

# DNA 甲基化在植物研究中的应用现状与前景

郭广平, 袁金玲, 吴晓丽, 顾小平

(中国林业科学研究院亚热带林业研究所, 浙江富阳 311400)

**摘要:** DNA 甲基化是主要发生在 CpG 双核苷酸序列中胞嘧啶上的一种表面遗传修饰。它以 S-腺苷甲硫氨酸为甲基供体, 在 DNA 甲基酶的催化下, 将甲基转移到胞嘧啶上, 生成 5-甲基胞嘧啶。DNA 甲基化在植物的很多生命过程中具有重要的作用。本文就其作用机制、主要研究应用以及未来的前景进行综述, 从而为 DNA 甲基化在植物遗传学中的研究提供理论参考。

**关键词:** DNA 甲基化; 植物发育; 调控; 逆境胁迫; 杂种优势

## DNA Methylation and Its Application in Plant Research

GUO Guang-ping, YUAN Jin-ling, WU Xiao-li, GU Xiao-ping

(Research Institute of Subtropical Forestry, Chinese Academy of Forestry, Fuyang Zhejiang 311400)

**Abstract:** DNA Methylation, most occurs in CpG dinucleotides is a kind of epigenetic modification. The most striking feature of DNA methylation patterns is the addition of a methyl group at the 5-position of cytosine in CpG dinucleotides by DNA methyltransferase, which takes S-adenosylmethionine as methyl donor. DNA methylation has essential roles in many plant life processes. The characteristics of plant methylation, its regulating mechanisms, the effects on plants and the application of DNA methylation were reviewed in this paper, providing a theoretical references to DNA methylation research on plant genetics.

**Key words:** DNA methylation; Plant development; Regulation; Environmental stress; Wide-hybridization

1942 年著名生物学家 Waddington<sup>[1]</sup> 首次提出表观遗传学的概念, 并将其定义为“基因与环境的互作导致表型的出现”。之后, Wu 等<sup>[2]</sup> 针对表观遗传学提出了更新的系统性论断, 即在不改变基因组序列的前提下, 通过 DNA 和组蛋白的修饰(通过修饰 DNA 和组蛋白)来调控基因表达, 其中以 DNA 甲基化最为常见。

DNA 甲基化是主要的表观遗传修饰形式, 在植物基因表达、细胞分化以及系统发育中起着重要的调节作用。DNA 甲基化具有两个重要的功能: 一是防卫功能, 保护基因组免受外来插入序列的危害, 维护基因组的稳定; 二是调节基因的表达, 在发育过程中发挥重要的调控作用<sup>[3]</sup>。有关 DNA 甲基化的研究多集中于动物学、医学领域。对植物 DNA 甲基化

的研究近年来才开始受到重视, 由于其在调节植物生命活动中的重要性, 对植物 DNA 甲基化的研究成为遗传学研究所关注的热点。本文就 DNA 甲基化的作用机制、主要研究应用以及未来的前景进行阐述, 从而为 DNA 甲基化在植物遗传学中的研究提供理论参考。

## 1 DNA 甲基化作用机制

在植物的 DNA 甲基化过程中, DNA 甲基转移酶起着非常重要的作用, 即在 5'-CpG-3' 双核苷酸序列的胞嘧啶上, 由 DNA 甲基化转移酶(DNA methyltransferase, DNMT)催化 S-腺苷甲硫氨酸(SAM)上的甲基基团并将其转移到 DNA 分子的腺嘌呤或胞嘧啶碱基上<sup>[4]</sup>。虽然腺嘌呤上偶尔也有被甲基化

收稿日期: 2010-05-25 修回日期: 2010-10-21

基金项目: 中国林科院亚热带林业研究所基本科研业务费(No. RISF6807)

作者简介: 郭广平, 硕士生, 主要从事竹类分子生物学研究。E-mail: guoguangp110@126.com

通讯作者: 顾小平, 研究员, 主要从事竹林培育及种质资源创制。E-mail: guxpzj@163.com

的现象,但是在高等植物中,DNA甲基化主要发生在CG或CNG基元序列中,其中5-甲基胞嘧啶(5-MeC)是植物DNA甲基化的主要形式。在植物中,DNA甲基化主要发生在核基因组的对称序列CG和CpG位点上。在非对称序列的位点上时常也会发生胞嘧啶的甲基化现象,只是发生频率较低,而且这些位点的甲基化模式在不同分子间的变化较大,模式的稳定性差。这种反应不会改变DNA的一级结构<sup>[5]</sup>,但可以引起DNA高级结构的变化从而引发一系列的生物学功能变化。

植物DNA甲基化方式分为2种类型,一种是2条链均未甲基化的DNA被甲基化,称为从头甲基化(*denovo methylation*)。另一种是双链DNA的其中1条链已存在甲基化,另1条未甲基化的链被甲基化,这种类型称为保留甲基化(*maintenance methylation*)。甲基化转移酶在甲基化不同模式变化中起着非常重要的作用。研究表明,在植物中广泛存在4类甲基转移酶:处于统治地位的MET1甲基转移酶,主要功能是在重复和单拷贝的DNA序列中维持甲基化,同样对许多形态特征、花期调控、移植变化和胚胎发育等有影响作用<sup>[6]</sup>;第2类是结构域重排甲基转移酶(DRM),包括DRM1、DRM2、Zmet3,其作用是在非对称位点从头甲基化DNA序列和维持失活转座子及转基因沉默位点的胞嘧啶甲基化修饰,并且对与外源SiRNA同源的DNA中所有胞嘧啶进行从头甲基化<sup>[7]</sup>;第3类是染色质甲基化酶(CMT),为植物所特有,主要维持CpNpG和CpNpN(N非G)核苷酸序列中胞嘧啶的甲基化<sup>[8]</sup>;第4类可能是DNMT2家族的同系物,如玉米中的DMT104和拟南芥中的DMT11,但其功能目前还不清楚<sup>[9]</sup>。

DNMT对DNA进行甲基化时展示两种功能,一是保持甲基化,其可根据亲本链上特异的甲基化位点,在DNA半保留复制出的新生链相应位置上进行甲基化修饰;二是从头甲基化,催化去甲基化的CpG位点重新甲基化。植物DNA在甲基化酶的作用下产生新的甲基化并将其伴随细胞分裂传递下去。现今,已经从拟南芥、水稻、玉米、胡萝卜等多种植物中分离到各种DNA甲基转移酶编码基因。而对于DNA甲基化途径研究最为透彻的是拟南芥,拟南芥至少有10个基因编码DNA甲基转移酶<sup>[10]</sup>。同时,作为一种调控方式,甲基化的DNA也可以发生去甲基化。与甲基化相对应来解除甲基化的抑制作用,使沉默的基因激活,现有两种假说可以解释其分子机制。第1种假说为被动去甲基化,与DNA半保留

复制有关。认为在不断的传代过程中,原有模板DNA上的甲基化会逐渐减少,即在DNA甲基化活性仍被抑制的情况下若DNA处于半甲基化状态,经DNA半保留复制后可约有50%细胞处于半甲基化状态。第2种假说为主动过程,与半保留复制无关。甲基化在体内的DNA糖苷酶的作用下,脱掉甲基化碱基的过程,等同于被损伤的DNA在糖苷酶及无碱基核酸酶切偶联催化下的修复反应。也有报道说,RNA参与DNA去甲基化反应。

## 2 DNA甲基化与植物的基因表达调控

DNA甲基化主要通过参与植物基因表达的调控进而调节植物的生长发育,尤其在植物开花、植物花器官形成的调控以及植株转基因过程中都发挥作用<sup>[11]</sup>。DNA甲基化作为一种可遗传的修饰方式为非编码DNA(内含子、重复元件以及潜在的具有活性的转座子)的长期沉默提供了一种有效的抑制机制<sup>[12]</sup>,DNA复制后胞嘧啶的甲基化会改变DNA的构象,使DNA的大沟无法与DNA结合蛋白正常结合,从而使这些非编码区长期保持无表达活性的状态。而有转录活性的基因可利用非甲基化的启动子来进行转录表达,即使在相邻的非转录区是高度甲基化的,其启动子仍然可以起始转录并被调控<sup>[13]</sup>。同时基因组DNA也会发生去甲基化,激活正常情况下被甲基化沉默的转座子和启动子,从而导致自身及周围基因的异常表达<sup>[14]</sup>,或者导致沉默基因重新表达。在植物的生长过程中,基因组DNA甲基化也会随外界因素的影响而发生相应的改变。这样植物就可以通过甲基化、去甲基化和从头甲基化来控制基因的表达,使基因可在自身需要时表达,不需要时关闭表达。那么植物就能在不同的环境条件、不同的发育阶段调控基因的时空表达,从而参与到植物许多重要的生命过程。

### 2.1 DNA甲基化植物的生长发育

DNA甲基化在不同时空、不同组织之间表达的变化是植物正常生长发育所必需的<sup>[15]</sup>。在拟南芥的转基因中,DNA的去甲基化引起了表型表达的巨大变异<sup>[16]</sup>。但甲基化并不改变DNA的碱基排列顺序,只是阻断了遗传信息传递,从而引起形态性状变化<sup>[17]</sup>。DNA的甲基化变化是一个十分复杂的过程,植物可能通过甲基化和去甲基化的方式调控基因的表达,并最终决定植株的生长发育和器官分化。

基因组DNA发生甲基化的比例因植物种类而

异,在已研究的高等植物中,DNA 甲基化水平为 4.16%~30%<sup>[18]</sup>,而在一些高倍体植物如半夏、辐射松中可能会因基因的超量表达现象使得甲基化水平达 50% 以上。即使同一物种,在不同时期、不同组织中其 DNA 甲基化的水平也存在着很大差异<sup>[19]</sup>,如在西红柿中,种子的甲基化水平比成熟叶片高,成熟叶片则高于幼苗<sup>[20]</sup>;在水稻中幼苗的甲基化程度比剑叶高<sup>[21]</sup>。陆光远等<sup>[22]</sup>采用 MSAP 和 HPLC 两种方法同时跟踪油菜种子萌发中不同器官组织的甲基化水平以及 DNA 甲基化的动态变化,证明了不同器官组织的甲基化水平存在一定差异,在种子萌发过程中同时发生甲基化和去甲基化事件,且去甲基化作用先于甲基化作用发生并且出现 DNA 甲基化多态性。这和水稻、辣椒种子的萌发过程是一致的<sup>[23-24]</sup>。大量研究表明,在植物的生长发育中,各组织器官需要活化各部位萌发所需的基因,而随着时间的增加,各部位生长会逐渐发生组织特异性,所要表达的基因也就各不相同,这就要活化一些具有组织特异性的基因,同时也使一些不需要表达的基因失活,即在植物中发生去甲基化可能与基因活化有关,发生甲基化可能与组织特异性有关。总之,甲基化是植物在发育和分化过程中控制基因表达的一种调控机制,基因甲基化的程度与基因的表达活性呈反比关系。

## 2.2 DNA 甲基化与植物衰老

DNA 甲基化与衰老的关系研究最早应用于哺乳动物中<sup>[25]</sup>,基因组整体水平多出现降低趋势,但在增龄过程中也伴有个别基因甲基化水平增高的现象<sup>[26]</sup>。近年来的研究表明,DNA 的甲基化水平同样与植物年龄密切相关<sup>[27]</sup>。

在植物衰老增龄中的 DNA 甲基化研究多发生在多年生植物中,董亚娟等<sup>[28]</sup>对不同年龄人参 DNA 的甲基化水平进行检测发现,不同的生长条件影响 DNA 甲基化的水平。Baurens 等<sup>[29]</sup>采用 HPLC 分析了马占相思幼嫩和成熟外植体离体繁殖微芽的基因组 DNA 甲基化,以及基因组 DNA 甲基化与阶段改变指示器——微芽叶型的关系。结果显示幼嫩叶形态的微芽的 DNA 甲基化程度(22.4%)高于成熟叶状柄的形态型(20.7%)。与此相反的是,矮牵牛在不定芽诱导生成植株的生长过程中,CCGG 和 CGCG 位点中胞嘧啶甲基化程度显著上升<sup>[30]</sup>;Fraga 等<sup>[31]</sup>发现辐射松幼年个体(无生殖能力)的 DNA 甲基化水平为 30%~50%,而成年植株(有生殖能力)的为 60%;试验中还发现,植株 DNA 甲基化水平的

万方数据

改变随着植株成年状态的变化而变化。之后 Fraga<sup>[32]</sup>又对辐射松的幼年和成年植株的分生区域的 DNA 甲基化进行了研究,结果表明两者之间有很大差异,而幼年和成熟植株分化组织的 DNA 甲基化程度差异却很小,在分生组织的区域中,DNA 甲基化程度随着复壮程度的增加而递减。在老化和复壮中观察到的 DNA 甲基化程度的改变表明复壮或许是对抗老化的表观遗传修饰的结果。这表明在植物发育过程中 DNA 甲基化确实随着年龄的改变而发生相应的变化。因而,对不同生理年龄的植物基因组进行甲基化水平研究,有助于更深入地认识不同年龄植物基因的活动状况,并为研究基因组 DNA 甲基化程度与衰老之间的关系奠定基础。

## 2.3 DNA 甲基化与植物开花

在对春化作用机理的研究中发现,春化促进植物开花可能是由于低温降低了体内 DNA 甲基化水平<sup>[33]</sup>,使得相关开花基因表达从而导致开花。许多内源基因在经甲基化抑制剂 5-氮胞苷处理后能够被激活<sup>[34]</sup>,使基因重新表达。应用去甲基化试剂 5-氮杂胞苷处理植株引起甲基化水平降低也可引起提早开花<sup>[35-36]</sup>。在冬小麦中,冬性近等基因系的甲基化程度大大高于春性近等基因系,在进行春化处理降低 DNA 的甲基化程度,能够诱导或促进开花<sup>[37]</sup>。

DNA 甲基化与植物由营养生长向生殖生长转变过程中的基因表达有着密切关系<sup>[38]</sup>。在已有的研究中表明:大花蕙兰授粉后子房甲基化水平以及全甲基化率均略降低,在所检测位点中 74.4% 的 DNA 甲基化模式在授粉前后存在显著差异<sup>[39]</sup>,这一变化反映了植物开花机制的一个重要方面;柳李旺等<sup>[40]</sup>对萝卜抽薹开花过程中 DNA 甲基化水平进行研究,表明在示出现蕾-现蕾-抽薹过程中基因组 DNA 甲基化水平先降低,随着花茎的伸长又逐渐上升。Burn 等<sup>[33]</sup>和 Sheldon 等<sup>[41]</sup>阐明 DNA 甲基化与抽薹相关基因(如 *FLC*、*FRI*)存在着密切联系,DNA 去甲基化能显著增强 *FLC* 的表达能力,表现为植株提早开花,进一步论证了 DNA 甲基化水平的降低有利于开花相关基因的表达。

## 2.4 DNA 甲基化与植物的逆境胁迫

DNA 甲基化在稳定基因组功能以及生物防御中发挥着重要作用,在盐、重金属、干旱、低温胁迫、病原物侵染等逆境条件下植物基因组 DNA 甲基化的程度和状态都会发生改变。Sha 等<sup>[42]</sup>对处于苗期和成年的抗病水稻进行 DNA 甲基化分析,并对产

生的差异片段测序,发现其与已知功能基因有高度的同源性,这就表明甲基化在植物抵御逆境中有重要作用。刘炜<sup>[43]</sup>对受干旱胁迫的水稻进行 DNA 甲基化分析,并将所得的特异性片段作为探针进行 Southern 杂交验证,得到清晰的甲基化变异条带,从而证实了干旱胁迫确实可以影响正常的 DNA 甲基化修饰状态。同样,在受到低温胁迫时,其甲基化程度和状态均发生很大变化,华扬等<sup>[44]</sup>对冷胁迫下甲基化差异片段 CIDMT 进行分离和定位,结合 Northern 杂交证明 CIDMT 在冷胁迫后增量表达,初步确定为一个具有编码具 F-box 蛋白的功能基因,为进一步研究低温胁迫下的基因功能奠定了基础。

植物在经逆境胁迫前后 DNA 甲基化水平也发生了改变:萝卜植株经重金属胁迫处理后,甲基化水平的增加与处理浓度呈显著正相关<sup>[45]</sup>。这与生长在高电离辐射区的松树基因组发生甲基化程度升高的变异,构建基因组防御体系以维持基因组稳定的机制相类似<sup>[46]</sup>。在盐胁迫下的棉花幼苗根基因组 DNA 甲基化水平发生降低<sup>[47]</sup>,推测是由于胁迫引起低甲基化与基因表达有关。植物经逆境条件胁迫后,基因组某些位点基因表达发生了改变,植物体产生或启动对逆境胁迫的能动应激机制,将毒害降低最小,从而有利于植株的生长发育。

### 3 DNA 甲基化与植物遗传育种

#### 3.1 DNA 甲基化与品种鉴定

对不同品种精确的系统学区分是种质资源保护和品种改良的基础。应用 DNA 分子标记技术很难对表型差异极大而基因组遗传相似性极高的品种进行鉴定,DNA 甲基化在表观遗传学中的作用为我们提供了一种新的手段。

在进行甲基化检测时,Noyer 等<sup>[48]</sup>应用 MSAP 技术检测出不同个体间极高的多态性片段,然后根据品种间 DNA 甲基化模式不同有效区分品种间差异。柳洪等<sup>[49]</sup>同样采用 MSAP 技术对 24 个脐橙品种胞嘧啶甲基化模式和程度检测,发现 DNA 甲基化在脐橙中发生频繁,且品种之间的甲基化模式存在较大差异,并认为脐橙品种之间成熟期的早晚、果实色泽、形状等性状的变化与甲基化水平在一定程度上可能存在着相关性。甲基化的变化与性状之间的具体关系,可以通过对差异片段的分析来确定。这就为从表观遗传学角度分析植物种群遗传结构提供了依据。此外,Keyte 等<sup>[50]</sup>对 20 个不同地理分布的陆地棉品种和 2 个海岛棉品种进行分析,聚类结果

表明与 RFLP 提示的品种之间的遗传存在一致性,与地理分布有明显的相关性,而 MSAP 产生的甲基化条带多态性却可以反映出其遗传结构。这也说明了对 DNA 甲基化的检测也是区分地区分布种下分类群关系的一种有效方法。

#### 3.2 DNA 甲基化与植物品种改良

杂交和基因渐渗在植物物种形成与进化中起着非常重要的作用,许多研究表明杂交和多倍化过程中的基因调控与 DNA 甲基化密切相关。

**3.2.1 DNA 甲基化与倍性材料** 植物同源多倍化过程中基因组结构甚至是基因表达特征都未发生显著改变,最新研究发现,其可能与植物体内的另外一种调控方式(即表观遗传调控)密切相关。聂丽娟等<sup>[51]</sup>对西瓜的纯合二倍体和同源四倍体进行甲基敏感扩增多态性(MSAP)分析,表明品种内二倍体和同源四倍体间的 DNA 甲基敏感多态性差异不大,仅 0.02% 左右,但同源四倍体较二倍体有 DNA 甲基化减少和单链甲基化增加现象。王春国等<sup>[52]</sup>对不同倍性(2x、3x、4x)西瓜进行甲基化分析,不同倍性西瓜中 DNA 甲基化事件均有发生。与二倍体及四倍体西瓜相比,三倍体西瓜 DNA 甲基化模式的调整主要以去甲基化为主,显示出三倍体西瓜基因组独特的 DNA 甲基化特征。为进一步从表观遗传学的角度探讨西瓜的三倍体优势及西瓜同源多倍化的机制奠定了基础。因此,DNA 甲基化为解明倍性育种机制提供了一条重要的途径。

**3.2.2 DNA 甲基化在杂交优势中的应用** 在对基因组 DNA 甲基化检测中,MSAP 技术的应用弥补了在预测、利用杂种优势时的不足,对揭示杂交优势的形成机理有重要意义。1999 年 Xiong 等<sup>[21]</sup>首次用 MSAP 研究亲本与杂交代甲基化,表明总程度与杂交优势无关。但不同位点处甲基化减弱时,有的对杂种优势表示正效应,有的为负效应,特异位点上的甲基化改变对杂种优势有显著效应。之后这一技术广泛用于其他植物杂交种的研究中:仪治本等<sup>[53]</sup>在对高粱的研究中,发现杂交种与相应的亲本相比某些位点发生了去甲基化,基因组甲基化率和全甲基化率均降低。在玉米<sup>[54]</sup>杂交种中,大部分亲本的表观遗传性状遗传到杂种后代,仅有小部分的杂交后代的 DNA 甲基化模式与其相应亲本比较发生了不同程度的改变与调整,经序列分析表明杂种基因组杂合性与基因组 DNA 甲基化模式与某些基因和 EST 序列有关,DNA 甲基化在调节后代杂种优势中可能发挥极其重要的作用。Salmon 等<sup>[55]</sup>对自然环

境下杂交产生的异源多倍体入侵大米草及其亲本的基因组 DNA 甲基化进行研究,发现 30% 的亲本基因组甲基化在杂种及形成的异源多倍体中发生变化,说明 DNA 甲基化的改变主要与杂交有关,其极强的表型可塑性可能是表观遗传调控的结果,这也初步提示了 DNA 甲基化在植物物种形成和进化中的作用。

#### 4 展望

DNA 甲基化的研究成为植物遗传学研究的一项重要内容。DNA 甲基化作为高等植物中普遍存在的一种常见 DNA 共价修饰方式,参与了植物的许多重要生命过程,控制调节着植物基因表达、生长发育、抵御逆境胁迫等生命活动,尤其是在植株的开花过程中起一定的发育调控作用,特别是开花时间、胚乳发育等特殊组织的发育过程或发育状态进行调控<sup>[56]</sup>。而在开花过程中 DNA 甲基化水平与其特定相关基因表达之间的关系有待进一步研究。

现阶段表观遗传学研究多发生于拟南芥、水稻等草本模式植物,木本植物由于自身基因组庞大,许多物种的全基因序列未知等原因此方面研究相对滞后。木本植物与草本模式植物显著区别之一,即生命周期的长短。1990 年 Poething<sup>[57]</sup> 首次提出了 DNA 甲基化调节树木阶段化的假说, Baurens 等<sup>[58]</sup> 比较了模式植物拟南芥和模式树木杨树基因组研究之后,提出表观遗传学在树木生理年龄效应的研究中应该受到重视。已有研究表明,植物在幼年和成年时 DNA 甲基化存在差异,而对于植物在生理年龄连续动态变化过程与 DNA 甲基化之间的关系仍需要进一步的研究。

DNA 甲基化是有机体极为重要的调控方式,广泛存在于生命界。但是目前对 DNA 甲基化的研究还不够深入。作为造成转基因沉默的原因之一,在基因抑制表达的时候 DNA 甲基化是如何在启动子区域影响基因的构型,进而造成植物基因的沉默;DNA 甲基化作为参与调控植物内源基因表达的主要机制,但调控机制具体过程如何;以及 DNA 甲基化与 DNA 修复和基因组稳定之间的关系等问题都仍未揭示<sup>[59]</sup>。这些问题的解决更有助于解释 DNA 甲基化的作用机理,阐明 DNA 甲基化在植物发育各阶段的作用。此外,随着分子生物技术的飞速发展,将现阶段 MSAP 标记技术与其他分子生物学方法结合起来进行综合研究,在基因水平上揭示 DNA 甲基化调控基因表达机理。从而使其在杂种优势消除转

基因沉默,研究功能基因,改良植物表型性状,提高植物适应性等方面发挥重要作用。

#### 参考文献

- [1] Waddington C H. Canalization of development and the inheritance of acquired characters[J]. *Nature*, 1942, 150: 563-565
- [2] Wu C T, Morris J R. Genes, genetics and epigenetics: a correspondence[J]. *Science*, 2001, 29(3): 1103-1105
- [3] 王子成,李忠爱,李锁平. MSAP 技术及其在植物上的应用[J]. *生物技术通讯*, 2006(增 1): 195-196
- [4] 屠发志,彭世清. 植物表观遗传学与 DNA 甲基化[J]. *生物技术通讯*, 2007, 18(1): 155-158
- [5] Santi D V, Garrett C E, Barr P J. On the mechanism of inhibition of DNA-cytosine methyltransferases by cytosine analogs[J]. *Cell*, 1983, 33(1): 9-10
- [6] Finnegan E J, Kovac K A. Plant DNA methyltransferases[J]. *Plant Mol Biol*, 2000, 43: 189
- [7] Cao X, Springer N M, Muszynski M G, et al. Conserved plant genes with similarity to mammalian de novo methyltransferases[J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2000, 97: 4979-4984
- [8] Gener R K, Kovac K A, Dennis E S. Multiple DNA methyltransferase genes in *Arabidopsis thaliana*[J]. *Plant Mol Biol*, 1999, 41: 269-278
- [9] Goodrich J, Tweedie S. Rememberance of things past: Chromatin remodeling in plant development[J]. *Annu Rev Dev Biol*, 2002, 18: 707-746
- [10] Vanyushin B F. DNA methylation in plants[J]. *Curr Top Microbiol Immunol*, 2006, 301: 67-122
- [11] Muhammad T, Jerzy P. DNA and histone methylation in plants[J]. *Trends in Genetics*, 2004, 20(6): 244-251
- [12] Jones P A, Takai D. The role of DNA methylation in mammalian epigenetics[J]. *Science*, 2001, 293: 1068-1070
- [13] 郑小梅,伍宇丰. DNA 甲基化作用的生物学功能[J]. *中国农业科技导报*, 2009, 11(1): 33-39
- [14] 魏华丽,杨文华,韩素英,等. 表观遗传学在木本植物中的研究策略及应用[J]. *中国农业科技导报*, 2009, 11(2): 10-16
- [15] Klose R J, Bird A P. Genomic DNA methylation mark and its mediators[J]. *Trends Biochem Sci*, 2006, 31(2): 89-97
- [16] Ronemus M J, Galbiati M, Tehnor C, et al. Demethylation-induced developmental pleiotropy in *Arabidopsis*[J]. *Science*, 1996, 273: 654-657
- [17] Holliday R. The inheritance of epigenetic defects[J]. *Science*, 1987, 238: 163-170
- [18] Leutwiler L S, Hough-Evans B R, Meyerowitz E M. The DNA of *Arabidopsis thaliana*[J]. *Mol Gen Genet*, 1984, 194: 15-23
- [19] Finnegan E J, Peacock W J, Dennis E S. Reduced DNA methylation in *Arabidopsis thaliana* results in abnormal plant development[J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1996, 93: 8449-8454
- [20] Messeguer R, Ganai M W, Steffens J C, et al. Characterization of the level, target sites and inheritance of cytosine methylation in tomato nuclear DNA[J]. *Plant Mol Biol*, 1991, 16: 753-770
- [21] Xiong L Z, Xu C G, Maroff M A, et al. Patterns of cytosine methylation in an elite hybrid and parental lines, detected by a methylation-sensitive amplification polymorphism technique[J]. *Mol Gen Genet*, 1999, 261(3): 439-446
- [22] 陆光远,伍晓明,陈碧云,等. 油菜种子萌发过程中 DNA 甲基化的 MSAP 分析[J]. *科学通报*, 2005, 50(20): 2750-2756
- [23] 郑鑫,马晓岗,迟德利,等. 高活力水稻种子萌发过程中 DNA 甲基化变化的 MSAP 分析[J]. *青海大学学报:自然科学版*, 2009, 27(2): 53-56
- [24] Portis E, Acquadro A, Comino C, et al. Analysis of DNA methylation during germination of pepper (*Capsicum annuum* L.) seeds using methylation-sensitive amplification polymorphism (MSAP)

- [J]. *Plant Sci*, 2004, 166: 169-178
- [25] 李春宏, 张志勇. DNA 甲基化与衰老研究进展[J]. *中华疾病控制杂志*, 2008, 12(4): 383-386
- [26] 陈培利, 董琪君. DNA 甲基化对基因表达的影响及其在衰老过程中的表现[J]. *国外医学分子生物学分册*, 2000, 22(3): 155-158
- [27] Demeulemeester M A C, Stallen N V, Proft M P D. Degree of DNA methylation in chicory (*Cichorium intybus* L.): influence of plant age and vernalization[J]. *Plant Sci*, 1999, 142: 101-108
- [28] 董亚娟, 程舟, 李珊, 等. HPLC 法测定不同年龄人参 DNA 的甲基化水平[J]. *中草药*, 2007, 38(9): 1416-1418
- [29] Baurens F C, Nicolleau J, Legavre T, et al. Genomic DNA methylation of juvenile and mature *Acacia mangium* micropropagated in vitro with reference to leaf morphology as a phase change marker[J]. *Tree Physiol*, 2004, 24(4): 401-407
- [30] Prakash A P, Kush A, Lakshmanan P, et al. Cytosine methylation occurs in a CDC48 homologue and a MADS-box gene during adventitious shoot induction in *Petunia* leaf explants[J]. *J Exp Bot*, 2003, 54: 1361-1371
- [31] Fraga M F, Canal M J, Rodriguez R. Phase-change related epigenetic and physiological changes in *Pinus radiata* D. Don[J]. *Planta*, 2002, 215(4): 672-678
- [32] Fraga M F, Rodriguez R, Canal M J. Genomic DNA methylation demethylation during aging and reinvigoration of *Pinus radiata* [J]. *Tree Physiol*, 2002, 22(11): 813-816
- [33] Burn J E, Bagnall D J, Metzger J D, et al. DNA methylation, vernalization and the initiation of flowering[J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1993, 90: 287-291
- [34] Xiao W, Custard K D, Brown R C, et al. DNA methylation is critical for *Arabidopsis* embryogenesis and seed viability[J]. *Plant Cell*, 2006, 18: 805-814
- [35] Ivan B, Magdalena T, Ivelin P. Effect of 5-azacytidine on callus induction and plant regeneration potential in anther culture of wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. *Plant Physiol*, 2004, 30(1-2): 45-50
- [36] 李梅兰, 曾广文, 朱祝军. 5-氮杂胞苷促进白菜开花的效应分析[J]. *浙江大学学报: 农业与生命科学版*, 2003, 29(3): 287-290
- [37] Sherman J D, Talbert L E. Vernalization-induced changes of the DNA methylation pattern in winter wheat[J]. *Genome*, 2002, 45(2): 253-260
- [38] Jack T. Molecular and genetic mechanisms of floral control[J]. *Plant Cell*, 2004, 16(S): 1-17
- [39] 陈小强, 王春国, 李秀兰, 等. 大花蕙兰子房授粉前后基因组 DNA 胞嘧啶甲基化状态的 MSAP 分析[J]. *云南植物研究*, 2008, 30(4): 464-470
- [40] 柳李旺, 宋贤勇, 龚义勤, 等. 萝卜 MSAP 体系优化与抽薹过程中 MSAP 分析[J]. *江苏农业科学*, 2006, 6: 203-206
- [41] Sheldon C C, Finnegan E J, Rouse D T, et al. The control of flowering by vernalization [J]. *Curr Opin Plant Biol*, 2000, 3: 418-422
- [42] 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[J]. *Mol Genet Genomics*, 2005, 273: 484-490
- [43] 刘炜. 干旱胁迫诱导的水稻基因组胞嘧啶甲基化变化[D]. 长春: 东北师范大学, 2006
- [44] 华扬, 陈学峰, 熊建华, 等. 水稻冷胁迫诱导的甲基化差异片段 CIDM7 的分离和分析[J]. *遗传*, 2005, 27(4): 595-600
- [45] 杨金兰, 柳李旺. 镉胁迫下萝卜基因组 DNA 甲基化敏感扩增多态性分析[J]. *植物生理与分子生物学学报*, 2007, 33(3): 219-226
- [46] 葛才林, 孙锦荷. 重金属胁迫引起的水稻和小麦幼苗 DNA 损伤[J]. *植物生理与分子生物学学报*, 2002, 28(5): 363-368
- [47] 李雪林, 林忠旭, 聂以春, 等. 盐胁迫下棉花基因组 DNA 表观遗传变化的 MSAP 分析[J]. *作物学报*, 2009, 35(4): 588-596
- [48] Noyer J L, Causse S, Tomekpe K, et al. A new image of plantain diversity assessed by SSR, AFLP and MSAP markers[J]. *Genetica*, 2005, 124(1): 61-69
- [49] 柳洪, 邓秀新. 应用 MSAP 技术对脐橙品种进行 DNA 甲基化分析[J]. *中国农业科学*, 2005, 38(11): 2301-2307
- [50] Keyte A L, Percifield R, Liu B, et al. Intraspecific DNA methylation polymorphism in cotton (*Gossypium hirsutum* L.) [J]. *J Heredity*, 2006, 97(5): 444-450
- [51] 聂丽娟, 王子成, 王一帆, 等. 二倍体和同源四倍体西瓜的 DNA 甲基化差异分析[J]. *核农学报*, 2009, 23(1): 80-84
- [52] 王春国, 占瑜, 陈成彬, 等. 不同倍性西瓜基因组 DNA 甲基化水平与模式的 MSAP 分析[J]. *分子细胞生物学报*, 2009, 42(2): 118-126
- [53] 仪治本, 孙毅, 牛天堂. 高粱基因组 DNA 胞嘧啶甲基化在杂交种和亲本间差异研究[J]. *作物学报*, 2005, 31(9): 1138-1143
- [54] Zhao X X, Chai Y, Liu B. Epigenetic inheritance and variation of DNA methylation level and pattern in maize intra-specific hybrids [J]. *Plant Sci*, 2007, 172(5): 930-938
- [55] Salmon A, Ainouche M L, Wendel J F. Genetic and epigenetic consequences of recent hybridization and polyploidy in *Spartina* (Poaceae) [J]. *Mole Ecol*, 2005, 14: 1163-1175
- [56] Finnegan E J, Peacock W J, Dennis E S. DNA methylation, a key regulator of plant development and other processes[J]. *Curr Opin Genet Devel*, 2000, 10: 217-223
- [57] Poething R S. Phase change and the regulation of shoot morphogenesis in plants[J]. *Science*, 1990, 250: 923-930
- [58] Baurens F C, Nicolleau J, Legavre T, et al. Genomic DNA methylation of juvenile and mature *Acacia mangium* micropropagated in vitro with reference to leaf morphology as a phase change marker [J]. *Tree Physiol*, 2004, 24(4): 401-407
- [59] 关录飞, 吴笑女, 徐启江. DNA 甲基化及其对植物发育的调控[J]. *生物技术通讯*, 2008, 19(4): 632-634

作者: [郭广平](#), [袁金玲](#), [吴晓丽](#), [顾小平](#), [GUO Guang-ping](#), [YUAN Jin-ling](#), [WU Xiao-li](#), [GU Xiao-ping](#)  
作者单位: [中国林业科学研究院亚热带林业研究所, 浙江富阳, 311400](#)  
刊名: [植物遗传资源学报](#) **ISTIC** **PKU**  
英文刊名: [JOURNAL OF PLANT GENETIC RESOURCES](#)  
年, 卷(期): 2011, 12(3)

## 参考文献(59条)

1. [关录飞;吴笑女;徐启江](#) DNA甲基化及其对植物发育的调控 2008(04)
2. [Baurens F C;Nicolleau J;Legavre T](#) Genomic DNA methylation of juvenile and mature *Acacia mangium* micropropagated in vitro with reference to leaf morphology as a phase change marker 2004(04)
3. [Poething R S](#) Phase change and the regulation of shoot morphogenesis in plants 1990
4. [Finnegan E J;Peacock W J;Dennis E S](#) DNA methylation, a key regulator of plant development and other processes 2000
5. [Salmon A;Ainouche M L;Wendel J F](#) Genetic and epigenetic consequences of recent hybridization and polyploidy in *Spartina* (Poaceae)[外文期刊] 2005
6. [Zhao X X;Chai Y;Liu B](#) Epigenetic inheritance and variation of DNA methylation level and pattern in maize intra-specific hybrids 2007(05)
7. [仪治本;孙毅;牛天堂](#) 高粱基因组DNA胞嘧啶甲基化在杂交种和亲本间差异研究 2005(09)
8. [王春周;陈成彬](#) 不同倍性西瓜基因组DNA甲基化水平与模式的MSAP分析 2009(02)
9. [聂丽娟;王子成;王一帆](#) 二倍体和同源四倍体西瓜的DNA甲基化差异分析 2009(01)
10. [Keyte A L;Percifield R;Liu B](#) Intraspecific DNA methylation polymorphism in cotton (*Gossypium hirsutum* L.) 2006(05)
11. [柳洪;邓秀新](#) 应用MSAP技术对脐橙品种进行DNA甲基化分析 2005(11)
12. [Noyer J L;Causse S;Tomekpe K](#) A new image of plantain diversity assessed by SSR, AFLP and MSAP markers[外文期刊] 2005(01)
13. [李雪林;林忠旭;聂以春](#) 盐胁迫下棉花基因组DNA表观遗传变化的MSAP分析 2009(04)
14. [葛才林;孙锦荷](#) 重金属胁迫引起的水稻和小麦幼苗DNA损伤 2002(05)
15. [杨金兰;柳李旺](#) 镉胁迫下萝卜基因组DNA甲基化敏感扩增多态性分析 2007(03)
16. [华扬;陈学峰;熊建华](#) 水稻冷胁迫诱导的甲基化差异片段CIDM7的分离和分析 2005(04)
17. [刘炜](#) 干旱胁迫诱导的水稻基因组胞嘧啶甲基化变化 2006
18. [Sha A H;Lin X H;Huang J B](#) Analysis of DNA methylation related to rice adult plant resistance to bacterial blight based on methylation sensitive AFLP (MSAP) analysis 2005
19. [Sheldon C C;Finnegan E J;Rouse D T](#) The control of flowering by vernalization 2000
20. [柳李旺;宋贤勇;龚义勤](#) 萝卜MSAP体系优化与抽薹过程中MSAP分析 2006
21. [陈小强;王春国;李秀兰](#) 大花蕙兰子房授粉前后基因组DNA胞嘧啶甲基化状态的MSAP分析 2008(04)
22. [Jack T](#) Molecular and genetic mechanisms of floral control[外文期刊] 2004(S)
23. [Sherman J D;Talbert L E](#) Vernalization-induced changes of the DNA methylation pattern in winter wheat 2002(02)

24. [李梅兰;曾广文;朱祝军 5-氮杂胞苷促进白菜开花的效应分析](#) 2003(03)
25. [Ivan B;Magdalena T;Ivelin P Effect of 5-azacytidine on callus induction and plant regeneration potential in anther culture of wheat \(Triticum aestivum L.\)](#) 2004(1 -2)
26. [Xiao W;Custard K D;Brown R C DNA methylation is critical for Arabidopsis embryogenesis and seed viability](#) 2006
27. [Burn J E;Bagnall D J;Metzger J D DNA methylation, vernalization and the initiation of flowering](#)[外文期刊] 1993
28. [Fraga M F;Rodriguez R;Canal M J Genomic DNA methylation demethylation during aging and reinvigoration of Pinus radiata](#) 2002(11)
29. [Fraga M F;Canal M J;Rodriguez R Phase-change related epigenetic and physiological changes in Pinus radiata D. Don](#)[外文期刊] 2002(04)
30. [Prakash A P;Kush A;Lakshmanan P Cytosine methylation occurs in a CDC48 homologue and a MADS-box gene during adventitious shoot induction in Petunia leaf explants](#) 2003
31. [Baurens F C;Nicolleau J;Legavre T Genomic DNA methylation of juvenile and mature Acacia mangium micropropagated in vitro with reference to leaf morphology as a phase change marker](#) 2004(04)
32. [董亚娟;程舟;李珊 HPLC法测定不同年龄人参DNA的甲基化水平](#) 2007(09)
33. [Demeulemeester M A C;Stallen N V;Proft M P D Degree of DNA methylation in chicory\(Cichorium intybus L.\):influence of plant age and vernalization](#) 1999
34. [陈堵利;童坦君 DNA甲基化对基因表达的影响及其在衰老过稔中的表现](#) 2000(03)
35. [李春宏;张志勇 DNA甲基化与衰老研究进展](#) 2008(04)
36. [Portis E;Acquadro A;Comino C Analysis of DNA methylation during germination of pepper \(Capsicum annuum L.\) seeds using methylation-sensitive amplification polymorphism \(MSAP\)](#)[外文期刊] 2004(1)
37. [郑鑫;马晓岗;迟德钊 高活力水稻种子萌发过程中DNA甲基化变化的MSAP分析](#) 2009(02)
38. [陆光远;伍晓明;陈碧云 油菜种子萌发过程中DNA甲基化的MSAP分析](#) 2005(20)
39. [Xiong L Z;Xu C C;Maroof M A Patterns of cytosine methylation in an elite hybrid and parental lines, detected by a methylation-sensitive amplification polymorphism technique](#) 1999(03)
40. [Messeguer R;Ganal M W;Steffens J C Characterization of the level, target sites and inheritance of cytosine methylation in tomato nuclear DNA](#) 1991
41. [Finnegan E J;Peacock W J;Dennis E S Reduced DNA methylation in Arabidopsis thaliana results in abnormal plant development](#) 1996
42. [Leutwiler L S;Hough-Evans B R;Meyerowitz E M The DNA of Arabidopsis thaliana](#) 1984
43. [Holliday R The inheritance of epigenetic defects](#)[外文期刊] 1987
44. [Ronemus M J;Galbiati M;Tchnor C Demethylation-induced developmental pleiotropy in Arabidopsis](#)[外文期刊] 1996(5275)
45. [Klose R J;Bird A P Genomic DNA methylation mark and its mediators](#) 2006(02)
46. [魏华丽;杨文华;韩素英 表观遗传学在木本植物中的研究策略及应用](#) 2009(02)
47. [郑小梅;伍宁丰 DNA甲基化作用的生物学功能](#) 2009(01)
48. [Jones P A;Takai D The role of DNA methylation in mammalian epigenetics](#)[外文期刊] 2001(5532)



49. [Muhammad T;Jerzv P DNA and histone methylation in plants](#) 2004(06)
50. [Vanyushin B F DNA methylation in plants](#) 2006
51. [Goodrich J;Tweedie S Rememberance of things past;Chromatin remodeling in plant development](#) 2002
52. [Gener R K;Kovac K A;Dennis E S Multiple DNA methyltrans-ferase genes in Arabidopsis thaliana](#) 1999
53. [Cao X;Springer N M;Muszynski M G Conserved plant genes with similarity to mammalian denovo methyltransferases](#) 2000
54. [Finnegan E J;Kovac K A Plant DNA methyltransferases](#) 2000
55. [Santi D V;Garrett C E;Barr P J On the mechanism of inhibition of DNA-cytosine methyltransferases by cytosine analogs](#) 1983(01)
56. [屠发志;彭世清 植物表观遗传学与DNA甲基化](#) 2007(01)
57. [王子成;李忠爱;李锁平 MSAP技术及其在植物上的应用](#) 2006(增1)
58. [Wu C T;Morris J R Genes,genetics and epigenetics:a correspondence](#) 2001(03)
59. [Waddington C H Canalization of development and the inheritance of acquired characters](#) 1942

本文链接: [http://d.g.wanfangdata.com.cn/Periodical\\_zwyczyxb201103015.aspx](http://d.g.wanfangdata.com.cn/Periodical_zwyczyxb201103015.aspx)