

· 主编评述 ·

2021年中国植物科学重要研究进展

摘要 2021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相比2020年显著增加,在雌雄细胞识别与受精、干细胞命运决定、菌根共生、光合膜蛋白复合体、氮磷养分利用、先天免疫、作物从头驯化与基因组设计等方面取得了重要研究进展,“异源四倍体野生稻快速从头驯化”入选2021年度“中国生命科学十大进展”。该文总结了2021年度我国植物科学研究取得的成绩,简要介绍了30项重要进展,以帮助读者了解我国植物科学的发展态势,思考如何更好地将植物科学研究与国家重大需求有效衔接。

关键词 中国, 植物科学, 研究进展, 2021年

陈凡, 顾红雅, 漆小泉, 钱前, 左建儒, 杨淑华, 陈之端, 王雷, 林荣呈, 姜里文, 王小菁, 萧浪涛, 白永飞, 种康, 王台 (2022). 2021年中国植物科学重要研究进展. *植物学报* 57, 139–152.

据我刊不完全统计, 2021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161篇, 与去年(136篇)相比增长了18.4%, 而在 *Cell*、*Nature* 和 *Science* 三种期刊上发表论文24篇, 是去年(15篇)的1.6倍; 在 *Molecular 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638篇, 与去年(570篇)相比增长11.9%。近3年的统计数据显示, 2019年中国科学家在上述5种期刊发表的研究论文(Article)数占这些期刊总载文(Article)数的38.8%,

2021年则迅速增长至44.2%, 已连续3年(2019–2021年)位居世界第1(表1)(数据来源: Web of Science核心合集)(检索时间: 2022年3月24日)。

我国科学家2019–2021年在这5种主流期刊上发表论文所用实验材料的分析结果表明, 拟南芥仍然是目前主要的研究材料, 而以水稻、玉米和小麦为实验材料的研究分别约占24%、8%和6%(表2)。下一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, 经过专家无记名投票, 我们从2021年我国科学家在植物科学领域发表的数百篇论文中遴选出30项重要进展,

表1 2019–2021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, UK and France in the five major journals of plant science (MP, NP, PC, PP and PJ) from 2019 to 2021 (data sources: Web of Science)

| 国别 | 2019年 | | 2020年 | | 2021年 | |
|----|-------|-------|-------|-------|-------|-------|
| | 文章数量 | 占比(%) | 文章数量 | 占比(%) | 文章数量 | 占比(%) |
| 中国 | 445 | 38.8 | 588 | 43.8 | 638 | 44.2 |
| 美国 | 393 | 34.3 | 448 | 33.4 | 450 | 31.2 |
| 德国 | 224 | 19.5 | 226 | 16.8 | 236 | 16.3 |
| 英国 | 126 | 11.0 | 129 | 9.6 | 138 | 9.6 |
| 法国 | 117 | 10.2 | 111 | 8.3 | 112 | 7.8 |

文章数量按篇计算, 当1篇文章属于多个国家, 计入每个国家各1次, 分别被算入占比的数值, 因此占比之和大于100%。2019、2020和2021年, 5刊(MP、NP、PC、PP和PJ)的总载文(Article)量分别为1 146、1 342和1 444篇。

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 these five journals (MP, NP, PC, PP and PJ) was 1 146 in 2019, 1 342 in 2020 and 1 444 in 2021, respectively. MP: *Molecular Plant*; NP: *Nature Plants*; PC: *The Plant Cell*; PP: *Plant Physiology*; PJ: *The Plant Journal*

表2 2019–2021年中国植物科学家在MP、NP、PC、PP和PJ上发表以水稻、玉米、小麦和拟南芥为研究材料的文章(Article)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 2019 to 2021 using rice, maize, wheat and *Arabidopsis* as research materials (data sources: Web of Science)

| 研究材料 | 2019年 | | 2020年 | | 2021年 | |
|------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|
| | 文章数量 | 占比(%) | 文章数量 | 占比(%) | 文章数量 | 占比(%) |
| 水稻 | 98 | 22.3 | 122 | 22.1 | 132 | 23.6 |
| 玉米 | 52 | 11.8 | 57 | 10.3 | 46 | 8.2 |
| 小麦 | 24 | 5.5 | 25 | 4.5 | 31 | 5.5 |
| 拟南芥 | 265 | 60.4 | 349 | 63.1 | 350 | 62.6 |
| 总计 | 439 | | 553 | | 559 | |

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。

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 shown in Table 1.

并对其进行简要评述。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 小肽——受体激酶调控植物花粉与柱头识别的分子机理

开花植物的花粉萌发与受精受到雌性与雄性器官之间相互作用的精准调控。柱头与花粉的识别是雌性与雄性器官的第1次信息交流,可确保本种属的亲水性花粉水合与萌发,阻止远缘花粉和真菌孢子等萌发。李超研究组发现拟南芥雌蕊柱头的乳突细胞中存在活性氧的积累,授粉能够引起乳突细胞中活性氧水平降低。花粉的PCP-By小肽能够与柱头自分泌的RALF33小肽竞争性结合FER/ANJ,从而阻断柱头乳突细胞中活性氧的产生通路,导致活性氧水平下降,引起花粉水合速率加快(Liu et al., 2021)。该研究不仅揭示了柱头与花粉相互识别的分子机理,提示开花植物在进化上可能采用相似的策略以保证亲和花粉与柱头之间的识别,而且为克服杂交育种中的远缘杂交障碍提供了重要理论依据。《植物学报》发表专文点评,认为该研究是该领域多年来所期待的一项突破性进展,开启了花粉与柱头相互作用研究的新篇章(王伟和孙蒙祥, 2021)。

1.2 植物防止多精入卵的机制

植物受精过程中,精子数目远大于卵细胞数目,植物

是如何保证卵细胞只与1个精子成功融合,迄今仍不清楚。经过长期摸索,孙蒙祥研究组创建了一套独特的卵细胞分离技术,结合单细胞测序,他们构建了首个拟南芥卵细胞和受精卵转录组数据库(Zhao et al., 2019),从中鉴定到2个只在卵细胞特异表达的天冬氨酸蛋白酶ECS1和ECS2。研究发现,受精前,ECS1和ECS2主要分布在卵细胞内,在精细胞与卵细胞融合后,二者则迅速被分泌到卵细胞周围,降解其附属细胞(助细胞)分泌的花粉管吸引信号LURE,从而阻止多余花粉管进入胚囊,避免受精卵再度与精子融合(Yu et al., 2021b)。该研究表明卵细胞可以感知受精是否成功,只有在受精成功时才会释放ECS,从而阻止多余花粉管进入,回答了为什么在受精不成功的情况下花粉管仍可进入胚囊,而受精成功后又可迅速阻止多余精细胞进入胚囊的疑问。

1.3 生长素“酸性生长理论”的分子机制

生长素通过诱导细胞壁酸性化促进细胞伸长,从而调控植物的生长,即著名的“酸性生长理论”(Rayle and Cleland, 1970),但其分子机制一直未知。杨贞标研究组前期研究发现,细胞膜定位的TMK类受体激酶调控生长素信号转导(Xu et al., 2014)。基于此,他们利用免疫沉淀结合蛋白质谱的方法鉴定TMK的互作蛋白,发现TMK1与定位于细胞膜上的质子泵家族(H^+ -ATPase, AHAs)存在相互作用。生长素在短时间内诱导TMK结合AHA,磷酸化AHA蛋白C末端保守的苏氨酸位点,激活其质子泵活性,导致质子外排,质

外体酸化程度升高, 从而引起细胞壁酸性化和细胞伸长(Lin et al., 2021)。该研究为“酸性生长理论”提供了重要的证据支持, 并为探索生长素的作用机理提供了新线索。

1.4 植物营养与乙烯信号协作调控细胞生长

雷帕霉素靶蛋白(target of Rapamycin, TOR)是真核生物中一种高度保守的丝氨酸/苏氨酸蛋白激酶, 乙烯信号通路中的关键调控因子EIN2是TOR的1个新底物。经典的乙烯信号转导通路中, 乙烯信号解除了CTR1对EIN2第645和924位丝氨酸(S645/S924)的磷酸化, 激发EIN2蛋白发生切割, 导致EIN2的羧基端以截短蛋白的形式进入细胞核, 激活下游转录因子EIN3/EIL1 (Qiao et al., 2012)。熊延研究组发现, 与传统的乙烯信号激酶CTR1的作用模式不同, TOR可磷酸化EIN2的第657位苏氨酸(T657)但不促进EIN2蛋白切割, 而是促进其以完整蛋白的形式入核激活下游信号, 说明植物利用不同的蛋白激酶调控EIN2不同的位点磷酸化, 从而决定EIN2发挥特定的功能, EIN2可能作为能量信号和乙烯信号的整合节点发挥作用, 调控植物的生长发育(Fu et al., 2021)。该研究将营养代谢调控与乙烯信号联系起来, 揭示了植物营养信号调控细胞生长的作用机制, 为今后作物和果树生长调控研究提供了新思路。《植物学报》发表专文点评, 认为与经典Eth-CTR1信号通路介导的EIN2-C末端穿梭入核机制不同, 在TOR激酶活性被抑制的情况下, 全长的EIN2蛋白可进入细胞核, 暗示不同形式的EIN2蛋白入核可能执行不同的功能(温兴等, 2021)。

1.5 内源逆境信号调控植物干细胞命运决定

植物大部分器官均为胚后由顶端分生组织中的干细胞分裂分化而来。这种独特的胚后发育模式赋予了植物极强的发育可塑性, 以适应环境变化。但干细胞如何整合环境信号目前并不清楚。赵忠研究组通过建立茎顶端分生组织表达谱, 发现在正常生长条件下, 逆境信号在干细胞微环境中富集。大部分干细胞及微环境特异基因能响应多种胁迫与逆境激素。他们将这种正常条件下在干细胞微环境中富集的逆境相关信号定义为内源逆境信号(endogenous stress-related signal, ESS)。通过聚焦其中的主要信号乙烯, 发现乙

烯关键转录因子EIN3及其同源基因在干细胞微环境中直接激活AGL22的表达; 而AGL22通过直接抑制CLV1/CLV2, 维持干细胞重要调控基因WUS的表达。植物遭受外界逆境胁迫后, AGL22作为早期响应胁迫的中心转录因子, 一方面启动植物对逆境胁迫的响应, 另一方面阻断干细胞分化和推迟开花, 调控植物逆境条件下的可塑性发育, 平衡植物的发育和抗逆进程(Zeng et al., 2021)。该研究定义了调控干细胞命运的ESS, 建立了ESS整合内源和外源信号调控植物可塑性发育的理论框架。

1.6 巨型COPII被膜小泡和激素调节内膜运输

真核生物大部分膜蛋白和分泌蛋白在内膜系统的内质网中合成, 随后运输至高尔基体进行修饰, 该运输过程由COPII被膜小泡负责(Zeng et al., 2015)。负责COPII小泡形成过程第1步的小GTP酶蛋白(Sar1等COPII蛋白)在进化过程中衍生出多个并不完全功能冗余的同源基因(Chung et al., 2016)。体外囊泡形成系统(*in vitro vesicle reconstitution*)被广泛应用于哺乳动物及酵母研究, 通过该系统鉴定出大量与囊泡形成相关的功能蛋白, 加深了人们对囊泡运输途径的认识, 但该系统在植物中的研究尚未见报道。姜里文研究组在植物中建立了体外COPII囊泡重组系统, 并观察到体外形成的植物COPII被膜小泡形态, 解决了多年来对植物COPII囊泡存在与否的争议。利用该系统进一步研究发现, 在植物激素脱落酸的诱导和干旱逆境胁迫下, COPII小泡受Sar1同源蛋白AtSar1a精准调控, 形成比普通COPII小泡大2倍或以上的巨型囊泡, 并在该巨型囊泡中鉴定出若干逆境胁迫相关重要蛋白(Li et al., 2021)。该研究揭示了植物通过形成巨型囊泡应对激素诱导(或逆境胁迫反应)的新机制, 从基础科学的角度为抗逆作物的培育和筛选提供了新思路。

1.7 线粒体外膜TOM转位酶复合体组装的分子机制

线粒体作为真核细胞能量代谢的主要场所, 其蛋白多由细胞核基因编码, 在细胞质中翻译成蛋白质前体, 再通过线粒体转运复合体运输至各部位。其中线粒体外膜TOM转位酶复合体(the translocase of the outer mitochondrial membrane)负责运输大量蛋白质前体

进入线粒体(Wiedemann et al., 2003)。TOM由7个亚基组成, 包含核心通道 β 桶膜蛋白Tom40和6个单次 α 螺旋跨膜蛋白(调控蛋白Tom5、Tom6和Tom7及受体蛋白Tom20、Tom22和Tom70)。TOM的组装因瞬时性、多步骤和高动态研究难度巨大。Wiedemann和Pfanner (2017)研究表明, TOM组装需要线粒体外膜SAM复合物(the mitochondrial sorting and assembly machinery)协助, 但具体机制尚不清楚。为探索TOM转位酶复合体的组装机制, 殷平研究组通过哺乳动物细胞重组表达系统重构并精准控制组装过程, 利用单颗粒冷冻电镜技术解析了TOM组装过程的2个重要中间态的高分辨三维结构, 结合功能分析阐明了SAM复合物的组装以及释放TOM的分子机制。Tom40、Tom5和Tom6在SAM复合物的稳定下组装, Tom7促进组装好的Tom40/Tom5/Tom6脱离SAM复合物(Wang et al., 2021a)。该研究为线粒体疾病治疗和作物遗传改良奠定了理论基础, 并为阐明叶绿体蛋白的生物发生机制提供了新视角。

1.8 RNA聚合酶IV的三维结构及工作方式解析

高等动植物基因组具有较大比例的转座子和重复序列。陆生植物进化出复杂的RdDM (RNA-directed DNA methylation)途径沉默转座子, 维持基因组的稳定性(Zhang et al., 2018)。Pol IV和Pol V是该途径的核心成员, 二者在转座子区域进行转录, 招募DNA甲基化酶进行该区域DNA甲基化。Pol IV是植物细胞核编码的第4种RNA聚合酶, 与真核生物的Pol I、Pol II和Pol III相比, 其基因组转录区域、互作转录因子、工作方式和生理功能均有显著区别(Singh et al., 2019)。近30年来, Pol I、Pol II和Pol III的三维结构陆续得到解析, 然而Pol IV的三维结构和工作方式仍然未知, 限制了对Pol IV转录机制的探究。张余研究组与国内多家单位合作, 开发了植物低丰度超大蛋白复合物的纯化方法, 解析了Pol IV-RDR2蛋白复合物的三维结构, 发现Pol IV与RDR2两个RNA聚合酶稳定结合, 形成1个内部通道连接各自的催化中心。Pol IV以双链DNA为模板合成的单链RNA从该内部通道直接传递给RDR2, 随后RDR2以该单链RNA为模板合成双链RNA。据此, 他们提出了Pol IV-RDR2复合物“Backtracking-triggered RNA channeling”的新颖工作模式(Huang et al., 2021)。该研究成功解析了真

核生物第4个RNA聚合酶的结构, 及Pol IV-RDR2双链RNA聚合酶复合物的独特构造和协同工作方式, 揭示了植物RdDM途径中双链RNA合成的工作机理。

1.9 拟南芥Dicer家族蛋白DCL3切割产生小RNA

在植物特有RNA指导的DNA甲基化途径中, Dicer家族酶DCL3 (Dicer Like 3)将Pol IV和RDR2产生的前体siRNA切割至24 nt, 装载入下游的AGO4中, 进一步与Pol V转录的长链非编码RNA互作, 介导下游的DNA甲基化(Matzke and Moshier, 2014)。作为植物体内含量最丰富的小RNA, 24 nt siRNA在植物抗病毒、环境适应和遗传稳定性调控等生物学过程中发挥重要作用(Matzke and Moshier, 2014)。杜嘉木研究组以植物中特异产生的24 nt siRNA的DCL3为对象, 结合结构、生化以及基因组RNA测序等手段, 揭示了DCL3对底物前体siRNA5'端磷酸化的偏好性、5'端碱基的选择及3'端突出的识别机制, 阐释了DCL3高效活性切割、长度测量和动态切割的完整作用机理, 从分子层面系统分析了植物Dicer的功能原理(Wang et al., 2021b)。该研究为理解小RNA介导的植物表观遗传调控提供了新视角, 也为基于小RNA的靶向作物改造奠定了基础。

2 光合作用与光信号转导

2.1 大麦叶绿体光系统I-NDH膜蛋白超大分子复合物结构

在光合作用光反应过程中, 光系统I (PSI)和光系统II (PSII)催化线性和环式2种类型的光合电子传递。NDH介导围绕PSI的电子传递, 是环式电子传递的主要路径之一, 对维持固碳反应ATP的供应及调节逆境下的光保护功能具有重要意义(Peltier et al., 2016; Yamori and Shikanai, 2016)。然而, 关于环式电子传递路径中PSI-NDH的结构及其精确调控机制的认识并不清楚。韩产业研究组与张兴研究组合作解析了大麦叶绿体PSI-NDH超分子复合体的高分辨率结构, 发现该复合物由2个PSI-LHCI亚复合体、1个NDH亚复合体及1个未知蛋白USP组成, 共包含55个蛋白亚基、298个叶绿素分子、67个类胡萝卜素分子和25个脂分子, 总分子量约为1.6 mDa (Shen et al., 2022)。该研究不仅揭示了高等植物叶绿体特殊天线亚基Lhca5和

Lhca6及10个特有NDH亚基的精确位置和结构特点,还阐明了蛋白亚基之间的互作及复合物组装原理,对设计高生物量和高抗逆性作物及饲草具有重要指导意义。

2.2 光信号调控大豆根瘤的形成

豆科植物与根瘤菌协同建立的共生固氮是自然界利用氮气的典范,该反应是一个高耗能过程,需要植物提供充足的光合产物。已知光照影响根瘤发育,但其分子机制尚不清楚。前期研究表明,光信号关键转录因子HY5 (LONG HYPOCOTYL5)蛋白可从地上部长距离移动至根系,促进氮吸收和根系生长(Chen et al., 2016),成花素FT (FLOWERING LOCUS T)及其同源蛋白也可在植物体内移动(Corbesier et al., 2007; Tamaki et al., 2007)。王学路研究组发现,大豆的HY5同源蛋白GmSTF3/4 (TGACG-MOTIF BINDING FACTOR 3/4)和FT同源蛋白GmFT2a/5a在地上部受蓝光诱导,并移动到根部。在根系中,共生信号通路蛋白激酶GmCCaMK (calcium- and calmodulin-dependent protein kinase)被根瘤菌激活后磷酸化GmSTF3/4,促进GmSTF3/4与GmFTs互作形成转录复合物,该复合物进而直接激活根瘤起始相关基因的表达,调控根瘤的形成(Wang et al., 2021c)。该研究揭示了地上光信号和地下共生固氮信号协同调控根瘤形成的分子机制,阐明了光照促进根瘤形成的内在原因,为通过分子育种提高大豆共生固氮效率奠定了重要理论基础。

2.3 大豆隐花色素调控弱蓝光信号下的避荫反应

与其它植物类似,大豆植株间的相互遮挡可导致光照不足,诱导避荫反应,致使植株易倒伏(Carriedo et al., 2016)。Wang和Lin (2020)研究发现,蓝光受体隐花色素(cryptochromes, CRYs)调控光形态建成和开花等过程。为揭示大豆避荫反应的分子机制,刘斌研究组利用CRISPR-Cas9技术对大豆7个GmCRY基因进行敲除,发现其中4个基因存在功能冗余,并共同介导对弱蓝光的避荫反应。蓝光通过激活GmCRY1s诱导转录因子STF1和STF2的积累,促进GmGA2ox基因的表达,降低赤霉素(GA₁)含量,从而抑制茎秆伸长。而在弱蓝光下,STFs蛋白的积累量减少,导致相反的生物学过程(Lyu et al., 2021)。该研究对充分

解析光环境影响大豆生长发育的调控网络具有重要的科学意义,为扩大大豆适应范围及培育耐密植和抗倒伏大豆新品种提供了思路。

2.4 大豆夜间复合体调控光周期敏感性和纬度适应性

大豆是对光周期超敏感的短日照作物,单个品种一般只适宜种植于纬度跨度较小的地域内,这一特性严重制约了优异大豆种质资源的引种和杂交制种等工作。因此,解析大豆光周期敏感性的分子基础,提高其纬度适应性一直是该领域的研究热点。拟南芥生物钟核心振荡器中包含由晚间表达的ELF3、ELF4以及LUX组成的晚转录抑制复合体(evening complex, EC) (Nusinow et al., 2011)。孔凡江研究组发现大豆中有2个LUX的同源基因,分别命名为LUX1和LUX2,二者在调控光周期开花途径中发挥冗余的功能,而lux1/lux2双突变体呈现极度晚花表型,与光周期敏感的烟草突变体Maryland Mammoth非常类似,故将其命名为Guangzhou Mammoth。在大豆中,LUX1和LUX2都可与J蛋白(拟南芥ELF3同源蛋白)互作并形成夜间复合体,结合E1、E1La和E1Lb的启动子,抑制它们的表达,从而进一步消除E1对FT2a和FT5a的转录抑制,促进大豆开花。Guangzhou Mammoth在长、短日照条件下的开花时间无显著差异,表明夜间复合体是调控大豆光周期敏感性的核心组件(Bu et al., 2021)。该研究为创制适于不同纬度的大豆新品种提供了理论支撑和遗传靶点。

3 作物生物学

3.1 水稻低氮适应性遗传基础

氮肥的应用对作物产量和全球粮食安全做出了巨大贡献,但氮肥过多施用也会导致严重的环境问题,如土壤酸化和水体富营养化(Guo et al., 2010; Zhang et al., 2015)。因此,提高作物氮素利用效率以兼顾降低施肥和提高产量水平至关重要(Hakeem et al., 2011)。储成才研究组发现,在不同氮肥条件下,水稻分蘖氮响应能力与氮肥利用效率变异间存在高度关联。他们利用全基因组关联分析技术鉴定到1个水稻氮高效基因OsTCP19。该基因上游调控区一小段核苷酸片段(29 bp)的缺失与否是不同水稻品种分蘖氮

响应差异的主要原因。氮响应负调控因子LBD蛋白可高效结合在该位点附近并抑制 *OsTCP19* 的转录, *OsTCP19* 作为调控因子抑制分蘖促进基因 *DLT* 的表达, 进而实现对水稻分蘖发育的调控。更有意义的是 *OsTCP19* 等位基因的地理分布与土壤氮含量密切相关, 这表明 *OsTCP19* 在适应不同地理区域的土壤条件方面具有重要作用。该研究表明水稻氮利用效率的遗传基础与当地土壤的适应性相关, 揭示了氮素调控水稻分蘖发育过程的分子基础(Liu et al., 2021)。该研究对未来培育施氮肥少而高产的水稻品种奠定了基础。《植物学报》发表专文点评, 认为该研究从遗传学角度解析了水稻适应不同地理区域土壤肥力的分子机制, 揭示了一个新的 *OsLBD-OsTCP19-OsDLT* 信号通路在氮素调控水稻分蘖中的功能, 为水稻氮素高效分子育种提供了理论支持, 具有重要的应用价值(宣伟和徐国华, 2021)。

3.2 植物磷信号网络控制菌根共生

磷是植物生长所必需的大量营养元素。绝大多数植物通过2种途径获取磷营养: 一种是根系直接从土壤中吸收磷等营养(直接途径); 另一种是与丛枝菌根真菌建立共生关系, 间接从土壤中吸收磷等营养(共生途径)。丛枝菌根共生是自然界最普遍的共生: 宿主植物以脂肪酸为主要碳源, 从丛枝菌根真菌换取磷营养(Sanders and Tinker, 1971; Jiang et al., 2017)。过去50多年的研究发现, 植物根据自身的磷营养状态调控其与丛枝菌根真菌的共生, 该现象被称为菌根共生的“自我调节”, 但具体作用机制未知。王二涛研究组揭示了菌根共生“自我调节”的分子机制。他们绘制了水稻-丛枝菌根共生转录调控网络的全景图, 发现磷响应转录因子 *OsPHR1/2/3* 通过结合 *P1BS* 的顺式作用元件, 调控植物的脂肪酸合成与磷营养交换等相关基因的表达, 是菌根共生转录调控网络的核心。该研究组还发现磷营养的感受器 *SPX* 通过与 *PHR1/2/3* 互作, 抑制 *OsPHR2* 激活菌根共生相关基因的表达, 负调控菌根共生。*SPX* 缺失和 *OsPHR2* 过量积累均会导致菌根的“自我调节”失灵(Shi et al., 2021b)。该研究有望通过协同植物的直接和共生营养吸收途径, 实现作物磷营养的高效吸收。《植物学报》发表专文点评, 认为该研究解析了水稻-丛枝菌根共生的转录调控网络, 为揭示植物适应营养逆境的分子

机制开启了新视角(刘栋, 2021)。

3.3 豆科植物根瘤中豆血红蛋白基因表达调控的分子机制

豆科植物大多可与固氮根瘤菌建立共生关系, 形成高效的“固氮工厂”——根瘤。根瘤含有大量的固氮工具——类菌体。类菌体内的固氮酶能够将空气中的氮气转变为植物可利用的氨, 固氮酶对氧气高度敏感, 需在低氧环境中才能工作, 但植物宿主细胞和根瘤菌本身的呼吸作用又需要大量的氧气。为同时满足固氮酶、宿主细胞与根瘤菌的不同需求, 根瘤细胞通过合成大量的豆血红蛋白来调节氧气浓度, 从而影响根瘤中的固氮酶活性, 但迄今为止尚无关于根瘤内豆血红蛋白基因表达调控机制的报道。Murray研究组发现转录因子 *NLP* (NIN-like protein) 家族成员 *NIN* 和 *NLP2*, 通过直接结合豆科植物保守的双重硝酸盐响应元件(double nitrate response element, *dNRE*) 来激活根瘤中豆血红蛋白基因的表达, 进而平衡固氮所必需的氧气微环境。系统进化分析显示, 其它 *NLP* 成员可通过植物中普遍存在的硝酸盐响应元件激活非共生血红蛋白基因的表达, 非共生血红蛋白的携氧特性有助于植物在低氧环境中生存, 从而解决生物固氮的“氧气悖论”(Jiang et al., 2021)。该研究阐述了调控豆科植物生物固氮的新机制, 为提高其固氮能力奠定了理论基础。

3.4 作物籽粒灌浆和磷利用的分子机制

产量和肥料利用率一直是农业生产和育种的主要改良目标。籽粒灌浆是指受精卵获得碳水化合物和其它营养物质来合成淀粉, 充实籽粒的过程, 是水稻和玉米等禾本科作物产量的重要限速步骤(Wang et al., 2015), 籽粒灌浆的好坏直接影响作物的产量和品质。何祖华研究组与国内外多家单位合作从水稻中鉴定了1个 *PHO1* 型磷转运蛋白 *OsPHO1;2*, 该蛋白通过调节胚乳内 *Pi* 含量促进 *AGPase* 等淀粉合成相关酶活性, 从而提高作物的籽粒灌浆速率以及磷利用率(*PUE*)。这是继Wang等(2008)报道灌浆基因 *GIF1* 后的又一项籽粒灌浆相关重要研究工作, 为培育低磷条件下高产作物提供了另一个重要目标基因。此外, 他们还发现玉米的同源基因 *ZmPHO1;2* 也能够调控籽粒灌浆和磷的再分配过程, 表明 *PHO1* 家族蛋白介导

的籽粒灌浆调控过程在谷类作物中高度保守(Ma et al., 2021)。该研究将磷转运、籽粒灌浆和磷利用效率三者紧密结合在一起,对生产中面临的籽粒充实度和品质改良具有重要的育种指导意义,为提高磷肥利用效率提供了有效的育种靶标。

3.5 小麦D基因组改良

普通小麦(*Triticum aestivum*)为六倍体物种,来自2次杂交和多倍化事件,即乌拉尔图小麦(*T. urartu*, AA)与拟斯卑尔托山羊草(*Aegilops speltoides*, SS~BB)杂交并多倍化,形成四倍体小麦(AABB);随后四倍体小麦与节节麦(*A. tauschii*, DD)第2次杂交并多倍化,形成六倍体小麦(AABBDD) (Marcussen et al., 2014)。在普通小麦驯化过程中,由于对产量等性状的追求,“丢失”了另一些重要性状,如抗病和抗虫。因此,从与祖先物种相近的植物中寻找“丢失”性状相关的基因将为小麦育种提供重要资源。与A、B亚基因组相比,小麦D亚基因组的遗传多样性非常匮乏。宋纯鹏研究组对节节麦进行了系统研究,构建了其高质量基因组图谱及基因组和表型组数据库;采用遗传学方法,实现了节节麦99%遗传多样性向普通小麦的转移,创制了节节麦-小麦的人工合成八倍体和渐渗系库,为实现小麦D基因组“从头驯化”奠定了系统的方法学和遗传材料基础(Zhou et al., 2021)。

3.6 水稻不同品种之间的基因变异

传统基因组学研究多基于1个参考基因组来获取1个物种的基因信息,其弊端是不能同时体现1个物种中不同品种或种群之间的遗传变异情况。三代测序技术出现后,科学家们开始了泛基因组(又称图形基因组)研究(Liu and Tian, 2020),即对被研究物种的代表品种或生态型进行从头测序,获得高质量基因组数据,然后对这些数据进行共线性分析,将每个基因逐一比对到参考基因组上,最后以图形的方式呈现出来,其中包含了单个参考基因组不能包含的大片段插入、缺失和拷贝数等变异信息。李仕贵研究组与国内多家单位合作,选取具有高度代表性的30多个水稻材料,采用最新的第三代基因测序技术,进行长片段测序、高质量基因组组装及基因注释;结合已报道的水稻品种日本晴和蜀恢498两个材料的参考基因组,共鉴定到171 072个结构性变异和22 549个基因拷贝数变异。

这些变异的绝大多数在之前的研究中未被发现,该研究为水稻精准分子育种提供了重要依据(Qin et al., 2021)。

3.7 异源四倍体野生稻快速从头驯化

随着世界人口的持续增加,耕地面积不断减少,灾害性天气频发,全球粮食安全问题日趋严峻(Wheeler and von Braun, 2013)。通过人工选择优良遗传变异,从头驯化多倍体植物,创造新型栽培作物,将是未来应对粮食危机的有效策略之一(Van de Peer et al., 2017; Lichman et al., 2020)。李家洋研究组与国内外多家单位合作,通过组装异源四倍体高秆野生稻(*Oryza alta*)基因组,优化遗传转化体系,综合运用多维组学和基因编辑技术,突破了一系列限制多倍体野生稻驯化的理论难题和技术瓶颈,使其落粒性、芒性、株高、粒长、茎秆粗度和生育期等决定作物驯化成功与否的重要性状发生改变,创制了世界首例重新设计和快速驯化的四倍体水稻,实现“从0到1”的突破(Yu et al., 2021a)。该研究证明了将异源四倍体野生稻从头驯化成未来主粮作物的可行性,开辟了全新的作物育种方向。《植物学报》发表专文点评,认为未来四倍体水稻新作物的成功培育有望给世界粮食生产带来颠覆性革命,同时该研究对从头驯化野生和半野生植物,创制满足人类未来需求的新型作物也具有借鉴意义(谭禄宾和孙传清, 2021)。

3.8 杂交马铃薯的培育

为彻底解决马铃薯产业面临的遗传改良进程缓慢、薯块繁殖系数低、储运成本高和易携带病虫害等问题,黄三文研究组与国内外多家单位合作发起“优薯计划”,即运用“基因组设计”的理论和体系培育杂交马铃薯,用二倍体育种替代四倍体育种,并用杂交种子繁殖替代薯块繁殖。黄三文研究组通过基因组编辑技术筛选到S-RNase的天然突变体,并克隆了来自野生种的自交亲和基因,彻底解决了自交不亲和难题(Ye et al., 2018; Zhang et al., 2019)。之后,该研究组发现可通过对遗传背景差异大的自交系进行杂交来掩盖杂交种中的有害突变效应(Zhang et al., 2019; Zhou et al., 2020)。基于此,黄三文研究组利用基因组大数据进行育种决策,建立了杂交马铃薯基因组设计育种流程,并培育出第1代高纯合度(>99%)二倍体

马铃薯自交系和杂交马铃薯品系优薯1号(Zhang et al., 2021)。优薯1号的成功选育证明杂交马铃薯育种的可行性,使马铃薯的遗传改良进入快速迭代轨道。

《植物学报》发表专文点评,认为该研究是马铃薯育种领域里程碑式的成果,开启了基于基因组设计和种子迭代的马铃薯生物育种新纪元(许操, 2021)。

4 逆境生物学

4.1 PTI与ETI信号途径协同作用的新机制

植物体内有PTI (pattern-triggered immunity)和ETI (effector-triggered immunity)两个层次的先天免疫系统。PTI免疫系统是由病原物相关分子模式(pathogen-associated molecular patterns, PAMPs)受到模式识别受体(pattern-recognition receptors, PRRs)识别而触发的早期免疫反应;当病原体利用效应因子(effectors)突破PTI时,植物利用NLR受体蛋白对效应因子识别后开启ETI途径(Cui et al., 2015; Couto and Zipfel, 2016; Yu et al., 2017)。经过多年的研究,人们发现在PTI和ETI的早期识别和信号转导机制上存在着较大区别,传统上认为二者可能独立发挥作用。然而,PTI和ETI是否存在功能上的直接关联尚不清楚。辛秀芳研究组证明PTI和ETI在功能和信号转导上存在联系。他们发现拟南芥PRRs及其受体的功能缺失突变体的ETI途径受到抑制。ETI可显著上调呼吸爆发氧化酶同源蛋白D (RBOHD)的mRNA转录及翻译过程,而该蛋白的磷酸化依赖PTI信号途径,因此植物的两层免疫系统通过对RBOHD的精细调控,实现对入侵病原微生物的快速有效反应(Yuan et al., 2021)。该研究揭示了PTI和ETI免疫系统之间的协同互动模式,为自然界中通过增强PTI通路来达到加强ETI响应,从而提高植物抗病性提供了理论依据。《植物学报》发表专文点评,认为该研究从机制上解析了植物免疫领域中长期悬而未决的PTI与ETI相似性之谜,是该领域的一项突破性进展,为未来作物分子设计育种提供了新的启示(王伟和唐定中, 2021)。

4.2 CNL类抗病小体的作用机制

NLR蛋白(nucleotide-binding, leucine-rich repeat proteins)是调节ETI反应的一类主要受体蛋白,根据NLR蛋白的N端结构域,该类受体蛋白主要分为CNL

(CC-NB-LRR)、TNL (TIR-NB-LRR)和RNL (RPW8-like-NB-LRR) 3类。前期,科学家解析了CNL类受体蛋白ZAR1的结构,并发现其通过形成轮状五聚体的抗病小体(resistosome)实现对效应蛋白的识别及抗病蛋白的组装(Wang et al., 2019a, 2019b)。此后, Ma等(2020)解析了TNL类四聚体抗病小体的结构及组装机制。基于前期对ZAR1抗病小体结构的解析,周俭民研究组通过单分子成像技术发现ZAR1抗病小体可直接插入质膜,形成依赖于第11位Glu的钙离子通道;该通道参与钙离子内流,进一步引发亚细胞结构改变及活性氧爆发,激活下游免疫反应,造成细胞坏死(Bi et al., 2021)。该研究开启了人们对植物抗病小体作用机制的探讨,为抗病育种提供了新元件并为深入理解植物基础抗病途径提供新思路。

4.3 基于PIC1-OsMETS-Ethylene的免疫代谢调控通路

真菌导致的稻瘟病是主要粮食作物水稻最严重的病害,流行年份会造成产量和品质大幅下降。而培育持久广谱的抗病品种是克服病害最为环保和高效的方法。近期研究发现PTI和ETI途径在信号传递上存在交叉(Yuan et al., 2021)。何祖华研究组揭示了1条基于PIC1-OsMETS-Ethylene的免疫代谢调控通路,发现水稻广谱抗病NLR免疫受体通过保护该防卫代谢通路免受病原菌攻击,协同整合植物PTI和ETI两层免疫系统,赋予水稻广谱抗稻瘟病的新机制。他们通过植物病理学、分子生物学、蛋白质组学和生物化学等方法,鉴定到1种新的免疫调控蛋白——去泛素化蛋白酶PIC1。该蛋白可通过蛋氨酸合酶OsMETS的去泛素化稳定其含量,从而促进水稻的蛋氨酸-乙烯代谢通路,激活植物的免疫反应。病原菌受到该途径抑制后,分泌效应蛋白降解PIC1,抑制植物PTI过程。相应地,植物通过NLR类受体蛋白PigmR等与病原菌效应蛋白竞争性结合PIC1,从而保护其免受降解(Zhai et al., 2022)。该抗病途径的解析为通过分子设计培育抗病水稻品种提供了新的基因资源,对降低农药施用,实现绿色农业生产具有重要的理论和实践意义。

4.4 钙离子调节器精细调控水稻免疫

植物免疫在激活后一般会伴随胞外活性氧(reactive

oxygen species, ROS)和胞质中钙离子的增加,及激酶的级联反应和细胞的过敏性坏死反应(hypersensitive response, HR) (Zipfel and Oldroyd, 2017)。抗病反应可有效阻止病原微生物入侵,但是过度抗病反应会抑制植物正常的生长发育,对作物产量产生影响(Huot et al., 2014; Deng et al., 2020)。植物如何平衡抗病反应与生长发育的关系?面对病原菌的不断进化,如何让植物的免疫屏障有效抵御不同病原菌的反复进攻?何祖华研究组通过图位克隆手段鉴定到水稻感病位点*ROD1*,发现该基因的突变体对稻瘟病、白叶枯病和青枯病均存在较强的抗性(Gao et al., 2021)。发现*ROD1*蛋白存在钙离子结合结构域,可被E3泛素连接酶泛素化。*ROD1*可与过氧化氢酶CatB互作,促进其对过氧化氢的清除。为躲避植物的免疫反应,病原微生物通过效应因子AvrPiz-t模拟*ROD1*,激活*ROD1*-CatB所介导的过氧化物清除机制(Gao et al., 2021)。该研究揭示了寄主植物和病原物利用钙离子受体蛋白与过氧化物蛋白抑制植物免疫的机制,并鉴定到1个不造成产量损失的天然广谱抗性突变位点,为进一步培育高抗、高产的优质水稻品种奠定了基础。《植物学报》发表专文点评,认为该研究在水稻中发现了一个协调免疫与生长发育的关键信号轴,宿主和病原菌围绕这一信号轴演化,建立各自的适应性机制,研究结果对其它植物-病原互作系统也具有重要的借鉴意义(周俭民, 2021)。

5 植物系统进化

5.1 “中国松”油松的基因组组装

裸子植物是被子植物的姊妹群,它们同属于种子植物。裸子植物仅有约1 000种,而松属(*Pinus*)是其中物种数最多的属,其基因组十分庞大,至今还未有高质量的基因组信息。油松(*P. tabulaeformis*)是中国特有树种,又被称为中国松,是我国重要的森林物种,也是重要的经济和观赏物种。钮世辉研究组与国外多家单位合作对油松高达25.4 Gb的基因组进行了序列测定、注释和分析。他们发现基因组中的转座元件占70%–80%,与被子植物不同,这些元件的平均“寿命”很长。油松还拥有迄今为止被报道的甲基化水平最高的基因组,这可能解释了转座元件长寿的原因。他们还发现,油松基因组中有大量的超长内含子,其

平均长度达10 kb,是被子植物的20倍,且超长基因倾向于具有更高的表达活性;油松基因组中与生物和非生物胁迫响应通路相关的基因极显著地富集,这种对环境的适应现象是长期自然选择的结果。这些基因组特性为裸子植物的演化研究和油松育种提供了重要参考(Niu et al., 2022)。

5.2 沙漠环境物种形成机制

沙漠环境具有昼夜温差大和周期性干旱的特点,对其中生存的植物施加了巨大的选择压力。在如此严酷的环境中,植物如何适应和分化是人们所关心的生物学和演化领域的热点问题。十字花科的沙芥属(*Pugionium*)有2个种,沙芥(*P. cornutum*)和斧翅沙芥(*P. dolabratum*),这2个物种均为沙生植物。刘建全研究组与国内外多家单位合作,对上述2个物种的基因组进行了重头组装,并对其进行了群体遗传学分析。结果表明,该属起源于1次杂交异源多倍化事件,2个祖先亲本基因组具有不同的染色体数目和结构。杂交后的基因组多倍化为植物适应微环境和物种分化提供了大量“原材料”;多倍体二倍化过程中染色体发生了重组,使其数量和结构产生了改变,这些重组染色体中基因的快速演化极大地促进了这2个物种在沙漠微生境中的分化(Hu et al., 2021)。该研究从基因组演化的角度为解析干旱沙漠中植物的适应性提供了新见解,并用实例证明多倍化驱动的染色体结构变异在物种形成中的重要作用。

5.3 中生代托斗与被子植物外珠被的起源

地球生命进化中具有里程碑意义的事件之一是被子植物(也叫有花植物)的出现,然而关于被子植物的起源仍未给出确切的科学定论(Frohlich and Chase, 2007; Li et al., 2019)。史恭乐研究组与国外合作者在中国内蒙古发现了1个特异埋藏的早白垩世植物化石群,通过对其中保存完好的硅化植物标本进行研究并结合谱系发生分析,发现具有相似弯曲托斗的绝灭种子植物是被子植物的近亲,其中很可能包括被子植物的直接祖先,且这一大类绝灭种子植物化石可追溯至晚二叠纪,表明被子植物的祖先类群早在距今约2.5亿年前就已出现,并非白垩纪“突然出现”,并证实了现生被子植物类群的祖先类群在早白垩世已开始大量出现。此外,还发现现生裸子植物与被子植物是

远亲(Shi et al., 2021a)。该研究揭开了被子植物种子保护层的起源之谜,有助于深入调查种子植物的系统发生学。

5.4 全球松属植物的时空进化历史及机制

松柏类物种在北半球的时空进化机制及中纬度山地是松柏类物种的进化博物馆(evolutionary museum)还是进化摇篮(evolutionary cradle)一直备受关注。松属是松柏类中现生种类最多的属(Gernandt et al., 2005),几乎全部分布于北半球,是探究该问题的理想研究对象。然而,迄今为止该属大部分亚组间和物种间的进化关系尚未确定。汪小全研究组对全球松属几乎所有物种(112种)进行了谱系基因组学和生态学等研究,发现松属约90%的现生物种在中新世分化形成且中纬度地区物种的分化时间明显早于高纬度和低纬度地区物种,推测中纬度地区很可能是松柏类物种的进化博物馆;同时该属对温暖干燥生境的偏好可能有助于其更好地适应全球气候变化。此外,他们还发现历史上新世界和旧世界不同的火环境部分导致松属在北美的物种多样性高于东亚。该研究揭示了松柏类植物独特分布格局的成因和松属植物的时空进化历史及机制(Jin et al., 2021)。

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!

陈凡(中国科学院遗传与发育生物学研究所)

顾红雅(北京大学)

漆小泉(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)

左建儒(中国科学院遗传与发育生物学研究所)

杨淑华(中国农业大学)

陈之端(中国科学院植物研究所)

王雷(中国科学院植物研究所)

林荣呈(中国科学院植物研究所)

姜里文(香港中文大学)

王小菁(华南师范大学)

萧浪涛(湖南农业大学)

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

- 刘栋(2021). 既主内政,又辖外交——以PHR为中心的基因网络调控植物-菌根真菌的共生. *植物学报* **56**, 647–650.
- 谭禄宾,孙传清(2021). 四倍体野生稻快速驯化:启动人类新农业文明. *植物学报* **56**, 134–137.
- 王伟,孙蒙祥(2021). 花粉外被蛋白B类小肽,花粉打开柱头大门的一把钥匙. *植物学报* **56**, 147–150.
- 王伟,唐定中(2021). 两类免疫受体强强联手筑牢植物免疫防线. *植物学报* **56**, 142–146.
- 温兴,晋莲,郭红卫(2021). 甜蜜的相遇——营养与激素信号协同调节植物生长的新机制. *植物学报* **56**, 138–141.
- 许操(2021). 而今迈步从头越:马铃薯育种跨入“有种”时代. *植物学报* **56**, 516–519.
- 宣伟,徐国华(2021). 植物适应土壤氮素环境的基因选择:以水稻为例. *植物学报* **56**, 1–5.
- 周俭民(2021). 免疫信号轴揭示水稻与病原菌斗争的秘密. *植物学报* **56**, 513–515.
- Bi GZ, Su M, Li N, Liang Y, Dang S, Xu JC, Hu MJ, Wang JZ, Zou MX, Deng YA, Li QY, Huang SJ, Li JJ, Chai JJ, He KM, Chen YH, Zhou JM (2021). The ZAR1 resistosome is a calcium-permeable channel triggering plant immune signaling. *Cell* **184**, 3528–3541.
- Bu TT, Lu SJ, Wang K, Dong LD, Li SL, Xie QG, Xu XD, Cheng Q, Chen LY, Fang C, Li HY, Liu BH, Weller JL, Kong FJ (2021). A critical role of the soybean evening complex in the control of photoperiod sensitivity and adaptation. *Proc Natl Acad Sci USA* **118**, e2010241118.
- Carriedo LG, Maloof JN, Brady SM (2016). Molecular control of crop shade avoidance. *Curr Opin Plant Biol* **30**, 151–158.
- Chen XB, Yao QF, Gao XH, Jiang CF, Harberd NP, Fu XD (2016). Shoot-to-root mobile transcription factor HY5 coordinates plant carbon and nitrogen acquisition. *Curr Biol* **26**, 640–646.
- Chung KP, Zeng YL, Jiang LW (2016). COPII paralogs in plants: functional redundancy or diversity? *Trends Plant Sci* **21**, 758–769.
- Corbesier L, Vincent C, Jang SH, Fornara F, Fan QZ, Searle I, Giakountis A, Farrona S, Gissot L, Turnbull C, Coupland G (2007). FT protein movement contributes to long-distance signaling in floral induction of *Arabidopsis*. *Science* **316**, 1030–1033.
- Couto D, Zipfel C (2016). Regulation of pattern recognition receptor signaling in plants. *Nat Rev Immunol* **16**, 537–552.
- Cui HT, Tsuda K, Parker JE (2015). Effector-triggered im-

- munity: from pathogen perception to robust defense. *Annu Rev Plant Biol* **66**, 487–511.
- Deng YW, Ning YS, Yang DL, Zhai KR, Wang GL, He ZH** (2020). Molecular basis of disease resistance and perspectives on breeding strategies for resistance improvement in crops. *Mol Plant* **13**, 1402–1419.
- Frohlich MW, Chase MW** (2007). After a dozen years of progress the origin of angiosperms is still a great mystery. *Nature* **450**, 1184–1189.
- Fu LW, Liu YL, Qin GC, Wu P, Zi HL, Xu ZT, Zhao XD, Wang Y, Li YX, Yang SH, Peng C, Wong CCL, Yoo SD, Zuo ZC, Liu RY, Cho YH, Xiong Y** (2021). The TOR-EIN2 axis mediates nuclear signaling to modulate plant growth. *Nature* **591**, 288–292.
- Gao MJ, He Y, Yin X, Zhong XB, Yan BX, Wu Y, Chen J, Li XY, Zhai KR, Huang YF, Gong XY, Chang HZ, Xie SH, Liu JY, Yue JX, Xu JL, Zhang GQ, Deng YW, Wang ET, Tharreau D, Wang GL, Yang WB, He ZH** (2021). Ca²⁺ sensor-mediated ROS scavenging suppresses rice immunity and is exploited by a fungal effector. *Cell* **184**, 5391–5404.
- Gernandt DS, López GG, García SO, Liston A** (2005). Phylogeny and classification of *Pinus*. *Taxon* **54**, 29–42.
- Guo JH, Liu XJ, Zhang Y, Shen JL, Han WX, Zhang WF, Christie P, Goulding KWT, Vitousek PM, Zhang FS** (2010). Significant acidification in major Chinese croplands. *Science* **327**, 1008–1010.
- Hakeem KR, Ahmad A, Iqbal M, Gucel S, Ozturk M** (2011). Nitrogen-efficient rice cultivars can reduce nitrate pollution. *Environ Sci Pollut Res* **18**, 1184–1193.
- Hu QJ, Ma YZ, Mandáková T, Shi S, Chen CL, Sun PC, Zhang L, Feng LD, Zheng YD, Feng XQ, Yang WJ, Jiang JB, Li T, Zhou PP, Yu QS, Wan DS, Lysak MA, Xi ZX, Nevo E, Liu JQ** (2021). Genome evolution of the psammophyte *Pugionium* for desert adaptation and further speciation. *Proc Natl Acad Sci USA* **118**, e2025711118.
- Huang K, Wu XX, Fang CL, Xu ZG, Zhang HW, Gao J, Zhou CM, You LL, Gu ZX, Mu WH, Feng Y, Wang JW, Zhang Y** (2021). Pol IV and RDR2: a two-RNA-polymerase machine that produces double-stranded RNA. *Science* **374**, 1579–1586.
- Huot B, Yao J, Montgomery BL, He SY** (2014). Growth-defense tradeoffs in plants: a balancing act to optimize fitness. *Mol Plant* **7**, 1267–1287.
- Jiang SY, Jardinaud MF, Gao JP, Pecrix Y, Wen JQ, Mysore K, Xu P, Sanchez-Canizares C, Ruan YT, Li QJ, Zhu MJ, Li FY, Wang ET, Poole PS, Gamas P, Murray JD** (2021). NIN-like protein transcription factors regulate leghemoglobin genes in legume nodules. *Science* **374**, 625–628.
- Jiang YN, Wang WX, Xie QJ, Liu N, Liu LX, Wang DP, Zhang XW, Yang C, Chen XY, Tang DZ, Wang ET** (2017). Plants transfer lipids to sustain colonization by mutualistic mycorrhizal and parasitic fungi. *Science* **356**, 1172–1175.
- Jin WT, Gernandt DS, Wehenkel C, Xia XM, Wei XX, Wang XQ** (2021). Phylogenomic and ecological analyses reveal the spatiotemporal evolution of global pines. *Proc Natl Acad Sci USA* **118**, e2022302118.
- Li BY, Zeng YL, Cao WH, Zhang WX, Cheng LX, Yin HD, Wu Q, Wang XF, Huang Y, Lau WCY, Yao ZP, Guo YS, Jiang LW** (2021). A distinct giant coat protein complex II vesicle population in *Arabidopsis thaliana*. *Nat Plants* **7**, 1335–1346.
- Li HT, Yi TS, Gao LM, Ma PF, Zhang T, Yang JB, Gitzendanner MA, Fritsch PW, Cai J, Luo Y, Wang H, van der Bank M, Zhang SD, Wang QF, Wang J, Zhang ZR, Fu CN, Yang J, Hollingsworth PM, Chase MW, Soltis DE, Soltis PS, Li DZ** (2019). Origin of angiosperms and the puzzle of the Jurassic gap. *Nat Plants* **5**, 461–470.
- Lichman BR, Godden GT, Buell CR** (2020). Gene and genome duplications in the evolution of chemodiversity: perspectives from studies of Lamiaceae. *Curr Opin Plant Biol* **55**, 74–83.
- Lin WW, Zhou X, Tang WX, Takahashi K, Pan X, Dai JW, Ren H, Zhu XY, Pan SQ, Zheng HY, Gray WM, Xu TD, Kinoshita T, Yang ZB** (2021). TMK-based cell-surface auxin signaling activates cell-wall acidification. *Nature* **599**, 278–282.
- Liu C, Shen LP, Xiao Y, Vyshedsky D, Peng C, Sun X, Liu ZW, Cheng LJ, Zhang H, Han ZF, Chai JJ, Wu HM, Cheung AY, Li C** (2021). Pollen PCP-B peptides unlock a stigma peptide-receptor kinase gating mechanism for pollination. *Science* **372**, 171–175.
- Liu YC, Tian ZX** (2020). From one linear genome to a graph-based pan-genome: a new era for genomics. *Sci China Life Sci* **63**, 1938–1941.
- Liu YQ, Wang HR, Jiang ZM, Wang W, Xu RN, Wang QH, Zhang ZH, Li AF, Liang Y, Ou SJ, Liu XJ, Cao SY, Tong HN, Wang YH, Zhou F, Liao H, Hu B, Chu CC** (2021). Genomic basis of geographical adaptation to soil nitrogen in rice. *Nature* **590**, 600–605.
- Lyu X, Cheng QC, Qin C, Li YH, Xu XY, Ji RH, Mu RL, Li**

- HY, Zhao T, Liu J, Zhou YG, Li HY, Yang GD, Chen QS, Liu B (2021). GmCRY1s modulate gibberellin metabolism to regulate soybean shade avoidance in response to reduced blue light. *Mol Plant* **14**, 298–314.
- Ma B, Zhang L, Gao QF, Wang JM, Li XY, Wang H, Liu Y, Lin H, Liu JY, Wang X, Li Q, Deng YW, Tang WH, Luan S, He ZH (2021). A plasma membrane transporter coordinates phosphate reallocation and grain filling in cereals. *Nat Genet* **53**, 906–915.
- 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.
- Marcussen T, Sandve SR, Heier L, Spannagl M, Pfeifer M, International Wheat Genome Sequencing Consortium, Jakobsen KS, Wulff BBH, Steuernagel B, Mayer KFX, Olsen OA (2014). Ancient hybridizations among the ancestral genomes of bread wheat. *Science* **345**, 1250092.
- Matzke MA, Mosher RA (2014). RNA-directed DNA methylation: an epigenetic pathway of increasing complexity. *Nat Rev Genet* **15**, 394–408.
- Niu SH, Li J, Bo WH, Yang WF, Zuccolo A, Giacomello S, Chen X, Han FX, Yang JH, Song YT, Nie YM, Zhou B, Wang PY, Zuo Q, Zhang H, Ma JJ, Wang J, Wang L, Zhu QY, Zhao HH, Liu ZM, Zhang XM, Liu T, Pei SR, Li ZM, Hu Y, Yang YH, Li WZ, Zan YJ, Zhou LH, Lin JX, Yuan TQ, Li W, Li Y, Wei HR, Wu HX (2022). The Chinese pine genome and methylome unveil key features of conifer evolution. *Cell* **185**, 204–217.
- Nusinow DA, Helfer A, Hamilton EE, King JJ, Imaizumi T, Schultz TF, Farré EM, Kay SA (2011). The ELF4-ELF3-LUX complex links the circadian clock to diurnal control of hypocotyl growth. *Nature* **475**, 398–402.
- Peltier G, Aro EM, Shikanai T (2016). NDH-1 and NDH-2 plastoquinone reductases in oxygenic photosynthesis. *Annu Rev Plant Biol* **67**, 55–80.
- Qiao H, Shen ZX, Huang SSC, Schmitz RJ, Urich MA, Briggs SP, Ecker JR (2012). Processing and subcellular trafficking of ER-tethered EIN2 control response to ethylene gas. *Science* **338**, 390–393.
- Qin P, Lu HW, Du HL, Wang H, Chen WL, Chen Z, He Q, Ou SJ, Zhang HY, Li XZ, Li XX, Li Y, Liao Y, Gao Q, Tu B, Yuan H, Ma BT, Wang YP, Qian YW, Fan SJ, Li WT, Wang J, He M, Yin JJ, Li T, Jiang N, Chen XW, Liang CZ, Li SG (2021). Pan-genome analysis of 33 genetically diverse rice accessions reveals hidden genomic variations. *Cell* **184**, 3542–3558.
- Rayle DL, Cleland R (1970). Enhancement of wall loosening and elongation by acid solutions. *Plant Physiol* **46**, 250–253.
- Sanders FE, Tinker PB (1971). Mechanism of absorption of phosphate from soil by *Endogone mycorrhizas*. *Nature* **233**, 278–279.
- Shen LL, Tang KL, Wang WD, Wang C, Wu HJ, Mao ZY, An SY, Chang SH, Kuang TY, Shen JR, Han GY, Zhang X (2022). Architecture of the chloroplast PSI-NDH supercomplex in *Hordeum vulgare*. *Nature* **601**, 649–654.
- Shi GL, Herrera F, Herendeen PS, Clark EG, Crane PR (2021a). Mesozoic cupules and the origin of the angiosperm second integument. *Nature* **594**, 223–226.
- Shi JC, Zhao BY, Zheng S, Zhang XW, Wang XL, Dong WT, Xie QJ, Wang G, Xiao YP, Chen F, Yu N, Wang ET (2021b). A phosphate starvation response-centered network regulates mycorrhizal symbiosis. *Cell* **184**, 5527–5540.
- Singh J, Mishra V, Wang F, Huang HY, Pikaard CS (2019). Reaction mechanisms of Pol IV, RDR2, and DCL3 drive RNA channeling in the siRNA-directed DNA methylation pathway. *Mol Cell* **75**, 576–589.
- Tamaki S, Matasuo S, Wong HL, Yokoi S, Shimamoto K (2007). Hd3a protein is a mobile flowering signal in rice. *Science* **316**, 1033–1036.
- Van de Peer Y, Mizrachi E, Marchal K (2017). The evolutionary significance of polyploidy. *Nat Rev Genet* **18**, 411–424.
- Wang ET, Wang JJ, Zhu XD, Hao W, Wang LY, Li Q, Zhang LX, He W, Lu BR, Lin HX, Ma H, Zhang GQ, He ZH (2008). Control of rice grain-filling and yield by a gene with a potential signature of domestication. *Nat Genet* **40**, 1370–1374.
- 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 L, Lu QT, Wen XG, Lu CM (2015). Enhanced sucrose loading improves rice yield by increasing grain size. *Plant Physiol* **169**, 2848–2862.
- Wang Q, Guan ZY, Qi LB, Zhuang JJ, Wang C, Hong SX, Yan L, Wu Y, Cao XQ, Cao JB, Yan JJ, Zou TT, Liu Z,

- Zhang DL, Yan CY, Yin P (2021a). Structural insight into the SAM-mediated assembly of the mitochondrial TOM core complex. *Science* **373**, 1377–1381.
- Wang Q, Lin CT (2020). Mechanisms of cryptochrome-mediated photoresponses in plants. *Annu Rev Plant Biol* **71**, 103–129.
- Wang Q, Xue Y, Zhang LX, Zhong ZH, Feng SH, Wang CS, Xiao LF, Yang ZL, Harris CJ, Wu Z, Zhai JX, Yang MJ, Li SS, Jacobsen SE, Du JM (2021b). Mechanism of siRNA production by a plant Dicer-RNA complex in dicing-competent conformation. *Science* **374**, 1152–1157.
- Wang T, Guo J, Peng YQ, Lyu X, Liu B, Sun SY, Wang XL (2021c). Light-induced mobile factors from shoots regulate rhizobium-triggered soybean root nodulation. *Science* **374**, 65–71.
- Wheeler T, von Braun J (2013). Climate change impacts on global food security. *Science* **341**, 508–513.
- Wiedemann N, Kozjak V, Chacinska A, Schönfisch B, Rospert S, Ryan MT, Pfanner N, Meisinger C (2003). Machinery for protein sorting and assembly in the mitochondrial outer membrane. *Nature* **424**, 565–571.
- Wiedemann N, Pfanner N (2017). Mitochondrial machineries for protein import and assembly. *Annu Rev Biochem* **86**, 685–714.
- Xu TD, Dai N, Chen JS, Nagawa S, Cao M, Li HJ, Zhou ZM, Chen X, De Rycke R, Rakusová H, Wang WY, Jones AM, Friml J, Patterson SE, Bleecker AB, Yang ZB (2014). Cell surface ABP1-TMK auxin-sensing complex activates ROP GTPase signaling. *Science* **343**, 1025–1028.
- Yamori W, Shikanai T (2016). Physiological functions of cyclic electron transport around photosystem I in sustaining photosynthesis and plant growth. *Annu Rev Plant Biol* **67**, 81–106.
- Ye MW, Peng Z, Tang D, Yang ZM, Li DW, Xu YM, Zhang CZ, Huang SW (2018). Generation of self-compatible diploid potato by knockout of S-RNase. *Nat Plants* **4**, 651–654.
- Yu H, Lin T, Meng XB, Du HL, Zhang JK, Liu GF, Chen MJ, Jing YH, Kou LQ, Li XX, Gao Q, Liang Y, Liu XD, Fan ZL, Liang YT, Cheng ZK, Chen MS, Tian ZX, Wang YH, Chu CC, Zuo JR, Wan JM, Qian Q, Han B, Zuccolo A, Wing RA, Gao CX, Liang CZ, Li JY (2021a). A route to *de novo* domestication of wild allotetraploid rice. *Cell* **184**, 1156–1170.
- Yu X, Feng BM, He P, Shan LB (2017). From Chaos to Harmony: responses and signaling upon microbial pattern recognition. *Annu Rev Phytopathol* **55**, 109–137.
- Yu XB, Zhang XC, Zhao P, Peng XB, Chen H, Bleckmann A, Bazhenova A, Shi C, Dresselhaus T, Sun MX (2021b). Fertilized egg cells secrete endopeptidases to avoid polytubey. *Nature* **592**, 433–437.
- Yuan MH, Jiang ZY, Bi GZ, Nomura K, Liu MH, Wang YP, Cai BY, Zhou JM, He SY, Xin XF (2021). Pattern-recognition receptors are required for NLR-mediated plant immunity. *Nature* **592**, 105–109.
- Zeng J, Li X, Ge Q, Dong ZC, Luo LJ, Tian ZX, Zhao Z (2021). Endogenous stress-related signal directs shoot stem cell fate in *Arabidopsis thaliana*. *Nat Plants* **7**, 1276–1287.
- Zeng YL, Chung KP, Li BY, Lai CM, Lam SK, Wang XF, Cui Y, Gao CJ, Luo M, Wong KB, Schekman R, Jiang LW (2015). Unique COPII component AtSar1a/AtSec23a pair is required for the distinct function of protein ER export in *Arabidopsis thaliana*. *Proc Natl Acad Sci USA* **112**, 14360–14365.
- Zhai KR, Liang D, Li HL, Jiao FY, Yan BX, Liu J, Lei ZY, Huang L, Gong XY, Wang X, Miao JS, Wang YC, Liu JY, Zhang L, Wang ET, Deng YW, Wen CK, Guo HW, Han B, He ZH (2022). NLRs guard metabolism to coordinate pattern- and effector-triggered immunity. *Nature* **601**, 245–251.
- Zhang CZ, Wang P, Tang D, Yang ZM, Lu F, Qi JJ, Tawari NR, Shang Y, Li CH, Huang SW (2019). The genetic basis of inbreeding depression in potato. *Nat Genet* **51**, 374–378.
- Zhang CZ, Yang ZM, Tang D, Zhu YH, Wang P, Li DW, Zhu GT, Xiong XY, Shang Y, Li CH, Huang SW (2021). Genome design of hybrid potato. *Cell* **184**, 3873–3883.
- Zhang HM, Lang ZB, Zhu JK (2018). Dynamics and function of DNA methylation in plants. *Nat Rev Mol Cell Biol* **19**, 489–506.
- Zhang X, Davidson EA, Mauzerall DL, Searchinger TD, Dumas P, Shen Y (2015). Managing nitrogen for sustainable development. *Nature* **528**, 51–59.
- Zhao P, Zhou XM, Shen K, Liu ZZ, Cheng TH, Liu DN, Cheng YB, Peng XB, Sun MX (2019). Two-step maternal-to-zygotic transition with two-phase parental genome contributions. *Dev Cell* **49**, 882–893.
- Zhou Q, Tang D, Huang W, Yang ZM, Zhang Y, Hamilton JP, Visser RGF, Bachem CWB, Buell CR, Zhang ZH, Zhang CZ, Huang SW (2020). Haplotype-resolved genome analyses of a heterozygous diploid potato. *Nat Genet* **52**, 1018–1023.

Zhou Y, Bai SL, Li H, Sun GL, Zhang DL, Ma FF, Zhao XP, Nie F, Li JY, Chen LY, Lv LL, Zhu LL, Fan RX, Ge YF, Shaheen A, Guo GH, Zhang Z, Ma JC, Liang HH, Qiu XL, Hu JM, Sun T, Hou JY, Xu HX, Xue SL, Jiang WK, Huang JL, Li SP, Zou CS, Song CP (2021). Introgres-

sing the *Aegilops tauschii* genome into wheat as a basis for cereal improvement. *Nat Plants* 7, 774–786.
Zipfel C, Oldroyd GED (2017). Plant signaling in symbiosis and immunity. *Nature* 543, 328–336.

Achievements and Advances in the Plant Sciences in China in 2021

Fan Chen¹, Hongya Gu², Xiaoquan Qi³, Qian Qian⁴, Jianru Zuo¹, Shuhua Yang⁵
Zhidian Chen³, Lei Wang³, Rongcheng Lin³, Liwen Jiang⁶, Xiaojing Wang⁷
Langtao Xiao⁸, Yongfei Bai³, Kang Chong^{3*}, Tai Wang^{3*}

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

Abstract In 2021, the numbers of original research articles published by Chinese plant scientists in international multi-disciplinary journals and mainstream plant science journals increased significantly compared with that in 2020, and important advances have been made in the fields of male and female cell recognition and fertilization, stem cell fate determination, mycorrhizal symbiosis, photosynthetic membrane protein complex, nitrogen and phosphorus nutrient utilization, innate immunity, crop *de novo* domestication and genome design. Among them, ‘rapid *de novo* domestication of allotetraploid wild rice’ was selected as one of the ‘Top Ten Advances in Life Sciences in China’ in 2021. Here we summarize the achievements of plant science research in China in 2021, and briefly introduce 30 representative important research advances, so as to help readers understand the developmental trend of plant sciences in China, and evaluate how to better connect plant scientific research with major national needs.

Key words China, plant sciences, research advance, 2021

Chen F, Gu HY, Qi XQ, Qian Q, Zuo JR, Yang SH, Chen ZD, Wang L, Lin RC, Jiang LW, Wang XJ, Xiao LT, Bai YF, Chong K, Wang T (2022). Achievements and advances in the plant sciences in China in 2021. *Chin Bull Bot* 57, 139–152.

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

(责任编辑: 孙冬花)