

· 主编评述 ·

## 2013年中国植物科学若干领域重要研究进展

**摘要** 2013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,包括水稻(*Oryza sativa*)株型调控的激素信号转导机制、水稻育性的遗传调控机理、重要物种的基因组解析、植物天然免疫分子机制的结构生物学研究以及植物生态与环境生物学等。该文对2013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了概括性评述,旨在全面追踪当前中国植物科学领域发展的最新前沿和热点事件,并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, 2013

袁明, 瞿礼嘉, 王小菁, 钱前, 杨维才, 王台, 孔宏智, 蒋高明, 种康 (2014). 2013年中国植物科学若干领域重要研究进展. 植物学报 49, 347–406.

进入新世纪以来, 由于国家进一步加大了研究经费的支持力度, 使得中国植物科学和生物技术研究取得了突飞猛进的发展。统计数字显示, 最近10年里, 欧美国家作者在国际植物科学领域三大顶级刊物*The Plant Cell*、*Plant Physiology*以及*The Plant Journal*上发表的论文总数呈下降趋势, 而中国作者发表的文章数量持续增长, 所占比例已经快速上升至20%以上, 这一高速增长态势在2013年得到进一步延续(Jones, 2014)。据本刊不完全统计, 2013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发表论文330篇, 其中131篇发表在最具影响力的期刊上, 如*Nature*及其系列、*Science*、*Molecular Cell*、*Developmental Cell*、*PNAS*、*EMBO J*、*Plant Cell*和*Molecular Biology and Evolution*。发表论文的数量以及质量相比往年均有大幅度提升。中国科学家在一系列研究领域, 包括水稻(*Oryza sativa*)株型调控的激素信号转导机制、水稻育性的遗传调控机理、重要物种的基因组解析、植物天然免疫分子机制的结构生物学研究以及植物生态与环境生物学等方面取得了令世界瞩目的研究成果, 涌现出诸多亮点。

水稻生物学研究是中国植物科学飞速发展的缩影, 代表了国际学术界中的领先水平。中国科学院遗传与发育生物学研究所李家洋研究组和中国水稻研究所钱前研究组联合组成的研究团队, 与中国农业科学院作物科学研究所万建民研究组同时报道了D53蛋白作为独脚金内酯(strigolactone)信号途径的抑制

子, 与其受体D14形成复合物参与调控植物分蘖的生长发育机制(Jiang et al., 2013a; Zhou et al., 2013b)。这是独脚金内酯信号转导系统研究的突破性进展。华南农业大学刘耀光研究组成功克隆了野败型细胞质雄性不育(cytoplasmic male sterility, CMS)基因WA352, 在水稻育性的遗传调控机理方面取得重要进展(Luo et al., 2013a), 阐明了植物CMS系统通过线粒体不育基因和核基因的互作控制核质不亲和性(雄性不育)的分子机理, 对研究生物的核质基因协同进化和相互作用有重大的科学意义。

植物基因组学研究成果是另一亮点。继完成对水稻、棉花、黄瓜(*Cucumis sativus*) (Qi et al., 2013)、番茄(*Solanum lycopersicum*)、谷子(*Setaria italica*)、花生(*Arachis hypogaea*)、白菜(*Brassica rapa*)、油菜(*B. napus*)等农作物和毛竹(*Phyllostachys heterocycla*) (Peng et al., 2013c)、桑树(*Morus notabilis*) (He et al., 2013c)、胡杨(*Populus euphratica*) (Ma et al., 2013a)、梅花(*Prunus mume*)、莲(*Nelumbo nucifera*)、西瓜(*Citrullus lanatus*) (Guo et al., 2013b)、甜橙(*Citrus sinensis*) (Xu et al., 2013c)、梨(*Pyrus bretschneideri*) (Wu et al., 2013a)、猕猴桃(*Actinidia chinensis*) (Huang et al., 2013d)等林木花果的基因组测序后, 我国科学家又在小麦等复杂基因组作物的基因组解析方面取得重要进展。普通小麦(*Triticum aestivum*)是由A、B、D三套基因组构成的异源六倍体(AABBDD), 是通过乌拉尔图小麦(*T. urartu*, AA)、拟斯卑尔脱山羊草(*Aegilops speltoides*, BB)和粗山羊

草(*A. tauschii*, DD)之间的杂交选育形成的。中国科学院遗传与发育生物学研究所凌宏清和中国农业科学院作物科学研究所贾继增研究组与华大基因等机构合作,分别绘制完成了乌拉尔图小麦和粗山羊草的基因组框架图(Jia et al., 2013d; Ling et al., 2013),为进一步解析小麦基因组和深入开展小麦分子育种研究打开了大门。中国科学院上海生命科学研究院植物生理生态研究所韩斌研究组与李家洋研究组及中国农业科学院刁现民研究组合作,采用第2代高通量测序技术,绘制出谷子的高密度基因组单倍型图谱,并对其农艺性状进行了全基因组关联研究,系统鉴定出512个与株型、产量、花期和抗病性等47个农艺性状紧密相关的遗传座位(Jia et al., 2013a)。这些成果为谷子的遗传改良及基因发掘提供了海量的基础数据信息,极大丰富了禾谷类作物比较遗传学与功能基因组学的研究内容,将对未来禾谷类作物的品种改良、能源作物的遗传解析产生深远的影响。华中农业大学严建兵研究组、中国农业大学李建生研究组和中国农业科学院王国英研究组等国内外多家科研机构合作,从全基因组水平对玉米(*Zea mays*)籽粒油分的遗传基础进行了深入解析,提出微效多基因的累加是人工选育高油玉米的成因,为剖析玉米籽粒油分形成的遗传结构提供了理论基础,对进一步提高玉米含油量和质量有重要指导意义(Li et al., 2013d)。此外,中国科学院遗传与发育生物学研究所高彩霞研究组还在植物基因组编辑技术方面取得突破。他们利用CRISPR-Cas系统定点突变了水稻和小麦两种作物的OsPDS和TaMLO等5个基因,证实CRISPR-Cas系统能够用于植物的基因组编辑(Shan et al., 2013)。

中国结构生物学家分别在植物天然免疫分子机制和重复单元蛋白(pentatricopeptide repeat, PPR)的RNA识别机制方面取得重大研究进展。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与英国科学家合作,解析了植物模式识别受体FLS2(Flagellin Sensitive 2)及其受体BAK1(BRASSINOSTEROID INSENSITIVE 1-associated kinase 1)与细菌模式分子鞭毛蛋白保守基序flg22三元复合体的胞外域结构,并通过结构分析和体内外生化实验揭示了该复合物活化的分子机制(Sun et al., 2013d)。该研究加深了人们对植物LRR模式识别受体蛋白结构和功能的了解,为探究免疫受体复合物的激

活途径提供了全新的思路。清华大学颜宁研究组对玉米叶绿体蛋白PPR10进行了深入的结构生物学和生物化学分析,最终获得了PPR10在未结合RNA和特异结合靶标PSAJ单链RNA两种状态下的高分辨率晶体结构(Yin et al., 2013)。该研究揭示了PPR对RNA碱基A、G和U特异化、模式化识别的分子机制,其获得的结构信息为今后PPR蛋白的功能研究提供了重要的技术参考。

中国科学院上海生命科学研究院植物生理生态研究所王佳伟研究组揭示了调控多年生草本植物弯曲碎米荠(*Cardamine flexuosa*)开花的新机制。他们的研究表明,多年生植物由年龄途径和春化途径共同调控开花的机制与其生长习性密切相关。同时,不同的成花诱导途径可能决定了不同植物开花的多样性(Zhou et al., 2013a)。

全球生态环境的持续恶化以及气候变暖趋势的不断加剧是世界普遍关注的重大问题。中国科学家对此展开了深入研究,取得了重要的研究成果。中国农业大学张福锁研究组通过构建中国氮沉降通量及相关参数的大样本数据库,开展了较为系统的活性氮沉降综合研究,揭示了过去30年(1980–2010年)我国氮沉降动态及其与人为活性氮排放的关系(Liu et al., 2013k);提出应通过革新氮肥生产技术和改善农田养分管理技术,推动氮肥减排增效,建立氮肥碳交易体系及积极引入国际资金和技术,用政策保障氮肥工业生产和农业施用技术的进步(Zhang et al., 2013k)。北京大学朴世龙研究组与国内外多家科研机构合作,系统地研究了白天和晚上温度上升对北半球植被生产力和生态系统碳源汇功能的影响及其机制,为了解全球气候变化对陆地生态系统的影响提供了一个重要的理论基础(Peng et al., 2013a)。

经过十几年的飞速发展,中国植物科学已经日益成为推动世界植物科学发展的重要力量。2014年4月,国际知名学术期刊*Plant Cell Reports*编辑部邀请中国科学院许智宏院士和中国科学院植物研究所种康研究员作为特约副主编,连续出版2期中国专辑,全面总结了我国植物科学和生物技术研究的现状,并展望了未来的发展趋势,引起了国际同行的高度关注。下面我们将按照不同研究方向简要回顾2013年中国植物科学领域取得的较重要的研究成果,以帮助广大读者全面追踪当前中国植物科学领域的发展现状和

趋势, 并以此彰显我国科学家所取得的杰出成就。由于资料收集和篇幅的限制, 难免疏漏, 请读者谅解。

## 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

叶片是植物进行光合作用的主要场所。在长期的演化过程中, 大多数植物叶片形成了扁平状结构, 以使植物能够更高效地利用光能从而更好地适应环境。植物叶片的扁平发育涉及叶片细胞的分裂、分化和膨大等一系列生理过程, 在遗传上受到严格而精细的调控。已有的研究表明, TCP转录因子通过促进叶片细胞的分化在叶片发育过程中起关键性调控作用; 在不同时间和空间改变叶片中TCP的活性, 可以改变植物叶片的扁平状态、形状和大小。在叶片扁平发育过程中, TCP基因的转录受到严格调控, 对于它们在蛋白水平上的调控机制目前仍不甚清楚。北京大学秦跟基研究组通过正向遗传学的方法找到了以拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)TIE1(TCP Interactor containing EAR motif protein1)为代表的一类新的转录抑制因子。在野生型拟南芥中过量表达这类转录抑制因子会导致叶片细胞分化延迟、叶片严重向上卷曲等表型; 而TIE1功能受到抑制的显性缺失突变体植株表现出与过量表达植株相反的叶片表皮细胞分化提前和叶片向下卷曲的表型。酵母双杂交实验和双分子荧光互补(BiFC)实验结果表明, TIE1的C-端与已知的转录共抑制因子TPL/TPRs相互作用, 而其N-端则与TCP转录因子相互作用, TIE1通过连接TCP和TPL/TPRs来抑制TCP转录因子的活性, 进而抑制受TCP直接调控的下游基因的表达, 最终实现对叶片发育的精细调控(Tao et al., 2013)。类似的机制在植物激素信号转导途径中也存在, 而这是第1次发现在非激素信号转导途径中存在平行的调控机制。

植物种子和器官大小是一个重要的农艺性状。中国科学院遗传与发育生物学研究所李云海研究组前期在拟南芥中鉴定了1个种子和器官大小的调控基因DA1及其同源基因DA1-related protein 1 (DAR1)。DA1编码1个泛素受体蛋白, 其突变体(da1-1)具有比野生型(Col-0)更大的种子和器官(Li et al., 2008)。最近, 他们鉴定了1个新的控制种子和器官大小的基因DA2。该基因编码1个具有RING结构域的E3泛素连接

酶, 其功能缺失突变体(da2-1)具有比Col-0更大的种子和器官。DA2与DA1蛋白可以直接相互作用、协同调控种子和器官大小(Xia et al., 2013)。这些研究揭示了泛素途径在植物种子和器官大小调控中发挥着重要作用。李云海研究组也获得了DAR2相关的功能缺失突变体dar2。DAR2突变抑制了根尖分生组织的增大, 从而使主根明显变短。研究发现DAR2处于SHY2的下游, SHY2对根尖分生组织的调控依赖于DAR2。DAR2基因能够调节生长素运输载体PIN蛋白的表达, 从而影响根尖的生长素极性运输, 并调节根尖中生长素的局部分布。进一步研究发现, DAR2通过PLT影响根干细胞的活性, 调控根分生组织大小(Peng et al., 2013b)。这些结果表明DAR2是根分生组织大小的重要调节因子。

KNOX(KNOTTED1 homeobox)家族转录因子对茎尖形态的建立和维持非常重要, 同时调控植物的其它发育过程。中国科学院上海生命科学研究院植物生理生态研究所郑慧琼研究组发现, KNAT1特异性参与拟南芥根的弯曲过程。KNAT1的2个等位基因突变体(bp-1和bp-5)在直立或倾斜的琼脂培养基上向重力弯曲的角度比野生型更大。bp-5/pin2双突变体分析和DR5-GUS报告基因表达结果表明, KNAT1突变可降低生长素向基部的运输并增加生长素在根部的积累。PIN2-GFP报告基因表达和Western blot分析结果表明, 生长素运输的改变与根尖PIN2水平的降低相关。而突变体根中PIN2的mRNA表达水平没有降低, 说明KNAT1突变是在转录后水平影响PIN的表达。该研究表明KNAT1可能通过调节生长素运输来调控根的弯曲(Qi and Zheng, 2013)。

清华大学刘栋研究组采用正向遗传学方法从拟南芥中筛选获得了1个与植物株型相关的突变体roc1。实验证实, 该突变体是由于亲环素(cyclophilin)基因发生功能获得性突变造成的。roc1表现为茎伸长缩短, 分枝增多, 并且该表型受温度和光周期的影响。研究发现, 外施赤霉素(gibberellin, GA)可进一步抑制突变体茎的伸长并增加突变体中ROC1蛋白的积累, 但不影响野生型中ROC1的积累, 且突变体中GA的合成和信号通路并未发生改变。研究表明, GA信号通路的负调节因子DELLA拮抗ROC1突变所导致的对茎伸长的抑制作用。ROC1蛋白可能通过激活R基因的表达从而引起植物株型改变(Ma et al., 2013c)。

该研究为进一步丰富植物株型的调控网络提供了新的证据。根系和茎秆是作物吸收和运输养分的主要器官。根系形态构型在很大程度上决定了作物吸收养分的效率。浙江大学吴平研究组通过图位克隆得到侧根发生调控基因*OsORC3*和*OsCYP2*。*OsORC3*调控细胞周期及细胞分裂,进而调控根系的发生发育(Chen et al., 2013f); *OsCYP2*则通过与辅助分子伴侣*OsSGT1*的互作参与生长素的信号转导过程,进而影响水稻侧根发育(Kang et al., 2013a)。

拟南芥表皮毛是研究植物细胞发育、分化及复制的模式系统。浙江大学甘银波研究组利用反向遗传学手段在拟南芥中超表达锌指蛋白基因*ZFP6(ZINC FINGER PROTEIN6)*后发现,该基因导致表皮毛异位出现在心皮及其它花器官中。而突变体*zfp6*的萼片、茎生叶、侧枝及主花序轴上的表皮毛数目均出现减少的现象。进一步分析发现,*ZFP6*作用于*GIS*、*GIS2*、*ZFP8*、*ZFP5*以及表皮毛起始生成相关的调控因子*GL1*与*GL3*的上游。*ZFP6*与*ZFP5*一起通过整合赤霉素与细胞分裂素信号途径共同调控表皮毛的产生(Zhou et al., 2013h)。

植物气孔发育过程中,细胞不对称分裂在调控细胞增殖和细胞命运决定方面十分重要。关于气孔发育过程中调控细胞不对称分裂和细胞分化的基因已有报道,但是对控制这些过程的调控因子的研究很少。兰州大学侯岁稳研究组发现,拟南芥固醇C-14还原酶*FACKEL(FK)*的弱等位突变体(*fk-J3158*)的叶片有小细胞和气孔簇集表型,显示气孔不对称分裂可能发生异常。在*fk*突变体中虽然物理性非对称细胞分裂过程依然可以正常完成,但是细胞命运决定的非对称性却受到严重干扰,表明*FK*途径可能在联系细胞分裂的物理非对称性和细胞命运决定的非对称性过程中有重要功能。对固醇状况的分析结果显示,*fk-J3158*的突变阻断了下游固醇的生成。处于同一固醇合成途径的酶的突变体*cpi1(cyclopropylsterol isomerase1)*、*cyp51A2(sterol 14 $\alpha$ -demethylase)*和*hyd1(hydra1)*表现出与*fk*突变体类似的气孔发育异常表型。用*FK*的抑制剂处理野生型叶片也同样造成了类似于*fk*突变体的表型。遗传学分析证明,固醇合成为正确形成气孔形态所必需。对细胞分裂过程的细致分析表明,固醇在恰当地限制细胞增殖、不对称性细胞命运的特异化、细胞命运的确立和维持等方面对于气孔谱系细胞

是必需的。这些过程发生在物理性非对称分裂之后(Qian et al., 2013b)。该研究结果为全面阐明气孔发生的机理提供了新的研究方向。

玉米是世界上最重要的粮食作物之一。山东大学谭保才研究组通过对玉米胚和胚乳败育的无义突变体*emp5(empty pericarp5)*进行研究,揭示了*EMP5*调控玉米胚和胚乳发育的分子机理。*EMP5*编码1个定位于线粒体的PPR-DYW蛋白质,该基因突变导致玉米胚和胚乳发育停滞在过渡期(transition stage)。*emp5*突变体的*nad9*、*cox3*和*rps12*基因中9个位点的C-to-U编辑降低,其中*rp16-458*位点编辑完全丧失,导致编码的亮氨酸变为脯氨酸,因此影响线粒体基因组的表达,导致胚和胚乳发育受阻。该研究也分析了缺失DYW和部分E+结构域的*emp5-4*突变体,发现突变体蛋白仍具有底物特异性和部分编辑功能,表明DYW结构域对该蛋白功能并非必不可少,提出PPR-E和PPR-DYW可能通过同型和异型二聚体行使编辑功能的模型(Liu et al., 2013r)。此外,谭保才研究组对玉米*emb12*突变体的研究结果表明,*EMB12*突变导致胚发育停滞,其细胞结构出现异常,特别是一些细胞器明显减少,但胚乳发育基本正常。*EMB12*编码1个与原核生物的蛋白翻译起始因子(IF3)高度相似的蛋白,该蛋白定位于质体(叶绿体)中(Shen et al., 2013d)。中国农业科学院生物技术研究所张春义研究组利用RNA-seq技术分析了授粉后9天玉米胚胎和胚乳的基因表达谱,发现了1 286个在玉米基因组数据库中没有注释的新基因。这些基因的40%以上在胚胎和胚乳之间存在差异性表达,超过半数的多外显子基因存在可变剪切,并且某些基因经可变剪切产生的转录本在胚胎和胚乳中呈差异性表达,表明参与这些基因可变剪切的分子机制在这两种组织中有所不同。有1 982个转录因子基因在玉米籽粒中活跃表达,其中937个转录因子在胚胎和胚乳之间有差异性表达。*Dicer-like*、*Argonaute*和*RDR*基因家族等小RNA途径的调节子在胚胎中高表达。在代谢通路方面,胚胎中主要进行核酸、氮、脂肪酸和氨基酸代谢,而胚乳中主要涉及淀粉、蛋白质和糖类代谢(Lu et al., 2013b)。

植物花序和花分生组织均具有特异的边界区域,这些区域最终导致合适的花器官分离及特化。*HANABA TARANU(HAN)*编码边界特异表达的

GATA3类转录因子, 调控拟南芥茎分生组织以及花发育, 但对该基因的作用机制了解甚少。中国农业大学张小兰研究组与美国Meyerowitz实验室合作, 利用瞬时诱导表达HAN的植株进行全基因组芯片分析, 发现HAN的瞬时表达抑制了数百个基因的表达, 尤其是参与激素响应及花器官特化的基因。同时, HAN自身和3个GATA3家族基因(HANL2(HAN-LIKE 2)、GNC(GATA, NITRATE-INDUCIBLE, CARBON-METABOLISM-INVOLVED)及GNL(GNC-LIKE))的表达也受到抑制, 形成了一个负反馈调节环。遗传学分析表明, HAN及其它3个GATA3家族基因共同调控花的发育, 且它们的表达模式部分重叠。HAN可以与这3个基因编码的蛋白形成同源或异源二聚体。体内实验显示, HAN可直接结合到其自身及GNC基因的启动子上。以上结果表明, HAN作为一个关键的抑制因子, 通过与GATA3家族基因及其它激素及花器官特异相关基因形成互作网络, 共同调控花的发育(Zhang et al., 2013l)。

花序发育和向重力性是两个不同的生理过程。中国农业大学金危危和张小兰研究组与多家单位合作研究, 发现了玉米中同时调控2个生理过程的功能基因ZmLA1。玉米突变体la1表现出茎的向重力性下降, 雌雄花发育受阻。图位克隆表明, ZmLA1基因是水稻和拟南芥LAZY1的同源基因。该基因在玉米的雌雄花器官中丰富表达, 其编码产物定位于细胞质膜和细胞核。酵母双杂交和BiFC实验证实, ZmLA1可与定位于细胞核的生长素信号组分IAA17及位于质膜的生长素运输调节因子PKC直接相互作用, 由此调节两个不同的生理过程。此外, ZmLA1的表达在黑暗中上调, 光下则受到抑制。基因表达谱数据显示, la1突变体茎中有11个生长素反应基因和12个光调节基因表达上调。因此, ZmLA1可能作为光信号和生长素反应的负调节子来介导光与生长素的相互作用(Dong et al., 2013d)。

花序以及穗部发育对水稻非常重要, 也是研究热点, 取得了诸多成果。万建民研究组克隆了1个编码CCH类锌指蛋白的转录因子Ehd4, Ehd4通过Ehd1上调成花素基因Hd3a和RFT1的表达而促进开花。Ehd4基因在水稻属(包括野生稻和栽培稻)中都是高度保守的, 但在其它物种中没有同源性, 这表明在禾本科植物进化中Ehd4基因随着稻属多样性的变化而变化。

他们推断Ehd4是一个新的稻属特有的Ehd1调控元件, 而且它在光周期控制水稻花期中起非常重要的作用(Gao et al., 2013b)。西南大学何光华研究组分离了1个水稻多花小穗MULTIFLORET SPIKELET1 (MFS1)基因, 该基因突变一方面延迟了小穗分生组织向花分生组织转化, 表现出额外的外稃状器官和小穗轴伸长; 另一方面也导致护颖及内稃的退化, 护颖转变为副护颖, 内稃主体退化。并且, MFS1正向调控IDS1类基因(SNB和OsIDS1)及LONG STERILE LEMMA等小穗相关基因的表达, 参与小穗分生组织确定性及器官特征的调控(Ren et al., 2013b)。

中国科学院微生物研究所夏桂先研究组对棉花(Gossypium hirsutum)中含LIM(LIN-11、Isl1和MEC-3)结构域的WLIM1a蛋白功能进行了研究, 揭示了WLIM1a在陆地棉棉纤维发育中的双重作用。研究显示, WLIM1a在发育中的棉纤维伸长及次生壁合成期特异表达。超表达WLIM1a后, 棉纤维长度及次生细胞壁结构均发生显著变化。与野生型相比, 超表达植株的纤维更长, 次生细胞壁更厚且致密。进一步的研究表明, WLIM1a充当了肌动蛋白(actin)的成束者, 促进了棉纤维细胞的伸长; 同时WLIM1a也作为转录因子, 激活了苯丙氨酸脱氨酶-box(Phe ammonia lyase-box)类基因的表达, 通过苯丙烷合成途径参与次生细胞壁的合成。研究结果表明, WLIM1a在棉纤维发育、伸长及次生细胞壁形成过程中具双重功能(Han et al., 2013)。该研究组还从棉花中克隆了TCP家族I型基因GhTCP14, 该基因主要在初始及伸长阶段的纤维细胞中高表达, 并且受外源生长素诱导表达上调。在拟南芥中异源表达GhTCP14促进了茎和花序等部位表皮毛以及根毛的起始和伸长, 并且与生长素输出载体PIN-FORMED2(PIN2)基因突变体相似, 其根的向地性也受到严重影响。进一步研究发现, GhTCP14的超表达引起了拟南芥生长素途径中AUXIN1(AUX1)、IAA3和PIN2等关键基因的表达, 从而影响生长素在体内的分布。凝胶阻滞电泳(electrophoretic mobility shift assay, EMSA)实验显示, GhTCP14蛋白可以直接与PIN2、IAA3及AUX1的启动子结合(Wang et al., 2013k)。该研究结果阐明了GhTCP14基因在细胞伸长及分化中的功能, 丰富了人们对TCP家族基因在激素调控中作用的认识。

阿拉伯半乳糖蛋白(AGP)是一类植物特有的细

胞壁蛋白,广泛分布于各种植物中。华中师范大学李学宝研究组的研究结果表明,AGP蛋白存在于棉纤维细胞发育的各个阶段,对于棉纤维细胞起始和伸长发育都是必需的。FLA是AGP的一个亚类,被认为是最可能在植物发育中发挥作用的AGP类型。棉纤维特异性的FLA1蛋白定位于细胞壁上,过量表达FLA1的转基因棉花纤维长度增加;而RNA干扰FLA1基因表达,严重影响棉纤维细胞起始和伸长发育,转基因棉花纤维发育迟缓,变短。而且,在转基因棉花纤维细胞中,一些细胞壁相关基因的表达发生改变,AGP含量及细胞壁组分等也随之发生变化。这些结果表明FLA1可能影响和调控AGP蛋白含量以及细胞壁组分构架等,从而在棉纤维发育过程中发挥重要作用(Huang et al., 2013c)。在棉纤维细胞的生长和水分运输中,水孔蛋白发挥了重要作用。水孔蛋白属于细胞膜嵌入蛋白PIPs亚家族,PIPs又可分为PIP1组和PIP2组。李学宝研究组鉴定了4个优先或特异在棉纤维中表达的PIPs基因,并研究了它们的功能。在酵母中过量表达GhPIP2组的基因可使宿主细胞纵向伸长,而在棉花中GhPIP2组基因的敲减则显著抑制了棉纤维的伸长。酵母双杂交等实验表明,GhPIP2;3与GhPIP2;4和GhPIP2;6都可以相互作用,而GhPIP2;4与GhPIP2;6没有相互作用。共表达GhPIP2;3/2;4或GhPIP2;3/2;6表现出正协同效应,增加了非洲爪蟾卵母细胞的通透系数。该研究表明,GhPIP2组蛋白是棉纤维中的主要水孔蛋白亚型,它们选择性地形成同源寡聚体,在纤维的快速伸长中发挥作用(Li et al., 2013b)。以上研究结果为棉纤维品质改良提供了有价值的资料。

重庆大学陈国平研究组从番茄中克隆得到了1个MADS-box基因,命名为SIMADS1。该基因在萼片及果实中具有较高的表达水平,并且随着萼片的发育其表达量逐渐增高,在果实中则随着果实的成熟表达显著下降。构建该基因的RNAi载体并转入番茄发现,SIMADS1表达沉默的番茄果实成熟时间显著缩短,果实中的类胡萝卜素含量及PSY1的表达水平在RNAi植株中均有提高。此外,乙烯(ethylene, ET)合成相关基因ACS1A、ACS6、ACO1、ACO3及参与果实成熟的乙烯途径响应基因E4与E8在沉默植株中均表达上调。SIMADS1沉默的番茄果实中乙烯的产生量约为野生型的2-4倍,其幼苗的下胚轴也更短,

并且对乙烯合成前体ACC的敏感性增强。进一步通过酵母双杂交实验证明,SIMADS1与SIMADS-RIN蛋白可以相互作用。上述研究结果表明,SIMADS1作为负调控因子在番茄果实成熟中起重要作用(Dong et al., 2013b)。

一般认为,乙烯调控呼吸跃变型果实的成熟;非呼吸跃变型果实的成熟则由脱落酸(abscisic acid, ABA)和生长素调控。中国农业大学贾文锁研究组围绕蔗糖和蔗糖转运蛋白对非呼吸跃变型草莓(*Fragaria ananassa*)果实成熟的作用开展研究。在草莓果实的生长和发育过程中检测蔗糖、葡萄糖和果糖的变化,发现蔗糖含量的增加远高于葡萄糖和果糖。而且将蔗糖、果糖以及不能代谢的蔗糖类似物注入果实后,发现葡萄糖可以诱导果实中ABA的积累并且显著促进果实的成熟。进而分离鉴定了蔗糖转运蛋白FaSUT1-FaSUT7,发现FaSUT1是负责果实发育中蔗糖积累的主要成分。通过RNAi抑制FaSUT1可以降低蔗糖和ABA的含量,抑制果实成熟。相反,过量表达FaSUT1导致蔗糖和ABA含量增加并且促进了果实的成熟。该项研究显示蔗糖是草莓果实成熟的重要调控信号(Jia et al., 2013b)。

已知 $\beta$ -葡萄糖苷酶( $\beta$ -glucosidases, BG)在植物发育和抗病反应中发挥作用,但仍缺乏关于BG基因在水果成熟及抗性反应中功能的遗传学证据。中国农业大学冷平研究组利用草莓基因组信息,克隆并鉴定了8个BG基因(*Fa/FvBG*)。检测结果发现,在果实成熟时FaBG3表达量最高,且与ABA含量的上升一致。之后,采用病毒诱导基因沉默的方法获得了FaBG3沉默的草莓果实,发现FaBG3表达量明显下降,且果实成熟相关基因的表达下调,ABA含量降低,果实不能完全成熟,但对灰霉病*Botrytis cinerea*的抗性增强,对脱水胁迫更敏感。研究表明,FaBG3通过调节ABA含量和果实成熟相关基因的表达来参与草莓果实的成熟和对脱水胁迫及灰霉菌侵染的响应(Li et al., 2013h)。

杉木(*Cunninghamia lanceolata*)是具有重要经济价值的树木,广泛分布于中国南方和越南北方。目前有关针叶树从活跃生长到休眠过程中维管形成层的转录调控网络的研究很少。中国科学院植物研究所林金星研究组对杉木维管形成层不同发育阶段的转录组变化进行了分析,发现了许多编码参与形成层活

动、细胞分裂和扩张、细胞壁合成及修饰的调控因子的基因。特别是发现了一些参与转录调控和激素信号转导的基因, 揭示了它们在形成层发育和木质形成中的生物学重要性(Qiu et al., 2013)。这一研究结果解析了杉木形成层发育调控中的转录网络动态特性, 鉴定了潜在的关键组分, 为深入研究针叶树形成层分化和木质形成中的关键基因奠定了基础。

周期蛋白依赖性激酶(cyclin-dependent kinase, CDK)抑制因子ICK/KRP是重要的植物细胞周期调控因子, 与动物的CDK抑制因子CIP/KIP家族的相似度有限。有关植物ICK/KRP家族中不同基因的特殊功能所知甚少。华中农业大学周永明研究组与加拿大的研究机构合作对ICK/KRP展开研究。他们构建了多个ICK/KRP家族成员单突变体和多突变体株系, 发现随着ICK/KRP突变基因的增加突变体中CDK活性也逐渐增加, 表明在正常生理条件下, ICK/KRP抑制CDK的活性。虽然低阶突变体没有明显的形态表型, 但是在*ick1 ick2 ick6 ick7*和*ick1 ick2 ick5 ick6 ick7*突变体中叶片的形状发生了微小的变化。与野生型相比, 五突变体植株具有较大的子叶、叶片和种子。当ICK/KRP下调增加时, 这些表型会更加明显, 表明ICK/KRP家族成员的功能在很大程度上具有冗余性和剂量效应。进一步分析还发现, 在五突变体中E2F途径的基因表达量增加。这些研究结果表明, 下调多个ICK/KRP基因会增加CDK活性, 上调E2F途径, 进而增进细胞增殖, 导致细胞数量增加以及器官和种子体积增大(Cheng et al., 2013b)。

目前, 对于植物基因组稳定性与干细胞微环境维持之间的分子联系仍知之甚少。华南师范大学阳成伟研究组最近研究发现, SUMO E3连接酶AtMMS21的突变体*mms21-1*根尖WOX5和SCR发生异位表达, PLT1和PLT2蛋白表达水平下调, 表明AtMMS21对根尖干细胞微环境的多能性转录因子的稳定表达是必需的。研究还发现, 突变体根尖干细胞微环境出现了自发的细胞死亡, 根的生长对DNA损伤超敏感, 并表现持续激活的DNA损伤反应。该项研究表明, SUMO E3连接酶AtMMS21一方面通过控制多能性转录因子的稳定表达来维持根尖干细胞的微环境; 另一方面作为SMC5/6复合体的一个亚基, 通过抑制DNA损伤诱导的根尖干细胞死亡, 从而维持根尖干细胞微环境的正常结构与功能。由此可见, AtMMS21

在维持干细胞微环境与基因组稳定性之间提供了一个新的分子联系(Xu et al., 2013b)。

## 1.2 植物代谢遗传调控

次生代谢物在植物抗逆、人类营养和医疗保健等方面发挥重要作用。研究水稻代谢组的遗传基础, 将为水稻遗传改良提供新的信息和方向。华中农业大学张启发研究组早期利用第2代高通量测序技术构建了珍汕97与明恢63重组自交系群体的超高密度遗传连锁图; 罗杰研究组则开发了一种基于高效液相色谱-质谱联用(HPLC-MS)平台的高通量检测、定量分析植物代谢组的方法。通过对珍汕97与明恢63重组自交群体的代谢组分析, 共检测到近千种代谢物。通过高密度遗传连锁图进行了代谢数量性状位点(metabolic quantitative trait locus, mQTL)的分析, 结果从932个代谢物中定位到2 800多个mQTL, 获得大量高精度、大效应的位点。通过分析2个组织的代谢物及mQTL定位结果, 揭示了代谢物积累的模式在不同组织之间的差异, 以及控制代谢物含量的遗传调控模式。研究人员通过整合不同组学水平的数据并结合生物信息学分析筛选到24个候选基因, 并对其中部分基因进行了功能验证, 在此基础上重建和完善了水稻相关代谢途径(Gong et al., 2013)。该研究提供了大量高质量的数据和结果, 深化了人们对水稻代谢组的遗传基础的理解, 有助于搭建基因组和表型组之间的桥梁, 同时对于利用代谢工程进行水稻抗逆研究和营养品质改良具有积极意义。

华中农业大学张献龙研究组通过比较2种不同棉花(陆地棉(*Gossypium hirsutum*)和海岛棉(*G. barbadense*))类黄酮代谢相关基因在棉纤维发育过程中的表达, 发现类黄酮代谢途径可能在棉纤维发育过程中发挥重要作用。进一步研究发现, 不同的类黄酮在棉纤维发育过程中的影响不同, 其中柚皮素(naringenin, NAR)可以显著延缓棉纤维的发育。NAR是黄烷酮3-羟化酶(flavanone 3-hydroxylase, F3H)的底物。将F3H基因沉默后, 棉纤维细胞中的NAR含量显著升高, 棉纤维的发育受到抑制; 而超表达F3H基因的植株表型并不明显。将RNAi沉默植株的F<sub>1</sub>代与野生型进行杂交, 在子代中出现了2种不同表型的植株, 进一步证明了类黄酮途径在棉纤维发育中的作用(Tan et al., 2013a)。该研究为阐明类黄酮代谢途径在



植物生长发育中的作用提供了实验证据,同时为提高棉花品质开辟了新的思路。

青蒿素作为黄花蒿(*Artemisia annua*)的重要次生代谢物,是目前最好的治疗抗药性疟疾和脑疟的药剂。青蒿素由腺体分泌性表皮毛产生,合成青蒿素的关键酶(如ADS、CYP71AV1和DBR2)只在腺体分泌性表皮毛中特异表达。上海交通大学唐克轩研究组克隆并分析了APETALA2/Ethylene-response factor (AP2/ERF)家族的6个转录因子。研究发现,在表皮毛特异表达的转录因子AaORA与ADS、CYP71AV1和DBR2的表达模式相似,AaORA定位于细胞核和细胞质中。过量表达和RNAi干涉AaORA的研究表明,AaORA表达的上调和下调导致青蒿素和二氢青蒿酸水平的显著增加和减少,结构基因ADS、CYP71AV1、DBR2和AaERF1的表达受到调节,说明AaORA是青蒿素生物合成的正调控因子。此外,在拟南芥中过表达AaORA可促进防御标志基因PDF1.2、HEL和B-CHI的表达。灰霉菌侵染实验也证实,AaORA是灰霉菌病抗性的正调控因子(Lu et al., 2013c)。

番茄红素(lycopene)是新鲜番茄果实中的重要成分,除了从头合成途径外,番茄红素还可以通过叶绿素代谢途径生成。SISGR1编码STAY-GREEN蛋白,该蛋白在番茄叶片及果实叶绿素降解过程中发挥重要作用。华中农业大学叶志彪研究组发现,SISGR1可以与类胡萝卜素合成酶蛋白SIPSY1发生直接的相互作用,并抑制其活性,从而影响番茄红素的积累。进一步研究发现,在番茄中沉默SISGR1可以促进其mRNA的积累及果实成熟早期阶段质体的转变,从而导致番茄红素及类胡萝卜素在番茄成熟果实中的积累(Luo et al., 2013d)。

欧洲梨(*Pyrus communis*)(如西洋梨(Max Red Bartlett, MRB))在同一棵树上可结出红色及绿色两种果实,但机理尚不清楚。中国农业大学李天忠研究组以西洋梨为材料开展研究,表明花色素苷的减少是导致绿色果(MRB-G)产生的原因。在果实发育过程中,花色素苷合成途径中的关键结构基因PcUFGT (UDP-glucose:flavonoid 3-O-glucosyltransferase)的转录水平与MRB及MRB-G果实中的花色素苷浓度变化相一致。进一步克隆了西洋梨的花色素苷合成关键转录因子PcMYB10,通过对该基因启动子上游约2 kb区段的序列分析发现,-604- -911 bp以及-1 218-

-1 649 bp的区域高度甲基化。进一步的研究显示,MRB与MRB-G两个品种的PcMYB10基因甲基化水平与绿果表型呈现出相关性。在MRB的幼嫩果实中沉默甲基化的PcMYB10基因后,果实中甲基化水平升高,PcMYB10与PcUFGT基因的表达水平则降低,花色素苷合成受到抑制。因此,推测PcMYB10启动子甲基化与西洋梨绿色果皮的出现相关(Wang et al., 2013t)。

1,4-β-甘露聚糖内切酶(endo-1,4-β-mannanase)在细胞壁重塑过程中水解甘露聚糖类多糖。中国科学院上海生命科学研究院植物生理生态研究所李来庚研究组对其在调控细胞壁加厚中的功能进行了研究,证明杨树(*Populus trichocarpa*)1,4-β-甘露聚糖内切酶基因(PtrMAN6)抑制了木质部分化过程中细胞壁的加厚。PtrMAN6在木质部组织中特异表达,其编码的蛋白定位于发育的导管细胞中。PtrMAN6的过量表达促进了细胞壁的松弛并抑制次生壁的加厚,降低其表达则促进次生壁的加厚。转录分析结果显示,PtrMAN6的过量表达下调了次生壁加厚中的转录程序,降低其表达量则上调了促进次生壁形成的基因转录活性。PtrMAN6将细胞壁中的多糖水解,产生寡聚糖组分。外施寡聚糖同样可导致类似过量表达PtrMAN6植株的细胞和转录状况的变化。这些研究结果证明,PtrMAN6通过水解甘露聚糖类细胞壁多糖产生寡聚糖组分,而这些寡聚糖组分则可能作为信号分子抑制木本植物中木质部分化过程中的细胞壁加厚(Zhao et al., 2013f)。

抗坏血酸是植物产生的重要抗氧化剂,光可促进抗坏血酸的合成。在植物中,GDP-Man pyrophosphorylase (VTC1)是抗坏血酸合成途径的关键酶之一。中国农业科学院生物技术研究所黄荣峰研究组通过酵母双杂交技术筛选黄化苗的cDNA文库,获得了光形态建成因子COP9复合物亚基5B(CSN5B),并在酵母与植物中证实CSN5B与VTC1的N末端相互作用。凝胶过滤分析表明,VTC1-CSN5B与COP9复合体相连,并且这种结合促进了依赖于泛素化的VTC1降解。与此相一致,csn5b突变体在光下和黑暗中均表现出高水平的抗坏血酸含量。而csn5b与部分功能缺失突变体vtc1-1的双突变体的抗坏血酸含量介于csn5b与vtc1-1之间,表明CSN5B通过影响VTC1调节抗坏血酸的合成。另外,csn5b突变体对盐胁迫表现



出更高的耐受性,说明CSN5B调控的抗坏血酸合成影响植物对盐胁迫的反应(Wang et al., 2013f)。该研究揭示了黑暗和光照下抗坏血酸合成调控中CSN5B的作用。

### 1.3 植物生殖遗传调控

动植物有性生殖的完成依赖于雌雄配子的有效沟通。开花植物与动物不同,其卵细胞和精细胞被分别包被在多细胞的胚囊和花粉粒中,因此花粉管被引导进入胚珠是完成受精的必要步骤,而花粉管导向则依赖于雄方受体对雌方信号的精确接收及响应。虽然目前已发现多种雌方分泌的吸引信号,如玉米中的EA1、蓝猪耳(*Torenia fournieri*)及拟南芥中的LURE1,而雄方受体仍然未知。北京大学瞿礼嘉研究组经探索发现了2个在花粉管中特异表达的类受体激酶Lost In Pollen tube guidance 1 and 2(LIP1和LIP2),这2个蛋白对于花粉管接收雌方信号起到非常重要的作用。LIP1和LIP2通过棕榈酰化位点被锚定在花粉管尖端的质膜上,从而能够控制花粉管导向。在*lip1 lip2*双突变体背景下,花粉管的珠孔端导向出现了明显的异常,而且花粉管对于拟南芥LURE1的响应显著下降。该研究表明在花粉管的珠孔导向过程中,LIP1和LIP2是接收拟南芥LURE1信号的花粉管受体复合物的的重要组成部分(Liu et al., 2013e)。这一结果对于研究拟南芥雌雄交流、下游信号传递及响应具有非常重要的借鉴作用。

花粉发育主要受其自身的发育完成性和花粉壁两个方面的限制。在遗传上其自身的发育是一个配子体控制的过程,研究起来相对困难;而花粉壁则是配子体和孢子体相互作用的结果,特别是孢子体花药绒毡层,它是大部分花粉壁物质的提供者,而完好的花粉壁对花粉生存至关重要。上海师范大学杨仲南研究组发现,配子体突变*arf17*参与调控花粉壁形成模式,ARF17转录因子直接调控胼胝质合成酶基因*CalS5*的表达(Yang et al., 2013a),而*CalS5* mRNA的剪切又受到CDKG1蛋白的调控(Huang et al., 2013f)。这些结果增进了人们对花粉壁形成模式的了解。

上海交通大学张大军研究组的研究表明,bHLH转录因子EAT1直接调控水稻中2个天冬氨酸蛋白酶基因*OsAP25*和*OsAP37*的表达,从而促进绒毡层细胞的凋亡(Niu et al., 2013)。该研究组还发现,R2R3-

MYB类转录因子CSA参与调控花药的库源关系;有趣的是,该基因突变表现出光敏感性,突变体在长日照下是可育的,而在短日照下不育。结合使用恢复系JP69,可以将其应用于杂交水稻制种(Zhang et al., 2013e)。香港浸会大学夏亦芥研究组发现,一个E3泛素连接酶基因*AtPUB4*的突变使得绒毡层过度生长,降解延迟、不完全,引起花粉外壁发育异常,最终导致花粉不育。*AtPUB4*介导的途径与油菜素内酯途径一起,共同控制绒毡层的发育。有意思的是,*atpub4*突变对温度敏感,在22°C时表现为完全雄性不育,而在16°C时则部分可育,具有潜在的应用价值(Wang et al., 2013b)。万建民研究组报道,DAO(*Dioxygenase for Auxin Oxidation*)基因通过调控植物激素IAA的代谢严格控制水稻的生殖发育过程。该基因编码1个预测的依赖2-酮戊二酸和亚铁的双加氧酶,参与生长素的降解。*dao*突变体在开花期颖壳不能正常张开,花药不能正常开裂,最终导致植株单性结实。体外酶活实验和体内激素含量的测定结果都证实,DAO蛋白能够使生长素IAA氧化为OXIAA,从而维持体内IAA的动态平衡(Zhao et al., 2013g)。这些研究结果表明,对植物生殖发育长期基础研究所获得的成果有望在农业生产中得到应用。

染色体交换的前提是同源染色体配对和DNA双链断裂(DNA double-strand break, DSB),目前对其在植物中的调控机制了解不多。复制蛋白RPA具有结合单链DNA的能力,参与DNA代谢的各个方面。华中农业大学吴昌银研究组发现,*RPA2c*主要在水稻减数分裂过程中表达,其突变后表现为二价体形成减少,导致染色体不分离,染色体交叉频率大幅降低。蛋白定位表明*RPA2c*与REC8和PAIR2共定位,与MER3部分共定位,并且*RPA2c*在染色体上的定位需要REC8的参与(Li et al., 2013m)。这些结果表明*RPA2c*参与了染色体交换的调控过程。同样,武汉大学赵洁研究组发现在拟南芥中,复制因子RFC1也可能参与了对DSB的调控(Liu et al., 2013q)。中国科学院遗传与发育生物学研究所韩方普研究组发现,在玉米中着丝粒联系始于细线期,早于端粒束(telomere bouquet)的形成;着丝粒配对需要其活性,但仅有着丝粒重复序列尚不足以完成配对,提示着丝粒联系可能发生在染色体端粒联会之前。此外,联会复合体中央组分ZIP1和SMC6也参与了染色体联会和着丝粒配

对,提示着丝粒在染色体联会中可能具有重要作用(Zhang et al., 2013h)。中国科学院遗传与发育生物学研究所程祝宽研究组在水稻中分离到一个新的蛋白CENTRAL REGION COMPONENT1(CRC1),它定位于染色体联会复合体,与另一个联会复合体蛋白ZEP1相互作用并共定位,同时还与PAIR1互作并参与PAIR2在染色体上的定位(Miao et al., 2013)。这些发现提示CRC1参与调控DSB的形成过程,为进一步认识减数分裂中的染色体联会机制提供了新线索。

玉米B染色体是研究染色体结构和行为的理想材料,其着丝粒由B着丝粒特异序列(ZmBs)、着丝粒特异的卫星DNA重复序列(CentC)和转座子序列(CRM)三部分组成。韩方普研究组发现了一个新形成的B着丝粒,它丢失了CentC,而且CRM和ZmBs也减少了,但仍具有B着丝粒的分子表征。研究发现,该着丝粒来源于第9号染色体短臂(9S)的一段723 kb片段。相比着丝粒,原来的9S区域具有较高的甲基化水平,但与新形成的B着丝粒相比并没有显著变化(Zhang et al., 2013a)。据此,研究人员提出着丝粒的形成并不需要已知的着丝粒序列,而高甲基化水平的维持可能是新着丝粒发挥功能所必需的。该研究组还发现,在紫外线照射产生的Dp3a染色体中,没有经典的着丝粒序列,但其具有结合CENH3和CENP-C等着丝粒蛋白的能力;通过CENH3抗体免疫沉淀得到一个含22个基因的长度为350 kb的DNA片段,该片段来自3号染色体长臂(Fu et al., 2013a)。该结果提示着丝粒是可以重新形成的。中国农业科学院作物科学研究所张学勇研究组分析了小麦B基因组第3条染色体3B的着丝粒序列,发现其96%的DNA为逆转座子,包括长末端重复序列(long terminal repeat, LTR)。对A、B、D基因组相关序列的比较分析发现,在二倍体和多倍体小麦中,着丝粒处于动态变化中(Li et al., 2013a)。大量转座子的存在,提示表观遗传修饰可能在着丝粒形成中发挥作用。以上关于着丝粒的了解,有助于帮助人们认识染色体行为并指导人工染色体的构建。

#### 1.4 水稻农艺性状的遗传调控

研究人工驯化相关基因,不仅能够了解人工选择的机制和栽培稻的起源,也能为新一代分子育种提供有价值的遗传信息。花序结构是谷类作物驯化的重要目标。古老野生稻(*Oryza rufipogon*)散穗向现代栽培稻

(*O. sativa*)紧穗转变是水稻驯化过程中的重大事件。然而,目前对于水稻驯化过程中这种穗型转变的分子机制尚不明确。中国农业大学孙传清研究组证实,野生稻疏散的穗型受显性基因*OsLG1*的调控。控制野生稻散穗的显性基因*OsLG1*编码SBP结构域转录因子,调控水稻叶耳的发育。关联分析表明,*OsLG1*基因的启动子区域单核苷酸多态性导致驯化过程中现代栽培稻紧穗的产生,但却没有改变其在叶舌部位的表达,从而使栽培稻穗型紧凑,叶舌也能正常发育。该研究结果表明,基因顺式调控区能精细调控靶基因的空间表达,选择顺式调控序列变异可能是作物驯化的重要方式之一。该研究成果对于了解水稻的驯化机制,并实现改良农作物的分子育种目标具有重要意义(Zhu et al., 2013d)。

种子附属物芒的退化消失是野生稻在驯化过程中的另一变化。但是控制芒发育的分子遗传基础及栽培稻芒的缺失是否受人工驯化选择一直是个未解之谜。韩斌研究组通过图位克隆得到野生稻控制芒发育的*An-1*基因,该基因编码1个bHLH转录调控因子。研究人员通过遗传转化及构建近等基因系的方法证明了该基因能够在无芒的栽培稻中恢复长芒表型,并导致籽粒变长,但同时也减少了每穗粒数。进一步的实验表明,*An-1*基因表达上调降低了单株产量;而*An-1*表达下调则显著增加单株产量。在具有野生稻*An-1*基因的近等基因系中,扫描电镜显示在小穗发育的SP6期,外稃顶端因为细胞持续分裂延伸形成芒原基,芒原基中细胞进一步分裂导致芒原基继续延伸。原位杂交结果则显示,*An-1*在小穗发育的SP6期,在外稃原基顶端开始强烈表达,其表达一直持续到SP8期晚期,这种特异的表达引起芒原基的起始和延伸。同时,*An-1*基因的表达上调引起组蛋白H1和H4的表达上调,使细胞持续分裂,导致籽粒变长。然而,*An-1*基因也在幼穗中表达,其表达上调会引起一个重要的细胞分裂素调控基因*LOG*的下调表达,从而引起每穗粒数的减少。比较野生稻和栽培稻*An-1*序列和基因表达,发现栽培稻*An-1*启动子区域序列的改变,导致*An-1*基因在小穗发育SP6期的特异表达显著降低,芒的发育受阻。群体遗传学研究显示,与野生稻相比,栽培稻群体中*An-1*序列的遗传多样性显著降低,显示该遗传位点受到强烈的人工选择。据此推断,无芒基因型栽培稻中由于其遗传变异既导致了芒的缺失,

也显著提高了水稻的产量,因而逐步被人工驯化选择保留下来(Luo et al., 2013b)。

李家洋研究组通过全基因组染色质免疫共沉淀(ChIP)-测序分析对水稻理想株型基因*IPA1*的调控网络进行研究,确定了水稻茎尖和幼穗含有*IPA1*结合位点相关的一系列基因,证明*IPA1*蛋白可以通过SBP-box结构域直接与受调控基因的核心基序GTAC结合,也可以通过与TCP家族的转录因子PCF1和PCF2相互作用与TGGGCC/T基序间接结合。通过RNA测序对全基因组表达谱的进一步分析显示,*IPA1*参与调控多个生长发育过程。此外,该研究表明,*IPA1*可以通过TB1调控水稻分蘖,通过DEP1调控水稻的株高和穗长(Lu et al., 2013d)。该研究为进一步解析水稻株型遗传调控网络奠定了基础。

分蘖角和叶角作为水稻株型的两个重要组成部分,在决定粮食产量方面发挥着至关重要的作用。程祝宽研究组报道了水稻松散株型基因*LPA1*。*LPA1*通过控制分蘖节和叶夹角处的近轴面生长来调控分蘖角度和叶角。表达模式分析显示,*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。*LPA1*定位在细胞核中,是一个转录抑制子,其抑制活性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性)抑制基序决定。进一步分析发现,*LPA1*参与一个复杂的转录和蛋白互作网络,并进化出与拟南芥同源基因*SGR5*不同的新功能(Wu et al., 2013e)。该研究对向重力性反应机制提出了新的理解,并且可以为水稻育种提供有用的遗传资源。

穗粒数、结实率、穗数和粒重是决定水稻产量最重要的几个因素。其中每穗粒数变化对粮食产量的影响极大。在幼穗发育期,花序分生组织是粒数的重要决定因素。大量研究显示,分生组织活性降低可导致圆锥花序分枝减少,粮食产量降低。因此,生殖分生组织的大小和活力是决定水稻产量的重要参数。细胞分裂素(cytokinin, CK)是已知控制茎顶端分生组织(shoot apical meristem, SAM)活力的重要因子。以往的研究显示,在可提高粒数的水稻*Gn1a* (*Grain number 1a*)基因座中,包含着突变的*OsCKX2*基因,该基因编码CK氧化/脱氢酶(CKX),催化活性CK降解。中国科学院遗传与发育生物学研究所李传友研究组发现1个具有抗旱耐盐特性的锌指蛋白转录因子DST,它可以直接调控生殖分生组织中*OsCKX2*的表

达。*DST*的半显性等位基因*DSTreg1*抑制*OsCKX2*表达,导致花序分生组织积累CK,从而提高生殖器官数量和分生组织活力,促进圆锥花序分枝,最终提高粒数。*OsCKX2*突变等位基因已成功用于水稻育种实践,并可提高种子产量(Li et al., 2013j)。万建民研究组分离了1个水稻突变体*nglf-1*,与野生型相比,其株高降低,穗变小,籽粒变小,结实率降低(仅为10%,野生型为93%)。研究表明,突变体的表型是精氨酸酶*OsARG*功能缺失造成的。过表达*OsARG*能增加水稻实粒数。*OsARG*在水稻穗发育过程中尤其是在外源氮不足的情况下起重要作用,可以提高水稻对氮素的利用率,在作物改良中是一个潜在的目标基因(Ma et al., 2013b)。

在水稻产量的构成因素中,穗数和每穗粒数在生产上很容易达到预定的指标;粒重受环境影响较小;只有结实率易受高温、低温、干旱、阴雨、大风等不良外部因素以及栽培措施不当的影响。目前尚未有结实率相关基因的报道。四川农业大学水稻研究所李平研究组以籼稻蜀恢202雌性不育突变体为材料,成功克隆了1个控制水稻结实率的主效基因,并命名为*PTB1*(*POLLEN TUBE BLOCKED1*)。解剖及显微观察结果证实,低结实率突变体表现为雌性不育,但其雌、雄性器官及胚囊等均表现正常,低结实率的原因在于花粉管在花柱中的生长受阻。图位克隆实验证明*PTB1*基因位于水稻第5号染色体,基因内部存在约470 bp的序列缺失。因其表现出花粉管生长受阻,不能完成正常的受精过程,导致雌性不育。该研究通过数据库分析揭示*PTB1*蛋白含有RING-FINGER结构域,具有E3连接酶活性。该基因主要在花柱中优势表达,具有增加花粉管在生殖道中生长的深度和数量的功能,从而直接调控水稻结实率。实验证明水稻植株的结实率与*PTB1*基因的表达水平呈极显著正相关,过量表达*PTB1*基因亦有提高结实率的趋势。深入研究后发现,水稻在高温、低温等异常条件下的结实率下降主要基于异常环境温度导致的*PTB1*基因表达下调。群体遗传分析证实,该基因在栽培稻(特别是籼稻)中的单倍型较野生稻中大幅下降,提示该基因在水稻驯化过程中受到强烈的选择。由于该基因启动子区域的4个单核苷酸多态性(single nucleotide polymorphism, SNP)变异(组成2种单倍型)与该基因的表达水平和结实率相关,推测其为人工选择的靶标位

点。研究表明,PTB1是花粉管生长和水稻结实率的一个重要的控制因子,对于促进水稻高产稳产具有重要的意义(Li et al., 2013i)。

叶片衰老影响谷类作物的灌浆速率和粒重。目前已经发现很多在遗传或生理层面上参与叶片衰老调控的组件。然而,对于其分子调控的机制还知之甚少。种康研究组报道了OsFBK12(一个含Kelch重复序列的F-box蛋白)通过与S-腺苷-L-甲硫氨酸合成酶(SAMS1)相互作用来调控水稻的叶片衰老及种子的大小和数目。酵母双杂交、Pull-down和双分子荧光互补实验表明,OsFBK12与水稻S期激酶相关蛋白的类似蛋白(OSK1)以及OsSAMS1相互作用。生理生化实验数据显示,OsFBK12识别底物OsSAM1从而使其降解。OsFBK12的RNA干涉株系和OsSAMS1过表达株系乙烯含量增加;而OsFBK12过表达株系和OsSAMS1的RNA干涉株系乙烯含量降低。过表达OsFBK12在表型上导致叶片衰老、种子萌发延迟以及种子增大,而敲除OsFBK12或OsSAMS1都能加速衰老进程。该研究表明OsFBK12通过与OSK1互作来参与26S蛋白酶体途径,并识别底物OsSAMS1以促其降解,引起乙烯含量的改变来调控叶片衰老和种子大小(Chen et al., 2013g)。

中国科学院遗传与发育生物学研究所周奕华研究组使用经典脆秆突变体bc1经图位克隆定位脆秆基因BC1。该基因编码1个COBRA类蛋白,集中表达于水稻厚壁细胞及管胞内。在这种类型的细胞中,BC1的存在不仅降低了细胞壁厚度及纤维素含量,而且同时提高了木质素含量。这表示BC1是控制单子叶植物机械强度的基因,其在植物细胞壁及机械组织的生物合成过程中发挥重要作用(Liu et al., 2013f)。

随着高通量技术的发展以及组学技术的普及,作物遗传育种研究将会得到快速推进。钱前研究组利用目前生产上广泛应用的两系杂交水稻两优培九,结合高通量测序的最新技术,分析影响水稻产量的遗传位点,为超级杂交稻产量相关位点的解析提供了宝贵的材料和有效的途径。研究人员利用单粒传的方法构建出132个超级杂交稻两优培九的核心重组自交系和1709个用于基因克隆的大规模重组自交系,并进一步对核心重组自交系进行了基因组重测序。根据测序所得到的501499个单核苷酸多态性(SNP)标记,经筛选最终利用171847个SNP标记成功构建了超高分

辨率的遗传连锁图谱。基于此高密度物理图谱,利用其后代的测序结果来填补2个亲本基因组序列上的缺口以及对错配单碱基进行修正,进而修复及更新亲本的基因组序列。研究人员更新了两优培九的父本品种93-11的基因组序列,达到423 Mb,修复了62650个错误碱基,增加了3.8 Mb的新序列,填补了1493个缺口(gap);同时首次组装了382 Mb母本品种培矮64s的基因组序列,其中的351.5 Mb是不含有gap的基因组序列。结合对水稻12个产量相关性状的考查,共检测到43个与水稻产量密切相关的数量性状位点(QTL),其中包括20个从未报道的新QTL。在同一染色体区域检测到不同性状的QTL,说明数量性状之间具有复杂的联系。同时,利用大规模重组自交系群体,结合亲本基因组间大量精确的SNP标记和插入缺失(InDel)标记,对2个控制穗粒数和二次枝梗数的QTL——qSN8和qSPB1分别加以精细定位,最终确定控制抽穗期和穗粒数的DTH8基因和控制穗分枝的LAX1基因为候选基因。其中qSN8通过互补实验证实为DTH8基因。因此,利用大规模重组自交系群体结合超高分辨率遗传图谱,将会有更多新的产量相关基因被克隆,从而为进一步阐明超级稻产量的遗传基础和基因辅助育种搭建了理想平台(Gao et al., 2013d)。

## 2 蛋白质组学分析

蓝藻是最早进行光合放氧的生物,在地球原始大气成分改变的过程中发挥重要作用。蓝藻也是进行光合作用和生物能源研究的重要模式生物之一。中国科学院水生生物研究所李涛和葛峰研究组综合应用蛋白和肽段分离技术、TiO<sub>2</sub>磷酸肽富集技术和高分辨质谱分析技术分析了蓝藻*Synechococcus* sp. PCC 7002的磷酸化蛋白及其修饰位点,鉴定了245个磷酸化蛋白和分布于这些蛋白中的410个磷酸化的丝氨酸/苏氨酸/酪氨酸位点。这些磷酸化蛋白主要涉及代谢和光合作用等。在光合系统以及二元信号转导系统中,很多蛋白发生了磷酸化修饰,表明磷酸化修饰在光合作用以及信号转导过程中起重要作用(Yang et al., 2013e)。这些结果为深入理解蓝藻细胞的分化、生长及其环境适应性和细胞代谢的分子机理提供了新的知识。

乙烯是第1个被发现的、独特的气态植物激素,

对植物生长发育及其对逆境的适应均有重要的调控作用。遗传学和转基因研究已解析了乙烯的5个受体及其关键的几个下游信号转导组件,如CTR1、EIN2、EIN3和EIL1。香港科技大学李凝研究组利用蛋白质翻译后修饰组学方法研究了乙烯信号转导相关的磷酸化蛋白质组,发现ERF110转录因子的第62位点的丝氨酸磷酸化程度受乙烯诱导下调,而其蛋白质含量则受乙烯诱导上调。乙烯应答突变体 $ctr1-1$ 、 $etr1-1$ 、 $ein2-5$ 的激酶活性定量分析结果显示,乙烯调控的ERF110磷酸化只受乙烯受体影响而独立于EIN2。结果暗示ERF110丝氨酸磷酸化修饰和ERF110蛋白表达构成拮抗作用。对ERF110突变体转基因植物和乙烯信号转导突变体进行研究,发现ERF110丝氨酸磷酸化程度调控开花基因AP1的表达,从而调控开花时间(Zhu et al., 2013a)。这些结果初步解释了乙烯对开花时间调控过程中的“双互抗”现象。

小麦成穗数与产量紧密相关。中国农业科学院作物研究所李立会研究组通过比较分析有效分蘖成穗受抑制小麦5660M及其正常近等基因系5660的形态解剖特征,发现受抑制小麦分蘖的幼穗分化不能正常启动而停留在营养生长期。通过对这2个材料进行比较蛋白质组学分析,发现成穗受抑制分蘖在穗发育过程中活性氧过度积累导致细胞凋亡,自主开花途径相关蛋白在受抑制小麦中表达显著下调(Zheng et al., 2013b)。甘蓝型油菜(*Brassica napus*)是我国最重要的油料作物之一,揭示高含油量形成的分子机理对于培育新的高含油量品种十分重要。华中科技大学栗茂腾研究组比较分析了2个含油量分别为55.19%和36.49%的油菜品系的蛋白质组差异,结果显示差异表达的蛋白质涉及油体形成过程、种子脱水、贮藏蛋白以及抗病防御等生物学过程,部分差异表达蛋白的编码基因能被定位到含油量QTL置信区间,表明这些蛋白参与了含油量的形成(Gan et al., 2013)。花生果针在形成荚果的过程中,受重力、向触性及负向光性等外界因素的影响,具有地上开花、入土结实的生长特性,对花生的产量具有重要影响。山东农业科学院刘炜研究组分析了悬空自然生长以及自然延伸生长入土、黑暗、机械刺激、黑暗结合机械刺激等处理条件下果针的蛋白质组差异,发现这些处理能导致果针蛋白质组的变化,所产生的差异表达蛋白涉及不同的生化与代谢过程(Sun et al., 2013c)。

植物叶绿体发育受到一系列复杂生物学过程的调控。中国科学院上海生命科学院植物生理生态研究所黄金荣研究组通过遗传筛选获得了1个拟南芥斑叶突变体 $thf1$ 的抑制子。基因克隆结果表明,该抑制子编码1个ClpPR蛋白酶的亚基ClpR4。 $clpR4$ 单突变体与 $thf1$   $clpR4$ 双突变体的表型一致,呈现叶片早期黄化、而后逐渐转绿的表型,同时它也能够回复 $var2$ 的斑叶表型。叶绿体蛋白质组学分析结果表明, $clpR4$   $thf1$ 的表达谱与 $clpR4$ 十分相似,为从蛋白质组水平认识遗传上位性提供了证据;在 $thf1$ 的叶绿体中,FtsH2/VAR2、FtsH8和FtsH5/VAR1的表达水平与野生型相比显著下降,而在 $clpR4-3$   $thf1$ 中得到部分恢复,表明 $thf1$ 的斑叶表型是由FtsH蛋白酶活性下降所致;在 $clpR4-3$   $thf1$ 中显著下调PRPL11也能够回复 $thf1$ 和 $var2$ 的斑叶表型(Wu et al., 2013d)。这些结果为阐明ClpR4-3突变抑制斑叶的分子机制提供了证据。

叶绿体是对盐胁迫最敏感的细胞器之一,光合作用被认为是受盐胁迫伤害的主要生理代谢过程。福建农林大学陈伟研究组利用iTRAQ技术分析了耐盐木本红树植物秋茄(*Kandelia candel*)在盐胁迫下叶绿体的定量蛋白质组特征。结果显示,高盐胁迫下秋茄光合作用的限制因子是碳反应,而不是光反应。其叶绿体亚细胞结构在高盐胁迫下基本保持稳定,但叶绿体内嗜糖颗粒有所增加,这可能有助于维持叶绿体膜的完整性和流动性(Wang et al., 2013h)。过氧化氢( $H_2O_2$ )在植物生长和发育过程中起重要作用。首都师范大学晏月明研究组利用iTRAQ技术分析了不同浓度外源 $H_2O_2$ 处理的小麦幼苗的定量蛋白质组差异。在鉴定的3 425个蛋白中,有157个蛋白发生差异表达,44个是新鉴定的 $H_2O_2$ 响应蛋白。这些过氧化氢响应蛋白主要参与胁迫、耐逆、解毒、信号转导及碳水化合物代谢等生理过程。信号转导和胁迫相关的蛋白在 $H_2O_2$ 胁迫下表达上调,从而增强小麦幼苗对 $H_2O_2$ 的耐受性。磷酸烯醇式丙酮酸羧激酶的增加和丙酮酸激酶的减少可能与小麦幼苗对 $H_2O_2$ 的高耐受性有关(Ge et al., 2013)。多胺(主要包括腐胺、亚精胺和精胺)广泛参与植物的生长发育过程和胁迫应答。非生物胁迫可以调控植物多胺合成代谢的基因表达和相应的内源多胺含量,而通过外源多胺处理可以有效提高植物的抗逆性。中国科学院武汉植物园产祝龙研

究组发现用低浓度多胺处理草坪草狗牙根(*Cynodon dactylon*)幼苗可以提高其对干旱和高盐的耐受性,多胺可以改变植物的保水能力、活性氧损伤程度、抗氧化酶活性和渗透调节物质的积累。目前在蛋白质组学研究中已分离并鉴定了36个被3种多胺共同调控和差异调控的蛋白质,功能涉及碳代谢、氨基酸代谢和活性氧代谢途径(Shi et al., 2013b)。

小分子DSF(diffusible signal factor)介导的群体感应(quorum sensing, QS)系统在植物黄单胞菌的侵染和致病过程中具有关键作用。由稻黄单胞菌稻生致病变种(*Xanthomonas oryzae* pv. *oryzicola*, *Xoc*)引起的水稻细菌性条斑病是我国水稻种植中一种重要的细菌病害。南京农业大学刘凤权研究组以*Xoc*为材料,利用蛋白质组技术分析了33个受DSF调控的外泌蛋白,它们涉及9种不同的生物学过程。采用基因定向突变技术,对其中15个蛋白的编码基因进行缺失,结合致病性测定,从中鉴定了XOC\_0319(Ax21同系物,依赖XA21的水稻免疫激发子)、XOC\_2128(多聚半乳糖醛酸酶)、XOC\_3806(蛋白酶)和XOC\_1601(半胱氨酸蛋白酶)等4个新的致病相关基因。这4个基因对*Xoc*的定殖、胞外多糖、游动性、生物膜、胞外蛋白酶和抗氧化压力等毒力相关表型具有不同程度的调控作用。进一步研究发现,DSF系统在*Xoc*中通过调控II型分泌系统来影响其中3个毒性因子(XOC\_2128、XOC\_3806和XOC\_1601)的表达(Qian et al., 2013a)。这揭示了DSF系统在黄单胞菌中调控致病性的一种新机制。

铜是主要的重金属污染之一。河南农业大学康国章研究组发现用 $100 \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}\text{CuSO}_4\cdot 5\text{H}_2\text{O}$ 胁迫3天后,小麦幼苗的生长受到显著抑制。蛋白质组学分析结果显示,小麦幼苗的根、叶分别有49和44个蛋白的丰度发生了显著变化,且种类差异较大。用Pathway Studio软件分析表明,有36个差异蛋白进入Pathway通路,且与茉莉酸(jasmonic acid, JA)、ABA等信号分子相关联。外源施用JA能显著提高小麦幼苗对铜胁迫的抗性,进一步证明JA等激素参与植物对铜胁迫的响应(Li et al., 2013c)。植物铝毒害的发生与土壤pH值有关,当土壤中的pH值小于5时,铝主要以 $\text{Al}^{3+}$ 的形式存在,是重要的根际铝毒害形态。中国科学院昆明植物研究所胡向阳研究组发现,一氧化氮(NO)处理可以提高水稻的耐铝毒能力。进一步分析表明活性

氧和活性氮是引起水稻铝毒害的2类主要物质。蛋白质组学分析表明,NO处理主要提高了S-亚硝基谷胱甘肽还原酶(S-nitrosogluthathione reductase, GSNOR)的活性。GSNOR一方面可以消除铝胁迫引起的活性氧含量升高;另一方面可以抑制铝胁迫诱导的活性氮含量升高。抑制GSNOR的活性可以进一步加重水稻的铝毒害反应(Yang et al., 2013c)。

着丝粒和端粒是真核生物染色体上具有重要功能的DNA-蛋白质复合体。目前对其DNA结构已经有了较透彻的了解,但对其结合蛋白以及蛋白复合体的功能未进行深入的研究。香港中文大学于为常研究组建立了简易高效分离DNA结合蛋白的体系——DAPT(DNA affinity pull-down technique),采用该体系获得了55个着丝粒结合蛋白和80个端粒结合蛋白,并对部分蛋白基因进行了克隆和验证(He et al., 2013d)。该结果对于研究着丝粒和端粒形成及其功能的分子机制有参考意义。

中国科学院大连化学物理研究所许国旺研究组利用气相色谱-质谱的拟靶标代谢组学分析方法研究了河南、云南和贵州3个主要烟叶种植区的气候因素对新鲜烟叶代谢组的影响。结果显示,氨基酸(如苯丙氨酸、亮氨酸和酪氨酸等)、碳水化合物(如葡萄糖、海藻糖和蔗糖等)和生物碱(如尼古丁和降烟碱等)的含量在河南产区最高;三羧酸循环中的有机酸(如柠檬酸、异柠檬酸和富马酸等)和抗性相关的代谢物(奎尼酸、绿原酸和抗坏血酸等)在贵州产区表现出最高含量。代谢物和产地降雨量、日照时数和温度等气候因素关联分析表明,干旱和高温会促进烟叶氨基酸、糖类和烟碱物质的积累,干旱和长日照条件则会降低三羧酸循环代谢物在烟叶中的积累。这些研究结果表明环境因素是影响烟叶代谢表型的重要因素(Zhao et al., 2013e)。

### 3 叶绿体发育和光形态建成

#### 3.1 叶绿体和光合作用

种子萌发后,需要迅速开始光合作用,实现从异养生长到自养生长的转变。叶绿素是光合作用的最主要色素,它的有效合成是实现光合作用功能的关键环节之一,但目前对叶绿素生物合成的精确调控机制仍知之甚少。中国科学院植物研究所林荣呈研究组在拟南芥

中发现了1对直接正向调控叶绿素合成的转录因子FHY3和FAR1。研究发现这2个蛋白可以直接结合叶绿素合成途径基因*HEMB1*的启动子序列,并促进该基因的表达。FHY3和FAR1能够与另一个负向因子PIF1蛋白相互作用,协同调节*HEMB1*的转录水平,进而影响叶绿素前体的合成。这些蛋白是光信号转导途径中的重要成分,它们通过响应光暗变化,使黑暗生长的植物幼苗维持适量的叶绿素前体,并且确保其在见光后能迅速合成叶绿素及正常生长。研究也发现*HEMB1*参与植物早期胚胎发育(Jing et al., 2013)。该研究为揭示光对植物生长的调控以及植物早期对光环境的适应机制提供了新的见解。

光敏色素作用因子3(PIF3)是拟南芥中一种重要的bHLH类转录因子,它能够对光反应进行负调控,抑制叶绿素的生物合成,抑制光合作用和暗条件下的光形态建成。然而,由PIF3介导的转录调控机理尚不明确。“国立”台湾大学吴克强研究组发现,RPD3/组蛋白脱乙酰酶HDA15无论是在植物体内还是体外都可以与PIF3直接相互作用。转录组分析结果显示,HDA15蛋白主要行使转录抑制因子的功能,它对叶绿素的生物合成以及黄化幼苗中光合作用相关基因的表达都具有负调控作用。HDA15和PIF3通过降低乙酰化水平以及RNA聚合酶II相关的转录水平,从而抑制叶绿素合成以及暗条件下光合作用过程中相关基因的表达。进一步的研究发现,HDA15与靶标基因的结合依赖于PIF3。此外,在红光照射下,HDA15和PIF3与靶标基因的结合会立刻解除。以上结果表明,在黄化的拟南芥幼苗中,PIF3与HDA15的相互作用可以抑制叶绿素的生物合成以及光合作用相关基因的表达(Liu et al., 2013)。

联乙烯还原酶(divinyl reductase, DVR)催化卟啉环上的C-8位乙烯基还原为乙基,是叶绿素生物合成过程中必不可少的一个关键酶。迄今已在高等植物中检测到5种DVR活性,但这些DVR活性还缺乏足够的酶学实验证据,并且尚不清楚这些还原活性是由1个DVR酶还是多个酶催化产生。四川农业大学邓晓健研究组利用4种重组DVR蛋白证实了这5种DVR活性;同时,探明在高等植物中各种DVR活性是由1个基因编码的具有广谱底物专一性的DVR蛋白催化产生的,然而来源于不同物种的同源DVR蛋白的催化活性可能具有极显著的差异,并且即使是同一个DVR蛋白,

对不同的联乙烯底物也可能具有显著不同的催化活性(Wang et al., 2013m)。

ARC5是动力蛋白相关的GTP酶,*arc5*突变体的叶绿体通常呈增大的哑铃形。北京林业大学高洪波研究组通过筛选与*arc5*相似的叶绿体分裂突变体得到*cpd25*和*cpd45*突变体。图位克隆和互补实验结果表明,*CPD45*与远红光信号转导关键组分FHY3为同一基因,*CPD25*则是曾经命名为*FRS4*的基因,并且与FHY3同源。在*cpd25*突变体中ARC5等基因的表达显著下调,说明ARC5的激活表达需要CPD25参与。过量表达ARC5能够挽救*cpd25*突变体的叶绿体分裂缺陷,说明*cpd25*突变体的叶绿体分裂缺陷是由于不能激活ARC5表达所致。EMSA实验表明,CPD25和CPD45均可结合ARC5启动子的FBS基序'ACGCGC',并且FRS4/CPD25的结合效率高于FHY3/CPD45,但FRS4/CPD25没有激活ARC5的功能。进一步的研究表明,FRS4/CPD25和FHY3/CPD45可以形成异源二聚体协同调节ARC5。FRS4/CPD25主要负责与启动子结合,而FHY3/CPD45负责激活ARC5基因(Gao et al., 2013c)。该研究结果不仅为阐明叶绿体分裂的分子机制提供了线索,而且为理解转录因子家族成员如何协调发挥不同的转录调控功能提供了研究模型。

万建民研究组获得了一个水稻黄叶突变体*vyl*,该突变体新生叶片为萎黄色,到生育后期萎黄的幼叶转绿。突变体中叶绿素含量和叶绿体超微结构以及叶绿体发育和光合作用相关基因的表达均受到影响。图位克隆实验揭示VYL基因定位于叶绿体,编码1个与拟南芥ClpP6亚基同源的蛋白。VYL在所检测的组织中都有表达,其中在叶绿体发育的早期表达量最高。VYL突变引起翻译提前终止,保守的(丝氨酸-组氨酸-天冬氨酸)催化三分子和多肽结合位点丢失。通过串联亲和纯化技术和质谱分析方法,他们鉴定了体外VYL相关蛋白OsClpP4。此外,酵母双杂交实验证明VYL直接与OsClpP3和OsClpP4互作。进一步发现OsClpP3能与OsClpT互作,OsClpP4直接与OsClpP5和OsClpT互作,且OsClpP4和OsClpT形成同源二聚物(Dong et al., 2013a)。这些结果为研究高等植物中叶绿体蛋白的功能、装配和调控提供了新的视角,所获得数据在水稻分子育种上具有潜在的应用价值。

叶绿体m-型硫氧还蛋白(TRX m)是光调控和代谢过程中的氧化还原调节因子。近年来发现,该类蛋



白在植物分生组织发育、叶绿体形态发生、环式电子传递以及四吡咯类物质生物合成中都发挥作用。中山大学王宏斌研究组对拟南芥TRX m1、TRX m2和TRX m4在光合器官合成中的作用展开研究。他们发现,只有当这3个基因产物都失活时,叶片呈淡绿色,光系统II复合物稳定性下降,说明这3个基因产物是冗余的。此3个基因的沉默还会导致活性氧水平升高,进而使与光合相关的基因表达受阻,但不影响叶绿体编码的光系统II核心蛋白的表达。实验表明,这3个基因产物能够与少量光系统II装配的中间产物以及光系统II中心亚基D1、D2和CP47发生直接的相互作用。3个基因的沉默使光系统II中心分子间的二硫键氧化还原受阻,并增加氧化态的CP47低聚物的积累。研究表明,TRX m1、TRX m2和TRX m4在光系统II的生物合成中发挥重要功能(Wang et al., 2013l)。该研究组还对拟南芥*Fd2*敲除突变体(*Fd2-KO*)开展了研究。与野生型相比,*Fd2-KO*植株对长期高光处理具有更强的耐受性,光合效率高,类囊体蛋白复合体稳定。*Fd2*缺失刺激了光保护机制,包括上调光保护相关基因的表达。在长期强光胁迫下,*Fd2-KO*植株的质体醌库通过提高依赖于PGR5的环式电子传递以恢复相对平衡的氧化还原水平,而*fd2 pgr5*双突变体在强光处理下光合作用严重受损,表明在*Fd2-KO*植株中,PRG5在对高光的适应中发挥作用。该研究表明,在长期强光胁迫下,植物通过下调*Fd2*的表达水平来促进叶绿体内的多种光保护机制,从而实现植物对逆境的适应(Liu et al., 2013c)。

谷氧还蛋白(glutaredoxins, Grxs)在清除细胞内的活性氧(reactive oxygen species, ROS)以及调控氧化还原平衡(redox homeostasis)方面具有重要功能。拟南芥AtGRXS16是叶绿体中的单硫醇谷氧还蛋白。AtGRXS16具有含核酸内切酶GlyIleTyr-TyrIleGly (GIY-YIG)基序的N端结构域(NTD)和C端Grx功能域,在叶绿体中协调氧化还原的调控和DNA的裂解。清华大学王新泉研究组和中国科学院青岛生物能源与过程研究所冯银刚研究组及美国的研究机构合作解析了AtGRXS16的NTD结构。他们发现,AtGRXS16-NTD具有GIY-YIG核酸内切酶的折叠,但是其具酶活性的关键氨基酸残基却不同于典型的GIY-YIG核酸内切酶。虽然AtGRXS16-NTD可切割λDNA以及叶绿体基因组DNA,但这一活性在完整的AtGRXS16中却显

著降低。同时,AtGRXS16-NTD可以抑制AtGRXS16对氧化胁迫敏感酵母突变体*grx5*的互补功能,而AtGRXS16的C端Grx功能域却可以互补酵母*grx5*突变体的缺陷。此外,NTD和Grx功能域可以被形成于分子内的二硫键负调控(Liu et al., 2013j)。这一研究结果揭示了谷氧还蛋白的一种调控方式,为阐明叶绿体中氧化还原调控和DNA代谢之间的协调机制提供了新的内容。

高温逆境是影响植物生长发育的重要环境因素,其通常抑制叶绿体发育,导致光合效率下降。为了应对高温胁迫,植物在进化过程中形成了一系列维持叶绿体正常发育的机制。中国科学院植物研究所卢从明研究组揭示了叶绿体小分子热激蛋白HSP21在高温条件下维持叶绿体正常发育的分子机制。结果显示,类核区蛋白pTAC5是HSP21的靶蛋白,它们共同作用调节质体编码的RNA聚合酶依赖的基因转录,从而维持高温胁迫条件下叶绿体的正常发育(Zhong et al., 2013a)。该研究为阐明植物HSP21的功能提供了分子证据,对于理解小分子热激蛋白在高温条件下调控叶绿体发育具有重要意义。

井冈山大学叶子飘研究组提出了一个新的用于研究光合作用-光反应的模型。这一模型给出的参数不仅可描述光反应特征,而且可用于描述难以用物理参数说明的光合色素分子特征。用这一模型在相同的条件下对2种C<sub>3</sub>和C<sub>4</sub>植物进行了分析,结果证明这一模型非常好地( $r^2 > 0.992$ )重现了电子传递和CO<sub>2</sub>吸收的光反应趋势,同时也提出了新的植物通过光合色素分子避免光损伤的作用方式。此外,这一模型还提供了用以了解决定CO<sub>2</sub>吸收变动性机制的新途径(Ye et al., 2013)。

### 3.2 光形态建成和信号转导

在植物的生长过程中,持续变化的光质、光强、光的持续时间以及光周期对于植物的诸多生理过程都具有重要的调控作用。在现已发现的一系列植物光受体中,光敏色素(phytochrome)是植物感受红光和远红光的一类重要光受体。光敏色素A(phytochrome A, phyA)主要介导远红光下的去黄化反应,而光敏色素B(phytochrome B, phyB)主要调节植物对红光的反应。在拟南芥中,SPA1(SUPPRESSOR OF PHYA-105)与COP1(CONSTITUTIVE PHOTOMORPHO-

GENIC1)形成E3泛素连接酶复合体,介导光形态建成促进因子,如HY5(ELONGATED HYPOCOTYL5)、HFR1(LONG HYPOCOTYL IN FAR-RED1)和LAF1(LONG AFTER FAR-RED LIGHT1)等的降解,进而促进幼苗的黄化反应。然而,光敏色素B在远红光下的作用以及受光激活的光敏色素将信号传递给COP1-SPA1复合体的机制仍然有待阐明。中国农业科学院作物科学研究所杨建平研究组发现,在远红光下过量表达PHYB会抑制HY5在核中的积累,并促进幼苗的黄化反应,并且这种作用不依赖光敏色素A。受远红光激活后,phyB在细胞核中积累,并且加速SPA1在核中的积累,从而增强COP1-SPA1泛素连接酶复合体的活性,最终促进幼苗的黄化反应,抑制其光形态建成。同时SPA1也会促进phyB进入细胞核,形成一个正反馈环(Zheng et al., 2013a)。该研究证明了受光激活的光敏色素通过相互作用直接促进COP1-SPA1泛素连接酶复合体的活性是光信号转导中的重要步骤。

隐花色素(cryptochrome, CRY)作为蓝光受体可以调节拟南芥的各种光反应,如下胚轴变短、子叶展开、光周期性开花、气孔张开以及花青素的合成等。隐花色素包括2个序列相似性高且可被磷酸化的同源蛋白CRY1和CRY2。其中CRY1具有自身磷酸化活性,而CRY2需要某种激酶来进行磷酸化。酪蛋白激酶1(CK1)可以通过磷酸化不同的底物来调节真核生物的不同生长发育过程。之前的研究发现植物细胞中可以形成CRY-PER-CK1 $\delta/\epsilon$ 复合体,但CK1和CRY之间相互作用的机制尚不清楚。中国科学院上海生命科学研究院植物生理生态研究所薛红卫研究组证明了CK1.3和CK1.4通过直接磷酸化CRY2来调节植物对蓝光的响应。由T-DNA插入引起的缺失突变体*ck1.3-1*、*ck1.3-2*和*ck1.4-1*在蓝光下下胚轴变短;过表达CK1.3和CK1.4的植物在白光和蓝光下都有较长的下胚轴,并且在长日照下开花延迟且有更多的莲座叶。体外磷酸化实验证明,CK1.3和CK1.4都可以在黑暗中较弱地磷酸化CRY2,磷酸化发生在Ser-587和Thr-603位点,在蓝光下磷酸化能力显著增强。体内CRY2蛋白的免疫沉淀实验证明,在蓝光下过表达的CK1.3和CK1.4可以加快体内CRY2蛋白的降解速度,但在黑暗中无此现象。这表明CK1.3和CK1.4在蓝光下可以通过磷酸化CRY2来促进CRY2的降解,从而

调节植物对蓝光的响应(Tan et al., 2013b)。

隐花色素对植物(包括作物)的光形态建成、生育期、产量等农艺性状具有重要的调控作用。目前人们对模式植物拟南芥中隐花色素介导的蓝光信号转导机制已有比较深入的了解,但对作物中的调控机制还知之甚少。中国农业科学院作物科学研究所林辰涛研究组发现大豆(*Glycine max*)中的隐花色素蛋白CRY2a调控叶片的衰老,这一过程通过一种尚不清楚的机制受到光和光周期的调控。CRY2a蓝光依赖性地与BHLH转录激活蛋白CIB1(for cryptochrome-interacting bHLH1)相互作用。这个转录因子能够特异性结合含有E-box(CANNTG)的DNA片段。转基因实验表明,CIB1促进叶片衰老,而CRY2a抑制叶片衰老。基因表达和相互作用实验表明,CIB1能够激活衰老相关基因WRKY53b的转录;CIB1能够与WRKY53b启动子的E-box区域结合,而光激活的CRY2a可以通过与CIB1的相互作用抑制CIB1的DNA结合活性。该研究表明依赖于CIB1的转录调控是一种进化上保守的CRY信号机制,这种机制在不同的物种中调节植物发育的不同方面(Meng et al., 2013)。

植物由异养型向自养型的转变与光信号转导和活性氧(ROS)的产生息息相关。ROS作为重要的信号分子调控包括细胞凋亡在内的多种植物发育过程。然而,光信号转导和ROS信号转导之间的关系仍不明确。林荣呈研究组的研究表明,bHLH类和bZIP类转录因子PIF1、PIF3、HY5、HYH搭建了光信号和ROS信号之间的桥梁,从而调控细胞凋亡和光氧化反应。实验结果表明,与野生型拟南芥相比,在细胞衰老过程中突变体释放出更多的单态氧,表现出更严重的细胞凋亡表型。全基因组表达分析结果显示,PIF1能够抑制大量ROS产生和其它逆境相关基因的表达。分子和生化实验证实PIF1/PIF3与HY5/HYH之间存在直接的相互作用,而且二者通过直接结合5个ROS响应基因的启动子调控基因的表达。进一步的研究结果表明,PIF1/PIF3和HY5/HYH在植物幼苗变绿的过程中具有相反的功能。此外,光敏色素、隐花色素和COP1被证明是在ROS信号通路的上游发挥作用(Chen et al., 2013a)。该研究表明,PIF1/PIF3和HY5/HYH组成的转录模块介导了光信号和ROS信号之间的串联转导,为探索植物适应光环境的机制提供了新的思路。

## 4 植物激素与信号转导

### 4.1 细胞分裂素

细胞分裂素(CK)的信号转导依赖于二元系统,即磷酸基团从受体传递到下游组分。在拟南芥中,受体与细胞分裂素结合后发生自磷酸化,进而磷酸基团从受体传递到磷酸转移蛋白AHPs,进一步传递到反应调节因子ARRs。但人们对磷酸基团传递的调控机制了解很少。中国科学院遗传与发育生物学研究所左建儒研究组发现,在拟南芥根、下胚轴生长和愈伤组织诱导过程中,氧化还原途径的重要组分NO通过S-亚硝基化抑制磷酸的传递,从而负调控细胞分裂素的信号转导。体内和体外实验均证实,AHP1第115位的半胱氨酸能够被S-亚硝基化,进而抑制其磷酸化,并阻止磷酸基团向ARR传递。用不能够发生S-亚硝基化的AHP1突变体进行实验表明,其对NO的敏感性下降,负调控的作用也降低。该项研究揭示了氧化还原信号途径如何与细胞分裂素途径协同作用,共同调节植物的生长发育(Feng et al., 2013)。该研究组的另一项研究发现,拟南芥中编码真核生物转录起始因子eIF5A的FBR12可通过细胞分裂素信号通路调控拟南芥根木质部的发育。FBR12发生突变导致原生木质部发育缺陷以及对细胞分裂素的敏感性下降。双突变体分析表明,ahp6可以部分抑制fbr12突变体的表型并且FBR12突变可导致AHP6表达增强,说明FBR12负调控AHP6。与此相一致,在CRE1/AHP4表达结构域异位表达FBR12虽然不能挽救fbr12突变体的所有表型,但确实可部分挽救fbr12的原生木质部发育缺陷,并且过量表达AHP6可引起fbr12突变体类似的表型。该研究表明,eIF5A-2蛋白与受体CRE1以及AHP1形成一个受细胞分裂素调控的蛋白复合体,抑制细胞分裂素信号通路负调控因子AHP6的表达,从而调控根原生木质部的分化(Ren et al., 2013a)。

信号分子一氧化氮(NO)水平的维持对于植物正常的生理过程是必需的,但对其作用机制了解甚少。首都师范大学何奕昆研究组揭示了NO与激素相互作用的独特方式。他们从拟南芥NO不敏感突变体中分离了2个等位株系cnu1-1和cnu1-2 (continuous NO-unstressed 1)。经基因克隆后分析发现,CNU1与已报道的AMP1是同一个基因,cnu1突变体的细胞分裂素水平升高。NO过度积累的nox1(nitric oxide over-

expression 1)植株表现出开花延迟,外施低浓度的玉米素可缓解这一表型。而cnu1-2与nox1双突变体中,NO含量下降,开花延迟表型得到缓解,说明细胞分裂素可直接改变NO水平。进一步研究发现,具有活性的NO衍生物——过氧亚硝酸阴离子(peroxynitrite)可与玉米素发生体外互作,体内实验也证实了NO与玉米素的互作反应。由此说明,细胞分裂素抑制NO的作用很可能是通过两者间的互作来实现,进而导致内源NO水平降低(Liu et al., 2013i)。该研究对于揭示NO信号途径及其活性的调控机制具有重要意义。

### 4.2 独脚金内酯和油菜素内酯

以往对MADS转录因子家族成员的遗传互作分析表明,它们参与开花、花器官特征决定和发育、胚胎发育和分生组织分化等植物生长发育的各个重要过程。种康研究组发现了水稻MADS家族成员MADS57参与独脚金内酯信号途径,从而控制营养器官侧芽分化和分蘖形成的新功能。他们发现T-DNA插入突变体mads57-1和MADS57过表达株系分蘖增多,而转反义MADS57株系则分蘖较少,证实了MADS57具有控制营养器官侧芽分化和分蘖形成的功能。遗传和分子生物学实验证实,MADS57直接结合并阻抑独脚金内酯受体基因D14的转录。而MADS57可受miR444a的负调控,导致MADS57表达受抑制。此外,研究人员证实水稻TCP家族成员TB1与MADS57蛋白互作,可减弱OsMADS57对D14转录的抑制作用。由miRNA、MADS和TCP型转录因子及酯酶D14构成的水稻分蘖数调控的miMTD(miRNA/MADS/TCP/D14)分子网络,拓展了MADS基因的功能,加深了人们对侧芽器官分化和分蘖形成分子调控网络的了解,在水稻高产分子设计育种方面具有重要的应用潜力(Guo et al., 2013a)。

开花是高等植物进入生殖发育的重要标志,受基因以及组蛋白修饰的精确调控,甾醇类激素油菜素内酯(brassinosteroids, BRs)和赤霉素(GAs)等参与其中,但激素信号分子与蛋白质构象的瞬时改变如何联动调控开花尚不清楚。种康研究组发现,BRs信号途径核心转录因子BZR1通过直接抑制组蛋白去甲基化酶基因FLD的转录来控制开花过程。拟南芥亲环蛋白CYP20-2通过脯氨酰顺反异构酶(PPlase)活性直接作用于BZR1的脯氨酸残基使BZR1的构象发生改变,

以适于被磷酸化修饰而降解。而小麦CYP20-2蛋白除了控制BZR1的构象外,也影响GA途径的核心组分DELLA信号而控制开花。这些结果表明,CYP20-2蛋白在进化过程中形成了在双子叶和单子叶植物中对BR和GA信号系统的不同偏好性,进而控制开花过程(Zhang et al., 2013m)。这一蛋白构象改变介导开花调控的新模式揭示BR信号途径核心转录因子BZR1构象的改变及其控制组蛋白去甲基化酶基因的转录表达在开花调控中发挥重要功能,为激素信号组分介导开花机制开辟了新途径。

油菜素内酯是重要的植物激素,定量分析BRs对于研究其在植物生长发育中的分子机制以及生理功能具有十分重要的意义。中国科学院遗传与发育生物学研究所闫存玉研究组报道了一种用于检测模式植物中内源BRs的简单实用且经济高效的方法。这一新方法可以富集多种具生物活性的BRs,例如brassinolide、castasterone、teasterone和typhasterol等,并同时对其进行高灵敏度的定量检测。对于日常分析,使用该方法所需的植物材料仅为以往报道方法的1/20,且整个测定过程只需1天。目前,使用该方法已对水稻和拟南芥不同生态型以及突变体中的BRs进行了整体分析,并对BRs在不同器官中的分布进行了分析。研究者利用这一方法使用1 g鲜重的植物组织便可对BRs的动态和分布进行检测(Xin et al., 2013)。该方法学的发展可以加速BRs分子机制的研究工作。

### 4.3 乙烯和生长素

植物的衰老过程受多种内源与环境信号精确调节。作为公认的衰老促进因子,乙烯调节植物的果实成熟、花与叶片的衰老等多种生物学过程。然而,乙烯调控叶片衰老的分子机制尚不清楚。北京大学郭红卫研究组通过探讨乙烯信号通路中的关键转录因子EIN3的功能,发现EIN3是一类与叶片衰老相关联的基因。研究表明,当组成型过表达或适时过表达EIN3基因,均会加快植物叶片衰老表型的产生。相应的,在ein3 eil1双突变体背景下,植物被年龄、乙烯、JA、黑暗所诱导的衰老过程都有所延迟。进一步的研究表明,EIN3作为ORESARA2(ORE2)/ORE3/EIN2的下游因子抑制miR164的转录,从而上调miR164靶标基因ORE1/NAC2的转录水平,促进植物衰老。EIN3蛋白可以直接结合miR164的启动子,这种结合作用在

植物衰老过程中逐渐增强。遗传分析结果表明,当过表达miR164或者在ore1/nac2突变体背景下,植物受乙烯诱导的早衰表型均得到了恢复(Li et al., 2013n)。该研究加深了人们对乙烯调控植物衰老的作用机理的理解。

利用高通量测序技术,中国农业大学高俊平研究组构建了月季花响应乙烯的转录组数据库,其中包含60 944条unique transcripts。通过芯片杂交,进一步从月季花瓣中筛选到105个乙烯响应的转录因子/转录调节子基因。从中发现1个NAC转录因子家族基因RhNAC100,其转录本受miR164剪切。乙烯通过抑制花瓣中miR164的表达,促进RhNAC100转录本的积累。RhNAC100可以调节大量与细胞扩展相关的细胞壁合成/代谢基因。EMSA、染色质免疫共沉淀及原生质体转录激活分析实验显示,1个纤维素合酶基因(RhCesA2)和2个水通道蛋白基因(RhPIP1;1和RhPIP2;1)是RhNAC100的直接下游基因,它们参与乙烯对花瓣细胞扩展的调节。由此揭示了一个依赖于乙烯信号,以miR164/RhNAC100调节模块为核心,直接影响细胞扩展的基因调控网络(Pei et al., 2013)。这一发现从转录和转录后调控的层面提出了乙烯调节细胞扩展的新模式,为理解乙烯在花瓣细胞扩展乃至植物细胞生长中的作用机制提供了新的认识。

生长素是调控植物生长发育的重要激素之一。生长素的含量及其在器官中的空间分布决定了植物器官的形态建成、株型以及向重性反应等生物学进程。然而,目前对植物生长素在器官中空间分布的调控机制仍缺乏了解。中国科学院植物研究所胡玉欣研究组通过研究拟南芥功能获得及缺陷突变体,发现植物特有转录因子IDD14、IDD15和IDD16协同调控叶、花及茎形态建成和向重性反应。进一步的研究发现,IDDs亚家族成员直接调控生长素合成及运输基因的表达,改变生长素在植物器官内的分布,从而影响植物器官的形态建成和重力反应过程(Cui et al., 2013a)。研究结果揭示了植物生长素空间分布和器官形态建成调控的一个新机制。

种子从休眠状态到萌发状态的转变是一个十分重要的生理过程。之前的研究表明,脱落酸(ABA)通过调控下游一系列基因的表达维持种子的休眠状态,而在这些下游基因中,最主要的是转录因子ABSCISIC ACID INSENSITIVE 3(ABI3)。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证明,除了脱落酸,生长素也在种子休眠调控中起重要作用。他们发现,在生长素信号转导和生物合成缺失突变体中种子休眠概率大幅度降低,促进生长素信号转导和生物合成则可以显著提高种子休眠的比率。进一步的遗传学实验证明,生长素位于ABI3的上游。生长素信号转导中的效应因子AUXIN RESPONSE FACTOR 10和AUXIN RESPONSE FACTOR 16可以正调控ABI3的转录水平,从而调控种子休眠状态(Liu et al., 2013m)。

蓝光和生长素对于拟南芥的向光性反应至关重要,但是关于这两者之间的分子调控机制目前还知之甚少。李传友研究组通过遗传学实验证明转录因子PHYTOCHROME INTERACTING FACTOR4 (PIF4)和PIF5位于蓝光受体PHOTOTROPIN1(PHOT1)的下游,并且负调控拟南芥的向光反应。他们还发现PIF4和PIF5负调节生长素信号转导途径。进一步的生化实验证明,PIF4能够直接结合生长素信号转导途径中的抑制子IAA19和IAA29的启动子G-box区域,进而激活这2个基因的表达。进一步的体外和体内生化证据证明,IAA19和IAA29可以与转录因子AUXIN RESPONSE FACTOR7(ARF7)发生蛋白互作,从而调控生长素信号转导并最终调控拟南芥的向光性反应(Sun et al., 2013a)。

#### 4.4 赤霉素和脱落酸

除了生长素和细胞分裂素,其它激素也参与调控水稻的生长发育。中国科学院遗传与发育生物学研究所储成才研究组用T-DNA插入群体开展了大规模筛选,从中鉴定出1个萌发缺陷突变体*gd1*。除了严重的萌发缺陷之外,*gd1*突变体还表现出矮化和花器官畸形发育。*GD1*编码1个含有B3结构域的转录因子,具有转录抑制活性。与*gd1*的矮化表型相一致,在*gd1*突变体中GA失活基因*OsGA2ox3*的表达显著上调,而GA合成基因*OsGA20ox1*、*OsGA20ox2*和*OsGA3ox1*表达下调,从而导致内源GA4水平下降。外源GA处理不仅可以诱导*GD1*表达,还可以部分回复*gd1*的矮化表型。进一步研究还发现,*GD1*可以通过RY元件与1个LEC2/FUS3类基因*OsLFL1*启动子结合,导致*OsLFL1*和一些种子成熟基因在*gd1*突变体中表达显著上调。*OsLFL1*过表达植株能够部分模拟*gd1*突变体表

型。此外,*GD1*表达还受蔗糖诱导,并且在*gd1*突变体中淀粉和可溶性蔗糖含量发生了变化。这些数据表明*GD1*直接或间接参与了GA和碳水化合物平衡的调控,从而进一步调节水稻种子萌发和幼苗发育(Guo et al., 2013c)。中国科学院遗传与发育生物学研究所薛勇彪研究组报道了1个D1基因互作因子*Taihu Dwarf1* (*TUD1*),其编码1个有功能的U-box E3泛素连接酶。遗传、表型以及生理实验分析显示,*TUD1*上位于D1,并且对赤霉素(GA)不敏感。组织学观察表明,*tud1*的矮小表型主要是由于地上部分器官中细胞增殖减少以及细胞层排列紊乱导致的。不仅如此,研究人员还发现D1与*TUD1*直接互作,共同介导油菜素内酯信号转导途径,从而影响植物的生长和发育(Hu et al., 2013b)。

GA与ABA是拮抗调控种子从休眠到萌发过程的2个关键激素,但详细的分子机制有待揭示。中国科学院遗传与发育生物学研究所谢旗研究组发现,*ABI4*通过介导GA与ABA的生物合成正调控初级种子休眠,负调控子叶变绿。拟南芥*abi4*突变体种子经短期贮藏(1-2周)后,不管是种子萌发速率还是其子叶变绿速度均比野生型显著加快。一旦经过较长时期的贮藏(6个月),其种子萌发速率及子叶变绿速度则与野生型相当。*abi4*干种子中的ABA含量显著比野生型低,但层积处理(stratification)后其含量又与野生型相当。与之相对应,*abi4*种子中的GA含量与野生型相比显著增加。进一步分析显示,*abi4*在种子萌发过程中对GA合成抑制剂(PAC)不敏感,而*ABI4*超表达株系则对PAC超敏感,外施GA可缓解超表达株系萌发延迟的表型。结果表明,*ABI4*可直接结合到ABA合成关键基因*CYP707A1*与*CYP707A2*的启动子上,并抑制其表达。遗传学分析表明,*abi4*突变体可以回复*cyp707a1*与*cyp707a2*的延迟萌发及*ga1-t*的不萌发表型。以上结果证实*ABI4*通过介导GA与ABA合成的平衡来调控初级种子休眠(Shu et al., 2013)。

香港大学Chye Mee-Len研究组对乙酰辅酶A结合蛋白(ACBP)家族基因的研究取得了新进展。在拟南芥中,ACBP家族共有6个成员,分别命名为ACBP1-ACBP6。该研究组近期发现,ACBP1基因表达受ABA诱导,在种子萌发及幼苗生长阶段,拟南芥ACBP1超表达株系对ABA的敏感性增强;反之,*acbp1*突变体对ABA的敏感性降低。进一步研究发现,

ACBP1在12天幼苗中过量积累,导致PHOSPHOLIPASE  $D_{\alpha}1$ (PLD $_{\alpha}1$ )及3个ABA或胁迫响应因子(如AREB1、RD29A和MYC2)的表达上调。相反,在 $acbp1$ 突变体中,经ABA处理后,AREB1及PLD $_{\alpha}1$ 的表达受到抑制。已有报道表明,PLD $_{\alpha}1$ 通过生成ABA信号途径中关键脂类信号分子——磷脂酸(phosphatidic acid)来促进ABA的信号转导。进一步测定脂质含量发现,经ABA处理后,在种子及生长12天的ACBP1超表达株系中确实积累了更多的磷脂酸,反之在 $acbp1$ 中积累减少。荧光双分子互补实验(BiFC)及酵母双杂交实验均表明,ACBP1能与质膜上的PLD $_{\alpha}1$ 发生互作。当ACBP1结合到磷脂酸及磷脂酰胆碱上时,可能促进了PLD $_{\alpha}1$ 的作用。以上结果表明,ACBP1参与了ABA介导的种子萌发及幼苗发育过程(Du et al., 2013)。

ALTERED MERISTEM PROGRAM1 (AMP1)编码谷氨酸羧肽酶AMP1,在茎顶端分生组织发育及植物激素的动态维持方面发挥作用。中国农业大学杨淑华研究组从拟南芥ABA超敏感突变体中筛选获得了1个AMP1的新突变体 $amp1-20$ 。该突变体中内源ABA含量增加,超氧化物积累,且对氧化胁迫超敏感。突变体的表型可通过施加ROS清除剂得到部分缓解。AMP1超表达植株对ABA不敏感,且ABA含量降低。进一步研究发现,野生型植株外施ABA后可降低体内的AMP1蛋白水平。 $amp1-20$ 对冰冻及干旱胁迫也具有一定的耐受性,且其对ABA的超敏感性及对冰冻伤害的耐受性依赖于ABA信号途径。此外, $amp1-20$ 体内可溶性糖含量升高并对高糖超敏感,氨基酸含量也发生了显著改变。上述研究结果表明,AMP1介导了植物对ABA和氧化胁迫的响应,并参与体内碳代谢和氨基酸代谢(Shi et al., 2013d)。

#### 4.5 茉莉酸

茉莉素(jasmonate)作为一种重要的植物激素,是植物抵抗病菌的关键信号分子。同时,茉莉素还能影响植物生长发育的多个方面。然而,目前还没有报道表明茉莉素介导的植物防御与生长发育的调控响应是相互独立的。清华大学谢道昕研究组鉴定了茉莉素调控植物防御途径中一个新的重要调控基因JAV1。JAV1负调控植物的防御反应,其功能异常不会影响植物的生长发育。这暗示JAV1是茉莉素途径中特异

调控植物防御反应的组分。进一步研究表明,当植物受到病原菌侵袭时,体内会积累茉莉素,并通过26S蛋白酶体降解JAV1,激活下游防御相关基因的表达,从而提高植物对害虫及病菌的抵抗力(Hu et al., 2013a)。这一发现进一步揭示了植物通过茉莉素途径提高自身免疫水平的分子机制,同时为植物病虫害治理提供了重要的指导依据。

植物可以通过感知茉莉酸(JA)信号,降解JAZ蛋白,解除JAZ对其下游转录因子的抑制作用,从而使植物产生各种防御反应或者激活相应的发育过程。谢道昕研究组发现,bHLH IIIId亚家族的4个转录因子(bHLH3、bHLH13、bHLH14和bHLH17)能与JAZ蛋白互作。 $bhlh3$   $bhlh13$   $bhlh14$   $bhlh17$ 四突变体表现出更强的JA调控的植物防御反应。而在或的过表达转基因植株中,JA反应有所降低,证明它们作为转录抑制因子在JA响应中起负调控作用,且有功能冗余(Song et al., 2013)。该研究表明在JA信号途径中,植物通过转录激活子和转录抑制子之间的合理协调来调控适当的防御反应及生长发育过程,从而适应多变的环境。

在拟南芥中F-box蛋白COI1(CORONATINE INSENSITIVE1)作为茉莉酸酯的受体发挥功能,形成Skp1/Cullin1/F-box protein COI1(SCF<sub>COI1</sub>)复合体,招募其底物茉莉酸酯ZIM-结构域蛋白进行泛素化和蛋白降解。但是,植物如何调节和维持COI1的适当水平以保障其行使生理功能的机制仍有待研究。谢道昕研究组对此问题进行了探讨,揭示了拟南芥中COI1蛋白水平的一个调控机制。通过遗传学和生物化学等分析方法证明了COI1通过与ASK1互作启动其稳定过程,当COI1组装到SCF<sub>COI1</sub>复合体时其稳定性被进一步加强,表明SCF<sub>COI1</sub>复合体具有稳定COI1蛋白的功能。分离的COI1通过26S蛋白酶体途径被降解,其297位Lys残基为泛素化活性部位。这些研究结果揭示了一个通过SCF<sub>COI1</sub>复合体介导的稳定作用以及26S蛋白酶体途径介导的降解作用对COI1蛋白水平进行严格调控的机制。植物通过这一机制维持适当的COI1蛋白水平以完成其生物学功能(Yan et al., 2013)。

#### 4.6 激素互作

众所周知,生长素与细胞分裂素是植物器官再生的2

个关键激素,目前对这两种激素互作的分子机理知之甚少。山东农业大学张宪省研究组的工作表明,人为干扰生长素的分布会扰乱细胞分裂素的响应及ATP/ADP ISOPENTENYLTRANSFERASE5 (*AtIPT5*)的表达,从而影响干细胞的起始及分生组织的形成。转录组数据分析表明, *AUXIN RESPONSE FACTOR3* (*ARF3*)介导了器官从头合成过程中的生长素响应。*ARF3*发生突变后,引起*AtIPT5*表达异常,进一步导致细胞分裂素合成异常,器官再生受到干扰。进一步研究表明, *ARF3*能直接结合到*AtIPT5*的启动子上,负调控*AtIPT5*的表达(Cheng et al., 2013c)。该研究揭示了生长素-细胞分裂素在干细胞起始阶段的互作机理,为植物器官形态建成机制的最终阐明提供了依据。

## 5 植物抗性与信号转导

植物免疫学研究一直是一个热门领域。在长期演化历程中,植物为了更好地适应外界生物或非生物胁迫,其自身演化出一套严格的防御调控机制。已知乙烯、茉莉酸、水杨酸(salicylic acid, SA)和伤害诱导的小分子等参与植物的免疫响应。*Pep1*是拟南芥中一个与伤害诱导相关的小肽,它通过受体激酶PEPR1和PEPR2参与植物的免疫反应。南京大学田兴军研究组和周俭民研究组联合报道,PEPR1能够特异地与BIK1和PBL1相互作用,参与*Pep1*介导的免疫反应。*pepr1pepr2*双突变体幼苗表现出对乙烯不敏感的表现型。在*pepr1pepr2*双突变体和*bik1*突变体背景下,乙烯诱导的免疫相关基因表达和对灰霉菌(*Botrytis cinerea*)的抗性不再受乙烯诱导。这表明PEPR受体激酶和BIK1在乙烯介导的植物免疫反应中具有重要作用。有趣的是,乙烯和*Pep1*处理诱导的BIK1磷酸化依赖于PEPR受体激酶,但是*Pep1*处理诱导的BIK1磷酸化和免疫相关基因的表达并不依赖于典型的乙烯信号元件(Liu et al., 2013s)。这些研究结果进一步阐释了乙烯和PEPR信号途径参与植物免疫反应的机理,为人们进一步了解植物免疫(特别是乙烯介导的植物免疫)提供了新的线索。

植物不断地面临着一些生物和非生物胁迫的侵害。为了应对这些伤害,植物细胞进行一系列的转录重排,以激活免疫反应,进而使植物获得最佳的抵抗

能力。然而同样重要的是,当侵害结束,植物细胞又必须有效地抑制免疫反应以减少防御反应给其自身带来的损耗。因此,植物细胞具有精细调节防御基因转录的机制。李传友研究组发现,MYC2转录因子在茉莉酸调节的植物免疫中具有重要作用。茉莉酸广泛地调节植物免疫响应,包括受bHLH亮氨酸拉链转录因子MYC2调节的转录重排。作为主效的茉莉酸信号调节子,MYC2通过不同的分子机制调节不同通路的茉莉酸响应基因。研究表明,MYC2的磷酸化依赖的开关作用与其功能密切相关。在JA响应过程中,MYC2蛋白的积累与受其正调控的早期伤害响应基因的表达量呈正相关;当受MYC2负调控的病原菌响应基因的积累达到最高值时,MYC2的积累变少。MYC2的蛋白水解和转录激活功能需要MYC2转录激活区域的12个氨基酸发挥作用,并且MYC2在其第328位苏氨酸的磷酸化作用能够促进它的开关,对MYC2调节转录的功能非常重要(Zhai et al., 2013)。这些研究结果都表明MYC2的磷酸化以及开关作用与其对JA响应基因的调节功能紧密联系。研究证实了植物能够通过调节蛋白水解相偶联的转录事件精细地调节多方面的胁迫反应。

BSK1(BR-SIGNALING KINASE1)是受体BRI1的一个磷酸化底物。BRI1在接受BR信号后,磷酸化BSK1蛋白,激活BR信号通路。中国科学院遗传与发育生物学研究所唐定中研究组发现,BSK1缺失突变体更易受假单胞杆菌及霜霉菌等病原菌的侵染。同时,*bsk1*突变体在感染丁香假单胞杆菌等时也会积累较少的过氧化氢。BSK1属于受体胞质激酶家族(RLCK),在体外有激酶活性,并且激酶活性对于其正常行使功能是必需的。研究数据表明,BSK1是病原菌引起免疫反应的正调控因子;BSK1与FLS2的结合对于flg22诱导的下游一系列反应是必需的(Shi et al., 2013a)。该研究结果表明,BSK1直接参与BR信号转导,且是植物免疫功能的一个关键组成部分。

植物在被洪水淹没时会处于少氧或缺氧状态,这时植物会通过调控转录组来响应这种环境胁迫。“中央研究院”(中国台湾)农业生物科技研究中心施明哲研究组在分析拟南芥被水淹没后的转录组变化时,发现一些WRKY转录因子和植物固有免疫相关基因的转录水平被快速上调,并且淹没处理能增强植物对细菌性病原体假单胞杆菌(*Pseudomonas syringae*)的



抵抗力。其中WRKY22在被淹没1小时后即可被激活且转录水平上调近30倍,但在T-DNA插入导致的缺失突变体*wrky22-1*和*wrky22-2*中,这种转录激活的程度下降约50%,并且在淹没处理后,*wrky22*突变体对假单胞杆菌的抵抗力及一些固有免疫基因(如*FRK1*和*WRKY53*等)的表达量相比野生型下降。这暗示WRKY22在淹没反应和固有免疫过程中具有重要作用。通过对比野生型和*wrky22*在水淹处理后的转录组变化以及ChIP实验,发现了12个受WRKY22直接调控的基因。这些基因都可以促进植物的固有免疫,因此淹没反应诱导表达的WRKY22可以通过调控固有免疫相关基因的转录来增强植物在被洪水淹没后对病原体的抵抗力(Hsu et al., 2013)。

含有NLR(nucleotide binding domain and leucine-rich repeat)的免疫受体蛋白参与寄主细胞对病原微生物的响应。已有研究表明,大麦白粉病免疫受体蛋白MLA在细胞核内介导抗病反应,但MLA介导白粉病抗性的具体分子机制仍然有待阐明。中国科学院遗传与发育生物学研究所沈前华研究组发现,大麦(*Hordeum vulgare*)免疫受体蛋白MLA能够直接参与抗白粉病反应的转录调控。在大麦中,MLA1、MLA6和MLA10能够通过其N端的CC(coiled-coil)结构域与R2R3类MYB转录因子MYB6相互作用,并增强其与DNA的结合能力,进而增强白粉病抗性。阻遏蛋白WRKY1也能够与MYB6相互作用,使其DNA结合能力降低。MLA10不但能够通过协同作用增强MYB6促进下游抗病相关基因转录的能力,还通过与WRKY1的C端直接相互作用,干扰MYB6和WRKY1的相互作用,以解除WRKY1对MYB6正调控因子的阻遏作用。该研究表明,MLA免疫受体蛋白能够通过具有拮抗作用的MYB6和WRKY1转录因子相互作用,直接参与大麦白粉病抗性的转录调控(Chang et al., 2013a)。

WRKY转录因子在植物的免疫防御反应中具有关键性的作用。目前,相关研究多数集中在细菌或真菌防御方面,对于WRKY转录因子在病毒防御中的作用却知之甚少。中国科学院西双版纳热带植物园余迪求研究组发现,WRKY8蛋白介导感染十字花科植物的烟草花叶病毒(TMV-cg)的长距离移动。植物被TMV-cg感染后,WRKY8的表达受到抑制。WRKY8缺失突变体系统感染的叶片中,病毒感染的表型更加严重。定量分析结果显示,在突变体系统感染的叶片

中ABI4的表达量降低,而ACS6和ERF104的表达量升高。免疫沉淀实验显示,WRKY8能够选择性地结合ABI4、ACS6和ERF104启动子的W-box。进一步研究发现,TMV-cg感染能够增强WRKY8结合ABI4启动子的能力,同时减少它与ACS6和ERF104启动子的结合,表明WRKY8对ABI4、ACS6和ERF104表达的调控至少部分依赖于TMV-cg的感染。外源施加ABA能够减少TMV-cg的系统性积累,而ABA缺陷突变体和*abi4*能够增加TMV-cg的系统性积累。相反,外源施加氨基环丙烷-1-羧酸能够增加TMV-cg的系统性积累,但*acs6*、*erf104*突变体或*acs*的八突变体则抑制TMV-cg的系统性积累。研究结果表明,WRKY8通过直接调控ABI4、ACS6和ERF104的表达量参与植物对TMV-cg的防御响应,具体途径可能是其在TMV-cg感染拟南芥的过程中介导ABA和乙烯信号的相互作用(Chen et al., 2013c)。

植物免疫系统对于植物抵御病毒侵害至关重要。在拟南芥中,EDS1 (ENHANCED DISEASE SUSCEPTIBILITY 1)对抵御某些病毒是必需的,而AtNUDT7是EDS1介导的免疫系统的负调控因子,但有关其调控机制仍有待研究。夏亦芳研究组的研究表明,AtNUDT7的同源基因(paralog)AtNUDT6是TIR-NB-LRR类R基因SNC1的新的负调控因子。*nudt6-2 nudt7*双突变体中SNC1的表达在转录水平或转录后水平被上调。*nudt6-2 nudt7*双突变体表现出受温度调节的完全依赖于EDS1的自身免疫表型。在改变温度以确立自身免疫之后,*nudt6-2 nudt7*双突变使得EDS1在细胞核中短暂积累。进一步的实验发现,培养基中低的铵/硝酸盐比率可导致*nudt6-2 nudt7*双突变体中硝酸盐依赖的产物NO水平升高,而NO作为正反馈途径中的成员作用于EDS1以促进自身免疫。低铵/硝酸盐比率在另外2个自身免疫突变体*snc1-1*和*cpr1*中同样可促进自身免疫。这一研究结果表明,拟南芥可感受铵/硝酸盐比率,并将其作为输入信号,增强EDS1介导的免疫抗性反应。这一过程可能是通过调节NO的生成来实现的(Wang et al., 2013c)。

内质网未折叠蛋白应答(unfolded protein response, UPR)也称为内质网胁迫应答,是缓解内质网胁迫(ER stress)的一种反应,在植物发育、抗逆和抗病等过程中发挥重要作用。转录因子bZIP28和bZIP60是缓和内质网胁迫的重要调控因子。复旦大学

刘建祥研究组的研究表明, *NAC103*是连接和下游UPR组分的新的转录因子。*NAC103*以同型二聚体的形式存在, 在细胞核中实现转录激活。*NAC103*超表达植株的发育受到抑制, UPR下游基因的表达发生变化。因此, 在UPR中, 调控*NAC103*的转录, *NAC103*进而结合到下游基因的启动子片段, 调控UPR下游基因的表达以完成UPR信号传递作用(Sun et al., 2013b)。

在哺乳动物细胞中异源三聚体G蛋白可以传输UV-B(ultraviolet B)信号, 但是尚无证据表明在植物细胞中也存在同样的UV-B信号传输途径。陕西师范大学贺军民研究组发现, UV-B通过激发一系列细胞内信号(包括Gα、H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>和NO)的转导过程诱导拟南芥气孔关闭。在野生型拟南芥中UV-B触发H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>(或NO)水平的显著增加和气孔关闭, 但是在单突变和双突变的*AtrbohD*、*AtrbohF*或*Nia1*突变体中这些效应被消除。UV-B所介导的H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>(或NO)生成受异源三聚体G蛋白的Gα亚基GPA1调控。在敲除突变体*gpa1*中UV-B依赖的H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>(或NO)积累被消除, 过量表达GPA1(cGα)则可强化它们的积累。外施H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>或NO可以回复*gpa1*中UV-B诱导的气孔关闭表型, 且cGα *AtrbohD/AtrbohF*和cGα *nia1*等表现出与*AtrbohD/AtrbohF*和*Nia1*类似的反应。此外, 由激活Gα导致的NO生成依赖于H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>。*AtrbohD*和*AtrbohF*突变体响应UV-B的NO生成受到阻碍, 而UV-B诱导的H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>积累在*Nia1*中却并未受影响。该研究提出了一条UV-B诱导气孔关闭的信号途径, 其中包括依赖于GPA1激活的H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>产生以及随后的依赖于*Nia1*的NO积累(He et al., 2013b)。

## 6 表观遗传调控和RNA代谢

### 6.1 DNA甲基化和组蛋白修饰

近年越来越多的研究表明, 除了基因序列的变化之外, 基因的修饰在基因的表达调控(表观遗传)过程中也起着重要的作用。其中, DNA的甲基化修饰是表观遗传的重要表现形式。在植物中, 从头开始的DNA甲基化修饰可以通过RNA介导的DNA甲基化(RNA-directed DNA methylation, RdDM)途径来实现。植物特异的DNA依赖型的RNA聚合酶IV(Pol IV)根据靶标基因序列合成24 nt的siRNA, 从而起始DNA的甲基

化修饰。DIF1是拟南芥中一个可能的DNA结合蛋白, 已知它能与Pol IV互作从而影响24 nt siRNA的积累和转录沉默, 但具体的调控机制尚不清楚。中国科学院上海植物逆境生物学研究中心朱健康研究组和北京生命科学研究所何新建研究组的最新研究结果显示, DIF1对于Pol IV依赖型的siRNA的积累是必需的, 对于大部分依赖于Pol IV的DNA甲基化也是必需的。DIF1可以直接与染色体重构因子CLSY1相互作用, DIF1和CLSY1又同时和Pol IV关联, 而不与作为RdDM下游效应因子的Pol V相关联。DIF1和其同源蛋白DIF2均含有SAWADEE结构域, 能够特异性结合含有H3K9甲基化修饰的组蛋白H3。这些结果表明DIF1是RdDM途径的一个核心组分, 能够与CLSY1蛋白相互作用从而招募Pol IV参与DNA甲基化。研究表明DIF1可能在某些甲基化位点的修饰过程中起到负调控作用(Zhang et al., 2013b)。

作为表观遗传的标志胞嘧啶的甲基化通常伴随着基因沉默和转座子的发生。朱健康研究组通过图位克隆技术找到了RdDM途径中一个新的调控因子RDM16。进一步的研究揭示RDM16通过影响RNA聚合酶V(Pol V)的转录本水平来调控DNA甲基化。对全基因组DNA甲基化的分析表明, RDM16调控全部转座子及周围基因区域的甲基化, 并且优先与Pol IV依赖的DNA甲基化位点和编码去甲基化酶的ROS1靶位点结合。在*rdm16*突变体中, DNA甲基化水平降低, 并且与DNA去甲基化酶突变体*ros1-1*基因组中的某些位点一样能部分释放沉默的报告基因。RDM16编码mRNA前体剪接因子3, 是U4/U6 snRNP的组分之一。RNA-seq数据分析表明*rdm16*突变体中有308个内含子保留事件, 进一步确定RDM16参与RNA前体的剪接。但RNA-seq和mRNA表达量数据的分析结果表明, *rdm16*中已知的与mRNA前体剪接相关的基因表达并未受到影响, 暗示RDM16可能是直接参与RdDM过程的。对依赖于RDM16的DNA甲基化位点的小RNA表达量分析表明, 与已报道的剪接因子突变体不同, *rdm16*中小RNA水平并未受到影响, 而RNA聚合酶V(Pol V)的转录本水平降低。ChIP实验数据表明RDM16在Pol V基因的靶位点富集(Huang et al., 2013a)。该研究为进一步深入理解RdDM途径提供了帮助。

在植物和哺乳动物中, DNA甲基化以及组蛋白

Histone3 Lysine9(H3K9)二甲基化是抑制性的染色质修饰方式,可使染色质处于沉默状态。何新建研究组通过筛选*ros1*的抑制子,鉴定得到拟南芥叶酰聚谷氨酸合成酶FPGS1。研究表明它对维持基因组DNA甲基化是必需的。在*fpgs1*突变体中,拟南芥基因组DNA甲基化的总体水平明显下降,激活了基因组本来处于转录抑制状态的可转座元件。而用过量的甲酰四氢叶酸对*fpgs1*突变体进行处理,能够恢复*fpgs1*突变体的表型。在DNA甲基化反应中,甲基供体S-腺苷甲硫氨酸(SAM)将甲基转给DNA或组蛋白,产生S-腺苷同型半胱氨酸(SAH),SAH可以脱去腺苷生成同型半胱氨酸(Hcy)。该研究发现,*fpgs1*突变体中的SAM含量与野生型相比并没有明显变化,而SAH和Hcy的含量显著升高。作为与SAM竞争的甲基化酶的抑制子,SAH含量的升高可能影响了SAM与DNA甲基化酶的结合,干扰甲基化酶的正常功能,从而引起*fpgs1*突变体中DNA甲基化水平显著降低。此外,*fpgs1*突变体中的组蛋白H3K9二甲基化的总体水平也明显降低。由于DNA甲基化和组蛋白H3K9二甲基化之间存在偶联机制,因此,*fpgs1*对组蛋白H3K9二甲基化的影响可能是通过影响DNA甲基化间接引起的(Zhou et al., 2013c)。该研究在帮助人们认识植物代谢、发育和表观遗传调控之间的关系上作出了重要贡献。

DNA甲基化有助于维持基因组的稳定,使基因组中的可转座元件处于抑制状态,同时它还可以参与对基因表达的调控。何新建研究组通过正向遗传学手段筛选到DNA去甲基化基因*ROS1*缺陷突变体的抑制基因*ZOP1*,在*ros1*中被严重甲基化的位点在*ros1zop1*中明显减少。*zop1*能够减少Pol IV依赖的siRNA聚集,并且在基因组范围内减少DNA的甲基化,尤其是CHG和CHH位点的甲基化。体内免疫荧光实验证明*ZOP1*可以与一些RdDM的标志蛋白共定位,如与AGO4在卡哈尔体(Cajal body)共定位,并与NRPE1和DRM2部分共定位。这暗示*ZOP1*可以通过RdDM依赖和不依赖两种途径介导基因的转录沉默。通过对突变体*ros1*和*ros1zop1*的转录组,发现*ZOP1*的缺失导致215个基因的剪接出现异常。同时,*ZOP1*在体内可以与多种剪接过程相关蛋白相互作用,证明*ZOP1*是一个新的剪接因子。对4个剪接相关的基因突变体(*mac3a3b*、*mos4*、*mos12*和*mos14*)

进行研究,发现RdDM和基因的转录沉默也受到影 响。这暗示mRNA前体的剪接过程对于RdDM和基因转录沉默有重要作用(Zhang et al., 2013d)。

越来越多的证据表明:DNA甲基化、RNA干扰和H3K9me2等表观遗传沉默信号,在转录和转录后水平上选择性发挥功能,抑制了转座子活性。然而目前仍不清楚与活性转录相关的组蛋白修饰去除是否也参与了转座子沉默。中国科学院遗传与发育生物学研究所曹晓风研究组证实,水稻蛋白JMJ703作为一种H3K4特异性去甲基化酶,是转座子沉默的必要条件。JMJ703活性受损可引起H3K4me3水平增高,导致大量的内源基因错误调控,2个非LTR反转录转座子家族转座重激活。这些结果表明活性组蛋白甲基化的去除参与了转座子的沉默,不同的转座子亚类有可能受到不同的表观信号通路调控(Cui et al., 2013b)。张启发研究组发现, JMJ703特异性地使水稻中所有3种形式的H3K4me去甲基化。JMJ703基因失去功能会影响植物茎的伸长。这一过程可能与突变体中细胞分裂素氧化酶表达的增加有关。c-JMJ703(核心催化中心)的晶体结构与哺乳动物和酵母JMJD2蛋白(具有H3K9和H3K36去甲基化作用)的结构相似,但也存在一些不同之处,可能具有一些特定的功能。研究人员还识别出其它能与辅因子Fe(II)和N-草酰<乙二酰>甘氨酸以及甲基化H3K4底物相互作用的残基,表明这些作用因子是体内去甲基化过程所必需的元件。该研究揭示了H3K4去甲基化酶特异性保守的几个关键残基,为研究H3K4去甲基化作用机制提供了结构基础,将有助于进一步阐明植物茎生长的去甲基化作用机理(Chen et al., 2013e)。

已有的报道表明,组蛋白修饰可能通过影响植物激素的代谢等途径调控种子的休眠和萌发。在组蛋白的各种修饰中,乙酰化和去乙酰化是一种高度保守的染色体修饰方式。在对酵母和人的研究中,SWI-INDEPENDENT3(SIN3)蛋白作为支架招募对组蛋白去乙酰化的结合蛋白RbAp46/RbAp48和HDAC1/HDAC2。这些蛋白质与组蛋白的结合使组蛋白去乙酰化,同时抑制了染色体的转录。在拟南芥中, SIN3类蛋白SNL1同样被证明在体外能依赖于组蛋白去乙酰化酶HDAC抑制转录。但对于SNL1蛋白家族参与的组蛋白去乙酰化过程在植物生长发育中的作用却知之甚少。中国科学院植物研究所刘永秀研究组发现,

在拟南芥中2个参与组蛋白去乙酰化修饰的蛋白质SNL1和SNL2在种子休眠过程中起正调控作用。SNL1和SNL2基因的双突变体种子休眠期变短,且与野生型相比突变体对组蛋白去乙酰化酶抑制剂曲古抑菌素A和二烯丙基二硫醚超敏感。SNL1在体外和烟草中能与组蛋白去乙酰化酶19相互作用,并且在SNL1和SNL2的缺失突变体中H3K3/18和H3K14的乙酰化水平升高。同时,实验还证明SNL1和SNL2能够通过降低组蛋白乙酰化水平调节乙烯和脱落酸信号通路中的关键基因。以上结果表明,在拟南芥中SNL1和SNL2是ABA和乙烯信号通路在调控种子休眠过程中的“纽带”,它们通过介导ABA和乙烯的拮抗作用调节种子的休眠(Wang et al., 2013s)。

研究表明,植物体在表观遗传学水平调控种子成熟基因的表达。中山大学黄上志研究组发现,组蛋白修饰阅读模块分子(histone modification reader modules)HS11能与组蛋白去乙酰化酶HDA19相互作用并在幼苗中抑制种子成熟基因的表达。他们通过酵母双杂交、双分子荧光互补和免疫共沉淀等实验证明,组蛋白去乙酰化酶HDA19能与高水平表达的HSL1的锌指结构域中保守的半胱氨酸和色氨酸相互作用。在hda19突变体中,与种子成熟相关的基因在幼苗中异位表达并且基因激活标签中的多个基因在转录水平表达上调,而基因抑制标签中的多个基因则表达下调。同时,在hsl1的幼苗中,某些参与种子成熟的基因在转录本水平表达上调。染色质免疫共沉淀实验证明HDA19能直接与染色质中与种子成熟相关的基因结合。以上实验结果表明,HDA19和HSL1在种子萌发过程中共同抑制种子成熟相关基因的表达。此外发现在hsl1hda19双突变体中胚胎致死,暗示着HDA19和HSL1在胚胎发育过程中具有重要作用(Zhou et al., 2013g)。

拟南芥根表皮细胞分化为根毛(H)细胞和非根毛(N)细胞的分化命运是由其与被其覆盖的8个皮层细胞的位置关系决定的。在根表皮细胞中,存在一个位于细胞核中的由若干转录因子构成的基因调控网络控制根表皮细胞的分化命运。这个基因调控网络受到定位于表皮细胞与皮层细胞接触面质膜上的受体激酶的分布及功能的调控。可是关于表皮细胞在质膜上感受到的来自皮层的“位置信息”是如何被传递到细胞核中的还知之甚少。北京大学白书农研究组的早期

研究显示,组蛋白乙酰化可以传递“位置信息”,在组蛋白脱乙酰化酶家族成员HDA18的缺失突变体中,H和N细胞的模式有所改变。该研究组的最新研究则表明,HDAC基因家族的成员之一HDA18通过参与对一批编码激酶的基因的转录调控而影响根表皮细胞分化的形成模式。HDA18基因的缺失和过表达,对其调控的激酶基因转录相关的组蛋白乙酰化修饰会产生不同的影响,而这些不同的影响均提高了相关激酶基因的转录水平(Liu et al., 2013a)。这一发现很好地解释了无论HDA18基因表达上调或下调均产生同样表型的问题,使我们对其分子机制有了全新的了解。

## 6.2 RNA代谢和蛋白质修饰

在动物和植物的发育过程中,microRNA(miRNA)具有重要的调节功能。miRNA的生物合成涉及转录和许多加工步骤。曹晓风研究组对拟南芥中的NOT2蛋白进行研究,揭示了其在miRNA合成中的重要作用。NOT2a和NOT2b是一对进化上保守的包含NOT2\_3\_5 domain的蛋白,二者即之前报道过的拟南芥基因组中的2个高度相似的NOT2蛋白At-NOT2和VIRE2-INTERACTING PROTEIN2(VIP2),它们参与miRNA的生物合成过程。NOT2与DICER-LIKE1(DCL1)的Piwi/Ago/Zwille domain相互作用,这种相互作用在水稻和拟南芥中都是保守的。拟南芥中2个NOT2蛋白的失活会导致严重的雄配子体缺陷以及涉及miRNA信号通路的一些多效缺陷表型。NOT2的功能缺失减少了原始miRNA和成熟miRNA的积累,并影响DCL1在体内的定位。另外,NOT2b蛋白与polymerase II和其它miRNA加工因子(CBP80/ABH1、CBP20和SERRATE(SE))相互作用。这些结果表明,NOT2蛋白作为一个普遍存在的效应因子在促进miRNA的转录方面起作用,并促使miRNA合成过程中DCL1有效富集(Wang et al., 2013j)。

在拟南芥中,miRNAs主要通过DCL1及其特异的HYPONASTIC LEAVES1(HYL1)从原始miRNAs转录本(pri-miRNAs)加工而来,二者都含有2个双链RNA的结合域(dsRNA binding domains, dsRBDs)。这些dsRBDs对于pri-miRNA的加工是必需的,但是并不清楚其功能。中国科学院上海生命科学研究院植物生态研究所方玉达研究组发现,DCL1的2个dsRBDs(DCL1-D1D2)可以互补hyl1突变体,第2个

dsRBD (DCL1-D2)在一定程度上可以互补*hyl1*突变体,但第1个dsRBD (DCL1-D1)则不能互补*hyl1*。DCL1-D1弥散地分布在细胞核质中,DCL1-D2和DCL1-D1D2则集中定位于细胞核中的切割体(dicing bodies),DCL1与HYL1共定位。进一步的研究表明,蛋白间的互作主要由DCL1-D2介导,而DCL1-D1在蛋白与pri-miRNAs的结合中起主要作用。这一研究结果证明了DCL1的C-端dsRBDs和HYL1的C-端dsRBDs作用类似,表明拟南芥pri-miRNAs将功能各异的dsRBDs招募到切割体上以完成pri-miRNAs的加工(Liu et al., 2013h)。

植物miRNA参与调控器官的形态建成、生长发育、激素分泌、信号转导以及对外界环境胁迫的应答等广泛的生物学过程。中山大学陈月琴研究组和华南师范大学李洪清研究组发现,microRNA OsmiR397过表达可增加水稻的谷粒大小,促进圆锥花序分枝,从而提高产量。OsmiR397是通过下调它的靶基因OsLAC的表达来增加谷粒产量的。由于miR397在不同物种间高度保守,该研究表明操控miR397不仅可用于提高水稻产量,也为提高其它谷类作物的产量提供了一种新工具(Zhang et al., 2013n)。众所周知,FT是植物开花调控关键基因。中国农业科学院作物科学研究所毛龙研究组发现了1个早熟禾亚科特异的小分子RNA——miR5200。miR5200在叶中表达,可对短柄草(*Brachypodium distachyon*)FT基因进行剪切。干扰miR5200的活性后,短柄草的开花时间在长日照下不受影响,而在短日照下则受显著影响,表明miR5200在光周期介导的开花时间调控中发挥重要功能(Wu et al., 2013b)。该研究揭示了FT基因的转录后调控机制,为阐明植物开花的多途径调控网络提供了新线索。

RNA的加工和降解是调控基因时空表达的重要步骤,在调节生物体的生长和发育过程中起着至关重要的作用。核酸外切酶体(exosome)是从3'-5'端降解RNA的、在进化上保守的蛋白复合体;它由9个蛋白亚基构成,其中6个蛋白亚基具有RNase PH结构域,3个蛋白亚基具有S1和KH结构域。在哺乳动物和酵母中,这些亚基中任一亚基的功能缺失都会导致致死表型。目前对植物中核酸外切酶体的作用及其机理了解十分有限。中国农业大学韩玉珍研究组通过T-DNA插入技术获得了外切酶体可能的组分之一RRP41L的敲

除突变体。通过对突变体表型、下游mRNA降解的动态分析及ABA敏感性实验,结果表明RRP41L参与ABA合成和信号转导途径相关组分的mRNA降解,进而参与植物种子萌发和早期生长(Yang et al., 2013d)。

蛋白质S-酰基化通常被称为棕榈酸化,是真核生物一种保守的可逆转录后调控方式,可以调节酶活性、蛋白稳定性和亚细胞定位及蛋白细胞内分选等过程。因此,对催化棕榈酸化的蛋白——S-酰基转移酶(PATs)的研究备受关注。山东农业大学张彦研究组对拟南芥的PAT10进行了深入的功能分析。PAT10功能缺失可导致多种生长缺陷:叶片变小、植株矮化和不育。另外,PAT10突变体对盐胁迫超敏感。在野生型拟南芥中抗性相关蛋白CBL2、CBL3以及CBL6均定位于液泡,而在pat10突变体中却定位于细胞质,说明CBL2/3/6的亚细胞定位受PAT10调节。用蛋白棕榈酰化抑制剂处理野生型拟南芥,可以促使CBL2/3/6蛋白从液泡转移到细胞质,说明CBL2/3/6的定位受PAT10棕榈酰化作用调节。而如果将PAT10高度保守的催化区域突变,就无法互补pat10突变体。以上结果表明PAT10介导的棕榈酰化通过调节蛋白与膜的结合或调节液泡中的蛋白质活性来发挥作用(Zhou et al., 2013d)。

蛋白质的泛素化降解途径是非常重要的蛋白质降解途径,其过程需要E1(ubiquitin-activating enzyme)、E2(ubiquitin-conjugating enzyme)和E3(ubiquitin ligase)三类酶协作完成。解析这些蛋白的生物化学特性对于阐明它们的功能非常重要。谢旗研究组报道了一个基于拟南芥中泛素化途径蛋白的体外泛素化检测系统。这一系统中用到的组分都来源于植物,包括了大多数的已用RING-finger类型E3连接酶检测过的拟南芥E2蛋白,因此非常适用于检测植物蛋白的泛素化。同时,该系统也可用于其它物种的蛋白泛素化检测。利用该系统,他们用K48R和K63R2泛素突变型对不同类型的泛素结合进行了分析(Zhao et al., 2013c)。这一泛素化分析系统为研究蛋白泛素化途径提供了很好的方法。

## 7 细胞骨架与物质运输

### 7.1 细胞骨架及其结合蛋白

微丝和微管是真核细胞中重要的细胞骨架成员,虽然

微丝和微管骨架在细胞内组成各自的网络,但它们在功能上相互协调,共同调控细胞的分裂、生长和发育。微丝和微管协同调控机制的重要性和复杂性使之成为相关研究领域的热点和难点。植物有性生殖过程中花粉管的生长及正确取向对运送精细胞至包裹在胚珠中的雌配子体完成双受精至关重要,但对于花粉管如何响应来自雌性的组织信号调控其生长方向的分子机制报道较少。中国农业大学傅纓研究组最近的研究发现,一个已知的微管去稳定因子MAP18对控制花粉管生长方向使其准确进入胚珠完成受精起重要作用。然而药理学实验表明,MAP18在花粉管中并非调控微管骨架,而是通过调控花粉管顶端的微丝骨架动态控制花粉管的生长方向。MAP18功能缺失会导致花粉管偏向生长,部分在柱头上萌发生长的花粉管不能正常进入胚珠。体外生化实验证明MAP18亦能与微丝直接结合,并且受Ca<sup>2+</sup>调控切割微丝。通过构建不同的MAP18点突变蛋白并在map18功能缺失突变体中进行回补实验发现,MAP18受Ca<sup>2+</sup>调控的微丝切割能力对其调控花粉管生长方向至关重要。用GFP标记的MAP18进行亚细胞定位,发现MAP18在Ca<sup>2+</sup>浓度较低的花粉管管部定位在质膜上,而在Ca<sup>2+</sup>浓度较高的生长花粉管顶端则积累于胞质中,推测MAP18从质膜上脱离进入胞质,受Ca<sup>2+</sup>调控切割微丝,进而参与对花粉管顶端微细丝的动态调节(Zhu et al., 2013b)。该研究工作揭示了MAP18在调控微丝骨架动态和花粉管生长方向中的新功能,也显示了植物细胞中存在复杂的调控细胞骨架及其结合蛋白的机制。

细胞骨架在植物细胞生长以及形态建成方面有重要功能。微管骨架能够响应不同的激素信号以及环境信号(如光等),通过组织和排列的改变调控细胞的生长。在快速生长的细胞中,周质微管通过引导细胞壁中纤维素微纤丝的沉积方向促使细胞沿垂直于横向微管的方向伸长。植物中的小G蛋白ROP家族成员ROP6被生长素激活,通过其下游效应子RIC1对这一横向有序的微管列阵的形成起重要调控作用。傅纓研究组的进一步研究发现,微管切割蛋白katanin的p60亚基KTN1是ROP6-RIC1信号途径的重要成员。该研究组对ROP6过量表达转基因株系进行了EMS诱变,筛选到能抑制ROP6过量表达的突变体,经图位克隆鉴定,该突变体中KTN1因第257位脯氨酸突变成亮氨酸导致功能异常,这一突变也能抑制RIC1过量

表达所诱导的叶片表皮细胞生长表型。构建ktn1-3 rop6-1和ktn1-3 ric1-1双突变体进行遗传分析并结合免疫荧光技术证明,KTN1参与ROP6-RIC1信号途径对横向有序微管形成以及细胞极性生长的调控。体外Pull-down实验和体内免疫共沉淀实验均证明,RIC1与KTN1可直接结合。全内反射荧光显微镜技术的观察结果显示,RIC1在体外能促进KTN1切割微管的活性。而用活细胞实时追踪技术也证明,RIC1过量表达促进了新微管分支从母体微管上的解离(Lin et al., 2013a)。这一研究结果是有关真核生物中调控katanin微管切割活性信号转导机制的新发现,同时提出了介导生长素信号的ROP6-RIC1信号途径调控微管有序化的作用机制。

植物细胞在接受生长发育信号或环境信号(如光信号)后其生长会变缓甚至停止。在这个过程中,细胞内的横向周质微管会发生重新取向。然而一直以来,对于植物如何响应生长发育信号或环境信号调控微管重新取向从而控制细胞生长的机制并没有很好的解释。傅纓研究组利用拟南芥下胚轴这一模式系统,发现了在微管重新取向过程中起重要作用并负调控细胞伸长的蛋白AUG8,同时解析了其作用机制。通过突变体筛选,该研究组发现了1个黄化下胚轴明显长于野生型的突变体,该突变体下胚轴和根表皮细胞均呈现出螺旋生长的表型,暗示微管骨架受到影响。经鉴定发现,该突变体表型是由于拟南芥AUGMIN复合体中的一个亚基AUG8功能缺失造成的。一系列体外生化实验揭示AUG8是一个新的微管结合蛋白,在体外该蛋白可促进微管的聚合;将与GFP融合的AUG8和用mCherry标记的微管蛋白在拟南芥植株中共表达,之后利用激光共聚焦显微镜进行观察发现,AUG8在细胞内特异结合在生长的微管正端,而不与缩短的微管结合。且AUG8还可被招募到新的微管分支位点,并结合在生长微管正端调控微管的动态不稳定性。利用活细胞成像技术实时追踪观察微管的组织与动态,发现该蛋白功能的缺失使微管的动态不稳定性发生变化,并导致发育信号以及光信号诱导的微管列阵重新取向过程明显延迟。该研究组的工作证明AUG8结合在微管正端,可避免在与其它微管大角度相遇时被解聚,从而保护微管并促进微管转向的完成以抑制细胞的伸长(Cao et al., 2013a)。这是植物响应生长发育信号和环境(如光等)信号调控细胞生长领域

的重要新发现。

光是植物下胚轴生长的重要调控因子。在暗培养条件下, 植株表现为黄化生长且下胚轴细胞快速伸长, 一旦见光后下胚轴的伸长速率会明显降低, 说明光对下胚轴的伸长有强烈的抑制作用。同时, 细胞微管骨架动态和组织的调控对植物生长和细胞形态建成等生理过程有重大影响, 但微管骨架参与光信号介导的下胚轴生长的分子机制研究还有待深入。中国农业大学毛同林研究组的研究表明, 微管结合蛋白 **WAVE-DAMPENED 2-LIKE3 (WDL3)** 响应光信号通过 **26S** 蛋白酶体途径参与了光抑制下胚轴细胞伸长的生理学过程。在光下, **WDL3 RNAi** 植株与野生型相比, 下胚轴细胞要长很多; 而 **WDL3** 过量表达的植株下胚轴细胞比野生型短, 其周质微管也更为稳定。然而在黑暗条件下, 提高或降低 **WDL3** 的转录水平, 并不影响植株黄化下胚轴细胞的生长。进一步的蛋白水平分析表明, **WDL3** 蛋白在光下稳定, 在黑暗下则被降解。通过药理学实验证明, 该降解过程由 **26S** 蛋白酶体途径介导。将 **WDL3** 在 **26S** 蛋白酶体功能缺陷突变体 **rpn1a-4** 背景下过量表达, 暗培养条件下, 植株表现出抑制黄化下胚轴生长的表型。这些研究结果表明植物中存在一条“光通过 **26S** 蛋白酶体途径调控微管结合蛋白 **WDL3** 的蛋白水平, 进而影响微管的稳定性和动态变化, 并进一步调节植物下胚轴细胞的伸长生长”的调控途径(Liu et al., 2013o)。该研究提出了光调控下胚轴细胞伸长生长的新机制, 为阐明下胚轴生长的调控机理提供了新内容。

花粉管生长是开花植物有性生殖过程中的一个关键步骤, 负责运送2个相对不能运动的精细胞到胚囊以完成开花植物的双受精过程。花粉管生长受各种因素调控, 其中包括微丝细胞骨架、离子平衡和小G蛋白信号等。微丝骨架在花粉管不同部位形成各种特定的空间组织形式以行使特定的生物学功能。其中, 花粉管顶端的微丝结构被认为直接参与调控花粉管的生长和导向。但人们对花粉管顶端微丝的存在状态和动态还了解甚少, 尤其是潜在的调控机制尚不清楚。为此, 中国科学院植物研究所黄善金研究组运用高时空分辨率的显微成像技术对花粉管顶端的微丝动态进行了详细观察, 首次测定了花粉管顶端单根微丝的动态生长和消失参数, 描述了花粉管顶端单根微丝的产生、生长和消失的规律, 发现花粉管顶端微丝

的存在状态直接与花粉管的生长和导向紧密相关。为了解析花粉管顶端微丝的动态调节机制, 考虑到花粉管中存在向顶端的钙离子梯度, 选择分析了其活性依赖于钙离子的微丝骨架动态调控因子 **villin(VLN)** 的功能。发现拟南芥 **VLN2** 和 **VLN5** 功能同时缺失会抑制花粉管的极性生长, 造成花粉管顶端微丝的切割频率下降, 微丝在花粉管顶端区域整体累积, 表明 **VLN** 在花粉管顶端通过其钙离子激活的微丝切割和解聚活性促进微丝的快速动态转换。此外, 研究还发现 **vln2 vln5** 双突变体中花粉管槽部纵向排布的微丝束变细, 且容易弯曲和排布紊乱。由于花粉管槽部的钙离子浓度较低, 推测 **VLN** 主要以使微丝成束和稳定微丝的功能参与调控花粉管微丝束的形成(Qu et al., 2013)。该研究加深了人们对植物 **villin** 家族蛋白的功能和作用机制以及微丝骨架动态与钙离子信号之间协作机制的理解。

花粉管中存在着纵向平行排布的微丝束, 其为胞内物质运输提供了轨道。以往的研究加深了人们对这些微丝束产生和维持机制的理解。但这些微丝束的动态更新机制以及潜在的生物学意义还不是很清楚。为了解析花粉管中纵向平行排布的微丝束的动态更新机制, 黄善金研究组对促进微丝解聚的因子 **ADF (actin depolymerizing factor)** 的胞内功能和作用机制进行了分析。结果发现花粉特异表达的拟南芥 **ADF7** 编码一个典型的微丝解聚因子, **ADF7** 能抑制肌动蛋白单体的核苷酸交换, 促进微丝解聚并具有微丝切割活性; **adf7** 的花粉管生长缓慢, 花粉管槽部的微丝束变得浓密且动态转换变慢, 这为 **ADF** 在花粉管中调控微丝动态转换提供了直接的遗传学和细胞学证据。进一步的研究发现, 只有保留微丝切割功能的 **ADF7-GFP** 融合蛋白能够互补 **adf7** 的表型, 为 **ADF7** 在花粉管中通过其切割微丝的活性调控微丝动态转换提供了确凿证据(Zheng et al., 2013c)。该研究加深了人们对植物 **ADF** 蛋白家族的功能和微丝束动态更新机制的理解。

**Actin-interacting protein 1 (AIP1)** 起初作为肌动蛋白单体的结合蛋白被发现, 但后续的研究发现它也能够与 **ADF/cofilin** 结合, 并促进 **ADF** 的微丝解聚。但对植物 **AIP1** 与 **ADF** 协作调控微丝动态的生化机制还了解甚少。黄善金研究组对 **OsAIP1** 的功能和作用机制展开了详细分析。首先利用全内反射荧光显微镜技



术对OsAIP1与ADF协作调控单根微丝动态的机制展开了研究, 结果发现OsAIP1本身并不具备调节微丝动态的活性, 但它能促进ADF介导的微丝切割和肌动蛋白单体亚基从微丝负端的丢失, 从而促进微丝的快速解聚和动态转换。接着对OsAIP1的胞内功能进行分析, 发现提高OsAIP1的表达水平可促进胞内微丝的切割和解聚, 导致胞内微丝出现片段化; 而降低OsAIP1的表达, 微丝动态转换变慢且胞内微丝含量增加, 表明OsAIP1在体内通过切割微丝和加速亚基丢失促进微丝的动态转换(Shi et al., 2013c)。该研究加深了人们对AIP1和ADF协作机制以及植物细胞微丝骨架动态转换调控机制的理解。

微丝结合蛋白对于微丝骨架的组织 and 动态有至关重要的作用。虽然目前已经发现了众多的微丝结合蛋白, 但是新的微丝结合蛋白还在不断地被鉴定出来。这些微丝结合蛋白的鉴定为全面阐明微丝骨架功能的调控机制奠定了重要基础。兰州大学安黎哲研究组在拟南芥中鉴定到一个新的植物特有的微丝结合蛋白家族——CROLIN, 并对其中的CROLIN1进行了研究。生物化学分析结果证明, CROLIN1具有交联和稳定微丝的特性, 可以将微丝束组织成微丝网络。CROLIN1在花粉中特异表达, 敲除CROLIN1会导致花粉萌发和花粉管生长对微丝解聚药物latrunculin B超敏感, 表明CROLIN1在花粉和花粉管中有稳定微丝的功能(Jia et al., 2013c)。

鞭毛和纤毛是重要的细胞器, 在许多细胞中具重要作用。在具纤毛的细胞中, 微管可以分为细胞质微管和纤毛微管。在纤毛的形成过程中, 组成纤毛微管的微管蛋白来源于细胞质微管蛋白库。但是目前还不清楚这种细胞质微管蛋白库的性质及其调控方式。清华大学潘俊敏研究组前期已经证明衣藻(*Chlamydomonas*)中的动蛋白kinesin-13 (CrKin13)在鞭毛生成过程中会被磷酸化, 并且CrKin13的磷酸化是鞭毛正常组装所必需的。在此基础上, 他们进一步证明, CrKin13通过调控细胞质微管的解聚从而控制鞭毛的生成。在衣藻细胞失去鞭毛并重新生成鞭毛之前, 细胞质中的微管会发生迅速的解聚。降低CrKin13的表达量可抑制细胞质中微管的解聚并阻碍鞭毛的生成。体外分析结果表明, CrKin13具有解聚微管的活性。在微管解聚过程中CrKin13会发生磷酸化, 而其磷酸化又会诱导CrKin13作用于微管。CrKin13的S100、T469

和S522是发生磷酸化的位点, 消除S100的磷酸化则会导致CrKin13无法结合微管。他们提出这样一个机制, 即CrKin13对细胞质微管的解聚为鞭毛组装提供了所需的微管蛋白, 从而控制了鞭毛的生成(Wang et al., 2013i)。该研究不仅阐明了用于鞭毛微管组装的细胞质微管蛋白库的性质, 而且提出了新的鞭毛生成的调控机制。

## 7.2 细胞结构和物质运输

Exocyst是高度保守的八聚体蛋白复合物, 在源于高尔基体的囊泡与质膜的拴系过程中发挥至关重要的作用。在植物中编码EXO70亚基的基因高度重复。中国科学院植物研究所刘春明研究组的前期研究表明, 不同的EXO70成员可能在不同的细胞类型或者特异运载物(cargo)的胞吐过程中为Exocyst提供功能特异性, 并且EXO70A1特异地发育的导管分子(tracheary element, TE)中表达, 因此对EXO70A1在TE发育过程中的功能开展了研究。他们的研究发现, 在拟南芥TE的发育过程中EXO70A1调控囊泡的运输(trafficking)。EXO70A1的突变导致木质部发育畸形, 形成矮化和几乎不育的植株, 降低了细胞的扩张, 减少了水势和水分运输。将突变体的苗接穗嫁接到野生型的根砧木上可以显著回复上述表型, 而将野生型的苗接穗嫁接到突变体的根砧木上则无法回复突变体的根表型。组织学分析结果表明, 在突变体的TE发育过程中, 特征性的次生壁加厚结构发生改变, 大的膜分室结构发生积累。这些实验结果表明, 在发育TE中EXO70A1在囊泡运输过程中发挥功能, 调控TE特征性次生壁加厚过程(Li et al., 2013l)。

网格蛋白(clathrin)在细胞形成内吞囊泡的过程中具关键作用, 其介导的囊泡运输参与了许多植物发育以及响应环境因素的重要生理过程。网格蛋白介导的质膜生长素转运体PIN-FORMED1的内吞受胞外生长素受体(AUXIN BINDING PROTEIN1, ABP1)的调控。但是, 目前还不清楚ABP1以及其它调控因子如何调控网格蛋白介导的运输过程。浙江师范大学潘建伟研究组通过遗传学以及图像分析等手段对拟南芥中网格蛋白轻链(clathrin light chains, CLCs)以及ABP1在生长素调控网格蛋白介导的运输过程中的作用进行了解析。他们发现, 生长素对质膜以及反式高尔基网络(trans-Golgi network, TGN)/早期内涵体(ear-

ly endosome, EE)与CLCs和网格蛋白重链(clathrin heavy chains, CHCs)的连接进行差异化调控。这一调控依赖于ABP1, 但不依赖于TIR1/AFB (TRANSPORT INHIBITOR RESPONSE1/AUXIN-BINDING F-BOX PROTEIN)。缺失CLC2和CLC3会影响CHC与膜的连接, 降低膜蛋白的细胞内化(internalization)以及细胞内运输, 抑制生长素调控的内吞过程。同时, 在*clc2 clc3*双突变体中生长素的向基运输、敏感性和分布及根的向地性等均受到严重干扰, 导致植物发育的多方面缺陷。这一研究结果证明了CLCs是网格蛋白介导的运输过程中ABP1信号途径下游的重要调控因子, 在植物发育过程中对源于TGN/EE和质膜的囊泡运输具有关键作用(Wang et al., 2013a)。

植物细胞的分泌过程与内吞过程在反式高尔基网络(TGN)/早期内涵体(EE)处相互作用, 运载体在此处被进一步分选。运载体分选(cargo sorting)对于植物的生存是必需的。Adaptor蛋白(APs)招募外被蛋白并选择不同的囊泡运载体在此过程中起重要作用。拟南芥中AP-1的 $\mu 1$ 亚基定位于TGN/EE并且为胞质分裂所必需。张彦研究组的研究发现, HAPLESS13 (HAP13)和拟南芥的 $\mu 1$  adaptin对TGN/EE处的蛋白分选是必需的。敲除HAP13的功能会导致突变体植株的多向性发育发生缺陷, 其中一些可能干扰了生长素的信号转导过程。与此相对应的是, 突变体中生长素转运体PIN-FORMED2(PIN2)的非对称性分布受到影响。同时, 细胞的形态建成也受到干扰(Wang et al., 2013g)。该研究表明, HAP13是植物细胞内精细的转运网络中的关键因子。

液泡分选受体(vacuolar sorting receptors, VSRs)是典型的膜整合蛋白家族。在植物细胞中VSRs识别晚期高尔基体(Golgi)和反式高尔基网络(TGN)的运载体蛋白(cargo proteins), 并通过前体液泡小室(pre-vacuolar compartment, PVC)参与液泡的运输过程。但目前人们对植物中VSR所识别的运载体蛋白所知甚少。香港中文大学姜里文研究组建立了一种用于鉴定VSR所识别的运载体蛋白的体外表达系统。该体系基于这样的前提: 所表达的VSR的N-端片段会与它们相应的运载体蛋白一同被分泌到培养基中。研究结果表明, 表达VSR的N-端片段的拟南芥培养细胞将VSR(BP80NT、AtVSR1NT和AtVSR4NT)片段以及附着其上的运载体蛋白一起分泌到培养基中。通过质谱

方法对可能的运载体蛋白进行了鉴定。通过定位和互作分析等方法确定了几种运载体蛋白(Shen et al., 2013b)。这一筛选策略可以用于所有的VSRs以鉴定它们的运载体蛋白, 为在体内鉴定运载体蛋白及其与各自VSR的互作提供了非常有用的方法。

花粉管生长是典型的顶端生长模式。在生长过程中, 新合成的细胞壁物质被运送到花粉管顶端以满足其迅速扩张的需求, 在这一过程中需要对顶端微丝(F-actin)的空间和动态以及胞吐作用进行调控。姜里文研究组发现, 烟草(*Nicotiana tabacum*)花粉管顶端通过对果胶甲酯酶NtPPME1的胞吐进行调控, 从而影响花粉管细胞壁的构建及其刚性。用PI3K的特异性抑制剂Wortmannin处理, 会干扰花粉管顶端F-actin的空间组织结构以及NtPPME1的极性定位, 进而改变花粉管细胞壁的刚性和果胶组分。Wortmannin除了可用于研究细胞壁的构建和顶端F-actin的联系机制外, 还可用于研究花粉管中细胞内膜的运输以及细胞骨架的组织方式等(Wang et al., 2013d)。

吞噬作用(autophagy)是细胞控制其蛋白和细胞器数量以及抵御病原体入侵和适应不利细胞条件等过程中参与分解作用的重要机制。在吞噬过程中, 细胞内会形成自噬体(autophagosome), 将需要分解的物体包裹并送到溶酶体或液泡中进行分解。但是对于植物细胞中自噬体形成的机制一直以来所知甚少。姜里文研究组发现, 当发生吞噬作用时, SH3P2 (SH3 DOMAIN-CONTAINING PROTEIN2)被重新定位到吞噬泡(phagophore)组装位置/自噬体前体结构(phagophore assembly site/pre-autophagosome structure, PAS)中并参与膜的变形过程。降低SH3P2的表达量会严重干扰植物的发育以及自噬体的形成。体外实验证明, SH3P2是一个膜结合蛋白, 可结合phosphatidylinositol 3-phosphate。SH3P2促进了PI3K核心(phosphatidylinositol 3-kinase foci)的形成, 而PI3K抑制物抑制了SH3P2转移到自噬体的过程。因此, 在吞噬过程中SH3P2可通过与PI3K的协同作用促进自噬体的形成。进一步研究表明, SH3P2与PI3K复合体结合并与ATG8s互作从而介导了吞噬过程。这一研究结果证明了SH3P2是吞噬作用的新的调控因子, 并提出了调控自噬体形成的重要机制(Zhuang et al., 2013)。

叶绿体中的暂存淀粉(transitory starch)是植物叶

光合作用的重要产物。叶绿体中的淀粉在日间积累, 夜晚淀粉则水解为麦芽糖(maltose)和葡萄糖以提供呼吸和代谢所需。过去的研究表明, 拟南芥中暂存淀粉的降解仅发生在叶绿体中。清华大学刘玉乐研究组的研究表明, 非质体过程的自噬作用同样参与了叶中淀粉的降解。用抑制自噬作用的药物处理本生烟(*Nicotiana benthamiana*)苗, 以及在本生烟中沉默自噬相关基因(ATG)可观察到淀粉的大量积累。在拟南芥 *atg* 突变体中也观察到此现象。夜间叶片中自噬作用的活性与动态的淀粉含量相关联。叶绿体外存在一类细小的淀粉颗粒结构(small starch granule-like structure, SSGL), 这些颗粒被自噬体封存。此外, 当淀粉被消耗时SSGL的数量会增加, 干扰自噬作用则会减少定位于液泡的SSGL数量。这些研究结果表明, 自噬作用通过将SSGL封存到液泡进行分解, 从而参与了暂存淀粉的降解过程(Wang et al., 2013q)。

细胞中内质网(endoplasmic reticulum, ER)形成管状的网络结构, 其产生需要ER膜的融合。拟南芥中结合于膜上的RHD3 (GTPase ROOT HAIR DEFECTIVE3)有可能介导了ER膜的融合。拟南芥中有2个组织特异的RHD3的同型体RL(RHD3-like)蛋白, 但是尚不清楚它们的功能。南开大学胡俊杰研究组发现, 一个RHD3功能缺失的等位基因突变体 *rhd3-8* 生长缺陷, 根毛变短; 另一个点突变体 *rhd3-1* 则表现出更加严重的生长缺陷表型, 可能是由于对RL蛋白产生了dominant-negative效应。遗传分析表明, 同时去除RHD3和RL1是致死的, *rhd3 rl2* 双突变体无法产生有活力的花粉, 表明RL蛋白对于RHD3是冗余的。RHD3家族蛋白可以替代酵母(*Saccharomyces cerevisiae*)的RHD3同源蛋白Sey1p以维持ER的形态, 而且它们在体外或体内都可介导膜融合。这一研究结果表明, RHD3蛋白介导了ER的融合, 它对于植物的发育是必需的; 同时也证明了管状ER网络的形成具有普遍的生理学重要性(Zhang et al., 2013i)。

## 8 营养的转运及胁迫适应

### 8.1 磷的转运及胁迫适应

磷(Pi)是植物必需的大量元素。拟南芥PHOSPHATE TRANSPORTER1(PHT1)家族成员是从根际获取Pi的关键磷转运体, 对维持细胞内的Pi平衡是不可或缺

的。“中央研究院”(中国台湾)Tzyy-Jen Chiou研究组发现, 通过RING-type泛素E3连接酶NITROGEN LIMITATION ADAPTATION(NLA)调节PHT1蛋白的降解是对Pi转运进行翻译后调控的重要机制。NLA功能敲除导致高Pi积累是由于几种PHT1在蛋白水平的增加而非转录水平的增加。在 *nla* 突变体中, 内吞过程减弱, PHT1蛋白的泛素化水平降低。同时, NLA与PHT1可在质膜部位互作。这些证据表明, NLA指导了位于质膜的PHT1泛素化, 进一步触发了网格蛋白介导的内吞, 并通过内吞体进入液泡。此外, NLA和PHO2(PHOSPHATE2)分别行使各自的功能, 但又相互协调调控PHT1的蛋白量。进一步的实验还表明, NLA和PHO2是2个Pi饥饿诱导的microRNA(miR827和miR399)的靶蛋白。这一研究工作阐明了植物响应Pi有效性过程的机制, 即通过整合microRNA及泛素介导的翻译后调控途径, 进而调控Pi转运体的活性(Lin et al., 2013b)。

丛枝菌根(arbuscular mycorrhiza, AM)对植物吸收磷有重要贡献。目前, 对AM共生中参与豆科植物Pht1转运体家族功能调控的基因网络还不完全清楚。华中农业大学赵斌研究组对菌根紫云英(*Astragalus sinicus*)的6个Pht1转运体家族成员进行了分析。这些Pht1家族转运体的表达在磷饥饿的菌根中被激发, AsPT1和AsPT4定位于根皮层含丛枝(arbuscule)的细胞中。序列分析表明, AsPT1和AsPT4的启动子具保守的基序。AsPT1的过量表达可导致菌根化水平提高。相反, 降低AsPT1的表达水平则导致丛枝退化或死亡。这些研究结果表明, AsPT1和AsPT4是AM共生现象所必需的。此外, AsPT1作为一个新发现的共生转运体在AM发生过程中发挥作用(Xie et al., 2013)。

### 8.2 氮的转运及胁迫适应

氮素(N)是植物所必需的大量元素, 而铵(NH<sub>4</sub><sup>+</sup>)和硝酸根离子(NO<sub>3</sub><sup>-</sup>)是植物从土壤环境中获取氮素的主要来源。在氮素缺乏的条件下, 植物根系优先吸收NH<sub>4</sub><sup>+</sup>。但是过高浓度的NH<sub>4</sub><sup>+</sup>会对植物造成毒害。因此, 严格控制NH<sub>4</sub><sup>+</sup>的吸收对植物生长有重要的生理意义。铵转运体(ammonium transporters, AMTs)在植物对铵的吸收中有决定性的功能。但是植物如何响应土壤环境中NH<sub>4</sub><sup>+</sup>浓度的变化并对AMTs进行调控, 特别是转录后的调控机理目前尚不清楚。林金星研究

组利用可变角内反射荧光显微镜技术(variable-angle total internal reflection fluorescence microscopy)和荧光相关光谱分析(fluorescence cross-correlation spectroscopy)等方法对拟南芥根表皮细胞质膜上AMT1;3-EGFP在不同铵水平条件下的单颗粒荧光图像进行了分析。研究表明,在氮素缺乏或正常氮素水平条件下,AMT1;3在质膜上的分布水平呈现出周期性的上升和下降,这种动态变化是由于AMT1;3以低寡聚态的形式结合到质膜或者脱离质膜所形成的。但在高浓度铵胁迫条件下,AMT1;3则形成聚集体(clusters)并脱离质膜进入细胞质。在谷氨酸合成酶突变体*gln1;2*中也观察到这一现象。进一步对网格蛋白(clathrin)重链突变体*chc2*以及转化Flotillin1人工microRNA(Flot1 amiRNA)植株中的AMT1;3-EGFP进行单颗粒分析,并结合抑制剂处理实验,发现被高浓度铵胁迫所诱导的AMT1;3聚集体的内吞主要通过网格蛋白所介导的内吞途径来完成。这一研究结果提出了一个新的通过调控铵转运体的亚细胞分布从而控制其活性的调控途径:AMT1;3通过聚集化和内吞脱离质膜,从而消除了其在质膜上吸收铵的活性,避免铵在细胞中积累到毒害水平(Wang et al., 2013o)。该研究不仅提出了新的铵转运体的调控机理,而且所采用的单颗粒分析方法对于相关研究也具有重要的参考意义。

根的向地性生长具有非常重要的生物学意义,而铵( $\text{NH}_4^+$ )对于植物根的生长具有重要影响,但是并不清楚 $\text{NH}_4^+$ 是否同样影响根的向地性生长。中国科学院南京土壤研究所施卫明研究组对 $\text{NH}_4^+$ 胁迫条件下维持根向地性生长所必需的基因进行了分析,分离鉴定到1个拟南芥的 $\text{NH}_4^+$ 敏感突变体*gsa-1*(*gravitropism sensitive to ammonium-1*)。在 $\text{NH}_4^+$ 胁迫条件下,该突变体表现出根向地性减弱的表型。基因克隆和测序结果表明,参与根向地性信号转导的基因ARG1(ALTERED RESPONSE TO GRAVITY1)的intron 10发生了突变。通过遗传互补实验确定了GSA-1/ARG1在抵抗 $\text{NH}_4^+$ 抑制根向地性中的功能。GSA-1/ARG1对于AUX1的表达以及生长素在根顶端的向基运输都是必需的。PIN-FORMED2 (PIN2)可能是 $\text{NH}_4^+$ 胁迫抑制根向地性的靶标,这一反应可被依赖于GSA-1/ARG1的途径所拮抗。该研究结果表明,GSA-1/ARG1在发生 $\text{NH}_4^+$ 胁迫时保护了根的向地性(Zou et al.,

2013a)。

硝酸盐是植物从土壤中获取无机氮的主要来源之一。它不仅是植物的基本营养元素来源,而且也作为信号分子参与植物的生长发育调控。“中央研究院”(中国台湾)Yi-Fang Tsay研究组对拟南芥硝酸盐转运体NRT1.11和NRT1.12进行了研究。他们的研究揭示木质部和韧皮部的硝酸盐转运互作为植物生长提供了理想的硝酸盐水平分布。NRT1.11和NRT1.12是低亲和力的且在主叶脉的伴细胞(companion cell)中表达的质膜硝酸盐转运体,在扩张的大叶片中高度表达。在*nrt1.11 nrt1.12*双突变体中,从根部饲喂的 $^{15}\text{NO}_3^-$ 被更多地分配到成熟和扩张的大叶片中,而较少地分配到幼嫩组织中,表明NRT1.11和NRT1.12将来源于根的硝酸盐先转移到成熟和扩张大叶片主叶脉的韧皮部中,然后再向幼嫩组织重新分配。与野生型不同,*nrt1.11 nrt1.12*双突变体在富硝酸盐供应时没有表现出植物生长的增加。这些研究结果表明,NRT1.11和NRT1.12参与了将硝酸盐重新分配到发育叶片的木质部和韧皮部的过程,这一硝酸盐的重新分布对于促进植物生长非常关键(Hsu and Tsay, 2013)。

研究氮(N)利用的生物学过程及其调控机制不仅有重要的科学理论意义,而且对农业生产也至关重要。张春义研究组发现,线粒体叶酰聚谷氨酸合成酶(folylpolyglutamate synthetase)基因DFC的拟南芥突变体*dfc*中N利用效率降低。在N供给充分的条件下,突变体幼苗表现出典型的对低N胁迫的代谢变化,包括淀粉水平和花青素合成增加以及可溶性蛋白和游离氨基酸水平降低。在有限N供给条件下,*dfc*表现出主根变短,侧根减少,碳氮比和甘氨酸水平增加以及N含量降低。对突变体中基因表达的研究结果表明,参与叶酸合成和N代谢的一些基因表达水平发生变化。同时,缺失DFC功能的突变体中N同化受到严重干扰。提高 $\text{CO}_2$ 水平可以部分回复*dfc*突变体的表型,说明突变体中N代谢的改变可能是由于光呼吸缺陷所导致的。这些研究结果证明,在拟南芥中DFC是N利用所必需的,同时叶酸与N代谢之间可能存在互作(Jiang et al., 2013b)。

### 8.3 离子吸收及信号转导

CBL(Calcineurin B-like protein)是植物体内一类特殊的钙结合蛋白,它可与蛋白激酶CIPK(CBL-interac-

ting protein kinase) 互作形成 CBL-CIPK 蛋白复合体, 进而调控下游的靶基因。研究表明, CBL-CIPK 蛋白复合体可能在调控植物体内离子平衡方面具有重要作用。钾离子( $K^+$ ) 是植物生长发育所必需的营养元素。中国农业大学武维华研究组发现, 拟南芥 CBL3/CBL2 及其互作蛋白激酶 CIPK9 可响应低钾胁迫, 参与调控拟南芥在低钾条件下的钾离子动态平衡。表型检测发现, *cipk9* 突变体表现出耐低钾表型, CIPK9 过量表达植株则对低钾胁迫敏感。蛋白互作检测发现有多个 CBL 蛋白可与 CIPK9 互作。根据互作强弱和组织表达分析, 推测 CBL2 和 CBL3 可能是 CIPK9 上游的调控蛋白。CBL2 和 CBL3 均定位于液泡膜上, 通过蛋白互作将 CIPK9 带至液泡膜。CBL2 和 CBL3 的过表达植株均表现出与 CIPK9 过表达植株类似的低钾敏感表型。然而, 只有 *cbl3* 突变体与 *cipk9* 突变体的耐低钾表型一致。由此推测, CBL3-CIPK9 蛋白复合体可能通过调控液泡膜上某个离子转运蛋白的活性, 从而控制拟南芥在低钾条件下钾离子的区隔化和动态平衡(Liu et al., 2013g)。

植物对  $K^+$  的吸收和转运主要依赖于细胞膜上的钾离子通道和钾离子转运体。AKT1 是拟南芥根细胞质膜上重要的钾离子通道蛋白, 主要介导拟南芥根细胞从环境中吸收钾离子。武维华研究组的前期工作证明, AKT1 的通道活性受上游钙感受器蛋白 CBL1/CBL9 和蛋白激酶 CIPK23 的调控。他们最近的研究又证明, 另外一个钙感受器蛋白也可调控 AKT1 通道的活性。CBL 家族成员之一的 CBL10 可以直接与 AKT1 互作。CBL10 通过与 CIPK23 竞争性地结合 AKT1, 从而削弱 CIPK23 对 AKT1 的激活作用, 进而减少了细胞质膜上有活性的 AKT1 通道的数目。因此, CBL10 可显著抑制 AKT1 通道的活性从而影响拟南芥对钾离子的吸收。此研究证明 CBL10 不需要通过与 CIPK 结合就可直接调控 AKT1, 这是 CBL 蛋白调控下游靶蛋白的新机制。此外, 已有报道显示, CBL10 还可通过 SOS2 (CIPK24) 调控质膜上的钠氢反向转运体 SOS1 的活性, 进而参与细胞的抗盐反应(Ren et al., 2013c)。因此, 该研究结果对于阐明植物在离子胁迫条件下维持体内钾离子和钠离子的动态平衡具有重要意义。

花粉管生长是高等植物有性生殖过程中的关键环节。钾离子在控制花粉管生长、花粉管膨压和膜电位等方面发挥重要作用。武维华研究组发现, 2 个钙依赖蛋白激酶 CPK11 和 CPK24 参与了  $Ca^{2+}$  对花粉管质

膜内向钾离子通道 SPIK 的抑制作用。在野生型拟南芥的花粉管原生质体中, 胞质  $Ca^{2+}$  浓度升高可显著抑制质膜内向钾离子电流。然而, 在 *cpk11* 和 *cpk24* 突变体中, 这种抑制作用完全消失。花粉体外萌发实验表明, CPK11 或 CPK24 的功能缺失均可解除  $Ca^{2+}$  对花粉管生长的抑制作用。此外, *cpk11 cpk24* 双突变体表现出与单突变体一致的表型, 推测两者在同一通路中起作用。研究还发现 CPK11 和 CPK24 在质膜上存在互作。CPK11 能够磷酸化 CPK24, 而 CPK24 对 CPK11 没有磷酸化作用。由于在花粉管原生质体中, 质膜内向  $K^+$  电流主要由 SPIK 通道介导, 因此推测 SPIK 即为 CPK11 和 CPK24 调控的下游钾离子通道。以哺乳动物细胞 COS-7 为检测系统, 在共表达 CPK11、CPK24 和 SPIK 的细胞中, SPIK 介导的内向  $K^+$  电流受到显著抑制。而 CPK11 或 CPK24 中任何一个蛋白缺失或功能失活, 都会解除对 SPIK 的抑制作用。该研究表明, 在拟南芥花粉管中 CPK11 和 CPK24 组成的级联信号系统介导了  $Ca^{2+}$  信号对质膜内向钾通道 SPIK 的抑制作用, 从而调控拟南芥花粉管的生长(Zhao et al., 2013b)。这一研究结果为我们理解钙信号系统参与调控花粉管生长的分子机制提供了重要的参考依据。

#### 8.4 其它营养元素

铁(Fe) 是植物生长发育的必需元素。植物进化出精细的策略从土壤中获取铁。非禾本植物通过还原反应的机制获取铁, 禾本植物则采用螯合作用机制获取铁。拟南芥通过还原反应机制获取铁, IRT1 (IRON-REGULATED TRANSPORTER1) 是其吸收铁元素的最为重要的转运体。迅速而组成性地降解 IRT1 可使拟南芥植株快速响应环境变化并维持体内 Fe 离子的动态平衡, 而 IRT1 的降解涉及泛素化过程。“中央研究院”(中国台湾) KuoChen Yeh 研究组对特异参与 IRT1 降解的泛素化途径中的 E3 泛素连接酶进行了鉴定和解析。他们通过筛选一组 RING-type E3 连接酶的插入突变体获得了 1 个突变体。该突变体表现出 IRT1 降解延迟和缺失 IRT1-泛素复合体, 因而将突变基因命名为 IRT1 DEGRADATION FACTOR1 (IDF1)。实验结果显示, IDF1 可以与膜上的 IRT1 直接互作, 表明其可作用于 IRT1 的降解。在酵母或非爪蟾卵母细胞中共表达 IDF1 会减少 IRT1 的积累。IDF1 的功能依赖于其 RING 结构域。同时, 在 *idf1* 突变体中 IRT1 蛋白水平增

加,因而更加耐受Fe的缺乏。这些研究结果证明, IDF1通过其RING-type E3连接酶活性直接调控IRT1的降解过程(Shin et al., 2013)。

双子叶植物的铁吸收受转录因子FIT直接调控,但是有关植物如何感受缺铁信号并将这一信号传递给FIT尚未见报道。浙江大学郑绍建研究组通过对在根系表达的14-3-3蛋白基因家族GRFs的分析发现,GRF11的表达明显受缺铁诱导,而GRF11的T-DNA插入突变体*grf11*在缺铁条件下因不能诱导FIT的表达,从而不能有效地诱导受FIT调控的下游参与缺铁响应的拟南芥H<sup>+</sup>-ATPase 2 (AHA2)的活化及高铁还原酶(FRO2)和亚铁转运蛋白(IRT1)基因的表达,从而使突变体对缺铁更为敏感。通过突变体表型和基因表达分析、酵母单杂和双杂交以及NO供体和淬灭剂实验等,他们揭示了如下缺铁信号转导及基因表达调控途径:铁缺乏首先导致体内NO积累,而NO的积累触发了GRF11的表达,GRF11又通过未知的机制上调FIT的表达, FIT可以通过与GRF11启动子区域的E元件互作进一步上调GRF11的表达;如此反复大大促进了FIT的表达,从而增强了受FIT调控的下游基因的表达,促进了植物对铁缺乏的响应,继而改善缺铁条件下植物的铁素营养(Yang et al., 2013b)。

硫是植物的必需元素。在全球硫循环中植物作为硫的还原者起重要作用。植物所利用的非有机硫形式主要是硫酸盐。硫酸盐通过特异转运体被植物吸收和转运,进入质体(特别是叶绿体)并被还原和同化为半胱氨酸,而后进入其它代谢过程。但是,目前尚不清楚硫酸盐被转运进入叶绿体的过程,特别是在高等植物中尚未发现定位于质体的硫酸盐转运体。中国科学技术大学向成斌研究组鉴定到1个定位于叶绿体的硫酸盐转运体SULTR3;1,并对其性质进行了细致分析。他们的实验结果表明,敲除SULTR3;1显著减少了叶绿体对硫酸盐的吸收,而将35S-SULTR3;1在*sultr3;1*突变体中表达可以互补其表型。该研究表明SULTR3;1是一个将硫酸盐转运到叶绿体中的硫酸盐转运体(Cao et al., 2013b)。

## 9 环境胁迫与适应

### 9.1 干旱和盐胁迫

受体类激酶在植物生长发育和防御反应中起着非常

重要的作用。中国科学院遗传与发育生物学研究所张劲松研究组的研究显示,水稻中具有S-结构域的受体类激酶OsSIK2参与调控非生物胁迫反应和衰老过程。OsSIK2定位于细胞质膜,在Mn<sup>2+</sup>存在下具有激酶活性。OsSIK2基因主要在水稻叶片和叶鞘表达,其表达受盐、干旱、冷害和植物激素ABA的诱导。与对照株系相比,过表达OsSIK2的水稻株系呈现出对盐胁迫和干旱胁迫更强的耐受性。而突变体在这些胁迫处理后出现更加敏感的症状。当把OsSIK2的胞外域删除之后,表达截短蛋白的株系比表达全长蛋白的株系呈现更强的耐盐性,上述功能差异可能是通过激活不同的下游基因引起的。全长蛋白可增强PR类基因的表达,而截短蛋白可以促进DREB类基因的表达。OsSIK2过表达株系还出现叶片发育早及黑暗诱导的衰老延迟表型。全长蛋白和截短蛋白激活的下游基因均受盐胁迫、干旱胁迫和黑暗处理的诱导。这些结果表明,OsSIK2可能在发育过程中整合胁迫信号从而使植物在不利环境条件下得以适应性生长(Chen et al., 2013d)。

非生物胁迫是限制作物产量的重要因素,干旱胁迫是其中的主要因素之一。干旱胁迫下,表皮蜡在防止水分流失方面起重要作用。但是,在干旱胁迫条件下表皮蜡沉积的遗传调控机制尚未被阐明。华中农业大学熊立仲研究组发现了1个干旱诱导蜡积累的水稻基因(*DWA1*),它编码1个复合酶,在维管植物中非常保守。*dwa1*突变体在干旱胁迫下表皮蜡积累受损,极大改变了植物的表皮蜡成分,从而导致干旱敏感性增加。过表达*DWA1*基因能提高长链脂肪酸的水平,而相对于野生型,*dwa1*突变体长链脂肪酸的含量较低。在干旱条件下,*dwa1*突变体中许多蜡相关基因的表达显著被抑制(Zhu and Xiong, 2013)。该研究结果表明,水稻中*DWA1*基因通过调节干旱诱导表皮蜡沉积从而调控抗旱性。这一发现可能对改善作物品种的抗旱性具有显著的影响。

在不减产的前提下增强抗旱能力一直是作物改良的一个巨大挑战。向成斌研究组通过异源表达1个拟南芥同源结构域——增强抗旱的亮氨酸拉链转录因子EDT1/HDG11增强水稻的耐旱性,并且提高了产量。改良后的作物具有更发达的根系,能降低气孔密度并且具有较高的水分利用效率。在干旱胁迫处理下,转基因水稻也具有较高水平的脱落酸、脯氨酸、可溶

性糖含量和活性氧清除酶活性。转基因水稻植株是通过改良结实、大穗、多分蘖以及提高光合能力来实现增产的。表达谱分析表明, *AtEDT1/HDG11*能显著调节水稻相关基因的表达, 这与转基因植株的表型一致(Yu et al., 2013)。该研究表明, *AtEDT1/HDG11*可以同时提高水稻的抗逆性和产量, 显示了它们在作物改良方面的应用潜力。

气孔运动是植物重要的旱胁迫响应之一。目前对脱落酸(ABA)及其下游信号活性氧(ROS)调节气孔运动的研究比较清楚, 但对蓝光诱导气孔开放的机制及其与ROS之间关系的研究较为缺乏。中国科学院植物研究所金京波研究组的研究显示, 核定位蛋白Cyclin H;1(CYCH;1)可以通过抑制H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>的产生来维持植物体内氧化还原的动态平衡。当干旱来临时, *CYCH;1*基因表达被抑制, 于是积累较多H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>而打破氧化还原稳态。增多的H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>一方面抑制了蓝光诱导的气孔开放而减少蒸腾失水, 另一方面作为氧化还原信号上调逆境保护基因和氧化还原平衡基因的表达, 最终提高植物的抗旱能力(Zhou et al., 2013f)。

中国科学院遗传与发育生物学研究所李霞研究组从拟南芥中鉴定并获得了与人类*KPNB1*(importin  $\beta$ 1)同源的基因*AtKPNB1*。该基因在多种器官中均有表达, 其编码蛋白定位于细胞质及细胞核中。原生质体实验证明, *AtKPNB1*参与蛋白向细胞核的输入。*AtKPNB1*敲除突变体在正常条件下发育延迟, 种子萌发及子叶发育时期对ABA的敏感性增加。*AtKPNB1*失活使响应ABA的气孔关闭反应更加强烈, 水分缺失率下降, 植物对干旱胁迫的耐受性增强。进一步的研究表明, *AtKPNB1*与输入蛋白importin  $\alpha$ 、核膜相关蛋白AtNUP62以及小G蛋白Ran可发生相互作用。*AtKPNB1*基因的失活并不影响植物对ABA的响应, 同时, ABA信号途径的关键调节因子ABI1、ABI2及ABI5等的表达水平及亚细胞定位也不受影响。遗传分析结果表明, *AtKPNB1*通过不依赖于ABI1及ABI5的途径调控植物对ABA的响应及对干旱胁迫的耐受性(Luo et al., 2013c)。

*ETHYLENE RESPONSE FACTOR1 (ERF1)*是茉莉酸(JA)和乙烯(ET)信号通路共同的上游组分, 主要参与对病原菌的抗性反应。“国立”台湾大学林赞标研究组报道了拟南芥*ERF1*在盐及干旱胁迫下作用的分子机理。研究表明, 在高盐及干旱胁迫下*ERF1*

表达显著上调。盐胁迫诱导的反应依赖于JA和ET途径而受ABA途径的抑制。*ERF1*超表达株系对干旱及盐胁迫的耐受性增强, 气孔开度减小, 蒸腾作用水分缺失下降。*ERF1*超表达株系同时也表现出对热的耐受性增强且热胁迫相关基因表达上调。进一步通过基因芯片分析35S::*ERF1*差异表达基因, 发现了一系列与JA、干旱、盐及热胁迫相关的基因。染色质免疫共沉淀实验显示, *ERF1*通过特异性结合GCC或DRE/CRT元件, 上调诸多胁迫相关基因的表达。在生物胁迫下, *ERF1*只与GCC boxes(不与DRE元件)结合; 而在非生物胁迫下, *ERF1*仅与DRE元件特异性结合。此外, *ERF1*只与其靶基因启动子区域内的众多GCC box(或DRE/CRT)中的某1个优先结合。可见, *ERF1*通过对胁迫相关基因的调控在植物对盐、干旱及热胁迫的反应中发挥重要作用(Cheng et al., 2013a)。

华中农业大学王石平研究组对水稻*WRKY13*基因进行了深入研究。结果表明该基因表达受病原微生物诱导, 但受干旱和盐害抑制。超表达该基因的水稻抗旱性下降, 而RNAi植株的存活率在逆境下有所提高。体内和体外实验证实, *WRKY13*可选择性地结合到促进抗旱的转录因子*SNAC1*以及与抗病和抗旱呈负相关的转录因子*WRKY45-1*的启动子上, 还可与自身基因的启动子特异位点结合来平衡自身在不同条件下的表达量。该研究提出了*WRKY13*的工作模式, 即通过与*SNAC1*、*WRKY45-1*以及自身基因启动子的特异位点、序列的顺式作用元件结合, 进而在病原微生物增殖的维管束和与抗旱相关的气孔保卫细胞中发挥作用, 调控生物和非生物胁迫信号通路的相互作用, 导致抗旱性降低及对*Xoo*的抗病性增强(Xiao et al., 2013)。

钙作为植物的营养元素和信号分子, 在蒸腾作用的推动下, 通过长途转运从根部进入地上部。蒸腾速率随环境状态发生变化, 因此运往地上部的钙也相应变化。这种钙浓度的变化通过诱导胞内钙振荡, 最终动态调节保卫细胞的运动及蒸腾速率, 使植物体内的水分平衡得以保持。该生理现象对于植物的环境适应具有重要作用, 但是其相关的分子调控机理仍有待阐释。中国科学院上海生命科学研究院植物生理生态研究所龚继明研究组对此开展了研究。他们发现组蛋白甲基化酶CAU1/PRMT5通过动态调控CAS的组蛋白甲基化程度, 从而同步保卫细胞的胞外钙浓度变化和



胞内钙振荡,并进而调控气孔运动和蒸腾速率。利用高通量的离子组学筛选方法,从拟南芥快中子诱变突变体库中筛选得到1个地上部钙累积量下降的突变体 $cau1$ ,该突变体同时表现出气孔闭合度增加及抗旱的表型。基因芯片分析表明, $cau1$ 突变体中CAS基因的表达量显著增加,而CAS作为胞外钙信号途径中一个重要的调节因子,对于同步胞外钙浓度变化和胞内钙振荡起着不可或缺的作用。进一步的研究表明,CAU1编码一个H4R3sme2类型的组蛋白甲基化酶,其通过与CAS的启动子区结合,调节CAS启动子区的组蛋白甲基化程度及CAS的表达量。当胞外钙浓度增加时,CAU1蛋白水平下降,结合到CAS启动子的CAU1分子数减少,使得CAS组蛋白的甲基化程度降低并解除对CAS基因表达的抑制,提高其表达量并导致气孔关闭。气孔关闭使得蒸腾速率、钙向地上部转移以及保卫细胞外的钙离子浓度降低。这种反馈循环调控使得植物能够根据环境的变化,动态调控气孔运动并保持体内的水分平衡,对培育节水抗旱植物具有潜在的应用价值(Fu et al., 2013b)。

微丝骨架的动态变化与植物的生长发育及逆境胁迫响应密切相关。研究表明, $Ca^{2+}$ 信号参与了细胞微丝骨架动态变化的调控及植物对盐胁迫的信号转导过程,但在盐胁迫下植物细胞中 $Ca^{2+}$ 信号与微丝骨架动态互作的具体机制尚不清楚。中国农业大学郭岩研究组的研究发现,微丝相关蛋白复合体Arp2/3可以调控线粒体的运动状态及其mPTP通道的开关,进而影响盐胁迫下植物体内的钙信号变化,介导植物的耐盐反应。他们利用遗传筛选技术,克隆了盐碱胁迫下调控细胞 $Ca^{2+}$ 信号的作用因子ARP2蛋白。进一步研究发现,Arp2/3复合体的其它成员在这个过程中同样起重要的调控作用。植物缺失这些蛋白中的任何一个都会使细胞内的 $Ca^{2+}$ 信号水平升高并对盐敏感。Arp2/3复合体与线粒体运动状态的调控、线粒体通道的开关和线粒体 $Ca^{2+}$ 信号的释放密切相关。这一研究结果证明了微丝骨架的动态变化不仅作用于 $Ca^{2+}$ 信号的下游,而且作用于 $Ca^{2+}$ 信号的上游,参与其释放的调控过程,为阐明微丝骨架- $Ca^{2+}$ 信号-盐碱逆境应答途径提供了证据(Zhao et al., 2013d)。

12氧代植二烯酸还原酶(12-oxo-phytodienoic acid reductases, OPRs)分为OPRI型和OPRII型,后者参与茉莉酸的生物合成,前者的功能未知。山东大

学夏光敏研究组从耐盐小麦品种中获得了OPRI基因TaOPR1,该基因在盐胁迫下表达增强,抑制ABA合成则阻断其高表达;将该基因在小麦中超表达增强了植株的耐盐性,异源表达该基因的拟南芥幼苗在盐胁迫和过氧化剂存在的情况下,根生长受抑制的现象得到缓解,且幼苗对ABA的敏感性增强。实验证明,TaOPR1通过促进ABA信号途径以及清除活性氧而发挥耐盐作用(Dong et al., 2013c)。

余迪求研究组以拟南芥为材料,研究了WRKY8在植物响应盐胁迫中的调控机理。WRKY8在根中具有较高的表达水平且在盐处理下表达上调。该基因缺失可导致植物对盐超敏感,表现为萌发延迟、萌发后期阶段发育受抑制以及黄化加快。进一步的研究显示,WRKY8能与定位于细胞核的VQ9蛋白(该基因表达受NaCl影响)相互作用,导致WRKY8与DNA的结合活性降低。VQ9的突变增强了植株对盐胁迫的耐受性,暗示VQ9在响应盐胁迫方面具有与WRKY8拮抗的功能。在盐胁迫下的wrky8和vq9突变体植株中, $Na^+/K^+$ 浓度比分别表现上调和下调,胁迫相关基因的表达也呈现相反的变化。染色质免疫共沉淀实验结果显示,在盐胁迫下,WRKY8能直接结合到RD29A的启动子上。以上结果表明,VQ9蛋白作为WRKY8的抑制因子维持WRKY8参与的盐胁迫信号调控网络(Hu et al., 2013c)。

碱胁迫是常见的环境胁迫,特别是在盐碱土壤中。植物通过调节其生长以响应各种土壤环境胁迫。但是,目前还不清楚植物中参与碱胁迫反应(alkaline stress response, ASR)的组分性质。PIN-FORMED2(生长素的外向转运体)、PKS5(一种蛋白激酶)和DNAJ HOMOLOG3(J3,一种分子伴侣)通过调控质膜 $H^+$ -ATPases活性(或靶定14-3-3蛋白)在根的 $H^+$ 分泌中起关键作用。香港中文大学张建华研究组对番茄14-3-3蛋白家族成员(TOMATO 14-3-3 PROTEIN1(TFT1)-TFT12)在ASR过程中的表达情况进行了分析。研究发现,该家族的4个成员TFT1、TFT4、TFT6和TFT7参与了这一过程。将这几个基因分别在拟南芥中过量表达,在胁迫条件下只有TFT4的过量表达显著促进了植株的生长,植株根尖的 $H^+$ 外流和质膜 $H^+$ -ATPases活性显著增加。在碱胁迫条件下,TFT4的过量表达通过调节根尖 $H^+$ -ATPases介导的 $H^+$ 外流和向基的IAA转运维持主根的伸长。同时,TFT4进一步在

PKS5-J3信号途径中起重要作用。这一研究结果证明了在根的ASR过程中TFT4通过整合H<sup>+</sup>外流、向基的IAA转运以及PKS5-J3信号途径,协调根尖端对碱胁迫的反应以维持主根的伸长(Xu et al., 2013d)。此外,张建华研究组与施卫明研究组合作,以拟南芥及水稻为材料,揭示了在适度水分胁迫下植物如何维持根的正常生长。用PEG处理使水势处于-0.45 MPa,植物中ABA积累增加,进而影响根尖生长素的转运;同时,转运的生长素可以激活质膜中H<sup>+</sup>-ATPase的活性,导致更多的质子在根尖释放,以此来完成根对水分胁迫的适应。而根尖质子的分泌对于轻度水分胁迫下初生根的伸长及根毛的发育非常重要(Xu et al., 2013e)。这一研究结果为人们深入理解植物应答水分胁迫的机理提供了依据。

## 9.2 温度胁迫

温度胁迫是影响植物分布和作物产量的重要环境因子之一。极端低温影响植物生长发育的各个阶段,因此揭示植物适应低温的分子机制对于应对环境变化对农业生产的影响具有重要的理论和现实意义。余迪求研究组发现,植物激素茉莉酸正调控拟南芥的抗冻害反应。外源施加茉莉酸可显著提高植物的组成型及冷驯化诱导的抗冻能力。相反,阻断植物内源茉莉酸的合成及信号转导,则导致植物对冻害敏感,表现为存活率低及电导率高。与茉莉酸正调控植物抗冻能力相一致的是,低温处理诱导内源茉莉酸合成相关酶的表达,从而提高内源茉莉酸的含量。进一步分析表明,茉莉酸信号途径的抑制子JAZ蛋白能与冷信号途径的关键转录因子ICE1和ICE2相互作用。酵母双杂交实验表明,JAZ1蛋白的Jas结构域以及ICE1转录因子的C端结构域介导它们之间的相互作用。JAZ1和JAZ4抑制ICE1的转录功能,从而抑制下游基因CBF3的表达。此外,茉莉酸处理显著提高了ICE-CBF/DREB1信号通路中其它冷响应基因的表达。该研究证实茉莉酸通过控制ICE转录因子的转录功能从而调控ICE-CBF/DREB1信号通路介导的拟南芥抗冻害反应(Hu et al., 2013d)。

bHLH转录因子参与各种生理过程。然而,bHLH在冷胁迫方面的功能及其分子机理目前研究较少。华中农业大学刘继红研究组从三叶枳(*Poncirus trifoliata*)中克隆了*PtrbHLH*,该基因在非生物胁迫尤其是

冷害胁迫后表达上调。*PtrbHLH*定位于细胞核,具有转录激活活性。在烟草和柠檬(*Citrus limon*)中异源超表达*PtrbHLH*的植株表现为对冷害及冰冻抵抗能力增强。相反,RNAi沉默该基因的三叶枳植株则对冷害敏感。在超表达*PtrbHLH*的柠檬植株中,一系列胁迫反应基因的表达发生改变,过氧化物酶(peroxidase, POD)活性显著增强,RNAi植株中则活性降低。用POD抑制剂处理转基因烟草,植株的过氧化氢水平显著升高,对冷胁迫的耐受能力下降。此外,超表达*PtrbHLH*的烟草和柠檬植株对氧化胁迫的耐受能力也增强。酵母双杂交实验及瞬时表达分析表明,*PtrbHLH*可与POD基因启动子上的E-box结合。研究表明,*PtrbHLH*在冷胁迫中发挥重要作用,并且至少部分通过正向调控POD介导的活性氧清除而发挥作用(Huang et al., 2013e)。

低温严重影响植物的生长发育和防卫反应。但是人们还不十分清楚温度是如何调控植物的防卫反应的。杨淑华研究组发现,一个功能未知的蛋白CHS1参与调控低温下植物的生长和防卫反应。*CHS1*编码一个TIR-NB类型的R类似蛋白,缺乏传统R蛋白具有的LRR结构域。该家族蛋白的功能之前尚未见报道。*CHS1*的缺失突变可导致植物对低温敏感,而过量表达*CHS1*可以明显改善植物在低温下的生长状况。*chs1*突变体的冷敏感表型部分依赖于水杨酸,完全依赖于EDS1和PAD4,但不依赖于NDR1,暗示CHS1作为TIR-NB-LRR类型的适配蛋白,通过影响TIR-NB-LRR的活性/稳定性而起作用。*CHS1*的转录水平不受温度调控,但其蛋白水平受温度负调控,低温稳定CHS1蛋白,而高温则促进它的降解。这一过程不依赖于26S蛋白酶体降解途径。该研究揭示TIR-NB类基因在调控温度依赖的植物生长和细胞死亡中具有重要作用(Wang et al., 2013r)。

在拟南芥中存在21个热激蛋白(heat shock factor, HSF)的同源基因,其中类型A1(包括HSFA1a/HSFA1b/HSFA1d/HSFA1e)主要激活热诱导基因(如HSFA2)的表达。HSFA2为主要的热激蛋白,能与HSFA1形成异源低聚复合物。但HSFA2是否可不依赖于HSFA1而单独作用尚未见报道。“国立”台湾大学常怡雍研究组将HSFA2转入*hsfa1a/hsfa1b/hsfa1d/hsfa1e*四突变体(QK)和野生型中,分别获得了A2QK和A2Wt株系。热激之后,在A2QK株系中,原有四突

变体发育受阻的表型得到缓解,并促进了愈伤组织的形成,A2Wt株系则没有此表现。转录组分析发现,HSFA2可能调节代谢和氧化还原平衡相关基因的表达,HSFA1则调节转录调控相关基因的表达。HSFA2在QK的异位表达互补了突变体对热激和过氧化氢胁迫耐受性的缺失,但对盐和渗透胁迫没有影响。结果表明,类型A1和类型A2的HSF既具有共同作用,也各自有不同功能(Liu and Charng, 2013)。该研究为探索热激蛋白在基因工程中的运用提供了有用信息。

热驯化(heat acclimation)可以提高植物耐受极端高温的能力。常怡雍研究组前期报道了当缺失HSA32(heat-stress-associated 32-kD protein)时拟南芥对热驯化的“记忆”会迅速消失,其突变体虽仍能获得短期的热耐受性,但是缺失了长期的热耐受性。在此基础上,他们对这一现象进行了深入研究。他们通过正向遗传筛选分离到拟南芥对长期热耐受性有缺陷的突变体(*dlt*)。该突变体中有2个隐性错义突变等位基因*dlt1-1*和*dlt1-2*,它们编码热激蛋白101(HSP101)。在热激处理之后的恢复过程中,HSP101促进了HSA32的翻译,而HSA32减缓了HSP101的降解。*dlt1-1*的突变并不影响HSP101的分子伴侣活性,但却影响HSA32的调控。相反,*dlt1-2*突变抑制了HSP101的分子伴侣活性和热耐受功能,但不影响HSA32的调控。这些研究结果表明,HSP101具有双重功能,这2个功能在2个突变体中被分别干扰。当缺失HSA32时HSP101的降解加速。自噬蛋白水解抑制剂E-64d可以抑制HSP101的降解,而蛋白酶体抑制剂MG132却不能。HSA32对HSP101降解的影响发生在转录后水平,而当HSP101水平较低时HSA32不足以提供长期的热耐受性(Wu et al., 2013c)。该研究提出了一个在蛋白水平上HSP101与HSA32之间的正向反馈途径,揭示了延长植物热驯化记忆的新机制。

热激转录因子A2(HsfA2)是拟南芥响应热胁迫的关键调控因子。选择性剪接调控热激诱导的HsfA2表达,但是其分子机理尚有待阐明。首都师范大学祁晓廷研究组在拟南芥中发现了1个新的热胁迫诱导的剪接变异体HsfA2-III,其参与了HsfA2转录的自我调控。HsfA2-III通过内含子的cryptic 59剪接位点生成,这一过程被高热(42–45°C)所激活。HsfA2-III编码HsfA2的一个小片段S-HsfA2。S-HsfA2在邻近其C-端截短的DNA结合域处具有1个额外的富亮氨酸结构

域。S-HsfA2定位于细胞核并具有与热激元件(heat shock element, HSE)结合的能力。在酵母中这一富亮氨酸结构域能够抑制S-HsfA2的转录激活活性,但并不为截短的DNA结合域所介导的S-HsfA2-HSE结合能力所必需。S-HsfA2可以与HsfA2启动子上HSE的TATA box集群结合并激活自身转录。S-HsfA2所调控的HsfA2转录并不需要通过HsfA1d或HsfA1e(已知的HsfA2转录激活因子)形成同型或异型二聚体(Liu et al., 2013d)。这一研究结果发现了新的有关热激对HsfA2表达的转录后调控机制。

植物在适应多变环境条件的过程中,进化出精细的遗传学和表观遗传学调控系统对日常以及季节性温度变化进行快速和可逆的响应。然而,目前人们对植物如何感受并响应环境温度的升高知之甚少。何祖华研究组与美国的研究机构合作对此进行了研究。他们的研究表明,当温度由22°C升高到30°C时,拟南芥中转基因诱导的转录后基因沉默(post-transcriptional gene silencing, PTGS)受到了有效抑制。这种加热诱导的PTGS释放表现出跨代的表观遗传特性,并且发生在形成dsRNA并产生siRNAs的关键步骤。温度提高(22–30°C)导致许多需要dsRNA进行生物合成的反式siRNAs丰度及SUPPRESSOR OF GENE SILENCING 3蛋白丰度明显降低,从而减少了生物合成siRNAs所需的稳定dsRNA的形成。同时,SUPPRESSOR OF GENE SILENCING 3的过量表达也会抑制热触发的siRNA的生物合成以及减弱跨代的表观遗传记忆(Zhong et al., 2013b)。这一研究结果揭示了之前并不了解的关于升温、表观遗传系统以及siRNA生物合成之间的重要关系,为阐明植物感受并响应环境温度升高的机理指出了重要的研究方向。

### 9.3 氧化胁迫

活性氧(ROS)是介导许多发育和生理过程的重要信号分子,同时也是造成广泛胁迫的因子。然而植物响应ROS的基因转录调控机制却仍有待深入研究。河南大学宋纯鹏研究组在拟南芥ROS上调基因的启动子中,鉴定了7个潜在的响应ROS的顺式作用元件(ROSE1–ROSE7)。研究还发现,ERF6(APETALA2/ethylene-responsive element binding factor6)能够特异地结合ROSE7/GCC box。共表达ERF6可以促进ROSE7驱动的荧光素酶活性。ERF6的缺陷突变体

表现出生长延迟、对光损伤高度敏感的表型。ERF6可以与MPK6(mitogen-activated protein kinase6)互作并作为其底物。MPK6介导了ERF6的serine-266和serine-269磷酸化并影响其动态转换,从而导致ROS响应基因的转录变化。该研究揭示了植物可能在氧化胁迫或光环境波动条件下通过MPK6和ERF6复合体以及ROSE7/GCC box对ROS响应基因的转录进行调控(Wang et al., 2013n)。

铁超氧化物歧化酶(iron superoxide dismutases, FeSODs; FSDs)是拟南芥叶绿体中主要的抗氧化酶。FeSOD的活性需要辅基Fe参与,然而目前并不清楚其激活机制。“国立”台湾大学Tsung-Luo Jinn研究组对参与FeSOD激活的一个因子进行了鉴定和分析。他们发现,位于叶绿体的辅分子伴侣(co-chaperonin)CPN20(CHAPERONIN20)通过直接相互作用介导了FeSOD的激活。CPN20在体外可以单独促进FSD1、FSD2和FSD3的活性。在CPN20过量表达和表达辅分子伴侣活性缺失蛋白的突变体中FSD1的活性增加,而分子伴侣CPN60蛋白的水平并未发生变化,同时CPN20的表达下调也会导致FeSOD的活性下降。该研究结果揭示了CPN20可以介导叶绿体中FeSOD的激活,而且这一功能不依赖于其在分子伴侣系统中的其它功能(Kuo et al., 2013)。

在木薯贮藏根的采后生理性退化(post-harvest physiological deterioration, PPD)过程中,快速的氧爆发所引起的酚类物质的氧化会使维管组织失色。中国科学院上海生命科学研究院植物生理生态研究所张鹏研究组的工作表明,将活性氧清除酶SOD(MeCu/ZnSOD)和CAT(MeCAT1)基因在木薯中共表达,并经甲基紫精或过氧化氢处理后,与野生型植株相比,转基因植株的SOD和CAT活性更高,而MDA含量、叶绿体降解、脂过氧化作用和过氧化氢的积累都显著减少。推测这是由于SOD和CAT基因的异位表达引起根中ROS清除能力的增强所致(Xu et al., 2013a)。该研究不仅有助于深入揭示PPD的机制,而且为在木薯中推迟PPD发生提供了技术支撑。

#### 9.4 重金属胁迫

铝毒是酸性土壤中作物生产的主要限制因子之一,迄今为止在植物抗铝胁迫的生理和分子机制方面虽已有大量研究,也克隆了多个与铝胁迫抗性直接相关的

基因,但对这些基因的转录调控仍知之甚少。郑绍建研究组发现,1个含WRKY域并在根中柱表达的转录因子WRKY46的表达明显受到铝胁迫的抑制;同时,拟南芥中铝诱导苹果酸分泌的转运蛋白ALMT1的表达明显受到铝胁迫的诱导,且其空间表达模式与WRKY46一致,说明两者之间可能存在互作。WRKY46的T-DNA插入突变株系的根系铝含量明显降低,抗铝性明显增强,这与该株系在铝胁迫下能分泌更多的苹果酸有关。用截短的ALMT1启动子在烟草叶片细胞中进行瞬时表达分析表明,ALMT1的表达受WRKY46抑制。酵母单杂交和ChIP-qPCR分析进一步证明,WRKY46可通过与ALMT1启动子区域中的特殊W-box元件结合,调控ALMT1的表达。WRKY46是迄今报道的第1个ALMT1的负调控子,该基因突变后,可上调ALMT1的表达,提高根系中铝诱导苹果酸的分泌,将铝排斥于根系之外,从而增强植物对铝胁迫的抗性(Ding et al., 2013)。此外,郑绍建研究组在对拟南芥相关突变体的筛选中发现,生长素过量合成的突变体yucca、sur2和sur1-3对铝胁迫更加敏感;相反XTH15的T-DNA插入突变体xth15的铝抗性明显增强,同时体内的生长素含量明显下降,暗示生长素可能与植物响应铝胁迫有关。对yucca和xth15的深入研究发现,2个突变体虽然铝敏感性截然相反,但根系全铝含量相近,而且与野生型相比,细胞壁中铝含量也都表现为明显下降,共质体中的铝含量则明显上升,可见仅从质外体铝含量的变化不能解释2个突变体铝敏感性的差异。进一步探讨了2个突变体中铝在细胞内的分隔化差异,结果表明,与铝进入液泡密切相关的基因ALS1的表达在yucca中明显减弱,而在xth15中明显增强。用可以表征细胞内铝含量的色素Morin对铝处理后的根尖进行截面观察发现,yucca根尖中滞留于细胞质的铝明显多于xth15。用外施生长素类似物NAA的方法对上述结果进行了验证,发现生长素可以通过改变铝在细胞内的分布进而影响植物对铝的敏感性。在根系铝含量相近的前提下,植物必须很好地协调质外体和共质体的解铝毒机制,才能使植物表现出抗铝性(Zhu et al., 2013c)。

在酸性土壤中,低pH、铝毒害和低磷等逆境条件通常同时存在,然而尚不清楚作物对酸性土壤中这些多因子的适应机制。华南农业大学廖红研究组发现,在酸性土壤中加入磷可以激发植物的铝耐受性,特别

是对于大豆磷高效基因型HN89。外施溶液的pH、铝和磷可以协同改变大豆根的生长和苹果酸盐的分泌。在模拟酸性土壤条件下, HN89可分泌更多的苹果酸盐, 表明根的苹果酸盐分泌对大豆适应酸性土壤的铝毒害和磷缺乏均非常关键。他们从铝处理的HN89根尖克隆到大豆苹果酸盐转运体基因*GmALMT1*。与根的苹果酸盐分泌相同, *GmALMT1*的表达依赖于pH, 在HN89根中其表达被低pH阻断而被铝加磷所促进。*GmALMT1*编码一个定位于根细胞质膜的转运体蛋白, 以一种依赖于细胞外pH和铝的方式介导苹果酸盐的外排。*GmALMT1*介导的根苹果酸盐分泌为大豆耐受铝胁迫所需。该研究结果表明, 根的苹果酸盐分泌是大豆适应酸性土壤的重要机制, 通过*GmALMT1*表达和功能调控, pH、铝和磷3个因子对这一过程进行协同调控(Liang et al., 2013)。

杨树(*Populus*)根系吸收的镉一部分被固定在根部, 另一部分随蒸腾流到达叶片并在其表皮毛基部富集, 还有一部分进一步流向树皮并进行富集。树皮对镉的富集能力很强, 在镉的转运和再分配过程中起关键作用。西北农林科技大学罗志斌研究组应用全基因组基因芯片技术, 发现杨树树皮中响应镉胁迫的基因显著差异表达, 构建了1个杨树响应镉的协同表达基因调控网络, 其中43个核心基因对调控杨树不同生理过程和积累镉起关键作用。转录组水平的调控印证了镉胁迫导致的杨树显微结构、养分和代谢产物的改变, 这三者的协同变化对树皮中镉的积累具有关键作用(He et al., 2013a)。

## 9.5 其它环境胁迫

百草枯是广泛使用的除草剂。在绿色植物中百草枯作用于叶绿体, 使电子从光合系统I传递到氧分子并产生有毒性的活性氧分子, 造成细胞膜伤害和细胞死亡。以往的研究鉴定到一些抗百草枯的杂草类型和拟南芥突变体。拟南芥的百草枯抗性部分通过降低质膜转运体吸收百草枯的量来实现。但是对于百草枯抗性的生物化学机制仍然所知甚少。左建儒研究组对具很强百草枯抗性的拟南芥突变体*paraquat resistant1* (*par1*)进行了鉴定和分析。*PAR1*编码一个定位于高尔基体的类L-type氨基酸转运体蛋白。*par1*突变体对百草枯的吸收效率与野生型类似, 表明其抗性与从细胞外吸收百草枯的过程无关。但是*PAR1*突变导致百草

枯在叶绿体中的积累量下降, 因此*PAR1*可能参与了细胞内向叶绿体中运输百草枯的过程。进一步在水稻中鉴定到类*PAR1*基因*OsPAR1*。在水稻中过量表达*OsPAR1*可导致转基因水稻对百草枯超敏感, 通过RNAi方法降低其表达则可使转基因水稻获得百草枯抗性(Li et al., 2013e)。该研究揭示了一个新的将百草枯主动运输至叶绿体的机制, 同时提供了一条通过基因操作使作物获得百草枯抗性的实用途径。

## 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

形态性状的起源是进化生物学的热点之一。茄科酸浆属(*Physalis*)植物具有全新的花后结构——“中国灯笼”, 即膨大花萼症状, 是花萼随着浆果的生长发育而迅速膨大的结果。中国科学院植物研究所贺超英研究组对“中国灯笼”的器官身份决定过程开展了深入研究, 发现毛酸浆中euAP1类MADS-box基因*MPF3*和*MPF2*及其蛋白产物间的相互作用对“中国灯笼”的发育具有重要作用。*MPF3*通过与*MPF2*的互作以及对*MPF2*基因的遗传互作(抑制)来决定花萼的身份、大小和雄性育性。此外, *MPF2*和*MPF3*可以强烈激活*PFINV4*基因, 后者在水稻等植物中的直系同源基因编码糖分解转运途径中的关键酶。在进化过程中*MPF3*受到正选择, 其氨基酸序列的变化改变了其DNA结合位点甚至整个蛋白质的特异性, 进而形成全新的调控关系或互作式样, 从而使其获得了在“中国灯笼”发育和雄性育性决定中的新功能(Zhao et al., 2013a)。

花瓣缺失的现象在被子植物中普遍存在, 通常是划分植物类群的重要特征之一, 而导致花瓣缺失的原因尚不清楚。中国科学院植物研究所孔宏智研究组对毛茛科植物花瓣缺失的现象开展了深入研究。结果表明, 毛茛科植物花瓣缺失的多次丢失是平行演化的结果, 且与一个花器官身份基因*APETALA3-3*(简称*AP3-3*)的“不表达”密切相关。导致*AP3-3*“不表达”的原因在不同的分支中是不同的: 在大马士革黑种草(*Nigella damascena*)的一个无花瓣园艺品种中, 一个转座子的插入导致了该基因的完全沉默以及花瓣向花萼的同源异型转变; 在瓣蕊唐松草(*Thalictrum petaloideum*)中, 该基因已经完全丢失; 在铁破锣(*Bee-*

*sia calthifolia*)和拟扁果草(*Enemion raddeanum*)中,发生在编码区和调控区的碱基缺失使得该基因不能正常表达;在铁线莲属(*Clematis*)植物中,该基因具有假基因的特征,表达量极低。这些结果表明, *AP3-3*是毛茛科中控制花瓣发育的关键基因,其在不同的分支中因不同的方式表达沉默或下调。该研究澄清了花瓣缺失与*AP3-3*基因表达之间的关系,也为阐明花瓣在毛茛科及其它类群中多次丢失的分子机制奠定了基础(Zhang et al., 2013j)。

温度是影响植物地理分布的一项重要环境因子。研究植物对低温响应的分子机制有助于从分子水平理解植物对当地环境的适应,并为作物遗传育种提供指导。北京大学顾红雅研究组对拟南芥4个自然群体抗寒性分化的分子机制进行了深入研究,发现这4个群体对低温的耐受程度与其生境的1月份平均气温呈负相关,而与一些低温调控基因的表达水平呈正相关。该研究鉴定了一个与抗寒性相关的重要位点,包含3个低温应答转录因子基因*CBF1-3*。有意思的是,除了分布在较寒冷地区的群体之外,其它群体的*CBF2*编码区都有一个核苷酸插入,使其编码的蛋白质不能正常行使功能;在分布于较寒冷地区的群体中,*CBF3*丧失了对低温的应答能力,*CBF2*则经历了低温环境下强烈的自然选择。*CBF*基因的不同突变在不同群体中的固定,反映了拟南芥在长江流域扩张的过程中对不同生境的适应(Kang et al., 2013b)。

基因家族大小变异是导致物种适应性与物种分化的重要原因,但绿色植物中基因家族大小变异的模式尚不清楚。中国科学院植物研究所郭亚龙研究组对杨树(*Populus trichocarpa*)、拟南芥、琴叶拟南芥(*Arabidopsis lyrata*)、高粱(*Sorghum bicolor*)、水稻、江南卷柏(*Selaginella moellendorffii*)、小立碗藓(*Physcomitrella patens*)以及莱茵衣藻(*Chlamydomonas reinhardtii*)这8个代表性植物基因组中的基因家族进行了详尽的分析,揭示了拟南芥基因的起源。研究发现,基因获得与丢失的速率约为0.001 359每基因每百万年,这与酵母、果蝇以及哺乳动物中的速率相似;一些基因家族发生了快速进化,伴随着急剧的扩张或收缩;所有8个基因组共有的2 745个基因家族成员编码了代表绿色植物的核心蛋白质组;拟南芥中有70%的基因能够追溯到4.5亿年前;拟南芥中起源的基因受到了强烈的净化选择,并且更为保守(Guo,

2013)。该研究从全基因组的层面为理解绿色植物基因和基因家族的进化历史和机制提供了新的视角。

在种子植物中,MIKC<sup>C</sup>型MADS-box基因具有丰富的系统进化及功能多样性;而MIKC\*型MADS-box基因在进化过程中只保留了2个古老的分支(P和S),相当保守且特异地在配子体中表达。迄今为止,仅在核心真双子叶模式植物拟南芥中研究了MIKC\*型基因的功能,而对于其在其它物种中的功能仍然未知。中国科学院植物研究所孟征研究组发现水稻中的3个MIKC\*型MADS-box基因(即属于S支的*OsMADS62*和*OsMADS63*以及属于P支的*OsMADS68*)都特异性地在花粉发育后期表达,说明这2个分支的基因对于水稻花粉的发育都是必不可少的;S和P分支基因的蛋白质能够形成异源二聚体,并通过结合下游靶基因启动子区域N10型的CArG-box区激活或抑制靶基因的表达,从而调控花粉的成熟和萌发过程。与拟南芥相比,水稻MIKC\*型基因功能的冗余程度较低。这些结果表明,异源二聚体的MIKC\*型蛋白复合体在花粉发育中的功能很可能在单子叶植物与真双子叶植物的共同祖先中就已经建立(Liu et al., 2013p)。

稻瘟病菌(*Magnaporthe oryzae*)是一种古老的禾本科植物致病菌,对水稻种植是致命性的。禾本科的其它物种中存在抗病基因(即R基因),其编码蛋白质(NBS-LRR蛋白)具有核酸结合位点和亮氨酸重复序列结构域,用这些基因转化水稻,就能赋予水稻稻瘟病抗性。南京大学田大成研究组鉴定出了玉米、高粱、短柄草以及水稻中3个快速进化的R基因家族;并发现玉米、高粱和短柄草中的60个基因中,有15个具有稻瘟病抗性,而来自水稻的20个基因中,有13个有稻瘟病抗性。进一步的研究结果表明,大量的植物抗病基因不仅在物种内具有抗性,在物种间也同样能够发挥作用;来自共同祖先的和存在于同一快速进化家族中的抗病基因保留了相似的对抗快速进化病原菌的功能。根据这一现象,作者提出了一个“限制性多样化”假说,认为无论是抗病基因还是病原菌效应物都只能遵循有限的进化途径寻求适合度的增加(Yang et al., 2013f)。该研究对进一步发掘新的、持久且广谱性的抗病基因有重要的启示,也为研究抗病基因与病原菌效应物的相互作用机制提供了新的线索。

多倍化在被子植物中普遍存在,是被子植物进化的重要力量。多倍化事件发生之后,整个基因组将经

历快速的二倍化过程以重建二倍体。在二倍化过程中, 会持续发生大量的基因丢失事件。以往的研究发现, 二倍化过程中基因的保留和丢失具有显著的偏好性, 然而这一现象背后的机制尚不清楚。中国科学院昆明植物研究所高立志研究组对拟南芥、杨树、大豆、水稻、高粱和玉米这6个植物基因组的全基因组重复现象进行了详尽的分析, 深入研究了基因特征对基因保留和丢失偏好性的影响。研究表明, 基因的进化速率、结构复杂性与GC含量是影响基因保留的重要因素。通过对这些特征的聚类分析可以将这些基因分成3类: 第1类基因进化速率慢, 往往受到剂量平衡效应的影响而被选择保留下来; 第2类基因结构复杂, 更容易发生亚功能化; 第3类基因GC含量高, 则更倾向于发生新功能化。该研究表明, 基因本身的特征对其进化命运具有显著的影响, 有助于进一步理解全基因组重复后基因命运的演化过程(Jiang et al., 2013c)。

异源四倍体物种形成(allotetraploid speciation)是由2个异源二倍体物种杂交产生四倍体物种的过程。北京师范大学郭延平研究组通过对2个四倍体蓍草物种——*Achillea alpina*和*A. wilsoniana*进行的研究, 提出了一个群体遗传学模型, 能够根据祖先和后裔物种的数据来推断四倍体群体的遗传参数。这2个四倍体蓍草是由二倍体祖先*A. acuminata*和*A. asiatica*杂交形成的。叶绿体基因数据表明, 2个四倍体蓍草很可能起源于多次独立的异源多倍化事件, 随后积累了大量突变; 核基因数据表明, 四倍体物种中同源基因重组或基因转换的速率较低, 并且多样性与亲本相比有所下降。采用新模型模拟的结果表明, 四倍体物种形成过程中发生了遗传瓶颈效应, 2个四倍体物种经历了长时间的演化, 同源基因组之间仅有少量的基因交流(Guo et al., 2013d)。

全基因组加倍事件在植物演化过程中屡次发生, 然而仅有少量的全基因组加倍事件能够成功地促进物种形成。多倍体形成初期所面临的主要问题就是核型不稳定性, 这使得物种适合度大大降低。面包小麦三个公认的二倍体祖先分别具有AA、SS(S~B)以及DD基因组, 为同域分布, 其不同组合之间发生异体受精就可能产生可育的异源四倍体。然而仅有SSAA或与之相近的基因组组合才能成功产生四倍体小麦。东北师范大学刘宝研究组新合成了4个异源四倍体小

麦, 其基因组成分别为 $S^{sh}S^{sh}A^m A^m$ 、 $S^l S^l AA$ 、 $S^b S^b DD$ 和AADD, 并对其早期世代进行了核型分析。研究表明,  $S^{sh}S^{sh}A^m A^m$ 和 $S^l S^l AA$ 能够产生快速而持久的稳定核型, 而 $S^b S^b DD$ 和AADD则会导致大量的非整倍性和染色体重组。尽管同源基因之间的非整倍性补偿以及相互易位普遍存在, 但是染色体不稳定性是导致生殖适合度下降的首要原因。另一方面, 在核型稳定的四倍体小麦中, 也发生了重复序列以及同源基因拷贝数目的变化(Zhang et al., 2013f)。在小麦演化过程中, 不断的杂交产生了现在的异源六倍体小麦, 在多倍化过程中染色体和基因组发生了怎样的变化? 刘宝研究组通过对重构的异源六倍体小麦基因组的跨代变化研究, 发现整条染色体的非整倍化在起初的20代中频繁发生, 而结构性变化则很少。非整倍化中常见有非同源染色体的同时丢失和保留, 表现为染色体数目的正常整倍化。这种现象在B基因组中最常见, 而D基因组则相对稳定(Zhang et al., 2013g)。这些结果为进一步了解作物多倍化机制及其进化特性奠定了基础。

在进化过程中, 冗余的基因由于中性选择、适应优势(adaptive benefit)和功能分化等得以保留或丢失。“中央研究院”(中国台湾)黄煊中研究组发现在十字花科植物的花药绒毡层细胞中, 存在一种贮存脂肪和类黄酮的油体(tapetosome), 是花粉外壁发育所必需的, 其主要膜蛋白是油体蛋白Oleosin。一般5~9个Oleosin基因串联排列, 而与十字花科近源的白花菜科(Cleomaceae)植物则没有这些基因和油体结构。转基因研究表明, 在白花菜植物醉蝶花(*Cleome hassleriana*)的花药绒毡层中特异表达Oleosin基因可以形成原始的油体结构(Huang et al., 2013b)。这些结果说明适应优势导致Oleosin基因在十字花科植物中被保留下来。

## 10.2 植物系统学与生物地理学

发现和描述新类群一直是植物分类学研究的重要内容。荨麻科(Urticaceae)属于核心真双子叶植物, 有54属2000余种, 广泛分布于两半球的热带地区, 其中热带亚洲是多样性中心。中国科学院昆明植物研究所孙航研究组根据形态学、微形态学、细胞学及分子系统学等方面的证据, 确立了采自湖北神农架的荨麻科一高大草本植物为一新属, 并以著名植物学家吴征



镒院士的名字命名为征镒麻属(*Zhengyia* T. Deng, D.G. Zhang & H. Sun)。该属包含1个种——征镒麻(*Z. shennongensis* T. Deng, D.G. Zhang & H. Sun)。与其近缘属荨麻属相比,征镒麻属具有一些独特的形态性状:如种子呈椭球形或近球形,表面密被乳状突起,托叶大型、叶状、抱茎等。该研究还首次报道了征镒麻属的染色体数目和核型,探讨了该属在荨麻科的系统位置及性状的适应性进化(Deng et al., 2013)。

毛茛科(*Ranunculaceae*)乌头属(*Aconitum*)的单系问题一直存在争议,很大程度上是由于对青藏高原特有类群露蕊乌头亚属(*A. subg. Gymnaconitum*)的分类处理和系统位置有争议。中国科学院植物研究所陈之端研究组重建了翠雀族的系统发育关系,发现传统的乌头属并不是一个单系,露蕊乌头亚属与广义的翠雀属(*Delphinium*)形成一支。露蕊乌头亚属仅包含1个物种,即露蕊乌头(*G. gymnantrum*),该种具有一些独特的形态性状,如萼片具爪、花瓣具扇形裂片、心皮6–13枚、种子近球形等。综合分子系统发育、分化时间、形态学以及细胞核学的证据,他们将露蕊乌头亚属提升为属的分类等级——露蕊乌头属(*Gymnaconitum* (Stapf) W. Wang & Z. D. Chen)(Wang et al., 2013p)。

喜马拉雅-横断山区是一个生物多样性热点区域。已有研究表明地质事件介导的异域分化是该地区物种形成的主要机制,但缺乏有力证据。中国科学院昆明植物研究所李德铎研究组以喜马拉雅-横断山地区特有的第三纪孑遗植物喜马拉雅红豆杉(*Taxus wallichiana*)为研究对象,综合运用分子谱系地理学、居群遗传学和生态位模拟等方法,并结合气候数据和古环境资料,探讨了喜马拉雅红豆杉物种形成和居群的演化机制。结果表明,喜马拉雅红豆杉包含2个明显不同的支系,大约在420万年前分化形成,这一时间正好与青藏高原最近一次快速隆升及其造成的气候变化相吻合。生态位模拟分析结果显示,这2个支系在末次冰期最盛时的分布区要比末次间冰期和目前的分布区小,说明这2个谱系的居群在末次冰期时发生了扩张。这和该地区之前“冰期收缩-间冰期扩张”的研究结果相反。以上结果意味着喜马拉雅-横断山地区的物种演化过程受到该地区地质和气候事件的共同影响,物种演化的过程可能比人们之前想象的复杂(Liu et al., 2013b)。

研究森林优势树种对古地质和气候变化的响应对理解其近期演化及种群动态至关重要。刘建全研究组以青藏高原东部和南部地区森林的优势树种——丽江云杉(*Picea likiangensis*)为研究对象,通过分析多个位点的遗传变化,对来自22个自然分布群体的177个个体进行了深入研究。结果表明,与之前的分类学界定相似,丽江云杉包含3个不同的支系,其分化发生于上新世,受到上新世青藏高原隆升以及第四纪气候波动的强烈影响。群体遗传结构的模拟显示,在青藏高原第四纪冰期最盛时,有2个变种的群体规模得到扩张,而另1个变种群体规模的扩张要早于这一时期,可能是在上新世青藏高原隆升之后发生的。该项研究表明,上新世到中新世期间的地质和气候变化是导致青藏高原生物多样性热点地区优势树种内分化和分布范围变迁的重要因素(Li et al., 2013f)。

对稻属(*Oryza*)植物的系统发育和演化已有很多研究,但是如何可靠地估算稻属植物主要支系的分化时间和祖先物种有效群体大小依然是比较困难的问题。中国科学院植物研究所葛颂研究组对稻属6个二倍体基因组中的106个单拷贝核基因序列进行取样测序,利用松散分子钟的方法分析了物种分化时间,并采用最大似然和贝叶斯法评估祖先有效群体大小。结果发现,稻属植物起源于中新世中期(大约1 300–1 500万年前),之后经历了2次快速分化事件:第1次快速分化事件涉及现存的F/G基因组与已灭绝的H/J/K基因组的分化;第2次快速分化事件产生了A、B和C基因组。研究还发现,稻属植物祖先的有效群体大小远大于稻属现存种(Zou et al., 2013b)。该研究有助于进一步了解稻属植物的演化历史,为理解植物分化的模式和机制提供了新的视角。

## 11 植物生态与环境生物学

全球变暖可能会改变陆地生态系统的碳循环过程,进而加剧全球变暖。然而,我们并不清楚生态系统碳循环是如何响应并反馈的。复旦大学李博研究组采用Meta分析方法定量研究了生态系统碳循环中18个不同变量对增温实验的响应情况,并评估了生态系统碳循环对气候变暖的反馈效应。其研究表明植物输出的碳通量基本上抵消了增温效应,直接导致植物凋落物和土壤碳含量增加,预示着气候变暖不会从陆地生态

系统得到强烈的正反馈。植物碳储量和生态系统间净生态系统交换量的增加预示着陆地生态系统在全球变暖的背景下有可能是一个微弱的碳汇而非碳源(Lu et al., 2013a)。

作为地球第三极, 青藏高原在过去几十年经历了显著的气候变暖。近年来关于高原植被生长季节开始日期(SOS)延迟的观点屡受质疑, 但导致延迟的原因尚不明晰。中国科学院地理科学与资源研究所张扬建研究组通过整合3个长时间序列GIMMS(1982–2006)、SPOT-WGT(1998–2011)和MODIS(2000–2011)归一化植被指数(NDVI)数据集, 得出青藏高原高山植被从1982年至2011年经历了一个持续提前的过程, 速率为1.04天/年, 说明青藏高原植被生态系统对全球气候变化有着明显的正响应(Zhang et al., 2013c)。但中国科学院青藏高原研究所沈妙根研究组则持不同观点, 认为他们没有排除非生长季NDVI增长的干扰, 故没有明显的证据表明青藏高原在过去10年返青日期持续提前(Shen et al., 2013c)。

近年来, 塑料温室大棚蔬菜种植(PGVC)发展迅速, 与传统的农业种植方式相比, 具有延长作物生长季、提高作物产量、增强土壤固碳、减少耗水量及小范围内改善土壤质量等优势, 但也产生了(如温室气体排放和废弃塑料污染等)环境问题。塑料温室种植是否能在蔬菜供给之外加强区域生态系统服务? 针对这一问题, 浙江大学常杰研究组回顾过去对PGVC的研究并确定了未来的研究重点, 同时全面评估了该种植方法对区域生态系统的服务功能及其环境和社会经济效益(Chang et al., 2013b)。

微生物多样性一般高于植物多样性, 但两者之间的关系尚不清楚。中国科学院微生物研究所郭良栋研究组与植物研究所马克平研究组合作, 在中国亚热带森林进行了外生菌根真菌与植物多样性水平梯度关系的研究。结果表明, 外生菌根真菌多样性水平与寄主植物多样性水平呈正相关, 且这种关系在寄主植物的属水平比科和种水平更显著, 专一寄生微生物对寄主植物的系统发育依存度高(Gao et al., 2013a)。

在植物丧失程度的评估过程中, 物种的“不充分检测”是困扰保护生物学家们的技术难题; 在物种分布的模拟研究中, 错误处理“负样本数据”将会歪曲人们对物种分布的认识。中国科学院植物研究所陈国科研究组基于瑞士生物多样性监测数据, 应用 site-

occupancy模型的分析手段, 在景观尺度上估计了负样本数据存在的概率, 为减少植物和其它生物研究中可能会严重影响物种分布结果的观测错误提供了帮助(Chen et al., 2013b)。

牲畜放牧是干旱和半干旱地区一种常见的土地使用方式, 在这些生态系统建立能够保护植被和保持生产力的可持续放牧制度非常重要。北京林业大学于飞海研究组在2007–2009年期间, 通过在季节性放牧和禁牧条件下对内蒙古牲畜的主要饲料来源锦鸡儿群落进行监测, 并通过构建积分投影模型(IPM)分析并评估了季节性放牧对锦鸡儿种群的动态影响。研究结果表明, 季节性放牧并没有影响灌木的增长率, 放牧强度适中或者有大量成熟个体存在时, 锦鸡儿种群可以延续(Li et al., 2013k)。

自然界中的植物种群往往呈聚集分布, 探索并衡量产生这种聚集格局的生态学机制一直以来是生态学研究的重点和难点之一。为推进这一方向的研究, 浙江大学于明坚研究组从理论和方法上进行创新, 提出了基于现代空间统计学的空间方差分解法。该方法弥补了以往研究中缺乏准确估计不同聚集机制重要性的缺陷, 并首次确定了在种群水平估计不同聚集过程的相对重要性。他们运用此方法检验了热带、亚热带和温带3个森林动态大样地的植物群落内341个植物种群空间分布的形成机制(Shen et al., 2013a)。该研究提供了探讨物种聚集方式的新视角, 发现一直以来被其它研究忽视的非生境性聚集过程对这些植物分布的影响比生境因素的作用更强烈, 同时首次揭示了不同聚集过程的相对重要性存在较大的种间差异。

普通野生稻在中国的分布跨越了较大的地理范围, 表现出明显的生态群变异, 从而为研究普通野生稻沿地理分布的格局及其适应机制, 验证环境因子、生理因子和遗传因子对物种分布格局的影响提供了合适的材料。中国科学院武汉植物园刘贵华研究组对中国6个省份的34个普通野生稻自然种群的形态性状进行了考察, 并进行了同质种植园的移栽实验。其研究表明, 对极端低温的耐受性和生殖与生长之间不对称的变化是限制普通野生稻向北扩张的主要因素(Zhou et al., 2013e)。该研究对理解普通野生稻地理分布限制的形成机制及其对全球变化的响应趋势具有重要意义。

目前, 生物量与密度间关系争论的焦点是自疏指

数, 自疏线截距及其变化规律则较少受到重视。此外, 所关注的大部分环境因子属于非生物因子, 而生物因子(如初始播种密度)如何影响生物量-密度关系目前仍不清楚。中国科学院东北地理与农业生态研究所(东北师范大学)周道玮研究组以一年生草本植物荞麦为实验材料, 通过对不同高种植密度荞麦种群的总生物量-密度(B-N)异速比例关系的独立回归分析发现, 自疏轨迹受种群初始密度的影响; 单一种群的自疏轨迹不能反映同一物种不同种群均遵循的自疏边界线。虽然分别基于单个种群与多个种群的B-N异速关系模型间存在相互制约的关系, 但二者有着本质的区别, 它们反映不同的生物学过程(Li et al., 2013g)。

鉴定和量化影响群落物种共存的机制是当今森林生态学研究的热点之一。马克平研究组通过对物种丰富的古田山亚热带森林中5种重要植物功能性状空间分布聚散性的研究发现, 样地中大部分性状呈聚集分布, 揭示了群落中物种共存的非随机性成因; 并进一步用方差分解量化各因子解释量, 所得结果验证了生境过滤在群落形成过程中的重要性。而空间因子的次要重要性也证明了扩散限制亦是决定物种共存的重要因子, 系统发育关系在性状分布中未起到显著作用, 说明只利用系统发育信息无法解释群落物种的共存, 同时也揭示了利用系统发育信息完全替代功能性状信息不可取(Liu et al., 2013n)。

我国黄土高原水土流失极为严重, 给黄河下游的防洪、治洪和经济发展带来了很大的压力。各级政府在植树造林过程中, 不了解黄土高原的自然植被状况, 在植被恢复过程中选择了不合适的植物, 产生了诸如植被成活率低、土壤侵蚀和沙漠化加重、水资源短缺加重等许多负面效应。中国科学院地质与地球物理研究所姜文英研究组通过分析黄土高原不同区域的孢粉组合, 重建了史前自然植被。结果显示, 最近2万年以来, 黄土高原植被主要为禾本科植物和菊科的草(Jiang et al., 2013d)。该成果首次明确了黄土高原退耕还草的具体种类, 为黄土高原生态重建和可持续发展提供了指导性科学依据。

有关外来植物入侵机制的理论或假说很多, 但研究多种理论或假说对同一外来植物成功入侵的作用的案例较少。中国科学院西双版纳热带植物园冯玉龙研究组探讨了多种入侵机制对我国恶性入侵植物飞机草成功入侵的贡献。研究显示, 飞机草可能通过进

化提高竞争能力并降低天敌的防御能力, 从而入侵种群, 即支持增强竞争能力的进化假说; 增强竞争能力的进化、先天的竞争优势、本地植物的生物阻抗和新化学武器可能共同推动了飞机草的成功入侵, 说明同时在多种环境条件下研究多个互不排斥的入侵机制或假说至关重要(Qin et al., 2013)。

带菌昆虫与其所传病毒之间存在着间接的互惠共生关系, 并促进其所传病毒病的流行; 但很少有人研究植物防御化合物如何响应这种共生关系。浙江大学栾军波研究组证明病毒可抑制寄主植物中萜类物质相关的防御途径, 从而促进其与烟粉虱间接互惠关系的建立(Luan et al., 2013)。

为了研究无花果和传粉小蜂之间的相互关系以及气候对其遗传结构的影响, “国立”台湾大学吴文哲研究组对台湾及其附近岛屿上2个薜荔品种及本地薜荔、爱玉子和传粉榕小蜂进行了细胞质和细胞核基因测序, 并用微卫星基因分型技术进行了测定。研究结果显示, 爱玉子的传粉榕小蜂与本地薜荔的传粉榕小蜂基因不同, 前者具有较强的抗寒性, 这有助于其在寒冷时期种群数量的扩增, 推测传粉榕小蜂在薜荔的物种渐渗中起重要作用(Wang et al., 2013e)。

共存于同一群落中的近缘物种, 如何避免种间杂交和种间生殖干扰? 前人认为当同属植物享有共同的传粉者时, 如果同一传粉者身体的不同部位携带不同种的花粉, 将可避免种间传粉, 实现共存。然而, 这种“马先蒿式”的生殖隔离机制一直缺乏实验证据。武汉大学黄双全研究组利用花粉染色法研究发现, 每种马先蒿的花粉在熊蜂虫体都有一个主要的落置部位, 该部位对应于同种植物柱头接触虫体的部位, 从而提高了种内传粉的精确性, 降低了种间花粉的干扰(Huang and Shi, 2013)。为进一步探讨群落中主要为泛化传粉网络的物种如何共存, 该研究组还对异种花粉传递的网络进行了探索, 并构建了国际上第1个植物之间异种花粉流动的有向网络, 阐明了群落中花粉干扰的模式、结构及影响因素, 将传粉网络的研究深入到了花粉流层面, 为植物群落的构建模式提供了依据(Fang and Huang, 2013)。

**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!

袁明 (中国农业大学)  
 瞿礼嘉 (北京大学)  
 王小菁 (华南师范大学)  
 钱前 (中国水稻研究所)  
 杨维才 (中国科学院遗传与发育生物学研究所)  
 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

- Cao LY, Wang LH, Zheng M, Cao H, Ding L, Zhang XL, Fu Y (2013a). Arabidopsis AUGMIN subunit 8 is a microtubule plus-end binding protein that promotes microtubule reorientation in hypocotyls. *Plant Cell* **25**, 2187–2201.
- Cao MJ, Wang Z, Wirtz M, Hell R, Oliver DJ, Xiang CB (2013b). SULTR3;1 is a chloroplast-localized sulfate transporter in *Arabidopsis thaliana*. *Plant J* **73**, 607–616.
- Chang C, Yu D, Jiao J, Jing S, Schul-zeLefert P, Shen QH (2013a). Barley MLA immune receptors directly interfere with antagonistically acting transcription factors to initiate disease resistance signaling. *Plant Cell* **25**, 1158–1173.
- Chang J, Wu X, Wang Y, Meyerson LA, Gu BJ, Min Y, Xue H, Peng CH, Ge Y (2013b). Does growing vegetables in plastic greenhouses enhance regional ecosystem services beyond the food supply? *Front Ecol Environ* **11**, 43–49.
- Chen DQ, Xu G, Tang WJ, Jing YJ, Ji Q, Fei ZJ, Lin RC (2013a). Antagonistic basic helix-loop-helix/bZIP transcription factors form transcriptional modules that integrate light and reactive oxygen species signaling in Arabidopsis. *Plant Cell* **25**, 1657–1673.
- Chen GK, Kéry M, Plattner M, Ma KP, Gardner B (2013b). Imperfect detection is the rule rather than the exception in plant distribution studies. *J Ecol* **10**, 183–190.
- Chen LG, Zhang LP, Li DB, Wang F, Yu DQ (2013c). WRKY8 transcription factor functions in the TMV-cg defense response by mediating both abscisic acid and ethylene signaling in Arabidopsis. *Proc Natl Acad Sci USA* **110**, 8732–8737.
- Chen LJ, Wuriyangan H, Zhang YQ, Duan KX, Chen HW, Li QT, Lu X, He SJ, Ma B, Zhang WK, Lin Q, Chen SY, Zhang JS (2013d). An S-domain receptor-like kinase, OsSIK2, confers abiotic stress tolerance and delays dark-induced leaf senescence in rice. *Plant Physiol* **163**, 1752–1765.
- Chen Q, Chen X, Wang Q, Zhang F, Lou Z, Zhang Q, Zhou DX (2013e). Structural basis of a histone H3 lysine 4 demethylase required for stem elongation in rice. *PLoS Genet* **9**, e1003239.
- Chen X, Shi J, Hao X, Liu H, Shi J, Wu Y, Wu Z, Chen M, Wu P, Mao C (2013f). OsORC3 is required for lateral root development in rice. *Plant J* **74**, 339–350.
- Chen Y, Xu Y, Luo W, Li W, Chen N, Zhang D, Chong K (2013g). The F-box protein OsFBK12 targets OsSAMS1 for degradation and affects pleiotropic phenotypes, including leaf senescence, in rice. *Plant Physiol* **163**, 1673–1685.
- Cheng MC, Liao PM, Kuo WW, Lin TP (2013a). The Arabidopsis ETHYLENE RESPONSE FACTOR1 regulates abiotic stress-responsive gene expression by binding to different *cis*-acting elements in response to different stress signals. *Plant Physiol* **162**, 1566–1582.
- Cheng Y, Cao L, Wang S, Li YP, Shi XZ, Liu H, Li LX, Zhang ZL, Fowke LC, Wang H, Zhou YM (2013b). Downregulation of multiple CDK inhibitor *ICK/KRP* genes upregulates the E2F pathway and increases cell proliferation, and organ and seed sizes in Arabidopsis. *Plant J* **75**, 642–655.
- Cheng ZJ, Wang L, Sun W, Zhang Y, Zhou C, Su YH, Li W, Sun TT, Zhao XY, Li XG, Cheng YF, Zhao YD, Xie Q, Zhang XS (2013c). Pattern of auxin and cytokinin responses for shoot meristem induction results from the regulation of cytokinin biosynthesis by AUXIN RESPONSE FACTOR3. *Plant Physiol* **161**, 240–251.
- Cui D, Zhao J, Jing Y, Fan M, Liu J, Wang Z, Xin W, Hu Y (2013a). The Arabidopsis IDD14, IDD15, and IDD16 cooperatively regulate lateral organ morphogenesis and gravitropism by promoting auxin biosynthesis and transport. *PLoS Genet* **9**, e1003759.
- Cui XK, Jin P, Cui X, Gu LF, Lu ZK, Xue YM, Wei LY, Qi JF, Song XW, Luo M, An GH, Cao XF (2013b). Control of transposon activity by a histone H3K4 demethylase in rice. *Proc Natl Acad Sci USA* **110**, 1953–1958.
- Deng T, Kim C, Zhang DG, Zhang JW, Li ZM, Nie ZL, Sun H (2013). *Zhengyia shennongensis*: a new bulbiferous genus and species of the nettle family (Urticaceae) from central China exhibiting parallel evolution of the bulbil trait. *Taxon* **62**, 89–99.
- Ding ZJ, Yan JY, Xu XY, Li GX, Zheng SJ (2013). WRKY46 functions as a transcriptional repressor of *ALMT*, regulating aluminum-induced malate secretion in Arabidopsis.

- Plant J* **76**, 825–835.
- Dong H, Fei GL, Wu CY, Wu FQ, Sun YY, Chen MJ, Ren YL, Zhou KN, Cheng ZJ, Wang JL, Jiang L, Zhang X, Guo XP, Lei CL, Su N, Wang H, Wan JM** (2013a). A rice virescent-yellow leaf mutant reveals new insights into the role and assembly of plastid caseinolytic protease in higher plants. *Plant Physiol* **162**, 1867–1880.
- Dong TT, Hu ZL, Deng L, Wang Y, Zhu MK, Zhang JL, Chen GP** (2013b). A tomato MADS-Box transcription factor, SIMADS1, acts as a negative regulator of fruit ripening. *Plant Physiol* **163**, 1026–1036.
- Dong W, Wang MC, Xu F, Quan TY, Peng KQ, Xiao LT, Xia GM** (2013c). Wheat oxophytodienoate reductase gene *TaOPR1* confers salinity tolerance via enhancement of abscisic acid signaling and reactive oxygen species scavenging. *Plant Physiol* **161**, 1217–1228.
- Dong ZB, Jiang C, Chen XX, Zhang T, Ding L, Song WB, Luo HB, Lai JS, Chen HB, Liu RY, Zhang XL, Jin WW** (2013d). Maize LAZY1 mediates shoot gravitropism and inflorescence development through regulating auxin transport, auxin signaling, and light response. *Plant Physiol* **163**, 1306–1322.
- Du ZY, Chen MX, Chen QF, Xiao S, Chye ML** (2013). Arabidopsis acyl-CoA-binding protein ACBP1 participates in the regulation of seed germination and seedling development. *Plant J* **74**, 294–309.
- Fang Q, Huang SQ** (2013). A directed network analysis of heterospecific pollen transfer in a biodiverse community. *Ecology* **94**, 1176–1185.
- Feng J, Wang C, Chen QG, Chen H, Ren B, Li XM, Zuo JR** (2013). S-nitrosylation of phosphotransfer proteins represses cytokinin signaling. *Nat Commun* **4**, 1529.
- Fu SL, Lv ZL, Gao Z, Wu HJ, Pang JL, Zhang B, Dong QH, Guo X, Wang XJ, Birchler JA, Han FP** (2013a). *De novo* centromere formation on a chromosome fragment in maize. *Proc Natl Acad Sci USA* **110**, 6033–6036.
- Fu YL, Zhang GB, Lv XF, Guan Y, Yi HY, Gong JM** (2013b). Arabidopsis histone methylase CAU1/PRMT5/SKB1 acts as an epigenetic suppressor of the calcium signaling gene *CAS* to mediate stomatal closure in response to extracellular calcium. *Plant Cell* **25**, 2878–2891.
- Gan L, Zhang CY, Wang XD, Wang H, Long Y, Yin YT, Li DR, Tian JH, Li ZY, Lin ZW, Yu LJ, Li MT** (2013). Proteomic and comparative genomic analysis of two *Brassica napus* lines differing in oil content. *J Proteome Res* **12**, 4965–4978.
- Gao C, Shi NN, Liu YX, Peay KG, Zheng Y, Ding Q, Mi XC, Ma KP, Wubet T, Buscot F, Guo LD** (2013a). Host plant genus-level diversity is the best predictor of ectomycorrhizal fungal diversity in a Chinese subtropical forest. *Mol Ecol* **22**, 3403–3414.
- Gao H, Zheng XM, Fei G, Chen J, Jin M, Ren Y, Wu W, Zhou K, Sheng P, Zhou F, Jiang L, Wang J, Zhang X, Guo X, Wang JL, Cheng Z, Wu C, Wang H, Wan JM** (2013b). *Ehd4* encodes a novel and *Oryza*-genus-specific regulator of photoperiodic flowering in rice. *PLoS Genet* **9**, e1003281.
- Gao YF, Liu H, An CJ, Shi YH, Liu X, Yuan WQ, Zhang B, Yang J, Yu CX, Gao HB** (2013c). Arabidopsis FRS4/CPD25 and FHY3/CPD45 work cooperatively to promote the expression of the chloroplast division gene *ARC5* and chloroplast division. *Plant J* **75**, 795–807.
- Gao ZY, Zhao SC, He WM, Guo LB, Peng YL, Wang JJ, Guo XS, Zhang XM, Rao YC, Zhang C, Dong GJ, Zheng FY, Lu CX, Hu J, Zhou Q, Liu HJ, Wu HY, Xu J, Ni PX, Zeng DL, Liu DH, Tian P, Gong LH, Ye C, Zhang GH, Wang J, Tian FK, Xue DW, Liao Y, Zhu L, Chen MS, Li JY, Cheng SH, Zhang GY, Wang J, Qian Q** (2013d). Dissecting yield-associated loci in super hybrid rice by resequencing recombinant inbred lines and improving parental genome sequences. *Proc Natl Acad Sci USA* **110**, 14492–14497.
- Ge P, Hao P, Cao M, Guo G, Lü D, Subburaj S, Li X, Yan Y, Xiao J, Ma W, Yan Y** (2013). iTRAQ-based quantitative proteomic analysis reveals new metabolic pathways of wheat seedling growth under hydrogen peroxide stress. *Proteomics* **13**, 3046–3058.
- Gong L, Chen W, Gao Y, Liu X, Zhang H, Xu C, Yu S, Zhang Q, Luo J** (2013). Genetic analysis of the metabolome exemplified using a rice population. *Proc Natl Acad Sci USA* **110**, 20320–20325.
- Guo S, Xu Y, Liu H, Mao Z, Zhang C, Ma Y, Zhang Q, Meng Z, Chong K** (2013a). The interaction between OsMADS57 and OsTB1 modulates rice tillering via DWARF14. *Nat Commun* **4**, 1566.
- Guo SG, Zhang JG, Sun HH, Salse J, Lucas WJ, Zhang HY, Zheng Y, Mao LY, Ren Y, Wang ZW, Min JM, Guo XS, Murat F, Ham BK, Zhang ZL, Gao S, Huang MY, Xu YM, Zhong SL, Bombarely A, Mueller LA, Zhao H, He HJ, Zhang Y, Zhang ZH, Huang SW, Tan T, Pang E, Lin K, Hu Q, Kuang HH, Ni PX, Wang B, Liu JG, Kou QH, Hou WJ, Zou XH, Jiang J, Gong GY, Klee K, Schoof HK, Huang Y, Hu XS, Dong SS, Liang DQ, Wang J, Wu K, Xia Y, Zhao X, Zheng ZQ, Xing M, Liang XM, Huang**

- BQ, Lv T, Wang JY, Yin Y, Yi HP, Li RQ, Wu MZ, Levi A, Zhang XP, Giovannoni JJ, Wang J, Li YF, Fei ZJ, Xu Y (2013b). The draft genome of watermelon (*Citrullus lanatus*) and resequencing of 20 diverse accessions. *Nat Genet* **45**, 51–58.
- Guo X, Hou X, Fang J, Wei P, Xu B, Chen M, Feng Y, Chu C (2013c). The rice *GERMINATION DEFECTIVE1*, encoding a B3 domain transcriptional repressor, regulates seed germination and seedling development by integrating GA and carbohydrate metabolism. *Plant J* **75**, 403–416.
- Guo YL (2013). Gene family evolution in green plants with emphasis on the origination and evolution of *Arabidopsis thaliana* genes. *Plant J* **73**, 941–951.
- Guo YP, Tong XY, Wang LW, Vogl C (2013d). A population genetic model to infer allotetraploid speciation and long-term evolution applied to two yarrow species. *New Phytol* **199**, 609–621.
- Han LB, Li YB, Wang HY, Wu XM, Li CL, Luo M, Wu SJ, Kong ZS, Pei Y, Jiao GL, Xia GX (2013). The dual functions of WLIM1a in cell elongation and secondary wall formation in developing cotton fibers. *Plant Cell* **25**, 4421–4438.
- He J, Li H, Luo J, Ma C, Li S, Qu L, Gai Y, Jiang X, Janz D, Polle A, Tyree M, Luo Z (2013a). A transcriptomic network underlies microstructural and physiological responses to cadmium in *Populus × canescens*. *Plant Physiol* **162**, 424–439.
- He JM, Ma XG, Zhang Y, Sun TF, Xu FF, Chen YP, Liu X, Yue M (2013b). Role and interrelationship of Gα protein, hydrogen peroxide, and nitric oxide in ultraviolet B induced stomatal closure in *Arabidopsis* leaves. *Plant Physiol* **161**, 1570–1583.
- He NJ, Zhang C, Qi XW, Zhao SC, Tao Y, Yang GJ, Lee TH, Wang XY, Cai QL, Li D, Lu MZ, Liao ST, Luo GQ, He RJ, Tan X, Xu YM, Li T, Zhao AC, Jia L, Fu Q, Zeng QW, Gao C, Ma B, Liang JB, Wang XL, Shang JZ, Song PH, Wu HY, Fan L, Wang Q, Shuai Q, Zhu JJ, Wei CJ, Zhu-Salzman KY, Jin DC, Wang JP, Liu T, Yu MD, Tang CM, Wang ZJ, Dai FW, Chen JF, Liu Y, Zhao T, Lin TB, Zhang SG, Wang JY, Wang J, Yang HM, Yang GW, Wang J, Paterson AH, Xia QY, Ji DF, Xiang ZH (2013c). Draft genome sequence of the mulberry tree *Morus notabilis*. *Nat Commun* **4**, 2445.
- He Q, Chen L, Xu Y, Yu W (2013d). Identification of centromeric and telomeric DNA-binding proteins in rice. *Proteomics* **13**, 826–832.
- Hsu FC, Chou MY, Chou SJ, Li YR, Peng HP, Shih MC (2013). Submergence confers immunity mediated by the WRKY22 transcription factor in *Arabidopsis*. *Plant Cell* **25**, 2699–2713.
- Hsu PK, Tsay YF (2013). Two phloem nitrate transporters, NRT1.11 and NRT1.1, are important for redistributing xylem-borne nitrate to enhance plant growth. *Plant Physiol* **163**, 844–856.
- Hu P, Zhou W, Cheng ZW, Fan M, Wang L, Xie DX (2013a). JAV1 controls jasmonate-regulated plant defense. *Mol Cell* **50**, 504–515.
- Hu X, Qian Q, Xu T, Zhang Y, Dong G, Gao T, Xie Q, Xue Y (2013b). The U-box E3 ubiquitin ligase TUD1 functions with a heterotrimeric Gα subunit to regulate brassinosteroid-mediated growth in rice. *PLoS Genet* **9**, e1003391.
- Hu YR, Chen LG, Wang HP, Zhang LP, Wang F, Yu DQ (2013c). *Arabidopsis* transcription factor WRKY8 functions antagonistically with its interacting partner VQ9 to modulate salinity stress tolerance. *Plant J* **74**, 730–745.
- Hu YR, Jiang LQ, Wang F, Yu DQ (2013d). Jasmonate regulates the INDUCER OF CBF EXPRESSION–C–REPEAT BINDING FACTOR/DRE BINDING FACTOR1 cascade and freezing tolerance in *Arabidopsis*. *Plant Cell* **25**, 2907–2924.
- Huang CF, Miki D, Tang K, Zhang HR, He XJ, Zhu JK (2013a). A pre-mRNA splicing factor is required for RNA-directed DNA methylation in *Arabidopsis*. *PLoS Genet* **9**, e1003779.
- Huang CY, Chen PY, Huang MD, Tsou CH, Jane WN, Huang AHC (2013b). Tandem oleosin genes in a cluster acquired in Brassicaceae created tapetosomes and conferred additive benefit of pollen vigor. *Proc Natl Acad Sci USA* **110**, 14480–14485.
- Huang GQ, Gong SY, Xu WL, Li W, Li P, Zhang CJ, Li DD, Zheng Y, Li FG, Li XB (2013c). A fasciclin-like arabinogalactan protein, GhFLA1, is involved in fiber initiation and elongation of cotton. *Plant Physiol* **161**, 1278–1290.
- Huang SQ, Shi XQ (2013). Floral isolation in *Pedicularis*: how do congeners with shared pollinators minimize reproductive interference. *New Phytol* **199**, 858–865.
- Huang SX, Ding J, Deng DJ, Tang W, Sun HH, Liu DY, Zhang L, Niu XL, Zhang X, Meng M, Yu JD, Liu J, Han Y, Shi W, Zhang DF, Cao Q, Wei ZJ, Cui YL, Xia YH, Zeng HP, Bao K, Lin L, Min Y, Zhang H, Miao M, Tang XF, Zhu YY, Sui Y, Li GW, Sun HJ, Yue JY, Sun JQ, Liu FF, Zhou LQ, Lei L, Zheng XQ, Liu M, Huang L, Song

- J, Xu CH, Li JW, Ye KY, Zhong SL, Lu BR, He GH, Xiao FM, Wang HL, Zheng HK, Fei ZJ, Liu YS (2013d). Draft genome of the kiwifruit *Actinidia chinensis*. *Nat Commun* **4**, 2640.
- Huang XS, Wang W, Zhang Q, Liu JH (2013e). A basic helix-loop-helix transcription factor, PtrbHLH, of *Poncirus trifoliata* confers cold tolerance and modulates peroxidase-mediated scavenging of hydrogen peroxide. *Plant Physiol* **162**, 1178–1194.
- Huang XY, Niu J, Sun MX, Zhu J, Gao F, Yang J, Zhou Q, Yang ZN (2013f). CYCLIN-DEPENDENT KINASE G1 is associated with the spliceosome to regulate *CALLOSE SYNTHASE5* splicing and pollen wall formation in *Arabidopsis*. *Plant Cell* **25**, 637–648.
- Jia G, Huang X, Zhi H, Zhao Y, Zhao Q, Li W, Chai Y, Yang L, Liu K, Lu H, Zhu C, Lu Y, Zhou C, Fan D, Weng Q, Guo Y, Huang T, Zhang L, Feng Q, Hao H, Liu H, Lu P, Zhang N, Li Y, Guo E, Wang S, Wang S, Liu J, Zhang W, Chen G, Zhang B, Li W, Wang Y, Li H, Zhao B, Li J, Diao X, Han B (2013a). A haplotype map of genomic variations and genome-wide association studies of agronomic traits in foxtail millet (*Setaria italica*). *Nat Genet* **45**, 957–961.
- Jia HF, Wang YH, Sun MZ, Li BB, Han Y, Zhao YX, Li XL, Ding N, Li C, Ji WL, Jia WS (2013b). Sucrose functions as a signal involved in the regulation of strawberry fruit development and ripening. *New Phytol* **198**, 453–465.
- Jia HL, Li JS, Zhu JG, Fan TT, Qian D, Zhou YL, Wang JJ, Ren HY, Xiang Y, An LZ (2013c). Arabidopsis CROLIN1, a novel plant actin-binding protein, functions in cross-linking and stabilizing actin filaments. *J Biol Chem* **288**, 32277–32288.
- Jia JZ, Zhao SC, Kong XY, Li YR, Zhao GY, He WM, Appels R, Pfeifer M, Tao Y, Zhang XY, Jing RL, Zhang C, Ma YZ, Gao LF, Gao C, Spannagl M, Mayer KFX, Li D, Pan SK, Zheng FY, Hu Q, Xia XC, Li JW, Liang QS, Chen J, Wicker T, Gou CY, Kuang HH, He GY, Luo YD, Keller B, Xia QJ, Lu P, Wang JY, Zou HF, Zhang RZ, Xu JY, Gao JL, Middleton C, Quan ZW, Liu GM, Wang J, International Wheat Genome Sequencing Consortium, Yang HM, Liu X, He ZH, Mao L, Wang J (2013d). *Aegilops tauschii* draft genome sequence reveals a gene repertoire for wheat adaptation. *Nature* **496**, 91–95.
- Jiang L, Liu X, Xiong G, Liu H, Chen F, Wang L, Meng X, Liu G, Yu H, Yuan Y, Yi W, Zhao L, Ma H, He Y, Wu Z, Melcher K, Qian Q, Xu H, Wang Y, Li J (2013a). DWARF 53 acts as a repressor of strigolactone signaling in rice. *Nature* **504**, 401–405.
- Jiang L, Liu YY, Sun H, Han YT, Li JL, Li CK, Guo WZ, Meng HY, Li S, Fan YL, Zhang CY (2013b). The mitochondrial folylpolyglutamate synthetase gene is required for nitrogen utilization during early seedling development in *Arabidopsis*. *Plant Physiol* **161**, 971–989.
- Jiang WK, Liu YL, Xia EH, Gao LZ (2013c). Prevalent role of gene features in determining evolutionary fates of whole-genome duplication duplicated genes in flowering plants. *Plant Physiol* **161**, 1844–1861.
- Jiang WY, Cheng YF, Yang XX, Yang SL (2013d). Chinese Loess Plateau vegetation since the Last Glacial Maximum and its implications for vegetation restoration. *J Appl Ecol* **50**, 440–448.
- Jing Y, Zhang D, Wang X, Tang W, Wang W, Huai J, Xu G, Chen D, Li Y, Lin R (2013). Arabidopsis chromatin remodeling factor PICKLE interacts with transcription factor HY5 to regulate hypocotyl cell elongation. *Plant Cell* **25**, 242–256.
- Jones A (2014). President's letter. *ASPB News* **41**(2), 1–4.
- Kang B, Zhang Z, Wang L, Zheng L, Mao W, Li M, Wu Y, Wu P, Mo X (2013a). OsCYP2, a chaperone involved in degradation of auxin-responsive proteins, plays crucial roles in rice lateral root initiation. *Plant J* **74**, 86–97.
- Kang JQ, Zhang HT, Sun TS, Shi YH, Wang JQ, Zhang BC, Wang ZH, Zhou YH, Gu HY (2013b). Natural variation of *C-repeat-binding factor* (CBFs) genes is a major cause of divergence in freezing tolerance among a group of *Arabidopsis thaliana* populations along the Yangtze River in China. *New Phytol* **199**, 1069–1080.
- Kuo WY, Huang CH, Liu AC, Cheng CP, Li SH, Chang WC, Weiss C, Azem A, Jinn TL (2013). CHAPERONIN 20 mediates iron superoxide dismutase (FeSOD) activity independent of its co-chaperonin role in Arabidopsis chloroplasts. *New Phytol* **197**, 99–110.
- Li BC, Choulet F, Heng YF, Hao WW, Paux E, Liu Z, Yue W, Jin WW, Feuillet C, Zhang XY (2013a). Wheat centromeric retrotransposons: the new ones take a major role in centromeric structure. *Plant J* **73**, 952–965.
- Li DD, Ruan XM, Zhang J, Wu YJ, Wang XL, Li XB (2013b). Cotton plasma membrane intrinsic protein 2s (PIP2s) selectively interact to regulate their water channel activities and are required for fiber development. *New Phytol* **199**, 695–707.
- Li G, Peng X, Xuan H, Wei L, Yang Y, Guo T, Kang G (2013c). Proteomic analysis of leaves and roots of common wheat (*Triticum aestivum* L.) under copper-stress



- conditions. *J Proteome Res* **12**, 4846–4861.
- Li H, Peng Z, Yang X, Wang W, Fu J, Wang J, Han Y, Chai Y, Guo T, Yang N, Liu J, Warburton ML, Cheng Y, Hao X, Zhang P, Zhao J, Liu Y, Wang G, Li J, Yan J** (2013d). Genome-wide association study dissects the genetic architecture of oil biosynthesis in maize kernels. *Nat Genet* **45**, 43–50.
- Li JY, Mu JY, Bai JT, Fu FY, Zou TT, An FY, Zhang J, Jing HW, Wang Q, Li Z, Yang SH, Zuo JR** (2013e). PARAQUAT RESISTANT1, a Golgi-localized putative transporter protein, is involved in intracellular transport of paraquat. *Plant Physiol* **162**, 470–483.
- Li L, Abbott RJ, Liu BB, Sun YS, Li LL, Zou JB, Wang X, Miede G, Liu JQ** (2013f). Pliocene intraspecific divergence and Plio-Pleistocene range expansions within *Picea likiangensis* (Lijiang spruce), a dominant forest tree of the Qinghai-Tibet Plateau. *Mol Ecol* **22**, 5237–5255.
- Li L, Weiner J, Zhou DW, Huang YX, Sheng LX** (2013g). Initial density affects biomass-density and allometric relationships in self-thinning populations of *Fagopyrum esculentum*. *J Ecol* **10**, 475–483.
- Li Q, Ji K, Sun Y, Luo H, Wang H, Leng P** (2013h). The role of *FaBG3* in fruit ripening and *B. cinerea* fungal infection of strawberry. *Plant J* **76**, 24–35.
- Li S, Li W, Huang B, Cao X, Zhou X, Ye S, Li C, Gao F, Zou T, Xie K, Ren Y, Ai P, Tang Y, Li X, Deng Q, Wang S, Zheng A, Zhu J, Liu H, Wang L, Li P** (2013i). Natural variation in *PTB1* regulates rice seed setting rate by controlling pollen tube growth. *Nat Commun* **4**, 2793.
- Li S, Zhao B, Yuan D, Duan M, Qian Q, Tang L, Wang B, Liu X, Zhang J, Wang J, Sun J, Liu Z, Feng Y, Yuan L, Li C** (2013j). Rice zinc finger protein DST enhances grain production through controlling Gn1a/OsCKX2 expression. *Proc Natl Acad Sci USA* **110**, 3167–3172.
- Li SL, Yu FH, Wegerer MJA, Dong M, Ramula S, Zuidema PA** (2013k). Understanding the effects of a new grazing policy: the impact of seasonal grazing on shrub demography in the Inner Mongolian steppe. *J Appl Ecol* **50**, 1377–1386.
- Li SP, Chen M, Yu DL, Ren SC, Sun SF, Liu LD, Ketelaar T, Emons AC, Liu CM** (2013l). EXO70A1-mediated vesicle trafficking is critical for tracheary element development in Arabidopsis. *Plant Cell* **25**, 1774–1786.
- Li XW, Chang YX, Xin XD, Zhu CM, Li XH, Higgins JD, Wu CY** (2013m). Replication protein A2c coupled with replication protein A1c regulates crossover formation during meiosis in rice. *Plant Cell* **25**, 3885–3899.
- Li Y, Zheng L, Corke F, Smith C, Bevan MW** (2008). Control of seed and organ size by the *DA1* gene family in *Arabidopsis thaliana*. *Genes Dev* **22**, 1331–1336.
- Li ZH, Peng JY, Wen X, Guo HW** (2013n). *ETHYLENE-INSENSITIVE3* is a senescence-associated gene that accelerates age-dependent leaf senescence by directly repressing miR164 transcription in Arabidopsis. *Plant Cell* **25**, 3311–3328.
- Liang CY, Piñeros MA, Tian J, Yao ZF, Sun LL, Liu JP, Shaff J, Coluccio A, Kochian LV, Liao H** (2013). Low pH, aluminum, and phosphorus coordinately regulate malate exudation through GmALMT1 to improve soybean adaptation to acid soils. *Plant Physiol* **161**, 1347–1361.
- Lin DS, Cao LY, Zhou ZZ, Zhu L, Ehrhardt D, Yang ZB, Fu Y** (2013a). Rho GTPase signaling activates microtubule severing to promote microtubule ordering in Arabidopsis. *Curr Biol* **23**, 290–297.
- Lin WY, Huang TK, Chiou TJ** (2013b). MicroRNA827, mediates degradation of plasma membrane-localized phosphate transporters to maintain phosphate homeostasis in Arabidopsis. *Plant Cell* **25**, 4061–4074.
- Ling HQ, Zhao SC, Liu DC, Wang JY, Sun H, Zhang C, Fan HJ, Li D, Dong LL, Tao Y, Gao C, Wu HL, Li YW, Cui Y, Guo XS, Zheng SS, Wang B, Yu K, Liang QS, Yang WL, Lou XY, Chen J, Feng MJ, Jian JB, Zhang XF, Luo GB, Jiang Y, Liu JJ, Wang ZB, Sha YH, Zhang BR, Wu HJ, Tang DZ, Shen QH, Xue PY, Zou SH, Wang XJ, Liu X, Wang FM, Yang YP, An XL, Dong ZY, Zhang KP, Zhang XQ, Luo MC, Dvorak J, Tong YP, Wang J, Yang HM, Li ZS, Wang DW, Zhang AM, Wang J** (2013). Draft genome of the wheat A-genome progenitor *Triticum urartu*. *Nature* **496**, 87–90.
- Liu C, Li LC, Chen WQ, Chen X, Xu ZH, Bai SN** (2013a). HDA18 affects cell fate in Arabidopsis root epidermis via histone acetylation at four kinase genes. *Plant Cell* **25**, 257–269.
- Liu HC, Chang YY** (2013). Common and distinct functions of Arabidopsis class A1 and A2 heat shock factors in diverse abiotic stress responses and development. *Plant Physiol* **163**, 276–290.
- Liu J, Möller M, Provan J, Gao LM, Poudel RC, Li DZ** (2013b). Geological and ecological factors drive cryptic speciation of yews in a biodiversity hotspot. *New Phytol* **199**, 1093–1108.
- Liu J, Wang P, Liu B, Feng DR, Zhang J, Su JB, Zhang Y, Wang JF, Wang HB** (2013c). A deficiency in chloroplastic ferredoxin 2 facilitates effective photosynthetic capacity

- during long-term high light acclimation in *Arabidopsis thaliana*. *Plant J* **76**, 861–874.
- Liu JJ, Sun N, Liu M, Liu JC, Du BJ, Wang XJ, Qi XT** (2013d). An autoregulatory loop controlling *Arabidopsis* HsfA2 expression: role of heat shock induced alternative splicing. *Plant Physiol* **162**, 512–521.
- Liu JJ, Zhong S, Guo XY, Hao LH, Wei XL, Huang QP, Hou YN, Shi J, Wang CY, Gu HY, Qu LJ** (2013e). Membrane-bound RLCKs LIP1 and LIP2 are essential male factors controlling male-female attraction in *Arabidopsis*. *Curr Biol* **23**, 993–998.
- Liu L, Shangguan K, Zhang B, Liu X, Yan M, Zhang L, Shi Y, Zhang M, Qian Q, Li J, Zhou Y** (2013f). Brittle Culm1, a COBRA-like protein, functions in cellulose assembly through binding cellulose microfibrils. *PLoS Genet* **9**, e1003704.
- Liu LL, Ren HM, Chen LQ, Wang Y, Wu WH** (2013g). A protein kinase, calcineurin B like protein interacting protein kinase9, interacts with calcium sensor calcineurin B like protein3 and regulates potassium homeostasis under low potassium stress in *Arabidopsis*. *Plant Physiol* **161**, 266–277.
- Liu Q, Yan QQ, Liu Y, Hong F, Sun ZF, Shi LL, Huang Y, Fang YD** (2013h). Complementation of *Hyponastic Leaves1* by double-strand RNA-binding domains of Dicer-like1 in nuclear dicing bodies. *Plant Physiol* **163**, 108–117.
- Liu WZ, Kong DD, Gu XX, Gao HB, Wang JZ, Xia M, Gao Q, Tian LL, Xu ZH, Bao F, Hu Y, Ye NS, Pei ZM, He YK** (2013i). Cytokinins can act as suppressors of nitric oxide in *Arabidopsis*. *Proc Natl Acad Sci USA* **110**, 1548–1553.
- Liu X, Liu S, Feng YG, Liu JZ, Chen YL, Phamb K, Deng HT, Hirschib KD, Wang XQ, Cheng NH** (2013j). Structural insights into the N-terminal GIY-YIG endonuclease activity of *Arabidopsis* glutaredoxin AtGRXS16 in chloroplasts. *Proc Natl Acad Sci USA* **110**, 9565–9570.
- Liu X, Zhang Y, Han W, Tang A, Shen J, Cui Z, Vitousek P, Erisman JW, Goulding K, Christie P, Fangmeier A, Zhang F** (2013k). Enhanced nitrogen deposition over China. *Nature* **494**, 459–462.
- Liu XC, Chen CY, Wang KC, Luo M, Tai R, Yuan LY, Zhao ML, Yang SG, Tian G, Cui YH, Hsieh HL, Wu KQ** (2013l). PHYTOCHROME INTERACTING FACTOR3 associates with the histone deacetylase HDA15 in repression of chlorophyll biosynthesis and photosynthesis in etiolated *Arabidopsis* seedlings. *Plant Cell* **25**, 1258–1273.
- Liu XD, Zhang H, Zhao Y, Feng ZY, Li Q, Yang HQ, Lun S, Li JM, He ZH** (2013m). Auxin controls seed dormancy through stimulation of abscisic acid signaling by inducing ARF-mediated *ABI3* activation in *Arabidopsis*. *Proc Natl Acad Sci USA* **110**, 15485–15490.
- Liu XJ, Swenson NG, Zhang JL, Ma KP** (2013n). The environment and space, not phylogeny, determine trait dispersion in a subtropical forest. *Funct Ecol* **27**, 264–272.
- Liu XM, Qin T, Ma QQ, Sun JB, Liu ZQ, Yuan M, Mao TL** (2013o). Light-regulated hypocotyl elongation involves proteasome-dependent degradation of the microtubule regulatory protein WDL3 in *Arabidopsis*. *Plant Cell* **25**, 1740–1755.
- Liu Y, Cui SJ, Wu F, Yan S, Lin XL, Du XQ, Chong K, Schilling S, Theißen G, Meng Z** (2013p). Functional conservation of MIKC\*-type MADS-box genes in *Arabidopsis* and rice pollen maturation. *Plant Cell* **25**, 1288–1303.
- Liu Y, Deng YT, Li G, Zhao J** (2013q). *Replication factor C1 (RFC1)* is required for double-strand break repair during meiotic homologous recombination in *Arabidopsis*. *Plant J* **73**, 154–165.
- Liu YJ, Xiu ZH, Meeley R, Tan BC** (2013r). *Empty pericarp5* encodes a pentatricopeptide repeat protein that is required for mitochondrial RNA editing and seed development in maize. *Plant Cell* **25**, 868–883.
- Liu ZX, Wu Y, Yang F, Zhang YY, Chen S, Xie Q, Tian XJ, Zhou JM** (2013s). BIK1 interacts with PEPRs to mediate ethylene-induced immunity. *Proc Natl Acad Sci USA* **110**, 6205–6210.
- Lu M, Zhou XH, Yang Q, Li H, Luo YQ, Fang CM, Chen JK, Yang X, Li B** (2013a). Responses of ecosystem carbon cycle to experimental warming: a meta-analysis. *Ecology* **94**, 726–738.
- Lu X, Chen D, Shu D, Zhang Z, Wang W, Klukas C, Chen L, Fan Y, Chen M, Zhang C** (2013b). The differential transcription network between embryo and endosperm in the early developing maize seed. *Plant Physiol* **162**, 440–455.
- Lu X, Zhang L, Zhang FY, Jiang WM, Shen Q, Zhang LD, Lv ZY, Wang GF, Tang KX** (2013c). AaORA, a trichome-specific AP2/ERF transcription factor of *Artemisia annua*, is a positive regulator in the artemisinin biosynthetic pathway and in disease resistance to *Botrytis cinerea*. *New Phytol* **198**, 1191–1202.
- Lu Z, Yu H, Xiong G, Wang J, Jiao Y, Liu G, Jing Y, Meng X, Hu X, Qian Q, Fu X, Wang Y, Li J** (2013d). Genome-

- wide binding analysis of the transcription activator IDEAL PLANT ARCHITECTURE1 reveals a complex network regulating rice plant architecture. *Plant Cell* **25**, 3743–3759.
- Luan JB, Yao DM, Zhang T, Walling LL, Yang M, Wang YJ, Liu SS** (2013). Suppression of terpenoid synthesis in plants by a virus promotes its mutualism with vectors. *Ecol Lett* **16**, 390–398.
- Luo D, Xu H, Liu Z, Guo J, Li H, Chen L, Fang C, Zhang Q, Bai M, Yao N, Wu H, Ji C, Zheng H, Chen Y, Ye S, Li X, Zhao X, Li R, Liu YG** (2013a). A detrimental mitochondrial-nuclear interaction causes cytoplasmic male sterility in rice. *Nat Genet* **45**, 573–577.
- Luo J, Liu H, Zhou T, Gu B, Huang X, Shangguan Y, Zhu J, Li Y, Zhao Y, Wang Y, Zhao Q, Wang AH, Wang ZQ, Sang T, Wang ZX, Han B** (2013b). *An-1* encodes a basic helix-loop-helix protein that regulates awn development, grain size, and grain number in rice. *Plant Cell* **25**, 3360–3376.
- Luo YJ, Wang ZJ, Ji HT, Fang H, Wang SF, Tian LN, Li X** (2013c). An Arabidopsis homolog of importin 1 is required for ABA response and drought tolerance. *Plant J* **75**, 377–389.
- Luo ZD, Zhang JH, Li JH, Yang CX, Wang T, Ouyang B, Li HX, Giovannoni J, Ye ZB** (2013d). A STAY-GREEN protein SISGR1 regulates lycopene and carotene accumulation by interacting directly with SIPSY1 during ripening processes in tomato. *New Phytol* **198**, 442–452.
- Ma T, Wang JY, Zhou GK, Yue Z, Hu QJ, Chen Y, Liu BB, Qiu Q, Wang Z, Zhang J, Wang K, Jiang DC, Gou CY, Yu LL, Zhan DL, Zhou R, Luo WC, Ma H, Yang YZ, Pan SK, Fang DM, Luo YD, Wang X, Wang GN, Wang J, Wang Q, Lu X, Chen Z, Liu JC, Lu Y, Yin Y, Yang HM, Abbott RJ, Wu YX, Wan DS, Li J, Yin TM, Lascoux M, DiFazio SP, Tuskan GA, Wang J, Liu JQ** (2013a). Genomic insights into salt adaptation in a desert poplar. *Nat Commun* **4**, 2797.
- Ma X, Cheng Z, Qin R, Qiu Y, Heng Y, Yang H, Ren Y, Wang X, Bi J, Ma X, Zhang X, Wang J, Lei C, Guo X, Wang J, Wu F, Jiang L, Wang H, Wan J** (2013b). *OsARG* encodes an arginase that plays critical roles in panicle development and grain production in rice. *Plant J* **73**, 190–200.
- Ma XQ, Song L, Yang YX, Liu D** (2013c). A gain-of-function mutation in the *ROC1* gene alters plant architecture in Arabidopsis. *New Phytol* **197**, 751–762.
- Meng YY, Li HY, Wang Q, Liu B, Lin CT** (2013). Blue light-dependent interaction between cryptochrome2 and CIB1 regulates transcription and leaf senescence in soybean. *Plant Cell* **25**, 4405–4420.
- Miao CB, Tang D, Zhang HG, Wang M, Li YF, Tang SZ, Yu HX, Gu MH, Cheng ZK** (2013). CENTRAL REGION COMPONENT, a novel synaptonemal complex component, is essential for meiotic recombination initiation in rice. *Plant Cell* **25**, 2998–3009.
- Niu NN, Liang WQ, Yang XJ, Jin WL, Wilson ZA, Hu JP, Zhang DB** (2013). EAT1 promotes tapetal cell death by regulating aspartic proteases during male reproductive development in rice. *Nat Commun* **4**, 1445.
- Pei HX, Ma N, Tian J, Luo J, Chen JW, Li J, Zheng Y, Chen X, Fei ZJ, Gao JP** (2013). An NAC transcription factor controls ethylene-regulated cell expansion in flower petals. *Plant Physiol* **163**, 775–791.
- Peng SS, Piao SL, Philippe C, Myneni RB, Chen AP, Chevallier F, Dolman AJ, Janssens IA, Peñuelas J, Zhang GX, Vicca S, Wan SQ, Wang SP, Zeng H** (2013a). Asymmetric effects of daytime and night-time warming on Northern hemisphere vegetation. *Nature* **501**, 88–92.
- Peng Y, Ma W, Chen L, Yang L, Li S, Zhao H, Zhao Y, Jin W, Li N, Bevan MW, Li X, Tong Y, Li Y** (2013b). Control of root meristem size by DA1RELATED PROTEIN2 in Arabidopsis. *Plant Physiol* **161**, 1542–1556.
- Peng ZH, Lu Y, Li LB, Zhao Q, Feng Q, Gao ZM, Lu HY, Hu T, Yao N, Liu KY, Li Y, Fan DL, Guo YL, Li WJ, Lu YQ, Weng QJ, Zhou CC, Zhang L, Huang T, Zhao Y, Zhu CR, Liu XG, Yang XW, Wang T, Miao K, Zhuang CY, Cao XL, Tang WL, Liu GS, Liu YL, Chen J, Liu ZJ, Yuan LC, Liu ZH, Huang XH, Lu TT, Fei BH, Ning ZM, Han B, Jiang ZH** (2013c). The draft genome of the fast-growing non-timber forest species moso bamboo (*Phyllostachys heterocycla*). *Nat Genet* **45**, 456–461.
- Qi B, Zheng HQ** (2013). Modulation of root-skewing responses by *KNAT1* in *Arabidopsis thaliana*. *Plant J* **76**, 380–392.
- Qi JJ, Liu X, Shen D, Miao H, Xie BY, Li XX, Zeng P, Wang SH, Shang Y, Gu XF, Du YC, Li Y, Lin T, Yuan JH, Yang XY, Chen JF, Chen HM, Xiong XY, Huang K, Fei ZJ, Mao LY, Tian L, Städler T, Renner SS, Kamoun S, Lucas WJ, Zhang ZH, Huang SW** (2013). A genomic variation map provides insights into the genetic basis of cucumber domestication and diversity. *Nat Genet* **45**, 1510–1515.
- Qian G, Zhou Y, Zhao Y, Song Z, Wang S, Fan J, Hu B,**

- Venturi V, Liu F** (2013a). Proteomic analysis reveals novel extracellular virulence-associated proteins and functions regulated by the diffusible signal factor (DSF) in *Xanthomonas oryzae* pv. *J Proteome Res* **12**, 3327–3341.
- Qian PP, Han B, Forestier E, Hu ZH, Gao N, Lu WW, Schaller H, Li J, Hou SW** (2013b). Sterols are required for cell-fate commitment and maintenance of the stomatal lineage in Arabidopsis. *Plant J* **74**, 1029–1044.
- Qin RM, Zheng YL, Banuet AV, Callaway RM, Barclay GF, Pereyra CS, Feng YL** (2013). The evolution of increased competitive ability, innate competitive advantages, and novel biochemical weapons act in concert for a tropical invader. *New Phytol* **197**, 979–988.
- Qiu ZB, Wan LC, Chen T, Wan YL, He XQ, Lu SF, Wang YW, Lin JX** (2013). The regulation of cambial activity in Chinese fir (*Cunninghamia lanceolata*) involves extensive transcriptome remodeling. *New Phytol* **199**, 708–719.
- Qu XL, Zhang H, Xie YR, Wang J, Chen NZ, Huang SJ** (2013). Arabidopsis villins promote actin turnover at pollen tube tips and facilitate the construction of actin collars. *Plant Cell* **25**, 1803–1817.
- Ren B, Chen QG, Hong SL, Zhao WM, Feng J, Feng HZ, Zuo JR** (2013a). The Arabidopsis eukaryotic translation initiation factor eIF5A-2 regulates root protoxylem development by modulating cytokinin signaling. *Plant Cell* **25**, 3841–3857.
- Ren D, Li Y, Zhao F, Sang X, Shi J, Wang N, Guo S, Ling Y, Zhang C, Yang Z, He G** (2013b). *MULTI-FLORET SPIKELET1*, which encodes an AP2/ERF protein, determines spikelet meristem fate and sterile lemma identity in rice. *Plant Physiol* **162**, 872–884.
- Ren XL, Qi GN, Feng HQ, Zhao S, Zhao SS, Wang Y, Wu WH** (2013c). Calcineurin B-like protein CBL10 directly interacts with AKT1 and modulates K<sup>+</sup> homeostasis in Arabidopsis. *Plant J* **74**, 258–266.
- Shan QW, Wang YP, Li J, Zhang Y, Chen KL, Liang Z, Zhang K, Liu JX, Xi JZ, Qiu JL, Gao CX** (2013). Targeted genome modification of crop plants using a CRISPR-Cas system. *Nat Biotechnol* **31**, 686–688.
- Shen GC, He FL, Waagepetersen R, Sun IF, Hao ZQ, Chen ZS, Yu MJ** (2013a). Quantifying effects of habitat heterogeneity and other clustering processes on spatial distributions of tree species. *Ecology* **94**, 2436–2443.
- Shen JB, Suen PK, Wang XF, Lin YS, Lo SW, Rojo E, Jiang LW** (2013b). An *in vivo* expression system for the identification of cargo proteins of vacuolar sorting receptors in Arabidopsis culture cells. *Plant J* **75**, 1003–1017.
- Shen MG, Sun ZZ, Wang SP, Zhang GX, Kong WD, Chen AP, Piao SL** (2013c). No evidence of continuously advanced green-up dates in the Tibetan Plateau over the last decade. *Proc Natl Acad Sci USA* **110**, E2329.
- Shen Y, Li C, Meeley R, McCarty DR, Tan BC** (2013d). Embryo defective12 encodes translation initiation factor3 and is essential to maize embryogenesis. *Plant J* **74**, 792–804.
- Shi H, Shen QJ, Qi YP, Yan HJ, Nie HZ, Chen YF, Zhao T, Katagirc F, Tang DZ** (2013a). BR-SIGNALING KINASE1 physically associates with FLAGELLIN SENSING2 and regulates plant innate immunity in Arabidopsis. *Plant Cell* **25**, 1143–1157.
- Shi H, Ye T, Chan Z** (2013b). Comparative proteomic and physiological analyses reveal the protective effect of exogenous polyamines in the Bermuda grass (*Cynodon dactylon*) response to salt and drought stresses. *J Proteome Res* **12**, 4951–4964.
- Shi M, Xie YR, Zheng YY, Wang JM, Su Y, Yang QY, Huang SJ** (2013c). *Oryza sativa* actin-interacting protein1 is required for rice growth by promoting actin turnover. *Plant J* **73**, 747–760.
- Shi YT, Wang Z, Meng P, Tian SQ, Zhang XY, Yang SH** (2013d). The glutamate carboxypeptidase AMP1 mediates abscisic acid and abiotic stress responses in Arabidopsis. *New Phytol* **199**, 135–150.
- Shin LJ, Lo JC, Chen GH, Callis J, Fu HY, Yeh KC** (2013). IRT1 DEGRADATION FACTOR, a RING E3 ubiquitin ligase, regulates the degradation of IRON-REGULATED TRANSPORTER1 in Arabidopsis. *Plant Cell* **25**, 3039–3051.
- Shu K, Zhang HW, Wang SF, Chen ML, Wu YR, Tang SY, Liu CY, Feng YQ, Cao XF, Xie Q** (2013). ABI4 regulates primary seed dormancy by regulating the biogenesis of abscisic acid and gibberellins in Arabidopsis. *PLoS Genet* **9**, e1003577.
- Song SS, Qi TC, Fan M, Zhang X, Gao H, Huang H, Wu DW, Guo HW, Xie DX** (2013). The bHLH subgroup IIIId factors negatively regulate jasmonate-mediated plant defense and development. *PLoS Genet* **9**, e1003653.
- Sun JQ, Qi LL, Li YN, Zhai QZ, Li CY** (2013a). PIF4 and PIF5 transcription factors link blue light and auxin to regulate the phototropic response in Arabidopsis. *Plant Cell* **25**, 2102–2114.
- Sun L, Yang ZT, Song ZT, Wang MJ, Lu SJ, Liu JX** (2013b). The plant-specific transcription factor gene

- NAC103* is induced by bZIP60 through a new *cis*-regulatory element to modulate the unfolded protein response in *Arabidopsis*. *Plant J* **76**, 274–286.
- Sun Y, Wang Q, Li Z, Hou L, Dai S, Liu W** (2013c). Comparative proteomics of peanut gynophore development under dark and mechanical stimulation. *J Proteome Res* **12**, 5502–5511.
- Sun YD, Li L, Macho AP, Han ZF, Hu ZH, Zipfel C, Zhou JM, Chai JJ** (2013d). Structural basis for Flg22-induced activation of the *Arabidopsis* FLS2-BAK1 immune complex. *Science* **342**, 624–628.
- Tan JF, Tu LL, Deng FL, Hu HY, Nie YC, Zhang XL** (2013a). A genetic and metabolic analysis revealed that cotton fiber cell development was retarded by flavonoid naringenin. *Plant Physiol* **162**, 86–95.
- Tan ST, Dai C, Liu HT, Xue HW** (2013b). *Arabidopsis* casein kinase1 proteins CK1.3 and CK1.4 phosphorylate cryptochrome2 to regulate blue light signaling. *Plant Cell* **25**, 2618–2632.
- Tao Q, Guo DS, Wei BY, Zhang F, Pang CX, Jiang H, Zhang JZ, Wei T, Gu H, Qu LJ, Qin G** (2013). TOPLESS/TOPLESS-RELATED corepressors and modulates leaf development in *Arabidopsis*. *Plant Cell* **25**, 421–437.
- Wang C, Yan X, Chen Q, Jiang N, Fu W, Ma BJ, Liu JZ, Li CY, Bednarek SY, Pan JW** (2013a). Clathrin light chains regulate clathrin-mediated trafficking, auxin signaling, and development in *Arabidopsis*. *Plant Cell* **25**, 499–516.
- Wang H, Lu YQ, Jiang TT, Berg H, Li C, Xia YJ** (2013b). The *Arabidopsis* Ubox/ARM repeat E3 ligase AtPUB4 influences growth and degeneration of tapetal cells, and its mutation leads to conditional male sterility. *Plant J* **74**, 511–523.
- Wang H, Lu YQ, Liu P, Wen W, Zhang JH, Ge XC, Xia YJ** (2013c). The ammonium/nitrate ratio is an input signal in the temperature-modulated, *SNC1*-mediated and *EDS1*-dependent autoimmunity of *nudt62 nudt7*. *Plant J* **73**, 262–275.
- Wang H, Zhuang XH, Cai Y, Cheung AY, Jiang LW** (2013d). Apical F-actin-regulated exocytic targeting of NtPPME1 is essential for construction and rigidity of the pollen tube cell wall. *Plant J* **76**, 367–379.
- Wang HY, Hsieh CH, Huang CG, Kong SW, Chang HC, Lee HH, Wang WK, Chen SL, Tzeng HY, Wu WJ** (2013e). Genetic and physiological data suggest demographic and adaptive responses in complex interactions between populations of figs (*Ficus pumila*): and their pollinating wasps (*Wiebesia pumilae*). *Mol Ecol* **22**, 3814–3832.
- Wang J, Yu YW, Zhang ZJ, Quan RD, Zhang HW, Ma LG, Deng XW, Huang RF** (2013f). *Arabidopsis* CSN5B interacts with VTC1 and modulates ascorbic acid synthesis. *Plant Cell* **25**, 625–636.
- Wang JG, Li S, Zhao XY, Zhou LZ, Huang GQ, Feng C, Zhang Y** (2013g). HAPLESS1, the *Arabidopsis*  $\mu$ 1 adaptin, is essential for protein sorting at the *trans*-Golgi network/early endosome. *Plant Physiol* **162**, 1897–1910.
- Wang L, Liang W, Xing J, Tan F, Chen Y, Huang L, Cheng CL, Chen W** (2013h). Dynamics of chloroplast proteome in salt-stressed mangrove *Kandelia candel* (L.) Druce. *J Proteome Res* **12**, 5124–5136.
- Wang L, Piao T, Cao MQ, Qin T, Huang L, Deng HT, Mao TL, Pan JM** (2013i). Flagellar regeneration requires cytoplasmic microtubule depolymerization and kinesin-13. *J Cell Sci* **126**, 1531–1540.
- Wang LL, Song XW, Gu LF, Li X, Cao SY, Chu CC, Cui X, Chen XM, Cao XF** (2013j). NOT2 proteins promote polymerase II-dependent transcription and interact with multiple microRNA biogenesis factors in *Arabidopsis*. *Plant Cell* **25**, 715–727.
- Wang MY, Zhao PM, Cheng HQ, Han LB, Wu XM, Gao P, Wang HY, Yang CL, Zhong NQ, Zuo JR, Xia GX** (2013k). The cotton transcription factor TCP14 functions in auxin-mediated epidermal cell differentiation and elongation. *Plant Physiol* **162**, 1669–1680.
- Wang P, Liu J, Liu B, Feng DR, Da QG, Shu SY, Su JB, Zhang Y, Wang JF, Wang HB** (2013l). Evidence for a role of chloroplastic m-type thioredoxins in the biogenesis of photosystem II in *Arabidopsis*. *Plant Physiol* **163**, 1710–1728.
- Wang P, Wan C, Xu Z, Wang P, Wang W, Sun C, Ma X, Xiao Y, Zhu J, Gao X, Deng X** (2013m). One divinyl reductase reduces the vinyl groups in various intermediates of chlorophyll biosynthesis in a given higher plant species, but the isozyme differs between species. *Plant Physiol* **161**, 521–534.
- Wang PC, Du YY, Zhao XL, Miao YC, Song CP** (2013n). The MPK6-ERF6-ROS-responsive *cis*-acting element7/GCC box complex modulates oxidative gene transcription and the oxidative response in *Arabidopsis*. *Plant Physiol* **161**, 1392–1408.
- Wang QL, Zhao YY, Luo WX, Li RL, He QH, Fang XH, de Michele R, Ast C, von Wirénf N, Lin JX** (2013o). Single-particle analysis reveals shutoff control of the *Arabidopsis*

- ammonium transporter AMT1;3 by clustering and internalization. *Proc Natl Acad Sci USA* **110**, 13204–13209.
- Wang W, Liu Y, Yu SX, Gao TG, Chen ZD** (2013p). *Gymnaconitum*, a new genus of Ranunculaceae endemic to the Qinghai-Tibetan Plateau. *Taxon* **62**, 713–722.
- Wang Y, Yu BJ, Zhao JP, Guo JB, Li Y, Han SJ, Huang L, Du YM, Hong YG, Tang DZ, Liu Y** (2013q). Autophagy contributes to leaf starch degradation. *Plant Cell* **25**, 1383–1399.
- Wang YC, Zhang Y, Wang Z, Zhang XY, Yang SH** (2013r). A missense mutation in CHS, a TIRNB protein, induces chilling sensitivity in Arabidopsis. *Plant J* **75**, 553–565.
- Wang Z, Cao H, Sun YZ, Li XY, Chen FY, Carlesc A, Li Y, Ding M, Zhang C, Deng X, Soppée W, Liu YX** (2013s). Arabidopsis paired amphipathic helix proteins SNL1 and SNL2 redundantly regulate primary seed dormancy via abscisic acid-ethylene antagonism mediated by histone deacetylation. *Plant Cell* **25**, 149–166.
- Wang ZG, Meng D, Wang AD, Li TL, Jiang SL, Cong PH, Li TZ** (2013t). The methylation of the *PcMYB10* promoter is associated with green-skinned sport in max red bartlett pear. *Plant Physiol* **162**, 885–896.
- Wu J, Wang ZW, Shi ZB, Zhang S, Ming R, Zhu SL, Khan MA, Tao ST, Korban SS, Wang H, Chen NJ, Nishio T, Xu X, Cong L, Qi KJ, Huang XS, Wang YT, Zhao X, Wu JY, Deng C, Gou CY, Zhou WL, Yin H, Qin GH, Sha YH, Tao Y, Chen H, Yang YN, Song Y, Zhan DL, Wang J, Li LT, Dai MS, Gu C, Wang YZ, Shi DH, Wang XW, Zhang HP, Zeng L, Zheng D, Wang CL, Chen MS, Wang GB, Xie L, Sovero V, Sha SF, Huang WJ, Zhang SJ, Zhang MY, Sun JM, Xu LL, Li Y, Liu X, Li QS, Shen JH, Wang JY, Paull RE, Bennetzen JL, Wang J, Zhang SL** (2013a). The genome of the pear (*Pyrus bretschneideri* Rehd.). *Genome Res* **23**, 396–408.
- Wu L, Liu DF, Wu JJ, Zhang RZ, Qin ZR, Liu DM, Li AL, Fu DL, Zhai WX, Mao L** (2013b). Regulation of *FLOWERING LOCUS T* by a microRNA in *Brachypodium distachyon*. *Plant Cell* **25**, 4363–4377.
- Wu TY, Juan YT, Hsu YH, Wu SH, Liao HT, Fung RW, Charng YY** (2013c). Interplay between heat shock proteins HSP101 and HSA32 prolongs heat acclimation memory post-transcriptionally in Arabidopsis. *Plant Physiol* **161**, 2075–2084.
- Wu W, Zhu Y, Ma Z, Sun Y, Quan Q, Li P, Hu P, Shi T, Lo C, Chu IK, Huang J** (2013d). Proteomic evidence for genetic epistasis: ClpR4 mutations switch leaf variegation to virescence in Arabidopsis. *Plant J* **76**, 943–956.
- Wu X, Tang D, Li M, Wang K, Cheng Z** (2013e). Loose Plant Architecture1, an INDETERMINATE DOMAIN protein involved in shoot gravitropism, regulates plant architecture in rice. *Plant Physiol* **161**, 317–329.
- Xia T, Li N, Dumenil J, Li J, Kamenski A, Bevan MW, Tang FG, Li Y** (2013). The ubiquitin receptor DA1 interacts with the E3 ubiquitin ligase DA2 to regulate seed and organ size in Arabidopsis. *Plant Cell* **25**, 3347–3359.
- Xiao J, Cheng HT, Li XH, Xu CG, Wang SP** (2013). Rice WRKY13 regulates cross talk between abiotic and biotic stress signaling pathways by selective binding to different cis-elements. *Plant Physiol* **163**, 1868–1882.
- Xie XN, Huang W, Liu FC, Tang NW, Liu Y, Lin H, Zhao B** (2013). Functional analysis of the novel mycorrhiza-specific phosphate transporter AsPT1 and PHT1 family from *Astragalus sinicus* during the arbuscular mycorrhizal symbiosis. *New Phytol* **198**, 836–852.
- Xin PY, Yan JJ, Fan JS, Chu JF, Yan CY** (2013). An improved simplified high-sensitivity quantification method for determining brassinosteroids in different tissues of rice and Arabidopsis. *Plant Physiol* **162**, 2056–2066.
- Xu J, Duan XG, Yang J, Beeching JR, Zhang P** (2013a). Enhanced reactive oxygen species scavenging by overproduction of superoxide dismutase and catalase delays post-harvest physiological deterioration of cassava storage roots. *Plant Physiol* **161**, 1517–1528.
- Xu PL, Yuan DK, Liu M, Li CX, Liu YY, Zhang SC, Yao N, Yang CW** (2013b). AtMMS21, an SMC5/6 complex subunit, is involved in stem cell niche maintenance and DNA damage responses in Arabidopsis roots. *Plant Physiol* **161**, 1755–1768.
- 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, Luo OJH, Tang ZH, Guo WW, Kuang HH, Zhang HY, Roose ML, Nagarajan N, Deng XX, Ruan YJ** (2013c). The draft genome of sweet orange (*Citrus sinensis*). *Nat Genet* **45**, 59–66.
- Xu WF, Jia LG, Shi WM, Baluška F, Kronzucker HJ, Liang JS, Zhang JH** (2013d). The tomato 14-3-3 protein TFT4 modulates H<sup>+</sup> efflux, basipetal auxin transport, and the PKS5-J<sub>3</sub> pathway in the root growth response to alkaline stress. *Plant Physiol* **163**, 1817–1828.
- Xu WF, Jia LG, Shi WM, Liang JS, Zhou F, Li QF, Zhang JH** (2013e). Abscisic acid accumulation modulates auxin

- transport in the root tip to enhance proton secretion for maintaining root growth under moderate water stress. *New Phytol* **197**, 139–150.
- Yan JB, Li HO, Li SH, Yao RF, Deng HT, Xie Q, Xie DX** (2013). The Arabidopsis F-box protein CORONATINE INSENSITIVE1 is stabilized by SCFCO1 and degraded via the 26S proteasome pathway. *Plant Cell* **25**, 486–498.
- Yang J, Tian L, Sun MX, Huang XY, Zhu J, Guan YF, Jia QS, Yang ZN** (2013a). AUXIN RESPONSE FACTOR17 is essential for pollen wall pattern formation in Arabidopsis. *Plant Physiol* **162**, 720–731.
- Yang JL, Chen WW, Chen LQ, Qin C, Jin CW, Shi YZ, Zheng SJ** (2013b). The 14-3-3 protein GENERAL REGULATORY FACTOR11 (GRF11) acts downstream of nitric oxide to regulate iron acquisition in *Arabidopsis thaliana*. *New Phytol* **197**, 815–824.
- Yang L, Tian D, Todd CD, Luo Y, Hu X** (2013c). Comparative proteome analyses reveal that nitric oxide is an important signal molecule in the response of rice to aluminum toxicity. *J Proteome Res* **12**, 1316–1330.
- Yang M, Zhang B, Jia J, Yan C, Habaike A, Han Y** (2013d). RRP41L, a putative core subunit of the exosome, plays an important role in seed germination and early seedling growth in Arabidopsis. *Plant Physiol* **161**, 165–178.
- Yang MK, Qiao ZX, Zhang WY, Xiong Q, Zhang J, Li T, Ge F, Zhao JD** (2013e). Global phosphoproteomic analysis reveals diverse functions of serine/threonine/tyrosine phosphorylation in the model cyanobacterium *Synechococcus* sp. Strain PCC 7002. *J Proteome Res* **12**, 1909–1923.
- Yang SH, Li J, Zhang XH, Zhang QJ, Huang J, Chen JQ, Hartl DL, Tian DC** (2013f). Rapidly evolving *R* genes in diverse grass species confer resistance to rice blast disease. *Proc Natl Acad Sci USA* **110**, 18572–18577.
- Ye ZP, Suggett DJ, Robakowski P, Kang HJ** (2013). A mechanistic model for the photosynthesis-light response based on the photosynthetic electron transport of photosystem II in  $C_3$  and  $C_4$  species. *New Phytol* **199**, 110–120.
- Yin P, Li QX, Yan CY, Liu Y, Liu JJ, Yu F, Wang Z, Long JF, He JH, Wang HW, Wang JW, Zhu JK, Shi YG, Yan N** (2013). Structural basis for the modular recognition of single-stranded RNA by PPR proteins. *Nature* **504**, 168–171.
- Yu L, Chen X, Wang Z, Wang S, Wang Y, Zhu Q, Li S, Xiang C** (2013). Arabidopsis *Enhanced Drought Tolerance1/HOMEODOMAIN GLABROUS11* confers drought tolerance in transgenic rice without yield penalty. *Plant Physiol* **162**, 1378–1391.
- Zhai QZ, Yan LH, Tan D, Chen R, Sun JQ, Gao LY, Dong MQ, Wang YC, Li CY** (2013). Phosphorylation coupled proteolysis of the transcription factor MYC2 is important for jasmonate signaled plant immunity. *PLoS Genet* **9**, e1003422.
- Zhang B, Lü ZL, Pang JL, Liu YL, Guo X, Fu SL, Li J, Dong QH, Wu HJ, Gao Z, Wang XJ, Han FP** (2013a). Formation of a functional maize centromere after loss of centromeric sequences and gain of ectopic sequences. *Plant Cell* **25**, 1979–1989.
- Zhang CJ, Zhou JX, Liu J, Ma ZY, Zhang SW, Dou K, Huang HW, Cai T, Liu R, Zhu JK, He XJ** (2013b). The splicing machinery promotes RNA-directed DNA methylation and transcriptional silencing in Arabidopsis. *EMBO J* **32**, 1128–1140.
- Zhang GL, Zhang YJ, Dong JW, Xiao XM** (2013c). Green-up dates in the Tibetan Plateau have continuously advanced from 1982 to 2011. *Proc Natl Acad Sci USA* **110**, 4309–4314.
- Zhang H, Ma ZY, Zeng L, Tanaka K, Zhang CJ, Ma J, Bai G, Wang PC, Zhang SW, Liu ZW, Cai T, Tang K, Liu R, Shi XB, He XJ, Zhu JK** (2013d). DTF1 is a core component of RNA-directed DNA methylation and may assist in the recruitment of Pol IV. *Proc Natl Acad Sci USA* **110**, 8290–8295.
- Zhang H, Xu CX, He Y, Zong J, Yang XJ, Si HM, Sun ZX, Hu JP, Liang WQ, Zhang DB** (2013e). Mutation in *CSA* creates a new photoperiod-sensitive genic male sterile line applicable for hybrid rice seed production. *Proc Natl Acad Sci USA* **110**, 76–81.
- Zhang HK, Bian Y, Gou XW, Dong YZ, Rustgi S, Zhang BJ, Xu CM, Li N, Qi B, Han FP, von Wettstein D, Liu B** (2013f). Intrinsic karyotype stability and gene copy number variations may have laid the foundation for tetraploid wheat formation. *Proc Natl Acad Sci USA* **110**, 19466–19471.
- Zhang HK, Bian Y, Gou XW, Zhu B, Xu CM, Qi B, Li N, Rustgid S, Zhou H, Han FP, Jiang JM, von Wettsteind D, Liu B** (2013g). Persistent whole-chromosome aneuploidy is generally associated with nascent allohexaploid wheat. *Proc Natl Acad Sci USA* **110**, 3447–3452.
- Zhang J, Pawlowski WP, Han FP** (2013h). Centromere pairing in early meiotic prophase requires active centromeres and precedes installation of the synaptonemal complex in maize. *Plant Cell* **25**, 3900–3909.
- Zhang M, Wu FY, Shi JM, Zhu YM, Zhu ZM, Gong QQ, Hu**



- JJ** (2013i). ROOT HAIR DEFECTIVE3 family of dynamin like GTPases mediates homotypic endoplasmic reticulum fusion and is essential for Arabidopsis development. *Plant Physiol* **163**, 713–720.
- Zhang R, Guo CC, Zhang WG, Wang PP, Li L, Duan XS, Du QG, Zhao L, Shan HY, Hodges SA, Kramer EM, Ren Y, Kong HZ** (2013j). Disruption of the petal identity gene *APETALA3-3* is highly correlated with loss of petals within the buttercup family (Ranunculaceae). *Proc Natl Acad Sci USA* **110**, 5074–5079.
- Zhang WF, Dou ZX, He P, Ju XT, Powlson D, Chadwick D, Norse D, Lu YL, Zhang Y, Wu L, Chen XP, Cassmang KG, Zhang FS** (2013k). New technologies reduce greenhouse gas emissions from nitrogenous fertilizer in China. *Proc Natl Acad Sci USA* **110**, 8375–8380.
- Zhang XL, Zhou Y, Ding L, Wu ZG, Liu RY, Meyerowitz EM** (2013l). Transcription repressor HANABA TARANU controls flower development by integrating the actions of multiple hormones, floral organ specification genes, and GATA3 family genes in Arabidopsis. *Plant Cell* **25**, 83–101.
- Zhang Y, Li B, Xu Y, Li H, Li S, Zhang D, Mao Z, Guo S, Yang C, Weng Y, Chong K** (2013m). The cyclophilin CYP20-2 modulates the conformation of BRASSINAZOLE-RESISTANT, which binds the promoter of *FLOWERING LOCUS D* to regulate flowering in Arabidopsis. *Plant Cell* **25**, 2504–2521.
- Zhang YC, Yu Y, Wang CY, Li ZY, Liu Q, Xu J, Liao JY, Wang XJ, Qu LH, Chen F, Xin PY, Yan CY, Chu JF, Li HQ, Chen YQ** (2013n). Overexpression of microRNA OsmiR397 improves rice yield by increasing grain size and promoting panicle branching. *Nat Biotechnol* **31**, 848–852.
- Zhao J, Tian Y, Zhang JS, Zhao M, Gong PC, Riss S, Saedler R, He CY** (2013a). The euAP1 protein MPF3 represses *MPF2* to specify floral calyx identity and displays crucial roles in Chinese lantern development in *Physalis*. *Plant Cell* **25**, 2001–2021.
- Zhao LN, Shen LK, Zhang WZ, Zhang W, Wang Y, Wu WH** (2013b). Ca<sup>2+</sup>-dependent protein kinase11 and 24 modulate the activity of the inward rectifying K<sup>+</sup> channels in Arabidopsis pollen tubes. *Plant Cell* **25**, 649–661.
- Zhao QZ, Tian MM, Li QL, Cui F, Liu LJ, Yin BJ, Xie Q** (2013c). A plant specific *in vitro* ubiquitination analysis system. *Plant J* **74**, 524–533.
- Zhao Y, Pan Z, Zhang Y, Qu XL, Zhang YG, Yang YQ, Jiang XN, Huang SJ, Yuan M, Schumaker KS, Guo Y** (2013d). The actin-related protein2/3 complex regulates mitochondrial-associated calcium signaling during salt stress in Arabidopsis. *Plant Cell* **25**, 4544–4559.
- Zhao Y, Zhao C, Lu X, Zhou H, Li Y, Zhou J, Chang Y, Zhang J, Jin L, Lin F, Xu G** (2013e). Investigation of the relationship between the metabolic profile of tobacco leaves in different planting regions and climate factors using a pseudotargeted method based on gas chromatography/mass spectrometry. *J Proteome Res* **12**, 5072–5083.
- Zhao YJ, Song DL, Sun JY, Li LG** (2013f). *Populus* endo-beta-mannanase PtrMAN6 plays a role in coordinating cell wall remodeling with suppression of secondary wall thickening through generation of oligosaccharide signals. *Plant J* **74**, 473–485.
- Zhao Z, Zhang Y, Liu X, Zhang X, Liu S, Yu X, Ren Y, Zheng X, Zhou K, Jiang L, Guo X, Gai Y, Wu C, Zhai H, Wang H, Wan J** (2013g). A role for a dioxygenase in auxin metabolism and reproductive development in rice. *Dev Cell* **27**, 113–122.
- Zheng X, Wu SW, Zhai HQ, Zhou P, Song MF, Su L, Xi YL, Li ZY, Cai YF, Meng FH, Yang L, Wang HY, Yang JP** (2013a). Arabidopsis phytochrome B promotes SPA1 nuclear accumulation to repress photomorphogenesis under far-red light. *Plant Cell* **25**, 115–133.
- Zheng Y, Guo J, Zhang J, Gao A, Yang X, Li X, Liu W, Li L** (2013b). A proteomic study of spike development inhibition in bread wheat. *Proteomics* **13**, 2622–2637.
- Zheng YY, Xie YR, Jiang YX, Qu XL, Huang SJ** (2013c). Arabidopsis ACTIN-DEPOLYMERIZING FACTOR7 severs actin filaments and regulates actin cable turnover to promote normal pollen tube growth. *Plant Cell* **25**, 3405–3423.
- Zhong L, Zhou W, Wang H, Ding S, Lu Q, Wen X, Peng L, Zhang L, Lu C** (2013a). Chloroplast small heat shock protein HSP21 interacts with plastid nucleoid protein pTAC5 and is essential for chloroplast development in Arabidopsis under heat stress. *Plant Cell* **25**, 2925–2943.
- Zhong SH, Liu JZ, Jin H, Lin L, Li Q, Chen Y, Yuan YX, Wang ZY, Huang H, Qie YJ, Chen XY, Vaucheret H, Choryc J, Li JM, He ZH** (2013b). Warm temperatures induce transgenerational epigenetic release of RNA silencing by inhibiting siRNA biogenesis in Arabidopsis. *Proc Natl Acad Sci USA* **110**, 9171–9176.
- Zhou CM, Zhang TQ, Wang X, Yu S, Lian H, Tang H, Feng ZY, Zozomova-Lihová J, Wang JW** (2013a). Molecular basis of age-dependent vernalization in *Cardamine*

- flexuosa*. *Science* **340**, 1097–1100.
- Zhou F, Lin Q, Zhu L, Ren Y, Zhou K, Shabek N, Wu F, Mao H, Dong W, Gan L, Ma W, Gao H, Chen J, Yang C, Wang D, Tan J, Zhang X, Guo X, Wang J, Jiang L, Liu X, Chen W, Chu J, Yan C, Ueno K, Ito S, Asami T, Cheng Z, Wang J, Lei C, Zhai H, Wu C, Wang H, Zheng N, Wan J** (2013b). D14-SCFD3-dependent degradation of D53 regulates strigolactone signaling. *Nature* **504**, 406–410.
- Zhou HR, Zhang FF, Ma ZY, Huang HW, Jiang L, Cai T, Zhu JK, Zhang CY, He XJ** (2013c). Folate polyglutamylation is involved in chromatin silencing by maintaining global DNA methylation and histone H3K9 dimethylation in Arabidopsis. *Plant Cell* **25**, 2545–2559.
- Zhou LZ, Li S, Feng QN, Zhang YL, Zhao X, Zeng YL, Wang H, Jiang LW, Zhang Y** (2013d). Protein S-ACYL transferase10 is critical for development and salt tolerance in Arabidopsis. *Plant Cell* **25**, 1093–1107.
- Zhou W, Wang ZX, Davy AJ, Liu GH** (2013e). Geographic variation and local adaptation in *Oryza rufipogon* across its climatic range in China. *J Ecol* **101**, 1498–1508.
- Zhou XF, Jin YH, Yoo YY, Lin XL, Kim WY, Yun D, Bressan RA, Hasegawa PM, Jin JB** (2013f). CYCLIN H;1 regulates drought stress responses and blue light-induced stomatal opening by inhibiting reactive oxygen species accumulation in Arabidopsis. *Plant Physiol* **162**, 1030–1041.
- Zhou Y, Tan B, Luo M, Li Y, Liu C, Chen C, Yu CW, Yang SG, Dong S, Ruan JX, Yuan LB, Zhang Z, Zhao LM, Li CL, Chen HH, Cui YH, Wu KQ, Huang SZ** (2013g). HISTONE DEACETYLASE19 interacts with HSL1 and participates in the repression of seed maturation genes in Arabidopsis seedlings. *Plant Cell* **25**, 134–148.
- Zhou ZJ, Sun LL, Zhao YQ, An L, Yan A, Meng XF, Gan Y** (2013h). Zinc Finger Protein 6 (ZFP6) regulates trichome initiation by integrating gibberellin and cytokinin signaling in Arabidopsis thaliana. *New Phytol* **198**, 699–708.
- Zhu L, Liu D, Li Y, Li N** (2013a). Functional phosphoproteomic analysis reveals that a serine-62-phosphorylated isoform of ethylene response factor110 is involved in Arabidopsis bolting. *Plant Physiol* **161**, 904–917.
- Zhu L, Zhang Y, Kang EF, Xu QY, Wang MY, Rui Y, Liu BQ, Yuan M, Fu Y** (2013b). MAP18 regulates the direction of pollen tube growth in Arabidopsis by modulating F-actin organization. *Plant Cell* **25**, 851–867.
- Zhu X, Xiong L** (2013). Putative megaenzyme DWA1 plays essential roles in drought resistance by regulating stress-induced wax deposition in rice. *Proc Natl Acad Sci USA* **110**, 17790–17795.
- Zhu XF, Lei GJ, Wang ZW, Shi YZ, Braam J, Li GX, Zheng SJ** (2013c). Coordination between apoplastic and symplastic detoxification confers plant aluminum resistance. *Plant Physiol* **162**, 1947–1955.
- Zhu Z, Tan L, Fu Y, Liu F, Cai H, Xie D, Wu F, Wu J, Matsumoto T, Sun C** (2013d). Genetic control of inflorescence architecture during rice domestication. *Nat Commun* **4**, 2200.
- Zhuang XH, Wang H, Lam SK, Gao CJ, Wang XF, Cai Y, Jiang LW** (2013). A BAR-domain protein SH3P2, which binds to phosphatidylinositol 3-phosphate and ATG8, regulates autophagosome formation in Arabidopsis. *Plant Cell* **25**, 4596–4615.
- Zou N, Li BH, Chen H, Su YH, Kronzucker HJ, Xiong LM, Baluška F, Shi WM** (2013a). GSA-1/ARG1 protects root gravitropism in Arabidopsis under ammonium stress. *New Phytol* **200**, 97–111.
- Zou XH, Yang ZH, Doyle JJ, Ge S** (2013b). Multilocus estimation of divergence times and ancestral effective population sizes of *Oryza* species and implications for the rapid diversification of the genus. *New Phytol* **198**, 1155–1164.

## Research Advances on Plant Science in China in 2013

Ming Yuan<sup>1</sup>, Lijia Qu<sup>2</sup>, Xiaojing Wang<sup>3</sup>, Qian Qian<sup>4</sup>, Weicai Yang<sup>5</sup>, Tai Wang<sup>6</sup>, Hongzhi Kong<sup>6</sup>,  
Gaoming Jiang<sup>6</sup>, Kang Chong<sup>6</sup>

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

**Abstract** Plant science in China has been developing rapidly in 2013. Chinese scientists have contributed major advances in a range of fields, such as the mechanism of strigolactone signaling transduction in the regulation of rice architecture, the genetic basis of rice male sterility, the genomic analysis of important crops, the structural insight into plant innate immune, and the environmental biology. Here, we provide an overall picture of China's progress in plant research and highlight some of the important findings in 2013.

**Key words** China, plant science, research advances, 2013

**Yuan M, Qu LJ, Wang XJ, Qian Q, Yang WC, Wang T, Kong HZ, Jiang GM, Chong K** (2014). Research advances on plant science in China in 2013. *Chin Bull Bot* **49**, 347–406.

(责任编辑: 刘慧君)