

付正莉,刘蕊,王宁宁,等.植物分枝发育调控的研究进展[J].江苏农业科学,2018,46(13):17-21.

doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2018.13.004

# 植物分枝发育调控的研究进展

付正莉<sup>1</sup>,刘蕊<sup>1</sup>,王宁宁<sup>1</sup>,朱克明<sup>1</sup>,陈松<sup>2</sup>,张洁夫<sup>2</sup>,谭小力<sup>1</sup>

(1.江苏大学生命科学研究院,江苏镇江 212013; 2.江苏省农业科学院经济作物研究所,江苏南京 210014)

**摘要:**植物分枝发育在植物形态建成中具有重要作用,与植物生物量和作物产量关系密切。随着植物基因组学和分子遗传学的快速发展,分枝发育的研究取得了较大进展。近年来,人们从拟南芥、水稻、豌豆、矮牵牛、番茄、玉米突变体中克隆了一系列与分枝相关的重要基因,对植物分枝发育调控机制的认识不断深入。本文综述了植物分枝发育受到遗传、激素、环境等多种因素控制以及近年来腋生分生组织形成和生长相关基因的研究进展。

**关键词:**植物;基因;分枝;调控机制

**中图分类号:** Q944.1 **文献标志码:** A **文章编号:** 1002-1302(2018)13-0017-05

植物分枝(branching)是植物普遍存在的生长现象,腋芽形成后进一步生长形成侧枝,侧枝上的腋芽也可以发育成侧枝,进而形成株系。植物分枝受基因、激素、自然环境、营养条件等多种因素的影响,也与作物的产量有关,可通过影响作物的结实量进而影响作物的产量。

腋生分生组织(axillary meristem,简称AM)的形成与腋芽的生长为植物分枝发育的2个阶段。腋生分生组织在叶片的叶腋处生成,进而发育成腋芽,腋芽生长成为侧枝。侧枝具有与主茎相同的能力,如产生叶片、花等组织。由于植物的性质和种类有差异,植物的地上株型和分枝组成也各不相同。观察植株的分枝形态,可以将所有的分枝归为五大类:单轴分枝(monopodial branching)、合轴分枝(symptodial branching)、假二叉分枝(false dichotomous branching)、二叉分枝(dichotomous branching)、分蘖(tiller)。通过对植物分枝发育调控机制的研究,从水稻、拟南芥、番茄、玉米、矮牵牛突变体

中得到一系列与分枝相关的基因。由于这些基因影响分枝发育的阶段存在差异,将其归纳为三大类:第一类是参与腋生分生组织形成的基因,如MOC/LS、LAX、BLIND等;第二类是参与腋生分生组织生长的基因,如MAX、RMS、DAD等;第三类是对上述2个方面均有影响的基因,如TBI、SPS/BUS。

本文将从腋生分生组织的形成和生长2个方面着手,阐述参与调节植物分枝发育相关基因的研究进展,以为植物分枝的分子机制研究提供参考。

## 1 调控腋生分生组织形成的基因

### 1.1 Lateral suppressor(简称LAS)与LS基因

LS基因调控腋生分生组织的形成,起初是从番茄突变体中被发现的。番茄LS突变体在营养生殖阶段不能产生腋生分生组织,同时花的发育也会产生缺陷,导致花瓣丧失以致生育率下降<sup>[1]</sup>。LS基因编码的蛋白属于GRAS家族的VHIID转录因子,且GRAS蛋白仅在植物中被发现,在植物生长发育和信号转导等方面具有重要作用<sup>[2]</sup>。LS和转录调节剂Goblet分级调控番茄叶基部异位分生组织的形成,异位分生组织形成导致芽数量的增加,增强了生存能力并打开了营养繁殖的途径<sup>[3]</sup>,Gob和L<sub>s</sub>以分级方式行使功能,因为L<sub>s</sub>转录物积累取决于Gob活性,但反之亦然。拟南芥Lateral suppressor(简称LAS)基因是LS的同源基因,其在叶原基的近

收稿日期:2017-03-14

基金项目:国家自然科学基金面上项目(编号:31471527)。

作者简介:付正莉(1991—),女,山东枣庄人,硕士研究生,研究方向为油菜功能基因组学。E-mail:fuzl0715@163.com。

通信作者:谭小力,博士,研究员,研究方向为油菜功能基因组学。E-mail:xltan@uj.s.edu.cn。

[54]王学斌.农村土地抛荒现象与中国的粮食安全问题[J].世界经济情况,2007(3):53-60.

[55]高文彬,江 东,杨小唤.遥感数据驱动的耕地生产潜力模型与应用[J].地理科学进展,2009,28(4):597-602.

[56]陈 红,吴世新,冯雪力.基于遥感和GIS的新疆耕地变化及驱动力分析[J].自然资源学报,2010,25(4):614-624.

[57]高 会,刘慧涛,刘宏娟,等.基于改进遥感解译方法的盐碱耕地变化特征[J].应用生态学报,2015,26(4):1016-1022.

[58]满卫东,王宗明,刘明月,等.1990—2013年东北地区耕地时空变化遥感分析[J].农业工程学报,2016,32(7):1-10.

[59]杨建锋,马军成,王令超.基于多光谱遥感的耕地等别识别评价因素研究[J].农业工程学报,2012,28(17):230-236.

[60]邓 帆,李仁东,王海芳.2000—2007年湖北省耕地变化的遥感

调查与分析[J].长江流域资源与环境,2010,19(10):1171-1176.

[61]陈 杰,陈铁桥,刘慧敏,等.高分辨率遥感影像耕地分层提取方法[J].农业工程学报,2015,31(3):190-198.

[62]程名望,史清华,徐剑侠.中国农村劳动力转移因与障碍的一种解释[J].经济研究,2006(4):68-78.

[63]黄建强,李录堂.山区耕地抛荒困境及其原因解读与对策——以湖南省会同县为例[J].电子科技大学学报(社科版),2009,11(4):11-14.

[64]韩立达,陈卫宜.我国农地抛荒的现状·原因及对策[J].安徽农业科学,2008,36(29):12966-12968.

[65]邵景安,张仕超,李秀彬.山区土地流转对缓解耕地撂荒的作用[J].地理学报,2015,70(4):636-649.

轴边界处的带型结构域中表达,是腋生分生组织形成的关键调节子,该基因突变后植株几乎无分枝<sup>[4]</sup>。系统发育分析表明,*LAS* 功能和调节在进化上是高度保守的。进一步研究表明,*LAS* 的边界特异性表达是由其开放阅读框下游高度保守的增强子所控制的,并且调节序列在 *LAS* 和 *LS* 中是功能保守的<sup>[5]</sup>。

### 1.2 *Monoculm1* (简称 *MOC1*)

水稻 *MOC1* 与来自番茄和拟南芥的 *LS/LAS* 属于同源基因,是通过图位克隆方法从少分蘖水稻突变体植株中分离出来的<sup>[6]</sup>。*MOC1* 定位在核内,编码的蛋白属于 GRAS 家族蛋白。水稻单秆突变体 *mol1* 为 1 个主茎且无分枝产生,而在野生型植株中过表达 *MOC1*,植株分蘖大量增加,说明 *MOC1* 基因作为转录因子对水稻分蘖起到正调控的作用。*MOC1* 基因参与调控水稻 AM 的起始和分蘖芽的生成,促进分蘖芽的伸长,且在营养生长和生殖生长时期都影响分枝发育。研究者近期报道了 2 个新型基因 *TAD1*<sup>[7]</sup> 和 *TE*<sup>[8]</sup>,这 2 个基因被证实作用于 *MOC1* 的上游,在叶腋处与 *MOC1* 共表达,并通过调控 *MOC1* 基因来决定水稻的分枝。*TAD1* 从 *tad1* (tillering and dwarf 1) 分蘖矮化突变体中分离出来,该突变体表现为分蘖增多且植株矮化。研究表明,*TAD1* 编码 1 个后期促进复合物泛素连接酶 (APC/C) 的共激活因子,APC/C<sup>TAD1</sup> 复合物与 OsAPC10 结合后作为 APC/C 的共激活因子作用于 *MOC1* 基因,以细胞周期依赖性方式使靶基因 *MOC1* 降解。从多分蘖突变体 *Te* (tiller enhancer) 中分离出 *TE* 基因,*TE* 编码 1 个水稻同源基因 *Cdh1*,即泛素连接酶 APC/C 的辅激活因子。APC/C<sup>TE</sup> 复合物与 OSCDC27、*MOC1* 相互作用,通过泛素化 26S 蛋白酶体途径介导 *MOC1* 的降解。如图 1 所示,水稻通过 *MOC1* 降解调节分枝,最终影响水稻谷粒产量<sup>[9]</sup>。

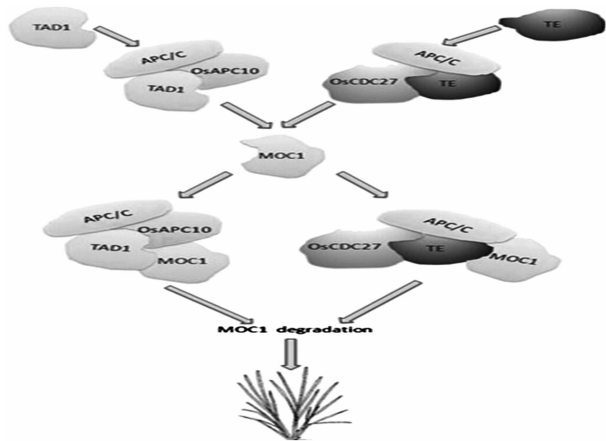


图1 APC/C<sup>TAD1/TE</sup>介导的 *MOC1* 降解调节水稻分蘖的模式<sup>[9]</sup>

### 1.3 *BLIND* (简称 *BL*)/*RAX1*

*Blind* 番茄突变体表现为腋生分生组织的形成在茎和花序的发育时期受到抑制,进而使分枝数量减少。*BLIND* 基因从番茄突变体 *blind* 中被分离出来,通过编码 MYB 转录因子调节腋生分生组织的起始<sup>[10]</sup>,同时其他侧生分生组织的形成如侧茎、合轴茎等均受到抑制。*BLIND* 基因属于 MYB 转录因子家族中的 R2R3 类,该家族参与调节植物次生代谢、细胞周期过程。比较基因组学研究发现,拟南芥分枝调节基因 *REGULATOR OF AXILLARY MERISTEMS1* (*RAX1*) 与 *BLIND* 同

源,属于 R2R3MYB 基因家族。拟南芥 *rax1* 突变体表型与 *blind* 相似,即侧生分生组织形成受阻,分枝减少。通过表达研究和互补试验分析表明,*BLIND*、*RAX* 基因由于启动子分化,已经具有子功能或者新功能化。由功能获得性突变植株得出,基因 *LS/LAS* 和 *BLIND/RAX* 均通过抑制生长发挥作用<sup>[11]</sup>。进一步研究发现,*LS/LAS* 和 *BLIND/RAX* 功能在参与腋生分生组织 AM 的形成过程中具有冗余性<sup>[10]</sup>。同时,*RAX1* 在 *LAS* 之前表达,并仅限于腋生分生组织的中心,是最早的腋生分生组织定位基因。

### 1.4 *LAX/BA1*

水稻 *LAX1* (*LAX PANICLE 1*) 编码转录调节因子,通过定位克隆方法从 *lax1* 突变体中分离出来<sup>[12]</sup>。水稻 *LAX1* (*LAX PANICLE 1*) 突变体表现为花序较少、侧生小穗缺失腋生分生组织导致其生长受抑制。进一步研究表明,*LAX1* 在水稻生殖生长期调节腋生分生组织的起始,在相同的遗传途径中,与 *SPA* (small panicle) 基因具有冗余性。*lax/spa* 双突变体植株表现为花序无分枝、分蘖数严重减少、腋生分生组织的形成被抑制。*LAX1* 瞬时积聚在第四叶隔期腋生分生组织起始时,并严格调节 mRNA 的表达和控制随后蛋白质的转运<sup>[13]</sup>。*LAX2* 基因通过图位克隆的方法从 *lax2* (*lax panicle 2*) 突变体中被分离出来,并且与 *lax1* 具有相似的表型,即大多数侧生小穗腋生分生组织缺失、花序减少。*LAX2* 编码 1 个核定位蛋白且与 *LAX1* 相互作用,共同调节水稻腋生分生组织的形成<sup>[14]</sup>。

玉米中 *barren stalk1* (简称 *ba1*) 基因与玉米 *LAX* 基因同源,编码 bHLH (basic helix-loop-helix) 转录因子。*ba1* 突变体侧生分生组织的形成在营养和生殖生长期被抑制,表型与 *lax* 突变体相似。研究证实,BA1 可与 BIF2 (*barren inflorescence 2*) 发生互作<sup>[15]</sup>,BIF2 基因编码 1 个蛋白激酶,参与调节生长素信号运输过程<sup>[16]</sup>。BA1 直接受到 BIF2 磷酸化调节,被激活后进而调节下游基因 *Kn1* (*knotted1*) 表达和蛋白分布<sup>[17-19]</sup>,*Kn1* 属于同源异形盒基因,编码 1 种转录因子,在茎分生组织形成和维持中具有重要作用。如果 *BA1* 发生突变,下游基因 *Kn1* 无法发挥作用,最终导致 AM 的形成受阻,植株分枝减少<sup>[20-21]</sup>。

## 2 调控腋生分生组织生长相关基因

### 2.1 *MAX/RMS/DAD/D*

拟南芥 *more axillary growth* (简称 *max*) 突变体相比于野生型植株分枝增多、株高降低,与豌豆 *ramosus* (简称 *rms*) 基因、矮牵牛 *decreased apical dominance* (简称 *dad*) 基因、水稻 *dwarf* (简称 *d*) 基因突变体表型类似,*max1*、*max3*、*max4* 在植株根部、茎部抑制分枝。*MAX/RMS/DAD/D* 基因参与独脚金内酯 (strigolactones, 简称 SLs) 生物合成和信号转导过程。独脚金内酯是一种调节植物生长发育的新型植物激素,在植物根部产生,沿茎干向上运输,直接或间接抑制植物分枝发育。

拟南芥 *MAX3* 与水稻 *D17*、矮牵牛 *DAD3*、豌豆 *RMS5* 属于同源基因<sup>[22-24]</sup>,编码类胡萝卜素裂解双加氧酶 7 (简称 CCD7)。*MAX3* 编码 1 个质体定位蛋白,相比于在根中的表达水平,在茎和穗中的表达水平较高,同时还受到生长素的调节,且调节植物侧枝发育具有保守性。*MAX4* 编码类胡萝卜

素裂解双加氧酶 8 (简称 CCD8), 与水稻 *D10*、矮牵牛 *DAD1*、豌豆 *RMS1* 同源<sup>[25-26]</sup>。*MAX4/D10/DAD1/RMS1* 定位在质体上, 在植株中表达量低, 也受生长素诱导<sup>[26]</sup>。*MAX4* 参与 SL 的合成过程, 并在 CCD7 的下游发挥作用<sup>[27]</sup>。*MAX1/OsMAX1*<sup>[28-29]</sup> 编码细胞色素蛋白 P450, 可抑制侧枝的发育<sup>[30]</sup>。研究表明, *MAX1/OsMAX1* 在 *MAX3/D17/RMS5/DAD3*、*MAX4/D10/RMS1/DAD1* 下游发挥作用, 通过以 CCD7 和 CCD8 的反应产物或其他代谢物为底物, 合成 SLs 复合物<sup>[31]</sup>。拟南芥 *MAX2* 与水稻 *D3*<sup>[32]</sup>、豌豆 *RMS4* 属于同源基因, *MAX2* 编码 1 种 F-box 蛋白。*max* 突变体相比于野生型植株初级分枝数较少, 腋芽分生组织生长受抑制。*MAX2/D3/RMS4* 位于 *MAX1/OsMAX1*、*MAX3/D17/RMS5/DAD3*、*MAX4/D10/RMS1/DAD1* 基因下游, 在抑制分枝的过程中不可或缺。近期报道表明, 水稻 *D53*<sup>[33-34]</sup>、*D27*<sup>[35]</sup>、*D14/D88/HTD2/AtD14/DAD2* 等基因也通过参与 SL 信号途径调节植物的分枝发育。将上述基因按参与独脚金内酯途径功能不同归类, 即 *MAX3/D17/RMS5/DAD3*、*MAX4/D10/RMS1/DAD1*、*OsMAX1s/MAX1* 参与调控 SL 的合成; *MAX2/D3/RMS4* 及 *D53/D14/D88/HTD2/AtD14/DAD2*、*MAX2/D3/RMS4* 调控 SL 的信号转导。

## 2.2 WUS/OsWUS

拟南芥 *WUS* (wuschel) 基因属于 WOX 家族, 与水稻 *OsWUS*、*MOC3* 基因及玉米 *Zm-WUS1*、*ZmWUS2* 基因同源<sup>[36-37]</sup>。*WUS* 在茎端分生组织中表达, 诱导细胞增殖。*WUS* 功能获得性突变体植株表现为下胚轴细长, 相反, *WUS* 功能缺失性突变体下胚轴的伸长被抑制。研究表明, *WUS* 基因在下胚轴异位表达时通过其靶基因 *GLUTAMINE-RICH PROTEIN 23 (GRP23)* 促进细胞分裂<sup>[38]</sup>。水稻 *OsWUS*、*MOC3* 基因与拟南芥 *WUS* 同源<sup>[37]</sup>, *OsWUS* 在调控水稻分蘖时其同源异形域起到关键作用<sup>[39]</sup>。水稻单秆基因 *MONOCULM 3 (MOC3)*<sup>[40]</sup> 是最近通过图位克隆方法被分离出来的, 在 *moc3* 中, 分蘖芽的起始受到阻断, 植株几乎没有分蘖。*MOC3* 定位在核内, 编码 1 个核定位转录因子, *MOC3* 发生点突变, 导致 *OsWUS* 的表达提前终止。研究表明, *MOC3* 调控腋芽的形成受到细胞分裂素的诱导。*MOC3* 功能缺失时, 会影响细胞分裂素响应调节因子 OsRRs、ORR 的表达, 且可与 TPR (topless-related protein) 蛋白发生互作, TPL/TPR 是一类在植物中广泛存在的转录共抑制子 (co-repressor), 在激素信号转导途径中起到基因转录抑制作用。而独脚金内酯途径中 *D53* 蛋白与 TPL/TPR 蛋白形成转录抑制复合体, 协同抑制 SL 信号下游靶基因的表达<sup>[33]</sup>, 提示 *MOC3* 可能通过与 TPR 互作参与 SL 途径, 从而影响 SL 信号途径下游基因的表达。

## 3 调控腋生分生组织形成和生长的基因

### 3.1 *TBI/OsTBI*

*TBI* (*teosinte branched1*) 基因编码 1 个含 TCP [TCP 为最先发现的 3 个该家族的蛋白名称的首字母缩写, 分别是玉米中的 *TEOSINTE BRANCHED1* (*TBI*)、金鱼草中的 *CYCLOIDEA* (*CYC*) 和水稻中的 *PROLIFERATING CELL FACTORS* (*PCF*)]。结构域的转录调控因子, 属于 TCP 蛋白家族一员。TCP 结构域由 1 个螺旋-环-螺旋构型和 DNA

结合的基序组成<sup>[41]</sup>。玉米 *TBI* 基因可抑制侧枝发育和雄花的形成, 随着植株生长, 其表达量逐渐减少, 即两者呈负相关。玉米 *TBI* 的同源基因水稻 *OsTBI* 基因通过图位克隆被分离得到。水稻中 *OsTBI* 作为分枝的负调控基因, 明显受到 *MOC1* 调节。从 *Ostbi* 转基因水稻的表型来看, 分蘖和圆锥花序的数量在过表达 *OsTBI* 水稻中减少, 而在 RNAi 干扰 *OsTBI* 水稻中增多, 进一步表明 *OsTBI* 对水稻分枝起负调控作用<sup>[42-44]</sup>。近期有报道表明, *OsTBI* 调控 *OsIAA6* 的表达, *Osiaa6* 干扰突变体表现出非正常分蘖生长, *OsIAA* 是水稻 *Aux/IAA* 的同源基因, 在茎基部的叶腋分生组织中特异表达, 同时受到生长素转运蛋白 *OsPIN1* 的调控作用。生长素转运蛋白 PIN 介导生长素运输, 其中 *OSPIN1*、*OSPIN2* 和 *OsPIN3* 参与生长素运输和分布<sup>[45-48]</sup>。试验结果表明, *OsTBI* 调控生长素相关基因表达, 进而调节生长素水平, 维持植物激素平衡, 参与到水稻分蘖生长调节的过程中<sup>[49]</sup>。

*FC1* (*FINE CULM1*)<sup>[50]</sup> 从多分蘖水稻细秆突变体 *fc1* 中被分离出来, 编码转录因子且与 *TBI* 基因同源, 序列分析显示, *fc1* 的 *OsTb1* 开放阅读框的第 327 位碱基 (C 碱基) 缺失导致移码突变, 产生终止密码子, 引起了随后的转录和翻译终止。用独脚金内酯类似物 GR24 处理 *fc1* 植株时, 植株表型不受影响, 说明 *FC1* 是 SL 抑制腋芽生长所必需的, 在 *d3* 突变体中过表达水稻 *FC1*, 可以部分恢复 *d3* 的表型, 提示 *FC1* 作用于 SL 的下游, 其表达量受到 *D53* 基因的抑制<sup>[34]</sup>。此外, 细胞分裂素和 SL 可快速地减少和增加腋芽中 *FC1* 的表达量, 意味着 *FC1/TBI* 可能是细胞分裂素和 SL 途径的共同靶目标<sup>[51]</sup>。

### 3.2 *Supershoot* (简称 *SPS*) 与 *bushy* (简称 *BUS*)

*sps* 突变体和 *bus* 突变体均在拟南芥中被发现, 表现为分枝和花序浓密。除此之外, *bus* 突变体还表现出叶片皱缩、维管生长缓慢。在 *sps* 突变体中, 细胞分裂素和生长素水平提高, *SPS/BUS* 在植株叶腋处表达水平最高, 说明 *SPS/BUS* 基因在叶腋处通过间接或直接调节植物激素水平进而调控植株腋生分生组织的形成发育<sup>[52-53]</sup>。*SPS/BUS* 编码的蛋白属于细胞色素 P450 CYP79F1 亚家族成员, 参与生长素的合成过程<sup>[52]</sup>, 将 CYP79F1 失活后, 植株顶端优势上升, 生长素增多<sup>[54-55]</sup>。调节植物分枝发育基因的编码蛋白及其功能等信息见表 1。

## 4 讨论

植物分枝基因包含在多个进程中: 在蛋白降解途径方面, 探究蛋白与已知成分的相互作用在了解独脚金内酯调节植物分枝机制方面也起到了关键作用; 在植物激素途径方面, 通过改变激素的含量调节生长素、细胞分裂素的平衡等来起作用; 有些基因属于转录因子, 通过调控其他基因的转录来发挥作用。随着分子生物学和遗传学的快速发展, 植物腋生分生组织的形成和腋芽的生长调控机制已被了解。特别是通过筛选突变体而克隆出与植物分枝相关的新基因, 然后用转基因技术鉴定出包含在植物分枝过程中的这些基因, 可为阐明植物分枝发育机制提供理论依据。人们希望通过对分枝调控网络的了解, 找出关键基因并进行改造, 进而培育出抗倒伏、高产等具有优良农艺性状的农作物。

表 1 调节植物分枝发育的基因

基因(拟南芥)		同源基因	编码蛋白	功能
<i>LAS</i>		番茄 <i>LS</i> 、水稻 <i>MOC1</i>	GRAS 家族转录因子	调控腋生分生组织形成
<i>RAX</i>		番茄 <i>BLIND</i>	MYB 转录因子	抑制侧生分生组织形成
<i>LAX1</i>		水稻 <i>LAX1</i>	转录因子	调控腋生分生组织起始
<i>LAX2</i>		水稻 <i>LAX2</i>	核蛋白	调控腋生分生组织形成过程
<i>BA1</i>		玉米 <i>LAX</i>	bHLH 转录因子	调节侧生分生组织形成
<i>MAX1</i>			细胞色素蛋白 P450	合成 SL 化合物
<i>MAX2</i>		水稻 <i>D3</i> 、豌豆 <i>RMS4</i>	F-box 蛋白	参与 SL 信号转导
<i>MAX3</i>		水稻 <i>D17</i> 、矮牵牛 <i>HTD1</i> 、豌豆 <i>RMS5</i>	类胡萝卜素裂解双加氧酶 7 (CCD7)	调节侧枝发育
<i>MAX4</i>		水稻 <i>D10</i> 、矮牵牛 <i>DAD1</i> 、豌豆 <i>RMS1</i>	类胡萝卜素裂解双加氧酶 8 (CCD8)	参与 SL 的合成
<i>WUS</i>		水稻 <i>OsWUS</i> 、 <i>MOC3</i> 、玉米 <i>Zm-WUS1</i> 、 <i>ZmWUS2</i>	WOX 家族	诱导细胞增殖
<i>BRC</i>		玉米 <i>TB1</i> 、水稻 <i>OsTB1</i> <i>FCI</i>	含 TCP 结构域的转录因子	负调控腋芽的生长
<i>SPS/BUS</i>			CYP79F1 亚家族成员	调节生长素合成

目前,已有超过 100 种植物品种完成基因组测序工作,部分植株突变体库也已建立,推进了植物分枝机制的研究进程和优良农作物的培育工作。近几年来,科学家从重要的单子叶模式生物水稻中克隆出大量分枝相关基因,并将其与拟南芥比较,得到同源基因。通过对水稻突变体的研究,发现新的基因和新的分枝发育调节途径,有助于对植物分枝发育机制的进一步研究。

通过科学家的不断努力,植物分枝发育分子机制及信号通路中基因间的关系逐渐清晰。但植物分枝发生过程受到多途径调控,包括基因、遗传、激素、环境等相互作用的调节均可影响植株分枝的正常发育。因此,人们在植物分枝发育机制的研究中还需要付出很多努力。

参考文献:

[1] Greb T, Clarenz O, Schafer E, et al. Molecular analysis of the *LATERAL SUPPRESSOR* gene in *Arabidopsis* reveals a conserved control mechanism for axillary meristem formation[J]. *Genes Dev*, 2003,17(9):1175-1187.

[2] Schumacher K, Schmitt T, Rossberg M, et al. The *Lateral suppressor* (*Ls*) gene of tomato encodes a new member of the VHIID protein family[J]. *Proc Natl Acad Sci USA*,1999,96(1):290-295.

[3] Rossmann S, Kohlen W, Hasson A, et al. Lateral suppressor and Goblet act in hierarchical order to regulate ectopic meristem formation at the base of tomato leaflets[J]. *Plant J*,2015,81(6):837-848.

[4] Long J, Barton M K. Initiation of axillary and floral meristems in *Arabidopsis*[J]. *Dev Biol*,2000,218(2):341-353.

[5] Raatz B, Eicker A, Schmitz G, et al. Specific expression of *LATERAL SUPPRESSOR* is controlled by an evolutionarily conserved 3' enhancer[J]. *Plant J*,2011,68(3):400-412.

[6] Li X, Qian Q, Fu Z, et al. Control of tillering in rice[J]. *Nature*, 2003,422(6932):618-621.

[7] Xu C, Wang Y, Yu Y, et al. Degradation of *MONOCULM 1* by *APC/C* (*TAD1*) regulates rice tillering [J]. *Nat Commun*, 2012, 3 (2):750.

[8] Lin Q, Wang D, Dong H, et al. Rice *APC/C* (TE) controls tillering by mediating the degradation of *MONOCULM 1* [J]. *Nat Commun*, 2012,3(2):752.

[9] Liang W H, Shang F, Lin Q T, et al. Tillering and panicle branching genes in rice[J]. *Gene*,2014,537(1):1-5.

[10] Müller D, Schmitz G, Theres K. *Blind* homologous *R2R3 Myb* genes

control the pattern of lateral meristem initiation in *Arabidopsis* [J]. *Plant Cell*,2006,18(3):586-597.

[11] Busch B L, Schmitz G, Rossmann S, et al. Shoot branching and leaf dissection in tomato are regulated by homologous gene modules[J]. *Plant Cell*,2011,23(10):3595-3609.

[12] Komatsu K, Maekawa M, Ujiie S, et al. *LAX* and *SPA*: major regulators of shoot branching in rice [J]. *PNAS*,2003,100(20):11765-11770.

[13] Oikawa T, Kyoizuka J. Two-step regulation of *LAX PANICLE1* protein accumulation in axillary meristem formation in rice [J]. *Plant Cell*,2009,21(4):1095-1108.

[14] Tabuchi H, Zhang Y, Hattori S, et al. *LAX PANICLE2* of rice encodes a novel nuclear protein and regulates the formation of axillary meristems[J]. *Plant Cell*,2011,23(9):3276-3287.

[15] Skirpan A, Wu X, Mcsteen P. Genetic and physical interaction suggest that *BARREN STALK 1* is a target of *BARREN INFLORESCENCE2* in maize inflorescence development [J]. *Plant Journal*,2008,55(5):787-797.

[16] Mcsteen P, Malcomber S, Skirpan A, et al. *barren inflorescence2* Encodes a co-ortholog of the PINOID serine/threonine kinase and is required for organogenesis during inflorescence and vegetative development in maize [J]. *Plant Physiol*,2007,144(2):1000-1011.

[17] Mcsteen P, Hake S. *Barren inflorescence2* regulates axillary meristem development in the maize inflorescence [J]. *Development*,2001,128 (15):2881-2891.

[18] Gallavotti A, Zhao Q, Kyoizuka J, et al. The role of barren stalk1 in the architecture of maize [J]. *Nature*,2004,432(7017):630-635.

[19] Liao C, Peng Y, Ma W, et al. Proteomic analysis revealed nitrogen-mediated metabolic, developmental, and hormonal regulation of maize (*Zea mays* L.) ear growth [J]. *J Exp Bot*,2012,63(14):5275-5288.

[20] 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]. *Proc Natl Acad Sci U S A*,2008,105(39):15196-15201.

[21] Galli M, Liu Q, Moss B L, et al. Auxin signaling modules regulate maize inflorescence architecture [J]. *Proc Natl Acad Sci U S A*, 2015,112(43):13372-13377.

[22] Booker J, Aldridge M, Wills S, et al. *MAX3/CCD7* is a carotenoid cleavage dioxygenase required for the synthesis of a novel plant

- signaling molecule[J]. *Curr Biol*,2004,14(14):1232–1238.
- [23] Johnson X, Breich T, Dun E A, et al. Branching genes are conserved across species. Genes controlling a novel signal in pea are coregulated by other long – distance signals[J]. *Plant Physiol*, 2006,142(3):1014–1026.
- [24] Zou J, Zhang S, Zhang W, et al. The rice HIGH – TILLERING DWARF1 encoding an ortholog of *Arabidopsis* MAX3 is required for negative regulation of the outgrowth of axillary buds[J]. *Plant J*, 2006,48(5):687–698.
- [25] Sorefan K, Booker J, Haurigné K, et al. MAX4 and RMS1 are orthologous dioxygenase – like genes that regulate shoot branching in *Arabidopsis* and pea[J]. *Genes Dev*,2003,17(12):1469–1474.
- [26] Arite T, Iwata H, Ohshima K, et al. *DWARF10*, an *RMS1/MAX4/DAD1* ortholog, controls lateral bud outgrowth in rice[J]. *Plant J*, 2007,51(6):1019–1029.
- [27] Alder A, Jamil M, Marzorati M, et al. The path from beta – carotene to carlactone, a strigolactone – like plant hormone[J]. *Science*, 2012,335(6074):1348–1351.
- [28] Cardoso C, Zhang Y, Jamil M, et al. Natural variation of rice strigolactone biosynthesis is associated with the deletion of two *MAX1* orthologs[J]. *Proc Natl Acad Sci U S A*,2014,111(6):2379–2384.
- [29] Zhang Y, van Dijk A D, Scaffidi A, et al. Rice cytochrome P450 *MAX1* homologs catalyze distinct steps in strigolactone biosynthesis[J]. *Nat Chem Biol*,2014,10(12):1028–1033.
- [30] Stirnberg P, van De Sande K, Leyser H M. *MAX1* and *MAX2* control shoot lateral branching in *Arabidopsis*[J]. *Development*,2002,129(5):1131–1141.
- [31] Booker J, Sieberer T, Wright W, et al. *MAX1 encodes a cytochrome P450 family member that acts downstream of MAX3/4* to produce a carotenoid – derived branch – inhibiting hormone[J]. *Dev Cell*, 2005,8(3):443–449.
- [32] Wang Y, Li J. Branching in rice[J]. *Curr Opin Plant Biol*,2011,14(1):94–99.
- [33] Jiang L, Liu X, Xiong G, et al. DWARF 53 acts as a repressor of strigolactone signalling in rice[J]. *Nature*, 2013, 504 ( 7480 ) : 401–405.
- [34] Zhou F, Lin Q, Zhu L, et al. D14 – SCF ( D3 ) – dependent degradation of D53 regulates strigolactone signalling[J]. *Nature*, 2013,504(7480):406–410.
- [35] Lin H, Wang R, Qian Q, et al. DWARF27, an iron – containing protein required for the biosynthesis of strigolactones, regulates rice tiller bud outgrowth[J]. *Plant Cell*,2009,21(5):1512–1525.
- [36] Haecker A, Gross – Hardt R, Geiges B, et al. Expression dynamics of WOX genes mark cell fate decisions during early embryonic patterning in *Arabidopsis thaliana*[J]. *Development*,2004,131(3):657–668.
- [37] Nardmann J, Werr W. The shoot stem cell niche in angiosperms: expression patterns of *WUS* orthologues in rice and maize imply major modifications in the course of mono – and dicot evolution[J]. *Mol Biol Evol*,2006,23(12):2492–2504.
- [38] Zhang D J, Wang X M, Wang M, et al. Ectopic expression of *WUS* in hypocotyl promotes cell division via *GRP23* in *Arabidopsis*[J]. *PLoS One*,2013,8(9):e75773.
- [39] Mjomba F M, Zheng Y, Liu H Q, et al. Homeobox is pivotal for OsWUS controlling tiller development and female fertility in rice[J]. *G3 (Bethesda)*,2016,6(7):2013–2021.
- [40] Lu Z, Shao G, Xiong J, et al. *MONOCULM 3*, an ortholog of *WUSCHEL* in rice, is required for tiller bud formation[J]. *J Genet Genomics*,2015,42(2):71–78.
- [41] Kosugi S, Ohashi Y. DNA binding and dimerization specificity and potential targets for the TCP protein family[J]. *Plant J*,2002,30(3):337–348.
- [42] Doebley J, Stec A, Gustus C. *Teosinte branched1* and the origin of maize:evidence for epistasis and the evolution of dominance[J]. *Genetics*,1995,141(1):333–346.
- [43] Takeda T, Suwa Y, Suzuki M, et al. The *OstT1* gene negatively regulates lateral branching in rice[J]. *Plant J*,2003,33(3):513–520.
- [44] Choi M S, Woo M O, Koh E B, et al. *Teosinte Branched 1* modulates tillering in rice plants[J]. *Plant Cell Rep*,2012,31(1):57–65.
- [45] Wang J R, Hu H, Wang G H, et al. Expression of *PIN* genes in rice (*Oryza sativa* L.): tissue specificity and regulation by hormones[J]. *Mol Plant*,2009,2(4):823–831.
- [46] Xu M, Zhu L, Shou H X, et al. A *PIN1* family gene, *OsPIN1*, involved in auxin – dependent adventitious root emergence and tillering in rice[J]. *Plant Cell Physiol*,2005,46(10):1674–1681.
- [47] Zhang Q, Li J, Zhang W, et al. The putative auxin efflux carrier OsPIN3t is involved in the drought stress response and drought tolerance[J]. *Plant J*,2012,72(5):805–816.
- [48] Lu G, Coneva V, Casaretto J A, et al. *OsPIN5b* modulates rice (*Oryza sativa*) plant architecture and yield by changing auxin homeostasis, transport and distribution[J]. *Plant J*,2015,83(5):913–925.
- [49] Jung H, Lee D K, Choi Y D, et al. *OsIAA6*, a member of the rice *Aux/IAA* gene family, is involved in drought tolerance and tiller outgrowth[J]. *Plant Sci*,2015,236:304–312.
- [50] Minakuchi K, Kameoka H, Yasuno N, et al. *FINE CULM1 (FC1)* works downstream of strigolactones to inhibit the outgrowth of axillary buds in rice[J]. *Plant Cell Physiol*,2010,51(7):1127–1135.
- [51] Xu J, Zha M, Li Y, et al. The interaction between nitrogen availability and auxin, cytokinin, and strigolactone in the control of shoot branching in rice (*Oryza sativa* L.)[J]. *Plant Cell Rep*, 2015,34(9):1647–1662.
- [52] Reintanz B, Lehnen M, Reichelt M, et al. Bus, a bushy *Arabidopsis* CYP79F1 knockout mutant with abolished synthesis of short – chain aliphatic glucosinolates[J]. *Plant Cell*,2001,13(2):351–367.
- [53] Tantikanjana T, Yong J W, Letham D S, et al. Control of axillary bud initiation and shoot architecture in *Arabidopsis* through the *SUPERSHOOT* gene[J]. *Genes Dev*,2001,15(12):1577–1588.
- [54] Tantikanjana T, Mikkelsen M D, Hussain M, et al. Functional analysis of the tandem – duplicated *P450* genes SPS/BUS/CYP79F1 and CYP79F2 in glucosinolate biosynthesis and plant development by Ds transposition – generated double mutants[J]. *Plant Physiol*, 2004,135(2):840–848.
- [55] Hansen C H, Wittstock U, Olsen C E, et al. Cytochrome p450 CYP79F1 from *Arabidopsis* catalyzes the conversion of dihomomethionine and trihomomethionine to the corresponding aldoximes in the biosynthesis of aliphatic glucosinolates[J]. *J Biol Chem*,2001,276(14):11078–11085.