维管形成层活动周期调控研究进展

许会敏^①, 王莉^②, 曹德昌^①, 薛炯^{①④}, 贺新强^{③*}, 林金星^{①*}

① 北京林业大学生物科学与技术学院, 北京 100083;

② 扬州大学园艺与植物保护学院, 扬州 225009;

③ 北京大学生命科学学院, 北京 100871;

④ 河南科技大学农学院, 洛阳 471003

* 联系人, E-mail: hexq@pku.edu.cn; linjx@ibcas.ac.cn

2014-09-29 收稿, 2014-11-18 接受, 2015-01-16 网络版发表

教育部创新团队(IRT 13047)和高等学校学科创新引智计划(B13007)资助

摘要 维管形成层是植物的次生分生组织, 其通过细胞分裂、分化产生次生木质部和次生韧皮部, 形成次生维管组织系统. 温带树木维管形成层的分裂活动随季节变化而表现出明显的周期性. 本文综合国内外有关维管形成层领域取得的研究成果, 从维管形成层活动的基本规律及环境因素对其的影响、维管形成层活动周期的激素调控和转录调控等方面, 对维管形成层活动周期调控的研究进行综述, 并对目前研究的现状、存在的问题及未来研究的重点方向进行了讨论和展望.

关键词

维管形成层
木材形成
环境因素
激素
基因功能

维管形成层是植物的次生分生组织, 其通过细胞分裂、分化产生次生木质部和次生韧皮部, 形成由次生韧皮部、形成层和次生木质部组成的次生维管组织系统. 在裸子植物和双子叶木本植物中, 由形成层活动产生的次生生长期非常旺盛, 产生的次生木质部即木材, 在人类社会生活和生产中发挥重要作用. 对于温带的木本植物来说, 冬季休眠, 形成层细胞停止分裂和分化, 春季环境适宜时形成层重新恢复分裂和分化活动, 树木重新恢复生长, 这是多年生树木适应季节变化形成的一种分生组织状态的年周期性转变. 因此, 研究维管形成层的年周期活动规律不仅是植物生物学和林学的基础理论问题, 而且对林业生产有重要的意义, 已成为本领域研究的一个重要方向.

虽然研究形成层活动具有重要的生物学意义和生产应用价值, 但由于实验周期长、实验材料获取困难以及突变体材料的缺乏等原因, 对比顶端分生组织研究来说, 对维管形成层的研究进展一直比较缓

慢. 近年来, 随着激素研究技术、测序技术和基因功能研究技术的快速发展, 对维管形成层活动的基本规律及其影响因素等方面的研究有了很大发展, 本文对该领域目前的研究进展、存在的问题及未来研究的重点方向进行了分析和展望.

1 维管形成层活动的基本规律及环境因素的影响

1.1 维管形成层活动的基本规律

维管形成层被证实最早存在于石炭纪的似石松属(*Paralycopodites*)和根座属(*Stigmara*)以及木贼纲(*Equisetopsida*)植物中, 其可以向内形成木质部, 但不能向外形成韧皮部, 为单向维管形成层活动模式^[1,2], 而现有的被子植物和裸子植物的维管形成层既可向内形成木质部, 又可向外形成韧皮部, 为双向维管形成层活动模式^[3].

维管形成层的活动使树木不断增粗, 但在不同

引用格式: 许会敏, 王莉, 曹德昌, 等. 维管形成层活动周期调控研究进展. 科学通报, 2015, 60: 619–629

Xu H M, Wang L, Cao D C, et al. Research progress on the regulation of cambium activity periodicity (in Chinese). Chin Sci Bull, 2015, 60: 619–629, doi: 10.1360/N972014-01037

<https://engine.scichina.com/doi/10.1360/N972014-01037>

类型的树木中有着不同的活动样式. 对于温带的木本植物来说, 维管形成层冬季进入休眠, 到次年春天再开始活动, 在木材(次生木质部)中出现由于季节性的生长而产生的生长轮(年轮), 这是维管形成层活动的一种内在节奏性^[4]. 北温带树木的年周期活动可以划分为活动期和休眠期, 休眠期又分为生理休眠期和被动休眠期, 两者的区别在于能否通过对外界环境条件或者生长素(Auxin)的响应打破休眠. 在被动休眠期, 当外界出现利于生长的环境或者外源激素的刺激, 植物就会打破被动休眠重新进入活动状态, 而在生理休眠期, 无论环境条件还是外源激素, 都很难打破休眠^[5,6]. 树木进入生理休眠期前和打破生理休眠期后, 都会出现被动休眠期^[7,8].

有关维管形成层随季节由活动期到休眠期、再由休眠期到活动期的年周期活动循环, 已有许多形态学、生理学和生物化学方面的研究^[8-14]. 根据对杜仲(*Eucommia ulmoides*)活动周期的研究发现, 杜仲形成层的休眠期存在2个被动休眠期和1个生理休眠期^[15,16]. 从形态结构上观察, 不同休眠阶段的形成层在组织水平上没有明显的差别, 细胞层数变化不大, 都维持在最少层数. 但从生理水平上分析, 不同休眠阶段间则有明显的差别, 激素含量不同, 尤其对生长素的敏感性不同^[8,17]. 对杨树维管形成层活动周期的细胞形态结构及细胞壁成分研究, 揭示出活动期维管形成层细胞径向壁和切向壁细胞壁的厚度明显变薄, 而休眠期初生纹孔场之间的径向壁加厚, 细胞分布层数变少, 细胞壁出现念珠状结构^[18]. 另外, 对我国特有的重要的针叶树种杉木(*Cunninghamia lanceolata*)不同时期的维管形成层的观察, 我们发现活动期形成层区细胞层数较多, 细胞壁较薄, 而休眠期形成层细胞层数少, 细胞壁加厚(图1)^[19]. 此外, 在欧洲七叶树(*Aesculus hippocastanum*)^[20]、美洲黑杨(*Populus deltoids*)^[21]、毛白杨(*Populus tomentosa*)^[11]和日本柳杉(*Cryptomeria japonica*)^[22]中也发现类似的结果. 通过傅里叶变换显微红外光谱技术我们还发现, 杨树活动期和休眠期维管形成层细胞壁的木质素、纤维素和半纤维素也存在明显的差异, 在休眠期, 存在更为密集的原纤维网络, 更少的微纤维之间的交联, 维管形成层细胞壁中的葡聚糖、多糖、纤维素和半纤维素的含量更高; 尤其是结合免疫抗体JIM5和JIM7标记和免疫荧光显微镜观察, 发现细胞壁的果胶成分在不同时期也发生了明显变化, 活跃

图1 (网络版彩色)杉木维管形成层活动周期中的细胞结构和基因表达变化(改自文献[19]). *, 维管形成层; DS, 休眠期; RS, 激活期; AS, 活动期. (a) 休眠期维管形成层结构图; (b) 转换期维管形成层结构图; (c) 活动期维管形成层结构图; (d) 休眠期维管形成层模式图; (e) 转换期维管形成层模式图; (f) 活动期维管形成层结构图; (g) 编码亮氨酸拉链蛋白(class III homeodomain leucine zipper protein)、生长素响应因子蛋白(ARF-L1 protein)、生长素运输载体蛋白(PIN-like auxin efflux carrier)、生长素诱导蛋白 5NG4 (auxin-induced protein 5NG4)、beta-1,3-葡聚糖酶(beta-1,3-glucanase)、内源 beta-1,4-葡聚糖酶(endo-beta-1,4-glucanase)、细胞周期蛋白(A-like cyclin)、木葡聚糖内糖基转移酶水解酶(xyloglucan endotransglycosylase hydrolase)、果胶裂解酶(pectate lyase)和组蛋白(histone H4)等基因在 RS 和 AS 的表达量高于 DS; (h) 编码锌指蛋白(zinc finger protein)和 R2R3-MYB 转录因子在 DS 的表达量高于 RS 和 AS

Figure 1 (Color online) Cell structure and gene expression in cambium activity cycle of *C. lanceolata* (modified from Ref. [19]). *, Vascular cambium; DS, dormant stage; RS, reactive stage; AS, active stage. Cell structure in dormant stage (a), active stage (b) and reactive stage (c). A schematic model of vascular cambium in dormant stage (d), reactive stage (e) and active stage (f). Class III homeodomain leucine zipper protein, ARF-L1 protein, PIN-like auxin efflux carrier, Auxin-induced protein 5NG4, Beta-1,3-glucanase, Endo-beta-1,4-glucanase, A-like cyclin, Xyloglucan endotransglycosylase hydrolase, Pectate lyase and Histone H4 are all higher expression in reactive and active stages than those in dormant stage (g); Zinc finger protein and R2R3-MYB transcription factors are both higher expression in dormant stage than in reactive and active stages (h)

期的维管形成层细胞壁含有较高的甲酯化果胶和较低的酸性果胶, 甲酯化果胶不与 Ca^{2+} 结合, 更有利于细胞壁的延展性, 休眠期的维管形成层细胞壁则显著减少酯化程度, 具有较高的酸性果胶(图2)^[18]. 总之, 维管形成层活动周期性的转换伴随着各种形态及生理特性等的变化.

图2 杨树活动期和休眠期茎横切面维管形成层细胞壁果胶成分的变化(改自文献[18])。P, 韧皮部; C, 维管形成层; X, 木质部。JIM5 免疫标记在杨树维管形成层活动期荧光标记较弱(a), 在休眠期荧光标记较强(b); JIM7 免疫标记在杨树维管形成层活动期荧光标记较强(c), 在休眠期荧光标记较弱(d)

Figure 2 Pectin immunolocalization in active and dormant cambium of in the transverse section of *P. tomentosa* stem (modified from Ref. [18]). P, phloem; C, vascular cambium; X, xylem; JIM5 labeling was weak in active cambium (a) and strong in dormant cambium (b); JIM7 labeling was strong in active cambium (c) and weak in dormant cambium (d)

1.2 环境因素对维管形成层活动周期的影响

光是影响维管形成层活动周期的一个重要环境因素。在北温带的大多数植物的休眠都是通过光周期介导的。短日照能够诱导维管形成层停止活动, 进入休眠状态。而长日照则能够延长形成层细胞分裂和分化的时间^[4]。Wareing^[23]曾着重研究维管形成层活动中的光周期现象, 发现短日照能够诱导幼年刺槐(*Robinia pseudoacacia*)和欧洲赤松(*Pinus sylvestris*)维管形成层休眠, 而长日照能够使维管形成层恢复活动。同样, 对毛白杨维管形成层年周期活动的研究也显示, 适当的短日照可以诱导形成层进入被动休眠和生理休眠。随后给予合适的低温处理可以解除生理休眠^[24], 表明短日照能够诱导植物进入生理休眠, 而相对高温和长日照则能推迟生理休眠期的到来。

除了光周期之外, 温度是参与休眠建立的另一个重要的环境因素^[25]。许多研究表明, 维管形成层恢复活动的时间主要受温度控制^[12,13,26~28]。春季开

始打破休眠进入活动期, 形成层细胞恢复分裂的方式与顶芽的再活化关系随着物种的不同而表现出差异。有研究报道, 顶芽的萌动和新叶的形成与维管形成层的恢复活动及木质部分化密切相关, 一些环孔材树种在顶芽展开前一到几周, 维管形成层就恢复活动, 而大多数松柏类和散孔材双子叶树木, 通常是在顶芽活动以后, 维管形成层才恢复活动, 开始分裂^[29]。有少数树种情况正好相反, 如散孔材类的构树(*Broussonetia papyrifera*)和欧洲赤松(*P. sylvestris*), 它们的形成层细胞恢复分裂的方式就属于环孔材类型^[9,10]。对春季毛白杨恢复活动过程中叶芽和形成层活动关系的研究发现, 早春随着休眠芽的萌动, 形成层区域细胞的形态逐渐发生变化, 细胞径向扩大, 细胞壁变薄, 初生纹孔场消失, 细胞质变得稀薄, 中央形成大液泡。当芽尚未完全展开时, 形成层就已经恢复活动开始分裂, 靠近上一年形成的晚材的一层细胞直径明显增加, 分化为导管^[30]。也有研究报道, 在活动期, 对挪威云杉(*Picea abies*)树干进行加热或降温, 可以增加或降低其维管形成层细胞的分裂速率, 延长或缩短维管形成层活动的时间, 进而增加或者缩短木材形成持续的时间^[26,31,32]。而在休眠期, 对杂交杨树的茎加热, 也可以诱导加热部位的维管形成层细胞恢复活动, 而且这种恢复不依赖于顶芽的展开和萌动^[26]。Begum等人^[33]也报道了温度的增加可以促进淀粉到糖类的转变, 进而为维管形成层活动及其衍生细胞次生壁的合成提供所需的物质和能量, 同时也表明温度的高低能够影响维管形成层恢复活动的时间及木材的产量和质量^[33]。温度除了单独控制休眠之外, 很多情况下与光周期协调作用。例如, 李属(*Prunus*)植物生长的停止和休眠的建立过程中发现光周期和温度的交互作用^[6]。

此外, 水分的缺失可以直接影响维管形成层细胞活动及其衍生细胞的产生, 进而影响木材的形成^[34]。环境因素对维管形成层活动的调控非常复杂, 外界环境条件如光、温度、水分、二氧化碳浓度等在维管形成层发生发育中都发挥着重要作用^[33]。

另外, 维管形成层的活动对机械负荷也表现出一定的可塑性。一系列剥皮再生研究也说明径向的压力或张力在维管形成层的发生和活动中起到一定的作用^[10]。在被子植物中, 倾斜树干一侧的维管形成层细胞分裂具有一定的增加, 并导致应压木或者应拉木的形成^[35]。

2 植物激素对维管形成层活动的调控

生长素是调控植物维管形成层发育和植物次生结构形成的重要植物激素之一,生长素的梯度分布及其极性运输在维管形成层活动的恢复及其后的分化中起着重要的作用^[36].施加外源生长素可以通过极性运输促进维管形成层的形成和次生生^[37],而抑制生长素极性运输(polar auxin transport, PAT)能够降低维管形成层区域生长素水平,减少细胞分裂^[38-40].早春维管形成层开始活动之前,摘除树木或者插枝的顶芽,可以阻断生长素的极性运输,维持维管形成层处于休眠状态^[30].如摘除欧洲赤松(*P. sylvestris*)一年生枝条的顶芽、阻断生长素运输,会显著地抑制维管形成层细胞的分裂活动,而重新添加外源生长素则可以维持维管形成层的细胞分裂活性及结构,影响维管形成层生长的速度并促进其分裂^[41,42].另外,短日照能够诱导维管形成层区域生长素水平的下降,进而导致细胞进入休眠^[43],短日照还可能通过调节生长素的响应能力,打乱生长素的响应信号,导致细胞分裂周期相关基因表达的下调,或者对形成层细胞分裂的其他相关激素途径进行负调控,进而降低形成层细胞的分裂^[44].对多种树木维管形成层区域中IAA的分析表明,IAA的水平在活动期高,休眠期低^[8,45-47].毛白杨在春季恢复活动时,茎中维管形成层的生长素含量就已经开始升高,这部分升高的生长素有可能是来自于茎中束缚态生长素的水解.使用GC-MS, HPLC的方法进一步检测此过程中形成层区域不同形式IAA的变化规律,发现形成层区域束缚态IAA向自由态IAA转换,导致自由态IAA水平逐渐升高.这说明束缚态IAA水解而来的自由态IAA很可能是促进形成层细胞分裂的重要内源信号分子.这在一定程度上揭示了一些树木恢复活动时形成层细胞分裂早于芽展开的原因^[8,48].对马尾松(*Pinus densiflora*)和日本落叶松(*Larix kaempferi*)维管形成层恢复活动过程中植物激素IAA的含量变化的研究显示,IAA的含量没有增加,而是形成层细胞对IAA的敏感性发生了改变^[49].

IAA与脱落酸(ABA)的比值可能参与调控维管形成层的年周期活动^[8].对杜仲顶部、中部和基部不同部位维管形成层中ABA和IAA的含量与分布变化的研究显示,ABA和IAA的含量具有明显的季节分布特征,伴随着维管形成层活动的开始,IAA含量的增加,

ABA含量下降^[8].此外,在杨树维管形成层活动中,ABA含量也表现出类似规律^[14,50-52].尽管已经观察到ABA在形成层中有周期性变化^[8,14,53],维管形成层的休眠可能是通过ABA途径进行调控^[54,55],但是ABA在这些组织休眠中的具体作用仍需要进一步的研究^[56].

植物激素调控维管形成层的活动是一个复杂的调控网络.越来越多的科学证据表明,各激素信号及其相互作用在维管形成层活动调控中具有重要的作用^[52],如赤霉素(Gibberellic Acid, GA)和细胞分裂素(Cytokinin, CTK)^[57]、乙烯(Ethylene)和茉莉酸内酯(Jasmonic Acid Lactone, JA)^[35,51,58,59]、独脚金内酯(Strigolactone, SL)^[37,60,61]、油菜素内酯(Brassinosteroids, BR)^[62]等也都对维管形成层活动具有重要调控作用(图3).最近有研究表明,多肽激素(Peptide Hormones)作为信号分子在细胞与细胞之间的短距离的信息交流中起着关键作用,在维管形成层活动中也发挥着作用(图3)^[61].

3 维管形成层活动的基因调控研究

3.1 维管形成层活动周期的转录调控

通过对杉木维管形成层活动周期的转录组研究,我们鉴定并发现了一些保守及新的调控维管形成层活动的转录因子,多数与植物激素基因调控相关^[19].通过对比分析杉木维管形成层休眠期和活动期转录组文库,发现了4018个基因,其中1548个上调表达,2470个下调表达,在维管形成层发育的这些关键时期,其转录本的丰富度发生明显的改变,如编码亮氨酸拉链蛋白质(class III homeodomain leucine zipper protein)、生长素响应因子蛋白(ARF-L1 protein)、生长素运输类载体蛋白(PIN-like auxin efflux carrier)、生长素诱导蛋白5NG4 (auxin-induced protein 5NG4)、beta-1,3-葡聚糖酶(Beta-1,3-glucanase)、内源beta-1,4-葡聚糖酶(Endo-beta-1,4-glucanase)、细胞周期蛋白(A-like cyclin)、木葡聚糖内糖基转移酶水解酶(xyloglucan endotransglycosylase hydrolase)、果胶裂解酶(pectate lyase)和组蛋白(Histone H4)等的10个基因,这些基因在活跃期和激活期的表达水平明显高于休眠期.但是,我们发现编码锌指蛋白(zinc finger protein)和R2R3-MYB转录因子在活动期的表达量高于激活期和休眠期(图1)^[19].杨树形成层区域发现HD

图3 (网络版彩色)维管形成层活动调控的相关激素和转录因子(改自文献[65])。P, 韧皮部; * & C, 维管形成层; X, 木质部; TDIF, 导管分化抑制因子; CLE41/CLE44, CLE 多肽激素; TDR/PXY, CLE 多肽激素受体; WOX4, WUSCHEL-like HOMEBOX4; Gibberellin, 赤霉素; Cytokinin, 细胞分裂素; Ethylene, 乙烯; Brassinolide, 油菜素内酯; Jasmonic acid lactone, 茉莉酸内酯; Strigolactone, 独脚金内酯; CLE10, 多肽激素转录因子; ER, ER-LIKE1, 类受体蛋白激酶 ERECTA (ER)和 ER-LIKE1(ERL1); AtKNAT1/BP, KNOX 基因家族

Figure 3 (Color online) Illustration of transcriptional and hormonal regulation of vascular cambium activity (modified from Ref. [65]). P, phloem; * & C, vascular cambium; X, xylogen; TDIF, tracheary element differentiation inhibitory factors; CLE41/CLE44, CLE polypeptide hormone; TDR/PXY, CLE polypeptide receptor; WOX4, WUSCHEL-like HOMEBOX4; Gibberellin; Cytokinin; Ethylene; Brassinolide; Jasmonic acid lactone; Strigolactone; CLE10; ER, ER-LIKE1; AtKNAT1/BP, KNOX family

ZIP III 基因家族成员和锌指蛋白基因 *PtaRHE1* 也存在类似的结果^[39]。

有关维管形成层活动周期的基因调控研究大多集中于植物激素的调控,许多研究报道了 *AUX1* 基因家族在调控维管形成层活动中的调控作用。Schrader 等人^[38]在杨树木质化的组织中分离到运载蛋白基因 *PttLAX1-PttLAX3* (*AUX1* 基因家族)和 *PttPIN1-PttPIN3* (*PIN1* 基因家族),发现生长素不同的浓度梯度与维管形成层发育的不同阶段以及运载蛋白基因家族不同成员的特异表达有关,休眠期维管形成层中生长素的运输能力下降,伴随着 *PttLAX* 和 *PttPIN* 基因表达水平的降低; *PttIAA3* 在生长素介导的 IAA 蛋白的降解中具有重要作用,当该基因的一个氨基酸突变后生长

素响应能力会受到抑制,维管形成层细胞分裂明显减少^[63];转录组芯片数据也显示在休眠期参与蛋白泛素化途径的基因显著下调^[39]。研究发现,GA 可以诱导 *PttPIN1* 的表达,进而促进生长素的极性运输^[64]。芯片分析表明,杨树形成层休眠期向活动期转变过程中, *PttGA20ox* 会被诱导表达,进而刺激维管形成层的活动^[14],生长素信号和赤霉素信号的改变,可能有复杂的转录后调控机制参与维管形成层细胞休眠的维持^[39,65];Baba 等人^[44]最新的研究表明,在生理休眠期,转录抑制蛋白 *AUX/IAA* 不能被泛素化导致无法被蛋白酶体降解,从而抑制整个生长素应答系统,使得生理休眠期的维管形成层对于生长素信号不敏感。在对杜仲维管形成层活动调控的研究中,发

现了生长素结合蛋白1 (Auxin binding protein 1, ABP1), 在生理休眠期杜仲形成层细胞中, 无论转录水平, 还是在蛋白水平, 几乎都检测不到ABP1的表达, 4℃条件下使用外源激素IAA处理, 3周后则可以检测到ABP1的表达, 表明ABP1在生理休眠的维持过程中发挥一定的作用, 同时也说明低温是诱导生理休眠解除、改变生长素敏感性的重要环境因子^[66].

在茉莉酸内酯信号途径中, JASMONATE ZIM-DOMAIN(JAZ)蛋白作为受体信号直接与关键的转录调控因子MYC2结合进行信号传导, 一旦茉莉酸内酯(JA)与受体CORONATINE INSENSITIVE1 (COI1)结合, JA-COI1将JASMONATE ZIM-DOMAIN (JAZ)蛋白进行降解, 同时, 将激活转录因子MYC2, 进而对维管形成层进行调控^[67,68]. 此外, 水分胁迫下, 杨树维管形成层ABA依赖性途径中RD26, CBF4和ABF1基因表达显著下调, SnRK2.3, SnRK2.6和DREB2A的不表达, 对调控冬季进入休眠状态具有重要作用^[69]. 维管形成层对寒冷和水分胁迫响应的ABA依赖和ABA非依赖性途径的分子遗传机制并不清晰^[70].

3.2 miRNA对维管形成层活动的调控

植物的miRNA是一种非常重要的转录后调控因子, 广泛地参与到植物个体发育以及植物对环境信号的响应过程中. 在烟草中, miR165通过下调转录因子PHAVOLUTA (NsPHV)的表达调控维管形成层的生长^[71]. 也有报道杨树miR166可能与形成层活动周期过程相关^[72]. 利用小RNA (small RNAs, sRNAs)深度测序技术对形成层休眠维持和解除过程中具有显著性表达差异的miRNA的表达模式变化进行了系统研究, 发现了一系列在形成层活动周期各个阶段特异性表达的miRNA, 如miR160很有可能也参与调控形成层区域对生长素的敏感程度, 这为深入研究miRNA在转录后水平调控形成层休眠维持和解除过程提供了很好的基础, 并为进一步寻找在形成层活动周期中起重要作用的靶基因提供丰富的信息^[25]. 同时, 我们还在杉木形成层的小RNA数据库发现了cln-miRn1的miR*序列, 应用BLASTN在公共数据库比对, 没有找到unigene1397, cln-miRn1的前体序列的同源序列, 这些结果表明, cln-miRn1是一个新的杉木特异的miRNA, 并可能参与了杉木维管形成层的活动^[73]. 另外, 我们利用高通量测序的方法测定了高山松(*Pinus densata*)针叶和茎的mRNA库, 通过

亚克隆和测序方法, 验证了miRNA的前体序列. 同时, 应用荧光定量PCR的方法和5' RACE的方法检测了高山松中10个 miRNA前体的表达情况, 并预测了miRNA的靶基因, 验证了其中的4个靶基因. 为研究miRNA在高山松生长和发育中的调控功能奠定了基础, 并进一步扩充了松杉类植物miRNA的知识^[74].

3.3 其他基因调控

细胞周期蛋白依赖性激酶B (cyclin-dependent kinase B, CDKB) 和细胞周期蛋白B (cyclin B, CYCB)是细胞周期重要调控因子, 在细胞分裂期特异表达. 我们研究了温度对毛白杨形成层恢复活动过程中CDKB和CYCB表达的诱导及束缚态、自由态IAA间的转换, 从毛白杨活动期的形成层区域克隆到了它们的同源基因, 分别命名为*PtoCDKB*和*PtoCYCB*; 用定量和半定量RT-PCR的方法, 检测了它们在毛白杨形成层活动周期中的表达式样, 发现它们在形成层区域的表达呈现周期性的变化, 即活动期表达丰富, 休眠期表达较少^[75].

有研究报道, *ERECTA(ER)/ER-LIKE1*和*BP/KNA*, 以及*TDIF/CLE41/CLE44-TDR/PXY*和*WOX4*对维管形成层的活性维持进行调控, 通过RNAi降低*WOX4* (*WUSCHEL-like HOMEBOX4*)基因的表达量能够强烈抑制木质部和韧皮部的分化, *WOX4*和*WOX14*可以通过抑制基因*AtERF109*及*AtERF018*来调控维管形成层的活性(图3)^[65,76,77]; *WOX4*可以作为形成层区域的分子标记, 进行维管形成层干细胞的调控机理研究, *WOX4*基因的发现, 更有助于我们对维管形成层的研究(图3)^[69]. 表观遗传相关的基因*FIE*在休眠的形成层细胞中高表达, 暗示了形成层的休眠可能和表观遗传的调控相关^[39]. 此外, 大多数林木树种, 特别是针叶树种, 幼树的木材产量与成年树的产量有着明显的不同^[3]. 随着树龄的增加, 树木维管形成层细胞春季再活化开始推迟^[78], 细胞持续分裂的活性降低, 持续时间缩短, 木材产量下降, 如欧洲落叶松(*L. decidua*)、欧洲五针松(*Pinus cembra*)、欧洲云杉(*Picea abies*)^[78]. 同时, 植物随着年龄的增加, DNA甲基化水平也逐渐增高^[79]. 另外, 端粒酶的活性和端粒长度与树木的分生组织细胞活性的维持也密切相关^[80-82], 这些变化也可能存在于维管形成层活动周期中, 但目前尚未有直接的实验证据证实.

另有研究报道, *FLOWERING LOCUS T (FT)* 基因在开花过程中能够改变顶端分生组织的状态, 使其由营养芽变成花芽, 而在多年生树木中, *FT* 同源基因参与控制了顶端分生组织从营养芽变成休眠芽, *FT* 基因被认为是控制顶端分生组织状态转变的关键因子之一^[83], 同时, 光敏色素A则能够通过 *CONSTANS (CO)* 基因调节 *FT* 基因的表达^[84], 而有关 *CO/FT* 基因在调控维管形成层活动周期中的调控尚不清楚。

4 总结和展望

维管形成层休眠期及活动期的特征及其转化、发育规律以及相关的影响因素一直是维管形成层研究的热点之一。植物休眠期和活动期的转换是一个非常复杂的生物学现象, 涉及大规模的基因开启和关闭、许多种代谢过程的停止或者激活以及多种激素的互作。现阶段有关木本植物中形成层活动周期调控的研究主要集中在激素调控^[39,53,56,85,86] 和转录调控方面^[84,87], 较少涉及转录后水平和蛋白水平的调控^[37]。在这方面的研究主要集中于加拿大冷杉(*Abies balsamea*)^[88]、欧洲赤松(*P. sylvestris*)^[41,42]、红杉(*Larix potaninii*)^[89]、白云杉(*Picea glauca*)^[90]、挪威云杉(*P. abies*)^[26,32]、辐射松(*Pinus radiata*)^[91,92]等树种。此外,

在杨树年周期转换的研究中揭示, 在休眠期和活动期的转换中, 伴随着芽的形成和萌发, *CONSTANS (CO)* 基因的表达受昼夜节律基因的调控, *CO* 蛋白介导产生的 *FLOWERING LOCUS T* 沿着伴胞运输到顶端分生组织, 进而促进顶端分生组织的生长^[83,84]。在栗树(*Castanea sativa*)中, 通过分析拟南芥昼夜节律基因 *LONG HYPOCOTYL (LHY)* 和 *TIMING OF CAB EXPRESSION (TOC)* 的同源基因 *CsLHY* 和 *CsTOC1*, 以及检测年周期中这2个基因的表达水平, 发现在活动期这2个基因以正常的昼夜节律表达, 而在休眠期这2个基因的表达量却同时上调, 不再以昼夜节律的形式表达^[93]。不难看出, 维管形成层这种周期性循环的活动是维管植物生长发育的一种内在节律, *CO/FT*, *LHY* 和 *TOC* 基因在调控维管形成层活动周期中可能也发挥着重要的作用。

总而言之, 由于缺乏可靠的分子标记, 树木维管形成层干细胞的特有基因及其调控机制尚不完全清楚。相对于顶端分生组织而言, 今后应该加强 *miRNA*、转录组、DNA甲基化、端粒活性、*CO/FT* 基因及 *LHY* 和 *TOC* 基因在维管形成层活动调控作用的研究, 深入揭示植物次生生和木材产量调控机理, 为林业生产提供理论指导。

参考文献

- 1 Cichan M A, Taylor T N. Vascular cambium and wood development in sphenophyllum: A carboniferous arthropyte. IAWA Bull, 1982, 3: 155–160
- 2 Cichan M A. Vascular cambium and wood development in Carboniferous plants. I. Lepidodendrales. Am J Bot, 1985, 72: 1163–1176
- 3 Spicer R, Groover A. Evolution of development of vascular cambia and secondary growth. New Phytol, 2010, 186: 577–592
- 4 Li Z L. The activities and proliferation of the vascular cambium (in Chinese). Bull Biol, 1983, 4: 7–9 [李正理. 维管形成层的活动及其增生方式. 生物学通报, 1983, 4: 7–9]
- 5 Cui K M. Plant Developmental Biology (in Chinese). Beijing: Peking University Press, 2007. 175–176 [崔克明. 植物发育生物学. 北京: 北京大学出版社, 2007. 175–176]
- 6 Heide O M. Interaction of photoperiod and temperature in the control of growth and dormancy of *Prunus* species. Sci Hortic, 2008, 115: 309–314
- 7 Li W F, Ding Q, Chen J J, et al. Induction of PtoCDKB and PtoCYCB transcription by temperature during cambium reactivation in *Populus tomentosa* Carr. J Exp Bot, 2009, 60: 2621–2630
- 8 Mwange K N, Hou H W, Wang Y Q, et al. Opposite patterns in the annual distribution and time course of endogenous abscisic acid and indole-3-acetic acid in relation to the periodicity of cambial activity in *Eucommia ulmoides* Oliv. J Exp Bot, 2005, 56: 1017–1028
- 9 Cui K M, Little C H A, Sundberg B. The cambial activity and on which the effects of exogenous IAA in the stem of *Pinus sylvestris* L. (in Chinese). J Integr Plant Biol, 1992, 34: 515–522 [崔克明, Little C H A, Sundberg B. 欧洲赤松茎部形成层活动和外源 IAA 对它的影响. 植物学报, 1992, 34: 515–522]
- 10 Cui K M. The mechanism for the initiation and activities of vascular cambium (in Chinese). Chin Bull Bot, 1993, 10: 11–16 [崔克明. 维管形成层发生和活动的机理. 植物学通报, 1993, 10: 11–16]

- 11 Yin Y F, Jiang X M, Cui K M. Seasonal changes in the ultrastructure of the vascular cambium in shoots of *Populus tomentosa*. *Acta Bot Sin*, 2002, 44: 1268–1277
- 12 Begum S, Nakaba S, Oribe Y, et al. Induction of cambial reactivation by localized heating in a deciduous hardwood hybrid poplar (*Populus sieboldii* × *P. grandidentata*). *Ann Bot*, 2007, 100: 439–447
- 13 Begum S, Nakaba S, Bayramzadeh V, et al. Temperature responses of cambial reactivation and xylem differentiation in hybrid poplar (*Populus sieboldii* × *P. grandidentata*) under natural conditions. *Tree Physiol*, 2008, 28: 1813–1819
- 14 Druart N, Johansson A, Baba K, et al. Environmental and hormonal regulation of the activity-dormancy cycle in the cambial meristem involves stage—specific modulation of transcriptional and metabolic networks. *Plant J*, 2007, 50: 557–573
- 15 Mwange K N. Distribution assessment of endogenous indole-3-acetic acid and abscissic acid during the periodicity of cambial activity and the regeneration after girdling in *Eucommia ulmoides* Oliv. Doctor Dissertation. Beijing: Peking University, 2003
- 16 Mwange K N K, Hou H W, Cui K M. Relationship between endogenous indole-3-acetic acid and abscisic acid changes and bark recovery in *Eucommia ulmoides* Oliv. after girdling. *J Exp Bot*, 2003, 54: 1899–1907
- 17 Mwange K N K, Wang X W, Cui K M. Mechanism of dormancy in the buds and cambium of *Eucommia ulmoides* Oliv. *Acta Bot Sin*, 2003, 45: 698–704
- 18 Chen H M, Han J J, Cui K M, et al. Modification of cambial cell wall architecture during cambium periodicity in *Populus tomentosa* Carr. *Trees Struct Funct*, 2010, 24: 533–540
- 19 Qiu Z B, Wan L C, Chen T, et al. The regulation of cambial activity in Chinese fir (*Cunninghamia lanceolata*) involves extensive transcriptome remodeling. *New Phytol*, 2013, 199: 708–719
- 20 Barnett J R. Reactivation of the cambium in *Aesculus hippocastanum* L.: A transmission electron microscope study. *Ann Bot*, 1992, 70: 169–177
- 21 Yin Z F, Fan R W, Huang J S. Periodicity of vascular cambial activity and dynamic changes of cell ultrastructure in *Populus deltoides* (in Chinese). *J Nanjing Forestry Univ (Nat Sci Ed)*, 2006, 30: 1–6 [尹增芳, 樊汝汶, 黄金生. 美洲黑杨维管形成层活动周期性及细胞超微结构的动态变化. *南京林业大学学报(自然科学版)*, 2006, 30: 1–6]
- 22 Mishima K, Fujiwara T, Iki T, et al. Transcriptome sequencing and profiling of expressed genes in cambial zone and differentiating xylem of Japanese cedar (*Cryptomeria japonica*). *BMC Genomics*, 2014, 15: 219
- 23 Wareing P F. Growth studies in woody species III. Further photoperiodic effects in *Pinus sylvestris*. *Physiol Plant*, 1951, 4: 41–56
- 24 Ding Q, Zeng Jun, He X Q. Deep sequencing on a genome-wide scale reveals diverse stage-specific microRNAs in cambium during dormancy-release induced by chilling in poplar. *BMC Plant Biol*, 2014, 14: 267
- 25 Tanino K K, Kalcsits L, Silim S, et al. Temperature-driven plasticity in growth cessation and dormancy development in deciduous woody plants: A working hypothesis suggesting how molecular and cellular function is affected by temperature during dormancy induction. *Plant Mol Biol*, 2010, 73: 49–65
- 26 Gričar J, Zupancic M, Cufar K, et al. Effect of local heating and cooling on cambial activity and cell differentiation in the stem of Norway spruce (*Picea abies*). *Ann Bot*, 2006, 97: 943–951
- 27 Begum S, Nakaba S, Oribe Y, et al. Cambial sensitivity to rising temperatures by natural condition and artificial heating from late winter to early spring in the evergreen conifer *Cryptomeria japonica*. *Trees Struct Funct*, 2010, 24: 43–52
- 28 Oribe Y, Funada R, Shibagaki M, et al. Cambial reactivation in locally heated stems of the evergreen conifer *Abies sachalinensis* (Schmidt) Masters. *Planta*, 2001, 212: 684–691
- 29 Xi M L, Shi J S, Bao S K. Development and activity periodicity of cambium in *Camptotheca acuminata* (in Chinese). *J Zhejiang Forestry College*, 2006, 3: 275–279 [席梦利, 施季森, 包少康. 喜树形成层的发育及周年活动. *浙江林学院学报*, 2006, 3: 275–279]
- 30 Li W F. Cambium reactivation in *Populus tomentosa* Carr. involves induction of *PtoCDKB* and *PtoCYCB* transcription by temperature and hydrolysis of IAA (in Chinese). Doctor Dissertation. Beijing: Peking University. 2009 [李万峰. 毛白杨形成层恢复活动过程中温度对 *CDKB* 和 *CYCB* 表达的诱导及束缚态、自由态 IAA 间的转换. 博士学位论文. 北京: 北京大学, 2009]
- 31 Grigar J, Prislan P, Gryc V, et al. Plastic and locally adapted phenology in cambial seasonality and production of xylem and phloem cells in *Picea abies* from temperate environments. *Tree Physiol*, 2014, 8: 869–881
- 32 Gričar J, Zupančič M, Čufar K, et al. Regular cambial activity and xylem and phloem formation in locally heated and cooled stem portions of Norway spruce. *Wood Sci Technol*, 2007, 41: 463–475
- 33 Begum S, Nakaba S, Yamagishi Y, et al. Regulation of cambial activity in relation to environmental conditions: Understanding the role of temperature in wood formation of trees. *Physiol Plant*, 2013, 147: 46–54
- 34 Abe H, Nakai T, Utsumi Y, et al. Temporal water deficit and wood formation in *Cryptomeria japonica*. *Tree Physiol*, 2003, 23: 859–863
- 35 Miyashima S, Sebastian J, Lee J Y, et al. Stem cell function during plant vascular development. *EMBO J*, 2013, 32: 178–193

- 36 Little C H, Anthony M, Joanne E, et al. Involvement of indole-3-acetic acid in fascicular and interfascicular cambial growth and interfascicular extraxylary fiber differentiation in *Arabidopsis thaliana* inflorescence stems. *Int J Plant Sci*, 2002, 163: 519–529
- 37 Agusti J, Herold S, Schwarz M, et al. Strigolactone signaling is required for auxin-dependent stimulation of secondary growth in plants. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2011, 108: 20242–20247
- 38 Schrader J, Baba K, May S T, et al. Polar auxin transport in the wood-forming tissues of hybrid aspen is under simultaneous control of developmental and environmental signals. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2003, 100: 10096–10101
- 39 Schrader J, Moyle R, Bhalerao R, et al. Cambial meristem dormancy in trees involves extensive remodelling of the transcriptome. *Plant J*, 2004, 40: 173–187
- 40 Junghans U, Langenfeld-Heyser R, Polle A, et al. Effect of auxin transport inhibitors and ethylene on the wood anatomy of poplar. *Plant Biol*, 2004, 1: 22–29
- 41 Uggla C, Moritz T, Sandberg G, et al. Auxin as a positional signal in pattern formation in plants. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2006, 93: 9282–9286
- 42 Uggla C, Mellerowicz E J, Sundberg B. Indole-3-acetic acid controls cambial growth in Scots pine by positional signaling. *Plant Physiol*, 1998, 117: 113–121
- 43 Wareing P F. Interaction between indole-acetic acid and gibberellic acid in cambial activity. *Nature*, 1958, 181: 1744–1745
- 44 Baba K, Karlberg A, Schmidt J, et al. Activity-dormancy transition in the cambial meristem involves stage-specific modulation of auxin response in hybrid aspen. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2011, 108: 3418–3423
- 45 Cui K M, Wang X B, Duan J H, et al. Change of endogenous IAA during cambial activity and IAA-binding protein in cambial cells in *Broussonetia papyrifera* (in Chinese). *Acta Bot Sin*, 1999, 10: 1082–1085 [崔克明, 汪向彬, 段俊华, 等. 构树形成层活动中内源 IAA 的变化及其结合蛋白的研究. *植物学报*, 1999, 10: 1082–1085]
- 46 Little C H A, Wareing P F. Control of cambial activity and dormancy in *Picea sitchensis* by indol-3-ylacetic acid and abscisic acids. *Can J Bot*, 1981, 59: 1480–1493
- 47 Sundberg B, Little C H A, Cui K M, et al. Level of endogenous indole-3-acetic acid in the stem of *Pinus sylvestris* in relation to the seasonal variation of cambial activity. *Plant Cell Environ*, 1991, 14: 241–246
- 48 Li W F, Ding Q, Cui K M, et al. Cambium reactivation independent of bud unfolding involves *de novo* IAA biosynthesis in cambium regions in *Populus tomentosa* Carr. *Acta Physiol Plant*, 2013, 35: 1827–1836
- 49 Savidge R A. Auxin and ethylene regulation of diameter growth in trees. *Tree Physiol*, 1988, 4: 401–414
- 50 Popko J, Haensch R, Mendel R R, et al. The role of abscisic acid and auxin in the response of poplar to abiotic stress. *Plant Biol*, 2010, 12: 242–258
- 51 Gimeno-Gilles C, Lelievre E, Viau L, et al. ABA-mediated inhibition of germination is related to the inhibition of genes encoding cell-wall biosynthetic and architecture: Modifying enzymes and structural proteins in *Medicago truncatula* embryo axis. *Mol Plant*, 2009, 2: 108–119
- 52 Berta M, Giovannelli A, Sebastiani F, et al. Transcriptome changes in the cambial region of poplar (*Populus alba* L.) in response to water deficit. *Plant Biol*, 2010, 12: 341–354
- 53 Arend M, Fromm J. Concomitant analysis of cambial abscisic acid and cambial growth activity in poplar. *Trees Struct Funct*, 2013, 27: 1271–1276
- 54 Sorce C, Giovannelli A, Sebastiani L, et al. Hormonal signals involved in the regulation of cambial activity, xylogenesis and vessel patterning in trees. *Plant Cell Rep*, 2013, 32: 885–898
- 55 Rohde A, Prinsen E, De Rycke R, et al. PtABI3 impinges on the growth and differentiation of embryogenic leaves during bud set in poplar. *Plant Cell*, 2002, 14: 1885–1901
- 56 Rohde A, Bhalerao R P. Plant dormancy in the perennial context. *Trends Plant Sci*, 2007, 12: 217–223
- 57 Matsumoto-Kitano M, Kusumoto T, Tarkowski P, et al. Cytokinins are central regulators of cambial activity. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2008, 105: 20027–20031
- 58 Love J, Bjorklund S, Vahala J, et al. Ethylene is an endogenous stimulator of cell division in the cambial meristem of *Populus*. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2009, 106: 5984–5989
- 59 Milhinhos A, Miguel C M. Hormone interactions in xylem development: A matter of signals. *Plant Cell Rep*, 2013, 6: 867–883
- 60 Cheng X, Ruyter-Spira C, Bouwmeester H. The interaction between strigolactones and other plant hormones in the regulation of plant development. *Front Plant Sci*, 2013, 4: 1–16
- 61 Brackmann K, Greb T. Long- and short-distance signaling in the regulation of lateral plant growth. *Physiol Plant*, 2014, 151: 134–141
- 62 Kim S K, Abe H, Little C H, et al. Identification of two brassinosteroids from the cambial region of scots pine (*Pinus sylvestris*) by gas chromatography-mass spectrometry, after detection using a dwarf rice lamina inclination bioassay. *Plant Physiol*, 1990, 94: 1709–1713

- 63 Nilsson J, Karlberg A, Antti H, et al. Dissecting the molecular basis of the regulation of wood formation by auxin in hybrid aspen. *Plant Cell*, 2008, 20: 843–855
- 64 Bjorklund S, Antti H, Uddestrand I, et al. Cross-talk between gibberellin and auxin in development of *Populus* wood: Gibberellin stimulates polar auxin transport and has a common transcriptome with auxin. *Plant J*, 2007, 52: 499–511
- 65 Zhang J, Nieminen K, Serra J A, et al. The formation of wood and its control. *Curr Opin Plant Biol*, 2014, 17: 56–63
- 66 Hou H W, Zhou Y T, Mwange K N, et al. ABP1 expression regulated by IAA and ABA is associated with the cambium periodicity in *Eucommia ulmoides* Oliv. *J Exp Bot*, 2006, 57: 3857–3867
- 67 Chini A, Fonseca S, Fernandez G, et al. The JAZ family of repressors is the missing link in jasmonate signalling. *Nature*, 2007, 448: 666–671
- 68 Thines B, Katsir L, Melotto M, et al. JAZ repressor proteins are targets of the SCF(COI1) complex during jasmonate signalling. *Nature*, 2007, 448: 661–665
- 69 Zheng J. Genomic scale transcriptome and expression analysis of vascular cambium in Poplar (in Chinese). Doctor Dissertation. Nanjing: Nanjing Forestry University, 2012 [郑佳. 杨树维管形成层发育的基因表达调控. 博士学位论文. 南京: 南京林业大学, 2012]
- 70 Shinozaki K, Yamaguchi-Shinozaki K. Gene networks involved in drought stress response and tolerance. *J Exp Bot*, 2007, 58: 221–227
- 71 McHale N A, Koning R E. MicroRNA-directed cleavage of *Nicotiana sylvestris* PHAVOLUTA mRNA regulates the vascular cambium and structure of apical meristems. *Plant Cell*, 2004, 16: 1730–1740
- 72 Ko J H, Prassinos C, Han K H. Developmental and seasonal expression of PtaHB1, a *Populus* gene encoding a class III HD-Zip protein, is closely associated with secondary growth and inversely correlated with the level of microRNA (miR166). *New Phytol*, 2006, 169: 469–478
- 73 Wan L C, Wang F, Guo X Q, et al. Identification and characterization of small non-coding RNAs from Chinese fir by high throughput sequencing. *BMC Plant Biol*, 2012, 12: 146
- 74 Wan L C, Zhang H Y, Lu S F, et al. Transcriptome-wide identification and characterization of miRNAs from *Pinus densata*. *BMC Genomics*, 2012, 13: 132
- 75 Li W F, Ding Q, Chen J J, et al. Induction of *PtoCDKB* and *PtoCYCB* transcription by temperature during cambium reactivation in *Populus tomentosa* Carr. *J Exp Bot*, 2009, 60: 2621–2630
- 76 Ji J B, Strable J, Shimizu R, et al. WOX4 promotes procambial development. *Plant Physiol*, 2010, 152: 1346–1356
- 77 Suer S, Agusti J, Sanchez P, et al. WOX4 imparts auxin responsiveness to cambium cells in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 2011, 23: 3247–3259
- 78 Rossi S, Deslauriers A, Anfodillo T, et al. Age-dependent xylogenesis in timberline conifers. *New Phytol*, 2008, 177: 199–208
- 79 Valledor L, Hasbún R, Meijón M, et al. Involvement of DNA methylation in tree development and micropropagation. *Plant Cell Tissue Organ Cult*, 2007, 91: 75–86
- 80 Flanary B E, Kletetschka G. Analysis of telomere length and telomerase activity in tree species of various life-spans, and with age in the bristlecone pine *Pinus longaeva*. *Biogerontology*, 2005, 6: 101–111
- 81 Liu D, Qiao N, Song H, et al. Comparative analysis of telomeric restriction fragment lengths in different tissues of *Ginkgo biloba* trees of different age. *J Plant Res*, 2007, 120: 523–528
- 82 Song H, Liu D, Li F, et al. Season- and age-associated telomerase activity in *Ginkgo biloba* L. *Mol Biol Rep*, 2011, 38: 1799–1805
- 83 Bohlenius H, Huang T, Charbonnel-Campaa L, et al. CO/FT regulatory module controls timing of flowering and seasonal growth cessation in trees. *Science*, 2006, 312: 1040–1043
- 84 Hayama R, Coupland G. The molecular basis of diversity in the photoperiodic flowering responses of *Arabidopsis* and rice. *Plant Physiol*, 2004, 135: 677–684
- 85 Olsen J E, Junttila O, Moritz T. A localised decrease of GA1 in shoot tips of *Salix pentandra* seedlings precedes cessation of shoot elongation under short photoperiod. *Physiol Plant*, 1995, 95: 627–632
- 86 Rinne P L, Welling A, Vahala J, et al. Chilling of dormant buds hyperinduces *FLOWERING LOCUS T* and recruits GA-inducible1, 3-beta-glucanases to reopen signal conduits and release dormancy in *Populus*. *Plant Cell*, 2011, 23: 130–146
- 87 Ruttink T, Arend M, Morreel K, et al. A molecular timetable for apical bud formation and dormancy induction in poplar. *Plant Cell*, 2007, 19: 2370–2390
- 88 Rossi S, Morin H, Deslauriers A. Causes and correlations in cambium phenology: Towards an integrated framework of xylogenesis. *J Exp Bot*, 2012, 63: 2117–2126
- 89 Day M E, Greenwood M S, White A S. Age-related changes in foliar morphology and physiology in red spruce and their influence on declining photosynthetic rates and productivity with tree age. *Tree Physiol*, 2002, 21: 1195–1204
- 90 Lenz P, Cloutier A, MacKay J, et al. Genetic control of wood properties in *Picea glauca*- an analysis of trends with cambial age. *Can J Fores Res*, 2010, 40: 703–715
- 91 Li X, Wu H X, Southerton S G. Comparative genomics reveals conservative evolution of the xylem transcriptome in vascular plants. *BMC Evol Biol*, 2010, 10: 190

- 92 Li X, Wu H X, Southerton S G. Transcriptome profiling of *Pinus radiata* juvenile wood with contrasting stiffness identifies putative candidate genes involved in microfibril orientation and cell wall mechanics. BMC Genomics, 2011, 12: 480
- 93 Ramos A, Perez-Solis E, Ibanez C, et al. Winter disruption of the circadian clock in chestnut. Proc Natl Acad Sci USA, 2005, 19: 7037–7042

Research progress on the regulation of cambium activity periodicity

XU HuiMin¹, WANG Li², CAO DeChang¹, XUE Xian^{1,4}, HE XinQiang³ & LIN JinXing¹

¹ College of Biological Sciences and Technology, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China;

² College of Horticulture and Plant Protection, Yangzhou University, Yangzhou 225009, China;

³ College of Life Sciences, Peking University, Beijing 100871, China;

⁴ College of Agriculture, Henan University of Science and Technology, Luoyang 471003, China

The vascular cambium is a lateral meristem in the vascular tissue of plants, and is also the original center of plant secondary growth. The vascular cambium, composed of fusiform initials and ray initials, divides to produce secondary phloem to the outside and secondary xylem to the inside. In temperate zones, the cambium of trees exhibits a seasonally cyclical pattern of activity and dormancy. In this review, we summarize recent advances concerning the influence of environmental conditions, plant hormonal regulation and various transcriptional regulators on cambium activity. We also discuss existing problems and future research directions in this field based on recent advances in our understanding of cambium activity. To further elucidate the regulation of cambium activity periodicity, future efforts should be focused on the use of epigenetic systems and candidate gene approaches.

vascular cambium, wood formation, environmental factors, hormones, gene function

doi: 10.1360/N972014-01037

· 科学新闻 ·

逯高清教授荣获首届澳中成就奖

2014年12月, 澳大利亚外交贸易部公布了荣获第一届澳中成就奖的获奖者名单, 澳大利亚著名华裔科学家逯高清, 布里迪斯托庄园和悉尼交响乐团荣列榜单。澳中成就奖旨在颁发给为促进澳中艺术、企事业及教育发展做出突出贡献的个人、机构或社团, 三个领域中各选一位个人或组织获奖。首届澳中成就奖共有80多位个人和组织获得提名, 12位个人与组织进入最后一轮选拔。经过严格的评选, 澳中理事会最终决定将首届澳中成就奖(教育类)授与逯高清教授。逯高清成为首届澳中成就奖唯一的个人获奖者。

澳大利亚总理Abbott在中国国家主席习近平对澳大利亚进行国事访问的欢迎晚宴致辞中, 对逯高清教授荣获澳大利亚-中国理事会(Australia-China Council)颁发的首届澳中成就奖(教育类)表示了祝贺。

逯高清现为澳大利亚科学院及工程院两院院士。他曾是全澳华人学者联合会的发起人及首任主席, 并一直担任昆士兰华人科学家与工程师协会的名誉主席。现任澳大利

亚昆士兰大学常务副校长, 是澳大利亚大学历史上首位华裔副校长。逯高清是享誉世界的材料化学与纳米技术科研领军人物, 作为澳大利亚华人的杰出代表及顶尖人物, 他不遗余力地推动澳中教育和科研交流, 发挥了巨大的作用。

2003年, 逯高清教授与厦门大学朱贤方教授在长期紧密合作基础上, 率先与厦门大学签署长期合作协议, 创建了我国在功能纳米材料前沿领域唯一的中国-澳大利亚功能纳米材料联合实验室, 打造了一个由院士、教授、副教授、博士后、博士及硕士生组成的研究团队(包括10余名中国科学院院士和澳大利亚联邦教授院士组成的实验室学术委员会), 形成了一个有特色的、多学科交叉的纳米研究国际合作和研究生联合培养(尤其是联合授予博士学位)平台。近年来双方交流与合作极为密切, 每年都有数名研究人员或研究生到对方研究组进行合作研究、联合培养或学术交流。逯高清教授每年多次到厦门大学开展研究和指导研究生工作。

(本刊讯)