

· 主编评述 ·

2012年中国植物科学若干领域重要研究进展

摘要 2012年中国植物科学研究继续快速发展。中国科学家在植物科学多个领域中取得了大量的原创性、高水平研究成果,包括植物基因组研究、植物天然免疫抗性及其应答环境的信号转导机制以及植物去甲基化作用和DNA双链断裂修复机制研究等,受到国内外的高度评价。该文对2012年中国本土植物生命科学若干领域取得的重要研究进展进行概括性评述,旨在全面追踪当前中国植物科学领域发展的最新前沿和热点事件,并展现我国科学家所取得的杰出成就。

关键词 中国, 植物科学, 研究进展, 2012

钱前, 瞿礼嘉, 袁明, 王小菁, 杨维才, 王台, 孔宏智, 蒋高明, 种康 (2013). 2012年中国植物科学若干领域重要研究进展. 植物学报 48, 231–287.

2012年中国的整体科学研究继续保持了迅猛的发展势头。作为基础研究成果,能够在国际主流学术刊物上发表是体现其重要性的标志之一。据*Nature*杂志2012年5月23日发布的一份报告显示,中国的高质量科研论文数量近年来上升势头强劲,目前位居全球第4。在*Nature*及其系列刊物中,中国研究人员发表或参与发表的论文比例在2011年为6.6%。这种令人欣喜的变化趋势同样体现在植物科学研究领域中。据本刊不完全统计,2012年中国本土植物生命科学领域的科学家在植物科学及其相关学科主流学术刊物上共发表论文181篇,其中60篇发表在最具影响力的期刊,如*Nature*系列、*Science*、*Molecular Cell*、*Developmental Cell*、*PNAS*、*PLoS Genetics*、*Plant Cell*和*Molecular Biology and Evolution*等上。值得一提的是,除了传统的优势领域外,本年度在多个研究方向均涌现出多篇高水平论文,仅在*Cell*、*Nature*和*Science*综合类学术期刊上就发表了9篇,亮点颇多,展现出中国植物科学家的整体科研实力正在快速提升。

2012年中国科学家在植物基因组研究领域取得多项重大进展。玉米(*Zea mays*)是集粮食、经济作物和饲料为一体的三元作物,也是重要的能源作物。深圳华大基因研究院张耕耘研究组与国内外多家单位合作,通过对大量玉米野生和栽培品种的全基因组测序和分析,全面评估分析了玉米的遗传多样性和进化问题(Chia et al., 2012; Hufford et al., 2012)。中国农业大学赖锦盛研究组则以来自不同育种历史时期的278份玉米品种为研究材料,在全基因组范围分析了玉米现代育种进程的遗传变异(Jiao et al., 2012)。这

些成果对全面深入认识玉米这一重要谷类作物具有十分重要的意义,同时也对加快玉米的遗传改良及育种具有巨大的科学价值。华中农业大学邓秀新院士领导的甜橙(*Citrus sinensis*)基因组研究团队采用最先进的全基因组测序法,通过结合遗传标记和染色体原位杂交分析,完成了对甜橙基因组接近完全的解码和基因定位。他们还通过基因表达及基因组比较分析,发现了1个与甜橙果实大量合成维生素C相关的关键基因(Xu et al., 2013)。此项研究成果对柑橘基因及其重要农艺性状的解析具有里程碑的作用,将大大提升我国在世界柑橘研究的影响力和地位。深圳华大基因研究院和张家口市农业科学院等单位合作,成功构建了谷子(*Setaria italica*)全基因组序列图谱,并对谷子中与光合作用有关的重要基因进行了分析,发现C4植物和C3植物均有与碳固定途径有关的基因,且相关基因在拷贝数目上的变化差异不大(Zhang et al., 2012c)。谷子全基因组序列图谱的完成是进行禾本科比较基因组学研究和功能基因挖掘的重要进展,为揭示谷子抗旱节水、丰产、耐瘠和高光合作用效率等生理机制的研究提供了新的途径,并为谷子的生物学研究和新品种选育奠定了坚实的基础。

中国科学院国家基因研究中心韩斌研究组在水稻(*Oryza sativa*)的遗传多样性研究和优良性状功能基因的挖掘方面取得重要突破。他们获得了覆盖全球全生态区的来自446个地理分布点上不同的普通野生稻和1 083个栽培籼稻和粳稻品种的基因组序列,通过基因组重测序、序列变异鉴定和基因分型,构建出一张全面的水稻基因组变异图谱,全面深入地阐明了

水稻的驯化过程和遗传多样性, 对于了解中国古代农业文明和推动水稻的遗传改良具有重要意义(Huang et al., 2012f)。此外, 他们利用GWAS技术分析了数百份水稻品种材料全基因组与数十种重要农艺性状的关联, 为规模化克隆重要功能基因以及创建重要性状分子标记奠定了坚实的基础(Huang et al., 2012g)。华中农业大学张启发研究组则在水稻籼粳亚种间生殖隔离的机理研究方面取得重要成果。他们从分子水平对广亲和基因S5的作用机理进行了完善的阐述, 揭示了水稻籼粳杂种育性调控的分子机制, 为有关籼粳杂种不育、物种生殖隔离分子机理及生物进化的研究提供借鉴和参考, 在水稻品种改良中有广阔的应用前景(Yang et al., 2012b)。

中国科学家在植物天然免疫抗性及其植物应答环境的信号转导机制方面取得重要进展。清华大学柴继杰研究组、中国科学院遗传与发育生物学研究所周俭民研究组和郑州大学常俊标研究组合作, 通过多种生化和功能分析以及结构生物学实验, 阐明了植物先天免疫受体蛋白AtCERK1识别病原菌、激活免疫反应的生化机理。AtCERK1的胞外域是第1个被解析的植物模式识别受体结构(Liu et al., 2012d)。该研究为理解植物免疫调控及其它受体激酶的作用方式提供了一个宝贵的模型。周俭民研究组和海南大学何朝族研究组合作, 利用野油菜黄单胞菌野油菜致病变种(*Xcc*, *Xanthomonas campestris* pv *campestris*)和拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)互作模式系统, 揭示了细菌效应蛋白AvrAC攻击植物免疫系统, 增强细菌毒性的生化机理。AvrAC是目前报道的唯一具有尿苷单磷酸转移酶活性的细菌效应蛋白(Feng et al., 2012a)。该研究阐明了病原细菌是如何利用一种独特的生化和分子机制来精确攻击植物免疫系统的。

中国科学院上海植物逆境生物学研究中心朱健康研究组揭示了一个组蛋白乙酰化酶IDM1在植物去甲基化作用机制中的重要调节作用。该研究填补了植物去甲基化调控机制中的一个重要空白, 为进一步研究ROS1在植物生长发育及对环境响应过程中的作用奠定了基础(Qian et al., 2012)。

清华大学戚益军研究组关于DNA双链断裂(double strand breaks, DSBs)修复中起重要作用的新型小分子RNA的成果, 入选了2012年度Cell最佳论文。这项新研究发现, diRNAs的生物合成需要PI3

激酶ATR、RNA聚合酶IV (Pol IV)和Dicer蛋白的参与。此外, 他们还证实, 在拟南芥中diRNAs是通过Argonaute 2 (AGO2)招募而参与调控DSBs修复的(Wei et al., 2012)。该研究不仅揭示了diRNAs在DSBs修复中所扮演的重要角色, 而且解析了其部分作用机理, 对于DSBs修复机制的研究具有重要意义。

2012年中国科学家继续在植物学与结构生物学交叉研究中取得突破。清华大学施一公和颜宁研究组合作报道了黄单胞杆菌转录激活因子样效应蛋白(TALEs)特异识别DNA的分子机理。这提供了TALE蛋白的改造基础, 可以更加方便快捷地设计DNA结合蛋白(Deng et al., 2012a)。施一公研究组还与北京大学邓兴旺研究组合作解析了拟南芥感受紫外线B波段的光受体UVR8的晶体结构, 并对其感光机理做出解释(Di et al., 2012)。该成果为研究人员在分子水平上理解植物感光机理提供了帮助, 也为进一步的计算机模拟和生物物理学研究奠定了基础。

中国农业科学院植物保护研究所吴孔明领导的研究团队采用自然实验, 通过对我国北方6省36个点20年的持续观测, 比较了Bt棉花种植前、种植期间及种植后害虫和天敌的种群动态。表明转基因Bt棉花的种植促进了昆虫天敌的回归, 为转基因棉花及周围的田野提供了有效的生物学虫害防治, 从而为解决农作物病虫害提供了更好的长期解决方案(Lu et al., 2012)。

正如Science杂志预测的那样, “基础植物学研究将成为2013年的生物类科研热点”。研究人员将进一步探索调控植物生长的作用元素及分子和遗传两方面因素在生长过程中的互动机制。因此我们有理由相信, 未来的中国植物学研究将会取得更多、更丰硕的成果, 为世界植物科学的发展作出更大的贡献。下面我们将按照不同研究方向简要回顾2012年中国植物科学领域取得的较重要的研究成果, 以便帮助读者更全面地了解中国植物科学发展的现状和趋势。由于资料收集和篇幅的限制, 难免疏漏, 请读者谅解。

1 植物发育、代谢与生殖的遗传调控

1.1 植物发育遗传调控

细胞增殖和细胞分化间的协调对于叶片形成和发育是必需的。中国科学院上海生命科学研究院植物生理

生态研究所何祖华研究组鉴定了1个叶片和叶脉缺陷的温度敏感型拟南芥突变体。该突变体是SCRAMBLED/STRUBBELIG (SCM/SUB)受体类似激酶基因的*sub-2*等位突变体,而SCM/SUB在叶片发育中的功能还不清楚。突变体*sub-2*在30°C高温下表现叶片发育受损、叶片形状不对称以及叶脉不正常,但这些缺陷在正常生长温度(22°C)下较少出现。SCM/SUB功能缺失使细胞增殖和膨大降低。SCM/SUB在叶原基和维管束中表达,这与突变体的表型一致。组成型表达SCM/SUB基因导致细胞增殖向膨大的转化受抑制,进而限制了器官的生长。该研究提出了SCM/SUB介导的叶片发育过程中存在特异阶段的信号,并表明细胞增殖和分化的协调对叶片形态建成非常重要(Lin et al., 2012c)。

叶片的起始和后续发育需要稳定地抑制一类高度保守的class I KNOX基因。拟南芥中这类基因包括4个成员: *STM*、*BP*、*KNAT2*和*KNAT6*。已知转录因子AS1和AS2可以形成一个蛋白复合体,该复合体可抑制*BP*、*KNAT2*和*KNAT6*的表达。复旦大学董爱武研究组发现,AS2可以在体内和体外与一类TCP转录因子相互作用。染色质免疫沉淀表明,AS2和TCP转录因子可以结合到*BP*和*KNAT2*启动子上的相似区段,并且TCP转录因子与这些启动子的结合依赖于AS2蛋白的存在,在*as2*突变体背景下,这种结合大幅度降低。在*jaw-D*突变体中,*MIR319a*过量表达可抑制TCP转录因子,导致*BP*、*KNAT2*和*KNAT6*等基因异位表达,进而增强*as2*突变体的表型。这一研究结果表明,KNOX基因的抑制,需要不同类型的转录因子共同调节,从而保证正常的叶片发育。本研究加深了人们对TCP家族转录因子和KNOX基因调控叶片生长发育机制的理解(Li et al., 2012n)。

在高等真核生物中,有丝分裂周期对器官的生长和发育至关重要。中国科学院上海生命科学研究院植物生理生态研究所黄海研究组发现了一个延伸因子,它在拟南芥叶片形态建成中的细胞有丝分裂周期过程中起着重要调节作用。突变延伸因子亚基可导致不正常的细胞周期,并可改变细胞分裂进而影响叶片极性的形成。不正常的细胞周期是由于引起了活跃的DNA复制检查点的不正常的DNA复制及DNA损伤增多导致了细胞周期停滞。延伸因子与DNA复制耦联的组蛋白3(H3)和H4的乙酰化必需的PCNA(proliferat-

ing cell nuclear antigen)相互作用。染色质组装因子1(CAF-1)是PCNA在DNA复制耦联的染色质组装中的另一个相互作用的复合体。在延伸因子突变体和CAF-1的突变体中与复制子相关的染色质结合的H3K56Ac和H4K5Ac水平降低。CAF-1突变同样可导致严重的叶片极性缺陷,这暗示了延伸因子和CAF-1至少部分地在同一信号通路上促进细胞周期进行。该研究阐明了延伸因子是有丝分裂细胞周期中的一个重要调节因子,对叶片极性形成起关键作用(Xu et al., 2012c)。

在开花植物的生命周期中,植物要经历一个从营养生长到生殖生长的转变过程,但有关营养生长过程维持的生理学研究并不十分清楚。中国科学院上海生命科学研究院植物生理生态研究所徐麟研究组对这一生理过程进行了研究。该研究组通过对拟南芥中IMITATION SWITCH (*AtISWI*)基因*CHR11*和*CHR17*以及植物特异的含有DDT-domain的基因*RLT1*和*RLT2*的双突变体进行研究,发现它们的功能缺失导致了植物相似发育过程缺陷的表型,包括促进从营养生长到生殖生长的转变速度。进一步研究发现*AtISWI*与RLTs直接互作,通过调控大量与开花相关的重要基因,进而阻止植物激活从营养生长到生殖生长的转变过程(Li et al., 2012e)。该项研究结果揭示了一个之前未鉴定到的维持植物营养生长阶段的遗传途径,为阐明植物从营养生长到生殖生长转变的调控机制提供了新内容。

禾本科植物具有与双子叶植物不同的花结构,例如具有外稃、内稃以及浆片。西南大学何光华研究组对水稻MIKC-类型的MADS-box基因*CHIMERIC FLORAL ORGANS (CFO1)*开展基因克隆与功能分析,发现*cfo1*突变体内稃边缘缺陷、形成嵌合花并具花器官异位的表型。对该基因进行图位克隆,结果显示*CFO1*编码OsMADS32蛋白,并在花器官形成早期表达。进一步原位杂交和双突变体表型分析等实验表明,*CFO1*通过抑制内稃边缘区域、浆片以及雄蕊的*DL*基因表达进而维持花器官原基的决定(Sang et al., 2012a)。山东大学侯丙凯研究组报道了1个糖基转移酶基因*UGT87A2*,该基因突变体*ugt87a2*在长日照和短日照条件下都表现为晚花,春化和赤霉素可促进其开花。野生型*UGT87A2*可以互补突变体表型;突变体中的*FLC*表达增加,且互补后表达与野生型相同。

在开花整合基因与花器官决定基因中有相似的基因表达。UGT87A2是调控开花的糖基转移酶,在细胞质和细胞核中均有分布(Wang et al., 2012a)。

北京生命科学研究所以马力耕研究组报道了一个可在伴胞中表达的含有JmjC区域的组蛋白H3K4去甲基化酶JMJ18基因。该基因的表达时间与FLC呈负相关,与FT呈正相关,其突变可导致少许晚花,超表达后开花明显提前。实验证实,JMJ18可与FLC的染色质直接结合进而抑制其表达,同时JMJ18可促进伴胞中FT的表达(Yang et al., 2012a)。上述研究表明,在营养生长阶段,JMJ18通过降低H3K4甲基化水平进而抑制FLC并促进FT的表达,以调控开花。“中央研究院”(中国台湾)植物暨微生物学研究所余天心研究组报道了1个与开花素FT同源的开花抑制因子*Arabidopsis thaliana* CENTRORADIALIS (ATC)。对该基因缺失突变体进行研究发现,ATC是一个短日照诱导的开花抑制因子,主要在维管束中表达,存在于伴胞细胞中,其在茎顶端的表达不如伴胞中强。嫁接实验表明,该基因产物可从维管束向上运输到顶端进而影响开花(Huang et al., 2012d)。

福建农林大学吴为人研究组与中国科学院遗传与发育生物学研究所薛勇彪研究组合作研究表明,水稻隐性突变体 *dwarf and deformed flower 1-1* (*ddf1-1*)除了小穗外,其它器官都变小,且营养与生殖阶段都发育不正常;*DDF1*通过影响细胞分裂和伸展发挥作用,在突变体小穗上,花器官的第2轮和第3轮结构均发生改变,浆片和雄蕊转变为颖壳状和雌蕊状结构;第1轮和第4轮结构则不受影响。*DDF1*编码一个F-box蛋白,在营养和生殖组织中表达,*DDF1*正调控B类基因*OsMADS4*和*OsMADS16*;负调控雌蕊特异基因*DL*;此外,还能负调控*LFY*的同源基因*APO2*。说明*DDF1*和*APO2*之间存在互作(Duan et al., 2012)。该成果为单子叶植物的营养和生殖发育分子机理研究提供了线索。

棉纤维为胚珠外壳的单细胞毛状体,其发生经历了4个阶段,即纤维细胞起始、延伸、次生壁合成和成熟。由于起始阶段迅速,对原表皮细胞如何向纤维细胞转变了解不多。在纤维细胞原基的基因激活过程中,最先激活的是一类称为“patterning (模式化)”的基因。棉花的*PROTODERMAL FACTOR1* (*GhPDF1*)可能是“模式化”基因。华中农业大学张献龙研究组

发现,*GbPDF1*基因主要在纤维起始和早期延伸时表达,在开花5天后的纤维细胞中积累最多。*PDF1*沉默导致纤维起始延迟并进而产生短纤维和比野生型更低的棉绒组分,暗示该基因是棉纤维发育所必需的。进一步分析表明,通过RNA干扰的*PDF1*降低的转基因棉花品系中过氧化氢积累高于野生型。同时,在*PDF1*降低表达的棉花中,与乙烯和果胶合成以及棉纤维生长时糖运输相关的多个基因表达下调。3个与之相互作用的蛋白可能参与了细胞信号转导或代谢过程。*GbPDF1*启动子驱动报告基因*GUS*表明,*GbPDF1*主要在胚珠表皮和正在发育的纤维中表达。*GbPDF1*启动子截短分析表明,启动子中一段长236 bp的片段完全可以满足棉花中*GbPDF1*的基本表达。可能的调控序列突变分析表明,HDZIP2ATATHB2对于*PGbPDF1-1*的表达是必需的。HDZIP2ATATHB2可与开花5天后带有纤维的棉花胚珠的核提取物特异性结合。该研究表明,*GbPDF1*通过核心顺式作用因子HDZIP2ATATHB2在纤维发育过程中与相互作用的蛋白一起维持过氧化氢的稳态,并稳定乙烯和果胶的生物合成。该研究是棉纤维细胞发育领域的新发现,为进一步研究棉纤维细胞起始及发育的分子机制奠定了基础(Deng et al., 2012b)。

细胞程序性死亡(programmed cell death, PCD)或细胞凋亡是真核生物中一个高度保守的过程,在生物体的发育过程中起重要作用。植物中的程序性细胞死亡和动物中的细胞凋亡有许多相似之处。在动物细胞凋亡过程中,含半胱氨酸的天冬氨酸蛋白水解酶(caspase)是细胞死亡的重要调控因子。在这些水解酶中,caspase-3是细胞凋亡和其它终端分化过程的重要执行者。一直以来在植物中没有发现动物caspase-3基因的同源基因,但是很多PCD及发育过程,如生物和非生物胁迫引发的PCD、胚胎发育、侧枝死亡、雌配子体发育、自交不亲和等,均发现存在caspase-3类似功能的组分。北京大学贺新强研究组发现,杨树(*Populus tomentosa*)次生木质部发育过程中,caspase-3确实存在并参与了该过程。通过疏水作用层析(HIC)、Q阴离子交换层析和凝胶过滤层析,他们从杨树的木质部中分离纯化了行使caspase-3功能的蛋白酶。经过液相色谱串联质谱(LC-MS/MS)的鉴定,发现在次生木质部中行使caspase-3功能的是20S蛋白酶体(20SP)。杨树的20SP由12个基因编码

的7个 α 亚基和由12个基因编码的7个 β 亚基组成。药理学实验显示,一种caspase-3的抑制剂Ac-DEVD-CHO可以抑制拟南芥子叶叶脉中木质部的分化。此外,在VND6诱导的拟南芥木质部再生培养体系中,蛋白酶抑制剂clasto-乳胞素- β -内酯可以抑制导管分子的程序性细胞死亡。因此,20S蛋白酶体执行了caspase-3的功能并参与了木质部的发育。该研究在植物程序性细胞死亡通路上找到了一个重要组分,暗示植物程序性细胞死亡很可能存在类似于动物caspase家族的调控通路,为研究植物程序性细胞死亡迈出了新的一步。同时,caspase-3在动物中是单个基因编码的单个酶,而在植物中是24个基因编码的蛋白酶复合体。本研究还提供了一种通过生化途径研究此类巨大蛋白酶复合体的研究方法,这是传统的遗传学方法所无法做到的(Han et al., 2012)。

MADS转录因子是参与调控水稻生殖发育的重要转录因子。中国科学院上海生命科学研究院植物生态研究所薛红卫研究组阐述了一个在珠心及其凸起组织特异表达的MADS转录因子家族成员MADS29的功能特征。抑制MADS29的表达会造成种子发育异常,表现为种子皱缩、灌浆速率下降、淀粉合成被抑制及产生异常的淀粉粒。深入研究显示,这种不正常的种子发育是由珠心及其凸起组织的PCD缺陷引起的,这一点被脱氧核糖核苷酸末端转移酶介导的缺口末端标记法(TUNEL法)及转录组分析实验所证实。进一步研究显示,MADS29受生长素诱导表达,并且MADS29蛋白可以直接结合在一个编码半胱氨酸蛋白酶以及富含亮氨酸重复的核结合位点蛋白的假定启动子区,从而影响PCD。该研究确定了MADS29是通过调控母体组织PCD来影响水稻种子早期发育的关键因子(Yin and Xue, 2012)。这为阐明种子萌发后母体组织的降解机制提供了线索,并为胚乳发育及种子填充的研究提供了便利。

植物种子和器官大小是一个重要的产量性状。中国科学院遗传与发育生物学研究所李云海研究组发现拟南芥中非典型的G蛋白 γ 亚基AGG3是植物种子和器官大小调控的关键因子。AGG3功能丧失突变体形成较小的种子和器官,过量表达则产生大的种子和器官。同时,在拟南芥中过量表达油菜BrAGG3基因能够产生较大的种子和器官,表明AGG3及其同源基因在作物高产育种中具有潜在的应用价值。与经典的

G蛋白 γ 亚基不同,AGG3蛋白的N端具有G蛋白 γ 亚基类似的结构。然而C端含有一段富含半胱氨酸的类似动物中TNFR/NGFR、VWFC和Insulin类的结构域。进一步的研究显示,AGG3通过影响细胞分裂的持续时间而增加细胞数目和器官大小;AGG3促进细胞分裂的功能依赖于G蛋白 α 亚基(GPA1)和G蛋白 β 亚基(AGB1)(Li et al., 2012h)。该研究不仅揭示了G蛋白信号在植物种子和器官大小调控中的关键作用,也有助于阐明植物G蛋白信号的转导机制。

为了研究玉米叶肉细胞和维管束鞘细胞间的调控及功能上的异同,“中央研究院”(中国台湾)李文雄研究组从新近成熟的玉米第2片叶子中分离出大量的同质叶肉细胞(M)和维管束鞘细胞(BS),通过RNA测序进行转录水平的研究。总共有52 421个候选基因,在2个转录组中至少发现1次。该项研究共鉴定出18 482个表达的基因;14 972个基因在叶肉细胞中表达(包括53个叶肉细胞中富集的转录因子);17 269个基因在维管束鞘细胞中表达(包括214个维管束鞘细胞中富集的转录因子)。有趣的是,很多转录因子家族在表达模式上表现出明显的BS偏好性。调控通路分析表明,两种细胞类型各有自己的特点。在叶肉细胞中,主要有与光反应、蛋白质合成和折叠、四吡咯合成以及RNA结合等有关的途径;在维管束鞘细胞中,则主要有与运输、信号转导、蛋白质降解和转录后修饰、碳、氢和氧的代谢平衡、细胞分离以及组织、发育等有关的途径(Chang et al., 2012b)。该研究首次鉴定到参与C4平衡和维管束鞘细胞壁发育的多个转座子。该项研究中所提供的大量数据将为今后探讨叶肉/维管束鞘细胞之间的功能关系和调控的异同提供重要信息。

豆科植物被根瘤菌侵染后,其根毛形态的变化需要共生激酶(symbiosis receptor kinase, SymRK)的参与。华中农业大学张忠明研究组报道了与SymRK结合的E3泛素连接酶SIE3。Symbiosis与E3的结合以及SymRK泛素化在体内和体外实验中都得到证实。SIE3含有保守的CTLH (C-terminal to LisH)、CRA (CT11-RanBPM)以及RING (Really Interesting New Gene)区域,属于一类新的植物特异性的E3泛素连接酶。在百脉根中,SIE3在各种组织中均有表达,根瘤菌侵染则可以促进该基因的表达。SIE3在细胞核中和质膜上均有分布并发生蛋白的互作。SIE3超表达植株

的根毛结瘤受到促进,而RNAi干扰敲减基因表达的植株,其侵染线和根瘤形态建成均受到抑制。因此,SIE3通过调控SymRK在百脉根根瘤侵染和结瘤中发挥作用(Yuan et al., 2012)。该研究组还发现了与SymRK发生互作的SymRK-interacting protein 2 (SIP2)蛋白。研究表明,SIP2是一个受SymRK负调控的MAPKK,通过构建SIP2 RNAi植株并分析其表型等一系列实验,表明SIP2参与根瘤菌侵染后共生的早期信号途径和根瘤形态建成(Chen et al., 2012f)。此外,该研究组还报道了百脉根的一个类似Rho的小G蛋白LjROP6,它是结瘤因子5(NFR5)的互作蛋白,该蛋白的氨基酸顺序与拟南芥ROP6和苜蓿ROP6相似,位于细胞质与细胞膜,并在质膜上与NFR5发生相互作用。RNAi转化株系的表型分析进一步证明,LjROP6作为侵染线和根瘤形成的正调节因子发挥作用(Ke et al., 2012)。

1.2 植物代谢遗传调控

果实的成熟衰老是一个复杂的生理过程,受诸多因素的调控和影响。RIN是MADS-box转录因子家族成员之一,其突变体的果实不能正常成熟衰老。已有研究证实RIN位于乙烯信号的上游,调节乙烯合成。中国科学院植物研究所田世平研究组通过比较蛋白质组学、染色质免疫共沉淀以及凝胶阻滞等手段,发现RIN可以直接调控乙烯合成、糖酵解、次生代谢以及芳香物质代谢相关基因,RIN蛋白能够与这些基因的启动子序列结合。RIN基因突变将导致己醛、反-2-己烯醛等特征性芳香代谢产物的含量明显降低,表明RIN直接调控果实成熟过程中芳香物质的代谢(Qin et al., 2012a)。这些研究结果为进一步揭示RIN调控果实成熟的机制提供了依据。

山东农业大学郝玉金研究组对苹果表皮花色素苷的积累进行了研究。结果发现转录因子MdMYB1在光下积累,黑暗中则通过泛素化降解。进一步的酵母双杂交实验表明,MdMYB1可与MdCOP1互作。此外,体内和体外实验均表明,黑暗中MdMYB1泛素化与降解都需要MdCOP1存在;MdCOP1有助于光下MdMYB1蛋白的稳定。依赖于病毒转化的实验也说明,MdCOP1通过调节MdMYB1负调控苹果皮的着色(Li et al., 2012k)。

拟南芥TT2具有调控种皮原花色素合成的作用。

浙江大学蒋立希研究组对tt2突变体进行了深入研究,发现该基因突变还会导致种子的重量下降、脂肪酸(FA)含量增加及组成发生变化。而脂肪酸含量的变化由种子/种皮比率下降以及在突变体胚中FA合成效率提高所致。芯片分析表明,在突变体中,FA合成关键基因与胚胎发育基因的表达上调,胁迫基因的表达也发生变化。同时,FA的积累增加还伴随着胚胎发育相关转录因子FUSCA3和催化FA链伸长的FATTY ACID ELONGASE1表达上调。此外,在tt2突变体种子成熟过程中,蛋白积累的下降导致了FA的合成增加(Chen et al., 2012d)。

芥子油苷是十字花科植物的主要次生代谢产物之一,降低它在油菜籽中的含量是近代油菜育种的研究重点之一,因此阐明其代谢调控的遗传基础非常重要。华中农业大学孟金陵研究组利用双单倍体(DH)遗传作图群体,根据叶和种子中的芥苷含量,发现了105个与代谢物相关的QTL(mQTL)位点(Feng et al., 2012b),从而为低芥苷油菜育种提供了理论基础。

1.3 植物生殖遗传调控

开花是植物营养生长向生殖生长转化的形态学标志。花器官形成后一个关键的发育生物学问题是:体细胞是如何向生殖细胞(配子)发生,即有丝分裂向减数分裂转变的?在拟南芥中的研究发现,SPL是控制雌雄减数分裂母细胞形成的关键转录调控因子(Yang et al., 1999),其突变后孢原细胞能够分化,但不能继续发育,产生孢子。调控雌蕊器官发育的C类基因AGAMOUS(AG)可以直接激活SPL基因的表达,在花瓣上形成花粉,但不能促进胚囊的发生(Ito et al., 2004),提示雌雄配子发生的调控途径可能是不一样的。中国科学院遗传与发育生物学研究所程祝宽研究组发现,在水稻MIL1(MICROSPORELESS1)的突变体中,花药可以分化形成次生造孢细胞,但后者不能继续发育形成小孢子母细胞,从而导致雄性不育。有意思的是,该突变体中胚囊发生正常,进一步证实雌雄配子体发生途径的早期遗传调控是不同的。MIL1在次生周缘细胞和造孢细胞中均有表达,编码1个CC型谷氧还蛋白,定位于减数分裂的染色体着丝粒上,并可以与TGA类转录因子相互作用(Hong et al., 2012)。这一发现提示氧化还原状态可能参与调控小孢子母细胞的形成,相关分子机理值得深入研究。

减数分裂是生殖发育的另一个重要方面, 其细胞学和分子机制在真核生物中是相对保守的。其中, 减数分裂同源染色体重组是一个复杂的过程(Krejci et al., 2012), 包括SPO11介导的DNA双链断裂(DSB)、Holliday junction(HJ)形成、染色体交叉和分裂等过程, 需要ZIPs、MER3和MSH4等蛋白的参与, 但在高等植物中相关研究并不多见。COM1/SAE2蛋白参与DSB修复中与Mre11/Rad50/Xrs2(MRX)复合体的相互作用。程祝宽研究组对COM1/SAE2在水稻中的同源基因OsCOM1的功能展开研究。他们发现在oscom1突变体中, 联会复合体形成、染色体同源配对和重组均受到抑制, 导致非同源染色体之间发生缠绕, ZEP1和OsMER3等减数分裂蛋白不能正常组装到染色体上, 但OsREC8、PAIR2和PAIR3的染色体定位不受影响; 同样, OsCOM1在osrec8、zep1和osmer3突变体中能够正常定位到减数分裂染色体上, 但在osam1、pair2和OsSPO11^{RNAi}植物中则不能正确定位, 说明OsCOM1在水稻减数分裂中参与促进染色体联会和重组(Ji et al., 2012)。程祝宽研究组还发现, 水稻HEI10蛋白在染色体上的定位是动态的, 由最初的点状、之后沿染色体分布, 到最后定位于染色体交叉(chiasma)上, 参与调控染色体交叉的形成(Wang et al., 2012e)。同样, 在zip4突变体中, 染色体联会基本正常, 但交叉数目下降很多; 同时, zip4mer3、zep1zip4和zip4mer3双突变体中的染色体交叉数目都比单突变体中少。另外, ZIP4还是MER3染色体定位所必需的。这些结果说明ZEP1、ZIP4和MER3都参与了染色体交叉的形成(Shen et al., 2012)。程祝宽研究组还克隆了1个与酵母BUB1同源的水稻基因BRK1。该基因突变后, 减数分裂后期I开始时姊妹染色单体出现提早分离和配对着丝粒的局部附着现象, 导致减数分裂I中期I的纺锤体变形, 从而影响同源染色体的同步分离。BRK1编码1个定位在着丝粒上的蛋白激酶, 参与调控SGO1(SHUGOSHIN)在着丝粒上的定位和H2A-T134的磷酸化(Wang et al., 2012g)。有趣的是, 中国科学院遗传与发育生物学研究所韩方普研究组发现, 玉米失活的着丝点的H2A-T133也没有磷酸化(Dong and Han, 2012)。这些结果提示, 与H3的磷酸化一样, H2A的磷酸化与减数分裂过程中着丝点的功能和维持有关。以上研究进展为进一步了解减数分裂过程中的染色体行为奠定

了基础。

在花粉发生过程中, 减数分裂产生的小孢子的发育与绒毡层的功能密不可分, 例如花粉壁物质多是由绒毡层分泌而来的。但是人们对这两者之间的相互作用机理了解不多。阿拉伯半乳糖蛋白家族(AGPs)是一类高度糖基化的富含羟脯氨酸的细胞壁糖蛋白(HRGPs), 它们类似于动物的糖蛋白, 多参与细胞粘附和胞间通讯。在拟南芥中有85个AGPs, 水稻中有69个, 但目前对它们的功能研究较少。上海交通大学张大兵研究组发现, AGPs的成束蛋白结构域(fasciclin domain)亚家族成员MTR1(MICROSPORE AND TAPETUM REGULATOR1)功能丧失后, 导致小孢子发育迟缓, 不能进行正常分裂, 孢粉素沉积变少, 并最终降解; 同时伴随绒毡层的降解延迟和乌氏体(Ubisch body)变小变少。说明MTR1可能参与小孢子和绒毡层的发育。pMTR1::MTR1-GFP转基因研究结果显示, MTR1在花药减数分裂后期开始表达, 在小孢子母细胞中表达量最高, 并且只在小孢子母细胞中表达, 而不在绒毡层中表达。上述结果提示MTR1是一个分泌糖蛋白, 可能介导了小孢子与绒毡层细胞间的通讯(Tan et al., 2012)。减数分裂后, 小孢子质膜的波浪化(undulation)形态和纤维素原外壁(prime-xine)沉积是花粉壁形成的开始, 并与花粉外壁的图式形成密切相关。但目前人们对其分子机理了解甚少。上海师范大学杨仲南研究组克隆了调控该过程的基因NPU, 它编码一个功能未知的膜蛋白。该基因突变使小孢子质膜不能波浪化, 孢粉素沉积异常, 不能形成拟南芥花粉特有的网格状花粉壁, 导致花粉败育(Chang et al., 2012a)。NPU在多种组织器官中都有表达, 其氨基酸序列具有较高的保守性, 对其作用机理的深入研究将有利于揭示花粉壁图式形成的分子机制。

与花粉发育研究相比, 胚囊发育机理的研究要困难得多。河北师范大学张素巧研究组研究了水稻膜类受体蛋白激酶DEFECT IN EARLY EMBRYO SAC1(OsDEES1)的功能, 发现OsDEES1 RNAi下调导致胚囊发育停止于功能大孢子时期, 引起雌性不育, 对花粉活力和花粉管生长也有一定影响(Wang et al., 2012h)。武汉大学孙蒙祥研究组研究了线粒体蛋白GAMETE CELL DEFECTIVE1(GCD1)在胚囊发育中的功能, 发现gcd1突变体中, 花粉管不能穿越柱头,

胚囊中央细胞极核不能融合,卵细胞变小,反足细胞生活期更长,但卵细胞和中央细胞分子标记表达正常。说明*GCD1*不参与胚囊的发育,可能参与胚囊细胞的成熟和胞间通讯。同时发现,卵和中央细胞的成熟并不是双受精所必需的,但是影响胚胎发生的起始和胚乳发育。有意思的是,在卵细胞中特异表达*GCD1*不但可以拯救卵细胞,也使中央细胞恢复正常;反之亦然。研究证实了卵和中央细胞间存在相互作用,而线粒体调控中央细胞和卵细胞之间的信息交流(Wu et al., 2012d)。这对认识胚囊中配子细胞间的信息交流和双受精具有重要意义。

*APC/C*复合体是一类由多亚基构成的E3泛素连接酶,它通过作用于细胞分裂过程中的调节蛋白来调控细胞分裂周期。*APC/C*复合体由11–13个亚基构成,根据其功能可分为3个模块,即催化与底物识别模块、结构模块和骨架模块。目前*APC/C*复合体在酵母和动物中研究得很详细,在植物中却研究得不够深入。*APC4*在酵母和动物中被推测是*APC/C*复合体的衔接物。北京大学瞿礼嘉研究组揭示了拟南芥*APC4*蛋白的功能,发现*APC4*缺失可导致胚胎致死。通过观察分析3种杂合*apc4*的等位突变体,发现它们都表现出多种生殖和发育过程中的缺陷表型,如胚囊的细胞核行为异常及胚的分裂异常。这些表型与报道的*APC/C*复合体其它亚基突变体表型一致。在杂合*apc4*突变体中,部分胚还积累了被证实是*APC/C*复合体底物的cyclin B蛋白,这可能是由于*APC/C*复合体功能丧失所致。*APC4*基因主要在幼苗中细胞分裂活跃的胚珠和胚胎中表达。*APC4*定位于细胞核。此外,在*apc4*杂合突变体中生长素的分布也受到了一定的影响。该研究证明了拟南芥*APC4*基因对于植物雌配子体发育和胚胎发育起着至关重要的作用,其很可能也扮演着*APC/C*复合体连接物的重要角色(Wang et al., 2012n)。

1.4 水稻育性的遗传调控及作物育种

杂种优势是指遗传组成不同的2个亲本杂交所产生的F₁代在生活力、生长势、抗逆性、丰产性以及适应性等一个或多个方面优于双亲的现象。近几十年来实践表明,利用杂种优势可极大地提高作物产量。虽然对于杂种优势的各个方面已经有了一系列的研究,但杂种优势的生物学机理仍阐释不全面。因此,深入探索

杂种优势的分子机理对于作物遗传改良和育种实践具有重要意义。关于杂种优势的遗传基础主要有3个经典遗传假说:显性假说、超显性假说和上位性假说。其中显性假说和超显性假说侧重于等位基因间的相互作用(显性效应和超显性效应),上位性假说则强调非等位基因间相互作用(上位性效应)。以往的研究大多关注某类效应的存在与否,而没有回答这些效应在杂种优势中究竟起多大作用。张启发研究组利用源自一个良种杂交稻的“永生F₂”种群重复田间试验的数据解析了产量遗传组成,并生成了组成性状。以利用种群测序构建出的超高密度的SNP基因分型图(bin map)为基础,研究人员采用h-test方法计算了产量性状在全基因组范围内的显性和超显性效应,显性×显性互作效应,计算了整个基因组中的单位点以及超显性遗传效应,鉴别了有关杂种优势的遗传组成。研究结果显示,遗传组成的相对分布随性状而不同。超显性/假超显性是产量、每个圆锥花序谷粒数量和谷重杂种优势的最重要贡献因子。优势×优势的相互作用对于每株植物的分蘖和谷重杂种优势非常重要,并对产量和谷物数量起作用。单位点优势对于所有性状具有相对小的贡献。结果表明,显性效应、超显性效应和上位性效应在基因组范围内广泛存在。在大多数情况下,正向显性效应之和大于负向显性效应之和,使得杂种整体效应优于双亲平均值;各个效应在杂种优势中的作用在不同性状中表现不同,超显性效应在产量、每穗实粒数和千粒重性状中效应最大,显性×显性互作效应在分蘖数和千粒重性状杂种优势中起重要作用,显性效应在各性状中作用相对较小。该项研究的基础是水稻研究团队获得的“永生F₂”群体与依靠二代测序技术构建的高密度bin图。20世纪90年代,张启发研究组以汕优63的重组自交系为基础群体,通过自交系间的成对交配设计,获得一系列的F₁(杂交子一代),这些F₁构成了遗传上与F₂相似的群体,而每个F₁可以通过重复杂交不断获得,因此,这个群体就称为“永久F₂”群体。利用该“永久F₂”群体既可以直接对杂种表现进行分析,又可以对杂种优势本身进行分析,还可以重复配置杂种生产完全相同的群体用于重复实验。因此,“永久F₂”群体是研究杂种优势最理想的材料。该成果揭示了在水稻“永久F₂”群体产量相关性状杂种优势遗传基础中不同遗传组分的作用,为对该群体杂种优势研究从整体遗传学描

述阶段进入单个效应解析阶段提供了契机,为进一步全面透彻了解杂种优势形成的遗传基础、更好地进行杂种优势利用提供了重要信息(Zhou et al., 2012a)。

杂交水稻对提高全球水稻产量有重大的贡献,促进杂交水稻发展的关键部分是发现了育性由日照长度控制的光敏感雄性核不育水稻(PSMS)。光敏感雄性核不育水稻“农垦58S”于1973年在湖北仙桃发现,被认为是一份极其宝贵的遗传资源。光敏感核不育水稻杂交体系又称为两系杂交水稻。与传统三系杂交水稻相比,简化了杂交育种和制种程序,降低了种子成本,且自由配种,能充分发挥杂种优势。实验显示,大部分的真核生物的基因组序列转录为一个长的非编码RNA (lncRNAs)。然而,目前只有少数几个lncRNAs的潜在功能被发现,为继续深入了解它们的生物功能,尚需更大努力。张启发研究组成功克隆出控制水稻光敏感核不育的基因*Photoperiod-sensitive male sterility-3 (pms3)*, 并指出控制“农垦58S”不育的是一个长的非编码RNA, LOC_12g36030的转录本1即*pms3*。实验中发现了1个长度为1 236 bp且与长日照下特异的雄性不育相关的RNA分子(LDMAR)。长日照条件下,足够的LDMAR转录量是维持正常花粉发育所必需的,但由于一个单碱基突变造成LDMAR二级结构改变,导致LDMAR推定的启动子区域甲基化增加,使得在特异的长日照下转录量降低,造成正处于发育的花药提前程序化死亡,即产生PSMS。所以,一个长的非编码RNA可能在结构基因中发挥重大影响,一个SNP也可能改变类似非编码RNA的功能(Ding et al., 2012)。对PSMS的研究结果将阐明许多生物学过程中光周期调节的分子机制,也为发展杂交水稻育种提供了雄性不育水稻种质资源。

利用光温敏不育系培育的两系杂交水稻免除了保持系,在不同的光温条件下既可以作为不育系与恢复系杂交制种,又可以进行自身繁殖,从而简化了繁种制种程序,降低了杂交种子生产成本。更重要的是,两系杂交稻的配组较自由,选配到优良组合的几率较高。因此,两系杂交育种是我国在水稻杂种优势利用方面的重大突破。目前,两系杂交稻育种主要利用温敏不育系。“培矮64S”是由国家杂交水稻工程技术研究中心罗孝和研究员以我国水稻育种专家石明松发现的粳稻光敏不育系“农垦58S”为供体,以“培矮64”为受体,经回交选育成的籼型温敏核不育系。

由于其广亲和性及良好的农艺性状,“培矮64S”已成为推广面积最大的两系杂交稻不育系亲本。“培矮64S”和多个籼型不育系虽然由“农垦58S”转育而来,但它们主要表现出温敏不育特性而非光敏不育特性。这种温敏不育性的遗传位点是否来源于“农垦58S”,籼型“农垦58S”的光敏不育性和它的籼型衍生系的温敏不育性是否由相同的基因控制,以及它们的分子调控机制有何异同等重要问题一直不清楚。华南农业大学庄楚雄研究组和刘耀光研究组经多年的研究发现,“培矮64S”温敏不育性主要受第12染色体的一个主效基因座*plms12-1*控制。*plms12-1*是一个非编码RNA基因,它的原始转录本经过至少2次加工产生一个小RNA。与正常水稻品种相比,温敏不育水稻在该小RNA序列内存在一个单碱基突变(C-to-G)。研究结果进一步表明,“农垦58S”也具有该突变基因,这个单碱基突变是在籼稻中产生温敏不育性和在粳稻中产生光敏不育性的共同原因。在正常的水稻中,野生型*P/TMS12-1*的表达抑制了温敏或光敏不育的发生。而温敏和光敏不育水稻中,*plms12-1*的突变影响了小RNA的表达水平及其可能与靶基因的互作能力而产生雄性不育(Zhou et al., 2012b)。该成果在水稻中率先发现了一类新的小RNA作为水稻光温敏育性转换的重要调控因子。

作为水稻三系和二系杂交育种的基础,细胞质雄性不育(CMS)突变在水稻育种中得到广泛应用。在我国主要有红莲(HL)、野败(WA)和包苔(BT)三种水稻CMS类型。继刘耀光研究组2006年克隆BT-CMS基因以来,我国科学家在该领域又取得了新的突破。武汉大学朱英国研究组克隆了红莲型CMS(HL-CMS)的恢复基因*RF5*。*RF5*编码一个与BT-CMS的RF1a相同的PPR蛋白,RF5本身并不能结合HL-CMS RNA (*atp6-orfH79*),而是通过与另一个蛋白GRP162形成异源二聚体来发挥作用。GRP162可以结合HL-CMS RNA,从而将其裂解为*atp6*和*orfH79* (Hu et al., 2012)。通过对线粒体蛋白组学的比较分析,发现HL线粒体呼吸链复合体可能存在缺陷,是导致胞质败育的可能原因(Liu et al., 2012b)。

杂交稻制种的产量和纯度一直是育种学家关注的重点。过去在两系杂交制种中通过使用叶色突变体来监测杂交制种的纯度,取得了一些进展。然而如何在早期更快更有效地剔除假杂种,是育种学家一直努

力的方向。*PPR*(pentatricopeptide repeat)基因家族是高等植物中最大的基因家族之一, *PPR*蛋白在介导植物细胞器基因的表达上起着重要作用。例如, 它能调节叶绿体基因的表达或*RNA*的剪接、编辑、加工和翻译等, 影响叶绿体早期的发育, 使植物表现出白化或褪绿的表型。在水稻中大约存在480个*PPR*蛋白, 然而水稻中关于*PPR*蛋白的功能、结构组成等方面的研究还比较少。中国农业科学院作物科学研究所万建民研究组从水稻光温敏不育系“培矮64S”中筛选到1例苗期白化突变体*ysa*, 该突变体表现为3叶期前叶片白化, 然后叶片逐渐转绿, 到6叶期叶片基本恢复正常。生理生化分析表明, 突变体在3叶期前叶绿素含量和叶绿体发育均表现异常。图位克隆表明*YSA*编码一个由16个*PPR*基序组成的*PPR*蛋白。*YSA*在幼叶和茎中高表达, 而且其表达受到光的调节。*YSA*与*GFP*融合定位表明, *YSA*定位于叶绿体中。*ysa*突变体与野生型相比, 在育性、柱头外露率、自交结实率、杂交结实率等重要农艺性状上并未表现出明显的负效应。因此, 研究人员将*ysa*所具有的表型作为苗期(移栽前)特异的筛选标记, 来提高杂交制种过程中杂交种子的纯度, 与其它在抽穗期或开花期进行假杂种剔除的方法相比, 大大节约了劳动力成本, 提高了生产效率(Su et al., 2012c)。

细胞分裂素对于调节植物细胞增殖和分化、植物的生长发育起着十分重要的作用, 如植物的衰老、分蘖或侧根的生长、营养信号转导、叶绿体的形成等方面(Davies, 1995; Mok and Mok, 2001; To and Kieber, 2008)。天然的细胞分裂素主要是腺嘌呤N6位被异戊二烯或芳香烃侧链取代的衍生物(Schmülling et al., 2003)。细胞分裂素氧化或脱氢酶(CTK)通过氧化侧链催化细胞分裂素的不可逆降解, 对于调控细胞分裂素水平发挥重要作用(Armstrong, 1994)。第1个*CKX*基因是在玉米中被发现的(Houba-Herlin et al., 1999)。而后在拟南芥、兰花、水稻、大麦和小麦中相继发现*CKX*基因(Werner et al., 2003; Yang et al., 2003; Galuszka et al., 2004; Ashikari et al., 2005; Zalewski et al., 2010)。在玉米中可以通过降低细胞分裂素水平增加玉米的产量(Dietrich et al., 1995)。在拟南芥中, 不同的*CKX*基因家族表现出不同的表达模式(Werner et al., 2003)。Ashikari等(2005)从水稻中克隆一个控制穗粒数的主效基因*Gn1a*, 它编码一

种细胞分裂素氧化或脱氢酶(*CKX*), 通过调节细胞分裂素的水平影响穗粒数。而在大麦(*Hordeum vulgare*)中可通过沉默*HvCKX1*基因的表达降低*CKX*酶的活性从而提高植株产量。沈阳农业大学张宝石研究组和中国农业科学院作物研究所贾继增研究组合作, 通过对“偃展1号”和“内乡188”构建的199个重组自交家系进行遗传连锁分析, 再利用“中国春”的四体缺体家系定位到*TaCKX6-D1*基因。该基因作为水稻*OsCKX2*的直系同源基因, 能够显著提高六倍体小麦(*Triticum aestivum*)的千粒重。通过对115个不同品种、野生种进行测序可知, *TaCKX6-D1*共有5个单体型(a-e)。关联分析结果表明, *TaCKX6-D1*位点与驯化显著相关(Zhang et al., 2012e)。该研究结果不仅加深了对小麦籽粒发育和驯化机理的理解, 而且为小麦高产育种提供了有利的帮助。

人工染色体是大规模多基因转化的理想载体。程祝宽研究组和香港中文大学于为常教授合作, 利用染色体端粒截短技术(telomere truncation technology)尝试在水稻中建立人工染色体技术。该技术通常需要3个组分: 在染色体中插入介导染色体截短的端粒、位点特异的重组系统和选择标记。要把3个部分构建到一个载体中是非常困难的, 需要寻找简单易行的方法。他们的研究发现, 可以将3个DNA组分混合通过基因枪法转化水稻细胞, 成功获得了染色体截短的微型染色体(mini-chromosome), 并实现稳定2年的继代培养(Xu et al., 2012a), 为该技术的发展提供了新途径。

1.5 水稻农艺性状的遗传调控

水稻的分蘖是决定产量的一个重要农艺性状, 适当的分蘖数目直接决定水稻的产量。水稻的分蘖不仅是直接调控产量的一个关键农艺性状, 同时也是在植物生物学中决定株型建成的一个核心科学问题。在早期的工作中, 中国科学院遗传与发育生物学研究所李家洋研究团队以水稻单分蘖突变体*moc1(monoculm 1)*为材料, 解析了其野生型基因*MOC1*调控分蘖的分子机理, 发现*MOC1*编码1个植物特异的转录因子。*MOC1*控制分蘖芽的起始和生长等过程, 是调控分蘖芽生长发育的主控因子。*MOC1*的发现和对其功能的解析是单子叶植物分枝机理研究领域的重大突破, 引起了国内外学术界的广泛关注。然而, *MOC1*作为一个调控

分蘖的主控因子,其本身的调控机制不甚明了。李家洋研究组和中国水稻研究所钱前研究组联合组成研究团队(Xu et al., 2012b),与万建民研究组(Lin et al., 2012e),同时报道了通过调控MOC1的降解来调控水稻分蘖的重要分子机理。李家洋团队和万建民研究组分别对多分蘖突变体*TAD1 (TILLERING AND DWARF 1)*和*TE (Tiller Enhancer)*进行了基因克隆和功能分析。通过对多分蘖突变体*TAD1/TE*以及少分蘖突变体*MOC1*的遗传分析显示,*TAD1/TE*作用于*MOC1*的上游;生化研究发现*TAD1/TE*和*MOC1*位于同一个蛋白复合物中并直接互作;分子遗传学分析发现,*TAD1/TE*编码一个细胞分裂后期启动复合物(简称APC/C)的激活蛋白,与APC/C复合体的CDC27亚基直接互作。APC/C是真核生物中功能高度保守的一种E3泛素连接酶,参与降解细胞周期中的关键调控因子,从而促进细胞周期的进程。上述研究证明*TAD1/TE*直接作用于*MOC1*,导致后者以依赖于泛素-26S蛋白酶系统的方式降解,揭示了通过细胞周期调控分蘖以及植物株型建成的新机制。李家洋研究组对*MOC1*、调控分蘖角度的*LAZY1*、理想株型基因*IDEAL PLANT ARCHITECTURE1*以及*TAD1*等关键因子进行了系统深入的功能解析,建立了调控水稻株型建成的基本工作模型。

水稻分蘖的发生和穗的发育是影响其产量的重要农艺性状,但其发育的调控机制目前还不十分清楚。“中央研究院”(中国台湾)植物暨微生物学研究所赵光裕研究组通过T-DNA突变体库的筛选,发现了1个有趣的水稻基因*LAGGING GROWTH AND DEVELOPMENT 1 (LGD1)*。该基因的突变体*lgd1*具有生长缓慢、分蘖数减少、矮化、穗型变化和产量减少等诸多表型。进一步分析表明,未伸长的节间和细胞可能是导致分蘖数减少和半矮化表型的原因。通过5'和3'-RACE发现,*LGD1*基因编码的转录本具有多个转录起始位点。通过启动子融合GUS或荧光素酶证明,*LDG1.1*和*LDG1.5*的启动子具有生物学活性。*LGD1*编码一个含vWA结构域的蛋白,该基因可能为禾本科植物所特有,在水稻中只有1个拷贝。将*LGD1*和GFP融合后,发现*LGD1*的多种可变形式均在细胞核内有较高表达,胞质中亦有较弱表达。体外实验表明,C-端接有表达标签的*LGD1*融合蛋白具有RNA结合的活性。这些结果显示*LGD1*可能通过自身不同的

时空表达模式和结合不同基因的RNA来参与对水稻多种生长发育过程的调节。该研究表明植物体内存在非常复杂的基因表达调控系统。*LGD1*既可以通过自身多样的启动子形式,调节自身不同的时空表达模式;又可以通过不同的蛋白形式结合不同的RNA,进而调控多种生理过程。该研究加深了人们对基因表达调控的认识(Thangasamy et al., 2012)。

水稻籽粒大小、粒型是水稻谷粒产量和稻米品质的主要组成部分,且从首次驯化以来,处于不断的人工选择过程。随着人民生活水平的不断提高,在解决温饱问题的基础上,如何提升稻米品质是当前水稻育种中迫切需要解决的问题。然而,高产水稻一般品质较差,而品质好的水稻品种往往产量较低,选育既高产又优质的品种是当前常规育种技术面临的大难题。中国科学院遗传与发育生物学研究所傅向东研究组、华南农业大学张桂权研究组和钱前研究组联合组成科研团队,从巴基斯坦优质水稻*Basmati*品种中成功克隆了1个有助于稻米品质提升和增产的关键基因*GW8*。在*Basmati*水稻中,*GW8*基因启动子产生变异,导致基因表达下降,使籽粒变得更为细长,还会影响淀粉粒排列结构和垩白度等方面,提高稻米在外观、口感等多方面的品质。而我国大面积种植的高产水稻中也含有这个基因,所不同的是这些高产水稻中含有的是*GW8*基因的另一个变异类型,它能促进细胞分裂和增加稻米粒重,使得水稻产量更高。*GW8*启动子的突变在水稻育种过程中很可能被人工选择。现已发现通过对控制水稻籽粒大小和外形优良的等位基因*GS3*和*OsSPL16*进行分子辅助育种可同时有效提高水稻产量和改善稻米品质。研究还发现,来自伊朗水稻品种中的一个新的*GW8*基因突变类型可以把*GW8*基因的优质和高产这两个优异性状结合起来,它可以同时提高水稻的品质和产量。这个新等位变异位点导入*Basmati*水稻品种后,在保证优质的基础上可使其产量增加14%。将它导入我国高产水稻品种后,在保证产量不减的基础上可极显著提升稻米品质(Wang et al., 2012i)。水稻*GW8*基因的克隆为杂交稻高产优质分子育种提供了有重要应用价值的新基因,也为揭示水稻品质和产量协同提升的分子奥秘提供了新线索。

水稻粒数、穗数以及粒重是影响水稻产量的重要因素。当每穗粒数和穗数达到理想水平时,改良粒重

便成了在水稻育种过程中提高产量的关键因素。粒重主要由籽粒大小(进一步分为粒长、粒宽和粒厚)以及灌浆程度决定的。迄今为止,已有多个相关基因(如 *GS3*、*DEP1*、*GW5*等)被发现并应用于水稻育种。鉴于粒重基因在水稻育种中的重要性,对其的研究显得十分重要。水稻的籽粒大小和形状由数量性状基因(QTLs)控制。南京农业大学张红生研究组、江苏省农业科学院王才林研究组、钱前研究组和李家洋研究组合作报道了1个可以影响水稻品质、提高水稻产量的新基因,并有望将其应用于培育新的水稻品种。对水稻粒长主效位点*qGL3*的克隆和功能分析发现该QTL编码1个含有2个类Kelch功能域的蛋白磷酸酶(*OsPPKL1*)。研究发现,位于*OsPPKL1*中第2个Kelch功能域上保守的AVLDT区域的由天冬氨酸到谷氨酸的稀有等位变异(命名为*qgl3*)将导致长粒表型。水稻中含有2个*OsPPKL1*同源基因:*OsPPKL2*和*OsPPKL3*。转基因研究发现,*OsPPKL1*和*OsPPKL3*在水稻粒长调控中发挥负调控子的作用;而*OsPPKL2*则发挥正调控子的功能。Kelch功能域在*OsPPKL1*蛋白的负调节功能中是必要的。田间试验表明,和9311相比,*qgl3*可以增加19.68%的粒长、1.15%的粒宽和8.25%的粒厚,最终能增产16.20%。由于该等位基因*qgl3*可以增加粒长、灌浆速率和粒重,因此可以通过利用等位基因来显著提高常规水稻和杂交稻的产量(Zhang et al., 2012k)。

开花直接影响植物能否正常繁衍后代,并直接关系到农作物的产量。水稻开花转换期(抽穗期)直接决定了水稻品种在不同地方区域的适应能力和产量潜力。因此,对于水稻抽穗期调控基因的克隆和功能分析在水稻开花调控机理研究和农业生产上都具有重要的理论和现实意义。已有研究表明,开花素通过微管系统到达顶端分生组织,激活其它基因的表达,最终促使植物开花。水稻中存在2个编码开花素的基因,*Hd3a*和*RFT1*。*Hd3a*主要调控水稻在短日照条件下的开花;而*RFT1*则主要调控水稻在长日照条件下开花。研究表明,在短日照条件下,*Hd3a*的表达受多个因子调控从而控制水稻开花;但在长日照条件下,开花素*RFT1*是如何调控开花的仍不清楚。四川农业大学孙昌辉博士与中国科学院遗传与发育生物学研究所储成才研究组通过对北方长日照条件下的适应性水稻品种突变体进行大规模筛选,获得了水稻晚花突

变体*lvp1*。该突变体在长日照条件下使水稻开花期大为推迟,而在短日照条件下变化不大。通过图位克隆法,克隆到1个水稻生育期基因*LVP1/SDG724*。*LVP1*编码组蛋白甲基转移酶SDG724,*LVP1/SDG724*具有体内和体外组蛋白H3K36甲基转移酶活性。该基因通过*MADS50/MADS51-Ehd1-Hd3a/RFT1*途径,而非*Hd1*途径促进水稻的开花。染色质免疫沉淀分析表明,相对野生型品种日本晴,突变体*lvp1*中*RFT1*和*MADS50*位点的H3K36me2/3甲基化明显降低。这表明,同源基因*RFT1*和*Hd3a*、*MADS50*和*MADS51*具有不同的功能,在一定程度上可能与H3K36me2/3甲基化水平相关(Sun et al., 2012b)。此研究首次揭示了水稻组蛋白甲基转移酶SDG724通过表观遗传调控*MADS50*和长日照开花素基因*RFT1*的表达,进而调控水稻长日照开花途径。这一研究成果不仅在理论上揭示了水稻在长日照下开花的调控机制,也为水稻品种的生育期适应性改良提供了良好的理论基础。

野生稻的种子成熟后便自动脱落,这有利于种子的传播和存活。但是,“易落粒性”对以收获成熟稻谷为目标的栽培稻品种而言,会带来收获时的产量减少等负面影响。我们的祖先很早就从选择落粒性降低的角度开始了对水稻的驯化过程。事实上,现代栽培稻种子落粒性差别很大,这说明落粒是一项多基因控制的复杂性状。深入全面地了解水稻落粒调控机制,减少因落粒带来的产量损失,在农业生产中具有重要意义。落粒性在作物进化过程中是一个重要的农艺性状,*SH4*(4号染色体上控制落粒性的一个QTL)和*qSH1*(1号染色体上控制落粒性的一个QTL)这2个基因已被鉴定并用于在水稻进化过程中减少籽粒的落粒性。然而,水稻籽粒落粒性的调控网络仍然未知。韩斌研究组将野生稻W1943的第4号染色体导入栽培稻“广陆矮4号”背景下,构建了一个包含已知落粒基因*SH4*和*qSH1*并表现出极易落粒的材料SL4。他们通过对SL4进行射线诱变,筛选到2个完全不落粒的突变体*shat1*和*shat2*。这2个突变体都不能形成离层,因此种子成熟后需要很大的拉力才能将种子从小枝梗上分离。通过图位克隆和遗传转化验证,研究人员确定*SHAT1*基因为一个AP2转录因子,与拟南芥的*APETALA2*基因具有很高的同源性,并且在离层高表达。*shat2*被确定为*SH4*基因的一个新的等位突变。

与之前报道的栽培稻中 $sh4$ 的单氨基酸替换突变类型不同, $shat2$ 是一个移码突变, 因此被命名为 $sh4-2$ 。进一步通过精细的原位杂交分析, 全面系统地阐述了 $SHAT1$ 、 $SH4$ 和 $qSH1$ 这3个基因的遗传关系: $SH4$ 促进 $SHAT1$ 在离层的表达, 反之 $SHAT1$ 也起到维持 $SH4$ 在离层表达的作用, 二者在离层的共同持续表达对于离层的正确形成是必需的。 $qSH1$ 作用于 $SH4$ 和 $SHAT1$ 下游, 通过维持 $SHAT1$ 和 $SH4$ 在离层的持续表达, 从而促进离层的形成(Zhou et al., 2012e)。该研究使用了一种巧妙的寻找落粒抑制突变体的方法来发现新的水稻落粒调控基因, 并同时与已知的落粒调控基因联系起来, 为水稻落粒研究开启了新视野。

株高、分蘖和穗型是水稻株型的重要指标, 其中分蘖角和叶角作为水稻株型的2个重要的农艺性状, 在决定粮食产量方面发挥着至关重要的作用。分蘖角作为主茎与侧分蘖的夹角, 对株型的塑造有重要贡献, 其一直是育种家关注的重点。叶角是叶片和主茎之间的夹角。直立叶片可通过增强光合效率和适度的增加植株密度, 进而增加水稻产量。很多有关水稻株型的研究仅关注分蘖角或叶角, 而在实际中这2个性状间是彼此关联的, 并且很多基因是同时影响两者的, 例如 $OsLIC$ 、 $BU1$ 、 $LAZY1$ 和 $TAC1$ 。程祝宽研究组通过大规模筛选鉴定水稻松散株型突变体(*loose plant architecture 1*), 克隆和鉴定了1个编码植物中特有的结构域不确定(IDD)蛋白的基因 $LPA1$, 它属于具有某种独特保守特征的28个IDD蛋白亚家族新成员。 $LPA1$ 与拟南芥 $AtDD15/SGR5$ 基因是直系同源关系, 通过控制分蘖节和叶夹角处的近轴面生长调控分蘖角度和叶角。 $LPA1$ 也影响地上部分的向重力性反应。表达模式分析发现, $LPA1$ 影响株型是通过影响叶鞘枕和叶夹角的向重力性反应来实现的。然而, $LPA1$ 仅仅通过调控淀粉质体沉降率影响胚芽鞘向地性中的重力感应和信号转导, 而这种影响与 $LAZY1$ 基因的调控机制不同。 $LPA1$ 定位在细胞核中, 是一个具有活性的转录抑制子, 其抑制活性是由一个保守的乙烯应答因子相关的类两亲性(同时具有疏水和亲水)抑制基序决定的。进一步分析发现, $LPA1$ 参与一个复杂转录和蛋白互作网络, 并进化出与 $SGR5$ 不同的新功能(Wu et al., 2013)。该研究不仅让我们对向重力性反应机制有了新的理解, 而且为水稻育种提供了一个非常有用的遗传资源。

细胞壁是由纤维素、半纤维素和果胶构成的多糖网络结构, 也是植物膨压驱动细胞生长的物质基础。水稻细胞壁研究对于抗倒伏和水稻植株形态等农艺性状的改良具有重要意义。 $BC15$ 编码一个膜相关的类几丁质酶蛋白, 在水稻中广泛表达。植物类几丁质酶作为一类糖苷水解酶, 参与调控植物生长和发育的多个过程, 包括细胞壁代谢和植物的抗病性。然而, 在大多数植物中对其生物信息学功能知之甚少, 了解其生物和发育功能极具挑战性。中国科学院遗传与发育生物学研究所朱祯研究组和周奕华研究组通过鉴定一个新的水稻脆秆突变体 $bc15$ 发现, 其野生型基因编码几丁质酶类蛋白 $BC15/OsCTL1$ 。对 $bc15$ 突变体的详细表型分析发现, 基因突变引起厚壁细胞细胞壁变薄和纤维素含量显著下降, 导致机械强度显著下降, 但没有显著影响水稻的生长发育。基因克隆和互补实验发现, 突变体表型是由类几丁质酶基因 $BC15/OsCTL1$ 的错义突变引起的。生物信息学分析发现, $BC15/OsCTL1$ 是II型类几丁质酶蛋白, 缺乏N-端富含半胱氨酸区域和经典几丁质酶活性基序H-E-T-T, 但在N-端具有1个跨膜区域。生化分析和细胞学观察发现, $BC15/OsCTL1$ 是1个高尔基定位的II型跨膜蛋白, 但原核表达未检测出典型几丁质酶活性。表达模式检测发现, $BC15/OsCTL1$ 在水稻的各个组织器官中均广泛表达。进一步对野生型和突变体 $bc15$ 的基因表达谱调查分析, 揭示了 $BC15/OsCTL1$ 参与纤维素合成和细胞壁重塑途径的可能分子机制(Wu et al., 2012a)。

叶片是水稻植株的重要组成部分, 是进行光合作用的主要场所。水稻叶片形态一直以来备受育种专家的关注, 在水稻株型育种上具有重要地位。改善水稻叶形能够增大叶面积指数和提升叶片光合效率, 为稳产、高产提供可靠的保障。选育植株形态与产量兼顾的理想株型材料, 以打破中国乃至世界范围内水稻单产多年徘徊不前的局面, 一直是水稻育种工作者的主要目标之一。薛红卫研究组与钱前研究组合作, 利用2个分别来自EMS诱变和T-DNA插入获得的半卷叶等位突变体 $sr11-1$ 和 $sr11-2$, 成功克隆了1个位于水稻第7号染色体短臂上的半卷叶调控基因 $SRL1$ 。通过GFP分析表明这个基因编码的蛋白定位于质膜上。借助激光显微切割的方法, 切割出泡状细胞分化前突变体中最后可能分化成泡状细胞的表皮细胞以及野生型中

对应位置的表皮细胞,提取RNA扩增后进行全基因组芯片分析。结果显示SRL1基因编码一个定位于细胞质膜的GPI锚定蛋白,影响氢离子ATP酶(亚基A、B、C和D)和氢离子焦磷酸化酶的表达,从而抑制叶片近轴面泡状细胞的生成,导致叶片向近轴面卷曲(Xiang et al., 2012)。

水稻抽穗后籽粒灌浆所需要的营养物质60%–90%来自叶片的光合作用。叶片的衰老是植物发育过程中必然经历的生命现象,它是植物在长期进化过程中形成的适应性,对植物本身具有重要的生物学意义。然而在农业生产上,叶片早衰则导致其过早丧失光合功能和同化作用,从而显著减少籽粒中干物质的积累,对作物的产量与品质带来不利的影响。NO是一种极不稳定的气体自由基小分子。20世纪80年代以前,NO曾被认为是一种毒性气体分子,危害人体健康。1987年,美国科学家罗伯特·弗奇戈特、路易斯·伊格纳罗和弗里德·穆拉德首次发现NO在动物中作为内皮松弛因子,具有扩张血管和加快血液循环的功能。多年来的研究发现,NO在植物体内参与了众多生物学过程,具有非常重要的作用,是高等植物衰老和叶细胞死亡的重要调节因子。NO参与多种植物生长发育过程,包括发芽、侧根发生、抵抗外界生物胁迫和非生物胁迫及蒸腾作用等。但目前科学界对NO的作用机制仍然知之甚少。储成才研究组发现了1个能够累积NO的突变体*nitric oxide excess1 (noe1)*。研究显示,*NOE1*编码1个水稻过氧化氢酶OsCATC。过氧化氢(H₂O₂)增高,激活了硝酸还原酶并促发NO的产生。NO和S-亚硝基化(SNO)是参与水稻H₂O₂诱导的叶片细胞死亡的重要介导因子。详细的分子、生理及生化分析结果表明:强光条件下,突变体叶片中NO含量的升高和降低,可分别加重和减轻水稻叶片细胞的死亡程度。转基因植物分析也表明,蛋白质亚硝基化(NO最主要的作用方式之一)的高低直接影响叶片细胞的死亡程度(Lin et al., 2012a)。这一科研成果为阐明水稻叶片早衰的机制奠定了基础,并有望为生物技术改良及提高粮食产量提供新的可能。

2 “组学”与基因进化

2.1 蛋白质组学分析

翻译后修饰在蛋白质的功能调节中起重要作用。在分

子系统生物学研究中,确定蛋白质修饰异构体的绝对数量是建立某一个细胞活动过程或某个代谢反应精确数学模型的基础。翻译后修饰蛋白质异构体的绝对定量法(AQUIP)是以质谱为基础的从细胞总蛋白中确定修饰蛋白质异构体绝对摩尔数的技术。香港科技大学李凝研究组利用重氮标记的ERF110转录因子重组蛋白过表达转基因拟南芥证明了此概念的可行性。该研究首先使用轻氮(¹⁴N)标记的化学合成的肽段标准样品,测定整个重氮标记的总蛋白样品中所有被修饰的和未被修饰的ERF110的绝对摩尔数(T_{isf})及其某个修饰位点的占用率(R_{isf})。将这2个数据相乘得到其特定修饰蛋白质异构体的绝对摩尔数。同时,利用ERF110的转基因植株验证了其中一个磷酸化异构体的独特的细胞功能。结果表明,翻译后修饰蛋白质异构体的绝对摩尔量在分子系统生物学研究中具有重要意义(Li et al., 2012m)。

在植物有性生殖过程中,雌蕊柱头蛋白质等物质在花粉与柱头的识别反应中发挥重要作用。通常根据柱头表面是否存在渗出物(exudates)将柱头分为干柱头(如玉米柱头)和湿柱头(如烟草柱头)。为了揭示干柱头和湿柱头在授粉过程中的功能及其功能差异,山东农业大学张宪省研究组利用蛋白质组技术分析玉米和烟草(*Nicotiana tabacum*)柱头特异性表达的蛋白质,并系统比较了这2种柱头特异性表达蛋白质的差异,发现这2种柱头的特异性表达蛋白有类似的功能特征,两者在信号转导、脂代谢和胁迫响应相关蛋白以及包含信号肽的蛋白质方面有显著差异。这些结果表明,干柱头与湿柱头在授粉反应中除具保守性机制外,可能还存在进化驱动机制的差异(Sang et al., 2012b)。赤霉素(gibberellin, GA)被广泛用于提升无核葡萄的产量。中国农业大学马会勤研究组以无核白鸡心葡萄(*Vitis vinifera*, centennial seedless)为材料,比较了GA处理对发育的葡萄浆果蛋白质组的影响,结果显示GA处理显著上调浆果发育后期能量代谢、胁迫反应与氧化还原稳态、基因表达调控、细胞骨架和细胞修饰相关蛋白质的表达水平,表明GA调控浆果的增大涉及多个代谢和细胞学过程的协调(Wang et al., 2012o)。

胚乳发育及其淀粉累积依赖于叶糖分的供应,而叶糖分供应受昼夜变化调控,同时胚乳自身也经历昼夜变化。中国科学院植物研究所王台研究组以12小时

光照/12小时黑暗培养条件下开花后10天的水稻胚乳为材料, 利用比较蛋白质组学等手段研究了昼夜变化对胚乳发育的影响。结果显示, 正常昼夜周期下生长的水稻胚乳蔗糖含量和淀粉粒结构均存在昼夜变化的特征。蛋白质组分析结果表明, 昼夜周期可调控水稻胚乳发育的不同细胞学和代谢过程, 这些过程之间的协调对于胚乳的生长发育和淀粉的有效累积具有重要作用(Yu et al., 2012b)。

由于不同的繁殖成本, 雌雄植株在进化过程中形成了对逆境胁迫的不同适应性策略。杨树(*Populus*)是典型的雌雄异株木本植物。中国科学院成都山地灾害与环境研究所李春阳研究组利用杨树探讨了性别间响应低温胁迫的生理和蛋白质组差异。结果显示, 低温胁迫的雄株比雌株具有较高的硝酸还原酶和谷氨酰胺合成酶活性、较高的还原性谷胱甘肽含量和较高的游离氨基酸组分含量。比较蛋白质组分析结果表明, 在65个低温响应的蛋白中有48个蛋白表现出显著的性别差异, 这些差异表达的蛋白涉及能量、蛋白质、脂肪酸和维生素等代谢过程以及光合作用等生理活动。这些结果表明低温胁迫下雄株比雌株具有较强的代谢活性与较高的抗逆能力(Zhang et al., 2012j)。

高温与高湿是两种普遍的逆境因子。在热带地区, 高温通常伴随着高湿联合作用限制了诸多植物的生长发育与作物产量。马齿苋(*Portulaca oleracea*)是马齿苋科(*Portulacaceae*)一年生肉质草本植物, 具有很强的耐干旱、高温、营养贫瘠等能力。中国科学院昆明植物研究所胡向阳研究组和杨永平研究组以马齿苋为材料, 通过蛋白质组学与生理学等手段解析了马齿苋对高温高湿环境胁迫的响应机制。结果显示, 相比其它植物(如拟南芥), 马齿苋明显地耐受高温高湿逆境胁迫。在此过程中, 脱落酸(abscisic acid, ABA)降解途径明显被激活, 并抑制ABA的过度积累, 从而保持叶片气孔处于打开状态, 促进了叶片蒸腾作用以有效降低叶片温度; 同时诱导热休克蛋白积累与提高抗氧化酶活性以避免高温高湿引起的细胞过氧化损伤; 脯氨酸代谢途径也被明显激活产生大量脯氨酸以保护细胞机能(Yang et al., 2012e)。

水杨酸(salicylic acid, SA)在植物耐生物和非生物胁迫过程中均具有重要作用。河南农业大学康国章研究组分析了0–3.0 mmol·L⁻¹ SA溶液预处理3天对小麦幼苗抗干旱能力的影响。结果表明, 0.5 mmol·L⁻¹

SA能显著提高干旱胁迫下(PEG-6000, 15%)小麦幼苗的鲜重、干重和含水量, 降低丙二醛(MDA)的积累。蛋白质组分析结果显示, 干旱胁迫下, SA预处理能显著上调叶片内一些转录因子、胁迫防御蛋白、光合、碳代谢和能量代谢蛋白的表达水平(Kang et al., 2012)。华南农业大学王振中研究组利用稻瘟病菌(*Magnaporthe oryzae*)抗性水稻C101LAC和敏感水稻CO39分析了SA在稻瘟病抗性反应中的作用。结果显示, SA能显著增强水稻对稻瘟病菌的抗性, 与敏感性水稻相比, 抗性水稻可能有更敏感的SA信号通路, SA信号通路通过协调不同的代谢和细胞学过程调控水稻对稻瘟病菌的抗性(Li et al., 2012l)。

灰霉病菌(*Botrytis cinerea*)寄主范围广, 能引起世界上200余种植物发生病害, 并造成巨大的经济损失。中国科学院植物研究所田世平研究组通过比较蛋白质组分析发现灰霉病菌在不同环境pH值条件下胞外分泌组有显著差异。同时发现在pH值为4的条件下, 灰霉病菌倾向于分泌更多的蛋白酶类; 而在pH值为6的条件下与细胞壁降解相关的酶类被诱导表达。实时定量PCR分析结果表明, 绝大部分差异蛋白的表达调控发生在转录水平上。这些结果表明灰霉病菌可以通过调节分泌蛋白表达谱来响应环境pH值(包括寄主组织pH值)的变化。研究结果为揭示灰霉病菌在不同寄主和组织上复杂的侵染机制提供了依据(Li et al., 2012d)。在植物与病原菌互作过程中, 活性氧(reactive oxygen species, ROS)发挥了重要作用。*Pseudomonas syringae* pv. *tomato* DC3000 (DC3000)是研究植物与病原菌相互作用的模式细菌, 该细菌能够引起番茄(*Lycopersicon esculentum*)和拟南芥产生细菌性斑点病。田世平研究组以DC3000为材料, 发现ROS胁迫下调了17个细胞外膜与内膜蛋白质的表达水平, 其中11个蛋白质属于膜转运蛋白。通过构建缺失突变株和过表达菌株发现转运蛋白基因*PSPTO_1720*突变后, DC3000对氧化胁迫更加敏感, 而*PSPTO_1720*过表达则增强了菌株对氧化胁迫的抗性。这些结果表明*PSPTO_1720*对DC3000抵御氧化胁迫至关重要, ROS可能通过作用于特定膜蛋白而降低病原细菌的生活力(Cao et al., 2012)。

转基因植物的生物安全性备受关注。王台研究组利用2套转基因水稻及其对照、粳粳稻以及常规育种培育的品种及其亲本为材料, 评估了转基因水稻生物

安全性。结果显示,在蛋白质组水平上籼粳稻差异最大,常规育种培育的品种及其亲本间的差异次之,而转基因水稻与其非转基因对照间的差异最小。这表明转基因没有显著影响受体水稻的蛋白质组(Gong et al., 2012)。中国科学院大连化学物理研究所许国旺研究组利用GC-MS分析了*Bt*转基因和非转基因水稻应答农药胁迫的代谢组特征。结果显示,经农药干预后,不饱和脂肪酸含量显著下降,生育酚和抗坏血酸等具有较强抗氧化性的代谢物显著上调;重要的抗性相关物质,如抗逆信号分子、抗氧化物质、次生代谢物前体、能量物质在转基因和非转基因水稻中呈现出不同的变化趋势,表明2种水稻对农药的抗性不同(Zhou et al., 2012c)。

近年来代谢工程上取得的进展使得研究人员将注意力转向利用光合生物生产乙醇这一重要的生物能源课题。光合细菌对乙醇有限的忍耐性大大地限制了将其作为合成生物学底盘细胞进行乙醇生产的研究和应用。天津大学张卫文研究组利用蛋白质组技术分析集胞藻(*Synechocystis* sp. PCC 6803)响应乙醇的机制。结果显示,光合细菌采用了一系列反应,包括膜蛋白的修饰、转运蛋白的诱导及移动相关的蛋白等来抵御乙醇毒性;同时发现多个光合作用相关的蛋白受乙醇诱导表达。这些结果为改造光合细胞底盘以提高乙醇抗性的潜在靶点选择提供了依据(Qiao et al., 2012a)。

2.2 基因组与基因进化

棉花是全球最重要的经济作物之一。它的纤维(俗称皮棉)是纺织工业主要的天然资源。棉花的种植面积大约3 300万公顷(约占世界耕地面积的5%)。除了它的经济价值,棉花也是一种研究多倍体化、细胞伸长和细胞壁生物合成的极好的模式系统。中国农业科学院棉花研究所喻树迅研究组、深圳华大基因研究院王俊研究组和北京大学朱玉贤研究组联合公布了二倍体棉花雷蒙德氏棉(*Gossypium raimondii*)的草图基因组。研究人员测序和组装了雷蒙德氏棉的草图基因组,雷蒙德氏棉的祖先被公认为是生成皮棉的经济上重要的棉花种类陆地棉(*G. hirsutum*)和海岛棉(*G. barbadense*)D亚基因组的供体。超过73%的组装序列被锚定在13条雷蒙德氏棉染色体上。基因组包括了40 976个蛋白质编码基因,其中92.2%得到了转录数

据的进一步证实。研究人员获得了在双子叶植物中有可能共享了六倍体化(paleohexaploidization)事件以及在1 300–2 000万年前棉花全基因组复制事件的证据。在雷蒙德氏棉基因组中确定了2 355个保守块,大约有40%的平行基因存在于超过1个保守块中,表明在进化过程中基因组经历了重要的染色体重排。近57%的基因组由转座元件构成,其中大部分可能来自长末端重复序列扩增。研究人员在陆地棉和海岛棉中对纤维形成起关键作用的基因间观察到了定性差异。通过系统进化分析揭示棉花以及可可(*Theobroma cacao*)有可能是唯一具有棉酚生物合成*CDN1*基因家族的植物物种。研究人员从雷蒙德氏棉胚珠和叶组织cDNA文库中获得了约10 GB的Illumina高通量读段,并以单碱基对分辨率进行了全基因组绘图。跨越9个真核生物物种的比较基因组学分析揭示了在雷蒙德氏棉与拟南芥之间保守的选择性剪接(AS)事件,但在双子叶植物、单子叶植物和其它物种间各不相同。*KNOX*基因家族由同源结构域转录因子构成,以往报道与叶形态发育相关。AS事件导致雷蒙德氏棉中转录因子生物化学功能所必需的同源结构域丢失,在棉花叶发育过程中伴随着显著不同的表达水平。最新研究数据揭示,AS在植物的形态发生中可能具有新的潜在调控机制(Wang et al., 2012f)。

3 叶绿体发育和光形态建成

3.1 叶绿体和光合作用

真核生物的细胞器具有精细的蛋白控制体系,以维持蛋白的正常活性,其中Deg/HtrA蛋白酶具有重要的功能。植物Deg2蛋白酶位于叶绿体类囊体中,其蛋白水解活性对于维持逆境条件下光合效率是必需的,但其分子机制并不清楚。中国科学院植物研究所刘琳研究组通过分析Deg2蛋白的晶体结构对其分子机制进行了研究。他们的研究证明, Deg2具有蛋白酶-分子伴侣的双重活性,并且以六聚体结构状态存在。Deg2包含1个独特的PDZ结构域(PDZ2)以及1个传统的PDZ结构域(PDZ1)。他们的研究还发现1个保守的PDZ2的内在配基(ligand),该配基可介导六聚体的形成,从而将蛋白酶锁定在静息状态(resting state)(Sun et al., 2012d)。这一研究结果提供了有关PDZ介导的Deg蛋白酶调控的细节,形成静息的六聚体在

Deg蛋白酶家族蛋白中可能具有普遍的意义。

中国科学院植物研究所张立新研究组发现, 拟南芥 *dac* 突变体在细胞色素 *b6/f* 复合体的积累中具有明显的缺陷。DAC是叶绿体类囊体膜蛋白, 具有从蓝藻到维管植物2个保守的跨膜区域。酵母双杂交和免疫共沉淀实验证实, DAC与细胞色素 *b6/f* 复合体的组分 PetD 可发生互作。DAC并非细胞色素 *b6/f* 复合体的固有组分。体内叶绿体蛋白标记实验证实, 在 *dac* 突变体中, PetD 和细胞色素 *f* 标记速率下降, 细胞色素 *b6* 则正常。由此可以看出, DAC作为一种新的调节因子, 可能通过与 PetD 互作发挥装配和稳定细胞色素 *b6/f* 复合体的作用(Xiao et al., 2012a)。此外, 该研究组还对叶绿体核糖体的生物合成进行了研究, 结果表明 RNA 解旋酶 22(RH22) 在拟南芥叶绿体核糖体的生物合成中发挥作用。该基因的缺失可致死, 该基因被敲减后则会导致叶绿体核糖体 rRNA 积累减少。RH22 与 50S 核糖体小亚基前体的装配有关, 并可与 50S 核糖体小亚基蛋白 RPL24 发生互作。此外, RH22 还可与围绕 RPL24 结合位点的 23SrRNA 片段结合。RH22 的功能与大肠杆菌核糖体装配相关的 DEAD RNA 解旋酶相似, 推测在核糖体装配和执行功能时, DEAD RNA 解旋酶与 rRNA 结构具有共同进化的特点(Chi et al., 2012)。

拟南芥 *At1g32080* 基因编码的蛋白在叶绿体被膜的蛋白质组学研究中被多个研究组检测到, 但其功能尚属未知。*At1g32080* 编码蛋白 C 端有 1 个 LrgB 结构域, N 端则为保守性低的 LrgA 结构域, 因此被命名为 AtLrgB。在细菌中, 此类蛋白与菌膜形成和细胞死亡调控有关。浙江大学王君辉研究组分析了该基因的功能, 结果显示 *AtLrgB* 基因主要在叶片及幼苗中表达, 其表达量随光周期的变化而变化。*AtLrgB* 的突变体出现叶绿体结构被破坏、嫩叶失绿坏死、碳同化物分配异常等表型。*AtLrgB* 在酵母细胞中表达能增强受体细胞在制霉菌素(nystatin)诱导条件下的膜通透性。这些结果表明, *AtLrgB* 是调控叶绿体发育和细胞死亡的新基因(Yang et al., 2012d)。

赤霉素(GA)能够促进细胞分裂和扩展, GA 是否调节叶绿体的生物合成以及如何协调细胞生长及叶绿体的生物合成都是非常重要的科学问题。华南师范大学王小菁研究组与华南农业大学吴鸿研究组合作, 研究了赤霉素对拟南芥以及水稻叶绿体发育和细胞

生长的调控机理, 首次发现赤霉素通过对叶肉细胞体积的调控, 间接调节叶肉细胞内叶绿体的分裂和叶绿体数量。这种调控作用是通过影响网络信号中 DELLA 家族蛋白成员实现的。对赤霉素缺陷突变体的典型表型(即叶片墨绿色)解析发现, 叶片叶绿体的密度增加是该突变体叶片墨绿色的主要原因。此外, 该研究还发现了新的补偿机制: 缺乏 GA 使叶面积减小, 但单位叶面积叶绿体数目、叶绿素含量及光合放氧增加; GA 缺乏使叶片叶绿体数目减少, 但类囊体片层数增加, 即叶绿体分裂与其中的类囊体垛叠有相互协调的作用关系(Jiang et al., 2012a)。

叶绿体中的硫氧还原蛋白起着从铁还原蛋白到目的酶类传递氧化还原反应信号的信使作用。华中农业大学罗美中研究组通过植物体内与体外的分析, 探讨了豌豆中硫氧还原蛋白(TRX-F)影响镁螯合酶亚基 CHLI 和镁螯合酶催化活性的调控机制。在体外, TRX-F 的减少会激活豌豆中 CHLI 的 ATPase 活性, 并且会增强镁螯合酶的活性。该酶在 GUN4 调节蛋白作用下由 3 个重组亚基 CHLI、CHLD 和 CHLH 重新组合而成。酵母双杂交与双分子荧光互补实验表明, TRX-F 与 CHLI 直接互作, 但不与另外 2 个亚基和 GUN4 互作。在体内, 病毒诱导的 TRX-F 基因沉默在豌豆中不会引起 CHLI 还原状态的改变。然而, 豌豆中的 TRX-F 和 TRX-M 同时沉默则会导致体内的 CHLI 部分或全部氧化。TRX-F/TRX-M 双突变体植株表现出镁螯合酶的活性显著降低、5-氨基酮戊酸合成能力下降、色素含量减少和光合能力降低。这些研究结果表明, 在体内 TRX-M 能够补偿 TRX-F 的缺失, 并且这 2 个硫氧还原蛋白都是镁螯合酶的重要氧化还原反应的调节因子。另外, TRX-F 和 TRX-M 的基因沉默也影响了四吡咯生物合成中的基因表达, 并且导致了活性氧的积累, 有望成为与光合作用相关的核基因转录调控的一个新的信号途径(Luo et al., 2012b)。

3.2 光形态建成

光敏色素在植物光形态建成中发挥重要作用。光敏色素生色团的合成需要铁氧还蛋白的比林还原酶(ferredoxin-dependent bilin reductases, FDBRs)参与。在有花植物中, LONG HYPOCOTYL 2 (HY2) 是唯一的与合成光敏色素生色团有关的 FDBR。“中央研究院”(中国台湾)植物暨微生物学研究所涂世隆研

究组报道了苔藓中的第2个催化红藻蓝藻光敏色素生色团形成的FDBR, 并命名为PUB synthase (PUBS)。在小立碗藓(*Physcomitrella patens*)中通过基因打靶破坏HY2和PUBS后, 光敏色素介导的向光反应明显缺失, 说明这2个基因在非维管植物中是冗余的。进一步研究发现, 在石松和绿藻的基因组中都有PUBS的同源基因。转录组分析显示, 在*pubs hy2*双突变体中, 大部分红光反应基因的表达发生变化(Chen et al., 2012g)。说明在非维管植物中, HY2和PUBS催化产生与维管植物结构不同而功能相同的生色团结构。

植物根具有避光生长(即避开光源向远离光源的方向生长)的特性。虽然已有研究证明蓝光(BL)在此过程中具有重要作用, 但这种蓝光控制的根避光生长机理却并不清楚。中国科学院植物研究所林金星研究组与一些欧洲实验室合作, 使用非损伤性的微电极系统, 证明了蓝光感受器phototropin1 (phot1)、信号转导子NONPHOTOTROPIC HYPOCOTYL3 (NPH3)以及生长素外流转运体PIN2对于蓝光诱导的在根尖转换区(transition zone)的生长素流动是必需的。他们的研究发现, 在黑暗中生长的根表皮和皮层细胞中, PIN2定位于类似液泡(vacuole-like compartments, VLCs)的分室中; 而phot1/NPH3介导了一个蓝光启动的过程, 使得PIN2进行重分布并定位到质膜。用brefeldin A (BFA)处理暗生长的根, PIN2在黑暗中仍然驻留在VLCs中; 蓝光虽然可引起PIN2从VLCs中消失, 但是PIN2-GFP-FM4-64信号却共定位于扩张的细胞分室中。在*nph3*突变体中黑暗和BL BFA处理也都会引起PIN2从VLCs中消失, 但对phot1突变体进行同样的处理PIN2却仍然驻留在VLCs中。可见phot1和NPH3在PIN2重分布过程中起着不同的作用。这一研究证明了蓝光诱导的根避光生长是基于phot1/NPH3信号途径的。这一途径通过改变PIN2在根尖转换区的亚细胞定位激发了向茎(shootward)的生长素流动(Wan et al., 2012)。研究中提出的蓝光诱导的phot1/NPH3信号途径不仅对于根避光生长机理探讨有重要意义, 而且对于光调控的细胞生长和形态建成研究也有一定的借鉴价值。

众所周知, 激素与光均参与调控幼苗的光形态建成。“中央研究院”(中国台湾)植物暨微生物学研究所吴素幸研究组报道了一个整合光与激素2条信号途

径的转录因子bZIP16。bZIP16可与G盒特异性地结合。突变体分析发现, 该转录因子既是光介导的抑制细胞伸长的抑制因子, 又是光调控种子萌发的促进因子。通过对转录组进行分析, 发现该因子是光、GA以及ABA反应基因最初的转录抑制因子。染色质免疫共沉淀实验证明, bZIP16的直接靶基因包括ABA反应基因RGA-LIKE2和GA信号途径的DELLA。它们可间接抑制激素调控的种子萌发中的转录因子PHYTOCHROME INTERACTING FACTOR3-LIKE5。bZIP16通过抑制这些基因的表达进而发挥促进拟南芥种子萌发和下胚轴伸长的功能(Hsieh et al., 2012)。

4 植物激素与信号转导

4.1 油菜素内酯

油菜素内酯(brassinosteroids, BRs)具有增加作物产量和提高质量的作用。目前, BRs信号转导途径的研究已取得很大进展, 但受体BRI1与BRs结合后的信号通路抑制性调节组分还很少报道。中国科学院植物研究所种康研究组以水稻为材料, 获得了C3H-类型的转录因子LIC (TILLER ANGLE INCREASED CONTROLLER)的功能获得性突变体*lic-1*和LIC超表达植株, 它们表现出与缺乏BZR1株系相似的直立叶表型。BR可迅速诱导LIC表达, LIC蛋白受到BR刺激后从细胞质进入细胞核, 这一过程需要类GSK3激酶对LIC蛋白进行磷酸化。凝胶阻滞和染色体共沉淀实验证实, LIC与BZR1的CTCGC片段结合后, 抑制BZR1的转录活性, 如果阻滞LIC对靶基因*ILI1*的转录抑制, 则可部分挽救对BZR1的抑制作用。突变体杂交实验也从遗传上证实了BZR1的功能依赖于LIC的存在(Zhang et al., 2012a)。分子和生理学证据表明, LIC主要负责植株中BR处于高水平, 而BZR1主要负责BR处于低水平, 这种拮抗作用就是LIC对BZR1的负反馈调节机制。

储成才研究组鉴定了半矮秆少分蘖突变体*dlt*。图位克隆发现, DLT编码植物特异的GRAS家族中的一员, 在转录水平上受OsBZR1调控, 介导BR信号转导过程(Tong et al., 2009)。进一步的研究发现, DLT和OsBZR1均为水稻中GSK3/SHAGGY-like激酶GSK2的直接底物。利用分子生物学、生理、生化及遗传学

手段等证明, GSK2是BR信号转导途径中的一个关键负调控因子, 与DLT相互作用并将其磷酸化, 从而调控DLT的蛋白水平及活性(Tong et al., 2012a)。该成果揭示了水稻中GSK2与DLT互作及介导BR信号转导的分子和生化机制, 进一步证明DLT是水稻中一个特异的BR关键调控因子。

在拟南芥中, BR信号途径的早期反应需要体胚形成的受体激酶SERKs参与。SERKs有5个家族成员(SERK1–SERK5), 属于受体激酶亚家族II(LRR-RLK II)。已知SERK3编码BR的共受体(co-receptor)BAK1, SERK4编码与BAK1功能冗余的类似成员BKK1。兰州大学黎家研究组发现SERK1、SERK2、SERK3/BAK1和SERK4/BKK1在*bri1-5*(BR受体BR1突变体)中超表达后, 都能抑制*bri1-5*的表型; 而将上述4个基因突变为无激酶活性后, 再转化*bri1-5*, 则未观察到对*bri1-5*表型的抑制。*serk1 bak1 bkk1*三突变体表现出与*bri1*类似的表型并且对外源施加BR不敏感。生化分析表明, 在三突变体中BR1对BR响应而发生的磷酸化反应也受到抑制(Gou et al., 2012)。该项研究首次为SERKs是BR1发挥作用所必需的组分提供了功能缺陷的遗传学证据。如果缺乏SERKs, BR1将无法完成BR受体的功能。

浙江大学喻景权研究组围绕BR调控CO₂同化开展研究, 发现外源施加BR可增加黄瓜(*Cucumis sativus*)叶片质外体中过氧化氢的积累, 提高还原型与氧化型谷胱甘肽的比率(GSH:GSSG)以及CO₂的同化。施用过氧化氢清除剂或抑制过氧化氢的产生、抑制还原型谷胱甘肽生物合成以及磷酸戊糖通路都会抑制BR诱导的CO₂同化。BR、过氧化氢以及还原型谷胱甘肽诱导的CO₂同化都与卡尔文循环中酶的活性提高相关。免疫胶体金标记和Western blot实验证明, BR处理可增加Rubisco活化酶(RCA)的含量, 而这一效应又受到氧化还原动态平衡抑制剂的阻断(Jiang et al., 2012b)。该研究结果表明, BR诱导的光合作用增强, 过氧化氢调节的GSH:GSSG增加, 进而正调控卡尔文循环中某些氧化还原敏感型酶的合成与活化。

器官大小由细胞数目与细胞大小共同决定, 其中包括2个基本程序: 细胞扩增与细胞伸长。尽管我们已经知道有一些植物激素通过调节细胞周期在控制器官大小中起着重要的作用, 但是BR是否参与到细

胞分裂过程中, 目前尚不清楚。张启发研究组通过鉴定1个与器官大小相关的T-DNA插入突变体——*xiao*, 发现了BR与器官大小之间的联系。该突变体表现为典型的BR相关的表型: 植株矮小, 叶片直立, 并且结实率降低。XIAO编码1个LRR激酶, 通过调控水稻中BR信号传递和动态平衡以及细胞周期参与器官大小的调控。XIAO是一个对BR信号传递和细胞分裂起作用的调控因子。*xiao*的形态矮小是由于细胞数目的减小导致细胞分裂速度降低而引起器官变小, 而观察到一些与细胞周期有关的基因共表达更说明了这点。突变体表现为组织特异性增强BR应答, 并大大降低了整个植株的BR含量。这一系列的结果表明XIAO是BR信号和细胞分裂的调节者。因此, XIAO可能是在调控器官生长过程中, BR信号与细胞周期调控之间连接的纽带(Jiang et al., 2012c)。该研究为揭示器官大小的调控机理提供了新的借鉴与参考, 并为进一步研究BR与细胞周期的关系奠定了基础。

4.2 脱落酸

脱落酸作为重要的植物激素参与植物发育和对非生物逆境的反应。很多转录因子在脱落酸信号途径的调控中起重要作用。已有关于MYB30参与植物防御和BR响应的报道。中国农业大学郭岩研究组发现R2R3类MYB转录因子MYB30参与脱落酸的信号途径。拟南芥MYB30突变体在种子萌发和幼苗生长过程中对脱落酸超敏感。MYB30 K283R的突变阻止了其被SUMO E3连接酶SIZ1的SUMO化, 说明MYB30能被SIZ1 SUMO化, 且K283是SUMO化的关键位点。MYB30 K283R能够部分恢复*myb30*突变体对脱落酸的超敏感表型, 野生型的MYB30则能够完全互补其表型。在野生型背景下过量表达MYB30能够产生对脱落酸不敏感的表型, 在*siz1*突变体背景下过量表达MYB30则不能改变*siz1*对脱落酸超敏感的表型。双突变体*siz1-2 myb30-2*比单个突变体对脱落酸更敏感, 但ABI5的SIZ1 SUMO化不敏感突变体能抑制*myb30-2*对脱落酸的超敏感, 使其与野生型的表现一致。这些结果表明, SIZ1可能通过SUMO化ABI5和MYB30来调节种子萌发过程中的脱落酸信号通路(Zheng et al., 2012c)。

气孔运动对于植物的气体交换具有决定性作用。气孔保卫细胞也作为一个模式系统被广泛用于植物

信号转导途径的研究。气孔的运动受到许多信号分子的调控,其中包括植物激素ABA和活性氧组分H₂O₂。中国农业大学巩志忠研究组分离出保卫细胞过氧化氢拮抗蛋白GHR1,该蛋白在拟南芥中是一个结合质膜的受体激酶。*ghr1*突变体是ABA和H₂O₂诱导气孔关闭的缺失突变体。遗传学分析表明,GHR1是ABA信号通路中重要的上游元件。*ghr1*突变体中保卫细胞的ABA-和H₂O₂-调控的S-型阴离子电流受到抑制。在非洲爪蟾卵母细胞中的共表达实验表明,GHR1可以在生理上与S-型阴离子通道SLOW ANION CHANNEL-ASSOCIATED1互作,使其磷酸化并将其激活。但这种激活作用可被ABI2而非ABI1所抑制。这一研究结果发现了ABA和H₂O₂诱导气孔运动的信号通路中的一个关键成员,同时解决了一个长期的疑问,即在此过程中为何ABI1和ABI2在功能上有区别(Hua et al., 2012)。该研究结果是有关气孔运动过程中ABA和H₂O₂信号通路方面的重要进展,为阐明该信号通路的分子机制提供了新的实验证据和新概念。

SnRK2.6和ABI1组成的拮抗复合体调控植物中脱落酸的信号过程,而其中的分子机制尚未阐明。III型亚家族SnRK2蛋白(SnRK2.6/2.3/2.2)是拟南芥脱落酸(ABA)信号转导过程中关键的正调控因子。这些激酶受脱落酸或渗透胁迫激活后,可磷酸化与胁迫相关的转录因子和离子通道,最终使植物免受脱水或高盐的危害。未受胁迫时,SnRK2蛋白受到A类PP2C型蛋白磷酸酶的负调控,但具体分子机制尚不明晰。清华大学吴嘉炜和颜宁研究组合作报道了SnRK2.6蛋白激酶结构域的2.6埃分辨率晶体结构。生化分析表明,在SnRK2.6和ABI1之间有2个不同的接触面,这2个接触面,从某个特别的方向将SnRK2.6和ABI1锁住,使得SnRK2.6的活化环置于ABI1的去磷酸化催化位点。这些研究不仅揭示了通过PP2C介导抑制SnRK2的分子基础,而且也揭示了脱落酸下游信号转导提供了重要线索(Xie et al., 2012b)。

中国农业大学冷平研究组发现番茄的果实品质与ABA含量有关。用果实特异表达的启动子E8构建ABA合成酶SINCE1的RNAi载体,获得的转化植株中ABA积累与SINCE1的表达下降了20%–50%,导致细胞壁多聚半乳糖醛酸酶基因SIPG、果胶甲基酯酶基因SIPME、半乳糖苷酶前体基因SITBG以及与细胞壁伸展相关的SIXET、SICels和SIExp均表达下调,

果实成熟过程中果胶的含量增加。货架期从对照的7天延长至15–29天,成熟期固形物含量增加了30%–40%(Sun et al., 2012c)。可见,在果实成熟过程中ABA通过下调细胞壁水解酶基因的表达进而影响细胞壁代谢。

4.3 水杨酸和茉莉酸

水杨酸是一种在植物防御反应中发挥重要功能的植物激素。已有的研究表明,NPR1是含有一个WD40结构域的蛋白,对水杨酸信号途径中R基因的激活具有重要的调控作用。南京农业大学董汉松研究组发现,烟草TTG2蛋白能够阻止NPR1入核并抑制SA/NPR1所调控的防卫反应,从而削弱植物对病毒性和细菌性病原物的抗性。烟草NtTTG2蛋白水平的降低导致了植物抗性和PR基因表达水平提高,而NtTTG2的过量表达则导致抗性降低。同时沉默NtTTG2和NPR1基因,或在缺乏水杨酸积累的情况下沉默NtTTG2基因对因NPR1单基因沉默或者水杨酸缺乏而受抑制的防卫反应具补偿效应。在没有TTG2蛋白的情况下,NPR1主要分布在细胞核内,引起PR基因表达;而当TTG2蛋白在转基因植物中积累时,大部分的NPR1蛋白保留在细胞质中,不能引起PR基因的表达。该研究加深了人们对NPR1作用机制的理解(Li et al., 2012a)。

茉莉酸(jasmonic acid, JA)在植物对生物和非生物逆境的响应过程中起重要作用,同时也控制植物的发育。在没有刺激的情况下,JA信号通路被JAZ蛋白所抑制,JAZ通过NINJA招募共抑制子TOPLESS,抑制MYC转录因子活性从而抑制JA下游基因的表达。当受到外界刺激时,JA合成后被受体复合物接受,并启动泛素化途径将JAZ降解,进而解除JA途径的抑制状态。目前,JA途径只发现了一个泛素连接酶COI1。北京大学安成才研究组发现2个新的RING类型的泛素连接酶(RGLG3和RGLG4)能够促进JA介导的植物对病原物和创伤的易感性。RGLG3和RGLG4都具有泛素连接酶活性且在组织的各个部位都有表达。突变体*rglg3 rglg4*能减轻模拟茉莉酸甲酯的冠菌素对根伸长的影响,同时对分泌冠菌素的丁香假单胞杆菌具抗性,说明RGLG3和RGLG4能够响应冠菌素,并能增强JA介导的植物对病原物的敏感性。此外,*rglg3 rglg4*减轻了创伤所引起的植物生长受抑制,并抑制

了创伤促进的JA合成及其下游基因的表达。这些研究结果显示它们在依赖于JA的伤害响应中起作用。RGLG3和RGLG4对茉莉酸甲酯、丁香假单胞杆菌和创伤的响应依赖于COI1, 表明它们在JA信号途径的上游起重要的调控作用(Zhang et al., 2012I)。

转录中介因子复合体(mediator)是由多个蛋白亚基组成的复合体, 广泛存在于真核生物中, 并在进化上较为保守。中介因子复合体在基因转录过程中通过连接特异的转录因子和RNA聚合酶II在转录水平上调控基因。植物激素信号转导一直是植物分子生物学的研究热点, 然而目前大部分的研究都集中在激素相关的特异转录因子及其调控的基因上, 对于转录中介因子复合体在激素信号转导中的功能却知之甚少。中国科学院遗传与发育生物学研究所李传友研究组揭示了拟南芥转录因子复合体亚基MED25在茉莉酸和脱落酸信号中的转录调控作用。研究表明MED25能够直接与茉莉酸途径中的重要转录因子MYC2互作, 并对其靶基因具正调控作用。同时MED25还能与脱落酸信号途径的重要转录因子ABI5互作, 并对其靶基因具负调控作用。该研究表明MED25对不同激素信号途径中的2个转录因子MYC2和ABI5的调控是不同的, 这暗示了MED25可能通过与不同途径的特异转录因子结合从而对多条信号通路进行广泛的调控(Chen et al., 2012e)。

4.4 乙烯和生长素

乙烯是具有多种生物学功能的植物激素, 它在植物对腐生病菌的抗性中也起关键作用。乙烯与茉莉酸协同在植物抗病性中发挥作用。拟南芥中的ETHYLENE RESPONSE FACTORS (ERFs)参与植物的应激反应, 通过启动子区上GCC盒元件调控下游的乙烯响应基因。北京大学秦跟基研究组阐述了一个ERF转录因子RAP2.2(RELATED TO AP2 2)调控拟南芥对灰霉菌的抗性及在乙烯信号转导中的作用。RAP2.2过量表达的转基因植株对灰霉菌抗性增加, 而其T-DNA插入突变体*rap2.2-3*的抗性却降低。在*ethylene insensitive 2 (ein2)*和*ein3 ein3-like 1 (eil1)*突变体基础上过量表达RAP2.2基因增强了双突变体对灰霉菌的抗性。RAP2.2的表达受乙烯和灰霉菌感染诱导, 在*ein2*和*ein3 eil1*突变体中则丧失了这种诱导。该研究还鉴定了RAP2.2最近的同源基因

RAP2.12的T-DNA插入突变体*rap2.12-1*。双突变体*rap2.2-3 rap2.12-1*对乙烯不敏感, 而三突变体*rap2.2-3 rap2.12-1 ctr1*的乙烯组成型三重反应减弱。这些结果表明RAP2.2是介导植物对灰霉菌抗性和乙烯反应的重要调控因子。已有研究表明RAP2.2参与植物对缺氧胁迫(如水淹)的反应。RAP2.2双重作用表明其可能是植物对生物与非生物胁迫反应的信号交叉点(Zhao et al., 2012a)。

目前, 已报道的乙烯受体有5个, 相互之间可形成复合体, 受体间如何协同调控信号转导途径备受关注。中国科学院上海生命科学研究院植物生理生态研究所文启光研究组对乙烯信号途径进行深入研究, 发现乙烯受体基因突变体*etr1-1^(C65Y)*与*ers1-1^(162P)*不同, 表现出不依赖于其它受体的持续抑制多个乙烯反应的表型。而*ers1-1^(162P)*造成的对乙烯反应的抑制则依赖于ETR1或EIN4, 其它3个受体(ERS1、ETR2和ERS2)也有不同程度的参与(Liu and Wen, 2012)。表明不同受体成员组成的复合体可介导不同浓度和不同组织的乙烯反应, 并提出了新的乙烯受体介导乙烯反应的模型。

乙烯受体激活CTR1后可抑制组成型的乙烯应答; 一旦与乙烯结合, 受体便转变成非活性状态, 无法激活CTR1, 随之CTR1对乙烯应答的抑制减弱。然而, 由于ETR1氨基端不含有与CTR1互作的位点, 该模型无法解释ETR1氨基端如何介导受体信号抑制组成型乙烯应答。拟南芥乙烯受体ETR1能够以2种方式介导受体信号输出, 一是通过其羧基端与CTR1的氨基端相互作用, 二是通过其氨基端(*etr1¹⁻³⁴⁹*或显性的乙烯不敏感型*etr1-1¹⁻³⁴⁹*), 但具体机制尚不清楚。文启光研究组根据CTR1对乙烯受体信号必不可少以及RTE1的过量表达可促进ETR1氨基端的信号过程这些事实, 研究了CTR1和RTE1在ETR1氨基端信号过程中的作用。突变体*ctr1-1*和*ctr1-2*的表型能够通过转入*etr1¹⁻³⁴⁹*和*etr1-1¹⁻³⁴⁹*而部分抑制, 且*etr1-1¹⁻³⁴⁹*表现出乙烯不敏感。在*ctr1-1*下同时过量表达RTE1和*etr1¹⁻³⁴⁹*表现出乙烯不敏感, 而*rte1-2*阻止了*etr1¹⁻³⁴⁹*对*ctr1-1*表型的抑制。这些结果表明在ETR1独立于CTR1途径的氨基端信号过程中, RTE1发挥了必不可少的作用。过量的CTR1氨基端CTR1⁷⁻⁵⁶⁰阻止了乙烯受体信号, 即过量表达CTR1⁷⁻⁵⁶⁰的CTR1-Nox植株显示出组成型的乙烯应答表型, 表达ETR1氨基端则可

抑制CTR1-Nox的这种表型。*ctr1-1*背景下显性受体突变等位基因造成的乙烯不敏感可以被*etr1*¹⁻³⁴⁹恢复。因此, ETR1氨基端信号不是被全长的乙烯受体介导;而是全长的乙烯受体与ETR1氨基端协同介导了独立于CTR1的受体信号过程。ETR1氨基端信号过程可能包含了RTE1受体协同作用以及ETR1羧基端的负调控作用(Qiu et al., 2012)。

中国科学院微生物研究所夏桂先研究组报道了烟草中与拟南芥*BLADE-ON-PETIOLE (BOP)*同源的*NtBOP2*, 该基因在花冠基部的表达不依赖于乙烯途径。在烟草中超表达或反义抑制该基因表达都会使花冠不能脱落。组织学观察发现, 在转基因植株的花冠基部无法形成离层。经研究表明, 这是由于离层处细胞伸长异常所致。*NtBOP2*位于细胞核和细胞质中。一系列的实验证实, *NtBOP2*可与转录因子TGA发生互作。该项研究结果表明, *NtBOP2*通过与TGA互作调控细胞的纵向伸长, 从而影响离层的分化, 这一作用不依赖于乙烯信号转导途径(Wu et al., 2012e)。

根系是作物水分和营养吸收的重要器官。生长素对于维持作物理想的根型具有重要作用, 但其机制尚不明确。浙江大学蒋德安研究组的研究结果显示, 生长素应答因子*OsARF12*作为一个转录激活子, 促进生长素应答元件*DR5::GFP*的表达。*osarf12*或*osarf12/25*突变体根伸长区生长素含量较低, 根长比野生型显著变短。*OsARF12*的敲除也改变了线粒体铁调蛋白(*OsMIR*)、铁调转运体1 (*OsIRT1*)和短胚后根1(*OsSPR1*)等铁离子调节相关基因的表达水平, 从而降低了根的铁含量(Qi et al., 2012b)。这些研究为揭示根型的调节机制以及生长素与铁吸收的关系提供了新证据。

5 植物抗性与信号转导

当植物细胞感受到细胞表面的病原物相关的分子模式(PAMPs)或者侵入植物细胞内部病原物效应蛋白的时候, 就会激活植物的免疫反应。PAMPs和效应蛋白激发的免疫反应共同形成抵御各种植物病原物的防线。在植物天然免疫过程中, PAMPs所诱导的免疫反应是由一类锚定在膜上的模式识别受体介导的, 这类模式识别受体大多是受体激酶。中山大学王宏斌研究组在水稻中发现了2个含lysin motif (LysM)结构的

具双功能的细胞表面模式识别受体蛋白(LYP4和LYP6), 它们能够感受细菌的肽聚糖和真菌的几丁质。通过活体细胞成像和微粒体分离技术发现这2个蛋白定位在细胞膜上, 并且其表达受病原细菌或微生物分子相关模式的诱导。单独沉默LYP4或LYP6都会特异性地干扰体外肽聚糖或几丁质诱导的防御反应, 包括活性氧生成、防御基因激活和胼胝质沉积, 导致水稻对细菌性白叶枯病和稻瘟病菌抗性的降低(Liu et al., 2012a)。该研究首次在植物中发现了可识别跨物种(细菌与真菌)微生物病原相关分子的植物模式识别受体。

脂多糖(lipopolysaccharide, LPS)是革兰氏阴性菌中一种病原相关的分子模式(PAMP), 参与植物的先天免疫过程。植物细胞感受到LPS后, 会产生一氧化氮(NO)并诱导防御基因表达。然而, 这些细胞应答后的信号级联反应尚不清楚。华南师范大学邢达研究组研究了NO的生物合成来源和NPR1的作用, 阐明了拟南芥中LPS诱导的防御机制。对抑制剂和突变体的分析显示, LPS诱导的NO合成主要来自精氨酸, LPS诱导产生的NO可诱导交替氧化酶(AOX)基因表达并提高抗氧化酶活性, 进而增强植物的抗氧化能力, 调节其氧化还原状态。为了解LPS诱导的植物先天免疫的调节机制, 他们研究了NPR1的亚细胞定位。LPS激活的防御反应包括胼胝质沉积和防御相关基因的表达, 这些反应依赖于NPR1途径的调控。此外, 还确定了NPR1在LPS诱导的植物先天免疫中发挥重要作用。该研究结果证明了植物中NO参与LPS诱导的NPR1依赖型先天免疫(Sun et al., 2012a)。

越来越多的证据表明, 蛋白降解参与植物抗逆反应及细胞死亡。许多蛋白降解是通过26S蛋白酶体系统(ubiquitin-proteasome system, UPS)完成的。UPS是由E1、E2、E3三种酶在将要降解的蛋白底物上连上1个或多个泛素, 携带有泛素标签的蛋白会被26S蛋白酶体降解。在过去的几年中, 已发现泛素、E1和E3在多种植物-病原互作中参与信号转导。一些关键植物防御信号组分(如PAMP受体FLS2、SA通路中正调控因子NPR1和植物先天免疫中重要调节因子RIN4等)都能被26S蛋白酶体降解。但26S蛋白酶体影响防御响应的机制尚不清楚。*EDR2 (ENHANCED DISEASE RESISTANCE 2)*功能缺失突变体对白粉菌(*Golovinomyces cichoracearum*)的抗性增强。为

进一步研究白粉菌与拟南芥之间的分子互作, 中国科学院遗传与发育生物学研究所唐定中研究组以*edr2*突变体为背景进行了抑制子的筛选, 找到了1个编码26S蛋白酶体亚基RPN1a的基因, 该基因突变可以抑制*edr2*介导的白粉病抗性增强的表型。此外, RPN1a还参与了*edr1*和*pmr4*突变介导的白粉病抗性增强及白粉菌诱导的细胞死亡过程。*rpn1a*突变体对于真菌*G. cichoracearum*和细菌Pto DC3000的带毒和无毒菌株均表现出更强的易感性, 表明*rpn1a*突变造成了基础防御和抗性蛋白(R蛋白)介导的防御反应不正常。RPN1a-GFP融合蛋白定位于细胞核和细胞质中。水杨酸影响RPN1a蛋白的积累, 而*rpn1a*突变体受Pto DC3000感染后, 水杨酸的积累也受到影响。26S蛋白酶体中的另2个组分RPT2a和RPN8a也参与了*edr2*介导的抗性反应。以上结果证明了RPN1a对于植物基础防御及R蛋白介导的防御反应是不可或缺的(Yao et al., 2012)。该成果首次发现组分RPN1a、RTP2a和RPN8a直接参与抗病反应过程, 为白粉病的防治研究提供了新的思路。

超敏反应是一种程序性细胞死亡的形式, 是植物中一个高度受控的先天免疫反应。超敏反应是限制病原生长和病害发展的一种反应。虽然关于超敏反应的程序性细胞死亡已有很多报道, 但目前从高尔基体到内质网的逆行通路是否参与该过程仍不清楚。清华大学刘玉乐研究组利用遗传学方法, 证明2个本氏烟草的内质网腔受体同源蛋白ERD2a和ERD2b参与了超敏反应的程序性细胞死亡。病毒引起的ERD2a和/或ERD2b基因沉默可导致内质网中的常驻蛋白外流, 致使植物对内质网胁迫更敏感。沉默ERD2b可导致程序性细胞死亡延迟。但沉默ERD2a或同时沉默ERD2a和ERD2b则可加快程序性细胞死亡。然而, 沉默ERD2a和/或ERD2b不能观察到明显的细菌生长。该研究阐明了ERD2a和ERD2b以内质网腔蛋白受体的形式工作, 确保内质网质量控制(ERQC)并减轻内质网胁迫, 进而影响植物程序性细胞死亡(Xu et al., 2012e)。

WRKY蛋白是一类植物特有的序列特异的DNA结合转录因子, 在植物防卫反应中发挥广泛的作用。最近有研究组发现含有一个短的VQ基序(FxxxVQx-LTG)的蛋白可以与WRKY蛋白发生互作。浙江大学陈志祥研究组发现了2个拟南芥VQ蛋白, 即SIGMA

FACTOR-INTERACTING PROTEIN1和SIGMA FACTOR-INTERACTING PROTEIN2。它们通过特异性结合羧基端WRKY结构域并促进WRKY33的DNA结合活性, 在植物防御中充当WRKY33的辅激活因子。该研究分析了拟南芥中含34个结构相异成员的VQ蛋白家族。酵母双杂交实验显示, 拟南芥VQ蛋白可以特异性地结合I类WRKY蛋白的羧基端WRKY结构域和IIc类WRKY蛋白的WRKY结构域。他们利用定点突变确定了WRKY结构域中与VQ蛋白相互作用的关键位点的结构特征。定量PCR分析表明, 大多数拟南芥VQ基因的表达对病原菌感染和水杨酸处理都有应答。VQ的敲除突变体和过量表达株系的分析显示, 其在生长、发育和病原菌易感方面具重要功能。同时过量表达编码相互作用的VQ和WRKY蛋白的基因后, 表型增强。这些发现表明VQ蛋白可能充当I类和IIc类WRKY转录因子的辅助因子, 在植物生长、发育和对环境的应答过程中发挥重要作用(Cheng et al., 2012)。

泛素-蛋白酶体系统(UPS)在植物细胞信号转导过程中具有重要作用。中国农业科学院植物保护研究所刘文德研究组和湖南农业大学王国梁研究组以拟南芥和水稻为材料, 分析并总结了10年来的研究工作, 提出了U-Box E3连接酶SPL11/PUB13在抗性反应和开花2个不同生物学过程的信号途径中的作用模式: 在水稻抗性反应中, SPL11是细胞衰老的负调控因子, 通过与GAP蛋白SPIN6结合抑制NOX介导的ROS形成和PR基因活化, 进而抑制抗性反应的自活化; 在拟南芥的抗性反应中, PUB13的负调节依赖于PAD4/SID2的水杨酸抗性途径以及FLS2介导的PTI信号途径。在调控开花时, SPL1使SPIN1单泛素化进而负调节该蛋白活性, 之后通过H3a途径调控开花; 在长日照条件下, 拟南芥PUB13正调节开花抑制因子FLC, 并与植物光形态建成正调控因子HFR1结合后发挥作用。有趣的是, PUB13调节开花时也需要依赖于PAD4/SID2的水杨酸抗性途径存在(Liu et al., 2012c)。SPL11/PUB13的双重功能尚需进一步研究。

内质网相关蛋白的降解[(ER)-associated protein degradation, ERAD]在泛素化蛋白降解途径中占有重要地位, 但相关报道还很缺乏。中国科学院遗传与发育生物学研究所谢旗研究组对E2连接酶UBC32的研究提供了ERAD在植物生长与抗性反应中发挥作

用的可能机制。位于内质网膜上的UBC32是ERAD的活性组分,影响底物大麦白粉病MLO-12的稳定性。突变体双杂交实验表明,UBC32突变可导致BR受体突变体***bri1-5***与***bri1-9***积累,BR信号通路随之被激活。进一步的实验表明,UBC32参与了BR诱导的盐胁迫反应,BR信号转导在耐盐胁迫反应中发挥作用(Cui et al., 2012)。

6 表观遗传调控、RNA代谢及DNA修复

表观遗传学是研究在基因的核苷酸序列不发生改变的情况下,基因表达发生可遗传的变化的一门学科。表观遗传主要通过DNA甲基化、组蛋白修饰、染色质重塑和非编码RNA调控等方式控制基因的表达。表观遗传调控是基因表达调控的重要组成部分,已成为当前研究的热点。DNA甲基化和组蛋白H3Lys9双甲基化(H3K9me₂)对异染色质中转座子的沉默以及调控基因表达过程十分重要,是重要的表观遗传抑制标记。但是其与其它表观修饰标记的关系以及作用机制一直不甚清楚。万建民研究组发现显性矮秆突变体***Epi-df***具有较强的降秆能力,有望在水稻籼粳杂种优势利用中解决F₁代株高偏高的问题。经图位克隆发现***Epi-df***编码1个包含7个WD40结构域的FIE1蛋白。FIE1参与水稻组蛋白H3K27me₃的修饰,同时自身受表观抑制标记DNA甲基化和组蛋白H3K9me₂的调控,从而表现出胚乳特异性表达特性。而在***Epi-df***中,FIE1基因的启动子和5'端发生了DNA去甲基化,H3K9me₂减少及表观激活标记H3K4me₃增加,从而使FIE1异位表达,并导致基因组水平上H3K27me₃修饰的改变,使水稻株高降低并伴随一定程度的花器官变异(Zhang et al., 2012f)。该研究首次报道了表观遗传修饰对水稻株高和花器官发育的重要作用,揭示了DNA甲基化和组蛋白修饰之间的关联,为进一步研究表观遗传修饰对水稻生长发育的调控机制奠定了基础。

基因表达的表观遗传调控主要依赖于真核生物中染色体的结构状态。其中组蛋白甲基化是一个重要的调控方面。近几年来,对一些水稻中SDG蛋白的功能研究表明,其可催化H3K4或H3K36的甲基化。然而在水稻中,H3K4和H3K36的功能并不清楚。董爱武研究组发现,水稻SDG725编码1个H3K36甲基转移

酶,该酶负责组蛋白赖氨酸残基的甲基化。下调该酶基因表达可导致多种发育缺陷,如矮化、节间缩短、直立叶以及种子变小。这些表型与BR敲减的突变体表型相似。转录组分析表明,缺失SDG725功能时,有1 000多个基因表达下调2倍以上,其中包括BR生物合成或信号途径组分D11、BRI1和BU1。染色体免疫沉淀分析表明,在SDG725敲除植物的染色体中,含有BR相关基因的一些区域的H3K36me_{2/3}水平下调,说明SDG725蛋白可能直接结合到目标基因上。该研究表明,表观遗传标记在植物激素BR的合成和信号通路调控上起着非常重要的作用,SDG725调节的H3K36甲基化可调节BR相关基因的表达,进而调节水稻的生长发育(Sui et al., 2012)。

种子休眠是种子发育后期的主要事件,严格受基因精确转录调控。中国科学院植物研究所刘永秀研究组利用拟南芥突变体和转基因株系,发现染色质重塑相关的组蛋白甲基化转移酶编码基因KYP/SUVH4在种子休眠的调控中发挥重要作用。KYP/SUVH4可能通过影响ABA和GA途径的基因表达直接参与种子休眠(Zheng et al., 2012a)。该研究表明组蛋白甲基化修饰参与种子休眠形成的基因转录调控,丰富了种子休眠的表观遗传调控理论体系。

表观遗传调控也是生殖发育研究的热点之一。北京市农林科学院赵昌平研究组利用RNA深度测序技术分析小麦温敏核不育系(thermosensitive genic male sterile, TGMS)在冷反应过程中小RNA的变化情况,鉴定出78个miRNA和tasiRNA,并对它们可能的靶标基因进行了分析。发现TGMS中有6个miRNA和1个tasiRNA-ARF与冷胁迫相关联(Tang et al., 2012c),提示小RNA和生长素可能与温敏不育有关。中国科学院遗传与发育生物学研究所王秀杰研究组系统比较了高油和低油油菜(*Brassica napus*)早期胚胎发育过程中miRNA的情况,鉴定出50个保守的miRNA和9个新的miRNA,并研究了它们在胚胎发育早期的表达模式与含油量的关联性。此外,还发现了大量23 nt的小RNA,它们具有特殊的核苷酸组成,可能是一类新的小RNA(Zhao et al., 2012b)。

植物通过形成愈伤组织进一步进行再生。对这一生理过程的研究不仅具有重要的科学理论意义,而且对组织培养等生物技术的应用也有重要的理论指导意义。再生过程伴随着复杂的细胞命运转变和大规模

的基因表达变化。近年的研究表明,愈伤组织细胞类似于根尖分生组织细胞,即便是愈伤组织来源于植物的地上部分。因此,从叶转分化为愈伤组织的过程是一个类似于叶细胞向根细胞命运转变的过程。然而,其中的分子机制仍有待研究。黄海研究组对这一植物再生过程进行了研究,揭示了一个植物再生过程中的表观信息重编程机制(He et al., 2012a)。他们的研究发现,组蛋白H3K27三甲基化修饰(H3K27me3)的重编程是叶向愈伤组织转变的关键步骤。Polycomb Repressive Complex 2 (PRC2)是建立H3K27me3的重要复合体。对其突变体的分析结果表明,PRC2的突变体*clfswn* (*curly leaf swinger*)和*emf2* (*embryonic flower2*)的叶组织无法转变为愈伤组织。通过ChIP-chip技术分析发现,在叶转变为愈伤组织的过程中H3K27me3水平发生重要的动态变化:在生长素相关基因座位上出现去甲基化;在叶特征基因座位上出现新的甲基化位点;在根特征基因座位上出现去甲基化。H3K27me3的动态变化伴随着生长素相关基因的激活、叶特征基因的沉默以及根特征基因的激活。在叶向愈伤组织转变中,PRC2介导的H3K27me3的作用可能是沉默叶特征基因,导致叶细胞命运无法向根细胞命运转变。此外,他们的研究还证明,在叶向愈伤组织转变过程中PRC2介导的H3K27me3和H3K27去甲基化对于H3K27me3的重编程是共同起作用的。这一机制可能在植物细胞命运转变中具有普遍意义。山东大学向凤宁研究组的研究发现,在拟南芥全能性(能够分化, C1)和非全能性(不能分化, C2)愈伤组织中miRNAs发生差异表达。愈伤组织在茎分化培养基上培养10天后, *MIR160a*的表达在C1中低于C2。*MIR160a*超表达后芽分化减少, *MIR160a*靶基因*ARF10*超表达后结果则相反。突变后抗*MIR160a*的*mARF10*超表达植株芽分化能力最强,且在转基因植株中与芽分化相关的基因*CLAVATA3*、*CUP-SHAPE-DCOTYLEDON1*和-2以及*WUSCHEL*表达增强(Qiao et al., 2012b)。说明*MIR160a*与靶基因*ARF10*在调控芽分化中发挥作用。

在模式植物拟南芥中, RNA依赖的DNA甲基化(RNA-dependent DNA methylation, RdDM)是引起DNA甲基化的一条重要途径。已有研究表明, 双链RNA结合蛋白IDN2是这条途径中的重要组成成员,但是其作用的分子机理并不清楚。北京生命科学研究

所何新建研究组发现, 编码IDN2的基因是一个多基因家族中的一员。IDN2可与同一家族中的另外2个蛋白IDP1和IDP2形成复合体。进一步的生化实验发现, IDN2蛋白可以通过位于XS和XH结构域之间的卷曲-卷曲结构域来形成同源二聚体; 通过位于C末端的XH结构域则可分别与IDP1和IDP2相互作用, 从而形成一个四蛋白复合体。使用转基因互补的方法, 发现IND2蛋白中的XH结构域对IND2-IDP1/IDP2复合体的形成和IND2蛋白的功能是必需的。IDP1参与了从头的甲基化修饰、siRNA的积累和转录水平的基因沉默。IDP2的部分功能与IDP1重叠。但是IDP1和IDP2不能结合双链RNA, 所以在IND2-IDP1/IDP2复合体中, 这2个蛋白的功能与IND2不同。IDP1和IDP2对于IND2-IDP1/IDP2复合体是必需的, 且与IND2共同参与了RNA介导的DNA甲基化调控。这一研究丰富了拟南芥中RNA介导的DNA甲基化这一途径的蛋白组分, 为了解DNA甲基化的过程提供了新信息, 也为动物和酵母中的相关研究提供了借鉴(Henderson et al., 2012)。

植物中的DNA甲基化是由RdDM通路中的一种ARGONAUTE4(AGO4)相关的异源染色质siRNAs(hc-siRNAs)介导的。已有研究表明, RdDM是仅在细胞核中进行的过程, 因为hc-siRNAs的生物合成和功能行使都是在细胞核中发生的。威益军研究组发现hc-siRNAs在细胞质中也存在, 并证明AGO4在细胞质中与hc-siRNAs相互作用, 而成熟AGO4/siRNA复合体的形成需要HSP90和AGO4的剪切活性。有趣的是, AGO4通过与siRNA结合进入细胞核, 可能是由于这种结合导致了构象改变致使AGO4的核定位信号(NLS)暴露(Ye et al., 2012)。该研究首次发现了RdDM通路中的细胞质步骤, 并提出了成熟的AGO4/siRNA复合体选择性入核是RdDM作用前的一个关键调节点。

转座子富集于染色体的着丝粒区, 常高度甲基化并折叠成异染色质, 其活化或沉默涉及DNA甲基化、组蛋白去乙酰化、组蛋白甲基化和RNA干扰等多种机制。拟南芥methyltransferase1(MET1)在维持胞嘧啶甲基化状态中起关键作用。DNA甲基化与组蛋白去乙酰化是2种主要的基因表达状态稳定性的表观遗传标记。拟南芥中的组蛋白去乙酰化酶HDA6是基因沉默和胞嘧啶甲基化维持所必需的。HDA6也是RNA指导

的DNA甲基化过程的重要组分。MET1与HDA6在异染色质上的靶位点一致,共同维持异染色质的沉默。组蛋白去乙酰化酶HDA6如何参与维持拟南芥中转座子沉默的分子机制并不清楚。中国科学院华南植物园吴克强研究组的工作表明一部分转座子在转录水平上被再活化,而且转座子再活化与组蛋白H3和H4乙酰化水平升高以及*hda6*突变体中升高的H3K4Me3和H3K4Me2水平相关。在*hda6*突变体中观察到转座子的DNA甲基化水平降低,暗示HDA6通过调节组蛋白的甲基化和乙酰化以及转座子的DNA甲基化状态进而使转座子沉默。类似的情况,诸如某些该类转座子的转录产物在DNA甲基化水平降低的*methyltransferase1(met1)*突变体中也有所增加。此外,在*met1*和*hda6 met1*突变体中,H4乙酰化、H3K4Me3、H3K4Me2和H3K36Me2在共调控的转座子中也有富集。蛋白间互作分析显示,HDA6在体外和体内与MET1存在物理上的相互作用,并且进一步的删除分析显示HDA6的羧基端区域与MET1的bromo-adjacent同源区可能相互作用。该研究表明HDA6与MET1相互作用,并通过调节DNA甲基化、组蛋白乙酰化和组蛋白甲基化状态共同发挥沉默转座子的作用(Liu et al., 2012f)。这是植物表观遗传领域组蛋白修饰、DNA修饰及其相互作用的又一发现。该研究加深了人们对复杂的表观遗传调控网络的认识。

MicroRNAs (miRNAs)是当前生命科学研究的热点领域之一。miRNAs通过转录后降解或者抑制翻译过程参与基因的表达调控。虽然有证据表明,miRNAs在植物响应环境逆境条件的反应中有重要作用,但是联系逆境诱导与miRNA加工的具体机制却报道较少。山东农业大学郑成超研究组通过对拟南芥miRNAs的研究,发现了一个逆境诱导的选择性剪切(alternative splicing)过程。他们的研究发现,拟南芥的一个由内含子形成的miRNA (intronic miRNA)——miR400与其源基因(host gene)At1g32583共转录;热处理抑制成熟miR400的表达,但却上调miR400转录本的水平。进一步的研究发现,热胁迫特异地诱导在源基因的第1个内含子(共306 bp)处发生一个选择性剪切过程,而此处正是形成miR400的部位;通过这样的剪切,该内含子的一个100 bp片段被切除,其余的206 bp(其中包含miR400的转录本)则仍然保留在其源基因中。因此,热胁迫所诱导的这一选择性剪切导致了

miR400原初转录本的大量累积以及低水平的成熟miR400(Yan et al., 2012)。这一研究结果为证明在植物中选择性剪切是一个联系miRNAs与环境胁迫响应的重要调控机制提供了直接的实验证据;同时,为阐明逆境条件下miRNA加工的调控机制提供了新证据,是有关调控miRNA机制方面的重要进展。

MicroRNAs在植物生长发育中的功能已有大量研究,但在伤害反应中的作用报道较少。“国立”台湾大学郑石通研究组发现,马铃薯(*Solanum tuberosum*)伤害反应中的miR828仅在叶片中表达,受伤害的诱导,但不受乙烯、过氧化氢、茉莉酸和NO的影响,cGAM是伤害诱导叶片miR828积累所必需的。实验证实*lbMYB*和*lbTLD*是miR828的靶基因,超表达miR828前体可影响木质素和过氧化氢的含量。该研究表明,cGAM调节伤害反应的miR828,抑制*lbMYB*和*lbTLD*的表达,继而引起木质素和过氧化氢的积累,参与伤害反应(Lin et al., 2012b)。除参与抗病反应外,小RNA还参与植物对环境适应性等多方面的调控,如植物激素ABA和非生物胁迫都导致大量小RNA的积累,但其作用机理尚不清楚。上海交通大学梁婉琪研究组研究了*miR168a*在植物胁迫反应中的作用机制,发现与*ago1-27*突变体一样,*miR168a*过表达导致植物对ABA超敏感和抗旱;相反,*miR168a*突变则使植物对ABA不敏感及不抗旱。而*miR168a*本身的表达又受ABA和干旱的诱导(Li et al., 2012j)。提示*miR168a*和AGO1的相互调控在植物抗逆反应中起重要作用。

植物中的Dicer和Dicer-like(DCL)蛋白是小分子RNA合成的关键组分,并且其在真核生物进化过程中是保守的。许多遗传和生化实验证明,Dicer蛋白在小分子RNA代谢过程中具有功能特异和冗余性。拟南芥中有4个编码DCL蛋白的基因(*DCL1-4*),而水稻中有6个,即*DCL2*和*DCL3*分别多出1个拷贝。高等植物进化出多种第III类RNA酶以产生或调节各种功能特异的小RNA。在水稻中大量的基因簇是1个或2个小RNA(miR2118和miR2275)的靶标,从而在特定的阶段产生2种不同形式的次级小分子RNA(21 nt或者24 nt)。这2类特定的小分子RNA的合成和功能尚不清楚。中国科学院遗传与发育生物学研究所曹晓风研究组对编码第III类RNA酶的DCL家族蛋白基因(包括*OsDCL1*, -3a, -3b和-4)的功能进行了研究。通过对野

生型和突变体 *osdcl4-1* 不同组织的小RNA分子进行深度测序, 发现21 nt形式的小分子RNA(包括反义小分子RNA(*tasiRNA*)和1 000多个小分子RNA)位点的加工在很大程度上依赖于OsDCL4。而24 nt形式的小分子RNA的加工需要DCL3的同源蛋白OsDCL-3b(而不是OsDCL3a), 这暗示了DCL3家族蛋白的功能在进化过程中出现了分化。使用RLM-RACE和PARE法分析证实了大多数的21 nt和24 nt的小分子RNA簇分别来自miR2118和miR2275。另外, 这2类小分子RNA的积累还需要OsDCL1蛋白的活性。而且这2类小分子RNA主要在水稻雄蕊中表达, 并很可能在单子叶植物中是保守的。该项研究揭示了水稻DCL家族蛋白OsDCL4、OsDCL3b和OsDCL1在21 nt和24 nt这2类特异的小分子RNA合成中的不同作用, 并且证明了这些小分子RNA可能在水稻雄蕊发育过程中起主要作用, 从而为进一步研究该类型小分子RNA的功能奠定了基础(Song et al., 2012a)。

曹晓风研究组还报道了OsRDR6(拟南芥RDR6的水稻同源蛋白)在不同类型和大小的小RNAs的生物合成中起作用。该研究分离了1个水稻*osrd6-1*突变体, 该突变体表现温度敏感并产生有缺陷的小穗。*tasiR-ARFs*是从TAS3位点产生的保守siRNAs, 其靶基因是生长素响应因子(包括*ARF2*和*ARF3/ETTIN*)。水稻*osrd6-1*突变体中*tasiR-ARFs*的积累减少, 这与突变体的表型相一致。小RNA的高通量测序表明, 除了*tasiRNAs*外, 21nt的小RNAs也在很大程度上依赖于OsRDR6。研究还发现*osrd6-1*中24 nt的小RNAs也有很大变化。该研究揭示了OsRDR6在小RNA生物合成中的作用, 也直接阐明了在水稻发育中*tasiR-ARFs*的关键作用(Song et al., 2012b)。

生长素影响植物生长和发育的各个方面, 包括茎的伸长、向光性、重力反应、顶端优势及侧根和不定根的形成。生长素促进Aux/IAA转录阻遏物的降解, 从而使生长素响应因子(ARFs)激活生长素响应基因的转录。Aux/IAA转录阻遏物的降解, 需要运输抑制剂响应蛋白(TIR1), 它是一种生长素受体蛋白。生长素结合到TIR1的F-box亚基上, 使Aux/IAA与TIR1的相互作用更加稳固。这种相互作用导致Aux/IAA泛素化, 随后被降解。保守的小RNA在不同的物种中作用于保守的同源基因。miR393是一个保守的小RNA家族。拟南芥有4个F-box基因, 即*TIR1*、*AFB1*、*AFB2*

和*AFB3*, 都是miR393的靶基因。水稻miR393由MIR393a和MIR393b编码。最近, 通过降解组测序法和5'-RACE鉴定出来2个保守的小RNA靶基因*OsTIR1* (Os05g05800)和*OsAFB2* (Os04g32460)。基因组广谱分析表明拟南芥和水稻有明显不同的小RNA调节系统。其表达水平和功能变化多端, 使小RNA靶模块调控网络具复杂性。浙江省细胞与基因工程重点实验室朱睦元研究组对小RNA进行研究。这项研究描绘了水稻miR393家族的2个成员和它们的靶基因*OsTIR1*和*OsAFB2*。这2个基因与拟南芥*TRANSPORT INHIBITOR RESPONSE 1 (TIR1)*基因的同源性最高。他们发现miR393家族的成员拥有不同的表达模式。miR393a在冠根和侧根原基中表达, 也在胚芽鞘中表达。miR393b在茎顶端分生组织中表达。在过表达miR393a/b的转基因植株中生长素信号转导表型非常明显, 主要包括剑叶叶角增大, 主根和冠根生长改变。而且, *OsAFB2*和*OsTIR1*抑制的株系在孕穗期剑叶叶角增大, 与miR393过表达植株表型相似。酵母双杂交和双分子荧光互补实验显示, *OsAFB2*和*OsTIR1*与*OsIAA1*互作。miRNA393的表达变化多样意味着小RNA可能在物种进化中起作用。小RNA靶模块的保守机制表明, 小RNA介导的生长素信号转导在植物生长发育过程中具有重要的作用(Bian et al., 2012)。

真核生物的基因组时刻受到各种外环境和内环境因素的胁迫, 常会发生DNA损伤。一旦DNA发生损伤, 生物体会启动各种DNA修复机制。保守的ATM和ATR激酶信号途径常被诱导以启动DNA修复机制, 并引起有丝分裂细胞周期的停滞或延迟。目前发现的很多DNA修复相关蛋白都含有铁硫簇作为共因子, 铁硫蛋白的生物合成需要专门的铁硫簇组装途径(CIA), 这一过程通常发生在真核生物的线粒体、细胞质和质体中。拟南芥中CIA途径中的绝大多数组分均已发现, 然而只有ATM3和NBP35的功能得到阐述。中国科学院上海生命科学研究院植物生理生态研究所崔晓峰研究组发现, 拟南芥*ASYMMETRIC LEAVES1/2 ENHANCER7 (AE7)*基因参与细胞质内铁硫簇组装途径, 从而参与维持基因组的稳定。该基因编码一个进化上保守的DUF59 (Domain of Unknown Function 59)家族的蛋白。*ae7-2*强突变体是胚胎致死的, 而*ae7 (ae7-1)*弱突变体虽然可育, 但表现

出高度积累的DNA损伤,导致DNA损伤的响应以及细胞周期停滞。AE7与CIA1、NAR1和MET18形成复合物,这个在进化上高度保守的复合物参与真核生物细胞质和细胞核中铁硫蛋白的形成。在*ae7-1*突变体中,细胞质内铁硫酶顺乌头酸酶和细胞核内铁硫酶DNA糖基化酶ROS1的活性降低。此外,研究还发现,与*ae7-1*突变体相似,拟南芥中线粒体ATP binding cassette转运蛋白ATM3/ABCB25对细胞质铁硫蛋白的活性是必需的,该蛋白发生突变后也会导致基因组的稳定性下降。这些结果表明,AE7是CIA途径中的核心组分,它通过铁硫蛋白的组装使植物线粒体与核基因组的稳定性相联系。该研究结果阐明了细胞核外因素对维持基因组完整性的重要性(Luo et al., 2012a)。

7 细胞骨架与物质运输

7.1 细胞骨架及其结合蛋白

肌球蛋白(myosins)是基于微丝骨架的马达蛋白,它是具有多基因编码的超家族,在细胞的许多生理过程中都有重要的功能。上海大学宋任涛研究组从玉米中鉴定到一个新的编码myosin XI蛋白的基因*opaque1 (o1)*,并对其功能进行了细致的分析。*o1*是一个经典的玉米种子突变体,具有不透明的胚乳(*opaque endosperm*)和正常的玉米蛋白(zein)含量。*o1*胚乳细胞中出现膨胀的内质网(endoplasmic reticulum, ER)结构及数量增加且体积较小的畸形蛋白体(protein body)。该研究组利用图位克隆方法分离到*O1*基因,发现其编码一个植物myosin XI家族成员myosin XI-I, myosin XI-I在发育的玉米粒中大量表达。在胚乳细胞中*O1*蛋白与粗面内质网(rough ER)以及蛋白体相关联。将*O1*尾部区域(C-端的644个氨基酸)在烟草(*Nicotiana benthamiana*)细胞中过量表达,结果显著抑制了ER的流动。酵母双杂交分析结果表明,*O1*与ER之间可能通过一个HSP70互作蛋白(HSP70-interacting protein)发生连接。这一研究结果证明了*O1*蛋白通过影响ER的形态和运动对蛋白体的生物合成过程发挥作用,并最终影响胚乳组织(Wang et al., 2012d)。该研究成果提出了一个新的ER形态和运动如何控制蛋白体结构的调控过程,对于有关胚乳细胞发育以及肌球蛋白功能等方面的研究都有重要意义。

ARCP蛋白(含有Armadillo重复的蛋白)在真核生

物界具有保守性,在多种生物学过程中起作用。ARCP调节微管的稳定性,普遍存在于哺乳动物和真菌界,但对于植物中这一机制还知之甚少。纤维素合酶互作蛋白1(CSI1)是拟南芥ARCP蛋白,但对其生理功能尚缺乏深入的了解。薛红卫研究组对拟南芥ARCP蛋白进行了功能鉴定,证明该蛋白在根和花药发育方面起关键作用。CSI1在花药组织中高度表达,该基因的3个T-DNA插入敲除突变体表现出花药开裂方面的缺陷,这一缺陷可以被哺乳动物微管稳定蛋白MAP4部分恢复,表明CSI1是通过稳定微管骨架起作用的。体外微管结合、免疫荧光和免疫共沉淀实验表明,CSI1与微管在体内相互作用。用微管解聚剂黄草消进一步证明CSI1的缺乏导致了微管去稳定,从而说明CSI1在保持微管稳定性方面具重要作用。CSI1响应干旱胁迫发生的动态变化充分证明了CSI1在干旱诱导的微管解聚和重排方面起重要作用,而这又对花药的发育起重要作用(Mei et al., 2012)。该研究结果表明,CSI1通过调节微管的稳定性以及细胞的形态建成在花药的发育过程中起关键作用。

膜脂在细胞代谢以及信号转导过程中起着基本的结构和调控作用。南京农业大学章文华研究组报道了磷脂酶D(PLD)的一种产物磷脂酸(PA)通过调控微管结合蛋白MAP65-1的活性参与响应盐胁迫反应。敲除*PLD α 1*基因会导致盐引起的微管组织破坏程度增加,在胁迫期间以及去除胁迫后,这种破坏不能复原。盐会影响MAP65-1与微管的结合,导致*pld α 1*细胞中微管解聚,外源施用PA会减轻这种作用。PA与MAP65-1结合后,可增强MAP65-1在微管聚合以及成束上的活性。过表达MAP65-1能够增强拟南芥细胞对盐胁迫的耐受性。MAP65-1的8个氨基酸缺失突变体不能与PA结合,丧失了微管成束活性,也不能增强拟南芥对盐胁迫的耐受性。*pld α 1 map65-1*双突变体比任意一个单突变体对盐胁迫更加敏感。这些研究结果表明,PLD α 1衍生的PA与MAP65-1结合后,可调控微管的稳定及对盐胁迫的耐受性。MAP65-1是PA的一个靶蛋白,该蛋白揭示出在环境胁迫引起的信号转导过程中膜脂与细胞骨架之间的功能性联系(Zhang et al., 2012i)。这一研究结果提出了植物中磷脂酸通过调控微管结合蛋白活性参与盐胁迫反应的新机制,是植物逆境生理研究方面的重要进展。

油菜素内酯(BRs)在植物生长和细胞形态建成过

程中起重要作用, 例如下胚轴的伸长生长。同时, 大量的研究也表明微管骨架参与并调控下胚轴细胞的生长。但是并不清楚在下胚轴细胞的生长调控过程中, BRs与微管骨架的功能关系。中国农业大学毛同林研究组的研究表明, BRs通过影响下胚轴细胞周质微管的排列方式和稳定性介导下胚轴的伸长生长。进一步在拟南芥中鉴定到一个新的微管去稳定蛋白MICROTUBULE DESTABILIZING PROTEIN40 (MDP40), 该蛋白作为下胚轴生长的正调控因子参与BR调控下胚轴生长的生理学过程。BR信号通路中的重要转录因子BRASSINAZOLE-RESISTANT1直接调控了MDP40基因的转录水平。过量表达MDP40可以部分恢复BR合成酶缺陷突变体*de-etiolated-2*植株的下胚轴短的表型。MDP40 RNA干扰的转基因植株的下胚轴细胞中周质微管发生重排, 且对BR处理较不敏感。这些研究结果证明了MDP40是下胚轴生长的一个重要调控因子, 其参与了BR调节周质微管重新排列的生理学过程(Wang et al., 2012m)。该项研究揭示了BRs通过MDP40调控微管骨架, 进而介导下胚轴细胞伸长生长的分子机制。

微丝在花粉管中形成具有特定功能和结构的亚细胞结构。亚顶端的“流苏状”(fringe structure)微丝结构在花粉管顶端生长过程中起着重要作用。然而这种“流苏状”微丝结构产生和维持的分子机制依然不是很清楚。北京师范大学任海云研究组从百合中克隆了一个cDNA全长为2 606 bp, 分子量约为77 kDa的fimbrin-like蛋白, 将其命名为FIMBRIN1(FIM1), 并对其在花粉管中的功能进行了研究。LI-FIM1偏向于在花粉中表达, 并集中定位在花粉管亚顶端“流苏状”微丝和“槽部”区域纵向排列的微丝束上。在百合花粉中, 利用显微注射方法引入LI-FIM1的抗体能够抑制花粉管的顶端生长并破坏“流苏状”微丝结构。此外, 该研究鉴定了LI-LIM1在与百合亲缘关系最密切的拟南芥*fim5*突变体中的功能。*fim5*突变体花粉管的直径在生长早期更大, 但在生长后期能够恢复正常状态, 花粉管的生长速度也更慢。*fim5*突变体中的“流苏状”微丝结构在生长早期和后期都是不完整的。稳定表达*fim5pro::GFP::LI-FIM1*能够明显恢复拟南芥*fim5*突变体花粉管“流苏状”微丝结构和花粉管的生长速度。体外生化分析表明LI-FIM1能够使微丝成束。因此, 该项研究鉴定了一个能够通过使微丝成束来稳

定“流苏状”微丝结构且在百合花粉管顶端生长中起重要作用的fimbrin蛋白, 为阐明花粉管微丝结构的维持机制提供了重要的实验依据(Su et al., 2012a)。

植物细胞微丝骨架参与了植物厚壁组织发育的生理学过程, 然而微丝骨架在其中调控作用的具体分子机制并不清楚。中国科学院植物研究所黄善金研究组在拟南芥中鉴定了微丝结合蛋白VILLIN的同源异构体VLN2和VLN3, 它们在厚壁组织的发育过程中功能相似, 并发挥着重要作用。对*vln2 vln3*双突变体的茎进行切片, 观察结果显示茎的尺寸和维管束的数目减少, 然而次生细胞壁的合成(包括维管束纤维细胞的长度)没有发生改变。生化分析结果显示VLN2与VLN3类似, 对微丝可以起到“加帽”、“切割”和使微丝成束的作用, 这些生化特征与*vln2 vln3*双突变体中观察到的微丝以及微丝束数量的减少是一致的, 说明VLN2与VLN3通过调控微丝束的形成参与厚壁组织的发育(Bao et al., 2012)。该项研究成果为植物细胞微丝骨架直接参与维管束发育的生理学过程研究提供了直接的遗传学证据, 也为后期维管束的形成与微丝骨架的功能关系分析提供了重要依据。

7.2 细胞结构和物质运输

内吞作用对于膜蛋白的维持、质膜中的油脂构成以及从细胞外获得物质是非常重要的。依赖及不依赖于网格蛋白的胞吞过程已经在酵母和动物中进行了广泛研究, 然而在植物中胞吞途径所涉及物质内化和细胞间物质交换依然有待进一步阐明。林金星研究组利用GFP-Flot1转基因拟南芥植株, 通过共聚焦显微镜分析和免疫胶体金标记的透射电子显微镜等方法研究了GFP-Flot1阳性囊泡形成的空间和动态变化。根据胶体金颗粒结构, 大小在100 nm左右的囊泡, 比30 nm的与网格蛋白相结合的有被小泡要大得多。GFP-Flot1也没有与橙色荧光标记的网格蛋白轻链共定位。变角全内反射荧光显微镜技术(variable-angle total internal reflection fluorescence microscopy)的观察结果也显示, GFP-Flot1阳性斑点的动态变化与网格蛋白相结合的橙色荧光斑点的动态变化不同。此外, 膜上微小区域的破坏会引起Flot1阳性斑点的明显变化。对于人造小RNA *flot1*转基因拟南芥的分析表明, 在转录水平上*Flot1*的减少会导致芽和根的分生组织规格减小, 致使幼苗生长迟缓。该研究组的研究

结果支持了这样的假设: 在植物细胞中, *Flot1* 参与不依赖于网格蛋白的胞吞途径, 从而在幼苗发育中起作用(Li et al., 2012g)。这一研究结果不仅提出了解释植物细胞内吞机理的实验证据, 而且也提供了研究植物细胞囊泡运输的重要方法。

细胞内膜系统具有非常重要的生理功能。定位于内膜系统的膜蛋白对于内膜系统的功能有关键作用。在哺乳动物和酵母细胞中, 内膜蛋白(EMPs)有9个进化上保守的跨膜家族, 其特点是具有大的腔N端, 9个跨膜区域和1个短的胞质尾区。拟南芥基因组中含有12个内膜蛋白的成员(*EMP1-EMP12*), 但尚不清楚这些蛋白的亚细胞定位和功能。香港中文大学姜里文研究组分析了拟南芥*EMP12*的亚细胞定位及定位机制, 并证明: (1) 拟南芥转基因株系中, 内源的*EMP12*(由*EMP12*抗体检测到)和GFP-*EMP12*融合蛋白都定位于高尔基体上; (2) 在拟南芥细胞中, GFP与*EMP12* C末端的融合会引起*EMP12*-GFP错误定位, 使其到达后期的高尔基体腔内和液泡中, 从而导致GFP-*EMP12*融合蛋白降解; (3) *EMP12*的胞质尾区含有双重的分拣信号(内质网输出信号和高尔基体的滞留信号, 它们分别与COPII和COPI亚基互作); (4) 在获得性功能分析中, 高尔基体中*EMP12*的高尔基滞留基序保留有几种高尔基体后期膜蛋白。这些分类信号在所有植物EMP亚型中是高度保守的, 因此这很可能解释了在植物细胞中内膜蛋白的定位机制(Gao et al., 2012a)。这一研究结果为探讨植物细胞内膜蛋白的作用机制奠定了重要的实验和理论基础。

植物液泡是重要的存储过量铁元素的细胞器, 然而这种存储作用对于提高主要粮食作物中铁含量的效果如何并不清楚。中国科学院上海生命科学研究院植物生理生态研究所龚继明研究组从水稻中分离并研究了*OsVIT1*和*OsVIT2*基因的功能。这2个基因与拟南芥中的*VIT1*同源性较高。瞬时表达结果显示*OsVIT1*-GFP和*OsVIT2*-GFP定位在液泡膜上。在酵母*Dccc1*和*Dzrc1*突变体中异源表达*OsVIT1*和*OsVIT2*可以部分恢复其铁和锌敏感的表型, 并导致液泡中 Fe^{2+} 、 Zn^{2+} 和 Mn^{2+} 的积累, 说明在酵母中*OsVIT1*和*OsVIT2*的功能是运输 Fe^{2+} 、 Zn^{2+} 和 Mn^{2+} 跨液泡膜进入液泡。*OsVIT1*和*OsVIT2*在水稻旗叶和叶鞘中表达量很高。与*OsVIT1*相比, *OsVIT2*高度地

应答 Fe^{2+} 处理。有趣的是, 功能缺失*OsVIT1*和*OsVIT2*可导致水稻种子中Fe/Zn的积累, 在旗叶中Fe/Zn含量则相应地降低, 说明提高了源库之间Fe/Zn的转运(Zhang et al., 2012m)。该项研究可能为调控粮食作物中Fe/Zn分配提供了重要策略。

在细胞有丝分裂过程中, 线粒体增殖和融合平衡会被打破, 但在植物细胞中产生这一现象的具体机制仍不清楚。林金星研究组与日本实验室合作, 利用线粒体基质定位了Kaede蛋白(mt-Kaede), 并在烟草BY-2悬浮细胞中分析了线粒体增殖过程的动态变化。通过对有丝分裂过程中mt-Kaede的荧光观察以及用电子显微镜分析不同阶段线粒体的大小, 表明在有丝分裂过程中线粒体的增殖过程占主导地位。使用质谱方法对细胞中动力蛋白(dynamin)的相关蛋白AtDRP3A和AtDRP3B进行分析, 发现所鉴定的蛋白与细胞骨架以及蛋白的磷酸化和泛素化等生理过程相关。AtDRP3A和AtDRP3B在细胞分裂中期受到磷酸化调控, 并被部分降解。另外, 微管骨架也被检测到参与了细胞分裂过程中线粒体的增殖(Wang et al., 2012c)。该项研究结果为解析与细胞周期转变相关的线粒体形态变化机制提供了重要理论证据。

8 营养的转运及胁迫适应

8.1 磷的转运及胁迫适应

磷是植物生长发育所必需的大量营养元素。虽然土壤中磷的总含量很高, 但在自然生态系统和农业生态系统中, 磷很容易被土壤中的有机和无机成分快速固定, 从而使磷成为植物生长的限制因素之一。为了适应土壤磷酸盐(Pi)的低可用性, 植物进化出多种策略对从土壤中Pi的采集及在不同器官和亚细胞间合理分布进行优化。水稻是亚洲重要的粮食作物, 产量一直为低磷利用率所限。为了提高在磷缺乏条件下水稻的产量, 需对水稻响应和适应低磷胁迫的分子机制进行研究, 尤其需对感受和响应磷缺乏信号的新基因及其信号转导通路的分子机制进行研究。中国科学院植物研究所张文浩研究组从磷酸盐缺陷培养基上生长的水稻(*Oryza sativa* ssp. *japonica*)植株的基因芯片数据表达谱中, 筛选出一个新的R2R3 MYB转录因子, 命名为*OsMYB2P-1*(*MYB2phosphate-responsive gene 1*)。磷缺乏条件下可以诱导*OsMYB2P-1*表

达。*OsMYB2P-1*定位在核中并且显示转录激活活性。在拟南芥和水稻中过表达*OsMYB2P-1*都可以提高植株对磷缺乏的耐受性, 而通过RNA干扰抑制水稻*OsMYB2P-1*的表达可以使转基因水稻对磷缺乏更敏感。此外, 在磷充足的条件下, 过表达*OsMYB2P-1*植株的主根比野生型的短; 而在磷缺乏条件下, 过表达*OsMYB2P-1*植株的主根和不定根都长于野生型。这些研究表明, *OsMYB2P-1*可能与根系结构调控密切相关。过表达*OsMYB2P-1*可导致磷响应基因(如水稻UDP-异鼠李糖合成酶基因、*OsIPS1*、*OsPAP10*、*OsmiR399a*和*OsmiR399j*)的表达增强。相反, 过表达*OsMYB2P-1*则会抑制磷充足和磷缺乏条件下*OsPHO2*的表达。此外, 在*OsMYB2P-1*过表达植株中, 低亲和性Pi转运蛋白的编码基因*OsPT2*的表达量在磷充足条件下会上调; 高亲和性Pi转运蛋白的编码基因*OsPT6*、*OsPT8*和*OsPT10*则在磷缺乏的条件下表达量才会上调, 这表明*OsMYB2P-1*可以作为Pi依赖的调控子以控制磷转运蛋白的表达。上述研究结果表明, *OsMYB2P-1*是水稻中一个新的与磷饥饿信号相关的R2R3 MYB转录因子(Dai et al., 2012c)。该研究结果为揭示磷缺乏条件下水稻对磷的吸收和转运的调节机制提供了重要证据。

很多植物中, 已有关于Pht1家族的许多与磷饥饿和菌根调控相关的磷转运蛋白功能的报道, 然而磷转运蛋白在不受磷供应变化的调控方面的功能研究甚少。南京农业大学徐国华研究组对水稻中Pht1家族13个磷转运蛋白之一Pht1;1 (*OsPT1*)的功能进行了研究。*OsPT1*在根部和冠部的各种细胞中组成型表达, 且表达量较高。*OsPT1*能够互补质子耦合磷转运体在酵母磷吸收缺陷突变体中的活性。与野生型冠部所含的充足磷相比, *OsPT1*过表达植株含有显著过剩的磷, 而RNAi植株中的磷则明显不足。这些转基因植株对磷供应的响应通过以下过程得到进一步的证实: 根细胞膜电位去极性的变化, 根毛发生, 33P吸收速率和转运, 以及在磷充足条件下幼叶中磷的积累。进一步研究发现, *OsPT1*的表达水平在*OsPHO2*突变体中显著升高, 而在*Phosphate Starvation Response2*中无变化, 表明*OsPT1*参与了*OsPHO2*调控的磷转运途径(Sun et al., 2012e)。这些结果说明*OsPT1*是Pht1家族的重要成员之一, 在水稻磷充足的条件下参与磷的吸收和转运。

泛素化的蛋白降解途径对于蛋白功能具有重要的调控作用。拟南芥*pho2*突变体中泛素化结合酶E2缺陷, 致使吸收的磷增加以及从根向冠运输的磷增多, 从而导致植物体内产生无机磷毒性。为了阐明依赖于PHO2调控途径的下游成分, “中央研究院”(中国台湾)邱子珍研究组鉴定出2个*pho2*的抑制子, 它们是*PHO1*基因的错义突变, *PHO1*与磷装载到木质部有关。该研究组发现*PHO1*的蛋白水平在*pho2*中升高, 在*pho2*的2个抑制子中积累则不明显, 这些证据支持了*PHO1*与*PHO2*的遗传学相互作用。*CHX*与胞内半胱氨酸蛋白酶抑制剂E-64d处理的结果进一步显示, *PHO1*的降解依赖于*PHO2*, 并且参与了多泡体介导的空泡水解。通过烟草叶片的瞬时表达系统, 证明了*PHO1*与*PHO2*在内膜上的部分共定位以及物理上的相互作用。*PHO2*的泛素化结合活性对于*PHO1*的降解也是必需的(Liu et al., 2012e)。这一研究发现了一个重要的分子机制: 内膜上*PHO2*通过调控*PHO1*的降解从而维持植物体内的磷动态平衡。

在植物和酵母中, 很多含有SPX基序的蛋白质参与了无机磷的转运和信号转导过程。虽然很多SPX基序的蛋白亚家族成员的功能已经被报道, 但SPX-MFS亚家族的功能仍不清楚。浙江大学寿惠霞研究组通过实时定量PCR分析了受重要调节因子*OsPHR2*和磷“饥饿”所调节的SPX-MFS亚家族的基因水平变化, 结果发现*SPX-MFS*主要在茎中表达, 且*OsSPX-MFS1*和*OsSPX-MFS3*的表达水平受低磷抑制, *OsSPX-MFS2*的表达水平则受低磷诱导。通过对*OsSPX-MFS1*突变体(*mfs1*)和*osa-miR827*过表达植株(*miR827-Oe*)进行分析, 发现*OsSPX-MFS1*表达水平的变化会引起叶片中磷平衡的改变。在酵母中异源表达*OsSPX-MFS1*, 结果说明其可能参与了磷转运的生理学过程(Wang et al., 2012b)。该项研究结果表明, *OsSPX-MFS1*对维持叶片中磷的平衡至关重要, 并有可能作为磷的一个潜在转运器发挥生理学功能。

华南农业大学廖红研究组报道了1个高效根瘤菌株, 该菌株能够在田间和水培中促进固氮和磷营养。之后, 他们对根瘤的高亲和磷酸转运子基因*GmPT5*开展了研究, 发现在低磷状态下该基因表达升高。研究结果表明, 该基因在根与根瘤的结合处表达, 超表达或敲减该基因可改变转化大豆的结瘤与根生长, 这

种改变部分依赖于磷的供给。进一步的体外和原位放射性磷吸收实验证明,在缺磷条件下,*GmPT5*主要负责Pi从根向根瘤的运输,以保持根瘤中磷的动态平衡,进而调节根瘤的形成和生长(Qin et al., 2012b)。

8.2 氮的转运及胁迫适应

徐国华研究组报道了一个水稻维管特异的硝酸盐转运蛋白,该蛋白属于高亲和力硝酸盐转运蛋白2(NRT2)家族成员,命名为OsNRT2.3a。OsNRT2.3a定位于木质部薄壁细胞的质膜上。该蛋白基因敲减的RNAi植株表现出木质部硝酸盐载运量减少,在0.5 mmol·L⁻¹硝酸供给下植株生长减缓;与野生型相比, RNAi植株根中的硝酸盐和总氮含量高而茎中的低,但根对硝酸盐的吸收无影响; OsNRT2.3b、OsNRT-2.4和OsNAR2.1表达无显著差异,但OsNRT2.1和OsNRT2.2的表达下调,硝酸还原酶转录增加。因此推测,低硝酸盐供应时水稻OsNRT2.3a在从根向茎的硝酸盐运输中发挥重要作用(Tang et al., 2012b)。

*NRT1.5*作为木质部硝酸根装载蛋白基因,与木质部硝酸根卸载蛋白基因*NRT1.8*在多种逆境条件下具有反向的协同表达特征,而这种协同表达的一个共同结果是使得更多的硝酸盐留在根部。由此得出推论:*NRT1.5*是否为硝酸根逆向再分配过程中的另外一个关键调控因子?硝酸根逆向再分配是否为逆境适应的一种普适机制?龚继明研究组通过对*nrt1.5*突变体及*nrt1.5 nrt1.8*双突变体进行分析,发现硝酸根逆向再分配的增强能够提高植物对多种逆境的抗性,预示该机制可能为逆境适应的一种通用机理。此外,遗传学及生理学证据表明:*NRT1.5*可能作用于*NRT1.8*的生理上游,而且二者通过共同的下游机制调节硝酸根介导的植物逆境抗性机理(Chen et al., 2012a)。

铵态氮不仅是植物偏好的一种无机氮源,而且也是氮代谢的主要中间物质,但是多数植物对铵敏感,这限制了铵态氮肥的施用和氮利用效率的进一步提高。然而,目前对植物如何适应富铵营养环境的分子生物学机制了解甚少。中国科学院南京土壤研究所施卫明研究组通过铵敏感性遗传筛选,获得了1个铵超敏感、叶色黄化的拟南芥突变体*amos1(ammonium overly sensitive 1)*,并证明*amos1*是一个定位于质体的S2P(site-2 protease)类型的金属蛋白酶EGY1(Ethylene-dependent Gravitropism-deficient and

Yellow-green-like Protein 1)的等位突变。转录组分析发现大部分已知的铵响应基因在*amos1*中的表达水平明显下降,表明叶绿体定位的AMOS1/EGY1是在转录水平调控富铵响应核基因表达的关键分子组分。进一步分析结果显示,ABA信号是AMOS1/EGY1依赖的铵响应质体反馈信号的一条重要但非唯一的下游信号途径。这些结果表明,植物在富铵环境下,叶绿体接受胁迫信号,启动了AMOS1/EGY1依赖的质体反馈信号,并整合ABA信号,进而调控核基因转录,以应对和适应富铵环境(Li et al., 2012c)。这一研究揭示了质体反馈信号在植物应对高氮养分的调控信号网络中发挥重要作用,也为提高铵态氮的利用效率提供了新的研究线索。

9 环境胁迫与适应

9.1 植物抗病机制

在长期进化过程中,植物形成了一套复杂的防御系统来适应生物和非生物逆境。农作物与病原等逆境因子的相互作用是农业生产面临的重大问题,在进化过程中植物进化出2种抵抗病原微生物的免疫机制:病原微生物相关分子模式诱导的免疫(MPI)和病原效应物诱导的免疫(EPI)。在EPI中,病原注入植物细胞的效应物被植物细胞中的抗性基因R受体识别,并启动抗性反应。其中CC-NBS-LRR类R蛋白介导的抗性需要膜蛋白NDR1的参与,而TIR-NBS-LRR介导的抗性需要EDS1的参与。同样,病原微生物也可以分成活体营养型(biotrophic pathogen,如白粉病菌*Golovinomyces cichoracearum*)和坏死营养型(necrotrophic pathogen,如*Botrytis cinerea*)两类。前者与水杨酸有关,而后者与茉莉酸和乙烯有关。遗传突变筛选发现通常有3类宿主抗性突变:非宿主侵染抗性(如*pen1-pen3*)、无细胞死亡的抗性(如*pmr1-pmr6*)和伴随细胞死亡的抗性(如*edr1-edr3*)。为了进一步解析白粉病的致病机理,唐定中研究组以*ndr2*和*edr1*突变体为材料,克隆了一个新的*ndr2*抑制因子SR1和一个*edr1*的抑制因子HPR1。SR1是一个CaM结合蛋白,可与其下游基因启动子的CGCG box结合,激活EDS1、NDR1和EIN3等下游基因的表达,参与植物的抗病反应(Nie et al., 2012)。而HPR1是mRNA加工和运输(THO/TREX)复合体的一个组分,这一发现把

mRNA运输、白粉病抗性和乙烯信号联系在一起(Pan et al., 2012)。李传友研究组发现, 当坏死营养型病原菌(*Alternaria brassicicola*)侵染拟南芥时, 可诱导生长素合成相关基因的表达, 抑制生长素运输, 从而增强宿主植物对生长素的响应(Qi et al., 2012a)。

茉莉酸(JAs)存在于所有高等植物中, 是植物对病原性微生物和虫害防御反应的关键激素, 能调节高等植物的发育、应答外界刺激以及调节基因的表达。绿叶挥发性物质(GLVs)主要包括六碳和九碳的醛、醇及其相应的酯类, 是植物在正常状态下或者受到机械损伤及虫害等胁迫时, 体内的C18和C16不饱和脂肪酸(其中包括亚麻酸或亚油酸)经过脂质代谢途径中的脂氧合酶和脂氢过氧化物裂解酶催化而形成的。作为启动植物防御机制的信号分子, 这类挥发性物质通过长距离的气态传输在植物与病原菌、植物与植食性昆虫、植物自身和相邻的植物之间起作用, 从而介导防御性反应。JAs和GLVs作为植物重要的信号分子, 在防御昆虫和病原菌的应答反应方面起到各自不同的作用。然而, 植物是如何通过调控JA和GLVs的含量水平而进行特异的防御应答反应的机制目前尚不清楚。何祖华研究组和浙江大学娄永根研究组鉴定并分析了水稻HPL3基因的功能, 其编码1个介导植物特异防御反应应答的脂氢过氧化物裂解酶(HPL)OsHPL3/CYP74B2。水稻hpl3-1功能丧失性突变体表现出整个叶片的类病斑表型。生化实验表明OsHPL3本身具有HPL活性, 能水解氢过氧化亚麻酸生成叶片挥发性物质。hpl3-1能增强对JAs、胰蛋白酶抑制剂和其它挥发物的诱导作用, 但降低了包含(Z)-3-hexen-1-ol(叶醇)在内的GLVs(叶片挥发物)的含量。OsHPL3对BPH褐飞虱具有正调控抗性作用, 而负调控二化螟的抗性作用。而且, hpl3-1对BPH褐飞虱、稻虱缨小蜂的寄生卵比野生型更具吸引力, 这很可能是由于褐飞虱诱导出的叶挥发物的释放量增加造成的。有趣的是, hpl3-1也能提高对水稻白叶枯病的抗性。因此, OsHPL3通过影响JAs、GLVs及其它挥发物的含量来调控水稻防御特异性, 从而产生对不同入侵病原菌的应答反应。OsHPL3功能缺失提高了对二化螟的抗性, 但显著降低了对刺吸式口器害虫(褐飞虱)的抗性(Tong et al., 2012b)。

大豆疫霉菌(*Phytophthora sojae*)编码几百个LxLR类效应物来调控宿主抗性, 大部分LxLR效应物

的作用机制还不清楚。南京农业大学王源超研究组研究了其中1个效应物Avh241的作用机理, 发现它既可以诱导植物对*P. sojae*的易感性, 又可以诱导宿主细胞凋亡。后者依赖于LxLR诱导物在细胞质膜上的定位和2个MAPK激酶, 推测Avh241可能通过2种不同的机制调控植物细胞的抗性反应(Yu et al., 2012d)。

华中农业大学王石平研究组发现, 锌指转录因子C3H12参与调控水稻对黄单孢杆菌(*Xanthomons oryzae* pv. *oryzae*, Xoo)的抗性反应。过表达C3H12可以提高水稻对Xoo的抗性, 并伴随JA积累和JA诱导基因的表达。而C3H12突变或表达下调则降低水稻对Xoo的抗性, 说明C3H12作为一个正调控因子, 参与水稻对Xoo的抗性反应(Deng et al., 2012c)。这一结果为水稻抗枯萎病育种研究提供了新的线索。

稻瘟病菌是引起稻瘟病的病原真菌, 它很容易克服宿主抗性, 但具体原因不明。中国农业大学彭友良研究组对Y34和P131两个田间菌株进行了基因组测序, 通过与已测序的实验室菌株进行比较发现, 它们的基因组大小相似, 但田间菌株的基因组含有更多的基因。许多与植物-真菌互作相关的基因家族得到扩增, 也有菌株特异性的基因扩增和加倍。另外, 不同菌株基因组中转座子的位点也不一样(Xue et al., 2012)。这些结果提示基因丢失/获得、DNA加倍、基因家族扩增和转座子活性等都可能是稻瘟病菌基因组差异的原因, 为了解病原菌进化提供了线索。

中国农业科学院作物科学研究所张增艳研究组发现, 过表达小麦MYB基因TaPIMP1提高了小麦对根腐病原真菌(*Bipolaris sorokiniana*)和干旱胁迫的抗性。基因组表达谱分析提示, TaPIMP1可能通过调控脱落酸(ABA)和水杨酸(SA)信号通路中的基因来发挥作用(Zhang et al., 2012n)。

黄瓜花叶病毒(cucumber mosaic virus, CMV)编码的病毒抑制因子CMV2b是一个定位在宿主细胞核Cajal body中的蛋白, 它抑制AGO1(ARGONAUTE1)的活性并介导转基因去甲基化, 参与调控局部和系统的基因沉默。推测CMV2b可能在RNA介导的DNA甲基化(RdDM)中起作用, 但尚缺乏证据。中国科学院微生物研究所方荣祥研究组发现, CMV2b在体内可以结合miRNA和siRNA, 同时还通过与AGO4的PAZ和PIWI区域结合调控AGO4活性, 致使24 nt的siRNAs积累(Hamera et al., 2012)。这些发现表明, 病毒通过

CMV2b调控宿主细胞AGO4的相关功能,从而为其繁殖创造一个细胞微环境。

在昆虫防治方面,植物防卫的化学诱导剂在植物保护中具有重要应用价值,但目前还没有被成功用于田间昆虫防治中。娄永根研究组利用昆虫诱导的报告基因系统,研发了一套高通量的筛选合成化学诱导剂的方法。发现生长素类似物、单子叶植物除草剂2, 4-D是水稻防卫昆虫的有效诱导剂,低剂量的2, 4-D可以强烈诱导茉莉酸和乙烯上游的防卫反应,使得胰蛋白酶抑制活性和挥发性物质显著增加,对条纹蛀茎昆虫(*Chilo suppressalis*)有很好的抗性,但对褐稻虱(*Nilaparvata lugens*)及其卵的寄生体(*Anagrus nilaparvatae*)却有很大的吸引力。在田间,2, 4-D处理的水稻能够吸引*A. nilaparvatae*,使水稻成为褐稻虱的活生生的陷阱,可以用于水稻褐稻虱的生物防治(Xin et al., 2012)。

大量Bt转基因农作物的推广应用,是否会使昆虫发生抗性变异?又会发生怎样的突变呢?研究人员通过实验室筛选发现了多个Bt结合蛋白,包括钙粘着蛋白(cadherin)。钙粘蛋白基因(*HaBtR*)突变可使昆虫产生Bt抗性(Yang et al., 2009),但田间情况如何并不是很清楚。南京农业大学吴益东研究组就我国北方棉铃虫对Bt的抗性进行了调研,发现多数田间选择的抗Bt棉铃虫都含有*HaBtR*基因的隐性突变,包括实验室筛选获得的缺失突变,其中75%–84%是隐性突变,59%–94%的棉铃虫突变个体至少含有一个非隐性突变(Zhang et al., 2012d)。这些数据为更好地控制棉铃虫提供了新的信息和思路。

9.2 非生物胁迫

9.2.1 干旱和盐胁迫

除了病原生物等引起的生物胁迫外,高盐、干旱以及极端温度等非生物胁迫同样严重影响植物的生长发育,并导致农作物减产。与模式植物拟南芥相比,其近缘种小盐芥(*Thellungiella salsuginea*)能更有效地耐受不同的非生物胁迫。小盐芥基因组相对较小,因此成为研究植物耐受逆境分子机理的理想材料。谢旗研究组与其它研究组合作,利用新一代测序技术对小盐芥进行了全基因组测序,以134倍的覆盖率完成了小盐芥7条染色体上约28 457个基因的序列测定。比较基因组学和实验结果分析鉴定出了小盐芥中耐盐

性相关基因,包括负责阳离子运输、脱落酸信号转导以及蜡质合成等不同途径的基因,解释了小盐芥抗逆的分子机制,为进一步研究植物的抗逆性提供了新线索(Wu et al., 2012b)。

离子平衡的调控对于植物适应盐胁迫具有重要意义。北京林业大学陈少良研究组以对盐敏感的银灰杨(*Populus canescens*)的卷边桩菇(EM,菌株MAJ和NAU)所形成的外生根共生体系为材料,研究了盐诱导下 H^+ 、 K^+ 、 Na^+ 和 Ca^{2+} 质子的流动。使用非损伤性扫描离子选择性电极技术测量非EM根系和由2种菌株形成的EM根系的质子流动变化,来确认在EM根系中质子流动情况主要是由共生真菌引起的。在盐胁迫下,EM植株表现出更强的维持 K^+/Na^+ 体内稳态的能力。在菌株特别是在NAU所形成的菌根中,短时间($50\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}\text{ NaCl}$, 24小时)和长时间($50\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}\text{ NaCl}$, 7天)的盐胁迫下 Na^+ 的吸收量下降。卷边桩菇的流量数据和对 Na^+ 转运体抑制剂敏感的数据均表明,真菌共生对银灰杨盐渍根中 Na^+ 的排出和 H^+ 的吸收有促进作用。此外,EM植物保留了盐胁迫尤其是长时间盐胁迫下减少 K^+ 外流的能力。该项研究表明,在盐胁迫下卷边桩菇通过 K^+ 转运到宿主体内及减少 K^+ 的外排来维持体内 K^+ 的平衡。在EM银灰杨植株中, Ca^{2+} 的吸收能力明显增强,而且短时间及长时间的盐处理均能够使菌根特别是NAU共生的菌根中 Ca^{2+} 明显外流(Li et al., 2012f)。该项研究结果表明,在盐胁迫下EM植株释放额外的 Ca^{2+} 可以维持体内的 K^+/Na^+ 平衡。

维生素C是植物体必需的维生素之一,在光合电子传递、活性氧清除、氧化还原平衡调控、细胞分裂与生长、衰老与凋亡等生理过程中具有重要作用。尽管已发现植物存在糖醛酸、半乳糖、肌醇等多条维生素C合成途径,但维生素C合成的调控机理尚不清楚。中国农业科学院黄荣峰研究组发现拟南芥ERF转录因子*AtERF98*的knock-down和knock-out突变体中,维生素C合成的半乳糖途径中的多个关键酶基因的表达受抑制,且显著抑制了拟南芥维生素C的生物合成,表明*AtERF98*是维生素C合成的关键转录调控因子。结果也显示盐可以诱导*AtERF98*表达,而*AtERF98*突变显著抑制盐诱导的维生素C合成,并降低清除活性氧的能力,表现为盐敏感。这些结果表明,ERF类转录因子可通过调控抗氧化物质的合成来调节植物

对盐胁迫的应答反应(Zhang et al., 2012o)。

OsbZIP46是水稻**bZIP**转录因子第3亚家族(又称**ABF**或**AREB**亚家族)的1个成员,它与2个正向调控抗逆性的转录激活子**ABI5**(拟南芥)和**OsbZIP23**(水稻)在序列上具有很高的相似性。华中农业大学熊立仲研究组发现**OsbZIP46**的表达受干旱、高温、 H_2O_2 以及**ABA**的诱导,但不受高盐和低温的诱导。过量表达**OsbZIP46**可增强转基因水稻对**ABA**的敏感性,但并不能提高抗旱性。缺失分析发现D结构域对**OsbZIP46**的转录激活活性有负效应。通过缺失D结构域构建了1个具有组成型活性的**OsbZIP46**突变形式**OsbZIP46CA1**。在水稻中过量表达缺失D结构域的组成型活性突变形式**OsbZIP46CA1**可以显著增强抗旱性和抵抗渗透胁迫的能力,并可显著上调已知的逆境应答基因(包括**ABF**或**AREB**类成员的下游基因)的表达。**OsbZIP46**可与**SnRK2**类的蛋白激酶互作,而后者参与**ABF**类转录因子的磷酸化修饰。这些结果表明,**OsbZIP46**是**ABA**信号转导通路的正调控因子,在自身被激活后参与对干旱胁迫的响应。同时表明**OsbZIP46CA1**可能在抗旱育种中具有一定的价值(Tang et al., 2012a)。

PPR(pentatricopeptide)蛋白家族含有1个由35个氨基酸残基组成的重复序列,只存在于真核生物中,在陆地植物中尤其丰富。拟南芥和水稻基因组分别编码约450和477个**PPR**家族成员。根据对**PPR**蛋白结构的预测和已有的实验证据,人们认为它们参与**RNA**分子的剪切、编辑和翻译。现有的结果显示,由于**PPR**基因突变所引起的**RNA**编辑缺陷,可以影响植物的细胞质雄性不育、胚胎发育、质体发生和光合作用等。清华大学刘栋研究组发现拟南芥**PPR**蛋白**SLG1**突变可造成线粒体基因**nad3**的**mRNA**编辑障碍。**nad3**编码线粒体电子传递链复合物I中的1个亚基。其**mRNA**编辑障碍极大地影响了该复合物的**NADH**脱氢酶活性,生成**ATP**的能力下降,并导致保卫细胞积累大量活性氧。由于这些生化功能的改变,**slg1**突变体的生长速度明显减慢,对**ABA**的敏感性增强,并提高了对干旱的耐受能力(Yuan and Liu, 2012)。

在很多情况下,植物对逆境胁迫的响应是通过改变内源激素的水平来实现的。如植物处于非生物逆境胁迫条件下会产生大量的**ABA**和乙烯等。生长素不仅

调控植物的生长发育,也广泛参与逆境胁迫反应。中国农业科学院水稻研究所朱正歌研究组通过**RNA**干涉等手段揭示了生长素运输蛋白**OsPIN3t**的功能,研究显示**OsPIN3t**能够促进水稻中根和冠根的发育,进而提高水稻的抗旱能力。该研究为深入解析水稻生长素运输蛋白响应干旱胁迫机制提供了新证据(Zhang et al., 2012h)。

月季(*Rosa hybrida*)切花居全球切花之首。失水胁迫是月季切花流通运输损耗的主要原因。中国农业大学高俊平研究组通过构建月季切花失水胁迫诱导的**EST**文库、芯片杂交分析花瓣失水胁迫诱导基因表达谱,筛选获得了2个月季花瓣失水胁迫耐性关键基因:**NAC**转录因子**RhNAC2**和细胞壁扩张素基因**RhEXPA4**。结果显示,**RhNAC2**和**RhEXPA4**均参与调节月季花瓣的耐失水性和花瓣的扩展能力;**RhNAC2**可能直接调节**RhEXPA4**的表达(Dai et al., 2012b)。

中国农业大学董江丽研究组对苜蓿脱水素**MtCAS31**进行了研究,发现**MtCAS31**属于**Y2K4**型脱水素。干旱处理3小时后,该蛋白表达提高了600倍。**MtCAS31**在胚、种子、维管组织以及气孔保卫细胞中均有表达,其亚细胞定位于细胞膜、细胞质以及细胞核。将**MtCAS31**在拟南芥中异源表达,可提高转基因植物的抗旱性,并使其气孔密度减小。酵母双杂交和**BiFC**实验证实,与**MtCAS31**发生互作的是气孔发育相关蛋白**AtICE1**。推测**MtCAS31**通过影响气孔密度进而提高植株的抗旱性(Xie et al., 2012a)。

谷胱甘肽转移酶在氧化胁迫反应中发挥重要作用。“国立”台湾大学林赞标研究组先前的研究表明,谷胱甘肽转移酶**U17**(**AtGSTU17**)和光敏色素**A**共同调控谷胱甘肽(**GSH**)库进而调节生长发育。进一步的研究发现,该酶基因在抗干旱和盐胁迫中起负调控作用,突变该基因后对胁迫更具耐受性。突变体**atgstu17**表现出**GSH**和**ABA**高水平积累、种子萌发时对**ABA**敏感性降低、气孔小、蒸腾速率低、根系统发育良好及营养生长期变长等表型。野生型植株在含有**GSH**条件下生长时**ABA**含量增加,表现出与**atgstu17**类似的表型,对盐和干旱的耐受性增强。这一结果也被**GSH**抑制剂实验所证实(Chen et al., 2012c)。因此认为**AtGSTU17**作为胁迫介导的信号途径的负调节因子,在干旱和盐胁迫的适应性反应中发挥作用。

9.2.2 热胁迫

液泡加工酶(VPE)是一类半胱氨酸蛋白酶,在植物细胞的超敏性死亡生理过程中被广泛研究,但VPEs的作用及其在对非生物逆境响应中的分子机制并不清楚。邢达研究组在拟南芥中探讨了VPEs对热胁迫响应的分子机制。在热激发下,拟南芥VPE的活性和cVPE的转录水平均被上调。在热激发诱导的细胞编程性死亡过程中,cVPE的缺失抑制了液泡的破裂,延迟了caspase-3同源蛋白酶的激活。并且,在热激发处理下,VPE活性的改变一般平行于caspase-1同源蛋白酶活性的改变,说明热激发诱导VPE活性的改变可能是通过caspase-1同源蛋白酶活性的变化来实现的。进一步的研究发现,热激发处理后MPK6 (MAP Kinase 6)的活性升高。通过抑制剂及其突变体的研究表明,在热激发处理后MPK6负责cVPE的激活。在热激发胁迫下当MPK6活性上升时,可引起活性氧的产生、细胞质的钙离子水平升高及calmodulin3 (CaM3)的转录水平上调(Li et al., 2012o)。该研究表明,拟南芥中MPK6介导的cVPE激活在热激发诱导的细胞编程性死亡过程中起重要作用,为研究植物VPEs作用的分子机制提供了重要信息。

河北师范大学孙大业研究组之前的研究,提出了热休克(heat shock, HS)后细胞内钙离子(Ca^{2+})浓度迅速增加是一个 Ca^{2+} /钙调蛋白(Ca^{2+} /CAM)热休克信号转导途径。然而,热休克后 Ca^{2+} 浓度增加的证据只是通过生理和药理学实验得到的,还需要直接的分子遗传学证据加以证明。鉴于磷酸肌醇特异性磷脂酶C(PI-PLC)在植物HS反应中的作用还知之甚少,该研究组研究了拟南芥atplc9突变体。该突变体在热休克后与野生型相比显示出严重的热敏感性表型。表达AtPLC9基因可以将atplc9突变体的表型回补到野生型的表型和后天的耐热表型,而在过表达的株系中耐热性还有所提高。GUS染色显示AtPLC9基因组成型表达,荧光蛋白融合显示AtPLC9定位于细胞质膜。PLC活性测定结果表明,热休克过程中atplc9突变体中肌醇-1,4,5-三磷酸(IP3)的积累减少,在过表达株系中IP3的产量则有所增加。此外,在atplc9突变体中,热诱导的细胞内 Ca^{2+} 水平增加幅度也降低了。热休克后,小HS蛋白HSP18.2和HSP25.3的积累在atplc9突变体中下调,在过表达株系中则上调(Zheng et al.,

2012b)。该研究结果为AtPLC9基因在拟南芥耐热中发挥作用提供了分子遗传学证据。

胞内钙离子(Ca^{2+})浓度升高是植物细胞热休克的早期反应。然而,植物中热诱导的初始 Ca^{2+} 响应的分子机制仍不清楚。河北师范大学李冰研究组采用反向遗传分析和全细胞膜片钳技术,在拟南芥根原生质体中鉴定出了一种热激活的细胞膜 Ca^{2+} ,其可渗透通道CNGC6。研究表明,拟南芥环核苷酸门控离子通道6(CNGC6)介导了热诱导的 Ca^{2+} 内流、促进热休克蛋白(HSP)基因的表达以及植物耐热性的获得。GUS染色和GFP实验都表明,CNGC6基因在拟南芥中组成型表达,CNGC6蛋白定位于细胞质膜。此外,温和的热休克增加了胞内cAMP的水平,胞内cAMP可以激活CNGC6,而外源性cAMP促进了HSP基因的表达。该研究组的实验结果阐明了cAMP在植物热激信号转导中的作用(Gao et al., 2012b)。胞内cAMP水平增加及 Ca^{2+} 通道的激活与热休克蛋白基因表达下调的相关性研究,揭示了植物将热刺激转换成信号级联导致热休克反应的分子机理。J-蛋白家族成员包含1个保守的J-结构域,其作为分子伴侣涉及多个细胞与代谢过程的调节。李冰研究组利用反向遗传学方法探讨了拟南芥AtDjB1在植物耐热及氧化胁迫中的功能。结果显示AtDjB1定位于线粒体,与线粒体HSC70-1相互作用,在维持细胞氧化还原稳态中发挥重要作用,并且通过阻止细胞发生热诱导的氧化破坏而增强植物的耐热性(Zhou et al., 2012d)。

在热胁迫条件下,热反应基因的转录诱导是抗细胞稳态失衡的第1条途径,之后叶绿体作为热感应器将会启动进一步的保护反应。中国科学院上海生命科学研究院植物生理生态研究所郭房庆研究组发现,chloroplast ribosomal protein S1 (RPS1)是一个热反应蛋白,在叶绿体蛋白生物合成中发挥作用。该基因敲减突变体rps1对热胁迫敏感,同时热胁迫激活的HsfA2及其下游靶基因表达微弱,在rps1中超表达HsfA2则具有恢复作用(Yu et al., 2012a)。该研究报道了一条热胁迫后叶绿体组分表达调节HsfA2的热反应逆向途径。

9.2.3 氧化胁迫

超氧化物歧化酶(SOD)是重要的抗氧化酶,可催化超氧阴离子发生歧化反应生成氧和过氧化氢,使保卫细

胞抵抗过氧化物的毒性。据报道在哺乳动物中, 激活铜/锌超氧化物歧化酶(CSD)的主要途径涉及一个铜伴侣超氧化物歧化酶(CCS)和一个额外的小的独立于CCS的通路。“国立”台湾大学靳宗洛研究组鉴定了拟南芥中3个定位于不同细胞区室的CSDs的CCS-依赖和CCS-独立的激活通路。在细胞质中, CSD1的主要激活通路是CCS-依赖和CCS-独立的途径, 与人类的CSD相似。在叶绿体中, CSD2激活完全依靠CCS, 类似于酵母(*Saccharomyces cerevisiae*)的CSD。过氧化物酶体定位的CSD3通过与线虫(*Caenorhabditis elegans*)CSD相似的CCS独立途径, 在CCS缺失情况下仍然保持活性。在拟南芥中, 谷胱甘肽在CCS-独立的激活通路中起作用, 但是需要一个额外的因子(Huang et al., 2012a)。该研究结果揭示了植物中CSD激活途径的调控, 相对其它已知的CCS-独立的激活作用更加具体且复杂。

由于在蛋白质酪氨酸磷酸酶(PTPases)的催化中心存在一个重要的巯基, 长久以来蛋白质酪氨酸磷酸酶一直被认为能被还原剂活化, 并被氧化剂氧化失活。中国农业大学贾文锁研究组从玉米胚芽鞘中纯化并鉴定了一个受还原剂抑制的PTPase1 (ZmRIP1)。经研究表明, 这个PTPase具有一种独特的氧化还原调节模式和信号通路。ZmRIP1能被还原剂去活化。在它的活性中心附近发现了1个半胱氨酸残基(Cys-181), 该残基能够调控这种独特的氧化还原调节模式。用氧化剂处理后, ZmRIP1能从叶绿体转移到细胞核中。在拟南芥植株和玉米原生质体中表达ZmRIP1, 编码与抗氧化剂分解代谢有关酶的基因表达会发生改变, 例如At1g02950(编码一种谷胱甘肽转移酶)。该研究鉴定出一种新的PTPase, 它可能在玉米的氧化还原反应信号通路中起作用(Li et al., 2012b)。

9.2.4 重金属胁迫

重金属污染已成为农业生产面临的重要问题之一。镉(Cd)是生物毒性很强的重金属之一。近年来, 土壤Cd污染日益严重。土壤中Cd极易被植物根吸收, 转入到地上部和种子中积累。Cd在植物体内的积累不仅影响植物的生长发育, 造成产量和品质下降, 而且可通过食品进入人体, 影响人类健康。Cd对植物细胞有毒性, 暴露在Cd下的植物叶片黄化, 这也是铁(Fe)缺乏症的典型症状。Cd与Fe的互作已有报道, 然而镉-铁

互作的分子机制尚不清楚。中国科学院遗传与发育生物学研究所凌宏清研究组的最新研究发现, 3个基本螺旋-环-螺旋(bHLH)转录因子(FER类似的缺乏引起的转录因子(FIT)、AtbHLH38和AtbHLH39)参与植物Fe稳态和植物对Cd胁迫的响应。基因表达分析表明, 用Cd处理植株, 根中FIT、AtbHLH38和AtbHLH39的表达会上调。植物过表达AtbHLH39或双过表达FIT/AtbHLH38和FIT/AtbHLH39, 都会显示出比野生型对Cd更强的耐受性, 然而植物过表达AtbHLH38或FIT时并无Cd耐受性。进一步分析表明, 植物共同表达FIT和AtbHLH38或FIT和AtbHLH39可以组成型地激活一些与重金属区隔化相关的基因, 如HMA3、MTP3、IRT2和IREG2的表达, 从而将大量吸收的Cd区隔化在根部, 降低了向地上部的转运。此外, 共同过表达FIT和AtbHLH38或者FIT和AtbHLH39也增加了NICOTIANAMINE SYNTHETASE1(NAS1)和NAS2的表达量, 导致nicotianamine(NA)积累。由于NA是植物体内活化和转运铁的主要螯合物, 它的增多可增强Cd胁迫时铁离子向地上部的转运, 从而缓解由Cd胁迫引起的植物缺铁并发病(Wu et al., 2012c)。该研究首次系统阐明了植物吸收、转运Fe和Cd离子的互作分子机制, 研究结果为培育耐受镉的农作物新品种提供了思路。

研究植物吸收、累积和耐受重金属的分子生理机制是建立生物修复技术的基础。中国科学院遗传与发育生物学研究所徐进研究组以重金属超富集植物龙葵(*Solanum nigrum*)和低累积植物托鲁巴姆(*S. torvum*)为材料, 分析了这2种植物累积和耐受Cd的生理和分子差异。结果显示, 这2种植物对Cd累积的差异主要体现在根系Cd吸收能力和木质部装载与运输能力。超富集植物龙葵的游离氨基酸和有机酸含量明显高于托鲁巴姆。相应地, 有机酸、氨基酸合成相关基因以及抗氧化相关基因在龙葵中的表达水平较高; 而液泡重金属转运蛋白基因在低累积植物托鲁巴姆根系中的表达水平较高(Xu et al., 2012f)。

锌离子和铜离子都是植物生长所必需的微量营养元素, 但是其浓度过量时均会对植物造成毒害。在拟南芥中, 额外的铁可以提高锌的耐受性, 但是其中的机制仍有待阐明。“国立”中兴大学叶国楨研究组分离到1个铁介导的锌耐受中有缺陷的突变体, *zinc tolerance induced by iron 1*, 命名为*zir1*。使用图位

克隆和遗传互补克隆技术确定了*zir1*的突变是谷氨酰半胱氨酸(γ -glutamylcysteine)合成酶(GSH1)第385位谷氨酸突变为赖氨酸造成的。GSH1是谷胱甘肽生物合成所需的酶。*zir1*突变体中谷胱甘肽水平只有野生型的15%。用GSH1特异性抑制剂丁硫氨酸-亚砷亚胺阻断野生型植株中谷胱甘肽的生物合成,可导致植株失去铁介导的镉耐受性,证明谷胱甘肽在铁介导的镉耐受性中起至关重要的作用。2个GSH1等位基因谷胱甘肽缺失突变体*pad2-1*和*cad2-1*,其谷胱甘肽水平分别为野生型的22%和39%。谷胱甘肽水平在野生型的22%和39%之间是植物铁介导的镉耐受性所需的最低水平。当镉和铁过量时,*pad2-1*和*cad2-1*突变体茎中铁含量的恢复要慢于野生型。然而,植物螯合肽缺陷突变体*cad1-3*显示出正常的铁介导的镉耐受性。为响应过量的镉和铁,谷胱甘肽的诱导性积累表明,谷胱甘肽在铁介导的拟南芥镉耐受性中起特定作用,因此谷胱甘肽是拟南芥中镉和铁之间保持交叉平衡所必需的(Shanmugam et al., 2012)。

生物体内存在特定的分子机制调节铜离子的含量从而避免其毒性。铜伴侣蛋白含有1个铜离子结合域,通过螯合铜离子使其保持细胞内的稳态。拟南芥体内存在2种铜伴侣分子,抗氧化蛋白ATX1和类似ATX1的伴侣蛋白CCH,二者具有高度的序列同源性。前期的研究已经证实这2种蛋白具有铜离子结合能力并且鉴定了二者之间相互作用的分子机制。为了探究这2种蛋白的生理功能,叶国桢研究组分析了拟南芥中*atx1*、*cch*单突变体及*cch atx1*双突变体的表型。*atx1*和*cch atx1*突变体的根和茎的生长对过量的铜离子特异高度敏感,但对过量的铁离子、锌离子或镉离子并不敏感。而这种现象在*cch*突变体中并未观察到。在*atx1*和*cch atx1*突变体中抗氧化酶的活性明显受到过量铜离子的调控,这表明它们确实有铜离子过度敏感的表型。但有趣的是,*atx1*和*cch atx1*突变体对铜缺乏也敏感。过表达ATX1不仅可以增强铜离子过量时细胞对铜的耐受性和亲和性,而且可以耐受铜离子的缺乏。此外,ATX1蛋白具有铜离子结合基序MXCXXC,这对于其发挥生理功能是不可或缺的(Shin et al., 2012)。该项研究证明了ATX1在铜离子的稳态平衡中起关键作用,既耐受过量铜离子的毒害,又可耐受铜离子的缺乏。

饮食中摄取的重金属多源于植物性食材,降低慢

性重金属摄入的长效策略是减少重金属在植物性食材中的积累。因此,对植物重金属积累的研究不仅具有科学理论意义,而且也关系到食品的安全。龚继明研究组对粟酒裂殖酵母(*Schizosaccharomyces pombe*)植物螯合肽(PC)-Cd转运体SpHMT1进行了研究,发现其在拟南芥中定位于液泡膜,可增强植株中镉、铜、砷和锌的积累及相应的耐受性。SpHMT1的功能需要PC底物,当谷胱甘肽和PC合成被L-丁硫氨酸-亚砷亚胺(L-buthionine sulfoximine)阻碍时,或者在PC合成酶缺陷突变体*cad1-3*中只有PC合成被阻碍时,则不能耐受和积累Cd²⁺。SpHMT1的表达提高了野生型拟南芥(生态型Columbia-0)液泡中Cd²⁺的积累,几乎100%的野生型细胞中Cd²⁺积累在液泡中,而仅有约35%的*cad1-3*突变体的原生质体中Cd²⁺积累在液泡中。谷胱甘肽和PC合成量非常低的*cad2-1*突变体,只有25%的原生质体中Cd²⁺积累在液泡中。组成型表达SpHMT1会延迟根-茎的金属转运,根的靶向表达证实根可以作为库以降低茎和种子中的金属浓度(Huang et al., 2012c)。该研究结果表明,拟南芥中SpHMT1行使功能需要PCs,通过应用SpHMT1改造植物以降低金属在食用组织中的积累进而提高食品安全性是可行的方案。

9.3 其它环境胁迫

百草枯(1-1-二甲基-4-4-联吡啶阳离子盐)是世界上使用最广泛的除草剂之一,主要作用于光系统I的光合膜系统,影响电子传递。在正常生理条件下,植物拥有解毒系统,能除去叶绿体中的活性氧。植物对百草枯常见的抗性机制有:抑制转运、隔离其到液泡中及增强氧自由基清除酶的活性等。其中,抑制转运和隔离其到液泡中是较为合理的机制。然而,植物中的百草枯转运蛋白还没有分离出来。中国科学技术大学向成斌研究组以幼苗可以耐受2 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 百草枯为标准,从激活标签突变体库中分离出1个百草枯耐受突变体*pqt24-1*。分子水平分析表明,该突变体是T-DNA插入At1g66950基因的第13个外显子导致的基因敲除突变体。At1g66950基因编码的AtPDR11蛋白是ATP结合盒转运蛋白超家族的一个成员。AtPDR11功能缺失突变体导致植物细胞中百草枯积累减少。AtPDR11蛋白特异性地定位于质膜,暗示AtPDR11可能是潜在的百草枯转运体,百草枯导入动力学分析

也支持这一结论。进一步的研究表明, *AtPDR11*的转录水平可以被百草枯和其它非生物胁迫(包括 H_2O_2)强烈诱导, 可见*AtPDR11*也可能被氧化胁迫信号诱导上调表达(Xi et al., 2012)。因此, 该研究组的数据显示百草枯是*AtPDR11*的底物, 突变体*pqt24-1*通过减少植物细胞中百草枯的摄入从而增强对百草枯的耐受性。

砷是一种非金属的强致癌物质, 它可以通过污染水稻并经由食物链传递到人体内, 给人类的健康造成了严重的威胁。由于全世界半数以上的人口以水稻为主食, 因此水稻的砷污染问题引起世界各国的关注。阐明砷在水稻体内积累的分子机制有助于我们解决这个问题。中山大学束文圣研究组利用As(III)处理粳稻日本晴的种子, 采用一种新颖的测序方法, 发现一些参与重金属转运、激素合成、酯类化合物代谢途径的基因能够应答砷胁迫。除此之外, 还发现了一些与水稻应答砷胁迫有关的转录因子和miRNA, 这些转录因子和miRNA以前从未被认为与水稻应答砷胁迫有关。该研究还发现了许多潜在的与砷胁迫有关的基因, 如相应的亚砷酸盐转运蛋白和TFs(Yu et al., 2012c)。这些基因的发现有助于我们理解砷在水稻内部的积累机制, 从而更好地解决砷对水稻的毒害。

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

全球广泛种植的栽培稻(*Oryza sativa*)是人类营养源中最重要的谷物之一。目前学界普遍认为, 栽培稻是在一万多年前由野生稻(*O. rufipogon*)人工驯化而来。对于栽培稻的起源和驯化过程一直是研究人员争论的热点。韩斌研究组与日本国立遗传学研究所以及中国农业科学院的研究人员合作, 收集了446个来自不同地理分布区的野生稻及1 083个籼稻(*O. sativa indica*)和粳稻(*O. sativa japonica*)栽培品种, 并获得了这些样本的基因组序列, 构建了水稻全基因组遗传变异精细图谱, 通过对选择标记的搜索, 确定了55处在驯化过程中发生选择扫荡(selective sweep)的区域。对这些位点和全基因组模式的深入研究表明, 粳稻最初是在华南珠江中游地区由野生稻的一个特定种群驯化而成, 籼稻则是随后由粳稻与当地野生稻杂交形成, 并作为最早的栽培种传播到东南亚和南亚。

这些与驯化相关的特征是通过高分辨率遗传图谱的分析得到的。该研究不仅为水稻育种提供了重要的资源, 而且为农作物驯化研究探索出了一套有效的基因组学方法(Huang et al., 2012f)。

亚洲栽培稻是世界上最古老的农作物之一, 具有籼稻和粳稻两个主要亚种。在其从祖先普通野生稻(*O. rufipogon*和*O. nivara*)驯化为栽培稻的过程中, 一些与水稻产量、品质和抗逆性等相关的重要农艺性状(如种子的大小、色泽、脱落性、休眠时间和分蘖率等)经常会发生显著变化。由于这些重要农艺性状往往比较复杂, 通常是由多个基因与环境因素所共同控制, 因此很难通过常规的分子生物学手段对其开展研究。基因组重测序的方法则能解决这样的问题, 它能够高通量地解析出不同样品之间基因组序列的遗传变异情况。中国科学院昆明动物研究所、深圳华大基因研究院、中国科学院植物研究所与美国加州大学伯克利分校等机构合作, 选取了具有代表性的40个栽培稻品系和10个不同地理来源的野生稻进行全基因组重测序研究, 共发现650万个单核苷酸多态性位点(single nucleotide polymorphisms, SNPs)、808 000个小片段的插入/缺失位点、94 700个长片段的结构变异以及1 676个拷贝数变异(copy number variations, CNVs)。基于这些遗传变异数据, 他们鉴定了数千个与人工选择相关的候选基因, 其中有些基因与水稻的农艺性状具有重要的相关性。利用种群结构和系统进化分析的方法追溯水稻的驯化历史, 证明籼稻和粳稻是独立起源的, 而且粳稻起源于中国普通野生稻。该研究有助于更加全面地了解水稻全基因组的遗传变异特征, 从而提高育种技术和水平, 为水稻育种改良等研究提供指导作用(Xu et al., 2012g)。

物种基因组大小变异是进化生物学领域重要的理论问题。生物界不同物种的基因组大小差异可以达到5-6个数量级, 其中被子植物间的差异可达2 000倍, 然而基因组大小的进化机制一直存在争议。Lynch和Conery在2003年提出了著名的假说, 认为物种基因组大小与其有效群体大小成反比。稻属(*Oryza*)含20多个物种, 系统发育关系清楚且二倍体物种的基因组大小相差近4倍, 是一个探讨基因组大小变异机制的理想体系。中国科学院植物研究所葛颂研究组利用26个基因片段序列, 采用分子群体遗传学分析方法, 探讨了稻属二倍体物种基因组大小变异

可能的机制。结果表明,在稻属物种中,物种的有效群体大小与基因组大小之间不存在相关性。在进行祖先状态重建并考虑系统发育关系独立性的基础上,进一步的相关性分析(包括去除非中性数据)仍然得到相同的结果,因此Lynch和Conery的假说并不能解释稻属物种基因组大小变异的原因。另外,稻属基因组大小变异也不能从交配系统或其它几种学说(有利学说和中性学说等)得到解释。研究提出,分析LTR-反转座子基因家族,以及准确估计更多进化因素是将来探讨基因组大小变异机制的主要方向。上述研究是首例在近缘种水平上探讨基因组大小变异机制的研究,为进一步探讨基因组大小变异的规律和机制提供了重要资料(Ai et al., 2012)。

长期以来,遗传学界普遍认为近东新月沃地(The Near East Fertile Crescent)地区是大麦的起源与驯化中心。自20世纪60年代开始,我国研究人员在青藏高原及其周边地区陆续采集到大量野生大麦(*Hordeum spontaneum*)。浙江大学张国平研究组与国外研究人员合作,利用分子标记等技术,在基因组层面上对近东新月沃地和西藏地区的野生大麦进行了比较分析。结果表明,西藏野生大麦与近东新月沃地野生大麦在276万年前发生分化,青藏高原及其周边地区是世界栽培大麦的一个重要的起源与驯化中心。该研究认为,这一地区的野生大麦有丰富的遗传多样性,可为大麦遗传育种,尤其是抗逆育种,提供独特的种质资源(Dai et al., 2012a)。

基因的重复和分化为生物的演化提供了原材料。重复基因的分化可以发生在调控区或者编码区。发生在编码区的、能够导致功能分化的突变大体上分为2类,即非同义替换和内含子-外显子结构变化。前者可导致同源位点上的氨基酸替换,后者则能够引起氨基酸的插入和缺失。中国科学院植物研究所孔宏智研究组对植物中612对重复基因(即旁系同源基因)和300对非重复基因(即直系同源基因)进行了深入分析。结果表明,内含子-外显子结构分化在重复基因分化中普遍存在,而且导致结构分化的3类主要机制(即插入/缺失、外显子化/假外显子化和外显子/内含子获得/丢失)发生的频率及其对结构和功能分化的作用各不相同。与分化时间大致相当的非重复基因相比,重复基因经历和积累了明显更多的结构分化,说明结构分化对重复基因分化的贡献更大,是导致新功能和新基

因快速产生的主要原因。该研究对于理解基因进化的基本式样以及新功能、新基因和新性状产生的分子机制等基本生物学问题具有重要意义(Xu et al., 2012d)。

作为被子植物系统演化中的一个关键创新事件,两侧对称花的出现及其与传粉昆虫之间的协同进化极大地促进了被子植物快速的物种形成和多样化。已有研究表明,两侧对称花的形态建成依赖于TCP转录因子家族的CYCLOIDEA2 (CYC2)支系基因在花背部器官的持续表达。该特性功能基因在被子植物不同支系中的重复招募与两侧对称花的多次独立起源密切相关。然而,CYC2支系基因控制两侧对称花产生的机制尚不清楚。中国科学院植物研究所王印政研究组以烟叶苜蓿(*Primulina heterotricha*)为材料,对CYC2类基因CYC1C和CYC1D进行了表达式样、突变体表型和转基因功能分析,进而针对在这2个基因启动子区所发现的CYC结合位点进行了体外和体内的蛋白质-DNA相互作用、结合特性分析以及基因瞬时表达分析。结果显示,CYC1C和CYC1D通过形成同源或异源二聚体的形式结合到自身和相互之间的启动子上,从而进行自我调控和相互调控,以维持其在花背部器官的持续表达,即双正向自调控反馈环(double positive autoregulatory feedback loops)。全基因组DNA序列搜索和比对进一步表明,被子植物其它两侧对称花支系的CYC2类基因启动子区也具有同样的CYC结合位点,而在原始辐射对称花类群中没有检测到该DNA基序(motif)。上述研究结果表明,双正向自调控机制这一进化创新使CYC2支系基因得以被重复招募到被子植物的各支系中,导致了两侧对称花的多次起源,进而促使被子植物与昆虫协同进化关系的建立及其随后的辐射分化和大爆发(Yang et al., 2012c)。

开花是一个重要的发育过程,开花时间与环境因素密切相关,对开花时间分子机制的研究有助于理解植物的环境适应性进化。中国科学院华南植物园葛学军研究组调查了我国不同纬度荠菜(*Capsella bursa-pastoris*)的开花时间,并对12个样本进行了表达谱分析。结果表明,不同地区荠菜的开花时间有明显差异,与当地昼长和冬季温度密切相关;对早开花和晚开花样本的表达谱分析发现,有72个基因在表达上存在显著差异,这些基因中的多数为昼夜节律相关基

因。他们认为,与昼夜节律和生物钟有关的基因对开花时间的差异有重要作用,有显著表达差异的关键基因影响了不同生长环境下荠菜的开花时间(Huang et al., 2012b)。

基因水平转移(horizontal gene transfer, HGT)是指不同物种间或单个细胞内不同细胞器间遗传物质横向传递的过程。之前的研究已经证明,基因水平转移现象在原核生物和单细胞真核生物中普遍存在。然而对于动物和植物等复杂多细胞真核生物而言,水平基因转移通常被认为较少发生。中国科学院昆明植物研究所和美国东卡罗来纳州立大学的研究人员展开合作研究,揭示了基因水平转移对植物适应由水生向陆生转变的生长环境等演化过程的影响。通过对小立碗藓(*Physcomitrella patens* ssp. *patens*)基因组数据的分析,发现了该物种中57个家族中的128个基因来源于原核生物、真菌或病毒,其中的大部分是绿色植物或陆生植物的祖先通过基因水平转移获得的。进一步的基因功能注释分析表明,绝大多数横向转移得来的基因与植物生长、调节和抗逆等诸多生理过程密切相关,如维管束形成、侧根产生、角质层和表皮细胞的形成及分化、植物生长调节剂生物素的合成、DNA分子损伤修复以及抗寒旱和病害等。基于上述研究结果,研究者还提出了在非维管植物(non-vascular plant)和无种子维管束植物(seedless vascular plants)中基因水平转移机制的模型,并探讨了基因水平转移对多细胞真核生物的累积影响。该研究证实基因水平转移是一个在陆地植物早期进化中频繁发生的动态过程,并在植物从水生向陆地环境过渡中发挥了至关重要的作用,为更好地了解基因水平转移在真核生物进化中的作用,评估横向获得性基因在多细胞真核生物中的存在和生物学功能提供了新思路和新方法(Yue et al., 2012)。

10.2 植物系统学与生物地理学

经过20年的发展,被子植物分子系统学取得了长足进步,改变了人们基于形态学证据得到的结论,为我们研究植物、利用植物提供了重要的理论基础。但某些关键类群的系统位置还存在分歧。迄今为止,只有叶绿体、线粒体和极少数核基因被用来重建被子植物系统发育关系。由于细胞核和叶绿体、线粒体的遗传方式不同,所以来自核基因的证据是必不可少的。复

旦大学马红研究组和孔宏智研究组开展合作研究,从73个被子植物物种中扩增了SMC1、SMC2、MCM5、MLH1和MSH1 5个核基因片段,比对矩阵长达10 020 bp,是迄今为止规模最大的一次使用编码蛋白的核基因重建被子植物系统发育关系的研究。结合15个基因组已测序的物种以及3个具有大量EST数据的物种,并以3个裸子植物作为外类群,他们分别利用核苷酸序列和氨基酸序列,采用最大似然法(maximum likelihood method)和贝叶斯法(Bayesian method)等分析方法重建了被子植物的系统发育关系。系统发育树分辨率整体上较高,拓扑结构大体上与前人的结果一致。此外,他们也根据高支持率的拓扑结构,得到了一些与前人明显不同的结论,其中一些得到了包括形态学性状等其它方面证据的支持。利用这5个基因的核苷酸序列和化石证据,他们还估算了被子植物各大类群的起源时间,推算出的时间比前人的结论更早一些,认为被子植物起源于约2亿年前。以上结论表明:核基因不仅可以用来重建被子植物系统发育关系,而且还得到了意想不到的结论,也可以用来估算各大类群的起源时间。所以,核基因方面的证据对于被子植物的系统发育重建是必不可少的(Zhang et al., 2012g)。

当前,被子植物目、科级水平的“生命之树”已被建立。然而在大尺度上的系统发育分析、类群取样通常比较稀疏,一些目、科的范围仍没有得到解决。传统分类学中,山柑科(Capparaceae, 属十字花目)是一个异质性程度非常高的类群,近年来已有多个属从该科中分出而被归于其它科。节蒴木属(*Borthwickia*)虽然一直被归于山柑科内,但由于形态学性状独特,系统位置和分类等级一直存在争议。中国科学院植物研究所陈之端研究组选取十字花目12科39属57种的研究材料,利用4个叶绿体分子标记对这一类群进行了系统发育分析,并首次对节蒴木属的孢粉学进行了研究。研究表明,节蒴木属虽和木犀草科、斑果藤属等4个分类群关系较近,但它具有一些独特的形态性状,包括对生叶、不明显的柱头、线状的子房和穴状的花粉外壁等。鉴于节蒴木属与其近缘的分类群存在显著的形态差异,结合分子系统学的研究结果,研究人员将该属提升至科的分类等级——节蒴木科(Borthwickiaceae J. X. Su, W. Wang, L. B. Zhang & Z. D. Chen)。这是由中国学者命名的第4个

被子植物科级分类单元, 另外3个分别是1934发表的鞘柄木科(*Toricelliaceae* Hu)、1955年发表的合瓣莲科(*Barclayaceae* H. L. Li)和1989年发表的芒苞草科(*Acanthochlamydeaceae* P. C. Kao)。该科也是继鞘柄木科之后, 我国学者命名并被被子植物系统发育研究组(Angiosperm Phylogeny Group, APG)系统接受的第2个被子植物科。该研究表明, 尽管被子植物的目、科级生命之树已被建立, 但其分子系统学的研究并未结束, 而是有了一个新的起点, 未来仍然有大量的工作需要开展(Su et al., 2012b)。

热带雨林是天然的遗传多样性宝库, 是陆地生态系统中生物多样性最高的植被类型之一。热带雨林现在分布在东南亚、中南美洲和热带非洲, 但热带雨林在3个区域的现代化何时开始出现一直存在争议。木质藤本是热带雨林典型的特征和结构成分, 陈之端研究组及其合作者利用泛热带分布的古老的藤本科——防己科(*Menispermaceae*)作为重要指示成分来研究热带雨林的现代化。通过整合系统学、生物地理学 and 分化时间的估算, 发现防己科植物在100百万年前已经出现, 但在65百万年前(恐龙大灭绝时期)才开始从祖先分布区几乎同时迁移到其它热带区域, 多样化分析进一步证实了防己科的快速多样化发生在该时期。因此, 他们认为, 现代热带雨林于约65百万年前在3个热带区域几乎同时出现。该研究对于理解热带雨林生物多样性的演化历史和形成机制具有重要意义, 同时为利用植被特征成分探讨植被的起源和演化提供了思路和借鉴(Wang et al., 2012k)。

现有分子生物地理学研究结果表明, 爬行类、两栖类和哺乳类主要类群的分化时间可能与联合古陆的分离时间大致吻合。在种子植物中, 柏科(*Cupressaceae*)是开展类似研究的理想类群。兰州大学刘建全研究组与国外研究人员合作, 对柏科物种进行了全世界的广泛取样, 获得了122个物种的实验样品, 利用每种植物的3套基因组序列进行系统发育分析, 建立了该科目前最为完善的分子系统发育关系。分析确定了16个化石标记点, 并在此基础上计算了各主要分支的分化时间, 检验了其生物地理式样的形成过程。结果表明, 柏科在三叠纪早期起源于联合古陆东北部, 自三叠纪晚期至侏罗纪晚期逐渐扩散至联合古陆南、北部并分化为现有的7个亚科。柏科最年轻的2个亚科分别为分布于南半球的澳洲柏亚科(*Calli-*

troideae)和主要分布于北半球的柏木亚科(*Cupresssoideae*), 二者在侏罗纪中期至白垩纪早期开始演变为不同的进化分支, 这一时间与联合古陆南北隔离的时间高度吻合。基于似然法的祖先区域重建分析支持柏科两大亚科分化与联合古陆南北分离存在直接关联(Mao et al., 2012)。

生物地理学研究人员普遍认为, 许多分布于欧亚大陆的温带植物起源于青藏高原及其周边区域, 并迁移至其它区域。但是, 相关研究中从未对大范围分布物种进行系统的地理学研究。沙棘(*Hippophae rhamnoides*)广泛分布于欧亚大陆, 刘建全研究组收集了沙棘9个亚种的63个种群样本, 共635个个体, 并采用叶绿体DNA(cpDNA)和核糖体DNA(rDNA)2个基因组的分子标记, 进行了系统地理学研究。结果表明, 在采用2种标记分别构建的系统发育树上, 这些样本分为5大支, 其中, 6个亚种中的多数样本分布于我国北方、中亚或小亚细亚/欧洲, 并分别组成了单系类群分支(或亚支), 2个分布于青藏高原的亚种是并系类群, 1个分布于蒙古高原的亚种在2个系统发育树上的位置并不一致。他们认为, 沙棘起源于青藏高原地区, 迁移至其它地区后, 发生了异域分化、杂交和基因渗入。该研究揭示了物种内进化的复杂性, 以及青藏高原作为众多温带植物起源中心的重要性(Jia et al., 2012)。

物种形成的过程和机理是进化生物学的核心问题之一。中国科学院植物研究所曾庆银研究组利用核基因组信息, 首次全面、深入、详细地阐述了同倍性杂交种高山松(*Pinus densata*)在青藏高原的形成历史以及群体间的分化和基因流模式。他们选取19个代表性群体, 分析了8个DNA片段的核苷酸多态性, 并结合溯祖模拟, 对重要的进化遗传学参数进行估算。研究表明, 高山松起源于中新世晚期, 其形成过程与青藏高原东南部的近期隆升相关, 其不同地区群体间的分化始于上新世晚期, 与当时局部区域地形的变化以及随后的更新世冰期有关。在高山松的整个地域分布范围内, 各地域群体尤其是西部群体在不同时期都发生过瓶颈事件和近期的群体扩张。高山松群体间基因交流有限, 仅发生在邻域分布的群体之间, 这种群体间的遗传隔离可能是由于内部遗传因子或者地理、生态因素造成的。围绕高山松展开的一系列研究, 有助于我们深入认识青藏高原生物多样性的起源

和维持机制, 也为揭示物种形成和分化的群体遗传学原动力提供了理论依据(Gao et al., 2012c)。

目前, 研究人员普遍认为, 从离生心皮演化到合生心皮是被子植物的一个重要变革。系统发育分析表明, 虽然被子植物演化的主要趋势是从离生心皮到合生心皮, 但仍存在着不少逆向转变的类群, 即从合生心皮到离生心皮。武汉大学黄双全研究组与汪小凡研究组合作, 在多个离生心皮的植物类群中开展调查研究, 发现离生心皮类群中存在着较为普遍的心皮间花粉管生长, 即在一个雌蕊中生长的花粉管可进入到其它未受精的雌蕊中, 释放精子使胚珠受精, 从而提高结实率。因为这些类群的离生心皮具有心皮间花粉管生长的功能, 能分享落置在不同雌蕊上的花粉, 所以并未降低生殖成功率。该研究为理解被子植物中合生心皮向离生心皮转变的现象提供了重要依据(Wang et al., 2012l)。

多样化性系统的起源与维持一直是植物进化生物学中最迷人的问题之一。已有研究表明, 槭树属(*Acer*)植物的群体中存在性别的多态性, 至少存在二重雌雄异型异熟(*duodichogamy*)、雄蕊先熟(*protandry*)和雌蕊先熟(*protogyny*)3种性别形态类型。中国科学院植物研究所罗毅波研究组利用亲本分析方法, 同时结合野外物候和传粉观察, 对性多态物种色木槭(*A. pictum* subsp. *mono*)的性系统进行研究, 推测其可能的进化途径和维持机制。通过估计色木槭的异交率、非选型交配比率以及雄性繁殖成功率, 发现多数子代是由异交尤其是不同性表型之间的非选型交配产生的, 不同性表型的雄性异交繁殖成功率没有显著不同。该研究结果表明, 不同性表型之间的非选型交配可能是维持色木槭性多态的机制。该研究是将遗传标记、野外调查和模型研究结合起来对性系统进化进行研究的极好范例(Shang et al., 2012)。

植物与传粉媒介的协同进化关系是进化生物学领域中一个备受关注的问题。花蜜是植物提供给传粉动物的主要回报之一, 自然界中绝大多数花蜜是无色的, 但有少数植物的花蜜呈现出不同鲜艳色彩。目前, 全世界已知的有色花蜜植物(*coloured-nectar plants*)绝大多数种类分布于南半球热带和亚热带地区, 对于引起花蜜着色的化学物质及其生态学功能和机制尚缺少细致的研究。中国科学院昆明植物研究所的研究团队对中国喜马拉雅地区已知的唯一具有有色花蜜的

植物——米团花(*Leucosceptrum canum*)的传粉与化学生态学开展了深入研究。该植物属唇形科(*Labiatae*), 为多年生木本。研究发现, 米团花是自交亲和植物, 但依靠传粉者能提高繁育成功率, 短喙的蓝翅希鹟和灰腹绣眼鸟是其有效的传粉者。在米团花的有色花蜜中, 分离出了一种紫色的花青素, 该化合物在天然花蜜中为首次报道, 该物质对于引起花蜜产生颜色起到了关键作用。研究还发现, 该植物可通过花蜜的色彩和动态变化来吸引鸟类传粉者, 并影响其行为, 即通过花在不同发育阶段中蜜的“可口性”, 以及泌蜜量变化和颜色呈现作为精确的取食信号, 从而提高传粉效率。该研究对有色花蜜的生态功能和机制研究具有非常高的参考价值, 为研究花蜜着色作为对有效传粉者的视觉吸引和取食信号的机制及其进化意义开辟了一条崭新的途径(Zhang et al., 2012b)。

11 植物生态与环境生物学

气候变暖和放牧对高寒地区土壤N素利用、物种组成及地上部净初级生产力影响的不确定性, 是预测未来地球高寒地区碳汇变化的限制因素。中国科学院西北高原生物研究所汪诗平研究组在高寒草甸地区进行了为期5年的非对称变暖控制(1.2/1.78C, 白天/夜间)实验, 发现在模拟增温条件下, 土壤N素的使用并不能影响地上部净初级生产力, 导致高寒草甸退化的原因是过度放牧而不是全球变暖(Wang et al., 2012j)。

重度放牧改变了草原生态系统的结构和功能, 中国科学院植物研究所白永飞研究组通过对长700 km的中国-蒙古横断面(包括草地草原、典型性草原和沙漠草原3种群落类型)调查放牧对生态系统功能和碳、氮、磷元素的化学计量的影响, 得出减少放养率及恢复大量退化的草原对于维护当地的草原生物多样性, 维持生态系统功能和增加生物承载力, 以及减轻内蒙古草原地区气候变化带来的负面影响是很有必要的(Bai et al., 2012)。该研究组又通过改变植物群落、土壤养分和土壤环境检验了放牧对土壤线虫群落的影响及其与生态系统功能的联系, 发现放牧通过不同的途径影响生态系统的功能。放牧通过改变植物群落、土壤环境和线虫群落结构影响土壤氮矿化, 同时通过改变土壤氮矿化和土壤环境影响地上部植物净初级生长(Chen et al., 2012b)。

热带森林具有很高的物种多样性,但这些形态各异的物种是如何共存的,生态学家提出了众多物种共存的理论和假说。其中,Janzen-Connell假说认为负密度制约能够解释热带森林维持较高物种多样性的机理;即种子扩散以母株为中心,在具有宿主专一性有害生物侵害(病原微生物、食草动物捕食)的作用下,邻近母株的种子和幼苗存在较高的死亡率,从而为其它物种的生存提供了空间和资源,促进了物种共存并维持热带森林的物种多样性。中山大学余世孝研究组在黑石顶自然保护区亚热带季风常绿阔叶林样地,通过野外观测和控制,研究光叶红豆(*Ormosia glaberrima*)个体更新并验证了由宿主专一性病原菌介导的负密度制约。他们把母株周围的土壤经杀菌处理,证明了邻近母株的幼苗存活率较低,幼苗存活率随着远离母株而增加;并发现这一过程是由真菌(*Fusarium oxysporum*)感染幼苗引起。进一步接种实验表明,此真菌具有宿主专一性,而其它物种对此真菌具有抗性(Liu et al., 2012h)。另外,由病原菌介导的负密度制约与物种间的谱系距离有关,即亲缘关系越近,被感染的概率越高(Liu et al., 2012g)。由此可见,宿主专一性的病原微生物对树木群落结构产生了非常重要的影响。

密度制约型生存在热带雨林是非常普遍的,被认为是维持树种密度的一个潜在的重要机制。然而,在不断波动的环境中密度制约是如何发生变化的还不是很清楚。中国科学院西双版纳热带植物园曹敏研究组在20 hm²的西双版纳热带季节性森林中选取4 531 m²经过2年监测刚出苗的存活情况,得出在热带森林中密度制约下幼苗存活的强度在季节和物种间是有差别的(Lin et al., 2012d)。

了解影响群落构建的区域驱动力可以预测环境变化在局部尺度如何影响植物群落变化。兰州大学杜国振研究组在青藏高原开展了土地利用变化的相关研究,探讨群落构建的驱动力问题,发现环境过滤和极限相似在群落构建过程中同时发挥作用,进而阐明进化和生态过程在高山植物群落变化方面可能单独起作用(Yang et al., 2012f)。

中国科学院武汉植物园黄伟博士以入侵植物乌柏(*Triadica sebifera*)和专食性昆虫跳甲(*Bikasha collaris*)为对象,研究了跳甲地上成虫和地下幼虫对乌柏入侵地种群和原产地种群的影响,以及不同种群

植物地上(茎叶)和地下(根)部位对昆虫的防御。结果表明,入侵植物在新的选择压力下,演化出新的防御策略来应对地上和地下昆虫的危害,从而有利于其成功入侵并对地上、地下昆虫群落产生不同的影响。入侵植物将更多资源分配到地上部分,采取了“地上优先”的生长策略。这种新的资源分配方式既可提高入侵植物的竞争力,又可增强入侵植物对地上昆虫取食的耐受性(Huang et al., 2012e)。这些发现对于指导入侵植物的生物防治具有重要意义。

姜永根研究组对被萜烯醇和(E)- β -石竹烯释放所受害的水稻田进行了研究。他们发现可诱导的萜烯醇能吸引捕食者、拟寄生物和食植动物,但是能预防水稻的主要害虫褐飞虱(*Nilaparvata lugens*)。另一方面,产生的(E)- β -石竹烯吸引拟寄生物和褐飞虱,增加了食植动物的负荷量。因此,在农田中降低其中一种信号能导致昆虫的积聚。植物挥发物在决定昆虫群落结构方面有重要作用(Xiao et al., 2012b)。该研究结果将有助于指导农田害虫群落控制。

众所周知,环境压力可调节植物的生长强度,但不同植物的特性是如何影响其生长的还不是很清楚。上海交通大学安溯研究组仔细观察了中国沿海地区灌木柽柳(*Tamarix chinensis*)与2个同属非禾本科植物盐地碱蓬(*Suaeda salsa*)和美国栎(*Suaeda glauca*)之间的相互作用。通过观察一年生、形态相似、生长物候同步的植物盐地碱蓬和美国栎可以看出,2种同属的植物表现出明显差异的适应性生长策略;同时2种植物的竞争能力和抗逆能力低于它们的相互促进和相互竞争作用。研究表明,植物适应环境的方式是物种间相互作用的结果(He et al., 2012b)。

兰州大学郭辉研究组在青藏高原东部研究了马先蒿属(*Pedicularis*)24个物种的44个种群间R-V关系的斜率随海拔的变化。结果发现异速的斜率和海拔之间呈显著的负相关,高海拔种群或物种中小个体具有较高的繁殖分配;而大个体则分配更多的资源到营养部分。因此认为小个体可能更适应高寒环境(Guo et al., 2012)。

虽然树干木质部的特征对树木的生长和成材高度有很大的影响,然而大部分的研究却因为木材密度容易监测,试图将木材密度与树木生长、大小联系起来。中国科学院西双版纳热带植物园曹坤芳研究组通过主成分分析和双变量相关性分析,评价了跨物种和

跨系统的40种亚洲热带树种与水力传导特征相关的木质部解剖特征, 该特征较木材密度更能指示树木的生长和高度(Fan et al., 2012)。

大量来自植物营养器官的营养物质的潜在再吸收对植物养分节约和生物地球化学循环有很大的影响。目前大部分的研究仅集中在叶片养分的再吸收上。同时, 越来越多的证据显示, 在大空间尺度上土壤肥力的变化对叶片营养再吸收有一定影响, 而在小空间尺度上的这种影响尚不明确。中国科学院沈阳应用生态研究所韩兴国研究组的研究表明, 半干旱草原植物叶和茎营养再吸收能力的可塑性可能加强了植物-土壤反馈和微观异质性(Lü et al., 2012)。

人类活动产生的CO₂的扩散增加了CO₂分压, 降低了海水的pH值。厦门大学史大林研究组的研究表明虽然增加pCO₂有利于进行光合作用的海洋有机物, 但是同时减小pH值能对初级生产者产生消极影响。这种影响会通过化学机制(比如重要营养元素铁的生物利用度)和生物机制(如铁元素限制的束毛藻属(*Trichodesmium*)的氮固定的减少)来发挥作用(Shi et al., 2012)。未来CO₂引起的海洋酸化可能发挥“双刃剑”的作用, 影响海洋植物的生理性能。厦门大学高坤山研究组选用绿藻石莼, 在2个CO₂水平下培养孢子, 明确指出了CO₂引起的海洋酸化改变了绿藻生长的光化学和光呼吸途径, 但如何影响其生命周期(孢子体和配子体生命时期的交替)仍需进一步研究(Xu and Gao, 2012)。

限制修复有毒化学品污染的生态系统的重要因素之一是相对较低的污染物移除效率。虽然越来越多的证据表明, 通过生态位分离, 物种丰富的生态系统比贫乏的生态系统能更有效地去除水中多余的营养物质, 但是多样的生态系统能否更有效地去除环境中的有毒化学药品目前仍不清楚。如果这种现象存在, 多样的生态系统又是通过何种机制来提高移除效率的更是未知。束文圣研究组将不同物种丰富度的水藻微生态系统暴露在一个真实的镉污染系统中, 得出随着物种丰富度的增加微藻移除镉的效率不断增加; 研究显示, 多种栽培中有45%在生长基质移除镉的速率超过了它们单作中的高效物种。然而, 最多样化(8种)混养的平均镉去除效率并不高于最有效的单作。研究还表明, 某些藻类多种栽培包含耐镉型和镉敏感型物种, 并且镉耐受型物种在镉移除工作中起到了更重要

的作用(Li et al., 2012i)。

致谢 本刊编辑部刘慧君、孙冬花和白羽红同志在本文的资料收集、统计分析和文字编辑中有重要贡献, 特此致谢!

钱 前 (中国水稻研究所)

瞿礼嘉 (北京大学)

袁 明 (中国农业大学)

王小菁 (华南师范大学)

杨维才 (中国科学院遗传与发育生物学研究所)

王 台 (中国科学院植物研究所)

孔宏智 (中国科学院植物研究所)

蒋高明 (中国科学院植物研究所)

种 康 (中国科学院植物研究所)

参考文献

- Ai B, Wang ZS, Ge S** (2012). Genome size is not correlated with effective population size in the *Oryza* species. *Evolution* **66**, 3302–3310.
- Armstrong DJ** (1994). Cytokinin oxidase and the regulation of cytokinin degradation. In: Mok DWS, Mok MC, eds. Cytokinin: Chemistry, Activity, and Function. Boca Raton: The Chemical Rubber Company (CRC) Press. pp. 139–154.
- Ashikari M, Sakakibara H, Lin S, Yamamoto T, Takashi T, Nishimura A, Angeles ER, Qian Q, Kitano H, Matsuoka M** (2005). Cytokinin oxidase regulates rice grain production. *Science* **309**, 741–745.
- Bai YF, Wu JG, Clark CM, Pan QM, Zhang LX, Chen SP, Wang QB, Han XG** (2012). Grazing alters ecosystem functioning and C:N:P stoichiometry of grasslands along a regional precipitation gradient. *J Appl Ecol* **49**, 1204–1215.
- Bao CC, Wang J, Zhang RH, Zhang BC, Zhang H, Zhou YH, Huang SJ** (2012). Arabidopsis *VILLIN2* and *VILLIN3* act redundantly in sclerenchyma development via bundling of actin filaments. *Plant J* **71**, 962–975.
- Bian HW, Xie YK, Guo F, Han N, Ma SY, Zeng ZH, Wang JH, Yang YN, Zhu MY** (2012). Distinctive expression patterns and roles of the miRNA393/TIR1 homolog module in regulating flag leaf inclination and primary and crown root growth in rice (*Oryza sativa*). *New Phytol* **196**, 149–161.
- Cao BH, Liu J, Qin GZ, Tian SP** (2012). Oxidative stress

- acts on special membrane proteins to reduce the viability of *Pseudomonas syringae* pv *tomato*. *J Proteome Res* **11**, 4927–4938.
- Chang HS, Zhang C, Chang YH, Zhu J, Xu XF, Shi ZH, Zhang XL, Xu L, Huang H, Zhang S, Yang ZN** (2012a). NO PRIMEXINE AND PLASMA MEMBRANE UNDULATION is essential for primexine deposition and plasma membrane undulation during microsporogenesis in Arabidopsis. *Plant Physiol* **158**, 264–272.
- Chang YM, Liu WY, Arthur Chun-Chieh Shih, Shen MN, Lu CH, Lu MY, Yang HW, Wang TY, Chen SC, Chen SM, Li WH, Ku MS** (2012b). Characterizing regulatory and functional differentiation between maize mesophyll and bundle sheath cells by transcriptomic analysis. *Plant Physiol* **160**, 165–177.
- Chen CZ, Lü XF, Li JY, Yi HY, Gong JM** (2012a). Arabidopsis NRT1.5 is another essential component in the regulation of nitrate reallocation and stress tolerance. *Plant Physiol* **159**, 1582–1590.
- Chen DM, Zheng SX, Shan YM, Taube F, Bai YF** (2012b). Vertebrate herbivore-induced changes in plants and soils: linkages to ecosystem functioning in a semi-arid steppe. *Funct Ecol*, doi: 10.1111/1365-2435.12027.
- Chen J, Jiang H, Hsieh E, Chen H, Chien C, Hsieh H, Lin T** (2012c). Drought and salt stress tolerance of an Arabidopsis glutathione S-transferase U17 knockout mutant are attributed to the combined effect of glutathione and abscisic acid. *Plant Physiol* **158**, 340–351.
- Chen M, Wang Z, Zhu Y, Li Z, Hussain N, Xuan L, Guo W, Zhang G, Jiang L** (2012d). The effect of TRANSPARENT TESTA2 on seed fatty acid biosynthesis and tolerance to environmental stresses during young seedling establishment in Arabidopsis. *Plant Physiol* **160**, 1023–1036.
- Chen R, Jiang H, Li L, Zhai Q, Qi L, Zhou W, Liu X, Li H, Zheng W, Sun J, Li C** (2012e). The Arabidopsis mediator subunit MED25 differentially regulates jasmonate and abscisic acid signaling through interacting with the MYC2 and ABI5 transcription factors. *Plant Cell* **24**, 2898–2916.
- Chen T, Zhu H, Ke D, Cai K, Wang C, Gou H, Hong Z, Zhang Z** (2012f). A MAP kinase kinase interacts with SymRK and regulates nodule organogenesis in *Lotus japonicus*. *Plant Cell* **24**, 823–838.
- Chen Y, Su Y, Tu S** (2012g). Distinct phytochrome actions in nonvascular plants revealed by targeted inactivation of phytyl biosynthesis. *Proc Natl Acad Sci USA* **109**, 8310–8315.
- Cheng Y, Zhou Y, Yang Y, Chi YJ, Zhou J, Chen JY, Wang F, Fan B, Shi K, Zhou YH, Yu JQ, Chen Z** (2012). Structural and functional analysis of VQ motif-containing proteins in Arabidopsis as interacting proteins of WRKY transcription factors. *Plant Physiol* **159**, 810–825.
- Chi W, He B, Mao J, Li Q, Ma J, Ji D, Zou M, Zhang L** (2012). The function of RH, a DEAD RNA helicase, in the biogenesis of the 50S ribosomal subunits of Arabidopsis chloroplasts. *Plant Physiol* **158**, 693–707.
- Chia JM, Song C, Bradbury PJ, Costich D, de Leon N, Doebley J, Elshire RJ, Gaut B, Geller L, Glaubitz JC, Gore M, Guill KE, Holland J, Hufford MB, Lai JS, Li M, Liu X, Lu YL, McCombie R, Nelson R, Poland J, Prasanna BM, Pyhäjärvi T, Rong TZ, Sekhon RS, Sun Q, Tenailon MI, Tian F, Wang J, Xu X, Zhang ZW, Kaeppler SM, Ross-Ibarra J, McMullen MD, Buckler ES, Zhang GY, Xu YB, Ware D** (2012). Maize HapMap2 identifies extant variation from a genome in flux. *Nat Genet* **44**, 803–807.
- Cui F, Liu L, Zhao Q, Zhang Z, Li Q, Lin B, Wu Y, Tang S, Xie Q** (2012). Arabidopsis ubiquitin conjugase UBC32 is an ERAD component that functions in brassinosteroid-mediated salt stress tolerance. *Plant Cell* **24**, 233–244.
- Dai F, Nevo E, Wu D, Comadran J, Zhou M, Qiu L, Chen Z, Beiles A, Chen G, Zhang G** (2012a). Tibet is one of the centers of domestication of cultivated barley. *Proc Natl Acad Sci USA* **109**, 16969–16973.
- Dai FW, Zhang CQ, Jiang XQ, Kang M, Yin X, Lü PT, Zhang X, Zheng Y, Gao JP** (2012b). *RhNAC2* and *RhEXPA4* are involved in the regulation of dehydration tolerance during the expansion of rose petals. *Plant Physiol* **160**, 2064–2082.
- Dai XY, Wang YY, Yang A, Zhang WH** (2012c). *Os-MYB2P-1*, an R2R3 MYB transcription factor, is involved in the regulation of phosphate-starvation responses and root architecture in rice. *Plant Physiol* **159**, 169–183.
- Davies PJ** (1995). *Plant Hormones: Physiology, Biochemistry, and Molecular Biology*. Dordrecht: Kluwer Academic Press.
- Deng D, Yan C, Pan X, Mahfouz M, Wang J, Zhu JK, Shi Y, Yan N** (2012a). Structural basis for sequence-specific recognition of DNA by TAL effectors. *Science* **335**, 720–723.
- Deng F, Tu L, Tan J, Li Y, Nie Y, Zhang X** (2012b). GbPDF1 is involved in cotton fiber initiation via the core cis-element HDZIP2ATATHB2. *Plant Physiol* **158**, 890–904.

- Deng H, Liu H, Li X, Xiao J, Wang S** (2012c). A CCCH-type zinc finger nucleic acid-binding protein quantitatively confers resistance against rice bacterial blight disease. *Plant Physiol* **158**, 876–889.
- Di W, Hu Q, Yan Z, Chen W, Yan C, Huang X, Zhang J, Yang P, Deng H, Wang J, Deng X, Shi Y** (2012). Structural basis of ultraviolet-B perception by UVR8. *Nature* **484**, 214–219.
- Dietrich JT, Kaminek M, Blevins DG, Reinbott TM, Morris RO** (1995). Changes in cytokinins and cytokinin oxidase activity in developing maize kernels and the effects of exogenous cytokinin on kernel development. *Plant Physiol Biochem* **33**, 327–336.
- Ding JH, Lu Q, Ouyang YD, Mao HL, Zhang PB, Yao JL, Xu CG, Li XH, Xiao JH, Zhang QF** (2012). A long non-coding RNA regulates photoperiod-sensitive male sterility, an essential component of hybrid rice. *Proc Natl Acad Sci USA* **109**, 2654–2659.
- Dong Q, Han F** (2012). Phosphorylation of histone H2A is associated with centromere function and maintenance in meiosis. *Plant J* **71**, 800–809.
- Duan Y, Li S, Chen Z, Zheng L, Diao Z, Zhou Y, Lan T, Guan H, Pan R, Xue Y, Wu W** (2012). *Dwarf and deformed flower*, encoding an F-box protein, is critical for vegetative and floral development in rice (*Oryza sativa* L.). *Plant J* **72**, 829–842.
- Fan ZX, Zhang SB, Hao GY, Slik JWF, Cao KF** (2012). Hydraulic conductivity traits predict growth rates and adult stature of 40 Asian tropical tree species better than wood density. *J Ecol* **100**, 732–741.
- Feng F, Yang F, Rong W, Wu X, Zhang J, Chen S, He C, Zhou JM** (2012a). A *Xanthomonas* uridine 5'-monophosphate transferase inhibits plant immune kinases. *Nature* **485**, 114–118.
- Feng J, Long Y, Shi L, Shi J, Barker G, Meng J** (2012b). Characterization of metabolite quantitative trait loci and metabolic networks that control glucosinolate concentration in the seeds and leaves of *Brassica napus*. *New Phytol* **193**, 96–108.
- Galuszka P, Frebortova J, Werner T, Yamada M, Strnad M, Schmulling T, Frebort I** (2004). Cytokinin oxidase/dehydrogenase genes in barley and wheat: cloning and heterologous expression. *Eur J Biochem* **271**, 3990–4002.
- Gao CJ, Yu CKY, Qu S, San MWY, Li KY, Lo SW, Jiang LW** (2012a). The golgi-localized Arabidopsis endomembrane protein12 contains both endoplasmic reticulum export and golgi retention signals at its C terminus. *Plant Cell* **24**, 2086–2104.
- Gao F, Han XW, Wu JH, Zheng SZ, Shang ZL, Sun D, Zhou RG, Li B** (2012b). A heat-activated calcium-permeable channel—Arabidopsis cyclic nucleotide-gated ion channel 6 is involved in heat shock responses. *Plant J* **70**, 1056–1069.
- Gao J, Wang BS, Mao IF, Ingvarsson P, Zeng QY, Wang XR** (2012c). Demography and speciation history of the homoploid hybrid pine *Pinus densata* on the Tibetan Plateau. *Mol Ecol* **21**, 4811–4827.
- Gong CY, Li Q, Yu HT, Wang ZZ, Wang T** (2012). Proteomics insight into the biological safety of transgenic modification of rice as compared with conventional genetic breeding and spontaneous genotypic variation. *J Proteome Res* **11**, 3019–3029.
- Gou X, Yin H, He K, Du J, Yi J, Xu S, Lin H, Clouse SD, Li J** (2012). Genetic evidence for an indispensable role of somatic embryogenesis receptor kinases in brassinosteroid signaling. *PLoS Genet* **8**, e1002452.
- Guo H, Weiner J, Mazer SJ, Zhao ZG, Du GZ, Li B** (2012). Reproductive allometry in *Pedicularis* species changes with elevation. *J Ecol* **100**, 452–458.
- Hamera S, Song X, Su L, Chen X, Fang R** (2012). Cucumber mosaic virus suppressor 2b binds to AGO4-related small RNAs and impairs AGO4 activities. *Plant J* **69**, 104–115.
- Han JJ, Lin W, Oda Y, Cui KM, Fukuda H, He XQ** (2012). The proteasome is responsible for caspase-3-like activity during xylem development. *Plant J* **72**, 129–141.
- He CS, Chen XF, Huang H, Xu L** (2012a). Reprogramming of H3K27me3 is critical for acquisition of pluripotency from cultured Arabidopsis tissues. *PLoS Genet* **8**, e1002911.
- He Q, Cui BS, Bertness MD, An Y** (2012b). Testing the importance of plant strategies on facilitation using congeners in a coastal community. *Ecology* **93**, 2023–2029.
- Henderson IR, Zhang CJ, Ning YQ, Zhang SW, Chen Q, Shao CR, Guo YW, Zhou JX, Li L, Chen S, He XJ** (2012). IDN2 and its paralogs form a complex required for RNA-directed DNA methylation. *PLoS Genet* **8**, e1002693.
- Hong L, Tang D, Zhu K, Wang K, Li M, Cheng Z** (2012). Somatic and reproductive cell development in rice anther is regulated by a putative glutaredoxin. *Plant Cell* **24**, 577–588.
- Houba-Herlin N, Pethe C, D'Alayer J, Laloue M** (1999). Cytokinin oxidase from *Zea mays*: purification, cDNA cloning and expression in moss protoplasts. *Plant J* **17**,

- 615–626.
- Hsieh WP, Hsieh HL, Wu SH** (2012). Arabidopsis bZIP16 transcription factor integrates light and hormone signaling pathways to regulate early seedling development. *Plant Cell* **24**, 3997–4011.
- Hu J, Wang K, Huang W, Liu G, Gao Y, Wang J, Huang Q, Ji Y, Qin X, Wan L, Zhu R, Li S, Yang D, Zhu Y** (2012). The rice pentatricopeptide repeat protein RF5 restores fertility in Hong-Lian cytoplasmic male-sterile lines via a complex with the glycine-rich protein GRP162. *Plant Cell* **24**, 109–122.
- Hua DP, Wang C, He JN, Liao H, Duan Y, Zhu ZQ, Guo Y, Chen ZZ, Gong ZZ** (2012). A plasma membrane receptor kinase, GHR1, mediates abscisic acid- and hydrogen peroxide-regulated stomatal movement in Arabidopsis. *Plant Cell* **24**, 2546–2561.
- Huang CH, Kuo WY, Weiss C, Jinn TL** (2012a). Copper chaperone-dependent and -independent activation of three copper-zinc superoxide dismutase homologs localized in different cellular compartments in Arabidopsis. *Plant Physiol* **158**, 737–746.
- Huang HR, Yan PC, Lascoux M, Ge XJ** (2012b). Flowering time and transcriptome variation in *Capsella bursapatoris* (Brassicaceae). *New Phytol* **194**, 676–689.
- Huang J, Zhang Y, Peng JS, Zhong C, Yi HY, Ow DW, Gong JM** (2012c). Fission yeast HMT1 lowers seed cadmium through phytochelatin-dependent vacuolar sequestration in Arabidopsis. *Plant Physiol* **158**, 1779–1788.
- Huang N, Jane W, Chen J, Yu T** (2012d). Arabidopsis thaliana CENTRORADIALIS homologue (ATC) acts systemically to inhibit floral initiation in Arabidopsis. *Plant J* **72**, 175–184.
- Huang W, Carrillo J, Ding JQ, Siemann E** (2012e). Invader partitions ecological and evolutionary responses to above- and belowground herbivory. *Ecology* **93**, 2343–2352.
- Huang XH, Kurata N, Wei XH, Wang ZX, Wang AH, Zhao Q, Zhao Y, Liu KY, Lu HY, Li WJ, Guo YL, Lu YQ, Zhou CC, Fan DL, Weng QJ, Zhu CR, Huang T, Zhang L, Wang YC, Feng L, Furuumi H, Kubo T, Miyabayashi T, Yuan XP, Xu Q, Dong GJ, Zhan QL, Li CY, Fujiyama A, Toyoda A, Lu TT, Feng Q, Qian Q, Li JY, Han B** (2012f). A map of rice genome variation reveals the origin of cultivated rice. *Nature* **490**, 497–501.
- Huang XH, Zhao Y, Wei XH, Li CY, Wang AH, Zhao Q, Li WJ, Guo YL, Deng LW, Zhu CR, Fan DL, Lu YQ, Weng QJ, Liu KY, Zhou TY, Jing YF, Si LZ, Dong GJ, Huang T, Lu TT, Feng Q, Qian Q, Li JY, Han B** (2012g). Genome-wide association study of flowering time and grain yield traits in a worldwide collection of rice germplasm. *Nat Genet* **44**, 32–39.
- Hufford MB, Xu X, Heerwaarden JV, Pyhäjärvi T, Chia JM, Cartwright RA, Elshire RJ, Glaubitz JC, Guill KE, Kaepler SM, Lai JS, Morrell PL, Shannon LM, Song C, Springer NM, Swanson-Wagner RA, Tiffin P, Wang J, Zhang GY, Doebley J, McMullen MD, Ware D, Buckler ES, Yang S, Ross-Ibarra J** (2012). Comparative population genomics of maize domestication and improvement. *Nat Genet* **44**, 808–811.
- Ito T, Wellmer F, Yu H, Das P, Ito N, Alves-Ferreira M, Riechmann JL, Meyerowitz EM** (2004). The homeotic protein AGAMOUS controls microsporogenesis by regulation of *SPOROCTELESS*. *Nature* **430**, 356–360.
- Ji J, Tang D, Wang K, Wang M, Che L, Li M, Cheng Z** (2012). The role of *OsCOM1* in homologous chromosome synapsis and recombination in rice meiosis. *Plant J* **72**, 18–30.
- Jia DR, Abbott RJ, Liu TL, Mao KS, Bartish IV, Liu JQ** (2012). Out of the Qinghai-Tibet Plateau: evidence for the origin and dispersal of Eurasian temperate plants from a phylogeographic study of *Hippophae rhamnoides* (Elaeagnaceae). *New Phytol* **194**, 1123–1133.
- Jiang X, Li H, Wang T, Peng C, Wang H, Wu H, Wang X** (2012a). Gibberellin indirectly promotes chloroplast biogenesis as a means to maintain the chloroplast population of expanded cells. *Plant J* **72**, 768–780.
- Jiang Y, Cheng F, Zhou Y, Xia X, Mao W, Shi K, Chen Z, Yu J** (2012b). Cellular glutathione redox homeostasis plays an important role in the brassinosteroid-induced increase in CO₂ assimilation in *Cucumis sativus*. *New Phytol* **194**, 932–943.
- Jiang YH, Bao L, Jeong SY, Kim SK, Xu CG, Li XH, Zhang QF** (2012c). XIAO is involved in the control of organ size by contributing to the regulation of signaling and homeostasis of brassinosteroids and cell cycling in rice. *Plant J* **70**, 398–408.
- Jiao YP, Zhao HN, Ren LH, Song WB, Zeng B, Guo JJ, Wang BB, Liu ZP, Chen J, Li W, Zhang M, Xie SJ, Lai JS** (2012). Genome-wide genetic changes during modern breeding of maize. *Nat Genet* **44**, 812–815.
- Kang GZ, Li GZ, Xu W, Peng XQ, Han QX, Zhu YJ, Guo TC** (2012). Proteomics reveals the effects of salicylic acid on growth and tolerance to subsequent drought stress in wheat. *J Proteome Res* **11**, 6066–6079.

- Ke D, Fang Q, Chen C, Zhu H, Chen T, Chang X, Yuan S, Kang H, Ma L, Hong Z, Zhang Z** (2012). The small GTPase ROP6 interacts with NFR5 and is involved in nodule formation in *Lotus japonicus*. *Plant Physiol* **160**, 131–143.
- Krejci L, Altmannova V, Spirek M, Zhao X** (2012). Homologous recombination and its regulation. *Nucleic Acids Res* **40**, 5795–5818.
- Li B, Gao R, Cui R, Lü B, Li X, Zhao Y, You Z, Tian S, Dong H** (2012a). Tobacco TIG2 suppresses resistance to pathogens by sequestering NPR1 from the nucleus. *J Cell Sci* **125**, 4913–4922.
- Li BB, Zhao YX, Liang LY, Ren HB, Xing Y, Chen L, Sun MZ, Wang YH, Han Y, Jia HF, Huang CL, Wu ZY, Jia WS** (2012b). Purification and characterization of ZmRIP1, a novel reductant-inhibited protein tyrosine phosphatase from maize. *Plant Physiol* **159**, 671–681.
- Li BH, Li Q, Xiong LM, Kronzucker HJ, Krämer U, Shi WM** (2012c). Arabidopsis plastid AMOS1/EGY1 integrates abscisic acid signaling to regulate global gene expression response to ammonium stress. *Plant Physiol* **160**, 2040–2051.
- Li BQ, Wang WH, Zong YY, Qin GZ, Tian SP** (2012d). Exploring pathogenic mechanisms of *Botrytis cinerea* secretome under different ambient pH based on comparative proteomic analysis. *J Proteome Res* **11**, 4249–4260.
- Li G, Zhang JW, Li JQ, Yang ZN, Huang H, Xu L** (2012e). Imitation switch chromatin remodeling factors and their interacting RINGLET proteins act together in controlling the plant vegetative phase in Arabidopsis. *Plant J* **72**, 261–270.
- Li J, Bao SQ, Zhang YH, Ma XJ, Mishra-Knyrim M, Sun J, Sa G, Shen X, Polle A, Chen SL** (2012f). *Paxillus involutus* strains MAJ and NAU mediate K^+/Na^+ homeostasis in *Ectomycorrhizal Populus × canescens* under sodium chloride stress. *Plant Physiol* **159**, 1771–1786.
- Li RL, Liu P, Wan YL, Chen T, Wang QL, Mettbaach U, Baluska F, Samaj J, Fang XH, Lucas W, Lin JX** (2012g). A membrane microdomain-associated protein, Arabidopsis Flot1, is involved in a clathrin-independent endocytic pathway and is required for seedling development. *Plant Cell* **24**, 2105–2122.
- Li SJ, Liu YJ, Zheng LY, Chen LL, Li N, Corke F, Lu YR, Fu XD, Zhu ZG, Bevan MW, Li YH** (2012h). The plant-specific G protein subunit AGG3 influences organ size and shape in *Arabidopsis thaliana*. *New Phytol* **194**, 690–703.
- Li SP, Li JT, Kuang JL, Duan HN, Zeng Y, Shu WS** (2012i). Effects of species richness on cadmium removal efficiencies of algal microcosms. *J Appl Ecol* **49**, 261–267.
- Li W, Cui X, Meng Z, Huang X, Xie Q, Wu H, Jin H, Zhang D, Liang W** (2012j). Transcriptional regulation of Arabidopsis MIR168a and ARGONAUTE1 homeostasis in abscisic acid and abiotic stress responses. *Plant Physiol* **158**, 1279–1292.
- Li Y, Mao K, Zhao C, Zhao X, Zhang H, Shu H, Hao Y** (2012k). MdCOP1 ubiquitin E3 ligases interact with MdMYB1 to regulate light-induced anthocyanin biosynthesis and red fruit coloration in apple. *Plant Physiol* **160**, 1011–1022.
- Li YF, Zhang ZH, Nie YF, Zhang LH, Wang ZZ** (2012l). Proteomic analysis of salicylic acid-induced resistance to *Magnaporthe oryzae* in susceptible and resistant rice. *Proteomics* **12**, 2340–2354.
- Li YJ, Shu YW, Peng CC, Zhu L, Guo GY, Li N** (2012m). Absolute quantitation of isoforms of post-translationally modified proteins in transgenic organism. *Mol Cell Proteomics* **11**, 272–285.
- Li Z, Li B, Shen WH, Huang H, Dong A** (2012n). TCP transcription factors interact with AS2 in the repression of class-I KNOX genes in *Arabidopsis thaliana*. *Plant J* **71**, 99–107.
- Li Z, Yue HY, Xing D** (2012o). MAP kinase 6-mediated activation of vacuolar processing enzyme modulates heat shock-induced programmed cell death in Arabidopsis. *New Phytol* **195**, 85–96.
- Lin AH, Wang YQ, Tang JY, Xue P, Li CL, Liu LC, Hu B, Yang FQ, Loake GJ, Chu CC** (2012a). Nitric oxide and protein S-nitrosylation are integral to hydrogen peroxide-induced leaf cell death in rice. *Plant Physiol* **158**, 451–464.
- Lin J, Lin C, Lin H, Chen Y, Jeng S** (2012b). MicroR828 regulates lignin and H_2O_2 accumulation in sweet potato on wounding. *New Phytol* **196**, 427–440.
- Lin L, Zhong SH, Cui XF, Li J, He ZH** (2012c). Characterization of temperature-sensitive mutants reveals a role for receptor-like kinase SCRAMBLED/STRUBBELIG in coordinating cell proliferation and differentiation during Arabidopsis leaf development. *Plant J* **72**, 707–720.
- Lin LX, Comita LS, Zheng Z, Cao M** (2012d). Seasonal differentiation in density-dependent seedling survival in a tropical rain forest. *J Ecol* **100**, 905–914.
- Lin QB, Wang D, Dong H, Gu SH, Cheng ZJ, Gong J, Qin RZ, Jiang L, Li G, Wang JL, Wu FQ, Guo XP, Zhang X, Lei**

- CL, Wang HY, Wan JM** (2012e). Rice APC/C^{TE} controls tillering by mediating the degradation of MONOCULM 1. *Nat Commun* **3**, 752.
- Liu B, Li JF, Ao Y, Qu J, Li Z, Su J, Zhang Y, Liu J, Feng D, Qi K, He Y, Wang J, Wang HB** (2012a). Lysin motif-containing proteins LYP4 and LYP6 play dual roles in peptidoglycan and chitin perception in rice innate immunity. *Plant Cell* **24**, 3406–3419.
- Liu G, Tian H, Huang YQ, Hu J, Ji YX, Li SQ, Feng YQ, Guo L, Zhu YG** (2012b). Alterations of mitochondrial protein assembly and jasmonic acid biosynthesis pathway in Honglian (HL)-type cytoplasmic male sterility rice. *J Biol Chem* **287**, 40051–40060.
- Liu J, Li W, Ning Y, Shirsekar G, Cai Y, Wang X, Dai L, Wang Z, Liu W, Wang G** (2012c). The U-box E3 ligase SPL11/PUB13 is a convergence point of defense and flowering signaling in plants. *Plant Physiol* **160**, 28–37.
- Liu Q, Wen CK** (2012). Arabidopsis *ETR1* and *ERS1* differentially repress the ethylene response in combination with other ethylene receptor genes. *Plant Physiol* **158**, 1193–1207.
- Liu T, Liu Z, Song C, Hu Y, Han Z, She J, Fan F, Wang J, Jin C, Chang J, Zhou JM, Chai J** (2012d). Chitin-induced dimerization activates a plant immune receptor. *Science* **336**, 1160–1164.
- Liu TY, Huang TK, Tseng CY, Lai YS, Lin SI, Lin WY, Chen JW, Chiou TJ** (2012e). PHO₂-dependent degradation of PHO₁ modulates phosphate homeostasis in Arabidopsis. *Plant Cell* **24**, 2168–2183.
- Liu X, Yu CW, Duan J, Luo M, Wang K, Tian G, Cui Y, Wu K** (2012f). HDA6 directly interacts with DNA methyltransferase MET1 and maintains transposable element silencing in Arabidopsis. *Plant Physiol* **158**, 119–129.
- Liu XB, Liang MX, Etienne RS, Wang YF, Staehelin C, Yu SX** (2012g). Experimental evidence for a phylogenetic Janzen—Connell effect in a subtropical forest. *Ecol Lett* **15**, 111–118.
- Liu Y, Yu SX, Xie ZP, Staehelin C** (2012h). Analysis of a negative plant-soil feedback in a subtropical monsoon forest. *J Ecol* **100**, 1019–1028.
- Lu Y, Wu K, Jiang Y, Guo Y, Desneux N** (2012). Widespread adoption of Bt cotton and insecticide decrease promotes biocontrol services. *Nature* **487**, 362–365.
- Luo D, Bernard DG, Balk J, Hai H, Cui X** (2012a). The DUF59 family gene AE7 acts in the cytosolic iron-sulfur cluster assembly pathway to maintain nuclear genome integrity in Arabidopsis. *Plant Cell* **24**, 4135–4148.
- Luo T, Fan TT, Liu YN, Rothbart M, Yu J, Zhou SX, Grimm B, Luo MZ** (2012b). Thioredoxin redox regulates ATPase activity of Magnesium chelatase CHLI subunit and modulates redox-mediated signaling in tetrapyrrole biosynthesis and homeostasis of reactive oxygen species in pea plants. *Plant Physiol* **159**, 118–130.
- Lü XT, Freschet GT, Flynn DFB, Han XG** (2012). Plasticity in leaf and stem nutrient resorption proficiency potentially reinforces plant-soil feedbacks and microscale heterogeneity in a semi-arid grassland. *J Ecol* **100**, 144–150.
- Mao K, Milne RI, Zhang L, Peng Y, Liu J, Thomas P, Mill RR, Renner S** (2012). Distribution of living Cupressaceae reflects the breakup of Pangea. *Proc Natl Acad Sci USA* **109**, 7793–7798.
- Mei Y, Gao HB, Yuan M, Xue HW** (2012). The Arabidopsis ARCP protein, CS11, which is required for microtubule stability, is necessary for root and anther development. *Plant Cell* **24**, 1066–1080.
- Mok DW, Mok MC** (2001). Cytokinin metabolism and action. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol* **89**, 89–118.
- Nie H, Zhao C, Wu G, Wu Y, Chen Y, Tang D** (2012). SR1, a calmodulin-binding transcription factor, modulates plant defense and ethylene-induced senescence by directly regulating NDR1 and EIN3. *Plant Physiol* **158**, 1847–1859.
- Pan H, Liu S, Tang D** (2012). HPR1, a component of the THO/TREX complex, plays an important role in disease resistance and senescence in Arabidopsis. *Plant J* **69**, 831–843.
- Qi L, Yan J, Li Y, Jiang H, Sun J, Chen Q, Li H, Chu J, Yan C, Sun X, Yu Y, Li C, Li C** (2012a). Arabidopsis *thaliana* plants differentially modulate auxin biosynthesis and transport during defense responses to the necrotrophic pathogen *Alternaria brassicicola*. *New Phytol* **195**, 872–882.
- Qi YH, Wang SK, Shen CJ, Zhang SN, Chen Y, Xu YX, Liu Y, Wu YR, Jiang DA** (2012b). OsARF12, a transcription activator on auxin response gene, regulates root elongation and affects iron accumulation in rice (*Oryza sativa*). *New Phytol* **193**, 109–120.
- Qian W, Miki D, Zhang H, Liu Y, Zhang X, Tang K, Kan Y, La H, Li X, Li S, Zhu X, Shi X, Zhang K, Pontes O, Chen X, Liu R, Gong Z, Zhu JK** (2012). A histone acetyltransferase regulates active DNA demethylation in Arabidopsis. *Science* **336**, 1445–1448.
- Qiao JJ, Wang JX, Chen L, Tian XX, Huang SQ, Ren XY, Zhang WW** (2012a). Quantitative iTRAQ LC-MS/MS proteomics reveals metabolic responses to biofuel etha-

- nol in cyanobacterial *Synechocystis* sp. PCC 6803. *J Proteome Res* **11**, 5286–5300.
- Qiao M, Zhao Z, Song Y, Liu Z, Cao L, Yu Y, Li S, Xiang F** (2012b). Proper regeneration from *in vitro* cultured *Arabidopsis thaliana* requires the microRNA-directed action of an auxin response factor. *Plant J* **71**, 14–22.
- Qin GZ, Wang YY, Cao BH, Wang WH, Tian SP** (2012a). Unraveling the regulatory network of the MADS box transcription factor RIN in fruit ripening. *Plant J* **70**, 243–255.
- Qin L, Zhao J, Tian J, Chen L, Sun Z, Guo Y, Lu X, Gu M, Xu G, Liao H** (2012b). The high-affinity phosphate transporter GmPT5 regulates phosphate transport to nodules and nodulation in soybean. *Plant Physiol* **159**, 1634–1643.
- Qiu L, Xie F, Yu J, Wen CK** (2012). Arabidopsis RTE1 is essential to ethylene receptor ETR1 amino-terminal signaling independent of CTR1. *Plant Physiol* **159**, 1263–1276.
- Sang X, Li Y, Luo Z, Ren D, Fang L, Wang N, Zhao F, Ling Y, Yang Z, Liu Y, He G** (2012a). CHIMERIC FLORAL ORGANS1, encoding a monocot-specific MADS box protein, regulates floral organ identity in rice. *Plant Physiol* **160**, 788–807.
- Sang YL, Xu M, Ma FF, Chen H, Xu XH, Gao XQ, Zhang XS** (2012b). Comparative proteomic analysis reveals similar and distinct features of proteins in dry and wet stigmas. *Proteomics* **12**, 1983–1998.
- Schmülling T, Werner T, Riefler M, Krupkova E, Bartrina Y, Manns I** (2003). Structure and function of cytokinin oxidase/dehydrogenase genes of maize, rice, Arabidopsis and other species. *J Plant Res* **116**, 241–252.
- Shang H, Luo YB, Bai WN** (2012). Influence of asymmetrical mating patterns and male reproductive success on the maintenance of sexual polymorphism in *Acer pictum* subsp. *mono* (Aceraceae). *Mol Ecol* **21**, 3869–3878.
- Shanmugam V, Tsednee M, Yeh KC** (2012). ZINC TOLERANCE INDUCED BY IRON 1 reveals the importance of glutathione in the cross-homeostasis between zinc and iron in *Arabidopsis thaliana*. *Plant J* **69**, 1006–1017.
- Shen Y, Tang D, Wang K, Wang M, Huang J, Luo W, Luo Q, Hong L, Li M, Cheng Z** (2012). ZIP4 in homologous chromosome synapsis and crossover formation in rice meiosis. *J Cell Sci* **125**, 2581–2591.
- Shi DL, Kranz SA, Kim JM, Morel MM** (2012). Ocean acidification slows nitrogen fixation and growth in the dominant diazotroph *Trichodesmium* under low-iron conditions. *Proc Natl Acad Sci USA* **109**, 3094–3100.
- Shin LJ, Lo JC, Yeh KC** (2012). Copper chaperone antioxidant protein1 is essential for copper homeostasis. *Plant Physiol* **159**, 1099–1110.
- Song X, Li P, Zhai J, Zhou M, Ma L, Liu B, Jeong DH, Nakano M, Cao S, Liu C, Chu C, Wang XJ, Green PJ, Meyers BC, Cao X** (2012a). Roles of DCL4 and DCL3b in rice phased small RNA biogenesis. *Plant J* **69**, 462–474.
- Song X, Wang D, Ma L, Chen Z, Li P, Cui X, Liu C, Cao S, Chu C, Tao Y, Cao X** (2012b). Rice RNA-dependent RNA polymerase 6 acts in small RNA biogenesis and spikelet development. *Plant J* **71**, 378–389.
- Su H, Zhu JS, Cai C, Pei WK, Wang JJ, Dong HJ, Ren HY** (2012a). FIMBRIN1 is involved in lily pollen tube growth by stabilizing the actin fringe. *Plant Cell* **24**, 4539–4554.
- Su JX, Wang W, Zhang LB, Chen ZD** (2012b). Phylogenetic placement of two enigmatic genera, *Borthwickia* and *Stixis*, based on molecular and pollen data, and the description of a new family of Brassicales, Borthwickiaceae. *Taxon* **61**, 601–611.
- Su N, Hu ML, Wu DX, Wu FQ, Fei GL, Lan Y, Chen XL, Shu XL, Zhang X, Guo XP, Cheng ZJ, Lei CL, Qi CK, Jiang L, Wang HY, Wan JM** (2012c). Disruption of a rice pentatricopeptide repeat protein causes a seedling-specific albino phenotype and its utilization to enhance seed purity in hybrid rice production. *Plant Physiol* **159**, 227–238.
- Sui P, Jin J, Ye S, Mu C, Gao J, Feng H, Shen WH, Yu Y, Dong A** (2012). H3K36 methylation is critical for brassinosteroid-regulated plant growth and development in rice. *Plant J* **70**, 340–347.
- Sun A, Nie S, Xing D** (2012a). Nitric oxide-mediated maintenance of redox homeostasis contributes to NPR1-dependent plant innate immunity triggered by lipopolysaccharides. *Plant Physiol* **160**, 1081–1096.
- Sun CH, Fang J, Zhao TL, Xu B, Zhang FT, Liu LC, Tang JY, Zhang GF, Deng XJ, Chen F, Qian Q, Cao XF, Chu CC** (2012b). The histone methyltransferase SDG724 mediates H3K36me_{2/3} deposition at MADS50 and RFT1 and promotes flowering in rice. *Plant Cell* **24**, 3235–3247.
- Sun L, Sun Y, Zhang M, Wang L, Ren J, Cui M, Wang Y, Ji K, Li P, Li Q, Chen P, Dai S, Duan C, Wu Y, Leng P** (2012c). Suppression of 9-*cis*-epoxycarotenoid dioxygenase, which encodes a key enzyme in abscisic acid biosynthesis, alters fruit texture in transgenic tomato. *Plant Physiol* **158**, 283–298.
- Sun RH, Fan HT, Gao F, Lin YJ, Zhang LX, Gong WM, Liu L** (2012d). Crystal structure of Arabidopsis Deg2 protein

- reveals an internal PDZ ligand locking the hexameric resting state. *J Biol Chem* **287**, 37564–37569.
- Sun SB, Gu M, Cao Y, Huang XP, Zhang X, Ai PH, Zhao JN, Fan XR, Xu GH** (2012e). A constitutive expressed phosphate transporter, OsPht1;1, modulates phosphate uptake and translocation in phosphate-replete rice. *Plant Physiol* **159**, 1571–1581.
- Tan H, Liang W, Hu J, Zhang D** (2012). *MTR1* encodes a secretory fasciclin glycoprotein required for male reproductive development in rice. *Dev Cell* **22**, 1127–1137.
- Tang N, Zhang H, Li XH, Xiao JH, Xiong LZ** (2012a). Constitutive activation of transcription factor OsbZIP46 improves drought tolerance in rice. *Plant Physiol* **158**, 1755–1768.
- Tang Z, Fan X, Li Q, Feng H, Miller AJ, Shen Q, Xu G** (2012b). Knockdown of a rice stelar nitrate transporter alters long-distance translocation but not root influx. *Plant Physiol* **160**, 2052–2063.
- Tang Z, Zhang L, Xu C, Yuan S, Zhang F, Zheng Y, Zhao C** (2012c). Uncovering small RNA-mediated responses to cold stress in a wheat thermosensitive genic male-sterile line by deep sequencing. *Plant Physiol* **159**, 721–738.
- Thangasamy S, Chen PW, Lai MH, Chen J, Jauh GY** (2012). Rice LGD1 containing RNA binding activity affects growth and development through alternative promoters. *Plant J* **71**, 288–302.
- To JPC, Kieber JJ** (2008). Cytokinin signaling: two components and more. *Trends Plant Sci* **13**, 85–92.
- Tong H, Jin Y, Liu W, Li F, Fang J, Yin Y, Qian Q, Zhu L, Chu C** (2009). DWARF AND LOW-TILLERING, a new member of GRAS family, plays positive roles in brassinosteroid signaling in rice. *Plant J* **58**, 803–816.
- Tong H, Liu L, Jin Y, Du L, Yin Y, Qian Q, Zhu L, Chu C** (2012a). DWARF AND LOW-TILLERING acts as a direct downstream target of a GSK3/SHAGGY-like kinase to mediate brassinosteroid responses in rice. *Plant Cell* **24**, 2562–2577.
- Tong XH, Qi JF, Zhu XD, Mao BZ, Zeng LJ, Wang BH, Li Q, Zhou GX, Xu XJ, Lou YG, He ZH** (2012b). The rice hydroperoxide lyase OsHPL3 functions in defense responses by modulating the oxylipin pathway. *Plant J* **71**, 763–775.
- Wan Y, Jasik J, Wang L, Hao H, Volkmann D, Menzel D, Mancuso S, Baluška F, Lin J** (2012). The signal transducer NPH3 integrates the phototropin1 photosensor with PIN2-based polar auxin transport in Arabidopsis root phototropism. *Plant Cell* **24**, 551–565.
- Wang B, Jin S, Hu H, Sun Y, Wang Y, Han P, Hou B** (2012a). UGT87A2, an Arabidopsis glycosyltransferase, regulates flowering time via FLOWERING LOCUS C. *New Phytol* **194**, 666–675.
- Wang C, Huang W, Ying YH, Li S, Secco D, Tyerman S, Whelan J, Shou HX** (2012b). Functional characterization of the rice *SPX-MFS* family reveals a key role of OsSPX-MFS1 in controlling phosphate homeostasis in leaves. *New Phytol* **196**, 139–148.
- Wang F, Liu P, Zhang Q, Zhu J, Chen T, Arimura S, Tsutsumi N, Lin JX** (2012c). Phosphorylation and ubiquitination of dynamin-related proteins (AtDRP3A/3B) synergistically regulate mitochondrial proliferation during mitosis. *Plant J* **72**, 43–56.
- Wang GF, Wang F, Wang G, Wang F, Zhang XW, Zhong MY, Zhang J, Lin DB, Tang YP, Xu ZK, Song RT** (2012d). *Opaque1* encodes a myosin XI motor protein that is required for endoplasmic reticulum motility and protein body formation in maize endosperm. *Plant Cell* **24**, 3447–3462.
- Wang K, Wang M, Tang D, Shen Y, Miao C, Hu Q, Lu T, Cheng Z** (2012e). The role of rice HEI10 in the formation of meiotic crossover. *PLoS Genet* **8**, e1002809.
- Wang KB, Wang ZW, Li FG, Ye WW, Wang JY, Song GL, Yue Z, Cong L, Shang HH, Zhu SL, Zou CS, Li Q, Yuan YL, Lu CR, Wei HL, Gou CY, Zheng ZQ, Yin Y, Zhang XY, Liu K, Wang B, Song C, Shi N, Kohel RJ, Percy RG, Yu JZ, Zhu YX, Wang J, Yu SX** (2012f). The draft genome of a diploid cotton *Gossypium raimondii*. *Nat Genet* **44**, 1098–1103.
- Wang M, Tang D, Luo Q, Jin Y, Shen Y, Wang K, Cheng Z** (2012g). BRK1, a BUB1-related kinase, is essential for generating proper tension between homologous kinetochores at metaphase I of rice meiosis. *Plant Cell* **24**, 4961–4973.
- Wang N, Huang HJ, Ren ST, Li JJ, Sun Y, Sun DY, Zhang SQ** (2012h). The rice wall-associated receptor-like kinase gene *OsDEES1* plays a role in female gametophyte development. *Plant Physiol* **160**, 696–707.
- Wang SK, Wu K, Yuan QB, Liu XY, Liu ZB, Lin XY, Zeng RZ, Zhu HT, Dong GJ, Qian Q, Zhang GQ, Fu XD** (2012i). Control of grain size, shape and quality by *OsSPL16* in rice. *Nat Genet* **44**, 950–954.
- Wang SP, Duan JC, Xu GP, Wang YF, Zhang ZH, Rui YC, Luo CY, Xu BBY, Zhu XX, Chang XF, Cui XY, Niu HS, Zhao XQ, Wang WY** (2012j). Effects of warming and grazing on soil N availability, species composition, and

- ANPP in an alpine meadow. *Ecology* **93**, 2365–2376.
- Wang W, Ortiz RC, Jacques FM, Xiang XG, Li HL, Lin L, Li RQ, Liu Y, Soltis PS, Soltis DE, Chen ZD** (2012k). Menispermaceae and the diversification of tropical rainforests near the Cretaceous–Paleogene boundary. *New Phytol* **195**, 470–478.
- Wang XF, Armbruster WS, Huang SQ** (2012l). Extra-gynoecial pollen-tube growth in apocarpous angiosperms is phylogenetically widespread and probably adaptive. *New Phytol* **193**, 253–260.
- Wang XL, Zhang J, Yuan M, Ehrhardt DW, Wang ZY, Mao TL** (2012m). Arabidopsis MICROTUBULE DESTABILIZING PROTEIN40 is involved in brassinosteroid regulation of hypocotyl elongation. *Plant Cell* **24**, 4012–4025.
- Wang Y, Hou Y, Gu H, Kang D, Chen Z, Liu J, Qu LJ** (2012n). The Arabidopsis APC4 subunit of the anaphase-promoting complex/cyclosome (APC/C) is critical for both female gametogenesis and embryogenesis. *Plant J* **69**, 227–240.
- Wang Z, Zhao FX, Zhao X, Ge H, Chai LJ, Chen SW, Perl A, Ma HQ** (2012o). Proteomic analysis of berry-sizing effect of GA₃ on seedless *Vitis vinifera* L. *Proteomics* **12**, 86–94.
- Wei W, Ba ZQ, Gao M, Wu Y, Ma YT, Amiard S, White CI, Danielsen JMR, Yang YG, Qi YJ** (2012). A role for small RNAs in DNA double-strand break repair. *Cell* **149**, 101–112.
- Werner T, Motyka V, Laucon V, Smets R, Onckelen HV, Schumling T** (2003). Cytokinin-deficient transgenic Arabidopsis plants show multiple developmental alterations indicating opposite functions of cytokinins in the regulation of shoot and root meristem activity. *Plant Cell* **15**, 2532–2550.
- Wu B, Zhang B, Dai Y, Zhang L, Shangguan K, Peng Y, Zhou Y, Zhu Z** (2012a). *Brittle culm15* encodes a membrane-associated chitinase-like protein required for cellulose biosynthesis in rice. *Plant Physiol* **159**, 1440–1452.
- Wu HJ, Zhang Z, Wang JY, Oh DH, Dassanayake M, Liu B, Huang Q, Sun HX, Xia R, Wu Y, Wang YN, Yang Z, Liu Y, Zhang W, Zhang H, Chu J, Yan C, Fang S, Zhang J, Wang Y, Zhang F, Wang G, Lee SY, Cheeseman JM, Yang B, Li B, Min J, Yang L, Wang J, Chu C, Chen SY, Bohnert HJ, Zhu JK, Wang XJ, Xie Q** (2012b). Insights into salt tolerance from the genome of *Thellungiella salsuginea*. *Proc Natl Acad Sci USA* **109**, 12219–12224.
- Wu HL, Chen CL, Du J, Liu HF, Cui Y, Zhang Y, He YJ, Wang YQ, Chu CC, Feng ZY, Li JM, Ling HQ** (2012c). Co-overexpression FIT with AtbHLH38 or AtbHLH39 in Arabidopsis-enhanced cadmium tolerance via increased cadmium sequestration in roots and improved iron homeostasis of shoots. *Plant Physiol* **158**, 790–800.
- Wu JJ, Peng XB, Li WW, He R, Xin HP, Sun MX** (2012d). Mitochondrial GCD1 dysfunction reveals reciprocal cell-to-cell signaling during the maturation of Arabidopsis female gametes. *Dev Cell* **23**, 1043–1058.
- Wu X, Yu Y, Han L, Li C, Wang H, Zhong N, Yao Y, Xia G** (2012e). The tobacco *BLADE-ON-PETIOLE2* gene mediates differentiation of the corolla abscission zone by controlling longitudinal cell expansion. *Plant Physiol* **159**, 835–850.
- Wu XR, Tang D, Li M, Wang KJ, Cheng ZK** (2013). Loose plant architecture 1, an INDETERMINATE domain protein involved in shoot gravitropism, regulates plant architecture in rice. *Plant Physiol* **161**, 317–329.
- Xi J, Xu P, Xiang CB** (2012). Loss of AtPDR1, a plasma membrane-localized ABC transporter, confers paraquat tolerance in *Arabidopsis thaliana*. *Plant J* **69**, 782–791.
- Xiang JJ, Zhang GH, Qian Q, Xue HW** (2012). *SEMI-ROLLED LEAF1* encodes a putative glycosylphosphatidylinositol-anchored protein and modulates rice leaf rolling by regulating the formation of bulliform cells. *Plant Physiol* **159**, 1488–1500.
- Xiao J, Li J, Ouyang M, Yun T, He B, Ji D, Ma J, Chi W, Lu CG, Zhan L** (2012a). DAC is involved in the accumulation of the cytochrome b6/f complex in Arabidopsis. *Plant Physiol* **160**, 1911–1922.
- Xiao Y, Wang Q, Erb M, Turlings TCJ, Ge L, Hu L, Li J, Han X, Zhang T, Lu J, Zhang G, Lou Y** (2012b). Specific herbivore-induced volatiles defend plants and determine insect community composition in the field. *Ecol Lett* **15**, 1130–1139.
- Xie C, Zhang RX, Qu YT, Miao ZY, Zhang YQ, Shen XY, Wang T, Dong JL** (2012a). Overexpression of MtCAS31 enhances drought tolerance in transgenic Arabidopsis by reducing stomatal density. *New Phytol* **195**, 124–135.
- Xie T, Ren R, Zhang YY, Pang Y, Yan C, Gong X, He Y, Li W, Miao D, Hao Q, Deng H, Wang Z, Wu JW, Yan N** (2012b). Molecular mechanism for inhibition of a critical component in the *Arabidopsis thaliana* abscisic acid signal transduction pathways, SnRK2.6, by protein phosphatase ABI1. *J Biol Chem* **287**, 794–802.
- Xin Z, Yu Z, Erb M, Turlings TCJ, Wang B, Qi J, Liu S, Lou Y** (2012). The broad-leaf herbicide 2,4-dichloro-

- phenoxyacetic acid turns rice into a living trap for a major insect pest and a parasitic wasp. *New Phytol* **194**, 498–510.
- Xu C, Cheng Z, Yu W** (2012a). Construction of rice mini-chromosomes by telomere-mediated chromosomal truncation. *Plant J* **70**, 1070–1079.
- Xu C, Wang YH, Yu YC, Duan JB, Liao ZG, Xiong GS, Meng XB, Liu GF, Qian Q, Li JY** (2012b). Degradation of MONOCULM 1 by APC/C^{TAD1} regulates rice tillering. *Nat Commun* **3**, 750.
- Xu D, Huang W, Li Y, Wang H, Huang H, Cui X** (2012c). Elongator complex is critical for cell cycle progression and leaf patterning in Arabidopsis. *Plant J* **69**, 792–808.
- Xu G, Guo C, Shan H, Kong H** (2012d). Divergence of duplicate genes in exon-intron structure. *Proc Natl Acad Sci USA* **109**, 1187–1192.
- Xu G, Li S, Xie K, Zhang Q, Wang Y, Tang Y, Liu D, Hong Y, He C, Liu Y** (2012e). Plant ERD2-like proteins function as endoplasmic reticulum luminal protein receptors and participate in programmed cell death during innate immunity. *Plant J* **72**, 57–69.
- Xu J, Zhu YY, Ge Q, Li YL, Sun JH, Zhang Y, Liu XJ** (2012f). Comparative physiological responses of *Solanum nigrum* and *Solanum torvum* to cadmium stress. *New phytol* **196**, 125–138.
- Xu JT, Gao KS** (2012). Future CO₂-induced ocean acidification mediates the physiological performance of a green tide alga. *Plant Physiol* **160**, 1762–1769.
- Xu Q, Chen LL, Ruan XA, Chen DJ, Zhu A, Chen CL, Bertrand D, Jiao WB, Hao BH, Lyon MP, Chen JJ, Gao S, Xing F, Lan H, Chang JW, Ge XH, Lei Y, Hu Q, Miao Y, Wang L, Xiao SX, Biswas MK, Zeng WF, Guo F, Cao HB, Yang XM, Xu XW, Cheng YJ, Xu J, Liu JH, Oscar, Luo JH, Tang ZH, Guo WW, Kuang HH, Zhang HY, Roose ML, Nagarajan N, Deng XX, Ruan YJ** (2013). The draft genome of sweet orange (*Citrus sinensis*). *Nat Genet* **45**, 59–66.
- Xu X, Liu X, Ge S, Jensen JD, Hu FY, Li X, Dong Y, Gutenkunst RN, Fang L, Huang L, Li JX, He WM, Zhang GJ, Zheng XM, Zhang FM, Li YR, Yu C, Kristiansen K, Zhang XQ, Wang J, Wright M, McCouch S, Nielsen R, Wang J, Wang W** (2012g). Resequencing 50 accessions of cultivated and wild rice yields markers for identifying agronomically important genes. *Nat Biotechnol* **30**, 105–111.
- Xue M, Yang J, Li Z, Hu S, Yao N, Dean RA, Zhao W, Shen M, Zhang H, Li C, Liu L, Cao L, Xu X, Xing Y, Hsiang T, Zhang Z, Xu JR, Peng YL** (2012). Comparative analysis of the genomes of two field isolates of the rice blast fungus *Magnaporthe oryzae*. *PLoS Genet* **8**, e1002869.
- Yan K, Liu P, Wu CA, Yang GD, Xu R, Guo QH, Huang JG, Zheng CC** (2012). Stress-induced alternative splicing provides a mechanism for the regulation of MicroRNA processing in *Arabidopsis thaliana*. *Mol Cell* **48**, 521–531.
- Yang H, Han Z, Cao Y, Fan D, Li H, Mo H, Feng Y, Liu L, Wang Z, Yue Y, Cui S, Chen S, Chai J, Ma L** (2012a). A companion cell-dominant and developmentally regulated H3K4 demethylase controls flowering time in Arabidopsis via the repression of FLC expression. *PLoS Genet* **8**, e1002664.
- Yang JY, Zhao XB, Cheng K, Du HY, Ouyang YD, Chen JJ, Qiu SQ, Huang JY, Jiang YH, Jiang LW, Ding JH, Wang J, Xu CG, Li XH, Zhang QF** (2012b). A killer-protector system regulates both hybrid sterility and segregation distortion in rice. *Science* **337**, 1336–1340.
- Yang S, Yu H, Xu Y, Goh CJ** (2003). Investigation of cytokinin-deficient phenotypes in Arabidopsis by ectopic expression of orchid *DSCKX1*. *FEBS Lett* **555**, 291–296.
- Yang WC, Ye D, Xu J, Sundaresan V** (1999). The *SPOROCTELESS* gene of Arabidopsis is required for initiation of sporogenesis and encodes a novel nuclear protein. *Genes Dev* **13**, 2108–2117.
- Yang X, Pang HB, Liu BL, Qiu ZJ, Gao Q, Wei L, Dong Y, Wang YZ** (2012c). Evolution of double positive autoregulatory feedback loops in *CYCLOIDEA2* clade genes is associated with the origin of floral zygomorphy. *Plant Cell* **24**, 1834–1847.
- Yang YH, Yang YJ, Gao WY, Guo JJ, Wu YH, Wu YD** (2009). Introgression of a disrupted cadherin gene enables susceptible *Helicoverpa armigera* to obtain resistance to *Bacillus thuringiensis* toxin Cry1Ac. *Bull Entomol Res* **99**, 175–181.
- Yang YJ, Jin HY, Chen Y, Lin WQ, Wang CQ, Chen ZH, Han N, Bian HW, Zhu MY, Wang JH** (2012d). A chloroplast envelope membrane protein containing a putative LrgB domain related to the control of bacterial death and lysis is required for chloroplast development in *Arabidopsis thaliana*. *New Phytol* **193**, 81–95.
- Yang YQ, Chen JH, Liu Q, Ben C, Todd CD, Shi JS, Yang YP, Hu XY** (2012e). Comparative proteomic analysis of the thermotolerant plant *Portulacaoleracea* acclimation to combined high temperature and humidity stress. *J Proteome Res* **11**, 3605–3623.

- Yang ZL, Powell JR, Zhang CH, Du GZ** (2012f). The effect of environmental and phylogenetic drivers on community assembly in an alpine meadow community. *Ecology* **93**, 2321–2328.
- Yao C, Wu Y, Nie H, Tang D** (2012). RPN1a, a 26S proteasome subunit, is required for innate immunity in Arabidopsis. *Plant J* **71**, 1015–1028.
- Ye R, Wang W, Iki T, Liu C, Wu Y, Ishikawa M, Zhou X, Qi Y** (2012). Cytoplasmic assembly and selective nuclear import of Arabidopsis ARGONAUTE4/siRNA complexes. *Mol Cell* **46**, 859–870.
- Yin LL, Xue HW** (2012). The *MADS₂₉* transcription factor regulates the degradation of the nucellus and the nucellar projection during rice seed development. *Plant Cell* **24**, 1049–1065.
- Yu H, Yang X, Chen S, Wang Y, Li J, Shen Q, Liu X, Guo F** (2012a). Downregulation of chloroplast RPS1 negatively modulates nuclear heat-responsive expression of HsfA2 and its target genes in Arabidopsis. *PLoS Genet* **8**, e1002669.
- Yu HT, Xu SB, Zheng CH, Wang T** (2012b). Comparative proteomic study reveals the involvement of diurnal cycle in cell division, enlargement, and starch accumulation in developing endosperm of *Oryza sativa*. *J Proteome Res* **11**, 359–371.
- Yu LJ, Luo YF, Liao B, Xie LJ, Chen L, Xiao S, Li JT, Hu SN, Shu WS** (2012c). Comparative transcriptome analysis of transporters, phytohormone and lipid metabolism pathways in response to arsenic stress in rice (*Oryza sativa*). *New Phytol* **195**, 97–112.
- Yu X, Tang J, Wang Q, Ye W, Tao K, Duan S, Lu C, Yang X, Dong S, Zheng X, Wang Y** (2012d). The RxLR effector Avh241 from *Phytophthora sojae* requires plasma membrane localization to induce plant cell death. *New Phytol* **196**, 247–260.
- Yuan H, Liu D** (2012). Functional disruption of the pentatricopeptide protein SLG1 affects mitochondrial RNA editing, plant development, and responses to abiotic stresses in Arabidopsis. *Plant J* **70**, 432–444.
- Yuan S, Zhu H, Gou H, Fu W, Liu L, Chen T, Ke D, Kang H, Xie Q, Hong Z, Zhang Z** (2012). A ubiquitin ligase of symbiosis receptor kinase involved in nodule organogenesis. *Plant Physiol* **160**, 106–117.
- Yue JP, Hu XY, Sun H, Yang YP, Huang JL** (2012). Widespread impact of horizontal gene transfer on plant colonization of land. *Nat Commun* **3**, 1152.
- Zalewski W, Galuszka P, Gasparis S, Orczyk W, Nadolska-Orczyk A** (2010). Silencing of the *HvCKX1* gene decreases the cytokinin oxidase/dehydrogenase level in barley and leads to higher plant productivity. *J Exp Bot* **61**, 1839–1851.
- Zhang C, Xu Y, Guo S, Zhu J, Huan Q, Liu H, Wang L, Luo G, Wang X, Chong K** (2012a). Dynamics of brassinosteroid response modulated by negative regulator LIC in rice. *PLoS Genet* **8**, e1002686.
- Zhang FP, Cai XH, Wang H, Ren ZX, Larson-Rabin Z, Li DZ** (2012b). Dark purple nectar as a foraging signal in a bird-pollinated Himalayan plant. *New Phytol* **193**, 188–195.
- Zhang GY, Liu X, Quan ZW, Cheng SF, Xu X, Pan SK, Xie M, Zeng P, Yue Z, Wang WL, Tao Y, Bian C, Han CL, Xia QJ, Peng XH, Cao R, Yang XH, Zhan DL, Hu JC, Zhang YX, Li HN, Li H, Li N, Wang JY, Wang CC, Wang RY, Guo T, Cai YJ, Liu CZ, Xiang HT, Shi QX, Huang P, Chen QC, Li YR, Wang J, Zhao ZH, Wang J** (2012c). Genome sequence of foxtail millet (*Setaria italica*) provides insights into grass evolution and biofuel potential. *Nat Biotechnol* **30**, 549–554.
- Zhang H, Tian W, Zhao J, Jin L, Yang J, Liu C, Yang Y, Wu S, Wu K, Cui J, Tabashnik BE, Wu Y** (2012d). Diverse genetic basis of field-evolved resistance to Bt cotton in cotton bollworm from China. *Proc Natl Acad Sci USA* **109**, 10275–10280.
- Zhang L, Zhao YL, Gao LF, Zhao GY, Zhou RH, Zhang BS, Jia JZ** (2012e). TaCKX6-D1, the ortholog of rice OsCKX2, is associated with grain weight in hexaploid wheat. *New Phytol* **195**, 574–584.
- Zhang LG, Cheng ZJ, Qin RZ, Qiu Y, Wang JL, Cui XK, Gu LF, Zhang X, Guo XP, Wang D, Jiang L, Wu CY, Wang HY, Cao XF, Wang JM** (2012f). Identification and characterization of an epi-allele of FIE1 reveals a regulatory linkage between two epigenetic marks in rice. *Plant Cell* **24**, 4407–4421.
- Zhang N, Zeng L, Shan H, Ma H** (2012g). Highly conserved low-copy nuclear genes as effective markers for phylogenetic analyses in angiosperms. *New Phytol* **195**, 923–937.
- Zhang Q, Li JJ, Zhang WJ, Yan SN, Wang R, Zhao JF, Li YJ, Qi ZG, Sun ZX, Zhu ZG** (2012h). The putative auxin efflux carrier *OsPIN3t* is involved in the drought stress response and drought tolerance. *Plant J* **72**, 805–816.
- Zhang Q, Lin F, Mao T, Nie J, Yan M, Yuan M, Zhang W** (2012i). Phosphatidic acid regulates microtubule organization by interacting with MAP65-1 in response to salt

- stress in Arabidopsis. *Plant Cell* **24**, 4555–4576.
- Zhang S, Feng LH, Jiang H, Ma WJ, Korpelainen H, Li CY** (2012j). Biochemical and proteomic analyses reveal that *Populus cathayana* males and females have different metabolic activities under chilling stress. *J Proteome Res* **11**, 5815–5826.
- Zhang X, Wang J, Huang J, Lan H, Wang C, Yin C, Wu Y, Tang H, Qian Q, Li J, Zhang H** (2012k). Rare allele of *OsPPKL1* associated with grain length causes extra-large grain and a significant yield increase in rice. *Proc Natl Acad Sci USA* **109**, 21534–21539.
- Zhang X, Wu Q, Ren J, Qian W, He S, Huang K, Yu X, Gao Y, Huang P, An C** (2012l). Two novel RING-type ubiquitin ligases, RGLG3 and RGLG4, are essential for jasmonate-mediated responses in Arabidopsis. *Plant Physiol* **160**, 808–822.
- Zhang Y, Xu YH, Yi HY, Gong JM** (2012m). Vacuolar membrane transporters OsVIT1 and OsVIT2 modulate iron translocation between flag leaves and seeds in rice. *Plant J* **72**, 400–410.
- Zhang Z, Liu X, Wang X, Zhou M, Zhou X, Ye X, Wei X** (2012n). An R2R3 MYB transcription factor in wheat, TaPIMP1, mediates host resistance to *Bipolaris sorokiniana* and drought stresses through regulation of defense- and stress-related genes. *New Phytol* **196**, 1155–1170.
- Zhang ZJ, Wang J, Zhang RX, Huang RF** (2012o). The ethylene response factor AtERF98 enhances tolerance to salt through the transcriptional activation of ascorbic acid synthesis in Arabidopsis. *Plant J* **71**, 273–287.
- Zhao Y, Wei T, Yin KQ, Chen Z, Gu H, Qu LJ, Qin G** (2012a). Arabidopsis RAP2.2 plays an important role in plant resistance to *Botrytis cinerea* and ethylene responses. *New Phytol* **195**, 450–460.
- Zhao YT, Wang M, Fu SX, Yang WC, Qi CK, Wang XJ** (2012b). Small RNA profiling in two *Brassica napus* cultivars identifies microRNAs with oil production- and development-correlated expression and new small RNA classes. *Plant Physiol* **158**, 813–823.
- Zheng J, Chen FY, Wang Z, Cao H, Li XY, Deng X, Soppe WJJ, Li Y, Liu YX** (2012a). A novel role for histone methyltransferase KYP/SUVH4 in the control of Arabidopsis primary seed dormancy. *New Phytol* **193**, 605–616.
- Zheng SZ, Liu YL, Li B, Shang ZL, Zhou RG, Sun DY** (2012b). Phosphoinositide-specific phospholipase C9 is involved in the thermotolerance of Arabidopsis. *Plant J* **69**, 689–700.
- Zheng Y, Schumaker KS, Guo Y** (2012c). Sumoylation of transcription factor MYB30 by the small ubiquitin-like modifier E3 ligase SIZ1 mediates abscisic acid response in *Arabidopsis thaliana*. *Proc Natl Acad Sci USA* **109**, 12822–12827.
- Zhou G, Chen Y, Yao W, Zhang CJ, Xie WB, Hua JP, Xing YZ, Xiao JH, Zhang QF** (2012a). Genetic composition of yield heterosis in an elite rice hybrid. *Proc Natl Acad Sci USA* **109**, 15847–15852.
- Zhou H, Liu QJ, Li J, Jiang DG, Zhou LY, Wu P, Lu S, Li F, Zhu LY, Liu ZL, Chen LT, Liu YG, Zhuang CX** (2012b). Photoperiod- and thermo-sensitive genic male sterility in rice are caused by a point mutation in a novel noncoding RNA that produces a small RNA. *Cell Res* **22**, 649–660.
- Zhou J, Zhang L, Chang YW, Lu X, Zhu Z, Xu GW** (2012c). Alteration of leaf metabolism in Bt-transgenic rice (*Oryza sativa* L.) and its wild type under insecticide stress. *J Proteome Res* **11**, 4351–4360.
- Zhou W, Zhou T, Li MX, Zhao CL, Jia N, Wang XX, Sun YZ, Li GL, Xu M, Zhou RG, Li B** (2012d). The Arabidopsis J-protein AtDjB1 facilitates thermotolerance by protecting cells against heat-induced oxidative damage. *New Phytol* **194**, 364–378.
- Zhou Y, Lu DF, Li CY, Luo JH, Zhu BF, Zhu JJ, Shang-guan YY, Wang ZX, Sang T, Zhou B, Han B** (2012e). Genetic control of seed shattering in rice by the APET-ALA₂ transcription factor *SHATTERING ABORTION1*. *Plant Cell* **24**, 1034–1048.

Research Advances on Plant Science in China in 2012

Qian Qian¹, Lijia Qu², Ming Yuan³, Xiaojing Wang⁴, Weicai Yang⁵, Tai Wang⁶, Hongzhi Kong⁶,
Gaoming Jiang⁶, Kang Chong⁶

¹China National Rice Research Institute, Hangzhou 310006, China; ²College of Life Sciences, Peking University, Beijing 100871, China; ³College of Biological Sciences, China Agricultural University, Beijing 100094, 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
⁶Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China

Abstract Plant science in China has been developing rapidly in 2012. Chinese scientists reported a lot of original research findings of high level in various aspects of plant biology, including the research into plant genome, the signaling pathway of plant innate immune resistance, the mechanism of DNA demethylation and DNA double-strand break repair in plants, and so on. This review aims to provide an overall picture of plant research in China and highlights some of the important findings in 2012.

Key words China, plant science, research advances, 2012

Qian Q, Qu LJ, Yuan M, Wang XJ, Yang WC, Wang T, Kong HZ, Jiang GM, Chong K (2013). Research advances on plant science in China in 2012. *Chin Bull Bot* **48**, 231–287.

(责任编辑: 刘慧君)