



生长素研究现状及其在大豆育种中的应用

徐慧芳^{1,2}, 陈栩^{2*}

1. 福建农林大学生命科学学院, 福州 350002;

2. 福建农林大学海峡联合研究院, 福州 350002

* 联系人, E-mail: chenxu@fafu.edu.cn

收稿日期: 2023-05-04; 接受日期: 2023-06-30; 网络版发表日期: 2023-09-06

国家自然科学基金(批准号: 32222009)资助

摘要 生长素几乎参与植物生长发育的每一个过程, 是最重要的植物激素之一. 基于模式植物的研究证实, 生长素通过合成、代谢、极性运输和信号途径协同建立生长素的浓度梯度和局部浓度差异, 决定了植物器官的发生、极性建立和对环境的适应. 伴随基因编辑技术在农业领域的广泛应用, 如何将生长素途径的理论成果应用于作物改良, 通过优势基因的选择和聚合协调作物的理想株型/根型, 是该领域聚焦的关键问题. 本文总结了近五年模式植物中解析的生长素领域的最新研究进展, 并以我国重要的经济作物大豆的株型和根型改良为目标, 全面阐述和预测了生长素在大豆育种中的潜在应用价值.

关键词 生长素, 大豆, 株型, 根形态建成

生长素是最早发现的植物激素, 广泛参与植物生长发育的各个过程, 例如胚胎发育、根茎叶的形态建成、果实的发育和向性反应等^[1~4]. 1880年, Darwin在单侧光向性反应实验中发现了生长素介导胚芽鞘的不对称生长; 1928年, Went在胚芽鞘的尖端分离获得了生长素, 证实它是介导胚芽鞘向光生长的关键激素. 伴随生物技术的发展, 生长素的合成、代谢、信号和运输途径被逐步解析, 它在调节植物的株高、叶夹角、种子的大小、根面积以及根与微生物相互作用形成的丛枝菌根和根瘤等器官的发生和发育过程中发挥了关键的作用^[5~8]. 基于生长素参与植物生长发育的作用机制, 人们开始利用生长素对各种农作物的发育过程进行合理的调节, 以达到增产增收的效果. 例如, 人

工合成的生长素类化合物, α -萘乙酸游离酸(naphthaleneacetic acid, NAA)和2,4-二氯苯氧乙酸(2,4-dichlorophenoxyacetic acid, 2,4-D)具有促进果实发育、扦插枝条生根和防止落花落果的作用, 在我国农业生产上已经被广泛应用^[9~11].

近年来, 我国各种经济、粮食作物的组织培养和基因编辑研究发展到了鼎盛时期. 分子设计育种结合传统育种, 实现优势基因的选择和聚合是未来农业发展的方向^[12]. 植物激素是指导农作物育种的中心环节, 也是协调农作物理想株型和理想根型的核心模块. 在水稻和玉米等单子叶作物的研究中, 赤霉素应用于水稻株型改良的“绿色革命”^[13,14]提供了极大的参考价值, 将激素应用于农作物育种改良成为极大可能. 如何将

引用格式: 徐慧芳, 陈栩. 生长素研究现状及其在大豆育种中的应用. 中国科学: 生命科学, 2024, 54: 247–259

Xu H F, Chen X. Current opinions on auxin research and its application in soybean breeding (in Chinese). Sci Sin Vitae, 2024, 54: 247–259, doi: 10.1360/SSV-2023-0069

生长素途径相关的理论应用于农业生产, 在分子育种水平塑造优异根型/株型的农作物新产品, 是生长素领域长期关注的问题。

针对上述问题, 本文总结了近五年生长素领域的最新研究进展, 并以我国重要的经济作物大豆的根型和株型改良为目标, 描述并展望了生长素应用于大豆育种的可能性。

1 生长素合成、代谢、极性运输和信号途径研究的新机制

生长素主要在幼嫩的芽、叶和发育中的种子中合成, 随后传递到其他植物器官行使功能^[15]。在植物器官发生和极性建立过程中, 生长素的分布差异和浓度梯度的建立, 决定了该位置的细胞命运^[16-18]。细胞内生长素的局部分布进一步激活生长素的信号转导途径, 赋予细胞感知生长素的能力, 介导下游的各种生理生化过程^[19,20]。因此, 植物体内复杂的内源生长素调控网络精细调节植物细胞特定区域的生长素积累与响应, 促进或抑制植物的生长发育。早期生长素领域的研究针对于植物生长发育的过程, 在组织层面搭建了生长素协调器官发育的信号网络。近些年, 伴随显微镜测技术和植物生长实时检测等技术的发展, 生长素的精细调控网络逐渐转移到单细胞层面的机制解析。本文主要综述了近五年在细胞层面解析的生长素合成、代谢、转运和信号转导等调节机制, 为生长素调控植物生长发育提出了更加深入的见解(图1)。

1.1 生长素的合成和代谢

吲哚乙酸(indoleacetic acid, IAA)是植物主要的内源活性生长素, 色氨酸(tryptophan, Trp)是吲哚乙酸合成的前体。色氨酸被色氨酸氨基转移酶(tryptophan aminotransferase of *Arabidopsis*, TAA)催化, 经过脱氨反应生成吲哚-3-丙酮酸(indole-3-pyruvate, IPA), 然后吲哚-3-丙酮酸在黄素单加氧酶(flavin-containing monooxygenase, YUCCA)等蛋白酶的催化下最终转化为吲哚乙酸^[15,21], 该色氨酸依赖的合成途径是植物体内生长素合成的主要途径。借助拟南芥突变体库的筛选, TAA和YUCCA被清晰地定义为生长素合成途径的主效基因^[22,23]。过去的20年多针对YUCCA的转录水平进行研究, 例如FUSCA3^[24], indeterminate domain16

(IDD14-16)^[25], sporocyteless(SPL)^[26]和phytochrome-interacting factor 4(PIF4)^[27]等结合于YUCCA基因的启动子区域, 协调生长素的合成效率。

近些年, YUCCA和TAA蛋白转录后修饰的研究较为活跃。结合于YUCCA蛋白N端的乙酰酶(N-terminal acetyltransferases, NATs)介导的乙酰化修饰有利于维持YUCCA蛋白的稳定性, NatB的辅助亚基cytokinin-induced root curling(CKRC3/TCU2)与NatB的催化亚基NBC结合形成蛋白复合体, 催化YUCCA蛋白N端的乙酰化^[28]。TAA1在threonine 101(T101)的磷酸化决定了TAA1依赖的生长素合成途径的开关; 细胞膜上的生长素信号共受体激酶trans-membrane kinase 4(TMK4)诱导TAA1的磷酸化, 通过负反馈协调机制抑制TAA1介导的生长素合成, 协调生长素在细胞膜上的信号接收和细胞质内的合成^[29]。

生长素在植物器官发生和发育过程中表现为显著的浓度梯度效应, 即低浓度生长素促进生长, 而高浓度生长素抑制生长。因此, 植物器官中生长素的浓度稳态对于生长发育至关重要。除了从头合成途径以外, 生长素可通过自身的代谢过程完成稳态的调节。前人的研究已发现, 植物体内生长素代谢的动态平衡过程伴随着自由态(活性形式)和结合态(非活性形式)生长素之间的转换^[30]。结合态形式的生长素包括氨基酸螯合态、氧化态、甲基化和糖基化修饰形式, 分别经历以下几个过程: (i) 自由态生长素在Gretchen Hagen3 (GH3)酶的作用下与氨基酸形成IAA-天冬氨酸(IAA-Asp)、IAA-丙氨酸(IAA-Ala)等氨基酸类结合态并储存于胞内^[31,32]; 部分氨基酸类结合态, 如IAA-Ala, 也可在IAA-Alanine Resistant3(IAR3)^[33]、IAA-Leucine Resistant1(ILR1)^[34]等酶的作用下重新释放出IAA; (ii) dioxygenase for auxin oxidation1(DAO1)不可逆地将IAA氧化成oxIAA^[35,36]; (iii) IAA羧基甲基转移酶1(IAA carboxyl methyltransferase1, IAMT1)负责将自由态生长素转化为甲基-IAA酯(methyl IAA, MeIAA)^[37]; (iv) 生长素也可以通过UDP-葡萄糖基转移酶(UDP-glycosyltransferases, UGT)与葡萄糖形成糖基化修饰的生长素形式IAA-Glu以调节生长素的平衡^[38]。

在上述代谢通路研究的基础上, 近些年的研究表明非活性形式的生长素之间可相互转变。例如, DAO1氧化酶也可氧化IAA-Asp和IAA-Glu成为oxIAA-Asp和oxIAA-Glu, ILR1可进一步水解oxIAA-Asp, oxIAA-

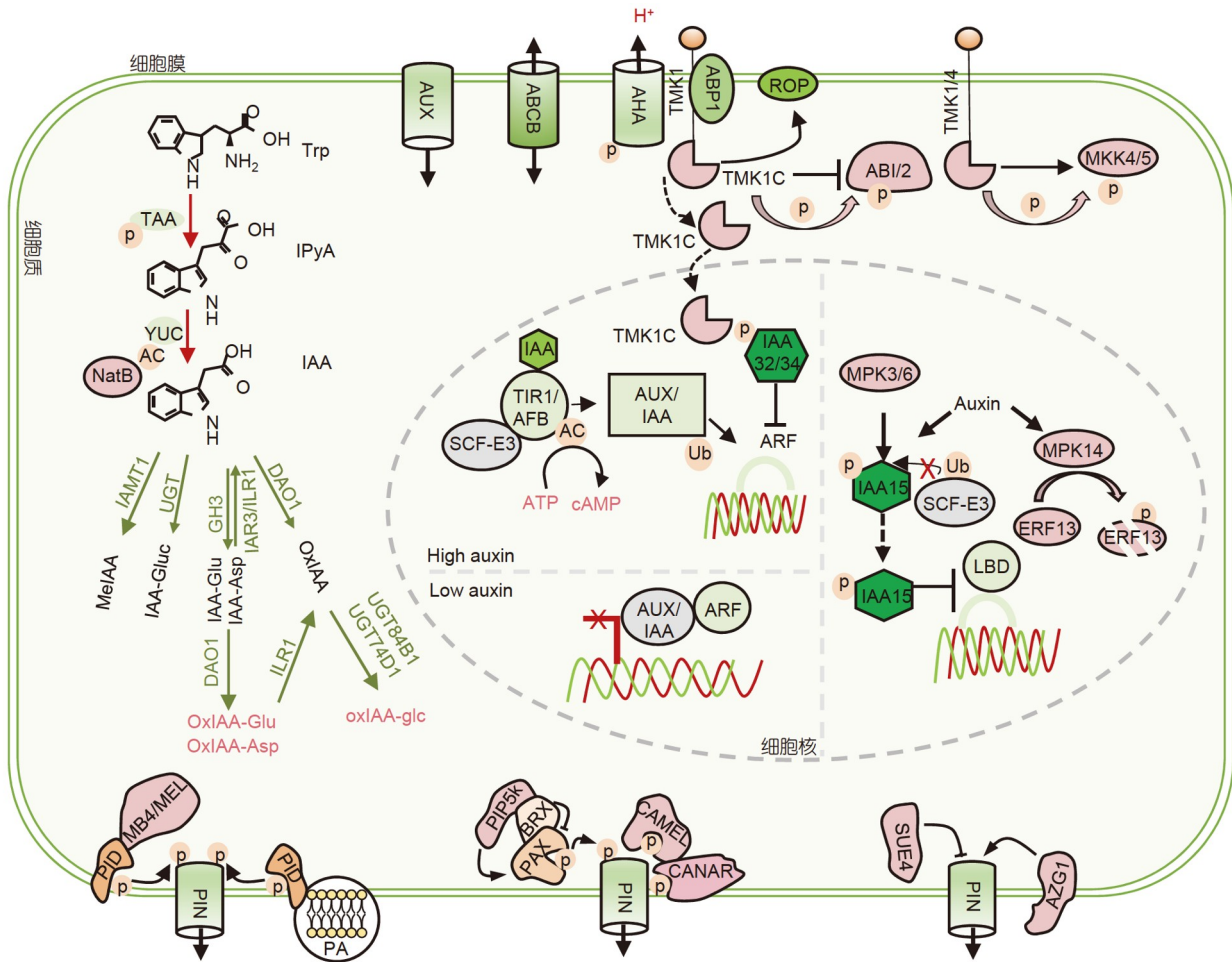


图 1 生长素的合成、代谢、信号和运输途径的新机制. 绿色系涂色的蛋白为前20年生长素领域已解析的关键因子, 红色系蛋白是近五年该领域新阐明的关键因子.

Figure 1 New mechanisms of auxin biosynthesis, metabolism, signaling and transport pathways. The proteins labeled in green-like color indicate the key factors which have been well-clarified in the past two decades, and the proteins labeled in red-like color indicate the key factors which have been newly clarified in the past five years

Glu成为oxIAA^[39,40]. UGT84B1和UGT74D1既可糖基化修饰自由态生长素IAA也可糖基化氧化态oxIAA^[41]. 这些证据表明, 生长素合成和代谢共同决定了细胞内活性形式的生长素含量, 为植物器官中生长素浓度梯度的建立奠定了基础, 为植物器官的形态建成提供了保障.

1.2 生长素的极性运输

生长素在旺盛生长的幼嫩叶片和顶端分生组织中合成, 通过维管束韧皮部非极性地长距离运输向根部, 同时伴随转运蛋白介导的细胞-细胞间短距离的极性运输形式分配到植物各器官发挥功能. 前人的研究已

证实, 植物的地上和地下分别存在单向(向顶)和双向(向顶和向基)的生长素极性运输形式, 以满足植物器官极性生长的需求^[42]. 三类生长素运输载体蛋白: 输出载体PIN(PIN-formed)家族蛋白、输入载体AUX/LAX(auxin-resistant1/like, AUX1)家族蛋白和兼有输入和输出功能的ATP-binding cassette ABCB/MDR(multiple drug resistance)/PGP(P-glycoproteins)^[43,44]家族蛋白共同协调生长素的极性输入和输出. 其中, PIN蛋白介导的生长素极性转运机制得到了最完善的解析, 也是近些年生长素领域研究的热点. 前人的研究已证明, 激酶PINOID(PID)、AGC激酶(protein kinase A, G and C, AGC)、促分裂素原活化激酶(mitogen-activated

protein kinase cascades, MAPK)和钙调蛋白激酶(Ca^{2+} /calmodulin-dependent protein kinase, CAMK, CDPK)介导PIN的磷酸化^[45-47,48], ADP-ribosylation factor(ARF) GTPase等介导PIN蛋白从细胞膜内吞至胞内, 通过内吞体的囊泡循环运动(内吞-外吐)以及液泡中的蛋白降解途径^[49]共同协调PIN蛋白的动态运动。

近五年间, 伴随显微观测技术的提升, 通过单分子观测证实了PIN蛋白在细胞膜上存在侧向扩散的运动方式。PIN的侧向扩散受到细胞膜脂筏结构的限制, 改变了膜脂筏的排列方式造成脂筏有序相堆叠后, PIN的侧向扩散受阻, 形成斑块状的PIN蛋白聚集, 干扰生长素的极性运输^[50]。Macchi-Bou4(MAB4)/MAB4(ENP1)-like(MEL)蛋白可与PIN蛋白互作, 并与蛋白激酶PID形成蛋白复合体, MAB4/MEL通过PID激酶促进PIN的磷酸化从而限制PIN的侧向扩散, 维持PIN蛋白在细胞膜上的极性^[51]。在原生韧皮部筛管元件分化过程中, Brevis Radix(BRX)和protein kinase associated with BRX(PAX)这一对细胞膜上极性定位的互作蛋白, 与PIN蛋白共定位于韧皮部筛管元件, PAX激活PIN介导的生长素外流, 而BRX则阻挠PAX对PIN的激活作用, 因而BRX和PAX形成一个分子变阻器, 调节生长素在韧皮部筛管元件的流动及韧皮部筛管分化的时间^[52]。BRX-PAX的极性定位依赖于细胞膜上的磷脂酰肌醇激酶phosphatidylinositol-4-phosphate 5-kinases(PIP5Ks)催化的磷脂酰肌醇4,5二磷酸(phosphatidylinositol-4,5-bisphosphate, $\text{PI}(4,5)\text{P}_2$)的分布, PIP5K和BRX-PAX相互依赖并促进对方的极性定位, 从而维持PIN蛋白在细胞膜上的最小值^[53]。除了细胞膜上的磷脂和脂筏以外, 细胞膜的磷脂酸(phosphatidic acid, PA)能够直接与蛋白激酶PID互作, 促进PID依赖的PIN2的磷酸化^[54]。由此可见, 细胞膜磷脂双分子层的结构和代谢共同维持了PIN蛋白的极性。

2022年, 结合单颗粒冷冻电子显微镜技术, 拟南芥的PIN1和PIN3蛋白晶体结构被解析, 为PIN蛋白识别和结合生长素IAA和生长素运输抑制剂NPA(N-1-naphthylphthalamic acid)提供了结构基础^[55,56], 为进一步探究PIN蛋白转运生长素的机制提供了更有力的证据。通过互作蛋白的研究, CAMEL(canalization-related, auxin-regulated malectin-type RLK)和CANAR(canalization-related receptor-like kinase)能够与PIN蛋白直接互

作并磷酸化PIN, 在叶片维管束的发育和再生过程中协调生长素的浓度维持^[57]。Sulfate utilization efficiency4(SUE4)蛋白直接与PIN1相互作用, 有可能协调26S蛋白酶体介导的PIN1蛋白的降解, 响应硫元素协调根系形态^[58]。细胞分裂素输入载体AZG1与PIN1蛋白互作, 参与调节PIN1蛋白在细胞膜上的稳定性^[59], AZG1-PIN1形成的蛋白复合体很可能是生长素和细胞分裂素平衡调控的中心环节。

除了针对PIN蛋白的磷酸化、互作蛋白的研究以外, 近几年该领域将关注点延伸到了PIN蛋白的进化。拟南芥的8个PIN蛋白分化为内质网定位型和细胞膜定位两种类型。内质网定位的PIN蛋白处于进化较为原始的阶段; 伴随陆生植物的进化和根器官的产生, 细胞膜定位的PIN蛋白处于进化后期, 分化出运输生长素的能力^[60]。通过比对内质网定位型和细胞膜定位型PIN蛋白的非保守结构域, 并进行结构域替换, 显示N端和C端的跨膜结构域以及中段的亲水环均在PIN的极性定位方面发挥关键的功能, 而PIN蛋白的共进化取决于N端和C端的跨膜结构域^[61]。伴随水生到陆生植物的进化, 根尖的向地反应能力逐渐增强, 且种子植物根尖的向地反应取决于PIN2蛋白结构域的进化^[62]。由此可见, PIN蛋白的进化与植物从水生向陆生的演化息息相关。

1.3 生长素的信号转导

通过生长素的合成和极性运输建立器官层面的生长素浓度梯度后, 在细胞层面上必然存在接收和传递生长素信号的通路。前人的研究已明确定义了细胞核内经典的生长素信号通路: 细胞核内的生长素受体蛋白transport inhibitor response1/auxin signaling F-BOX (TIR1/AFB)结合生长素, 进而促进TIR1/AFB与auxin/indole-3-acetic acid(Aux/IAA)蛋白的相互作用; TIR1作为F-box蛋白与*Arabidopsis* Skp1-like gene(ASK)-CULLIN1(CUL1)蛋白形成泛素连接酶(E3)复合体 SCF^{TIR1} , 促使Aux/IAA蛋白的泛素化降解。生长素浓度较低时, Aux/IAA作为信号抑制子与下游的生长素响应因子auxin response factor(ARF)蛋白形成异源二聚体, 抑制ARF激活的生长素响应事件; 当生长素浓度较高时, TIR1促使Aux/IAA降解, 从而释放ARF, ARF自身形成同源二聚体以促进/抑制下游生长素反应相关基因的转录^[63,64]。

细胞核内的生长素信号传递需要不同的TIR1/AFB-Aux/IAA-ARF成员完成一一配对组合, 单就拟南芥系统就有可能存在大于4000种组合(6个TIR1/AFBs, 29个Aux/IAAs和23个ARFs)^[65], 这就意味着生长素核信号的传递在高等植物中非常复杂. 近五年, 细胞核内生长素信号通路的研究进一步聚焦于TIR1/AFB, Aux/IAA和ARF蛋白如何通过不同的结构域形成匹配组合, 精细地靶向植物不同器官和不同阶段的生长发育^[65,66]. 为了简化细胞核内信号组合的复杂性, 以最原始的苔藓植物地钱为研究对象, 地钱中仅含有1个TIR1/AFBs, 1个Aux/IAAs和3个ARFs. 基于简化型的地钱系统, 3个ARF被分为A型和B型, A-ARF是生长素敏感型转录调节子, 而B-ARF则是生长素不敏感型转录调节子^[67]. A型和B型ARF的划分为ARF基因在不同植物进化后的功能分化奠定了依据. 核定位的A型ARF蛋白ARF7和ARF19依赖于PB1和MR结构域发生蛋白相变, 当PB1结构域突变后, 细胞核定位的ARF转移到细胞质并呈现聚集态(condensates); ARF的聚集与否直接决定了生长素信号的传递和响应^[68]. 通过突变体筛选, E3泛素化连接酶auxin response factor F-BOX1(AFF1)被鉴定获得, AFF1直接靶向ARF7/19并协调ARF蛋白的降解, 决定了ARF在细胞核-细胞质的分配^[69]. TIR1/AFBs介导的核内信号通路还参与了许多快速的细胞反应, 比如质膜去极化^[70]、Ca²⁺波动^[71]以及根的快速生长抑制^[72]等. 2022年的研究表明, TIR1/AFBs除了发挥E3泛素化酶的功能以外, 还具备腺苷酸环化酶(Adenylate cyclase, AC)的活性; TIR1/AFBs通过羧基端的AC结构域介导腺苷酸的环化, 刺激生长素响应过程中cAMP的生成^[73]. 且TIR1/AFB介导的腺苷酸环化功能独立于E3泛素化功能参与生长素的转录调控^[73], 该发现为细胞核内生长素信号的研究开辟了新的方向.

上述发生在细胞核的生长素信号途径虽然解释了很多生长素参与的转录调控机制, 但仍然无法完全解释植物体内生长素的快速响应现象. 因此, 起始于细胞表面的生长素信号途径成为研究热点. 在20世纪70年代, 玉米膜组分中纯化出一个生长素结合蛋白, 表现出高亲和的生长素结合能力, 该蛋白命名为ABP1(auxin binding protein1)^[74]. 然而, ABP1蛋白的研究历经挑战和争议. 首先, ABP1的亚细胞定位显示该蛋白富集于内质网, 并非在细胞膜或质外空间^[75], 限制了

ABP1蛋白发挥细胞表面生长素受体的作用; 其次, 利用基因编辑技术获得的*abp1*单突变没有表现出区别于野生型的显著表型^[76]. 植物类受体蛋白激酶TMK1的发现为细胞膜表面受体的研究提供了新的机遇, 研究发现ABP1与TMK1在细胞表面直接互作, 该互作依赖于生长素^[77]. TMK-ABP1形成了一个细胞表面生长素的感知复合体, 通过激活ROH-related GTPase(ROP)信号通路, 调节叶片铺板细胞的发育^[77]. *abp1*和*tmk*突变体均表现出生长素运输的缺陷, 维管束形成和再生的缺陷, 而生长素结合位点突变的ABP1(M2X)变体无法回补*abp1*突变体中的这些缺陷^[78]. 并且, *abp1*和*tmk*突变体的磷酸化组学结果显示, ABP1和TMK1诱导了大量重叠的下游磷酸化事件, 这是生长素诱导的磷酸化反应所必需的, 且生长素刺激了ABP1分泌到质外空间^[78]. 这些结论全新定义了ABP1和TMK1很可能是细胞表面的生长素共受体, 它们介导了全面的磷酸化反应和生长素通道化. TMK蛋白激酶不仅在细胞表面传递生长素信号, 在幼苗顶端弯钩维持阶段, 弯钩内侧细胞的高浓度生长素能够促进TMK1剪切形成羧基端片段TMK1C, 并将其由细胞膜转运到细胞质和细胞核^[79]. 剪切后的TMK1C特异地和两个非经典的Aux/IAA家族转录抑制子IAA32和IAA34互作, 并磷酸化IAA蛋白, 最终通过ARF转录因子来调控生长素在顶端弯钩两侧的不对称响应. 这种调控模式使细胞的扩张在生长素聚集的位置受到抑制, 从而导致顶端弯钩内外侧的差异性生长^[79]. 因而, TMK1蛋白的剪切事件贯穿了生长素信号由细胞膜传递至细胞质和细胞核, 将发生在不同空间的生长素信号事件有机地联系在一起.

伴随TMK激酶介导的生长素信号通路的逐步解析, TMK还被发现可与细胞膜表面的质子泵(H⁺-ATPase)互作, 刺激H⁺-ATPase的磷酸化, 介导生长素响应过程中H⁺的释放和细胞壁的酸化, 促进细胞的伸长, 该信号传递模块解析了生长素的“酸性生长理论”的核心机制^[80]. 此外, TMK1还可与脱落酸信号的关键因子ABA insensitive1/2(ABI1/2)互作, 通过磷酸化ABI1/2抑制ABI1/2磷酸酶的活性, 协调生长素和脱落酸在种子萌发过程中的平衡^[81]. 由此可见, TMK蛋白激酶介导的信号传递为生长素信号网络的研究打开了新的大门.

除了TMK1介导的发生在细胞表面的生长素信号

途径以外, mitogen-activated protein kinase(MAPK)激酶介导的级联信号在非经典生长素信号传递途径中发挥关键功能^[82,83]。例如, MAPK级联信号的两个关键激酶MPK3和MPK6可直接磷酸化细胞核内的Aux/IAA家族转录抑制子IAA15, 磷酸化后的IAA15蛋白稳定性增高, 抑制下游的转录调节因子*lateral organ boundaries domain(LBD)*基因协调干旱胁迫环境下侧根的发育^[84]; MPK14与APETALA2/ethylene responsive factor (AP2/ERF)家族的转录因子ERF13互作, 生长素促进ERF13发生降解, 该降解途径依赖于MPK14介导的ERF13磷酸化^[85], 此外, MKK4和MKK5也可与TMK1/4互作, TMK激酶激活MKK4/5的磷酸化, 参与侧根生长过程的细胞分裂事件^[86]。

2 生长素在大豆育种中的应用潜力

大豆是我国重要的经济型油料作物。虽然我国大豆的传统杂交育种已获得了一些具备高产优势的品种, 然而转基因育种和分子设计育种相较美国处于弱势, 导致我国大豆自给率低, 因而亟需一种科学的育种方式实现增产增收。大豆育种目前面临两大问题: (i) 大豆的分子标记定位、基因编辑等分子辅助育种的基因资源丰富, 然而分子育种与应用结合脱节; (ii) 大豆对光周期和温度极其敏感, 筛选获得的高产大豆品种在不同维度种植表现得差异较大, 适宜种植的区域较为单一, 难以跨区域推广, 亟需选育更多的适宜不同地区种植的高产大豆品种, 因而分子育种靶向光周期不敏感和维度广适应型高产大豆是未来发展的趋势^[87-89]。生长素作为协调植物根型和株型的重要激素, 在大豆育种过程中的应用潜力巨大。

2.1 生长素应用于大豆密植和株型改良

水稻增产的改良手段之一是塑造紧凑型水稻株型, 减小叶夹角和分蘖角度, 增加单位种植面积的植株数量。相较水稻的直立生长的叶片, 大豆的株型更为复杂, 体现为叶片平铺生长, 上层叶片接收太阳光能较为充足, 遮挡了下层叶片的光接收效率。因而, 耐密植大豆株型的改良需同时考虑单株的光能接收效率和株型紧凑两方面。合理减小叶夹角, 减少分枝数, 增加主茎的结荚密度, 是耐密植大豆株型改良的目标^[90]。

然而大豆基因组进化过程的多倍化事件决定了大

豆家族基因的拷贝数比拟南芥和水稻更加庞大, 同时大豆株型的特殊性暗示着不可简单地套用拟南芥和水稻保守的研究机制进行大豆的株型改良。近期的研究发现, 生长素在大豆叶柄基部呈现不对称分布, 靠近地面的一侧生长素含量较高, 而远离地面一侧较低; 不对称的生长素分布决定了叶柄两侧细胞的不对称生长。生长素的这种分布模式与生长素极性运输蛋白GmPIN1a/c的表达模式相一致^[91]。GmPIN1a, c和d在叶柄基部的维管组织中高表达, GmPIN1a蛋白极性定位于叶柄维管束细胞的基部, 指导生长素从叶片运送到叶柄基部。GmPIN1的不对称分布模式造就了叶柄基部生长素的不对称运输和积累, 导致叶柄两侧细胞的不对称扩张, 形成了大豆的叶柄弧度。GmPIN1a, GmPIN1b和GmPIN1c功能同时缺失后, 大豆株型紧凑, 叶夹角显著减小, 叶片相对直立生长, 田间密植实验显示Gmpin1abc株型更加适合田间密集种植^[91]。生长素极性运输的改良虽然造就了紧凑型的大豆株型, 然而缺陷也较为显著: Gmpin1abc植株矮小, 豆籽粒较小, 在很大程度上限制了单位面积的亩产量。由此可见, 生长素和其他因素的综合改良才有可能塑造理想型耐密植高产的大豆株型。水稻株型的改良已经证明, 油菜素类酯(brassinolide, BR)是控制水稻叶夹角的核心环节, 在大豆中过量表达转录因子GmMYB14的转基因植株的油菜素类酯水平显著下降, 叶夹角减小, 株型紧凑^[92]。根据生长素和油菜素类酯这两类植物激素的互作特性, 它们相互促进又相互拮抗地参与植物器官发育的多个过程^[93]。在叶夹角形成过程中, 油菜素类酯正向调控叶夹角, 而生长素则需要通过叶柄基部两侧的浓度不对称性来控制叶夹角, 有效地控制生长素的浓度梯度并结合油菜素类酯的浓度实现大豆的最佳叶柄角度是株型改良的策略之一。

2.2 生长素应用于大豆籽粒改良

由于大豆单荚的结实率较低(多为每荚3粒种子), 通过增加单荚的结实率来增加产量是改良大豆产量的另一种方式。Ln基因已被克隆为控制大豆坐果数的主效基因, Ln突变体的四粒荚数量显著升高^[94,95], 然而调节机制并不明确。在拟南芥中, 生长素极性运输依赖的生长素浓度最大化决定了胚珠原基的起始^[17]。比较单荚结实率高的豇豆和结实率低的大豆, 豇豆中PIN1的转录水平和磷酸化水平都显著高于大豆^[96], 暗示生长

素很可能贡献于大豆四粒荚的改良。基于生长素极性输出的理论,抑制生长素的外流造就更多的生长素积累于胚珠原基,形成多个生长素的浓度最大化区域,从而提升坐果数,有可能改变大豆单荚的结实率。然而,遗传表型分析表明,大豆的*GmPIN1*基因突变后抑制生长素的外流,*Gmpin1abc*表现为单荚的坐果率下降^[91],符合PIN1介导的生长素浓度最大化决定胚胎起始的理论。因而单纯地通过基因编辑进行生长素运输载体的敲除无法满足提升四粒果荚的目标。最有效的策略可能是通过胚珠原基特异表达的启动子驱动生长素合成基因的过量表达,刺激果荚内形成多处的生长素浓度最大化,促进胚胎原基的建成,从而诱导四粒荚的发生。

大豆籽粒的改良还需要考虑的性状包括籽粒大小、含油量和蛋白含量的高低。在大豆籽粒的驯化和改良过程中,这些产量和品质性状的改变须通过多个基因的协同效应完成^[97]。近期研究发现,糖转运蛋白GmSWEET10a和GmSWEET10b通过运输蔗糖和己糖,改变种皮向胚的糖分配,协同调控大豆种子大小、含油量和蛋白含量^[98]。因而,合理改良“源-库”的糖运输途径,有可能进一步提升大豆籽粒的大小和含油量。大麦中的研究表明,突变生长素合成基因*HvYUCCA4*严重影响了花粉发育过程的碳代谢途径,干扰了花粉中淀粉的积累^[99]。干扰番茄中*SLARF4*基因的表达增强了果实中糖分的积累^[100]。水稻中的生长素甲基化酶*Os-DAO*基因突变后,自由态生长素积累,进而激活生长素信号因子OsARF18但抑制OsARF2,OsARF2能够直接结合糖转运蛋白基因*sucrose transporters*(*OsSUT1*)的启动子区域并激活其表达。OsARF2结合*OsSUT1*启动子的基序SuREs(GTCTC)与生长素响应基序AuxREs(TGTCTC)高度相似,暗示了生长素信号和糖运输在转录水平的调节有可能存在竞争关系^[101]。上述作物中的研究结论暗示了在大豆中操纵生长素信号来改变糖的运输和分配成为一种可能。

2.3 生长素应用于大豆根型的改良和根瘤固氮高效

众所周知,生长素是根器官发育和再生的关键因子。例如,水稻的*tirl1 afbs*突变体由于生长素的感知系统被破坏,主根伸长被抑制^[102,103]; *OsLAAIL1*的获得功能型突变体阻止侧根的起始^[104]; *Osiaa23*突变体的侧

根和冠根原基缺失,根分生组织中的静止中心特性丧失^[105]。已有非常多的研究报道,通过反向遗传学操纵生长素途径的相关基因可显著改变作物的根系发育。然而,作物生长的复杂环境决定了其汲取土壤中养分和水分需要考虑作物的整体根系结构。因而,需从深根型或浅根型的根系结构来衡量作物的根系改良。造就深根或浅根型作物根系的差异在于根尖的重力反应,生长素极性运输是控制根尖重力响应的关键因素^[106]。干旱环境下,由于土壤中水分的缺失,作物亟需通过增强重力反应,使根尖扎入更深层次的土壤获取水分。通过正向遗传筛选,水稻根系响应干旱的主效基因*Deeper Rooting 1(DRO1)*被鉴定获得^[107]。生长素信号响应因子OsARF1/OsARF23直接结合于*DRO1*的启动子区域,负向调控*DRO1*的转录活性;因而,*DRO1*的过量表达赋予了水稻根系更大的弯曲半径,根系能够生长到更深的土壤中^[107]。在缺氧或逆境环境下,作物根系需表现为浅根型以获得土壤表面更丰富的氧气。通过正向遗传筛选获得了水稻根系抗高盐的主效基因*soil surface rooting 1(qSOR1)*,*qSOR1*基因的启动子也同时富集了大量的ARF结合元件,*qsor1*水稻突变体表现为浅根型^[108]。

大豆的根系生长于复杂的微生物环境中,这些微生物通过分泌生长素或刺激生长素信号途径来促进大豆根系的生长,从而协调氮、磷等营养元素的吸收^[109-111]。单纯施加微生物菌肥即可改良地上部分的结荚率,提高种子的百粒重和单株产量^[109]。根系微生物除了能够提升大豆吸收营养元素的能力以外,大豆根系还可与土壤中的根瘤菌互作形成新型根器官——根瘤^[112]。大量证据表明,植物和根瘤菌的相互作用需要生长素的参与^[113]。在苜蓿和水稻的根部,施加高浓度人工合成生长素2,4-D能够诱导产生根瘤类似结构^[114]。生长素合成基因*GmYUC2a*在根瘤原基处高表达。过表达*GmYUC2a(35S::GmYUC2a)*增加大豆根部的生长素含量,造成大豆根毛和根系发育的严重缺陷^[7]。根瘤菌感染后,*35S::GmYUC2a*毛状根的根毛变形、根瘤仅在异常的主根上形成,且表现出根瘤发育延迟和根瘤数量减少的表型^[7]。可见,改变生长素的合成显著影响了大豆根瘤的发生和发育。利用生长素报告基因*DR5v2*实时指示生长素的响应,表明大豆中生长素的最大值发生在根瘤原基发生的起始阶段,其富集方式与根瘤原基起始分裂细胞的

位置一致, 预示根瘤原基的形成需要建立一个适当的生长素浓度梯度^[115]。生长素极性运输载体 GmPIN1 指导生长素从根的维管束流向根瘤原基, 诱导根瘤的发生; 基因编辑敲除大豆的 *GmPIN1a, b, c* 后, *Gmpin1abc* 三突变体在根瘤原基处的生长素浓度梯度受损, 根瘤原基细胞分裂异常^[115]。除了 *GmPIN1* 以外, 大豆还进化了特异的 *GmPIN9* 亚簇基因, *GmPIN9d* 在根瘤发育后期与 *GmPIN1* 共同介导生长素从根流向根瘤, 协调生长素的供应以促进根瘤膨大^[115]。这些结论表明, 生长素浓度梯度的建立是豆科植物与根瘤菌互作的前提。目前的研究仅证实了生长素对于根瘤发生和早期发育的关键作用, 生长素如何参与根瘤的成熟和衰老未见报道。根瘤的固氮酶活是提升大豆固氮活性的关键, 生长素调节大豆根瘤的成熟、衰老以及豆血红蛋白依赖的酶活性是改良大豆固氮高效的重要研究方向。

因而, 将生长素应用于大豆根瘤固氮高效改良的最有效策略是: (i) 深入研究生长素各途径参与大豆根瘤成熟和固氮酶活力的调节机制, 获取生长素促进根瘤固氮和延缓根瘤衰老的主效基因; (ii) 长期的高氮种植环境抑制了大豆根瘤的生物固氮功能, 部分固氮高效的基因有可能伴随人工驯化被选择淘汰, 因而亟需结合大豆丰富的野生大豆和地方品种进行驯化轨迹的刻画, 找回丢失的固氮高效基因。合理地利用和提升大豆的共生固氮机制能增加大豆自身氮素的有效供给, 并赋予土壤更加有益的微生物环境。

3 总结和展望

我国大豆产量低、自给率低, 长期依赖于进口, 因此亟需一场大豆的绿色革命。生长素作为植物生长发育的重要调节因子, 广泛参与作物的株型建成和根系发育, 因此充分应用生长素的基础知识进行大豆的改

良和育种, 将有助于加快高产、高质的大豆新品种的培育。大豆育种面临的问题包括如何提高大豆的产量, 改善大豆品质和增强大豆对环境变化的适应性。利用生长素改良大豆的根型和株型面临诸多挑战。

(1) 结瘤固氮一方面提供给大豆地上器官发育的氮素来源, 而结瘤固氮也是一个耗能的过程。大豆植株的总能量来源于叶片光合作用的碳代谢产物和根部汲取的营养元素, 这些能量均衡分配给豆籽粒和根瘤, 而结瘤过剩在一定程度上消耗了过多的能量。因而, 大豆的株型/根型的改良需全面考虑地上和地下器官的能量分配问题。理想的大豆株型需要在保证籽粒的产量和质量的基础上提升根部的固氮活性, 或者在保证根部固氮总量的基础上提升产量, 切不可顾此失彼。借助生长素从地上和地下器官综合改良大豆株型/根型的关键在于提升叶片的光合吸收和利用效率, 以及提升根部的养分吸收效率, 促进更高效的能量供给和分配。

(2) 理想的耐密植大豆株型涉及的性状改良较为复杂, 包括株高、结荚数、分枝、叶夹角、叶片的光合高效利用等, 生长素基因的敲除或过量表达往往影响了全植株各器官的发育。大豆基因的多倍化事件暗示了基因家族的不同成员通过器官和时空表达特异性严格控制了器官的发育过程, 实现器官特异性的生长素含量控制, 通过单基因敲除或器官特异型启动子靶向驱动生长素基因的过量表达或敲除, 以及生长素的弱突变体有可能在田间育种改良的应用潜力更大。

近五年多组学测序和生物技术的蓬勃发展, 综合利用基因组学、转录组学、单细胞测序结合基因编辑、合成生物学等手段, 显著加快了农作物育种的进程, 使分子设计定制化育种成为可能。操纵生长素调控植物的发育, 为突破“少投入、多产出、保护环境”的育种瓶颈提供了理论依据和技术支撑, 预示着一场新的“绿色革命”即将到来。

参考文献

- 1 Santelia D, Henrichs S, Vincenzetti V, et al. Flavonoids redirect PIN-mediated polar auxin fluxes during root gravitropic responses. *J Biol Chem*, 2008, 283: 31218–31226
- 2 Zhao Y. Auxin biosynthesis and its role in plant development. *Annu Rev Plant Biol*, 2010, 61: 49–64
- 3 Ding Z, Friml J. Auxin regulates distal stem cell differentiation in *Arabidopsis* roots. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2010, 107: 12046–12051
- 4 Pattison R J, Csukasi F, Catalá C. Mechanisms regulating auxin action during fruit development. *Physiol Plant*, 2014, 151: 62–72

- 5 Zhang N, Yu H, Yu H, et al. A core regulatory pathway controlling rice tiller angle mediated by the *LAZY1*-dependent asymmetric distribution of auxin. *Plant Cell*, 2018, 30: 1461–1475
- 6 Cucinotta M, Di Marzo M, Guazzotti A, et al. Gynoecium size and ovule number are interconnected traits that impact seed yield. *J Exp Bot*, 2020, 71: 2479–2489
- 7 Wang Y, Yang W, Zuo Y, et al. GmYUC2a mediates auxin biosynthesis during root development and nodulation in soybean. *J Exp Bot*, 2019, 70: 3165–3176
- 8 Chen X, Chen J, Liao D, et al. Auxin-mediated regulation of arbuscular mycorrhizal symbiosis: a role of SlGH3.4 in tomato. *Plant Cell Environ*, 2022, 45: 955–968
- 9 Hu J, Li X, Sun T. Four class A AUXIN RESPONSE FACTORS promote tomato fruit growth despite suppressing fruit set. *Nat Plants*, 2023, 9: 706–719
- 10 Cheng L, Li R, Wang X, et al. A SICLV3-*SIWUS* module regulates auxin and ethylene homeostasis in low light-induced tomato flower abscission. *Plant Cell*, 2022, 34: 4388–4408
- 11 Zhai L, Wang X, Tang D, et al. Molecular and physiological characterization of the effects of auxin-enriched rootstock on grafting. *Hortic Res*, 2021, 8: 74
- 12 Jing H C, Tian Z X, Chong K, et al. Progress and perspective of molecular design breeding (in Chinese). *Sci Sin Vitae*, 2021, 51: 1356–1365 [景海春, 田志喜, 种康, 等. 分子设计育种的科技问题及其展望概论. 中国科学: 生命科学, 2021, 51: 1356–1365]
- 13 Sasaki A, Ashikari M, Ueguchi-Tanaka M, et al. Green revolution: a mutant gibberellin-synthesis gene in rice. *Nature*, 2002, 416: 701–702
- 14 Monna L, Kitazawa N, Yoshino R, et al. Positional cloning of rice semidwarfing gene, *sd-1*: rice “green revolution gene” encodes a mutant enzyme involved in gibberellin synthesis. *DNA Res*, 2002, 9: 11–17
- 15 Zhao Y. Auxin biosynthesis: a simple two-step pathway converts tryptophan to indole-3-acetic acid in plants. *Mol Plant*, 2012, 5: 334–338
- 16 Weijers D, Sauer M, Meurette O, et al. Maintenance of embryonic auxin distribution for apical-basal patterning by PIN-FORMED-dependent auxin transport in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 2005, 17: 2517–2526
- 17 Benková E, Michniewicz M, Sauer M, et al. Local, efflux-dependent auxin gradients as a common module for plant organ formation. *Cell*, 2003, 115: 591–602
- 18 Di Mambro R, De Ruvo M, Pacifici E, et al. Auxin minimum triggers the developmental switch from cell division to cell differentiation in the *Arabidopsis* root. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2017, 114: E7641–E7649
- 19 Cancé C, Martin-Arevalillo R, Boubekeur K, et al. Auxin response factors are keys to the many auxin doors. *New Phytol*, 2022, 235: 402–419
- 20 Leyser O. Dynamic integration of auxin transport and signalling. *Curr Biol*, 2006, 16: R424–R433
- 21 Zhao Y, Christensen S K, Fankhauser C, et al. A role for flavin monooxygenase-like enzymes in auxin biosynthesis. *Science*, 2001, 291: 306–309
- 22 Tao Y, Ferrer J L, Ljung K, et al. Rapid synthesis of auxin via a new tryptophan-dependent pathway is required for shade avoidance in plants. *Cell*, 2008, 133: 164–176
- 23 Stepanova A N, Robertson-Hoyt J, Yun J, et al. TAA1-mediated auxin biosynthesis is essential for hormone crosstalk and plant development. *Cell*, 2008, 133: 177–191
- 24 Tang L P, Zhou C, Wang S S, et al. FUSCA3 interacting with LEAFY COTYLEDON2 controls lateral root formation through regulating *YUCCA4* gene expression in *Arabidopsis thaliana*. *New Phytol*, 2017, 213: 1740–1754
- 25 Cui D, Zhao J, Jing Y, et al. The *Arabidopsis* IDD14, IDD15, and IDD16 cooperatively regulate lateral organ morphogenesis and gravitropism by promoting auxin biosynthesis and transport. *PLoS Genet*, 2013, 9: e1003759
- 26 Li L C, Qin G J, Tsuge T, et al. *SPOROCTELESS* modulates *YUCCA* expression to regulate the development of lateral organs in *Arabidopsis*. *New Phytol*, 2008, 179: 751–764
- 27 di D W, Wu L, Zhang L, et al. Functional roles of *Arabidopsis* *CKRC2/YUCCA8* gene and the involvement of *PIF4* in the regulation of auxin biosynthesis by cytokinin. *Sci Rep*, 2016, 6: 36866
- 28 Liu H Q, Pu Z X, Di D W, et al. Significance of NatB-mediated N-terminal acetylation of auxin biosynthetic enzymes in maintaining auxin homeostasis in *Arabidopsis thaliana*. *Commun Biol*, 2022, 5: 1410
- 29 Wang Q, Qin G, Cao M, et al. A phosphorylation-based switch controls TAA1-mediated auxin biosynthesis in plants. *Nat Commun*, 2020, 11: 679

- 30 Casanova-Sáez R, Voß U. Auxin metabolism controls developmental decisions in land plants. *Trends Plant Sci*, 2019, 24: 741–754
- 31 Rosquete M R, Barbez E, Kleine-Vehn J. Cellular auxin homeostasis: gatekeeping is housekeeping. *Mol Plant*, 2012, 5: 772–786
- 32 Staswick P E, Serban B, Rowe M, et al. Characterization of an *Arabidopsis* enzyme family that conjugates amino acids to indole-3-acetic acid. *Plant Cell*, 2005, 17: 616–627
- 33 Davies R T, Goetz D H, Lasswell J, et al. *IAR3* encodes an auxin conjugate hydrolase from *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 1999, 11: 365–376
- 34 Bartel B, Fink G R. ILR1, an amidohydrolase that releases active indole-3-acetic acid from conjugates. *Science*, 1995, 268: 1745–1748
- 35 Zhang J, Lin J E, Harris C, et al. DAO1 catalyzes temporal and tissue-specific oxidative inactivation of auxin in *Arabidopsis thaliana*. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2016, 113: 11010–11015
- 36 Porco S, Pěnčík A, Rashed A, et al. Dioxxygenase-encoding *AtDAO1* gene controls IAA oxidation and homeostasis in *Arabidopsis*. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2016, 113: 11016–11021
- 37 Qin G, Gu H, Zhao Y, et al. An indole-3-acetic acid carboxyl methyltransferase regulates *Arabidopsis* leaf development. *Plant Cell*, 2005, 17: 2693–2704
- 38 Jakubowska A, Kowalczyk S. The auxin conjugate 1-O-indole-3-acetyl-β-D-glucose is synthesized in immature legume seeds by IAGlc synthase and may be used for modification of some high molecular weight compounds. *J Exp Bot*, 2004, 55: 791–801
- 39 Hayashi K, Arai K, Aoi Y, et al. The main oxidative inactivation pathway of the plant hormone auxin. *Nat Commun*, 2021, 12: 6752
- 40 Müller K, Dobrev P I, Pěnčík A, et al. DIOXYGENASE FOR AUXIN OXIDATION 1 catalyzes the oxidation of IAA amino acid conjugates. *Plant Physiol*, 2021, 187: 103–115
- 41 Mateo-Bonmatí E, Casanova-Sáez R, Šimura J, et al. Broadening the roles of UDP-glycosyltransferases in auxin homeostasis and plant development. *New Phytol*, 2021, 232: 642–654
- 42 Michniewicz M, Brewer P B, Friml J Í. Polar auxin transport and asymmetric auxin distribution. *Arabidopsis Book*, 2007, 5: e0108
- 43 Swarup R, Péret B. AUX/LAX family of auxin influx carriers-an overview. *Front Plant Sci*, 2012, 3: 225
- 44 Titapiwatanakun B, Blakeslee J J, Bandyopadhyay A, et al. ABCB19/PGP19 stabilises PIN1 in membrane microdomains in *Arabidopsis*. *Plant J*, 2009, 57: 27–44
- 45 Barbosa I C R, Hammes U Z, Schwechheimer C. Activation and polarity control of PIN-FORMED auxin transporters by phosphorylation. *Trends Plant Sci*, 2018, 23: 523–538
- 46 Michniewicz M, Zago M K, Abas L, et al. Antagonistic regulation of PIN phosphorylation by PP2A and PINOID directs auxin flux. *Cell*, 2007, 130: 1044–1056
- 47 Weller B, Zourelidou M, Frank L, et al. Dynamic PIN-FORMED auxin efflux carrier phosphorylation at the plasma membrane controls auxin efflux-dependent growth. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2017, 114: E887–E896
- 48 Tan S, Luschnig C, Friml J. Pho-view of auxin: reversible protein phosphorylation in auxin biosynthesis, transport and signaling. *Mol Plant*, 2021, 14: 151–165
- 49 Adamowski M, Friml J. PIN-dependent auxin transport: action, regulation, and evolution. *Plant Cell*, 2015, 27: 20–32
- 50 Ke M, Ma Z, Wang D, et al. Salicylic acid regulates *PIN2* auxin transporter hyperclustering and root gravitropic growth via *Remorin*-dependent lipid nanodomain organisation in *Arabidopsis thaliana*. *New Phytol*, 2020, 229: 963–978
- 51 Glanc M, Van Gelderen K, Hoermayer L, et al. AGC kinases and MAB4/MEL proteins maintain PIN polarity by limiting lateral diffusion in plant cells. *Curr Biol*, 2021, 31: 1918–1930.e5
- 52 Marhava P, Bassukas A E L, Zourelidou M, et al. A molecular rheostat adjusts auxin flux to promote root protophloem differentiation. *Nature*, 2018, 558: 297–300
- 53 Marhava P, Aliaga Fandino A C, Koh S W H, et al. Plasma membrane domain patterning and self-reinforcing polarity in *Arabidopsis*. *Dev Cell*, 2020, 52: 223–235.e5
- 54 Wang P, Shen L, Guo J, et al. Phosphatidic acid directly regulates PINOID-dependent phosphorylation and activation of the PIN-FORMED2 auxin efflux transporter in response to salt stress. *Plant Cell*, 2019, 31: 250–271
- 55 Su N, Zhu A, Tao X, et al. Structures and mechanisms of the *Arabidopsis* auxin transporter PIN3. *Nature*, 2022, 609: 616–621
- 56 Yang Z, Xia J, Hong J, et al. Structural insights into auxin recognition and efflux by *Arabidopsis* PIN1. *Nature*, 2022, 609: 611–615
- 57 Hajný J, Prát T, Rydza N, et al. Receptor kinase module targets PIN-dependent auxin transport during canalization. *Science*, 2020, 370: 550–557
- 58 Zhao Q, Zhao P X, Wu Y, et al. SUE4, a novel PIN1-interacting membrane protein, regulates acropetal auxin transport in response to sulfur

- deficiency. *New Phytol*, 2023, 237: 78–87
- 59 Tessi T M, Maurino V G, Shahriari M, et al. AZG1 is a cytokinin transporter that interacts with auxin transporter PIN1 and regulates the root stress response. *New Phytol*, 2023, 238: 1924–1941
- 60 Viaene T, Delwiche C F, Rensing S A, et al. Origin and evolution of PIN auxin transporters in the green lineage. *Trends Plant Sci*, 2013, 18: 5–10
- 61 Zhang Y, Hartinger C, Wang X, et al. Directional auxin fluxes in plants by intramolecular domain-domain coevolution of PIN auxin transporters. *New Phytol*, 2020, 227: 1406–1416
- 62 Zhang Y, Xiao G, Wang X, et al. Evolution of fast root gravitropism in seed plants. *Nat Commun*, 2019, 10: 3480
- 63 Quint M, Gray W M. Auxin signaling. *Curr Opin Plant Biol*, 2006, 9: 448–453
- 64 Paciorek T, Friml J. Auxin signaling. *J Cell Sci*, 2006, 119: 1199–1202
- 65 Niemeyer M, Moreno Castillo E, Ihling C H, et al. Flexibility of intrinsically disordered degrons in AUX/IAA proteins reinforces auxin co-receptor assemblies. *Nat Commun*, 2020, 11: 2277
- 66 Fontana M, Roosjen M, Crespo García I, et al. Cooperative action of separate interaction domains promotes high-affinity DNA binding of *Arabidopsis thaliana* ARF transcription factors. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2023, 120: e2219916120
- 67 Kato H, Mutte S K, Suzuki H, et al. Design principles of a minimal auxin response system. *Nat Plants*, 2020, 6: 473–482
- 68 Powers S K, Holehouse A S, Korasick D A, et al. Nucleo-cytoplasmic partitioning of ARF proteins controls auxin responses in *Arabidopsis thaliana*. *Mol Cell*, 2019, 76: 177–190.e5
- 69 Jing H, Korasick D A, Emenecker R J, et al. Regulation of AUXIN RESPONSE FACTOR condensation and nucleo-cytoplasmic partitioning. *Nat Commun*, 2022, 13: 4015
- 70 Serre N B C, Kralik D, Yun P, et al. AFB1 controls rapid auxin signalling through membrane depolarization in *Arabidopsis thaliana* root. *Nat Plants*, 2021, 7: 1229–1238
- 71 Dindas J, Scherzer S, Roelfsema M R G, et al. AUX1-mediated root hair auxin influx governs SCF^{TIR1/AFB}-type Ca²⁺ signaling. *Nat Commun*, 2018, 9: 1174
- 72 Li L, Gallei M, Friml J. Bending to auxin: fast acid growth for tropisms. *Trends Plant Sci*, 2022, 27: 440–449
- 73 Qi L, Kwiatkowski M, Chen H, et al. Adenylate cyclase activity of TIR1/AFB auxin receptors in plants. *Nature*, 2022, 611: 133–138
- 74 Schiebl C, Walther A, Rescher U, et al. Interaction of auxin-binding protein 1 with maize coleoptile plasma membranes *in vitro*. *Planta*, 1997, 201: 470–476
- 75 Henderson J, Baully J M, Ashford D A, et al. Retention of maize auxin-binding protein in the endoplasmic reticulum: quantifying escape and the role of auxin. *Planta*, 1997, 202: 313–323
- 76 Gao Y, Zhang Y, Zhang D, et al. Auxin binding protein 1 (ABP1) is not required for either auxin signaling or *Arabidopsis* development. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2015, 112: 2275–2280
- 77 Xu T, Dai N, Chen J, et al. Cell surface ABP1-TMK auxin-sensing complex activates ROP GTPase signaling. *Science*, 2014, 343: 1025–1028
- 78 Friml J, Gallei M, Gelová Z, et al. ABP1-TMK auxin perception for global phosphorylation and auxin canalization. *Nature*, 2022, 609: 575–581
- 79 Cao M, Chen R, Li P, et al. TMK1-mediated auxin signalling regulates differential growth of the apical hook. *Nature*, 2019, 568: 240–243
- 80 Lin W, Zhou X, Tang W, et al. TMK-based cell-surface auxin signalling activates cell-wall acidification. *Nature*, 2021, 599: 278–282
- 81 Yang J, He H, He Y, et al. TMK1-based auxin signaling regulates abscisic acid responses via phosphorylating ABI1/2 in *Arabidopsis*. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2021, 118: e2102544118
- 82 Zhu Q, Shao Y, Ge S, et al. A MAPK cascade downstream of IDA-HAE/HSL2 ligand-receptor pair in lateral root emergence. *Nat Plants*, 2019, 5: 414–423
- 83 Wang J, Li X, Chen X, et al. Dual regulations of cell cycle regulator DPa by auxin in *Arabidopsis* root distal stem cell maintenance. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2023, 120: e2218503120
- 84 Kim S H, Bahk S, Nguyen N T, et al. Phosphorylation of the auxin signaling transcriptional repressor IAA15 by MPKs is required for the suppression of root development under drought stress in *Arabidopsis*. *Nucleic Acids Res*, 2022, 50: 10544–10561
- 85 Lv B, Wei K, Hu K, et al. MPK14-mediated auxin signaling controls lateral root development via ERF13-regulated very-long-chain fatty acid biosynthesis. *Mol Plant*, 2021, 14: 285–297
- 86 Huang R, Zheng R, He J, et al. Noncanonical auxin signaling regulates cell division pattern during lateral root development. *Proc Natl Acad Sci*

- USA, 2019, 116: 21285–21290
- 87 Du H, Fang C, Li Y, et al. Understandings and future challenges in soybean functional genomics and molecular breeding. *J Integr Plant Biol*, 2023, 65: 468–495
- 88 Dong L, Cheng Q, Fang C, et al. Parallel selection of distinct *Tof5* alleles drove the adaptation of cultivated and wild soybean to high latitudes. *Mol Plant*, 2022, 15: 308–321
- 89 Lu S, Zhao X, Hu Y, et al. Natural variation at the soybean *J* locus improves adaptation to the tropics and enhances yield. *Nat Genet*, 2017, 49: 773–779
- 90 Liu S, Zhang M, Feng F, et al. Toward a “green revolution” for soybean. *Mol Plant*, 2020, 13: 688–697
- 91 Zhang Z, Gao L, Ke M, et al. GmPIN1-mediated auxin asymmetry regulates leaf petiole angle and plant architecture in soybean. *J Integr Plant Biol*, 2022, 64: 1325–1338
- 92 Chen L, Yang H, Fang Y, et al. Overexpression of *GmMYB14* improves high-density yield and drought tolerance of soybean through regulating plant architecture mediated by the brassinosteroid pathway. *Plant Biotechnol J*, 2021, 19: 702–716
- 93 Tian H, Lv B, Ding T, et al. Auxin-BR interaction regulates plant growth and development. *Front Plant Sci*, 2017, 8: 2256
- 94 Jeong N, Moon J K, Kim H S, et al. Fine genetic mapping of the genomic region controlling leaflet shape and number of seeds per pod in the soybean. *Theor Appl Genet*, 2011, 122: 865–874
- 95 Jeong N, Suh S J, Kim M H, et al. *Ln* is a key regulator of leaflet shape and number of seeds per pod in soybean. *Plant Cell*, 2012, 24: 4807–4818
- 96 Liu L M, Zhang H Q, Cheng K, et al. Integrated bioinformatics analyses of *PIN1*, *CKX*, and yield-related genes reveals the molecular mechanisms for the difference of seed number per pod between soybean and cowpea. *Front Plant Sci*, 2021, 12: 749902
- 97 Deng Z Y, Qu Y Q, Wu Y R, et al. Current progress and prospect of crop quality research (in Chinese). *Sci Sin Vitae*, 2021, 51: 1405–1414 [邓祝云, 曲乐庆, 巫永睿, 等. 作物品质研究现状与展望. 中国科学: 生命科学, 2021, 51: 1405–1414]
- 98 Wang S, Liu S, Wang J, et al. Simultaneous changes in seed size, oil content and protein content driven by selection of *SWEET* homologues during soybean domestication. *Natl Sci Rev*, 2020, 7: 1776–1786
- 99 Amanda D, Frey F P, Neumann U, et al. Auxin boosts energy generation pathways to fuel pollen maturation in barley. *Curr Biol*, 2022, 32: 1798–1811.e8
- 100 Sagar M, Chervin C, Mila I, et al. SIARF4, an auxin response factor involved in the control of sugar metabolism during tomato fruit development. *Plant Physiol*, 2013, 161: 1362–1374
- 101 Zhao Z, Wang C, Yu X, et al. Auxin regulates source-sink carbohydrate partitioning and reproductive organ development in rice. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2022, 119: e2121671119
- 102 Guo F, Huang Y, Qi P, et al. Functional analysis of auxin receptor *OsTIR1/OsAFB* family members in rice grain yield, tillering, plant height, root system, germination, and auxinic herbicide resistance. *New Phytol*, 2021, 229: 2676–2692
- 103 Prigge M J, Platre M, Kadakia N, et al. Genetic analysis of the *Arabidopsis* TIR1/AFB auxin receptors reveals both overlapping and specialized functions. *eLife*, 2020, 9: e54740
- 104 Zhu Z X, Liu Y, Liu S J, et al. A gain-of-function mutation in *OsIAA11* affects lateral root development in rice. *Mol Plant*, 2012, 5: 154–161
- 105 Jun N, Gaochang W, Zhenxing Z, et al. OsIAA23-mediated auxin signaling defines postembryonic maintenance of QC in rice. *Plant J*, 2011, 68: 433–442
- 106 Perrin R M, Young L S, Narayana Murthy U M, et al. Gravity signal transduction in primary roots. *Ann Bot*, 2005, 96: 737–743
- 107 Uga Y, Sugimoto K, Ogawa S, et al. Control of root system architecture by DEEPER ROOTING 1 increases rice yield under drought conditions. *Nat Genet*, 2013, 45: 1097–1102
- 108 Kitomi Y, Hanzawa E, Kuya N, et al. Root angle modifications by the *DRO1* homolog improve rice yields in saline paddy fields. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2020, 117: 21242–21250
- 109 Wang C, Li Y, Li M, et al. Functional assembly of root-associated microbial consortia improves nutrient efficiency and yield in soybean. *J Integr Plant Biol*, 2021, 63: 1021–1035
- 110 Guo Z, Cao H, Zhao J, et al. A natural uORF variant confers phosphorus acquisition diversity in soybean. *Nat Commun*, 2022, 13: 3796
- 111 Zhong Y, Tian J, Li X, et al. Cooperative interactions between nitrogen fixation and phosphorus nutrition in legumes. *New Phytol*, 2023, 237: 734–745

- 112 Schultze M, Kondorosi A. Regulation of symbiotic root nodule development. *Annu Rev Genet*, 1998, 32: 33–57
- 113 Velandia K, Reid J B, Foo E. Right time, right place: the dynamic role of hormones in rhizobial infection and nodulation of legumes. *Plant Commun*, 2022, 3: 100327
- 114 Hiltenbrand R, Thomas J, McCarthy H, et al. A developmental and molecular view of formation of auxin-induced nodule-like structures in land plants. *Front Plant Sci*, 2016, 7: 1692
- 115 Gao Z, Chen Z, Cui Y, et al. GmPIN-dependent polar auxin transport is involved in soybean nodule development. *Plant Cell*, 2021, 33: 2981–3003

Current opinions on auxin research and its application in soybean breeding

XU HuiFang^{1,2} & CHEN Xu²

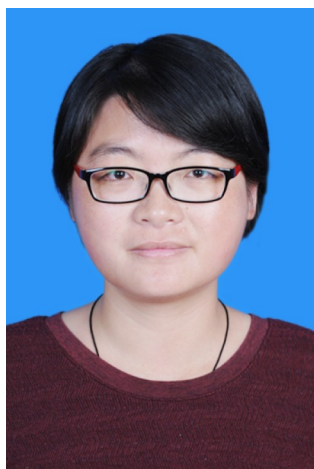
¹ College of Life Science, Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou 350002, China;

² Haixia Institute of Science and Technology, Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou 350002, China

Auxin is widely involved in plant growth and development and its adaptation to the environment, and is the most important hormone in plants. In the past two decades, studies based on the model plant *Arabidopsis thaliana* have confirmed that establishment of auxin gradient through biosynthesis, metabolism, polar transport and signaling pathways determines organogenesis and polarity of plant organs. With the development of gene editing and molecular breeding research, how to apply the theoretical results related to auxin pathway in crop improvement, and coordinate the ideal plant/root type of crops through the selection and combination of dominant genes is a key issue in this field. In this review, we summarize the latest research progress in auxin field in the past five years, refer to the contribution of auxin to the improvement of rice agronomic traits, and discuss and look forward to the possibility of auxin application on soybean breeding.

auxin, soybean, shoot architecture, root morphogenesis

doi: 10.1360/SSV-2023-0069



陈栩, 福建农林大学海峡联合研究院教授, 博士生导师, 海峡联合研究院代谢组学研究中心副主任。2010年于中国科学院上海生命科学研究院获得博士学位, 2010~2015年先后在比利时根特大学VIB-PSB研究所和奥地利科学院从事博士后研究。2016年以“青年千人计划”入选者的身份入职福建农林大学并入选“闽江学者”特聘教授, 2017年入选福建省“百人计划”、2018年入选福建省青年拔尖人才(领军人才后备)、2022年获得国家自然科学基金“优秀青年科学基金”项目资助。带领团队以我国重要经济作物大豆作为研究对象, 以生长素为研究中心, 探索生长素和环境因子协同调节大豆根瘤固氮活性的机制, 通过精准控制生长素途径促进大豆根瘤生长并提升固氮活力, 有效改良土壤肥力, 实现增产增效。课题组成立以来, 10余项研究成果已发表在*Plant Cell*, *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *Trends in cell Biology*, *New Phytologist*等国际高水平期刊。