

· 主编评述 ·

2014年中国植物科学若干领域重要研究进展

摘要 2014年中国植物科学高速稳步发展,表现在具有原创意的高质量论文迅速增长。中国科学家在植物学诸多领域,如水稻(*Oryza sativa*)独脚金内酯信号转导途径、水稻代谢遗传调控、水稻育性的遗传调控机理及农业与环境生物学等取得了大量重要成果,基因组研究从功能到进化、从模式作物扩散到各类经济作物,表现出全方位多维度的整合研究态势。全球气候变化下碳汇响应机制取得重要进展。*Nature*等国际学术刊物高度关注中国植物科学特别是水稻生物学研究进展。该文概括性综述了2014年中国本土植物科学若干领域取得的重要研究进展,旨在全面追踪当前中国植物科学领域发展的最新前沿和热点事件,并与国内读者分享我国科学家所取得的杰出成就。

关键词 中国, 植物科学, 研究进展, 2014年

种康, 王台, 钱前, 王小菁, 左建儒, 顾红雅, 姜里文, 陈之端, 白永飞, 杨淑华, 孔宏智, 陈凡, 萧浪涛 (2015). 2014年中国植物科学若干领域重要研究进展. 植物学报 50, 412–459.

“主编评述”是我刊在2005年推出的特色栏目。每年刊登一篇,已坚持10年,深受读者的欢迎。本评述的目的是为了分享我国科学家所取得的杰出研究成果,并帮助读者全面、系统地了解当前中国植物科学发展的前沿和热点。新一届(第7届)编委会将秉承这一理念,客观综述中国科学家在本土所作出的重要科学贡献和亮点成果。中国科学的飞速发展促使高质量论文连年倍增,2005年本土科学家在*The Plant Cell*级别的期刊上发表的文章也不过31篇,而2014年达到73篇。这给我们综述增加了不小的难度,因此,有限的篇幅全面介绍难免会挂一漏万。本综述的主要资料来源于国际著名的综合性学术期刊以及植物科学的顶级刊物,但不排除其它刊物论文的重要性。本评论至少可以显示中国植物科学的总体状况和发展趋势。下面我们将按照不同的研究方向简要回顾2014年中国植物科学领域取得的较重要的研究成果。由于资料收集和篇幅的限制,难免疏漏,请读者谅解。

近年来中国植物科学飞速发展引起了国际同行的高度关注。美国植物生物学家协会主席(Dr Alan Jones)在其会刊撰文,比较分析了近10年欧美和中国的科研产出,以及中国的科研投入和科学贡献,高度评价了中国植物科学的高速发展。植物科学领域中三大顶级刊物*The Plant Cell*、*Plant Physiology*和*The Plant Journal*的一项统计数字显示,中国植物科学呈现出强劲的发展势头。最近10年来,美国和欧洲作者在这三本期刊上发表论文数所占比例持续下降,

而中国作者在*The Plant Cell*上发表文章所占比例快速上升至20%,在*Plant Physiology*和*The Plant Journal*达到10%左右(Jones, 2014)。根据Web of Science统计,2014年在三刊中发表文章数量较2013年提高6%以上(图1),是10年前的3.5倍,成为世界上发表高质量研究论文最多的国家之一,并显现出强劲的上升势头。另外,据我刊不完全统计,2014年中国植物生命科学领域的科学家在植物学科及其相关学科主流学术期刊上共发表论文377篇,其中129篇发表在最具影响力的刊物如*Science*、*Nature*系列、*Molecular Cell*、*Developmental Cell*、*PNAS*、*EMBO Journal*、*The Plant Cell*和*Molecular Biology and Evolution*上。与2013年的数据(330篇和131篇)相比,稳中有升。

中国的水稻(*Oryza sativa*)生物学研究受到国际学术界的高度关注,*Nature*出版专刊Outlook系统介绍了中国水稻从基础研究到分子育种的重要研究进展(Li et al., 2014g)。欧洲的植物科学专业学术期刊*Plant Cell Reports*在2014年出版2期中国作者专刊,发表中国作者在植物科学基础研究和生物技术研究方面的成果。该刊主编对中国学者的研究工作给予了高度评价(Hahne et al., 2014)。有数据显示,中国科学家解析了水稻中140多个与生长发育、病虫害抗性、胁迫耐受尤其是高产性状相关的基因功能。而在综合性国际顶尖杂志上发表的水稻产量相关的基因中,由中国科学家研究报道的占总数的三分之二。中国植物科学的发展得益于国家在基础研究和技术开发研究

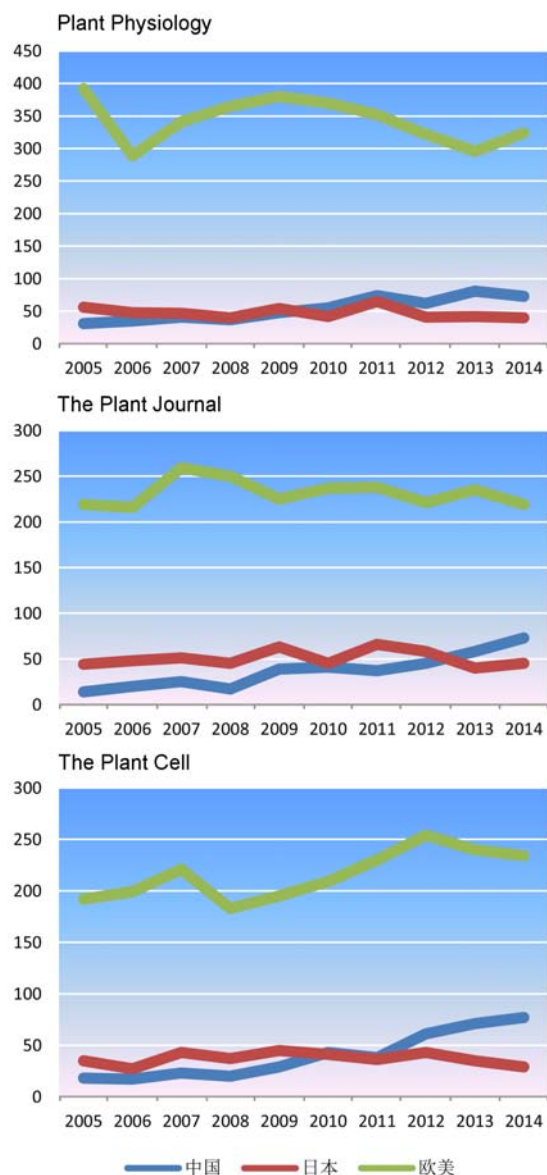


图1 2005–2014年中国、日本和欧美国家作者在三大著名顶级学术期刊的发文章量统计(数据来源: Web of Science)

Figure 1 Annual number of plant science publications originating from China, Japan and the west from 2005 to 2014, based on three top plant science journals (data sources: Web of Science)

的持续大力资助(Chong and Xu, 2014)。

2014年在植物科学领域中有关水稻激素信号转导、优化种植模式降低环境代价范式、黄瓜(*Cucumis sativus*)代谢调控以及生态系统碳汇与温度敏感性等研究受到高度关注。在2014年中国科学十大进展中,

两项与植物科学相关的成果入选。一项是李家洋院士和万建明研究员两个研究组的有关独脚金内酯信号转导途径的重要成果,即“阐明独脚金内酯调控水稻分蘖和株型的信号途径”,主要内容以研究论文的形式分别发表在同期*Nature*上。另一项成果是“提出并验证了一种既可提高产量又可降低环境成本的种植模式”。张福锁研究组基于作物生理生态学、植物营养学和土壤生物地球化学原理,建立了土壤-作物系统综合管理的栽培理论与技术。通过一种综合的新型土壤-作物系统管理,在没有增加氮肥的情况下,实现了水稻、小麦(*Triticum aestivum*)和玉米(*Zea mays*)的大幅增产,该成果回答了我国未来粮食增产的潜力及资源环境代价问题,是农业生产研究的突破性进展(Chen et al., 2014d)。

植物全基因组研究以GWAS为核心研究策略从模式植物水稻自然变异已经扩展到其它经济作物(Huang and Han, 2014),以揭示重要农艺性状的代谢特征和控制模式。蔬菜基因组研究有新的重要进展,中国科学家报道了黄瓜苦味合成、调控和驯化的分子机制,在植物代谢遗传调控方面取得了重大研究进展。发现黄瓜的苦味物质葫芦素合成相关基因受到“主开关”基因*B1*和*Bt*的直接控制。这一成果不仅为生产无苦味的黄瓜提供了理论依据,而且为将来开发药物提供了新的思路(Shang et al., 2014)。

全球气候变化中碳汇响应机制取得了可喜的重要进展,中国科学家发现最近20年热带地区生态系统碳汇对温度的敏感性与1960–1970年相比增加了近1倍,生态系统碳汇对温度变化的敏感程度主要受降水的调节。该成果既有助于理解热带生态系统碳循环对气候变化的响应过程及其机制,也为准确估算生态系统碳循环和气候变化之间反馈打下了坚实的理论基础(Wang et al., 2014o)。中国科学家首次提出分离“面积变化”和“生长变化”对森林碳汇相对贡献的方法,揭示了森林碳汇的形成机制。研究发现,中国森林植被碳汇主要源自森林面积和生物量碳密度的增加,环境变化显著促进了森林生长。这些结果对认识森林碳汇形成机制具有重要的科学意义,并为制定应对气候变化政策提供了翔实的科学依据(Fang et al., 2014a, 2014b)。

还有一个值得关注的发展是中国植物科学学术期刊已经跻身于国际同类期刊的排头方阵。中国植物

生理与分子生物学会新创办的期刊 *Molecular Plant* 主要刊登植物及其环境分子机制方面的论文, 创刊仅8年在SCI收录的国际植物学科200种期刊中排名进入前10; 而中国植物学会主办的综合性学术期刊已有63年的历史, 经历了从作为国内交流平台走向国际大舞台的艰难过程。2005年由 *Acta Botanica Sinica* (《植物学报》) 更名的 *Journal of Integrative Plant Biology*, 在1998年被SCI收录, 2014年入列国际植物科学期刊的前15%。该刊主要刊登与分子、生理、发育、进化和生态相关的论文。这些刊物在国际上的位置基本上与我国植物科学总体水平相匹配, 是中国作者为主体作者群在国际学术界展示中国植物科学进展的良好平台。

1 植物发育、代谢与生殖的遗传调控

1.1 植物发育的遗传调控

高等植物表皮都存在单细胞的表皮毛, 其起始与生长(伸长生长)是植物发育生物学中的一个重要模式系统。目前对于拟南芥叶表皮毛(trichomes)发育的主要调控机制已有较深入的了解, 且相关机制在植物其它器官的表皮毛发育中具有一定的保守性。生长于棉花 (*Gossypium hirsutum*) 种子的表皮毛(即棉纤维)具有重要的经济价值。棉纤维的长度主要取决于起始后的延长生长过程, 是决定棉纤维产量与质量的重要因素。目前, 对调控棉纤维伸长的分子机理了解很少。中科院上海植物生理生态所陈晓亚研究组鉴定了1个棉花同源域亮氨酸拉链(homeodomain-leucine zipper)家族转录因子GhHOX3, 该转录因子直接调控棉纤维的伸长。GhHOX3基因与调控棉纤维长度的一个数量性状位点(quantitative trait loci, QTL)紧密连锁。转基因实验、转录组分析及生化研究证明, GhHOX3直接调控下游与细胞壁松弛相关基因 *GhRDL1* 和 *Gh-EXPA1* 的表达从而正调控棉纤维的伸长。GhHOX3通过与另一个转录因子GhHD1形成复合物继而协同调控下游靶基因, 而赤霉素信号通路负调控蛋白Gh-SLR1直接与GhHOX3-GhHD1互作进而抑制下游靶基因的表达(Shan et al., 2014)。该研究揭示了赤霉素信号通路调控棉纤维伸长的新机制。

黄瓜果实表面有瘤状突起(tubercules)及毛状体(spines or trichomes)的被称为具疣状表型(Wty phe-

notype)。上海交通大学蔡润研究组从黄瓜中鉴定了1个与瘤状突起相关的基因 *Tu*, 该基因编码C₂H₂型单锌指结构蛋白。对38个具疣状表型和56个非疣状表型的黄瓜品种进行了检测, 结果表明, *Tu*基因只在具疣状表型的品种中表达, 通过转*Tu*基因的黄瓜表型分析证实, *Tu*基因对于果实疣状表型的出现是必需的。亚细胞定位及基因原位表达实验结果显示, *Tu*蛋白主要定位于细胞核, 并主要在果实的毛状体细胞中表达。内源细胞分裂素水平测定以及表达谱数据分析表明, 内源细胞分裂素含量与果实的疣状表型相关, *Tu*可能促进细胞分裂素的生物合成。研究还发现, 在具有*Tu*而光滑无瘤状突起的*g1*突变体黄瓜中, *Tu*不能表达, 说明毛状体基因*G1*对于*Tu*表现出上位效应(Yang et al., 2014c)。该研究结果对于黄瓜新品种的培育具有重要意义。

植物种子和器官的大小是重要的产量性状, 且其调控机制是重要的发育生物学问题之一。玉米是世界上主要的粮食作物, 籽粒大小是影响其产量的主要因素。山东大学谭保才研究组通过对玉米小籽粒突变体的研究, 揭示了*Smk1*编码1个PPR-E蛋白, 该蛋白参与线粒体*nad7-836*位点的C→U编辑, 编辑后将编码的脯氨酸改变为亮氨酸。该位点在不同物种中高度保守, 结构模拟表明它位于1个 α 螺旋中, 脯氨酸将中断该 α 螺旋, 导致NAD7功能丧失, 进而影响线粒体复合物I的组装, 造成种子发育受阻。进一步分析表明, 该位点的编辑需求与核基因有无*Smk1*紧密相关, 这为“核-线粒体基因组共进化”提供了直接的分子证据(Li et al., 2014k)。中科院遗传与发育所李云海研究组的前期研究结果显示, 拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)泛素受体DA1是调控种子和器官大小的关键因子。在此基础上, 该研究组鉴定了DA1的抑制子基因*UBP15/SOD2*, 发现DA1通过与*UBP15/SOD2*蛋白质直接互作, 负调控*UBP15/SOD2*蛋白质的稳定性, 从而调控细胞分裂、种子和器官的大小(Du et al., 2014b)。该研究初步阐明了DA1通过影响其底物*UBP15/SOD2*的稳定性来调控种子和器官大小的新机制, 揭示了泛素相关途径在种子和器官大小调控中的重要作用, 为作物高产育种提供了重要的理论基础和基因资源。脱落酸(abscisic acid, ABA)是调控植物应答非生物胁迫以及生长发育的重要激素。ABA的一个主要生理功能是调控种子后期的发育、成熟以及休

眠,但人们对其调控种子早期发育的机制了解甚少。山东农业大学张宪省研究组通过对ABA调控种子早期发育的系统研究,发现调控种子大小关键基因*SHB1*的表达受到ABA的负调控。进一步分析发现,ABA信号通路的关键转录因子*ABI5*直接结合在*SHB1*启动子上并以依赖ABA的方式抑制*SHB1*的表达,从而揭示了ABA调控种子早期发育的一个重要机制(Cheng et al., 2014)。在研究种子发育后期的调控机理时,浙江大学郑绍建研究组发现转录因子*WRKY-41*直接结合在下游转录因子*ABI3*启动子上,并以不依赖于ABA的方式激活*ABI3*的表达。该研究揭示了*WRKY41*通过*ABI3*调控种子休眠的分子机制(Ding et al., 2014a)。

陆生植物叶片表皮的气孔是由2个高度分化的保卫细胞以及周边其它细胞组成的特化结构,在气体交换和防御反应等生理过程中具有重要作用。在模式植物拟南芥中,保卫细胞通过原表皮细胞(protodermal cells)的不对称细胞分裂以及之后的对称分裂与细胞分化而形成。虽然人们对保卫细胞分化发育的关键调控因子已经有一定了解,但生长素对保卫细胞分化发育的调控作用知之甚少。中科院植物所乐捷研究组与加拿大的科研单位合作,利用生长素输入信号标记分子*DII-VENUS*和输出信号标记基因*DR5:VENUS*对保卫细胞发育过程中生长素活性的动态变化进行了实时定量分析,发现在不对称分裂后,较小的子细胞中生长素浓度的降低预示着其保卫细胞母细胞命运的决定,随之该母细胞的对称分裂产生2个保卫细胞,由此说明生长素信号负调控从非对称分裂向对称分裂的转换(Le et al., 2014)。与此同时,上海交通大学杨洪全研究组的另一项研究为生长素负调控保卫细胞发育的分子机理提供了直接证据。前人的研究证明,分泌型小肽*STOMAGEN/EPFL9*是保卫细胞发育过程中的一个关键正调控因子。该研究组发现生长素信号通路关键转录因子*ARF5 (AUXIN RESPONSE FACTOR 5)/MP (MONOPTEROS)*直接结合在*STOMAGEN*基因的启动子上并抑制其表达,以依赖于生长素受体基因*TIR1/AFB*的方式负调控保卫细胞的发育(Zhang et al., 2014k)。该研究揭示了生长素信号通路与多肽信号通路互作调控保卫细胞发育的分子机理。

华南农业大学陶丽珍研究组对ROP GTPases家族的重要成员ROP3的功能进行了系统深入的解析,

发现其功能缺失突变体*rop3*和显性负突变体*DN-rop3*在生长素调控的胚胎发育与胚后生长发育过程中细胞分裂异常,从而导致严重的生长发育缺陷。进一步研究发现,*ROP3*的表达受生长素诱导,主要在根系中柱细胞中表达,可能参与调控根系中柱细胞中生长素极性运输蛋白PINs的分布,并调控生长素信号通路中根系发育重要基因*ARF5/MP*、*PLT1*和*PLT2*等的表达,该研究证明了ROP3通过介导生长素的转运与分布进而调控植物生长发育的机制(Huang et al., 2014a)。

拟南芥花分生组织命运的决定主要由*WUS (WUSCHEL)*、*AG (AGAMOUS)*和*AP2 (APETALA2)*三个基因调控,而*AG*和*AP2*分别抑制和促进*WUS*的表达。中科院遗传与发育所刘西岗研究组与美国的科研单位合作,通过筛选*AG*基因的弱等位突变*ag-10*的增强子突变,发现*ARF3*以依赖于*AG*的方式抑制*WUS*的表达,而生长素信号通路转录因子基因*ARF3*是*AP2*的直接靶基因,且参与调控*AP2*的活性,从而揭示了*ARF3*调控花发育的新功能(Liu et al., 2014k)。细胞分裂素几乎参与调控植物生长发育的所有过程。在拟南芥中,同源异形转录因子基因*AP1*调控花发育过程的起始,并调控外层两轮花器官的形成,特异抑制最外轮花器官萼片叶腋处形成花原基。中科院遗传与发育所焦雨铃研究组发现,因*AP1*直接抑制细胞分裂素合成基因*LOG1*的表达,同时直接促进细胞分裂素降解基因*CKX3*的表达,从而降低*AP1*基因表达区域的细胞分裂素含量,以维持正常的花分生组织的有限生长(Han et al., 2014)。

转录因子NAC和MYB家族在调节植物次生细胞壁形成过程中起着关键作用。中科院青岛生物能源与过程所周功克研究组鉴定了2个白杨TZF (tandem CC-CH zinc finger)基因*PdC3H17*和*PdC3H18*。*PdC3H17/18*过表达的白杨株系表现为茎变短、变粗,叶片更大且更加深绿,次生木质部增加,半径变大,纤维细胞和管状细胞的次生细胞壁稠化程度增加;而其功能抑制株系相较于野生型表现为矮小,叶片浅绿,向下卷曲,次生木质部的半径变小,纤维细胞和管状细胞的次生细胞壁稠化程度减少。研究表明*PdC3H17/18*是*PdMYB3*和*PdMYB21*的直接靶标基因,通过调节下游纤维素、木质素和木聚糖相关合成基因的表达,来增加茎中木质部细胞的次生细胞壁的稠化程度,由此

加粗茎的次生木质部, 促进木材生物量的增加(Chai et al., 2014)。

可变剪接(alternative splicing)是高等真核生物控制基因表达和功能多样性的重要转录后调节机制。中科院遗传与发育所田志喜研究组对大豆(*Glycine max*)不同生长时期和不同部位的取样进行了RNA-seq高通量分析。ASTAL-AVISTA分析表明, 大豆中有52.71%的基因发生了可变剪接, 多外显子的基因则有约63%发生了可变剪接, 并且越是幼嫩的组织可变剪接越多。研究表明, GT-AG位点发生的可变剪接最多。可变剪接发生的频率与内含子长度、外显子数目及基因表达水平呈正相关而与遗传重组率和GC含量呈负相关。研究还表明, 全基因组倍增会导致可变剪接减少, 其原因在于全基因组倍增会使内含子长度、外显子数目和基因表达量下调(Shen et al., 2014b)。该研究阐明了基因结构和表达水平等因素影响可变剪接发生的机理, 并为将来的功能研究提供了线索。中科院上海植物生理生态所李来庚研究组发现美国黑杨(*Populus deltoides*) *PtrWND1B* (WOOD-ASSOCIATED NAC TRANSCRIPTION FACTOR1B)两种形式(*PtrWND1Bs*和*PtrWND1BI*)的可变剪接, 研究发现*PtrWND1B*的第2内含子在可变剪接中起重要作用。用RNA干扰抑制*PtrWND1B*的表达会阻碍美国黑杨次生细胞壁加厚, 导致植株不能直立; 过表达*PtrWND1Bs*能促进次生细胞壁加厚, 而过表达*PtrWND1BI*会阻碍次生细胞壁加厚, 说明*PtrWND1Bs*和*PtrWND1BI*在次生细胞壁加厚的过程中相互拮抗(Zhao et al., 2014e)。该研究表明*PtrWND1B*可以通过可变剪接来调控美国黑杨纤维细胞壁加厚的过程。

细胞周期与胞内氧化还原环境息息相关。“中央研究院”(中国台湾)南部生物技术中心Fang Su-Chiung研究组与美国的科研单位合作, 发现一种新型的硫/阴离子转运蛋白SMT15可以通过调节谷胱甘肽的水平来调控绿藻的细胞周期。硫饥饿处理实验表明, SMT15可能参与硫饥饿胁迫的适应性应答(Fang et al., 2014c)。该研究揭示了谷胱甘肽水平的变化可能是*smt15-1*细胞周期和硫胁迫产生异常的原因。

脯氨酸对于植物环境胁迫应答以及植物的生长发育非常重要。上海大学宋任涛研究组发现玉米突变体*pro1* (*proline responding1*)胚乳中的淀粉、脂质和蛋白含量都显著降低。图位克隆实验表明, *Por1*编码1

个脯氨酸生物合成过程中的限速酶P5CS。RNA印迹实验表明, *pro1*中空载的tRNA^{Pro}大量积累, 由此导致eIF2 α 被磷酸化, 磷酸化的eIF2 α 会抑制蛋白的合成, 造成*pro1*中蛋白含量降低。进一步研究还发现, *pro1*中与细胞周期相关的基因表达发生改变, 进而导致*pro1*细胞周期发生变化, 使细胞停滞在G1期(Wang et al., 2014b)。该研究阐明了脯氨酸在调控蛋白合成和细胞周期转变的过程中具有重要作用。

1.2 植物代谢遗传调控

次生代谢物在对环境胁迫适应、植物之间相互竞争和协同进化及防御病原微生物感染的过程中起重要作用。当前的水稻品种是从野生稻演化而来, 显示出高度的遗传多样性, 了解不同品种之间某些代谢性状的遗传和生物化学基础, 可为培育抗胁迫能力增强和营养增加的优良品种提供重要的信息。华中农业大学罗杰研究组借助全基因组关联分析(genome-wide association study, GWAS)方法, 提出了一些关于水稻代谢自然变异的遗传学与生物化学新见解。他们对840种代谢产物进行了全面分析, 并对来自529个不同栽培稻品种约640万个SNPs位点进行了mGWAS分析, 鉴别出数百个常见变异。这些变异影响了许多重要的次生代谢产物。该研究显示, 不同水稻亚种间代谢产物的自然变异存在着极大的差异。通过数据挖掘, 他们鉴别出36个参与调控生理学和营养学上具有重要作用的一些代谢产物水平的候选基因。作为概念验证, 他们还对其中的5个候选基因进行了功能注释(Chen et al., 2014c)。该研究在水稻代谢组变异遗传和生物化学基础领域提出了新的认识, 为水稻改良提供了一个强有力的工具。

在天然化学物质代谢反应中, 皮氏反应(Pictet-Spengler reaction)能够产出许多重要的生物碱类化合物, 然而至今尚未见真菌发生皮氏反应的报道。南京大学谭仁祥研究组利用1-甲基色氨酸激活毛壳菌(*Chaetomium globosum*)皮氏反应酶的方法, 引发该菌发生皮氏反应, 反应产物随即又可在多种氧化酶的参与下形成一系列骨架全新的生物碱。其中chaetogline B和F具有显著的抗菌活性, 后者还具有乙酰胆碱酯酶的抑制活性。该研究提出的“基因提示下的酶抑制方法(gene-implied enzyme inhibition, GIEI)”为当今急需的新抗菌药和抗老年痴呆药的创制提供了

崭新的源头分子(Yan et al., 2014)。

黄酮是主要的黄酮类化合物之一,在植物生长发育过程中具有多种功能。它们以C-糖苷和O-糖苷复合物的形式存在于植物中。长期以来人们一直认为黄酮通过独立的代谢途径合成。香港大学卢炳松研究组发现,在水稻中,一方面细胞色素P450 93G2具有2-羟黄酮羟化酶(F2H)的功能,可以为2-羟基黄酮提供C-糖苷,随后,2-羟基黄酮C-糖苷经脱氢酶水解,形成黄酮C-糖苷。另一方面,在黄酮核形成之后,开始进行氧化修饰。此外,他们证实了CYP93G2是与CYP93G1在进化上最接近的同源基因,具有黄酮合成酶II(FNSII)活性,可以将黄酮酮催化成黄酮。在重组酶分析中,CYP93G1将柚苷配基和圣草酚去饱和,分别形成芹菜素和毛地黄黄酮。他们还证实,通过基因转化,不同的黄酮O-糖苷在CYP93G1转基因植株中大量积累。生物代谢分析发现,水稻CYP93G1插入突变会进一步促进麦黄酮-O-黄酮木酚素和糖苷的优先消耗。随之发现了黄酮C-糖苷的生物合成代谢流的重新导向。另外,他们也证实,CYP93G1是引导类黄酮合成麦黄酮-O-糖苷的1个关键酶。对细胞色素P450家族的F2H和FNSII的多样性分析表明,黄酮C-糖苷和黄酮O-糖苷在禾本科植物中普遍共存(Lam et al., 2014)。

甘露聚糖是一种半纤维素多聚糖,其在拟南芥种子黏液中的功能未知。周功克研究组阐明了葡甘露聚糖合酶CSLA2参与种子黏液质葡甘露聚糖的生物合成,并在维持种子黏液质结构方面发挥重要功能。研究表明,CSLA2在种子发育过程中显著表达并在种皮所有类型细胞中均有表达,这为证明CSLA2参与种皮黏液质合成提供了可能。钎红染色结果显示,与野生型相比,该基因缺失突变体*csla2*种子的附着性黏液晕轮变薄。进一步对*csla2-1*的黏液组分进行分析,发现其黏液中甘露糖基和葡糖基含量比野生型少30%。生化分析表明,*csla2-1*种子的黏液中纤维素结晶度发生了明显变化,与野生型相比显著降低。进一步研究发现,*csla2-1*种子的黏液中纤维素和果胶的空间分布亦发生了明显变化。另外,附着性黏液中的双折射纤维素微纤维含量与野生型相比显著减少。说明葡甘露聚糖合酶CSLA2可能通过改变纤维素的排列和结晶化来参与调控拟南芥种子的附着性黏液的结构(Yu et al., 2014)。该研究加深了人们对甘露聚糖在

植物细胞壁形成过程中生理功能的认识,为定向设计可高效转化利用的纤维生物质和遗传改良提供了新思路。

1.3 植物生殖遗传调控

花粉管管状生长及其生长速率是显花植物完成受精过程的决定因素。中科院上海植物生理生态所唐威华研究组发现,定位于番茄(*Lycopersicon esculentum*)花粉管细胞膜上的类受体激酶LePRK1为花粉特异表达,当过表达全长LePRK1或缺失胞外结构域的LePRK1后,可导致花粉管顶端膨大且产生额外的小泡。这一过程通过KPP-PLIM2a介导调控花粉管肌动蛋白骨架完成(Gui et al., 2014a)。该研究结果揭示了花粉管细胞的一个潜在功能,即可通过膜定位分子LePRK1的表达来切换花粉管管状和泡状生长模式,由此完成花粉管生长前缘的延展。该研究组的另一项研究发现,番茄STIG1(STIGMA-SPECIFIC PROTEIN1)作为雌蕊柱头分泌的信号小肽,能够特异地结合位于花粉管表面的磷脂酰肌醇3-磷酸(PI3P),进而激活花粉特异受体激酶LePRK2所介导的信号转导,促进雌蕊中花粉管的生长。降低STIG1的表达量可以减慢花粉管的生长速率和种子的形成(Huang et al., 2014c)。中国农业大学叶德研究组对拟南芥AtHMGB15蛋白进行了研究,发现其在花粉和花粉管中呈特异性表达,Ds插入降低AtHMGB15基因的表达,造成花粉管生长减缓,并导致结实率显著下降。AtHMGB15蛋白属于ARID-HMG蛋白家族成员,具有ARID和HMG-box结构域,可以与花粉特异性转录因子AGL66和AGL104相互作用,通过调控其它基因的表达,影响花粉管的生长和花粉的成熟(Xia et al., 2014a)。这些研究结果加深了我们对花粉管生长机制的认识。

花粉管针对雌性引导信号的应答对于诱导花粉管进入雌性器官完成受精至关重要。张宪省研究组发现,*aptg1*(*abnormal pollen tube guidance1*)突变体表现出珠孔定向生长紊乱。研究表明,APTG1编码1个定位于内质网的甘露糖转移酶,花粉萌发和花粉管的生长并不受APTG1突变的影响,推测APTG1是通过GPI-锚定蛋白来决定花粉管在珠孔处的导向(Dai et al., 2014)。“中央研究院”(中国台湾)植物暨微生物学所赵光裕研究组利用花粉特异启动子ProLAT52,

对拟南芥花粉管进行了体外翻译组学研究, 分离获得了多个受精相关基因, 进一步功能研究发现, IV6和IV4参与珠孔引导, IV2参与花粉管破裂以及多花粉管在胚囊中的排斥过程(Lin et al., 2014a)。自交不亲和是显花植物的生殖隔离机制, S-核酸酶通过降解花粉管中的RNA可导致自交不亲和现象。中国农业大学李天忠研究组利用酵母双杂交技术从苹果(*Malus pumila*)花粉管中筛选获得1个ABC转运蛋白家族的F亚家族成员MdABCF蛋白。该蛋白被定位在花粉管的质膜上, 是典型的膜结合蛋白。研究表明, MdABCF可与各种S-核酸酶发生非选择性互作。当MdABCF被反义寡核苷酸沉默后, S-核酸酶无法进入花粉管, 植株自交不亲和活性降低。因此认为MdABCF与细胞骨架协同参与了S-核酸酶运输, 是其进入花粉管不可或缺的因素(Meng et al., 2014a)。

花粉的成熟和萌发是保障植物成功受精并完成世代交替的重要前提。中科院遗传与发育所杨维才研究组发现了1个特异影响花粉成熟和萌发的突变体*dayu*。遗传和互补分析证明, *DAYU*编码1个参与过氧化物酶体基质蛋白运输的基因*APEM9*。研究表明, *DAYU*参与过氧化物酶体发生和蛋白输入过程。*dayu*突变体由于过氧化物酶体基质蛋白和一部分膜蛋白滞留在细胞质中, 而影响花粉的成熟。他们同时发现, 在*dayu*花粉中茉莉酸(jasmonic acid, JA)的含量下降, 而外源施加茉莉酸可以部分恢复*dayu*花粉的功能, 说明过氧化物酶体发生的缺陷造成JA含量下降是*dayu*花粉成熟受阻的原因之一(Li et al., 2014I)。该研究结果首次揭示了过氧化物酶体在花粉成熟中的重要作用, 对了解过氧化物酶体的组装机制具有重要意义。

花粉壁是花药行使正常功能所必需的结构。花粉壁包括2层, 即外部的外壁(outer exine)和内部的内壁(inner intine), 外壁又进一步细分为外壁外层(sexine)和外壁内层(nexine)。花药绒毡层为这两层的合成提供物质。上海交通大学张大兵研究组鉴定了拟南芥花粉壁发育和孢子花粉素合成的重要调控因子AMS (ABORTED MICROSPORES)。研究表明, 在98个花药特异表达的基因中有70个在*ams*突变体中呈现表达量下降, AMS能够调控其中23个基因, 这些基因参与胼胝质的降解、脂肪酸链的延长、酚类化合物的形成和脂类运输过程(Xu et al., 2014a)。上海师

范大学杨仲南研究组发现, 拟南芥*tek*突变体的花粉外壁外层结构完好而外壁内层和内壁缺失, 导致花粉完全败育。*TEK*编码1个主要在四分体时期绒毡层表达的AT-HOOK家族蛋白。他们的研究表明, AMS能够分别通过调控MYB转录因子MS188和TEK的表达来控制外壁外层和外壁内层的发育(Lou et al., 2014b)。该研究组的另一项研究表明, *DYT1*编码1个bHLH转录因子, *TDF1*编码R2R3 MYB转录因子, 通过用染色质免疫共沉淀技术(ChIP)分析发现, *DYT1*可以直接结合在*TDF1*的启动子区, 调控AMS、MS188/MYB-80、TEK和MS1的表达, 从而影响绒毡层的发育和花粉外壁的形成(Gu et al., 2014)。武汉大学孙蒙祥研究组发现1个DNA甲基化酶EFD (Exine Formation Defect), 该酶的缺失可导致胼胝质壁异常, 小孢子在四分体时期无法正常释放, 从而影响花粉外壁的形成, 导致雄性不育(Hu et al., 2014b)。这些研究结果使人们对花粉壁形成的分子机制有了更深入的认识。

花药是植物雄性生殖发育过程中, 拟分生组织细胞经过类似干细胞分化的过程, 通过细胞分裂和分化形成的植物雄性生殖器官, 是小孢子母细胞由4层壁细胞(外壁、内壁、中间层和绒毡层)包裹构成的。上海交通大学梁婉琪研究组从水稻中分离鉴定到了1个与TDR (TAPETUM DEGENERATION RETARDATION)互作的蛋白TIP2。*tip2*突变体表现为花药壁的内3层不能正常分化, 后期中层和绒毡层不能正常降解, 导致完全雄性不育。他们的研究表明, TIP2位于TDR和EAT1的上游, TIP2通过与TDR形成蛋白复合体促进绒毡层细胞分化。在小孢子母细胞完成减数分裂后, TIP2促进EAT1的表达, 并与EAT1形成新的蛋白复合体调节绒毡层细胞的程序性死亡过程(Fu et al., 2014b)。该研究揭示了水稻花药中由3个bHLH蛋白(TIP2、TDR和EAT1)组成的级联调控体系, 该体系在水稻花药壁细胞层分化、发育和降解等关键节点起到转换开关的作用。“中央研究院”(中国台湾)南部生物技术中心辜瑞雪研究组随后也报道了bHLH142/TIP2受到UDT1和GAMY的调控, 参与水稻绒毡层细胞的程序性死亡和花粉的发育(Ko et al., 2014)。

花药是重要的花器官, 药室内层(绒毡层)为发育的花粉提供营养等物质。在花粉发育过程中, 绒毡层通过细胞程序化死亡(programmed cell death, PCD)机制的适时降解对花粉育性至关重要, 其程序性死亡

进程的异常会导致雄性不育,但目前绒毡层程序化死亡的调控机制尚不清楚。山东农业大学张彦研究组发现,拟南芥NADPH氧化酶编码基因*RBOH*在花药绒毡层细胞发育过程中具有时空特异性表达特性,其功能缺失可造成绒毡层PCD延迟及花粉败育;过量表达则导致绒毡层PCD提前,使花粉败育。进一步研究表明,绒毡层NADPH氧化酶基因的表达受到2个绒毡层关键转录因子的调控(Xie et al., 2014a)。北京林业大学陆海研究组发现,半胱氨酸蛋白酶基因*CEP1*控制拟南芥花药绒毡层的PCD进程,是该过程的主要执行者和控制者,直接参与绒毡层细胞质和细胞壁的降解及花粉的成熟(Zhang et al., 2014d)。这些研究揭示了绒毡层PCD的调控因子及其作用机制,为利用遗传工程手段创制雄性不育新种质提供了理论支持。花药对高温非常敏感,高温会导致花药不开裂,从而表现不育。华中农业大学张献龙研究组利用RNA-Seq技术分析高温耐受型和敏感型棉花在正常和高温条件下不同发育时期的花药基因表达谱,最终证明了棉花酪蛋白激酶基因*GhCKI*是花药响应高温胁迫的关键基因(Min et al., 2014)。

被子植物小孢子发生过程中,胼胝质在四分体时作为临时壁间隔了小孢子母细胞与新形成的小孢子。胼胝质的沉积和降解可促进小孢子的产生。复旦大学陆平利研究组发现拟南芥*CDM1* (*CALLOSE DEFECTIVE MICROSPORE1*)基因编码1个串联CCCH-type锌指蛋白。*cdm1*突变体花药中的小孢子在胼胝质沉积缺陷之后很快退化,表现出完全雄性不育。*CDM1*突变影响胼胝质合成酶(*CALLOSE SYNTHASE 5*和*CALLOSE SYNTHASE 12*)基因和与胼胝质酶相关的基因(*A6*和*MYB80*),以及其它3个 β -1,3葡聚糖酶基因的表达(Lu et al., 2014b)。该研究表明,*CDM1*通过调控小孢子发生过程中胼胝质的代谢来影响拟南芥的雄性育性。

大孢子发生是雌配子体发育的早期事件,由于大孢子母细胞数目少且包埋于多层母体组织中,故难以观察和研究。目前对调控大孢子发生的基因尚知之甚少。为了筛选调控大孢子发生的基因,中科院上海植物生理生态所秦源研究组利用拟南芥大孢子母细胞减数分裂阶段的野生型胚珠和*spl*突变体胚珠,鉴定了4个调控大孢子发生的新基因,发现其中的细胞色素P450编码基因*KLU*具有调节大孢子母细胞减数分

裂同源染色体互作的功能(Zhao et al., 2014c)。

减数分裂的重组通常发生在等位基因的同源序列间,但是该过程也可在非等位基因之间的同源序列发生。如何保障重组仅发生在等位的同源序列之间,而避免发生在非等位同源序列之间的保真机制目前还缺少合理的解释。中科院遗传与发育所程祝宽研究组对该问题进行了研究,他们在水稻中鉴定了RAD9-RAD1-HUS1 (9-1-1)复合体重要成员Hus1的同源蛋白OsHUS1。研究表明,水稻*Oshus1*突变体营养生长正常,并且在减数分裂粗线期同源染色体配对及联会复合体形成基本正常,但在终变期至中期I非同源染色体间相互粘连,形成多价体;后期I多价体分开,形成大量染色体桥及染色体碎片,最终导致不育配子产生。由此证明OsHUS1参与减数分裂过程中非同源重组的调控与抑制作用,并且这种作用很可能是以9-1-1复合体的形式参与(Che et al., 2014)。以上关于减数分裂重组的研究,可帮助人们理解非同源重组产生的机制,并有望在生产实践中得到应用。

1.4 水稻农艺和品质性状的遗传调控

1.4.1 水稻农艺性状的遗传调控

水稻中许多因素,如穗型、种子粒型和株型等对产量有重要影响,但花序和小穗的发育对粮食产量起决定性作用。尽管已有多个花器官相关调控基因被报道,但其分子网络调控机理研究目前仍待深入。中科院植物所种康研究组发现,水稻中的微小RNA396d (*microR396d*)、水稻生长调节因子(*OsGRF*)的靶蛋白和水稻生长调节因子互作因子1 (*OsGIF1*),通过*JMJ-D2*家族的*OsJMJ706*和*OsCR4*,共同参与花器官发育的调控。*OsGRF6*是*microR396d*的靶蛋白,在*OsGRF6*功能丧失和过表达*OsmiR396d*的转基因株系中,均出现了花器官(颖壳和护颖)发育缺陷,而在*OsGRF6*过表达转基因株系中,这些缺陷得到恢复。此外,研究还表明,双突变体*grf6/grf10*也呈现出颖花异常现象。*OsGRF*家族中的*OsGRF6*及其直接同源基因*OsGRF10*在幼嫩花序中高表达,且二者均参与花器官发育的调控,他们通过实验证实了*OsGRF6*和*OsGRF10*可以通过与*OsJMJ706*和*OsCR4*的启动子区结合,作用于GA反应元件,并在*OsGIF1*与*OsGRF6*和*OsGRF10*结合的情况下,*OsJMJ706*和*OsCR4*被*OsGRF*家族反式激活,从而调控颖花的发

育(Liu et al., 2014c)。该研究重点阐释了microR396d对OsGRF家族基因的调控作用;同时揭示了在水稻生长过程中,通过microRNA调节控制小穗发育的分子机制。

水稻植株由主茎和多个分蘖构成,主茎和分蘖之间穗的整齐度是影响水稻产量的一个重要因素。不同于野生稻,现代栽培水稻在人类驯化过程中形成了穗整齐生长的特征,株内主穗和各分蘖穗在成熟期高度一致,穗大小也更为接近。这一特征的形成有利于获得更高的产量,但栽培稻穗整齐度的调控机制目前尚未见报道。梁婉琪研究组通过对水稻突变体*dwt1*进行研究,发现位于水稻第1号染色体上的WOX类基因*DWT1* (*DWARF TILLER 1*),在突变后会导致水稻分蘖节间不同程度的缩短,从而引起分蘖明显矮化和穗变小,主茎高度则无显著变化且穗变大,类似于顶端优势加强的表型。进一步研究发现,*DWT1*在穗的枝梗原基中表达,通过一种非细胞自主的方式影响穗下茎节间的细胞分裂和伸长。推测*DWT1*可能通过影响一个未知的信号分子在穗部的合成或运输,调节穗下茎节中细胞分裂素的稳态以及茎节对赤霉素的响应能力,进而促进茎节伸长。该基因在分蘖穗中的表达水平显著高于主茎,这一表达差异是造成主茎和分蘖高度不同的主要原因(Wang et al., 2014k)。该研究不仅首次报道了水稻中的顶端优势现象,而且从分子水平上揭示了控制这一现象的1个关键基因*DWT1*的作用机理,为进一步理解水稻植株形态建成提供了新的认识,为阐明稻穗整齐生长的分子机制找到了重要突破口。

谷粒大小是粮食产量的最重要组成部分之一,但是很少有关于决定谷粒大小机制的报道。李云海研究组与中国水稻所钱前研究组合作,发现了1个新的水稻小粒突变体*smg1* (*small grain 1*)。该突变体具有株高稍矮、籽粒小而轻和直立穗等性状。他们采用图位克隆的方法,分离了编码有丝分裂原活化蛋白激酶4 (*OsMKK4*)的*SMG1*基因,与较老的器官相比,*OsMKK4/SMG1*在较嫩的器官中表达量高,但在两种器官的细胞增殖作用一致。此外,他们还发现突变体的短穗和圆锥花序是由细胞增殖缺陷造成的。故认为*OsMKK4*是影响谷粒大小的因素(Duan et al., 2014)。该实验为水稻籽粒机制研究提供了新的证据。

每穗粒数、株高和抽穗期多效性控制基因(*Ghd7*)

在水稻中已被视为抽穗期和产量的一个重要调节因子。华中农业大学张启发研究组对*Ghd7*在水稻生长发育和环境应答中的功能进行了研究,发现长日照条件下,*Ghd7*对抽穗期是一个负调控因子,其对抽穗期和产量性状的表型效应在某种程度上与定量转录物的水平相关,并且受到环境条件和遗传背景的影响。*Ghd7*通过调节穗分支进而调控产量性状,且独立于抽穗期。该基因还能通过光敏色素B介导的水稻分蘖基因途径调节分蘖。干旱、脱落酸、茉莉酸和高温胁迫强烈抑制*Ghd7*的表达,而低温增强*Ghd7*的表达;过表达*Ghd7*会增加对干旱的敏感性,抑制*Ghd7*的表达则可增强抗旱性。基因芯片分析显示,*Ghd7*参与开花时间、激素代谢调节及生物和非生物胁迫反应等多个过程。该研究证实了*Ghd7*能够响应动态环境,调节阶段转型、结构调控和应激反应,最大限度地促进水稻的繁殖成功(Weng et al., 2014)。

水稻灌浆效率是决定水稻结实的一个关键因素。李来庚研究组克隆了1个水稻结实率控制基因*GSD*,该基因编码1个Remorin蛋白,能与ACTIN1相互作用,从而与胞间连丝胼胝质结合蛋白联系,影响胞间连丝的转导功能。他们发现,在T-DNA插入显性突变体*gsd1-D*中,*GSD1*表达量增加时,表现出结实率减少、叶片淀粉含量增加以及木质部渗透物中可溶性糖减少等异常表型。研究表明,*GSD1*在韧皮部维管伴胞的胞间连丝和质膜中特异表达。该研究结果证实了*gsd1*显性突变体的灌浆缺陷主要是由于光合作用产生的碳水化合物不能运输到韧皮部所致。以上结果表明,*GSD1*可能通过共质体途径调控胞间连丝的转导,进而调控水稻的结实率(Gui et al., 2014b)。

南京农业大学万建民研究组通过图位克隆的方法获得了1个新的响应光周期且提高产量的基因位点*DTH7*,该基因编码PRR (pseudo-response regulator)蛋白。在长日照下,它作用于光敏色素PhyB的下游,通过抑制下游*Ehd1*基因的表达下调成花素Hd3a/RFT1的表达量,进而延迟开花。在不同光周期环境下,*DTH7*、*Ghd7*和*DTH8*的不同单倍型组合与水稻品种的抽穗期及产量之间存在显著关联(Gao et al., 2014b)。该研究结果不仅解析了光周期调控机制的基础科学问题,而且为培育出适应不同环境条件的高产水稻品种提供了理论指导,并进一步完善了光周期影响水稻开花的调控网络,同时也为通过分子设计育种

改良水稻生育期奠定了基础。

1.4.2 水稻品质性状的遗传调控

垩白、蛋白含量和淀粉都是水稻重要的品质性状。垩白是在水稻灌浆期, 胚乳淀粉粒和蛋白质颗粒排列疏松充气, 形成的白色不透明部分。它的存在不仅极大地影响了稻米可食用性产量(整精米率), 而且对稻米外观品质(透明度)、蒸煮食味和营养品质(直链淀粉含量、胶稠度和蛋白质含量)等也有很大的影响。因此, 垩白是评价稻米品质的最重要指标之一, 也是水稻优质和高产的重要限制因子。多年来, 科学家们一直致力于寻找控制垩白的关键基因, 华中农业大学的何予卿研究组成功克隆了第1个稻米垩白率的主效基因 *Chalk5*, 该基因编码液泡膜质子转运焦磷酸酶, 此酶具有无机焦磷酸水解和质子转运活性, 影响水稻籽粒垩白和精米率等品质性状。此外, 它对水稻外观品质、精米产量和贮藏蛋白质的总含量也有极大的影响。提高 *Chalk5* 的表达量可以增加胚乳垩白, 这可能通过干扰发育中种子内膜转运系统pH的稳态来实现。该过程影响了蛋白体的形成, 并且与囊泡类结构显著增加相耦连, 因此在胚乳贮藏物质中形成了气体空间, 从而导致籽粒垩白的形成(Li et al., 2014m)。该研究成果不仅为优质稻米的分子育种提供了目标基因, 而且为解释稻米产量与品质的矛盾与统一提供了遗传与分子证据, 同时也为进一步阐明作物品质调控的生物学机理及水稻优质育种实践提供了理论依据与指导。

另外, 何予卿研究组还首次分离克隆到控制水稻籽粒蛋白含量和营养品质的主效基因 *OsAAP6*。该基因被成功定位到1号染色体长臂6.7 kb区域内, 是1个氨基酸转运子, 编码1个假定的氨基酸通透酶 *OsAAP6*, 其通过正向调控水稻种子贮藏蛋白(谷蛋白、醇溶蛋白、球蛋白和清蛋白)和淀粉的合成与积累进而调控稻米的营养及蒸煮食味品质。该基因为组成型表达, 且在微管组织中表达量相对较高。它能够促进水稻根对氨基酸的吸收和转运, 且在调控游离氨基酸体内分布方面发挥着重要作用。因此, 在低GPC水稻品种中, 提高 *OsAAP6* 的表达可以提高籽粒GPC水平以及氨基酸的总含量, 进而提高籽粒的营养品质。此外, 他们通过对197份微核心种质资源进行研究, 发现 *OsAAP6* 基因的启动子区域内有2个共同的多态性位点(包括3个潜在的顺式作用元件), 这些位点均与

籼稻种子中蛋白质的含量紧密相关(Peng et al., 2014a)。该研究成果不仅为优质稻米的分子育种提供了目标基因, 而且为进一步阐明作物品质形成机制及遗传改良提供了新思路。

淀粉是植物王国能量贮存的普遍形式。尽管许多酶和淀粉生物合成的相关因子已被确定, 但仍有许多未知因素有待发掘。万建民研究组从水稻中克隆了 *FLO6* 基因, 该基因编码一种未知功能的蛋白质, 此蛋白质的N末端具有转运肽, 以确保其在质体中正确定位和发挥作用, 其C末端具有碳水化合物结合模块48 (CBM48)域, 可结合淀粉。*flo6* 突变体中淀粉含量下降, 且正常的淀粉理化性质发生了变化。当复合颗粒形成时, *flo6* 突变体胚乳细胞呈现出明显的缺陷。此外, *FLO6* 可与异淀粉酶(*ISA1*) (不直接结合淀粉)在体外和体内相互作用。因此, 他们证实 *FLO6* 可能作为一种淀粉结合蛋白参与了淀粉的合成(Peng et al., 2014b)。

1.5 水稻育性的遗传调控

在水稻育性研究方面, 以雄性不育为基础的杂交水稻的研究取得了卓越的成就。自20世纪70年代发现了光温敏雄性不育系(thermosensitive genic male-sterile, TGMS)以来, 两系杂交稻继而发展起来。在不同的光温条件下, 光温敏不育系既可以作为不育系与恢复系杂交制种, 又可以作为保持系自身繁殖, 从而简化了繁种制种程序, 降低了杂交种子生产成本。更重要的是, 两系杂交稻的配组较自由, 选配到优良组合的几率较高。因此, 两系杂交育种在水稻杂种优势利用方面取得了重大突破。

研究人员利用安农S-1×南京11杂交产生的重组自交系F₈代群体, 对安农S-1的不育基因进行了定位分析, 将温敏不育基因定位于第2染色体, 并将其命名为 *tms5* (2003年)。利用SSR标记将其定位在RM-AN7和RMAN54之间的181 kb区域内(2006年)。2014年, 中科院遗传与发育所曹晓风研究组和华南农业大学庄楚雄研究组合作, 克隆了新型的水稻光敏核不育基因 *TMS5*。该基因编码保守的核酸内切酶——RNA酶Z^{S1} (RNase Z^{S1}), 该酶能够在体外和体内把3个泛素核糖体L40融合蛋白基因(*Ub_{L40}*) mRNA加工成多个片段。高温可使 *Ub_{L40}* mRNA水平上升。在 *tms5* 突变体中, 由于Z^{S1}功能缺失, *Ub_{L40}* mRNA过度积累,

打破了泛素的动态平衡,进而改变了泛素化蛋白质的组成,导致不可溶的泛素化蛋白增加,诱发花粉母细胞液泡化,最终导致花粉产量降低和雄性不育;而野生型中,过量的*Ub_{L40}* mRNA能被Z^{S1}裂解,育性正常。目前,已证实大部分的两系杂交水稻都是使用*tms5*作为不育基因。该研究揭示了RNase Z^{S1}介导调控*Ub_{L40}* mRNA的一种新机制,证实了在水稻中这种调控的丧失导致光温敏雄性不育系(Zhou et al., 2014b)。该研究进一步阐明了光温条件控制水稻育性转换的分子机制,对指导两系杂交稻育种和深入利用水稻杂种优势具有重要意义。

中科院上海植物生理生态所林鸿宣研究组利用海南普通野生稻(*Oryza rufipogon*)和亚洲栽培稻品种特青构建了染色体片段代换系,并从中发现了一种新的水稻种间杂种劣势。这种杂种劣势的发生受高温诱导,根茎结合部在感受温度变化中发挥重要作用。杂种植株由于同时携带*Hwi1*和*Hwi2*,二者都可导致体内的自身免疫应答组成型激活,影响植株的正常生长发育,从而使绝大多数植株在进入生殖生长前就开始凋亡,阻碍了物种间正常的遗传交流,形成生殖隔离。*25L1*和*25L2*均编码膜定位的富含亮氨酸重复序列的类受体激酶(LRR-RLK),*Hwi1*位于LRR-RLK组成的串联重复的基因簇中,*Hwi2*编码1个分泌至胞外的类subtilisin蛋白酶,该酶的酶解产物能够被*25L1*和*25L2*组成的复合体感受,激活下游防卫反应,进而诱发杂种劣势表型。普通野生稻可能通过基因倍增获得*25L1*和*25L2*,而栽培稻中缺少这2个基因。这些结果表明基因扩增是形成生殖隔离的重要分子基础(Chen et al., 2014a)。该实验为阐明水稻种间生殖隔离的分子遗传机理提供了新线索。

2 蛋白质组学分析

蛋白质的可逆磷酸化修饰是生物体内最常见且最重要的共价修饰方式之一,几乎调节着生命活动的整个过程。中科院水生生物所葛峰研究组以一种模式硅藻——三角褐指藻(*Phaeodacty lumtricornutum*)为研究对象,采用磷酸蛋白质组技术,鉴定到245个磷酸化蛋白质及434个磷酸化修饰位点。结果显示,磷酸化蛋白质广泛参与多种细胞的生物学进程,如物质代谢、信号转导及胁迫响应等。通过构建磷酸化蛋白激

酶进化树,预测了细胞内至少存在CAMK、CMGC和AGC三类蛋白质激酶。利用Western blot验证了6个磷酸化蛋白在不同胁迫处理下磷酸化水平的差异,证明了磷酸化在细胞应对环境胁迫中不可或缺(Chen et al., 2014f)。首都师范大学晏月明研究组分析了小麦品种早选10号和宁春47在快速生长期叶片中的蛋白磷酸化修饰组,在1 175个磷酸化蛋白上鉴定到了1 802个磷酸化位点,其中包括52个转录因子、85个蛋白激酶和16个蛋白磷酸酯酶。进一步分析发现,C3H、TALE、NF-YB、bZIP和CAMTA五个转录因子家族显著受磷酸化调节。该研究揭示了一个复杂的以蛋白激酶(SnRK、CDPK和GSK)及蛋白磷酸酯酶(PP2C、PP2A和BSL)为中心的磷酸化调控信号网络(Lü et al., 2014a)。中科院武汉植物园杨平仿研究组利用磷酸化蛋白质组学技术,在水稻柱头鉴定了1 588个磷酸化蛋白质,这些蛋白质均含有41个保守性磷酸位点结构域。其中654个磷酸化蛋白质在水稻中首次被鉴定,201个属于柱头组织特异表达蛋白(Wang et al., 2014d)。这些结果对深入研究柱头与花粉识别过程的信号转导机制提供了新线索。

G蛋白是重要的信号分子,其调控因子Rgs蛋白是异三聚体G蛋白信号途径的负调控因子,稻瘟病菌(*Magnaporthe oryzae*)的8个Rgs蛋白均可负调控病菌胞内的cAMP含量。南京农业大学张正光研究组采用比较蛋白质组学和遗传学方法对8个Rgs蛋白进行了研究,发现Rgs蛋白参与了氨基酸生物合成代谢的调控,进而调控病菌的生长发育和致病过程(Zhang et al., 2014g)。该研究揭示了Rgs蛋白的调控机制,为培育抗稻瘟病水稻品种提供了新视角。在真核生物中,细胞核内的帽结合蛋白复合体(cap-binding complex, CBC)由CBP20和CBP80两个亚基构成,转录开始后该复合体结合到转录产物的5'帽端结构上,对多种RNA的代谢过程起重要作用。中科院昆明植物所胡向阳研究组以拟南芥为材料对帽结合蛋白复合体进行了研究,结果表明*cbp20*和*cbp80*突变体对盐胁迫十分敏感,发现CBP20和CBP80通过参与调控拟南芥一些重要信号途径相关基因的可变剪接、蛋白翻译后修饰及泛素化和苏素化修饰等来影响拟南芥对盐胁迫的响应(Kong et al., 2014)。

二穗短柄草(*Brachypodium distachyon*)是小麦的近缘种和模式植物。晏月明研究组分析了盐胁迫诱

导下二穗短柄草叶片的蛋白质组和磷酸化蛋白质组, 鉴定了60个特异差异表达的蛋白及496个差异磷酸化位点, 其中有14个蛋白在蛋白表达及磷酸化修饰水平存在显著差异; 并鉴定出与盐应答和防御相关的信号分子, 如14-3-3蛋白(GF14A、GF14B和14-3-3A)及ABA信号相关的蛋白ABF2、TRAB1和SAPK8 (Lü et al., 2014b)。青藏高原一年生野生大麦是我国特有的大麦(*Hordeum vulgare*)野生种质资源, 蕴含着丰富的遗传变异和抗逆相关的优异等位基因。浙江大学张国平研究组分析比较了200 mmol·L⁻¹ NaCl胁迫下西藏野生大麦(XZ16)和栽培大麦(CM72)耐盐的生理与分子差异, 结果表明, 根部参与离子平衡的Calmodulin、Na/K转运子和H-ATPases以及叶片中参与光合作用的1,5-二磷酸核酮糖羧化/加氧酶和放氧增强蛋白等受盐胁迫调控。与栽培大麦相比, 野生大麦在盐胁迫下通过增强根部离子转运蛋白的基因表达, 维持了地上部较低的Na⁺含量和较高的相对生物量(Wu et al., 2014a)。该研究为鉴定和挖掘野生大麦中耐盐相关的特异基因/蛋白提供了参考。

海洋硅藻是现代海洋生态系统中最成功的真核浮游植物, 然而人们对其应对营养胁迫的独特细胞代谢机制知之甚少。厦门大学梁君荣研究组研究了假微型海链藻(*Thalassiosira pseudonana*)响应铁胁迫的分子机制, 结果显示铁限制可使藻细胞光合和呼吸系统传递链受损, 产生过量ROS, 进而诱发细胞PCD (Luo et al., 2014a)。干旱是影响作物产量的重要非生物胁迫因子。晏月明研究组比较了正常灌溉和水分胁迫下小麦籽粒磷酸化蛋白质组的差异, 鉴定出63个差异显著的磷酸化肽段, 分布在61个磷酸化蛋白上, 如受体类似激酶(RLKs)、热休克蛋白90 (Hsp90)和一些胁迫反应因子(LEA和WAIL)等, 这些蛋白通过磷酸化/去磷酸化调控方式参与小麦籽粒发育后期细胞内的信号转导、籽粒胚和胚乳发育及对干旱刺激的应答(Zhang et al., 2014l)。这些结果对揭示植物的抗逆机制及提高作物产量具有重要意义。

3 叶绿体发育和光形态建成

3.1 叶绿体和光合作用

叶绿素是环形的四吡咯物, 由谷氨酰-tRNA还原酶(GluTR)催化的谷氨酰-tRNA还原反应是植物体中四

吡咯生物合成的限速步骤, 这一反应依赖于NADPH。GluTR受到多种转录后的调控, 其中, GluBP (GluTR结合蛋白)就是通过调控GluTR不同的亚细胞定位来调节四吡咯的生物合成。中科院植物所刘琳研究组阐明了GluBP刺激GluTR催化效率的机制。首先, GluBP二聚体结合到GluTR二聚体C端的V字形催化区域, 形成GluTR-GluBP复合物, 使GluTR的NADPH结合区发生构象变化, 促使氢从NADPH转移到底物, 继而发生谷氨酰-tRNA的还原(Zhao et al., 2014a)。该研究为理解四吡咯的生物合成机制奠定了基础。中科院植物所林荣呈研究组与国外合作对四吡咯代谢途径中的原叶啉原氧化酶(PPO1)进行研究, 发现编码PPO1的基因缺失使叶绿素含量明显降低, 并且叶绿体内18个RNA编辑位点(已知共有34个位点)的编辑效率产生了不同程度的下降, 从而导致参与光合作用循环电子传递的NDH复合物缺失及其功能丧失(Zhang et al., 2014e)。该研究揭示了四吡咯生物合成途径中的酶参与RNA编辑, 不仅拓展了人们对四吡咯合成酶功能多样性的认识, 而且揭示了RNA编辑机制的复杂性。

拟南芥SCL6/22/27 (scarecrow-like)蛋白以未知的机制负调控叶绿素的合成, 且SCL是miR171的靶基因。中科院上海植物生理生态所黄继荣研究组发现, SCLs蛋白抑制黄化苗中叶绿素合成途径关键基因POR的表达。通过对报告基因表达分析和染色质免疫共沉淀等证明SCL27直接结合到PORC启动子上。进一步分析发现, 赤霉素信号通路负调控因子DELLA蛋白与SCL27直接互作, 减弱后者与PORC启动子的结合, 进而调控赤霉素介导的叶绿素合成。此外, SCL27激活MIR171基因的表达, 从而形成一个反馈调节环。该研究揭示了miR171-SCL模块通过调控赤霉素信号通路进而介导叶绿素合成的分子机制(Ma et al., 2014c)。

中科院上海计算生物学所朱新广研究组提出一个用于研究C₄光合作用高光合利用率中的量化作用模型, 这一系统模型不仅包括卡尔文循环、淀粉合成、蔗糖合成、C₄穿梭和CO₂泄漏, 而且包括光呼吸以及维管束鞘细胞和叶肉细胞之间的代谢物质转运。此模型在不同的CO₂和光条件下可以有效刺激CO₂的吸收速率和代谢物质浓度变化。分析表明, 磷酸丙糖运输和CO₂泄漏能够通过平衡维管束鞘细胞和叶肉细胞

中的ATP和NADPH数量来维持高光合速率。此外,他们利用这个模型定义了最优化的酶特性和C₄工程的蓝图(Wang et al., 2014p)。由此,该系统模型提供了一个指导C₄工程和研究C₄光合作用的理论框架。

3.2 光形态建成

在现已发现的一系列植物光受体中, UVR8 (UV RESISTANCE LOCUS 8)是唯一的UV-B光受体, 而色氨酸和精氨酸分别是UVR8蛋白感知光和蛋白互作的关键氨基酸残基。北京大学邓兴旺研究组通过对不同的UVR8点突变体进行分析, 发现UVR8蛋白的W233、W285色氨酸残基及R286和R338精氨酸残基分别是决定其光吸收能力和保持二聚体稳定性的关键位点。通过构建不同的UVR8点突变体并转化酵母后发现, 无UV-B照射下, 正常的UVR8蛋白以二聚体的形式存在; 在UV-B照射下, UVR8则以单体的形式存在, W233和W285色氨酸位点突变后无法形成二聚体, R286和R338精氨酸位点突变后表型相同, 说明色氨酸和精氨酸残基均有助于在UV-B照射下UVR8蛋白二聚体和单体化之间的转变。研究还表明, UVR8与COP1蛋白互作依赖于这些氨基酸, 其位点的改变显著降低了拟南芥对UV-B信号的敏感性, UV-B响应的相关基因表达也表现异常(Huang et al., 2014d)。该研究结果说明, 植物中UVR8介导的UV-B光信号感知伴随UVR8与COP1的互作, 进而决定了UV-B信号介导的光形态建成。

COP1 (CONSTITUTIVELY PHOTOMORPHOGENIC 1)作为E3连接酶, 与光敏色素、隐花色素以及UVR8介导的光信号转导途径发生相互作用, 进而调控拟南芥幼苗的光形态建成, 但相关机制并不清楚。杨洪全研究组对该问题进行了研究, 发现COP1直接与核蛋白PIL1 (PIF3-LIKE1)发生互作, 促进26S蛋白酶体降解PIL1; 而光敏色素PhyB也与PIL1发生互作, 促进红光下PIL1的积累, 这一过程可能通过抑制COP1-PIL1的结合来完成。生化和遗传学分析表明, PIL1与HFR1可形成异源二聚体, 共同调节光形态建成。此外, 研究还发现PIL1可与PIF1、PIF3、PIF4以及PIF5互作, 导致PIF靶基因的转录受到抑制。由此提出了一个光形态建成的新模型, 在黑暗中PhyB处于非活化状态而位于细胞质中, 细胞核中的COP1与PIL1和HFR1互作而降解后2个蛋白, PIFs只能与少

数的PIL1和HFR1发生互作, 活性增强, 导致下游基因表达而抑制光形态建成; 在光下, 活化的PhyB入核与PIFs发生互作进而促进后者的降解, PhyB还与COP1和PIL1互作促进PIL1与HFR1的积累, 后二者与少量剩余的PIFs发生作用后抑制PIFs下游基因的表达从而促进光形态建成(Luo et al., 2014c)。

目前已有许多光形态建成机制方面的研究, 而黑暗中PIFs蛋白的稳定机理仍然未知。北京大学陈浩东研究组发现, DET1蛋白能够调控黑暗中PIFs蛋白的稳定性, 揭示了黑暗调控PIFs蛋白稳定性的分子机制。与野生型相比, *det1-1*突变体中PIFs蛋白的水平显著下降。他们同时还发现, *det1-1*中引入35S启动的PIFs蛋白并不能恢复其积累水平; 放线菌酮(cycloheximide, CHX)处理后*det1-1*中PIFs蛋白的降解速率比野生型慢。另外, 体外与体内实验结果还表明, DET1可与PIFs蛋白发生互作。可见, DET1通过与PIFs蛋白互作来调控PIFs蛋白的降解。用蛋白酶体抑制剂MG132、PS-341和MLN2238的混合试剂处理并不能促进PIFs蛋白在*det1-1*中的积累, 表明*det1-1*在黑暗中PIFs蛋白的降解可能通过一条独立于泛素化降解的途径。该研究组对公布的mRNA深度测序结果进行分析, 发现在幼苗去黄化过程中DET1所调控的下游基因的表达大部分也受到PIFs的表达调节, 进一步验证了DET1通过正向调控PIFs蛋白从而参与幼苗的光形态建成过程(Dong et al., 2014a)。VQ (VQ MOTIFCONTAINING PROTEIN)家族蛋白是最近被鉴定出的一类含FXXXVQXXTG基序的蛋白。拟南芥中含有34个成员, 然而大部分VQ家族成员的功能和调节机制有待阐明。林荣呈研究组发现, 拟南芥VQ蛋白家族中29个成员在植物细胞中均具有转录活性, VQ29蛋白定位于细胞核, VQ基序的缺失可影响其转录活性, 表明该基序是VQ蛋白活性所必需的。VQ29的缺失突变体和超表达体表型分析发现, 远红光和低白光强下, VQ29超表达株系与野生型相比下胚轴显著伸长, 而缺失突变体的下胚轴显著受到抑制。另外, VQ29的表达受到光的抑制, 且依赖于光敏色素, 远红光下, *phyA-211*中VQ29的表达显著上调, 而红光下, *phyB-9*中VQ29的表达显著上调。进一步研究发现, VQ29能够与PIF1蛋白互作(Li et al., 2014n)。该研究证实, VQ29作为光介导的茎伸长抑制的负调控转录因子, 通过促进PIF1的转录活性发挥作用。

*PAR1 (PHYTOCHROME RAPIDLY REGULATED 1)*最早被鉴定为光敏色素A调控的远红光信号途径和光敏色素B调控的红光信号途径的早期抑制基因。随后证明, *PAR1*和*PAR2*在拟南芥中扮演避光反应负调控因子的角色。中国农科院作物科学所杨建平研究组发现, *PAR1*和*PAR2*在拟南芥幼苗去黄化过程中作为正调控因子参与多条光信号途径。在红光、远红光和蓝光下, 超表达*PAR1*和*PAR2*可增强幼苗的去黄化, 与野生型相比, 超表达植株的下胚轴显著变短, 子叶展开变大, 而*PAR1*和*PAR2*的RNAi株系则表现相反的表型。与野生型相比, 远红光下*phyA-211*、红光下*phyB-9*和蓝光下*cry1-304*突变体中*PAR1*和*PAR2*表达均显著上调。*PAR*功能缺失可部分消除*cop1*的去黄化表型, 表明*PAR1*和*PAR2*均位于*COP1*的下游。进一步研究发现, *PAR1*和*PAR2*蛋白质含量在黑暗下随着时间的延长逐渐减少, *COP1*蛋白的缺失可抑制*PAR1*和*PAR2*蛋白的降解, 且26S酶体抑制剂MG132的添加能够减少*PAR1*蛋白的降解, 以上结果说明, *COP1*蛋白通过26S蛋白酶体途径降解*PAR1*和*PAR2*蛋白。*PAR*的RNAi株系与*hy5-215*和*hfr1-201*的双杂交突变体表型分析表明, 在不同的光信号途径中*PAR1*和*PAR2*与*HY5*和*HFR1*分别处于不同的途径, 但在远红光信号途径中*PAR1*和*PAR2*与*HFR1*共享同一途径(Zhou et al., 2014d)。

光响应基因的转录激活和抑制机理已得到很好的阐明, 但关于转录后的调控研究还较缺乏。“中央研究院”(中国台湾)植物暨微生物学所吴素幸研究组发现, 对基因转录后调控具有重要作用的miRNAs的合成基因*HEN1 (HUA ENHANCER 1)*参与了光形态建成的正调控因子和负调控因子的转录后调控过程。*HEN1*的表达受到远红光、红光和蓝光的调控, 且这种调控作用依赖不同的光受体。与野生型相比, 远红光无法诱导*phyA*和*hy5*突变体中*HEN1*的表达, 红光无法诱导*phyB*和*hy5*突变体中*HEN1*的表达, *cry1*和*hy5*突变体中蓝光诱导*HEN1*的表达显著减少, 而在*cry1cry2*双突变体中蓝光无法诱导*HEN1*的表达。进一步研究表明, *HEN1*和*HY5*形成一个负反馈调节环来参与拟南芥的光形态建成过程(Tsai et al., 2014)。该研究证明了*HEN1*通过调控miRNAs, 进而参与调节光形态建成的正调控和负调控因子的转录后水平的调控。

非编码RNA在光形态建成中发挥正调节子的作用。邓兴旺研究组从拟南芥中鉴别出1个称为*HID1 (HIDDEN TREASURE 1)*的非编码RNA。在连续红光下, *hid1*突变体表现弱敏感性。外源引进*HID1*启动子启动*HID1*基因可以恢复*hid1*的表型。生物信息学分析和实验验证都表明, *HID1*的二级结构含有4个茎环, 茎环结构SL2和SL4是其调控红光下下胚轴生长所必需的。进一步研究发现, *HID1*通过PIF3起作用, *HID1*形成大的核蛋白-RNA复合体后与PIF3第1个内含子的染色质结合进而抑制其表达。值得注意的是, 许多陆生植物都含有保守的*HID1*同源基因, 在拟南芥*hid1*突变体中引进水稻的*HID1*同源基因可以恢复其表型(Wang et al., 2014q)。这一研究成果揭示了幼苗光形态建成中非编码RNA调控的新机制。

4 植物激素与信号转导

4.1 生长素

生长素的合成与极性运输是调控生长素通路的关键步骤, 直接参与调控植物生长发育, 因而受到广泛关注。北京大学瞿礼嘉研究组发现拟南芥*ADP1*基因编码1个MATE (multidrug and toxic compound extrusion)家族的转运蛋白, 负调控生长素在分生组织区域的合成, 从而直接调控植物的形态建成。在*ADP1*基因的功能获得性突变体(*adp1-D*)或过表达*ADP1*的转基因植物中, 分生组织区域的生长素浓度降低, 导致侧生分枝与侧生花器官发生增加; 敲除*ADP1*及其同源基因的四突变体则出现相反的表型, 说明*ADP1*介导的分生组织区域生长素浓度对植物形态建成本有关键作用(Li et al., 2014h)。生长素不仅对地上部侧生器官的形成具有重要作用, 对侧根的起始与发育同样不可或缺。中科院遗传与发育所童依平研究组发现, 生长素合成途径的关键基因*TAR2 (TRYPTOPHAN AMINOTRANSFERASE RELATED 2)*的表达受到低氮胁迫的诱导, 从而直接参与调控侧根原基的起始。在*tar2*突变体中, 响应低氮胁迫而促进生长素浓度增加和侧根起始的反应显著降低, 表明*TAR2*在植物适应低氮胁迫的生长发育中起关键作用(Ma et al., 2014b)。

土壤酸化对农业生产危害巨大, 而铝毒害是酸性土壤抑制植物生长的主要因素。研究表明铝的作用位点为根尖过渡区(transition zone, TZ), 通过影响TZ

中生长素极性运输和信号转导进而影响植物根的生长, 而其分子机制还不清楚。山东大学丁兆军研究组发现, 铝对拟南芥根生长的抑制主要是由于TZ中生长素的过量积累所致。铝胁迫诱导的生长素合成关键基因 *TAA1* 在TZ中特异表达, 使生长素在该区域过量积累, 最终导致根的伸长受到抑制。此外, 该研究组还发现铝胁迫下 *TAA1* 介导的TZ中生长素的局部合成依赖于乙烯信号, 乙烯诱导 *TAA1* 在TZ中表达上调, 通过一系列生长素反应元件 (ARFs) 抑制生长素介导的根系生长 (Yang et al., 2014f)。该研究揭示了环境因子通过调控局部生长素合成和相应信号转导影响植物根系生长的分子机制。

细胞骨架体系和生长素信号对植物细胞生长和形态建成具有重要影响, 生长素的运输和信号转导依赖于微丝系统的组织, 但目前仍不清楚微丝联系胞内生长素信号的分子机制。张大兵研究组在水稻中发现了1个微丝结合蛋白RMD, 该蛋白在生长素介导的细胞生长和形态建成方面具有重要功能。*rmd* 突变体的细胞生长异常, 其微丝排布方向亦发生了改变。此外, 该突变体还表现出生长素介导的细胞伸长受抑制、生长素极性运输减少、根中生长素的梯度分布改变及生长素极性运输蛋白 (*OsPIN1b* 和 *OsPIN2*) 在质膜上的定位受阻等特性。另外, 生长素响应因子 *OsARF23* 和 *OsARF24* 异源二聚体可直接调节 *RMD* 的表达, *osarf23* 突变体以及 *OsARF23* 和 *OsARF24* 低表达株系中除 *RMD* 表达减少外, 还表现出微丝组织混乱及细胞生长受抑制、生长素响应敏感性降低、生长素分布及 *OsPIN* 定位被扰乱等性状。说明生长素可通过 *RMD* 调节微丝的定向, *OsARF23/24-RMD* 是生长素自主调控途径的关键组分, 是控制植物细胞微丝排布方向的分子开关, 直接影响 *OsPINs* 蛋白的定位, 从而影响生长素的运输、分布和细胞生长 (Li et al., 2014c)。该研究揭示了微丝组织与胞内生长素信号之间调控网络的分子机制, 具有重要的理论意义。

4.2 独脚金内酯与脱落酸

独脚金内酯 (strigolactone, SL) 是近年来发现的一种植物激素, 它能够抑制植物的分蘖和侧芽的生长, 并与生长素和细胞分裂素一起调控植物的分蘖数量。中科院遗传与发育所李家洋研究组与钱前研究组合作, 证实了SL通过抑制生长素的生物合成, 即减少局部

的IAA含量, 降低地上部的向重性 (shoot gravitropism) 进而调控水稻的分蘖角度。尽管SL和 *LA1* (定位在水稻第11号染色体上的散生基因) 都是水稻生长素极性运输的负调控因子, 但SL没有改变茎基部生长素的横向运输, *LA1* 则是水稻生长素横向运输的正调控因子。遗传证据证实, SL和 *LA1* 在几种不同的遗传信号通路中参与调控地上部的向重性和分蘖角度 (Sang et al., 2014)。这些研究结果揭示了独脚金内酯的一个新作用, 阐明了一个从前未知的水稻地上部向重性的潜在调控机制。独脚金内酯可被视作未来获得理想植物株型的重要工具。

MAX2 是独脚金内酯信号途径的重要组分, 除调控独脚金内酯介导的植物分蘖外, 还影响植物的光形态建成、衰老以及 *karrikin* 信号响应等诸多生长发育过程。目前, *MAX2* 在植物应对非生物胁迫反应中的功能还报道较少。中科院东北地理与农业生态所卜庆云研究组发现, *MAX2* 能够正调控植物的抗旱反应。与对照相比, 拟南芥突变体 *max2* 表现出对干旱胁迫超敏感, 在ABA诱导下气孔关闭速度减慢, 表面蜡质层变薄。进一步分析表明, 在 *max2* 突变体中, 逆境胁迫反应相关基因及ABA合成、代谢、运输和信号转导等途径相关基因的表达量均下降。*max2* 与ABA不敏感 *abi3* (或 *abi5*) 双突变分析揭示, *MAX2* 位于 *ABI* 基因的上游。此外, *max2* 突变体幼苗对ABA和渗透胁迫超敏感, 且在 *max2* 种子的萌发阶段, ABA调控的相关基因表达量也增加, 说明在种子萌发及萌发后的早期生长阶段, *MAX2* 负调控植物对ABA的反应。值得注意的是独脚金内酯途径中只有 *MAX2* 参与干旱、渗透胁迫及ABA反应, 而 *MAX1*、*MAX3* 和 *MAX4* 等组分均不参与这些非生物胁迫过程 (Bu et al., 2014a)。以上结果说明 *MAX2* 蛋白可特异地参与植物逆境胁迫反应。

脱落酸 (abscisic acid, ABA) 参与诱导叶片的衰老过程, 但其信号机制仍不清楚。中科院遗传与发育所储成才研究组鉴定了1个显性的叶片早衰水稻突变体 *ps1-D*。该突变体突变位点对应的基因 *PS1* 编码1种植物特异性的NAC转录激活子 *OsNAP*, 过表达 *OsNAP* 可显著加快叶片的衰老, 下调 *OsNAP* 的表达则可延迟衰老过程。这些证据表明, *OsNAP* 基因与叶片的衰老发育密切相关。采用ChIP-PCR和酵母单杂交技术证实, *OsNAP* 可通过直接靶向与叶绿素降解、

养分输送及其它衰老相关的基因正向调控叶片的衰老,可见*OsNAP*可作为1个理想的水稻衰老过程起始标记基因。另外,ABA可特异性地诱导*OsNAP*的表达,ABA生物合成突变体*aba1*和*aba2*中的*OsNAP*表达受到抑制。与对照相比,突变体*ps1-D*中的ABA含量显著下降,表明*OsNAP*对ABA的生物合成起反馈抑制作用。此外,该研究组在对*OsNAP*的RNAi株系进行分析后,发现*OsNAP*表达的下降低可促使叶片衰老延迟和灌浆结实期延长,其中2个RNAi株系的水稻产量与对照相比均有提高(Liang et al., 2014a),显示出*OsNAP*具有潜在的实用价值。此外,南京农业大学沈文飏研究组对拟南芥中ABA通过引发包括氢气等在内的细胞内信号事件诱导气孔关闭进行了研究,揭示了植物中氢气调控保卫细胞气孔关闭的机理,并提出了ABA信号参与调控该过程(Xie et al., 2014b)。

GSK3类蛋白激酶在调控植物生长发育与应答非生物胁迫中具有重要作用。前人的研究发现该类蛋白激酶可能参与调控脱落酸信号通路,但其分子机制未知。复旦大学王学路(现工作单位为华中农业大学)研究组通过遗传学和生物化学等研究证明,拟南芥GSK3的1个成员BIN2作用于ABA受体下游,直接磷酸化ABA信号通路重要组分蛋白激酶SnRK2.2和SnRK2.3,并磷酸化ABA信号通路下游的转录因子AB-F2,进而调控ABA信号通路。该项研究揭示了GSK3类蛋白激酶调控ABA信号转导的分子基础(Cai et al., 2014c)。另一项研究中,中国农业大学武维华研究组发现,拟南芥蛋白激酶SnRK2.2、SnRK2.3和SnRK-2.6磷酸化转录因子RAV1 (Related to ABI3/VP1),促使RAV1结合在*ABI3*、*ABI4*和*ABI5*启动子上抑制其转录,进而在种子萌发和幼苗早期发育中负调控ABA信号转导(Feng et al., 2014)。

4.3 赤霉素

赤霉素(gibberellins, GA)是调控植物株高的一种重要激素。很早以前人们就在玉米中发现了GA合成缺失突变体*d1*,该突变体中GA合成的第3步受阻,即其体内无生物活性的GA₂₀和GA₂₉等不能转化为活性GA,因此推测*D1*编码GA₃氧化酶(GA₃ox)或对GA₃ox表达具有调控功能,然而在*d1*中一直未能分离和鉴定到与突变性状相对应的基因。谭保才研究组通过对玉米

突变体材料*viviparous*3286*进行遗传和生化等分析证实该突变体为*d1*的等位突变。*D1*基因编码GA₃ox氧化酶,该酶在体外能催化一些非活性GA转换为活性GA。值得注意的是,利用GFP报告基因和Western杂交方法,发现*D1*蛋白可同时存在于细胞核和细胞质中,该结果与传统观点认为GA₃ox酶仅存在于细胞质中不同。进一步研究表明,位于GA₃ox上游的GA₂₀ox也可同时存在于细胞核和细胞质中,说明细胞核与细胞质内均可产生活性GA,而GA受体GID1也可同时在其内表达。另外,他们利用*D1*蛋白特异性抗体揭示了在雌花柱头原基区间可产生GA,它可抑制柱头的发育,进而导致玉米单性花的形成(Chen et al., 2014e)。

种子萌发是植物生命周期中的一个重要发育进程,不同环境因素与植物激素通过影响种子的基因表达和物质代谢来调控种子的萌发过程。中科院微生物所何朝族研究组报道了1个C₂C₂类锌指蛋白*OsLOL1*,该蛋白能够促进水稻赤霉素的生物合成并影响种子的萌发。利用反向遗传学方法,他们构建了反义和正义转基因株系,并研究了*OsLOL1*的功能。*OsLOL1*沉默株系中的GA含量降低,淀粉酶基因的表达受到抑制,种子萌发推迟。外施GA₃能恢复反义*OsLOL1*植株的种子萌发到野生型水平。在反义植株中,GA生物合成基因*OsKO2*的表达水平和贝壳杉烯累积下降。酵母双杂交和荧光素酶互补实验分析表明,*OsLOL1*能够与碱性亮氨酸拉链蛋白*OsbZIP58*互作。凝胶阻滞和双荧光报告系统实验结果表明,*OsbZIP58*能够结合到*OsKO2*启动子的G-box顺式作用元件上,并可激活LUC报告基因的表达,*OsLOL1*与*OsbZIP58*的互作能够促进*OsKO2*基因的表达。此外,*OsLOL1*能够降低*SOD1*的表达量,并在水稻籽粒糊粉层中促进细胞程序性死亡(Wu et al., 2014b)。

4.4 乙烯与细胞分裂素

洪涝和干旱是作物产量的主要限制因素。然而,有关植物对这两种极端水环境胁迫响应的独特或重叠机制的知识还十分有限。华中农业大学熊立仲研究组在水稻中发现了1个对耐旱和耐涝均具有调节功能的基因*OsETOL1*。该基因的2个等位突变体在抽穗期表现出抗干旱胁迫特性,洪涝胁迫下在苗期和抽穗期其生长速率显著变慢,而*OsETOL1*过表达水稻株系在不

同胁迫下展现出与突变体相反的表型。不同的非生物胁迫能够引起*OsETOL1*表达水平的差异。*OsETOL1*能够与乙烯(ethylene, ET)合成限速酶(1-氨基-环丙烷-1-羧酸合成酶)*OsACS2*互作,在*osacs2*突变体和*OsETOL1*过表达植株中ACC和乙烯的含量均显著下降,而在洪涝胁迫下外施ACC能够恢复*osetol1*突变体和*OsETOL1*过表达株系的表型,这暗示了*OsETOL1*在乙烯生物合成途径中具有负调控功能。进一步研究发现,在*osetol1*突变体和*OsETOL1*过表达株系中,多个与糖代谢相关的基因的表达发生了显著改变,说明*OsETOL1*可能影响能量代谢(Du et al., 2014a)。这些研究结果表明,*OsETOL1*通过调控乙烯产量及能量代谢在干旱和洪涝胁迫过程中发挥不同的作用。除上述响应外,乙烯还参与盐胁迫的应答,但具体机制尚不清楚。北京大学郭红卫研究组发现,乙烯处理下的拟南芥植株表现耐盐的表型。在这个过程中,乙烯信号中重要的转录因子EIN3 (ethylene insensitive3)和EIL1 (EIN3-like1)起着关键作用。转录组分析发现,大量受盐诱导基因的表达上调依赖于EIN3/EIL1蛋白,其中包括ROS清除基因*POD* (*peroxidase*)。EIN3通过直接结合到*POD*基因的启动子区调节其表达,阻止ROS的过量积累,从而增强植物的耐盐能力(Peng et al., 2014c)。

细胞分裂素在植物生长发育和胁迫耐受过程中发挥重要作用。对拟南芥的研究表明,细胞分裂素通过双组分系统发挥功能,该系统包括1个组氨酸激酶、1个组氨酸磷酸转移酶(HP)和1个响应因子。系统树分析表明,组氨酸激酶具有保守性,而磷酸转移酶HPs和响应因子在水稻中出现谱系特异性扩张。可是,发生了谱系特异性扩张的水稻组氨酸磷酸转移酶的功能是否也出现了分化还不清楚。河北师范大学孙颖研究组利用RNAi技术同时干扰水稻中的2个组氨酸磷酸转移酶基因*OsAHP1*和*OsAHP2*的表达,结果表明,组氨酸磷酸转移酶基因下调后的*OsAHP-RNAi*转基因植株表现出细胞分裂素信号转导缺陷表型,自然生长条件下表现出节间长度缩短、株高矮化、侧根生长增加、叶片提早衰老、分蘖数减少和育性下降等性状。*OsAHP-RNAi*植株对细胞分裂素和盐胁迫超敏感,但是能抗渗透胁迫(Sun et al., 2014d)。这些结果表明,*OsAHPs*在细胞分裂素信号中起正调控作用,但在水稻对盐和干旱的耐受性方面具有不同的

功能。

4.5 茉莉素与甾醇类激素

水稻具有独特的花序、小穗和颖花结构,它们与水稻产量的形成密切相关,受茉莉酸等植物激素的调控。张大兵研究组发现,水稻*EG1*编码茉莉素合成关键酶,*EG2/OsJAZ1*编码茉莉素信号途径中的抑制因子;依赖于*EG1*的茉莉酸生物合成可以促进水稻花器官的发育,茉莉素受体*OsCOI1b*在感应到茉莉素信号后,与信号抑制因子*EG2/OsJAZ1*结合,并将其转移至26S蛋白降解复合体中进行降解,释放的茉莉素响应因子*OsMYC2*可直接结合到E类花器官发育调控基因*OsMADS1*的启动子区域,进而激活水稻颖花的发育进程(Cai et al., 2014a)。此外,山东大学夏光敏研究组对生长在盐渍化土壤上的小麦进行了研究,证明了茉莉酸在小麦耐盐中的作用,并发现同一代谢途径不同分支可通过不同的信号通路提高耐盐性。 α -亚麻酸代谢途径包括植物激素茉莉酸合成及OPRI催化的代谢2个分支,但是该途径在植物耐盐中的作用机制还未见报道。该研究组鉴定了这2个分支的关键基因*TaAOC1*和*TaOPR1*,发现它们分别通过茉莉酸和ABA信号通路调控耐逆关键转录因子*MYC2*,从而提高小麦的耐盐能力(Zhao et al., 2014d)。

棉花是天然纺织用纤维的主要来源,甾醇类激素芸甾素(brassinosteroids, BRs)对纤维发育具有重要的调控作用,然而BRs调节纤维伸长的机制仍不清楚。中国农科院李付广研究组鉴定了对棉纤维发育具有调控功能的基因*PAG1*,并利用T-DNA插入形成的陆地棉突变体*pag1* (*pagoda1*)探究了BRs影响纤维发育的分子机理。*pag1*突变体细胞的伸长及扩张受到了明显抑制,并伴随植株的矮化和棉纤维缩短表型。用油菜素内酯(BL)处理可恢复*pag1*的生长及其纤维长度。随后,该研究组克隆到*PAG1*基因,该基因编码1个AtCYP734A1的同源蛋白,该蛋白可催化BRs的C-26位发生羟基化从而使BRs失去生物活性。RNA-Seq分析表明,组成型表达*PAG1*可引起长链脂肪酸VLCFA生物合成、乙烯信号转导、钙调素信号转导、细胞壁发育、细胞骨架组织以及细胞生长等方面的基因下调。该研究表明,*PAG1*可通过调控植物体内活性BRs水平来影响纤维的发育(Yang et al., 2014e)。这一发现为棉花株型的改良、植株产量和纤维品质的提

高提供了理论依据与技术支持。

4.6 激素互作与调控网络

自然环境下,植物需对不同的环境因素和内部信号进行整合以协同调控植物的生长、发育及防御,这对植物的生存至关重要。清华大学谢道昕研究组报道了JA和GA协同调控拟南芥表皮毛形成的分子机理。他们发现赤霉素信号通路抑制因子DELLA蛋白可与WD-repeat/bHLH/MYB复合体的组分(GL1、EGL3和GL3)互作并抑制该复合体的转录活性。赤霉素促进DELLA蛋白降解,进而释放WD-repeat/bHLH/MYB复合体,促进表皮毛的形成。同时,该研究组还发现JAZ和DELLA蛋白能够协同抑制WD-repeat/bHLH/MYB复合体的转录活性。茉莉素和赤霉素分别通过降解JAZ和DELLA蛋白,释放WD-repeat/bHLH/MYB复合体(Qi et al., 2014)。此外,谢道昕研究组还报道了JA与乙烯协同作用调控根毛的发育、抗逆性以及植物激素介导的其它生长发育过程(Song et al., 2014)。

有关拟南芥中乙烯信号转导研究已经取得了较大进展,但人们对单子叶植物中乙烯信号的传递及其作用机制还知之甚少。中科院遗传与发育所张劲松研究组根据水稻黄化苗的乙烯反应特性建立了一个快速高效的突变体筛选体系,并利用该体系分离鉴定了一系列水稻乙烯反应突变体(*mhz*)。其中,*mhz4*呈现根钝感而胚芽鞘敏感的乙烯反应表型。采用图位克隆法分离基因,发现*MHZ4*编码OsABA4蛋白,可能参与调控脱落酸(ABA)合成途径中紫黄质向新黄质的转化。*MHZ4*突变造成ABA缺失进而导致其乙烯反应异常,*MHZ4*过表达水稻幼苗呈现与突变体完全相反的乙烯反应表型。遗传学、植物生理和分子生物学研究证明,在水稻根中,*MHZ4*介导的ABA途径作用于乙烯信号通路的下游,乙烯信号上调*MHZ4*表达并特异性地促进根中ABA的积累从而抑制根的伸长生长。这一发现与拟南芥中报道的乙烯抑制根伸长不需要ABA的作用完全不同。该研究证明了水稻中乙烯通过ABA途径调控根系的生长(Ma et al., 2014a),为探究乙烯信号对水稻等作物重要生长发育过程的调控机制提供了新线索。前人的研究表明,脱落酸抑制种子萌发和子叶转绿等胚后生长发育。脱落酸信号通路中的ABI5转录因子在这一过程中具有关键调控作用。细胞分裂素在种子萌发和子叶转绿过程中拮抗脱落酸的

生理作用,但具体分子机制尚不清楚。中科院遗传与发育所左建儒研究组发现细胞分裂素通过促进ABI5蛋白的降解进而正调控子叶转绿(Guan et al., 2014)。该研究为解析这一重要发育过程的遗传基础提供了重要线索。

植物细胞的伸长生长受到油菜素内酯、赤霉素以及光信号等通路的调控。这一复杂调控模式为解析不同信号通路互作并调控特异生物学过程提供了一个很好的模式。林荣呈研究组发现拟南芥染色质重塑因子PKL抑制光形态建成。PKL通过与光信号通路调控因子PIF3和油菜素内酯信号通路因子BZR1直接互作从而促进PKL与细胞伸长相关靶基因的结合,抑制靶基因启动子区域组蛋白H3 Lys-3的三甲基化(H3K27me3),进而协同调控暗形态建成。此外,赤霉素信号通路的抑制子DELLA蛋白与PKL互作则抑制PKL与靶基因的结合。与此相吻合,油菜素内酯和赤霉素抑制细胞伸长相关位点组蛋白的H3K27me3修饰,且这种抑制分别被BZR1和DELLA介导。该研究揭示了PKL通过表观遗传修饰机制整合激素信号与光信号协同调控植物生长发育的分子机制(Zhang et al., 2014b)。NRT1.8/NRT1.5在调节硝酸根离子再分配过程中具有重要功能,但植物整合不同的环境信号来调控逆境诱导的硝酸根再分配过程(stress-induced nitrate allocation to roots, SINAR)尚不清楚。中科院上海植物生理生态所龚继明研究组对该问题进行了研究,发现乙烯和茉莉酸可影响SINAR与环境之间的交互(Zhang et al., 2014f),揭示了乙烯和茉莉酸途径及其调控的硝酸盐转运蛋白共同组成1个ET/JANRT1.5/NRT1.8功能模块。该模块可调控逆境下硝酸盐在植物体内的再分配过程,回答了硝酸根再分配与不同环境信号整合的问题,加深了人们对植物在逆境耐受性和生长发育间平衡机理的认识。另外,郭红卫研究组对拟南芥种子萌发时弯钩的发育进行了研究,揭示了茉莉酸和乙烯信号通路调控拟南芥HLS1(弯钩形成的一个主控基因)表达及弯钩的发育机制(Zhang et al., 2014n)。这些不同植物激素信号通路互作的解析对阐明植物复杂性状形成的分子机理具有重要意义。

5 植物抗性与信号转导

在长期的进化过程中,植物自身形成了一套完善的防

御机制,以应对外界生物与非生物胁迫。促分裂原活化蛋白激酶MAPK级联反应在植物防卫反应的调控中发挥重要作用。Raf类MAPK激酶EDR1在植物防卫反应及细胞死亡中起负调控作用。中科院遗传与发育所唐定中研究组发现,拟南芥*edr1*突变体中积累高水平的MPK3/6蛋白,同时MPK3/6的激酶活性被诱导。EDR1与MKK4/5相互作用负调控MKK4/5的蛋白水平。过表达MKK4/5的转基因植株表现出与*edr1*类似的抗病及灰霉菌诱导细胞死亡的表型。这一研究表明,EDR1通过与MKK4/5互作,负调控MAPK级联信号通路,从而精细调控植物的先天免疫反应(Zhao et al., 2014b)。MPK3/6在各种植物中都参与ROS信号途径,但由于双突变体胚胎致死,相关遗传证据至今仍未获得。浙江大学张舒群研究组利用化学遗传方法,获得了另一种可调控型*mpk3 mpk6*功能缺失突变体。利用该双突变体,他们发现*flg22*诱导的ROS爆发不依赖于MPK3/6。*flg22*诱导的ROS爆发过程在*AtRbohD*功能缺失突变体中完全被抑制,而MPK3/6的活性激活未受影响。基于上述研究结果,他们认为在植物免疫过程中,快速的ROS爆发及MPK3/6激活是处于FLS2下游的两个相互独立的早期事件(Xu et al., 2014b)。该研究建立了新的*mpk3 mpk6*遗传系统,为揭示MPK3/6等胚胎发育必需基因在植物免疫中的调控机制提供了有力工具。

免疫受体的精细调控可使植物避免遭受防卫反应持续激活造成的伤害。最近的研究表明,非编码小RNA分子可参与胞内的抗病相关受体激酶表达调控,调控双子叶植物的防卫反应信号途径。然而类似的机制在单子叶粮食作物(如大麦及小麦)中尚未发现。大麦中的*Mla* (*mildew resistance locus a*)等位基因编码CC-NB-LRR类型R蛋白,可以激活由白粉病真菌(*Blumeria graminis* f. sp. *Hordei* (Bgh))引起的特异性防卫反应。但对于*Mla*及其它NB-LRR类R基因的转录后调控机制仍不清楚。中科院遗传与发育所沈前华研究组在大麦中鉴定出1个麦类植物特异表达的小RNA家族miR9863。该家族包含4个成员,其中3个成员分别靶向不同的*Mla*转录本进行调控。调控的特异性由成熟的miR9863上的1个SNP位点和2个*Mla*基因上的miR9863结合位点的SNP位点决定。进一步研究发现,小麦及烟草(*Nicotiana tabacum*)中的22 nt的miR9863可产生21 nt的次级siRNAs (phasiRNAs),

这些siRNA可形成反馈调节网络帮助miR9863负向调节一类*Mla*基因的表达(Liu et al., 2014d)。该研究证明,miR9863是大麦中NB-LRR类蛋白*Mla*激活后期精细调控的重要组分,对保护植物免受防卫反应过度激活造成的不利影响具有重要作用。

豆科植物可通过细胞表面的结瘤因子受体(NFR)特异地识别结瘤因子(NFs)信号,诱导根瘤的形成。而拟南芥的几丁质诱导子受体激酶1 (*AtCERK1*)可感知几丁质及其寡聚糖,诱导植物的防御信号。尽管二者信号类型不同,但均具有LysM结构域。中山大学谢致平研究组将百脉根(*Lotus japonica*) NFR1和NFR5的胞外LysM结构域分别与拟南芥CERK1的胞内结构域融合,构建嵌合体基因*LjNFR1-AtCERK1*与*LjNFR5-AtCERK1*,并将它们转入几丁质诱导的防御信号缺失突变体*cerk1-2*中表达。利用根瘤菌中提取的NFs (NGR234)处理后,表达出2个嵌合体基因的植株均积累大量的活性氧(ROS)、表达出大量的几丁质响应防御基因及对镰刀菌(*Fusarium oxysporum*)的抗性增强。表达单个嵌合体基因的植株则不出现任何反应(Wang et al., 2014j)。该研究为揭示豆科植物结瘤信号途径的机理提供了新思路,不仅有助于更好地理解共生和防御信号转导的调控机制,而且对合理利用共生细菌提高非豆科植物的抗性奠定了理论基础。

微生物相关分子模式(microbe-associated molecular patterns, MAMPs)引起的免疫反应在植物防御反应中扮演着重要角色,几丁质和肽聚糖(PGN)分别是真菌和细菌免疫反应的主要分子模式。中山大学王宏斌研究组证明水稻LysM受体激酶OsCERK1在肽聚糖介导的免疫反应中起重要作用;同时,该激酶也是几丁质诱导的信号通路中的关键组分。OsCERK1蛋白沉默会抑制PGN(几丁质诱导)的免疫反应,说明在OsLYP4(感测细菌PGN的受体)和OsLYP6(感测真菌几丁质的受体)介导的PGN/几丁质诱发的免疫反应信号通路中,OsCERK1是必要元件。该研究证实了在水稻先天免疫中,OsCERK1既可介导PGN也可介导几丁质信号通路,同时又与OsLYP4和OsLYP6一起作为受体参与细胞质膜的信号转导(Ao et al., 2014)。有研究表明,病原物相关分子模式触发的免疫(PAMP-triggered immunity, PTI)是广谱的,利用基因工程调控PTI可以有效增加植物的抗病性。PTI过程的产生,依赖于植物细胞表面的模式识别受体

(pattern recognition receptors, PRRs)识别微生物相关分子模式(MAMPs), 并激活下游信号。“国立”台湾大学 Laurent Zimmerli 研究组发现受体类激酶 LecRK-VI.2 可以与受体 PRR FLS2 互作。LecRK-VI.2 对细菌的抗性是特异的, 在茄科中异源表达 LecRK-VI.2 可导致 PTI 过程介导的活性氧自由基产量增加, 提高胞外信号调节激酶 MAPK 的活性、胼胝质的沉积及 PTI 过程下游基因的表达量 (Huang et al., 2014b)。该研究为利用基因工程手段改造植物抗性提供了一个新思路。

植物中的微丝骨架参与各种生物进程。当植物感受外界刺激(如病原菌入侵)时, 微丝骨架会发生重排, 进而引发体内的防卫反应, 但其调控机制还有很多未知之处。西北农林科技大学康振生研究组在小麦中鉴定到 ADF (*actin-depolymerizing factor*) 基因 *TaADF7*。该基因通过与微丝骨架结合影响微丝骨架蛋白的结合与分离活性, 从而调控微丝骨架的动态平衡 (Fu et al., 2014a)。该成果为研究小麦中细胞骨架对病原菌相应的分子机制提供了新的证据。

温度显著影响植物对病原菌的抗性。拟南芥温度敏感突变体 *chs2-1* (*chilling-sensitive 2*), 也被称为 *rpp4-1d* (*recognition of peronospora parasitica 4*), 在低温下诱发 RPP4 介导的防卫反应持续激活。中国农业大学杨淑华研究组利用 EMS 诱变技术对 *rpp4-1d* 进行了抑制子筛选, 鉴定出细胞质热激蛋白 HSP90 (*heat shock protein 90*) 家族成员突变体 *hsp90.2* 及 *hsp90.3*。*hsp90* 突变体抑制 *rpp4-1d* 低温下防卫反应激活表型。正常温度下 RPP4 蛋白定位在细胞质与细胞核中, 低温导致突变型 *rpp4* 蛋白在核中积累。遗传分析表明, NB-ARC 及 LRR 结构域对 *rpp4-1d* 在温度依赖的防卫反应中发挥作用起重要作用 (Bao et al., 2014a)。该研究为揭示 HSP90 作为分子伴侣参与调控 RPP4 介导的温度依赖的防卫反应及细胞死亡的分子机制提供了重要证据。

NADPH 氧化酶是一种与哺乳动物嗜中性粒细胞 gp91^{phox} 同源的氧化还原酶, 主要参与植物的防御反应, 并调节植物的生长发育。当植物受到生物或非生物胁迫时, 该酶会大量产生活性氧, 使植物及时对逆境胁迫做出反应, 以适应外界环境的变化。尽管目前对该蛋白的功能已有不少报道, 但其在活细胞中参与逆境胁迫的机制尚不清楚。中科院植物所林金星研究

组应用可变角度的全内反射荧光显微镜, 结合单颗粒追踪分析技术, 在单分子水平上对拟南芥的细胞质膜 NADPH 氧化酶 D (RbohD) 进行活体动态分析, 发现绿色荧光蛋白标记的 NADPH 氧化酶 (GFP-RbohD) 主要分布在细胞膜上, 并且该蛋白的定位与囊泡循环的过程密切相关。利用单颗粒追踪和单分子荧光漂白等技术分析, 观察到 GFP-RbohD 在细胞膜上呈高度动态和不均一分布。运用 NADPH 氧化酶抑制剂 (DPI) 和钙离子载体 (ionomycin) 等处理转基因材料后, 发现 GFP-RbohD 在细胞膜上的扩散系数受到明显影响, 说明其运动状态与活性密切相关。在盐胁迫下, GFP-RbohD 会通过胞吞进入胞质, 使质膜上具有活性的 RbohD 蛋白减少。与笼型蛋白 Clathrin 和膜微区标志蛋白 Flot1 等三维共定位分析显示, 该蛋白与它们均有不同程度的共定位, 同时笼形蛋白和膜微区依赖的途径共同参与调控了 GFP-RbohD 的内吞 (Hao et al., 2014)。该研究结果从单分子水平上分析了 RbohD 蛋白的分布、运动状态以及胞吞过程的变化规律, 揭示了植物细胞可通过调节该蛋白在质膜上的运动状态及胞吞转运方式实现对逆境自我调控的机制。

拟南芥 *AtPAD4* (*phytoalexin deficient 4*) 基因在抗病过程中起重要作用, 然而其在水稻中的同源基因的功能还不清楚。华中农业大学王石平研究组通过研究水稻中 *AtPAD4* 的同源基因, 证明水稻 *PAD4* 与拟南芥功能不同。*OsPAD4* 在伤害诱导的系统抗性中起重要作用, 其参与的 Xoo 介导的防卫反应途径依赖于 JA; 而拟南芥 *AtPAD4* 介导的系统获得性防卫反应依赖于 SA (Ke et al., 2014)。万建民研究组进行了类似研究, 从水稻中克隆了抗条纹叶枯病基因 *STV11* (属于抗性的等位基因 (*STV11-R*)), 该基因编码磺基转运酶 *OsSOT1*, 此酶可以催化水杨酸 (*salicylic acid*, SA) 磺化生成磺化水杨酸 (*sulphonated SA*, SSA), 上调 SA 的生物合成。外施 SA 和 SSA 均可显著增强对 RSV 的抑制作用, 且 *STV11* 介导的 RSV 抗性受到水杨酸羟化酶和水杨羟肟酸的拮抗, 表明 *STV11* 对 RSV 的抗性依赖于 SA 介导的抗病毒途径。将 *STV11-R* 等位基因导入感病品种或者异源转移 *STV11-R* 到烟草中都能介导它们对 RSV 产生抗性 (Wang et al., 2014h)。该研究不仅为植物-病毒防疫机制的揭示提供了新观点, 而且为基于分子标记辅助育种或遗传改良的作物 RSV 抗性品种开发提供了新策略。同时该研

究结果也指出了有关植物病毒防御机制的一些新认识,为我们提供了采用分子标记辅助选择或基因工程手段培育RSV抗性作物的有效方法。

蛋白质折叠是一个精细的调控过程,当内质网内错误折叠蛋白大量积累时可引起内质网胁迫应答(unfolded protein response, UPR),该应答不仅与人类疾病密切相关,而且在植物发育、抗逆和抗病等过程中发挥重要作用。之前发现,定位于内质网膜的转录因子bZIP28和bZIP60参与调控植物内质网的胁迫应答,但分泌系统中其它蛋白是否也参与感应和传递内质网胁迫信号并不清楚。复旦大学刘建祥研究组发现,转录因子NAC062(又名ANAC062/NTL6)在内质网胁迫下从细胞膜上释放出来进入细胞核,调控内质网胁迫应答基因的表达,促进植物细胞的生存(Yang et al., 2014g)。该研究揭示了细胞膜上也存在内质网胁迫相关的感应子/传递子,丰富了植物内质网胁迫应答基因的调控网络。另外,该研究组还发现过于严重的内质网胁迫反应常可诱发细胞程序性死亡(PCD),并发现了新的膜蛋白转录因子NAC089介导了内质网胁迫反应诱发的PCD。在胁迫环境下,NAC089从内质网重新分布于细胞核,启动PCD相关基因的表达,并使DNA片段化,诱发细胞程序性死亡。降低内源NAC089表达的植物则表现出内质网胁迫的耐受性,而NAC089的转录水平受到bZIP28和bZIP60正调节(Yang et al., 2014h)。这些研究表明NAC089的核内定位对于内质网胁迫反应诱发的PCD调控非常重要。

6 表观遗传调控和组蛋白修饰

6.1 DNA甲基化和组蛋白修饰

DNA甲基化修饰是一种重要的可逆表观遗传修饰,起到稳定基因组以及调节基因组功能的作用。在高等生物中DNA甲基化对转座子和其它重复序列的基因沉默非常重要。中科院上海植物逆境生物学研究中心朱健康研究组通过正向遗传学鉴定到EDM2(chromatin regulator Enhanced Downy Mildew 2)基因,该基因作为一个沉默抑制子调控基因组的甲基化。EDM2含有1个复合结构域,可以识别位于基因内含子序列上的激活或抑制组蛋白甲基化位点,通过调控这些基因末端的多聚腺苷酸化来维持基因的表达(Lei et al., 2014b)。该研究使人们对抑制基因沉默、基因

组的甲基化调控模式以及内含子的染色体异质化对可变RNA加工过程的调控有了新的认识。莱茵衣藻(*Chlamydomonas reinhardtii*)是研究鞭毛组织以及光合作用的重要模式生物,由于其具有很低的同源重组效率,莱茵衣藻的反向遗传学研究主要依赖于以miRNA和siRNA为基础的基因敲除策略。中科院水生生物所黄开耀研究组建立了载体构建的一步法策略,并在启动子和miRNA之间加入了一个报告基因G-Luc,这样方便对基因敲除的株系进行快速鉴定。同时,他们构建了硝酸盐还原酶启动子与miRNA的载体来实现miRNA的时空诱导,沉默特定基因(Hu et al., 2014a)。该技术有望揭示莱茵衣藻中的甲基化机制并可应用到其它模式生物中。

在拟南芥中,ROS1亚家族的酶可以去掉DNA骨架上的5-甲基胞嘧啶(mC),之后通过DNA碱基修复机制填补上1个未甲基化的胞嘧啶到DNA上,从而达到去甲基化作用,因此ROS1亚家族的酶也被称为DNA去甲基化酶。近几年关于ROS1酶活性的报道较多,然而,ROS1的靶向调控机制一直未被很好的研究。之前有报道显示,组蛋白乙酰化修饰酶IDM1可以对H3K18和H3K23进行乙酰化修饰,并且IDM1的功能缺失会影响ROS1与其靶向位点的结合及ROS1的去甲基化功能。中国农业大学巩志忠研究组与朱健康研究组在拟南芥中分别利用不同的报告基因系统进行了遗传学筛选,同时发现了参与DNA去甲基化的新因子——IDM2/ROS5。IDM2/ROS5编码1个含有 α -crystallin结构域的核定位蛋白。IDM2的缺失可造成转基因和一些内源区域的DNA甲基化水平升高,并发现这些受影响的区域大部分也是受IDM1调控的区域。通过蛋白互作实验发现,IDM2可与IDM1在植物体内和体外直接进行互作。进一步研究发现,IDM2的缺失会对IDM1的H3K18乙酰化酶活性造成影响,但不会改变IDM1的H3K23乙酰化酶活性(Zhao et al., 2014f; Qian et al., 2014)。该研究为进一步理解植物DNA去甲基化的分子机制提供了重要线索。此外,朱健康研究组还对ROS1的缺失可产生影响植物发育的表型进行了探索。肽配体基因EF2(epidermal patterning factor 2)是调节气孔世系细胞群(stomatal lineage cell population)的重要因子及调节气孔发育与形成的负调控因子。朱健康研究组发现在ros1突变体中,EF2启动子区的DNA甲基化水平明显升高,

*EF2*基因表达下调,从而导致了植物气孔世代细胞群过度生成的发育表型。同时,*EF2*启动子区的甲基化也受到RNA介导的DNA甲基化过程(RNA-directed DNA methylation, RdDM)的调控。RdDM的功能缺失可使*ros1*突变体中沉默的*EF2*表达上调,并使*ros1*突变体中气孔发育异常的表型恢复正常(Yamamuro et al., 2014)。该研究首次从发育表型上说明了ROS1与RdDM相互拮抗调节植物基因组的甲基化过程。

光周期不敏感性对于植物种植的地域适应性至关重要。中国农科院作物科学所贾继增研究组探讨了小麦调控光周期的重要基因*Ppd-B1a*与其表观修饰及光周期不敏感性位点之间的关系。研究表明,101个来自不同地域范围的小麦品种可以分为2种甲基化单倍型,即甲基化单倍型a和甲基化单倍型b。与单倍型b相比,高甲基化水平的单倍型a小麦表现抽穗早、株高降低以及千粒重升高表型;小麦*Ppd-B1*基因甲基化水平与其表达量呈正相关,而与其拷贝变异无关。小麦育种驯化过程对*Ppd-B1*的甲基化单倍型进行了选择,使得小麦能在广大区域种植(Sun et al., 2014b)。

ATP依赖的染色质重塑因子可以动态地调节核小体定位,其定位模式包含了表观调控信息。中科院上海植物生理生态所张一婧研究组揭示了拟南芥中的核小体分布模式并分析了染色质重塑因子在核小体分布上的作用。研究表明,核小体在4种不同类型的基因(蛋白编码基因、假基因、转座子以及转座子基因)上分布有所不同,主要体现在核小体密度以及是否均匀间隔。核小体分布模式与基因的表达水平相关(Li et al., 2014d)。该研究结果进一步证明了AtISWI对核小体分布的作用主要是通过影响核小体在基因体上的滑动来完成。

CO (CONSTANS)通过调控*FT*的表达进而影响长日照下植物的开花途径。近年来研究表明,表观遗传学修饰在开花途径中扮演了重要角色,*FT*的表达受到染色质组蛋白修饰标记基因的变化调控。然而,直接与CO蛋白互作的表观调控因子尚未被鉴定。复旦大学董爱武研究组最新的研究表明,拟南芥Morf相关基因*MRG1*及*MRG2*可与H3K4me3/H3K4me3结合并与CO蛋白发生互作,从而激活*FT*基因的表达。*mrg1 mrg2*双突变体中*FT*的mRNA水平降低,并且在长日照下表现出晚花表型。*MRG2*与*FT*启动子染色质

的结合既依赖于CO又依赖于H3K4me3/H3K4me3。反之,当*MRG1*和*MRG2*缺失后,CO无法与*FT*启动子结合。对*MRG2*蛋白进行晶体结构分析和点突变等实验进一步证实,*MRG2*发挥作用有赖于与H3K4me3/H3K4me3多肽的结合活性(Bu et al., 2014b)。该研究将MRG蛋白与H3K4/H3K36甲基化以及植物开花途径联系起来,揭示了新的染色质调控机制。

蛋白质精氨酸甲基化转移酶在核糖体的合成中起重要作用。中科院遗传与发育所曹晓风研究组发现,蛋白质精氨酸甲基化转移酶PRMT3由于参与前体rRNA的加工而成为核糖体合成所必需。拟南芥*atprmt3*突变体表现为窄叶且成熟叶片有锯齿,其表型与核糖体功能缺陷突变体相似。研究表明*atprmt3*中核糖体功能异常(Hang et al., 2014)。该研究首次揭示了拟南芥中存在2条可替代的前体rRNA加工通路,并证明AtPRMT3对于维持这2条加工通路的平衡是必需的。组蛋白修饰是植物感知环境变化的重要手段。中科院遗传与发育所凌宏清研究组发现,精氨酸甲基化转移酶SKB1通过对bHLH基因IB亚家族成员组蛋白H4R3的对称双甲基化,负调控拟南芥的铁稳态。研究显示*skb1*突变体对缺铁胁迫表现为高耐受性。*SKB1*基因的表达量与其所处环境的铁含量无关,然而SKB1介导的H4R3me2水平与铁浓度存在相关性(Fan et al., 2014)。该研究使人们对植物体内铁动态平衡的分子机制有了新的认识。

表观遗传调控因子(polycomb group, PcG)蛋白是细胞发育过程中通过核染色质重塑来维持细胞一致性的基因阻遏物。不依赖受精的胚乳(fertilization-independent endosperm, FIE),是PcG中的一员,在植物中作用广泛,但目前在水稻中的作用还未被充分阐明。孙蒙祥研究组克隆并鉴定了*OsFIE2*,它是水稻中1个不依赖于受精的胚乳自主发生基因,其编码产物具有特异的组蛋白H3甲基转移酶活性,负责组蛋白H3第27位赖氨酸上三甲基化的形成,调控水稻种子发育和籽粒灌浆。在未受精的水稻品系中,没有胚的情况下,*OsFIE2*能诱发形成胚乳。而且,在*OsFIE2*表达受到抑制的转基因株系中,侧根提前出现,初生根早熟且高度分化,这些现象都进一步证明了*OsFIE2*在生殖和营养生长中的多效性(Li et al., 2014j)。该研究证实了*OsFIE2*-PcG复合体对水稻生殖发育和胚乳的形成至关重要,它通过调控静止中心

维持干细胞稳定性必需基因*QHB*的转录进而调节水稻的发育,对植株生长和种子发育有重要作用。

6.2 RNA代谢和蛋白质修饰

在植物或动物中,由RNAi控制的抗病毒免疫被认为是由病毒RNA衍生出来的小干扰RNA (siRNA)特异性针对病毒RNA进行的。北京大学李毅研究与美国的科研单位合作,发现拟南芥抗病毒RNAi的活性常伴随着一类内源siRNAs的产生,它们可以在超过1 000个宿主基因的外显子区域以及rRNA上找到对应位点。这些病毒诱导的vasiRNA主要由21个核苷酸组成,正义链和反义链基本一致,由Dicer-like 4和RDR1加工剪切成熟。该研究表明,缺失EXORIBONUCLEASE4/THYLENE-INSENSITIVE5能够提高vasiRNA的合成,并且病毒的存在不会改变vasiRNA的合成(Cao et al., 2014a)。

此外,曹晓风研究组通过对水稻Dicer-like 3同系物OsDCL3a的研究,揭示了依赖OsDCL3a的24 nt小分子RNA主要通过调控转座子旁临基因的表达进而对水稻重要农艺性状进行精细调控。他们的研究显示,水稻OsDCL3a RNAi株系表现出株高降低、叶夹角变大以及穗长变短的多效发育表型。依赖OsDCL3a的24 nt小分子RNA主要来源于水稻基因组上的重复序列,特别是MITE类转座子位点,这些24 nt小分子RNA通过介导H3K9me2等异染色质修饰,进而调控旁邻基因(包括多个调节赤霉素和油菜素内酯平衡的关键基因)的表达,这些旁邻基因在水稻株高和叶夹角等重要农艺性状的形态建成中发挥重要作用。另外,曹晓风研究组还证实了水稻Dicer-like 3同系物OsDCL3a主要负责24 nt siRNAs的加工。通过RNA干扰抑制OsDCL3a的表达可产生一些影响表型(如矮小、较大的剑叶角及较少的二次枝梗数)的重要农艺性状。他们利用小RNA深度测序鉴别出了535 054个24 nt siRNA簇。其中82%为OsDCL3a依赖型,显著富集MITEs (Wei et al., 2014)。该研究不仅揭示了24 nt小分子RNA调控水稻基因组中MITE类转座子及其附近基因表达的表观遗传调控基础;而且确定了OsDCL3a中依赖型的且源自MITEs的一些24 nt siRNA(可作为广泛功能调控因子,微调基因表达)。为进一步从表观遗传角度进行水稻改良及分子设计育种提供了新手段。

非编码小RNA (20–24个核苷酸)在植物发育过程中起重要作用。张献龙研究组构建了棉花发育起始、伸长、SWT以及成熟等时期的小RNA库,筛选获得47个保守的miRNA家族以及7个候选的miRNA,通过降解组测序得到相关miRNA的靶基因,并且这些靶基因大部分是转录因子、激酶以及各种代谢反应中的关键酶(Liu et al., 2014f)。他们的研究表明,miR156/157在棉纤维发育过程中起重要的调控作用,提出了特定miRNA对发育影响的直接证据。

miRNA的靶基因*SPL (SQUAMOSA PROMOTER BINDING PROTEIN LIKE)*转录因子作为内源年龄标识参与植物生长阶段的过渡和阶段依赖性的形态建成。拟南芥毛状体出现阶段转换的特征,并受到SPLs的控制。陈晓亚研究组对miR171的靶基因*LOM1 (LOST MERISTEMS 1)*、*LOM2*和*LOM3*的研究发现,过表达miR171的拟南芥植株抽薹后茎毛状体明显减少,原因是miR171聚集量增加且其靶基因*LOM*表达量严重降低。*35S/LOM1,2,3::LUC-LOM*呈现抽薹后茎毛状体增加,而*lom1lom2lom3*呈现毛状体减少,说明miR171介导的*LOM*可以促进开花后毛状体的形成。遗传分析表明,*LOMs*影响毛状体的分布依赖于SPLs,*LOM-SPL*互作可以抑制SPL的活性,从而调控植物的发育过程。*MIR171*的表达同样受到其靶基因*LOMs*的调节,由此形成一个反馈回路(Xue et al., 2014)。

miR396通过切割靶基因*GRF (GROWTH-REGULATING FACTOR)*的表达调节叶片的发育。miR396也在花中表达,但其参与雌蕊发育的调节机制仍不清楚。中科院西双版纳热带植物园余迪求研究组发现,在拟南芥中过表达miR396出现不正常的雌蕊。但miR396干涉表达植株雌蕊发育正常。研究表明miR396可以抑制GRF蛋白的表达,使GRF与GIF的(*GRF-INTERACTING FACTOR*)复合体减少,进而影响雌蕊的发育(Liang et al., 2014b)。

长链非编码RNA (long non-coding RNAs, lncRNAs)被认为在很多的生物学过程中具重要的调节作用。除了带有polyA的长链非编码RNA (poly (A)+lncRNAs),在动物中还发现了很多不带有polyA的长链非编码RNA (poly (A)-lncRNAs)。但在植物中,这些poly (A)-lncRNAs还没有被很好的研究。清华大学鲁志研究组利用拟南芥研究了poly (A)+lncRNAs和

poly (A)-lncRNAs参与植物对环境胁迫的应答机制。他们的研究发现, 与poly (A)+lncRNAs和基因编码区转录出的RNA相比, poly (A)-lncRNAs具有较低的转录水平, 并且通常长度较短。植物体内poly (A)-lncRNAs含量在热激处理后显著下降, 而在干旱处理后显著上升。共有245个poly (A)+ lncRNAs和58个poly (A)-lncRNAs的表达可被不同胁迫刺激调控。此外, 在被不同胁迫调节的lncRNAs中, 他们发现了保守的二级结构, 这些保守元件可能对lncRNAs参与不同的胁迫反应十分重要(Di et al., 2014)。

关于春化作用中MADS-盒转录因子TaVRN1作为激活因子在单子叶植物春化中发挥重要作用已有报道, 但目前对其作用机理仍了解甚少。种康研究组以冬小麦为实验材料, 发现了低温调控TaVRN1 mRNA积累的新机制。他们的研究发现, 糖结合蛋白TaVER2可以通过与RNA结合蛋白TaGRP2互作, 促进TaVRN1基因上调表达。进一步研究表明, TaGRP2可以与TaVRN1 mRNA的前体结合进而抑制其积累。此外, 他们的研究还发现, TaVRN1的表达受到RNA结合蛋白TaGRP2的调控, TaGRP2通过与TaVRN1 mRNA的前体结合进而抑制其积累。研究表明, 这一调控模式依赖于TaGRP2与糖结合蛋白TaVER2之间的互作, 而这两者之间的互作又受到TaGRP2的O-糖基(O-GlcNAc)修饰调控, 且这种修饰调控作用随着春化过程逐步增加。TaVER2与O-GlcNAc-TaGRP2互作后减少了TaGRP2蛋白在核仁中的积累, 或者促进TaGRP2蛋白从TaVRN1上脱离, 从而导致TaVRN1的mRNA累积(Xiao et al., 2014)。O-GlcNAc-糖基化信号与蛋白磷酸化在春化介导的开花调控中起核心控制作用。该研究为阐明禾谷类作物感受春化信号(累积低温)的分子机理作出了贡献。

7 细胞骨架与液泡蛋白转运

7.1 细胞骨架及其调控蛋白

细胞骨架及其调控是植物细胞形态建成和功能调控的重要部分。周质微管(cortical microtubules)是植物细胞间期分裂中特有的一种微管组织形式, 主要通过微管依赖的微管成核(microtubules nucleation)控制其合成过程, 从而调控植物细胞形态建成。新生微管形成包括叉状成核(branching nucleation)和平行成

核(parallel nucleation)两种形式, 但期间Gamma-tubulin如何招募到周质微管进而引起新生微管成核的机制仍不清楚。中科院微生物所孔照胜研究组对拟南芥叶片表皮细胞中周质微管的动态组织进行了实时追踪, 发现Augmin复合体在此过程中发挥重要作用。它能够招募Gamma-tubulin复合体到原有微管上并引发新生微管成核。进一步研究发现, 当Augmin复合体功能受损时, 新生微管成核频率急剧下降, 并且叉状形式成核比例下降, 成核角度变小, 导致突变体细胞微管列阵变为高度平行并成束排列。而植株在Augmin复合体突变的情况下会引起整体发育迟缓、形态矮小(Liu et al., 2014i)。该研究证实了Augmin作为一个招募因子(recruiting factor)调控起始微管成核, 并将人们对Augmin复合体的研究引向一个新的方向, 也为其它类型的微管动态组织机制研究提供了重要依据和借鉴。

微丝骨架在花粉管生长过程中起着重要作用, 其组织排列及动态变化受到很多信号分子(如Ca²⁺和pH值等)的调控, 但具体机制仍知之甚少。中国农业大学毛同林研究组以拟南芥花粉管为研究对象, 对花粉管中微丝骨架的组织及动态进行了研究, 发现具有Ca²⁺结合活性的微管去稳定蛋白MDP25 (Microtubule-Destabilizing Protein 25)在抑制花粉管生长过程中发挥特殊作用。他们进一步研究了调控花粉管内微丝骨架的分子机制, 发现MDP25功能缺失突变体的花粉管生长速率快于野生型。体外实验表明, MDP25可以直接结合微丝。进一步体外荧光观察证明, MDP25可以切割微丝且此过程并不依赖于Ca²⁺, 但Ca²⁺可以增强其切割作用。亚细胞定位分析显示, MDP25在花粉管内的定位受Ca²⁺调控。他们对花粉管内微丝的进一步分析, 发现mdp25-1花粉管亚顶端的微丝束比野生型的更大且密度更高, 而花粉管亚顶端微丝的切割频率比野生型明显降低(Qin et al., 2014)。该研究一方面证明了MDP25对花粉管生长的影响是通过调控微丝骨架而不是微管骨架实现的; 另一方面证明MDP25是1个新的微丝结合蛋白, 通过切割微丝调控花粉管亚顶端微丝的分布及运动状态, 进而影响花粉管的生长。

7.2 液泡形成及液泡蛋白转运的调控

液泡是单层膜包裹的植物细胞中最大的多功能细胞

器。植物的不同组织和器官含有不同的液泡。比如在种子等器官的细胞中主要含有储存型液泡,而在根、茎和叶等营养器官中主要含有裂解型液泡。储存型液泡含有大量的贮藏蛋白,为人类提供了最主要的食粮。裂解型液泡中则含有大量的水解酶,是植物细胞重要的代谢废物处理中心,在植物的整个生长发育及对环境的应答中均起到至关重要的作用。植物液泡的形成及液泡蛋白的转运离不开内质网-高尔基体-反面高尔基体网状结构以及液泡前体等内膜系统的协同运作。液泡前体又称为多泡体,为直径介于200–500 nm之间的球状结构,其内富含多个20–80 nm的小泡。液泡前体上聚集的液泡分选受体(vacuolar sorting receptor, VSR)蛋白能识别可溶性液泡蛋白并负责将其捕捉和转运至液泡。液泡前体上富集的另一类蛋白复合体——转运必需内体分选复合物(endosomal sorting complex required for transport, ESCRT)则直接调控泛素化修饰的膜蛋白的分选和液泡前体内小泡的形成。VSR是单跨膜的膜蛋白,其N末端位于细胞器的内腔,而C末端面向细胞质。N末端可以直接识别液泡蛋白上的分选信号,比如巯基蛋白酶Aleurain所含有的NPIR液泡分选信号,而C末端含有的YMPL保守序列可结合网格蛋白,把VSR包埋进网格小泡,从而保障该受体蛋白的回收利用。香港中文大学黄锦波研究组和姜里文研究组合作解析了VSR1蛋白N末端PA结构域结合液泡分选序列多肽后的大分子结晶结构。他们发现VSR1的PA结构域中含有一段保守的序列95RGxCxF100,可以形成一个类似摇篮的结构来容纳液泡蛋白上的分选序列NPIR。其中,95位的精氨酸可以特异地与液泡分选序列NPIR上的丝氨酸形成氢键并在液泡蛋白的分选中起重要作用。此外他们还发现,液泡蛋白的结合会导致液泡分选受体PA结构域的构象发生变化,氨基酸点突变阻断此构象变化可抑制受体-液泡蛋白的结合及后续液泡蛋白向液泡的转运(Luo et al., 2014b)。该研究从结构生物学角度阐明了VSR受体识别及结合其货物液泡蛋白的机制。

小G蛋白RabGTPase是细胞蛋白转运及囊泡运输的重要调控因子。其中Rab5定位于液泡前体;而Rab7定位于液泡前体和液泡膜,这2个Rab蛋白直接调控去往液泡的囊泡运输和液泡的形成。拟南芥中有8个Rab7同源序列,因其高度的功能冗余性,对于

Rab7蛋白在植物液泡蛋白转运中的功能一直不明确。香港中文大学姜里文研究组利用过表达Rab7显性失活突变的方法,证明该过表达显性突变体是致死的。共聚焦和免疫电镜分析表明,该突变体植物中液泡前体明显变大而液泡变小或碎裂为诸多小液泡。此外,他们还鉴定了Rab7蛋白上游的激活子MON1-CCZ1。生化及遗传分析表明,MON1-CCZ1蛋白复合体是Rab5蛋白下游的效应蛋白且是Rab7上游的激活因子。与Rab7显性失活突变体类似,mon1的缺失突变体也导致液泡前体变大及液泡碎裂和液泡蛋白转运紊乱(Cui et al., 2014)。此项研究通过MON1-CCZ1蛋白复合体将植物中Rab5和Rab7两类重要的Rab蛋白串联起来,并阐明了三者调控液泡蛋白转运和液泡形成中的重要功能。

液泡为植物细胞中营养物质贮存和代谢的主要细胞器,而液泡膜转运蛋白对营养物质进出液泡起着至关重要的作用。姜里文研究组探讨了跨膜蛋白的液泡转运机制。他们发现VIT1的转运途径包括内质网、高尔基体、反面高尔基网络(TGN)、液泡前体以及液泡膜。VIT1包含了一个N端的双疏水型内质网信号,在其N端具有一个保守的双亮氨酸序列(EKQTLL)调控其液泡膜定位。体外蛋白多肽结合分析显示,VIT1的双亮氨酸序列与适配蛋白(adaptor protein) AP1复合体结合。突变适配蛋白复合体的AP1 gamma组分会引起液泡膜蛋白、VTI1和肌醇输出蛋白(inositol transporter 1)错误定位到细胞质膜上。另外,此双亮氨酸序列可以引导细胞质膜蛋白SCAMP1定位在液泡膜上。鉴于AP1组分定位于TGN,AP1复合体很可能在TGN上调控膜蛋白到液泡膜的转运过程(Wang et al., 2014m)。植物的致密囊泡是一类运送贮藏蛋白的主要运输工具,但人们对于调控该类囊泡定向运输的分子机理知之甚少。万建民研究组最近发现一种植物特有的调控水稻贮藏蛋白运输的关键因子GPA3,该蛋白参与稻米蛋白质品质的形成(Ren et al., 2014b)。这一成果为育种专家改良稻米蛋白质品质奠定了重要的理论基础。

液泡前体上富集的ESCRT (另一类蛋白复合体)包括ESCRT-0、-I、-II、-III和Vps4-Vta1共5个蛋白复合物,每个蛋白复合物又含有3个或更多的蛋白。姜里文研究组系统研究了ESCRT-III蛋白复合物中4个蛋白成员VPS20、SNF7、VPS24和VPS2之间的协

作关系及介导液泡蛋白转运的功能,发现这4个蛋白成员对于植物液泡蛋白转运是必需的,其中任何一个蛋白功能紊乱均可阻抑来自分泌和内吞途径的蛋白转运至液泡。此外,通过诱导过表达突变体蛋白的方法,他们还发现过表达ESCRT-III蛋白复合物中任何一个突变体蛋白均可导致植物死亡。免疫电镜分析结果表明,这些死亡的植物中液泡前体内的小泡数量相比野生型明显减少,因而证明ESCRT-III蛋白复合物可直接调控植物液泡前体的形成和液泡蛋白的转运(Cai et al., 2014b)。另外,姜里文研究组还发掘了1个植物特有的FYVE结构域蛋白,并根据其功能将其定名为含有FYVE结构域的内体转运必需蛋白(FREE1)。该蛋白通过FYVE结构域结合PI3P磷脂分子从而结合到膜上。大规模的蛋白互作筛选证明, FREE1蛋白是植物ESCRT复合物的重要成员,它可以特异地与ESCRT-I成员VPS23蛋白互作。FREE1基因沉默(RNAi)及对*free1*突变体的分析表明, FREE1基因对于植物的生长发育是必需的,敲除该基因会导致植物萌发后立即白化死亡。免疫电镜分析表明, *free1*突变体中液泡前体内的小泡数量明显变少,甚至消失,因而证明FREE1蛋白直接调控液泡前体的形成。他们同时还发现FREE1蛋白可以直接识别和结合泛素分子。*free1*突变体中泛素化的膜蛋白PIN2不能被分选到液泡内降解,而是滞留在液泡膜上(Gao et al., 2014a)。该研究证明了FREE1蛋白具有调控泛素化膜蛋白的分选、液泡前体形成和液泡蛋白转运的功能。

8 营养的转运及胁迫适应

8.1 磷的转运及胁迫适应

磷是所有生物有机体生存所必需的。通过施用磷肥解决植物营养元素的缺乏问题,不仅会提高农业生产成本,而且可造成环境污染。因此研究并克隆植物吸收利用营养元素的关键基因,是使用分子手段培育养分高效利用品种,及改善植物响应环境胁迫的重要方法。土壤缺磷是限制我国农作物产量提高和品质改良的主要因素之一。但是植物对磷元素的吸收多由数量基因控制,其内在分子机制仍不清楚。南京农业大学喻德跃研究组通过对大豆全基因组进行关联分析(GWAs),发现了6个在不同环境条件下影响磷元素吸收效率的区域(250 kb),并定位了1个主效耐低磷

QTL (qPE8)。他们利用高密度的分子标记对192个大豆品种的该区域进行了精细图位克隆,结合生物信息学等方法,成功获得了1个编码酸性磷酸酶的磷吸收相关候选基因*GmACP1* (*acid phosphatase1*)。进一步研究发现,大豆根毛特异过表达*GmACP1*能使植物吸收磷的效率提高11%–20%。在低磷条件下, *GmACP1*表达量显著升高,酸性磷酸酶活性升高从而提高了大豆的耐低磷能力(Zhang et al., 2014c)。该研究揭示了植物磷吸收过程的调控机制,为准确筛选高效吸收磷元素的大豆品种提供了基因资源与手段。

中国农业大学任东涛研究组在研究植物响应低磷胁迫信号时,发现低磷或正常培养条件下*mpk3*和*mpk6*突变体对磷的吸收量明显降低。进一步研究发现,低磷环境激活MKK9-MPK3/MPK6级联信号通路,并通过调控下游转录因子WRKY75,参与磷吸收和花青素合成相关基因的表达(Lei et al., 2014a)。WRKY45是拟南芥WRKY家族的成员,是参与防卫反应过程的正调控因子。中国农业大学陈益芳研究组发现,该转录因子还可作为正调控因子参与植物根部磷转运体激活及磷饥饿响应过程。他们的研究发现,在拟南芥根部WRKY45基因受磷饥饿诱导;且植物体内的磷含量在WRKY45过表达植株中明显上升,而在RNAi转基因株系中下降。WRKY45能够直接结合到编码磷酸盐转移蛋白PHT1;1基因的启动子区,在响应磷饥饿过程中正调控该基因的表达(Wang et al., 2014c)。除上述磷饥饿应答方式外,在磷缺乏条件下,植物还会通过调整自身的发育进程及代谢活性以适应这一环境变化,例如抑制主根的生长及增加侧根及根毛的形成等。与此同时,通过抑制光合作用基因的表达进而抑制光合作用,即使在非光合器官根中也是如此。清华大学刘栋研究组对根中磷缺乏使光合作用基因的表达受抑制这一现象进行了研究,揭示了抑制光合作用基因的表达对维持根在磷缺乏条件下生长是必需的(Kang et al., 2014a)。

肌醇六磷酸(*inositol hexakisphosphate*, IP6)在植物种子中作为磷的贮藏物质,与其合成中间体和衍生物一起在多种发育和生理过程中发挥重要作用。有研究表明,在营养组织中破坏肌醇六磷酸2-激酶的编码基因*AtIPK1*会降低肌醇六磷酸的含量,影响磷的信号感知。*AtIPK1*对维持植物的生长是必需的,其无义突变体不能生存。“中央研究院”(中国台湾)农业

生物科技研究中心邱子珍研究组对1个AtIPK1的不完全功能缺失突变体 $atipk1-1$ 进行了研究,发现该突变体可以增加磷的吸收活性和磷从根到茎的转运,进而扰乱磷的稳态并使磷过量积累。该突变体也表现出与磷缺乏类似的根系结构,包括主根生长减弱和侧根生长增强。转录组分析表明,在 $atipk1-1$ 中一系列磷缺乏响应基因的转录被干扰,同时许多参与磷吸收、转运和再活化的基因表达增强。值得注意的是,在 $atipk1-1$ 中一些磷缺乏响应基因的转录上调与组蛋白变体H2A.Z在染色质上的占有减少相关。肌醇1-磷酸合酶突变体 $atmips1$ 和 $atmips2$ 的营养组织中肌醇六磷酸含量也显著减少,但没有产生磷的过量积累,暗示了AtIPK1调控磷的稳态不仅归功于肌醇六磷酸的水平。该研究揭示了AtIPK1在植物生长和磷稳态中发挥重要作用(Kuo et al., 2014)。浙江大学吴平研究组以水稻为材料进行了类似的研究,获得了磷饥饿信号途径的组分Os-SPX4。经研究发现,Os-SPX4可感知环境中磷浓度的变化,可使植物体内保持合适的磷稳态(Lü et al., 2014c)。这些结果使人们对植物体内磷稳态保持机制有了较清晰的认识。

8.2 氮的转运及胁迫适应

氮是植物必需的大量营养元素之一,占植物干重的1.5%–2%以及植物总蛋白的16%,是氨基酸、蛋白质、核酸、叶绿素和激素等的组成成分,它在植物生长发育过程中具有重要作用。余迪求研究组发现了1个受氮饥饿诱导的非编码小RNA分子miR5090。该小RNA分子参与负调控葡萄糖异硫氰酸盐合成相关基因AOP2的转录水平。miR5090转基因植株中甲硫氨酸介导的芥子油甙积累量减少,使植物对氮饥饿的耐受能力增强(He et al., 2014)。氨(NH_4^+)是重要的氮源,对植物来说,体内保持合适的氨稳态对其正常生长至关重要。河南大学宋纯鹏研究组对CAP ($[\text{Ca}^{2+}]_{\text{cyt}}$ -associated protein)激酶基因进行了研究,发现CAP1是定位于液泡的类受体蛋白激酶,通过保持细胞质内的钙离子浓度梯度调控根毛的生长。该基因敲除突变体 $cap1-1$ 细胞质中 NH_4^+ 浓度升高,根毛在MS培养基上生长受到抑制,将培养基上的 NH_4^+ 缺失后重新建立钙离子浓度梯度,根毛则能够正常生长。突变体根毛细胞液泡膜的铵离子净流入下降及细胞质pH相对呈碱性,说明CAP1的突变增加了细胞质的 NH_4^+

积累。由此提出CAP1可能介导了细胞质 NH_4^+ 稳态的调控途径(Bai et al., 2014a)。该研究为我们理解氨离子稳态调控机制提供了新的视角。

8.3 钾的转运及胁迫适应

钾元素是植物生长发育过程中重要的必需营养元素,植物对外界环境中钾离子的吸收是通过根细胞膜上的钾离子通道和/或转运体来完成。中国农业大学王毅研究组发现,水稻Shaker家族钾离子通道OsAKT1 (Arabidopsis K^+ transporter1)在OsCBL1 (alcineurin B-like protein1)和OsCIPK23 (CBL-interacting protein kinase23)共同调控下介导了水稻根部钾离子的吸收过程。水稻(OsAKT1)基因敲除突变体 $Osakt1$ 中钾离子吸收降低,植物的正常生长发育受到抑制,同时对低钾胁迫表现出敏感表型。进一步研究表明,OsCIPK23的RNAi株系具有类似于 $Osakt1$ 突变体的钾离子缺陷表型,说明水稻根中OsCBL1-OsCIPK23复合体能够增强OsAKT1对钾离子的吸收能力,它们共同介导水稻对钾元素的吸收(Li et al., 2014f)。

一氧化氮(NO)参与植物的诸多生理过程及对环境胁迫的适应。在高盐条件下,植物体内的NO迅速积累, Na^+ 与 K^+ 的含量也发生相应的变化。而目前对NO与离子动态平衡之间的关系还不清楚。首都师范大学何奕骥研究组最新的研究结果表明,NO通过调节维生素B6的生物合成,从而降低AKT1介导的钾离子吸收。该研究组筛选获得了拟南芥NO敏感突变体 $sno1$ (sensitive to nitric oxide 1),该突变基因是已知盐敏感突变体 $sos4$ (salt overly sensitive 4)的等位基因。研究发现,NO能诱导SNO1基因的表达,促进维生素B6的生物合成,使维生素B6的活性形式PLP (pyridoxal 5'-phosphate)出现累积。进一步研究表明,在爪蟾卵母细胞和拟南芥根部的原生质体中,PLP能够显著地抑制钾离子通道AKT1的活性(Xia et al., 2014b)。该研究成果揭示了NO对维生素B6和 K^+ 内稳态的调节机制,有助于进一步理解植物对不利环境的适应性应答。

8.4 其它营养元素

铁是植物生长发育必需的元素。铁缺乏时,FIT (FER-like iron deficiency-induced transcription factor)与4个Ib bHLH蛋白发生二聚化以激活铁吸收基因的表

达。凌宏清研究组通过筛选EMS突变体库获得了1个低铁敏感突变体; 并利用图位克隆的方法获得了MED16 (mediator subunit 16)。MED16的突变体在铁缺乏时表现出茎的铁含量低和叶片严重黄化, 而在铁充足时与野生型一样表型正常。此外, MED16的突变在拟南芥根中显著降低铁吸收基因(*FRO2*和*IRT1*)的表达。实验表明, MED16与FIT相互作用, 增强FIT/Ib bHLH复合物在铁缺乏条件下与*FRO2*和*IRT1*启动子的结合。另外, 研究还表明许多铁缺乏响应基因受到FIT和MED16的调控(Zhang et al., 2014o)。该研究促进了人们对植物铁吸收及其稳态分子调控机制的理解。

硫是植物必需的大量元素。其在地壳中主要以硫化物和硫酸盐等形式存在。含硫化合物在植物生长发育和响应干旱逆境过程中具有重要的功能。目前, 硫代谢与逆境激素ABA之间的互作研究较少, 二者之间的关系尚不明确。中国科技大学向成斌研究组的研究表明, 硫元素的施加能影响拟南芥中ABA的合成及稳态。外施硫元素可调控野生型植株中ABA合成途径基因的表达, 而ABA又可激活*SULTR3;1*及硫代谢基因的表达。拟南芥叶绿体硫转运体*sultr3;1*突变体幼苗和种子中ABA含量明显降低, 说明在植物响应干旱过程中硫代谢与ABA合成途径之间存在相互调控的作用机制(Cao et al., 2014b)。

9 环境胁迫的应答调控

9.1 干旱及渗透胁迫的响应

我国是一个严重缺水的国家, 干旱和渗透胁迫是主要的环境逆境因素, 严重影响农作物的生长发育及产量。干旱及渗透胁迫可引发植物细胞失水, 导致气孔关闭和逆境激素ABA迅速积累等一系列生理生化变化。转录因子广泛参与植物的生长发育及逆境响应过程。郑绍建研究组发现, 拟南芥转录因子*WRKY46*的表达可以被干旱、盐及氧化胁迫诱导, 并调控一系列参与细胞渗透和氧化胁迫相关基因的表达。在保卫细胞中, *WRKY46*通过抑制ROS (reactive oxygen species)的产生, 进而抑制ABA诱导的气孔关闭; 此外, *WRKY46*通过直接调控*QQS (QUA-QUINE STAR-CH)*基因的表达介导保卫细胞中光依赖的淀粉代谢, 从而调控气孔的打开过程(Ding et al., 2014b)。中国

农科院作物科学所李文学研究组研究发现, 拟南芥转录因子*bHLH122*的表达受干旱、盐和渗透胁迫强烈诱导, *bHLH122*过表达植株显示出抗干旱、盐和渗透胁迫的表型。基因芯片分析显示, *bHLH122*对非生物逆境基因的表达具有重要作用, 并通过影响ABA代谢途径正调控植物响应干旱、盐和渗透胁迫信号通路(Liu et al., 2014j)。

肿瘤坏死因子受体相关因子TRAF (tumor necrosis factor receptor-associated factor)是一类膜受体衔接蛋白, 广泛参与细胞的自噬和逆境响应过程。中科院上海植物生理生态所张洪霞研究组研究发现, 拟南芥中类TRAF家族成员*SINA2 (seven in absentia2)*参与了ABA介导的干旱响应过程(Bao et al., 2014b)。此外, 磷酸酶介导的蛋白去磷酸化在植物应对非生物逆境的应答过程中也发挥了重要作用。熊立仲研究组发现, 水稻PP2C (protein phosphatase 2C)家族的成员*OsPP18*参与水稻对干旱胁迫的响应。*ospp18*表达缺失或降低的突变体具有干旱敏感表型, 而过表达株系具有较强的抗干旱及氧化胁迫表型。进一步研究表明, *OsPP18*通过不依赖于ABA信号通路的方式调控干旱及氧化胁迫下ROS的平衡(You et al., 2014)。这些发现可能对改善作物的抗旱性具有显著的影响。

9.2 盐胁迫的响应

高盐胁迫严重影响了植物的生长发育及作物产量。因此, 研究植物高盐响应机制具有重要的生物学意义。截至目前, SOS (salt overly sensitive)信号途径被认为是植物响应高盐及维持体内盐离子平衡的重要途径。当植物遭受高盐胁迫后, 体内的 Ca^{2+} 浓度迅速增加, Ca^{2+} 结合蛋白SOS3和SCaBP8 (SOS3-like calcium-binding protein8)感知钙信号后激活SOS2蛋白激酶, 磷酸化细胞膜定位的 Na^+/H^+ 转运蛋白SOS1, 从而维持植物体内盐离子的平衡。但是, 在正常生长条件下, 哪些组分抑制植物SOS信号还不清楚。中国农业大学郭岩研究组发现, 拟南芥的14-3-3蛋白可与SOS2发生互作, 并且高盐抑制二者的互作。进一步研究表明, 14-3-3蛋白抑制SOS2的活性, 从而抑制SOS信号。SOS2蛋白Ser294的磷酸化状态影响其与14-3-3蛋白互作, 但不影响其自身的激酶活性。当14-3-3蛋白存在时, 模拟非磷酸化形式的SOS2激酶

活性减弱,模拟持续磷酸化形式的SOS2激酶活性增强(Zhou et al., 2014a)。该研究揭示了非逆境条件下SOS信号本底水平持续受抑制的分子机制。

抑制植物生长是高盐胁迫产生的典型表型之一。但是,目前对于高盐逆境抑制作物(水稻或小麦)生长的分子机制并不清楚。孙颖研究组通过遗传筛选,发现凝集素类受体蛋白激酶SIT1 (salt intolerance1)参与水稻高盐应答。SIT1基因下调或者缺失的水稻株高明显高于野生型。SIT1蛋白激酶活性被NaCl迅速诱导,暗示其活性在调节高盐响应过程中具有关键作用。进一步研究表明,SIT1磷酸化MPK3/6;高盐诱导激活MPK3/6需要SIT1蛋白的参与。研究还发现,在高盐胁迫下,SIT1通过增加ROS的产生进而抑制水稻的生长和促进植株的死亡,这一过程依赖MPK3/6介导的乙烯信号(Li et al., 2014b)。另外,夏光敏研究组以小麦为材料对植物抵抗高盐的分子机制进行了研究。他们发现小麦品种SR3 (Shanrong No.3)比JN-177 (Jinan177)更加抗盐,SR3体内的ROS含量高于JN177。通过基因比较分析,发现SR3品种中编码PARP (poly (ADP-ribose) polymerase)结构域的蛋白Ta-SRO1 (similar to rcd-one 1)基因发生了1个点突变,造成其抗盐表型。过表达Ta-sro1导致植株体内ROS大量积累并表现更加抗盐的表型。与拟南芥中的同源蛋白不同,小麦中的SRO1具有PARP活性。进一步研究揭示,Ta-sro1通过调节小麦体内活性氧平衡来增强SR3品种的耐盐能力(Liu et al., 2014g)。这一研究结果为人们深入理解植物应答盐胁迫的机理提供了依据。

9.3 温度胁迫的响应

高温和低温作为逆境因子严重威胁了植物的生长。持续的高温或者低温会造成经济作物大量死亡,降低产量,威胁世界粮食安全,所以研究植物抵抗高温和低温的生理以及分子机制具有重要的理论价值和实践指导意义。Hsfs (heat stress transcription factors)和Hsps (heat shock proteins)介导的高温信号途径已得到一定的研究。然而,哪些组分参与并调节该信号通路并不十分清楚。中科院上海植物生理生态所何玉科研究组,发现一类新的植物抗热基因家族HTT (heat-induced TAS1 target)参与Hsfs和Hsps介导的高温信号途径。HTT1和HTT2是TAS1 (trans-acting siRNA

precursor1)的靶基因。过表达TAS1a造成HTT1和HTT2基因表达下调。高温时,植物通过抑制TAS1a的表达,激活HTT1和HTT2基因,从而促进Hsfs的表达,增强植株的耐热性。研究还发现,热激转录因子HsfA1a可直接结合在HTT基因的启动子上,激活后者的转录。同时HTT1和HTT2能够与Hsp7014和Hsp-40互作,共同调控植物的高温响应(Li et al., 2014i)。

有研究表明,叶绿素可通过叶绿素酯和醇循环利用,但是其作用机制并不清楚。“中央研究院”(中国台湾)农业生物科技研究中心常怡雍研究组通过遗传筛选的方法获得了1个在高温下积累叶绿素酸酯a的突变体chlg (*chlorophyll synthase*)。经高温处理后,chlg突变体中叶绿素合成酶蛋白积累,并且持续抑制叶绿素的酯化反应。进一步研究表明,高温时,突变体中叶绿素酸酯a的积累并不是来源于叶绿素从头合成,而是由于体内叶绿素的脱酯化过程受阻(Lin et al., 2014b)。该研究为叶绿素的重复利用提供了新的证据。可变剪接是导致真核生物转录组复杂性和蛋白多样性的重要机制,也是植物抵抗逆境的重要手段之一。“中央研究院”(中国台湾)植物暨微生物学所涂世隆研究组通过对高温时小立碗藓(*Physcomitrella patens*)转录组测序分析,发现其基因组中近50%的基因发生了可变剪接(Chang et al., 2014)。NO作为信号分子参与植物的耐高温过程。河北师范大学赵立群研究组通过分析NADPH氧化酶突变体在高温时的反应,发现H₂O₂作用于NO的上游,调节植物的高温响应。H₂O₂对于高温时植物体内Hsfs的转录活性以及Hsps蛋白的积累至关重要(Wang et al., 2014e)。

低温严重影响水稻的地理分布和产量。有研究阐释了低温影响水稻种子萌发和生殖生长的分子机理。但是,关于低温影响水稻营养生长的机制还不清楚。万建民研究组发现了1个显性基因LTG1 (*low temperature growth1*),该基因调控水稻的低温应答。LTG1编码酪蛋白激酶,该激酶通过影响生长素的运输、合成以及信号过程进而增强水稻在营养生长时对低温的耐受能力(Lu et al., 2014a)。此外,中科院武汉植物园产祝龙研究组报道了1个HAP蛋白(heme-associated protein)参与拟南芥的抗冻反应。研究发现,过表达AtHAP5A基因导致植株的抗冻能力增强,该基因敲除突变体则表现冻敏感表型。进一步研究发现,AtHAP5A通过结合到AtXTH21基因的启动子上调

节其表达, 进而调控拟南芥的低温响应(Shi et al., 2014)。这些研究成果为我们理解植物抵抗温度胁迫的分子机制提供了参考。

9.4 重金属胁迫的响应

铝是酸性土壤中抑制植物生长和减少作物产量的主要因素。植物应对铝胁迫的响应机制研究对酸性土壤上农作物增产具有重要的应用价值。柱花草(*Stylosanthes guianensis*)是热带地区主要的豆科牧草, 具有耐受铝毒的特性。海南大学刘国道研究组发现了1个新的苹果酸酶SgME1, 该酶通过调节苹果酸的合成与外渗过程, 参与调控柱花草对铝毒的耐受能力(Sun et al., 2014c)。此外, 浙江大学林咸永研究组在研究小麦耐铝品种时, 发现其体内重要信号分子NO合成量会发生早期爆发性积累。进一步研究发现, 硝酸还原酶(NR)诱导的早期NO爆发在小麦铝胁迫响应过程中具有重要的增强抗氧化功能(Sun et al., 2014a)。另外, 郑绍建研究组发现了1个编码O-乙酰转移酶(O-acetylation)的基因TBL27 (*trichone birefringence-like27*), 该基因参与调控木葡聚糖的O-乙酰化水平, 直接影响了铝与拟南芥细胞壁半纤维素的结合能力(Zhu et al., 2014b)。这些研究结果使人们对植物耐受铝胁迫的机制有了更深入的认识, 为培育铝耐受性更强的新品种奠定了基础。

稀土元素调节植物生长和发育的多个方面, 但其调控机制仍不清楚。南京师范大学黄晓华研究组以经济作物辣根(*Armoracia rusticana*)及模式植物拟南芥为研究对象, 将不同浓度的稀土离子分别作用于农田及实验室植物, 并对全生育期进行追踪研究, 发现外源低剂量稀土纳米配合物锚定于质膜上激活叶细胞内吞作用, 继而引发胞内至胞外促进细胞扩增的一系列响应, 使作物增产。随外源稀土剂量的增高, 稀土纳米配合物在质膜上增多并通过正常及异常内吞作用进入细胞, 引发一系列从胞内至胞外的抑制细胞扩增效应, 最终导致作物减产。稀土剂量越高, 其在植物细胞中积累量和作物减产的幅度越大(Wang et al., 2014g)。该项研究通过学科交叉所建立的组合研究方法, 不仅首次发现稀土激活植物细胞内吞作用的静态和动态过程, 而且发现内吞活化是植物细胞对稀土作用的首要响应, 为稀土植物食品限量国际标准的建立提供了理论与实验指导。

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

器官形态多样性是进化生物学研究的一个重要方面。茄科(Solanaceae)酸浆属(*Physalis*)的一些物种的果实药食同源, 其生殖器官(包括花器官、浆果和种子)的大小协同变化, 可分为大、中、小3组。然而, 这一器官大小自然变异现象的分子遗传调控基础尚不清楚。中科院植物所贺超英研究组的研究发现, *POS1* (*Physalis Organ Size 1*)基因在一种酸浆属植物*P. philadelphica*的生殖器官大小的自然变异中起重要作用。*POS1*编码一个AP2类的转录因子, 它的第1内含子存在一段长度为37 bp的调控序列。这一序列拷贝数在大、中、小组中分别为1个、2个和3个串联重复序列。该调控序列拷贝数的变异与*POS1*基因在生殖器官中的表达量呈显著负相关, 可是基因的表达量与器官大小呈显著正相关(Wang et al., 2014f)。他们的研究揭示了由于内含子调控区变异导致调控基因自身表达量改变在器官大小自然变异中的重要作用, 发现了一个与番茄大小驯化遗传调控不同的新基因与新机制。*POS1*基因及其调控机制在酸浆属高产新品种培育中具有重要的应用价值。该研究组的另一项研究发现, 毛酸浆(*P. pubescens*)双层灯笼突变体(*doll1*)的花瓣转化为了花萼, 雄蕊转化为雌蕊, 且其雌性育性严重受损。*doll1*突变体是由单个MADS-box基因*PFGLO1*的缺失突变引起的, 而它的旁系同源基因*PFGLO2*只决定雄性育性, 进而揭示了育性与“中国灯笼(即膨大花萼症状)”发育的密切联系(Zhang et al., 2014j)。该研究为理解被子植物中GLO类MADS-box基因的功能进化提供了新证据, 并进一步完善了人们对酸浆属“中国灯笼”进化发育分子机制和调控网络的认识。

果实落粒抗性被认为是作物驯化的里程碑。栽培大豆是人类最重要的植物油和蛋白来源, 其果实的裂荚抗性是重要的驯化性状。中科院植物所王印政研究组针对栽培大豆果实裂荚抗性这一关键驯化性状展开了全面深入的研究, 发现果荚腹缝维管束细胞壁剧烈增厚的纤维帽细胞(fiber cap cells, FCC)是决定栽培大豆果实裂荚抗性的关键细胞结构, 而离层细胞在野大豆和栽培大豆之间并未发生变化。进一步研究显示, 从野大豆到栽培大豆的驯化过程中强烈的人工

选择使NAC基因家族*SHAT1-5*基因上游4 kb处的一个抑制子被彻底清除,*SHAT1-5*在栽培大豆纤维帽细胞中的表达剧烈上调,导致其次生壁显著加厚,从而有效阻止了果荚的自然开裂。*SHAT1-5*基因座位的强烈人工选择导致栽培大豆基因组第16号染色体产生大约116 kb区段的DNA多态性选择性清除(Dong et al., 2014b)。该机制与禾谷类作物由离层的失去导致落粒抗性的分子机制完全不同。该基因及其相关调控机制在豆类新品种培育和分子育种中具有重要的应用前景。

蝴蝶兰属(*Phalaenopsis*)植物具有复杂的花部结构,近年来人们在蝴蝶兰的花发育机制研究上取得了较大进展。台湾成功大学陈虹桦研究组在小屿蝴蝶兰(*P. amabilis*)中克隆了4个*SEP* (*SEPALLATA*)类基因*PeSEP1/2/3/4*,发现它们在花器官中均表达。蛋白互作研究表明,*PeSEP*蛋白可以与*B/C/D*类和*AGL6*类MADS-box蛋白形成复合体,共同决定花器官身份。对*PeSEP3*基因进行病毒介导的沉默,发现花被片转变为叶片状器官,而且表皮细胞中产生花青素和叶绿素,而对*PeSEP2*基因进行沉默,花的表型几乎未产生影响。进一步研究显示,同时沉默*PeSEP2/3*基因会导致B类基因*PeMADS2-6*表达下调,表明*PeSEP*类基因可对B类基因的表达产生影响(Pan et al., 2014)。该研究揭示了*PeSEP*类蛋白通过形成多种蛋白复合体在蝴蝶兰花器官形成中具有重要作用。

蛋白家族间的协同进化是一个重要的进化现象,但其机制尚不清楚。外显子拼接复合体(EJC)的核心成员MAGO和Y14属不同蛋白家族,它们在同一物种中形成专性异源二聚体。贺超英研究组的研究表明,MAGO和Y14起源于真核生物,专性异源二聚体MAGO-Y14的形成为近祖征,协同进化过程在2个基因家族功能和专性异源二聚体的维持中起重要作用。水稻中2个基因均发生了复制,MAGO两同源基因序列高度保守,表达模式相似,功能冗余;Y14两同源基因则在序列和表达模式上发生了显著分化,单基因敲除引起不同的表型变化。基因沉默研究表明,MAGO与Y14很可能是以其编码蛋白二聚体的模式影响水稻的生长发育和雄性育性。进一步研究发现,这些水稻EJC成员可结合调控雄蕊发育重要基因*OsUDT1*的前体RNA,并调控其拼接(Gong and He, 2014)。该项工作利用多种分析与实验手段阐明了

MAGO和Y14蛋白家族的协同进化机制,揭示了EJC在水稻生长发育和生殖功能中的作用,为理解被子植物EJC的功能进化和重复基因功能分化机制奠定了基础。

杨树(*Populus*)基因组中大部分基因家族组成庞大,众多家族成员如何能在长期的演化历程中被保留下来?其家族内成员间的功能分化机制是什么?这些科学问题目前还未得到明确的回答。中科院植物所曾庆银研究组以杨树三型氧化酶(PRX)基因家族为例解析了这一系列科学问题。PRX基因家族在木质素生物合成和抗逆反应中发挥重要作用。他们的研究表明,杨树基因组中有两组串联重复的PRX基因,其祖先基因编码的蛋白定位在细胞壁上。在之后的演化历程中,有一个祖先拷贝获得液泡定位的信号肽而定位在液泡中,然后液泡PRX基因经历了快速的扩张,扩张后的液泡PRX基因受到正选择驱动而导致所编码蛋白的生化功能发生分化(Ren et al., 2014a)。该研究揭示了亚细胞定位的分化和正选择在杨树基因家族功能分化中扮演着重要角色。

随着基因组测序技术的快速发展,科学家们对很多栽培植物和野生植物的基因组进行了测序和比较分析,揭示了它们在演化过程中的一些特点。中国农科院油料作物所刘胜毅研究组与国内外多家科研单位合作完成了甘蓝(*Brassica oleraceae*)基因组的测序和分析。发现甘蓝基因组至少包含45 758个编码基因;还发现存在大量的染色体重排、基因组重复区域中不对称的基因丢失、转座子的不对称扩增,以及并系和直系同源基因在一些特殊途径中有差异的组合保留和表达(包括可变剪接等),为研究芸薹属的更多重要作物奠定了基础(Liu et al., 2014h)。中国热带农科院彭明研究组与10多家国内外科研单位合作,成功绘制出木薯(*Manihot esculenta*)的基因组序列草图(Wang et al., 2014l),为推动木薯生物学研究、基因发现和基因组选择辅助育种提供了一个新的平台。河北农业大学刘孟军研究组与深圳华大基因研究院等国内多个单位在第2代测序技术基础上,综合采用BAC-to-BAC和WGS-PCR-free方法,完成了我国冬枣品种的全基因组测序,为揭示枣特殊生物学性状的分子机制提供了依据(Liu et al., 2014e)。中科院昆明植物所高立志研究组与国内外多个科研单位合作,成功地完成了稻属AA-基因组5个物种(尼瓦拉野生稻

(*O. nivara*)、非洲栽培稻(*O. glaberrima*)、短舌野生稻(*O. barthii*)、展颖野生稻(*O. glumaepatula*)和南方野生稻(*O. meridionalis*)核基因组的测序和拼接, 获得了高质量基因组参考序列(Zhang et al., 2014m)。此外, 中科院华南植物园黄宏文研究组与美国的科研单位合作, 对报春苣苔属(*Primulina*)100多个物种进行了基因组大小、系统发生、特殊叶片区域(SLA)和海拔的相关性研究。结果显示, 报春苣苔属物种的基因组大小与SLA以及基因组大小与海拔之间存在正相关; 基因组大小、SLA和海拔差异在系统发生信号中都起到很大的作用(Kang et al., 2014b)。上述成果为阐明作物驯化的分子机制和更高效地育种提供了重要的理论依据。

植物在抵御病原体感染过程中进化出多种防卫机制, 其中最关键的是一种由抗病基因介导的抗病性, 而抗病基因中最重要的一类是具有核苷酸结合位点(nucleotide-binding site, NBS)结构域的基因。大部分已克隆的NBS类抗病基因属于NBS-LRR类, 这类基因在NBS结构域的C末端包含一个富亮氨酸重复(leucine rich repeat, LRR)结构域。南京大学陈建群研究组对豆科植物中的NBS-LRR类抗病基因的进化机制进行了深入研究, 结果表明这些基因分为RP-W8、CNL和TNL三个分支, 其中RPW8是最基部的分支。分析蔷薇类最近共同祖先中的31个分支和大豆最近共同祖先中的119个分支, 发现在54个百万年的进化历程中, 豆科植物的最近共同祖先中约有94%(112/119)的分支发生了基因丢失或增加事件, 而另外7支具有较高的保守性。进一步研究表明, 串联重复(tandem duplication)是NBS基因重复的主要原因, 而异位重复(ectopic duplication)对于豆科植物中NBS新基因位点的产生具有重要作用。研究还表明, 在豆科植物的进化过程中mircoRNA与NBS基因之间的互作式样也有获得和丢失现象(Shao et al., 2014)。

多倍体演化在植物进化过程中具有重要作用。在研究多倍体作物演化时, 常以六倍体普通小麦及其二倍体和四倍体的祖先物种为材料。东北师范大学刘宝研究组与国内外多家科研单位合作, 对普通小麦中BBAA成分进行了深入研究, 以系统翔实的数据揭示了其在异源六倍体化过程中基因表达的迅速改变, 且这个特性在之后的演化中被保留了下来(Zhang et al., 2014h)。该研究组还与国内外多家科研单位合作,

以自然的六倍体普通小麦(BBAADD)、新合成的六倍体小麦(BBAADD)及其亲本(*T. turgidum*, BBAA; *Aegilops tauschii*, DD)为材料, 对它们90多个形态生理性状和1个在耐盐性状中起主要作用的钾高亲和转运蛋白(HKT1;5)基因表达量进行了比较分析, 发现新合成的六倍体在高盐条件下适合度大于自然的六倍体小麦和2个亲本, 其原因是新合成的六倍体小麦继承了*T. turgidum* (BBAA)的高萌发率和*A. tauschii*的钠离子高滞留能力; 而HKT1;5在新合成的六倍体小麦中的表达被重新“编程”, 由原来在亲本中的组成型表达, 变成了受盐诱导表达。该研究结果表明, 亚基因组在特殊条件下的功能分化可能对自然界中六倍体普通小麦获得较广的适应性起到了积极作用(Yang et al., 2014a)。中国农科院作物科学所毛龙研究组与国内其它单位合作, 也以*T. turgidum* (BBAA)和*A. tauschii* (DD)杂交形成的新六倍体小麦为材料, 对其基因组中的mRNA和small RNA进行了测序和分析。他们发现新合成异源六倍体小麦绝大部分基因表现为加性和亲本显性表达, 只有少部分基因表现为非加性, 基因的非加性表现出非常强的发育时期特异性, 与生长势密切相关; 而siRNA类别的稳定性可能与新合成异源六倍体小麦基因组的稳定性密切相关, 差异表达的siRNA很可能通过表观修饰调控新合成异源六倍体小麦部分同源基因的表达(Li et al., 2014a)。这些结果为进一步理解作物多倍体演化机制打下了坚实的基础。

重复基因的功能分化有利于生物创新性状的产生, 芸薹属(*Brassica*)植物分化之前经历了1次基因组三倍化事件。华中农业大学涂金星研究组对油菜(*Brassica spp.*)的Tic40基因进行了进化分析和功能研究, 结果表明, 具有双二倍体的欧洲油菜(*Brassica napus*)中有4个Tic40基因的拷贝, 而3种二倍体油菜中各有2个拷贝。进一步研究发现, 虽然这些Tic40基因有较高的序列相似度和相近的表达式样, 但具有不同的功能, 而且Tic40重复基因的新功能化发生在油菜A、B、C三套基因组分化之后(Dun et al., 2014)。

10.2 植物系统学与生物地理学

分子系统发育树已经被广泛用于理解分类群之间的关系, 两例对兰科的研究都发现根据形态分类定义的一些属都不是单系, 为了使兰科的分类系统更好地反

映各属之间的进化关系,需要对一些属进行重组、归并或者拆分。深圳国家兰科中心刘仲健研究组对树兰亚科虾脊兰属群进行了研究,认为*Cephalantheropsis*是单系群,而*Phaius*和*Calanthe*都是多系群,建议虾脊兰属群由6个属组成,并对除*Cephalantheropsis*之外的5个属的范围做了重新划分(Zhai et al., 2014)。中国中医科学院中药资源中心黄璐琦研究组基于质体*matK*、*rbcL*和核糖体ITS区段探讨了兰亚族和玉凤花亚族的亚洲类群的系统发育关系,发现该2亚族中的很多属不是单系,并发表了1个新属和41个新组合(Jin et al., 2014)。

除上述应用外,分子系统树在生物地理学研究方面也广泛使用。北京大学饶广远研究组利用分子系统树和化石标定,估算分支的分歧时间,同时运用DI-VI和LAGRANGE等软件重建祖先分布区的方法,对红景天属(*Rhodiola*)的起源和多样化历史进行了考证,揭示了青藏高原与其它北半球区域之间的生物地理学关系。研究结果表明,该类群的起源和多样化时间主要与青藏高原的大幅抬升相关,祖先状态重建的结果也支持红景天属起源于青藏高原,随后扩散到北半球其它地区的假设(Zhang et al., 2014i)。小二仙草科(*Haloragaceae*)是一个世界性分布的科,其生物多样性中心在澳大利亚。浙江大学傅承新研究组的研究结果表明,该科在澳大利亚起源,在南半球的地理分布格局是该科植物在澳大利亚、南美洲和新西兰之间隔离分化的结果,并随后经历了多次洲际间的迁移扩散(Chen et al., 2014b)。另外,羊蹄甲属(*Bauhinia*)是一个典型的泛热带洲际间断分布的属,分布于亚洲、非洲和美洲大陆。中科院植物所李振宇研究组和中科院昆明植物所周浙昆研究组分别根据来自渐新世华南广西省宁明组和中国云南东南部文山县的新近纪中新世小龙潭组的化石证据,支持豆科植物起源于亚洲热带。他们的研究结果证明,羊蹄甲属最有可能是通过北大西洋陆桥从亚洲迁移到美洲的(Wang et al., 2014j; Meng et al., 2014b)。这些成果使我们对一些植物属的起源及多样化有了更深刻的认识。

研究东亚植物的系统地理学对探讨该地区复杂地形和气候对异域物种的形成至关重要。北京师范大学张大勇研究组对分布于中国的野核桃(*Juglans cathayensis*)进行了系统地理学研究。该物种是温带落叶植物,分布于亚热带相互隔离的山区。他们通过对

7个叶绿体DNA片段和10个核基因中微卫星位点进行分析以及模拟野核桃的生态位,对19个种群的基因型进行了深入研究。结果表明,叶绿体DNA片段可分为9种单倍型,上述19个种群均属于其中某一种单倍型,而生态位模拟结果显示野核桃种群在末次冰期时存活了下来。对核基因中微卫星位点进行分析,结果表明花粉介导的基因流对避难所隔离产生的遗传分化具有不容忽视的阻碍作用,这种基因流有效地阻止了中国温带和亚热带风媒植物的种群分化(Bai et al., 2014b)。

物种形成过程中,杂交和渐渗也扮演着重要角色。四川大学刘建全研究组对分布于青藏高原的二倍体物种紫果云杉(*Picea purpurea*)进行了深入研究。他们以紫果云杉、雪岭杉(*P. schrenkiana*)、丽江云杉(*P. likiangensis*)和青扦(*P. wilsonii*)为材料,选取了11个核基因、3个叶绿体序列和2个线粒体序列分析了这4个物种的系统发育关系,并通过模拟生态位研究了它们的生态需求。对11个核基因的分析结果表明,紫果云杉与雪岭杉的亲缘关系较远。对叶绿体和线粒体序列的分析表明,紫果云杉与青扦和丽江云杉的亲缘关系较近。进一步研究发现,紫果云杉起源于更新世青扦和丽江云杉的同倍体杂交,在物种形成之后,经历了来自青扦的细胞器DNA渐渗作用,目前分布于青藏高原的紫果云杉很可能在更新世最大冰期经历了大范围的扩张过程(Sun et al., 2014e)。该研究为人们认识杂交和渐渗对物种起源和进化的影响提供了依据。

第四纪气候变化影响了种内多样性的产生,但是对于同倍体杂交物种形成的作用尚不清楚。为了探究这一问题,刘建全研究组对分布于青藏高原的二倍体物种居中虎榛子(*Ostryopsis intermedia*)进行了深入研究。通过分析4组核基因和叶绿体基因数据,揭示了该物种与同属的另外2个物种的种间关系,并推测了物种形成过程。结果表明,所有的核基因数据都较好地将这3个物种分为3个单系类群,而居中虎榛子与虎榛子(*O. davidiana*)的亲缘关系更近。叶绿体基因数据也将居中虎榛子与虎榛子分为2个支系,但是另一个物种滇虎榛子(*O. nobilis*)不能形成一个单系类群。遗传多态性分析表明,居中虎榛子起源于另外2种虎榛子的同倍体杂交。进一步研究发现,虎榛子和滇虎榛子分化于6–11个百万年前,而居中虎榛子起

源于0.5–1.2个百万年前,这一时期是第四纪最大冰期,可以推测虎榛子就是在这时期向南方迁移,并与滇虎榛子进行杂交(Liu et al., 2014a)。该研究揭示出了第四纪气候变化对青藏高原生物多样性产生具重要的作用。

栽培牡丹(芍药属)是世界上最受欢迎的观赏植物之一,也是重要的药用植物与油料植物,其栽培历史悠久、资源丰富,然而其驯化历史仍然是悬而未决的问题。中科院植物所洪德元研究组对栽培牡丹进行了系统研究,于20世纪90年代开始调查牡丹植物资源。确认牡丹有9个野生种,分布于西藏东南至中原地区,为中国所特有。通过转录组分析开发出25个单拷贝核基因标记,重建了9个野生种牡丹的系统发育关系。他们同时分析了47个牡丹传统品种的14个叶绿体基因和47个高分辨率的单拷贝核基因。结果证明这些传统品种源自我国中原地区5个野生种(中原牡丹、紫斑牡丹、凤丹、卵叶牡丹和矮牡丹)之间的杂交。种间的遗传整合使后代的花色和花形千变万化(Zhou et al., 2014e)。

此外,中科院上海辰山植物园胡永红研究组收集了中国各地的553个牡丹品种(包括常见的中国中原牡丹品种与栽培紫斑牡丹品种)以及野生牡丹原种或亚种,如紫斑牡丹原亚种、太白山紫斑牡丹、矮牡丹(*Paeonia suffruticosa* var. *spontanea*)和四川牡丹(*P. decomposita*)等,采用赋值法、主成分分析法和贝叶斯算法对SSR数据进行分析,结果表明,常见栽培牡丹和紫斑牡丹(*P. suffruticosa* var. *papaveracea*)是分别从2个截然不同的、分布区不重叠的野生种矮牡丹和紫斑牡丹原亚种独立驯化而来,不同的栽培牡丹品种(群)起源于不同的种和不同的地域,并通过平行演化与趋同演化发展形成了目前的品种格局(Yuan et al., 2014a)。该研究为木本观赏植物驯化与栽培起源研究提供了一个先例,其结果对改进牡丹育种策略以及更好地理解牡丹驯化、多样化和适应性机制具有重要的参考价值。

11 植物生态与环境生物学

植被生长对气候变化的响应是全球变化研究的核心内容之一。目前,学术界普遍认为北半球植被的生长主要受温度的限制,气候变暖是近几十年北半球植被

生产力增加的主要原因之一。然而,由于缺乏长期观测数据的印证,人们对植被生长与气候变化关系的了解仍十分有限。中科院青藏高原所朴世龙研究组,利用10种不同生态系统过程模型模拟,研究表明干旱和降水量下降是导致温带地区植被生产力与温度相关关系下降的主要原因,而60°N以北的寒带地区植被生产力下降与极端事件的增加和植被生长对温度变化的适应有关,高纬度地区植被生产力与温度的关系在温暖年份显著低于寒冷年份。在地球“第三极”的青藏高原地区,过去30年来,植被生长对温度变化的响应未呈现出明显的动态变化规律,与北半球高纬度地区的植被并不一致(Piao et al., 2014)。该研究成果阐明了植被生长对温度变化的非线性响应,改变了人们长期以来普遍认为的“本世纪气候持续变暖会进一步促进植被的生长,并吸收更多的CO₂”的观点。

北京大学、中科院植物所方精云研究组和中科院植物所杨元合研究组对森林碳汇特征及其形成机制进行了系统研究,首次提出了分离“面积变化”和“生长变化”对森林碳汇相对贡献的方法,以及区分“环境变化导致的森林生长”和“森林本身的生物学生长”的方法,在此基础上揭示了森林碳汇的形成机制。他们还发现,中国森林植被碳汇主要源自森林面积和生物量密度的增加,两者分别占60%和40%;过去20年中国森林土壤有机碳以20 gC·m⁻²·a⁻¹的速率增加。概念模型分析显示,环境变化显著促进了森林生长,并利用资料完整的日本森林进行了实证(Fang et al., 2014a, 2014b; Yang et al., 2014d)。这些结果对认识森林碳汇形成机制具有重要的科学意义,并在制定气候变化政策方面具有重要的参考价值。

全球气候变暖会显著地改变土壤呼吸,但土壤呼吸对增温响应的方向和强度并没有一致的结论。中科院植物所刘玲莉研究组通过整合来自全球50个野外控制实验的土壤呼吸数据,发现2°C的增温使土壤呼吸平均升高了12%。土壤呼吸对增温的响应在不同生态系统有显著差异。增温对寒冷区域土壤呼吸的促进作用较大。而在水分条件较差的生态系统中,增温导致的干旱则部分抵消了其对呼吸的促进作用。此外,土壤自养呼吸(Ra)和异养呼吸(Rh)对增温的响应不同。2°C增温在初期对Ra没有显著影响,且随着处理时间的增加,Ra的响应强度逐渐降低。与Ra相反,增温显著增加了Rh (21%),且其响应强度并没有随着

增温时间的变化而变化(Wang et al., 2014n)。该研究结果表明,在未来的研究中,分离Ra和Rh这两个组分,将有助于更好地理解 and 预测土壤呼吸对长期增温的响应。

自上世纪以来,人类活动使大气氮沉降增加了3–5倍,进而对土壤呼吸产生了很大的影响。尽管关于氮添加对土壤呼吸的影响已开展了大量的实验研究及meta-analysis分析,但关于氮添加对土壤呼吸的影响及其机制仍存在较大的争议。复旦大学周旭辉研究组通过整理国内外发表的295篇相关文献,对数据进行了meta-analysis分析,研究表明,对于所有的生物区系,氮添加使得土壤呼吸增加了2.0%,但森林生态系统的土壤呼吸下降了1.44%,而草地和农田生态系统的土壤呼吸分别增加了7.84%和12.4%,其原因主要是土壤呼吸的各个组分对氮添加的响应不同(Zhou et al., 2014c)。这些研究结果为将来的模型模拟和实验研究奠定了重要基础。

分布于北半球高纬度地区的寒温带森林在全球碳循环中起着重要作用,长期以来它被认为是全球重要的碳汇之一。北京师范大学袁文平研究组与国内外多家科研单位合作,利用多个碳通量站点的观测资料,对广泛应用的3个遥感植被生产力模型进行了验证。结果表明,以往的模型严重高估了高纬度地区植被生产力,高估的原因在于寒温带森林受到干扰后,苔藓植物首先占据生态系统,在随后的演替过程中,草本、灌木和乔木才逐渐占据优势。与草本和乔木等相比,苔藓植物的光合作用能力仅为其1/4,然而它对遥感信号的贡献率却与之相当。现有的模型忽视了苔藓植物的特性,高估了发生干扰后的生态系统的植被生产力,大大减低了对区域碳源汇估算的精度(Yuan et al., 2014b)。该研究通过把生态系统植被生产力拆分成维管束植物(草本、灌木和乔木)和苔藓植物两部分,并引入苔藓植物对遥感信号贡献率的新参数,改进了以往模型在该区域的模拟精度,为准确估算该地区植被生产力提供了一个新方法。

氮素是陆地生态系统生产力的主要限制因子。干旱区氮素循环研究对于预测未来气候变化下陆地生态系统养分循环及生态功能具有重要的意义。中科院沈阳应用生态所白娥研究组,通过对我国北方干旱、半干旱草原的大尺度样带调查,发现土壤 $\delta^{15}\text{N}$ 值随着干旱指数(aridity index, AI)的变化呈钟形曲线变化模

式,分界值在AI=0.32处,而植物 $\delta^{15}\text{N}$ 值、土壤氮循环微生物基因以及土壤呼吸熵等随着AI的变化均表现出AI=0.32的分界点。在干旱区,草地生态系统的氮流失以气态损失为主,并且高于植物的固氮量;而在半干旱区,氮素主要被植物固定,且其固氮量高于气态的损失量(Wang et al., 2014a)。该研究首次揭示了我国北方干旱和半干旱区生态系统氮同位素的影响机制,并提出AI=0.32为两个区域氮循环的分界值。这种非线性关系为更好地理解干旱区氮循环特征,预测养分循环对未来气候变化的响应提供了新思路。

全球气候变化将导致世界范围内许多区域的干旱程度加剧,进而对陆地生态系统的养分有效性和植物生长产生重要影响。植物N和P浓度已经被普遍用于判断植物生长的养分限制状况,目前关于干旱胁迫对植物N和P浓度的影响研究较少,相关机制尚不清楚。中科院寒区旱区环境与工程所何明珠研究组通过对国内外文献数据进行meta分析,发现干旱胁迫使植物的N和P浓度降低,但N/P比值增加,干旱胁迫对植物N和P浓度影响的短期效应(<90天)大于长期效应(>90天);适当延长干旱处理时间(或进行干旱-湿润-干旱间歇性处理),可在一定程度上减缓干旱胁迫对植物N和P养分的负面影响(He and Dijkstra, 2014)。

凋落物分解是碳循环和营养循环的关键驱动因子,与裸子植物、蕨类和苔藓植物相比,目前占绝对优势的核心真双子叶植物(eudicot)的叶凋落物分解更快,然而这个分支在演化中缺少一个关键类型——基部被子植物(basal angiosperm)。中科院植物所董鸣研究组,利用分解袋法进行了同质园实验,发现基部被子植物的分解速率远低于核心真双子叶植物,基部被子植物中胡椒科分支的叶凋落物分解速率远高于基部被子植物的其它分支。提出了从裸子植物的低分解速率到被子植物的高分解速率的进化主要依靠核心真双子叶植物进化的观点(Liu et al., 2014b)。

大型真核生物(如宏观动植物)的多样性一般随着海拔的升高而降低,而土壤原核微生物(如细菌)并不一定呈现出明显的海拔分布模式。中科院南京土壤所褚海燕研究组通过高通量测序技术深入研究了长白山土壤真核微生物群落的垂直分布,同时与相同海拔梯度下的土壤细菌及植物群落分布特征进行了比较,发现土壤真核微生物群落组成随着海拔梯度呈现出显著的分异;真核微生物群落组成、多样性水平及原

生生物不同门类的相对丰度与土壤pH值具有显著相关性; 植物多样性随着海拔的升高而降低, 但真核微生物的多样性与海拔相关性不显著。这些结果表明, 土壤真核微生物的海拔分布模式与植物可能有着本质的不同, 土壤pH不仅是细菌群落分布的关键驱动因子, 而且强烈影响了真核微生物的多样性和群落组成(Shen et al., 2014a)。该研究揭示了土壤真核微生物群落的海拔分布模式, 并将微生物与宏观生物(植物)的海拔分布进行了有机偶联。

外生菌根真菌(arbuscular mycorrhizal fungi, AMF)能够影响植物群落的组成和植物多样性。已有研究表明, 养分添加可降低外生菌根真菌的有效性。然而, 关于土壤养分与外生菌根真菌之间互作对群落生产力和生态系统稳定性的影响研究较少。中国农业大学张英俊研究组通过苯菌灵(一种杀菌剂)和P素添加控制实验, 发现苯菌灵添加降低了群落的稳定性, 外生菌根真菌有利于群落稳定性的维持; 在高P水平下, 苯菌灵添加显著提高了物种、功能群和群落水平的生产力, 但在无P添加的处理中, 外生菌根真菌对植物群落生产力的影响不大; 沿着P添加梯度, 在没有苯菌灵添加的处理中, C₃禾草与非固氮杂类草植物之间具有一定的补偿效应, 外生菌根真菌更有利于固氮杂类草的生长(Yang et al., 2014b)。

群落内不同植物的种子萌芽时间通常不一致, 具有时间上的生态位分化效应。兰州大学杜国祯研究组通过光强控制实验, 研究了低光强和高光强处理对青藏高原东部草原476种被子植物的种子萌芽时间及其对群落构建的影响。结果表明, 两种光强处理下, 种子萌芽时间与种子质量呈显著的正相关关系, 低光强处理下, 大种子与小种子植物的萌芽时间在一定程度上发生重叠, 物种之间的时间生态位分化效应降低, 从而导致群落内物种之间的竞争加剧, 对群落构建产生影响(Zhang et al., 2014a)。

互花米草(*Spartina alterniflora*)是全球100种危害最大的外来入侵种之一。最近10年来, 互花米草入侵到了东南沿海的红树林分布区, 成为我国红树林保护和恢复面临的重大生态和环境问题。厦门大学张宜辉研究组在漳江口红树林-互花米草生态交错带, 深入研究了幼苗定植和动物采食对互花米草分布的影响(Li et al., 2014c), 为红树林的管理保护、恢复造林及互花米草的防控提供了理论和决策依据。复旦大学

李博研究组在崇明岛盐化草甸也对互花米草进行了研究, 发现它不直接与乡土种竞争, 而是通过病原真菌感染的方式间接作用(Li et al., 2014e)。该研究对互花米草的入侵机制及影响其入侵分布的生物和非生物因素进行了深入探讨, 为乡土植物的保护提供了科学性指导。

在转基因作物生态安全备受争议的背景下, 访花昆虫在水稻花粉传播中的作用开始引起人们极大的关注。浙江大学陈学新研究组发现, 水稻扬花期有多达510种昆虫访花(Pu et al., 2014)。该研究突破了目前学术界对水稻花粉传播的传统认识, 首次揭示了自花授粉的水稻还存在虫媒介导的异花授粉途径, 增添了人们对访花昆虫促进水稻异花授粉方面的知识。

致谢 本刊编辑部孙冬花、白羽红和刘慧君同志在资料收集、统计分析和文字编辑中有重要贡献, 特此致谢!

种康 (中国科学院植物研究所)
王台 (中国科学院植物研究所)
钱前 (中国农业科学院深圳农业基因组研究所)
王小菁 (华南师范大学)
左建儒 (中国科学院遗传与发育生物学研究所)
顾红雅 (北京大学)
姜里文 (香港中文大学)
陈之端 (中国科学院植物研究所)
白永飞 (中国科学院植物研究所)
杨淑华 (中国农业大学)
孔宏智 (中国科学院植物研究所)
陈凡 (中国科学院遗传与发育生物学研究所)
萧浪涛 (湖南农业大学)

参考文献

- Ao Y, Li ZQ, Feng DR, Xiong F, Liu J, Li JF, Wang ML, Wang JF, Liu B, Wang HB (2014). OsCERK1 and OsRLCK176 play important roles in peptidoglycan and chitin signaling in rice innate immunity. *Plant J* **80**, 1072–1084.
- Bai L, Ma XN, Zhang GZ, Song SF, Zhou Y, Gao LJ, Miao YC, Song CP (2014a). A receptor-like kinase mediates ammonium homeostasis and is important for the polar growth of root hairs in Arabidopsis. *Plant Cell* **26**, 1497–1511.
- Bai WN, Wang WT, Zhang DY (2014b). Contrasts between the phylogeographic patterns of chloroplast and nuclear DNA highlight a role for pollen-mediated gene flow in

- preventing population divergence in an East Asian temperate tree. *Mol Phylogenet Evol* **81**, 37–48.
- Bao F, Huang X, Zhu C, Zhang X, Li X, Yang S** (2014a). Arabidopsis HSP90 protein modulates RPP4-mediated temperature-dependent cell death and defense responses. *New Phytol* **202**, 1320–1334.
- Bao Y, Wang C, Jiang C, Pan J, Zhang G, Liu H, Zhang H** (2014b). The tumor necrosis factor receptor-associated factor (TRAF)-like family protein SEVEN IN ABSENTIA 2 (SINA2) promotes drought tolerance in an ABA-dependent manner in Arabidopsis. *New Phytol* **202**, 174–187.
- Bu Q, Lü T, Shen H, Luong P, Wang J, Wang Z, Huang Z, Xiao L, Engineer C, Kim TH, Schroeder JI, Huq E** (2014a). Regulation of drought tolerance by the F-box protein MAX2 in Arabidopsis. *Plant Physiol* **164**, 424–439.
- Bu ZY, Yu Y, Li ZP, Liu YC, Jiang W, Huang Y, Dong AW** (2014b). Regulation of Arabidopsis flowering by the histone mark readers MRG1/2 via interaction with CONSTANS to modulate *FT* expression. *PLoS Genet* **10**, e1004617.
- Cai Q, Yuan Z, Chen M, Yin C, Luo Z, Zhao X, Liang W, Hu J, Zhang D** (2014a). Jasmonic acid regulates spikelet development in rice. *Nat Commun* **5**, 3476.
- Cai Y, Zhuang X, Gao C, Wang X, Jiang L** (2014b). The Arabidopsis endosomal sorting complex required for transport III regulates internal vesicle formation of the prevacuolar compartment and is required for plant development. *Plant Physiol* **165**, 1328–1343.
- Cai Z, Liu J, Wang H, Yang C, Chen Y, Li Y, Pan S, Dong R, Tang G, Barajas-Lopez JD, Fujii H, Wang X** (2014c). GSK3-like kinases positively modulate abscisic acid signaling through phosphorylating subgroup III SnRK2s in Arabidopsis. *Proc Natl Acad Sci USA* **111**, 9651–9656.
- Cao M, Du P, Wang X, Yu YQ, Qiu YH, Li W, Gal-On A, Zhou C, Li Y, Ding SW** (2014a). Virus infection triggers widespread silencing of host genes by a distinct class of endogenous siRNAs in Arabidopsis. *Proc Natl Acad Sci USA* **111**, 14613–14618.
- Cao MJ, Wang Z, Zhao Q, Mao JL, Speiser A, Wirtz M, Hell R, Zhu JK, Xiang CB** (2014b). Sulfate availability affects ABA levels and germination response to ABA and salt stress in *Arabidopsis thaliana*. *Plant J* **77**, 604–615.
- Chai G, Qi G, Cao Y, Wang Z, Yu L, Tang X, Yu Y, Wang D, Kong Y, Zhou G** (2014). Poplar PdC3H17 and PdC3H18 are direct targets of PdMYB3 and PdMYB21, and positively regulate secondary wall formation in Arabidopsis and poplar. *New Phytol* **203**, 520–534.
- Chang CY, Lin WD, Tu SL** (2014). Genome-wide analysis of heat-sensitive alternative splicing in *Physcomitrella patens*. *Plant Physiol* **165**, 826–840.
- Che L, Wang K, Tang D, Liu Q, Chen X, Li Y, Hu Q, Shen Y, Yu H, Gu M, Cheng Z** (2014). OsHUS1 facilitates accurate meiotic recombination in rice. *PLoS Genet* **10**, e1004405.
- Chen C, Chen H, Lin YS, Shen JB, Shan JX, Qi P, Shi M, Zhu MZ, Huang XH, Feng Q, Han B, Jiang LW, Gao JP, Lin HX** (2014a). A two-locus interaction causes interspecific hybrid weakness in rice. *Nat Commun* **5**, 3357.
- Chen C, Qi ZC, Xu XH, Comes HP, Koch MA, Jin XJ, Fu CX, Qiu YX** (2014b). Understanding the formation of Mediterranean-African-Asian disjunctions: evidence for Miocene climate-driven vicariance and recent long-distance dispersal in the Tertiary relict *Smilax aspera* (Smilacaceae). *New Phytol* **204**, 243–255.
- Chen W, Gao YQ, Xie WB, Gong L, Lu K, Wang WS, Yang L, Liu XQ, Zhang HY, Dong HX, Zhang W, Zhang LJ, Yu SB, Wang GW, Lian XM, Luo J** (2014c). Genome-wide association analyses provide genetic and biochemical insights into natural variation in rice metabolism. *Nat Genet* **46**, 714–721.
- Chen XP, Cui ZL, Fan MS, Vitousek P, Zhao M, Ma WQ, Wang ZL, Zhang WJ, Yan XY, Yang JC, Deng XP, Gao Q, Zhang Q, Guo SW, Ren J, Li SQ, Ye YL, Wang ZH, Huang JL, Tang QY, Sun YX, Peng XL, Zhang JW, He MR, Zhu YJ, Xue JQ, Wang GL, Wu L, An N, Wu LQ, Ma L, Zhang WF, Zhang FS** (2014d). Producing more grain with lower environmental costs. *Nature* **514**, 486–489.
- Chen Y, Hou M, Liu L, Wu S, Shen Y, Ishiyama K, Kobayashi M, McCarty DR, Tan BC** (2014e). The maize DWARF1 encodes a gibberellin 3-oxidase and is dual-localized to the nucleus and cytosol. *Plant Physiol* **166**, 2028–2039.
- Chen Z, Yang MK, Li CY, Wang Y, Zhang J, Wang DB, Zhang XE, Ge F** (2014f). Phosphoproteomic analysis provides novel insights into stress responses in *Phaeodactylum tricorutum*, a model diatom. *J Proteome Res* **13**, 2511–2523.
- Cheng ZJ, Zhao XY, Shao XX, Wang F, Zhou C, Liu YG, Zhang Y, Zhang XS** (2014). Abscisic acid regulates early seed development in Arabidopsis by ABL₅-mediated transcription of *SHORT HYPOCOTYL UNDER BLUE1*. *Plant Cell* **26**, 1053–1068.
- Chong K, Xu ZH** (2014). Investment in plant research and

- development bears fruit. *Plant Cell Rep* **33**, 541–550.
- Cui Y, Zhao Q, Gao C, Ding Y, Zeng Y, Ueda T, Nakano A, Jiang L** (2014). Activation of the Rab7 GTPase by the MON1-CCZ1 complex is essential for PVC-to-vacuole trafficking and plant growth in Arabidopsis. *Plant Cell* **26**, 2080–2097.
- Dai XR, Gao XQ, Chen GH, Tang LL, Wang H, Zhang XS** (2014). ABNORMAL POLLEN TUBE GUIDANCE1, an endoplasmic reticulum-localized mannosyltransferase homolog of GLYCOSYLPHOSPHATIDYLINOSITOL10 in yeast and PHOSPHATIDYLINOSITOL GLYCAN ANCHOR BIOSYNTHESIS B in human, is required for Arabidopsis pollen tube micropylar guidance and embryo development. *Plant Physiol* **165**, 1544–1556.
- Di C, Yuan J, Wu Y, Li J, Lin H, Hu L, Zhang T, Qi Y, Gerstein MB, Guo Y, Lu ZJ** (2014). Characterization of stress-responsive lncRNAs in *Arabidopsis thaliana* by integrating expression, epigenetic and structural features. *Plant J* **80**, 848–861.
- Ding Z, Yan J, Li G, Wu Z, Zhang S, Zheng S** (2014a). WRKY41 controls Arabidopsis seed dormancy via direct regulation of *ABI3* transcript levels not downstream of ABA. *Plant J* **79**, 810–823.
- Ding ZJ, Yan JY, Xu XY, Yu DQ, Li GX, Zhang SQ, Zheng SJ** (2014b). Transcription factor WRKY46 regulates osmotic stress responses and stomatal movement independently in Arabidopsis. *Plant J* **79**, 13–27.
- Dong J, Tang DF, Gao ZX, Yu RB, Li KL, He H, Terzaghi W, Deng XW, Chen HD** (2014a). Arabidopsis DETIOLATED1 represses photomorphogenesis by positively regulating phytochrome-interacting factors in the dark. *Plant Cell* **26**, 3630–3645.
- Dong Y, Yang X, Liu J, Wang BH, Liu BL, Wang YZ** (2014b). Pod shattering resistance associated with domestication is mediated by a NAC gene in soybean. *Nat Commun* **5**, 3352.
- Du H, Wu N, Cui F, You L, Li X, Xiong L** (2014a). A homolog of ETHYLENE OVERPRODUCER, OsETOL1, differentially modulates drought and submergence tolerance in rice. *Plant J* **78**, 834–849.
- Du L, Li N, Chen LL, Xu YX, Li Y, Zhang YY, Li CY, Li YH** (2014b). The ubiquitin receptor DA1 regulates seed and organ size by modulating the stability of the ubiquitin-specific protease UBP15/SOD2 in Arabidopsis. *Plant Cell* **26**, 665–677.
- Duan PG, Rao YC, Zeng DL, Yang YL, Xu R, Zhang BL, Dong GJ, Qian Q, Li YH** (2014). *SMALL GRAIN 1*, which encodes a mitogen-activated protein kinase kinase 4, influences grain size in rice. *Plant J* **77**, 547–557.
- Dun XL, Shen WH, Hu KN, Zhou ZF, Xia SQ, Wen J, Yi B, Shen JX, Ma CZ, Tu JX, Fu TD, Lagercrantz U** (2014). Neofunctionalization of duplicated *Tic40* genes caused a gain-of-function variation related to male fertility in *Brassica oleracea* lineages. *Plant Physiol* **166**, 1403–1419.
- Fan H, Zhang Z, Wang N, Cui Y, Sun H, Liu Y, Wu H, Zheng S, Bao S, Ling HQ** (2014). SKB1/PRMT5-mediated histone H4R3 dimethylation of Ib subgroup bHLH genes negatively regulates iron homeostasis in *Arabidopsis thaliana*. *Plant J* **77**, 209–221.
- Fang JY, Guo ZD, Hu HF, Kato T, Muraoka H, Son Y** (2014a). Forest biomass carbon sinks in East Asia, with special reference to the relative contributions of forest expansion and forest growth. *Glob Chang Biol* **20**, 2019–2030.
- Fang JY, Kato T, Guo ZD, Yang YH, Hu HF, Shen HH, Zhao X** (2014b). Evidence for environmentally enhanced forest growth. *Proc Natl Acad Sci USA* **111**, 9527–9532.
- Fang SC, Chung CL, Chen CH, Lopez-Paz C, Umen JG** (2014c). Defects in a new class of sulfate/anion transporter link sulfur acclimation responses to intracellular glutathione levels and cell cycle control. *Plant Physiol* **166**, 1852–1868.
- Feng C, Chen Y, Wang C, Kong Y, Wu W, Chen Y** (2014). Arabidopsis RAV1 transcription factor, phosphorylated by SnRK2 kinases, regulates the expression of *ABI3*, *ABI4*, and *ABI5* during seed germination and early seedling development. *Plant J* **80**, 654–668.
- Fu Y, Duan X, Tang C, Li X, Voegelé RT, Wang X, Wei G, Kang Z** (2014a). TaADF7, an actin-depolymerizing factor, contributes to wheat resistance against *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici*. *Plant J* **78**, 16–30.
- Fu Z, Yu J, Cheng X, Zong X, Xu J, Chen M, Li Z, Zhang D, Liang W** (2014b). The rice basic helix-loop-helix transcription factor TDR INTERACTING PROTEIN2 is a central switch in early anther development. *Plant Cell* **26**, 1512–1524.
- Gao CJ, Luo M, Zhao Q, Yang RZ, Cui Y, Zeng YL, Xia J, Jiang LW** (2014a). A unique plant ESCRT component, FREE1, regulates multivesicular body protein sorting and plant growth. *Curr Biol* **24**, 2556–2563.
- Gao H, Jin MN, Zheng XM, Chen J, Yuan DY, Xin YY, Wang MQ, Huang DY, Zhang Z, Zhou KN, Shen PK, Ma J, Ma WW, Deng HF, Jiang L, Liu SJ, Wang HY, Wu CY, Yuan LP, Wan JM** (2014b). *Days to heading 7*, a

- major quantitative locus determining photoperiod sensitivity and regional adaptation in rice. *Proc Natl Acad Sci USA* **111**, 16337–16342.
- Gong PC, He CY** (2014). Uncovering divergence of rice exon junction complex core heterodimer gene duplication reveals their essential role in growth, development, and reproduction. *Plant Physiol* **165**, 1047–1061.
- Gu JN, Zhu J, Yu Y, Teng XD, Lou Y, Xu XF, Liu JL, Yang ZN** (2014). DYT1 directly regulates the expression of TDF1 for tapetum development and pollen wall formation in Arabidopsis. *Plant J* **80**, 1005–1013.
- Guan C, Wang X, Feng J, Hong S, Liang Y, Ren B, Zuo J** (2014). Cytokinin antagonizes abscisic acid-mediated inhibition of cotyledon greening by promoting the degradation of ABSCISIC ACID INSENSITIVE5 protein in Arabidopsis. *Plant Physiol* **164**, 1515–1526.
- Gui CP, Dong X, Liu HK, Huang WJ, Zhang D, Wang SJ, Barberini ML, Gao XY, Muscietti J, McCormick S, Tang WH** (2014a). Overexpression of the tomato pollen receptor kinase LePRK1 rewires pollen tube growth to a blebbing mode. *Plant Cell* **26**, 3538–3555.
- Gui JS, Liu C, Shen JH, Li LG** (2014b). Grain setting defect1, encoding a remorin protein, affects the grain setting in rice through regulating plasmodesmatal conductance. *Plant Physiol* **166**, 1463–1478.
- Hahne G, Liu JR, Stewart N** (2014). Special issue “plant science and biotechnology in China”: part two. *Plant Cell Rep* **33**, 539–539.
- Han Y, Zhang C, Yang H, Jiao Y** (2014). Cytokinin pathway mediates *APETALA1* function in the establishment of determinate floral meristems in Arabidopsis. *Proc Natl Acad Sci USA* **111**, 6840–6845.
- Hang R, Liu C, Ahmad A, Zhang Y, Lu F, Cao X** (2014). Arabidopsis protein arginine methyltransferase 3 is required for ribosome biogenesis by affecting precursor ribosomal RNA processing. *Proc Natl Acad Sci USA* **111**, 16190–16195.
- Hao HQ, Fan LS, Chen T, Li RL, Li XJ, He QH, Botella MA, Lin JX** (2014). Clathrin and membrane microdomains cooperatively regulate RbohD dynamics and activity in Arabidopsis. *Plant Physiol* **26**, 1729–1745.
- He H, Liang G, Li Y, Wang F, Yu D** (2014). Two young MicroRNAs originating from target duplication mediate nitrogen starvation adaptation via regulation of glucosinolate synthesis in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Physiol* **164**, 853–865.
- He M, Dijkstra FA** (2014). Drought effect on plant nitrogen and phosphorus: a metaanalysis. *New Phytol* **204**, 924–931.
- Hu J, Deng X, Shao N, Wang G, Huang K** (2014a). Rapid construction and screening of artificial microRNA systems in *Chlamydomonas reinhardtii*. *Plant J* **79**, 1052–1064.
- Hu J, Wang Z, Zhang L, Sun MX** (2014b). The Arabidopsis *Exine Formation Defect (EFD)* gene is required for primexine patterning and is critical for pollen fertility. *New Phytol* **203**, 140–154.
- Huang J, Liu H, Chen M, Li X, Wang M, Yang Y, Wang C, Huang J, Liu G, Liu Y, Xu J, Cheung AY, Tao L** (2014a). ROP3 GTPase contributes to polar auxin transport and auxin responses and is important for embryogenesis and seedling growth in Arabidopsis. *Plant Cell* **26**, 3501–3518.
- Huang PY, Yeh YH, Liu AC, Cheng CP, Zimmerli L** (2014b). The Arabidopsis LecRK-VI.2 associates with the pattern-recognition receptor FLS2 and primes *Nicotiana benthamiana* pattern-triggered immunity. *Plant J* **79**, 243–255.
- Huang WJ, Liu HK, McCormick S, Tang WH** (2014c). Tomato pistil factor STIG1 promotes *in vivo* pollen tube growth by binding to phosphatidylinositol 3-phosphate and the extracellular domain of the pollen receptor Kinase LePRK2. *Plant Cell* **26**, 2505–2523.
- Huang X, Yang PY, Ouyang XH, Chen LB, Deng XW** (2014d). Photoactivated UVR8-COP1 module determines photomorphogenic UV-B signaling output in Arabidopsis. *PLoS Genet* **10**, e1004218.
- Huang X, Han B** (2014). Natural variation and genome-wide association studies in crop plants. *Annu Rev Plant Biol* **65**, 4.1–4.21.
- Jin WT, Jin XH, Schuiteman A, Li DZ, Xiang XG, Huang WC, Li JW, Huang LQ** (2014). Molecular systematics of subtribe Orchidinae and Asian taxa of Habenariinae (Orchideae, Orchidaceae) based on plastid *matK*, *rbcL* and nuclear ITS. *Mol Phylogenet Evol* **77**, 41–53.
- Jones A** (2014). President’s letter. *ASPB News* **41**(2), 1–4.
- Kang J, Yu HP, Tian CH, Zhou WK, Li CY, Jiao YL, Liu D** (2014a). Suppression of photosynthetic gene expression in roots is required for sustained root growth under phosphate deficiency. *Plant Physiol* **165**, 1156–1170.
- Kang M, Tao JJ, Wang J, Ren C, Qi QW, Xiang QY, Huang HW** (2014b). Adaptive and nonadaptive genome size evolution in Karst endemic flora of China. *New Phytol* **202**, 1371–1381.
- Ke Y, Liu H, Li X, Xiao J, Wang S** (2014). Rice OsPAD4 functions differently from Arabidopsis AtPAD4 in host-

- pathogen interactions. *Plant J* **78**, 619–631.
- Ko SS, Li MJ, Sun-Ben Ku M, Ho YC, Lin YJ, Chuang MH, Hsing HX, Lien YC, Yang HT, Chang HC, Chan MT** (2014). The bHLH142 transcription factor coordinates with TDR1 to modulate the expression of EAT1 and regulate pollen development in rice. *Plant Cell* **26**, 2486–2504.
- Kong XX, Ma L, Yang LM, Chen Q, Xiang N, Yang YP, Hu XY** (2014). Quantitative proteomics analysis reveals that the nuclear cap-binding complex proteins Arabidopsis CBP20 and CBP80 modulate the salt stress response. *J Proteome Res* **13**, 2495–2510.
- Kuo HF, Chang TY, Chiang SF, Wang WD, Charng YY, Chiou TJ** (2014). Arabidopsis inositol pentakisphosphate 2-kinase, AtIPK1, is required for growth and modulates phosphate homeostasis at the transcriptional level. *Plant J* **80**, 503–515.
- Lam PY, Zhu FY, Chan WL, Liu HJ, Lo C** (2014). Cytochrome P450 93G1 is a flavone synthase II that channels flavanones to the biosynthesis of tricin O-linked conjugates in rice. *Plant Physiol* **165**, 1315–1327.
- Le J, Liu XG, Yang KZ, Chen XL, Zou JJ, Wang HZ, Wang M, Vanneste S, Morita M, Tasaka M, Ding ZJ, Friml J, Beeckman T, Sack F** (2014). Auxin transport and activity regulate stomatal patterning and development. *Nat Commun* **5**, 4090.
- Lei L, Li Y, Wang Q, Xu J, Chen Y, Yang H, Ren D** (2014a). Activation of MKK9-MPK3/MPK6 enhances phosphate acquisition in *Arabidopsis thaliana*. *New Phytol* **203**, 1146–1160.
- Lei M, La H, Lu K, Wang P, Miki D, Ren Z, Duan CG, Wang X, Tang K, Zeng L, Yang L, Zhang H, Nie W, Liu P, Zhou J, Liu R, Zhong Y, Liu D, Zhu JK** (2014b). Arabidopsis EDM2 promotes IBM1 distal polyadenylation and regulates genome DNA methylation patterns. *Proc Natl Acad Sci USA* **111**, 527–532.
- Li AL, Liu DC, Wu J, Zhao XB, Hao M, Geng SF, Yan J, Jiang XX, Zhang LQ, Wu JY, Yin LJ, Zhang RZ, Wu L, Zheng YL, Mao L** (2014a). mRNA and small RNA transcriptomes reveal insights into dynamic homoeolog regulation of allopolyploid heterosis in nascent hexaploid wheat. *Plant Cell* **26**, 1878–1900.
- Li CH, Wang G, Zhao JL, Zhang LQ, Ai LF, Han YF, Sun DY, Zhang SW, Sun Y** (2014b). The receptor-like kinase SIT1 mediates salt sensitivity by activating MAPK3/6 and regulating ethylene homeostasis in rice. *Plant Cell* **26**, 2538–2553.
- Li G, Liang W, Zhang X, Ren H, Hu J, Bennett MJ, Zhang D** (2014c). Rice actin-binding protein RMD is a key link in the auxin-actin regulatory loop that controls cell growth. *Proc Natl Acad Sci USA* **111**, 10377–10382.
- Li G, Liu S, Wang J, He J, Huang H, Zhang Y, Xu L** (2014d). ISWI proteins participate in the genome-wide nucleosome distribution in Arabidopsis. *Plant J* **78**, 706–714.
- Li H, Zhang X, Zheng R, Li X, Elmer WH, Wolfe LM, Li B** (2014e). Indirect effects of non-native *Spartina alterniflora* and its fungal pathogen (*Fusarium palustre*) on native saltmarsh plants in China. *J Ecol* **102**, 1112–1119.
- Li J, Long Y, Qi GN, Xu ZJ, Wu WH, Wang Y** (2014f). The Os-AKT1 channel is critical for K⁺ uptake in rice roots and is modulated by the rice CBL1-CIPK23 complex. *Plant Cell* **26**, 3387–3402.
- Li JY, Wan JM, Han B, Chong K, Qian Q, Fu XD, Wang YH, Mao L** (2014g). Research institutes spearhead rice study in China. *Nature Outlook* **514**(7524_suppl), S49–S74.
- Li R, Li J, Li S, Qin G, Novak O, Pencik A, Ljung K, Aoyama T, Liu J, Murphy A, Gu H, Tsuge T, Qu LJ** (2014h). *ADP1* affects plant architecture by regulating local auxin biosynthesis. *PLoS Genet* **10**, E1003954.
- Li S, Liu J, Liu Z, Li X, Wu F, He Y** (2014i). HEAT-INDUCED TAS1 TARGET1 mediates thermotolerance via HEAT STRESS TRANSCRIPTION FACTOR A1a—directed pathways in Arabidopsis. *Plant Cell* **26**, 1764–1780.
- Li SS, Zhou B, Peng XB, Kuang Q, Huang XL, Yao JL, Du B, Sun MX** (2014j). *OsFIE2* plays an essential role in the regulation of rice vegetative and reproductive development. *New Phytol* **201**, 66–79.
- Li XJ, Zhang YF, Hou MM, Sun F, Shen Y, Xiu ZH, Wang XM, Chen ZL, Sun SSM, Small I, Tan BC** (2014k). *Small kernel1* encodes a pentatricopeptide repeat protein required for mitochondrial *nad7* transcript editing and seed development in maize and rice. *Plant J* **79**, 797–809.
- Li XR, Li HJ, Yuan L, Liu M, Shi DQ, Liu J, Yang WC** (2014l). Arabidopsis DAYU/ABERRANT PEROXISOME MORPHOLOGY9 is a key regulator of peroxisome biogenesis and plays critical roles during pollen maturation and germination in planta. *Plant Cell* **26**, 619–635.
- Li YB, Fan CC, Xing YZ, Yun P, Luo LJ, Yan B, Peng B, Xie WB, Wang GW, Li XH, Xiao JH, Xu CG, He YQ** (2014m). *Chalk5* encodes a vacuolar H⁺-translocating pyrophosphatase influencing grain chalkiness in rice. *Nat Genet* **46**, 398–404.
- Li YL, Jing YJ, Li JJ, Xu G, Lin RC** (2014n). Arabidopsis

- VQ MOTIF-CONTAINING PROTEIN29 represses seedling deetiolation by interacting with PHYTOCHROME-INTERACTING FACTOR11. *Plant Physiol* **164**, 2068–2080.
- Li Z, Wang W, Zhang Y** (2014o). Recruitment and herbivory affect spread of invasive *Spartina alterniflora* in China. *Ecology* **95**, 1972–1980.
- Liang C, Wang Y, Zhu Y, Tang J, Hu B, Liu L, Ou S, Wu H, Sun X, Chu J, Chu C** (2014a). Fine-tuning abscisic acid biosynthesis and directly targeting senescence-associated genes in rice. *Proc Natl Acad Sci USA* **111**, 10013–10018.
- Liang G, He H, Li Y, Wang F, Yu D** (2014b). Molecular mechanism of microRNA396 mediating pistil development in Arabidopsis. *Plant Physiol* **164**, 249–258.
- Lin SY, Chen PW, Chuang MH, Juntawong P, Bailey-Serres J, Jauh GY** (2014a). Profiling of translatoemes of *in vivo*-grown pollen tubes reveals genes with roles in micro-pylar guidance during pollination in Arabidopsis. *Plant Cell* **26**, 602–618.
- Lin YP, Lee TY, Tanaka A, Charng YY** (2014b). Analysis of an Arabidopsis heat-sensitive mutant reveals that chlorophyll synthase is involved in reutilization of chlorophyllide during chlorophyll turnover. *Plant J* **80**, 14–26.
- Liu BB, Abbott RJ, Lu ZQ, Tian B, Liu JQ** (2014a). Diploid hybrid origin of *Ostryopsis intermedia* (Betulaceae) in the Qinghai-Tibet Plateau triggered by Quaternary climate change. *Mol Ecol* **23**, 3013–3027.
- Liu G, Cornwell WK, Pan X, Cao K, Ye X, Huang Z, Dong M, Cornelissen JHC** (2014b). Understanding the ecosystem implications of the angiosperm rise to dominance: leaf litter decomposability among magnoliids and other basal angiosperms. *J Ecol* **102**, 337–344.
- Liu HH, Guo SY, Xu YY, Li CH, Zhang ZY, Zhang DJ, Xu SJ, Zhang C, Chong K** (2014c). OsmiR396d-regulated OsGRFs function in floral organogenesis in rice through binding to their targets *OsJMJ706* and *OsCR4*. *Plant Physiol* **165**, 160–174.
- Liu J, Cheng X, Liu D, Xu W, Wise R, Shen QH** (2014d). The miR9863 family regulates distinct Mla alleles in barley to attenuate NLR receptor-triggered disease resistance and cell-death signaling. *PLoS Genet* **10**, e1004755.
- Liu MJ, Zhao J, Cai QL, Liu GC, Wang JR, Zhao ZH, Liu P, Dai L, Yan G, Wang WJ, Li XS, Chen Y, Sun YD, Liu ZG, Lin MJ, Xiao J, Chen YY, Li XF, Wu B, Ma Y, Jian JB, Yang W, Yuan Z, Sun XC, Wei YL, Yu LL, Zhang C, Liao SG, He RJ, Guang XM, Wang Z, Zhang YY, Luo LH** (2014e). The complex jujube genome provides insights into fruit tree biology. *Nat Commun* **5**, 5315.
- Liu N, Tu L, Tang W, Gao W, Lindsey K, Zhang X** (2014f). Small RNA and degradome profiling reveals a role for miRNAs and their targets in the developing fibers of *Gossypium barbadense*. *Plant J* **80**, 331–344.
- Liu S, Liu S, Wang M, Wei T, Meng C, Wang M, Xia G** (2014g). A wheat similar to rcd-one gene enhances seedling growth and abiotic stress resistance by modulating redox homeostasis and maintaining genomic integrity. *Plant Cell* **26**, 164–180.
- Liu S, Liu Y, Yang X, Tong C, Edwards D, Parkin IA, Zhao M, Ma J, Yu J, Huang S, Wang X, Wang J, Lu K, Fang Z, Bancroft I, Yang TJ, Hu Q, Wang X, Yue Z, Li H, Yang L, Wu J, Zhou Q, Wang W, King GJ, Pires JC, Lu C, Wu Z, Sampath P, Wang Z, Guo H, Pan S, Yang L, Min J, Zhang D, Jin D, Li W, Belcram H, Tu J, Guan M, Qi C, Du D, Li J, Jiang L, Batley J, Sharpe AG, Park BS, Ruperao P, Cheng F, Waminal NE, Huang Y, Dong C, Wang L, Li J, Hu Z, Zhuang M, Huang Y, Huang J, Shi J, Mei D, Liu J, Lee TH, Wang J, Jin H, Li Z, Li X, Zhang J, Xiao L, Zhou Y, Liu Z, Liu X, Qin R, Tang X, Liu W, Wang Y, Zhang Y, Lee J, Kim HH, Deneud F, Xu X, Liang X, Hua W, Wang X, Wang J, Chalhoub B, Paterson AH** (2014h). The *Brassica oleracea* genome reveals the asymmetrical evolution of polyploid genomes. *Nat Commun* **5**, 3930.
- Liu T, Tian J, Wang G, Yu Y, Wang C, Ma Y, Zhang X, Xia G, Liu B, Kong Z** (2014i). Augmin triggers microtubule-dependent microtubule nucleation in interphase plant cells. *Curr Biol* **24**, 2708–2713.
- Liu W, Tai H, Li S, Gao W, Zhao M, Xie C, Li WX** (2014j). bHLH122 is important for drought and osmotic stress resistance in Arabidopsis and in the repression of ABA catabolism. *New Phytol* **201**, 1192–1204.
- Liu X, Dinh TT, Li D, Shi B, Li Y, Cao X, Guo L, Pan Y, Jiao Y, Chen X** (2014k). *AUXIN RESPONSE FACTOR 3* integrates the functions of *AGAMOUS* and *APETALA2* in floral meristem determinacy. *Plant J* **80**, 629–641.
- Lou Y, Xu XF, Zhu J, Gu JN, Blackmore S, Yang ZN** (2014b). The tapetal AHL family protein TEK determines nexine formation in the pollen wall. *Nat Commun* **5**, 3855.
- Lu G, Wu F, Wu W, Wang H, Zheng X, Zhang Y, Chen X, Zhou K, Jin M, Cheng Z, Li X, Jiang L, Wang H, Wan J** (2014a). Rice *LTG1* is involved in adaptive growth and fitness under low ambient temperature. *Plant J* **78**, 468–480.

- Lu P, Chai M, Yang J, Ning G, Wang G, Ma H** (2014b). The Arabidopsis *CALLOSE DEFECTIVE MICROSPORE1* gene is required for male fertility through regulating callose metabolism during microsporogenesis. *Plant Physiol* **164**, 1893–1904.
- Luo CS, Liang JR, Lin Q, Li CX, Bowler C, Anderson DM, Wang P, Wang XW, Gao YH** (2014a). Cellular responses associated with ROS production and cell fate decision in early stress response to iron limitation in the diatom *Thalassiosira pseudonana*. *J Proteome Res* **13**, 5510–5515.
- Luo F, Fong YH, Zeng Y, Shen J, Jiang L, Wong KB** (2014b). How vacuolar sorting receptor proteins interact with their cargo proteins: crystal structures of apo and cargo-bound forms of the protease-associated domain from an Arabidopsis vacuolar sorting receptor. *Plant Cell* **26**, 3693–3708.
- Luo Q, Lian HL, He SB, Li L, Jia KP, Yang HQ** (2014c). COP1 and phyB physically interact with PIL1 to regulate its stability and photomorphogenic development in Arabidopsis. *Plant Cell* **26**, 2441–2456.
- Lü DW, Ge P, Zhang M, Cheng ZW, Li XH, Yan YM** (2014a). Integrative network analysis of the signaling cascades in seedling leaves of bread wheat by large-scale phosphoproteomic profiling. *J Proteome Res* **13**, 2381–2395.
- Lü DW, Subburaj S, Cao M, Yan X, Li XH, Appels R, Sun DF, Ma WJ, Yan YM** (2014b). Proteome and phosphoproteome characterization reveals new response and defense mechanisms of *Brachypodium distachyon* leaves under salt stress. *Mol Cell Proteomics* **13**, 632–652.
- Lü QD, Zhong YJ, Wang YG, Zhang L, Shi J, Wu ZC, Liu Y, Mao CZ, Yi KK, Wu P** (2014c). SPX4 negatively regulates phosphate signaling and homeostasis through its interaction with PHR2 in rice. *Plant Cell* **26**, 1586–1597.
- Ma B, Yin CC, He SJ, Lu X, Zhang WK, Lu TG, Chen SY, Zhang JS** (2014a). Ethylene-induced inhibition of root growth requires abscisic acid function in rice (*Oryza sativa* L.) seedlings. *PLoS Genet* **10**, e1004701.
- Ma W, Li J, Qu B, He X, Zhao X, Li B, Fu X, Tong Y** (2014b). Auxin biosynthetic gene *TAR2* is involved in low nitrogen-mediated reprogramming of root architecture in Arabidopsis. *Plant J* **78**, 70–79.
- Ma Z, Hu X, Cai W, Huang W, Zhou X, Luo Q, Yang H, Wang J, Huang J** (2014c). Arabidopsis miR171-targeted scarecrow-like proteins bind to GT *cis*-elements and mediate gibberellin-regulated chlorophyll biosynthesis under light conditions. *PLoS Genet* **10**, E1004519.
- Meng D, Gu Z, Li W, Wang A, Yuan H, Yang Q, Li T** (2014a). Apple MdABCF assists in the transportation of S-RNase into pollen tubes. *Plant J* **78**, 990–1002.
- Meng HH, Jacques FMB, Su T, Huang YJ, Zhang ST, Ma HJ, Zhou ZK** (2014b). New biogeographic insight into *Bauhinia* s.l. (Leguminosae): integration from fossil records and molecular analyses. *BMC Evol Biol* **14**, 181.
- Min L, Li YY, Hu Q, Zhu LF, Gao WH, Wu YL, Ding YH, Liu SM, Yang XY, Zhang XL** (2014). Sugar and auxin signaling pathways respond to high-temperature stress during anther development as revealed by transcript profiling analysis in cotton. *Plant Physiol* **164**, 1293–1308.
- Pan ZJ, Chen YY, Du JS, Chen YY, Chung MC, Tsai WC, Wang CN, Chen HH** (2014). Flower development of *Phalaenopsis orchid* involves functionally divergent SEPAL-LATA-like genes. *New Phytol* **202**, 1024–1042.
- Peng B, Kong HL, Li YB, Wang LQ, Zhong M, Sun L, Gao GJ, Zhang QL, Luo LJ, Wang GW, Xie WB, Chen JX, Yao W, Peng Y, Lei L, Lian XM, Xiao JH, Xu CG, Li XH, He YQ** (2014a). OsAAP6 functions as an important regulator of grain protein content and nutritional quality in rice. *Nat Commun* **5**, 4847.
- Peng C, Wang YH, Liu F, Ren YL, Zhou KN, Lv J, Zheng M, Zhao SL, Zhang L, Wang CM, Jiang L, Zhang X, Guo XP, Bao YQ, Wan JM** (2014b). *FLOURY ENDOSPERM6* encodes a CBM48 domain-containing protein involved in compound granule formation and starch synthesis in rice endosperm. *Plant J* **77**, 917–930.
- Peng J, Li Z, Wen X, Li W, Shi H, Yang L, Zhu H, Guo H** (2014c). Salt-induced stabilization of EIN3/EIL1 confers salinity tolerance by deterring ROS accumulation in Arabidopsis. *PLoS Genet* **10**, e1004664.
- Piao S, Nan H, Huntingford C, Ciaia P, Friedlingstein P, Sitch S, Peng S, Ahlstrom A, Canadell JG, Cong N, Levis S, Levy PE, Liu L, Lomas MR, Mao J, Myneni RB, Peylin P, Poulter B, Shi X, Yin G, Viovy N, Wang T, Wang X, Zaehle S, Zeng N, Zeng Z, Chen A** (2014). Evidence for a weakening relationship between inter-annual temperature variability and northern vegetation activity. *Nat Commun* **5**, 5018.
- Pu DQ, Shi M, Wu Q, Gao MQ, Liu JF, Ren SP, Yang F, Tang P, Ye GY, Shen ZC, He JH, Yang D, Bu WJ, Zhang CT, Song Q, Xu D, Strand MR, Chen XX** (2014). Flower-visiting insects and their potential impact on transgene flow in rice. *J Appl Ecol* **51**, 1357–1365.
- Qi T, Huang H, Wu D, Yan J, Qi Y, Song S, Xie D** (2014).

- Arabidopsis DELLA and JAZ proteins bind the WD-repeat/BHLH/MYB complex to modulate gibberellin and jasmonate signaling synergy. *Plant Cell* **26**, 1118–1133.
- Qian W, Miki D, Lei M, Zhu X, Zhang H, Liu Y, Li Y, Lang Z, Wang J, Tang K, Liu R, Zhu JK** (2014). Regulation of active DNA demethylation by an alpha-crystallin domain protein in Arabidopsis. *Mol Cell* **55**, 361–371.
- Qin T, Liu X, Li J, Sun J, Song L, Mao T** (2014). Arabidopsis microtubule-destabilizing protein 25 functions in pollen tube growth by severing actin filaments. *Plant Cell* **26**, 325–339.
- Ren LL, Liu YJ, Liu HJ, Qian TT, Qi LW, Wang XR, Zeng QY** (2014a). Subcellular relocalization and positive selection play key roles in the retention of duplicate genes of *Populus* class III peroxidase family. *Plant Cell* **26**, 2404–2419.
- Ren Y, Wang Y, Liu F, Zhou K, Ding Y, Zhou F, Wang Y, Liu K, Gan L, Ma W, Han X, Zhang X, Guo X, Wu F, Cheng Z, Wang J, Lei C, Lin Q, Jiang L, Wu C, Bao Y, Wang H, Wan J** (2014b). GLUTELIN PRECURSOR ACCUMULATION3 encodes a regulator of post-Golgi vesicular traffic essential for vacuolar protein sorting in rice endosperm. *Plant Cell* **26**, 410–425.
- Sang DJ, Chen DQ, Liu GF, Liang Y, Huang LZ, Meng XB, Chu JF, Sun XH, Dong GJ, Yuan YD, Qian Q, Li JY, Wang YH** (2014). Strigolactones regulate rice tiller angle by attenuating shoot gravitropism through inhibiting auxin biosynthesis. *Proc Natl Acad Sci USA* **111**, 11199–11204.
- Shan CM, Shangguan XX, Zhao B, Zhang XF, Chao LM, Yang CQ, Wang LJ, Zhu HY, Zeng YD, Guo WZ, Zhou BL, Hu GJ, Guan XY, Chen ZJ, Wendel JF, Zhang TZ, Chen XY** (2014). Control of cotton fibre elongation by a homeodomain transcription factor GhHOX3. *Nat Commun* **5**, 6519.
- Shang Y, Ma YS, Zhou Y, Zhang HM, Duan LX, Chen HM, Zeng JG, Zhou Q, Wang SH, Gu WJ, Liu M, Ren JW, Gu XF, Zhang SP, Wang Y, Yasukawa K, Bouwmeester HJ, Qi XQ, Zhang ZH, Lucas WJ, Huang SW** (2014). Biosynthesis, regulation, and domestication of bitterness in cucumber. *Science* **346**, 1084–1088.
- Shao ZQ, Zhang YM, Hang YY, Xue JY, Zhou GC, Wu P, Wu XY, Wu XZ, Wang Q, Wang B, Chen JQ** (2014). Long-term evolution of nucleotide-binding site-leucine-rich repeat genes: understanding gained from and beyond the legume family. *Plant Physiol* **166**, 217–234.
- Shen C, Liang W, Shi Y, Lin X, Zhang H, Wu X, Xie G, Chain P, Grogan P, Chu H** (2014a). Contrasting elevational diversity patterns between eukaryotic soil microbes and plants. *Ecology* **95**, 3190–3202.
- Shen Y, Zhou Z, Wang Z, Li W, Fang C, Wu M, Ma Y, Liu T, Kong LA, Peng DL, Tian Z** (2014b). Global dissection of alternative splicing in paleopolyploid soybean. *Plant Cell* **26**, 996–1008.
- Shi H, Ye T, Zhong B, Liu X, Jin R, Chan Z** (2014). AtHAP5A modulates freezing stress resistance in Arabidopsis through binding to CCAAT motif of *AtXTH21*. *New Phytol* **203**, 554–567.
- Song S, Huang H, Gao H, Wang J, Wu D, Liu X, Yang S, Zhai Q, Li C, Qi T, Xie D** (2014). Interaction between MYC2 and ETHYLENE INSENSITIVE3 modulates antagonism between jasmonate and ethylene signaling in Arabidopsis. *Plant Cell* **26**, 263–279.
- Sun C, Lu L, Liu L, Liu W, Yu Y, Liu X, Hu Y, Jin C, Lin X** (2014a). Nitrate reductase-mediated early nitric oxide burst alleviates oxidative damage induced by aluminum through enhancement of antioxidant defenses in roots of wheat (*Triticum aestivum*). *New Phytol* **201**, 1240–1250.
- Sun H, Guo Z, Gao L, Zhao G, Zhang W, Zhou R, Wu Y, Wang H, An H, Jia J** (2014b). DNA methylation pattern of photoperiod-B1 is associated with photoperiod insensitivity in wheat (*Triticum aestivum*). *New Phytol* **204**, 682–692.
- Sun L, Liang C, Chen Z, Liu P, Tian J, Liu G, Liao H** (2014c). Superior aluminium (Al) tolerance of *Stylosanthes* is achieved mainly by malate synthesis through an Al-enhanced malic enzyme, SgME1. *New Phytol* **202**, 209–219.
- Sun L, Zhang Q, Wu J, Zhang L, Jiao X, Zhang S, Zhang Z, Sun D, Lu T, Sun Y** (2014d). Two rice authentic histidine phosphotransfer proteins, OsAHP1 and OsAHP2, mediate cytokinin signaling and stress responses in rice. *Plant Physiol* **165**, 335–345.
- Sun YS, Abbott RJ, Li LL, Li L, Zou JB, Liu JQ** (2014e). Evolutionary history of purple cone spruce (*Picea purpurea*) in the Qinghai-Tibet Plateau: homoploid hybrid origin and pleistocene expansion. *Mol Ecol* **23**, 343–359.
- Tsai HL, Li YH, Hsieh WP, Lin MC, Ahn JH, Wu SH** (2014). HUA ENHANCER1 is involved in posttranscriptional regulation of positive and negative regulators in Arabidopsis photomorphogenesis. *Plant Cell* **26**, 2858–2872.
- Wang C, Wang X, Liu D, Wu H, Lu X, Fang Y, Cheng W, Luo W, Jiang P, Shi J, Yin H, Zhou J, Han X, Bai E** (2014a). Aridity threshold in controlling ecosystem nitrogen cycling in arid and semi-arid grasslands. *Nat Com-*

mun 5, 4799.

- Wang G, Zhang J, Fan X, Sun X, Qin H, Xu N, Zhong M, Qiao Z, Tang Y, Song R** (2014b). Proline responding¹ plays a critical role in regulating general protein synthesis and the cell cycle in maize. *Plant Cell* **26**, 2582–2600.
- Wang H, Xu Q, Kong YH, Chen Y, Duan JY, Wu WH, Chen YF** (2014c). Arabidopsis WRKY45 transcription factor activates PHOSPHATE TRANSPORTER1;1 expression in response to phosphate starvation. *Plant Physiol* **164**, 2020–2029.
- Wang K, Zhao Y, Li M, Gao F, Yang MK, Wang X, Li SQ, Yang PF** (2014d). Analysis of phosphoproteome in rice pistil. *Proteomics* **14**, 2319–2334.
- Wang L, Guo Y, Jia L, Chu H, Zhou S, Chen K, Wu D, Zhao L** (2014e). Hydrogen peroxide acts upstream of nitric oxide in the heat shock pathway in Arabidopsis seedlings. *Plant Physiol* **164**, 2184–2196.
- Wang L, He LL, Li J, Zhao J, Li ZC, He CY** (2014f). Regulatory change at *Physalis Organ Size 1* correlates to natural variation in tomatillo reproductive organ size. *Nat Commun* **5**, 4271.
- Wang L, Li J, Zhou Q, Yang G, Ding XL, Li X, Cai CX, Zhang Z, Wei HY, Lu TH, Deng XW, Huang XH** (2014g). Rare earth elements activate endocytosis in plant cells. *Proc Natl Acad Sci USA* **111**, 12936–12941.
- Wang Q, Liu YQ, He J, Zheng XM, Hu JL, Liu YL, Dai HM, Zhang YX, Wang BX, Wu WX, Gao H, Zhang YH, Tao XR, Deng HF, Yuan DY, Jiang L, Zhang X, Guo XP, Cheng XN, Wu CY, Wang HY, Yuan LP, Wan JM** (2014h). *STV11* encodes a sulphotransferase and confers durable resistance to rice stripe virus. *Nat Commun* **5**, 4768.
- Wang Q, Song ZQ, Chen YF, Shen S, Li ZY** (2014i). Leaves and fruits of *Bauhinia* (Leguminosae, Caesalpinioideae, Cercideae) from the Oligocene Ningming Formation of Guangxi, South China and their biogeographic implications. *BMC Evol Biol* **14**, 88.
- Wang W, Xie ZP, Staehelin C** (2014j). Functional analysis of chimeric lysin motif domain receptors mediating Nod factor-induced defense signaling in *Arabidopsis thaliana* and chitin-induced nodulation signaling in *Lotus japonicus*. *Plant J* **78**, 56–69.
- Wang WF, Li G, Zhao J, Chu HW, Lin WH, Zhang DB, Wang ZY, Liang WQ** (2014k). WARF TILLER1, a WUSCHEL-related homeobox transcription factor, is required for tiller growth in rice. *PLoS Genet* **10**, e1004154.
- Wang WQ, Feng BX, Xiao JF, Xia ZQ, Zhou XC, Li PH, Zhang WX, Wang Y, Møller BL, Zhang P, Luo MC, Xiao G, Liu JX, Yang J, Chen S, Rabinowicz PD, Chen X, Zhang HB, Ceballos H, Lou QF, Zou M, Carvalho LJCB, Zeng CY, Xia J, Sun SX, Fu YH, Wang HY, Lu C, Ruan MB, Zhou SG, Wu ZC, Liu H, Kannangara RM, Jørgensen K, Neale RL, Bonde M, Heinz N, Zhu WL, Wang SJ, Zhang Y, Pan K, Wen MF, Ma PA, Li ZX, Hu MZ, Liao WB, Hu WB, Zhang SK, Pei JL, Guo AP, Guo JC, Zhang JM, Zhang ZW, Ye JQ, Ou WJ, Ma YQ, Liu XY, Tallon LJ, Galens K, Ott S, Huang J, Xue JJ, An FF, Yao QQ, Lu XJ, Fregene M, López-Lavalle AB, Wu JJ, You FM, Chen ML, Hu SN, Wu GJ, Zhong SL, Ling P, Chen YY, Wang QH, Liu GD, Liu B, Li KM, Peng M** (2014l). Cassava genome from a wild ancestor to cultivated varieties. *Nat Commun* **5**, 5110.
- Wang X, Cai Y, Wang H, Zeng Y, Zhuang X, Li B, Jiang L** (2014m). *Trans*-Golgi network-located AP1 gamma adaptins mediate dileucine motif-directed vacuolar targeting in Arabidopsis. *Plant Cell* **26**, 4102–4118.
- Wang X, Liu LL, Piao SL, Janssens IA, Tang JW, Liu WX, Chi YG, Wang J, XU S** (2014n). Soil respiration under climate warming: differential response of heterotrophic and autotrophic respiration. *Glob Chang Biol* **20**, 3229–3237.
- Wang XH, Piao SL, Ciaias P, Friedlingstein P, Myneni RB, Cox P, Heimann M, Miller J, Peng SS, Wang T, Yang H, Chen AP** (2014o). A two-fold increase of carbon cycle sensitivity to tropical temperature variations. *Nature* **506**, 212–215.
- Wang Y, Long SP, Zhu XG** (2014p). Elements required for an efficient NADP-malic enzyme type C4 photosynthesis. *Plant Physiol* **164**, 2231–2246.
- Wang YQ, Fan XD, Lin F, He GM, Terzaghi W, Zhu DM, Deng XW** (2014q). Arabidopsis noncoding RNA mediates control of photomorphogenesis by red light. *Proc Natl Acad Sci USA* **111**, 10359–10364.
- Wei LY, Gu LF, Song XW, Cui XK, Lu ZK, Zhou M, Wang LL, Hu FY, Zhai JX, Blake C, Meyers, Cao XF** (2014). Dicer-like 3 produces transposable element-associated 24 nt siRNAs that control agricultural traits in rice. *Proc Natl Acad Sci USA* **111**, 3877–3882.
- Weng XY, Wang L, Wang J, Hu Y, Du H, Xu CG, Xing YZ, Li XH, Xiao JH, Zhang QF** (2014). Grain number, plant height, and heading date⁷ is a central regulator of growth, development, and stress response. *Plant Physiol* **164**, 735–747.
- Wu DZ, Shen QF, Qiu L, Han Y, Ye LZ, Jabeen Z, Shu QY,**

- Zhang GP** (2014a). Identification of proteins associated with ion homeostasis and salt tolerance in barley. *Proteomics* **14**, 1381–1392.
- Wu J, Zhu C, Pang J, Zhang X, Yang C, Xia G, Tian Y, He C** (2014b). OsLOL1, a C2C2-type zinc finger protein, interacts with OsZIP58 to promote seed germination through the modulation of gibberellin biosynthesis in *Oryza sativa*. *Plant J* **80**, 1118–1130.
- Xia C, Wang YJ, Liang Y, Niu QK, Tan XY, Chu LC, Chen LQ, Zhang XQ, Ye D** (2014a). The ARID-HMG DNA-binding protein AtHMGB15 is required for pollen tube growth in *Arabidopsis thaliana*. *Plant J* **79**, 741–756.
- Xia JC, Kong DD, Xue SW, Tian W, Li N, Bao F, Hu Y, Du J, Wang Y, Pan XJ, Wang L, Zhang XC, Niu GQ, Feng X, Li LG, He YK** (2014b). Nitric oxide negatively regulates AKT1-mediated potassium uptake through modulating vitamin B6 homeostasis in *Arabidopsis*. *Proc Natl Acad Sci USA* **111**, 16196–16201.
- Xiao J, Xu SJ, Li CH, Xu YU, Xing LJ, Niu YD, Huan Q, Tang YM, Zhao CP, Wagner D, Gao CX, Chong K** (2014). O-GlcNAc-mediated interaction between VER2 and TaGRP2 elicits *TaVRN1* mRNA accumulation during vernalization in winter wheat. *Nat Commun* **5**, 4572.
- Xie HT, Wan ZY, Li S, Zhang Y** (2014a). Spatiotemporal production of reactive oxygen species by NADPH oxidase is critical for tapetal programmed cell death and pollen development in *Arabidopsis*. *Plant Cell* **26**, 2007–2023.
- Xie YJ, Mao Y, Zhang W, Lai DW, Wang QY, Shen WB** (2014b). Reactive oxygen species-dependent nitric oxide production contributes to hydrogen-promoted stomatal closure in *Arabidopsis*. *Plant Physiol* **165**, 759–773.
- Xu J, Ding Z, Vizcay-Barrena G, Shi J, Liang W, Yuan Z, Werck-Reichhart D, Schreiber L, Wilson ZA, Zhang D** (2014a). ABORTED MICROSPORES acts as a master regulator of pollen wall formation in *Arabidopsis*. *Plant Cell* **26**, 1544–1556.
- Xu J, Xie J, Yan C, Zou X, Ren D, Zhang S** (2014b). A chemical genetic approach demonstrates that MPK3/MPK6 activation and NADPH oxidase-mediated oxidative burst are two independent signaling events in plant immunity. *Plant J* **77**, 222–234.
- Xue XY, Zhao B, Chao LM, Chen DY, Cui WR, Mao YB, Wang LJ, Chen XY** (2014). Interaction between two timing microRNAs controls trichome distribution in *Arabidopsis*. *PLoS Genet* **10**, e1004266.
- Yamamuro C, Miki D, Zheng Z, Ma J, Wang J, Yang Z, Dong J, Zhu JK** (2014). Overproduction of stomatal lineage cells in *Arabidopsis* mutants defective in active DNA demethylation. *Nat Commun* **5**, 4062.
- Yan W, Ge HM, Wang G, Jiang N, Mei YN, Jiang R, Li SJ, Chen CJ, Jiao RH, Xu Q, Ng SW, Tan RX** (2014). Pic-tet-spengler reaction-based biosynthetic machinery in fungi. *Proc Natl Acad Sci USA* **111**, 18138–18143.
- Yang C, Zhao L, Zhang H, Yang Z, Wang H, Wen S, Zhang C, Rustgi S, von Wettstein D, Liu B** (2014a). Evolution of physiological responses to salt stress in hexaploid wheat. *Proc Natl Acad Sci USA* **111**, 11882–11887.
- Yang G, Liu N, Lu W, Wang S, Kan H, Zhang Y, Xu L, Chen Y** (2014b). The interaction between arbuscular mycorrhizal fungi and soil phosphorus availability influences plant community productivity and ecosystem stability. *J Ecol* **102**, 1072–1082.
- Yang XQ, Zhang WW, He HL, Nie JT, Bie BB, Zhao JL, Ren GL, Li Y, Zhang DB, Pan JS, Cai R** (2014c). Tuberculate fruit gene *Tu* encodes a C₂H₂ zinc finger protein that is required for the warty fruit phenotype in cucumber (*Cucumis sativus* L.). *Plant J* **78**, 1034–1046.
- Yang YH, Li P, Ding JZ, Zhao X, Ma WH, Ji CJ, Fang JY** (2014d). Increased topsoil carbon stock across China's forests. *Glob Chang Biol* **20**, 2687–2696.
- Yang Z, Zhang C, Yang X, Liu K, Wu Z, Zhang X, Zheng W, Xun Q, Liu C, Lu L, Yang Z, Qian Y, Xu Z, Li C, Li J, Li F** (2014e). *PAG1*, a cotton brassinosteroid catabolism gene, modulates fiber elongation. *New Phytol* **203**, 437–444.
- Yang ZB, Geng X, He C, Zhang F, Wang R, Horst WJ, Ding Z** (2014f). TAA1-regulated local auxin biosynthesis in the root-apex transition zone mediates the aluminum-induced inhibition of root growth in *Arabidopsis*. *Plant Cell* **26**, 2889–2904.
- Yang ZT, Lu SJ, Wang MJ, Bi DL, Sun L, Zhou SF, Song ZT, Liu JX** (2014g). A plasma membrane-tethered transcription factor, NAC062/ANAC062/NTL6, mediates the unfolded protein response in *Arabidopsis*. *Plant J* **79**, 1033–1043.
- Yang ZT, Wang MJ, Sun L, Lu SJ, Bi DL, Sun L, Song ZT, Zhang SS, Zhou SF, Liu JX** (2014h). The membrane-associated transcription factor NAC089 controls ER-stress-induced programmed cell death in plants. *PLoS Genet* **10**, e1004243.
- You J, Zong W, Hu H, Li X, Xiao J, Xiong L** (2014). A STRESS-RESPONSIVE NAC1-regulated protein phosphatase gene rice protein phosphatase18 modulates drought

- and oxidative stress tolerance through abscisic acid-independent reactive oxygen species scavenging in rice. *Plant Physiol* **166**, 2100–2114.
- Yu L, Shi DC, Li JL, Kong YZ, Yu YC, Chai GH, Hu RB, Wang J, Hahn MG, Zhou GK** (2014). CELLULOSE SYNTHASE-LIKE A2, a glucomannan synthase, is involved in maintaining adherent mucilage structure in Arabidopsis seed. *Plant Physiol* **164**, 1842–1856.
- Yuan JH, Cornille A, Giraud T, Cheng FY, Hu YH** (2014a). Independent domestications of cultivated tree peonies from different wild peony species. *Mol Ecol* **23**, 82–95.
- Yuan W, Liu S, Dong W, Liang S, Zhao S, Chen J, Xu W, Li X, Barr A, Black TA, Yan W, Goulden ML, Kulmala L, Lindroth A, Margolis HA, Matsuura Y, Moors E, van der Molen M, Ohta T, Pilegaard K, Varlagin A, Vesala T** (2014b). Differentiating moss from higher plants is critical in studying the carbon cycle of the boreal biome. *Nat Commun* **5**, 4270.
- Zhai JW, Zhang GQ, Li L, Wang M, Chen LJ, Chung SW, Rodríguez FJ, Francisco-Ortega J, Lan SR, Xing FW, Liu ZJ** (2014). A new phylogenetic analysis sheds new light on the relationships in the *Calanthe alliance* (Orchidaceae) in China. *Mol Phylogenet Evol* **77**, 216–222.
- Zhang C, Willis CG, Burghardt LT, Qi W, Liu K, de Moura Souza-Filho PR, Ma Z, Du G** (2014a). The community-level effect of light on germination timing in relation to seed mass: a source of regeneration niche differentiation. *New Phytol* **204**, 496–506.
- Zhang D, Jing Y, Jiang Z, Lin R** (2014b). The chromatin-remodeling factor PICKLE integrates brassinosteroid and gibberellin signaling during skotomorphogenic growth in Arabidopsis. *Plant Cell* **26**, 2472–2485.
- Zhang D, Song H, Cheng H, Hao D, Wang H, Kan G, Jin H, Yu D** (2014c). The acid phosphatase-encoding gene GmACP1 contributes to soybean tolerance to low-phosphorus stress. *PLoS Genet* **10**, e1004061.
- Zhang DD, Liu D, Lv XM, Wang Y, Xun ZL, Liu ZX, Li FL, Lu H** (2014d). The cysteine protease CEP, a key executor involved in tapetal programmed cell death, regulates pollen development in Arabidopsis. *Plant Cell* **26**, 2939–2961.
- Zhang F, Tang WJ, Hedtke B, Zhong LL, Liu L, Peng LW, Lu CM, Grimm B, Lin RC** (2014e). Tetrapyrrole biosynthetic enzyme protoporphyrinogen IX oxidase 1 is required for plastid RNA editing. *Proc Natl Acad Sci USA* **111**, 2023–2028.
- Zhang GB, Yi HY, Gong JM** (2014f). The Arabidopsis ethylene/jasmonic acid-NRT signaling module coordinates nitrate reallocation and the trade-off between growth and environmental adaptation. *Plant Cell* **26**, 3984–3998.
- Zhang HF, Ma HY, Xie X, Ji J, Dong YH, Du Y, Tang W, Zheng XB, Wang P, Zhang ZG** (2014g). Comparative proteomic analyses reveal that the regulators of G-protein signaling proteins regulate amino acid metabolism of the rice blast fungus *Magnaporthe oryzae*. *Proteomics* **14**, 2508–2522.
- Zhang HK, Zhu B, Qi B, Gou XW, Dong YZ, Xu CM, Zhang BJ, Huang W, Liu C, Wang XT, Yang CW, Zhou H, Kashkush K, Feldman M, Wendel JF, Liu B** (2014h). Evolution of the BBAA component of bread wheat during its history at the allohexaploid level. *Plant Cell* **26**, 2761–2776.
- Zhang JQ, Meng SY, Allen GA, Wen J, Rao GY** (2014i). Rapid radiation and dispersal out of the Qinghai-Tibetan Plateau of an alpine plant lineage *Rhodiola* (Crassulaceae). *Mol Phylogenet Evol* **77**, 147–158.
- Zhang JS, Li ZC, Zhao J, Zhang SH, Quan H, Zhao M, He CY** (2014j). Deciphering the *Physalis floridana* double-layered-lantern1 mutant provides insights into functional divergence of the GLOBOSA duplicates within the Solanaceae. *Plant Physiol* **164**, 748–764.
- Zhang JY, He SB, Li L, Yang HQ** (2014k). Auxin inhibits stomatal development through *MONOPTEROS* repression of a mobile peptide gene *STOMAGEN* in mesophyll. *Proc Natl Acad Sci USA* **111**, E3015–E3023.
- Zhang M, Ma CY, Lü DW, Zhen SM, Li XH, Yan YM** (2014l). Comparative phosphoproteome analysis of the developing grains in bread wheat (*Triticum aestivum* L.) under well-watered and water-deficit conditions. *J Proteome Res* **13**, 4281–4297.
- Zhang QJ, Zhu T, Xia EH, Shi C, Liu YL, Zhang Y, Liu Y, Jiang WK, Zhao YJ, Mao SY, Zhang LP, Huang H, Jiao JY, Xu PZ, Yao QY, Zeng FC, Yang LL, Gao J, Tao DY, Wang YJ, Bennetzen JL, Gao LZ** (2014m). Rapid diversification of five *Oryza* AA genomes associated with rice adaptation. *Proc Natl Acad Sci USA* **111**, E4954–E4962.
- Zhang X, Zhu Z, An F, Hao D, Li P, Song J, Yi C, Guo H** (2014n). Jasmonate-activated MYC2 represses ETHYLENE INSENSITIVE3 activity to antagonize ethylene-promoted apical hook formation in Arabidopsis. *Plant Cell* **26**, 1105–1117.
- Zhang Y, Wu HL, Wang N, Fan HJ, Chen CL, Cui Y, Liu**

- HF, Ling HQ** (2014o). Mediator subunit 16 functions in the regulation of iron uptake gene expression in Arabidopsis. *New Phytol* **203**, 770–783.
- Zhao AG, Fang Y, Chen XM, Zhao S, Dong W, Lin YJ, Gong WM, Liu L** (2014a). Crystal structure of Arabidopsis glutamyl-tRNA reductase in complex with its stimulator protein. *Proc Natl Acad Sci USA* **111**, 6630–6635.
- Zhao C, Nie H, Shen Q, Zhang S, Lukowitz W, Tang D** (2014b). EDR1 physically interacts with MKK4/MKK5 and negatively regulates a MAP kinase cascade to modulate plant innate immunity. *PLoS Genet* **10**, e1004389.
- Zhao LH, He JM, Cai HY, Lin HY, Li YQ, Liu RY, Yang ZB, Qin Y** (2014c). Comparative expression profiling reveals gene functions in female meiosis and gametophyte development in Arabidopsis. *Plant J* **80**, 615–628.
- Zhao Y, Dong W, Zhang N, Ai X, Wang M, Huang Z, Xiao L, Xia G** (2014d). A wheat allene oxide cyclase gene enhances salinity tolerance via jasmonate signaling. *Plant Physiol* **164**, 1068–1076.
- Zhao Y, Sun J, Xu P, Zhang R, Li L** (2014e). Intron-mediated alternative splicing of WOOD-ASSOCIATED NAC TRANSCRIPTION FACTOR1B regulates cell wall thickening during fiber development in *Populus* species. *Plant Physiol* **164**, 765–776.
- Zhao Y, Xie S, Li X, Wang C, Chen Z, Lai J, Gong Z** (2014f). REPRESSOR OF SILENCING5 encodes a member of the small heat shock protein family and is required for DNA demethylation in Arabidopsis. *Plant Cell* **26**, 2660–2675.
- Zhou H, Lin H, Chen S, Becker K, Yang Y, Zhao J, Kudla J, Schumaker KS, Guo Y** (2014a). Inhibition of the Arabidopsis salt overly sensitive pathway by 14-3-3 proteins. *Plant Cell* **26**, 1166–1182.
- Zhou H, Zhou M, Yang YZ, Li J, Zhu LY, Jiang DG, Dong JF, Liu QJ, Gu LF, Zhou LY, Feng MJ, Qin P, Hu XC, Song CL, Shi JF, Song XW, Ni ED, Wu XJ, Deng QY, Liu ZL, Chen MS, Liu YG, Cao XF, Zhuang CX** (2014b). RNase ZS1 processes *Ubl40* mRNAs and controls thermo-sensitive genic male sterility in rice. *Nat Commun* **5**, 4884.
- Zhou LY, Zhou XH, Zhang BC, Lu M, Luo YQ, Liu LL, Li B** (2014c). Different responses of soil respiration and its components to nitrogen addition among biomes: a meta-analysis. *Glob Chang Biol* **20**, 3229–3237.
- Zhou P, Song MF, Yang QH, Su L, Hou P, Guo L, Zheng X, Xi YL, Meng FH, Xiao Y, Yang L, Yang JP** (2014d). Both PHYTOCHROME RAPIDLY REGULATED1 (PAR1) and PAR2 promote seedling photomorphogenesis in multiple light signaling pathways. *Plant Physiol* **164**, 841–852.
- Zhou SL, Zou XH, Zhou ZQ, Liu J, Xu C, Yu J, Wang Q, Zhang DM, Wang XQ, Ge S, Sang T, Pan KY, Hong DY** (2014e). Multiple species of wild tree peonies gave rise to the 'king of flowers', *Paeonia suffruticosa* Andrews. *Proc R Soc B-Biological Sciences* **281**, 20141687.
- Zhu XF, Sun Y, Zhang BC, Mansoori N, Wan JX, Liu Y, Wang ZW, Shi YZ, Zhou YH, Zheng SJ** (2014b). TRI-CHOME BIREFRINGENCE-LIKE27 affects aluminum sensitivity by modulating the O-acetylation of xyloglucan and aluminum-binding capacity in Arabidopsis. *Plant Physiol* **166**, 181–189.

Research Advances on Plant Science in China in 2014

Kang Chong¹, Tai Wang¹, Qian Qian², Xiaojing Wang³, Jianru Zuo⁴, Hongya Gu⁵, Liwen Jiang⁶, Zhiduan Chen¹, Yongfei Bai¹, Shuhua Yang⁷, Hongzhi Kong¹, Fan Chen⁴, Langtao Xiao⁸

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

Abstract Plant science in China has been developing steadily in 2014 in that there is a rapid growth in the original and creative research papers. Chinese scientists have made significant contributions to insights into important plant scientific issues, such as the mechanism of strigolactone signaling transduction in rice, the regulation of rice metabolic hereditary, the genetic basis of rice male sterility, agronomy and the environmental biology. Researches on plant genomics exhibit multi-dimensional and integrative trends, spanning from function to evolution with diverse materials from model crops to cash crops. Significant progresses have been made on the responses of ecosystem carbon sink to global climate change. The achievements of plant sciences, especially in rice biology, in China have been drawn great attentions by the high impact journals including *Nature*. This review aims to provide an overall picture of plant science researches in China and highlights some of the important findings in 2014.

Key words China, plant science, research advances, 2014

Chong K, Wang T, Qian Q, Wang XJ, Zuo JR, Gu HY, Jiang LW, Chen ZD, Bai YF, Yang SH, Kong HZ, Chen F, Xiao LT (2015). Research advances on plant science in China in 2014. *Chin Bull Bot* **50**, 412–459.

(责任编辑: 孙冬花)