

# 基于不同倍性谷子主茎形态建成的相关内源激素调控差异分析

王晓宇<sup>1,2,3</sup> 王根全<sup>1,\*</sup> 王节之<sup>1</sup> 郝晓芬<sup>1</sup> 杨慧卿<sup>1</sup>  
刘鑫<sup>1</sup> 郑帅超<sup>2</sup> 王瑞<sup>1</sup>

(<sup>1</sup>山西省农业科学院谷子研究所/国家谷子改良中心长治分中心,山西 长治 046011; <sup>2</sup>中国农业科学院棉花研究所/棉花生物学国家重点实验室,河南 安阳 455000; <sup>3</sup>华中农业大学生物技术学院,湖北 武汉 430070)

**摘要:**为揭示谷子相关内源激素对主茎形态发生及株型构建的影响,以晋谷 21 号(DJG21)及其同源四倍体诱变株(TJG21)为试验材料,采用高效液相色谱-质谱(HPLC-MS)联用技术,研究拔节期不同倍性谷子主茎内源激素 IAA、GAs、ABA、SA、JA 的动态差异及其对主茎形态建成的影响。结果表明,DJG21 和 TJG21 成株主茎节间数相同,均为 15。DJG21 和 TJG21 分别在播后 67 和 75 d 拔节完成。拔节前期 TJG21 主茎增长较 DJG21 快,后期二者无显著差异。DJG21 染色体经诱变加倍后,TJG21 主茎的 ABA、JA、SA 含量明显增加。TJG21 主茎拔节与节间增长滞后与其 ABA 含量增高及 (IAA+GAs)/ABA 值降低密切相关。TJG21 主茎 SA 及 JA 含量整体大于 DJG21,前期 JA 含量增加更为明显,后期 SA 含量增加更为明显。DJG21 和 TJG21 拔节期主茎内源激素含量及调控的差异造成不同倍性谷子生长发育进程的不同,是由遗传及环境因素双重影响下的形态发生过程。本研究结果不仅为人为构建激素平衡以调控谷子生长发育提供了一定的理论依据,也为不同倍性谷子拔节期转录组分析及相关基因发掘奠定了基础。

**关键词:**晋谷 21 号(DJG21); 晋谷 21 号同源四倍体(TJG21); 内源激素; 形态建成

DOI:10.11869/j.issn.100-8551.2019.07.1273

植物内源激素是植物自身合成的痕量生长调节分子的总称,器官发生、形态建成、向性反应、顶端优势及组织分化等都受到激素调控<sup>[1-2]</sup>。同一激素可以调控多个发育过程,而同一特定发育过程需要多种不同激素协同作用<sup>[3]</sup>。除生长素(auxin, IAA)、细胞分裂素(cytokinin, CTK)、赤霉素(ent-gibberellane, GAs)、脱落酸(abscisic acid, ABA)及乙烯(ethylene, ETH)五大经典内源激素外,还包含油菜素内酯(brassinolide, BR)、茉莉酸(jasmonic acid, JA)、水杨酸(salicylic acid, SA)、多胺(polyamine, PAs)、植物多肽(plant polypeptide)、玉米赤霉烯酮(zearalenone)、寡糖素(oligosaccharin)及三十烷醇(triacontanol, TRIA)等,其中,IAA、CTK、GAs、ABA、

ETH、SA 及 JA 在调控植物生长发育过程中起主导作用<sup>[4]</sup>。

研究表明,IAA 可通过诱导 RNA 和蛋白质合成促进细胞分裂和伸长<sup>[5-8]</sup>。GAs 是一类双萜化合物,目前已鉴定出 136 种,其中,常见的具有较强生理活性的包含 GA<sub>1</sub>、GA<sub>3</sub>、GA<sub>4</sub>、GA<sub>7</sub> 等 19 碳的含内酯结构的 GAs<sup>[9-11]</sup>,参与调控茎的伸长和植株增高<sup>[12-13]</sup>。ABA 是一种具有倍半萜结构的植物激素<sup>[14-16]</sup>,参与胚胎发育、种子休眠与萌发、幼苗生长、根系发育、果实成熟等过程,并对干旱、高盐、低温及病菌等胁迫产生应答<sup>[17-19]</sup>。SA 是小分子酚类物质,可使植物产生系统获得性抗性(systemic acquired resistance, SAR),诱导病程相关基因的表达,增强植物抗性。

收稿日期:2018-09-25 接受日期:2018-12-07

基金项目:山西省农业科学院农业科技成果转化和示范推广项目(2018CGZH-26),山西省农业科学院生物育种工程项目(17yzgc025),国家现代农业产业技术体系建设专项(CARS-06-13.5-A23),山西省农业科学院重点攻关(YGG1644)

作者简介:王晓宇,男,副研究员,主要从事谷子种质创新与利用及棉花分子育种研究。E-mail: wangxiaoyu67@126.com

\* 通讯作者:王根全,男,副研究员,主要从事谷子新品种选育及配套栽培技术研究。E-mail:493425356@qq.com

JA 是一类脂肪酸衍生物,可受死体营养型病原菌及昆虫激发而产生系统抗性(induced systemic resistance, ISR)<sup>[19]</sup>。

多倍体化是植物进化中的一种普遍现象。据统计,开花植物中多倍体化发生比例大于 70%<sup>[20]</sup>,每种植物在进化史上都经历过多倍体化的循环<sup>[21]</sup>。伴随着多倍体化,植物在基因组和基因表达上也会发生变化,导致多倍体株植物出现生理代谢、细胞结构差异及表型的变异<sup>[22]</sup>。

谷子(*Setaria italica*)为禾本科狗尾草属一年生草本植物,二倍体( $2n=2X=18$ )谷子为自花授粉作物<sup>[23]</sup>。在组培条件下,对晋谷 21 号(DJG21)进行多倍体诱导成功获得了同源四倍体诱变株(TJG21),细胞学鉴定  $2n=4X=36$ ,表型数据统计表明,变异株系在育性、主茎形态建成等方面与二倍体均存在明显差异,植物主茎内源激素的种类、含量水平及平衡关系都直接影响其形态发生<sup>[24]</sup>。为揭示相关内源激素对主茎形态建成的影响,本试验采用高效液相色谱-质谱(high performance liquid chromatography-mass spectrometry, HPLC-MS)联用技术,研究不同倍性谷子主茎中 IAA、GAs、ABA、JA 及 SA 含量差异以及在其对主茎发育、株型维系等方面的协同调控,以期为开展转录组分析及相关基因发掘奠定一定的理论基础。

## 1 材料与方法

### 1.1 材料

谷子栽培种晋谷 21 号(DJG21)及其同源四倍体诱变株(TJG21)均由山西省农业科学院谷子研究所谷子育种课题组提供。多倍体诱变由该课题组通过组培并采用 500 ppm 秋水仙素溶液处理直径 2 mm 幼苗茎节完成,并经多年加代筛选(图 1)。

### 1.2 方法

1.2.1 田间试验设计与主茎表型数据采集 于 2017 年在山西省农业科学院谷子研究所谷子试验地进行,试验地土壤为粉壤土。0~30 cm 土壤层含有有机质  $15.7 \text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$ 、碱解氮  $50.85 \text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ 、速效磷  $124 \text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ 、速效钾  $74.8 \text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ 。整地前施纯 N  $120 \text{ kg}\cdot\text{hm}^{-2}$ 、 $\text{P}_2\text{O}_5$   $86 \text{ kg}\cdot\text{hm}^{-2}$ 、 $\text{K}_2\text{O}$   $120 \text{ kg}\cdot\text{hm}^{-2}$ ,拔节期结合灌水追施纯 N  $70 \text{ kg}\cdot\text{hm}^{-2}$ 。5 月 20 日播种,两材料各设 5 次重复,共 10 个小区,随机区组排列。小区面积  $10.0 \text{ m}\times 1.32 \text{ m}$ ,行距  $33.0 \text{ cm}$ ,株距  $6.0 \text{ cm}$ 。

谷子主茎表型数据采集于播种后 18、33、40、48、53、59、67、75、82、88 d 进行。每个时间点各小区随机取 5 株,两材料各 25 株,测量节间长度和节间直径,以 25 株均值计。单株株高由各节间长度累加获得,单株主茎直径取各节间直径均值。本试验以单株数据均值描述群体条件下不同倍性谷子株高及主茎直径。测定后整茎取样,液氮速冻后于  $-80^\circ\text{C}$  保存备用。

1.2.2 主茎内源激素水平定量检测 将每株整茎作为测量对象,各样经液氮研磨取 0.5 g 进行检测,加入 0.5 mL 2-丙醇: $\text{H}_2\text{O}$ :浓盐酸=2:1:0.002(v:v:v),样品:溶剂=1:10(mg: $\mu\text{L}$ ), $4^\circ\text{C}$  条件下  $100 \text{ r}\cdot\text{min}^{-1}$  恒温震荡 30 min,加入 1 mL 二氯甲烷,继续  $4^\circ\text{C}$  下震荡 30 min, $4^\circ\text{C}$ 、 $13\,000 \text{ r}\cdot\text{min}^{-1}$  离心 5 min,取下层有机相,氮气吹干,0.1 mL 甲醇复溶。取 50  $\mu\text{L}$  过 C18 柱,流速  $0.25 \text{ mL}\cdot\text{min}^{-1}$ 。

色谱条件:色谱柱,SHISEIDO C18 2.0 mm $\times$ 150 mm 5  $\mu\text{m}$ ;流动相:5 mmol $\cdot\text{L}^{-1}$  乙酸铵、0.1% 甲酸水溶液、乙腈。

质谱条件:离子源,离子喷雾离子化源;离子喷射电压,正离子模式 3 500 V,负离子模式 3 000V;温度, $300^\circ\text{C}$ ;源内气体, $\text{N}_2$ ;喷雾气压,35 PSI。

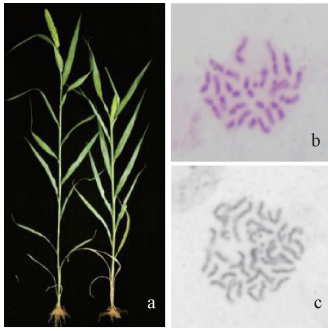
利用 HPLC-MS 联用仪测定 IAA、GAs、ABA、SA、JA、ZT、BR 含量。SHISEIDO SP HPLC-Thermo TSQ Quantum Ultra MS/MS 质谱联用仪、C18 SPE 固相萃取柱均由青岛科创质量检测有限公司提供。

### 1.3 数据分析

利用 SPSS13.0 和 Microsoft Excel 2018 软件进行数据分析。

表 1 高效液相色谱流动相梯度  
Table 1 Mobile phase gradient of high performance liquid chromatography

时间 Time/min	5 mmol $\cdot\text{L}^{-1}$ 乙酸铵, 0.1% 甲酸水溶液(A 相) 5 mmol $\cdot\text{L}^{-1}$ ammonium acetate, 0.1% aqueous solution of orthoformate/%	乙腈(B 相) Acetonitrile/%
0.0	90.0	10.0
0.5	90.0	10.0
1.0	10.0	90.0
6.0	10.0	90.0
8.0	90.0	10.0
10.0	90.0	10.0



注: a: 左为 DJG21, 右为 TJG21; b: DJG21 染色体数 ( $2n=2X=18$ ); c: TJG21 染色体数 ( $2n=4X=36$ )。

Note: a: The left is DJG21, the right is TJG21. b: Chromosomes number of DJG21 ( $2n=2X=18$ ). c: Chromosomes number of TJG21 ( $2n=4X=36$ ).

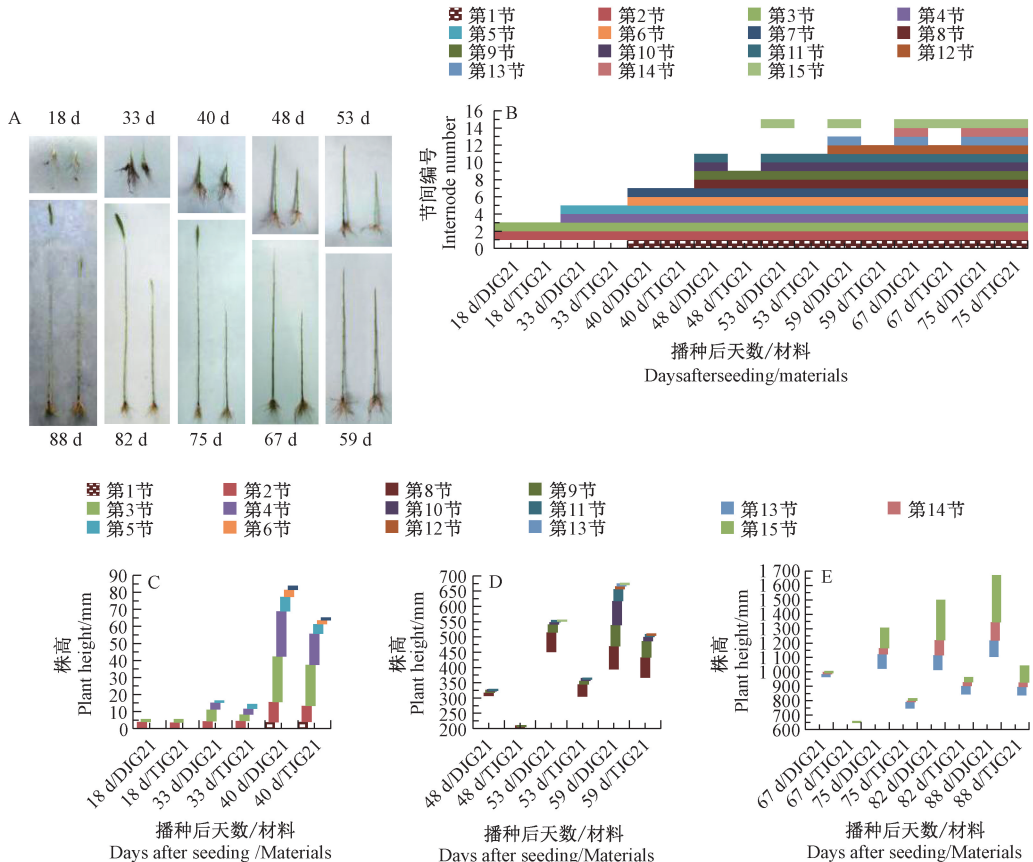
图 1 DJG21 与 TJG21 株型比较及染色体显微观察

Fig.1 Plant-type comparison and chromosomes microscopic observation of DJG21 and TJG21

## 2 结果与分析

### 2.1 谷子快速拔节期主茎节间分化及伸长动态

图 2-A 为数据采集期不同倍性谷子主茎生长状况。DJG21 和 TJG21 均于播后 6 d 出苗, 13 d 后同时进入拔节期, 进入拔节期第 5 天, 即播种后 18 d, DJG21 和 TJG21 除第 1 节(非伸长节)外, 第 2、第 3 节均已分化, 但二者株高无明显差异(图 2-B、C)。DJG21 从第 3 节分化至第 15 节分化历时 48 d, 而 TJG21 需要 59 d(图 2-B)。播后 33 d, 二者主茎均拔高到 4 节, DJG21 株高开始大于 TJG21, 尤其第 2 伸长节间长度远大于 TJG21(图 2-B、C)。播后 40 d, 二者主茎拔高到 6 节, 且均出现次生根, 非伸长节即第 1 节已分化(图 2-B、C)。播后 48 d, 二者主茎节数出现差



注: A: DJG21 (左) 及 TJG21 (右) 快速拔节期主茎形态; B: DJG21 和 TJG21 快速拔节期主茎节间数; C: DJG21 和 TJG21 快速拔节期主茎拔节动态(播种后 18~40 d), 第 1 节为非伸长节; D: DJG21 和 TJG21 快速拔节期主茎拔节动态(播种后 48~59 d); E: DJG21 和 TJG21 快速拔节期主茎拔节动态(播种后 67~88 d)。

Note: A: The stem form of DJG21 (left) and TJG21 (right) in rapid elongating stage. B: The internode number of DJG21 and TJG21 in all periods of rapid elongating stage. C: The growth dynamics of internodes about DJG21 and TJG21 in fast elongating stage (18~40 d), Number 1 is non-elongating internodes. D: The growth dynamics of internode about DJG21 and TJG21 in fast elongating stage (48~59 d).

E: The growth dynamics of internodes about DJG21 and TJG21 in fast elongating stage (67~88 d).

图 2 DJG21 和 TJG21 拔节期主茎形态建成

Fig.2 The stem morphogenesis about DJG21 and TJG21 in elongating stage

异,DJG21 分化至 11 节,TJG21 为 9 节(图 2-B、D)。播后 53 d,DJG21 穗下节即第 15 节已分化,TJG21 第 10、第 11 节才分化(图 2-B、第 D)。播后 59 d,DJG21 主茎第 12、第 13 节间已分化,而 TJG21 主茎第 12 节才开始分化(图 2-B)。播后 67 d,DJG21 第 14 节已分化,此后节间数不再增加,而 TJG21 穗下节此时才开始分化(图 2-B、E)。播后 75 d,TJG21 的第 13、第 14 节已分化,主茎拔节完成(图 2-B、E)。不同谷子试材主茎节分化完成后,茎尖进入孕穗阶段,已经分化的节间进入缓慢增长过程(图 3-B)。

比较 DJG21 与 TJG21 拔节期主茎形态建成动态差异,TJG21 拔节速度及节间增长速度较 DJG21 明显滞后。穗下节(第 15 节)拔出时间二者相差 14 d,拔节完成时间相差 8 d。但 DJG21 与 TJG21 成株主茎节间数相同,共 15 节。伸长节间均为 14 节,非伸长节间以 1 节居多。

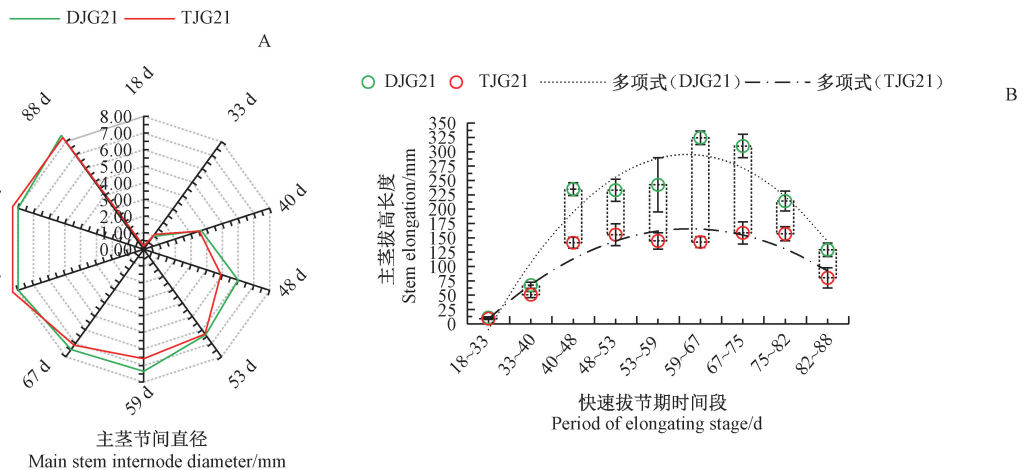
## 2.2 谷子快速拔节期主茎节间直径动态

由图 3-A 可知,DJG21 和 TJG21 主茎直径在播后 40 d 内差异不大,此后,由于 DJG21 主茎节间直径增长速度大于 TJG21,DJG21 主茎直径开始大于 TJG21。二者差异在播后 48 d 达到整个快速拔节期中最大,与不同试材同期主茎拔高动态变化一致。此后,DJG21 与 TJG21 节间直径增加速度在内外环境条件下一直

处于动态变化中。播后 75 d,DJG21 主茎直径开始小于 TJG21,表明 TJG21 节间直径增长也较 DJG21 滞后。谷子进入孕穗期后,节间物质积累速度变缓,DJG21 和 TJG21 主茎长度与直径基本保持稳定。DJG21 染色体经诱变加倍后,拔节期主茎形态建成出现的差异反映了其生理生化状态发生的改变。

## 2.3 谷子快速拔节期各时间段主茎拔高长度动态

在植物激素层面上,谷子内源激素对主茎形态建成的调控是伴随着其运输过程发生的,所以谷子主茎拔高的绝对长度较各节间更能反映内源激素的整体调控效应。为此,本试验对 DJG21 和 TJG21 快速拔节期各时间段主茎拔高长度动态进行分析。利用多项式趋势线来描述的分析结果显示,DJG21 和 TJG21 均含 1 个拐点,1 波峰 2 波谷,其中  $R_{DJG21}^2 = 0.9013$ ,  $R_{TJG21}^2 = 0.8810$ ,接近 1,具有统计学意义,多项式趋势线较合理。不同试材主茎各阶段拔高长度在整个快速拔节期近似正态分布。播后 40 d 内,DJG21 拔高长度与 TJG21 差异不大,40 d 后前者明显增大。与 DJG21 相比,TJG21 主茎拔高长度动态相对平缓,播后 59~67 d DJG21 和 TJG21 间主茎同期拔高长度达到最大,之后,不同试材主茎拔节期相同阶段拔高长度差异逐渐减小,直至趋于稳定(图 3-B)。



注:A:DJG21 与 TJG21 快速拔节期主茎节间直径动态;B:DJG21 与 TJG21 快速拔节期各时间段主茎拔高绝对长度动态。  
Note:A:The growth dynamics of mainstem internodes diameter about DJG21 and TJG21 in fast elongating stage. B:Dynamic condition of absolute elongation about stem of DJG21 and TJG21 in each period of elongating stage.

图 3 DJG21 与 TJG21 快速拔节各时期主茎增长动态

Fig.3 Growth dynamics of the main stem about DJG21 and TJG21 in each period of elongating stage

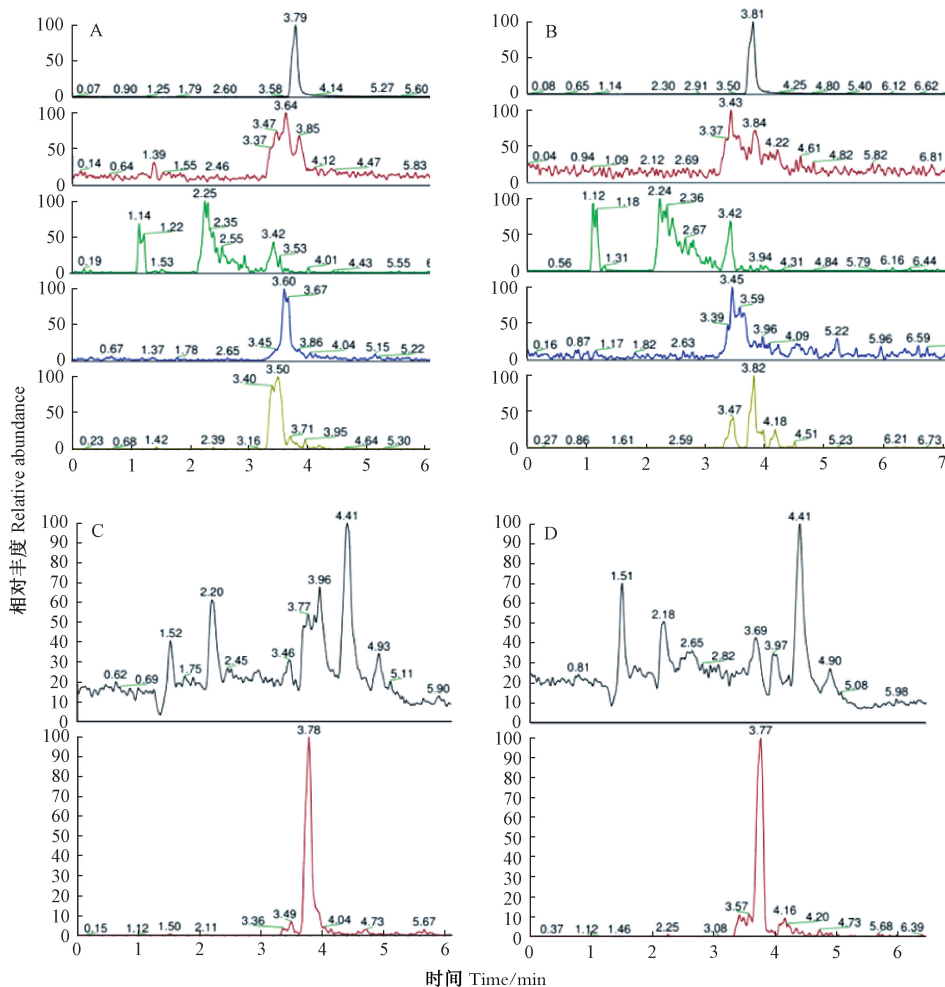
## 2.4 谷子拔节期主茎内源激素含量动态

植物不同内源激素主要合成部位存在差异。IAA、GAs 主要在具有分生能力的组织中合成,如茎

尖、根尖、幼芽、幼叶和发育中的种子<sup>[4]</sup>;ABA 主要在根冠、萎蔫的叶片等部位合成;SA、JA 可在植物的各个部位合成<sup>[25]</sup>。因此,谷子内源激素在拔节期可通过各

自特有方式运输至主茎产生调控效应,即本试验将主茎作为相关激素测定标样是合理的。为更确切地获得

目标分子的质谱信息,采用正、负离子双重模式获得电喷雾电离质谱图(图4、图5)。



注:A:从上至下依次为 SA、JA、ZT、ABA 和 GA(DJG21,负离子检测);B:从上至下依次为 SA、JA、ZT、ABA 和 GA(TJG21,负离子检测);C:从上至下依次为 IAA 和 BR(DJG21,正离子检测方式);D 从上至下依次为 IAA BR(TJG21 正离子检测)。

Note:A:From top to bottom is SA、JA、ZT、ABA and GA, respectively (DJG21, negative ion detection).B:From top to bottom is SA、JA、ZT、ABA and GA, respectively (TJG21, negative ion detection).C:From top to bottom is IAA and BR, respectively (DJG21, positive ion detection).D:From top to bottom is IAA and BR, respectively (TJG21, positive ion detection).

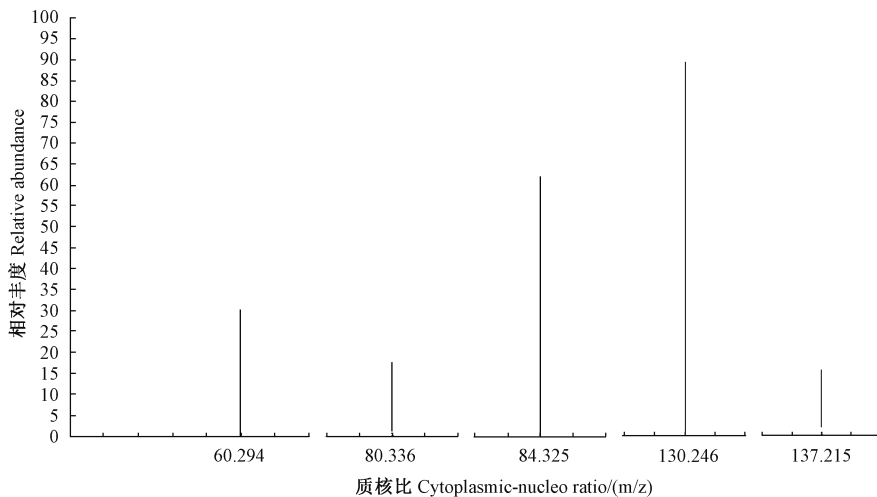
图4 DJG21 与 TJG21 主茎内源激素 HPLC 图(播后 48 d)

Fig.4 HPLC of endogenous hormones extracted from stem of DJG21 and TJG21 (48 d after sowing)

由图 6-A 可知,DJG21 和 TJG21 主茎 IAA 含量在快速拔节期差异较大,TJG21 在播后 33~53 d 内,拔节期主茎 IAA 含量水平变化发生紊乱,呈先下降后上升的趋势,DJG21 动态变化趋势与 TJG21 相反;播后 53~88 d,TJG21 主茎 IAA 含量水平整体低于 DJG21。DJG21 与 TJG21 主茎 GAs 在播后同一时期含量差异不大,且在整个快速拔节期波动均不明显(除 TJG21 播后 40~53 d)(图 6-B)。DJG21 主茎 ABA 含量在谷子快速拔节期均明显小于 TJG21(图 6-C)。TJG21 与

DJG21 拔节期主茎  $(IAA+GAs)/ABA$  值差异明显,播后 33、40、48、53、59 d 均达到极显著差异。播后 40~75 d TJG21 主茎拔高速度逐渐大于 DJG21,拔高速度差异在播后 59~67 d 达到最大,75 d 后趋于稳定(图 3-B)。所以 DJG21 基因组加倍后,TJG21 拔节期主茎的形态学变异与  $(IAA+GAs)/ABA$  值减小关系密切,即 TJG21 主茎较低的  $(IAA+GAs)/ABA$  值对其主茎拔节及节间伸长与充实具有抑制作用。

SA 和 JA 既可通过诱导气孔关闭影响光合作用及

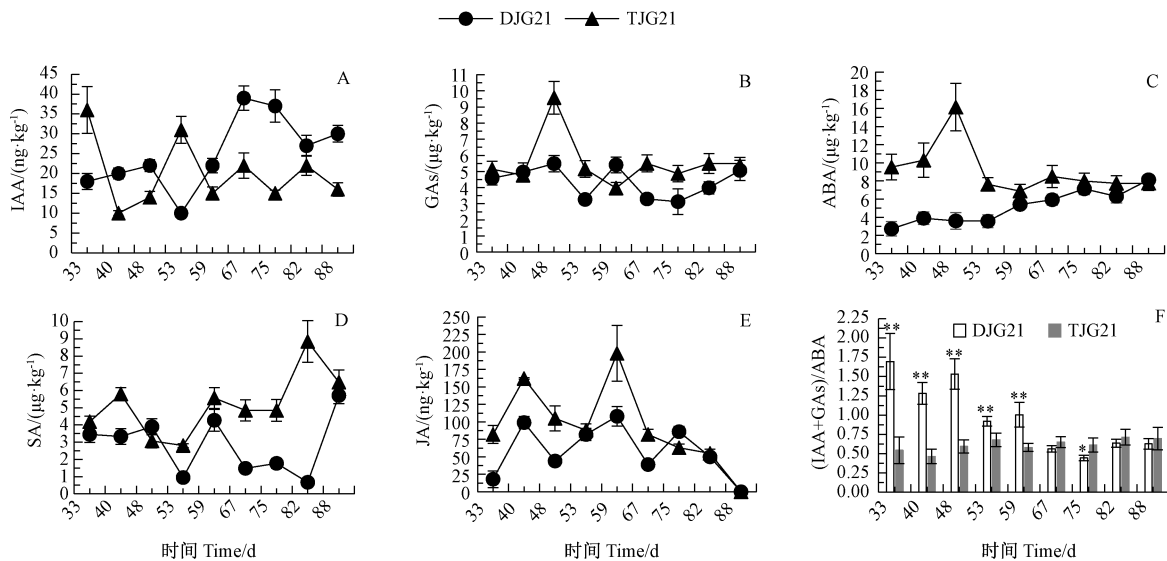


注:从左到右依次为 SA、JA、GA、ABA 和 IAA;ZT、BR 含量太低而未检测到。

Note: From left to right is SA, JA, GA, ABA and IAA, respectively. The content of ZT and BR was too lower to detect.

图 5 DJG21 与 TJG21 主茎内源激素 HPLC 纯化物 MS 图(播后 48 d)

Fig.5 Mass spectrogram of endogenous hormones purified from HPLC in stem of DJG21 and TJG21 (48 d after sowing)



注: \*、\*\* 分别表示 0.05 和 0.01 水平差异显著。

Note: \*, \*\* indicate significant difference at 0.05 and 0.01 level, respectively.

图 6 不同倍性谷子拔节期相关内源激素动态特性

Fig.6 Dynamic characteristics of related endogenous hormones about the millet with different ploidy in jointing stage

碳水化合物积累进程, 并通过抑制二磷酸羧化酶 (rubisco) 生物合成来影响植物光呼吸作用, 也可以通过影响植物对 N、P 的吸收和葡萄糖等有机物的运输来降低其利用与转化效率<sup>[26]</sup>。谷子拔节期, TJG21 主茎内 SA 和 JA 的含量水平整体均大于 DJG21(图 6-D、E), 表明较高的 SA、JA 含量可能导致 TJG21 拔节和节间增长滞后。

### 3 讨论

张立军等<sup>[27]</sup> 研究发现 GA/ABA、IAA/ABA 和 (IAA+GA)/ABA 的比值能反映植物生长状况, 比值较低时抑制型激素 ABA 含量占优势, 植物处于缓慢发育或休止状态; 比值较高时促生长型激素 GA、IAA 占优

势,可有效促进植物细胞分裂、分化及组织形成。宋平<sup>[28]</sup>在对水稻内源 ABA 含量进行分析后证实,携有半矮秆基因水稻品种的内源 ABA 含量显著高于高秆品种。Hoffmann-Benning 等<sup>[29]</sup>对深水稻茎切段作不同 ABA 浓度的浸水处理时发现,浸水诱导节间的剧烈伸长可被 ABA 处理所抑制,而加入 ABA 抑制剂氟洛酮(fluridone)后,水稻胚芽鞘较对照增长了 67%。在不同倍性植物的激素生理方面,豆峻岭<sup>[30]</sup>证实,4X 西瓜主茎中 ABA 含量在苗期及伸蔓早期显著高于 2X 主茎同期含量,而在花期和成熟期二者间差异不明显。在整个营养生长阶段,4X 主茎 IAA 含量整体均低于 2X 主茎含量,而在整个苗期及伸蔓早期 4X 主茎中 GAs 含量均显著低于 2X 主茎中 GAs 含量。本研究发现 TJG21 生长变缓、株高变矮与主茎 (IAA+GAs) 含量较低而 ABA 含量明显增高密切相关,这与前人研究一致。

蔗糖是谷子拔节期重要的光合产物,而蔗糖的积累、分配、代谢及运输均受激素调控,IAA、GA 可以促进蔗糖向果糖、葡萄糖等还原糖的转化与利用<sup>[19]</sup>。ABA 可刺激液泡膜上 H<sup>+</sup>-ATPase 和载体活性,促进蔗糖跨膜运输<sup>[1]</sup>,进而通过光合产物在细胞中的积累阻止蔗糖还原及再利用。ABA 也可诱导植株体内与抗性相关的某些酶的重新合成,从而增强植物的抗逆性<sup>[1]</sup>。植物体抗性起关键主导作用的激素是 SA 和 JA,JA 可诱导病原相关蛋白 (pathogenesis related proteins, PRs) 合成,与 SA 协同增强植株抗性<sup>[31]</sup>。同时,JA、SA 也可激发蛋白酶抑制物<sup>[26]</sup>、营养贮存蛋白<sup>[32]</sup>等的合成及其相关基因的表达,从而促使 TJG21 主茎矮化。

激素对植物形态发生与建成的调控包括细胞及相关组织器官的分化与增长,且多种内源激素调控通路相互交叉<sup>[31]</sup>。如 ABA 与 ETH 互作能明显促进器官的脱落;IAA 和 CTK 表现出明显的拮抗作用;CTK 能抑制 IAA 维持顶端优势作用<sup>[33]</sup>。因此,研究激素对谷子及其他植物主茎形态建成的影响,需要将所有相关内源激素作为整体进行分析才具有统计学意义。

谷子株型依赖于由节、叶片及次生分生组织构成的发育单位 (phytomers) 的数目、形成时间和发育命运<sup>[30]</sup>。株型构建与谷子环境适应性、生存竞争力及产量形成密切相关。遗传因素与环境因素的综合调控直接影响拔节期主茎内源激素的配比、稳态及平衡,由此维持谷子株型的多样性,使其具备了发育可塑性和对环境的适应性,而植物激素处于诸多调控信号所构成的网络系统的中心。研究表明,外施激素及类似物可

以有效地构建新的内源激素平衡,进而调节和控制作物的生长发育<sup>[34]</sup>。研究激素调控不仅可以揭示 TJG21 矮秆形成的生理机制及遗传差异,而且可以进一步应用化学调控技术发掘相关基因,这对于实现株高矮化、提高抗倒性以及保证高产稳产具有重要的意义。此外,SA 和 JA 含量较高的植物抗寒性、抗旱性、抗盐性、抗热性、抗病性<sup>[35]</sup>等均较强。因此,TJG21 也可作为谷子抗逆育种及矮秆种质创新的重要材料。同时,TJG2 也为谷子 lineage 进化提供了一个变异源泉。

## 4 结论

本研究结果表明,晋谷 21 号 (DJG21, 2n = 2X = 18) 染色体加倍后,ABA、JA、SA 含量明显增高。较高的 ABA 含量水平及较小的 (IAA+GAs)/ABA 值直接影响其同源四倍体诱变株 (TJG21, 2n = 4X = 36) 主茎的形态建成,致使其拔节和节间增长明显滞后。DJG21 和 TJG21 间成株主茎节间数相同,共 15 节,伸长节间均为 14 节,非伸长节间以 1 节居多。穗下节 (第 15 节) 拔出时间二者相差 14 d,拔节完成时间相差 8 d。晋谷 21 号基因组经诱变加倍后,主茎内源激素含量及配比的改变造成了激素调控效应的差异,进而引起同源四倍体株型构建的变异,是由不同遗传背景控制的形态发生过程。本研究结果为谷子优异基因的筛选及种质创新奠定了一定的理论基础。

## 参考文献:

- [1] Wolters H, Jurgens G. Survival of the flexible: Hormonal growth control and adaptation in plant development [J]. *Nature Reviews Genetics*, 2009, 5(10):305-317
- [2] Santner A, Calderon-Villalobos L I A, Estelle M. Plant hormones are versatile chemical regulators of plant growth [J]. *Nature Chemical Biology*, 2009, 5(5):301-307
- [3] 熊国胜,李家洋,王永红. 植物激素调控研究进展[J]. *科学通报*, 2009, 54(18):2718-2733
- [4] 常莉,薛建平. 生长素极性运输研究进展[J]. *生物学杂志*, 2008, 25(6):9-13
- [5] Carrier D J, Abu Bakar N T, Swarup R, Callaghan R, Napier R M, Bennett M J, Kerr I D. The Binding of auxin to the Arabidopsis auxin influx transporter AUX1 [J]. *Plant Physiology*, 2008, 148(1):529-535
- [6] Tan X, Calderon-Villalobos L I, Sharon M, Zheng C, Robinson C V, Estelle M, Zheng N. Mechanism of auxin perception by the TIR1 ubiquitin ligase [J]. *Nature*, 2007, 446(7136):640-645
- [7] 杨艳会,张清哲,陈军营,陈新建. 生长素结构与其活性关系的揭示[J]. *植物生理学通讯*, 2009, 45(11):1119-1124
- [8] 任怡怡,戴绍军,刘炜. 生长素的运输及其在信号转导及植物发

- 育中的作用[J]. 生物技术通报, 2012(3):10-16
- [ 9 ] Reinecke D M, Wickramarathna A D, Ozga J A, Kurepin L V, Jin A L, Good A G, Pharis R P. Gibberellin 3-oxidase gene expression patterns influence gibberellin biosynthesis, growth, and development in pea[J]. Plant Physiology, 2013, 163(6):929-945
- [ 10 ] Eriksson S, Böhlenius H, Moritz T, Nilsson O. GA4 is the active gibberellin in the regulation of LEAFY transcription and Arabidopsis floral initiation[J]. Plant Cell, 2006, 18(9):2172-2181
- [ 11 ] Graeber K, Linkies A, Steinbrecher T, Mummenhoff K, Tarkowska D, Tureckova V, Ignatz M, Sperber K, Voegelé A, De J H, Urbanova T, Strnad M, Leubner-Metzger G. DELAY OF GERMINATION 1 mediates a conserved coat-dormancy mechanism for the temperature and gibberellin-dependent control of seed germination[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2014, 111(34):3571-3580
- [ 12 ] Olszewski N, Sun T P, Gubler F. Gibberellin signaling: Biosynthesis, catabolism, and response pathways[J]. Plant Cell, 2002, 14(9):61-80
- [ 13 ] Wang W, Zhang J, Qin Q, Yue J, Huang B, Xu X, Yan L, Hou S. The six conserved serine/threonine sites of REPRESSOR OF ga1-3 protein are important for its functionality and stability in gibberellin signaling in Arabidopsis[J]. Planta, 2014, 240(4):763-779
- [ 14 ] 潘瑞焱. 植物生理学[M]. 北京:高等教育出版社, 2012
- [ 15 ] 丛庆, 张琪, 宋丽莉, 陈月, 蔡洪生, 郭长虹. 激素在植物冷胁迫应答中的角色[J]. 核农学报, 2016, 30(3):614-619
- [ 16 ] Liang J H, Yang L X, Chen X, Li L, Guo L D, Li H H, Zhang B Y. Cloning and characterization of the promoter of the 9-cis-epoxycarotenoid dioxygenase gene in *Arachis hypogaea* L. [J]. Bioscience, Biotechnology, and Biochemistry, 2009, 73(9):2103-2106
- [ 17 ] Yoshida T, Mogami J, Yamaguchi-Shinozaki K. ABA-dependent and ABA-independent signaling in response to osmotic stress in and plants[J]. Current Opinion in Plant Biology, 2014, 21(8):133-139
- [ 18 ] Nakashima K, Yamaguchi-Shinozaki K, Shinozaki K. The transcriptional regulatory network in the drought response and its crosstalk in abiotic stress responses including drought, cold, and heat[J]. Frontiers in Plant Science, 2014, 5(5):170-177
- [ 19 ] Vergne E, Grand X, Ballini E, Ballini E, Chalvon V, Saindrenan P, Tharreau D, Notteghem J L, Morel J B. Preformed expression of defense is a hallmark of partial resistance to rice blast fungal pathogen *Magnaporthe oryzae* [J]. BMC Plant Biology, 2010, 10(1):206-207
- [ 20 ] Brochmann C, Brysting A K, Alsos I G, Borgen L, Grundt H H, Scheen A C, Elven R. Polyploidy in arctic plants[J]. Biological Journal of the Linnean Society, 2004, 82(4):521-536
- [ 21 ] Wendel J F. Genome evolution in polyploids[J]. Plant Molecular Biology, 2000, 42(1):225-249
- [ 22 ] 王涛, 陈孟龙, 刘玲, 宁传丽, 蔡斌华, 章镇, 乔玉山. 植物多倍体化中基因组和基因表达的变化[J]. 植物学报, 2015, 50(4):504-515
- [ 23 ] Jia X P, Zhang Z B, Liu Y H, Zhang C W, Shi Y S, Song Y C, Wang T Y, Li Y. Development and genetic mapping of SSR markers in foxtail millet (*Setaria italica*) [J]. Theoretical and Applied Genetics, 2009, 118(4):821-829
- [ 24 ] 王晓宇, 王根全, 王节之, 郝晓芬, 刘鑫, 张正, 常建忠, 王雪梅. 四倍体谷子细胞学鉴定及不同倍性谷子孕穗期光合因子日响应差异分析[J]. 植物遗传资源学报, 2017, 18(5):830-836
- [ 25 ] 刘清, 童建华, 史齐, 彭克勤, 王若仲, 蔺万煌, Mohammed Humayun Kabir, 沈革志, 萧浪涛. 一个矮秆多分蘖水稻突变体的植物激素动态特性分析[J]. 中国农业科学, 2014, 47(13):2519-2528
- [ 26 ] 罗林杰, 曾健, 田朝霞, 赵忠. 植物的发育:从细胞到个体[J]. 科学通报, 2016, 61(33):3532-3540
- [ 27 ] 张立军, 梁宗锁. 植物生理学[M]. 北京:科学出版社, 2007
- [ 28 ] 宋平. 水稻矮生性和开花的植物激素调控[D]. 南京:南京农业大学, 2000:13-14
- [ 29 ] Hoffmann-Benning S, Kende H. On the role of abscisic acid and gibberellin in the regulation of growth in rice[J]. Plant Physiology, 1992, 99(2):1156-1161
- [ 30 ] 豆峻岭. 多倍体西瓜番茄红素合成关键酶基因表达及相关内源激素研究[D]. 北京:中国农业科学院, 2014:31-32
- [ 31 ] Niki T, Mitsuhashi I, Seo S, Ohtsubo N, Ohashi Y. Antagonistic effect of salicylic acid and jasmonic acid on the expression of pathogenesis-related (PR) protein genes in wounded mature tobacco leaves[J]. Plant and Cell Physiology, 1998, 39(5):500-507
- [ 32 ] Mason H S, Mullet J E. Expression of two soybean vegetative storage protein genes during development and in response to water deficit, wounding, and jasmonic acid[J]. Plant Cell, 1990, 2(6):569-579
- [ 33 ] 黄桃鹏, 李媚娟, 王睿, 李玲. 赤霉素生物合成及信号转导途径研究进展[J]. 植物生理报, 2015, 51(8):1241-1247
- [ 34 ] 王熹, 施一平. 水稻生长发育的化学调节技术[J]. 植物生理学通讯, 1980, 4(2):9-13
- [ 35 ] 陆雯, 潘璐琪, 王雪艳. 水杨酸及茉莉酸介导植物抗病性的研究进展[J]. 贵州农业科学, 2013, 41(10):40-43



## Differential Regulation of Endogenous Hormone on Stem Morphogenesis in Millet With Different Ploidy

WANG Xiaoyu<sup>1,2,3</sup> WANG Genquan<sup>1,\*</sup> WANG Jiezhil<sup>1</sup> HAO Xiaofen<sup>1</sup>

YANG Huiqing<sup>1</sup> LIU Xin<sup>1</sup> ZHENG Shuaichao<sup>2</sup> WANG Rui<sup>1</sup>

(<sup>1</sup>Changzhi Sub-Center of National Millet Improvement Center/Institute of Millet Research, Shanxi Academy of Agricultural Science, Changzhi, Shanxi 046011; <sup>2</sup>State Key Laboratory of Cotton Biology/Institute of Cotton Research, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Anyang, Henan 455000; <sup>3</sup>College of Plant Science, Huazhong Agricultural University, Wuhan, Hubei 430070)

**Abstract:** To reveal the influences of endogenous hormones on main stem morphogenesis and plant architecture formation millet, Jingu 21 (DJG21) and its autotetraploid mutagenesis strain (TJG21) as the experimental materials, and high performance liquid chromatography - mass spectrometry (HPLC - MS) was carried out to detect the dynamic differences of endogenous hormones in stem, including IAA, GAs, ABA, SA, JA, and its influence on main stem morphogenesis between two millet strains with different ploidy in elongation stage. The results showed that DJG21 and TJG21 have equal internodes, both were 15. It took 67 d for DJG21 stem to finish jointing, while TJG21 was 75 d. The main stem of TJG21 grew faster than that of DJG21 in early elongation stage. But there was no significant difference between them in later stage. The contents of ABA, JA and SA in the main stem of TJG21 increased obviously after chromosomes of DJG21 was mutated and doubled. The elongation hysteresis of TJG21 main stem and slow growth of its internodes were closely related to the increase of ABA content and the decrease of (IAA+GAs)/ABA value. As a whole, the contents of SA and JA in the main stem of TJG21 were higher than those in DJG21, and the increase of JA was more obvious in the early stage, while SA was more obvious in the later stage. The differences of endogenous hormone content and regulation between DJG21 and TJG21 during elongating stage led to different growth and development processes of millet with different ploidy, which is a process of morphogenesis involved with both genetic and environment factors. The results of this study not only provide a theoretical basis for the artificial construction of hormone balance to regulate the growth and development of millet, but also lay a foundation for transcriptional analysis of millet with different ploidy at jointing stage and identification of candidate genes.

**Keywords:** Jingu 21 (DJG21), autotetraploid of Jingu 21 (TJG21), endogenous hormone, morphogenesis