

植物小肽信号生物学功能及其在作物改良中研究进展

吕倩雯^{1,2}, 杨永芳¹

1. 中国科学院遗传与发育生物学研究所, 植物基因组学国家重点实验室, 北京 100101
2. 中国科学院大学, 北京 101408

摘要: 作为植物体内一类重要的信号分子, 小肽在飞摩尔(fmol)级的浓度下被相应的细胞质膜类受体激酶识别并结合, 开启小肽-受体介导的细胞间信号转导过程, 从而调控植物干细胞的生长与增殖, 调节根、茎、叶、花和果实等多种植物器官的发育, 协调植物响应生物和非生物胁迫等多种生理过程。随着研究的不断深入, 越来越多的报道揭示了小肽在水稻(*Oryza sativa*)、玉米(*Zea mays*)、马铃薯(*Solanum tuberosum*)及番茄(*Solanum lycopersicum*)等多种作物农艺性状中的重要调控功能, 暗示着小肽信号在作物遗传改良中的巨大应用潜力。本文系统总结了小肽-受体介导的信号转导模式在植物中的生物学功能及分子机制, 重点综述了小肽在调控作物产量、品质和抗性等重要农艺性状中的研究进展, 并讨论了小肽信号应用于作物育种改良的策略, 最后提出了小肽研究的未来方向。

关键词: 小肽信号; 植物中的功能机制; 作物农艺性状调控; 作物改良策略

The biological functions of peptide signaling in plant and the advances on its utilization for crop improvement

Qianwen Lv^{1,2}, Yongfang Yang¹

1. State Key Laboratory of Plant Genomics, Institute of Genetics and Developmental Biology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China
2. University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 101408, China

Abstract: As the important signaling molecules in plants, peptides at femtomolar levels are recognized and bound by the corresponding plasma membrane-localized receptor-like kinases. This triggers the peptide-receptor-mediated intercellular signal transduction for regulation of the stem cell growth and proliferation, modulation of the development of plant organs (such as roots, stems, leaves, flowers, and fruits) as well as coordinating plant responses to biotic and abiotic stresses. With the advancement of in-depth research, an increasing number of studies have

收稿日期: 2023-06-21; 修回日期: 2023-08-08; 网络发布日期: 2023-08-18

基金项目: 国家重点研发计划项目(编号: 2018YFA0900603), 国家自然科学基金重大项目(编号: 31991183)和名贵中药资源可持续利用能力建设基金项目(编号: 2060302)资助 [Supported by the National Key R&D Program of China (No.2018YFA0900603), the Major Research Plan of National Natural Science Foundation of China (No.31991183), and the Ability Establishment of Sustainable Use for Valuable Chinese Medicine Resources (No.2060302)]

作者简介: 吕倩雯, 博士研究生, 专业方向: 植物分子遗传育种。E-mail: qwlv@genetics.ac.cn

通讯作者: 杨永芳, 博士, 副研究员, 研究方向: 植物发育与环境适应性机制。E-mail: yfyang@genetics.ac.cn

DOI: 10.16288/j.yczs.23-169

revealed the crucial role of peptides in regulating agronomic traits of various crops, including rice (*Oryza sativa*), maize (*Zea mays*), potato (*Solanum tuberosum*) and tomato (*Solanum lycopersicum*). These findings suggest the great potentials of utilizing the peptide signaling for genetic improvement of crops. In this review, we provide a comprehensive overview of the biological function and molecular mechanism of peptide-receptor signaling in plants, and highlight the advances in research of peptides in regulating crop yield, quality and resistance. Then, we discuss the strategies for the application of peptide signaling in crop improvement. Finally, we point out some future directions for peptide research in plant.

Keywords: peptide signal; functional mechanism in plant; regulation of crops agronomic traits; strategies for crop improvement

小肽是一类广泛存在于真核生物、长度通常为 2~100 个氨基酸的小分子^[1]。在过去的 20 多年里, 研究发现小肽作为信号分子广泛参与植物的生长发育、免疫及环境适应性的调控^[2-4]。近年来, 研究人员通过建立肽基因组学在模式植物拟南芥 (*Arabidopsis thaliana*) 中鉴定到 2000 多个常规肽和 1000 多个非常规肽, 表明其在植物体内发挥着重要作用^[5]。大多数小肽由前体基因编码, 典型的小肽前体都有 C 端的家族特异性保守序列, 这些小肽前体通过蛋白酶剪切和翻译后修饰, 产生成熟的功能性小肽激素^[6]。大部分成熟的小肽可通过细胞分泌途径分泌到细胞外, 被邻近细胞的质膜表面类受体激酶的胞外结构域识别并与其结合, 或进行长距离的运输后再与相应的受体胞外域结合, 诱导激活受体胞内蛋白激酶域, 通过磷酸化激活 MAPK 级联信号和转录因子等下游信号因子^[7,8], 进而调控植物干细胞增殖, 根、茎、叶、花、果实、种子等器官发育过程, 以及病虫害、干旱、盐胁迫等逆境胁迫的响应^[9-14]。不同植物中小肽的同源基因结构域高度保守, 除了在模式植物拟南芥中, 多种小肽分子也在各类农作物中被陆续鉴定出来。作物中小肽信号的生物学功能与其在拟南芥中的功能类似, 参与作物产量、品质和抗逆性等重要农艺性状的调控过程, 例如每穗粒数、果实大小、芒的发育、花器官脱落、病虫害抗性、耐旱性等, 这些研究表明小肽信号在作物遗传改良中具有潜在应用价值^[15-19]。本文全面总结了小肽-类受体激酶信号转导途径在调控植物生长发育和环境适应性过程中的分子机制, 着重介绍了小肽信号在调控作物产量、品质和抗性等重要农艺性状中的研究进展, 简要探讨了小肽信号应用于作

物改良的几种策略, 并对小肽信号通路未来的研究方向进行了展望。

1 小肽-类受体激酶调控植物生长发育与环境适应性

小肽在极低的浓度下被细胞质膜类受体激酶 (receptor-like kinases, RLKs) 识别并结合, 打开下游信号转导途径, 介导了细胞间、组织间以及器官间的通讯交流, 从而调控植物生长、发育、胁迫反应。富亮氨酸重复类受体激酶 (leucine-rich repeat receptor-like protein kinases, LRR-RLKs) 是植物中最大的类受体激酶亚家族, 包含细胞外 LRR 结构域、跨膜结构域和胞内激酶结构域, 这些结构域在小肽配体和 LRR 结构域结合时被激活, 调控植物各种生理活动^[20]。目前, 拟南芥中已鉴定出约 4000 个包括常规肽和非常规肽在内的小肽分子和超 600 个类受体激酶^[5,7], 其中 PSK (Phytosulfokine)、IDA (INFLORESCENCE DEFICIENT IN ABSCISSION)、PEP1 (PLANT ELICITOR PEPTIDE 1)、TDIF (TRACHEARY ELEMENT DIFFERENTIATION INHIBITORY FACTOR) 和 RALF (RAPID ALKALINIZATION FACTOR) 等小肽的晶体结构及其与受体的结合已被解析, 但仍然有大量的小肽-受体配对模式及其在植物体内的调控作用未被发现和研究^[20-26]。本文系统总结了已报道的一些重要的小肽-类受体激酶信号转导途径在植物干细胞维持与分化, 植物根系发育、气孔发育、种子和胚胎发育, 植物生殖发育以及植物响应生物与非生物胁迫过程的分子机理 (图 1)。

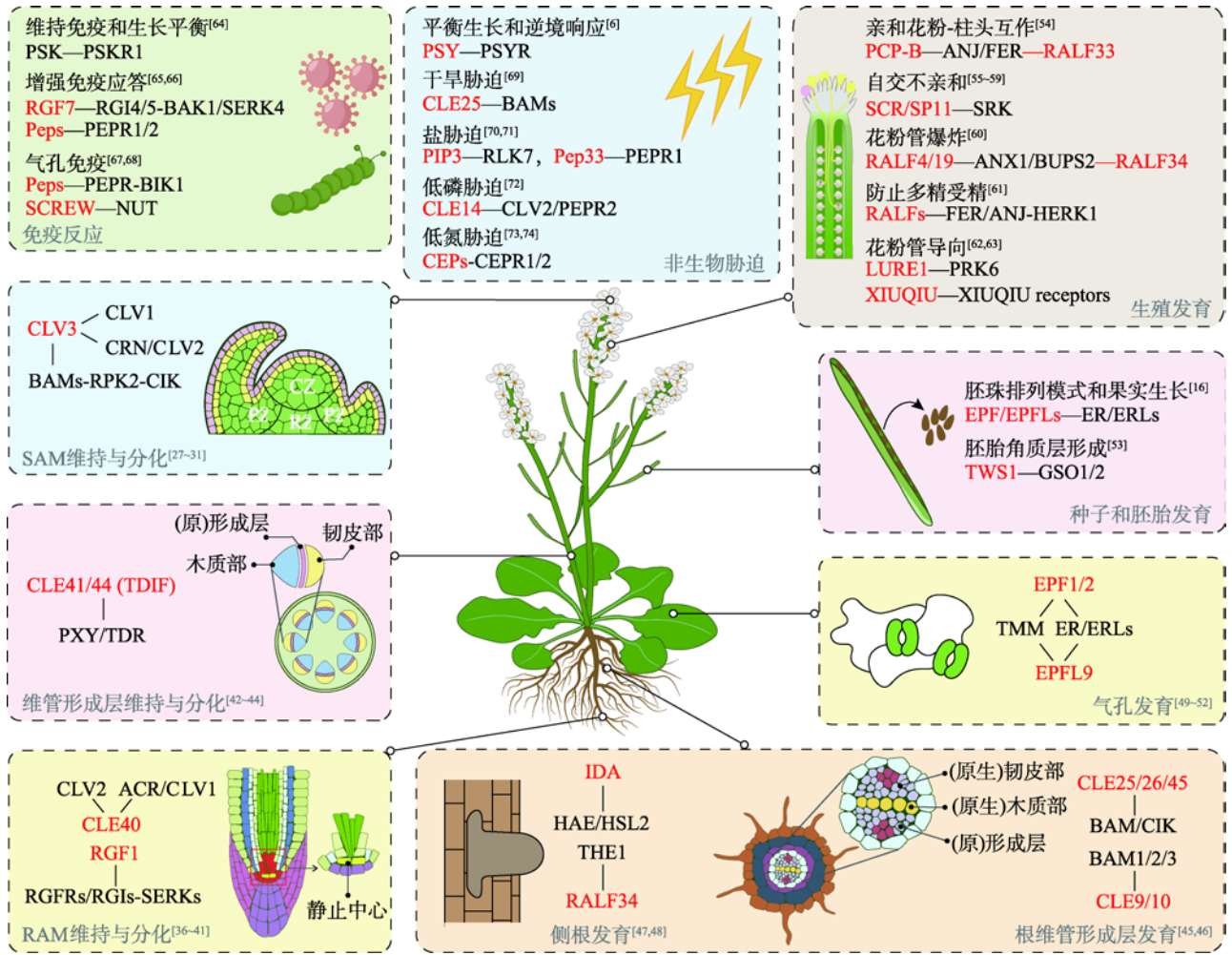


图 1 小肽-受体激酶调控植物生长发育和环境适应性的分子机制

Fig. 1 Molecular mechanism of peptide-receptor kinases in regulating plant growth, development and environmental adaptation

SAM: 茎尖分生组织(shoot apical meristem); RAM: 根尖分生组织(root apical meristem)。

1.1 小肽-类受体激酶调控植物干细胞维持与分化

植物的组织器官源于植物分生组织中的干细胞, 因此干细胞的维持及分化对于植物的生长发育至关重要。植物地上部主要由茎尖分生组织(shoot apical meristem, SAM)分化形成, 而茎尖干细胞的维持与分化主要由经典的 CLAVATA(CLV)-WUSCHEL (WUS) 负反馈调节回路精确调控。在该负反馈调节回路中, CLE(CLAVATA3/EMBRYO SURROUNDING REGION-RELATED)基因家族成员 CLV3 (CLAVATA3)基因受茎尖分生组织中心特异表达的 WUS 转录因子诱导, 在中心区的干细胞中表达, 经加工后分泌到细胞外

并扩散到组织中心, 被多个质膜定位的类受体蛋白 (CLV1、CLV2、CRN、BAMs、RPK、CIK) 识别并结合, 反过来抑制 WUS 基因的表达, 进而维持 SAM 的稳定发育^[27-31]。研究表明, WUS 在 CLV3 增强子区域结合一个由 5 个间隔的顺式元件组成的顺式调控模块(cis-regulatory module, CRM), 该 CRM 可以在低浓度 WUS 条件下介导 CLV3 的激活, 在高浓度 WUS 条件下介导 CLV3 的抑制作用。生化分析表明, WUS 在低浓度下以单体形式结合顺式元件; 随着其浓度的增加, WUS 以二聚体/多聚体的形式结合, 表明高水平的 WUS 二聚化/多聚化可抑制 CLV3 的表达, 因此 WUS 的单体和二聚体的协同调控能够实现 CLV3 在 SAM 中依赖于 WUS 浓度的时空表达模

式^[32,33]。此外,干细胞的关键激活与维持因子 STM (SHOOTMERISTEMLESS)也参与了 CLV3-WUS 负反馈调节回路。通过直接与 STM 相互作用形成异源二聚体, WUS 蛋白能够增强其与 CLV3 启动子的结合速度,并激活其表达,从而增强茎尖干细胞的活性^[34]。近期研究发现, SAM 的发育稳健性还受到多个 CLE 配体协同调控。当番茄(*Solanum lycopersicum*)CLV3 基因突变后,其同源“备胎”基因 CLE9 将发生剧烈的转录上调,补偿 CLV3 的功能缺失,以维持 SAM 发育稳健性^[35]。CLE 小肽间的功能协调作用和补偿机制揭示了小肽信号在干细胞内稳态的重要作用。

植物的地下部分主要由根尖分生组织(root apical meristem, RAM)发育形成。CLE 小肽和根分生组织生长因子 RGF(ROOT MERISTEM GROWTH FACTOR)参与 RAM 发育过程。在 RAM 中, CLE40 小肽的功能类似于 SAM 的 CLV3 小肽。通过与受体激酶 ACR4(ARABIDOPSIS CRINKLY 4)/CLV1 结合, CLE40 能够控制 WUS 同源基因 *WOX5* (*WUSCHEL-HEMELRELATED HOMEBOX 5*)在静止中心表达,促进干细胞分化,从而调控 RAM^[36,37]。在此过程中, *WOX5* 在静止中心发挥作用并产生其他短程信号,这些信号不仅抑制分化,还能促进相邻细胞的干细胞分裂^[38]。最近有研究发现, CLE40 小肽在通过 ACR/CLV1 受体抑制静止中心特异基因在远端区域表达的同时,也能通过 CLV2 受体促进 *WOX5* 在近端分生组织中表达,从而决定静止中心在根中的位置^[38]。RGF1 小肽可以被受体 RGFRs/RGIs (RECEPTOR OF RGFs/RGF1 INSENSITIVEs)和共受体 SERKs (SOMATIC EMBRYOGENESIS RECEPTOR KINASEs)识别,促进下游 *RITF1*(*RGF1 INDUCIBLE TRANSCRIPTION FACTOR 1*)基因的表达,导致 ROS (reactive oxygen species)在根发育区域的重新分布,进而控制根发育的主要调节因子 PLT(PLETHORA)家族成员 PLT1/2 蛋白的稳定性,在维持干细胞活性中发挥着至关重要的作用^[39-41]。

维管形成层是植物维管系统发育的起始中心,同样也具有干细胞的特征。研究发现由 *CLE41* 和 *CLE44* 基因编码产生的 TDIF 小肽能够在植物茎的韧皮部合成并移动到形成层,通过与其受体 TDR(TDIF RECEPTOR)/PXY(PHLOEM INTERCALATED WITH XYLEM)相互作用,调控下游 *WOX*

基因家族成员 *WOX4* 和 *WOX14* 的表达水平,进而抑制形成层干细胞分化和促进干细胞分裂增殖,维持形成层的干细胞库^[42-44]。

1.2 小肽-类受体激酶调控植物多个器官发育

多种小肽信号参与植物根系的生长发育,包括根维管发育和侧根发育等过程。在根维管发育过程中,一类韧皮部富集 Dof 转录因子 phloem-Dof 可以激活 CLE25/26/45 小肽,使其分泌到胞外并被受体 BAM/CIK(BARELY ANY MERISTEM/CLAVATA3 INSENSITIVE RECEPTOR KINASE)捕获,随后该信号通路反过来抑制 Dof 蛋白的稳定性,从而抑制原形成层分化和韧皮部形成^[45]。需要注意的是, Dof 蛋白存在自激活和互相激活过程,且不直接受 CLE 小肽的抑制,使得本应该形成韧皮部细胞的部位不受 CLE 小肽信号通路的调控^[45]。此外, CLE9/10 小肽通过与 BAM 类受体激酶结合,抑制木质部前体细胞的平周分裂,从而调控根的木质部发育过程^[46]。IDA 和 RALF 小肽参与了植物侧根发育过程。在侧根原基出现初期, IDA 小肽前体基因被在侧根原基细胞中积累的生长素诱导表达,随后 HAE(HAESA)和 HSL2(HAESA-LIKE 2)受体感知并识别 IDA 小肽,通过下游 MPK3/MPK6 级联反应,激活细胞壁重塑基因,诱导细胞壁降解以促进侧根出现^[47]。研究发现,在侧根发育早期, *ralf34* 突变体表现为侧根原基异常和细胞的不对称分裂, THE1(THESEUS1)作为 RALF34 的 pH 依赖性受体,可能与 RALF34 在侧根起始期间协调细胞壁完整性和调控细胞分裂,或者通过调控质外体 pH 值干扰生长素作用,进而影响侧根起始的细胞分裂模式^[48]。

植物气孔是植物与外界环境进行气体和水分交换的重要途径。表皮模式因子 (EPIDERMAL PATTERNING FACTOR, EPF)家族小肽成员 EPF1、EPF2、EPFL9(EPIDERMAL PATTERNING FACTOR-LIKE 9)通过与 TMM(TOO MANY MOUTHS)和 ER(ERECTA)家族受体激酶共受体复合物结合,调控气孔发育过程^[49]。其中, EPF1 和 EPF2 具有较高的同源性,分别被 ERL1(ERECTA RECEPTOR-LIKE 1)和 ERL2 受体识别,负调控气孔密度,抑制气孔发育^[50,51]。另外一项研究则发现 STOMAGEN 分泌肽,也被称作 EPFL9,与 EPF2 一样可以与 TMM 和 ER

受体直接结合, STOMAGEN 竞争性地替代 EPF2 与 ER 家族受体的结合, 削弱了 EPF2 引起的下游信号分子磷酸化反应, 从而正调控气孔的发育^[52]。

小肽作为关键信号参与了被子植物种子和胚胎发育的不同过程。拟南芥通过 EPF/EPFL 小肽家族成员 EPFL2 及其受体 ERL1 和 ERL2 以及 EPFL9-ER 信号传导途径共同协调胚珠的排列模式和果实生长, 其中, EPFL2 是联系胚珠间距和果实生长的关键因子, 而 EPFL9 拮抗 EPFL2 的作用, 主要促进果实的生长^[16]。拟南芥 CIF (CASPRIANSTRIP INTEGRITY FACTOR) 家族成员 TWS1 (TWISTED SEED 1) 小肽和 GASSHO 类受体激酶 GSO1 和 GSO2 参与调控胚胎角质层的完整性。研究表明, TWS1 前体蛋白和 GASSHO 受体在胚中产生并向胚乳扩散。胚乳中的类枯草杆菌丝氨酸蛋白酶 ALE1 (ABNORMAL LEAF SHAPE 1) 加工 TWS1 前体并产生活性肽, 随后成熟的 TWS1 扩散回到胚胎, 进一步激活胚中依赖于 GASSHO 受体的角质层形成过程。一旦完整的胚胎角质层形成, ALE1 与其底物将彻底分开, 从而终止信号传导^[53]。

1.3 小肽-类受体激酶调控植物生殖发育

在开花植物中, 植物生殖发育需要经历花粉-柱头相互作用, 花粉管萌发和导向, 雌配子体对花粉管的接收以及配子融合过程。在授粉后, 来自花粉外被的 PCP-B (POLLEN COAT PROTEIN-B) 小肽通过与柱头自身分泌的 RALF33 小肽竞争性地结合 ANJ/FER (ANJEA/FERONIA) 受体, 阻断了乳突细胞中活性氧产生通路, 导致柱头中的活性氧水平降低, 进而促进花粉水合^[54]。而在芸薹属植物中, 当自交不亲和的花粉接触到柱头时, 花粉表面的 S 位点富含半胱氨酸小肽 SCR (S-LOCUS CYSTENINE-RICH PROTEIN) / SP11 (S-LOCUS PROTEIN 11) 被雌蕊表面的 SRK (S-LOCUS RECEPTOR KINASE) 类受体激酶特异性识别, 传递自交不亲和信号, 使得柱头乳突细胞产生一系列变化, 阻止花粉水合等过程, 从而决定植物的自交不亲和现象^[55-59]。在受精过程中, 植物通过 RALF4/19 与 RALF34 之间竞争性结合花粉管膜上的 ANX1-BUPS2 (ANXUR 1-BUDDHA'S PAPER SEAL 2) 受体, 能够精确调控花粉管细胞完整性与精细胞释放过程^[60]。此外,

RALF 小肽及其受体 FER-ANJ-HERK1 (HERCULES RECEPTOR KINASE 1) 介导的信号通路能够调控植物防止多精受精^[61]。拟南芥助细胞分泌的防御素样 (DEFENSIN-LIKE, DEFL) 小肽 AtLURE1 及其受体 PRK6 (POLLEN RECEPTOR KINASE 6) 信号通路在促进自身花粉管生长的同时, 能够在珠孔处优先吸引同种花粉管, 形成由 AtLURE1/PRK6 信号通路介导的同种花粉优先的生殖隔离机制, 在花粉管对胚珠的吸引过程中发挥重要作用^[62]。进一步研究发现, 在 *atluer1* 缺失突变体背景中突变 4 个 *XIUQIU* 基因, 植株育性下降, 胚珠败育, 表明非物种特异的吸引花粉管的小肽 XIUQIUs 能够与物种特异的吸引花粉管的小肽 AtLURE 共同调控花粉管导向过程^[63]。

1.4 小肽-类受体激酶调控植物免疫和非生物胁迫响应

植物在被病原菌侵染后会释放包括小肽在内的多种信号分子以抵抗病原菌的侵染。在番茄中, PSK 小肽通过其受体 PSKR1 与钙离子依赖性蛋白激酶 CPK28 (CALCIUM-DEPENDENT PROTEIN KINASE 28) 相互作用, 磷酸化氮同化 GS/GOGAT 循环中的关键酶 GS2 的 Ser-334 和 Ser-360 位点, 以维持植物的防御反应和植物生长平衡^[64]。RGF7 小肽作为一种新的损伤相关分子模式, 能够被 RGI4 和 RGI5 受体识别, 与共受体 SERK4 和 BAK1 (BRASSINOSTEROID INSENSITIVE 1-ASSOCIATED KINASE 1) 一起, 诱导拟南芥免疫应答并增强其对病原菌的抗性^[65]。拟南芥损伤或受病原菌侵染时, Ca^{2+} 会流入胞内并激活植物半胱氨酸蛋白酶 Metacaspase 家族成员 MC4, 剪切附着在液泡膜胞质侧的 Peps (plant elicitor peptides) 前体蛋白使其释放, 随后 Peps 被两个类受体激酶 PEPR1 和 PEPR2 感知, 诱导病原体防御相关基因表达, 以增强植物抗病力^[66]。此外, 有研究发现, Peps 能够激活保卫细胞 S 型阴离子通道并排出阴离子, 介导气孔关闭以防止病原微生物进入植物体内^[67]。然而长时间的气孔关闭会减少光合作用和蒸腾作用, 而水分的过度积累会促进病原体的定殖。SCREW (SMALL PHYTOCYTOKINES REGULATING DEFENSE AND WATER LOSS) 小肽能够被其受体 NUT (PLANT SCREW UNRESPONSIVE RECEPTOR) 识别, 负调

控 ABA 信号通路和 MAMP (microbe-associated molecular pattern), 抑制气孔闭合和介导气孔重新开放, 加快质外体水分流失, 进而限制病原体的定殖, 从而起到免疫作用^[68]。

植物非生物胁迫会严重影响植物的生长发育。通过调节体内 PSY (PLANT PEPTIDE CONTAINING SULFATED TYROSINE)小肽的浓度, 植物可以平衡生长和逆境响应过程。正常生长的情况下, PSY 小肽通过与受体 PSYR1, PSYR2 和 PSYR3 结合, 抑制 PSYR 下游信号通路, 促进植物生长; 一旦遭遇胁迫, 植物体内由于胁迫造成的细胞损伤会导致邻近细胞质外体中 PSY 小肽浓度的下降, 未结合 PSY 的 PSYR 可以激活抗逆反应相关基因的表达, 触发逆境胁迫响应机制^[6]。CLE25 能够在根部感受植物缺水信号, 并通过维管束长距离运输到叶片, 与叶片中的受体 BAM 结合, 激活生物合成酶 NCED3 (9-cis-epoxycarotenoid dioxygenase 3), 影响脱落酸的合成, 并诱导气孔关闭, 从而增强植物抗旱性^[69]。小肽 PIP3 (PAMP-INDUCED SECRETED PEPTIDE 3)前体基因 *prePIP3* 的表达受盐胁迫显著诱导。成熟的 PIP3 小肽将分泌到胞外区域, 与类受体激酶 RLK7 (RECEPTOR-LIKE KINASE 7)在盐胁迫作用下形成复合物, 并通过下游 MPK3 和 MPK6 级联反应放大植物的耐盐胁迫信号以增强植物的耐盐性^[70]。此外, 盐胁迫还可以诱导 *AtPep3* 小肽前体基因 *AtPROPEP3* 的表达, 拟南芥 *AtPROPEP3* 敲低转基因植株在盐胁迫下表现出高度敏感的表型。*AtPep3* 受体突变体功能分析表明, *AtPep3* 能够被其受体 PEPR1 识别, 以响应盐胁迫过程^[71]。低磷胁迫下, CLE14 小肽被 CLV2 和 PEPR2 受体感知后, 触发 RAM 分化, 并抑制 SHR (SHORTROOT)/SCR (SCARECROW)和 PIN/AUXIN 信号通路, 导致植株主根变短, 侧根和不定根增多, 最终影响根系结构以适应低磷环境^[72]。氮饥饿信号能够诱导 CEPs (C-TERMINALLY ENCODED PEPTIDES)在根中的表达, 随后导致地上部分的缺氮响应。CEPs 被转运到地上部分后, 被其受体 CEPR1 (CEP RECEPTOR 1)和 CEPR2 识别, 随后上调氮转运相关基因的表达量, 介导氮饥饿信号传导^[73,74]。

2 小肽信号调控作物农艺性状研究进展

随着基因组学、肽组学和遗传学等学科不断发展, 大量小肽信号分子除了在模式植物拟南芥中被鉴定发现, 在作物中也越来越多地被挖掘、鉴定及功能研究。本文综述了近年来报道的小肽信号调控水稻、玉米 (*Zea mays*)、番茄、马铃薯 (*Solanum tuberosum*)、油菜 (*Brassica napus*) 和棉花 (*Gossypium hirsutum*) 等作物的产量、品质、抗病虫以及抗逆性等重要农艺性状的研究进展 (图 2), 旨在为小肽信号应用于作物遗传改良提供参考。

2.1 小肽信号调控作物产量性状

水稻产量性状主要由分蘖数、每穗粒数和粒重 3 个要素构成。研究发现, 水稻中 *GAD1* (*GRAIN NUMBER, GRAIN LENGTH AND AWN DEVELOPMENT1*) 基因编码一个预测的富含半胱氨酸的分泌肽, 与拟南芥中的 EPFL 家族小肽具有较高的同源性, 参与调控水稻驯化过程中每穗粒数、粒型的变化和芒的发育^[17,75]。*GAD1* 基因的一个移码插入突变导致水稻出现每穗粒数增加、籽粒变短以及短芒或无芒的表型, 表明 *GAD1* 小肽负调控水稻每穗粒数, 粒型等产量性状^[75]。近期, 研究人员以水稻 OsEPF/EPFLs 小肽家族为切入点, 发现水稻中 OsEPFL6、OsEPFL7、OsEPFL8、OsEPFL9 成熟小肽能够被下游 OsER1 受体识别, 从而激活 MAPK 级联信号通路, 负调控水稻每穗粒数, 同时发现 OsEPFL8 特异性参与水稻育性调控。因此, 利用 CRISPR/Cas9 技术创制的 *osepfl6 osepfl7 osepfl9* 三重突变体能够在不影响育性的情况下, 优化水稻穗型, 进一步提高了水稻产量^[15]。该研究通过特异性抑制 OsEPFL6-OsER1、OsEPFL7-OsER1 和 OsEPFL9-OsER1 小肽-受体, 克服了水稻产量性状之间的偶联性, 从而优化水稻穗型结构, 塑造高产的理想穗型, 为未来作物分子设计育种提供新的分子模块。此外, CEP 小肽家族在作物产量性状中发挥重要的调控作用。在水稻中过表达 *OsCEP6.1* 基因使得水稻分蘖数减少, 株高变矮, 籽粒变小, 穗粒数和粒重均显著降低^[76]。在玉米中过表达 *ZmCEP1* 基因能够降低玉米的株高、穗高和穗长, 减小籽粒大小和百粒重。



图 2 小肽信号在作物产量、品质和抗性调控中的研究进展

Fig. 2 The advances on peptides research in crop yield, quality and stress resistance

利用 CRISPR/Cas9 技术敲除 *ZmCEP1* 基因能够显著改善玉米株型, 增加籽粒大小和百粒重, 提高玉米产量; 转录组分析显示, *ZmCEP1* 的敲除突变体中, 部分参与氮化合物代谢、硝酸盐转运、糖转运和生长素应答等途径的基因上调, 从而调控玉米植株的生长和籽粒发育^[77]。

作物在驯化和改良中的一些产量性状受分生组织发育的影响。水稻 *FON4* (FLORAL ORGAN NUMBER 4) 是拟南芥 *CLV3* 的同源基因, *fon4* 突变体表现出茎秆变厚, 花分生组织增大, 花序及花器官数目增加等表型^[78]。进一步研究发现, *FON4* 基因的不同位点突变可以对小穗分生组织的确定性产生不同影响, 导致小穗内小花数目不确定, 获得形成多花小穗的潜力, 进而形成多个籽粒^[79]。以上研究表明 CLE 小肽可以通过调控水稻分生组织发育影响其产量性状。玉米 *CLV3* 同源小肽 *ZmCLE7* 和

ZmFCP1 同样会与 *WUS* 形成反馈调控信号通路, 精准调控花序分生组织发育。利用 CRISPR/Cas9 基因编辑技术编辑 *ZmCLE7* 和 *ZmFCP1* 基因的启动子区产生弱等位基因, 可以调节基因表达量, 影响玉米花序分生组织发育, 从而产生玉米产量性状的数量变异, 显著提升玉米的单穗产量。此外, 对玉米中功能冗余的 *ZmCLE1E5* 进行基因编辑, 能够显著增强 *Zmcle7* 的突变表型, 创制高产等位基因^[80]。同样, 番茄中 *CLV3* 是果实从小到驯化选择的关键基因, 番茄 *CLV3* 完全突变会导致茎尖干细胞的过度增殖, 花器官簇化, 果实心室增多, 果实增大^[81]。通过 CRISPR/Cas9 技术编辑 *CLV3* 基因启动子区域可以获得不同程度果实增大的番茄且几乎不影响植株发育^[81,82]。之后的研究表明, 番茄 *CLV3* 基因启动子存在 4 个保守序列区域, 对每个区域及其组合进行突变, 结果发现, 单个保守区域的突变产生微弱的

表型,而不同的区域存在相加性、协同作用及冗余性,使得不同的区域突变组合导致果实大小急剧增加^[83]。上述研究表明 CLV3 小肽在水稻花器官数目,玉米果穗大小、穗行数和单穗粒数以及番茄果实大小等产量性状调控中的重要作用。

环境胁迫导致的花器官非正常脱落对作物的产量造成严重影响。番茄中干旱诱导的花器官脱落是由类枯草杆菌蛋白激酶 SIPhyt2(phytaspase2)和 PSK 小肽调控的, SIPhyt2 能够促进成熟的 PSK 产生和积累,使其在离层区域发挥功能,诱导细胞壁水解酶的表达,从而加速器官脱落。干旱条件下在番茄中过表达 SIPhyt2,转基因植株的落花率显著高于 WT 植株;而 SIPhyt2 的敲低突变体落花率显著降低,坐果率显著提升。外源 PSK 可以消除 SIPhyt2 的表达量对落花的影响,并诱导离层标记基因的表达^[84,85]。弱光胁迫也会引起植物花和果实的过早脱落。研究发现番茄中 SICLV3 能够响应弱光胁迫,在花梗脱落区高量表达。SICLV3 通过抑制 SIWUS 基因的表达解除 SIWUS 对下游基因 SIKD1 (KNOX-LIKE HOMEDOMAIN PROTEIN1)和 SIFUL2 (FRUITFULL 2)的抑制作用,影响了离层区生长素的响应和乙烯释放,从而调控器官脱落^[86]。对 SICLV3 基因进行 RNAi 和 CRISPR/Cas9 基因敲除,番茄在弱光条件下均表现出花器官脱落延迟现象,而用成熟的 SICLV3 小肽能够诱导番茄花器官脱落。进一步研究发现 SICLE2 在 *slclv3* 突变体中的表达量上升,缓解突变体的花器官脱落现象,弱光条件下 *slclv3 slcle2* 的花器官脱落率只有 9%,显著低于 *slclv3* 单突变体中 21%的落花率^[86]。以上研究表明,小肽能够通过调控作物花器官脱落从而影响作物产量。

2.2 小肽信号调控作物品质形成

水稻的芒在漫长的驯化过程发生了明显的变化。野生稻的长芒有助于水稻种子的传播,阻止了鸟兽食用,而现代栽培稻的短芒或无芒性状便于水稻种子的收获、贮藏和加工。在水稻的驯化过程中,水稻 EPF/EPFL 家族小肽成员随着芒的缺失受到选择^[75,87]。将非洲栽培稻(*Oryza glaberrima*)的 *OsEPFL1* 等位基因导入到日本晴中,转基因植株表现出有芒的表型。对 *OsEPFL1* 的序列分析发现,亚洲栽培稻(*Oryza sativa*)中存在一个高度可变的富含 GC 区域,该区域

的突变可能导致 *OsEPFL1* 的功能变异造成无芒现象^[87]。通过 CRISPR/Cas9 技术将水稻品种 Kasalath 中的 *OsEPFL2* 基因敲除,水稻出现短芒或者无芒的表型并减小了稻粒的大小,表明水稻 EPFL2 小肽同样参与调控水稻芒的发育^[17]。此外,研究发现水稻 *OsEPFL1* (GAD1)和 *OsEPFL2* 不仅促进芒的发育,还能够通过抑制 ABA 的合成和信号通路,提高 α 淀粉酶活性和释放可溶性糖,促进种子萌发。同时,由于芒可以协助种子进入土壤,*OsEPFL1* 和 *OsEPFL2* 通过调控芒的发育可以间接提高种子在自然环境中的萌发效率^[17,88]。

棉花纤维是一种优良的天然纤维,提高棉花纤维品质具有重要意义。研究发现陆地棉中 PSK 小肽的前体基因在伸长的纤维细胞中优先表达,外源施加 PSK- α 小肽和过表达 *GhPSK* 都能够促进棉花纤维细胞的伸长,改良棉花纤维的长度和细度^[89]。此外,棉花中 *GhRALF1* 基因在纤维伸长发育早期优势表达,外源施加 *GhRALF1* 后的棉花纤维细胞生长受到抑制。进一步研究表明,*GhRALF1* 小肽可以作为纤维细胞生长过程中的变阻器,通过昼夜节律波动表达控制植物激素信号来控制纤维细胞生长^[90]。这些研究表明小肽在棉花纤维品质调控中发挥重要作用。

2.3 小肽信号调控作物抗虫、抗病及耐旱性

褐飞虱(*Nilaparvata lugens*)是危害水稻生产最严重的刺吸式害虫之一。在褐飞虱取食水稻数小时内能够诱导水稻叶鞘中多种 PEP 小肽前体基因 *PROPEP*(*PRECURSOR OF PEP*)和受体 *PEPR*(*PEP RECEPTOR*)基因的表达。利用 CRISPR/Cas9 技术敲除水稻 *OsPEPR1/2* 基因能显著削弱水稻对褐飞虱的抗性,而外源施加人工合成的具有较强诱抗力的 *OsPep3* 小肽能明显增强水稻对褐飞虱的抗性。此外,*OsPep3* 的使用还能提高水稻对稻瘟病和白叶枯病原菌的抗性,增强其他禾本科作物如小麦(*Triticum aestivum*)的免疫反应^[19]。根结线虫是一种遍布全球范围的农业害虫。在马铃薯中用 *StPep1* 小肽预处理根系能减少根结线虫(*Meloidogyne chitwoodi*)造成的擦伤以及线虫卵量且不影响根系及地上部生物量。抗性相关基因表达检测发现 *StPep1* 显著诱导了马铃薯叶片中抗性基因表达,这表明 *StPep1* 处理马铃薯根系可以引起基因表达的系统性响应,从而提高其

对根结线虫感染的抗性^[91]。

马铃薯 Y 病毒(potato virus Y, PVY)属于最大的植物病毒属——*Potyvirus*, 它的寄主范围广, 在农业生产上给作物造成了严重的经济损失^[92]。马铃薯植株被 PVY 侵染后, *PIP* (PAMP-INDUCED PEPTIDE) 被显著诱导表达。外源施用 *StPIP1* 小肽能够增加马铃薯叶片和节间的活性氧相关及防御反应相关基因的表达。过表达 *StPIP1* 的马铃薯转基因植株表现出对 PVY 的高抗性, 且受感染的转基因植株其 PTI (pattern-triggered immunity) 和 ETI (effector-triggered immunity) 相关基因被诱导表达^[93]。这些结果说明了 *PIP1* 小肽在植物抗病毒免疫中发挥着重要作用。系统素(systemin)是 1991 年首次在植物中报道的小肽, 参与番茄对病虫害的防御反应^[94]。在番茄中过表达系统素前体基因 *Prosystemin*, 其对真菌病原体和昆虫食草动物的抗性增加。相反, 抑制 *Prosystemin* 的表达使得番茄病虫害抗性下降^[95-99]。此外, 外源施用 *PSK* 小肽能够提高番茄对灰霉病的抗性, 而下调 *PSK* 基因的表达水平, 番茄对灰霉病的易感性上升^[100]。菌核病是油菜最严重的病害之一, 通常在油菜开花时期大面积爆发, 掉落的花瓣会加速核盘菌(*Sclerotinia sclerotiorum*)的传播与繁殖。研究表明拟南芥 *IDA* 小肽参与调控花器官的脱落, 在油菜花中利用 CRISPR/Cas9 技术将在花器官离层区表达的两个 *IDA* 基因 *BnA07.IDA* 和 *BnC06.IDA* 同时敲除, 产生的 *bnA07.ida bnC06.ida* 突变体表现花器官不脱落的表型。进一步发现 *bnA07.ida bnC06.ida* 突变体上花瓣未掉落, 不能够引起叶片出现病斑, 花瓣上的菌丝也未侵染角果, 表明 *IDA* 小肽通过控制油菜花的脱落从而延缓了核盘菌的爆发^[101]。此外, *RALF* 小肽也参与了油菜对核盘菌的免疫应答, 抑制油菜中 *BnRALF10* 表达, 油菜对核盘菌的抗性显著降低, 体外施加 *BnRALF10* 小肽明显增加了油菜对核盘菌的抗性^[102]。

干旱是限制作物产量的主要非生物胁迫因子之一。在水稻中鉴定发现一个编码新型富含半胱氨酸小肽的基因 *OsDT11* 参与调控水稻耐旱性, 过表达 *OsDT11* 能使 ABA 含量明显上升, 水稻耐旱性显著增强; 降低 *OsDT11* 表达的转基因株系耐旱性明显降低, 且植株失水率与 *OsDT11* 表达量呈现显著相关, 该研究表明 *OsDT11* 小肽是调控水稻抗旱的重

要因子^[103]。在油菜中, 与 EPF 小肽同源的 *Bna.EPF2* 能够在不影响产量的情况下, 通过调节油菜的气孔密度和气孔大小提高油菜水分利用效率和耐旱性。过表达 *Bna.EPF2* 的植株气孔密度下降且大小减小, 蒸腾速率降低, 使得其水分利用效率提高, 抗旱性增强, 然而油菜产量并未受到影响^[104]。另一项研究发现, 在大麦(*Hordeum vulgare*)中过表达 *HvEPF1* 同样抑制了气孔发育过程, 而 *HvEPF1*OE 株系表现出水分利用效率、耐旱性和土壤水分保持性显著提升的表型, 其产量没有受到明显影响, 表明 EPF 小肽可以通过调控作物气孔发育控制作物的耐旱性^[18]。

3 小肽信号在作物改良中的应用策略

传统育种通过杂交手段, 依靠经验和表型进行后代选择, 耗时耗力。现代作物分子育种技术将分子生物学应用于作物育种中, 通过定向改变作物的基因型得到目标性状, 培育出优良作物新品种, 实现作物的精准育种。CRISPR/Cas9 基因编辑技术可以实现单个或者多个基因的同时编辑, 通过后代分离还可以将转基因标记去除, 这为分子设计育种提供了强大的技术支持。因此, 将目前鉴定发现的能够调控作物产量、品质和抗性的优质基因通过 CRISPR/Cas9 基因编辑技术进行精准靶向编辑, 即有望获得高产优质高抗的作物品质(图 3A)。例如, 在水稻中, 通过 CRISPR/Cas9 技术同时敲除 *OsEPFL6*、*OsEPFL7* 和 *OsEPFL9* 三个基因, 最终创制的 *osepfl6 osepfl7 osepfl9* 三重突变体水稻具有理想的穗型, 产量也得到提升^[15]。在番茄中也可以尝试利用 CRISPR/Cas9 技术敲除 *PSK* 小肽前体基因, 进而创制在干旱条件下低落花率、高坐果率的番茄品种^[84]。

此外, 基因编辑技术还能在野生种质资源中靶向具有利用价值的小肽基因及其他优质基因, 实现作物的快速驯化(图 3B)。例如, 研究人员在具有天然耐盐碱和细菌疮痂病抗性的野生醋栗番茄(*Solanum pimpinellifolium*)基础材料上, 通过 CRISPR/Cas9 技术精准靶向 *CLV3* 基因和 *WUS* 的顺式调控元件, 开花光周期敏感性、株型调控和果实同步成熟调控基因 *SP5G*(*SELF PRUNING 5G*)和 *SP*(*SELF-PRUNING*)的编码区以及维生素酶合成基因

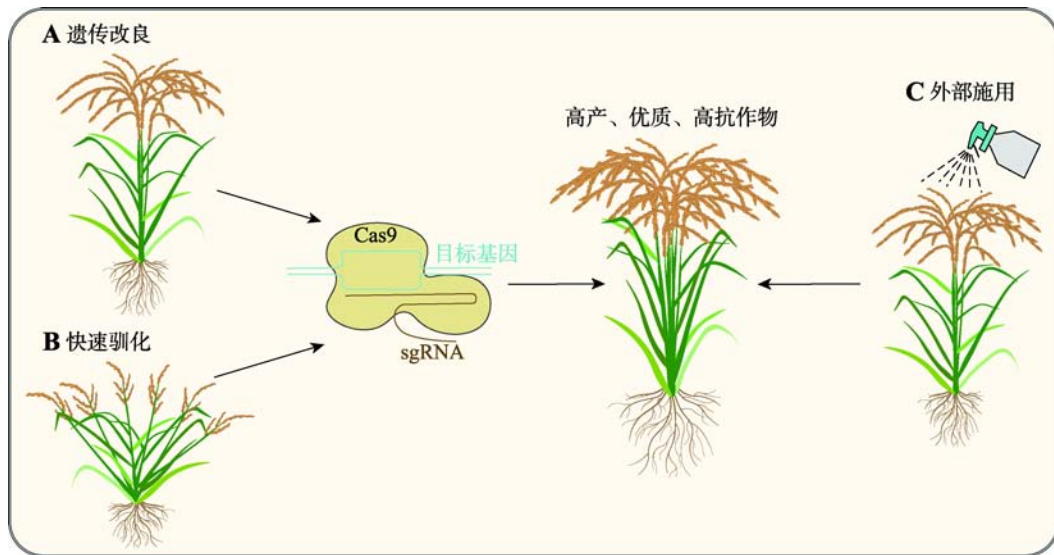


图 3 小肽在作物改良中的应用策略

Fig. 3 The strategies for application of peptides in crop improvement

GGP1 (*GDP-L-GALACTOSE PHOSPHORYLAS 1*) 的上游开放阅读框, 创制出了果实增大、成熟同步性和营养品质升高且具有天然抗性的番茄品种^[105]。除了番茄, 研究人员还利用小肽在水稻产量性状中调控作用, 在具有高抗的野生型水稻品种的基础上, 通过 CRISPR/Cas9 基因编辑技术操控优质小肽基因的表达, 实现水稻的快速从头驯化。

除了在体内对小肽基因的功能进行改造, 体外人工合成小肽也能应用于作物改良(图 3C)。例如在水稻中, 外源喷施人工合成的 *OsPep3* 小肽能明显增强水稻对褐飞虱的抗性^[19]。此外, 研究人员用甘蓝 (*Brassica oleracea*) *BomiPEP397a* 的合成肽溶液浇灌甘蓝后, 植株叶面积上升, 并且促进了幼苗根系发育, 而利用欧洲山芥 (*Barbarea vulgaris*) (杂草) *BvmiPEP164b* 合成肽溶液浇灌作为欧洲山芥后, 其叶面积显著下降, 幼苗根系发育被抑制^[106]。以上研究表明小肽能够在体外作为绿色农药应用于作物改良中。

4 结语与展望

小肽作为一种重要信号分子, 广泛分布于多种植物中, 且在多种器官中发挥着不同的作用, 影响复杂农艺性状。然而, 现阶段的小肽研究还处于初级阶段, 仍然有很多的小肽等着人们去发现和探索,

已知小肽的功能研究也需要深入解析。目前植物体内的小肽作用机制存在着许多尚未解决的问题, 例如: 为何植物体内存在如此多的小肽信号? 还有多少小肽尚未被发现? 小肽是怎样和其他信号分子相互作用的? 小肽又是如何被膜受体特异性识别的? 小肽的短距离和长距离转运机制是什么^[107]? 目前, 植物中鉴定和研究小肽信号及与小肽互作的其他信号分子最常用的方法是遗传学方法, 然而由于编码小肽前体和类受体蛋白的基因通常属于多基因家族, 基因冗余现象的存在导致了该方法具有一定的局限性^[108]。生物信息学、肽组学技术、多组学分析技术等为小肽的发现和研提供了强有力的工具。如有研究使用基于隐马尔可夫模型 HMM 的搜索程序, 从 57 个植物基因组中鉴定得到 1628 个基因并对其进行聚类分析, 为不同物种间的 CLE 小肽的系统发育分析和功能研究提供了重要的参考^[109]。而肽组学利用单一或多重液相色谱步骤分离高度复杂的混合物, 通过质谱法鉴定多个小肽, 与蛋白质组学不同, 肽组学避免了小肽的降解, 从而能够鉴定出活性肽, 为小肽的进一步研究提供了有力的工具^[110]。此外, 通过对多组学数据进行整合、分析和预测, 利用大数据科学能够揭示生物体内所有功能元素间的相互作用, 为高效省时地解析小肽的互作网络提供了强有力的研究工具, 进一步推动了小肽的实际应用^[111]。毫无疑问, 未来植物小肽的研究将会是一

个巨大的挑战。近年来, 分子设计育种逐渐成为作物育种的新趋势, 小肽在植物中发挥的重要调控作用使得小肽在作物育种中呈现出巨大的应用潜力。但是不同小肽参与了多个复杂的农艺性状调控网络, 这对小肽的研究和应用有一定的限制。因此, 不断深入解析小肽功能, 发展小肽研究新技术以阐明植物中不同小肽信号转导分子机制, 揭示小肽在作物农艺性状中的调控网络, 使其有效地应用于农业生产, 将是未来小肽研究的重要内容。

致谢:

感谢中国科学院遗传与发育生物学研究所许操研究员在文章写作方面给予的帮助。

参考文献(References):

- [1] Tavormina P, De Coninck B, Nikonorova N, De Smet I, Cammue BPA. The plant peptidome: an expanding repertoire of structural features and biological functions. *Plant Cell*, 2015, 27(8): 2095–2118. [DOI]
- [2] Katsir L, Davies KA, Bergmann DC, Laux T. Peptide signaling in plant development. *Curr Biol*, 2011, 21(9): R356–R364. [DOI]
- [3] Takahashi F, Hanada K, Kondo T, Shinozaki K. Hormone-like peptides and small coding genes in plant stress signaling and development. *Curr Opin Plant Biol*, 2019, 51: 88–95. [DOI]
- [4] Chen YL, Fan KT, Hung SC, Chen YR. The role of peptides cleaved from protein precursors in eliciting plant stress reactions. *New Phytol*, 2020, 225(6): 2267–2282. [DOI]
- [5] Wang SX, Tian L, Liu HJ, Li X, Zhang JH, Chen XY, Jia XM, Zheng X, Wu SB, Chen YH, Yan JB, Wu LJ. Large-scale discovery of non-conventional peptides in maize and *Arabidopsis* through an integrated peptidogenomic pipeline. *Mol Plant*, 2020, 13(7): 1078–1093. [DOI]
- [6] Ogawa-Ohnishi M, Yamashita T, Kakita M, Nakayama T, Ohkubo Y, Hayashi Y, Yamashita Y, Nomura T, Noda S, Shinohara H, Matsubayashi Y. Peptide ligand-mediated trade-off between plant growth and stress response. *Science*, 2022, 378(6616): 175–180. [DOI]
- [7] Hohmann U, Lau K, Hothorn M. The structural basis of ligand perception and signal activation by receptor kinases. *Annu Rev Plant Biol*, 2017, 68(1): 109–137. [DOI]
- [8] Fletcher JC. Recent advances in *Arabidopsis* CLE peptide signaling. *Trends Plant Sci*, 2020, 25(10): 1005–1016. [DOI]
- [9] Hirakawa Y. CLAVATA3, a plant peptide controlling stem cell fate in the meristem. *Peptides*, 2021, 142: 170579. [DOI]
- [10] Yuan BJ, Wang HZ. Peptide signaling pathways regulate plant vascular development. *Front Plant Sci*, 2021, 12: 719606. [DOI]
- [11] DiGennaro P, Grienenberger E, Dao TQ, Jun JH, Fletcher JC. Peptide signaling molecules CLE5 and CLE6 affect *Arabidopsis* leaf shape downstream of leaf patterning transcription factors and auxin. *Plant Direct*, 2018, 2(12): e00103. [DOI]
- [12] Kim MJ, Jeon BW, Oh E, Seo PJ, Kim J. Peptide signaling during plant reproduction. *Trends Plant Sci*, 2021, 26(8): 822–835. [DOI]
- [13] Zhang X, Yang ZH, Wu DS, Yu F. RALF-FERONIA signaling: linking plant immune response with cell growth. *Plant Commun*, 2020, 1(4): 100084. [DOI]
- [14] Bari R, Jones JD. Role of plant hormones in plant defence responses. *Plant Mol Biol*, 2009, 69(4): 473–488. [DOI]
- [15] Guo T, Lu ZQ, Xiong YH, Shan JX, Ye WW, Dong NQ, Kan Y, Yang YB, Zhao HY, Yu HX, Guo SQ, Lei JJ, Liao B, Chai JJ, Lin HX. Optimization of rice panicle architecture by specifically suppressing ligand-receptor pairs. *Nat Commun*, 2023, 14(1): 1640. [DOI]
- [16] Kawamoto N, Del Carpio DP, Hofmann A, Mizuta Y, Kurihara D, Higashiyama T, Uchida N, Torii KU, Colombo L, Groth G, Simon R. A peptide pair coordinates regular ovule initiation patterns with seed number and fruit size. *Curr Biol*, 2020, 30(22): 4352–4361.e4354. [DOI]
- [17] Jin J, Xiong LL, Gray JE, Hu B, Chu CC. Two awn-development-related peptides, GAD1 and OsEPFL2, promote seed dispersal and germination in rice. *Mol Plant*, 2022, 16(3): 485–488. [DOI]
- [18] Hughes J, Hepworth C, Dutton C, Dunn JA, Hunt L, Stephens J, Waugh R, Cameron DD, Gray JE. Reducing stomatal density in barley improves drought tolerance without impacting on yield. *Plant Physiol*, 2017, 174(2): 776–787. [DOI]
- [19] Shen WZ, Zhang X, Liu JE, Tao KH, Li C, Xiao S, Zhang WQ, Li JF. Plant elicitor peptide signalling

- confers rice resistance to piercing-sucking insect herbivores and pathogens. *Plant Biotechnol J*, 2022, 20(5): 991–1005. [DOI]
- [20] Breiden M, Simon R. Q&A: how does peptide signaling direct plant development? *BMC Biology*, 2016, 14(1): 58. [DOI]
- [21] Sun YD, Li L, Macho AP, Han ZF, Hu ZH, Zipfel C, Zhou JM, Chai JJ. Structural basis for flg22-induced activation of the *Arabidopsis* FLS2-BAK1 immune complex. *Science*, 2013, 342(6158): 624–628. [DOI]
- [22] Tang J, Han ZF, Sun YD, Zhang HQ, Gong XQ, Chai JJ. Structural basis for recognition of an endogenous peptide by the plant receptor kinase PEPR1. *Cell Res*, 2015, 25(1): 110–120. [DOI]
- [23] Wang JZ, Li HJ, Han ZF, Zhang HQ, Wang T, Lin GZ, Chang JB, Yang WC, Chai JJ. Allosteric receptor activation by the plant peptide hormone phytosulfokine. *Nature*, 2015, 525(7568): 265–268. [DOI]
- [24] Santiago J, Brandt B, Wildhagen M, Hohmann U, Hothorn LA, Butenko MA, Hothorn M. Mechanistic insight into a peptide hormone signaling complex mediating floral organ abscission. *Elife*, 2016, 5: e15075. [DOI]
- [25] Zhang HQ, Lin XY, Han ZF, Qu LJ, Chai JJ. Crystal structure of PXY-TDIF complex reveals a conserved recognition mechanism among CLE peptide-receptor pairs. *Cell Res*, 2016, 26(5): 543–555. [DOI]
- [26] Xiao Y, Stegmann M, Han ZF, DeFalco TA, Parys K, Xu L, Belkhadir Y, Zipfel C, Chai JJ. Mechanisms of RALF peptide perception by a heterotypic receptor complex. *Nature*, 2019, 572(7768): 270–274. [DOI]
- [27] Ogawa M, Shinohara H, Sakagami Y, Matsubayashi Y. *Arabidopsis* CLV3 peptide directly binds CLV1 ectodomain. *Science*, 2008, 319(5861): 294. [DOI]
- [28] Müller R, Bleckmann A, Simon R. The receptor kinase CORYNE of *Arabidopsis* transmits the stem cell-limiting signal CLAVATA3 independently of CLAVATA1. *Plant Cell*, 2008, 20(4): 934–946. [DOI]
- [29] Shinohara H, Matsubayashi Y. Reevaluation of the CLV3-receptor interaction in the shoot apical meristem: dissection of the CLV3 signaling pathway from a direct ligand-binding point of view. *Plant J*, 2015, 82(2): 328–336. [DOI]
- [30] Hu C, Zhu YF, Cui YW, Cheng KL, Liang W, Wei ZY, Zhu MS, Yin HJ, Zeng L, Xiao Y, Lv MH, Yi J, Hou SW, He K, Li J, Gou XP. A group of receptor kinases are essential for CLAVATA signalling to maintain stem cell homeostasis. *Nat Plants*, 2018, 4(4): 205–211. [DOI]
- [31] Zhou Y, Liu X, Engstrom EM, Nimchuk ZL, Prunedapaz JL, Tarr PT, Yan A, Kay SA, Meyerowitz EM. Control of plant stem cell function by conserved interacting transcriptional regulators. *Nature*, 2015, 517(7534): 377–380. [DOI]
- [32] Perales M, Rodriguez K, Snipes S, Yadav RK, Diaz-Mendoza M, Reddy GV. Threshold-dependent transcriptional discrimination underlies stem cell homeostasis. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2016, 113(41): E6298–E6306. [DOI]
- [33] Rodriguez K, Do A, Senay-Aras B, Perales M, Alber M, Chen WT, Reddy GV. Concentration-dependent transcriptional switching through a collective action of cis-elements. *Sci Adv*, 2022, 8(32): eabo6157. [DOI]
- [34] Su YH, Zhou C, Li YJ, Yu Y, Tang LP, Zhang WJ, Yao WJ, Huang RF, Laux T, Zhang XS. Integration of pluripotency pathways regulates stem cell maintenance in the *Arabidopsis* shoot meristem. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2020, 117(36): 22561–22571. [DOI]
- [35] Rodriguez-Leal D, Xu C, Kwon CT, Soyars C, Demesa-Arevalo E, Man J, Liu L, Lemmon ZH, Jones DS, Van Eck J, Jackson DP, Bartlett ME, Nimchuk ZL, Lippman ZB. Evolution of buffering in a genetic circuit controlling plant stem cell proliferation. *Nat Genet*, 2019, 51(5): 786–792. [DOI]
- [36] Stahl Y, Grabowski S, Bleckmann A, Kühnemuth R, Weidtkamp-Peters S, Pinto KG, Kirschner GK, Schmid JB, Wink RH, Hülsewede A, Felekyan S, Seidel CAM, Simon R. Moderation of *Arabidopsis* root stemness by CLAVATA1 and ARABIDOPSIS CRINKLY4 receptor kinase complexes. *Curr Biol*, 2013, 23(5): 362–371. [DOI]
- [37] Stahl Y, Wink RH, Ingram GC, Simon R. A signaling module controlling the stem cell niche in *Arabidopsis* root meristems. *Curr Biol*, 2009, 19(11): 909–914. [DOI]
- [38] Berckmans B, Kirschner G, Gerlitz N, Stadler R, Simon R. CLE40 signaling regulates root stem cell fate. *Plant Physiol*, 2020, 182(4): 1776–1792. [DOI]
- [39] Matsuzaki Y, Ogawa-Ohnishi M, Mori A, Matsubayashi Y. Secreted peptide signals required for maintenance of root stem cell niche in *Arabidopsis*. *Science*, 2010, 329(5995): 1065–1067. [DOI]
- [40] Song W, Liu L, Wang JZ, Wu Z, Zhang HQ, Tang J, Lin GZ, Wang YC, Wen X, Li WY, Han ZF, Guo HW, Chai

- JJ. Signature motif-guided identification of receptors for peptide hormones essential for root meristem growth. *Cell Res*, 2016, 26(6): 674–685. [DOI]
- [41] Yamada M, Han XW, Benfey PN. RGF1 controls root meristem size through ROS signalling. *Nature*, 2020, 577(7788): 85–88. [DOI]
- [42] Hirakawa Y, Kondo Y, Fukuda H. TDIF peptide signaling regulates vascular stem cell proliferation via the WOX4 homeobox gene in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 2010, 22(8): 2618–2629. [DOI]
- [43] Ito Y, Nakanomyo I, Motose H, Iwamoto K, Sawa S, Dohmae N, Fukuda H. Dodeca-CLE peptides as suppressors of plant stem cell differentiation. *Science*, 2006, 313(5788): 842–845. [DOI]
- [44] Hirakawa Y, Shinohara H, Kondo Y, Inoue A, Nakanomyo I, Ogawa M, Sawa S, Ohashi-Ito K, Matsubayashi Y, Fukuda H. Non-cell-autonomous control of vascular stem cell fate by a CLE peptide/receptor system. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2008, 105(39): 15208–15213. [DOI]
- [45] Qian PP, Song W, Zaizen-Iida M, Kume S, Wang GD, Zhang Y, Kinoshita-Tsujimura K, Chai JJ, Kakimoto T. A Dof-CLE circuit controls phloem organization. *Nat Plants*, 2022, 8(7): 817–827. [DOI]
- [46] Qian PP, Song W, Yokoo T, Minobe A, Wang GD, Ishida T, Sawa S, Chai JJ, Kakimoto T. The CLE9/10 secretory peptide regulates stomatal and vascular development through distinct receptors. *Nat Plants*, 2018, 4(12): 1071–1081. [DOI]
- [47] Zhu QK, Shao YM, Ge ST, Zhang MM, Zhang TS, Hu XT, Liu YD, Walker J, Zhang SQ, Xu J. A MAPK cascade downstream of IDA-HAE/HSL2 ligand-receptor pair in lateral root emergence. *Nat Plants*, 2019, 5(4): 414–423. [DOI]
- [48] Gonneau M, Desprez T, Martin M, Doblas VG, Bacete L, Miart F, Sormani R, Hématy K, Renou J, Landrein B, Murphy E, Van De Cotte B, Vernhettes S, De Smet I, Höfte H. Receptor kinase THESEUS1 is a rapid alkalization factor 34 receptor in *Arabidopsis*. *Curr Biol*, 2018, 28(15): 2452–2458.e4. [DOI]
- [49] Lin GZ, Zhang L, Han ZF, Yang XR, Liu WJ, Li ET, Chang JB, Qi YJ, Shpak ED, Chai JJ. A receptor-like protein acts as a specificity switch for the regulation of stomatal development. *Genes Dev*, 2017, 31(9): 927–938. [DOI]
- [50] Hara K, Kajita R, Torii KU, Bergmann DC, Kakimoto T. The secretory peptide gene *EPP1* enforces the stomatal one-cell-spacing rule. *Genes Dev*, 2007, 21(14): 1720–1725. [DOI]
- [51] Hara K, Yokoo T, Kajita R, Onishi T, Yahata S, Peterson KM, Torii KU, Kakimoto T. Epidermal cell density is autoregulated via a secretory peptide, EPIDERMAL PATTERNING FACTOR 2 in *Arabidopsis* leaves. *Plant Cell Physiol*, 2009, 50(6): 1019–1031. [DOI]
- [52] Sugano SS, Shimada T, Imai Y, Okawa K, Tamai A, Mori M, Hara-Nishimura I. Stomagen positively regulates stomatal density in *Arabidopsis*. *Nature*, 2010, 463(7278): 241–244. [DOI]
- [53] Doll NM, Royek S, Fujita S, Okuda S, Chamot S, Stintzi A, Widiez T, Hothorn M, Schaller A, Geldner N, Ingram G. A two-way molecular dialogue between embryo and endosperm is required for seed development. *Science*, 2020, 367(6476): 431–435. [DOI]
- [54] Liu C, Shen LP, Xiao Y, Vyshedsky D, Peng C, Sun X, Liu ZW, Cheng LJ, Zhang H, Han ZF, Chai JJ, Wu H-M, Cheung AY, Li C. Pollen PCP-B peptides unlock a stigma peptide-receptor kinase gating mechanism for pollination. *Science*, 2021, 372(6538): 171–175. [DOI]
- [55] Samuel MA, Chong YT, Haasen KE, Aldea-Brydges MG, Stone SL, Goring DR. Cellular pathways regulating responses to compatible and self-incompatible pollen in *Brassica* and *Arabidopsis* stigmas intersect at Exo70A1, a putative component of the exocyst complex. *Plant Cell*, 2009, 21(9): 2655–2671. [DOI]
- [56] Sankaranarayanan S, Jamshed M, Samuel MA. Degradation of glyoxalase I in *Brassica napus* stigma leads to self-incompatibility response. *Nat Plants*, 2015, 1: 15185. [DOI]
- [57] Kakita M, Murase K, Iwano M, Matsumoto T, Watanabe M, Shiba H, Isogai A, Takayama S. Two distinct forms of M-locus protein kinase localize to the plasma membrane and interact directly with S-locus receptor kinase to transduce self-incompatibility signaling in *Brassica rapa*. *Plant Cell*, 2007, 19(12): 3961–3973. [DOI]
- [58] Takayama S, Shimosato H, Shiba H, Funato M, Che FS, Watanabe M, Iwano M, Isogai A. Direct ligand-receptor complex interaction controls *Brassica* self-incompatibility. *Nature*, 2001, 413(6855): 534–538. [DOI]
- [59] Shiba H, Takayama S, Iwano M, Shimosato H, Funato M, Nakagawa T, Che FS, Suzuki G, Watanabe M, Hinata K, Isogai A. A pollen coat protein, SP11/SCR,

- determines the pollen S-specificity in the self-incompatibility of *Brassica* species. *Plant Physiol*, 2001, 125(4): 2095–2103. [DOI]
- [60] Ge ZX, Bergonci T, Zhao YL, Zou YJ, Du S, Liu MC, Luo XJ, Ruan H, García-Valencia LE, Zhong S, Hou SY, Huang QP, Lai LH, Moura DS, Gu HY, Dong J, Wu HM, Dresselhaus T, Xiao JY, Cheung AY, Qu LJ. *Arabidopsis* pollen tube integrity and sperm release are regulated by RALF-mediated signaling. *Science*, 2017, 358(6370): 1596–1600. [DOI]
- [61] 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. RALF peptide signaling controls the polytubey block in *Arabidopsis*. *Science*, 2022, 375(6578): 290–296. [DOI]
- [62] Liu ML, Wang ZJ, Hou SY, Wang LL, Huang QP, Gu HY, Dresselhaus T, Zhong S, Qu LJ. AtLURE1/PRK6-mediated signaling promotes conspecific micropylar pollen tube guidance. *Plant Physiol*, 2021, 186(2): 865–873. [DOI]
- [63] 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. Cysteine-rich peptides promote interspecific genetic isolation in *Arabidopsis*. *Science*, 2019, 364(6443): eaau9564. [DOI]
- [64] Ding ST, Lv JR, Hu JZ, Wang J, Wang P, Yu JQ, Foyer CH, Shi K. Phytosulfokine peptide optimizes plant growth and defense via glutamine synthetase GS2 phosphorylation in tomato. *EMBO J*, 2022, 42(6): e111858. [DOI]
- [65] Wang XY, Zhang N, Zhang LN, He YX, Cai C, Zhou JG, Li J, Meng XZ. Perception of the pathogen-induced peptide RGF7 by the receptor-like kinases RGI4 and RGI5 triggers innate immunity in *Arabidopsis thaliana*. *New Phytol*, 2021, 230(3): 1110–1125. [DOI]
- [66] Hander T, Fernández-Fernández ÁD, Kumpf RP, Willems P, Schatowitz H, Rombaut D, Staes A, Nolf J, Pottie R, Yao PF, Gonçalves A, Pavie B, Boller T, Gevaert K, Van Breusegem F, Bartels S, Stael S. Damage on plants activates Ca²⁺-dependent metacaspases for release of immunomodulatory peptides. *Science*, 2019, 363(6433): eaar7486. [DOI]
- [67] Zheng XJ, Kang S, Jing YP, Ren ZJ, Li LG, Zhou JM, Berkowitz G, Shi JS, Fu AG, Lan WZ, Zhao FG, Luan S. Danger-associated peptides close stomata by OST1-independent activation of anion channels in guard cells. *Plant Cell*, 2018, 30(5): 1132–1146. [DOI]
- [68] Liu ZY, Hou SG, Rodrigues O, Wang P, Luo DX, Munemasa S, Lei JX, Liu J, Ortiz-Morea FA, Wang X, Nomura K, Yin C, Wang HB, Zhang W, Zhu-Salzman K, He SY, He P, Shan LB. Phytocytokine signalling reopens stomata in plant immunity and water loss. *Nature*, 2022, 605(7909): 332–339. [DOI]
- [69] Takahashi F, Suzuki T, Osakabe Y, Betsuyaku S, Kondo Y, Dohmae N, Fukuda H, Yamaguchi-Shinozaki K, Shinozaki K. A small peptide modulates stomatal control via abscisic acid in long-distance signalling. *Nature*, 2018, 556(7700): 235–238. [DOI]
- [70] Zhou HP, Xiao F, Zheng Y, Liu GY, Zhuang YF, Wang ZY, Zhang YY, He JX, Fu CX, Lin HH. PAMP-INDUCED SECRETED PEPTIDE 3 modulates salt tolerance through RECEPTOR-LIKE KINASE 7 in plants. *Plant Cell*, 2021, 34(2): 927–944. [DOI]
- [71] Nakaminami K, Okamoto M, Higuchi-Takeuchi M, Yoshizumi T, Yamaguchi Y, Fukao Y, Shimizu M, Ohashi C, Tanaka M, Matsui M, Shinozaki K, Seki M, Hanada K. AtPep3 is a hormone-like peptide that plays a role in the salinity stress tolerance of plants. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2018, 115(22): 5810–5815. [DOI]
- [72] Gutiérrez-Alanís D, Yong-Villalobos L, Jiménez-Sandoval P, Alatorre-Cobos F, Oropeza-Aburto A, Mora-Macías J, Sánchez-Rodríguez F, Cruz-Ramírez A, Herrera-Estrella L. Phosphate starvation-dependent iron mobilization induces CLE14 expression to trigger root meristem differentiation through CLV2/PEPR2 signaling. *Dev Cell*, 2017, 41(5): 555–570.e3. [DOI]
- [73] Tabata R, Sumida K, Yoshii T, Ohyama K, Shinohara H, Matsubayashi Y. Perception of root-derived peptides by shoot LRR-RKs mediates systemic N-demand signaling. *Science*, 2014, 346(6207): 343–346. [DOI]
- [74] Oh E, Seo PJ, Kim J. Signaling peptides and receptors coordinating plant root development. *Trends Plant Sci*, 2018, 23(4): 337–351. [DOI]
- [75] Jin J, Hua L, Zhu ZF, Tan LB, Zhao XH, Zhang WF, Liu FX, Fu YC, Cai HW, Sun XY, Gu P, Xie DX, Sun CQ. GAD1 encodes a secreted peptide that regulates grain number, grain length, and awn development in rice domestication. *Plant Cell*, 2016, 28(10): 2453–2463. [DOI]
- [76] Sui ZP, Wang TY, Li HJ, Zhang M, Li YY, Xu RB, Xing GF, Ni ZF, Xin MM. Overexpression of peptide-encoding *OsCEP6.1* results in pleiotropic effects on

- growth in rice (*O. sativa*). *Front Plant Sci*, 2016, 7: 228. [DOI]
- [77] Xu RB, Li YF, Sui ZP, Lan TY, Song WJ, Zhang M, Zhang YR, Xing JW. A C-terminal encoded peptide, ZmCEP1, is essential for kernel development in maize. *J Exp Bot*, 2021, 72(15): 5390–5406. [DOI]
- [78] Chu HW, Qian Q, Liang WQ, Yin CS, Tan HX, Yao X, Yuan Z, Yang J, Huang H, Luo D, Ma H, Zhang DB. The floral organ number4 gene encoding a putative ortholog of *Arabidopsis* CLAVATA3 regulates apical meristem size in rice. *Plant Physiol*, 2006, 142(3): 1039–1052. [DOI]
- [79] Ren DY, Xu QK, Qiu ZN, Cui YJ, Zhou TT, Zeng DL, Guo LB, Qian Q. FON4 prevents the multi-floret spikelet in rice. *Plant Biotechnol J*, 2019, 17(6): 1007–1009. [DOI]
- [80] Liu L, Gallagher J, Arevalo ED, Chen R, Skopelitis T, Wu QY, Bartlett M, Jackson D. Enhancing grain-yield-related traits by CRISPR-Cas9 promoter editing of maize *CLE* genes. *Nat Plants*, 2021, 7(3): 287–294. [DOI]
- [81] Xu C, Liberatore KL, MacAlister CA, Huang ZJ, Chu YH, Jiang K, Brooks C, Ogawa-Ohnishi M, Xiong GY, Pauly M, Van Eck J, Matsubayashi Y, van der Knaap E, Lippman ZB. A cascade of arabinosyltransferases controls shoot meristem size in tomato. *Nat Genet*, 2015, 47(7): 784–792. [DOI]
- [82] Rodríguez-Leal D, Lemmon ZH, Man J, Bartlett ME, Lippman ZB. Engineering quantitative trait variation for crop improvement by genome editing. *Cell*, 2017, 171(2): 470–480.e8. [DOI]
- [83] Wang XG, Aguirre L, Rodríguez-Leal D, Hendelman A, Benoit M, Lippman ZB. Dissecting *cis*-regulatory control of quantitative trait variation in a plant stem cell circuit. *Nat Plants*, 2021, 7(4): 419–427. [DOI]
- [84] Reichardt S, Piepho HP, Stintzi A, Schaller A. Peptide signaling for drought-induced tomato flower drop. *Science*, 2020, 367(6485): 1482–1485. [DOI]
- [85] Stintzi A, Schaller A. Biogenesis of post-translationally modified peptide signals for plant reproductive development. *Curr Opin Plant Biol*, 2022, 69: 102274. [DOI]
- [86] Cheng LN, Li RZ, Wang XY, Ge SQ, Wang S, Liu XF, He J, Jiang CZ, Qi MF, Xu T, Li TL. A SICLV3-SIWUS module regulates auxin and ethylene homeostasis in low light-induced tomato flower abscission. *Plant Cell*, 2022, 34(11): 4388–4408. [DOI]
- [87] Bessho-Uehara K, Wang DR, Furuta T, Minami A, Nagai K, Gamuyao R, Asano K, Angeles-Shim RB, Shimizu Y, Ayano M, Komeda N, Doi K, Miura K, Toda Y, Kinoshita T, Okuda S, Higashiyama T, Nomoto M, Tada Y, Shinohara H, Matsubayashi Y, Greenberg A, Wu JZ, Yasui H, Yoshimura A, Mori H, McCouch SR, Ashikari M. Loss of function at RAE2, a previously unidentified EPFL, is required for awnlessness in cultivated Asian rice. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2016, 113(32): 8969–8974. [DOI]
- [88] Xiong LL, Huang YY, Liu ZP, Li C, Yu H, Shahid MQ, Lin YH, Qiao XY, Xiao JY, Gray JE, Jin J. Small EPIDERMAL PATTERNING FACTOR-LIKE2 peptides regulate awn development in rice. *Plant Physiol*, 2022, 190(1): 516–531. [DOI]
- [89] Han J, Tan JF, Tu LL, Zhang XL. A peptide hormone gene, GhPSK promotes fibre elongation and contributes to longer and finer cotton fibre. *Plant Biotechnol J*, 2014, 12(7): 861–871. [DOI]
- [90] Wang DH, Hu X, Ye HZ, Wang Y, Yang Q, Liang XD, Wang ZL, Zhou YF, Wen MM, Yuan XY, Zheng XM, Ye W, Guo BY, Yusuyin M, Russinova E, Zhou Y, Wang K. Cell-specific clock-controlled gene expression program regulates rhythmic fiber cell growth in cotton. *Genome Biol*, 2023, 24(1): 49. [DOI]
- [91] Zhang L, Gleason C. Enhancing potato resistance against root-knot nematodes using a plant-defence elicitor delivered by bacteria. *Nat Plants*, 2020, 6(6): 625–629. [DOI]
- [92] Wylie SJ, Adams M, Chalam C, Kreuze J, López-Moya JJ, Ohshima K, Praveen S, Rabenstein F, Stenger D, Wang AM, Zerbini FM, Ictv Report C. ICTV virus taxonomy profile: *Potyviridae*. *J Gen Virol*, 2017, 98(3): 352–354. [DOI]
- [93] Combest MM, Moroz N, Tanaka K, Rogan CJ, Anderson JC, Thura L, Rakotondrafara AM, Goyer A. StPIP1, a PAMP-induced peptide in potato, elicits plant defenses and is associated with disease symptom severity in a compatible interaction with potato virus Y. *J Exp Bot*, 2021, 72(12): 4472–4488. [DOI]
- [94] Pearce G, Strydom D, Johnson S, Ryan CA. A polypeptide from tomato leaves induces wound-inducible proteinase inhibitor proteins. *Science*, 1991, 253(5022): 895–897. [DOI]
- [95] Coppola M, Corrado G, Coppola V, Cascone P, Martinelli R, Digilio MC, Pennacchio F, Rao R. *Prosystemin* overexpression in tomato enhances

- resistance to different biotic stresses by activating genes of multiple signaling pathways. *Plant Mol Biol Report*, 2015, 33(5): 1270–1285. [DOI]
- [96] McGurl B, Pearce G, Orozco-Cardenas M, Ryan CA. Structure, expression, and antisense inhibition of the systemin precursor gene. *Science*, 1992, 255(5051): 1570–1573. [DOI]
- [97] Orozco-Cardenas M, McGurl B, Ryan CA. Expression of an antisense prosystemin gene in tomato plants reduces resistance toward *Manduca sexta* larvae. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1993, 90(17): 8273–8276. [DOI]
- [98] El Oirdi M, El Rahman TA, Rigano L, El Hadrami A, Rodriguez MC, Daayf F, Vojnov A, Bouarab K. Botrytis cinerea manipulates the antagonistic effects between immune pathways to promote disease development in tomato. *Plant Cell*, 2011, 23(6): 2405–2421. [DOI]
- [99] Xu SM, Liao CJ, Jaiswal N, Lee S, Yun DJ, Lee SY, Garvey M, Kaplan I, Mengiste T. Tomato PEPR1 ORTHOLOG RECEPTOR-LIKE KINASE1 regulates responses to systemin, necrotrophic fungi, and insect herbivory. *Plant Cell*, 2018, 30(9): 2214–2229. [DOI]
- [100] Zhang H, Hu ZJ, Lei C, Zheng CF, Wang J, Shao SJ, Li X, Xia XJ, Cai XZ, Zhou J, Zhou YH, Yu JQ, Foyer CH, Shi K. A plant phyto-sulfokine peptide initiates auxin-dependent immunity through cytosolic Ca²⁺ signaling in tomato. *Plant Cell*, 2018, 30(3): 652–667. [DOI]
- [101] Wu J, Liu HM, Ren SC, Li PP, Li X, Lin L, Sun QF, Zhang L, Lin C, Wang YP. Generating an oilseed rape mutant with non-abscising floral organs using CRISPR/Cas9 technology. *Plant Physiol*, 2022, 190(3): 1562–1565. [DOI]
- [102] He YH, Zhang ZR, Xu YP, Chen SY, Cai XZ. Genome-wide identification of rapid alkalization factor family in *Brassica napus* and functional analysis of BnRALF10 in immunity to *Sclerotinia sclerotiorum*. *Front Plant Sci*, 2022, 13: 877404. [DOI]
- [103] Li XM, Han HP, Chen M, Yang W, Liu L, Li N, Ding XH, Chu ZH. Overexpression of OsDT11, which encodes a novel cysteine-rich peptide, enhances drought tolerance and increases ABA concentration in rice. *Plant Mol Biol*, 2017, 93(1–2): 21–34. [DOI]
- [104] Jiao PP, Liang YL, Chen SP, Yuan Y, Chen YQ, Hu HH. Bna.EPF2 enhances drought tolerance by regulating stomatal development and stomatal size in *Brassica napus*. *Int J Mol Sci*, 2023, 24(9): 8007. [DOI]
- [105] Li TD, Yang XP, Yu Y, Si XM, Zhai XW, Zhang HW, Dong WX, Gao CX, Xu C. Domestication of wild tomato is accelerated by genome editing. *Nat Biotechnol*, 2018. [DOI]
- [106] Ormancey M, Guillotin B, San Clemente H, Thuleau P, Plaza S, Combiér JP. Use of microRNA-encoded peptides to improve agronomic traits. *Plant Biotechnol J*, 2021, 19(9): 1687–1689. [DOI]
- [107] Roy S, Lundquist P, Udvardi M, Scheible W-R. Small and mighty: peptide hormones in plant biology. *Plant Cell*, 2019, 30(8): tpc.118.tt0718. [DOI]
- [108] Amano Y, Tsubouchi H, Shinohara H, Ogawa M, Matsubayashi Y. Tyrosine-sulfated glycopeptide involved in cellular proliferation and expansion in *Arabidopsis*. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2007, 104(46): 18333–18338. [DOI]
- [109] Goad DM, Zhu CM, Kellogg EA. Comprehensive identification and clustering of CLV3/ESR-related (CLE) genes in plants finds groups with potentially shared function. *New Phytol*, 2017, 216(2): 605–616. [DOI]
- [110] Farrokhi N, Whitelegge JP, Brusslan JA. Plant peptides and peptidomics. *Plant Biotechnol J*, 2008, 6(2): 105–134. [DOI]
- [111] Wu LM, Han LQ, Li Q, Wang GY, Zhang HW, Li L. Using interactome big data to crack genetic mysteries and enhance future crop breeding. *Mol Plant*, 2021, 14(1): 77–94. [DOI]

(责任编辑: 严建兵)