

植物激素对分枝发育的协同调控作用研究进展

刘拥海^{1,2}, 俞乐¹, 丁君辉², 王若仲², 黄志刚², 萧浪涛^{2,*}

¹肇庆学院生命科学学院, 广东肇庆526061; ²湖南农业大学植物激素与生长发育湖南省重点实验室, 长沙410128

摘要: 植物分枝与其适应环境、生存竞争能力及产量形成密切相关。近年的研究表明植物激素信号在调控植物分枝发育过程中起关键作用。文章主要介绍了生长素、细胞分裂素以及独脚金内酯协同调控植物分枝发育的研究进展, 为深入了解植物分枝发育的调控机制提供参考。

关键词: 生长素; 细胞分裂素; 植物分枝; 独脚金内酯

Research Progress in Synergistic Regulatory Roles of Phytohormones in Shoot Branching

LIU Yong-Hai^{1,2}, YU Le¹, DING Jun-Hui², WANG Ruo-Zhong², HUANG Zhi-Gang², XIAO Lang-Tao^{2,*}

¹College of Life Sciences, Zhaoqing University, Zhaoqing, Guangdong 526061, China; ²Hunan Provincial Key Laboratory of Phytohormones and Growth Development, Hunan Agricultural University, Changsha 410128, China

Abstract: Shoot branching is important for plant adaptation, survival competition and grain yield formation. Recent evidences suggest that phytohormonal signals play a critical role in controlling shoot branching. This review covers the synergistic regulatory roles for auxin, cytokinin and strigolactone in shoot branching in higher plants. The information will be useful for further understanding the regulating mechanism of shoot branching.

Key words: auxin; cytokinin; shoot branching; strigolactone

植物分枝与其适应环境、生存竞争能力及产量形成密切相关, 也决定着植物的株型(Wang和Li 2011; 陈彩艳等2009)。植物分枝发育大致可分为侧生分生组织(axillary meristems, AMS)形成和腋芽生长两个阶段。AMS能否形成腋芽并进一步发育形成分枝受到植物激素、环境及遗传因子的调控, 其中植物激素在调控植物分枝发育过程中起关键作用(Wang和Li 2011; Assuero和Tognetti 2010; McSteen 2009; Ongaro和Leyser 2008)。研究表明, 在植物分枝发育过程中, AMS的形成需要生长素(auxin, IAA)介导。IAA从茎顶端向下运输抑制腋芽的生长, 形成顶端优势, 而细胞分裂素(cytokinin, CTK)从根系向上运输促进腋芽的生长, 影响植物分枝发育(Müller和Leyser 2011; Ongaro和Leyser 2008; Kyozuka 2007)。近年来, 越来越多的研究表明独脚金内酯(strigolactones, SL)作为一类新型植物激素也参与了植物分枝发育的调控(Wang和Li 2011; 闫海芳和李玉花2009; Dun等2009; Ferguson和Beveridge 2009; Gomez-Roldan等2008; Umehara等2008)。因此, 本文主要介绍IAA、CTK及SL在协同调控植物分枝发育、维持植物株型等方面的

研究进展, 旨在为深入了解植物分枝发育的调控机制提供参考。

1 IAA、CTK和SL在植物分枝发育进程中的作用

植物分枝发育包括AMS形成与腋芽生长两个阶段。AMS形成于植物叶片的叶腋处, 在营养生长过程中产生分枝, 在禾本科植物称之为分蘖; 在生殖发育过程中AMS产生花枝。AMS能否形成腋芽并进一步发育形成分枝则受到植物激素、环境及遗传因子的协同调控(Ongaro和Leyser 2008; McSteen等2007)。在双子叶植物拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)营养生长发育中AMS出现得较晚, 它在叶片发育过程中只产生一个新叶原基就停止发育, 受到信号刺激后才重新生长(McSteen 2009)。在单子叶植物玉米(*Zea mays*)中, 腋芽生长一直受到抑制, 最终导致单轴生长; 而在水稻(*Oryza sativa*)中, 由于AMS不断形成并进一步发育, 进而形成高度

收稿 2012-07-19 修定 2012-08-21

资助 国家自然科学基金(90817101和91117006)、中国博士后科学基金(2012M511723)和广东省自然科学基金(S2011040001280和S2012010010680)。

* 通讯作者(E-mail: langtaoxiao@163.com; Tel: 0731-84635261)。

分枝的植株(Shimamoto和Kyo-zuka 2002)。在拟南芥生殖生长发育中, AMS从苞叶长出, 而禾本科植物如玉米在开花之前, AMS就形成分枝和穗枝(McSteen 2009)。由于AMS在不同发育过程中的活力不同, 所以不同植物中AMS对同样的刺激会有不同的响应。例如, 拟南芥在营养生长过程中腋芽向顶部生长, 在生殖发育过程中则向基部生长, 而在禾本科植物中, 分蘖则从基部的节间长出(Doust 2007)。借助于那些分枝很少或是分枝异常浓密的突变体的研究, 调控AMS形成及生长发育的植物激素相关基因大多已经被鉴定(Wang和Li 2011; McSteen 2009)(表1)。

1.1 IAA对植物分枝发育的抑制作用

IAA在所有器官原基的极性生长中都起着极为重要的作用。IAA从茎顶端向基部极性运输(polar auxin transport, PAT)抑制腋芽的生长, 形成顶端优势现象。如果去掉顶芽, 腋芽生长就会被激活; 反之, 如果将IAA应用到去顶芽的部分, 腋芽生长则会重新受到抑制(Müller和Leyser 2011)。拟南芥的生长呈现某些顶端优势, 去掉顶芽会促进长出分枝。高度分蘖的水稻也有顶端优势现象, 若去掉颖花将促进分蘖伸长, 加入IAA则起抑制作用(Aguilar-Martinez等2007; Arite等2007)。通过分析植物分枝发育的功能缺陷突变体的相关基因, IAA在顶端优势现象中的作用机制已基本得到阐明(Müller和Leyser 2011; McSteen 2009; Ongaro和Leyser 2008)。

一种拟南芥突变体由于不能开花而产生了针形花(pin-shaped inflorescence)表型, 其突变基因

*PINFORMED1 (PIN1)*的功能已经得到鉴定, 它主要编码一种生长素输出载体蛋白(PIN-FORMED auxin efflux carriers, PIN) (Galweiler等1998), 该基因突变导致PAT受阻。PIN1的定位通过苏氨酸/丝氨酸蛋白激酶的磷酸化/去磷酸化来调节, 苏氨酸/丝氨酸蛋白激酶由*PINOID (PID)*编码(Michniewicz等2007)。在玉米和水稻中已有3个*PIN1*基因座已经得到鉴定(Gallavotti等2008b), 与拟南芥一样, 玉米*ZmPIN1a*基因定位于所有AMS和侧生器官原基中(Gallavotti等2008b; Carraro等2006)。研究发现玉米*ZmPIN1a*能补偿拟南芥*pin1*突变体而恢复其开花能力, 这表明玉米*ZmPIN1a*的功能可能参与PAT。PAT能力下降会引起单子叶植物分蘖增加, 如水稻*OsPIN1*表达下调的突变体分蘖数显著增加, 并且*OsPIN1*的反义表达实验也进一步证明了*PIN1*具有调控PAT的功能(Xu等2005)。研究还发现*OsPIN1*表达水平下调影响分蘖角度的改变, 如该基因突变体的分蘖角度比野生型大, 在其他PAT缺陷的水稻突变体中也能见到类似现象, 说明分蘖与向地性一样需要PAT(Li等2007)。玉米少花突变体(*barren inflorescence2, bif2*)很少分枝, 与拟南芥针型花表型相类似(McSteen和Hake 2001)。*BIF2*编码一个苏氨酸/丝氨酸蛋白激酶BIF2, 它通过磷酸化*ZmPIN1a*影响其定位, 与拟南芥中PID的功能类似(Skirpan等2009; McSteen等2007; Michniewicz等2007)。水稻中*OsPID*超表达会影响其幼苗发育, 与PAT抑制剂处理的效果类似, 这进一步证明了PAT对AMS发育的调控作用(Morita和Kyo-zuka 2007)。至于拟南芥中*PID*与水稻中*OsPID*/

表1 植物分枝发育中植物激素相关调控基因(Wang和Li 2011; McSteen 2009)

Table1 Phytohormone-related genes regulating shoot branching (Wang和Li 2011; McSteen 2009)

编码的蛋白	植物激素相关调控基因					
	水稻	拟南芥	豌豆	玉米	番茄	矮牵牛
生长素输出载体	<i>OsPIN1</i>	<i>PIN1</i>	<i>PsPIN1</i>	<i>ZmPIN1</i>		
苏氨酸/丝氨酸激酶	<i>OsPID/OsBIF2</i>	<i>PID</i>	<i>PsPID</i>	<i>BIF2</i>		
黄素单加氧酶	<i>OsYUC1</i>	<i>YUC1,2,4,6</i>		<i>SPI1</i>	<i>ToFZY</i>	
碱性螺旋-环-螺旋转录因子	<i>LAX</i>			<i>BA1</i>		
TCP转录因子	<i>OsTBI/FC1</i>	<i>BRC1</i>		<i>TBI</i>		
GRAS转录因子	<i>MOC1/SPA</i>	<i>LAS</i>			<i>LS</i>	
胡萝卜素裂解双加氧酶	<i>HTD1/D17/D10</i>	<i>MAX3/MAX4</i>	<i>RMS5/RMS1</i>			<i>DAD1</i>
细胞色素P450单加氧酶		<i>MAX1</i>				
F蛋白框	<i>D3</i>	<i>MAX2</i>	<i>RMS4</i>			
α/β -折叠水解酶	<i>D14/D88/HTD2</i>					

*OsBIF2*功能是否一样,目前尚无确切的证据。

拟南芥*YUC*基因家族编码黄素单氧化酶,参与调节IAA合成的定位。敲除突变体*YUCCA* (*YUC*)家族中的多个基因也会出现针形花表型。拟南芥*yuc*突变体由于IAA合成能力下降,顶端优势不明显,产生分枝浓密的表型而且不能正常开花,形成与玉米少花突变体(*sparse inflorescence1*, *spi1*)一样的少花表型(Cheng等2006)。研究表明,玉米*spi1*突变体仅有很少的分枝,*SP11*编码一个*YUC*基因家族的蛋白成员,为生长素合成区域化所需(Gallavotti等2008a)。同时,反义干涉水稻*OsYUC1*会导致其根和茎的伸长产生严重缺陷(Yamamoto等2007)。

1.2 CTK促进植物的分枝发育

CTK参与调控植物分枝发育,主要在调节顶端分生组织生长方面起作用(Su等2011; Kyojuka 2007)。研究表明,在拟南芥中,分生组织的大小与CTK水平呈正相关(Werner等2003)。细胞色素氧化酶(cytokinin oxidase, CKX)为降解CTK代谢途径的关键酶之一,研究发现水稻中*CKX*基因突变通常导致其穗枝与颖花数增加及水稻产量的提高(Ashikari等2005)。水稻中*LONELY GUY* (*LOG*)编码一种新的细胞分裂素激活酶,该酶催化CTK生物合成的最后一步反应,研究表明水稻中*LOG*突变后其穗枝与颖花数减少,导致产量下降(Kurakawa等2007)。拟南芥*AtMYB2*编码一种含R2R3 MYB结构域的转录因子,Guo和Gan (2011)的研究结果表明*atmyb2*突变体中由于T-DNA插入突变增强了CTK合成关键酶即异戊烯基转移酶(isopentenyl-transferase, IPT)基因的表达水平,CTK含量上升,导致该突变体在发育后期呈现高度分枝的表型;进一步利用转基因技术将含有*AtMYB2*启动子的细胞色素氧化酶基因导入*atmyb2*突变体后,植株CTK水平下降,高度分枝表型恢复到了分枝正常的野生型表型。

1.3 一类新型植物激素SL参与抑制植物的分枝发育

SL由植物根部释放,能够刺激寄生植物的种子萌发(Gomez-Roldan等2008; Bouwmeester等2007)。研究表明,SL生物活性高,在皮克水平上就能促进种子萌发,且寄生植物种子可以通过SL感

知寄主的位置并促使其根系朝寄主生长(Bouwmeester等2007)。此外,SL类化合物还能促进植物与枞枝真菌(arbuscular mycorrhizal fungi)建立共生关系。植物根外高度发达的菌丝可以帮助植物吸收如无机磷、无机氮及其他微量元素等各种营养物质。这种共生关系的形成还可以提高植物抵抗各种生物/非生物胁迫的能力(陈彩艳等2009; Bouwmeester等2007)。

近年来,对拟南芥多腋分生组织突变体(*more axillary meristem*, *max*)、豌豆(*Pisum sativum*)多分枝突变体(*ramosus*, *rms*)、矮牵牛(*Petunia hybrida*)弱顶端优势突变体(*decreased apical dominance*, *dad*)等的研究发现,SL参与调控植物分枝发育(Gomez-Roldan等2008; Umehara等2008)。SL作为一类抑制植物分枝发育的植物激素,可与IAA和CTK协同控制植物的分枝生长(Wang和Li 2011; Ferguson和Beveridge 2009; Dun等2009)。通过对拟南芥、豌豆、矮牵牛及水稻大量分枝发育突变体的研究,SL抑制植物分枝发育的作用机制(*more axillary branches/shoot-multiplication signal pathway*, *MAX/SMS*途径)基本得以阐明。克隆*MAX/SMS*途径基因的研究结果表明,SL的合成可能源于类胡萝卜素合成途径。其中,*MAX3/RMS5*编码类胡萝卜素裂解双加氧酶7(carotenoid cleavage dioxygenase 7, *CCD7*),*MAX4/RMS1/DAD1*编码类胡萝卜素裂解双加氧酶8(*CCD8*),*CCD7*和*CCD8*等共同作用将 β -类胡萝卜素裂解成SL,而*MAX1*编码的细胞色素P450单加氧酶(P450)在*MAX3*和*MAX4*下游起作用(Gomez-Roldan等2008; Umehara等2008)。此外,*MAX2*、*RMS4*和*DWARF3*则在SL信号的接收中起作用(Wang和Li 2011; 闫海芳和李玉花2009; Dun等2009)。

研究表明,豌豆*rms*突变体多分枝表型与类胡萝卜素裂解酶缺失和SL含量下降有关,这说明*rms*基因可能参与SL的合成。由于SL缺失,*rms*突变体不能与枞枝真菌相互作用形成共生关系(Gomez-Roldan等2008)。进一步的研究发现,在豌豆*rms*和水稻*dwarf*突变体的根系分泌物中也严重缺失SL,因其根系分泌物既不能促进列当种子的萌发,也不能被独脚金寄生(Gomez-Roldan等2008; Umehara等2008)。用人工合成的SL类似物GR24处理

豌豆*rms*或拟南芥*max*突变体,其腋芽分枝受到抑制(Gomez-Roldan等2008);在水稻*dwarf*突变体研究中也得到了类似的结果(Umehara等2008)。上述研究进一步证明*max/rms/dad*等突变体分枝表型的改变与SL缺失有关。Wang和Li(2011)的研究表明水稻多分蘖矮秆基因(*HIGH TILLERING DWARF1*, *HTD1*)编码MAX3/RMS5的类似物,而*DWARF10* (*D10*)编码MAX4/RMS1的类似物。水稻矮秆突变体*DWARF14* (*d14*)呈现随分蘖增加、植株高度下降的表型(Arite等2009),它与水稻SL缺失突变体*d10*和*d3*所具有的表型相似(Arite等2007)。*d10-1/d14-1*双突变体与*d10-1*或*d14-1*单突变体相比而言,表型没有明显区别,表明*D10*和*D14*在同一途径里共同起作用。但是与*d10*不同,*d14*突变体的分枝表型不能被外源SL恢复,而且*d14*含有比野生型较高水平的2-表-5-脱氧独脚金醇(Arite等2009)。因此推测*D14*可能在SL合成的下游起作用,如可能作为植物激素信号转导的组成成分或作为参与SL转变成生物活性形式的催化酶(Arite等2009)。最近,Wang和Li(2011)报道水稻矮秆突变体*dwarf27* (*d27*)或*dwarf14* (*d14*)等多分蘖突变体也与SL缺失有关,并认为*DWARF27* (*D27*)和*DWARF14* (*D14*)可能分别在SL合成或信号转导中起作用。

1.4 *BRC1*作为植物激素与环境信号互作的集成器来调控植物分枝发育

玉米的祖先墨西哥类蜀黍(*Zea mays* ssp. *parviglumis*, 俗称大刍草)是高度分枝的,每一个节基本都能长出营养分枝,结果表现为分枝浓密的株型;而玉米仅有一个单轴生长,几乎没有分枝(Doebley 2004)。研究表明,玉米的*TBI*编码TCP转录因子,其在玉米和大刍草腋芽中的表达均受到抑制,但*TBI*在玉米中的表达量,相对于大刍草更高,结果导致腋芽的生长受到抑制且最终分枝减少(Clark等2006)。尽管水稻也是高度分蘖的植物,但从水稻分离出的*TBI*基因能控制水稻分蘖,*OsTBI*功能的缺失将产生细秸秆突变体(*fine culm1*, *fc1*),即产生一个比正常的水稻植株有更多分蘖和更细秸秆的植株。相反,*OsTBI*超表达导致水稻分蘖数减少,玉米*TBI*在小麦中的超表达也导致小麦分蘖数减少(Lewis等2008)。玉米*bal/tb1*双突变体也不产生分蘖,表明在营养生长发育中AMS的生

长需要*BA1*参与,并且玉米*bif2/tb1*和*spi1/tb1*双突变体都产生比*tb1*单突变体要少的分蘖表型,意味着在AMS的生长也需要*bif2*和*spi1*参与(Gallavotti等2008a; McSteen等2007)。高粱(*Sorghum bicolor*)*SbTBI*负责响应红光/远红光信号变化,研究表明红光/远红光比率的变化由受体光敏色素来感应,高粱*phyB*突变体分枝减少,*SbTBI*表达增强(Kebrom等2006)。

拟南芥的*TCP18/BRC1/TBL1*与禾本科植物中的*TBI*有同样作用(Aguilar-Martinez等2007; Finlayson 2007)。与玉米中一样,拟南芥*BRC1*也在腋芽中表达,其功能缺失突变体形成更多的分枝,特别是莲座叶处。研究表明*BRC1*可作为植物激素与环境信号互作的集成器来调控植物分枝发育(Aguilar-Martinez等2007; Finlayson 2007)。玉米*BA1*编码碱性螺旋-环-螺旋类转录因子,水稻中*BA1*类似物*LAX PANICLE* (*LAX*)已有报道,但在拟南芥中是否有*BA1*类似物尚未见报道(McSteen 2009)。对玉米*bal*突变体的研究表明,*BA1*可与*BIF2*进行物理性相互作用,*BA1*的表达也可由IAA诱导,IAA抑制剂处理后*BA1*不表达(Skirpan等2008)。Gallavotti等(2008b)用IAA报告基因*DR5*的研究发现,IAA最大值并没有在*bal*突变体中出现。因此,可以推断*BA1/LAX*很可能通过介导IAA来调控AMS形成,但*BA1/LAX*与IAA相互作用的精确分子机制尚不清楚(Gallavotti等2008b; Skirpan等2008)。

2 IAA、CTK及SL协同调控植物分枝发育的进程

2.1 IAA与CTK在调控植物分枝发育中的拮抗作用

尽管在植物分枝发育过程中AMS的形成需要IAA介导,IAA从茎顶端向下运输从而抑制腋芽的生长,但研究发现即使阻断IAA使其不进入到腋芽,腋芽的生长也会受到抑制(Morris等2005)。由此看来,除IAA外,应该还有其他因素参与顶端优势的建立,也就是说,IAA向茎基部运输的同时影响了第二信使向上运输进入侧芽,目前CTK是公认的第二信使(Ongaro和Leyser 2008)。IAA与CTK可能协同调控植物的分枝发育。CTK主要通过两种方式调控促进腋芽生长,一种是调节PAT。如在顶芽外施CTK可立即激活腋芽生长,而施用IAA则腋芽生长延后5 d,同时施用CTK和IAA即在14 d后仍然抑制芽生长,这与CTK促进IAA在茎中的极性

运输有关。此外, CTK还可通过对豌豆芽中PIN蛋白的极化作用来上调PAT, 如外施6-苄基氨基嘌呤(6-benzylaminopurine, 6-BA)后2~5 h, 非生长的腋芽*PsPIN1*表达水平上调(Müller和Leyser 2011)。另一种方式是上调芽中IAA的生物合成(Müller和Leyser 2011)。将豌豆去顶后茎切段保持于不含IAA的缓冲液3 h内*PsIPT*仍有表达; 若将IAA加入到缓冲液中, *PsIPT*表达则受到抑制(Müller和Leyser 2011)。外施IAA抑制分蘖芽的生长并降低分蘖芽与节中的CTK水平, IAA负调控分蘖节中*OsIPT*的表达及CTK合成水平, 进而抑制其分蘖芽的生长, 这表明IAA/CTK含量的相对改变会促进或抑制腋芽的生长, 进而影响植物分枝发育和株型结构(Liu等2011)。研究表明CTK主要是在植物根部合成, 通过向上运输由茎进入腋芽从而促进其生长。IAA通过抑制茎节部位CTK的合成来调控腋芽的生长, 去顶后IAA耗尽, 茎中才开始合成CTK(Hirose等2008; Tanaka等2006)。拟南芥*BUD2*编码的S-腺苷甲硫氨酸脱羧酶4 (*S*-adenosylmethionine decarboxylase 4, SAMDC4)与植物体内多胺的形成有关, *bud2*突变体由于SAMDC4功能的缺失导致分枝增加, 株型矮小; 进一步的研究发现*BUD2*的表达需要IAA诱导, *bud2*突变体对IAA敏感性降低, 而对CTK敏感性提高, 这表明多胺可通过影响CTK体内平衡以及IAA与CTK的敏感性来调控植物株型(Cui等2010)。

2.2 SL协同IAA及CK等信号调控植物的分枝发育

在拟南芥*max*突变体中, 芽对IAA的抑制作用表现出抗性, 这说明生长素完全抑制芽的生长需要SL的参与, 即IAA与SL协同调控植物分枝发育(Bennett等2006)。Ongaro和Leyser (2008)对其机制的研究表明, SL在拟南芥茎中通过调节IAA输出载体蛋白PIN的数量来调节IAA运输的能力, 也就是说, 在拟南芥*max*突变体中, 由于IAA输出载体蛋白PIN等过量积累, 茎中IAA运输能力并没有达到饱和, 导致大部分腋芽合成IAA并运输到茎中, 因此分枝不断生成, 从而表现出*max*多侧枝的表型。另外, 拟南芥*max*突变体中*BRC1*表达水平显著下降, 表明*BRC1*作用位点可能在MAX途径的下游(Aguilar-Martinez等2007; Finlayson 2007)。进一步研究表明, 拟南芥*max/brc1*双突变体与单突

变体一样也是多分枝的, 说明*BRC1*与*MAX*在同一条途径起作用, 在转录水平上SL正调控*BRC1*从而抑制分枝发育。拟南芥中IAA合成代谢关键酶基因*YUC*超表达突变体*yuc1D*分枝较少, 而*yuc1D/brc1*双突变体则有较多的分枝, 表明*BRC1*参与了IAA介导的顶端优势。Aguilar-Martinez等(2007)用实时RT-PCR技术, 在*yuc1D*突变体或拟南芥抗生长素突变体(*auxin resistant1*, *axr1*)中并没有检测到*BRC1*表达水平有显著变化, 但Finlayson (2007)用半定量RT-PCR技术却检测到离体芽中*BRC1*水平确实受到IAA调控, 并且*BRC1*水平也受到去顶的影响, 表明*BRC1*可能作用于IAA与MAX途径基因的下游。

水稻中*OsTBI/FCI*与IAA及SL信号调控途径的相互作用与拟南芥不同, 如水稻分蘖已经长出, 但*dwarf*突变体*FCI*表达水平却没有下调。此外, 尽管矮秆突变体*dwarf*对IAA超敏感, 但*FCI*却不被IAA诱导, 因此可以推断水稻*FCI*作用不依赖MAX途径(Arite等2007)。豌豆*RAMOSUS (RMS)*突变体中分枝调控基因*RMS1*控制SL的生物合成与识别, 如茎中*RMS1*表达由IAA诱导, 水稻茎中*D10*和拟南芥根中*MAX4*也由IAA诱导表达(Arite等2007; Bennett等2006)。但其表达水平存在差异, 如豌豆*RMS1*和水稻*D10*受到上调, 而在拟南芥*max*突变体中*MAX4*没有明显上调(McSteen 2009; Arite等2007)。尽管IAA处理影响*RMS1*的表达, 但尚不清楚*RMS*网络能否单独调控分枝(Morris等2001)。Ferguson和Beveridge (2009)研究结果表明, 与对照相比, 豌豆*rms*突变体在去顶芽或环割后其腋芽的生长和分枝的长度都是增强的, 这可能与这些处理诱导的腋芽生长独立于*RMS*有关。进一步研究发现, 即使阻断主茎*RMS1*和*RMS5*的表达, 或是抑制IAA运输与降低内源IAA水平等都不能有效促进腋芽的生长, 这与不能有效诱导*IPT*表达有关。此外, Foo等(2007)发现, 在豌豆几乎所有*rms*突变体与拟南芥*max*突变体中, 木质部汁液中CTK含量均比野生型偏低, 这表明SL可能通过反馈调节方式调节着CTK水平, 进而可能影响分枝发育进程, 但其作用机制目前尚不清楚。

综上所述, 植物分枝发育可分为侧生分生组织的形成和腋芽的生长两个阶段, 侧生分生组织

能否形成腋芽与进一步生长并发育形成分枝受到植物激素、环境及遗传因子的调控,但植物激素在调控植物分枝发育过程中起着关键作用(Müller和Leyser 2011; Wang和Li 2011; Assuero和Tognetti

2010; McSteen 2009; Gomez-Roldan等2008; Ume-hara等2008)。我们根据已有的研究成果总结了IAA、CTK及SL等植物激素对植物分枝发育的协同调控作用模式(图1)。

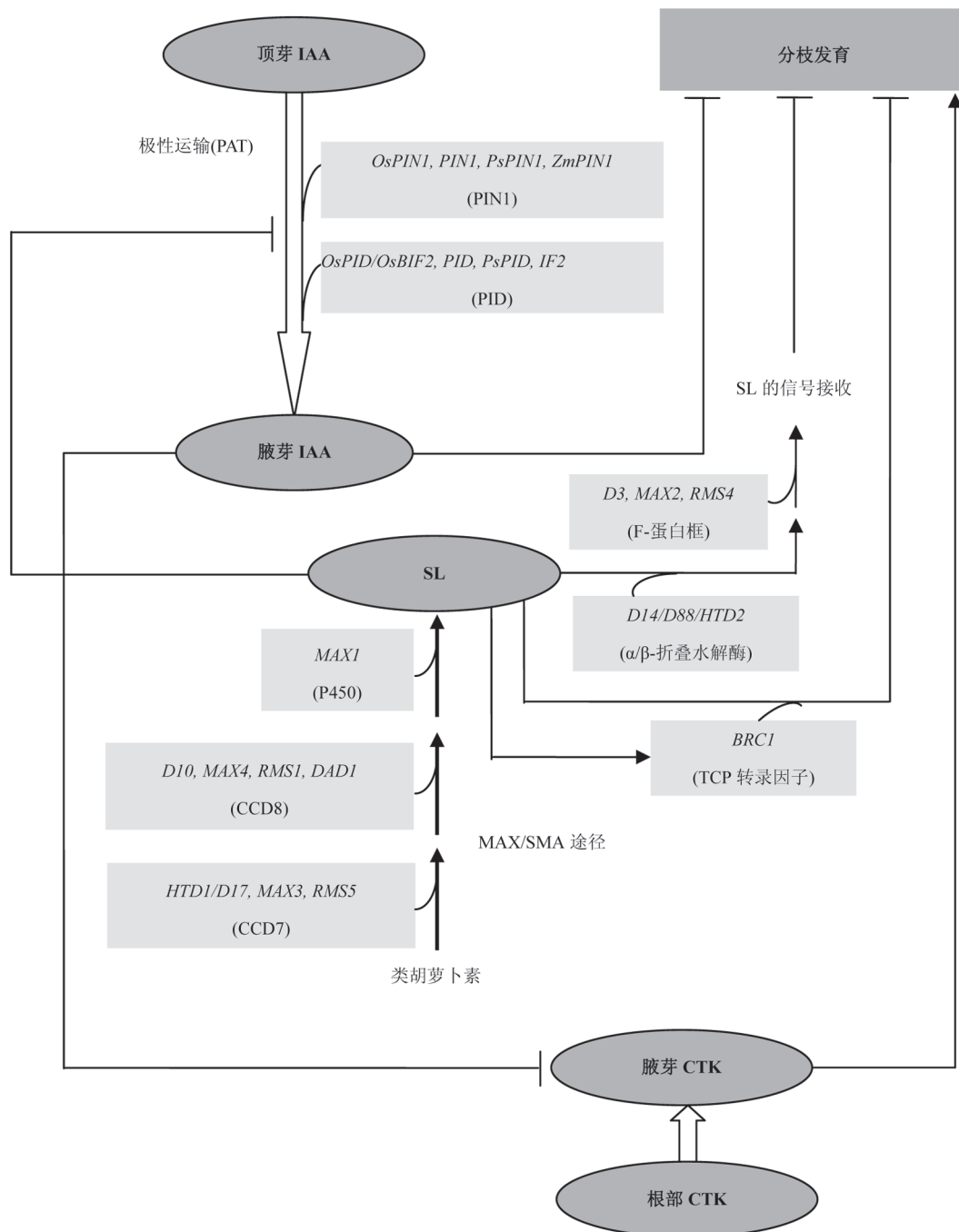


图1 植物激素对分枝发育的协同调控作用模式

Fig.1 Model of synergistic regulatory roles of phytohormones in shoot branching

参考文献(Müller和Leyser 2011; Wang和Li 2011; Assuero和Tognetti 2010; Ferguson和Beveridge 2009; McSteen 2009)并修改。↓表示运输方向; →表示促进作用; ⊥表示抑制作用; ⤴表示参与调控。

3 结语

在高等植物中, SL已被证明是一种广泛存在于分枝生长发育调控途径中的新型植物激素。尽管前人的研究表明SL的产生源于类胡萝卜素的裂解产物, 目前已知有CCD7、CCD8及P450等3个酶参与这一过程(Wang和Li 2011; Gomez-Roldan等2008; Umehara等2008), 但目前对于SL生物合成的完整生化途径尚不清楚。

研究表明SL在植物体内与很多信号途径(包括与IAA、CTK以及其他未知的调控信号)之间都存在着相互作用, 但它们在调节侧枝生长发育、花枝形成以及根系生长发育等过程中的作用仍存在差异(Wang和Li 2011; McSteen 2009)。因此, 对于SL如何协同IAA、CTK及其他未知的信号精细调控植物的分枝发育仍有待深入研究。

植物分枝发育决定植物的株型, 直接影响植物的生存竞争能力, 并与其适应环境的能力密切相关(Assuero和Tognetti 2010; 陈彩艳等2009)。植物在不同的发育阶段, 形成一定的分枝形态来适应不断变化的生态环境并提高其生存竞争能力, 但植物激素信号网络如何协同环境及遗传因子等高效调控植物的分枝发育进程还有待进一步研究来予以阐明。

分蘖是单子叶植物一种特殊的分枝现象, 是水稻等禾谷类作物最重要的农艺性状之一, 直接决定水稻穗数多少并进而影响水稻单位面积产量。李家洋等认为合适的分蘖能力一直是水稻理想株型育种的一个主要指标, 培育分蘖可调控、成穗率高、单穗重的株型是超级水稻育种的目标, 因此彻底阐明植物分枝发育的调控机制具有重要意义(Wang和Li 2011)。

参考文献

- 陈彩艳, 邹军煌, 张淑英, 朱立煌(2009). 独脚金内酯能抑制植物的分枝并介导植物与纵枝真菌及寄生植物间的相互作用. 中国科学C辑: 生命科学, 39: 525~533
- 闫海芳, 李玉花(2009). 受多粗毛的茎枝内酯类多物质(Stigolactones)调控的植物侧枝生长. 植物生理学通讯, 45: 827~832
- Aguilar-Martinez JA, Poza-Carrion C, Cubas P (2007). *Arabidopsis* *BRANCHED1* acts as an integrator of branching signals within axillary buds. *Plant Cell*, 19: 458~472
- Arite T, Iwata H, Ohshima K, Maekawa M, Nakajima M, Kojima M, Sakakibara H, Kyoizuka J (2007). *DWARF10*, an *RMS1/MAX4/DADI* ortholog, controls lateral bud outgrowth in rice. *Plant J*, 51: 1019~1029
- Arite T, Umehara M, Ishikawa S, Hanada A, Maekawa M, Yamaguchi S, Kyoizuka J (2009). *d14*, a strigolactone-insensitive mutant of rice, shows an accelerated outgrowth of tillers. *Plant Cell Physiol*, 50: 1416~1424
- Ashikari M, Sakakibara H, Lin SY, Yamamoto T, Takashi T, Nishimura A, Angeles ER, Qian Q, Kitano H, Matsuoka M (2005). Cytokinin oxidase regulates rice grain production. *Science*, 309: 741~745
- Assuero S, Tognetti JA (2010). Tillering regulation by endogenous and environmental factors and its agricultural management. *Am J Plant Sci Biotech*, 4: 35~48
- Bennett T, Sieberer T, Willett B, Booker J, Luschnig C, Leyser O (2006). The *Arabidopsis* *MAX* pathway controls shoot branching by regulating auxin transport. *Curr Biol*, 16: 553~563
- Bouwmeester HJ, Roux C, Lopez-Raez JA, Bécard G (2007). Rhizosphere communication of plants, parasitic plants and AM fungi. *Trends Plant Sci*, 12: 224~230
- Carraro N, Forestan C, Canova S, Traas J, Varotto S (2006). *ZmPIN1a* and *ZmPIN1b* encode two novel putative candidates for polar auxin transport and plant architecture determination of maize. *Plant Physiol*, 142: 254~264
- Cheng YF, Dai XH, Zhao YD (2006). Auxin biosynthesis by the YUCCA flavin monooxygenases controls the formation of floral organs and vascular tissues in *Arabidopsis*. *Genes Dev*, 20: 1790~1799
- Clark RM, Wagler TN, Quijada P, Doebley J (2006). A distant upstream enhancer at the maize domestication gene *tb1* has pleiotropic effects on plant and inflorescent architecture. *Nat Genet*, 38: 594~597
- Cui X, Ge CM, Wang RX, Wang HZ, Chen WQ, Fu ZM, Jiang XN, Li JY, Wang YH (2010). The *BUD2* mutation affects plant architecture through altering cytokinin and auxin responses in *Arabidopsis*. *Cell Res*, 20: 576~586
- Doebley J (2004). The genetics of maize evolution. *Annu Rev Genet*, 38: 37~59
- Doust AN (2007). Grass architecture: genetic and environmental control of branching. *Curr Opin Plant Biol*, 10: 21~25
- Dun EA, Brewer PB, Beveridge CA (2009). Strigolactones: discovery of the elusive shoot branching hormone. *Trends Plant Sci*, 14: 364~372
- Ferguson BJ, Beveridge CA (2009). Roles for auxin, cytokinin, and strigolactone in regulating shoot branching. *Plant Physiol*, 149: 1929~1944
- Finlayson SA (2007). *Arabidopsis* *TEOSINTE BRANCHED1-LIKE 1* regulates axillary bud outgrowth and is homologous to monocot *TEOSINTE BRANCHED1*. *Plant Cell Physiol*, 48: 667~677
- Foo E, Morris SE, Parmenter K, Young N, Wang H, Jones A, Rameau C, Turnbull CGN, Beveridge CA (2007). Feedback regulation of xylem cytokinin content is conserved in pea and *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, 143: 1418~1428
- Gallavotti A, Barazesh S, Malcomber S, Hall D, Jackson D, Schmidt RJ, McSteen P (2008a). *sparse inflorescence1* encodes a monocot-specific *YUCCA*-like gene required for vegetative and

- reproductive development in maize. Proc Natl Acad Sci USA, 105: 15196~15201
- Gallavotti A, Yang Y, Schmidt RJ, Jackson D (2008b). The relationship between auxin transport and maize branching. Plant Physiol, 147: 1913~1923
- Galweiler L, Guan CH, Muller A, Wisman E, Mendgen K, Yephremov A, Palme K (1998). Regulation of polar auxin transport by *AtPIN1* in *Arabidopsis* vascular tissue. Science, 282: 2226~2230
- Gomez-Roldan V, Fermas S, Brewer PB, Puech-Pagès V, Dun EA, Pillot JP, Letisse F, Matusova R, Danoun S, Portais JC et al (2008). Strigolactone inhibition of shoot branching. Nature, 455: 189~194
- Guo YF, Gan SS (2011). *AtMYB2* regulates whole plant senescence by inhibiting cytokinin-mediated branching at late stages of development in *Arabidopsis*. Plant Physiol, 156: 1612~1619
- Hirose N, Takei K, Kuroha T, Kamada-Nobusada T, Hayashi H, Sakakibara H (2008). Regulation of cytokinin biosynthesis, compartmentalization and translocation. J Exp Bot, 59: 75~83
- Kebrom TH, Burson BL, Finlayson SA (2006). Phytochrome B represses *Teosinte Branched1* expression and induces sorghum axillary bud outgrowth in response to light signals. Plant Physiol, 140: 1109~1117
- Kurakawa T, Ueda N, Maekawa M, Kobayashi K, Kojima M, Nagato Y, Sakakibara H, Kyojuka J (2007). Direct control of shoot meristem activity by a cytokinin-activating enzyme. Nature, 445: 652~655
- Kyojuka J (2007). Control of shoot and root meristem function by cytokinin. Curr Opin Plant Biol, 10: 442~446
- Lewis JM, Mackintosh CA, Shin S, Gilding E, Kravchenko S, Baldrige G, Zeyen R, Muehlbauer GJ (2008). Overexpression of the maize *Teosinte Branched1* gene in wheat suppresses tiller development. Plant Cell Rep, 27: 1217~1225
- Li P, Wang Y, Qian Q, Fu Z, Wang M, Zeng D, Li B, Wang X, Li J (2007). *LAZY1* controls rice shoot gravitropism through regulating polar auxin transport. Cell Res, 17: 402~410
- Liu Y, Xu JX, Ding YF, Wang QS, Li GH, Wang SH (2011). Auxin inhibits the outgrowth of tiller buds in rice (*Oryza sativa* L.) by downregulating *OsIPT* expression and cytokinin biosynthesis in nodes. Aust J Crop Sci, 5: 169~174
- McSteen P (2009). Hormonal regulation of branching in grasses. Plant Physiol, 149: 46~55
- McSteen P, Hake S (2001). *barren inflorescence2* regulates axillary meristem development in the maize inflorescence. Development, 128: 2881~2891
- McSteen P, Malcomber S, Skirpan A, Lunde C, Wu XT, Kellogg E, Hake S (2007). *barren inflorescence2* encodes a co-ortholog of the *PINOID* serine/threonine kinase and is required for organogenesis during inflorescence and vegetative development in maize. Plant Physiol, 144: 1000~1011
- Michniewicz M, Zago MK, Abas L, Weijers D, Schweighofer A, Meskiene I, Heisler MG, Ohno C, Zhang J, Huang F (2007). Antagonistic regulation of PIN phosphorylation by PP2A and PINOID directs auxin flux. Cell, 130: 1044~1056
- Morita Y, Kyojuka J (2007). Characterization of *OsPID*, the rice ortholog of *PINOID*, and its possible involvement in the control of polar auxin transport. Plant Cell Physiol, 48: 540~549
- Morris SE, Cox MCH, Ross JJ, Krisantini S, Beveridge CA (2005). Auxin dynamics after decapitation are not correlated with the initial growth of axillary buds. Plant Physiol, 138 (3): 1665~1672
- Morris SE, Turnbull CGN, Murfet IC, Beveridge CA (2001). Mutational analysis of branching in pea. Evidence that *Rms1* and *Rms5* regulate the same novel signal. Plant Physiol, 126: 1205~1213
- Müller D, Leyser O (2011). Auxin, cytokinin and the control of shoot branching. Ann Bot, 107: 1203~1212
- Ongaro V, Leyser O (2008). Hormonal control of shoot branching. J Exp Bot, 59: 67~74
- Shimamoto K, Kyojuka J (2002). Rice as a model for comparative genomics of plants. Annu Rev Plant Biol, 53: 399~419
- Skirpan A, Culler AH, Gallavotti A, Jackson D, Cohen JD, McSteen P (2009). *BARREN INFLORESCENCE2* interaction with *ZmPIN1a* suggests a role in auxin transport during maize inflorescence development. Plant Cell Physiol, 50: 652~657
- Skirpan A, Wu X, McSteen P (2008). Genetic and physical interaction suggest that *BARREN STALK1* is a target of *BARREN INFLORESCENCE2* in maize inflorescence development. Plant J, 55: 787~797
- Su YH, Liu YB, Zhang XS (2011). Auxin-cytokinin interaction regulates meristem development. Mol Plant, 4: 1~10
- Tanaka M, Takei K, Kojima M, Sakakibara H, Mori H (2006). Auxin controls local cytokinin biosynthesis in the nodal stem in apical dominance. Plant J, 45: 1028~1036
- Umehara M, Hanada A, Yoshida S, Akiyama K, Arite T, Takeda-Kamiya N, Magome H, Kamiya Y, Shirasu K, Yoneyama K et al (2008). Inhibition of shoot branching by new terpenoid plant hormones. Nature, 455: 195~200
- Wang YH, Li JY (2011). Branching in rice. Curr Opin Plant Biol, 14: 94~99
- Werner T, Motyka V, Laucou V, Smets R, Van Onckelen H, Schmulling T (2003). Cytokinin-deficient transgenic *Arabidopsis* plants show multiple developmental alterations indicating opposite functions of cytokinins in the regulation of shoot and root meristem activity. Plant Cell, 15: 2532~2550
- Xu M, Zhu L, Shou HX, Wu P (2005). A *PIN1* family gene, *OsPIN1*, involved in auxin-dependent adventitious root emergence and tillering in rice. Plant Cell Physiol, 46: 1674~1681
- Yamamoto Y, Kamiya N, Morinaka Y, Matsuoka M, Sazuka T (2007). Auxin biosynthesis by the *YUCCA* genes in rice. Plant Physiol, 143: 1362~1371