

表观遗传修饰在作物重要性状形成中的作用

王雅楠¹, 徐涛², 王万鹏¹, 张庆祝^{1,3}, 解莉楠^{1,4}

1. 东北林业大学生命科学学院, 哈尔滨 150040
2. 东北林业大学, 《林业研究(英文版)》编辑部, 哈尔滨 150040
3. 东北林业大学, 林木遗传育种国家重点实验室, 哈尔滨 150040
4. 东北林业大学生命科学学院, 东北盐碱植被恢复与重建教育部重点实验室, 哈尔滨 150040

摘要: 表观遗传修饰是指染色体 DNA 和组蛋白上的化学修饰, 主要包括 DNA 甲基化、组蛋白修饰和非编码 RNA。在不改变 DNA 序列的情况下, 这些修饰可以通过改变染色质状态来影响遗传信息的表达, 并具有可遗传性, 对植物的生长发育具有重要的调控作用。当特定的表观遗传修饰发生改变时, 农作物可以获得优异的表型、更强的环境适应性, 因此人为改变表观遗传修饰有望获得更适于农业生产的优质种质资源。本文综述了植物表观遗传修饰的主要类型及其在作物重要性状的形成和环境胁迫响应中的相关研究进展, 总结了表观遗传学应用于作物改良必须解决的主要问题, 以期在表观遗传修饰层面为作物的育种改良提供新思路。

关键词: 表观遗传修饰; DNA 甲基化; 组蛋白修饰; 作物性状

Role of epigenetic modifications in the development of crops essential traits

Ya'nan Wang¹, Tao Xu², Wanpeng Wang¹, Qingzhu Zhang^{1,3}, Li'nan Xie^{1,4}

1. College of Life Sciences, Northeast Forestry University, Harbin 150040, China
2. The Editorial Board of Journal of Forestry Research, Northeast Forestry University, Harbin 150040, China
3. State Key Laboratory of Tree Genetics and Breeding, Northeast Forestry University, Harbin 150040, China
4. Key Laboratory of Saline-alkali Vegetation Ecology Restoration, Ministry of Education, College of Life Sciences, Northeast Forestry University, Harbin 150040, China

Abstract: Epigenetic modification refers to the chemical modifications of chromosomal DNA and histones, mainly

收稿日期: 2021-05-11; 修回日期: 2021-07-14

基金项目: 国家自然科学基金面上项目(编号: 31871220), 中央级公益性科研院所基本科研业务费专项资金项目(编号: CAFYBB2019ZY003), 中央高校基本科研业务费专项资金项目(编号: 2572020DP01, 2572017DA06), 黑龙江省自然科学基金项目(编号: LH2021C005), 黑龙江省大学生创新创业训练计划项目(编号: 201910225303)资助[Supported by the National Natural Science Foundation of China (No. 31871220), National Nonprofit Institute Research Grant of the Chinese Academy of Forestry (No. CAFYBB2019ZY003), Fundamental Research Funds for the Central Universities (Nos. 2572020DP01, 2572017DA06), Heilongjiang Provincial Natural Science Foundation of China (No. LH2021C005), and Heilongjiang Provincial Training Program of Innovation and Entrepreneurship of Undergraduates (No. 201910225303)]

作者简介: 王雅楠, 本科, 专业方向: 生物科学。E-mail: yn-wang@foxmail.com

徐涛, 博士, 编辑, 研究方向: 植物遗传育种。E-mail: tao.xv@nefu.edu.cn

王雅楠和徐涛并列第一作者。

通讯作者: 张庆祝, 博士, 教授, 研究方向: 植物表观遗传学。E-mail: qingzhu.zhang@nefu.edu.cn

解莉楠, 博士, 副教授, 研究方向: 植物抗逆生物学、植物表观遗传学。E-mail: linanxie@nefu.edu.cn

DOI: 10.16288/j.ycz.21-170

网络出版时间: 2021/9/7 10:10:04

URI: <https://kns.cnki.net/kcms/detail/11.1913.R.20210906.1629.002.html>

including DNA methylation, histone modifications and non-coding RNAs. Without altering the DNA sequence, these heritable modifications can affect gene expression profiles by changing the chromatin state and play an important role in regulating the growth and development of plants. When the specific epigenetic modifications are changed, crops can obtain excellent phenotypes and stronger environmental adaptability. Therefore, artificially changing the epigenetic modifications are expected to obtain high-quality germplasm resources more suitable for agricultural production. In this review, we summarize the main types of plant epigenetic modifications, highlight the research progresses of functional plant epigenetic modifications on the important traits and responses to environmental stress, and identify the main problems that need be solved in the application of epigenetics in crop improvement, thereby providing new insights for the functional epigenetic modifications on crop breeding and improvement.

Keywords: epigenetic modifications; DNA methylation; histone modification; crop traits

在真核生物的遗传系统中,除了 DNA 作为主要的遗传物质外,染色体 DNA 和组蛋白上的表观遗传修饰也携带着重要的遗传信息。表观遗传修饰主要包括 DNA 甲基化(DNA methylation)、组蛋白修饰(histone modification)和非编码 RNA (non-coding RNA, ncRNAs)。这些修饰在不改变个体 DNA 序列的情况下使基因表达发生变化,生物体获得可遗传的表型变化^[1]。目前用于研究植物表观遗传修饰基本规律的材料为模式植物拟南芥(*Arabidopsis thaliana*),研究相对深入的表观遗传修饰包括:DNA 胞嘧啶上的甲基化修饰和组蛋白上的甲基化、乙酰化等修饰。前者大多与基因表达负相关;后者通过影响染色质状态诱导或抑制基因的表达,在转录水平上对基因表达进行调控。表观遗传修饰改变引起的表型变化既是个体正常发育程序的一部分,同时也受到环境影响^[2],生物或非生物因子的刺激都可能引起表观遗传修饰的改变,进而使表型发生变化。不同类型表观遗传修饰的产生和维持需要依靠特定的酶来完成。同时,各修饰间存在密切的联系,调控机制复杂且受到环境影响,这也使得表观遗传修饰能够对植物基因的表达进行较为精细的调控,使植物体对环境胁迫做出一定反应,并可将这种反应在一定程度上遗传给后代。本文综述了表观遗传修饰在植物生长发育中的重要作用,同时对表观遗传修饰参与植物重要性状的形成及响应环境胁迫的机制进行了探讨,为进一步研究表观遗传修饰在作物改良育种中的作用提供了有力的支持。

1 植物表观遗传修饰的主要类型

DNA 甲基化修饰是目前研究的比较清楚的表观遗传修饰之一,植物 DNA 甲基化主要发生在胞嘧啶第 5 位碳原子上,包括 CG、CHG 和 CHH (H 为碱基 A、T 或 C) 3 种不同类型^[3]。植物 DNA 甲基化涉及从头合成和维持,其中 RNA 介导的 DNA 甲基化途径(RNA-directed DNA methylation, RdDM)完成 DNA 甲基化的从头合成。特定的甲基化酶维持不同类型的 DNA 甲基化,例如甲基转移酶 MET1 (METHYLTRANSFERASE 1)负责维持 CG 甲基化,染色质甲基化酶 CMT3 (CHROMOMETHYLASE 3)是维持 CHG 甲基化所必需的,结构域重排甲基化酶 DRM2 (DOMAINS REARRANGED METHYLASE 2)主要完成 CHH 位点甲基化的维持。其中 CHG 和 CHH 是植物特有的甲基化类型,除了 CMT3 和 DRM2 的作用外,CMT2 (CHROMOMETHYLASE 2)也起到维持 DNA 甲基化的作用^[4,5]。植物全基因组甲基化水平处于 DNA 甲基化与主动去甲基化(active demethylation)的动态调控中。在拟南芥 DNA 甲基化和主动去甲基化的调控系统中,DNA 去甲基化酶基因 *ROS1* 启动子中具有 DNA 甲基化监测序列(methylation monitoring sequence, MEMS),RdDM 途径使全基因组甲基化水平升高,包括 MEMS,此时高甲基化水平的 MEMS 可以激活 *ROS1* 表达;DNA 去甲基化酶 *ROS1* 则开始行使去甲基化功能,降低全基因组的 DNA 甲基化水平,其中也包括 MEMS

甲基化水平。这种 DNA 甲基化和主动去甲基化的相互协调机制能够防止 DNA 甲基化水平过高,从而实现动态平衡(图 1)^[6]。

真核生物 DNA 甲基化修饰可以通过改变 DNA 构象、染色质结构来调控基因的表达,同时还可以改变 DNA 和蛋白质的相互作用方式。在植物中, DNA 甲基化多发生在转座子(transposable element, TEs)和 DNA 重复序列上;而在动物中, DNA 甲基化则集中发生在基因的启动子区,主要表现为抑制下游基因的表达^[7]。拟南芥 *FWA* (*FLOWERING WAGENINGEN*)编码开花抑制因子,当基因座上游两个重复序列被低甲基化修饰时, *FWA* 基因表达,拟南芥开花受到抑制,表现为晚花(图 2)^[8]。

各类转座子和反转座子(retrotransposon)在大多数真核生物的基因组中都有分布,但转座子含量在不同物种中差异很大,例如水稻(*Oryza sativa*)基因组中转座子含量为 35%^[9],玉米(*Zea mays*)中可以接近 85%^[10]。转座子转座活性太高会造成基因组的不稳定,可能会对基因组造成损害^[11]。这些具有活性、能够干扰正常 DNA 序列的转座子经常受甲基化作用而失去转座活性,特别是 CHG 和 CHH 的甲基化^[12]。因此, DNA 甲基化对于稳定基因组起到重要作用。

RdDM 活性与常染色质中转座子的转录沉默相关,含有 TEs 的基因更容易受到 RdDM 途径的调节,其表达也可能随之受到影响^[13]。环境胁迫常引起反转座子在基因组中的移动,并产生可稳定遗传的重排^[14]。虽然过于活跃的转座子会造成基因组的不稳定,但是有活性的转座子和基因组的不稳定性在某种程度上对于植物体是有益的。例如, DNA 甲基化引导的基因内转座子的插入有时会产生新基因,从而丰富植物表型和基因型的多态性^[15,16],被环境胁迫激活的转座子也会帮助植物适应环境,在植物的生存、进化中起到积极作用。Ito 等^[17]在拟南芥中发现一个被热激活的反转座子 *ONSEN*,当插入到脱落酸响应基因中后引起突变,表现为脱落酸不敏感,使植物体获得了更好的胁迫耐受性。相对于 DNA 甲基化在基因启动子区和转座子区的作用,转录区域的 DNA 甲基化修饰与基因表达的相关性不明显,但仍具有一定的规律。例如 CG 背景下转录区域的 DNA 甲基化水平在很多植物中与基因表达呈正相

关,包括拟南芥^[18]、水稻^[19]、大豆(*Glycine max*)^[20]等植物;CHG 和 CHH 背景下转录区域 DNA 甲基化水平在番茄(*Lycopersicon esculentum*)^[21]、菜豆(*Phaseolus vulgaris*)^[22]等植物中与基因表达呈负相关^[5]。

除 DNA 上发生的修饰外,包裹 DNA 的组蛋白也存在丰富的化学修饰。常见的组蛋白修饰包括组蛋白甲基化(methylation)、乙酰化(acetylation)、泛素化(ubiquitination)、磷酸化(phosphorylation)和糖基化(glycosylation)等^[23]。组蛋白甲基化发生于组蛋白 H3、H4 的氨基酸侧链和氨基末端氮原子上,常在赖氨酸和精氨酸上发生单甲基化(me)、二甲基化(me2)或三甲基化(me3)。通常, H3K4 和 H3K36 的二甲基化和三甲基化修饰与相关基因的激活有关, H3K9 和 H3K27 甲基化通常与基因的抑制相关,其中 H3K27me3 具有较高的可逆性,在植物发育中起到重要的动态调节作用^[24]。参与组蛋白修饰调控的表观因子种类繁多,例如拟南芥中发现的多梳蛋白家族(polycomb)重要组分 *CLF* (*Pc-G gene CURLY LEAF*)编码一种甲基转移酶,对 H3K27 具有特异性,参与调控拟南芥多个器官的形态建成^[25]。*CLF* 可通过调控其下游基因的表达对叶片^[26]、花、根和侧枝的生长产生影响^[27,28],同时还参与种子、果实的发育。此外, Park 等^[29]还发现 *clf* 突变体对铁缺乏环境具有较高的耐受性。DNA 甲基化修饰和组蛋白修饰通常密不可分,例如拟南芥 H3K4me1 与 DNA 的 CG 甲基化相关^[30]。不同类型组蛋白修饰也常以多种方式相互作用,使其状态在一定程度上维持冗余和稳定^[31]。

在表观遗传学研究中,除了 DNA 甲基化和组蛋白甲基化、乙酰化等具体的化学修饰外,染色质重塑也是表观遗传学的重要内容。因为化学修饰所引发的基因表达的变化,通常需要通过染色质重塑来实现。染色质重塑广泛地包括真核细胞基因表达调控过程中出现的一系列染色质结构变化。目前研究的主要类型是 ATP 依赖型染色质重组,即染色质重塑复合物通过 ATP 水解释放的能量改变染色质结构^[32],根据 ATP 酶类型分为 SWI/SNF、ISWI、CHD 和 INO80/SWR^[33]。染色质重塑在植物生长发育过程中起着重要的调控作用,如 SWI/SNF 染色质重组复合物中的负调控因子 *CHR12* 参与植物在胁迫环境中的应答。处于胁迫条件下时,过表达突变体的初生

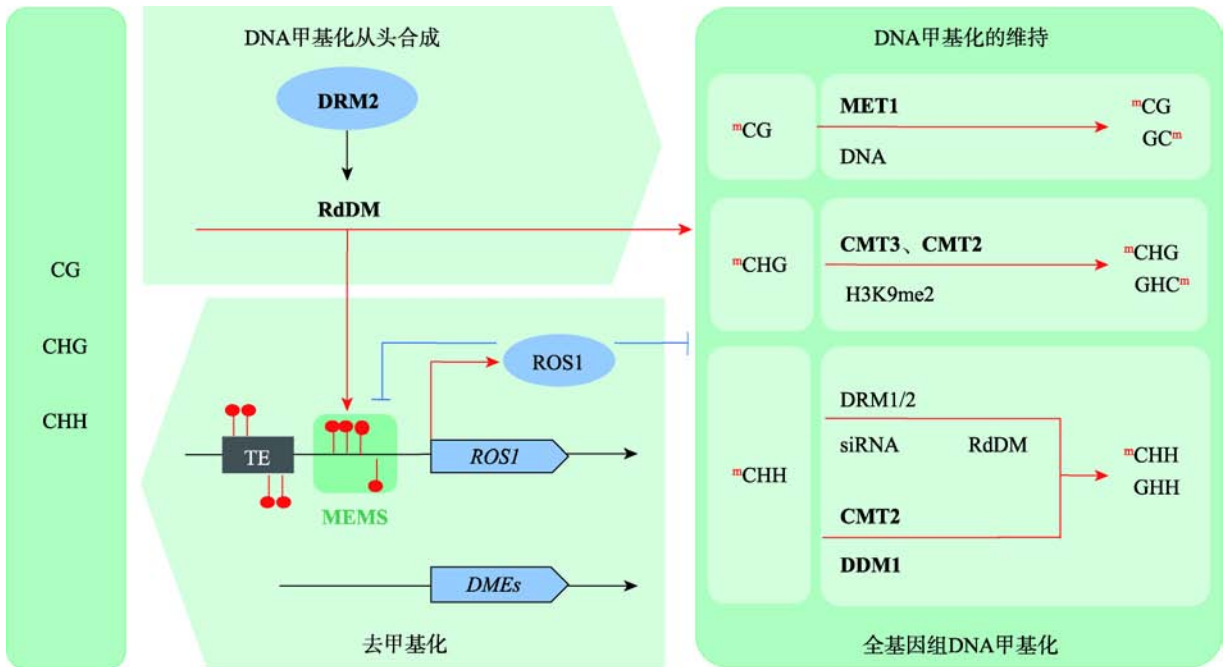


图 1 拟南芥 DNA 甲基化的从头合成、维持和去甲基化

Fig. 1 De novo synthesis, maintenance of DNA methylation and demethylation in *Arabidopsis thaliana*

图根据参考文献[4]修改绘制。DRM2: DOMAINS REARRANGED METHYLTRANSFERASE 2, 甲基化转移酶 2; RdDM: RNA directed DNA methylation, RNA 介导的 DNA 甲基化; MEMS: methylation monitoring sequence, 甲基化监测序列; MET1: METHYLTRANSFERASE 1, 甲基转移酶 1; CMT3: CHROMOMETHYLASE 3, 甲基转移酶 3; CMT2: CHROMOMETHYLASE 2, 甲基转移酶 2; DDM1: DECREASED DNA METHYLATION 1, 染色质重塑因子。基因上的红色圆圈标记代表 DNA 甲基化修饰; DNA 主动去甲基化过程主要涉及 2 类主要的 DNA 去甲基化酶—ROS1 和 DMEs。

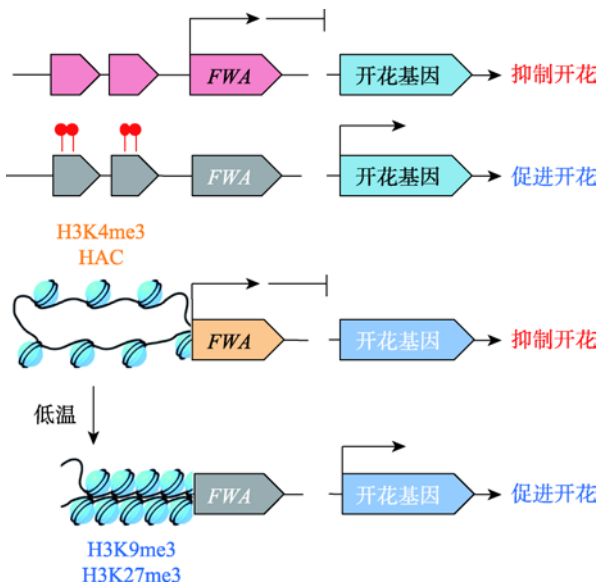


图 2 表观遗传修饰参与调控拟南芥开花活动

Fig. 2 Epigenetic modifications are involved in the regulation of *Arabidopsis thaliana* flowering activity

芽和茎会停止生长^[34]。

表观遗传修饰的遗传与变异相对于经典遗传信息来说更为复杂,其中 DNA 甲基化修饰具有相对稳定的遗传性,其他表观遗传修饰的遗传规律还有待探索。另外,与碱基排列编码的遗传信息相比,各类型的表观遗传修饰变异更易受到环境的影响。植物的整个生命过程基本是固着生长,在其生活周期中,不论是形成种子的有性生殖方式还是无性繁殖,都容易受到环境影响,能够对胁迫进行响应的表观遗传修饰变化具有一定的遗传性,甚至有些能够积累,这也是植物在逆境胁迫下建立的自我保护机制和适应环境的生存策略。虽然表观遗传修饰能伴随着细胞增殖传递,但并不总是在每个细胞周期中都精确地以亲代细胞为模板复制,同时在其遗传过程中存在很多偶然性事件。如各种情况下形成的分生组织、植物体不同细胞对生物和非生物胁迫的不同反应、以及易产生杂种优势的杂交现象等,都为表

观基因组的变异提供了机会。分生组织形成时,植物体细胞间的竞争有助于选择出最有利的变异体,分生组织的遗传镶嵌产生表型丰富多变的幼苗,这些幼苗将在下一代竞争中产生最适合当前生存需求的变种,且变异后的 DNA 甲基化修饰大多数情况下也可以遗传。植物受到环境胁迫时, DNA 甲基化修饰的遗传稳定性会适当降低,即在表观遗传修饰总体稳定遗传的情况下,后代中一小部分表观修饰的状态与亲代相似,但不完全一致。Minow 等^[31]以玉米为材料,针对这一遗传现象提出了一个观点,他们认为随着植物的世代繁衍,少数亲代的 DNA 甲基化修饰状态将发生漂移,但也存在偏离后的偶尔回归。从整体上看,在植物生长繁殖过程中,相对于变异,表观遗传修饰遗传的部分远大于变异。总之,相对于 DNA 序列信息,表观修饰在稳定遗传的同时具有可塑性的优势,在植物世代间和生命周期中能体现出一定程度的逆境胁迫响应。Wang 等^[35]通过对拟南芥的研究,揭示了植物表观遗传修饰的类型、形成和去除机制,以及不同类型修饰间的联系,还发现了表观遗传修饰对植物表型的重要影响,这对作物的表观研究提供了重要的参考与指导。

2 表观遗传修饰在调控作物表型中的作用

随着表观遗传学研究在拟南芥、玉米、水稻中的开展,越来越多的研究成果体现了表观遗传修饰在调控农作物重要品质性状、生产性状和环境适应性等方面的作用。表观遗传机制的深入研究也将有助于将表观遗传分子育种推广到更多作物上,获得性状突破性作物种质资源。

2.1 表观遗传修饰对植物生殖生长的作用

2.1.1 开花

植物开花容易受温度等环境因素的影响,表观遗传修饰在其中起到了重要作用。拟南芥开花抑制因子 FLC (FLOWERING LOCUS C) 的表达在春化过程中受到组蛋白甲基化修饰的负调控,低温会使激活型组蛋白的修饰 H3K4me3 和 HAC 被替换为抑制型 H3K9me3 和 H3K27me3 修饰,解除 FLC 对下游

开花基因的抑制作用,促进开花(图 2)^[36]。拟南芥 H3K36me3 是温度诱导开花所必需的组蛋白甲基化修饰,Pajoro 等^[37]发现拟南芥甲基化酶突变体开花时对温度的响应不同于野生型,体现了组蛋白修饰在植物响应环境变化中的重要作用。同时,低温诱导与开花之间具有一定的时间间隔,拟南芥经过春化处理并解除低温作用后仍保持较低的 FLC mRNA 水平,并未随春化处理的停止或植物体有丝分裂的发生而改变,在一定程度上体现了表观修饰的记忆性。利用这一表观遗传修饰调控机制有可能实现对拟南芥开花的人为干预。含有 FLC 同源基因的白菜 (*Brassica rapa*) 和甘蓝 (*Brassica oleracea*)^[38] 等芸苔属 (*Brassica*) 作物与拟南芥同属十字花科^[39],该策略有望被应用于培育耐未熟抽薹的高产优质品种^[36]。

组蛋白赖氨酸上的甲基化是参与基因表达调控的重要表观遗传修饰,由 SDG (SET domain group) 基因家族调控^[40]。拟南芥 SDG27 突变体的花期显著提前;SDG8 介导的 H3K36me3 和 HUB2 介导的组蛋白 H2B 单泛素化(H2Bub1)可以相互增强,Shafiq 等^[41]对开花基因进行检测后发现,其染色质处于活跃状态,且 H3K36me3 在其中起到的作用比 H2Bub1 更大。

在水稻中,SDG701 可增强开花基因座 *T1* (*RICE FLOWERING LOCUS T1*, *RFT1*) 的表达,促进植物光周期非依赖型开花^[42]。SDG711 和 SDG718 是水稻中 H3K27me3 复合物 PRCs (polycomb group repressive complexes) 的两个组份,分别在长日照和短日照光周期中介导 H3K27me3 积累,从而抑制开花抑制基因 *OsLF* 的表达,使编码锌指蛋白的基因 *Hdl* 表达升高,导致水稻在长日照光周期中延迟开花,在短日照中提前开花^[43]。SDG725 则参与促进水稻开花和油菜素类固醇相关基因的表达^[44]。类似的,染色质重塑因子 4 (CHROMATIN REMODELING4, CHR4) 通过调节 H3K4me3 和 H3K27me3 水平来调控开花基因的表达,作用于花发育的不同阶段^[45]。

2.1.2 果实成熟

DNA 甲基化和去甲基化在番茄果实发育中会建立一种平衡,但在果实的成熟过程中,这种平衡会被 DNA 甲基化总体水平急剧下降所打破。研究发

现,在果实成熟期间,果皮中 rDNA 基因座处的 DNA 甲基化水平降低^[46],引起这种改变的动力为主动去甲基化,是触发果实成熟的必需活动,也是控制番茄成熟的中心环节^[47]。Yao 等^[48]研究发现, MET1 的沉默能够促进番茄无色不成熟突变体 *cnr* 果实的早熟、种子萌发和幼苗生长,证实了 DNA 去甲基化活动在番茄果实成熟中的作用;另一个番茄果实成熟关键基因是与去甲基化酶基因 *AtROS1* 同源的 *SIDML2*,具有 DNA 主动去甲基化功能,参与激活成熟诱导基因、抑制成熟抑制基因的过程。这些成熟诱导基因包括参与合成果实色素、香味、乙烯的基因以及与信号转导、细胞壁水解有关的基因。另一方面可通过造成启动子区低甲基化来抑制成熟抑制基因,例如参与光合作用和细胞壁合成与组织的基因,从而促进果实成熟^[49,50],随着 *SIDML2* 表达增加,番茄果实会发生全基因组低甲基化以促进其成熟。通过对番茄的研究,科研人员揭示了全基因组 DNA 甲基化水平下降诱发果实成熟的表观调控机制。除番茄外,还有一些植物的果实成熟过程也由 DNA 去甲基化活动的改变引起。Huang 等^[51]发现,甜橙(*Citrus sinensis*)成熟时发生的全基因组高甲基化与甜橙去甲基化相关基因的表达量降低有关;Cheng 等^[52]在非跃变型水果草莓(*Fragaria×ananassa*)的成熟过程中也观察到了相同现象,特别是在非 CG 类型中,成熟期草莓的全基因组 DNA 甲基化水平降低,不是由于 DNA 去甲基化酶基因的诱导表达,而是 RdDM 途径减弱导致的。由此可以推测,果实成熟的诱导调控机制可能具有物种特异性,但与表观遗传修饰水平密切相关。此外,Quadrana 等^[53]研究表明,番茄果实中维生素 E 含量改变的自然变异也与 DNA 甲基化的变化有关。

组蛋白修饰对于果实的成熟也有一定的调控作用。在番茄中,组蛋白去乙酰化酶 HDA1 和 HDA2 的下调可促进乙烯合成和类胡萝卜素的积累,进而促进果实成熟;而另一种去乙酰化酶 HDT3 的下调作用则与之相反^[54]。在香蕉(*Musa nana*)中, HDA1 与转录因子 ERF11 (ethylene response factor11)互作,能够抑制部分成熟基因的表达^[55]。除以上调控机制外,番茄果实成熟时,组蛋白去甲基化酶 JMJ6 也参与其中,并且可以通过多种途径参与调控,例如直

接靶向成熟相关基因,还可以通过降低 *DML2* 的 H3K27 甲基化修饰来进行调控^[56]。关于植物果实成熟过程中 DNA 甲基化和组蛋白乙酰化修饰的关系已有初步进展,组蛋白 H2A 突变体 *H2A.Z* 特异性地定位于常染色质,与 DNA 甲基化在全基因组水平上反向关联^[57,58],这是 ROS1 被招募至特定 DNA 去甲基化靶位点所必需的^[57],在类胡萝卜素的调控中也起到了重要作用^[59]。拟南芥甲基转移酶 PRCs 中的重要组分 CLF 蛋白作用于植物的生长发育,在番茄中也存在其同源物质,如 SIEZ2。有研究已发现其对植物果实成熟具有的重要调控作用^[25],该结果有望为番茄增产做出贡献。表观遗传修饰调控果实成熟的机制能够体现出一定程度的种间保守性,解析番茄和其他水果成熟时的 DNA 甲基化水平变化和组蛋白调控机制,进行相关表观遗传修饰基因的关联性分析,将有助于探索发现作物调控果实发育的目标等位基因^[60]。

2.2 表观遗传修饰对作物产量和品质的作用

表观遗传修饰对作物的产量性状和品质性状起重要的调控作用。作物株型、子粒大小和重量等都是决定产量的关键性状。水稻 RAV6 (RELATED TO ABSCISIC ACID INSENSITIVE3/VIVIPAROUS1 6) 基因启动子区低甲基化会导致其过度表达,造成水稻叶片角度和种子大小改变,从而影响作物产量^[61]。RdDM 通过影响小型反向重复转座子 MITEs (miniature inverted-repeat transposable elements)的甲基化来调控周边的 *OsMIR156d/j* 和 *D14* (DWARF14)等多个下游关键基因的表达,进而影响水稻分蘖/株型^[62]。大豆种子从球状胚、成熟种子及萌发的全过程中, CHH 甲基化发生了明显的动态变化,并主要靶向 TE 的,很多已知的重要编码种子蛋白的关键基因都位于低甲基化区域^[63,64]。这些结果都暗示,在作物种子的发育中存在重要的表观遗传学调控机制,表观遗传调控因子控制下游多个基因的表达,使得复杂的数量性状转变为单基因控制的质量性状,显现出表观遗传在复杂数量性状分子育种中的巨大潜力。

表观遗传修饰除了在水稻产量决定中起到重要作用外,还具有改善水稻营养的潜力。为了得到多细胞层糊粉谷物,传统的改良方法是突变转录因子,

但得到的突变体容易出现严重缺陷, Liu 等^[65]在表观遗传研究中发现去甲基化酶 OsROS1 参与水稻胚乳中 CG 和 CHG 类型 DNA 去甲基化, 使限制胚乳糊粉细胞层数的基因能表达。而 *OsROS1* 基因的第 14 个内含子出现点突变后, 转录出的产物除了 OsROS1 外, 还有去甲基功能失调的 mOsROS1, 当后者的比例占据 50% 以上时, 水稻种子胚乳的 CHH 和 CHG 甲基化水平明显升高。这时, 突变体表现为粒重和结实率降低, 糊粉部位变稠, 糊粉细胞层数增加, 营养因子的含量和膳食纤维都有所增加, 这使得“利用表观遗传修饰增厚糊粉层”有望成为改善水稻营养的新途径。

表观遗传修饰在其他经济作物的产量和品质的调控中起着重要的作用。Rajkumar 等^[66]在鹰嘴豆 (*Cicer arietinum*) 中发现, CG 的超甲基化参与其种子大小和重量相关基因的高表达。Telias 等^[67]发现苹果 (*Malus pumila*) 和番茄的 DNA 甲基化模式与果实大小相关。苹果属植物中的 *MYB10* 启动子存在甲基化差异时, 苹果表皮上花青苷差异性积累, 产生红条斑和黄条斑, 在梨 (*Pyrus spp*) 中则形成表皮的红斑点 and 条纹^[68]。油棕 (*Elaeis guineensis*) 的优良杂交种在繁殖中出现体细胞无性系变异, 极大地降低了产量。Ong-Abdullah 等^[69]通过表观基因组广泛关联研究发现, Karma 剪接位点附近的低甲基化影响了 mRNA 的剪切, 该变化导致油棕同源异型转化、孤雌结实和产量的急剧下降。Raju 等^[70]在大豆中发现, 植物特异性基因 *MutS* 同系物 1 (*MutS HOMOLOG1*, *MSH1*) 衍生的表观遗传变异也具有提高大豆产量及产量稳定性的潜力。组蛋白修饰对作物品质也有影响, 如拟南芥中作用广泛的 H3K27 特异性甲基转移酶可调控种子合成相关的基因, 其突变体 *clf-28* 具有种子更大、含油量更高的优良性状^[71]。

关于 DNA 甲基化导致基因表达沉默这一规律, 水稻中存在一些非普遍模式和更复杂的调控机制。例如水稻胚乳中的低甲基化通过 RNAi 途径增强了胚胎中的转座子沉默, 而 CG 和 CHG 低甲基化则成为其基因激活的主要机制^[10], 这与在拟南芥中发现的相关机制有所不同。这些发现为通过表观基因组编辑提高水稻农艺性状提供了可能, 也为其他作物的相关研究提供了参考。

2.3 表观遗传修饰在植物胁迫响应中的作用

环境条件对植物生长发育起到重要调控作用, 植物对环境有敏感的反应。生物和非生物胁迫能引起植物表观遗传修饰变异。目前虽然无法证明由此产生的所有变异都利于植物适应环境, 但已有大量的研究表明, 响应胁迫的表观遗传修饰变异能在一定程度上改变植物表型, 使其处于更适应当前环境的生理状态, 在植物适应和进化过程中起着重要调节作用。DNA 甲基化修饰变异具有一定的遗传稳定性, 植物长时间不再受到胁迫后, 相应的 DNA 甲基化修饰的状态也有可能改变^[4]。不同胁迫下, 不同物种所建立的表观遗传修饰的规律并不一致^[72]。当水稻植株暴露于脱落酸、盐和冷胁迫等不同的非生物胁迫下时, 其组蛋白乙酰转移酶基因表达模式也会不同^[73]; 参与抗白叶枯菌 (*Xanthomonas oryzae*) 的表观遗传机制, 涉及到 DNA 去甲基化和多个通路中的组蛋白去甲基化行为^[74-76]。植物在胁迫条件下的表观遗传变异有些也具有一定的变异规律, 其中最常见组蛋白修饰为 H3K4me3, 这种修饰可能是胁迫条件下高表达基因的标记。随着人们对植物表观等位基因的鉴定和相关表型调控机制的解析, 表观遗传修饰对胁迫的响应为改善植物的适应性、实现品种优化提供了一个新的策略, 而通过胁迫等方式激发一定程度的表观遗传修饰变异有望成为实现这一策略的有效途径。

2.3.1 表观遗传修饰在植物温度胁迫响应中的作用

温度的细微变化能对植物的生长发育产生很大影响, 一定程度的冷、热胁迫有助于植物调整生理状态和生长发育进程, 例如促进植物进入下一生长阶段或增强环境适应能力, 还可能产生新型优良的作物品种。对环境变化具有灵敏响应的表观遗传修饰在响应温度变化中起到了重要的作用。植物表观遗传修饰可对短期的低温胁迫产生精确的感知, 帮助植物应对未来更强的低温, 即对低温胁迫有一定的记忆性, 称应激记忆^[77]。Zuther 等^[78]对拟南芥进行冷驯化后发现, 拟南芥中的脂质和代谢物的组成发生改变, 能够在一定程度上帮助拟南芥提升抗冻

性, 这些变化受到表观遗传修饰的调控。DNA 甲基化修饰可通过调控赖氨酸代谢途径以多种方式参与胁迫响应^[79]。苦荞(*Fagopyrum tataricum*)植株在低温条件下, 赖氨酸积累水平受到影响, 且不同的冷处理方式所导致的赖氨酸水平改变机制也不同^[80]。血橙(*Citrus sinensis*)受到低温胁迫后, 反转座子的转录被去甲基化活动所激活, 下游 *Ruby* 基因随之表达, 影响了花色苷合成^[81]; 且不同品种的血橙对 *Ruby* 的表达需求不同, 这种特性有助于实现不同目标性状作物的生产^[82]。Liu 等^[83]在芜菁(*Brassica rapa*)冷驯化实验中发现, 启动子去甲基化导致 *BramMDH1* 表达升高, 能够增强耐寒芜菁的耐热性, 并促进其提高生长率。这种现象称为“交叉适应”, 即植物被暴露在某种中度胁迫下, 可能诱导产生出一定的对其他胁迫的耐受性。

植物中参与响应低温胁迫调控的表观遗传修饰还有组蛋白修饰, 如组蛋白乙酰化酶 HAT 和 HDAC 能对低温胁迫转录因子的表达进行动态调节^[82]。在植物低温应答机制中, CBF(C repeat binding factor)-COR (cold responsive)为核心组分, Kwon 等^[84]研究发现, *COR-15A* 和 *AtGOLS3* (galactinol synthase 3) 中 H3K27me3 修饰在拟南芥受到短暂低温胁迫后减少, 而且这种低甲基化状态可维持超过 3 天, 表明此处的组蛋白甲基化修饰可能是一种低温胁迫记忆的标记。拟南芥中 PKL(PICKLE)蛋白是 CHD3 型染色质重塑因子, 作为转录阻遏物起作用^[85], Yang 等^[86]发现 PKL 蛋白在低温胁迫时通过调控 H3K27me3 水平来影响其染色质状态, 调控 *COR* 基因表达, 从而帮助植物响应低温胁迫。在高温诱导下, 拟南芥组蛋白去乙酰化酶 HDA15 靶向抑制一系列下胚轴伸长相关基因的启动子^[87], 热应激记忆则需要热休克因子 A2 (HEAT SHOCK FACTOR A2, HSFA2)维持高水平的 H3K4me3/2 修饰^[88]。此后, Liu 等^[89]还发现 HSFA2 能靶向激活 H3K27me3 去甲基化酶 REF6 (RELATIVE OF EARLY FLOWERING 6), REF6 参与激活基因 *HTT5* (HEAT-INDUCED TAS1 TARGET 5) 的表达, 最终使植物提前开花, 同时感病性增加。研究还揭示了 REF6 和 HSFA2 可形成正反馈回路来维持植物对高温的传代记忆, 即 REF6 上调表达能够降低 HSFA2 位点 H3K27me3 修饰水平, 从而减弱

H3K27me3 对 HSFA2 转录的抑制作用。非编码 RNA 也参与植物对温度胁迫的响应, 例如 Guan 等^[90]发现拟南芥受到高温胁迫时, miR398 将激活热休克因子 HSFA1b (HEAT SHOCK FACTOR 1b)和 HSFA7b (HEAT SHOCK FACTOR 7b), 并形成可增强耐热性的正反馈调节。

2.3.2 表观遗传修饰在植物干旱胁迫响应中的作用

植物对于干旱胁迫的响应和适应通常通过转录重编程网络实现, 其中应激信号转导会改变转录因子基因特定的表观遗传修饰水平。干旱胁迫下, 作物耐旱性状多与 DNA 甲基化水平降低有关。González 等^[12]发现, 为适应干旱环境, 番茄 ABA 胁迫-成熟响应蛋白(Absciscic Acid Stress Ripening1) CHH 甲基化水平下调。Gayacharan 等^[91]发现, 干旱敏感的水稻品系 IR20 和 CO43 主要表现为全基因组高甲基化, 耐旱品系 PL 和 PMK3 及其杂交子代表现为全基因组低甲基化, 且这样的甲基化水平改变对产量有一定的影响, 水稻小穗不育率与甲基化水平正相关, 而穗长、穗粒数、穗重、百粒重和单株产量与甲基化水平负相关, 即受到干旱胁迫的干旱敏感品系全基因组 DNA 甲基化水平升高, 不育率升高, 与优良农艺性状相关的基因表达量降低。这体现了干旱胁迫下水稻在减少有效分蘖数以减少耗水量的“生存策略”和增加结实率以保持产量的“生殖策略”之间的平衡。这些微量的表达变化由表观遗传修饰变异介导, 具有富集效应, 可以导致明显的表型变化。进一步研究表明这样的胁迫反应可多代响应^[92], 后代的生理和形态变化不断优化着这种平衡, 更为直接地助力于农业生产。Herman 等^[93]在桃叶蓼(*Polygonum persicaria*)中发现 DNA 甲基化介导的干旱胁迫响应也具有“跨代胁迫记忆”。除了通过转录重编程网络, 胁迫因子可能也会直接影响甲基化酶和去甲基化酶来调节甲基化水平。在水稻灌浆的中后期至后期, Wang 等^[94]进行土壤中度干燥胁迫(moderate soil drying, MD)时发现, 水稻会发生去甲基化活动, 应激反应敏感基因被激活并表达, 改善淀粉降解与蔗糖合成来增强碳储备迁移, 并控制叶片衰老。此外, Benoit 等^[95]还发现反转座子

Rider 广泛存在于多种植物中,具有较强的表观遗传沉默作用,转录水平受环境因素和 RdDM 途径的调节,涉及代偿途径,可通过干旱诱导产生的遗传积累和新的胁迫响应形成变异表型。此外,组蛋白修饰也参与植物抗旱响应,Sukiran 等^[96]在拟南芥干旱胁迫研究中发现,当干旱胁迫应答因子的 H3K27me3 水平下调时,其结合蛋白 PRC1 复合物水平降低,可以解除对干旱响应和花发育基因 *ANAC019*、*ANAC055* 的表达抑制。干旱胁迫下,拟南芥组蛋白脱乙酰酶 HDA9 参与 ABA 的积累,HDA9 与 Powerdress (PWR)形成复合物,通过协助 AP2/ERF 超家族成员 ABI4 作用来降低 *CYP707A1* 基因的启动子乙酰化水平,导致拟南芥 ABA 积累,从而响应胁迫^[97]。参与调控 ABA 耐旱响应通路的表观遗传因子还有 H3K4 甲基转移酶 ATX1^[98],ATX4 和 ATX5 也起到一定的作用^[99]。Ding 等^[100]发现,干旱胁迫下拟南芥耐旱突变体 *atx-1* 的 H3K4me3 水平下降;而在野生型拟南芥中,与 DNA 甲基化修饰响应干旱胁迫时出现的胁迫记忆类似,高水平的 H3K4me3 修饰和 Ser5P 聚合酶 II 能够使拟南芥再次遭受干旱胁迫时快速表达相应的响应基因^[101]。在水稻的研究中,Guo 等^[102]发现 *OsCHR4* 基因除了对产量和质量有关的性状具有调控作用以外,还通过影响组蛋白修饰调控生长素和蜡质生物合成基因的表达,调控叶形发育和角质层蜡质形成,使植物适应干旱。Li 等^[103]揭示了杨树(*Populus*)组蛋白乙酰化酶复合体 GCN5-ADA2 和转录因子 AREB1 之间的相互作用和共同靶向作用。DNA 甲基化修饰和组蛋白修饰常共同作用于植物基因的表达调控。Mao 等^[104]推断,玉米耐旱正相关基因 *NAC111* 在被驯化后插入了转座元件 *MITE*,它能够通过 RdDM 途径和 H3K9me2 抑制 *NAC111* 的表达。番茄响应干旱胁迫时,H3K9me2 与 CHH 甲基化共同负调控 *Ars2* 的表达^[105]。而毛果杨(*Populus trichocarpa*)受到干旱胁迫的信号后,其 DNA 甲基化水平会随之波动,进而改变许多干旱胁迫基因的表达模式^[106],同时组蛋白乙酰转移酶会被招募至耐旱基因 *NAC* 家族成员的启动子处,H3K9ac 富集会促进其表达^[103]。染色体重塑因子也参与植物胁迫响应。拟南芥受干旱胁迫后,SWI2/SNF2 染色体重塑因子 ATPaseBRM (BRAHNA)突变体耐性提

高^[107],SWI/SNF 核心组分 CHR12 作用于拟南芥使其瞬时生长停滞。Mlynárová 等^[34]在拟南芥中发现,SWI/SNF 重塑复合物可通过调节染色体结构来帮助拟南芥产生耐旱性。作物中 SWI/SNF 参与干旱响应的现象和调控机制逐渐被发现,如 Yang 等^[108]揭示了水稻中核基质组成蛋白 NMCP1 (nuclear matrix constituent protein 1)与 SWI/SNF 的染色质重构复合物 SWI3C 相互作用,而它们在干旱胁迫下对于抗旱性或根系生长相关的基因分别起到正调控和负调控的作用。

2.3.3 表观遗传修饰在调控植物耐盐中的作用

高盐条件会对植物产生渗透胁迫和离子胁迫,研究发现,盐胁迫通常与干旱胁迫伴随发生,耐盐性也是植物迫切需求改良的育种性状之一。Baek 等^[109]发现拟南芥 DNA 甲基化缺陷突变体 *met1-3* 对盐具有超敏性,原因是一个小 RNA 靶位点的大量胞嘧啶甲基化缺失,导致钠离子转运相关的高亲和性 K 转运蛋白 *AtHKT1* (high-affinity potassium transporter1)基因表达量升高。Dyachenko 等^[110]发现,在干旱和高盐胁迫下,冰叶日中花(*Mesembryanthemum crystallinum*)卫星 DNA 会出现超甲基化,可能参与调控植物光合模式从 C3 至 CAM 的转变,从而更适应环境。Wang 等^[111]研究表明,小麦(*Triticum aestivum*)耐盐品种 *SR3* 与亲本 *JN177* 的甲基化水平不同,但在盐胁迫后两品种的基因组甲基化水平都有所降低,*SR3* 背景下甲基化改变的体细胞在杂交诱导后表现出更强的耐盐性。Ogneva 等^[112]发现 DNA 甲基化抑制剂 5-氮杂胞苷(5-azadeoxycytidine, 5-AZ)处理过的水稻植株中,氧化应激有关的基因表达上调,耐盐性增强。Bharti 等^[113]发现过表达 *AtROS1* 基因的烟草(*Nicotiana tabacum*)中类黄酮和抗氧化相关基因的甲基化水平降低,转基因烟草盐耐受性增加。

受到盐胁迫时,组蛋白修饰也是植物响应产生过程中的重要因子。Duan 等^[114]发现拟南芥中 H3K4me3 去甲基酶 JMJ15 缺失的突变体对盐胁迫更加敏感,而 Sani 等^[115]结果表明拟南芥中低水平的 H3K27me3 会激活 *HKT1* 基因表达,其表达量急剧上升,控制根茎中的 Na^+ 浓度以抵抗盐胁迫。组蛋白去乙酰化有关的基因也参与调控植物对 ABA 和

盐的胁迫响应,如拟南芥组蛋白去乙酰化酶突变体 *hda-19* 表现出对 ABA 和盐胁迫高度敏感^[116]。此外,还有研究显示,组蛋白上一些不常见的修饰如类泛素化,会有抑制基因表达的作用^[117],受到干旱和盐胁迫刺激信号的植物会通过类泛素化相关蛋白增加抵抗能力^[118]。

2.3.4 表观遗传修饰在植物抗病机制中的作用

高等植物中的 DNA 甲基化能够帮助个体对生物胁迫做出响应,调控抗病性相关基因的表达,并具有保护基因完整性的作用^[119]。在免疫应答途径中, DNA 甲基化的调控机制具有一定的特异性^[82]。Yu 等^[120]揭示了拟南芥 RdDM 途径参与茉莉酸信号通路的正调节,能够对灰葡萄孢霉(*Botrytis cinerea*)和黄瓜枯萎菌(*Plectosphaerella cucumerina*)等死体营养性真菌产生抗性。大豆应对印度绿豆黄花叶病毒(mungbean yellow mosaic India virus, MYMIV)时,通过在基因间隔区进行 DNA 高甲基化修饰将其沉默^[121],来提高抗病性,但病毒互补链上出现的 AC5 基因会抑制甲基转移酶 DRM2,从而抑制植物通过高甲基化引起的抗病毒防卫反应^[122]。

DNA 去甲基化机制在植物抗病反应中也能起到重要的激活作用。拟南芥在受到病毒入侵时,去甲基化机制可激活 TEs 及重复序列中的抗病相关基因,参与抗病反应。例如抗病基因 *RMG1* 主动去甲基化过程增强了拟南芥对丁香假单胞菌(*Pseudomonas syringae*) DC3000 的免疫反应,其中接收病毒刺激的转录诱导和去甲基活动都依赖于去甲基化酶 ROS1 的活性^[120],而拟南芥抗性的遗传依赖于 RdDM 途径调控的非 CG 位点去甲基化^[123]。除此之外,AGO4 也具有介导植物抵抗丁香假单胞菌 DC3000 的作用,且独立于 RdDM 通路的其他组成部分^[124]。Geng 等^[125]在接种白粉菌(*Blumeria graminis*)的小麦中发现一些个体抗病性增强,研究发现这些植株的 CHH 甲基化水平降低, *AeGlu/PR2-like* 等防御基因的表达增强。烟草受病毒感染时,抗病基因相关的亮氨酸重复序列区域发生去甲基化,抗病基因表达增强^[126]。对表观遗传调节的深入理解将为选育和改良植物抗病品种提供理论依据^[120],例如水稻 *R* 基因 *Xa21G* 去甲基化能够使个体对白叶枯菌产生抗性,

并遗传给后代,产生抗病性增强的突变株系 *Line-2*,用 DNA 甲基化抑制剂 5-氮杂胞苷处理可增强水稻抗白叶枯病^[74]。在水稻响应白叶枯病反应中,除了 DNA 去甲基化参与以外,组蛋白去乙酰化酶 HDT701 直接与防御相关基因结合,上调其转录水平来增强水稻对白叶枯病菌的抗性^[75]; H3K27 去甲基化酶 JMJ705 通过激活防御调节因子参与提高水稻对白叶枯病菌的抗性, JMJ704 则参与 H3K4me2/3 去甲基化反应,从而抑制负防御调节因子,同样帮助植物抵抗白叶枯病菌^[76]。Lee 等^[127]和 Berr 等^[128]发现,在拟南芥对真菌病原体的抵抗中,组蛋白甲基转移酶 SDG8(SET domain group 8)和 SDG25(SET domain group 25)通过调节 H3K4me 和 H3K36me 水平来激活免疫所需的病菌抵御基因的表达;另一个调节 H3K4me 的甲基转移酶 ATXR7 则参与抵抗真菌病原体拟南芥霜霉病菌 *Emwa1*^[129]。Zhou 等^[130]在拟南芥中鉴定出了酵母组蛋白去乙酰化酶 HDA19。*HDA19* 可由病原菌链格孢菌(*Alternaria brassicicola*)诱导表达,其过表达会降低拟南芥基因组的组蛋白乙酰化水平,并增加其对链格孢菌的抗性。玉米圆斑病菌(*Cochiobolus carbonum*)感染玉米后,病菌产生的 HC 毒素(HC-toxin)将抑制植株中的去乙酰化酶 HDAC,植株组蛋白乙酰化水平降低并表现出对此病原菌更强的抗性^[131]。Shi 等^[132]发现甜橙对柑橘亚洲韧皮杆菌(*Liberbacter asiaticum/jagoueix*)侵染的响应可能受到组蛋白乙酰转移酶 1 基因(*CsHAC1*)和其互作蛋白的调控。此外,相关基因的过度表达也会产生一定的影响,例如 *HDA19* 的过表达会导致拟南芥子叶和叶片异常^[133]、开花延迟和育性降低^[134,135]等表型。

通过改变表观修饰可以调控抗病基因的表达,具有应用于作物抗病性改良育种的潜力。Deng 等^[136]在水稻中发现了包含一组编码核苷酸结合富亮氨酸重复受体(nucleotide-binding domain leucine-rich repeat containing, NLR)的 *Pigm* 基因座,使水稻对稻瘟病菌具有持久抗性且不影响产量,这两个性状间是通过成对拮抗 NLR 受体从而受到严格的表观遗传机制调控,利用 *Pigm* 培育的新水稻优良品种(龙两优 3189)种植在不同地点均表现出较高的抗瘟性和产量。

非编码 RNA 也是植物响应病原菌反应的重要

参与者。Navarro 等^[137]首次发现拟南芥 miR393 通过靶向生长素受体 TIR1、ABF2 和 ABF3 调节生长素信号通路,使植物增强了对丁香假单胞菌 DC3000 的基础抗性。Katiyar-Agarwal 等^[138]发现致病菌假单胞菌侵染拟南芥后,诱导出的拟南芥内源分子 na-siRNA ATGB2 可调节抗病基因 *RPS2* 的表达。烟草和小麦只有在低温 16°C 的条件下才会感染中国小麦花叶病毒(Chinese wheat mosaic virus, CWMV), Andika 等^[139]研究发现,在高温环境中,烟草 RNA 聚合酶 RDR6 蛋白(RNA-dependent RNA polymerase 6, NbRDR6)在根部促进 CWMV siRNAs 的生成以抑制 CWMV 积累。

2.4 表观遗传修饰在植物杂种优势现象中的作用

杂种优势(heterosis)是杂交子代优势表型突出的现象,是作物育种中需要特别关注的因素。这些表型包括植物的生长力、抗逆性、果实产量和质量等,是能够为人类带来更好农业生产收益的表型,表观遗传修饰是杂种优势现象的关键决定因素之一。相比于染色体加倍,杂交更能引起 DNA 甲基化模式重新整合或编排^[140,141],而这种亲本系之间的基因座特异性表观遗传特征可以直接或间接触发拟南芥杂种优势的形成,与基因组序列变化无关^[142]。对高粱(*Sorghum bicolor*)^[143]、杉木(*Cunninghamia lanceolata*)^[144]和籼稻(*Oryza sativa*, subsp. *indica*)^[145]的研究发现,在亲本与杂交种之间,特异位点的甲基化变异大于 DNA 序列变异,同时杂交前亲本间的表观遗传变异也可为育种提供新的资源。Seifert 等^[146]对 21 个玉米亲本自交系的小 RNA 文库测序表明,ha-sRNAs 可靶向调控表观遗传修饰标记,最终影响杂交玉米的表型。DNA 甲基化的从头合成途径 RdDM 会参与杂交种 F₁ 等位基因表达的调控,在拟南芥和水稻杂交种中都发现 siRNA 对杂种优势的表型有重要作用^[147,148]。Barber 等^[149]对玉米的研究表明,可能有另一套 DNA 甲基化修饰,同样起作用但不依赖于 RdDM 途径。siRNA 在不同物种甚至品系之间的表达水平都有较大的差异,双亲转座子的区域不同也会导致 siRNA 的变化。Ng 等^[150]发现,杂交种与其亲本之间的差异能够引起等位基因表达模

式的改变,并影响基因组的稳定性。此外,非加性 miRNA 常与亲本和杂种 F₁ 之间的差异表达关系密切^[151,152],且因亲本间的亲缘关系远近不同 miRNA 和 siRNA 的表达模式上也会出现差异^[153]。

组蛋白修饰对杂种优势也有一定的作用。Ha 等^[154]研究发现,拟南芥中生物钟调控基因 *CCA* 和 *LHY* 启动子区域的 H3K9ac 和 H3K4me2 修饰发生改变,影响了光合作用和淀粉代谢相关基因的表达,使杂种后代表现出生长优势。Wang 等^[155]对人工拟南芥异源四倍体的研究也发现, *FLC* 基因启动子区域出现了一系列的组蛋白修饰变化,例如 H3K9 乙酰化和 H3K4me3 水平提高、H3K9me3 降低,使得四倍体表现出明显的开花延迟。He 等^[151]和 Moghaddam 等^[156]通过进一步研究发现,不同生态型和亚种中的 H3K4me3 和 H3K27me3 水平有较大的差异,拟南芥和水稻各自的杂交后代中分别表现出加性和非加性的作用模式。对于各种表观遗传修饰在杂种优势中的作用、机制的研究有助于人们深入理解杂交与进化的关系,为利用杂交培育驯化新品种提供了有效途径。

3 可塑性和遗传性使表观遗传修饰有望应用于作物改良育种

如果说 DNA 信息是遗传密码,那么表观遗传修饰就是 DNA 的外加锁,这些锁的钥匙通常不止一把,其中很多受到生物体外界环境的影响。尽管表观遗传修饰种类多样,但它们共同的作用都是尽可能地帮助生物体适应环境并更好的生存。这些锁可以灵活精巧地打开或关闭,影响 DNA 密码的读取方式、读取时间以及读取的程度,并且传递给子代。得到表观遗传修饰的子代既能够获取上一代的生存经验,同时依然具有控制锁开关的能力。因此,掌握密码锁的钥匙,即表观遗传修饰在植物特定表型调控中的机制和规律,提供了新的具有更广泛调控手段的改良育种思路。表观遗传修饰的类型和其产生、维持、调控等机制在植物中具有一定的共性,在植物个体层面上还具有组织特异性、发育阶段特异性等;同时在不同的植物种属背景中具有针对生命活动的特异性调控机制。当植物的亲缘关系相近、调控机

制相似或具有相同特征的表观修饰时,模式植物的表观调控机制具有一定的参考性和导向性。这些优势特征有利于人们通过靶向诱导等方式培育优良的农作物品种,改善农业生产。

3.1 表观遗传修饰在植物中的胁迫跨代记忆

表观遗传修饰具有遗传稳定性,但相对于传统的遗传信息来说,更能对环境胁迫做出反应,具有一定的可塑性来应对环境改变。有研究表明 DNA 甲基化修饰改变在世代胁迫中产生稳定的表型改变,在生物胁迫下,这些改变包括 DNA 甲基化修饰的模式和水平。在多种植物中,即使后代没有受到胁迫,但还是有可能延续亲本应对逆境胁迫做出的表观遗传修饰改变^[157]。这样的延续可伴随着有丝分裂和减数分裂进行遗传,分别称为“体细胞胁迫记忆”和“胁迫跨代记忆”^[158]。Liu 等^[49]研究表明番茄受 DNA 去甲基化酶 DMLs 调控,与花、果实相关的表型会随世代的增加而积累。水稻受到干旱诱导后,产生了适应干旱的非随机 DNA 甲基化突变,有很大比例的后代保持了这种改变的 DNA 甲基化状态。Zheng 等^[92]基于一组干旱响应基因进行了分析,其结果也从机制上体现了它们的 DNA 甲基化模式受到多代干旱的影响。Mathieu 等^[159]在拟南芥胁迫跨代记忆研究中发现,起到维持遗传稳定中心作用的是 CG 类型的 DNA 甲基化。同时也存在这种胁迫记忆消失的现象,不再长期受到某胁迫后,植物将移除相应的表观遗传修饰以获取更高的环境适应性^[160]。另有研究表明,组蛋白修饰等其他类型的表观遗传修饰在有丝分裂中也可以一定程度上稳定遗传,并且可能在调节植物对环境条件和发育的反应中起关键作用^[161]。环境胁迫下的表观遗传修饰改变及其遗传稳定性对于农作物品种优化十分重要,使植物体更好地适应环境的表观遗传修饰是否能稳定遗传,以及能否在环境再度发生改变时产生新的改变、以适应新的环境,仍有待进一步研究。

3.2 表观遗传修饰在植物中的保守性

表观遗传修饰在不同物种之间存在一定的保守性,一些植物中相对成熟的研究成果可为相关作物的表观遗传研究和改良育种提供参考。不同物种间

表观遗传修饰的保守性首先与植物中普遍存在的 TEs 相关。TEs 是 DNA 甲基化的调控对象热点区,越来越多的研究表明,植物表型的产生和受到胁迫后的环境适应性改变与基于 TEs 的基因多态性相关^[162]。尽管不同植物的 TE 含量差异很大,但各物种中 TE 都占基因组序列的重要组成部分,因此 TE 成为决定表观遗传修饰保守性的基础条件之一。不同物种之间的表观遗传修饰类型和调控机制也具有保守性,单子叶植物水稻和双子叶植物拟南芥中,其胚乳与最初的胚相比都呈现低甲基化状态。Zemach 等^[11]发现去甲基化活动机制可能具有共同的进化起源,这在一定程度上提示该过程在单子叶植物和双子叶植物之间可能是保守的。在亲缘关系相近的植物中,表观遗传修饰的机制具相对更强的保守性。如番茄果实成熟过程中, DNA 去甲基化反应起到了重要的作用,回顾一系列在番茄成熟中受 DNA 甲基化调控的基因,其中很多基因的发现都来自于对模式植物拟南芥 DNA 甲基转移酶的序列同源性筛选。将果实成熟期间基因组去甲基化机制的调控应用于番茄优良品种的培育,是一种新颖的策略,可用于改善缺乏遗传多样性品种的农艺性状^[163]。而番茄作为研究肉质果实发育的模式生物,其表观遗传修饰的研究成果又将为其他植物的相关探究提供参考^[164,165]。因此,选取典型作物探究与重要农艺性状有关的表观遗传机制,可帮助人们在与其存在亲缘关系植物中发现潜在的表观遗传作用。

从全基因组的 DNA 甲基化修饰情况分析,甲基化差异区域(differentially methylated regions, DMRs)和单甲基化多样性位点(single methylation polymorphism, SMPs)与植物表型都有显著的相关性,说明 DNA 甲基化位点可作为稳定的表观遗传标记。在基因组亲缘关系相近的植物中,甲基化的分布和程度具有相似性,其从头合成和维持途径在物种间也具有保守性,这为探究表观修饰参与各物种基因表达调控机制的关联性提供了基础。Lin 等^[163]进行的表观全基因组关联分析(epigenome-wide association study, EWAS)可将 DNA 甲基化变异与植物体各层面的性状对应并分析,有望探究出具有关联性和参考性的机制,以应用于植物生长发育的全面研究。应用 EWAS 分析, Ong-Abdullah 等^[69]在油棕中发现一

种水稻的 LINE 类反转座子 *Karma* 低甲基化, 导致油棕形成厚壳无性系, 严重影响生产。

3.3 表观遗传变异模拟模型的初步应用

Morrell 等^[166]建立了一种表观遗传变异模拟模型。该模型基于现有的表观遗传调节机制, 整合表观遗传标记和目标生理过程, 通过模拟变异, 评估和量化它们对植物表型的影响, 预测某种/些表观遗传变异对各种环境情景下可能出现的性状进行量化, 并获得这些性状的动态变化。该模型在番茄成熟代谢物预测中取得了初步的成果。Liu^[49]等通过对番茄基因组 DNA 甲基化、基因表达和代谢之间的相互作用进行定量建模, 精确地模拟了野生型和 RNAi DML2 敲除型果实中 *NOR* 和 *PSYI* 启动子的甲基化水平、*NOR* 和 *PSYI* 基因表达水平, 以及番茄成熟过程中关键代谢物番茄红素的积累。在多种植物中都存在表观修饰在遗传过程中出现的变异能够产生新的表型, 由此发现了一些新的“表观等位基因”。例如无色不成熟基因座、甜瓜性别决定^[167]、水稻植株矮化^[168]、坏 *Karma* 导致的低油棕^[69], 以及番茄果实中维生素 E 含量等, 也都是由表观遗传变异引起^[53]。基于对不同类型表观修饰的研究, 也可根据分析不同序列环境下的表观遗传修饰水平、比较表观遗传学研究等方法进行建模, 对新的表观遗传变异的产生、表观变异导致的新表型和表型对植物生存的作用等方面做出预测。

虽然这种模型反馈对于开发模型驱动的育种方法至关重要, 但在具体实践中, 还有很多因素需要考虑, 如植物不同的繁殖方式等。因为繁殖方式(无性繁殖或有性繁殖)是引发表观遗传变异的重要途径之一, 故培育对环境变化具有足够表观遗传响应的作物品种时, 也需要考虑到作物的繁殖方式对后代表观遗传变异的遗传性和环境适应性产生的影响^[165]。

4 结语与展望

具有遗传稳定性和可塑性的表观遗传修饰在调控植物的生长发育中起到了至关重要的作用, 在作物的改良和育种方面具有很大的潜质。目前, 植物

表观遗传学研究已经拓展到作物重要性状的调控机理, 如表观遗传修饰在番茄果实成熟中的作用, DNA 甲基化在水稻产量调控中的突破等研究成果。表观遗传调控因子可控制多个相关基因的表达, 使得复杂的数量性状转变为单基因控制的质量性状, 从而简化育种过程, 大大提高育种效率, 显现出表观遗传在复杂数量性状分子育种中的巨大潜力。然而, 将表观遗传学用于作物改良必须解决如下问题: (1)掌握植物表观遗传变异产生的机制。深入解析物种的表观遗传变异水平与外部环境、内部基因组环境等因素影响表观遗传变异的机制, 明确杂交、无性繁殖和组织培养等植物育种和农业中的常规做法对表观遗传变异产生的影响。(2)开发可定向改变表观遗传修饰的技术。开发并应用表观遗传基因编辑等技术, 为通过重塑植物表观遗传修饰来改变植物性状提供可能, 实现将表观遗传修饰和调控机制应用到作物改良和育种中等可操作性。(3)明确植物表观遗传修饰在作物育种中的应用范围。虽然研究成果显示表观遗传修饰广泛调节着植物的重要性状, 如提高作物在生物和非生物环境胁迫中的耐受性, 以拓宽生态幅进行广泛种植; 促使植物提早开花或打破休眠等, 增强作物的经济优势, 包括产量、品质和生长周期等。但表观遗传修饰对于作物表型的影响程度和可应用程度仍无法预测, 表观遗传变异模拟模型的建立和探索有望加快这一进程。(4)充分了解作物改良育种应用中表观遗传变异的稳定性和可遗传性。因为作物繁殖方式多种多样, 可利用的表观遗传修饰在有丝分裂、减数分裂中的遗传稳定性如何, 多代后的表观遗传信息稳定性能否满足改良和育种需求, 如何稳定益于农业生产的表观遗传修饰等都是需要考虑的问题。

参考文献(References):

- [1] Jiang J, Qian Q, Ma BJ, Gao ZY. Epigenetic variation and its application in crop improvement. *Hereditas (Beijing)*, 2014, 36(5): 469–475.
江静, 钱前, 马伯军, 高振宇. 表观遗传变异及其在作物改良中的应用. *遗传*, 2014, 36(5): 469–475. [DOI]
- [2] Zhang PY, Wang JG, Geng YP, Dai JR, Zhong Y, Chen ZZ, Zhu K, Wang XZ, Chen SY. MSAP-based analysis

- of DNA methylation diversity in tobacco exposed to different environments and at different development phases. *Biochem Syst Ecol*, 2015, 62: 249–260. [DOI]
- [3] Law JA, Jacobsen SE. Establishing, maintaining and modifying DNA methylation patterns in plants and animals. *Nat Rev Genet*, 2010, 11(3): 204–220. [DOI]
- [4] Zhang HM, Lang ZB, Zhu JK. Dynamics and function of DNA methylation in plants. *Nat Rev Mol Cell Biol*, 2018, 19(8): 489–506. [DOI]
- [5] Tirnaz S, Batley J. DNA methylation: toward crop disease resistance improvement. *Trends Plant Sci*, 2019, 24(12): 1137–1150. [DOI]
- [6] Lei MG, Zhang HM, Julian R, Tang K, Xie SJ, Zhu JK. Regulatory link between DNA methylation and active demethylation in *Arabidopsis*. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2015, 112(11): 3553–3557. [DOI]
- [7] Aquino EM, Benton MC, Haupt LM, Sutherland HG, Griffiths LR, Lea RA. Current understanding of DNA methylation and age-related disease. *OBM Genet*, 2018, 2(2): doi:10.21926/obm.genet.1802016. [DOI]
- [8] Soppe WJ, Jacobsen SE, Alonso-Blanco C, Jackson JP, Kakutani T, Koornneef M, Peeters AJ. The late flowering phenotype of *fwa* mutants is caused by gain-of-function epigenetic alleles of a homeodomain gene. *Mol Cell*, 2000, 6(4): 791–802. [DOI]
- [9] Jiao YL, Deng XW. A genome-wide transcriptional activity survey of rice transposable element-related genes. *Genome Biol*, 2007, 8(2): R28. [DOI]
- [10] Schnable PS, Ware D, Fulton RS, Stein JC, Wei FS, Pasternak S, Liang CZ, Zhang JW, Fulton L, Graves TA, Minx P, Reily AD, Courtney L, Kruchowski SS, Tomlinson C, Strong C, Delehaunty K, Fronick C, Courtney B, Rock SM, Belter E, Du FY, Kim K, Abbott RM, Cotton M, Levy A, Marchetto P, Ochoa K, Jackson SM, Gillam B, Chen WZ, Yan L, Higginbotham J, Cardenas M, Waligorski J, Applebaum E, Phelps L, Falcone J, Kanchi K, Thane T, Scimone A, Thane N, Henke J, Wang T, Ruppert J, Shah N, Rotter K, Hodges J, Ingenthron E, Cordes M, Kohlberg S, Sgro J, Delgado B, Mead K, Chinwalla A, Leonard S, Crouse K, Collura K, Kudrna D, Currie J, He RF, Angelova A, Rajasekar S, Mueller T, Lomeli R, Scara G, Ko A, Delaney K, Wissotski M, Lopez G, Campos D, Braidotti M, Ashley E, Golser W, Kim H, Lee S, Lin JK, Dujmic Z, Kim W, Talag J, Zuccolo A, Fan CZ, Sebastian A, Kramer M, Spiegel L, Nascimento L, Zutavern T, Miller B, Ambroise C, Muller S, Spooner W, Narechania A, Ren LY, Wei S, Kumari S, Faga B, Levy MJ, McMahan L, Van Buren P, Vaughn MW, Ying K, Yeh CT, Emrich SJ, Jia Y, Kalyanaraman A, Hsia AP, Barbazuk WB, Baucom RS, Brutnell TP, Carpita NC, Chaparro C, Chia JM, Deragon JM, Estill JC, Fu Y, Jeddeloh JA, Han YJ, Lee H, Li PH, Lisch DR, Liu SZ, Liu ZJ, Nagel DH, McCann MC, SanMiguel P, Myers AM, Nettleton D, Nguyen J, Penning BW, Ponnala L, Schneider KL, Schwartz DC, Sharma A, Soderlund C, Springer NM, Sun Q, Wang H, Waterman M, Westerman R, Wolfgruber TK, Yang LX, Yu Y, Zhang LF, Zhou SG, Zhu QH, Bennetzen JL, Dawe RK, Jiang JM, Jiang N, Presting GG, Wessler SR, Aluru S, Martienssen RA, Clifton SW, McCombie WR, Wing RA, Wilson RK. The B73 maize genome: complexity, diversity, and dynamics. *Science*, 2009, 326(5956): 1112–1115. [DOI]
- [11] Zemach A, Kim MY, Silva P, Rodrigues JA, Dotson B, Brooks MD, Zilberman D. Local DNA hypomethylation activates genes in rice endosperm. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2010, 107(43): 18729–18734. [DOI]
- [12] Zemach A, McDaniel IE, Silva P, Zilberman D. Genome-wide evolutionary analysis of eukaryotic DNA methylation. *Science*, 2010, 328(5980): 916–919. [DOI]
- [13] Cho J. Transposon-derived non-coding RNAs and their function in plants. *Front Plant Sci*, 2018, 9: 600. [DOI]
- [14] Perrone A, Martinelli F. Plant stress biology in epigenomic era. *Plant Sci*, 2020, 294: 110376. [DOI]
- [15] Matsunaga S. Junk DNA promotes sex chromosome evolution. *Heredity (Edinb)*, 2009, 102(6): 525–526. [DOI]
- [16] Ito H, Yoshida T, Tsukahara S, Kawabe A. Evolution of the *ONSEN* retrotransposon family activated upon heat stress in *Brassicaceae*. *Gene*, 2013, 518(2): 256–261. [DOI]
- [17] Ito H, Kim JM, Matsunaga W, Saze H, Matsui A, Endo TA, Harukawa Y, Takagi H, Yaegashi H, Masuta Y, Masuda S, Ishida J, Tanaka M, Takahashi S, Morosawa T, Toyoda T, Kakutani T, Kato A, Seki M. A stress-activated transposon in *Arabidopsis* induces trans-generational abscisic acid insensitivity. *Sci Rep*, 2016, 6: 23181. [DOI]
- [18] Schmitz RJ, Schultz MD, Urich MA, Nery JR, Pelizzola M, Libiger O, Alix A, Mccosh RB, Chen HM, Schork NJ, Ecker JR. Patterns of population epigenomic diversity. *Nature*, 2013, 495(7440): 193–198. [DOI]
- [19] Wang XT, Zhang ZB, Fu TS, Hu LJ, Xu CM, Gong L, Wendel JF, Liu B. Gene-body CG methylation and

- divergent expression of duplicate genes in rice. *Sci Rep*, 2017, 7(1): 2675. [DOI]
- [20] Do Kim K, El Baidouri M, Abernathy B, Iwata-Otsubo A, Chavarro C, Gonzales M, Libault M, Grimwood J, Jackson SA. A comparative epigenomic analysis of polyploidy-derived genes in soybean and common bean. *Plant Physiol*, 2015, 168(4): 1433–1447. [DOI]
- [21] González RM, Ricardi MM, Iusem ND. Atypical epigenetic mark in an atypical location: cytosine methylation at asymmetric (CNN) sites within the body of a non-repetitive tomato gene. *BMC Plant Biol*, 2011, 11(1): 94. [DOI]
- [22] Richard MMS, Gratias A, Thareau V, Do Kim K, Balzergue S, Joets J, Jackson SA, Geffroy V. Genomic and epigenomic immunity in common bean: the unusual features of NB-LRR gene family. *DNA Res*, 2018, 25(2): 161–172. [DOI]
- [23] Peterson CL, Laniel MA. Histones and histone modifications. *Curr Biol*, 2004, 14(14): R546–R551. [DOI]
- [24] Jambhekar A, Dhall A, Shi Y. Roles and regulation of histone methylation in animal development. *Nat Rev Mol Cell Biol*, 2019, 20(10): 625–641. [DOI]
- [25] Jiang XX, Li XY, Ma Y, Müller-Xing R, Xing Q. Research progress of epigenetic regulatory gene *CLF* in morphogenesis of plant organs. *Soyb Bull*, 2020, 3: (3): 33–39, 45.
姜晓旭, 李晓屿, 马瑶, Müller-Xing R, 邢倩. 表观遗传调控基因 *CLF* 在植物器官形态建成的研究进展. 大豆科技, 2020, (3): 33–39, 45. [DOI]
- [26] Lopez-Vernaza M, Yang SX, Muller R, Thorpe F, de Leau E, Goodrich J. Antagonistic roles of *SEPALLATA3*, *FT* and *FLC* genes as targets of the polycomb group gene *CURLY LEAF*. *PLoS One*, 2012, 7(2): e30715. [DOI]
- [27] Bian SM, Li J, Tian G, Cui YH, Hou YM, Qiu WD. Combinatorial regulation of CLF and SDG8 during *Arabidopsis* shoot branching. *Acta Physiol Plant*, 2016, 38(7): 1–11. [DOI]
- [28] Mandel T, Moreau F, Kutsher Y, Fletcher JC, Carles CC, Eshed Williams L. The ERECTA receptor kinase regulates *Arabidopsis* shoot apical meristem size, phyllotaxy and floral meristem identity. *Development*, 2014, 141(4): 830–841. [DOI]
- [29] Park EY, Tsuyuki KM, Hu FL, Lee J, Jeong J. PRC2-mediated H3K27me3 contributes to transcriptional regulation of FIT-dependent iron deficiency response. *Front Plant Sci*, 2019, 10: 627. [DOI]
- [30] Zhang XY, Bernatavichute YV, Cokus S, Pellegrini M, Jacobsen SE. Genome-wide analysis of mono-, di- and trimethylation of histone H3 lysine 4 in *Arabidopsis thaliana*. *Genome Biol*, 2009, 10(6): R62. [DOI]
- [31] Minow MAA, Colasanti J. Does variable epigenetic inheritance fuel plant evolution? *Genome*, 2020, 63(5): 253–262. [DOI]
- [32] Vignali M, Hassan AH, Neely KE, Workman JL. ATP-dependent chromatin-remodeling complexes. *Mol Cell Biol*, 2000, 20(6): 1899–1910. [DOI]
- [33] Hota SK, Bruneau BG. ATP-dependent chromatin remodeling during mammalian development. *Development*, 2016, 143(16): 2882–2897. [DOI]
- [34] Mlynárová L, Nap JP, Bisseling T. The SWI/SNF chromatin-remodeling gene *AtCHR12* mediates temporary growth arrest in *Arabidopsis thaliana* upon perceiving environmental stress. *Plant J*, 2007, 51(5): 874–885. [DOI]
- [35] Wang RX, Xu JH. Genomic DNA methylation and histone methylation. *Hereditas (Beijing)*, 2014, 36(3): 191–199.
王瑞娴, 徐建红. 基因组 DNA 甲基化及组蛋白甲基化. 遗传, 2014, 36(3): 191–199. [DOI]
- [36] Zhang SF, Li XR, Sun CB, He YK. Epigenetics of plant vernalization regulated by non-coding RNAs. *Hereditas (Beijing)*, 2012, 34(7): 829–834.
张绍峰, 李晓荣, 孙传宝, 何玉科. 植物非编码 RNA 调控春化作用的表现遗传. 遗传, 2012, 34(7): 829–834. [DOI]
- [37] Pajoro A, Severing E, Angenent GC, Immink RGH. Histone H3 lysine 36 methylation affects temperature-induced alternative splicing and flowering in plants. *Genome Biol*, 2017, 18(1): 102. [DOI]
- [38] Kim SY, Park BS, Kwon SJ, Kim J, Lim MH, Park YD, Kim DY, Suh SC, Jin YM, Ahn JH, Lee YH. Delayed flowering time in *Arabidopsis* and *Brassica rapa* by the overexpression of FLOWERING LOCUS C (FLC) homologs isolated from Chinese cabbage (*Brassica rapa* L.: ssp. *pekinensis*). *Plant Cell Rep*, 2007, 26(3): 327–336. [DOI]
- [39] Lin SI, Wang JG, Poon SY, Su CL, Wang SS, Chiou TJ. Differential regulation of FLOWERING LOCUS C expression by vernalization in cabbage and *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, 2005, 137(3): 1037–1048. [DOI]
- [40] Shen X, Chen XH, Xu XP, Huo W, Li XF, Jiang MQ, Zhang J, Lin YL, Lai ZX. Genome-wide identification

- and expression analysis of SDG gene family during early somatic embryogenesis in *Dimocarpus longan* Lour. *Chin J of Trop Crop*, 2019, 40(10): 1889–1901.
- 申序, 陈晓慧, 徐小萍, 霍雯, 李晓斐, 蒋梦琦, 张婧, 林玉玲, 赖钟雄. 龙眼体细胞胚胎发生早期SDG基因家族的全基因组鉴定与表达分析. *热带作物学报*, 2019, 40(10): 1889–1901. [DOI]
- [41] Shafiq S, Berr A, Shen WH. Combinatorial functions of diverse histone methylations in *Arabidopsis thaliana* flowering time regulation. *New Phytol*, 2014, 201(1): 312–322. [DOI]
- [42] Liu KP, Yu Y, Dong AW, Shen WH. SET DOMAIN GROUP701 encodes a H3K4-methyltransferase and regulates multiple key processes of rice plant development. *New Phytol*, 2017, 215(2): 609–623. [DOI]
- [43] Springer NM. Epigenetics and crop improvement. *Trends Genet*, 2013, 29(4): 241–247. [DOI]
- [44] Liu B, Wei G, Shi JL, Jin J, Shen T, Ni T, Shen WH, Yu Y, Dong AW. SET DOMAIN GROUP 708, a histone H3 lysine 36-specific methyltransferase, controls flowering time in rice (*Oryza sativa*). *New Phytol*, 2016, 210(2): 577–588. [DOI]
- [45] Sang Q, Pajaro A, Sun HQ, Song BX, Yang X, Stolze SC, Andrés F, Schneeberger K, Nakagami H, Coupland G. Mutagenesis of a quintuple mutant impaired in environmental responses reveals roles for *CHROMATIN REMODELING4* in the *Arabidopsis* floral transition. *Plant Cell*, 2020, 32(5): 1479–1500. [DOI]
- [46] Teyssier E, Bernacchia G, Maury S, How Kit A, Stammitti-Bert L, Rolin D, Gallusci P. Tissue dependent variations of DNA methylation and endoreduplication levels during tomato fruit development and ripening. *Planta*, 2008, 228(3): 391–399. [DOI]
- [47] Shen Y, Conde E Silva N, Audonnet L, Servet C, Wei W, Zhou DX. Over-expression of histone H3K4 demethylase gene *JMJ15* enhances salt tolerance in *Arabidopsis*. *Front Plant Sci*, 2014, 5: 290. [DOI]
- [48] Yao MQ, Chen WW, Kong JH, Zhang XL, Shi NN, Zhong SL, Ma P, Gallusci P, Jackson S, Liu YL, Hong YG. *METHYLTRANSFERASE1* and ripening modulate vivipary during tomato fruit development. *Plant Physiol*, 2020, 183(4): 1883–1897. [DOI]
- [49] Liu RE, How-Kit A, Stammitti L, Teyssier E, Rolin D, Mortain-Bertrand A, Halle S, Liu MC, Kong JH, Wu CQ, Degraeve-Guibault C, Chapman NH, Maucourt M, Hodgman TC, Tost J, Bouzayen M, Hong YG, Seymour GB, Giovannoni JJ, Gallusci P. A DEMETER-like DNA demethylase governs tomato fruit ripening. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2015, 112(34): 10804–10809. [DOI]
- [50] Lang ZB, Wang YH, Tang K, Tang DG, Datsenka T, Cheng JF, Zhang YJ, Handa AK, Zhu JK. Critical roles of DNA demethylation in the activation of ripening-induced genes and inhibition of ripening-repressed genes in tomato fruit. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2017, 114(22): E4511–E4519. [DOI]
- [51] Huang H, Liu RE, Niu QF, Tang K, Zhang B, Zhang H, Chen KS, Zhu JK, Lang ZB. Global increase in DNA methylation during orange fruit development and ripening. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2019, 116(4): 1430–1436. [DOI]
- [52] Cheng JF, Niu QF, Zhang B, Chen KS, Yang RH, Zhu JK, Zhang YJ, Lang ZB. Downregulation of RdDM during strawberry fruit ripening. *Genome Biol*, 2018, 19(1): 212. [DOI]
- [53] Quadrana L, Almeida J, Asís R, Duffy T, Dominguez PG, Bermúdez L, Conti G, Corrêa da Silva JV, Peralta IE, Colot V, Asurmendi S, Fernie AR, Rossi M, Carrari F. Natural occurring epialleles determine vitamin E accumulation in tomato fruits. *Nat Commun*, 2014, 5: 3027. [DOI]
- [54] Guo JE, Hu ZL, Zhu MK, Li FF, Zhu ZG, Lu Y, Chen GP. The tomato histone deacetylase SIHDA1 contributes to the repression of fruit ripening and carotenoid accumulation. *Sci Rep*, 2017, 7(1): 7930. [DOI]
- [55] Han YC, Kuang JF, Chen JY, Liu XC, Xiao YY, Fu CC, Wang JN, Wu KQ, Lu WJ. Banana transcription factor MaERF11 recruits histone deacetylase MaHDA1 and represses the expression of MaACO1 and expansins during fruit ripening. *Plant Physiol*, 2016, 171(2): 1070–1084. [DOI]
- [56] Li ZW, Jiang GX, Liu XC, Ding XC, Zhang DD, Wang XW, Zhou YJ, Yan HL, Li TT, Wu KQ, Jiang YM, Duan XW. Histone demethylase SIJM6 promotes fruit ripening by removing H3K27 methylation of ripening-related genes in tomato. *New Phytol*, 2020, 227(4): 1138–1156. [DOI]
- [57] Nie WF, Lei MG, Zhang MX, Tang K, Huang H, Zhang CJ, Miki D, Liu P, Yang Y, Wang XG, Zhang H, Lang ZB, Liu N, Xu XC, Yelagandula R, Zhang HM, Wang ZD, Chai XQ, Andreucci A, Yu JQ, Berger F, Lozano-Duran R, Zhu JK. Histone acetylation recruits the SWR1 complex to regulate active DNA demethylation in *Arabidopsis*. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2019, 116(33): 16641–16650. [DOI]

- [58] Yelagandula R, Stroud H, Holec S, Zhou KD, Feng SH, Zhong XH, Muthurajan UM, Nie X, Kawashima T, Groth M, Luger K, Jacobsen SE, Berger F. The histone variant H2A.W defines heterochromatin and promotes chromatin condensation in *Arabidopsis*. *Cell*, 2014, 158(1): 98–109. [DOI]
- [59] Yang XD, Zhang XL, Yang YX, Zhang H, Zhu WM, Nie WF. The histone variant SI_H2A.Z regulates carotenoid biosynthesis and gene expression during tomato fruit ripening. *Hortic Res*, 2021, 8(1): 85. [DOI]
- [60] Gallusci P, Hodgman C, Teyssier E, Seymour GB. DNA methylation and chromatin regulation during fleshy fruit development and ripening. *Front Plant Sci*, 2016, 7: 807. [DOI]
- [61] Zhang XQ, Sun J, Cao XF, Song XW. Epigenetic mutation of RAV6 affects leaf angle and seed size in rice. *Plant Physiol*, 2015, 169(3): 2118–2128. [DOI]
- [62] Xu L, Yuan K, Yuan M, Meng XB, Chen M, Wu JG, Li JY, Qi YJ. Regulation of rice tillering by RNA-directed DNA methylation at miniature inverted-repeat transposable elements. *Mol Plant*, 2020, 13(6): 851–863. [DOI]
- [63] Chen M, Lin JY, Hur J, Pelletier JM, Baden R, Pellegrini M, Harada JJ, Goldberg RB. Seed genome hypomethylated regions are enriched in transcription factor genes. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2018, 115(35): E8315–E8322. [DOI]
- [64] Lin JY, Le BH, Chen M, Henry KF, Hur J, Hsieh TF, Chen PY, Pelletier JM, Pellegrini M, Fischer RL, Harada JJ, Goldberg RB. Similarity between soybean and *Arabidopsis* seed methylomes and loss of non-CG methylation does not affect seed development. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2017, 114(45): E9730–E9739. [DOI]
- [65] Liu JX, Wu XB, Yao XF, Yu R, Larkin PJ, Liu CM. Mutations in the DNA demethylase OsROS1 result in a thickened aleurone and improved nutritional value in rice grains. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2018, 115(44): 11327–11332. [DOI]
- [66] Rajkumar MS, Gupta K, Khemka NK, Garg R, Jain M. DNA methylation reprogramming during seed development and its functional relevance in seed size/weight determination in chickpea. *Commun Biol*, 2020, 3(1): 340. [DOI]
- [67] Telias A, Lin-Wang K, Stevenson DE, Cooney JM, Hellens RP, Allan AC, Hoover EE, Bradeen JM. Apple skin patterning is associated with differential expression of *MYB10*. *BMC Plant Biol*, 2011, 11: 93. [DOI]
- [68] Qian MJ, Sun YW, Allan AC, Teng YW, Zhang D. The red sport of ‘Zaosu’ pear and its red-striped pigmentation pattern are associated with demethylation of the *PyMYB10* promoter. *Phytochemistry*, 2014, 107: 16–23. [DOI]
- [69] Ong-Abdullah M, Ordway JM, Jiang N, Ooi SE, Kok SY, Sarpan N, Azimi N, Hashim AT, Ishak Z, Rosli SK, Malike FA, Bakar NAA, Marjuni M, Abdullah N, Yaakub Z, Amiruddin MD, Nookiah R, Singh R, Low ETL, Chan KL, Azizi N, Smith SW, Bacher B, Budiman MA, Van Brunt A, Wischmeyer C, Beil M, Hogan M, Lakey N, Lim CC, Arulandoo X, Wong CK, Choo CN, Wong WC, Kwan YY, Alwee SSRS, Sambanthamurthi R, Martienssen RA. Loss of Karma transposon methylation underlies the mantled somaclonal variant of oil palm. *Nature*, 2015, 525(7570): 533–537. [DOI]
- [70] Raju SKK, Shao MR, Sanchez R, Xu YZ, Sandhu A, Graef G, Mackenzie S. An epigenetic breeding system in soybean for increased yield and stability. *Plant Biotechnol J*, 2018, 16(11): 1836–1847. [DOI]
- [71] Liu J, Deng SL, Wang H, Ye J, Wu HW, Sun HX, Chua NH. *CURLY LEAF* regulates gene sets coordinating seed size and lipid biosynthesis in *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, 2016, 171(1): 424–436. [DOI]
- [72] Tricker PJ. Transgenerational inheritance or resetting of stress-induced epigenetic modifications: two sides of the same coin. *Front Plant Sci*, 2015, 6: 699. [DOI]
- [73] Liu X, Luo M, Zhang W, Zhao JH, Zhang JX, Wu KQ, Tian LN, Duan J. Histone acetyltransferases in rice (*Oryza sativa* L.): phylogenetic analysis, subcellular localization and expression. *BMC Plant Biol*, 2012, 12: 145. [DOI]
- [74] Akimoto K, Katakami H, Kim HJ, Ogawa E, Sano CM, Wada Y, Sano H. Epigenetic inheritance in rice plants. *Ann Bot*, 2007, 100(2): 205–217. [DOI]
- [75] Ding B, Bellizzi MDR, Ning Y, Meyers BC, Wang GL. HDT701, a histone H4 deacetylase, negatively regulates plant innate immunity by modulating histone H4 acetylation of defense-related genes in rice. *Plant Cell*, 2012, 24(9): 3783–3794. [DOI]
- [76] Hou YX, Wang LY, Wang L, Liu LM, Li L, Sun L, Rao Q, Zhang J, Huang SW. MJ704 positively regulates rice defense response against *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* infection via reducing H3K4me2/3 associated with negative disease resistance regulators. *BMC Plant Biol*, 2015, 15: 286. [DOI]
- [77] Luo X, He YH. Experiencing winter for spring flowering: A molecular epigenetic perspective on

- vernalization. *J Integr Plant Biol*, 2020, 62(1): 104–117. [DOI]
- [78] Zuther E, Schaarschmidt S, Fischer A, Erban A, Pagter M, Mubeen U, Giavalisco P, Kopka J, Sprenger H, Hinch DK. Molecular signatures associated with increased freezing tolerance due to low temperature memory in *Arabidopsis*. *Plant Cell Environ*, 2019, 42(3): 854–873. [DOI]
- [79] Thiebaut F, Hemerly AS, Ferreira PCG. A role for epigenetic regulation in the adaptation and stress responses of Non-model plants. *Front Plant Sci*, 2019, 10: 246. [DOI]
- [80] Song Y, Jia ZF, Hou YK, Ma X, Li LZ, Jin X, An LZ. Roles of DNA methylation in cold priming in Tartary buckwheat. *Front Plant Sci*, 2020, 11: 608540. [DOI]
- [81] Butelli E, Licciardello C, Zhang Y, Liu JJ, Mackay S, Bailey P, Reforgiato-Recupero G, Martin C. Retrotransposons control fruit-specific, cold-dependent accumulation of anthocyanins in blood oranges. *Plant Cell*, 2012, 24(3): 1242–1255. [DOI]
- [82] Wang JY, Chen XH, Lai ZX. Molecular mechanism and biological functions of plant epigenetic modifications. *Chin J Trop Crop*, 2020, 41(10): 2099–2112.
王静宇, 陈晓慧, 赖钟雄. 植物表观遗传修饰的分子机制及其生物学功能. *热带作物学报*, 2020, 41(10): 2099–2112. [DOI]
- [83] Liu TK, Li Y, Duan WK, Huang FY, Hou XL. Cold acclimation alters DNA methylation patterns and confers tolerance to heat and increases growth rate in *Brassica rapa*. *J Exp Bot*, 2017, 68(5): 1213–1224. [DOI]
- [84] Kwon CS, Lee D, Choi G, Chung WI. Histone occupancy-dependent and -independent removal of H3K27 trimethylation at cold-responsive genes in *Arabidopsis*. *Plant J*, 2009, 60(1): 112–121. [DOI]
- [85] Saether T, Berge T, Ledsaak M, Matre V, Alm-Kristiansen AH, Dahle O, Aubry F, Gabrielsen OS. The chromatin remodeling factor mi-2 α acts as a novel co-activator for human c-Myb. *J Biol Chem*, 2007, 282(19): 13994–14005. [DOI]
- [86] Yang R, Hong YC, Ren ZZ, Tang K, Zhang H, Zhu JK, Zhao CZ. A role for *PICKLE* in the regulation of cold and salt stress tolerance in *Arabidopsis*. *Front Plant Sci*, 2019, 10: 900. [DOI]
- [87] Shen Y, Lei TT, Cui XY, Liu XY, Zhou SL, Zheng Y, Guérard F, Issakidis-Bourguet E, Zhou DX. *Arabidopsis* histone deacetylase HDA 15 directly represses plant response to elevated ambient temperature. *Plant J*, 2019, 100(5): 991–1006. [DOI]
- [88] Liu HC, Lämke J, Lin SY, Hung MJ, Liu KM, Charng YY, Bäurle I. Distinct heat shock factors and chromatin modifications mediate the organ-autonomous transcriptional memory of heat stress. *Plant J*, 2018, 95(3): 401–413. [DOI]
- [89] Liu JZ, Feng LL, Gu XT, Deng X, Qiu Q, Li Q, Zhang YY, Wang MY, Deng YW, Wang ET, He YK, Bäurle I, Li JM, Cao XF, He ZH. An H3K27me3 demethylase-HSFA2 regulatory loop orchestrates transgenerational thermomemory in *Arabidopsis*. *Cell Res*, 2019, 29(5): 379–390. [DOI]
- [90] Guan QM, Lu XY, Zeng HT, Zhang YY, Zhu JH. Heat stress induction of *miR398* triggers a regulatory loop that is critical for thermotolerance in *Arabidopsis*. *Plant J*, 2013, 74(5): 840–851. [DOI]
- [91] Gayacharan, Joel AJ. Epigenetic responses to drought stress in rice (*Oryza sativa* L.). *Physiol Mol Biol Plants*, 2013, 19(3): 379–387. [DOI]
- [92] Zheng XG, Chen L, Xia H, Wei HB, Lou QJ, Li MS, Li TM, Luo LJ. Transgenerational epimutations induced by multi-generation drought imposition mediate rice plant's adaptation to drought condition. *Sci Rep*, 2017, 7: 39843. [DOI]
- [93] Herman JJ, Sultan SE. DNA methylation mediates genetic variation for adaptive transgenerational plasticity. *Proc Biol Sci*, 2016, 283(1838): 20160988. [DOI]
- [94] Wang GQ, Li HX, Meng S, Yang JC, Ye NH, Zhang JH. Analysis of global methylome and gene expression during carbon reserve mobilization in stems under soil drying. *Plant Physiol*, 2020, 183(4): 1809–1824. [DOI]
- [95] Benoit M, Drost HG, Catoni M, Gouil Q, Lopez-Gomollon S, Baulcombe D, Paszkowski J. Environmental and epigenetic regulation of rider retrotransposons in tomato. *PLoS Genet*, 2019, 15(9): e1008370. [DOI]
- [96] Sukiran NL, Ma JC, Ma H, Su Z. *ANAC019* is required for recovery of reproductive development under drought stress in *Arabidopsis*. *Plant Mol Biol*, 2019, 99(1–2): 161–174. [DOI]
- [97] Khan IU, Ali A, Khan HA, Baek D, Park J, Lim CJ, Zareen S, Jan M, Lee SY, Pardo JM, Kim WY, Yun DJ. PWR/HDA9/ABI4 complex epigenetically regulates ABA dependent drought stress tolerance in *Arabidopsis*. *Front Plant Sci*, 2020, 11: 623. [DOI]
- [98] Ding Y, Avramova Z, Fromm M. The *Arabidopsis* trithorax-like factor ATX1 functions in dehydration stress responses via ABA-dependent and ABA-independent

- pathways. *Plant J*, 2011, 66(5): 735–744. [DOI]
- [99] Liu YT, Zhang A, Yin H, Meng QX, Yu XM, Huang SZ, Wang J, Ahmad R, Liu B, Xu ZY. Trithorax-group proteins *ARABIDOPSIS* TRITHORAX4 (ATX4) and ATX5 function in abscisic acid and dehydration stress responses. *New Phytol*, 2018, 217(4): 1582–1597. [DOI]
- [100] Ding Y, Lapko H, Ndamukong I, Xia YN, Al-Abdallat A, Lalithambika S, Sadler M, Saleh A, Fromm M, Riethoven JJ, Lu GQ, Avramova Z. The *Arabidopsis* chromatin modifier ATX1, the myotubularin-like AtMTM and the response to drought. *Plant Signal Behav*, 2009, 4(11): 1049–1058. [DOI]
- [101] Ding Y, Fromm M, Avramova Z. Multiple exposures to drought ‘train’ transcriptional responses in *Arabidopsis*. *Nat Commun*, 2012, 3: 740. [DOI]
- [102] Guo TT, Wang DF, Fang JJ, Zhao JF, Yuan SJ, Xiao LT, Li XY. Mutations in the rice *OsCHR4* gene, encoding a CHD3 family chromatin remodeler, induce narrow and rolled leaves with increased cuticular wax. *Int J Mol Sci*, 2019, 20(10): 2567. [DOI]
- [103] Li S, Lin YCJ, Wang PY, Zhang BF, Li M, Chen S, Shi R, Tunlaya-Anukit S, Liu XY, Wang ZF, Dai XF, Yu J, Zhou CG, Liu BG, Wang JP, Chiang VL, Li W. The *AREB1* transcription factor influences histone acetylation to regulate drought responses and tolerance in *Populus trichocarpa*. *Plant Cell*, 2019, 31(3): 663–686. [DOI]
- [104] Mao HD, Wang HW, Liu SX, Li ZG, Yang XH, Yan JB, Li JS, Tran LSP, Qin F. A transposable element in a *NAC* gene is associated with drought tolerance in maize seedlings. *Nat Commun*, 2015, 6: 8326. [DOI]
- [105] Zhou W, Wang Y, Xie LN. Advances in the establishment and inheritance of plant histone lysine methylation. *Biotechnol Bull*, 2020, 36(4): 117–130.
周伟, 王宇, 解莉楠. 植物组蛋白赖氨酸甲基化建立过程及其遗传性研究进展. 生物技术通报, 2020, 36(4): 117–130. [DOI]
- [106] Liang D, Zhang ZJ, Wu HL, Huang CY, Shuai P, Ye CY, Tang S, Wang YJ, Yang L, Wang J, Yin WL, Xia XL. Single-base-resolution methylomes of *Populus trichocarpa* reveal the association between DNA methylation and drought stress. *BMC Genet*, 2014, 15(Suppl 1): S9. [DOI]
- [107] Han SK, Sang Y, Rodrigues A, BIOL425 F2010, Wu MF, Rodriguez PL, Wagner D. The SWI2/SNF2 chromatin remodeling ATPase BRAHMA represses abscisic acid responses in the absence of the stress stimulus in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 2012, 24(12): 4892–4906. [DOI]
- [108] Yang J, Chang Y, Qin YH, Chen DJ, Zhu T, Peng KQ, Wang HJ, Tang N, Li XK, Wang YS, Liu YM, Li XH, Xie WB, Xiong LZ. A lamin-like protein OsNMCP1 regulates drought resistance and root growth through chromatin accessibility modulation by interacting with a chromatin remodeller OsSWI3C in rice. *New Phytol*, 2020, 227(1): 65–83. [DOI]
- [109] Baek D, Jiang JF, Chung JS, Wang BS, Chen JP, Xin ZG, Shi HZ. Regulated *AtHKT1* gene expression by a distal enhancer element and DNA methylation in the promoter plays an important role in salt tolerance. *Plant Cell Physiol*, 2011, 52(1): 149–161. [DOI]
- [110] Dyachenko OV, Zakharchenko NS, Shevchuk TV, Bohnert HJ, Cushman JC, Buryanov YI. Effect of hypermethylation of CCWGG sequences in DNA of *Mesembryanthemum crystallinum* plants on their adaptation to salt stress. *Biochemistry (Mosc)*, 2006, 71(4): 461–465. [DOI]
- [111] Wang M, Qin LM, Xie C, Li W, Yuan JR, Kong LN, Yu WL, Xia GM, Liu SW. Induced and constitutive DNA methylation in a salinity-tolerant wheat introgression line. *Plant Cell Physiol*, 2014, 55(7): 1354–1365. [DOI]
- [112] Ogneva ZV, Suprun AR, Dubrovina AS, Kiselev KV. Effect of 5-azacytidine induced DNA demethylation on abiotic stress tolerance in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Prot Sci*, 2019, 55(2): 73–80. [DOI]
- [113] Bharti P, Mahajan M, Vishwakarma AK, Bhardwaj J, Yadav SK. *AtROS1* overexpression provides evidence for epigenetic regulation of genes encoding enzymes of flavonoid biosynthesis and antioxidant pathways during salt stress in transgenic tobacco. *J Exp Bot*, 2015, 66(19): 5959–5969. [DOI]
- [114] Duan CG, Zhu JK, Cao XF. Retrospective and perspective of plant epigenetics in China. *J Genet Genomics*, 2018, 45(11): 621–638. [DOI]
- [115] Sani E, Herzyk P, Perrella G, Colot V, Amtmann A. Hyperosmotic priming of *Arabidopsis* seedlings establishes a long-term somatic memory accompanied by specific changes of the epigenome. *Genome Biol*, 2013, 14(6): R59. [DOI]
- [116] Chen LT, Wu KQ. Role of histone deacetylases HDA6 and HDA19 in ABA and abiotic stress response. *Plant Signal Behav*, 2010, 5(10): 1318–1320. [DOI]
- [117] Veiseth SV, Rahman MA, Yap KL, Fischer A, Egge-Jacobsen W, Reuter G, Zhou MM, Aalen RB, Thorstensen T. The SUV4 histone lysine methyltransferase binds ubiquitin and converts H3K9me1 to H3K9me3 on

- transposon chromatin in *Arabidopsis*. *PLoS Genet*, 2011, 7(3): e1001325. [DOI]
- [118] Park HJ, Kim WY, Park HC, Lee SY, Bohnert HJ, Yun DJ. SUMO and SUMOylation in plants. *Mol Cells*, 2011, 32(4): 305–316. [DOI]
- [119] Yuan C, Zhang SW, Niu Y, Tang QL, Wei DY, Wang ZM. Advances in research on the mechanism of DNA methylation in plants. *Chin J Biotech*, 2020, 36(5): 838–848.
袁超, 张少伟, 牛义, 汤青林, 魏大勇, 王志敏. 植物DNA甲基化作用机制的研究进展. *生物工程学报*, 2020, 36(5): 838–848. [DOI]
- [120] Yu A, Lepère G, Jay F, Wang JY, Bapaume L, Wang Y, Abraham AL, Penterman J, Fischer RL, Voinnet O, Navarro L. Dynamics and biological relevance of DNA demethylation in *Arabidopsis* antibacterial defense. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2013, 110(6): 2389–2394. [DOI]
- [121] Rodríguez-Negrete EA, Carrillo-Tripp J, Rivera-Bustamante RF. RNA silencing against geminivirus: complementary action of posttranscriptional gene silencing and transcriptional gene silencing in host recovery. *J Virol*, 2009, 83(3): 1332–1340. [DOI]
- [122] Li FF, Xu XB, Huang CJ, Gu ZH, Cao LG, Hu T, Ding M, Li ZH, Zhou XP. The AC5 protein encoded by Mungbean yellow mosaic India virus is a pathogenicity determinant that suppresses RNA silencing-based antiviral defenses. *New Phytol*, 2015, 208(2): 555–569. [DOI]
- [123] Luna E, Bruce TJA, Roberts MR, Flors V, Ton J. Next-generation systemic acquired resistance. *Plant Physiol*, 2012, 158(2): 844–853. [DOI]
- [124] Agorio A, Vera P. ARGONAUTE4 is required for resistance to *Pseudomonas syringae* in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 2007, 19(11): 3778–3790. [DOI]
- [125] Geng SF, Kong XC, Song GY, Jia ML, Guan JT, Wang F, Qin ZR, Wu L, Lan XJ, Li AL, Mao L. DNA methylation dynamics during the interaction of wheat progenitor *Aegilops tauschii* with the obligate biotrophic fungus *Blumeria graminis* f. sp. *tritici*. *New Phytol*, 2019, 221(2): 1023–1035. [DOI]
- [126] Wada Y, Miyamoto K, Kusano T, Sano H. Association between up-regulation of stress-responsive genes and hypomethylation of genomic DNA in tobacco plants. *Mol Genet Genomics*, 2004, 271(6): 658–666. [DOI]
- [127] Lee S, Fu FY, Xu SM, Lee SY, Yun DJ, Mengiste T. Global regulation of plant immunity by histone lysine methyl transferases. *Plant Cell*, 2016, 28(7): 1640–1661. [DOI]
- [128] Berr A, Mccallum EJ, Alioua A, Heintz D, Heitz T, Shen WH. *Arabidopsis* histone methyltransferase SET DOMAIN GROUP8 mediates induction of the jasmonate/ethylene pathway genes in plant defense response to necrotrophic fungi. *Plant Physiol*, 2010, 154(3): 1403–1414. [DOI]
- [129] Xia ST, Cheng YT, Huang S, Win J, Soards A, Jinn TL, Jones JDG, Kamoun S, Chen S, Zhang YL, Li X. Regulation of transcription of nucleotide-binding leucine-rich repeat-encoding genes *SNCI* and *RPP4* via H3K4 trimethylation. *Plant Physiol*, 2013, 162(3): 1694–1705. [DOI]
- [130] Zhou CH, Zhang L, Duan J, Miki B, Wu KQ. *HISTONE DEACETYLASE19* is involved in jasmonic acid and ethylene signaling of pathogen response in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 2005, 17(4): 1196–1204. [DOI]
- [131] Alvarez ME, Nota F, Cambiagno DA. Epigenetic control of plant immunity. *Mol Plant Pathol*, 2010, 11(4): 563–576. [DOI]
- [132] Shi XB, Wang XQ, Che JR, Yang L, Wu JW, Luo BB, Wang MG, Zhong Y, Cheng CZ. Cloning and expression analysis of the *CsHAC1* gene in response to Huanglongbing (HLB) infection in sweet orange. *Chin J Appl Environ Biol*, 2020, 26(2): 217–225.
石小保, 王星淇, 车婧如, 杨莉, 伍俊为, 罗彬彬, 王梦鸽, 钟云, 程春振. 甜橙 *CsHAC1* 基因克隆及其在响应柑橘黄龙病侵染过程中的表达. *应用与环境生物学报*, 2020, 26(2): 217–225. [DOI]
- [133] Tian L, Chen ZJ. Blocking histone deacetylation in *Arabidopsis* induces pleiotropic effects on plant gene regulation and development. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2001, 98(1): 200–205. [DOI]
- [134] Pramanik D, Shelake RM, Kim MJ, Kim JY. CRISPR-mediated engineering across the central dogma in plant biology for basic research and crop improvement. *Mol Plant*, 2021, 14(1): 127–150. [DOI]
- [135] Wu K, Tian L, Malik K, Brown D, Miki B. Functional analysis of HD2 histone deacetylase homologues in *Arabidopsis thaliana*. *Plant J*, 2000, 22(1): 19–27. [DOI]
- [136] Deng YW, Zhai KR, Xie Z, Yang DY, Zhu XD, Liu JZ, Wang X, Qin P, Yang YZ, Zhang GM, Li Q, Zhang JF, Wu SQ, Milazzo J, Mao BZ, Wang ET, Xie HA, Tharreau D, He ZH. Epigenetic regulation of antagonistic receptors confers rice blast resistance with yield balance. *Science*, 2017, 355(6328): 962–965. [DOI]
- [137] Navarro L, Dunoyer P, Jay F, Arnold B, Dharmasiri N, Estelle M, Voinnet O, Jones JDG. A plant miRNA

- contributes to antibacterial resistance by repressing auxin signaling. *Science*, 2006, 312(5772): 436–439. [DOI]
- [138] Katiyar-Agarwal S, Morgan R, Dahlbeck D, Borsani O, Villegas A, Zhu JK, Staskawicz BJ, Jin HL. A pathogen-inducible endogenous siRNA in plant immunity. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2006, 103(47): 18002–18007. [DOI]
- [139] Andika IB, Sun LY, Xiang R, Li JM, Chen JP. Root-specific role for *Nicotiana benthamiana* RDR6 in the inhibition of Chinese wheat mosaic virus accumulation at higher temperatures. *Mol Plant Microbe Interact*, 2013, 26(10): 1165–1175. [DOI]
- [140] Hepburn PA, Margison GP, Tisdale MJ. Enzymatic methylation of cytosine in DNA is prevented by adjacent O⁶-methylguanine residues. *J Biol Chem*, 1991, 266(13): 7985–7987. [DOI]
- [141] Wang T, Chen ML, Liu L, Ning CL, Cai BH, Zhang Z, Qiao YS. Changes in genome and gene expression during plant polyploidization. *Chin Bull Bot*, 2015, 50(4): 504–515.
王涛, 陈孟龙, 刘玲, 宁传丽, 蔡斌华, 章镇, 乔玉山. 植物多倍体化中基因组和基因表达的变化. *植物学报*, 2015, 50(4): 504–515. [DOI]
- [142] Lauss K, Wardenaar R, Oka R, van Hulten MHA, Guryev V, Keurentjes JJB, Stam M, Johannes F. Parental DNA methylation states are associated with heterosis in epigenetic hybrids. *Plant Physiol*, 2018, 176(2): 1627–1645. [DOI]
- [143] Zhang MS, Yan HY, Zhao N, Lin XY, Pang JS, Xu KZ, Liu LX, Liu B. Endosperm-specific hypomethylation, and meiotic inheritance and variation of DNA methylation level and pattern in sorghum (*Sorghum bicolor* L.) inter-strain hybrids. *Theor Appl Genet*, 2007, 115(2): 195–207. [DOI]
- [144] Zhao Y, Yu S, Xing C, Fan S, Song M. DNA methylation in cotton hybrids and their parents. *Mol Biol (Mosk)*, 2008, 42(2): 195–205. [DOI]
- [145] Peng H, Jiang GH, Zhang J, Zhang WX, Zhai WX. DNA methylation polymorphism and stability in Chinese *indica* hybrid rice. *Sci China Life Sci*, 2014, 44(1): 45–53.
彭海, 江光怀, 张静, 章伟雄, 翟文学. 中国杂交籼稻 DNA 甲基化多样性与遗传稳定性. *中国科学: 生命科学*, 2014, 44(1): 45–53. [DOI]
- [146] Seifert F, Thiemann A, Grant-Downton R, Edelmann S, Rybka D, Schrag TA, Frisch M, Dickinson HG, Melchinger AE, Scholten S. Parental expression variation of small RNAs is negatively correlated with grain yield heterosis in a maize breeding population. *Front Plant Sci*, 2018, 9: 13. [DOI]
- [147] Chen ZJ. Molecular mechanisms of polyploidy and hybrid vigor. *Trends Plant Sci*, 2010, 15(2): 57–71. [DOI]
- [148] Groszmann M, Greaves IK, Albertyn ZI, Scofield GN, Peacock WJ, Dennis ES. Changes in 24-nt siRNA levels in *Arabidopsis* hybrids suggest an epigenetic contribution to hybrid vigor. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2011, 108(6): 2617–2622. [DOI]
- [149] Barber WT, Zhang W, Win H, Varala KK, Dorweiler JE, Hudson ME, Moose SP. Repeat associated small RNAs vary among parents and following hybridization in maize. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2012, 109(26): 10444–10449. [DOI]
- [150] Ng DWK, Lu J, Chen ZJ. Big roles for small RNAs in polyploidy, hybrid vigor, and hybrid incompatibility. *Curr Opin Plant Biol*, 2012, 15(2): 154–161. [DOI]
- [151] He GM, Zhu XP, Elling AA, Chen LB, Wang XF, Guo L, Liang MZ, He H, Zhang HY, Chen FF, Qi YJ, Chen RS, Deng XW. Global epigenetic and transcriptional trends among two rice subspecies and their reciprocal hybrids. *Plant cell*, 2010, 22(1): 17–33. [DOI]
- [152] Greaves IK, Groszmann M, Ying H, Taylor JM, Peacock WJ, Dennis ES. Trans chromosomal methylation in *Arabidopsis* hybrids. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2012, 109(9): 3570–3575. [DOI]
- [153] Cui HH, Xiang C, Shi YR, Wang WS, Gao YM. The research progress of epigenetic insights into bases of heterosis. *J Plant Genet Resour*, 2015, 16(5): 933–939.
崔会会, 项超, 石英尧, 王文生, 高用明. 杂种优势形成的表观遗传学研究进展. *植物遗传资源学报*, 2015, 16(5): 933–939. [DOI]
- [154] Ni ZF, Kim ED, Ha M, Lackey E, Liu JX, Zhang YR, Sun QX, Chen ZJ. Altered circadian rhythms regulate growth vigour in hybrids and allopolyploids. *Nature*, 2009, 457(7227): 327–331. [DOI]
- [155] Wang JL, Tian L, Lee HS, Chen ZJ. Nonadditive regulation of *FRI* and *FLC* loci mediates flowering-time variation in *Arabidopsis* allopolyploids. *Genetics*, 2006, 173(2): 965–974. [DOI]
- [156] Moghaddam AMB, Roudier F, Seifert M, Bérard C, Magniette MLM, Ashtiyani RK, Houben A, Colot V, Mette MF. Additive inheritance of histone modifications in *Arabidopsis thaliana* intra-specific hybrids. *Plant J*, 2011, 67(4): 691–700. [DOI]

- [157] Liu JZ, He ZH. Epigenetic regulation of heat stress response in plants. *Chin Sci Bull*, 2014, 59(8): 631–639. 刘军钟, 何祖华. 植物响应高温胁迫的表观遗传调控. *科学通报*, 2014, 59(8): 631–639. [DOI]
- [158] Lämke J, Bäurle I. Epigenetic and chromatin-based mechanisms in environmental stress adaptation and stress memory in plants. *Genome Biol*, 2017, 18(1): 124. [DOI]
- [159] Mathieu O, Reinders J, Caikovski M, Smathajitt C, Paszkowski J. Transgenerational stability of the *Arabidopsis* epigenome is coordinated by CG methylation. *Cell*, 2007, 130(5): 851–862. [DOI]
- [160] van Hulten M, Pelser M, van Loon LC, Pieterse CMJ, Ton J. Costs and benefits of priming for defense in *Arabidopsis*. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2006, 103(14): 5602–5607. [DOI]
- [161] Springer NM, Schmitz RJ. Exploiting induced and natural epigenetic variation for crop improvement. *Nat Rev Genet*, 2017, 18(9): 563–575. [DOI]
- [162] McClintock B. The significance of responses of the genome to challenge. *Science*, 1984, 226(4676): 792–801. [DOI]
- [163] Lin T, Zhu GT, Zhang JH, Xu XY, Yu QH, Zheng Z, Zhang ZH, Lun YY, Li S, Wang XX, Huang ZJ, Li JM, Zhang CZ, Wang TT, Zhang YY, Wang AX, Zhang YC, Lin K, Li CY, Xiong GS, Xue YB, Mazzucato A, Causse M, Fei ZJ, Giovannoni JJ, Chetelat RT, Zamir D, Städler T, Li JF, Ye ZB, Du YC, Huang SW. Genomic analyses provide insights into the history of tomato breeding. *Nat Genet*, 2014, 46(11): 1220–1226. [DOI]
- [164] Tomato Genome Consortium. The tomato genome sequence provides insights into fleshy fruit evolution. *Nature*, 2012, 485(7400): 635–641. [DOI]
- [165] Chen WW, Kong JH, Qin C, Yu S, Tan JJ, Chen YR, Wu CQ, Wang H, Shi Y, Li CY, Li B, Zhang PC, Wang Y, Lai TF, Yu ZM, Zhang X, Shi NN, Wang HZ, Osman T, Liu YL, Manning K, Jackson S, Rolin D, Zhong SL, Seymour GB, Gallusci P, Hong YG. Requirement of *CHROMOMETHYLASE3* for somatic inheritance of the spontaneous tomato epimutation *Colourless non-ripening*. *Sci Rep*, 2015, 5: 9192. [DOI]
- [166] Morrell PL, Buckler ES, Ross-Ibarra J. Crop genomics: advances and applications. *Nat Rev Genet*, 2011, 13(2): 85–96. [DOI]
- [167] Martin A, Troadec C, Boualem A, Rajab M, Fernandez R, Morin H, Pitrat M, Dogimont C, Bendahmane A. A transposon-induced epigenetic change leads to sex determination in melon. *Nature*, 2009, 461(7267): 1135–1138. [DOI]
- [168] Miura K, Agetsuma M, Kitano H, Yoshimura A, Matsuoka M, Jacobsen SE, Ashikari M. A metastable DWARF1 epigenetic mutant affecting plant stature in rice. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2009, 106(27): 11218–11223. [DOI]

(责任编辑: 储成才)