

# 禾本科植物分蘖为茎的分枝研究提供新视角

杨凤娇

(北京林业大学生物科学与技术学院, 北京 100083)

**摘要:** 分蘖(或分枝)是作物产量的一个主要决定因素,受植物激素、自身生长发育和环境等因素的调控。近年报道的单子叶植物新的分蘖(或分枝)基因和调控机制深化了对植物分蘖的认知。对以禾本科植物为代表的单子叶植物的分蘖(或分枝)相关基因和调控机制进行了综述,从激素、基因、转录等方面比较了单子叶植物分蘖和双子叶植物分枝调控机制的异同,为植物产量形成、适应环境及提高生存竞争能力的研究提供理论依据。

**关键词:** 禾本科; 分蘖; 调控机制; 综述

doi: 10.11926/j.issn.1005-3395.2015.02.015

## Grass Tillering Provide New Insights into Regulation of Shoot Branching

YANG Feng-jiao

(College of Biological Sciences and Biotechnology, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China)

**Abstract:** Tillering (branching) is a major determinant of crop yield that is controlled by plant hormones, growth and environment factors, et al. Some new branching genes and regulatory mechanisms recently reported in monocots have contributed to our knowledge of tillering/branching. The tillering/branching relate genes and regulatory mechanisms represented by gramineous plants were reviewed. The similarities and differences of tillering/branching regulatory mechanism between eudicots and monocots were compared in the perspectives of hormone, gene, transcription. These provides theoretical basis for the formation of plants yield, the adaptation to environment, and the enhancement of survival competition ability.

**Key words:** Grasses; Tillering; Regulatory mechanisms; Review

具有分枝能力是植物规避伤害(如顶芽丧失)和适应外界环境而产生的一种保护机制,而且分枝的特性是决定植物茎结构的一个重要因素,也是影响作物生物量和结实量的重要农艺性状<sup>[1]</sup>。禾本科(Poaceae)是植物界极为重要的分支,其中水稻(*Oryza sativa*)、小麦(*Triticum aestivum*)和玉米(*Zea mays*)等是重要的粮食作物,其单位面积产量与种植密度、单株分蘖数、分蘖成穗率、穗粒数等多种因素密切相关<sup>[2]</sup>。分蘖是影响农作物(如小麦、水稻、大麦、高粱等)产量的决定性因素之一,受内部因素和外部环境条件的共同调控。分蘖起源于主芽基

部不伸长的内部节点(分蘖节),与双子叶植物的侧向分枝不同,分蘖最终能产生不定根。禾本科植物在营养生长阶段产生很多分蘖,其中一些分蘖在植株成熟前就已经衰老死亡,这些无效分蘖会与有效分蘖产生营养竞争,降低资源利用率,最终产量下降<sup>[3-5]</sup>。研究表明,增加作物产量与减少无效分蘖(或分枝)直接相关<sup>[6-7]</sup>。尤其是在缺水等环境胁迫条件下,培育分蘖数目少而且有巨大增产潜力的谷类作物,始终是作物驯化的主要目标之一<sup>[8-9]</sup>。因此,分蘖的调控具有重要的生理生态和农学意义。

由于目前对调控分蘖的影响因子研究相对较

收稿日期: 2014-10-08 接受日期: 2014-12-09

基金项目: 北京市教委共建项目(663820)资助

作者简介: 杨凤娇,女,硕士研究生,研究方向为植物分子生物学。E-mail: yfj0704029@163.com

少,还不能通过控制分蘖来直接提高产量。单子叶植物分蘖和双子叶植物分枝的早期发育过程较相似<sup>[10]</sup>,以前的分枝研究主要是以双子叶植物如豌豆(*Pisum sativum*)和拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)为主,直到近年,人们才开始关注对单子叶植物分蘖的研究,对水稻、豌豆、矮牵牛(*Petunia hybrida*)和拟南芥的研究共同推动了控制分蘖(或分枝)的新激素——独角金内酯的发现<sup>[11-12]</sup>。通过对禾本科植物控制分蘖生长机制的研究,包括芽特定分枝基因的克隆及环境因素对分枝的影响,深化了人们对植物分蘖的认知<sup>[6,13-18]</sup>。本文综述控制分蘖的生长机制,比较单子叶植物和双子叶植物调控(分枝)机制的异同,为植物产量形成、适应环境及提高生存竞争能力的研究提供理论依据。

## 1 禾本科植物分蘖发育过程及其特殊性

禾本科植物侧枝的位置和数量决定了植株的结构,初级侧枝发生于主茎,侧枝上能发生二级分枝,二级分枝上再发生三级分枝。分枝在单子叶植物中有两种类型:基部分枝与地上部分枝,这两种类型都是由芽发育而来,起源于叶的腋生分生组织<sup>[19]</sup>。禾本科植物地上部的分枝类似于双子叶植物,从茎的节点发育而来,在茎上部形成侧向延长的分枝,地上分枝由于没有不定根的发生需完全依赖主茎来提供营养和水分<sup>[20]</sup>。基部分枝(或分蘖)形成于主茎基部不伸长节间的节点(分蘖节),能产生不定根,这些分蘖即使在主茎死亡后也能存活下来<sup>[20]</sup>。禾本科植物从营养生长到生殖生长的转变发生在茎尖,进入生殖生长标志着分蘖期的结束。营养生长转向生殖生长后,节间开始伸长,节间伸长把发育中的花序从植株基部向上托起。此后,没发育好的小分蘖开始衰老死亡,这可能是由于营养供应从发育中的分蘖转移到正在伸长的节间的缘故。

分枝的形成分为腋芽的发生和伸长两个阶段。腋芽的发生可能是由基因决定的,目前还没有证据表明腋芽发生受其他因素调控<sup>[21]</sup>。叶腋分生组织起始缺陷型的突变体,例如水稻 *moc1* 和番茄 *bl* 突变体在花分生组织的形成过程中也出现缺陷,说明类似的机制调控所有腋芽分生组织的发生<sup>[22-23]</sup>。而腋芽的伸长受基因、激素、生长和环境因素的影响,这些因素的相互作用决定了腋芽的休眠与生长。影响营养腋芽伸长的突变可对花分生组织产

生相反作用,如,抑制水稻分蘖生长可使生殖生长加强,产生大穗也称为“理想的株型”(ipa1),小麦分蘖抑制的突变体(*tin*)的生殖生长能力增强<sup>[24-26]</sup>。

## 2 禾本科植物分蘖的激素调控及其特殊性

自20世纪30年代开始,主要对豆类植物进行了大量的分枝研究。利用大豆作为分枝的激素调控研究对象,其主要原因包括:(1)顶芽具有顶端优势,可抑制侧芽生长;(2)植物激素可直接涂抹于芽及枝条的截面部分;(3)分枝突变体可以与野生型嫁接;(4)腋芽的形成易于观察<sup>[27-28]</sup>。目前,分枝的激素调控机制已被揭示<sup>[27-30]</sup>,但侧芽生长的激素控制机理更为复杂,还没有完全研究清楚。

生长素是第一个被发现的植物激素,主要在植物茎尖与幼叶中合成,在植物生长发育过程中具有重要作用<sup>[31]</sup>。生长素通过顶端优势抑制分蘖芽的生长发育;生长素从上往下主动运输,并直接输送到分蘖芽中,抑制分蘖芽的生长发育<sup>[31]</sup>。*YUC* 是生长素合成途径中的一个关键基因,主要在水稻分生组织、维管组织中表达。研究表明,*YUC* 的缺失会导致生长素的合成大幅减少,从而使植物失去顶端优势<sup>[32-33]</sup>,失去顶端优势的水稻分蘖芽就会打破休眠并开始发育,并最终形成新的分蘖。

生长素由上向下主动运输,通过顶端优势抑制侧芽的生长发育<sup>[34]</sup>,但仅降低生长素还不足以导致侧芽休眠。顶芽摘除会导致侧芽快速生长,这与侧芽相邻的茎中吲哚-3-乙酸的含量减少有关<sup>[35]</sup>。相反,生长素极性运输被抑制,累计的生长素也会抑制侧芽生长,这就支持存在另一个信号的推测<sup>[36]</sup>。而目前解除休眠的信号还是未知的,仅知道生长素在解除抑制侧芽生长中起作用。侧芽生长依赖于来自顶芽的生长素的运输,这种过程受生长素极性运输强度的控制<sup>[37-38]</sup>,可能需要一个调控生长素的第二信使<sup>[35]</sup>。作为第二信使的候选者为细胞分裂素和独角金内酯,而後者的可能性更多一些。此外,芽休眠还与脱落酸的含量有关<sup>[39]</sup>。

细胞分裂素主要在根中合成,当植物失去顶端优势后,在茎中也能合成,同时还受外源生长素的抑制<sup>[40]</sup>。细胞分裂素通过蒸腾作用在木质部中向上运输<sup>[40]</sup>。OsIPT (Adenosine phosphate isopentenyl transferase)是水稻中调控细胞分裂素合成的一个

关键酶,去除水稻茎尖后, *OsIPT* 基因可在水稻茎中表达,而当茎尖施加外源生长素后, *OsIPT* 的表达受到抑制<sup>[41]</sup>。细胞分裂素氧化酶(Cytokinin oxidase, CKX)是目前已知的唯一能够降解细胞分裂素的氧化酶,是调控植物体内细胞分裂素水平的关键因子<sup>[42]</sup>,目前,已经在许多植物,如玉米、拟南芥、水稻等<sup>[43-44]</sup>中研究了CKX。生长素通过调控CKX的表达来诱导细胞分裂素在茎中的降解,从而减少细胞分裂素的含量。同样,生长素也通过调控 *OsIPT* 的表达来抑制细胞分裂素的合成。外施生长素和细胞分裂素会导致细胞分裂素的合成减少,而细胞分裂素可以降低生长素的顶端优势,促进侧芽生长<sup>[36,45]</sup>。

分枝对于提高农作物产量的意义已被公认,但单子叶植物的这一过程却很难研究。主要原因是一方面单子叶植物不能嫁接,另外一方面难以在不损害单子叶植物生存能力的情况下进行顶芽摘除以及外施涂抹植物激素<sup>[46-47]</sup>。早在20世纪40年代,就有研究表明禾本科植物分蘖芽也受生长素的控制<sup>[48-50]</sup>。

在去除顶端优势的矮牵牛突变体(Deceased apical dominance 1, *dad1*)和豌豆多分枝突变体(*Ramosus*, *Rms*)中有一种新型激素信号存在<sup>[51-53]</sup>。独角金内酯最近被鉴定为新的植物激素<sup>[54]</sup>。它主要合成于根部,由类胡萝卜素代谢产生,由下向上运输,可调控植物的分枝生长<sup>[54]</sup>。独角金内酯的合成目前已知有3个酶参与:胡萝卜素裂解双加氧酶7(CCD7, MAX3/RMS5/HTD1/D17)<sup>[55-57]</sup>、胡萝卜素裂解双加氧酶8(CCD8, MAX4/RMS1/DAD1/D10)<sup>[58-60]</sup>和细胞色素P450单加氧酶(Cyt P450, MAX1)<sup>[61]</sup>。独角金内酯是一类倍半萜烯化合物,在天然产物中主要有5种独角金内酯:5-脱氧独角金醇、独角金醇、高粱内酯、Alectrol和列当醇<sup>[62-63]</sup>。目前已经从很多植物的根中分离出独角金内酯,其合成相关的基因存在于所有的高等植物中<sup>[11,13]</sup>。对水稻的多分蘖矮秆突变体 *htd1* 和 *d10* 的研究也表明,独角金内酯也存在于单子叶植物中,这说明在单子叶植物和双子叶植物的分枝调控中,独角金内酯这类新激素具有相同功能<sup>[50,64-65]</sup>。Comez-Roldan<sup>[66]</sup>和 Umehara 等<sup>[67]</sup>分别利用豌豆、水稻和拟南芥的多分枝突变体揭示了独角金内酯的含量与分枝增加的关系,即独角金内酯含量降低,分枝增加,而且通过外施独角金内酯则可回补植物的突变

表型。

在水稻的独角金内酯合成途径中新报道了两种成分,一种是与独角金内酯生物合成相关的质体蛋白,另一种通过激素信号将独角金内酯转化为生物活性物质来调控分枝<sup>[68-70]</sup>。外施人工合成的独角金内酯类似物 GR24 可抑制水稻和豌豆的分枝<sup>[66-67]</sup>。对水稻一个显性矮化多分蘖突变体 *dwarf 53* (*d53*)进行外源激素处理并测定内源激素含量,结果表明 *d53* 是独角金内酯不敏感突变体,在独角金内酯存在时 D53 蛋白可与两个已知参与独角金内酯信号途径的关键蛋白 D14、D3 互作,形成 D53-D14-SCF<sup>D3</sup> 蛋白复合体, D53 蛋白进而被泛素化,从而特异地被蛋白酶降解,诱导下游目标基因的表达以及独角金内酯信号的响应。这首次在遗传和生化层面上证实了 D53 蛋白作为独角金内酯信号途径的抑制子参与调控植物分枝(或分蘖)的生长发育<sup>[71-72]</sup>。

独角金内酯与生长素相互作用抑制分枝,但这一相互作用的机理还存在争议<sup>[54]</sup>。生长素是通过编码 CCD7 和 CCD8 的基因正向调节来促进独角金内酯合成,从而抑制侧芽生长<sup>[50,73-74]</sup>。一般认为生长素对侧芽生长的抑制作用是通过促进独角金内酯生物合成或者抑制下部节间的细胞分裂素合成来完成。在拟南芥 *max* 突变体中,由于顶芽 IAA 输出的载体蛋白 PIN 等过量积累,茎中 IAA 运输能力并没有达到饱和,导致大部分腋芽合成 IAA 并运输到茎中,导致分枝不断生成,说明独角金内酯在拟南芥茎中是通过调节 IAA 输出载体蛋白 PIN 的数量来调节 IAA 运输的能力。因此,可以通过调控生长素的运输来调控独角金内酯信号系统<sup>[38,75-76]</sup>。

独角金内酯类化合物还能促进可与植物共生的真菌,如枞枝真菌(*Arbuticular mycorrhizal*)的菌丝分枝生长,以促进共生关系的建立,而枞枝真菌则可帮助植物吸收土壤中的营养物质,特别是无机磷。独角金内酯还能刺激独角金(*Striga asiatica*)和列当(*Orobancha coerulescens*)等寄生植物种子的萌发<sup>[77]</sup>。

除此之外,赤霉素(GA)也对禾本科作物的分蘖有调控作用。GA2-氧化酶(GA 2-oxidase, GA2ox)是赤霉素生物合成代谢途径中的关键酶,调节赤霉素代谢,它作用于有生物活性的 GA1 和 GA4,分别将其转变成无活性的 GA8 和 GA34,使植物体内



GAs 的活性降低, 呈现矮化、节间缩短的表型<sup>[78-79]</sup>。

最近的研究表明, 赤霉素特别是赤霉素氧化酶基因 *GA2ox1* 调控禾本科植物从营养生长到生殖生长过渡期间节间的伸长。*GA2ox1* 在转基因玉米和水稻顶芽的基部和幼叶原基处表达<sup>[80-81]</sup>。*GA2ox1* 编码一种使 GA 失去生物活性的酶, 而 GA 是一种调节节间伸长的主要激素<sup>[82]</sup>。*GA2ox1* 使 GA 失去生物活性很可能是阻止了 GA 从顶芽到其下节间的传递, 从而抑制营养生长阶段节间的伸长<sup>[80]</sup>。在向生殖生长的过渡阶段, 也是水稻花序分生组织发育的早期, *GA2ox1* 的活性受到抑制<sup>[80]</sup>。

玉米 I 类转录因子 KNOX (KNOTTED1-like homeobox) 调控 *GA2ox1* 在顶芽基部的表达<sup>[81]</sup>, 已知 *GA2ox1* 的 mRNA 在不成熟的雄穗中减少<sup>[81]</sup>。*GA2ox1* 活性的减弱和有生物活性 GA 的累积会导致生殖生长阶段节间伸长, 分蘖受到抑制。转基因水稻 *GA2ox* 超表达产生更多分蘖也支持这个结论<sup>[83]</sup>。

有研究表明, 在豌豆的顶端优势中 GA 起间接作用<sup>[84]</sup>。顶芽摘除后生长素在顶芽中合成并维持 GA 在茎中的水平, 其部分原因是由于 *GA2ox1* 表达的减少<sup>[84]</sup>。GAs 生物活性的定位对杂交杨 (*Populus alba* × *P. tremula*) 的芽休眠是重要的<sup>[85]</sup>, 再次表明 GA 不仅仅调节禾本科植物芽的生长。

### 3 禾本科植物分蘖的基因调控

#### 3.1 芽特异转录因子调控

少分蘖玉米是由多分蘖的祖先进化而来, 墨西哥类蜀黍 (*Zea mays* ssp. *parviglumis*, 俗称大刍草、玉米草) 就是在驯化过程中的一个很大程度改变植物茎分枝结构的最好例子<sup>[6]</sup>。栽培玉米 *tb1* 突变体表型与野生型玉米草表型相似, 缺乏顶端优势, 几乎主茎上每个节处都有侧枝, 基部侧枝发育为分蘖, 上部则长成分枝。而普通玉米的主茎只有两三个节能长出侧枝, 并且由于顶端优势, 几乎不会形成分蘖, 侧枝很短<sup>[86]</sup>。野生墨西哥类蜀黍中 *TB1* 的表达很弱或沉默, 激活腋芽的进一步发育表现多枝形态; 在玉米中 *TB1* 的表达升高则抑制腋芽的发育; 而玉米仅有一个单轴生长, 几乎没有分枝<sup>[6]</sup>。研究表明, 玉米的 *TB1* 编码 TCP 转录因子, 其在玉米和大刍草腋芽中的表达均受到抑制, 但 *TB1* 在玉米中的表达量, 相对于大刍草更高, 结果导致腋芽的

生长受到抑制且最终分枝减少<sup>[86]</sup>。从水稻的分蘖、玉米茎的分枝进化研究中确定了分枝基因 (*TB1*), 其作用是抑制侧芽的生长而非侧芽的发生<sup>[13]</sup>。*TB1* 编码的蛋白属于转录因子 TCP 家族, 以创始成员命名为 Teosinte branched 1、CYCLOIDEA 和增殖细胞因子 1 和 2<sup>[87]</sup>。单子叶和双子叶植物中的 *TB1* 是保守的, 其在高粱 (*Sorghum bicolor*)、水稻、小麦、豌豆、番茄 (*Lycopersicon esculentum*) 和拟南芥中的同源性较高<sup>[14, 18, 88-91]</sup>。*TB1* 是 II 类 TCP 蛋白的一个成员, 尽管不清楚它们的作用靶点, 但其功能是阻止细胞生长和增殖<sup>[58]</sup>。*TB1* 在芽的发育早期阶段高水平表达, 进入休眠期也保持高水平表达, 但当顶芽形成一个分蘖或分枝时则表达减少<sup>[14, 89-90]</sup>。

近年, 第二个调控玉米分枝的转录因子被确认。*GT1* (Grassy tillers1) 基因编码 1 个 I 类同源域亮氨酸拉链 (HD-Zip) 转录因子, 受 *TB1* 调控<sup>[16]</sup>, 但不能确定 *GT1* 是 *TB1* 的直接还是间接作用靶点。大麦 (*Hordeum vulgare*) 中的 *VRS1* 基因控制穗状花序的分枝数, *VRS1* 蛋白也属于 I 类同源域亮氨酸拉链家族, 其活性受大麦 *TB1* 的同源蛋白 INT-C (INTERMEDIUMC) 调控<sup>[17]</sup>, 表明由 *TB1* 调控 I 类同源域亮氨酸拉链 HD-Zip 基因的机制是保守的。禾本科植物的 *GT1* 和 *VRS1* 属于 I 类同源域亮氨酸拉链蛋白不同的分化支; *GT1* 和 *VRS1* 都抑制侧芽生长, 它们在不同的发育阶段起作用。*GT1* 作用于营养生长期, *VRS1* 则在花期调控侧枝而改变穗状花序结构。其他物种中控制分枝的 *GT1* 的同源蛋白还未见报道。

#### 3.2 分枝 *TB1* 集成信号的调控

研究表明, 玉米的分枝与 *TB1* 的组成型表达有关, 在 *TB1* 上游 58.7~65.6 kb 处插入 1 个与之连锁的转座子<sup>[92-93]</sup>, 结果其表达不受环境信号响应<sup>[94]</sup>。用高粱 *phyB* 的无效突变体 (*phyB-1*) 证明了 *TB1* 的表达水平与光信号有关<sup>[14]</sup>。对低红光与远红外光之比 (R:RF) 的遮光响应, 主要是由 PHYB 光感受器介导<sup>[95]</sup>。

高粱 *phyB-1* 突变体不论是高密度种植还是低密度种植, 营养腋芽都保持休眠, 而野生型植株只有在高密度种植导致遮荫时腋芽才休眠<sup>[96]</sup>。在高粱突变体 *phyB-1* 中侧芽生长受抑制与 *SbTB1* 和 *SbGT1* 的表达增强有关, 二者分别与玉米的 *TB1* 和 *GT1* 同源<sup>[14, 16]</sup>。另外, *SbTB1* 在高粱野生型中的表

达对 R:RF 敏感,环境遮荫的信号被 PHYB 捕捉到,从而调控 *SbTBI* 的表达来决定腋芽是否休眠。*TBI* 在拟南芥中的同源基因 *BRC1* 对 R:RF 和 PHYB 光信号反应后的表达相似, *BRC1* 的表达依赖于 R:RF 和 PHYB 信号系统<sup>[89,97]</sup>,表明这一途径在单子叶和双子叶植物中是保守的。分枝受抑制的 *phyB* 缺陷型拟南芥植株,将其放在高光合光子通量密度下生长,抑制分枝的情况得到缓解<sup>[98]</sup>,这表明调节分枝的集成光信号调节机制比以前了解的要复杂得多。

*TBI* 在单子叶和双子叶植物中同样集成了激素信号来调节分枝<sup>[91,99]</sup>。用独角金内酯类似物 GR24 处理水稻不能抑制 *TBI* 突变体(*Ostb1/fc1*)的分枝,这表明 *TBI* 活性需要独角金内酯的激活才能抑制分枝。用 GR24 处理不能增加 *FC1* 基因的表达,表明在转录水平上独角金内酯不能调控 *FC1* 基因活性<sup>[99]</sup>。而独角金内酯能大大增强豌豆中 *TBI* 同源基因 *PsBRC1* 的表达<sup>[16]</sup>;而在拟南芥 *max* 突变体中 *BRC1* 表达显著下调,表明该基因受独角金内酯调控<sup>[89]</sup>。细胞分裂素与独角金内酯作用相反,同样调控 *PsBRC1* 的转录,能显著降低转录产物水平<sup>[71]</sup>,细胞分裂素对 *TBI* 同源基因的转录抑制在水稻中是保守的,而在拟南芥中则是不保守的<sup>[60,70]</sup>。

虽然 *TBI* 和 *GT1* 在集成光信号和激素信号时起重要作用,但一些证据表明一定还有除了 *TBI* (或 *GT1*)之外的因素控制腋芽生长。当腋芽生长受摘除叶片抑制后, *SbTBI* 的表达未上调<sup>[100]</sup>,同时在高密度种植时水稻 *fc1* 突变体分蘖减少<sup>[88]</sup>。豌豆突变体 *Psbrcl* 也显示出摘除顶芽和外施细胞分裂素可增强腋芽生长<sup>[91]</sup>。

### 3.3 MicroRNA156 (*miR156*)的调控

通过对水稻 *ipa1/wfp* 表型突变特征进行分析,认识了 *OsSPL14* (SQUAMOSA 启动子类结合蛋白)在分蘖中的作用<sup>[25-26]</sup>。*OsSPL14* 属于一个小基因家族,在营养生长和生殖生长中都起作用;*OsSPL14* 基因家族不同成员的表达受 *miR156* 的调控<sup>[101-102]</sup>。*miR156* 在 *OsSPL14* (*ipa1*)作用靶点的突变会导致 *OsSPL14* mRNA 增加,分蘖减少,圆锥花序分枝增加。相反, *miR156* 在转基因水稻中超表达则导致分蘖增多,圆锥花序分枝减少<sup>[25]</sup>。

*miR156* 超表达的玉米突变体 *cg1* (*corngrass1*)和拟南芥都表现出分枝增多,表明 *miR156* 在茎的

分枝中起重要作用<sup>[103-104]</sup>。预测水稻 *OsSPL14* 在拟南芥中的同源基因是 *SPL9*,但 *spl9* 突变体的分枝表型和野生型相似。在拟南芥 *SPL* 基因家族中存在相当大的冗余, *spl9* 与 *spl15* 的双重突变体是多分枝的,这与 *miR156* 的超表达株系类似<sup>[105]</sup>。

通过 *miR156-SPL* 途径的分枝调控可能导致从幼年到成年阶段时相的改变,这种作用在 *miR156* 上已经了解得很清楚<sup>[106]</sup>。在一年生禾本科植物中,基部分蘖停止于营养生长到生殖生长过渡期,可能在一定程度上受到了 *miR156-SPL* 途径的调控。事实上, *miR156* 超表达水稻分蘖增多与开花延迟有关<sup>[25]</sup>。同样的,转基因短柄草(*Brachypodium dystachyon*)和柳枝稷(*Panicum virgatum*)中 *miR156* 超表达导致分蘖增多和开花延迟;在生长发育中高水平的 *miR156* 表达会彻底抑制开花<sup>[104,107]</sup>。玉米 *cg1* 的突变体在生殖生长阶段保留了幼年特征,包括叶形和表皮蜡质,这符合从营养生长到生殖生长的延迟过渡<sup>[103]</sup>。

有研究表明,表观遗传机制特别是 DNA 甲基化,也可能调节分枝,例如水稻突变体 *wfp* 的表型与 *OsSPL14* 表达增强和编码区上游 1 kb 处的 DNA 去甲基化有关<sup>[26]</sup>。

不管哪种调控机制,水稻 *OsSPL14* 突变体的分蘖减少,圆锥花序分枝增多,单穗籽粒产量提高,表明可以通过 *miR156-SPL* 途径的靶向作用进行作物改良。*miR156* 在柳枝稷中超表达提高了其作为生物能源作物的优势,因为 *miR156* 转基因作物导致生物量增加,即可溶性糖含量提高<sup>[104-107]</sup>,同时增强了这些植物作为饲草的可消化性,因此提高了它们作为双重目标(饲料/生物能源)作物的价值<sup>[107]</sup>。

## 4 展望

株型是农艺性状表型和作物产量的一个主要决定因素。植物分枝发育决定植物的株型,直接影响植物的生存竞争能力,并与其适应环境的能力密切相关<sup>[10]</sup>。大多数已知与分蘖相关的基因可能编码不同类型的转录因子,这表明多基因调控决定了腋芽的发生、发育和伸长这一复杂过程<sup>[21]</sup>。分蘖是单子叶植物的一种特殊的分枝现象,是禾谷类作物最重要的农艺性状之一,直接决定穗数多少并进而影响单位面积产量<sup>[10]</sup>。小麦突变体 *tin* 分蘖少、大穗和大粒,然而将其转移到具有优良背景和

评估的试验田中却未能增加产量,由于田间生产力由单位面积的有效分蘖数、每穗粒数和籽粒大小等因素共同决定,这说明理想株型在田间种植的复杂性<sup>[108-109]</sup>。李家洋等认为,适宜的分蘖能力一直是培育有效分蘖数多、成穗率高、单穗重的超级水稻育种的目标<sup>[71]</sup>,因此彻底阐明植物分枝发育的调控机制具有重要意义。

植物在不同的发育阶段,形成一定的分枝结构来适应不断变化的生态环境并提高其生存竞争能力,但植物激素信号网络如何协同遗传及环境因子等高效调控植物的分枝发育进程还有待进一步研究。伴随着更多突变体的发现和谷物基因组的测序完成,鉴定出的分蘖基因数量会不断增加,将有利于深入揭示分蘖的调控机制。

## 参考文献

- [1] Du L M, Mao C Z, Mao W H. Molecular mechanism of shoot branching in plants [J]. *Chin J Biochem Mol Biol*, 2008, 24(2): 120–126.  
杜黎明, 毛传澡, 毛伟海. 植物茎分枝的分子调控 [J]. *中国生物化学与分子生物学报*, 2008, 24(2): 120–126.
- [2] Li C X, Zhao G C, Dai X M, et al. Research on the relationship between wheat tillering dynamics and endogenous hormone [J]. *Acta Agron Sin*, 2000, 26(6): 963–968.  
李春喜, 赵广才, 代西梅, 等. 小麦分蘖变化动态与内源激素关系的研究 [J]. *作物学报*, 2000, 26(6): 963–968.
- [3] Fischer R A. Yield potential in a dwarf spring wheat and the effect of shading [J]. *Crop Sci*, 1975, 15(5): 607–613.
- [4] Jones H G, Kirby E J M. Effects of manipulation of number of tillers and water supply on grain yield in barley [J]. *J Agric Sci*, 1977, 88(2): 391–397.
- [5] Xing Y, Zhang Q. Genetic and molecular bases of rice yield [J]. *Annu Rev Plant Biol*, 2010, 61: 421–442.
- [6] Doebley J F, Gaut B S, Smith B D. The molecular genetics of crop domestication [J]. *Cell*, 2006, 127(7): 1309–1321.
- [7] Doust A N, Kellogg E A. Effect of genotype and environment on branching in weedy green millet (*Setaria viridis*) and domesticated foxtail millet (*Setaria italica*) (Poaceae) [J]. *Mol Ecol*, 2006, 15(5): 1335–1349.
- [8] Donald C M. A barley breeding program based on a ideotype [J]. *J Agric Sci*, 1979, 93(2): 261–269.
- [9] Islam T M T, Sedgley R H. Evidence for a ‘uniculm effect’ in spring wheat (*Triticum aestivum* L.) in a Mediterranean environment [J]. *Euphytica*, 1981, 30(2): 277–282.
- [10] Liu Y H, Yu L, Ding J H, et al. Research progress in synergistic regulatory roles of phytohormones in shoot branching [J]. *Plant Physiol J*, 2012, 48(10): 941–948.  
刘拥海, 俞乐, 丁君辉, 等. 植物激素对分枝发育的协同调控作用研究进展 [J]. *植物生理学报*, 2012, 48(10): 941–948.
- [11] Wang L, Li J. Branching in rice [J]. *Curr Opin Plant Biol*, 2011, 14(1): 94–99.
- [12] Beveridge C A, Kyoizuka J. New genes in the strigolactone related shoot branching pathway [J]. *Curr Opin Plant Biol*, 2010, 13(1): 34–39.
- [13] Doebley J, Stec A, Hubbard L. The evolution of apical dominance in maize [J]. *Nature*, 1997, 386(6624): 485–488.
- [14] Kebrom T H, Burson B L, Finlayson S A. Phytochrome B represses teosinte branched1 expression and induces sorghum axillary bud outgrowth in response to light signals [J]. *Plant Physiol*, 2006, 140(3): 1109–1117.
- [15] Dabbert T, Okagaki R J, Cho S, et al. The genetics of barley low-tillering mutants: Low number of tillers-1 (*lnt1*) [J]. *Theor Appl Genet*, 2010, 121(4): 705–715.
- [16] Whipple C J, Kebrom T H, Weber A L, et al. Grassy tillers 1 promotes apical dominance in maize and responds to shade signals in the grasses [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2011, 108(33): E506–E512.
- [17] Ramsay L, Comadran J, Druka A, et al. *INTERMEDIUM-C*, a modifier of lateral spikelet fertility in barley, is an ortholog of the maize domestication gene *TEOSINTE BRANCHED1* [J]. *Nat Genet*, 2011, 43(2): 169–172.
- [18] Kebrom T H, Chandler P M, Swain S M, et al. Inhibition of tiller bud outgrowth in the *tin* mutant of wheat is associated with precocious internode development [J]. *Plant Physiol*, 2012, 160(1): 308–318.
- [19] Doust A N. Grass architecture: Genetic and environmental control of branching [J]. *Curr Opin Plant Biol*, 2007, 10(1): 21–25.
- [20] Wang J S, Yang W P, Cai Y R. Molecular and hormonal regulation on the origin of axillary branches of gramineous plants [J]. *Tianjin Agri Sci*, 2012, 18(3): 15–21.  
王镜淞, 杨文鹏, 柴友荣. 禾本科植物腋生分枝发生的分子与激素调控 [J]. *天津农业科学*, 2012, 18(3): 15–21.
- [21] Li Y D, Zhang Q, Sun X H, et al. Mechanism for controlling plant branching development [J]. *J Agri Sci Techn*, 2009, 11(4): 1–9.  
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.
- [22] Li X Y, Qian Q, Fu Z M, et al. Control of tillering in rice [J]. *Nature*, 2003, 422(6932): 618–621.
- [23] 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.
- [24] Atsmon D, Jacobs E. A newly bred ‘gigas’ form of bread wheat



- (*Triticum aestivum* L.): Morphological features and thermo photoperiodic responses [J]. *Crop Sci*, 1977, 17(1): 31–35.
- [25] Jiao Y Q, Wang Y H, Xue D W, et al. Regulation of *OsSPL14* by OsmiR156 defines ideal plant architecture in rice [J]. *Nat Genet*, 2010, 42(6): 541–544.
- [26] 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.
- [27] Dun E A, Ferguson B J, Beveridge C A. Apical dominance and shoot branching: Divergent opinions or divergent mechanisms? [J] *Plant Physiol*, 2006, 142(3): 812–819.
- [28] Beveridge C A, Dun E A, Rameau C. Pea has its tendrils in branching discoveries spanning a century from auxin to strigolactones [J]. *Plant Physiol*, 2009, 151(3): 985–990.
- [29] Domagalska M A, Leyser O. Signal integration in the control of shoot branching [J]. *Nat Rev Mol Cell Biol*, 2011, 12(4): 211–221.
- [30] Müller D, Leyser O. Auxin, cytokinin and the control of shoot branching [J]. *Ann Bot*, 2011, 107(7): 1203–1212.
- [31] Dhonukshe P, Tanaka H, Goh T, et al. Retraction: Generation of cell polarity in plants links endocytosis, auxin distribution and cell fate decisions [J]. *Nature*, 2014, 511(7509): 370–371.
- [32] Cheng Y F, Dai X H, Zhao Y D. Auxin biosynthesis by the YUCCA flavin monooxygenases controls the formation of floral organs and vascular tissues in *Arabidopsis* [J]. *Genes Dev*, 2006, 20(13): 1790–1799.
- [33] Liu W, Yi Z L, Chen Z Y. Research advances in hormone regulation of tillering in rice [J]. *Hybrid Rice*, 2013, 28(1): 1–4. 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.
- [34] Thimann K V, Skoog F. Studies on the growth hormone of plants III The inhibiting action of the growth substance on bud development [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1933, 19(7): 714–716.
- [35] Morris S E, Cox M C H, Ross J J, et al. Auxin dynamics after decapitation are not correlated with the initial growth of axillary buds [J]. *Plant Physiol*, 2005, 138(3): 1665–1672.
- [36] Ferguson B J, Beveridge C A. Roles for auxin, cytokinin, and strigolactone in regulating shoot branching [J]. *Plant Physiol*, 2009, 149(4): 1929–1944.
- [37] Sachs T. The control of patterned differentiation of vascular tissues [J]. *Adv Bot Res*, 1981, 9(2): 151–162
- [38] Prusinkiewicz P, Crawford S, Smith R S, et al. Control of bud activation by an auxin transport switch [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2009, 106(41): 17431–17436.
- [39] Gocal G F W, Pharis R P, Yeung E C, et al. Changes after decapitation in concentrations of indole-3-acetic-acid and abscisic-acid in the larger axillary bud of *Phaseolus vulgaris* L. cv Tender Green [J]. *Plant Physiol*, 1991, 95(2): 344–350.
- [40] Tanaka M, Takei K, Kojima M, et al. Auxin controls local cytokinin biosynthesis in the nodal stem in apical dominance [J]. *Plant J*, 2006, 45(6): 1028–1036.
- [41] Xu M, Zhu L, Shou H X, et al. A *PINI* family gene, *OsPIN1*, involved in auxin-dependent adventitious root emergence and tillering in rice [J]. *Plant Cell Physiol*, 2005, 46(10): 1674–1681.
- [42] Werner T, Motyka V, Strand M, et al. Regulation of plant growth by cytokinin [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2001, 98(18): 10487–10492.
- [43] Houba-Herlin N, Pethe C, Laloue M, et al. Cytokinin oxidase from *Zea mays*: Purification, cDNA cloning and expression in moss protoplasts [J]. *Plant J*, 1999, 17(6): 615–626.
- [44] Morris R O, Bilyeu K D, Laskey J G, et al. Isolation of a gene encoding a glycosylated cytokinin oxidase from maize [J]. *Biochem Biophys Res Commun*, 1999, 255(2): 328–333.
- [45] Wickson M, Thimann K V. The antagonism of auxin and kinetin in apical dominance [J]. *Physiol Plant*, 1958, 11(1): 62–74.
- [46] Gomez-Roldan V, Fermas S, Brewé P B, et al. Strigolactone inhibition of shoot branching [J]. *Nature*, 2008, 455(7210): 189–194.
- [47] Umehara M, Hanada A, Yoshida S, et al. Inhibition of shoot branching by new terpenoid plant hormones [J]. *Nature*, 2008, 455(7210): 195–200.
- [48] Leopold A C. The control of tillering in grasses by auxin [J]. *Amer J Bot*, 1949, 36(6): 437–440.
- [49] Isbell V R, Morgan P W. Manipulation of apical dominance in sorghum with growth-regulators [J]. *Crop Sci*, 1982, 22(1): 30–35.
- [50] Arite T, Iwata H, Ohshima K, et al. *DWARF10*, an *RMS1/MAX4/DAD1* ortholog, controls lateral bud outgrowth in rice [J]. *Plant J*, 2007, 51(6): 1019–1029.
- [51] Beveridge C A, Symons G M, Turnbull C G N. Auxin inhibition of decapitation-induced branching is dependent on graft-transmissible signals regulated by genes *Rms1* and *Rms2* [J]. *Plant Physiol*, 2000, 123(2): 689–698.
- [52] Beveridge C A, Symons G M, Murfet I C, et al. 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) [J]. *Plant Physiol*, 1997, 115(3): 1251–1258.
- [53] Napoli C. Highly branched phenotype of the petunia *dad1-1* mutant is reversed by grafting [J]. *Plant Physiol*, 1996, 111(1): 27–37.
- [54] Chen C Y, Zhou J H, Zhang S Y, et al. Strigolactones are a new defined class of plant hormones which inhibit shoot branching and mediate the interaction of plant-AM fungi and plant-parasitic weeds [J]. *Sci China Ser C: Life Sci*, 2009, 52(8): 693–700.
- [55] Booker J, Auldridge M, Wills S, et al. *MAX3/CCD7* is a carotenoid

- cleavage dioxygenase required for the synthesis of a novel plant signaling molecule [J]. *Curr Biol*, 2004, 14(14): 1232–1238.
- [56] Johnson X, Bricch T, Dun E A, et al. Branching genes are conserved across species: Genes controlling a novel signal in pea are coregulated by other long-distance signals [J]. *Plant Physiol*, 2006, 142(3): 1014–1026.
- [57] Zou J H, Zhang S Y, Zhang W P, et al. The rice *HIGH-TILLERING DWARF1* encoding an ortholog of *Arabidopsis* MAX3 is required for negative regulation of the outgrowth of axillary buds [J]. *Plant J*, 2006, 48(5): 687–698.
- [58] Arite T, Iwata H, Ohshima K, et al. *DWARF10*, an *RMS1/MAX4/DAD1* ortholog, controls lateral bud outgrowth in rice [J]. *Plant J*, 2007, 51(6): 1019–1029.
- [59] Snowden K C, Simkin A J, Janssen B J, et al. The *Decreased apical dominance1* /*Petunia hybrida* *CAROTENOID CLEAVAGE DIOXYGENASE8* gene affects branch production and plays a role in leaf senescence, root growth, and flower development [J]. *Plant Cell*, 2005, 17(3): 746–759.
- [60] Sorefan K, Booker J, Haurogne K, et al. *MAX4* and *RMS1* are orthologous dioxygenase-like genes that regulate shoot branching in *Arabidopsis* and pea [J]. *Genes Dev*, 2003, 17(12): 1469–1474.
- [61] 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.
- [62] Matusova R, Rani K, Verstappen F W A, et al. The strigolactone germination stimulants of the plant-parasitic *Striga* and *Orobanch* spp. are derived from the carotenoid pathway [J]. *Plant Physiol*, 2005, 139(2): 920–934.
- [63] Akiyama K, Hayashi H. Strigolactones: Chemical signals for fungal symbionts and parasitic weeds in plant roots [J]. *Ann Bot (Lond)*, 2006, 97(6): 925–931.
- [64] Ishikawa S, Maekawa M, Arite T, et al. Suppression of tiller bud activity in tillering dwarf mutants of rice [J]. *Plant Cell Physiol*, 2005, 46(1): 79–86.
- [65] Zou J H, Zhang S Y, Zhang W P, et al. The rice *HIGH-TILLERING DWARF1* encoding an ortholog of *Arabidopsis* MAX3 is required for negative regulation of the outgrowth of axillary buds [J]. *Plant J*, 2006, 48(5): 687–698.
- [66] Gomez-Roldan V, Fermas S, Brewer P B, et al. Strigolactone inhibition of shoot branching [J]. *Nature*, 2008, 455(7210): 189–194.
- [67] Umehara M, Hanada A, Yoshida S, et al. Inhibition of shoot branching by new terpenoid plant hormones [J]. *Nature*, 2008, 455(7210): 195–200.
- [68] Arite T, Umehara M, Ishikawa S, et al. *D14*, a strigolactone-insensitive mutant of rice, shows an accelerated outgrowth of tillers [J]. *Plant Cell Physiol*, 2009, 50(8): 1416–1424.
- [69] Gao Z Y, Qian Q, Liu X H, et al. *Dwarf 88*, a novel putative esterase gene affecting architecture of rice plant [J]. *Plant Mol Biol*, 2009, 71(3): 265–276.
- [70] Liu W Z, Wu C, Fu Y P, et al. Identification and characterization of *HTD2*: A novel gene negatively regulating tiller bud outgrowth in rice [J]. *Planta*, 2009, 230(4): 649–658.
- [71] Jiang L, Liu X, Xiong G S, et al. *DWARF 53* acts as a repressor of strigolactone signalling in rice [J]. *Nature*, 2013, 504(7480): 401–405.
- [72] Zhou F, Lin Q B, Zhu L H, et al. D14–SCF<sup>D3</sup>-dependent degradation of D53 regulates strigolactone signaling [J]. *Nature*, 2013, 504(7480): 406–410.
- [73] 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.
- [74] Hayward A, Stirnberg P, Beveridge C, et al. Interactions between auxin and strigolactone in shoot branching control [J]. *Plant Physiol*, 2009, 151(1): 400–412.
- [75] Crawford S, Shinohara N, Sieberer T, et al. Strigolactones enhance competition between shoot branches by dampening auxin transport [J]. *Development*, 2010, 137(17): 2905–2913.
- [76] Bennett T, Sieberer T, Willett B, et al. The *Arabidopsis* MAX pathway controls shoot branching by regulating auxin transport [J]. *Curr Biol*, 2006, 16(6): 553–563.
- [77] Chen C Y, Zou J H, Zhang S Y, et al. Strigolactones are a new defined class of plant hormones which inhibit shoot branching and mediate the interaction of plant-AM fungi and plant-parasitic weeds [J]. *Sci China Ser C: Life Sci*, 2009, 39(6): 525–533.
- 陈彩艳, 邹军煌, 张淑英, 等. 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 [J]. *中国科学 C辑: 生命科学*, 2009, 39(6): 525–533.
- [78] Lange T. Molecular biology of gibberellins synthesis [J]. *Planta*, 1998, 204(4): 409–419.
- [79] Hedden P, Phillips A L. Gibberellin metabolism: New insights revealed by the genes [J]. *Trends Plant Sci*, 2000, 5(12): 523–530.
- [80] Sakamoto T, Kobayashi M, Itoh H, et al. Expression of a gibberellin 2-oxidase gene around the shoot apex is related to phase transition in rice [J]. *Plant Physiol*, 2001, 125(3): 1508–1516.
- [81] Bolduc N, Hake S. The maize transcription factor *KNOTTED1* directly regulates the gibberellin catabolism gene *GA2ox1* [J]. *Plant Cell*, 2009, 21(6): 1647–1658.
- [82] Yamaguchi S. Gibberellin metabolism and its regulation [J]. *Annu Rev Plant Biol*, 2008, 59: 225–251.
- [83] 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.
- [84] O'Neill D P, Ross J J. Auxin regulation of the gibberellin pathway in pea [J]. *Plant Physiol*, 2002, 130(4): 1974–1982.
- [85] Mauriat M, Sandberg L G, Moritz T. Proper gibberellin localization in vascular tissue is required to control auxin-dependent leaf development and bud outgrowth in hybrid aspen [J]. *Plant J*, 2011, 67(5): 805–816.
- [86] Doebley J, Stec A, Hubbard L. The evolution of apical dominance in maize [J]. *Nature*, 1997, 386(6624): 485–488.
- [87] Martin-Trillo M, Cubas P. *TCP* genes: A family snapshot ten years later [J]. *Trends Plant Sci*, 2010, 15(1): 31–39.
- [88] Takada T, Suwa Y, Suzuki M, et al. The *OsTBI* gene negatively regulates lateral branching in rice [J]. *Plant J*, 2003, 33(3): 513–520.
- [89] Aguilar-Martínez J A, Poza-Carrión C, Cubas P. *Arabidopsis BRANCHED1* acts as an integrator of branching signals within axillary buds [J]. *Plant Cell*, 2007, 19(2): 458–472.
- [90] Martin-Trillo M, Gonzalez G E, Serra F, et al. Role of tomato *BRANCHED1-like* genes in the control of shoot branching [J]. *Plant J*, 2011, 67(4): 701–714.
- [91] Braun N, de Saint Germain A, Pillot J P, et al. The pea *TCP* transcription factor *PsBRC1* acts downstream of strigolactones to control shoot branching [J]. *Plant Physiol*, 2012, 158(1): 225–238.
- [92] Clark R M, Wagler T N, Quijada P, et al. A distant upstream enhancer at the maize domestication gene *TBI* has pleiotropic effects on plant and inflorescent architecture [J]. *Nat Genet*, 2006, 38(5): 594–597.
- [93] Studer A, Zhao Q, Ross-Ibarra J, et al. Identification of a functional transposon insertion in the maize domestication gene *TBI* [J]. *Nat Genet*, 2011, 43(11): 1160–1163.
- [94] Lukens L N, Doebley J. Epistatic and environmental interactions for quantitative trait loci involved in maize evolution [J]. *Genet Res*, 1999, 74(3): 291–302.
- [95] Smith H. Physiological and ecological function within the phytochrome family [J]. *Annu Rev Plant Phys*, 1995, 46: 289–315.
- [96] Ballaré C L, Scopel A L, Sánchez R A. Far-red radiation reflected from adjacent leaves: An early signal of competition in plant canopies [J]. *Science*, 1990, 247(4940): 329–332.
- [97] Finlayson S A, Krishnareddy S R, Kebrom T H, et al. Phytochrome regulation of branching in *Arabidopsis* [J]. *Plant Physiol*, 2010, 152(4): 1914–1927.
- [98] Su H W, Abernathy S D, White R H, et al. Photosynthetic photon flux density and phytochrome B interact to regulate branching in *Arabidopsis* [J]. *Plant Cell Environ*, 2011, 34(11): 1986–1998.
- [99] Minakuchi K, Kameoka H, Yasuno N, et al. *FINE CULMI (FC1)* works downstream of strigolactones to inhibit the outgrowth of axillary buds in rice [J]. *Plant Cell Physiol*, 2010, 51(7): 1127–1135.
- [100] Kebrom T H, Brutnell T P, Finlayson S A. Suppression of sorghum axillary bud outgrowth by shade, *phyB* and defoliation signalling pathways [J]. *Plant Cell Environ*, 2010, 33(1): 48–58.
- [101] Xie K B, Wu C Q, Xiong L Z. Genomic organization, differential expression, and interaction of *SQUAMOSA* promoter-binding-like transcription factors and microRNA156 in rice [J]. *Plant Physiol*, 2006, 142(1): 280–293.
- [102] Rhoades M W, Reinhart B J, Lim L P, et al. Prediction of plant microRNA targets [J]. *Cell*, 2002, 110(4): 513–520.
- [103] Chuck G, Cigan A M, Saeteurn K, et al. The heterochronic maize mutant *Corngrass1* results from overexpression of a tandem microRNA [J]. *Nat Genet*, 2007, 39(4): 544–549.
- [104] Chuck G S, Tobias C, Sun L, et al. Overexpression of the maize *Corngrass1* microRNA prevents flowering, improves digestibility, and increases starch content of switchgrass [J]. *Proc Natl Acad Sci U S A*, 2011, 108(42): 17550–17555.
- [105] Schwarz S, Grande A V, Bujdosó N, et al. The microRNA regulated SBP-box genes *SPL9* and *SPL15* control shoot maturation in *Arabidopsis* [J]. *Plant Mol Biol*, 2008, 67(1/2): 183–195.
- [106] Poethig R S. Small RNAs and developmental timing in plants [J]. *Curr Opin Genet Dev*, 2009, 19(4): 374–378.
- [107] Fu C X, Sunkar R, Zhou C E, et al. Overexpression of miRNA156 in switchgrass (*Panicum virgatum* L.) results in various morphological alterations and leads to improved biomass production [J]. *Plant Biotechnol J*, 2012, 10: 443–452.
- [108] Duggan B L, Richards R A, van Herwaarden A F, et al. Agronomic evaluation of a tiller inhibition gene (*tin*) in wheat: I. Effect on yield, yield components, and grain protein [J]. *Aust J Agric Sci*, 2005, 56(2): 169–178.
- [109] Mitchell J H, Chapman S C, Rebetzke G J, et al. Evaluation of a reduced-tillering (*tin*) gene in wheat lines grown across different production environments [J]. *Crop Pasture Sci*, 2012, 63(2): 128–141.