

相分离调控植物胁迫感知和应答的研究进展

张红红 方晓峰

(清华大学生命科学学院, 北京 100084)

摘要: 生物大分子凝聚体 (biomolecular condensates) 是由相分离 (phase separation) 驱动形成的具有特定功能的无膜细胞器 (MLOs), 为特定的生化反应提供微环境, 对细胞生命活动进行精细的时空调控。相分离是一种高度动态的过程, 对温度、pH、盐浓度等理化因素的变化非常敏感。因此, 相分离可以快速响应外界刺激, 作为生物感受器感知压力信号, 参与胁迫应答。近年来, 相分离在植物中的应用受到越来越多的关注, 特别是在胁迫感知和逆境响应方面。本文基于近期关于相分离响应胁迫的研究, 探讨了相分离在胁迫信号感知和应答中的机制, 综述了相分离在植物响应胁迫的研究成果, 旨在为进一步研究植物胁迫感知和逆境响应中相分离的作用提供参考依据。

关键词: 生物大分子凝聚体; 相分离; 胁迫感受器; 植物; 胁迫响应

DOI: 10.13560/j.cnki.biotech.bull.1985.2023-0720

Advances in the Regulation of Stress Sensing and Responses by Phase Separation in Plants

ZHANG Hong-hong FANG Xiao-feng

(School of Life Sciences, Tsinghua University, Beijing 100084)

Abstract: The formation of biomolecular condensates via phase separation has emerged as the key way of organization inside cells. Biomolecular condensates possess specific functions and provide a microenvironment for specific biochemical reactions, and finely regulates cellular activities in space and time. Phase separation is a highly dynamic process that is extremely sensitive to changes in temperature, pH, salt concentration, and other physicochemical factors. Consequently, phase separation can rapidly respond to external stimuli, serving as a stress sensor to perceive and transduce stress signals. In recent years, the involvement of phase separation in plants has gained increasing attention, particularly in the context of stress sensing and response. This article summarizes recent research on the roles of phase separation in stress signal perception and response, and provides an overview of the research progress regarding the role of phase separation in plant stress responses. The aim is to provide insights for further studies on the roles of phase separation in stress perception and adaptation in plants.

Key words: biomolecular condensate; phase separation; stress sensor; plant; stress response

外界胁迫 (如高温、冷害、干旱、盐碱、病虫害或其他刺激) 会导致植物细胞内发生物理或化学变化, 从而引起细胞应激反应。胁迫条件下, 植物通过形态学、结构学、生理学、生物化学或分子生物学等不同层次的策略来降低或修复损伤以增强逆境适应性。过去几年的研究表明, 细胞内生物大分

子发生相分离的过程是细胞感知和响应胁迫的一种快速有效的机制。许多由相分离形成的无膜细胞器 (membraneless organelles, MLOs) 凝聚体 (biomolecular condensates) 在应激反应过程中起重要作用, 例如应激颗粒 (stress granules, SGs) 和 P 小体 (processing bodies, P-bodies)。SGs 在细胞受胁迫时形成, 有利

收稿日期: 2023-07-27

基金项目: 国家自然科学基金委员会优秀青年科学基金项目 (32222015), 国家自然科学基金委员会国际合作与交流项目 (32161133001)

作者简介: 张红红, 女, 博士后, 研究方向: 植物相分离; E-mail: zhanghonghong@mail.tsinghua.edu.cn

通讯作者: 方晓峰, 男, 博士, 助理教授/研究员, 研究方向: 植物相分离; E-mail: xffang@mail.tsinghua.edu.cn

于胁迫解除后细胞快速恢复蛋白质翻译；受到胁迫时，P小体变大，介导mRNA代谢，参与胁迫应答^[1]。

相分离是一种快速可逆的调节机制，形成的凝聚体以较低的能量阈值参与细胞应激反应。外界因素调控凝聚体的形成，使得一些凝聚体可以直接感知周围环境变化，参与胁迫应答。本文首先介绍了相分离的基本概念和功能；分析了环境压力对凝聚体形成的影响；阐述生物大分子利用相分离感知胁迫的分子机制；总结相分离调控胁迫应答的作用方式；综述了相分离介导植物胁迫应答进而增强环境适应性的生物学功能；最后展望了相分离在植物胁迫感知和逆境响应的研究方向。

1 相分离的简介

2009年，Brangwynne等^[2]发现线虫P颗粒(P granules)呈现液滴状态，液滴可以融合，荧光漂白后能够恢复，揭示了液-液相分离(liquid-liquid phase separation, LLPS)驱动P颗粒形成，拉开了生物学相分离的研究序幕。生物学中的相分离的定义是：蛋白质或核酸等生物大分子，通过分子间或分子内的多价相互作用，在原本均一的环境中产生物理化学性质不同的另一相^[3]。凝聚相呈现的状态包括：液相、凝胶态、固相^[4]。凝聚相在细胞中称为凝聚体(biomolecular condensates)或者无膜细胞器(MLOs)，这些无膜细胞器分布于细胞核、细胞质和细胞膜中，命名为核仁(nucleoli)^[5]、应激颗粒(SGs)^[6]、剪切小体(dicing bodies)^[7]和FCA核小体(FCA nuclear bodies)^[8]等，参与许多生物过程，如基因转录调控、信号转导、RNA代谢、DNA损伤反应、核糖体生物发生、多肽和蛋白质运输以及蛋白质降解等^[9-10]。总的来说，相分离的基本功能概括为：快速感知和响应环境变化，储存大分子，增加局部浓度以加速生化反应，创建隔离屏障，影响亚细胞定位等^[11]。

相分离驱动凝聚体的组装，是无膜细胞器形成的物理化学基础。相分离由多价相互作用驱动，多价作用可以来源于结构域的串联重复或寡聚化或者固有无序区域(intrinsically disordered regions, IDRs)通过电荷-电荷、偶极-偶极、阳离子- π 或

交叉 β 等形成的弱相互作用，很多情况下相分离需要二者的共同作用^[12]。结构域的串联重复驱动的相分离最经典的例子是：肾小球滤过屏障建立相关的蛋白Nephrin，NCK和N-WASP的相分离体系中NCK蛋白上的SH3重复结构域与N-WASP蛋白中的PRM序列的多位点相互作用，并结合Nephrin形成凝聚体^[13]。另一种广泛的多价作用来源于IDRs，目前报道的植物相分离蛋白几乎都是IDRs驱动。很多IDRs含有重复序列元件和较低的序列复杂度，也称为低复杂重复区域(low-complexity domain, LCDs)，多数富含特定的氨基酸残基，主要包括甘氨酸、丝氨酸、谷氨酰胺、天冬酰胺、苯丙氨酸及酪氨酸等；一些LCDs还富含带电荷的氨基酸残基，包括赖氨酸、精氨酸、谷氨酸及天冬氨酸等^[14-15]。目前，有很多基于生物信息学和机器学习等的算法可以对IDR进行预测，例如PONDR(<http://www.pondr.com/>)、IUPred(<https://iupred.elte.hu/>)、ESpritz(<http://old.protein.bio.unipd.it/espritz/>)等。IDRs/LCDs易于驱动相分离的发生，主要是因其具有高度的构象灵活性，易于提供分子间/分子内多价的弱相互作用，且易于受蛋白翻译后修饰调控，是蛋白参与相分离关键的结构域^[16]。值得指出的是，IDR并非蛋白质发生相分离的必然因素，所以不能将是否具有IDR作为判断蛋白质相分离的唯一因素。一些数据库记录了不同物种中潜在可以发生相分离的蛋白质^[10]。此外，利用选择性富集LCD蛋白的小分子生物素异恶唑(B-isox)也成功鉴定了植物相分离蛋白组^[17]。

除了上述影响相分离的内部因素，许多外部因素是影响相分离的重要因素。生物大分子的相分离通常需要局部浓度达到一个临界阈值，即相分离临界浓度，该阈值受环境条件如温度、pH、盐浓度以及拥挤程度等的影响^[11]。环境条件改变时，凝聚体的大小形态、组分动态、物理状态以及动力学特性等也随之改变，所以相分离为细胞感受和应对胁迫提供了新的方式。

2 环境压力调控凝聚体的形成

相分离是多因素影响的动态过程，凝聚体的组装、解聚或相转变受环境因素的调控，如温度、

pH、盐浓度和拥挤程度等^[11]。其中,温度是最重要的调控相分离的因子之一。从热力学角度看,相分离是焓驱动和熵驱动竞争的结果。焓驱动的相分离通常表现为高临界溶液温度(UCST)相行为,温度升高抑制相分离,如hnRNPA1、DDX4和TIA1等蛋白的相分离^[18]。相比之下,熵驱动的相分离则具有较低的临界溶液温度(LCST)相行为,温度上升促进相分离,如UBQLN2和Pab1^[19-20]。当然,相分离表现为UCST或LCST也不是绝对的,例如Tau的相分离既可以是UCST也可以是LCST,还取决于盐浓度^[21]。

盐浓度显著影响相分离。对于多数蛋白而言,低盐环境有利于相分离发生^[22],提高盐浓度(Na^+ 、 K^+)减弱静电作用,抑制相分离,如hnRNPA1^[23]。而对于疏水作用或非离子作用起主导的体系,高盐促进相分离,例如,FUS、TDP-43和Brd4等^[24]。某些蛋白需要二价金属(Zn^{2+} 、 Mg^{2+})稳定生物大分子间的多价相互作用,其浓度需达到临界浓度时才能发生相分离^[25-26]。不同的盐离子环境中蛋白质相分离的能力也不同,可能是由于离子的霍夫迈斯特效应与盐析和盐溶效应^[27]。

许多蛋白质对pH的变化非常敏感,pH的微小变化可能促进或者抑制某些蛋白质的相分离。酵母中的研究表明,降低胞内pH促进细胞质中蛋白组装形成凝聚体,使细胞从液态转变为保护性固态,有利于在pH变化解除后迅速恢复常态^[28]。一定pH值范围内,多数蛋白质(如Ded1p、G3BP1、Gln1和Pub1等)在酸性pH发生相分离^[29]。研究表明,pH调控酵母朊蛋白Sup35的相分离,在pH 6.0-7.5之间,pH越低,越促进Sup35相分离,而pH 7.5以上,则无法发生相分离^[30]。碱性条件也可能促进相分离,例如Tau蛋白可以在较大pH范围发生相分离,pH较高促进相分离^[21]。pH调控相分离的机制尚不完全清楚,一般认为,不同pH影响氨基酸的质子化、改变氨基酸的带电性、影响蛋白质的溶解度以及分子内或分子间的相互作用,从而影响相分离^[31]。值得注意的是,在体内,许多环境因素的变化影响pH。因此,胁迫条件下,pH的变化可以充当胁迫信号传递的信使,诱导蛋白质发生相分离响应胁迫。例如,热胁迫下,温度引起的pH下降的信号充当

信使,诱导Pab1发生相分离,整合不同温度和pH胁迫信号,统一应答胁迫^[20]。

大分子拥挤程度影响相分离。例如,相分离体外重构实验中,加入大分子拥挤剂,如PEG、Dextran和Ficoll等,提高拥挤程度,产生浓缩效应,促进凝聚体形成^[32]。在细胞内,雷帕霉素复合物mTORC1通过调节核糖体浓度控制大分子拥挤,进而调控蛋白相分离^[33]。

细胞内外不断经历着渗透压的变化。高渗条件下细胞失水,细胞体积迅速缩小,导致生物大分子和离子浓度升高,细胞内部分子拥挤程度增加,从而调控蛋白相分离。高渗胁迫下,P小体蛋白DCP1A迅速发生相分离,并在恢复等渗后溶解^[34]。YES相关蛋白YAP在高渗处理几秒后发生相分离,随后诱导靶基因转录表达^[35]。

细胞氧化压力(oxidative stress)调控Pbp1相分离^[36]。Pbp1的低复杂重复结构域(LCD)富含甲硫氨酸,在酵母细胞营养缺乏时,胞内活性氧ROS将甲硫氨酸氧化为甲硫氨酸硫氧化物,抑制Pbp1相分离,释放TORC1蛋白,调控自噬^[37]。类似地,过氧化氢介导TDP43蛋白LCD的氧化,大分子复合物的cross- β 结构发生解聚,抑制LCD相分离^[38]。

此外,重金属离子(如 Cu^{2+} 、 Zn^{2+} 、 Co^{2+} 和 Ni^{2+} 等)改变凝聚体的物理化学性质^[39]。很多小分子调节蛋白相分离,例如BIS-ANS和1,6-己二醇^[40-41]。

3 相分离可以作为胁迫信号的分子感受器

3.1 相分离感知温度变化

温度是影响植物生长发育的关键因素,植物进化出多种感知和响应温度变化的机制。凝聚体能直接感知温度变化。研究者发现,拟南芥ELF3凝聚体直接感知环境温度变化^[42]。ELF3是拟南芥生物钟的核心成员——夜间复合体(evening complex, EC)的组分之一,参与植物生长发育。在正常生长温度下,ELF3蛋白在细胞核内弥散分布,抑制开花基因表达。温度升高时,ELF3发生相分离形成凝聚体,解除转录抑制,促进植物生长和开花。ELF3感知温度与PrLD(prion-like domain)结构域富含polyQ(polyglutamine)重复序列的长度有关,polyQ长度越长,热响应性越强。最新研究表明,polyQ

调节相分离的初始阶段。稀释相中, ELF3 的 PrLD 形成单分散的高阶低聚物, 温度的变化触发凝聚相的形成, 增强分子的有序性, 表现出堆叠的分子排列^[43]。

应激颗粒 (SGs) 响应植物温度改变。RNA 结合蛋白 RBGD2 和 RBGD4 在高温下发生相分离, 定位于 SGs 中, 提高植物耐热性^[44]。ALBA 在热胁迫下也能发生相分离, 形成 SGs, 参与热胁迫响应^[45]。

植物光敏色素 B (PhyB) 是植物吸收红光-远红光可逆转换的光受体, 存在相互转换的两种形式: Pr (非活性) 和 Pfr (活性), 以二聚体形式发挥作用。红光驱动 Pr 到 Pfr 的光转换, 而远红光将其切换回去^[46]。phyB 整合光和热信号: phyB 结合转录因子是温度依赖的, phyB 失活率与黑暗中的温度成正比, 使光敏色素能够充当热计时器, 在夜间感知温度变化^[46-47]。最新研究表明, 常温下, phyB 通过 C 端寡聚化驱动相分离与特定转录因子形成光小体 (photobodies), 温度升高时, 其 N 端无序结构域介导光小体解聚, 从而破坏光小体, 释放结合的转录因子并激活热响应基因^[48]。

除了整合光和热信号感知, 相分离也解释了高温下的生物胁迫感知机制。病原菌感染时, 类鸟苷酸蛋白 GBPL3 发生相分离, 形成凝聚体 GDACs, 在启动子周围募集 MED 转录共激活物和 RNA 聚合酶 II (POL II), 促进 GBPL3 与防御相关基因启动子结合, 实现抗病^[49]。温度可逆地调控 GDACs 的形成。温度升高, GDACs 减少, 抑制 GDACs 与 CBP60g 启动子结合, 导致 CBP60g 转录降低并抑制植物免疫力。因此, GBPL3 相分离是温度依赖的^[50]。

基于相分离的温度感知不仅通过凝聚体本身, 更利用凝聚体的组装过程感受环境温度的变化^[51]。研究表明, 酵母多聚腺苷酸尾结合蛋白 Pab1 感受高温发生相分离, 形成凝胶态的凝聚体^[20]。Pab1 凝聚体释放特定 mRNA, 在应激下保护细胞, 抑制 Pab1 相分离降低热胁迫适应性。此外, Pab1 相分离可以感知 3% 的温度差 (30-40℃), 对温度变化极其敏感, 且随着温度升高, Pab1 凝聚体组装速率平缓上升, 说明 Pab1 感知温度变化程度是基于 Pab1 凝聚体组装过程^[20]。42℃热胁迫下, 酵母 Ded1p 形成凝聚体, 这一温度敏感性使酵母及时对环境的细

微变化作出反应^[52]。

3.2 相分离感知 pH 变化

维持细胞内 pH 的稳态, 对细胞生存至关重要。细胞营养或者能量缺乏时, 细胞质内的 pH 会下降, 产生酸性环境。酵母朊蛋白 Sup35 的 M 结构域是一种 pH 压力感受器, 末端的谷氨酸残基带负电, pH 下降时, 发生质子化, 促进 Sup35 相分离, 感知胞内 pH 变化, 同时, 酵母生长发生停滞。当营养或能量缺乏的压力解除后, Sup35 的凝聚体重新溶解, 细胞恢复生长。因此, Sup35 的相分离感知 pH 变化, 增强环境适应性^[30]。热胁迫常伴随 pH 降低, Pab1 相分离同时也是 pH 感应器。pH 下降, 促进 pab1 的相分离, 推测是由于酸性环境对氨基酸残基的质子化作用^[20]。酸性 pH 诱导 Pub1 水凝胶的形成, pH 恢复中性后, Pub1 的水凝胶解聚, 而热胁迫诱导形成的 Pub1 更为固态, 解聚需要伴侣蛋白的参与。Pub1 相分离参与的胁迫感知, 利用其凝聚体性质的差异实现对不同环境压力的感受^[53]。

3.3 相分离感知渗透压变化

渗透压变化引起细胞体积和分子拥挤程度的变化。拟南芥转录调节蛋白 SEUSS (SEU) 是渗透压感受器^[54]。正常生长条件下, SEU 弥散分布于细胞核中, 高渗胁迫下, 细胞发生缩水, 细胞体积变小, 细胞内分子拥挤程度增加, SEU 发生相分离。进一步分析发现, SEU 的 IDR1 结构域对 SEU 感知渗透压变化必不可少。结构预测显示, IDR1 中含有一对 α -螺旋, 通过其构象的改变, 感知细胞内拥挤程度的变化, 驱动 SEU 相分离, 增强渗透胁迫基因的表达, 从而应答高渗胁迫。对其他 SEU 同源物的研究表明, SEU 感知渗透胁迫在物种中是保守的。动物细胞中, 丝氨酸苏氨酸激酶 WNK1 也被认为作为分子拥挤感受器^[55]。高渗条件下, WNK1 激酶 C 末端 IDR 驱动凝聚体形成, 感知分子拥挤程度变化, 激活 SPAK/OSR1 信号途径, 调控 NKCC1 和 KCC 离子通道, 恢复细胞体积。值得一提的是, 高渗下大分子拥挤驱动凋亡信号调节激酶 ASK3 (apoptosis signal-regulating kinase 3) 相分离, 将渗透信号转变为 ASK3 的失活, 同时利用聚腺苷二磷酸核糖聚合酶 PAR 和 Na⁺ 维持凝聚体液滴状态, 协助细胞感知

和响应渗透胁迫^[56-57]。目前,基于拟南芥 AtLEA4-5 蛋白开发的分子拥挤感受器 SED1,可以定量和动态监测细胞内拥挤程度的变化,将在研究细胞渗透胁迫反应有广泛的应用^[58]。

3.4 相分离感知氧化压力

前面提到,活性氧通过氧化 Pbp1 甲硫氨酸影响蛋白相分离。反之, Pbp1 相分离作为胞内氧化还原感受器,感知氧化压力^[37]。转录因子 TMF 的凝聚体感知番茄茎尖分生组织富集的 H₂O₂,控制番茄茎尖分生组织的成熟,抑制成花基因 *AN* 的表达,精准调控开花。其感知的分子机制是 TMF 的非 IDR 区域含 4 个半胱氨酸, H₂O₂ 介导半胱氨酸的巯基氧化,生成分子间和分子内的二硫键,增强多价相互作用,促进 TMF 相分离,感知氧化压力^[59]。

3.5 相分离感知其他环境变化

相分离还可以作为其他信号感受器。种子在干燥环境下休眠,并在接触水时恢复代谢活动,开始萌发。研究表明,植物利用类朊病毒蛋白 FLOE1 的相分离感知水信号以激活种子萌发。FLOE1 是一种固有无序蛋白 (IDPs),在种子吸胀时,特异性的发生相分离,感知水分胁迫,响应水势变化,控制种子萌发^[60],进一步解析发现, FLOE1 凝聚体的特性是两个 IDR 区域施加的相反力调节的,使其可以在弥散、液态和固态之间切换。谷氨酰胺、脯氨酸和丝氨酸富集 (QPS-rich) 结构域促进凝聚体的组装,而天冬氨酸和丝氨酸富集 (DS-rich) 结构域则是抑制凝聚体向固态转变,调控种子在合适的时候萌发^[60]。真菌 PP2C 磷酸酶 PTC2 的 IDR 介导的相分离感知 CO₂ 分子浓度^[61];环状 GMP-AMP 合酶 (cGAS) 与 DNA 发生 LLPS,感知外源病原物和自身异常的核酸分子^[25]。

4 相分离调控胁迫应答反应

相分离调控胁迫应答是全局的、多层次,涉及多个过程:调控信号转导过程、稳定和储存核酸与蛋白、转录及转录后基因调控、翻译和翻译后修饰、调控蛋白降解和转运等。

凝聚体调控信号转导过程。凝聚体浓缩激酶、底物和辅助因子,加速生化反应,调节激酶信号传导^[62]。SGs 作为信号中心,在“紧急状态”下,可

通过拦截/隔离信号通路的重要组分抑制信号传递过程。例如,热胁迫诱导 SGs 组装,劫持雷帕霉素靶蛋白复合体 1 (TORC1),延迟 TORC1 信号传导^[63]。高温胁迫下,SGs 包裹蛋白激酶 Pck2,阻断上游信号激活,抑制胁迫下 MAPK 信号途径的过度激活。胁迫应答时,SGs 隔离植物 CDKA^[64] 和 SnRK1^[65],调控胁迫信号通路。非生物胁迫下,CDKA 活性下降,细胞周期停滞,生长减慢。共定位观察发现,在热处理/黑暗条件下,SGs 招募 CDKA,CDKA 呈现失活状态。除了 CDKA,一系列应激相关的信号通路蛋白,如 MKK5 和 MPK3 激酶,SNRK 激酶和乙烯生物合成酶等都有类似定位模式^[64]。环磷酸腺苷 (cAMP) 是细胞第二信使,膜受体接收信号后产生的,在细胞内信号转导过程中起着放大信号的作用。胁迫条件下,cAMP 的水平发生波动,参与应激反应。cAMP 依赖性蛋白激酶 (PKA) 的 I 型调控亚基 RI α 发生相分离,形成 cAMP 凝聚体,控制着胞内局部信号转导,保障下游信号传输的保真性^[66]。

凝聚体能稳定和储存核酸和蛋白。核仁可作为相分离质控平台,对胁迫刺激产生的错误折叠蛋白进行修复,维持核仁蛋白质组的稳态^[67]。SGs 是真核生物中研究最详尽的 MLOs 之一,参与胁迫应答的转录和翻译调控^[68]。胁迫刺激下,翻译起始受到抑制,LLPS 驱动翻译停滞的 mRNA 和相关蛋白质组装形成 SGs,以保存翻译停滞的 mRNA 和 RNA 结合蛋白质,有利于细胞存活和胁迫停止后的恢复^[64,69]。相分离稳定核酸和蛋白质以调控胁迫应答反应在很多研究中得到证明。例如,热胁迫诱导 ALBA 的 LLPS,协助 SGs 和 P-bodies 招募 HSF mRNAs,抑制 HSF mRNAs 的降解^[45]。FRI 凝聚体对温度变化的响应与其蛋白稳定性紧密相关。低温时,FRI 稳定性增强,招募共转录调控因子于凝聚体中;温度升高时,FRI 稳定性降低,释放共转录调控因子,从而激活 *FLC* 表达,防止过早开花。因此,FRI 凝聚体可储存蛋白,使植物能更快响应温度回升^[70]。

相分离参与转录及转录后基因调控。胁迫应答过程,蛋白发生相分离,调控基因转录的例子屡见不鲜,如 ELF3、SEU、NPR1 和 STM 等 (表 1)。凝聚体能抑制基因表达。TMF 凝聚体特异性结合 *AN*

表 1 相分离介导植物胁迫响应从而增强环境适应性

Table 1 Phase separation mediates stress response and plant adaptation to environment				
蛋白质 Protein	胁迫信号 Stress signal	分子机制 Molecular mechanism	相分离功能 Functions of phase separation	文献 Reference
FLOE1	水势	由 DS 和 QPS 这两个 IDR 施加的相反力调控 LLPS	介导水分胁迫响应, 调控种子萌发	[60]
ELF3	热胁迫	PrD 驱动 LLPS, 温度敏感性受 PrD 的 PolyQ 重复序列和 ELF4 的水平调节	高温胁迫感受器, 调控植物开花	[42]
PhyB	光照和温度	NTE 的无序性和 C 末端结构寡聚化共同驱动 LLPS, NTE 直接感知温度信号	通过可逆构象转变(光控)与 LLPS(温控), 同时感知光照与温度	[48]
SEU	渗透胁迫	LLPS 取决于 IDR1, IDR1 的 2 个 α -螺旋的构象变化感知大分子拥挤	渗透胁迫感受器, 增强植物抗逆性	[54]
RBGD2/4	热胁迫	LCD 富集酪氨酸提供疏水作用驱动 LLPS, 促进耐热相关的蛋白和转录本招募于 SGs	响应热胁迫, 增强拟南芥耐热性	[44]
NPR1	SA	IDRs 的保守半胱氨酸簇介导 LLPS, 形成 SINC, 富集细胞死亡调控和应激响应蛋白, 在各种胁迫下促进细胞存活	响应 SA, 调控细胞程序性死亡和防御反应	[76]
GBPL3	生物胁迫	病原菌侵染诱导 GBPL3 的 LLPS, 促进 GBPL3 与防御相关基因启动子结合, 并招募 Mediator 和 RNAPII 的组分, 实现宿主防御	响应免疫信号, 调控植物防御相关基因转录, 增强抗病性。	[49]
TMF	氧化胁迫	半胱氨酸的巯基氧化, 生成二硫键和 IDR 共同驱动 LLPS	响应氧化信号, 调控番茄茎尖分生组织的成熟和开花转换	[59]
ALBA4/5/6	热胁迫	热胁迫诱导 ALBA 的 LLPS, 协助 SGs 和 P-bodies 招募 HSF mRNAs, 抑制 HSF mRNAs 的降解	响应热胁迫, 稳定 HSF mRNAs, 调控植物耐热性	[45]
FRI	低温	低温信号诱导 FRI 核凝聚体形成, 使 FRI 从 FLC 基因上脱离, FLC 反义 RNA COOLAIR 促进 FRI 凝聚体积累, 稳定 FRI 蛋白, 以快速响应温度变化	响应冷信号, 抑制 FLC 表达, 调控植物响应季节性温度变化	[70]
NUP62/58/54	免疫信号	N 端 IDR 富含芳香族氨基酸驱动 LLPS, 决定核孔复合体选择性和渗透性, 调控 MPK3 蛋白的核转运, 参与植物抵御多种生物胁迫	正向调控核孔复合体中央屏障的选择性运输, 控植物对病虫害的防御作用	[79]
MED19a	缺氮胁迫	在缺氮条件下, MED19a 赖氨酸乙酰化水平降低调控 LLPS, 增强与转录因子 ORE1 互作以激活缺氮衰老反应基因	响应缺氮胁迫, 调控衰老反应基因	[80]
HEM1	免疫信号	LCD 驱动 LLPS, 形成凝聚体, 隔离翻译因子, 抑制免疫基因翻译	响应 ETI, 参与植物防御反应调控	[74]
STM	盐胁迫	PrLD 驱动 LLPS, 与 BELL 蛋白和 MED8 互作且共相分离	响应盐胁迫, 增强自身转录调控活性, 促进分生组织活性和耐盐性	[81]

基因启动子, 抑制 AN 基因表达。4 个 TMF 同源家族蛋白 TFAM1/2/3/11 除了各自能发生相分离, 单独发挥功能, 也能和 TMF 形成异质性的转录凝聚体, 共同调控 AN 基因精准的时空表达。凝聚体也能促进基因表达。例如, 热胁迫下, 细胞启动热休克反应, 激活热休克转录因子 (HSF1), 快速促进热休克蛋白 (HSP) 的过量表达和翻译, 协助变性蛋白的复性及转运, 启动保护机制^[71]。研究发现, HSF1 招募转录机器发生共相分离, 形成转录活跃中心, 应

激下快速促进 HSPs 基因大量表达, 并在应激结束时有效终止转录^[72]。P-body 是 mRNA 转录后调控的重要场所, 参与胁迫条件下转录后基因调控, 如 mRNA 降解、翻译抑制和 RNA 介导基因沉默等^[73]。相分离调控翻译和翻译后修饰。胁迫应答过程, 会发生较长时间的翻译停滞, 以储存能量。酵母细胞受到热应激时, 翻译起始因子 Ded1p 发生相分离, 抑制管家基因的翻译, 促进 HSPs 的合成, 减轻细胞热胁迫下蛋白错误折叠的负担^[52]。ETI (effector-

triggered immunity) 免疫通路诱导 HEM1 蛋白发生相分离, 抑制 HEM1 与翻译组分的互作, 隔离翻译因子, 进而限制免疫基因翻译, 在病原菌感染时促进细胞存活^[74]。蛋白翻译后修饰 (PTM) 能产生多价性, 介导 LLPS, 而 LLPS 也可作为胁迫应答过程 PTM 的“反应容器”或“仓库”^[75]。例如, NPR1 响应水杨酸 (SA) 形成凝聚体 SINC_s, SINC_s 中富集泛素反应关键酶, NPR1 与 Cullin- RINGE3 连接酶 (CRL3) 在 SINC_s 中结合, NPR1-CRL3 复合体可泛素化降解参与细胞死亡的蛋白 (如 NB-LRR_s、EDS1、WRKY54/70), 从而促进细胞存活^[76]。

相分离调控蛋白降解和转运。自噬调控植物胁迫应答。拟南芥 ATG8e 能在体内和体外发生相分离, ATG3 促进 ATG8e 的相分离, 调控细胞自噬。这意味着, 相分离可通过调控植物细胞自噬全局性、系统性的应对植物胁迫^[77]。蛋白酶体也能发生相分离。研究表明, 高渗胁迫下, RAD23B 与泛素化蛋白以及蛋白酶体发生相分离形成凝聚体, 促进蛋白降解, 当蛋白降解后, 凝聚体消失^[78]。相分离也可以通过改变蛋白定位应答胁迫。蛋白激酶 MPK3 是免疫调控因子, 在核内积累对植物抗病是必须的。核孔复合体 (nuclear pore complexes, NPC_s) 是典型的液滴结构, 生物大分子进行核质运输的唯一通道。植物核孔蛋白 NUP62 不影响 MPK3 蛋白水平, 影响其核质定位情况。进一步研究发现, NUP62/58/54 发生相分离, 形成凝聚体, 调控 MPK3 核质转运的选择性, 激活下游免疫基因表达, 以实现宿主对多种病虫害防御^[79]。

5 问题与展望

对生物大分子相分离的研究, 可以帮助我们理解植物感知和响应胁迫过程中很多经典的蛋白-蛋白相互作用模式无法解释的现象, 对于揭示植物应答胁迫和适应环境的分子机制至关重要。鉴于胁迫研究的复杂性, 目前相分离在胁迫响应过程中的研究还处于起步阶段。很多问题有待解决: (1) 目前鉴定到的能够感知某些胁迫信号的例子还处于描述现象的阶段, 这些蛋白质的相分离感知胁迫信号的分子机制甚至原子层面的机制尚不清楚, 未来需要通过多学科交叉的手段来解析。(2) 相分离对环境

变化非常敏感, 植物如何精准调控凝聚体的组装和解聚以避免错误相分离引起的副作用? 换句话说, 相分离形成的凝聚体如何实现特异性? (3) 胁迫条件下, 微小的、瞬时的、成分复杂的、非特异的凝聚体如何鉴定? 真正起作用的凝聚体是否是我们目前在共聚焦显微镜下看到的微米级大小的凝聚体不得而知, 需要更强大的、分辨率更高的成像体系。(4) 植物体内的环境瞬变, 凝聚体的组成动态变化, 调控机制复杂, 如何准确利用体外相分离体系解释体内相分离现象? (5) 植物如何利用相分离应答相同胁迫的不同强度? (6) 长期胁迫下, 相分离在胁迫记忆中的作用和机制? (7) 相分离如何调控植物对多种胁迫交叉信号引起的系统反应? (8) 自然界胁迫压力筛选下, 相分离机制是如何进化的?

植物利用相分离感知和应答胁迫的研究得到了越来越多的关注。更多后续研究需要综合运用生理学、遗传学、分子生物学、生物物理学、生物化学和计算机模拟等学科的技术手段。此外, 各种胁迫应答信号途径与相分离胁迫响应调控网络的解析将是研究趋势。值得期待的是, 在全球气候变化的情况下, 利用相分离设计开发胁迫响应器或生物传感器的“智能型”植物, 有望培养气候智能型作物, 将在农业领域有很大的应用潜力。

参考文献

- [1] Solis-Miranda J, Chodasiewicz M, Skirycz A, et al. Stress-related biomolecular condensates in plants [J]. *Plant Cell*, 2023, 35 (9): 3187-3204.
- [2] Brangwynne CP, Eckmann CR, Courson DS, et al. Germline P granules are liquid droplets that localize by controlled dissolution/condensation [J]. *Science*, 2009, 324 (5935): 1729-1732.
- [3] Hyman AA, Weber CA, Jülicher F. Liquid-liquid phase separation in biology [J]. *Annu Rev Cell Dev Biol*, 2014, 30: 39-58.
- [4] Boeynaems S, Alberti S, Fawzi NL, et al. Protein phase separation: a new phase in cell biology [J]. *Trends Cell Biol*, 2018, 28 (6): 420-435.
- [5] Lafontaine DLJ, Riback JA, Bascetin R, et al. The nucleolus as a multiphase liquid condensate [J]. *Nat Rev Mol Cell Biol*, 2021, 22 (3): 165-182.
- [6] Maruri-López I, Figueroa NE, Hernández-Sánchez IE, et al. Plant

- stress granules: trends and beyond [J]. *Front Plant Sci*, 2021, 12: 722643.
- [7] Xie DQ, Chen M, Niu JR, et al. Phase separation of SERRATE drives dicing body assembly and promotes miRNA processing in *Arabidopsis* [J]. *Nat Cell Biol*, 2021, 23 (1): 32-39.
- [8] Fang XF, Wang L, Ishikawa R, et al. *Arabidopsis* FLL2 promotes liquid-liquid phase separation of polyadenylation complexes [J]. *Nature*, 2019, 569 (7755): 265-269.
- [9] Kim J, Lee H, Lee HG, et al. Get closer and make hotspots: liquid-liquid phase separation in plants [J]. *EMBO Rep*, 2021, 22 (5): e51656.
- [10] Emenecker RJ, Holehouse AS, Strader LC. Emerging roles for phase separation in plants [J]. *Dev Cell*, 2020, 55 (1): 69-83.
- [11] Alberti S, Gladfelter A, Mittag T. Considerations and challenges in studying liquid-liquid phase separation and biomolecular condensates [J]. *Cell*, 2019, 176 (3): 419-434.
- [12] Gao YF, Li X, Li PL, et al. A brief guideline for studies of phase-separated biomolecular condensates [J]. *Nat Chem Biol*, 2022, 18 (12): 1307-1318.
- [13] Li PL, Banjade S, Cheng HC, et al. Phase transitions in the assembly of multivalent signalling proteins [J]. *Nature*, 2012, 483 (7389): 336-340.
- [14] Banani SF, Lee HO, Hyman AA, et al. Biomolecular condensates: organizers of cellular biochemistry [J]. *Nat Rev Mol Cell Biol*, 2017, 18 (5): 285-298.
- [15] Bergeron-Sandoval LP, Safaei N, Michnick SW. Mechanisms and consequences of macromolecular phase separation [J]. *Cell*, 2016, 165 (5): 1067-1079.
- [16] Uversky VN. Intrinsically disordered proteins in overcrowded milieu: membrane-less organelles, phase separation, and intrinsic disorder [J]. *Curr Opin Struct Biol*, 2017, 44: 18-30.
- [17] Zhang HH, Peng FY, He C, et al. Large-scale identification of potential phase-separation proteins from plants using a cell-free system [J]. *Mol Plant*, 2023, 16 (2): 310-313.
- [18] Pullara P, Alshareedah I, Banerjee PR. Temperature-dependent reentrant phase transition of RNA-polycation mixtures [J]. *Soft Matter*, 2022, 18 (7): 1342-1349.
- [19] Dao TP, Kolaitis RM, Kim HJ, et al. Ubiquitin modulates liquid-liquid phase separation of UBQLN2 via disruption of multivalent interactions [J]. *Mol Cell*, 2018, 69 (6): 965-978.e6.
- [20] Riback JA, Katanski CD, Kear-Scott JL, et al. Stress-triggered phase separation is an adaptive, evolutionarily tuned response [J]. *Cell*, 2017, 168 (6): 1028-1040.e19.
- [21] Ambadipudi S, Biernat J, Riedel D, et al. Liquid-liquid phase separation of the microtubule-binding repeats of the Alzheimer-related protein Tau [J]. *Nat Commun*, 2017, 8 (1): 275.
- [22] Lin Y, Protter DSW, Rosen MK, et al. Formation and maturation of phase-separated liquid droplets by RNA-binding proteins [J]. *Mol Cell*, 2015, 60 (2): 208-219.
- [23] Molliex A, Temirov J, Lee JH, et al. Phase separation by low complexity domains promotes stress granule assembly and drives pathological fibrillization [J]. *Cell*, 2015, 163 (1): 123-133.
- [24] Krainer G, Welsh TJ, Joseph JA, et al. Reentrant liquid condensate phase of proteins is stabilized by hydrophobic and non-ionic interactions [J]. *Nat Commun*, 2021, 12 (1): 1085.
- [25] Du MJ, Chen ZJ. DNA-induced liquid phase condensation of cGAS activates innate immune signaling [J]. *Science*, 2018, 361 (6403): 704-709.
- [26] Wright RHG, Le Dily F, Beato M. ATP, Mg^{2+} , nuclear phase separation, and genome accessibility [J]. *Trends Biochem Sci*, 2019, 44 (7): 565-574.
- [27] Dinic J, Marciel AB, Tirrell MV. Polyampholyte physics: liquid-liquid phase separation and biological condensates [J]. *Curr Opin Colloid Interface Sci*, 2021, 54: 101457.
- [28] Munder MC, Midtvedt D, Franzmann T, et al. A pH-driven transition of the cytoplasm from a fluid- to a solid-like state promotes entry into dormancy [J]. *eLife*, 2016, 5: e09347.
- [29] Jin XJ, Zhou M, Chen SX, et al. Effects of pH alterations on stress- and aging-induced protein phase separation [J]. *Cell Mol Life Sci*, 2022, 79 (7): 380.
- [30] Franzmann TM, Jahnel M, Pozniakovskiy A, et al. Phase separation of a yeast prion protein promotes cellular fitness [J]. *Science*, 2018, 359 (6371): eaao5654.
- [31] Adame-Arana O, Weber CA, Zaburdaev V, et al. Liquid phase separation controlled by pH [J]. *Biophys J*, 2020, 119 (8): 1590-1605.
- [32] Park S, Barnes R, Lin YX, et al. Dehydration entropy drives liquid-liquid phase separation by molecular crowding [J]. *Commun Chem*, 2020, 3 (1): 83.
- [33] Delarue M, Brittingham GP, Pfeffer S, et al. mTORC1 controls

- phase separation and the biophysical properties of the cytoplasm by tuning crowding [J]. *Cell*, 2018, 174 (2): 338-349.e20.
- [34] Jaliha AP, Pitchaiya S, Xiao LB, et al. Multivalent proteins rapidly and reversibly phase-separate upon osmotic cell volume change [J]. *Mol Cell*, 2020, 79 (6): 978-990.e5.
- [35] Cai DF, Feliciano D, Dong P, et al. Phase separation of YAP reorganizes genome topology for long-term YAP target gene expression [J]. *Nat Cell Biol*, 2019, 21 (12): 1578-1589.
- [36] Yang YS, Kato M, Wu X, et al. Yeast ataxin-2 forms an intracellular condensate required for the inhibition of TORC1 signaling during respiratory growth [J]. *Cell*, 2019, 177 (3): 697-710.e17.
- [37] Kato M, Yang YS, Sutter BM, et al. Redox state controls phase separation of the yeast ataxin-2 protein via reversible oxidation of its methionine-rich low-complexity domain [J]. *Cell*, 2019, 177 (3): 711-721.e8.
- [38] Lin Y, Zhou XM, Kato M, et al. Redox-mediated regulation of an evolutionarily conserved cross- β structure formed by the TDP43 low complexity domain [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2020, 117 (46): 28727-28734.
- [39] Hong K, Song D, Jung Y. Behavior control of membrane-less protein liquid condensates with metal ion-induced phase separation [J]. *Nat Commun*, 2020, 11 (1): 5554.
- [40] Babinchak WM, Dumm BK, Venus S, et al. Small molecules as potent biphasic modulators of protein liquid-liquid phase separation [J]. *Nat Commun*, 2020, 11 (1): 5574.
- [41] Itoh Y, Iida S, Tamura S, et al. 1, 6-hexanediol rapidly immobilizes and condenses chromatin in living human cells [J]. *Life Sci Alliance*, 2021, 4 (4): e202001005.
- [42] Jung JH, Barbosa AD, Hutin S, et al. A prion-like domain in ELF3 functions as a thermosensor in *Arabidopsis* [J]. *Nature*, 2020, 585 (7824): 256-260.
- [43] Hutin S, Kumita JR, Strotmann VI, et al. Phase separation and molecular ordering of the prion-like domain of the *Arabidopsis* thermosensory protein EARLY FLOWERING 3 [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2023, 120 (28): e2304714120.
- [44] Zhu SB, Gu JG, Yao JJ, et al. Liquid-liquid phase separation of RBGD2/4 is required for heat stress resistance in *Arabidopsis* [J]. *Dev Cell*, 2022, 57 (5): 583-597.e6.
- [45] Tong JJ, Ren ZT, Sun LH, et al. ALBA proteins confer thermotolerance through stabilizing HSF messenger RNAs in cytoplasmic granules [J]. *Nat Plants*, 2022, 8 (7): 778-791.
- [46] Legris M, Klose C, Burgie ES, et al. Phytochrome B integrates light and temperature signals in *Arabidopsis* [J]. *Science*, 2016, 354 (6314): 897-900.
- [47] Jung JH, Domijan M, Klose C, et al. Phytochromes function as thermosensors in *Arabidopsis* [J]. *Science*, 2016, 354 (6314): 886-889.
- [48] Chen D, Lyu MH, Kou XX, et al. Integration of light and temperature sensing by liquid-liquid phase separation of phytochrome B [J]. *Mol Cell*, 2022, 82 (16): 3015-3029.e6.
- [49] Reimann TM, Müdsam C, Schachtler C, et al. The large GTPase AtGBPL3 links nuclear envelope formation and morphogenesis to transcriptional repression [J]. *Nat Plants*, 2023, 9 (5): 766-784.
- [50] Kim JH, Castroverde CDM, Huang S, et al. Increasing the resilience of plant immunity to a warming climate [J]. *Nature*, 2022, 607 (7918): 339-344.
- [51] Yoo H, Triandafyllou C, Drummond DA. Cellular sensing by phase separation: using the process, not just the products [J]. *J Biol Chem*, 2019, 294 (18): 7151-7159.
- [52] Iserman C, Desroches Altamirano C, Jegers C, et al. Condensation of Ded1p promotes a translational switch from housekeeping to stress protein production [J]. *Cell*, 2020, 181 (4): 818-831.e19.
- [53] Kroschwald S, Munder MC, Maharana S, et al. Different material states of Pub1 condensates define distinct modes of stress adaptation and recovery [J]. *Cell Rep*, 2018, 23 (11): 3327-3339.
- [54] Wang BY, Zhang HH, Huai JL, et al. Condensation of SEUSS promotes hyperosmotic stress tolerance in *Arabidopsis* [J]. *Nat Chem Biol*, 2022, 18 (12): 1361-1369.
- [55] Boyd-Shiwarski CR, Shiwerski DJ, Griffiths SE, et al. WNK kinases sense molecular crowding and rescue cell volume via phase separation [J]. *Cell*, 2022, 185 (24): 4488-4506.e20.
- [56] Watanabe K, Morishita K, Zhou XY, et al. Cells recognize osmotic stress through liquid-liquid phase separation lubricated with poly (ADP-ribose) [J]. *Nat Commun*, 2021, 12 (1): 1353.
- [57] Morishita K, Watanabe K, Naguro I, et al. Sodium ion influx regulates liquidity of biomolecular condensates in hyperosmotic stress response [J]. *Cell Rep*, 2023, 42 (4): 112315.

- [58] Cuevas-Velazquez CL, Vellosillo T, Guadalupe K, et al. Intrinsically disordered protein biosensor tracks the physical-chemical effects of osmotic stress on cells [J] . Nat Commun, 2021, 12 (1) : 5438.
- [59] Huang XZ, Chen SD, Li WP, et al. ROS regulated reversible protein phase separation synchronizes plant flowering [J] . Nat Chem Biol, 2021, 17 (5) : 549-557.
- [60] Dorone Y, Boeynaems S, Flores E, et al. A prion-like protein regulator of seed germination undergoes hydration-dependent phase separation [J] . Cell, 2021, 184 (16) : 4284-4298.e27.
- [61] Zhang M, Zhu C, Duan YY, et al. The intrinsically disordered region from PP2C phosphatases functions as a conserved CO₂ sensor [J] . Nat Cell Biol, 2022, 24 (7) : 1029-1037.
- [62] Chong PA, Forman-Kay JD. Liquid-liquid phase separation in cellular signaling systems [J] . Curr Opin Struct Biol, 2016, 41: 180-186.
- [63] Takahara T, Maeda T. Transient sequestration of TORC1 into stress granules during heat stress [J] . Mol Cell, 2012, 47 (2) : 242-252.
- [64] Kosmacz M, Gorka M, Schmidt S, et al. Protein and metabolite composition of *Arabidopsis* stress granules [J] . New Phytol, 2019, 222 (3) : 1420-1433.
- [65] Gutierrez-Beltran E, Elander PH, Dalman K, et al. Tudor staphylococcal nuclease is a docking platform for stress granule components and is essential for SnRK1 activation in *Arabidopsis* [J] . EMBO J, 2021, 40 (17) : e105043.
- [66] Zhang JZ, Lu TW, Stolerman LM, et al. Phase separation of a PKA regulatory subunit controls cAMP compartmentation and oncogenic signaling [J] . Cell, 2020, 182 (6) : 1531-1544.e15.
- [67] Frotin F, Schueder F, Tiwary S, et al. The nucleolus functions as a phase-separated protein quality control compartment [J] . Science, 2019, 365 (6451) : 342-347.
- [68] Youn JY, Dyakov BJA, Zhang JP, et al. Properties of stress granule and P-body proteomes [J] . Mol Cell, 2019, 76 (2) : 286-294.
- [69] Glauninger H, Wong Hickernell CJ, Bard JAM, et al. Stressful steps: progress and challenges in understanding stress-induced mRNA condensation and accumulation in stress granules [J] . Mol Cell, 2022, 82 (14) : 2544-2556.
- [70] Zhu P, Lister C, Dean C. Cold-induced *Arabidopsis* FRIGIDA nuclear condensates for FLC repression [J] . Nature, 2021, 599 (7886) : 657-661.
- [71] Hentze N, Le Breton L, Wiesner J, et al. Molecular mechanism of thermosensory function of human heat shock transcription factor Hsf1 [J] . eLife, 2016, 5: e11576.
- [72] Zhang HC, Shao SP, Zeng Y, et al. Reversible phase separation of HSF1 is required for an acute transcriptional response during heat shock [J] . Nat Cell Biol, 2022, 24 (3) : 340-352.
- [73] Ayache J, Bénard M, Ernoult-Lange M, et al. P-body assembly requires DDX6 repression complexes rather than decay or Ataxin2/2L complexes [J] . Mol Biol Cell, 2015, 26 (14) : 2579-2595.
- [74] Zhou YL, Niu RX, Tang ZJ, et al. Plant HEM1 specifies a condensation domain to control immune gene translation [J] . Nat Plants, 2023, 9 (2) : 289-301.
- [75] Cheng XD. Protein SUMOylation and phase separation: partners in stress? [J] . Trends Biochem Sci, 2023, 48 (5) : 417-419.
- [76] Zavaliev R, Mohan R, Chen TY, et al. Formation of NPR1 condensates promotes cell survival during the plant immune response [J] . Cell, 2020, 182 (5) : 1093-1108.e18.
- [77] Guan B, Xue HW. *Arabidopsis* AUTOPHAGY-RELATED3 (ATG3) facilitates the liquid-liquid phase separation of ATG8e to promote autophagy [J] . Sci Bull, 2022, 67 (4) : 350-354.
- [78] Yasuda S, Tsuchiya H, Kaiho A, et al. Stress- and ubiquitylation-dependent phase separation of the proteasome [J] . Nature, 2020, 578 (7794) : 296-300.
- [79] Wang JJ, Pei GF, Wang YP, et al. Phase separation of the nuclear pore complex facilitates selective nuclear transport to regulate plant defense against pathogen and pest invasion [J] . Mol Plant, 2023, 16 (6) : 1016-1030.
- [80] Cheng SLH, Wu HW, Xu HY, et al. Nutrient status regulates MED19a phase separation for ORESARA1-dependent senescence [J] . New Phytol, 2022, 236 (5) : 1779-1795.
- [81] Cao XW, Du QW, Guo YH, et al. Condensation of STM is critical for shoot meristem maintenance and salt tolerance in *Arabidopsis* [J] . Mol Plant, 2023: S1674-2052 (23) 00257.

(责任编辑 张婷婷)