

· 主编评述 ·

2016年中国植物科学若干领域重要研究进展

摘要 2016年中国植物科学持续稳步发展,表现在中国植物科学家在国际主流高影响力学术期刊发表文章的数量稳中有升,中国植物科学领域的期刊逆风出行,进入研究性期刊世界前三甲行列。中国科学家在植物学诸多领域取得了丰硕的成果。水稻(*Oryza sativa*)产量性状杂种优势的分子遗传机制解析入选2016年中国科学十大进展;植物受精过程中雌雄配子体信号识别机制的研究和独脚金内酯的受体感知机制入选2016年生命科学十大进展。我国植物科学,特别是以水稻为代表的作物研究在国际学术界已占有一席之地。例如,在水稻组学(如基因组和转录组等)资源和技术平台的建立、重测序的开发及功能基因的克隆和调控网络的解析方面取得了系列重要成果(如揭示了独脚金内酯信号转导的“去抑制化激活”机制、从分子水平上阐释了水稻粳杂种不育和广亲和性基因S5的作用机理及发现了控制水稻耐冷的基因组位点),已经引领世界水稻乃至作物科学研究。该文对2016年中国本土植物科学若干领域取得的重要研究进展进行了概括性评述,旨在全面追踪当前中国植物科学领域的发展前沿和研究热点,与读者共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, 2016年

王小菁, 萧浪涛, 董爱武, 王台, 钱前, 漆小泉, 陈凡, 左建儒, 杨淑华, 顾红雅, 陈之端, 姜里文, 白永飞, 孔宏智, 种康 (2017). 2016年中国植物科学若干领域重要研究进展. 植物学报 52, 394–452.

2017年1月,正当全世界华人欢度中国传统节日春节时,自然集团的植物科学专刊《*Nature Plants*》以社论的形式对中国植物科学的飞速发展作了评论,认为中国的植物生物学研究已经确立了其在全球的卓越地位,特别是在水稻(*Oryza sativa*)组学(如基因组和转录组等)资源和技术平台的建立、重测序的开发及功能基因的克隆和调控网络的解析方面取得了系列重要成果(Ma, 2016) (如揭示了独脚金内酯信号转导的“去抑制化激活”机制、从分子水平上阐释了水稻粳杂种不育和广亲和性基因S5的作用机理及发现了控制水稻耐冷的基因组位点),已经引领世界水稻乃至作物科学研究,称之为“中国的复兴”(A Chinese renaissance) (Editorial Office of Nature Plants, 2017)。中国科学家在顶级综合性期刊(如*Cell*、*Nature*和*Science*等)以及植物科学领域期刊(如*The Plant Cell*、*Plant Physiology*和*The Plant Journal*等)发表的成果数量也支持中国植物科学这一国际“领跑”地位的总体判断(种康等, 2016)。优秀研究成果的大幅增长促使高质量的研究论文连年倍增。统计数据显示,2006年,中国本土科学家在植物科学领域公认的顶级刊物(如*The Plant Cell*、*Plant Physiology*和*The Plant Journal*)上发表的论文总数占世界的6.3%,到2016年这一比例迅速上升至约24%(仅次于美国,位

居世界第2)(表1)(Editorial Office of Nature Plants, 2017)。此外,据本刊不完全统计,2016年中国本土科学家在植物及相关学科主流学术期刊上发表论文总数为445篇(2012年为181篇),其中100篇(2012年为60篇)发表在最具影响力的刊物,如*Science*、*Cell*和*Nature*系列、*PNAS*、*EMBO Journal*、*The Plant Cell*和*Molecular Biology and Evolution*等上,与2012年相比显著升高。中国科学家在植物科学领域取得了令世界瞩目的巨大进步。

2016年中国科学和中国生命科学十大进展,也显示了植物科学在中国自然科学和生命科学中所占的地位。中科院上海植物生理生态所韩斌研究组与中国农科院水稻所杨仕华研究组合作揭示水稻产量性状杂种优势的分子遗传机制作为重要成果入选2016年“中国科学十大进展”,该成果利用全基因组关联分析(GWAS)高通量手段对17套代表性杂交水稻品系的10 074份F₂代材料进行了基因型和表型性状分析,解析了重要农艺性状杂种优势基因群特征;全面、系统地鉴定出了控制水稻杂种优势的主要遗传位点,并详细剖析了三系法、两系法和亚种间杂种优势的遗传机制。这一发现将有利于进行高效的杂交优化配组,极大地缩短获得具有高产、优质和抗逆杂交品种的选育周期(Huang et al., 2016d)。该研究对推动

表1 2016年植物学三大学术期刊排名前5的国家发文量统计(数据来源: Web of Science)**Table 1** The number of plant science publications originating from top 5 countries in 2016, based on 3 top plant science journals (data sources: Web of Science)

	The Plant Cell		Plant Physiology		The Plant Journal	
	文章数量	所占比例(%)	文章数量	所占比例(%)	文章数量	所占比例(%)
美国	74	31.2	202	34.5	87	38.1
中国	50	21.1	141	24.0	53	23.2
德国	44	18.5	117	19.9	34	14.9
法国	27	11.4	74	12.6	29	12.7
日本	22	9.28	56	9.5	24	10.5

杂交稻和常规稻精准分子设计育种实践具有重大意义。利用这项研究成果,有望创制出高配合力特性的亲本材料和聚合双亲优点的常规稻材料,从而培育出更加优异的作物品种(汪鸿儒和储成才, 2017)。在2016年“中国生命科学领域十大进展”中,植物科学有2项成果入选,分别为植物雌雄配子体识别的分子机制及植物分枝激素独脚金内酯的受体感知机制的解析。中科院遗传与发育所杨维才研究组揭示了拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)中花粉管识别雌性吸引信号的受体蛋白复合体及其信号识别和激活的分子机制;回答了植物生殖生物学多年来一直悬疑的问题——花粉管与雌配子体之间如何感知及互作。这一重要研究成果引起了国内外同行专家的关注,并获得高度评价(彭雄波和孙蒙祥, 2016; Li and Zhang, 2016),国际同行在同期的*Nature*杂志上对该工作进行了点评(Cheung and Wu, 2016)。该研究组通过转基因手段将其中一个信号受体导入芥菜(*Capsella rubella*)中,并与拟南芥进行杂交,转基因芥菜的花粉管识别拟南芥胚囊的效率得到明显提高(Wang et al., 2016n)。研究成果为克服杂交育种中的杂交不亲和性提供了重要理论依据,对推动该领域的研究具有开创性意义。入选2016年“生命科学十大进展”的另一项植物科学成果是清华大学谢道昕研究组发现了独脚金内酯的受体感知机制,揭示了“受体-配体”不可逆识别的新规律。他们通过解析独脚金内酯及其受体复合体(AtD14-D3-ASK1)的结构,发现受体D14参与激素活性分子的合成和不可逆结合,进而触发信号转导链,从而调控植物分枝(Yao et al., 2016b)。研究成果丰富了生物学领域过去百年建立的配体可逆地结合受体并循环地触发传递链的“配体-受体”识别理论,为创立生物受体与配体不可逆识别的新理论奠定了基础(常金科和黎家, 2017)。

纵观我国植物激素研究,以植物组织培养及其产业化为标志在1970–1990年代取得了世界瞩目的成就。近年来,我国在植物激素作用机制研究方面开始呈现引领的势头,这些重要进展在很大程度上得益于国家自然科学基金委员会(NSFC)为期十年的植物激素重大专项(已于2016年圆满结题)资助。该专项指导专家组组长李家洋院士等学者近期出版的专著《植物激素代谢与信号转导》(*Hormone Metabolism and Signaling in Plants*)是对该专项重要成果的总结(Li et al., 2017)。独脚金内酯代谢和其受体复合物的分离及独脚金内酯信号转导通路解析等系列成果是该专项的代表性成果(种康等, 2016);复杂结构植物激素的检测鉴定与“组分析”平台的建立则解决了我国植物激素研究的技术瓶颈问题(Li et al., 2016b)。

植物光合作用的原初反应从光系统II开始,是由25个以上的蛋白质亚基以及众多色素和其它辅因子组成的超大膜蛋白-色素复合物。光合膜复合物吸收、传递和转能机制的解析有助于仿生材料的制备与人工模拟光合作用,其结构解析的难度不言而喻。中科院生物物理所柳振峰研究组与国内多家单位合作,使用单颗粒冷冻电镜技术,在3.2Å分辨率下解析了菠菜(*Spinacia oleracea*)光系统II捕光复合物II超级膜蛋白复合体的三维结构,揭示了LHCII、CP29和CP26向天线复合物CP43或CP47传递能量的途径,并对光保护过程中发挥作用的潜在能量猝灭位点进行了定位(Wei et al., 2016)。研究结果对在分子水平上深入理解PSII-LHCII超级复合物中的能量传递时间动力学和光保护机理具有重要意义。在光形态建成研究领域,福建农林大学林辰涛研究组证明了植物隐花色素的光诱导蛋白质二聚化反应为其原初光反应的关键步骤,发现了隐花色素的二聚化反应受到2个隐花色素抑制因子(BIC)的调控,以决定植物光受体活性与信

号强弱,进而调控光形态建成和生长发育进程(Wang et al., 2016j)。我国从2000年开始加大对自然保护的投入。中科院生态环境研究中心欧阳志云研究组与国外科学家合作,分析了我国第一个“全国生态环境10年(2000–2010年)变化调查评估”数据,确立了将生态系统服务与受益者区域生态保护相结合进行评估的新方法,为更好地认识中国天然林保护工程等所造成的影响奠定了基础(Ouyang et al., 2016)。

科技期刊在某种意义上代表了国家科技发展的总体水平,近年来我国出版的国际学术刊物的影响力突飞猛进。SCI《期刊引证报告》(2013–2017)的数据显示,近5年SCI收录的我国植物类期刊数量迅速增长,2012年仅收录了151种,到2016年猛增至188种,涨幅达24.5% (数据来源: Web of Science)。2016年我国植物科学领域的期刊*Molecular Plant (MP)*逆风出行,影响因子在研究性期刊中仅次于*Nature Plants*,位列第2。*MP*创刊仅10年时间,其在植物科学领域的所有211种SCI收录的期刊(研究性和综述类)中排名迅速升至第5,居于前2.37%。此外,办刊历史悠久的*Journal of Integrative Plant Biology (JIPB)*也呈现良好的发展态势,2016年度其在SCI收录的植物学学术期刊中位列第24位,已连续5年位居Q1区。科技期刊作为科研成果的展示平台,其快速崛起标志着我国植物科学研究在国际学术界的地位在快速提升。

本年度我国科学家在植物科学领域取得了许多重要的研究成果。为了帮助读者全面、系统地了解当前中国植物科学发展的最新前沿和热点,我们对2016年中国植物科学领域的重要成果,按照不同的研究方向进行了分类整理(资料来源:国际著名的综合性学术期刊和植物科学的顶级及顶尖期刊)。由于资料收集和篇幅限制,仅能浅尝辄止,也可能有遗漏,敬请同行谅解。

1 水稻生物学

1.1 水稻育性及作物育种

光敏感雄性核不育水稻农垦58S的发现拉开了两系法杂交稻的序幕。两系法杂交稻育种是继三系法杂交水稻之后水稻遗传育种上的又一重大科技创新,与三系法相比具有显著的优越性。两系法可使水稻产量在现有杂交水稻基础上实现更高产目标。张启发研究组很

早以前就开展了对水稻光敏不育基因的研究,并确定了农垦58S的光敏不育特性由*pms1*和*pms3*两个位点控制。2012年,他们成功克隆并解析了*pms3*位点。最近,该研究组对*pms1*位点的研究又取得了新成果。他们发现,*pms1*基因是不完全显性基因,编码1个长链非编码RNA。该基因的转录本PMS1T能被microRNA2118识别并介导剪接,之后从剪接位点开始形成一串21 nt且为植物特有的*phasiRNA*。农垦58S与可育品种在*pms1*区间剪接位点下游的24 bp处有1个碱基的突变,这一突变导致农垦58S在长日照下能够产生更多的*phasiRNA*,从而造成雄性不育。进一步研究发现,这些*phasiRNA*在长日照下农垦58S中的表达量明显高于正常可育的对照品种。不包含完整miR-2118识别位点的PMS1T则不能发挥正常的功能来降低长日照下的育性,表明PMS1T经过miR2118介导产生的*phasiRNA*在调控水稻光敏雄性不育过程中发挥重要作用。PMS1T是目前为止鉴定到的第1个具有生物学功能的*PHAS*基因(能产生*phasiRNA*的基因),证明这类小RNA对植物的生长发育具有重要的作用(Fan et al., 2016)。该研究首次揭示了植物*phasiRNA*是有功能的且控制重要的农艺性状,对其它雄性不育基因的研究及两系不育系的培育与利用具有指导意义。此外,张启发研究组还开发了一种标记物指导的杂交种产量预测方法,证实了通过基因组杂交育种可显著提高水稻产量(Xu et al., 2014)。之后,该研究组又利用转录组和代谢组数据作为预测产量的潜在资源,发现可进一步提高杂交水稻产量的可预测性。该研究应用了5种预测方法,包括最小绝对收缩和选择算子(least absolute shrinkage and selection operator, LASSO)、最佳线性无偏预测(best linear unbiased prediction, BLUP)、随机搜索变量选择(stochastic search variable selection, SSVS)、偏小二乘法(partial least squares, PLS)和支持向量机(support vector machine, SVM-RBF or SVM-POLY)。其中,LASSO和BLUP最为有效。相比基因组预测,使用代谢组数据预测时,杂交种产量的可预测性提高了近2倍。但对遗传力较高的性状,基因组数据预测方法最为有效。在源自210个重组自交系的21 945个潜在杂交种中,根据代谢物预测选择出的前10个杂交种将使产量增长约30% (Xu et al., 2016c)。该研究为在众多杂交组合中快速有效地鉴定出最优的杂交组合提

供了技术支持。

杂交稻高产来自对水稻杂种优势现象的有效利用。杂种优势是一种复杂的生物学现象,在农业生产中已应用了许多年,然而这一现象背后的遗传机理至今仍不十分清楚。杂种优势分子机制研究的主要困难在于基因表达差异“背景噪音”过大,有效排除这些与杂种优势无关的差异表达基因是研究的关键。田大成和杨四海研究组通过选取肥料作为控制因素,使杂种个体表现不出杂种的优势,然后以此材料为参照,与正常的杂种优势表现明显的个体进行比较,达到去除“背景噪音”的目的。研究发现,当不使用阴性对照组时,共鉴定出1 605个差异表达基因,与前人鉴定的结果(2 000–3 000个)基本接近;但采用阴性对照组处理后,仅336个与杂种优势有关的差异表达基因被保留,从而高效地排除了背景差异表达基因。该研究还发现,绝大多数被保留基因在杂交F₁代植株中的表达水平介于双亲之间(Gu et al., 2016)。该研究不仅提供了一个可提高研究杂种优势分子机制可靠性的方法,还对杂种优势的分子机制进行了阐释。

基于有序间隔的短回文重复核酸酶(CRISPR/Cas9)的基因组编辑技术在生命科学领域掀起了一场全新的技术革命,被广泛应用于包括农作物在内的各种生物体的基因组编辑。然而,该技术也有缺点,即对基因的编辑不是特别精确,不能做到基因的定点替换或定点插入,严重限制了其在植物基因组学和农作物分子设计育种上更好地应用。高彩霞研究组与李海洋研究组合作,利用非同源末端连接(NHEJ)修复途径,成功地在水稻中建立了基于CRISPR/Cas9技术的基因替换以及基因定点插入体系,实现了水稻内源OsEPSPS基因保守区两个氨基酸的定点替换(T102I和P106S, TIPS),在T₀代获得了TIPS定点替换的杂合体。遗传分析表明,OsEPSPS基因TIPS突变可稳定遗传到下一代(Li et al., 2016d)。该研究利用修复途径中占主导地位的NHEJ修复方式在植物中建立的基因定点替换及定点插入策略,具有简单、高效和广适性优点,极大地拓展了CRISPR/Cas9技术在植物中的应用范围,为植物基因功能的解析和农作物分子设计育种提供了一条全新的技术路线。

1.2 水稻农艺性状的遗传调控

水稻是重要的粮食作物之一。株型和种子粒型(籽粒

大小)等水稻生长形态对其产量有直接的影响。株型构成包括分蘖角度和穗型等。分蘖角度是植物理想株型的重要组成部分,了解其遗传基础,挖掘相关有利等位基因,将有助于培育植物新品种。邢永忠研究组利用两个环境下529个不同水稻品种(295个籼稻和156个粳稻品种),使用GWAS高通量手段检测了控制分蘖角度的基因。该研究组在海南和武汉两个环境中分别检测到10和13个特异性控制分蘖角度的数量性状位点(QTLs),其中7个QTLs为两种环境下共有(包括已报道的主效基因TAC1)。籼粳亚种间并未发现共同的QTLs。他们还对3号染色体上的qTA3候选基因进行了突变分析,发现了1个控制水稻分蘖角度的新基因TAC3,该基因编码1个保守的假设蛋白,并倾向于在分蘖基部优先表达。d2 (ebisu dwarf)突变体则除了以往描述的表型外,还出现了分蘖角度降低的表型。核苷酸多样性分析表明,TAC3、D2和TAC1三个主效QTLs在粳稻驯化过程中经历了选择;同时,该研究组利用单倍型分析确定了TAC3、D2和TAC1的有利等位基因(Dong et al., 2016)。该研究结果表明,籼稻和粳稻亚群间的分蘖角度有着不同的遗传基础,TAC3、TAC1和D2等基因的发现将有利于水稻新品种的培育。

穗型是与水稻株型和产量密切相关的重要农艺性状。赤霉素(GAs)作为植物体内广泛存在的一类激素,对植物的生长至关重要。EUI1 (ELONGATED UPPERMOST INTERNODE1)编码一个细胞色素P450单加氧酶,可使具生物活性的赤霉素失活。抑制EUI1表达可提高水稻内源赤霉素含量,增加水稻的株高和穗颈长,但一直以来人们对EUI1表达调控的机理并不清楚。储成才研究组通过分析1个水稻显性包穗突变体ree1-D (regulator of EUI1),发现HD-ZIP I类转录因子家族中的HOX12直接调控EUI1基因的表达,HOX12和EUI1基因均在水稻幼穗(尤其是花药)中高表达。HOX12作为转录激活因子,可在体内与EUI1启动子区直接结合并促进其表达,进而控制植物内源GA4的代谢和穗茎伸长。在水稻生殖生长阶段,GA4在花药及稻穗中大量积累。EUI1则可降解GA4,维持植物的正常生长。HOX12干涉株系中EUI1基因表达量下降,使GA4降解减缓,并从穗向穗茎流动,导致穗茎中GA4的含量增加以及穗茎节变长(Gao et al., 2016e)。该研究为解决水稻杂交稻制种中不育系的包

穗问题提供了很好的解决方案。

水稻开花(或抽穗)与植株耐旱性是影响水稻产量的两个主要因素。而目前人们对植物响应水资源可利用量调控开花期的机制尚了解甚少。刘斌研究组利用大规模筛选杂合转录因子的方法,确定了1个水稻ABA响应元件结合因子1 (*OsABF1*),该因子为花期转变的抑制子(不依赖光周期)。干扰和敲除*OsABF1*及其同源基因*OsZIP40*均可导致早花表型。干旱能增强*OsABF1*基因的表达,间接抑制开花关键激活子*Ehd1*的表达。此外,该研究组还鉴定出了1个受*OsABF1*直接调控的干旱诱导基因*OsWRKY104*。过量表达该基因可抑制*Ehd1*的表达,表现晚花表型(Zhang et al., 2016f)。该研究揭示了一个新的通过响应环境水可用性变化来调节水稻抽穗期的途径,对干旱地区高性能水稻品种的培育具有重要意义。

*Hd1*是在长日照条件下抑制开花的一个关键调节因子,但可在短日照条件下,通过影响成花素基因*Hd3a*的表达促进开花。水稻*Hd1*的等位突变影响不同地区适栽品种的抽穗期,*Hd1*在长/短日照条件下具有相似的节律性表达,但在长/短日照条件下相反的调控水稻抽穗期的功能可能与转录及翻译后修饰有关,具体机制还不清晰。路铁刚研究组克隆了长日照下抽穗期抑制因子基因*HDR1* (*Heading Date Repressor 1*),鉴定了与*HDR1*相互作用的*OsK4*激酶,发现*HDR1-OsK4*复合体磷酸化HD1蛋白,抑制成花素基因*Hd3a/RFT1*的表达,从而调控长日照条件下的水稻抽穗(Sun et al., 2016d)。该研究揭示了长日照条件下调控水稻抽穗期的分子机制,为不同栽培品种抽穗期的调控和广适性提供了研究思路与基因资源。

穗和颖花发育是水稻生殖过程的重要阶段,直接关系到水稻产量的高低。小分子RNA(miRNA)是一类长度为20–24核苷酸的单链小RNA,关于其调控水稻穗发育和产量的分子机理目前还知之甚少。李绍清研究组对3个杂交稻进行了研究,发现阻断miR396可通过直接诱导生长调控因子6基因(*OsGRF6*),调节枝梗和小穗的发育,从而提高水稻产量。*OsGRF6*上调导致包括植物生长素(IAA)生物合成以及枝梗和小穗发育相关转录因子等几个直接下游生物学分支协调激活。miR396是水稻和玉米等农作物中共同存在的保守基因,它的发现不但为水稻高产改良提供了新思路,而且为玉米等粮食作物的高产遗传改良提供了借

鉴(Gao et al., 2016a)。该研究揭示了一个整合花序发育、生长素合成以及一些信号通路的保守miRNA依赖性调控模块,在利用遗传工程改造高产作物方面潜力巨大。

水稻穗状花序上部的颖花开花早,获得灌浆物质的能力强,是优势花;下部的颖花开花迟,获得灌浆物质的能力弱,是弱势花。弱势花灌浆不充分已是现代水稻生产中的一个严重问题,但其原因和调控机制仍不清楚。张建华研究组通过对灌浆期间同一粳稻品种进行3种不同的灌溉方式处理,研究了开花后蛋白表达与籽粒灌浆的关系及利用灌溉方法调节蛋白表达来增强籽粒灌浆的可能性。该研究比较了优势花和弱势花中的差异表达蛋白,发现与光合作用、碳水化合物和能量代谢等相关的蛋白表达在弱势花中显著下调。此外,还发现干湿交替和适中的干燥土壤处理会提高灌浆速率及上述蛋白的表达;干湿交替和严重的干燥土壤处理则表现出相反的趋势。编码上述蛋白的基因在转录水平上也获得了类似的结果(Chen et al., 2016i)。该研究有助于解决稻穗弱势花灌浆不充分问题,对挖掘水稻生产潜力起到积极的推动作用。

水稻花器官受精后迅速膨胀扩展,这个过程决定了种子最后的库强潜力。目前,水稻种子发育的研究主要集中于胚乳的填充过程,而对子房扩张的了解十分有限。姚善国研究组获得了1个水稻子房扩展延迟突变体*crr1*。*CRR1*编码1个与拟南芥胼胝质合成酶*AtGSL8*和*AtGSL10*同源的蛋白质,该蛋白在水稻子房初始膨胀过程中起关键作用。*crr1*中的点突变导致突变体产生可变剪接,进而影响碳水化合物正常有效地从侧面维管系统卸载到颖果的过程,导致突变体果皮只含少量的淀粉颗粒并呈不均匀分布。该研究还发现,水稻所有器官中均可检测到*CRR1*的表达,但在维管束组成的花托中表达水平最高。*CRR1*功能缺失导致突变体子房和花托无序维管束细胞模式的产生。此外,突变体在植株维管束细胞壁形成中存在缺陷,胼胝质在这些细胞壁异常细胞的胞间连丝上沉积也特异性减少(Song et al., 2016b)。该研究确定了水稻子房初始扩张过程中的一个关键基因,加深了人们对种子发育过程的理解。

籽粒大小也是影响水稻产量的重要因素。到目前为止,已经发现了几个控制粒长和粒宽的基因,如*GL7/GW7*等,它们通过激活细胞周期促进细胞分裂,

从而调控粒型。但目前控制热带粳稻和温带粳稻品种间典型籽粒性状差异的遗传机制尚不清楚。韩斌研究组与国内多家单位合作,对381份粳稻材料(包含40份热带粳稻和341份温带粳稻)的粒长和千粒重进行了GWAS分析,定位到1个主效数量性状位点*GLW7*;并最终成功克隆了这个控制水稻粒长和粒重的关键基因*GLW7*。该基因编码一类高等植物特有的SPL转录因子,被命名为*OsSPL13*。*GLW7*在穗及颖壳发育时期特异性表达,其高水平表达与热带粳稻大谷粒相关。过表达*GLW7*不仅可使水稻籽粒增大,而且还能显著增加穗长、一级枝梗、二级枝梗数目以及每穗粒数,最终提高水稻产量。进一步研究表明,*GLW7*主要通过增加细胞的大小而使籽粒的体积变大。进化信息显示,在水稻的遗传改良过程中,大粒基因*GLW7*是从籼稻通过遗传漂移渗透到热带粳稻以及少量的温带粳稻中,从而改良了粳稻的千粒重和产量(Si et al., 2016)。该研究不仅完善了基于GWAS分析的水稻复杂性状基因鉴定的方法,还阐明了一种调控水稻籽粒大小新的分子机制。

叶片衰老是一种典型的细胞程序性死亡过程。水稻叶片过早衰老会影响其产量的稳定,然而相关的分子机理却并不明了。钱前研究组发现,水稻体内烟酰胺腺嘌呤二核苷酸(NAD)合成途径受阻能导致其叶部提前衰老,NAD在水稻细胞氧化还原反应和维持细胞的发育进程中起重要的调控作用。他们利用1个水稻叶片早衰相关的突变体叶尖枯1号(*Its1*),采用图位克隆的手段分离了*LTS1*基因,该基因编码NAD补偿合成途径中的一个关键限速酶——烟酸磷酸核糖转移酶(*OsNaPRT1*)。*LTS1*基因突变会扰乱水稻叶片中的NAD补偿合成途径,从而影响其一系列中间代谢产物的合成,其中包括烟酸和烟酰胺含量显著增多及NAD含量减少。烟酰胺含量激增则会严重抑制沉默信号调控因子(一种组蛋白去乙酰化酶*OsSRTs*)基因的表达;同时,诱导*OsSRTs*基因启动特异修饰组蛋白H3K9的衰老调控基因,提高乙酰化修饰水平,进而激活衰老相关基因的转录,导致水稻叶片早衰(Wu et al., 2016d)。该工作探究了一种延缓水稻叶片衰老的新方法,为水稻稳产提供了新思路。此外,茉莉素也能促进叶片衰老,但相关机制尚了解甚少。罗杰研究组对该问题进行了研究,发现甲醇-茉莉素级联反应及其表观遗传调控在叶片衰老中起重要作用。他们分

析了不同水稻品种茉莉素及其衍生物含量的差异,进而通过GWAS鉴定出2个影响茉莉素含量的主效基因*OsPME1*和*OsTSD2*。遗传与生化实验表明,*OsPME1*和*OsTSD2*介导的甲醇-茉莉素级联反应可促进叶片衰老。*OsSRT1*基因可能通过调控*OsPME1*位点的组蛋白H3K9去乙酰化修饰,抑制甲醇-茉莉素级联反应中生物合成基因的表达,从而负调控叶片的衰老(Fang et al., 2016)。

在水稻全基因组中,非特异性磷酸肌醇水解磷脂酶C家族(NPCs)共有5个成员,分别是NPC1-4和6。王学敏研究组通过改变磷脂酶C1(NPC1)的表达,研究了其在水稻中的作用。与野生型相比,过表达*NPC1*会导致植株茎节厚壁细胞的厚度降低,维管束纤维细胞增加,茎节和节间纤维素与半纤维素水平也降低,从而表现出茎节较脆和落粒性增加等特点,*NPC1*的干涉植株则表现相反。进一步研究发现,*NPC1*可间接促进磷脂酸(PA)与硅转运蛋白*Lsi6*(调控维管束间硅转运)的互作,增进*Lsi6*与氧化硅的结合,进而介导茎节和籽粒中硅的分布及在次生细胞壁的沉积,影响水稻植株的机械强度和落粒性(Cao et al., 2016b)。该研究揭示了NPCs家族基因在水稻稳产中的潜在应用价值。

1.3 水稻品质性状的遗传调控

水稻是主要的粮食作物,是多数人营养和碳水化合物的主要来源,但热米饭中抗性淀粉(RS)的含量较少。有研究表明,食用抗性淀粉含量高的食物,有助于预防糖尿病和炎症性肠道疾病。因此,改善食物中的RS含量和性能是目前水稻育种的一个重要目标。李家洋研究组在水稻中确定了两个关键的淀粉合成酶基因,它们共同调节抗性淀粉的生物合成。该研究组通过籼稻中1个RS位点的图位克隆,确定了1个有缺陷的可溶性淀粉合成酶基因(*SSIIIa*),该基因负责RS的生产。进一步研究表明,RS生产依赖于*Waxy*(*Wxa*)等位基因的高表达,这在籼稻品种中极为普遍。由此产生的RS具有改性的颗粒结构,直链淀粉等的含量很高;并且理化特征也发生了改变(Zhou et al., 2016a)。该研究结果为提高煮熟大米中的RS含量提供了机会。

植酸是一种强酸,主要存在于植物的根干、茎和种子(谷物在其麸皮和胚芽中含量最高)中。其与磷结合会形成不可利用的植酸磷。植酸磷为抗营养因子,它影响其它矿物元素的有效性,可与磷和金属元素结

合,形成极难溶的化合物。因此,降低水稻籽粒植酸浓度和总磷含量将有助于提高稻米的营养品质。舒庆尧研究组探讨了水稻中鉴定的低植酸突变体*lpa*对籽粒成分的影响及其潜在的分子机制。研究发现,与野生型相比,*lpa*突变体糙米中植酸浓度和总磷含量降低,其它营养成分含量升高。图位克隆和转基因验证表明,*OsSULTR3;3*基因控制着*lpa*突变体的表型;且该基因编码一个硫酸盐转运蛋白家族3的蛋白,在水稻茎、叶鞘和种子等的维管束中表达,在根中不表达。*OsSULTR3;3*基因突变导致籽粒中植酸代谢运输途径相关基因以及维持磷酸盐和硫酸盐代谢平衡的相关基因表达上升或下降,进而影响磷和硫在籽粒中的积累(Zhao et al., 2016d)。该研究确定了一个控制籽粒低磷相关的基因,为提高稻米营养品质育种提供了新的途径和思路。

2 激素生物学

2.1 生长素

生长素(IAA)调控植物诸多生长发育过程。薛红卫研究组发现,非典型激酶PI4Ky5通过与膜结合转录因子ANAC078互作来负调控生长素的合成,从而影响植物细胞的增殖和叶的发育。*pi4ky5-1*突变体叶缘不规则,有明显的齿状突起。突变体中细胞分裂增多,齿状突起处生长素含量增加。进一步研究表明,PI4Ky5参与调控ANAC078蛋白结构的裂解,导致其膜结合区与羧基端分裂,羧基端结构域可入核直接结合生长素合成相关基因的启动子,进而抑制生长素的合成(Qu et al., 2016)。该研究不仅阐明了磷脂酰肌醇信号调控生长素原位合成及细胞分裂的机制,也为膜定位转录因子间接入核的调控机制提供了重要线索。此外,该研究组还对Aux/IAA蛋白快速降解的精细调控机制进行了深入研究,发现与动物蛋白酶体活性调控蛋白PI31同源的植物蛋白PTRE1在此过程中发挥了重要作用。功能缺失的*ptre1*突变体呈现生长素信号减弱的表型,生长素抑制的蛋白酶体活性在突变体中减弱,且突变体中Aux/IAA蛋白的降解发生了改变。进一步研究表明,生长素可能通过改变PTRE1蛋白的亚细胞定位进而抑制蛋白酶体活性并调控Aux/IAA的降解,与生长素受体TIR1共同精确调控Aux/IAA蛋白的平衡与生长素信号(Yang et al., 2016a)。该研究初步

揭示了生长素对蛋白酶体活性的调控,为进一步解析生长素和植物激素作用机制提供了新线索。

生长素在种子萌发和种子休眠的调控上具有双重性。低浓度生长素处理抑制种子休眠,促进种子萌发;高浓度生长素则抑制种子萌发,促进种子休眠,但具体机制尚不清楚。赵扬研究组筛选到有效抑制种子萌发的小分子GS (germostatin),进而通过遗传正向筛选到对GS不敏感的突变体*gsr1*。*GSR1*编码1个PHD指状结构域蛋白,能与去甲基化的H3K4互作,也能与ARF16/IAA17互作。GS处理突变体如*axr3-1*和*arf10*等都表现为弱敏感;GS处理也能促进植物体内DII-VENUS降解及增强生长素响应报告系统*DR5::GFP*的表达(Ye et al., 2016b)。该研究对深入揭示生长素调控种子萌发的分子机制具有重要的推动作用。

此外,生长素在植物的生长发育、主根和侧根的伸长及体细胞胚胎发生等植物生理过程中也发挥调控作用。何祖华研究组发现,水稻SAR的关键基因*OsNPR1*超表达可显著增强水稻的白叶枯病抗性,但植株的生长发育也受到明显抑制。后续研究中,他们发现*OsNPR1-OX*植物的表型与生长素缺陷突变体非常类似,且IAA的含量降低,分布发生改变。进一步研究表明,*OsNPR1*通过上调*OsGH3.8*的表达降低IAA含量进而抑制植物的生长发育(Li et al., 2016m)。MHPP是植物根分泌的天然硝化抑制剂,也是一种能抑制植物主根伸长促进侧根生长的根形态建成调节剂。徐进研究组对MHPP进行了深入研究,发现它一方面通过上调生长素合成基因的表达增加生长素的含量;另一方面也通过增强生长素转运蛋白PIN的运输能力及促进AUX/IAA抑制因子降解的方式抑制植物主根的伸长(Liu et al., 2016m)。张献龙研究组则对生长素参与调控体细胞胚胎发生进行了研究。他们鉴定了149个在棉花体细胞胚胎发生不同阶段特异表达的蛋白。这些蛋白在体细胞胚胎发生过程中能激活胁迫相关蛋白,如ROS清除酶等。该酶通过调控ROS的稳态,进而影响生长素的稳态,二者共同作用于棉花体细胞胚胎的发生过程(Zhou et al., 2016d)。

2.2 脱落酸

脱落酸(ABA)在种子萌发和早期幼苗生长过程中起重要作用。陈益芳研究组发现,拟南芥*WRKY6*在种子

萌发过程中的表达量明显降低,而在外源ABA处理下表达量明显升高。*WRKY6*过表达的转基因株系表现出对外源ABA超敏感的表型,*wrky6*突变体则表现出对外源ABA不敏感的表型。*WRKY6*在植物体外和体内均能结合转录因子*RAV1*的启动子。在ABA处理下,*wrky6*突变体中*RAV1*的表达量升高;*WRKY6*过表达株系中*RAV1*的表达降低,表明转录因子*WRKY6*直接负调控*RAV1*的表达。另外,*WRKY6*过表达株系中,过表达*RAV1*能消除*WRKY6*过表达株系的ABA敏感表型;而*rav1/wrky6*双突变体在种子萌发和早期幼苗生长阶段对ABA超敏感,与*rav1*单突变体表型相似。该研究证明,转录因子*WRKY6*通过直接结合关键下游靶基因*RAV1*的启动子抑制其表达,进而调控ABA介导的种子萌发和早期幼苗的生长过程(Huang et al., 2016f)。

此外,脱落酸也调控植物发育和胁迫响应。王贵学研究组报道了水稻*DET1*在ABA合成与信号转导中的调控作用。*OsDET1*是拟南芥*DET1*的同源蛋白,*OsDET1 RNAi*植物表现出对ABA超敏感。*OsDET1*能与*OsDDB1*和*OsCOP10*互作形成复合体,调控ABA受体*OsPYL5*在植物体内的降解。*OsDET1*的功能缺陷会破坏*COP10-DET1-DDB1*复合体,影响其介导的*OsPYL5*降解过程,最终导致对ABA超敏感。此外,该研究组还发现,*OsDET1 RNAi*植物中ABA合成受到抑制;而超表达植物中则反之。表明*OsDET1*可能参与调控ABA的生物合成(Zang et al., 2016)。

脱落酸受体*PYL1/PYLs*在植物体内的稳定性调控对脱落酸信号途径具有重要意义。*26S*蛋白酶体依赖的泛素化途径参与调节植物逆境激素ABA受体的稳定性。但目前关于泛素化修饰调控ABA信号途径的研究主要集中在*E3*泛素连接酶及其底物鉴定方面,与*E3*连接酶共同起作用的*E2*和*E2-like*在ABA信号中的调控机制知之甚少。谢旗研究组发现,*E2-like*蛋白*VPS23A*是*ESCRT-I*复合体的重要成分。*VPS23A*既识别非泛素化ABA受体*PYL1/PYLs*,也识别其K63位连接的泛素分子链,可通过囊泡介导的内吞作用调控*PYL1/PYLs*的亚细胞定位和蛋白的稳定性(Yu et al., 2016a)。该研究揭示了ABA受体通过非*26S*蛋白酶体进行降解的新途径,拓展了人们对植物体内ABA受体和*ESCRT-I*周转机制的认识。

脱落酸核心的信号通路主要包括3个部分: *SNF1*

相关蛋白激酶2 (*SnRK2*)、ABA受体(*PYL1/PYLs*)和*2C*型蛋白磷酸酶(*PP2C*)。由于ABA信号极为复杂,故该信号通路的解析仍是亟待解决的问题。朱健康研究组以*SnRK2.6*为诱饵进行酵母双杂交筛选,发现*TOPP1*及其调节蛋白*AtI-2*可与*SnRK2*和*PYLs*互作。*TOPP1*蛋白能抑制*SnRK2*激酶活性,并且该抑制作用可被*AtI-2*增强。*TOPP1*和*AtI-2*功能缺失可解除对*SnRK2*激酶活性的抑制,从而使植物表现出对脱落酸超敏感和低耐盐性表型(Yu et al., 2016b)。该研究鉴定了ABA信号转导通路的新组分,有助于深入揭示脱落酸信号转导的分子机制。此外,该研究组还解析了ABA诱导叶片衰老的分子机制。他们从65个*PYL* ABA受体基因组合中筛选转基因抗旱植株,发现拟南芥和水稻中,*pRD29A::PYL9*转基因植株抗旱性显著增强且叶片衰老加剧。前人的研究表明,ABA通过诱导乙烯产生而促进衰老。但他们发现,ABA诱导的叶片衰老并不依赖乙烯,而是通过激活*SnRK2s*蛋白酶,进而磷酸化ABA响应因子*ABF*和ABA非敏感转录因子*RAV1*,将衰老相关基因上调。叶片衰老可产生渗透势梯度,使水分流向正在发育的组织,有助于植物抵抗干旱胁迫(Zhao et al., 2016h)。该研究揭示了*PYL9*以及叶片衰老在促进植物抵御极端干旱胁迫中的重要作用。*PP2C*类磷酸酶是ABA信号转导途径中的负调控因子,可抑制ABA信号传递。安成才研究组与国外科学家合作发现,*E3*泛素连接酶*RGLG5*和*RGLG1*通过调控*PP2CA*蛋白降解来解除*PP2C*对ABA信号传递的阻断。ABA促进了*RGLG5*和*RGLG1*介导的*PP2CA*泛素化与折叠,将*RGLG1*和*RGLG5*基因下调可稳定内源*PP2CA*并减弱其对ABA的响应。对*rglg1/amiR-rglg5/pp2ca-1*三突变体进行萌发实验,发现ABA的响应趋于正常,表明*RGLG1*和*RGLG5*是ABA信号传递的重要调节因子(Wu et al., 2016e)。该研究揭示了通过控制*PP2C*泛素化降解来激活ABA信号通路的机制。

脱落酸为抑制性激素,可使植物的新陈代谢减缓,以适应干旱条件下的不利环境。熊立仲研究组前期的研究发现,*OsbZIP46*通过调控抗性相关基因的表达来影响植物对干旱的抗性,但其抗旱功能受到自身含有的D结构域的强烈抑制。*OsbZIP46*在D结构域被删除后才能显著提高水稻的抗旱性,然而具体机制并不清楚。后续研究中,他们发现*MODD*能通过D结

构域与OsZIP46互作,抑制后者靶基因的表达,从而负调控ABA信号和抗旱反应。此外,MODD能与OsTPR3-HDA702共抑制复合体互作,下调OsZIP46靶基因位点的组蛋白乙酰化水平。MODD还能与U-box类E3连接酶OsPUB70互作,促进OsZIP46的降解,表明D结构域对OsZIP46的去活化和降解都是必需的(Tang et al., 2016b)。该研究揭示了植物通过精细的调节机制(如协调关键转录因子的活性与稳定性)来调控干旱响应。

2.3 油菜素内酯

油菜素内酯(BR)是植物特异的甾体类激素,能促进植物细胞增殖和分裂,调控植物衰老、雄蕊发育、果实成熟及对外界环境的反应。植物接收BR信号后,受体激酶BRI1与共受体BAK1互作形成异源二聚体,二聚体被磷酸化修饰,开启信号转导通路。汤文强研究组报道了PP2A B'调节亚基与BR受体激酶BRI1互作调控BRI1活性的分子机制。他们发现胞质定位的B'亚基去磷酸化BRI1,并使后者失活从而负调控BR信号。BR能增强B'亚基的表达,B'亚基倾向于与磷酸化的BRI1互作。PP2A B' α 和B' β 亚基能使下游转录因子BZR1去磷酸化,从而增强BR信号。PP2A B'亚基与BRI1和BZR1结合能力相当,但是细胞分布截然不同。细胞质定位的PP2A去磷酸化BRI1抑制BR信号;细胞核定位的PP2A则去磷酸化BZR1增强BR信号(Wang et al., 2016k)。此外,该研究组还证明了水稻和拟南芥中的BSKs功能机制是保守的。正常情况下,OsBSK3的TPR结构域与其自身的激酶结构域互作,阻止OsBSK3与BSU1结合,抑制OsBSK3的活性;而当接收BR信号后,OsBRI1与OsBSK3直接互作并磷酸化OsBSK3,破坏OsBSK3结构域间的互作,从而促使OsBSK3与BSU1结合,开启下游信号转导(Zhang et al., 2016b)。黎家研究组则发现BRI1可与TWD1互作但不依赖BR。进一步研究表明,TWD1不影响BRI1的含量但对BRI1和BAK1的互作以及二者的自磷酸化修饰非常重要(Zhao et al., 2016a)。该研究有助于人们更深入地理解BR信号的早期调控。

BIN2是BR信号通路的重要负调控因子,但目前对调控BIN2活性的分子机制还知之甚少。王学路研究组发现,组蛋白去乙酰化酶HDA6能与BIN2互作,通过去乙酰化抑制BIN2的活性。暗处理下,*hda6*突变体

表现为BR抑制表型并对BR合成抑制剂不敏感。进一步研究发现,HDA6在BR受体下游和BIN2上游参与BR信号途径。BIN2第189位赖氨酸是乙酰化修饰位点,HDA6使其去乙酰化,进而影响BIN2的活性(Hao et al., 2016b)。该研究揭示了HDA6通过去乙酰化抑制BIN2的激酶活性,进而调控植物BR信号的分子机制。与拟南芥相比,人们对水稻BR信号转导途径的认识仍不十分清楚。方荣祥研究组发现,水稻小G蛋白OsPRA2负调控BR信号转导。OsPRA2基因表达被抑制后对外施BR更敏感,BR调控的相关表型也更明显;过表达OsPRA2则有相反的表型。进一步研究表明,OsPRA2能抑制OsBZR1的去磷酸化,使其转录功能失活。OsPRA2与OsBRI1共定位于细胞质膜上,二者能够互作。体外检测显示,OsPRA2-OsBRI1二聚体的形成能抑制OsBRI1自磷酸化以及OsBRI1-OsBAK1的互作,进而影响OsBAK1的磷酸化(Zhang et al., 2016g)。该研究揭示了小G蛋白OsPRA2与OsBRI1互作损害OsBRI1的功能,从而抑制OsBZR1的去磷酸化以阻遏BR信号转导的工作机制,增进了人们对水稻BR信号途径的认识。

OVATE是植物特有的转录因子家族,其家族蛋白(OFPs)控制着植物生长发育的多个方面。在水稻中有31个OFPs成员,这些家族成员蛋白在水稻中的功能和作用方式目前仍不明确。李建雄研究组与田志宏研究组合作,发现OsOFP8在BR信号通路中具有重要作用。BR处理能诱导OsOFP8基因表达和蛋白积累,OsOFP8的超表达材料及功能获得性突变体则表现出叶片节位倾斜的表型,而其RNAi的植株叶片更为直立。进一步研究表明,OsGSK2与OsOFP8互作并使其被磷酸化修饰,磷酸化后的OsOFP8从细胞核转移到细胞质,进而被蛋白酶体降解。该研究表明,OsOFP8可作为OsGSK2的底物参与BR信号转导,调控植物的生长发育(Yang et al., 2016c)。

2.4 茉莉素和赤霉素

茉莉素(JA)是一类新型的植物激素。它是茉莉酸及其衍生物的统称,不仅调控植物对病虫害和非生物逆境反应,还调控育性和衰老等多种生长发育过程。迄今为止,(+)-7-iso-JA-L-Ile是唯一被鉴定的植物内源性茉莉素活性小分子。谢道昕研究组与国内多家单位合作合成了20种氨基酸与CFA (coronafacic acid)共

价结合物,巧妙地设计了仅有JA氨基酸衍生物正向结构的类似物。生理生化实验表明, (+)-7-iso-JA-Leu、(+)-7-iso-JA-Val、(+)-7-iso-JA-Met和(+)-7-iso-JA-Ala也是植物体内茉莉素活性小分子;且不同物种中它们的生物学功能不尽相同(Yan et al., 2016)。该发现为研究茉莉素活性小分子提供了新策略。

茉莉素能促进叶片衰老,但其作用机制仍不清楚。邢达研究组发现,PI3K可激活V-ATPase的活性,促进液泡酸化,促使气孔关闭,降低水分流失,从而延缓茉莉素甲酯诱导的叶片衰老过程。PI3K能与V-ATPase的B亚基在液泡膜上发生互作,PI3K功能下调可抑制液泡酸化,导致气孔打开从而促进叶片衰老(Liu et al., 2016d)。此外,茉莉素也可调控棉纤维的发生与伸长,但具体分子机制尚不清楚。张献龙研究组对该问题进行了深入探究,结果表明,GhJAZ2主要在棉花根、下胚轴、花和开花后1天的胚珠中表达,其过表达会抑制棉纤维及短绒纤维的发生和伸长。遗传及分子实验证明,GhJAZ2能与GhMYB25-like和GhMYC2等转录因子相互作用并抑制其活性。GhMYB25-like基因表达下调会导致棉花种子中纤维减少(Hu et al., 2016c)。该研究揭示了GhJAZ2与GhMYB25-like转录因子互作并抑制后者转录活性,进而抑制棉纤维和短绒纤维发生与伸长的分子机制。

青蒿素是一种含有过氧桥键结构的倍半萜内酯次生代谢产物,其生物合成常受到植物激素(茉莉酸和脱落酸等)和气候等因素的影响。前期有报道表明,茉莉酸甲酯处理能促进青蒿素的合成,但具体分子机理尚不清楚。唐克轩研究组以茉莉酸信号途径为切入点开展研究,揭示了AaMYC2在青蒿素生物合成中的重要作用。研究发现AaMYC2基因的表达受茉莉酸甲酯的诱导,且其能部分回复拟南芥myc2突变体对茉莉酸甲酯不敏感的表型,说明AaMYC2是青蒿中茉莉酸信号途径上的重要调控因子。该因子能与茉莉酸信号途径负调控因子JAZs和赤霉素信号途径负调控因子DELLAs蛋白因子互作。酵母单杂交实验发现,AaMYC2可结合到CYP71AV1和DBR2两个关键结构酶基因启动子区域的G-box基序上以调控基因的表达,进而影响青蒿素的生物合成。AaMYC2超表达能明显促进CYP71AV1和DBR2的转录以及青蒿素含量的增加;同时,AaMYC2-RNAi植物中青蒿素含量显著降低(Shen et al., 2016b)。该研究为全面解析青蒿

素合成代谢调控网络奠定了基础,也为通过遗传改良提高青蒿素含量提供了重要线索。

赤霉素(GA)是一种重要的促生长植物激素,可以促进种子萌发、幼苗生长、开花和展叶。贝壳杉烯(ent-kaurene)是GA生物合成的重要中间体之一,也是双萜类物质代谢的重要中间体,可以生成800多种已知的天然衍生物,其中包括玉米kauralexin。但目前人们对玉米贝壳杉烯合酶(KSs)尚知之甚少。王强研究组与国外科学家合作对玉米二萜合酶-贝壳杉烯合酶进行了深入研究,鉴定了玉米GA缺乏型矮化突变体d5的矮化基因ZmKSL3,该基因与另外两个基因ZmTPS1和ZmKSL5形成1个串联复制基因串;3个基因都编码KSs,但在d5中仅有ZmKSL3不表达,且其启动子区域发生缺失,表明只有该基因参与GA合成途径,另外两个基因则参与二萜类植保素kauralexin的生物合成(Fu et al., 2016)。该研究不仅阐释了玉米生长发育相关的GA生物合成关键机制,而且为抗性育种研究奠定了重要基础。

此外,GA还能与光拮抗调控植物下胚轴的伸长。之前有研究显示,GA信号转导的负调控子DELLA会抑制光敏色素互作因子PIF3以及PIF4,隔离它们的DNA识别结构域。那么,DELLA和PIF之间是否还有其它的作用方式?邓兴旺研究组对该问题进行了研究,发现DELLA通过泛素-蛋白酶体系统负调控4种PIF蛋白的丰度。这可减少PIF3与靶基因的结合,进而影响拟南芥的下胚轴伸长。该研究表明,协调光照和GA信号需要DELLA介导的PIF降解。DELLA通过两条途径(隔离和降解)对转录因子进行双重调控(Li et al., 2016e)。另外,GA也能调控果实的发育。任华中研究组鉴定了黄瓜GA的受体基因CsGID1a。对黄瓜CsGID1a-RNAi植株的全基因组表达分析显示,CsGID1a的表达谱与果实心室的形成紧密相关,将黄瓜CsGID1a敲除会导致果实心皮和心室异常。在拟南芥双突变体gid1a/gid1c背景下过表达CsGID1a会形成黄瓜心室状角果。在CsGID1a-RNAi植株中,生长素合成和运输等相关基因的表达均发生了变化(Liu et al., 2016a)。该研究发现GA信号通路对黄瓜果实心室的形成具有重要作用。

2.5 乙烯

乙烯(ethylene)是影响果实成熟和衰老的重要植物激

素。虽然乙烯信号传递途径已被广为研究,但乙烯生物合成的转录调控研究较少。王爱德研究组发现,苹果乙烯响应因子MdERF2能通过抑制乙烯生物合成的关键基因MdACS1的转录,负调控乙烯的生物合成和果实成熟。MdERF2能抑制MdERF3的启动子,而MdERF3又可结合MdACS1的启动子,因此MdERF2和MdERF3的直接互作会抑制MdERF3与MdACS1启动子的结合。此外,将苹果果实中MdERF2瞬时下调会使乙烯合成减少及果实快速成熟。该研究结果表明,MdERF2是果实成熟的拮抗因子(Li et al., 2016j)。

低磷条件下植物会形成大量的根毛以增加根面积,从而提高营养物质的吸收效率。乙烯在低磷诱导的根毛发育中起重要作用,但具体机制尚不清楚。刘栋研究组利用正向遗传学方法,筛选到1个根毛形成过多的拟南芥突变体hps5。基因克隆表明,HPS5基因编码乙烯受体ERS1。通过对hps5的转录组分析,鉴定到1组与根毛发育相关的基因。进一步研究证明,乙烯信号通路中的关键转录因子EIN3可直接结合到这些根毛发育相关基因的启动子上,对其进行转录调控;而且,低磷胁迫可显著增加EIN3蛋白在细胞核内的积累。据此,该研究组提出一个工作模型,即正常生长条件下,根表皮细胞里的乙烯含量较低,RSL4等关键的转录因子触发并维持下游靶基因基础水平的转录从而促进根毛的形成;低磷条件下,诱导增加的EIN3蛋白同时结合到根毛发育相关基因的启动子上,进一步提高这些靶基因的表达水平,从而增加根毛的形成(Song et al., 2016a)。该工作模型为培育高效吸收土壤养分的农作物新品种提供了理论依据。

此外,乙烯还可促进黄瓜心皮的发育,抑制雄蕊发育。ACC氧化酶(ACO)能将ACC转化成乙烯,但对ACO是否参与性别决定以及CsWIP1抑制雄蕊发育的分子机制尚不清楚。陈惠明研究组与黄三文研究组合作研究,发现CsACO2基因突变使黄瓜仅发育雄花。该突变破坏了CsACO2的活性,导致茎顶端释放的乙烯降低了50%。CsACO2主要在心皮原基中表达,与CsACS1表达相互重叠。进一步研究表明,CsWIP1能直接结合CsACO2的启动子抑制后者的表达(Chen et al., 2016b)。该研究揭示了CsWIP1通过抑制CsACO2基因的表达,降低黄瓜中乙烯的含量,进而

调控黄瓜单性花发育的分子机制。

2.6 植物激素互作与调控网络

赤霉素和脱落酸是两种重要的植物激素,拮抗调控多种生理过程,它们之间的平衡对植物发育至关重要。侯兴亮研究组发现,3个拟南芥核因子(NF-YC)同源蛋白NF-YC3、NF-YC4和NF-YC9调控GA与ABA介导的种子萌发,并且三者之间的功能冗余。这些NF-YC蛋白能与GA信号传递抑制子DELLA蛋白RGL2互作。NF-YC-RGL2通过CCAAT特异元件与ABA信号传递的核心组分ABI5结合,共同调控一系列GA和ABA响应基因,从而控制种子萌发(Liu et al., 2016k)。该研究表明,在种子萌发过程中,NF-YC-RGL2-ABI5组合是联系GA和ABA信号传递通路的关键纽带。

油菜素内酯和脱落酸在调控植物生长发育中发挥不同作用,BR促进植物生长,而面临逆境条件时ABA使植物减慢或停止生长以抵御逆境胁迫。李来庚研究组发现,水稻OsREM4.1基因受到ABA信号诱导高表达,产生OsREM4.1蛋白,与接收BR信号的复合体OsSERK1蛋白结合,使BR信号不能输出,水稻减慢或停止生长以抵御逆境。生长条件满足需要时,BR分子激活BR信号复合体,使OsREM4.1磷酸化并与OsSERK1分离,BR信号得以输出,水稻进行正常生长(Gui et al., 2016)。该研究为揭示BR和ABA协同调控植物生长发育的分子机制提供了新线索,对设计和培育高产高抗水稻作物新品种具有重要的应用价值。

拟南芥ORA47蛋白是含有AP2/ERF结构域的转录因子,能够调控茉莉酸的生物合成,并能被甲基化的JA诱导表达。林赞标研究组发现,ORA47能与ABI2启动子中的cis元件(NC/GT)CGNCCA结合,调节ABI1-ORA47-ABI2的正反馈信号通路。ORA47参与9种植物激素的生物合成或信号传递;且在胁迫条件下,许多JA与ABA生物合成和信号传递相关基因是ORA47的直接靶基因。与野生型相比,在伤害诱导下,P35S:ORA47-GR转基因植株中JA水平大幅提升,而在水胁迫下仅小幅提升。伤害诱导会促进ABA积累,而水胁迫抑制ABA产生(Chen et al., 2016c)。该研究揭示了在植物遭受伤害或水胁迫时,ORA47会影响JA和ABA的生物合成,并通过调控一系列其它植物激素的生物合成或信号传递来抵御胁迫。

大量的研究表明, 乙烯通过与生长素互作, 抑制根系的发育。但到目前为止, 关于其在初生根伸长过程中的作用仍不十分清楚。向成斌研究组以拟南芥为材料对该问题进行了研究, 发现乙烯信号下游AP2类转录因子ERF1超表达植株和功能缺失突变体, 表现出与乙烯信号突变体相似的根部发育表型。进一步研究表明, ERF1可通过直接结合ASA1启动子, 正向调节ASA1的表达, 进而影响生长素的积累(Mao et al., 2016)。该研究揭示了在拟南芥中ERF1在乙烯诱导的初生根生长抑制中发挥了重要作用, 并可作为初生根伸长过程中乙烯和生长素间的串扰节点。

植物细胞具有全能性, 能被诱导形成完整的植株。生长素和细胞分裂素对于植物细胞脱分化形成愈伤组织具有重要作用, 但具体遗传机制仍不很清楚。miR160和生长素响应基因ARF10参与茎再生过程中分生组织的形成, 但miR160和ARF10是否也参与愈伤组织的形成有待解析。向凤宁研究组发现, 突变形式的ARF10 (mARF10)转基因植株外植体形成愈伤组织的产量和速度明显高于野生型; miR160c过表达及arf10、arf10/arf16突变体愈伤组织形成的产量和速度则较低。ARF10能直接结合乙烯诱导基因ARR15的启动子抑制其表达; ARR15功能缺失能促进愈伤组织的形成并可部分回复miR160c过表达引起的表型; 而ARR15过表达可在一定程度上抑制mARF10过表达引起的愈伤组织形成过快和过大。该研究表明, miR160与ARF10拮抗调节植物愈伤组织的形成, ARR15则在两者的下游抑制愈伤组织的形成(Liu et al., 2016o)。

3 逆境生物学

3.1 植物抗性与信号转导

3.1.1 抗性信号通路

过氧化氢(H_2O_2)是生物体内的一种ROS, 是细胞有氧代谢的产物, 在各种胁迫下产生量增加。研究表明, H_2O_2 不仅具有损伤生物大分子从而毒害细胞的效应, 还具有多种生理功能(如参与植物抗病反应的调节等), 是一种重要的信号分子。熊兴耀研究组与国外科学家合作鉴定了3个黄嘌呤脱氢酶基因(XDH1)拟南芥缺失突变株系。这些株系的XDH1功能减弱, 导致对RPW8介导的白粉病抗性和叶肉细胞中富含黄嘌呤

的自发荧光形成。进一步分析表明, 在叶表皮细胞中, XDH1以氧化酶形式起作用, 它可与NADPH氧化酶RbohD和RbohF歧化作用产生 H_2O_2 , H_2O_2 的积累可限制白粉菌的侵染。在叶肉细胞中, XDH1具有黄嘌呤脱氢酶活性, 可清除 H_2O_2 (Ma et al., 2016b)。该研究揭示了XDH1在叶片不同部位分别发挥产生和清除 H_2O_2 双重对立的功能, 在拟南芥对白粉病的防御反应中扮演着重要角色。

此外, 董汉松研究组发现1个拟南芥水通道蛋白基因AtPIP1;4在植物叶片中的表达可被细菌病原菌诱导, 并且这种表达伴随细胞质中 H_2O_2 的积累。生化实验证明, AtPIP1;4可介导外源施加的 H_2O_2 移位进入酵母细胞的细胞质。AtPIP1;4这种转运 H_2O_2 的能力可使细胞质中 H_2O_2 的含量增加, 从而激活系统获得性抗性和PAMP诱导的抗性, 进一步抑制细菌的致病性。同时, AtPIP1;4基因位点的缺失突变不仅能抵消细胞质中病原菌和PAMP诱导的质外体 H_2O_2 , 还能降低随后的免疫反应(Tian et al., 2016b)。该研究表明, AtPIP1;4在抗病免疫途径的细胞质信号转导过程中发挥重要作用。

另外, 林宏辉研究组针对BR在植物系统病毒防御中的作用展开了研究。他们发现对烟草基部叶片施加BR能诱发上部未施加BR叶片对病毒的防御, 同时 H_2O_2 和NO的含量上升; 将上部叶片中积累的 H_2O_2 或者NO清除, 会阻断BR诱导的系统病毒防御。此外, BR激活的 H_2O_2 是NO合成所必需的, 药物清除或采用遗传学手段抑制 H_2O_2 产生会阻断NO的产生。进一步研究表明, 受体激酶BRI1是BR介导的系统防御信号传递的上游元件, 将NbBRI1沉默会减弱BR诱导的 H_2O_2 和NO含量上升(Deng et al., 2016b)。该研究找到了一条能引发BR介导的系统病毒防御的 H_2O_2 和NO信号传递途径。

3.1.2 抗性转录调控

由寄生型真菌病原菌Blumeria graminis f. sp. tritici引起的白粉病对普通小麦的产量影响很大。然而, 普通小麦对白粉病抗性的转录调控机制依然未知。孙加强研究组鉴定出普通小麦Mediator亚基TaMED25的3个同源基因, 分别定位于染色体5A、5B和5D上。当利用VIGS技术沉默TaMED25时, 普通小麦对白粉病的抗性降低。此外, TaMED25在普通小麦和大麦中对

白粉病的抗性功能保守。TaMED25蛋白与TaEIL1(拟南芥ETHYLENE INSENSITIVE3的同源蛋白, 负调控普通小麦对白粉病的抗性)能够互作, 从而影响TaEIL1的转录激活活性。进一步研究表明, TaMED25与TaEIL1能拮抗地激活TaERF1的转录, 进而抑制抗病相关蛋白的表达和过氧化物的积累, 调节普通小麦对*B. graminis* f. sp. *tritici*的基础抗性(Liu et al., 2016g)。该研究揭示了TaMED25-TaEIL1-TaERF1通路模块在普通小麦对白粉病抗性过程中的负调控功能及分子机制。

虽然腐生型病原体会导致许多毁灭性的植物病害, 但人们对植物对这些疾病防御反应的理解十分有限。余迪求研究组发现, WRKY57功能缺失突变体对灰霉菌侵袭的抗性增强, 且这种抗性调控依赖于茉莉素信号。进一步研究发现, WRKY57与WRKY33竞争性地与VQ蛋白SIB1和SIB2互作, 并竞争性地调控茉莉素激素信号途径关键抑制子JAZ1和JAZ5的表达, 从而在一定程度上阻断茉莉素信号并削弱WRKY33对灰霉菌的抵抗能力(Jiang and Yu, 2016)。该研究揭示了WRKY57在植物抵抗灰霉菌侵袭中负调控作用的分子机制, 为改良植物抗腐殖性病原菌性状提供了参考。

正常条件下番茄的储藏蛋白主要存在于根中, 但当受到损伤时就会在叶片中大量合成, 并参与对损伤的抗性反应。叶开温研究组在番茄储藏蛋白的启动子区域鉴定到1个53 bp的损伤反应顺式调控元件(SWRE), 该元件调控了植物对损伤的响应。酵母单杂交实验筛选发现, NAC家族转录因子IbNAC1可特异性地结合到该元件上。在甘薯中过表达IbNAC1会提高储藏蛋白的含量, 增强对斜纹夜蛾(*Spodoptera litura*)的抗性。此外, 研究还发现, IbNAC1在茉莉酸响应的信号通路中具有多重生物学功能, 如抑制根的形成和ROS的过量积累等。该研究揭示了在甘薯中JA介导的损伤响应信号途径中IbNAC1作为一个关键转录因子参与了转录调控的重编码过程(Chen et al., 2016h)。在此基础上, 该研究组进一步鉴定到1个从IbNAC1启动子-1 484 bp到-1 479 bp的G-box损伤顺式调控元件, 该元件修饰调节IbNAC1介导的响应过程。此外, 从机械损伤激活转录组数据的筛选中发现, 转录激活因子IbbHLH3和转录抑制因子IbbHLH4分别与IbNAC1的转录激活和抑制有关。在机械损伤

早期, IbbHLH3-IbbHLH3蛋白二聚体结合到G-box上激活IbNAC1的表达, 进而激活精细的抗性网络。到机械损伤后期, IbbHLH4与IbbHLH3互作形成IbbHLH3-IbbHLH4异源二聚体, 竞争性地结合G-box上IbbHLH3-IbbHLH3的相应位点, 从而抑制IbNAC1的表达, 并立即终止抗性网络的运行。此外, 茉莉酸途径和IbEIL1蛋白可与IbbHLH3互作, 在非机械损伤时抑制后者的转录激活活性(Chen et al., 2016g)。该研究不但论述了准确开关IbNAC1表达调控损伤生理的调节机制, 而且展现了一个精细的植物抗性调节网络。

C2H2锌指蛋白家族是稻瘟菌转录因子中的第二大家族, 但是对于大多数C2H2转录因子在稻瘟菌发育和致病性中的作用知之甚少。卢建平研究组探讨了47个C2H2基因在稻瘟菌发育和致病性中的作用, 分析了附着孢中依赖C2H2转录因子的基因。结果显示, 44个C2H2基因与稻瘟菌的生长、产孢、附着孢产生和致病性相关, 其中VRF1基因对稻瘟菌致病性的形成很关键, 它能控制附着孢的成熟; VRF2基因在植物穿透和侵入生长过程中是必需的; 产孢相关基因CON7对孢子分化至关重要; MoCREA编码一个碳代谢抑制蛋白, 是稻瘟菌葡萄糖获取过程中脂类代谢的抑制因子(Cao et al., 2016a)。该研究揭示了C2H2转录因子在稻瘟菌生长、无性发育、附着孢形成和致病性产生等过程中的作用。

水稻白叶枯是一种常见的由水稻白叶枯病菌引起的病害。WRKY45-1和WRKY45-2为WRKY45的两个等位基因, 它们的过表达植株对水稻白叶枯病菌感染呈现相反的效应。与野生型水稻相比, WRKY45-1-oe植株对水稻白叶枯病菌感染抗性减弱, WRKY45-2-oe则抗性增强。王石平研究组发现WRKY45-1与WRKY45-2的一个明显差异是WRKY45-1的第1个内含子中含有1个504 bp的TE元件插入。该元件的存在导致了两个等位基因过表达植株对水稻白叶枯病菌抗性的差异。该TE元件能产生siRNA并通过RdDM途径抑制ST基因的表达。此外, ST被证明是水稻抗白叶枯病菌途径中WRKY45的下游基因。这些结果共同揭示了两个不同WRKY45-oe植株对水稻白叶枯病菌抗性差异的原因: WRKY45-1-oe中, TE元件也同时被过表达, ST基因被沉默, 水稻白叶枯病菌抗性降低; WRKY45-2-oe中, WRKY45过表达增强了ST基因的表达, 水稻白叶枯病菌抗性增强(Zhang et al.,

2016h)。此外,该研究组还发现了水稻中2个选择性剪接的转录本*OsDR11L*以及*OsDR11S*,它们对*Xoo* (*Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae*)的抗性发挥了相反的作用。*OsDR11S*过表达或*OsDR11L*的抑制表达,均提高了水稻对*Xoo*的抗性,并伴随着JA的积累和JA信号途径基因的上调。相反,抑制*OsDR11S*的表达则降低了水稻对*Xoo*的抗性,同时伴随JA减少和JA信号途径基因下调。体外实验表明,*OsDR11L*有自身磷酸化活性,而*OsDR11S*没有。在*OsDR11S*存在时,*OsDR11L*的自身磷酸化受到抑制,*OsDR11S*过表达抑制*OsDR11L*的表达。*OsDR11L*似乎是抗*Xoo*的1个微效QTL位点(Duan et al., 2016a)。该研究表明,*OsDR11L*是一个负调控因子,*OsDR11S*通过抑制它在转录及蛋白激酶水平上的活性进而增强水稻对*Xoo*的抗性。

之前早有报道,基因的选择性剪接能增加蛋白的多样性,但会影响mRNA的稳定性。但是选择性剪接的转录本如何发挥不同的功能,特别是在植物抗病方面,仍然未知。郭泽建研究组发现,*OsWRKY62*与*OsWRKY76*存在组成型和诱导型的可变剪接。在烟草叶片中,全长的*OsWRKY62.1*与*OsWRKY76.1*蛋白能形成同源和异源复合体;且它们的水稻过表达转化株系对真菌性的稻瘟病及细菌性的叶枯病感病性增强, RNAi株系和缺失突变体则显示出较强的抗病性。在*OsWRKY62*和*OsWRKY76*的双RNAi沉默株系中,抗病相关基因的表达量上调,同时植保素积累,该株系中两个基因全长与缩短转录本的比例在病原菌侵染后发生了改变。缩短的*OsWRKY62.2*和*OsWRKY76.2*转录本除能自身互作外,还能与全长的转录本互作。在植物中,*OsWRKY62.2*表现出减弱的抑制子活性,在*OsWRKY62.1*蛋白碳末端也鉴定到了对其抑制子活性必需的2个序列。*OsWRKY62*和*OsWRKY76*可变剪接体的碳末端显示出对经典的W-box基序结合活性降低(Liu et al., 2016c)。这些结果不仅增强了人们对DNA结合活性、抑制子序列基序和WRKY家族负反馈调节机制的理解,而且为WRKY家族转录因子在植物抗性反应中的可变剪接提供了证据。

棉花是重要的战略物资。棉花黄萎病是棉花最重要的病害。郭惠珊研究组发现,棉花在抵抗黄萎病菌侵染时能将两个miRNA (miRNA166和miRNA159)输送到病菌菌丝中并分别沉默菌丝中两个重要基因

*Clp-1*和*HiC-15*的表达。将这两个基因与对应miRNA配对的位点突变并转入黄萎病菌中后,病菌的致病能力明显增强。植物RDR1 (RNA-DEPENDENT RNA POLYMERASE 1)蛋白在对抗病毒侵染中发挥重要作用,其主要影响病毒诱导的二级siRNAs的合成(Zhang et al., 2016r)。此外,颜永胜研究组发现,在水稻中过表达miRNA444, *OsRDR1*的表达上调,植株对RSV (Rice stripe virus)的抗性增加。进一步研究表明,miRNA444对*OsRDR1*的影响是通过调控其靶基因*OsMADS23*、*OsMADS27a*和*OsMADS57*的表达来实现的。*OsMADS23*、*OsMADS27a*和*OsMADS57*三个蛋白能形成同源或异源二聚体并结合到*OsRDR1*的启动子上进而抑制其表达。过表达抗miRNA444的*OsMADS57*的植株,*OsRDR1*表达降低,RSV抗性减弱。这些证据阐释了miRNA444在RDR1介导的植物抵抗病毒途径中的作用机制(Wang et al., 2016d)。上述两项成果发现了植物抵御病菌和病毒侵染的新机制,为农作物抗病研究提供了重要信息。

3.1.3 抗性免疫反应

植物病害发生是病原物侵染引起的。在植物-病原物长期进化过程中,植物通过膜上受体(PRR)识别病原物相关分子模式(PAMP),激发自身免疫性(PTI)。拟南芥免疫受体FLS2可通过中央细胞质激酶BIK1感知细菌鞭毛蛋白抗原决定簇flg22,从而激活防御反应。异源三聚体G蛋白(包括非典型G α 蛋白XLG2、G β 蛋白AGB1及G γ 蛋白AGG1和AGG2)是FLS2介导的免疫反应所必需的,但具体机制还不清楚。周俭民研究组发现,XLG2、AGB1和AGG1/2通过与FLS2-BIK1受体复合物直接互作耦合,调节flg22触发的免疫力。在被flg22激活之前,G蛋白可减弱BIK1的蛋白酶体依赖性降解,从而确保最佳信号能力。在flg22刺激后,XLG2可与AGB1分离,诱导G α 从G $\beta\gamma$ 上解离。此外,flg22激活可导致XLG2的N端被BIK1磷酸化,这种磷酸化作用可积极地调节RbohD依赖性ROS的产生(Liang et al., 2016b)。该研究阐明了G蛋白介导的FLS2信号调控的两种不同机制。大麦的MLA受体能介导对白粉病小种的特异性抗性。但MLA的稳态如何调控仍然未知。沈前华研究组鉴定到1个与MLA互作的RING型E3连接酶MIR1。该酶能与多种MLAs互作,并能在体外泛素化MLAs的氨基末端,促进其在体内

和体外降解。在大麦转基因株系中,蛋白酶抑制剂处理和VIGS介导的*MIR1*基因沉默都能显著增加MLA的丰度。同时,大麦中*MIR1*的过表达能特异性地显著降低MLA介导的抗病性;而烟草中,*MIR1*和*MLA10*共表达将衰减*MLA10*诱导的细胞死亡信号(Wang et al., 2016I)。该研究揭示了MLA免疫受体稳态控制以及RING型E3连接酶通过泛素化酶体系统衰减MLA介导的抗性通路的机制。

CWP2是镰刀菌的一种特异性抗体,能对镰刀菌产生持久抗性。然而,CWP2的天然靶标还未找到。廖玉才研究组通过对镰刀菌*Fusarium*细胞壁蛋白双向电泳结果进行免疫组化和质谱分析,证实一个定位在细胞质膜上的乙二醛氧化酶(GLX)是CWP2的抗原。GLX能高效地催化H₂O₂产生,而这种酶的催化活性能特异地被CWP2抗体抑制。GLX缺失的镰刀霉株系Fg、*F. verticillioides* (Fv)和*F. oxysporum*对植物的毒力显著降低。同时,Fg以及Fv株系的毒素积累显著减少,毒素代谢关键基因的表达也下调(Song et al., 2016c)。该研究成功解析了CWP2的抗病机理,为广泛应用这个抗体基因和抗原靶点控制赤霉病及其它镰刀菌引起的病害提供了依据。

植物受病原菌的诱导会向质外体中分泌大量的蛋白,对这些蛋白进行检测将有助于我们深入理解植物免疫的分子机制。夏桂先研究组分析了陆生棉黄枯病抗性品种Hai7124在接种黄枯病病原菌*Verticillium dahliae*后,根部质外体中分泌蛋白组的变化,鉴定到68个显著改变的位点。功能注释表明,大部分差异蛋白都与过氧化物的代谢和抗性反应有关。在与过氧化物相关的蛋白中,进一步鉴定了1个在接种*V. dahliae*后含量显著增加的硫氧化还原蛋白GbNRX1,该蛋白在*V. dahliae*接种后的质外体中过氧化物爆发后的清除过程中起作用。GbNRX1的沉默引起了质外体中过氧化物清除缺陷,导致质体中过氧化物积累,使GbNRX1沉默植株的抗性降低(Li et al., 2016o)。该研究表明,病原菌侵染时,质外体中发生了过氧化物的产生和清除,同时由GbNRX1引起的快速氧化还原平衡维持了过氧化物爆发后的稳定,这对于质外体的免疫非常重要。

为了克服植物激发的自身免疫性(PTI),病原物产生大量的效应蛋白。但至今,有关病原物产生新的效应蛋白克服植物效应子触发免疫(ETI),从而使植

物抗病性丧失的机制还报道较少。廖金玲研究组与国外科学家合作在线虫中发现了一个新的可抑制植物免疫应答的效应子MjTTL5。该效应子在爪哇根结线虫(*Meloidogyne javanica*)早期寄生阶段特异性表达。拟南芥的MjTTL5基因过表达株系比野生型更容易被线虫寄生,而MjTTL5基因的RNAi株系对线虫的抗性增强。后续实验证实,MjTTL5可特异性地与酵母铁氧还原蛋白的催化亚基AtFTRc互作。在植物体内,两者的这种互作能显著提高寄主清除ROS的能力,最终抑制植物的基础抗性,使线虫更容易侵染植物(Lin et al., 2016a)。该研究揭示了线虫可巧妙利用寄主的铁氧还原蛋白降低植物的抗性,是一种促进线虫寄生的新机制。此外,陈功友研究组进行了类似研究。他们探讨了水稻黄单胞杆菌TALEs的截短版本iTALEs对水稻抗性基因*Xa1*的干扰,揭示了细菌致病效应因子进化出干扰植物抗性促进病菌感染的机制(Ji et al., 2016)。该研究结果为进一步利用*Xa1*抗病基因培育广谱抗病性水稻奠定了理论基础。

3.1.4 抗性防御与病毒诱导的基因沉默系统

茉莉素是调控植物对病原菌侵袭的重要激素。miRNAs是参与植物生长发育和宿主-病毒互作反应的关键调节因子。吴祖建和吴建国研究组的工作表明,水稻矮化病毒(RRSV)诱导的miRNA319通过抑制JA反应促进病毒感染和病症的发展。RRSV感染促进miRNA319在水稻中积累,降低miRNA319调节的TCP基因尤其是TCP21的表达。miRNA319的过表达植物或是TCP21基因下调植物都表现出RRSV感染的类似表型,并且对RRSV更易感。而TCP21过表达植物感染RRSV后仅表现出微弱的病症。RRSV感染和miRNA319过表达都能抑制茉莉素合成基因和信号相关基因的表达,从而降低植物体茉莉素的含量,外施茉莉酸甲酯则能够减轻水稻的RRSV感染症状(Zhang et al., 2016d)。该研究为揭示miRNA319和JA拮抗调控植物抗病毒反应机制提供了新线索。

与经典的CC-NB-LRR抗性蛋白不同,番茄抗性蛋白Sw-5b有一个额外的N末端功能域(NTD)。为了理解NTD、CC及NB-LRR调控Sw-5b的自我抑制和激活机制,陶小荣研究组对Sw-5b蛋白的每个功能域均进行了解析。在无病毒性诱导因子时,Sw-5b的LRR功能域通过抑制中间的NB-ARC功能域来维持NB-LRR

片段的自抑制活性。CC和NTD功能域独立并加成性地增强NB-LRR的自我抑制活性。在病毒性的诱导因子存在时, Sw-5b的NB-LRR功能域被特异性激活, 诱导过敏反应。奇怪的是, Sw-5b的CC功能域能抑制NB-LRR的激活, 而额外的NTD能正调控和激活抗性蛋白, 这可能是由于去除了CC功能域的抑制效应。当对转基因植物进行接种时, NB-LRR片段不能单独对番茄斑萎病毒产生抗性, NTD和CC功能域对NB-LRR的调控对于Sw-5b的抗性是必需的(Chen et al., 2016l)。该研究表明, 为了克服CC功能域对NB-LRR的负调节, Sw-5b进化出额外的NTD来与CC互动, 形成了对Sw-5b自抑制和激活的多层次调控机制。

卵菌病原体能对许多植物造成严重病害, 但相比细菌和真菌类病害, 引起植物对卵菌感病的寄主因子尚未见报道。单卫星研究组在拟南芥中发现了1个与结瘤素相关的MitN21家族中膜定位的RTP1基因, 该基因可介导植物对寄生疫霉*Phytophthora parasitica*的感病性。RTP1过表达株系对寄生疫霉的感病性增强, RNAi株系则表现出抗性。与野生型(Col-0)相比, RTP1的突变体rtp1-1对*P. parasitica*表现出局部的细胞坏死、过氧化物增加以及PR1基因上调表达。rtp1-1突变体对细菌病原菌*Pseudomonas syringae* pv. tomato (Pst) DC3000也表现出相似的表型(Pan et al., 2016a)。这些结果表明, RTP1可能通过调控过氧化物产生、细胞坏死和PR1基因的表达来负调控植物对寄生型病原菌的抗性。

虫害是全球范围内农作物产量和质量的一个主要限制因子。提高寄主植物抗性通常是控制害虫的关键策略。褐飞虱是水稻主要的害虫之一, 目前在水稻中已鉴定出30个BPH抗性基因, 这些基因大多集中在几个染色体区域。何光存研究组与张启发研究组合作, 在水稻12号染色体长臂上成功克隆了1个褐飞虱抗性基因BPH9。该基因编码一种罕见的含NLR结构域的蛋白。BPH9蛋白定位于质膜系统, 具致细胞死亡表型。研究表明, BPH9可激活水杨酸和JA信号途径, 且同时对褐飞虱有排趋性及抗性。进一步研究发现, 在12号染色体这一段区域共有8个褐飞虱抗性基因, 包括已经广泛利用的BPH1, 均是BPH9的等位基因。研究组将这8个等位基因分成BPH1/9-1、BPH1/9-2、BPH1/9-7和BPH1/9-9四个等位型, 定位克隆的BPH1属BPH1/9-1型。这些等位变异使水稻能

抵抗褐飞虱不同生物型群体(Zhao et al., 2016i)。该研究对解析寄主-虫害互作的共同进化, 以及抗性品种的选育均具有重要意义。

病毒诱导的基因沉默系统(VIGS)是研究植物基因功能的一个非常强大的工具, 这个系统是基于植物对RNA病毒防御机制发展起来的一种技术, 但单子叶植物可用的VIGS载体很少。刘玉乐研究组报道了狼尾草花叶病毒FoMV能被加工作为一个有效的VIGS系统来诱导大麦、小麦和谷子等单子叶植物中基因的沉默。这个基于FoMV载体的系统在很多体系中被证实有效, 如大麦中茄红素脱氢酶(PDS)和镁螯合酶的基因沉默, 以及谷子中IspH的基因沉默(Liu et al., 2016h)。该研究中的FoMV系统为单子叶作物高通量的功能基因组分析提供了有效工具。

3.2 环境胁迫的应答调控

3.2.1 干旱和盐碱胁迫

干旱和盐碱胁迫是世界性的环境问题, 极大地限制了粮食作物的产量。因此, 研究植物对干旱及盐碱胁迫的应答机制, 是提高植物抗旱和抗盐碱性的重要手段。作物的抗旱性是十分复杂的性状, 通过传统的数量性状定位(QTL)等方法很难获得主效的抗旱基因。秦峰研究组利用不同地区的玉米自交系自然变异群体, 对苗期抗旱性展开全基因组关联分析, 获得1个位于第9号染色体上的基因ZmVPP1 (VACUOLAR-TYPE H⁺-PYROPHOSPHATASE1)。该基因编码定位于液泡膜上的质子泵——焦磷酸水解酶。抗旱品种中该基因启动子前端插入了366个碱基的DNA片段(indel-379), 包括3个MYB正向作用元件, 使得抗旱品种中的ZmVPP1基因在干旱条件下表达水平上调。过表达ZmVPP1的转基因玉米光合效率增强, 根系更发达, 具有更强的抗旱能力。将抗旱材料的ZmVPP1基因导入干旱敏感材料中能显著提高玉米苗期的抗旱性。在田间干旱缺水条件下, ZmVPP1过表达植株的产量显著高于对照植株, 且受干旱影响较小(Wang et al., 2016q)。该研究既为阐明玉米抗旱性的自然变异提供了遗传证据, 也为玉米抗旱新品种的培育提供了重要的基因资源。

水分亏缺时, ABA诱导的植物气孔关闭有利于植物应对干旱胁迫。我国科学家在揭示气孔运动的分子机制研究中取得了重要成果。王永飞研究组发现, S

型阴离子通道蛋白SLAC1 (S-type anion channels) 和SLAH3通过与细胞质膜内向K⁺通道KAT1蛋白互作, 抑制气孔开放。他们还发现干旱处理可上调保卫细胞中SLAC1和SLAH3的表达, 过表达SLAC1可有效抑制K⁺内流及光诱导的气孔开放(Zhang et al., 2016a)。该研究揭示了ABA信号通道蛋白SLAC1与K⁺拮抗调控气孔运动的新机制。

活性氧(ROS)作为信号分子参与调控干旱胁迫下植物气孔的关闭过程。研究表明, 叶绿体在气孔调控及抗旱方面具有重要作用, 但具体机制仍不清楚。朱健康研究组通过筛选叶绿体基因的T-DNA插入突变体库, 获得了抗旱突变体*hcf106* (*high chlorophyll fluorescence 106*)。HCF106基因的敲除突变体致死, 但具有明显的抗旱表型。HCF106是类囊体蛋白转运的重要组分, 突变体的保卫细胞积累高水平的ROS, 从而促进气孔关闭, 减少在干旱条件下植株的水分流失。HCF蛋白可与类囊体形成的关键组分THF1发生互作。*thf1*突变体与*hcf106*类似, 保卫细胞中也积累了较高水平的ROS, 表现出气孔关闭及抗旱性增强的表型。双突变体*thf1/hcf106*的表型与*thf1*抗旱表型类似, 说明HCF106与THF1在遗传上处于同一条信号通路。二者形成复合体共同参与保卫细胞中ROS的产生以及干旱胁迫下气孔的运动(Wang et al., 2016w)。该研究揭示了叶绿体蛋白在植物响应干旱胁迫中的作用机制。此外, 该研究组还对miR165/166在植物发育和非生物胁迫响应中的调控机制进行了探索, 发现miR165/166低表达植物的抗旱和抗冻能力下降, 且种子萌发和幼苗生长对ABA表现超敏感。进一步研究证实, ABA信号转导途径中的转录因子ABI4作为miR165/166介导通路的下游因子, 直接被miR165/166靶标基因PHB所调控。此外, 他们还发现, miR165/166表达降低所致的ABA水平升高部分是通过miR165/166靶标PHB直接增加BG1的表达水平, 进而将非活性ABA转化为活性ABA引起的(Yu et al., 2016c)。该研究揭示了miR165/166在植物干旱、低温胁迫以及ABA响应中的重要作用, 为理解miRNA调控植物生长发育和非生物胁迫应答提供了重要的理论依据。

另外, 张伟研究组对拟南芥中ABA介导的气孔关闭及植物对干旱的响应进行了探讨, 发现拟南芥硫胺素(维生素B1)噻唑合酶(THI1)参与该过程。过表达植

株具有ABA敏感表型, 同时表现出S型阴离子通道激活及气孔关闭等表型, 从而增强植物的抗旱性。利用酵母双杂交, 他们筛选到THI1互作因子钙依赖蛋白激酶CPK33 (Ca²⁺-dependent protein kinase33)。该激酶活性是负向调控气孔关闭及维持离子通道活性所必需的, 而THI1能抑制其活性(Li et al., 2016a)。该研究揭示了THI1及激酶在ABA影响的气孔运动及植物抗旱方面的新功能。

精氨酸脱羧酶(ADC)介导的腐胺生物合成在植物胁迫应答中起着重要的调控作用。刘继红研究组在系统解析枳(柑橘砧木) ADC基因功能的基础上, 通过酵母单杂交技术筛选获得调控ADC基因的转录因子PtrNAC72。实时定量PCR分析显示, PtrNAC72的表达与多种非生物胁迫相关。序列分析显示, PtrNAC72在C端含有一个核定位信号, 亚细胞定位证实了其定位于细胞核内。PtrNAC72具有转录活性, 且其C端对其功能十分重要。另外, PtrNAC72可与PtADC启动子区的CACG结合; 并具有转录抑制活性, 是一个转录抑制子。对过表达PtrNAC72的转基因株系及其T-DNA插入缺失突变体进行表型与干旱胁迫处理, 结果表明腐胺在过表达PtrNAC72的转基因株系中明显下降, 而在PtrNAC72的T-DNA插入缺失突变体中明显上升。过表达PtrNAC72的转基因株系对干旱更加敏感, PtrNAC72的T-DNA插入缺失突变体则对干旱具有更强的耐受性。由此揭示了腐胺生物合成中关键酶ADC的转录调控参与了植物的胁迫应答(Wu et al., 2016a)。

盐碱胁迫是影响植物生长、发育和产量的重要因素。植物响应盐胁迫时会提高细胞内的Ca²⁺水平。钙调蛋白(CaM)作为重要的钙信号受体, 接受Ca²⁺传递的信号, 调控下游逆境响应蛋白。NO作为另一种信号分子, 同样参与植物对逆境的响应。在动物中, 已证实两种信号分子之间存在相互交叉。赵立群研究组的研究表明, 拟南芥CaM1和CaM4基因表达受盐胁迫诱导。*cam*突变体表现出盐敏感表型, 说明CaM1和CaM4正向调控植物对盐胁迫的响应。进一步研究表明, NO清除因子亚硝基谷胱甘肽还原酶(GSNOR)负调控植物对盐胁迫的抗性。CaM蛋白在盐胁迫下通过结合GSNOR抑制其活性, 从而增强植物体内的NO水平, 正向调控植物对盐胁迫的抗性(Zhou et al., 2016b)。该研究首次证明了CaM直接参与植物对盐害

的响应, 揭示了Ca²⁺与NO信号协同调控植物响应盐胁迫的分子机制。

种子萌发是植物生命周期中至关重要的一环, 而种子萌发效果常受到盐胁迫的影响, 但盐胁迫抑制种子萌发的分子机制还不清楚。黄荣峰研究组发现, 盐胁迫与乙烯拮抗调节COP1蛋白在细胞中的定位, 进而控制种子萌发。正常情况下, COP1定位在细胞核中, 识别底物HY5并促使其泛素化降解, 抑制HY5靶基因ABI5的表达。当植物受盐胁迫时, COP1进入细胞质, HY5不被降解而启动ABI5的转录, 进而抑制种子萌发; 乙烯处理则能促使COP1正确定位到细胞核中, 维持种子正常萌发(Yu et al., 2016g)。该研究对提高农业生产中种子萌发率具有潜在的应用价值。

植物对二次胁迫的响应是植物适应的重要机制。华学军研究组和金京波研究组探究了植株对高盐胁迫的记忆。植物在高盐胁迫下迅速积累脯氨酸是植株抵抗胁迫的生理响应机制。脯氨酸合成的关键限速酶基因P5CS在短至1小时的盐胁迫预处理下即可形成记忆, 在后续受到更强的盐胁迫时被迅速活化, 此时基因表达水平远高于初次预胁迫。此外, P5CS的记忆时间(即2次胁迫之间的时间间隔)可长达5天, 多次胁迫刺激可增强这种记忆响应。进一步研究发现, 这种记忆响应局限于植株的地上部分, 且依赖于光, 即植株只有在光照下受到第2次胁迫时才能够迅速诱导P5CS的活化。光照下, P5CS翻译起始密码子附近的5'UTR区、内含子区域以及外显子区域的H3K4m3修饰增强, 且持续光照可加强该基因H3K4m3的积累和增长基因表达活化的持续时间。对启动子区域的分析表明, 翻译起始密码子上游-2.6- -2.3 kb区段是控制上述记忆响应的必要区域, 另外还需要HY以及HYH蛋白参与。蛋白结合在启动子的C/Abox上, 募集H3K4m3, 促进基因的表达和脯氨酸的积累(Feng et al., 2016c)。研究结果从侧面揭示了植物适应高盐的机制, 并提供了一种可操作的增强植株抗性的可能途径。

土壤酸碱性是影响土壤肥力和作物生长的重要因素之一。土壤偏(过)酸或偏(过)碱都会不同程度地降低土壤养分的有效性。朱延明研究组以拟南芥为材料对植物的抗碱胁迫进行了研究。他们通过互作蛋白筛选获得了大豆钙依赖激酶GsCBRLK (Ca²⁺/CAM-dependent kinase)的相互作用蛋白GsMSRB5a (me-

thionine sulfoxide reductase B protein)。该蛋白是甲硫氨酸硫氧化物还原酶, 过表达GsCBRLK与GsMSRB5a均可提高拟南芥的抗碱性。进一步研究表明, GsCBRLK与GsMSRB5a可通过调控ROS的合成及信号途径的基因表达来抑制ROS的产生(Sun et al., 2016c)。该研究为碱胁迫下ROS信号的调控机制提供了新证据。

3.2.2 温度胁迫

温度是植物生长发育过程中不可或缺的环境因子之一。然而, 随着全球气候的改变, 温度过高或过低已成为限制植物地理分布以及影响作物产量和品质的重要因素, 严重威胁着人类文明的发展与延续。在过去近20年里, 科学家发现CBFs (C-repeat-binding factors)转录因子是植物抵抗低温胁迫的关键调控蛋白。但在拟南芥中CBF1-3串联排列在同一条染色体上且功能高度冗余, 很难得到CBF1-3基因功能缺失三突变体, 因此关于CBF基因的确切功能还不十分清楚。杨淑华研究组和朱健康研究组利用CRISPR/Cas9技术, 分别独立成功获得cbf1/cbf3双突变体和cbfs (cbf1/cbf2/cbf3)三突变体。两个研究组的研究结果表明, 冷驯化后的cbfs表现出极度冻敏感表型, 大量冷响应基因(COLD RESPONSIVE/REGULATED GENES, COR)在cbfs突变体中发生了改变。此外, 由于两个研究组所获得的材料存在差异, 故在一些研究结果上有不同之处: 杨淑华研究组发现, cbfs三突变体对零上低温的应答受到破坏, 具体表现为零上低温时植株干重较野生型重; 而朱健康研究组没有发现这一现象。另外, 杨淑华研究组发现, cbf1/cbf3双突变体表现弱的冻敏感表型; 而朱健康研究组的研究显示, cbf1/cbf3双突变体表现抗冻表型。作者猜测这一结果可能是cbf1/cbf3双突变体中CBF2基因过表达所致, 暗示着CBF2在植物冷驯化过程中的作用更大(Jia et al., 2016; Zhao et al., 2016c)。两个研究组通过CRISPR/Cas9技术获得的cbfs突变体材料为今后研究CBF的功能及其依赖的低温信号提供了理想的遗传材料。

光与植物激素互作不仅影响植物的生长发育, 也调控植物的抗性反应。周艳虹研究组发现, 番茄中远红光与红光的受体光敏色素A (phyA)和光敏色素B (phyB)拮抗调控植物的抗冷反应。进一步研究表明,

phyA与phyB通过调节植物体内ABA和JA含量、ABA和JA相关基因以及CBF信号通路基因的表达来调控植物对冷胁迫的抗性。phyA突变体中红光/远红光比率的降低不影响ABA和JA含量及相关基因的表达,因而也不影响植物的抗冷反应。phyB突变体与野生型材料中,红光/远红光比率的降低则明显增加了植物激素的含量和相关基因的表达,增强了植物的耐冷性。红光/远红光比率的降低则不影响ABA和JA缺陷突变体的抗冷反应,但能上调JA缺陷突变体spr2中ABA的含量。该研究揭示了远红光与ABA和JA信号相互作用调控植物抗冷反应的工作机制(Wang et al., 2016c)。

一些植物需要经过一段时间的低温处理才能从营养生长向生殖生长转变,即春化作用。前人的研究表明,长期低温(春化)可通过PcG (polycomb group)蛋白关闭开花基因FLC (FLOWERING LOCUS C)的表达,即使植物生长于温暖环境下,这种抑制也会被维持,从而使植物进入开花阶段。然而,关于长期低温诱导PcG表观沉默FLC的分子机制并不清楚。何跃辉研究组发现,FLC上的1个用于PcG沉默成核区域中的顺式调节DNA元件,以及能同时识别该元件和组蛋白标记的反式蛋白VAL1 (vernalization 1)及VAL2调控春化介导的FLC沉默。VAL1和VAL2与LHP1 (like heterochromatin protein 1)蛋白互作并介导LHP1结合到FLC上,从而在春化过程中在FLC成核区域建立H3K27me3峰值,并能被植物记忆,使植物仅在温暖的条件下开花(Yuan et al., 2016b)。该研究为花期调控的生产应用提供了新的作用靶点。

温度不仅影响开花,还影响植物的周期节律。刘宏涛研究组发现冷响应基因COR27和COR28的表达受蓝光与生物钟的调控。除此之外,COR27和COR28可通过抑制生物钟中央振荡器PRR5与TOC1的表达,进而调控植物的生物节律。COR27和COR28基因缺失导致植物拥有更长的生物周期。表型分析显示,COR27和COR28正调控植物开花时间而负调控植物的抗冻性,暗示COR27与COR28可能是植物开花和抵抗低温胁迫的重要平衡因子(Li et al., 2016l)。同时,徐小冬研究组也报道了相同的机制。他们发现CCA1能依赖于温度结合到COR27和COR28基因的启动子区的EE元件上,从而调控其节律性表达。COR27与COR28参与抑制傍晚基因和冷响应基因的表达

(Wang et al., 2017)。这两项研究均表明,环境信号通过调控COR27与COR28来影响植物的生物节律和低温应答。

高温胁迫影响水稻育性,严重危害水稻的产量和品质。为选育出良好的抗高温水稻品系,薛勇彪研究组和程祝宽研究组合作,成功克隆了1个耐热基因TOGR1 (THERMOTOLERANT GROWTH REQUIRED 1)。该基因编码细胞核定位的DEAD-box RNA解旋酶。TOGR1作为pre-rRNA的分子伴侣保证了高温下细胞分裂所需的rRNA有效加工,从而增强了水稻的耐热能力(Wang et al., 2016b)。该研究不仅阐明了水稻耐高温的分子机制,而且为分子培育耐高温水稻品种提供了基因资源。此外,薛勇彪研究组与钱文峰研究组合作还对影响水稻花器官稳态发育的基因EG1 (EXTRA GLUME1)进行了研究,发现其编码一个线粒体定位的脂酶。高温调控了EG1的转录水平、蛋白稳定性及酶活性。转录组分析表明,EG1调控了大量的逆境基因以及花器官决定基因的表达,如OsMADS1和OsG1等(Zhang et al., 2016c)。这些结果表明,EG1通过介导高温依赖的线粒体脂酶途径来保证花器官决定基因的正常表达,进而促进不同环境中花器官的稳态发育。高温胁迫下,ROS的产生会调节ABA介导的气孔关闭过程。涂巨民研究组发现,水稻E3泛素连接酶OsHATS (heat tolerance at seedling stage)通过调节H₂O₂介导的气孔关闭增强了水稻的抗高温能力。OsHATS定位于细胞质和细胞核中,调节高温下ROS的产生;并正调控高温时ABA的合成,从而调控高温下气孔的关闭过程(Liu et al., 2016f)。该研究为解析水稻耐高温机理提供了新的理论依据。

3.2.3 氧化胁迫

低氧-复氧反应是植物抗涝的重要过程,乙烯是调控植物低氧-复氧的关键激素。施明哲研究组发现,GDH2是EIN3的靶基因,编码谷氨酸脱氢酶的1个亚基,参与植物的缺氧和复氧反应。缺氧-复氧过程能诱导GDH2及其同源基因GDH1的表达;且在此过程中,乙烯突变体ein2-5/ein3eil1的GDH活性降低。代谢产物分析发现,GDH具有脱氨基活性,在复氧过程中能再生有利于丙氨酸分解的辅助底物 α -酮戊二酸。进一步研究发现,复氧过程中,gdh1/gdh2和乙烯突变体

中三羧酸循环补给效率较低, 会破坏碳水化合物的代谢, 降低甾醇的生物合成, 延迟能量再生(Tsai et al., 2016)。该研究揭示了EIN3介导的GDH活性调节对植物缺氧-复氧反应的重要作用, 为促进作物抗涝性状改良提供了新的切入点。

钙/钙调素依赖的蛋白激酶(CCaMK)被认为在ABA诱导的氧化抗性中起重要作用。然而, 其下游的分子机制仍不是很清楚。张阿英研究组鉴定了玉米中的1个NAC转录因子ZmNAC84, 它能在体内和体外与ZmCCaMK互作。ABA处理后, ZmNAC84与ZmCCaMK有重叠的表达模式。功能分析表明, ZmNAC84在依赖于ZmCCaMK的ABA诱导的氧化抗性中起关键作用。ZmCCaMK在体外可直接磷酸化ZmNAC84的Ser-113位点, 该位点对于ABA诱导产生的由ZmCCaMK引起的氧化抗性至关重要(Zhu et al., 2016b)。

此外, 向成斌研究组也对植物的抗氧化胁迫进行了相关研究。他们通过筛选激活标签库(activation-tagging library)获得1个百草枯耐受突变体*pqt3*(*paraquat tolerance3*)。该突变体中氧化胁迫应答基因*APX1*和*GPX1*的表达上调, 而*PQT3*基因表达受到氧化胁迫的抑制。*PQT3*基因编码1个E3泛素连接酶。他们利用酵母双杂交技术获得了*PQT3*的互作蛋白*PRMT4b*。该蛋白通过增强*APX1*以及*GPX1*基因的H3R17甲基化, 正向调控这两个基因的表达水平, 从而在植物应答氧化胁迫过程中发挥正调控作用(Luo et al., 2016)。该研究揭示了E3泛素连接酶参与植物响应氧化胁迫的分子机制。

3.3 营养转运及胁迫适应

3.3.1 钾的转运及胁迫适应

钾在植物生长发育过程中至关重要, 在植物细胞中参与了许多生理过程。钾元素占植物干重的2%–10%, 土壤中钾的含量相对较低且具有较大的波动性, 因此植物必须拥有多重K⁺转运系统来吸收土壤中的K⁺。王毅研究组发现, 拟南芥突变体*arf2*在低钾含量的培养基上表现为主根较野生型更长; 在钾充足的培养基上, 这种根伸长的优势则不明显。*ARF2*过表达植株表现为对低钾敏感, 主根较野生型变短。因此认为*ARF2*作为一个转录抑制因子参与拟南芥的低钾调控。在*arf2*突变体中, 尤其在低钾情况下, *HAK5*的表达量显著升高, 而在*ARF2*过表达植株中, *HAK5*的表

达则受到抑制。研究表明, *ARF2*可直接结合到*HAK5*的启动子, 并在K⁺充足的条件下抑制*HAK5*的表达; 低钾处理后*ARF2*则会被磷酸化, 从而消除其与*HAK5*启动子的DNA结合活性, 解除对*HAK5*的转录抑制作用。由此推测在低钾条件下转录抑制因子*ARF2*通过负调控*HAK5*的表达响应低钾胁迫(Zhao et al., 2016f)。

此外, 王毅研究组还筛选了拟南芥*cipk23*突变体, 获得了其抑制突变体*sls1*。图位克隆显示, *sls1*是由于AtKC1编码的蛋白发生了G322D碱基替换引起的功能获得性突变体。该突变体表现为K⁺吸收能力及低钾耐受性提高。结构分析表明, G322在K⁺通道中高度保守, 并在植物Shaker K⁺通道中作为门铰链发挥作用。相较于AtKC1, AtKC1D对AKT1活性的抑制作用更强; 在低钾条件下, 通过AKT1能更强地降低K⁺的渗漏(Wang et al., 2016s)。该研究阐明了CIPK23和AtKC1通过不同方式参与对AKT1的调控, 从而平衡了低钾条件下拟南芥对K⁺的吸收与渗漏。

3.3.2 其它营养元素

氮是植物正常生长发育所必需的大量元素, 而硝酸盐是植物获取氮元素的主要形式。目前人们对植物体利用硝酸盐及相关信号转导过程知之甚少。王勇研究组在拟南芥中克隆到参与调控硝酸盐信号转导的新基因*NRG2*。研究表明, *NRT1.1*在突变体*nrg2-1*和*nrg2-2*根中表达量明显降低, 而叶中*NRT1.8*的表达量增加。用各种浓度的硝酸盐处理后, *nrg2*突变体根中硝酸盐的浓度在任何时间点都明显低于野生型, 说明*NRG2*在硝酸盐信号转导过程中呈组成型发挥作用。qPCR检测和GUS染色显示, *NRG2*主要在根和叶的维管束细胞中表达, 说明*NRG2*主要参与硝酸盐的运输。双突变体表型分析发现, *NRG2*作用于*NRT1.1*的上游, 与*NLP7*位于不同的调控通路上。*NRG2*能直接与*NLP7*在细胞核内互作。*nrg2-2*、*chl1-13*和*nlp7-4*的高通量测序结果也验证了*NRG2*主要参与硝酸盐的信号转导, 与*NRT1.1*位于同一条通路中, 与*NLP7*则存在部分相互独立的功能(Xu et al., 2016b)。该研究解析了*NRG2*在硝酸盐信号转导过程中的重要作用, 加深了人们对植物体内硝酸盐调节机制的了解。

磷是生物体生存必需的元素, 对植物生长发育非常重要。在根部产生和分泌磷酸酶是植物对磷(Pi)缺

乏的响应机制。刘栋研究组发现, THO/TREX复合物(参与mRNA的运输以及miRNA的合成)的一个亚基AtTHO1的缺失突变体根部呈现磷酸酶活性增强的表型。之前有报道表明, 乙烯途径正调控PSI (Pi starvation-induced)磷酸酶活性。在对*attho1*进行乙烯抑制剂处理后, 其根部磷酸酶活性显著降低。此外, *ein2* (乙烯不敏感突变体)也能抑制*attho1*根部高磷酸酶活性表型, 表明AtTHO1通过抑制乙烯途径调节根部磷酸酶活性。另外, AtTHO1也参与miRNA的合成途径。miRNA-seq结果表明, 在Pi缺乏条件下, *attho1*中*miRNA397*、*miRNA398*、*miRNA399*和*miRNA408*积累显著增加。进一步研究发现, *miRNA399OX*与其靶基因*PHO2*的突变体均呈现PSI磷酸酶活性增强的表型, 说明*miRNA399-PHO2*也参与AtTHO1对PSI磷酸酶活性的调控(Tao et al., 2016b)。

铁对植物的生长发育起着极其重要的作用。缺铁是引起人类贫血的主要原因之一, 而植物性食物是人类获取铁的主要来源。因此, 研究植物体内铁的吸收、转运及其调控机制非常重要。余迪求研究组对植物的缺铁响应过程进行了研究, 发现拟南芥转录因子**bHLH34**和**bHLH104**可以通过介导**bHLH38/39/100/101**基因的转录, 从而正调控植物的缺铁响应。证明了**bHLH34**、**bHLH104**和**bHLH105**三个基因的功能相互叠加, 而不冗余, 三者共同参与植物缺铁条件下的胁迫应答(Li et al., 2016n)。

4 发育、代谢与生殖生物学

4.1 植物发育生物学

植物器官大小是重要的农艺性状, 其调控也是一个重要的发育生物学问题。植物器官大小由细胞分裂、分化以及扩展等重要的生物学过程协同决定。在细胞分化和扩展过程中, 常伴随着DNA的核内复制(endoreduplication)。这种只进行DNA复制而不进行细胞分裂的核内复制也被认为是细胞生长的动力。但是, 核内复制决定细胞和器官大小的分子机制目前并不清楚。李云海研究组和李传友研究组合作研究发现*da3-1*突变体具有大的子叶和花瓣等器官, 同时其核内复制水平也显著增加。DA3编码去泛素化酶UBP14蛋白。DA3/UBP14与APC/C E3复合体的负调控因子UVI4直接互作, 协同调控细胞核内复制和器官生长。

DA3与APC/C复合体的正调控因子CCS52A1拮抗地调控核内复制。DA3也调控了APC/C复合体下游的重要细胞周期蛋白CYCA2;3和CDKB1;1的稳定性(Xu et al., 2016g)。该研究揭示了DA3通过与几个细胞周期调控蛋白互作, 从而调控核内复制和决定器官大小的重要机制。此后, 该研究组与国外科学家合作研究发现, 拟南芥*sod3-1*突变体由于拟分生细胞增殖受限, 导致器官变小。SOD3基因编码含有类WD40重复结构域的F-box蛋白SAP。SAP与ASK1/2和CUL1互作形成E3泛素连接酶复合体SCF^{SAP}, 该复合体通过介导转录因子PPD的泛素化降解调控拟分生细胞的增殖和器官大小(Wang et al., 2016x)。该研究揭示了拟分生细胞调控器官大小的新机制, 同时为植物高产育种提供了基因资源。

植物分枝是决定植物株型和作物产量的重要因素。叶片基部叶腋处能形成侧生分生组织, 并产生侧芽。侧芽可进一步发育成侧枝。焦雨铃研究组在前期工作的基础上, 使用叶腋细胞的活细胞成像技术, 发现腋生分生组织的起始需要一群持续表达分生组织标记(shoot meristemless, STM)的分生细胞。STM表达的维持依赖于叶腋生长素的最小值。体内外实验证实, HD-Zip III转录因子家族的REV (REVOLUTA)能直接结合STM, 上调其表达, 从而促进侧生分生组织的起始。研究还发现, REV对STM的调控存在组织特异性, 与表观遗传修饰有关。这些数据支持腋生分生组织起始的一个阈值模型, 其中低水平的STM可保持分生组织能力, 高水平的STM可导致分生组织的起始(Shi et al., 2016)。玉米叶片的数量与着生位置的尺度和适应种植地域环境的指标。田丰研究组利用866株玉米和墨西哥类蜀黍的重组自交系BC2S3对叶片数量与开花时间进行了QTL分析, 发现着生在茎秆上半部分(LA)的叶片数量及开花时间(DTA)主要由1个强效应QTL加上数个弱效应QTLs决定; 而着生在茎秆下半部分(LB)和总体叶片数量(TLN)的遗传结构更加复杂, 由多个微效QTLs共同决定。控制LA与LB的QTLs之间存在较少重叠, 表明这两个性状由不同且可能相互独立的通路调控。通过排列检验, 发现鉴定到的大多数QTLs可作为玉米驯化和改良过程中的重要选择目标(Li et al., 2016c)。该研究为玉米株型和种植区域适应性提供了遗传学证据, 同时LA与LB之

间相互独立的遗传背景有助于育种家在玉米育种过程中对株型进行最优化的改造。

植物组织和器官具有很强的再生能力,而目前人们对植物细胞获得再生能力的机理仍知之甚少。胡玉欣研究组的研究表明,超长链脂肪酸是限制植物中柱鞘类细胞获得全能性和再生能力的重要信号分子。在超长链脂肪酸合成存在缺陷时,拟南芥中柱鞘细胞形成愈伤组织的能力明显增强;外施超长链脂肪酸则能抑制中柱鞘细胞脱分化形成愈伤组织。进一步研究表明,超长链脂肪酸或其衍生物可能作为特异的信号物质,通过抑制细胞分生能力重要调控因子ALF4 (*aberrant lateral root formation 4*)的表达,抑制中柱鞘类细胞形成愈伤组织,从而调控植物器官的再生能力(Shang et al., 2016)。该研究揭示了超长链脂肪酸及其衍生物能作为信号分子参与细胞命运与再生过程的调控,对了解正常发育条件下动、植物体细胞命运的调控有重要启示,也对改进种质扩繁和转基因技术具指导意义。另外,徐麟研究组以拟南芥叶片外植体的不定根再生过程为研究体系,对植物器官再生进行了研究。他们发现,WOX家族成员WOX11/12能直接激活WOX5/7的表达,进而促进不定根再生过程中根原基的发育。组织时空表达实验证明,WOX11/12在早期根祖细胞建成时期表达,而WOX5/7在根原基起始时期开始表达,WOX11/12和WOX5/7的表达在时空上存在很好的连续性。*wox5-1*和*wox7-1*单突变体以及双突变体的叶片外植体不定根再生率和数目显著下降。WOX5/7是不定根原基起始以及根顶端分生组织干细胞池确立所必需的。ChIP和烟草瞬时表达实验证明,WOX11/12可直接结合WOX5/7启动子区特定的顺式作用元件,进而激活WOX5/7的表达。因此,认为WOX11/12通过诱导WOX5/7的表达促进根祖细胞向根原基细胞的命运转变。生长素在根再生发育中起着重要作用。生长素调控可能位于WOX5/7的上游,且WOX11/12促进WOX5/7的表达依赖于生长素的极性运输(Hu and Xu, 2016)。

蛋白质的异戊烯化属于一种翻译后修饰,可影响底物蛋白在细胞内的分布和互作。异戊烯化修饰在植物顶端分生组织发育等过程中起重要作用。拟南芥PLP (*PLURIPETALA*)基因编码异戊烯化修饰酶的 α 亚基。张彦研究组发现PLP正调控根毛的长度和密度。*plp-3*突变体根毛密度明显低于野生型,根毛长度

显著短于野生型。细胞生物学和生化实验表明,在*plp-3*突变体中,被异戊烯化修饰的ROP2蛋白定位在细胞膜上的量明显减少,而在细胞质中的量明显增加;且受ROP2蛋白调控的下游细胞活动,如肌动蛋白微丝的动态组装等受到影响。GTP解离抑制因子SCN1是ROP2的调节因子,在细胞极性生长中起重要作用,SCN1的缺失会导致根毛多个起始。通过构建双突变体*plp-3/scn1-1*,发现*plp-3*能抑制突变体*scn1-1*根毛的多个起始。进一步研究表明,ROP2蛋白的稳定性在双突变体中受到破坏,且含量也明显降低。同时ROP2蛋白也受棕榈酰化修饰,棕榈酰化转移酶PAT24的突变体*tip1-4*具有根毛分叉的表型。双突变体*tip1-4/plp-3*则没有根毛分叉的表型,暗示异戊烯化和棕榈酰化两种修饰方式协同调控了根毛的极性生长(Chai et al., 2016)。该研究初步揭示了异戊烯化、棕榈酰化和SCN1协同调控ROP2蛋白的定位及稳定性,进而调控根毛的起始和生长的分子机制。

细胞壁是存在于植物细胞外围的一层厚壁,主要成分是纤维素和果胶。因此,植物细胞壁中的纤维素可较大批量用于生物质纤维合成。陈少林研究组与国外科学家合作,发现了纤维素合成酶关键位点磷酸化调控纤维素微纤丝双向合成的机制,并构建出新的细胞壁分子调控机制模型。基于研究结果及调控模型,他们提出影响纤维素合成酶磷酸化状态的植物生理环境和逆境信号,均可能导致对植物细胞壁生长发育过程的调节和控制(Chen et al., 2016f)。该发现对于探索纤维素和植物细胞壁的合成调控机制及合理开发利用生物资源提供了理论指导。植物细胞壁内填充和附加了木质素,从而增加了细胞壁的硬度。木质素是由木质素单体形成的一种复杂酚类聚合物,主要位于纤维素纤维之间,通过形成的交织网来硬化细胞壁,起到抗压作用。在陆地植物中,木质素单体的糖基化修饰广泛存在。然而,该糖基化修饰与细胞壁木质化的关系及其如何发挥作用仍然未知。侯丙凯研究组发现,UDP-糖基转移酶UGT72B1突变体*ugt72b1*的花梗中木质化加重且异位化,造成植株生长延缓和花青素积累。他们指出,UGT72B1可催化木质素单体的葡萄糖共轭,特别是松柏醇和松柏醛的葡萄糖共轭,说明由UGT72B1催化的木质素葡萄糖化是正常细胞壁木质化的必要条件(Lin et al., 2016b)。该研究揭示了糖基转移酶基因在植物体内调节细胞壁木质

化的分子机制。

精确的细胞周期调控对植物的生长发育至关重要。E2F/DP复合物是物种间保守的细胞周期因子，通过控制相关基因的表达影响细胞周期转换。阳成伟研究组发现拟南芥SUMO连接酶AtMMS21 (Methyl Methanesulfonate Sensitivity Gene21)基因的缺失导致细胞周期紊乱和根发育缺陷; AtMMS21通过E2Fa/DPa信号通路调控细胞周期。通过筛选发现, DPa与AtMMS21存在特异性互作, 而且DPa是AtMMS21介导的SUMO化修饰的底物。AtMMS21影响E2Fa与DPa的互作及其复合物在细胞内的定位。该研究表明, AtMMS21通过物理竞争和SUMO化修饰影响E2Fa/DPa复合物的形成, 从而调控植物的细胞周期(Liu et al., 2016I)。该研究揭示了蛋白质翻译后修饰参与植物细胞周期调控的分子机理。

根的生长由根顶端分生组织维持。根尖静止中心(QC)存在于根顶端分生组织中, 其周围的干细胞在干细胞龛中。ROS最初被认为是有毒的副产物, 但现在已被确认为是调节细胞生长和分化的第二信使。对动物的研究表明, ROS在调控干细胞的维持和分化过程中发挥重要作用。低水平的ROS有利于干细胞的维持, 高水平的ROS则促进干细胞的分化。在植物中, QC周围适宜的ROS稳态可维持QC和远端根尖细胞处于未分化状态。高水平或低水平的ROS都会导致QC细胞的分裂和远端根尖细胞的分化。丁兆军研究组发现, 拟南芥线粒体定位的三磷酸水解酶APP1通过调控ROS的稳态, 参与根尖干细胞微环境的维持(Yu et al., 2016e)。该研究为进一步阐释ROS稳态调控干细胞的分子机理提供了新证据。

固醇是真核生物膜系统的重要组分, 在细胞的生命活动和植物生长发育中具有重要作用。拟南芥固醇合成途径上游酶的编码基因突变会造成胚发育缺陷的表型, 但其分子机制并不清楚。门淑珍研究组研究了拟南芥固醇C-4-甲基氧化酶2 (Sterol C-4-Methyl Oxidase2, SMO2)亚家族的功能。该亚家族有SMO2-1和SMO2-2两个成员, 特异地以4-甲基固醇为底物, 将C-4甲基氧化成羧基。研究发现, *smo2-1/smo2-2*双突变体胚是致死的, 其胚的形态类似于生长素缺陷突变体, 且与野生型相比, 双突变体胚中*DR5_{rev}:GFP*和*PIN1-GFP*的信号减弱并分布异常。外源施加生长素或提高内源生长素的水平都能部分回复双突变胚

致死的表型(Zhang et al., 2016s)。该研究证明了植物固醇通过生长素相关的机制影响胚的发育。姚家玲研究组以水稻为材料进行了类似研究。他们从水稻中分离克隆了*OsFIE1 (Fertilization-Independent Endosperm 1)*基因, 研究了其在水稻种子发育过程中的功能, 发现该基因在胚乳中特异表达。相对于野生型, *OsFIE1*基因的突变体胚的发育延迟, 糊粉层细胞偏小, 且种子的总蛋白变少。此外, 他们还发现*OsFIE1*的信使RNA与印迹多梳基因家族(PcG)成员*OsiEZ1*和*OsCLF*在内种皮富集。蛋白免疫印迹分析证明, *OsFIE1*与*OsiEZ1*和*OsCLF*在胚乳中形成了*OsFIE1-PcG*复合体。该复合体通过影响营养代谢与甲基化来调控水稻胚乳和胚的发育(Huang et al., 2016e)。这一研究结果为谷类作物的胚胎和种子发育研究提供了新的理论支持。

开花是植物从营养生长到生殖生长转折的关键, 具有很强的可塑性。向凤宁研究组发现, 转录因子*WRKY71*通过加快茎尖分生组织向花序分生组织转变进而促进拟南芥开花。研究显示, *WRKY71*相对独立于传统开花调控途径, 通过直接上调开花关键基因*FT*和*LFY*的表达来促进开花(Yu et al., 2016h)。长日照下, *GA*和光周期信号互作调控植物开花, 但其互作的调控机制仍不清楚。余迪求研究组发现, *GA*诱导成花素基因*FT*的表达依赖于光周期信号途径中的关键转录因子CO蛋白。*DELLA*蛋白与CO蛋白互作抑制其转录激活功能, 进而抑制*FT*基因的表达。*GA*信号促使*DELLA*蛋白降解从而促进*FT*基因的表达, 调控植物开花(Wang et al., 2016f)。该研究揭示了长日照下*GA*与光周期信号协同调节植物开花的分子机制。

拟南芥花瓣是研究器官形态的一个很好的模式系统, 然而调控花瓣各向异性生长与最终形态形成的分子机制还不清楚。林德书研究组发现, 鸟苷酸交换因子*SPIKE1*激活小G蛋白ROP2、ROP4和ROP6, 通过影响微管骨架组织与表皮细胞形态来调控花瓣器官各向异性生长与最终形态(Ren et al., 2016)。该研究揭示了花瓣生长与形态的信号调控机理, 对理解器官各向异性生长与形态建成的分子调控机制具有指导意义。

4.2 植物代谢生物学

植物代谢物具有广泛的多样性, 且常被视为基因与表型之间的桥梁。罗杰研究组在前期水稻叶片及玉米籽

粒代谢组研究的基础上, 又开展了水稻种子代谢及农艺性状的遗传研究, 发现水稻代谢物的遗传调控存在明显的组织特异性, 且这种特异性部分受到等位基因组织特异性表达的控制。基于此, 该研究组利用水稻和玉米在遗传定位效力及定位精度方面互补的特点, 通过比较全基因组关联分析, 确定了近20个新的控制水稻种子代谢物含量的候选基因, 并验证了部分基因的功能。此外他们还通过对水稻籽粒性状及代谢性状“共调控”的平行全基因组关联分析, 成功克隆并鉴定了部分同时影响代谢和农艺性状的基因(Chen et al., 2016j)。该研究成果不仅促进了作物代谢物遗传及生化调控的探索, 还丰富了解析作物复杂性状的手段。

种子成熟时, 储藏物质在种子中积累。长期以来, 拟南芥一直是研究种子油体沉积的模式材料。然而, 这一过程的调控机理尚不清楚。王水研究组分离到拟南芥低油突变体*loo1* (*low oil1*)。图位克隆和遗传互补实验证明, *LOO1*是*HISN1A* (*HISTIDINE BIOSYNTHESIS NUMBER 1A*)基因。*HISN1A*催化组氨酸合成的第1步反应。*hisn1a*突变体种子含油脂量显著减少, 蛋白质含量显著增加, 同时表现出发育缺陷表型, 如根系短和植株矮小等, 表明*HISN1A*不仅调控种子油脂积累和油脂-蛋白质平衡, 而且影响植物的发育。转录谱分析表明, β -氧化是位于*HISN1A*下游的主要代谢途径, 其在*hisn1a*突变体中显著升高, 而在35S:*HISN1A*转基因植株中降低。植物种子储存的油脂通过 β -氧化降解, 此过程受ABA信号调控。另外, 他们还发现His可激活ABA合成基因, 进而提高ABA含量。外源ABA可回复*hisn1a*突变体表型, 而ABA合成关键酶基因*DEFICIENT2*的突变可阻断His对 β -氧化的调控, 表明ABA介导His调控 β -氧化(Ma and Wang, 2016)。该研究证明了ABA的生物合成与 β -氧化2条途径促进了种子油脂的积累。

丹参酮(tanshinone)是一种重要的植物次生代谢物, 其活性成分为萜类化合物。细胞色素P450 (CYPs)家族在萜类化合物结构多样性形成方面发挥重要作用, 但由于其在植物基因组中的数量庞大且其底物与产物难以分离, 目前对其功能的研究还十分欠缺。黄璐琦研究组对CYP家族的2个成员CYP76AH3和CYP76AK1进行了功能鉴定, 发现它们在丹参酮生物合成途径中发挥重要作用。研究表明, 这2个基因的表达模式与已知其它丹参酮合成途径相关基因

非常相似。CYP76AH3可在2个不同的碳活性位点对铁锈醇(ferruginol)进行氧化, CYP76AK1则可在中间产物的C-20位置进行羟化, 目的是将铁锈醇转变成丹参酮。进一步将这2个CYPs基因整合到前期构建的高产铁锈醇的酵母工程菌中, 获得了能同时生产6种二萜产物的酵母工程菌(Guo et al., 2016c)。该研究为丹参酮相关P450基因发掘和生物合成途径解析奠定了基础。

花青素是一种水溶性色素, 属酚类化合物中的类黄酮, 广泛存在于开花植物中。前人的研究发现, 葡萄糖可诱导花青素的积累。然而, 此过程所涉及的分子机制仍然未知。郝玉金研究组发现, 苹果己糖激酶MdHXK1参与探测外源葡萄糖并调节花青素的生物合成。体外和体内实验表明, MdHXK1可直接与花青素相关的bHLH转录因子(TF) MdbHLH3互作, 并在其Ser361位点将其磷酸化, 以响应糖信号。Hexokinase_2结构域和信号肽对MdHXK1介导的MdbHLH3磷酸化至关重要。磷酸化修饰可稳定MdbHLH3蛋白, 并可增强花青素生物合成基因的转录, 从而增加花青素的生物合成。进一步转基因分析表明, MdHXK1可通过调节MdbHLH3部分控制葡萄糖诱导的花青素积累(Hu et al., 2016b)。该研究结果对解析葡萄糖传感器HXK1调节花青素积累的机制提供了新见解。此外, 郝玉金研究组还对花色苷和其它次生代谢产物的液泡转运机理进行了探索, 发现苹果转录因子MdMYB1可与编码液泡质子泵(vacuolar H⁺-ATPase, VHA)的B亚基基因(*MdVHA-B1*和*MdVHA-B2*)的启动子结合, 并激活其表达, 从而增强VHA的活性。MdMYB1/10可通过调控*MdVHA-B1*和*MdVHA-B2*的表达, 控制细胞pH值和花色苷的积累。通过RNA-seq分析, 他们还发现了一些与质子泵和花色苷等转运至液泡有关的MdMYB1/10靶基因。该研究表明, MYB转录因子除能直接调控花青素苷合成外, 还能直接调控液泡转运系统, 从而调节植物器官着色和细胞pH值(Hu et al., 2016a)

另外, 赵剑研究组对植物花色苷和原花色苷合成中MBW (MYB-basic helix-loop-helix (bHLH)-WD-40)三元复合体的调控作用进行了研究, 发现豆科模式植物蒺藜苜蓿中的bHLH转录因子MtTT8是调节花色苷和PA合成的MBW三元复合体中的核心成员。与野生型相比, 突变体*mttt8*种皮透明, 花色苷和

PA含量低。MtTT8可回复拟南芥 $tt8$ 中花色苷和PA的合成。同时,超表达MtTT8也可回复蒺藜苜蓿 $mttt8$ 突变体中花色苷和PA的合成。转录组和代谢谱分析表明,MtTT8调节花色苷和PA合成途径相关结构基因的表达。由此推测MtTT8可能分别与MtPAR和MtWD40互作,形成调控复合物,分别激活PA和花色苷合成途径相关结构ANR (anthocyanidin reductase)及ANS (anthocyanidin synthase)基因的启动子而发挥作用(Li et al., 2016f)。

4.3 植物生殖生物学

有花植物的受精过程起始于亲和性的花粉粒落在柱头,经过吸附和水化过程后萌发出花粉管,随后花粉管生长穿过柱头,进入雌蕊的引导组织,并最终被吸引进入胚囊,完成双受精。这一过程需要雌雄双方之间大量的信号交流,而其中花粉管与柱头细胞之间的信号如何进行交流还知之甚少。张宪省研究组分离到拟南芥非醇解型蔗糖激酶复合体(SnRK1 complex)调节亚基KIN $\beta\gamma$ 的突变体。该突变体花粉能在培养基上萌发,但不能在柱头表面萌发。突变体花粉中线粒体和过氧化物酶体数量降低且结构异常。另外,突变体的ROS水平下降。进一步研究表明,SnRK1复合体通过控制花粉的ROS信号在花粉柱头识别中起作用(Gao et al., 2016f)。该研究揭示了来自花粉粒内部的信号参与调控花粉在柱头表面的水合过程。瞿礼嘉研究组也对该问题进行了探讨,他们发现VPS41在拟南芥花粉管与柱头细胞之间的信号交流过程中发挥重要作用。VPS41是一个液泡分选蛋白,是细胞内吞途径中的重要成员,参与将胞外信号分子及其它物质从细胞膜运进液泡或其它亚细胞区间内进行降解两个生物学过程。他们研究发现,如果没有VPS41蛋白,拟南芥的花粉管在人工培养基上可正常生长,但却不能穿入柱头。进一步实验发现,在拟南芥花粉管中VPS41参与控制从晚期内吞体到液泡的内膜运输过程(Hao et al., 2016a)。该研究揭示了VPS41介导的晚期内吞途径对植物的有性生殖过程具有非常重要的作用,也为未来最终鉴定出控制花粉管-柱头互作的信号分子奠定了基础。

花粉管极性生长涉及极性的建立和维持,小G蛋白ROP是极性维持的重要信号分子。GDIs作为小G蛋白ROP的调控因子,对ROP在花粉管顶端的定位

与活性调控起重要作用。张彦研究组利用基因突变手段,发现GDIs通过调节活性ROP在生长中花粉管顶端的动态定位,从而调控微丝的排列方式、细胞的内吞与外排以及细胞壁的建成,进而调控花粉管的极性和导向性生长(Feng et al., 2016b)。此外,该研究组还发现适配蛋白复合体1(AP-1)的 μ 亚基HAPLESS 13通过囊泡运输途径介导类受体激酶SUB的亚细胞定位,从而调控胚珠的发育。AP-1 μ 突变体胚珠发育异常,导致胚囊外露,且不能产生七细胞八核结构,使得胚珠对花粉管的吸引降低,造成雌性不育(Wang et al., 2016i)。该研究为理解胚珠及珠被细胞控制的雌配子体发育提供了新线索。多年的研究表明,花粉管顶端质膜 Ca^{2+} 通道通过介导和调控胞外 Ca^{2+} 内流来调控花粉管顶端 $[Ca^{2+}]$ 梯度的动态变化,并进一步调控花粉管的导向。但目前该 Ca^{2+} 通道的遗传身份尚不明确。王永飞研究组深入研究后发现,CNGC18 (cyclic nucleotide-gated channel 18)是一个在拟南芥花粉管导向中发挥主要作用的花粉管顶端质膜 Ca^{2+} 通道(Gao et al., 2016d)。该研究为解析整个花粉管导向信号调控网络奠定了基础。

花药壁组织(尤其是最内层的绒毡层)在花粉发育过程中起重要作用。张大兵研究组发现,水稻 Ca^{2+} 结合蛋白OsDEX1 (Defective in Exine Formation 1)是绒毡层细胞适时降解和花粉发育所必需的(Yu et al., 2016d)。该研究表明,OsDEX1在绒毡层细胞和花粉形成发展中具基础性作用。目前,有多个调控花粉壁原料物质(孢粉素)的合成代谢基因具有在绒毡层表达的特性。其中,细胞色素P450家族基因CYP703A2能催化脂肪酸链的羟化,但它们在绒毡层中的表达调控机制仍不清楚。杨仲南和朱俊研究组发现,拟南芥花药绒毡层特异表达的MYB家族转录因子MS188/MYB103/MYB80能与其上游bHLH转录因子AMS互作,直接结合到CYP703A2启动子的特异顺式元件上,从而激活CYP703A2的表达(Xiong et al., 2016)。该研究为深入解析绒毡层调控花粉壁合成机制奠定了基础。此外,郭毅研究组还对花粉外壁层的发育机制进行了探索。他们发现拟南芥中COPII包被蛋白AtSEC31B介导了绒毡层细胞中COPII包被的囊泡运输。其功能缺失突变体通过影响顺向性囊泡运输,引起绒毡层细胞中绒毡层小体和造油体异常,从而影响花粉外壁层发育(Zhao et al., 2016b)。该研究表明植

物细胞中COPII囊泡运输复合体在绒毡层分泌途径中具有重要作用。

合子激活是植物新生命的起始。在植物双受精过程中,来自花粉管的2个精细胞分别与卵细胞和中央细胞的极核融合,经过分裂与分化形成胚胎和胚乳。尽管已有关于影响合子分裂基因的报道,但其调控机制尚不明确。刘春明研究组通过遗传学筛选获得多个合子致死突变体,对其中*zyg1* (*zygote-arrest 1*)的研究结果显示,蛋白降解APC/C复合体APC11亚基调控合子激活。APC11主要在胚胎和胚乳等细胞分裂活跃的部位表达,其突变造成cyclinB1在胚胎和胚乳中累积。进一步研究发现,APC11具有泛素修饰酶活性,并可直接泛素修饰和降解CYCB1;1。在胚胎中表达不能被降解的CYCB1;1的转基因植物呈现与*zyg1*突变体相似的合子败育表型(Guo et al., 2016d)。以上结果表明,APC/C复合体通过调控细胞周期蛋白CYCB1;1的降解来启动植物的合子激活。

双子叶植物受精后,合子进行不等分裂,形成1个小的顶细胞和1个大的基细胞。顶、基细胞具有截然不同的分裂模式与发育命运。一般认为,合子不均等分裂在顶、基细胞发育命运决定方面起至关重要的作用,但迄今仍缺乏令人信服的证据。合子分裂面方向和位置的改变都可影响不等分裂的形式。目前,已发现若干参与调控合子分裂面位置的基因,可对调节合子分裂方向的因子却几无报道。孙蒙祥研究组与傅纓研究组合作,在模式植物烟草合子的cDNA文库中发现1个在精、卵细胞中不表达,受精72小时后激活表达的*NtDRP*基因。该基因编码1个由677个氨基酸组成的dynamamin家族蛋白,在早期胚胎特异表达,随着胚胎的发育,在64胞胚以后表达量逐渐降低。*NtDRP*是一个微管结合蛋白,在周质微管、早前期带微管、纺锤体和成膜体4种形式的微管列阵上均有分布。*NtDRP*的表达下调使微管聚合受到影响,从而导致微管组织和排布紊乱,使合子分裂时成膜体排列方向改变,并最终改变细胞板的伸展方向,致使合子分裂方向改变,进一步顶、基细胞的发育命运出现异常,无法分化出典型的顶细胞和基细胞区域,并可形成裂生多胚,最终导致胚胎败育(Zhao et al., 2016e)。该研究说明细胞板定位与方向调控对顶、基细胞发育命运和胚胎模式建成具有重要意义。

减数分裂是真核生物配子形成过程中一种特殊

的细胞分裂方式。在减数分裂过程中,同源染色体之间发生了一系列复杂的事件,包括同源染色体配对、联会、重组及分离等。对酵母和拟南芥等一系列模式生物的研究发现,减数分裂保守基因*DMC1*主要参与配对与重组过程。该基因突变会导致同源染色体不能正常配对,进而随机分配,表现出不育症状。但该基因在水稻中的功能尚不清楚。程祝宽研究组通过同源克隆鉴定出2个保守的水稻*DMC1*基因(*OsDMC1A*和*OsDMC1B*)。研究发现这2个基因功能冗余,单一基因突变并不影响减数分裂的正常发生。只有当2个基因同时突变,才会导致减数分裂过程中大量单价体的形成。免疫细胞学观察显示,水稻*DMC1*的功能缺失并不影响减数分裂同源重组早期蛋白的定位,但会使重组晚期蛋白*OsHEI10*在染色体上的定位大量减少。水稻*DMC1*基因突变不影响减数分裂早期同源染色体的同源搜寻和配对,但会导致联会复合体的组装异常,这与在酵母和拟南芥等模式生物中的研究结果完全相反(Wang et al., 2016h)。该研究揭示了*DMC1*基因在水稻中的特殊功能,为深入理解减数分裂同源重组调控的分子机制奠定了坚实的基础。此外,他们还发现油菜*MS5*基因通过调控性母细胞减数分裂进程影响配子发育,并最终控制植株的育性(Xin et al., 2016)。该研究解析了油菜*MS5*基因调控育性的分子机制,为油菜杂交育种提供了新知识。

另外,程祝宽研究组还研究了保障同源重组,避免减数分裂DNA双链断裂(double-strand break, DSB)通过其它非精确途径进行修复的机制,揭示了*RAD1*在植物减数分裂中的功能。他们发现*RAD1*参与水稻减数分裂DSB修复。*RAD1*突变导致减数分裂细胞中出现非同源染色体间黏连和染色体碎片。进一步研究表明,*RAD1*突变引起的染色体黏连不依赖于*DMC1*的功能,而主要来源于*KU70*介导的NHEJ途径。*RAD1*能与*RAD9*和*HUS1*互作,形成9-1-1复合体,共同参与保障水稻减数分裂同源重组(Hu et al., 2016d)。该研究为深入理解同源重组保障机制奠定了基础。梁婉琪研究组也对减数分裂过程进行了研究。他们通过对1个F-box蛋白基因*MOF*进行克隆和功能分析,揭示了蛋白泛素化途径在水稻雄性性母细胞减数分裂过程中的重要作用。水稻*mof*突变体的雄性孢母细胞不能进行正常的减数分裂,细线期不能形成端粒束,同源染色体不能完成配对和同源重组等过程。

雄性孢母细胞发育停滞在减数分裂I粗线期之前,随后DNA发生碎片化,促发细胞凋亡导致完全的雄性不育。水稻减数分裂过程中,同源染色体的配对和重组依赖DSB的形成与修复。该研究证明,*MOF*突变可以影响DSB修复相关蛋白在染色体上的定位,导致DSB修复无法完成(He et al., 2016)。这项研究工作为深入解析泛素化途径在植物减数分裂中的调节功能提供了新线索。

在高等植物雄性配子发育过程中,减数分裂后的小孢子经不对称分裂产生了形态和命运截然不同的小孢子:大的营养细胞和小的生殖细胞。后者位于营养细胞内,具有高度凝聚的染色质,经有丝分裂产生2个精细胞。目前,不对称分裂子细胞命运决定的机制尚不清楚。王台研究组通过建立百合营养、生殖和精细胞核的分离方法,分离了不同细胞核,制备了组蛋白,并比较这些细胞之间组蛋白的差异。结果显示,32个组蛋白变体中有5个H1变体、2个H2B变体、1个H3变体和1个H4变体,它们仅在生殖细胞和精细胞中存在;并发现生殖细胞和精细胞有相似的组蛋白表达谱及H3翻译后修饰模式,但与营养细胞显著不同。该结果表明,不对称有丝分裂之后的2个子细胞各自建立了不同的组蛋白模式,这种差异有可能是生殖细胞和精细胞个性特征建立的基础(Yang et al., 2016e)。该研究为解析生殖细胞和精细胞发育机制奠定了基础。雄配子的功能对双受精的成功至关重要。过去近20年的研究表明,雄配子产生维持其功能的复杂转录本,参与调控雄配子的发育、双受精过程以及胚胎早期发育,但这些基因表达的调控机理仍不明确。苟小平研究组分析了拟南芥精细胞表达基因*PzIPT1*的启动子序列,鉴定到两类顺式调控元件。其中一个为细胞分裂素依赖性蛋白结合基序CPB (cytokinin-dependent protein binding),调控*PzIPT1*响应细胞分裂素。另一个则为雄配子选择性激活元件MGSA (male gamete selective activation),该元件由2个6 bp重复基序组成,决定*PzIPT1*在精细胞中的特异表达,广泛存在于在拟南芥精细胞中表达的基因启动子中(Zhang et al., 2016k)。

5 蛋白质组学分析

玉米籽粒中最主要的储藏蛋白是醇溶蛋白。该蛋白由

多基因编码,是玉米蛋白品质的重要决定因素。但目前仅鉴定到少数的转录因子,如O2 (*Opaque2*)等,难以解释全部醇溶蛋白基因的转录调控机制。宋任涛研究组鉴定到1个新的醇溶蛋白转录因子ZmMADS47。该转录因子与已知的转录因子O2互作,共同调控22 kDa和19 kDa的 α 类以及50 kDa的 γ 类醇溶蛋白基因的表达。ZmMADS47的转录活性依赖于蛋白互作后的构象改变。单独存在时,ZmMADS47并不具备转录激活活性;只有与O2互作后,其转录活性才被激活(Qiao et al., 2016)。此外,该研究组还克隆了玉米经典突变体O10 (*Opaque10*)的基因。研究发现该基因编码一个禾本科植物特有的新蛋白——O10。该蛋白具有一些新颖的结构域,包括中部的7个重复序列、C端的跨膜结构和N端的未知序列。O10蛋白在胞质中合成,之后定位到内质网,最终转运并积累到蛋白体。在此过程中,O10蛋白与16 kDa和22 kDa醇溶蛋白互作,并与另一个蛋白体膜蛋白FI1互作,从而在蛋白体内部形成1层由16 kDa、22 kDa醇溶蛋白及O10蛋白共同构成的夹心层结构。此夹心层结构稳定了蛋白体的球形结构(Yao et al., 2016a)。该研究不仅发现了新的蛋白体功能蛋白,而且阐释了醇溶蛋白在蛋白体内特征分布的分子机制。

高等植物中,叶绿体和线粒体基因转录本含有一定数量的II型内含子,它们需经过精确的剪接才能翻译成有功能的蛋白。谭保才研究组与国内合作者研究发现,P型三角状五肽重复蛋白Emp16是玉米线粒体nad2的第4内含子剪接、复合体I组装及其种子发育所必需的。EMP16的突变导致胚胎发育缺陷、胚乳发育推迟以及基底胚乳转移层细胞分化缺陷,从而导致种子死亡。EMP16定位在线粒体,且在玉米雌穗、花丝和花粉等主要组织中均有表达。RT-PCR结果显示,emp16中不含nad2转录产物。对未剪接的转录产物分段进行RT-PCR分析,发现nad2的第4内含子未进行剪接,说明EMP16是nad2第4内含子剪接所必需的。Nad2是L型复合体I中重要的膜亚基,进一步研究发现,emp16中线粒体呼吸复合体I减少且活性降低,而复合体III和IV活性增强,蛋白Cyt1c、Cox2和ATPase大量累积,说明Nad2的缺失减少了复合体I的积累和组装,但可通过增加其它复合体来平衡质子梯度(Xiu et al., 2016)。

LIR1 (*LIGHT-INDUCED RICE1*)编码1个定位于

叶绿体的功能未知蛋白, 分子量为13 kDa。莫肖蓉研究组利用免疫亲和沉淀-液相质谱(IP-MS)技术鉴定分离出2个与LIR1蛋白互作的LFNR (LEAF-TYPE FERREDOXIN-NADP+OXIDO-REDUCTASE) 蛋白(L-FNR1和LFNR2)。研究表明, LIR1不仅能与LFNR蛋白互作, 还能与TIC62及TROL蛋白互作, 之后4种蛋白形成大分子的类囊体蛋白复合体, 从而锚定LFNR到类囊体膜上。进一步研究表明, LIR1蛋白可增加LFNRs蛋白对TIC62的亲合性, 且光诱导LIR1蛋白的降解伴随LFNR蛋白从叶绿体类囊体膜上解聚下来。LIR1蛋白的缺失可导致该大分子类囊体复合体的积累显著减少, 但LFNR总蛋白含量并未发生变化。以上结果说明, LIR1蛋白可以调控LFNR在类囊体膜上的锚定, 并且这种调控作用依赖于光(Yang et al., 2016b)。

6 叶绿体发育与光形态建成

6.1 叶绿体发育与光合作用

叶绿体是高等植物进行光合作用的场所, 类囊体分布在叶绿体基质中。类囊体膜定位的叶绿体ATP合成酶使用光合作用电子传递过程中产生的质子动力势使ADP转变为ATP。尽管叶绿体ATP合成酶由20多种蛋白组成, 但其生物合成机制仍不清楚。彭连伟研究组通过筛选拟南芥的ATP合成酶突变体, 发现1个新的突变体***bfa3*** (biogenesis factors required for ATP synthase 3), 该突变体的叶绿体ATP合成酶亚基的水平降至野生型的25%。体外标记实验结果显示, ATP合成酶的CF1组装效率在***bfa3***突变体中较野生型明显降低, 由此说明BFA3对CF1的组装至关重要。进一步研究表明, BFA3编码一种保守的叶绿体基质蛋白, 该蛋白可与CF1亚基特异性互作, 且CF1亚基多个高度保守的氨基酸残基对BFA3-CF1互作是必需的, 表明BFA3与CF1存在共进化关系。该研究结果表明, BFA3在CF1亚复合物合成过程中扮演了分子伴侣的角色, 通过它实现CF1与其亚基的结合(Zhang et al., 2016n)。

蓝藻的NADPH脱氢酶复合体1 (NADPH dehydrogenase, NDH-1)位于类囊体膜上。该复合体由多个亚基组成, 是围绕光系统I (PSI)的环式电子传递(NDH-CET)链中的重要电子传递体。马为民研究组报

道了集胞藻(*Synechocystis* sp. strain PCC 6803)中依赖NDH-1的2个缺乏***sl10272*** (*ndhV*)基因的突变体。该基因编码的蛋白与拟南芥中NdhV高度同源。研究表明2个突变体对热敏感, 基因突变不影响NDH-1复合体装配、CO₂吸收以及细胞呼吸, 但NDH-CET的活性下降。进一步分析表明, NdhV能与蓝藻中的另一个NDH-1复合体中的铁氧还蛋白亚基NdhS互作。由于缺乏NdhV, NdhS与还原态Fd结合的稳定性下降, 导致NDH-CET的活性降低(Gao et al., 2016c)。他们获得的另一个突变体***sl11471***则编码CpcG2 (PSI特异天线的连接蛋白), CpcG2基因突变严重影响NDH-1依赖的循环电子传递过程。研究表明, 可能存在一种新型的NDH-1L-CpcG2-PSI超复合体, 该超复合体在CpcG2缺失突变体、PSI减少突变体及诸多其它缺失NDH-1L或NDH-1M的株系中均不存在。免疫共沉淀(CoIP)及Pull-down实验证明, CpcG2与超复合体的形成和稳定有关。进一步研究发现, CpcG2缺失可导致NDH-1L及其降解产物NDH-1M不稳定, 并且功能性PSI中心的数量显著减少。这一结果与CpcG2参与NDH-1依赖的循环电子传递调控推测相吻合。然而, CpcG2的缺失对呼吸没有影响。因此, NDH-1L-CpcG2-PSI超复合体的形成可能有助于PSI的循环电子传递(Gao et al., 2016b)。

另外, 马为民研究组还发现, 细胞质蛋白Ssl-3829作为组装因子在NDH-1复合体亲水臂的装配中发挥重要作用。他们通过对集胞藻***ssl3829***突变体的研究, 发现该蛋白与另一个组装因子Ssl1097一起, 调节300 kDa的转换组装中间体NAI300, 以实现在NDH-1复合体亲水臂的装配工作(Wang et al., 2016p)。该研究为深入理解光合作用的电子传递方式奠定了基础。米华玲研究组通过在集胞藻6803构建***ndhN***、***ndhO***、***ndhH***和***ndhJ***四缺失突变体, 发现除***ndhO***外的***ndhN***、***ndhH***以及***ndhJ***均严重影响NDH-1亲水亚基在类囊体膜上的积累, 进而导致NDH-1MS、NDH-1MS'及NDH-1L解体, 最终严重影响植物的生长。而***NdhO***的缺失仅影响pH6.5条件下植物的生长。在细胞质中, ***NdhH***或***NdhJ***缺失突变将导致由NdhH、NdhJ、NdhK及NdhM组成的NDH-1组装中间产物的积累受阻。推测NdhN、NdhH及NdhJ在NDH-1复合体的稳定和活性方面发挥作用, NdhO则在无机碳缺乏条件下集胞藻生长时发挥作用(He and Mi,

2016)。

质体是植物细胞合成代谢中最主要的细胞器,包括叶绿体和有色体等。质体中含有独立于细胞核的质体基因组。核糖体RNA加工对于质体核糖体的生物合成至关重要,但其机理并不清楚。黄继荣研究组发现了1个与23S–4.5S rRNA双顺反子成熟相关的调控因子SOT1 (SUPPRESSOR OF THYLAKOID FORMATION1)。该因子定位于质体,属于三角状五肽重复(plastid-localized pentatricopeptide repeat, PPR)蛋白,具有1个小的MutS相关结构域。SOT1功能缺失表现为叶绿体发育迟缓,叶片色斑受抑制及23S与4.5S核糖体加工异常。通过对SOT1的PPR基序的序列进行预测分析,发现SOT1结合位点可能为23S–4.5S rRNA的双顺反子前体的5'端,且该结果已通过EMSA实验以及位点缺失等实验得到证实。同时,在*sot1*突变体中,超过50%的23S–4.5S rRNA双顺反子存在缺失或加工异常的5'与3'端,且从5'端前体正常释放的内源性核苷酸裂解产物在*sot1*缺失突变中也不存在。由此推测,SOT1结合23S–4.5S rRNA是为了保护其双顺反子的5'端免受外切核苷酸酶的攻击,以利于RNA正常结构的形成,使其5'与3'端的核苷酸外切酶加工过程顺利进行(Wu et al., 2016f)。万建民研究组报道了水稻突变体*wp1* (*white panicle 1*),指出该突变是缬氨酸tRNA合成酶基因(*OsValRS2*)单碱基突变所致。*wp1*突变体具有白化苗和抽穗为白化穗的表型,早期叶绿体发育缺陷,核编码和叶绿体编码的光合作用相关蛋白基因表达受到明显抑制,有些叶绿体编码的基因上调而蛋白水平却下降。研究表明,缬氨酸tRNA合成酶在水稻早期叶绿体发育过程中调节核糖体的生物合成(Wang et al., 2016t)。

核基因编码的叶绿体前体蛋白是通过叶绿体内、外膜上的转位因子复合体完成在叶绿体的定位,而基质ATP酶马达分子在完成定位中提供能量。李秀敏研究组通过蛋白交联和离子型去垢剂的增溶实验,发现马达分子Hsp93能直接结合到前体蛋白的转运肽上,同时也可与前体蛋白的成熟区域结合。时间进程实验表明,在相同的复合体中,Hsp93是早期发生结合,cpHsc70则在早期和晚期都可发生结合。由此表明,cpHsc70在成熟蛋白跨膜转运中发挥着重要作用(Huang et al., 2016c)。此外,该研究组结合BIFC与免疫胶体金电子显微镜技术对Toc75的拓扑结构进行

了研究,发现Toc75是位于叶绿体外层膜上的蛋白转运通道,属于Omp85蛋白家族,由3个N端转运相关多肽(polypeptide transport-associated, POTRA)与1个跨膜的 β 桶结构组成。在细菌中,Omp85家族成员的POTRA结构域定位于细胞质,通过与其它蛋白互作实现蛋白分泌及外膜蛋白的组装。BIFC分析表明,在稳定转化的植株中,Toc75的N端定位于外膜的膜间隙一侧,而不是在胞质侧。豌豆及拟南芥免疫胶体金标记的内源Toc75的POTRA结构域定位于叶绿体的膜间隙侧(Chen et al., 2016m)。

叶绿体发育受核基因及叶绿体基因共同调控。郁飞研究组以拟南芥*var2* (*Arabidopsis yellow variegated*)突变体为材料对叶绿体发育的遗传调控网络进行了探索,发现了1个新的*var2*抑制基因SVR9 (SUPPRESSOR OF VARIATION9)。研究显示,SVR9编码1个叶绿体定位的原核翻译起始因子(translation initiation factor 3, IF3)。*svr9-1*突变体表型可被大肠杆菌的IF3蛋白infC完全互补,由此表明,SVR9在叶绿体中行使真正IF3的功能。遗传学及分子证据表明,SVR9与其高度同源的蛋白SVR9L1 (SVR9-LIKE)功能可以互换,且两者共同作用对于叶绿体发育及植物存活是必需的。此外,SVR9和SVR9L1也同时参与调控叶片的发育。*svr9-1*与该基因纯合/杂合*svr9l1-1* (*svr9-1 svr9l1-1/+*)叶片形态、子叶的脉序和叶缘的发育均表现异常。进一步借助生长素响应报告基因DR5:GUS,发现SVR9影响生长素的动态平衡,且影响叶片发育与叶绿体发育的两途径相互独立(Zheng et al., 2016b)。张桂权研究组则以水稻为材料,对参与调控叶绿体发育的基因进行了研究。他们通过分析水稻白化突变体*al1* (*albino leaf1*),克隆了基因AL1。之后利用细胞生物学等技术手段,发现AL1编码了1个OPR (Octatricopeptide Repeat)蛋白,并证实了AL1通过对叶绿体相关基因的转录以及翻译的协同调控进而影响叶绿体的发育(Zhang et al., 2016u)。该研究为后续适度延长叶绿体的“寿命”,遗传改良水稻的光合效率提供了理论基础和靶点。

叶绿体逆向信号转导在调控质体和核基因表达方面发挥重要作用,可帮助植物应对外界环境的改变,正确生产叶绿体并维持其最佳功能。然而,目前人们对叶绿体的逆向信号转导还知之甚少。张立新研究组通过深入研究发现细胞核能感知叶绿体压力并

做出相应的反应, 诱导或抑制编码质体蛋白的细胞核基因。之前的研究显示, *ABI4*在叶绿体逆向信号通路中抑制*LHCB*基因。他们揭示了逆向信号通路的另一个调控机制, 即MAP激酶MPK3/MPK6磷酸化并激活*ABI4*。而MAPK的活化涉及叶绿体钙结合蛋白CAS介导的钙瞬变。研究表明, 叶绿体调节的Ca²⁺信号会控制MAPK通路, 激活叶绿体逆向信号链中的关键组分(Guo et al., 2016a)。此外, 该研究组还发现, 质体介导的逆向信号转导对去黄化作用也非常重要, 通过*ABI4-HY5*转录模块(*ABI4* (transcriptional module of ABA INSENSITIVE 4)和*HY5* (ELONGATED HYPOCOTYL 5)), 拮抗调控*COP1* (CONSTITUTIVE PHOTOMORPHOGENIC 1)的表达, 以及随后的黄化苗转绿过程, 使幼苗的早期发育处于适宜状态(Xu et al., 2016e)。

绿色植物通过脱植基化和植基化完成叶绿素的转换, 进而实现叶绿体中叶绿素的平衡。但参与脱植基化反应的酶目前尚不明确。常怡雍研究组通过对耐热筛选获得的热敏感突变体*cl1-1*进行图位克隆, 鉴定其为*CLD1* (*CHLOROPHYLL DEPHYTYLAST1*)基因的半显性错义突变。该基因编码蛋白193位的甘氨酸被天冬氨酸所替代(G193D)。与正常*CLD1*蛋白相比, 编码的错义蛋白脱植基活性更高, 这与该突变体的半显性表型一致。进一步研究表明, 热处理后错义蛋白和超表达转基因的*CLD1*蛋白的酶活显著升高, 促进了叶绿素的脱植基反应。因此脱植基叶绿素的积累明显升高, 从而出现光依赖的子叶漂白表型。中度热胁迫下, 与野生型相比, *CLD1*沉默株系(*amiR-CLD1*)的耐热性和光系统II的光化学效率明显减弱。该研究结果证明了*CLD1*就是脱植基酶, 其参与叶绿体中叶绿素的脱植基反应(Lin et al., 2016d)。

光合作用可以利用太阳能把无机物转换为有机物, 完成物质和能量的双重转换, 其效率直接决定着作物的产量。然而, 自然界中的植物通过光合作用所利用的光能整体不超过0.1%。因此, 提高光合作用效率是增加作物产量的重要途径。王宏斌研究组通过大规模筛选, 鉴定到1个重要的光效调控基因*HPE1* (*HIGH PHOTOSYNTHETIC EFFICIENCY 1*)。该基因编码1个新的叶绿体RNA剪接因子, 其缺失改变了细胞核编码的叶绿素相关基因的表达, 从而优化了捕光色素, 最终增加了光捕获能力和光合作用量子产

量, 提高了实际光合作用效率(Jin et al., 2016a)。该研究提示了一种光效优化的新策略, 为进一步提高作物产量提供了重要的理论支撑。

6.2 光形态建成和信号转导

种子休眠和萌发是紧密关联的植物生长发育过程, 既受到内在因素的调控, 也受到外界环境的调节。已知光敏色素调控新收获的种子休眠, 然而其调控的分子机制尚不清楚。林荣呈研究组发现拟南芥的2个类MYB型转录因子*RVE1* (*REVEILLE1*)和*RVE2*负责光调控种子的休眠和萌发。研究表明, 在拟南芥中, *RVE1*和*RVE2*促进新种子休眠, 同时抑制由*phyB*介导的种子萌发。种子吸涨和*phyB*都能抑制*RVE1*和*RVE2*的表达。*RVE1*具有转录抑制活性, 且调控ABA与GA合成基因的表达(Jiang et al., 2016)。该研究揭示了在拟南芥种子休眠和萌发过程中, 光与植物激素相结合的信号转导途径。

*COP1*作为E3泛素连接酶在光形态建成的负调控中扮演核心角色。黑暗条件下, *COP1*聚集在细胞核中并介导光形态建成的多个正向调节因子的泛素化修饰及降解。见光后, *COP1*活性降低, 从而保证正常的光形态建成。但是, *COP1*的翻译后修饰调控机制尚不清楚。金京波研究组的研究结果表明, *SUMO E3*连接酶*SIZ1*可通过与*COP1*互作对*COP1*进行SUMO化修饰。生化以及遗传学证据表明, *COP1*的SUMO化修饰增强了其E3泛素连接酶活性。在有光的条件下, *COP1*的SUMO化修饰水平下降, 导致*COP1*活性降低。此外, *COP1*还通过介导*SIZ1*的泛素化修饰及降解反馈抑制*SIZ1*, 从而维持适度活性(Lin et al., 2016c)。该研究揭示了*SIZ1*介导的SUMO化修饰和*COP1*介导的泛素化修饰协同调控光形态建成的新机制。

另外, 邓兴旺研究组发现, *BBX21*是参与*COP1-HY5*核心调控模块的关键因子。研究表明, 黑暗条件下, *COP1*直接作用于*BBX21*进行泛素化, 并促进其通过26S蛋白酶降解系统进行水解; 见光后, 由于*COP1*活性受到抑制, 使得*BBX21*蛋白迅速积累。积累的*BBX21*直接结合到*HY5*启动子上的T/G-box顺式作用元件, 并激活*HY5*编码基因的表达而提高*HY5*蛋白的丰度。适度积累的*HY5*调控下游近3 000多个基因的表达, 以确保植物的正常生长发育和对外界各种

刺激的正确响应(Xu et al., 2016a)。同时,该研究组还对光信号差异性调控植物不同器官的发育进行了研究,发现对生长素快速响应的SAURs (*Small Auxin Up RNAs*)家族基因呈现出器官特异性光响应的表达模式,故将该家族基因命名为*lirSAURs*。见光后,*lirSAURs*基因在子叶中的表达量迅速上调,胚轴中的表达量却显著下调,在此过程中子叶与胚轴的生长趋势相同。过表达和突变分析表明,*lirSAURs*可能通过抑制磷酸酶PP2C-Ds的活性促进细胞的生长。进一步研究表明,光通过调控生长素的含量和光信号核心转录因子PIFs (*phytochrome interacting factors*)的稳定性,实现对不同器官中*lirSAURs*表达的差异性调控(Sun et al., 2016b)。该研究加深了人们对光调控植物生长发育的认识。

光和植物激素是调控植物光形态建成的2个关键因素。何军贤研究组的研究表明,HY5和BZR1是介导光信号和植物激素BR信号互作的关键蛋白。黑暗和BR处理下,功能获得性突变体*bzr1-1D*和功能缺失突变体*hy5-215*都表现为子叶关闭,而这2个突变体都能抑制BR不敏感突变体*bri1-5*和*bin2-1*子叶张开的表型。进一步研究发现,光处理增加BZR1蛋白含量和磷酸化修饰水平,而HY5能特异地与去磷酸化BZR1互作,减弱BZR1的转录活性,从而抑制调节子叶开放基因的表达,过表达HY5也能降低BZR1蛋白的含量(Li and He, 2016)。该研究初步揭示了BR与光信号互作调控光形态建成的分子机制。

在光形态建成反应中,通常光受体会将光信号传递给PIFs,从而引发光信号转导,最终促进植物的光形态建成。侯岁稳研究组发现, type 1蛋白磷酸酶TOPP4对拟南芥PIF5蛋白的稳定性至关重要。他们通过对不同红光处理下*topp4-1* (*dominant-negative mutant*)、超表达转基因植株的表型以及构建*phyB-9/topp4-1*与*phyA-211/phyB-9*等突变体进行分析,发现TOPP4和*phyB*在光形态建成过程中以拮抗的方式起作用。蛋白互作实验表明, TOPP4与PIF3和PIF5互作。磷酸化实验表明, TOPP4使PIF5去磷酸化。此外, TOPP4还抑制红光诱导的PIF5泛素化和PIF5降解。这些结果说明,在光形态建成中TOPP4引起的PIF5去磷酸化抑制了PIF5的泛素化降解,进而减弱了植物对光敏色素依赖的光反应(Yue et al., 2016)。

光作为最主要的环境信号之一,影响植物的多种生理和代谢过程。目前,对植物光受体的研究相对清楚,但是光调节下游反应的信号转导机理仍所知甚少。邱金龙研究组利用组成型激活的MPK4 (MAP KINASE4)为诱饵,筛选拟南芥酵母双杂交文库,获得了其互作蛋白MYB75。该蛋白是R2R3类转录因子,调控花青素的积累。研究表明,MPK4与MYB75在体内互作,且互作依赖MPK4的激酶活性。进一步研究发现,被光激活的MPK4磷酸化MYB75,且磷酸化主要发生在Thr126和Thr131位点。磷酸化使MYB75蛋白的稳定性增强,从而显著促进了花青素苷的合成(此过程不依赖于E3泛素连接酶COP1)。该研究结果说明,MPK4介导的MYB75磷酸化是光诱导花色苷积累所必需的(Li et al., 2016i)。该研究作为蛋白激酶底物的筛选和鉴定提供了新思路。

植物在高光下往往加速生长,使其过早开花。张立新研究组发现,这种高光诱导的早花与FLC的表达活性被抑制相关,而FLC被抑制依赖于定位于叶绿体膜上的PTM蛋白。PTM是PHD的转录因子,当它被酶切时释放出的N端(N-PTM)可转移到细胞核内,通过与DNA结合调控基因的表达。研究证实,高光下FLC位点的H3ac和H3K4m3修饰程度显著减少,而这种表观修饰的改变依赖于PTM。他们同时发现,N-PTM可与FVE蛋白结合形成复合体,并识别和结合FLC启动子附近的1个39 bp区域。研究表明,高光可促发PTM依赖的叶绿体逆向信号转导(*retrograde signaling*),通过切离下来的N-PTM将高光信号传递入细胞核,与FVE蛋白结合,被募集到FLC位点,抑制FLC的表达,最终导致植株早花(Feng et al., 2016a)。何奕昆研究组与袁澍研究组合作,对植物延迟开花的相关机制进行了研究。他们筛选到拟南芥受低氮诱导表达的*FNR1* (*ferredoxin-NADP+oxidoreductase*)和蓝光受体*CRY1* (*cryptochrome 1*)基因;发现与野生型相比,*fnr1*和*cry1*的开花对氮素含量的敏感性消失,生物钟节律振荡器基因的节律变化也消失。研究表明,低氮通过诱导*FNR1*基因的表达促进ATP的合成。而高氮通过诱导AMP/ATP比值上升,引起AMPK α 1介导的CRY1蛋白磷酸化,继而增加CRY1的降解。他们提出了氮素营养调控开花的模型:过多的氮素营养抑制*FNR1*基因活性,使ATP含量降低,导致AMPK α 1活性下降,引起CRY1磷酸化增强,CRY1降解,干扰了

节律振荡器输入输出基因的表达, 延迟开花(Yuan et al., 2016a)。该研究揭示了氮素过多延迟开花和成熟的机制, 为采用生物技术解决氮肥施用过多时作物生长发育的光调控奠定了基础。

光和环境温度是产生内源生物节律的主要输入系统。外源蓝光和温度信号如何互动进而协同调控内源生物节律亟待研究。刘宏涛研究组发现, 蓝光与低温可以分别抑制和诱导2个功能未知基因 *COR27* (*COLD-REGULATED GENE27*) 和 *COR28* 的表达, 而其表达受到生物钟的调控; 并且它们可通过抑制生物钟中央振荡器核心基因 *PRR5* 以及 *TOC1* 的转录来调控拟南芥的生物节律。另外, *COR27* 和 *COR28* 的功能缺失突变体具有更长的生物钟周期。这些结果说明, 外源环境信号通过调控 *COR27* 和 *COR28* 来影响生物节律, 进而平衡植物的生长发育(开花)和抗冻性(Li et al., 2016k)。该研究揭示了两个关键环境因子协同调控拟南芥生物节律的分子机制。

7 表观遗传调控

表观遗传(epigenetics)是指DNA序列不发生变化, 但基因表达却发生了可遗传的改变。这样的改变是细胞内除了遗传信息以外的其它可遗传物质发生的改变, 且在发育和细胞增殖过程中能稳定传递。表观遗传调控的机制包括: 组蛋白修饰、染色质组装与重塑、DNA甲基化和非编码RNA等。

7.1 组蛋白修饰

组蛋白修饰是真核生物保守的表观遗传调控机制之一, 包括甲基化和乙酰化等多种共价修饰。

7.1.1 组蛋白甲基化

在真核生物中, 组蛋白H3的N末端至少有K4、K9、K27和K36四个赖氨酸位点可被甲基化修饰调控。通常H3K4和H3K36的甲基化修饰与基因激活相关; H3K9和H3K27的甲基化则促进异染色质的形成与基因沉默。何跃辉研究组发现, 拟南芥mRNA 5'cap结合复合物CBC能与H3K4甲基转移酶复合体和H3K36甲基转移酶形成一个大的复合体, 从而将活跃的组蛋白甲基化修饰与mRNA加工过程以及mRNA的稳定性联系起来。CBC复合物的功能缺失会影响H3K4和

H3K36的甲基化修饰水平; 反之, H3K4和H3K36甲基转移酶活性影响CBC复合物介导的mRNA 5'cap的稳定性以及pre-mRNA的剪接效率(Li et al., 2016p)。该研究揭示了组蛋白甲基转移酶在mRNA加工和稳定中的新功能。

董爱武研究组则发现了水稻中1个新的H3K36甲基转移酶SDG708, 该酶具有H3K36me1、H3K36me2和H3K36me3甲基转移酶活性。水稻*sdg708*突变体呈现日照长度非依赖的晚花表型, 且该表型由3个重要的开花基因*Hd3a*、*RFT1*和*EHD1*的表达下调引起。ChIP实验结果表明, SDG708可直接结合这些开花基因的染色质并影响其H3K36甲基化水平。进一步研究证明, SDG708在全基因组范围内影响H3K36me1/me2/me3的修饰水平, 进而参与多种生物学过程(Liu et al., 2016b)。

此外, 陈增建研究组发现在棉花亚基因组基因表达中H3K4me3发挥着重要作用。四倍体棉花A和D亚基因组总的H3K4me3修饰水平相当, 但D亚基因组的大小只有A亚基因组的一半, 因此D亚基因组大部分染色体上的H3K4me3修饰密度比A亚基因组的同源染色体高。在这些染色体对上, 来自D亚基因组的基因表达水平较A亚基因组的同源基因显著升高。该研究表明, 组蛋白修饰在多倍体亚基因组的基因表达偏好性方面发挥重要作用(Zheng et al., 2016a)。

PcG蛋白在动植物发育中扮演着重要角色。它们主要形成两大类抑制复合体——PRC1和PRC2, 抑制下游基因的表达。其中, PRC2具有H3K27me3甲基转移酶活性, PRC1则能识别H3K27me3并催化组蛋白泛素化。这两种表观遗传修饰在PcG介导的基因沉默中均发挥重要作用。张一婧和徐麟研究组合作研究发现, 在拟南芥营养生长期, 不同的PcG复合物分别抑制花器官和胚胎特异基因的表达。他们分析了单突变体*clf*和*lhp1*、双突变体*clf/swn*、*ring1/ab*和*bmi1/ab*中基因表达与H3K27me3的分布模式, 发现LHP1存在于FIE-CLF PRC2复合物中, 主要抑制花器官特异基因的表达。CLF/SWN、RING1和BMI1则主要抑制胚胎特异基因的表达。CLF/LHP1调控的下游基因上富含MADS-box和HOMOBX转录因子的结合位点; CLF/SWN、RING1和BMI1调控的下游基因上则富含B3 domain相关转录因子的结合位点。这暗示PcG复合物在不同靶基因上的特异性很可能是由不同家族

转录因子介导(Wang et al., 2016e)。周道绣研究组发现水稻H3K27甲基转移酶SDG711通过催化H3K27me3修饰调控许多发育相关基因的表达;同时SDG711在基因组上的结合与non-CG DNA甲基化有许多重叠。CHH甲基转移酶OsDRM2的缺失会显著影响SDG711和H3K27me3修饰在许多基因上的富集,从而导致这些基因的去抑制。此外,研究表明,SDG711在体外与OsDRM2和另一个CHG DNA甲基化结合蛋白SDG703互作,表明PRC2介导的H3K27me3和non-CG DNA甲基化在调控发育相关基因中存在着协同作用(Zhou et al., 2016c)。

巩志忠研究组在对*dms3-4*抑制子的筛选中发现了2个参与转录基因沉默(TGS)的表观因子。其中一个为FEN1 (flap endonuclease 1)。FEN1之前被报道主要在移除冈崎片段5'FLAP结构中发挥作用。该研究组发现, FEN1在根尖和茎尖分生组织中大量表达,且FEN1蛋白定位于细胞核中。*Fen1*突变体对诱变剂MMS敏感且端粒长度明显变短。FEN1的缺失会导致许多基因上的H3K27me3下调,并伴随着这些基因的去抑制。该研究揭示了FEN1在H3K27me3介导的基因沉默和维持基因组稳定中的新功能(Zhang et al., 2016j)。另一个*dms3-4*抑制子为拟南芥*polδ*的亚基POLD2。*pold2*呈现对DNA损伤试剂敏感、端粒变短、基因组不稳定和同源重组频率增高等表型。通过对*pold2*全基因组DNA甲基化检测和ChIP-seq高通量数据分析,发现POLD2不影响DNA甲基化与H3K9me2修饰水平,而影响H3K4me3和H3K27me3修饰水平。通过与RNA-Seq数据对比,发现POLD2对下游基因表达水平的影响与H3K4me3和H3K27me3的变化密切相关(Zhang et al., 2016l)。

7.1.2 组蛋白乙酰化

组蛋白乙酰化是一种重要的组蛋白修饰,主要由组蛋白乙酰化酶(HAT)以及组蛋白去乙酰化酶(HDAC或HDA)动态调控。一般情况下,高水平的组蛋白乙酰化与基因转录激活相关;而低水平的组蛋白乙酰化与基因的转录沉默相关。

组蛋白乙酰化在植物生长和发育的多种生物学过程中发挥重要作用。倪中福研究组发现,组蛋白乙酰化酶GCN5的缺失会导致植物种子中 α 亚油酸与亚油酸的比例降低。RNA-seq高通量分析和ChIP实验证

明,一些脂肪酸代谢途径的重要成员,如FAD3、LACS2和PLAII β 均受到GCN5直接调控。GCN5能在FAD3基因上进行H3K9和K14的乙酰化修饰,从而影响FAD3的表达。此外,在GCN5突变体中过表达FAD3能回复其种子中 α 亚油酸与亚油酸比例异常的表型。该研究揭示了组蛋白乙酰化酶参与调控脂肪酸合成途径的作用机制(Wang et al., 2016m)。

此外,陆旺金研究组前期报道了MaERF11 (ETHYLENE RESPONSE FACTOR11)能抑制香蕉的成熟。近期研究表明, MaERF11具有转录抑制活性,并能通过GCC box基序结合在编码Expansin家族蛋白的MaEXP2、MaEXP7和MaEXP8以及乙烯合成相关基因MaACO1的启动子上。缺失MaERF11的突变体中,靶基因上的H3/H4乙酰化修饰水平显著降低,而且MaERF11能与组蛋白去乙酰化酶MaHDA1互作,据此推测MaERF11通过招募MaHDA1到靶基因从而抑制下游基因的表达(Han et al., 2016a)。糖原合酶激酶GSK3家族蛋白在BR、ABA和生长素等信号通路中调节植物的生长发育过程以及植物对外界压力的响应,拟南芥GSK3-like蛋白BIN2是BR途径重要的负调控因子。王学路研究组发现, BIN2直接结合组蛋白去乙酰化酶HDA6。突变体表型分析及遗传分析表明, HDA6能增强BR信号响应,而且HDA6正调控BR途径依赖于其对BIN2第189位赖氨酸的去乙酰化作用(Hao et al., 2016c)。该研究揭示了GSK3-like家族蛋白激酶调控BR途径的分子机理。Rpd3型HDAC蛋白HDA101影响玉米发育的多个方面,包括谷粒的大小等。但HDA101影响谷粒发育的分子机制仍不清楚。姚颖垠研究组发现, HDA101调节转运细胞特异性基因的表达,这些基因表达失调可能与*hda101*突变体中转运细胞的分化和谷粒发育缺陷有关。全基因组ChIP-seq实验表明, HDA101主要结合在高度和中度表达的基因上, HDA101的缺失会导致这些基因组蛋白的乙酰化水平升高。此外, HDA101也结合谷粒发育中必须被抑制的一小部分不活跃基因,其缺失可导致超乙酰化以及这些基因的表达增加。HDA101同时还可与不同染色质重塑复合物的成员(如NFC103/MSI1和SNL1/SIN3-like)互作。该研究结果表明,在玉米种子发育过程中, HDA101可通过不同的表观遗传机制调控基因的表达(Yang et al. 2016d)。

另外,刘永秀研究组发现,缺失组蛋白去乙酰化

酶结合蛋白SNL1和SNL2的双突变体,表现出种子萌发速率加快的表型,许多生长素合成相关基因的表达水平在*snl1/snl2*双突变体中显著升高。遗传分析表明,*AUX1*是SNL1和SNL2调控种子萌发的重要下游基因;*AUX1*缺失突变体呈现出种子萌发变慢的表型,*AUX1*过表达植株则呈现与*snl1/snl2*相似的表型。ChIP实验证明,SNL1与SNL2可直接结合*AUX1*等基因并调控其染色质上H3K9和K18的乙酰化水平。他们还发现,细胞周期相关基因*CYCD1;1*和*CYCD4;1*是SNLs与*AUX1*调控种子萌发的下游因子(Wang et al., 2016v)。该研究揭示了组蛋白乙酰化调控种子萌发较为完整的上下游通路。

7.2 染色质组装与重塑

染色质重塑因子能利用ATP水解提供的能量,与组蛋白分子伴侣协作,介导核小体沿DNA分子滑动、核小体参与或移除及组蛋白变体替换等,从而改变染色质的结构。染色质重塑复合体分为SWI/SNF、ISWI、CHD和INO80(包括SWR1和INO80)4个亚家族,参与植物生长发育的多种生理过程。

陈劲枫课题组与国内外多家单位合作,在黄瓜中发现染色质重塑因子SH1(SHORT HYPOCOTYL1, a homolog of chromatin remodeling factor SMA-RCA3)能够通过其染色质重塑活性改变HY5在下游基因启动子上的结合,从而促进下胚轴伸长相关基因的表达。UVB在阳光中少量存在,低剂量的UVB对植物的光形态建成具有重要作用。拟南芥中,对UVB的响应主要由UVR8介导。研究表明,黄瓜中SH1能通过调节UVR8信号途径影响低剂量的UVB依赖的下胚轴伸长。进一步研究发现,这种影响是通过与UVR8途径中的HY5互作,并与HY5在调控下游基因表达中起拮抗作用来实现(Bo et al., 2016)。沈文辉课题组则探讨了染色质重塑因子AtINO80与组蛋白分子伴侣AtNAP1s和AtNRPs在拟南芥同源重组中的功能联系。前期研究表明,AtNAP1s的多突变体(*m123-1*和*m1234-1*)以及AtNRPs的双突变体(*m56-1*)呈现体细胞同源重组(HR)频率降低,且对UV和基因毒试剂敏感等表型。在六突变体*m123456-1*中,这些表型得到增强,表明AtNAP1s和AtNRPs分别促进了拟南芥体细胞同源重组的发生。对*atino80/m56-1*三突变的分析表明,AtNRPs作用于AtINO80的上游调节同源重

组过程。在同源重组介导的DNA损伤修复中, γ -H2A.X(磷酸化H2A.x)会富集在DNA断裂位点。他们分析了不同突变体在基因毒试剂处理与非处理条件下细胞核内 γ -H2A.X的分布情况。结果表明,相比于野生型,*m123-1*和*m1234-1*中 γ -H2A.X的分布没有明显改变。他们推测AtNAP1s与AtNRPs在 γ -H2A.X下游和AtINO80上游发挥促进拟南芥体细胞同源重组的作用(Zhou et al., 2016e)。

植物从幼年向成年阶段转变是其生长发育的一个重要过程,该过程调控植物许多重要的农艺及经济性状,同时也决定植物能否顺利进入开花生殖期。吴刚研究组通过遗传筛选,发现BRM(SWI2/SNF2染色质重塑蛋白复合物中的ATPase亚基)可促进*miR-156*的转录。*brm-7*突变体中*miR156*的表达显著下调;与之对应,*miR156*的靶基因SPL家族基因表达则相应上调。染色质免疫共沉淀实验表明,BRM能直接结合到*miR156*的启动子上,促进+1位核小体的移除。研究还发现,BRM对*miR156*的激活作用特异受到H3K27me3甲基转移酶SWN的拮抗,而不受CLF(另一个H3K27me3的转移酶)的影响,表现为*brm-7*中*miR156*基因上的H3K27me3水平显著升高(Xu et al., 2016f)。该研究成果为今后利用*miR156*-SPLs基因途径改良农作物提供了重要的理论依据。

着丝粒通常包含串联重复序列,但是着丝粒的功能并不一定取决于这些序列。韩方普研究组在小麦非整倍体与小麦野生种的后代中,发现了着丝粒还原转座子(CRW,小麦着丝粒特异重复序列)数量显著减少的功能性着丝粒。在一些小麦端二体(ditelosomic)品系和一些野生种品系中,存在新的着丝粒的从头形成,这些着丝粒上具有CEN-H3的富集,但CRW信号显著减少,甚至缺失。此外,研究人员在小麦Th. *Elongatum*杂交株系中观察到,稳定的异源染色体包含2-3个由原来着丝粒断裂诱导产生的CRW序列区域,但只有1个是新生的且具功能的着丝粒。在小麦-黑麦杂交后代中,黑麦着丝粒特异性序列沿着染色体臂传播,并可能引起着丝粒的扩张。这些证据表明,着丝粒在远缘杂交中的行为对生物多样性的产生有重要影响,并最终影响物种的形成(Guo et al., 2016e)。

7.3 DNA甲基化

DNA甲基化是真核生物另一种保守的染色质修饰,

它对基因组上转座子和外源基因的转录沉默、维持基因组的稳定性以及调控基因表达等都具有重要作用。

7.3.1 DNA甲基化与基因沉默

拟南芥中ROS1/DEMETETER是真核生物中发现的第1个具遗传表征的DNA去甲基化酶,然而ROS1靶基因的特征尚不清楚。朱健康研究组发现ROS1更倾向于在转座元件和基因间隔区富集。与大多数转座元件相比,ROS1的靶向转座元件更接近蛋白质编码基因,说明ROS1可防止转座元件上的DNA甲基化扩散到附近编码基因。研究人员利用*ros1lnrpd1*双突变体植株鉴定了数千个新的RdDM靶位点,这些位点并无ROS1的富集,说明ROS1与RdDM在这些位点相互拮抗。此外,研究显示ROS1在一些基因位点也拮抗不依赖于RdDM的DNA甲基化(Tang et al., 2016a)。该研究深入揭示了植物中ROS1介导的活性DNA去甲基化的全基因组效应,以及DNA去甲基化与甲基化之间的互作。

受精卵中来自不同亲本的等位基因存在DNA甲基化互作。植物中的DNA甲基化参与基因转录沉默调控,但具体机制仍不很清楚。以往研究认为MORC6介导RdDM途径所调控的靶基因的转录沉默,何新建研究组发现,MORC6蛋白可与RdDM途径中的两大元件结合,一个是负责招募RNA聚合酶V的SUVH9,另一个是双链RNA结合蛋白IND2。在缺失SUVH9及其同源的SUVH2的双突变体和IND2的单突变体中,许多MORC6靶位点的转录沉默受到影响,但甲基化水平却没有变化,表明这些靶基因的转录沉默依赖SUVH9等与MORC6的互作,且独立于DNA甲基化途径。另外,他们还发现MORC6和SUVH9能与SWI/SNF染色质重塑复合体的重要组分SWI3B、SWI3C和SWI3D结合,参与转录沉默(Liu et al., 2016p)。该研究表明,RdDM途径的某些组分不仅可通过DNA甲基化参与转录沉默,而且也能够通过与MORC6和SWI/SNF染色质重塑蛋白复合体互作,以调控异染色质聚集的方式参与转录沉默。

另外,何新建研究组还发现了参与转录沉默的PIAL2和转录沉默的抑制因子BRAT1 (Bromodomain and ATPase domain-containing protein 1)。PIAL2是一种E3泛素连接酶类似蛋白。拟南芥中MOM1是一

个参与基因转录沉默的重要组分。通过凝胶过滤层析,发现PIAL1、PIAL2与MOM1在体内互作形成一个稳定的大分子蛋白复合体。其中PIAL2或MOM1缺失都会影响该蛋白复合体的形成。研究表明,此蛋白复合体在介导异染色质转录沉默方面发挥重要作用(Han et al., 2016b)。转录沉默的抑制因子BRAT1能结合一个包含ATPase结构域的蛋白质,将其命名为BRP1 (BRAT1 Partner 1), BRAT1与BRP1形成的蛋白复合体能抑制异染色质区DNA甲基化和转录沉默。全基因组DNA甲基化分析显示, BRAT1只影响少部分ROS1靶位点的DNA甲基化水平,而且对转录沉默的抑制作用在很大程度上不依赖于其DNA甲基化的作用。BRAT1包含bromodomain和ATPase结构域,其中bromodomain可结合乙酰化的组蛋白。在具有DNA甲基化的异染色质区域, BRAT1通过识别乙酰化的组蛋白来抑制转录沉默(Zhang et al., 2016e)。该研究揭示了异染色质区域中组蛋白乙酰化与转录沉默抑制的关联机制。

7.3.2 DNA甲基化与进化

针对不同物种的DNA甲基化模式和调控机制的研究有助于更好地理解DNA甲基化与进化的关系。水稻基因组含有40%的重复序列和转座元件,且相对分散地分布于全基因组。周道绣研究组发现,CG和CHG类型的甲基化修饰主要在异染色质区域富集,而CHH型甲基化修饰主要分布在常染色质区。OsDDM1主要影响异染色质区CHG和CG类型及基因区CHH类型的胞嘧啶高度甲基化,因为在缺失OsDDM1的突变体中,以上3种甲基化修饰水平均降低。而OsDRM2的缺失导致常染色质区CHH类型的胞嘧啶甲基化减少高达89.3%,且其靶位点主要分散在常染色质一些小的转座元件上,如MITES和SINES,而大多数与这些转座元件相关联的基因表达呈现去抑制化。说明OsDRM2可能通过调节基因相关联的MITES等的甲基化状态来调控基因的表达(Tan et al., 2016a)。蓖麻种子是典型的双子叶胚乳型种子,是种子生物学的模式材料。刘爱忠研究组对蓖麻胚和胚乳组织DNA甲基化及其生物学意义进行了深入研究。他们揭示了蓖麻种子基因组中CHH甲基化是主要的甲基化形式,而在水稻和小麦中这种甲基化只占很少的比例。进一步研究发现,蓖麻胚乳CG和CHG甲基化水平的下降,

与MET1和CMT1甲基转移酶的表达抑制以及DME去甲基化酶的表达激活有关。此外还发现胚乳中高丰度的CHH甲基化与24 nt siRNA介导的RdDM途径以及DRM3甲基化转移酶的表达激活有关(Xu et al., 2016d)。该研究不仅揭示了双子叶胚乳型种子基因组甲基化的规律, 而且为研究植物种子基因组甲基化的生物学意义提供了重要依据。

受精卵中来自不同亲本的等位基因存在DNA甲基化互作。朱健康研究组开发了一种新算法, 从拟南芥不同生态型Col和C24的杂交后代中鉴定出3 000多个甲基化互作区域, 其中约1 000个是亲本甲基化有差异的区域(differentially methylated regions, DMRs), 约2 500个为非DMR区域, 而且甲基化互作区域富集了大量的siRNA。他们对缺失RdDM途径中2个关键基因*NRPD1*和*NRPE1*的双突变植株*nripd1/nrpe1*进行了研究, 发现在F₁代中, 以上鉴定到的区域不再发生互作。该研究表明, DNA甲基化互作在基因组进化上具有重要作用(Zhang et al., 2016q)。印记基因指不同亲本来源的等位基因有表达偏好性, 这种差异与表观遗传学修饰密切相关。刘宝研究组将不同品系的高粱进行人工授粉, 取14天后的胚乳细胞进行单核苷酸多态性分析, 以定量不同亲本来源的等位基因的转录情况。他们通过分析5 683个具有SNP位点的等位基因, 在高粱胚乳中鉴定到101个严格统计学上大于5倍差异表达的印记基因, 其中有85个是母本等位基因高表达的基因(maternal expressed genes, MEGs)。DNA甲基化分析表明, 父本等位基因高表达的基因(paternal expressed genes, PEGs)伴随母本等位基因上的低甲基化, 而MEGs的表达并未表现出位点差异的DNA甲基化状态(Zhang et al., 2016p)。

另外, 该研究组还对小麦非整倍体染色体核苷酸序列多态性和甲基化多态性进行了检测, 并通过重亚硫酸盐进行了测序验证, 发现非整倍体对小麦等位基因DNA的改变微乎其微。然而, 非整倍体植物染色体发生了广泛的DNA甲基化模式的变化, 并能稳定遗传给后代个体。单体1A能造成非整倍体植物本身和整倍体后代的表观遗传差异也证明了非整倍体小麦发生了甲基化变异, 并可把改变的DNA甲基化模式传递到下一代甚至是回复整倍性的子代植株(Gao et al., 2015)。该研究表明, 非整倍体在初始阶段的新生

多倍体的基因组进化中具有重要作用。

7.4 非编码RNA

7.4.1 新型RNA

套索RNA是在pre-mRNA剪接中短暂存在的sRNAs。正常条件下, 它们会被DBR1快速降解。郑丙莲研究组发现, *dbr1*突变体中套索RNA含量显著升高, 而同时miRNA积累显著降低。进一步研究表明, *dbr1*中miRNA合成基因的表达和pri-miRNAs的积累均不受影响。体外实验表明, 套索RNA能够竞争性抑制pri-miRNA与DCL1/HYL1复合体的结合。在细胞核内, 套索RNA与HYL1的定位部分重叠, *dbr1*中DCL1和HYL1的定位发生异常。该研究表明, 套索RNA能够通过竞争性抑制pri-miRNA与剪接复合体的结合来抑制miRNA的加工(Li et al., 2016q)。该研究揭示了miRNA调控的新机制。

核糖体的合成需要数百个组装因子精确地调控, 其中包括小核仁RNA (small nucleolar RNAs, snoRNAs)。植物中关于snoRNAs参与核糖体合成的功能鲜有研究。朱丹萌研究组发现, 一个C/D型snoRNA *HID2 (HIDDEN TREASURE 2)*在核糖体合成中发挥重要作用。核仁定位的*HID2*主要在叶原基等快速增殖的组织中表达, 其缺失植株表现出如种子萌发推迟等多种发育缺陷, 这些表型与核糖体蛋白的缺失突变体相似。*HID2*能直接与45s rRNA前体结合并促进其加工。此外, *HID2*的缺失会损伤25S和5.8S RNA共同前体27SB的完整性, 同时还会导致80S/40S核糖体比值降低以及多聚核糖体比例增加。最后, 他们证明, *HID2*的反义BOX发挥着重要作用且在植物进化中保守存在(Zhu et al., 2016a)。

反义RNA广泛存在于真核生物中, 部分反义RNA在基因表达调控中起重要作用。张天真研究组与陈晓亚研究组合作发现了一个棉花反义RNA, 其在棉纤维细胞发育中具有重要作用。根据种子上是否覆盖短绒, 棉花可分为毛子棉和光子棉。通过图位克隆, 他们鉴定到了光子棉N1品株的突变位点(*MML3 (MYBMIXTA-like transcription factor 3)/GhMML3_A12 (GhMYB25-like in chromosome A12)*)。在N1中, *GhMML3_A12*的表达量很低。通过small RNA深度测序, 发现*GhMML3_A12*存在双向转录本, 能形成双

链RNA并产生21–22 nt sRNAs从而介导*GhMML3_A12* mRNA的自剪接。此外,这些sRNAs还能沉默其它*GhMML*家族基因的表达,进而抑制长绒棉纤维的发育(Wan et al., 2016)。该研究首次报道了反义RNA在棉纤维发育中的作用,对棉花品系的改良具有参考意义。

长链非编码RNA (lncRNAs)调节着基因表达等多种生物学过程。叶志彪研究组对栽培型番茄Heinz-1706及其野生型LA1589进行RNA-Seq深度测序,分别得到了413和709个lncRNAs。系统生物学比较表明,这些lncRNAs在茄科中并不保守,仅有约0.4%的序列存在于所有茄科的基因组中。序列特异性分析表明,这些lncRNAs的产生与TE元件相关(Wang et al., 2016o)。该成果为植物lncRNAs的进化研究提供了新思路。

嫁接是果树最主要的无性繁殖方式,砧木与接穗通过嫁接手段有机结合,可增强植株抗性,提高产量和品质。过去砧木与接穗之间互作和影响的研究主要集中在解剖学、营养和运输及内源激素等方面,mRNA在嫁接植物中的长距离运输报道较少。李天忠研究组以多年生木本植物梨为试材,鉴定获得1个新的具有砧穗间韧皮部远距离传递功能且能对植株形态产生影响的*PbWoxT1*基因。他们确认了*PbWoxT1* mRNA能传递的主要区段,获得一个能与*PbWoxT1*结合的多聚嘧啶结合蛋白,并证实该蛋白在*PbWoxT1* mRNA韧皮部远距离传递过程中起重要作用(Duan et al., 2016b)。

7.4.2 RNA结合蛋白

小RNA (small RNA, sRNA)是生物体内一类长度为21–28 nt的重要功能分子,包括miRNA、siRNA和piRNA,调控真核生物的多种生物学过程。虽然不同sRNA的长度、序列和功能具有差异,但它们从前体转录、加工、成熟到行使功能的过程相对保守。

拟南芥中AGO家族蛋白共有9个成员,即AGO1–9。miRNA可与AGO (Argonaute)家族蛋白AGO1结合形成效应复合体,通过切割靶标mRNA或抑制其翻译调节基因的表达。miRNA与AGO1蛋白的结合需要包括分子伴侣蛋白HSP90和Cyclophilin40等诸多蛋白的协助。戚益军研究组发现在真核生物中保守的Importin β 家族蛋白Transportin1在此过程中起重要

作用。他们的研究表明,在拟南芥Transportin1的缺失突变体中,miRNA活性下降,但是miRNA自身的积累并未减少。进一步研究发现,Transportin1能与AGO1互作,且其识别底物残基的突变会减弱与AGO1的互作。此外,Transportin1的缺失并不影响AGO1蛋白或miRNA在细胞核质间的分布,但会减弱AGO1蛋白结合miRNA的能力。该研究结果表明,Transportin1通过促进miRNA与AGO1的互作来调节其活性(Cui et al., 2016)。

作为RNA沉默的核心因子,小RNA的细胞质区室化及可能对它们活动的影响,尚未在基因组规模上进行研究。陈雪梅研究组揭示了小RNAs和mRNAs的亚细胞分布。他们发现,miRNAs和siRNAs在它们的细胞膜-细胞质分区上存在显著差异。所有miRNAs都结合在MBPs上。此外,miRNA结合蛋白AGO1被证实能与内质网膜结合,然后招募miRNAs到膜上,并对MBPs上的mRNA行使剪接功能(Li et al., 2016g)。该研究将MBPs确立为植物miRNAs的作用位点,揭示了核糖体和ER在siRNA生物合成中的作用,从而扩展了粗面内质网的已知功能。

核定位的RNA结合蛋白在RNA代谢中扮演着重要角色。但目前植物中这类蛋白的研究尚少。瞿礼嘉研究组报道了2个拟南芥RNA结合蛋白RZ-1B和RZ-1C的功能。他们发现RZ-1B/C定位在核散斑上,其C端能与pre-mRNA剪接相关蛋白SR家族蛋白结合,N端则能与富含嘌呤的RNA结合。过表达RZ-1C的C端呈现与*rz-1b/rz-1c*双突变类似的表型:种子萌发推迟、植株矮小且叶片呈锯齿状,说明其C端介导的与其它蛋白的互作对其功能发挥至关重要。*rz-1b/rz-1c*中许多基因的正常剪接受到影响,其中包括开花途径重要基因*FLC*。ChIP实验表明,RZ-1C能结合到*FLC*基因上,并促进其第1个内含子的剪接,反过来抑制*FLC*总的转录水平(Wu et al., 2016g)。

8 细胞骨架与细胞内蛋白质转运

8.1 细胞骨架系统及其调控

细胞骨架(cytoskeleton)系统(主要为微管(MTs)和微丝(F-actin))在调控植物生长发育和植物细胞形态建成等生理过程中起着重要作用。然而,目前人们对微管和微丝的调控机理及其影响植物形态发育发生机

制的认识还十分有限。郭岩研究与赵彦修研究组合作揭示了微丝骨架调节气孔运动的分子机制。他们的研究表明, *CKL2* (*casein kinase1-like protein 2*)用ABA处理后表达水平明显上升。尽管CKL2不直接结合微丝, 并且对体外微丝蛋白装配无影响, 但它与保卫细胞中的微丝共定位且起到稳定微丝的作用。进一步研究表明, CKL2能磷酸化微丝骨架解聚因子(*actin depolymerizing factor 4, ADF4*), 抑制ADF4对微丝骨架的解聚活性, 从而通过调节微丝骨架的动态变化调控气孔的开关运动。*ckl2*突变体中ADF4的磷酸化水平下降, 保卫细胞内微丝骨架的稳定性下降, 微丝解聚增多, 气孔对ABA处理更不敏感; 且ADF4的缺失能回补ABA处理气孔关闭不敏感的表型(Zhao et al., 2016g)。该研究阐明了酪蛋白激酶家族对微丝骨架动态变化的分子调节机制, 为研究植物细胞骨架通过调节保卫细胞的运动来响应外界信号刺激提供了新的模型。

以往的研究表明, 细胞骨架参与调控植物细胞的大小和形状。然而其调控的遗传和分子机制有待进一步解析。李云海研究组与国内合作者揭示了细胞骨架蛋白TCS1调控细胞大小和形状的新机制。拟南芥表皮毛由1个细胞构成, 有分支。他们通过遗传筛选鉴定了表皮毛细胞叉数降低、大小和形状改变的*tcs1* (*trichome cell shape 1*)突变体。*TCS1*编码1个新的微管结合蛋白, 其与微管马达蛋白KCBP/ZWICHEL (*kinasin-like calmodulin-binding protein*)直接互作, 并作用在同一遗传途径, 调控细胞的大小和形状。微管聚合实验表明, TCS1可促进微管的聚合, 参与调节微管的稳定性, 从而决定细胞的大小和形状(Chen et al., 2016d)。该研究揭示了一个通过影响微管稳定性调节毛状体细胞形状的新机制。

微管对植物下胚轴细胞的生长至关重要。光、植物激素(如生长素)以及钙离子等参与调控下胚轴细胞的生长。但激素信号调节微管形成的机制尚不明确。毛同林研究组发现, 乙烯信号参与皮层微管重新定向(*cortical microtubule reorientation*)的调节, 这种调节对于下胚轴的伸长过程非常重要。利用延时成像(*time-lapse imaging*)技术, 他们证明了各种列阵形成微管成束(*microtubule bundling*)结构的选择性稳定与乙烯介导的微管定向(*microtubule orientation*)有关(Ma et al., 2016a)。该研究表明, 微管成束的排列

在微管列阵(*microtubule array*)重新调节上发挥重要作用, 从而响应乙烯介导的下胚轴细胞的伸长。

8.2 液泡及囊泡运输

液泡是植物细胞内由膜包被的泡状结构。在植物幼小细胞中有许多小而分散的液泡, 随着细胞成熟, 多个小液泡可融合成大液泡。液泡在调节细胞渗透压和维持细胞内水分平衡等方面发挥重要作用。

植物液泡是细胞内无机磷酸盐(Pi)储存的主要场所, 是一个磷酸盐库。Pi能否顺利透过液泡膜在液泡内存储对调节细胞质Pi平衡起到关键作用。邱子珍研究组与国内合作者证明位于液泡膜上的磷酸盐转运蛋白家族PHT5 (*PHOSPHATE TRANSPORTER 5*)具有将Pi向液泡转运的功能。他们发现, 拟南芥*pht5;1*功能缺失突变体积累较少的Pi, 并表现出比对照更低的液泡/细胞质Pi比率。相反, 过表达PHT5导致大量Pi进入液泡并影响Pi缺乏响应基因的表达。该研究表明, PHT5家族蛋白属于液泡磷酸盐转运蛋白, 负责调控磷酸盐从细胞质向液泡的输入(Liu et al., 2016j)。

膜蛋白运输(*membrane trafficking*)或囊泡运输(*vesicle trafficking*)机制一直是生命科学领域中的前沿课题。囊泡是真核细胞内十分常见的囊状结构, 其主要功能是对细胞内物质进行定向运输。现已发现负责细胞内物质运输的囊泡类型有10多种。

有被囊泡COPII (*coat protein complex II*)是目前了解得最清楚的囊泡类型之一。COPII介导新合成的蛋白质从内质网(ER)转运到高尔基体(Golgi)或其它内膜腔室, 是真核生物蛋白质分泌途径中的重要组分, 在保持细胞内各个细胞器动态平衡中发挥重要作用。COPII由一组进化上保守的蛋白质(*Sar1*、*Sec23*、*Sec24*、*Sec13*和*Sec31*)构成。然而, 在水稻中COPII组件成分以及调节机理仍不清楚。万建民研究组通过对大量遗传材料进行筛选, 获得了水稻谷蛋白前体异常积聚的突变体*gpa4* (*glutelin precursor accumulation 4*)。他们发现, 该突变体积累谷蛋白57 kDa前体, 并在发育胚乳细胞中形成2种ER衍生的非正常结构, 显示谷蛋白的ER输出出现缺陷。*GPA4*编码1个进化上保守的膜蛋白GOT1B (*Golgi Transport 1B*), 也称为Glup2, 与酵母GOT1p同源。水稻GOT1B定位于与顺式高尔基体相连的内质网输出位点ERESs

(ER exit sites)。GOT1B通过与COPII的组分Sec23c蛋白互作,调控COPII转运囊泡的形成,从而促进谷蛋白从ER输出(Wang et al., 2016u)。该研究揭示了水稻GOT1B在介导ERESs的COPII囊泡形成中发挥重要作用。

网格蛋白介导的内吞途径(clathrin-mediated endocytosis, CME)是动植物细胞最重要的胞吞途径之一,该途径可调控胞外物质吸收、膜蛋白丰度和胞内外信号传递等重要细胞生物学过程。在植物中,CME依赖网格蛋白及其附属的接头蛋白复合体(Adapter Protein 2, AP-2)和TPLATE接头蛋白复合物(TPLATE adaptor complex, TPC)的功能,并且受生长素和水杨酸负调控。然而,目前关于网格蛋白及其接头蛋白复合物被募集到质膜(plasma membrane, PM)以调节CME的过程尚缺乏了解。潘建伟研究与国内外多家单位合作,进一步从分子水平上阐明了激素调控网格蛋白介导的内吞途径的机理。他们利用激光共聚焦显微镜和免疫荧光定位等技术,证明了水杨酸和CME抑制剂tyrphostin A23能减少网格蛋白与AP-2的质膜募集,但不影响TPC的质膜募集;而生长素只能影响网格蛋白的质膜募集。遗传和药理学实验表明,AP2 μ 或AP2 σ 的功能缺失影响其它AP-2亚基的质膜募集。AP-2亚基AP2 σ 是水杨酸和tyrphostin A23抑制CME所必需的(Wang et al., 2016a)。此外,潘建伟研究还分析了网格蛋白在下胚轴顶钩形成与蓝光诱导的顶钩打开及向光性生长中的生物学功能。在种子萌发过程中,植物下胚轴顶钩能保护其子叶和顶端分生组织在出土时免受机械损伤。生长素最大峰值的建立是拟南芥下胚轴顶钩形成所必需的。PIN3 (PINFORMED 3)和AUXIN RESISTANT 1/LIKE AUX1 (LAX)3(AUX1/LAX3)共同参与调控生长素最大峰值的建立。他们发现,在黑暗条件下网格蛋白通过调控PIN3的内吞从而负调控生长素最大峰值和顶钩的形成;在单侧蓝光下,PHOT1/2 (PHOTOTROPIN 1/2)介导的蓝光信号途径通过调控网格蛋白从而诱导PIN3的侧向定位和生长素的不对称分布(Yu et al., 2016f)。该研究成果为深入阐释生长素调控下胚轴顶钩发育的分子机理提出了新见解。

在细胞的胞吐过程中,蛋白质在高尔基体分选并运输到质膜。该过程通常被认为经过Golgi-TGN-PM运输途径。姜里文研究组使用烟草果胶甲酯酶(NtP-

PME1)为标记,发现了不依赖于TGN的极性胞吐途径,该途径在细胞壁和细胞板(cell plate, CP)形成时起作用。共聚焦免疫荧光和免疫胶体金电子显微镜研究表明,能被NtPPME1-GFP标记的高尔基体衍生的分泌囊泡(GDSVs),在形态上不同于常规从TGN衍生出的胞吐囊泡。此外,药物处理研究、超分辨率成像和囊泡动力学分析表明,NtPPME1遵循Golgi-GDSV-PM/CP的极性胞吐过程,这不同于常规Golgi-TGN-PM/CP分泌途径。进一步研究表明,植物Rho GTP酶家族成员ROP1调控这种特殊的极性胞吐途径(Wang et al., 2016g)。此外,该研究组与鲍依群研究组合作,还对植物中高尔基体内部小泡运输和高尔基体形态维持的分子机制及生理功能进行了研究,揭示了植物COG (Conserved Oligomeric Golgi)复合物在花粉管尖端生长期间调节高尔基体形态和囊泡运输的功能。COG是一个由8个亚基组成的囊泡栓系复合体。研究表明,在酵母和哺乳动物细胞中,其负责高尔基体内部小泡的逆向运输。在拟南芥中的研究表明,编码COG复合体的COG3和COG8亚基突变后,花粉内高尔基体变小,极性结构丧失;其栓系的COPI囊泡的货物 γ -COP和EMP12蛋白失去了高尔基体定位;花粉管内的外排运输效率低下且失去极性,致使花粉管生长期间细胞壁组分和蛋白质不正确沉积,最终导致花粉管生长畸形和雄性不育(Tan et al., 2016b)。

另外,姜里文研究组也研究了内体蛋白分选转运装置(endosomal sorting complex required for transport, ESCRT),揭示了拟南芥AtBRO1在ESCRT复合体上的新功能。ESCRT装置由4个蛋白复合物(ESCRT-0、ESCRT-I、ESCRT-II、ESCRT-III和VPS4复合体)和一些辅助组分构成。传统观点认为,ESCRT组分蛋白AtBRO1 (Arabidopsis BRO1-like domain-containing protein 1)在膜蛋白分选的最后一步发挥作用,即招募去泛素化酶到多囊泡体上,以去除进入胞内的货物蛋白上的泛素修饰作用。他们的研究表明,AtBRO1与植物特有的ESCRT组分FREE1 (FYVE domain protein required for endosomal sorting 1)共定位,并通过与ESCRT组分Vps23A/ELC的直接相互作用整合到ESCRT-1复合物中;AtBRO1-AMSH1 (AtBRO1与去泛素化酶AMSH1的融合蛋白)的表达阻断了货物蛋白EMP12-GFP进入MVB/PVC和液泡。另外,AtBRO1的功能丧失导致植物致死,并引起严重

的细胞缺陷,包括MVB/PVC中的ILV异常、液泡结构被破坏,同时伴随泛素化膜蛋白的积累。因此,At-BRO1在ESCRT-III复合物中除具募集去泛素化酶的功能外,还具有与FREE1结合,并在ESCRT-I复合物中识别和分选植物泛素化修饰蛋白进入液泡降解的新功能(Shen et al., 2016a)。

9 植物系统进化

9.1 分子进化、比较基因组学和进化发育生物学

近年来,科学家对一些重要农作物、经济作物及其野生种的基因组和表达组进行了深入研究,并取得了丰硕成果。芸苔属(*Brassica*)是十字花科中重要的一个属,包含卷心菜、芜菁和油菜等许多具有较高经济价值的作物,显示出极大的表型变异。但目前对其表型多样化产生的原因仍不是很清楚。王晓武研究组对代表不同形态的199个芜菁及119个甘蓝品种进行了重测序,鉴别出了古六倍化亚基因组水平上的一些选择信号。针对显示典型叶球(leaf-heading)性状的卷心菜形态,他们在芜菁内鉴别出了亚基因组间显示平行选择迹象4个亚基因组位点,在甘蓝中鉴别出了4个这样的位点。14个亚基因组位点经过了选择,并被这2个物种所共享。此外,他们还发现了强力的亚基因组平行选择与块茎形态类型:芜菁和甘蓝的驯化有关联(Cheng et al., 2016)。该研究结果证实,2种芸苔属植物基因组的古六倍化通过趋同亚基因组平行选择旁系同源基因,促成了它们多样化形成叶球和块茎形态。

在植物驯化中对编码基因的选择已有很多研究,然而MIRNA基因(MIRs)的演化以及microRNA(miRNAs)与其靶标互作在这一过程中的作用却报道较少。田志喜研究组在基因组水平上对大豆驯化和改良过程中MIRs及miRNA靶标所受到的选择进行了调查,发现MIRs的演化速率总体上要比miRNA靶标快。然而,在大豆的驯化中它们也表现出一些相似的演化模式:那些表达量高、有基因重复以及有更多同伴的MIRs和miRNA靶标与没有这些特征的同类相比,表现出更低的核苷酸变异水平,这暗示着表达量、复制情况以及miRNA与靶标的互作对MIRs和miRNA靶标的演化有重要作用。进一步研究表明,受到强烈纯化选择的miRNA-靶标对之间的相似性比那些具有遗传

多样性的高很多。而且,在驯化和改良的作用下,与野生大豆相比,栽培大豆居群中大量的miRNA-靶标对的相似性增高,也有少量的相似性降低,这可能与特定驯化性状的采纳有关(Liu et al., 2016i)。该研究结果阐释了大豆驯化中MIRs和miRNA靶标的共同进化现象。

鼠李科枣(*Ziziphus jujuba*)具有重要的经济和营养价值。李新岗研究组与国内外多家单位合作,绘制了干枣栽培品种骏枣的基因组草图,并获得31种不同地理位置的栽培枣和野生枣(*Z. jujuba* var. *spinosa*)的基因组重测序结果。他们的研究表明,冬枣基因组比骏枣大86.5 Mb。这种差异部分来源于冬枣基因组在演化历史近期插入的转座元件。进一步研究发现,栽培枣与其野生近缘种的杂交频繁,使栽培枣拥有复杂的遗传背景。此外,他们还发现了受到人工选择、控制果实有机酸代谢和含糖量的一些关键基因,并鉴定出控制配子体自交不亲和的S位点基因(Huang et al., 2016a)。这些结果可为枣的杂交育种提供亲本资源。另外,禹山林研究组与国内外多家单位合作,完成了花生A基因组可能的祖先(*Arachis duranensis*)的基因组草图。对人工培育的四倍体花生的重测序结果显示,在人工培育的四倍体花生最初3代有性繁殖过程中,发生了大量的基因转换。一些特殊基因家族的扩张暗示了这些基因在花生属植物特殊地下结实性中的作用。例如,S1Fa样转录因子家族在花生属植物基因组中有126个成员,而在其它基因组序列已知的植物种中的数目却不超过5个,这类转录因子在根部和黄化苗中的表达量比绿色叶片中高(Chen et al., 2016k)。对*A. duranensis*基因组的分析不仅有助于花生的遗传改良,而且也加深了人们对花生属物种基因组多样性的理解。

质体基因组是植物三大遗传系统之一,具有一些与核基因组不同的特征。其序列长期被用于植物系统发生关系的构建,同时其演化也吸引了很多科学家。早期分化的真双子叶植物包括5个主要谱系:毛茛目(Ranunculales)、昆栏树目(Trochodendrales)、黄杨目(Buxales)、山龙眼目(Proteales)和青风藤科(Sabiaceae)。王恒昌研究组与国外科学家合作,对8个早期分化的真双子叶植物的质体序列进行了测序分析,这些物种包括顶花板凳果(*Pachysandra terminalis*) (Buxaceae)、泡花树(*Meliosma cuneifolia*) (Sabiac-

eae)和云南清风藤(*Sabia yunnanensis*) (Sabiaceae)等。他们将这些质体序列与之前发表的早期分化的真双子叶植物黄杨属(*Buxus*)、水青树属(*Tetracentron*)和昆栏树属(*Trochodendron*)等的质体基因组进行了比较。结果表明,所有新测序的质体基因组共有79个编码蛋白的基因、4个rRNA的基因和30个tRNA的基因。研究显示,质体的反向重复序列(IR)的界限在早期分化的真双子叶植物中变异很大,长度为24.3–36.4 kb,包括18–33个基因。溯祖分析表明,真双子叶植物祖先的IR区域可能含有18个基因。最大似然法系统发生分析结果与之前估计的早期分歧的双子叶植物的关系类似。不同之处是,他们确定了昆栏树目是洋二仙草类(*Gunneridae*)的姐妹类群,而不是黄杨目的姐妹群,但支持率较低;同时,山龙眼目与青风藤科互为姐妹群,而且支持率高于90% (Sun et al., 2016e)。

景天酸代谢(CAM)是固定CO₂的一种途径,与C3和C4途径相比,这一途径具有最高的水分利用效率,因此具有该代谢途径的植物能适应干旱环境,但人们对CAM的起源和演化知之甚少。兰科植物具有丰富的生物多样性,既有CAM途径,又有C3途径。刘仲健研究与国内外多家单位合作分析了15个兰花物种的转录组,重点比较了参与固碳途径的13个基因家族,发现光合作用相关的核心基因的拷贝数在兰花的CAM演化中并未起关键作用;而CAM可能通过改变固碳关键基因的转录水平演化而来(Zhang et al., 2016m)。该研究通过多种光合途径植物中的固碳途径基因的综合比较,揭示了关键基因的表达水平在CAM起源和演化中的重要性。此外,该研究与王雁研究组合作,对60个已知的植物基因组序列、桃红蝴蝶兰(*Phalaenopsis equestris*)基因组和另外15个兰花物种的基因组表达谱(RNA-Seq)数据,以及PEPC家族进行了详细的系统发生学分析,发现PEPC家族包含3个不同的亚家族(PPC-1、PPC-2和PPC-3),其共同祖先可追踪至绿藻。双子叶植物PPC-1谱系由于全基因组的复制(WGD)分为2个支系。与之类似,单子叶植物的PPC-1谱系也经由1个古老的复制事件分为PPC-1M1和PPC-1M2。单子叶植物中CAM或C4途径相关的PEPC起源于PPC-1M1分支;最早的CAM相关的PEPC可能在单子叶植物多样化后立即演化形成,早于C4途径(Deng et al., 2016a)。该研究

追溯了绿色植物中PEPC基因完整的演化历史,并阐明了兰花PEPC的起源。

microRNA (miRNA)在转录后水平对基因的表达调控具有重要作用。杨平仿研究组通过对莲(*Nelumbo nucifera*)的小RNA转录组的研究,以及对陆生植物不同类群的miRNA进行系统进化分析,发现miRNA的靶基因数目、拷贝数、出现年龄和在基因组多倍化中的保留状况不仅决定了不同的miRNA家族在不同植物类群中的命运,还决定了MIRNA序列的保守性。同时,MIRNA序列分化会加速温带型和热带型莲叶子以及地下茎发育过程中靶基因表达模式的分化,从而对莲表型分化具有重要的推动作用(Shi et al., 2017)。该研究为揭示真双子叶及被子植物中不同miRNA家族的进化路径提供了重要线索。

探讨基因间隔区能否产生与现存基因完全不同的全新基因(*de novo gene*)及其具体起源过程和机制是一个根本生物学问题。郭亚龙研究组综合比较基因组、转录组和甲基化组等多方面的研究证据,澄清了全新基因的起源过程。该研究表明,表观修饰通过降低全新基因的表达从而使其能在居群中保存并扩散(Li et al., 2016r)。该研究解释了全新基因起源的生化机制,对理解基因的起源具有重要意义。

亚洲栽培稻(*O. sativa*)是从普通野生稻(*O. rufipogon*)进化而来,其形态性状和生理特性在进化过程中都发生了巨大变化。其中,野生稻通常拥有较少的每穗粒数、籽粒较长且籽粒顶端有长芒;而栽培稻每穗粒数较多、籽粒较短且籽粒顶端无芒或者短芒。这些性状的改变有利于提高稻谷产量,便于稻谷收获、储藏和加工。为揭示这一重要转变的分子机理,孙传清研究组与谢道昕研究组合作鉴定了调控穗粒数、粒长以及芒的发育基因*GAD1* (*Grain number, grain length and Awn Development 1*)。该基因位于水稻第8号染色体的长臂,编码1个预测的富含半胱氨酸的小分子分泌肽,并与拟南芥中的*EPFL* (*EPFLEPI-DERMAL PATTERNING FACTOR-LIKE*)家族有较高的同源性。*GAD1*蛋白在N端有1个信号肽位点,其成熟肽在C端具有保守的半胱氨酸残基。栽培稻中*GAD1*基因在编码区的移码突变破坏了保守半胱氨酸的结构,导致功能丧失,使穗粒数增加、籽粒变短及芒的发育受阻。序列分析表明,该基因在水稻驯化过程中受到了强烈的人工选择,并引起附近约900 kb的

基因组区域遗传多样性的剧烈下降。他们的研究表明,除了大部分已知的编码转录因子和酶的基因, *GAD1* 编码的小分子分泌肽也参与了水稻的进化过程(Jin et al., 2016b)。*GAD1*的克隆不仅揭示了信号肽分子在植物发育中的新功能,也为揭示水稻进化的分子机制提供了新线索。

减数分裂重组是遗传多样性和物种演化的主要动力之一,基因组中重组位点的分布规律一直是遗传学领域的研究热点。严建兵研究组利用玉米基因组中 50 000个单核苷酸多态性位点精确定位了12个杂交玉米分离居群中的重组事件。结果表明,重组频率及重组位置在各条染色体上的分布存在很大差异,有143个热点重组区域。他们还观察到居群间的重组差异主要来源于基因间的重组,并发现基因内重组事件和基因表达差异与农艺性状间存在显著关联,表明基因内重组可能在植物表型多样性中起作用(Pan et al., 2016b)。该研究结果对于作物的基因组改良具有重要的参考价值。

*AP1 (APETALA1)*和*CAL (CAULIFLOWER)*是1对重复基因,二者在表达的时、空和量上均有差异。这些差异与其调控区差异是否有关尚不清楚。孔宏智研究组发现, *AP1*调控区的1个转录因子结合位点是导致二者表达分化的重要原因。该位点使*AP1*既能自调控,又能被*CAL*调控,从而能长时间维持较高的表达水平。进化分析表明,该自调控位点是在拟南芥和琴叶拟南芥(*A. lyrata*)的最近共同祖先中获得的。在进化过程中, *AP1*在保留祖先所有转录因子结合位点的同时获得了新的调控元件;而*CAL*在进化的早期就丢失了多个转录因子结合位点(Ye et al., 2016a)。该研究对理解基因表达进化的模式和机制具有重要意义。

被子植物与裸子植物是现存种子植物的两个主要类群。*FT (FLOWERING LOCUS T)*基因被认为是被子植物开花通路中的关键基因,在裸子植物中并不存在。然而,汪小全研究组在裸子植物中也发现了*FT*基因。他们通过对磷脂酰乙醇胺结合蛋白(phosphatidylethanolamine-binding protein, *PEBP*)基因家族系统发育关系的重建和*FT*基因的功能分析,发现*FT*及其姐妹基因*TFL1 (TERMINAL FLOWER 1)*是在种子植物分化之前的1次重复事件中产生的。*TFL1*主要参与雌雄球花的发育,而裸子植物共同祖

先中重复产生的*GymFT1*和*GymFT2*主要参与生长节律调控及雌雄球花的发育。转基因实验表明,裸子植物*FT*和*TFL1*基因与被子植物*TFL1*基因功能相似,都具有延迟开花的作用。该研究表明,频繁的基因/基因组重复以及功能分化促进了*PEBP*基因家族在被子植物中的功能多样化(Liu et al., 2016n)。裸子植物*PEBP*基因的表达模式为深入了解*PEBP*基因家族功能演化提供了新见解。此外,汪小全研究组还利用流式细胞仪和DNA数据对麻黄属(*Ephedra*)分布在青藏高原及相邻地区的多倍体起源与进化进行了研究。结果表明,异源四倍性是麻黄属主要的物种形成模式,且该属多倍体的高比例与其营养繁殖、相对较高比例未弱化配子的形成和相对其它大多数裸子植物较小的基因组等生物属性相联系;而一些二倍体物种在地理分布和生态位上的重叠也可为种间杂交及异源多倍体物种形成提供机会(Wu et al., 2016b)。

功能分化是重复基因被保留下来的重要驱动力。膜结合*NAC*转录因子(*NTL*)基因在植物基因组中以基因家族的形式存在,是胁迫信号转导中的组分,其特殊之处在于它们需要蛋白水解酶的作用帮助其脱离生物膜。向凤宁研究组重建了大豆中15个*NTL*基因的演化历史。鉴定出最近发生的全基因组倍增中产生的7个重复基因对。每个基因对中的2个成员在转录、转录后和蛋白质水平上都表现出多方面的分化。1对复制基因产物(*GmNTL1/GmNTL11*)的休眠态(全长蛋白)和激活态形式在拟南芥中分别呈组成型表达。异位表达激活态蛋白而不表达休眠态蛋白可提高植物耐受非生物胁迫的能力。这表明蛋白若行使功能,则需要它们从膜上释放出来。因此, *NTL*释放模式的变化也许导致了表型的分化(Li et al., 2016h)。该研究表明,一系列功能分化对重复的*GmNTL*基因拷贝保留起到了积极作用。

多倍化是植物进化中的普遍现象,目前所有被子植物基因组都经历过1次或多次多倍化过程,如小麦和棉花等都是典型的多倍体作物。基因组多倍化在物种进化和基因组可塑性等方面起着重要作用。四倍体栽培花生(*A. hypogaea*) (*AABB*基因组)是豆科植物,其种子油脂含量很高,是热带和亚热带地区的主要油料作物之一。人们认为栽培花生可能起源于南美*A. duranensis* (*AA*)和*A. ipaensis* (*BB*)杂交后的染色体自发加倍。于为常研究组利用荧光原位杂交(*FISH*)方

法对栽培花生及其野生近缘种的核型和染色体进化进行了研究。结果显示,在栽培花生和2个可能的祖先种中,染色体的组织高度保守,特别是B组。然而,在*A. duranensis*和栽培花生的A组染色体中存在着变异,特别是间质端粒重复序列(ITRs)。对来自不同地理区域的*A. duranensis*研究表明,ITRs的数目和位置都有变化,且这种变化与四倍体花生相似(Zhang et al., 2016o)。此结果为证明栽培花生起源于2个二倍体祖先提供了证据。

在*Triticum-Aegilops*复合体中,异源多倍体化现象频繁发生,为研究异源多倍体化影响部分同源基因的表达模式提供了很好的材料。刘宝研究组对四倍体的野生小麦*Triticum turgidum* ssp. *dicoccoides* (BB-AA)、栽培小麦*T. turgidum* ssp. *durum* (BBAA)、1个人工合成的四倍体(S'S'AA)小麦,以及它们的二倍体亲本*Aegilops longissima* (S'S')和*T. urartu* (AA)的叶子与幼嫩花序的转录谱进行了分析,发现2个二倍体物种直系同源基因的表达具有组织特异性,这在人工合成的四倍体部分同源基因不对称性转录中起重要作用。在自然产生的四倍体小麦中,部分同源基因表现出更多的表达差异,导致在2个亚基因组之间部分同源基因转录呈现出新的不对称性式样。此外,研究还显示,异源四倍体化后,这种部分同源基因偏好性表达的发生非常迅速,并且在多倍体小麦的驯化和演化过程中得到加强。对自然多倍体、合成多倍体及其亲本的研究结果表明,在异源多倍体化过程中部分同源基因的表达呈现出了阶段性变化规律,而亲本直系同源基因的表达特点在异源多倍体中部分同源基因的表达式样上起主要作用;驯化和演化作用则使异源四倍性中亚基因组之间部分同源基因表达的不对称性得以固定(Wang et al., 2016r)。

生长在安第斯山脉的玛卡(*Lepidium meyenii*)可在较短的地质时期内获得高海拔适应性,但具体机制尚不清楚。张静研究组与国内多家单位合作利用基因组测序技术,发现在约6.7个百万年前玛卡经历了2次非常近的全基因组加倍事件。与其近缘的十字花科植物相比,玛卡基因组中与非生物逆境应答、激素信号转导和次生代谢产物合成相关的基因及基因家族发生了显著扩增。因此,重复基因的保留和功能分化可能是造成玛卡形态学与生理学改变的重要因素。此外,研究还表明与形态适应(如LCR (LEAF CURLING

RESPONSIVENESS))以及非生物逆境应答(如DRT-102 (DNA-DAMAGE-REPAIR/TOLERATION 2))相关的基因受到了正选择(Zhang et al., 2016i)。该研究为理解全基因组重复对高海拔物种适应的作用具有重要意义。

生态成种(ecological speciation)是新物种出现的普遍机制。然而,人们对基因表达在生态分化和物种形成中所起的作用仍知之甚少。葛颂研究组以野生稻为材料,在全基因组水平上探讨了表达调控进化在物种形成和适应性进化中的作用。栽培稻近缘野生种*O. rufipogon*和*O. nivara*是近期分化的姊妹种,在形态、生境和生殖等方面存在显著差异,因此是研究物种形成的理想体系。他们通过对2个野生种3个生殖相关组织的转录组进行测序,发现约8%的基因在种间发生了显著的表达分化,并随机分布在基因组上。其中,约62%差异表达基因的表达模式受到方向性选择的影响;相对于编码区,差异表达基因上游区域比非差异表达基因进化速度更快,说明基因调控在物种分化中起关键作用。进一步功能注释分析发现,差异表达基因显著集中在与生殖和逆境响应相关的基因上,这与2个野生种在表型以及生态上的分化相一致(Guo et al., 2016b)。该研究在全基因组水平上探讨了基因调控在植物物种形成中的作用,为进一步理解植物物种形成提供了重要证据。

9.2 系统发育与生物地理学

中国学者持续关注系统发育与生物地理学研究,并从更全面的取样及更合适的分子标记选择上进一步优化分析结果。蔷薇科(Rosaceae)是被子植物中的1个大科,但科内的进化关系尚有争议。马红研究组利用二代测序技术,获得了123个物种的转录组序列,并在生物信息学和系统发育分析的基础上揭示了各亚科、族、属之间高度支持的系统发育关系。进一步研究表明,蔷薇科的祖先很可能产生多心皮的干果,科内不同类型的肉质果实有多次独立起源,在进化历史中具有心皮数量减少、心皮联合和子房下陷等趋势。此外,蔷薇科在进化中经历了多次全基因组重复,所产生的新基因可能与果实的进化密切相关(Xiang et al., 2016)。该研究不仅明确了蔷薇科植物之间的系统发育关系,而且为理解重要水果的进化奠定了基础。李捷研究组则选取了3个携带更丰富信息的核基因,

对具有典型热带、亚热带环太平洋间断分布格局的樟属群(*Cinnamomum* group)进行了系统发育和生物地理分析。樟属群包含樟属(*Cinnamomum*)在内的4个属的植物,而他们的研究表明,樟属群包含3个高度支持的单系分支,但樟属与之前对此属的细分都不是自然类群。该类群起源于早始新世的劳亚古陆,在新生代最暖的时候经历了辐射扩散,扩张到了北半球的高纬度地区,在晚始新世后随着气候变冷向南退回形成间断分布(Huang et al., 2016b)。

北美箭竹族(*Arundinarieae*)独特的生物地理式样也备受研究者的关注。该族超过510个物种分布在东亚和东南亚,约20个物种分布在非洲-印度地区,仅有3个物种分布在北美东部。李德铎研究组基于6个质体基因构建了高密度取样的竹亚科系统发育树,进而对北美箭竹族进行了生物地理学研究。系统发育分析结果与之前发现的存在12个谱系的结果相一致;生物地理分析则揭示了北美箭竹族在14–12 Ma分化,随后可能由于中新世末东亚季风加剧引发了快速辐射,通过洲际迁移或长距离扩散后最终形成我们所观察到的间断分布(Zhang et al., 2016t)。该研究探讨了植物类群的亲缘关系和典型分布格局的形成历史,增进了人们对全球生物多样性格局的成因和机制的认识。

此外,在更全面和丰富的数据基础上,中国学者还对特定类群的起源与种化历史进行了探究。孙航研究组与国内外多家单位合作,在高密度取样下对菊科(*Asteraceae*)全球广布的鼠曲草族(*Gnaphalieae*)进行了系统发育分析和祖先分布区重建。结果显示,该类群起源于渐新世的非洲南部,于早中新世开始多样化并快速扩散至非洲其它地区以及地中海地区,随后在晚中新世至上新世扩散至美洲及东亚。该类群的多样化主要集中于晚中新世至上新世,其间气候变冷、现代洋流的起源以及大陆内部的干旱化制造了开阔生境。该模式可解释世界广布植被在开阔生境下的多样化(Nie et al., 2016)。

10 植物生态与环境生物学

冻土分布区储存着大量有机碳,其碳库大小超过全球土壤碳库的1/2。气候变暖使得冻土中储存的大量碳被分解释放。然而,冻土层与活动层土壤碳分解的调

控因素是否相同目前还不清楚。杨元合研究组基于室内培养以及碳分解模型等多种手段,揭示了青藏高原冻土碳分解的调控机制。研究表明,冻土层土壤碳释放速率与活动层相当甚至更快,活动层土壤碳释放速率主要受底物质量控制,而冻土层土壤碳释放速率主要取决于微生物尤其是真菌的相对丰度(Chen et al., 2016e)。该研究揭示了冻土层与活动层土壤碳分解调控因素的差异,对认识冻土碳循环特征及其与气候变暖之间的反馈关系具有重要意义。

近年来,全球大气氮沉降水平逐渐升高。氮沉降增加不仅影响生态系统的碳储量,也影响碳的质量(即碳化学组分)。但由于生态系统的复杂性和实验方法的多样性,人们关于氮沉降对碳化学组分的影响仍未形成统一的认识。白娥研究组通过整合分析(meta-analysis)法研究了18个生态系统碳化学组分相关变量对氮添加的响应。结果表明,氮添加显著增加了植物木质素、蛋白质及土壤木质素的含量,显著降低了植物半纤维素的含量,而其它碳化学组分如植物纤维素等未发生显著变化。此外,在不同生态类型(或植物类型)和施氮类型条件下,碳化学组分对氮添加的响应不同(Liu et al., 2016e)。该研究系统评价了植物凋落物-土壤连续体中不同的碳化学组分对氮添加的响应,有助于深入了解碳循环对大气氮沉降增加的响应过程,以及氮沉降增加对生态系统功能的影响机制。

此外,张文浩研究组以我国北方温带草原为研究对象,针对氮沉降导致草地生态系统物种丧失的机制进行了研究。他们发现氮沉降导致杂类草物种多样性降低和土壤酸化,使土壤有效锰浓度显著增加,杂类草与禾草对锰和铁的积累差异决定了其对氮沉降不同的响应。由于杂类草主要利用根系表面的铁还原酶将土壤中的 Fe^{3+} 还原为 Fe^{2+} 后被植物吸收,氮沉降引起的 Mn^{2+} 浓度增加导致其直接与 Fe^{2+} 竞争,造成锰在杂类草叶片大量积累,故降低了杂类草铁含量,进而抑制其叶片光合速率,影响其生长,最终导致其在生态系统中丧失。单子叶的禾草由于主要吸收土壤中的 Fe^{3+} ,土壤酸化引起的 Mn^{2+} 浓度增加对其吸收铁的影响较小,其光合速率在氮沉降背景下不受影响,因此禾草的物种丰富度对氮沉降表现不敏感(Tian et al., 2016a)。该研究从微量元素角度揭示了氮沉降导致草地生态系统物种丧失的机制,丰富了生物多样性

与生态系统功能维持机制理论。

硝化作用是农田氮素转化的主要途径,与氮素损失和利用有非常密切的关系。土壤微生物的硝化作用是农业生产系统中氮肥流失的主要原因。一些植物分泌的有机物可作为生物硝化抑制因子(BNIs)来抑制微生物的硝化作用,且部分BNIs已被鉴定。然而,目前有关水稻BNIs的研究尚未见报道。施卫明研究组以19个水稻品种为材料,对抑制欧洲亚硝化毛杆菌(*Nitrosomonas europaea*)的BNIs进行了发掘,发现籼稻和粳稻的分泌液中均存在BNIs,且成熟苗的BNIs比新出苗的抑制能力强。此外,该研究组还鉴定出一种新的硝化抑制因子1,9-癸二醇,该因子可以阻止氨氧化的氨单加氧酶途径,有效剂量(ED₈₀)为90 ng·μL⁻¹。相关分析显示,根分泌物的硝化抑制能力以及1,9-癸二醇的含量均与植物的氮利用率呈正相关(Sun et al., 2016a)。该研究对于深化植物-微生物互作调控土壤氮素转化,提高作物氮素利用率和减少氮素流失具有重要的理论意义与应用价值。

土壤病原菌等专一性天敌驱动的负密度制约效应能促进森林群落的物种共存,并在热带、亚热带和温带森林中得到广泛的验证。然而,有关寄主植物密度影响土壤病原菌群落的结构和组成、进而改变“植物-土壤反馈”作用强度的研究尚未见报道。余世孝研究组以黑石顶自然保护区的亚热带常绿阔叶林为研究对象,对1 200个幼苗样方进行了连续7年的野外监测,并选择研究区域内的9个常见树种开展温室控制实验。研究显示,亚热带常绿阔叶林树种根际土中,真菌病原菌的相对多度随寄主植物同种母树密度的增加而增加,而更多病原菌富集在高密度母树个体的根系周围,显著提高了同种幼苗的死亡率(Liang et al., 2016a)。该研究证实了成年母树通过自身密度调节土壤病原菌的群落组成,从而控制同种幼苗存活率的作用过程,阐明了负密度制约假说的分子机理,揭示了群落和种群水平补偿效应和生物多样性维持的内在机制。此外,曹敏研究组探讨了生境过滤、同种和系统发育负密度制约对热带树种幼苗存活的相对重要性。他们分析了热带季节雨林幼苗存活与邻体密度变量和生境变量的关系,研究了生境过滤影响同种和系统发育负密度制约的可检测性。结果表明,同种负密度制约和生境过滤同时影响幼苗的存活。但与预期相反,系统发育正密度制约对幼苗存活存在显著效

应。生境过滤未对邻体系统发育正效应起到解释作用,但会降低可检测到的同种负密度制约强度(Wu et al., 2016c)。该研究表明,忽略生境因子与系统发育关系会影响同种和异种邻体对幼苗存活重要性的判断。

森林高度是森林最基本的结构参数之一,对指示土地生产力、估算森林生物量和预测生物多样性均具有重要意义。普遍观点认为,水分是决定森林高度的最主要因素。随着水分的增加,森林高度逐渐增加,并最终维持在最大值。方精云研究组利用星载激光雷达数据,评估了全球森林冠层高度的格局和决定因素。研究表明,全球森林高度在南、北纬40°附近及赤道地区最高;水分是森林高度的主要决定因素,但随着水分的增加,森林高度在达到最大值后逐渐下降,也就是说,过多的降水并不利于树木的生长(Tao et al., 2016a)。该研究成果推翻了长期以来在水分与森林高度关系上的认识,发现了水分对森林高度的“负效应”,这对森林碳循环研究、森林管理和全球动态植被模型的改进均具有重要意义。

气候变化和人类活动干扰对草地生态系统最直接的影响是植物物种/功能群的丧失。有关植物物种/功能群丧失影响植被结构和功能的研究已较为深入,然而关于其影响土壤食物网和碳储存的研究却比较缺乏。白永飞研究组发现草地主要植物功能群的丧失对土壤生物的影响比次要植物功能群丧失更强烈,植物功能群丧失使土壤食物网由真菌占优势向细菌占优势转化;植物功能群丧失引起的土壤微生物群落变异主要由功能群组成和生物量解释,土壤线虫群落变异由植物功能群组成、植物生物量以及线虫食物资源解释;植物功能群丧失降低了生态系统碳储存,导致土壤食物网更加脆弱,进而使生态系统抗干扰能力下降(Chen et al., 2016a)。该研究表明,草地功能群的丧失会导致草地碳储存降低和养分流失,某些关键功能群的丧失甚至会引起生态系统崩溃。

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

王小菁 (华南师范大学)

萧浪涛 (湖南农业大学)

董爱武 (复旦大学)

王 台 (中国科学院植物研究所)

钱 前 (中国农业科学院水稻研究所)

漆小泉 (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)
 左建儒 (中国科学院遗传与发育生物学研究所)
 杨淑华 (中国农业大学)
 顾红雅 (北京大学)
 陈之端 (中国科学院植物研究所)
 姜里文 (香港中文大学)
 白永飞 (中国科学院植物研究所)
 孔宏智 (中国科学院植物研究所)
 种 康 (中国科学院植物研究所)

参考文献

- 常金科, 黎家 (2017). 独脚金内酯信号感知揭示配体-受体作用新机制. *植物学报* **52**, 123–127.
- 种康, 李家洋, 许智宏 (2016). 中国植物科学基础研究概览. *中国基础科学* **18**, 7–12.
- 彭雄波, 孙蒙祥 (2016). 中国科学家在植物受精过程中雌雄配子体信号识别机制研究中取得突破性进展. *植物学报* **51**, 145–147.
- 汪鸿儒, 储成才 (2017). 组学技术揭示水稻杂种优势遗传机制. *植物学报* **52**, 4–9.
- Bo K, Wang H, Pan Y, Behera TK, Pandey S, Wen C, Wang Y, Simon PW, Li Y, Chen J, Weng Y (2016). *SHORT HYPOCOTYL1* encodes a SMARCA3-Like chromatin remodeling factor regulating elongation. *Plant Physiol* **172**, 1273–1292.
- Cao H, Huang P, Zhang L, Shi Y, Sun D, Yan Y, Liu X, Dong B, Chen G, Snyder JH, Lin F, Lu J (2016a). Characterization of 47 Cys2-His2 zinc finger proteins required for the development and pathogenicity of the rice blast fungus *Magnaporthe oryzae*. *New Phytol* **211**, 1035–1051.
- Cao HS, Zhuo L, Su Y, Sun LX, Wang XM (2016b). Non-specific phospholipase C1 affects silicon distribution and mechanical strength in stem nodes of rice. *Plant J* **86**, 308–321.
- Chai S, Ge FR, Feng QN, Li S, Zhang Y (2016). PLURIPET-ALA mediates ROP2 localization and stability in parallel to SCN1 but synergistically with TIP1 in root hairs. *Plant J* **86**, 413–425.
- Chen DM, Pan QM, Bai YF, Hu SJ, Huang JH, Wang QB, Naeem S, Elser J, Wu JG, Han XG (2016a). Effects of plant functional group loss on soil biota and net ecosystem exchange: a plant removal experiment in the Mongolian grassland. *J Ecol* **104**, 734–743.
- Chen H, Sun J, Li S, Cui Q, Zhang H, Xin F, Wang H, Lin T, Gao D, Wang S, Li X, Wang D, Zhang Z, Xu Z, Huang S (2016b). An ACC oxidase gene essential for cucumber carpel development. *Mol Plant* **9**, 1315–1327.
- Chen HY, Hsieh EJ, Cheng MC, Chen CY, Hwang SY, Lin TP (2016c). ORA47 (octadecanoid-responsive AP2/ERF-domain transcription factor 47) regulates jasmonic acid and abscisic acid biosynthesis and signaling through binding to a novel *cis*-element. *New Phytol* **211**, 599–613.
- Chen LL, Peng YC, Tian J, Wang XH, Kong ZS, Mao TL, Yuan M, Li YH (2016d). TCS1, a microtubule-binding protein, interacts with KCBP/ZWICHEL to regulate trichome cell shape in *Arabidopsis thaliana*. *PLoS Genet* **12**, e1006266.
- Chen LY, Liang JY, Qin SQ, Liu L, Fang K, Xu YP, Ding JZ, Li F, Luo YQ, Yang YH (2016e). Determinants of carbon release from the active layer and permafrost deposits on the Tibetan Plateau. *Nat Commun* **7**, 13046.
- Chen SL, Jia HL, Zhao HY, Liu D, Liu YM, Liu BY, Bauer S, Somerville CR (2016f). Anisotropic cell expansion is affected through the bidirectional mobility of cellulose synthase complexes and phosphorylation at two critical residues on CESA3. *Plant Physiol* **171**, 242–250.
- Chen SP, Kuo CH, Lu HH, Lo HS, Yeh KW (2016g). The sweet potato NAC-domain transcription factor IbNAC1 is dynamically coordinated by the activator lbbHLH3 and the repressor lbbHLH4 to reprogram the defense mechanism against wounding. *PLoS Genet* **12**, e1006397.
- Chen SP, Lin IW, Chen X, Huang YH, Chang SC, Lo HS, Lu HH, Yeh KW (2016h). Sweet potato NAC transcription factor, IbNAC1, upregulates sporamin gene expression by binding the SWRE motif against mechanical wounding and herbivore attack. *Plant J* **86**, 234–248.
- Chen TT, Xu GW, Wang ZQ, Zhang H, Yang JC, Zhang JH (2016i). Expression of proteins in superior and inferior spikelets of rice during grain filling under different irrigation regimes. *Proteomics* **16**, 102–121.
- Chen W, Wang WS, Peng M, Gong L, Gao YQ, Wan J, Wang SC, Shi L, Zhou B, Li ZM, Peng XX, Yang CK, Qu LH, Liu XQ, Luo J (2016j). Comparative and parallel genome-wide association studies for metabolic and agronomic traits in cereals. *Nat Commun* **7**, 12767.
- Chen X, Li H, Pandey MK, Yang Q, Wang X, Garg V, Li H, Chi X, Doddamani D, Hong Y, Upadhyaya H, Guo H, Khan AW, Zhu F, Zhang X, Pan L, Pierce GJ, Zhou G, Krishnamohan KAVS, Chen M, Zhong N, Agarwal G, Li S, Chitikineni A, Zhang GQ, Sharma S, Chen N, Liu H, Janila P, Li S, Wang M, Wang T, Sun J, Li X, Li C, Wang

- M, Yu L, Wen S, Singh S, Yang Z, Zhao J, Zhang C, Yu Y, Bi J, Zhang X, Liu ZJ, Paterson AH, Wang S, Liang X, Varshney RK, Yu S (2016k). Draft genome of the peanut A-genome progenitor (*Arachis duranensis*) provides insights into geocarpy, oil biosynthesis, and allergens. *Proc Natl Acad Sci USA* **113**, 6785–6790.
- Chen X, Zhu M, Jiang L, Zhao W, Li J, Wu J, Li C, Bai B, Lu G, Chen H, Moffett P, Tao X (2016l). A multilayered regulatory mechanism for the autoinhibition and activation of a plant CC-NB-LRR resistance protein with an extra N-terminal domain. *New Phytol* **212**, 161–175.
- Chen YL, Chen LJ, Li HM (2016m). Polypeptide transport-associated domains of the Toc75 channel protein are located in the intermembrane space of chloroplasts. *Plant Physiol* **172**, 235–243.
- Cheng F, Sun RF, Hou XL, Zheng HK, Zhang FL, Zhang YY, Liu B, Liang JL, Zhuang M, Liu YX, Liu DY, Wang XB, Li PX, Liu YM, Lin K, Bucher J, Zhang NW, Wang Y, Wang H, Deng J, Liao YC, Wei KY, Zhang XM, Fu LX, Hu YY, Liu JS, Cai CC, Zhang SJ, Zhang SF, Li F, Zhang H, Zhang JF, Guo N, Liu ZY, Liu J, Sun C, Ma Y, Zhang HJ, Cui Y, Freeling MR, Borm T, Bonnema G, Wu J, Wang XW (2016). Subgenome parallel selection is associated with morphotype diversification and convergent crop domestication in *Brassica rapa* and *Brassica oleracea*. *Nat Genet* **48**, 1218–1224.
- Cheung AY, Wu HM (2016). Lure is bait for multiple receptors. *Nature* **531**, 178–179.
- Cui Y, Fang X, Qi Y (2016). TRANSPORTIN1 promotes the association of microRNA with ARGONAUTE1 in Arabidopsis. *Plant Cell* **28**, 2576–2585.
- Deng H, Zhang LS, Zhang GQ, Zheng BQ, Liu ZJ, Wang Y (2016a). Evolutionary history of PEPC genes in green plants: implications for the evolution of CAM in orchids. *Mol Phylogenet Evol* **94**, 559–564.
- Deng XG, Zhu T, Zou LJ, Han XY, Zhou X, Xi DH, Zhang DW, Lin HH (2016b). Orchestration of hydrogen peroxide and nitric oxide in brassinosteroid-mediated systemic virus resistance in *Nicotiana benthamiana*. *Plant J* **85**, 478–493.
- Dong HJ, Zhao H, Xie WB, Han ZM, Li GW, Yao W, Bai XF, Hu Y, Guo ZL, Lu K, Yang L, Xing YZ (2016). A novel tiller angle gene, *TAC3*, together with *TAC1* and *D2* largely determine the natural variation of tiller angle in rice cultivars. *PLoS Genet* **12**, 1006412.
- Duan L, Xiao W, Xia F, Liu H, Xiao J, Li X, Wang S (2016a). Two different transcripts of a LAMMER kinase gene play opposite roles in disease resistance. *Plant Physiol* **172**, 1959–1972.
- Duan X, Zhang W, Huang J, Hao L, Wang S, Wang A, Meng D, Zhang Q, Chen Q, Li T (2016b). PbWoxT1 mRNA from pear (*Pyrus betulaefolia*) undergoes long-distance transport assisted by a polypyrimidine tract binding protein. *New Phytol* **210**, 511–524.
- Editorial office of Nature Plants (2017). A Chinese renaissance. *Nat Plants* **3**, 17006.
- Fan YR, Yang JY, Mathioni SM, Yu JS, Shen JQ, Yang XF, Wang L, Zhang QH, Cai ZX, Xu CG, Li XH, Xiao JH, Meyers BC, Zhang QF (2016). PMS1T, producing phased small-interfering RNAs, regulates photoperiod-sensitive male sterility in rice. *Proc Natl Acad Sci USA* **113**, 15144–15149.
- Fang C, Zhang H, Wan J, Wu Y, Li K, Jin C, Chen W, Wang S, Wang W, Zhang H, Zhang P, Zhang F, Qu L, Liu X, Zhou D, Luo J (2016). Control of leaf senescence by an MeOH-jasmonates cascade that is epigenetically regulated by OsSRT1 in rice. *Mol Plant* **9**, 1366–1378.
- Feng P, Guo H, Chi W, Chai X, Sun X, Xu X, Ma J, Rochaix JD, Leister D, Wang H, Lu C, Zhang L (2016a). Chloroplast retrograde signal regulates flowering. *Proc Natl Acad Sci USA* **113**, 10708–10713.
- Feng QN, Kang H, Song SJ, Ge FR, Zhang YL, Li E, Li S, Zhang Y (2016b). Arabidopsis RhoGDIs are critical for cellular homeostasis of pollen tubes. *Plant Physiol* **170**, 841–856.
- Feng XJ, Li JR, Qi SL, Lin QF, Jin JB, Hua XJ (2016c). Light affects salt stress-induced transcriptional memory of *P5CS1* in Arabidopsis. *Proc Natl Acad Sci USA* **113**, E8335–E8343.
- Fu J, Ren F, Lu X, Mao H, Xu M, Degenhardt J, Peters RJ, Wang Q (2016). A tandem array of *ent*-kaurene synthases in maize with roles in gibberellin and more specialized metabolism. *Plant Physiol* **170**, 742–751.
- Gao F, Wang K, Liu Y, Chen YP, Chen P, Shi ZY, Luo J, Jiang DQ, Fan FF, Zhu YG, Li SQ (2016a). Blocking miR396 increases rice yield by shaping inflorescence architecture. *Nat Plants* **2**, 15196.
- Gao F, Zhao J, Chen L, Battchikova N, Ran Z, Aro EM, Ogawa T, Ma W (2016b). The NDH-1L-PSI supercomplex is important for efficient cyclic electron transport in cyanobacteria. *Plant Physiol* **172**, 1451–1464.
- Gao F, Zhao J, Wang X, Qin S, Wei L, Ma W (2016c). NdhV is a subunit of NADPH dehydrogenase essential for cyclic electron transport in *Synechocystis* sp. strain PCC 6803. *Plant Physiol* **170**, 752–760.

- Gao L, Diarso M, Zhang A, Zhang H, Dong Y, Liu L, Lv Z, Liu B** (2015). Heritable alteration of DNA methylation induced by whole-chromosome aneuploidy in wheat. *New Phytol* **209**, 364–375.
- Gao QF, Gu LL, Wang HQ, Fei CF, Fang X, Hussain J, Sun SJ, Dong JY, Liu HT, Wang YF** (2016d). Cyclic nucleotide-gated channel 18 is an essential Ca^{2+} channel in pollen tube tips for pollen tube guidance to ovules in Arabidopsis. *Proc Natl Acad Sci USA* **113**, 3096–3101.
- Gao SP, Fang J, Xu F, Wang W, Chu CC** (2016e). Rice *HOX12* regulates panicle exertion by directly modulating the expression of *ELONGATED UPPERMOST INTERNODE1*. *Plant Cell* **28**, 680–695.
- Gao XQ, Liu CZ, Li DD, Zhao TT, Li F, Jia XN, Zhao XY, Zhang XS** (2016f). The Arabidopsis KIN $\beta\gamma$ subunit of the SnRK1 complex regulates pollen hydration on the stigma by mediating the level of reactive oxygen species in pollen. *PLoS Genet* **12**, e1006228.
- Gu LJ, Wu Y, Jiang MM, Si WN, Zhang XH, Tian DC, Yang SH** (2016). Dissimilar manifestation of heterosis in super-hybrid rice at early-tillering stage under nutrient-deficient and nutrient-sufficient condition. *Plant Physiol* **172**, 1142–1153.
- Gui J, Zheng S, Liu C, Shen J, Li J, Li L** (2016). OsREM4.1 interacts with OsSERK1 to coordinate the interlinking between abscisic acid and brassinosteroid signaling in rice. *Dev Cell* **38**, 201–213.
- Guo H, Feng P, Chi W, Sun X, Xu X, Li Y, Ren D, Lu C, David RJ, Leister D, Zhang L** (2016a). Plastid-nucleus communication involves calcium-modulated MAPK signaling. *Nat Commun* **7**, 12173.
- Guo J, Liu R, Huang L, Zheng XM, Liu PL, Du YS, Cai Z, Zhou L, Wei XH, Zhang FM, Ge S** (2016b). Widespread and adaptive alterations in genome-wide gene expression associated with ecological divergence of two *Oryza* species. *Mol Biol Evol* **33**, 62–78.
- Guo J, Ma X, Cai Y, Ma Y, Zhan Z, Zhou YJ, Liu W, Guan M, Yang J, Cui G, Kang L, Yang L, Shen Y, Tang J, Lin H, Ma X, Jin B, Liu Z, Peters RJ, Zhao ZK, Huang L** (2016c). Cytochrome P450 promiscuity leads to a bifurcating biosynthetic pathway for tanshinones. *New Phytol* **210**, 525–534.
- Guo L, Jiang L, Zhang Y, Lu XL, Xie Q, Weijers D, Liu CM** (2016d). The anaphase-promoting complex initiates zygote division in Arabidopsis through degradation of cyclin B1. *Plant J* **86**, 161–174.
- Guo X, Su H, Shi Q, Fu S, Wang J, Zhang X, Hu Z, Han F** (2016e). *De novo* centromere formation and centromeric sequence expansion in wheat and its wide hybrids. *PLoS Genet* **12**, e1005997.
- Han YC, Kuang JF, Chen JY, Liu XC, Xiao YY, Fu CC, Wang JN, Wu KQ, Lu WJ** (2016a). Banana transcription factor MaERF11 recruits histone deacetylase MaHDA1 and represses the expression of MaACO1 and expansins during fruit ripening. *Plant Physiol* **171**, 1070–1084.
- Han YF, Zhao QY, Dang LL, Luo YX, Chen SS, Shao CR, Huang HW, Li YQ, Li L, Cai T, Chen S, He XJ** (2016b). The SUMO E3 ligase-like proteins PIAL1 and PIAL2 interact with MOM1 and form a novel complex required for transcriptional silencing. *Plant Cell* **28**, 1215–1229.
- Hao LH, Liu JJ, Zhong S, Gu HY, Qu LJ** (2016a). AtVPS41-mediated endocytic pathway is essential for pollen tube-stigma interaction in Arabidopsis. *Proc Natl Acad Sci USA* **113**, 6307–6312.
- Hao Y, Wang H, Qiao S, Leng L, Wang X** (2016b). Histone deacetylase HDA6 enhances brassinosteroid signaling by inhibiting the BIN2 kinase. *Proc Natl Acad Sci USA* **113**, 10418–10423.
- Hao YH, Wang HJ, Qiao SL, Leng LN, Wang XL** (2016c). Histone deacetylase HDA6 enhances brassinosteroid signaling by inhibiting the BIN2 kinase. *Proc Natl Acad Sci USA* **113**, 10418–10423.
- He Y, Wang C, Higgins JD, Yu JP, Zong J, Lu PL, Zhang DB, Liang WQ** (2016). MEIOTIC F-BOX is essential for male meiotic DNA double-strand break repair in rice. *Plant Cell* **28**, 1879–1893.
- He Z, Mi H** (2016). Functional characterization of the subunits N, H, J, and O of the NAD(P)H dehydrogenase complexes in *Synechocystis* sp. strain PCC 6803. *Plant Physiol* **171**, 1320–1332.
- Hu DG, Sun CH, Ma QJ, You CX, Cheng L, Hao YJ** (2016a). MdMYB1 regulates anthocyanins and malate accumulation by directly facilitating their transport into the vacuole in apples. *Plant Physiol* **170**, 1315–1130.
- Hu DG, Sun CH, Zhang QY, An JP, You CX, Hao YJ** (2016b). Glucose sensor MdHXX1 phosphorylates and stabilizes MdbHLH3 to promote anthocyanin biosynthesis in apple. *PLoS Genet* **12**, e1006273.
- Hu H, He X, Tu L, Zhu L, Zhu S, Ge Z, Zhang X** (2016c). GhJAZ2 negatively regulates cotton fiber initiation by interacting with the R2R3-MYB transcription factor GhMYB25-like. *Plant J* **88**, 921–935.
- Hu Q, Tang D, Wang HJ, Shen Y, Chen XJ, Ji JH, Du GJ, Li YF, Cheng ZK** (2016d). The exonuclease homolog

- OsRAD1 promotes accurate meiotic double-strand break repair by suppressing nonhomologous end joining. *Plant Physiol* **172**, 1105–1116.
- Hu X, Xu L** (2016). Transcription factors WOX11/12 directly activate WOX5/7 to promote root primordia initiation and organogenesis. *Plant Physiol* **172**, 2363–2373.
- Huang J, Zhang C, Zhao X, Fei Z, Wan KK, Zhang Z, Pang X, Yin X, Bai Y, Sun X, Gao L, Li R, Zhang J, Li X** (2016a). The jujube genome provides insights into genome evolution and the domestication of sweetness/acidity taste in fruit trees. *PLoS Genet* **12**, e1006433.
- Huang JF, Li L, van der Werff H, Li HW, Rohwer JG, Crayn DM, Meng HH, van der Merwe M, Conran JG, Li J** (2016b). Origins and evolution of cinnamon and camphor: a phylogenetic and historical biogeographical analysis of the *Cinnamomum* group (Lauraceae). *Mol Phylogenet Evol* **96**, 33–44.
- Huang PK, Chan PT, Su PH, Chen LJ, Li HM** (2016c). Chloroplast Hsp93 directly binds to transit peptides at an early stage of the preprotein import process. *Plant Physiol* **170**, 857–866.
- Huang XH, Yang SH, Gong JY, Zhao Q, Feng Q, Zhan QL, Zhao Y, Li WJ, Cheng BY, Xia JH, Chen N, Huang T, Zhang L, Fan DL, Chen JY, Zhou CC, Lu YQ, Weng QJ, Han B** (2016d). Genomic architecture of heterosis for yield traits in rice. *Nature* **537**, 629–633.
- Huang XL, Lu ZH, Wang X, Ouyang YD, Chen W, Xie KL, Wang DY, Luo M, Luo J, Yao JL** (2016e). Imprinted gene *OsFIE1* modulates rice seed development by influencing nutrient metabolism and modifying genome H3K27me3. *Plant J* **87**, 305–317.
- Huang Y, Feng CZ, Ye Q, Wu WH, Chen YF** (2016f). Arabidopsis WRKY6 transcription factor acts as a positive regulator of abscisic acid signaling during seed germination and early seedling development. *PLoS Genet* **12**, e1005833.
- Ji Z, Ji C, Liu B, Zou L, Chen G, Yang B** (2016). Interfering TAL effectors of *Xanthomonas oryzae* neutralize *R*-gene-mediated plant disease resistance. *Nat Commun* **7**, 13435.
- Jia Y, Ding Y, Shi Y, Zhang X, Gong Z, Yang S** (2016). The *cbfs* triple mutants reveal the essential functions of CBFs in cold acclimation and allow the definition of CBF regulons in Arabidopsis. *New Phytol* **212**, 345–353.
- Jiang Y, Yu D** (2016). The WRKY57 transcription factor affects the expression of jasmonate ZIM-domain genes transcriptionally to compromise *Botrytis cinerea* resistance. *Plant Physiol* **171**, 2771–2782.
- Jiang Z, Xu G, Jing Y, Tang W, Lin R** (2016). Phytochrome B and REVEILLE1/2-mediated signaling controls seed dormancy and germination in Arabidopsis. *Nat Commun* **7**, 12377.
- Jin H, Li M, Duan S, Fu M, Dong X, Liu B, Feng D, Wang J, Wang HB** (2016a). Optimization of light-harvesting pigment improves photosynthetic efficiency. *Plant Physiol* **172**, 1720–1731.
- Jin J, Hua L, Zhu ZF, Tan LB, Zhao XH, Zhang WF, Liu FX, Fu YC, Cai HW, Sun XY, Gu P, Xie DX, Sun CQ** (2016b). *GAD1* encodes a secreted peptide that regulates grain number, grain length, and awn development in rice domestication. *Plant Cell* **28**, 2453–2463.
- Li CL, Wang M, Wu XM, Chen DH, Lv HJ, Shen JL, Qiao Z, Zhang W** (2016a). TH11, a Thiamine Thiazole Synthase, interacts with Ca²⁺-dependent protein kinase CPK33 and modulates the S-type anion channels and stomatal closure in Arabidopsis. *Plant Physiol* **170**, 1090–1104.
- Li CY, Li JY, Chong K, Harter K, Lee Y, Leung J, Martinoia E, Matsuoka M, Offringa R, Qu LJ, Schroeder J, Zhao YD** (2016b). Toward a molecular understanding of plant hormone actions. *Mol Plant* **9**, 1–3.
- Li D, Wang XF, Zhang XB, Chen QY, Xu GH, Xu DY, Wang CL, Liang YM, Wu LS, Huang C, Tian JG, Wu YY, Tian F** (2016c). The genetic architecture of leaf number and its genetic relationship to flowering time in maize. *New Phytol* **210**, 256–268.
- Li J, Meng XB, Zong Y, Chen KL, Zhang HW, Liu JX, Li JY, Gao CX** (2016d). Gene replacements and insertions in rice by intron targeting using CRISPR-Cas9. *Nat Plants* **2**, 16139.
- Li JY, Li CY, Smith MS** (2017). Hormone Metabolism and Signaling in Plants. Amsterdam: Elsevier Ltd.
- Li K, Yu R, Fan LM, Wei N, Chen H, Deng XW** (2016e). DELLA-mediated PIF degradation contributes to coordination of light and gibberellin signaling in Arabidopsis. *Nat Commun* **7**, 11868.
- Li P, Chen B, Zhang G, Chen L, Dong Q, Wen J, Mysore KS, Zhao J** (2016f). Regulation of anthocyanin and proanthocyanidin biosynthesis by *Medicago truncatula* bHLH transcription factor MtTT8. *New Phytol* **210**, 905–921.
- Li Q, He J** (2016). BZR1 interacts with HY5 to mediate brassinosteroid- and light-regulated cotyledon opening in Arabidopsis in darkness. *Mol Plant* **9**, 113–125.
- Li S, Le B, Ma X, Li S, You C, Yu Y, Zhang B, Liu L, Gao L, Shi T, Zhao Y, Mo B, Cao X, Chen X** (2016g). Biogenesis

- of phased siRNAs on membrane-bound polysomes in Arabidopsis. *eLife* **5**, e22750.
- Li S, Wang N, Ji D, Xue Z, Yu Y, Jiang Y, Liu J, Liu Z, Xiang F** (2016h). Evolutionary and functional analysis of membrane-bound NAC transcription factor genes in soybean. *Plant Physiol* **172**, 1804–1820.
- Li S, Wang W, Gao J, Yin K, Wang R, Wang C, Petersen M, Mundy J, Qiu JL** (2016i). MYB75 phosphorylation by MPK4 is required for light-induced anthocyanin accumulation in Arabidopsis. *Plant Cell* **28**, 2866–2883.
- Li S, Zhang Y** (2016). GPS in pollen tubes: found! *Sci China Life Sci* **59**, 438–439.
- Li T, Jiang Z, Zhang L, Tan D, Wei Y, Yuan H, Li T, Wang A** (2016j). Apple (*Malus domestica*) MdERF2 negatively affects ethylene biosynthesis during fruit ripening by suppressing *MdACS1* transcription. *Plant J* **88**, 735–748.
- Li X, Ma D, Lu SX, Hu X, Huang R, Liang T, Xu T, Tobin EM, Liu H** (2016k). Blue light- and low temperature-regulated COR27 and COR28 play roles in the Arabidopsis circadian clock. *Plant Cell* **28**, 2755–2769.
- Li X, Ma D, Lu SX, Hu X, Huang R, Liang T, Xu T, Tobin EM, Liu H** (2016l). Blue light- and low temperature-regulated COR27 and COR28 play roles in the Arabidopsis circadian clock. *Plant Cell* **28**, 2755–2769.
- Li X, Yang DL, Sun L, Li Q, Mao B, He Z** (2016m). The systemic acquired resistance regulator OsNPR1 attenuates growth by repressing auxin signaling through promoting IAA-amido synthase expression. *Plant Physiol* **172**, 546–558.
- Li X, Zhang H, Ai Q, Liang G, Yu D** (2016n). Two bHLH transcription factors, bHLH34 and bHLH104, regulate iron homeostasis in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Physiol* **170**, 2478–2493.
- Li YB, Han LB, Wang HY, Zhang J, Sun ST, Feng DQ, Yang CL, Sun YD, Zhong NQ, Xia GX** (2016o). The thio-redoxin GbNRX1 plays a crucial role in homeostasis of apoplastic reactive oxygen species in response to *Verticillium dahliae* infection in cotton. *Plant Physiol* **170**, 2392–2406.
- Li Z, Jiang D, Fu X, Luo X, Liu R, He Y** (2016p). Coupling of histone methylation and RNA processing by the nuclear mRNA cap-binding complex. *Nat Plants* **2**, 16015.
- Li Z, Wang S, Cheng J, Su C, Zhong S, Liu Q, Fang Y, Yu Y, Lv H, Zheng Y, Zheng B** (2016q). Intron lariat RNA inhibits microRNA biogenesis by sequestering the dicing complex in Arabidopsis. *PLoS Genet* **12**, e1006422.
- Li ZW, Chen X, Wu Q, Hagmann J, Han TS, Zou YP, Ge S, Guo YL** (2016r). On the origin of *de novo* genes in *Arabidopsis thaliana* populations. *Genome Biol Evol* **8**, 2190–2202.
- Liang M, Liu X, Gilbert GS, Zheng Y, Luo S, Huang F, Yu S** (2016a). Adult trees cause density-dependent mortality in conspecific seedlings by regulating the frequency of pathogenic soil fungi. *Ecol Lett* **19**, 1448–1456.
- Liang X, Ding P, Lian K, Wang J, Ma M, Li L, Li M, Zhang X, Chen S, Zhang Y, Zhou JM** (2016b). Arabidopsis heterotrimeric G proteins regulate immunity by directly coupling to the FLS2 receptor. *eLife* **5**, e13568.
- Lin B, Zhuo K, Chen S, Hu L, Sun L, Wang X, Zhang LH, Liao J** (2016a). A novel nematode effector suppresses plant immunity by activating host reactive oxygen species-scavenging system. *New Phytol* **209**, 1159–1173.
- Lin JS, Huang XX, Li Q, Cao YP, Bao Y, Meng XF, Li YJ, Fu CX, Hou BK** (2016b). UDP-glycosyltransferase 72B1 catalyzes the glucose conjugation of monolignols and is essential for the normal cell wall lignification in *Arabidopsis thaliana*. *Plant J* **88**, 26–42.
- Lin XL, Niu D, Hu ZL, Kim DH, Jin YH, Cai B, Liu P, Miura K, Yun DJ, Kim WY, Lin R, Jin JB** (2016c). An Arabidopsis SUMO E3 ligase, SIZ1, negatively regulates photomorphogenesis by promoting COP1 activity. *PLoS Genet* **12**, e1006016.
- Lin YP, Wu MC, Charng YY** (2016d). Identification of a chlorophyll dephytylase involved in chlorophyll turn over in Arabidopsis. *Plant Cell* **28**, 2974–2990.
- Liu B, Liu X, Yang S, Chen C, Xue S, Cai Y, Wang D, Yin S, Gai X, Ren H** (2016a). Silencing of the gibberellin receptor homolog, *CsGID1a*, affects locule formation in cucumber (*Cucumis sativus*) fruit. *New Phytol* **210**, 551–563.
- Liu B, Wei G, Shi J, Jin J, Shen T, Ni T, Shen WH, Yu Y, Dong A** (2016b). SET DOMAIN GROUP 708, a histone H3 lysine 36-specific methyltransferase, controls flowering time in rice (*Oryza sativa*). *New Phytol* **210**, 577–588.
- Liu J, Chen X, Liang X, Zhou X, Yang F, Liu J, He SY, Guo Z** (2016c). Alternative splicing of rice WRKY62 and WRKY76 transcription factor genes in pathogen defense. *Plant Physiol* **171**, 1427–1442.
- Liu J, Ji Y, Zhou J, Xing D** (2016d). Phosphatidylinositol 3-kinase promotes activation and vacuolar acidification and delays methyl jasmonate-induced leaf senescence. *Plant Physiol* **170**, 1714–1731.
- Liu J, Wu N, Wang H, Sun J, Peng B, Jiang P, Bai E** (2016e). Nitrogen addition affects chemical compositions

- of plant tissues, litter and soil organic matter. *Ecology* **97**, 1796–1806.
- Liu J, Zhang C, Wei C, Liu X, Wang M, Yu F, Xie Q, Tu J** (2016f). The RING finger ubiquitin E3 ligase OsHTAS enhances heat tolerance by promoting H₂O₂-induced stomatal closure in rice. *Plant Physiol* **170**, 429–443.
- Liu J, Zhang T, Jia J, Sun J** (2016g). The wheat mediator subunit TaMED25 interacts with the transcription factor TaEIL1 to negatively regulate disease resistance against powdery mildew. *Plant Physiol* **170**, 1799–1816.
- Liu N, Xie K, Jia Q, Zhao J, Chen T, Li H, Wei X, Diao X, Hong Y, Liu Y** (2016h). Foxtail mosaic virus-induced gene silencing in monocot plants. *Plant Physiol* **171**, 1801–1807.
- Liu T, Fang C, Ma Y, Shen Y, Li C, Li Q, Wang M, Liu S, Zhang J, Zhou Z, Yang R, Wang Z, Tian Z** (2016i). Global investigation of the co-evolution of *MIRNA* genes and microRNA targets during soybean domestication. *Plant J* **85**, 396–409.
- Liu TY, Huang TK, Yang SY, Hong YT, Huang SM, Wang FN, Chiang SF, Tsai SY, Lu WC, Chiou TJ** (2016j). Identification of plant vacuolar transporters mediating phosphate storage. *Nat Commun* **7**, 11095.
- Liu X, Hu P, Huang M, Tang Y, Li Y, Li L, Hou X** (2016k). The NF-YC-RGL2 module integrates GA and ABA signaling to regulate seed germination in Arabidopsis. *Nat Commun* **7**, 12768.
- Liu Y, Lai J, Yu M, Wang F, Zhang J, Jiang J, Hu H, Wu Q, Lu G, Xu P, Yang C** (2016l). The Arabidopsis SUMO E3 ligase AtMMS21 dissociates the E2Fa/DPa complex in cell cycle regulation. *Plant Cell* **28**, 2225–2237.
- Liu Y, Wang R, Zhang P, Chen Q, Luo Q, Zhu Y, Xu J** (2016m). The nitrification inhibitor methyl 3-(4-hydroxyphenyl) propionate modulates root development by interfering with auxin signaling via the NO/ROS pathway. *Plant Physiol* **171**, 1686–1703.
- Liu YY, Yang KZ, Wei XX, Wang XQ** (2016n). Revisiting the phosphatidylethanolamine-binding protein (PEBP) gene family reveals cryptic *FLOWERING LOCUS T* gene homologs in gymnosperms and sheds new light on functional evolution. *New Phytol* **212**, 730–744.
- Liu Z, Li J, Wang L, Li Q, Lu Q, Yu Y, Li S, Bai M, Hu Y, Xiang F** (2016o). Repression of callus initiation by the miRNA-directed interaction of auxin-cytokinin in *Arabidopsis thaliana*. *Plant J* **87**, 391–402.
- Liu ZW, Zhou JX, Huang HW, Li YQ, Shao CR, Li L, Cai T, Chen S, He XJ** (2016p). Two components of the RNA-directed DNA methylation pathway associate with MORC6 and silence loci targeted by MORC6 in Arabidopsis. *PLoS Genet* **12**, e1006026.
- Luo C, Cai XT, Du J, Zhao TL, Wang PF, Zhao PX, Liu R, Xie Q, Cao XF, Xiang CB** (2016). PARAQUAT TOLERANCE3 is an E3 ligase that switches off activated oxidative response by targeting histone-modifying PROTEIN METHYLTRANSFERASE4b. *PLoS Genet* **12**, e1006332.
- Ma H, Wang S** (2016). Histidine regulates seed oil deposition through abscisic acid biosynthesis and β -oxidation. *Plant Physiol* **172**, 848–857.
- Ma QQ, Sun JB, Mao TL** (2016a). Microtubule bundling plays a role in ethylene-mediated cortical microtubule re-orientation in etiolated Arabidopsis hypocotyls. *J Cell Sci* **129**, 2043–2051.
- Ma X, Wang W, Bittner F, Schmidt N, Berkey R, Zhang L, King H, Zhang Y, Feng J, Wen Y, Tan L, Li Y, Zhang Q, Deng Z, Xiong X, Xiao S** (2016b). Dual and opposing roles of xanthine dehydrogenase in defense-associated reactive oxygen species metabolism in Arabidopsis. *Plant Cell* **28**, 1108–1126.
- Ma ZS** (2016). Research, rethink and revolutionize rice breeding: an interview with Qifa Zhang. *Natl Sci Rev* **3**, 328–330.
- Mao JL, Miao ZQ, Wang Z, Yu LH, Cai XT, Xiang CB** (2016). Arabidopsis ERF1 mediates cross-talk between ethylene and auxin biosynthesis during primary root elongation by regulating ASA1 expression. *PLoS Genet* **12**, e1005760.
- Nie ZL, Funk VA, Meng Y, Deng T, Sun H, Wen J** (2016). Recent assembly of the global herbaceous flora: evidence from the paper daisies (Asteraceae: Gnaphalieae). *New Phytol* **209**, 1795–1806.
- Ouyang ZY, Zheng H, Xiao Y, Polasky S, Liu JG, Xu WH, Wang Q, Zhang L, Xiao Y, Rao EM, Jiang L, Lu F, Wang XK, Yang GB, Gong SH, Wu BF, Zeng Y, Yang W, Daily GC** (2016). Improvements in ecosystem services from investments in natural capital. *Science* **352**, 1455–1459.
- Pan Q, Cui B, Deng F, Quan J, Loake GJ, Shan W** (2016a). RTP1 encodes a novel endoplasmic reticulum (ER)-localized protein in Arabidopsis and negatively regulates resistance against biotrophic pathogens. *New Phytol* **209**, 1641–1654.
- Pan Q, Li L, Yang X, Tong H, Xu S, Li Z, Li W, Muehlbauer GJ, Li J, Yan J** (2016b). Genome-wide recombination dynamics are associated with phenotypic variation in maize. *New Phytol* **210**, 1083–1094.

- Qiao ZY, Qi WW, Wang Q, Feng YN, Yang Q, Zhang N, Wang SS, Tang YP, Song RT** (2016). ZmMADS47 regulates zein gene transcription through interaction with Opaque2. *PLoS Genet* **12**, 1005991.
- Qu LJ, Tang Y, Zhao CY, Tan ST, Xue HW** (2016). Arabidopsis type II phosphatidylinositol 4-kinase PI4Ky5 regulates auxin biosynthesis and leaf margin development through interacting with membrane-bound transcription factor ANAC078. *PLoS Genet* **12**, e1006252.
- Ren HB, Dang X, Yang YQ, Huang DQ, Liu MT, Gao XW, Lin DS** (2016). SPIKE1 activates ROP GTPase to modulate petal growth and shape. *Plant Physiol* **172**, 358–371.
- Shang B, Xu C, Zhang X, Cao H, Xin W, Hu Y** (2016). Very-long-chain fatty acids restrict regeneration capacity by confining pericycle competence for callus formation in Arabidopsis. *Proc Natl Acad Sci USA* **113**, 5101–5106.
- Shen JB, Gao CJ, Zhao Q, Lin YS, Wang XF, Zhuang XH, Jiang LW** (2016a). AtBRO1 functions in ESCRT-I complex to regulate multivesicular body protein sorting. *Mol Plant* **9**, 760–763.
- Shen Q, Lu X, Yan T, Fu X, Lv Z, Zhang F, Pan Q, Wang G, Sun X, Tang K** (2016b). The jasmonate-responsive AaMYC2 transcription factor positively regulates artemisinin biosynthesis in *Artemisia annua*. *New Phytol* **210**, 1269–1281.
- Shi BH, Zhang C, Tian CH, Wang J, Wang Q, Xu TF, Xu Y, Ohno C, Sablowski R, Heisler MG, Theres K, Wang Y, Jiao YL** (2016). Two-step regulation of a meristematic cell population acting in shoot branching in Arabidopsis. *PLoS Genet* **12**, e1006168.
- Shi T, Wang K, Yang PF** (2017). The evolution of plant microRNAs: insights from a basal eudicot sacred lotus. *Plant J* **89**, 442–457.
- Si LZ, Chen JY, Huang XH, Gong H, Luo JH, Hou QQ, Zhou TY, Lu TT, Zhu JJ, Shangguan YY, Chen EW, Gong CX, Zhao Q, Jing YF, Zhao Y, Li Y, Cui LL, Fan DL, Lu YQ, Weng QJ, Wang YC, Zhan QL, Liu KY, Wei XH, An K, An G, Han B** (2016). OsSPL13 controls grain size in cultivated rice. *Nat Genet* **48**, 447–456.
- Song L, Yu H, Dong J, Che X, Jiao Y, Liu D** (2016a). The molecular mechanism of ethylene-mediated root hair development induced by phosphate starvation. *PLoS Genet* **12**, e1006194.
- Song LZ, Wang RC, Zhang L, Wang YM, Yao SG** (2016b). CRR1 encoding callose synthase functions in ovary expansion by affecting vascular cell patterning in rice. *Plant J* **88**, 620–632.
- Song XS, Xing S, Li HP, Zhang JB, Qu B, Jiang JH, Fan C, Yang P, Liu JL, Hu ZQ, Xue S, Liao YC** (2016c). An antibody that confers plant disease resistance targets a membrane-bound glyoxal oxidase in *Fusarium*. *New Phytol* **210**, 997–1010.
- Sun L, Lu YF, Yu FW, Kronzucker HJ, Shi WM** (2016a). Biological nitrification inhibition by rice root exudates and its relationship with nitrogen-use efficiency. *New Phytol* **212**, 646–656.
- Sun N, Wang J, Gao Z, Dong J, He H, Terzaghi W, Wei N, Deng XW, Chen H** (2016b). Arabidopsis SAURs are critical for differential light regulation of the development of various organs. *Proc Natl Acad Sci USA* **113**, 6071–6076.
- Sun X, Sun M, Jia B, Qin Z, Yang K, Chen C, Yu Q, Zhu Y** (2016c). A *Glycine soja* methionine sulfoxide reductase B5a interacts with the Ca²⁺/CAM-binding kinase GsCBRLK and activates ROS signaling under carbonate alkaline stress. *Plant J* **86**, 514–529.
- Sun XH, Zhang ZG, Wu JX, Cui XA, Feng D, Wang K, Xu M, Zhou L, Han X, Gu XF, Lu TG** (2016d). The *Oryza sativa* regulator HDR1 associates with the kinase OsK4 to control photoperiodic flowering. *PLoS Genet* **12**, 1005927.
- Sun Y, Moore MJ, Zhang S, Soltis PS, Soltis DE, Zhao T, Meng A, Li X, Li J, Wang H** (2016e). Phylogenomic and structural analyses of 18 complete plastomes across nearly all families of early-diverging eudicots, including an angiosperm-wide analysis of IR gene content evolution. *Mol Phylogenet Evol* **96**, 93–101.
- Tan F, Zhou C, Zhou Q, Zhou S, Yang W, Zhao Y, Li G, Zhou DX** (2016a). Analysis of chromatin regulators reveals specific features of rice DNA methylation pathways. *Plant Physiol* **171**, 2041–2054.
- Tan XY, Cao K, Liu F, Li YX, Li PX, Gao CJ, Ding Y, Lan ZY, Shi ZX, Rui QC, Feng YH, Liu YL, Zhao YX, Wu CY, Zhang Q, Li Y, Jiang LW, Bao YQ** (2016b). Arabidopsis COG complex subunits COG3 and COG8 modulate golgi morphology, vesicle trafficking homeostasis and are essential for pollen tube growth. *PLoS Genet* **12**, e1006140.
- Tang K, Lang Z, Zhang H, Zhu JK** (2016a). The DNA demethylase ROS1 targets genomic regions with distinct chromatin modifications. *Nat Plants* **2**, 16169.
- Tang N, Ma S, Zong W, Yang N, Lv Y, Yan C, Guo Z, Li J, Li X, Xiang Y, Song H, Xiao J, Li X, Xiong L** (2016b). MODD mediates deactivation and degradation of OsbZIP46 to negatively regulate ABA signaling and drought resistance in rice. *Plant Cell* **28**, 2161–2177.
- Tao S, Guo Q, Li C, Wang Z, Fang J** (2016a). Global patterns and determinants of forest canopy height. *Ecology*

- 97, 3265–3270.
- Tao S, Zhang Y, Wang X, Xu L, Fang X, Lu ZJ, Liu D** (2016b). The THO/TREX complex active in miRNA biogenesis negatively regulates root-associated acid phosphatase activity induced by phosphate starvation. *Plant Physiol* **171**, 2841–2853.
- Tian Q, Liu N, Bai W, Li L, Chen J, Reich PB, Yu Q, Guo D, Smith MD, Knapp AK, Cheng W, Lu P, Gao Y, Yang A, Wang T, Li X, Wang Z, Ma Y, Han X, Zhang WH** (2016a). A novel soil manganese mechanism drives plant species loss with increased nitrogen deposition in a temperate steppe. *Ecology* **97**, 65–74.
- Tian S, Wang X, Li P, Wang H, Ji H, Xie J, Qiu Q, Shen D, Dong H** (2016b). Plant aquaporin AtPIP1;4 links apoplastic H₂O₂ induction to disease immunity pathways. *Plant Physiol* **171**, 1635–1650.
- Tsai KJ, Lin CY, Ting CY, Shih MC** (2016). Ethylene-regulated glutamate dehydrogenase fine-tunes metabolism during anoxia-reoxygenation. *Plant Physiol* **172**, 1548–1562.
- Wan Q, Guan X, Yang N, Wu H, Pan M, Liu B, Fang L, Yang S, Hu Y, Ye W, Zhang H, Ma P, Chen J, Wang Q, Mei G, Cai C, Yang D, Wang J, Guo W, Zhang W, Chen X, Zhang T** (2016). Small interfering RNAs from bidirectional transcripts of *GhMML3_A12* regulate cotton fiber development. *New Phytol* **210**, 1298–1310.
- Wang C, Hu TW, Yan X, Meng TT, Wang YT, Wang QM, Zhang XY, Gu Y, Sanchez-Rodriguez C, Gadeyne A, Lin JX, Persson S, Van Damme D, Li CY, Bednarek SY, Pan JW** (2016a). Differential regulation of clathrin and its adaptor proteins during membrane recruitment for endocytosis. *Plant Physiol* **171**, 215–229.
- Wang D, Qin B, Li X, Tang D, Zhang Y, Cheng Z, Xue Y** (2016b). Nucleolar DEAD-box RNA helicase TOGR1 regulates thermotolerant growth as a pre-rRNA chaperone in rice. *PLoS Genet* **12**, e1005844.
- Wang F, Guo Z, Li H, Wang M, Onac E, Zhou J, Xia X, Shi K, Yu J, Zhou Y** (2016c). Phytochrome A and B function antagonistically to regulate cold tolerance via abscisic acid-dependent jasmonate signaling. *Plant Physiol* **170**, 459–471.
- Wang H, Jiao X, Kong X, Hamera S, Wu Y, Chen X, Fang R, Yan Y** (2016d). A signaling cascade from miR444 to RDR1 in rice antiviral RNA silencing pathway. *Plant Physiol* **170**, 2365–2377.
- Wang H, Liu C, Cheng J, Liu J, Zhang L, He C, Shen WH, Jin H, Xu L, Zhang Y** (2016e). Arabidopsis flower and embryo developmental genes are repressed in seedlings by different combinations of polycomb group proteins in association with distinct sets of *cis*-regulatory elements. *PLoS Genet* **12**, e1005771.
- Wang H, Pan J, Li Y, Lou D, Hu Y, Yu D** (2016f). The DELLA-CONSTANS transcription factor cascade integrates gibberellic acid and photoperiod signaling to regulate flowering. *Plant Physiol* **172**, 479–488.
- Wang H, Zhuang XH, Wang XF, Law AHY, Zhao T, Du SW, Loy MMT, Jiang LW** (2016g). A distinct pathway for polar exocytosis in plant cell wall formation. *Plant Physiol* **172**, 1003–1018.
- Wang HJ, Hu Q, Tang D, Liu XF, Du GJ, Shen Y, Li YF, Cheng ZK** (2016h). *OsDMC1* is not required for homologous pairing in rice meiosis. *Plant Physiol* **171**, 230–241.
- Wang JG, Feng C, Liu HH, Ge FR, Li S, Li HJ, Zhang Y** (2016i). HAPLESS13-mediated trafficking of STRUBBELIG is critical for ovule development in Arabidopsis. *PLoS Genet* **12**, 1006269.
- Wang P, Cui X, Zhao C, Shi L, Zhang G, Sun F, Cao X, Yuan L, Xie Q, Xu X** (2017). *COR27* and *COR28* encode nighttime repressors integrating Arabidopsis circadian clock and cold response. *J Integr Plant Biol* **59**, 78–85.
- Wang Q, Zuo ZC, Wang X, Gu LF, Yoshizumi T, Yang ZH, Yang L, Liu Q, Liu W, Han YJ, Kim JI, Liu B, Wohlschlegel JA, Matsui M, Oka Y, Lin CT** (2016j). Photoactivation and inactivation of Arabidopsis cryptochrome 2. *Science* **354**, 343–347.
- Wang R, Liu M, Yuan M, Osés-Prieto JA, Cai X, Sun Y, Burlingame AL, Wang ZY, Tang W** (2016k). The brassinosteroid-activated BRI1 receptor kinase is switched off by dephosphorylation mediated by cytoplasm-localized PP2A B'subunits. *Mol Plant* **9**, 148–157.
- Wang T, Chang C, Gu C, Tang S, Xie Q, Shen QH** (2016l). An E3 ligase affects the NLR receptor stability and immunity to powdery mildew. *Plant Physiol* **172**, 2504–2515.
- Wang T, Xing J, Liu X, Liu Z, Yao Y, Hu Z, Peng H, Xin M, Zhou DX, Zhang Y, Ni Z** (2016m). Histone acetyltransferase general control non-repressed protein 5 (GCN5) affects the fatty acid composition of *Arabidopsis thaliana* seeds by acetylating fatty acid desaturase3 (FAD3). *Plant J* **88**, 794–808.
- Wang T, Liang L, Xue Y, Jia PF, Chen W, Zhang MX, Wang YC, Li HJ, Yang WC** (2016n). A receptor heteromer mediates the male perception of female attractants in plants. *Nature* **531**, 241–244.
- Wang X, Ai G, Zhang C, Cui L, Wang J, Li H, Zhang J, Ye Z**

- (2016o). Expression and diversification analysis reveals transposable elements play important roles in the origin of *Lycopersicon*-specific lncRNAs in tomato. *New Phytol* **209**, 1442–1455.
- Wang X, Gao F, Zhang J, Zhao J, Ogawa T, Ma W** (2016p). A cytoplasmic protein Ssl3829 is important for NDH-1 hydrophilic arm assembly in *Synechocystis* sp. strain PCC 6803. *Plant Physiol* **171**, 864–877.
- Wang X, Wang H, Liu S, Ferjani A, Li J, Yan J, Yang X, Qin F** (2016q). Genetic variation in ZmVPP1 contributes to drought tolerance in maize seedlings. *Nat Genet* **48**, 1233–1241.
- Wang X, Zhang H, Li Y, Zhang Z, Li L, Liu B** (2016r). Transcriptome asymmetry in synthetic and natural allotetraploid wheats, revealed by RNA-sequencing. *New Phytol* **209**, 1264–1277.
- Wang XP, Chen LM, Liu WX, Shen LK, Wang FL, Zhou Y, Zhang ZD, Wu WH, Wang Y** (2016s). AtKC1 and CIPK23 synergistically modulate AKT1-mediated low-potassium stress responses in Arabidopsis. *Plant Physiol* **170**, 2264–2277.
- Wang Y, Wang C, Zheng M, Lyu J, Xu Y, Li X, Niu M, Long W, Wang D, Wang H, Terzaghi W, Wang Y, Wan J** (2016t). WHITE PANICLE1, a Val-tRNA synthetase regulating chloroplast ribosome biogenesis in rice, is essential for early chloroplast development. *Plant Physiol* **170**, 2110–2123.
- Wang YH, Liu F, Ren YL, Wang YL, Liu X, Long WH, Wang D, Zhu JP, Zhu XP, Jing RN, Wu MM, Hao YY, Jiang L, Wang CM, Wang HY, Bao YQ, Wan JM** (2016u). GOLGI TRANSPORT 1B regulates protein export from the endoplasmic reticulum in rice endosperm cells. *Plant Cell* **28**, 2850–2865.
- Wang Z, Chen FY, Li XY, Cao H, Ding M, Zhang C, Zuo JH, Xu CN, Xu JM, Deng X, Xiang Y, Soppe WJJ, Liu YX** (2016v). Arabidopsis seed germination speed is controlled by SNL histone deacetylase-binding factor-mediated regulation of AUX1. *Nat Commun* **7**, 13412.
- Wang Z, Wang F, Hong Y, Huang J, Shi H, Zhu JK** (2016w). Two chloroplast proteins suppress drought resistance by affecting ROS production in guard cells. *Plant Physiol* **172**, 2491–2503.
- Wang ZB, Li N, Jiang S, Gonzalez N, Huang XH, Wang YC, Inzé D, Li YH** (2016x). SCFSAP controls organ size by targeting PPD proteins for degradation in *Arabidopsis thaliana*. *Nat Commun* **7**, 11192.
- Wei XP, Su XD, Cao P, Liu XY, Chang WR, Li M, Zhang XZ, Liu ZF** (2016). Structure of spinach photosystem II-LHCII supercomplex at 3.2 Å resolution. *Nature* **534**, 69–74.
- Wu H, Fu B, Sun P, Xiao C, Liu JH** (2016a). A NAC transcription factor represses putrescine biosynthesis and affects drought tolerance. *Plant Physiol* **172**, 1532–1547.
- Wu H, Ma Z, Wang MM, Qin AL, Ran JH, Wang XQ** (2016b). A high frequency of allopolyploid speciation in the gymnospermous genus *Ephedra* and its possible association with some biological and ecological features. *Mol Ecol* **25**, 1192–1210.
- Wu J, Swenson NG, Brown C, Zhang C, Yang J, Ci X, Li J, Sha L, Cao M, Lin L** (2016c). How does habitat filtering affect the detection of conspecific and phylogenetic density dependence? *Ecology* **97**, 1182–1193.
- Wu LW, Ren DY, Hu SK, Li GM, Dong GJ, Jiang L, Hu XM, Ye WJ, Cui YT, Zhu L, Hu J, Zhang GH, Gao ZY, Zeng DL, Qian Q, Guo LB** (2016d). Down-regulation of a nicotinate phosphoribosyltransferase gene, *OsNaPRT1*, leads to withered leaf tips. *Plant Physiol* **171**, 1085–1098.
- Wu Q, Zhang X, Peirats-Llobet M, Belda-Palazon B, Wang X, Cui S, Yu X, Rodriguez PL, An C** (2016e). Ubiquitin ligases RGLG1 and RGLG5 regulate abscisic acid signaling by controlling the turnover of phosphatase PP2CA. *Plant Cell* **28**, 2178–2196.
- Wu W, Liu S, Ruwe H, Zhang D, Melonek J, Zhu Y, Hu X, Gusewski S, Yin P, Small ID, Howell KA, Huang J** (2016f). SOT1, a pentatricopeptide repeat protein with a small MutS-related domain, is required for correct processing of plastid 23S–4.5S rRNA precursors in *Arabidopsis thaliana*. *Plant J* **85**, 607–621.
- Wu Z, Zhu D, Lin X, Miao J, Gu L, Deng X, Yang Q, Sun K, Zhu D, Cao X, Tsuge T, Dean C, Aoyama T, Gu H, Qu LJ** (2016g). RNA binding proteins RZ-1B and RZ-1C play critical roles in regulating pre-mRNA splicing and gene expression during development in Arabidopsis. *Plant Cell* **28**, 55–73.
- Xiang Y, Huang CH, Hu Y, Wen J, Li S, Yi T, Chen H, Xiang J, Ma H** (2016). Evolution of rosaceae fruit types based on nuclear phylogeny in the context of geological times and genome duplication. *Mol Biol Evol* **34**, 262–281.
- Xin Q, Shen Y, Li X, Lu W, Wang X, Han X, Dong FM, Wan LL, Yang GS, Hong DF, Cheng ZK** (2016). *MS5* mediates early meiotic progression and its natural variants may have applications for hybrid production in *Brassica napus*. *Plant Cell* **28**, 1263–1278.
- Xiong SX, Lu JY, Lou Y, Teng XD, Gu JN, Zhang C, Shi**

- QS, Yang ZN, Zhu J** (2016). The transcription factors MS188 and AMS form a complex to activate the expression of *CYP703A2* for sporopollenin biosynthesis in *Arabidopsis thaliana*. *Plant J* **88**, 936–946.
- Xiu ZH, Sun F, Shen Y, Zhang XY, Jiang RC, Bonnard G, Zhang JH, Tan BC** (2016). EMPTY PERICARP16 is required for mitochondrial *nad2* intron 4 *cis*-splicing, complex I assembly and seed development in maize. *Plant J* **85**, 507–519.
- Xu D, Jiang Y, Li J, Lin F, Holm M, Deng XW** (2016a). BBX21, an Arabidopsis B-box protein, directly activates *HY5* and is targeted by COP1 for 26S proteasome-mediated degradation. *Proc Natl Acad Sci USA* **113**, 7655–7660.
- Xu N, Wang RC, Zhao LF, Zhang CF, Li ZH, Lei Z, Liu F, Guan PZ, Chu ZH, Crawford NM, Wang Y** (2016b). The Arabidopsis NRG2 protein mediates nitrate signaling and interacts with and regulates key nitrate regulators. *Plant Cell* **28**, 485–504.
- Xu SZ, Xu Y, Gong L, Zhang QF** (2016c). Metabolomic prediction of yield in hybrid rice. *Plant J* **88**, 219–227.
- Xu SZ, Zhu D, Zhang QF** (2014). Predicting hybrid performance in rice using genomic best linear unbiased prediction. *Proc Natl Acad Sci USA* **111**, 12456–12461.
- Xu W, Yang T, Dong X, Li DZ, Liu A** (2016d). Genomic DNA methylation analyses reveal the distinct profiles in castor bean seeds with persistent endosperms. *Plant Physiol* **171**, 12–42.
- Xu X, Chi W, Sun X, Feng P, Guo H, Li J, Lin R, Lu C, Wang H, Leister D, Zhang L** (2016e). Convergence of light and chloroplast signals for de-etiolation through ABI4-HY5 and COP1. *Nat Plants* **2**, 16066.
- Xu Y, Guo C, Zhou B, Li C, Wang H, Zheng B, Ding H, Zhu Z, Peragine A, Cui Y, Poethig S, Wu G** (2016f). Regulation of vegetative phase change by SWI2/SNF2 chromatin remodeling ATPase BRAHMA. *Plant Physiol* **172**, 2416–2428.
- Xu Y, Jin W, Li N, Zhang W, Liu C, Li C, Li Y** (2016g). UBIQUITIN-SPECIFIC PROTEASE14 interacts with ULTRAVIOLET-B INSENSITIVE4 to regulate endoreduplication and cell and organ growth in Arabidopsis. *Plant Cell* **28**, 1200–1214.
- Yan J, Li S, Gu M, Yao R, Li Y, Chen J, Yang M, Tong J, Xiao L, Nan F, Xie D** (2016). Endogenous bioactive jasmonate is composed of a set of (+)-7-iso-JA-amino acid conjugates. *Plant Physiol* **172**, 2154–2164.
- Yang BJ, Han XX, Yin LL, Xing MQ, Xu ZH, Xue HW** (2016a). Arabidopsis PROTEASOME REGULATOR1 is required for auxin-mediated suppression of proteasome activity and regulates auxin signaling. *Nat Commun* **7**, 11388.
- Yang C, Hu H, Ren H, Kong Y, Lin H, Guo J, Wang L, He Y, Ding X, Grabsztunowicz M, Mulo P, Chen T, Liu Y, Wu Z, Wu Y, Mao C, Wu P, Mo X** (2016b). LIGHT-INDUCED RICE1 regulates light-dependent attachment of LEAF-TYPE FERREDOXIN-NADP⁺ OXIDOREDUCTASE to the thylakoid membrane in rice and Arabidopsis. *Plant Cell* **28**, 712–728.
- Yang C, Shen W, He Y, Tian Z, Li J** (2016c). OVATE family protein 8 positively mediates brassinosteroid signaling through interacting with the GSK3-like kinase in rice. *PLoS Genet* **12**, e1006118.
- Yang H, Liu X, Xin M, Du J, Hu Z, Peng H, Rossi V, Sun Q, Ni Z, Yao Y** (2016d). Genome-wide mapping of targets of maize histone deacetylase HDA101 reveals its function and regulatory mechanism during seed development. *Plant Cell* **28**, 629–645.
- Yang H, Yang N, Wang T** (2016e). Proteomic analysis reveals the differential histone programs between male germline cells and vegetative cells in *Lilium davidii*. *Plant J* **85**, 660–674.
- Yao DS, Qi WW, Li X, Yang Q, Yan SM, Ling HL, Wang G, Wang GF, Song RT** (2016a). Maize *opaque10* encodes a cereal-specific protein that is essential for the proper distribution of zeins in endosperm protein bodies. *PLoS Genet* **12**, 1006270.
- Yao RF, Ming ZH, Yan LM, Li SH, Wang F, Ma S, Yu CT, Yang M, Chen L, Chen LH, Li YW, Yan C, Miao D, Sun ZY, Yan JB, Sun YN, Wang L, Chu JF, Fan SL, He W, Deng HT, Nan FJ, Li JY, Rao ZH, Lou ZY, Xie DX** (2016b). DWARF14 is a non-canonical hormone receptor for strigolactone. *Nature* **536**, 469–473.
- Ye LL, Wang B, Zhang WG, Shan HY, Kong HZ** (2016a). Gains and losses of *cis*-regulatory elements led to divergence of the Arabidopsis *APETALA1* and *CAULIFLOWER* duplicate genes in the time, space, and level of expression and regulation of one paralog by the other. *Plant Physiol* **171**, 1055–1069.
- Ye Y, Gong Z, Lu X, Miao D, Shi J, Lu J, Zhao Y** (2016b). *Germostatin resistance locus 1* encodes a PHD finger protein involved in auxin-mediated seed dormancy and germination. *Plant J* **85**, 3–15.
- Yu F, Lou L, Tian M, Li Q, Ding Y, Cao X, Wu Y, Belda-Palazon B, Rodriguez PL, Yang S, Xie Q** (2016a). ESCRT-I component VPS23A affects ABA signaling by recognizing ABA receptors for endosomal degradation.

- Mol Plant* **9**, 1570–1582.
- Yu H, Hou YJ, Zhu Y, Wang P, Zhao Y, Xie S, Batelli G, Wang B, Duan CG, Wang X, Xing L, Lei M, Yan J, Zhu X, Zhu J (2016b). Type one protein phosphatase 1 and its regulatory protein inhibitor 2 negatively regulate ABA signaling. *PLoS Genet* **12**, e1005835.
- Yu H, Yan J, Zhao C, Zhou J, Yang Y, Wang P, Zhu X, Tang G, Bressan RA, Zhu JK (2016c). The miR165/166 mediated regulatory module plays critical roles in ABA homeostasis and response in *Arabidopsis thaliana*. *PLoS Genet* **12**, e1006416.
- Yu J, Meng ZL, Liang WQ, Behera S, Kudla J, Tucker MR, Luo ZJ, Chen MJ, Xu DW, Zhao GC, Wang J, Zhang SY, Kim YJ, Zhang DB (2016d). A rice Ca²⁺ binding protein is required for tapetum function and pollen formation. *Plant Physiol* **172**, 1772–1786.
- Yu QQ, Tian HY, Yue K, Liu JJ, Zhang B, Li XG, Ding ZJ (2016e). A P-loop NTPase regulates quiescent center cell division and distal stem cell identity through the regulation of ROS homeostasis in *Arabidopsis* root. *PLoS Genet* **12**, 1006175.
- Yu QQ, Zhang Y, Wang J, Yan X, Wang C, Xu J, Pan JW (2016f). Clathrin-mediated auxin efflux and maxima regulate hypocotyl hook formation and light-stimulated hook opening in *Arabidopsis*. *Mol Plant* **9**, 101–112.
- Yu Y, Wang J, Shi H, Gu J, Dong J, Deng XW, Huang R (2016g). Salt stress and ethylene antagonistically regulate nucleocytoplasmic partitioning of COP1 to control seed germination. *Plant Physiol* **170**, 2340–2350.
- Yu YC, Liu ZH, Wang L, Kim SG, Seo PJ, Qiao M, Wang N, Li S, Cao XF, Park CM, Xiang FN (2016h). WRKY71 accelerates flowering via the direct activation of FLOWERING LOCUS T and LEAFY in *Arabidopsis thaliana*. *Plant J* **85**, 96–106.
- Yuan S, Zhang ZW, Zheng C, Zhao ZY, Wang Y, Feng LY, Niu G, Wang CQ, Wang JH, Feng H, Xu F, Bao F, Hu Y, Cao Y, Ma L, Wang H, Kong DD, Xiao W, Lin HH, He Y (2016a). *Arabidopsis* cryptochrome 1 functions in nitrogen regulation of flowering. *Proc Natl Acad Sci USA* **113**, 7661–7666.
- Yuan W, Luo X, Li Z, Yang W, Wang Y, Liu R, Du J, He Y (2016b). A *cis* cold memory element and a trans epigenome reader mediate polycomb silencing of *FLC* by vernalization in *Arabidopsis*. *Nat Genet* **48**, 1527–1534.
- Yue J, Qin Q, Meng S, Jing H, Gou X, Li J, Hou S (2016). TOPP4 regulates the stability of PHYTOCHROME INTERACTING FACTOR5 during photomorphogenesis in *Arabidopsis*. *Plant Physiol* **170**, 1381–1397.
- Zang G, Zou H, Zhang Y, Xiang Z, Huang J, Luo L, Wang C, Lei K, Li X, Song D, Din AU, Wang G (2016). The De-etiolated 1 homolog of *Arabidopsis* modulates the ABA signaling pathway and ABA biosynthesis in rice. *Plant Physiol* **171**, 1259–1276.
- Zhang A, Ren HM, Tan YQ, Qi GN, Yao FY, Wu GL, Yang LW, Hussain J, Sun SJ, Wang YF (2016a). S-type anion channels SLAC1 and SLAH3 function as essential negative regulators of inward K⁺ channels and stomatal opening in *Arabidopsis*. *Plant Cell* **28**, 949–965.
- Zhang B, Wang X, Zhao Z, Wang R, Huang X, Zhu Y, Yuan L, Wang Y, Xu X, Burlingame AL, Gao Y, Sun Y, Tang W (2016b). OsBRI1 activates BR signaling by preventing binding between the TPR and kinase domains of OsBSK3 via phosphorylation. *Plant Physiol* **170**, 1149–1161.
- Zhang B, Wu S, Zhang Y, Xu T, Guo F, Tang H, Li X, Wang P, Qian W, Xue Y (2016c). A high temperature-dependent mitochondrial lipase EXTRA GLUME1 promotes floral phenotypic robustness against temperature fluctuation in rice (*Oryza sativa* L.). *PLoS Genet* **12**, e1006152.
- Zhang C, Ding Z, Wu K, Yang L, Li Y, Yang Z, Shi S, Liu X, Zhao S, Yang Z, Wang Y, Zheng L, Wei J, Du Z, Zhang A, Miao H, Li Y, Wu Z, Wu J (2016d). Suppression of jasmonic acid-mediated defense by viral-inducible micro-RNA319 facilitates virus infection in rice. *Mol Plant* **9**, 1302–1314.
- Zhang CJ, Hou XM, Tan LM, Shao CR, Huang HW, Li YQ, Li L, Cai T, Chen S, He XJ (2016e). The *Arabidopsis* acetylated histone-binding protein BRAT1 forms a complex with BRP1 and prevents transcriptional silencing. *Nat Commun* **7**, 11715.
- Zhang CY, Liu J, Zhao T, Gomez A, Li C, Yu CS, Li HY, Lin JZ, Yang YZ, Liu B, Lin CT (2016f). A drought-inducible transcription factor delays reproductive timing in rice. *Plant Physiol* **171**, 334–343.
- Zhang G, Song X, Guo H, Wu Y, Chen X, Fang R (2016g). A small G protein as a novel component of the rice brassinosteroid signal transduction. *Mol Plant* **9**, 1260–1271.
- Zhang H, Tao Z, Hong H, Chen Z, Wu C, Li X, Xiao J, Wang S (2016h). Transposon-derived small RNA is responsible for modified function of *WRKY45* locus. *Nat Plants* **2**, 16016.
- Zhang J, Tian Y, Yan L, Zhang GH, Wang X, Zeng Y, Zhang JJ, Ma X, Tan YT, Long N, Wang YZ, Ma YJ, He YQ, Xue Y, Hao SM, Yang SC, Wang W, Zhang LS, Dong Y, Chen W, Sheng J (2016i). Genome of plant

- maca (*Lepidium meyenii*) illuminates genomic basis for high-altitude adaptation in the central Andes. *Mol Plant* **9**, 1066–1077.
- Zhang J, Xie S, Zhu JK, Gong Z** (2016j). Requirement for flap endonuclease 1 (FEN1) to maintain genomic stability and transcriptional gene silencing in Arabidopsis. *Plant J* **87**, 629–640.
- Zhang JH, Yuan T, Duan XM, Wei XP, Shi T, Li J, Russell SD, Gou XP** (2016k). *Cis*-regulatory elements determine germline specificity and expression level of an isopen-tenyltransferase gene in sperm cells of Arabidopsis. *Plant Physiol* **170**, 1524–1534.
- Zhang JX, Xie SJ, Cheng JK, Lai JS, Zhu JK, Gong ZZ** (2016l). The second subunit of DNA polymerase delta is required for genomic stability and epigenetic regulation. *Plant Physiol* **171**, 1192–1208.
- Zhang L, Chen F, Zhang GQ, Zhang YQ, Niu S, Xiong JS, Lin Z, Cheng ZM, Liu ZJ** (2016m). Origin and mechanism of crassulacean acid metabolism in orchids as implied by comparative transcriptomics and genomics of the carbon fixation pathway. *Plant J* **86**, 175–185.
- Zhang L, Duan Z, Zhang J, Peng L** (2016n). BIOGENESIS FACTOR REQUIRED FOR ATP SYNTHASE 3 facilitates assembly of the chloroplast ATP synthase complex. *Plant Physiol* **171**, 1291–1306.
- Zhang L, Yang X, Tian L, Chen L, Yu W** (2016o). Identification of peanut (*Arachis hypogaea*) chromosomes using a fluorescence *in situ* hybridization system reveals multiple hybridization events during tetraploid peanut formation. *New Phytol* **211**, 1424–1439.
- Zhang M, Li N, He W, Zhang H, Yang W, Liu B** (2016p). Genome-wide screen of genes imprinted in sorghum endosperm and the roles of allelic differential cytosine methylation. *Plant J* **85**, 424–436.
- Zhang Q, Wang D, Lang Z, He L, Yang L, Zeng L, Li Y, Zhao C, Huang H, Zhang H, Zhu JK** (2016q). Methylation interactions in Arabidopsis hybrids require RNA-directed DNA methylation and are influenced by genetic variation. *Proc Natl Acad Sci USA* **113**, E4248–E4256.
- Zhang T, Zhao YL, Zhao JH, Wang S, Jin Y, Chen ZQ, Fang YY, Hua CL, Ding SW, Guo HS** (2016r). Cotton plants export microRNAs to inhibit virulence gene expression in a fungal pathogen. *Nat Plants* **2**, 16153.
- Zhang X, Sun SL, Nie X, Boutté Y, Grison M, Li PP, Kuang SS, Men SZ** (2016s). Sterol methyl oxidases affect embryo development via auxin-associated mechanisms. *Plant Physiol* **171**, 468–482.
- Zhang XZ, Zeng CX, Ma PF, Haevermans T, Zhang YX, Zhang LN, Guo ZH, Li DZ** (2016t). Multi-locus plastid phylogenetic biogeography supports the Asian hypothesis of the temperate woody bamboos (Poaceae: Bambusoideae). *Mol Phylogenet Evol* **96**, 118–129.
- Zhang Z, Tan J, Shi Z, Xie Q, Xing Y, Liu C, Chen Q, Zhu H, Wang J, Zhang J, Zhang G** (2016u). *Albino Leaf1* that encodes the sole octotricopeptide repeat protein is responsible for chloroplast development. *Plant Physiol* **171**, 1182–1191.
- Zhao B, Lv M, Feng Z, Campbell T, Liscum E, Li J** (2016a). TWISTED DWARF 1 associates with BRASSINOSTEROID-INSENSITIVE 1 to regulate early events of the brassinosteroid signaling pathway. *Mol Plant* **9**, 582–592.
- Zhao BC, Shi HD, Wang WL, Liu XY, Gao H, Wang XX, Zhang YH, Yang MD, Li R, Guo Y** (2016b). Secretory COPII protein SEC31B is required for pollen wall development. *Plant Physiol* **172**, 1625–1642.
- Zhao C, Zhang Z, Xie S, Si T, Li Y, Zhu JK** (2016c). Mutational evidence for the critical role of CBF transcription factors in cold acclimation in Arabidopsis. *Plant Physiol* **171**, 2744–2759.
- Zhao HJ, Frank T, Tan YY, Zhou CG, Jabnourne M, Arpat AB, Cui HR, Huang JZ, He ZH, Poirier Y, Engel KH, Shu QY** (2016d). Disruption of OsSULTR3;3 reduces phytate and phosphorus concentrations and alters the metabolite profile in rice grains. *New Phytol* **211**, 926–939.
- Zhao J, Xin HP, Cao LY, Huang XR, Shi C, Zhao P, Fu Y, Sun MX** (2016e). NtDRP is necessary for accurate zygotic division orientation and differentiation of basal cell lineage toward suspensor formation. *New Phytol* **212**, 598–612.
- Zhao S, Zhang ML, Ma TL, Wang Y** (2016f). Phosphorylation of ARF2 relieves its repression of transcription of the K⁺ transporter gene *HAK5* in response to low potassium stress. *Plant Cell* **28**, 3005–3019.
- Zhao SS, Jiang YX, Zhao Y, Huang SJ, Yuan M, Zhao YX, Guo Y** (2016g). CASEIN KINASE1-LIKE PROTEIN2 regulates actin filament stability and stomatal closure via phosphorylation of actin depolymerizing factor. *Plant Cell* **28**, 1422–1439.
- Zhao Y, Chan Z, Gao J, Xing L, Cao M, Yu C, Hu Y, You J, Shi H, Zhu Y, Gong Y, Mu Z, Wang H, Deng X, Wang P, Bressan RA, Zhu JK** (2016h). ABA receptor PYL9 promotes drought resistance and leaf senescence. *Proc Natl Acad Sci USA* **113**, 1949–1954.
- Zhao Y, Huang J, Wang ZZ, Jing SL, Wang Y, Ouyang YD, Cai BD, Xin XF, Liu X, Zhang CX, Pan YF, Ma R, Li QF,**

- Jiang WH, Zeng Y, Shangguan XX, Wang HY, Du B, Zhu LL, Xu X, Feng YQ, He SY, Chen RZ, Zhang QF, He GC** (2016i). Allelic diversity in an NLR gene *BPH9* enables rice to combat planthopper variation. *Proc Natl Acad Sci USA* **113**, 12850–12855.
- Zheng D, Ye W, Song Q, Han F, Zhang T, Chen ZJ** (2016a). Histone modifications define expression bias of homoeologous genomes in allotetraploid cotton. *Plant Physiol* **172**, 1760–1771.
- Zheng M, Liu X, Liang S, Fu S, Qi Y, Zhao J, Shao J, An L, Yu F** (2016b). Chloroplast translation initiation factors regulate leaf variegation and development. *Plant Physiol* **172**, 1117–1130.
- Zhou HJ, Wang LJ, Liu GF, Meng XB, Jing YH, Shu XL, Kong XL, Sun J, Yu H, Smith SM, Wu DX, Li JY** (2016a). Critical roles of soluble starch synthase SSIIIa and granule-bound starch synthase Waxy in synthesizing resistant starch in rice. *Proc Natl Acad Sci USA* **113**, 12844–12849.
- Zhou S, Jia L, Chu H, Wu D, Peng X, Liu X, Zhang J, Zhao J, Chen K, Zhao L** (2016b). Arabidopsis CaM1 and CaM4 promote nitric oxide production and salt resistance by inhibiting S-nitrosoglutathione reductase via direct binding. *PLoS Genet* **12**, e1006255.
- Zhou S, Liu X, Zhou C, Zhou Q, Zhao Y, Li G, Zhou DX** (2016c). Cooperation between the H3K27me3 chromatin marker and non-CG methylation in epigenetic regulation. *Plant Physiol* **172**, 1131–1141.
- Zhou T, Yang X, Guo K, Deng J, Xu J, Gao W, Lindsey K, Zhang X** (2016d). ROS homeostasis regulates somatic embryogenesis via the regulation of auxin signaling in cotton. *Mol Cell Proteomics* **15**, 2108–2124.
- Zhou W, Gao J, Ma J, Cao L, Zhang C, Zhu Y, Dong A, Shen WH** (2016e). Distinct roles of the histone chaperones NAP1 and NRP and the chromatin-remodeling factor INO80 in somatic homologous recombination in *Arabidopsis thaliana*. *Plant J* **88**, 397–410.
- Zhu P, Wang Y, Qin N, Wang F, Wang J, Deng XW, Zhu D** (2016a). Arabidopsis small nucleolar RNA monitors the efficient pre-rRNA processing during ribosome biogenesis. *Proc Natl Acad Sci USA* **113**, 11967–11972.
- Zhu Y, Yan J, Liu W, Liu L, Sheng Y, Sun Y, Li Y, Scheller HV, Jiang M, Hou X, Ni L, Zhang A** (2016b). Phosphorylation of a NAC transcription factor by a calcium/calmodulin-dependent protein kinase regulates abscisic acid-induced antioxidant defense in maize. *Plant Physiol* **171**, 1651–1664.

Research Advances in Plant Science in China in 2016

Xiaojing Wang¹, Langtao Xiao², Aiwu Dong³, Tai Wang⁴, Qian Qian⁵, Xiaoquan Qi⁴, Fan Chen⁶
Jianru Zuo⁶, Shuhua Yang⁷, Hongya Gu⁸, Zhiduan Chen⁴, Liwen Jiang⁹, Yongfei Bai⁴
Hongzhi Kong⁴, Kang Chong⁴

¹College of Life Sciences, South China Normal University, Guangzhou 510631, China; ²College of Bioscience and Biotechnology, Hunan Agricultural University, Changsha 410128, China; ³School of Life Sciences, Fudan University, Shanghai 200433, China; ⁴Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China; ⁵China National Rice Research Institute, Hangzhou 310006, China; ⁶Institute of Genetics and Developmental Biology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China; ⁷College of Biological Sciences, China Agricultural University, Beijing 100094, China; ⁸College of Life Sciences, Peking University, Beijing 100871, China; ⁹The Chinese University of Hong Kong, Shatian, China

Abstract Plant science in China continued to forge ahead in 2016, with a steady increase in number of original articles published in the top high-impact-factor international journals. Journals of Chinese plant science improved and entered the top three ranks of research journals in the world. Chinese scientists have made impressive and enviable achievements in many important field of plant science. The molecular genetics mechanism of heterosis in rice yield was included in the “Top 10 achievements in Chinese Science in 2016”. The “Breakthrough of the year: The top 10 scientific achievements of life science in China in 2016” included studies on signaling between male and female gametophytes during fertilization in plants and the perception mechanism of the strigolactones receptor. Plant science in China, especially in the field of crop research, represented by rice science, is occurring in the international arena. For example, a series of significant advance has been made in rice genome resources and technology platform, resequencing, clone of rice functional genes and analysis of regulatory network (revealing the mechanism of disinhibition activation of strigolactones signal transduction, interpreting sterility hybrid between *indica* and *japonica* at molecular level and the mechanism of action of wide compatibility gene S5, finding a genomic loci of controlling cold tolerance of rice), leading the scientific research of rice and even crops in the world. In this review, we comment on the significant progress made in plant science in China in 2016, review the latest findings and hot events in plant science in 2016, and share the great achievements made by Chinese scientists.

Key words China, plant science, research advances, 2016

Wang XJ, Xiao LT, Dong AW, Wang T, Qian Q, Qi XQ, Chen F, Zuo JR, Yang SH, Gu HY, Chen ZD, Jiang LW, Bai YF, Kong HZ, Chong K (2017). Research advances in plant science in China in 2016. *Chin Bull Bot* 52, 394–452.

(责任编辑: 孙冬花)