

2017年中国玉米生物学研究进展

宋伟彬, 李英男, 赵海铭, 赖锦盛

(中国农业大学/国家玉米改良中心, 北京 100193)

摘要: 2017年我国玉米基础研究继续保持快速发展态势, 在国内外主流学术期刊发表有重要影响的研究成果。2017年, 我国科研人员在91个SCI收录期刊发表玉米生物学相关研究论文266篇, 其中, 在5年平均影响因子超过5.0的期刊发表高水平论文49篇, 主要进展集中在基因编辑相关研究、玉米子粒发育遗传调控、玉米抗非生物胁迫基因挖掘和功能研究、玉米抗病基因挖掘及功能分析、玉米重要农艺性状基因/QTLs鉴定和克隆、玉米组学研究和玉米育种技术这7个方面。

关键词: 玉米; 基因编辑; 遗传育种; 生物学; 基础研究

中图分类号: S513.035

文献标识码: A

Progress on the Maize Biology Research of China in 2017

SONG Wei-bin, LI Ying-nan, ZHAO Hai-ming, LAI Jin-sheng

(National Maize Improvement Center of China, China Agricultural University, Beijing 100193, China)

Abstract: In 2017, the progresses of maize biology research in China were well demonstrated by maintaining the momentum of publishing high impact research articles in top international academic journals. Over the past year, 266 research papers on maize biology were published in 91 SCI journals, among which 49 papers having relative high impact factor (IF>5). In summary, important progresses have been made in the following 7 directions: gene editing studies, the genetics regulation of kernel development, the gene discovery for abiotic stresses, the gene discovery for diseases, QTL gene cloning for important agronomic traits, the omics research (transcriptomics, proteomics and metabolomics), new technologies for maize breeding.

Key words: Maize; Gene editing; Genetics breeding; Biology; Basic research

2017年, 我国科学家在玉米分子生物学领域取得了很好的成绩。本文利用文献数据库NCBI、Web of Science进行研究论文检索, 文献检索时间为论文的首次在线发表时间, 时间范围界定在2017年1月1日至2017年12月31日, 论文的通讯作者所在研究单位隶属于中国。然后, 对检索出的文献进行作者单位和在线发表时间进行逐一核实, 最终汇总出我国玉米科研单位研究人员作为通讯作者在2017年所发表的研究论文。统计分析结果表明, 2017年期间, 我国在91个SCI收录期刊发表论文266篇(表1),

其中, 在《Nature Biotechnology》、《Nature Communications》、《PNAS》、《Plant Cell》、《Molecular Plant》等12个高影响力的期刊上发表论文49篇(表2)。尽管在文献发表的总数上比2016年略少, 但是发表文章的质量有所提高, 在高影响因子期刊发表的文章数量比2016年的45篇多出了4篇, 研究内容涉及数量遗传学、功能基因组学、表观遗传学、蛋白质组学等多个领域。

本文从7个方面对2017年的研究结果进行综述, 主要有基因编辑研究、玉米子粒发育遗传调控研究、玉米抗非生物胁迫基因挖掘和功能研究、玉米抗病基因挖掘及功能分析、玉米重要农艺性状基因/QTLs鉴定和克隆、玉米组学研究和玉米育种技术等。

1 玉米基因编辑研究

基因编辑已经是当前生命科学研究中很重要的一个领域, 不管是在编辑技术方法扩展, 还是在作物遗传改良应用方面, 均以惊人的速度在发展。在方

录用日期: 2018-03-03

基金项目: 国家重点研发计划(2017YFD0101104)、国家自然科学基金基金项目(31671698)、国家自然科学基金创新研究群体(31421005)

作者简介: 宋伟彬, 从事玉米遗传育种研究。

E-mail: songwb@cau.edu.cn

赖锦盛为本文通讯作者。E-mail: jlai@cau.edu.cn

法方面,中国科学院遗传与发育研究所高彩霞课题组成功地实现了对中国三大粮食作物玉米、水稻和小麦进行单碱基定点突变^[1],该项研究也预示着未来人们对目标基因的改造更加精准。在技术应用方面,中国农业科学院作物科学研究所谢传晓团队,利用开发的基因编辑系统,以玉米叶夹角为目标性状,把携带定向编辑LG1的玉米植株与一系列受体植物

杂交,对玉米*LG1*基因进行了编辑,田间试验还表明,该突变紧凑株型表型具备通过增密从而实现增产的潜力^[2]。基于基因编辑在遗传改良中所显示的巨大应用前景,国内外均投入大量人力和物力不断发掘该技术的潜力,可以预期,在未来的3~5年,我国科学家将在玉米基因编辑技术的研发和应用领域将取得更大突破。

表1 2017年我国科研单位在不同期刊发表玉米研究相关文章
Table 1 Numbers of published papers related to maize biology research in different journals by different institutes from China (2017)

期刊名称	Journal name	5年影响因子	5-year averaged impact factor	数量	Number
Nat Biotechnol		46.223		1	
Nature Communications		13.092		2	
PNAS		10.414		1	
Plant Cell		9.996		1	
Nucleic Acids Research		9.338		1	
New Phytologist		7.857		9	
Molecular Plant		7.429		11	
Plant Physiology		7.428		6	
Plant Biotechnology Journal		6.657		8	
Journal of Experimental Botany		6.538		2	
Plant Journal		6.371		5	
Genetics		5.092		2	
Sci Rep		4.847		20	
Plant and Cell Physiology		4.817		1	
Frontiers in Plant Science		4.672		24	
Mol Plant Microbe Interact		4.598		1	
BMC Plant Biology		4.541		8	
J Proteome Res		4.430		1	
BMC Genomics		4.284		1	
Enviromental and Experimental Botany		4.218		1	
Theretical and Applied Genetics		4.152		6	
Plant Science		4.148		2	
Plant Methods		4.140		1	
Plant Molecular Biology		4.132		2	
FEBS J		4.129		1	
European Journal of Agronomy		4.108		1	
Database-The Journal of Biological Databases and Curation		3.974		1	
Journal of Integrative Plant Biology		3.956		2	
Field Crops Research		3.839		2	
Planta		3.696		3	
International Journal of Biological Macromolecules		3.657		1	
J Agric Food Chem		3.504		7	
International Journal of Molecular Sciences		3.482		3	
Plant Disease		3.451		3	
Plos One		3.394		16	
Anal Bioanal Chem		3.306		1	
Journal of Plant Physiology		3.296		5	
Amino Acids		3.241		1	
Journal of Genetics And Genomics		3.236		1	
Functional & Integrative Genomics		3.190		1	
Cytometry A		3.127		1	

续表 1 Continued 1

期刊名称 Journal name	5 年影响因子 5-year averaged impact factor	数量 Number
Plant Physiology and Biochemistry	3.096	2
Plant Cell Reports	3.091	2
Environmental Science and Pollution Research	3.023	1
Free Radical Research	3.017	1
Genes	2.984	3
Sensors (Basel)	2.964	1
Nucleus	2.773	1
Mol Genet Genomics	2.742	2
Chromosome Res	2.694	1
Protoplasma	2.658	3
Microbiologyopen	2.638	1
Pestic Biochem Physiol	2.612	1
Virus Res	2.580	1
Molecular Breeding	2.546	5
BMC Genetics	2.517	1
Plant Growth Regulation	2.497	5
Int J Syst Evol Microbiol	2.488	3
Plant Biol (Stuttg)	2.459	1
Nucleus	2.387	1
Biochemical and Biophysical Research Communications	2.354	1
Peerj	2.354	1
Biol Open	2.263	1
Journal of Plant Research	2.155	1
Plant Cell Tissue and Organ Culture	2.001	1
International Journal of Phytoremediation	1.939	1
Euphytica	1.840	7
Agronomy Journal	1.838	6
Biotechnol Lett	1.810	1
Photosynthetica	1.810	2
Crop Science	1.787	3
Plant Molecular Biology Reporter	1.731	1
Genome	1.682	2
Acta Physiologiae Plantarum	1.681	4
Journal of Virological Methods	1.632	1
Plant Breeding	1.595	4
Genetic Resources and Crop Evolution	1.454	1
Journal of Plant Biology	1.443	2
Biologia Plantarum	1.371	1
Journal of Integrative Agriculture	1.131	6
Canadian Journal of Plant Science	1.114	1
Chilean Journal of Agricultural Research	1.008	1
Russian Journal of Plant Physiology	0.895	1
International Journal of Agriculture And Biology	0.806	5
Genes & Genomics	0.612	2
Cytology and Genetics	0.335	1
Physiol Mol Biol Plants	0.000	1
BMC Res Notes	Not Available	1
Genet Mol Res	Not Available	1
Methods Mol Biol	Not Available	1
Plant Signal Behav	Not Available	1
Total		266

表2 2017年我国20个科研单位在国际主流期刊发表的5年影响因子大于5.0的研究论文数量统计
Table 2 Published papers in journals with high quality (IF>5.0) by 20 different institutes from China

单位名称 Name of the entity	Nat biotechnol	Nature communications	PNAS	Plant cell	Nucleic acids research	New phytologist	Molecular plant	Plant physiology	Plant biotechnology journal	Journal of experimental botany	Plant journal	Genetics	总 计 Total
中国农业大学			1			4	6		1		2		14
华中农业大学		2				2		4	1	1	1		11
山东大学						1	1	1	2				5
上海大学						1						2	3
中国科学院遗传与发育研究所	1					1					1		3
四川农业大学					1					1			2
河南农业大学									1		1		2
安徽农业大学							1						1
湖南农业大学									1				1
华南理工大学													1
山东农业大学							1						1
上海交通大学										1			1
武汉大学													1
西北农林科技大学							1						1
扬州大学													1
中国科学院上海植物生理生态研究所				1									1
中国农业科学院生物技术研究所							1						1
中国农业科学院作物科学研究所									1				1
总 计	1	2	1	1	1	9	11	6	8	2	5	2	49

2 玉米子粒发育遗传调控研究

玉米子粒是玉米重要的养份储藏器官,对玉米子粒的发育遗传学研究有助于开展玉品质性状和产量性状的协同遗传改良。中国科学院上海生理生化研究所巫永睿课题组对经典的玉米胚乳粉质半显性突变体 *floury3* 进行了克隆和功能分析,突变体千粒重比野生型下降约 60%,但植株的营养生长和生殖生长没有受到明显影响;克隆结果分析发现,该基因编码 1 个 PLATZ (plant AT-rich sequence- and zinc-binding) 蛋白,且表现为母本印记,所以导致 *fl3* 为半显性遗传效应;表达结果表明, *Floury3* 特异在胚乳淀粉细胞中表达,且与 RNA 聚合酶 III 复合体关键成员 RPC53 和 TFC1 互作,共同参与 tRNA 和 5SrRNA 转录调控,从而影响胚乳发育和储存物质的合成^[3]。除了 *opaque* 突变体外,子粒致死 (defective kernel 或者 empty pericarp) 表型也是研究玉米子粒发育很重要的一类突变体,这类型的突变大部分是由一类叫作 pentatricopeptide repeat (PPR) 家族基因突变所导致。Wang 等对玉米子粒致死突变体 (*dek36*) 进行了表型和克隆分析,结果发现,该基因编码 1 个定位在线粒体中的 1 个 PPR (E+ subgroup) 蛋白 (具有线粒体 RNA 编辑等功能),该蛋白与线粒体中能量传递复合体 complex I、III、IV 的活性相关, *dek36* 突变体中 PPR 基因的突变明显降低上述 3 个复合体的活性。拟南芥中的同源基因 (*AtDEK36*) 突变以后,也出现了胚和胚乳发育受阻等表型,而且 *Atdek36* 也具有线粒体 RNA 的编辑功能,拟南芥突变体中的线粒体基因 *atp4*、*nad7*、*ccmFN1*、*ccmFN2* 等 RNA 编辑缺陷, *ccmFN1*、*ccmFN2*、*rps12* 的 RNA 编辑效率受到严重影响^[4]。山东大学谭保才研究组克隆研究了 PPR78、PPR78 基因突变以后所产生的表型和 *dek* 类突变体基本类似,均不能够发育正常子粒;功能分析发现,该基因能够严重影响线粒体基因 *nad5* 的成熟 mRNA 的稳定性,通过另外 1 个等位基因的分析,也进一步证明了该基因影响 *nad5* 成熟转录本的稳定状态^[5]。EMP9 基因突变以后影响了线粒体基因 *ccmB-43* 和 *rps4-335* 的编辑,进而影响了线粒体的呼吸复合体^[6],类似的子粒相关基因的克隆研究还有 *DEK39*、*EMP10*、*ZmDof3*、*ZmMYB14* 等^[7-10]。

3 玉米抗非生物胁迫基因挖掘和功能研究

玉米生产过程中主要遇到的非生物胁迫包括干旱胁迫、盐胁迫等,其中,干旱是影响玉米生产的最

重要的非生物胁迫。四川农业大学卢艳丽课题组利用转录组测序的方法全基因组范围内鉴定出干旱响应的非编码 RNA,结果共计鉴定到 1 769 条正义和反义序列,结合全基因组关联分析和连锁分析等方法证明了其非编码 RNA 中的自然反义转录本与玉米抗旱性存在着必然的联系;还进一步揭示了这些自然反义转录本如何通过表观调控,改变自身表达水平,进而响应干旱胁迫的分子机制,为进一步认识解析玉米的抗旱机制提供了新的思路^[11]。在盐胁迫方面,中国农业大学蒋才富利用郑 58 和昌 7-2 所组配的重组自交系群体,在可控条件下开展了玉米耐盐性状 QTL 位点的鉴定和挖掘;连锁分析发现,在 3 号染色体上鉴定一个控制叶片钠离子浓度的 1 个主效 QTL 位点 (*ZmNC1*), *ZmNC1* 编码 1 个 HKT-type 转运蛋白 (*ZmHKT1* 基因),昌 7-2 自交系中的 *ZmHKT1* 等位基因上的 1 个反转座子插入造成该基因功能失活,该突变能够增加积累叶片中的钠离子浓度,进而增加玉米对盐分的敏感特性;利用 CRISPR/CAS9 技术敲除该基因以后的转基因玉米材料表现出比敲除以前对盐碱更为敏感; *ZmHKT1* 基因功能的丢失能够增加木质部汁液中钠离子浓度以及增加根到茎的钠离子的转运,这些研究结果表明, *ZmHKT1* 基因通过吸收木质部汁液中的钠离子来改变叶片中的钠离子浓度,进而提高玉米对盐碱的耐受性^[12]。在大田条件下研究和鉴定玉米耐盐 QTL 位点能够解析该复杂性状在复杂环境条件下的遗传学基础。北京市农林科学院赵久然研究团队通过高通量的分子标记,结合 240 个 DH 系群体,利用大田盐胁迫处理 (北京通州盐碱地),以盐处理和对照之间的株高比值作为耐盐系数作为耐盐表型进行 QTL 发掘;QTL 分析结果表明,在玉米第 1 号染色体存在 1 个主效 QTL 位点,该位点能够解释 31.2% 的表型变异。进一步的基因组分析发现,有两个候选基因 (*GRMZM2G007555*、*GRMZM2G098494*) 与拟南芥中的已知抗逆基因 *AtSOS3* 和 *AtSOS1* 高度同源,该结果为进一步研究这两个基因在玉米中的调控机制奠定了重要基础^[13]。这些非生物胁迫基因的鉴定和分析为玉米抗性分子设计育种提供重要基因资源。

4 玉米抗病基因挖掘及功能分析

中国农业大学国家玉米改良中心徐明良课题组多年来一直从事玉米抗病基因的克隆和功能研究。该课题组前期通过大量的遗传研究,发现玉米抗矮花叶病有两个主效抗性位点 *Scmv1* 和 *Scmv2*,分别位于第 6 号染色体短臂和第 3 号染色体的着丝粒附

近,两个位点共同存在时表现出对矮花叶病高抗水平;Scmv1位点的抗病基因为*ZmTrxh*,编码非典型的H型硫氧还蛋白;对不同来源的*ZmTrxh*等位基因进行比较,发现不同材料来源的基因在编码区和1.184 kb启动子区域的核苷酸序列完全相同,而启动子上游调控区域序列差异显著,该变化可能与转座子活动相关;通过在玉米原生质体瞬时表达,发现*ZmTrxh*蛋白可有效抑制玉米病毒RNA的积累,限制病毒进一步侵染与扩展^[14],位于第3号染色体的Scmv2抗病效应较小,主要在病毒侵染玉米植株的后期发挥作用;通过转基因功能互补和RNAi干扰实验,证明Scmv2位点上的抗病基因为*ZmABP1*,编码生长素结合蛋白;表达谱分析表明,抗病近等基因系中*ZmABP1*基因的表达量显著高于感病材料,并且在病毒侵染后期呈显著上调表达,从而增强了玉米对SCMV的抗性。通过酵母双杂、蛋白互作验证等证实了*ZmABP1*与*ZmRbCS*互作,并发现*ZmABP1*对病毒RNA的积累没有影响^[15]。除了病毒病以外,真菌性病害也是玉米生产中的重大威胁。通过经典遗传学的方法,在高抗玉米茎腐病自交系1145中找到了两个抗青枯病QTL,分别位于第1、10号染色体上。对第10号染色体主效QTL-qRfg1的克隆和抗病机理分析,确定了抗病相关的*ZmCCT*位点。抗、感等位基因的差异在于在起始密码子ATG上游约2.4 kb位置是否有CACTA类转座子的插入,转座子的插入和缺失直接影响*ZmCCT*基因的表达量,这种表达量的变化能够对病原菌的侵入造成直接影响^[16]。该课题组也在用不同的抗病材料开展抗青枯病基因的挖掘^[17];除了对目标基因的抗病机理研究外,还对*ZmCCT*基因在玉米抗病性的改良中的应用进行了评估^[18]。此外,四川农业科学院余桂容课题组以新的抗病资源为材料,找到了另外一个青枯病抗性QTL位点Rgsr8.1,进一步丰富了抗青枯病的基因资源^[19]。

5 玉米重要农艺性状基因/QTLs鉴定和克隆

对玉米重要农艺性状基因/QTLs的鉴定和克隆是解析产量构成因子的重要手段之一。中国农业科学院田丰课题组对玉米的开花期性状进行了全基因组范围的QTL鉴定分析,在*ZmCCT9*基因的上游57 kb调控区域鉴定到一个转座子插入,该插入能够显著影响*ZmCCT9*基因的表达,表达量的变化决定了开花期的长短;深入分析还发现,该位点是一个驯化热点,研究结果也进一步证明了转座子在玉米基因组

中的调控功能^[20]。华中农业大学严建兵和李林团队利用多样性丰富的群体进行10个株型性状的表型分析与遗传定位,结果发现,株型性状之间具有很高的相关性;在鉴定到的800个QTL位点中,92%为稀有位点;此外,对位于第3号染色体上的株高主效QTL(qPH3)进行了深入分析,该研究对玉米株型变异进行了系统的遗传剖析,将有助于玉米株型的遗传改良^[21]。其他研究团队还对叶宽^[22]、叶片数^[23]等株型相关性状进行了有针对性的QTL分析。除了株型之外,子粒相关数量性状一直是研究的焦点,中国农业科学院作物所研究人员利用重组自交系群体和关联分析群体对粒型等性状进行QTL分析,并在2号染色体上鉴定到1个多个环境条件下稳定表达的QTL位点PKS2^[24]。华中农业大学严建兵课题组和李青课题组利用10个重组自交系群体解析了玉米子粒大小和重量的遗传学基础,共鉴定到22个主效位点,并对这些位点与水稻进行了对比分析^[25]。在子粒质量性状基因克隆方面,山东大学谭保才课题组鉴定并克隆了一个影响玉米子粒发育的基因*Smk2*,该基因编码VB6合成途径中的谷氨酰胺酶;*Smk2*的突变严重阻碍了胚的发育,但对胚乳发育影响较小^[26]。对其他重要农艺性状,西北农林科技大学赵天永教授和中国农业科学院作物所王国英教授团队开展了棉子糖合成酶(*RSs*)基因与种子活力的关系研究,*ZmRS*基因功能缺失导致棉子糖的合成受阻,严重影响种子活力,为将来如何提高玉米种子活力提供了重要线索^[27]。中国农业科学院田丰课题组对已知基因*Glossy15*功能进行了深入挖掘,发现*Glossy15*在苗期生长发育不同阶段的转换起着很重要的作用,而且与玉米的驯化相关^[28]。玉米穗行数调控基因*UB3*、玉米雄花育性相关基因*APV1*、*MS6021*、*ZmMs7*、*ms2*、*ABP9*、*ZmWRKY17*等^[29-35]研究成果,进行这些重要农艺性状QTL/基因的定位和克隆为进一步解析玉米复杂农艺性状的调控机制奠定了重要基础。

6 玉米组学研究

过去一年里,我国科研人员利用组学技术对玉米转录调控、翻译调控规律、表观遗传等进行了新的探索。中国农业科学院田丰课题组利用MNase-seq技术绘制出了玉米幼苗和胚乳全基因组范围内的核小体定位图谱,结果发现,幼苗与胚乳之间基因转录状态的改变伴随着启动子区核小体的缺失以及基因5'端和3'端第一个核小体分别朝远离TSS和TTS的方向移动;还发现,基于序列预测的核小体定位和体

内的核小体定位都与基因转录状态可塑性相关,而且比其与基因表达水平的关联性更强,组织特异表达基因的翻译效率也高于组成型表达基因;这些结果说明,内在序列决定的核小体定位在基因转录状态可塑性调控过程中具有重要作用^[36]。河南农业大学兼职教授 Du Chunguang 利用赖锦盛课题组产生的转录组数据,对玉米子粒的转录调控网络进行了深入分析,结果展示了以转录因子为网络节点的子粒发育调控网络,这些基因之间的互作关系将为揭示玉米子粒的遗传调控提供帮助^[37,38]。中国农业大学金危危课题组利用高通量 RNA 测序,结合不同时期等位基因的表达模式分析,研究了早期玉米胚转录组特征,同时,也对玉米胚在中的基因印记现象进行了分析,为进一步研究胚的早期发育调控机制奠定了坚实的基础^[39]。中国农业大学周涛研究组分析了玉米叶片在受到甘蔗花叶病毒侵染以后的蛋白组学水平上的差异,鉴定出了 71 个差异表达蛋白,利用雀麦花叶病毒基因沉默载体敲除调控蛋白,结果显示,多胺氧化酶(ZmPAO)的敲除使甘蔗花叶病毒大量积累,表明 ZmPAO 很可能与植物抗病有关,该研究为挖掘玉米新的抗病毒基因以及抗病治理提供了新的研究思路^[40]。除此之外,国内其他研究团队利用转录组技术揭示了非生物胁迫和生物胁迫下的基因表达变化模式^[41~49];用转录组技术分析了细胞质雄性不育系的基因表达变化模式^[50];除了基因表达的变化模式外,还对盐胁迫下 miRNA 变化^[51]以及子粒发育过程中 miRNA 变化^[52]进行了分析;还有课题组在蛋白组水平上对子粒发育和灌浆阶段调控模式进行了研究^[53,54]。中国农业科学院生物技术研究所张春义团队、齐鲁师范学院路小铎团队、北京市农林科学院玉米研究中心赵久然团队合作,共同完成了基于优良骨干自交系 B73 玉米突变体库的构建,并通过二代测序的方法对突变位点进行了精确定位,目前该平台已经与 MaizeGDB 合作,面向全球开放和共享,这些突变体将大大促进玉米功能基因组学的发展^[55]。

7 玉米育种技术

单倍体育种技术已经成为玉米遗传育种过程中的关键技术之一,可以加快玉米新品种选育进程。对玉米单倍体诱导的分子调控机理没有很清晰的认识。2017 年初,中国和美国科学家几乎同时克隆并发表了单倍体诱导基因 *ZmPLA1*,该基因编码 1 个磷脂酶(phospholipase),诱导系中该基因的第 4 个外显子发生了 4 bp(CGAG)的插入,从而导致了该基因的

移码突变。正是这种突变,导致诱导系具备了单倍体的诱导特性。鉴于该基因在物种中的保守性,可在其他作物中通过修饰该基因实现单倍体诱导,从而加快育种进程,具有重要的应用价值^[56]。在此基础上,华中农业大学和中国农业大学科研人员合作开展了诱导系的诱导分析机理研究,利用不同的杂交方式,结合单细胞测序技术发现,单倍体诱导系部分花粉在四分体时期就开始出现染色体片段化,越到后期,片段化会更为严重,推测诱导系染色体片段化可能是产生单倍体的直接原因^[57]。鉴于这几年国内外在玉米单倍体基础研究和应用研究方面所取得的重要进展,中国农业大学陈绍江和美国爱荷华州立大学 Thomas Lubberstedt 课题组对单倍体技术的新功能和用途进行了系统的综述^[58]。

参考文献:

- [1] Zong Y, Wang Y, Li C, et al. Precise base editing in rice, wheat and maize with a Cas9-cytidine deaminase fusion[J]. *Nature Biotechnology*, 2017, 35(5): 438-440.
- [2] Li C X, Liu C L, Qi X T, et al. RNA-guided Cas9 as an invivo desired-target mutator in maize[J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2017, 15(12): 1566-1576.
- [3] Li Q, Wang J, Ye J, et al. The Maize imprinted geneFloury3 encodes a PLATZ protein required for tRNA and 5S rRNA transcription through interaction with RNA polymerase III[J]. *The Plant Cell*, 2017, 29(10): 2661-2675.
- [4] Wang G, Zhong M, Shuai B, et al. E+ subgroup PPR protein defective kernel 36 is required for multiple mitochondrial transcripts editing and seed development in maize and Arabidopsis[J]. *New Phytologist*, 2017, 214(4): 1563-1578.
- [5] Zhang Y F, Suzuki M, Sun F, et al. The Mitochondrion-Targeted PENTATRICOPEPTIDE REPEAT78 protein is required for nad5 mature mRNA stability and seed development in maize[J]. *Molecular Plant*, 2017, 10(10): 1321-1333.
- [6] Yang Y Z, Ding S, Wang H C, et al. The pentatricopeptide repeat protein EMP9 is required for mitochondrial ccmB and rps4 transcript editing, mitochondrial complex biogenesis and seed development in maize[J]. *New Phytologist*, 2017, 214(2): 782-795.
- [7] Li X, Gu W, Sun S, et al. Defective Kernel 6 encodes a PPR protein required for seed development in maize[J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2017.
- [8] Cai M J, Li S Z, Sun F, et al. Emp10 encodes a mitochondrial PPR protein that affects the cis-splicing of nad2 intron 1 and seed development in maize[J]. *Plant Journal*, 2017, 91(1): 132-144.
- [9] Qi X, Li S X, Zhu Y X, et al. *ZmDof3*, a maize endosperm-specific Dof protein gene, regulates starch accumulation and aleurone development in maize endosperm[J]. *Plant Molecular Biology*, 2017, 93(1-2): 7-20.
- [10] Xiao Q, Wang Y, Du J, et al. *ZmMYB14* is an important transcription factor involved in the regulation of the activity of the ZmBT1 promoter in starch biosynthesis in maize[J]. *Febs Journal*, 2017, 284

- (18): 3079–3099.
- [11] Xu J, Wang Q, Freeling M, et al. Natural antisense transcripts are significantly involved in regulation of drought stress in maize[J]. *Nucleic Acids Research*, 2017, 45(9): 5126–5141.
 - [12] Zhang M, Cao Y, Wang Z, et al. A retrotransposon in an HKT1 family sodium transporter causes variation of leaf Na(+) exclusion and salt tolerance in maize[J]. *New Phytologist*, 2017, 17.
 - [13] Luo M J, Zhao Y X, Zhang R Y, et al. Mapping of a major QTL for salt tolerance of mature field-grown maize plants based on SNP markers[J]. *BMC Plant Biology*, 2017, 17.
 - [14] Liu Q Q, Liu H H, Gong Y Q, et al. An atypical thioredoxin imparts early resistance to sugarcane mosaic virus in maize[J]. *Molecular Plant*, 2017, 10(3): 483–497.
 - [15] Leng P, Ji Q, Asp T, et al. Auxin binding protein 1 reinforces resistance to sugarcane mosaic virus in maize[J]. *Molecular Plant*, 2017, 10(10): 1357–1360.
 - [16] Wang C, Yang Q, Wang W X, et al. A transposon-directed epigenetic change in *ZmCCT* underlies quantitative resistance to Gibberella stalk rot in maize[J]. *New Phytologist*, 2017, 215(4): 1503–1515.
 - [17] Ma C Y, Ma X N, Yao L S, et al. *qRfg3*, a novel quantitative resistance locus against *Gibberella* stalk rot in maize[J]. *Theoretical And Applied Genetics*, 2017, 130(8): 1723–1734.
 - [18] Li Y P, Tong L X, Deng L L, et al. Evaluation of *ZmCCT* haplotypes for genetic improvement of maize hybrids[J]. *Theoretical And Applied Genetics*, 2017, 130(12): 2587–2600.
 - [19] Chen Q, Song J, Du W P, et al. Identification, mapping, and molecular marker development for *Rgsr8.1*: A new quantitative trait locus conferring resistance to *Gibberella* stalk rot in maize (*Zea mays* L.) [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2017, 8.
 - [20] Huang C, Sun H, Xu D, et al. *ZmCCT9* enhances maize adaptation to higher latitudes[J]. *Proc Natl Acad Sci., USA*, 2017.
 - [21] Pan Q C, Xu Y C, Li K, et al. The genetic basis of plant architecture in 10 maize recombinant inbred line populations[J]. *Plant Physiology*, 2017, 175(2): 858–873.
 - [22] Liu R, Meng Q, Zheng F, et al. Genetic mapping of QTL for maize leaf width combining RIL and IF2 populations[J]. *PLoS One*, 2017, 12(12): 189441.
 - [23] Cui M, Jia B, Liu H H, et al. Genetic mapping of the leaf number above the primary ear and its relationship with plant height and flowering time in maize[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2017, 8.
 - [24] Zhang C S, Zhou Z Q, Yong H J, et al. Analysis of the genetic architecture of maize ear and grain morphological traits by combined linkage and association mapping[J]. *Theoretical And Applied Genetics*, 2017, 130(5): 1011–1029.
 - [25] Liu J, Huang J, Guo H, et al. The conserved and unique genetic architecture of kernel size and weight in maize and rice[J]. *Plant Physiology*, 2017, 175(2): 774–785.
 - [26] Yang Y Z, Ding S, Wang Y, et al. Small kernel2 encodes a glutaminase in vitamin b-6 biosynthesis essential for maize seed development[J]. *Plant Physiology*, 2017, 174(2): 1127–1138.
 - [27] Li T, Zhang Y M, Wang D, et al. Regulation of seed vigor by manipulation of raffinose family oligosaccharides in maize and *Arabidopsis thaliana*[J]. *Molecular Plant*, 2017, 10(12): 1540–1555.
 - [28] Xu D, Wang X, Huang C, et al. *Glossy15* plays an important role in the divergence of the vegetative transition between maize and its progenitor, teosinte[J]. *Molecular Plant*, 2017, 10(12): 1579–1583.
 - [29] Du Y F, Liu L, Li M F, et al. *UNBRANCHED3* regulates branching by modulating cytokinin biosynthesis and signaling in maize and rice[J]. *New Phytologist*, 2017, 214(2): 721–733.
 - [30] Somaratne Y, Tian Y H, Zhang H, et al. *ABNORMAL POLLEN VACUOLATION1 (APV1)* is required for male fertility by contributing to anther cuticle and pollen exine formation in maize[J]. *Plant Journal*, 2017, 90(1): 96–110.
 - [31] Tian Y, Xiao S, Liu J, et al. *MALE STERILE6021 (MS6021)* is required for the development of anther cuticle and pollen exine in maize[J]. *Sci. Rep.*, 2017, 7(1): 16736.
 - [32] Zhang D, Wu S, An X, et al. Construction of a multicontrol sterility system for a maize male-sterile line and hybrid seed production based on the *ZmMs7* gene encoding a PHD-finger transcription factor[J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2017.
 - [33] Kang D, Wang C Y, Xu Q L, et al. Characterization of maize male sterile 2 mutant by phenotypic and RNA sequencing analyses[J]. *Plant Breeding*, 2017, 136(3): 319–330.
 - [34] Wang C L, Lu G Q, Hao Y Q, et al. *ABP9*, a maize bZIP transcription factor, enhances tolerance to salt and drought in transgenic cotton[J]. *Planta*, 2017, 246(3): 453–469.
 - [35] Cai R H, Dai W, Zhang C S, et al. The maize *WRKY* transcription factor *ZmWRKY17* negatively regulates salt stress tolerance in transgenic *Arabidopsis* plants[J]. *Planta*, 2017, 246(6): 1215–1231.
 - [36] Chen J, Li E, Zhang X B, et al. Genome-wide nucleosome occupancy and organization modulates the plasticity of gene transcriptional status in maize[J]. *Molecular Plant*, 2017, 10(7): 962–974.
 - [37] Chen J, Zeng B, Zhang M, et al. Dynamic transcriptome landscape of maize embryo and endosperm development[J]. *Plant Physiology*, 2014, 166(1): 252–264.
 - [38] Xiong W, Wang C, Zhang X, et al. Highly interwoven communities of a gene regulatory network unveil topologically important genes for maize seed development[J]. *Plant Journal*, 2017, 92(6): 1143–1156.
 - [39] Meng D, Zhao J, Zhao C, et al. Sequential gene activation and gene imprinting during early embryo development in maize[J]. *Plant Journal*, 2017.
 - [40] Chen H, Cao Y Y, Li Y Q, et al. Identification of differentially regulated maize proteins conditioning Sugarcane mosaic virus systemic infection[J]. *New Phytologist*, 2017, 215(3): 1156–1172.
 - [41] Gu Y N, He L, Zhao C J, et al. Biochemical and transcriptional regulation of membrane lipid metabolism in maize leaves under low temperature[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2017, 8.
 - [42] Liu Y, Zhang Z Q, Fu J J, et al. Transcriptome analysis of maize immature embryos reveals the roles of cysteine in improving *Agrobacterium* infection efficiency[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2017, 8.
 - [43] Du H W, Zhu J X, Su H, et al. Bulk segregant RNA-seq reveals differential expression and snps of candidate genes associated with waterlogging tolerance in maize[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2017, 8.
 - [44] Li P C, Cao W, Fang H M, et al. Transcriptomic profiling of the

- maize(*Zea mays* L.) leaf response to abiotic stresses at the seedling stage[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2017, 8.
- [45] He F, Shen H Q, Lin C, et al. Transcriptome analysis of chilling-imbibed embryo revealed membrane recovery related genes in maize[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2017, 7.
- [46] Shi J, Yan B Y, Lou X P, et al. Comparative transcriptome analysis reveals the transcriptional alterations in heat-resistant and heat-sensitive sweet maize(*Zea mays* L.) varieties under heat stress[J]. *BMC Plant Biology*, 2017, 17.
- [47] Wang H, Li S, Teng S, et al. Transcriptome profiling revealed novel transcriptional regulators in maize responses to *Ostrinia furnacalis* and jasmonic acid[J]. *PLoS One*, 2017, 12(5): 177739.
- [48] Song J, Liu H, Zhuang H F, et al. Transcriptomics and alternative splicing analyses reveal large differences between maize lines B73 and Mo17 in response to aphid *rhopalosiphum padi* infestation[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2017, 8.
- [49] Wang Y J, Lu W J, Zhao J, et al. Transcriptome dynamics of dominant maize dwarf dwarf11(D11) revealed by RNA-seq and Co-expression analysis[J]. *Plant Molecular Biology Reporter*, 2017, 35(3): 355–365.
- [50] Su A G, Song W, Shi Z, et al. Exploring differentially expressed genes associated with fertility instability of S-type cytoplasmic male-sterility in maize by RNA-seq[J]. *Journal of Integrative Agriculture*, 2017, 16(8): 1689–1699.
- [51] Fu R, Zhang M, Zhao Y C, et al. Identification of salt tolerance-related microRNAs and their targets in maize(*Zea mays* L.) using high-throughput sequencing and degradome analysis[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2017, 8.
- [52] Xing L, Zhu M, Zhang M, et al. High-Throughput sequencing of small RNA transcriptomes in maize dernel identifies miRNAs involved in embryo and endosperm development[J]. *Genes(Basel)*, 2017, 8(12).
- [53] Zhang L, Dong Y B, Wang Q L, et al. iTRAQ-Based proteomics analysis and network integration for kernel tissue development in maize[J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2017, 18(9).
- [54] Yu T, Li G, Liu P, et al. Proteomics analysis of maize(*Zea mays* L.) grain based on iTRAQ reveals molecular mechanisms of poor grain filling in inferior grains[J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2017, 115: 83–96.
- [55] Lu X, Liu J, Ren W, et al. Gene-indexed mutations in maize(*Zea mays*)[J]. *Molecular Plant*, 2017.
- [56] Liu C, Li X, Meng D, et al. A 4-bp insertion at *ZmPLA1* encoding a putative phospholipase a generates haploid induction in maize[J]. *Molecular Plant*, 2017, 10(3): 520–522.
- [57] Li X, Meng D, Chen S, et al. Single nucleus sequencing reveals spermatid chromosome fragmentation as a possible cause of maize haploid induction[J]. *Nature Communications*, 2017, 8.
- [58] Ren J, Wu P, Trampe B, et al. Novel technologies in doubled haploid line development[J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2017, 15(11): 1361–1370.

(责任编辑:朴红梅)

注: 由于受到文献检索方法的限制,难免会有个别文献没有被检索到,为了更全面地收集文献,欢迎大家在文章公开发表后把文献信息或全文发到国家玉米改良中心。
E-mail:maizecenter@cau.edu.cn