变与H3K27me3/H3K4me3的动态变化紧密相关。而在sdg711Ri和jmj703 (H3K4去甲基化酶)突变体中,H3K27me3修饰的获得都受到了抑制。sdg711Ri jmj703双突变加剧了sdg711Ri的表型(Liu et al., 2015i)。这些证据显示,SDG711和JM703通过调节H3K27me3/H3K4me3的动态变化

来调节IM中基因的表达从而影响IM的活性。

组蛋白甲基化修饰阅读蛋白(reader proteins)可以识别组蛋白甲基化酶所建立的修饰并调控下游的生理过程。复旦大学董爱武研究组报道了水稻中H3K4me3/H3K36me3的识别蛋白MRG702,并证明其在水稻H3K36甲基转移酶SDG725的下游发挥作用。MRG702缺失突变体(mrg702Ri)与SDG725下调突变体(sdg725Ri)的表型类似,呈现典型的BR途径受阻以及晚花表型。该研究组前期的工作表明,SDG725通过在BR途径以及开花途径基因上建立H3K36me3修饰来促进基因表达。与sdg725Ri类似,mrg702Ri中BR途径基因D11、BRI1和BL1的表达均下降,两个开花促进因子RFT1和Hd3a的表达也显著下调。ChIP分析发现,在依赖于SDG725的情况下,MRG702蛋白能直接结合到D11、RFT1和Hd3a基因上并促进其表达(Jin et al., 2015a)。该研究结果揭示了H3K36me3介导的基因转录激活是在甲基转移酶(SDG725)和识别蛋白(MRG702)先后参与到其中共同完成的。此外,董爱武研究组还对INO80(一类保守的染色质重塑因子)进行了研究,鉴定了两个新的AtINO80突变体,atino80-5和atino80-6,二者具有类似的表型,如植株矮小和晚花等。突变体的晚花表型由FLC和MAF4/5的上调导致,INO80蛋白能直接结合到FLC和MAF4/5基因区域并影响组蛋白变体H2A.Z的分布(Zhang et al., 2015b)。该成果为植物在响应发育和环境信号时维持基因组稳定性的表观遗传调控机制研究提供了新视角。

组蛋白乙酰化是另一种重要的组蛋白修饰,主要由两类蛋白(组蛋白乙酰化酶(HAT)和组蛋白去乙酰化酶(HDAC或HDA))动态调控。一般情况下,高水平的组蛋白乙酰化与基因转录激活相关,而低水平的组蛋白乙酰化与基因的转录沉默相关。GCN5是拟南芥中一个重要的HAT,之前的研究表明GCN5在植物不同生长发育阶段以及对环境的适应中发挥作用;但其是否参与热响应和离子内稳态尚未见报道。西北农林科技大学孙其信研究组对该问题进行了深入研究,先后报道了GCN5在拟南芥热响应和离子内稳态中具重要功能。GCN5自身会被热激处理诱导表达,gcn5突变体中许多热响应基因如HSAF2、HSAF3、MBF1c和UVH6在热处理时不能被正常诱导,导致突变体呈现热响应缺陷的表型。进一步研究证明GCN5能直接

结合HSAF3和UVH6的启动子,并影响这两个基因上H3K9和H3K14的乙酰化修饰水平(Hu et al., 2015d)。此外,中国农业大学姚颖垠研究组发现,小麦TaGCN5能与TaGAMyb互作并在胚乳细胞中被招募到下游基因TaGLU上,进而促进TaGLU的表达以及增加麦谷蛋白的含量。他们还通过转基因证明了拟南芥AtGCN5能结合TaGLU基因的启动子,并影响其组蛋白乙酰化修饰及基因表达水平(Guo et al., 2015c)。这些研究表明GCN5蛋白的功能在小麦和拟南芥中是保守的。

拟南芥中组蛋白去乙酰化酶(HDAC)主要分为3个家族:RPD3/HDA1 (reduced potassium dependence 3/histone deacetylase 1)家族、SIR2 (silent information regulator 2)家族和HD2 (histone deacetylase 2)家族。其中,RPD3/HDA1家族又可以分为3类:I类包括HDA19、HDA6、HDA7和HDA9;II类包括HDA5、HDA15和HDA18;III类则只有HDA2。之前关于HDAC的研究主要集中于HDA6和HDA19。“国立”台湾大学吴克强研究组对HDA5的生物学功能进行了深入研究,发现HDA5在体外具有较强的去乙酰化酶活性,hda5突变体呈现晚花表型,该晚花表型源于FLC和MAF1基因的上调表达。进一步研究发现,HDA5能与HDAC复合物HDA6-FLD-FVE中的每个成员互作,并结合到FLC和MAF1基因上;同时hda5中,FLC和MAF1上的组蛋白乙酰化及H3K4me3水平都有显著上调。最后,通过比较hda5和hda6的转录组,发现HDA5与HDA6在全基因组水平共同调控了大量基因的表达(Luo et al., 2015)。

另外,吴克强研究组与中科院华南植物园赵明磊研究组合作研究发现,BP蛋白能够在植物体内与SWI2/SNF2家族染色质重塑因子BRM结合,且brm突变体呈现与bp突变体类似的表型。进一步研究发现,BRM和BP在KNAT2与KNAT6基因上共定位,而且BRM结合靶基因依赖BP的存在(Zhao et al., 2015c)。该研究阐释了BP通过招募染色质重塑因子BRM调控KNAT2和KNAT6表达的分子机制。ATP-依赖的SWI/SNF染色质重塑复合体可以利用ATP水解提供的能量改变DNA和组蛋白的结合,从而影响细胞的发育和分化。BRM是SNF2/SWI复合体的1个染色质重塑ATPase。吴克强研究组与国内多家单位合作,研究了BRM在根干细胞维持方面的作用。他们的

研究表明,BRM功能缺失突变可导致根干细胞维持缺陷,根分生组织活性降低及根长变短。BRM基因突变会使干细胞中几个PIN (PIN-FORMED)基因的局部表达下调及干细胞转录因子基因PLT1 (PLETHORA)和PLT2的功能受损。ChIP-qPCR结果显示,BRM可以直接结合PIN1、PIN2、PIN3、PIN4和PIN7基因的序列。遗传互作分析表明,PLTs在BRM的下游起作用,并且过表达PLT2可部分回复brm突变体的根干细胞缺陷表型。这些结果表明BRM通过改变PINs的表达,参与到PLT通路以维持根干细胞的活性(Yang et al., 2015c)。

蛋白H2B的可逆泛素化修饰(H2Bub1)在高等真核生物的基因表达调控中发挥着重要作用,对植物的生长发育不可或缺。然而,其在植物生殖发育中的功能尚不明确。中科院植物所刘永秀研究组以水稻为材料,探究了H2B泛素化酶OsHUB1/2的功能,发现OsHUB1/2分别是拟南芥H2Bub1 E3连接酶HUB1和HUB2的同源蛋白,二者的突变体表型类似,呈现绒毡层异常发育及花粉败育的表型。在hub1和hub2背景下几乎检测不到H2Bub1,同时H3K4me2修饰也明显降低;另外,绒毡层降解相关基因OsC4、OsCP1 (rice Cysteine Protease1)和UDT1 (Undeveloped Tapetum1)明显下调。进一步研究发现,这种下调与HUB1/2介导的H2Bub1直接相关。据此,该研究组提出了如下模型:HUB1/2先在靶基因上建立H2Bub1,然后增强H3K4me2修饰,进而促进基因的表达(Cao et al., 2015)。该研究揭示了E3连接酶OsHUB1和OsHUB2介导H2Bub1调控水稻花药发育的分子机制。

6.2 DNA甲基化

DNA甲基化修饰是另一种重要的表观遗传修饰,具有稳定基因组以及调节基因组功能的作用。复旦大学马红研究组通过MspJI-seq,分析了拟南芥不同时期花的全基因组DNA甲基化修饰情况。发现在从花序分生组织发育成花的过程中,基因组上许多位点获得了de novo DNA甲基化;同时,也有很多位点失去了DNA甲基化。这种动态变化与对应基因的表达变化高度相关,且不同基因组位点和不同的甲基化类型对基因表达有着不同的影响(Yang et al., 2015a)。该研究首次报道了花发育过程中DNA甲基化与基因表达之

间的关系,为深入理解花发育过程中DNA甲基化的功能提供了有价值的信息。

表观等位基因是一种重要的遗传现象,它们拥有一致的DNA序列但却具有完全不同的表达模式。华南农业大学宋显伟研究组在水稻中发现了一种新的表观等位突变体*epi-rav6*。该突变体中*RAV6*基因的DNA序列没有变异,但基因自身却过度表达。进一步研究发现,*RAV6*启动子上一个96 bp的区域包含1个小型的反向重复的转座子原件。正常情况下,该区域被DNA甲基化从而抑制*RAV6*的表达;而在*epi-rav6*中,该区域发生了去甲基化,造成了*RAV6*的表达改变(Zhang et al., 2015h)。该研究确定了1个独特的水稻表观等位基因,并证明了表观遗传修饰*RAV6*对水稻重要农艺性状具调控作用。

DNA甲基化也可被动态移除。拟南芥中,*ROS1*亚家族的酶可以去掉DNA骨架上的5-甲基胞嘧啶(mC),之后通过DNA碱基修复机制填补上1个未甲基化的胞嘧啶到DNA上,从而实现去甲基化,因此*ROS1*亚家族的酶也被称为DNA去甲基化酶。朱健康研究组通过正向遗传筛选,获得了6个RdDM途径的突变体,这6个突变体中,*ROS1*的表达量均明显下调。进一步研究发现,*ROS1*启动子上存在一个能负调控*ROS1*表达的TE元件,而RdDM途径能拮抗TE元件进而促进*ROS1*的表达,这段序列被命名为MEMS(DNA methylation monitoring sequence)。MEMS上的DNA甲基化也受到*ROS1*自身的去甲基化调控,这就形成了一个反馈环:当整体DNA甲基化水平偏高时(RdDM途径活跃),MEMS也被高甲基化,*ROS1*高表达;然后*ROS1*的去甲基化作用增强,拮抗RdDM途径,进而降低整体DNA的甲基化水平(Lei et al., 2015b)。该研究发现了一个拟南芥动态调控DNA甲基化的新机制,对今后的研究具有重要意义。此外,朱健康研究组还发现了*ROS1*的1个协同因子MET18,*met18*突变体与*ros1*突变体一样表现为全局DNA甲基化水平升高。MET18是CIA(胞质Fe-S簇组装)途径的一个传递蛋白,能与许多Fe-S簇结合蛋白互作;*ROS1*能与MET18以及其它一些CIA途径成员互作,同时*ROS1*自身保守的Fe-S基序对其去甲基化酶活性十分重要(Duan et al., 2015)。该研究揭示了CIA途径在*ROS1*介导的DNA去甲基化过程中发挥重要作用。*ROS1*能直接移除5mC,并可通过 β -剪接或 β,δ -

剪接两种方式断裂磷酸二酯键,其中 β,δ -剪接的残基在3'DNA磷酸酶ZDP的作用下转变为3'羟基,但 β -剪接的下游修复机制尚不清楚。朱健康研究组对此问题进行了深入探索,发现了1个脱嘌呤/嘧啶的核酸内切酶APE1L,该酶能与*ROS1*互作,并被证明在*ROS1*下游的 β -剪接途径中发挥作用。同时缺失APE1L与ZDP的双突变体胚胎致死,基因组DNA甲基化水平升高(Pikaard et al., 2015)。这些研究表明,APE1L与ZDP共同在*ROS1*的下游发挥作用,影响基因组DNA的甲基化修饰水平。

IDM1和IDM2被报道能招募*ROS1*到一些靶位点,但具体机制并不十分清楚。清华大学钱伟强研究组利用生物化学手段,鉴定了IDM1/IDM2复合体的结合蛋白MBD7和IDL1。体外生化分析表明,这4个蛋白共同存在于一个大的复合体中,影响组蛋白H3K18和H3K23的乙酰化修饰水平,从而参与*ROS1*途径的DNA去甲基化过程(Li et al., 2015f)。同时,中国农业大学巩志忠研究组通过正向遗传学筛选到了MBD7,也证明MBD7能与IDM2互作并参与DNA去甲基化过程。此外,该研究组还发现MBD7更倾向于结合在DNA甲基化水平高的染色质区域并拮抗此种DNA的甲基化(Wang et al., 2015b)。

6.3 RNA代谢与调控

小RNA(small RNA, sRNA)是生物体内一类长度在21–28 nt的重要功能分子,包括miRNA、siRNA和piRNA,调控着真核生物中各种各样的生物学过程。虽然sRNA在长度、序列和功能方面有所不同,但是它们的生物合成和起作用的通路(从前体转录、加工、成熟到行使功能)相对保守,过程涉及一系列酶的活动。sRNAs在基因型之间的数量变化是否与生物机制相关目前尚不明确。张启发研究组利用来自一个优良水稻杂种的实验种群,分析了sRNA数量变异的遗传学基础。他们检测了一个永久F2(IMF2)群体剑叶的sRNAs丰度,共鉴定了53 613 739个特异sRNA和165 797个sRNA表达数量性状位点(s-traits)。其中,顺式sQTLs位点40 049个,反式sQTLs位点30 809个。在检测到的80 362个sRNA簇中,有22 263个sRNA簇QTL位于20 249个sRNA簇表达数量性状位点上。该结果显示,来自同一基因或sRNA簇的大多数sRNAs的

表达水平呈一定的正相关;而来自同一母基因的sRNAs之间及sRNAs与母基因之间很少存在共调节作用(Wang et al., 2015g)。该研究表明位于反式作用位点上调控sRNA合成的基因与特定长度的sRNAs丰度有关,对sRNAs的生物学合成和调控起重要作用。

sRNA 3'端可被HEN1甲基化修饰,从而防止其被降解;那些未被HEN1甲基化的sRNA则会被HESO1尿苷化后进入降解途径(拟南芥中已有报道)。之前的研究发现在*hen1heso1*双突变体中依然有sRNA的3'尿苷化,这表明拟南芥中存在与HESO1功能冗余的蛋白。深圳大学莫蓓莘研究组和陈雪梅研究组合作,与复旦大学任国栋研究组同时鉴定出了1个HESO1功能冗余蛋白URT1 (RNA uridylyltransferase1)。URT1在体外具有尿苷化sRNA的活性,*hen1heso1urt1*三突变中miRNA 3'尿苷化所剩无几,同时出现了很多miRNA降解片段。此外,URT1能与AGO1结合并对结合在AGO1复合物中的miRNA进行尿苷化从而调节miRNA的活性(Tu et al., 2015; Wang et al., 2015p)。这些研究证实了URT1是除HESO1外主要的sRNA 3'尿苷化酶,并且与HESO1一起在sRNA代谢以及功能调节中发挥重要作用。

miRNA的转录和加工对真核生物的发育非常重要,通常由RNA聚合酶Pol II转录形成pri-miRNAs,再由DCL1剪接为成熟miRNA,之后装载到AGO复合物中发挥剪接mRNA的功能。中科院上海生命科学研究院植物生理生态所方玉达研究组鉴定了1个DCL1的结合蛋白CDF2,该蛋白能够通过多种方式调节miRNA的积累。一种是CDF2直接结合到一些miRNA基因的启动子上来促进或抑制靶基因的表达。另一种是CDF2与pri-miRNA结合,影响DCL与pri-miRNA的结合活性,从而影响pri-miRNA的加工过程。该研究表明了CDF2能在多个层面上调节miRNA的活性,在miRNA途径中发挥重要作用(Sun et al., 2015d)。此外,清华大学戚益军研究组发现转录延伸因子在转录和加工层面也调节miRNA的活性。他们通过正向遗传筛选到两个促进miRNA活性的因子,该二因子分别是转录延伸复合物的成员ELP2和ELP5。进一步研究发现,转录延伸复合物直接参与miRNA的合成,且包括ELP2和ELP5在内的多个转录延伸因子均能与pri-miRNA加工复合体成员(DCL1、HYL1或SE)互作

(Fang et al., 2015a)。

非编码环状RNA (circRNAs)在动物中已被广泛研究,但植物中却报道较少。浙江大学樊龙江研究组利用已发表的RNA-seq数据对水稻和拟南芥中的circRNAs进行了分析。发现水稻和拟南芥分别有12 037个和6 029个circRNAs,且有700个在它们中具有同源性,表明circRNAs在植物进化中具有一定的保守性。表达量分析发现,一些circRNA的表达水平与对应基因的表达水平呈正相关(Ye et al., 2015)。该研究首次报道了植物中也存在circRNAs。

长链非编码RNA (lncRNA)在许多生物学过程中具有重要的调节作用。华中农业大学张献龙研究组以棉花为材料,对lncRNA进行了高通量分析,鉴定了30 550个基因间区长链非编码RNA和4 708个长链非编码反义RNA。研究发现lncRNA在重复序列区段更为富集并具有组织和物种特异性;与编码基因相比,lncRNA表现出高甲基化水平,且其表达受到甲基化的影响很小。此外,他们还鉴定了参与棉纤维发生和伸长的几种功能性lncRNA,并发现了一组可产生small RNA-miR397的lncRNA (Wang et al., 2015k)。该研究为在棉花中深入探究lncRNA的功能奠定了基础。

7 细胞骨架与细胞内蛋白质转运

7.1 细胞骨架系统及其调控

细胞骨架(cytoskeleton)系统,主要为微管(microtubules, MTs)和微丝(actin filaments, F-actin),在细胞形态建成中发挥着至关重要的作用。微管和微丝之间存在着复杂的分子对话。然而,目前人们对微管-微丝协同调控细胞形态发生机制的认识还十分有限。中科院微生物所孔照胜研究组运用活细胞显微成像技术(live cell imaging),以三维重构的方式展示了拟南芥叶表皮毛细胞全发育期微管和微丝阵列的时空动态组织:快速伸长的表皮毛分支会形成横向排列及密度趋向顶端的周质微管环(transverse MT rings),但其顶端有一个微管缺失区域(MT-depleted zone);而恰好在顶端区域存在1个由周质微丝组成的“微丝帽子(F-actin cap)”结构,帽状结构下面有粗的胞质微丝束贯通基部到顶端。KCBP马达蛋白在表皮毛中也呈梯度,且定位于周质微管上,但在顶端特异地富

集在微管缺失区域,故推测KCBP的顶端富集可能与微丝帽子的组装与维持有关。他们利用单分子成像(single molecule imaging)技术证实,KCBP独有的N-端MyTH4结构域可结合微管,FERM结构域则可结合微丝。该研究揭示了KCBP作为中心枢纽蛋白(hub protein)协调微管与微丝的时空动态组织,从而调控表皮毛的形态建成(Tian et al., 2015a)。

微丝影响植物形态发育已有报道,但具体机制尚不清楚。万建民研究组发现微丝结合蛋白VLN2可以调节微丝的动态变化,影响细胞膨大、生长素极性运输及水稻的生长发育。他们还发现该蛋白缺失突变体所有组织的形态都出现改变,比如在幼苗期扭曲生长的根和茎、扭曲的叶片、穗型以及皱缩的种子。细胞学分析表明,突变体细胞变小,但是细胞数目未见明显变化。体内和体外实验证明,VLN2具有剪切、成束和封盖微丝的功能。进一步分析发现,vln2突变体对重力响应超敏感,其根中出现生长素输出载体PIN2循环异常和生长素不对称分布等表型。该研究表明VLN2可能通过调节微丝影响PIN循环,进而影响生长素的极性运输和分布,并导致细胞膨大和器官异常(Wu et al., 2015f)。该研究为进一步阐明微丝与植物发育的机制奠定了基础,并为水稻形态改良提供了理论支持。

细胞分裂需要适当的纺锤体(主要元件包括微管和附着微管的动力分子——分子马达等)组装和一个监控途径——纺锤体组装检查点(SAC)(检测纺锤体是否正常及是否正确地连接到着丝点上)。SAC蛋白通过影响CDC20的功能来调控有丝分裂的染色体分离。但目前还不清楚CDC20如何调节纺锤体组装和正确的同源隔离。马红研究组发现,拟南芥CDC20.1基因对减数分裂和雄性育性至关重要。cdc20.1突变体植株减数分裂时染色体不同步对齐且不均衡分离,中期I纺锤体具异常形态。对减数分裂不同时期的分布比较显示,与野生型相比cdc20.1突变株从丝球期到后期I发生滞后现象;且该突变株的性母细胞呈现由极光激酶介导的组蛋白H3磷酸化标志的异常分布。进一步实验证明,CDC20.1与极光激酶在功能上相关,从而导致减数分裂染色体分离缺陷(与cdc20.1相似)(Niu et al., 2015)。该研究阐明了CDC20.1在纺锤体形成检查点依赖的减数分裂染色体分离中的关键作用,为深入了解纺锤体的形成机制提供了

可能。

7.2 液泡及囊泡运输

液泡是植物细胞中的泡状结构,在植物细胞生命活动中具多方面作用。胞质中过剩的中间产物可被液泡吸收和贮存;胞质中需要某些物质时,液泡又能及时提供。液泡是汇集和输出无机离子的场所,也是一个磷酸盐库。植物细胞在液泡中存储磷酸盐,以维持细胞质中稳定的磷酸盐浓度。当细胞质中的磷酸盐浓度降低时,磷酸盐即从液泡中分泌到细胞质中。这种由液泡向外运输通过位于液泡膜上的磷酸盐转运蛋白介导。浙江大学寿惠霞研究组与澳大利亚的多家科研单位合作,对该问题进行了深入研究。他们发现磷酸盐流出转运蛋白SPX主要组成超家族3参与维持水稻中磷酸盐的动态平衡。这项研究证明了组成超家族的主要蛋白质SYG1、PHO81和XPR1 (SPX)在酵母中有相似的结构。在缺乏SPX结构域的情况下,水稻中的3个转运蛋白OsSPX-MFS1、OsSPX-MFS2和OsSPX-MFS3都定位于水稻原生质体的液泡膜上。超表达OsSPX-MFS3可导致水稻组织液泡中磷酸盐的浓度降低(Wang et al., 2015c)。该研究表明,OsSPX-MFS3属于低亲和性的磷酸盐转运蛋白,介导伴有质子运动的磷酸盐从液泡向细胞质的输出。

台湾成功大学郭璋君研究组与美国的科研单位合作对拟南芥液泡糖转运蛋白SWEET2进行了深入研究,发现SWEET2具有限制来自植物根系的碳储存及抑制腐霉引起的感染的功能。他们推测糖转运蛋白SWEET2在拟南芥根系中有较高的表达量。SWEET2- β -葡萄糖醛酸酶融合表达的结果证明,SWEET2在根细胞中有较高积累,所以可能对糖分子(特别是从根端表皮细胞)的分泌起作用。此外,他们还发现融合的SWEET2绿色荧光蛋白定位在液泡膜上。功能缺失的sweet2突变体表现出对多余糖分的耐受性降低,叶子中有较低的葡萄糖积累,根系中由葡萄糖派生的碳流出提高了15%–25%。这些发现均表明,SWEET2可以防止植物根组织中糖的流失。腐霉感染过程中SWEET2在植物根中的表达提高了10倍。sweet2突变体对卵菌表现显著易感,在受到感染后植株生长受损(Chen et al., 2015a)。该研究揭示了SWEET2的一个重要的糖保留功能,即调节碳的可用性和影响根-病原体间的互作。

囊泡是真核细胞中十分常见的膜泡结构,是细胞内膜系统不可或缺的结构组分。其主要功能是对细胞内物质进行定向运输。现已发现承担细胞内物质运输功能的囊泡类型有10多种。其中,COPII有被囊泡是目前了解最为清楚的囊泡类型之一。香港中文大学姜里文研究组解析了内质网胁迫相关转录因子bZIP28的内质网输出。他们发现植物中不同的Sar1蛋白在COPII囊泡形成中具有不同的功能;并发现拟南芥调控COPII囊泡形成的小GTP蛋白AtSar1a和AtSar1c在植物中有不同的亚细胞定位和功能。通过点突变筛选鉴定AtSar1a的Cys84位点,发现其与COPII的另一个蛋白AtSec23a存在特异的配对互作。进一步的实验确定了Cys84氨基酸对于AtSar1a与AtSec23a特异性互作是必需的(Zeng et al., 2015c)。该研究在细胞水平上证明了Cys84氨基酸导致AtSar1a和AtSar1c具有不同的调控特定货物蛋白内质网输出功能。

此外,北京林业大学陈少良研究组与国内多家科研单位合作揭示了胡杨APYRASE2基因通过调节囊泡运输和细胞外的ATP增强拟南芥的冷耐受机制。他们发现低温提高了胡杨PeAPY2基因在愈伤组织细胞中的表达。通过对PeAPY2生化特性和在耐冷中的功能研究,发现PeAPY2主要定位于细胞质膜上,然而有点状的表达信号出现在内质网和高尔基体上。PeAPY2表现出广泛的基体特异性,但在水解嘌呤核苷酸(特别是ATP)上表现出很强的功效。冷胁迫下,与野生型相比,PeAPY2转基因植株保持了细胞质膜的完整性和低水平的冷引起的电解质泄露。这些应激反应可能与囊泡运输的有效细胞质膜修复有关。事实上,转基因植株在冷胁迫和质膜修复过程中表现出加速的内吞和胞吐作用。他们同时还发现低剂量的细胞外ATP可以加速囊泡运输,高剂量ATP则抑制囊泡运输;PeAPY2转基因植株与野生型相比对细胞外ATP的控制力更强(Deng et al., 2015)。该研究从不同层面阐释了拟南芥的冷耐受机制,为我们研究冷胁迫提供了新的视角。

7.3 细胞自噬

细胞自噬是生物界保守且重要的细胞内降解途径。现已知植物细胞自噬参与饥饿响应、发育、淀粉降解、非生物胁迫响应和先天免疫反应等多种重要生理过

程。姜里文研究组探讨了植物细胞新型分泌细胞器EXPO与自噬体之间的关系。通过荧光标记EXPO(Exo70E2-GFP)和自噬体(YFP-ATG8),他们发现在正常情况下EXPO和自噬体是分离的,但是经过自噬诱导处理后EXPO可以通过自噬途径进入液泡进行降解(Lin et al., 2015e)。该研究结果表明,正常情况下EXPO和自噬体是两个不同的细胞器,但在某些条件下这两种细胞器之间存在联系。

甘油醛-3-磷酸脱氢酶(GAPDH)是生物糖酵解途径中的关键酶,该酶同时也具备独立于糖酵解之外的多种功能,其中胞质定位的GAPDH被称为GAPC(cytoplasmic GAPDH)。清华大学刘玉乐研究组发现,GAPCs与细胞自噬重要蛋白ATG3互作,负调控细胞自噬,并在R基因介导的抗性反应和植物基础抗性中发挥重要作用。该研究鉴定了与ATG3特异互作的多功能蛋白GAPCs。进一步研究发现,ATG3与GAPCs互作受到ROS的影响。沉默GAPCs导致依赖于ATG3的细胞自噬激活;过表达GAPCs可以抑制ATG3诱导和ROS胁迫诱导的细胞自噬激活。该研究表明,ROS信号可能通过影响ATG3与GAPC的互作对细胞自噬和植物的免疫反应起作用(Han et al., 2015a)。

8 营养的转运及胁迫适应

8.1 磷的转运及胁迫适应

磷是植物生长发育不可缺少的营养元素之一,对作物高产及保持品种的优良特性有明显作用。磷转运体是植物吸收磷营养元素的主要通道,在磷吸收、转运和再利用过程中起着重要作用。但激酶介导PT磷酸化以及磷酸化的PTs保留在ER上的机理仍不清楚。浙江大学吴平研究组与国内多家单位合作,对水稻激酶的亚基CK2β3及其水稻磷吸收调控分子机制进行了研究,首次揭示了酪蛋白激酶CK2会响应磷浓度。高磷时CK2发生磷酸化,并进一步磷酸化PT,磷酸化的PT会滞留在ER上,并发生降解。而磷浓度低时,CK2β3蛋白发生降解,PT处于非磷酸化状态,在PHF1帮助下转运到细胞质膜上,促进细胞外的磷向胞内转运(Chen et al., 2015c)。该研究结果对揭示植物磷吸收及转运的精细调控具有重要意义。

植物吸收的无机磷储藏在液泡内,然而介导磷元素进入液泡的转运机制尚不清楚。南京大学栾升研究

组和兰文智研究组对拟南芥液泡膜的研究发现,其上存在着一类进化上高度保守的SPX-MFS蛋白,该蛋白的成员VPT1控制着胞质磷含量的动态平衡,从而使植物适应磷贫瘠或富集的环境。因此,无论在低水平还是在高水平无机磷条件下,破坏VPT1都将导致植株对无机磷胁迫更加敏感(Liu et al., 2015e)。

植物体内磷平衡对维持植物的正常生长至关重要。目前,关于WRKY转录因子参与磷平衡调控的分子机理尚知之甚少。中国农业大学陈益芳研究组发现,WRKY42参与调节拟南芥体内磷的平衡。与*pho1* (*phosphate1*)突变体类似,WRKY42超表达株系对低浓度无机磷(Pi)的敏感性较野生型高,茎的Pi含量较低,超表达株系中*PHO1*的表达明显受到抑制。在Pi充足时,WRKY42通过直接调控*PHT1;1*和*PHO1*的表达,从而调控Pi的吸收和转运;而在Pi缺乏时,WRKY42蛋白被26S蛋白酶体降解,并且基因表达水平也受到抑制,从而间接影响*PHT1;1*和*PHO1*的表达水平(Su et al., 2015)。

8.2 氮的转运及胁迫适应

氮是植物生长必需的矿质元素,对农业生产系统至关重要。氮素的缺乏严重影响水稻的生长,降低水稻产量。然而,过量施用氮肥会对农业生态环境造成严重破坏。降低氮肥输入作为作物育种的必要性已被人们所认知。孙传清研究组与国内多家单位合作,利用沅江普通野生稻(YJCWR)和优良籼稻品种(特青)产生的片段导入系YIL105,在第12号染色体上鉴定到1个与缺氮耐性相关的主效QTL位点,该位点赋予籼稻品种特青缺氮耐受性。通过构建近等基因系并利用图位克隆技术成功克隆了耐缺氮性数量性状基因*TOND1*,该基因编码1个推定的类甜蛋白。*TOND1*定位于质膜上,在水稻叶片、叶鞘和颖壳中的表达水平较高,过表达*TOND1*能增加水稻对低氮的耐受性。对来自18个国家和地区的75个籼稻和75个粳稻品种进行序列验证,结果表明只有27.3% (41个籼稻品种)的品种含有*TOND1*,而72.7%的品种(剩下的34个籼稻和75个粳稻品种)没有*TOND1*等位基因(Zhang et al., 2015m)。*TOND1*的鉴定在降低氮肥施用量的前提下为高产水稻品种选育奠定了分子基础。

籼稻表现出比粳稻更强的硝酸盐利用能力。但目前对于这种差异背后的分子机制仍不是很清楚。中科

院遗传与发育所储成才研究组与国内多家单位合作,从籼稻中克隆了氮高效利用基因*NRT1.1B* (*Os-NPF6.5*)。该基因编码1个硝酸盐转运蛋白,此蛋白在籼粳稻间只有1个氨基酸的差别,且籼稻与粳稻呈现出显著的分化。各种证据表明,籼稻型具有更高的硝酸盐吸收及转运活性;特别是籼稻中硝酸盐同化过程的关键基因也被显著上调,导致籼稻具有更高的氮肥利用能力。另外,田间测试近等基因系和转基因株系证实,携带籼稻*NRT1.1B*等位基因的粳稻品种相比没有携带这一等位基因的粳稻品种产量及氮利用效率(NUE)均显著提高。这些研究结果表明,*NRT1.1B*中1个碱基的自然变异是导致粳稻与籼稻间氮肥利用效率差异的重要原因(Hu et al., 2015a)。该研究揭示了水稻亚种间氮利用效率差异的分子机制,为粳稻氮肥利用效率改良提供了基因资源。

8.3 铁的转运及胁迫适应

铁(Fe)是植物生长不可或缺的微量元素,其在植物体内的动态平衡对植物生长发育非常重要。在植物体中,铁离子的动态平衡通过一系列转录因子参与的复杂调控通路来实现。中山大学王宏斌研究组发现,植物bHLH转录因子家族成员可以通过级联调控的方式,响应缺铁胁迫并参与植物体内铁稳态的调控。他们通过对拟南芥突变体的筛选,发现bHLH转录因子IVc亚家族成员bHLH104与ILR3可以协同作用,参与植物对缺铁胁迫的应答。进一步研究表明,bHLH104与ILR3可以直接调控铁吸收相关重要转录因子——bHLH, Ib亚家族基因以及*PYE* (*POPEYE*)基因的表达,从而激活下游铁吸收及转运直接相关基因。遗传学分析提示,bHLH104/ILR3可能是铁吸收负调控因子E3泛素连接酶BTS的下游靶标,以此防止植物对铁的过量吸收(Zhang et al., 2015e)。该研究进一步阐明了植物的铁吸收运输及其稳态调控机制,对农作物铁营养价值的改良具有非常重要的意义。

此外,中国农业大学倪中福研究组也对植物体内铁离子的动态平衡问题进行了研究。他们发现拟南芥*GCN5* (*GENERAL CONTROL NONREPPRESSED PROTEIN5*)的缺失会破坏铁从根到茎的运输。研究表明,*gcn5*缺失突变体茎中的铁、锰和锌含量明显较野生型高,而根中铁和锰的含量明显低于野生型,暗示*GCN5*可能参与铁从根到茎的转运。另外,组蛋白

去乙酰化酶抑制剂TSA显著抑制GCN5在根部的表达, 暗示GCN5表达与组蛋白乙酰化相关。缺铁条件下, 与野生型相比, GCN5的表达明显受到诱导; 且随着GCN5表达量的升高, GCN5对FRD3 (*FERRIC REDUCTASE DEFECTIVE3*)启动子的富集程度逐渐升高, FRD3的组蛋白乙酰化水平(H3K9ac和H3K14ac)也逐渐升高。高通量测序结果表明, 879个GCN5调节的候选基因可能参与铁平衡调控, 其中5个基因是GCN5直接调节的靶基因。这些研究结果表明, GCN5参与调控FRD3介导的铁平衡过程(Xing et al., 2015)。

8.4 其它营养元素

硅(Si)是地壳中含量仅次于氧的元素, 可以提升植物对生物和非生物(如重金属(镉(Cd)、锌和锰等))胁迫的抗性。有研究表明, 硅能减缓镉对水稻的毒害作用; 然而, 对于单个细胞水平的生化机制还不清楚。华中农业大学王荔军研究组的研究发现, 在Cd胁迫下, Si与水稻细胞壁的半纤维素结合形成异质化的复合物, 该复合物与Cd形成[Si-半纤维素复合物]-Cd络合物进而抑制水稻细胞对Cd的吸收。Si积累的水稻细胞Cd的净流入量与对照组相比显著降低。此外, 随着Si浓度的增加, 编码Si转运体蛋白的基因*Lsi1* (*Low silicon rice 1*)表达明显上调, 编码参与Cd转运的转运体蛋白基因*Nramp5* (*Natural resistance-associated macrophage protein 5*)表达则下调。进一步检测发现, 细胞壁中64%的Si能与半纤维素结合(Ma et al., 2015a)。该研究揭示了单细胞水平上Si抑制Cd的吸收和运输机制。

镁是植物必需的主要营养元素, 在许多细胞过程中发挥至关重要的作用, 但是高水平的Mg²⁺会对植物造成毒害。栾升研究组发现, 拟南芥中液泡膜CBL-CIPK钙信号网络调控了细胞内的镁离子稳态。研究表明两个类钙调磷酸酶亚基B蛋白(calcineurin B-like protein, CBL)——CBL2和CBL3, 是高水平Mg²⁺条件下植物生长的关键调控因子。在过量Mg²⁺存在时, *cbl2cbl3*突变体显示出严重的生长迟缓, 且与野生型相比其能维持较低的镁含量。膜片钳实验结果表明, *cbl2cbl3*突变体中进入液泡的Mg²⁺流减少。随后, 他们鉴别出了4种CBL-互作蛋白激酶(CBL-interacting protein kinases, CIPKs)——CIPK3, -9, -23和-26。这

些蛋白激酶位于CBL2/3的下游, 并与CBL2/3在液泡膜上发生互作, 且其四突变体与*cbl2cbl3*突变体一样, 对高水平Mg²⁺敏感(Tang et al., 2015c)。该研究证实液泡膜上CBL-CIPK信号网络调控了Mg²⁺稳态, 进而保护植物免受Mg²⁺毒害。

9 环境胁迫的应答调控

9.1 干旱及盐碱胁迫的响应

干旱和盐胁迫严重威胁着全球作物的产量, 因此作物的胁迫耐受性研究对于未来粮食安全具有重要意义。中科院植物所秦峰研究组利用全球不同地区的玉米材料组成的自然变异群体, 运用全基因组关联分析(GWAS)研究策略, 发现位于玉米第10号染色体上的1个编码NAC转录因子的基因*ZmNAC111*对玉米耐旱性起重要作用。他们发现, 在干旱敏感的材料中, *ZmNAC111*启动子区域携带1个82 bp的微型转座子的插入, 该转座子通过小RNA介导的DNA和组蛋白甲基化抑制*ZmNAC111*的表达。在耐旱的玉米材料中, *ZmNAC111*启动子区域则没有这个转座子的插入, 过表达*ZmNAC111*的转基因玉米可提高水分利用率, 并可诱导干旱胁迫下的响应基因表达上调, 从而增强玉米的耐旱性。研究表明, 该转座子的插入可能发生在玉米野生种大刍草的驯化过程之后, 并推测插入位点在玉米由热带向温带驯化过程中可能受到了人工选择(Mao et al., 2015a)。该研究对玉米耐旱性的遗传改良和基于分子设计培育玉米耐旱新品种具有重要意义。此外, 秦峰研究组还发现拟南芥的1个E3泛素连接酶RZFP34/CHYR1可通过SnRK2.6介导的磷酸化调节气孔运动和耐旱性。在该研究中, 他们确定了拟南芥RZP34 (研究中更名为CHYR1)是1个泛素连接酶E3。*CHYR1*表达受到ABA和干旱的显著诱导, 与其相应的蛋白质一起, 主要在维管组织和气孔中表达。通过对*CHYR1*功能获得和功能缺失植物的分析发现, *CHYR1*促进ABA诱导的气孔关闭、活性氧的产生和植物的耐旱性增强。另外, *CHYR1*能与SnRK2 (SNF1-related kinases 2)激酶互作, 并且其第178位苏氨酸残基可被SnRK2.6磷酸化。磷酸化缺陷突变*CHYR1*^{T178A}的过表达会干扰*CHYR1*的正常功能, *CHYR1*^{T178D}则能模拟功能获得性植株的表型(Ding et al., 2015b)。该研究确定了在ABA和干旱响

应中具有正调控作用的RING型泛素连接酶E3,并详细阐明了其泛素连接酶活性可以通过SnRK2.6介导的蛋白质磷酸化进行调控。

脱落酸(ABA)是植物发育和逆境响应中起重要作用的植物激素,特别是在水分亏缺响应时的调节气孔关闭过程中至关重要。在干旱条件下,植物体内ABA大量增加。ABA结合受体PYR/PYL/RCAR后,引起受体构象发生改变,进而抑制A类PP2C磷酸酶活性,解除这些磷酸酶对下游蛋白激酶SnRK2s的抑制作用,从而激活ABA信号。其中,ABI1是1个重要的PP2C型蛋白磷酸酶,ABI1通过抑制OST1的激酶活性负调控植物响应ABA的过程。但是,关于ABI1蛋白如何被调控的并不清楚。中国农业大学巩志忠研究组发现,ABI1被U-box类型泛素连接酶PUB12/13降解。该研究结果表明,U-box类型泛素连接酶PUB12/13特异地与ABI1互作,但只有与ABA受体PYR1或其它PYLs互作后,才能被PUB12/13泛素化,从而介导ABI1的降解。与野生型相比,在*pub12pub13*突变体中ABI1的降解和ABA应答反应都有所降低。将功能缺失突变体*abi1-3*导入*pub12pub13*双突变体中,可以回复*pub12pub13*双突变体对ABA的敏感表型(Kong et al., 2015)。该研究揭示了由PUB12和PUB13调节ABI1水平的重要调控机制。

大豆作为食用油主要来源作物之一而备受关注,但是大豆适应逆境胁迫的机制并不清楚。陈受宜研究组和张劲松研究组发现1类WRKY转录因子在大豆抵抗盐和干旱胁迫中起重要作用。*GmWRKY27*受高盐和干旱诱导表达。过表达*GmWRKY27*的大豆株系表现出更加抗旱和抗盐的表型;降低*GmWRKY27*表达的转基因大豆株系则表现盐敏感和不抗旱的表型。研究表明,*GmWRKY27*与*GmMYB174*能够发生互作并共同调节负调控因子*GmNAC29*的表达从而增强大豆的抗逆性(Wang et al., 2015e)。此外,中科院上海生命科学研究院植物生理生态所林鸿宣研究组以水稻为材料也对抗旱耐盐进行了研究,报道了水稻中的转录共激活子DCA1 (DST Co-Activator 1)在抗旱耐盐中的作用。该研究组前期鉴定到1个控制水稻抗旱耐盐的重要转录因子DST (drought and salt tolerance)。为进一步完善DST的抗逆调控机制,筛选获得了DST的互作蛋白DCA1, DCA1为CHY型锌指蛋白。DCA1与DST形成异源四聚体,并且正调控DST的转

录活性。DCA1通过调节保卫细胞H₂O₂的稳态控制气孔开度,从而调控植物的耐逆性(Cui et al., 2015)。该发现不仅加深了人们对植物抗逆机制的理解,而且为抗旱和耐盐作物分子育种提供了有价值的基因资源。

光与生物/非生物逆境共同调控植物的生长发育过程。但是,关于光信号组分调控小麦响应逆境胁迫的机理尚未阐明。山东大学夏光敏研究组发现小麦蓝光响应因子TaGBF1 (G-box binding factor)参与小麦的抗盐胁迫过程。过表达*TaGBF1*基因的小麦表现出盐敏感表型,而*TaGBF1*基因表达降低的小麦株系表现为更加抗盐。进一步研究发现,在*abi5*突变体中过量表达*TaGBF1*基因则表现出与野生型相同的表型,表明*TaGBF1*调节小麦对盐胁迫的响应依赖*ABI5*基因(Sun et al., 2015c)。离子转运蛋白是离子运输的重要载体。Na⁺转运蛋白是增强植物抗盐的重要组成部分之一。南京农业大学章文华研究组的研究证明,K⁺转运蛋白同样在植物抗盐胁迫过程中起重要作用。他们证实,在盐胁迫下,水稻中高亲和力K⁺转运蛋白OsHKT1;1能减少茎中的Na⁺浓度,从而使水稻的抗盐能力增强。OsHKT1;1主要在韧皮部表达,OsHKT1;1基因缺失导致水稻抗盐能力减弱。研究人员通过酵母单杂交,发现OsMYBc通过结合到OsHKT1;1基因启动子特定的靶位点调节OsHKT1;1基因的表达。敲除OsMYBc基因导致植株出现盐敏感表型(Wang et al., 2015m)。该研究结果表明OsHKT1;1在控制叶片Na⁺浓度方面具重要作用。

土壤酸碱化严重限制了植物的分布和产量。科学家一直在通过各种手段改良土地的酸碱性和培育适应酸碱土地的新品种。其中,植物适应酸土地分子机理研究取得了很大进展,为耐酸作物育种提供了大量的候选基因。赤小豆(*Vigna angularis*)的根尖能分泌一些柠檬酸盐抵抗Al³⁺胁迫,这一过程依赖VuMATA1基因。然而,在赤小豆中,关于VuMATA1的调控机理并不十分清楚。浙江大学郑绍建研究组发现,VuSTOP1能调节VuMATA1基因的表达。进一步研究表明,VuSTOP1能结合到VuMATA1基因的启动子区。VuSTOP1基因受Al³⁺和酸性环境(H⁺)诱导表达。互补实验证明,在Al³⁺胁迫下,VuSTOP1只能部分回复VuMATA1基因的表达,但能够完全回复酸性环境应答基因的表达(Fan et al., 2015a)。以上结果表明,VuSTOP1主要通过调节VuMATA1的表达应答酸

性环境,而在碱性环境中的作用不大。

9.2 温度胁迫的响应

温度是植物生长必需的环境因子,过高或过低的温度都会对植物造成伤害,严重时会导致植物死亡,造成作物减产,威胁粮食安全。因此,研究植物抵抗高温或低温的分子机制不仅具有重要的生物学意义,还为分子育种提供了巨大的基因资源。2015年我国科学家在植物感受和响应温度胁迫的分子机制研究方面取得了突破性进展。

水稻作为重要的粮食作物,备受人们关注。水稻属于喜温作物,对低温极其敏感,只能种植在一定的温度区域内,所以极大地限制了其种植区域。通过人工驯化已经培育出一些能够在较低温度下生长的水稻品种,从而加大了水稻的种植面积,提高了水稻的总产量。但是,水稻适应低温环境的分子机制却仍不清楚。种康研究组发现了1个调控水稻耐冷性的QTL位点*COLD1* (*chilling-tolerance divergence 1*)及其人工驯化选择的SNP赋予粳稻耐寒性的新机制(Ma et al., 2015c)。该研究成果为解析冷信号感受的分子机制与分子演化提供了重要证据。

拟南芥响应低温信号转导途径中,蛋白激酶参与植物的低温响应过程一直是研究的热点。杨淑华研究组阐明了蛋白激酶OST1 (*open stomatal 1*)增强植物抗冻能力的分子机理。他们发现OST1编码1个Ser/Thr蛋白激酶,该基因的突变导致植物对低温敏感,伴随CBFs及其下游COR基因表达受冷诱导程度明显降低。生化证据表明,低温能够快速激活OST1的激酶活性,激活状态的OST1直接与低温关键转录因子ICE1互作,并磷酸化ICE1蛋白的第278位丝氨酸,从而增强ICE1蛋白的转录活性以及在低温下的蛋白稳定性,进而增强植物的抗冻性。进一步研究发现,OST1干扰HOS1与ICE1的互作,从而进一步稳定ICE1蛋白(Ding et al., 2015d)。以上研究为全面揭示植物低温应答的分子机理提供了重要线索。另外,李霞研究组也对拟南芥低温响应的信号通路进行了研究。该研究组筛选到1个受低温诱导表达的基因*TCF1* (*tolerant to chilling and freezing 1*)。研究发现,TCF1通过CBF非依赖的信号通路发挥作用。TCF1基因缺失突变体*pcf1-1*表现出对低温不敏感的表现型。进一步研究发现,调节木质素合成基因*BCB*是TCF1的

下游靶基因。*TCF1*的缺失导致*BCB*基因表达下调,从而使木质素合成减少,植物抗冻能力降低(Ji et al., 2015a)。该研究为解析细胞壁在植物抗冻性方面的作用提供了新的证据。

高温胁迫会使水稻育性降低甚至死亡,从而造成减产。生长于热带的非洲稻已经进化出明显的抗高温能力。因此,研究非洲稻抵抗高温的分子机制将有助于培育出抗高温的水稻新品种。林鸿宣研究组以生长于热带的非洲稻为材料,通过与亚洲栽培稻构建遗传群体,成功克隆到控制非洲稻抗高温的主效QTL——*OgTT1* (*thermo tolerance 1*)。*OgTT1*基因编码1个26S蛋白酶体的 $\alpha 2$ 亚基,该蛋白能够使细胞中的蛋白酶体在高温下对泛素化底物的降解速度更快,从而更加有效并及时清除高温下的变性蛋白,降低水稻细胞中毒性蛋白的种类和数量,进而保护水稻细胞在高温下免受伤害。演化分析表明,TT1位点在水稻适应环境温度中受到了自然选择。另外,在不同的物种中过表达*OgTT1*都表现出抗高温的能力(Li et al., 2015l)。该研究为作物改良提供了宝贵的基因资源,有巨大的应用潜质。

9.3 重金属和氧化胁迫的响应

土壤重金属污染是全球性的重要环境问题之一。目前,镉离子(Cd^{2+})已成为污染土壤环境的主要重金属。谷胱甘肽依赖的植物螯合肽的合成是植物抵抗 Cd^{2+} 的重要途径之一。但是,关于该合成途径的调控机制尚不清楚。合肥工业大学曹树青研究组利用正向遗传学途径筛选和鉴定了1个拟南芥耐镉突变体*xcd1-D*,并克隆了其相应的基因*MAN3*,该基因编码一个1,4-糖苷水解酶。过表达*MAN3*基因导致镉的耐受和积累,*MAN3*基因功能缺失则该突变体表现出对镉敏感。镉胁迫诱导*MAN3*基因表达、增加甘露聚糖水解酶活性及甘露糖水平,从而激活谷胱甘肽依赖的植物螯合素合成途径上的相关基因协调表达,进而增强植物对镉的耐受性(Chen et al., 2015d)。

过氧化氢酶(Catalases)是植物细胞中活性氧代谢的关键调节因子,然而该酶活性的调节机制目前还不是很清楚。中国农业大学郭岩研究组分离得到1个对多种非生物逆境条件表现超敏感的突变体*nca1-3* (*no catalase activity1-3*)。研究表明,*NCA1*编码1个N端有RING-finger结构且C端含有重复四聚肽类螺旋

结构域的蛋白。*NAC1*定位于细胞质中并通过C端结构与*CAT2* (*CATALASE2*)互作,而N端与锌离子结合,可有效增强*CAT2*的酶活。由于线粒体表达*NCA1*不能有效回复突变体在胁迫条件下的表型,因而认为*NCA1*是调控过氧化氢酶活性的重要蛋白(Li et al., 2015c)。

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

花和花器官的形态多样性一直是进化生物学领域研究的热点。与普通花不同,大多数兰花有1个大且不规则的花瓣,称为唇瓣。兰花的花瓣可以吸引传粉昆虫,并可作为其着陆的平台,故被认为是兰花在促进繁殖方面的一个有利进化。但是唇瓣和普通花瓣的形成机制一直不清楚。杨长贤研究组检测了与花瓣发育有关的已知基因的表达。基因表达模式显示,在成熟兰花中,2种具竞争关系的蛋白复合物,L复合物(*OAP3-2/OAGL6-2/OAGL6-2/OPI*)和SP复合物(*OAP3-1/OAGL6-1/OAGL6-1/OPI*)能够分别促进唇瓣和普通花瓣的形成。他们将这种机制称为花被代码(借指花瓣和萼片)。进一步研究发现,不同亚科中有着不同类型的唇瓣和普通花瓣的兰花都遵循花被代码。他们还使用基因沉默的手段降低了L复合物的活性,从而成功地将两种兰花的花瓣转化为普通花瓣(Hsu et al., 2015b)。该研究揭示了兰花唇瓣形成的原因及机制,为国际花卉研究作出了贡献。

花对称性进化是被子植物适应辐射的一个重要方面。研究显示,花对称性形态分化和多样化主要归因于*CYC*类*TCP*基因表达模式的时空变化。是否还有其它因子参与其中以及*CYC*类基因表达分化的分子调控机制是什么?仍然未知。中科院植物所王印政研究组以苦苣苔科石蝴蝶属(*Petrocosmea*)植物及其人工杂交F1代作为材料,通过功能分析和F1代等位基因特异性表达分析,揭示出*CYC*类旁系同源基因的种间表达分化源于不同的调控途径,并发现*CIN*类基因参与花对称性的形态分化。研究人员以光喉石蝴蝶(*P. glabristoma*)和中华石蝴蝶(*P. sinensis*)为材料,进行了人工杂交、突变体相关基因的实时荧光定量PCR和F1代等位基因特异性差异表达分析。他们发现*CYC*类*PCYC1C*和*PCYC1D*基因特异性控制背部花瓣的

大小,*CIN1*基因调控其反折程度。进一步研究发现,*PCYC1C*在种间的表达分化归因于顺式调控的变化;*PCYC1D*则主要受反式调控变化的影响(Yang et al., 2015f)。该研究对当前分子进化理论中有关重复基因保留机制的假说提出了挑战。

花器官的排列方式一般有轮状和螺旋状2种。轮状排列时,花器官的数目在种内基本固定;但螺旋状排列时,花器官的数目往往不固定。导致花器官数目与花基本结构不固定的原因和机制目前尚不清楚。中科院植物所孔宏智研究组发现,毛茛科大马士革黑种草(*Nigella damascena*)的花器官总数在个体间和个体内均表现出很大差异;各类花器官的数目都不固定,雄蕊数目变异最大,是决定花基本结构的主要因素。此外,1朵花中花器官的总数主要由花原基的初始大小决定,而各类花器官的数目由相应花器官身份决定程序的功能范围决定。他们还揭示了各类花器官的身份决定程序及其功能范围不固定的原因——各个花器官在花原基上由外向内依次发生,外部器官长得很大时内部器官尚未发生;大多数花器官身份基因的表达是高度动态的,表达的范围和剂量在不同的发育阶段有所不同;不同类型的花器官对同一基因表达量的需求不同,表达量的少许变化便足以改变器官的身份;各类花器官身份基因之间存在复杂的调控关系,1个基因的表达变化往往能够引起连锁反应;部分花器官身份基因还能够影响不同类型花器官之间的界限。上述研究说明,花器官身份决定程序是高度动态和可塑的,而且这种可塑性在螺旋状花中表现得尤为明显(Wang et al., 2016)。该研究对于理解花基本结构的可塑性和花部性状进化的分子机制具有重要意义。

卷须是黄瓜(*Cucumis sativus*)的攀缘器官,但其身份(即同源器官)是什么并不清楚。中国农科院黄三文研究组从世界范围内3 000多份黄瓜种质中发现了唯一的1份无卷须的稀有黄瓜种质,其卷须被侧枝所替代,失去攀缘能力。表型观察和遗传分析表明,黄瓜的卷须和侧枝是1对同源器官。通过基因组学、转录组学和稀有变异的综合分析,在全基因组360多万个变异中,他们发现了对应无卷须种质的1个稀有SNP。研究显示该稀有变异显著降低了*TEN*基因的转录激活功能,影响了一系列下游基因的表达,从而调控了卷须身份的转换及其运动(Wang et al., 2015n)。

该研究为在植物基因组中研究功能性稀有变异提供了一个范例,同时也为黄瓜无卷须株型育种提供了理论支撑。此外,该研究还基于2013年构建的黄瓜全基因组变异图谱,深入开展了黄瓜结构变异(structural variations)的鉴定和分析工作。他们鉴定了近2.7万个结构变异位点,涉及约1 200万个碱基,影响近1 700个基因的功能,并揭示了结构变异产生的主要机制。他们发现,黄瓜全雌系是由于1个约30 kb的DNA片段的拷贝数增加引起,并发现拷贝数增加最初发生在东亚的1个黄瓜材料中,后来传播到欧洲,形成产量较高的黄瓜品种(Zhang et al., 2015o)。该研究不仅对进一步揭示性别决定机理具有重要的指导意义,而且为充分利用结构变异改良作物奠定了理论基础。

针叶树雌雄球花的发育调控是针叶树遗传改良和良种繁育的重点与难点。截至目前,其生殖发育与分子调控研究在国际上未见突破。北京林业大学李伟研究组以油松(*Pinus tabulaeformis*)两性球花突变株为材料,选取了两性球花雄性部分与雌性部分、两性球花同簇伴生雄球花以及处于6个不同发育阶段的正常雌雄球花,进行了基于基因芯片的高通量基因表达分析。结果表明,两性球花雌雄性结构都是有功能的生殖组织,在发育过程中,两性球花雄性部分除获得了雄性发育遗传程序还额外获得了雌性发育遗传程序,导致雌性结构在两性球花顶端异位发育(Niu et al., 2016)。该研究解析了以油松为代表的裸子植物两性球花的形成机制,证实了针叶树两性突变材料起源于其雄性部分的理论假说,为针叶树雄球花的性别调控技术指明了发展方向。

蛋白质通常以复合体的形式行使功能,但关于复合体不同亚基的进化却所知甚少。DNA介导的RNA聚合酶(DNA-directed RNA polymerases, RNAPs)是多亚基复合体,不同的转录本种类具有不同的类型。除了真核生物所共有的Pol I-III,植物还有用于表观调控的Pol IV和Pol V。有的RNAP亚基是一个类群特有的,有些亚基则是多个类群共有的。马红研究组进行了广泛的系统发育分析和序列分析,并把RNAP基因重复事件标定到陆地植物的进化历史上,从而重建了陆地植物进化过程中新的RNAP亚基组成。研究表明,Pol IV/V经历了多种亚基的步进式重复和分化,形成了越来越多的不同亚基组成。此外,支系特异的重复事件使不同植物家族的不同RNAP亚基形成不同

的拷贝数目和多样性分化,进一步增加了RNAP的复杂度。另外,最大的Pol IV/V亚基可能起始于祖先陆地植物的1个基因融合(Wang and Ma, 2015)。该研究提出了植物RNAP进化的框架,是蛋白质复合体进化的很好模型。

转录因子在生物生长发育和胁迫应答过程中起着重要作用。通过整合和重排原有的转录因子系统,新的转录因子在转录调控网络中起关键作用。北京大学高歌研究组对拟南芥47个家族的388个转录因子进行了研究,构建了可信度较高的调控网络。对该网络系统的分析揭示了生长发育和胁迫应答子网络的结构异质性,同时还鉴定出3种多细胞生物所必需但单细胞生物却缺失的3个新网络模块。此外,在植物登陆过程中出现的转录因子呈现出更高的结合特异性且更早植根于植物的生长发育以及新的调控网络中。转录因子的结合特异性和连接偏向性解释了新家族转录因子的连接偏向(Jin et al., 2015b)。这些结果揭示了新转录因子的功能和进化特征的分化,表明这一机制对多细胞生物进化具有一定的贡献。

随着基因组测序和分析技术的快速发展,不断有重要作物和野生植物的基因组被测定和分析,这些研究为作物的遗传改良提供了科学且实用的信息,同时也为基因组的演化提供了很好的原始数据。兰科是被子植物中最大的科之一,有2万多物种。清华大学深圳研究生院黄来强研究组与国内其它单位合作对一种热带附生兰——小兰屿蝴蝶兰(*Phalaenopsis equestris*)的基因组序列进行了分析。该物种是第1种被全基因组测序的景天酸代谢(CAM)植物,其基因组中包含约3万个编码蛋白的基因。另外,他们还发现MADS-box C/D-class、B-class AP3和AGL6-class基因出现了扩增及多样化的现象,这些事件可能与兰花高度特化的花型形成有关(Cai et al., 2015)。菠萝(*Ananas comosus*)是单子叶凤梨科中最有经济价值的作物。其在与热带环境长期互作的过程中,演化获得了景天酸代谢途径。福建农林大学明瑞光研究组与美国的科研单位合作,对菠萝品种F153和MD2以及菠萝的野生近缘种*Ananas bracteatus*的CB5品系进行了测序,发现菠萝的基因组与已测序的禾本科作物基因组相比,少了1次全基因组复制事件。他们还发现菠萝谱系的CAM光合作用是经C₃光合途径重构而演化产生的(Ming et al., 2015)。该研究成果为单子叶

植物基因组研究提供了一个禾本科之外物种的基因组序列。芝麻(*Sesamum indicum*)是世界上广泛种植的高含油量的油料作物。中国农科院油料作物所张秀荣研究组与中科院上海生命科学研究院黄学辉研究组合作,对705个芝麻品种进行了测序分析和单倍型图谱构建,并组装了2个有代表性的品种进行序列差异鉴定。通过对所获得的表型数据和基因型数据进行全基因组关联分析,他们发现了549个相关位点;并发现SIN_1003248和SIN_1013005编码的酯酶以及SIN_1019167和SIN_100992313编码的脂质转移蛋白直接参与了油的合成, *SiKASI* (棕榈油合成)、*SiDGAT2* (三酰甘油合成)及*SiFAD2* (油酸去饱和酶)均与油品质相关联(Wei et al., 2015a)。该研究不仅阐明了芝麻的驯化过程,而且对油料作物品种的遗传改良提供了重要理论依据。西藏裸大麦(*Hordeum vulgare* var. *nudum*), 又称青稞, 在长期的自然选择和人工驯化下, 形成了对高原复杂地理和气候环境良好的适应, 是作物改良的重要遗传资源。西藏自治区农科院尼玛扎西研究组与国内外多家单位合作对青稞进行了基因组测定, 组装了1个3.89 Gb的青稞基因组草图, 该草图包含了36 151个预测的编码蛋白的基因(Zeng et al., 2015a)。该研究成果不仅为作物改良构建了一个基因组骨架, 也从生物演化的角度对研究青稞适应严酷高原环境的分子机制提供了新思路。

基因组测序技术快速发展的同时, 科学家在转录组和蛋白质组等领域的研究也日渐深入。牛耳草(*Boea hygrometrica*)是1种重要的复苏植物。首都师范大学何奕昆研究组与国内外多家单位合作绘制了1.69 Gb的牛耳草基因组草图, 揭示了牛耳草基因组含有49 374个蛋白编码基因, 且其转录组存在广泛的可变剪接(Xiao et al., 2015)。该研究首次测序了极端耐脱水植物, 对研究者更好地理解复苏植物强大的生存能力具有重要意义。菰(*Zizania latifolia*)是禾本科稻亚科的物种, 是我国古代主要谷类作物之一, 但其后来被水稻取代。茭白大约是2 000年前从野菰经过长期的真菌(菰黑穗菌(*Ustilago esculenta*))内部寄生驯化而来。中国水稻所郭龙彪研究组和浙江大学樊龙江研究组通过对野生菰和茭白的基因组测序以及转录组分析, 发现其与水稻基因组的共线性很高。通过比较基因组分析, 他们还发现, 栽培菰比野菰免疫受体的数量显著减少。在茭白中植物-病菌互作有关的通

路里有着广泛分布的基因缺失和突变以及表达水平的变化。这些结果表明, 长期持续的内部寄生会对宿主基因组的整体结构和转录组成分的演化过程造成重要的影响(Guo et al., 2015b)。该研究为探讨宿主在病原体长期侵染下基因组的适应性分化提供了难得的遗传材料, 且深入解析这种互作共生分子机理对创新型农业育种利用与植物保护具有重要的理论意义和应用价值。中国农业大学赖锦盛研究组利用核糖体分离技术和高通量测序技术, 建立了玉米核糖体图谱(ribosome profiling), 并解析了玉米全基因组翻译调控的特征。他们的研究表明, 玉米核糖体保护的mRNA片段长度约为30 bp。除了编码区, 在非翻译区也检测到翻译的mRNA片段, 暗示其存在翻译的可能。此外, 在编码区上游的5'UTR, 他们检测到小的开放阅读框(uORFs), 一些uORFs可以被翻译, 并且整体抑制下游基因的翻译。干旱胁迫后, 基因转录水平的变化与翻译水平变化的趋势相吻合。他们认为基因序列特征与干旱胁迫的基因在转录水平和翻译水平响应的模式有关(Lei et al., 2015a)。

普通野生稻是亚洲栽培稻的近亲, 其种子顶端具长有芒刺的长芒, 对于水稻种子在自然条件下的传播和散布十分有利。相比之下, 栽培稻则在人工选择下无芒, 或者仅有短而无刺的芒, 这对于人类收获和储存种子有益。在水稻驯化过程中从长、具刺芒向短、无刺芒的转变是一个很重要的事件。孙传清研究组发现野生稻中的长、具刺芒性状主要由第4条染色体上的*LABA1* (*LONG ANDBARBED AWN1*)基因控制。该基因编码1个细胞分裂素激活酶。栽培稻中*LABA1*基因的1个移码突变降低了芒原基中的细胞分裂素浓度, 破坏了刺的形成和芒的伸长。序列分析表明, 栽培稻中突变的*LABA1*等位基因周围约800 kb的区域内发生了选择性清除, 使得该区域的核苷酸多样性降低。单倍型分析表明, 这个突变的*LABA1*等位基因起源于粳稻, 在渐渗的作用下进入了籼稻基因组。上述研究结果表明, 这个基因座在水稻的早期驯化过程中就受到了人类的选择(Hua et al., 2015)。该成果为研究水稻驯化提供了新思路, 也为探讨芒发育的分子机制提供了新线索。

基因组重复事件是生物界中的一个普遍现象, 在很多物种中都有报道。重复基因对的功能分化是植物产生新基因的来源, 但目前对其进化规律和机制并不

十分清楚。中科院遗传与发育所田志喜研究组与国内外多家科研单位合作,对大豆和拟南芥中磷酸酯乙醇胺结合蛋白(PEBP)家族的30个成员进行了系统性研究。他们发现该家族成员在进化过程中既经历了全基因组重复也经历了串联重复事件。转基因和生化实验结果表明,大豆和拟南芥中大部分PEBP家族成员在进化过程中都保持了各自亚家族的功能和相似的作用机制,但也有个别成员在功能上发生了比较显著的分化。此外,他们还鉴定出了一系列PEBP家族在进化中保守的或导致功能分化的关键氨基酸位点,推测这些位点在PEBP不同亚家族和亚组间的分化过程中发挥了关键作用。利用定点突变和转基因的方法,该研究组对其中1个与开花密切相关的位点进行了验证。同时,研究还发现,基因表达模式的变化是导致功能分化的另一个重要因素(Wang et al., 2015w)。该研究对进一步理解PEBP家族的功能和重复基因的分化机制具有非常重要的意义。

多倍化在植物中普遍存在,许多植物在进化过程中还经历了多次多倍化事件。多倍化引起的基因组加倍是推动植物进化的主要动力,也是植物适应自然环境的主要方式。当植物基因组加倍后,所有基因都进行了加倍,那么在随后的基因组进化过程中,这些重复基因将面临怎样的命运?中科院植物所曾庆银研究组以大豆谷胱苷肽转移酶基因家族为例解答了这一科学问题。他们的研究表明,发生在1300万年前的豆属特有的1次全基因组加倍事件产生了至少72个谷胱苷肽转移酶重复基因对。在随后的基因组进化过程中,72%的重复基因对经历了假基因化或基因丢失,而28%的重复基因对在进化过程中被保留下来;假基因受到更加松弛的选择约束,而功能基因受到更强的负选择;被保留的重复基因对在酶学特性上有较大的分化(Liu et al., 2015b)。该研究揭示了植物多倍化形成的重复基因的丢失及保留的功能动态,有助于全面理解植物基因组的进化机制。

适应性是生物适应多变环境的最重要能力之一。多倍体如何适应多变的环境是一个基础生物学问题,但目前人们对其适应机制并不清楚。中科院植物所郭亚龙研究组以四倍体荠菜(*Capsella bursa-pastoris*)为材料对该问题进行了研究。荠菜是地球上非常成功的物种之一,分布在除热带之外的几乎所有地区。该研究在全球广泛取样的基础上,结合细胞学、系统发

育、群体遗传、溯祖模拟及生态位重建等多方面的研究结果,澄清了四倍体荠菜的异源多倍化起源,并发现其居群中存在频繁的来自同域分布的二倍体近缘种的遗传渐渗。进一步研究表明,具有渐渗的荠菜居群可占据更为广泛的生态位,因而具有更强的适应性(Han et al., 2015b)。该研究将进化机制与多倍体的适应能力联系起来,揭示了多倍体物种在起源后,可通过从其二倍体近缘种获得新的遗传变异来增强其适应性,对于理解多倍体的适应机制及促进作物多倍体遗传育种具有重要意义。

作物驯化过程中,开花时间是决定其生态适应性的关键因素之一,然而大多数作物开花时间的分子遗传机制仍未得到阐明。禾谷类作物广泛分布于各个不同的生态区,这些作物的开花时间是否具有相同的分子遗传机制仍然未知。中国农业大学林中伟研究组使用多种方法对作物中的1个开花期基因*HD1*进行了深入分析。他们利用图位克隆的方法在高粱中精细定位了1个主效开花期QTL——*Hd1*。序列分析表明,*HD1*编码1个CCT结构域蛋白,其在自然群体中较低频率的缺失导致高粱*HD1*基因发生移码突变而使开花延迟。比较基因组学分析发现,在其它作物*HD1*高度同源的基因组片段上存在主效开花期QTL。关联分析表明,谷子(*Setaria italica*)*HD1*中有1个高频的从GT到AT的剪接位点变异,该变异导致谷子的生育期变长。同时水稻中也存在着已知的多个高频且能够导致生育期改变的重要变异。以上研究结果表明,*HD1*基因在高粱、谷子和水稻中是受到平行驯化的。而在玉米*HD1*基因附近区域仍无相关QTL定位,说明*HD1*基因在玉米中可能不受人选择或者存在极为稀有的功能性变异(Liu et al., 2015a)。该成果为开展作物比较功能基因组学研究提供了重要借鉴。

生态式物种形成在物种分化及适应中起主要作用。多年生普通野生稻(*O. rufipogon*)与一年生野生稻(*O. nivara*)是处在物种分化初期的两个物种,尽管它们杂交可育,但在形态、生活史及生境偏好等方面都有所不同,是研究生态式物种形成机制的模式物种。尽管人们已经对其进行了大量的研究,但*O. rufipogon*的种群遗传结构仍存在争议,且该物种的衍生种*O. nivara*的具体起源尚不清楚。中科院植物所葛颂研究组在上述2个物种的地理分布范围内进行广泛采样,对其中26个野生居群的10个核基因及2个叶绿体

位点的序列进行了测定,并对相关数据进行了深入分析,研究结果与前人的一致。他们支持将上述两个物种分为两个主要的分支。此外,他们在*O. rufipogon*一支还发现4个遗传学上有显著差异的类群。物种分布建模分析清晰地显示了历史上*O. rufipogon*分布范围的巨大变化,证明了第四纪多次发生的冰期-间冰期循环导致的地方种群的灭绝和迁移及定居塑造了*O. rufipogon*混杂的种群遗传结构。另外,他们还发现这两个物种在气候偏好上存在显著差别,表明气候因子在*O. nivara*的适应、存留及扩张过程中发挥重要作用。基于*O. nivara*种群的遗传式样及动态,他们认为*O. nivara*可能是从*O. rufipogon*的不同种群中多次独立演化产生的(Liu et al., 2015h)。该研究组的另一项研究中,他们对*O. rufipogon*和*O. nivara*的3个生殖相关组织进行了转录组测序,发现约8%的基因在种间发生了显著的表达分化,并随机分布在基因组上。其中,约62%的差异表达基因的表达模式受到方向性选择的影响;相对于编码区,差异表达基因上游区域比非差异表达基因进化速度更快,说明基因调控在物种分化中起到了关键作用。进一步的功能注释分析显示,差异表达基因显著集中在与生殖和逆境响应相关的基因上,这与2个野生种在表型和生态上的分化相一致(Guo et al., 2016)。该研究在全基因组水平上探讨了基因调控在植物物种形成中的作用,说明生态式物种形成伴随着广泛且具有适应性的表达分化,为进一步理解植物物种形成提供了重要证据。

10.2 植物系统学

获得稳固的分子系统发育树是理解分类群进化历史和亲缘关系的重要基础,中国学者对此进行了取样的优化和方法的探索。在取样方面,研究者采用更多数目和更多类型的分子序列进行分析。深圳国家兰科植物种质资源保护中心刘仲健研究组利用5个基因序列,选取指甲兰亚族(Aeridinae) 74个属共211个分类群,对该亚族进行了系统发育分析。结果表明,该亚族为单系,主要分为10个谱系(Zou et al., 2015)。之后,中科院昆明植物所彭华研究组在研究中增加了东亚兰科无柱兰属(*Amitostigma*)及其近缘种的类群取样,并用了2个核基因和4个叶绿体基因片段对该属进行了重组、归并或拆分,以及分类修订(Tang et al., 2015d)。另外,中科院植物所金效华研究组在对兰科

属间关系进行研究时,选取角盘兰属(*Herminium*)及其亲缘类群,利用7个分子标记(核基因*ITS*、*Xdh*; 叶绿体基因*matK*、*psaB*、*psbA-trnH*、*rbcL*和*trnL-F*)和37个形态性状进行了全面的系统发育研究。结果显示,当前界定的角盘兰属是并系,有7个属嵌套在里面。为此,研究者扩大了角盘兰属的范围;同时将少数被错误分配到阔蕊兰属(*Peristylus*)和舌唇兰属(*Platanthera*)的种类归并到角盘兰属中(Raskoti et al., 2016)。该研究重建了角盘兰属的系统发育关系,更好地阐释了之前用来划分分类群的形态学性状的进化模式,找到了支持单系类群的形态学上的共衍征。

广义柳亚属(*Salix* s.l.)的分类一直难以开展,所参考的2个重要形态指标(雄蕊数目和芽鳞形态)的可靠性也存在疑问。中科院昆明植物所杨永平研究组选取4个质体基因序列和2个核基因序列对该类群进行了系统发育分析和分化时间估计,并对上述2个形态性状进行了祖先状态重建。结果表明,广义柳亚属不是单系,且经历了多次可能由杂交导致的网状进化。另外,他们还指出雄蕊数目和芽鳞形态不是可靠的分类指标(Wu et al., 2015b)。

山杨是北半球森林群落中最为重要的建群树种,包括中国山杨(*Populus davidiana*)、欧洲山杨(*P. tremula*)和美洲山杨(*P. tremuloides*)。但关于它们的起源机制及分类学界定却一直没有解决。中国林科院林研所张建国研究组通过对全球山杨分布区大范围居群采样,揭示了山杨三大物种的形成机制。山杨3个物种的遗传多态性均比较高,但差异不明显。大约10%的总变异来源于种内居群间,大部分变异来源于居群内。3个物种间遗传分化达到极显著水平,且互不共享叶绿体DNA单倍型,属于典型的地理隔离物种形成模式。基于叶绿体片段构建的系统发育树显示,美洲山杨最早分化出来,与中国山杨和欧洲山杨形成姊妹关系。进一步研究发现,美洲山杨最先在美洲大陆形成,然后经白令陆桥扩散至亚欧大陆,大约在晚中新世时白令陆桥消失,阻断了美洲山杨和亚欧大陆山杨的基因交流。随后,大约在上新世早期,由于青藏高原隆升,将欧亚山杨区系进一步隔离分化形成欧洲山杨区系和中国山杨区系。白令陆桥断裂和青藏高原隆升两个地质历史事件直接驱动了3个山杨物种的形成(Du et al., 2015)。

除了基因组数据的广泛运用,转录组数据也引起

了大家的重视。十字花科(*Brassicaceae*)是被子植物中最具多样化和经济价值的一个科,包括广泛种植的各类蔬菜和重要的模式植物拟南芥。其进化历史、生态、形态和遗传多样性及其丰富的资源与知识背景使十字花科成为进化生物学研究最合适的材料。最近的系统发育分析表明,十字花科植物分为3大支,但这些支之间以及支内部的关系仍不清楚。马红研究组利用新获得的32种十字花科植物的转录组数据和10个已发表物种的全基因组数据,以及其它13个物种的转录组数据构建了包含55个十字花科物种的数据集,并利用核基因作为分子标记,构建了支持率很高的系统发育树,将十字花科分为6大支。分子钟估计表明,几个主要支系在始新世-渐新世分界线或之后发生了辐射演化,随后的几个支系的分化主要发生在第II支快速扩张之前。通过重建植物祖先性状表明,平行演化普遍存在于十字花科的进化历史中(Huang et al., 2016)。该研究为以后十字花科结构和功能的进化分析奠定了基础。另外,中科院上海生命科学研究院计算生物学所朱新广研究组使用RNA数据更新了黄菊属(*Flaveria*)的系统关系,所得结果与以往研究相似(Lyu et al., 2015)。

基因重复和丢失、重组、杂交、横向基因转移或不完全谱系分选的现象广泛存在,这使得同时使用多种来源的分子片段时常发生冲突。除简单地运用ILDtest来检查是否存在冲突外,研究者还尝试采用了其它方法。异型花柱(*heterostyly*)一直被奉为最经典的植物繁育系统研究模式。但是,对于异型花柱植物花表型多态性在种内的维持与稳定的进化生态学机制仍知之甚少。中科院昆明植物所李德铎研究组以茜草科二型花柱植物滇丁香(*Luculia pinceana*)为研究对象,依据谱系溯祖方法,对滇丁香自然分布区内不同花型构造的种群进行了谱系关系重建。之前的研究表明,在早更新世,滇丁香分化成两个全部由二态居群构成的谱系分支,即中西部分支和东部分支。在此基础上,该研究组从二态谱系分支中选取了1个二态花型比例平衡的居群,对居群内两种花型个体进行空间定位,并通过DNA分子标记方法,对1 051个幼苗进行了父本推断,构建该二态居群内的基因流网络结构。研究发现,在自然状态下,分子标记检测到的种群内选型交配所占比例高于理论预期;尽管如此,二态种群内非选型交配仍然占据主导地位,并且足以

维持种群的二态性(Zhou et al., 2015d)。该研究首次在基因流层面证实了二型花柱植物互逆的雌雄空间异位能够促进个体间发生足量的非选型交配,同时证实了同型花间生理不亲和性在维持花表型多态过程中的重要作用。此外,葛颂研究组利用14个核单拷贝基因座和联合的叶绿体片段序列,分别通过联合方法(concatenation approach)和3个基于溯祖理论的物种树方法(coalescent-based species tree methods)对菝葜亚族(*Zizaniinae*)进行了系统发育重建,并从后者得到了完全一致和高支持率的结果,表明基于溯祖理论的构树方法优于联合方法(Tang et al., 2015b)。另外,中科院植物所陈之端研究组通过大数据集分析了被子植物蔷薇亚纲中卫矛目-酢浆草目-金虎尾目分支(COM)的深度系统发育冲突,提出了对大数据集的分析有助于解决生命之树上的疑难节点,并能揭示复杂的进化历史(Sun et al., 2015b)。

人参(*Panax ginseng*)是一类重要的药用植物,但是人们对栽培人参的起源和驯化历史尚不清楚。东北师范大学李霖锋研究组应用现代遗传学和基因组学技术手段,发现普通参、边条参、石柱参和高丽参4种栽培人参并不是独立驯化而来,抚松县可能是它们最早的驯化中心之一。此外,群体遗传学和表观遗传学分析表明,栽培人参具有遗传多样性和表观遗传多样性,但是它们的胞嘧啶甲基化式样又具有明显的差异(Li et al., 2015e)。该研究成果进一步揭示了人参的起源与进化路径,为研究人参与其它同属物种药理和药效差异的分子基础作了铺垫,也为栽培人参的遗传改良以及野生人参的真伪鉴别提供了新的理论依据。

10.3 生物地理学

系统发育生物地理学也是目前的研究热点,且该学科的研究方法与之前相比更趋精细和全面。中科院昆明植物所孙航研究组以菊科鼠麴草族(*Gnaphalieae*)为研究对象,并选取了835个类群,代表了本族约80%的属,涵盖了该族在全球所有分布范围。通过核基因ITS和ETS序列以及基于化石的分子钟校正的生物地理综合分析表明,鼠麴草族大约在3 400万年前起源于非洲南部,随后在中新世经历多次迁移,扩散到非洲其它区域和地中海等地区,特别是在中新世后期到上新世快速扩散到全球各个角落,形成了今天的分布格局(Nie et al., 2016)。该研究揭示了近期全球扩散

分布模式具有重要的普遍意义,可以用来解释许多其它类似的开放生态系统生物的全球分布格局。在另一项研究中,该研究组基于叶绿体和核基因序列得出溲疏属(*Deutzia*)为单系,可划为2个主要分支,并通过分化时间估计、祖先分布区重建及性状进化分析得出该属起源于亚洲东北部,随后在渐新世变冷的驱使下传播到墨西哥并产生隔离,在中新世气候变暖时散布到中国西南(Kim et al., 2015)。

中科院植物所李振宇研究组描述了福建中新世中期Fotan Group的两种羊蹄甲属(*Bauhinia*)叶片化石,并综合世界范围内的羊蹄甲属及其近缘属的化石证据和分子系统学研究成果,对该属的生物地理历史进行了探讨。他们的分析结果表明,羊蹄甲属可能是在古近纪于特提斯海道东部的低纬度地区起源,向南扩散至非洲,经北大西洋陆桥或浮岛从亚欧大陆迁移到北美洲,再通过巴拿马地峡散布到南美洲,最终呈现出今天的泛热带洲际间断分布(Lin et al., 2015d)。中科院武汉植物园王青锋研究组基于核基因和质体基因序列及化石标定时间,认为水雍科(*Aponogetonaceae*)的祖先可追溯到始新世的马达加斯加或者非洲,中新世时发生了3次从祖先分布区到亚洲的长距离越洋扩散,后来传播到澳洲(Chen et al., 2015e)。

白令陆桥和北大西洋陆桥在新生代介导了植物区系的交流,产生了洲际间同属的种间杂交,致使北半球植物的地理历史比南半球更复杂。洲际间基因流和基因渐渗如何影响系统发育重建和生物地理推断目前尚不清楚。中科院植物所汪小全研究组利用3个基因组的序列数据分别对松科的云杉属(*Picea*)、冷杉属(*Abies*)和松属(*Pinus*)的sect. *Quinquefoliae*进行了系统发育和生物地理历史研究,结果发现3个属存在基因组间的冲突,表明上述类群的洲际及洲内基因流和线粒体DNA渐渗可能普遍发生(Ran et al., 2015)。在另一项研究中,汪小全研究组对sect. *Quinquefoliae*的生物地理历史进行了分析,结果支持该类群特提斯海起源假说(Hao et al., 2015)。此外,中科院植物所张宪春研究组对冷杉属的生物地理历史进行了研究。他们认为冷杉属在始新世期间于太平洋高纬度地区起源并经历了早期多样化,该属如今在亚洲东部和欧洲-地中海地区的间断分布可能是始新世晚期向南迁移和图尔盖海峡隔离的结果(Xiang et al., 2015)。

中科院昆明植物所伊廷双研究组对香根芹属(*Osmorhiza*)的11个种进行了2个核基因和9个质体基因序列分析,他们发现一些种间存在叶绿体捕获现象。生物地理分析表明,该属起源于晚中新世的旧大陆,经白令陆桥由旧大陆迁移到北美,并很快在新大陆发生多样化(Yi et al., 2015)。温带森林主要分布区在亚洲北部。花粉化石证据表明,在末次盛冰期,东亚地区温带森林分布范围向南退缩到北纬30°;然而系统发育研究表明,寒温带落叶森林原来生存于现代的北方。中国林科院曾艳飞研究组利用19个核简单重复序列和4个叶绿体片段,探讨了29种蒙古栎(*Xylosma racemosum*)的遗传多样性和遗传结构。他们通过核简单重复序列的贝叶斯聚类分析,将其分为5个组。叶绿体DNA变异分析显示为4个支系,并且多数在地理上隔离。生态位模型表明,蒙古栎在末次盛冰期分布范围向南转移,但长白山(中国东北)、朝鲜半岛、渤海周边地区以及俄罗斯远东地区仍为最高适应性得分区。此外,特异性的叶绿体DNA单倍型和核基因系发生在高纬度的北部地区,并不是该物种适合的栖息地。综合核基因和叶绿体DNA数据,生态位模型清楚地显示,在末次盛冰期或者更早的冰川时期北部多个聚集地(包括一些隐藏的区域)都分布有蒙古栎(Zeng et al., 2015b)。

常绿阔叶林是中国亚热带地区的典型植被,但其主要组成物种如何响应古环境变化的过程仍不清楚。浙江大学傅承新研究组以葡萄科药用植物三叶青(*Tetrastigma hemsleyanum*)为研究对象,基于序列分析与微卫星标记,使用系统发育、生物地理、亲缘地理学以及化石校正的松散分子钟方法,研究了该种的谱系分化时间、居群迁移历史以及时空动态格局。他们揭示了三叶青在上新世早期分化为2个谱系(西南谱系和中东谱系),西南谱系具有稳定的居群进化历史;而中东谱系在更新世早中期发生了沿纬度的向南压缩与向北扩张过程。遗传证据与生态位重建支持在末次盛冰期,该种原地居留于避难所(Wang et al., 2015t)。该研究阐明了居群历史与景观特点决定片段化遗传学效应的原理,是保护与进化生物学的重要科学问题之一。

北半球的温带植物在冰期向南迁移,而在间冰期或冰期后向北扩张,这是欧洲和北美温带植物典型的迁移特点,称之为胀缩模型。江西农业大学张志勇研究

组通过大量的居群采样,对分布于中国亚热带大血藤(*Sargentodoxa cuneata*)的2个叶绿体基因*JGS*进行了单倍型分析及化石的二次标定。他们的研究结果表明,该属在更新世冰期-间冰期的迁移也在某些程度上符合胀缩模型,并推断出了该属在间冰期或冰期后的3条再繁衍路径(Tian et al., 2015b)。该研究对于在全球变暖的背景下建设亚热带中国植物生态走廊具有重要意义。

10.4 适应性进化与多样化

获得稳固的系统树及进行相关生物地理分析后,研究者可再运用R语言软件包进行多样化式样研究。中科院植物所陈之端研究组利用20个质体片段建树,用LTT和BAMM软件检测进化式样,并以BiSSE软件分析性状,探讨了水稻属(*Oryza*)多样化的时空式样。结果显示,水稻属在中新世亚热带地区开始分化并迁移到非洲和澳大利亚,表明水稻属在更新世的多样化速率快速增长与生境的转变和分布范围扩大密切相关(Lin et al., 2015a)。

青藏高原及毗邻的横断山脉具有一些形态独特的特有属,它们与广布且物种丰富的姐妹群往往存在复杂的系统发育关系。四川大学何兴金研究组对该地区特有的豹子花属(*Nomocharis*)和广布的百合属(*Lilium*)植物进行了研究,发现几个百合属的种嵌入了豹子花属的植物中,而豹子花属的植物又嵌在其它的百合属类群中。结合分化时间估计和地理与形态演化重建的结果分析表明,豹子花属物种形成时间以及生态和形态进化事件分别与青藏高原及横断山脉隆升有关。他们推测山地的形成提供了新的生境和2类植物杂交的机会,导致豹子花属物种发生适应性生态变化,并与嵌入其中的百合属植物形成极其不同的形态(Gao et al., 2015c)。

11 植物生态与环境生物学

总初级生产力(gross primary productivity, GPP)是陆地生态系统中最大的碳通量过程,对维持生态系统的服务功能尤其是陆地碳汇功能具有举足轻重的作用。由于我们对GPP时空变异的理解不够深入,现在仍无法准确定量与预测陆地生态系统碳循环对未来气候变化的反馈作用。过去几十年中,生态学家对叶片

水平光合作用的模拟比较成功,但对生态系统水平与区域尺度光合作用(即GPP)的估算却存在极大的不确定性。因此,深入理解陆地生态系统GPP的时空变异规律成为全球变化生态学的难点问题之一。华东师范大学夏建阳研究组与欧洲和美国的科研单位合作,通过对全球通量塔联网数据与遥感卫星产品的分析,发现年总GPP可以被解构为年内CO₂吸收期长度与最大光合速率2个部分,即我们可以通过深入研究植物物候期变化和生长旺盛期植物群落的光合生理特征从而改进对GPP时空变异的理解(Xia et al., 2015)。该研究将复杂的GPP时空变异简化为几个可测量的植物学特征,对进一步提升我们对GPP的预测能力具有重要的推动作用。

化肥的大量使用和化石燃料燃烧等人类活动释放的活性氮大大改变了全球氮循环格局。反硝化作用是氮循环中的重要环节,其中间产物NO和N₂O会对大气环境和全球气候产生重要影响。关于反硝化作用的研究在最近20年受到越来越多的重视,但由于反硝化作用发生的时空变异大,生态系统尺度上的反硝化作用速度量化一直是巨大的挑战。中科院沈阳应用生态所方运霆研究组与日本和美国的科研单位合作,提出了利用硝酸盐氮氧同位素自然丰度技术量化森林生态系统尺度上反硝化作用速率的理论体系,并应用在我国南方和日本中部6个森林上。研究发现,森林生态系统通过反硝化作用的氮损失量达到6–30 kg·hm⁻²·a⁻¹,其氮损失速度比通过溪流流失的还快(2–18 kg·hm⁻²·a⁻¹),证实了土壤气态氮释放是森林生态系统氮损失的重要途径(Fang et al., 2015b)。

氮素增加会导致植物多样性降低,然而基于不同空间尺度评估氮素增加对植物多样性影响的研究甚少。中科院植物所白永飞研究组通过在内蒙古典型草原开展10年的野外氮素添加实验(1.75–28 gN·m⁻²·a⁻¹),检验了氮素增加对植物多样性影响的尺度依赖性。研究发现,在取样面积大于8 m²时,物种丧失的绝对值下降;随着取样面积的增加,物种丧失的比例下降,并且导致物种丧失的氮添加速率阈值增加。物种丧失的尺度依赖性是由于氮添加导致种-面积曲线的斜率增加所致,而斜率增加是由于物种多度分布改变的正效应大于总物种数降低的负效应。由于氮沉降通常发生在区域及大陆尺度,如果忽视氮沉降对生物多样性影响的尺度效应,就会高估氮沉降引起的生物

多样性的丧失(Lan et al., 2015)。该研究对于正确评估氮沉降对陆地生态系统生物多样性的影响,以及相关政策的制定具有重要的指导意义。

生物多样性和生态系统功能之间的关系是近年来生态研究的热点领域。生态系统多功能性(ecosystem multifunctionality)不仅受到地上植物多样性的影响,而且也受到土壤动物和微生物等生态系统地下组分生物多样性的驱动。然而,由于研究手段的限制,我们对地上及地下生物多样性对生态系统多功能性的相对贡献了解较少。北京大学贺金生课题组与国内外多家科研单位合作研究了青藏高原高寒生态系统中生物因素(植物、动物、细菌、菌根真菌和古菌多样性)和非生物因素(气候和土壤)对生态系统多功能性的相对贡献。研究发现,高寒草地生态系统多功能性与植物物种丰富度、土壤细菌和动物多样性呈正相关,但与土壤古菌和菌根真菌多样性无显著关系。地上与地下生物多样性对生态系统多功能性的联合效应比二者的单独效应更强;其中,地上与地下生物多样性共同解释了45%的生态系统多功能性变异,而一系列生物和非生物因素的解释力达到86% (Jing et al., 2015b)。该研究表明,地下生物多样性对生态系统多功能性有重要影响,考虑地下生物多样性会提高我们对生态系统多功能性的解释和预测能力。

全球气候变化显著影响了森林生态系统植物群落的结构和组成。然而,导致森林群落结构变化的植物生理生态响应机制却不甚清楚。植物的功能性状(functional traits)表征植物对环境因子的适应策略,从功能性状角度来探讨植物对全球气候变化的响应,可以更深入地了解影响物种丰富度变化的驱动因子,从而更准确地预测未来全球变化下森林群落组成的变化趋势及机理。中科院华南植物园叶清课题组通过对鼎湖山季风常绿阔叶林48个优势种的一系列表征植物资源获取策略(光合速率、水分传导率、叶片氮磷含量等)和抗旱性(枝条抗空穴化能力、枝条安全系数和膨压丧失点等)的功能性状数据,及长期群落调查数据(1978–2010)进行研究,发现植物快速生长以及抗旱策略相关的功能性状与其丰富度的变化显著相关,从机理上解释了南亚热带季风常绿阔叶林植物群落结构的变化表现为对区域气候变化(温度升高和森林土壤变干等)的一种适应(Li et al., 2015g)。

长期以来很多生态学家致力于探索生态系统稳

定性及其调节机制,然而由于稳定性受诸多生物及环境因子的影响,加上以往的研究多考虑单个因子的作用,且主要聚焦于物种多样性对人工生态系统稳定性的影响,致使我们对生态系统稳定性的驱动因子仍缺乏很好的理解。中科院沈阳应用生态所姜勇课题组基于8年的野外控制实验,研究了降水增加及氮添加对我国北方天然草原群落地上生物量稳定性的影响。研究发现,降水增加提高了草原群落物种多样性及群落稳定性,而氮添加降低了物种多样性及稳定性,氮和水的有效性主要通过改变物种的不同步响应影响群落的稳定性(Xu et al., 2015c)。该研究结果强调了限制性资源在调节自然生态系统稳定性中的重要作用,表明未来降水增加将在一定程度上抵消氮沉降对物种多样性及群落稳定性的负面影响。

群落功能多样性与生态系统服务功能的关系一直是生态研究的热点。中科院生态环境研究中心傅伯杰课题组系统研究了黄土高原半干旱草地群落功能多样性对土壤侵蚀速率的影响。他们发现,功能分异度对土壤侵蚀有很强的负效应,而且这种效应在不同的降雨事件之间表现出很好的稳定性;特定的功能性状也能够减缓土壤的侵蚀,但其效能受到降雨强度的影响;群落的功能多样性显著影响了土壤的侵蚀速率(Zhu et al., 2015a)。该研究提出了基于植物性状的“筛选-模拟-维护”植被恢复框架,把确立较高群落功能多样性的恢复目标转化为管理人员可以实际操作的具体流程,以满足当前植被恢复和管理的迫切需求。

碳、氮和磷的化学计量特征影响着多种生态过程,在生态系统结构和功能中发挥重要作用。然而,目前大多数研究仅关注系统发育关系较远的植物间叶片的化学计量特征。中科院植物所黄振英课题组从我国北方65个地点采集了48种蒿属植物,分析了C:N:P的化学计量特征。嵌套模型分析结果表明,植物种类解释了所有元素和化学计量特征中大于30%的变异,且不同植物对环境梯度的响应有差异。这一结果表明,即使是系统发育关系较近的植物,其化学计量特征仍然具有强烈的种间变异(Yang et al., 2015e)。

生态系统中不同物种的优势度不同,关于优势物种的维持机制以及预测不同物种对全球变化的响应是生态学最基本的科学问题。中科院沈阳应用生态所韩兴国课题组与美国的科研单位合作,基于美国高草

草原25年的长期观测实验,发现化学计量内稳性高的植物具有较高的优势度和时间尺度的稳定性;9年的氮添加实验表明,短期的氮添加(4年)并未显著改变物种的优势度,而长期氮添加(5年以上)降低了内稳性高的禾本科草的优势度,增加了内稳性低的禾本科草的优势度;3个降水控制实验(2年极端干旱、14年降水格局变化和21年灌溉处理)的结果表明,内稳性高的物种对降水格局改变的响应也较小。结合中国和美国草原的研究,他们提出了化学计量内稳性假说,即内稳性高的植物在自然生态系统中占优势;这种关系对短期或者强度较弱的干扰具有良好的抵抗性,长期高强度的干扰会改变这种关系;内稳性高的植物对全球变化的响应较小(Yu et al., 2015)。该假说为研究生态系统维持机制以及预测生态系统对全球变化的响应提供了依据。

自然界中的绝大部分物种都是稀有种,这是一个重要的生态学现象。然而,稀有种在自然界如何生存一直是悬而未决的问题。中国林科院李意德研究组基于海南尖峰岭国家级森林生态站生物多样性长期监测数据,研究了热带雨林物种自然分布格局及其与环境的关联性。研究发现,植物种类受气候和土壤条件的共同影响,呈多个热点分布区,森林中稀有物种和常见物种对生境利用存在分离现象。稀有种多分布于常见物种多度较低、相对温暖、高土壤钾、钙和镁,特别是高磷的区域。常见物种倾向于生长在潮湿、相对温凉和高土壤氮区域。一些森林小区域虽然物种多样性指数较低,但它们是稀有种的偏好生长区域,故在自然保护区优先区域划分时不应忽略(Xu et al., 2015b)。该研究较好地解决了生物地理学、群落生态学和保护生物学等学科中关于物种分布与生境关联的科学问题,对自然保护区的划定以及保护区和森林公园的有效管理等提供了科学性指导。

上世纪90年代开始,达尔文归化谜团(Darwin's naturalisation conundrum) (达尔文归化假说(Darwin's naturalisation hypothesis)和预适应假说(pre-adaptation hypothesis))受到了生态学家的广泛关注。诸多研究发现,外来种往往和远缘的本土物种共存在一起,该现象通常被作为支持达尔文归化假说的证据。中山大学束文圣研究组对美国新泽西州连续50多年的监测数据进行了研究,发现与本土物种亲缘关系近的外来种更容易入侵、归化并成为优势物种,

从而有力地支持了预适应假说。该研究同时也发现,这些外来种归化后,会对其近缘的本土物种产生更大的危害,从而造成其局部灭绝,进而解释了为什么先前的研究往往发现外来种和远缘的本土物种共存在一起(Li et al., 2015i)。该研究首次将本地种的局部灭绝纳入到达尔文归化谜团的研究范畴,从而为解开这一长达150年的谜团提供了可能。

致谢 本刊编辑部孙冬花、朱亚娜和白羽红同志在资料收集、统计分析和文字编辑中有重要贡献,特此致谢!

杨淑华 (中国农业大学)
王 台 (中国科学院植物研究所)
钱 前 (中国农业科学院深圳农业基因组研究所)
王小菁 (华南师范大学)
左建儒 (中国科学院遗传与发育生物学研究所)
顾红雅 (北京大学)
姜里文 (香港中文大学)
陈之端 (中国科学院植物研究所)
白永飞 (中国科学院植物研究所)
孔宏智 (中国科学院植物研究所)
陈 凡 (中国科学院遗传与发育生物学研究所)
萧浪涛 (湖南农业大学)
董爱武 (复旦大学)
种 康 (中国科学院植物研究所)

参考文献

- 种康, 许智宏, 李家洋 (2016). 中国植物科学基础研究概览. 中国基础科学 (1), 7-12.
- 冷静, 王文国, 刘文娟, 李为民, 杜全生, 温明章 (2016). 从国家自然科学基金项目资助看植物科学态势. 植物学报 51, 369-376.
- 刘玲童, 王台 (2016). miR396-GRF模块: 水稻分子育种的新资源. 植物学报 51, 148-151.
- 施怡婷, 杨淑华 (2016). 中国科学家在乙烯信号转导领域取得突破性进展. 植物学报 51, 287-289.
- 许智宏, 种康 (2015). 植物细胞分化与器官发生. 北京: 科学出版社. pp.194-216.
- 于倩倩, 孔祥培, 丁兆军 (2015). 中国科学家在生长素信号转导领域取得突破性研究进展. 植物学报 50, 535-537.
- 左建儒, 陈凡 (2015). 中国科学家在植物应答低温信号研究中取得突破性进展. 植物学报 50, 145-147.
- Adler EM (2016). 2015: signaling breakthroughs of the year. *Sci Signal* 9, eg1.

- Bai J, Zhu X, Wang Q, Zhang J, Chen H, Dong G, Zhu L, Zheng H, Xie Q, Nian J, Chen F, Fu Y, Qian Q, Zuo J** (2015). Rice *TUTO1* encodes a suppressor of cAMP receptor-like protein that is important for actin organization and panicle development. *Plant Physiol* **169**, 1179–1191.
- Cai J, Liu X, Vanneste K, Proost S, Tsai WC, Liu KW, Chen LJ, He Y, Xu Q, Bian C, Zheng Z, Sun F, Liu W, Hsiao YY, Pan ZJ, Hsu CC, Yang YP, Hsu YC, Chuang YC, Dievart A, Dufayard JF, Xu X, Wang JY, Wang J, Xiao XJ, Zhao XM, Du R, Zhang GQ, Wang M, Su YY, Xie GC, Liu GH, Li LQ, Huang LQ, Luo YB, Chen HH, Van de Peer Y, Liu ZJ** (2015). The genome sequence of the orchid *Phalaenopsis equestris*. *Nat Genet* **47**, 65–72.
- Cao H, Li X, Wang Z, Ding M, Sun Y, Dong F, Chen F, Liu L, Doughty J, Li Y, Liu YX** (2015). Histone H2B monoubiquitination mediated by HISTONE MONOUBIQUITINATION1 and HISTONE MONOUBIQUITINATION2 is involved in anther development by regulating tapetum degradation-related genes in rice. *Plant Physiol* **168**, 1389–1405.
- Chen HY, Huh JH, Yu YC, Ho LH, Chen LQ, Tholl D, Frommer WB, Guo WJ** (2015a). The Arabidopsis vacuolar sugar transporter SWEET2 limits carbon sequestration from roots and restricts *Pythium* infection. *Plant J* **83**, 1046–1058.
- Chen J, Gao H, Zheng XM, Jin M, Weng JF, Ma J, Ren Y, Zhou K, Wang Q, Wang J, Wang JL, Zhang X, Cheng Z, Wu C, Wang H, Wan JM** (2015b). An evolutionarily conserved gene, *FUWA*, plays a role in determining panicle architecture, grain shape and grain weight in rice. *Plant J* **83**, 427–438.
- Chen J, Wang Y, Wang F, Yang J, Gao M, Li C, Liu Y, Liu Y, Yamaji N, Ma JF, Paz-Ares J, Nussaume L, Zhang S, Yi K, Wu Z, Wu P** (2015c). The rice CK2 kinase regulates trafficking of phosphate transporters in response to phosphate levels. *Plant Cell* **27**, 711–723.
- Chen J, Yang L, Gu J, Bai X, Ren Y, Fan T, Han Y, Jiang L, Xiao F, Liu Y, Cao S** (2015d). *MAN3* gene regulates cadmium tolerance through the glutathione-dependent pathway in *Arabidopsis thaliana*. *New Phytol* **205**, 570–582.
- Chen LY, Grimm GW, Wang QF, Renner SS** (2015e). A phylogeny and biogeographic analysis for the capepondweed family Aponogetonaceae (Alismatales). *Mol Phylogenet Evol* **82 Pt A**, 111–117.
- Chen LY, Shi DQ, Zhang WJ, Tang ZS, Liu J, Yang WC** (2015f). The Arabidopsis alkaline ceramidase TOD1 is a key turgor pressure regulator in plant cells. *Nat Commun* **6**, 6030.
- Chen WH, Li PF, Chen MK, Lee YI, Yang CH** (2015g). FOREVER YOUNG FLOWER negatively regulates ethylene response DNA-binding factors by activating an ethylene-responsive factor to control Arabidopsis floral organ senescence and abscission. *Plant Physiol* **168**, 1666–1683.
- Chen X, Pu H, Fang Y, Wang X, Zhao S, Lin Y, Zhang M, Dai HE, Gong W, Liu L** (2015h). Crystal structure of the catalytic subunit of magnesium chelatase. *Nat Plants* **1**, 15125.
- Cheng H, Liu H, Deng Y, Xiao J, Li X, Wang S** (2015). The WRKY45-2 WRKY13 WRKY42 transcriptional regulatory cascade is required for rice resistance to fungal pathogen. *Plant Physiol* **167**, 1087–1099.
- Chong K, Xu ZH** (2014). Investment in plant research and development bears fruit in China. *Plant Cell Rep* **33**, 541–550.
- Cui LG, Shan JX, Shi M, Gao JP, Lin HX** (2015). DCA1 acts as a transcriptional co-activator of DST and contributes to drought and salt tolerance in rice. *PLoS Genet* **11**, e1005617.
- Deng S, Sun J, Zhao R, Ding M, Zhang Y, Sun Y, Wang W, Tan Y, Liu D, Ma X, Hou P, Wang M, Lu C, Shen X, Chen S** (2015). *Populus euphratica* APYRASE2 enhances cold tolerance by modulating vesicular trafficking and extracellular ATP in Arabidopsis plants. *Plant Physiol* **169**, 530–548.
- Ding L, Yan S, Jiang L, Zhao W, Ning K, Zhao J, Liu X, Zhang J, Wang Q, Zhang X** (2015a). *HANABA TARANU* (*HAN*) bridges meristem and organ primordia boundaries through *PINHEAD*, *JAGGED*, *BLADE-ON-PETIOLE2* and *CYTOKININ OXIDASE 3* during flower development in Arabidopsis. *PLoS Genet* **11**, e1005479.
- Ding S, Zhang B, Qin F** (2015b). Arabidopsis RZFP34/CHYR1, a ubiquitin E3 ligase, regulates stomatal movement and drought tolerance via SnRK2.6-mediated phosphorylation. *Plant Cell* **27**, 3228–3244.
- Ding Y, Chang J, Ma Q, Chen L, Liu S, Jin S, Han J, Xu R, Zhu A, Guo J, Luo Y, Xu J, Xu Q, Zeng Y, Deng X, Cheng Y** (2015c). Network analysis of postharvest senescence process in citrus fruits revealed by transcriptomic and metabolomic profiling. *Plant Physiol* **168**, 357–376.
- Ding Y, Li H, Zhang X, Xie Q, Gong Z, Yang S** (2015d). OST1 kinase modulates freezing tolerance by enhancing

- ICE1 stability in Arabidopsis. *Dev Cell* **32**, 278–289.
- Du SH, Wang ZS, Ingvarsson P, Wang DS, Wang JH, Wu ZQ, Tembrock LR, Zhang JG** (2015). Multilocus analysis of nucleotide variation and speciation in three closely related *Populus* (Salicaceae) species. *Mol Ecol* **24**, 4994–5005.
- Duan CG, Wang X, Tang K, Zhang H, Mangrauthia SK, Lei M, Hsu CC, Hou YJ, Wang C, Li Y, Tao WA, Zhu JK** (2015). MET18 connects the cytosolic iron-sulfur cluster assembly pathway to active DNA demethylation in Arabidopsis. *PLoS Genet* **11**, e1005559.
- Fan W, Lou HQ, Gong YL, Liu MY, Cao MJ, Liu Y, Yang JL, Zheng SJ** (2015a). Characterization of an inducible C2H2-type zinc finger transcription factor VuSTOP1 in rice bean (*Vigna umbellata*) reveals differential regulation between low pH and aluminum tolerance mechanisms. *New Phytol* **208**, 456–468.
- Fan XY, Zhang J, Li WJ, Peng LW** (2015b). The NdhV subunit is required to stabilize the chloroplast NADH dehydrogenase-like complex in Arabidopsis. *Plant J* **82**, 221–231.
- Fang X, Cui Y, Li Y, Qi Y** (2015a). Transcription and processing of primary microRNAs are coupled by elongator complex in Arabidopsis. *Nat Plants* **1**, 15075.
- Fang Y, Koba K, Makabe A, Takahashi C, Zhu W, Hayashi T, Hokari AA, Urakawa R, Bai E, Houlton BZ, Xi D, Zhang S, Matsushita K, Tu Y, Liu D, Zhu F, Wang Z, Zhou G, Chen D, Makita T, Toda H, Liu X, Chen Q, Zhang D, Li Y, Yoh M** (2015b). Microbial denitrification dominates nitrate losses from forest ecosystems. *Proc Natl Acad Sci USA* **112**, 1470–1474.
- Fu YSH, Zhao HF, Piao SL, Peaucelle M, Peng SS, Zhou GY, Ciais P, Huang MT, Menzel A, Peñuelas J, Song Y, Vitasse Y, Zeng ZZ, Janssens IA** (2015). Declining global warming effects on the phenology of spring leaf unfolding. *Nature* **526**, 104–107.
- Gao F, Wang K, Liu Y, Chen YP, Chen PA, Shi ZY, Luo J, Jiang DQ, Fan FF, Zhu YG, Li SQ** (2016). Blocking miR396 increases rice yield by shaping inflorescence architecture. *Nat Plants* **2**, 15196.
- Gao J, Wang X, Zhang M, Bian MD, Deng WX, Zuo ZC, Yang ZM, Zhong DP, Lin CT** (2015a). Trp triad-dependent rapid photoreduction is not required for the function of Arabidopsis CRY1. *Proc Natl Acad Sci USA* **112**, 9135–9140.
- Gao XQ, Zhou J, Li J, Zou XW, Zhao JH, Li QL, Xia R, Yang RF, Wang DK, Zuo ZX, Tu J, Tao YZ, Chen XY, Xie Q, Zhu ZR, Qu SH** (2015b). Efficient generation of marker-free transgenic rice plants using an improved transposon-mediated transgene reintegration strategy. *Plant Physiol* **167**, 11–24.
- Gao YD, Harris AJ, He XJ** (2015c). Morphological and ecological divergence of *Lilium* and *Nomocharis* within the Hengduan Mountains and Qinghai-Tibetan Plateau may result from habitat specialization and hybridization. *BMC Evol Biol* **15**, 147.
- Gardener C, Kumar SV** (2015). Hot n' Cold: molecular signatures of domestication bring fresh insights into environmental adaptation. *Mol Plant* **8**, 1439–1441.
- Ge XM, Cai HL, Lei X, Zhou X, Yue M, He JM** (2015). Heterotrimeric G protein mediates ethylene-induced stomatal closure via hydrogen peroxide synthesis in Arabidopsis. *Plant J* **82**, 138–150.
- Geng C, Cong QQ, Li XD, Mou AL, Gao R, Liu JL, Tian YP** (2015). DEVELOPMENTALLY REGULATED PLASMA MEMBRANE PROTEIN of *Nicotiana benthamiana* contributes to potyvirus movement and transports to plasmodesmata via the early secretory pathway and the actomyosin system. *Plant Physiol* **167**, 394–423.
- Gough NR** (2015). Rice that tolerates a chill. *Sci Signal* **8**, ec76.
- Guan R, Su J, Meng X, Li S, Liu Y, Xu J, Zhang S** (2015). Multilayered regulation of ethylene induction plays a positive role in Arabidopsis resistance against *Pseudomonas syringae*. *Plant Physiol* **169**, 299–312.
- Guo DS, Zhang JZ, Wang XL, Han X, Wei BY, Wang JQ, Li BX, Yu H, Huang QP, Gu HY, Qu LJ, Qin GJ** (2015a). The WRKY transcription factor WRKY71/EXB1 controls shoot branching by transcriptionally regulating RAX genes in Arabidopsis. *Plant Cell* **27**, 3112–3127.
- Guo J, Liu R, Huang L, Zheng XM, Liu PL, Du YS, Cai Z, Zhou L, Wei XH, Zhang FM, Ge S** (2016). Widespread and adaptive alterations in genome-wide gene expression associated with ecological divergence of two *Oryza* species. *Mol Biol Evol* **33**, 62–78.
- Guo LB, Qiu J, Han ZJ, Ye ZH, Chen C, Liu CJ, Xin XF, Ye CY, Wang YY, Xie HQ, Wang Y, Bao JD, Tang S, Xu J, Gui YJ, Fu F, Wang WD, Zhang XC, Zhu QH, Guang XM, Wang CZ, Cui HF, Cai DG, Ge S, Tuskan GA, Yang XH, Qian Q, He SY, Wang J, Zhou XP, Fan LJ** (2015b). A host plant genome (*Zizania latifolia*) after a century-long endophyte infection. *Plant J* **83**, 600–609.
- Guo W, Yang H, Liu Y, Gao Y, Ni Z, Peng H, Xin M, Hu Z, Sun Q, Yao Y** (2015c). The wheat transcription factor

- TaGAMyb recruits histone acetyltransferase and activates the expression of a high-molecular-weight glutenin sub-unit gene. *Plant J* **84**, 347–359.
- Guo XL, Qin QQ, Yan J, Niu YL, Huang BY, Guan LP, Li Y, Ren DT, Li J, Hou SW** (2015d). Type-one protein phosphatase4 regulates pavement cell interdigitation by modulating Pin-Formed1 polarity and trafficking in Arabidopsis. *Plant Physiol* **167**, 1058–1075.
- Han SJ, Wang Y, Zheng XY, Jia Q, Zhao JP, Bai F, Hong YG, Liu YL** (2015a). Cytoplasmic glyceraldehyde-3-phosphate dehydrogenases interact with ATG3 to negatively regulate autophagy and immunity in *Nicotiana benthamiana*. *Plant Cell* **27**, 1316–1331.
- Han TS, Wu Q, Hou XH, Li ZW, Zou YP, Ge S, Guo YL** (2015b). Frequent introgressions from diploid species contribute to the adaptation of the tetraploid Shepherd's purse (*Capsella bursa-pastoris*). *Mol Plant* **8**, 427–438.
- Han Y, Dang R, Li J, Jiang J, Zhang N, Jia M, Wei L, Li Z, Li B, Jia W** (2015c). SUCROSE NONFERMENTING1-RELATED PROTEIN KINASE2.6, an ortholog of OPEN STOMATA1, is a negative regulator of strawberry fruit development and ripening. *Plant Physiol* **167**, 915–930.
- Hao ZZ, Liu YY, Nazaire M, Wei XX, Wang XQ** (2015). Molecular phylogenetics and evolutionary history of sect. *Quinquefoliae* (*Pinus*): implications for Northern Hemisphere biogeography. *Mol Phylogenet Evol* **87**, 65–79.
- Hsu CC, Chen YY, Tsai WC, Chen WH, Chen HH** (2015a). Three R2R3-MYB transcription factors regulate distinct floral pigmentation patterning in *Phalaenopsis* spp. *Plant Physiol* **168**, 175–191.
- Hsu HF, Hsu WH, Lee YI, Mao WT, Yang JY, Li JY, Yang CH** (2015b). Model for perianth formation in orchids. *Nat Plants* **1**, 15046.
- Hu B, Wang W, Ou SJ, Tang JY, Li H, Che RH, Zhang ZH, Chai XY, Wang HR, Wang YQ, Liang CZ, Liu LC, Piao ZZ, Deng QY, Deng K, Xu C, Liang Y, Zhang LH, Li LG, Chu CC** (2015a). Variation in *NRT1.1B* contributes to nitrate-use divergence between rice subspecies. *Nat Genet* **47**, 834–838.
- Hu FH, Zhu Y, Wu WJ, Xie Y, Huang JR** (2015b). Leaf variegation of *Thylakoid Formation1* is suppressed by mutations of specific sigma-factors in Arabidopsis. *Plant Physiol* **168**, 1066–1075.
- Hu L, Ye M, Li R, Zhang T, Zhou G, Wang Q, Lu J, Lou Y** (2015c). The rice transcription factor WRKY53 suppresses herbivore-induced defenses by acting as a negative feedback modulator of mitogen-activated protein kinase activity. *Plant Physiol* **169**, 2907–2921.
- Hu Z, Song N, Zheng M, Liu X, Liu Z, Xing J, Ma J, Guo W, Yao Y, Peng H, Xin M, Zhou DX, Ni Z, Sun Q** (2015d). Histone acetyltransferase GCN5 is essential for heat stress-responsive gene activation and thermotolerance in Arabidopsis. *Plant J* **84**, 1178–1191.
- Hua L, Wang DR, Tan LB, Fu YC, Liu FX, Xiao LT, Zhu ZF, Fu Q, Sun XY, Gu P, Cai HW, McCouch SR, Sun CQ** (2015). *LABA1*, a domestication gene associated with long, barbed awns in wild rice. *Plant Cell* **27**, 1875–1888.
- Huang CH, Sun RR, Hu Y, Zeng LP, Zhang N, Cai LM, Zhang Q, Koch MA, Al-Shehbaz I, Edger PP, Pires JC, Tan DY, Zhong Y, Ma H** (2016). Resolution of Brassicaceae phylogeny using nuclear genes uncovers nested radiations and supports convergent morphological evolution. *Mol Biol Evol* **33**, 394–412.
- Huang DB, Wang SG, Zhang BC, Shang-Guan KK, Shi YY, Zhang DM, Liu XL, Wu K, Xu ZP, Fu XD, Zhou YH** (2015a). A gibberellin-mediated DELLA-NAC signaling cascade regulates cellulose synthesis in rice. *Plant Cell* **27**, 1681–1696.
- Huang MK, Hu YL, Liu X, Li YG, Hou XL** (2015b). Arabidopsis LEAFY COTYLEDON1 mediates postembryonic development via interacting with PHYTOCHROME-INTERACTING FACTOR4. *Plant Cell* **27**, 3099–3111.
- Huang W, Yu C, Hu J, Wang L, Dan Z, Zhou W, He C, Zeng Y, Yao G, Qi J, Zhang Z, Zhu R, Chen X, Zhu Y** (2015c). Pentatricopeptide-repeat family protein RF6 functions with hexokinase 6 to rescue rice cytoplasmic male sterility. *Proc Natl Acad Sci USA* **112**, 14984–14989.
- Huang X, Yang S, Gong J, Zhao Y, Feng Q, Gong H, Li W, Zhan Q, Cheng B, Xia J, Chen N, Hao Z, Liu K, Zhu C, Huang T, Zhao Q, Zhang L, Fan D, Zhou C, Lu Y, Weng Q, Wang ZX, Li J, Han B** (2015d). Genomic analysis of hybrid rice varieties reveals numerous superior alleles that contribute to heterosis. *Nat Commun* **6**, 6258.
- Ji H, Wang Y, Cloix C, Li K, Jenkins GI, Wang S, Shang Z, Shi Y, Yang S, Li X** (2015a). The Arabidopsis RCC1 family protein TCF1 regulates freezing tolerance and cold acclimation through modulating lignin biosynthesis. *PLoS Genet* **11**, e1005471.
- Ji X, Zhang H, Zhang Y, Wang Y, Gao C** (2015b). Establishing a CRISPR-Cas-like immune system conferring DNA virus resistance in plants. *Nat Plants* **1**, 15144.
- Jiang J, Zhang C, Wang X** (2015). A recently evolved isoform of the transcription factor BES1 promotes brassinosteroid signaling and development in *Arabidopsis thaliana*.

- liana*. *Plant Cell* **27**, 361–374.
- Jin J, Shi J, Liu B, Liu Y, Huang Y, Yu Y, Dong A** (2015a). MORF-RELATED GENE702, a reader protein of trimethylated histone H3 lysine 4 and histone H3 lysine 36, is involved in brassinosteroid-regulated growth and flowering time control in rice. *Plant Physiol* **168**, 1275–1285.
- Jin JP, He K, Tang X, Li Z, Lv L, Zhao Y, Luo JC, Gao G** (2015b). An Arabidopsis transcriptional regulatory map reveals distinct functional and evolutionary features of novel transcription factors. *Mol Biol Evol* **32**, 1767–1773.
- Jing H, Yang X, Zhang J, Liu X, Zheng H, Dong G, Nian J, Feng J, Xia B, Qian Q, Li J, Zuo J** (2015a). Peptidyl-prolyl isomerization targets rice Aux/IAAs for proteasomal degradation during auxin signaling. *Nat Commun* **6**, 7395.
- Jing X, Sanders NJ, Shi Y, Chu H, Classen AT, Zhao K, Chen L, Shi Y, Jiang Y, He J** (2015b). The links between ecosystem multifunctionality and above- and belowground biodiversity are mediated by climate. *Nat Commun* **6**, 8159.
- Kim C, Deng T, Wen J, Nie ZL, Sun H** (2015). Systematics, biogeography, and character evolution of *Deutzia* (Hydrangeaceae) inferred from nuclear and chloroplast DNA sequences. *Mol Phylogenet Evol* **87**, 91–104.
- Kong L, Cheng J, Zhu Y, Ding Y, Meng J, Chen Z, Xie Q, Guo Y, Li J, Yang S, Gong Z** (2015). Degradation of the ABA co-receptor ABI1 by PUB12/13 U-box E3 ligases. *Nat Commun* **6**, 8630.
- Lan ZC, Jenerette GD, Zhan SX, Li WH, Zheng SX, Bai YF** (2015). Testing the scaling effects and mechanisms of N-induced biodiversity loss: evidence from a decade-long grassland experiment. *J Ecol* **103**, 750–760.
- Law YS, Zhang RS, Guan XQ, Cheng SF, Sun F, Duncan O, Murcha MW, Whelan J, Lim BL** (2015). Phosphorylation and dephosphorylation of the presequence of precursor MULTIPLE ORGANELLAR RNA EDITING FACTOR3 during import into mitochondria from Arabidopsis. *Plant Physiol* **169**, 1344–1355.
- Lee DH, Kao YH, Ku JC, Lin CY, Meeley R, Jan YS, Wang CJR** (2015). The axial element protein DESYNAPTIC2 mediates meiotic double-strand break formation and synaptonemal complex assembly in maize. *Plant Cell* **27**, 2516–2529.
- Lei L, Shi J, Chen J, Zhang M, Sun S, Xie S, Li X, Zeng B, Peng L, Hauck A, Zhao H, Song W, Fan Z, Lai J** (2015a). Ribosome profiling reveals dynamic translational landscape in maize seedlings under drought stress. *Plant J* **84**, 1206–1218.
- Lei M, Zhang H, Julian R, Tang K, Xie S, Zhu J** (2015b). Regulatory link between DNA methylation and active demethylation in Arabidopsis. *Proc Natl Acad Sci USA* **112**, 3553–3557.
- Lei MJ, Wang Q, Li XL, Chen AM, Luo L, Xie YJ, Li G, Luo D, Mysore KS, Wen JQ, Xie ZP, Staehelin C, Wang YZ** (2015c). The small GTPase ROP10 of *Medicago truncatula* is required for both tip growth of root hairs and nod factor-induced root hair deformation. *Plant Cell* **27**, 806–822.
- Li C, Qiao Z, Qi W, Wang Q, Yuan Y, Yang X, Tang Y, Mei B, Lv Y, Zhao H, Xiao H, Song R** (2015a). Genome-wide characterization of *cis*-acting DNA targets reveals the transcriptional regulatory framework of *opaque2* in maize. *Plant Cell* **27**, 532–545.
- Li HJ, Zhu SS, Zhang MX, Wang T, Liang L, Xue Y, Shi DQ, Liu J, Yang WC** (2015b). Arabidopsis CBP1 is a novel regulator of transcription initiation in central cell-mediated pollen tube guidance. *Plant Cell* **27**, 2880–2893.
- Li J, Liu JT, Wang GQ, Cha JY, Li GN, Chen S, Li Z, Guo JH, Zhang CG, Yang YQ, Kim WY, Yun DJ, Schumaker KS, Chen ZZ, Guo Y** (2015c). A chaperone function of NO CATALASE ACTIVITY1 is required to maintain catalase activity and for multiple stress responses in Arabidopsis. *Plant Cell* **27**, 908–925.
- Li JT, Zhao Y, Chu HW, Wang LK, Fu YR, Liu P, Upadhyaya N, Chen CL, Mou TM, Feng YQ, Kumar P, Xu J** (2015d). SHOEBOX modulates root meristem size in rice through dose-dependent effects of gibberellins on cell elongation and proliferation. *PLoS Genet* **11**, e1005464.
- Li MR, Shi FX, Zhou YX, Li YL, Wang XF, Zhang C, Wang XT, Liu B, Xiao HX, Li LF** (2015e). Genetic and epigenetic diversities shed light on domestication of cultivated ginseng (*Panax ginseng*). *Mol Plant* **8**, 1612–1622.
- Li Q, Wang X, Sun H, Zeng J, Cao Z, Li Y, Qian W** (2015f). Regulation of active DNA demethylation by a methyl-CpG-binding domain protein in *Arabidopsis thaliana*. *PLoS Genet* **11**, e1005210.
- Li R, Zhu S, Chen HYH, John R, Zhou G, Zhang D, Zhang Q, Ye Q** (2015g). Are functional traits a good predictor of global change impacts on tree species abundance dynamics in a subtropical forest? *Ecol Lett* **18**, 1181–1189.
- Li S, Wang H, Li F, Chen Z, Li X, Zhu L, Wang G, Yu J, Huang D, Lang Z** (2015h). The maize transcription factor EREB58 mediates the jasmonate-induced production of sesquiterpene volatiles. *Plant J* **84**, 296–308.

- Li SP, Cadotte MW, Meiners SJ, Hua ZS, Shu HY, Li JT, Shu WS** (2015i). The effects of phylogenetic relatedness on invasion success and impact: deconstructing Darwin's naturalisation conundrum. *Ecol Lett* **18**, 1285–1292.
- Li WY, Ma MD, Feng Y, Li HJ, Wang YC, Ma YT, Li MZ, An FY, Guo HW** (2015j). EIN2-directed translational regulation of ethylene signaling in Arabidopsis. *Cell* **163**, 670–683.
- Li X, Li L, Yan J** (2015k). Dissecting meiotic recombination based on tetrad analysis by single-microspore sequencing in maize. *Nat Commun* **6**, 6648.
- Li X, Lin HX** (2016). Molecular signature of chilling adaptation in rice. *Natl Sci Rev* **3**(3). (in Press)
- Li XM, Chao DY, Wu Y, Huang X, Chen K, Cui LG, Su L, Ye WW, Chen H, Chen HC, Dong NQ, Guo T, Shi M, Feng Q, Zhang P, Han B, Shan JX, Gao JP, Lin HX** (2015l). Natural alleles of a proteasome $\alpha 2$ subunit gene contribute to thermotolerance and adaptation of African rice. *Nat Genet* **47**, 827–833.
- Lin L, Tang L, Bai YJ, Tang ZY, Wang W, Chen ZD** (2015a). Range expansion and habitat shift triggered elevated diversification of the rice genus (*Oryza*, Poaceae) during the Pleistocene. *BMC Evol Biol* **15**, 182.
- Lin Q, Ohashi Y, Kato M, Tsuge T, Gu H, Qu L, Aoyama T** (2015b). GLABRA2 directly suppresses basic helix-loop-helix transcription factor genes with diverse functions in root hair development. *Plant Cell* **27**, 2894–2906.
- Lin Q, Wu F, Sheng P, Zhang Z, Zhang X, Guo X, Wang J, Cheng Z, Wang J, Wang H, Wan J** (2015c). The SnRK2-APC/C (TE) regulatory module mediates the antagonistic action of gibberellic acid and abscisic acid pathways. *Nat Commun* **6**, 7981.
- Lin Y, Wong WO, Shi G, Shen S, Li Z** (2015d). Bilobate leaves of bauhinia (Leguminosae, Caesalpinioideae, Cercideae) from the middle Miocene of Fujian province, southeastern China and their biogeographic implications. *BMC Evol Biol* **15**, 252.
- Lin YS, Ding Y, Wang J, Shen JB, Kung CH, Zhuang XH, Cui Y, Yin Z, Xia YJ, Lin HX, Robinson DG, Jiang LW** (2015e). Exocyst-positive organelles and autophagosomes are distinct organelles in plants. *Plant Physiol* **169**, 1917–1932.
- Liu HH, Liu HQ, Zhou LN, Zhang ZH, Zhang X, Wang ML, Li HX, Lin ZW** (2015a). Parallel domestication of the *Heading Date 1* gene in cereals. *Mol Biol Evol* **32**, 2726–2737.
- Liu HJ, Tang ZX, Han XM, Yang ZL, Zhang FM, Yang HL, Liu YJ, Zeng QY** (2015b). Divergence in enzymatic activities in the soybean GST supergene family provides new insight into the evolutionary dynamics of wholegenome duplicates. *Mol Biol Evol* **32**, 2844–2859.
- Liu J, Hua W, Hu ZY, Yang HL, Zhang L, Li RJ, Deng LB, Sun XC, Wang XF, Wang HZ** (2015c). Natural variation in *ARF18* gene simultaneously affects seed weight and silique length in polyploid rapeseed. *Proc Natl Acad Sci USA* **112**, E5123–E5132.
- Liu J, Yang H, Bao F, Ao K, Zhang X, Zhang Y, Yang S** (2015d). IBR5 modulates temperature-dependent, R protein CHS3-mediated defense responses in Arabidopsis. *PLoS Genet* **11**, e1005584.
- Liu JL, Yang L, Luan MD, Wang Y, Zhang C, Zhang B, Shi JS, Zhao FG, Lan WZ, Luan S** (2015e). A vacuolar phosphate transporter essential for phosphate homeostasis in Arabidopsis. *Proc Natl Acad Sci USA* **112**, E6571–E6578.
- Liu JW, Zhou WB, Liu GF, Yang CP, Sun Y, Wu WJ, Cao SQ, Wang C, Hai GH, Wang ZF, Bock R, Huang JR, Cheng YX** (2015f). The conserved endoribonuclease YbeY is required for chloroplast ribosomal RNA processing in Arabidopsis. *Plant Physiol* **168**, 205–221.
- Liu LC, Tong HN, Xiao YH, Che RH, Xu F, Hu B, Liang CZ, Chu JF, Li JY, Chu CC** (2015g). Activation of *Big Grain1* significantly improves grain size by regulating auxin transport in rice. *Proc Natl Acad Sci USA* **112**, 11102–11107.
- Liu R, Zheng XM, Zhou L, Zhou HF, Ge S** (2015h). Population genetic structure of *Oryza rufipogon* and *Oryza nivara*: implications for the origin of *O. nivara*. *Mol Ecol* **24**, 5211–5228.
- Liu X, Zhou S, Wang W, Ye Y, Zhao Y, Xu Q, Zhou C, Tan F, Cheng S, Zhou D** (2015i). Regulation of histone methylation and reprogramming of gene expression in the rice inflorescence meristem. *Plant Cell* **27**, 1428–1444.
- Liu YD, Zhang CC, Wang DH, Su W, Liu LC, Wang MY, Li JM** (2015j). EBS7 is a plant-specific component of a highly conserved endoplasmic reticulum-associated degradation system in Arabidopsis. *Proc Natl Acad Sci USA* **112**, 12205–12210.
- Liu Z, Yan JP, Li DK, Luo Q, Yan Q, Liu ZB, Ye LM, Wang JM, Li XF, Yang Y** (2015k). UDP-glucosyltransferase-71c5, a major glucosyltransferase, mediates abscisic acid homeostasis in Arabidopsis. *Plant Physiol* **167**, 1659–1670.
- Luo M, Tai R, Yu CW, Yang S, Chen CY, Lin WD, Schmidt W, Wu K** (2015). Regulation of flowering time by the

- histone deacetylase HDA5 in Arabidopsis. *Plant J* **82**, 925–936.
- Lyu MJ, Gowik U, Kelly S, Covshoff S, Mallmann J, Westhoff P, Hibberd JM, Stata M, Sage RF, Lu H, Wei X, Wong GK, Zhu XG** (2015). RNA-Seq based phylogeny recapitulates previous phylogeny of the genus *Flaveria* (Asteraceae) with some modifications. *BMC Evol Biol* **15**, 116.
- Ma J, Cai H, He C, Zhang W, Wang L** (2015a). A hemi-cellulose-bound form of silicon inhibits cadmium ion uptake in rice (*Oryza sativa*) cells. *New Phytol* **206**, 1063–1074.
- Ma M, Wang Q, Li Z, Cheng H, Li Z, Liu X, Song W, Appels R, Zhao H** (2015b). Expression of *TaCYP78A3*, a gene encoding cytochrome P450 CYP78A3 protein in wheat (*Triticum aestivum* L.), affects seed size. *Plant J* **83**, 312–325.
- Ma Y, Dai X, Xu Y, Luo W, Zheng X, Zeng D, Pan Y, Lin X, Liu H, Zhang D, Xiao J, Guo X, Xu S, Niu Y, Jin J, Zhang H, Xu X, Li L, Wang W, Qian Q, Ge S, Chong K** (2015c). *COLD1* confers chilling tolerance in rice. *Cell* **160**, 1209–1221.
- Ma Z, Song T, Zhu L, Ye W, Wang Y, Shao Y, Dong S, Zhang Z, Dou D, Zheng X, Tyler BM** (2015d). A phytophthora sojae glycoside hydrolase 12 protein is a major virulence factor during soybean infection and is recognized as a PAMP. *Plant Cell* **27**, 2057–2072.
- Manishankar P, Kudla J** (2015). Cold tolerance encoded in one SNP. *Cell* **160**, 1045–1046.
- Mao H, Wang H, Liu S, Li Z, Yang X, Yan J, Li J, Tran LS, Qin F** (2015a). A transposable element in a *NAC* gene is associated with drought tolerance in maize seedlings. *Nat Commun* **6**, 8326.
- Mao J, Chi W, Ouyang M, He BY, Chen F, Zhang LX** (2015b). PAB is an assembly chaperone that functions downstream of chaperonin 60 in the assembly of chloroplast ATP synthase coupling factor 1. *Proc Natl Acad Sci USA* **112**, 4152–4157.
- Merchante C, Brumos J, Yun J, Hu QW, Spencer KR, Enriquez P, Binder BM, Heber S, Stepanova AN, Alonso JM** (2015). Gene-specific translation regulation mediated by the hormone-signaling molecule EIN2. *Cell* **163**, 684–697.
- Min L, Hu Q, Li Y, Xu J, Ma Y, Zhu L, Yang X, Zhang X** (2015). LEAFY COTYLEDON1-CASEIN KINASE I-TCP-15-PHYTOCHROME INTERACTING FACTOR4 network regulates somatic embryogenesis by regulating auxin homeostasis. *Plant Physiol* **169**, 2805–2821.
- Ming R, VanBuren R, Wai CM, Tang HB, Schatz MC, Bowers JE, Lyons E, Wang ML, Chen J, Biggers E, Zhang JS, Huang LX, Zhang LM, Miao WJ, Zhang J, Ye ZY, Miao CY, Lin ZC, Wang H, Zhou HY, Yim WC, Priest HD, Zheng CF, Woodhouse M, Edger PP, Guyot R, Guo HB, Guo H, Zheng GY, Singh R, Sharma A, Min XJ, Zheng Y, Lee H, Gurtowski J, Sedlazeck FJ, Harkess A, McKain MR, Liao ZY, Fang JP, Liu J, Zhang XD, Zhang Q, Hu WC, Qin Y, Wang K, Chen LY, Shirley N, Lin YR, Liu LY, Hernandez AG, Wright CL, Bulone V, Tuskan GA, Heath K, Zee F, Moore PH, Sunkar R, Leebens-Mack JH, Mockler T, Bennetzen JL, Freeling M, Sankoff D, Paterson AH, Zhu XG, Yang XH, Smith JAC, Cushman JC, Paull RE, Yu QY** (2015). The pineapple genome and the evolution of CAM photosynthesis. *Nat Genet* **47**, 1435–1442.
- Nie ZL, Funk VA, Meng Y, Deng T, Sun H, Wen J** (2016). Recent assembly of the global herbaceous flora: evidence from the paper daisies (Asteraceae: Gnaphalieae). *New Phytol* **209**, 1795–1806.
- Niu BX, Wang LD, Zhang LS, Ren D, Ren R, Copenhagen GP, Ma H, Wang YX** (2015). Arabidopsis cell division cycle 20.1 is required for normal meiotic spindle assembly and chromosome segregation. *Plant Cell* **27**, 3367–3382.
- Niu SH, Yuan HW, Sun XR, Porth I, Li Y, El-Kassaby YA, Li W** (2016). A transcriptomics investigation into pine reproductive organ development. *New Phytol* **209**, 1278–1289.
- Peng Y, Chen L, Lu Y, Wu Y, Dumenil J, Zhu Z, Bevan MW, Li Y** (2015). The ubiquitin receptors DA1, DAR1, and DAR2 redundantly regulate endoreduplication by modulating the stability of TCP14/15 in Arabidopsis. *Plant Cell* **27**, 649–662.
- Pikaard CS, Li Y, Córdoba-Cañero D, Qian W, Zhu X, Tang K, Zhang H, Ariza RR, Roldán-Arjona T, Zhu JK** (2015). An AP endonuclease functions in active DNA demethylation and gene imprinting in Arabidopsis. *PLoS Genet* **11**, e1004905.
- Qi T, Huang H, Song S, Xie D** (2015a). Regulation of jasmonate-mediated stamen development and seed production by a bHLH-MYB complex in Arabidopsis. *Plant Cell* **27**, 1620–1633.
- Qi T, Wang J, Huang H, Liu B, Gao H, Liu Y, Song S, Xie D** (2015b). Regulation of jasmonate-induced leaf senescence by antagonism between bHLH subgroup IIIe and IIIId factors in Arabidopsis. *Plant Cell* **27**, 1634–1649.

- Qin X, Suga M, Kuang T, Shen JR** (2015). Photosynthesis. Structural basis for energy transfer pathways in the plant PSI-LHCI supercomplex. *Science* **348**, 989–995.
- Qiu K, Li Z, Yang Z, Chen J, Wu S, Zhu X, Gao S, Gao J, Ren G, Kuai B, Zhou X** (2015). EIN3 and ORE1 accelerate degreening during ethylene-mediated leaf senescence by directly activating chlorophyll catabolic genes in Arabidopsis. *PLoS Genet* **11**, e1005399.
- Ran JH, Shen TT, Liu WJ, Wang PP, Wang XQ** (2015). Mitochondrial introgression and complex biogeographic history of the genus *Picea*. *Mol Phylogenet Evol* **93**, 63–76.
- Rao Y, Yang Y, Xu J, Li X, Leng Y, Dai L, Huang L, Shao G, Ren D, Hu J, Guo L, Pan J, Zeng D** (2015). *EARLY SENESCENCE1* encodes a SCAR-LIKE PROTEIN2 that affects water loss in rice. *Plant Physiol* **169**, 1225–1239.
- Raskoti BB, Jin WT, Xiang XG, Schuiteman A, Li DZ, Li JW, Huang WC, Jin XH, Huang LQ** (2016). A phylogenetic analysis of molecular and morphological characters of *Herminium* (Orchidaceae, Orchideae): evolutionary relationships, taxonomy, and patterns of character evolution. *Cladistics* **32**, 198–210.
- Shi C, Qi C, Ren H, Huang A, Hei S, She X** (2015a). Ethylene mediates brassinosteroid-induced stomatal closure via Galpha protein-activated hydrogen peroxide and nitric oxide production in Arabidopsis. *Plant J* **82**, 280–301.
- Shi H, Wang X, Mo XR, Tang C, Zhong SW, Deng XW** (2015b). Arabidopsis DET1 degrades HFR1 but stabilizes PIF1 to precisely regulate seed germination. *Proc Natl Acad Sci USA* **112**, 3817–3822.
- Shi Y, Gong Z** (2015). One SNP in *COLD1* determines cold tolerance during rice domestication. *J Genet Genomics* **42**, 133–134.
- Shi Y, Yang S** (2015). *COLD1*: a cold sensor in rice. *Sci China Life Sci* **58**, 409–410.
- Song ZT, Sun L, Lu SJ, Tian Y, Ding Y, Liu JX** (2015). Transcription factor interaction with COMPASS-like complex regulates histone H3K4 trimethylation for specific gene expression in plants. *Proc Natl Acad Sci USA* **112**, 2900–2905.
- Su T, Xu Q, Zhang FC, Chen Y, Li LQ, Wu WH, Chen YF** (2015). WRKY42 modulates phosphate homeostasis through regulating phosphate translocation and acquisition in Arabidopsis. *Plant Physiol* **167**, 1579–1591.
- Sun L, Zhang A, Zhou Z, Zhao Y, Yan A, Bao S, Yu H, Gan Y** (2015a). *GLABROUS INFLORESCENCE STEM-S3 (GIS3)* regulates trichome initiation and development in Arabidopsis. *New Phytol* **206**, 220–230.
- Sun LC** (2015). A closer mimic of the oxygen evolution complex of photosystem II. *Science* **348**, 635–636.
- Sun M, Soltis DE, Soltis PS, Zhu X, Burleigh JG, Chen Z** (2015b). Deep phylogenetic incongruence in the angiosperm clade Rosidae. *Mol Phylogenet Evol* **83**, 156–166.
- Sun Y, Xu W, Jia Y, Wang M, Xia G** (2015c). The wheat *TaGBF1* gene is involved in the blue-light response and salt tolerance. *Plant J* **84**, 1219–1230.
- Sun Z, Guo T, Liu Y, Liu Q, Fang Y** (2015d). The roles of Arabidopsis CDF2 in transcriptional and posttranscriptional regulation of primary microRNAs. *PLoS Genet* **11**, e1005598.
- Tang K, Ding WL, Hoppner A, Zhao C, Zhang L, Hontani Y, Kennis JT, Gartner W, Scheer H, Zhou M, Zhao KH** (2015a). The terminal phycobilisome emitter, LCM: a light-harvesting pigment with a phytochrome chromophore. *Proc Natl Acad Sci USA* **112**, 15880–15885.
- Tang L, Zou XH, Zhang LB, Ge S** (2015b). Multilocus species tree analyses resolve the ancient radiation of the subtribe Zizaniinae (Poaceae). *Mol Phylogenet Evol* **84**, 232–239.
- Tang RJ, Zhao FG, Garcia VJ, Kleist TJ, Yang L, Zhang HX, Luan S** (2015c). Tonoplast CBL-CIPK calcium signaling network regulates magnesium homeostasis in Arabidopsis. *Proc Natl Acad Sci USA* **112**, 3134–3139.
- Tang Y, Yukawa T, Bateman RM, Jiang H, Peng H** (2015d). Phylogeny and classification of the East Asian *Amitostigma* alliance (Orchidaceae: Orchideae) based on six DNA markers. *BMC Evol Biol* **15**, 96.
- Tian J, Han LB, Feng ZD, Wang GD, Liu WW, Ma YP, Yu YJ, Kong ZS** (2015a). Orchestration of microtubules and the actin cytoskeleton in trichome cell shape determination by a plant-unique kinesin. *Elife* **4**, e09351.
- Tian S, Lei SQ, Hu W, Deng LL, Li B, Meng QL, Soltis DE, Soltis PS, Fan DM, Zhang ZY** (2015b). Repeated range expansions and inter-/postglacial recolonization routes of *Sargentodoxa cuneata* (Oliv.) Rehd. et Wils. (Lardizabaceae) in subtropical China revealed by chloroplast phylogeography. *Mol Phylogenet Evol* **85**, 238–246.
- Tu B, Liu L, Xu C, Zhai J, Li S, Lopez MA, Zhao Y, Yu Y, Ramachandran V, Ren G, Yu B, Li S, Meyers BC, Mo B, Chen X** (2015). Distinct and cooperative activities of HESO1 and URT1 nucleotidyl transferases in microRNA turnover in Arabidopsis. *PLoS Genet* **11**, e1005119.
- Wan JM** (2015). Engineering thermotolerant plants: a sol-

- ution to protecting crop production threatened by global warming. *Sci Bull* **60**, 1366–1367.
- Wang B, Chu J, Yu T, Xu Q, Sun X, Yuan J, Xiong G, Wang G, Wang Y, Li J** (2015a). Tryptophan-independent auxin biosynthesis contributes to early embryogenesis in Arabidopsis. *Proc Natl Acad Sci USA* **112**, 4821–4826.
- Wang C, Dong X, Jin D, Zhao Y, Xie S, Li X, He X, Lang Z, Lai J, Zhu JK, Gong Z** (2015b). Methyl-CpG-binding domain protein MBD7 is required for active DNA demethylation in Arabidopsis. *Plant Physiol* **167**, 905–914.
- Wang C, Yue WH, Ying YH, Wang SD, Secco D, Liu Y, Whelan J, Tyerman SD, Shou HX** (2015c). Rice SPX-major facility superfamily3, a vacuolar phosphate efflux transporter, is involved in maintaining phosphate homeostasis in rice. *Plant Physiol* **169**, 2822–2831.
- Wang C, Zhu MS, Duan LJ, Yu HX, Chang XJ, Li L, Kang H, Feng Y, Zhu H, Hong ZL, Zhang ZM** (2015d). *Lotus japonicus* Clathrin Heavy Chain1 is associated with Rho-Like GTPase ROP6 and involved in nodule formation. *Plant Physiol* **167**, 1497–1510.
- Wang F, Chen HW, Li QT, Wei W, Li W, Zhang WK, Ma B, Bi YD, Lai YC, Liu XL, Man WQ, Zhang JS, Chen SY** (2015e). GmWRKY27 interacts with GmMYB174 to reduce expression of GmNAC29 for stress tolerance in soybean plants. *Plant J* **83**, 224–236.
- Wang HZ, Yang KZ, Zou JJ, Zhu LL, Xie ZD, Morita MT, Tasaka M, Friml J, Grotewold E, Beeckman T, Vanneste S, Sack F, Le J** (2015f). Transcriptional regulation of *PIN* genes by FOUR LIPS and MYB88 during Arabidopsis root gravitropism. *Nat Commun* **6**, 8822.
- Wang J, Yao W, Zhu D, Xie WB, Zhang QF** (2015g). Genetic basis of sRNA quantitative variation analyzed using an experimental population derived from an elite rice hybrid. *Elife* **4**, e04250.
- Wang JJ, Guo HS** (2015). Cleavage of INDOLE-3-ACETIC ACID INDUCIBLE28 mRNA by microRNA847 upregulates auxin signaling to modulate cell proliferation and lateral organ growth in Arabidopsis. *Plant Cell* **27**, 574–590.
- Wang JP, Chuang L, Loziuk PL, Chen H, Lin YC, Shi R, Qu GZ, Muddiman DC, Sederoff RR, Chiang VL** (2015h). Phosphorylation is an on/off switch for 5-hydroxyconiferaldehyde O-methyltransferase activity in poplar monolignol biosynthesis. *Proc Natl Acad Sci USA* **112**, 8481–8486.
- Wang L, Sun SY, Jin JY, Fu DB, Yang XF, Weng XY, Xu CG, Li XH, Xiao JH, Zhang QF** (2015i). Coordinated regulation of vegetative and reproductive branching in rice. *Proc Natl Acad Sci USA* **112**, 15504–15509.
- Wang L, Wang B, Jiang L, Liu X, Li X, Lu Z, Meng X, Wang Y, Smith SM, Li J** (2015j). Strigolactone signaling in Arabidopsis regulates shoot development by targeting D53-Like SMXL repressor proteins for ubiquitination and degradation. *Plant Cell* **27**, 3128–3142.
- Wang M, Yuan D, Tu L, Gao W, He Y, Hu H, Wang P, Liu N, Lindsey K, Zhang X** (2015k). Long noncoding RNAs and their proposed functions in fibre development of cotton (*Gossypium* spp.). *New Phytol* **207**, 1181–1197.
- Wang P, Du Y, Hou YJ, Zhao Y, Hsu CC, Yuan F, Zhu X, Tao WA, Song CP, Zhu JK** (2015l). Nitric oxide negatively regulates abscisic acid signaling in guard cells by S-nitrosylation of OST1. *Proc Natl Acad Sci USA* **112**, 613–618.
- Wang PP, Liao H, Zhang WG, Yu XX, Zhang R, Shan HY, Duan XS, Yao X, Kong HZ** (2016). Flexibility in the structure of spiral flowers and its underlying mechanisms. *Nat Plants* **2**, 15188.
- Wang R, Jing W, Xiao L, Jin Y, Shen L, Zhang W** (2015m). The rice high-affinity potassium transporter1;1 is involved in salt tolerance and regulated by an MYB-Type transcription factor. *Plant Physiol* **168**, 1076–1090.
- Wang SH, Yang XY, Xu MN, Lin XZ, Lin T, Qi JJ, Shao GJ, Tian NN, Yang Q, Zhang ZH, Huang SW** (2015n). A rare SNP identified a TCP transcription factor essential for tendril development in cucumber. *Mol Plant* **8**, 1795–1808.
- Wang SK, Li S, Liu Q, Wu K, Zhang JQ, Wang SS, Wang Y, Chen XB, Zhang Y, Gao CX, Wang F, Huang HX, Fu XD** (2015o). The *OsSPL16-GW7* regulatory module determines grain shape and simultaneously improves rice yield and grain quality. *Nat Genet* **47**, 949–954.
- Wang X, Zhang S, Dou Y, Zhang C, Chen X, Yu B, Ren G** (2015p). Synergistic and independent actions of multiple terminal nucleotidyl transferases in the 3' tailing of small RNAs in Arabidopsis. *PLoS Genet* **11**, e1005091.
- Wang XY, Wang XL, Hu QN, Dai XM, Tian HN, Zheng KJ, Wang XP, Mao TL, Chen JG, Wang SC** (2015q). Characterization of an activation-tagged mutant uncovers a role of GLABRA2 in anthocyanin biosynthesis in Arabidopsis. *Plant J* **83**, 300–311.
- Wang Y, Li K, Chen L, Zou Y, Liu H, Tian Y, Li D, Wang R, Zhao F, Ferguson BJ, Gresshoff PM, Li X** (2015r). MicroRNA167-directed regulation of the auxin response factors *GmARF8a* and *GmARF8b* is required for soybean

- nodulation and lateral root development. *Plant Physiol* **168**, 984–999.
- Wang Y, Li Y, Xue H, Pritchard HW, Wang X** (2015s). Reactive oxygen species-provoked mitochondriadenpendent cell death during ageing of elm (*Ulmus pumila* L.) seeds. *Plant J* **81**, 438–452.
- Wang YH, Jiang WM, Comes HP, Hu FS, Qiu YX, Fu CX** (2015t). Molecular phylogeography and ecological niche modelling of a widespread herbaceous climber, *Tetragium hemsleyanum* (Vitaceae): insights into Plio-Pleistocene range dynamics of evergreen forest in subtropical China. *New Phytol* **206**, 852–867.
- Wang YQ, Ma H** (2015). Step-wise and lineage-specific diversification of plant RNA polymerase genes and origin of the largest plant-specific subunits. *New Phytol* **207**, 1198–1212.
- Wang YX, Xiong GS, Hu J, Jiang L, Yu H, Xu J, Fang YX, Zeng LJ, Xu EB, Xu J, Ye WJ, Meng XB, Liu RF, Chen HQ, Jing YH, Wang YH, Zhu XD, Li JY, Qian Q** (2015u). Copy number variation at the GL7 locus contributes to grain size diversity in rice. *Nat Genet* **47**, 944–948.
- Wang Z, Ji H, Yuan B, Wang S, Su C, Yao B, Zhao H, Li X** (2015v). ABA signaling is fine-tuned by antagonistic HAB1 variants. *Nat Commun* **6**, 8138.
- Wang Z, Zhou ZK, Liu YF, Liu TF, Li Q, Ji YY, Li CC, Fang C, Wang M, Wu M, Shen YT, Tang T, Ma JX, Tian ZX** (2015w). Functional evolution of phosphatidylethanolamine binding proteins in soybean and Arabidopsis. *Plant Cell* **27**, 323–336.
- Wang ZJ, Li HJ, Han ZF, Zhang HQ, Wang T, Lin GZ, Chang JB, Yang WC, Chai JJ** (2015x). Allosteric receptor activation by the plant peptide hormone phytosulfokine. *Nature* **525**, 265–268.
- Wei X, Liu KY, Zhang YX, Feng Q, Wang LH, Zhao Y, Li DH, Zhao Q, Zhu XD, Zhu XF, Li WJ, Fan DL, Gao Y, Lu YQ, Zhang XM, Tang XM, Zhou CC, Zhu CR, Liu LF, Zhong RC, Tian QL, Wen ZR, Weng QJ, Han B, Huang XH, Zhang XR** (2015a). Genetic discovery for oil production and quality in sesame. *Nat Commun* **6**, 8609.
- Wei XP, Guo JT, Li M, Liu ZF** (2015b). Structural mechanism underlying the specific recognition between the Arabidopsis state-transition phosphatase TAP38/PPH1 and phosphorylated light-harvesting complex protein LHCB1. *Plant Cell* **27**, 1113–1127.
- Wen WW, Li K, Alseekh S, Omranian N, Zhao LJ, Zhou Y, Xiao YJ, Jin M, Yang N, Liu HJ, Florian A, Li WQ, Pan QC, Nikoloski Z, Yan JB, Fernie AR** (2015). Genetic determinants of the network of primary metabolism and their relationships to plant performance in a maize recombinant inbred line population. *Plant Cell* **27**, 1839–1856.
- Weng L, Zhao F, Li R, Xu C, Chen K, Xiao H** (2015). The zinc finger transcription factor SIZFP2 negatively regulates abscisic acid biosynthesis and fruit ripening in tomato. *Plant Physiol* **167**, 931–949.
- Wu G, Liu S, Zhao Y, Wang W, Kong Z, Tang D** (2015a). ENHANCED DISEASE RESISTANCE4 associates with CLATHRIN HEAVY CHAIN2 and modulates plant immunity by regulating relocation of EDR1 in Arabidopsis. *Plant Cell* **27**, 857–873.
- Wu J, Nyman T, Wang DC, Argus GW, Yang YP, Chen JH** (2015b). Phylogeny of *Salix* subgenus *Salix* s.l. (Salicaceae): delimitation, biogeography, and reticulate evolution. *BMC Evol Biol* **15**, 31.
- Wu J, Shahid MQ, Chen L, Chen Z, Wang L, Liu X, Lu Y** (2015c). Polyploidy enhances F1 pollen sterility loci interactions that increase meiosis abnormalities and pollen sterility in autotetraploid rice. *Plant Physiol* **169**, 2700–2717.
- Wu J, Yang Z, Wang Y, Zheng L, Ye R, Ji Y, Zhao S, Ji S, Liu R, Xu L, Zheng H, Zhou Y, Zhang X, Cao X, Xie L, Wu Z, Qi Y, Li Y** (2015d). Viral-inducible Argonaute18 confers broad-spectrum virus resistance in rice by sequestering a host microRNA. *Elife* **4**, e05733.
- Wu JX, Li J, Liu Z, Yin J, Chang ZY, Rong C, Wu JL, Bi FC, Yao N** (2015e). The Arabidopsis ceramidase AtACER functions in disease resistance and salt tolerance. *Plant J* **81**, 767–780.
- Wu SY, Xie YR, Zhang JJ, Ren YL, Zhang X, Wang JL, Guo XP, Wu FQ, Sheng PK, Wang J, Wu CY, Wang HY, Huang SJ, Wan JM** (2015f). VLN2 regulates plant architecture by affecting microfilament dynamics and polar auxin transport in rice. *Plant Cell* **27**, 2829–2845.
- Xia J, Niu S, Ciais P, Janssens IA, Chen J, Ammann C, Arain A, Blanken PD, Cescatti A, Bonal D, Buchmann N, Curtis PS, Chen S, Dong J, Flanagan LB, Frankenberg C, Georgiadis T, Gough CM, Hui D, Kiely G, Li J, Lund M, Magliulo V, Marcolla B, Merbold L, Montagnani L, Moors EJ, Olesen JE, Piao S, Raschi A, Rouspard O, Suyker AE, Urbaniak M, Vaccari FP, Varlagin A, Vesala T, Wilkinson M, Weng E, Wohlfahrt G, Yan L, Luo Y** (2015). Joint control of terrestrial gross primary productivity by plant phenology and physiology. *Proc Natl Acad Sci USA* **112**, 2788–2793.

- Xiang QP, Wei R, Shao YZ, Yang ZY, Wang XQ, Zhang XC** (2015). Phylogenetic relationships, possible ancient hybridization, and biogeographic history of *Abies* (Pinaceae) based on data from nuclear, plastid, and mitochondrial genomes. *Mol Phylogenet Evol* **82PtA**, 1–14.
- Xiao L, Yang G, Zhang L, Yang X, Zhao S, Ji Z, Zhou Q, Hu M, Wang Y, Chen M, Xu Y, Jin H, Xiao X, Hu G, Bao F, Hu Y, Wan P, Li L, Deng X, Kuang T, Xiang C, Zhu JK, Oliver MJ, He Y** (2015). The resurrection genome of *Boea hygrometrica*: a blueprint for survival of dehydration. *Proc Natl Acad Sci USA* **112**, 5833–5837.
- Xie WB, Wang GW, Yuan M, Yao W, Lyu K, Zhao H, Yang M, Li PB, Zhang X, Yuan J, Wang QX, Liu F, Dong HX, Zhang LJ, Li XL, Meng XZ, Zhang W, Xiong LZ, He YQ, Wang SP, Yu SB, Xu CG, Luo J, Li XH, Xiao JH, Lian XM, Zhang QF** (2015). Breeding signatures of rice improvement revealed by a genomic variation map from a large germplasm collection. *Proc Natl Acad Sci USA* **112**, E5411–E5419.
- Xing J, Wang T, Liu Z, Xu J, Yao Y, Hu Z, Peng H, Xin M, Yu F, Zhou D, Ni Z** (2015). GENERAL CONTROL NON-REPPRESSED PROTEIN5-mediated histone acetylation of *FERRIC REDUCTASE DEFECTIVE3* contributes to iron homeostasis in *Arabidopsis*. *Plant Physiol* **168**, 1309–1320.
- Xu C, Zhou X, Wen CK** (2015a). HYPER RECOMBINATION1 of the THO/TREX complex plays a role in controlling transcription of the *REVERSION-TO-ETHYLENE SENSITIVITY1* gene in *Arabidopsis*. *PLoS Genet* **11**, e1004956.
- Xu H, Detto M, Fang S, Li Y, Zang R, Liu S** (2015b). Habitat hotspots of common and rare tropical species along climatic and edaphic gradients. *J Ecol* **103**, 1325–1333.
- Xu Z, Ren H, Li MH, van Ruijven J, Han X, Wan S, Li H, Yu Q, Jiang Y, Jiang L** (2015c). Environmental changes drive the temporal stability of semi-arid natural grasslands through altering species asynchrony. *J Ecol* **103**, 1308–1316.
- Yan D, Zhang X, Zhang L, Ye S, Zeng L, Liu J, Li Q, He Z** (2015a). *CURVED CHIMERIC PALEA 1* encoding an EMF1-like protein maintains epigenetic repression of *OsMADS58* in rice palea development. *Plant J* **82**, 12–24.
- Yan S, McLamore ES, Dong S, Gao H, Taguchi M, Wang N, Zhang T, Su X, Shen Y** (2015b). The role of plasma membrane H(+)-ATPase in jasmonate-induced ion fluxes and stomatal closure in *Arabidopsis thaliana*. *Plant J* **83**, 638–649.
- Yang H, Chang F, You C, Cui J, Zhu G, Wang L, Zheng Y, Qi J, Ma H** (2015a). Whole-genome DNA methylation patterns and complex associations with gene structure and expression during flower development in *Arabidopsis*. *Plant J* **81**, 268–281.
- Yang L, Li B, Zheng XY, Li J, Yang M, Dong X, He G, An C, Deng XW** (2015b). Salicylic acid biosynthesis is enhanced and contributes to increased biotrophic pathogen resistance in *Arabidopsis* hybrids. *Nat Commun* **6**, 7309.
- Yang SG, Li CL, Zhao LM, Gao SJ, Lu JX, Zhao ML, Chen CY, Liu XC, Luo M, Cui YH, Yang CW, Wu KQ** (2015c). The *Arabidopsis* SWI2/SNF2 chromatin remodeling ATPase BRAHMA targets directly to PINs and is required for root stem cell niche maintenance. *Plant Cell* **27**, 1670–1680.
- Yang SH, Wang L, Huang J, Zhang XH, Yuan Y, Chen JQ, Hurst LD, Tian DC** (2015d). Parent-progeny sequencing indicates higher mutation rates in heterozygotes. *Nature* **523**, 463–467.
- Yang X, Huang Z, Zhang K, Cornelissen JHC** (2015e). C:N:P stoichiometry of artemisia species and close relatives across northern China: unravelling effects of climate, soil and taxonomy. *J Ecol* **103**, 1020–1031.
- Yang X, Zhao XG, Li CQ, Liu J, Qiu ZJ, Dong Y, Wang YZ** (2015f). Distinct regulatory changes underlying differential expression of TEOSINTE BRANCHED1-CYCLOIDEA-PROLIFERATING CELL FACTOR genes associated with petal variations in zygomorphic flowers of *Petrocosmea* spp. of the family Gesneriaceae. *Plant Physiol* **169**, 2138–2151.
- Yang Y, Fu D, Zhu C, He Y, Zhang H, Liu T, Li X, Wu C** (2015g). The RING-finger ubiquitin ligase HAF1 mediates Heading date 1 degradation during photoperiodic flowering in rice. *Plant Cell* **27**, 2455–2468.
- Ye CY, Chen L, Liu C, Zhu QH, Fan L** (2015). Widespread noncoding circular RNAs in plants. *New Phytol* **208**, 88–95.
- Yi TS, Jin GH, Wen J** (2015). Chloroplast capture and intra- and inter-continental biogeographic diversification in the Asian-New World disjunct plant genus *Osmorhiza* (Apiaceae). *Mol Phylogenet Evol* **85**, 10–21.
- Yin CC, Ma B, Collinge DP, Pogson BJ, He SJ, Xiong Q, Duan KX, Chen H, Yang C, Lu X, Wang YQ, Zhang WK, Chu CC, Sun XH, Fang S, Chu JF, Lu TG, Chen SY, Zhang JS** (2015). Ethylene responses in rice roots and coleoptiles are differentially regulated by a carotenoid

- isomerase-mediated abscisic acid pathway. *Plant Cell* **27**, 1061–1081.
- Yu Q, Wilcox K, La Pierre K, Knapp AK, Han X, Smith MD** (2015). Stoichiometric homeostasis predicts plant species dominance, temporal stability, and responses to global change. *Ecology* **96**, 2328–2335.
- Zeng XQ, Long H, Wang Z, Zhao SC, Tang YW, Huang ZY, Wang YL, Xu QJ, Mao LK, Deng GB, Yao XM, Li XF, Bai LJ, Yuan HJ, Pan ZF, Liu RJ, Chen X, WangMu QM, Chen M, Yu LL, Liang JJ, DunZhu DW, Zheng Y, Yu SY, Luobu ZX, Guang XM, Li J, Deng C, Hu WS, Chen CH, TaBa XN, Gao LY, Lü XD, Ben Abu Y, Fang XD, Nevo E, Yu MQ, Wang J, Tashi N** (2015a). The draft genome of Tibetan hullless barley reveals adaptive patterns to the high stressful Tibetan Plateau. *Proc Natl Acad Sci USA* **112**, 1095–1100.
- Zeng YF, Wang WT, Liao WJ, Wang HF, Zhang DY** (2015b). Multiple glacial refugia for cool-temperate deciduous trees in northern East Asia: the Mongolian oak as a case study. *Mol Ecol* **24**, 5676–5691.
- Zeng YL, Chung KP, Li BY, Lai CM, Lam SK, Wang XF, Cui Y, Gao CJ, Luo M, Wong KB, Schekman R, Jiang LW** (2015c). Unique COPII component AtSar1a/AtSec23a pair is required for the distinct function of protein ER export in *Arabidopsis thaliana*. *Proc Natl Acad Sci USA* **112**, 14360–14365.
- Zhai Q, Zhang X, Wu F, Feng H, Deng L, Xu L, Zhang M, Wang Q, Li C** (2015). Transcriptional mechanism of jasmonate receptor COI1-mediated delay of flowering time in *Arabidopsis*. *Plant Cell* **27**, 2814–2828.
- Zhan X, Qian B, Cao F, Wu W, Yang L, Guan Q, Gu X, Wang P, Okusolubo TA, Dunn SL, Zhu JK, Zhu J** (2015). An *Arabidopsis* PWI and RRM motif-containing protein is critical for pre-mRNA splicing and ABA responses. *Nat Commun* **6**, 8139.
- Zhang B, Liu C, Wang YQ, Yao X, Wang F, Wu JS, King GJ, Liu KD** (2015a). Disruption of a *CAROTENOID CLEAVAGE DIOXYGENASE 4* gene converts flower colour from white to yellow in *Brassica* species. *New Phytol* **206**, 1513–1526.
- Zhang C, Cao L, Rong L, An Z, Zhou W, Ma J, Shen WH, Zhu Y, Dong A** (2015b). The chromatin-remodeling factor AtINO80 plays crucial roles in genome stability maintenance and in plant development. *Plant J* **82**, 655–668.
- Zhang CX, Chen CH, Dong HX, Shen JR, Dau H, Zhao JQ** (2015c). A synthetic Mn4Ca-cluster mimicking the oxygen-evolving center of photosynthesis. *Science* **348**, 690–693.
- Zhang HW, Cui F, Wu YR, Lou LJ, Liu L, Tian MM, Ning Y, Shu K, Tang SY, Xie Q** (2015d). The RING finger ubiquitin E3 ligase SDIR1 targets SDIR1-INTERACTING PROTEIN1 for degradation to modulate the salt stress response and ABA signaling in *Arabidopsis*. *Plant Cell* **27**, 214–227.
- Zhang J, Liu B, Li M, Feng D, Jin H, Wang P, Liu J, Xiong F, Wang J, Wang HB** (2015e). The bHLH transcription factor bHLH104 interacts with IAA-LEUCINE RESISTANT3 and modulates iron homeostasis in *Arabidopsis*. *Plant Cell* **27**, 787–805.
- Zhang J, Zhou X, Yan W, Zhang Z, Lu L, Han Z, Zhao H, Liu H, Song P, Hu Y, Shen G, He Q, Guo S, Gao G, Wang G, Xing Y** (2015f). Combinations of the *Ghd7*, *Ghd8* and *Hd1* genes largely define the ecogeographical adaptation and yield potential of cultivated rice. *New Phytol* **208**, 1056–1066.
- Zhang TQ, Lian H, Tang H, Dolezal K, Zhou CM, Yu S, Chen JH, Chen Q, Liu H, Ljung K, Wang JW** (2015g). An intrinsic microRNA timer regulates progressive decline in shoot regenerative capacity in plants. *Plant Cell* **27**, 349–360.
- Zhang X, Sun J, Cao X, Song XW** (2015h). Epigenetic mutation of RAV6 affects leaf angle and seed size in rice. *Plant Physiol* **169**, 2118–2128.
- Zhang X, Yang S, Wang J, Jia Y, Huang J, Tan S, Zhong Y, Wang L, Gu L, Chen JQ, Pan Q, Bergelson J, Tian D** (2015i). A genome-wide survey reveals abundant rice blast R genes in resistant cultivars. *Plant J* **84**, 20–28.
- Zhang XY, Zhu Y, Liu XD, Hong XY, Xu Y, Zhu P, Shen Y, Wu HH, Ji YS, Wen X, Zhang C, Zhao Q, Wang YC, Lu J, Guo HW** (2015j). Suppression of endogenous gene silencing by bidirectional cytoplasmic RNA decay in *Arabidopsis*. *Science* **348**, 120–123.
- Zhang Y, Du L, Xu R, Cui R, Hao J, Sun C, Li Y** (2015k). Transcription factors SOD7/NGAL2 and DPA4/NGAL3 act redundantly to regulate seed size by directly repressing *KLU* expression in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell* **27**, 620–632.
- Zhang Y, Jiao Y, Liu Z, Zhu YX** (2015l). ROW1 maintains quiescent centre identity by confining WOX5 expression to specific cells. *Nat Commun* **6**, 6003.
- Zhang Y, Tan L, Zhu Z, Yuan L, Xie D, Sun C** (2015m). TOND1 confers tolerance to nitrogen deficiency in rice. *Plant J* **81**, 367–376.
- Zhang Z, Yang J, Wu Y** (2015n). Transcriptional regulation

- of Zein gene expression in maize through the additive and synergistic action of opaque2, prolamine-box binding factor, and O2 heterodimerizing proteins. *Plant Cell* **27**, 1162–1172.
- Zhang ZH, Mao LY, Chen HM, Bu FJ, Li GC, Sun JJ, Li S, Sun HH, Jiao C, Blakely R, Pan JS, Cai R, Luo RB, Van de Peer Y, Jacobsen E, Fei ZJ, Huang SW** (2015o). Genome-wide mapping of structural variations reveals a copy number variant that determines reproductive morphology in cucumber. *Plant Cell* **27**, 1595–1604.
- Zhao J, Chen HY, Ren D, Tang HW, Qiu R, Feng JL, Long YM, Niu BX, Chen DP, Zhong TY, Liu YG, Guo JX** (2015a). Genetic interactions between diverged alleles of Early heading date 1 (Ehd1) and Heading date 3a (Hd3a)/RICE FLOWERING LOCUS T1 (RFT1) control differential heading and contribute to regional adaptation in rice (*Oryza sativa*). *New Phytol* **208**, 936–948.
- Zhao L, Tan L, Zhu Z, Xiao L, Xie D, Sun C** (2015b). *PAY1* improves plant architecture and enhances grain yield in rice. *Plant J* **83**, 528–536.
- Zhao M, Yang S, Chen CY, Li C, Shan W, Lu W, Cui Y, Liu X, Wu K** (2015c). Arabidopsis BREVIPEDICELLUS interacts with the SWI2/SNF2 chromatin remodeling ATPase BRAHMA to regulate *KNAT2* and *KNAT6* expression in control of inflorescence architecture. *PLoS Genet* **11**, e1005125.
- Zhao S, Wu Y, He Y, Wang Y, Xiao J, Li L, Wang Y, Chen X, Xiong W, Wu Y** (2015d). RopGEF2 is involved in ABA-suppression of seed germination and post-germination growth of Arabidopsis. *Plant J* **84**, 886–899.
- Zhao Y, Cheng S, Song Y, Huang Y, Zhou S, Liu X, Zhou DX** (2015e). The interaction between rice ERF3 and WOX11 promotes crown root development by regulating gene expression involved in cytokinin signaling. *Plant Cell* **27**, 2469–2483.
- Zhao Y, Hu Y, Dai M, Huang L, Zhou DX** (2009). The WUSCHEL-related homeobox gene *WOX11* is required to activate shoot-borne crown root development in rice. *Plant Cell* **21**, 736–748.
- Zheng M, Wang Y, Wang Y, Wang C, Ren Y, Lü J, Peng C, Wu T, Liu K, Zhao S, Liu X, Guo X, Jiang L, Terzaghi W, Wan J** (2015). *DEFORMED FLORAL ORGAN1* (*DFO1*) regulates floral organ identity by epigenetically repressing the expression of *OsMADS58* in rice (*Oryza sativa*). *New Phytol* **206**, 1476–1490.
- Zhong C, Xu H, Ye S, Wang S, Li L, Zhang S, Wang X** (2015). Gibberellic acid-stimulated Arabidopsis6 serves as an integrator of gibberellin, abscisic acid, and glucose signaling during seed germination in Arabidopsis. *Plant Physiol* **169**, 2288–2303.
- Zhou H, Kui LW, Wang HL, Gu C, Dare AP, Espley RV, He HP, Allan AC, Han YP** (2015a). Molecular genetics of blood-fleshed peach reveals activation of anthocyanin biosynthesis by NAC transcription factors. *Plant J* **82**, 105–121.
- Zhou ML, Sun ZM, Wang CL, Zhang XQ, Tang YX, Zhu XM, Shao JR, Wu YM** (2015b). Changing a conserved amino acid in R2R3-MYB transcription repressors results in cytoplasmic accumulation and abolishes their repressive activity in Arabidopsis. *Plant J* **84**, 395–403.
- Zhou SF, Sun L, Valdes AE, Engstrom P, Song ZT, Lu SJ, Liu JX** (2015c). Membrane-associated transcription factor peptidase, site-2 protease, antagonizes ABA signaling in Arabidopsis. *New Phytol* **208**, 188–197.
- Zhou W, Barrett SCH, Wang H, Li DZ** (2015d). Reciprocal herkogamy promotes disassortative mating in a distylous species with intramorph compatibility. *New Phytol* **206**, 1503–1512.
- Zhou Z, Shi H, Chen B, Zhang R, Huang S, Fu Y** (2015e). Arabidopsis RIC1 severs actin filaments at the apex to regulate pollen tube growth. *Plant Cell* **27**, 1140–1161.
- Zhou Z, Wu Y, Yang Y, Du M, Zhang X, Guo Y, Li C, Zhou JM** (2015f). An Arabidopsis plasma membrane proton ATPase modulates JA signaling and is exploited by the pseudomonas syringae effector protein AvrB for stomatal invasion. *Plant Cell* **27**, 2032–2041.
- Zhu H, Fu B, Wang S, Zhu L, Zhang L, Jiao L, Wang C** (2015a). Reducing soil erosion by improving community functional diversity in semi-arid grasslands. *J Appl Ecol* **52**, 1063–1072.
- Zhu XY, Chen JY, Xie ZK, Gao J, Ren GD, Gao S, Zhou X, Kuai BK** (2015b). Jasmonic acid promotes degreening via MYC2/3/4- and ANAC019/055/072-mediated regulation of major chlorophyll catabolic genes. *Plant J* **84**, 597–610.
- Zhu Y, Li Y, Fei F, Wang Z, Wang W, Cao A, Liu Y, Han S, Xing L, Wang H, Chen W, Tang S, Huang X, Shen Q, Xie Q, Wang X** (2015c). E3 ubiquitin ligase gene *CMPG1-V* from *Haynaldia villosa* L. contributes to powdery mildew resistance in common wheat (*Triticum aestivum* L.). *Plant J* **84**, 154–168.
- Zou LH, Huang JX, Zhang GQ, Liu ZJ, Zhuang XY** (2015). A molecular phylogeny of Aeridinae (Orchidaceae: Epidendroideae) inferred from multiple nuclear and chloro-

plast regions. *Mol Phylogenet Evol* **85**, 247–254.

Zuo W, Chao Q, Zhang N, Ye J, Tan G, Li B, Xing Y, Zhang B, Liu H, Fengler KA, Zhao J, Zhao X, Chen Y,

Lai J, Yan J, Xu M (2015). A maize wall-associated kinase confers quantitative resistance to head smut. *Nat Genet* **47**, 151–157.

Research Advances on Plant Science in China in 2015

Shuhua Yang¹, Tai Wang², Qian Qian³, Xiaojing Wang⁴, Jianru Zuo⁵, Hongya Gu⁶, Liwen Jiang⁷, Zhiduan Chen², Yongfei Bai², Hongzhi Kong², Fan Chen⁵, Langtao Xiao⁸, Aiwu Dong⁹, Kang Chong²

¹College of Biological Sciences, China Agricultural University, Beijing 100094, China; ²Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China; ³Agricultural Genomics Institute at Shenzhen, China Academy of Agricultural Sciences, Shenzhen 518120, China; ⁴College of Life Sciences, South China Normal University, Guangzhou 510631, China; ⁵Institute of Genetics and Developmental Biology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China; ⁶College of Life Sciences, Peking University, Beijing 100871, China; ⁷The Chinese University of Hong Kong, Shatian, China; ⁸College of Bioscience and Biotechnology, Hunan Agricultural University, Changsha 410128, China; ⁹School of Life Sciences, Fudan University, Shanghai 200433, China

Abstract Plant science in China has been developing rapidly, with an increased number of original papers published in top international journals. Chinese scientists have made remarkable achievements in insights into important plant scientific issues, such as the structural basis for energy transfer pathways in the plant PSI-LHCI supercomplex, the perception and tolerance of rice chilling, and the molecular mechanism of ethylene signal transduction. In the “Breakthrough of the year: The top 10 scientific achievements of life science in China in 2015”, two outstanding outcomes of plant science were included. Chinese native plant scientists (including Youyou Tu and other scientists) found that artemisinin as a new drug to cure malaria, which won the Nobel Prize for natural science, marking a great achievement in plant chemistry and Chinese pharmacy. The achievement has drawn great international attention and also points to the effectiveness of the model developed by Chinese scientists—to focus on science and technology issues related to the major needs of the country. In this review, we provide a commentary on the significant progress made in plant science in China in 2015, review the latest findings and hot events in plant science in 2015, and share the great achievements made by Chinese scientists.

Key words China, plant science, research advances, 2015

Yang SH, Wang T, Qian Q, Wang XJ, Zuo JR, Gu HY, Jiang LW, Chen ZD, Bai YF, Kong HZ, Chen F, Xiao LT, Dong AW, Chong K (2016). Research advances on plant science in China in 2015. *Chin Bull Bot* **51**, 416–472.

(责任编辑: 孙冬花)