

独脚金内酯调控植物分枝的研究进展

王 玫¹, 陈洪伟², 王红利¹, 刘克锋^{2,*}

(¹北京农学院园林学院, 北京 102206; ²北京农学院城乡发展学院, 北京 102206)

摘 要: 高等植物株形的形成受外界环境、遗传以及植物激素等多因素的影响。植物激素对调控植物地上部分枝起着重要作用, 除公认调控植物分枝的生长素和细胞分裂素以外, 独脚金内酯是一种新发现的调控植物分枝的激素。对独脚金内酯调控植物分枝及其与生长素、细胞分裂素协同作用的分子机理进行了综述, 并对其在园艺方面所具有的潜在应用价值进行了展望。

关键词: 独脚金内酯; 分枝; 植物激素

中图分类号: Q 946.885, S 60 **文献标志码:** A **文章编号:** 0513-353X (2014) 09-1924-11

Research Progress in Regulatory Role of Strigolactones in Shoot Branching

WANG Mei¹, CHEN Hong-wei², WANG Hong-li¹, and LIU Ke-feng^{2,*}

(¹College of Landscape, Beijing University of Agriculture, Beijing 102206, China; ²College of Urban and Rural Development, Beijing University of Agriculture, Beijing 102206, China)

Abstract: The plant architecture of higher plants is regulated by environmental factors, genetic factors and phytohormones as well. Phytohormones play a critical role in regulating shoot branching. In addition to auxin and cytokinin, strigolactones are thought to be a new kind of hormone that regulate plant shoot branching. This review covers the regulatory roles for strigolactones, and its interaction with auxin and cytokinin in shoot branching regulation in higher plants. We also discuss the prospects in the gardening.

Key words: strigolactone; branching; phytohormone

高等植物株形的形成受光周期、温度、营养条件等外界因素的影响, 但主要受遗传与植物激素等内在因素调控。植物激素通过调节细胞的分裂、分化、生长和死亡来调节植物的形态(陈彩艳 等, 2009)。

经典的植物激素有生长素(axin)、细胞分裂素(cytokinin)、脱落酸(abscisic acid)、赤霉素(gibberellin)和乙烯(ethylene)等5种。2008年以前, 研究者公认的植物分枝调控激素主要是生长素和细胞分裂素。2008年发现了一类新型植物激素——独脚金内酯(strigolactone)也参与调控植物地上部分枝(Gomez-Roldan et al., 2008; Umehara et al., 2008)。

独脚金内酯是一些天然的独脚金醇类化合物及人工合成类似物的总称。最初研究独脚金内酯是因它能诱导寄生植物种子萌发。研究者利用高效液相色谱串联质谱法(HPLC/MS/MS)对多种植物

收稿日期: 2014-07-17; **修回日期:** 2014-09-09

基金项目: 国家自然科学基金项目(31100509); 北京市教委科技计划面上项目(KM201210020005); 北京农学院科研质量提高项目(GZL-2013007); 北京农学院促进人才培养综合改革专项计划(BNRC&GG201401)

* 通信作者 Author for correspondence (E-mail: liukefeng006@163.com)

中独脚金内酯做出定性和定量的分析 (Gomez-Roldan et al., 2008; Umehara et al., 2008); 进而发现独脚金内酯或其衍生物对植物的作用比较复杂, 除本文主要介绍的控制地上部分枝外, 它的调节机制和与其他激素的协同作用, 还涉及到诸多生长发育和生理生化过程, 包括根系生长、根毛伸长、不定根固定、次生长、光合形态建成、种子萌发及苔藓丝状体的生长等方面 (Foo & Reid, 2013)。此前, 有关独脚金内酯的发现、合成途径及生物活性等, 在很多文献中已有综述 (陈彩艳 等, 2009; 闫海芳和李玉花, 2009; 冯丹和陈贵林, 2011; 张荣祥 等, 2011), 本文主要介绍独脚金内酯对侧枝生长的调控以及与其它激素相互作用, 共同调控侧枝生长的最新研究进展。

1 独脚金内酯与植物分枝调控

1.1 与独脚金内酯相关的基因

分枝的形式和程度是植物株形形成的一个重要决定因素, 并且是对内在因素和外界环境因素的高度响应。内在因素除遗传因素外便是激素, 生长素、细胞分裂素是被普遍认为与植物分枝相关的激素。而在 20 世纪 90 年代, 对豌豆 *rms* 和矮牵牛 *dad* 多分枝突变体的生理学研究显示, 除生长素、细胞分裂素之外, 存在一种新的移动信号, 它在植物根部合成并且可向上运输控制地上部分枝 (Beveridge et al., 1994, 1996, 1997; Napoli, 1996)。后来对拟南芥 *max* 和水稻 *d* 多分枝突变体的鉴别开启了对控制这些新信号基因的研究 (Stirnberg et al., 2002, 2007; Sorefan et al., 2003; Snowden et al., 2005; Arite et al., 2007)。2008 年, 在水稻、豌豆和拟南芥中同时确定这种新型信号是一类新型分枝抑制激素——独脚金内酯 (Gomez-Roldan et al., 2008; Umehara et al., 2008)。

对独脚金内酯调控植物分枝的研究主要通过分枝突变体进行, 具体是对独脚金内酯生物合成和信号转导相关基因的研究。目前关于独脚金内酯调控分枝研究的物种有拟南芥、水稻、豌豆、矮牵牛等, 相关基因主要有 *D27* (*Dwarf27*)、*CCD7* (*Carotenoid cleavage dioxygenase 7*)、*CCD8* (*Carotenoid cleavage dioxygenase 8*)、*CYP711A1* (*Cytochrome P450, family 711, subfamily A, polypeptide 1*)、*D14* (*Dwarf14*) 等 (表 1)。

表 1 目前已知的各物种中与独脚金内酯相关的基因
Table 1 Strigolactone-related genes identified in various species

生理功能 Physiological function	基因名称 Gene name	相应蛋白功能 Protein function	拟南芥 <i>Arabidopsis</i>	水稻 Rice	豌豆 Pea	矮牵牛 Petunia
独脚金内酯合成 Strigolactone biosynthesis	<i>D27</i>	β -胡萝卜素异构酶 β -carotene isomerase	<i>AtD27</i>	<i>D27</i>		
	<i>CCD7</i>	类胡萝卜素裂解双加氧酶 7 Carotenoid cleavage dioxygenase 7	<i>MAX3</i>	<i>HTD1/D17</i>	<i>RMS5</i>	<i>DAD3</i>
	<i>CCD8</i>	类胡萝卜素裂解双加氧酶 8 Carotenoid cleavage dioxygenase 8	<i>MAX4</i>	<i>D10</i>	<i>RMS1</i>	<i>DAD1</i>
	<i>CYP711A1</i>	P450 单加氧酶 P450 monooxygenase	<i>MAX1</i>	<i>D3</i>	<i>RMS4</i>	<i>PhMAX2A</i>
独脚金内酯信号转导 Strigolactone response	<i>MAX2</i>	一个 SCF 复合体的 F-box 蛋白 F-box protein of a SCF complex	<i>MAX2</i>	<i>D14</i>		<i>DAD2</i>
	<i>D14</i>	<i>D14</i> α - β 水解酶 <i>D14</i> α - β hydrolase	<i>AtD14</i>			

MAX: More axillary growth; HTD: Highly-tillering dwarf; RMS: Ramosus; DAD: Decreased apical dominance.

参考文献 References: Stirnberg et al., 2002, 2007; Sorefan et al., 2003; Snowden et al., 2005; Arite et al., 2007; Gomez-Roldan et al., 2008; Umehara et al., 2008; Drummond et al., 2009; Lin et al., 2009; Kretschmar et al., 2012; Waters et al., 2012; Foo & Reid, 2013; Jiang et al., 2013; Zhou et al., 2013.

1.2 独脚金内酯生物合成阶段调控分枝相关研究

目前普遍认为独脚金内酯来源于类胡萝卜素合成途径。用玉米的类胡萝卜素突变体和玉米、豇豆、高粱的 2-甲基-D-赤藻糖醇-4-磷酸 (MEP) 途径的抑制剂氟啶酮进行了一系列追踪试验, 观察根系分泌物对独脚金和列当种子萌发的影响, 发现独脚金内酯和植物激素脱落酸一样, 起源于 MEP 途径, 以类胡萝卜素为前体进行合成 (Matusova et al., 2005; 周峰 等, 2009)。所以合成的第一步发生在质体中, 其中可移动的中间物的合成基因包括类胡萝卜素裂解双加氧酶 *CCD7*、*CCD8* 以及编码铁结合蛋白的 *D27*; 之后在质体以外进行。相关基因是编码细胞色素 P450 单加氧酶的 *CYP711A1*。其合成阶段可用图 1 简示。

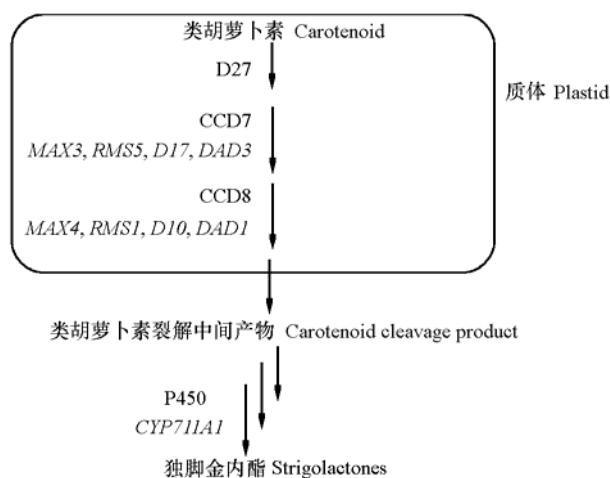


图 1 独脚金内酯生物合成途径示意图

参考 Domagalska 和 Leyser (2011) 的文献并修改。

Fig. 1 Strigolactones biosynthesis pathway

Adapted from Domagalska & Leyser (2011).

独脚金内酯生物合成过程中, 某一阶段基因发生突变将影响整个合成过程, 最终影响独脚金内酯对分枝的调控。*MAX3* 编码质体类胡萝卜素裂解双加氧酶 *CCD7*。对拟南芥 *max3* 突变体的研究发现, 突变体中因 *MAX3* 基因发生突变而不能正常表达, 导致比野生型多分枝的表型, 类似功能的同源基因有豌豆 *RMS5*、水稻 *D17*、矮牵牛 *DAD3* (Booker et al., 2004; Drummond et al., 2009)。在拟南芥 *max4* 突变体的相关研究中有同样的发现, 因编码类胡萝卜素双加氧酶 *CCD8* 的 *MAX4* 基因不能正常表达而导致多分枝的表型。类似功能的同源基因有豌豆 *RMS1*、水稻 *D10*、矮牵牛 *DAD1* (Foo et al., 2001; Sorefan et al., 2003; Snowden et al., 2005; Arite et al., 2007)。在拟南芥 *max1* 突变体与 *max3*、*max4* 突变体嫁接试验中, 与野生型砧木对比, 以 *max1* 突变体为接穗, *max3* 和 *max4* 砧木并不能产生恢复抑制侧枝生长的信号; 反之, *max1* 砧木对 *max3* 和 *max4* 接穗可以产生抑制侧枝生长的信号, 且 *max1* 和 *max3* 或 *max4* 的双突变体表型没有附加效应, 说明 *max1* 砧木可产生一种在 *max3*、*max4* 中缺失的可以移动的信号物质, 进而说明 *MAX1* 基因在 *MAX3* 和 *MAX4* 的下游起作用 (Stirnberg et al., 2002, 2007; Booker et al., 2005; Lazar & Goodman, 2006; 冯丹和陈贵林, 2011)。

在水稻 *d27* 多分蘖突变体的研究中发现, *D27* 可能也是参与独脚金内酯合成的一个关键基因。*D27* 基因编码一个定位在叶绿体中的铁结合蛋白—— β -胡萝卜素异构酶。外源施加独脚金内酯人工

合成类似物 GR24 (germination releaser 24) 能抑制 *d27* 突变体的侧芽伸长, *d27 d10* 双突变体的表型与 *d10* 突变体表型没有明显差别, 说明 *D27* 和 *D10* 在同一途径中共同作用 (Lin et al., 2009)。但是在拟南芥中未确定 *D27* 的同源基因, Waters 等 (2012) 用光合作用生物体如陆生植物, 绿藻和蓝藻的类似 *D27* 序列在拟南芥中用系统分析来识别 *AtD27*。外源 GR24 也能恢复 *Atd27* 突变体的表型, 嫁接试验又表明 *AtD27* 在独脚金内酯合成途径中位于 *MAX1* 上游控制一个不能移动的前体, 这与水稻 *D27* 的功能是一致的。推测这个基因在拟南芥中和水稻 *D27* 基因直接同源 (Waters et al., 2012)。*D27* 不仅在 *MAX1* 的上游, 而且在 *CCD7* 和 *CCD8* 的上游起作用。Alder 等 (2012) 用体外高效液相色谱分析等方法得出, *D27* 可以把 all-*trans*- β -胡萝卜素转化成 9-*cis*- β -胡萝卜素, 然后通过 *CCD7* 裂解酶的作用裂解为一个 9-*cis*- β -apo-10'-胡萝卜素; *CCD8* 又给 9-*cis*- β -apo-10'-胡萝卜素提供 3 个氧, 然后分子重排, 形成一种类似独脚金内酯活性的中间产物。

尽管在独脚金内酯生物合成研究方面有迅速进展, 但是对于独脚金内酯的感知和信号转导机制尚知之甚少。

1.3 独脚金内酯信号转导阶段调控分枝相关研究

独脚金内酯缺失的突变体可以通过外源独脚金内酯或其人工合成类似物来恢复表型, 后来发现还存在一类对独脚金内酯人工合成类似物 GR24 不敏感的多分枝突变体, 从其根系分泌物中可以检测到独脚金内酯, 但外施 GR24 表型没有变化, 嫁接试验结果表明突变体表型也没有变化, 说明这类突变体的突变基因可能在独脚金内酯合成的下游起作用, 参与独脚金内酯的信号转导 (Gomez-Roldan et al., 2008; Umehara et al., 2008; Arite et al., 2009)。

水稻的 *d3*、*d14* 突变体, 拟南芥的 *max2* 突变体, 豌豆的 *rms4* 突变体, 以及矮牵牛 *dad2* 突变体均为独脚金内酯不敏感的突变体。

MAX2、*RMS4* 和 *D3* 基因可以编码一类 F-box 蛋白, 通过形成 SCF (Skp1-Cullin-F-box) 蛋白复合体, 参与蛋白泛素化并介导蛋白质降解 (Stirnberg et al., 2002)。其中 *MAX2* 编码的核定位蛋白 *MAX2* 在整个植物中都有表达, 但在生长中的维管组织中表达量很高 (Shen et al., 2007); *RMS4* 是 *MAX2* 的同源蛋白, 其在芽和根中的表达受反馈调节; *D3* 由 720 个氨基酸组成, 其表达受转录后调控 (冯丹和陈贵林, 2011)。

水稻中矮秆多分蘖 *d14* 突变体是与 *d10* 突变体表型相似 (Arite et al., 2007), 但其根中含有的 2-*epi*-5-独脚金醇却比野生型高, 并且对独脚金内酯不敏感, 不能恢复为野生型表型 (Arite et al., 2009)。

研究表明, *D14* 基因编码一个水解酶家族蛋白质, 参与独脚金内酯途径信号转导。嫁接试验表明 *D14* 和 *MAX2* F-box 蛋白能抑制地上部分枝 (Beveridge et al., 1996; Booker et al., 2005)。*D14*、*MAX2* 基因突变没有导致根中独脚金内酯的合成, GR24 也不能抑制其地上部分枝, 表明这些突变体缺乏对独脚金内酯的响应能力, 从而不能抑制地上部分枝 (Gomez-Roldan et al., 2008; Umehara et al., 2008; Arite et al., 2009)。另外, 在拟南芥缺乏独脚金内酯的突变体中, 破坏 *MAX2* 基因并没有产生额外分枝 (Stirnberg et al., 2002); 水稻缺乏独脚金内酯突变体中破坏 *D14* 基因也没有产生额外分枝 (Arite et al., 2009), 说明这些响应基因和独脚金内酯合成基因在同一途径中调控植物分枝。相关研究表明几个物种中 *MAX2* F-box 和 *D14* α - β 水解酶突变体提高了独脚金内酯生物合成基因 *CCD7* 和 *CCD8* 的表达量, 所以独脚金内酯在抑制植物地上部分枝的途径中是受反馈调节控制 (Foo et al., 2005; Johnson et al., 2006; Arite et al., 2007; Mashiguchi et al., 2009)。最新研究表明, 不管是 *D14* mRNA 还是蛋白, 在植物中都有一个长距离的向上移动。同时也发现一个依赖 *MAX2* 蛋白酶体介导降解 *D14* 的机制, *D14* 降解引起独脚金内酯感知力严重下降, 从而限制独脚金内酯信号的持续

时间和强度 (Chevalier et al., 2014)。

另外, 矮牵牛 *dad2* 突变体的相关研究表明, *DAD2* 基因与拟南芥 *AtD14* 和水稻 *D14* 基因是直接同源, 参与独脚金内酯信号感知与转导, 对 GR24 不敏感。*DAD2* 的晶体结构揭示了 α/β 水解酶折叠类结构域包括一个有很大的内部空腔可以容纳独脚金内酯的典型的催化结构。*DAD2* 和 PhMAX2A 之间相互影响依赖于 GR24 的浓度, 当 GR24 浓度大于 $50 \text{ nmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 时, 它们之间的相互作用可以被检测到; 没有 GR24 存在, 就检测不到它们之间的相互作用。*DAD2* 能水解 GR24, 催化三分子突变体来消除这个活性, 并且去除 *DAD2* 与 PhMAX2A 相互影响的能力。水解产物既不能刺激蛋白之间相互影响也不能调节分枝 (Hamiaux et al., 2012)。

2013 年一个新的突破就是关于独脚金内酯受体的发现。Zhou 等 (2013) 和 Jiang 等 (2013) 在水稻中发现一个矮化多分蘖的 *d53* 突变体, 是一种功能获得突变体并且对外源独脚金内酯不敏感。他们发现 D53 是独脚金内酯信号的抑制因子, 并且独脚金内酯能诱导 D53 的降解, 使 D53 丧失促进腋芽生长的活性。*D53* 基因产物预测是 I 类 Clp ATPase 类似的核蛋白。在独脚金内酯存在的条件下, D53 蛋白可与两个已知的独脚金内酯信号分子 D14、D3 互作, 形成 D53-D14-SCFD3 蛋白复合体。D53 蛋白被泛素化, 进而特异地被蛋白酶体降解, 从而诱导下游目标基因的表达以及独脚金内酯信号的响应。在没有 D14 或独脚金内酯的情况下, D53 和 D3 仍然具有相互作用, 但这种相互作用不能导致 D53 被降解。还有, 即使在 D14 和独脚金内酯都存在的条件下, 突变的 D53 蛋白也不会发生泛素化被降解, 这似乎解释了为什么 *d53* 植株会产生许多分枝。这些研究结果揭示出了一种独脚金内酯信号通路新作用机制, 也为解析株形建成的分子机理做出了重要贡献。

到目前为止了解到的涉及独脚金内酯信号转导途径的蛋白较少。蛋白与独脚金内酯之间的关系可用 Steven (2013) 的模型图 (图 2) 表示, 具有生物活性的独脚金内酯与 D14 蛋白结合, 诱导 D14 的构象变化, 进而使 D3 和 D53 发生结合, 这种结合促进 D53 蛋白的泛素化作用 (图中用 Ub 表示), 从而使 D53 蛋白降解, 独脚金内酯得以正常应答。

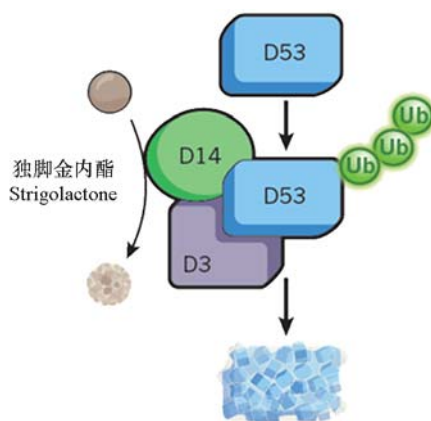


图 2 独脚金内酯与 D14、D3、D53 蛋白作用模型图 (Steven, 2013)

Fig. 2 A schematic model depicting that Strigolactones promotes D14-SCFD3-mediated degradation of D53 (Steven, 2013)

2 独脚金内酯与其他激素协同调控分枝

2.1 与生长素、细胞分裂素协同调控

生长素是最早报道与分枝现象相关的激素。在许多植物物种中, 侧芽发育会被来自于主茎顶端的信号所控制, 即顶端优势, 植株顶芽抑制侧芽的发生, 去除顶芽则会促进侧芽的产生。然而当向

植物顶端施加外源同位素标记的 IAA(indole-3-acetic acid)后,在侧芽中检测不到标记的 IAA(Prasad, 1993; Booker et al., 2003)。当去除顶芽后,植株茎内的 IAA 含量明显下降,侧芽发生;此时外加 IAA 并不能完全抑制侧芽的发生。此外,向植物施加生长极性运输抑制剂降低茎内的生长素含量也并不能促进侧芽的发生(Morris et al., 2005; 李亚栋 等, 2009)。这些实验说明生长素不是以直接作用抑制侧芽发育的,而是通过别的途径间接影响。细胞分裂素是公认的生长素第二信使与生长素协同调控植物分枝。研究发现,独脚金内酯也可能作为生长素第二信使参与分枝生长,并在各物种间具有保守性(Gomez-Roldan et al., 2008)。

生长素从顶端产生向下极性运输控制侧芽生长;而作为生长素第二信使的细胞分裂素主要在根中合成,通过木质部的蒸腾作用向地上部运输,能促进细胞分裂并向上运输直接促进侧芽的产生;独脚金内酯于根部合成,向上运输控制侧芽的生长。

但目前关于独脚金内酯的作用机理,还没有统一的阐述。基本分为两种假说,一个是以英国约克大学 Lesyer 为代表提出的生长素运输渠道控制假说,以拟南芥为模式植物进行研究;另一个是以澳大利亚昆士兰大学 Beveridge 为代表提出的腋芽发育转化阶段假说,以豌豆为模式植物进行研究。两种机制是基于不同物种进行的研究,不排除独脚金内酯在不同物种间的差异性。这需要后续大量研究来确定。两种观点的共同点就是承认独脚金内酯作用途径和生长素作用途径存在交叉,但是主要观点相去甚远(许智宏和薛红卫, 2012)。

2.2 生长素运输渠道控制假说

生长素与独脚金内酯相互作用的第一个证据是当 IAA 施加到摘心的豌豆 *ccd8* 突变体的地上部茎尖时,不能抑制分枝。但是当 *ccd8* 突变体作为接穗嫁接到野生型砧木上时表型可被恢复到野生型(Beveridge et al., 2000)。类似的情况在拟南芥 *max* 突变体和水稻 *ccd8* 突变体也被观察到(Bennett et al., 2006; Arite et al., 2007)。这说明生长素与独脚金内酯协同调控植物分枝发育。研究又发现拟南芥 *max* 突变体运输蛋白 PIN1 的丰度增强,³H 标记的生长素运输量也明显增强,说明 *max* 突变体内生长素的运输能力是增强的(Bennett et al., 2006)。水稻 *d27* 突变体中也发现类似的研究结果(Lin et al., 2009)。

突变体生长素运输能力增强,侧芽便形成一个生长素输出流,芽生长就被触发;而野生型植株生长素沿主茎极性运输处在一个饱和的水平,因此抑制了芽形成这样一个输出流(Domagalska & Leyser, 2011)。在这个模型里,独脚金内酯被认为是作为生长素极性运输流的调节者,通过调节生长素运输载体 PIN1 蛋白的数量来调节生长素的运输能力。在拟南芥野生型中,因为独脚金内酯从下向上控制 PIN1 的数量,所以生长素产生积累而抑制芽的生长;而在拟南芥 *max* 突变体中, PIN1 蛋白数量过多积累使生长素运输能力提高,芽的生长就不会受到抑制,表现出多分枝的表型。而且几个其它的生长素运输蛋白基因表达量也有增加(Ongaro & Leyser, 2008; Crawford et al., 2010)。

2.3 腋芽发育阶段转化假说

该假说认为侧芽发育至少存在 3 个阶段:休眠阶段、过渡阶段和持续生长阶段(Morris et al., 2005; Beveridge, 2006; Dun et al., 2006)。芽进入不同发育阶段会有不同的敏感程度或对长距离信号有不同的反应。

在豌豆独脚金内酯突变体中没有观察到上述类似拟南芥 *max* 突变体中生长素极性运输的增长(Beveridge et al., 2000)。Brewer 等(2009)的研究表明,尽管生长素运输是芽继续生长所必需的,但它似乎没有启动这个过程;当独脚金内酯人工合成类似物 GR24 施加到芽时能迅速抑制其生长,没有显著影响运输生长素的能力,不像生长素运输抑制剂 NPA 仅几天后即减慢芽的生长。此外,在

豌豆和拟南芥中，野生型和独脚金内酯突变体似乎没有限制主茎中生长素的运输能力，生长素运输模型也支持了该观点 (Renton et al., 2012)。分析生长素和独脚金内酯之间的协同作用，更应注意在生长素运输变化前能否观察到摘心植株侧芽的生长，或邻近侧芽的茎中生长素水平的变化 (Morris et al., 2005; Renton et al., 2012)。

研究已经表明独脚金内酯合成相关的基因 *CCD7*、*CCD8* 和 *D27* 会因为生长素而表达上调 (Foo et al., 2005; Johnson et al., 2006; Arite et al., 2007; Lin et al., 2009; Waters et al., 2012)，说明生长素通过促进独脚金内酯的合成来控制分枝。豌豆 *rms* 突变体环割与摘心的相关研究也表明，与对照相比，顶部内源生长素水平下降使独脚金内酯合成基因 *RMS1*、*RMS5* 表达量下降，细胞分裂素合成基因 *IPT1*、*IPT2* 表达量上升 (Ferguson & Beveridge, 2009)，地上部独脚金内酯水平的测定已确认这个假设。说明生长素是通过促进独脚金内酯的合成，抑制细胞分裂素的合成来控制侧芽生长。

2.4 反馈调节

反馈调节通常在系统中保持动态平衡。在地上部分枝方面，侧芽生长是和其它部分生长相平衡的。目前认为地上部分枝的反馈机制包括生长素、细胞分裂素和独脚金内酯。

除了豌豆 *rms2* 突变体，豌豆 *rms* 和拟南芥 *max* 的多分枝突变体木质部汁液中的细胞分裂素含量皆比野生型低。在拟南芥和豌豆这些突变体和野生型的嫁接研究中发现，不论砧木的基因型如何，只要接穗是多分枝基因型，木质部汁液中的细胞分裂素即是下降的，验证了木质部汁液中细胞分裂素是受一个从地上部向根移动的长距离反馈信号调控的，并且这一长距离反馈机制在拟南芥和豌豆之间似乎是保守的 (Foo et al., 2007)。这一反馈信号上调了合成独脚金内酯的基因 *RMS1* 的表达，而摘心下调 *RMS1*、*RMS5* 基因的表达却使木质部汁液中的细胞分裂素增加。最近对豌豆的研究表明细胞分裂素可能抵制独脚金内酯在腋芽中抑制生长 (Ferguson & Beveridge, 2009; Dun et al., 2012)。这说明独脚金内酯可能通过反馈调节的方式调节细胞分裂素的水平，进而调节植株侧枝生长，但具体作用机理尚不清楚。

生长素、细胞分裂素和独脚金内酯协同调节分枝的作用，可用 Leyser (2009) 激素调控网络图 (图 3) 简示：独脚金内酯 (紫色箭头) 向上抑制生长素的运输，从而降低腋芽输出生长素的能力；生长素 (蓝色箭头) 自上向下运输，抑制细胞分裂素合成，促进独脚金内酯的合成；细胞分裂素 (黄色箭头) 自下向上运输，并会进入腋芽来促进腋芽生长发育；腋芽自身产生的生长素运输到主茎中。

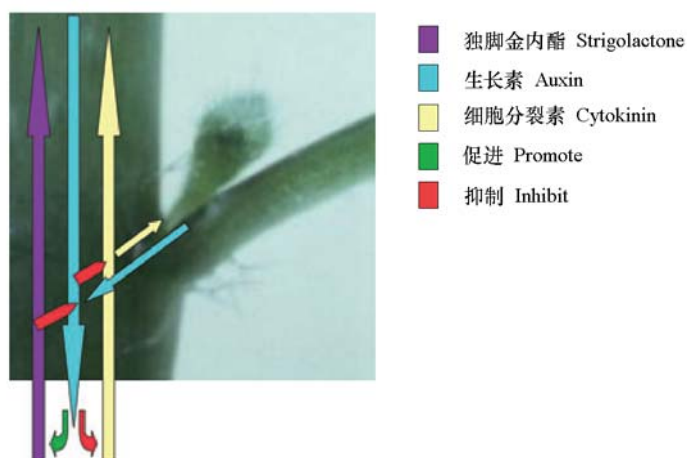


图 3 植物激素调控分枝模型图 (Leyser, 2009)

Fig. 3 The hormonal network regulating shoot branching (Leyser, 2009)

3 结语

独脚金内酯作为一类新型控制地上部分枝的激素, 若想完全确定独脚金内酯的内在作用, 重要的是确定相关生物活性分子。尽管目前已知 *D27*、*CCD7*、*CCD8* 及 *CYP711A1* 参与独脚金内酯生物合成, 但是其完整生化途径还需继续研究。

独脚金内酯信号转导途径相关生物活性分子并不清楚, 继 *D3*、*D14* 蛋白之后, *D53* 蛋白新功能的重大发现, 使得对了解独脚金内酯信号转导更进了一步, 但信号转导途径的探索仍待继续深入。

独脚金内酯与其他激素之间存在一个动态的平衡, 它们相互协同调控植物分枝。这是一个复杂的网络调控系统, 而且不同物种之间, 激素之间相互影响又存在差异, 这就需要大量的研究来明确激素之间协同调控的机制, 为以后相关生产提供依据。

高等植物株形的形成是一个基本的但又十分复杂的生物学问题, 其调控机理也一直是植物科学研究领域的热点和难点之一。因为需求不同, 植物的理想株形则不同。除针对水稻、大豆、豌豆等粮食作物产量的问题, 可以通过人工施用独脚金内酯类似物抑制无效分枝(分蘖), 塑造高产优质的理想株形外; 在园艺作物方面, 独脚金内酯也拥有广阔的应用前景。对于果树, 可以通过施用独脚金内酯抑制剂来促进分枝, 达到多开花多结果, 避免因整枝引起病害并且能节约劳动力。而对于矮牵牛、一串红等观赏植物, 施用独脚金内酯拮抗剂或合成抑制剂促使植物多分枝, 节省摘心等人力消耗, 可增加花量达到更好的观赏效果; 而菊花作为鲜切花, 为了营养不被侧芽过多消耗而需要经常抹芽, 施加独脚金内酯类似物可减少人力消耗达到抑制分枝且保证花的品质的效果。所以植物株形相关研究是十分必要且紧迫的。但目前独脚金内酯类似物合成及抑制剂合成的成本较高, 生产价格低廉的独脚金内酯类似物合成及抑制剂符合广大市场需求, 相信未来独脚金内酯相关通路机理越来越清晰的同时相关技术也越来越成熟, 使独脚金内酯园艺产业化得以实现。

References

- Alder A, Jamil M, Marzorati M, Bruno M, Vermathen M, Bigler P, Ghisla S, Bouwmeester H, Beyer P, Al-Babili S. 2012. The path from β -carotene to carlactone, a strigolactone-like plant hormone. *Science*, 335: 1348 - 1351.
- Arite T, Iwata H, Ohshima K, Maekawa M, Nakajima M, Kojima M, Sakakibara H, Kyoizuka J. 2007. *DWARF10*, an *RMS1/MAX4/DAD1* 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 strigolacton-insensitive mutant of rice, shows an accelerated outgrowth of tillers. *Plant Cell Physiol*, 50: 1416 - 1424.
- 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 Opin Plant Biol*, 16: 553 - 563.
- Beveridge C A, Ross J J, Murfet I C. 1994. Branching mutant *rms-2* in *Pisum sativum*. Grafting studies and endogenous indole-3-acetic acid levels. *Plant Physiol*, 104: 953 - 959.
- Beveridge C A, Ross J J, Murfet I. 1996. Branching in pea. Action of genes *Rms3* and *Rms4*. *Plant Physiol*, 110: 859 - 865.
- Beveridge C A, Symons G M, Murfet I C, Ross J J, Rameau C. 1997. The *rms1* mutant of pea has elevated indole-3-acetic acid levels and reduced root-sap zeatin riboside content but increased branching controlled by graft-transmissible signal(s). *Plant Physiol*, 115: 1251 - 1258.
- Beveridge C A, Symons G M, Turnbull C G N. 2000. Auxin inhibition of decapitation-induced branching is dependent on graft-transmissible signals regulated by genes *Rms1* and *Rms2*. *Plant Physiol*, 123: 689 - 697.
- Beveridge C A. 2006. Axillary bud outgrowth: Sending a message. *Curr Opin Plant Biol*, 9: 35 - 40.
- Booker J, Auldridge M, Wills S, McCarty D, Klee H, Leyser O. 2004. *MAX3/CCD7* is a carotenoid cleavage dioxygenase required for the synthesis

- of a novel plant signaling molecule. *Curr Biol*, 27: 1232 - 1238.
- Booker J, Chatfield S, Leyser O. 2003. Auxin act in xylem-associated or medullary cells to mediate apical dominance. *Plant Cell*, 15: 495 - 507.
- Booker J, Sieberer T, Wright W, Williamson L, Willett B, Stirnberg P, Turncull C, Srinivasan M, Goddard P, Leyser O. 2005. *MAX1* encodes a cytochrome P450 family member that acts downstream of *MAX3/4* to produce a carotenoid-derived branch inhibiting hormone. *Dev Cell*, 8: 443 - 449.
- Brewer P B, Dun E A, Ferguson B J, Rameau C, Beveridge C A. 2009. Strigolactone acts downstream of auxin to regulate bud outgrowth in pea and *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, 150: 482 - 493.
- Chen Cai-yan, Zou Jun-huang, Zhang Shu-ying, Zhu Li-huang. 2009. Strigolactones could suppress the plant shoot branching and mediated between plants, arbuscular fungal and parasitic plants interactions. *Science in Chinese*, 39 (6): 525 - 533. (in Chinese)
- 陈彩艳, 邹军煌, 张淑英, 朱立煌. 2009. 独角金内酯能抑制植物的分枝并介导植物与根枝真菌及寄生植物间的相互作用. *中国科学*, 39 (6): 525 - 533.
- Chevalier F, Nieminen K, Juan Carlos Sánchez-Ferrero, María Luisa Rodríguez, Mónica Chagoyen, Christian S Hardtke, Pilar Cubas. 2014. Strigolactone promotes degradation of DWARF14, an α - β hydrolase essential for strigolactone signaling in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 26 (3): 1134 - 1150.
- Crawford S, Shinohara N, Sieberer T, Williamson L, George G, Hepworth J, Müller D, Domagalska M A, Leyser O. 2010. Strigolactones enhance competition between shoot branches by dampening auxin transport. *Development*, 137: 2905 - 2913.
- Domagalska M A, Leyser O. 2011. Signal integration in the control of shoot branching. *Mol Cell Biol*, 12: 211 - 221.
- Drummond Revel S M, N Marcela Martínez-Sánchez, Bart J Janssen, Kerry R Templeton, Joanne L Simons, Brian D Quinn, Sakuntala Karunairetnam, Kimberley C Snowden. 2009. *Petunia hybrida* *CAROTENOID CLEAVAGE DIOXYGENASE7* is involved in the production of negative and positive branching signals in petunia. *Plant Physiol*, 151: 1867 - 1877.
- Dun E A, Ferguson B J, Beveridge C A. 2006. Apical dominance and shoot branching. Divergent opinions or divergent mechanisms? *Plant Physiol*, 142: 812 - 819.
- Dun E A, Saint Germain A, Rameau C, Beveridge C A. 2012. Antagonistic action of strigolactone and cytokinin in bud outgrowth control. *Plant Physiol*, 158: 487 - 498.
- Feng Dan, Chen Gui-lin. 2011. Shoot-branching control with strigolactones: Research progress. *Chinese Journal of Ecology*, 30 (2): 349 - 356. (in Chinese)
- 冯丹, 陈贵林. 2011. 独角金内酯调控侧枝发育的研究进展. *生态学杂志*, 30 (2): 349 - 356.
- Ferguson B J, Beveridge C A. 2009. Roles for auxin, cytokinin, and strigolactone in regulating shoot branching. *Plant Physiol*, 149: 1929 - 1944.
- Foo E, Bullier E, Goussot M, Foucher F, Rameau C, Beveridge C A. 2005. The branching gene *RAMOSUS1* mediates interactions among two novel signals and auxin in pea. *Plant Cell*, 17: 464 - 474.
- Foo E, Morris S E, Parmenter K, Young N, Wang H, Jones A, Rameau C, Turnbull C G N, Beveridge C A. 2007. Feedback regulation of xylem cytokinin content is conserved in pea and *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, 143: 1418 - 1428.
- Foo E, Reid J B. 2013. Strigolactones: New physiological roles for an ancient signal. *J Plant Growth Regu*, 32: 429 - 442.
- Foo E, Turnbull C G N, Beveridge C A. 2001. Long-distance signaling and the control of branching in the *rms1* mutant of pea. *Plant Physiol*, 125: 1 - 7.
- Gomez-Roldan V, Fermas S, Brewer P B, Puech-Pagès V, Dun E A, Pillot J P, Létisse F, Matusova R, Danoun S, Portais J C, Bouwmeester H, Bécard G, Beveridge C A, Rameau C, Rochange S F. 2008. Strigolactone inhibition of shoot branching. *Nature*, 455: 189 - 194.
- Hamiaux Cyril, Drummond Revel S M, Janssen Bart J, Ledger Susan E, Cooney Janine M, Newcomb Richard D, Kimberley C Snowden. 2012. DAD2 is an α / β hydrolase likely to be involved in the perception of the plant branching hormone, strigolactone. *Current Biology*, 22: 2032 - 2036.
- Jiang Liang, Liu Xue, Xiong Guo-sheng, Liu Hui-hui, Chen Fu-lu, Wang Lei, Meng Xiang-bing, Liu Gui-fu, Yu Hong, Yuan Yun-dong, Yi Wei, Zhao Li-hua, Ma Hong-lei, He Yuan-zheng, Wu Zhong-shan, Karsten Melcher, Qian Qian, Xu Eric H, Wang Yong-hong, Li Jia-yang. 2013. DWARF 53 acts as a repressor of strigolactone signalling in rice. *Nature*, 504 (7480): 401 - 405.

- Johnson X, Breich T, Dun E A, Goussot M, Haurogné K, Beveridge C A, Rameau C. 2006. Branching genes are conserved across species. Genes controlling a novel signal in pea are coregulated by other long-distance signals. *Plant Physiol*, 142: 1014 - 1026.
- Kretschmar T, Kohlen W, Sasse J, Borghi L, Schlegel M, Bachelier J B, Reinhardt D, Bours R, Bouwmeester H J, Martinoia E. 2012. A petunia ABC protein controls strigolactone-dependent symbiotic signalling and branching. *Nature*, 483: 341 - 344.
- Lazar G, Goodman H M. 2006. *MAX1*, a regulator of the flavonoid pathway, controls vegetative axillary bud outgrowth in *Arabidopsis*. *Proc Natl Acad Sci USA*, 10: 472 - 476.
- Leyser O. 2009. The control of shoot branching: An example of plant information processing. *Plant, Cell and Environment*, 32: 694 - 703.
- Li Ya-dong, Zhang Qian, Sun Xue-hui, Lu Tie-gang. 2009. Mechanism for controlling plant branching development. *Journal of Agricultural Science and Technology*, 11 (4): 1 - 9. (in Chinese)
- 李亚栋, 张 芊, 孙学辉, 路铁刚. 2009. 植物分枝发育的调控机制. *中国农业科技导报*, 11 (4): 1 - 9.
- Lin H, Wang R, Qian Q, Yan M, Meng X, Fu Z, Yan C, Jiang B, Su Z, Li J, Wang Y. 2009. *DWARF27*, an iron-containing protein required for the biosynthesis of strigolactones, regulates rice tiller bud outgrowth. *Plant Cell*, 21: 1512 - 1525.
- Mashiguchi K, Sasaki E, Shimada Y, Nagae M, Ueno K, Nakano T, Yoneyama K, Suzuki Y, Asami T. 2009. Feedback-regulation of strigolactone biosynthetic genes and strigolactone-regulated genes in *Arabidopsis*. *Biosci Biotechnol Biochem*, 73: 2460 - 2465.
- Matusova R, Rani K, Verstappen Francel W A, Franssen Maurice C R, Beale M H, Bouwmeester H J. 2005. The strigolactone germination stimulants of the plant-parasitic *Striga* and *Orobanchae* spp. are derived from the carotenoid pathway. *Plant Physiol*, 139: 920 - 934.
- Morris S E, Cox M CH, Ross J J, Krisantini S, Beveridge C A. 2005. Auxin dynamics after decapitation are not correlated with the initial growth of axillary buds. *Plant Physiol*, 138: 1665 - 1672.
- Napoli C. 1996. Highly branched phenotype of the petunia *dad1-1* mutant is reversed by grafting. *Plant Physiol*, 111: 27 - 37.
- Ongaro V, Leyser O. 2008. Hormonal control of shoot branching. *J Exp Bot*, 59: 67 - 74.
- Prasad T K. 1993. Does auxin play a role in the release of apical dominance by shoot inversion in *Ipomea nil?* *Ann Bot*, 71: 223 - 229.
- Renton M, Hanan J, Ferguson B J, Beveridge C A. 2012. Models of long-distance transport: How is carrier-dependent auxin transport regulated in the stem? *New Phytol*, 194: 704 - 715.
- Shen H, Luong P, Huq E. 2007. The F-box protein MAX2 functions as a positive regulator of photo-morphogenesis in *Arabidopsis*. *Plant Physiology*, 14: 1471 - 1483.
- Snowden K C, Simkin A J, Janssen B J, Templeton K R, Loucas H M, Simons J L, Karunairerum S, Gleave A P, Clark D G, Klee H J. 2005. The *Decreased apical dominance/Petunia hybrida* CAROTENOID CLEAVAGE DIOXYGENASE 8 gene affects branch production and plays a role in leaf senescence, root growth, and flower development. *Plant Cell*, 17: 746 - 759.
- Sorefan K, Booker J, Haurogne K, Goussot M, Bainbridge K, Foo E, Chatfield S P, Ward S, Beveridge C A, Rameau C, Leyser O. 2003. *MAX4* and *RMS1* are orthologous dioxygenase-like genes that regulate shoot branching in *Arabidopsis* and pea. *Genes Dev*, 17: 1469 - 1474.
- Steven M Smith. 2013. Witchcraft and destruction. *Nature*, 504 (7480): 384 - 385.
- Stirnberg P, Furner I J, Leyser H M O. 2007. *MAX2* participates in an SCF complex which acts locally at the node to suppress shoot branching. *Plant J*, 50: 80 - 94.
- Stirnberg P, van de Sande K, Leyser H M O. 2002. *MAX1* and *MAX2* control shoot lateral branching in *Arabidopsis*. *Development*, 129: 1131 - 1141.
- Umehara M, Hanada A, Yoshida S, Akiyama K, Arite T, Takeda-Kamiya N, Magome H, Kamiya Y, Shirasu K, Yoneyama K, Kyozuka J, Yamaguchi S. 2008. Inhibition of shoot branching by new terpenoid plant hormones. *Nature*, 455: 195 - 200.
- Waters M T, Brewer P B, Bussell J D, Smith S M, Beveridge C A. 2012. The *Arabidopsis* ortholog of rice *DWARF27* acts upstream of *MAX1* in the control of plant development by strigolactones. *Plant Physiol*, 159: 1073 - 1085.
- Xu Zhi-hong, Xue Hong-wei. 2012. Plant hormones: Function and molecular mechanism. Shanghai: Shanghai Science Press. (in Chinese)
- 许智宏, 薛红卫. 2012. 植物激素作用的分子机理. 上海: 上海科学出版社.
- Yan Hai-fang, Li Yu-hua. 2009. Strigolactones involved in regulation of outgrowth of plant shoot lateral branching. *Plant Physiology Communications*, 45 (8): 827 - 832. (in Chinese)

- 闫海芳, 李玉花. 2009. 受多粗毛的茎枝内酯类多物质 (Strigolactones) 调控的植物侧枝生长. 植物生理学通讯, 45 (8): 827 - 832.
- Zhang Rong-xiang, Yang Qing, Zhao De-gang. 2011. The novel plant hormone - strigolactones. Biology Report, 46 (5): 10 - 13. (in Chinese)
- 张荣祥, 杨 清, 赵德刚. 2011. 新型植物激素——独脚金内酯. 生物学通报, 46 (5): 10 - 13
- Zhou Feng, Chen Jun, Xu Rong, Yu Jing. 2009. Review of research advancements on seed germination stimulants of root parasitic plants. Chinese Journal of Plant Ecology, 33 (3): 607 - 616. (in Chinese)
- 周 峰, 陈 君, 徐 荣, 于 晶. 2009. 根寄生植物种子萌发刺激物研究进展. 植物生态学报, 33 (3): 607 - 616.
- Zhou Feng, Lin Qi-bing, Zhu Li-hong, Ren Yu-long, Zhou Kun-neng, Shabek Nitzan, Wu Fu-qing, Mao Hai-bin, Dong Wei, Gan Lu, Ma Wei-wei, Gao He, Chen Jun, Yang Chao, Wang Dan, Tan Jun-jie, Zhang Xin, Guo Xiu-ping, Wang Jiu-lin, Jiang Ling, Liu Xi, Chen Wei-qi, Chu Jin-fang, Yan Cun-yu, Ueno Kotomi, Ito Shinsaku, Asami Tadao, Cheng Zhi-jun, Wang Jie, Lei Cai-lin, Zhai Hu-qu, Wu Chuan-yin, Wang Hai-yang, Zheng Ning, Wan Jian-min. 2013. D14-SCF^{D3}-dependent degradation of D53 regulates strigolactone signalling. Nature, 504 (7480): 406 - 410.

征 订

欢迎订阅《园艺学报》

《园艺学报》是中国园艺学会和中国农业科学院蔬菜花卉研究所主办的学术期刊, 创刊于 1962 年, 刊载有关果树、蔬菜、观赏植物、茶及药用植物等方面的学术论文、研究报告、专题文献综述、问题与讨论、新技术新品种以及园艺研究动态与信息, 适合园艺科研人员、大专院校师生及农业技术推广部门专业技术人员阅读参考。

《园艺学报》是中文核心期刊, 中国科技核心期刊; 被英国《CAB 文摘数据库》、美国 CA 化学文摘、日本 CBST 科学技术文献速报、俄罗斯 AJ 文摘杂志、CSCD 中国科学引文数据库等多家数据库收录。《园艺学报》荣获“第三届国家期刊奖”及“新中国 60 年有影响力的期刊”、“中国国际影响力优秀学术期刊”、“百种中国杰出学术期刊”、“中国权威学术期刊”、“中国精品科技期刊”等称号。

《中国学术期刊影响因子年报》2013 年公布的《园艺学报》复合总被引频次为 11 071, 复合影响因子为 1.734; 期刊总被引频次为 5 146, 期刊影响因子为 1.112。

《中国科技期刊引证报告》2013 年公布的《园艺学报》扩展总被引频次为 6 106, 扩展影响因子为 1.333; 核心总被引频次为 4 328, 核心影响因子为 1.047; 在中国科技核心期刊综合评价总分排名中居第 29 位。

《园艺学报》为月刊, 每月 25 日出版。每期定价 40 元, 全年 480 元。国内外公开发行, 全国各地邮局办理订阅, 国内邮发代号 82 - 471, 国外发行由中国国际图书贸易总公司承办, 代号 M448。漏订者可直接寄款至编辑部订购。编辑部地址: 北京市海淀区中关村南大街 12 号中国农业科学院蔬菜花卉研究所《园艺学报》编辑部。

邮政编码: 100081; 电话: (010) 82109523. E-mail: yuanxixuebao@126.com。

网址: <http://www.ahs.ac.cn>。