

综 述

逆境胁迫下植物 DNA 甲基化变异的研究进展*

徐 妍¹ 张海玲² 徐香玲¹ 张会新¹ 姚 琳¹ 张必弦² 王全伟^{1**}

(1 哈尔滨师范大学生命科学与技术学院 哈尔滨 150025 2 黑龙江省农业科学院 哈尔滨 150025)

摘要 胁迫是指生物体持续地暴露在环境的刺激下,并且植物有能力建立保护和适应的机制。逆境胁迫抑制生物体的生长、发育和繁殖,它通常决定了物种的分布,更重要的是它对特定的种群提供了一种选择性进化动力。植物可以通过忍受、抗性和避免或最终逃避这三种不同的策略来应对胁迫。DNA 甲基化作为一种表观遗传现象,是指在甲基化酶的作用下,不涉及基因的 DNA 序列改变,而使基因功能发生变化,以对外界的环境刺激作出应答反应。这种变化常常可以传递给后代,并形成表观遗传记忆,这对培育植物抗性新品种提供了可能。综述了植物响应逆境胁迫中的 DNA 甲基化修饰的研究进展,旨在深入了解 DNA 甲基化变化对植物抗逆性的影响。

关键词 胁迫 DNA 甲基化 表观遗传

中图分类号 Q789

表观遗传学是指不涉及 DNA 序列的变异但基因的表达模式发生了可遗传的改变,这种改变能通过有丝分裂和减数分裂传递给子细胞或下一代^[1]。已发现的表观遗传变异有甲基化、乙酰化等 DNA 和蛋白质的修饰,基因组印记, RNA 编辑, RNA 干扰等^[2],这种遗传方式不符合孟德尔遗传规律^[3]。DNA 甲基化在基因表达和细胞分化等过程中起重要作用^[4],主要表现在两方面:一是在发育过程中调节基因的表达;二是防止外来序列插入,以维持基因组的稳定性^[5]。本文主要综述了逆境胁迫引起的 DNA 甲基化的变化在植物抵御和适应逆境胁迫中的作用。

1 DNA 甲基化概述

DNA 甲基化是指遗传物质 DNA 复制后,在 DNA 甲基转移酶的作用下,将 S-腺苷甲硫氨酸(SAM)分子上的甲基,转移到 DNA 的腺嘌呤(A)或胞嘧啶(C)碱

基上,实现对 DNA 的修饰^[6]。研究表明,高等植物基因组中大约有 6%~25% 的胞嘧啶处于甲基化状态^[7],它们通常发生在 CG、CNG(N 表示任何碱基)和 CHH(H 代表 A、C、T)位点上^[8],而脊椎动物细胞基因组中仅有 2%~7% 的胞嘧啶被甲基化^[9],这说明植物细胞基因组相比于动物更易发生 DNA 的甲基化修饰。

植物 DNA 的甲基化方式主要包括 2 种:维持甲基化和从头甲基化^[10]。维持甲基化是指双链 DNA 中的一条链已存在甲基化,另一条未甲基化的链被甲基化,这种甲基化通过半保留复制的方式将亲代的甲基化模式传递给后代。从头甲基化是指两条链均未甲基化的 DNA 发生甲基化,这种甲基化的方式不依赖于 DNA 的复制^[11]。DNA 甲基化水平的高低和发生与否主要受各种 DNA 甲基转移酶的综合影响。在植物中广泛存在着 4 种甲基转移酶:第一种是维持型甲基转移酶 I(maintenance methyltransferase I, MET I),主要作用是维持对称序列 CG 位点的甲基化,在重新甲基化过程中也起一定的作用^[12]。第二种是结构域重排甲基转移酶(Domains rearranged methyltransferase, DRM),它可对所有含有胞嘧啶的序列进行重新甲基化^[13-14],并且负责维持非对称 CHH 位点的甲基化。第三种是染色质甲

收稿日期:2014-07-10 修回日期:2014-08-31

* 黑龙江省自然科学基金重点项目(ZD201003)、哈尔滨市科技创新人才研究专项资金项目(RC2013QN002103)、黑龙江省教育厅科学技术研究项目(12511154)资助项目

**通讯作者,电子邮箱:wqw125@126.com

基化酶 (Chromomethylase, CMT), 此酶为植物所特有^[15], 参与异染色质的 DNA 修饰, 并能够维持 CNG 位点的甲基化^[16-17]。第四种可能是 DNMT2 (DNA methyltransferase 2) 家族的同系物, 它在不少物种中是保守的, 但其功能目前尚不清楚^[18]。

2 非生物胁迫对植物 DNA 甲基化的影响

非生物胁迫是指各种不利的环境因素, 表观基因组能帮助植物对环境胁迫产生抗性。植物遭遇非生物胁迫后, 其表观遗传学密码会发生大量改变, 这些表观遗传学改变与负责调控植物胁迫应答的基因活性有关。目前有关非生物胁迫对植物 DNA 甲基化影响的研究比较多, 主要有干旱、低温、盐、重金属胁迫等。在胁迫条件下, DNA 甲基化能够调节胁迫响应基因的表达^[19]。通过研究非生物胁迫对植物 DNA 甲基化的影响, 将有助于了解植物的抗逆机制。

2.1 盐胁迫对植物 DNA 甲基化的影响

高盐通过降低土壤渗透势造成植物吸水困难^[20], 大量研究表明, 植物可以通过调整基因组甲基化的状态来快速应对高盐胁迫。邢燕霞等^[21]在黑麦草种子耐盐萌发过程中检测到大量的去甲基化事件, 并且其代谢也发生了一系列复杂的适应性变化, *ChlCu/ZnSOD*, *MnSOD* 和 *CAT* 等一系列清除活性氧自由基的基因表达量增强。以此推测, 黑麦草种子基因组 DNA 的去甲基化启动了这些基因的表达, 开启对盐胁迫的应答机制, 将危害降到最低, 从而有利于种子的正常萌发。

同样是盐胁迫, 在油菜籽^[22]、棉花^[23]中耐盐品系的去甲基化位点数大于敏感品系, 而甲基化位点数则少于敏感品系。这表明, 通过去甲基化以促进胁迫相关基因的表达是油菜籽和棉花耐盐性的重要原因之一。Wang 等^[24]对水稻的研究也表明, 基因的去甲基化是响应盐胁迫的主要表观遗传机制, 并且它们多数发生在特定序列, 而不是随机的^[25]。

2.2 干旱胁迫对植物 DNA 甲基化的影响

干旱影响植物的正常生长发育和生理代谢过程, 并且它也是限制提高植株产量最主要的逆境因素^[26]。潘雅姣等^[27]用干旱胁迫处理水稻抗旱导入系 DK106 和早敏感轮回亲本 IR64, 发现在水稻的生长发育过程中, 整个植株 (叶片和根部) 的甲基化水平增加, 但在品种间存在差异, 可能与不同品种植株的抗旱性差异有关。在苗期, DK106 根部的甲基化水平已接近分蘖期, 而 IR64 根部的甲基化水平即使到了分蘖期也比

DK106 稍低, 可见, 在干旱胁迫下, IR64 需要更多的 DNA 修饰来抵抗胁迫。对多态性片段进行克隆、序列分析发现, 参与抗旱胁迫反应的 DNA 序列在编码区和非编码区均有分布, 表明水稻通过基因组范畴调整 DNA 甲基化状态以应对胁迫。

郑小国等^[28]对节水抗旱稻差异甲基化位点相关基因功能聚类分析发现, 它们涉及物质代谢、信号传导、胚胎发育等一系列与生长发育相关或胁迫反应相关的生理过程, 这也表明 DNA 甲基化在植物生长发育及应对环境胁迫中起重要作用。

2.3 低温胁迫对植物 DNA 甲基化的影响

低温胁迫会使植物体内产生大量自由基, 细胞遗传物质可能会发生变化, 这些氧自由基常常会使植物基因组 DNA 发生去甲基化。陈芳等^[29]对小麦种子和幼苗的超低温保存研究中发现, 与对照相比, 经超低温保存后的材料均发生了不同程度的甲基化变化, 且去甲基化变化是主要趋势。玉米幼苗经低温 (4℃) 的处理后, 根部组织基因组及冷胁迫诱导基因 *ZmMII* 发生去甲基化, 23℃复温 7 d 后冷胁迫导致的低甲基化状态仍然未恢复到正常水平^[30], 这种低甲基化可能与抵御冷应激有关。同样的, 低温处理也会导致草莓^[31]、牡丹^[32]、金鱼草^[33-34]的甲基化水平下降。这些研究表明植物在低温胁迫下发生基因去甲基化具有一定普遍性, 但具体作用机制还不清楚。

在拟南芥幼苗超低温保存的研究中, 662 条扩增条带有 64 条带型发生改变, 其中 48 条能遗传给第 2 代, 这表明低温诱导的 DNA 甲基化变异也具有一定的遗传性^[35]。

2.4 重金属胁迫对植物 DNA 甲基化的影响

重金属胁迫可诱导转座子和基因发生表达的改变, 这种改变在一定程度上可传递给后代^[36]。在李照令等^[37]的研究中发现, 三个镉处理的拟南芥 DNA 甲基化水平均高于对照, 镉胁迫也可以使萝卜基因组的整体甲基化水平提高^[38], 可能高的甲基化水平是植物忍受镉胁迫的重要原因。油菜在铬胁迫下, 基因组甲基化水平也上升^[39]。但在重金属胁迫下, 并不是所有植物基因组 DNA 都表现出高的甲基化水平。同样是铬胁迫, 在三叶草和大麻中基因组甲基化水平表现为下降趋势^[40], 水稻在重金属胁迫下, 其甲基化水平也下降^[41]。说明不同植物中可能存在不同的 DNA 甲基化机制来抵抗重金属胁迫。

可见, 重金属胁迫是一个复杂的过程, 可能通过

DNA 甲基化修饰改变 DNA 构象,从而影响染色质的结构以及 DNA 与蛋白质的相互作用,调节基因的表达,以此来抵抗胁迫。

2.5 环境污染物对植物 DNA 甲基化的影响

近年来,由于工业污染,人为产生的 NO 和 SO₂ 等环境污染物日益增多,它们存在于大气和土壤中,对植物造成了一种非生物胁迫,影响植物的生长和发育。NO 处理能诱导水稻基因组 DNA 产生去甲基化^[42],激活植物基因组中本处休眠状态的转座子,转座子活性的增强能够导致基因组和性状的不稳定性,这有利于生物体产生遗传变异来应对胁迫^[43]。

李利红等^[44]的研究发现,SO₂ 胁迫使拟南芥 *NIT2* 基因启动子区去甲基化,有利于转录起始复合物与该启动子区调控元件相结合,以及转录复合物沿 DNA 模板链快速移动,使 *NIT2* 基因的表达水平提高,进而调节植物抗性生理。启动子区甲基化水平的降低可能与防御基因的表达相关联,甲基化修饰参与了植株的抗逆反应过程。

3 生物胁迫对植物 DNA 甲基化的影响

生物胁迫一般指病毒、真菌等对植物的侵染过程。为限制感染的致病菌生长,植物采用了一系列复杂的防御机制,激活多种信号来改变基因表达的网络,植物的这些细胞防御应答通过 DNA 甲基化机制控制基因表达的网络。目前有关生物胁迫对植物 DNA 甲基化影响的研究比较少,主要集中在水稻白叶枯菌、玉米纹枯病菌及病毒上。这些胁迫能够使植物 DNA 甲基化水平发生改变,且常常表现为全基因组甲基化水平的上升和抗病相关基因甲基化水平的下降,推测甲基化整体水平的上升可能有利于病原菌攻击时植物基因组的稳定,而抗病基因甲基化水平降低则有利于加快重组而获得新的抗病基因,从而使植物获得长期的、永久性的抗性^[45-46]。

3.1 白叶枯病菌对 DNA 甲基化的影响

在水稻与白叶枯病菌互作研究中发现,抗病基因的低甲基化和全基因组的超甲基化可能与水稻白叶枯病抗性有关。Akimoto 等^[47]用 5-脱氧杂氮胞苷处理水稻,获得一个能够稳定遗传的抗水稻白叶枯病的突变品系 line-2,并克隆发现了一个与抗白叶枯病基因 *Xa21* 相似的基因 *Xa21G*。在野生型水稻中,该基因的启动子区的所有胞嘧啶均是甲基化的,而在 Line-2 中却未甲基化。当感染黄单胞菌时,*Xa21G* 赋予了 Line-2 及

其子代植株抗病性,没有 *Xa21G* 表达的野生型是高度易感的。这些结果表明,*Xa21G* 基因的启动子区发生了去甲基化,打破了该基因原有的沉默状态,从而获得了对病菌的抗性。低甲基化和抗性性状都是稳定遗传的,经典的孟德尔遗传定律不能解释这种现象^[48],这是一个表观遗传的明显的例子,并支持了拉马克提出的获得性状遗传的观点。水稻品种早生爱国 3 号在成株阶段表现出对白叶枯病的抗性,但幼苗阶段是易感的,MSAP 技术检测发现成株比幼苗的甲基化整体水平要高,表明全基因组甲基化水平的增高有助于成株抗性^[49]。

3.2 纹枯病菌对 DNA 甲基化的影响

玉米高耐纹枯病材料 R15 在人工接菌后 6h 内 DNA 的半甲基化率和全甲基化率显著升高,而高感纹枯病材料 478 的甲基化率变化则较小,这可能与 R15 具有抗病性相关,在接菌后,能够快速作出反应,引起植物 DNA 甲基化水平的变化,这种变化可能调节抗性相关基因的表达,从而使玉米产生对纹枯病菌的抗性。而且在接种纹枯病菌后的整个过程中,高耐植株 R15 的 DNA 全甲基化率均比高感植株 478 高,这表明 DNA 甲基化在耐玉米纹枯病菌中起重要作用^[50]。

3.3 番茄细菌性叶斑病菌对 DNA 甲基化的影响

Downen 等^[51]用番茄细菌性叶斑病菌侵染或用水杨酸处理拟南芥时,发现植物防御基因附近有许多差异甲基化位点,这些差异表达区域往往与参与防御反应的基因高度相关,并且这些区域甲基化水平的降低似乎促进了附近基因表达的升高,这表明 DNA 甲基化有助于提高拟南芥的免疫力,它通过动态调控基因的表达,使植物抵御细菌感染。

3.4 病毒对 DNA 甲基化的影响

烟草被烟草花叶病毒 (TMV) 感染后,其甲基化水平下降^[52]。但也有研究发现,病毒侵染会使烟草 DNA 甲基化水平显著上升,但与抗病性相关的亮氨酸重复序列区域却发生了低甲基化^[46]。Kovalchuk 等^[45]发现,感染了 TMV 的植株能产生一个由病毒导致的系统性信号,它能增加植株体细胞和减数分裂的重组率。病毒侵染也可导致百合的甲基化整体水平下降^[53]。从这些研究可以看出,当病毒侵染植物后,与抗病相关的基因往往表现为低甲基化,这有利于抗病基因的表达或通过基因重组获得新的抗病基因,从而提高植株的抗病性。

3.5 灰斑病菌对 DNA 甲基化的影响

大豆灰斑病菌作为一种世界性重要病害,通过侵

染大豆叶片、豆荚及籽粒,严重影响大豆的产量,揭示灰斑病菌胁迫诱导的甲基化调控机制对大豆抗病品种的培育和改良具有重要的意义。目前,本实验室正在进行大豆灰斑病菌胁迫前后大豆 DNA 甲基化变异的研究,初步结果显示,大豆高抗品种在接菌前后其甲基化水平下降,而高感品种的甲基化水平呈上升趋势(研究结果尚未发表),这种甲基化差异可能与品种的抗病性差异密切相关。

4 问题与展望

在非压力条件下,DNA 甲基化持续控制一些防御基因,但当受到胁迫刺激时,DNA 甲基化会动态改变,以改变基因表达。一般来说,植物基因启动子区的超甲基化能阻碍转录因子复合体与 DNA 的结合,使基因转录受抑制,引起基因沉默;而去甲基化则有利于基因的表达。因此,了解逆境胁迫下 DNA 甲基化的变化情况,将有助于研究功能基因的表达调控以及植物应对逆境的分子机理。

植物通过 DNA 甲基化变异调节全基因组和特定基因的表达模式以调控自身的各种生理反应从而来抵御逆境胁迫,这种变异可以遗传给后代,如在水稻中,缺氮引起的甲基化变异^[54]和 5 氮杂胞苷处理导致的甲基化水平的下降^[55]都可以遗传至少三代;高粱^[56]中低剂量激光照射引起的甲基化改变可以遗传给后代。因此,利用甲基化变异或对植物的 DNA 甲基化模式进行改造,可以实现对作物的改良,创造出抗性新种质。

但是,目前对于 DNA 甲基化变异所产生的个体能否稳定遗传的研究还不太透彻,胁迫诱导的 DNA 甲基化变异有时具有一定的可逆性,即当胁迫因素消除时甲基化水平也随之恢复到胁迫前水平,这样有利的变异不能稳定保存下来对育种的價值就不大了。因此,只有更深入地阐明 DNA 甲基化响应逆境胁迫的规律,揭示不同胁迫引起的甲基化变异调控的网络和分子机理,才能为育种奠定坚实的理论基础。相信,随着新一代高通量测序技术的发展,将加快不同植物基因组甲基化图谱的诞生,这将有助于人们阐明植物响应逆境胁迫的甲基化调控机制。而更多的甲基化相关的表观遗传标记的开发,也将为分子辅助抗逆育种提供理论与实践指导。

参考文献

[1] 邢世岩,李际红,王京梅,等. 植物表观遗传变异. 分子植物

育种, 2009, 7(5): 996-1003.

Xing S Y, Li J H, Wang J M, et al. Summary of epigenetic variation in plants. *Molecular Plant Breeding*, 2009, 7(5): 996-1003.

[2] Goldberg A D, Allis C D, Bernstein E. Epigenetics: a landscape takes shape. *Cell*, 2007, 128(4): 635-638.

[3] Boyko A, Kovalchuk I. Epigenetic control of plant stress response. *Environmental and Molecular Mutagenesis*, 2008, 49(1): 61-72.

[4] Freitag M, Selker E U. Controlling DNA methylation: many roads to one modification. *Current Opinion in Genetics & Development*, 2005, 15(2): 191-199.

[5] 王子成,李忠爱,李锁平. MSAP 技术及其在植物上的应用. *生物技术通报*, 2006, S1: 195-196.

Wang Z C, Li Z A, Li S P. The technology of MSAP and its applications in plant. *Biotechnology Bulletin*, 2006, S1: 195-196.

[6] Bird A P. CpG-rich islands and the function of DNA methylation. *Nature*, 1985, 321(6067): 209-213.

[7] Steward N, Ito M, Yamaguchi Y, et al. Periodic DNA methylation in maize nucleosomes and demethylation by environmental stress. *Journal of Biological Chemistry*, 2002, 277(40): 37741-37746.

[8] Vanyushin B F, Ashapkin V V. DNA methylation in higher plants: past, present and future. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-Gene Regulatory Mechanisms*, 2011, 1809(8): 360-368.

[9] Harris G. Molecular biology of DNA methylation. *Cell Biochemistry and Function Cell Biochem Funct*, 1987, 5(4): 309.

[10] 黑淑梅,慕明涛. DNA 甲基化在植物生长发育中的作用. *安徽农业科学*, 2007, 35(21): 6368-6369.

Hei S M, Mu M T. Effect of DNA methylation on the plant growth and development. *Journal of Anhui Agricultural Science*, 2007, 35(21): 6368-6369.

[11] 李娜,张旸,解莉楠,等. 植物 DNA 甲基化研究进展. *植物生理学报*, 2013, 48(11): 1027-1036.

Li N, Zhang Y, Xie L N, et al. Research progress in DNA methylation in plants. *Plant Physiology Journal*, 2013, 48(11): 1027-1036.

[12] Finnegan E J, Kovac K A. Plant DNA methyltransferases. *Plant Molecular Biology*, 2000, 43(2-3): 189-201.

[13] Matzke M, Kanno T, Huettel B, et al. Targets of RNA-directed DNA methylation. *Current Opinion in Plant Biology*, 2007, 10(5): 512-519.

[14] Zhang H, Zhu J K. RNA-directed DNA methylation. *Current Opinion in Plant Biology*, 2011, 14(2): 142-147.

- [15] 马浪浪, 江舟, 黄小波, 等. 植物DNA甲基化调控研究进展. 中国生物工程杂志, 2013, 33(9): 101-110.
- Ma L L, Jiang Z, Huang X B, et al. Research progress of DNA methylation on plant regulation. China Biotechnology, 2013, 33(9): 101-110.
- [16] Lindroth A M, Cao X, Jackson J P, et al. Requirement of CHROMOMETHYLASE3 for maintenance of CpXpG methylation. Science, 2001, 292(5524): 2077-2080.
- [17] Tompa R, McCallum C M, Delrow J, et al. Genome-wide profiling of DNA methylation reveals transposon targets of CHROMOMETHYLASE3. Current Biology, 2002, 12(1): 65-68.
- [18] Goodrich J, Tweedie S. Remembrance of things past: chromatin remodeling in plant development. Annual Review of Cell and Developmental Biology, 2002, 18(1): 707-746.
- [19] Chinnusamy V, Zhu J K. Epigenetic regulation of stress responses in plants. Current Opinion in Plant Biology, 2009, 12(2): 133-139.
- [20] 彭海, 张静. 胁迫与植物DNA甲基化: 育种中的潜在应用与挑战. 自然科学进展, 2009, 19(3): 248-256.
- Peng H, Zhang J. Plant genomic DNA methylation in response to stresses: potential applications and challenges in plant breeding. Progress in Natural Science, 2009, 19(3): 248-256.
- [21] 邢燕霞, 黄韞宇, 齐艳, 等. NaCl胁迫下黑麦草种子萌发过程中DNA甲基化与基因表达分析. 草地学报, 2014, 22(2): 366-374.
- Xing Y X, Huang Y Y, Qi Y, et al. Analyses of DNA methylation and gene expression of *Lolium perenne* during seed germination under NaCl stress. Acta Agrestia Sinica, 2014, 22(2): 366-374.
- [22] Marconi G, Pace R, Traini A, et al. Use of MSAP markers to analyse the effects of salt stress on DNA methylation in rapeseed (*Brassica napus* var. *oleifera*). PLoS one, 2013, 8(9): e75597.
- [23] Zhao Y L, Yu S X, Ye W W, et al. Study on DNA cytosine methylation of cotton (*Gossypium hirsutum* L.) genome and its implication for salt tolerance. Agricultural Sciences in China, 2010, 9(6): 783-791.
- [24] Wang W, Zhao X, Pan Y, et al. DNA methylation changes detected by methylation-sensitive amplified polymorphism in two contrasting rice genotypes under salt stress. Journal of Genetics and Genomics, 2011, 38(9): 419-424.
- [25] 钟兰. 盐胁迫下小麦幼苗的生理生化特性及表观遗传学研究. 武汉: 武汉大学, 2009.
- Zhong L. Studies on the physio-biochemical properties and epigenetics of seedlings of wheat under salt stress. Wuhan: Wuhan University, 2009.
- [26] 厉广辉, 张昆, 刘凤珍, 等. 不同抗旱性花生品种的叶片形态及生理特性. 中国农业科学, 2014, 47(4): 644-654.
- Li G H, Zhang K, Li F Z, et al. Morphological and physiological traits of leaf in different drought resistant peanut cultivars. Scientia Agricultura Sinica, 2014, 47(4): 644-654.
- [27] 潘雅姣, 傅彬英, 王迪, 等. 水稻干旱胁迫诱导DNA甲基化时空变化特征分析. 中国农业科学, 2009, 42(9): 3009-3018.
- Pan Y J, Fu B Y, Wang D, et al. Spatial and temporal profiling of DNA methylation induced by drought stress in rice. Scientia Agricultura Sinica, 2009, 42(9): 3009-3018.
- [28] 郑小国, 陈亮, 楼巧君, 等. 干旱驯化后节水抗旱稻苗期不同发育时间DNA甲基化模式变化分析. 中国水稻科学, 2014, 28(1): 32-40.
- Zheng X G, Chen L, Lou Q H, et al. Changes in DNA methylation pattern in a water-saving and drought-resistance rice variety at three-leaf and four-leaf stages after drought domestication. Chinese Journal of Rice Science, 2014, 28(1): 32-40.
- [29] 陈芳, 王子成, 何艳霞, 等. 超低温保存小麦种子和幼苗的遗传变异分析. 核农学报, 2009, 23(4): 548-554.
- Chen F, Wang Z C, He Y X, et al. Analysis of genetic variation of wheat seeds and seedlings caused by ultra-low-temperature preservation. Journal of Nuclear Agricultural Sciences, 2009, 23(4): 548-554.
- [30] Steward N, Ito M, Yamaguchi Y, et al. Periodic DNA methylation in maize nucleosomes and demethylation by environmental stress. J Biol Chem, 2002, 277(40): 37741-37746.
- [31] Hao Y J, You C X, Deng X X. Analysis of ploidy and the patterns of amplified fragment length polymorphism and methylation sensitive amplified polymorphism in strawberry plants recovered from cryopreservation. CryoLetters, 2002, 23(1): 37-46.
- [32] 盖树鹏, 张风, 张玉喜, 等. 低温解除牡丹休眠进程中基因组DNA甲基化敏感扩增多态性(MSAP)分析. 农业生物技术学报, 2012, 20(3): 261-267.
- Gai S P, Zhang F, Zhang Y X, et al. Analysis of genomic DNA methylation during chilling induced endo-dormancy release by methylation sensitive amplified polymorphism (MSAP) technology in tree peony (*Paeonia suffruticosa*). Journal of Agricultural Biotechnology, 2012, 20(3): 261-267.
- [33] Hashida S, Kitamura K, Mikami T, et al. Temperature shift coordinately changes the activity and the methylation state of transposon Tam3 in *Antirrhinum majus*. Plant Physiology, 2003, 132(3): 1207-1216.
- [34] Hashida S N, Uchiyama T, Martin C, et al. The temperature-dependent change in methylation of the *antirrhinum* transposon

- Tam3 is controlled by the activity of its transposase. The Plant Cell Online, 2006, 18(1): 104-118.
- [35] 何艳霞, 王子成. 拟南芥幼苗超低温保存后 DNA 甲基化的遗传变异. 植物学报, 2009 (3): 317-322.
- He Y X, Wang Z C. Variation of DNA methylation in *Arabidopsis thaliana* seedlings after the cryopreservation. Chinese Bulletin of Botany, 2009 (3): 317-322.
- [36] 欧秀芳. 重金属胁迫诱导水稻发生可遗传的表观遗传变异及其可能作用于水稻提高抗重金属能力的机制研究. 长春: 东北师范大学, 2009.
- Ou X F. Heavy metal stress induced inheritable alterations of epigenetic which may contribute to plant enhanced resistance to heavy metal damage in rice. Changchun: Northeast Normal University, 2009.
- [37] 李照令, 王鹤潼, 陈瑞娟, 等. 运用 MSAP 研究镉胁迫对拟南芥幼苗基因甲基化的影响. 农业环境科学学报, 2014, 33(1): 28-36.
- Li Z L, Wang H T, Chen R J, et al. Studying genomic methylation of *Arabidopsis thaliana* seedlings under cadmium stress using MSAP. Journal of Agriculture Environment Science, 2014, 33(1): 28-36.
- [38] 杨金兰, 柳李旺, 龚义勤, 等. 镉胁迫下萝卜基因组 DNA 甲基化敏感扩增多态性分析. 植物生理与分子生物学报, 2007, 33(3): 219-226.
- Yang J L, Liu L W, Gong Y Q, et al. Analysis of genomic DNA methylation level in radish under cadmium stress by methylation-sensitive amplified polymorphism technique. Journal of Plant Physiology and Molecular Biology, 2007, 33(3): 219-226.
- [39] Labra M, Grassi F, Imazio S, et al. Genetic and DNA-methylation changes induced by potassium dichromate in *Brassica napus* L. Chemosphere, 2004, 54(8): 1049-1058.
- [40] Aina R, Sgorbati S, Santagostino A, et al. Specific hypomethylation of DNA is induced by heavy metals in white clover and industrial hemp. Physiologia Plantarum, 2004, 121(3): 472-480.
- [41] Ou X, Zhang Y, Xu C, et al. Transgenerational inheritance of modified DNA methylation patterns and enhanced tolerance induced by heavy metal stress in rice (*Oryza sativa* L.). PloS One, 2012, 7(9): e41143.
- [42] 庄婷婷. NO 胁迫诱导水稻 DNA 甲基化变异及转座子和基因的转录激活. 长春: 东北师范大学, 2008.
- Zhuang T T. NO stress induce variation of DNA methylation and transcriptional activation of mobile elements and genes in rice (*Oryza Sativa* L.). Changchun: Northeast Normal University, 2008.
- [43] 殷文超. 一氧化氮 (NO) 胁迫诱导水稻转座子发生遗传和表观遗传变异. 长春: 东北师范大学, 2010.
- Yin W C. Nitric oxide stress-induced genetic and epigenetic variations of transposable elements in rice. Changchun: Northeast Normal University, 2010.
- [44] 李利红, 仪慧兰, 王艺雯, 等. 二氧化硫胁迫诱导拟南芥 NIT2 基因 DNA 甲基化修饰. 农业环境科学学报, 2012, 31(4): 685-690.
- Li L H, Yi H L, Wang Y W, et al. Sulfur dioxide induces DNA methylation alteration of a gene encoding nitrilase 2 protein in *Arabidopsis* plants. Journal of Agro-Environment Science, 2012, 31(4): 685-690.
- [45] Kovalchuk I, Kovalchuk O, Kalck V, et al. Pathogen-induced systemic plant signal triggers DNA rearrangements. Nature, 2003, 423: 760-762.
- [46] Boyko A, Kathiria P, Zemp F J, et al. Transgenerational changes in the genome stability and methylation in pathogen-infected plants. Nucl Acids Res, 2007, 35(5): 1714-1725.
- [47] Akimoto K, Katakami H, Kim H J, et al. Epigenetic inheritance in rice plants. Annals of Botany, 2007, 100(2): 205-217.
- [48] Boyko A, Kovalchuk I. Epigenetic control of plant stress response. Environmental and Molecular Mutagenesis, 2008, 49(1): 61-72.
- [49] Sha A H, Lin X H, Huang J B, et al. Analysis of DNA methylation related to rice adult plant resistance to bacterial blight based on methylation-sensitive AFLP (MSAP) analysis. Molecular Genetics and Genomics, 2005, 273(6): 484-490.
- [50] 刘丽, 张志明, 李代波, 等. 玉米纹枯病菌侵染的病理学观察及基因组甲基化敏感扩增多态性分析. 农业生物技术学报, 2011, 19(2): 243-249.
- Liu L, Zhang Z M, Li D B, et al. Analysis of infection process and methylation-sensitive amplified polymorphism in *Zea mays* genome stressed by *Rhizoctonia solani*. Journal of Agricultural Biotechnology, 2011, 19(2): 243-249.
- [51] Downen R H, Pelizzola M, Schmitz R J, et al. Widespread dynamic DNA methylation in response to biotic stress. Proceedings of the National Academy of Sciences, 2012, 109(32): 2183-2191.
- [52] Wada Y, Miyamoto K, Kusano T, et al. Association between up-regulation of stress-responsive genes and hypomethylation of genomic DNA in tobacco plants. Molecular Genetics and Genomics, 2004, 271(6): 658-666.
- [53] 许静静, 杨凯, 王文和, 等. 病毒侵染对西伯利亚百合 DNA 甲基化的影响. 西北植物学报, 2011, 31(5): 935-941.
- Xu J J, Yang K, Wang W H, et al. Effect of virus Infection on DNA methylation of *Lilium* 'Siberia'. Journal of Northwest Plants, 2011, 31(5): 935-941.
- [54] Fieldes M A, Schaeffer S M, Krech M J, et al. DNA hypomethylation in 5-azacytidine-induced early-flowering lines of

- flax. Theoretical and Applied Genetics, 2005, 111 (1): 136-149.
- [55] Kou H P, Li Y, Song X X, et al. Heritable alteration in DNA methylation induced by nitrogen-deficiency stress accompanies enhanced tolerance by progenies to the stress in rice (*Oryza sativa* L.). Journal of Plant Physiology, 2011, 168(14): 1685-1693.
- [56] Wang H, Feng Q, Zhang M, et al. Alteration of DNA methylation level and pattern in sorghum (*Sorghum bicolor* L.) pure-lines and inter-line F1 hybrids following low-dose laser irradiation. Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology, 2010, 99(3): 150-153.

The Research Progress of Plant DNA Methylation Variation under Stresses

XU Yan¹ ZHANG Hai-ling² XU Xiang-ling¹ ZHANG Hui-xin¹ YAO Lin¹
ZHANG Bi-xian² WANG Quan-wei¹

(1 College of Life Science and Technology, Harbin Normal University, Harbin 150025, China)

(2 Heilongjiang Agricultural Science Institute, Harbin 150086, China)

Abstract Stress refers to the organism under the stimulus of constant exposure to the environment. Plants have the ability to set up the system of protection and adaptation. Adversity stress inhibits the growth, development and reproduction of the organism. It often determines the distribution of the species. What is important is that it provides a selective dynamic evolution for a specific population. Plants can cope with stress through three different strategies, and these three different strategy is to endure, resistance and avoid or final escape. DNA methylation, as an epigenetic phenomenon, can make the gene function change without changing the DNA sequence via the effect of methylase, in response to external environmental stimuli. This change can often be passed on to offspring and form the epigenetic memory, this provides a possibility for cultivating plants resistant varieties. The research progress of plants DNA methylation modification under adversity stresses weve reviewed, aimed at further understanding the effects of DNA methylation changes to plant resistance.

Key words Stress DNA methylation Epigenetic

致 谢

近期为本刊审稿的专家(按拼音首字母排列):

陈金春 陈向东 程旭东 迟占有 邓 宁 丁久元 胡昌华 李 春 李佳慧 李 寅
李勇昊 梁前进 林矫矫 刘 钢 刘建国 刘兴军 刘志培 卢文玉 倪 晔 蒲小平
沈亚领 石继红 汪道文 王明丽 王云山 王 真 温博海 徐寒梅 杨培龙 张椿雨
赵世光 朱泰承