

· 主编评述 ·

2020年中国植物科学若干领域重要研究进展

摘要 2020年中国植物科学家在国际综合性学术期刊及植物科学主流期刊发表的论文数量比上一年显著增加, 在植物发育、耐逆、系统进化和作物生物学等领域取得了重要研究进展。其中, “小麦抗赤霉病基因*Fhb7*的克隆、机理解析及育种利用”和“提高作物品种氮肥利用效率的新机制”两项成果入选2020年度“中国生命科学十大进展”。该文总结了2020年我国植物科学研究取得的成绩, 简要介绍了30项代表性的重要进展, 以帮助读者了解我国植物科学发展态势, 思考如何更好地开展下阶段的研究, 服务国家需求。

关键词 中国, 植物科学, 研究进展, 2020年

顾红雅, 左建儒, 漆小泉, 杨淑华, 陈之端, 钱前, 林荣呈, 王雷, 萧浪涛, 王小菁, 陈凡, 姜里文, 白永飞, 种康, 王台 (2021). 2020年中国植物科学若干领域重要研究进展. 植物学报 56, 119–133.

据我刊不完全统计, 2020年中国植物科学家在 *Science*、*Cell*、*Nature* 及其子刊 (*Nature Plants*、*Nature Genetics*、*Nature Communication*) 和 PNAS 期刊上发表的论文总数为136篇, 与去年(116篇)相比增长了17.2%, 而在 *Cell*、*Nature* 和 *Science* 三种期刊发表论文15篇, 与去年(14篇)基本持平; 在 *Molecular*

表1 2018–2020年中国与4个欧美国家的科学家在5种植物科学主流期刊(MP、NP、PC、PP和PJ)的发文章量比较(数据来源: Web of Science核心合集)

Table 1 The number of papers published by Scientists from China, America, Germany, France and UK in five major journals of plant science (MP, NP, PC, PP and PJ) from 2018 to 2020 (data sources: Web of Science)

	2018年		2019年		2020年	
	文章数量	所占比例(%)	文章数量	所占比例(%)	文章数量	所占比例(%)
中国	403	35.7	429	37.4	570	42.5
美国	404	35.8	393	34.3	448	33.4
德国	202	17.9	224	19.5	226	16.8
英国	136	12.1	132	11.5	136	10.1
法国	101	9.0	117	10.2	111	8.3

注: 文章数量按篇计算, 当1篇文章属于多个国家, 会计入每个国家1次, 分别被算入占比的数值, 所以占比之和大于100%。2018年、2019年和2020年, 5刊(MP、NP、PC、PP和PJ)的总载文(Article)量分别为1128、1146和1342篇。

Note: When a paper is signed by more than one country, it will be counted into each country once, so the total percentage may be more than 100%. The total number of papers published in five journals (MP, NP, PC, PP and PJ) was 1128 in 2018, 1146 in 2019 and 1342 in 2020, respectively. MP: *Molecular Plant*; NP: *Nature Plants*; PC: *The Plant Cell*; PP: *Plant Physiology*; PJ: *The Plant Journal*

Plant (MP)、*Nature Plants* (NP)、*The Plant Cell* (PC)、*Plant Physiology* (PP)和*The Plant Journal* (PJ)五种植物科学主流期刊发表论文570篇, 与去年(429篇)相比增长32.9%。近3年的统计数据显示, 2018年中国科学家在这5种植物科学主流期刊上发表研究论文(Article)数占这些期刊总载文(Article)数的35.7%, 2020年则迅速增长至42.5%, 已连续两年(2019年和2020年)位居世界第一(表1)(数据来源: Web of Science核心合集, 检索时间: 2021年4月25日)。

通过对我国科学家2018–2020年在这5种主流期

表2 2018–2020年中国植物科学家在MP、NP、PC、PP和PJ发表以水稻、玉米、小麦和拟南芥为研究材料的文章数量(数据来源: Web of Science核心合集)

Table 2 The number of papers published by scientists from China in MP, NP, PC, PP and PJ from 2018 to 2020 using rice, maize, wheat and *Arabidopsis* as materials (data sources: Web of Science)

	2018年		2019年		2020年	
	文章数量	所占比例(%)	文章数量	所占比例(%)	文章数量	所占比例(%)
水稻	110	24.4	98	22.3	123	22.2
玉米	43	9.5	52	11.8	57	10.3
小麦	17	3.8	24	5.5	25	4.5
拟南芥	281	62.3	265	60.4	348	62.9
总计	451		439		553	

以2个或2个以上物种为材料的文章被重复计数。MP、NP、PC、PP和PJ同表1。

Note: When two or more species are used as research materials in an article, this article is counted more than once accordingly. MP, NP, PC, PP and PJ are the same as Table 1.

刊发表论文所用的研究材料进行分析,结果显示拟南芥仍然是目前主要的实验材料,而以水稻、玉米和小麦为实验材料的研究分别约占20%、10%和5% (表2)。下阶段仍需加强国家需求牵引的植物科学研究。

为帮助读者更好地了解我国植物科学研究的前沿和热点,展示我国植物科学研究取得的成果,我们经过无记名专家投票从2020年我国科学家在植物科学领域发表的数百篇论文中遴选了30项重要进展,并对其作了简要评述。需要说明的是这仅代表《植物学报》的观点,如有不妥请大家谅解。

1 发育生物学

1.1 WUS与STM蛋白协同调控茎端分生组织干细胞

WUS (WUSCHEL)、STM (SHOOTMERISTEMLESS) 和CLV3 (CLAVATA3)是调控植物茎端分生组织发育的3个关键因子。学术界对WUS和STM蛋白调节CLV3转录和干细胞活性维持的关键作用已有一定认识,但对它们如何相互作用调节干细胞命运仍不十分清楚。张宪省研究证实了WUS蛋白能够与STM直接互作形成异源二聚体,共同结合到CLV3的启动子上。STM通过与WUS互作形成复合体,进一步增强WUS与CLV3启动子的结合强度,并激活其表达,从而增强茎端干细胞活性。此外,WUS可直接激活其互作因子STM的表达,以保证STM作为干细胞增效因子的功能(Su et al., 2020)。该研究揭示了WUS、STM和CLV3三个关键因子之间精细的相互作用模式,解析了WUS和STM介导干细胞形成和维持调控途径的交叉和协同机制,为进一步分析植物茎端分生组织干细胞活性的调控机制提供了新思路。

1.2 水稻生殖隔离

亚洲栽培稻分为籼稻和粳稻2个亚种,亚种间的杂种不育是生殖隔离的典型例子之一。籼稻基因型受到强烈的自然选择,而粳稻基因型可能由于驯化过程中的瓶颈效应和奠基者效应,其基因型频率在起源后快速上升,并最终导致籼稻和粳稻生殖隔离的建立和群体的分化(Ouyang et al., 2016)。调控水稻生殖隔离的主效位点S5由3个紧密连锁的基因ORF3、ORF4和ORF5组成。在该系统中,ORF5+扮演“杀手”角色,ORF4+作为“帮凶”辅助ORF5+共同杀死雌配子;而

ORF3+功能相反,作为“护卫”保护配子不被杀死(Chen et al., 2008; Yang et al., 2012)。欧阳亦聘研究组在2个栽培稻种和11个野生稻种(共计606份水稻)中,对S5系统的自然变异和演化路径进行了分析,发现在S5位点的演化过程中,产生了一系列可以自我保护且不具有攻击性的等位基因组合类型,称作广亲和基因型。在野生稻和栽培稻分化之前,广亲和基因型由自然界偶然的突变、杂交和重组事件产生。随后在驯化和育种过程中的人工选择推动广亲和基因型频率在栽培稻快速上升。S5位点广亲和基因型可以重建亚种间的基因交流,阻止物种的分化和形成,保障稻种的整体性和一致性(Mi et al., 2020)。

1.3 独脚金内酯信号转导及与光信号耦合调控分枝

独脚金内酯作为一种新型植物激素,调控植物的生长发育、株型建成以及逆境响应等多种生理过程(Jiang et al., 2013; Zhou et al., 2013; Al-Babili and Bouwmeester, 2015)。李家洋研究组发现独脚金内酯通过激活BRC1的表达抑制分枝发育;通过上调TCP1的表达促进叶片伸长;通过激活PAP1等基因的表达促进花青素的合成。进一步研究表明,独脚金内酯信号转导途径中抑制蛋白SMXL6/SMXL7/SMXL8作为转录因子直接结合DNA并负调控自身基因的转录,从而维持适度的独脚金内酯信号响应;此外,SMXL6/SMXL7/SMXL8能够招募转录因子并抑制其转录活性,抑制独脚金内酯早期响应基因的表达。因此,SMXL6/SMXL7/SMXL8是具有转录因子和抑制蛋白双重功能的新型抑制蛋白(Wang et al., 2020c)。该研究通过鉴定独脚金内酯的早期响应基因,阐明了独脚金内酯调控植株分枝、叶片发育以及花青素合成的分子机制。《植物学报》发表专文点评,认为该研究为探索植物激素作用机理提供了新思路,具有重要的科学意义和应用前景(姚瑞枫和谢道昕, 2020)。

分枝数目影响植物的株型和作物产量,受到独脚金内酯等植物激素的调控及光照的影响(Wang et al., 2020c)。在密植栽培条件下,植株间的相互遮阴会引起植株分枝数目减少,最终导致产量下降(Xie et al., 2017)。目前关于植物如何整合光信号和内源激素信号进而调控分枝尚不清楚。王海洋研究组与合作者发现光敏色素A信号通路中的FHY3/FAR1能通过独脚金内酯信号途径中的抑制蛋白SMXL6/SMXL7/

SMXL8和SPL9/SPL15相互作用,抑制SPL9/SPL15对*BRC1*的转录调控,促进分枝的产生。此外,在遮阴等光照减弱条件下,FHY3/FAR1蛋白水平降低,导致SMXL6和SMXL7的转录水平下降,降低对SPL9/SPL15蛋白的抑制作用,促进*BRC1*的转录,从而抑制植株分枝的产生(Xie et al., 2020)。该研究揭示了植物整合光信号和独脚金内酯信号调控植物分枝发生的分子机制,为耐密植作物新品种的培育提供了理论指导。

1.4 脱落酸(ABA)信号转导

ABA调控植物对于干旱等多种逆境的响应(Chen et al., 2020b)。蛋白磷酸酶ABI1作为ABA的共受体参与ABA信号转导。已有研究表明,泛素化修饰调控ABA信号转导,但是仍不清楚E2泛素耦合酶如何参与ABA信号的调控(Yu et al., 2016)。谢旗研究组鉴定到1个调控拟南芥耐旱性和ABA信号响应的E2泛素耦合酶UBC27,发现该酶与RING型E3泛素连接酶AIRP3形成特定的E2-E3复合物,并激活AIRP3的泛素连接酶活性。生化分析显示,UBC27和AIRP3与ABI1存在互作,二者协同调控ABI1的泛素化修饰,促进ABI1的降解。进一步研究发现,ABA激活UBC27的表达,同时增强UBC27蛋白的稳定性,促进UBC27与ABI1互作(Pan et al., 2020)。该研究揭示了一个新的泛素耦合酶UBC27调控ABA信号的分子机制,为阐明植物干旱胁迫响应机理提供了新线索。

光影响种子萌发、幼苗去黄化及向光性等多种生理过程(Jiao et al., 2007)。PIFs是一类可与光受体发生互作的转录因子,在黑暗中积累,抑制幼苗的光形态建成。此外,PIFs通过整合多种信号途径调控植物的生长发育(Pham et al., 2018)。李继刚研究组发现*pifq*突变体(*pif1/pif3/pif4/pif5*四突变体)在黑暗下对ABA不敏感,PIFs在黑暗下促进ABA信号途径的重要转录因子ABI5蛋白积累。进一步研究发现,PIFs可以直接结合ABI5启动子的G-box基序,调控ABI5基因表达。而ABI5过表达可以挽救*pifq*突变体对ABA的不敏感表型。此外,ABA受体PYL8/PYL9与PIFs存在互作,促进PIF4/PIF5蛋白在黑暗下积累;YL8/PYL9促进PIF4对ABI5启动子的结合,但抑制PIF4对ABI5的转录激活,表明PIFs对ABI5的转录激活受到ABA信号的严格调控(Qi et al., 2020)。该研究揭示了ABA信

号转导的新机制,为阐明光信号如何协同激素信号途径调控植物的生长发育提供了新思路。

1.5 调控一氧化氮信号通路的转亚硝基化酶的鉴定

一氧化氮(nitric oxide, NO)是重要的信号分子,其主要生物学活性形式是亚硝基谷胱甘肽(GSNO),GSNO还原酶(GSNOR)通过降解GSNO调控NO稳态。对靶蛋白特异半胱氨酸残基进行S-亚硝基化修饰是NO发挥生物学功能的主要方式(Feng et al., 2019)。近年来,对动物和大肠杆菌的研究发现,S-亚硝基化修饰受到酶促过程转亚硝基化(transnitrosylation)调控,但在植物中尚未鉴定到转亚硝基化酶(Anand and Stamler, 2012; Seth et al., 2018)。左建儒研究组发现了植物特异的转亚硝基化酶ROG1,证实其通过转亚硝基化介导GSNOR1的亚硝基化修饰,促进GSNOR1通过自噬途径降解,从而形成1个正反馈环调控NO信号通路,进而调控植物的生长发育和胁迫响应等生理过程。进一步研究发现,ROG1转亚硝基化酶活性依赖于Cys-343残基,其介导的转亚硝基化是植物中一种高度保守的机制(Chen et al., 2020c)。该研究鉴定到植物第1个转亚硝基化酶,揭示了调控植物选择性S-亚硝基化修饰的新机制。

1.6 大豆光周期调控基因

大豆(*Glycine max*)起源于我国黄淮流域。野生大豆对光周期极其敏感,而栽培大豆的光周期敏感性则显著降低,可以广泛适应不同纬度的地理生态环境。然而,栽培大豆广泛的地域适应性是如何发生的?孔凡江研究组与合作者克隆了调控大豆光周期的同源基因*Tof11*和*Tof12*,揭示了大豆光周期调控开花的PHYA(E3E4)-*Tof11*/*Tof12*-LHY-E1-FT分子路径。*Tof11*和*Tof12*编码PRR(pseudo-response-regulator)类蛋白。在长日照条件下,*Tof11*和*Tof12*通过减弱生物钟基因LHY对豆科特有的花期因子E1的抑制,导致成花素基因FT表达下调,最终延迟开花。群体遗传学分析表明,*tof12-1*功能缺失早花等位基因在大豆驯化早期受到强烈选择,早花基因型在栽培大豆品种中固定。此外,*tof11-1*功能缺失早花等位基因在*tof12-1*遗传背景上再次受到选择。因此,*Tof11*和*Tof12*两个PRR同源基因的逐步进化促进了大豆对中高纬度区域的适应(Lu et al., 2020)。该研究揭示了大豆不同纬

度生态适应性机制,为不同纬度大豆育种提供了理论指导和重要的基因资源。

1.7 UV-B激活UVR8调控地上及地下部发育

紫外光UV-B是太阳光的一部分,其中窄波段UV-B调控植物发育(如抑制下胚轴伸长、促进子叶张开及类黄酮和花青素的积累)。全波段UV-B会引起胁迫,对植物造成损伤。刘宏涛研究组之前发现紫外光受体UVR8能够直接结合内源激素油菜素甾醇(BR)信号通路的关键转录因子BIM1和BES1,以及功能未知的转录因子WRKY36,通过抑制它们的DNA结合活性进而抑制下游基因的表达,实现光形态建成调控(Liang et al., 2018; Yang et al., 2018)。但UVR8在拟南芥根中也有表达,且在根中的功能并不清楚。刘宏涛研究组发现,UV-B抑制侧根生长,且该抑制作用依赖于UVR8。进一步研究发现,UVR8通过与转录因子MYB73和MYB77以UV-B依赖的方式相互作用,抑制这2个转录因子的DNA结合能力及其下游生长素相关基因的表达,从而调控UV-B下拟南芥侧根的生长发育(Yang et al., 2020a)。该研究发现UV-B激活的UVR8不仅调控地上部发育也同时调控地下部发育,揭示了一条新的紫外光信号通路。

2 光合作用

2.1 相分离驱动的叶绿体蛋白分选

叶绿体含有自身的基因组,但叶绿体内95%以上的蛋白质由核基因编码,在细胞质核糖体中合成后,穿过叶绿体内外被膜,运输至叶绿体内不同区域行使功能。然而,这些蛋白质穿过拥挤的叶绿体基质,并精确靶定到特异的类囊体膜复合物上的分子机制仍不清楚(Lee et al., 2017)。张立新研究组在拟南芥中发现2个位于叶绿体基质的蛋白转运分选因子STT1与STT2,揭示了两者可形成STT1-STT2异源二聚体并特异性识别cpTat (chloroplast twin arginine translocation)途径的底物蛋白,随后STT-底物复合体组装相分离形成浓缩的液滴,该相分离液滴协助底物蛋白穿过叶绿体基质并靶定到类囊体膜的特异位置。而Hcf106 (high chlorophyll fluorescence106)能够抑制STT复合体的相分离并释放底物,从而完成叶绿体蛋白的正确运输与装配(Ouyang et al., 2020)。该研究

揭示了相分离驱动叶绿体内蛋白分选的新机制。

2.2 绿硫细菌捕光天线FMO-反应中心复合物结构

绿硫细菌(*Chlorobaculum tepidum*)是一类以硫化物为电子供体进行光合作用的厌氧型光合细菌,其光系统结构十分独特,包括外周捕光天线绿小体、内周捕光天线FMO和镶嵌于细胞膜的反应中心(GsbRC)。FMO向反应中心的能量传递效率介于35%–75%之间,显著低于高等植物外周天线LHCI向光系统I(PSI)核心的能量传递效率(接近100%);其反应中心是铁-硫型(I型),接近于地球上原始的光合反应中心(Hauska et al., 2001)。张兴研究组与匡廷云研究组合作,利用单颗粒冷冻电镜技术,解析了绿硫细菌内周捕光天线-反应中心复合物(FMO-GsbRC) 2.7埃的冷冻电镜结构,发现该复合物兼具I型和II型光合反应中心的一些特征,有独特的色素分子空间排布,其叶绿素分子较其它I型反应中心明显减少,与放氧生物光系统II(PSII)核心叶绿素分子接近;天线叶绿素分子在电子传递中心叶绿素分子两侧呈簇状排列,与PSII核心的叶绿素排列类似,不同于其它I型反应中心(Chen et al., 2020a)。该研究为破解绿硫细菌光合作用反应中心能量捕获、传递以及转化机制奠定了结构基础。

3 作物生物学

3.1 大豆泛基因组研究

大豆(*Glycine max*)是重要的粮食和经济作物,对其进行育种和种质改良具有重要的战略意义。已有研究解析了一些大豆栽培品种的基因组序列(Schmutz et al., 2010; Shen et al., 2018),但这些研究尚未能有效地将参考基因组缺失的序列、个体间差异较大区域的信息,特别是大片段的插入、缺失和拷贝数等变异类型在群体中鉴定出来。田志喜研究组与合作者对2 898份大豆样本的基因组进行了重测序,从中选取26份代表性样本进行了基因组组装,在植物中首次实现了基于图形结构的泛基因组的构建。这种方法打破了传统基因组线性存储遗传信息的方式,结合了传统基因组存储方式和图论的新型基因组存储方式;可以存储某物种中不同个体的遗传变异信息。他们发现结构变异在大豆重要农艺性状的调控中发挥了重要作用,

并鉴定出几十个结构变异导致的不同基因间融合, 为大豆基础研究以及分子设计育种提供了代表不同大豆种质的全新基因组资源(Liu et al., 2020)。《植物学报》发表专文点评, 认为该研究为作物基因组学研究提供了一个新的模式, 同时将加速推动大豆遗传变异的鉴定、性状解析以及种质创新(祝光涛和黄三文, 2020)。

3.2 水稻高产和氮高效基因NGR5

以矮化育种为标志的“绿色革命”使水稻和小麦具有耐高肥、抗倒伏和高产的优良特性, 但同时也存在氮肥利用效率低的缺点, 其产量的增加对化肥的依赖性高(Khush, 1999)。持续大量的氮肥投入不仅增加种植成本, 还会导致环境污染。如何减少农业生产中的氮肥投入并且持续提高作物产量, 已成为我国农业可持续发展亟待解决的重大问题(Evenson and Gollin, 2003; Li et al., 2018)。傅向东研究组发现, 含有APETALA2结构域的转录因子NGR5可促进氮依赖性聚梳蛋白抑制复合物2的募集, 从而介导组蛋白H3K27me3甲基化修饰, 抑制分枝抑制基因的表达。NGR5是赤霉素受体GID1促进的蛋白酶体破坏靶标, DELLA蛋白竞争性抑制GID1-NGR5的互作, NGR5的活性增加使分蘖与氮素调节脱钩, 从而在低氮肥水平下提高水稻产量。因此, NGR5可以提高氮的利用效率, 从而改善未来农业的可持续性和粮食安全(Wu et al., 2020c)。《植物学报》发表专文点评, 认为该研究揭示了调控赤霉素信号通路的新机制, 并对高产高效的新一代“绿色革命”育种实践具有重要启示(韩美玲等, 2020)。

3.3 耐密株型玉米的“育种选择指纹”

玉米是全球第一大农作物, 耐密性品种改良使其单产在近几十年成倍增长, 然而, 品种耐密性改良的遗传基础和选择规律尚未得到系统的解析(Jiao et al., 2012)。王海洋研究组与合作者对不同时期的350份玉米育种材料进行了2年四个生境的表型考察, 发现在现代玉米育种过程中, 这些材料经历了向更低穗位、更少雄穗分枝数、更小叶夹角和更早开花期的趋同选择。通过GWAS分析, 他们挖掘到与15个农艺性状显著关联的233个位点和1 888个受选择的基因组区间(育种选择指纹)。区间基因富集分析显示, 与生物和

非生物胁迫抗性、植物激素、光信号转导及开花期调控相关的基因受到选择。利用CRISPR/Cas9技术证明了受选择基因ZmPIF3.3和TSH4在调控玉米穗位以及雄穗分枝数方面发挥重要作用(Wang et al., 2020a)。该研究为玉米耐密理想株型和抗性改良及全基因组分子育种技术研发奠定了理论基础并提供了基因资源。

3.4 杂合二倍体马铃薯品系基因组的单倍型解析

马铃薯是全球最重要的块茎作物, 是包括中国在内的许多国家居民的主粮之一。目前马铃薯育种主要利用同源四倍体种质的无性系繁殖, 育种家们正在努力将其转变为种子繁殖的二倍体自交系杂种, 以避免杂交衰退。黄三文研究组在双单倍体马铃薯基因组测序(Potato Genome Sequencing Consortium, 2011)的基础上, 对杂合二倍体马铃薯品系RH的全基因组序列进行了测定, 构建了自交群体, 成功分型出两套单倍体型序列(Zhou et al., 2020a)。该研究不仅开发了杂合基因组组装和利用自交群体进行单倍型分型的方法, 还为培育马铃薯二倍体自交系提供了非常丰富的基因组数据。

3.5 C₄禾谷类模式植物体系的建立

C₃植物拟南芥和水稻作为模式植物在植物科学发展中扮演着重要角色, 但用于研究C₄植物相关科学问题有很大的局限性。谷子(*Setaria italica*)是起源于中国的一个古老作物, 具有突出的抗旱、耐瘠薄和高光效特性, 是极具发展潜力的C₄禾谷类模式植物(Diao et al., 2014)。王兴春研究组与合作者利用EMS诱变技术创制了一个超早熟迷你谷子xiaomi, 其生育期约为2个月, 株高约30 cm, 与模式植物拟南芥相当。xiaomi的创制解决了谷子因为植株高大、生育期较长而无法作为模式植物在室内大规模培养的难题。在此基础上, 他们组装了谷子高质量参考基因组, 构建了全生育期基因表达图谱以及谷子多组学数据库(<http://sky.sxau.edu.cn/MDSi.htm>); 建立了方便快捷、高效稳定的谷子遗传转化体系, 解决了谷子作为模式植物遗传转化效率低的难题(Yang et al., 2020c)。xiaomi作为C₄禾谷类模式植物将会促进C₄禾谷类作物高光效、养分高效吸收利用和逆境胁迫等分子机制的研究。

4 逆境生物学

4.1 生物胁迫

4.1.1 植物“RPP1抗病小体”结构及活化机制

植物在面临多种病原菌危害及压力下进化出包括PTI和ETI等在内的抗病信号途径(Jones and Dangl, 2006)。植物NLR (nucleotide-binding leucine-rich repeat receptors)蛋白介导的病原效应物激发的ETI免疫反应是主要的抗病途径之一(Maekawa et al., 2011)。在前期解析NLR的CNLs类型受体蛋白ZAR1形成的ZAR1-RKS1-PBL2UMP五聚体“ZAR1抗病小体(resistosome)”的基础上(Wang et al., 2019a, 2019b), 柴继杰研究组与合作者对TNLs类型“抗病小体”进行了结构解析。他们以昆虫细胞体系共表达TNLs受体蛋白RPP1及其效应因子ATR1, 通过冷冻电镜单颗粒重构技术, 成功解析了RPP1与ATR1处于四聚体激活状态时“RPP1抗病小体”的结构。其中, RPP1的LRR结构域可以直接与ATR1结合, C-JID结构域参与ATP1配体识别过程; 该“抗病小体”呈现出C2对称性, 具有NADase活性, 在镁离子和钙离子等二价阳离子的作用下催化NAD+水解。与CNLs类型“抗病小体”受体激活形式不同的是TNLs类型“抗病小体”RPP1受体的NOD结构域与ADP结合, 引发复合体寡聚化, 形成“RPP1抗病小体”(Ma et al., 2020)。以“ZAR1抗病小体”和“RPP1抗病小体”为代表的NLR受体蛋白的结构解析和活化机制研究是植物抗病蛋白研究领域的里程碑式进展, 为植物抗病育种提供了理论依据与规范模型。

4.1.2 植物质膜-叶绿体核心抗病信号通路及抗病机制

越来越多的证据表明, 叶绿体在植物免疫反应中起着十分重要的作用, 并能产生细胞核交流的“逆行信号”(retrograde signaling) (Chan et al., 2016), 但对这种“逆行信号”的构成及其作用机制了解甚少。在前期揭示番茄黄化曲叶病毒(Tomato Yellow Leaf Curl Virus, TYLCV) C4蛋白的细胞膜定位豆蔻酰基化位点(N-myristoylation site)和叶绿体定位的叶绿体转运肽(cTP)这2个信号重叠(Rosas-Diaz et al., 2018)的基础上, Rosa研究组证明C4可在植物激活免疫反应时由细胞膜转运至叶绿体, 与类囊体跨膜蛋白CAS结合, 抑制下游SA激发的免疫反应。该研究发现多种

进化上关系较远的病毒、病原菌中均存在豆蔻酰基化位点和cTP位点的效应蛋白, 可进行细胞膜和叶绿体双重定位, 抑制细胞膜与叶绿体途径所传递的抗病信号。在面临这种抗病信号被病原菌“劫持”的风险时, 植物细胞膜定位的CPK16蛋白会扩大抗病信号, 并将其由细胞膜传递到叶绿体, 通过“逆行信号传递”启动细胞核介导的下游抗病反应(Medina-Puche et al., 2020)。该研究发现了一条重要的植物基础抗病信号传递途径, 完善了相关领域的基础理论, 为农作物抗病品种选育和抗病方法探究提供了新思路。

4.1.3 植物干细胞调节因子WUSCHEL与抗病毒机制

植物病毒病严重危害农业生产, 目前普遍采用茎尖脱毒技术进行病毒病的防治(Morel and Martin, 1952)。但是, 对植物茎尖如何避免病毒侵染还知之甚少。赵忠研究组发现受黄瓜花叶病毒(Cucumber Mosaic Virus, CMV)侵染的拟南芥茎尖分生组织中, 病毒只局限于干细胞调节因子WUS区域的下部, 不能侵染干细胞及其周边细胞。通过分析WUS突变体及野生型中WUS的异位表达和WUSCHEL蛋白的降解, 及正反向调节WUS内源蛋白含量的变化, 证实WUS的表达对抑制病毒侵染起关键作用。研究发现SAM甲基转移酶(7S-adenosyl-L-methionine-dependent methyltransferase, MTase)参与25S核糖体RNA的m5C甲基化, 而WUS通过抑制MTase的甲基转移酶活性, 打破核糖体结构的稳定性, 从而抑制RNA的合成, 切断病毒在寄主细胞中的繁殖。进一步研究证实, WUS对多种植物病毒具有同样的抑制作用(Wu et al., 2020b)。《植物学报》发表专文点评, 认为该研究揭示了植物体的一种保守且广谱抗病毒策略, 具有重要的理论意义和应用价值(杜斐和焦雨铃, 2020)。

4.1.4 小麦赤霉病主效抗性基因Fhb7

小麦赤霉病(fusarium head blight)不仅造成小麦产量降低, 而且受侵染小麦的籽粒会积累环氧倍半萜类毒素(DON), 威胁人类和牲畜健康(Singh et al., 2016)。孔令让研究组从小麦近缘种长穗偃麦草中克隆了主效抗赤霉病基因Fhb7, 证明Fhb7基因编码1个谷胱甘肽还原酶, 该酶可打开DON等单端孢霉烯族类毒素的环氧基团, 形成谷胱甘肽加合物, 达到解毒效果; 并发现单子叶植物共生真菌中存在与Fhb7相似

性极高的同源基因, 推测该基因可能通过基因水平转移(horizontal gene transfer)由共生真菌整合到长穗偃麦草基因组。将*Fhb7*转育到多个小麦栽培品种中, 发现该基因对产量没有明显的负面影响(Wang et al., 2020b)。《植物学报》发表专文点评, 认为该研究揭示了作物抗病演化中的全新机制, 对更好地利用长穗偃麦草丰富的基因资源有重要意义(周俭民, 2020)。

4.2 非生物胁迫

4.2.1 植物siRNA介导的环境胁迫适应性

小干扰RNA是植物中重要的基因调控分子, 能够通过剪切转录本、抑制蛋白质翻译和引起DNA甲基化形成高效的基因沉默。由于内源基因产生的22 nt小干扰RNA含量较少, 其在生长发育和胁迫响应中的功能一直不甚清楚。郭红卫研究组前期研究表明, RNA降解途径抑制了编码基因产生内源小干扰RNA (Zhang et al., 2015)。他们近期发现, 在某些RNA降解因子和DCL4的双突变体中, DCL2可以产生大量的内源基因编码区小干扰RNA, 长度为22 nt。除了靶基因剪切, 这些22 nt小干扰RNA还可通过明显的蛋白质翻译抑制造成基因沉默。在缺氮、ABA处理和盐胁迫条件下, 植物中22 nt小干扰RNA均会被诱导, 通过以上2种基因沉默机制调控基因的表达和蛋白质翻译, 使植物能够高效应对胁迫, 增强对环境胁迫的适应性(Wu et al., 2020a)。《植物学报》发表专文点评, 认为该研究发现的机制能够协调和平衡生长发育与胁迫响应, 在植物对逆境的适应中发挥重要作用(武亮和戚益军, 2020)。

4.2.2 BIN2调节植物盐胁迫响应与生长恢复的机制

土壤盐渍化对植物生长和农作物产量会造成不利影响。降雨或灌溉后, 土壤盐渍化程度降低, 植物会从盐胁迫响应阶段转换至快速生长恢复阶段, 但目前这一转换过程的调控机制尚不清楚。近期, 郭岩研究组揭示了以BIN2 (brassinosteroid insensitive 2)为代表的GSK3 (glycogen synthase kinase 3)类蛋白激酶协调盐胁迫响应和生长恢复的机制。钙信号依赖的SOS (salt overly sensitive)途径是植物中经典的抗盐途径, 可被盐胁迫特异地激活(Yang and Guo, 2018)。植物受盐胁迫时, BIN2从细胞质膜解离至细胞质, 减少BIN2对蛋白激酶SOS2的抑制作用, 进而激活盐胁迫

响应; 增强BIN2对转录因子BZR1 (brassinazole resistant 1)和BES1 (BRI1-EMS-suppressor 1)的抑制作用, 从而抑制植物的生长。盐胁迫退去的恢复阶段, 特异的钙信号使钙结合蛋白SOS3和SCaBP8 (SOS3-like calcium-binding protein 8)促进BIN2在细胞质膜上定位, 并增强BIN2对SOS2的抑制作用, 进而抑制盐胁迫响应; 而BZR1和BES1的转录活性得以释放, 从而促进植物快速恢复生长(Li et al., 2020)。该研究揭示了BIN2对植物盐胁迫响应与生长恢复的调控机制, 为改良农作物的抗盐性提供了理论依据。

5 植物系统进化

5.1 分子进化、比较基因组学和进化发育生物学

5.1.1 从藻类到陆生植物的演化

经典的分类系统将轮藻类归类于绿藻中, 认为绿藻和陆生植物拥有一个最近共同祖先。而现在比较基因组学分析结果表明, 轮藻类与陆生植物拥有一个共同的祖先(Nishiyama et al., 2018; Cheng et al., 2019), 这两大类植物统称为链型植物, 绿藻类则是链型植物的姐妹群。轮藻和陆生植物的共同祖先如何演化出一支繁盛的陆生植物, 这是人们非常关注的科学问题。刘欢研究组与合作者对来自德国科隆大学藻种中心的2个轮藻类物种*Mesostigma viride*和*Chlorokybus atmophyticus*进行了基因组测序和比较基因组学研究, 证实了这2个物种代表了链形植物最早分化出的分支, 并从其基因组中找到很多遗传和代谢方面的改变, 如响应陆地逆境的新转录因子、与植物纤维素合成相关的酶类和1种与陆生植物相同的光敏色素(Wang et al., 2020d)。该研究弥补了藻类到陆生植物演化过程中一个重要的环节, 对认识整个陆生植物起源具有重要的理论意义。

5.1.2 早期陆地植物角苔的登陆适应机制

苔藓植物是陆地植物早期分化的类群, 代表了从水生到陆生的过渡类型, 包括苔类、藓类和角苔类三大分支。其中, 角苔植物以其难解的系统位置及独特的形态和生活习性备受关注, 同时它也是苔藓植物中唯一未完整解析基因组的类群, 对研究陆地植物的早期演化尤为关键。陈之端研究组与合作者发布了芽胞角苔

(*Anthoceros angustus*)的高质量基因组,通过系统发生基因组学分析进一步确定了苔藓植物的单系性且支持角苔类位于苔藓类分支的最基部,并检测到角苔未发生全基因组重复事件,其低冗余的基因组与简单的形态结构相匹配,而与陆地干旱和紫外线等环境胁迫响应相关的基因家族则发生了扩张。此外,还检测出角苔中来自细菌和真菌的水平转移基因与胁迫响应和代谢通路相关,推断从土壤细菌和真菌中“借”基因可能是早期植物登陆和适应陆地环境的“通用”手段(Zhang et al., 2020a)。该研究从基因组层面解析了角苔的特性,揭示了其适应陆地生活的分子机制,为研究早期陆地植物进化和植物登陆适应机制提供了重要参考。

5.1.3 芡实和金鱼藻基因组

被子植物早期的快速演化一直是人们关注的重点。在被子植物演化系统中,睡莲目是仅次于无油樟目的基部类群。无油樟和睡莲的基因组已被解析(Albert et al., 2013; Zhang et al., 2020b),但早期被子植物类群之间的系统发生关系还存在争议。睡莲目中还包含人们熟知的芡实(*Euryale ferox*);金鱼藻目是真双子叶植物的姐妹群,代表物种为金鱼藻(*Ceratophyllum demersum*)。刘建全研究组与合作者对具有重要系统发生地位的芡实和金鱼藻进行了基因组序列分析和比较,发现被子植物的5个主要演化分支(睡莲类、木兰类、单子叶植物、金鱼藻和真双子叶植物)在演化早期均经历了独立的多倍化事件。此外,他们还发现,不完全谱系分选可能是引起早期被子植物主要分支之间在基因树、核基因组或叶绿体基因组系统发生树不一致的主要原因之一(Yang et al., 2020b)。该研究还为揭示水生被子植物演化历史提供了很好的参考。

5.1.4 陆地棉亚基因组起源

棉花为锦葵科棉属(*Gossypium*)植物,是全球重要的经济作物。棉花有多个物种,如二倍体的亚洲棉(A2基因组)和非洲棉(A1基因组),以及四倍体的陆地棉(AD1基因组)和海岛棉。陆地棉是全球产量最高、种植面积最广的栽培种,其演化及纤维发育机制一直备受关注。朱玉贤研究组与合作者对雷蒙德氏棉(D基因组)和亚洲棉等物种的基因组进行了测序和比较分析(Wang et al., 2012; Li et al., 2014)。近期朱玉贤研究

组又获得了高精度的非洲棉基因组,通过与亚洲棉和陆地棉基因组进行比较分析,发现陆地棉A亚基因组来源于已灭绝的非洲棉和亚洲棉的共同祖先基因组A0,推断出陆地棉、非洲棉、亚洲棉A基因组与祖先供体基因组A0的分化时间,解决了陆地棉A亚基因组起源的争议(Huang et al., 2020)。该研究还将对棉花育种产生重要的推进作用。

5.1.5 小麦适应性演化历史

普通小麦(*Triticum aestivum* ssp. *aestivum*)是小麦属和粗山羊草属(*Aegilops*)物种经2轮自然杂交和染色体多倍化形成的物种(Mayer et al., 2014),并在人工驯化和培育下扩散到全世界。普通小麦基因组中重要农艺性状的演化规律与小麦的驯化和遗传育种密切相关,是人们关注的重点之一。鲁非研究组与焦雨铃研究组合作对小麦属和粗山羊草属的25个普通小麦近缘种和亚种进行了全基因组测序,构建了小麦属全基因组遗传变异图谱。他们发现,小麦近缘种为小麦基因组贡献了4%–32%基因成分,极大丰富了小麦的遗传多样性。不同倍性、不同地域小麦属品种在长期人工选择过程中产生了趋同演化的特征,部分同源基因反复经历了独立的人工选择,成为小麦在不同环境下保持重要农艺性状及产量稳定的关键(Zhou et al., 2020c)。该研究为加速小麦和其它作物的遗传改良提供了新思路。

5.2 系统发生与生物地理学

5.2.1 早期文明交流的草原之路新证据

早期农作物的跨欧亚大陆交流是旧大陆农业文明物质水平和文化技术快速发展的关键驱动力,其传播时间和方式一直备受关注。小麦和青稞通过何种途径传入中国尚不清楚。李小强研究组及其合作者通过炭化植物种子、木炭、花粉和动物遗存等考古记录及年代学的综合研究,将中国境内已知最古老的驯化普通小麦和青稞年龄定格在5 200年前,推断普通小麦和青稞约在5 500年前到达中亚天山西麓,由中亚的早期农牧人群带入阿尔泰山地区形成通天洞遗址的普通小麦与青稞农业,随后通过草原通道向东传播到中国北方黄河流域、河西走廊及青藏高原北部地区。这与中晚全新世全球气候变冷的时期一致,反映了北亚早期

草原人群向周边地区扩散对气候变化的响应(Zhou et al., 2020b)。该研究为西亚小麦/大麦农业向东传播以及东西方文明交流的草原通道提供了最早期的证据, 增进了人们对跨欧亚大陆文明交流历史的认识。

5.2.2 世界第三极高寒植物多样性形成历史

高寒生物区是地球上海拔最高的陆地生态系统, 理解其适应极端生存环境的生物多样性演化历史不仅有助于预测全球气候变化对生物多样性的影响, 也对认识高山地形地貌的形成具有重要意义。青藏高原及周边喜马拉雅和横断山作为世界第三极, 是高寒生物多样性的热点地区, 而此前的研究对于该区域生物多样性的形成时间长期存在争议。星耀武研究组选取横断山及其邻近高寒生物区多样性较高的18个被子植物类群共3 798种植物, 分别计算得到横断山、喜马拉雅和青藏高原高寒生物区的就地演化速率、迁移速率以及多样性随时间的积累。研究结果表明, 横断山高寒植物多样性的积累始于早渐新世, 是世界上已知起源最早的高寒生物区, 并且经历了2个时期的就地演化速率加快, 是高寒物种起源和分化的摇篮及喜马拉雅和青藏高原多样性的主要来源(Ding et al., 2020)。该研究解析了青藏高原及周边喜马拉雅和横断山区高寒植物多样性的演化过程, 建立了一个新的整合地理分布区和生物区演化的生物地理模型, 为研究特定生物区多样化的起源与演化提供了借鉴。

5.2.3 榕树和榕小蜂协同多样性

榕属植物是热带雨林的关键类群, 具有极高的物种多样性和专性传粉关系, 在生态和进化方面均具有重要的研究价值(Zhang et al., 2020c; Wang et al., 2021)。陈进研究组与合作者基于榕树-榕小蜂的精细基因组图谱构建、多组学测序和生理验证, 揭示了榕树的气生根形成与光诱导的生长素合成和运输能力提升的分子通路相关, 发现性染色体和雄性特异基因(*FhAG2*)是决定叶榕性别的关键因素, 榕树-榕小蜂在形态匹配和信号通讯生理上协同适应相关的基因是双方协同多样化的重要选择目标基因; 并在基因组水平上构建了榕树系统发生树(Zhang et al., 2020c)。该研究为认识植物气生根发育、性别决定及动植物协同多样化的分子机制提供了新知识。

致谢 本刊编辑部在资料收集、统计分析和文字编辑中有重要贡献, 特此致谢!

顾红雅 (北京大学)
左建儒 (中国科学院遗传与发育生物学研究所)
漆小泉 (中国科学院植物研究所)
杨淑华 (中国农业大学)
陈之端 (中国科学院植物研究所)
钱 前 (中国农业科学院作物科学研究所)
林荣呈 (中国科学院植物研究所)
王 雷 (中国科学院植物研究所)
萧浪涛 (湖南农业大学)
王小菁 (华南师范大学)
陈 凡 (中国科学院遗传与发育生物学研究所)
姜里文 (香港中文大学)
白永飞 (中国科学院植物研究所)
种 康 (中国科学院植物研究所)
王 台 (中国科学院植物研究所)

参考文献

- 杜斐, 焦雨铃 (2020). WUSCHEL介导的固有免疫: 植物干细胞抵御病毒侵害的新机制. 植物学报 **55**, 537–540.
- 韩美玲, 谭茹姣, 晁代印 (2020). “绿色革命”新进展: 赤霉素与氮营养双重调控的表现修饰助力水稻高产高效育种. 植物学报 **55**, 5–8.
- 武亮, 戚益军 (2020). 小RNA, 大本领: 22 nt siRNAs在植物适应逆境中的重要作用. 植物学报 **55**, 270–273.
- 姚瑞枫, 谢道昕 (2020). 独脚金内酯信号途径的新发现——抑制子也是转录因子. 植物学报 **55**, 397–402.
- 周俭民 (2020). 小麦抗赤霉病利器——他山之石. 植物学报 **55**, 123–125.
- 祝光涛, 黄三文 (2020). 360度群体遗传变异扫描——大豆泛基因组研究. 植物学报 **55**, 403–406.
- Al-Babili S, Bouwmeester HJ (2015). Strigolactones, a novel carotenoid-derived plant hormone. *Annu Rev Plant Biol* **66**, 161–186.
- Albert VA, Barbazuk WB, dePamphilis CW, Der JP, Leebens-Mack J, Ma H, Palmer JD, Rounsley S, Sankoff D, Schuster SC, Soltis DE, Soltis PS, Wessler SR, Wing RA, Albert VA, Ammiraju JSS, Barbazuk

- WB, Chamala S, Chanderbali AS, DePamphilis CW, Der JP, Determann R, Leebens-Mack J, Ma H, Ralph P, Rounsley S, Schuster SC, Soltis DE, Soltis PS, Talag J, Tomsho L, Walts B, Wanke S, Wing RA, Albert VA, Barbazuk WB, Chamala S, Chanderbali AS, Chang TH, Determann R, Lan TY, Soltis DE, Soltis PS, Arikrit S, Axtell MJ, Ayyampalayam S, Barbazuk WB, Burnette JM, Chamala S, De Paoli E, Depamphilis CW, Der JP, Estill JC, Farrell NP, Harkess A, Jiao YN, Leebens-Mack J, Liu K, Mei WB, Meyers BC, Shahid S, Wafula E, Walts B, Wessler SR, Zhai JX, Zhang XY, Albert VA, Carretero-Paulet L, Depamphilis CW, Der JP, Jiao YN, Leebens-Mack J, Lyons E, Sankoff D, Tang HB, Wafula E, Zheng CF, Albert VA, Altman NS, Barbazuk WB, Carretero-Paulet L, Depamphilis CW, Der JP, Estill JC, Jiao YN, Leebens-Mack J, Liu K, Mei WB, Wafula E, Altman NS, Arikrit S, Axtell MJ, Chamala S, Chanderbali AS, Chen F, Chen JQ, Chiang V, De Paoli E, dePamphilis CW, Der JP, Determann R, Fogliani B, Guo CC, Harholt J, Harkess A, Job C, Job D, Kim S, Kong HZ, Leebens-Mack J, Li GL, Li L, Liu J, Ma H, Meyers BC, Park J, Qi XS, Rajjou L, Burtet-Sarramegna V, Sederoff R, Shahid S, Soltis DE, Soltis PS, Sun YH, Ulvskov P, Villegente M, Xue JY, Yeh TF, Yu XX, Zhai JX, Acosta JJ, Albert VA, Barbazuk WB, Bruenn RA, Chamala S, de Kochko A, de Pamphilis CW, Der JP, Herrera-Estrella LR, Ibarra-Laclette E, Kirst M, Leebens-Mack J, Pissis SP, Poncet V, Schuster SC, Soltis DE, Soltis PS, Tomsho L (2013). The *Amborella* genome and the evolution of flowering plants. *Science* **342**, 1241089.
- Anand P, Stamler JS (2012). Enzymatic mechanisms regulating protein S-nitrosylation: implications in health and disease. *J Mol Med (Berl)* **90**, 233–244.
- Chan KX, Phua SY, Crisp P, McQuinn R, Pogson BJ (2016). Learning the languages of the chloroplast: retrograde signaling and beyond. *Annu Rev Plant Biol* **67**, 25–53.
- Chen JJ, Ding JH, Ouyang YD, Du HY, Yang JY, Cheng K, Zhao J, Qiu SQ, Zhang XL, Yao JL, Liu KD, Wang L, Xu CG, Li XH, Xue YB, Xia M, Ji Q, Lu JF, Xu ML, Zhang QF (2008). A triallelic system of S5 is a major regulator of the reproductive barrier and compatibility of *indica-japonica* hybrids in rice. *Proc Natl Acad Sci USA* **105**, 11436–11441.
- Chen JH, Wu HJ, Xu CH, Liu XC, Huang ZH, Chang SH, Wang WD, Han GY, Kuang TY, Shen JR, Zhang X (2020a). Architecture of the photosynthetic complex from a green sulfur bacterium. *Science* **370**, eabb6350.
- Chen K, Li GJ, Bressan RA, Song CP, Zhu JK, Zhao Y (2020b). Abscisic acid dynamics, signaling, and functions in plants. *J Integr Plant Biol* **62**, 25–54.
- Chen LC, Wu R, Feng J, Feng TP, Wang C, Hu JL, Zhan N, Li YS, Ma XH, Ren B, Zhang J, Song CP, Li JY, Zhou JM, Zuo JR (2020c). Transnitrosylation mediated by the non-canonical catalase ROG1 regulates nitric oxide signaling in plants. *Dev Cell* **53**, 444–457.
- Cheng SF, Xian WF, Fu Y, Marin B, Keller J, Wu T, Sun WJ, Li XL, Xu Y, Zhang Y, Wittek S, Reder T, Günther G, Gontcharov A, Wang SB, Li LZ, Liu X, Wang J, Yang HM, Xu X, Delaux PM, Melkonian B, Wong GKS, Melkonian M (2019). Genomes of subaerial Zygnematophyceae provide insights into land plant evolution. *Cell* **179**, 1057–1067.
- Diao XM, Schnable J, Bennetzen JL, Li JY (2014). Initiation of setaria as a model plant. *Front Agr Sci Eng* **1**, 16–20.
- Ding WN, Ree RH, Spicer RA, Xing YW (2020). Ancient orogenic and monsoon-driven assembly of the world's richest temperate alpine flora. *Science* **369**, 578–581.
- Evenson RE, Gollin D (2003). Assessing the impact of the green revolution, 1960 to 2000. *Science* **300**, 758–762.
- Feng J, Chen LC, Zuo JR (2019). Protein S-nitrosylation in plants: current progresses and challenges. *J Integr Plant Biol* **61**, 1206–1223.
- Hauska G, Schoedl T, Remigy H, Tsiotis G (2001). The reaction center of green sulfur bacteria. *Biochim Biophys Acta Bioenerg* **1507**, 260–277.
- Huang G, Wu ZG, Percy RG, Bai MZ, Li Y, Frelichowski JE, Hu J, Wang K, Yu JZ, Zhu YX (2020). Genome sequence of *Gossypium herbaceum* and genome updates of *Gossypium arboreum* and *Gossypium hirsutum* provide insights into cotton A-genome evolution. *Nat Genet* **52**, 516–524.
- Jiang L, Liu X, Xiong GS, Liu HH, Chen FL, Wang L, Meng XB, Liu GF, Yu H, Yuan YD, Yi W, Zhao LH, Ma HL, He YZ, Wu ZS, Melcher K, Qian Q, Xu HE, Wang YH, Li JY (2013). DWARF 53 acts as a repressor of strigolactone signaling in rice. *Nature* **504**, 401–405.
- Jiao YP, Zhao HN, Ren LH, Song WB, Zeng B, Guo JJ, Wang BB, Liu ZP, Chen J, Li W, Zhang M, Xie SJ, Lai JS (2012). Genome-wide genetic changes during modern

- breeding of maize. *Nat Genet* **44**, 812–815.
- Jiao YL, Lau OS, Deng XW** (2007). Light-regulated transcriptional networks in higher plants. *Nat Rev Genet* **8**, 217–230.
- Jones JDG, Dangl JL** (2006). The plant immune system. *Nature* **444**, 323–329.
- Khush GS** (1999). Green revolution: preparing for the 21st century. *Genome* **42**, 646–655.
- Lee DW, Lee J, Hwang I** (2017). Sorting of nuclear-encoded chloroplast membrane proteins. *Curr Opin Plant Biol* **40**, 1–7.
- Li FG, Fan GY, Wang KB, Sun FM, Yuan YL, Song GL, Li Q, Ma ZY, Lu CR, Zou CS, Chen WB, Liang XM, Shang HH, Liu WQ, Shi CC, Xiao GH, Gou CY, Ye WW, Xu X, Zhang XY, Wei HL, Li ZF, Zhang GY, Wang JY, Liu K, Kohel RJ, Percy RG, Yu JZ, Zhu YX, Wang J, Yu SX** (2014). Genome sequence of the cultivated cotton *Gossypium arboreum*. *Nat Genet* **46**, 567–572.
- Li JF, Zhou HP, Zhang Y, Li Z, Yang YQ, Guo Y** (2020). The GSK3-like kinase BIN2 is a molecular switch between the salt stress response and growth recovery in *Arabidopsis thaliana*. *Dev Cell* **55**, 367–380.
- Li S, Tian YH, Wu K, Ye YF, Yu JP, Zhang JQ, Liu Q, Hu MY, Li H, Tong YP, Harberd NP, Fu XD** (2018). Modulating plant growth-metabolism coordination for sustainable agriculture. *Nature* **560**, 595–600.
- Liang T, Mei SL, Shi C, Yang Y, Peng Y, Ma LB, Wang F, Li X, Huang X, Yin YH, Liu HT** (2018). UVR8 interacts with BES1 and BIM1 to regulate transcription and photomorphogenesis in *Arabidopsis*. *Dev Cell* **44**, 512–523.
- Liu YC, Du HL, Li PC, Shen YT, Peng H, Liu SL, Zhou GA, Zhang HK, Liu Z, Shi M, Huang XH, Li Y, Zhang M, Wang Z, Zhu BG, Han B, Liang CZ, Tian ZX** (2020). Pan-genome of wild and cultivated soybeans. *Cell* **182**, 162–176.
- Lu SJ, Dong LD, Fang C, Liu SL, Kong LP, Cheng Q, Chen LY, Su T, Nan HY, Zhang D, Zhang L, Wang ZJ, Yang YQ, Yu DY, Liu XL, Yang QY, Lin XY, Tang Y, Zhao XH, Yang XQ, Tian CG, Xie QG, Li X, Yuan XH, Tian ZX, Liu BH, Weller JL, Kong FJ** (2020). Stepwise selection on homeologous *PRR* genes controlling flowering and maturity during soybean domestication. *Nat Genet* **52**, 428–436.
- Ma SC, Lapin D, Liu L, Sun Y, Song W, Zhang XX, Logemann E, Yu DL, Wang J, Jirschitzka J, Han ZF, Schulze-Lefert P, Parker JE, Chai JJ** (2020). Direct pathogen-induced assembly of an NLR immune receptor complex to form a holoenzyme. *Science* **370**, eabe3069.
- Maekawa T, Kufer TA, Schulze-Lefert P** (2011). NLR functions in plant and animal immune systems: so far and yet so close. *Nat Immunol* **12**, 817–826.
- Mayer KFX, Rogers J, Doležel J, Pozniak C, Eversole K, Feuillet C, Gill B, Friebe B, Lukaszewski AJ, Sourdille P, Endo TR, Dolezel J, Kubaláková M, Cíhalíková J, Dubská Z, Vrána J, Sperková R, Simková H, Febrer M, Clissold L, McLay K, Singh K, Chhuneja P, Singh NK, Khurana J, Akhunov E, Choulet F, Alberti A, Barbe V, Wincker P, Kanamori H, Kobayashi F, Itoh T, Matsumoto T, Sakai H, Tanaka T, Wu JZ, Ogihara Y, Handa H, Maclachlan PR, Sharpe A, Klassen D, Edwards D, Batley J, Olsen OA, Sandve SR, Lien S, Steuernagel B, Wulff B, Caccamo M, Ayling S, Ramirez-Gonzalez RH, Clavijo BJ, Wright J, Pfeifer M, Spannagl M, Martis MM, Mascher M, Chapman J, Poland JA, Scholz U, Barry K, Waugh R, Rokhsar DS, Muehlbauer GJ, Stein N, Gundlach H, Zytnicki M, Jamilloux V, Quesneville H, Wicker T, Faccioli P, Colaiacovo M, Stanca AM, Budak H, Cattivelli L, Glover N, Pingault L, Paux E, Appels R, Bellgard M, Chapman B, Nussbaumer T, Bader KC, Rimbart H, Wang SC, Knox R, Kilian A, Alaux M, Alfama F, Couderc L, Guilhot N, Viseux C, Loaec M, Keller B, Praud S** (2014). A chromosome-based draft sequence of the hexaploid bread wheat (*Triticum aestivum*) genome. *Science* **345**, 1251788.
- Medina-Puche L, Tan H, Dogra V, Wu MS, Rosas-Diaz T, Wang LP, Ding X, Zhang D, Fu X, Kim C, Lozano-Duran R** (2020). A defense pathway linking plasma membrane and chloroplasts and Coopted by pathogens. *Cell* **182**, 1109–1124.
- Mi JM, Li GW, Xu CH, Yang JY, Yu HH, Wang GW, Li XH, Xiao JH, Song HZ, Zhang QF, Ouyang YD** (2020). Artificial selection in domestication and breeding prevents speciation in rice. *Mol Plant* **13**, 650–657.
- Morel G, Martin C** (1952). Cure of dahlias attacked by a virus disease. *CR Hebd Seances Acad Sci* **235**, 1324–1325.
- Nishiyama T, Sakayama H, de Vries J, Buschmann H, Saint-Marcoux D, Ullrich KK, Haas FB, Vanderstraeten L, Becker D, Lang D, Vosolsobě S, Rombauts S, Wilhelmsson PKI, Janitza P, Kern R, Heyl A, Rumpler F, Villalobos LIAC, Clay JM, Skokan R, Toyoda A,**

- Suzuki Y, Kagoshima H, Schijlen E, Tajeshwar N, Catarino B, Hetherington AJ, Saltykova A, Bonnot C, Breuninger H, Symeonidi A, Radhakrishnan GV, Van Nieuwerburgh F, Deforce D, Chang C, Karol KG, Hedrich R, Ulvskov P, Glöckner G, Delwiche CF, Petrášek J, Van de Peer Y, Friml J, Beilby M, Dolan L, Kohara Y, Sugano S, Fujiyama A, Delaux PM, Quint M, Theißen G, Hagemann M, Harholt J, Dunand C, Zachgo S, Langdale J, Maumus F, Van Der Straeten D, Gould SB, Rensing SA (2018). The *Chara* genome: secondary complexity and implications for plant terrestrialization. *Cell* **174**, 448–464.
- Ouyang M, Li XY, Zhang J, Feng PQ, Pu H, Kong LX, Bai ZC, Rong LW, Xu XM, Chi W, Wang Q, Chen F, Lu CM, Shen JR, Zhang LX (2020). Liquid-liquid phase transition drives intra-chloroplast cargo sorting. *Cell* **180**, 1144–1159.
- Ouyang YD, Li GW, Mi JM, Xu CH, Du HY, Zhang CJ, Xie WB, Li XH, Xiao JH, Song HZ, Zhang QF (2016). Origination and establishment of a trigenic reproductive isolation system in rice. *Mol Plant* **9**, 1542–1545.
- Pan WB, Lin BY, Yang XY, Liu LJ, Xia R, Li JG, Wu YR, Xie Q (2020). The UBC27-AIRP3 ubiquitination complex modulates ABA signaling by promoting the degradation of ABI1 in *Arabidopsis*. *Proc Natl Acad Sci USA* **117**, 27694–27702.
- Pham VN, Kathare PK, Huq E (2018). Phytochromes and phytochrome interacting factors. *Plant Physiol* **176**, 1025–1038.
- Potato Genome Sequencing Consortium (2011). Genome sequence and analysis of the tuber crop potato. *Nature* **475**, 189–195.
- Qi LJ, Liu S, Li C, Fu JY, Jing YJ, Cheng JK, Li H, Zhang D, Wang XJ, Dong XJ, Han R, Li BS, Zhang Y, Li Z, Terzaghi W, Song CP, Lin RC, Gong ZZ, Li JG (2020). PHYTOCHROME-INTERACTING FACTORS interact with the ABA receptors PYL8 and PYL9 to orchestrate ABA signaling in darkness. *Mol Plant* **13**, 414–430.
- Rosas-Diaz T, Zhang D, Fan PF, Wang LP, Ding X, Jiang YL, Jimenez-Gongora T, Medina-Puche L, Zhao XY, Feng ZY, Zhang GP, Liu XK, Bejarano ER, Tan L, Zhang H, Zhu JK, Xing WM, Faulkner C, Nagawa S, Lozano-Duran R (2018). A virus-targeted plant receptor-like kinase promotes cell-to-cell spread of RNAi. *Proc Natl Acad Sci USA* **115**, 1388–1393.
- Schmutz J, Cannon SB, Schlueter J, Ma JX, Mitros T, Nelson W, Hyten DL, Song QJ, Thelen JJ, Cheng JL, Xu D, Hellsten U, May GD, Yu Y, Sakurai T, Umezawa T, Bhattacharyya MK, Sandhu D, Valliyodan B, Lindquist E, Peto M, Grant D, Shu SQ, Goodstein D, Barry K, Futrell-Griggs M, Abernathy B, Du JC, Tian ZX, Zhu LC, Gill N, Joshi T, Libault M, Sethuraman A, Zhang XC, Shinozaki K, Nguyen HT, Wing RA, Cregan P, Specht J, Grimwood J, Rokhsar D, Stacey G, Shoemaker RC, Jackson SA (2010). Genome sequence of the palaeopolyploid soybean. *Nature* **463**, 178–183.
- Seth D, Hess DT, Hausladen A, Wang LW, Wang YJ, Stamler JS (2018). A multiplex enzymatic machinery for cellular protein S-nitrosylation. *Mol Cell* **69**, 451–464.
- Shen YT, Liu J, Geng HY, Zhang JX, Liu YC, Zhang HK, Xing SL, Du JC, Ma SS, Tian ZX (2018). *De novo* assembly of a Chinese soybean genome. *Sci China Life Sci* **61**, 871–884.
- Singh RP, Singh PK, Rutkoski J, Hodson DP, He XY, Jørgensen LN, Hovmøller MS, Huerta-Espino J (2016). Disease impact on wheat yield potential and prospects of genetic control. *Annu Rev Phytopathol* **54**, 303–322.
- Su YH, Zhou C, Li YJ, Yu Y, Tang LP, Zhang WJ, Yao WJ, Huang RF, Laux T, Zhang XS (2020). Integration of pluripotency pathways regulates stem cell maintenance in the *Arabidopsis* shoot meristem. *Proc Natl Acad Sci USA* **117**, 22561–22571.
- Wang KB, Wang ZW, Li FG, Ye WW, Wang JY, Song GL, Yue Z, Cong L, Shang HH, Zhu SL, Zou CS, Li Q, Yuan YL, Lu CR, Wei HL, Gou CY, Zheng ZQ, Yin Y, Zhang XY, Liu K, Wang B, Song C, Shi N, Kohel RJ, Percy RG, Yu JZ, Zhu YX, Wang J, Yu SX (2012). The draft genome of a diploid cotton *Gossypium raimondii*. *Nat Genet* **44**, 1098–1103.
- Wang JZ, Hu MJ, Wang J, Qi JF, Han ZF, Wang GX, Qi YJ, Wang HW, Zhou JM, Chai JJ (2019a). Reconstitution and structure of a plant NLR resistosome conferring immunity. *Science* **364**, eaav5870.
- Wang JZ, Wang J, Hu MJ, Wu S, Qi JF, Wang GX, Han ZF, Qi YJ, Gao N, Wang HW, Zhou JM, Chai JJ (2019b). Ligand-triggered allosteric ADP release primes a plant NLR complex. *Science* **364**, eaav5868.
- Wang BB, Lin ZC, Li X, Zhao YP, Zhao BB, Wu GX, Ma XJ, Wang H, Xie YR, Li QQ, Song GS, Kong DX, Zheng ZG, Wei HB, Shen RX, Wu H, Chen CX, Meng ZD, Wang TY, Li Y, Li XH, Chen YH, Lai JS, Hufford MB, Ross-Ibarra J, He H, Wang HY (2020a). Genome-wide selection and genetic improvement during modern maize

- breeding. *Nat Genet* **52**, 565–571.
- Wang HW, Sun SL, Ge WY, Zhao LF, Hou BQ, Wang K, Lyu ZF, Chen LY, Xu SS, Guo J, Li M, Su PS, Li XF, Wang GP, Bo CY, Fang XJ, Zhuang WW, Cheng XX, Wu JW, Dong LH, Chen WY, Li W, Xiao GL, Zhao JX, Hao YC, Xu Y, Gao Y, Liu WJ, Liu YH, Yin HY, Li JZ, Li X, Zhao Y, Wang XQ, Ni F, Ma X, Li AF, Xu SS, Bai GH, Nevo E, Gao CX, Ohm H, Kong LR (2020b). Horizontal gene transfer of *Fhb7* from fungus underlies *Fusarium* head blight resistance in wheat. *Science* **368**, eaba5435.
- Wang L, Wang B, Yu H, Guo HY, Lin T, Kou LQ, Wang AQ, Shao N, Ma HY, Xiong GS, Li XQ, Yang J, Chu JF, Li JY (2020c). Transcriptional regulation of strigolactone signaling in *Arabidopsis*. *Nature* **583**, 277–281.
- Wang SB, Li LZ, Li HY, Sahu SK, Wang HL, Xu Y, Xian WF, Song B, Liang HP, Cheng SF, Chang Y, Song Y, Cebi Z, Wittek S, Reder T, Peterson M, Yang HM, Wang J, Melkonian B, van de Peer Y, Xu X, Wong GKS, Melkonian M, Liu H, Liu X (2020d). Genomes of early-diverging streptophyte algae shed light on plant terrestrialization. *Nat Plants* **6**, 95–106.
- Wang G, Zhang XT, Herre EA, McKey D, Machado CA, Yu WB, Cannon CH, Arnold ML, Pereira RAS, Ming R, Liu YF, Wang YB, Ma DN, Chen J (2021). Genomic evidence of prevalent hybridization throughout the evolutionary history of the fig-wasp pollination mutualism. *Nat Commun* **12**, 718.
- Wu HH, Li BS, Iwakawa HO, Pan YJ, Tang XL, Ling-hu QY, Liu YL, Sheng SX, Feng L, Zhang H, Zhang XY, Tang ZH, Xia XL, Zhai JX, Guo HW (2020a). Plant 22 nt siRNAs mediate translational repression and stress adaptation. *Nature* **581**, 89–93.
- Wu HJ, Qu XY, Dong ZC, Luo LJ, Shao C, Forner J, Lohmann JU, Su M, Xu MC, Liu XB, Zhu L, Zeng J, Liu SM, Tian ZX, Zhao Z (2020b). WUSCHEL triggers innate antiviral immunity in plant stem cells. *Science* **370**, 227–231.
- Wu K, Wang SS, Song WZ, Zhang JQ, Wang Y, Liu Q, Yu JP, Ye YF, Li S, Chen JF, Zhao Y, Wang J, Wu XK, Wang MY, Zhang YJ, Liu BM, Wu YJ, Harberd NP, Fu XD (2020c). Enhanced sustainable green revolution yield via nitrogen-responsive chromatin modulation in rice. *Science* **367**, eaaz2046.
- Xie YR, Liu Y, Ma MD, Zhou Q, Zhao YP, Zhao BB, Wang BB, Wei HB, Wang HY (2020). *Arabidopsis* FHY3 and FAR1 integrate light and strigolactone signaling to regulate branching. *Nat Commun* **11**, 1955.
- Xie YR, Liu Y, Wang H, Ma XJ, Wang BB, Wu GX, Wang HY (2017). Phytochrome-interacting factors directly suppress *MIR156* expression to enhance shade-avoidance syndrome in *Arabidopsis*. *Nat Commun* **8**, 348.
- Yang JY, Zhao XB, Cheng K, Du HY, Ouyang YD, Chen JJ, Qiu SQ, Huang JY, Jiang YH, Jiang LW, Ding JH, Wang J, Xu CG, Li XH, Zhang QF (2012). A killer-protector system regulates both hybrid sterility and segregation distortion in rice. *Science* **337**, 1336–1340.
- Yang Y, Liang T, Zhang LB, Shao K, Gu XX, Shang RX, Shi N, Li X, Zhang P, Liu HT (2018). UVR8 interacts with WRKY36 to regulate HY5 transcription and hypocotyl elongation in *Arabidopsis*. *Nat Plants* **4**, 98–107.
- Yang YQ, Guo Y (2018). Elucidating the molecular mechanisms mediating plant salt-stress responses. *New Phytol* **217**, 523–539.
- Yang Y, Zhang LB, Chen P, Liang T, Li X, Liu HT (2020a). UV-B photoreceptor UVR8 interacts with MYB73/MYB77 to regulate auxin responses and lateral root development. *EMBO J* **39**, e101928.
- Yang YZ, Sun PC, Lv LK, Wang DL, Ru DF, Li Y, Ma T, Zhang L, Shen XX, Meng FB, Jiao BB, Shan LX, Liu M, Wang QF, Qin ZJ, Xi ZX, Wang XY, Davis CC, Liu JQ (2020b). Prickly waterlily and rigid hornwort genomes shed light on early angiosperm evolution. *Nat Plants* **6**, 215–222.
- Yang ZR, Zhang HS, Li XK, Shen HM, Gao JH, Hou SY, Zhang B, Mayes S, Bennett M, Ma JX, Wu CY, Sui Y, Han YH, Wang XC (2020c). A mini foxtail millet with an *Arabidopsis*-like life cycle as a C_4 model system. *Nat Plants* **6**, 1167–1178.
- Yu FF, Wu YR, Xie Q (2016). Ubiquitin-proteasome system in ABA signaling: from perception to action. *Mol Plant* **9**, 21–33.
- Zhang XY, Zhu Y, Liu XD, Hong XY, Xu Y, Zhu P, Shen Y, Wu HH, Ji YS, Wen X, Zhang C, Zhao Q, Wang YC, Lu J, Guo HW (2015). Suppression of endogenous gene silencing by bidirectional cytoplasmic RNA decay in *Arabidopsis*. *Science* **348**, 120–123.
- Zhang J, Fu XX, Li RQ, Zhao X, Liu Y, Li MH, Zwaenepoel A, Ma H, Goffinet B, Guan YL, Xue JY, Liao YY, Wang QF, Wang QH, Wang JY, Zhang GQ, Wang ZW, Jia Y, Wang MZ, Dong SS, Yang JF, Jiao YN, Guo YL, Kong HZ, Lu AM, Yang HM, Zhang SZ, Van de Peer Y, Liu ZJ,

- Chen ZD (2020a). The hornwort genome and early land plant evolution. *Nat Plants* 6, 107–118.
- Zhang LS, Chen F, Zhang XT, Li Z, Zhao YY, Lohaus R, Chang XJ, Dong W, Ho SYW, Liu X, Song AX, Chen JH, Guo WL, Wang ZJ, Zhuang YY, Wang HF, Chen XQ, Hu J, Liu YH, Qin Y, Wang K, Dong SS, Liu Y, Zhang SZ, Yu XX, Wu Q, Wang LS, Yan XQ, Jiao YN, Kong HZ, Zhou XF, Yu CW, Chen YC, Li F, Wang JH, Chen W, Chen XL, Jia QD, Zhang C, Jiang YF, Zhang WB, Liu GH, Fu JY, Chen F, Ma H, Van de Peer Y, Tang HB (2020b). The water lily genome and the early evolution of flowering plants. *Nature* 577, 79–84.
- Zhang XT, Wang G, Zhang SC, Chen S, Wang YB, Wen P, Ma XK, Shi Y, Qi R, Yang Y, Liao ZY, Lin J, Lin JS, Xu XM, Chen XQ, Xu XD, Deng F, Zhao LH, Lee YL, Wang R, Chen XY, Lin YR, Zhang JS, Tang HB, Chen J, Ming R (2020c). Genomes of the banyan tree and pollinator wasp provide insights into fig-wasp coevolution. *Cell* 183, 875–889.
- Zhou F, Lin QB, Zhu LH, Ren YL, Zhou KN, Shabek N, Wu FQ, Mao HB, Dong W, Gan L, Ma WW, Gao H, Chen J, Yang C, Wang D, Tan JJ, Zhang X, Guo XP, Wang JL, Jiang L, Liu X, Chen WQ, Chu JF, Yan CY, Ueno K, Ito S, Asami T, Cheng ZJ, Wang J, Lei CL, Zhai HQ, Wu CY, Wang HY, Zheng N, Wan JM (2013). D14-SCF^{D3}-dependent degradation of D53 regulates strigolactone signaling. *Nature* 504, 406–410.
- Zhou Q, Tang D, Huang W, Yang ZM, Zhang Y, Hamilton JP, Visser RGF, Bachem CWB, Buell CR, Zhang ZH, Zhang CZ, Huang SW (2020a). Haplotype-resolved genome analyses of a heterozygous diploid potato. *Nat Genet* 52, 1018–1023.
- Zhou XY, Yu JJ, Spengler RN, Shen H, Zhao KL, Ge JY, Bao YG, Liu JC, Yang QJ, Chen GH, Jia PW, Li XQ (2020b). 5,200-year-old cereal grains from the eastern Altai Mountains redate the *trans*-eurasian crop exchange. *Nat Plants* 6, 78–87.
- Zhou Y, Zhao XB, Li YW, Xu J, Bi AY, Kang LP, Xu DX, Chen HF, Wang Y, Wang YG, Liu SY, Jiao CZ, Lu HF, Wang J, Yin CB, Jiao YL, Lu F (2020c). *Triticum* population sequencing provides insights into wheat adaptation. *Nat Genet* 52, 1412–1422.

Achievements and Advances in the Plant Sciences Field in China in 2020

Hongya Gu¹, Jianru Zuo², Xiaoquan Qi³, Shuhua Yang⁴, Zhiduan Chen³, Qian Qian⁵
Rongcheng Lin³, Lei Wang³, Langtao Xiao⁶, Xiaojing Wang⁷, Fan Chen², Liwen Jiang⁸
Yongfei Bai³, Kang Chong^{3*}, Tai Wang^{3*}

¹School of Life Sciences, Peking University, Beijing 100871, China; ²Institute of Genetics and Developmental Biology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China; ³Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China; ⁴College of Biological Sciences, China Agricultural University, Beijing 100094, China; ⁵Institute of Crop Sciences, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081, China; ⁶College of Bioscience and Biotechnology, Hunan Agricultural University, Changsha 410128, China; ⁷College of Life Sciences, South China Normal University, Guangzhou 510631, China; ⁸The Chinese University of Hong Kong, Shatian, China

Abstract In 2020, the numbers of original research articles published by Chinese plant scientists in international multidisciplinary journals and mainstream plant science journals increased significantly compared with that in 2019, and important advances have been made in the fields of plant development, stress tolerance, crop biology, genomic phylogenetics and evolution. Among them, “Cloning, functional characterization and application in wheat breeding of the *Fhb7* resistant gene to *Fusarium* head blight”, and “A new mechanism to improve the nitrogen-utilization efficiency in crops” were selected as two of the “Top Ten Advances in Life Sciences in China” in 2020. Here we summarize the achievements of plant science research in China in 2020, and briefly introduce 30 representative important research advances, so as to help readers understand the developmental trend of plant sciences in China, and conduct their future research to meet the national needs.

Key words China, plant sciences, research advance, 2020

Gu HY, Zuo JR, Qi XQ, Yang SH, Chen ZD, Qian Q, Lin RC, Wang L, Xiao LT, Wang XJ, Chen F, Jiang LW, Bai YF, Chong K, Wang T (2021). Achievements and advances in the plant sciences field in China in 2020. *Chin Bull Bot* **56**, 119–133.

* Authors for correspondence. E-mail: twang@ibcas.ac.cn; chongk@ibcas.ac.cn

(责任编辑: 孙冬花)