

张艺欣, 聂蒙, 钱华卉, 等. 江西铅山红芽芋植物抗病反应蛋白编码基因的克隆和表达分析[J]. 江苏农业科学, 2023, 51(1): 57–62.
doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2023.01.008

江西铅山红芽芋植物抗病反应蛋白编码基因的克隆和表达分析

张艺欣^{1,2,3,4}, 聂蒙¹, 钱华卉¹, 邱莉¹, 桑智玥¹, 陶月琴¹, 涂辰钰¹

(1. 上饶师范学院生命科学学院, 江西上饶 334001; 2. 上饶农业技术创新研究院, 江西上饶 334001;

3. 上饶市药食同源植物资源保护与利用重点实验室, 江西上饶 334001;

4. 上饶市薯芋类作物种质保存与利用重点实验室, 江西上饶 334001)

摘要:旨在通过对江西铅山红芽芋植物抗病反应蛋白编码基因进行克隆和表达分析, 为揭示江西铅山红芽芋植物抗病反应蛋白的生物学功能提供理论依据。从江西铅山红芽芋试管苗转录组数据库中筛选到江西铅山红芽芋植物抗病反应蛋白编码基因的核心片段, 用逆转录 PCR (RT-PCR) 技术克隆江西铅山红芽芋植物抗病反应蛋白编码基因, 并采用生物信息学方法和实时定量 PCR 进行序列分析和器官表达分析。结果表明, 江西铅山红芽芋植物抗病反应蛋白编码基因的 cDNA 总长度为 534 bp, G + C 含量为 58.05%; 江西铅山红芽芋植物抗病反应蛋白由 177 个氨基酸组成, 相对分子量为 19 369.13 u, 等电点为 6.09, 为疏水性蛋白; 二级结构由 α -螺旋 (15.25%)、 β -片层 (27.68%)、无规则卷曲 (57.06%) 构成; 三级结构为同源三聚体; 江西铅山红芽芋植物抗病反应蛋白主要存在于细胞质、叶绿体中; 江西铅山红芽芋植物抗病反应蛋白在进化上与芋 (*Colocasia esculenta*) 的亲缘关系较近, 尤其是与 *C. esculenta* hypothetical peotein Taro_046195 (MQM13270.1) 在进化上具有最高的亲缘关系。实时定量 PCR 结果显示, 植物抗病反应蛋白编码基因在江西铅山红芽芋中的表达存在器官特异性, 在茎、球茎膨大末期的表达量最高。由结果可知, 江西铅山红芽芋植物抗病反应蛋白具有典型的植物抗病反应蛋白的结构特征, 氨基酸序列及核酸序列与同源物种的相似度较高, 在进化上高度保守, 对进一步揭示该酶的生物学功能具有重要意义。

关键词:江西铅山红芽芋; 植物抗病反应蛋白; 基因克隆; 表达分析

中图分类号:S632.301 **文献标志码:**A **文章编号:**1002-1302(2023)01-0057-06

江西铅山红芽芋 (*Colocasia esculenta* L. Schoot var. *cormosus* ‘Hongyayu’) 为天南星科本草植物, 其

营养全面, 粉糯爽口, 具有宽肠胃、补脾胃、消癆散结、增强免疫、调节免疫等功效^[1], 是江西省知名名优特农产品和国家地理标志农产品^[2]。植物的生长发育一直受外界各种微生物的威胁和挑战, 在与病原菌长期的共进化过程中, 植物逐渐进化出一套复杂而精细的保护自身免受病原微生物侵害的免疫应答调控机制^[3]。植物抗病反应蛋白能够特异地识别病原微生物分泌的效应蛋白, 从而触发免疫

收稿日期: 2021-12-07

基金项目: 国家自然科学基金 (编号: 32060092、31860084); 2021 年度江西省教育厅科学技术研究项目 (编号: GJJ211729); 上饶市科技局平台载体建设项目 (编号: 2020I001、2019I017)。

作者简介: 张艺欣 (1991—), 女, 江西上饶人, 硕士, 讲师, 主要从事植物生物技术研究。E-mail: 474303981@qq.com。

117C 定性 PCR 检测方法[J]. 生物技术通报, 2020, 36(5): 64–67.

[18] Liu M M, Zhang X J, Gao Y, et al. Molecular characterization and efficacy evaluation of a transgenic corn event for insect resistance and glyphosate tolerance[J]. Journal of Zhejiang University – Science B, 2018, 19(8): 610–619.

[19] Chu H W, Tu R J, Niu F A, et al. A new PCR/LDR-based multiplex functional molecular marker for marker-assisted breeding in rice[J]. Rice Science, 2021, 28(1): 6–10.

[20] 王国义, 贺晓云, 许文涛, 等. 转基因植物食用安全性评估与监

管研究进展[J]. 食品科学, 2019, 40(11): 343–350.

[21] 龙丽坤, 赵宁, 李葱葱, 等. 转基因玉米 CM8101 实时荧光定量 PCR 检测方法的建立[J]. 农业生物技术学报, 2021, 29(5): 1007–1015.

[22] 刘双, 陈笑芸, 曹际娟, 等. 转基因耐除草剂大豆 ZH10-6 实时荧光定量 PCR 检测方法的建立[J]. 分子植物育种, 2021, 19(15): 5030–5037.

[23] 杨晨, 邓嘉慧, 陈佩虹, 等. 微滴式数字 PCR 和实时荧光定量 PCR 检测大豆中的转基因成分[J]. 质量安全与检验检测, 2021, 31(5): 14–16.

响应,产生或激活能够特异识别效应因子的抗性蛋白,以对抗病原微生物的侵扰^[4]。因此,克隆江西铅山红芽芋植物抗病反应蛋白编码基因并检测其组织表达特异性对了解江西铅山红芽芋抗病品种选育具有重要意义。

关于植物抗病反应蛋白(plant disease resistance response protein)编码基因的研究尚少见报道。目前的研究发现,大多数植物抗病蛋白(plant disease resistance protein)含有一系列富含亮氨酸的重复序列(LRRs)、1个核苷酸结合位点(NBS)和1个假定的氨基末端信号结构域,它们被称为NBS-LRR蛋白。来自许多生物体多种蛋白质的LRRs是作为蛋白质相互作用平台和蛋白质活化的调节模块。在遗传学上,植物抗病蛋白的LRRs是反映特异性的决定因素,它们的作用可以导致植物细胞以常见的超敏反应(HR)的形式死亡^[5]。目前,对红芽芋的研究主要集中在脱毒快繁^[6]、微芋诱导^[7]、下游加工^[2]、成分分析^[1]等方面,关于红芽芋植物抗病反应蛋白方面的研究尚未见报道。因此,本研究利用逆转录PCR(RT-PCR)技术克隆江西铅山红芽芋植物抗病反应蛋白编码基因,并用生物信息学方法和实时定量PCR技术进行序列分析和组织表达分析,为揭示江西铅山红芽芋植物抗病反应蛋白的生物学功能提供理论依据,为从分子水平选育江西铅山红芽芋抗病品种提供新思路。

1 材料与方法

1.1 试验材料

试验所用材料为江西铅山红芽芋试管苗,试验时间为2021年5—9月。

1.2 试验方法

1.2.1 总RNA的提取和cDNA第1链的合成 用TRIzol试剂提取江西铅山红芽芋试管苗的总RNA,提取步骤按说明书进行,使用紫外分光光度计和琼脂糖凝胶电泳检测RNA的浓度和完整性。以提取获得的RNA为模版,按照M-MLV cDNA第1链合成试剂盒说明书合成cDNA第1链。逆转录引物用Oligo(dT)₁₈ Primer;5'-GGCCACGCGTCGACTAGTACTTTTTTTTTTTTTTTTTTTT-3',具体步骤参照说明书进行。

1.2.2 植物抗病反应蛋白编码基因的克隆 采用转录组组装的Unigene序列信息(TRINITY_DN22649_c0_g1),用Primer Premier 5.0设计引物

(F:5'-ATGTCCGTATTATTCATCATTTATC-3';R:5'-TCAATAGTTGAAGACTGTCACGTTG-3')。PCR扩增条件:95℃ 2 min;95℃ 30 s,55.3℃ 30 s,72℃ 30 s,35个循环;72℃ 10 min。PCR产物经1%琼脂糖凝胶电泳检测后,将含有目的基因的条带与pMD19-T载体连接并用热激法转化到感受态细胞*Escherichia coli* DH5 α 中,将鉴定正确的阳性转化子提取质粒送往生工生物工程(上海)股份有限公司进行测序。

1.2.3 植物抗病反应蛋白编码基因的生物信息学分析 使用BioEdit软件将基因序列翻译为氨基酸序列,用ProtParam预测酶的理化性质,用ProtScale预测酶的疏/亲水性。用GOR I软件在线预测酶的二级结构,用SWISS-MOLD在线预测酶的三级结构,用WoLFPSort在线预测基因的表达部位。通过软件DNAMAN、Bioedit进行氨基酸序列比对,用MEGA 5.0进行系统进化树的构建。

1.2.4 植物抗病反应蛋白编码基因的组织表达分析 分别取500 ng来自江西铅山红芽芋试管苗根、茎、叶、试管球茎(初期、中期和末期)的RNA,将其反转录为cDNA。通过荧光定量PCR(qRT-PCR, SYBR Green I)检测,发现内参基因为*GAPDH*。设计引物(F:5'-TGCCCTGAGCGTTCCTAC-3';R:5'-ACCCGCCTCCACTTCTTCC-3';大小为178 bp; T_m 为58.3℃)。qRT-PCR检测采用20 μ L反应体系,PCR反应程序:95℃ 10 min;95℃ 10 s,60℃ 34 s,95℃ 15 s,40个循环。用 $2^{-\Delta\Delta C_T}$ 法计算基因的表达水平。试验重复3次,所有数据表示为平均值 \pm 标准差,用SPSS 19.0进行统计分析,用单因素方差分析(One-way ANOVA)检验植物抗病反应蛋白编码基因组织表达的差异显著性($\alpha=0.05$)。

2 结果与分析

2.1 江西铅山红芽芋植物抗病反应蛋白编码基因的cDNA序列

采用转录组组装的Unigene序列信息(TRINITY_DN22649_c0_g1),用Primer Premier 5.0设计引物进行PCR扩增。PCR扩增结果显示,江西铅山红芽芋植物抗病反应蛋白编码基因的cDNA总长度为534 bp,G+C含量为58.05%(图1、图2、图3)。

2.2 江西铅山红芽芋植物抗病反应蛋白的氨基酸序列

通过Protparam预测,得到江西铅山红芽芋植物

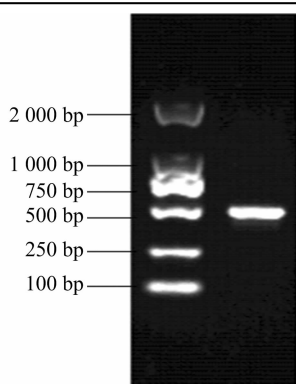


图1 江西铅山红芽芋植物抗病反应蛋白编码基因的 PCR 扩增结果

ATGTCCGTATTATTCATCATTTATCTCAGCCTCTTGGCGCCGATACACAGCTATGT
GGTGGGTGAGGGAAGCTTACCATGTAGCTTGGGGCAGGAGAAGGTGACCCGCCTCC
ACTTCTTCTCCAAGACTTCATCAGCACCGGAATCCGACTGCCGTGAGAGTGGA
CAAGTCAACGGCACCCTTGGCCCTCCTCTTCGGTGACCTGTACGTGGCGGATGA
CCCCATGACGGAGGGCGTCGACGTGCGCTCGAAGGTGGTAGGGAACGCTCAGGGCA
TCTACGCCCTTGACCGGGCAAGACAAATTTCCATCTTCATGCCCATGGACTTCGGG
TTCACCGCGGGCAGTTCAACGGCAGCTCCATCAGCATGGTTCCAGGAACCTAT
ATCGGAGCCCAACAGGGAGATGGCGGTGGTAGCGGGCGGGTTCGATTCCGCCTGG
CCCGGGGCTTCGCCCACTTACCACGCGCTACTTCAGCGGCCTGATGCCATTGTC
GAATACAACGTGACAGCTCTCACTATTGA

图2 江西铅山红芽芋植物抗病反应蛋白编码基因的碱基组成(5'→3')

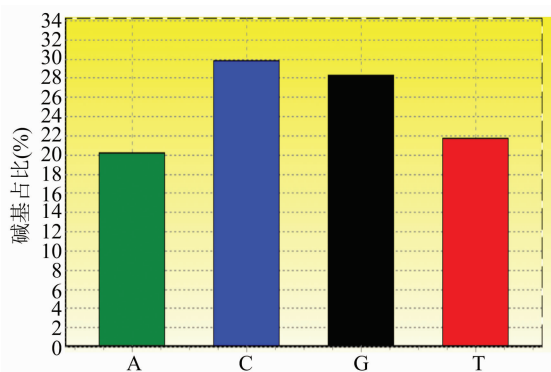


图3 江西铅山红芽芋植物抗病反应蛋白编码基因各碱基的比例

抗病反应蛋白氨基酸序列(图4)。江西铅山红芽芋植物抗病反应蛋白由 177 个氨基酸组成,相对分子量为 19 369.13 u,等电点为 6.09,为疏水性蛋白质。各氨基酸的数目和比例:丙氨酸(Ala, A),13 个,7.3%;精氨酸(Arg, R),11 个,6.2%;天冬氨酸(Asn, N),8 个,4.5%;天冬氨酸(Asp, D),8 个,4.5%;半胱氨酸(Cys, C),1 个,0.6%;谷氨酰胺(Gln, Q),6 个,3.4%;谷氨酸(Glu, E),7 个,4.0%;甘氨酸(Gly, G),17 个,9.6%;组氨酸(His, H),2 个,1.1%;异亮氨酸(Ile, I),9 个,5.1%;亮氨酸(Leu, L),14 个,7.9%;赖氨酸(Lys, K),3 个,1.7%;甲硫氨酸(Met, M),6 个,3.4%;苯丙氨酸(Phe, F),14 个,7.9%;脯氨酸(Pro, P),8 个,

4.5%;丝氨酸(Ser, S),15 个,8.5%;苏氨酸(Thr, T),10 个,5.6%;酪氨酸(Tyr, Y),7 个,4.0%;缬氨酸(Val, V),18 个,10.2%。带负电残基总数(Asp + Glu)为 15 个,正电荷残基总数(Arg + Lys)为 14 个。估计半衰期的排序:30 h(哺乳动物网织红细胞,体外) > 20 h(酵母,体内) > 10 h(大肠杆菌,体内)。不稳定指数中的失稳指数(II)为 18.11,因此将蛋白质分类为稳定的蛋白质。

MSVLFIYLLSLLRPIHSYVVGESLPSCLGGQEKVTRLHFFLQDFISTAN
PTAVRVAQVNGTRLPSLFGDLYVADDPMTGVDVASKVVGNAQGIYALT
GQDKFSIFMAMDFGFTAGEFNGSSISMVSRNPISSEPNREMAVVGGRGRF
RLARGFAQLTTRYFSGPDAIVEYNTVFNY

图4 江西铅山红芽芋植物抗病反应蛋白的氨基酸序列

2.3 江西铅山红芽芋植物抗病反应蛋白的亲疏水性分析

图 5 中的高峰值(正值)区域表示疏水区域,而负值的低谷区域是亲水区域。疏水性分析结果表明,最大疏水值约为 2.75,在该多肽中说明该处的疏水性最强;亲水峰最大值约为 -2.0,整个蛋白质表现出高度的疏水性,说明该蛋白质为疏水性蛋白质。

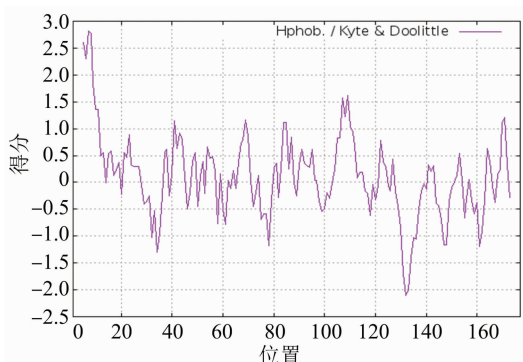


图5 江西铅山红芽芋植物抗病反应蛋白的亲疏水值分布

2.4 江西铅山红芽芋植物抗病反应蛋白的二级结构分析

江西铅山红芽芋植物抗病反应蛋白的二级结构预测结果:GOR 预测结果显示,其二级结构由 α 螺旋 [alphahelix (Hh), 15.25%]、 β - 片层 [extendedstrand (Ee), 27.68%]、无规则卷曲 [randomcoil (Cc), 57.06%] 构成(图 6、图 7)。从分布位点上看,C 端、N 端主要含有 α - 螺旋、无规则卷曲和 β - 片层,且无规则卷曲、 β - 片层和 α - 螺旋则散布于整个蛋白质中。

2.5 江西铅山红芽芋植物抗病反应蛋白的三级结构分析

利用 SWISS - MODEL 软件对江西铅山红芽芋



图6 江西铅山红芽芋植物抗病反应蛋白的二级结构

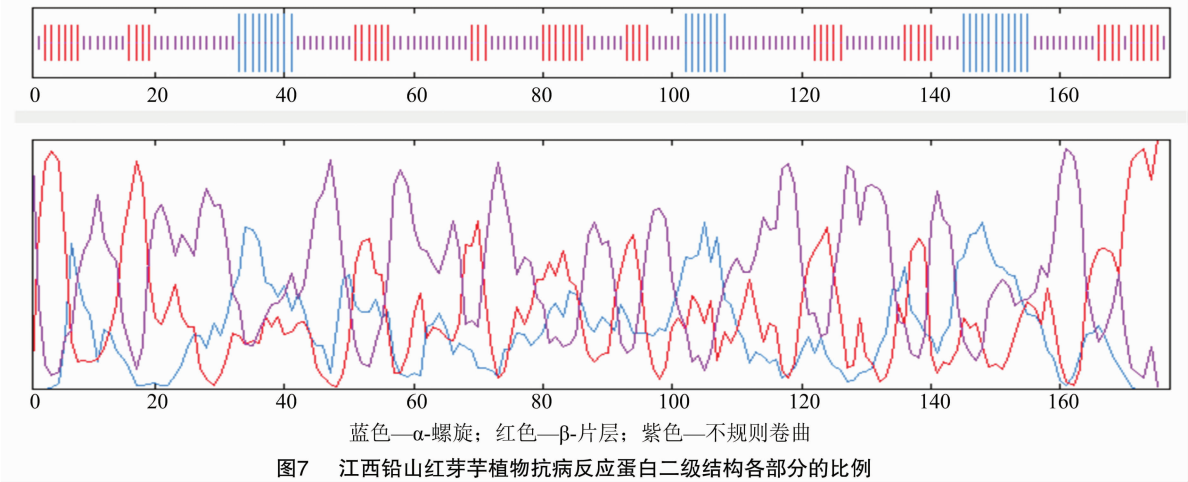


图7 江西铅山红芽芋植物抗病反应蛋白二级结构各部分的比例

植物抗病反应蛋白基因编码的蛋白质产物进行三级结构预测,并利用 Rasmol 软件对三级结构进行图形化分析。由图 8 可知,江西铅山红芽芋植物抗病反应蛋白的三级结构为同源三聚体。

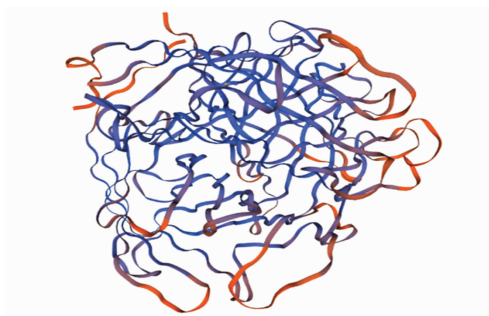


图8 江西铅山红芽芋植物抗病反应蛋白的三级结构

2.6 江西铅山红芽芋植物抗病反应蛋白的亚细胞定位

用 WoLFPSort 在线软件对江西铅山红芽芋植物抗病反应蛋白编码基因的表达部位进行预测,图 9 结果显示,定位于线粒体中的抗病反应蛋白数量为

6 个,细胞核中的数量为 5 个,细胞质中的数量为 2 个,细胞外的数量为 1 个,表明江西铅山红芽芋植物抗病反应蛋白编码基因主要存在于线粒体和细胞核中。

2.7 江西铅山红芽芋植物抗病反应蛋白的系统进化分析

本研究构建的进化树表明,江西铅山红芽芋与芋 (*Colocasia esculenta*) 在一个大分支下,说明江西铅山红芽芋植物抗病反应蛋白在进化上与 *C. esculenta* 的亲缘关系较近,尤其是与 *C. esculenta* hypothetical protein Taro_046195 (MQM13270.1) 在进化上具有最高的亲缘关系。

2.8 江西铅山红芽芋植物抗病反应蛋白同源蛋白的序列比对信息

江西铅山红芽芋植物抗病反应蛋白同源蛋白的序列比对信息见图 10。可以看出,江西铅山红芽芋与 *Colocasia esculenta* 尤其是与 *C. esculenta* hypothetical protein Taro_046195 (MQM13270.1) 的保

queryProtein WoLFPSORT prediction mito: 6, nucl: 5, cyto: 2, extr: 1

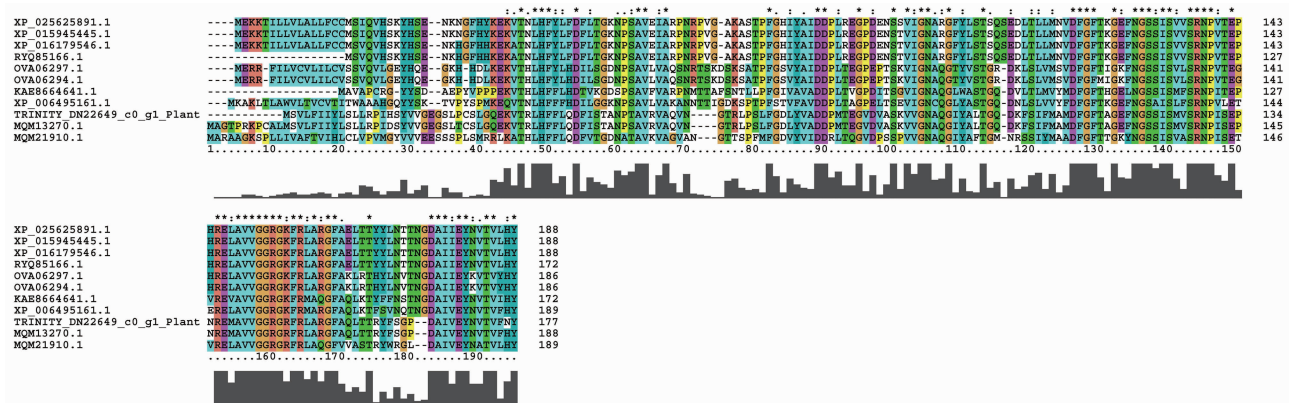
PSORT features and traditional PSORTII prediction

14 Nearest Neighbors

id	site	distance	identity	comments
H11_VOLCA	nucl	738.223	6.36704%	[Uniprot] SWISS-PROT45:Nuclear.
At4g27580.1	mito	758.648	2.99625%	[Arath]
CYC_CHLRE	mito	759.225	5.43071%	[Uniprot] SWISS-PROT45:Mitochondrial matrix.
CYC_SOLTU	mito	763.986	4.49438%	[Uniprot] SWISS-PROT45:Mitochondrial matrix.
H1_LYCES	nucl	768.332	6.55431%	[Uniprot] SWISS-PROT45:Nuclear.
H1_MAIZE	nucl	771.609	7.6779%	[Uniprot] SWISS-PROT45:Nuclear.
CYC_LYCES	mito	775.259	3.93258%	[Uniprot] SWISS-PROT45:Mitochondrial matrix.
CYC_ACENE	mito	781.442	4.68165%	[Uniprot] SWISS-PROT45:Mitochondrial matrix.
H1_LYCPN	nucl	784.183	5.43071%	[Uniprot] SWISS-PROT45:Nuclear.
At1g45145.1	cyto	790.119	3.18352%	[Arath]
H1_WHEAT	nucl	791.704	5.80524%	[Uniprot] SWISS-PROT45:Nuclear.
ALF_MAIZE	cyto	794.571	9.36333%	[Uniprot] SWISS-PROT45:Cytoplasmic.
MP5B_AMBPS	extr	803.165	2.62172%	[Uniprot] SWISS-PROT45:Secreted.
CYC_HELAN	mito	805.02	4.11985%	[Uniprot] SWISS-PROT45:Mitochondrial matrix.

cyto—细胞质; nucl—细胞核; extr—细胞外; mito—线粒体

图9 江西铅山红芽芋植物抗病反应蛋白的亚细胞定位



※—蛋白家族的保守结构域

图10 江西铅山红芽芋植物抗病反应蛋白编码基因氨基酸序列的同源性比较

守结构域较多,这也证实了江西铅山红芽芋与 *Colocasia esculenta* 在进化上与 *C. esculenta* hypothetical protein Taro_046195 (MQM13270.1) 具有最高的亲缘关系。

2.9 江西铅山红芽芋不同器官及球茎膨大不同时期植物抗病反应蛋白编码基因的表达分析

以江西铅山红芽芋的 *GAPDH* 为内参,用实时荧光定量 PCR 分析江西铅山红芽芋植物抗病反应蛋白编码基因在江西铅山红芽芋不同器官中的表达情况。结果显示,江西铅山红芽芋植物抗病反应蛋白编码基因在根、茎、叶中均有表达,但在不同组织器官中的表达情况差异显著(图 11),其中江西铅

山红芽芋植物抗病反应蛋白编码基因在茎、球茎膨大末期的表达量最高。

3 讨论

植物一般通过对病原菌效应蛋白的特异性识别感知病原体的入侵,进而快速、精准激活免疫反应,表达植物的抗病反应蛋白^[8]。培育具有广谱而持久抗性的植物品种是育种学家追求的目标。目前,关于植物抗病反应蛋白编码基因介导的抗性已经取得了大量新的研究成果^[9]。研究发现,通过转基因或过表达 NBS - LRR(nucleotide - binding site - leucine - rich repeat, 含有核苷酸结合位点和富亮氨

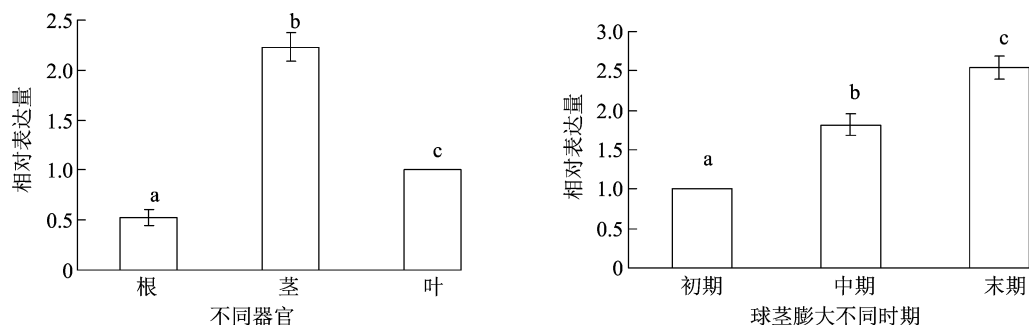


图11 江西铅山红芽芋不同器官及球茎膨大不同时期植物抗病反应蛋白编码基因的相对表达量

酸重复)基因可显著提高植物的抗病性^[10-11]。也有研究发现,RPM1 蛋白对表达Ⅲ型效应蛋白 AvrRpm1 或 AvrB 的丁香假单胞菌 pv 番茄 DC3000 产生抗性,*RIN13* (*RIN13s*) 的异位表达增强了细菌的限制性机制,但矛盾的是却消除了由 RPM1 控制的正常快速超敏反应(HR);与野生型植物相比,表达 *RIN13s* 的叶片在细菌输送 AvrRpm1 后没有发生电解质渗漏或积累 H_2O_2 ; *RIN13* 的过度表达也改变了正常 HR 期间观察到的转录谱。相比之下,*RIN13* 基因敲除植物对 DC3000 (avrRpm1) 的反应具有与野生型植物相同的离子泄漏特征和 HR 时间,但未能抑制细菌生长;在 *RIN13s/as* 植物中观察到的修饰表型对 AvrRpm1 或 AvrB 的识别具有特异性,并且在与其他不相容病原体或强毒力 DC3000 分离物的攻击后观察到野生型^[12]。本试验用同源克隆技术成功克隆了江西铅山红芽芋植物抗病反应蛋白编码基因序列,PCR 结果表明,江西铅山红芽芋植物抗病反应蛋白编码基因 cDNA 总长度为 534 bp, G + C 含量为 58.05%;江西铅山红芽芋植物抗病反应蛋白由 177 个氨基酸组成,分子量为 19 369.13 u,等电点为 6.09,为疏水性蛋白;二级结构由 α -螺旋(15.25%)、 β -片层(27.68%)、无规则卷曲(57.06%)构成;三级结构为同源三聚体。由此可见,江西铅山红芽芋植物抗病反应蛋白主要存在于细胞质、叶绿体中;江西铅山红芽芋植物抗病反应蛋白在进化上与 *Colocasia esculenta* 的亲缘关系较近,尤其是与 *C. esculenta* hypothetical peotein Taro_046195 (MQM13270.1) 在进化上具有最高的亲缘关系。江西铅山红芽芋植物抗病反应蛋白编码基因与其他物种[博落回 (*Macleaya cordata*);蔓花生 (*Arachis duranensis*)]也具有较高的相似性,表明它们在进化上的同源性较高,表明江西铅山红芽芋植物抗病反应蛋白编码基因与这些物种在进化上存在较程度的氨基酸序列保守结构域。同时

本试验也发现,实时定量 PCR 结果显示植物抗病反应蛋白编码基因在江西铅山红芽芋中的表达存在器官特异性,在茎和球茎膨大末期的表达量最高。因此,江西铅山红芽芋植物抗病反应蛋白编码基因的克隆,不仅为研究该基因在江西铅山红芽芋中的表达调控奠定了基础,而且丰富了植物抗病反应蛋白分子进化和结构功能研究的材料。

参考文献:

- [1]姜绍通,程元珍,郑志,等.红芽芋营养成分分析及评价[J].食品科学,2012,33(11):269-272.
- [2]李云,牛丽亚,涂瑾,等.亲水胶体对红芽芋全粉理化特性和消化特性的影响[J].中国粮油学报,2020,35(2):12-17.
- [3]房卫平,谢德意,李志芳,等.NBS-LRR 类抗病蛋白介导的植物抗病应答分子机制[J].分子植物育种,2015,13(2):469-474.
- [4]闫佳,刘雅琼,侯岁稳.植物抗病蛋白研究进展[J].植物学报,2018,53(2):250-263.
- [5]Belkadir Y, Subramaniam R, Dangl J L. Plant disease resistance protein signaling: NBS-LRR proteins and their partners[J]. Current Opinion in Plant Biology, 2004, 7(4):391-399.
- [6]周庆红,刘星月,王葡萄,等.脱毒红芽芋不同世代生长特性及产量分析[J].种子,2020,39(2):96-98.
- [7]刘星月,朱强龙,李慧英,等.红芽芋脱毒试管芋诱导及植株再生[J].园艺学报,2020,47(12):2427-2438.
- [8]杨程惠子,唐先宇,李威,等.NLR 及其在植物抗病中的调控作用[J].植物学报,2020,55(4):497-504.
- [9]刘潮,韩利红,褚洪龙,等.植物抗病研究进展与展望[J].植物保护,2018,44(4):1-8.
- [10]Zhang C, Chen H, Cai T C, et al. Overexpression of a novel peanut NBS-LRR gene *AhRRS5* enhances disease resistance to *Ralstonia solanacearum* in tobacco[J]. Plant Biotechnology Journal, 2017, 15(1):39-55.
- [11]Zhang Y, Xia R, Kuang H H, et al. The diversification of plant NBS-LRR defense genes directs the evolution of microRNAs that target them[J]. Molecular Biology & Evolution, 2016, 33(10):2692-2705.
- [12]Aldaoude A, Zabala M D T, Ko J H, et al. RIN13 is a positive regulator of the plant disease resistance protein RPM1[J]. The Plant Cell, 2005, 17(3):1016-1028.