

PRRs 家族功能基因的研究进展

李剑峰, 李 婷, 贾小平
(河南科技大学农学院, 洛阳 471023)

摘要: PRRs 家族基因作为生物钟核心振荡器的主要组分, 在植物光周期控制开花途径中起抑制作用, 并通过调控 ABA 等方式影响植物抗逆性, 对植物生物量的积累有重要影响, 在植物生长发育过程中起重要作用。综述了 PRRs 家族基因的结构特征、光周期调控作用模型及其对逆境的响应方式, 将为进一步研究 PRRs 家族基因的功能和培育优质广适性作物品种提供理论参考。

关键词: 伪应答调控蛋白; PRR37; 生物钟; 光周期; 耐冷性; 抗逆性

Advances on Unlocking the Functional Basis of PRRs Family Genes

LI Jian-feng, LI Ting, JIA Xiao-ping
(College of Agriculture, Henan University of Science and Technology, Luoyang 471023)

Abstract: The PRRs family gene, which serves as a major component of the core clock of the circadian clock, plays important role in inhibiting the plant flowering, and manipulating ABA-dependent stress resistance and the accumulation of plant biomass. This article reviews the structural characteristics of the PRRs family genes, the photoperiod regulation model and its responses under stress treatments, in order to provide a theoretical reference for further study of the function of PRRs family genes and the cultivation of high-quality and broad-adaptability crop varieties.

Key words: pseudo-response regulatory protein; PRR37; circadian clock; photoperiod; cold tolerance; stress resistance

植物生物钟是植物控制其正常生命活动的重要途径, 由多个“转录 - 翻译”反馈环组成, 植物生物钟系统包括输入途径、中央振荡器和输出途径^[1]。中央振荡器作为生物钟的核心主要由 2 个 MYB 蛋白 LHY (late elongated hypocotyl)、CCA1 (circadian clock associated 1) 和伪应答调控蛋白家族 (PRRs, pseudo-response regulators) 组成^[2]。PRRs 家族基因在维持生物钟稳定的调控中发挥着必不可少的作用。PRRs 家族基因影响植物的生长发育, 包括对开花时间的调控、对光合作用的反应、热休克反应、氧化应激反应、气孔导度的调节、线粒体的新陈代谢以及对冷逆境的响应等^[3]。本文总结了 PRRs 家族基

因的研究现状, 为进一步研究 PRRs 家族基因功能和作物育种提供参考。

1 PRRs 家族基因的特征

植物开花是一个复杂的过程, 受外部环境和内部基因的调节, 其调控网络由许多基因家族共同构成。在拟南芥中, CCT (CONSTANS/CONSTANS-LIKE/TOC1) 家族成员参与光周期开花调控和光信号途径, 以及生物钟调控等^[4-5]。Cockram 等^[6]将 CCT 家族成员根据它们编码的蛋白所含有的功能结构域分为 CMF (CCT MOTIF FAMILY) 亚家族、COL (CONSTANS-like) 亚家族和 PRR 亚家族。

收稿日期: 2019-04-03 修回日期: 2019-04-19 网络出版日期: 2019-05-05

URL: <http://doi.org/10.13430/j.cnki.jpgr.20190403001>

第一作者研究方向为分子育种, E-mail: 1299569468@qq.com

通信作者: 贾小平, 研究方向为谷子资源评价与分子育种, E-mail: ji Xiaoping2007@163.com

基金项目: 国家自然科学基金 (31471569)

Foundation project: The National Natural Science Foundation of China (31471569)

PRRs 与原核生物的磷酸化和脱磷酸化二元信号系统的受体 RR (response regulator) 有很高的同源性^[7], PRRs 家族具有氨基端的 PRR/RLD (receiver-like domain) 结构域和一个羧基端的 CCT 结构域^[2, 6, 8-9], 这 2 个结构域被 1 个不太保守的“可变”域分隔, N 端响应调节接收结构域与参与其 ASP 磷酸化信号转导途径的接收域高度相似^[10], C 端的 CCT 结构域与酵母血红素激活蛋白 (HAP2) 的 NF-YA2 DNA 结合区相似, CO (CONSTANS) 的 CCT 结构域能够与其他 HAP 蛋白结合^[11]。

PRRs 基因在被子植物中是保守的, 并且在其基因组中至少保留了 5 个 PRR 基因拷贝, 被子植物 PRR 基因在单子叶植物和双子叶植物分化之前就分为 3 个进化枝: *PRR1/TOC1* (*TIMING OF CAB2 EXPRESSION1*), *PRR3* 和 *PRR7, PRR5* 和 *PRR9*, 尽管这些基因的氨基酸序列在 PRR 结构域和 CCT 基序中高度保守, 但在 3 个进化枝的 PRR 结构域中存在几个氨基酸变化, 能导致其功能差异^[12-13]。目前, 在拟南芥和番木瓜中已经鉴定出 5 个 PRR 基因, 分别为 *PRR1* (*TOC1*), *PRR3*, *PRR5*, *PRR7* 和 *PRR9*^[8, 14-15], 水稻中也有 5 个直系同源的 PRR 基因, 分别为 *OsPRR1/OsTOC1*, *OsPRR37*, *OsPRR59*, *OsPRR73* 和 *OsPRR95*^[16]。在这些基因中, *OsPRR37* 由于影响水稻开花期、株高和每穗小穗数而显得更为重要^[17]。

2 PRRs 在植物光周期途径中与其他基因的调控关系

2.1 拟南芥 PRRs (APRRs) 家族基因与其他基因的调控关系

拟南芥中 5 个 PRR 基因从黎明到黄昏依次表达, 呈现昼夜规律和时间表达顺序模式, 按照转录本表达高峰出现的顺序依次是 *PRR9* → *PRR7* → *PRR5* → *PRR3* (维管组织特异性表达) → *PRR1* (*TOC1*)^[14]。*TOC1* 等同于 *PRR1*, 它能够促进 *CCA1* 和 *LHY* 基因的表达, 而 *TOC1* 的超表达会抑制 *CCA1* 和 *LHY* 的表达, 后者通过与 *TOC1* 的启动子区结合来抑制 *TOC1* 的表达^[18]。蓝光受体 ZTL (ZEITLUPE) 在蓝光诱导下影响 *TOC1* 的稳定性, ZTL 的 LOV 结构域可以与 *TOC1* 和 *PRR5* 结合, 然后通过蛋白酶依赖性降解途径降解 *TOC1* 和 *PRR5*。然而, ZTL 的 LOV 结构域可以被蓝光诱导发生构象变化, 使其更易与 GI (GIGANTEA) 结合, 从而在晚间减弱 *TOC1* 和 *PRR5* 的降解^[19]。

CCA1 和 *LHY* 在黎明时被光照激活, 启动下游

基因 *PRR7* 和 *PRR9* 的表达, 抑制晚间基因 *PRR5* 和 *TOC1* 的表达^[19-20], 此外, *PRR5*, *PRR7*, *PRR9* 通过与 TOPLESS/TOPLESS-RELATED 家族蛋白相互作用, 从而抑制 *CCA1* 和 *LHY* 的表达^[20-22]。拟南芥中 *PRR5* 的表达不受光信号的调节, 并且在黎明后 8 h 达到昼夜节律性表达的峰值, *PRR9* 表现出轻微的光反应表达, 在黎明之后具有表达峰^[12, 14]。Myb 类转录因子 *RVE4/RVE6/RVE8* (REVEILLE family) 对 *PRR9*, *PRR7*, *PRR5* 和 *TOC1* 起转录促进作用, PRRs 则作为转录抑制因子抑制 *CCA1/LHY* 和 *RVE8* 等基因的表达, 因此, PRRs 基因出现在 *CCA1* 等早晨基因转录峰的下行区段^[19]。

PRR7 是一个光周期开花途径的关键基因, 通过抑制其他蛋白的表达, 控制植物生长、发育、开花和对非生物胁迫的反应。拟南芥中 *PRR7* 过表达会抑制 *CCA1* 和 *LHY* RNA 的表达, 从而扰乱昼夜节律并可以调节活性氧的水平^[20, 23-24]。*PRR7* 以昼夜依赖的方式磷酸化, 由蛋白酶体介导其降解, 其水平受昼夜节律的调节^[23], 同时, *PRR7* 受转录调控和转录后调控, 其蛋白水平与 RNA 水平无关^[23]。*PRR7* 通过与靠近其转录起始位点的区域结合来抑制靶基因的表达, 其大量的靶基因由 ABA 调控^[25]; *PRR7* 作用靶点还包括 *fer1*, *fer3* 和 *fer4* 3 种铁蛋白^[25], 在植物铁过量应激反应中具有保护作用^[26], *PRR7* 靶点还包括一个超氧化物歧化酶家族蛋白 (AT3G56350)^[25]。*PRR7* 通过抑制 Myb 类转录因子 *rve1* (*reveille 1*), *rve2* (*reveille 2*) 和 *rve7* (*reveille 7*) 的表达来调节下胚轴生长和开花^[27-29], 但其转录水平受 *HsfB2b* 的抑制^[30]。

2.2 水稻

2.2.1 OsPRRs 基因家族 水稻 PRRs (*OsPRRs*) 对应于拟南芥的 APRRs 家族, 表达模式与 APRRs 相似, 包括 *OsPRR73*, *OsPRR37*, *OsPRR95*, *OsPRR59* 和 *OsPRR1*。Murakami 等^[16, 31] 报道了该基因家族的表达节律变化: 由 *OsPRR95* → *OsPRR73* → *OsPRR59* → *OsPRR37* → *OsPRR1* 依次传递。*OsPRR37* 在调节基因转录和对光或其他刺激的反应中起主要作用, 用水稻原生质体中的瞬时 LUC 表达系统研究 *OsPRR37* 时发现其具有转录抑制活性, 没有转录激活活性^[32-34]。

2.2.2 OsPRR37 过表达对日间和夜间基因的影响 *OsPRR37* 过表达时, 对 *OsPRR37* 与其他 5 个日间基因 *OsCCA1*, *OsPRR73*, *OsPRR1*, *OsPRR59*, *OsPRR95* 和 6 个夜间基因 *OsGI*, *OsPCL1* (*PHYTOCLOCK 1*)、

OsELF3-1 (*Oryza sativa* *EARLY FLOWERING 3-1*)、*OsELF3-2*、*OsZTL1*、*OsZTL2* 的昼夜变化检测,发现 *OsPRR37* 的过表达抑制了 *OsCCA1*、*OsPRR73* 和 *OsPRR59* 的转录以及 *OsPRR1* 和 *OsPRR59* 的表达峰值;此外,晚间基因 *OsPCL1* 和 *OsELF3-2* 表达上调,*OsGI* 无差异,*OsELF3-1*、*OsZTL1* 和 *OsZTL2* 下调^[35-36]。这说明 *OsPRR37* 主要抑制日间生物钟基因 *OsCCA1*、*OsPRR73* 和 *OsPRR59* 的转录,并间接调节 *OsPRR1*、*OsPRR59* 和夜间生物钟基因的表达。在长日照条件下,开花负调节因子 *OsELF3-1* 作用于 *OsPRR73* 和 *Ghd7* 的上游,以抑制 *Hd3a* (*HEADING DATE 3a*) 和 *Ehd1* (*Early heading date 1*) 的表达而调控开花;在短日照条件下 *OsELF3-1* 通过感知蓝光信号而正调节 *Ehd1* 的表达,从而促进开花。*OsPRR37* 和 *OsGI* 参与维持生物钟和调节对光周期的敏感性以控制水稻抽穗^[37]。

2.2.3 *OsPRR37* 与 MADS-box 基因的调控关系
MADS (MCM1, AGAMOUS, DEFICIENS, SERUM RESPONSE FACTOR) 盒基因的主要作用是控制植物开花期和花器官特性,*OsMADS1* 通过整合转录信号传导途径以调节水稻开花^[38-39],*OsMADS14*、*OsMADS15* 和 *OsMADS18* 在 *RFT1* (*Rice flowering locus T1*) 下游协调起作用,促进水稻由生理生长向生殖生长转变^[40]。当 *OsPRR37* 过表达时这 4 种 MADS-box 基因的表达水平在 1 d 的所有时间点都显著降低,表明这 4 种 MADS-box 基因是 *OsPRR37* 的下游基因;*OsMADS50* 和 *OsMADS56* 介导的开花途径通过 *Ehd1* 的反馈调节间接受 *OsPRR37* 的影响;*OsMADS51* 将开花信号从 *OsGI* 传递至 *Ehd1*,对 *Ehd1* 起反馈调节作用^[40]。

在控制水稻开花途径中,*OsPRR37* 在开花调节基因 *Ehd1*、*RFT1*、*OsMADS1*、*OsMADS14*、*OsMADS15* 和 *OsMADS18* 的上游起作用。由于 *Ghd8*、*Hd1*、*OsMADS50*、*OsMADS56* 和 *OsMADS51* 位于 *Ehd1* 的上游^[34,41],*OsMADS14*、*OsMADS15* 和 *OsMADS18* 位于 *Ehd1* 的下游,*Ehd1* 介导调控包括直接下游途径 (*RFT1*、*OsMADS14*、*OsMADS15* 和 *OsMADS18*) 和间接上游途径 (*Ghd8*、*Hd1*、*OsMADS50*、*OsMADS56* 和 *OsMADS51*);因此,*OsPRR37* 主要通过抑制 *Ehd1* 来调节水稻光周期开花途径。

2.2.4 *OsPRR37* 在水稻开花途径中的作用模型
OsPRR37 调控水稻开花模型已有较多研究,但 Liu 等^[34] 提出的 *OsPRR37* 调控开花的模型较为全面,该模型阐述了 *OsPRR37* 在水稻开花途径中的 3 条

作用途径:(1) *OsPRR37* 过表达显著抑制 *EHD1* 和 *OsMADS1* 的表达,*OsMADS1* 缺失阻碍下游基因的转录和信号转导,不能通过此途径促进花发育;(2) *OsPRR37* 抑制 *Ehd1* 的表达导致 *RFT1* 降低,使 *OsMADS14*、*OsMADS15* 和 *OsMADS18* 转录受到抑制,从而完全抑制 *Ehd1* 介导的开花途径;(3) *Ghd8*、*Hd1* 与 *OsPRR37* 有协同作用,而 *OsMADS50*、*OsMADS51* 与 *OsPRR37* 有拮抗作用,由 *OsMADS50* 和 *OsMADS51* 促进 *Ghd8* 和 *Hd1* 表达,并以此抑制 *Ehd1* 的表达。该模型表明 *Ehd1* 是调节水稻开花的决定因素,*OsPRR37* 在水稻开花过程中充当中央阻遏物。

2.3 高粱

2.3.1 高粱 *PRR37* 在不同日照条件下的表达规律
高粱 *PRR37* (*SbPRR37*) 的表达受生物钟调节。在长日照下,*SbPRR37* 具有早晨和黄昏 2 个表达峰;在短日照下,*SbPRR37* 仅有早晨表达峰。然而,*SbPRR37* 表达是光依赖性的,将长日照下的高粱转移至连续黑暗的环境中,*SbPRR37* 没有表达峰值;将短日照下的高粱转移到连续光照环境中时,*SbPRR37* 在早晨和晚上都具有峰。因此,短日照中 *SbPRR37* 晚上表达峰消失是缺光所致,其生物钟功能并没有被破坏。在连续长日照条件下,*SbPRR37* 在昼夜节律作用下在早上和晚上高表达以抑制开花;在短日照条件下,*SbPRR37* 只在早上高表达,而晚上因缺乏光照 *SbPRR37* 低表达或不表达,因而在晚上高粱缺少开花阻遏物 *SbPRR37* 的转物,解除对开花的抑制,导致花的形成^[42]。

2.3.2 *SbPRR37* 调节高粱开花模型
SbPRR37 在高粱响应光周期调控开花途径中扮演中央阻遏物的角色,是调控温带高粱开花时间的一个决定性基因。在长日照条件下,光敏感受体 (PHOT) 捕捉到光信号,介导 *SbPRR37* 的表达,在生物钟作用下 *SbPRR37* 出现早晨和晚上的表达峰;*SbPRR37* 通过直接抑制 *Ehd1* 的转录来抑制 *FT* (*FLOWERING LOCUS T*) 的表达,进而阻止高粱顶端营养生长向花分生组织的转化,抑制高粱开花^[43];另外,*SbPRR37* 能够通过激活 *CO* 的表达来间接抑制 *FT* 的表达,抑制开花。在短日照条件下,*SbPRR37* 在晚上的表达峰消失,对高粱开花基因的抑制减弱,可诱导花的形成^[42]。

3 PRRs 在不同植物中的功能

PRRs 家族基因作为生物钟核心振荡器的重要

元件,不仅在植物光周期开花途径中阻遏开花,还在其他方面具有重要功能。

3.1 PRRs 在植物干旱胁迫中发挥作用

脱落酸(ABA, abscisic acid)作为重要的胁迫激素,在植物对渗透胁迫的反应中起重要作用,而 PRRs 基因 *TOC1* 与 ABA 调控基因有部分重叠, *TOC1* 能够结合到 ABA 调控基因启动子上抑制 *ABAR* (*ABA related*)、*CBF* (*C-repeat binding factor*)、*ABI3* (*ABA insensitive3*) 等基因表达,然而,这些基因的表达能促进 *TOC1* 的表达,从而形成调节 ABA 信号传导的调节环^[44],以增加植物抗逆性。

在水稻中,干旱胁迫可使 *OsPRR73* 的表达减少, *OsTOC1* 的表达增加, *OsPRR59*、*OsPRR95* 和 *OsPRR37* 基因的峰值相位不变,振幅减弱^[45]; 这表明 *OsTOC1* 与水稻抗旱相关; 另外,有研究发现用 ABA 处理过的拟南芥中 *TOC1* 的表达增强^[46]。Marcolino-Gomes 等^[47]发现干旱胁迫导致部分大豆生物钟基因节律性表达的振幅或相位发生变化,表明生物钟基因与干旱胁迫响应之间存在相互作用。在大豆中, *PRR3*、*PRR7*、*PRR9* 在干旱胁迫下表达减弱,在中度干旱条件下仅 *PRR3* 的表达增高,表明 *PRR3* 在大豆响应干旱胁迫中发挥作用。

另外 *PRR5*、*PRR7*、*PRR9* 在植物适应高盐和干旱胁迫中也起到了重要作用。有研究表明,野生型拟南芥植株中 ABA 含量在中午 12:00 较黎明时增加 2 倍,但在 *prp5/prp7/prp9* 三缺失突变体中 ABA 含量一直很高^[48],并且 *prp5/prp7/prp9* 三缺失突变体植株中 ABA 合成途径关键基因的表达显著上调^[49-50],表明 *PRR5*、*PRR7*、*PRR9* 在 ABA 生物合成途径中起抑制作用。Liu 等^[25]通过 ChIP-seq 技术发现 *PRR7* 的靶基因很大一部分与抗旱相关,而 *prp* 三突变体影响 ABA 调控基因表达的周期性变化并增强植株抗旱性,进一步说明 *PRR7* 负调控植物 ABA 基因响应干旱胁迫。

3.2 PRRs 在植物冷胁迫中发挥作用

温度对植物的生长发育至关重要,植物能够感知外界温度并作出不同的应激反应,PRRs 家族基因在应对冷胁迫反应中尤为重要。温度主要影响生物钟基因形成可变剪切,并调节热激反应因子 *HsfB2b* (*HEAT SHOCK FACTOR B2B*) 和 *FBH1* (*FLOW-ERING BASIC HELIX-LOOP-HELIX 1*) 的表达水平, *HsfB2b* 和 *FBH1* 可结合在 *PRR7* 及 *CCA1* 的启动子上来调控其表达水平^[30,51]。低温诱导可使 *CCA1* 及其他生物钟基因

通过可变剪切形成不同的转录本,从而影响生物钟的功能^[52]。

在冷胁迫中, *CCA1*、*LHY* 作为正调节因子, *PRR9*、*PRR7*、*PRR5* 作为负调节因子来共同调节抗冷基因 *CBF* (*C-repeat-binding factor*) 的表达^[49,53]。在水稻中,冷处理后 *OsLHY*、*OsPRR1*、*OsPRR37*、*OsPRR73*、*OsPRR59* 和 *OsPRR95* 的表达均显著上调; 徐江民等^[54]的研究表明,冷胁迫会刺激水稻 *OsLHY* 和 *OsPRR1* 的响应,促进基因 *OsPRR37*、*OsPRR73*、*OsPRR59* 和 *OsPRR95* 的表达。然而,对水稻开花时间延迟影响最大的环境条件是低温长日照(24 °C /14.5 h),这表明 PRRs 基因可以提高水稻对光周期和温度的敏感性。

COR27 (*COLD-REGULATED GENE 27*) 和 *COR28* (*COLD-REGULATED GENE 27*) 参与调节晚间基因 *TOC1*、*ELF4* 和冷应激反应相关基因的表达,通过抑制 *PRR5* 和 *TOC1* 的表达来调节生物钟节律,从而调控植物开花时间和冷应激反应^[55]。Salomé 等^[56]对 *prp7/prp9* 双突变体研究发现, *PRR7* 和 *PRR9* 可以调节 *CCA1* 和 *LHY* 响应环境温度。生物钟核心组分 *PRR5/PRR7/PRR9* 突变后,可间接增强 *CBF* 的表达水平,使植物具有更强的耐冷性^[54]。另外, PRR 基因家族中 *TOC1* 的突变也会上调 *CBF3* 的表达水平,增强植物对冷胁迫的耐受性^[57]。这表明 PRR 基因家族在植物冷胁迫的适应中起重要的调控作用。

3.3 PRRs 在对植物生物量的影响

PRRs 家族基因作为生物钟的核心组分,对植物生长和发育至关重要。有研究发现 *PRR7* 可作为调节光敏色素基因表达及信号传导的中间体,负责幼苗对光的响应和生物钟的定相^[58]。 *PRR5* 基因表达受 ABA 抑制,但 *prp5* 突变体的种子发芽率显著高于野生型,且主根比野生型长,同时,用 NaCl 处理后, *prp5* 突变体的萌发率比野生型极显著增高^[59], *prp5* 突变体对 ABA 弱敏感,因此, *PRR5* 是 ABA 信号通路关键基因。

PRRs 基因家族中 *TOC1*、*PRR5*、*PRR7* 及 *PRR9* 的功能缺失都能导致植物种子下胚轴伸长^[20,60]。此外,下胚轴伸长关键基因 *PIF3* (*phytochrome-interacting factors 3*) 和 *TOC1* 共同结合在一些黎明前表达、和发育相关的基因的启动子上。 *TOC1* 能与 *PIF3* 和 *PIF4* 通过蛋白互作的方式抑制它们的转录激活活性,从而抑制 PIFs 介导的下胚轴伸长^[61-62]。

在文心兰的花发育和衰老过程中, *OnPRR7-1*

和 *OnPRR7-2* 基因在花瓣绽口期和衰老初期的表达量均达峰值,表明 *PRR7* 在花发育过程中对花开和

花衰老起重要作用^[63]。目前发现 PRRs 家族基因在不同的植物中有许多功能(表 1)。

表 1 已知几种植物的 PRRs 基因及其功能

Table 1 PRRs genes and their functions in several plants

物种 Species	基因名称 Gene name	主要功能 Major function	参考文献 References
拟南芥 <i>Arabidopsis thaliana</i> (L.) Heynh.	<i>PRR5</i>	参与盐胁迫调节;参与 ABA 信号转导	[59]
		阻遏 <i>CCA1</i> 和 <i>LHY</i> 启动子的活性	[14]
		通过 <i>CONSTANS</i> 依赖性途径控制开花时间	[14, 23]
		与种子萌发和主根生长有关	[59]
	<i>PRR7</i>	负调控抗冷基因 <i>CBF</i> 的表达来响应冷胁迫	[41, 53, 57]
		调节 <i>CCA1</i> 和 <i>LHY</i> 响应环境温度	[56]
		作为光敏色素调节的基因表达中信号传导的中间体	[58]
		阻遏 <i>CCA1</i> 和 <i>LHY</i> 启动子的活性	[14]
		通过 <i>CONSTANS</i> 依赖性途径控制开花时间	[23]
		负调控抗冷基因 <i>CBF</i> 的表达来响应冷胁迫	[49, 53, 57]
调节活性氧的水平		[20, 23-25]	
<i>PRR9</i>	与植物对铁过量的适应有关	[25]	
	<i>PRR7</i> 负调控 ABA 基因响应干旱胁迫	[25]	
	调节 <i>CCA1</i> 和 <i>LHY</i> 响应环境温度	[56]	
<i>TOC1</i>	阻遏 <i>CCA1</i> 和 <i>LHY</i> 启动子的活性	[14]	
	通过 <i>CONSTANS</i> 依赖性途径控制开花时间	[23]	
	负调控抗冷基因 <i>CBF</i> 的表达来响应冷胁迫	[49, 53, 57]	
	<i>TOC1</i> 结合到 <i>ABA</i> 基因启动子上抑制 <i>ABAR</i> 、 <i>CBF</i> 、 <i>ABI3</i> 等基因表达	[44]	
水稻 <i>Oryza sativa</i> L.	<i>OsPRR1</i>	抑制 PIFs 介导的下胚轴伸长	[54, 57, 61-62]
		响应冷胁迫	[57]
	<i>OsPRR37</i>	<i>OsPRR37</i> 响应冷胁迫刺激	[54]
	<i>OsPRR37</i>	<i>OsPRR37</i> 通过抑制 <i>Ehd1</i> 控制抽穗期、穗粒数和株高等性状	[40]
	<i>OsTOC1</i>	与抗旱相关	[64-67]
高粱 <i>Sorghum bicolor</i> (L.) Moench	<i>OsPRR73</i>	与抗旱相关	[46]
	<i>SbPRR37</i>	<i>SbPRR37</i> 通过抑制 <i>FT</i> 而组织开花	[45]
大麦 <i>Hordeum vulgare</i> L.	<i>HvCCA1/HvPRR1/HvPRR37/HvPRR73/HvPRR59/HvPRR95</i>	<i>SbPRR37</i> 通过抑制 <i>FT</i> 而组织开花	[42-43]
		调节昼夜节律和调控开花	[68]
		与小麦抽穗期和株高显著关联	[69]
小麦 <i>Triticum aestivum</i> L.	<i>TaPRR37</i>	在根中高度表达,可能与耐旱性和耐盐性有关	[69]
		与小麦抽穗期和株高显著关联	[69]
大豆 <i>Glycine max</i> (L.) Merr.	<i>PRR3/7/9</i>	大豆的 <i>PRR3/7/9</i> 基因在干旱胁迫下均表达减弱,仅 <i>PRR3</i> 基因在中度干旱处理下表达增高	[47]
		<i>PRR1</i>	<i>PRR1</i> 参与调控 ABA 信号及气孔孔径和非生物逆境反应等
文心兰 <i>Oncidium hybridum</i>	<i>OnPRR7</i>	可能在花发育的开花和花衰老的过程中发挥作用	[63]

4 展望

PRR 家族基因作为核心振荡器对植物的生长和发育具有重要影响,目前在水稻和拟南芥中 PRR 家族基因对光周期开花途径的调控机制研究成果较多。植物中许多与盐、脱水、渗透压和冷应激反应相关的基因受生物钟调控^[71], PRR5-VP 蛋白能提高拟南芥抗寒、抗旱和抗盐胁迫的能力^[72]; PRR7 参与调控植物响应盐胁迫^[25]; *OsPRR37* 的多态性,为作物高产、株型、抽穗期和其他性状提供了育种选择^[64],使水稻的种植范围从热带扩大到亚寒带,种植区域范围变大^[65]。因此,PRRs 家族基因在农业上具有提高作物适应性、增强抗逆性和改善作物种植区域限制以及增加作物生物量的巨大潜力。对于 PRRs 家族基因调控植物响应盐胁迫、冷胁迫及干旱胁迫的分子响应调控机制的研究可作为作物耐受性和抗性育种的理论依据和遗传资源。

一般认为光敏色素是影响植物感受光的主要因素,然而 PRRs 家族基因对光也极敏感。光敏色素基因 *Phy A*、*Phy C* 突变体在暗期中断处理下可以延迟水稻抽穗,*Phy B* 对暗期中断不敏感^[73]。对 *Hd3a* 的研究表明暗期中断延迟水稻抽穗期主要是 *Hd3a* 的转录受到抑制,对 *Hdl* 突变体暗期中断则抽穗期进一步延迟,这表明暗期中断不但抑制 *Hdl* 途径,而且抑制 *PRR37* 或 *Ehdl* 途径^[74]。然而 *OsGI* 和类成花素基因在暗期中断下表达变化不明显,表明暗期中断对 *Hd3a* 和类成花素基因没有直接调控作用。目前对 PRRs 家族基因在暗期中断下的表达情况和对抽穗期影响的研究较为缺少,因此对于 PRRs 家族基因在暗期中断下的表达情况及其功能研究将为作物的培育及增产提供新方法。

PRRs 家族基因作为植物开花调控网络中心抑制子,在一定程度上对植物适应区的扩张具有决定作用,将成为目前作物育种中培育跨区大品种作物的重要靶标;同时,PRRs 家族在植物耐受性和抗逆性方面的功能研究,将成为培育生育期适中、株型理想、高产多抗多耐的广适性品种的作物育种方向。

参考文献

- [1] Harmer S L. The circadian system in higher plants. *Annual Review of Plant Biology*, 2009, 60(1): 357-377
- [2] Mizuno T, Nakamichi N. Pseudo-response regulators (PRRs) or true oscillator components (TOCs). *Plant & Cell Physiology*, 2005, 46(5): 677-685
- [3] Bendix C, Marshall C, Harmon F. Circadian clock genes universally control key agricultural traits. *Molecular Plant*, 2015, 8(8): 1135-1152
- [4] 陈华夏, 申国境, 王磊, 邢永忠. 4 个物种 CCT 结构域基因家族的序列进化分析. *华中农业大学学报*, 2010, 29(6): 669-676
- Chen H X, Shen G J, Wang L, Xing Y Z. Sequence evolution analysis of CCT domain gene family in rice, arabidopsis, maize and sorghum. *Journal of Huazhong Agricultural University*, 2010, 29(6): 669-676
- [5] Salomé P A, Mcclung C R. PSEUDO-RESPONSE REGULATOR 7 and 9 are partially redundant genes essential for the temperature responsiveness of the *Arabidopsis* circadian clock. *Plant Cell*, 2005, 17(3): 791-803
- [6] Cockram J, Thiel T, Steuernagel B, Stein N, Taudien S, Bailey P C, O'Sullivan D M. Genome dynamics explain the evolution of flowering time CCT domain gene families in the Poaceae. *PLoS One*, 2012, 7(9): e45307
- [7] Dunlap J C. Molecular bases for circadian clocks. *Cell*, 1999, 96(2): 271-290
- [8] Farré E M, Liu T. The PRR family of transcriptional regulators reflects the complexity and evolution of plant circadian clocks. *Current Opinion in Plant Biology*, 2013, 16(5): 621-629
- [9] Mizuno T. Two-component phosphorelay signal transduction systems in plants: from hormone responses to circadian rhythms. *Bioscience Biotechnology & Biochemistry*, 2005, 69: 2263-2276
- [10] Makino S, Kiba T, Imamura A, Hanaki N, Nakamura A, Suzuki T, Taniguchi M, Ueguchi C, Sugiyama T, Mizuno T. Genes encoding pseudo-response regulators: insight into His-to-Asp phosphorelay and circadian rhythm in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell Physiology*, 2000, 41: 791-803
- [11] Strayer C, Oyama T, Schultz T F, Raman R, Somers D E, Más P, Panda S, Kreps J A, Kay S A. Cloning of the *Arabidopsis* clock gene *TOC1*, an autoregulatory response regulator homolog. *Science*, 2000, 289: 768-771
- [12] Ito S, Matsushika A, Yamada H, Sato S, Kato T, Tabata S, Yamashino T, Mizuno T. Characterization of the APRR9 pseudo-response regulator belonging to the APRR1/TOC1 quintet in *Arabidopsis thaliana*. *Plant and Cell Physiology*, 2003, 44(11): 1237
- [13] Kiba T, Henriques R, Sakakibara H, Chua N H. Targeted degradation of PSEUDO-RESPONSE REGULATOR5 by an SCFZTL complex regulates clock function and photomorphogenesis in *Arabidopsis thaliana*. *The Plant Cell*, 2007, 19(8): 2516-2530
- [14] Matsushika A, Makino S, Kojima M, Mizuno T. Circadian waves of expression of the APRR1/TOC1 family of pseudo-response regulators in *Arabidopsis thaliana*: Insight into the plant circadian clock. *Plant & Cell Physiology*, 2000, 41(9): 1002-1012
- [15] Ming R, Hou S, Feng Y, Yu Q, Dionne-Laporte A, Saw J H, Senin P, Wang W, Ly B V, Lewis K L T, Salzberg S L, Feng L, Jones M R, Skelton R L, Murray J E, Chen C, Qian

- W, Shen J, Du P, Eustice M, Tong E, Tang H, Lyons E, Paull R E, Michael T P, Wall K, Rice D W, Albert H, Wang M L, Zhu Y J, Schatz M, Nagarajan N, Acob R A, Guan P, Blas A, Wai C M, Ackerman C M, Ren Y, Liu C, Wang J, Wang J, Na J K, Shakirov E V, Haas B, Thimmapuram J, Nelson D, Wang X, Bowers J E, Gschwend A R, Delcher A L, Singh R, Suzuki J Y, Tripathi S, Neupane K, Wei H, Irikura B, Paidi M, Jiang N, Zhang W, Presting G, Windsor A, Navajas-Pérez R, Torres M J, Feltus F A, Porter B, Li Y, Burroughs A M, Luo M C, Liu L, Christopher D A, Mount S M, Moore P H, Sugimura T, Jiang J, Schuler M A, Friedman V, Mitchell-Olds T, Shippen D E, dePamphilis C W, Palmer J D, Freeling M, Paterson A H, Gonsalves D, Wang L, Alam M. The draft genome of the transgenic tropical fruit tree papaya (*Carica papaya* Linnaeus). *Nature*, 2008, 452 (7190): 991
- [16] Murakami M, Ashikari M, Miura K, Yamashino T, Mizuno T. The evolutionarily conserved OsPRR quintet: rice pseudo-response regulators implicated in circadian rhythm. *Plant & Cell Physiology*, 2003, 44 (11): 1229-1236
- [17] Liu C, Song G Y, Zhou Y H, Qu X F, Guo Z B, Liu Z W, Jiang D M, Yang D C. OsPRR37 and Ghd7 are the major genes for general combining ability of DTH, PH and SPP in rice. *Scientific Reports*, 2015, 5 (1): 12803
- [18] Prunedapaz J L, Breton G, Para A, Kay S A. A functional genomics approach reveals CHE as a component of the Arabidopsis circadian clock. *Science*, 2009, 323 (5920): 1481-1485
- [19] 谢启光, 徐小冬. 植物生物钟与关键农艺性状调控. *生命科学*, 2015 (11): 1336-1344
Xie Q G, Xu X D. Circadian clock and the control of key agronomic traits in higher plants. *Chinese Bulletin of Life Sciences*, 2015 (11): 1336-1344
- [20] Nakamichi N, Kiba T, Kiba T, Mizuno T, Chua N H, Sakakibara H. PSEUDO-RESPONSE REGULATORS 9, 7, and 5 are transcriptional repressors in the Arabidopsis circadian clock. *Plant Cell*, 2010, 22 (3): 594-605
- [21] Kamioka M, Takao S, Suzuki T, Taki K, Higashiyama T, Kinoshita T, Nakamichi N. Direct repression of evening genes by CIRCADIANT CLOCK-ASSOCIATED1 in the Arabidopsis circadian clock. *Plant Cell*, 2016, 28, 696-711
- [22] Wang L, Kim J, Somers D E. Transcriptional corepressor TOPLESS complexes with pseudoresponse regulator proteins and histone deacetylases to regulate circadian transcription. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 2013, 110 (2): 761-766
- [23] Farré E M, Kay S A. PRR7 protein levels are regulated by light and the circadian clock in Arabidopsis. *Plant Journal*, 2007, 52 (3): 548-560
- [24] Lai A G, Doherty C J, Mueller-Roeber B, Kay S A, Schippers J H M, Dijkwel P P. CIRCADIANT CLOCK-ASSOCIATED 1 regulates ROS homeostasis and oxidative stress responses. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 2012, 109 (42): 17129-17134
- [25] Liu T, Carlsson J, Takeuchi T, Newton L, Farré E M. Direct regulation of abiotic responses by the Arabidopsis circadian clock component PRR7. *Plant Journal*, 2013, 76 (1): 101-114
- [26] Briat J F, Ravet K, Arnaud N, Duc C, Boucherez J, Touraine B, Cellier F, Gaymard F. New insights into ferritin synthesis and function highlight a link between iron homeostasis and oxidative stress in plants. *Annals of Botany*, 2010, 105 (5): 811-822
- [27] Kuno N, Møller S G, Shinomura T, Xu X, Chua N H, Furuya M. The novel MYB protein EARLY-PHYTOCHROME-RESPONSIVE1 is a component of a slave circadian oscillator in Arabidopsis. *Plant Cell*, 2003, 15 (10): 2476-2488
- [28] Zhang X, Chen Y, Wang Z Y, Chen Z, Gu H, Qu L J. Constitutive expression of CIR1 (RVE2) affects several circadian-regulated processes and seed germination in Arabidopsis. *Plant Journal*, 2010, 51 (3): 512-525
- [29] Rawat R, Schwartz J, Jones M A, Sairanen I, Cheng Y, Andersson C R, Zhao Y, Ljung K, Harmer S. REVEILLE1, a Myb-like transcription factor, integrates the circadian clock and auxin pathways. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 2009, 106 (39): 16883-16888
- [30] Kolmos E, Chow B Y, Pruneda-Paz J L, Kay S A. HsfB2b-mediated repression of PRR7 directs abiotic stress responses of the circadian clock. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 2014, 111: 16172-16177
- [31] Murakami M, Matsushika A, Ashikari M, Yamashino T, Mizuno T. Circadian-associated rice pseudo response regulators (OsPRRs): insight into the control of flowering time. *Bioscience, Biotechnology, and Biochemistry*, 2005, 69 (2): 410-414
- [32] Cheng H, Li H, Deng Y, Xiao J, Li X, Wang S. The WRKY45-2-WRKY13-WRKY42 transcriptional regulatory cascade is required for rice resistance to fungal pathogen. *Plant Physiology*, 2015, 167 (3): 1087-1099
- [33] Jing Y, Zhang D, Wang X, Tang W, Wang W, Huai J, Xu G, Chen D, Li Y, Lin R. Arabidopsis chromatin remodeling factor PICKLE interacts with transcription factor HY5 to regulate hypocotyl cell elongation. *Plant Cell*, 2013, 25 (1): 242-256
- [34] Liu C, Qu X, Zhou Y, Song G, Abiri N, Xiao Y, Liang F, Jiang D, Hu Z, Yang D. OsPRR37 confers an expanded regulation of the diurnal rhythms of the transcriptome and photoperiodic flowering pathways in rice. *Plant Cell & Environment*, 2018, 41 (3): 630-645
- [35] Greenham K, McClung C R. Integrating circadian dynamics with physiological processes in plants. *Nature Reviews Genetics*, 2015, 16 (10): 598-610
- [36] Murakami M, Tago Y, Yamashino T, Mizuno T. Comparative overviews of clock-associated genes of *Arabidopsis thaliana* and *Oryza sativa*. *Plant and Cell Physiology*, 2007, 48 (1): 110-121
- [37] 魏华, 王岩, 刘宝辉. 植物生物钟及其调控生长发育的研究进展. *植物学报*, 2018, 53 (4): 456-467
Wei H, Wang Y, Liu B H. Deciphering the underlying mechanism of the plant circadian system and its regulation on plant growth and development. *Bulletin of Botany*, 2018, 53 (4): 456-467
- [38] Hu Y, Liang W, Yin C, Yang X, Ping B, Li A, Jia R, Chen M, Luo Z, Cai Q, Zhao X, Zhang D, Yuan Z. Interactions of OsMADS1 with floral homeotic genes in rice flower

- development. *Molecular Plant*, 2015, 8 (9): 1366-1384
- [39] Khanday I, Yadav S R, Vijayraghavan U. Rice LHS1/OsMADS1 controls floret meristem specification by coordinated regulation of transcription factors and hormone signaling pathways. *Plant Physiology*, 2013, 161 (4): 1970-1983
- [40] Kim S L, Lee S, Kim H J, Nam H G, An G. OsMADS51 is a short-day flowering promoter that functions upstream of Ehd1, OsMADS14, and Hd3a. *Plant Physiology*, 2007, 145 (4): 1484-1494
- [41] Doi K, Izawa T, Fuse T, Yamanouchi U, Kuboet T, Shimatani Z, Yano M, Yoshimura A. Ehd1, a B-type response regulator in rice, confers short-day promotion of flowering and controls FT-like gene expression independently of Hd1. *Genes & Development*, 2004, 18 (8): 926-936
- [42] Murphy R L, Klein R R, Morishige D T, Brady J A, Rooney W L, Miller F R, Dugas D V, Klein P E, Mullet J E. Coincident light and clock regulation of pseudoresponse regulator protein 37 (PRR37) controls photoperiodic flowering in sorghum. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 2011, 108 (39): 16469-16474
- [43] Klein R R, Miller F R, Dugas D V, Brown P J, Millie Burrell A, Klein P E. Allelic variants in the PRR37 gene and the human-mediated dispersal and diversification of sorghum. *Theoretical and Applied Genetics*, 2015, 128 (9): 1669-1683
- [44] Kurup S, Jones H D, Holdsworth M J. Interactions of the developmental regulator ABI3 with proteins identified from developing Arabidopsis seeds. *Plant Journal*, 2000, 21 (2): 143-155
- [45] 李佳, 刘运华, 张余, 陈晨, 余霞, 余舜武. 干旱对水稻生物钟基因和干旱胁迫响应基因每日节律性变化的影响. *遗传*, 2017, 39 (9): 837-846
- Li J, Liu Y H, Zhang Y, Chen C, Yu X, Yu S W. Drought stress modulates diurnal oscillations of circadian clock and drought-responsive genes in *Oryza sativa* L.. *Hereditas*, 2017, 39 (9): 837-846
- [46] Legnaioli T, Cuevas J, Mas P. TOC1 functions as a molecular switch connecting the circadian clock with plant responses to drought. *EMBO Journal*, 2009, 28 (23): 3745-3757
- [47] Marcolino-Gomes J, Rodrigues F A, Fuganti-Pagliarini R, Bendix C, Nakayama T J, Celaya B, Molinari H B C, Oliveira M C N, Harmon F G, Nepomuceno A. Diurnal oscillations of soybean circadian clock and drought responsive genes. *PLoS One*, 2014, 9 (1): e86402
- [48] Fukushima A, Kusano M, Nakamichi N, Kobayashi M, Hayashi N, Sakakibara H, Mizuno T, Saito K. Impact of clock associated Arabidopsis pseudo-response regulators in metabolic coordination. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 2009, 106 (17): 7251-7256
- [49] Nakamichi N, Kusano M, Fukushima A, Kita M, Ito S, Yamashino T, Saito K, Sakakibara H, Mizuno T. Transcript profiling of an Arabidopsis PSEUDO RESPONSE REGULATOR arrhythmic triple mutant reveals a role for the circadian clock in cold stress response. *Plant Cell Physiology*, 2009, 50 (3): 447-462
- [50] Fukushima A, Kusano M, Nakamichi N, Kobayashi M, Hayashi N, Sakakibara H, Mizuno T, Saito K. Impact of clock-associated Arabidopsis pseudo-response regulators in metabolic coordination. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 2009, 106: 7251-7256
- [51] Nagel D H, Pruneda-Paz J L, Kay S A. FBH1 affects warm temperature responses in the Arabidopsis circadian clock. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 2014, 111: 14595-14600
- [52] Grundy J, Stoker C, Carré I A. Circadian regulation of abiotic stress tolerance in plants. *Frontiers in Plant Science*, 2015, 6: 648
- [53] Seo P J, Mas P. STRESSing the role of the plant circadian clock. *Trends in Plant Science*, 2015, 20 (4): 230-237
- [54] 徐江民, 姜洪真, 林晗, 黄苗苗, 符巧丽, 曾大力, 饶玉春. 水稻 ES1 参与生物钟基因表达调控以及逆境胁迫响应. *植物学报*, 2016, 51 (6): 743-756
- Xu J M, Jiang H Z, Lin H, Huang M M, Fu Q L, Zeng D L, Rao Y C. EARLY SENESCENCE 1 participates in the expression regulation of circadian clock genes and response to stress in rice. *Bulletin of Botany*, 2016, 51 (6): 743-756
- [55] Li X, Ma D, Lu S X, Hu X, Huang R, Liang T, Xu T, Tobin E M, Liu H. Blue light- and low temperature-regulated COR27 and COR28 play roles in the Arabidopsis circadian clock. *Plant Cell*, 2016, 28: 2755-2769
- [56] Salomé P A, Weigel D, McClung C R. The role of the Arabidopsis morning loop components CCA1, LHY, PRR7, and PRR9 in temperature compensation. *Plant Cell*, 2010, 22 (11): 3650-3661
- [57] Keily J, MacGregor D R, Smith R W, Millar A J, Halliday K J, Penfield S. Model selection reveals control of cold signaling by evening-phased components of the plant circadian clock. *Plant Journal*, 2013, 76: 247-257
- [58] Kaczorowski K A, Quail P H. Arabidopsis PSEUDO-RESPONSE REGULATOR7 is a signaling intermediate in phytochrome-regulated seedling deetiolation and phasing of the circadian clock. *Plant Cell*, 2003, 15 (11): 2654-2665
- [59] 向芬, 黄帅, 赵小英, 刘选明, 朱咏华. 拟南芥 prr5 突变体对 ABA 的响应. *激光生物学报*, 2013, 22 (4): 546-550
- Xiang F, Huang S, Zhao X Y, Liu X M, Zhu Y H. The response of the prr5 mutant to ABA in *Arabidopsis thaliana*. *Acta Laser Biology Sinica*, 2013, 22 (4): 546-550
- [60] Nakamichi N, Kiba T, Kamioka M, Suzuki T, Yamashino T, Higashiyama T, Sakakibara H, Mizuno T. Transcriptional repressor PRR5 directly regulates clock-output pathways. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 2012, 109: 17123-17128
- [61] Soy J, Leivar P, González-Schain N, Martín G, Díaz C, Sentandreu M, Al-Sady B, Quail P H, Monte E. Molecular convergence of clock and photosensory pathways through PIF3-TOC1 interaction and co-occupancy of target promoters. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 2016, 113: 4870-4875
- [62] Zhu J Y, Oh E, Wang T N, Wang Z Y. TOC1-PIF4 interaction mediates the circadian gating of thermoresponsive growth in Arabidopsis. *Nature Communications*, 2016, 7: 13692
- [63] 杨翠萍, 胡进, 闫冰玉, 巩笑笑, 谭玉荣, 高璇, 王丹, 张恒, 刘进平. 文心兰生物钟相关基因 PRR7 克隆与表达分析. *热带作物学报*, 2018, 39 (8): 1570-1579

- Yang C P, Hu J, Yan B Y, Gong X X, Tan Y R, Gao X, Wang D, Zhang H, Liu J P. Cloning and expression analysis of circadian-associated gene PRR7 (Pseudo-response regulator 7) from *oncidium*. Chinese Journal of Tropical Crops, 2018, 39 (8): 1570-1579
- [64] Yan W H, Liu H Y, Zhou X C, Li Q, Zhang J, Lu L, Liu T, Liu H, Zhang C, Zhang Z, Shen G, Yao W, Chen H, Yu S, Xie W, Xing Y. Natural variation in *Ghd7.1* plays an important role in grain yield and adaptation in rice. Cell Research, 2013, 23 (7): 969-971
- [65] Koo B H, Yoo S C, Park J W, Kwon C T, Lee B D, An G, Zhang Z. Natural variation in *OsPRR37* regulates heading date and contributes to rice cultivation at a wide range of latitudes. Molecular Plant, 2013, 6 (6): 1877-1888
- [66] Liu T, Liu H, Zhang H, Xing Y. Validation and characterization of *Ghd7.1*, a major quantitative trait locus with pleiotropic effects on spikelets per panicle, plant height, and heading date in Rice (*Oryza sativa* L.). Journal of Integrative Plant Biology, 2013, 55 (10): 917-927
- [67] Gao H, Jin M, Zheng X, Chen J. Days to heading 7, a major quantitative locus determining photoperiod sensitivity and regional adaptation in rice. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2014, 111 (51): 16337-16342
- [68] Zhang W, Zhao G, Gao L, Kong X, Guo Z, Wu B, Jia J. Functional studies of heading Date-related gene *TaPRR73*, a Paralog of *Ppd1* in common wheat. Frontiers in Plant Science, 2016, 7: 772
- [69] Campoli C, Shtaya M, Davis S J, Korff M V. Expression conservation within the circadian clock of a monocot: natural variation at barley *Ppd-H1* affects circadian expression of flowering time genes, but not clock orthologs. BMC Plant Biology, 2012, 12 (1): 97
- [70] Syed N H, Prince S J, Mutava R N, Patil G, Li S, Chen W, Babu V, Joshi T, Khan S, Nguyen H T. Core clock, *SUB1*, and *ABAR* genes mediate flooding and drought responses via alternative splicing in soybean. Journal of Experimental Botany, 2015, 66 (22): 7129-7149
- [71] Kreps J A, Wu Y J, Chang H S, Zhu T, Wang X, Harper J F. Transcriptome changes for *Arabidopsis* in response to salt, osmotic, and cold stress. Plant Physiology, 2002, 130: 2129-2141
- [72] Nakamichi N, Takao S, Kudo T, Kiba T, Wang Y, Kinoshita T, Sakakibara H. Improvement of *Arabidopsis* biomass and cold, drought and salinity stress tolerance by modified circadian clock-associated PSEUDO-RESPONSE REGULATORS. Plant Cell Physiology, 2016, 57 (5): 1085-1097
- [73] Ishikawa R, Tamaki S, Yokoi S, Inagaki N, Shinomura T, Takano M, Shimamoto K. Suppression of the floral activator *Hd3a* is the principal cause of the night break effect in rice. The Plant Cell Online, 2005, 17 (12): 3326-3336
- [74] 魏鑫, 曹立荣, 杨庆文, 曾汉来. 水稻抽穗期的光周期调控分子基础研究进展. 生命科学研究, 2010, 14 (5): 456-463
Wei X, Cao L R, Yang Q W, Zeng H L. Research progress of photoperiodic response controlling heading in rice. Life Science Research, 2010, 14 (5): 456-463

欢迎订阅 2020 年《中国草地学报》

《中国草地学报》是由中国农业科学院草原研究所和中国草学会共同主办的国家级草学学术期刊, 主要报道中国草学研究领域的理论与重要成果, 介绍新进展与发展动态, 内容以草学基础理论研究和应用理论研究为主, 兼纳高新技术研究和直接产生生态效益、经济效益的开发性研究, 主要包括草原学、牧草学、草地学和草坪学等学科领域内有关草地与牧草资源、牧草遗传育种与引种栽培、草地经营管理与改良利用、牧草生理生化、草地建设与生态保护、草地生产与饲草料加工调制、草坪绿地、草业经济与可持续发展战略等。栏目主要有“研究报告”、“综述与专论”、“研究简报”等。

本刊为中国草业领域创办最早的科技期刊, 自 1979 年创刊以来先后荣获内蒙古、中国农业科学院、华北地区和全国农业等优秀期刊或优秀科技期刊奖 9 次, 现为中文核心期刊、中国科技核心期刊、中国农业核心期刊、RCCSE 中国核心学术期刊、中国科学引文数据库来源期刊, 并被《中国知网》、《中国期刊网》、《中国核心期刊(遴选)数据库》、《万方数据—数字化期刊群》、《中文电子期刊资料服务库》、《中国科技论文与引文数据库》等多种数据库及二次文献收录。2018 年复合影响因子 1.716, 综合影响因子为 1.373, 居草业学科期刊的第二位。

双月刊, 大 16 开 A4 版本, 国内外公开发售, 每册定价 20.00 元, 全年共 120.00 元。国内统一刊号 CN15-1344/S, 国内邮发代号 16-32, 全国各地邮局(所)均可订阅, 错过订期可直接向本刊编辑部补订。

地址: 内蒙古呼和浩特市乌兰察布东街 120 号

邮编: 010010

电话: 0471-4928361

电子信箱: zgcdxb@126.com

在线投稿网址: <http://zgcd.cbpt.cnki.net>