

· 主编评述 ·

2022年中国植物科学重要研究进展

摘要 2022年中国科学家在植物科学主流期刊发表的论文数量相比2021年显著增加，在防止“多精受精”分子机制，胞外pH感受器，叶绿体蛋白运输通道结构，作物高产、优质、耐逆、抗病及共生固氮机制，被子植物自交不亲和性的起源和演化机制，甘蔗和玉蜀黍种质资源演化等方面取得了重要研究进展。其中，“水稻抗高温基因挖掘及调控新机制”入选2022年度中国生命科学十大进展。该文总结了2022年度我国植物科学研究取得的成果，简要介绍了30项有代表性的重要进展，梳理了植物科学研究中所使用的实验材料，以帮助读者了解我国植物科学的发展态势，进而思考如何更好地开展下阶段研究和服务国家需求。

关键词 中国，植物科学，研究进展，2022年

杨淑华，钱前，左建儒，顾红雅，漆小泉，林荣呈，陈凡，王小菁，萧浪涛，白永飞，姜里文，王雷，陈之端，种康，王台(2023). 2022年中国植物科学重要研究进展. 植物学报 58, 175–188.

据我刊不完全统计，2022年中国植物科学家在 *Science*、*Cell*、*Nature* 及其子刊 (*Nature Plants*、*Nature Genetics*、*Nature Communications*) 和 PNAS 期刊上发表的论文 (研究类，如 *Article* 和 *Letter*) 总数为 163 篇，与 2021 年 (161 篇) 相比略有增长，而在 *Cell*、*Nature* 和 *Science* 三种国际综合性学术期刊发表论文 (研究类) 数量稍有下降，为 22 篇 (2021 年为 24 篇)；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上发表论文 742 篇，与 2021 年 (640 篇) 相比增长 16%。近 3 年的统计数据显示，2021 年中国科学家在上述 5 种植物科学主流期刊上发表的论文数占这些期刊总载论文量的约 44%，2022 年则迅速增长至约 50%，已连续 4 年 (2019–2022 年) 位居世界第 1 (表 1) (数据来源: Web of Science 核心合集) (检索时间: 2023 年 3 月 29 日)。

通过分析我国科学家 2020–2022 年在 *Science*、*Nature* 和 *Cell* 三种国际综合性学术期刊 (图 1A) 和 5 种植物科学主流期刊 (图 1B) 发表论文所用的实验材料，发现尽管以拟南芥作为实验材料的研究占比逐年下降，但其仍然是目前主要的研究材料。水稻、玉米和小麦 3 种农作物中，以水稻为实验材料的研究占比最高且远高于小麦和玉米；此外，以小麦为实验材料的研究占比呈逐年增长趋势 (图 1A, B)。

为帮助读者更好地了解我国植物科学研究的前沿和热点，并展示我国植物科学家取得的杰出成就，

表1 2020–2022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 numbers of papers published by Scientists from China, America, Germany, UK and France in the five major journals of plant sciences (MP, NP, PC, PP and PJ) from 2020 to 2022 (data sources: Web of Science)

	2020年		2021年		2022年	
	文章数量	占比 (%)	文章数量	占比 (%)	文章数量	占比 (%)
中国	589	43.6	640	44.1	742	50.3
美国	450	33.3	453	31.2	434	29.4
德国	229	17.0	239	16.5	205	13.9
英国	130	9.6	138	9.5	136	9.2
法国	115	8.5	114	7.9	104	7.0

注: 文章数量按篇计算，当 1 篇文章属于多个国家，每个国家各计 1 次，分别被算入占比的数值，所以占比之和大于 100%。

2020 年、2021 年和 2022 年，5 刊 (MP、NP、PC、PP 和 PJ) 的总载论文量分别为 1 351、1 451 和 1 476 篇。

Note: When a paper is assigned 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 the five journals (MP, NP, PC, PP and PJ) was 1 351 in 2020, 1 451 in 2021 and 1 476 in 2022, respectively. MP: *Molecular Plant*; NP: *Nature Plants*; PC: *The Plant Cell*; PP: *Plant Physiology*; PJ: *The Plant Journal*

经专家无记名投票，从 2022 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，并对其进行简要评述。尽管目前拟南芥仍是植物科学研究所用的主要实验材料，但在遴选的 30 项重要进

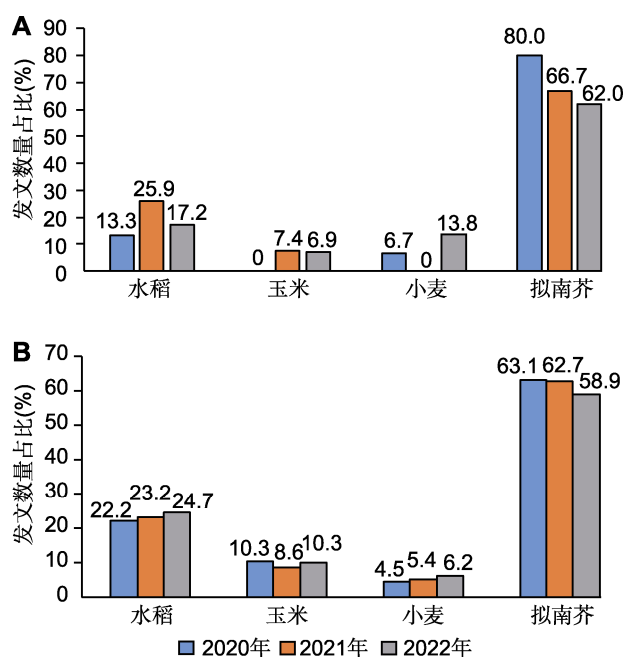


图1 2020–2022年中国植物科学家在国际综合性学术期刊 (*Science*、*Nature*和*Cell*) (A)和植物科学主流期刊(MP、NP、PC、PP和PJ) (B)上发表以水稻、玉米、小麦和拟南芥为研究材料的论文数量占比(数据来源: Web of Science核心合集)

注: 以2个或2个以上物种为材料的文章被重复计数。3种国际综合性学术期刊(*Science*、*Nature*和*Cell*)刊登的以水稻、玉米、小麦和拟南芥为实验材料的文章数量总和分别为15 (2020年)、27 (2021年)和29 (2022年)篇; 5种(MP、NP、PC、PP和PJ)植物科学主流期刊刊登的以水稻、玉米、小麦和拟南芥为实验材料的文章数量总和分别为555 (2020年)、569 (2021年)和681 (2022年)。MP、NP、PC、PP和PJ同表1。

Figure 1 The proportion of papers published by scientists from China in international multidisciplinary journals (*Science*, *Nature* and *Cell*) (A) and mainstream plant science journals (MP, NP, PC, PP and PJ) (B) from 2020 to 2022 using rice, maize, wheat and *Arabidopsis* as research materials (data sources: Web of Science)

Note: When two or more species are used as research materials in a paper, this paper is counted more than once accordingly. The total number of papers published in the three international multidisciplinary journals (*Science*, *Nature* and *Cell*) using rice, maize, wheat and *Arabidopsis* as research materials was 15 in 2020, 27 in 2021, and 29 in 2022, respectively. The total number of papers published in the five mainstream plant science journals (MP, NP, PC, PP and PJ) using rice, maize, wheat and *Arabidopsis* as research materials was 555 in 2020, 569 in 2021, and 681 in 2022, respectively. MP, NP, PC, PP and PJ are the same as shown in Table 1.

展中, 大多数是以水稻、小麦和玉米等作物为材料取得的成果, 表明我国的作物基础及应用基础研究已迈

入新阶段。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 被子植物防止“多精受精”的分子机制

被子植物的生殖过程与动物系统有很大不同。被子植物的精细胞无鞭毛, 只能通过花粉管运进胚珠进行受精(Zhang et al., 2017)。花柱道中有数以百计的花粉管生长, 但最终只有1根花粉管穿出隔膜进入胚珠。因此, 被子植物防止“多精受精”的控制机制很大程度上转变成限制多根花粉管从隔膜穿出靶向胚珠。与此同时, 每个胚珠只允许1根花粉管去受精也是通过“同种花粉优先”形成种间生殖隔离的先决条件(Zhong et al., 2019)。有趣的是, 如果第1根花粉管受精失败, 胚珠则会吸引第2根花粉管来受精(称为“受精补偿”), 这又意味着需取消“只允许1根花粉管去受精”的限制。长期以来有关“只允许1根花粉管去受精”的限制及取消机制均不清楚。瞿礼嘉研究组发现, 受体FER/ANJ/HERK1识别第1根花粉管分泌的RALF小肽信号, 在花柱道隔膜处建立“屏障”阻止后续花粉管穿出隔膜。当花粉管爆裂释放精细胞后, 花粉管的信号消失, 从而解除“屏障”, 让第2根花粉管在需要“受精补偿”时穿出隔膜到达胚珠进行第2次受精(Zhong et al., 2022)。该研究将花粉管吸引、接受和爆裂以及宿存助细胞死亡和受精补偿等几个重要的生殖生物学过程有机地联系起来, 阐释了它们之间的逻辑关系。

1.2 植物幼年期跨代重置的稳健机制

与动物不同, 植物的生殖细胞由成年个体的体细胞产生, 因此在植物的世代交替中必需经历幼年期的重置过程(Feng et al., 2013), 然而其中具体的分子机制目前尚未得到充分解析。前期王佳伟研究组以拟南芥为实验材料, 对miR156在驱动和触发幼年期向成熟期转变中的重要作用进行了探索(Yu et al., 2015)。近期, 该研究组进一步通过构建拟南芥miR156/7感受器和观察敲除miR156/7植株的表型等一系列实验证明, 在每个新世代植株中, 重新激活miR156/7的表达是幼年期重置的先决条件。研究还发现, 不同的miR156/7成员各有分工, MIR156A/C在有性生殖阶

段、*MIR157B*在胚胎发生阶段、*MIR157A/C*在种子萌发过程中分别被从头激活,合力形成稳健的重置分子机制,以确保植物在每个世代均能精准恢复童期生长(Gao et al., 2022)。该研究揭示了植物后代重置童期之谜,为精准调控生长发育和分子育种提供了思路。

1.3 生长素运输蛋白PIN的结构与工作机理

生长素作为第1种被发现的植物激素,极性运输是其区别于其它植物激素的显著特征之一。转运蛋白在此过程中发挥了关键作用,其中,在细胞膜上不对称分布的植物特异性生长素外排蛋白家族PIN尤为重要。但PIN家族蛋白识别和转运生长素的机制并不清楚。最近的研究表明,在实验室广泛使用的一种生长素极性运输抑制剂,同时也是农业生产中最早作为除草剂应用的化学小分子NPA可直接结合PIN蛋白(Abas et al., 2021),但其作用机制未知。孙林峰研究组与国内合作者利用基于放射性同位素的功能检测体系证实了在拟南芥中广泛表达的PIN1蛋白具有转运生长素3-吲哚乙酸(IAA)的活性,可被蛋白激酶激活并被NPA抑制;利用哺乳动物表达系统和纳米抗体表达,他们纯化了拟南芥PIN1蛋白;利用冷冻电镜单颗粒重构技术成功解析了PIN1单独的(apo)、与底物IAA结合的以及抑制NPA结合的3个高分辨率结构。PIN1的跨膜结构域为保守的NhaA蛋白折叠,呈现向细胞质侧开放的构象。虽然IAA和NPA在结合方式上具有一定的相似性,但是NPA以一种更高亲和力的方式结合PIN1,阐明了NPA的高效抑制作用机制(Yang et al., 2022)。该研究揭示了PIN1识别底物生长素IAA及被NPA抑制的分子机制,为理解生长素的外排和极性运输提供了结构基础,也为针对PIN家族蛋白的农业用除草剂和生长调节剂设计开发奠定了理论基础。

AtPIN3与同一亚家族的AtPINs具有较高的序列同源性,且是色谱分离中同质性最好的PIN家族成员。郭江涛研究组与国内合作者通过体外放射性生长素转运实验体系证明了AtPIN3的转运活性;解析了AtPIN3在apo状态、与IAA结合及与NPA结合状态下3个高分辨率冷冻电镜结构;验证了AtPIN3的关键氨基酸残基在IAA转运和NPA抑制过程中的重要作用,提出了AtPIN3转运生长素的类电梯(elevator-like)模

型(Su et al., 2022)。该研究揭示了AtPIN3的结构、IAA识别及NPA抑制机制,加深了人们对PIN介导的生长素运输分子机制的理解,为研发基于结构靶向PIN家族蛋白的新型抑制剂奠定了基础。

2 光合作用与光形态建成

2.1 叶绿体TOC-TIC蛋白运输通道结构

叶绿体是植物和藻类内共生形成的特有细胞器,虽然含有自身的环形基因组,但叶绿体内绝大部分蛋白质均由细胞核基因组编码,在细胞质中翻译成前体蛋白,随后转运至叶绿体内,该转运过程由定位于叶绿体膜上的TOC (translocon at the outer chloroplast membrane)和TIC (translocon at the inner chloroplast membrane)相连形成的复合物通道完成。近期,闫焱研究组解析了莱茵衣藻TOC-TIC复合物的冷冻电镜结构,分辨率为2.5Å。研究人员鉴定到TOC-TIC复合体的14种组分,确认了含Tic20的TIC复合物,解决了长期以来对TIC复合体组分的争议。同时,他们发现由Tic214等构成的跨膜支架不仅连通了TOC和TIC,而且通过磷酸化调节复合物的选择性和速率,揭示了支架蛋白对TOC-TIC复合物折叠、组装和稳定的调控作用。此外,发现不同物种中构成TOC和TIC的核心组分高度保守,而支架组分存在差异(Jin et al., 2022)。该研究首次揭示了横跨双层叶绿体膜的TOC-TIC复合物全貌,阐明了完整的前体蛋白转运路径,为解析TOC-TIC及其它细胞器蛋白转运机器的动态转运机制奠定了重要理论基础。

2.2 植物光合系统用于改善动物细胞代谢

病理状态下,细胞内能量和还原力不足会导致合成代谢受阻。细胞内能量主要由ATP提供,还原力则主要由NADPH提供。向病变细胞供给适量的ATP和NADPH是改善细胞合成代谢的关键,然而在医疗实践中难以实现。林贤丰研究组与国内合作者将植物光合作用系统植入动物细胞,并利用光合系统产生的ATP和NADPH成功增强了动物细胞的合成代谢。他们从菠菜中分离类囊体并进一步加工成纳米类囊体单元(nanothylakoid units, NTUs)。NTUs在体外可受光照诱导产生ATP和NADPH。他们使用细胞膜伪包装包封NTUs,并将其导入退行性软骨细胞。照光后,

NTUs提高了细胞内的ATP和NADPH水平,并改善了细胞合成代谢。在针对小鼠骨关节炎模型的治疗中,NTUs提升了软骨稳态,抑制了骨关节炎的发展(Chen et al., 2022b)。该研究开发了一种基于纳米类囊体单位的独立、可控的纳米植物源光合系统,克服了机体对植入外源系统的排斥,证明了跨物种植入的可行性,提供了利用天然系统精准调控细胞代谢的方法,有望应用于不同退行性疾病的治疗。

2.3 RNA解旋酶抑制光形态建成的分子机理

可变剪接也称选择性剪接,是在特定位点发生剪接而生成多种mRNA的转录后调控机制,翻译形成不同的蛋白质可在相应的发育时期行使重要功能。近年来,有研究通过转录组分析了光照对可变剪接的调控作用,但对其中的具体调控机制并不清楚。林荣呈研究组鉴定到调控光形态建成的抑制因子RNA解旋酶UAP56。研究人员通过寻找互作蛋白,发现UAP56与COP1及剪接辅助因子U2AF65可直接互作。转录组测序显示,UAP56和COP1调控了大量光合作用以及光信号等相关基因的转录与可变剪接。RNA免疫沉淀实验表明,UAP56和COP1在体内通过作用于剪接体从而直接调控光信号介导的选择性剪接(Li et al., 2022b)。该研究鉴定到光形态建成的新成员UAP56,发现了COP1作为可变剪接调节因子的新功能,揭示了UAP56与COP1共同调控光形态建成的分子机制。同时,由于UAP56和COP1在植物及动物中均广泛存在,两者的作用方式和生化机理为研究其它物种的类似机制提供了重要参考。

3 作物生物学

3.1 水稻图形超级泛基因组的构建

水稻是全球最重要的主粮作物之一,充分发掘水稻种质资源的遗传变异,拓宽优异基因资源库是改良现代水稻品种、保障全球粮食安全的重要基础。单个或几个参考基因组不足以覆盖种群中广泛的遗传多样性,能囊括所有遗传变异的泛基因组逐渐受到更多的关注(Zhao et al., 2018; Huang et al., 2021)。钱前研究组与国内多家单位合作精心选择了具有高度代表性的202份亚洲栽培稻核心种质、28份普通野生稻、11份非洲栽培稻和10份短舌野生稻进行了二、三代测

序,在组装高质量基因组并进行充分注释的基础上,构建了群体水平规模最大的水稻图形超级泛基因组及稻属一致性坐标体系;并利用其快速克隆了水稻粒型*spd6*和*qTGW1.2a*的优异等位基因,揭示了复杂结构变异在水稻适应性及其平行驯化过程中的重要作用;此外,为高效利用这些海量的基因组数据,他们构建了数据库RiceSuperPIRdb (<http://www.ricesuperpir.com/>) (Shang et al., 2022)。该研究极大地加深了人们对水稻基因组的理解,且相关种质资源及数据对水稻生物学基础研究和育种实践均有重要价值。

3.2 水稻中高产基因——*OsDREB1C*的发掘

全球一直面临耕地资源短缺和粮食产量不足的问题。提高水稻单株产量和缩短生育期可更高效地利用有限的耕地资源,满足日益增长的粮食需求。而实现水稻增产需提高光合作用效率和氮素利用率,这些复杂的生物学过程常涉及转录因子的调控。周文彬研究组从候选的118个转录因子中鉴定到1个能同时受光照和低氮诱导的转录因子*OsDREB1C*。该转录因子可激活光合作用的碳同化、氮吸收转运以及抽穗开花等途径的下游靶基因转录:*OsDREB1C*能够调控编码Rubisco小亚基的*OsRBCS3*基因(Suzuki and Makino, 2012),增强植株的光合能力;并能提高硝酸盐转运蛋白基因*OsNRT1.1B* (Zhang et al., 2019)和*OsNRT2.4*,及硝酸还原酶基因*OsNR2* (Gao et al., 2019)的表达水平,从而促进氮素的吸收和转运;还能作用于*OsFTL1*基因促进早花。将*OsDREB1C*基因过表达能够显著增加水稻单产、缩短生育期及提高氮素的利用率,最终实现碳氮的有效分配(Wei et al., 2022)。该研究为未来水稻育种实践提供了重要的靶标基因,也为通过单基因功能研究优化作物性状提供了范例。

3.3 提高水稻和玉米产量的WD40蛋白的趋同选择

在谷物进化过程中,许多形态、生理或生化性状均经过了趋同选择,目的是使其高产、易种且营养丰富(Doebley et al., 2006; Hufford et al., 2012b; Liang et al., 2021)。因此,识别不同谷物的趋同选择基因有助于阐明作物物种的进化,及加速谷物育种进程。近期,杨小红研究组与国内合作者挖掘出同时控制玉米和水稻高产的基因*KRN2*和*OsKRN2*。研究表明,玉米

*KRN2*和玉米水稻*OsKRN2*受到趋同选择并通过相似的途径调控玉米和水稻的产量。*KRN2/OsKRN2*编码的WD40蛋白与功能未知蛋白DUF1644互作, 负调控玉米与水稻的穗粒数。实验表明, 敲除玉米*KRN2*和玉米水稻*OsKRN2*可分别提高产量10%和8%, 并且对其性状无明显影响, 应用潜力巨大。另外, 他们还在全基因组范围内检测到490对经历了趋同选择的直系基因, 这些基因在淀粉和蔗糖代谢及辅因子生物合成途径中显著富集(Chen et al., 2022c)。该研究不仅丰富了作物驯化的遗传学理论, 而且为提高其它全球作物产量提供了新机会。《植物学报》发表专文点评, 认为该研究在全基因组水平上揭示了玉米与水稻趋同选择的规律, 为进一步解析驯化综合性状形成的分子机理及其在育种中的应用奠定了重要理论基础(余泓和李家洋, 2022)。

3.4 ABA合成与代谢协同调控水稻种子休眠和萌发的分子机制

种子休眠是一种极其复杂的农艺性状, 受多个数量性状位点调控, 因此其关键调控基因的克隆较为困难。储成才研究组与高彩霞研究组合作, 通过构建染色体单片段代换系群体, 从强休眠水稻品种Kasalath中克隆到1个负调控水稻休眠的关键基因*SD6*。*SD6*编码1个bHLH转录因子, 其互作蛋白——转录因子*ICE2*正调控水稻种子的休眠性。一方面, *SD6*和*ICE2*通过直接结合ABA代谢关键基因*ABA8OX3*启动子的G-box或E-box对该基因进行拮抗调控; 另一方面, *SD6*和*ICE2*通过拮抗调控*OsbHLH048*间接地调控ABA合成关键基因*NCED2*。此外, *SD6*和*ICE2*可响应环境温度, 此消彼长地动态调控种子中的ABA含量和种子的休眠程度。他们进一步利用基因组编辑技术对多个易穗发芽的水稻以及小麦主栽品种的*SD6*基因进行改良, 改良材料的穗发芽现象得到明显改善(Xu et al., 2022)。该研究揭示了作物通过协同激素合成和代谢调控种子休眠与萌发的分子机制, 为谷物穗发芽抗性育种改良奠定了理论基础并提供了基因资源。

3.5 乙烯通过ABA和生长素抑制水稻根系伸长

无机化学肥料使用和耕作方式的改变增加了土壤硬度, 高硬度的土壤会限制植物本身产生的乙烯扩散, 导致其在根系周围积聚, 引起根系变短、增粗, 从而

响应土壤硬度的增加(Pandey et al., 2021)。然而, 在植物根系感应土壤硬度的过程中, 乙烯转化为植物内部发育信号的分子机制尚不明确。张大兵研究组与国外合作者发现, 乙烯在压实土壤中通过转录因子*Os-EIL1*上调生长素合成基因*OsYUC8*的表达, 从而增加水稻根系内部生长素的浓度, 并且通过生长素载体*OsAUX1*将合成的生长素运输至伸长区表皮细胞中, 抑制根伸长。另外, ABA作用于乙烯和生长素的下游, 调控皮层细胞的径向扩张。破坏根尖径向膨胀的ABA缺陷突变体表现出更强的穿透压实土壤的能力, 这打破了径向膨胀有助于根系穿透压实土壤的传统认知(Huang et al., 2022a)。该研究解析了植物将乙烯信号转化为发育信号响应外界土壤硬度的机制, 为未来培育适应不同土壤硬度的作物新品种奠定了重要理论基础。

3.6 THP9提高玉米种子蛋白质含量和氮素利用效率

现代玉米杂交种中蛋白质含量仅为5%–10%。大刍草作为玉米的野生祖先, 其种子蛋白质含量是大多数现代自交系和杂交种的3倍。巫永睿研究组与王文琴研究组合作, 利用trio-binning方法构建了大刍草THP9 (TEOSINTE HIGH PROTEIN 9)的连续单倍型DNA序列, 并通过图谱克隆, 在9号染色体上鉴定到1个主要的高蛋白数量性状位点——大刍草高蛋白9 (teosinte HIGH PROTEIN 9, THP9)。野生玉米优良基因*THP9-T*能提高氮素的利用效率, 这对在低氮条件下促进高产非常重要。另外, *THP9-T*渗透到现代玉米自交系和杂交种中, 极大地增加了整个植株中游离氨基酸特别是天冬酰胺的积累, 并在不影响产量的情况下增加了种子的蛋白质含量。该研究表明, 在低氮条件下, 植株表现出高于一些玉米自交系中的等位基因*THP9-B*的氮利用效率(nitrogen-use efficiency, NUE), 并显示出改善玉米种质的良好前景(Huang et al., 2022c)。

3.7 TaWOX5基因显著提高小麦遗传转化效率

与水稻和玉米等主要农作物相比, 小麦基因组庞大且复杂, 基因工程研究进程相对缓慢。其中, 遗传转化效率低和基因型依赖性是两个关键限制因素。2015年, Ishida等(2015)通过调整培养基和转化选择程序, 使

模式小麦的农杆菌介导转化率提高到50%–90%，但对商用小麦来说，基因型依赖性问题仍然非常突出，这限制了利用转基因和基因编辑技术对其进行遗传改良。Lowe等(2016)研究表明，通过引入再生相关基因可提高作物的转化效率，但仍存在分化不正常现象。叶兴国研究组与国内外合作者，在小麦离体培养中超表达WUS家族基因TaWOX5，提高了转化效率，显著促进了幼胚的遗传转化和再生，且愈伤组织芽和根分化正常，转化成功的转基因小麦植株可以根据旗叶形态识别。他们进一步对22个商业化推广小麦品种或重要小麦种质资源进行转化实验，结果表明TaWOX5对基因型的依赖性低，在黑小麦、黑麦、大麦以及玉米中应用TaWOX5同样能够提高转化效率。该研究为快速推进商用小麦的分子育种奠定了基础(Wang et al., 2022a)。

3.8 大豆根瘤能量状态感受器调控共生固氮机制

提高豆科植物的共生固氮能力及发展非豆科植物或作物的共生固氮，可降低对工业氮肥的依赖、发展绿色可持续农业及实现“双碳”战略。共生根瘤的固氮能力需与豆科植物的碳源以及能量水平相协调，以平衡共生固氮与其它生命过程的碳消耗并保证豆科植物在不同环境下的正常生长。王学路研究组在根瘤中发现了能量感受器蛋白GmNAS1 (soybean nodule AMP sensor 1)和GmNAP1 (GmNAS1-associated protein 1)，它们可感受上升的能量状态，进而调控糖酵解中间产物在大豆根瘤中向共生固氮和植物细胞自身利用的方向分配(Ke et al., 2022)。该研究揭示了大豆根瘤中的新型能量感受器GmNAS1/GmNAP1通过调控根瘤碳源的重新分配，进而调整根瘤固氮能力的分子机制，为高效固氮作物的分子设计提供了新思路。

3.9 马铃薯泛基因组图谱和番茄图形泛基因组的构建

马铃薯是最重要的作物之一，全球约有10亿人口以马铃薯为主粮。因此，其对粮食安全具有重要意义。之前，对马铃薯的研究(包括第1个马铃薯基因组分析)多以其四倍体栽培种为主(The Potato Genome Sequencing Consortium, 2011)，野生马铃薯基因组研究得较少，这限制了野生种质资源在育种中的应

用。2020年，黄三文研究组完成了杂合二倍体马铃薯的单倍型分辨基因组分析(Zhou et al., 2020)。2022年，该研究组又从头组装了40多份二倍体马铃薯和2份Etuberosum材料的参考基因组，最终构建出二倍体马铃薯泛基因组图谱(Tang et al., 2022)。该研究不仅扩展了马铃薯的基因组资源，还鉴定了栽培和野生马铃薯物种间大量的结构变异，为基于变异的精准育种和亲本系选择提供了宝贵的资源。

此外，黄三文研究组通过构建高精度番茄基因组、组装31个红果番茄品种基因组并将几百份重测序的样品信息与之结合，组装构建了包含广泛番茄种质遗传变异的番茄图形泛基因组(Zhou et al., 2022)。该研究通过揭示等位基因和基因座异质性及结构变异等，提高了识别潜在重要农艺性状的遗传因子能力，促进了对复杂性状遗传力的理解。

4 逆境生物学

4.1 生物胁迫

4.1.1 植物受体类蛋白的免疫功能解析

病原菌入侵植物体，其相关分子模式(pathogen-associated molecular patterns, PAMPs)首先受到模式识别受体(pattern recognition receptors, PRRs)的识别，触发植物细胞的PTI (pattern-triggered immunity)反应(Jones and Dangl, 2006)。模式识别受体主要分为受体类激酶(receptor kinases, RKs)和受体类蛋白(receptor-like proteins, RLPs) (Jamieson et al., 2018; Wan et al., 2019)。受体类蛋白的活化和配体识别机制一直未被解析。柴继杰研究组与国内合作者通过解析单独受体(RXEG1)、受体-配体复合体(RX-EG1-XEG1)以及受体-配体-共受体复合体(RXEG1-XEG1-BAK1)等处于静息或激活状态的蛋白晶体结构，发现RXEG1通过其N端和C端的loop结构与XEG1结合，二者结合后RXEG1的N端和C端结构域发生构象变化，促进受体RXEG1与共受体BAK1形成异源二聚体。生化实验与功能分析进一步表明，XEG1诱导的RXEG1-BAK1异源二聚体的形成是激活下游抗病信号途径的必要条件。该研究同时发现RXEG1结合部位位于XEG1的酶活区域，RXEG1受体结合后显著抑制XEG1的糖基水解酶活性，直接抑制病原菌侵染(Sun et al., 2022)。

此外, 柴继杰研究组与国内外合作者还对TNLs类受体蛋白激活免疫信号通路的分子机制进行了研究。他们利用昆虫体系重构了TNLs类免疫信号通路, 成功鉴定了TNLs类受体蛋白通过ADP核糖基化产生的信号分子pRib-ADP/AMP。随后, 通过功能分析发现, 该信号分子可以激活下游的EDS1-PAD4和EDS1-SAG101复合物, 从而触发ETI (effector-triggered immunity)信号通路反应(Huang et al., 2022b)。他们还通过冷冻电镜技术对EDS1-SAG101复合体进行结构解析及生化和质谱分析, 发现含有TIR类结构域的受体蛋白可通过其ADPR聚合酶和NAD水解酶催化三磷酸腺苷(ATP)和二磷酸腺苷核糖(ADPR)的ADP核糖基化, 形成ADPr-ATP以及di-ADPR。二者可与EDS1-SAG101复合体结合, 并促成发生别构作用, 与下游的辅助NLR蛋白NRG1互作。EDS1-SAG101-NRG1复合体可能参与下游钙离子信号通路, 进而促进植物的ETI信号通路(Jia et al., 2022)。上述成果为植物基础抗病理论研究奠定了基础。

4.1.2 植物胞外pH感受器调节发育与免疫的机制

胞外pH是影响细胞化学和生物学反应的重要因素(Tsai and Schmidt, 2021)。而胞外液碱性化是植物细胞的免疫指标之一。例如, 病原物相关分子模式(PAMP)所触发的免疫反应(PTI)可以引发胞外液pH值升高(Felix et al., 1999; Huffaker et al., 2006)。越来越多的研究表明, 植物细胞可感受外界pH变化, 但其感知pH的机制尚未被揭示。郭红卫研究组与柴继杰研究组合作, 采用遗传、生化和结构解析等手段, 对拟南芥根尖分生区细胞进行了研究, 发现植物细胞利用效应因子RGF1和免疫受体蛋白PEPR响应酸碱环境变化。在胞间液酸性环境下, RGF1的酪氨酸磺酸化修饰位点发生质子化反应, 与受体的RxGG基序产生强烈的氢键相互作用, 增强RGF与下游膜蛋白受体RGI/RGFR的结合能力; 在碱性条件下, RGF1的酪氨酸磺酸化修饰发生去质子化, 导致其结合能力下降, 从而调节植物生长信号的传递。同时发现, 酸性条件下植物免疫受体蛋白PEPR的酸性氨基酸(Asp, Glu)质子化, 破坏了小肽Pep1与PEPR互作, 抑制下游免疫信号途径; 碱性环境下, 该酸性氨基酸则会去质子化, 促进受体与共受体互作, 激活下游免疫反应。互换RGF1和PEPR的胞外受体结构域, 二者对酸

碱的响应会发生改变(Liu et al., 2022a)。该研究揭示了“胞外碱化”的免疫反应标志和“酸生长理论”的分子机制, 为“酸碱控制”植物生长、抗逆、抗病育种及农业生产应用奠定了理论基础。《植物学报》发表专文点评, 认为该研究发现了植物细胞质外体pH的感受器, 阐明了质外体碱化的感受机制及植物协调免疫与生长发育的机制, 加深了人们对植物平衡生长与免疫应答生物学反应过程的理解(杨永青和郭岩, 2022)。

4.1.3 小麦条锈病感病基因TaPsIPK1的发现及其作用机制

抗病育种能有效提高作物的抗病性。*R*基因在育种中应用广泛, 但*R*基因赋予的质量抗性易引发病原菌发生突变, 导致短期内作物的抗性丧失(Chen et al., 2014)。研究发现, 由突变感病基因所赋予植物的抗性更具有持久性和广谱性(Pavan et al., 2010; Langner et al., 2018)。近期, 王晓杰研究组与国内合作者克隆了1个小麦条锈病感病基因TaPsIPK1, 该基因突变后可赋予小麦对多种条锈菌的广谱抗性。他们以TaPsIPK1为诱饵与条锈菌蛋白库进行酵母双杂交, 鉴定到其互作效应因子PsSpg1; 进一步生化实验证明, PsSpg1可以通过激活TaPsIPK1自磷酸化促进植物感病, 并且磷酸化后TaPsIPK1由质膜转移至细胞核; 免疫共沉淀联合质谱分析, 发现转录因子TaCBF1可以与TaPsIPK1互作, 后者通过抑制TaCBF1介导的下游抗病基因的转录活性而促进植株的感病性增强(Wang et al., 2022b)。该研究鉴定出小麦受锈菌效应因子操控的感病基因, 为条锈病和叶锈病持久且广谱抗性育种提供了极具价值的种质资源。《植物学报》发表专文点评, 认为该研究揭示了由PsSpg1-TaPsIPK1-TaCBF1d在小麦条锈病S基因中触发的新的磷酸化转录调控机制, 为通过作物遗传修饰培育持久抗性品种提供了新策略(孔令让, 2022)。

4.1.4 基因编辑创制正常生长且抗白粉病的小麦种质资源

Mlo (Mildew resistance locus *O*)是最早在大麦中克隆的感病基因, 因其序列和功能的保守性, 该基因突变能赋予多种植物对白粉病的广谱抗性(Büschges et al., 1997; Schulze-Lefert and Vogel, 2000)。前期,

高彩霞研究组与国内合作者通过基因编辑创制了六倍体小麦 *Tamlo* 突变体, 该突变体具有白粉病抗性, 但株高和产量明显下降(Wang et al., 2014)。近期, 他们利用TALEN对小麦品种Bobwhite背景下A、B、D基因组的 *MLO1* 基因进行沉默, 创制出新型 *mlo* 突变体 *Tamlo-R32*, 该突变体不仅保留了白粉病广谱抗性, 而且发育表型和产量均正常。通过遗传分析和基因组重测序, 发现该突变体除在 *TaMLO-A1* 以及 *TaMLO-D1* 基因处发生编辑外, 还在 *TaMLO-B1* 基因座附近发生了约304 kb的大片段删除, 进而造成该部分染色质形态发生改变, 表观调控 *TaTMT3B* 基因的表达, 该基因超表达可恢复 *TaMLO* 的产量和发育表型。此外, 与 *mlo* 相同的是 *TMT3B* 的功能也具有保守性, 在拟南芥中超表达 *TMT3B* 可以缓解拟南芥 *mlo* 突变体的早衰表型。进一步, 他们通过传统杂交育种和CRISPR/Cas9基因编辑技术在多个小麦主栽品种中实现了 *Tamlo-R32* 类突变(Li et al., 2022a)。该研究证实了利用基因编辑技术可对多倍体作物复杂的多性状实现精准调控, 为作物抗病育种研究提供了新的理论视角。

4.2 非生物胁迫

4.2.1 TT3和TT2调控水稻耐热性的分子机制

随着全球气候变暖加剧, 极端高温严重威胁着世界粮食安全。林鸿宣研究组前期研究发现, *TT1* (*thermotolerance 1*) 可清除细胞中未折叠的蛋白质, 增强非洲稻的耐热性(Li et al., 2015)。近期, 该研究组与林尤舜研究组合作对22 762株水稻遗传材料进行了大规模交换个体筛选和耐热表型鉴定, 定位并克隆了控制水稻高温抗性的新QTL位点 *TT3*, 该位点存在2个拮抗调控水稻高温抗性的QTL基因 *TT3.1* 和 *TT3.2*。极端高温(42°C)下, 细胞质膜定位的E3泛素连接酶 *TT3.1* 可从细胞表面转移至多囊泡体(MVB)中, 招募并泛素化叶绿体前体蛋白 *TT3.2*, 使其降解, 从而减轻热胁迫下 *TT3.2* 积累所造成的叶绿体损伤, 提高水稻的高温抗性以及产量。在非洲栽培稻(CG14)中, *TT3.1*^{CG14} E3泛素连接酶的活性较强; 在亚洲栽培稻(WYJ)中, *TT3.1*^{WYJ} 的活性较弱, 因此相比于前者, WYJ在高温胁迫下会有更多的 *TT3.2* 成熟蛋白在 *NIL-TT3*^{WYJ} 叶绿体中积累, 破坏叶绿体, 导致其高温敏感和减产。田间数据显示, 在抽穗期和灌浆期进行

高温处理, 近等基因系 *NIL-TT3*^{CG14} 比 *NIL-TT3*^{WYJ} 增产约1倍(Zhang et al., 2022a)。该研究发现了潜在的高温感受器 *TT3.1*, 揭示了叶绿体蛋白降解的新机制, 为应对全球气候变暖引发的粮食安全问题提供了珍贵的抗高温基因资源。

林鸿宣研究组还定位并克隆了编码G蛋白γ亚基的基因 *TT2*。热带粳稻来源的 *TT2* 存在1个SNP, 该SNP使其编码1个提前终止形式的蛋白, *NIL-TT-2*^{HPS32} 植株具有较强的耐热性, 且成熟期的单株产量显著提高; 而在高温敏感的温带粳稻中, 该SNP占比较低。在高温敏感的对照株系中, 蜡质相关调控基因受热诱导显著下调, 而在 *NIL-TT2*^{HPS32} 株系中有一部分蜡质基因(包括1个正向调控蜡质合成的重要转录因子 *OsWR2* 基因)不响应热并且表达稳定。敲除 *NIL-TT2*^{HPS32} 株系中 *OsWR2* 使其耐高温表型消失, 表明在高温胁迫下维持正常的蜡质含量对水稻的耐热性至关重要。进一步研究发现水稻钙调素结合转录因子(CAMTA)家族成员 *SCT1* 可直接结合 *OsWR2* 的启动子, 影响 *OsWR2* 的表达, 负调控水稻的耐热性。研究还发现高温提高细胞内的Ca²⁺浓度, 诱导 *SCT1* 与钙调素相互作用, 抑制 *OsWR2* 的表达(Kan et al., 2022)。该研究鉴定到水稻耐热性负调控因子 *TT2*, 并揭示了 *TT2-SCT1-OsWR2* 模块调控水稻耐热性的分子机制。

4.2.2 ZmICE1自然变异调控玉米的耐寒性

玉米起源于热带, 低温胁迫严重威胁着玉米生产。然而, 目前人们对玉米响应低温的分子机制研究尚处于起步阶段, 可利用的优势基因资源匮乏。杨淑华研究组对245份自交系材料进行了常温和低温处理下的非靶标代谢组学分析及mGWAS分析, 发现转录因子 *ZmICE1* 参与低温诱导的代谢调控过程。过表达 *ZmICE1* 可以显著增强玉米萌发期以及苗期的耐冷性, 表明 *ZmICE1* 是玉米耐冷性的正调控因子。利用RNA-seq及ChIP-seq鉴定了802个 *ZmICE1* 的直接靶基因, 除 *ZmDREB1s* 和 *ZmERFs* 等冷响应基因外, 超过半数的靶基因参与各种代谢过程。其中一类 *ZmAss* (*ASPARAGINE SYNTHETASES*) 基因编码Glu-Asn合成关键酶, 在氮代谢中发挥重要作用。通过候选基因关联分析, 发现 *ZmICE1* 启动子区SNP-465位点变异影响了 *ZmMYB39* 转录因子与 *ZmICE1* 启动子的结

合, 从而影响*ZmICE1*的转录水平。耐冷单倍型中, *ZmMYB39*与*ZmICE1*启动子区的结合能力增强, *ZmICE1*转录水平增高。*ZmICE1*蛋白一方面促进冷响应基因(如*ZmDREB1s*)的表达; 另一方面通过抑制*ZmAS*的表达降低Glu/Asn的生物合成, 从而减少由Glu引起的线粒体活性氧(mtROS)的产生, 解除mtROS对DREB1s的抑制(Jiang et al., 2022)。该研究揭示了转录因子*ZmICE1*调控玉米耐低温胁迫与氨基酸代谢的分子机制, 为作物性状改良提供了新思路。

5 植物系统进化

5.1 被子植物自交不亲和性的起源和演化机制

被子植物占陆生植物总数的89%, 其起源和辐射式演化机制是植物生物学领域的研究热点, 备受科学家关注。自交不亲和性(self-incompatibility, SI)是指正常可育的雌雄同花被子植物自花授粉后不能产生合子, 这对促进被子植物异交并增加其多样性至关重要。SI大致可以分为4种类型(Fujii et al., 2016), 存在于约40%的被子植物中, 并广泛分布于不同的谱系。如此多样的SI机制是如何起源和演化的? 它们之间的演化关系如何? 薛勇彪研究组与国内外合作者, 通过对真双子叶植物几十个科中物种的自交不亲和性及S位点特征进行归纳分析, 系统总结出真双子叶植物SI的3种丢失路径和4种重获路径, 并且发现第1类S位点结构在被子植物起源之初即已产生(Zhao et al., 2022)。该研究揭示了SI的起源和演化机制, 为深入研究被子植物的起源和扩张提供了一个新的分子演化机制框架。

5.2 攀枝花苏铁基因组图谱的构建

裸子植物是一个单系类群, 约1 000多种, 分为5大谱系; 但各大谱系之间的系统演化关系一直存在争议(Stull et al., 2021)。苏铁纲植物是5大谱系之一, 雌雄异株, 精子具有鞭毛。张寿洲研究组与国内外多家单位合作, 高质量地完成了中国特有植物苏铁属物种攀枝花苏铁的基因组测序分析, 解决了一些长期存在争议的问题。例如, 他们发现现存裸子植物的最近共同祖先可能经历了1次古老的全基因组重复事件, 以及苏铁类植物与银杏是姐妹群, 是裸子植物的基部类

群。此外, 他们还发现一些与种子生理发育相关的新基因和显著扩张的基因家族、雄株特异的Y染色体序列及与鞭毛组装相关的基因等。令人惊奇的是, 在该物种基因组中, 他们发现了一种细胞毒素蛋白基因, 这种基因起源于细菌, 通过水平基因转移的方式转移至真菌和苏铁中, 而且只在苏铁属物种中存在(Liu et al., 2022b)。该研究标志着种子植物各大分支的基因组均已覆盖, 为后续开展比较基因组学研究奠定了基础。

5.3 甘蔗种质资源的演化

中国甘蔗种植面积占全国糖料面积的90%。现代栽培甘蔗是100多年前高贵种*Saccharum officinarum*与细茎野生种*S. spontaneum*人工杂交后产生, 前者为稳定的同源八倍体($2n=80$), 后者则具有宽泛的倍性和染色体基数变异, 为现代甘蔗育种贡献了抗逆和分蘖等优良性状基因。由于细茎野生种遗传背景高度复杂, 其起源和演化一直是该领域百余年来悬而未决的重要科学问题, 极大限制了现代甘蔗的育种进程。基于前期工作(Zhang et al., 2018), 张积森研究组解析了细茎野生种的天然同源四倍体Np-X基因组, 并对分布于世界范围内的100多份细茎材料进行了群体遗传学分析, 发现细茎野生种起源于印度北部, 后分化为4个亚群。该研究组还进一步对该物种的染色体基数、基因组倍性以及重要性状相关基因的演化等进行了推演, 对推动甘蔗种质资源的应用具有重要意义(Zhang et al., 2022b)。

5.4 玉蜀黍属物种的适应性演化

玉米起源于墨西哥西南部, 是世界上种植最广泛的作物之一, 其野生同属物种统称为大刍草, 这些物种可适应多种不同的环境, 是适应性演化研究的理想材料(Hufford et al., 2012a)。严建兵研究组与国内外合作者, 利用玉蜀黍属(*Zea*)内7个野生物种和亚种共计237份材料, 及507份现代玉米自交系材料, 构建了玉蜀黍属的遗传变异图谱。进一步分析发现, 玉蜀黍属不同物种在距今约12万年前开始分化, 在距今约6.8万年前快速分化成为现在的7个物种和亚种, 其中1个种驯化成现代玉米。属内物种或亚种间存在大量的基因渗入, 表明基因交流在适应环境过程中发挥了重要作用(Chen et al., 2022a)。该研究对玉蜀黍属的

遗传变异和演化历史进行了深入解析, 为玉米适应性改良奠定了重要理论基础并提供了遗传资源。

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!

杨淑华 (中国农业大学)

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)

顾红雅 (北京大学)

漆小泉 (中国科学院植物研究所)

林荣呈 (中国科学院植物研究所)

陈 凡 (中国科学院遗传与发育生物学研究所)

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)

姜里文 (香港中文大学)

王 雷 (中国科学院植物研究所)

陈之端 (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

- 孔令让 (2022). 另辟蹊径破解小麦条锈病的基因密码. 植物学报 57, 405–408.
- 杨永青, 郭岩 (2022). 植物细胞质外体pH感受机制的解析. 植物学报 57, 409–411.
- 余泓, 李家洋 (2022). 是金子无论在何处都发光: 玉米和水稻驯化中的趋同选择. 植物学报 57, 153–156.
- Abas L, Kolb M, Stadlmann J, Janacek DP, Lukic K, Schwechheimer C, Sazanov LA, Mach L, Friml J, Hammes UZ (2021). Naphthylphthalamic acid associates with and inhibits PIN auxin transporters. *Proc Natl Acad Sci USA* 118, e2020857118.
- Büschges R, Hollricher K, Panstruga R, Simons G, Wolter M, Frijters A, van Daelen R, van der Lee T, Diergaarde P, Groenendijk J, Töpsch S, Vos P, Salamini F, Schulze-Lefert P (1997). The barley *Mlo* gene: a novel control element of plant pathogen resistance. *Cell* 88, 695–705.
- Chen L, Luo JY, Jin ML, Yang N, Liu XG, Peng Y, Li WQ, Phillips A, Cameron B, Bernal JS, Rellán-Álvarez R, Sawers RJH, Liu Q, Yin YJ, Ye XN, Yan JL, Zhang QH, Zhang XT, Wu SS, Gui ST, Wei WJ, Wang YB, Luo Y, Jiang CL, Deng M, Jin M, Jian LM, Yu YH, Zhang ML, Yang XH, Hufford MB, Fernie AR, Warburton ML, Ross-Ibarra J, Yan JB (2022a). Genome sequencing reveals evidence of adaptive variation in the genus *Zea*. *Nat Genet* 54, 1736–1745.
- Chen PF, Liu X, Gu CH, Zhong PY, Song N, Li MB, Dai ZQ, Fang XQ, Liu ZM, Zhang JF, Tang RK, Fan SW, Lin XF (2022b). A plant-derived natural photosynthetic system for improving cell anabolism. *Nature* 612, 546–554.
- Chen WK, Chen L, Zhang X, Yang N, Guo JH, Wang M, Ji SH, Zhao XY, Yin PF, Cai LC, Xu J, Zhang LL, Han YJ, Xiao YN, Xu G, Wang YB, Wang SH, Wu S, Yang F, Jackson D, Cheng JK, Chen SH, Sun CQ, Qin F, Tian F, Fernie AR, Li JS, Yan JB, Yang XH (2022c). Convergent selection of a WD40 protein that enhances grain yield in maize and rice. *Science* 375, eabg7985.
- Chen WQ, Wellings C, Chen XM, Kang ZS, Liu TG (2014). Wheat stripe (yellow) rust caused by *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici*. *Mol Plant Pathol* 15, 433–446.
- Doebley JF, Gaut BS, Smith BD (2006). The molecular genetics of crop domestication. *Cell* 127, 1309–1321.
- Felix G, Duran JD, Volko S, Boller T (1999). Plants have a sensitive perception system for the most conserved domain of bacterial flagellin. *Plant J* 18, 265–276.
- Feng XQ, Zilberman D, Dickinson H (2013). A conversation across generations: soma-germ cell crosstalk in plants. *Dev Cell* 24, 215–225.
- Fujii S, Kubo KI, Takayama S (2016). Non-self- and self-recognition models in plant self-incompatibility. *Nat Plants* 2, 16130.
- Gao J, Zhang K, Cheng YJ, Yu S, Shang GD, Wang FX, Wu LY, Xu ZG, Mai YX, Zhao XY, Zhai D, Lian H, Wang JW (2022). A robust mechanism for resetting juvenility during each generation in *Arabidopsis*. *Nat Plants* 8, 257–268.
- Gao ZY, Wang YF, Chen G, Zhang AP, Yang SL, Shang LG, Wang DY, Ruan BP, Liu CL, Jiang HZ, Dong GJ, Zhu L, Hu J, Zhang GH, Zeng DL, Guo LB, Xu GH, Teng S, Harberd NP, Qian Q (2019). The *indica* nitrate reductase gene *OsNR2* allele enhances rice yield potential and nitrogen use efficiency. *Nat Commun* 10, 5207.
- Huang C, Chen Z, Liang CZ (2021). *Oryza* pan-genomics: a new foundation for future rice research and improvement. *Crop J* 9, 622–632.
- Huang GQ, Kilic A, Karady M, Zhang J, Mehra P, Song

- XY, Sturrock CJ, Zhu WW, Qin H, Hartman S, Schneider HM, Bhosale R, Dodd IC, Sharp RE, Huang RF, Mooney SJ, Liang WQ, Bennett MJ, Zhang DB, Pandey BK (2022a). Ethylene inhibits rice root elongation in compacted soil via ABA- and auxin-mediated mechanisms. *Proc Natl Acad Sci USA* **119**, e2201072119.
- Huang SJ, Jia AL, Song W, Hessler G, Meng YG, Sun Y, Xu LN, Laessle H, Jirschitzka J, Ma SC, Xiao Y, Yu DL, Hou J, Liu RQ, Sun HH, Liu XH, Han ZF, Chang JB, Parker JE, Chai JJ (2022b). Identification and receptor mechanism of TIR-catalyzed small molecules in plant immunity. *Science* **377**, eabq3297.
- Huang YC, Wang HH, Zhu YD, Huang X, Li S, Wu XG, Zhao Y, Bao ZG, Qin L, Jin YB, Cui YH, Ma GJ, Xiao Q, Wang Q, Wang JC, Yang XR, Liu HJ, Lu XD, Larkins BA, Wang WQ, Wu YR (2022c). *THP9* enhances seed protein content and nitrogen-use efficiency in maize. *Nature* **612**, 292–300.
- Huffaker A, Pearce G, Ryan CA (2006). An endogenous peptide signal in *Arabidopsis* activates components of the innate immune response. *Proc Natl Acad Sci USA* **103**, 10098–10103.
- Hufford MB, Bilinski P, Pyhäjärvi T, Ross-Ibarra J (2012a). Teosinte as a model system for population and ecological genomics. *Trends Genet* **28**, 606–615.
- Hufford MB, Xu X, van Heerwaarden J, Pyhäjärvi T, Chia JM, Cartwright RA, Elshire RJ, Glaubitz JC, Guill KE, Kaeppler SM, Lai JS, Morrell PL, Shannon LM, Song C, Springer NM, Swanson-Wagner RA, Tiffin P, Wang J, Zhang GY, Doebley J, McMullen MD, Ware D, Buckler ES, Yang S, Ross-Ibarra J (2012b). Comparative population genomics of maize domestication and improvement. *Nat Genet* **44**, 808–811.
- Ishida Y, Tsunashima M, Hiei Y, Komari T (2015). Wheat (*Triticum aestivum* L.) transformation using immature embryos. In: Wang K, ed. *Agrobacterium* Protocols. New York: Springer. pp. 189–198.
- Jamieson PA, Shan LB, He P (2018). Plant cell surface molecular cypher: receptor-like proteins and their roles in immunity and development. *Plant Sci* **274**, 242–251.
- Jia AL, Huang SJ, Song W, Wang JL, Meng YG, Sun Y, Xu LN, Laessle H, Jirschitzka J, Hou J, Zhang TT, Yu WQ, Hessler G, Li ET, Ma SC, Yu DL, Gebauer J, Baumann U, Liu XH, Han ZF, Chang JB, Parker JE, Chai JJ (2022). TIR-catalyzed ADP-ribosylation reactions produce signaling molecules for plant immunity. *Science* **377**, eabq8180.
- Jiang HF, Shi YT, Liu JY, Li Z, Fu DY, Wu SF, Li MZ, Yang ZJ, Shi YL, Lai JS, Yang XH, Gong ZZ, Hua J, Yang SH (2022). Natural polymorphism of *ZmICE1* contributes to amino acid metabolism that impacts cold tolerance in maize. *Nat Plants* **8**, 1176–1190.
- Jin ZY, Wan L, Zhang YQ, Li XC, Cao Y, Liu HB, Fan SY, Cao D, Wang ZM, Li XB, Pan JM, Dong MQ, Wu JP, Yan Z (2022). Structure of a TOC-TIC supercomplex spanning two chloroplast envelope membranes. *Cell* **185**, 4788–4800.
- Jones JDG, Dangl JL (2006). The plant immune system. *Nature* **444**, 323–329.
- Kan Y, Mu XR, Zhang H, Gao J, Shan JX, Ye WW, Lin HX (2022). *TT2* controls rice thermotolerance through SCT1-dependent alteration of wax biosynthesis. *Nat Plants* **8**, 53–67.
- Ke XL, Xiao H, Peng YQ, Wang J, Lv Q, Wang XL (2022). Phosphoenolpyruvate reallocation links nitrogen fixation rates to root nodule energy state. *Science* **378**, 971–977.
- Langner T, Kamoun S, Belhaj K (2018). CRISPR crops: plant genome editing toward disease resistance. *Annu Rev Phytopathol* **56**, 479–512.
- Li SN, Lin DX, Zhang YW, Deng M, Chen YX, Lv B, Li BS, Lei Y, Wang YP, Zhao L, Liang YT, Liu JX, Chen KL, Liu ZY, Xiao J, Qiu JL, Gao CX (2022a). Genome-edited powdery mildew resistance in wheat without growth penalties. *Nature* **602**, 455–460.
- Li XM, Chao DY, Wu Y, Huang XH, Chen K, Cui LG, Su L, Ye WW, Chen H, Chen HC, Dong NQ, Guo T, Shi M, Feng Q, Zhang P, Han B, Shan JX, Gao JP, Lin HX (2015). Natural alleles of a proteasome $\alpha 2$ subunit gene contribute to thermotolerance and adaptation of African rice. *Nat Genet* **47**, 827–833.
- Li Y, Du YX, Huai JL, Jing YJ, Lin RC (2022b). The RNA helicase UAP56 and the E3 ubiquitin ligase COP1 coordinately regulate alternative splicing to repress photomorphogenesis in *Arabidopsis*. *Plant Cell* **34**, 4191–4212.
- Liang YM, Liu HJ, Yan JB, Tian F (2021). Natural variation in crops: realized understanding, continuing promise. *Annu Rev Plant Biol* **72**, 357–385.
- Liu L, Song W, Huang SJ, Jiang K, Moriwaki Y, Wang YC, Men YF, Zhang D, Wen X, Han ZF, Chai JJ, Guo HW (2022a). Extracellular pH sensing by plant cell-surface peptide-receptor complexes. *Cell* **185**, 3341–3355.
- Liu Y, Wang SB, Li LZ, Yang T, Dong SS, Wei T, Wu SD, Liu YB, Gong YQ, Feng XY, Ma JC, Chang GX, Huang JL, Yang Y, Wang HL, Liu M, Xu Y, Liang HP, Yu J, Cai

- YQ, Zhang ZW, Fan YN, Mu WX, Sahu SK, Liu SC, Lang XA, Yang LL, Li N, Habib S, Yang YQ, Lindstrom AJ, Liang P, Goffinet B, Zaman S, Wegrzyn JL, Li DX, Liu J, Cui J, Sonnenschein EC, Wang XB, Ruan J, Xue JY, Shao ZQ, Song C, Fan GY, Li Z, Zhang LS, Liu JQ, Liu ZJ, Jiao YN, Wang XQ, Wu H, Wang ET, Lisby M, Yang HM, Wang J, Liu X, Xu X, Li N, Soltis PS, Van de Peer Y, Soltis DE, Gong X, Liu H, Zhang SZ (2022b). The *Cycas* genome and the early evolution of seed plants. *Nat Plants* **8**, 389–401.
- Lowe K, Wu E, Wang N, Hoerster G, Hastings C, Cho MJ, Scelonge C, Lenderts B, Chamberlin M, Cushatt J, Wang LJ, Ryan L, Khan T, Chow-Yiu J, Hua W, Yu M, Banh J, Bao ZM, Brink K, Igo E, Rudrappa B, Shamsseer PM, Bruce W, Newman L, Shen B, Zheng PZ, Bidney D, Falco C, Register J, Zhao ZY, Xu DP, Jones T, Gordon-Kamm W (2016). Morphogenic regulators Baby boom and Wuschel improve monocot transformation. *Plant Cell* **28**, 1998–2015.
- Pandey BK, Huang GQ, Bhosale R, Hartman S, Sturrock CJ, Jose L, Martin OC, Karady M, Voeselek LACJ, Ljung K, Lynch JP, Brown KM, Whalley WR, Mooney SJ, Zhang DB, Bennett MJ (2021). Plant roots sense soil compaction through restricted ethylene diffusion. *Science* **371**, 276–280.
- Pavan S, Jacobsen E, Visser RGF, Bai YL (2010). Loss of susceptibility as a novel breeding strategy for durable and broad-spectrum resistance. *Mol Breed* **25**, 1–12.
- Schulze-Lefert P, Vogel J (2000). Closing the ranks to attack by powdery mildew. *Trends Plant Sci* **5**, 343–348.
- Shang LG, Li XX, He HY, Yuan QL, Song YN, Wei ZR, Lin H, Hu M, Zhao FL, Zhang C, Li YH, Gao HS, Wang TY, Liu XP, Zhang H, Zhang Y, Cao SM, Yu XM, Zhang BT, Zhang Y, Tan YQ, Qin M, Ai C, Yang YX, Zhang B, Hu ZQ, Wang HR, Lv Y, Wang YX, Ma J, Wang Q, Lu HW, Wu Z, Liu SL, Sun ZY, Zhang HL, Guo LB, Li ZC, Zhou YF, Li JY, Zhu ZF, Xiong GS, Ruan J, Qian Q (2022). A super pan-genomic landscape of rice. *Cell Res* **32**, 878–896.
- Stull GW, Qu XJ, Parins-Fukuchi C, Yang YY, Yang JB, Yang ZY, Hu Y, Ma H, Soltis PS, Soltis DE, Li DZ, Smith SA, Yi TS (2021). Gene duplications and phylogenomic conflict underlie major pulses of phenotypic evolution in gymnosperms. *Nat Plants* **7**, 1015–1025.
- Su NN, Zhu AQ, Tao X, Ding ZJ, Chang SH, Ye F, Zhang Y, Zhao C, Chen Q, Wang JQ, Zhou CY, Guo YR, Jiao SS, Zhang SF, Wen H, Ma LX, Ye S, Zheng SJ, Yang F, Wu S, Guo JT (2022). Structures and mechanisms of the *Arabidopsis* auxin transporter PIN3. *Nature* **609**, 616–621.
- Sun Y, Wang Y, Zhang XX, Chen ZD, Xia YQ, Wang L, Sun YJ, Zhang MM, Xiao Y, Han ZF, Wang YC, Chai JJ (2022). Plant receptor-like protein activation by a microbial glycoside hydrolase. *Nature* **610**, 335–342.
- Suzuki Y, Makino A (2012). Availability of rubisco small subunit up-regulates the transcript levels of large subunit for stoichiometric assembly of its holoenzyme in rice. *Plant Physiol* **160**, 533–540.
- Tang D, Jia YX, Zhang JZ, Li HB, Cheng L, Wang P, Bao ZG, Liu ZH, Feng SS, Zhu XJ, Li DW, Zhu GT, Wang HR, Zhou Y, Zhou YF, Bryan GJ, Buell CR, Zhang CZ, Huang SW (2022). Genome evolution and diversity of wild and cultivated potatoes. *Nature* **606**, 535–541.
- The Potato Genome Sequencing Consortium (2011). Genome sequence and analysis of the tuber crop potato. *Nature* **475**, 189–195.
- Tsai HH, Schmidt W (2021). The enigma of environmental pH sensing in plants. *Nat Plants* **7**, 106–115.
- Wan WL, Fröhlich K, Pruitt RN, Nürnberger T, Zhang LS (2019). Plant cell surface immune receptor complex signaling. *Curr Opin Plant Biol* **50**, 18–28.
- Wang K, Shi L, Liang XN, Zhao P, Wang WX, Liu JX, Chang YN, Hiei Y, Yanagihara C, Du LP, Ishida Y, Ye XG (2022a). The gene *TaWOX5* overcomes genotype dependency in wheat genetic transformation. *Nat Plants* **8**, 110–117.
- Wang N, Tang CL, Fan X, He MY, Gan PF, Zhang S, Hu ZY, Wang XD, Yan T, Shu WX, Yu LG, Zhao JR, He JN, Li LL, Wang JF, Huang XL, Huang LL, Zhou JM, Kang ZS, Wang XJ (2022b). Inactivation of a wheat protein kinase gene confers broad-spectrum resistance to rust fungi. *Cell* **185**, 2961–2974.
- Wang YP, Cheng X, Shan QW, Zhang Y, Liu JX, Gao CX, Qiu JL (2014). Simultaneous editing of three homoeoalleles in hexaploid bread wheat confers heritable resistance to powdery mildew. *Nat Biotechnol* **32**, 947–951.
- Wei SB, Li X, Lu ZF, Zhang H, Ye XY, Zhou YJ, Li J, Yan YY, Pei HC, Duan FY, Wang DY, Chen S, Wang P, Zhang C, Shang LG, Zhou Y, Yan P, Zhao M, Huang JR, Bock R, Qian Q, Zhou WB (2022). A transcriptional regulator that boosts grain yields and shortens the growth duration of rice. *Science* **377**, eabi8455.
- Xu F, Tang JY, Wang SX, Cheng X, Wang HR, Ou SJ, Gao SP, Li BS, Qian YW, Gao CX, Chu CC (2022). Antago-

- nistic control of seed dormancy in rice by two bHLH transcription factors. *Nat Genet* **54**, 1972–1982.
- Yang ZS, Xia J, Hong JJ, Zhang CX, Wei H, Ying W, Sun CQ, Sun LHX, Mao YB, Gao YX, Tan ST, Friml J, Li DF, Liu X, Sun LF (2022). Structural insights into auxin recognition and efflux by *Arabidopsis* PIN1. *Nature* **609**, 611–615.
- Yu S, Lian H, Wang JW (2015). Plant developmental transitions: the role of microRNAs and sugars. *Curr Opin Plant Biol* **27**, 1–7.
- Zhang H, Zhou JF, Kan Y, Shan JX, Ye WW, Dong NQ, Guo T, Xiang YH, Yang YB, Li YC, Zhao HY, Yu HX, Lu ZQ, Guo SQ, Lei JJ, Liao B, Mu XR, Cao YJ, Yu JJ, Lin YS, Lin HX (2022a). A genetic module at one locus in rice protects chloroplasts to enhance thermotolerance. *Science* **376**, 1293–1300.
- Zhang J, Huang QP, Zhong S, Bleckmann A, Huang JY, Guo XY, Lin Q, Gu HY, Dong J, Dresselhaus T, Qu LJ (2017). Sperm cells are passive cargo of the pollen tube in plant fertilization. *Nat Plants* **3**, 17079.
- Zhang JS, Zhang XT, Tang HB, Zhang Q, Hua XT, Ma XK, Zhu F, Jones T, Zhu XG, Bowers J, Wai CM, Zheng CF, Shi Y, Chen S, Xu XM, Yue JJ, Nelson DR, Huang LX, Li Z, Xu HM, Zhou D, Wang YJ, Hu WC, Lin JS, Deng YJ, Pandey N, Mancini M, Zerpa D, Nguyen JK, Wang LM, Yu L, Xin YH, Ge LF, Arro J, Han JO, Chakrabarty S, Pushko M, Zhang WP, Ma YH, Ma PP, Lv MJ, Chen FM, Zheng GY, Xu JS, Yang ZH, Deng F, Chen XQ, Liao ZY, Zhang XX, Lin ZC, Lin H, Yan HS, Kuang Z, Zhong WM, Liang PP, Wang GF, Yuan Y, Shi JX, Hou JX, Lin JX, Jin JJ, Cao PJ, Shen QC, Jiang Q, Zhou P, Ma YY, Zhang XD, Xu RR, Liu J, Zhou YM, Jia HF, Ma Q, Qi R, Zhang ZL, Fang JP, Fang HK, Song JJ, Wang MJ, Dong GR, Wang G, Chen Z, Ma T, Liu H, Dhungana SR, Huss SE, Yang XP, Sharma A, Trujillo JH, Martinez MC, Hudson M, Riascos JJ, Schuler M, Chen LQ, Braun DM, Li L, Yu QY, Wang JP, Wang K, Schatz MC, Heckerman D, Van Sluys MA, Souza GM, Moore PH, Sankoff D, VanBuren R, Paterson AH, Nagai C, Ming R (2018). Allele-defined genome of the autopolyploid sugarcane *Saccharum spontaneum* L. *Nat Genet* **50**, 1565–1573.
- Zhang JY, Liu YX, Zhang N, Hu B, Jin T, Xu HR, Qin Y, Yan PX, Zhang XN, Guo XX, Hui J, Cao SY, Wang X, Wang C, Wang H, Qu BY, Fan GY, Yuan LX, Garrido-Oter R, Chu CC, Bai Y (2019). *NRT1.1B* is associated with root microbiota composition and nitrogen use in field-grown rice. *Nat Biotechnol* **37**, 676–684.
- Zhang Q, Qi YY, Pan HR, Tang HB, Wang G, Hua XT, Wang YJ, Lin LY, Li Z, Li YH, Yu F, Yu ZH, Huang YJ, Wang TY, Ma PP, Dou MJ, Sun ZY, Wang YB, Wang HB, Zhang XT, Yao W, Wang YT, Liu XL, Wang MJ, Wang JP, Deng ZH, Xu JS, Yang QH, Liu ZJ, Chen BS, Zhang MQ, Ming R, Zhang JS (2022b). Genomic insights into the recent chromosome reduction of autopolyploid sugarcane *Saccharum spontaneum*. *Nat Genet* **54**, 885–896.
- Zhao H, Zhang Y, Zhang H, Song YZ, Zhao F, Zhang YE, Zhu SH, Zhang HK, Zhou ZD, Guo H, Li MM, Li JH, Gao Q, Han QQ, Huang HQ, Copsey L, Li Q, Chen H, Coen E, Zhang YJ, Xue YB (2022). Origin, loss, and regain of self-incompatibility in angiosperms. *Plant Cell* **34**, 579–596.
- Zhao Q, Feng Q, Lu HY, Li Y, Wang AH, Tian QL, Zhan QL, Lu YQ, Zhang L, Huang T, Wang YC, Fan DL, Zhao Y, Wang ZQ, Zhou CC, Chen JY, Zhu CR, Li WJ, Weng QJ, Xu Q, Wang ZX, Wei XH, Han B, Huang XH (2018). Pan-genome analysis highlights the extent of genomic variation in cultivated and wild rice. *Nat Genet* **50**, 278–284.
- Zhong S, Li L, Wang ZJ, Ge ZX, Li QY, Bleckmann A, Wang JZ, Song ZH, Shi YH, Liu TX, Li LH, Zhou HB, Wang YY, Zhang L, Wu HM, Lai LH, Gu HY, Dong J, Cheung AY, Dresselhaus T, Qu LJ (2022). RALF peptide signaling controls the polytubey block in *Arabidopsis*. *Science* **375**, 290–296.
- Zhong S, Liu ML, Wang ZJ, Huang QP, Hou SY, Xu YC, Ge ZX, Song ZH, Huang JY, Qiu XY, Shi YH, Xiao JY, Liu P, Guo YL, Dong J, Dresselhaus T, Gu HY, Qu LJ (2019). Cysteine-rich peptides promote interspecific genetic isolation in *Arabidopsis*. *Science* **364**, eaau9564.
- Zhou Q, Tang D, Huang W, Yang ZM, Zhang Y, Hamilton JP, Visser RGF, Bachem CWB, Robin Buell C, Zhang ZH, Zhang CZ, Huang SW (2020). Haplotype-resolved genome analyses of a heterozygous diploid potato. *Nat Genet* **52**, 1018–1023.
- Zhou Y, Zhang ZY, Bao ZG, Li HB, Lyu YQ, Zan YJ, Wu YY, Cheng L, Fang YH, Wu K, Zhang JZ, Lyu HJ, Lin T, Gao Q, Saha S, Mueller L, Fei ZJ, Städler T, Xu SZ, Zhang ZW, Speed D, Huang SW (2022). Graph pangenome captures missing heritability and empowers tomato breeding. *Nature* **606**, 527–534.

Achievements and Advances of Plant Sciences Research in China in 2022

Shuhua Yang¹, Qian Qian², Jianru Zuo³, Hongya Gu⁴, Xiaoquan Qi⁵, Rongcheng Lin⁵, Fan Chen³
Xiaojing Wang⁶, Langtao Xiao⁷, Yongfei Bai⁵, Liwen Jiang⁸, Lei Wang⁵
Zhidian Chen⁵, Kang Chong^{5*}, Tai Wang^{5*}

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

Abstract In 2022, the numbers of original research articles published by Chinese plant scientists in mainstream plant science journals increased significantly compared with that in 2021, and important advances have been made in the fields of preventing “polyspermy fertilization” mechanisms, extracellular pH receptors, chloroplast protein transport channel structures, mechanisms of crop yield, quality, stress tolerance, disease resistance, and symbiotic nitrogen fixation, the origin and evolution mechanisms of self-incompatibility in angiosperms, and the evolution of sugarcane and maize germplasm resources. Among them, “New Mechanisms for Mining and Regulating High Temperature Resistance Genes in Rice” was selected as one of the “Top Ten Advances in Life Sciences in China” in 2022. Here we summarize the achievements of plant science research in China in 2022, by briefly introducing 30 representative important research advances and sorting out the experimental materials used in plant science research, so as to help readers understand the trend of plant science development in China, and evaluate future research direction to meet national needs.

Key words China, plant sciences, research advance, 2022

Yang SH, Qian Q, Zuo JR, Gu HY, Qi XQ, Lin RC, Chen F, Wang XJ, Xiao LT, Bai YF, Jiang LW, Wang L, Chen ZD, Chong K, Wang T (2023). Achievements and advances of plant sciences research in China in 2022. *Chin Bull Bot* **58**, 175–188.

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