

植物侧枝发育的调控研究进展

王兵 赵会纳 余婧 余世洲 雷波

(贵州省烟草科学研究院 烟草行业分子遗传重点实验室, 贵阳 550081)

摘要: 植物侧枝的发育在植物形态建成中具有十分重要的地位, 侧枝的形态直接影响植物的产量。侧枝的发育由生长点干细胞持续分裂和分化形成, 包括侧生分生组织特化, 侧生分生组织起始和侧生分生组织外生。侧枝的发育受到内部生长因子和外部环境信号的共同调节。文中总结了侧枝发育过程中侧生长点干细胞起源、形成和休眠等过程的基本问题, 综述了转录因子、激素、表观遗传、外界环境共同决定侧生分生组织形成和发育中的作用机制, 为探讨植物侧枝的形成机理提供参考。

关键词: 侧枝; 转录因子; 植物激素; 环境因素; 表观遗传

DOI:10.13560/j.cnki.biotech.bull.1985.2022-1112

Research Progress in the Regulation of Plant Branch Development

WANG Bing ZHAO Hui-na YU Jing YU Shi-zhou LEI Bo

(Guizhou Academy of Tobacco Science, Molecular Genetics Key Laboratory of China Tobacco, Guiyang 550081)

Abstract: The development of plant branches is crucial to plant morphology, and the shape of side branches directly affects its yield. The development of side branches is formed by the continuous division and differentiation of stem cells at the growth point, including lateral meristem specialization, lateral meristem initiation and lateral meristem outgrowth. It is jointly regulated by internal growth factors and external environmental signals. This article systematically sums up the basic issues of the origin, formation and dormancy of lateral growth point stem cells during the development of side branching, then also summarizes the mechanism of the formation and development of lateral meristems determined by co-action of transcription factors, hormones, epigenetics, and external environment that determine, providing a reference for exploring the formation mechanism of plant side branches.

Key words: side branching; transcription factor; plant hormone; environmental factor; epigenetics

自然界中植物干细胞 (stem cells) 的形成与调控塑造了千姿百态的植物株型, 同时也决定了植物的产量。植物干细胞主要存在于胚胎期形成的顶端分生组织、胚后形成的侧生分生组织 (axillary meristem, AM)^[1]。植物的胚胎发育在茎尖和根尖建立两个生长点, 它们持续分裂和分化产生顶端分生组织, 茎尖分生组织 (shoot apical meristem, SAM) 通过内外信号调控来改变植物地上部分的器官形态发生以更好地适应外界环境变化。此外, 植物适应

环境的另一种独特方式是在胚后发育过程中侧生长点干细胞不断形成侧枝^[2]。植物胚后发育过程中, AMs 发生是一个复杂的系统, 根据侧枝发育过程先后顺序可以将其划分为 3 个阶段: AM 特化、AM 起始和 AM 外生^[3]。通过对 AMs 基因调控网络分析能更好地指导作物育种工作, 为培育理想形态材料提供理论支撑。

植物茎的整体构造可分为主茎和侧枝两个部分, 主茎起源于 SAM, 而侧枝结构则由 AM 决定。AM

收稿日期: 2022-09-09

基金项目: 中国烟草总公司科技重大专项项目 [110202001021 (JY-04), 110202101005 (JY-05)], 中国烟草总公司贵州省公司科技项目 (2021XM03), 贵州省烟草科学研究院科技项目 (GZYKY2021-04)

作者简介: 王兵, 男, 博士, 助理研究员, 研究方向: 烟草分子生物学; E-mail: vipwb1519599@163.com

通讯作者: 雷波, 女, 博士, 研究员, 研究方向: 烟草分子生物学; E-mail: leibo_1981@163.com

源自叶原基叶腋处一组分裂缓慢的小细胞团，它具有发育成完整侧枝的潜能。基于形态学和遗传分子标记方法，提出了两种理论解释 AM 形成侧枝，一种从头理论提出分化的细胞去分化成为干细胞并形成 AM；另一种分离理论提出一些叶腋细胞保持未分化状态，后来形成 AM^[4]。最近的研究表明叶腋的分生组织细胞群对于 AM 启动是必要条件。然而，这种叶腋分生组织细胞群与 SAM 细胞群不同，这些叶腋分生细胞维持阶段中 *SHOOTMERISTEMLESS* (*STM*) 处于低表达水平且未检测到干细胞标记基因 *CLAVATA3* (*CLV3*) 和 *WUSCHEL* (*WUS*)，随后的叶腋分生细胞激活阶段，*STM* 表达水平增加；最后建立 *WUS-CLV3* 反馈回路调节 AM 形态发育^[5]。

目前，通过对突变体进行研究，发现了很多调控侧枝表型的关键基因，但侧枝调节由转录因子、表观遗传因子、激素与环境因子共同决定，其调控网络还需要进一步完善。本文对控制植物侧枝发育中的网络调控进行系统总结，以促进对植物侧枝发育精细调控机制全面深入理解（表 1）。

1 转录因子对植物侧枝发育的调控

目前，通过对侧枝突变体的研究发现了许多转录因子参与了侧枝生长发育过程。Zhang 等^[6]提出 DRN/DRNL-REV 和 ZPR-REV 蛋白互作调控模型影响 AM 起始，两个 AP2 型转录因子 *DRN* (*DORNRÖSCHEN*) 和 *DRNL* (*DORNRÖSCHEN-LIKE*) 直接上调叶腋分生细胞中 *STM* 的表达控制 AM 启动，而 *ZPR* (*LITTLE ZIPPER3*) 在叶腋中表达并干扰 *DRN/DRNL-REV* 相互作用以负调节 *STM* 表达。叶腋处最小生长素对于维持 *STM* 表达至关重要，腋生分生组织起始的阈值模型表明低水平的 *STM* 维持分生组织能力，而高水平的 *STM* 导致分生组织起始。*LATERAL SUPPRESSOR* (*LAS*)、*CUP-SHAPED COTYLEDON* (*CUC*) 和 *LATERAL ORGAN BOUNDARIES* (*LOB*) 随着 AM 特化的建立 *LAS*、*CUC* 和 *LOB* 基因转录表达水平逐渐累积，这表明调控 AM 的基因存在空间特异性表达^[7-9]。番茄、水稻中鉴定到与拟南芥 *LAS* 同源的基因，*LATERAL SUPPRESSOR* (*LS*)、*MONOCULM 1* (*MOC1*) 基因，它们也参与调节 AM 特化，起始和外生。番茄 *ls* 和

拟南芥 *las* 突变体分别表现出植株分枝减少和莲座叶分枝数减少^[10]；水稻 *moc1* 突变体中表现出穗数和分蘖数减少^[11]。在番茄中还鉴定到控制侧枝形态的 *BLIND* (*BL*) 基因，*bl* 突变体展现出侧枝原基数量减少^[12]。此外，拟南芥中鉴定到与 *BL* 同源基因，*REGULATOR OF AXILLARY MERISTEMS 1* (*RAX1*) 基因，它也参与调控侧枝的发育，其 *rax1* 突变体表现植株莲座叶分枝数量显著减少^[13-14]。*bl/rax1* 与 *ls/las* 突变体杂交后表现出两者的叠加效应，说明在调控 AM 起始和外生过程中 *BL/RAX* 与 *LS/LAS* 基因作用是两种相互独立的调控途径^[15]。

叶原基形成早期，分生组织特异表达 *STM* 基因与 *LAS* 基因在叶腋轴处共同表达，调节叶原基的形成。在拟南芥 *las-4* 突变体中，*STM* 不表达，表明 *STM* 基因位于 *LAS* 的下游^[16]。水稻中鉴定到一个调控侧枝发育的 *LAX PANICLE* (*LAX*) 基因，它编码一类 bHLH 蛋白和 *SMALL PANICLE* (*SPA*) 基因共同调控营养分枝发育，水稻纯合 *lax* 突变体不能完全产生小穗，结实产量显著下降^[17-18]。拟南芥 *REGULATOR OF AXILLARY MERISTEM FORMATION* (*ROX*) 是 *LAX1* 直系同源基因，*rox* 突变体展现营养生长时期 AM 形成异常^[19]。玉米中鉴定到 *barren stalk* (*ba1* 和 *ba2*) 基因与水稻 *LAX* 基因同源，*ba1* 突变体表现出 AM 的数量减少^[20]。*LAX* 和 *ba1* 基因首先在 SAM 与即将形成的侧生器官交界位置处被检测到，随后在新生的侧枝组织顶端积累。总之，*BA1/LAX1/ROX* 是玉米、水稻和拟南芥 AM 发育中必不可少的转录因子。此外，研究表明 GA 核心蛋白 DELLA 与 SPL9 (*SQUAMOSA-PROMOTER BINDING PROTEIN LIKE 9*) 相互作用，减弱了 SPL9 对 *LAS* 的抑制活性，*LAS* 诱导 GA 失活酶 GA2ox4 的表达，以在叶腋区域形成低 GA 细胞生态位，随后促进了腋芽的萌生。因此提出了调节腋芽形成的 DELLA-SPL9-LAS-GA2ox4 蛋白互作网络模型^[21]。

转录因子 TCP 家族中的 *BRC1/TBI* 基因直接参与腋芽生长调控，研究表明腋芽特异性 *BRC1/TBI* 基因控制休眠态腋芽中的生长素输出，作为一个腋芽调控开关控制内源性激素或外界环境中的信号影响腋芽生长^[22]。目前发现 TCP 转录因子家族

表 1 植物侧枝发育过程中的调控因素

Table 1 Regulatory factors during lateral branch development in plants			
调控因素 Regulatory factor	名称 Name	物种 Species	文献 Reference
转录因子 Transcription factor	WUS	拟南芥 <i>Arabidopsis</i>	[5]
	DRN/DRNL-REV	拟南芥 <i>Arabidopsis</i>	[6]
	ZPR-REV	拟南芥 <i>Arabidopsis</i>	[6]
	LAS	拟南芥 <i>Arabidopsis</i>	[7]
	CUCs	拟南芥 <i>Arabidopsis</i>	[8]
	LOB	玉米 Maize	[9]
	LS	番茄 Tomato	[10]
	MOC1	水稻 Rice	[11]
	BL/RAX1	番茄 Tomato	[12–15]
		拟南芥 <i>Arabidopsis</i>	
	LAX	拟南芥 <i>Arabidopsis</i> 、水稻 Rice	[16–18]
	ROX	拟南芥 <i>Arabidopsis</i>	[19]
	Barren stalk	拟南芥 <i>Arabidopsis</i>	[20]
	BRC1/TB1/ BRANCHED1-like	玉米 Maize、烟草 Tobacco、番茄 Tomato	[21–24]
		拟南芥 <i>Arabidopsis</i>	
生长素 Auxin	Atbud	拟南芥 <i>Arabidopsis</i>	[25]
	YUCs	拟南芥 <i>Arabidopsis</i>	[26]
	LAZY1	水稻 Rice	[27–28]
细胞分裂素 Cytokinin	ARRs	拟南芥 <i>Arabidopsis</i>	[29]
	LOGs	拟南芥 <i>Arabidopsis</i>	[30]
	CKX	水稻 Rice	[31]
	IPT	拟南芥 <i>Arabidopsis</i>	[32–33]
	IPT3、IPT5、CYP73A2	玉米 Maize	[34]
		拟南芥 <i>Arabidopsis</i>	
	CRE1/AHK4、AHK3	拟南芥 <i>Arabidopsis</i>	[35]
独角金内酯 Strigolactones	MAXs	拟南芥 <i>Arabidopsis</i>	[36–38]
油菜素内酯 Brassinosteroids	BZR1	拟南芥 <i>Arabidopsis</i>	[39–40]
	BES1	拟南芥 <i>Arabidopsis</i>	[41]
光照 Light	PHYB	拟南芥 <i>Arabidopsis</i>	[42–45]
营养元素（糖） Sugar	RA3	玉米 Maize	[46]
	miR394	拟南芥 <i>Arabidopsis</i>	[47]
转录后调控 Post-transcriptional regulation	miR165/166	拟南芥 <i>Arabidopsis</i>	[48–49]
	OsmiR156	水稻 Rice	[50–51]
	IPA1	水稻 Rice	[52]
表观遗传调控因子 Epigenetics regulators	FAS1/ FAS2	拟南芥 <i>Arabidopsis</i>	[53]
	SYD	拟南芥 <i>Arabidopsis</i>	[54]

TB1/BRC1 基因在腋芽组织中特异表达，它们对腋芽发育调控有重要作用。如玉米 *ZmTB1* 基因能够有效的抑制分枝生长^[23]。番茄 *BRANCHED1* (*BRC1*) 基因表达量降低时分枝增多，因而说明参与调控腋芽发育^[24]。上述侧枝发育相关的突变体研究为解析侧枝的形态发生机制研究奠定基础。

2 激素对植物侧枝发育的调控

植物激素在植物侧枝发育中具有重要的作用，激素主要包括：生长素（auxin, IAA）、细胞分裂素（cytokinin, CTK）、独角金内酯（strigolactone, SL）以及油菜素内酯（brassinosteroids, BRs）。通过对分枝紧密相关的突变体的研究，已经鉴定了大量影响植

物侧枝发育的激素相关基因。

2.1 生长素和细胞分裂素在植物分枝发育中的调控作用

植株通过 IAA 极性运输 (polar auxin transport, PAT) 建立浓度梯度限制侧芽的生长, 形成植物顶端优势现象。拟南芥 *Atbud 1* (bushy and dwarf 1) 突变体表现出顶端优势缺失现象, 利用特异性生长素响应启动子 *DR5::GUS* 对 *Atbud 1* 突变体材料进行稳定表达并观测生长素响应调控元件的表达模式, 结果表明 *Atbud 1* 改变了 IAA 的合成代谢通路, 表现出分枝数量变多^[25]。*YUCs* 基因家族主要编码黄素单氧化酶, 它们主要参与调节 IAA 合成。研究表明, 拟南芥 *yuc* 突变体中 IAA 合成能力降低, 致使顶端优势丧失, 产生浓密的分枝表型而且出现开花异常^[26]。PAT 促进 IAA 从芽中被动流出, 这种被动运输的 IAA 被认为是芽生长所必需的。水稻 *lazy1* 突变体研究表明 *LAZY1* 作用于 *PIN* 基因, 在重力刺激后 IAA 重新分配到芽的下侧, 影响分蘖数量、分蘖角和叶角^[27]。水稻 *OsPIN2* 过量表达会抑制 *LAZY1* 表达量, 导致分蘖数量增加和分蘖角变化^[28]。

Blakeslee 等^[55] 实验表明在植物解除抑制侧枝发育的状态时, 该过程中 CTK 作为 IAA 的第二信使调节侧枝的发育。拟南芥细胞分裂素调节蛋白 ARR_s (*Arabidopsis* response regulator proteins) 与 *WUS* 启动子结合以激活其表达, 然后 *WUS* 再激活负调节因子 *CLAVATA3* (*CLV3*) 的表达, 形成 *WUS-CLV* 反馈回路, 维持恒定 AM 干细胞库^[29]。*LONELY GUY* (*LOG*) 编码 CTK 激活酶, 该酶在 CTK 生物合成代谢途径的最后一步反应中发挥催化作用, 水稻中突变 *LOGs* 基因会导致颖花数和穗枝显著减少, 导致产量下降^[30]。细胞色素氧化酶 (cytokinin oxidase, CKX) 作为降解 CTK 代谢通路关键限速酶之一, 水稻中突变 *CKX* 基因通常导致其颖花数和穗枝增加, 致使产量的提高^[31]。拟南芥 IAA 利用自身的信号转导途径限制了 CTK 的生物合成, 该过程中 AXR1/AFB (auxin resistance protein 1/Auxin signaling F-box protein) 蛋白复合体与 IAA 信号结合, 下调节间腺苷酸异戊烯基转移酶 (adenylate isopentenyltransferase, IPT) 活性影响 CTK 生物合成, 当顶端 IAA 的来源被移除

时, 节间新合成的 CTK 被运输到芽对其生长进行直接调控^[32-33]。在叶腋区域, 早期 AM 极性的建立需要少量的 IAA, 随后在起始的 AM 区域出现 CTK 信号, 最后, CTK 信号传导重新诱导 *WUS* 基因的表达以激活干细胞并完成 AM 起始^[4]。此外, 研究表明, 土壤中的氮源能够通过调节拟南芥 CTK 合成基因 *IPT3*、*IPT5* 和 *CYP73A2* 的表达, 从而对内源 CTK 的含量进行控制^[34]。CTK 主要通过受体 *CRE1/AHK4* 和 *AHK3* 参与 Pi 传感和信号传导, 在 *pho1* 和 *pho2* 突变体中 *AHK4* 活性异常, 表现出对外源 Pi 的响应遭到破坏, 表现出植株分枝数量减少^[35]。

2.2 SL及BRs在植物分枝发育中的调控作用

植物根部合成 SL 作为 IAA 的第二信使参与调控植物的分枝发育^[36]。近年来, 对 SL 合成 *MAX/SMS* (more axillary shoot) 通路基因的研究表明 *MAXs* 参与了 SL 合成, 而 *MAX2* 则在接收 SL 信号中起作用^[36]。目前, 豌豆突变体 *brc1* 使用 SL 处理不能抑制腋芽生长, 而 SL 突变体腋芽中 *PsBRC1* 基因的表达量降低, 使用 SL 处理后 *PsBRC1* 基因表达量升高, 表明 SL 调节 *TBI* 和 *BRC1* 基因^[37]。烟草“打顶”后 *MAX3* 和 *MAX4* 基因表达量显著上调, 且 *MAXs* 基因并不在烟草腋芽组织中特异表达, 表明腋芽组织中存在能够响应 SL 信号的基因^[38]。

植物边界经常充当组织中心, 为相邻细胞提供信息以调控形成特定功能和形状的组织 and 器官。研究表明 BRs 抑制边界基因 *CUCs* 和 *LOB* 的表达, 调控植物侧枝的发育^[57]。*BZR1* 和 *BES1* 是 BRs 信号通路中两个密切相关的核蛋白。*BZR1* 直接抑制 *CUC3* 的表达, *CUC3* 通过影响下游基因 *LAS* 表达量, 而 *LAS* 基因促进腋芽分生组织的形成, 因此 *BZR1* 表现出抑制腋芽的形成^[39-40]。拟南芥突变体 *bes1-D* 莲座叶分枝数量相较于野生型显著增多, 并且 *bes1-D* 对 GR-24 不敏感。遗传学实验数据表明 *BES1* 位于 *MAX2* 基因的下游, *BES1* 被泛素标记, 最后 26S 蛋白酶体将其降解。由此可见, *BES1* 可能作为 SL 信号的负调控因子, 而 SL 通路基因抑制腋芽分生组织的形成, 因此 *BES1* 表现出促进腋芽的形成^[41]。

3 环境因素对植物侧枝发育的调控

AM 外生, 有的直接生长发育成侧枝, 有的会短暂进入休眠芽状态。影响 AM 外生的因素除了植物自身的遗传特性外, 还与外部环境条件有关, 如休眠芽主要是由光照失衡、营养缺乏等环境条件所引起^[58]。当外界环境因素恢复到适宜的条件时, AM 外生发育成侧枝。

3.1 光照在植物侧枝发育中的调控

拟南芥模拟避荫环境实验发现 *phyB* 突变体分枝发育程度受到抑制, 因此表明拟南芥 *PhyB* 基因影响侧枝发育, 主要与生长素信号通路中 *AXR1* 基因和 SL 信号通路中 *MAX2*、*MAX4*、*BRC1* 和 *BRC2* 基因密切相关^[42-43]。PIFs 蛋白是一类 bHLH 转录因子, 它可以直接结合 IAA 合成基因启动子 G-box 位点, 增强了 IAA 的合成, 它们促进抑制分枝、促进下胚轴伸长^[59]。*PhyB* 光受体的两种构象, 一种是光钝型 Pr, 另一种是光活化型 Pfr。红光/远红光比值较高时, *PhyB* 保持 Pfr 状态, 促使 *PhyB* 与 PIFs 相互作用, 通过 26S 蛋白酶复合体降解 PIFs 蛋白, 红光/远红光比值较低时, *PhyB* 保持 Pr 状态, 导致 *PhyB* 与 PIFs 蛋白分离, PIFs 蛋白积累^[44]。*PhyB* 抑制腋芽依赖于 SL 途径, 且 SL 和 *PhyB* 信号都影响生长素的 PAT 过程, 因此推测在该过程中光敏素和 SL 至少部分功能存在交叉作用, 进而调节植物 AM 外生发育形成侧枝^[45]。

3.2 营养元素在植物侧枝发育中的调控

目前对营养元素引起的侧芽生长缺陷普遍认为主要是由于植物激素变化引起。当土壤中氮元素含量降低引起植物体内 CTK 合成水平下降, 导致植株 AM 外生发育分枝程度的下降^[60]。研究表明水稻处于低氮或低磷条件下, 根中的 SL 含量会上升, 而且地上部分的 AM 外生侧枝发育受到抑制^[61]。营养物质在分生组织之间通过维管组织进行运输, 导致植物内部存在化学梯度, 影响植物侧枝生长发育。植物“打顶”后, 源叶中产生的糖会非常迅速地通过韧皮部重新分配, 芽原基吸收糖会抑制 *BRC1* 的表达, 激活新陈代谢, 吸收水分, 触发侧芽的生长。此外, 外源提供的蔗糖可以抑制 *BRC1* 的表达促进侧芽的

生长^[62-63]。在玉米中, 分枝突变体 *ra1*、*ra2* 和 *ra3* 表现出多分枝的表型。*RA3* 是一种海藻糖-6-磷酸磷酸酶, 它可能通过产生海藻糖调控糖信号, 以调节植株花序的发育^[46]。

4 microRNA 对植物侧枝的调控

目前, 已经证明在植物中 miRNA 对干细胞稳态的维持和分化具有同等重要的作用。如拟南芥 *miR394* 仅在 SAM 表皮层细胞中表达, 作为信号分子可传输到内层细胞靶向抑制 *LCR* (leaf curling responsiveness) 基因的表达, 调节 *WUS-CLV3* 稳态, 以便维持植物干细胞活性^[47]。拟南芥 *ago10* 突变体表现出 AM 启动缺陷, 在 AM 起始的早期阶段 ARGONAUTE10 (AGO10) 可能通过结合 *miR165/166* 并导致 miRNA 的降解, 而 *miR165/166* 靶基因 *REV* 活性激活, 从而实现 *REV* 表达对 AM 启动的时间和空间精确调控^[48]。以上均说明在植物侧枝干细胞群建立过程中表观遗传修饰发挥重要调节作用。*miR165/166* 通过 AGO1 和 AGO10 来调节 HD-ZIP III 转录物。研究表明 AGO1 主要是通过招募 *miR165/166* 抑制 HD-ZIP III 转录物积累, 而 AGO10 主要是隔离 *miR165/166* 用于对抗 AGO1-*miR165/166* 沉默活性, 导致局部区域内 HD-ZIP III 转录物富集以促进 SAM 生长发育^[49]。*IPAI* 基因编码类 *Squamosa* 启动子结合蛋白, 它受到 *OsmiR156* 的直接调控。实验表明通过对 *OsmiR156* 介导 *IPAI* 识别位点进行点突变能够消除 *OsmiR156* 对 *IPAI* 基因表达的抑制, 从而获得了分枝较少、株高增加、抗倒伏性增强的“理想株型”水稻^[50-51]。水稻 *qWS8/ipa1-2D* 是位于 *IPAI* 基因启动子中的一段串联重复序列, 它能抑制 *IPAI* 基因的甲基化修饰, 导致 *IPAI* 基因启动子区域染色质结构松散, 从而促进 *IPAI* 基因的表达, 以上表明 *IPAI* 蛋白的表达可以通过表观遗传修饰来提高^[52]。*IPAI* 蛋白直接与 GTAC 基序结合以激活 *OsTBI* 的表达。此外, *IPAI* 还激活 *D53* 的表达, *D53* 编码是 SL 信号通路的关键基因。以上均表明 *IPAI* 参与了调节植物的分枝发育。

5 表观遗传对植物侧枝的调控

表观遗传调控在植物干细胞分化、稳态、器

官发生和个体发育等生物学过程中发挥着重要作用。表观遗传调控机制主要分为 ATP 依赖的染色质重塑 (ATP-dependent chromatin remodeling)、组蛋白修饰 (histone modification)、DNA 甲基化 (DNA methylation) 及非编码 RNA (non-coding RNA) 等染色质层面的调控^[64]。

STM 和 *WUS* 等关键基因也通过表观遗传修饰调控植物侧芽发育。AM 启动阶段, *WUS* 和 *STM* 转录调控也依赖于表观遗传调控, 以确保精确控制其时空表达模式^[4-5]。在分化组织中, 如成熟叶片, *STM* 和 *WUS* 都具有高 H3K27me3 水平。相反, 在含有叶腋组织中 *STM* 基因具有低水平的 H3K27me3 和高水平的 H3Ac^[65-66]。在拟南芥 *PcG* 突变体中, *WUS* 和 *STM* 表达均上调, 此外, 用组蛋白脱乙酰化抑制剂 trichostatin A 处理成熟叶细胞会导致 *WUS* 异位表达^[5]。*WUS-CLV3* 反馈通路维持植物生长点干细胞形态发育通过 Pc-G 蛋白调控染色质活性变化和 AGO 蛋白参与 miRNA 介导的组蛋白甲基化过程发挥作用。染色质装配因子 *FAS1* 和 *FAS2* 限制 *WUS* 基因的活性, 且拟南芥 *fas1* 或 *fas2* 突变植株中观察到 *WUS* 基因异位表达, 说明 *FAS1* 和 *FAS2* 的下游靶基因是 *WUS* 蛋白^[53]。*SYD* 属于 ATP 蛋白酶家族成员, ChIP 实验证明 *SYD* 能结合到 *WUS* 启动子区域, 说明 *SYD* 是位于 *WUS* 基因的上游, 直接参与调控 *WUS* 基因的表达^[54]。

6 总结与展望

植物干细胞是植物形态的建成之源。近年来, 对更多分枝突变体的不断深入研究完善了植物干细胞从单一调控途径扩展为多层次、全方位的交叉调控网络。本综述重点阐述了植物的侧向生长过程中影响侧枝发育的基因及其环境因子, 如 AMs 产生及侧向器官形成, 都由植物激素、环境信号和基因表达构成的复杂网络共同调节, 从分子角度总结了环境因素中光因子和营养元素 (氮源和磷源) 通过光敏色素 (PhyB) 和 PIFs 蛋白相互作用影响 IAA、CTK 及 SL 含量, 调节植物分枝发育。系统总结 miR165/166 调控 SAM 发育, 即 miR165/166 通过 AGO1 和 AGO10 调节 HD-ZIP III 转录物影响 SAM 生长。同时, 从表观遗传修饰层面角度阐述了在植物

干细胞调控网络的核心 (*WUS* 和 *CLV3*) 反馈调节系统和 *IPA1* 基因对于植物干细胞发育中的重要作用。

目前的研究主要是通过筛选突变体进行正向遗传学解析侧枝发育基因的基因功能, 随着研究手段的日渐丰富将通过如下方法对植物侧枝前体发生细胞进行分离并分析: (1) 随着植物 CRISPR/Cas9 基因编辑技术已相对成熟, 能获得更多的株型异常突变体, 这将有助于建立更为完善的侧枝发育调控网络。(2) 随着植物获得带有荧光标签的转基因株系日趋完善, 使用 FACS (fluorescence activating cell sorter) 能有效分选特异类型细胞或特定分化时期的细胞群体, 这将有助于对植物系统发育进行实时追踪研究。(3) 利用植物悬浮细胞、原生质体和细胞核分离出侧枝前体发生细胞对其进行单细胞组学研究, 能从细胞水平上有效的阐述侧枝前体细胞的发育机制。烟草作为一种模式植物, 烟草腋芽的发生, 如其他植物一样, 受干细胞的调控。借助以上的研究方法利用模式植物烟草将从细胞水平上实时动态观测烟草腋芽前体细胞发生过程中形态、结构和激素含量的变化, 能更加高效、全方位地探究植物侧枝的发生机制, 为农业生产上培育含有理想株型的品种提供参考。

致谢: 感谢北京林业大学的李慧副教授在文章撰写中给予建议和观点, 贵州省烟草科学研究院张长云老师给予悉心指导。

参考文献

- [1] 胡玉欣, 焦雨铃. 植物干细胞的研究进展 [J]. 中国基础科学, 2016, 18 (1): 47-54, 62, 2.
Hu YX, Jiao YL. Toward understanding of plant stem cells [J]. China Basic Sci, 2016, 18 (1): 47-54, 62, 2.
- [2] 李亚栋, 张芊, 孙学辉, 等. 植物分枝发育的调控机制 [J]. 中国农业科技导报, 2009, 11 (4): 1-9.
Li YD, Zhang Q, Sun XH, et al. Mechanism for controlling plant branching development [J]. J Agric Sci Technol, 2009, 11 (4): 1-9.
- [3] Schmitz G, Theres K. Shoot and inflorescence branching [J]. Curr Opin Plant Biol, 2005, 8 (5): 506-511.
- [4] Shi BH, Zhang C, Tian CH, et al. Two-step regulation of a

- meristematic cell population acting in shoot branching in *Arabidopsis* [J]. *PLoS Genet*, 2016, 12 (7): e1006168.
- [5] Wang J, Tian CH, Zhang C, et al. Cytokinin signaling activates WUSCHEL expression during axillary meristem initiation [J]. *Plant Cell*, 2017, 29 (6): 1373-1387.
- [6] Zhang C, Wang J, Wenkel S, et al. Spatiotemporal control of axillary meristem formation by interacting transcriptional regulators [J]. *Development*, 2018, 145 (24): dev158352.
- [7] Greb T, Clarenz O, Schafer E, et al. Molecular analysis of the LATERAL SUPPRESSOR gene in *Arabidopsis* reveals a conserved control mechanism for axillary meristem formation [J]. *Genes Dev*, 2003, 17 (9): 1175-1187.
- [8] Hibara KI, Karim MR, Takada S, et al. *Arabidopsis* CUP-SHAPED COTYLEDON₃ regulates postembryonic shoot meristem and organ boundary formation [J]. *Plant Cell*, 2006, 18 (11): 2946-2957.
- [9] Bortiri E, Chuck G, Vollbrecht E, et al. *ramosa2* encodes a LATERAL ORGAN BOUNDARY domain protein that determines the fate of stem cells in branch meristems of maize [J]. *Plant Cell*, 2006, 18 (3): 574-585.
- [10] Schumacher K, Schmitt T, Rossberg M, et al. The lateral suppressor (*Ls*) gene of tomato encodes a new member of the VHIID protein family [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1999, 96 (1): 290-295.
- [11] Lin QB, 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.
- [12] Schmitz G, Tillmann E, Carriero F, et al. The tomato Blind gene encodes a MYB transcription factor that controls the formation of lateral meristems [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2002, 99 (2): 1064-1069.
- [13] Müller D, Schmitz G, Theres K. Blind homologous R2R3 Myb genes control the pattern of lateral meristem initiation in *Arabidopsis* [J]. *Plant Cell*, 2006, 18 (3): 586-597.
- [14] Keller T, Abbott J, Moritz T, et al. *Arabidopsis* REGULATOR OF AXILLARY MERISTEMS1 controls a leaf axil stem cell niche and modulates vegetative development [J]. *Plant Cell*, 2006, 18 (3): 598-611.
- [15] Guo DS, Zhang JZ, Wang XL, et al. The WRKY transcription factor WRKY71/EXB1 controls shoot branching by transcriptionally regulating RAX genes in *Arabidopsis* [J]. *Plant Cell*, 2015, 27(11): 3112-3127.
- [16] Aguilar-Martínez JA, Uchida N, Townsley B, et al. Transcriptional, posttranscriptional, and posttranslational regulation of *SHOOT MERISTEMLESS* gene expression in *Arabidopsis* determines gene function in the shoot apex [J]. *Plant Physiol*, 2015, 167 (2): 424-442.
- [17] Komatsu K, Maekawa M, Ujiie S, et al. LAX and SPA: major regulators of shoot branching in rice [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2003, 100 (20): 11765-11770.
- [18] Tabuchi H, Zhang Y, Hattori S, et al. *LAX PANICLE2* of rice encodes a novel nuclear protein and regulates the formation of axillary meristems [J]. *Plant Cell*, 2011, 23 (9): 3276-3287.
- [19] Yang F, Wang Q, Schmitz G, et al. The bHLH protein ROX acts in concert with RAX1 and LAS to modulate axillary meristem formation in *Arabidopsis* [J]. *Plant J*, 2012, 71 (1): 61-70.
- [20] Yao H, Skirpan A, Wardell B, et al. The *barren stalk2* gene is required for axillary meristem development in maize [J]. *Mol Plant*, 2019, 12 (3): 374-389.
- [21] Zhang QQ, Wang JG, Wang LY, et al. Gibberellin repression of axillary bud formation in *Arabidopsis* by modulation of DELLA-SPL9 complex activity [J]. *J Integr Plant Biol*, 2020, 62 (4): 421-432.
- [22] Chen L, Chen YQ, Ding AM, et al. Genome-wide analysis of TCP family in tobacco [J]. *Genet Mol Res*, 2016, 15 (2): 2016 May 23;15 (2).
- [23] Studer A, Zhao Q, Ross-Ibarra J, et al. Identification of a functional transposon insertion in the maize domestication gene *tbt1* [J]. *Nat Genet*, 2011, 43 (11): 1160-1163.
- [24] Martín-Trillo M, Grandío EG, Serra F, et al. Role of tomato *BRANCHED1-like* genes in the control of shoot branching [J]. *Plant J*, 2011, 67 (4): 701-714.
- [25] Zhi F. Isolation and characterization of an *Arabidopsis* bushy and dwarf mutant [J]. *Acta Botanica Sinica*, 2003, 45 (5): 621-625.
- [26] Poulet A, Kriechbaumer V. Bioinformatics analysis of phylogeny and transcription of TAA/YUC auxin biosynthetic genes [J]. *Int J Mol Sci*, 2017, 18 (8): 1791.
- [27] Li PJ, Wang YH, Qian Q, et al. LAZY1 controls rice shoot gravitropism through regulating polar auxin transport [J]. *Cell Res*, 2007, 17 (5): 402-410.
- [28] Chen YN, Fan XR, Song WJ, et al. Over-expression of *OsPIN2*

- leads to increased tiller numbers, angle and shorter plant height through suppression of *OsLAZY1* [J]. *Plant Biotechnol J*, 2012, 10 (2): 139-149.
- [29] Liu ZH, Dai XH, Li J, et al. The type-B cytokinin response regulator ARR1 inhibits shoot regeneration in an ARR12-dependent manner in *Arabidopsis* [J]. *Plant Cell*, 2020, 32 (7): 2271-2291.
- [30] Kuroha T, Tokunaga H, Kojima M, et al. Functional analyses of LONELY GUY cytokinin-activating enzymes reveal the importance of the direct activation pathway in *Arabidopsis* [J]. *Plant Cell*, 2009, 21 (10): 3152-3169.
- [31] Joshi R, Sahoo KK, Tripathi AK, et al. Knockdown of an inflorescence meristem-specific cytokinin oxidase - OsCKX2 in rice reduces yield penalty under salinity stress condition [J]. *Plant Cell Environ*, 2018, 41 (5): 936-946.
- [32] Domagalska MA, Leyser O. Signal integration in the control of shoot branching [J]. *Nat Rev Mol Cell Biol*, 2011, 12 (4): 211-221.
- [33] Salehin M, Bagchi R, Estelle M. SCFTIR1/AFB-based auxin perception: mechanism and role in plant growth and development [J]. *Plant Cell*, 2015, 27 (1): 9-19.
- [34] Takei K, Ueda N, Aoki K, et al. AtIPT3 is a key determinant of nitrate-dependent cytokinin biosynthesis in *Arabidopsis* [J]. *Plant Cell Physiol*, 2004, 45 (8): 1053-1062.
- [35] Lan P, Li W, Fischer R. *Arabidopsis thaliana* wild type, *pho1*, and *pho2* mutant plants show different responses to exogenous cytokinins [J]. *Plant Physiol Biochem*, 2006, 44 (5/6): 343-350.
- [36] Booker J, Sieberer T, Wright W, et al. MAX1 encodes a cytochrome P450 family member that acts downstream of MAX3/4 to produce a carotenoid-derived branch-inhibiting hormone [J]. *Dev Cell*, 2005, 8 (3): 443-449.
- [37] Braun N, de Saint Germain A, Pillot JP, et al. The pea TCP transcription factor PsBRC1 acts downstream of Strigolactones to control shoot branching [J]. *Plant Physiol*, 2012, 158 (1): 225-238.
- [38] 王卫锋. 烟草打顶诱导的腋芽转录组分析及相关基因功能研究 [D]. 北京: 中国农业科学院, 2019.
- Wang WF. Transcriptomic analysis of topping-induced axillary shoots outgrowth and functional research of related genes in tobacco (*Nicotiana tabacum*) [D]. Beijing: Chinese Academy of Agricultural Sciences, 2019.
- [39] Li L, Deng XW. It runs in the family: regulation of brassinosteroid signaling by the BZR1-BES1 class of transcription factors [J]. *Trends Plant Sci*, 2005, 10 (6): 266-268.
- [40] Gendron JM, Liu JS, Fan M, et al. Brassinosteroids regulate organ boundary formation in the shoot apical meristem of *Arabidopsis* [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2012, 109 (51): 21152-21157.
- [41] Wang Y, Sun SY, Zhu WJ, et al. Strigolactone/MAX2-induced degradation of brassinosteroid transcriptional effector BES1 regulates shoot branching [J]. *Dev Cell*, 2013, 27 (6): 681-688.
- [42] Finlayson SA, Krishnareddy SR, Kebrom TH, et al. Phytochrome regulation of branching in *Arabidopsis* [J]. *Plant Physiol*, 2010, 152 (4): 1914-1927.
- [43] Zhou Y, Zhang DZ, An JX, et al. TCP transcription factors regulate shade avoidance via directly mediating the expression of both phytochrome interacting factors and auxin biosynthetic genes [J]. *Plant Physiol*, 2018, 176 (2): 1850-1861.
- [44] Franklin KA, Quail PH. Phytochrome functions in *Arabidopsis* development [J]. *J Exp Bot*, 2010, 61 (1): 11-24.
- [45] Kebrom TH, Brutnell TP, Finlayson SA. Suppression of sorghum axillary bud outgrowth by shade, phyB and defoliation signalling pathways [J]. *Plant Cell Environ*, 2010, 33 (1): 48-58.
- [46] Satoh-Nagasawa N, Nagasawa N, Malcomber S, et al. A trehalose metabolic enzyme controls inflorescence architecture in maize [J]. *Nature*, 2006, 441 (7090): 227-230.
- [47] Knauer S, Holt AL, Rubio-Somoza I, et al. A protodermal miR394 signal defines a region of stem cell competence in the *Arabidopsis* shoot meristem [J]. *Dev Cell*, 2013, 24 (2): 125-132.
- [48] Zhang C, Fan LS, Le BH, et al. Regulation of ARGONAUTE10 expression enables temporal and spatial precision in axillary meristem initiation in *Arabidopsis* [J]. *Dev Cell*, 2020, 55 (5): 603-616.e5.
- [49] Nguyen V, Gutzat R. Epigenetic regulation in the shoot apical meristem [J]. *Curr Opin Plant Biol*, 2022, 69: 102267.
- [50] Jiao YQ, Wang YH, Xue DW, et al. Regulation of OsSPL14 by *OsmiR156* defines ideal plant architecture in rice [J]. *Nat Genet*, 2010, 42 (6): 541-544.
- [51] Miura K, Ikeda M, Matsubara A, et al. OsSPL14 promotes panicle branching and higher grain productivity in rice [J]. *Nat Genet*,

- 2010, 42 (6) : 545-549.
- [52] Zhang L, Yu H, Ma B, et al. A natural tandem array alleviates epigenetic repression of IPA1 and leads to superior yielding rice [J] . Nat Commun, 2017, 8: 14789.
- [53] Kaya H, Shibahara KI, Taoka KI, et al. FASCIATA genes for chromatin assembly factor-1 in *Arabidopsis* maintain the cellular organization of apical meristems [J] . Cell, 2001, 104 (1) : 131-142.
- [54] Kwon CS, Chen CB, Wagner D. *WUSCHEL* is a primary target for transcriptional regulation by *SPLAYED* in dynamic control of stem cell fate in *Arabidopsis* [J] . Genes Dev, 2005, 19 (8) : 992-1003.
- [55] Blakeslee JJ, Peer WA, Murphy AS. Auxin transport [J] . Curr Opin Plant Biol, 2005, 8 (5) : 494-500.
- [56] Gomez-Roldan V, Fermas S, Brewer PB, et al. Strigolactone inhibition of shoot branching [J] . Nature, 2008, 455 (7210) : 189-194.
- [57] Arnaud N, Laufs P. Plant development: brassinosteroids go out of bounds [J] . Curr Biol, 2013, 23 (4) : R152-R154.
- [58] 丁安琪, 冯莹, 潘腾飞, 等. 植物芽休眠调控分子机制研究进展 [J] . 分子植物育种, 2015, 13 (9) : 2141-2146.
- Ding AQ, Feng Y, Pan TF, et al. The research progress of plant bud dormancy molecular mechanisms [J] . Mol Plant Breed, 2015, 13 (9) : 2141-2146.
- [59] Hornitschek P, Lorrain S, Zoete V, et al. Inhibition of the shade avoidance response by formation of non-DNA binding bHLH heterodimers [J] . EMBO J, 2009, 28 (24) : 3893-3902.
- [60] Takei K, Sakakibara H, Taniguchi M, et al. Nitrogen-dependent accumulation of cytokinins in root and the translocation to leaf: implication of cytokinin species that induces gene expression of maize response regulator [J] . Plant Cell Physiol, 2001, 42 (1) : 85-93.
- [61] Umehara M, Hanada A, Magome H, et al. Contribution of strigolactones to the inhibition of tiller bud outgrowth under phosphate deficiency in rice [J] . Plant Cell Physiol, 2010, 51 (7) : 1118-1126.
- [62] Wang B, Smith SM, Li JY. Genetic regulation of shoot architecture [J] . Annu Rev Plant Biol, 2018, 69: 437-468.
- [63] Barbier FF, Lunn JE, Beveridge CA. Ready, steady, go! A sugar hit starts the race to shoot branching [J] . Curr Opin Plant Biol, 2015, 25: 39-45.
- [64] 蔺迎月, 吴斯俊, 王晓琴. 小立碗蕨细胞重新编程过程中染色体重塑观察 [J] . 北京农学院学报, 2015, 30 (2) : 1-4.
- Lin YY, Wu SJ, Wang XQ. Chromosome remodeling during cell reprogramming in the moss *Physcomitrella patens* [J] . J Beijing Univ Agric, 2015, 30 (2) : 1-4.
- [65] Zhang TQ, Lian H, Zhou CM, et al. A two-step model for de novo activation of *WUSCHEL* during plant shoot regeneration [J] . Plant Cell, 2017, 29 (5) : 1073-1087.
- [66] Meng WJ, Cheng ZJ, Sang YL, et al. Type-B *ARABIDOPSIS* RESPONSE REGULATORS specify the shoot stem cell niche by dual regulation of *WUSCHEL* [J] . Plant Cell, 2017, 29 (6) : 1357-1372.

(责任编辑 朱琳峰)