

DOI: 10.3724/SP.J.1005.2013.00745

表观遗传修饰调控非生物胁迫应答提高植物抗逆性

潘丽娜

天津师范大学生命科学学院, 天津市动植物抗性重点实验室, 天津 300387

摘要: 植物生长过程中不断受到各种逆境胁迫, 而表观遗传修饰在植物的环境适应性进化方面起关键作用。近期研究表明, 低温、高盐等刺激可引起全基因组 DNA 甲基化水平提高和位点特异性的低甲基化, 阻遏有害基因突变, 并促进胁迫应答基因表达; 组蛋白乙酰转移酶(如 GCN5)与去乙酰化酶(如 HDA6 和 HDA19)基因突变均增加植株对 ABA 刺激和盐胁迫的敏感性; 并且组蛋白乙酰化与甲基化可共同调控胁迫应答基因表达; 含可变 H2A.Z 的核小体与 DNA 结合的紧密程度调控拟南芥温敏应答, 染色质重塑蛋白 SWI/SNF 复合物参与干旱、高温及高盐等胁迫应答。文章从 DNA 甲基化、组蛋白翻译后修饰等方面着重阐述表观遗传学调控植物胁迫应答的最新研究进展。

关键词: 表观遗传修饰; 胁迫应答; 植物

Epigenetic regulation of abiotic stress response in plants to improve the stress tolerance

PAN Li-Na

Tianjin Key Laboratory of Animal and Plant Resistance, College of Life Science, Tianjin Normal University, Tianjin 300387, China

Abstract: Plants are constantly challenged by various stresses at all phases of development, and epigenetic modifications play a crucial role in the adaptive evolution to the changing environment. Recent studies have shown that genomic hypermethylation and locus-specific DNA demethylation induced by cold, salinity and other stimuli would inhibit the deleterious gene mutations and increase the expression of stress responsive genes. The mutants of histone acetyltransferase (GCN5) and histone deacetylase (HDA6 and HDA19) genes displayed hypersensitivity to ABA and salinity stresses. Histone acetylation and methylation exert a cumulative or synergistic effect on the expression of stress-responsive genes. The interactions between H2A.Z-containing nucleosomes and DNAs mediate the thermosensory responses in *Arabidopsis*. Furthermore, there are reports that drought, high temperature and salinity stress responses can be modulate by chromatin remodeling complexes SWI/SNF. In this review, we summarized previously published researches on the epigenetic regulation of plant stress response.

Keywords: epigenetic modification; stress response; plant

收稿日期: 2012-12-29; 修回日期: 2013-03-22

基金项目: 天津师范大学博士基金项目(编号: 52XB1005)资助

作者简介: 潘丽娜, 博士, 讲师, 研究方向: 小麦白粉病抗性分子生物学。E-mail: panln3743@yahoo.com.cn

网络出版时间: 2013-4-10 17:12:20

URL: <http://www.cnki.net/kcms/detail/11.1913.R.20130410.1712.002.html>

胁迫是影响植物生长、发育和再生的最主要的因素之一,不但提供选择性的进化动力,还可决定物种的分布^[1,2]。植物不能像动物一样主动规避不良环境的影响,它只能发展出一系列机制来适应和抵御环境的变化。其中,基因组(DNA 序列)信息及其表达是植物胁迫应答的关键,而基因表达依赖染色质结构的动态变化,即表观遗传修饰,包括 DNA 甲基化、组蛋白翻译后修饰、染色质重塑等^[3]。表观遗传突变(Epimutation)产生可遗传的表观等位基因(Epiallels),引起全基因组甲基化维持障碍^[4,5],影响 DNA 序列的从头甲基化^[6],改变染色质重塑因子的作用^[7],或被特定环境刺激诱发并能够跨世代进行传递^[8]。

近期研究表明,不同环境胁迫可引起 DNA 和组蛋白修饰改变,进而引起相应基因表达变化,参与胁迫应答过程。本文从 DNA 甲基化、组蛋白翻译后修饰、染色质重塑和小 RNA 等方面简要论述表观遗传修饰对植物非生物胁迫应答的调控的分子基础及其研究进展。

1 DNA 甲基化

DNA 甲基化是维持和调控基因表达的表观遗传修饰的重要组成部分,通常, DNA 甲基化与基因的转录抑制相关^[9]。植物 DNA 甲基化由三类甲基化酶催化:DRM1/2(Domains rearranged methylase 1/2),参与从头甲基化^[10,11]; MET1(DNA methyltransferase 1),人类 DNMT1 的同源物,主要作用是维持对称的胞嘧啶甲基化; CMT3(Chromomethylase 3),植物特异性甲基化酶,参与维持不对称 DNA 甲基化^[11,12]。

DNA 甲基化可维持基因组稳定性,抑制基因重组^[13],生物和非生物胁迫诱导基因组整体胞嘧啶甲基化水平提高可阻遏有害的基因突变^[14]。有文献报道,一系列胁迫引起全基因组 DNA 甲基化水平提高和位点特异性低甲基化,而这些低甲基化位点往往与胁迫应答基因表达上调有关^[15,16]。如铬胁迫诱导小萝卜(*Raphanus sativus* L.)发生 DNA 的从头甲基化^[17];干旱和渗透胁迫诱导豌豆(*Pisum sativum* L.)根尖细胞整体 DNA 甲基化水平提高。玉米(*Zea mays* L.)根系中,冷胁迫可通过降低核小体中心 DNA 甲基化水平诱导 *ZmM1* 基因表达^[18];烟草(*Nicotiana tabacum* L.)中,高盐和冷害诱导 *NtGDPL*(*Glycero-*

phosphodiesterase-like protein)基因编码序列 DNA 甲基化水平降低,基因表达提高^[19],即这些胁迫应答基因的转录受到位点特异性 DNA 低甲基化的调控。此外, DNA 甲基化在防御外源 DNA 侵袭和阻遏转座元件在基因组的移动方面也有重要作用,环境因子可通过降低 DNA 甲基化水平激活转座子,而胁迫激活转座可增加植物对寒冷气候的适应性^[20]。

2 组蛋白修饰

组蛋白的多种翻译后修饰如乙酰化、甲基化、磷酸化等在 DNA 复制、基因转录、染色质凝集等过程中起重要调控作用,与 DNA 甲基化修饰类似,组蛋白修饰也参与环境胁迫应答^[21,22]。其中组蛋白 H3 和 H4 的 N 端尾部翻译后修饰如乙酰化、甲基化在基因表达调控过程中起关键作用。

组蛋白乙酰化水平受到乙酰转移酶(HAT)和去乙酰化酶(HDAC)的动态调控。拟南芥(*Arabidopsis thaliana* L.)组蛋白乙酰转移酶可分为 4 个家族:GNAT(GCN5-相关 N-乙酰转移酶),MYST 家族,CBP(CREB-结合蛋白)家族,TAF_{II}250 家族^[23]。其中 GCN5(General control non derepressible 5)是多个乙酰转移酶复合体的催化组分,拟南芥 *AtGCN5* 基因突变导致拟南芥花器官发育异常,并对脱落酸(ABA)高度敏感,*gcn5* 突变植株中参与花芽起始、发育以及抗性相关的基因表达均发生了变化^[24,25]。转录共激活因子 ADA2a 和 ADA2b 是拟南芥 *AtGCN5* 复合物的组成成分,*ADA2a* 突变导致开花和结荚延迟,并且花序变短,*ada2b-1* 突变体对盐和 ABA 高度敏感,即 *ADA2b* 参与非生物胁迫应答^[25,26]。*GCN5* 与 *ADA2* 基因突变影响多个冷调节蛋白(Cold-regulate, COR)表达和植株对低温的耐受性^[27]。*SGF29A-1* 是 *AtGCN5* 复合物的另一组分,参与调控花芽起始。与野生型相比,*sgf29a-1* 突变体花期推迟,莲座叶较小数目也减少,但 *sgf29a-1* 植株对盐胁迫的耐受性提高^[26]。此外,对玉米异染色质内部高度重复元件 Knobs 研究发现,冷胁迫可诱导 knob 协同串联重复序列转录,并且这种转录激活是瞬时的、有选择性的,伴随组蛋白 H3K9 乙酰化水平提高,以及 DNA 甲基化和组蛋白 H3K9 二甲基化水平降低,引起染色质重塑和沉默基因重新激活^[28],说明组蛋白修饰变化引起的异染色质串联重复序列沉默解除在

植物冷胁迫适应过程中起关键作用。

基于结构同源性分析, 植物 HDACs 可被分为三类: RPD3/HDA1, SIR2 和 HD2^[24], 拟南芥基因组包含 10 个 RPD3/HDA1 类去乙酰化酶, 分属于 3 个亚类, 其中第一亚类 HDAC 的成员 HDA6 与 HDA19 参与茉莉酸途径介导的病原菌胁迫应答^[29, 30]。相对野生型植株, HDA6 突变株 *axe-1* 中 ABA 和非生物胁迫应答基因表达降低, 对 ABA 刺激和盐胁迫的敏感性增强^[31]。此外, 拟南芥冷耐受过程中也需要 HDA6 参与^[32]。过表达 HDA19 增强植株对腐生型真菌甘蓝链格孢菌(*Alternaria brassicicola*)的抗性, 病原菌侵染及物理损伤可诱导 HDA6 和 HDA19 表达。且 HDA19 可与转录因子 WRKY 结合调控植物基本防御应答^[33]。同样, HAD-19 T-DNA 插入突变植株 *had-19* 中 ABA 应答基因表达降低, 对 ABA 刺激和盐胁迫敏感^[34]。

组蛋白甲基化修饰可发生在精氨酸和赖氨酸残基上。赖氨酸甲基化由含 SET domain 的赖氨酸甲基转移酶(HKMTs)催化^[35], 植物 SET domain 蛋白可分为五类: 第一类 HKMTs 是果蝇 E(Z)的直系同源物, 具有 H3K27 甲基转移酶活性; 第二类 HKMTs 甲基化 H3K36; 第三类 HKMTs 是 *Trithorax* 的同源物^[36]; 第四类 HKMTs 成员 ATXR5 和 ATXR6 具有 H3K27 单甲基转移酶活性^[37], 第五类 HKMTs 可被细分为两个亚类, SUVH(SU(VAR)3-9 homologs)和 SUVH(SU(VAR)3-9 related)蛋白, 体外实验表明 SUVH 具有组蛋白 H3K9 甲基转移酶活性^[38]。其中第三类 HKMTs 成员 ATX1 参与干旱胁迫应答, *atx-1* 突变植株对干旱的耐受能力提高^[39]。干旱胁迫应答过程中, ATX1 依赖基因 *WRKY70* 的组蛋白 H3K4me3 降低, 基因表达下调, *WRKY70* 启动子处 ATX1 结合减少, ATX1 留在胞质中, 同时磷脂酰肌醇-5-磷酸(PtdIns5P)累积, 说明 ATX1 与脂质(PtdIns5P)合成信号通路相关, 造成干旱胁迫中 ATX1-依赖基因表达降低^[40]。拟南芥精氨酸甲基转移酶 *SKB1/PRMT5* 突变造成植株对盐胁迫敏感性提高^[41], *SKB1* 催化组蛋白 H4R3 对称二甲甲基化, 并抑制一系列胁迫应答基因转录。盐胁迫过程中, *SKB1* 从染色质上解离, 造成 H4R3me2 水平降低, 诱导胁迫应答基因表达, 即 *SKB1* 通过改变 H4R3me2 甲基化状态调控盐胁迫应答^[41]。

此外, 盐胁迫引起 *DREB2A*、*RD29A* 和 *RD29B* 基因的组蛋白 H3K9 二甲甲基化降低, 同时 H3K9K14 乙酰化和 H3K4 三甲甲基化水平提高, 基因转录增强, 干旱胁迫可诱导 *RD20* 和 *RD29B* 编码区组蛋白 H3K23 和 H3K27 乙酰化水平提高^[31, 42]。在 *hda6* 突变植株 *axe1-5* 中, ABA 和盐胁迫诱导 H3K4 三甲甲基化降低, 即 H3K4 三甲甲基化激活基因表达需要组蛋白去乙酰化酶 HDA6^[43]。说明组蛋白乙酰化和甲基化修饰共同调控胁迫应答基因表达, 提高植物对不良环境的适应性。

3 染色质重塑

由于核小体占位负调控基因转录激活, 通常活跃转录的基因区域核小体密度降低, 形成疏松的染色质结构, 促进转录因子及基本转录元件结合, 活化基因表达^[43]。染色质免疫共沉淀(ChIP)分析发现, 干旱胁迫可诱导 *RD29A* 和 *RD29B* 基因启动子处核小体密度降低, 该区域包含一个关键的胁迫应答因子 ABRE(ABA-responsive element)的结合位点, 促使胁迫应答转录因子如 DREB、ABRE 等迅速招募到基因启动子处, 激活 *RD29A* 和 *RD29B* 蛋白表达, 以适应胁迫环境^[42]。据报道, 拟南芥温敏应答依赖含可变 H2A.Z 的核小体, 低温环境下, 含 H2A.Z 的核小体与 DNA 紧密结合, 形成致密的染色质结构, 抑制相关基因转录, 随着温度升高, 其与 DNA 结合变得疏松, 基因表达水平提高, 而植物花期早晚随温度变化就受到这个系统调控^[44]。

染色质重塑蛋白与 DNA 甲基化和组蛋白翻译后修饰一样可调控基因表达, 其中通过破坏 DNA 和组蛋白结合来改变染色质结构的 SWI/SNF 复合物在 DNA 修饰, 重组和基因表达中起关键作用^[45, 46]。干旱和高温胁迫下, 过表达 SNF2/Brahma(BRM)型染色质重塑因子 *AtCHR12*, 引起拟南芥花芽和初生茎生长停滞, 相对野生型植株, *atchr12* 基因敲除突变品系该停滞作用降低, 即 *AtCHR12* 在调控干旱和高温胁迫诱导的瞬时生长停滞中起作用^[47]。拟南芥 SWI/SNF 复合物核心组分 *AtSWI3B* 突变植株 *swi3ba* 中, ABA 刺激介导的种子萌发和生长抑制作用降低, 同时 ABA 应答基因如 *RD29B* 和 *RAB18* 表达降低, 说明 ABA 胁迫应答需要 *AtSWI3B* 参与^[48]。此外, ABA 和干旱胁迫可诱导豌豆 SWI/SNF 复合物

的组分 *PsSNF5* 基因表达, 酵母双杂交实验发现 *PsSNF5* 蛋白可与拟南芥 *AtSWI3A* 和 *AtSWI3B* 互作, 说明含 *PsSNF5* 蛋白的复合体诱导的染色质重塑可能参与 ABA 及干旱胁迫应答^[49]。

此外, 在维持胞嘧啶甲基化模式方面起关键作用的另一 SWI/SNF 家族成员 *DDM1*(Decrease in DNA methylation 1)突变的拟南芥植株(*ddm1*)对甲基甲烷磺酸(Methyl methane sulfonate, MMS)和盐胁迫的敏感性明显高于野生型植株^[50-51], 与维持型甲基化酶 *MET1* 突变植株 *met1* 相比, *ddm1* 植株对盐胁迫更加敏感^[51], 说明 *DDM1* 蛋白对染色质结构的维持在有效的胁迫应答过程中起重要作用。

4 小 RNA

小 RNA(Small RNAs)是一组非编码的, 对基因表达起调控作用的 RNA 分子, 是表观遗传调控系统的重要一环, 它通过调控 mRNA 降解、抑制转录或指导 DNA 甲基化改变染色质结构等方式调节细胞内多种生理过程^[52]。基于其生物合成途径和功能不同, 可将内源小 RNA 分为 siRNA(Small interfering RNA)和 miRNA(microRNA)两类^[53]。其中 siRNA 由长双链 RNA 前体(dsRNA)加工而来, 现已发现多种在转录和转录后水平调控基因表达的内源 siRNA 分子, 如 nat-siRNAs(Natural antisense siRNAs)、ta-siRNAs(Trans-acting siRNAs)和 hc-siRNAs(Heterochromatic siRNAs)等^[54-57]。miRNA 是与靶 mRNA 高度互补的单链 RNA, 主要通过和靶 mRNA 的 3'-UTR 区结合, 促进 RNA 翻转, 导致转录后基因沉默^[58]。近期研究表明, siRNA 和 miRNA 在植物发育和生物、非生物胁迫应答过程中起重要作用。

DCL(Dicer-like protein)是 siRNA 生物加工过程的关键酶, 拟南芥 *dcl2* 突变植株对 MMS 的敏感性提高, 说明成熟 siRNA 参与胁迫应答, 提高胁迫耐受性^[59]。此外, ABA 刺激和非生物胁迫抑制 hc-siRNAs(siR441 和 siR446)成熟^[60], 抑制 nat-siRNAs 和 hc-siRNAs 成熟的突变品系对 MMS 耐受能力增强^[59]。盐胁迫诱导 nat-siRNAs 合成, 促进 -吡咯啉-5-羧基脱氢酶(P5CDH)的 mRNA 降解, 引起盐胁迫应答过程的一种重要代谢物脯氨酸累积^[54]。ta-siRNAs 成熟受到 miRNA 的调控, miR396 介导 TAS 基因前体裂解产生成熟 ta-siRNAs, 进而通过抑

制 ARF(Auxin response factor)家族成员表达, 调控叶和侧根的发育参与生长素刺激应答^[57,61]。

据报道, 干旱、高盐、低温和 ABA 刺激等胁迫诱导拟南芥和水稻多个 miRNA 及其靶基因表达变化^[62,63]。多种植物如拟南芥、水稻(*Oryza sativa* L.)和玉米中, miRNAs 是 ABA 和盐胁迫耐受基因的重要调控因子, 例如 miR159 可通过降解 mRNA, 调控转录因子 *MYB101* 和 *MYB33* 的表达, 参与花芽发育^[64]; miR160 通过调节 ARF10(auxin response factor 10)表达调控花芽发育, 并参与 ABA 刺激应答^[65]。冷胁迫抑制水稻 miR393 家族成员表达^[66], 盐和碱胁迫明显改变水稻 miR396 转录, 而 miR396 过表达可降低拟南芥和水稻的盐、碱胁迫耐受性^[67]。

5 结语与展望

胁迫诱导的 DNA 甲基化、组蛋白翻译后修饰、染色质重塑等表观遗传变化可调控胁迫应答基因的表达并提高植物对不良环境的适应能力, 这种可塑性变化能够辅助改变物候期, 避免植物的核心生长期(如生殖发育期)暴露在胁迫环境中, 而生长发育期的调整对胁迫环境中资源的有效利用起重要作用。目前, 表观遗传改变与植物非生物胁迫应答的研究才刚刚起步, 尚有诸多问题亟待解决, 例如极端温度诱导拟南芥发生的表观遗传修饰变化可在胁迫去除后持续几个世代, 这种表观遗传修饰改变的跨世代传递机制还不清楚, 如何利用这种机制调控和提高植物的抗逆性还有待研究。

参考文献(References):

- [1] A mholdt-Schmitt B. Stress-induced cell reprogramming. A role for global genome regulation? *Plant Physiol*, 2004, 136(1): 2579-2586. DOI
- [2] Doroszuk A, Wojewodzic MW, Kammenga JE. Rapid adaptive divergence of life-history traits in response to abiotic stress within a natural population of a parthenogenetic nematode. *Proc Biol Sci*, 2006, 273(1601): 2611-2618. DOI
- [3] Chinnusamy V, Zhu JK. Epigenetic regulation of stress responses in plants. *Curr Opin Plant Biol*, 2009, 12(2): 133-139. DOI
- [4] Meyer P. DNA methylation systems and targets in plants. *FEBS Lett*, 2011, 585(13): 2008-2015. DOI

- [5] Vanyushin BF, Ashapkin VV. DNA methylation in higher plants: past, present and future. *Biochim Biophys Acta*, 2011, 1809(8): 360–368. [DOI](#)
- [6] Law JA, Jacobsen SE. Establishing, maintaining and modifying DNA methylation patterns in plants and animals. *Nat Rev Genet*, 2010, 11(3): 204–220. [DOI](#)
- [7] Gilbert DM, Wallrath LL. Chromatin and chromosomes. *Mol Biol Cell*, 2011, 22(6): 717. [DOI](#)
- [8] Angers B, Castonguay E, Massicotte R. Environmentally induced phenotypes and DNA methylation: how to deal with unpredictable conditions until the next generation and after. *Mol Ecol*, 2010, 19(7): 1283–1295. [DOI](#)
- [9] Milutinovic S, Zhuang QL, Niveleau A, Szyf M. Epigenomic stress response. Knockdown of DNA methyltransferase 1 triggers an intra-S-phase arrest of DNA replication and induction of stress response genes. *J Biol Chem*, 2003, 278(17): 14985–14995. [DOI](#)
- [10] Cao XF, Jacobsen SE. Role of the *Arabidopsis* DRM methyltransferases in *de novo* DNA methylation and gene silencing. *Curr Biol*, 2002, 12(13): 1138–1144. [DOI](#)
- [11] Cao XF, Aufsatz W, Zilberman D, Mette MF, Huang MS, Matzke M, Jacobsen SE. Role of the DRM and CMT3 methyltransferases in RNA-directed DNA methylation. *Curr Biol*, 2003, 13(24): 2212–2217. [DOI](#)
- [12] Barteel L, Malagnac F, Bender J. *Arabidopsis* cmt3 chromomethylase mutations block non-CG methylation and silencing of an endogenous gene. *Genes Dev*, 2001, 15(14): 1753–1758. [DOI](#)
- [13] Melamed-Bessudo C, Levy AA. Deficiency in DNA methylation increases meiotic crossover rates in euchromatic but not in heterochromatic regions in *Arabidopsis*. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2012, 109(16): E981–E988. [DOI](#)
- [14] Boyko A, Kathiria P, Zemp FJ, Yao YL, Pogribny I, Kovalchuk I. Transgenerational changes in the genome stability and methylation in pathogen-infected plants: (virus-induced plant genome instability). *Nucleic Acids Res*, 2007, 35(5): 1714–1725. [DOI](#)
- [15] Boyko A, Blevins T, Yao YL, Golubov A, Bilichak A, Ilnytsky Y, Hollunder J, Meins F Jr, Kovalchuk I. Transgenerational adaptation of *Arabidopsis* to stress requires DNA methylation and the function of Dicer-like proteins. *PLoS One*, 2010, 5(3): e9514. [DOI](#)
- [16] Boyko A, Kovalchuk I. Genetic and epigenetic effects of plant-pathogen interactions: an evolutionary perspective. *Mol Plant*, 2011, 4(6): 1014–1023. [DOI](#)
- [17] Labra M, Grassi F, Imazio S, Di Fabio T, Citterio S, Sgorbati S, Agradi E. Genetic and DNA-methylation changes induced by potassium dichromate in *Brassica napus* L. *Chemosphere*, 2004, 54(8): 1049–1058. [DOI](#)
- [18] Steward N, Ito M, Yamaguchi Y, Koizumi N, Sano H. Periodic DNA methylation in maize nucleosomes and demethylation by environmental stress. *J Biol Chem*, 2002, 277(40): 37741–37746. [DOI](#)
- [19] Choi CS, Sano H. Abiotic-stress induces demethylation and transcriptional activation of a gene encoding a glycerophosphodiesterase-like protein in tobacco plants. *Mol Genet Genomics*, 2007, 277(5): 589–600. [DOI](#)
- [20] Jiang N, Bao ZR, Zhang XY, Hirochika H, Eddy SR, McCouch SR, Wessler SR. An active DNA transposon family in rice. *Nature*, 2003, 421(6919): 163–167. [DOI](#)
- [21] Boyko A, Kovalchuk I. Epigenetic control of plant stress response. *Environ Mol Mutagen*, 2008, 49(1): 61–72. [DOI](#)
- [22] Kim JM, To TK, Nishioka T, Seki M. Chromatin regulation functions in plant abiotic stress responses. *Plant Cell Environ*, 2010, 33(4): 604–611. [DOI](#)
- [23] Pandey R, Muller A, Napoli CA, Selinger DA, Pikaard CS, Richards EJ, Bender J, Mount DW, Jorgensen RA. Analysis of histone acetyltransferase and histone deacetylase families of *Arabidopsis thaliana* suggests functional diversification of chromatin modification among multicellular eukaryotes. *Nucleic Acids Res*, 2002, 30(23): 5036–5055. [DOI](#)
- [24] Bertrand C, Bergounioux C, Domenichini S, Delarue M, Zhou DX. *Arabidopsis* histone acetyltransferase AtGCN5 regulates the floral meristem activity through the *WUSCHEL/AGAMOUS* pathway. *J Biol Chem*, 2003, 278(30): 28246–28251. [DOI](#)
- [25] Hark AT, Vlachonasios KE, Pavangadkar KA, Rao S, Gordon H, Adamakis ID, Kaldis A, Thomashow MF, Triezenberg SJ. Two *Arabidopsis* orthologs of the transcriptional coactivator ADA2 have distinct biological functions. *Biochim Biophys Acta*, 2009, 1789(2): 117–124. [DOI](#)
- [26] Kaldis A, Tsementzi D, Tanriverdi O, Vlachonasios KE. *Arabidopsis thaliana* transcriptional co-activators ADA2b and SGF29a are implicated in salt stress responses. *Planta*, 2011, 233(4): 749–762. [DOI](#)
- [27] Vlachonasios KE, Thomashow MF, Triezenberg SJ. Disruption mutations of ADA2b and GCN5 transcriptional adaptor genes dramatically affect *Arabidopsis* growth, development, and gene expression. *Plant Cell*, 2003, 15(3): 626–638. [DOI](#)
- [28] Hu Y, Zhang L, He S, Huang M, Tan JJ, Zhao L, Yan SH, Li H, Zhou K, Liang YN, Li LJ. Cold stress selectively unsilences tandem repeats in heterochromatin associated with accumulation of H3K9ac. *Plant Cell Environ*, 2012, 35(12): 2130–2142. [DOI](#)
- [29] Zhou CH, Zhang L, Duan J, Miki B, Wu KQ. *HISTONE DEACETYLASE19* is involved in jasmonic acid and eth-

- ylene signaling of pathogen response in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 2005, 17(4): 1196–1204. [DOI](#)
- [30] Wu KQ, Zhang L, Zhou CH, Yu CW, Chaikam V. HDA6 is required for jasmonate response, senescence and flowering in *Arabidopsis*. *J Exp Bot*, 2008, 59(2): 225–234. [DOI](#)
- [31] Chen LT, Luo M, Wang YY, Wu KQ. Involvement of *Arabidopsis* histone deacetylase HDA6 in ABA and salt stress response. *J Exp Bot*, 2010, 61(12): 3345–3353. [DOI](#)
- [32] To TK, Nakaminami K, Kim JM, Morosawa T, Ishida J, Tanaka M, Yokoyama S, Shinozaki K, Seki M. *Arabidopsis* HDA6 is required for freezing tolerance. *Biochem Biophys Res Commun*, 2011, 406(3): 414–419. [DOI](#)
- [33] Kim KC, Lai ZB, Fan BF, Chen ZX. *Arabidopsis* WRKY38 and WRKY62 transcription factors interact with histone deacetylase 19 in basal defense. *Plant Cell*, 2008, 20(9): 2357–2371. [DOI](#)
- [34] Chen LT, Wu KQ. Role of histone deacetylases HDA6 and HDA19 in ABA and abiotic stress response. *Plant Signal Behav*, 2010, 5(10): 1318–1320. [DOI](#)
- [35] Pontvianne F, Blevins T, Pikaard CS. *Arabidopsis* histone lysine methyltransferases. *Adv Bot Res*, 2010, 53: 1–22. [DOI](#)
- [36] Berr A, Xu L, Gao J, Cognat V, Steinmetz A, Dong AW, Shen WH. SET DOMAIN GROUP25 encodes a histone methyltransferase and is involved in FLOWERING LOCUS C activation and repression of flowering. *Plant Physiol*, 2009, 151(3): 1476–1485. [DOI](#)
- [37] Jacob Y, Feng SH, LeBlanc CA, Bernatavichute YV, Stroud H, Cokus S, Johnson LM, Pellegrini M, Jacobsen SE, Michaels SD. ATXR5 and ATXR6 are H3K27 mono-methyltransferases required for chromatin structure and gene silencing. *Nat Struct Mol Biol*, 2009, 16(7): 763–768. [DOI](#)
- [38] Jackson JP, Lindroth AM, Cao XF, Jacobsen SE. Control of CpNpG DNA methylation by the KRYPTONITE histone H3 methyltransferase. *Nature*, 2002, 416(6880): 556–560. [DOI](#)
- [39] Ding Y, Lapko H, Ndamukong I, Xia YN, Al-Abdallat A, Lalithambika S, Sadler M, Saleh A, Fromm M, Riethoven JJ, Lu GQ, Avramova Z. The *Arabidopsis* chromatin modifier ATX1, the myotubularin-like AtMTM, and the response to drought. *Plant Signal Behav*, 2009, 4(11): 1049–1058. [DOI](#)
- [40] Ndamukong I, Jones DR, Lapko H, Divecha N, Avramova Z. Phosphatidylinositol 5-phosphate links dehydration stress to the activity of *ARABIDOPSIS TRITHORAX-LIKE* factor ATX1. *PLoS One*, 2010, 5(10): e13396. [DOI](#)
- [41] Jiang DH, Wang YQ, Wang YZ, He YH. Repression of *FLOWERING LOCUS C* and *FLOWERING LOCUS T* by the *Arabidopsis* Polycomb repressive complex 2 components. *PLoS One*, 2008, 3(10): e3404. [DOI](#)
- [42] Kim JM, To TK, Ishida J, Morosawa T, Kawashima M, Matsui A, Toyoda T, Kimura H, Shinozaki K, Seki M. Alterations of lysine modifications on the histone H3 N-tail under drought stress conditions in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell Physiol*, 2008, 49(10): 1580–1588. [DOI](#)
- [43] Eberharter A, Becker PB. Histone acetylation: a switch between repressive and permissive chromatin. Second in review series on chromatin dynamics. *EMBO Rep*, 2002, 3(3): 224–229. [DOI](#)
- [44] Kumar SV, Wigge PA. H2A. Z-containing nucleosomes mediate the thermosensory response in *Arabidopsis*. *Cell*, 2010, 140(1): 136–147. [DOI](#)
- [45] Havas K, Whitehouse I, Owen-Hughes T. ATP-dependent chromatin remodeling activities. *Cell Mol Life Sci*, 2001, 58(5–6): 673–682. [DOI](#)
- [46] Geiman TM, Robertson KD. Chromatin remodeling, histone modifications, and DNA methylation-how does it all fit together? *J Cell Biochem*, 2002, 87(2): 117–125. [DOI](#)
- [47] Mlynárová L, Nap JP, Bisseling T. The SWI/SNF chromatin-remodeling gene AtCHR12 mediates temporary growth arrest in *Arabidopsis thaliana* upon perceiving environmental stress. *Plant J*, 2007, 51(5): 874–885. [DOI](#)
- [48] Saez A, Rodrigues A, Santiago J, Rubio S, Rodriguez PL. *HABI-SWI3B* interaction reveals a link between abscisic acid signaling and putative SWI/SNF chromatin-remodeling complexes in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 2008, 20(11): 2972–2988. [DOI](#)
- [49] Rios G, Gagete AP, Castillo J, Berbel A, Franco L, Rodrigo MI. Abscisic acid and desiccation-dependent expression of a novel putative SNF5-type chromatin-remodeling gene in *Pisum sativum*. *Plant Physiol Biochem*, 2007, 45(6–7): 427–435. [DOI](#)
- [50] Jeddleloh JA, Stokes TL, Richards EJ. Maintenance of genomic methylation requires a SWI2/SNF2-like protein. *Nat Genet*, 1999, 22(1): 94–97. [DOI](#)
- [51] Yao YL, Bilichak A, Golubov A, Kovalchuk I. *ddm1* plants are sensitive to methyl methane sulfonate and NaCl stresses and are deficient in DNA repair. *Plant Cell Rep*, 2012, 31(9): 1549–1561. [DOI](#)
- [52] Ramachandran V, Chen XM. Small RNA metabolism in *Arabidopsis*. *Trends Plant Sci*, 2008, 13(7): 368–374. [DOI](#)
- [53] Phillips JR, Dalmay T, Bartels D. The role of small RNAs in abiotic stress. *FEBS Lett*, 2007, 581(19): 3592–3597. [DOI](#)
- [54] Borsani O, Zhu JH, Verslues PE, Sunkar R, Zhu JK. Endogenous siRNAs derived from a pair of natural cis-antisense transcripts regulate salt tolerance in *Arabidopsis*. *Cell*, 2005, 123(7): 1279–1291. [DOI](#)
- [55] Mallory AC, Vaucheret H. Functions of microRNAs and related small RNAs in plants. *Nat Genet*, 2006, 38(Suppl.): S31–S36. [DOI](#)
- [56] Sunkar R, Chinnusamy V, Zhu JJ, Zhu JK. Small RNAs as

- big players in plant abiotic stress responses and nutrient deprivation. *Trends Plant Sci*, 2007, 12(7): 301–309. [DOI](#)
- [57] Hunter C, Willmann MR, Wu G, Yoshikawa M, de la Luz Gutiérrez-Nava M, Poethig SR. Trans-acting siRNA-mediated repression of ETTIN and ARF4 regulates heteroblasty in *Arabidopsis*. *Development*, 2006, 133(15): 2973–2981. [DOI](#)
- [58] Bartel DP. MicroRNAs: genomics, biogenesis, mechanism, and function. *Cell*, 2004, 116(2): 281–297. [DOI](#)
- [59] Yao YL, Bilichak A, Golubov A, Blevins T, Kovalchuk I. Differential sensitivity of *Arabidopsis* siRNA biogenesis mutants to genotoxic stress. *Plant Cell Rep*, 2010, 29(12): 1401–1410. [DOI](#)
- [60] Yan YS, Zhang YM, Yang K, Sun ZX, Fu YP, Chen XY, Fang RX. Small RNAs from MITE-derived stem-loop precursors regulate abscisic acid signaling and abiotic stress responses in rice. *Plant J*, 2011, 65(5): 820–828. [DOI](#)
- [61] Pulido A, Laufs P. Co-ordination of developmental processes by small RNAs during leaf development. *J Exp Bot*, 2010, 61(5): 1277–1291. [DOI](#)
- [62] Sunkar R, Zhu JK. Novel and stress-regulated microRNAs and other small RNAs from *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 2004, 16(8): 2001–2019. [DOI](#)
- [63] Shen JQ, Xie KB, Xiong LZ. Global expression profiling of rice microRNAs by one-tube stem-loop reverse transcription quantitative PCR revealed important roles of microRNAs in abiotic stress responses. *Mol Genet Genomics*, 2010, 284(6): 477–488. [DOI](#)
- [64] Reyes JL, Chua NH. ABA induction of miR159 controls transcript levels of two MYB factors during *Arabidopsis* seed germination. *Plant J*, 2007, 49(4): 592–606. [DOI](#)
- [65] Liu PP, Montgomery TA, Fahlgren N, Kasschau KD, Nonogaki H, Carrington JC. Repression of *AUXIN RESPONSE FACTOR10* by microRNA160 is critical for seed germination and post-germination stages. *Plant J*, 2007, 52(1): 133–146. [DOI](#)
- [66] Lv DK, Bai X, Li Y, Ding XD, Ge Y, Cai H, Ji W, Wu N, Zhu YM. Profiling of cold-stress-responsive miRNAs in rice by microarrays. *Gene*, 2010, 459(1–2): 39–47. [DOI](#)
- [67] Gao P, Bai X, Yang L, Lv DK, Li Y, Cai H, Ji W, Guo DJ, Zhu YM. Over-expression of osa-MIR396c decreases salt and alkali stress tolerance. *Planta*, 2010, 231(5): 991–1001. [DOI](#)

• 综合信息 •

《遗传》发表文章月度报告

刊名: 遗传 网址: http://www.chinagene.cn/Jwk_yc

统计日期: 2013-05-01(包括) 至 2013-06-01(不包括)

(1) 文章摘要被点击次数: 148005 (2) PDF 被下载次数: 526815

本年度(2013)

(1) 文章摘要被点击累计次数: 2104710 【上年度为: 7126880】

(2) PDF 被下载累计次数: 2523135 【上年度为: 3097690】

本年度(2013)发表文章的参考文献统计

中文文献: 359 篇 占总数 10.79% 【上年度: 674 篇 占 9.21%】

英文文献: 2967 篇 占总数 89.21% 【上年度: 6648 篇 占 90.79%】

自引文献: 219 篇 自引率 6.58% 【上年度: 297 篇 占 4.06%】

本年度(2013)发表文章的发表周期(每期的刊出日期-收稿日期)

文章总篇数: 99 篇 平均发表周期: 201.64 天 【上年度: 198 篇 平均发表周期: 205.58 天】

本年度(2013)发表文章的基金论文比

文章总篇数: 99 篇 基金论文比: 83.84% 【上年度: 198 篇 基金论文比: 89.90%】

2013-06-01