

水稻分蘖的分子机理研究进展

张米欢[†], 胡东坡[†], 张德春^{*}

(三峡大学 生物技术中心, 湖北 宜昌 443002)

摘要: 分蘖是水稻等禾谷类作物生产的关键农艺性状,也是单子叶植物一种特殊的分枝现象。水稻分蘖的形成是一个复杂的过程,其间受遗传、植物激素、栽培环境等因素的综合影响。近年来,对水稻分蘖数改变的突变体研究取得令人瞩目的研究成果,本综述总结水稻分蘖的调控机理的最新研究进展。

关键词: 水稻;分蘖;独脚金内酯;氮肥

中图分类号: Q75

文献标志码: A

文章编号: 2096-3491(2022)01-0026-10

Advances in molecular mechanism of rice tillering

ZHANG Mihuan[†], HU Dongpo[†], ZHANG Dechun^{*}

(Biotechnology Center, China Three Gorges University, Yichang 443002, Hubei, China)

Abstract: Tillering is a key agronomic trait in the production of rice and cereal crops, and it is also a special branching phenomenon of monocots. The formation of rice tillering is a complicated process, which is affected comprehensively by heredity, plant hormones, cultivation environment and other factors. In recent years, remarkable achievements have been made in the study of mutants with altered tiller number in rice. Therefore, this review summarizes recent advances in the regulation mechanism of rice tillering.

Key words: rice; tillering; strigolactone; nitrogenous fertilizer

0 引言

分蘖是水稻在生长发育过程中形成的一种特有的分枝现象,分蘖数的多少直接决定了穗数和穗粒数,进而直接影响水稻株型和粮食产量^[1]。分蘖的形成一般有两个阶段:在每个叶腋处形成腋芽,随后腋芽伸长生长^[2]。通常,分蘖芽形成于水稻主茎上每片叶子的叶腋中,但只有在未伸长基节间的具有发育潜力的腋芽才能伸长生长成为分蘖,而在伸长节间上形成的腋芽一般不伸长并处于休眠状态。因为穗形成于每个分蘖的尖端,所以适当控制分蘖数是决定水稻籽粒产量的关键因素^[3,4]。大量

研究表明,分蘖芽的生长与发育受遗传、植物激素以及栽培环境等因素构成的复杂网络所调控^[5-9]。随着生物学家深层次挖掘遗传、植物激素及栽培环境之间的分蘖调控网络,如植物氮信号调控^[10],分蘖调控机理越来越明晰。本文就遗传、植物激素、栽培环境三方面对水稻分蘖的调控机理的最新研究进展进行综述。

1 基因调控水稻分蘖

分蘖是水稻一种特殊的分枝,对改善株型与提高谷物产量具有举足轻重的作用。生物学家通过对突变体分蘖数改变的研究,促进了对水稻分蘖的

收稿日期: 2021-09-21 修回日期: 2021-11-05 接受日期: 2022-02-21

作者简介: 张米欢(1992-),女,硕士,主要从事分子生物学研究。E-mail: 1287628121@qq.com; 胡东坡(1997-),男,硕士,主要从事生物化学与分子生物学研究。E-mail: 2297157059@qq.com。† 张米欢、胡东坡对本文有同等贡献,为共同第一作者。

* 通讯联系人: 张德春(1968-),男,博士,教授,主要从事植物分子生物学研究。E-mail: zhangdc227@163.com

基金项目: 国家自然科学基金(31371596)

引用格式: 张米欢, 胡东坡, 张德春. 水稻分蘖的分子机理研究进展[J]. 生物资源, 2022, 44(1): 26-35.

Zhang M H, Hu D P, Zhang D C. Advances in molecular mechanism of rice tillering [J]. Biotic Resources, 2022, 44(1): 26-35.

控制机制的理解。研究人员通过对水稻单分蘖突变体的研究,克隆了控水稻分蘖数的关键基因 *MOC1* 以及其他重要基因如 *MOC3*。*MOC1* 编码植物特有的 GRAS 家族蛋白,该蛋白能与赤霉素(gibberellins, GA)信号通路的 DELLA 蛋白 SLR1 结合,从而使 *MOC1* 不被降解,但 GAs 能引起 SLR1 和 *MOC1* 降解,使得茎伸长、分蘖减少^[11]。GAs、SLR1 和 *MOC1* 三者协同调控水稻株高和分蘖数,首次为株高与分蘖互作机理提供了遗传证据。*MOC3* 基因是拟南芥中 *OsWUS* 在水稻的同源基因,因一个点突变引起 *OsWUS* 蛋白的提前终止并导致单杆突变体 *moc3* 分蘖芽的形成被破坏且无分蘖^[12]。*WUS* 基因抑制水稻分蘖过程中干细胞分化,而 *CLV1* 具有促进干细胞分化和器官形成的功能,在拟南芥上已经有许多关于 SAM 中如何维持二者平衡的报道。*MOC3* 的下游基因 *FON1* 是拟南芥中 *CLV1* 在水稻中的同源基因,则是在分蘖芽部位过表达。*MOC1* 充当 *MOC3* 的共激活因子,联合激活 *FON1* 表达,特异调控分蘖芽的伸长,并最终使得 *fon1* 突变体出现分蘖数显著减少的表型^[13]。*MOC3* 和 *MOC1* 不仅是分蘖芽起始的关键因子,而且能够调控分蘖芽的伸长(如图 1)。另一个水稻中 *WUS* 同源基因 *TAB1* 参与水稻中腋生分生组织(AM)的起始与发育^[14]。2020 年,研究学者分离得到了一个 *OsWUS* 功能缺失分蘖数突变体 *dc1*, *dc1* 具有分蘖数减少、穗部小花畸形和雌性不育的表型^[15]。研究发现 *dc1* 分蘖芽生长受主茎显著抑制,分蘖期将 *dc1* 去顶能够解除主茎对分蘖芽的抑制,促进其生长。*OsWUS* 通过影响顶端优势促进分蘖芽生长,为人们理解水稻分蘖机理打开了新视野。我们不难发现,水稻分蘖芽的形成和伸长离不开 *WUS* 调控通路。

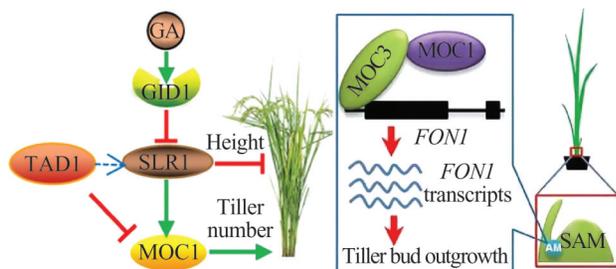


图 1 *MOC3* 和 *MOC1* 调控分蘖芽起始与伸长^[11,13]

Fig. 1 *MOC3* and *MOC1* regulate the initiation and elongation of tiller buds^[11,13]

水稻理想株型基因 *IPA1* 通过调控水稻多个生长发育过程,进而影响水稻的分蘖数^[16]。在茎中, *IPA1* 基因主要受 DNA 甲基化和 miR156 的抑制。

IPA1 蛋白通过促进靶基因 *TB1* 和 *D53* 表达来调节水稻分蘖,而 *D53* 又受 SL 信号途径诱导降解并解除对下游基因的转录抑制,从而调控腋芽的伸长^[2]。在穗中, *IPA1* 通过直立密穗基因 *DEP1* 调控株高和穗形态^[17]。2019 年,研究人员从一个分蘖数明显减少但茎秆强度增强的水稻突变体 *shi1* 中克隆得到了 *OsSHI1* 基因,该基因编码一个植物特有的 SHI 家族的转录因子。*OsSHI1* 基因则通过影响它对 *OsTB1* 与 *OsDEP1* 基因启动子的结合活性来调控 *IPA1* 的转录激活活性,进而促进分蘖数量增多和穗粒数减少^[1]。另外 E3 连接酶 IPI1 能与 *IPA1* 互作,使 *IPA1* 在穗中发生降解,而在茎尖对其多聚泛素化修饰保持稳定,因而 *ipi1* 突变体表现出更多的分蘖、穗子增大及产量提高等特点^[18]。*IPA1* 是 miR156 和 miR529 的靶基因,其上游受到这两小分子的介导,二者都靶向 *IPA1* 的 mRNA 和触发 miRNA 介导的切割,而 miR156 优先在幼苗中表达,miR529 优先在穗中表达。如果 *IPA1* 基因发生点突变,干扰 miR156 与 *IPA1* 的结合,会影响 miR156 对 *IPA1* 的介导,最终导致 *IPA1* 表达上调,产生分蘖少、茎秆粗壮、穗大粒多的理想株型并增加产量的表型。IPI1 介导的 *IPA1* 泛素化修饰和小分子 miRNA 介导的 *IPA1* 转录后表达以及 *IPA1* 蛋白对 *D53* 蛋白调控三者有机组合成了一个复杂而精确的调控网络,为水稻高产育种提供了丰富的遗传资源和手段(如图 2)。

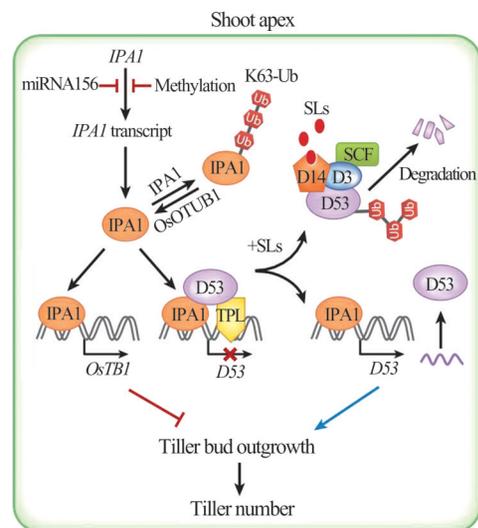


图 2 *IPA1* 基因调控水稻分蘖^[2]

Fig. 2 *IPA1* gene regulates rice tillering^[2]

IPA1 上游由于受到 miR156 介导,通过下调和过表达 miR156 的两个靶基因 *IPA1* 和 *OsSPL7*,大幅增强了水稻对白叶枯病的抗性,同时导致这些水稻材料分蘖极度减少、穗子变小、育性降低、最终造

成水稻产量大幅下降^[19]。根据miR156序列与功能的差异分为两个亚家族:I类MIR156基因(包括MIR156*d-i*)的缺失可以减少无效分蘖、增加株高、提高单株产量等,表现出理想株型IPA1的植株形态,但对种子休眠无显著影响,进一步研究发现MIR156基因的缺失会解除其对靶基因IPA1的抑制,有利于IPA1转录表达;II类MIR156基因(包括MIR156*a/b/c/k/l*)的突变显著增强种子休眠,抑制种子穗发芽现象,对水稻株型与产量无明显影响^[20]。其中,小分子miR319作为miRNA家族一员,在水稻器官发育的调节作用尚不明确,直至2020年有学者发现miR319调控水稻分蘖,填补了这一空白^[21]。该研究表明miR319的前体在分蘖芽伸长的基部高水平表达,无论上调还是下调miR319的表达均能负调控水稻分蘖芽伸长、分蘖数及生物量,并进一步通过下游靶基因OsTCP21和OsGAMYB负调控水稻分蘖数和生物量^[21]。由小RNA介导的DNA甲基化(RdDM)在转座子沉默和基因表达调控中起重要作用。RdDM通过介导MITEs的甲基化分别来抑制OsMIR156*d/j*转录和促进Dwarf14(D14)基因在茎基部的表达,从而实现对独脚金内酯通路下游信号转导和分蘖^[22]。因此,小分子RNA结合到与其反向互补的DNA或RNA上,通过DNA甲基化修饰、mRNA切割以及抑制mRNA翻译等调控基因表达,进而调控水稻分蘖。综上,已克隆的调控水稻分蘖数的基因归纳如表1所示。

2 植物激素调控水稻分蘖数

影响水稻分蘖数的植物激素主要是生长素、细胞分裂素、独脚金内酯和赤霉素^[5,6]。

2.1 生长素(auxin)

生长素作为一种经典的植物生长激素,是一类包括吲哚乙酸(indole acetic acid, IAA)在内的具有和IAA相似生理作用的化合物总称^[23]。IAA是天然植物生长素的主要活性成分,其生物合成包括不依赖色氨酸和依赖色氨酸两条途径。YUCCA(YUC)基因编码的黄素单加氧酶是合成IAA的关键酶,而且不同的YUC基因的时空表达更好地调节植物中局部IAA生物合成,这有助于植物的生长发育以及环境响应^[24]。水稻中生长素响应基因GH3-8编码IAA酰胺合成酶并催化IAA-氨基酸的合成^[25]。系统获得性抗性的一个关键基因OsN-PR1通过促进IAA酰胺合成酶表达,抑制生长素通路,减弱水稻生长发育^[26]。2020年有学者报告了一个新水稻tsg1突变体,该突变体具有更多的分蘖,但因内源性IAA的减少而导致穗和粒更小^[27]。TSG1编码一种与FIB基因等位的色氨酸氨基转移酶,调节水稻局部IAA的生物合成,影响水稻分蘖数目的多少和穗的大小。对于生长素的运输,高等植物中生长素具有两种方式,一种是通过维管的长距离被动运输,另一种是需要运输载体的短距离主动运输^[23]。因为后者对生长素不对称分布起关键作用,所以又称为生长素极性运输(polar transport, PAT)。PAT中IAA的消耗可促进芽中生长素的外排。OsPIN5b作为生长素输出载体PIN家族的一员,过表达会导致生长素极性运动缺乏、不同组织中生长素的分布改变,从而降低植物高度、分蘖数、结实率、穗长和产量^[28]。相反,减少OsPIN5b的表达会导致分蘖数增加、根系旺盛、圆锥花序伸长以及产量增加。2020年有学者报告了

表1 目前已克隆的调控水稻分蘖数的基因

Table 1 Genes that have been cloned to regulate the tiller numbers in rice

基因	染色体	编码产物	表型	参考文献
MOC1	6	GRAS家族蛋白	单蘖	[11]
MOC3;OsWUS	4	WOX家族蛋白	单蘖	[12,13]
FON1	6	富亮氨酸重复受体激酶	分蘖数减少	[13]
IPA1;OsSPL14	8	Squamosa启动子结合蛋白	理想株型	[16~18]
OsTB1	3	TCP转录因子	负调节分蘖数	[17]
IPI1	1	E3连接酶	分蘖多,穗增大,单株产量增加	[18]
OsSH11	3	同源异型盒转录因子	分蘖数少,而茎秆强度增加	[1]
MiRNA156d/e/f/g/h/i	6	微RNA	缺失会抑制无效分蘖	[19,20,22]
miR319	1	微RNA	负调控分蘖数	[21]

一个矮秆低分蘖突变体 *Osdl10*, 表现出分蘖数减少, 半矮化, 籽粒宽度增加, 结实率低等性状^[29]。*OsDLT10* 主要在茎节、腋芽和叶鞘中表达, 但是极高的外源 IAA 浓度能够抑制 *OsDLT10* 的表达。另外, 研究者发现在 *Osdl10* 突变体中, *WUS* 基因的表达水平显著降低。因此, 研究者预测 *OsDLT10* 可能与生长素信号通路和 *WUS-CLV* 途径有关, 以调节水稻的腋芽发育。植物生长素信号传导途径依赖于组织和细胞内的生长素梯度, 局部生长素的生物合成和极性运输 (PAT) 又反过来促进了生长素的信号传导。

2.2 细胞分裂素 (cytokinin, CK)

CK 是一类植物激素, 在腋芽激活和生长以及在植物生长的各个方面扮演重要角色^[30]。CK 从根部运输到地上部, 从而直接促进芽的激活^[5]。2006 年有学者鉴定了水稻三磷酸腺苷异戊烯基转移酶, 该酶也称为 IPT 酶, IPT 酶是催化 CK 合成的限速酶^[31]。水稻中过表达 *OsIPT* 会抑制根发育, 促进腋芽生长。植物细胞中 CK 的水平部分通过细胞分裂素氧化酶/脱氢酶 (CKX) 的不可逆降解来调节, 研究发现通过 shRNA 介导的基因沉默来特异性抑制 *OsCKX2* 表达, 进而增加分蘖数和粒重^[32]。CK 作为促进腋芽生长的植物激素, 不仅能解除 IAA 对分蘖芽的抑制作用, 而且能打破分蘖芽的休眠状态。另外 CK 可以通过 IAA 下调 *OsIPT* 基因或者上调 *CK-Xs* 基因的表达来调控自身积累量, 从而抑制 CK 对分蘖芽的促进效应^[33]。因此, IAA 和 CK 可以在水稻体内形成一个复杂网络共同调控水稻分蘖。

2.3 独脚金内酯 (strigolactone, SL)

SL 是近年来我国新发现的一种从根到茎的植物激素, 可通过抑制腋芽的生长来抑制植物枝条分枝生长^[34]。在 SL 突变体中, 水稻的分蘖数量和高度通常呈负相关, 这些突变体主要是水稻的矮秆突变体, 一些 *DWARF* 基因或相关基因已被鉴定。2014 年有学者根据这类基因在 SL 合成或信号传导途径中发挥的功能进行归类, 则 *D10*、*D17*/*HTD1*、*D27* 位于 SL 合成途径中, *D14*/*D88*/*HTD2*、*D3* 和 *D53* 位于 SL 信号传导途径中, 以 *OsTB1/FC1* 在 SL 路径的下游独立起作用^[35]。*D27* 蛋白参与 *MAX/RMS/D* 途径, 是参与 SL 生物合成的一个成员, SL 参与水稻分蘖的控制^[36]。*D53* 基因是 SL 信号传导途径的抑制子, SL 通过 *D14-SCF^{D3}* 蛋白酶体途径诱导 *D53* 降解并解除对下游基因的转录抑制, 从而激活 SL 信号转导, 精确地调控腋芽的伸长^[37,38]。*OsTB1/FC1* 作为一个作用于 SL 下游的基因, 编码

TCP 转录因子, 负调控水稻分蘖数^[39]。SL 和油菜素甾醇 (BR) 则通过拮抗调节 *D53-OsBZR1* 复合物的稳定性来改变水稻分蘖时 *FC1* 的表达, 这项成果对水稻稳产非常重要^[40]。生物钟调节因子 *OsCCA1* 作用于 *OsTB1/FC1* 和 *D14* 上游, 正调控它们的表达, 通过调控独脚金内酯信号通路来抑制分蘖芽的生长, 最后负调控分蘖数^[41]。*OsTB1* 能与 *MADS* 盒蛋白 *OsMADS57* 互作, 不同温度条件下二者协同调控下游靶基因 *D14* 来控制分蘖^[42]。*OsTB2* 与 *OsTB1* 序列极其相似, *OsTB2* 蛋白通过与同源 *OsTB1* 蛋白相互作用, 并抵消了 *OsTB1* 对分蘖的抑制作用, 进而促进分蘖生长^[43]。作为 *D53* 的直接下游成分, 水稻理想株型基因 *IPA1* 既调节分蘖数, 又负责 SL 诱导的相关基因表达^[44]。另外, SL 与细胞分裂素 (CK)、赤霉素 (GA) 等互作, 协同调控分蘖芽的生长及穗的发育^[45,46]。SL 人工合成类似物 *rac-GR24* 可快速激活水稻细胞分裂素氧化酶/脱氢酶基因 *OsCKX9* 的表达, 进而影响 CK 下游信号通路来调控水稻分蘖^[45]。SL 生物合成或信号转导的不足会导致 GA 含量降低和 GA 反应减弱, 进而通过下调与细胞分裂和细胞伸长相关的基因的转录水平来减少腋芽伸长^[46]。在 SL 生物合成与信号转导过程中, 植物激素、遗传因素之间互作调控水稻分蘖, 这是调控植物生长发育的一个重要机制, 解析与研究这些互作是改良作物并提高水稻产量的关键。

2.4 赤霉素 (gibberellins, GAs)

GA 是一种重要的植物激素, 可调节植物整个生命周期中的发育过程^[47]。GA 生物合成和信号转导均存在功能缺陷的植物表现出典型的表型, 如侏儒症。2012 年有研究表明水稻分蘖增强因子 *te* 功能缺失突变体分蘖数显著增加, 并证明 *TE* 基因编码一个同源蛋白, 是细胞分裂后期促进复合体 *APC/C* 的一个激活因子^[48]。*TE* 与 *MOC1* 在叶腋处共表达, *APC/C^{TE}* 复合体通过泛素化降解 *MOC1*, 随后下调分生组织决定基因 *homeobox 1* 的表达, 从而抑制侧芽分生组织的起始和形成。2020 年该课题组进一步研究表明 *APC/C^{TE}* E3 泛素连接酶复合体通过脱落酸 (ABA) 和赤霉素 (GA) 拮抗调控根系生长和分蘖^[49]。*APC/C* 能调节分蘖发生, 因而也是植物株型的一个重要决定因子。GA 和 SL 抑制腋芽的生长并刺激茎伸长, 二者的生物合成途径是协调的^[50,51]。大量研究表明植物的最终高度和分蘖数取决于许多内源和环境因素, 例如植物激素的信号传导中 IAA、CK、GA、SL 以及氮肥通过整合了资源,

随后资源分配,最后影响水稻农艺性状及产量^[10]。

2.5 激素之间的互作调控水稻分蘖

大量的生理生化数据表明,所有的激素之间都存在一定联系。水稻中,SL与ABA之间具有协同调控关系,SL信号途径能上调ABA合成关键基因*OsNCEDs*的表达,促进茎基部ABA合成;ABA信号途径则是下调SL合成关键基因*D10*、*D27*的表达来抑制SL合成。另外,二者分别调控不同部位的分蘖性状:SL主要抑制茎基部分蘖的形成,ABA主要抑制水稻高节位的无效分蘖^[52]。生长素在极性运输中会上调SL的生物合成,并且SL垂直移动到芽中并抑制它们的生长^[53]。相比之下,细胞分裂素CK则是从根部运输到地上部促进芽的激活^[6]。CK的生物合成被IAA下调,表明IAA通过减少CK的供应抑制芽激活^[4]。通过研究外源激素对水稻分蘖芽生长和分蘖相关基因的调控效应,研究人员揭示外源激素对水稻分蘖芽生长的调控至少存在两条途径,即通过调控CK和SL的合成及信号转导进而调控下游目标基因的表达来实现水稻分蘖^[54],如图3所示。

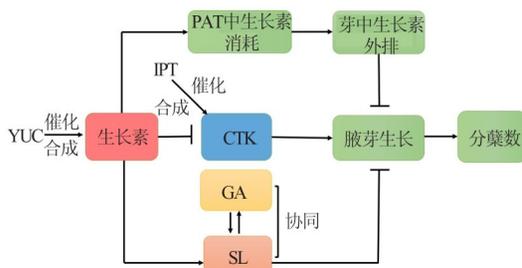


图3 植物激素调控水稻分蘖

Fig. 3 Plant hormone regulates rice tillering

注:箭头表示正调控,线条表示负调控

Note: arrows indicate positive regulation, lines indicate negative regulation

3 栽培环境影响水稻分蘖

栽培环境中光照、温度、营养等因子刺激植物内源激素的合成与信号传导,进而调节分蘖,这对于改良株型和提高粮食产量至关重要^[7-9]。

3.1 光照

俗话说“万物生长靠太阳”。光照充足,绿色植物光合效率提高,有机物生成增多,使得植株长势好,促进分蘖且分蘖多而快;反之,如移栽后遇阴天多,光照不足,光合产物少,秧苗瘦小,则不利于分蘖的发生,且抗倒伏性差。有学者通过构建水稻的三维冠层光合作用模型发现冠层结构的形态主要由其上的每片叶子吸收的光和氮浓度决定^[7]。因此,光照对水稻的分蘖影响较大。

3.2 温度

对早、中稻而言,低温往往是阻碍分蘖发生的关键因子;而对晚稻而言,高温则是影响分蘖发生的关键因子。最低气温为15~16℃,最适气温为30~32℃,最适水温为32~34℃,最高水温40~42℃,这样的温度条件下,分蘖发生才比较顺利。水稻植株对低温较敏感,容易出现黄化、矮化、枯萎、分蘖较少等现象。研究人员通过RNA-Seq分析籼稻苗期抗冷胁迫相关基因发现对低温的早期响应、晚期响应和恢复阶段中,下调基因更多地属于易感基因型,而上调基因更多地属于耐受基因型^[8]。因此,温度高低也是影响水稻分蘖的一大因素。

3.3 营养

营养元素中N、P、K对分蘖的影响较显著,且氮素影响最大^[9]。氮是植物发育所需的重要营养素,并且会显著影响腋芽的生长,从而影响水稻的分蘖和籽粒产量^[55]。植物吸收氮主要有3种形式:有机态氮(氨基酸等)、无机态氮(NH_4^+ 、 NO_3^- 等)和酰胺态氮($\text{CO}(\text{NH}_2)_2$)。

在大多数植物中,有机氮主要以氨基酸形式运输。氨基酸转运蛋白(AAT)在植物发育过程中的营养分配中起着不可或缺的作用。中性氨基酸渗透酶1(AAP1)作为水稻生长和产量的正调节剂,增强中性氨基酸的吸收和转运,并影响IAA、CK和SL信号传导来调节水稻分蘖^[56]。碱性氨基酸转运蛋白OsAAP3则负调控水稻分蘖和氮利用效率^[57]。氨基酸通透酶4(OsAAP4)通过影响氮素的运输与代谢以及IAA、CK等激素途径正调控水稻分蘖和产量^[58]。碱性及中性氨基酸通透酶5(OsAAP5)主要通过影响CK水平来调节分蘖芽的生长,负调控水稻的分蘖数和谷物产量^[59]。OsLHT1编码一个定位于细胞膜的赖氨酸和组氨酸转运蛋白,有效地运输天冬氨酸、天冬酰胺和谷氨酸,调控氨基酸从根系到地上部的分配转运^[60]。OsLHT1敲除使氮素吸收效率和生理利用效率大幅下降。因此,水稻氨基酸转运蛋白表达水平会影响植物激素的信号传导,进而调节水稻分蘖和生物量。

水稻中,氮还以硝酸盐转运蛋白(nitrate transporter1, NRT)和肽转运蛋白(peptide transport family, PTF)(简称NPF)形式运输,在氮转运和植物生长中发挥重要功能。OsNRT1.1B(OsNPF6.5)编码一个硝酸盐转运蛋白,该蛋白除了具有硝酸盐吸收和转运功能外,还具有硝酸盐信号感知、传导、放大等功能,籼稻粳稻间一个碱基变

化导致相应的氨基酸改变,使这两种蛋白在硝酸盐转运活性上发生差异^[61]。水稻通过NRT1.1B调控根系具有固氮能力的微生物,也可以提高氮肥利用效率^[62]。OsNLP3是硝酸盐信号传导的核心转录因子,受SPX4调控^[63]。硝酸盐的处理增强了NRT1.1B-SPX4相互作用,并且通过招募NRT1.1B相互作用蛋白NBIP1,促进SPX4的泛素化和降解,进而使得OsNLP3自由转移到细胞核,转录与氮利用的相关基因。OsNR2编码一个NAD(P)H-硝酸还原酶,吸收硝酸盐的能力也高^[64]。籼稻9311植株中OsNR2和OsNRT1.1B互作可以促进表达,因此将这两个基因渗透进粳稻品种中,有利于提高粳稻的氮肥利用率和粳稻产量。OsNRT2.2编码水稻高亲和蛋白,该基因与OsNAR2.1、OsNRT2.1、OsNRT2.3a均受硝酸盐上调,受NH₄⁺和37℃高温则抑制^[65]。OsNRT2.3b通过增强水稻根系对pH的缓冲能力,提高N、Fe、P的吸收,提高氮的利用效率,这对植株吸收不同形式的氮源十分重要^[66]。对于NPF形式运输氮的研究,生物学家们发现OsNPF7.1、OsNPF7.2、OsNPF7.3/OsPTR6、OsNPF7.4和OsNPF8.20/OsPTR9显示促进氮同化,分蘖分枝与水稻产量^[67-70]。OsPTR2/OsNPF2.2编码一个低亲和性的硝酸盐转运蛋白,属于NPF家族的NPF2亚家族^[71]。OsNPF2.2参与硝酸盐从根到茎的运输,影响维管系统乃至整个植株的生长发育。OsNPF5.16编码一种依赖pH的低亲和力硝酸盐转运蛋白,该基因通过调节细胞分裂素水平,正调控水稻分蘖数和产量,抑制其表达则表现出相反的特点^[72]。OsNPF6.1编码硝酸盐转运蛋白,OsNPF6.1具有硝酸盐转运活性,通过增强对硝态氮的吸收,提高水稻的氮肥利用率^[73]。

不同的氮浓度会影响腋芽的生长,从而影响水稻的分蘖和籽粒产量^[74]。在实际生产中,高氮肥能让水稻产生更多的分蘖,促使我国粮食产量逐年稳步上升。伴随氮肥过量使用,空气污染、土壤酸化、水体富营养化等一系列环境问题逐渐显现,也给农业的可持续发展带来了困扰。因此,农业领域的减肥增效成为当前国内外研究热点。研究人员通过对水稻的全基因组关联分析(GWAS)鉴定了一种与高氮利用效率(NUE)相关的蛋白NLP4,OsNPL4能激活编码亚硝酸还原酶的基因OsNiR表达。OsNPL4-OsNiR信号级联通过增强氮素同化和氮利用效率,从而增加分蘖数和产量^[75]。同样,2020年有研究者通过水稻GWAS分析鉴定到一个水稻

氮高效基因OsTCP19,该基因作为TCP转录子抑制分蘖,促进分蘖DLT基因表达,实现对分蘖芽的生长发育调控^[76]。OsMYB305编码一个转录激活因子,水稻根系中的氮缺乏诱导其过表达,进而抑制了纤维素的生物合成,最后释放了碳水化合物供硝酸盐吸收并显著增加了分蘖数、地上部干重和全氮浓度^[77]。我们对文中已克隆的有关氮肥调控水稻分蘖数的基因进行了归纳,如表2。

4 展 望

分蘖是谷物生产的关键农艺性状,分蘖数目的多少直接决定穗数,也直接影响水稻形态建成和粮食产量^[1]。粮食高产稳产一直是育种学家追求的目标。在水稻育种的“绿色革命”以后及现代籼稻品种育种过程中,HTD1HZ与SD1DGWG依然被育种家共同选择并广泛利用,如近年来育成的超级稻恢复系“华占”,成功解析了绿色革命中矮秆多分蘖类型品种的分子机理^[78]。近十年,调控水稻分蘖的研究取得了累累硕果,基因调控、植物激素的生物合成与信号转导途径、环境因素(如氮素)等共同调节水稻分蘖的分子机理越来越明晰和全面。鉴于现阶段我国建立了健全绿色低碳循环发展的经济体系,且争取在2030年实现碳达峰、2060年前实现碳中和,而农业领域的减肥增效将为我国实现这一宏伟目标尽一份自己的贡献。

参考文献

- [1] Duan E, Wang Y, Li X, *et al.* OsSHI1 regulates plant architecture through modulating the transcriptional activity of IPA1 in rice [J]. *Plant Cell*, 2019, 31(5): 1026-1042.
- [2] Wang B, Smith S M, Li J Y. Genetic regulation of shoot architecture [J]. *Annu Rev Plant Biol*, 2018, 69: 437-468.
- [3] Wang Y H, Li J Y. Branching in rice [J]. *Curr Opin Plant Biol*, 2011, 14(1): 94-99.
- [4] Müller D, Leyser O. Auxin, cytokinin and the control of shoot branching [J]. *Ann Bot*, 2011, 107(7): 1203-1212.
- [5] Huang D, Wang S, Zhang B, *et al.* A gibberellin-mediated DELLA-NAC signaling cascade regulates cellulose synthesis in rice [J]. *Plant Cell*, 2015, 27(6): 1681-1696.
- [6] Domagalska M A, Leyser O. Signal integration in the control of shoot branching [J]. *Nat Rev Mol Cell Biol*, 2011, 12(4): 211-221.
- [7] Chang T G, Zhao H, Wang N, *et al.* A three-dimen-

表 2 已克隆的有关氮肥调控水稻分蘖数的基因

Table 2 Genes that have been cloned to regulate the tiller numbers in rice by nitrogen fertilizer

基因	染色体	编码产物	表型	参考文献
<i>OsAAP1</i>	7	氨基酸转运蛋白	促进分蘖	[56]
<i>OsAAP3</i>	6	氨基酸转运蛋白	抑制分蘖	[57]
<i>OsAAP4</i>	12	氨基酸转运蛋白	促进分蘖	[58]
<i>OsAAP5</i>	1	氨基酸转运蛋白	负调控分蘖、产量	[59]
<i>OsLHT1</i>	8	氨基酸转运蛋白	促进氮肥利用	[60]
<i>OsNRT1.1B(OsNPF6.5)</i>	10	硝酸盐转运蛋白	分蘖数和产量增加	[61]
<i>OsNLP3</i>	1	NIN 蛋白	提高氮肥利用效率	[63]
<i>OsNR2</i>	2	硝酸还原酶	促进分蘖	[64]
<i>OsNRT2.2</i>	2	高亲和性硝酸盐转运蛋白	硝酸盐运输	[65]
<i>OsNRT2.3</i>	1	高亲和性硝酸盐转运蛋白	调控硝酸盐运输	[66]
<i>OsNPF7.1</i>	7	硝酸盐转运蛋白	增加分蘖数和产量	[68]
<i>OsNPF7.2</i>	2	低亲和性硝酸盐转运蛋白	促进分蘖	[69]
<i>OsNPF7.4</i>	4	硝酸盐转运蛋白	增加分蘖数和产量	[70]
<i>OsNPF8.20/OsPTR9</i>	6	小肽转运蛋白	调控水稻生长、产量	[67]
<i>OsPTR2/OsNPF2.2</i>	12	硝酸盐转运蛋白	维管束发育、硝酸盐运输	[71]
<i>OsNPF5.16</i>	1	硝酸盐转运蛋白	调控硝酸盐运输	[72]
<i>OsNPF6.1</i>	1	硝酸盐转运蛋白	提高氮肥利用效率	[73]
<i>OsNPL4</i>	9	NIN 蛋白、NPL 家族转录因子	增加分蘖和产量	[75]
<i>OsTCP19</i>	6	TCP 转录因子	负调控水稻分蘖	[76]
<i>OsMYB305</i>	未查询到	转录激活因子	促进分蘖	[77]

sional canopy photosynthesis model in rice with a complete description of the canopy architecture, leaf physiology, and mechanical properties [J]. *J Exp Bot*, 2019, 70(9): 2479-2490.

[8] Pradhan S K, Pandit E, Nayak D K, *et al.* Genes, pathways and transcription factors involved in seedling stage chilling stress tolerance in indica rice through RNA-Seq analysis [J]. *BMC Plant Biol*, 2019, 19(1): 352.

[9] Wang R, Qian J, Fang Z, *et al.* Transcriptomic and physiological analyses of rice seedlings under different nitrogen supplies provide insight into the regulation involved in axillary bud outgrowth [J]. *BMC Plant Biol*, 2020, 20(1): 197.

[10] 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.

[11] Liao Z, Yu H, Duan J, *et al.* SLR1 inhibits MOC1 degradation to coordinate tiller number and plant height in rice [J]. *Nat Commun*, 2019, 10(1): 2738.

[12] 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.

[13] Shao G, Lu Z, Xiong J, *et al.* Tiller bud formation regulators MOC₁ and MOC₃ cooperatively promote tiller bud outgrowth by activating *FON1* expression in rice [J]. *Mol Plant*, 2019, 12(8): 1090-1102.

[14] Tanaka W, Ohmori Y, Ushijima T, *et al.* Axillary meristem formation in rice requires the *WUSCHEL* ortholog *TILLERS ABSENT1* [J]. *Plant Cell*, 2015, 27(4): 1173-1184.

[15] Xia T, Chen H, Dong S, *et al.* OsWUS promotes tiller bud growth by establishing weak apical dominance in rice [J]. *Plant J*, 2020, 104(6): 1635-1647.

[16] Wang L, Zhang Q. Boosting rice yield by fine-tuning *SPL* gene expression [J]. *Trends Plant Sci*, 2017, 22(8): 643-646.

[17] Lu Z, Yu H, Xiong G, *et al.* Genome-wide binding analysis of the transcription activator ideal plant architecture1 reveals a complex network regulating rice plant architecture [J]. *Plant Cell*, 2013, 25(10): 3743-3759.

[18] Wang J, Yu H, Xiong G, *et al.* Tissue-specific ubiquitination by IPA1 INTERACTING PROTEIN₁ modulates IPA1 protein levels to regulate plant architecture in rice [J]. *Plant Cell*, 2017, 29(4): 697-707.

[19] Liu M, Shi Z, Zhang X, *et al.* Inducible overexpression of *Ideal Plant Architecture1* improves both yield and disease resistance in rice [J]. *Nat Plants*, 2019, 5(4): 389-400.

[20] Miao C, Wang Z, Zhang L, *et al.* The grain yield mod-

- ulator miR156 regulates seed dormancy through the gibberellin pathway in rice [J]. *Nat Commun*, 2019, 10(1): 3822.
- [21] Wang R, Yang X, Guo S, *et al.* MiR319-targeted *OsTCP21* and *OsGAMYB* regulate tillering and grain yield in rice [J]. *J Integr Plant Biol*, 2021, 63(7): 1260-1272.
- [22] Xu L, Yuan K, Yuan M, *et al.* Regulation of rice tillering by RNA-directed DNA methylation at miniature inverted-repeat transposable elements [J]. *Molecular Plant*, 2020, 13(6): 851-863.
- [23] 黎家, 李传友. 新中国成立70年来植物激素研究进展 [J]. *中国科学: 生命科学*, 2019, 49(10): 1227-1281.
- Li J, LI C Y. Seventy-year major research progress in plant hormones by Chinese scholars [J]. *Sci Sin Vitae*, 2019, 49(10): 1227-1281.
- [24] Cao X, Yang H, Shang C, *et al.* The roles of auxin biosynthesis *YUCCA* gene family in plants [J]. *Int J Mol Sci*, 2019, 20(24): 6343.
- [25] Ding X, Cao Y, Huang L, *et al.* Activation of the indole-3-acetic acid-amido synthetase GH3-8 suppresses expansin expression and promotes salicylate- and jasmonate-independent basal immunity in rice [J]. *Plant Cell*, 2008, 20(1): 228-240.
- [26] Li X, Yang D L, Sun L, *et al.* The systemic acquired resistance regulator OsNPR1 attenuates growth by repressing auxin signaling through promoting amido synthase expression [J]. *Plant Physiol*, 2016, 172(1): 546-558.
- [27] 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.
- [28] Guo T, Chen K, Dong N Q, *et al.* Tillering and small grain 1 dominates the tryptophan aminotransferase family required for local auxin biosynthesis in rice [J]. *J Integr Plant Biol*, 2020, 62(5): 581-600.
- [29] Wen X, Sun L, Chen Y, *et al.* Rice *dwarf and low tillering 10* (*OsDLT10*) regulates tiller number by monitoring auxin homeostasis [J]. *Plant Sci*, 2020, 297: 110502.
- [30] Zürcher E, Müller B. Cytokinin synthesis, signaling, and function: advances and new insights [J]. *Int Rev Cell Mol Biol*, 2016, 324: 1-38.
- [31] Sakamoto T, Sakakibara H, Kojima M, *et al.* Ectopic expression of KNOTTED1-like homeobox protein induces expression of cytokinin biosynthesis genes in rice [J]. *Plant Physiol*, 2006, 142(1): 54-62.
- [32] Yeh S Y, Chen H W, Ng C Y, *et al.* Down-regulation of cytokinin oxidase 2 expression increases tiller number and improves rice yield [J]. *Rice N Y N Y*, 2015, 8(1): 36.
- [33] 刘伟, 易自力, 陈智勇. 水稻分蘖的激素调控研究进展 [J]. *杂交水稻*, 2013, 28(1): 1-4.
- Liu W, Yi Z L, Chen Z Y. Research progress on hormone regulation of rice tillering [J]. *Hybrid Rice*, 2013, 28(1): 1-4.
- [34] Yao R, Li J, Xie D. Recent advances in molecular basis for strigolactone action [J]. *Sci China Life Sci*, 2018, 61(3): 277-284.
- [35] 王闵霞, 彭鹏, 龙海馨, 等. 独脚金内酯途径相关基因的研究进展 [J]. *分子植物育种*, 2014, 12(3): 603-609.
- Wang M X, Peng P, Long H X, *et al.* Research progress on strigolactone pathway related genes [J]. *Molecular Plant Breeding*, 2014, 12(3): 603-609.
- [36] 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.
- [37] 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.
- [38] 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.
- [39] Minakuchi K, Kameoka H, Yasuno N, *et al.* *FINE CULM1 (FCI)* works downstream of strigolactones to inhibit the outgrowth of axillary buds in rice [J]. *Plant Cell Physiol*, 2010, 51(7): 1127-1135.
- [40] Fang Z, Ji Y, Hu J, *et al.* Strigolactones and brassinosteroids antagonistically regulate the stability of the D53-OsBZR1 complex to determine *FCI* expression in rice tillering [J]. *Mol Plant*, 2020, 13(4): 586-597.
- [41] Wang F, Han T, Song Q, *et al.* The rice circadian clock regulates tiller growth and panicle development through strigolactone signaling and sugar sensing [J]. *Plant Cell*, 2020, 32(10): 3124-3138.
- [42] Chen L, Zhao Y, Xu S, *et al.* OsMADS57 together with OsTB1 coordinates transcription of its target *OsWRKY94* and *D14* to switch its organogenesis to defense for cold adaptation in rice [J]. *New Phytol*, 2018, 218(1): 219-231.
- [43] Lyu J, Huang L, Zhang S, *et al.* Neo-functionalization of a *Teosinte branched 1* homologue mediates adaptations of upland rice [J]. *Nat Commun*, 2020, 11(1): 725.
- [44] Song X, Lu Z, Yu H, *et al.* IPA1 functions as a downstream transcription factor repressed by D53 in strigolactone signaling in rice [J]. *Cell Res*, 2017, 27(9): 1128-

- 1141.
- [45] Duan J, Yu H, Yuan K, *et al.* Strigolactone promotes cytokinin degradation through transcriptional activation of *CYTOKININ OXIDASE/DEHYDROGENASE 9* in rice [J]. *Proc Natl Acad Sci U S A*, 2019, 116(28): 14319-14324.
- [46] Zou X, Wang Q, Chen P, *et al.* Strigolactones regulate shoot elongation by mediating gibberellin metabolism and signaling in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. *J Plant Physiol*, 2019, 237: 72-79.
- [47] Lo S F, Yang S Y, Chen K T, *et al.* A novel class of gibberellin 2-oxidases control semidwarfism, tillering, and root development in rice [J]. *Plant Cell*, 2008, 20(10): 2603-2618.
- [48] 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: 752.
- [49] Lin Q, Zhang Z, Wu F, *et al.* The APC/C^{TE} E3 ubiquitin ligase complex mediates the antagonistic regulation of root growth and tillering by ABA and GA [J]. *The Plant Cell*, 2020, 32(6): 1973-1987.
- [50] Nakamura H, Xue Y L, Miyakawa T, *et al.* Molecular mechanism of strigolactone perception by DWARF14 [J]. *Nat Commun*, 2013, 4: 2613.
- [51] Ito S, Yamagami D, Umehara M, *et al.* Regulation of strigolactone biosynthesis by gibberellin signaling [J]. *Plant Physiol*, 2017, 174(2): 1250-1259.
- [52] Liu X, Hu Q, Yan J, *et al.* ζ -Carotene isomerase suppresses tillering in rice through the coordinated biosynthesis of strigolactone and Abscisic Acid [J]. *Mol Plant*, 2020, 13(12), 1784-1801.
- [53] Brewer P B, Dun E A, Ferguson B J, *et al.* Strigolactone acts downstream of auxin to regulate bud outgrowth in pea and *Arabidopsis* [J]. *Plant Physiol*, 2009, 150(1): 482-493.
- [54] 刘杨, 丁艳锋, 王强盛, 等. 激素对水稻分蘖芽生长和分蘖相关基因表达的调控效应 [J]. *植物生理学报*, 2011, 47(4): 367-372.
- Liu Y, Ding Y F, Wang Q S, *et al.* Regulatory effects of hormones on rice tiller bud growth and tiller-related gene expression [J]. *Plant Physiology Journal*, 2011, 47(4): 367-372.
- [55] Wang R, Qian J, Fang Z, *et al.* Transcriptomic and physiological analyses of rice seedlings under different nitrogen supplies provide insight into the regulation involved in axillary bud outgrowth [J]. *BMC Plant Biol*, 2020, 20(1): 197.
- [56] Ji Y, Huang W, Wu B, *et al.* The amino acid transporter AAP1 mediates growth and grain yield by regulating neutral amino acid uptake and reallocation in *Oryza sativa* [J]. *J Exp Bot*, 2020, 71(16): 4763-4777.
- [57] Lu K, Wu B, Wang J, *et al.* Blocking amino acid transporter OsAAP3 improves grain yield by promoting outgrowth buds and increasing tiller number in rice [J]. *Plant Biotechnol J*, 2018, 16(10): 1710-1722.
- [58] Fang Z, Wu B, Ji Y. The amino acid transporter OsAAP4 contributes to rice tillering and grain yield by regulating neutral amino acid allocation through two splicing variants [J]. *Rice (N Y)*, 2021, 14(1): 2.
- [59] Wang J, Wu B, Lu K, *et al.* The amino acid permease 5 (OsAAP5) regulates tiller number and grain yield in rice [J]. *Plant Physiol*, 2019, 180(2): 1031-1045.
- [60] Guo N, Hu J, Yan M, *et al.* *Oryza sativa* lysine-histidine-type transporter 1 functions in root uptake and root-to-shoot allocation of amino acids in rice [J]. *Plant J*, 2020, 103(1): 395-411.
- [61] Hu B, Wang W, Ou S, *et al.* Variation in *NRT1.1B* contributes to nitrate-use divergence between rice subspecies [J]. *Nat Genet*, 2015, 47(7): 834-838.
- [62] Zhang J, Liu Y X, Zhang N, *et al.* *NRT1.1B* is associated with root microbiota composition and nitrogen use in field-grown rice [J]. *Nat Biotechnol*, 2019, 37(6): 676-684.
- [63] Hu B, Jiang Z, Wang W, *et al.* Nitrate-NRT1.1B-SPX4 cascade integrates nitrogen and phosphorus signalling networks in plants [J]. *Nat Plants*, 2019, 5(4): 401-413.
- [64] Gao Z, Wang Y, Chen G, *et al.* The *indica* nitrate reductase gene *OsNR2* allele enhances rice yield potential and nitrogen use efficiency [J]. *Nat Commun*, 2019, 10(1): 5207.
- [65] Feng H, Yan M, Fan X, *et al.* Spatial expression and regulation of rice high-affinity nitrate transporters by nitrogen and carbon status [J]. *J Exp Bot*, 2011, 62(7): 2319-2332.
- [66] Fan X, Tang Z, Tan Y, *et al.* Overexpression of a pH-sensitive nitrate transporter in rice increases crop yields [J]. *Proc Natl Acad Sci U S A*, 2016, 113(26): 7118-7123.
- [67] Fang Z, Xia K, Yang X, *et al.* Altered expression of the *PTR/NRT1* homologue *OsPTR9* affects nitrogen utilization efficiency, growth and grain yield in rice [J]. *Plant Biotechnol J*, 2013, 11(4): 446-458.
- [68] Huang W, Nie H, Feng F, *et al.* Altered expression of *OsNPF7.1* and *OsNPF7.4* differentially regulates tillering and grain yield in rice [J]. *Plant Sci*, 2019, 283: 23-31.
- [69] Wang J, Lu K, Nie H, *et al.* Rice nitrate transporter *OsNPF7.2* positively regulates tiller number and grain yield [J]. *Rice (N Y)*, 2018, 11(1): 12.

- [70] Fang Z, Bai G, Huang W, *et al.* The rice peptide transporter *OsNPF7.3* is induced by organic nitrogen, and contributes to nitrogen allocation and grain yield [J]. *Front Plant Sci*, 2017, 8: 1338.
- [71] Li Y, Ouyang J, Wang Y Y, *et al.* Disruption of the rice nitrate transporter *OsNPF2.2* hinders root-to-shoot nitrate transport and vascular development [J]. *Sci Rep*, 2015, 5: 9635.
- [72] Wang J, Wan R J, Nie H P, *et al.* *OsNPF5.16*, a nitrate transporter gene with natural variation, is essential for rice growth and yield [J/OL]. (2021-01-25)[2021-08-20]. <https://doi.org/10.1016/j.cj.2021.08.005>.
- [73] Tang W, Ye J, Yao X, *et al.* Genome-wide associated study identifies NAC42-activated nitrate transporter conferring high nitrogen use efficiency in rice [J]. *Nat Commun*, 2019, 10(1): 5279.
- [74] Liu Y, Wang H, Jiang Z, *et al.* Genomic basis of geographical adaptation to soil nitrogen in rice [J]. *Nature*, 2021, 590(7847): 600-605.
- [75] Yu J, Xuan W, Tian Y, *et al.* Enhanced OsNLP4-OsNiR cascade confers nitrogen use efficiency by promoting tiller number in rice [J]. *Plant Biotechnol J*, 2021, 19(1): 167-176.
- [76] Zhang Z, Hu B, Chu C. Towards understanding the hierarchical nitrogen signalling network in plants [J]. *Curr Opin Plant Biol*, 2020, 55: 60-65.
- [77] Wang D, Xu T, Yin Z, *et al.* Overexpression of *OsMYB305* in rice enhances the nitrogen uptake under low-nitrogen condition [J]. *Front Plant Sci*, 2020, 11: 369.
- [78] Wang Y, Shang L, Yu H, *et al.* A strigolactone biosynthesis gene contributed to the green revolution in rice [J]. *Mol Plant*, 2020, 13(6): 923-932.

□

(编辑: 张丽红)