

李构思, 张雅玲, 马坤, 等. 蛋白修饰调控植物育性与生殖发育的研究进展 [J]. 华南农业大学学报, 2022, 43(6): 36-47.
LI Gousi, ZHANG Yaling, MA Kun, et al. Advances in protein modifications for fertility regulation and reproductive development in plants[J]. Journal of South China Agricultural University, 2022, 43(6): 36-47.



蛋白修饰调控植物育性与生殖发育的研究进展

李构思^{1,2}, 张雅玲^{1,2}, 马 坤², 谢勇尧^{1,2}, 陈乐天^{1,2}

(1 华南农业大学 生命科学学院/亚热带农业生物资源保护与利用国家重点实验室, 广东 广州 510642;

2 岭南现代农业科学与技术广东省实验室, 广东 广州 510642)

摘要: 植物育性与生殖发育不仅与植物繁衍后代息息相关, 也是作物杂种优势利用技术的遗传基础。探究作物生殖发育的分子调控机制是植物发育研究的重要科学内容, 也是农作物杂交育种的重要需求。蛋白质修饰是重要的翻译后调控方式, 广泛参与植物生长发育的各个过程。近年来, 植物育性调控和生殖发育的分子网络调控研究取得了重要进展, 但尚未系统总结蛋白质修饰在该发育过程中的功能和作用。为此, 本文总结了磷酸化、泛素化、SUMO 化和糖基化等多种蛋白修饰类型在植物育性调控和生殖发育阶段的调控作用, 以期后续的研究提供参考和思路。

关键词: 植物; 育性调控; 生殖发育; 蛋白修饰; 磷酸化; 泛素化; SUMO 化; 糖基化
中图分类号: Q943 **文献标志码:** A **文章编号:** 1001-411X(2022)06-0036-12

Advances in protein modifications for fertility regulation and reproductive development in plants

LI Gousi^{1,2}, ZHANG Yaling^{1,2}, MA Kun², XIE Yongyao^{1,2}, CHEN Letian^{1,2}

(1 College of Life Sciences, South China Agricultural University/State Key Laboratory for Conservation and Utilization of Subtropical Agro-Bioresources, Guangzhou 510642, China; 2 Guangdong Laboratory for Lingnan Modern Agriculture, Guangzhou 510642, China)

Abstract: Plant fertility regulation and reproductive development are not only essential for plant reproduction, but also the genetic basis of hybrid crop breeding. Post-translational protein modifications are the important regulation mechanism of different activities during plant development. In recent years, the molecular networks of fertility regulation and reproductive development in plants have been greatly advanced. However, very few reviews focus on how post-translational protein modifications involve in the plant fertility control. In this review, we summarize the function of phosphorylation, ubiquitination, SUMOylation and glycosylation on male fertility regulation, which provides some insights into further studies.

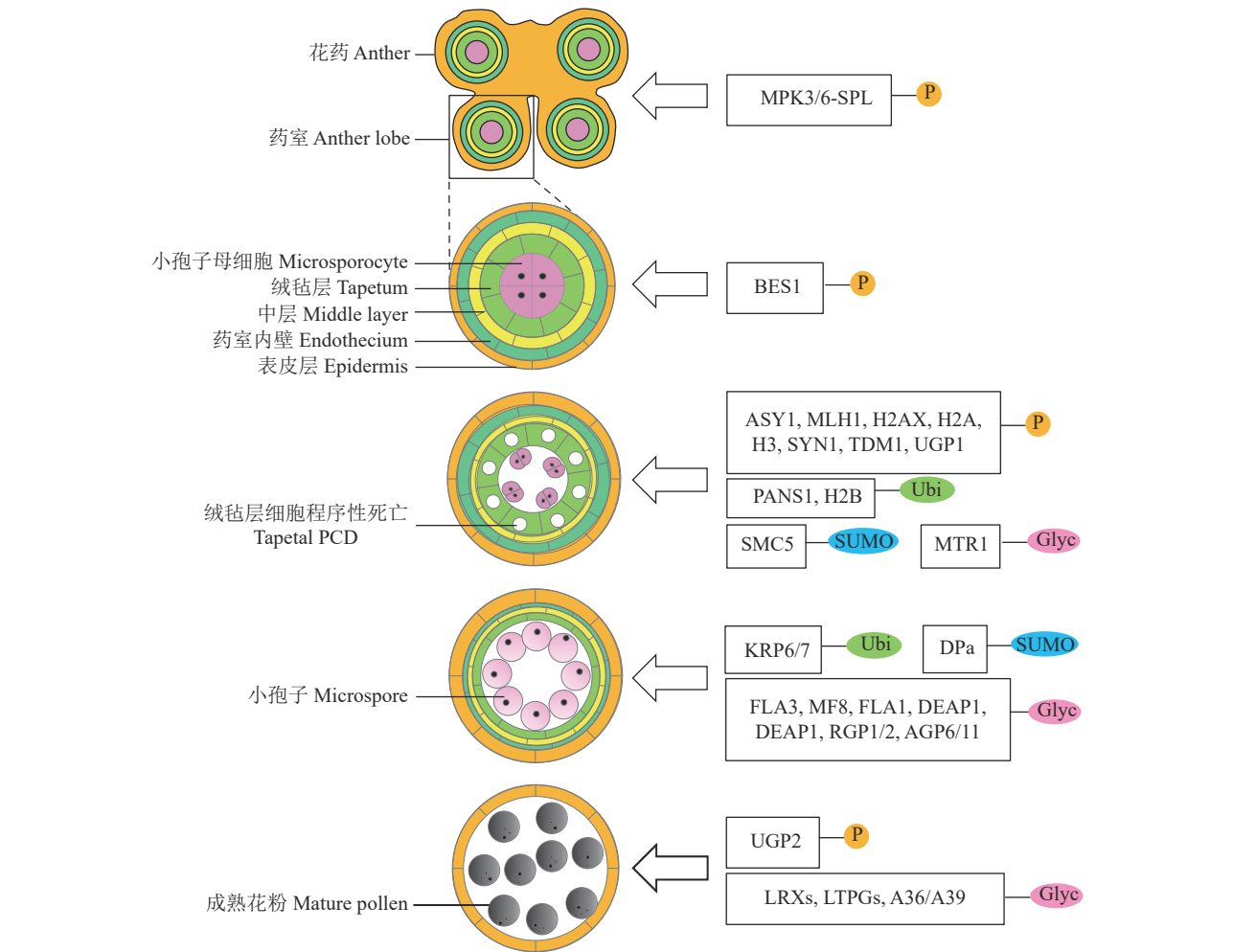
Key words: Plant; Fertility regulation; Reproductive development; Protein modification; Phosphorylation; Ubiquitination; SUMOylation; Glycosylation

收稿日期: 2022-08-08 网络首发时间: 2022-09-22 12:33:37
网络首发地址: <https://kns.cnki.net/kcms/detail/44.1110.S.20220921.0954.004.html>
作者简介: 李构思, 博士, 主要从事作物育性分子机制与杂种优势利用的研究, E-mail: goes_li@qq.com; 通信作者: 陈乐天, 教授, 博士, 主要从事作物育性分子机制与杂种优势利用的研究, E-mail: lotichen@scau.edu.cn
基金项目: 国家自然科学基金重点项 目 (32030080); 广东省基础与应用基础研究区域联合基金青年项目 (2020A151511101); 广东省自然科学基金杰出青年项目 (2021B1515020089)

花粉发育是植物有性生殖的重要过程, 包括体细胞绒毡层发育和小孢子母细胞分化、小孢子母细胞减数分裂和小孢子发育最终形成成熟花粉。花粉发育的任何一个环节出现异常均可能导致植物雄性不育, 尤其是绒毡层作为体细胞与雄性生殖细胞交流和连接的通道, 其发育和凋亡对花粉发育更是至关重要^[1-2]。植物雄性不育虽然不利于植物的自交繁殖, 却有利于驱动自交植物通过异交繁衍后代, 增加基因交流和重组频率, 使植物适应不断变化的外部环境。在农业生产上, 杂种优势利用是提高农作物产量、保障粮食安全的关键策略。杂交育种通过利用雄性不育系解决了雌雄同株同花作物杂交母本人工去雄困难的问题, 降低了劳力成本, 同时显著提高了制种效率, 促进杂种优势利用^[3]。因此, 解析花粉发育和育性形成的分子调控网络, 既可以

解答植物生殖发育的基础科学问题, 也能为农作物杂交育种提供理论指导和技术支撑。

前期的植物生殖生物学研究重点在于鉴定不同花粉发育时期的关键基因和育性调控的分子网络, 现已从拟南芥 *Arabidopsis thaliana*、水稻 *Oryza sativa* 等植物中克隆获得上百个雄性不育基因, 这些基因主要构成了由转录因子调控网络介导的糖代谢和脂代谢分子调控通路^[2, 4-6]。近年来, 越来越多的研究表明, 多种蛋白质修饰参与了育性的调控和生殖发育过程, 但蛋白修饰作为翻译后调控的重要方式, 如何影响植物花粉育性却缺乏系统性的总结。为填补这一空白, 本文整理归纳参与蛋白质修饰过程的已报道雄性不育基因, 以及花药/花粉发育过程中受到修饰的底物蛋白, 梳理了花粉发育各个阶段的关键蛋白的调控网络 (图 1), 系统了解蛋白



左侧为不同发育时期的花药结构示意图, 自上而下分别代表小孢子母细胞期、减数分裂期、小孢子发育期、花粉成熟期; 右侧为对应发育时期调控网络中分别受到磷酸化修饰 (P)、泛素化修饰 (Ubi)、类泛素化修饰 (SUMO) 及糖基化修饰 (Glyc) 的蛋白

Left: From top to bottom are the schematic diagrams of the structure of anthers at microsporocyte stage, meiosis stage, microspore stage and mature pollen stage, respectively; Right: Proteins under phosphorylation (P), ubiquitination (Ubi), SUMOylation (SUMO) and glycosylation (Glyc) during pollen development

图 1 花粉发育各个阶段的蛋白质修饰

Fig. 1 Protein modifications during pollen development

翻译后修饰调控植物育性发育过程的分子机制,为后续植物生殖研究提供参考。

蛋白质修饰是指将功能基团或生物大分子共价结合到多肽链,从而改变蛋白质结构和功能的一种翻译后调控方式。迄今为止,有多种不同的氨基酸修饰在真核生物蛋白中被发现,它们作用机制各异,通常影响蛋白活性、稳定性、亚细胞定位以及蛋白间互作。其中,磷酸化(Phosphorylation)、泛素化(Ubiquitination)、类泛素化(SUMOylation)和糖基化(Glycosylation)是在植物各个发育阶段普遍存在的修饰类型。磷酸化修饰是由蛋白激酶催化磷酸基团添加到多肽的丝氨酸、苏氨酸或酪氨酸残基的过程,而磷酸酶则能实现蛋白去磷酸化,与激酶共同调节蛋白的动态磷酸化水平。泛素(Ubiquitin, Ubi)和类泛素(Small ubiquitin-like modifier, SUMO)是一类结构相似的小分子量蛋白,能以单分子或多聚链的形式共价结合在底物蛋白的赖氨酸残基上。泛素化和SUMO化修饰经历相似的过程:Ubi/SUMO分子依次通过E1活化酶、E2结合酶和E3连接酶被激活并传递到底物上。糖基化修饰则依赖糖基转移酶使单糖或多糖和蛋白之间以糖苷键共价连接,是一种更复杂多样的修饰类型。根据连接方式的不同,糖基化可分为N-糖基化、O-糖基化和GPI(Glycosylphosphatidylinositol)锚定等类型,且底物与不同类型糖供体的结合通常由特异的糖基转移酶介导,同时存在对应的去糖基化酶。这些修饰过程常改变蛋白构象、活性和稳定性,可影响蛋白定位、添加识别标记、调节蛋白相互作用等,从而调控蛋白质的功能,在植物生长发育、物质代谢、生物和非生物逆境响应等生命活动中发挥重要作用^[7-12]。

1 蛋白磷酸化修饰作用于花粉发育

1.1 蛋白磷酸化修饰调控植物生殖器官细胞分化和花药形态建成

花药是花粉(小孢子)发育的场所。在雄性生殖发育早期,花分生组织经过多次增殖和分化,形成具有4个药室的花药。每个药室自外向内由表皮层、药室内层、中层和绒毡层4层花药壁体细胞包裹着小孢子母细胞^[13-14]。在这一发育阶段,类受体激酶(Receptor-like protein kinases, RLKs)介导的磷酸化修饰发挥了重要作用^[15-16]。RLKs是一种常见的跨膜蛋白激酶,通过胞外受体结构域接收配体信号分子,调节胞内激酶结构域的活性,从而向下游传递外源信号。

目前被报道的RLKs调控花药细胞分化的途径包括:1)ERF(ERECTA family)类RLKs介导的ERF-MPK3/6-SPL通路调控药室形成^[17-19];2)LRR-RLKs(Leucine-rich repeat RLKs)蛋白BAM1/2、RPK2及它们的共受体激酶CIKs控制初生壁及次生壁细胞分裂分化产生4层花药壁^[20-22];3)LRR-RLKs蛋白EMS1/EXS传导的信号通路调节绒毡层细胞和小孢子母细胞的分化^[23-24]。在这些调控过程中,常以“胞外配体-RLKs-转录因子”的信号传导路径调控花药细胞分化。其中,由EMS1/EXS介导的信号转导调控机制最为明确。研究表明,在拟南芥中,涉及EMS1/EXS介导的信号转导相关基因的突变体 $tpd1$ 、 $ems1/exs$ 、 $serk1serk2$ 和 $bes1$ 均表现为小孢子母细胞过多和绒毡层缺陷,无法产生可育花粉。研究还发现,胞外分泌的富半胱氨酸小肽TPD1作为配体与EMS1/EXS的LRR受体结构域结合,诱导后者发生磷酸化^[25-27];功能冗余的一对LRR-RLKs蛋白SERK1/2作为共受体与EMS1/EXS相互作用并增强其功能,协同传递信号^[28-30];TPD1-EMS1/EXS-SERK1/2复合体产生的信号促使转录因子BES1发生去磷酸化而被激活,从而调控绒毡层发育相关基因的表达^[31-32]。

此外,在水稻、玉米 *Zea mays* 和棉花 *Gossypium hirsutum* 中,也相继鉴定获得TPD1的同源基因 *OsTDL1A/MIL2* 和 *ZmMAC1*、*EMS1/EXS* 的同源基因 *OsMSP1* 以及 *SERK1/2* 的同源基因 *GhSERK1*,这些基因突变后均会导致雄性不育^[33-37]。这些研究表明TPD1-EMS1/EXS-SERK1/2-BES1调控花药细胞分化的通路在植物中是相对保守的。尽管如此,这一通路在单子叶和双子叶植物的调控机制中还是存在差异,表现在不同物种呈现不同的败育程度和核心调控基因有不同的表达模式。例如,与拟南芥相比,水稻和玉米相关突变体的花药壁中层和绒毡层均缺失,表现出更严重的细胞分化紊乱。此外,拟南芥TPD1和EMS1/EXS的时空表达为先重叠、后分化的模式,而水稻TDL1A/MIL2和MSP1的表达模式则基本一致。

1.2 蛋白磷酸化修饰精确调控减数分裂

小孢子母细胞分化形成后,需要通过减数分裂产生单倍体小孢子,后者进一步发育为成熟花粉。减数分裂首先经历间期的DNA复制物质准备过程,随后发生2次细胞分裂,第1次细胞分裂后同源染色体分离、染色体数目减半,第2次细胞分裂后姐妹染色单体分离,遗传物质减半。在第1次细胞分裂时,染色体会发生联会、重组交换等区别于

有丝分裂的活动, 这些活动均受到磷酸化修饰的精确调控。

染色体轴蛋白 ASY1 是联会复合体组成的必需蛋白。细胞周期蛋白依赖性激酶 CDKA;1 通过介导 ASY1 的磷酸化修饰维持 ASY1 在染色体轴的正确定位, 同时促进其与另一联会复合体蛋白 ASY3 的互作并调控其多聚化过程。拟南芥突变体 *asy1* 和 *cdka;1* 因同源染色体无法正常联会而不育, 且磷酸化位点突变后的 *ASY1* 不能回补 *asy1* 表型^[38]。除了参与调控联会过程, 拟南芥 CDKA;1 还参与了联会后的同源染色体重组交换, 其激酶活性的降低导致重组频率下降, 这是由于它可能介导染色体交换标记蛋白 MLH1 的磷酸化, 从而促进重组交换过程^[39]。与之相反, HCR1/PPX1 磷酸酶则是减数分裂中同源染色体交换的抑制因子, 但该基因突变后并不造成拟南芥育性变化^[40]。染色体重组交换等过程涉及 DNA 双链断裂 (Double-strandbreak, DSB) 产生及修复, 磷酸激酶 ATM 参与了拟南芥和水稻的 DSB 修复过程^[41-42]。突变体 *Osatm* 同源染色体能正常联会, 但小孢子母细胞中出现了非同源染色体异常黏连和 DNA 片段化, 最终导致花粉不育^[42]。虽然 ATM 可直接磷酸化组蛋白 H2AX, 且 H2AX 的磷酸化属于 DSB 应答机制的一部分, 但 ATM 的突变并不影响水稻减数分裂时 H2AX 的磷酸化, 说明 ATM 可能通过介导其他底物磷酸化, 进而调控这一过程^[42]。

在联会和重组交换完成后, 同源染色体需要在纺锤体的牵引下实现分离并被分配到二分体中, 在这一阶段磷酸化修饰同样发挥重要作用。水稻丝氨酸/苏氨酸蛋白激酶 BRK1 通过直接或间接介导着丝粒区组蛋白 H2A 和 H3 的磷酸化修饰, 并募集 SHUGOSHIN1 蛋白定位到着丝粒中, 维持减数分裂 I 纺锤体的正确组装^[43]。突变体 *brk1* 在减数分裂中期 I 纺锤体形态异常, 导致后期 I 姐妹染色单体提前分离, 引起不育^[43]。同样, 蛋白去磷酸化修饰对同源染色体的正确分离也起重要作用。拟南芥磷酸酶 PP2A 通过介导染色体凝聚环蛋白 SYN1/REC8 去磷酸化, 保护后者在减数分裂早期免受降解, 该基因突变会导致染色体凝聚力提前丧失, 姐妹染色单体在减数分裂后期 I 提前分离, 育性下降^[44-45]。

1.3 蛋白磷酸化修饰参与其他花粉发育活动

绒毡层是花药壁最内层包裹着小孢子母细胞的体细胞层, 主要负责花药壁和小孢子母细胞/小孢子之间的物质传递和营养输送, 并在减数分裂期启动细胞程序性死亡 (Programmed cell death, PCD)。绒毡层 PCD 的提前或延迟都会造成雄性不育, 已

报道的多个不育基因共同形成了绒毡层 PCD 的调控网络, 处于调控网络中上游的基因大多数编码转录因子。目前仅有少量报道关于磷酸化修饰调控绒毡层 PCD 过程, 其中棉花酪氨酸激酶 CK I 通过磷酸化淀粉合成酶抑制后者的酶活性, 在高温环境下, *CK I* 表达上调, 葡萄糖含量升高导致活性氧平衡被破坏, 最终引发绒毡层 PCD 延迟, 花粉不育^[46]。在水稻中, 编码磷酸激酶的 2 个功能冗余的同源基因 *TMS10* 和 *TMS10L* 是绒毡层 PCD 所必需, 其中 *TMS10L* 的表达受到低温诱导。单突变体 *tms10* 高温下绒毡层不降解且花粉不育, 低温时 *TMS10L* 能补偿 *TMS10* 的功能, 恢复育性; 双突变体 *tms10tms10l* 在高低温下均为不育^[47]。这些研究提示磷酸化可能广泛参与花粉发育对外界环境的应答机制。

在小孢子壁形成前, 四分体由胼胝质包裹, 后者为小孢子提供保护功能。水稻凝集素受体激酶 LecRK5/LecRK - S.7/DAF1/AP1 通过对胼胝质合成酶 UGP1 磷酸化, 促进花药中胼胝质的合成, 维持花粉正常发育^[48]。此外, 该蛋白还被报道在花粉外壁和萌发孔形成、花粉淀粉积累及成熟中发挥重要作用, 说明该蛋白激酶存在多个磷酸化修饰底物^[49-51]。在拟南芥中同样发现了由凝集素受体激酶编码基因突变产生的不育突变体 *sgc*, 突变体减数分裂后小孢子壁发育异常导致花粉不育, 其具体调控机制可能与水稻相似^[52]。

以上在花粉发育各个阶段发挥作用的蛋白涉及大量的磷酸激酶和磷酸酶, 其中多数为类受体激酶 (表 1)。

2 蛋白泛素化和 SUMO 化修饰作用于花粉发育

2.1 蛋白泛素化和 SUMO 化修饰控制减数分裂过程

在真核生物中, 泛素化修饰参与调控减数分裂同源染色体联会、染色体重组交换和分离、DSB 修复、端粒束形成等过程, 且在不同物种中存在相对保守的调控机制^[53]。泛素 E3 连接酶是直接参与底物互作, 决定泛素化底物特异性的蛋白。因此, 泛素 E3 连接酶数目繁多, 被分为多个蛋白家族。目前, 被报道与植物减数分裂相关的泛素 E3 连接酶主要包括 SKP1-Cullin-F-box(SCF) 复合体、后期促进复合体/细胞周期体 (Anaphase-promoting complex or cyclosome, APC/C) 以及 HEI10 蛋白^[53]。

SCF 复合体中, F-Box 蛋白特异性结合底物 SKP1 负责连接 F-Box 和 Cullin 蛋白, Cullin 蛋白直接或间接与泛素 E2 结合酶互作, 将 E2 上的泛素分

表 1 花粉发育过程中参与蛋白磷酸化修饰的催化酶

Table 1 Enzymes for protein phosphorylation during pollen development

物种 Species	蛋白名称 Protein name	酶类型 Enzyme type	作用时期 Functional stage	参考文献 Reference
拟南芥 <i>Arabidopsis thaliana</i>	ER/ERL1/2, BAM1/2, RPK2,	类受体激酶	细胞分化期	[17,20-24,28-30]
	CIK, EMS1, SERK1/2	Receptor-like kinase	Cell differentiation	
	MPK3/6	促分裂原活化蛋白激酶	细胞分化期	[17-18]
		Mitogen-activated kinase	Cell differentiation	
	CDKA;1	细胞周期蛋白依赖性激酶	减数分裂期	[38-39]
		Cyclin-dependent kinase	Meiosis	
	ATM	丝氨酸-苏氨酸激酶	减数分裂期	[41]
		Serine/threonine kinase	Meiosis	
	PPX1, PP2A	磷酸酶	减数分裂期	[40,44-45]
		Phosphatase	Meiosis	
水稻 <i>Oryza sativa</i>	SGC	类受体激酶	小孢子发育期	[52]
		Receptor-like kinase	Microspore development	
	ERL, MSP1	类受体激酶	细胞分化期	[19,33-34]
		Receptor-like kinase	Cell differentiation	
	ATM, BRK1	丝氨酸-苏氨酸激酶	减数分裂期	[42-43]
		Serine/threonine kinase	Meiosis	
棉花 <i>Gossypium hirsutum</i>	TMS10/10L, LecRK5	类受体激酶	小孢子发育期	[47-51]
		Receptor-like kinase	Microspore development	
	SERK1	类受体激酶	细胞分化期	[36]
		Receptor-like kinase	Cell differentiation	
	CK I	酪氨酸激酶	小孢子发育期	[46]
		Tyrosine kinase	Microspore development	

子传递给底物。拟南芥 SKP1 突变后花药减数分裂时同源染色体联会、重组、分离及核仁迁移均出现异常,表示 SCF 复合体同时调控减数分裂多个步骤^[54-55]。SCF 主要通过不同的 F-Box 蛋白对特定底物进行泛素化修饰从而实现不同功能,如水稻 F-Box 蛋白 MOF 和 ZYGO1 同时调控端粒束形成和同源染色体联会,MOF 还发挥 DSB 修复功能,突变体 *mof* 的花粉降解,*zygo1* 的雌雄配子同时败育^[56-57]。玉米 F-Box 蛋白 ACOZ1 则是染色质浓缩必需蛋白,突变体染色体维持在细线期而不进入偶线期,端粒束形成和同源染色体配对受阻,DSB 形成和修复不受影响,导致雌雄配子败育^[58]。然而,这些蛋白具体的泛素化修饰底物尚不明确。

APC/C 同样是由多个蛋白组成的复合体,是植物减数分裂必需的泛素 E3 连接酶之一^[59]。拟南芥 APC/C 的组成蛋白 APC8 以及活性辅助因子 CDC20.1 被证明参与减数分裂染色体分离和花粉育性调控^[60-61]。细胞周期蛋白是 APC/C 的泛素化底物之一,APC/C 通过降解前者调节细胞周期蛋白依赖性激酶 CDKs 的活性,从而控制减数分裂进程;同时 APC/C 本身又会受到细胞周期蛋白和 CDKs 的反馈调控^[53]。例如,拟南芥的细胞周期蛋白 OSD1 和 TAM 功能丧失会导致减数分裂提前终

止,小孢子发育异常^[62];细胞周期蛋白编码基因 *TDM1* 突变则会导致减数分裂无法正确终止,细胞多次分裂^[63]。OSD1 通过结合 APC/C 的蛋白亚基抑制后者的活性,TAM-CDKA;1 通过磷酸化 TDM1 抑制后者对 APC/C 的激活作用^[62-63]。此外,APC/C 还能通过降解 PANS1 蛋白释放黏连蛋白分离酶的活性位点,促使后者降解 SYN1/REC8,保证减数分裂后期 I 同源染色体分离^[64]。

HEI10 蛋白是携带 RING 结构域的一种泛素 E3 连接酶,该蛋白与多个 ZMM 蛋白相互作用共同调控减数分裂同源染色体重组交换,拟南芥 *HEI10* 突变后染色体重组水平和育性均明显下降^[65-66]。然而,HEI10 的具体泛素化修饰底物及其作用机制尚不完全清楚,有待进一步研究。

目前发现的蛋白 SUMO 化修饰调控减数分裂主要与 SMC5/6 复合体的功能相关。SMC5/6 是真核生物染色体结构维持所必需的其中一类复合体,在 DNA 损伤修复、缓解 DNA 复制压力、维持细胞正常分裂等过程中发挥作用^[67]。SUMO E3 连接酶 MMS21/NSE2/HPY2 与 SMC5 蛋白互作,是 SMC5/6 的组成蛋白之一。拟南芥 *MMS21* 突变体减数分裂时染色体出现碎片化及异常黏连,多个减数分裂相关基因表达水平发生变化,引起雌雄配子

育性下降^[68]。最新研究表明: 拟南芥 MMS21 或其他 SMC5/6 组成蛋白的功能缺失均会造成同源染色体分离异常, 产生二倍体花粉^[69]。而玉米 MMS21 能对 SMC5 进行 SUMO 化修饰, 从而影响染色质的状态, 调节基因转录水平^[70]。

2.2 蛋白泛素化和 SUMO 化修饰调控减数分裂后花粉发育过程

绒毡层 PCD 的发生是保证花粉正常发育的必要条件, 该过程也受到蛋白泛素化修饰调控。拟南芥 *PUB4* 和水稻 *PUB73* 均编码 U-box 泛素 E3 连接酶, 突变 *pub4* 绒毡层增厚未及时降解, 而 *pub73* 的绒毡层则提前出现液泡化, 以上 2 种情况均导致花粉外壁发育异常而败育, 其中 *pub4* 的育性能在低温环境下恢复^[71-72]。在水稻中, 另一对泛素 E3 连接酶 HUB1 和 HUB2 介导组蛋白 H2B 的单泛素化, 该泛素化修饰通过表观调控 *UDT1*、*CPI*、*C4* 等下游基因的表达维持绒毡层的正常发育和降解^[73]。此外, 编码细胞膜定位 F-Box 蛋白的水稻 *ADF* 基因被敲减后同样会导致绒毡层降解异

常, 尽管 ADF 的作用靶标尚不清楚, 但这表明蛋白泛素化复合体 SCF 可能参与了绒毡层的正常降解^[74]。

在花粉发育后期, 单倍体小孢子经历 2 次有丝分裂, 最终形成带有 3 个细胞核的成熟花粉。在这一过程中, 拟南芥 FBL17 与 SKP1 结合形成 SCF 复合体, 泛素化降解细胞周期抑制蛋白, 促进生殖细胞发生第 2 次有丝分裂^[75-76]。除了调控减数分裂, 拟南芥 MMS21 也对转录因子 DPa 进行 SUMO 化修饰, 阻碍 E2Fa/DPa 转录因子复合体的形成与细胞核定位, 后者参与了细胞周期调控和花粉有丝分裂过程^[77-78]。

另一类 SUMO E3 连接酶 SIZ1 和 SIZ2 被报道与水稻花粉发育和花药开裂相关, 而拟南芥去 SUMO 化蛋白酶 SPF1 和 SPF2 被认为在 SIZ1 的下游发挥功能, 这些蛋白的功能丧失均会引起育性下降^[79-83]。这些研究提示 SUMO 化的缺失或过度均会影响正常生殖发育过程。

上述参与花粉发育过程中蛋白泛素化和 SUMO 化修饰的各类催化酶总结列于表 2。

表 2 花粉发育过程中参与蛋白泛素化和 SUMO 化修饰的催化酶
Table 2 Enzymes for protein ubiquitination and SUMOylation during pollen development

修饰类型 Modification type	物种 Species	蛋白名称 Protein name	酶类型 Enzyme type	作用时期 Functional stage	参考文献 Reference
泛素化 Ubiquitination	拟南芥 <i>Arabidopsis thaliana</i>	APC8	APC/C泛素E3连接酶组成蛋白 Component of APC/C ubiquitin E3 ligase	减数分裂期 Meiosis	[60]
		HEI10	RING泛素E3连接酶 RING ubiquitin E3 ligase	减数分裂期 Meiosis	[65]
		PUB4	U-box泛素E3连接酶 U-box ubiquitin E3 ligase	小孢子发育期 Microspore development	[71]
		FBL17	F-Box蛋白 F-Box protein	小孢子发育期 Microspore development	[75-76]
	水稻 <i>Oryza sativa</i>	MOF, ZYG01	F-Box蛋白 F-Box protein	减数分裂期 Meiosis	[56-57]
		ADF	F-Box蛋白 F-Box protein	小孢子发育期 Microspore development	[74]
		PUB73	U-box泛素E3连接酶 U-box ubiquitin E3 ligase	小孢子发育期 Microspore development	[72]
		HUB1/2	泛素E3连接酶 Ubiquitin E3 ligase	小孢子发育期 Microspore development	[73]
SUMO化 SUMOylation	玉米 <i>Zea mays</i>	ACOZ1	F-Box蛋白 F-Box protein	减数分裂期 Meiosis	[58]
	拟南芥 <i>A. thaliana</i>	MMS21	SUMO E3连接酶 SUMO E3 ligase	减数分裂期 Meiosis	[68-69]
		SPF1/2	去SUMO化酶 SUMO proteinase	小孢子发育期 Microspore development	[82-83]
	水稻 <i>O. sativa</i>	SIZ1/2	SUMO E3连接酶 SUMO E3 ligase	小孢子发育期 Microspore development	[79-81]
	玉米 <i>Z. mays</i>	MMS21	SUMO E3连接酶 SUMO E3 ligase	减数分裂期 Meiosis	[70]

3 蛋白糖基化修饰作用于花粉发育

3.1 蛋白糖基化修饰影响绒毡层和花粉壁发育

细胞膜、细胞壁富含糖蛋白, 后者常作为结构成分或信号传导因子发挥重要生物学功能。水稻 *MTR1* 编码细胞膜定位的成束糖蛋白, 该蛋白的 N-糖基化位点或膜定位信号缺失均会影响绒毡层和小孢子正常发育^[84]。阿拉伯半乳糖蛋白 (Arabinogalactan-proteins, AGPs) 是富含脯氨酸的高度糖基化蛋白, 研究发现 AGPs 在绒毡层、小孢子母细胞及小孢子等部位高水平表达, 提示该类蛋白参与花粉发育过程^[85-86]。目前已有多个 AGPs 被报道调控花粉育性, 且主要与花粉壁形成相关。例如, 拟南芥 AGP 编码基因 *FLA3* 的下调表达造成花粉内壁发育异常而不育^[87]; 白菜 *Brassica campestris* AGP 编码基因 *MF8* 的沉默破坏了花粉壁正常发育, 导致花粉活性下降^[88]; 水稻 AGP 编码基因 *FLA1* 突变后乌氏小体和小孢子外壁异常, 致使花粉不育^[89]; 水稻另一个 AGP 编码基因 *DEAP1* 丧失功能会产生多种发育紊乱, 包括绒毡层延迟降解、花粉外壁缺陷、萌发孔畸形, 进一步研究表明 *DEAP1* 可能通过与 2 个萌发孔发育相关蛋白 D6PKL3(D6 protein kinase-like 3) 互作, 参与花粉萌发孔的形态建成^[90]。半乳糖基转移酶 (Galactosyltransferases, GALTs) 主要介导 AGPs 的半乳糖基化修饰, 部分 GALTs 同样参与调控植物的生殖发育。例如, GALTs 编码基因 *ZmMs8*、*KNS4/UPEX1* 功能丧失分别引起玉米和拟南芥雄性不育^[91-92]。*KNS4/UPEX1* 主要通过介导小孢子初生外壁中 AGPs 的 β -1,3-半乳糖链合成, 维持小孢子

外壁的网状结构, 从而确保花粉正常发育^[92]。此外, *KNS4/UPEX1* 突变后会导致四分体胼质延迟降解, 反而帮助部分花粉壁缺陷型光温敏雄性不育系的花粉育性得到一定程度的恢复^[93]。

3.2 蛋白糖基化调控花粉后期发育途径

在花粉发育后期的有丝分裂及成熟阶段, 参与蛋白糖基化修饰的多种糖供体合成和代谢相关的催化酶, 如 UDP-糖焦磷酸化酶、N-乙酰氨基葡萄糖-1-P 尿苷基转化酶、谷氨酰胺:果糖-6-磷酸酰胺基转移酶, 是维持花粉育性正常的必需因子, 表明糖代谢及蛋白糖基化修饰在花粉后期发育阶段发挥着重要作用^[94-96]。目前, 糖蛋白在花粉发育后期的功能研究主要在拟南芥中被报道。可逆糖多肽编码基因 *RGP1* 和 *RGP2* 的突变体、*AGP6/AGP11* 双基因突变体均表现为有丝分裂异常、花粉不育。携带 GPI 锚定修饰糖链的多个非特异脂质转运蛋白 LTPGs 功能同时丧失后, 花粉染色正常, 但在扫描电镜观察下表现为畸形皱缩, 表明花粉成熟过程出现问题^[97]。同样受到 GPI 锚定修饰的天冬氨酸蛋白酶 A36 和 A39 在成熟花粉中高水平表达, 该蛋白功能被破坏会导致花粉发生 PCD 而不育^[98]。花粉特异表达的伸展蛋白 LRXs 是参与细胞壁结构组成的其中一类糖蛋白, 它们参与维持细胞壁稳定并调节胞内生理指标特性, 保证了成熟花粉的正常萌发^[99]。

以上研究表明, 参与花粉发育过程的糖蛋白及糖基化修饰类型具有多样性, 因此其调控方式也各不相同。本文总结了参与花粉发育时蛋白糖基化修饰的不同催化酶 (表 3), 这些酶可能同时调控了多个蛋白的糖基化修饰过程。

表 3 花粉发育过程中参与蛋白糖基化修饰的催化酶
Table 3 Enzymes for protein glycosylation during pollen development

物种 Species	蛋白名称 Protein name	酶类型 Enzyme type	作用时期 Functional stage	参考文献 Reference
拟南芥 <i>Arabidopsis thaliana</i>	KNS4	半乳糖基转移酶 Galactosyltransferase	小孢子发育期 Microspore development	[92-93]
	GlcNA.UT1/2	N-乙酰氨基葡萄糖-1-P尿苷基转化酶 N-Acetylglucosamine-1-P Uridyltransferase	小孢子发育期 Microspore development	[95]
	GFAT1	谷氨酰胺: 果糖-6-磷酸酰胺基转移酶 Glutamine:fructose-6-phosphate amidotransferase	小孢子发育期 Microspore development	[96]
	USP	UDP-糖焦磷酸化酶 UDP-sugar-pyrophosphorylase	未知 Unknown	[94]
	Ms8	半乳糖基转移酶 Galactosyltransferase	未知 Unknown	[91]

4 总结与展望

尽管目前围绕不育突变体鉴定及不育基因克隆已开展了大量研究,但这些不育基因的具体作用机制、基因所在的调控通路以及各通路之间的互作关系等问题有待进一步明确。除了文中提及的 4 种常见蛋白质修饰,近期少量研究表明蛋白乙酰化、组蛋白甲基化等其他修饰类型也参与了植物生殖发育调控过程^[100-102]。而目前已有超过 300 种蛋白翻译后修饰类型被报道^[10],说明了植物中的育性与生殖发育相关蛋白修饰调控网络可能比我们想象的更加复杂。此外,借助蛋白修饰组学分析,能够高效获得特定发育时期的花药/花粉中受到翻译后修饰调控的蛋白,为进一步的功能验证提供参考。例如,对减数分裂期的水稻花药进行磷酸化蛋白组测定,发现 3 203 个蛋白受到磷酸化修饰,这些蛋白参与 DNA 修复、转录调控、信号转导等过程^[103]。拟南芥、烟草 *Nicotiana tabacum*、玉米等蛋白磷酸化组学分析表明,成熟花粉中也存在大量蛋白被磷酸化修饰,其中包括各物种共有的同源蛋白^[104]。在水稻幼穗中开展的赖氨酸泛素化修饰组学研究显示,鉴定获得的 916 个泛素化修饰蛋白中有 710 个是未经报道的新底物蛋白,还包括 7 个已发表的花粉发育相关蛋白^[105]。这些研究表明花粉发育各个阶段的蛋白普遍存在翻译后修饰,然而这些蛋白是如何通过修饰参与水稻花药发育以及生殖过程,如生殖细胞的分裂分化、绒毡层与小孢子之间的物质信息传递、花粉与柱头的识别等,仍是值得研究的重要科学问题。

另一方面,花粉发育过程的同一蛋白或同一调控通路往往涉及多种蛋白修饰的协同或拮抗作用。例如,在花药细胞分化过程中起重要作用的 RLKs 蛋白激酶,其胞外受体结构域常受到糖基化修饰从而与配体信号分子相互识别。此外,部分蛋白的磷酸化修饰能帮助其被泛素 E3 连接酶识别并降解,如染色体凝聚环蛋白 SYN1/REC8,该蛋白在减数分裂后期被磷酸化,随后通过泛素化途径降解,促进染色体正常分离^[44]。又如泛素 E3 连接酶 APC/C 通过降解细胞周期蛋白调节 CDKs 蛋白激酶的活性,而 CDKs 又能通过磷酸化修饰对 APC/C 进行反馈调节^[53]。而泛素化和 SUMO 化修饰普遍被认为在蛋白稳定性调控中起拮抗作用,且这 2 种修饰都在花粉发育特别是减数分裂过程中发挥重要作用,但它们之间确切的调控关系仍需具体的研究验证。

综上,尽管目前关于蛋白的翻译后修饰已经有相当多的研究,但蛋白修饰的多样性决定了其在调控花粉发育过程中的多效性和复杂性。该领域的研究仍面临着诸多困难与挑战:1) 同一蛋白往往存在着多种修饰,不同种类的修饰如何彼此作用影响蛋白功能的完整性和蛋白间的相互作用;2) 对蛋白修饰的系统性鉴定仍缺乏高效的技术手段;3) 蛋白的修饰存在着一个动态的过程,蛋白修饰的动态过程与植物生长发育之间的关系存在较多的未解之谜。本文所总结的蛋白或许仅仅是翻译后修饰调控网络中的冰山一角,仍有大量相关功能蛋白以及蛋白翻译后修饰的生物学机制有待进一步探索。随着各种质谱技术和蛋白修饰组学技术的不断兴起,并日益走向成熟,我们对蛋白修饰调控花粉发育的认知将持续扩大和深入,对花粉发育相关基因的分子作用机制和调控网络的了解将不断完善。

参考文献:

[1] GUO J, LIU Y. Molecular control of male reproductive development and pollen fertility in rice[J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2012, 54(12): 967-978.

[2] ABBAS A, YU P, SUN L, et al. Exploiting genic male sterility in rice: From molecular dissection to breeding applications[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2021, 12: 629314.

[3] 欧阳亦聃, 陈乐天. 作物育性调控和分子设计杂交育种前沿进展与展望[J]. *中国科学(生命科学)*, 2021, 51(10): 1385-1395.

[4] WAN X, WU S, LI Z, et al. Lipid metabolism: Critical roles in male fertility and other aspects of reproductive development in plants[J]. *Molecular Plant*, 2020, 13(7): 955-983.

[5] LEI X, LIU B. Tapetum-dependent male meiosis progression in plants: Increasing evidence emerges[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2020, 10: 1667.

[6] VERMA N. Transcriptional regulation of anther development in *Arabidopsis*[J]. *Gene*, 2019, 689: 202-209.

[7] MILLAR A H, HEAZLEWOOD J L, GIGLIONE C, et al. The scope, functions, and dynamics of posttranslational protein modifications[J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2019, 70(1): 119-151.

[8] STUHRWOHLDT N, SCHALLER A. Regulation of plant peptide hormones and growth factors by post-translational modification[J]. *Plant Biology*, 2019, 21(S1): 49-63.

[9] YU F, LI M, HE D, et al. Advances on post-translational modifications involved in seed germination[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2021, 12: 642979.

[10] KOSOVÁ K, VÍTÁMVÁS P, PRÁŠIL I T, et al. Plant proteoforms under environmental stress: Functional proteins arising from a single gene[J]. *Frontiers in Plant*

- [Science](#), 2021, 12: 793113.
- [11] WANG W, LI A, ZHANG Z, et al. Posttranslational modifications: Regulation of nitrogen utilization and signaling[J]. [Plant and Cell Physiology](#), 2021, 62(4): 543-552.
- [12] QI H, XIA F N, XIAO S. Autophagy in plants: Physiological roles and post-translational regulation[J]. [Journal of Integrative Plant Biology](#), 2021, 63(1): 161-179.
- [13] SCOTT R J, SPIELMAN M, DICKINSON H G. Stamen structure and function[J]. *The Plant Cell*, 2004, 16(Suppl): S46-S60.
- [14] ZHANG D, WILSON Z A. Stamen specification and anther development in rice[J]. [Chinese Science Bulletin](#), 2009, 54(14): 2342-2353.
- [15] CAI W, ZHANG D. The role of receptor-like kinases in regulating plant male reproduction[J]. [Plant Reproduction](#), 2018, 31(1): 77-87.
- [16] CUI Y, LU X, GOU X. Receptor-like protein kinases in plant reproduction: Current understanding and future perspectives[J]. [Plant Communications](#), 2022, 3(1): 100273.
- [17] HORD C L H, SUN Y, PILLITTERI L J, et al. Regulation of *Arabidopsis* early anther development by the mitogen-activated protein kinases, MPK3 and MPK6, and the ERECTA and related receptor-like kinases[J]. [Molecular Plant](#), 2008, 1(4): 645-658.
- [18] ZHAO F, ZHENG Y, ZENG T, et al. Phosphorylation of SPOROCTELESS/NOZZLE by the MPK3/6 kinase is required for anther development[J]. [Plant Physiology](#), 2017, 173(4): 2265-2277.
- [19] LIU T, JIANG G, YAO X, et al. The leucine-rich repeat receptor-like kinase OsERL plays a critical role in anther lobe formation in rice[J]. [Biochemical and Biophysical Research Communications](#), 2021, 563: 85-91.
- [20] HORD C L H, CHEN C, DEYOUNG B J, et al. The BAM1/BAM2 receptor-like kinases are important regulators of *Arabidopsis* early anther development[J]. [The Plant Cell](#), 2006, 18(7): 1667-1680.
- [21] MIZUNO S, OSAKABE Y, MARUYAMA K, et al. Receptor-like protein kinase 2 (RPK 2) is a novel factor controlling anther development in *Arabidopsis thaliana*[J]. [The Plant Journal](#), 2007, 50(5): 751-766.
- [22] CUI Y, HU C, ZHU Y, et al. CIK receptor kinases determine cell fate specification during early anther development in *Arabidopsis*[J]. [The Plant Cell](#), 2018, 30(10): 2383-2401.
- [23] ZHAO D Z, WANG G F, SPEAL B, et al. The *excess microsporocytes1* gene encodes a putative leucine-rich repeat receptor protein kinase that controls somatic and reproductive cell fates in the *Arabidopsis* anther[J]. *Genes & Development*, 2002, 16(15): 2021-2031.
- [24] CANALES C, BHATT A M, SCOTT R, et al. EXS, a putative LRR receptor kinase, regulates male germline cell number and tapetal identity and promotes seed development in *Arabidopsis*[J]. [Current Biology](#), 2002, 12(20): 1718-1727.
- [25] YANG S, XIE L, MAO H, et al. *TAPETUM DETERMINANT1* is required for cell specialization in the *Arabidopsis* anther[J]. [The Plant Cell](#), 2003, 15(12): 2792-2804.
- [26] YANG S, JIANG L, PUAH C S, et al. Overexpression of *TAPETUM DETERMINANT1* alters the cell fates in the *Arabidopsis* carpel and tapetum via genetic interaction with *EXCESS MICROSPOROCTES1/EXTRA SPOROGENOUS CELLS*[J]. [Plant Physiology](#), 2005, 139(1): 186-191.
- [27] JIA G, LIU X, OWEN H A, et al. Signaling of cell fate determination by the TPD1 small protein and EMS1 receptor kinase[J]. [Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America](#), 2008, 105(6): 2220-2225.
- [28] COLCOMBET J, BOISSON-DERNIER A, ROSPALAU R, et al. *Arabidopsis* *SOMATIC EMBRYOGENESIS RECEPTOR KINASES1* and 2 are essential for tapetum development and microspore maturation[J]. [The Plant Cell](#), 2005, 17(12): 3350-3361.
- [29] ALBRECHT C, RUSSINOVA E, HECHT V, et al. The *Arabidopsis thaliana* *SOMATIC EMBRYOGENESIS RECEPTOR-LIKE KINASES1* and 2 control male sporogenesis[J]. [The Plant Cell](#), 2005, 17(12): 3337-3349.
- [30] LI Z, WANG Y, HUANG J, et al. Two SERK receptor-like kinases interact with EMS1 to control anther cell fate determination[J]. [Plant Physiology](#), 2017, 173(1): 326-337.
- [31] CHEN W, LV M, WANG Y, et al. BES1 is activated by EMS1-TPD1-SERK1/2-mediated signaling to control tapetum development in *Arabidopsis thaliana*[J]. [Nature Communications](#), 2019, 10(1): 4164.
- [32] ZHENG B, BAI Q, WU L, et al. EMS1 and BRI1 control separate biological processes via extracellular domain diversity and intracellular domain conservation[J]. [Nature Communications](#), 2019, 10(1): 4165.
- [33] NONOMURA K, MIYOSHI K, EIGUCHI M, et al. The *MSP1* gene is necessary to restrict the number of cells entering into male and female sporogenesis and to initiate anther wall formation in rice[J]. [The Plant Cell](#), 2003, 15(8): 1728-1739.
- [34] ZHAO X, DEPALMA J, OANE R, et al. OsTDL1A binds to the LRR domain of rice receptor kinase MSP1, and is required to limit sporocyte numbers[J]. [The Plant Journal](#), 2008, 54(3): 375-387.
- [35] HONG L, TANG D, SHEN Y, et al. MIL2 (MICROSPORELESS2) regulates early cell differentiation in the rice anther[J]. [New Phytologist](#), 2012, 196(2): 402-413.
- [36] SHI Y, GUO S, ZHANG R, et al. The role of *Somatic embryogenesis receptor-like kinase 1* in controlling pol-

- len production of the *Gossypium* anther[J]. *Molecular Biology Reports*, 2014, 41(1): 411-422.
- [37] WANG C J, NAN G L, KELLIHER T, et al. Maize *multiple archesporial cells 1 (mac1)*, an ortholog of rice *TDL1A*, modulates cell proliferation and identity in early anther development[J]. *Development*, 2012, 139(14): 2594-2603.
- [38] YANG C, SOFRONI K, WIJNKER E, et al. The *Arabidopsis* Cdk1/Cdk2 homolog CDKA;1 controls chromosome axis assembly during plant meiosis[J]. *The EMBO Journal*, 2020, 39(3): e101625.
- [39] WIJNKER E, HARASHIMA H, MÜLLER K, et al. The Cdk1/Cdk2 homolog CDKA;1 controls the recombination landscape in *Arabidopsis*[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2019, 116(25): 12534-12539.
- [40] NAGESWARAN D C, KIM J, LAMBING C, et al. *HIGH CROSSOVER RATE1* encodes PROTEIN PHOSPHATASE X1 and restricts meiotic crossovers in *Arabidopsis*[J]. *Nature Plants*, 2021, 7(4): 452-467.
- [41] GARCIA V, BRUCHET H, CAMESCASSE D, et al. AtATM is essential for meiosis and the somatic response to DNA damage in plants[J]. *The Plant Cell*, 2003, 15(1): 119-132.
- [42] ZHANG C, ZHANG F, CHENG X, et al. OsATM safeguards accurate repair of meiotic double-strand breaks in rice[J]. *Plant Physiology*, 2020, 183(3): 1047-1057.
- [43] WANG M, TANG D, LUO Q, et al. BRK1, a Bub1-related kinase, is essential for generating proper tension between homologous kinetochores at metaphase I of rice meiosis[J]. *The Plant Cell*, 2012, 24(12): 4961-4973.
- [44] YUAN G, AHOOTAPAH B H, KOMAKI S, et al. PROTEIN PHOSPHATASE 2A B α and β maintain centromeric sister chromatid cohesion during meiosis in *Arabidopsis*[J]. *Plant Physiology*, 2018, 178(1): 317-328.
- [45] ZHANG Y Y, ZHANG H H, GAO Y Y, et al. Protein phosphatase 2A B α and B β protect centromeric cohesion during meiosis I[J]. *Plant Physiology*, 2019, 179(4): 1556-1568.
- [46] MIN L, ZHU L, TU L, et al. Cotton GhCKI disrupts normal male reproduction by delaying tapetum programmed cell death *via* inactivating starch synthase[J]. *The Plant Journal*, 2013, 75(5): 823-835.
- [47] YU J, HAN J, KIM Y J, et al. Two rice receptor-like kinases maintain male fertility under changing temperatures[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2017, 114(46): 12327-12332.
- [48] WANG B, FANG R, ZHANG J, et al. Rice LecRK5 phosphorylates a UGPase to regulate callose biosynthesis during pollen development[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2020, 71(14): 4033-4041.
- [49] PENG X, WANG M, LI Y, et al. Lectin receptor kinase OsLecRK-S. 7 is required for pollen development and male fertility[J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2020, 62(8): 1227-1245.
- [50] HE Z, ZOU T, XIAO Q, et al. An L-type lectin receptor-like kinase promotes starch accumulation during rice pollen maturation[J]. *Development*, 2021, 148(6): 196378.
- [51] ZHANG X, ZHAO G, TAN Q, et al. Rice pollen aperture formation is regulated by the interplay between OsINP1 and OsDAF1[J]. *Nature Plants*, 2020, 6(4): 394-403.
- [52] WAN J, PATEL A, MATHIEU M, et al. A lectin receptor-like kinase is required for pollen development in *Arabidopsis*[J]. *Plant Molecular Biology*, 2008, 67(5): 469-482.
- [53] ORR J N, WAUGH R, COLAS I. Ubiquitination in plant meiosis: Recent advances and high throughput methods[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2021, 12: 667314.
- [54] WANG Y, WU H, LIANG G, et al. Defects in nucleolar migration and synapsis in male prophase I in the *ask1-1* mutant of *Arabidopsis*[J]. *Sexual Plant Reproduction*, 2004, 16(6): 273-282.
- [55] WANG Y, YANG M. The ARABIDOPSIS SKP1-LIKE1 (ASK1) protein acts predominately from leptotene to pachytene and represses homologous recombination in male meiosis[J]. *Planta*, 2006, 223(3): 613-617.
- [56] HE Y, WANG C, HIGGINS J D, et al. MEIOTIC F-BOX is essential for male meiotic DNA double-strand break repair in rice[J]. *The Plant Cell*, 2016, 28(8): 1879-1893.
- [57] ZHANG F, TANG D, SHEN Y, et al. The F-box protein ZYGO1 mediates bouquet formation to promote homologous pairing, synapsis, and recombination in rice meiosis[J]. *The Plant Cell*, 2017, 29(10): 2597-2609.
- [58] JING J, WU N, XU W, et al. An F-box protein ACOZ1 functions in crossover formation by ensuring proper chromosome compaction during maize meiosis[J]. *New Phytologist*, 2022, 235(1): 157-172.
- [59] ZHENG B, CHEN X, MCCORMICK S. The anaphase-promoting complex is a dual integrator that regulates both microRNA-mediated transcriptional regulation of cyclin B1 and degradation of cyclin B1 during *Arabidopsis* male gametophyte development[J]. *The Plant Cell*, 2011, 23(3): 1033-1046.
- [60] XU R Y, XU J, WANG L, et al. The *Arabidopsis* anaphase-promoting complex/cyclosome subunit 8 is required for male meiosis[J]. *New Phytologist*, 2019, 224(1): 229-241.
- [61] NIU B, WANG L, ZHANG L, et al. *Arabidopsis* cell division cycle 20.1 is required for normal meiotic spindle assembly and chromosome segregation[J]. *The Plant*

- Cell, 2015, 27(12): 3367-3382.
- [62] CROMER L, HEYMAN J, TOUATI S, et al. OSD1 promotes meiotic progression *via* APC/C inhibition and forms a regulatory network with TDM and CYCA1;2/TAM[J]. *PLoS Genetics*, 2012, 8(7): e1002865.
- [63] CIFUENTES M, JOLIVET S, CROMER L, et al. TDM1 regulation determines the number of meiotic divisions[J]. *PLoS Genetics*, 2016, 12(2): e1005856.
- [64] CROMER L, JOLIVET S, SINGH D K, et al. Patronus is the elusive plant securin, preventing chromosome separation by antagonizing separase[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2019, 116(32): 16018-16027.
- [65] CHELYSHEVA L, VEZON D, CHAMBON A, et al. The *Arabidopsis* HEI10 is a new ZMM protein related to Zip3[J]. *PLoS Genetics*, 2012, 8(7): e1002799.
- [66] ZHANG J, WANG C, HIGGINS J D, et al. A multiprotein complex regulates interference-sensitive crossover formation in rice[J]. *Plant Physiology*, 2019, 181(1): 221-235.
- [67] 廖桂艳, 金城, 汪斌. 染色体结构维持蛋白 Smc5/6 复合体的结构与功能[J]. *广西科学*, 2021, 28(6): 539-546.
- [68] LIU M, SHI S, ZHANG S, et al. SUMO E3 ligase AtMMS21 is required for normal meiosis and gametophyte development in *Arabidopsis*[J]. *BMC Plant Biology*, 2014, 14: 153.
- [69] YANG F, FERNÁNDEZ-JIMÉNEZ N, TUČKOVÁ M, et al. Defects in meiotic chromosome segregation lead to unreduced male gametes in *Arabidopsis* SMC5/6 complex mutants[J]. *The Plant Cell*, 2021, 33(9): 3104-3119.
- [70] ZHANG J, AUGUSTINE R C, SUZUKI M, et al. The SUMO ligase MMS21 profoundly influences maize development through its impact on genome activity and stability[J]. *PLoS Genetics*, 2021, 17(10): e1009830.
- [71] WANG H, LU Y, JIANG T, et al. The *Arabidopsis* U-box/ARM repeat E3 ligase AtPUB4 influences growth and degeneration of tapetal cells, and its mutation leads to conditional male sterility[J]. *The Plant Journal*, 2013, 74(3): 511-523.
- [72] CHEN L, DENG R, LIU G, et al. Cytological and transcriptome analyses reveal OsPUB73 defect affects the gene expression associated with tapetum or pollen exine abnormality in rice[J]. *BMC Plant Biology*, 2019, 19(1): 546.
- [73] CAO H, LI X, WANG Z, et al. Histone H2B monoubiquitination mediated by HISTONE MONOUBIQUITINATION1 and HISTONE MONOUBIQUITINATION2 is involved in anther development by regulating tapetum degradation-related genes in rice[J]. *Plant Physiology*, 2015, 168(4): 1389-1405.
- [74] LI L, LI Y, SONG S, et al. An anther development F-box (ADF) protein regulated by tapetum degeneration retardation (TDR) controls rice anther development[J]. *Planta*, 2015, 241(1): 157-166.
- [75] KIM H J, OH S A, BROWNFIELD L, et al. Control of plant germline proliferation by SCF FBL17 degradation of cell cycle inhibitors[J]. *Nature*, 2008, 455(7216): 1134-1137.
- [76] GUSTI A, BAUMBERGER N, NOWACK M, et al. The *Arabidopsis thaliana* F-box protein FBL17 is essential for progression through the second mitosis during pollen development[J]. *PLoS One*, 2009, 4(3): e4780.
- [77] YAO X, YANG H, ZHU Y, et al. The canonical E2Fs are required for germline development in *Arabidopsis*[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2018, 9: 638.
- [78] LIU Y, LAI J, YU M, et al. The *Arabidopsis* SUMO E3 ligase AtMMS21 dissociates the E2Fa/DPa complex in cell cycle regulation[J]. *The Plant Cell*, 2016, 28(9): 2225-2237.
- [79] WANG H, MAKEEN K, YAN Y, et al. OsSIZ1 regulates the vegetative growth and reproductive development in rice[J]. *Plant Molecular Biology Reporter*, 2011, 29(2): 411-417.
- [80] THANGASAMY S, GUO C L, CHUANG M H, et al. Rice SIZ1, a SUMO E3 ligase, controls spikelet fertility through regulation of anther dehiscence[J]. *New Phytologist*, 2011, 189(3): 869-882.
- [81] PEI W, JAIN A, AI H, et al. OsSIZ2 regulates nitrogen homeostasis and some of the reproductive traits in rice[J]. *Journal of Plant Physiology*, 2019, 232: 51-60.
- [82] CASTRO P H, SANTOS M Â, FREITAS S, et al. *Arabidopsis thaliana* SPF1 and SPF2 are nuclear-located ULP2-like SUMO proteases that act downstream of SIZ1 in plant development[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2018, 69(19): 4633-4649.
- [83] LIU L L, JIANG Y Y, ZHANG X X, et al. Two SUMO proteases SUMO PROTEASE RELATED TO FERTILITY1 and 2 are required for fertility in *Arabidopsis*[J]. *Plant Physiology*, 2017, 175(4): 1703-1719.
- [84] TAN H, LIANG W, HU J, et al. *MTR1* encodes a secretory fasciclin glycoprotein required for male reproductive development in rice[J]. *Developmental Cell*, 2012, 22(6): 1127-1137.
- [85] COSTA M L, SOBRAL R, COSTA M M R, et al. Evaluation of the presence of arabinogalactan proteins and pectins during *Quercus suber* male gametogenesis[J]. *Annals of Botany*, 2015, 115(1): 81-92.
- [86] MA T, DONG F, LUAN D, et al. Gene expression and localization of arabinogalactan proteins during the development of anther, ovule, and embryo in rice[J]. *Protoplasma*, 2019, 256(4): 909-922.
- [87] LI J, YU M, GENG L L, et al. The fasciclin-like arabinogalactan protein gene, *FLA3*, is involved in microspore development of *Arabidopsis*[J]. *The Plant Journal*, 2010, 64(3): 482-497.
- [88] LIN S, DONG H, ZHANG F, et al. *BcMF8*, a putative arabinogalactan protein-encoding gene, contributes to

pollen wall development, aperture formation and pollen tube growth in *Brassica campestris*[J]. *Annals of Botany*, 2014, 113(5): 777-788.

[89] DENG Y, WAN Y, LIU W, et al. *OsFLAI* encodes a fasciclin-like arabinogalactan protein and affects pollen exine development in rice[J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2022, 135(4): 1247-1262.

[90] ZHOU D, ZOU T, ZHANG K, et al. *DEAPI* encodes a fasciclin-like arabinogalactan protein required for male fertility in rice[J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2022, 64(7): 1430-1447.

[91] WANG D, SKIBBE D S, WALBOT V. Maize male sterile 8 (Ms8), a putative β -1, 3-galactosyltransferase, modulates cell division, expansion, and differentiation during early maize anther development[J]. *Plant Reproduction*, 2013, 26(4): 329-338.

[92] SUZUKI T, NARCISO J O, ZENG W, et al. KNS4/UP-EX1: A type II arabinogalactan β -(1, 3)-galactosyltransferase required for pollen exine development[J]. *Plant Physiology*, 2017, 173(1): 183-205.

[93] WANG K Q, YU Y H, JIA X L, et al. Delayed callose degradation restores the fertility of multiple P/TGMS lines in *Arabidopsis*[J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2022, 64(3): 717-730.

[94] GESERICK C, TENHAKEN R. UDP-sugar pyrophosphorylase is essential for arabinose and xylose recycling, and is required during vegetative and reproductive growth in *Arabidopsis*[J]. *The Plant Journal*, 2013, 74(2): 239-247.

[95] CHEN Y, SHEN H, HSU P, et al. N-acetylglucosamine-1-P uridylyltransferase 1 and 2 are required for gametogenesis and embryo development in *Arabidopsis thaliana*[J]. *Plant and Cell Physiology*, 2014, 55(11): 1977-1993.

[96] VU K V, JEONG C Y, NGUYEN T T, et al. Deficiency of AtGFAT1 activity impairs growth, pollen germination and tolerance to tunicamycin in *Arabidopsis*[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2019, 70(6): 1775-1787.

[97] EDSTAM M M, EDQVIST J. Involvement of GPI-anchored lipid transfer proteins in the development of seed coats and pollen in *Arabidopsis thaliana*[J]. *Physiologia Plantarum*, 2014, 152(1): 32-42.

[98] GAO H, ZHANG Y, WANG W, et al. Two membrane-anchored aspartic proteases contribute to pollen and ovule development[J]. *Plant Physiology*, 2017, 173(1): 219-239.

[99] FABRICE T N, VOGLER H, DRAEGER C, et al. LRX proteins play a crucial role in pollen grain and pollen tube cell wall development[J]. *Plant Physiology*, 2018, 176(3): 1981-1992.

[100] FANG H, SHAO Y, WU G. Reprogramming of histone

H3 lysine methylation during plant sexual reproduction[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2021, 12: 782450.

[101] ZHOU H, LIU Y, LIANG Y, et al. The function of histone lysine methylation related SET domain group proteins in plants[J]. *Protein Science*, 2020, 29(5): 1120-1137.

[102] LI X, YE J, MA H, et al. Proteomic analysis of lysine acetylation provides strong evidence for involvement of acetylated proteins in plant meiosis and tapetum function[J]. *The Plant Journal*, 2018, 93(1): 142-154.

[103] YE J, ZHANG Z, LONG H, et al. Proteomic and phosphoproteomic analyses reveal extensive phosphorylation of regulatory proteins in developing rice anthers[J]. *The Plant Journal*, 2015, 84(3): 527-544.

[104] KLODOVÁ B, FÍLA J. A decade of pollen phosphoproteomics[J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2021, 22(22): 12212.

[105] ZHU L, CHENG H, PENG G, et al. Ubiquitinome profiling reveals the landscape of ubiquitination regulation in rice young panicles[J]. *Genomics Proteomics & Bioinformatics*, 2020, 18(3): 305-320.



陈乐天, 双博士, 教授, 华南农业大学生命科学学院博士生导师。担任亚热带农业生物资源保护与利用国家重点实验室副主任, 广东省植物生理学会和广东省遗传学会常务理事。入选国家百千万人才、教育部“新世纪优秀人才”和广东省“珠江学者”。长期从事水稻重要性状分子机理研究, 在《Annual Review of Plant Biology》《Cell Host & Microbe》《Nature Communications》《Molecular Plant》《Plant Cell》等学术刊物发表论文 75 篇, 累积 SCI 影响因子 700 多分, 论文总引用次数超 5 100 次。申请发明专利 10 项 (第一发明人 9 项), 多次出席国内外学术会议并做大会报告。主持国家重点研发计划课题 2 项, 国家自然科学基金重点项目 1 项、面上项目 4 项, 省部级研究课题 5 项。荣获中国侨界 (创新人才) 贡献奖, 广东省丁颖科技奖, 大北农业科技基因工程奖 (第 4), 广东省科学技术奖一等奖 1 项 (第 10), 被评为广东省劳动模范, 广东省百名优秀德育教师, 广东省“南粤优秀教师”。指导大学生在国际 iGEM 大赛中获得国际金奖 4 项、银奖 1 项、单项奖 4 项。

【责任编辑 庄 延】