文章编号: 1005-0906(2023)02-0048-06

DOI: 10.13597/j.cnki.maize.science.20230207

玉米 YUCCA 家族基因的表达分析

王景超,刘金凤,于燕萍,徐 楠,田 静,张 君,张 娟

摘要: YUCCA基因编码生长素合成相关酶,在植物的生长发育过程中发挥重要作用。利用 Genevestigator 软件分析获得玉米 YUCCA(ZmYUC)基因的转录表达谱,结果显示,ZmYUC1、ZmYUC2、ZmYUC4、ZmYUC5、ZmYUC10和 ZmYUC12等多个 ZmYUC 基因在特定组织中高水平表达,ZmYUC7和 ZmSP11等基因在所检测的组织中几乎均有表达,暗示 ZmYUC 基因在玉米不同生长发育过程均发挥重要作用。通过 PlantCare 软件分析 ZmYUC 基因启动子区的顺式作用元件,获得其在逆境胁迫方面的顺式作用元件,利用实时定量 PCR 方法对 ZmYUC 基因在冷(4℃)、热(40℃)、盐(250 mmol/L的 NaCl)和干旱(15%的 PEG6000)处理下的表达量变化进行检测,结果显示,ZmYUC5和 ZmYUC8在冷胁迫处理下表达量显著增加,可能参与了植物的冷驯化;热胁迫处理后,大多数 ZmYUC 基因的表达模式发生了明显变化,其中,ZmYUC8 对热信号反应迅速,可能在抵抗热胁迫中发挥关键作用,ZmYUC11 热胁迫处理后其表达下调。多数 ZmYUC 基因在干旱胁迫处理后表达模式未见明显变化;盐胁迫处理后,只有 ZmYUC3、ZmYUC4、ZmYUC5、ZmYUC6和 ZmYUC8等基因的表达有所变化,其他基因表达无明显变化。

关键词: 玉米;*YUCCA*;生长素;表达;逆境胁迫 中图分类号: S513.035.3 文献标识码: A

Expression Analysis of the YUCCA Genes in Maize

WANG Jing-chao, LIU Jin-feng, YU Yan-ping, XU Nan, TIAN Jing, ZHANG Jun, ZHANG Juan

(Shandong Product Quality Inspection Research Institute, Jinan 250100, China)

Abstract: YUCCA genes, encoding enzymes associated with auxin biosynthesis, play essential roles in growth and development of plants by contributing to the local pool of free auxins. The transcriptional profile of maize YUC-CA(ZmYUC) gene was analyzed by the Genevestigator software. The results showed that several ZmYUC genes including ZmYUC1, ZmYUC2, ZmYUC4, ZmYUC5, ZmYUC10 and ZmYUC12 were expressed in high level in specific tissues, ZmYUC7 and ZmSPI1 genes were almost all expressed in the tissues tested, which suggesting that ZmYUC genes play important roles in different growth and development processes of maize. The cis-acting elements of ZmYUC promoter region were analyzed by PlantCare software to obtain cis-acting elements in stress. Then, realtime quantitative PCR was used to detect the expression changes of ZmYUC gene under cold(4°C), heat(40°C), salt (250 mmol/L NaCl) and drought(15% PEG6000), and analyze the expression patterns of ZmYUC gene under different tissues and organs and different stress treatments. The results showed that the expression levels of ZmYUC5 and ZmYUC8 significantly increased under cold stress, which may be involved in cold acclimation of plants. After heat stress treatment, the expression patterns of most ZmYUC genes changed significantly. ZmYUC8 was rapidly responsive to heat signal and may play a key role in resistance to heat stress, while ZmYUC11 was down-regulated after heat stress treatment. The expression pattern of most ZmYUC genes did not change significantly after drought stress treatment after salt stress treatment, only the expressions of ZmYUC3, ZmYUC4, ZmYUC5, ZmYUC6 and ZmYUC8 genes were changed, while the expressions of other genes were not significantly changed.

Key words: Maize; YUCCA; Auxin; Expression pattern; Adversity stress

录用日期: 2022-03-15

作者简介: 王景超(1988-),工程师,从事微生物肥料检测和化工检测工作。E-mail:jingchao.dreamy@163.com

张 娟为本文通讯作者。E-mail:ruyue95@163.com

牛长素在植物牛长发育的许多方面发挥重要作 用,如细胞分裂、细胞分化、花的发育等[1~3]。拟南芥 中生长素的生物合成是通过色氨酸依赖和色氨酸独 立的两种机制进行^[4]。YUCCA途径、吲哚-3-丙酮酸 (IPA)途径、吲哚-3-乙酰胺途径和吲哚-3-乙醛肟途 径4种生长素生物合成途径,都属于色氨酸依赖机 制[5~9]。到目前为止,已经发现了一些与这些途径相 关的基因,其中YUCCA(YUC)基因很重要,是编码生 长素生物合成的关键酶^{III}。拟南芥中的YUC基因家 族有11个成员^四,成员之间存在功能冗余现象。 YUC的单突变体没有表型,而多突变体则表现出明 显的发育缺陷。如vuc1vuc4双突变体的顶端优势减 弱,所有花器官完全不育,叶片中只出现少量叶 脉^[12]。此外,在*yuc1yuc4*背景下干扰 YUC2和YUC6 的表达,双突变体的表型增强。在拟南芥中过表达 YUC1基因,转基因植株中的生长素含量提高,并表 现出下胚轴伸长和顶端优势增强等表型特征。后续 研究表明,在烟草、水稻和矮牵牛花等植物中过表达 拟南芥 YUC 同源基因也会导致过量生长素产 生^[13,14],暗示YUC基因的功能在不同植物物种中是 相对保守的。水稻中的YUC基因家族有7个成员, 过表达OsYUC1的水稻转基因植株表现出生长素提 高的表型,而通过RNAi抑制OsYUC1表达的水稻转 基因植株则表现出生长素不敏感的表型。研究发 现,玉米中的YUC基因家族有14个成员15,包括 ZmYUC1和ZmSPI1^[16-18],对其系统发生和在不同组 织器官中的表达模式进行了分析。其中,ZmYUC1 和ZmSPI1的功能研究相对深入,ZmYUC1基因参与 玉米胚乳发育过程,ZmSPI1基因参与玉米叶腋分生 组织发育过程。

与拟南芥和水稻相比,对玉米YUC基因家族的 了解仍然有限。在本研究中,利用现有的转录组数 据分析14个YUC基因在多种不同组织器官中的表 达模式。此外,分析玉米YUC基因在不同非生物胁 迫下的表达模式。

1 材料与方法

1.1 植物材料与生长条件

植物材料在(25±2)℃的长日照条件下(光照 16 h/黑暗8 h)生长。高温和低温处理是将生长两周 的幼苗分别在(40±1)℃和(4±1)℃条件下培养;盐和 干旱处理是将生长两周的幼苗分别用250 mmol/L NaCl和15% PEG6000进行处理。分别在处理0、1、 3、6、12、24和48 h后采集4种处理的幼嫩叶片进行 qRT-PCR。用于表达分析的样本均来自玉米自交 系 B73。

1.2 利用现有转录组数据分析 ZmYUC 基因在不同组织器官中的表达模式

从 MaizeGDB 数据库中获得 ZmYUC 基因 ID 作为搜索序列,利用 Genevinvestigator 软件(http://www.genevestigator.com/gv/)获得 ZmYUC 基因在不同组织器官中的表达模式^[19]。

1.3 ZmYUC基因的顺式作用元件分析

获取起始密码子上游1.5 kb基因组序列,利用 PlantCare 数据库(http://bioinformatics.psb.ugent.be/ webtools/plantcare/html/)分析上游顺式作用元件。

1.4 RNA提取和qRT-PCR分析

每个样本的总 RNA 提取方法如之前报道所

引物名称	引物序列	引物名称	引物序列		
Primer name	Sequence (from $5'$ to $3'$)	Primer name	Sequence (from $5'$ to $3'$)		
ZmYUC2-F	CGAGAGCAGCAACGATTCCT	ZmYUC8-R	ATCTCTTCAACCTCACAA		
ZmYUC2-R	TGGAGGCGCCCAAGAGAC	ZmYUC9-F	TACAGAAGCAACGTCCCT		
ZmYUC3-F	ATGCCAGTTACAATAGTT	ZmYUC9–R	CTCAGCTTTCGCCTTTCC		
ZmYUC3-R	CCAACATCAATTACAGAAG	ZmYUC10-F	CTTCTTCTACTCGCTTGGTTC		
ZmYUC4-F	ACCAACAACAACAACATCT	ZmYUC10-R	CGGACTTAATCTGTGCTATCG		
ZmYUC4-R	TAGAAGAATGAGGAGGAGAA	ZmYUC11-F	CAGGGCAACGGCGTCTAG		
ZmYUC5-F	ATCGTCGTGATGTCTATGTAT	ZmYUC11-R	TTCACGCAACCATTATTATCAACCA		
ZmYUC5-R	CGCAACTTAATTAGCTTGGA	ZmYUC12-F	TACGACGGTGAGTATTGG		
ZmYUC6-F	GGATACTGCTCGGCTTGG	ZmYUC12-R	GCAAGAGGAAAGCATAGAC		
ZmYUC6-R	TCTTCCTGATACCTGTCTTACG	ZmYUC13-F	CTCCTTGTCTAGCGTTGTT		
ZmYUC7-F	AAGAGATGATGAACAACTGAAGA	ZmYUC13-R	CGATGGATAGTCGGAGGTT		
ZmYUC7-R	GCAAGATACGTGGAGTTACC	ZmSPI1-F	ACATCGCCAGGGATATAC		
ZmYUC8-F	CCACCACAATCATACCTA	ZmSPI1-R	CAGCACTGTTACATCGGA		

表1 定量 PCR 引物序列 Table 1 Primers used for gRT-PCR

述。采用 Bio-Rad CFX96 实时检测系统(Bio-Rad, Hercules, CA, USA)进行实时定量 PCR 分析。基因 特异性引物列于表1,以玉米 18s rRNA 基因作为内 参基因。将各处理下0h各基因的表达量设为1,并 以对照组为基础计算其他时间点的相对表达量。

2 结果与分析

2.1 ZmYUC基因在不同组织器官中的表达模式 分析

基因的表达模式往往与其功能密切相关。为了 研究 ZmYUCs 在玉米生长发育过程中的表达模式, 使用近年来已发表的相关玉米探针和转录组数据。 图1显示,利用正常生长条件下的18种组织器官,通 过 Genevestigator 软件,分析了14个 ZmYUCs 的表达 模式。未检测到 ZmYUC13 的表达,可能该基因是假 基因,或其只在特定发育时期或特殊条件下才表 达。其他13个 ZmYUC 基因在玉米的不同组织器官 中均有表达。许多 ZmYUC 基因在专定组织中表现 出非常高水平的表达,如 ZmYUC1 在胚乳中比其他 组织高表达,这与其突变体 de18 胚乳表型异常相一 致; ZmYUC10和 ZmYUC12 在花药中特异高水平表 达,在其他组织中未检测到其表达; ZmYUC2 和 ZmYUC4 主要在初生根和胚根中表达; ZmYUC5 在 花丝中表达量较高。此外,有些基因在所检测的组 织中几乎均有表达,如ZmYUC7、ZmSPI1等,暗示他 们在植物的牛长发育中可能发挥管家基因的作用。 为了验证转录组数据库中ZmYUCs在不同组织器官 中的表达模式,将其与之前通过gRT-PCR获得的这 些基因在8种不同组织器官(主根、茎、幼叶、幼苗、 雄穗、花药、丝和胚乳)中的表达模式进行对比。 gRT-PCR 结果除 ZmYUC5、ZmYUC8 和 ZmYUC12 外,与转录组数据库数据基本一致。如ZmYUC10在 花药中特异表达,与转录组数据库的数据相一致。 ZmYUC5、ZmYUC8和ZmYUC12的表达模式与芯片 数据不一致,gRT-PCR结果显示,ZmYUC5在主根 中表达量较高,转录组数据显示其在花丝中表达量 较高。ZmYUC8在胚乳和雄花序中表达量高于初生 根,ZmYUC12在幼苗中表达量高于花药中。gRT-PCR 与转录组数据库结果不同的原因可能与所使用 的植物材料的多样性和生长条件不同有关。研究结 果表明,ZmYUC基因在不同组织器官中存在不同的 表达模式,暗示其在植物生长发育过程中发挥重要 作用,为筛选具有组织器官特异性功能的候选基因 提供了参考。



注:图中每个基因在所有检测组织器官中的表达量设为100%,颜色的深浅代表表达百分率。 Note: The deep and light red shades represent the percent of expression levels potential, respectively.

图1 利用转录组数据获得的ZmYUC家族基因在不同组织器官中的表达水平

Fig.1 The expression profile of ZmYUC genes in different tissues by Genevestigator analysis

2.2 ZmYUC基因启动子区的顺式作用元件分析

为进一步了解 ZmYUC 基因的转录调控,对 ZmYUC基因启动子区的顺式作用元件进行预测(除 未发现启动子序列的 ZmSPII)。利用植物启动子数 据库 PlantCare 对 ZmYUC上游 1.5 kb 启动子区域进 行检索,发现许多参与生长发育、植物激素响应和生 物与非生物胁迫响应的顺式作用元件(表 2)。除 ZmYUC5外,其余 12个 ZmYUC基因的启动子区均存 在调控胚乳表达的 Skn-1元件;13个 ZmYUC基因中 有9个(ZmYUC1、-2、-4、-5、-6、-9、-11、-12、-13)含 有昼夜节律调控所需的 circadian 元件。在参与胁迫 响应相关的顺式作用元件中,参与厌氧反应的ARE和参与干旱反应的MBS数量最多;在ZmYUC3、-4、-8、-10和-13的启动子区发现了HSE元件;LTR元件存在于5个ZmYUC基因(ZmYUC3、-4、-8、-12和-13)的启动子区。每个ZmYUC基因的启动子区都包含1个或多个与脱落酸(ABRE)、茉莉酸-甲酯(CGTCA-motif, TGACG-motif)、gibberellin(P-box, GARE-motif)、水杨酸(TCA-motif)和乙烯(ERE)等信号通路相关的顺式作用元件;一些参与生长素反应的相关顺式元件(AuxRR-core、TGA-box、TGA-element)也被鉴定出来,这与YUC基因在生长素生物合

表2	从 ZmYUC 基因启动子区域鉴定得到的顺式作用元件	
12 2	从201100年四月初了区域金足得到的顺式作用九件	

Table 2	Putative cis-acting e	elements identified	from the promoter	regions of $ZmYUC$ genes.
rubic 2	i ututito oto uoting e	iomonto iuominiou	from the promotor	regions of Liner e e genes

基因名称	元件A	元件 B	元件C
Gene name	Element A	Element B	Element C
ZmYUC1	circadian ¹ , O2–site ^{1.} Skn–1_motif ⁴	ARE ³ , MBS ¹ , TC-rich repeats ¹ , WUN- motif ⁴	ABRE ² ,AuxRR-core ¹ , CGTCA-motif ³ , ERE ² , P-box ¹ , TCA-element ¹ , TGA-box ¹ , TGACG-motif ³
ZmYUC2	CAT- box ¹ , circadian ¹ , GCN4_motif ² , MSA- like ¹ , O2- site ² , RY- element ¹ , Skn-1_motif ²	ARE ¹ , MBS ³ , TC-rich repeats ¹	CGTCA- motif ³ , TGA- box ¹ , TGACG- motif ³
ZmYUC3	CCGTCC- box ¹ , GCN4_motif ² , Skn- 1_motif ²	MBS ⁴ , TC-rich repeats ² , HSE ² , LTR ¹	CGTCA-motif ¹ , ERE ¹ , TCA-element ¹ , TGA-element ¹ , TGACG-motif ¹
ZmYUC4	CAT-box ¹ , CCGTCC-box ¹ , circadian ¹ , O2-site ¹ , Skn-1_motif ¹ ,	ARE ¹ , HSE ¹ , LTR ² , MBS ¹	ABRE ² , CGTCA-motif ⁴ , TGA-element ¹ , TGACG-motif ⁴
ZmYUC5	CAT-box ² , CCGTCC-box ² , circadian ¹ , $dOCT^{1}$, RY-element ¹	MBS ² , TC-rich repeats ¹	ABRE ⁵
ZmYUC6	circadian ¹ , GCN4_motif ² , Skn-1_motif ³	MBS ¹	ABRE ² , CGTCA-motif ⁴ , TGACG-motif ¹
ZmYUC7	O2-site ¹ , RY-element ³ , Skn-1_motif ²	MBS ¹ , TC-rich repeats ¹	ABRE ³ , CGTCA- motif ³ , TGA- box ¹ , TGACG-motif ³
ZmYUC8	CCGTCC-box ² , GCN4_motif ² ,O2-site ¹ , RY-element ¹ , Skn-1_motif ³	HSE ¹ , LTR ⁸ , MBS ¹	CGTCA-motif ¹ , TGACG-motif ¹
ZmYUC9	circadian ² , dOCT ¹ , GCN4_motif ² , Skn- 1_motif ²	ARE ¹ , TC-rich repeats ¹	ABRE ¹ , AuxRR-core ¹ , CGTCA-motif ¹ , TGACG-motif ¹
ZmYUC10	CAT-box ³ , CCGTCC-box ² , GCN4_mo- tif ¹ , RY-element ² , Skn-1_motif ³	ARE ² , HSE ¹ , MBS ²	ABRE ¹ , CGTCA- motif ¹ , TCA- ele- ment ¹ , TGACG-motif ¹
ZmYUC11	circadian', MSA-like', Skn-1_motif ³	ARE', MBS'	ABRE ¹ , CGTCA- motif ¹ , TATC- box ¹ , TCA-element ¹ , TGACG-motif ¹
ZmYUC12	as- 2- box ¹ , CAT- box ¹ , circadian ² , GCN4_motif ³ , O2-site ¹ , RY-element ⁴ , Skn-1_motif ⁸	ARE ² , Box–W1 ¹ , LTR ¹ , MBS ³	AuxRR-core ³ , GARE-motif ¹ , TCA-ele- ment ¹
ZmYUC13	CCGTCC-box ¹ , circadian ¹ , GCN4_mo- tif ¹ , Skn-1_motif ¹	ARE ¹ , HSE ¹ , LTR ¹ , MBS ³ , TC-rich repeats ²	CGTCA-motif ¹ , ERE ¹ , TCA-element ¹ , TGA-element ² , TGACG-motif ¹

注:肩标数字代表每个顺式作用元件在ZmYUC基因启动区的拷贝数。

Note: The shoulder number represents the number of copies of each cis-acting element in the ZmYUC gene promoter region.

成途径中参与催化限速步骤的功能是一致的。 ZmYUCs 启动子区的顺式作用元件分析结果表明, ZmYUCs 在调控植物发育、响应生物非生物胁迫反 应和介导植物激素应答过程中可能发挥重要作用。 表2中, Element A 为生长发育相关元件; CAT-box 为 分生组织相关响应元件; circadian 为生物钟相关响 应元件; GCN4_motif 为胚乳表达相关元件; RY-element 为种子特异调控响应元件。Element B 为逆境 胁迫相关元件; LTR 为低温响应元件; MBS 为干旱胁 迫响应元件; TC-rich repeats 为防御胁迫响应元件; TCA-element 为水杨酸响应元件。Element C 为激素 响应相关元件; ABRE 为 ABA 响应元件; AuxRRcore 和 TGA-element 为生长素响应元件; CGTCAmotif 和 TGACG- motif 为莱莉酸甲酯响应元件; GARE-motif 和P-box 为赤霉素响应元件。

2.3 ZmYUC基因在非生物胁迫处理下的表达模式分析

本研究发现,除 ZmSPI1外,所有 ZmYUC基因的 启动子区均含有1个或多个参与胁迫反应的顺式作 用元件。利用 qRT-PCR 方法进一步检测冷、热、盐 和干旱胁迫处理下 ZmYUC基因在幼叶中的表达变 化。在胁迫处理下,叶片中无法检测到 ZmYUC1 的 表达,其在胚乳和雌性生殖器官中特异表达。除 ZmYUC1外,所有ZmYUC基因均在不同胁迫处理下 表现出不同的表达变化(图2)。ZmYUC5和ZmYUC8 在冷胁迫处理下表达模式相似,处理后表达量显著 增加,基因表达变化的时间和幅度不同,ZmYUC5基 因对冷胁迫处理反应较早,3h后表达开始回升,并 且ZmYUC5的表达量高于ZmYUC8。其他基因在冷 胁迫处理后也表现出mRNA转录水平的变化,但变 化不显著,表明ZmYUC5和ZmYUC8可能参与了植 物的冷驯化。

热胁迫处理后,大多数 ZmYUC 基因的表达模式 发生了明显变化。根据 YUC 基因的表达变化规律, 可将其分为4组。第1组只有 ZmYUC8这1个基因, 对热信号反应迅速,经处理后表达增加,在处理3h 时表达量达到第1个峰值,然后在6h时下降到最 低,在处理24h时再次达到新的表达峰值。这种特 殊的表达模式表明,ZmYUC8可能在抵抗热胁迫中 发挥关键作用。ZmYUC2、-3、-5、-6、-7和-10这6 个基因组成第2组,在热胁迫处理后被诱导表达,在 处理后1h表达量达到峰值,随后下降,其中, ZmYUC10基因的表达变化最为显著,说明其功能较 其他基因更为重要。第3组只有 ZmYUC11这1个成 员,热胁迫处理后其表达下调。其余基因组成第4 组,热胁迫处理后表达略有上调。



图2 ZmYUC家族基因在冷、热、干旱和盐逆境胁迫下的表达变化

Fig.2 Relative gene expression of ZmYUCs under cold, heat, drought or salt treatments

大多数 ZmYUC 基因在干旱胁迫处理后表达模 式未见明显变化。ZmYUC8、ZmYUC11和 ZmYUC13 在干旱胁迫处理下表达逐渐上调。ZmYUC5表现出 不同的表达模式,其表达量在处理3h时达到峰值, 然后在处理12h时下降到最低点。随着盐胁迫处理 时间的增加, ZmYUC4、ZmYUC5和 ZmYUC6的表达 逐渐下调; ZmYUC3和 ZmYUC8 在盐胁迫处理下表 达上调,在盐胁迫处理48h后下调,其他基因表达无 明显变化。

3 结论与讨论

通过 Genevestigator 分析,获得了 13 个 ZmYUC 基因的表达谱。ZmYUC13 未被检测到,可能是假基因,或者在特定发育或特殊条件下表现出非常低的表达水平或具有特殊的表达模式。结果表明,部分 ZmYUC 基因在不同器官/组织间表达存在差异,可能在植物发育过程中发挥重要作用,为筛选具有器 官/组织特异性功能的候选基因提供了参考。

除了在植物发育中发挥作用外,生长素在胁迫 反应中也发挥重要作用。除ZmYUC1外,所有 ZmYUC基因在冷、热、盐和干旱胁迫下均表现出不 同的表达模式。此外,ZmYUC8基因对4种胁迫的 响应方式相似,说明该基因在抗非生物胁迫中发挥 了重要作用。此外,某些包含冷诱导顺式作用元件 LTR、热诱导顺式作用元件HSE或干旱诱导顺式作 用元件MBS的ZmYUC基因的转录水平,在受到冷、 热或干旱胁迫时均被显著诱导。这一结果表明,启 动子区域中LTR、HSE和MBS元件的存在,在响应 冷、热、干旱胁迫中分别发挥了重要作用。

本研究通过 Genevestigator 分析获得的 ZmYUC 基因在不同组织中的时空表达谱表明,部分 ZmYUC 基因在不同器官/组织中的表达存在差异,可能在植 株发育过程中发挥了重要作用。此外,部分 ZmYUC 基因的表达量在冷、热、干旱和盐胁迫响应过程中发 生显著变化,表明他们可能在响应非生物胁迫过程 中发挥重要作用。本研究结果为阐明 YUC 基因在 玉米生长发育过程中的功能及其与环境的互作提供 了重要信息。

参考文献:

- Zhao Y, Hull A K, Gupta N R, et al. Trp-dependent auxin biosynthesis in Arabidopsis: involvement of cytochrome P450s CYP79B2 and CYP79B3[J]. Gene Dev., 2002, 16: 3100–3112.
- [2] Zhao X Y, Cheng Z J, Zhang X S. Overexpression of TaMADS1, a SEPALLATA-like gene in wheat, causes early flowering and the ab-

normal development of floral organs in Arabidopsis[J]. Planta, 2006, 223: 698-707.

- [3] Zhao Y. Auxin biosynthesis and its role in plant development[J]. Annu Rev. Plant Biol., 2010, 61: 49.
- [4] Normanly J, Cohen J D, Fink G R. Arabidopsis thaliana auxotrophs reveal a tryptophan-independent biosynthetic pathway for indole-3acetic acid[J]. P. Natl Acad Sci. USA, 1993, 90: 10355-10359.
- [5] Woodward A W, Bartel B. Auxin: regulation, action, and interaction [J]. Ann Bot–London, 2005, 95: 707–735.
- [6] Strader L C, Bartel B. A new path to auxin[J]. Nat Chem Biol., 2008, 4: 337–339.
- [7] Pollmann S, D7-339.g P, Weiler E W. Tryptophan-dependent indole-3-acetic acid biosynthesis by ndent biosynthetic pathway for indole-3-acetic[J]. Phytochemistry, 2009, 70: 523-531.
- [8] Sugawara S, Hishiyama S, Jikumaru Y, et al. Biochemical analyses of indole-3-acetaldoxime-dependent auxin biosynthesis in Arabidopsis[J]. P. Natl Acad Sci. USA, 2009, 106: 5430-5435.
- [9] Normanly J. Approaching cellular and molecular resolution of auxin biosynthesis and metabolism[J]. CSH Perspect Biol., 2010, 2: a001594.
- [10] Zhao Y, Christensen S K, Fankhauser C, et al. A role for flavin monooxygenase-like enzymes in auxin biosynthesis[J]. Science, 2001, 291: 306-309.
- [12] Cheng Y, Dai X, Zhao Y. Auxin biosynthesis by the YUCCA flavin monooxygenases controls the formation of floral organs and vascular tissues in Arabidopsis[J]. Gene Dev., 2006, 20: 1790–1799.
- [11] Marsch-Martinez N, Greco R, Van Arkel G, et al. Activation tagging using the En-I maize transposon system in Arabidopsis[J]. Plant Physiol., 2002, 129: 1544-1556.
- [13] Tobeña-Santamaria R, Bliek M, Ljung K, et al. FLOOZY of petunia is a flavin mono-oxygenase-like protein required for the specification of leaf and flower architecture[J]. Gene Dev., 2002, 16: 753-763.
- [14] Yamamoto Y, Kamiya N, Morinaka Y, et al. Auxin biosynthesis by the YUCCA genes in rice[J]. Plant Physiol., 2007, 143: 1362–1371.
- [15] Li W L, Zhao X Y, Zhang X S. Genome-wide analysis and expression patterns of the YUCCA genes in maize[J]. Journal of Genet Genomics, 2015, 42: 707–710.
- [16] LeClere S, Schmelz E A, Chourey P S. Sugar levels regulate tryptophan-dependent auxin biosynthesis in developing maize kernels[J]. Plant Physiol., 2010, 153: 306–318.
- [17] Bernardi J, Lanubile A, Li Q B, et al. Impaired auxin biosynthesis in the defective endosperm18 mutant is due to mutational loss of expression in the ZmYuc1 gene encoding endosperm-specific YUC-CA1 protein in maize[J]. Plant Physiol., 2012, 160: 1318-1328.
- [18] 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]. P. Natl Acad Sci. USA, 2008, 105: 15196–15201.

(责任编辑:朴红梅)