

# 2018年度中国玉米生物学研究进展

宋伟彬, 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:** 2018年我国玉米生物学研究取得了很大进展, 在国内外学术期刊发表了一系列有重要影响的研究成果。在75个SCI收录期刊上发表玉米生物学相关研究论文282篇, 其中, 5年平均影响因子超过5.0的高水平期刊发表论文有63篇, 比2017年的49篇增加了14篇。主要进展可以归纳为下7个方面, 玉米基因组研究、玉米子粒发育遗传调控研究、玉米根遗传调控研究、玉米抗非生物胁迫遗传调控研究、玉米抗生物胁迫遗传调控研究、玉米开花期遗传调控研究和玉米育性遗传调控研究。

**关键词:** 玉米; 基因组; 遗传育种; 研究进展; 生物学

**中图分类号:** S513.035.3

**文献标识码:** A

## Progress on the Maize Biology Research in China in 2018

SONG Wei-bin, ZHAO Hai-ming, LAI Jin-sheng

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

**Abstract:** In 2018, the progresses of maize biology research in China were well demonstrated by maintaining the momentum of having high impact research articles published in top academic journals. Totally, 282 research papers were published in 75 SCI journals, with 63 papers having relative high impact factor (IF > 5). Overall, important progresses have been made in the following directions: genomics, genetic regulation of maize kernel development, genetic regulation of maize root, genetic regulations of maize biotic and abiotic stresses, genetic regulation of maize flowering time, genetic regulation of maize fertility.

**Key words:** Maize; Genome; Genetic breeding; Research progress; Biology

2018年我国在玉米分子生物学领域取得一系列研究成果。本文检索文献的方法和2017、2018年发表在《玉米科学》的综述一致<sup>[1, 2]</sup>。检索流程是在利用文献数据库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2018年1月1日至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2018年度所发表的研究论文。统计分析结果表明, 2018年期间, 我国玉米研究团队在75

个SCI期刊发表论文282篇(表1), 其中, 在《Science》《Nature Genetics》《Nature Communications》《Plant Cell》《Molecular Plant》等19个高影响力的杂志上发表论文63篇(表2)。论文的总数上与2017年基本持平, 但是论文的质量有了很大提高, 高影响因子期刊发表文章数量比2017年的49篇多出了14篇<sup>[1]</sup>, 比2016年的45篇多出了18篇<sup>[2]</sup>。在一定程度上也暗示着我国玉米生物学研究水平不断提升。

本文从7个方面进行综述, 主要有玉米基因组研究、玉米子粒发育遗传调控、玉米根遗传调控研究、玉米抗非生物胁迫遗传调控研究、玉米抗生物胁迫遗传调控研究、玉米开花期遗传调控研究和玉米育性遗传调控研究。

## 1 玉米基因组学研究

自2009年B73自交系的基因组草图公布以来<sup>[3]</sup>, 玉米基因组学研究取得了飞速发展。同时, 其他玉米骨干自交系的基因组序列也不断被公布, 大大加快了玉米功能基因组学的研究步伐。以Mo17自交

录用日期: 2019-02-24

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

作者简介: 宋伟彬(1979-), 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

系为代表的蓝卡群(Lancaster)和以B73自交系为代表的瑞德群(Reid)是世界上最经典的两个玉米杂种优势群,由B73和Mo17杂交产生的后代曾经在全球范围内广泛种植。Mo17自交系及其衍生材料在我国玉米生产中也得到广泛应用。中国农业大学国家玉米改良中心赖锦盛课题组利用第3代基因组测序技术,结合Bionano光学图谱技术及Illumina高通量测序技术,对玉米Mo17基因组进行组装,将大小为2.18 Gb的Mo17基因组的大约97%序列锚定到玉米10条染色体上,对组装后的基因组进行注释,共得到38 620个高质量的蛋白编码基因。比较分析发

现,Mo17与B73两个基因组间存在大量差异,深入分析发现,在染色体上的基因排列顺序上至少有10%的基因存在非共线性现象;同时,基因组结构变异上至少20%的基因存在有可能导致蛋白编码功能改变的重要序列突变<sup>[4]</sup>。截至目前,公开报道的玉米参考基因组有4个,分别为B73<sup>[5,6]</sup>、PH207<sup>[7]</sup>、W22<sup>[8]</sup>和Mo17<sup>[9]</sup>。随着基因组测序技术的不断发展,将会有更多的骨干自交系的基因组序列被公布,这些信息将为深入解析玉米基因组结构变异、基因组驯化提供支持,同时也将大大加快玉米分子育种进程。

表1 2018年我国科研单位在不同期刊发表玉米生物学研究相关文章数量

Table 1 Numbers of published papers related to maize biology research in different journals by different institutes from China(2018)

| 期刊名称<br>Journal name | 5年影响因子<br>5-year impact factor | 数量<br>Number | 期刊名称<br>Journal name        | 5年影响因子<br>5-year impact factor | 数量<br>Number |
|----------------------|--------------------------------|--------------|-----------------------------|--------------------------------|--------------|
| Science.             | 40.627                         | 1            | Planta.                     | 3.460                          | 2            |
| Nat Genet.           | 31.154                         | 1            | PLoS One.                   | 3.352                          | 15           |
| Genome Res.          | 13.796                         | 2            | Plant Physiol Biochem.      | 3.217                          | 9            |
| Nat Commun.          | 13.691                         | 1            | Phytopathology.             | 3.200                          | 3            |
| Gigascience.         | 10.742                         | 1            | J Agric Food Chem.          | 3.154                          | 3            |
| Nucleic Acids Res.   | 10.235                         | 2            | Free Radic Res.             | 3.136                          | 1            |
| Curr Biol.           | 9.972                          | 1            | J Plant Physiol.            | 3.034                          | 2            |
| Plant Cell.          | 9.378                          | 5            | Plant Cell Rep.             | 2.992                          | 4            |
| Bioinformatics.      | 8.561                          | 2            | Physiol Plant.              | 2.986                          | 3            |
| Mol Plant.           | 8.065                          | 6            | Mol Genet Genomics.         | 2.716                          | 1            |
| New Phytol.          | 7.833                          | 5            | BMC Genet.                  | 2.707                          | 1            |
| Plant Physiol.       | 6.620                          | 6            | Chromosome Res.             | 2.649                          | 1            |
| Mol Cell Proteomics. | 6.323                          | 1            | Gene.                       | 2.498                          | 5            |
| Plant Cell Environ.  | 6.151                          | 1            | Virus Res.                  | 2.485                          | 1            |
| Plant Biotechnol J.  | 6.107                          | 8            | Peer J.                     | 2.469                          | 1            |
| Plant J.             | 6.101                          | 10           | Biochem Biophys Res Commun. | 2.455                          | 1            |
| J Exp Bot.           | 6.044                          | 8            | Protoplasma.                | 2.430                          | 1            |
| RNA Biol.            | 5.269                          | 1            | Plant Biol (Stuttg).        | 2.411                          | 1            |
| Genetics.            | 5.076                          | 1            | Biol Res.                   | 2.187                          | 1            |
| Sci Rep.             | 4.609                          | 9            | Plant Growth Regul.         | 2.186                          | 9            |
| Plant Methods.       | 4.502                          | 1            | Proteome Sci.               | 1.907                          | 1            |
| Plant Cell Physiol.  | 4.454                          | 5            | Crop Sci.                   | 1.852                          | 3            |
| BMC Plant Biol.      | 4.381                          | 15           | Breed Sci.                  | 1.818                          | 1            |
| Front Plant Sci.     | 4.354                          | 25           | Genome.                     | 1.735                          | 2            |
| BMC Genomics.        | 4.257                          | 4            | Acta Physiol Plant.         | 1.681                          | 2            |
| Ann Bot.             | 4.246                          | 3            | Euphytica.                  | 1.651                          | 9            |
| Theor Appl Genet.    | 4.062                          | 8            | Plant Breeding.             | 1.648                          | 3            |
| J Proteome Res.      | 4.033                          | 1            | Virus Genes.                | 1.537                          | 1            |
| Nitric Oxide-Biol Ch | 4.028                          | 1            | Biol Plantarum.             | 1.511                          | 1            |
| Plant Mol Biol.      | 4.013                          | 6            | Curr Microbiol.             | 1.459                          | 2            |
| Heredity (Edinb).    | 3.92                           | 2            | J Plant Biol.               | 1.443                          | 2            |
| Int J Mol Sci.       | 3.878                          | 10           | Plant Signal Behav.         | 1.395                          | 3            |
| Plant Sci.           | 3.802                          | 3            | J Integr Agr.               | 1.190                          | 10           |
| Viruses.             | 3.737                          | 1            | J Genet.                    | 1.002                          | 1            |
| J Proteomics.        | 3.725                          | 1            | Russ J Plant Physl.         | 0.832                          | 2            |
| J Genet Genomics.    | 3.652                          | 1            | Int J Agric Biol.           | 0.806                          | 1            |
| Genes (Basel).       | 3.600                          | 2            | Genes Genom.                | 0.633                          | 3            |
| J Integr Plant Biol. | 3.499                          | 9            | 合计                          |                                | 282          |

表2 我国23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的期刊发表研究论文数量统计(2018年)  
Table 2 Published papers in journals with high quality (IF>5.0) by 23 different institutes from China (2018)

| 单位名称<br>Institute name | 期刊名称 Journal name |           |             |              |                                  |                   |             |                                     |             |                |                        |                        |                   |                       |           | 合计<br>Total |           |
|------------------------|-------------------|-----------|-------------|--------------|----------------------------------|-------------------|-------------|-------------------------------------|-------------|----------------|------------------------|------------------------|-------------------|-----------------------|-----------|-------------|-----------|
|                        | Science. Genet.   | Nat. Res. | Genome Res. | Nat. Commun. | Gigascience. Nucleic Acids Biol. | Curr. Biol. Cell. | Plant Cell. | Bioinformatics. Mol. Plant. Phytol. | New Phytol. | Plant Physiol. | Mol. Cell. Proteomics. | Plant Cell Environ. J. | Plant Biotechnol. | Plant J. J. Exp. Bot. | RNA Biol. |             | Genetics. |
| 中国农业大学                 | 1                 | 1         |             |              | 1                                | 1                 | 2           | 2                                   | 3           |                | 1                      |                        |                   | 2                     | 2         |             | 16        |
| 山东大学                   |                   |           |             |              |                                  |                   |             | 1                                   | 1           | 2              |                        | 1                      |                   | 1                     | 1         |             | 6         |
| 华中农业大学                 |                   |           |             |              |                                  | 1                 |             | 1                                   |             |                |                        |                        | 1                 | 2                     |           |             | 5         |
| 中国科学院遗传与发育研究所          |                   | 1         |             | 1            |                                  |                   |             |                                     |             |                |                        |                        | 1                 |                       |           |             | 4         |
| 中国农业科学院作物科学研究所         |                   |           |             |              | 1                                |                   |             | 2                                   |             | 1              |                        |                        |                   |                       |           |             | 4         |
| 河南农业大学                 |                   |           |             |              |                                  |                   | 1           | 1                                   | 1           |                |                        |                        | 1                 | 1                     |           |             | 4         |
| 中国农业科学院生物技术研究所         |                   |           |             |              |                                  |                   |             |                                     |             |                | 1                      |                        | 1                 |                       |           |             | 3         |
| 四川农业大学                 |                   |           |             |              |                                  |                   |             |                                     |             |                |                        |                        | 2                 | 1                     |           |             | 3         |
| 中国科学院上海生理生态研究所         |                   |           |             |              |                                  | 1                 |             |                                     |             | 1              |                        |                        |                   |                       |           |             | 2         |
| 上海大学                   |                   |           |             |              |                                  | 1                 |             |                                     |             |                |                        |                        |                   |                       |           |             | 2         |
| 华南农业大学                 |                   |           |             |              |                                  |                   |             |                                     |             |                |                        |                        |                   | 1                     | 1         |             | 2         |
| 中国科学院生物物理研究所           | 1                 |           |             |              |                                  |                   |             |                                     |             |                |                        |                        |                   |                       |           |             | 1         |
| 西南大学                   |                   |           |             |              | 1                                |                   |             |                                     |             |                |                        |                        |                   |                       |           |             | 1         |
| 北京市农林科学院               |                   |           |             |              |                                  |                   |             |                                     |             |                |                        |                        |                   |                       |           |             | 1         |
| 清华大学                   |                   |           |             |              |                                  |                   |             |                                     |             | 1              |                        |                        |                   |                       |           |             | 1         |
| 西北农林科技大学               |                   |           |             |              |                                  |                   |             |                                     |             | 1              |                        |                        |                   |                       |           |             | 1         |
| 上海交通大学                 |                   |           |             |              |                                  |                   |             |                                     |             |                |                        |                        |                   |                       |           | 1           | 1         |
| 中国农业科学院植物保护研究所         |                   |           |             |              |                                  |                   |             |                                     |             |                |                        |                        | 1                 |                       |           |             | 1         |
| 沈阳农业大学                 |                   |           |             |              |                                  |                   |             |                                     |             |                |                        |                        | 1                 |                       |           |             | 1         |
| 扬州大学                   |                   |           |             |              |                                  |                   |             |                                     |             |                |                        |                        |                   |                       |           | 1           | 1         |
| 浙江大学                   |                   |           |             |              |                                  |                   |             |                                     |             |                |                        |                        |                   |                       | 1         |             | 1         |
| 河南省农业科学院               |                   |           |             |              |                                  |                   |             |                                     |             |                |                        |                        |                   |                       |           | 1           | 1         |
| 青岛生物能源与生物加工技术研究所       |                   |           |             |              |                                  |                   |             |                                     |             |                |                        |                        |                   |                       |           | 1           | 1         |
| 合计                     | 1                 | 1         | 2           | 1            | 1                                | 2                 | 1           | 5                                   | 2           | 6              | 1                      | 1                      | 8                 | 10                    | 8         | 1           | 63        |

中国科学院遗传与发育生物学研究所陈明生研究组利用玉米一个282育种群体的重测序数据,对每个玉米的自交系的45S rRNA以及其他高度串联重复元件的基因拷贝数进行了准确估算,发现了玉米群体中45S rRNA存在广泛变异。利用该群体的7个不同组织材料2100个转录组数据,对45S的拷贝数与基因表达水平进行了相关分析,发现45S rRNA的拷贝数以及表达水平对于开花相关性状显著相关<sup>[10]</sup>。在玉米子粒组学方面,中国农业国家玉米改良中心赖锦盛课题组以玉米授粉后12 d的B73和Mo17正反交胚乳为材料,利用MNase-seq技术获得了全基因组范围内的核小体定位数据,结果发现,在胚乳约800万个核小体中,有约2.3%的核小体是印记的,父本印记核小体上表现为父本的高甲基化和母本的低甲基化,母本印记核小体上的等位基因间不存在DNA甲基化差异,由此推测,植物中发现DME介导的DNA去甲基化很可能会介导核小体的解离,这对于理解染色质结构与基因印记的关系有了更加深入的认识<sup>[11]</sup>。中国农业国家玉米改良中心田丰课题组与杨小红课题组合作,以368份玉米自交系的未成熟子粒为研究材料,利用先前发表的转录组数据分析了玉米全基因组水平的可变剪接情况,并利用全基因组关联分析方法进行了可变剪接变异数量性状位点(splicing quantitative trait locus, sQTL)定位,结果发现,玉米基因组中超过50%的基因存在可变剪接,内含子保留为最主要的可变剪接方式<sup>[12]</sup>。中国农业国家玉米改良中心金危危课题组和生物学院苏震课题组合作,利用的燕麦玉米附加系为一种特殊种质材料,由玉米与燕麦远缘杂交后筛选获得,完整的燕麦基因组中保留单条稳定遗传的玉米染色体;利用转录组测序,从全基因组水平上分析了玉米染色体在异源基因组环境下的表达模式,发现多数玉米基因仍保持原有的表达水平,这些基因可能主要受到来源于玉米的顺式作用调控;此外,约有四分之一的玉米基因表达水平在燕麦基因组中显著变化,其中多数被抑制,而这部分基因则主要受到来源于燕麦的反式作用因子的调控,附加系中组蛋白修饰水平的分析也印证了燕麦基因组对玉米附加染色体的抑制作用;该研究同时发现,附加系中玉米染色体着丝粒区扩大且区内基因转录活性增强,为着丝粒和近着丝粒区的转录拮抗假说提供了新的证据<sup>[13]</sup>。

## 2 玉米子粒发育遗传调控研究

近年来,我国玉米子粒基因克隆、调控网络、转

录组和蛋白组等研究领域取得了很好的进展,对玉米子粒、胚乳和胚发育调控过程的认识不断加深。河南农业大学汤继华课题组和中国农业科学院李文学课题组合作,对一个控制玉米子粒大小基因进行了克隆和功能分析,结果发现,该基因编码1个含有1个Urb2保守结构与蛋白,该蛋白参与核糖体前体rRNA的加工。该基因突变以后,pre-rRNA的加工受到严重影响,最终导致子粒粒厚明显变小、胚乳淀粉粒数目少、胚发育迟缓等表型<sup>[14]</sup>。胚乳研究方面,中国科学院上海生理生化研究所巫永睿课题组报道了玉米子粒胚乳发育调控基因草酰辅酶A脱羧酶(Oxalyl-CoA Decarboxylase1, *OCD1*)基因的克隆,该基因突变以后子粒胚乳呈现出opaque表型,同时突变体子粒中草酸盐大量积累,子粒的储存物质合成和粒重也发生下降。研究还发现,玉米经典高赖氨酸突变体基因*opaque7(o7)*编码草酰辅酶A合成酶,并证明*O7*可以催化草酸形成草酰辅酶A。一系列的组学分析发现,玉米草酰辅酶A基因突变后子粒胚乳的能量代谢、糖类、氨基酸以及激素含量均受到显著影响。*ZmOCD1*的研究结果将有助于揭示草酸降解途径与子粒胚乳发育、代谢和营养品质的关系<sup>[15]</sup>。中国农业大学宋任涛课题组建立了以*Opaque11(O11)*为核心的子粒遗传调控网络,*O11*编码了子粒胚乳特异的bHLH转录因子,通过转录组(RNA-Seq)与染色质免疫共沉淀(ChIP-Seq)分析发现,*O11*不仅调控胚乳发育的关键转录因子(NKD2和ZmDof3),还调控了多个关键的储藏物代谢关键转录因子(*O2*和PBF);此外,该研究还鉴定到多个与*O11*直接互作的蛋白,包括与冷胁迫应答相关的关键转录因子ZmICE1<sup>[16]</sup>。该课题组还克隆了在子粒灌浆期特异结合27-kD醇溶蛋白启动子的转录因子ZmZIP22,该转录因子可以直接调控编码27-kD醇溶蛋白基因的表达,同时可以与其他多个调控27-kD醇溶蛋白的转录因子互作,在*zmbzip22*突变体中,27-kD醇溶蛋白累积显著降低,赖氨酸和色氨酸含量则显著上升<sup>[17]</sup>。

胚和胚乳之间存在着信号的传递和信息交流,在发育的过程中相互依赖,而且胚发育过程总所需营养也需要胚乳提供。编码RWP-RK的转录因子OS1在胚和胚乳之间的营养供给和信息交流方面起着关键作用。该基因突变以后,突变体的胚和胚乳的发育均受到影响,表现出胚变小甚至致死,胚乳变为不透明(*opaque*)。转录组分析发现,多个参与玉米子粒内部养分分配基因的表达量在突变体中显著降低。单倍体诱导试验结果表明,野生型的胚乳能够

挽救突变型的胚,该结果从遗传上证明了 *OS1* 在胚乳和胚之间的信号交流中起着至关重要的作用<sup>[18]</sup>。胚发育研究方面,山东大学谭保才课题组报道了一个 II 类细胞器线粒体内含子的剪切调控因子—*Empty Pericarp8*(*Emp8*)。*Emp8* 编码一个 PPR 蛋白,该蛋白定位在线粒体中;*Emp8* 突变以后造成胚致死,同时也能够影响胚乳的发育。转录组分析结果显示,突变体中 *nad1* intron4 的反式剪切和 *nad4* intron1 的顺式剪切受到抑制。同时,*nad2* intron 1 在突变体 *emp8* 中的顺式剪切严重受到影响。这些剪切的变化直接导致线粒体呼吸链的复合体 I 组装受到损伤,最终影响到复合体 I 的活性。复合体 I 的组成部分的受损直接导致胚和胚乳的发育受阻<sup>[19]</sup>。*Emp18* 编码一种位于线粒体的 DYW-PPR 蛋白。*Emp18* 的无效突变可阻止玉米胚胎和胚乳发育,导致胚胎致死。突变体在 *atp6*-635 和 *cox2*-449 处缺乏胞苷(C)-尿苷(U)编辑,其分别将亮氨酸(Leu)转化为脯氨酸(Pro),将蛋氨酸(Met)转化为苏氨酸(Thr),*atp6* 基因编码 F1Fo-ATP 酶的  $\alpha$  亚基。亮氨酸(Leu)至脯氨酸(Pro)的转化破坏了  $\alpha$  亚基的  $\alpha$ -螺旋,导致 F1Fo-ATP 酶全酶的组装和活性显著降低以及游离 F1-亚复合物的积累,该过程在玉米线粒体生物发生和种子发育中起着重要作用<sup>[20]</sup>。*EMP12* 编码一个线粒体定位蛋白,影响到 3 个 *nad2* 内含子的剪切,导致子粒的败育<sup>[21]</sup>。另外,*Dek37* 编码 1 个 P 型 PPR 蛋白,影响到线粒体 *nad2* intron1 的顺式剪切,进而影响种子的发育<sup>[22]</sup>。*DEK39* 是一个 P-L-S 亚家族的 PPR 蛋白,并且含有 E 结构域。*nad3*-247 和 *nad3*-275 两个位点的编辑效率的降低导致了线粒体复合体 I 的活性的下降。研究结果显示,*DEK39* 参与 RNA 编辑,在子粒早期发育过程中扮演着十分重要的角色<sup>[23]</sup>。

### 3 玉米根遗传调控研究

根负责玉米养分和水分的吸收和传递,同时在玉米抗倒伏性状中扮演重要角色。因此,开展根的遗传调控研究,有助于认识玉米的养分和水分吸收和运输规律,为开展根部性状的遗传改良提供新的策略。中国农业国家玉米改良中心林中伟课题组利用野生亲本大刍草和 W22 组配的作图群体,对控制玉米节根数性状进行了分析,发现有约 50% (62/133) 的位点和开花期位点重叠,16% 的位点和株高相吻合,该结果这进一步说明,可通过地上的开花期和株高等性状对根间接选择是有效的<sup>[24]</sup>。利用已经发表的公共数据,对控制根相关性状进行 Meta-

QTLs 分析,结果共鉴定到 3 个候选基因(*GRMZM-5G813206*、*GRMZM2G167220*、*GRMZM2G467069*) 可能调控玉米侧根和冠根的发育,这些基因为进一步克隆和功能研究提供了线索<sup>[25]</sup>。在基因克隆方面,中国农业大学陈立群与贺岩课题组合作揭示了 *ZmLRL5* 在控制玉米根毛生长中的关键作用,编码 bHLH 转录家族因子成员 *ZmLRL5* 在根毛中高表达,该基因只负责调控根毛尖的产生,不调控根毛的数量。综合转录组分析、酵母大杂交分析和核糖体图谱分析发现,*ZmLRL5* 可以通过直接调节玉米根毛生长过程中翻译过程/核糖体基因的表达来调节翻译过程中的调节因子<sup>[26]</sup>。*ZmHKT1* 基因之前报道与玉米的耐盐性有关<sup>[27]</sup>,进一步研究发现,该基因的启动子区域的变异能够影响到根形态变化,其中有两个单倍型还显著与株高、根总面积、根体积等性状相关<sup>[28]</sup>。另外一项研究表明,通过对根外施 ABA,能够增强玉米对冷害胁迫的抵御能力<sup>[29]</sup>。尽管开展根的遗传研究难度较大,但是近年来对根的研究水平不管是从组学角度还是从单个基因角度都在逐步提升,为深度阐明玉米根的生长发育遗传调控奠定了很好的基础。

### 4 玉米抗非生物胁迫遗传调控研究

目前,玉米生产中所遇到的非生物胁迫主要有干旱、高温、倒伏等,克隆这些胁迫响应基因并进行机理研究是提高玉米抵御非生物胁迫能力的重要途径。山东大学张举仁课题组报道了玉米 *ZmbZIP4* 基因通过调节 ABA 合成和根的发育来促进胁迫响应。*ZmbZIP4* 在玉米的多个不同器官中表达水平不同,而且表达水平在苗期受到高盐度、干旱处理、热、冷以及 ABA 的诱导。ChIP-Seq 分析显示,*ZmbZIP4* 可以正调节许多胁迫响应基因,如 *ZmLEA2*, *ZmRD20* 等以及一些和 ABA 合成相关的基因如 *NCED*、*ABA*、*AAO3* 和 *LOS5* 等。*ZmbZIP4* 通过增强 ABA 合成以及改变玉米根的结构来抵抗非生物胁迫<sup>[30]</sup>。在盐胁迫方面,通过 QTL 定位的方法鉴定到了一个钾转运基因 *ZmHKT2*,该基因编码区的一个碱基变化,导致了玉米茎秆中的钾离子浓度升高,进一步分析发现,该变异最早出现在了大刍草中。基因敲除植株的耐盐性得到显著提高,这为玉米耐盐性状遗传改良提供了很好的靶标基因<sup>[31]</sup>。另外,中国农业科学院作物科学研究所李文学团队发现,miR528 通过靶基因 *ZmLAC3* 和 *ZmLAC5* 调控玉米木质素合成,进而影响高氮条件下玉米的倒伏性,并深度阐述了 miRNA、氮素与木质素三者之间的关系。

利用 miRNA target mimicry 技术降低 ZmmiR528 的表达,发现转基因株系茎秆穿刺力和木质素含量均显著增加;与之相反,ZmmiR528 过表达转基因玉米茎秆穿刺力和木质素含量均明显下降,在高氮条件下更容易倒伏。表达分析发现,miR528 在高氮条件下上调表达,在低氮条件下下调表达<sup>[32]</sup>。其他报道的逆境响应基因还有:ZmNF-YA3 控制玉米开花和逆境响应<sup>[33]</sup>;ABA 受体蛋白 ZmPYL8,9,12 和 ZmNF-YB16 提高玉米耐旱性<sup>[34,35]</sup>;ZmOST1 间接调控玉米抗旱性<sup>[36]</sup>;ZmPIPI1 同时增强玉米耐旱和耐盐性<sup>[37]</sup>;ZmCHB101 响应渗透胁迫<sup>[38]</sup>。在养分胁迫方面,还开展了玉米耐低磷基因 PILNCR1-miR399<sup>[39]</sup>、ZmAPRG<sup>[40]</sup>的克隆、耐重金属铝胁迫基因 ZmPGPI<sup>[41]</sup>的克隆,玉米低钾转运基因 ZmHAK5 和 ZmHAK1<sup>[42]</sup>的功能研究,玉米抗逆相关转录因子 ZmWRKY79<sup>[43]</sup>的功能分析,玉米抗旱基因 ZmPIF1<sup>[44]</sup>的功能分析和玉米耐盐相关基因 Sep15-like<sup>[45]</sup>的功能研究等。

## 5 玉米抗生物胁迫遗传调控研究

病害、虫害和草害等是当前玉米所面临的重要生物胁迫,严重影响玉米的产量和品质。玉米茎腐病是由禾谷镰刀菌(*Fusarium graminearum*)引起的一种土传性真菌性病害,是目前我国玉米生产中危害最严重的病害之一。通过图位克隆方法获得一个抗病基因 ZmAuxRPI,它能够显著提高玉米对茎腐病的抗性,对穗粒腐病抗性也同样有效<sup>[46]</sup>。该基因编码 1 个生长素调节蛋白,定位在玉米叶绿体基质中,过表达 ZmAuxRPI 基因能够显著提高玉米对病原菌的防御能力。进一步研究发现,ZmAuxRPI 促进生长素 IAA 的合成,但抑制次生防御物质苯并噁唑啉酮(benzoxazinoids, BXs)的合成。研究结果揭示了植物激素之间的互作在调节玉米对外界病原菌的防御机理,为玉米抗病性的遗传改良提供了理论基础。含有 NBS-LRR 保守结构域的蛋白具有对病原菌的免疫特性。玉米 ZmNBS25 编码 1 个新的 NBS-LRR 基因,该基因能够响应病原菌接种和外施水杨酸。过量表达该基因能够提高拟南芥和水稻对病原菌的免疫能力,进而提高其抗病性<sup>[47]</sup>。通过对抗病和感病自交系接种坏死性灰斑病病原菌并进行转录组分析,发现响应“对水杨酸的反应”、“蛋白磷酸化”、“氧化还原过程”和“类胡萝卜素生物合成过程”等过程的基因出现富集,且部分基因还和抗灰斑病的 QTL 相重叠<sup>[48]</sup>。另外一项研究表明,通过聚合这些抗病的基因能够获得抵抗多种病原菌的新材料。利用转化、杂交聚合、回交转育等育种途径把 9 个抗性基因

聚合到一个受体中,结果表明,含有 9 个基因同时高表达的株系 910 表现出对纹枯病和小斑病的抗性显著提升<sup>[49]</sup>。玉米螟虫是我国玉米生产中的重要生物胁迫,利用玉米品种京科 968 幼叶短期喂养亚洲玉米螟,发现玉米本身会产生相应的直接防御机制,从而抑制亚洲玉米螟生长发育,也能产生吸引其寄生性天敌腰带长体茧蜂的间接诱导防御反应,该研究结果为利用诱导防御反应控制亚洲玉米螟提供了新的依据<sup>[50]</sup>。

## 6 玉米开花期遗传调控研究

早在 9000 多年前,生长在墨西哥西南部的野生大刍草(*Zea mays ssp. parviglumis*)被驯化成了玉米。以此为源点,玉米经过了迅速扩张,遍布于美洲 90° 的纬度范围,而这需要适应新的开花时间,玉米成花素基因 ZEA CENTRORADIALIS 8(ZCN8) 作为一个中央枢纽来调节开花。中国农业大学田丰课题组通过对大量不同类型玉米自交系进行关联分析,发现 1 个位于 ZCN8 启动子上的 SNP(SNP-1245)与开花时间连锁性最强的。SNP-1245 与 qDTA8 在玉米和大刍草的作图群体中是共分离的,同时证明 SNP-1245 与开花激活因子 ZmMADS1 的差异结合有关。SNP-1245 在玉米的早期驯化中被选择,使得前期存在的早花基因的等位基因在玉米中趋于固定。还发现在 SNP-1245 上游存在 1 个独立的关联区块,其中,早花等位位点可能起源于 *Zea mays ssp. Mexicana* 并深入到早花单倍型 SNP-1245 中来以适应北方的高纬度<sup>[51,52]</sup>。该课题组还发现,MADS 转录因子家族成员 ZmMADS6 能够通过 ZmRap2.7-ZCN8 调控模块来促进玉米开花<sup>[53]</sup>。通过图位克隆和关联分析的方法,发现 1 个控制开花时间的数量性状基因座位于 CCT 转录因子基因(ZmCCT9)上游 57 kb 处的 Harbinger-like 转座元件,该元件通过顺式作用抑制 ZmCCT9 的表达,从而促进长日照条件下玉米的开花。CRISPR/Cas9 敲除 ZmCCT9 可使长日照条件下玉米开花提前。华中农业大学严建兵与吉林省农业科学院刘相国合作,克隆了 1 个玉米光周期响应基因 ZmCOL3,该基因属于 CCT 转录因子家族。发现玉米的 53 个 CCT 家族成员在 10 条染色体上的分布并不均匀,其中,28 个位于已知的开花期 QTL 区间内。该研究利用 368 份玉米自交系材料构成的自然群体,采用候选基因关联分析的方法找到了 15 个 CCT 基因显著影响玉米开花,发现 ZmCOL3 的过表达可使玉米在长日照或短日照条件下延迟开花约 4 d。测序发现,ZmCOL3 基因 3'-UTR 区域存在一个胞嘧啶缺失和

启动子区的551 bp片段插入,该变异可能是导致表型变化的主要原因<sup>[54]</sup>。

## 7 玉米育性遗传调控研究

玉米育性相关的性状主要有细胞核不育、细胞质不育、杂交不亲和性等,对这些性状的研究一方面能够深入理解玉米育性的分子调控机制,另一方面还可以更好地开展杂种优势的利用。核不育基因克隆方面,通过图位克隆的方法得到控制玉米核不育基因 *ZmMs33*(*GRMZM2G070304*), *ZmMs33* 编码一个磷酸酰基转移酶,该基因突变以后,花药变小,花药角质层发育缺陷、未成熟小孢子降解,不能产生育性花粉。表达分析发现,该基因在未成熟的花药中表达,同时在根中也也有表达。转录组分析也发现,大量参与蜡质表皮素合成的基因表现出差异表达。进化树分析结果表明, *ZmMs33* 与水稻中的 *OsGPAT3* 高度同源,而且功能上也十分保守<sup>[55, 56]</sup>。在细胞质不育研究方面,目前玉米细胞质C型、S型不育性的恢复研究,但是目前为止,C型和S型的恢复基因 *Rf4* 和 *Rf3* 都没有得到克隆。四川农业大学研究组对C型恢复位点 *Rf4* 进行了转录组分析,结果发现,7 125个基因出现差异表达,这些基因主要的功能是调控玉米花药的育性的发育,58个差异表达基因富集在能量代谢过程中。进一步分析发现,有14个差异表达基因参与了线粒体TCA循环过程,而且大部分都属于异柠檬酸脱氢酶(IDH)和草戊二酸脱氢酶(OGDH)酶类复合物<sup>[57]</sup>。杂交不亲和不同于细胞核和细胞质不育,它是一种自然界中存在的一种特殊的生殖隔离方式。中国科学院遗传与发育生物学研究所陈化榜研究组与周奕华研究组及薛勇彪研究组合作,克隆了控制玉米单向杂交不亲和基因 *ZmGa1P*,结合1 299份玉米自交系的表型和基因型数据,利用600 K SNP芯片开展全基因组关联分析,确定候选基因,并利用Ga1-S型自交系的BAC文库进行筛选测序,最终克隆了 *ZmGa1P*。该基因编码1个在Ga1-S和Ga1-M型玉米自交系花药中特异表达的果胶甲酯酶(Pectin methylesterase, PME),结果发现, *ZmGa1P* 位于花粉管顶端可能在受精过程中与另一个PME蛋白互作,与另一个花粉管特异表达的PME蛋白互作,共同维持花粉管正常生长,并最终受精结实<sup>[58]</sup>。 *ZmSTK1* 和 *ZmSTK2* 是两个蛋白质同源性在85%以上的类受体细胞质激酶。表达分析发现,两个基因在花粉发育晚期表达,其中的任何一个基因的突变均能够影响花粉的发育和进一步生长,导致双受精受阻,并影响结实。蛋白互作数据分

析表明, *ZmSTKs* 基因编码蛋白的激酶结构域能够与烯醇酶 *enolase1* 和 *enolase2* 的C端结合。 *ZmSTK1* 和 *ZmSTK2* 基因的突变一方面降低了烯醇酶的活性,另一方面也显著降低糖代谢不同组分的浓度<sup>[59]</sup>。

(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公共邮箱:E-mail:maizecenter@cau.edu.cn。此外,由于篇幅有限,没有对所有发表的文献进行综述,敬请理解。)

### 参考文献:

- [1] 宋伟彬,李英男,赵海铭,等. 2017年中国玉米生物学研究进展[J]. 玉米科学, 2018, 26(4): 1-9.  
Song W B, Li Y N, Zhao H M, et al. Progress on the maize biology research of China in 2017[J]. Journal of Maize Sciences, 2018, 26(4): 1-9. (in Chinese).
- [2] 宋伟彬,赵海铭,杨爽,等. 2016年度中国玉米生物学研究进展[J]. 玉米科学, 2017, 25(3): 1-10.  
Song W B, Zhao H M, Yang S, et al. Research progress on the maize biology in China in 2016[J]. Journal of Maize Sciences, 2017, 25(3): 1-10. (in Chinese).
- [3] Schnable P S, Ware D, Fulton R S, et al. The B73 maize genome: complexity, diversity, and dynamics[J]. Science, 2009, 326(5956): 1112-1115.
- [4] Sun S, Zhou Y, Chen J, et al. Extensive intraspecific gene order and gene structural variations between Mo17 and other maize genomes[J]. Nature Genetics, 2018, 50(9): 1289-1295.
- [5] Schnable P S, Ware D, Fulton R S, et al. The B73 maize genome: complexity, diversity, and dynamics[J]. Science, 2009, 326(5956): 1112-1115.
- [6] Jiao Y, Peluso P, Shi J, et al. Improved maize reference genome with single-molecule technologies[J]. Nature, 2017, 546(7659): 524-527.
- [7] Hirsch C N, Hirsch C D, Brohammer A B, et al. Draft assembly of elite inbred line PH207 provides insights into genomic and transcriptome diversity in maize[J]. Plant Cell, 2016, 28(11): 2700-2714.
- [8] Springer N M, Anderson S N, Andorf C M, et al. The maize W22 genome provides a foundation for functional genomics and transposon biology[J]. Nature Genetics, 2018, 50(9): 1282-1288.
- [9] Yang N, Xu X W, Wang R R, et al. Contributions of *Zea mays* subspecies mexicana haplotypes to modern maize[J]. Nature Communications, 2017, 8(1): 1874.
- [10] Li B, Kremling K, Wu P, et al. Coregulation of ribosomal RNA with hundreds of genes contributes to phenotypic variation[J]. Genome Research, 2018, 28(10): 1555-1565.
- [11] Dong X, Chen J, Li T, et al. Parent-of-origin-dependent nucleosome organization correlates with genomic imprinting in maize[J]. Genome Research, 2018, 28(7): 1020-1028.
- [12] Chen Q, Han Y, Liu H, et al. Genome-Wide association analyses reveal the importance of alternative splicing in diversifying gene function and regulating phenotypic variation in maize[J]. Plant Cell, 2018, 30(7): 1404-1423.

- [13] Dong Z, Yu J, Li H, et al. Transcriptional and epigenetic adaptation of maize chromosomes in Oat-Maize addition lines[J]. *Nucleic Acids Research*, 2018, 46(10): 5012–5028.
- [14] Wang H, Wang K, Du Q, et al. Maize Urb2 protein is required for kernel development and vegetative growth by affecting pre-ribosomal RNA processing[J]. *New Phytologist*, 2018, 218(3): 1233–1246.
- [15] Yang J, Fu M, Ji C, et al. Maize Oxalyl-CoA decarboxylase1 degrades oxalate and affects the seed metabolome and nutritional quality[J]. *Plant Cell*, 2018, 30(10): 2447–2462.
- [16] Feng F, Qi W, Lü Y, et al. OPAQUE11 is a central hub of the regulatory network for maize endosperm development and nutrient metabolism[J]. *Plant Cell*, 2018, 30(2): 375–396.
- [17] Li C, Yue Y, Chen H, et al. The *ZmbZIP22* transcription factor regulates 27-kD *gamma-Zein* gene transcription during maize endosperm development[J]. *Plant Cell*, 2018, 30(10): 2402–2424.
- [18] Song W, Zhu J, Zhao H, et al. OS1 functions in the allocation of nutrients between the endosperm and embryo in maize seeds[J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2018. doi: 10.1111/jipb.12755.
- [19] Sun F, Zhang X, Shen Y, et al. The pentatricopeptide repeat protein EMPTY PERICARP8 is required for the splicing of three mitochondrial introns and seed development in maize[J]. *Plant Journal*, 2018. doi: 10.1111/tpj.14030.
- [20] Li X L, Huang W L, Yang H H, et al. EMP18 functions in mitochondrial atp6 and cox2 transcript editing and is essential to seed development in maize[J]. *New Phytologist*, 2019, 221(2): 896–907.
- [21] Sun F, Xiu Z, Jiang R, et al. The mitochondrial pentatricopeptide repeat protein EMP12 is involved in the splicing of three nad2 introns and seed development in maize[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2018.
- [22] Dai D, Luan S, Chen X, et al. Maize Dek37 encodes a P-type PPR protein that Affects cis-Splicing of mitochondrial nad2 intron 1 and seed development[J]. *Genetics*, 2018, 208(3): 1069–1082.
- [23] Li X, Gu W, Sun S, et al. Defective Kernel 39 encodes a PPR protein required for seed development in maize[J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2018, 60(1): 45–64.
- [24] Zhang Z, Zhang X, Lin Z, et al. The genetic architecture of nodal root number in maize[J]. *Plant Journal*, 2018, 93(6): 1032–1044.
- [25] Guo J, Chen L, Li Y, et al. Meta-QTL analysis and identification of candidate genes related to root traits in maize[J]. *Euphytica*, 2018, 214(12): 214–223.
- [26] Wang C X, Qi C Y, Luo J H, et al. Characterization of LRL5 as a key regulator of root hair growth in maize[J]. *Plant Journal*, 2018, 98(1): 71–82.
- [27] Zhang M, Cao Y, Wang Z, et al. A retrotransposon in an HKT1 family sodium transporter causes variation of leaf Na<sup>(+)</sup> exclusion and salt tolerance in maize[J]. *New Phytologist*, 2018, 217(3): 1161–1176.
- [28] Li P, Pan T, Wang H, et al. Natural variation of ZmHKT1 affects root morphology in maize at the seedling stage[J]. *Planta*, 2018.
- [29] Tian L, Li J. The effects of exogenous ABA applied to maize (*Zea mays* L.) roots on plant responses to chilling stress[J]. *Acta Physiologiae Plantarum*, 2018, 40(4).
- [30] Ma H, Liu C, Li Z, et al. *ZmbZIP4* contributes to stress resistance in maize by regulating aba synthesis and root development[J]. *Plant Physiology*, 2018, 178(2): 753–770.
- [31] Cao Y, Liang X, Yin P, et al. A domestication-associated reduction in K<sup>(+)</sup>-preferring HKT transporter activity underlies maize shoot K<sup>(+)</sup> accumulation and salt tolerance[J]. *New Phytologist*, 2018, 222(1): 301–317.
- [32] Sun Q, Liu X, Yang J, et al. MicroRNA528 affects lodging resistance of maize by regulating lignin biosynthesis under nitrogen-luxury conditions[J]. *Molecular Plant*, 2018, 11(6): 806–814.
- [33] Su H, Cao Y, Ku L, et al. Dual functions of ZmNF-YA3 in photoperiod-dependent flowering and abiotic stress responses in maize[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2018, 69(21): 5177–5189.
- [34] He Z, Zhong J, Sun X, et al. The maize ABA Receptors ZmPYL8, 9, and 12 Facilitate plant drought resistance[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2018, 9: 422.
- [35] Wang B, Li Z, Ran Q, et al. ZmNF-YB16 overexpression improves drought resistance and yield by enhancing photosynthesis and the antioxidant capacity of maize plants[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2018, 9: 709.
- [36] Wu Q, Wang M, Shen J, et al. *ZmOST1* mediates abscisic acid regulation of guard cell ion channels and drought stress responses[J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2018. doi: 10.1111/jipb.12714.
- [37] Zhou L, Zhou J, Xiong Y, et al. Overexpression of a maize plasma membrane intrinsic protein ZmPIP1;1 confers drought and salt tolerance in Arabidopsis[J]. *PLoS One*, 2018, 13(6): 198639.
- [38] Yu X, Meng X, Liu Y, et al. The chromatin remodeler *ZmCHB101* impacts alternative splicing contexts in response to osmotic stress [J]. *Plant Cell Reports*, 2018, 38(2): 131–145.
- [39] Du Q, Wang K, Zou C, et al. The PILNCR1-miR399 regulatory module is important for low phosphate tolerance in maize[J]. *Plant Physiology*, 2018, 177(4): 1743–1753.
- [40] Yu T, Liu C, Lu X, et al. *ZmAPRG*, an uncharacterized gene, enhances acid phosphatase activity and Pi concentration in maize leaf during phosphate starvation[J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2018.
- [41] Zhang M, Lu X, Li C, et al. Auxin Efflux Carrier *ZmPGP1* mediates root growth inhibition under aluminum stress[J]. *Plant Physiology*, 2018, 177(2): 819–832.
- [42] Qin Y J, Wu W H, Wang Y. *ZmHAK5* and *ZmHAK1* function in K<sup>(+)</sup> uptake and distribution in maize under low K<sup>(+)</sup> conditions[J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2018. doi: 10.1111/jipb.
- [43] Fu J, Liu Q, Wang C, et al. *ZmWRKY79* positively regulates maize phytoalexin biosynthetic gene expression and is involved in stress response[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2018, 69(3): 497–510.
- [44] Gao Y, Wu M, Zhang M, et al. A maize phytochrome-interacting factors protein *ZmPIFI* enhances drought tolerance by inducing stomatal closure and improves grain yield in *Oryza sativa*[J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2018, 16(7): 1375–1387.
- [45] Zhu J, Wang G, Li C, et al. Maize Sep15-like functions in endoplasmic reticulum and ROS homeostasis to promote salt and osmotic stress resistance[J]. *Plant Cell and Environment*, 2018. doi: 10.1111/pce.13507.

- [46] Ye J R, Zhong T, Zhang D F, et al. The Auxin-Regulated protein *ZmAuxRPI* coordinates the balance between root growth and stalk rot disease resistance in maize[J]. *Molecular Plant*, 2018, 12(3): 360-373.
- [47] Xu Y, Liu F, Zhu S, et al. The Maize NBS-LRR Gene *ZmNBS25* enhances disease resistance in rice and arabidopsis[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2018, 9: 1033.
- [48] Yu Y, Shi J, Li X, et al. Transcriptome analysis reveals the molecular mechanisms of the defense response to gray leaf spot disease in maize[J]. *Bmc Genomics*, 2018, 19(1): 742.
- [49] Zhu X, Zhao J, Abbas H, et al. Pyramiding of nine transgenes in maize generates high-level resistance against necrotrophic maize pathogens[J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2018, 131(10): 2145-2156.
- [50] Guo J, Qi J, He K, et al. The Asian corn borer *Ostrinia furnacalis* feeding increases the direct and indirect defence of mid-whorl stage commercial maize in the field[J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2018, 17(1): 88-102.
- [51] Huang C, Sun H, Xu D, et al. *ZmCCT9* enhances maize adaptation to higher latitudes[J]. *Proc Natl Acad Sci U S A*, 2018, 115(2): 334-341.
- [52] Guo L, Wang X, Zhao M, et al. Stepwise cis-Regulatory Changes in *ZCN8* contribute to maize flowering-time adaptation[J]. *Current Biology*, 2018, 28(18): 3005-3015.
- [53] Liang Y, Liu Q, Wang X, et al. *ZmMADS69* functions as a flowering activator through the *ZmRap2.7-ZCN8* regulatory module and contributes to maize flowering time adaptation[J]. *New Phytologist*, 2018, 221(4): 2335-2347.
- [54] Jin M, Liu X, Jia W, et al. *ZmCOL3*, a CCT gene represses flowering in maize by interfering with the circadian clock and activating expression of *ZmCCT*[J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2018, 60(6): 465-480.
- [55] Xie K, Wu S, Li Z, et al. Map-based cloning and characterization of *Zea mays* male sterility33(*ZmMs33*) gene, encoding a glycerol-3-phosphate acyltransferase[J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2018, 131(6): 1363-1378.
- [56] Zhang L, Luo H, Zhao Y, et al. Maize male sterile 33 encodes a putative glycerol-3-phosphate acyltransferase that mediates anther cuticle formation and microspore development[J]. *Bmc Plant Biology*, 2018, 18(1): 318.
- [57] Liu Y, Wei G, Xia Y, et al. Comparative transcriptome analysis reveals that tricarboxylic acid cycle-related genes are associated with maize CMS-C fertility restoration[J]. *Bmc Plant Biology*, 2018, 18(1): 190.
- [58] Zhang Z, Zhang B, Chen Z, et al. A pectin methylesterase gene at the maize *Ga1* locus confers male function in unilateral cross-incompatibility[J]. *Nature Communications*, 2018, 9(1): 3678.
- [59] Fan M, Zhang C, Shi L, et al. *ZmSTK1* and *ZmSTK2*, encoding receptor-like cytoplasmic kinase, are involved in maize pollen development with additive effect[J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2018, 16(8): 1402-1414.

(责任编辑:朴红梅)