

What is the basis of variation in stress tolerance in plants?

高等植物如何适应环境变化

陈凡

中国科学院遗传与发育生物学研究所, 北京 100101

E-mail: fchen@genetics.ac.cn

2017-05-22 收稿, 2017-06-27 修回, 2017-06-28 接受, 2017-08-24 网络版发表

摘要 植物的种子萌发、幼芽伸长、开花和结实等生命过程依赖于适合的环境条件. 植物经过长期的演化和适应过程, 得以在不同生境条件下生长发育和繁衍. 植物面对不同于自身生境的逆境条件, 会采取不同方式去抵抗各种胁迫因子, 形成对这些环境因子的适应能力. 植物在器官、细胞和分子水平上实现对环境胁迫的感知、信号转导、系统应答以及耐受性形成, 由此适应在特殊或极端变化环境下的生存. 依据农作物的系统特性, 开展作物耐逆性的遗传改良, 是现代生物技术努力的目标.

关键词 植物, 环境胁迫, 信号转导, 胁迫耐受性

全球30余万种高等植物生长在高山、海洋、沼泽、沙漠等几乎所有的地方, 光照、温度、水、空气和养分是植物生长发育不可或缺的因素, 它们也共同构成了不同植物耐以生存的环境. 植物体在适合的环境条件下完成种子萌发、幼芽伸长、开花和结实等完整的生命周期, 由此使得物种得以繁衍和演化. 然而低温、干旱、低氧和土地贫瘠等各种自然环境因素会给植物生长和繁衍带来直至物种灭绝的影响, 事实上高等植物得以在全球各种复杂地理环境条件下生存, 更多的是得益于植物对环境变化的适应性.

1 植物器官演化与特殊生境的适应

生境(habitat)一词是由美国Grinnell^[1]首先提出, 指生物的个体、种群或群落生活地域的环境, 包括必需的生存条件和其他对生物起作用的生态因素, 又称栖息地. 高等植物从远古开始, 经过数亿年的演化, 形成了复杂的生物多样性及其生境. 其中植物通过在不同器官、组织和细胞水平上的演变, 以及次生代谢产物的合成与代谢, 使其得以在复杂的极端环境下得以生存和繁衍, 而这样的极端环境必然成为

这些物种适合生存的生境^[2].

休眠是植物在长期的发展过程中, 对不利环境条件所表现的一种适应. 寒冷是植物生长发育的不利因素之一, 绝大多数植物为了生存, 以冬眠的策略逃避严寒的威胁. 短命植物(short-lived plant)生长于干旱荒漠地区, 能利用早春雨水和融化的雪水提供的土壤湿度和一定的温度生长发育, 并在夏季干热季节来临之前短短的2个月时间里迅速完成生长、开花、结实的完整生活周期, 随后整个植株或地上部分干枯死亡, 以种子或地下器官休眠度过对植物生长不利的季节, 来年春季再由种子或地下器官形成新的个体. 短命植物不仅以有规律、周期性的休眠方式度过寒冷的冬季, 同时在长期发展过程中也形成了夏季休眠现象, 是其长期适应荒漠环境, 逃避干旱的一种策略.

多肉植物(succulent plant)是指植物营养器官的某一部分, 如茎或叶或根(少数种类兼有两个或两个以上部分)具有发达的薄壁组织用以贮藏水分, 在外形上显得肥厚多汁的一类植物. 它们大部分生长在干旱地区, 每年有很长的时间根部吸收不到水分, 仅靠体内贮藏的水分维持生命. 例如, 在干旱沙漠地区

引用格式: 陈凡. 高等植物如何适应环境变化? 科学通报, 2017, 62: 3295–3301

Chen F. What is the basis of variation in stress tolerance in plants (in Chinese)? Chin Sci Bull, 2017, 62: 3295–3301, doi: 10.1360/N972017-00563

广泛分布的仙人掌科(Cactaceae)植物,该科植物一般叶器官退化呈多毛刺,可以大大减少水分的蒸发;具有肥厚多肉的茎,茎内的薄膜组织含有大量水分,并代替叶成为进行光合作用的主要器官;根系分布广,有快速吸收水分的能力,在短暂的雨季即可吸足水分,有的能用刺毛在晴朗的夜晚吸收空气中的水分。大多数在沙漠少雨地区分布的植物都有相似的肉质器官,由此适应在强光、干旱地区的生存。正是由于根茎叶等器官的演化,这类植物难以在阴生、湿地等生境种植。

光是植物生长发育的必要条件,光照强度影响植物的外形。生长在空旷地的植物,光照强度强,茎秆粗矮,生长在光照强度较弱条件下的植物,则茎秆细长、节少挺直、生长均匀。当高山植物生长在紫外线较多的生境时,形态常表现特殊,茎部矮小、叶面缩小、毛茸发达、积蓄物增多、叶绿素增加,茎叶有花青素存在,颜色显得艳丽。

植物为了在特定的环境中得以生存和繁衍,势必通过器官的演化,甚至生命周期的改变,使之适应特殊生境下的生长发育和开花结实。而这些长期演变形成的器官和生活特性,也使得特殊生境成为这些植物种类繁衍的生存环境^[3]。

2 植物适应特殊生境的细胞学基础

植物叶肉细胞中有3种色素:叶绿素、叶黄素和胡萝卜素。秋天时,温度下降,树叶中参与光合作用的主要化学物质——叶绿素降解,而平时担任光合作用辅助角色的化学物质——类胡萝卜素、叶黄素的颜色(橙色或黄色)呈现出来,因此冬天来临时,树叶会变黄。越冬树木为了自我保护需要休眠,它们通过落叶减少水分和养分的损耗,调节自己的体内平衡,储蓄能量等到条件适宜再重新萌发。一些松柏之类的树木因为叶片像针尖一样,水分和养分的损耗特别少,所以能保持常绿。落叶是由短日照及温度下降引起的,其内部生长素减少,脱落酸增加,产生离层的结果。植物通过落叶减少蒸腾,度过寒冷或干旱季节,这一习性是植物在长期进化过程中形成的。

植物能适应水生、盐碱、干旱、高温、寒冷等各种生境下生存,采用的适应机制却不完全相同。一般认为,盐生植物是一类能够在盐离子浓度至少200 mmol/L以上的生境中生长和完成生活史的植物。根据盐生植物的生理适应特点可分为真盐生植物

(*enhalo*phyte)、泌盐盐生植物(*recreto*hlophyte)和假盐生植物(*pseudo*halophyte) 3类。真盐生植物由于细胞液浓度高,而具有极高的渗透压,可以从高盐土壤中吸取水分,并且在从土壤中吸收大量可溶性盐分并积聚在体内时不受盐害。因此,对盐土的适应能力很强。常见的代表植物是生长在滨海重盐渍土上的碱蓬(*Suaeda glauca* Bunge.)等。泌盐盐生植物能从盐渍土中吸收盐分,但并不积存在体内,而是通过茎、叶表面的盐腺细胞将盐分分泌排出体外,代表植物有大米草(*Spartina anglica* Hubb.)等。假盐生植物体内含有大量可溶性有机物,具有很高的细胞渗透压,生长在盐渍土中,但不吸收土壤中的盐类,代表植物有獐毛(*Aeluropus sinensis* Tzvel.)等。

光合作用(*photosynthesis*)即光能合成作用,是指含有叶绿体的绿色植物和某些细菌,在可见光的照射下,经过光反应和碳反应,利用光合色素将二氧化碳(或硫化氢)和水转化为有机物,并释放出氧气(或氢气)的生化过程。光合作用是生物界赖以生存的基础,也是地球碳-氧平衡(即二氧化碳与氧气的平衡)的重要媒介。光能超过光合系统所能利用的数量时,光合功能下降的现象被称为光抑制(*photoinhibition*)。光抑制不一定是光合机构被破坏的结果,而是防御性地激发能热耗散过程的反应。在自然条件下,晴天中午植物上层叶片常发生光抑制,当强光和其他环境胁迫因素,如低温、高温和干旱等同时存在时,光抑制会加剧。光抑制是植物本身的保护性反应。

水分是生物体的重要组成成分,除了维持细胞膨压外,还是生物体新陈代谢所必需的。植物遭受水分胁迫时,光合作用的降低有利于减少光合过程中产生的活性氧对细胞的损伤。复苏植物是一类能忍耐严重干旱胁迫植物的总称,在失去自身95%的水分后仍能以一种类似休眠的状态维持细胞活力,一旦遇水,这类植物就能迅速恢复生活状态。复苏植物失水后光合活性也会迅速下降,复水后光合作用可迅速重新恢复,而非复苏植物干旱造成的光合失活却不能逆转。这个现象意味着复苏植物具备在极度脱水过程中保护光合细胞结构以及复水后快速恢复蛋白合成的能力^[4]。沉水水生植物长期适应在水体中生长,叶子柔软而透明,丝状叶可以大大增加与水的接触面积,使叶子能最大限度地得到水里微弱的光照,吸收水里溶解得很少的二氧化碳,以保证光合作用的进行。水生植物较陆生植物而言,叶片上的叶绿

体大得多,排列在细胞外围,能充分吸收透入水中的微弱光线.叶片上没有气孔,但细胞间隙特别发达,并有特殊的通气组织,能适应水下氧气相对不足的环境.

最初从南极与北极地区的海洋鱼类血清中发现一种能与冰晶相结合的特异性蛋白质,它能阻止体液内冰核的形成与生长,维持体液的非冰冻状态.在这些地区生活的鱼类全都具有合成这类蛋白的能力,以适应低温的生活条件.这种抗冻蛋白同样在一些寒地生存的植物(如冬黑麦(*Secale cereale*)、沙冬青(*Ammopiptanthus mongolicus*)、唐古特红景天叶(*Rhodiola algida* Var. *tangutica*)等)体内被发现.然而这种抗冻蛋白并不是一直存在,而是常需要低温驯化或在冰点以下诱导一段时间才能逐渐积累.这些抗冻蛋白被认为能够有效地保护植物细胞不会因极度低温产生冻害和凋亡^[5].

3 逆境条件下植物耐受性形成的分子机制

植物经过长期的演化和适应过程,得以在不同生境条件下生长发育和繁衍.气候变化和人为活动带来的生境改变,对植物体而言都将形成与原有生境不同的环境因子,在超过植物体可以承受的适应范围时,就对植物产生了一定程度的环境胁迫.植物面对不同于自身生境的逆境条件,会形成对这些环境因子的适应能力,即采取不同的方式去抵抗各种胁迫因子.植物对各种胁迫(或称逆境)因子的抗御能力,称为抗逆性(stress resistance).植物的抗逆性主要包括两个方面:避逆性(stress avoidance)和耐逆性(stress tolerance).避逆性指在环境胁迫和植物体之间在时间或空间上设置某种障碍,从而完全或部分避开不良环境胁迫的作用,如短命植物等.耐逆性指植物体承受了全部或部分不良环境胁迫的作用,但没有或只引起相对较小的伤害,如盐生植物等.

植物与动物的最大区别在于无法运动,因此面对胁迫因子采用更多的方式是形成自身的耐受性.在低温、干旱和盐碱等非生物逆境条件下,植物体通过感知、信号转导和应答等过程形成胁迫耐受性.植物针对环境胁迫因子产生的信号转导包括受体偶联磷酸转移、磷酸肌醇诱导的钙震荡、丝裂原活化蛋白激酶级联和胁迫应答基因的转录激活.除此以外,蛋白质的翻译后修饰和蛋白质间互作也是信号转导的重要组成方式^[6].

低温能够激活植物细胞中的钙离子信号,由此调控下游冷信号和响应因子的转录激活^[7].钙离子通道蛋白(cyclic nucleotide-gated channel, CNGC)被认为参与温度的感受和应答^[8].在植物感受低温信号过程中,目前已知的一个主要途径是通过ICE1-CBF-COR转录级联信号传递.ICE1 (inducer of CBF expression 1)基因编码一个bHLH类转录因子.在感受低温信号后,ICE1直接结合在CBF (C-repeat-binding factors)基因的启动子区激活CBF基因的表达.CBF转录因子进一步激活下游一系列称为COR (cold-responsive gene)基因的表达,从而介导植物的耐低温能力^[9,10].ICE1基因处于该级联信号通路的上游,其转录不受低温信号调控,但ICE1蛋白的稳定性受到E3连接酶HOS1 (high osmotic expression 1)的负调控;HOS1介导ICE1泛素化并通过26S蛋白酶途径降解ICE1^[10].拟南芥(*Arabidopsis thaliana*) SnRK2.6/OST1 (snf1-related protein kinase/open stomata 1)蛋白激酶的研究表明,低温激活的OST1能够通过多重机制同时促进ICE1蛋白稳定性和转录活性,使植物迅速响应环境温度的变化^[11].

盐和干旱主要是通过离子和渗透平衡压导致植物激素脱落酸(abscisic acid, ABA)的积累,从而影响植物细胞的生长^[12],ABA是调控植物生长发育以及响应各种非生物胁迫(如干旱、高盐和极端温度等)的重要植物激素之一^[13].低温信号快速激活的OST1过程并不依赖于ABA,表明在植物响应不同胁迫应答过程中存在依赖于和非依赖于ABA的不同分子调控机制^[14].以PYR/PYL/RCAR为受体的ABA信号转导通路模型表明,植物在不存在ABA的条件下,以二聚体形式存在的PYR/PYL/RCAR受体蛋白不能与蛋白磷酸酶PP2Cs相互作用,PP2Cs处于高活性状态并抑制其下游功能组分蛋白磷酸激酶SnRK2s的活性,植物体保持正常的生长趋势;存在ABA的条件下,细胞中的ABA与受体蛋白PYR/PYL/RCAR结合,促使其构型发生变化,形成能与PP2Cs相互作用的单体结构.结合了ABA的PYR/PYL/RCAR与PP2Cs相互作用能够完全掩盖PP2Cs的磷酸酶活性位点,进而使SnRK2s的自我磷酸化与蛋白磷酸化活性得到释放.活化状态的SnRK2s通过蛋白磷酸化分别作用于下游的转录因子AREBs/ABFs (ABA-responsive element binding factors)以及定位于质膜的阴离子通道SLAC1,钾离子通道KAT1和NADPH氧化酶AtrbohF,促使

ABA信号应答相关基因的表达和气孔关闭^[15,16]. ABA的生物合成、转运与降解、信号转导以及与其他激素之间的交叉调控网络使植物感知环境胁迫,引发分子细胞水平的应答,并诱导植物耐受性的形成.

表观遗传修饰是指在不改变基因序列的情况下,通过DNA甲基化、组蛋白共价修饰、染色体重塑和非编码RNA调控等方式使特定基因的表达发生改变,从而调控特定的生物学过程^[17]. 表观遗传修饰在植物长期适应和演化的过程中,逐渐形成对环境胁迫信号的感知、信号转导、基因表达等不同调控机制. 拟南芥甲基化酶DRM (domains-rearranged methyltransferase)参与FLC (flowering locus C)起始甲基化和基因沉默,从而调控拟南芥开花时间,而这一修饰依赖于低温处理^[18]. siRNA介导的基因沉默作用对环境中的温度变化很敏感,而温度和其他非生物胁迫因素都可以对特异的siRNA进行调节,从而调节基因的表达情况. 通过对拟南芥和烟草(*Nicotiana tabacum*)进行盐、冷以及ABA处理,发现不同的刺激可以引起组蛋白H3的磷酸化和乙酰化增加,这说明植物可以通过改变染色质形态来应对外界胁迫. 在自然环境中,不同种群的植物会由于生长环境的不同而表现出遗传多样性,其表观遗传修饰状态同样会因植物长期处于某一特定的生态环境而发生特异性的变化. 因此,生长在不同生态环境中的植物种群也具有表观遗传多样性,这种表观遗传调控多样性常表现在面对突然变化的环境时植物的快速反应以及对环境胁迫的耐受能力^[19].

4 作物的遗传改良与植物系统生物学

人们在农业生产中,常希望农作物可以在干旱、盐碱等地域种植和收获,同时又希望它们能耐受诸如寒潮等随时可能光临的极端气候,而不导致产量的下降. 因此,围绕作物耐逆性状的遗传改良一直是人类生存与农业生产关心的主要问题. 研究表明,逆境条件下模式植物与农作物在胁迫感知和耐受性形成方面具有类似的分子调控机制和表观调控机制,而农作物在长期人工驯化和选择中,与物种演化类似形成其特有的地域性分布^[20].

亚洲栽培稻(*Oryza sativa* L.)分为籼稻(*indica*)和粳稻(*japonica*)两个亚种. 籼稻起源于亚热带,具有不耐低温的特性,种植于热带和亚热带地区;粳稻品种相对耐寒,种植在纬度较高的温带和寒带地区. 通

过调控水稻耐冷性的QTL位点COLD1 (chilling-tolerance divergence 1)发现, COLD1基因是调控耐寒性的主要调控因子. 具有耐冷能力的粳稻和野生稻品种均为COLD1^{NIP}基因型,主要种植在中国、日本、韩国、美国及亚洲东南部的高纬度地区. 而在低温敏感的籼稻品种中,该SNP2位点均为T (即COLD1⁹³⁻¹¹)或C,主要种植于南部以及东南亚地区. 系统发生学分析表明,粳稻中COLD1基因SNP2的A碱基可能在驯化过程中来源于中国野生稻(*Oryza rufipogon* Griff.). 由此证明,野生稻具有的耐逆基因位点在人类根据特定地域环境长期种植和驯化过程中被人工选择,由此导致了籼稻与粳稻之间耐寒性的分化^[21]. 获取农作物产品的产量是人类驯化的目标,水稻的诸多重要农艺性状在人工驯化过程中都被强烈选择,人工选择常是通过放弃野生稻耐逆性位点而达到高产的目的^[22]. 具有较高耐冷能力的粳稻就比低温敏感的籼稻品种产量偏低,野生稻由于需要在复杂多变的环境中生存,普遍具有较高的耐逆性和较低的结实率. 植物利用休眠等手段来躲避不利环境得以生存,其生物量和繁殖力势必下降,因此耐逆性高的作物常常难以获得较高的产量.

随着植物的大规模基因组测序,越来越多参与环境胁迫应答和耐受性形成的功能基因被克隆和分析,其中也包括一些生长在特殊生境下的植物所具有的特殊耐逆基因,利用基因工程技术将这些基因表达在农作物中,可以使作物具备一定的耐逆性,并在一些原来难以生存的环境下种植. 然而持续性的耐逆基因表达,将影响作物的产量和品质,而诸如寒潮、干旱等气候变化也常随机出现,因此既让作物具备抵御外界极端环境变化的能力,又要保证作物的产量和品质仍是现代生物技术努力的目标^[23].

“系统生物学”(systems biology)最初的定义就是采用系统论方法研究生物学. 系统生物学要实现从基因到细胞、组织、个体的各个层次的整合. 其核心思想是“整体大于部分之和”;系统特性是不同组成部分、不同层次间相互作用而“涌现”的新性质;对组成部分或低层次的分析并不能真正地预测高层次的行为. 如何通过研究和整合去发现和理解涌现的系统性质,是系统生物学面临的一个根本性的挑战. 因此,对于植物耐逆性的认识,不仅需要开展相关功能基因的分析鉴定,更需要从系统学的概念方面来认识植物对外界环境的感知、应答和耐受过程. 系统生

物学既要了解生物系统的结构组成,又要揭示系统的行为方式.也就是说,生命系统并非一种静态的结构,而是一种有序的动态的信息流,系统生物学研究在于揭示特定的生命系统在不同的条件下和不同的时间里具有的动力学特征.计算机模拟动力学研究可以看到,植物在缺水信号的干涉(perturbation)下,可以通过降低光合作用,减少能量代谢,从而保证整

个生命系统在低能耗中维持物质信息流正常运行^[24].随着基因组测序和基因编辑技术在农作物上的应用,将不再是单一改变耐逆相关基因的表达,基因组编辑作物(genome-edited crops, GECs)将根据所需收获的农作物的系统特性,进行遗传改良,使得作物在特定的环境下或突如其来的极端变化下仍能获得较高的产量^[25,26].

参考文献

- 1 Grinnell J. Field tests of theories concerning distributional control. *Am Nat*, 1917, 51: 115–128
- 2 Zuellig M P, Kenney A M, Sweigart A L. Evolutionary genetics of plant adaptation: Insights from new model systems. *Curr Opin Plant Biol*, 2014, 18: 44–50
- 3 Anderson J T, Willis J H, Mitchell-Olds T. Evolutionary genetics of plant adaptation. *Trends Genet*, 2011, 27: 258–266
- 4 Xiao L, Yang G, Zhang L, et al. The resurrection genome of *Boea hygrometrica*: A blueprint for survival of dehydration. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2015, 112: 5833–5837
- 5 Cheung R C F, Ng T B, Wong J H. Antifreeze proteins from diverse organisms and their applications: An overview. *Curr Protein Pept Sci*, 2017, 18: 262–283
- 6 Xiong L, Zhu J K. Abiotic stress signal transduction in plants: Molecular and genetic perspectives. *Physiol Plant*, 2001, 112: 152–166
- 7 Knight H, Trewavas A J, Knight M R. Cold calcium signaling in *Arabidopsis* involves two cellular pools and a change in calcium signature after acclimation. *Plant Cell*, 1996, 8: 489–503
- 8 Finka A, Cuendet A F, Maathuis F J, et al. Plasma membrane cyclic nucleotide gated calcium channels control land plant thermal sensing and acquired thermotolerance. *Plant Cell*, 2012, 24: 3333–3348
- 9 Chinnusamy V, Ohta M, Kanrar S, et al. ICE1: A regulator of cold-induced transcriptome and freezing tolerance in *Arabidopsis*. *Genes Dev*, 2003, 17: 1043–1054
- 10 Shi Y, Ding Y, Yang S. Cold signal transduction and its interplay with phytohormones during cold acclimation. *Plant Cell Physiol*, 2015, 56: 7–15
- 11 Ding Y, Li H, Zhang X, et al. OST1 kinase modulates freezing tolerance by enhancing ICE1 stability in *Arabidopsis*. *Dev Cell*, 2015, 32: 278–289
- 12 Zhu J K. Salt and drought stress signal transduction in plants. *Ann Rev Plant Biol*, 2002, 53: 247–273
- 13 Cutler S R, Rodriguez P L, Finkelstein R R, et al. Absciscic acid: Emergence of a core signaling network. *Annu Rev Plant Biol*, 2010, 61: 651–679
- 14 Hirayama T, Shinozaki K. Research on plant abiotic stress responses in the post-genome era: Past, present and future. *Plant J*, 2010, 61: 1041–1052
- 15 Melcher K, Ng L M, Zhou X E, et al. A gate-latch-lock mechanism for hormone signaling by abscisic acid receptors. *Nature*, 2009, 462: 602–608
- 16 Miyazono K, Miyakawa T, Sawano Y, et al. Structural basis of abscisic acid signaling. *Nature*, 2009, 462: 609–614
- 17 Wu C T, Morris J R. Genes, genetics and epigenetics: A correspondence. *Science*, 2001, 293: 1103–1105
- 18 Cao X F, Jacobsen S E. Role of the *Arabidopsis* DRM methyltransferases in *de novo* DNA methylation and gene silencing. *Curr Biol*, 2002, 12: 1138–1144
- 19 Herrera C M, Bazaga P. Untangling individual variation in natural populations: Ecological, genetic and epigenetic correlates of long-term inequality in herbivory. *Mol Ecol*, 2011, 20: 1675–1688
- 20 Nakashima K, Ito Y, Yamaguchi-Shinozaki K. Transcriptional regulatory networks in response to abiotic stresses in *Arabidopsis* and grasses. *Plant Physiol*, 2009, 149: 88–95
- 21 Ma Y, Dai X, Xu Y, et al. COLD1 confers chilling tolerance in rice. *Cell*, 2015, 160: 1209–1221
- 22 Zuo J, Li J. Molecular dissection of complex agronomic traits of rice: A team effort by Chinese scientists in recent years. *Nat Sci Rev*, 2014, 1: 253–276
- 23 Zhu J K. Abiotic stress signaling and responses in plants. *Cell*, 2016, 167: 313–324
- 24 Luo R, Wei H, Ye L, et al. Photosynthetic metabolism of C₃ plants shows highly cooperative regulation under changing environments: A systems biological analysis. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2009, 106: 847–852

- 25 Huang S, Weigel D, Beachy R N, et al. A proposed regulatory framework for genome-edited crops. *Nat Genet*, 2016, 48: 109–111
- 26 Bevan M W, Uauy C, Wulff B B, et al. Genomic innovation for crop improvement. *Nature*, 2017, 543: 346–354



陈凡

中国科学院遗传与发育生物学研究所研究员，博士生导师，国家杰出青年科学基金获得者。现任分子发育生物学国家重点实验室副主任，《植物学报》副主编，中国细胞生物学学会再生细胞生物学分会副会长，*Frontiers in Plant Genetics and Genomics*, *PLoS One* 和 *Journal of Integrated OMICS* 等期刊编委。1991 年获武汉大学生物化学专业学士学位，1994 年获中国科学院武汉植物所植物学专业硕士学位，1997 年获日本爱媛大学生物化学及分子生物学专业博士学位。目前以植物发育的分子控制与应答为研究方向，研究植物在环境胁迫条件下的激素信号转导和相关基因表达调控网络，同时以水稻为模式材料研究其侧分生组织分化及形态建成的分子调控。

What is the basis of variation in stress tolerance in plants?

CHEN Fan

Institute of Genetics and Developmental Biology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China

E-mail: fchen@genetics.ac.cn

The life cycle of plant, from seed germination, seedling growth, flowering to fruiting, depends on the suitable environment conditions. Plants have a remarkable capacity to occupy ecological niches that are shaped by their edaphic, climatic and biotic environments with extremes that have cyclic patterns, occur very infrequently or heterogeneously, or are chronic. Natural genetic variation for adaptation and acclimation mechanisms provide this inherent ecological niche capacity. To survive in an extreme environment, the growth pattern and flowering time of plants are changed by the organ evolution, even the life cycle, to adapt the special habitats. The evolved organs and living characteristics of these species also make the special habitats become their living environment for the reproduction and propagation. For adaptive phenotypic plasticity to evolve, individuals must be capable of responding to predictable environmental signals, and plastic genotypes must have a fitness advantage over genotypes that are incapable of altering their phenotypes. Plasticity in phenotypic traits can be heritable and subject to natural selection. One important feature distinguishing plants from other complex multicellular organisms is that plants are sessile and thus have to endure environmental challenges such as soil salinity, drought and cold temperatures. Water is an important component of living organisms, in addition to maintaining cell turgor, and metabolism of organism required. When plants suffer from drought stress, the reduction of photosynthesis is beneficial to reduce the damage of ROS to the cells. Photosynthetic metabolism in the chloroplasts of C_3 plants applies highly cooperative regulation to minimize the fluctuation of metabolite concentration profiles in the face of transient perturbations. Highly cooperative regulation assures the robustness of the biological system and that there is closer cooperation under perturbation conditions than under normal conditions. Minimizing fluctuations in the profiles of metabolite concentrations is the key to maintaining a system's function. Although salt, water and cold stresses are clearly different from each other in their physical nature and each elicits specific plant responses, they also activate some common reactions in plants. The most widely studied common response is the induction of some plant genes by environmental stresses. Plant research dedicated to the understanding of mechanisms allowing plant to adjust to environmental constraints is amongst the most significant research domains both in quantity and quality. Plants provide unique opportunities to study the mechanistic basis and evolutionary processes of adaptation to diverse environmental conditions. Though various abiotic stresses negatively impact plant growth and productivity of crops, plants have adapted to respond to these stresses at the molecular, cellular, physiological, and biochemical level, enabling them to survive. Understanding stress signaling and responses will increase our ability to improve stress resistance in crops to achieve agricultural sustainability and food security for a growing world population.

plant, environmental stress, signal transduction, stress tolerance

doi: 10.1360/N972017-00563