

范可馨, 关义新, 曾可欣, 等. 玉米的腋生分生组织及其发育模式调控[J]. 土壤与作物, 2024, 13(4): 471–478.

FAN K X, GUAN Y X, ZENG K X, et al. Axillary meristem and its regulation of development pattern in maize[J]. Soils and Crops, 2024, 13(4): 471–478.

玉米的腋生分生组织及其发育模式调控

范可馨^{1,2}, 关义新¹, 曾可欣^{1,2}, 高凤鸣^{1,2}, 崔震海¹, 敖曼¹

(1. 中国科学院东北地理与农业生态研究所, 吉林 长春 130102; 2. 中国科学院大学, 北京 100049)

摘要: 玉米的腋生分生组织在玉米生长过程中作为次要生长轴, 部分腋生分生组织发育为雌穗, 经过授粉后最终形成果穗。腋生分生组织的发育赋予了玉米极强的可塑性, 直接决定了植株的形态结构和最终产量。本文从玉米腋生分生组织的形态建成、发育模式、活性维持和发育调控方面综述了研究进展。玉米腋生分生组织营养生长期受 *TBI* 基因的抑制基本没有侧枝的发育, 生殖生长期形成雌穗, 其发育属于“分离分生组织”模型, 多个茎节的叶腋位置均有腋生分生组织形成, 自上而下开始发育, 当正常的发育模式被打破时会产生空秆或多穗现象, 造成减产。腋生分生组织形成后主要依靠 CLV-WUS 负反馈通路等调控途径维持活性, 生长素介导的顶端优势是腋生分生组织生长过程中主要内源调控因素, 其合成、转运以及相关信号转导都决定了腋生分生组织的生长状态。此外, 多种营养元素也通过参与不同的生化和生理过程影响腋生分生组织的发育。进一步揭示玉米腋生分生组织调控网络, 明晰腋生分生组织间相互作用关系, 优化玉米形态结构, 对玉米常规和分子育种均具有重要理论意义。

关键词: 玉米; 腋生分生组织; 植物分支; 植物激素; 营养元素

中图分类号: S432

文献标识码: A

Axillary meristem and its regulation of development pattern in maize

FAN Kexin^{1,2}, GUAN Yixin¹, ZENG Kexin^{1,2}, GAO Fengming^{1,2}, CUI Zhenhai¹, AO Man¹

(1. Northeast Institute of Geography and Agroecology, Chinese Academy of Sciences, Changchun 130102, China;

2. University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China)

Abstract: The axillary meristem of maize serves as a secondary growth axis during the plant's development, some of the axillary meristem develops into ears, and finally forms ears of corn after pollination. The development of axillary meristem contributes to maize's high plasticity, which directly determines the morphological structure and final yield. In this paper, the morphogenesis, development model, activity maintenance and development regulation of axillary meristem of maize were reviewed. The axillary meristem of maize is inhibited by *TBI* gene in the vegetative growth period, and the lateral branches are basically not developed, but the ear is formed in the reproductive growth period. Axillary meristem development of maize belongs to the "separate meristem" model, in which axillary meristem is formed in the axillary position of multiple stem segments and develops from top to bottom. When the normal development pattern is broken, barren stalk or multiple ears will occur, resulting in yield reduction. After the formation of axillary meristem, it is necessary to maintain the activity by CLV-WUS negative feedback pathway. The auxin mediated apical dominance is the main endogenous regulatory factor in axillary meristem growth, while its synthesis, transport and related signal transduction all determine the growth state of axillary meristem. In addition, various nutrient elements also affect axillary meristem development by participating in different biochemical and physiological processes. Further revealing the regulatory network of axillary meristem, clarifying the interaction between axillary meristem and optimizing maize morphological structure is of great significance for maize conventional and molecular breeding.

Keywords: maize; axillary meristem; plant branching; phytohormones; nutritional elements

收稿日期: 2024-02-08; 修回日期: 2024-02-23.

基金项目: 中国科学院战略性先导科技专项 (XDA24030103).

第一作者简介: 范可馨 (1998-), 女, 硕士研究生, 研究方向为玉米遗传育种. E-mail: fankexin21@mailsucas.ac.cn.

通信作者: 敖曼 (1982-), 女, 高级工程师, 研究方向为玉米遗传育种. E-mail: aoman@iga.ac.cn.

0 引言

腋生分生组织 (axillary meristem, AM) 是种子植物独有的组织, 由叶片原基腋部在营养和生殖发育过程形成的干细胞群发育而成。AM 构成的次要生长轴与茎尖分生组织和根尖分生组织构成的主要生长轴^[1], 共同决定了植物的形态结构。AM 的发育潜能赋予了高等植物形态的可塑性和多样性^[2]。在营养生长过程中, AM 可以形成叶片和枝干, 使植物可以进行胚后发育形成新的分支。分支构成的横向生长模式有助于植物应对环境变化, 并获取更多的资源, 例如光照、水分等。同时, AM 也可以形成某些植物特有的组织结构, 如柑橘的枝刺、草莓的匍匐茎等, 为植物提供额外的保护或更强大的生长能力^[3]。AM 在作物生殖生长过程中的作用同样重要, 它们能产生花序, 进行植物的有性繁殖, AM 的发育决定了开花时间以及花的大小和数量。调控 AM 的主要内源性因素是顶端优势, 即茎尖分生组织 (shoot apical meristem, SAM) 对 AM 施加的抑制作用^[4]。顶端优势强度的变化对植物形态有很大影响, 水稻、小麦等分蘖植物顶端优势最弱, 没有主茎, 完全由基部 AM 形成的可育分支构成; 玉米的祖先大刍草同样是分蘖植物, 但现代玉米在驯化过程中形成了顶端优势显著的植株结构, 很少有分支。玉米属于雌雄同株植物, 有两种单性花序。茎尖分生组织形成的顶生雄性花序 (称为雄穗) 位于植株顶端; AM 形成雌性花序 (称为雌穗), 位于一片或多片叶片的叶腋处^[5]。玉米 AM 的发育过程分为形成和生长两个阶段, 具有独特的发育模式以及复杂的调控网络。深入研究玉米 AM, 不仅能更好地理解玉米雌穗的形成与发育, 而且对于理解植物的形态建成和再生能力具有重要意义。本文综述了玉米 AM 的形态建成、发育模式、活性维持和发育调控方面的研究进展, 并讨论了玉米 AM 的研究不足以及玉米作为 AM 研究模式植物的可能性。

1 玉米腋生分生组织的形态建成

玉米、水稻、小麦、高粱等禾本科粮食作物的茎多直立, 一般分为节和节间两部分, 节间有叶片互生, AM 生长在叶腋处^[6]。AM 通过影响分蘖数、穗数和穗分支复杂性等因素而显著影响禾本科作物形态结构及其产量^[7]。其中, 玉米的腋生分生组织具有其独特的发育模式, 主要表现为在营养生长期不产生分蘖, 在生殖生长期发育为生殖器官。

1.1 营养生长时期的腋生分生组织的形态建成

大刍草 (*Zea mays* ssp. *parviglumis*) 是玉米的祖先之一^[8]。大刍草与现代玉米的一大差异是分蘖, 分蘖是禾本科特有的生长方式, 指其在地下或近地面茎节上的 AM 在营养生长期产生的分支, 部分分蘖可以发育为可育分支, 产生花序。大刍草通常高度分蘖, 其基部节间的 AM 会产生大量分支, 这些分支的顶端生长有一个雄花序, 次生分支位置生长有一个雌花序。但玉米在长期的驯化种植过程中形成了几乎无分蘖的植物结构。现代玉米与大刍草之间广泛的表型差异可归因于 5 个主要效应 QTL, 其中的 *TEOSINTE BRANCHED1(TB1)* 调控营养生长时期的 AM 生长。*tb1* 为隐性突变体, 其顶端优势被削弱, 表现出类似大刍草的高度分蘖, 次生分支更长, 分蘖顶端长有雄穗。*TB1* 基因在生长受抑制的 AM、雌穗原基和雄蕊中均有表达, 具有生长抑制作用, 并且在玉米中的表达水平高于大刍草。进一步研究表明, *TB1* 属于转录调控因子 TCP 家族, 能够调节细胞分裂和生长。由于 *TB1* 基因的作用, 目前广泛应用的玉米品种不产生分蘖, 但部分青贮饲用玉米品种依然保留了分蘖性状。分蘖型品种能够产生多个果穗, 这种结构的果穗脱水速率较低, 从而使其更加适合作为青贮饲料进行收获与储存^[9]。

1.2 生殖生长时期的腋生分生组织的形态建成

除在营养生长期产生分蘖外, 玉米的 AM 还在生殖生长期产生雌穗。目前广泛应用的栽培玉米品种具有两种单性花序, 这两种单性花序在发育初期是两性的, 随后的发育过程中雄穗的雌蕊原基和雌雄的雄蕊原基发生退化, 最终形成了成熟的雄穗和雌穗。

雄穗的发育开始于玉米从营养生长期转变为生殖生长期后, 在内源和外源信号的作用下, SAM

转化为花序分生组织 (inflorescence meristem, IM), 然后 IM 分化形成分支分生组织 (branch meristem, BM)、小穗对分生组织 (spikelet pair meristem, SPM)、小穗分生组织 (spikelet meristem, SM)、小花分生组织 (floral meristem, FM), 以严格有组织的方式发育形成雄穗, 生长在主茎的顶端^[10]。

雌穗在发育过程中不产生 BM (如图 1), 排列整齐的雌花直接生长在中心圆锥形的轴上^[11]。因此, 在 AM 转化为 IM 后, 形成的 SPM 数量是雌穗小穗数量或单穗籽粒数的主要影响因素^[12-13]。除单穗粒数外, 玉米的每株穗数也是影响其产量的重要因素。玉米在营养生长过程中, SAM 产生叶片, 在叶片的叶腋处形成一个 AM。从第二真叶以上至雄穗下方三到六片叶的叶腋处均生长有 AM, 但由于顶端优势、遗传调控、环境条件等多方面的作用^[14-16], 通常只有最上方的一到两个 AM 能够发育为成熟的果穗。位于成熟果穗下方的 AM 虽然有一定的发育程度, 但其生长受到抑制, 最终不会发育为成熟的果穗。这种发育模式有助于最上方雌穗获得足够的养分, 最上方雌穗所需养分得到满足后, 多余营养物质便会转移到其下方雌穗。生产过程中的环境因素, 如施肥方法不当、氮磷钾比例失调、病虫害、种植密度过大等, 均可能导致第一雌穗的发育受阻, 从而丧失其穗位优势, 此时下方的 AM 会开始快速生长^[17]。多个 AM 共同发育的情况下玉米会发育出多个果穗, 但由于营养竞争, 果穗往往体积小, 单穗粒数少, 最终导致减产^[18]。

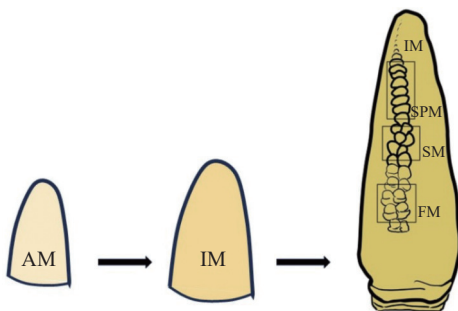


图 1 玉米雌穗发育过程

Fig. 1 Development of maize female ear

玉米 AM 发育受阻的情况下还会出现空秆, 即玉米植株不结雌穗或雌穗无成熟籽粒的现象。AM 形成、激活和生长等多个阶段的发育异常均会导致玉米空秆。空秆的形成原因受遗传和环境两方面的共同影响。目前研究人员已经发现了多个空秆突变体的关键调控基因, 解析了多种调控途径^[12]。除遗传因素外, 环境也是空秆形成的重要决定因素。无遗传缺陷的玉米植株在病虫害危害、洪涝、授粉期高温等不利环境条件下也会形成空秆^[19]。深入探究并全面解析 AM 发育过程中的调控网络, 包括 AM 的发育模式、遗传调控路径以及 AM 对环境因素的响应, 可以解决 AM 发育异常产生的生产问题, 为生产管理和抗逆玉米品种选育提供指导。

2 玉米腋生分生组织的发育模式与活性维持

玉米腋生分生组织的发育受到多种内源因素的影响, 在过去的几十年里, 研究人员在基因表达调控、激素水平以及信号转导途径等方面获得了显著成果^[20-24]。玉米 AM 的形成和发育受复杂的遗传网络调控, 包括大量基因介导的调控转录和信号传导^[2]。研究表明, 尽管玉米和其他禾本科作物具有不同的植物形态结构^[7], 但是生殖发育的过程在一定程度上是保守的^[23]。

2.1 腋生分生组织的发育模式

AM 起源一直是个具有争议的问题, 目前基于细胞形态学研究, 研究人员提出两种不同的 AM 起源模型。一种是“从头诱导”模型, 该模型认为 AM 是从发育后期的部分或完全分化的细胞中被诱导出来的。茎、叶和根等成熟组织以及愈伤组织中能够产生不定芽, 研究人员推断同样具有干细胞活性的 AM 也能够从成熟组织诱导产生, 并且已经有研究表明叶原基表层组织有能力形成 AM^[25]。另外一种“分离分生组

织”模型，该模型认为一些未分化的多能干细胞从初级顶端分生组织中分离出来并保存在叶腋中，这些细胞发育为AM。组织学分析发现拟南芥和番茄叶原基近轴侧的细胞未分化，应用活细胞成像技术也证实AM来源于SAM^[26]，这些研究结果都为分离分生组织理论提供了支撑。

玉米AM的发育属于“分离分生组织”模型。在叶片分化生长初期，叶腋位置形成具有干细胞活性的AM^[27]。AM生长膨大形成腋芽后，靠近茎秆侧的细胞会经历程序性死亡，形成腋芽近轴侧边界，因此茎秆贴近AM处会形成凹陷。从第二真叶以上至顶端倒数第三至六叶以下的各叶腋内都有AM形成的腋芽，叶数多的品种腋芽的数量也更多。玉米的腋芽从下至上随茎秆的生长逐渐分化形成，但上部腋芽的分化生长速度更快，并且由于顶端优势，下部腋芽的生长几乎停滞，最终只有最顶端的一到两个腋芽能够发育为成熟果穗^[28-29]。

2.2 腋生分生组织的活性维持

玉米的营养生长时期，AM在叶腋处保持休眠或缓慢生长状态。AM需要在营养生长以及之后的生长中维持其干细胞活性。干细胞相邻的细胞形成了干细胞微环境，通过分泌特定的信号分子以及多种植物激素的浓度梯度和空间分布来维持干细胞的未分化状态。其中，最为重要的 *CLAVATA (CLV)* 和 *WUSCHEL (WUS)* 之间高度保守的负反馈信号调控途径^[30-31]。

CLV-WUS 调控通路的成分在不同的植物物种中是保守的（图2）。WUS 编码一种同源结构域转录因子 (TF)，促进干细胞增殖并抑制其分化。系统发育分析发现，*ZmWUS1* 和 *ZmWUS2* 是玉米的 WUS 同源基因。*ZmWUS* 显性突变体的花序在分生组织形成和维持方面存在缺陷，表明 *ZmWUS1* 在玉米分生组织大小调节中起着重要作用^[32]。*ZmCLE7*、*ZmCLE14* 和 *ZmFON2-LIKE CLE PROTEIN1 (ZmFCPI)* 是拟南芥 *CLV3* 的同源基因，而 *FASCIATED EAR2 (FEA2)* 和 *FASCIATED EAR3 (FEA3)* 是拟南芥 *CLV2* 的同源基因^[33-34]。*FEA2* 通过 *ZmCRN* 和玉米异源三聚体 G 蛋白 COMPACT PLANT2 (CT2) 的 α 亚基传递 *ZmFCPI* 和 *ZmCLE7* 的信号。进一步的研究表明，G 蛋白 β 亚基控制玉米分生组织的大小，并在花序发育过程中与 CT2 蛋白共同发挥作用。*FEA3* 能够传递 *ZmFCPI* 信号，但遗传分析表明，*FEA3* 与 *ZmCRN* 和 *CT2* 在不同的途径上起作用。*THICK TASSEL DWARF1 (TD1)* 是 *CLV1* 的同源基因。*td1* 突变体表现出小穗数量的增加，但 *td1:fea2* 双突变体与单突变体相比表现出协同表型，表明 *TD1* 和 *FEA2* 在不同的途径上起作用。

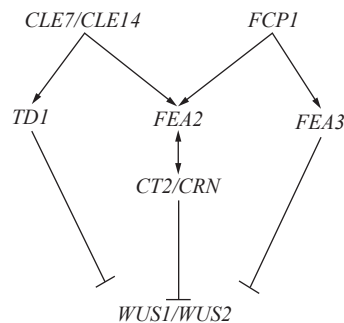


图2 玉米腋生分生组织活性维持调控关键基因

Fig. 2 Maintenance and regulation of key genes in axillary meristem activity of maize

3 腋生分生组织的发育调控

3.1 植物激素对腋生分生组织发育调控的影响

AM的分化生长受到多种植物激素的调控^[35-37]，包括生长素 (indole-3-acetic acid, IAA)、赤霉素 (gibberellin, GA)、细胞分裂素 (cytokinin, CTK)、脱落酸 (abscisic acid, ABA)、独脚金内酯 (strigolactone, SL)、乙烯 (ethylene, ETH) 和水杨酸 (salicylic acid, SA) 等。其中 IAA、CTK 和 SL 是作用显著的 3 种激素，IAA 和 SL 抑制侧芽生长，CTK 则促进侧芽生长。玉米最上部 AM 发育速度

快, 对下方各节间的 AM 具有不同程度的抑制作用, 经测量最上部 AM 保持有较高的 IAA/ABA 和 GA/ABA 值。研究发现, 虽然多种植物激素的浓度变化都参与了 AM 发育的调控, 但最主要的影响因素还是 IAA 介导的顶端抑制作用。生长素 (吲哚-3-乙酸) 是植物新器官的形成和生长所必需的植物激素, AM 和侧向器官的起始均受到 IAA 控制^[38]。参与 IAA 生物合成、运输及其在生殖分支系统中的作用的基因在被子植物中是保守的^[2,39]。

拟南芥 *YUCCA* (*YUC*) 和 *TRYPTOPHAN AMINOTRANSFERASE 1* (*TAA1*) 是色氨酸依赖性 IAA 生物合成的两个关键基因。在玉米中, 他们的同源基因分别是 *SPARSE INFLORESCENCE1* (*SPI1*) 和 *VANISHING TASSEL2* (*VT2*)^[40], 如图 3 所示。*spi1* 突变体在营养生长和生殖生长过程中, AM 和侧生器官的起始均存在缺陷。定位克隆表明, *SPI1* 编码的黄素单加氧酶是色氨酸依赖性植物 IAA 合成途径中的限速酶, 参与植物多种组织中的 IAA 局部合成。和 *SPI1* 类似, *VT2*^[41] 编码一种色氨酸转氨酶, 在色氨酸依赖的 IAA 生物合成途径中将色氨酸转化为吲哚-3-丙酮酸, *vt2* 突变体的表型与 *spi1* 突变体相近, 表现为雌穗长度和直径减小, 籽粒数减少, SPM 起始缺失, 只在顶部少量发生, 但前者的表型更严重, 且雌穗的近轴侧常出现无籽粒的斑块。

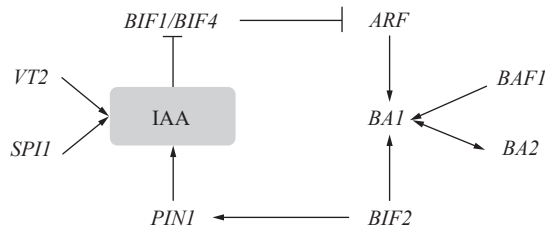


图 3 玉米腋生分生组织发育 IAA 调控途径

Fig. 3 IAA regulation pathway in axillary meristem development of maize

IAA 的不均匀分布是 AM 发育的关键调控因素^[42]。*PIN* 蛋白作为转运载体, 介导 IAA 的极性运输, 从而形成 IAA 的梯度分布。这种 IAA 梯度不仅影响了基因的表达方式, 还进一步决定了植物器官形态的发展模式^[43]。IAA 转运载体 *PIN1* 家族基因包括玉米中的膜定位蛋白 *ZmPIN1a* 和 *ZmPIN1b*^[44]。玉米 *BARREN INFLORESCENCE2* (*BIF2*)^[45] 基因编码一种丝氨酸/苏氨酸激酶, 可磷酸化 *ZmPIN1a* 改变其在膜上的排布模式。研究发现, 在营养发育和生殖发育过程中, *ZmPIN1a* 和 *BIF2* 的表达域在所有 AM 中基本一致^[23], 表明两者在 IAA 转运过程中协同发挥作用。*BARREN INFLORESCENCE1* (*BIF1*) 和 *BARREN INFLORESCENCE4* (*BIF4*)^[20] 编码玉米 Aux/IAA 酶。IAA 极性转运至分生组织外周区域后, 被 *BIF1* 和 *BIF4* 降解, 同时激活 ARF (auxin RESPONSE FACTOR) 转录因子的表达^[46], 促进 *BARE STALK1* (*BA1*) 基因转录。*BA1* 编码调控 AM 启动所需的 bHLH 转录因子, *ba1* 突变体没有 AM^[22]。*BARE STALK FASTIGIATE1* (*BAF1*) 编码一个具有 AT 结构的转录因子, 该转录因子可转录调控 *BA1* 的表达^[21]。*BARE STALK2* (*BA2*) 编码一种与 *BA1* 异二聚并在细胞核中共定位的蛋白^[47]。

综合上述信息, IAA 的生物合成和信号通路在 AM 的形成及发育过程中起着核心作用。然而, 在 *BA1*、*BA2*、*BAF1* 和 *BIF4* 的双突变体实验中, 多基因突变体比单基因突变体发育缺陷更严重, 且在 *ba1* 突变体中, *BIF4* 和生长素生物合成基因 *SPI1* 的表达没有变化。研究结果表明, 在玉米 AM 的发育过程中可能存在不止一条调控途径, 调控 AM 形成及发育的分子机制有待进一步研究^[10]。

3.2 营养元素对腋生分生组织发育调控的影响

植物的发育涉及遗传和环境因素, 是一个持续而复杂的相互作用过程。在这一过程中, 营养物质的作用尤为重要。营养元素在植物体内扮演着多种角色, 如调节电化学平衡、作为酶的辅助因子或构成植物结构。大量研究表明, 在玉米 AM 的发育过程中, 磷、钾、镁、硼等多种营养元素通过参与不同的生化和生理过程, 共同影响 AM 的发育, 从而影响植物的发育和产量。

氮素缺乏可能导致玉米果穗尖端籽粒败育和果穗长度缩短^[48]。研究表明,氮素缺乏时玉米的氯化物和可溶性糖浓度总体降低,IAA、GA和CTK浓度增加,衰老相关基因 *ATA15* 的上调,表明玉米 AM 在氮素限制可能发生过早衰老,发育提前终止。在低磷胁迫条件下,玉米 *PHR1* 顺式元件调控大量低磷酸盐应答基因,从而调控氨基酸转运代谢途径。氨基酸转运受阻导致 AM 无法正常形成 SPM,最终表现为雌穗籽粒稀疏^[49]。硼在植物的生殖生长时期也发挥重要作用,对比营养生长时玉米在生殖生长时期需要更多的硼;缺硼条件下,花序形成、花粉发育和萌发、花粉管生长等多个生殖发育过程均受到影响^[50]; *TASSEL LESS 1 (TSL1)* 基因编码硼通道蛋白 *ZmNIP31*^[51], *tls1* 突变体中 *ZmNIP31* 蛋白的缺失,导致突变体 AM 发育起始异常,雌穗几乎不发育; *ROTTEN EAR (RTE)* 编码一个膜定位的硼外排转运蛋白^[52], *rte* 突变体的 AM 在激活后无法维持生长状态,因此雌穗体积减小,尖端萎缩呈棕褐色, *tls1* 突变体和 *rte* 突变体的雌穗发育缺陷均可通过外源补充硼来有效改善。此外,多个硼元素相关的突变体部分表现为多穗^[53],即同一穗位有多个穗发育,或者同一植株上发育的穗明显多于野生型。研究人员推测硼元素缺乏可能影响了 IAA 浓度梯度的建立,致使顶端优势丢失、多个 AM 同时发育。深入探究营养元素在植物生殖过程中的作用,对于农业生产至关重要。研究人员可以通过开发更有效的施肥策略,避免 AM 发育过程中出现营养元素缺乏导致的发育不良,或营养元素过多造成的毒害作用。

4 结 语

AM 的发育模式决定了植物独特的分支结构,同时影响了作物的产量及其生产方式。玉米果穗由节间 AM 发育而来。目前,研究人员已经揭示了部分关于 AM 发育调控的分子调控机制,解析了植物激素、微量元素和基因之间的相互关系。然而,分生组织的发育是具有强烈的时间特异性与空间特异性的。当前针对玉米腋生分生组织的研究受限于检测的精度,无法实现对调控关键基因表达的精细追踪。同时大部分研究忽视了下层未发育的 AM 以及玉米各节间 AM 的发育关系,因此探讨上层 AM 对其下层 AM 的抑制作用、光合产物及激素运输、各穗位果穗的干物质分配和转录信号调控等 AM 发育调控机制是未来的重点研究方向。通过筛选优良性状并结合 CRISPR/Cas9 等高效技术,研究人员正致力于优化玉米的整体结构,增加发育中 AM 的数量以提高产量,或者减少未成熟 AM 的数量以减少养分的不必要消耗,从而促进最上方果穗的充分发育,选育高产玉米品种。

此外,玉米是研究 AM 发育模式的理想模型。AM 的研究涉及到植物的干细胞维持和调节、植物形态的建立等方面^[54]。相较于拟南芥等植物,玉米 AM 数量多,形态一致,但发育过程存在差异。在玉米生殖生长过程中,上层的 AM 处于发育状态,而下层的 AM 则处于休眠状态,二者之间存在直接的相互影响且贯穿了玉米的整体生长过程,这为 AM 的研究提供了丰富的可能性。探究腋生分生组织对外部环境因素和内源植物激素的响应、揭示其生长调控的机制,有助于选育高产高抗品种,改进农作物生长管理技术,进而提高产量和品质。

参考文献 (References):

- [1] WENZL C, LOHMANN J U. 3D imaging reveals apical stem cell responses to ambient temperature[J]. *Cells and Development*, 2023, 175: 203850.
- [2] DU Y F, WU B, XING Y Z, et al. Conservation and divergence: regulatory networks underlying reproductive branching in rice and maize[J]. *Journal of Advanced Research*, 2022, 41: 179-190.
- [3] ZHANG F, ROSSIGNOL P, HUANG T B, et al. Reprogramming of stem cell activity to convert thorns into branches[J]. *Current Biology:CB*, 2020, 30(15): 2951-2961.e5.
- [4] ANDRÉS J, KOSKELA E. Axillary bud fate shapes plant architecture in horticultural crops[J]. *Horticulturae*, 2022, 8(2): 130.
- [5] WANG Y, JIAO Y L. Axillary meristem initiation—a way to branch out[J]. *Current Opinion in Plant Biology*, 2018, 41: 61-66.
- [6] KAUFMANN K, PAJORO A, ANGENENT G C. Regulation of transcription in plants: mechanisms controlling developmental switches[J]. *Nature Reviews Genetics*, 2010, 11(12): 830-842.

- [7] TANAKA W, OHMORI Y, USHIJIMA T, et al. Axillary meristem formation in rice requires the *WUSCHEL* ortholog *TILLERS ABSENT1* [J]. *The Plant Cell*, 2015, 27(4): 1173–1184.
- [8] YANG N, WANG Y B, LIU X G, et al. Two teosintes made modern maize [J]. *Science*, 2023, 382(6674): eadg8940.
- [9] HUBBARD L, MCSTEEN P, DOEBLEY J, et al. Expression patterns and mutant phenotype of teosinte branched1 correlate with growth suppression in maize and teosinte [J]. *Genetics*, 2002, 162(4): 1927–1935.
- [10] WANG Y B, BAO J X, WEI X, et al. Genetic structure and molecular mechanisms underlying the formation of tassel, anther, and pollen in the male inflorescence of maize (*Zea mays* L.) [J]. *Cells*, 2022, 11(11): 1753.
- [11] HU X J, WANG H W, DIAO X Z, et al. Transcriptome profiling and comparison of maize ear heterosis during the spikelet and floret differentiation stages [J]. *BMC Genomics*, 2016, 17(1): 959.
- [12] LI Q L, LIU N, WU C L. Novel insights into maize (*Zea mays*) development and organogenesis for agricultural optimization [J]. *Planta*, 2023, 257(5): 94.
- [13] 殷芳冰, 王成, 龙艳, 等. 玉米雌穗性状遗传分析与形成机制 [J]. 中国生物工程杂志, 2021, 41(12): 30–46.
YIN F B, WANG C, LONG Y, et al. Progress on dissecting genetic architecture and formation mechanism of maize ear traits [J]. *China Biotechnology*, 2021, 41(12): 30–46.
- [14] DU K, ZHAO W Q, ZHOU Z G, et al. Hormonal changes play important roles in the key period of superior and inferior earshoot differentiation in maize [J]. *Journal of Integrative Agriculture*, 2021, 20(12): 3143–3155.
- [15] 范吴蔚. 独脚金内酯对烟草腋芽休眠及侧枝生长的影响与转录组研究 [D]. 贵阳: 贵州大学, 2021.
FAN W (W/Y). Effects of strigolactone on Dormancy and Lateral Branch Growth of Tobacco Axillary Buds and Transcriptome Study [D]. Guiyang: Guizhou University, 2021.
- [16] 裴河欢, 万凌云, 潘丽梅, 等. 植物激素调控腋生分生组织发育的研究进展 [J]. 广西科学, 2021, 28(5): 482–490.
PEI H H, WAN L Y, PAN L M, et al. Research progress of plant hormones regulating axillary meristems development [J]. *Guangxi Sciences*, 2021, 28(5): 482–490.
- [17] 陈国斌, 李琰聪, 谢志坚, 等. 玉米多穗现象成因分析与应对 [J]. 大麦与谷类科学, 2022, 39(1): 50–53.
CHEN G B, LI Y C, XIE Z J, et al. Analysis of the factors contributing to prolificacy in maize [J]. *Barley and Cereal Sciences*, 2022, 39(1): 50–53.
- [18] 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 maize multi-ear [J]. *Modern Agricultural Science and Technology*, 2018(4): 63+65.
- [19] 王燕. 玉米空秆、倒伏的原因及防治途径 [J]. 现代农业, 2020(2): 71.
WANG Y. Causes and control methods of empty stalk and lodging of corn [J]. *Modern Agriculture*, 2020(2): 71.
- [20] GALLI M, LIU Q J, MOSS B L, et al. Auxin signaling modules regulate maize inflorescence architecture [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2015, 112(43): 13372–13377.
- [21] GALLAVOTTI A, MALCOMBER S, GAINES C, et al. BARREN STALK FASTIGIATE1 is an AT-hook protein required for the formation of maize ears [J]. *The Plant Cell*, 2011, 23(5): 1756–1771.
- [22] GALLAVOTTI A, ZHAO Q, KYOZUKA J, et al. The role of barren stalk1 in the architecture of maize [J]. *Nature*, 2004, 432(7017): 630–635.
- [23] SKIRPAN A, CULLER A H, GALLAVOTTI A, et al. BARREN INFLORESCENCE2 interaction with ZmPIN1a suggests a role in auxin transport during maize inflorescence development [J]. *Plant and Cell Physiology*, 2009, 50(3): 652–657.
- [24] 刘婷, 王天浩, 淳雁, 等. 表观遗传调控植物分枝/分蘖研究进展 [J]. 植物学报, 2022, 57(4): 532–548.
LIU T, WANG T H, CHUN Y, et al. Research progresses on epigenetic regulation of plant branching/tillering [J]. *Chinese Bulletin of Botany*, 2022, 57(4): 532–548.
- [25] BURIAN A, DE REUILLE P B, KUHLEMEIER C. Patterns of stem cell divisions contribute to plant longevity [J]. *Current Biology:CB*, 2016, 26(11): 1385–1394.
- [26] LONG J, BARTON M K. Initiation of axillary and floral meristems in *Arabidopsis* [J]. *Developmental Biology*, 2000, 218(2): 341–353.
- [27] RICHARDSON A E, HAKE S. Drawing a line: grasses and boundaries [J]. *Plants*, 2018, 8(1): 4.
- [28] MIRANSARI M, SMITH D. Plant hormones and seed germination [J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2014, 99: 110–121.
- [29] ZHAO Y D. Essential roles of local auxin biosynthesis in plant development and in adaptation to environmental changes [J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2018, 69: 417–435.
- [30] DING C Q, YOU J, CHEN L, et al. Nitrogen fertilizer increases spikelet number per panicle by enhancing cytokinin synthesis in rice [J]. *Plant Cell Reports*, 2014, 33(2): 363–371.
- [31] ACKERMAN-LAVERT M, FRIDMAN Y, MATOSEVICH R, et al. Auxin requirements for a meristematic state in roots depend on a dual brassinosteroid function [J]. *Current Biology*, 2021, 31(20): 4462–4472.

- [32] CHEN Z L, LI W, GAINES C, et al. Structural variation at the maize WUSCHEL1 locus alters stem cell organization in inflorescences[J]. *Nature Communications*, 2021, 12(1): 2378.
- [33] JE B I, GRUEL J, LEE Y K, et al. Signaling from maize organ primordia via FASCIATED EAR3 regulates stem cell proliferation and yield traits[J]. *Nature Genetics*, 2016, 48(7): 785–791.
- [34] TAGUCHI-SHIOBARA F, YUAN Z, HAKE S, et al. The fasciated ear2 gene encodes a leucine-rich repeat receptor-like protein that regulates shoot meristem proliferation in maize[J]. *Genes and Development*, 2001, 15(20): 2755–2766.
- [35] THOMPSON B. Genetic and hormonal regulation of maize inflorescence development [M]//The Molecular Genetics of Floral Transition and Flower Development. Amsterdam: Elsevier, 2014: 263–296.
- [36] FANG S, GAO K, HU W, et al. Chemical priming of seed alters cotton floral bud differentiation by inducing changes in hormones, metabolites and gene expression[J]. *Plant Physiology and Biochemistry:PPB*, 2018, 130: 633–640.
- [37] GRIENEISEN V A, XU J, MARÉE A F M, et al. Auxin transport is sufficient to generate a maximum and gradient guiding root growth[J]. *Nature*, 2007, 449(7165): 1008–1013.
- [38] DELKER C, RASCHKE A, QUINT M. Auxin dynamics: the dazzling complexity of a small molecule's message[J]. *Planta*, 2008, 227(5): 929–941.
- [39] GALLAVOTTI A, YANG Y, SCHMIDT R J, et al. The Relationship between auxin transport and maize branching[J]. *Plant Physiology*, 2008, 147(4): 1913–1923.
- [40] 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 of the United States of America*, 2008, 105(39): 15196–15201.
- [41] PHILLIPS K A, SKIRPAN A L, LIU X, et al. Vanishing tassel2 encodes a grass-specific tryptophan aminotransferase required for vegetative and reproductive development in maize[J]. *The Plant Cell*, 2011, 23(2): 550–566.
- [42] STOMA S, LUCAS M, CHOPARD J, et al. Flux-based transport enhancement as a plausible unifying mechanism for auxin transport in meristem development[J]. *PLoS Computational Biology*, 2008, 4(10): e1000207.
- [43] CARRARO N, FORESTAN C, CANOVA S, et al. *ZmPIN1a* and *ZmPIN1b* encode two novel putative candidates for polar auxin transport and plant architecture determination of maize[J]. *Plant Physiology*, 2006, 142(1): 254–264.
- [44] FORESTAN C, MEDA S, VAROTTO S. ZmPIN1-mediated auxin transport is related to cellular differentiation during maize embryogenesis and endosperm development[J]. *Plant Physiology*, 2010, 152(3): 1373–1390.
- [45] MCSTEEN P, HAKE S. Barren inflorescence2 regulates axillary meristem development in the maize inflorescence[J]. *Development*, 2001, 128(15): 2881–2891.
- [46] BARAZESH S, MCSTEEN P. Barren inflorescence1 functions in organogenesis during vegetative and inflorescence development in maize[J]. *Genetics*, 2008, 179(1): 389–401.
- [47] YAO H, SKIRPAN A, WARDELL B, et al. The barren stalk2 gene is required for axillary meristem development in maize[J]. *Molecular Plant*, 2019, 12(3): 374–389.
- [48] YU J J, HAN J N, WANG R F, et al. Down-regulation of nitrogen/carbon metabolism coupled with coordinative hormone modulation contributes to developmental inhibition of the maize ear under nitrogen limitation[J]. *Planta*, 2016, 244(1): 111–124.
- [49] WANG R F, ZHONG Y T, LIU X T, et al. Cis-regulation of the amino acid transporter genes *ZmAAP2* and *ZmLHT1* by *ZmPHR1* transcription factors in maize ear under phosphate limitation[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2021, 72(10): 3846–3863.
- [50] MATTHES M S, DARNELL Z, BEST N B, et al. Defects in meristem maintenance, cell division, and cytokinin signaling are early responses in the boron deficient maize mutant tassel-less1[J]. *Physiologia Plantarum*, 2022, 174(2): e13670.
- [51] LEONARD A, HOLLOWAY B, GUO M, et al. Tassel-less1 encodes a boron channel protein required for inflorescence development in maize[J]. *Plant and Cell Physiology*, 2014, 55(6): 1044–1054.
- [52] CHATTERJEE M, TABI Z, GALLI M, et al. The boron efflux transporter ROTTEN EAR is required for maize inflorescence development and fertility[J]. *The Plant Cell*, 2014, 26(7): 2962–2977.
- [53] HOUSH A B, MATTHES M S, GERHEART A, et al. Assessment of a ¹⁸F-phenylboronic acid radiotracer for imaging boron in maize[J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2020, 21(3): 976.
- [54] GE Y H, GAO Y, JIAO Y L, et al. A conserved module in the formation of moss midribs and seed plant axillary meristems[J]. *Science Advances*, 2022, 8(46): eadd7275.