文章编号：1005-0906(2020)04-0022-04 DOI: 10.13597/j.cnki.maize.science.20200404

生长素响应及转运信号在玉米不同节位腋芽发育过程中的分布模式分析

李文兰,李文才,孙 琦,于彦丽,赵 勐,鲁守平,李艳娇,孟昭东
(山东省农业科学院玉米研究所/小麦玉米国家工程实验室/农业部黄淮海北部玉米生物学与遗传育种重点实验室,济南 250100)

摘 要：玉米多穗影响玉米的产量和品质,受环境因素及基因型等诸多因素调控。生长素作为一种重要的植物发育调控因子,其代谢和转运在植物的器官形成和分化中均发挥重要作用。借助*DR5rev::mRFPer*和*pZmPIN1a::ZmPIN1a::YFP*的转基因植株,通过分析红色荧光蛋白标记的生长素响应信号和黄色荧光蛋白标记的生长素转运蛋白PIN1a的分布模式发现,在植株发育早期,不同节位上的腋芽处于同一发育时期,未发生成花转变,生长素响应信号和生长素转运蛋白的分布模式是一致的,均匀分布在整个腋芽原基中。随着植株的生长,不同节位上的腋芽发育开始出现不同步,生长素响应信号和生长素转运蛋白的分布模式产生明显差异,位置越靠上的腋芽生长素响应信号越强,极性转运越活跃。研究结果暗示,生长素局部合成和极性转运在玉米腋芽发育过程中均发挥作用。

关键词：玉米;生长素;响应;转运;腋芽
中图分类号：S513.035.3 **文献标识码**：A

Distribution Pattern Analysis of Auxin Response and Transport Signal in the Development of Axillary Buds at Different Nodes of Maize

LI Wen-lan, LI Wen-cai, SUN Qi, YU Yan-li, ZHAO Meng, LU Shou-ping, LI Yan-jiao, MENG Zhao-dong
(*Maize Research Institute, Shandong Academy of Agricultural Sciences / National Engineering Laboratory of Wheat and Maize / Key Laboratory of Biology and Genetic Improvement of Maize in Northern Yellow-Huai River Plain, Ministry of Agriculture, Jinan* 250100, China)

Abstract: The yield and quality of maize were influenced by maize prolificacy, which is regulated by many factors such as environment and genotype. As an important plant growth regulator, auxin plays an important role in organ formation and differentiation. The transgenic plants with *DR5rev::mRFPer* and *pZmPIN1a::ZmPIN1a::YFP* were used to analyze the distribution pattern of the auxin response signal labeled by red fluorescent protein and the auxin transport protein PIN1a labeled by yellow fluorescent protein, respectively. It was found that the axillary bud of different nodes was at the same stage of development in the early stage of plant development. Auxin response signal and auxin transport protein are evenly distributed throughout the axillary bud of primordia. With the growth of the plant, the development of axillary buds at different nodes began to be out of sync. The patterns of auxin distribution and poplar auxin transport were significantly different between axillary buds at different nodes, and the upper axillary bud showed stronger auxin-responsive signals and polar auxin transport signals. These results suggest that auxin local synthesis and polar transport play a role in the development of axillary buds of maize.

Key words: Maize; Auxin; Response; Transport; Axillary bud

玉米一般只形成1个有经济效益的果穗,形成两个或两个以上果穗称为多穗[1]。多穗现象会导致第一果穗偏小、子粒偏少的情况出现,有的甚至空秆绝收,严重影响玉米产量和品质[2,3]。在玉米授粉前后,植物激素在不同节位穗间的激素含量差异增大,优势库与次要库竞争加剧,优势库具有较高IAA/ABA

录用日期：2019-05-28
基金项目：山东省自然科学基金(JR2019BC107)、山东省泰山学者种业计划“早熟、耐密、宜机收玉米种质创新与新品种培育”
作者简介：李文兰(1986-),女,博士,研究方向为分子遗传育种。E-mail:liwenlantutu@126.com
孟昭东为本文通讯作者。E-mail:mengzhd@126.com

和 GA_3/ABA,导致其他节位果穗败育或发育不良[4,5]。外源生长调节物质调控内源激素含量会影响果穗发育,进一步证实内源激素对库活性的调控作用[6,7]。若激素间协调代谢或含量异常,都可能会导致多穗现象发生。多穗现象的研究主要集中在环境因素[8~10],对遗传基础和生理机制的了解还不够深入,相关研究还少见报道,生产中对该现象的防控缺乏理论依据和有效措施。因此,深入研究玉米多穗形成的生理机制和遗传基础尤为重要。

本试验通过观察生长素响应信号和生长素转运信号在不同节位腋芽发育过程中的分布模式,探究生长素含量和转运对不同节位果穗发育的影响,从激素水平上为探究多穗现象提供信息。

1　材料与方法

1.1　试验材料

试验所用的玉米材料由 David Jackson(Cold Spring Harbor Laboratory, Cold Spring Harbor, New York) 提供的 *DR5rev*::m*RFPer* 和 p*ZmPIN1a*::*ZmPIN1a*::*YFP*转基因株系。播种后35 d开始取材,每天取材1次。以最终发育成果穗的节位为基准,向上的节位的叶腋处没有腋芽形成,向下节位的叶腋处有腋芽形成,但生长均受到不同程度抑制,停滞在某一发育时期,只有将来发育成雌花序的这一节位上的腋芽能正常发育,经历雌花序发育的各个阶段,最终完成授粉,形成果穗。选取了N1(最顶端的腋芽)、N4和N6这3个不同节位上的腋芽进行荧光观察(图1)。选取腋芽形态及荧光信号变化较大的8个时期(播种后35、38、41、43、45、50、55和62 d)用于进一步的试验分析。

1.2　激光共聚焦扫描显微镜观察及图像处理

RFP和YFP转基因材料均在Zeiss LSM510 META型激光共聚焦扫描显微镜中观察。RFP激发光波长为561 nm,接受光波长范围为575~650 nm;YFP激发光波长为514 nm,接受光波长范围为525~600 nm,物镜用40倍油镜,经LSM 5 Image Browser(Zeiss)处理,输出为TIFF图像,利用Adobe Photoshop CS3软件作图。

2　结果与分析

2.1　生长素响应信号在不同节位腋芽发育过程中的分布模式

N1节位的腋芽在播种35 d(S35)时,处于腋芽原基时期,红色荧光蛋白标记的生长素响应信号呈均匀分布状态(图2);播种38 d(S35)时,腋芽原基伸长形成雌花序原基,生长素响应信号在即将形成突起的位置出现区域性集中;播种41 d(S41)时,形成突起,小穗对原基从突起处起始,生长素响应信号主要集中在突起上;播种43 d(S43)时,小穗对原基继续生长,生长素响应信号主要集中在小穗对原基的一侧;播种45 d(S45)时,腋芽已经发育到小穗时期,突起退化消失,小穗对原基分化形成两个小穗原基,生长素响应信号主要集中在小穗原基的最外层细胞中;播种50 d(S50)时,腋芽已经形成小穗原基,基部的颖片原基也已形成,生长素响应信号在颖片原基上较强,在小穗原基的一侧也较强;播种55 d(S55)时,腋芽形成小花原基,生长素响应信号在颖片原基的顶端和即将形成雌蕊原基和雄蕊原基的位置变强;播种62 d(S62)时,腋芽已经形成各种花器官,生长素响应信号在花柱的分支处较强。

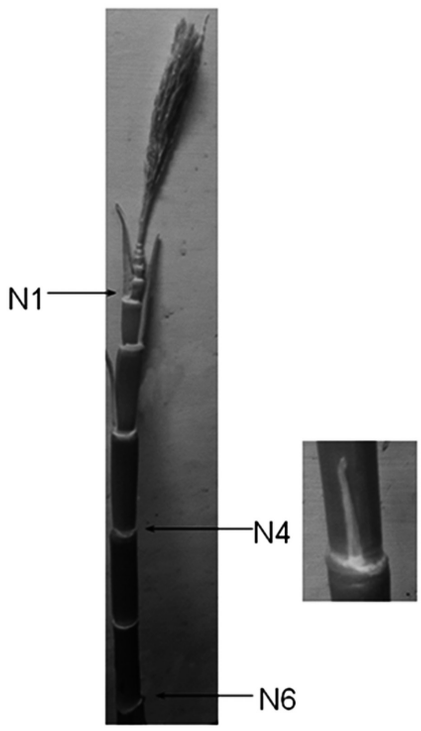

图1　不同节位上的腋芽

Fig.1　Axillary bud of different nodes

N4节位上的腋芽在S35~S43时,处于腋芽原基时期,未发生成花转变,红色荧光蛋白标记的生长素响应信号呈均匀分布状态;在S45时,均匀分布的生长素响应信号才刚开始在即将形成突起的位置出现区域性集中;在S50时,腋芽开始形成小穗对原基,生长素响应信号在突起中较强;在S55时,腋芽突起退化消失,小穗对原基继续生长,生长素响应信号主要集中在小穗对原基的一侧;在S62时,腋芽仍

处于小穗对原基时期。N6节位上的腋芽一直处于腋芽原基状态,没有发生成花转变。结果表明,生长素响应信号在不同节位上的叶腋原基中的分布模式是有显著差异的,位置越靠上的腋芽生长素响应信号越强,位置相对靠下的腋芽发育明显滞后于位置相对靠上的腋芽。

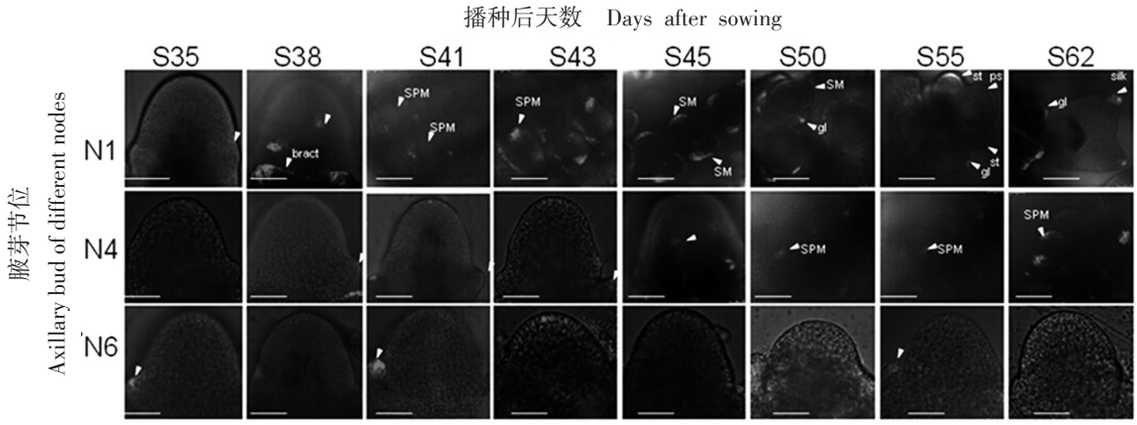

图2 生长素响应信号在不同节位的腋芽发育过程中的分布模式

Fig.2 Localization of auxin response signal in axillary bud development of different nodes

2.2 生长素转运信号在不同节位腋芽发育过程中的分布模式

N1节位的腋芽在S35时,黄色荧光蛋白标记的PIN1a蛋白呈均匀分布状态(图3);在S38时,腋芽中信号分布在突起即将形成的位置;在S41时,腋芽中信号主要集中在小穗对原基起始处;在S43~S45时,腋芽中信号主要集中在小穗对原基的一侧;在S50时,腋芽中信号在颖片原基中较强,在小穗原基的一侧也较强;在S55时,信号在颖片原基的顶端和即将形成雌蕊原基和雄蕊原基的位置变强;在S62时,信号在花柱的分支处较强。N4节位的腋芽在S35~S43时,腋芽中信号呈均匀分布状态;在S45时,均匀分布的PIN1a蛋白才刚开始在即将形成突起的位置出现区域性集中;在S50时,信号在突起中较强;在S55~S62时,信号主要集中在小穗对原基的一侧。N6节位的腋芽一直处于腋芽原基状态,信号呈均匀分布。结果表明,生长素转运在不同节位腋芽中的分布模式是有显著差异的,位置越靠上的腋芽生长素极性运输越活跃,位置相对靠下的腋芽发育明显滞后于位置相对靠上的腋芽。正是由于发育迟缓,导致下部的腋芽不能完成雌花序的完整发育过程。

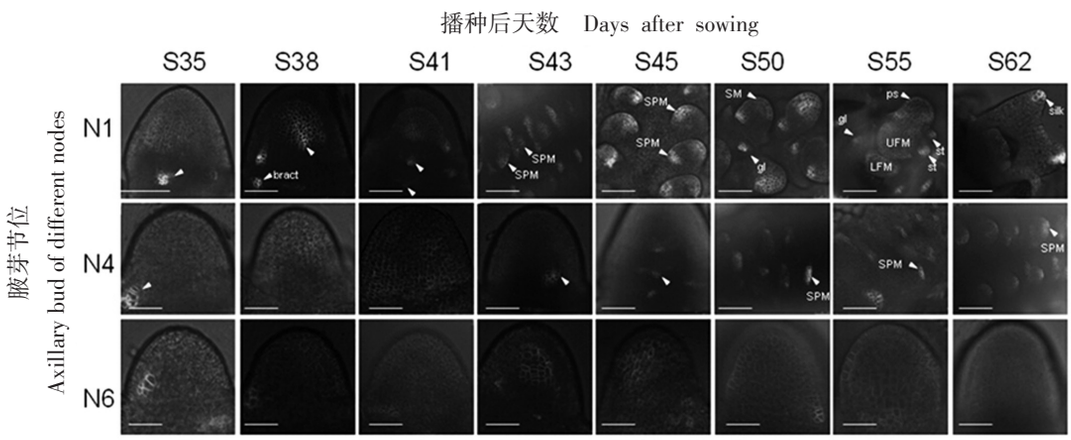

图3 *ZmPIN1a*在不同节位的腋芽发育过程中的分布模式

Fig.3 Localization of *ZmPIN1a* in axillary bud development of different nodes

3 结论与讨论

生长素是侧生器官和腋生原基起始的一种重要信号[11]。生长素的分布受生长素局部合成和生长素极性转运的协同调控[12]。相关研究表明,参与生长素体内合成的关键酶基因*YUC*家族的多个基因在

雌花序发育过程中高水平表达[13],其中,*spi1*突变体存在腋生原基起始缺陷[14],参与生长素极性运输的生长素外运载体*pin*突变体中也存在腋生原基起始缺陷[15],表明生长素局部合成和极性运输在腋生原基起始过程中均起作用。

生长素响应信号和生长素外运载体在不同节位腋芽发育过程中的分布模式结果显示,位置越靠上的腋芽中生长素响应信号越强,极性转运越活跃。暗示不同节位腋芽中的生长素含量存在差异,可能造成相对靠下的腋芽发育严重滞后的原因。前人关于生长素在不同节位腋芽发育过程中的作用还未进行相关报道。因此,还需通过测定不同节位腋芽中生长素的含量才能进一步探究不同节位腋芽发育差异的成因。

在植株发育早期,不同节位上的腋芽处于同一发育时期,均未发生成花转变,生长素响应信号和生长素转运蛋白的分布模式是一致的。随着植株的生长,不同节位上的腋芽发育开始出现不同步,生长素响应信号和生长素转运蛋白的分布模式产生明显差异,位置越靠上的腋芽生长素响应信号越强,极性转运越活跃。这些结果暗示,生长素局部合成和极性转运在不同节位腋芽发育过程中发挥作用,这将为全面解析生长素在玉米多穗形成过程中的作用机制提供有用的信息。

参考文献:

[1] 靳海蕾,姚金花,王良发,等 . 玉米多穗的发生原因及预防措施[J] . 现代农业科技,2018(4):63-65 .
Jin H L, Yao J H, Wang L F, et al. Causes and preventive measures of corn overshoot[J]. Modern Agricultural Science and Technology, 2018(4): 63-65. (in Chinese)

[2] 宋玉墀,耿庆汗 . 分枝玉米、多穗玉米及其利用价值[J] . 生物学通报,1958(11):1-5 .
Song Y C, Geng Q H. Branching maize, multi-ear maize and their utilization value[J]. Biological Bulletin, 1958(11): 1-5. (in Chinese)

[3] 廉洪良,艾春强 . 对2005年玉米雌穗分化中几种异常现象的分析[J] . 种子世界,2006(4):47-48 .
Lian H L, Ai C Q. Analysis of several abnormal phenomena in the differentiation of female ear in maize in 2005[J]. Seed World, 2006 (4): 47-48. (in Chinese)

[4] 关东明 . 玉米穗库发育同步性及其调控机理[D] . 中国农业大学博士学位论文,2000 .

[5] 李连禄,赵　明,丁在松 . 玉米穗库发育的不同步性与内源激素作用的研究[J] . 中国农业大学学报,2001,6(1):30-36 .
Li L L, Zhao M, Ding Z S. Study on the development of ear Banks in maize and the role of endogenous hormones[J]. Journal of China Agricultural University, 2001, 6(1): 30-36. (in Chinese)

[6] Lejeune P, Prinsen E, Onkelen H V, et al. Hormonal control of ear abortion in a stress-sensitive maize inbred[J]. Australian Journal of Plant Physiology, 1998, 25: 481-488.

[7] Sorrells M E, Harris R E, Lonnguist J H. Response of prolific and nonprolific maize to growth regulation chemicals[J]. Crop Science, 1978, 18: 783-787.

[8] Xu N F, Kent Y, Philip M, et al. Co-regulation of ear growth and internode elongation in corn[J]. Plant Growth Regulation, 2004, 44: 231-241.

[9] Anderson E L, Kamprath E J, Moll R H, et al. Effect of fertilization on silk synchrony, ear number, and growth of semiprolific maize genotypes[J]. Crop Science, 1984, 24: 663-666.

[10] 孙庆元,张雪崧 . 氮素在调控玉米子粒败育中的作用[J] . 大连轻工业学院学报,2003,22(3):170-175 .
Sun Q Y, Zhang X S. The role of nitrogen in the regulation of maize seed abortion[J]. Journal of Dalian Institute of Light Industry, 2003, 22(23): 170-175. (in Chinese)

[11] Cheng Y, Zhao Y. A role for auxin in flower development[J]. Journal of Integrative Plant Biology, 2007, 49: 99-104.

[12] Zhao Y. The role of local biosynthesis of auxin and cytokinin in plant development[J]. Current Opinion in Plant Biology, 2008, 11: 16-22.

[13] Li W, Zhao X, Zhang X. Genome-wide analysis and expression patterns of the YUCCA genes in maize[J]. Journal of Genetics and Genomics, 2015, 42: 707-710.

[14] Gallavotti A, Barazesh S, Malcomber S, et al. sparse inflorescence1 encodes a monocot-specific YUCCA-like gene required for vegetative and reproductive development in maize[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences, 2008, 105: 15196-15201.

[15] Ottenschläger I, Wolff P, Wolverton C, et al. Gravity-regulated differential auxin transport from columella to lateral root cap cells[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2003, 100: 2987-2991.

(责任编辑:姜媛媛)