

非生物胁迫下植物表观遗传变异的研究进展

王淑妍¹, 郭九峰^{1*}, 刘晓婷¹, 苑号坤², 李亚娇¹, 那 日¹

(1 内蒙古大学 物理科学与技术学院, 呼和浩特 010021; 2 电子科技大学 生命科学与技术学院, 成都 610054)

摘 要: 植物在整个生命过程中固着生长, 不能主动躲避外界不良环境的危害, 需要通过自身的防御机制来抵御和适应外界胁迫, 而表观遗传修饰在调控植物应对不良环境胁迫中起重要作用。该文从 DNA 甲基化、组蛋白修饰、染色质重塑和非编码 RNA 等方面进行了综述, 主要阐述了近年来国内外有关非生物胁迫下植物的表观遗传变化, 以期利用表观遗传变异提高植物的抗胁迫能力提供参考。

关键词: 非生物胁迫; DNA 甲基化; 组蛋白修饰; 染色质重塑; 非编码 RNA

中图分类号: Q789

文献标志码: A

Research Progress of Abiotic Stress Induced Epigenetic Variation in Plants

WANG Shuyan¹, GUO Jiufeng^{1*}, LIU Xiaoting¹, YUAN Haokun², LI Yajiao¹, NA Ri¹

(1 College of Physical Science and Technology, Inner Mongolia University, Hohhot 010021, China; 2 School of Life Science and Technology, University of Electronic Science and Technology of China, Chengdu 610054, China)

Abstract: Because of sedentary life style, plants can not avoid bad environmental stimulus, hence need to defense and avoid environmental stress through their own defense mechanism. Epigenetic plays an important role in regulating plants response to environmental stress. This paper summarizes the current research status of epigenetic variations of plants induced by abiotic stress, including DNA methylation, histone modification, chromatin remodeling and non-coding RNA. We are expecting to exploit epigenetic changes improve the stress resistance of plants.

Key words: abiotic stress; DNA methylation; histone modification; chromatin remodeling; non-coding RNA

逆境胁迫是影响植物生长发育的重要因素之一。植物常暴露于环境胁迫中, 能够建立自我保护和适应不良环境的机制^[1]。胁迫对植物的生长发育及繁殖具有显著的影响^[2]。它既可决定物种的分布, 又可促进种群发生选择性进化^[3]。一般来说, 胁迫分为生物胁迫和非生物胁迫。植物中, 引起生物胁迫的生物因素(感染与竞争)主要包括病害、虫害和杂草; 而导致非生物胁迫的非生物因素则比较广泛, 包括物理(如静电、辐射等)、化学(如盐碱土、除草剂等)、温度(如低温冷冻害和高温热害)和水分

(如干旱、洪涝)等。由于植物没有像动物那样的运动机能, 整个生命过程基本上是固着生长的, 因此不能像动物一样主动躲避不良环境的影响, 但植物可通过多种方式和一系列调控机制来适应或抵御不良环境的变化^[4]。因此, 研究植物对逆境胁迫的应答机制具有重要意义。植物应答逆境胁迫的机制主要有两种, 一是改变植物的代谢途径; 二是改变植物抗逆基因的表达水平, 其中表观遗传修饰起重要调控作用^[5]。

表观遗传学(epigenetics)最早由著名生物学家

收稿日期: 2015-12-07; 修改稿收到日期: 2016-01-18

基金项目: 国家自然科学基金(51467014)

作者简介: 王淑妍(1990—), 女, 在读硕士研究生, 主要从事环境生物物理研究。E-mail: wsykk0914@126.com

* 通信作者: 郭九峰, 博士, 教授, 主要从事生物物理与生物技术研究。E-mail: guojf101@sina.com

Conrad H. Waddington 于 1939 年在《现代遗传学导论》中提出^[6]。1942 年,他首次将表观遗传学定义为“基因与环境的互作导致表型的出现”^[7]。随着生命科学的发展,20 世纪 70 年代中期,Holliday 对“表观遗传学”进行了系统表述,即在 DNA 序列不发生变化的情况下,发生的可遗传的基因表达的变化^[8]。而且,表观遗传变异可通过有丝分裂或减数分裂遗传给下一代^[9]。表观遗传修饰主要包括 DNA 甲基化、组蛋白修饰、染色质重塑和小 RNA 等^[10]。近年来,已有研究表明不同的生物和非生物胁迫可导致植物 DNA 甲基化水平、甲基化模式以及组蛋白修饰等发生变化,从而影响基因表达,使植物体能够适应或抵御不良环境,以求更好地生长发育。本文从 DNA 甲基化、组蛋白修饰、染色质重塑和非编码 RNA 调控等方面简要阐述了非生物胁迫对植物表观遗传调控的影响及其研究进展。

1 DAN 甲基化

DNA 甲基化指在共价催化酶(甲基转移酶)的作用下,将 S-腺苷甲硫氨酸上的一个甲基转移到胞嘧啶的 5 位碳原子上,从而形成 5-甲基胞嘧啶(5mC)的过程^[11]。植物中存在较高水平的 5mC,根据物种的不同,其范围大约在 6%~25% 之间^[12]。在植物中,DNA 胞嘧啶甲基化通常发生在 CpG、CpNpG(N 表示任何碱基)和 CpNpN 位点(不对称的,N 代表 A,C 或 T)^[13]。DNA 甲基化模式分为 2 种类型。一种是从头甲基化(de novo methylation),即 2 条链均未甲基化的 DNA 被甲基化;另一种是维持甲基化(maintenance methylation),即双链 DNA 中的一条链已发生甲基化,另一条未甲基化的链(半甲基化序列)被甲基化。由于位点对称性,CpG 和 CpNpG 位点的甲基化通过甲基化维持机制实现,而非对称的 CpNpN 位点必须经 DNA 复制后进行从头甲基化^[14]。不同位点的甲基化需要不同的甲基化转移酶来维持。MET1 维持 CpG 位点的甲基化,CpG 位点的甲基化最稳定;CMT3 是植物特异性甲基化酶,通常维持 CpNpG 位点的甲基化;而 CpNpN 位点的甲基化则通过 RNA 指导的 DNA 甲基化(RNA-directed DNA methylation, RdDM)途径来维持^[15-17]。DNA 甲基化在调控植物应答环境胁迫中起重要作用。据报道,植物可通过甲基化和去甲基化作用调控不同发育阶段和不同环境下相关基因的表达,进而调节植物的生命活动^[18]。高盐、干旱、温度、重金属等非生物胁迫都能通过诱导

DNA 胞嘧啶甲基化的变化来调控胁迫应答基因的表达,从而提高植物对不良环境的抗性,以保证植物正常的生长发育。

1.1 高盐和干旱胁迫下的 DNA 甲基化

高盐会对植物造成渗透胁迫和离子胁迫,使植物细胞的渗透压降低,吸水困难,甚至迫使细胞脱水,从而影响植物的正常生理代谢和生长发育,严重时会导致植物死亡。因此,盐胁迫与干旱胁迫通常相伴发生^[19]。Gianpiero 等^[20]对盐胁迫影响油菜籽 DNA 甲基化水平的研究表明:耐盐性油菜籽 DNA 甲基化水平降低,而盐敏感性植株 DNA 甲基化水平增加。李慧等^[21]研究了经盐胁迫处理后红花幼苗 DNA 甲基化变化的情况,结果表明:与对照相比,红花经盐胁迫处理 4、8、12 h 后,甲基化水平分别降低了 4.7%、0.8% 和 0.5%。棉花中,DNA 甲基化水平随盐胁迫强度的增加而降低^[22]。在高盐胁迫和冷胁迫下,烟草中 NtGDPL(glycero-phosphodiesterase-like protein)编码序列的 DNA 甲基化水平降低,说明逆境应答基因的转录受 DNA 甲基化的调控^[23]。然而,有文献报道,盐胁迫可导致基因组甲基化水平上升和位点特异性的低甲基化^[24]。潘雅娇等^[25]用甲基化敏感扩增多态性(methylation sensitive amplification polymorphism, MSAP)和高效液相色谱(high performance liquid chromatography, HPLC)方法研究了水稻抗旱回交导入系 DK106 和干旱敏感轮回亲本 IR64 在干旱胁迫前后 DNA 甲基化变化的情况。结果表明:水稻基因组中约有 20% 的 CCGG 位点发生了胞嘧啶甲基化,干旱胁迫导致 DNA 甲基化平均水平显著增加,根部变化较为显著,同时提出了 DNA 甲基化水平和状态在品种间存在差异且具有时期和组织特异性。Wang 等^[26]也研究了干旱胁迫对水稻基因组 DNA 甲基化水平的变化,结果表明,经干旱胁迫处理后,水稻叶和根中的 DNA 甲基化率分别下降了 1.49% 和 0.41%,同时提出基因的去甲基化是水稻响应盐胁迫的一种重要的表观遗传机制。Tang 等^[27]在黑麦草的研究中发现干旱胁迫可导致基因组 DNA 甲基化水平下降,与对照相比,黑麦草的总 DNA 甲基化水平下降了 10.28%。在豌豆中,干旱胁迫导致 DNA 甲基化水平增加^[28]。Liang 等^[29]发现胡杨经干旱胁迫处理后,上游 2 kb,下游 2 kb 和重复序列中胞嘧啶甲基化水平增加,同时发现转录起始位点(transcriptional start site, TSS)上游 10 bp 处的甲基化抑制基因的表达,而 TSS 上游 100~2 000 bp 以及基因

内部的甲基化则促进基因的表达,同时发现基因的剪切方式也影响到甲基化水平,所有顺式剪接的基因都是非甲基化的,80%反式剪接的基因是甲基化的。此外,在干旱胁迫下,1 156 转录因子与甲基化和基因表达水平的下降相关,而 690 TFs 则与甲基化和基因表达水平的增加相关,这说明这些转录因子(TFs)在干旱胁迫诱导 DNA 甲基化变化中起重要作用。唐晓梅等^[30]发现干旱胁迫处理后,高羊茅基因组总甲基化水平下降了 1.05%,发生甲基化/去甲基化变化的位点达 27.58%,同时提出转座子可能在高羊茅应答干旱胁迫中起重要作用。研究表明,当植物暴露于高盐和干旱胁迫环境时,植物可通过 DNA 甲基化和去甲基化作用来调控相关基因的表达以抵御或适应不良环境。同一植物在不同的发育阶段或不同植物在不同强度的外界环境胁迫的刺激下,DNA 甲基化水平发生了不同程度的下降或增加。DNA 甲基化与去甲基化均可提高植物对高盐和干旱环境的适应性,使植物在维持正常的生长发育的同时发生进化,但这方面的研究还需要进一步深入。

1.2 重金属胁迫与 DNA 甲基化

重金属胁迫也能使植物的 DNA 甲基化发生变化,从而导致转座子和基因的表达发生改变。重金属胁迫对植物的影响因物种和剂量的不同而不同。Massimo 等^[31]在重铬酸钾对油菜基因组 DNA 甲基化变化的研究中发现,铬胁迫增加了油菜 DNA 胞嘧啶甲基化水平,全基因组中甲基化/去甲基化是随机发生的,同时表明 DNA 甲基化的变化与剂量相关。此外,铬胁迫可诱导 DNA 从头甲基化^[32]。杨金兰等^[33]用 MSAP 技术分析了重金属镉对萝卜基因组 DNA 甲基化变化的影响,结果表明,在浓度为 50、250 和 500 mg/L 的镉胁迫下,萝卜基因组中甲基化敏感扩增多态性和全甲基化的比率分别增加了 3%、9%、17%和 1%、3%、5%,且引起甲基化水平增加的主要是从头甲基化。据报道,镉胁迫也能提高油菜^[34]和拟南芥^[35]基因组 DNA 甲基化的水平。然而,并不是所有的重金属胁迫都可以导致植物基因组 DNA 甲基化水平的增加。比如在镍、铬和镉胁迫下,三叶草和大麻基因组 DNA 胞嘧啶甲基化水平则表现出下降的现象^[36]。重金属胁迫下水稻基因组 DNA 甲基化水平也发生了下降^[37]。重金属胁迫是一个相对复杂的过程,不同植物防御重金属胁迫的确切表观遗传调控机制不同,但都是通过甲基化修饰改变 DNA 构象,进而导致染色体结构的

变化,使 DNA 与蛋白质之间的相互作用受到一定的影响,从而调控基因表达以应答重金属胁迫。

1.3 温度胁迫与 DNA 甲基化

温度是影响植物分布和生长发育的重要因素之一。植物生长对温度的反应有 3 个基点,即最低温度、最适温度和最高温度。低于最低温度植物就会受到冷害,而当超过最高温度时,植物便会遭受热害。植物可通过表观遗传修饰应答极端温度。比如冷害会导致玉米根部核小体核心区 DNA 甲基化水平下降^[38]。转座子是植物基因组的重要组成部分,并在 DNA 甲基化的作用下保持沉默。研究表明,温度胁迫可诱导甲基化状态发生变化并激活转座子,从而影响基因组的稳定性,比如冷胁迫导致金鱼草 DNA 甲基化水平下降,使 CpNpN 位点的 Tam-3 转座子甲基化状态发生改变,引起 Tam-3 转座^[39]。此外,冷胁迫诱导可导致玉米 MET1 表达下调及 Ac/Ds 转座子甲基化水平下降^[40]。据报道,除冷胁迫外,高温胁迫也可引起植物基因组 DNA 甲基化的变化,比如,高温胁迫导致辣椒基因组中 64.80%~75.89%的 CCGG 位点发生了胞嘧啶甲基化,且甲基化水平及其状态的变化存在品种差异^[41]。研究表明,在热胁迫下,拟南芥 DRM2,NUCLEAR RNA POLYMERASE D1(NRPD1)和 NRPE1 上调,基因组甲基化水平升高^[42-43]。除此之外,在油菜^[44]和栓皮栎^[45]中也发现了类似的现象。然而,热胁迫似乎对不同物种的 DNA 甲基化水平的变化没有持续性影响,它能够改变特定位点的甲基化状态^[46]。

综上所述,冷害和热害均可导致植物 DNA 甲基化水平发生变化,但均无持续性影响。这说明在不同的温度胁迫下,不同物种间 DNA 甲基化水平存在一定的差异。而且冷胁迫和热胁迫均可影响特定位点的甲基化状态,它们通过甲基化变化来调控胁迫应答基因的表达以抵御和适应不良环境的变化。

1.4 电磁辐射等物理因素与 DNA 甲基化

地球本身就是一个巨大的磁场。因此,植物在生长过程不仅会受干旱、高盐、温度和重金属的胁迫,在一定程度上也受高压静电、电磁和离子辐射等物理因子的影响。据报道,自 20 世纪 60 年代起,陆续有科研工作者开始研究电场、激光、磁场等对植物生长发育的影响,直到 90 年代,才开始进行大量的研究并取得显著的成果,且已应用到实践中^[47]。

李娜等^[48]发现高压静电场可导致羽衣甘蓝基因组 DNA 总甲基化水平下降,其中有 19.64%甲基化位点发生了甲基化状态的变化,且以去甲基化为主。

熊建平^[49]研究表明,强电场辐射导致国稻 6 号甲基化水平下降,引起表观遗传变异。此外,高压可导致水稻转座子的激活及 DNA 甲基化模式的变化^[50],且甲基化变化存在基因型差异^[51]。Kovalchuk 等^[52]研究了辐射对松树基因组 DNA 甲基化水平变化的情况,发现辐射可增加 DNA 甲基化水平,且随辐射剂量的增加而升高。史金铭等^[53]的研究结果显示,经空间飞行和重离子辐射处理后,植株当代表现出的表型变化、基因组序列多态性的增加以及抗逆基因表达的变化均与 DNA 甲基化变化相关,这表明表观遗传调控机制可能参与调控相关基因的表达以应答辐射胁迫。因此,空间环境可导致水稻发生 DNA 甲基化和去甲基化,且个体无统一变化的趋势。同时,基因组 CCGG 位点的胞嘧啶的甲基化和去甲基化是随机发生的,且存在个体差异性^[54]。激光辐射诱导水稻吉梗 88 号 M1 代基因组 DNA 发生去甲基化,且去甲基化比率达 2.25%^[55]。李思圆等^[56]也证明了激光辐射可导致水稻发生去甲基化并且可遗传给后代。

2 组蛋白修饰

在真核细胞中,组蛋白和基因组 DNA 结合形成染色质。核小体是染色质的基本单位,它是由大约 146 bp 的 DNA 和由 H2A、H2B、H3、H4 各 2 个分子生成的八聚体组成的^[57]。因此,细胞可通过组蛋白修饰来调控基因转录的激活或抑制,同时可通过组蛋白修饰来影响 DNA 甲基化的变化以调控基因表达。组蛋白 N 端尾部可以进行多种翻译后修饰,主要包括乙酰化,甲基化,泛素化,磷酸化和类泛素化。每一个组蛋白都有不同基因编码的变体。在细胞中,组蛋白变体和翻译后修饰的组合以“组蛋白密码”的形式储存表观遗传记忆。这在染色质结构中具有关键作用,它决定了基因的转录状态和表达水平^[58]。据报道,组蛋白修饰在调控植物应答非生物胁迫中具有重要作用^[59-60]。不同的组蛋白修饰可促进或抑制基因的表达。比如组蛋白修饰中的乙酰化、某些磷酸化和泛素化可以促进基因的表达^[61-62],而生物素化和类泛素化则抑制基因的表达^[63-64]。

2.1 组蛋白乙酰化

组蛋白乙酰化是组蛋白修饰中重要的修饰方法之一,组蛋白赖氨酸残基 N 末端的乙酰化在调控真核基因活性中起重要作用。核心组蛋白的乙酰化会导致染色质松散促进基因表达,而组蛋白去乙酰化则导致染色质结构“闭合”抑制基因表达^[65]。组蛋

白乙酰化和去乙酰化分别由组蛋白乙酰转移酶(histone acetyltransferase, HATs)和组蛋白去乙酰化转移酶(histone deacetylation transferase, HDACs)催化。

在植物中, HATs 包含 4 个家族分别是 GNAT(GCN5-相关 N 末端乙酰转移酶)家族, MYST(MOZ, Ybf2/Sas3, Sas2 和 Tip60)家族, CBP(CREB-结合蛋白)家族和 TAFII250 家族^[66]。其中, GNAT 家族中的 GCN5 是多个乙酰转移酶复合体的催化亚基,而 ADA2 接头蛋白是 GCN5 复合物不可或缺的部分。拟南芥中有 2 个与 ADA2 相关的因子,即 ADA2a 和 ADA2b^[67]。据报道, GCN5 和 ADA2 在植物生长发育中起重要作用^[68-69]。比如 ADA2b 对盐胁迫和 ABA 高度敏感^[70]。盐胁迫下,拟南芥 GCN5 和 ADA2b 突变株 H3 和 H4 乙酰化水平下降,同时 COR6.6, RAB18 和 RD29b 基因的转录活性下降^[71]。冷胁迫促进 CBF1 转录因子与 GCN5 和 ADA2 相互作用^[72],诱导 GCN5 和 ADA2 调控拟南芥冷胁迫诱导基因的表达^[73]。水稻^[74]中也存在类似的现象,比如 ABA 导致 OsHAC701、OsHAC703、OsHAG702、OsHAG703 和 OsHAM701 的转录水平明显提高;盐胁迫促进 OsHAC701、OsHAC703、OsHAC704 和 OsHAG703 的表达,而冷胁迫则抑制它们的表达。因此, HATs 可能在植物应答非生物胁迫中起重要作用。

环境和胞内信使可通过组蛋白去乙酰化抑制目的基因的表达,真核生物的组蛋白去乙酰化转移酶主要分为 3 个家族,即 RPD3/HDA1 超家族, SIR2 家族和 HD2 家族。RPD3 家族的 HDA6 和 HDA19 组蛋白去乙酰化酶可调控拟南芥对生物和非生物胁迫的应答, HDA6 与基因沉默和 RNA 指导的 DNA 甲基化相关^[75-76]。损伤、病菌感染和植物激素(JA 和乙烯)都会导致 HDA19/HD1/AtRPD3A 基因的表达。转基因植物中 HDA19 的过量表达会导致组蛋白乙酰化水平下降,促进 ETHYLENE RESPONSE FACTOR-1(ERF1)和 PATHOGENESIS-RELATED(PR)基因的表达。胁迫和内源信使可促进 HDA16 和 HDA19 表达,影响多个位点的染色质修饰。对水稻分别进行冷、高盐及 ABA 和 JA 处理,发现不同胁迫处理可导致 HDAC 家族中不同成员的表达水平不同^[77]。HOS15(high expression of osmotically responsive gene)能编码一种类似于 TBL1(Transducin Beta-Like protein-1)的蛋白,与 H4 相互作用导致 H4 去乙酰化,抑制抗逆基因的表达^[78]。

2.2 组蛋白甲基化

组蛋白甲基化也是组蛋白修饰的重要方式之一,主要发生于赖氨酸和精氨酸残基上,分别由组蛋白赖氨酸甲基转移酶(histone lysine methyltransferases, HKMTs)和组蛋白精氨酸甲基转移酶(protein arginine methyltransferases, PRMTs)催化。组蛋白甲基化可通过组蛋白去甲基化酶消除^[79]。一般来说,组蛋白 H3K9 和 H3K27 与转基因沉默相关,H3K4 和 H3K36 与基因活性相关。

拟南芥中组蛋白赖氨酸甲基化主要发生在 H3 的 Lys 4、Lys 9、Lys 27 和 Lys 36 上,组蛋白赖氨酸甲基转移酶具有一个 SET 域(SET domain)。在植物中,SET 域分为 4 种类型:SU(VAR)3-9, E(Z)(enhancer of zeste), TRX(trithorax) 和 ASH1(absent, small, or homeotic discs 1)^[80-81]。其中,TRX 中的 ATX1 参与干旱胁迫应答。比如干旱胁迫导致 *atx-1* 突变株的抗旱性提高^[82],拟南芥 H3K4 三甲基化(H3K4me3)的水平下降^[83]。据报道,H3K27me3 可标记多种胁迫基因^[84]。植物中,K3K27me3 标记的基因表达水平较低,同时参与植物对环境胁迫应答的调控^[85-86]。水稻和拟南芥中大约有 20% 的基因由 H3K27me3 标记^[87-88]。植物中由 H3K4me3 标记的基因大约有 40%,主要集中于基因的 5' 端^[89],具有较高的转录活性。H3K4me3 在基因表达过程中具有重要作用,参与植物生长及对胁迫的适应性调控^[90-91]。据报道,精氨酸甲基化主要发生在 H3 的 Arg2、Arg8、Arg17、Arg26 和组蛋白 H4 的 Arg3 上,由 PRMTs 催化,且 SKB1(PRMT5)参与盐胁迫调控。SKB1 与染色质相互作用,导致 H4R3me2 水平增加,抑制胁迫基因的转录与表达。盐胁迫下,H3R3me2 与染色质分离,H3R3me2 水平下降,促进胁迫基因表达^[92]。因此,SKB1 可通过改变 H3R3me2 胁迫基因的甲基化状态应答盐胁迫。

组蛋白去甲基化酶对调控生物体内甲基化平衡具有重要作用。据报道,有两种组蛋白去甲基化酶,一种是 JMJs(jumonji proteins)蛋白家族,首次在人类和酵母细胞中发现^[93],其中许多成员为组蛋白赖氨酸去甲基化酶(histone lysine demethylase, KDM)。另一种组蛋白去甲基化酶为赖氨酸特异性去甲基化酶 1(lysine-specific demethylase 1, KDM1/LSD1)^[94]。目前,有关植物 HDMs 参与非生物胁迫应答的调控尚未报道。近期研究表明,组蛋白去甲基化可能参与植物胁迫应答,比如脱水处

理会降低 H3K4me 和 H3K4me3 水平,H3K4me2 表现出微量下降,这表明 HDMs 可能调控脱水胁迫基因的表达^[95]。也有研究表明干旱胁迫可导致 H3K4me3 发生动态变化。干旱胁迫下,H3K4me3 修饰水平的增加伴随着基因的低表达,而 H3K4me3 下降则与基因高表达相关,这说明水稻 HDMs 可能参与干旱胁迫的调控^[96]。

3 染色质重塑

染色质重塑是基因表达调控过程中出现的一系列染色质结构变化的总称。目前研究比较多的是 ATP 依赖的染色质重塑。在真核基因表达调控中,三磷酸腺苷依赖的染色质重塑复合物通过 ATP 水解释放的能量来改变染色质结构是一种重要的表观遗传调控机制^[97]。据报道,ATP 依赖的染色质重塑因子在植物非生物胁迫应答中起重要作用。ATP 依赖的染色质重塑复合物主要分为 3 种类型:第 1 种是 SWI/SNF;第 2 种是 ISF;第 3 种是 CHD。植物中研究较为广泛的是 SWI/SNF 染色质重塑复合物。比如干旱和热胁迫条件下,拟南芥中 CHR12(一种 SNF/BRM 型染色质重塑因子)是一种负调控因子,将 CHR12 过表达突变体暴露于胁迫环境下会导致初生芽和初生茎生长停止^[98]。高温胁迫下,AtCHR12 基因敲除突变型表现出的生长停滞比野生型低;而无胁迫处理时,很难区分野生型和突变型,且生长停滞应答依赖于胁迫的严重程度。综上所述,CHR12 参与植物对不良环境的胁迫应答。AtSWI3B 是拟南芥 SWI/SNF 复合物的核心组成部分,ABA 胁迫下 *swi3ba* 突变株的 RD29B 和 RAB18 胁迫应答基因表达水平下降,其对生长的抑制作用也出现了下降的现象^[99]。豌豆中,ABA 和干旱胁迫可促进 SWI/SNF 复合物组分 PsSNF5 基因表达^[100]。研究表明,拟南芥 SWI2/SNF2 染色质重塑因子 ATPase BRM(BRAHMA)在胁迫应答中起重要作用,比如干旱处理提高了 *brm* 突变体的抗旱性^[101]。

4 非编码 RNA 调控

非编码 RNA(non-coding RNA)泛指那些不能编码蛋白质,但能够调控基因和蛋白表达的 RNA。根据功能不同可将其分为调控非编码 RNA(regulatory non-coding RNA)和看家非编码 RNA(house-keeping non-coding RNA);调控非编码 RNA 根据长短不同可分为长链非编码 RNA(long non-coding

RNA, lncRNA) 和短链非编码 RNA (small non-coding RNA, sncRNA)。sncRNA 主要包括 siRNA、miRNA 和 piRNA。通常, sncRNA 在转录水平(转录基因沉默, TGS) 和转录后水平(转录后基因沉默, PTGS) 上对基因表达表进行调控使基因沉默。在表观遗传学中, 非编码 RNA (non-coding RNAs) 是一种重要的表观遗传调控方式。目前, 研究比较多的是 siRNA (small interfering RNA) 和 miRNA (microRNA)。

据报道, 参与调控转录和转录后水平基因表达的内源 siRNA 分子有 nat-siRNAs、ta-siRNAs 和 hc-siRNAs 等。siRNA 由长双链 RNA 通过不同的生物过程而来^[102], dsRNA 经 DCLs 蛋白剪切为 21~24nt, 即 siRNA。siRNA 通过 RNA 指导的 DNA 甲基化途径来调控基因的转录水平或转录后水平^[103]。miRNA 与 mRNA 高度互补, 与 mRNA 的 3'-UTR 区结合, 从而导致转录后基因沉默^[9]。已有研究发现 siRNA 和 miRNA 在调控植物应答生物和非生物胁迫的过程中起重要作用。比如 SRO5-P5CDH nat-siRNAs 与 P5CDH 和 SRO5 蛋白是盐胁迫应答过程中的重要组成部分, P5CDH 下调导致脯氨酸的积累, 这在植物应对高盐胁迫中具有重要作用^[104]。冷害、热害、盐胁迫及干旱胁迫导致小麦 siRNA 的表达水平发生不同程度的上调或下调^[105]。miRNA 在拟南芥应对高盐、干旱和冷胁迫应答过程中具有重要的调控作用^[106]。Zhao 等^[107]发现干旱胁迫导致 miR169 大幅度上调, miR393 则发生瞬时上调。热胁迫下, 小麦 miRNAs 的表达水平发生了不同程度变化, 如 miR172 表现明显的下降, 而 miRNAs (miR156、miR159、miR160、

miR166、miR168、miR169、miR393 和 miR827) 的表达则上调^[108]。据报道, miRNAs 除参与调控冷、热和干旱胁迫外, 在作物应对盐、紫外辐射、低氧和氧化应激胁迫以及生物胁迫中也具有重要的调控作用。

5 展 望

表观遗传调控植物对胁迫的应答是一个复杂的过程。植物在受到逆境胁迫时, 其表观遗传修饰 DNA 甲基化、组蛋白修饰、染色质重塑及非编码 RNA 等发生变化, 以此来调控植物胁迫应答基因的表达, 提高植物对不良环境的耐受力, 使植物能够更好地适应不良环境变化, 但如何利用表观遗传机制调控和提高植物的抗逆性, 通过有丝分裂或减数分裂遗传给后代的表观遗传变异能否稳定遗传等问题还需要进一步研究。人们期望通过表观遗传变异对植物进行改良, 从而提高植株的抗逆性, 使植物能够更好地抵抗干旱、盐碱、洪涝和病虫害等自然灾害, 朝着有益的方向生长, 从而提高作物产量, 促进中国农业的发展并造福于人类, 对中国农业现代化的发展具有非常重要的意义。众所周知, 除农作物外, 药用植物广泛应用于医药和化妆品领域; 景观植物可用于净化城市污染水体、改善环境等, 从而更好地美化绿化城乡, 为人们提供健康优良的环境; 牧草及饲用植物是畜牧养殖业制造动物饲料的来源之一, 可为家畜等提供优良食物等。通过表观遗传变异对药用植物、景观植物和牧草及饲用植物进行改良, 培育高产、优质、抗病虫、高耐逆性等优良品种, 从而带动中国经济进一步发展。因此, 了解表观遗传应答环境胁迫的机制及其在植物基因调控中的应用具有非常重要的意义。

参考文献:

- [1] A LEX BOYKO, IGOR KOVA LCHUK. Epigenetic control of plant stress response[J]. *Environmental and Molecular Mutagenesis*, 2008, **49**(1): 61-72.
- [2] A RNHOLDT-SCHMITT B. Stress-induced cell reprogramming. A role for global genome regulation?[J]. *Plant Physiology*, 2004, **136**(1): 2 579-2 586.
- [3] DOROSZUK A, WOJEWODZIC M W, KAMMENG J E. Rapid adaptive divergence of life-history traits in response to abiotic stress within a natural population of a parthenogenetic nematode[J]. *Proc. Biol. Sci.*, 2006, **273**(1 601): 2 611-2 618.
- [4] 王 忠. 植物生理学[M]. 北京: 中国农业出版社, 2012: 526-527.
- [5] 王 敏, 王一峰. 表观遗传修饰在植物逆境胁迫响应中的应用[J]. *生命科学*, 2013, **25**(5): 574-579.
WANG M, WANG Y F. Role of epigenetic modifications in plant stress response[J]. *Chinese Bulletin of Life Sciences*, 2013, **25**(5): 574-579.
- [6] 李光雷, 喻树迅, 范术丽, 等. 表观遗传学研究进展[J]. *生物技术通报*, 2011, (1): 40-49.
LI G L, YU S X, FAN S L, et al. Advances of research on epigenetics[J]. *Biotechnology Bulletin*, 2011, (1): 40-49.
- [7] WADDINGTON C H. Canalization of development and the inheritance of acquired characters[J]. *Nature*, 1942, **150**(3 811): 563-565.
- [8] 唐静婷, 梁前进, 梁 辰, 等. 表观遗传学研究进展[J]. *科技导*

- 报,2013,**31**(19):66-74.
- KANG J T, LIANG Q J, LIANG C, *et al.* Overview on epigenetics and its progress[J]. *Science & Technology Review*, 2013,**31**(19):66-74.
- [9] CHINNUSAMY V, ZHU J K. Epigenetic regulation of stress responses in plants[J]. *Current Opinion in Plant Biology*, 2009,**12**(2):133-139.
- [10] 潘丽娜,王振英.植物表观遗传修饰与病原菌胁迫应答研究进展[J].西北植物学报,2013,**33**(1):210-214.
- PAN L N, WANG Z Y. Epigenetic Control in Plant Pathogen-Stress Response[J]. *Acta Bot. Boreal. -Occident. Sin.*, 2013, **33**(1):210-214.
- [11] PRANAV PANKAJ SAHU, GARIMA PANDEY, NAMISHA SHARMA, *et al.* Epigenetic mechanisms of plant stress responses and adaptation[J]. *Plant Cell Reports*, 2013, **32**(8):1 151-1 159.
- [12] STEWARD N, KUSANO T, SANO H. Expression of Zm-MET1, a gene encoding a DNA methyltransferase from maize, is associated not only with DNA replication in actively proliferating cells, but also with altered DNA methylation status in cold-stressed quiescent cells[J]. *Nucleic Acids Research*, 2000,**28**(17):3 250-3 259.
- [13] 徐妍,张海玲,徐香玲,等.逆境胁迫下植物DNA甲基化变异的研究进展[J].中国生物工程杂志,2014,**34**(10):87-93.
- XU Y, ZHANG H L, XU X L, *et al.* The research progress of plant DNA methylation variation under stresses[J]. *China Biotechnology*, 2014,**34**(10):87-93.
- [14] 李青芝,李成伟,杨同文. DNA甲基化介导的植物逆境应答和胁迫记忆[J].植物生理学报,2014,**50**(6):725-734.
- LI Q Z, LI C W, YANG T W. Stress response and memory mediated by DNA methylation in plants[J]. *Plant Physiology Journal*, 2014,**50**(6):725-734.
- [15] MIROUZE M, PASZKOWSKI J. Epigenetic contribution to stress adaptation in plants[J]. *Current Opinion in Plant Biology*, 2011,**14**(3):267-274.
- [16] 赵云雷,叶武威,王俊娟,等. DNA甲基化与植物抗逆性研究进展[J].西北植物学报,2009,**29**(7):1 479-1 489.
- ZHAO Y L, YE W W, WANG J J, *et al.* Review of DNA methylation and plant stress-tolerance[J]. *Acta Bot. Boreal. -Occident. Sin.*, 2009,**29**(7):1 479-1 489.
- [17] 孙颖,葛锋,刘迪秋,等.植物中DNA甲基化模式及其相关机制[J].植物生理学报,2011,**47**(8):745-751.
- SUN Y, GE F, LIU D Q, *et al.* DNA methylation patterns and its related mechanism in plants[J]. *Plant Physiology Journal*, 2011,**47**(8):745-751.
- [18] 袁金玲,郭广平,岳晋军,等.孝顺竹开花过程中DNA甲基化水平动态研究[J].西北植物学报,2012,**32**(1):60-66.
- YUAN J L, GUO G P, YUE J J, *et al.* Features of DNA methylation during the flowering process of *Bambusa multiplex*[J]. *Acta Bot. Boreal. -Occident. Sin.*, 2012,**32**(1):60-66.
- [19] 杨美娜,杨瑰丽,郭涛,等.逆境胁迫下植物DNA甲基化及其在抗旱育种中的研究进展[J].中国农学通报,2013,**29**(6):6-11.
- YANG M N, YANG G L, GUO T, *et al.* DNA methylation under stresses and its prospects in plant drought-resistant breeding[J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2013,**29**(6):6-11.
- [20] MARCONI G, PACE R, TRAINI A, *et al.* Use of MSAP markers to analyse the effects of salt stress on DNA methylation in rapeseed (*Brassica napus* var. *oleifera*) [J]. *Plos One*, 2013,**8**(9):e75597.
- [21] 李慧,彭立新,于玮玮,等.盐胁迫下红花基因组DNA甲基化的MSAP分析[J].西北农业学报,2011,**20**(12):116-120.
- LI H, PENG L X, YU W W, *et al.* Analysis of DNA cytosine methylation under salt stress in *Carthamus tinctorius* Based on MASPMSP[J]. *Acta Agriculturae Boreali-Occidentalis Sinica*, 2011,**20**(12):116-120.
- [22] 李雪林,林忠旭,聂以春,等.盐胁迫下棉花基因组DNA表观遗传变化的MSAP分析[J].作物学报,2009,**35**(4):588-596.
- LI X L, LIN Z X, NIE Y C, *et al.* MSAP Analysis of epigenetic changes in cotton (*Gossypium hirsutum* L.) under salt stress[J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2009,**35**(4):588-596.
- [23] WADA Y, MIYAMOTO K, KUSANO T, *et al.* Association between up-regulation of stress-responsive genes and hypomethylation of genomic DNA in tobacco plants[J]. *Molecular Genetics & Genomics*, 2004,**271**(6):658-666.
- [24] 彭海,张静.胁迫与植物DNA甲基化:育种中的潜在应用与挑战[J].自然科学进展,2009,**19**(3):248-256.
- PENG H, ZHANG J. Stress and plant DNA methylation: potential applications and challenges in breeding[J]. *Progress in Natural Science*, 2009,**19**(3):248-256.
- [25] 潘雅娇,傅彬英,王迪,等.水稻干旱胁迫诱导DNA甲基化时空变化特征分析[J].中国农业科学,2009,**42**(9):3 009-3 018.
- PAN Y J, FU B Y, WANG D, *et al.* Spatial and temporal profiling of DNA methylation induced by drought stress in rice [J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2009,**42**(9):3 009-3 018.
- [26] WANG W S, PAN Y J, ZHAO X Q, *et al.* Drought-induced site-specific DNA methylation and its association with drought tolerance in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2011,**62**(6):1 951-1 960.
- [27] TANG X M, TAO X, *et al.* Analysis of DNA methylation of perennial ryegrass under drought using the methylation sensitive amplification polymorphism (MSAP) technique [J]. *Molecular Genetics & Genomics*, 2014,**289**(6):1 075-1 084.
- [28] LABRA M, GHIANI A, CITTERIO S, *et al.* Analysis of cytosine methylation pattern in response to water deficit in pea root tips[J]. *Plant Biology*, 2002,**4**(6):694-699.
- [29] DAN LIANG, ZHOU JIA ZHANG, HONG LONG WU, *et al.* Single-base-resolution methylomes of *Populus trichocarpa* reveal the association between DNA methylation and drought stress[J]. *Bmc. Genetics*, 2014, **15**(S):9.
- [30] 唐晓梅,王艳,马东伟,等.干旱胁迫下高羊茅基因组甲基化分析[J].草地学报,2015,**24**(4):164-173.

- TANG X M, WANG Y, MA D W, *et al.* Analysis of DNA methylation of tall fescue in response to drought based on methylation-sensitive amplification polymorphism (MSAP) [J]. *Acta Prataculturae Sinica*, 2015, **24**(4):164-173.
- [31] LABRA M, GRASSI F, *et al.* Genetic and DNA methylation changes induced by potassium dichromate in *Brassica napus* L [J]. *Chemosphere*, 2004, **54**(8):1 049-1 058.
- [32] LUO M, LIU X, SINGH P, *et al.* Chromatin modifications and remodeling in plant abiotic stress responses[J]. *Biochimica et Biophysica Acta*, 2012, **1 819**(2):129 -136.
- [33] 杨金兰, 柳李旺, 龚义勤, 等. 镉胁迫下萝卜基因组 DNA 甲基化敏感扩增多态性分析[J]. 植物生理与分子生物学学报, 2007, **33**(3):219-226.
- YANG J L, LIU L W, GONG Y Q, *et al.* Analysis of genomic DNA methylation level in radish under cadmium stress by methylation-sensitive amplified polymorphism technique[J]. *Journal of Plant Physiology and Molecular Biology*, 2007, **33**(3):219-226.
- [34] 孟华兵, 杜 雪, 姜宇晓, 等. 镉胁迫下二倍体和同源四倍体油菜 DNA 甲基化差异分析[J]. 核农学报, 2010, **24**(6):1 297-1 304.
- MENG H B, DU X, JIANG Y X, *et al.* Comparison between tetraploid turnip(*Brassica rapa*) and its diploid progenitor of DNA methylation under cadmium stress[J]. *Journal of Nuclear Agricultural Sciences*, 2010, **24**(6):1 297-1 304.
- [35] 李照玲, 王鹤潼, 陈瑞娟, 等. 运用 MSAP 研究镉胁迫对拟南芥幼苗基因甲基化的影响[J]. 农业环境科学学报, 2014, **33**(1):28-36.
- LI Z L, WANG H T, CHEN R J, *et al.* Studying genomic methylation of *Arabidopsis thaliana* seedlings cadmium stress using MSAP [J]. *Journal of Agro-Environment Science*, 2014, **33**(1):28-36.
- [36] AINA R, SGORBATI S, SAN TAGOSTINO A, *et al.* Specific hypomethylation of DNA is induced by heavy metals in white clover and industrial hemp[J]. *Physiologia Plantarum*, 2004, **121**(3):472-480.
- [37] XIU FANG OU, YUN HONG ZHANG, *et al.* Transgenerational inheritance of modified DNA methylation patterns and enhanced tolerance induced by heavy metal stress in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. *Plos One*, 2012, **7**(9):e41143.
- [38] STEWARD N, ITO M, YAMAGUCHI Y, *et al.* Periodic DNA methylation in maize nucleosomes and demethylation by environmental stress[J]. *Journal of Biological Chemistry*, 2002, **277**(40):37 741-37 746.
- [39] HASHIDA S N, UCHIYAMA T, MARTIN C, *et al.* The temperature-dependent change in methylation of the *Antirrhinum transposon* Tam3 is controlled by the activity of its transposase[J]. *Plant Cell*, 2006, **18**(1):104-118.
- [40] STEWARD N, KUSANO T, SANO H. Expression of Zm-MET1, a gene encoding a DNA methyltransferase from maize, is associated not only with DNA replication in actively proliferating cells, but also with altered DNA methylation status in cold-stressed quiescent cells[J]. *Nucleic Acids Research*, 2000, **28**(17):3 250-3 259.
- [41] 徐小万, 雷建军, 张长远, 等. 高温多湿胁迫下辣椒 DNA 甲基化分析[J]. 核农学报, 2014, **28**(7):1 175-1 180.
- XU X W, LEI J J, ZHANG C Y, *et al.* Methylation-sensitive amplified polymorphism analysis of DNA methylation in hot pepper under high temperature and air humidity stress[J]. *Journal of Nuclear Agricultural Sciences*, 2014, **28**(7):1 175-1 180.
- [42] BOYKO A, BLEVINS T, YAO Y, *et al.* Transgenerational adaptation of *Arabidopsis* to stress requires DNA methylation and the function of Dicer-like proteins[J]. *Plos One*, 2010, **5**(3):e9514.
- [43] NAYDENOV M, BAEV V, APOSTOLOVA E, *et al.* High-temperature effect on genes engaged in DNA methylation and affected by DNA methylation in *Arabidopsis* [J]. *Plant Physiology. Biochemistry*, 2015, **87**:102-108.
- [44] GAO G, LI J, LI H, *et al.* Comparison of the heatstress induced variations in DNA methylation between heat-tolerant and heat-sensitive rapeseed seedlings [J]. *Breeding Science*, 2014, **64**(2):125-133.
- [45] CORREIA B, VALLEDOR L, MEIJON M, *et al.* Is the interplay between epigenetic markers related to the acclimation of cork oak plants to high temperatures? [J]. *Plos One*, 2013, **8**(1):e53543.
- [46] JUNZHONG LIU, LILI FENG L, JIANMING LI J, *et al.* Genetic and epigenetic control of plant heat responses[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2015, **6**:267.
- [47] 郭龙芳, 薛福东, 郭九峰, 等. 部分物理因子在植物上的生物效应研究进展[J]. 中国农学通报, 2014, **30**(27):246-251.
- GUO L F, XUE F D, GUO J F, *et al.* The review of biological effects of parts of physical factors on plant [J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2014, **30**(27):246-251.
- [48] 李 娜. 高压静电场对羽衣甘蓝种子萌发过程 DNA 甲基化的影响[D]. 长春:东北林业大学, 2013.
- [49] 熊建平, 何 平, 黎兆东, 等. 常压下强电场辐射对国稻 6 号 DNA 甲基化的影响[J]. 现代生物医学进展, 2013, **13**(6):1 066-1 099.
- XIONG J P, HE P, LI Y D, *et al.* Effect on DNA methylation of guodao 6 by strong electric field radiation at atmospheric pressure[J]. *Progress in Modern Biomedicine*, 2013, **13**(6):1 066-1 099.
- [50] 申斯乐, 王振伟, 单晓辉, 等. 高压导致水稻变异品系发生 DNA 甲基化模式及基因组结构的改变[J]. 中国科学(C 辑: 生命科学), 2005, **35**(6):490-496.
- SHEN S L, WANG Z W, SHAN X H, *et al.* Changes of DNA methylation patterns and genomic structure in rice variant strains induced by high voltage[J]. *Science in China Series C: Life Sciences*, 2005, **35**(6):490-496.
- [51] 田 芹. 静电场胁迫处理诱导不同基因型水稻 DNA 甲基化变异[D]. 长春:东北师范大学, 2010.
- [52] O KOVALCHUK, P BURKE, *et al.* Genome hypermethylation

- tion in *Pinus silvestris* of chernobyl-A mechanism for radiation adaptation?[J]. *Mutat Res.*, 2003, **529**(1-2):13-20.
- [53] 史金铭. 空间和重离子辐射环境的诱变效应与 DNA 甲基化变化的关联[D]. 哈尔滨: 哈尔滨工业大学, 2010.
- [54] 王连岷. 空间环境引起水稻 DNA 甲基化与蛋白质组变化及其关联分析[D]. 哈尔滨: 哈尔滨工业大学, 2007.
- [55] 王 丹. 激光辐射诱导水稻吉梗 88 号可遗传 DNA 甲基化变异和转座子转座激活的研究[D]. 长春: 吉林农业大学, 2011.
- [56] 李思圆. 激光辐射诱导水稻发生可遗传 DNA 甲基化变异和转座子激活及其可能机制研究[D]. 长春: 东北师范大学, 2011.
- [57] LIAN YU YUAN, XUN CHENG LIU, MING LUO, *et al.* Involvement of histone modifications in plant abiotic stress responses[J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2013, **55**(10):892-901.
- [58] JENUWEIN T, ALLIS CD. Translating the histone code[J]. *Science*, 2001, **293**(5 532):1 074-1 080.
- [59] CHINNUSAMY V, GONG Z, ZHU JK. Absciscic acid-mediated epigenetic processes in plant development and stress responses[J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2008, **50**(10):1 187-1 195.
- [60] LUO M, LIU X, SINGH P, *et al.* Chromatin modifications and remodeling in plant abiotic stress responses[J]. *Biochimica Et Biophysica Acta*, 2012, **1 819**(2):129-136.
- [61] SRIDHAR V V, KAPOOR A, ZHANG K, *et al.* Control of DNA methylation and heterochromatic silencing by histone H2B deubiquitination[J]. *Nature*, 2007, **447**(7 145):735-738.
- [62] ZHANG K, SRIDHAR V V, ZHU J, *et al.* Distinctive core histone post-translational modification patterns in *Arabidopsis thaliana*[J]. *Plos One*, 2007, **2**(11):e1210.
- [63] NATHAN D, INGVARSDOTTIR K, *et al.* Histone sumoylation is a negative regulator in *Saccharomyces cerevisiae* and shows dynamic interplay with positive-acting histone modifications[J]. *Genes & Development*, 2006, **20**(8):966-976.
- [64] CAMPOREALE G, OOMMER A M, GRIFFIN JB, *et al.* K12-biotinylated histone H4 marks heterochromatin in human lymphoblastoma cells[J]. *Journal of Nutritional Biochemistry*, 2007, **18**(11):760-768.
- [65] SHAHBAZIAN M D, GRUNSTEIN M. Functions of site-specific histone acetylation and deacetylation[J]. *Annual Review of Biochemistry*, 2007, **76**(76):75-100.
- [66] PANDEY R, MULLER A, NAPOLI CA, *et al.* Analysis of histone acetyltransferase and histone deacetylase families of *Arabidopsis thaliana* suggests functional diversification of chromatin modification among multicellular eukaryotes[J]. *Nucleic Acids Research*, 2002, **30**(23):5 036-5 055.
- [67] STCKINGER E J, MAO Y, *et al.* Thomashow, transcriptional adaptor and histone acetyltransferase proteins in *Arabidopsis* and their interactions with CBF1, a transcriptional activator involved in cold-regulated gene expression[J]. *Nucleic Acids Research*, 2001, **29**(7):1 524-1 533.
- [68] BERTRAND C, BERGOUNIOUX C, DOMENICHINI S, *et al.* *Arabidopsis* histone acetyltransferase AtGCN5 regulates the floral meristem activity through the WUSCHEL/AGAMOUS pathway[J]. *Journal of Biological Chemistry*, 2003, **278**(30):28 246-28 251.
- [69] LONG J A, OHNO C, SMITH Z R, *et al.* TOPLESS regulates apical embryonic fate in *Arabidopsis*[J]. *Science*, 2006, **312**(5 779):1 520-1 523.
- [70] HARK A T, VLACHONASIOS K E, PAVANGADKAR K A, *et al.* Two *Arabidopsis* orthologs of the transcriptional co-activator ADA2 have distinct biological functions[J]. *Biochimica et Biophysica Acta*, 2009, **1 789**(2):117-124.
- [71] KALDIS A, TSEMENTZI D, TANRIVERDI O, *et al.* *Arabidopsis thaliana* transcriptional co-activators ADA2b and SGF29a are implicated in salt stress responses[J]. *Planta*, 2011, **233**(4):749-762.
- [72] MAO Y, PAVANGADKAR KA, THOMASHOW MF, *et al.* Physical and functional interactions of *Arabidopsis* ADA2 transcriptional coactivator proteins with the acetyltransferase GCN5 and with the cold-induced transcription factor CBF1[J]. *Biochimica et Biophysica Acta*, 2006, **1 759**(1-2):69-79.
- [73] PAVANGADKAR K, THOMASHOW MF, TRIEZENBERG SJ. Histone dynamics and roles of histone acetyltransferases during cold-induced gene regulation in *Arabidopsis*[J]. *Plant Molecular Biology*, 2010, **74**(1-2):183-200.
- [74] LIU X, LUO M, ZHANG W, *et al.* Histone acetyltransferases in rice (*Oryza sativa* L.): phylogenetic analysis, subcellular localization and expression[J]. *Bmc. Plant Biology*, 2012, **12**(1):1-17.
- [75] PROBST AV, FAGARD M, *et al.* *Arabidopsis* histone deacetylase HDA6 is required for maintenance of transcriptional gene silencing and determines nuclear organization of rDNA repeats[J]. *Plant Cell*, 2004, **16**(4):1 021-1 034.
- [76] AUFSATZ W, METTE M F, VAN DER WINDEN J, *et al.* HDA6, a putative histone deacetylase needed to enhance DNA methylation induced by double-stranded RNA[J]. *Embo Journal*, 2002, **21**(24):6 832-6 841.
- [77] FU W, WU K, DUAN J. Sequence and expression analysis of histone deacetylases in rice[J]. *Biochemical & Biophysical Research Communications*, 2007, **356**(4):843-850.
- [78] ZHU J, JEONG J, ZHU Y, *et al.* Involvement of *Arabidopsis* HOS15 in histone deacetylation and cold tolerance[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2007, **105**(12):4 945-4 950.
- [79] LIU C, LU F, CUI X, *et al.* Histone methylation in higher plants[J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2010, **61**(4):395-420.
- [80] SPRINGER N M, NAPOLI C A, *et al.* Comparative analysis of SET domain proteins in maize and *Arabidopsis* reveals multiple duplications preceding the divergence of monocots and dicots[J]. *Plant Physiol.*, 2003, **132**(2):907-925.
- [81] ZHAO Z, SHEN W H. Plants contain a high number of proteins showing sequence similarity to the animal SUV39H family of histone methyltransferases[J]. *Annals of the New*

- York Academy of Sciences, 2004, 1 030:661-669.
- [82] DING Y, LAPKO H, NDAMUKONG I, *et al.* The *Arabidopsis* chromatin modifier ATX1, the myotubularin-like AtMTM, and the response to drought[J]. *Plant Signaling & Behavior*, 2009, **4**(11):1 049-1 058.
- [83] NDAMUKONG I, JONES DR, LAPKO H, *et al.* Phosphatidylinositol 5-phosphate links dehydration stress to the activity of ARABIDOPSIS TRITHORAX- LIKE factor ATX1[J]. *Plos One*, 2010, **5**(10):4 649-4 672.
- [84] CHARON JB, HE H, ELLING A A, *et al.* Dynamic landscapes of four histone modifications during deetiolation in *Arabidopsis*[J]. *Plant Cell*, 2009, **21**(12):3 732-3 748.
- [85] MAKAREVITCH I, EICHTEN S R, BRISKINE R, *et al.* Genomic distribution of maize facultative heterochromatin marked by trimethylation of H3K27[J]. *Plant Cell*, 2013, **25**(3):780-793.
- [86] XIAOYUN LIU, SHAOLI ZHOU, WENTAO WANG, *et al.* Regulation of histone methylation and reprogramming of gene expression in the rice inflorescence meristem[J]. *Plant Cell*, 2015, **27**(5):1 428-1 444.
- [87] HE G, ZHU X, ELLING AA, *et al.* Global epigenetic and transcriptional trends among two rice subspecies and their reciprocal hybrids[J]. *Plant Cell*, 2010, **22**(1):17-33.
- [88] LAOS M, KROLL P, *et al.* Dynamic regulation of H3K27 trimethylation during *Arabidopsis* differentiation[J]. *Plos Genetics*, 2011, **7**(4):e1002040-e1002040.
- [89] ZHANG X, BERNATAVICHUTE Y V, COKUS S, *et al.* Genome-wide analysis of mono- di- and trimethylation of histone H3 lysine4 in *Arabidopsis thaliana* [J]. *Genome Biology*, 2009, **10**(6):100-105.
- [90] AVRAMOVA Z. Evolution and pleiotropy of TRITHORAX function in *Arabidopsis*[J]. *International Journal of Developmental Biology*, 2009, **53**(2-3):371-381.
- [91] FROMM M, AVRAMOVA Z. ATX1/AtCOMPASS and the H3K4me3 marks; how do they activate *Arabidopsis* genes? [J]. *Current Opinion in Plant Biology*, 2014, **21**(21):75-82.
- [92] ZHANG Z, ZHANG S, ZHANG Y, *et al.* *Arabidopsis* floral initiator SKB1 confers high salt tolerance by regulating transcription and pre-mRNA splicing through altering histone H4R3 and small nuclear ribonucleoprotein LSM4 methylation [J]. *Plant Cell*, 2011, **23**(1):396-411.
- [93] TSUKADA Y, FANG J, ERDJUMENT-BROMAGE H, *et al.* Histone demethylation by a family of JmjC domain-containing proteins[J]. *Nature*, 2006, **439**(439):811-816.
- [94] LIU C, LU F, CUI X, *et al.* Histone methylation in higher plants[J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2010, **61**(4):395-420.
- [95] KV DIJK, Y DING, S MALKARAM S, *et al.* Dynamic changes in genome-wide histone H3 lysine4 methylation patterns in response to dehydration stress in *Arabidopsis thaliana*[J]. *Bmc Plant Biology*, 2010, **10**(1):1-12.
- [96] ZONG W, ZHONG X, YOU J, *et al.* Genome-wide profiling of histone H3K4-tri-methylation and gene expression in rice under drought stress[J]. *Plant Molecular Biology*, 2012, **81**(1-2):175-188.
- [97] VIGNALI M, HASSAN AH, NEELY KE, *et al.* ATP-dependent chromatin-remodeling complexes[J]. *Molecular & Cellular Biology*, 2000, **20**(6):1 899-1 910.
- [98] MLYNAROVA L, NAP J P, BISSELING T. The SWI/ SNF chromatin-remodeling gene AtCHR12 mediates temporary growth arrest in *Arabidopsis thaliana* upon perceiving environmental stress[J]. *Plant Journal*, 2007, **51**(5):874-885.
- [99] SAEZ A, RODRIGUES A, SANTIAGO J, *et al.* HABI-SWI3B interaction reveals a link between abscisic acid signaling and putative SWI/SNF chromatin-remodeling complexes in *Arabidopsis*[J]. *Plant Cell*, 2008, **20**(11):2 972-2 988.
- [100] RIOS G, GAGETE A P, CASTILLO J, *et al.* Abscisic acid and desiccation-dependent expression of a novel putative SNF5-type chromatin-remodeling gene in *Pisum sativum* [J]. *Plant Physiol Biochemistry*, 2007, **45**(6-7):427-435.
- [101] HAN S K, SANQ Y, RODRIQUES A, *et al.* The SWI2/ SNF2 chromatin remodeling ATPase BRAHMA represses abscisic acid responses in the absence of the stress stimulus in *Arabidopsis*[J]. *Plant Cell*, 2012, **24**(12):4 892-4 906.
- [102] MALLORY A C, VAUCHERET H. Functions of microRNAs and related small RNAs in plants[J]. *Nature Genetics*, 2006, **38**(7):S31-S36.
- [103] KHRAIWESH B, ZHU J K, ZHU J. Role of miRNAs and siRNAs in biotic and abiotic stress responses of plants[J]. *Biochim Biophys Acta*, 2012, **1 819**(2):137-148.
- [104] BORSANI O, ZHU J, VERSLUES PE, *et al.* Endogenous siRNAs derived from a pair of natural *cis*-antisense transcripts regulate salt tolerance in *Arabidopsis*[J]. *Cell*, 2005, **123**(7):1 279-1 291.
- [105] YAO Y, NI Z, PENG H, *et al.* Non-coding small RNAs responsive to abiotic stress in wheat(*Triticum aestivum* L.)[J]. *Functional & Integrative Genomics*, 2010, **10**(2):187-190.
- [106] LIU H H, TIAN X, LI Y J, *et al.* Microarray-based analysis of stress-regulated microRNAs in *Arabidopsis thaliana*[J]. *Rna-a Publication of the Rna Society*, 2008, **14**(5):836-843.
- [107] ZHAO B, LIANG R, GE L, *et al.* Identification of drought-induced microRNAs in rice [J]. *Biochem. Biophys. Res. Commun.*, 2007, **354**(2):585-590.
- [108] XIN M, WANG Y, YAO Y, *et al.* Diverse set of microRNAs are responsive to powdery mildew infection and heat stress in wheat(*Triticum aestivum* L.)[J]. *Bmc. Plant Biology*, 2010, **10**(1):107-113.

(编辑:宋亚珍)