Journal of Maize Sciences

玉米大斑病抗性基因 SNP 基因芯片分析

马 骏,刘欣芳,齐 欣,弓 雪,王金君,李 明,姜 敏,王延波

摘 要:利用SNP基因芯片(56 110个SNP)对3对玉米大斑病Ht3近等基因系进行检测分析。借助生物信息 学和比较基因组学方法,确定了29个相关数量抗性候选基因,均分布于2、3、7、9号染色体;14个候选基因与各类酶 活性、能源合成、金属离子、DNA合成修饰、抗逆等功能相关。其中,*GRMZM2G058197*位于7号染色体bin7.04区域 166087520-166091392,与玉米大斑病质量抗性基因*Ht3*基因位置相吻合。

关键词: 玉米;大斑病;抗性基因;SNP 中图分类号: S513.035.3

文献标识码:A

Identification of Maize Resistance Gene for NCLB by SNP Gene Chip

MA Jun, LIU Xin-fang, QI Xin, GONG Xue, WANG Jin-jun, LI Ming, JIANG Min, WANG Yan-bo (Maize Research Institute, Liaoning Academy of Agricultural Sciences, Shenyang 110161, China)

Abstract: In this paper, we analyzed three pairs of near-isogenic lines related with maize northern corn leaf blight(NCLB) using SNP gene chip(56,110 SNPs). Through bioinformatics and comparative genomics analysis, 29 candidate genes were identified, which were distributed on chromosomes 2, 3, 7 and 9, respectively. Among them, 14 had functional annotation, which were associated with many functions, such as enzyme activities, energy synthesis, metal ions binding, DNA modification, stress resistance. In particular, *GRMZM2G058197* is located at bin 7.04, within the interval of 166087520 and 166091392, where is the location that *Ht3* was preliminarily identified. The results would provide theoretical and data support for further NCLB research.

Key words: Maize; North corn leaf blight(NCLB); Resistance gene; SNP

抗病基因的挖掘与利用是快速选育抗病品种的 必要前提。近年来,一些学者对玉米大斑病抗性基 因进行了定位研究,发掘出质量抗性Ht基因和数量 抗性基因,但一致性不高。质量抗性Ht基因和数量 定的生理小种,包括Htl、Ht2、Ht3、HtN(Htn1、Htm1)、 ht4、HtP(rt)和Bx,分别被定位于2.07、8.05、7.04、 8.06、1号染色体短臂、2.08和4号染色体短臂^[1~8]。 目前只有Htn1已被克隆^[9]。但Ht基因抗性种质的广 泛应用会导致大斑病生理小种变异,使得这些基因 在我国大部分玉米产区生产中应用受到限制^[10,11]。

作者简介:马 骏(1977-),副研究员,从事玉米种质资源创新研究。 E-mail:lnnkymj@163.com 姜 敏和王延波为本文通讯作者。 E-mail:jm3192@126.com E-mail:lnwangyanbo@163.com 与质量抗性基因相比,大斑病数量抗性基因对目前 已知不同生态地理区域的大斑病各生理小种均有 效^[12,13],并具有高度遗传特性。

目前,在玉米9条染色体上鉴定到81个QTL位点,其中,1号染色体有bin1.01、1.02、1.05/1.06、1.06、1.07、1.07/1.08、1.11^[14-20],2号染色体有bin2.02/2.03、2.04、2.05、2.09^[21, 22],3号染色体有bin3.06、3.07、bin3.06/3.07、3.10/3.11^[23, 24],4号染色体有bin5.03、5.03/5.04、5.03/5.06、5.05/5.06、5.07/5.08^[25],6号染色体有bin6.05、6.05/6.07,7号染色体有bin7.05,8号染色体有bin8.01、8.02、8.02/8.03、8.05/8.06、8.06,9号染色体有bin9.05、9.06。部分玉米大斑病抗性候选基因,与已知的病原体防御相关基因特别是基础抗性基因具有相关性^[26]。

本课题组在辽宁地区使用混合小种,通过多年 多点的抗病性鉴定,筛选到在大斑病抗性上表现出 感、抗性状差异的3对近等基因系。采用Illumina公 司的 MaizeSNP50 基因芯片(56 110 个 SNP)进行分

录用日期: 2018-05-21

基金项目:农业部转基因生物新品种培育重大专项(2016ZX08003004-007)、辽宁省科技厅项目(2015024)

1 材料与方法

1.1 试验材料及基因型测定

玉米近等基因系A619 CK和A619 Ht3、OH43 CK和OH43 Ht3、B37 CK和B37 Ht3 田间农艺性状相同,并在辽宁地区对玉米大斑病感、抗表型差异显著。

玉米大斑病完全隔离法抗性鉴定^[27]:玉米大斑 病菌源(混合菌)收集于田间病叶,挑单孢法获得病 原菌,PDA培养基培养。玉米植株长至大喇叭口 期,用滴加少量吐温的大斑病菌孢子悬浮液(浓度为 1×10⁵~1×10⁶个孢子/mL)喷雾接种。接种后在保湿 棚内保湿48h,之后正常管理。在接种后约35~ 40d,即灌浆前期进行调查,每株调查3片叶(穗位叶 及上下各1片叶)。根据病斑占叶面积百分比划分 玉米大斑病的抗、感反应型,病情级别分别用1、3、 5、7、9级衡量,即病斑面积占0~5%,记为1,抗性为 高抗;病斑面积占6%~10%,记为3,抗性为抗;病斑 面积占11%~30%,记为5,抗性为中抗;病斑面积占 31%~70%,记为7,抗性为感;病斑面积占70%以 上,记为9,抗性为高感。

采用改良 CTAB 法^[28]提取自交系幼叶基因组 DNA,用0.8%琼脂糖凝胶电泳和 NanoDrop 2000分 光光度计检测 DNA 质量,每系各取3株等量 DNA 混 合后用于 SNP 分型。采用 Illumina 开发的 Maize SNP50基因芯片对玉米大斑病 *Ht3* 近等基因系进行 分析,该芯片包括56 110个 SNP标记,均匀覆盖玉米 自交系 B73 全基因组。SNP 基因型检测参照 Illumina 提供的操作指南,采用 Illumina BeadStation 500G SNP 分型系统完成。芯片基因型数据质量控制参考 Weng等(2011)^[29]的方法。

1.2 大斑病抗性候选基因挖掘

基于分析得到的重叠多态 SNP 位点,利用 www. ncbi.nlm.nih.gov/snp 信息资源确定其物理位置及其 相关联的 60 bp 源序列,比对 B73 的参考基因组 Ref-Gen_v4,确定候选基因。利用 www.gramene.org/Zea_ mays、www.uniprot.org 等信息资源进行基因注释。

2 结果与分析

2.1 SNP芯片检测结果

通过基因芯片分析,A619、OH43、B37这3对近 等基因系纯合度分别为99.25%、99.24%、99.19%、 98.7%、99.19%和99.18%。表1表明,供试自交系都 是纯合、稳定的,可以进行下一步分析利用。

表1 遗传背景的基因SNP芯片检测结果

自交系	有效检测位点	杂合点	纯合度	与CK差异位点数	有效质量控制位点数	与CK遗传背景相似度(%)
Inbred line	Effective detection	Heterozygous	(%)	Difference site No.	Effective qualitative	Genetic similarity
	site	site	Homozygosity	compared with CK	site	compared with CK
A619 CK	53 494	400	99.25	0	53 494	100.00
A619 Ht3	53 473	404	99.24	673	53 396	98.74
OH43 CK	53 795	434	99.19	0	53 795	100.00
OH43 Ht3	53 710	698	98.70	4397	53 441	91.77
B37 CK	53 795	436	99.19	0	53 795	100.00
B37 Ht3	53 594	442	99.18	3785	53 594	92.94

Table 1 Genetic background analysis for the materials in this study by SNP chip

表2 大斑病抗性田间鉴定结果

Table 2 Results of resistance to NCBL in field

自交系	株 高	穗位高	子粒性状	轴色	穗 长	穗行数(行)	病斑面积百分比(%)	抗性等级
Inbred line	(cm)	(cm)	Kernel	Cob color	(cm)	Row No.	Percentage of	Resistance
	Plant height	Ear height	characteristic		Ear length	per ear	lesion area	grade
A619 CK	170	72	黄色马齿	白色	14.6	14 ~ 16	75	9(S)
A619 Ht3	169.5	72	黄色马齿	白色	16	$14 \sim 16$	5	1(R)
OH43 CK	175	70	黄色半马齿	白色	14	—	53	7(S)
OH43 <i>Ht3</i>	172	69	黄色半马齿	白色	13.6	—	8	3(R)
B37 CK	169	75	黄色半马齿	红色	12.3	—	65	7(S)
B37 Ht3	171	76	黄色半马齿	红色	13.2	—	9	3(R)

关基因。

在辽宁地区,通过多年多点的大斑病抗病性鉴 定和农艺性状调查,发现A619 CK、OH43 CK、B37 CK表现出感性反应,A619 Ht3、OH43 Ht3、B37 Ht3 表现出抗性反应,而近等基因系内诸如株高、穗位 高、株型、果穗性状等农艺性状几乎相同(表2)。基 因芯片分析结果也证明,A619近等基因系之间遗传 背景相似度最高达到98.74%,B37近等基因系之间 遗传背景相似度为92.94%,OH43近等基因系之间 遗传背景相似度相对较低,但也达到91.77%。

2.2 候选基因分析与注释

对3对感、抗近等基因系多态SNP数据分析表明,重叠多态SNP位点有45个,各分布于2、3、7、9号染色体(表3,图1);通过NCBI网上BLAST比对,参照 B73(RefGen_v4)基因组序列,确定29个相关数量抗 性候选基因。

染色体	开始位点	结束位点	SNP数量(个)	大小(Kb)
Chr.	Start point	End point	SNP No.	Size
2	151 140 164	160 834 132	32	9 693.968
3	203 507 134	212 655 917	4	9 148.783
7	1 182 34 891	154 914 625	2	36 679.734
9	15 905	4 346 592	7	4 330.687

表3 多态SNP位点信息 Table 3 Information of polymorphic SNPs





通过功能预测,涉及的29个基因中,只有18个 候选基因的24个多态SNP位点位于外显子区域(exon)和蛋白编码区域(CDS)。通过www.gramene.org/ Zea_mays对候选基因进行基因注释,利用www.uniprot.org蛋白质数据库进行分子功能注释,其中,14 个候选基因具有相关的功能注释(表4)。

3 结论与讨论

3.1 材料的遗传背景分析

通过SNP基因芯片分析表明,供试的玉米自交 系材料纯合度均达到98.7%以上,3对近等基因系遗 传背景相似度分别为98.74%、91.77%和92.94%,近

49

等基因系的遗传背景基本相同或相近,只在个别染 色体区段上存在差异,结合3对近等基因系田间表

现及大斑病发病调查数据,保证了相关结果的可 靠性。

候选基因	探 针	染色体	区域	物理位置(AGP v.4)	功 能
Candidate gene	Probe	Chr.	Region	Physical position	Function
				(AGP v.4)	
GRMZM2G021299	PZE-102116663	2	intron	155709309	E3泛素-蛋白连接酶UPL1:
	PZE-102116673	2	CDS	155716553	①连接酶活性;
	SYN37263	2	CDS	155723040	②泛素-蛋白连接酶活性
	SYN37262	2	CDS	155723849	
GRMZM2G057910	PZE-102117120	2	intron	156828175	NAD-依赖去氢化酶,Gfo/Idh/MocA家族:氧
	PZE-102117126	2	exon	156828609	化还原酶活性
GRMZM2G080139	PZE-102117327	2	CDS	157500038	逆转录病毒相关多聚蛋白LINE-1:
					金属离子结合
GRMZM2G163769	PZA02939.5	2	CDS	157152675	核糖体蛋白L22p/L17e家族蛋白:①GTP结
				(AGP v.1)	合;②GTPase活性;③核糖体的结构成分
GRMZM2G051367	PZE-102119200	2	intron	161679919	
	SYN31505	2	CDS	161680399	多棺基
	PZE-102119204	2	intron	161682248	业基:①转移时估性;②糖基转移
GRMZM2G163724	PZE-102120088	2	immediate	164313926	受体样激酶:①ATP结合;
	SYN8412	2	CDS	164312018	②蛋白激酶活性
GRMZM2G057283	SYN1233	3	exon	205371388	类AWPM-19家族蛋白
GRMZM2G087150	SYN8370	3	CDS	214087177	GDSL 酯酶/脂肪酶:①脂肪酶活性;②水解酶
					活性
GRMZM2G153672	PZE-103164358	3	exon	214282264	磷脂酶 A1 -γ:磷脂酰胆碱 1 -酰基
					水解酶活性
GRMZM2G058197	PZE-107110409	7	CDS	160639565	蛋白质不确定结构域11:核酸结合
GRMZM2G335242	PZE-10900001	9	exon	958555	i 类热休克蛋白3:①蛋白折叠;②热反应;③
	4				对活性氧的反应
GRMZM2G039993	PZE-109001472	9	CDS	1997377	水杨酸/苯甲酸羧基甲基转移酶:甲基转移酶
	PZE-109001491	9	immediate	1997891	活性
GRMZM2G072091	SYN34952	9	CDS	3857475	推测果糖激酶-6氯代塑料:果糖激酶活性
	SYN34947	9	CDS	3857369	
GRMZM2G094586	PZE-109003902	9	CDS	4401337	含五肽重复序列的蛋白质线粒体:
					DNA结合

	表4	候选基因注释
Table 4	Anno	otation for candidate gene

近等基因系组建过程中,染色体各区域发生了 不同程度的重组和交换,两者染色体间会产生一定 程度的差异,而感、抗近等基因系中抗病基因位点应 该是两者之间的差异最大、最明显区域。本文利用 具有大斑病感、抗差异的3对近等基因系,分析其共 同存在的多态 SNP 位点,增加了多态 SNP 位点与抗 病基因相关的可靠性。

3.2 候选基因的注释

根据3对玉米大斑病近等基因系SNP基因芯片 (56 110个SNP)分析得到重叠多态性分子标记,利用 玉米生物信息学和比较基因组学方法,确定了29个 相关数量抗性候选基因,分布于2、3、7、9号染色 体。18个候选基因的24个多态SNP位点位于外显 子区域(exon)和蛋白编码区域(CDS)。14个候选基因 与各类酶活性、能源合成、金属离子、DNA合成修 饰、抗逆等功能相关。其中,*GRMZM2G058197*位于 7号染色体 bin7.04 区域 166087520-166091392,与 玉米大斑病质量抗性基因 *Ht3* 基因位置相吻合。推 测玉米大斑病抗性是一整套相关基因共同作用的 结果。 通过注释,14个候选基因中有10个候选基因与 酶活性相关,包括蛋白连接酶、去氢酶、氧化还原酶、 聚合酶、转移酶、蛋白激酶、水解酶和核糖激酶等,这 些基因基本上都参与了植物的基础防御。 *GRMZM2G163724*是玉米大斑病抗性基因中的1个 位于抗性QTL位点的数量性状候选基因^[30],其功能 与丝氨酸/苏氨酸蛋白激酶、蛋白激酶、酪氨酸蛋白 激酶、富含亮氨酸的表达相关,它通过化学添加磷酸 基团修改其他蛋白质,激酶特异性的改变可能抑制 多种疾病的发生,参与了植物防御反应^[31]。 *GRMZM2G163769*和*GRMZM2G163724*与ATP、GTP 形成相关,说明能量在植物防御过程中,也起到不可 替代的作用。

候选基因 GRMZM2G057283和GRMZM2G335242 与抗逆功能相关。其中,GRMZM2G057283是质膜 相关蛋白,该家族成员为19kda 膜蛋白。当玉米植 株体内脱落酸水平增加时,植物蛋白AWPM-19的 水平显著增加,这种蛋白质积累增加植株的冷冻耐 受性。GRMZM2G335242是i类热休克蛋白3基因, 当细胞处于冷、紫外光、伤口愈合等应激条件下,产 生热休克蛋白(HSP)家族。他们通过稳定新蛋白质 以确保正确折叠或通过帮助重折叠被细胞应激损伤 的蛋白质来执行伴侣功能,产生转录调节作用^[32,33]。

2个候选基因与核酸合成功能相关,其中, GRMZM2G058197为蛋白质不确定结构域1,位于7 号染色体 bin 7.04 区域 166087520-166091392 位置, 与玉米大斑病质量抗性基因Ht3定位于7.04相吻 合。其具有核酸结合功能,作用于脱氧核糖核酸杂 交结合、核糖核酸杂交结合,碱基配对,核糖核酸结 合,脱氧核糖核酸结合,调节区核酸结合,退火活性, 翻译调节活性、核酸结合,选择性地与非共价地与任 何核酸相互作用。当大斑病病原菌通过玉米表皮细 胞壁,病原体会被植物细胞表面或内部的受体识别 出来。如富含亮氨酸重复单位(Leucine-rich repeat, LRR)的受体激酶就是植物中最具代表性的病原体 识别受体之一。这个受体激酶能够非常有效地识别 病原体一个维持运动的鞭毛蛋白结构。当植物受体 结合鞭毛蛋白后,接下来就要发生一系列复杂的细 胞反应,这些反应将导致关键免疫应答基因的表达, 可能诱发产生某些植物信号,这些信号打开更多与 植物防御机制直接相关的下游基因,产生非特异性 的防卫反应^[36]。同时,玉米抗大斑病Ht3基因的抗病 蛋白(R蛋白)识别病原微生物产生的效应蛋白,产生 特异性的防卫反应。

- Hooker A L. Monogenic resistance of Zea mays L. to Helminthosporium turcicum[J]. Crop Sci., 1963, 3: 381–383.
- [2] Hooker A L. A second major gene locus in corn for chlorotic-lesion resistance to *Helminthosporium turcicum*[J]. Crop Sci., 1977, 17: 132-135.
- [3] Hooker A L. Resistance to *Helminthosporium turcicum* from Tripsacum floridanum incorporated into corn[J]. Maize Genet Cooperation News Lett., 1981, 55: 87–88.
- [4] Carson M L. A new gene in maize conferring the chlortic halo reaction to infection by *exserohilum-turcicun*[J]. Plant Disease., 1995, 79: 717-720.
- [5] Raymundo A D, Hooker A L, Perkins J M. Effect of gene *HtN* Oil development corn leaf blight epidemics[J]. Plant Disease, 1981, 65: 327-330.
- [6] Ogliari J B, Guimaraes M A, Camargo L E A. Chromosomal locations of the maize(*Zea mays L.*) *HtP* and *rt* genes that confer resistance to *Exserohilum turcicum*[J]. Genetics and Molecular Biology, 2007, 30 (3): 630–634.
- [7] Ogliari J B, Guimaraes M A, Geraldi I O. New resistance genes in the Zea mays Exservial turcicum pathosystem[J]. Genetics and Molecular Biology, 2005, 28: 435–439.
- [8] Couture R M, Routley D G, Dunn G M. Role of cylie hydroxamic acids in monogenic resistance of maize to *Helminthosporium turcicum* [J]. Physiological Plant Pathology, 1971, 1: 51.
- [9] Hurni S, Scheuermann D, Krattinger S G, et al. The maize disease resistance gene *Htn1* against northern corn leaf blight encodes a wallassociated receptor-like kinase[J]. Proc Natl Acad Sci., 2015, 112: 8781-8785.
- [10] 张秀霞,高增贵,周晓锟,等.东北地区玉米大斑病菌生理分化研究[J].华北农学报,2012,27(3):227-230.
 Zhang X X, Gao Z G, Zhou X K, et al. Identification of physiological races of *exserohilum turcicum* in northeastern China[J]. Acta Agriculturae Boreali-Sinica, 2012, 27(3): 227-230. (in Chinese)
- [11] 赵 辉,高增贵,张小飞,等.我国玉米大斑病菌生理小种种群动态分析[J].沈阳农业大学学报,2008(39):551-555.
 Zhao H, Gao Z G, Zhang X F, et al. Population of physiological races of *setosphaeria turcica* and its dynamic analysis in China[J]. Journal of Shenyang Agricultural University, 2008(39): 551-555. (in Chinese)
- [12] Simcox K D, Jeffrey L, Bennetzen. Mapping the *HtN* resistance gene to the long arm of chromosome 8[J]. Maize Genetic Cooperator Newsletter, 1993, 67: 118–119.
- [13] Carson M L, Vandyke C G. Of light and temperature on expression of partial resistance of maize to Helminthosporium-turcicum[J]. Plant Disease, 1994, 78: 519–522.
- [14] Brown A F, Juvik J A, Pataky J K. Quantitative trait loci in sweet corn associated with partial resistance to stewart's wilt, northern corn leaf blight, and common rust[J]. Phytopathology, 2001, 91: 293-300.
- [15] Chung C L, Jamann T, Longfellow J, et al. Characterization and fine-mapping of a resistance locus for northern leaf blight in maize bin 8.06[J]. Theoretical and applied genetics, 2010, 121: 205–227.
- [16] Chung C L, Poland J, Kump K, et al. Targeted discovery of quantita-

参考文献:

tive trait loci for resistance to northern leaf blight and other diseases of maize[J]. Theoretical and Applied Genetics, 2011, 123: 307–326.

- [17] Zwonitzer J C, Coles N D, Krakowsky M D, et al. Mapping resistance quantitative trait Loci for three foliar diseases in a maize recombinant inbred line population–evidence for multiple disease resistance[J]. Phytopathology, 2010, 100: 72–79.
- [18] Welz H G, Xia X C, Bassetti P, et al. QTLs for resistance to Setosphaeria turcica in an early maturing DentxFlint maize population
 [J]. Theoretical and Applied Genetics, 1999, 99: 649–655.
- [19] Schechert A W, Welz H G, Geiger H H. QTL for Resistance to Setosphaeria turcica in Tropical African maize[J]. Crop Science, 1999, 39: 514–523.
- [20] Jamann T M, Poland J A, Kolkman J M, et al. Unraveling genomic complexity at a quantitative disease resistance locus in maize[J]. Genetics, 2014, 198: 333–344.
- [21] Balint-Kurti P J, Yang J, Van Esbroeck G, et al. Use of a maize advanced intercross line for mapping of qtl for northern leaf blight resistance and multiple disease resistance[J]. Crop Science, 2010, 50: 458–466.
- [22] 郑祖平,刘小红,黄玉碧,等.玉米大斑病抗性基因的QTL定位
 [J].西南农业学报,2007,22(4):634-637.
 Zheng Z P, Liu X H, Huang Y B, et al. QTL mapping of maize leaf spot resistance gene[J]. Southwest China Journal of Agricultural Sciences, 2007, 22(4): 634-637. (in Chinese)
- [23] Freymark P J, Lee M, Woodman W L, et al. Quantitative and qualitative trait loci affecting host-plant response to *Exserohilum turcicum* in maize(*Zea mays* L.)[J]. Theoretical and applied genetics, 1993, 87: 537-544.
- [24] Asea G, Vivek B S, Bigirwa G, et al. Validation of consensus quantitative trait loci associated with resistance to multiple foliar pathogens of maize[J]. Phytopathology, 2009, 99: 540–547.

- [25] Chen G S, Wang X M, Long S S, et al. Mapping of QTL conferring resistance to northern corn leaf blight using high-density SNPs in maize[J]. Molecular Breeding January, 2016, 36: 4.
- [26] Ding J Q, Farhan Ali, ChenG S, et al. Genome-wide association mapping reveals novel sources of resistance to northern corn leaf blight in maize[J]. BMC Plant Biology, 2015, 15: 206-216.
- [27] Jing M, Zhang C Y, Hussain K, et al. Pyramiding resistance genes to northern leaf blight and head smut in maize[J]. International Journal of Agriculture & Biology, 2012, 3: 430-434.
- [28] Murray M G, Thompson W F. Rapid isolation of high molecular weight plant DNA[J]. Nucleic Acids Res, 1980, 8: 4321–4326.
- [29] Weng J F, Xie C X, Hao Z F, et al. Genome-wide association study identifies candidate genes that affect plant height in Chinese elite maize(*Zea mays* L.) inbred lines[J]. PLoS One, 2011, 6: 29229.
- [30] Jesse A P, Peter J B, Edward S B, et al. Genome-wide nested association mapping of quantitative resistance to northern leaf blight in maize[J]. PNAS, 2011, 108(17): 6893–6898.
- [31] Zhou J, Loh Y T, Bressan R A, et al. The tomato gene Pti1 encodes a serine/threonine kinase that is phosphorylated by Pto and is involved in the hypersensitive response[J]. Cell, 1995, 83: 925–935.
- [32] Laplante A F, Moulin V, Auger F A, et al. Expression of heat shock proteins in mouse skin during wound healing[J]. Journal of Histochemistry and Cytochemistry, 1998, 46(11): 1291–1301.
- [33] Jump up, De Maio A. Heat shock proteins: facts, thoughts, and dreams[J]. Shock, 1999, 11(1): 1–12.
- [35] Ali F, Yan J B. The phenomenon of disease resistance in maize and the role of molecular breeding in defending against global threat[J]. Integrated Plant Biol, 2012, 55: 134–151.
- [36] Horim L, Ok-Kyong C, Jen S. Stem- cell- triggered immunity through by CLV3p-FLS2 signaling[J]. Nature, 2011, 473: 376-379. (责任编辑:朴红梅)