



BRC1/TB1 基因调控植物分枝的研究进展

闵卓¹, 张阳¹, 郭志君¹, 江璐¹, 刘庆¹, 赵益梅¹, 房玉林^{2*}

(1 茅台学院 酿酒工程系, 贵州仁怀 564500; 2 西北农林科技大学 葡萄酒学院, 陕西杨陵 712100)

摘要: 植物分枝是决定其形态建成的重要因素, 是由叶腋内的腋芽发育成枝条的过程, 该过程受光照、营养及内源激素等多种因素的调控。近年来的研究发现, TCP (TEOSINTE BRANCHED1, CYCLOIDEA, PCF) 转录因子家族成员 *BRC1/TB1* 可响应并整合多种信号来调控植物的分枝。该文总结了 *BRC1/TB1* 对光照、营养及不同激素的响应特征, 及其在调控植物分枝过程中发挥的核心作用等研究成果, 并重点对 *BRC1/TB1* 基因上下游调控网络的相关研究进行综述, 且对未来的研究方向进行了展望, 旨在为后续分枝调控方面的研究提供信息, 也为今后创制符合人们期望的优良种质提供参考依据。

关键词: *BRC1/TB1*; 分枝; 调控; 互作; 激素; 营养; 光照

中图分类号: Q789 **文献标志码:** A

Advances on the Function of *BRC1/TB1* in Regulating Shoot Branching in Plants

MIN Zhuo¹, ZHANG Yang¹, GUO Zhijun¹, JIANG Lu¹, LIU Qing¹, ZHAO Yimei¹, FANG Yulin^{2*}

(1 Department of Brewing Engineering, Moutai Institute, Renhuai, Guizhou 564500, China; 2 College of Enology, Northwest A & F University, Yangling, Shaanxi 712100, China)

Abstract: Shoot branching is an important factor in determining plant's morphogenesis, which is a process which axillary buds develop into branches, regulated by various factors such as light, nutrients and hormones. Recent studies have found that TCP (TEOSINTE BRANCHED1, CYCLOIDEA, PCF) transcription factor family member *BRC1/TB1* can respond to and integrate a variety of signals to regulate plant branching. This article summarize the response of *BRC1/TB1* to different environmental factors and its central role in regulating plant branching, with focus on the related research on the regulatory networks of *BRC1/TB1* gene, and the future research directions have been prospected, aiming to guide the research on future regulation.

Key words: *BRC1/TB1*; branching; regulation; crosstalk; hormone; nutrients; light

植物分枝是决定其形态建成的重要因素, 它不仅会影响植物的叶幕分布、花和果实的数量及产量, 而且会影响植物与杂草或昆虫之间的相互竞争。另外, 对于玫瑰、菊花、郁金香等观赏植物来说, 分枝形

式也会影响其美观, 进而影响消费者的喜好度。

植物分枝是指叶腋处的腋生分生组织起始并形成腋芽, 这些腋芽快速生长发育形成侧枝的过程, 该过程是多种环境因素和内源物质相互作用, 并对多

收稿日期: 2020-02-07; 修改稿收到日期: 2020-03-20
基金项目: 国家自然科学基金面上项目(31872049); 贵州省科技支撑项目(黔科合支撑[2020]1Y132); 旱区作物逆境生物学国家重点实验室 2020 年开放课题(CSBAA2020003)
作者简介: 闵卓(1990—), 女, 博士, 讲师, 现主要从事葡萄栽培生理与生态学等研究工作。E-mail: minzhuo2013@gmail.com
* 通信作者: 房玉林, 教授, 博士, 现主要从事葡萄栽培生理与生态学等研究工作。E-mail: fangyulin@nwsuaf.edu.com

个基因进行复杂的时空调控的结果^[1]。环境因素,尤其是光照(包括光照强度、光质和光周期等参数)在其中发挥着重要作用。内源因素,包括糖、营养元素(如氮素)及激素含量对分枝发育也起着关键的调控作用。近年来,研究者们针对植物分枝的生理与分子调控机制进行了大量的探讨,在拟南芥、水稻、番茄、豌豆等多种物种中均发现,上述因素可共同作用于一个基因——*BRC1/TB1*,来调控植物的分枝,因此,*BRC1/TB1*被认为是植物分枝调控过程的关键枢纽^[2]。

1 *BRC1/TB1* 的发现及其对植物分枝的核心调控作用

最初,人们发现玉米的祖先——Teosinte(蜀黍)具有较多的分枝,并且侧枝很长,通过将玉米和蜀黍进行 QTL 定位分析,发现玉米的 *tb1*(*teosinte branched 1*)基因控制着该性状,并且玉米的 *tb1* 突变体表现出类似蜀黍的表型:顶端优势减弱,基部分枝增多,通过进一步的转基因实验证明 *TB1* 基因对侧枝的生长具有抑制作用^[3, 4]。随着研究的不断深入,人们在其他单子叶植物中也鉴定出 *TB1* 的同源基因,如水稻中发现的 *OsTB1/FC1*^[5] 和高粱中发现的 *SbTB1*^[6],它们均可促进芽的休眠,引起分蘖减少。*TB1* 主要在腋芽分生组织中表达。它可响应外界环境信号,对腋芽的生长进行调控,该基因缺失会诱导腋生分生组织的形成,从而导致腋芽增多^[7]。

TB1 是 TCP (Teosinte branched1/cycloidea/proliferating cell factor) 转录因子家族成员。根据序列差异,该家族成员被分为两大亚家族:Class I (PCF 或 TCP-P) 和 Class II (TCP-C),Class II 亚家族又进一步被分为 CYC/*TB1* 和 CIN 两个亚簇,其中 *TB1* 基因属于 CYC/*TB1* 亚簇。随着越来越多的分枝突变体被鉴定出来,在双子叶植物中也发现了较多 *TB1* 的同源基因(表 1),它们均被证明具有抑制植物分枝的功能,并且大多数在腋芽中的表达量明显高于其他组织,通过原位杂交实验发现在分生组织表达量较高。

与野生型植株相比,*BRC1/TB1* 基因功能缺失的植株分枝数增加,它可迅速响应调控芽生长的各种处理^[8]。例如,在豌豆芽中,*PsBRC1* 的转录水平是受芽激活激素——细胞分裂素负调控,而受芽抑制激素——独脚金内酯正调控,当同时施加这两种激素时,*PsBRC1* 转录丰度处于中间水平^[9, 10]。另

外,豌豆和拟南芥 *brc1* 缺失突变体的芽对独脚金内酯完全不敏感^[9],因此有人提出 *BRC1/TB1* 基因的转录水平可作为芽萌发状态的信号指示。*BRC1*、*TB1* 和 *OsTB1* 这些基因在序列和表达方式上的相似性,以及它们在单双子叶植物中功能上的保守性,表明被子植物侧芽发育的调控方式可能是保守的^[8]。

2 影响 *BRC1 /TB1* 基因表达的因素

2.1 光照对 *BRC1 /TB1* 基因表达的影响

光照强度、光质和光周期对 *BRC1/TB1* 基因的表达均有调控作用。光照强度或红光/远红光(R/FR)降低时,植物的分枝均会受到抑制,在该过程中,光照会作为光合作用的驱动因素,也可作为光形态的信号^[11]。光在植物分枝中的信号转导作用最初是被 Kebrom 等提出来的^[6]。2006 年和 2010 年,该研究团队在高粱中发现活性 PHYB 会抑制 *SbTB1* 的表达,导致植物分枝增多,而 R/FR 降低,phyB 活性受抑制,*SbTB1* 基因的表达量增加,芽的萌发受到抑制(图 1)^[6, 12]。在拟南芥中的研究进一步证明:R/FR 降低可通过 PHYB 途径使 *AtBRC1* 表达上调,而 *AtBRC1* 是分枝减少所必须的^[13]。Holalu 和 Finlayson 也发现 R/FR 比例增加,会引起 *AtBRC1* 表达迅速降低^[14]。除了光质,光合叶面积的轻微减少也会诱导 *TB1* 的表达,最终使分蘖减少^[15]。总之,*BRC1* 的表达受光照强度和光质的调控,这两个过程可能涉及不同的调控机制^[12]。

2.2 *BRC1 /TB1* 对营养条件的响应

糖类物质在多个物种腋芽的萌发过程中发挥着关键作用。Mason 等报道,在豌豆摘心后,邻近节位的生长素含量变化之前,豌豆腋芽就已萌发,该快速摘心信号很可能是蔗糖,因为蔗糖在植物体内的移动速度($150 \text{ cm} \cdot \text{h}^{-1}$)远快于生长素的移动速度($1 \text{ cm} \cdot \text{h}^{-1}$)(图 1)^[16],从而表明糖可作为主要的碳源和能源发挥作用,在这个意义上讲,它对于分枝的影响被称为‘营养假说’。芽的生长潜能可用其获得和利用糖的能力来体现。为了维持其生长,芽必须竞争糖分。同时,也有研究表明糖是作为信号分子发挥作用的。在月季独立节位中的研究表明蔗糖和异麦芽酮糖可促进芽的萌发,同时可促进月季液泡转移酶基因 *RhVI1* 的表达^[17]。因此,笔者推测在分枝调控方面,糖信号与激素信号转导相互作用。

除了糖类物质,矿质营养也会影响植物腋芽的生长。缺磷会直接改变小麦的分蘖形式,降低分蘖

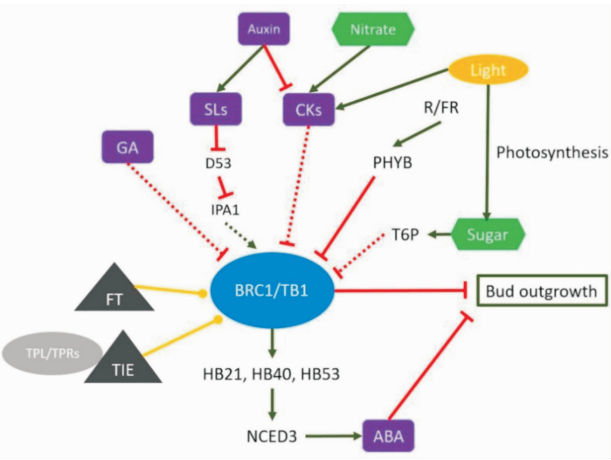
表 1 不同物种中 *BRC1* /*TB1* 的同源基因

Table 1 The homologous genes of *BRC1* /*TB1* in different plant species

物种 Species	基因名称 Gene name	氨基酸数目 Number of amino acids	分子量 Molecular weight/Da	理论等电点 Theoretical pI	空间特异性表达 Spatial-specific expression
棉花 <i>Gossypium raimondii</i>	<i>GrTCP18a</i>	324	37 215.3	8.67	/
	<i>GrTCP18b</i>	360	40 855.5	8.2	/
水稻 <i>Oryza sativa</i>	<i>OsTB1</i>	388	41 503.8	6.88	腋芽 Axillary bud
豌豆 <i>Pisum sativum</i>	<i>PsBRC1</i>	345	47 677.6	8.65	腋芽 Axillary bud
菊花 <i>Dendranthema</i> × <i>grandiflora</i>	<i>DgBRC</i>	280	38 258.9	9.22	主要在包含腋芽的节表达,在茎、叶、主梢低表达,在根中几乎检测不到 Mainly expressed in nodes containing axillary buds, low in stems, leaves, and main shoots, almost undetectable in roots
番茄 <i>Solanum lycopersicum</i>	<i>SlBRC1A</i>	346	39 325.3	8.75	休眠腋芽表达(低于 <i>SlBRC1A</i>),在芽被激活时下调 Expressed in dormant axillary bud (lower than <i>SlBRC1A</i>), down-regulated when buds are activated
	<i>SlBRC1B</i>	363	40 838.3	7.54	休眠腋芽表达,在芽被激活时下调 Expressed in dormant axillary bud, down-regulated when buds are activated
马铃薯 <i>Solanum tuberosum</i>	<i>StBRC1A</i>	336	38 095.3	9.04	/
	<i>StBRC1B</i>	364	40 921.3	8.02	/
葡萄 <i>Vitis vinifera</i>	<i>VvTCP18</i>	366	41 570.7	8.88	/
	<i>VvTCP12</i>	437	48 349.6	9.43	/
大豆 <i>Glycine max</i>	<i>GmTCP18a</i>	396	46 010.9	6	/
	<i>GmTCP18b</i>	380	43 108.1	6.61	/
	<i>GmTCP18c</i>	385	44 174.8	6.29	/
	<i>GmTCP18d</i>	376	42 497.2	6.61	/
玉米 <i>Zea mays</i>	<i>ZmTB1</i>	376	39 856.3	7.99	腋芽 Axillary bud
拟南芥 <i>Arabidopsis thaliana</i>	<i>AtTCP18a</i>	402	46 070.4	6.35	腋芽(高表达) Axillary bud (high expression)
	<i>AtTCP18b</i>	406	46 253.1	9.01	腋芽(高表达)、花、角果 Axillary bud (high expression), flower, silique
杨树 <i>Populus tremula</i>	<i>PtTCP12</i>	356	41 365.5	8.14	腋芽 Axillary bud
	<i>PtTCP18</i>	433	49 675.5	7.4	腋芽 Axillary bud
烟草 <i>Nicotiana tabacum</i>	<i>NtTCP12a</i>	238	27 250.7	6.06	腋芽、茎尖 Axillary bud, shoot tip
	<i>NtTCP12b</i>	353	40 576.3	8.97	腋芽、茎尖 Axillary bud, shoot tip
	<i>NtTCP12c</i>	387	43 965	7.3	腋芽、茎尖 Axillary bud, shoot tip
	<i>NtTCP12d</i>	377	43 326.1	8.75	腋芽、茎尖 Axillary bud, shoot tip
	<i>NtTCP18a</i>	379	42 979	8.02	腋芽、茎尖 Axillary bud, shoot tip
	<i>NtTCP18b</i>	353	39 546.1	8.57	腋芽、茎尖 Axillary bud, shoot tip
	<i>NtTCP18c</i>	328	36 978.5	8.95	腋芽、茎尖 Axillary bud, shoot tip
	<i>NtTCP18d</i>	346	39 173.6	8.65	腋芽、茎尖 Axillary bud, shoot tip

率^[18]。虽有研究者发现磷与分枝相关激素(生长素、独脚金内酯和细胞分裂素)之间的关系,但目前尚无直接证据证明磷元素含量对 *BRC1*/*TB1* 基因表达的影响。对大多数植物来说,低磷条件会增加其体内独脚金内酯的产生,导致分枝受到抑制^[19-21]。氮元素增加会导致分枝增多。水稻中的研究发现施氮肥量和 *BRC1* 基因表达量之间具有一定关

系,水稻根系吸收的硝酸铵含量高会引起顶端优势减弱,在该过程中 *miRNA393* 表达显著增加,抑制生长素合成和信号转导基因如 *OsTIR1*、*OsAFB2*、*OsIAA6* 及 *OsTB1* 的表达^[22]。在拟南芥中,*brc1-2/brc2-1* 双突变体比野生型分枝增多,但低氮处理会减弱该效应^[23]。因为根系中的氮素会诱导细胞分裂素(CK)合成和信号转导过程^[24-25],而 CK 会抑



红线表示抑制；绿箭头表示促进；黄线表示蛋白互作；紫色表示植物激素；绿色元素表示植物营养；黄色和绿色元素是外界影响因素；灰色三角表示 BRC1/TB1 的互作蛋白。Auxin. 生长素；GA. 赤霉素；SLs. 独脚金内酯；CKs. 细胞分裂素；ABA. 脱落酸；Nitrate. 氮素；Sugar. 糖；Light. 光照；R/FR. 红光/远红光；Photosynthesis. 光合作用；Bud outgrowth. 芽的萌发；D53. 多藁矮秆 53；HB21. 同源盒蛋白 21；HB40. 同源盒蛋白 40；HB53. 同源盒蛋白 53；IPA1. 理想植物结构 1；NCED3. 9-顺式环氧类胡萝卜素双加氧酶 3；PHYB. 光敏色素 B；T6P. 海藻糖-6-磷酸

图 1 影响 *BRC1/TB1* 表达的不同因素^[2]

Red lines indicate inhibition effect; Green arrows indicate stimulation effect; Yellow lines indicate protein interaction; Violet element represent plant hormones; Green element represent plant nutrition; Green and yellow elements represent exogenous factors; Gray triangle represent the proteins that interact with *BRC1/TB1*. GA. Gibberellin; SLs. Strigolactones; CKs. Cytokinin; ABA. Absciseic acid; R/FR. Red/Far red; D53. Dwarf 53; HB21. Homeobox protein 21; HB40. Homeobox protein 40; HB53. Homeobox protein 53; IPA1. Ideal plant architecture1; NCED3. Nine-*cis*-epoxycarotenoid dioxygenase 3; PHYB. Phytochrome B; T6P. Trehalose-6 phosphate

Fig. 1 Various factors influencing the expression of *BRC1/TB1*^[2]

制 *BRC1* 的表达,因此,不排除氮素可能通过对 CK 的调控来影响 *BRC1* 的表达。给水稻供给 CK 类似物 BAP 或硝酸铵 3 h 后,茎和芽中独脚金内酯(Strigolactones, SL)的含量均会发生变化,但目前还没有研究证明其与 *BRC1* 表达的相关性^[26]。

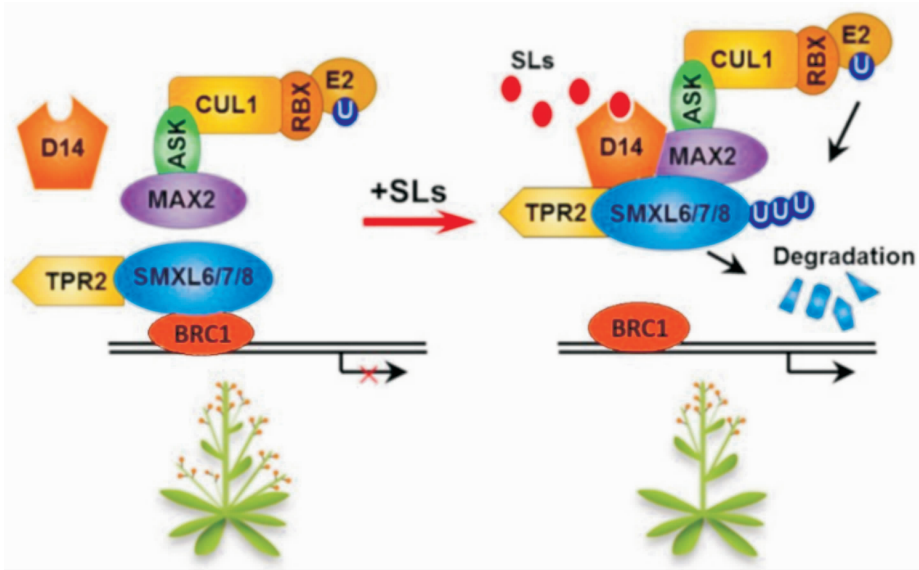
2.3 *BRC1/TB1* 对激素的响应

迄今为止,人们发现生长素(IAA)、细胞分裂素(CK)、独脚金内酯(SL)及赤霉素(GA)4 种激素均对 *BRC1* 的表达有调控作用。其中,生长素和独脚金内酯对其表达起正调控作用,而细胞分裂素和赤霉素起负调控作用,并且它们之间存在复杂的相互作用关系。

长期以来,关于植物腋芽萌发,人们关注的焦点是生长素引起的顶端优势,主茎顶端产生大量的生长素向下运输,抑制腋芽的萌发,但生长素不能直接促进芽中 *BRC1* 的表达,因为它不能从茎中被直接运输到芽中。有研究表明生长素通过两种相互拮抗的激素——CK 和 SL 来调控芽中 *BRC1* 的表达^[1]。CK 对于芽萌发的调控作用在几十年前已被证明,当 CK 被施加到休眠芽上时,可促进休眠芽的萌发^[27]。生长素可通过减少 CK 的含量来间接地抑制芽的萌发^[28-30]。Waldie 和 Leyser^[31] 的研究表明 CK 对于腋芽萌发的调控机制之一是对 *BRC1* 表达的下调。在水稻和菊花中,均发现 *OsTB1/FC1* 的转录水平随着 CK 含量的降低而降低^[32]。虽然目前已确定 CK 是 *BRC1/TB1/FC1* 表达的强抑制因子,但其作用机制仍不清楚(图 1)。

独脚金内酯是类胡萝卜素的内酯衍生物,Ume-har 等^[20] 和 Gomez-Roldan 等^[33] 均指出独脚金内酯可抑制植物的分枝。直接将独脚金内酯的人工合成类似物 GR24 施加到完整的或去顶后的植物芽上,可以抑制它们的生长^[34],而将生长素直接施加到芽上会促进 SL 合成基因的表达^[35-36]。这些研究证明生长素通过促进芽内和茎内独脚金内酯含量的提高来抑制芽的生长。关于 *BRC1* 在独脚金内酯下游发挥作用,最初是在拟南芥和豌豆中发现的,SL 可促进 *BRC1* 基因的表达,并且 *brc1* 缺失突变体的分枝表型不受 SL 的影响^[8]。然而,在水稻中,*OsTB1/FC1* 的表达不受 SL 的影响^[37]。最近的研究表明 *DWARF 53(D53)/SUPPRESSOR OF MAX2 1-LIKE(SMXL6、7、8)* 基因可在 SL 下游作为 *BRC1* 的抑制因子发挥促进分枝的作用^[38-39]; *D53-LIKE* 基因缺失突变体中 *BRC1* 表达上调^[22]。另外, *D14* (α/β 水解酶)可感知 SL 的信号,募集 SCF 复合物,引起 D53 蛋白的泛素化降解^[40]。D53 蛋白与 IPA1 (Ideal Plant Architecture1 分枝抑制因子)相互作用,抑制 *TB1* 基因的上调表达^[41]。IPA1,也被称为 *OsSPL14*,是 SPL 转录因子家族成员^[42],可直接结合在 *TB1* 启动子上,激活 *TB1* 的转录活性^[43-44] (图 2)。Liu 等在小麦中的研究也表明 TaD53 会与 Ta-SPL13 相互作用,抑制 TaSPL13 对 *TaTB1* 基因表达上调作用^[45]。虽然在拟南芥中目前鉴定出了 IPA1 的同源基因 *SPL9/15*,但它们是否参与 SL 对 *AtBRC1* 的调控仍需进一步的研究。

除了上述 3 种激素,赤霉素也会调控 *BRC1* 基因的表达(图 1)^[46]。在蔷薇芽萌发过程中,GA 的合



SLs. 独脚金内酯;D14. 矮杆 14;MAX2. 多腋芽生长 2;SMAXL6/7/8. 类 MAX2 蛋白的抑制蛋白;TPR2. Topless 相关蛋白 2;U. 泛素;
ASK、CUL1、RBX 和 E2 为泛素复合酶的组成成分

图 2 拟南芥 SL 信号转导过程中 D14-SL-D53/SMAXL6/7/8 调控模型示意图^[43-44]

SLs. Strigolactones; D14. Dwarf 14; MAX2. More axillary growth2; SMAXL6/7/8. Suppressor of more axillary growth2-like;
TPR2. Topless-related protein2; U. Ubiquitin; ASK, CUL1, RBX and E2 are components of ubiquitin complex enzymes

Fig. 2 The regulatory model of D14-SL-D53/SMAXL6/7/8 in *Arabidopsis* SL signal transduction^[43-44]

成量增加^[47]。Ni 等在麻风树中发现 GA 和 CK 相互协同来促进侧芽的萌发,并且这两种激素对 *BRC1* 和 *BRC2* 的表达均有负调控作用^[48]。改变 GA 和 SL 含量会促进 GA 代谢关键酶 *GA2OXIDASE2* 基因的表达,同时促进 *BRC1* 的表达^[46]。另外,在拟南芥中,GA 对于 CK 介导的芽的萌发作用是必须的^[49]。

3 *BRC1*/*TB1* 相关的调控网络

在拟南芥中,*BRC1* 可介导远红外光或顶端优势引起的芽休眠的调控^[8]。在拟南芥的 *brc1* 突变体中,大多数芽对 R/FR 的变化或摘心信号的响应变弱,此外在白光和远红光处理数小时后,*BRC1* 的表达量增加,而在摘心后表达量迅速降低^[7]; *BRC1* 对生长和发育的抑制作用仅限于在腋芽内,并且该抑制作用可被合适的信号关闭。然而,当 *BRC1* 在幼苗中异位表达时,也能引起茎和根顶端分生组织及叶原基生长的迅速停止^[13]。同样,马铃薯中同源基因 *St-BRC1a* 的过表达,也能引起叶片变小及节间变短^[50]。

将经过白光+远红外光(W+FR)处理的野生型和 *brc1* 突变体植株进行转录组测序,发现了两个依赖于 *BRC1* 的基因调控网络:一个是 DNA 合成、细胞周期和细胞分裂相关的基因网络,另一个是蛋白合成相关的基因网络,参与这两个调控网络的基因启动子区均含有 TCP 转录因子结合位点^[13]。该

研究也发现 ABA 信号的标志基因可响应 *BRC1*,表明 *BRC1* 可增强或维持芽中 ABA 的信号转导^[13]。实际上,ABA 的积累对于野生型植株中芽生长的抑制是必须的,因为 ABA 合成基因 *NCED3* 缺失突变体中芽的生长增强^[51]。另外,有研究者针对活性芽和休眠芽的转录组数据做了 meta(荟萃)分析,发现无论是否有外界刺激,休眠芽中 ABA 相关的基因调控网络均被诱导表达(图 1)^[52]。因为 *BRC1* 可促进芽中 ABA 标志基因的表达,有研究者探讨了 *BRC1* 与 ABA 信号转导的关系,发现了 3 个 *BRC1* 的靶基因 *HOMEODOMAIN PROTEIN 21* (*HB21*)、*HB40* 和 *HB53* 属于 HD-ZIP 家族成员。另外,这 4 个基因均可与 ABA 合成关键基因 *NCED*(nine-*cis*-epoxycarotenoid dioxygenase)的启动子区结合,调控其表达,进而调控 ABA 的积累(图 2)。在玉米中 *HB21*、*HB40* 和 *HB53* 的同源基因 *GT1* 也可在 *TEOSINTE BRANCHED1* (*TB1*)下游发挥用来调控植物分枝^[53]。而芽中 ABA 含量与其生长潜力呈负相关,因此该 TCP/HD-ZIP 作用模式在双子叶植物和单子叶植物中抑制分枝是保守的^[54]。

关于其上游调控网络也有一些报道。Song 等^[55]在水稻中发现了一个转录因子 *Ideal Plant Architecture 1* (*IPA1*),可作为 D53 的下游调控元件,调控分蘖数和 SL 诱导的基因表达。D53 可与 *IPA1* 相互作

用,抑制 IPA1 的转录激活活性,D53 也可结合在 IPA1 的启动子上,在 SL 诱导的 D53 表达的反馈调节中发挥重要作用。另外,IPA1 可直接结合 *TB1* (*OsTB1*)的启动子来抑制水稻分枝^[56]。最近在拟南芥中发现了一个 *BRC1* 的转录抑制因子 TIE1(TCP interactor containing EAR motif protein,包含 EAR 模体的 TCP 互作蛋白),其过表达后芽的活性提高,分枝增多,它可与 *BRC1* 蛋白互作,抑制 *BRC1* 的活性,同时也可抑制 *BRC1* 的下游靶基因^[57]。

然而也有研究表明芽生长的抑制与 *BRC1* 的转录水平不一定存在相关性,即 *BRC1* 可能不是一个简单的分枝调控中心。有研究者认为 *BRC1* 对于芽生长的抑制既不是必须的也不是充分的,在 SL 介导的芽的调控中,SL 减弱了芽被激活的可能性,同时减少了 *BRC1* 的转录和茎中生长素的运输^[23]。

参考文献:

[1] RAMEAU C, BERTHELOOT J, LEDUC N, *et al.* Multiple pathways regulate shoot branching [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2015, **5**: 741.

[2] WANG M, LE MOIGNE M A, BERTHELOOT J, *et al.* *BRANCHED1*: a key hub of shoot branching [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2019, **10**: 76.

[3] HUBBARD L, MCSTEEN P, DOEBLEY J, *et al.* Expression patterns and mutant phenotype of *teosinte branched1* correlate with growth suppression in maize and teosinte [J]. *Genetics*, 2002, **162**(4): 1 927-1 935.

[4] WANG R L, STEC A, HEY J, *et al.* The limits of selection during maize domestication [J]. *Nature*, 1999, **398**(6 724): 236-239.

[5] TAKEDA T, SUWA Y, SUZUKI M, *et al.* The *OsTB1* gene negatively regulates lateral branching in rice [J]. *The Plant Journal*, 2003, **33**(3): 513-520.

[6] 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 Physiology*, 2006, **140**(3): 1 109-1 117.

[7] FINLAYSON S A. *Arabidopsis Teosinte Branched1-like 1* regulates axillary bud outgrowth and is homologous to monocot *Teosinte Branched1* [J]. *Plant & Cell Physiology*, 2007, **48**(5): 667-677.

[8] AGUILAR-MARTÍNEZ J A, POZA-CARRIÓN C, CUBAS P. *Arabidopsis BRANCHED1* Acts as an integrator of branching signals within axillary buds [J]. *The Plant Cell*, 2007, **19**

4 总结和展望

总的来说,在前些年的多数研究中,人们认为 *BRC1* 基因在调控分枝方面具有非常关键的作用,其表达受不同的内源和外源信号的调控。然而,这些外界信号对 *BRC1/TB1* 的调控机制仍不明晰,包括两种分枝相关激素 CK 和 SL 如何相互拮抗来调控 *BRC1/TB1* 的表达,以及在该过程中哪些调控因子发挥作用。糖信号介导的 *BRC1/TB1* 的下调也存在类似的问题。另外,基因表达调控包括很多方面,例如表观遗传调控、转录调控、转录后调控、翻译调控及翻译后调控。因此后期关于 *BRC1/TB1* 对植物分枝的调控作用需从不同层面去进行研究,进一步挖掘与 *BRC1/TB1* 互作的蛋白,以及其在分枝过程中调控的下游靶基因。

(2): 458-472.

[9] 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 Physiology*, 2012, **158**(1): 225-238.

[10] DUN E A, DE SAINT GERMAIN A, RAMEAU C, *et al.* Antagonistic action of strigolactone and cytokinin in bud outgrowth control [J]. *Plant Physiology*, 2012, **158** (1): 487-498.

[11] 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 & Environment*, 2011, **34**(11): 1 986-1 998.

[12] 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 & Environment*, 2010, **33**(1): 48-58.

[13] GONZÁLEZ-GRANDÍO E, POZA-CARRIÓN C, SORZANO C O S, *et al.* *BRANCHED1* promotes axillary bud dormancy in response to shade in *Arabidopsis* [J]. *The Plant Cell*, 2013, **25**(3): 834-850.

[14] HOLALU S V, FINLAYSON S A. The ratio of red light to far red light alters *Arabidopsis* axillary bud growth and abscisic acid signalling before stem auxin changes [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2017, **68**(5): 943-952.

[15] KEBROM T H, MULLET J E. Photosynthetic leaf area modulates tiller bud outgrowth in sorghum [J]. *Plant, Cell & Environment*, 2015, **38**(8): 1 471-1 478.

- [16] MASON M G, ROSS J J, BABST B A, *et al.* Sugar demand, not auxin, is the initial regulator of apical dominance [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2014, **111**(16): 6 092-6 097.
- [17] RABOT A, HENRY C, BEN B K, *et al.* Insight into the role of sugars in bud burst under light in the rose [J]. *Plant & Cell Physiology*, 2012, **53**(6): 1 068-1 082.
- [18] RODR GUEZ D, ANDRADE F H, GOUDRIAAN J. Effects of phosphorus nutrition on tiller emergence in wheat [J]. *Plant & Soil*, 1999, **209**(2): 283-295.
- [19] LÓPEZ-RÁEZ J A, CHARNIKHOVA T, GÓMEZ-ROLDÁN V, *et al.* Tomato strigolactones are derived from carotenoids and their biosynthesis is promoted by phosphate starvation [J]. *New Phytologist*, 2008, **178**(4): 863-874.
- [20] UMEHARA M, HANADA A, YOSHIDA S, *et al.* Inhibition of shoot branching by new terpenoid plant hormones [J]. *Nature*, 2008, **455**(7 210): 195-200.
- [21] YAMADA Y, FURUSAWA S, NAGASAKA S, *et al.* Strigolactone signaling regulates rice leaf senescence in response to a phosphate deficiency [J]. *Planta*, 2014, **240**(2): 399-408.
- [22] LI X, XIA K F, LIANG Z, *et al.* MicroRNA393 is involved in nitrogen-promoted rice tillering through regulation of auxin signal transduction in axillary buds [J]. *Scientific Reports*, 2016, **6**: 32 158.
- [23] SEALE M, BENNETT T, LEYSER O. BRC1 expression regulates bud activation potential but is not necessary or sufficient for bud growth inhibition in *Arabidopsis* [J]. *Development*, 2017, **144**(9): 1 661-1 673.
- [24] 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 Physiology*, 2001, **42**(1): 85-93.
- [25] FORDE B G. Local and long-range signaling pathways regulating plant responses to nitrate [J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2002, **53**(1): 203-224.
- [26] XU J X, ZHA M R, 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 Reports*, 2015, **34**(9): 1 647-1 662.
- [27] TANAKA M, TAKEI K, KOJIMA M, *et al.* Auxin controls local cytokinin biosynthesis in the nodal stem in apical dominance [J]. *The Plant Journal*, 2006, **45**(6): 1 028-1 036.
- [28] MIYAWAKI K, MATSUMOTO-KITANO M, KAKIMOTO T. Expression of cytokinin biosynthetic isopentenyltransferase genes in *Arabidopsis*: tissue specificity and regulation by auxin, cytokinin, and nitrate [J]. *The Plant Journal*, 2004, **37**(1): 128-138.
- [29] NORDSTROM A, TARKOWSKI P, TARKOWSKA D, *et al.* Auxin regulation of cytokinin biosynthesis in *Arabidopsis thaliana*: a factor of potential importance for auxin-cytokinin-regulated development [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2004, **101**(21): 8 039-8 044.
- [30] MÜLLER D, LEYSER O. Auxin, cytokinin and the control of shoot branching [J]. *Annals of Botany*, 2011, **107**(7): 1 203-1 212.
- [31] WALDIE T, LEYSER O. Cytokinin targets auxin transport to promote shoot branching [J]. *Plant Physiology*, 2018, **177**(2): 803-818.
- [32] DIERCK R, DE KEYSER E, DE RIEK J, *et al.* Change in auxin and cytokinin levels coincides with altered expression of branching genes during axillary bud outgrowth in *Chrysanthemum* [J]. *PLoS One*, 2016, **11**(8): e0161732.
- [33] GOMEZ-ROLDAN V, FERMA S, BREWER P B, *et al.* Strigolactone inhibition of shoot branching [J]. *Nature*, 2008, **455**(7 210): 189-194.
- [34] 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 Physiology*, 2009, **150**(1): 482-493.
- [35] JOHNSON X, BRICICH 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 Physiology*, 2006, **142**(3): 1 014-1 026.
- [36] HAYWARD A, STIRNBERG P, BEVERIDGE C, *et al.* Interactions between auxin and strigolactone in shoot branching control [J]. *Plant Physiology*, 2009, **151**(1): 400-412.
- [37] MINAKUCHI K, KAMEOKA H, YASUNO N, *et al.* FINECULM1 (FC1) works downstream of strigolactones to inhibit the outgrowth of axillary buds in rice [J]. *Plant & Cell Physiology*, 2010, **51**(7): 1 127-1 135.
- [38] JIANG L, LIU X, XIONG G S, *et al.* DWARF 53 acts as a repressor of strigolactone signalling in rice [J]. *Nature*, 2013, **504**(7 480): 401-405.
- [39] ZHOU F, LIN Q B, ZHU L H, *et al.* D14 - SCFD3-dependent degradation of D53 regulates strigolactone signaling [J]. *Nature*, 2013, **504**(7 480): 406-410.
- [40] KERR S C, BEVERIDGE C A. IPA1: a direct target of SL signaling [J]. *Cell Research*, 2017, **27**(10): 1 191-1 192.
- [41] SONG X G, LU Z F, YU H, *et al.* IPA1 functions as a downstream transcription factor repressed by D53 in strigolactone signaling in rice [J]. *Cell Research*, 2017, **27**(9): 1 128-1 141.
- [42] MIURA K, IKEDA M, MATSUBARA A, *et al.* OsSPL14

promotes panicle branching and higher grain productivity in rice [J]. *Nature Genetics*, 2010, **42**(6): 545-549.

[43] JIAO Y Q, WANG Y H, XUE D W, *et al.* Regulation of *OsSPL14* by *OsmiR156* defines ideal plant architecture in rice [J]. *Nature Genetics*, 2010, **42**(6): 541-544.

[44] LU Z F, YU H, XIONG G S, *et al.* Genome-wide binding analysis of the transcription activator IDEAL PLANT ARCHITECTURE1 reveals a complex network regulating rice plant architecture [J]. *The Plant Cell*, 2013, **25**(10): 3 743-3 759.

[45] LIU J, CHENG X L, LIU P, *et al.* MiR156-targeted SBP-box transcription factors interact with DWARF53 to regulate *TEOSINTE BRANCHED1* and *BARREN STALK1* expression in bread wheat [J]. *Plant Physiology*, 2017, **174**(3): 1 931-1 948.

[46] LANTZOUNI O, KLERMUND C, SCHWECHHEIMER C. Largely additive effects of gibberellin and strigolactone on gene expression in *Arabidopsis thaliana* seedlings [J]. *The Plant Journal*, 2017, **92**(5): 924-938.

[47] CHOUBANE D, RABOT A, MORTREAU E, *et al.* Photo-control of bud burst involves gibberellin biosynthesis in *Rosa* sp [J]. *Journal of Plant Physiology*, 2012, **169**(13): 1 271-1 280.

[48] NI J, GAO C C, CHEN M S, *et al.* Gibberellin promotes shoot branching in the perennial woody plant *Jatropha curcas* [J]. *Plant & Cell Physiology*, 2015, **56**(8): 1 655-1 666.

[49] 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]. *The Plant Cell*, 2008, **20**(10): 2 603-2 618.

[50] NICOLAS M, RODRÍGUEZ-BUEY M L, FRANCO-ZORRILLA J M, *et al.* A recently evolved alternative splice site in the *BRANCHED1a* gene controls potato plant architecture [J]. *Current Biology*, 2015, **25**(14): 1 799-1 809.

[51] REDDY S K, HOLALU S V, CASAL J J, *et al.* Absciscic acid regulates axillary bud outgrowth responses to the ratio of red to far-red light [J]. *Plant Physiology*, 2013, **163**(2): 1 047-1 058.

[52] GONZÁLEZ-GRANDÍO E, CUBAS P. Identification of gene functions associated to active and dormant buds in *Arabidopsis* [J]. *Plant Signaling & Behavior*, 2014, **9**(2): e27994.

[53] WHIPPLE C J, KEBROM T H, WEBER A L, *et al.* Grassy tillers1 promotes apical dominance in maize and responds to shade signals in the grasses [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2011, **108**(33): 13 375-13 376.

[54] GONZÁLEZ-GRANDÍO E, PAJORO A, FRANCO-ZORRILLA J M, *et al.* Absciscic acid signaling is controlled by a *BRANCHED1*/*HD-ZIP I* cascade in *Arabidopsis* axillary buds [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2017, **114**(2): E245-E254.

[55] SONG X G, LU Z F, YU H, *et al.* IPA1 functions as a downstream transcription factor repressed by D53 in strigolactone signaling in rice [J]. *Cell Research*, 2017, **27**(9): 1 128-1 141.

[56] LU Z F, YU H, XIONG G S, *et al.* Genome-wide binding analysis of the transcription activator IDEAL PLANT ARCHITECTURE1 reveals a complex network regulating rice plant architecture [J]. *The Plant Cell*, 2013, **25**(10): 3 743-3 759.

[57] YANG Y, NICOLAS M, ZHANG J Z, *et al.* The TIE1 transcriptional repressor controls shoot branching by directly repressing *BRANCHED1* in *Arabidopsis* [J]. *PLoS Genetics*, 2018, **14**(8): e1007296.

(编辑:裴阿卫)