



中国植物应答环境变化研究的过去与未来

杨淑华^{1†}, 巩志忠^{1†}, 郭岩^{1†}, 龚继明^{2†}, 郑绍建^{3†}, 林荣呈^{4†}, 杨洪全^{5†}, 毛龙^{6†}, 秦峰^{1†}, 罗利军^{7†}, 张天真^{8†}, 储成才^{9†}, 赖锦盛^{1†}, 晁代印², 关雪莹⁸, 彭佳师¹⁰, 黄朝峰², 蒋才富¹, 王瑜¹, 杨永青¹, 施怡婷¹, 丁杨林¹, 马亮¹, 种康^{11*}

1. 中国农业大学生物学院, 植物生理学与生物化学国家重点实验室, 北京 100193;
2. 中国科学院分子植物科学卓越创新中心/植物生理生态研究所, 上海 200032;
3. 浙江大学生命科学学院, 植物生理与生物化学国家重点实验室, 杭州 310058;
4. 中国科学院植物研究所, 光生物学重点实验室, 北京 100093;
5. 上海师范大学生命科学学院, 上海 200234;
6. 中国农业科学院作物科学研究所, 北京 100081;
7. 上海市农业生物基因中心, 上海 201106;
8. 浙江大学农业与生物技术学院, 杭州 310058;
9. 中国科学院遗传与发育学研究所, 植物基因组学国家重点实验室, 北京 100101;
10. 湖南科技大学生命科学学院, 湘潭 411201;
11. 中国科学院植物所, 植物分子生理学重点实验室, 北京 100093

† 同等贡献

* 联系人, E-mail: chongk@ibcas.ac.cn

收稿日期: 2019-09-18; 接受日期: 2019-10-11; 网络版发表日期: 2019-10-21

摘要 中华人民共和国建国70周年, 特别是改革开放40年以来, 中国科技工作者在植物研究领域取得了举世瞩目的成绩. 这篇综述简要地总结了我国植物学家以模式植物拟南芥, 以及水稻、玉米、小麦和棉花等农作物为研究材料, 在植物应答非生物逆境胁迫, 包括干旱、高温、低温、盐碱、重金属、铝毒害和光胁迫等领域的基础研究和应用成果; 同时也提出了植物非生物逆境研究领域亟待解决的重大问题、作物稳产分子设计的重大需求和创制耐受多种逆境环境的绿色新种质的可能性.

关键词 非生物逆境胁迫, 干旱, 盐碱, 温度, 光, 重金属和铝毒害, 植物, 小麦, 玉米, 水稻, 棉花

1 植物应答环境研究70年中国足迹

中华人民共和国成立70年以来, 我国科学家在植物应答环境变化(干旱、盐碱、温度、重金属和光)基础研究及应用基础研究领域取得了长足的进步, 为

该领域发展做出了巨大贡献. 同时, 基础研究也推动了水稻、小麦、玉米和棉花等农作物的品种改良. 这70年来, 我国科学家在该领域的研究大体可分为4个阶段: 以生理研究为特征的起步阶段(1949~1980年代中期), 以拟南芥突变体研究为特征的分子遗传阶

引用格式: 杨淑华, 巩志忠, 郭岩, 等. 中国植物应答环境变化研究的过去与未来. 中国科学: 生命科学, 2019, 49: 1457-1478
Yang S H, Gong Z Z, Guo Y, et al. Studies on plant responses to environmental change in China: the past and the future (in Chinese). *Sci Sin Vitae*, 2019, 49: 1457-1478, doi: [10.1360/SSV-2019-0201](https://doi.org/10.1360/SSV-2019-0201)

段(20世纪80年代末开始),以多种模式植物为特征的信号网络构建阶段(20世纪90年代中期开始)和以水稻为代表作物的自然变异分子模块解析阶段(2000年开始)。

新中国成立初期,由于科研条件非常有限,研究主要依赖于一些简单的生理代谢等检测,代表性成果主要包括脯氨酸、丙二醛等代谢产物的累积以及激素(如脱落酸(abscisic acid, ABA)、乙烯等)与抗性关系(比如抗旱、抗盐等)、光合与呼吸等基础代谢对环境因子的响应、同工酶电泳为研究手段的抗性机制研究以及以组织培养和原生质体为研究系统的抗性诱导研究。与国际同期研究相比,主要是学习跟踪阶段。值得一提的是,我国植物生理学主要开拓者之一汤佩松先生与物理化学家王竹溪先生在1941年(抗战期间,在国立西南联合大学)提出活细胞水分运输的“水势概念”,这是中国科学家对植物生理学的重要贡献。

1978年改革开放后,我国开始向欧美等西方先进国家派送学生学者,他们在20世纪80年代后期陆续回国。此时国际上正在兴起以拟南芥突变体以及金鱼草为模式材料克隆基因揭示其功能的研究,学成回国学者极大地推动了我国分子遗传学研究,代表性学者较大比例是在美国朱健康研究组学习或熏陶过。这个时期主流研究策略,一是用创制突变体克隆基因并研究其功能,即正向遗传学思路;另一个策略是用转基因等手段揭示基因功能,即反向遗传学思路,这种思路广泛应用于模式植物和作物,并一直延续至今。我国在这一时期代表性成果有ABA合成、代谢和信号转导以及离子通道调控的抗性信号转导。

20世纪90年代中期,我国掀起了以拟南芥为核心的基因克隆与功能研究热潮,随之凸显思路创新的工作是构建多基因互作分子遗传网络。代表性工作是中国农业大学武维华实验室^[1]90年代用拟南芥突变体并结合生理学研究手段,揭示了激酶CIPK23-CBL1/9特异性调节钾通道AKT1控制植物响应低钾胁迫的分子机制,成果发表在*Cell*期刊,这项工作开辟了多基因网络控制一个性状研究的先河。

20世纪90年代末,以欧美回国人员和国内学者为主体的研究人员,以水稻为模式植物开始基因组学及系统性功能基因组研究,奠定了我国当代水稻生物学研究在国际上的优势地位。水稻功能基因组学研究也是起始于突变体创制及基因克隆鉴定研究。得益于基

因组学理论和技术的飞速发展,水稻复杂性状(如数量性状)“分子模块”解析成为可能,并用于改良水稻品种,开启了“分子设计育种”的新阶段。代表性的成果是中国科学院遗传与发育生物学研究所李家洋等人获得国家自然科学一等奖的“水稻高产优质性状形成的分子机理及品种设计”。近十余年来抗性机制取得了令国际同行瞩目的成果。

在温度逆境研究领域,中国科学院植物研究所种康团队^[2]发现了可能的植物低温感受器。研究揭示了水稻中的数量性状基因*COLD1(chilling-tolerance divergence)*编码9次跨膜蛋白,与RGA1互作感知低温信号。该基因包含来自野生稻的关键多态性位点,从而赋予水稻较强耐寒性。研究成果在2015年*Cell*杂志以封面论文发表,并入选2015中国生命科学十大进展和当年细胞信号转导突破成果。该成果对于作物分子设计具有指导意义和应用前景。中国农业大学杨淑华团队^[3-7]发现,低温信号激活一系列蛋白激酶促反应,其中一个激酶CRPK1通过14-3-3将低温信号传递进细胞核,调控转录因子CBF/DREB1蛋白稳定性,从而调节下游低温应答基因表达。中国科学院上海植物生理生态研究所林鸿宣和何祖华团队^[8,9]发现了对水稻等作物耐受温度胁迫的*OsTT*和*ERECTA*基因。

在盐胁迫研究领域,深圳大学胡章立和裴真明团队^[10]发现了植物可能的盐(Na^+)感受过程。该研究团队发现,在盐胁迫下,细胞外盐离子结合到质膜外侧糖基肌醇磷酸神经酰胺(glycosyl inositol phosphorylceramide, GIPC),引起细胞表面电势改变,打开质膜的钙离子通道,导致胞内钙离子浓度增加,调节细胞生理生化过程以适应盐胁迫。中国农业大学郭岩团队^[11]发现,钙信号下游的SOS(salt-overly-sensitive)通路可以反馈调控盐胁迫下特异的钙信号形成,并激活下游反应。这些研究表明,植物盐感受可能是多元化的。林鸿宣团队^[12]发现了水稻中有 Na^+ 通道HKT1存在。山东大学夏光敏团队^[13]利用耐盐抗旱能力强的长穗偃麦草与普通小麦为父母本,创制了一系列小麦渐渗系,选育了耐盐能力强、生长能力旺盛的新品种“山融3号”,鉴定了“山融3号”5A染色体上主效耐盐QTL基因*TaSROI*。

在干旱胁迫研究领域,河南大学宋纯鹏团队^[14-16]发现了ABA诱导保卫细胞产生活性氧(reactive oxygen species, ROS)并使气孔关闭这一基本生物学现象,阐

明了活性氧作为信号分子的细胞及分子生物学基础, 开辟了保卫细胞 H_2O_2 信号转导研究的新领域. 该研究迅速成为研究热点, 提出的许多论点成为这个领域多项研究的基础, 国际上这方面研究文献迅速增加. 中国农业大学巩志忠团队^[17]发现, 受体激酶GHR1协同调控 H_2O_2 和ABA信号, 在干旱胁迫下关闭保卫细胞. 中国科学院上海逆境研究所朱健康团队^[18]解析了TOR和ABA信号途径相互作用调控植物耐旱和生长的平衡机制. 原中国科学院植物研究所秦峰团队在玉米中克隆了重要的抗旱基因 $ZMVPP1$ ^[19], 并发现表观遗传修饰在耐旱中的重要作用^[20].

在光信号调控植物生长发育领域, 福建农林大学林辰涛团队^[21]获得了蓝光受体CRY2同源二聚化的抑制子BIC1, 并揭示了其原初分子光反应及其活性的动态平衡调节机制; 清华大学施一公团队^[22]解析了紫外光受体UVR8的晶体结构; 北京大学邓兴旺和钟上威团队^[23]揭示了植物光形态建成中幼苗感知土壤压力深度变化而出土的功能和调控途径; 中国科学院上海植物逆境生物学研究中心何跃辉团队^[24]发现了拟南芥在胚胎发育早期重置“春化记忆”的分子路径; 华南农业大学刘耀光、庄楚雄团队和华中农业大学张启发团队克隆了水稻光敏雄性不育基因并揭示其分子机理^[25,26].

在重金属及植物修复领域, 中国植物生理学会成立了植物修复生物学专业委员会. 中国科学院上海植物生理生态研究所的龚继明团队^[27]发现了一种小分子肽调控的镉分泌和长途转运新机制, 并据此提出了修复型水稻培育的理念. 同时, 中国科学院的麻密团队、晁代印团队以及来自南京农业大学、浙江大学等高校的团队也在镉、砷等的吸收转运及与营养元素互作方面取得了一系列重要进展^[28-36]. 浙江大学郑绍建团队和山东大学的丁兆军团队则从细胞壁和生长素调控的角度阐释了铝毒害的分子机制^[37,38]. 这些成果为通过现代生物技术培育新型耐受和低积累重金属及铝的作物新品种奠定了理论基础.

除了上述研究团队在相关领域做出的突出贡献外, 其他科研人员也在植物应答环境变化的分子机制、农作物的品种改良方面做出了重要贡献. 下面本文主要对植物应答干旱、盐碱、温度、重金属和光的分子机制, 以及小麦、玉米、水稻和棉花等农作物的

耐逆机制、品种改良方面分别进行概述.

2 植物适应环境之科学基础

2.1 干旱

土壤水分缺乏或大气相对湿度过低导致植物体内水分亏缺, 植物感知到水分胁迫信号后, 经过一系列信号传递过程, 引起生长发育和生理生化过程的改变, 使植物适应干旱环境. 干旱响应机制的研究对阐明植物如何在缺水条件下保持正常生长具有重要意义, 也为改良作物性状、提高抗旱性和产量提供候选基因资源.

改革开放以来, 我国科学家在植物抗旱机理研究方面取得了丰硕成果, 从不同视角阐释了植物应对水分胁迫, 维持正常生命活动的调控网络. 研究发现, 植物从根系吸收的水分, 大部分通过叶片蒸腾作用从气孔散失. 发达的根系有利于水分吸收, 提高植物对干旱的适应能力. 例如, 玉米 H^+ 焦磷酸酶 $ZmVPP1$ 基因促进根系发育^[19], 拟南芥转录因子HDG11不仅调节根系发育, 还能降低气孔密度^[39], 这些基因表达量增加时植物更加抗旱. 气孔运动影响植物的蒸腾作用, 钾离子和一些小分子化合物通过调节保卫细胞渗透势, 改变细胞膨压, 调控气孔的开关^[40,41]. 水分胁迫会引起细胞膨压降低以及植物体内ABA含量的增加导致气孔关闭, 减少植物在缺水环境下水分的散失. ABA与受体PYR/PYL/RCAR形成的复合物与蛋白磷酸酶PP2C结合^[42,43], 解除了PP2C对蛋白激酶SnRK2的抑制作用, SnRK2磷酸化靶蛋白, 包括转录因子、离子通道等, 引起下游响应基因表达变化和气孔运动. 目前已经发现多个调节ABA信号途径关键组分的因子, 例如TOR激酶可以和ABA受体相互磷酸化修饰, 介导植物生长发育和胁迫应答的平衡^[18]; 拟南芥EAR1蛋白通过增强PP2C的活性, 负调节ABA信号途径^[44]; PUB12和PUB13能够降解PP2C家族的ABI^[45]. ABA途径下游转录因子的蛋白稳定性和活性也可以被调节, 例如拟南芥ABI5和水稻OsZIP46分别被XIW1和MODD调节等^[46,47]. 大部分调节ABA信号转导途径的基因突变后, 会影响植物的抗旱性. 研究表明, ABA能够引起活性氧的积累, 保卫细胞中的 H_2O_2 激活质膜上的钙离子通道, 使气孔关闭^[48,49]. 我国科学家发现了一系列基因能够直接或间接调节ROS代谢相关酶的活性和基因转

录, 例如水稻中的蛋白激酶DMI3和DSM1、磷酸酶PP45、转录因子DST(drought and salt tolerance), 小麦中的SRO1, MSR等^[13,49-53]。另外, 研究还发现了参与ABA和H₂O₂调节气孔运动的新组分, 如拟南芥类受体激酶GHR1^[17]。这些研究揭示了植物激素、ROS等与植物抗旱性的关系。除气孔调节外, 植物表皮蜡质也可以有效阻止水分散失, 因此调节蜡质合成和沉积的基因突变后会影响到植物对干旱的耐受性, 例如水稻中的DWA1和DHS^[54,55]。近些年的研究表明, 表观遗传修饰在植物响应水分胁迫中发挥了重要作用。干旱胁迫会引起染色质状态的改变, 包括组蛋白修饰和DNA甲基化, 这些修饰可能调节干旱应答相关基因的转录, 从而影响到植物对干旱的适应性^[56-59]。

植物对干旱胁迫的响应是多方面协同作用的结果, 调节生长发育、气孔运动、代谢、激素合成和信号传递等过程的因子都有可能影响到植物的抗旱性。改革开放以来, 随着我国经济的腾飞, 我国科研工作者在植物抗旱研究领域取得了卓越的成就, 为通过基因工程等手段培育抗旱新品种提供了理论基础, 也将有助于降低自然灾害对农作物产量和质量的影响^[60]。

2.2 盐碱

盐碱胁迫是植物生长发育过程中面临的主要非生物胁迫之一, 也是造成农作物减产的重要因素之一。由于易溶性盐分(包括硫酸盐、氯化物、碳酸盐和碳酸氢盐等)在土壤表层累积造成土壤盐碱化, 阻碍了植物的正常生长发育, 对植物造成盐碱胁迫。植物不能移动、不能逃避的特点, 使其在长期进化过程中形成了相应的机制来适应盐碱胁迫。阐明植物适应盐碱胁迫的机制不仅具有重要的理论意义, 也可为提高作物耐盐碱性和产量提供候选基因资源。

新中国成立70年, 特别是改革开放40年以来, 我国在植物抗盐碱领域的研究取得了重要进展。研究人员发现, 盐碱胁迫会引起植物体内活性氧的积累, 造成氧化胁迫。同时, 活性氧也可作为信号分子参与到多种植物生理过程中, 但是其含量必须被维持在一个相对稳定的水平, 如果超出这一水平, 就对植物造成氧化胁迫。当植物体内的活性氧含量积累时, 植物会启动抗氧化系统来清除积累的活性氧。抗氧化系统通常可以分为酶促系统和非酶促系统两大部分。转录因子DST与转录共激活因子DCA1(DST Co-activator 1)通

过调节与H₂O₂稳态相关基因的表达来调控气孔关闭, 进而调控水稻的耐干旱和盐胁迫能力^[50,61]。B'k-PP2A-SIT1-MPK3/6通路通过调节水稻中ROS和乙烯的产生和信号传导来介导盐响应^[62,63]。在拟南芥中发现, NCA1与CATALASE2(CAT2)相互作用并增加其降解H₂O₂的能力, 从而控制非生物胁迫下细胞H₂O₂水平的稳态^[64]。分子伴侣蛋白Hsp17.6CII以NCA1依赖性方式激活CAT2活性, 并增加其非生物胁迫抗性^[65]。受体激酶STRK1磷酸化并激活CatC的活性, 增强水稻的耐盐能力^[66]。拟南芥乙烯响应因子AtERF98通过转录激活抗氧化物质抗坏血酸的合成进而增强盐的耐受性^[67]。小麦还原酶基因TaOPR1(12-oxo-phytodienoic acid reductases)通过调控ABA和抗氧化物质的含量调控小麦的耐盐能力^[68]。Sep15类似蛋白通过影响内质网应激的胁迫响应和活性氧水平调控玉米的耐盐能力^[69]。此外, 小分子物质磷脂酸(phosphatidic acid, PA)通过调节微管动态或PIN2的活性响应盐胁迫^[70,71]。

研究发现, 盐碱胁迫会对植物造成离子胁迫。在盐碱胁迫下, 植物需要维持自身体内细胞K⁺/Na⁺离子的平衡, 在此过程中, SOS信号途径在Na⁺离子的外排中起着十分重要的作用^[72-77]。盐胁迫下, 小分子物质PA在盐胁迫下迅速积累于细胞质膜, 通过调控MAP6对SOS1的磷酸化, 进而调控SOS1的活性^[78,79]。位于液泡膜的Na⁺/H⁺反向转运蛋白在钠离子区隔化中起作用^[80]。HKT1在Na⁺长距离运输中起重要作用, 它调控Na⁺在木质部的卸载及木质部薄壁细胞的装载过程, 以及地上部分Na⁺到根中的循环过程, 维持细胞内相对高的K⁺/Na⁺比^[12,81,82]。质膜质子泵活性的调节对于植物适应盐碱胁迫也发挥十分重要的作用, 盐碱胁迫下质膜质子泵被激活, 建立跨膜质子梯度, 驱动Na⁺/H⁺反向转运蛋白对钠离子的跨膜转运^[77,83-86]。盐受体糖基肌醇磷酸神经酰胺GIPC在感受盐胁迫、调节细胞的生理生化过程中起作用^[10]。细胞壁LRX(leucine-rich repeat extensin proteins)蛋白通过与RALF(RAPID ALKALINIZATION FACTOR)多肽以及细胞膜受体类激酶FER(FERONIA)形成一个元件来调控植物生长和耐盐性^[87]。核孔蛋白成员NUP85(NUCLEOPORIN 85)参与调控植物响应ABA与高盐胁迫的RD29A-LUC报告基因的表达, 响应盐胁迫^[88]。此外, 通过对藜麦基因组的组装和盐泡细胞的转录组分析, 揭示了藜麦耐盐和高营养价值的分子机制^[89]。

综上所述, 伴随着我国经济的腾飞, 我国科研人员在揭示植物耐盐碱的分子机制方面取得了长足的进展, 这为通过分子改良、提高农作物耐盐碱能力方面提供了候选基因资源。

2.3 低温和高温

温度胁迫是指由于植物所处环境温度过高或过低而引起的伤害。植物在长期适应过程中进化出适应和抵抗低、高温胁迫的能力。研究植物如何应答和适应环境温度不仅具有重要的理论意义, 在全球气候异常的大趋势下, 对保障国家粮食安全也具有重大的应用价值。

新中国成立70年以来, 我国科学家在植物低温胁迫研究领域取得了引人瞩目的成就, 克隆了多个植物低温信号途径关键因子, 建立了光、温、激素信号调控网络, 引领世界前沿。植物生理学的创始人罗宗洛先生^[90]对植物抗寒机理进行了系统论述。改革开放以来, 我国科学家从生理和细胞水平揭示生物膜、钙信号、内吞作用和抗氧化能力决定了植物抗寒性^[91-93]。进入新世纪, 国内外植物逆境研究全面进入分子水平, 中国科学家围绕植物低温领域的重大科学问题, 取得了开创性的进展。利用群体遗传学克隆了水稻感受低温的重要QTL基因*COLDI*^[2]、参与水稻低温应答的基因*HANI*^[94]和*CTB4a*(cold tolerance at booting stage)^[95]; 通过研究水稻低温信号转录因子*OsMADS57*, *OsHHLH002*^[96], *OsZIP73*^[97], 揭示了水稻响应低温胁迫的分子机制^[98]。利用遗传学和生物化学手段阐明拟南芥蛋白激酶OST1(open stomata 1), MPK3/6(mitogen-activated protein kinase 3/6), CRPK1(cold-responsive protein kinase 1), BIN2(Brassinosteroid-insensitive 2)调控低温关键转录因子CBF(C-repeat-binding factor)介导的低温信号转导途径^[3-7,99-101]。同时, 建立了植物激素信号和光信号参与调控植物抗冻性的信号网络^[102-105]。

在高温研究领域, 研究人员逐步发现了温度感知和应答的分子机制。科学家们发现, 组蛋白变体H2A.Z和红光受体phyB(phytochrome B)可能是植物温度感受器^[106-108]。类受体蛋白激酶被认为是植物感知外界信号的关键组分^[109]。中国科学家发现, 类受体蛋白激酶ERECTA, 25L1/25L2和TMS10(thermo-sensitive genic male sterile 10)分别在水稻/番茄的耐热性、温度依赖的水稻生长和花粉育性方面起着重要作

用^[9,110,111]。Ca²⁺信号被认为可能参与植物感知外界环境信号。中国科学家研究发现, 钙调素蛋白CaMs和钙离子通道CNGCs(cyclic nucleotide-gated ion channels)等Ca²⁺信号组分参与调控植物的耐高温^[112-114]。然而, 类受体激酶是否参与高温的感知还有待进一步研究。当感受高温信号后, 植物经典的高温胁迫应答机制诱导热激基因的表达和调节细胞内蛋白质的平衡和诱导。热激转录因子HSFs(heat shock transcription factors)通过激活热激基因的表达, 以提高植物的耐热性。例如, HSFs能够迅速诱导HSPs(heat shock proteins)的表达, 进而调节高温下蛋白质的平衡^[115]。水稻中OgTT1(thermo tolerance 1)蛋白是降低高温条件下毒性蛋白积累的关键因子^[8]。UPR(unfolded protein response)在拟南芥生殖阶段应答高温胁迫起着重要作用^[116]。中国科学家还在植物高温下的表观遗传调控、叶绿体中高温信号的传递、高温下rRNA(ribosomal RNA)有效加工及线粒体脂酶调控高温下水稻花器官的形成机制等方面取得了重要进展^[117-120]。

总之, 改革开放以来, 我国的经济迅速腾飞, 为我国的科研工作者提供了优越的科研环境, 使得我国学者在植物感知和响应低温胁迫研究领域取得世界瞩目的成就, 极大地推动了国际该研究领域的发展。

2.4 重金属和铝毒害

工业化和现代农业的发展使得重金属广泛扩散到生物圈, 成为农业环境和农产品的重要污染物质。我国作为较晚步入工业化但飞速发展的新兴国家, 重金属污染问题在最近几十年迅速恶化。研究植物适应重金属胁迫的分子机制, 不仅具有重要的理论意义, 对解决重金属污染问题也具有潜在的应用价值。

虽然我国在重金属领域的工作晚于国际同行, 但在一些基本的问题包括重金属在土壤中的环境化学行为、可能的重金属修复植物发掘及配套技术等方面已开展了较系统的研究, 并对土壤及粮食作物中重金属背景值等展开了抽样调查^[121]。近年随着大批海外学者的归来, 以及中国植物生理学会成立植物修复生物学专业委员会以推动对重金属迁移的系统研究以来, 我国实现了从单纯重视应用研究到兼顾基础研究的转换, 在包括土壤-作物体系间重金属转化迁移的调控机理, 植物体内重金属运输、分配、代谢以及多元素相互作用的调控机理方面, 都取得了重要进展。鉴定了多个控

制水稻镉积累的QTL基因^[27,35,36], 提出了培育可食用部位镉低积累, 而在秸秆等非经济生物量中适量积累的“修复型作物”设想; 鉴定了控制砷积累的重要基因 *HAC1*, 揭示了植物特异识别砷酸盐并对其解毒的分子机理^[30,32,122]; 此外, 还利用模式植物拟南芥深入探索了镉与营养元素的互作关系^[28,31]. 对于一些重金属积累和耐受相关的特化植物, 特别是景天科重金属超积累植物研究方面也取得了很大进展: 从生理和分子水平阐述了其富集和耐受镉的机理, 并发现了很多不同于十字花科“模式超积累植物”的机理, 扩展了对重金属超积累机理的认识^[29,33,34,123~125]. 继续深入研究植物-重金属互作机理的同时, 利用已有的基因资源, 结合新兴技术培育新型作物品种将显得尤为重要.

铝是土壤中含量最为丰富的金属元素, 通常以不溶性的铝硅酸盐矿物态存在, 但当土壤pH下降到5.5以下时, 部分矿物态铝被转化为可溶性的离子态铝. 而微摩尔级的铝离子就可抑制植物根系的生长, 严重破坏根尖的结构和功能, 从而影响根系水分和养分的正常吸收, 导致减产减收. 因此, 铝毒害是酸性土壤中限制农作物生产力的主要因素之一. 我国植物抗铝研究可追溯到20世纪80年代, 有学者已观察到酸铝毒害严重影响大麦生长的现象^[126]. 随后, 林咸永等人^[127]开展了不同小麦基因型耐铝性差异的初步研究. 2000年之后, 陆续从海外归国的学者系统开展了地方性农作物品种, 包括饭豆、水稻、小麦、荞麦、大豆、玉米、高粱、黑麦、小黑麦、油茶、柱花草等的耐铝性筛选^[128~130], 克隆了多个有机酸代谢和转运相关的基因^[131]; 深入阐明细胞壁组分在植物抗铝性中的作用及分子机制^[37,132,133]; 解析了数个转录因子调控植物抗铝性的机制^[134~136]; 剖析了生长素和乙烯影响植物抗铝性的调控途径^[38,137]; 探讨了元素互作对植物抗铝性影响的机制^[138].

综上所述, 近20年的研究成果为通过现代生物技术培育抗铝农作物新品种, 从而高效利用酸性土壤资源奠定了理论基础.

2.5 光

光信号是调控植物生长发育最重要的外源环境信号之一. 植物能精确响应光的波长、强度、方向和周期的变化, 并调控其生长和发育模式. 探究植物响应光的分子机制, 不仅具有重要的理论意义, 同时为服

务农业生产提供重要的基因资源和理论指导.

自20世纪80年代起, 利用拟南芥为主要模式植物开展研究, 对植物响应光环境变化的过程和分子机制有了深入的认识. 我国植物光生物学家在其中做出了突出的贡献, 包括解析了UVR8的结构^[22], 鉴定了UVR8信号通路的新因子^[139,140], 揭示了其核心蛋白复合体的组装与功能^[141,142]、UVR8核定位调控基因表达的分子机制^[143~145], 并构建了紫外光初级信号网络的数学模型^[146]; 发现了CRY调控气孔开放并与phyA和phyB共同介导光信号促进气孔发育的功能^[147,148], phyB在远红光下调控光形态建成的新功能^[149]以及phyB信号同时调控种子休眠与萌发的双重功能^[150]; 发现CRY1通过N端功能区介导其同源二聚化^[151], 获得了CRY2同源二聚化的抑制子BIC1, 并揭示了其原初分子光反应以及其活性的动态平衡调节机制^[21], 解析了CRY2的磷酸化位点并分离鉴定了它的蛋白激酶^[152]; 发现了CRY1信号途径的新组分SPA1^[153], 以及phyB和phyA信号途径的新组分PIL1和PLUS3^[154,155], 解析了phyA的磷酸化调控模式^[156].

COP/DET/FUS是位于光受体下游、负调控光形态建成的重要复合体. 我国植物光生物学家首次解析了COP1-SPA核心复合体的组成与功能, 揭示了该复合体通过CUL4介导的泛素-蛋白酶降解途径调控光信号核心转录因子^[157~161]及通过非蛋白降解途径抑制光形态建成的多重作用机理^[162~164]; 发现了该复合体重要元件COP1泛素化连接酶直接调控细胞骨架和光形态建成的生化和细胞学机理^[165,166], 揭示了COP1在植物幼苗感知土壤压力深度变化促进其出土的功能和调控途径^[23]; 阐明了位于COP1-SPA核心复合体下游的光信号通路的核心转录因子PIF3和HY5等的蛋白降解以及转录活性调控与植物生长发育的关系^[167~169].

我国科学家首次发现长链非编码RNA参与光信号转导^[170], 阐明光敏色素与转录因子及miRNA(mi-croRNA)组成的分子模块调控避荫反应的遗传网络和分子机理^[171,172]; 发现蛋白翻译层面调控光信号转导的机制^[173,174], 揭示了染色质重塑和组蛋白修饰调控光形态建成^[175,176].

近年来, 光信号与植物内源信号及其他环境信号互作协同调控植物生长发育的机制不断被阐明. 我国科学家揭示了光形态建成过程生长素介导幼苗器官差异性生长的调控机制^[177,178]; 建立了光信号与活性氧

信号、乙烯信号互作调控幼苗从异养生长向自养生长转变和叶绿素合成的分子机制^[179-182]，揭示了光和生物钟信号整合调控植物下胚轴生长的分子机制^[183]，发现光信号与细胞分裂素和油菜素内酯(brassinosteroid, BR)信号等植物激素信号存在互作^[184,185]；揭示了UVR8和CRY1分别与BES1互作抑制BR信号的分子机理^[145,186]，CRY1、phyB和phyA分别与Aux/IAA蛋白互作抑制生长素信号的分子机理^[187,188]，phyB与EIN3互作抑制乙烯反应的分子机理^[189]，光与乙烯信号协同调控植物缺磷响应的机制^[190]，以及光信号与温度信号整合协同调控植物发育以及抗逆性的分子机制^[103,161,191-193]。

光周期是调控植物开花时间的重要环境信号。我国科学家揭示了CRY通过COPI促进CO的泛素化和蛋白降解来调控拟南芥在长日照下开花时间的分子机理^[194]，以及CRY2和ZTL通过CIB1调控开花时间的分子机理^[195,196]；发现随着CO蛋白在黄昏时的积累，其与转录因子协同拮抗在FT位点富集的多梳家族蛋白PcG，从而解除FT表达的PcG抑制促进其表达并诱导成花^[197,198]；发现拟南芥在胚胎发育早期重置“春化记忆”分子路径，从而使下一代又需经历冬季才能在春季日照变长时开花的分子表观遗传机理^[24,199,200]；发现CRY2在大豆光周期调控以及栽培大豆品种地域分布中的关键功能^[201,202]。我国育种家石明松于1973年发现，光周期可以调控农垦58S水稻的雄性不育，即在长日照条件下不育，而在短日照条件下可育，由此揭开了我国水稻“两系法”杂交育种的序幕。最近我国科学家还相继从该材料中克隆了光敏雄性不育基因，并揭示了其作用的分子机理^[25,26,203]。

总之，光信号对农作物及园艺作物生长发育、株型、生育期及生态适应性、产量、品质及抗逆性均起到重要调控作用。未来植物光生物学领域的研究除了继续以拟南芥为模式植物，鉴定分离光信号转导途径的新组分及解析信号调控新机制、光信号与植物内源信号和其他环境信号整合调控植物生长发育的新机制之外，需加强把在模式植物上取得的光信号转导机制研究的成果拓展到农作物和园艺植物光信号转导的机制研究上，并大力开展在农作物和园艺植物中光信号调控重要农艺性状的机制研究，为农作物和园艺植物育种与品种改良提供理论指导。

3 作物耐受逆境胁迫育种理论与实践

3.1 小麦

现今世界上种植普通小麦绝大部分为冬小麦，一般在秋天播种，通过冬天的低温即所谓的“春化作用”，在来年春天开花结实^[204]，而其灌浆结实过程一直持续到气温逐渐转高的夏初。小麦灌浆期常常受到持续缺水干旱、干热风等恶劣气候影响，对小麦籽粒的饱满发育和最终产量形成巨大的挑战。小麦的种植容易受到水分、温度、盐碱、光等环境因素的影响，需要进行广泛和深入的研究。

新中国成立70年，尤其是改革开放以来，我国科学家对小麦应答逆境的分子机理开展了广泛的研究，并应用于小麦育种的实践。“八五”以来，我国科学家培育了一批抗旱性显著提高的小麦新品种，如“晋麦33号”、“晋麦47号”、“长6878”等作为国家黄淮海旱地区区试对照品种，一直延续至今^[205,206]。我国科学家还进一步建立和完善了小麦抗旱鉴定体系，建立了《小麦抗旱性鉴定评价技术规范》国家标准，为高效利用优异基因资源改良小麦提供了理论支持^[207]，并提出了“小麦水分调控垂直选择”^[208]和水旱协调选择混合法^[209]等节水高产育种新方法。更重要的是，鉴定出一批影响小麦抗旱性的关键候选基因，如*TaGST1*、*TaSAP5*、*TaERF3*及*CDPK*等^[210-214]，为小麦抗旱遗传改良和分子设计育种提供了重要基因资源。

干热风严重影响小麦的充分灌浆。我国科学家培育的农大5182高产耐热小麦新品种具有产量要素协调、灌浆快、耐干热等特点^[215]。克隆和鉴定了一批应答热胁迫的关键基因，为小麦耐热性基因工程育种提供了优异基因资源，包括转录调控、激素和信号转导、抗氧化胁迫、可变剪切等重要途径的基因，如*TaGASR1*、*TaGCN5*、*TabZIP60*、*TaFER-5B*、*TaWRKY1*、*TabZIP28*等^[216-220]。此外，还深入研究了小麦耐热表观遗传调控机制，如非编码RNA、小分子RNA(如miR159)^[216]及组蛋白修饰(如*GCN5*基因)等参与小麦耐热性的分子机制^[221]。

盐碱胁迫使小麦产量大幅降低。山东大学夏光敏团队通过小麦渐渗系技术，选育了高产、耐盐小麦渐渗系新品种山融3号和强耐碱新品系山融4号。2009年，中国科学院新疆生态与地理研究所成功培育出极耐盐碱的小麦新品种“新冬34号”，亩产超过了400公斤。有

关小麦耐盐相关分子研究主要集中在控制钠离子的基因上, 如*TaMYB32*^[222]等. 利用山融3号鉴定了耐盐主效候选基因*TaSRO1*和一批调控盐碱胁迫的重要功能新基因^[223-225]. 这些工作为我国耐盐碱小麦的现代育种提供了重要的骨干亲本和基因靶点.

作物物质积累的90%~95%来自叶片的光合作用, 但只有1%~2%的光能被利用. 因此, 提高小麦的光合作用效率是提高产量潜力的重要途径之一. 我国科学家利用具有高光合速率的品种8602和兼具品质优良、抗逆能力强的小偃54为亲本, 育成了小偃41和小偃81能超双亲光合速率的品种^[226,227]. 也有科学家将C₄植物的磷酸烯醇式丙酮酸羧化酶(phosphoenolpyruvate carboxylase, PEPC)转移到小麦中, 提高了小麦的光合速率. 李振声团队^[228]发现, 小麦TaSCL14参与小麦生长、光合及氧化胁迫和衰老, 为高光效育种提供了理论依据.

小麦的遗传资源十分丰富, 结合各种生物技术的利用是攻克各类环境胁迫, 实现小麦高产稳产的重要手段. 小麦基因组的解析使人们对小麦抗逆从组学水平有更深入的理解. 随着人们环保意识的提高和技术的进步, 将培育出更多环境友好的耐逆小麦品种, 并实现小麦高产稳产和优良生态环境双丰收.

3.2 玉米

玉米是C₄作物, 是世界上主要的饲料、粮食和工业及能源植物. 随着社会的进步、人民生活水平的提高和畜牧业的不断壮大, 玉米生产的需求量呈不断上升趋势. 然而, 在我国人均耕地面积和水资源有限、全球气候变化的形势下, 对玉米耐逆的分子机制和品种改良提出了迫切要求.

利用全球不同地区的玉米自交系组成的自然变异群体, 通过全基因组关联分析发现, 一个定位于液泡膜上的质子泵-焦磷酸水解酶*ZmVPP1*基因的遗传变异与玉米的抗旱能力显著相关. 研究发现, 抗旱性强的玉米材料*ZmVPP1*基因启动子区含有一个366-bp的插入序列, 该序列能显著增强*ZmVPP1*基因在干旱胁迫下的表达水平. 提高*ZmVPP1*的表达量, 可以促进根系的发育、增加侧根数目, 提高叶片的光合速率和水分利用效率, 从而增强玉米的抗旱性能力. 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, 其产量受干旱影响较小. 将抗旱材料的*ZmVPP1*基

因导入干旱敏感的材料中能有效提高玉米苗期的抗旱性^[19]. 研究还发现, 一个82-bp的微型转座子插入*ZmNAC111*基因直接导致该基因区域DNA和组蛋白甲基化水平的升高, 从而抑制了基因的表达. 该转座子的插入可能导致了温带玉米对干旱的耐受能力的降低. 因此, 品种选育中减少该转座子的频率可能对提高温带玉米的耐旱能力具有重要意义^[20]. 通过候选基因的关联分析发现, 转录因子*ZmDREB2.7*和蛋白磷酸酶*ZmPP2C-A10*基因的遗传变异也影响玉米苗期的抗旱能力^[229,230].

此外, 我国黄淮海平原及北方玉米主产区耕地盐碱化严重, 已成为制约我国玉米生产的主要因素之一. 不同玉米自交系的抗盐能力存在显著差异, 这些差异属于数量性状, 受多基因控制. Na⁺/K⁺平衡维持能力的差异是导致不同玉米自交系抗盐性差异的主要原因之一. 郑单958是我国玉米主栽品种之一, 其父本昌7-2相较母本郑58对盐胁迫敏感, 以郑58/昌7-2重组自交系为材料, 克隆了玉米抗盐QTL基因*ZmNCL1/ZmHKT1*. *ZmNCL1/ZmHKT1*编码一个Na⁺转运蛋白, 通过抑制Na⁺由根往地上部运输来维持地上部Na⁺稳态, 从而促进玉米抗盐. 昌7-2中一个LTR转座子插入导致*ZmNCL1/ZmHKT1*功能缺失, 从而导致其对盐胁迫敏感^[82]. 以大刍草/W22渗入系为材料, 克隆了另一个抗盐QTL基因*qKC3/ZmHKT2*, 它编码一个K⁺转运蛋白. *qKC3/ZmHKT2*突变体在盐胁迫下地上部K⁺平衡维持能力增强, 抗盐性增强. 在玉米自交系W22中, 一个氨基酸的改变导致*qKC3/ZmHKT2*转K⁺活性降低, 促进抗盐^[231]. *ZmNCL1/ZmHKT1*和*qKC3/ZmHKT2*抗盐变异的组合应用有望显著增强玉米K⁺/Na⁺平衡能力, 从而改良玉米的抗盐性.

随着对玉米耐逆分子机制的解析和遗传转化等技术的进步, 一些耐逆主效QTL基因可能被用来进行分子标记育种, 将改良或培育一批优良自交系和杂交种, 进一步培育耐逆优良品种.

3.3 水稻

水稻稳产是指在生产过程中水稻应对逆境胁迫, 形成稳定产量的能力. 据报道, 我国水稻主要品种在进行审定前的区域试验中, 产量表现为7.35~8.93 t/hm², 但在农民田间种植时, 降为5.16~7.11 t/hm²^[232]. 品种的产量潜力往往在农民田间得不到充分的发挥, 其主要

原因是在生产过程中, 水稻受到了不同程度的生物与非生物逆境胁迫. 其中, 干旱、盐碱和极端温度是影响水稻稳产性的最主要的非生物胁迫因子. 因此, 研究逆境胁迫下水稻的适应机制, 进一步改良水稻的耐逆能力尤为重要.

近年来, 我国在水稻抗旱的理论与应用研究上取得了重要的进展. (i) 建立了对复杂抗旱性评价的技术体系, 2006年农业部正式颁布了抗旱性鉴定的行业标准(NT/T2863-2015), 通过对大量的稻种资源的系统鉴定, 评价出IRAT109等一批优异的抗旱资源^[233]. (ii) 定位了大量与抗旱性相关QTL, 揭示出耐旱性与避旱性具有不同的遗传基础^[234], 克隆了*SNAC1*, *OsbZIP23*, *OsSIK2*, *DWA1*等重要基因并阐明其功能^[54,181,235,236]. (iii) 提出了发展节水抗旱稻的理念^[233], 制订了节水抗旱稻术语行业标准(NT/T2862-2015), 提出了旱稻进化过程中的“双向选择”理论^[58], 解析了抗旱性传递的遗传机理^[237,238], 培育了包括籼型、粳型、杂交和常规4个系列的节水抗旱稻. 其中, 早优73已成为我国年推广面积最大的杂交组合之一, 在有水灌溉的高产田种植, 产量可达12 t/hm², 在无水灌溉的中低产田进行旱种旱管, 产量可达9 t/hm²^[239].

20世纪70年代, 我国开始建立水稻耐盐性的鉴定方法, 筛选耐盐性的品种资源. 东部沿海科研单位利用常规杂交育种方法, 培育耐盐的水稻品种, 如盐丰47、盐稻10号等已在生产上推广应用^[240]. 21世纪开始系统地解析水稻耐盐性的遗传与分子机制, 定位了大量的耐盐QTL, 克隆了*DST*, *OsHAL3*等重要耐盐基因^[50,241]. 2014年, 我国广东在沿海滩涂地发现了可自然生长结实的高耐盐资源, 定名为“海稻86”, 已应用于我国的水稻耐盐机理研究与耐盐品种改良.

我国水稻种植分布范围广, 生产过程中易受到极端温度的胁迫, 耐冷与耐热性研究一直受到广泛的重视, 因此在理论研究与品种选育方面均取得突破. 2015年, 克隆了一个重要的耐冷基因*COLD1*, 提出了水稻对低温响应和耐受的新途径^[2], 随后又分离了重要的苗期及孕穗期耐冷基因*CTB4a*, *bZIP71*和*bZIP73*^[95,97,242]. 育成了以龙粳31等代表性耐冷品种, 在生产上大面积推广^[243], 获国家科技进步二等奖. 在耐热性方面, 克隆了*TOGR1*, *OsHATS*等重要基因^[119,244], 为解析水稻耐高温机理提供了新的理论依据.

随着水稻耐逆基因的不断解析和相关技术的进步, 将培育出更多环境友好的耐逆水稻品种, 实现水稻的高产和稳产.

3.4 棉花

我国棉花生产的主要威胁来自以粮棉争地矛盾为代表的有限耕地面积、西北主产区的干旱、盐碱、昼夜温差大等几个方面. 针对这几个方面的主要矛盾, 我国棉花育种发展了特有的理论体系, 以保障棉花产量的逐年增长和稳定生产. 我国棉花生产面临的品质提升、抗逆等要求, 都需要依赖新品种的提质来解决.

新中国成立70年以来, 棉花育种工作者对棉花产量性状进行了有效的选择. 近10年来, 我国棉花研究人员在棉花基因组、自然群体遗传多样性解析、棉花栽培种遗传结构解析以及棉花异源多倍体基因组进化等多个领域做出了开创性的工作, 为棉花未来的分子设计育种和精准育种发展打下了坚实的基础. 在缓解粮争地矛盾中, 主要依靠选育特早熟品种, 缩短棉花光周期适应性, 在长江流域棉区和黄河流域棉区实现麦棉两熟套种. 另外, 在高光照强度的保障下, 新疆棉区普遍采用高密植的耕作方式进行棉花栽培, 棉花栽培密度一般为18万株/hm²^[245], 皮棉单产均超过2000 kg/hm². 新疆棉区比全国其他棉区单产超过600 kg, 超过美国棉花平均单产水平近700 kg/hm², 高出世界平均水平1000 kg/hm². 高产、高抗品种与精作栽培模式成就了我国棉花单产国际领先的地位, 在全国棉花耕种面积结构性调整紧缩的过去10年间, 保障了全国棉花总产量的稳定.

栽培棉主要有两种异源四倍体棉种, 即纤维产量与广适性良好的陆地棉以及纤维品质优异但是适应性较低的海岛棉. 原产于印度地区的二倍体亚洲棉种是异源四倍体棉花的二倍体供体祖先种之一, 在纤维产量和品质方面, 亚洲棉不及陆地棉. 但是在耐旱性方面, 亚洲棉具有优良的特性. 不同棉属之间对于逆境的适应性的基本特性的差异形成了棉花抗逆性育种的重要遗传资源. 2019年, 研究报道了陆地棉对高温与低温等极端环境胁迫耐受性优于海岛棉, 这一广适性差异主要是由乙烯和ABA信号传导途径基因转录活性差异造成的. 在棉花种子休眠的研究中, 首次发现了植物小热激蛋白HSP24.7可以通过对温度变化的感应, 调控线粒体电子传递链的效率, 控制线粒体基质的活

性氧释放^[246]。这一途径可以通过对植物细胞内ROS的调控直接参与多种非生物胁迫的信号传递网络。

棉铃虫危害在世界范围内对棉花造成极大的威胁。我国于1997年从美国第三次大规模引进转*Bt*基因抗虫棉新棉33B以及新棉99B,以缓解虫害压力。另一方面,我国棉花的植保与育种专家也积极地应用生物技术,实现我国自主知识产权的二价转基因抗虫棉的培育。到21世纪初期,黄河流域和长江流域的棉铃虫害因转基因抗虫棉的推广而基本得到控制。2008年,我国植物分子生物学家提出并发明了应用小RNA喂食的方法,靶向抑制害虫的关键基因,实现对害虫的防治目的。应用这一技术,靶向抑制棉铃虫的解毒基因*P450*表达,可以提高棉铃虫取食棉花的致死率^[247];靶向抑制棉铃虫蜕皮激素合成基因的表达,可以抑制棉铃虫幼虫变态生长和化蛹^[248]。这是我国棉花抗虫方面领先国际的理论与技术突破。

我国未来棉花稳产育种新目标有了新的要求,包括生产效益型要求和环境友好型要求。棉花种子含有丰富的蛋白质和油分,目前棉籽油已经占有我国食用油供应的10%。未来粮棉油兼用型新棉花品种开发,将是缓解棉粮争地矛盾的理论方向。新疆已经成为我国棉花生产最主要的基地,苗期低温、干旱、花期的高温胁迫,都是我国棉花主产区自然环境带来的主要逆境压力。而环境友好型棉种培育,减少化肥农药使用,减少地膜使用,是棉花生产目前和未来需要解决的关键问题。深入开展棉花种质资源基因组解析,加深基因编辑技术与生物工程技术的综合应用,实现分子设计育种的基础性突破,加快育种,是实现新时代棉花育种目标的基本理论途径。

4 展望

4.1 逆境生物学重大基础科学问题

随着细胞学、生物化学和分子生物学等技术的发展,植物响应环境变化的机理研究在过去的30年取得了突飞猛进的进步。一大批相关基因被克隆,许多重要的调控通路被发现。这些发现极大地开拓了人们对自然的认知,也为缩短农作物育种进程和高产稳产提供了理论指导和知识储备。然而,随着知识和技术的进步,该领域仍存在一些重大科学问题亟待解决。

(1) 植物对环境变化的感知。植物不能通过移动而

获取养分或规避逆境伤害。如何精确和特异地识别环境信号并做出正确的响应极为重要。迄今为止,对于植物如何“感受”和“接收”干旱、盐碱、低温、重金属等环境信号知之甚少。如何根据受体/感受器可能的分子、生化及细胞学特性定义其遗传特性,如在逆境受体/感受器的突变体中,逆境诱导的特异基因表达、钙信号产生和下游级联反应将受到影响。同时由于突变体不能或减弱做出生长抑制和抵御逆境胁迫的双重反应,和野生型相比,突变体可能在胁迫早期能较快生长,而在后期变得更加敏感。

(2) 植物不同水平响应环境变化的机制。影像学、细胞学、单细胞测序和组学等技术的发展,使在细胞水平、特定组织水平和生长发育全过程的植株水平研究植物逆境响应成为可能。这将开辟新学科和发现新的生物学问题。

(3) 植物生长发育和逆境响应的平衡。非生物逆境胁迫通常会抑制植物生长,长期逆境胁迫也会促使植物尽快完成生活史,同时植物会启动逆境抵御反应。植物常常遭受间歇性逆境胁迫,必须在逆境应答和生长发育做出平衡,包括快速启动逆境反应和恢复生长。但目前人们对于这些分子机制还知之甚少。

(4) 不同逆境的交叉互作。非生物胁迫之间存在交叉互作,如盐胁迫造成渗透胁迫和离子胁迫;低温同样造成渗透胁迫;高温造成干旱胁迫;干旱、盐碱和低温都会影响植物的养分吸收;光照和温度互作;在逆境胁迫后期,细胞内都会积累高浓度的ROS等。植物对不同胁迫的响应有所差异,对环境变化的精准识别和协同应答也是植物逆境生物学的重要问题。

4.2 作物耐受逆境胁迫分子设计育种需求

我国用占世界8%的耕地支撑19%左右的人口,人均耕地只占世界平均水平的43%,人多地少是我国基本国情。我国干旱、半干旱农业区约占全国总耕地面积的51%,盐碱地面积达7亿亩。2015年,我国农药用量92.64万吨(商品量),单位面积使用量比世界平均高2.5倍;化肥年用量超过6000万吨,占世界化肥消费总量的33%。连续高强度、粗放式生产方式导致农田生态系统脆弱。

全球气候变化是农业生产面对的另一主要挑战。研究表明,在全球气候变化背景下,我国近100年地表面年平均升温幅度为0.5~0.8℃,年降水量减少幅度为

0.86 mm/10年, 极端气候事件如极端气温、极端降水和干旱等出现频率明显增加。同时, 大气CO₂浓度增加, 日照时数锐减, 全国年平均日照时数从1956~2000年减少了5%左右。气候变化不仅对自然和人类社会各方面产生了巨大影响, 也影响到诸如作物种植区域与种植制度, 加重农作物病虫害及加剧农业气象灾害。

有限的耕地面积、不断增长的人口和农田功能的退化是我国农业现代化面临的巨大挑战, 除此以外, 我国还必须同时面对环境污染严重、生态系统退化的严峻形势。为了保障我国绿色农业和未来农业可持续发展, 应对气候变化带来的挑战, 亟需能够加强应对多种逆境条件的基础研究和能够应对多种逆境响应农作物新品种的设计和培育。

4.3 重要基因和调控元件的克隆

植物应对非生物逆境胁迫是一个复杂的生物学过程。过去30年, 在植物耐低温、耐干旱和盐碱等不同逆境的遗传和分子生物学机制研究上取得了巨大进展。然而, 相关研究工作更多的局限在应对单一胁迫条件, 植物面对的自然环境千变万化, 可能需要同时面对不同逆境条件。因此, 植物特别是作物如何感受和应答不同胁迫、不同胁迫间是否存在共同节点进而整合不同逆境信号, 目前还知之甚少。另一方面, 绝大部分研究仍是以拟南芥等模式植物为材料, 不同植物应对逆境机制虽有一定保守性, 但也可能有非常大的差别。因此, 进一步深入解析不同植物响应不同逆境胁迫信号转导和分子调控网络, 开展耐极端温度、抗旱、盐碱等基础和应用研究, 并借鉴模式生物中的研究成果, 在主要农作物中解析重要逆境信号传导途径尤为迫切。

我国有适应不同生境的丰富种质资源, 主要作物(如水稻、小麦、玉米等)的不同品种间耐受不同逆境能力也存在差异。因此, 构建广泛自然变异的关联分析

群体、特定遗传连锁群体, 克隆耐受不同逆境物种中不同胁迫的关键基因, 挖掘主要农作物中相应优良等位变异, 为未来作物分子设计育种提供基因资源具有重要意义。另一方面, 由于耐逆基因高水平表达往往影响作物产量和其他性状, 因此, 克隆相应的逆境响应元件、设计抗性开关、创制智能响应性作物新品种, 将是作物品种精准设计和创造的未来。

4.4 创制耐受多种逆境环境的绿色新种质

主要农作物对干旱、盐碱、极端高温或低温等逆境环境的响应涉及极其复杂的生物学过程, 受多基因复杂数量性状位点调控。作物对逆境环境应答的基础生物学研究进展, 尤其是对控制作物逆境应答的关键遗传位点的调控网络模块的解析, 将对主要农作物对各种逆境环境的适应性遗传改良提供重要的机遇。同时, 针对农作物遗传改良的育种方法和技术也在不断涌现。在过去几年, 在利用少数几个重要基因开发分子标记来辅助育种获得成功的基础上, 基于整合的多组学信息(基因组、表现组、代谢组、蛋白质、表观组、互作组等), 利用大数据支撑并结合人工智能算法优化的农作物全基因组选择模型的建立, 以及单倍体育种技术、精准高效的基因编辑技术等快速育种技术的应用, 人们对多个性状进行同时选择, 可以对多个效应值低的遗传位点进行叠加, 大幅度提高选择准确性, 加快作物育种效率。在不久的将来, 玉米、水稻、小麦等主要农作物对干旱、盐碱、极端高温或低温等逆境环境的抗性将大幅度提升。农业生产中的水资源利用效率、氮磷钾等养分的利用效率, 对极端高温或低温的耐受能力以及农作物对盐碱环境的适应能力都将得到很大幅度的提高。将创制一批符合主要农作物绿色生产需求的突破性新种质、新品种, 为我国乡村振兴、农业高质量发展提供重要支撑。

参考文献

- 1 Xu J, Li H D, Chen L Q, et al. A protein kinase, interacting with two calcineurin B-like proteins, regulates K⁺ transporter AKT1 in *Arabidopsis*. *Cell*, 2006, 125: 1347–1360
- 2 Ma Y, Dai X, Xu Y, et al. *COLD1* confers chilling tolerance in rice. *Cell*, 2015, 160: 1209–1221
- 3 Liu Z, Jia Y, Ding Y, et al. Plasma membrane CRPK1-mediated phosphorylation of 14-3-3 proteins induces their nuclear import to fine-tune CBF signaling during cold response. *Mol Cell*, 2017, 66: 117–128.e5

- 4 Ding Y, Li H, Zhang X, et al. OST1 kinase modulates freezing tolerance by enhancing ICE1 stability in *Arabidopsis*. *Dev Cell*, 2015, 32: 278–289
- 5 Li H, Ding Y, Shi Y, et al. MPK3- and MPK6-mediated ICE1 phosphorylation negatively regulates ICE1 stability and freezing tolerance in *Arabidopsis*. *Dev Cell*, 2017, 43: 630–642.e4
- 6 Ding Y, Jia Y, Shi Y, et al. OST1-mediated BTF3L phosphorylation positively regulates CBFs during plant cold responses. *EMBO J*, 2018, 37: e98228
- 7 Ding Y, Lv J, Shi Y, et al. EGR2 phosphatase regulates OST1 kinase activity and freezing tolerance in *Arabidopsis*. *EMBO J*, 2019, 38: e99819
- 8 Li X M, Chao D Y, Wu Y, et al. Natural alleles of a proteasome $\alpha 2$ subunit gene contribute to thermotolerance and adaptation of African rice. *Nat Genet*, 2015, 47: 827–833
- 9 Shen H, Zhong X, Zhao F, et al. Overexpression of receptor-like kinase ERECTA improves thermotolerance in rice and tomato. *Nat Biotechnol*, 2015, 33: 996–1003
- 10 Jiang Z, Zhou X, Tao M, et al. Plant cell-surface GIPC sphingolipids sense salt to trigger Ca^{2+} influx. *Nature*, 2019, 572: 341–346
- 11 Ma L, Ye J, Yang Y, et al. The SOS2-SCaBP8 complex generates and fine-tunes an AtANN4-Dependent calcium signature under salt stress. *Dev Cell*, 2019, 48: 697–709.e5
- 12 Ren Z H, Gao J P, Li L G, et al. A rice quantitative trait locus for salt tolerance encodes a sodium transporter. *Nat Genet*, 2005, 37: 1141–1146
- 13 Liu S, Liu S, Wang M, et al. A wheat *SIMILAR TO RCD-ONE* gene enhances seedling growth and abiotic stress resistance by modulating redox homeostasis and maintaining genomic integrity. *Plant Cell*, 2014, 26: 164–180
- 14 Miao Y, Lv D, Wang P, et al. An *Arabidopsis* glutathione peroxidase functions as both a redox transducer and a scavenger in abscisic acid and drought stress responses. *Plant Cell*, 2006, 18: 2749–2766
- 15 Zhang X, Dong F C, Gao J F, et al. Hydrogen peroxide-induced changes in intracellular pH of guard cells precede stomatal closure. *Cell Res*, 2001, 11: 37–43
- 16 Zhang X, Zhang L, Dong F, et al. Hydrogen peroxide is involved in abscisic acid-induced stomatal closure in *Vicia faba*. *Plant Physiol*, 2001, 126: 1438–1448
- 17 Hua D, Wang C, He J, et al. A plasma membrane receptor kinase, GHR1, mediates abscisic acid- and hydrogen peroxide-regulated stomatal movement in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 2012, 24: 2546–2561
- 18 Wang P, Zhao Y, Li Z, et al. Reciprocal regulation of the TOR kinase and ABA receptor balances plant growth and stress response. *Mol Cell*, 2018, 69: 100–112.e6
- 19 Wang X, Wang H, Liu S, et al. Genetic variation in *ZmVPP1* contributes to drought tolerance in maize seedlings. *Nat Genet*, 2016, 48: 1233–1241
- 20 Mao H, Wang H, Liu S, et al. A transposable element in a *NAC* gene is associated with drought tolerance in maize seedlings. *Nat Commun*, 2015, 6: 8326
- 21 Wang Q, Zuo Z, Wang X, et al. Photoactivation and inactivation of *Arabidopsis* cryptochrome 2. *Science*, 2016, 354: 343–347
- 22 Wu D, Hu Q, Yan Z, et al. Structural basis of ultraviolet-B perception by UVR8. *Nature*, 2012, 484: 214–219
- 23 Shi H, Liu R, Xue C, et al. Seedlings transduce the depth and mechanical pressure of covering soil using COP1 and ethylene to regulate EBF1/EBF2 for soil emergence. *Curr Biol*, 2016, 26: 139–149
- 24 Tao Z, Shen L, Gu X, et al. Embryonic epigenetic reprogramming by a pioneer transcription factor in plants. *Nature*, 2017, 551: 124–128
- 25 Zhou H, Liu Q, Li J, et al. Photoperiod- and thermo-sensitive genic male sterility in rice are caused by a point mutation in a novel noncoding RNA that produces a small RNA. *Cell Res*, 2012, 22: 649–660
- 26 Ding J, Shen J, Mao H, et al. RNA-directed DNA methylation is involved in regulating photoperiod-sensitive male sterility in rice. *Mol Plant*, 2012, 5: 1210–1216
- 27 Luo J S, Huang J, Zeng D L, et al. A defensin-like protein drives cadmium efflux and allocation in rice. *Nat Commun*, 2018, 9: 645
- 28 Li J Y, Fu Y L, Pike S M, et al. The *Arabidopsis* nitrate transporter NRT1.8 functions in nitrate removal from the xylem sap and mediates cadmium tolerance. *Plant Cell*, 2010, 22: 1633–1646
- 29 Tian S, Lu L, Labavitch J, et al. Cellular sequestration of cadmium in the hyperaccumulator plant species *Sedum alfredii*. *Plant Physiol*, 2011, 157: 1914–1925
- 30 Chao D Y, Chen Y, Chen J, et al. Genome-wide association mapping identifies a new arsenate reductase enzyme critical for limiting arsenic

- accumulation in plants. *PLoS Biol*, 2014, 12: e1002009
- 31 Mao Q Q, Guan M Y, Lu K X, et al. Inhibition of nitrate transporter 1.1-controlled nitrate uptake reduces cadmium uptake in *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, 2014, 166: 934–944
- 32 Shi S, Wang T, Chen Z, et al. OsHAC1;1 and OsHAC1;2 function as arsenate reductases and regulate arsenic accumulation. *Plant Physiol*, 2016, 172: 1708–1719
- 33 Peng J S, Wang Y J, Ding G, et al. A pivotal role of cell wall in cadmium accumulation in the Crassulaceae hyperaccumulator *Sedum plumbizincicola*. *Mol Plant*, 2017, 10: 771–774
- 34 Peng J S, Ding G, Meng S, et al. Enhanced metal tolerance correlates with heterotypic variation in SpMTL, a metallothionein-like protein from the hyperaccumulator *Sedum plumbizincicola*. *Plant Cell Environ*, 2017, 40: 1368–1378
- 35 Yan H, Xu W, Xie J, et al. Variation of a major facilitator superfamily gene contributes to differential cadmium accumulation between rice subspecies. *Nat Commun*, 2019, 10: 2562
- 36 Liu C L, Gao Z Y, Shang L G, et al. Natural variation in the promoter of OsHMA3 contributes to differential grain cadmium accumulation between Indica and Japonica rice. *J Integr Plant Biol*, 2019, 49: jipb.12794
- 37 Zhu X F, Shi Y Z, Lei G J, et al. *XTH31*, encoding an *in vitro* XEH/XET-active enzyme, regulates aluminum sensitivity by modulating *in vivo* XET action, cell wall xyloglucan content, and aluminum binding capacity in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 2012, 24: 4731–4747
- 38 Yang Z B, Geng X, He C, et al. TAA1-regulated local auxin biosynthesis in the root-apex transition zone mediates the aluminum-induced inhibition of root growth in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 2014, 26: 2889–2904
- 39 Yu H, Chen X, Hong Y Y, et al. Activated expression of an *Arabidopsis* HD-START protein confers drought tolerance with improved root system and reduced stomatal density. *Plant Cell*, 2008, 20: 1134–1151
- 40 Ren Y, Miao M, Meng Y, et al. DFR1-mediated inhibition of proline degradation pathway regulates drought and freezing tolerance in *Arabidopsis*. *Cell Rep*, 2018, 23: 3960–3974
- 41 Dong H, Bai L, Zhang Y, et al. Modulation of guard cell turgor and drought tolerance by a peroxisomal acetate-malate shunt. *Mol Plant*, 2018, 11: 1278–1291
- 42 Hao Q, Yin P, Li W, et al. The molecular basis of ABA-independent inhibition of PP2Cs by a subclass of PYL proteins. *Mol Cell*, 2011, 42: 662–672
- 43 Yin P, Fan H, Hao Q, et al. Structural insights into the mechanism of abscisic acid signaling by PYL proteins. *Nat Struct Mol Biol*, 2009, 16: 1230–1236
- 44 Wang K, He J, Zhao Y, et al. EAR1 negatively regulates ABA signaling by enhancing 2C protein phosphatase activity. *Plant Cell*, 2018, 30: 815–834
- 45 Kong L, Cheng J, Zhu Y, et al. Degradation of the ABA co-receptor ABI1 by PUB12/13 U-box E3 ligases. *Nat Commun*, 2015, 6: 8630
- 46 Tang N, Ma S, Zong W, et al. MODD mediates deactivation and degradation of OsbZIP46 to negatively regulate ABA signaling and drought resistance in rice. *Plant Cell*, 2016, 28: 2161–2177
- 47 Xu X, Wan W, Jiang G, et al. Nucleocytoplasmic trafficking of the *Arabidopsis* WD40 repeat protein XIW1 regulates ABI5 stability and abscisic acid responses. *Mol Plant*, 2019, doi: 10.1016/j.molp.2019.07.001
- 48 Pei Z M, Murata Y, Benning G, et al. Calcium channels activated by hydrogen peroxide mediate abscisic acid signalling in guard cells. *Nature*, 2000, 406: 731–734
- 49 Shi B, Ni L, Zhang A, et al. OsDMI3 is a novel component of abscisic acid signaling in the induction of antioxidant defense in leaves of rice. *Mol Plant*, 2012, 5: 1359–1374
- 50 Huang X Y, Chao D Y, Gao J P, et al. A previously unknown zinc finger protein, DST, regulates drought and salt tolerance in rice via stomatal aperture control. *Genes Dev*, 2009, 23: 1805–1817
- 51 Ning J, Li X, Hicks L M, et al. A Raf-like MAPKKK gene *DSM1* mediates drought resistance through reactive oxygen species scavenging in rice. *Plant Physiol*, 2010, 152: 876–890
- 52 Ding P, Fang L, Wang G, et al. Wheat methionine sulfoxide reductase A4.1 interacts with heme oxygenase 1 to enhance seedling tolerance to salinity or drought stress. *Plant Mol Biol*, 2019, 101: 203–220
- 53 Ni L, Fu X, Zhang H, et al. Abscisic acid inhibits rice protein phosphatase PP45 via H₂O₂ and relieves repression of the Ca²⁺/CaM-dependent protein kinase DMI3. *Plant Cell*, 2019, 31: 128–152

- 54 Zhu X, Xiong L. Putative megaenzyme DWA1 plays essential roles in drought resistance by regulating stress-induced wax deposition in rice. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2013, 110: 17790–17795
- 55 Wang Z, Tian X, Zhao Q, et al. The E3 ligase DROUGHT HYPERSENSITIVE negatively regulates cuticular wax biosynthesis by promoting the degradation of transcription factor ROC4 in rice. *Plant Cell*, 2018, 30: 228–244
- 56 Kim J M, Sasaki T, Ueda M, et al. Chromatin changes in response to drought, salinity, heat, and cold stresses in plants. *Front Plant Sci*, 2015, 6: 114
- 57 Li S, Lin Y C J, Wang P, et al. The AREB1 transcription factor influences histone acetylation to regulate drought responses and tolerance in *Populus trichocarpa*. *Plant Cell*, 2019, 31: 663–686
- 58 Xia H, Luo Z, Xiong J, et al. Bi-directional selection in upland rice leads to its adaptive differentiation from lowland rice in drought resistance and productivity. *Mol Plant*, 2019, 12: 170–184
- 59 Zong W, Zhong X, You J, et al. Genome-wide profiling of histone H3K4-tri-methylation and gene expression in rice under drought stress. *Plant Mol Biol*, 2013, 81: 175–188
- 60 Hu H, Xiong L. Genetic engineering and breeding of drought-resistant crops. *Annu Rev Plant Biol*, 2014, 65: 715–741
- 61 Cui L G, Shan J X, Shi M, et al. DCA1 acts as a transcriptional co-activator of DST and contributes to drought and salt tolerance in rice. *PLoS Genet*, 2015, 11: e1005617
- 62 Li C H, Wang G, Zhao J L, et al. The receptor-like kinase SIT1 mediates salt sensitivity by activating MAPK3/6 and regulating ethylene homeostasis in rice. *Plant Cell*, 2014, 26: 2538–2553
- 63 Zhao J L, Zhang L Q, Liu N, et al. Mutual regulation of receptor-like kinase SIT1 and B'κ-PP2A shapes the early response of rice to salt stress. *Plant Cell*, 2019, 31: 2131–2151
- 64 Li J, Liu J, Wang G, et al. A chaperone function of NO CATALASE ACTIVITY1 is required to maintain catalase activity and for multiple stress responses in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 2015, 27: 908–925
- 65 Li G, Li J, Hao R, et al. Activation of catalase activity by a peroxisome-localized small heat shock protein Hsp17.6CII. *J Genets Genomics*, 2017, 44: 395–404
- 66 Zhou Y B, Liu C, Tang D Y, et al. The receptor-like cytoplasmic kinase STRK1 phosphorylates and activates CatC, thereby regulating H₂O₂ homeostasis and improving salt tolerance in rice. *Plant Cell*, 2018, 30: 1100–1118
- 67 Zhang Z, Wang J, Zhang R, et al. The ethylene response factor AtERF98 enhances tolerance to salt through the transcriptional activation of ascorbic acid synthesis in *Arabidopsis*. *Plant J*, 2012, 71: 273–287
- 68 Dong W, Wang M, Xu F, et al. Wheat oxophytodienoate reductase gene *TaOPR1* confers salinity tolerance via enhancement of abscisic acid signaling and reactive oxygen species scavenging. *Plant Physiol*, 2013, 161: 1217–1228
- 69 Zhu J, Wang G, Li C, et al. Maize Sep15-like functions in endoplasmic reticulum and reactive oxygen species homeostasis to promote salt and osmotic stress resistance. *Plant Cell Environ*, 2019, 42: 1486–1502
- 70 Wang P, Shen L, Guo J, et al. Phosphatidic acid directly regulates PINOID-dependent phosphorylation and activation of the PIN-FORMED2 auxin efflux transporter in response to salt stress. *Plant Cell*, 2019, 31: 250–271
- 71 Zhang Q, Lin F, Mao T, et al. Phosphatidic acid regulates microtubule organization by interacting with MAP65-1 in response to salt stress in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 2012, 24: 4555–4576
- 72 Quan R, Lin H, Mendoza I, et al. SCABP8/CBL10, a putative calcium sensor, interacts with the protein kinase SOS2 to protect *Arabidopsis* shoots from salt stress. *Plant Cell*, 2007, 19: 1415–1431
- 73 Lin H, Yang Y, Quan R, et al. Phosphorylation of SOS3-LIKE CALCIUM BINDING PROTEIN8 by SOS2 protein kinase stabilizes their protein complex and regulates salt tolerance in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 2009, 21: 1607–1619
- 74 Zhou H, Lin H, Chen S, et al. Inhibition of the *Arabidopsis* salt overly sensitive pathway by 14-3-3 proteins. *Plant Cell*, 2014, 26: 1166–1182
- 75 Zhou H, Wang C, Tan T, et al. Patellin1 negatively modulates salt tolerance by regulating PM Na⁺/H⁺ antiport activity and cellular redox homeostasis in *Arabidopsis*. *Plant Cell Physiol*, 2018, 59: 1630–1642
- 76 Niu M, Huang Y, Sun S, et al. Root respiratory burst oxidase homologue-dependent H₂O₂ production confers salt tolerance on a grafted cucumber by controlling Na⁺ exclusion and stomatal closure. *J Exp Bot*, 2018, 69: 3465–3476
- 77 Yang Y, Wu Y, Ma L, et al. The Ca²⁺ sensor SCaBP3/CBL7 modulates plasma membrane H⁺-ATPase activity and promotes alkali tolerance in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 2019, 31: 1367–1384

- 78 Yu L, Nie J, Cao C, et al. Phosphatidic acid mediates salt stress response by regulation of MPK6 in *Arabidopsis thaliana*. *New Phytol*, 2010, 188: 762–773
- 79 Li W, Song T, Wallrad L, et al. Tissue-specific accumulation of pH-sensing phosphatidic acid determines plant stress tolerance. *Nat Plants*, 2019, 5: 1012–1021
- 80 Sun M H, Ma Q J, Hu D G, et al. The glucose sensor MdHXK1 phosphorylates a tonoplast Na⁺/H⁺ exchanger to improve salt tolerance. *Plant Physiol*, 2018, 176: 2977–2990
- 81 Wang R, Jing W, Xiao L, et al. The rice high-affinity potassium transporter1;1 is involved in salt tolerance and regulated by an MYB-type transcription factor. *Plant Physiol*, 2015, 168: 1076–1090
- 82 Zhang M, Cao Y, Wang Z, et al. A retrotransposon in an HKT1 family sodium transporter causes variation of leaf Na⁺ exclusion and salt tolerance in maize. *New Phytol*, 2018, 217: 1161–1176
- 83 Yang Y, Qin Y, Xie C, et al. The *Arabidopsis* chaperone J3 regulates the plasma membrane H⁺-ATPase through interaction with the PKS5 kinase. *Plant Cell*, 2010, 22: 1313–1332
- 84 Han X, Yang Y, Wu Y, et al. A bioassay-guided fractionation system to identify endogenous small molecules that activate plasma membrane H⁺-ATPase activity in *Arabidopsis*. *J Exp Bot*, 2017, 68: 2951–2962
- 85 Han X, Shi Y, Liu G, et al. Activation of ROP6 GTPase by phosphatidylglycerol in *Arabidopsis*. *Front Plant Sci*, 2018, 9: 347
- 86 Yang Z, Wang C, Xue Y, et al. Calcium-activated 14-3-3 proteins as a molecular switch in salt stress tolerance. *Nat Commun*, 2019, 10: 1199
- 87 Zhao C, Zayed O, Yu Z, et al. Leucine-rich repeat extensin proteins regulate plant salt tolerance in *Arabidopsis*. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2018, 115: 13123–13128
- 88 Zhu Y, Wang B, Tang K, et al. An *Arabidopsis* nucleoporin *NUP85* modulates plant responses to ABA and salt stress. *PLoS Genet*, 2017, 13: e1007124
- 89 Zou C, Chen A, Xiao L, et al. A high-quality genome assembly of quinoa provides insights into the molecular basis of salt bladder-based salinity tolerance and the exceptional nutritional value. *Cell Res*, 2017, 27: 1327–1340
- 90 Luo Z L. The cold tolerance of plants (in Chinese). *Plant Physiol Commun*, 1955, 4: 2–9 [罗宗洛. 植物的耐寒性. 植物生理学通讯, 1955, 4: 2–9]
- 91 Jian L C. Biomembranes in relation to cold injury and hardiness of plants (in Chinese). *Chin Bull Bot*, 1983, 1: 17–23 [简令成. 生物膜与植物寒害和抗寒性的关系. 植物学通报, 1983, 1: 17–23]
- 92 Lu C F, Wang H, Jian L C, et al. Progress in study of plant antifreeze proteins (in Chinese). *Prog Biochem Biophys*, 1998, 3: 17–23 [卢存福, 王红, 简令成, 等. 植物抗冻蛋白研究进展. 生物化学与生物物理进展, 1998, 3: 17–23]
- 93 Wang H, Jian L C, Zhang J R. Changes of the level of Ca²⁺ in cells of rice seedlings under low temperature stress (in Chinese). *Acta Bot Sin*, 1994, 36: 587–591 [王红, 简令成, 张举仁. 低温胁迫下水稻幼叶细胞内Ca²⁺水平的变化. 植物学报, 1994, 36: 587–591]
- 94 Mao D, Xin Y, Tan Y, et al. Natural variation in the *HANI* gene confers chilling tolerance in rice and allowed adaptation to a temperate climate. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2019, 116: 3494–3501
- 95 Zhang Z, Li J, Pan Y, et al. Natural variation in *CTB4a* enhances rice adaptation to cold habitats. *Nat Commun*, 2017, 8: 14788
- 96 Chen L, Zhao Y, Xu S, et al. OsMADS57 together with OsTB1 coordinates transcription of its target *OsWRKY94* and *D14* to switch its organogenesis to defense for cold adaptation in rice. *New Phytol*, 2018, 218: 219–231
- 97 Liu C, Ou S, Mao B, et al. Early selection of bZIP73 facilitated adaptation of japonica rice to cold climates. *Nat Commun*, 2018, 9: 3302
- 98 Zhang Z, Li J, Li F, et al. OsMAPK3 phosphorylates OsbHLH002/OsICE1 and inhibits its ubiquitination to activate OsTPP1 and enhances rice chilling tolerance. *Dev Cell*, 2017, 43: 731–743.e5
- 99 Ye K, Li H, Ding Y, et al. BRASSINOSTEROID-INSENSITIVE2 negatively regulates the stability of transcription factor ICE1 in response to cold stress in *Arabidopsis*. *Plant cell*, 2019
- 100 Zhao C, Wang P, Si T, et al. MAP kinase cascades regulate the cold response by modulating ICE1 protein stability. *Dev Cell*, 2017, 43: 618–629.e5
- 101 Wang X, Ding Y, Li Z, et al. PUB25 and PUB26 promote plant freezing tolerance by degrading the cold signaling negative regulator MYB15. *Dev Cell*, 2019, doi: 10.1016/j.devcel.2019.08.008
- 102 Shi Y, Tian S, Hou L, et al. Ethylene signaling negatively regulates freezing tolerance by repressing expression of *CBF* and type-A *ARR* genes in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 2012, 24: 2578–2595

- 103 Jiang B, Shi Y, Zhang X, et al. PIF3 is a negative regulator of the *CBF* pathway and freezing tolerance in *Arabidopsis*. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2017, 114: E6695–E6702
- 104 Li H, Ye K, Shi Y, et al. BZR1 positively regulates freezing tolerance via CBF-dependent and CBF-independent pathways in *Arabidopsis*. *Mol Plant*, 2017, 10: 545–559
- 105 Hu Y, Jiang L, Wang F, et al. Jasmonate regulates the INDUCER OF CBF EXPRESSION–C-REPEAT BINDING FACTOR/DRE BINDING FACTOR1 cascade and freezing tolerance in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 2013, 25: 2907–2924
- 106 Jung J H, Domijan M, Klose C, et al. Phytochromes function as thermosensors in *Arabidopsis*. *Science*, 2016, 354: 886–889
- 107 Kumar S V, Wigge P A. H2A.Z-containing nucleosomes mediate the thermosensory response in *Arabidopsis*. *Cell*, 2010, 140: 136–147
- 108 Legris M, Klose C, Burgie E S, et al. Phytochrome B integrates light and temperature signals in *Arabidopsis*. *Science*, 2016, 354: 897–900
- 109 Liang X, Zhou J M. Receptor-like cytoplasmic kinases: Central players in plant receptor kinase-mediated signaling. *Annu Rev Plant Biol*, 2018, 69: 267–299
- 110 Chen C, Chen H, Lin Y S, et al. A two-locus interaction causes interspecific hybrid weakness in rice. *Nat Commun*, 2014, 5: 3357
- 111 Yu J, Han J, Kim Y J, et al. Two rice receptor-like kinases maintain male fertility under changing temperatures. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2017, 114: 12327–12332
- 112 Gao F, Han X, Wu J, et al. A heat-activated calcium-permeable channel—*Arabidopsis* cyclic nucleotide-gated ion channel 6—is involved in heat shock responses. *Plant J*, 2012, 70: 1056–1069
- 113 Zhou R, Li B, Liu H, et al. Progress in the participation of Ca^{2+} -calmodulin in heat shock signal transduction. *Prog Nat Sci*, 2009, 19: 1201–1208
- 114 Liu H T, Sun D Y, Zhou R G. Ca^{2+} and AtCaM3 are involved in the expression of heat shock protein gene in *Arabidopsis*. *Plant Cell Environ*, 2005, 28: 1276–1284
- 115 Zhang J, Li X M, Lin H X, et al. Crop improvement through temperature resilience. *Annu Rev Plant Biol*, 2019, 70: 753–780
- 116 Zhang S S, Yang H, Ding L, et al. Tissue-specific transcriptomics reveals an important role of the unfolded protein response in maintaining fertility upon heat stress in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 2017, 29: 1007–1023
- 117 Fang X, Zhao G, Zhang S, et al. Chloroplast-to-nucleus signaling regulates microRNA biogenesis in *Arabidopsis*. *Dev Cell*, 2019, 48: 371–382. e4
- 118 Li S, Liu J, Liu Z, et al. *HEAT-INDUCED TASI TARGET1* mediates thermotolerance via HEAT STRESS TRANSCRIPTION FACTOR A1a-directed pathways in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 2014, 26: 1764–1780
- 119 Wang D, Qin B, Li X, et al. Nucleolar DEAD-box RNA helicase TOGR1 regulates thermotolerant growth as a pre-rRNA chaperone in rice. *PLoS Genet*, 2016, 12: e1005844
- 120 Zhang B, Wu S, Zhang Y, et al. A high temperature-dependent mitochondrial lipase EXTRA GLUME1 promotes floral phenotypic robustness against temperature fluctuation in rice (*Oryza sativa* L.). *PLoS Genet*, 2016, 12: e1006152
- 121 Hu P J, Li Z, Zhong D X, et al. Research progress on phytoextraction of heavy metal contaminated soils in China (in Chinese). *Plant Physiol J*, 2014, 50: 577–584 [胡鹏杰, 李柱, 钟道旭, 等. 我国土壤重金属污染植物吸取修复研究进展. *植物生理学报*, 2014, 50: 577–584]
- 122 Xu J, Shi S, Wang L, et al. OsHAC4 is critical for arsenate tolerance and regulates arsenic accumulation in rice. *New Phytol*, 2017, 215: 1090–1101
- 123 Lu L, Tian S, Zhang J, et al. Efficient xylem transport and phloem remobilization of Zn in the hyperaccumulator plant species *Sedum alfredii*. *New Phytol*, 2013, 198: 721–731
- 124 Liu H, Zhao H, Wu L, et al. Heavy metal ATPase 3 (HMA3) confers cadmium hypertolerance on the cadmium/zinc hyperaccumulator *Sedum plumbizincicola*. *New Phytol*, 2017, 215: 687–698
- 125 Zhao H, Wang L, Zhao F J, et al. SPHMA1 is a chloroplast cadmium exporter protecting photochemical reactions in the Cd hyperaccumulator *Sedum plumbizincicola*. *Plant Cell Environ*, 2019, 42: 1112–1124
- 126 Qin S C. Study on the condition causing barley to suffer from aluminium toxicity and its prevention (in Chinese). *Sci Agric Sin*, 1988, 21: 68–75 [秦遂初. 大麦酸害——铝毒发生条件及防治研究. *中国农业科学*, 1988, 21: 68–75]
- 127 Lin X Y, Zhang Y S, Tao Q N. Adaptation of wheat genotypes with differential aluminum tolerance to acid, aluminum toxic soil in relation to their nutrient composition in shoot (in Chinese). *J Zhejiang Univ (Agric Life Sci)*, 2000, 26: 635–639 [林咸永, 章永松, 陶勤南. 不同耐铝性的小麦基因型在酸性铝毒土壤的适应性及其与体内养分状况的关系. *浙江大学学报(农业与生命科学版)*, 2000, 26: 635–639]
- 128 Zheng S J, Yang J L, He Y F, et al. Immobilization of aluminum with phosphorus in roots is associated with high aluminum resistance in

- buckwheat. *Plant Physiol*, 2005, 138: 297–303
- 129 Dong X Y, Shen R F, Chen R F, et al. Secretion of malate and citrate from roots is related to high Al-resistance in *Lespedeza bicolor*. *Plant Soil*, 2008, 306: 139–147
- 130 Li X F, Zuo F H, Ling G Z, et al. Secretion of citrate from roots in response to aluminum and low phosphorus stresses in *Stylosanthes*. *Plant Soil*, 2009, 325: 219–229
- 131 Yang J L, Fan W, Zheng S J. Mechanisms and regulation of aluminum-induced secretion of organic acid anions from plant roots. *J Zhejiang Univ Sci B*, 2019, 20: 513–527
- 132 Zheng S J. The role of cell wall in plant resistance to nutritional stresses and the underlying physiological and molecular mechanisms. *Sci Sin-Vitae*, 2014, 44: 334–341
- 133 Zhang H, Shi W L, You J F, et al. Transgenic *Arabidopsis thaliana* plants expressing a β -1,3-glucanase from sweet sorghum (*Sorghum bicolor* L.) show reduced callose deposition and increased tolerance to aluminium toxicity. *Plant Cell Environ*, 2015, 38: 1178–1188
- 134 Ding Z J, Yan J Y, Xu X Y, et al. WRKY46 functions as a transcriptional repressor of *ALMT1*, regulating aluminum-induced malate secretion in *Arabidopsis*. *Plant J*, 2013, 76: 825–835
- 135 Fan W, Lou H Q, Gong Y L, et al. Characterization of an inducible C₂H₂-type zinc finger transcription factor VuSTOPI in rice bean (*Vigna umbellata*) reveals differential regulation between low pH and aluminum tolerance mechanisms. *New Phytol*, 2015, 208: 456–468
- 136 Li G Z, Wang Z Q, Yokosho K, et al. Transcription factor WRKY22 promotes aluminum tolerance via activation of *OsFRDL4* expression and enhancement of citrate secretion in rice (*Oryza sativa*). *New Phytol*, 2018, 219: 149–162
- 137 Liu G, Gao S, Tian H, et al. Local transcriptional control of *YUCCA* regulates auxin promoted root-growth inhibition in response to aluminium stress in *Arabidopsis*. *PLoS Genet*, 2016, 12: e1006360
- 138 Zhang X Q, Shen R F. Strategies for increasing the utilization of nitrogen and phosphorus by plants under aluminum stress (in Chinese). *Plant Physiol J*, 2015, 10: 1583–1589 [赵学强, 沈仁芳. 提高铝胁迫下植物氮磷利用的策略分析. *植物生理学报*, 2015, 10: 1583–1589]
- 139 Huang X, Ouyang X, Yang P, et al. *Arabidopsis* FHY3 and HY5 positively mediate induction of *COP1* transcription in response to photomorphogenic UV-B light. *Plant Cell*, 2012, 24: 4590–4606
- 140 Jiang L, Wang Y, Li Q F, et al. *Arabidopsis* STO/BBX24 negatively regulates UV-B signaling by interacting with COP1 and repressing HY5 transcriptional activity. *Cell Res*, 2012, 22: 1046–1057
- 141 Huang X, Ouyang X, Yang P, et al. Conversion from CUL4-based COP1-SPA E3 apparatus to UVR8-COP1-SPA complexes underlies a distinct biochemical function of COP1 under UV-B. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2013, 110: 16669–16674
- 142 Ren H, Han J, Yang P, et al. Two E3 ligases antagonistically regulate the UV-B response in *Arabidopsis*. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2019, 116: 4722–4731
- 143 Qian C, Mao W, Liu Y, et al. Dual-source nuclear monomers of UV-B light receptor direct photomorphogenesis in *Arabidopsis*. *Mol Plant*, 2016, 9: 1671–1674
- 144 Yang Y, Liang T, Zhang L, et al. UVR8 interacts with WRKY36 to regulate HY5 transcription and hypocotyl elongation in *Arabidopsis*. *Nat Plants*, 2018, 4: 98–107
- 145 Liang T, Mei S, Shi C, et al. UVR8 interacts with BES1 and BIM1 to regulate transcription and photomorphogenesis in *Arabidopsis*. *Dev Cell*, 2018, 44: 512–523.e5
- 146 Ouyang X, Huang X, Jin X, et al. Coordinated photomorphogenic UV-B signaling network captured by mathematical modeling. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2014, 111: 11539–11544
- 147 Mao J, Zhang Y C, Sang Y, et al. From the cover: A role for *Arabidopsis* cryptochromes and COP1 in the regulation of stomatal opening. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2005, 102: 12270–12275
- 148 Kang C Y, Lian H L, Wang F F, et al. Cryptochromes, phytochromes, and COP1 regulate light-controlled stomatal development in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 2009, 21: 2624–2641
- 149 Zheng X, Wu S, Zhai H, et al. *Arabidopsis* phytochrome B promotes SPA1 nuclear accumulation to repress photomorphogenesis under far-red light. *Plant Cell*, 2013, 25: 115–133
- 150 Jiang Z, Xu G, Jing Y, et al. Phytochrome B and REVEILLE1/2-mediated signalling controls seed dormancy and germination in *Arabidopsis*. *Nat Commun*, 2016, 7: 12377
- 151 Sang Y, Li Q H, Rubio V, et al. N-terminal domain-mediated homodimerization is required for photoreceptor activity of *Arabidopsis*

- cryptochrome 1. *Plant Cell*, 2005, 17: 1569–1584
- 152 Liu Q, Wang Q, Deng W, et al. Molecular basis for blue light-dependent phosphorylation of *Arabidopsis* cryptochrome 2. *Nat Commun*, 2017, 8: 15234
- 153 Lian H L, He S B, Zhang Y C, et al. Blue-light-dependent interaction of cryptochrome 1 with SPA1 defines a dynamic signaling mechanism. *Genes Dev*, 2011, 25: 1023–1028
- 154 Luo Q, Lian H L, He S B, et al. COP1 and phyB physically interact with PIL1 to regulate its stability and photomorphogenic development in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 2014, 26: 2441–2456
- 155 Zhang S, Li C, Zhou Y, et al. TANDEM ZINC-FINGER/PLUS3 is a key component of phytochrome a signaling. *Plant Cell*, 2018, 30: 835–852
- 156 Zhou Y, Yang L, Duan J, et al. Hinge region of *Arabidopsis* phyA plays an important role in regulating phyA function. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2018, 115: E11864–E11873
- 157 Chen H, Shen Y, Tang X, et al. *Arabidopsis* CULLIN4 forms an E3 ubiquitin ligase with RBX1 and the CDD complex in mediating light control of development. *Plant Cell*, 2006, 18: 1991–2004
- 158 Chen H, Huang X, Gusmaroli G, et al. *Arabidopsis* CULLIN4-damaged DNA binding protein 1 interacts with CONSTITUTIVELY PHOTOMORPHOGENIC1-SUPPRESSOR OF PHYA complexes to regulate photomorphogenesis and flowering time. *Plant Cell*, 2010, 22: 108–123
- 159 Dong J, Tang D, Gao Z, et al. *Arabidopsis* DE-ETIOLATED1 represses photomorphogenesis by positively regulating phytochrome-interacting factors in the dark. *Plant Cell*, 2014, 26: 3630–3645
- 160 Li K, Gao Z, He H, et al. *Arabidopsis* DET1 represses photomorphogenesis in part by negatively regulating DELLA protein abundance in darkness. *Mol Plant*, 2015, 8: 622–630
- 161 Li K, Yu R, Fan L M, et al. DELLA-mediated PIF degradation contributes to coordination of light and gibberellin signalling in *Arabidopsis*. *Nat Commun*, 2016, 7: 11868
- 162 Zhu D, Maier A, Lee J H, et al. Biochemical characterization of *Arabidopsis* complexes containing CONSTITUTIVELY PHOTOMORPHOGENIC1 and SUPPRESSOR OF PHYA proteins in light control of plant development. *Plant Cell*, 2008, 20: 2307–2323
- 163 Saijo Y, Zhu D, Li J, et al. *Arabidopsis* COP1/SPA1 complex and FHY1/FHY3 associate with distinct phosphorylated forms of phytochrome A in balancing light signaling. *Mol Cell*, 2008, 31: 607–613
- 164 Ling J J, Li J, Zhu D, et al. Noncanonical role of *Arabidopsis* COP1/SPA complex in repressing BIN2-mediated PIF3 phosphorylation and degradation in darkness. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2017, 114: 3539–3544
- 165 Lian N, Liu X, Wang X, et al. COP1 mediates dark-specific degradation of microtubule-associated protein WDL3 in regulating *Arabidopsis* hypocotyl elongation. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2017, 114: 12321–12326
- 166 Lin F, Xu D, Jiang Y, et al. Phosphorylation and negative regulation of CONSTITUTIVELY PHOTOMORPHOGENIC 1 by PINOID in *Arabidopsis*. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2017, 114: 6617–6622
- 167 Dong J, Ni W, Yu R, et al. Light-dependent degradation of PIF3 by SCFEF1/2 promotes a photomorphogenic response in *Arabidopsis*. *Curr Biol*, 2017, 27: 2420–2430.e6
- 168 Xu D, Jiang Y, Li J, et al. BBX21, an *Arabidopsis* B-box protein, directly activates *HY5* and is targeted by COP1 for 26S proteasome-mediated degradation. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2016, 113: 7655–7660
- 169 Lin F, Jiang Y, Li J, et al. B-BOX DOMAIN PROTEIN28 negatively regulates photomorphogenesis by repressing the activity of transcription factor *HY5* and undergoes COP1-mediated degradation. *Plant Cell*, 2018, 30: 2006–2019
- 170 Wang Y, Fan X, Lin F, et al. *Arabidopsis* noncoding RNA mediates control of photomorphogenesis by red light. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2014, 111: 10359–10364
- 171 Wang H, Wang H. The miR156/SPL module, a regulatory hub and versatile toolbox, gears up crops for enhanced agronomic traits. *Mol Plant*, 2015, 8: 677–688
- 172 Xie Y, Liu Y, Wang H, et al. Phytochrome-interacting factors directly suppress MIR156 expression to enhance shade-avoidance syndrome in *Arabidopsis*. *Nat Commun*, 2017, 8: 348
- 173 Jang G J, Yang J Y, Hsieh H L, et al. Processing bodies control the selective translation for optimal development of *Arabidopsis* young seedlings. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2019, 116: 6451–6456
- 174 Chen G H, Liu M J, Xiong Y, et al. TOR and RPS6 transmit light signals to enhance protein translation in deetioliating *Arabidopsis* seedlings.

- [Proc Natl Acad Sci USA](#), 2018, 115: 12823–12828
- 175 Jing Y, Zhang D, Wang X, et al. *Arabidopsis* chromatin remodeling factor PICKLE interacts with transcription factor HY5 to regulate hypocotyl cell elongation. [Plant Cell](#), 2013, 25: 242–256
- 176 Zhang D, Jing Y, Jiang Z, et al. The chromatin-remodeling factor PICKLE integrates brassinosteroid and gibberellin signaling during skotomorphogenic growth in *Arabidopsis*. [Plant Cell](#), 2014, 26: 2472–2485
- 177 Sun N, Wang J, Gao Z, et al. *Arabidopsis* SAURs are critical for differential light regulation of the development of various organs. [Proc Natl Acad Sci USA](#), 2016, 113: 6071–6076
- 178 Dong J, Sun N, Yang J, et al. The transcription factors TCP4 and PIF3 antagonistically regulate organ-specific light induction of *SAUR* genes to modulate cotyledon opening during de-etiolation in *Arabidopsis*. [Plant Cell](#), 2019, 31: 1155–1170
- 179 Zhong S, Zhao M, Shi T, et al. EIN3/EIL1 cooperate with PIF1 to prevent photo-oxidation and to promote greening of *Arabidopsis* seedlings. [Proc Natl Acad Sci USA](#), 2009, 106: 21431–21436
- 180 Tang W, Wang W, Chen D, et al. Transposase-derived proteins FHY3/FAR1 interact with PHYTOCHROME-INTERACTING FACTOR1 to regulate chlorophyll biosynthesis by modulating *HEMB1* during deetiolation in *Arabidopsis*. [Plant Cell](#), 2012, 24: 1984–2000
- 181 Chen D, Xu G, Tang W, et al. Antagonistic basic helix-loop-helix/bZIP transcription factors form transcriptional modules that integrate light and reactive oxygen species signaling in *Arabidopsis*. [Plant Cell](#), 2013, 25: 1657–1673
- 182 Zhang D, Li Y, Zhang X, et al. The SWI2/SNF2 chromatin-remodeling ATPase BRAHMA regulates chlorophyll biosynthesis in *Arabidopsis*. [Mol Plant](#), 2017, 10: 155–167
- 183 Zhao X, Jiang Y, Li J, et al. COP1 SUPPRESSOR 4 promotes seedling photomorphogenesis by repressing *CCA1* and *PIF4* expression in *Arabidopsis*. [Proc Natl Acad Sci USA](#), 2018, 115: 11631–11636
- 184 Luo X M, Lin W H, Zhu S, et al. Integration of light- and brassinosteroid-signaling pathways by a GATA transcription factor in *Arabidopsis*. [Dev Cell](#), 2010, 19: 872–883
- 185 Chi W, Li J, He B, et al. DEG9, a serine protease, modulates cytokinin and light signaling by regulating the level of *ARABIDOPSIS* RESPONSE REGULATOR 4. [Proc Natl Acad Sci USA](#), 2016, 113: E3568–E3576
- 186 Wang W, Lu X, Li L, et al. Photoexcited CRYPTOCHROME1 interacts with dephosphorylated BES1 to regulate brassinosteroid signaling and photomorphogenesis in *Arabidopsis*. [Plant Cell](#), 2018, 30: 1989–2005
- 187 Xu F, He S, Zhang J, et al. Photoactivated CRY1 and phyB interact directly with AUX/IAA proteins to inhibit auxin signaling in *Arabidopsis*. [Mol Plant](#), 2018, 11: 523–541
- 188 Yang C, Xie F, Jiang Y, et al. Phytochrome A negatively regulates the shade avoidance response by increasing auxin/indole acetic acid protein stability. [Dev Cell](#), 2018, 44: 29–41.e4
- 189 Shi H, Shen X, Liu R, et al. The red light receptor phytochrome B directly enhances substrate-E3 ligase interactions to attenuate ethylene responses. [Dev Cell](#), 2016, 39: 597–610
- 190 Liu Y, Xie Y, Wang H, et al. Light and ethylene coordinately regulate the phosphate starvation response through transcriptional regulation of *PHOSPHATE STARVATION RESPONSE1*. [Plant Cell](#), 2017, 29: 2269–2284
- 191 Li X, Ma D, Lu S X, et al. Blue light- and low temperature-regulated COR27 and COR28 play roles in the *Arabidopsis* circadian clock. [Plant Cell](#), 2016, 28: 2755–2769
- 192 Ma D, Li X, Guo Y, et al. Cryptochrome 1 interacts with PIF4 to regulate high temperature-mediated hypocotyl elongation in response to blue light. [Proc Natl Acad Sci USA](#), 2016, 113: 224–229
- 193 Huai J, Zhang X, Li J, et al. SEUSS and PIF4 coordinately regulate light and temperature signaling pathways to control plant growth. [Mol Plant](#), 2018, 11: 928–942
- 194 Liu L J, Zhang Y C, Li Q H, et al. COP1-mediated ubiquitination of CONSTANS is implicated in cryptochrome regulation of flowering in *Arabidopsis*. [Plant Cell](#), 2008, 20: 292–306
- 195 Liu H, Wang Q, Liu Y, et al. *Arabidopsis* CRY2 and ZTL mediate blue-light regulation of the transcription factor CIB1 by distinct mechanisms. [Proc Natl Acad Sci USA](#), 2013, 110: 17582–17587
- 196 Liu Y, Li X, Ma D, et al. CIB1 and CO interact to mediate CRY2-dependent regulation of flowering. [EMBO Rep](#), 2018, 19: e45762
- 197 Luo X, Gao Z, Wang Y, et al. The NUCLEAR FACTOR-CONSTANS complex antagonizes Polycomb repression to de-repress *FLOWERING LOCUS T* expression in response to inductive long days in *Arabidopsis*. [Plant J](#), 2018, 95: 17–29

- 198 Wang Y, Gu X, Yuan W, et al. Photoperiodic control of the floral transition through a distinct polycomb repressive complex. *Dev Cell*, 2014, 28: 727–736
- 199 Tao Z, Hu H, Luo X, et al. Embryonic resetting of the parental vernalized state by two B3 domain transcription factors in *Arabidopsis*. *Nat Plants*, 2019, 5: 424–435
- 200 Yuan W, Luo X, Li Z, et al. A *cis* cold memory element and a trans epigenome reader mediate Polycomb silencing of FLC by vernalization in *Arabidopsis*. *Nat Genet*, 2016, 48: 1527–1534
- 201 Zhang Q, Li H, Li R, et al. Association of the circadian rhythmic expression of GmCRY1a with a latitudinal cline in photoperiodic flowering of soybean. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2008, 105: 21028–21033
- 202 Meng Y, Li H, Wang Q, et al. Blue light-dependent interaction between cryptochrome2 and CIB1 regulates transcription and leaf senescence in soybean. *Plant Cell*, 2013, 25: 4405–4420
- 203 Fan Y, Yang J, Mathioni S M, et al. *PMS1T*, producing phased small-interfering RNAs, regulates photoperiod-sensitive male sterility in rice. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2016, 113: 15144–15149
- 204 Xu S, Chong K. Remembering winter through vernalisation. *Nat Plants*, 2018, 4: 997–1009
- 205 Dong M X, Li X R, Chai Y F, et al. A new wheat cultivar in arid areas—Jinmai 47 (in Chinese). *J Triticeae Crops*, 2001, 21: 98 [董孟雄, 李秀绒, 柴永峰, 等. 旱地小麦新品种——晋麦47号. 麦类作物学报, 2001, 21: 98]
- 206 Zhang J L, Sun M R, Li Y H, et al. Selection of Chang 6878, a new wheat variety of drought resistant, high yield and fine quality (in Chinese). *J Shanxi Agri Sci*, 2004, 32: 3–7 [张俊灵, 孙美荣, 李岩华, 等. 抗旱高产优质小麦新品种长6878选育研究. 山西农业科学, 2004, 32: 3–7]
- 207 Jing R L. Present situation and approach of study on crop drought resistance (in Chinese). *Agri Res Arid Areas*, 1999, 17: 79–85 [景蕊莲. 作物抗旱研究的现状与思考. 干旱地区农业研究, 1999, 17: 79–85]
- 208 Guo J K, Zhang S C, He M Q, et al. Research of technology of high yield and water-saving and variety-selecting in winter wheat (in Chinese). *Acta Agri Boreali-Sin*, 2010, 25: 98–102 [郭进考, 张士昌, 何明琦, 等. 冬小麦高产节水技术与品种筛选研究. 华北农学报, 2010, 25: 98–102]
- 209 Yang C L, Guan L, Hou J H, et al. Discussions on breeding for drought resistance and high water-use efficiency wheat (in Chinese). *Shandong Agri Sci*, 2007, 6: 45–47 [杨春玲, 关立, 侯军红, 等. 小麦抗旱育种及水分高效利用育种问题探讨. 山东农业科学 2007, 6: 45–47]
- 210 Li A, Wang X, Leseberg C H, et al. Biotic and abiotic stress responses through calcium-dependent protein kinase (CDPK) signaling in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Plant Signal Behav*, 2008, 3: 654–656
- 211 Tian S, Mao X, Zhang H, et al. Cloning and characterization of TaSnRK2.3, a novel SnRK2 gene in common wheat. *J Exp Bot*, 2013, 64: 2063–2080
- 212 Rong W, Qi L, Wang A, et al. The ERF transcription factor TaERF3 promotes tolerance to salt and drought stresses in wheat. *Plant Biotechnol J*, 2014, 12: 468–479
- 213 Zhang N, Yin Y, Liu X, et al. The E3 ligase TaSAP5 alters drought stress responses by promoting the degradation of DRIP proteins. *Plant Physiol*, 2017, 175: 1878–1892
- 214 Cui X Y, Gao Y, Guo J, et al. BES/BZR transcription factor TaBZR2 positively regulates drought responses by activation of *TaGST1*. *Plant Physiol*, 2019, 180: 605–620
- 215 Sun Q X, You M S, Song Y M, et al. A new wheat cultivar examined and approved by National Crop Variety Examination Committee of China with high yield and heat resistance—Nongda 5181 (in Chinese). *J Triticeae Crops*, 2016, 36: 680 [孙其信, 尤明山, 宋印明, 等. 国审高产耐热小麦新品种——农大5181. 麦类作物学报, 2016, 36: 680]
- 216 Wang Y, Sun F, Cao H, et al. TamiR159 directed wheat TaGAMYB cleavage and its involvement in anther development and heat response. *PLoS ONE*, 2012, 7: e48445
- 217 He G H, Xu J Y, Wang Y X, et al. Drought-responsive WRKY transcription factor genes *TaWRKY1* and *TaWRKY33* from wheat confer drought and/or heat resistance in *Arabidopsis*. *BMC Plant Biol*, 2016, 16: 116
- 218 Zang X, Geng X, Wang F, et al. Overexpression of wheat ferritin gene *TaFER-5B* enhances tolerance to heat stress and other abiotic stresses associated with the ROS scavenging. *BMC Plant Biol*, 2017, 17: 14
- 219 Zhang L, Geng X, Zhang H, et al. Isolation and characterization of heat-responsive gene *TaGASR1* from wheat (*Triticum aestivum* L.). *J Plant Biol*, 2017, 60: 57–65
- 220 Geng X, Zang X, Li H, et al. Unconventional splicing of wheat *TabZIP60* confers heat tolerance in transgenic *Arabidopsis*. *Plant Sci*, 2018, 274:

252–260

- 221 Zheng M, Liu X, Lin J, et al. Histone acetyltransferase GCN5 contributes to cell wall integrity and salt stress tolerance by altering the expression of cellulose synthesis genes. *Plant J*, 2018, 94: tpj.14144
- 222 Zhang L, Zhao G, Jia J, et al. Molecular characterization of 60 isolated wheat MYB genes and analysis of their expression during abiotic stress. *J Exp Bot*, 2012, 63: 203–214
- 223 Li C, Lv J, Zhao X, et al. *TaCHP*: A wheat zinc finger protein gene down-regulated by abscisic acid and salinity stress plays a positive role in stress tolerance. *Plant Physiol*, 2010, 154: 211–221
- 224 Zhao Y, Dong W, Zhang N, et al. A wheat allene oxide cyclase gene enhances salinity tolerance via jasmonate signaling. *Plant Physiol*, 2014, 164: 1068–1076
- 225 Sun Y, Xu W, Jia Y, et al. The wheat *TaGBF1* gene is involved in the blue-light response and salt tolerance. *Plant J*, 2015, 84: 1219–1230
- 226 Yang X, Chen X, Ge Q, et al. Tolerance of photosynthesis to photoinhibition, high temperature and drought stress in flag leaves of wheat: A comparison between a hybridization line and its parents grown under field conditions. *Plant Sci*, 2006, 171: 389–397
- 227 Yang X, Chen X, Ge Q, et al. Characterization of photosynthesis of flag leaves in a wheat hybrid and its parents grown under field conditions. *J Plant Physiol*, 2007, 164: 318–326
- 228 Chen K, Li H, Chen Y, et al. *TaSCL14*, a novel wheat (*Triticum aestivum* L.) *GRAS* gene, regulates plant growth, photosynthesis, tolerance to photooxidative stress, and senescence. *J Genets Genomics*, 2015, 42: 21–32
- 229 Liu S, Wang X, Wang H, et al. Genome-wide analysis of ZmDREB genes and their association with natural variation in drought tolerance at seedling stage of *Zea mays* L. *PLoS Genet*, 2013, 9: e1003790
- 230 Xiang Y, Sun X, Gao S, et al. Deletion of an endoplasmic reticulum stress response element in a *ZmPP2C-A* gene facilitates drought tolerance of maize seedlings. *Mol Plant*, 2017, 10: 456–469
- 231 Cao Y, Liang X, Yin P, et al. A domestication-associated reduction in K⁺-preferring HKT transporter activity underlies maize shoot K⁺ accumulation and salt tolerance. *New Phytol*, 2019, 222: 301–317
- 232 Zhu D F, Lin X Q. The rice yield potential and its limiting factors (in Chinese). In: Cheng S H, ed. *The Super Rice Breeding in China*. Beijing: Science Press, 2010. 1–4 [朱德丰, 林贤青. 水稻产量潜力及其限制因素. 见: 程式华, 编. 中国超级稻育种. 北京: 科学出版社, 2010. 1–4]
- 233 Luo L J. Breeding for water-saving and drought-resistance rice (WDR) in China. *J Exp Bot*, 2010, 61: 3509–3517
- 234 Yue B, Xue W, Xiong L, et al. Genetic basis of drought resistance at reproductive stage in rice: Separation of drought tolerance from drought avoidance. *Genetics*, 2006, 172: 1213–1228
- 235 Hu H, Dai M, Yao J, et al. Overexpressing a NAM, ATAF, and CUC (NAC) transcription factor enhances drought resistance and salt tolerance in rice. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2006, 103: 12987–12992
- 236 Xiang Y, Tang N, Du H, et al. Characterization of OsbZIP23 as a key player of the basic leucine zipper transcription factor family for conferring abscisic acid sensitivity and salinity and drought tolerance in rice. *Plant Physiol*, 2008, 148: 1938–1952
- 237 Wei H, Feng F, Lou Q, et al. Genetic determination of the enhanced drought resistance of rice maintainer HuHan2B by pedigree breeding. *Sci Rep*, 2016, 6: 37302
- 238 Wei H, Lou Q, Xu K, et al. Alternative splicing complexity contributes to genetic improvement of drought resistance in the rice maintainer HuHan2B. *Sci Rep*, 2017, 7: 11686
- 239 Luo L J. Development of water-saving and drought-resistance rice (in Chinese). *Chin Bull Life Sci*, 2018, 30: 1108–1112 [罗利军. 节水抗旱稻的培育与应用. 生命科学, 2018, 30: 1108–1112]
- 240 Sun M F, Yan G H, Wang A M, et al. Research progress on breeding for salt tolerance (in Chinese). *Barley Cereal Sci*, 2017, 34: 1–9 [孙明法, 严国红, 王爱民, 等. 水稻耐盐育种研究进展. 大麦与谷类科学 2017, 34: 1–9]
- 241 Sun S Y, Chao D Y, Li X M, et al. OsHAL3 mediates a new pathway in the light-regulated growth of rice. *Nat Cell Biol*, 2009, 11: 845–851
- 242 Liu C, Schläppi M R, Mao B, et al. The bZIP73 transcription factor controls rice cold tolerance at the reproductive stage. *Plant Biotechnol J*, 2019, 56: pbi.13104
- 243 Liu C X, Pan G J, Zhang X G. Innovation practice on early-maturing and ideal plant type super rice Longjing-31 in cold region (in Chinese). *North Rice*, 2014, 44: 1–3 [刘传雪, 潘国军, 张献国. 寒地早熟理想株型超级稻龙粳31的创新实践. 北方水稻, 2014, 44: 1–3]
- 244 Liu J, Zhang C, Wei C, et al. The RING finger ubiquitin E3 ligase OsHTAS enhances heat tolerance by promoting H₂O₂-induced stomatal closure in rice. *Plant Physiol*, 2016, 170: 429–443

- 245 Liu S H, Peng Y, Peng X F, et al. Effects of regulated deficit irrigation and plant density on plant growth and yield and fiber quality of cotton in dry land area (in Chinese). *Cotton Sci*, 2016, 28: 184–188 [刘素华, 彭延, 彭小峰, 等. 调亏灌溉与合理密植对旱区棉花生长发育及产量与品质的影响, *棉花学报*, 2016, 28: 184–188]
- 246 Ma W, Guan X, Li J, et al. Mitochondrial small heat shock protein mediates seed germination via thermal sensing. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2019, 116: 4716–4721
- 247 Mao Y B, Cai W J, Wang J W, et al. Silencing a cotton bollworm P450 monooxygenase gene by plant-mediated RNAi impairs larval tolerance of gossypol. *Nat Biotechnol*, 2007, 25: 1307–1313
- 248 Ni M, Ma W, Wang X, et al. Next-generation transgenic cotton: Pyramiding RNAi and *Bt* counters insect resistance. *Plant Biotechnol J*, 2017, 15: 1204–1213

Studies on plant responses to environmental change in China: the past and the future

YANG ShuHua¹, GONG ZhiZhong¹, GUO Yan¹, GONG JiMing², ZHENG ShaoJian³,
LIN RongCheng⁴, YANG HongQuan⁵, MAO Long⁶, QIN Feng¹, LUO LiJun⁷, ZHANG TianZhen⁸,
CHU ChengCai⁹, LAI JinSheng¹, CHAO DaiYin², GUAN XueYing⁸, PENG JiaShi¹⁰,
HUANG ChaoFeng², JIANG CaiFu¹, WANG Yu¹, YANG YongQing¹, SHI YiTing¹,
DING YangLin¹, MA Liang¹ & CHONG Kang¹¹

¹ State Key Laboratory of Plant Physiology and Biochemistry, College of Biological Sciences, China Agricultural University, Beijing 100193, China;

² CAS Center for Excellence in Molecular Plant Sciences, Institute of Plant Physiology and Ecology, Chinese Academy of Sciences, Shanghai 200032, China;

³ State Key Laboratory of Plant Physiology and Biochemistry, College of Life Sciences, Zhejiang University, Hangzhou 310058, China;

⁴ Key Laboratory of Photobiology, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China;

⁵ College of Life Sciences, Shanghai Normal University, Shanghai 200234, China;

⁶ Institute of Crop Sciences, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081, China;

⁷ Shanghai Agrobiological Gene Center, Shanghai 201106, China;

⁸ College of Agriculture and Biotechnology, Zhejiang University, Hangzhou 310058, China;

⁹ State Key Laboratory of Plant Genomics, Institute of Genetics and Developmental Biology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China;

¹⁰ College of Life Science, Hunan University of Science and Technology, Xiangtan 411201, China;

¹¹ Key Laboratory of Plant Molecular Physiology, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China

Chinese scientists have made remarkable achievements in plant research since the founding of the People's Republic of China, especially in the past 40 years during the reform and opening to the outside world. In this review, we summarize the contributions of Chinese plant scientists in the field of plant abiotic stress responses, such as drought, salt, light stress, low and high temperatures, and heavy metals and aluminum poison, using *Arabidopsis*, rice, maize, wheat, cotton, and other crops as materials. We also discuss the major challenges in plant abiotic stress research, and put forward the possibility of designing crops that are tolerant to multiple environmental stresses.

abiotic stress, drought, salt, temperature, light, heavy metals and aluminum, plants, wheat, maize, rice, cotton

doi: 10.1360/SSV-2019-0201