激素和环境因子调控分枝发育的研究进展

汤书晴[1,2,3] 陈益存[1,2] 吴立文[1,2] 施翔[1] 王志平[4] 陈涛梅[4] 熊仕发[1*] 汪阳东[1,2*]

（1. 中国林业科学研究院亚热带林业研究所，杭州 311400；2. 中国林业科学研究院林木遗传育种国家重点实验室，北京 100091；3. 南京林业大学林草学院、水土保持学院，南京 210037；4. 淳安县新安江生态开发集团有限公司，杭州 311700）

Research Progress in the Regulation of Branching Development by Hormones and Environmental Factors

TANG Shu-qing[1,2,3] CHEN Yi-cun[1,2] WU Li-wen[1,2] SHI Xiang[1] WANG Zhi-ping[4] CHEN Tao-mei[4] XIONG Shi-fa[1*] WANG Yang-dong[1,2*]

(1. *Research Institute of Subtropical Forestry*, *Chinese Academy of Forestry*, *Hangzhou* 311400; 2. *State Key Laboratory of Tree Genetics and Breeding*, *Chinese Academy of Forestry*, *Beijing* 100091; 3. *College of Forestry and Grassland*, *College of Soil and Water Conservation*, *Nanjing Forestry University*, *Nanjing* 210037; 4. *Chunan County Xinanjiang Ecological Development Group Co*., *Ltd*., *Hangzhou* 311700)

DOI：10.13560/j.cnki.biotech.bull.1985.2026-0418

附表 S1 植物分枝发育过程中的调控因素及分子机制

Supplementary Table S1 Regulatory Factors and Molecular Mechanisms During the Process of Plant Branch Development

调控类别 Regulation category	核心基因/模块 Core gene/module	物种 Species	蛋白属性 Protein category	调控机制 Core mechanism	文献 Reference
激素整合枢纽 Hormone integration hub	*BRC1* (*FC1*/*TB1*)	拟南芥 *Arabidopsis thaliana*、水稻 *Oryza sativa* 等	TCP 家族转录因子	决定腋芽命运的核心枢纽，整合多重激素信号（IAA/SL 上调，CK 抑制），调节腋芽休眠与伸长。	[6,8-10,43,53]
生长素 Auxin	*TAR-YUC*	模式植物通用	氨基转移酶/黄素单加氧酶	介导 IAA 局部从头合成，是维持顶端优势的核心通路。	[14,27]
	OsSPL14	水稻	SBP-box 转录因子	直接结合外排载体 *OsPIN1b* 与 *PILS6b* 启动子，调节 IAA 极性运输效率以抑制分蘖芽伸长。	[19]
	TIR1/*AFB*	模式植物通用	F-box 受体/腺苷酸环化酶	感知 IAA 并产生 cAMP，参与 IAA 依赖的转录响应。	[21]

细胞分裂素 Cytokinin	*RLB*	水稻	KNOX 家族转录因子	招募 PRC2 并抑制 *OsCKX4* 表达，促进 CK 积累和促进分蘖。	[27]
	RRA3	水稻	核氧还蛋白	与 CK 受体 OHK4 互作，通过还原二硫键抑制受体二聚化，从而削弱 CK 信号并降低腋芽的再生长能力。	[31]
	FveMYB117a	林地草莓 *Fragaria vesca*	MYB 家族转录因子	结合并调控 *FveIPT2* 与 *FveCKX1* 表达，抑制腋芽 CK 积累；受 B 型 ARR 直接负反馈抑制。	[26]
独脚金内酯 Strigolactone	D14–D3/MAX2–D53/SMXLs	拟南芥、水稻	α/β 水解酶受体/F-box 蛋白/转录抑制子	SL 被 D14 感知后，促进 D3/MAX2 介导 D53 或 SMXL6/7/8 泛素化降解，从而解除转录抑制并限制分枝。	[42-44]
	AEL1-4	拟南芥	特异性酪蛋白激酶	磷酸化修饰 *SMXL6/7/8*，阻遏其与 MAX2 互作及泛素化降解，抑制 SL 信号传导并促进分枝。	[50]
	D53-WRKY53	水稻	抑制阻遏蛋白/WRKY 转录因子	OsWRKY53 激活分枝抑制基因 *OsTB1*，SL 核心抑制子 D53 稳定 OsWRKY53，形成负反馈回路维持分蘖稳态。	[51]
	SL-SMXL-SPL 模块	苹果 *Malus domestica*	抑制阻遏蛋白/SBP 转录因子	SL-SMXL-SPL 通路通过上调下游 *HB53* 和 *TCP18*，促进侧芽内 ABA 合成与积累，抑制腋芽伸长。	[63]
	BRC1-HD-ZIP-NCED3 模块	拟南芥、甘蓝型油菜 *Brassica napus*	TCP/HD-ZIP 转录因子；ABA 合成酶	BRC1 正向调控 *HB21*/*40*/*53* 转录，进而上调及下游 *NCED3* 表达，促进腋芽内 ABA 积累并维持休眠；该模块在油菜中具有保守性。	[59-60, 64]
脱落酸 Abscisic acid	SnRK2s-APC/CTE-MOC1 模块	水稻	激酶/泛素连接酶复合体	活化的 SnRK2s 抑制 APC/C^{TE} 活性，减弱 MOC1 泛素化降解，以此拮抗 GA 信号、维持腋芽分生组织正常发育。	[65]
	TaNHLP1-TaRACK1A/TN1-TaPYL	小麦 *Triticum aestivum*	NHL 重复蛋白/支架蛋白；锚蛋白/ABA 受体	TaNHLP1 与 TaRACK1A 调节 ABA 的合成与积累；TN1 与 TaPYL 互作并抑制 ABA 信号，二者分别参与小麦分蘖调控。	[68]
油菜素内酯 Brassinosteroid	BES1-SMXLs	拟南芥	转录因子	去磷酸化的 BES1 与 SMXLs 在核内富集形成抑制复合体，直接结合并抑制 *BRC1* 转录；BR 仅改变其磷酸化状态。	[49,70]
	OsBZR1-RLA1-DLT-D53 复合体	水稻	转录因子复合体	OsBZR1 结合 *FC1* 启动子招募 *D53* 下调其表达；水稻中 BR 与 SL 均通过调控该复合体蛋白稳定性拮抗调控分蘖。	[69]
	OsPUB77–OsBZR3	水稻	U-box 泛素连接酶	响应低磷胁迫而富集，通过泛素化降解 OsBZR3 抑制 BR 通路活性，进而减少水稻分蘖。	[72]

	OsSHI1	水稻	转录调控枢纽	同时激活生长素合成基因与 BR 合成基因 *D11* 表达，并通过上调 *OsNAC2* 抑制 ABA 通路，整合多激素信号协调株型。	[73]
	phyB	拟南芥、 黄瓜 *Cucumis sativus*	光敏色素受体	遮荫下 phyB 失活，解除其对 *PIFs* 的抑制；黄瓜中，phyB 失活促使 *CsPIF4* 直接激活 *CsBRC1* 并上调 *CsNCED3*，促进 ABA 积累，从而抑制侧芽生长。	[76,82-83]
	phyA	拟南芥、 大豆 *Glycine max*	光敏色素受体	远红光受体，结合并稳定 AUX/IAA 蛋白削弱 IAA 信号；下游靶点 FHY3/FAR1 诱导 *SMXLs* 表达并拮抗避荫反应。	[78,80]
光照 Light	*PIF4* / *PIF5*	拟南芥、黄瓜	bHLH 转录因子	遮荫下积累加速 DELLA 降解，上调 IAA、GA 等响应；依赖 ABA 合成酶 NCED3 促进侧芽 ABA 积累，协同诱导休眠。	[81-82]
	HY5	番茄	bZIP 转录因子	系统性移动信号，直接抑制 *BRC1* 表达并激活 BR 生物合成，解除 BRC1 对 LOG4 的转录抑制，并下调 CK 和 GA 降解相关基因。	[70]
	SlHDA4 / *SlTCP15*	番茄	组蛋白去乙酰化酶/TCP 转录因子	高温下被激活形成复合体，去乙酰化下调 *SlPHYB1* 与 *SlIAA12* 表达，增强 IAA 合成与信号转导，抑制侧芽伸长。	[95]
温度 Temperature	PIF4–YUC8	拟南芥、番茄等	bHLH 转录因子/生长素合成酶	高温激活 PIF4 并诱导 YUC8 表达，将温度信号转化为 IAA 信号，参与分枝发育调控。	[93-94]
	OsGATA8–OsTCP19	水稻	GATA/TCP 转录因子	子 *OsTCP19* 通过抑制 *DLT* 促进低氮下分蘖；*OsGATA8-H* 协调 *OsAMT3.2* 与 *OsTCP19*，兼顾氮吸收和有效分蘖。	[99,100]
	OsNPF5.16/*OsNPF3*.1	水稻	硝酸盐及激素转运蛋白	*OsNPF5.16* 通过提高局部 CK 促进分蘖；*OsNPF3.1* 通过促进 ABA 和 GA 积累限制氮充裕条件下的分蘖。	[66,103]
氮元素 Nitrogen	*OsNGR5*	水稻	AP2 结构域转录因子	调控 H3K27me3 甲基化和抑制 SL 受体 *D14* 和 *OsSPL14* 等表达；与 DELLA 互作抑制 GA 介导的蛋白降解。	[104]
	OsSTP28/*OSH15*	水稻	葡萄糖转运蛋白/KNOX 转录因子	抑制 *OsSTP28* 表达，提高分蘖芽质外体葡萄糖水平，通过 H3K27 甲基化抑制 *OSH15*，激活 *GA2oxs* 介导的 GA 分解代谢促进分蘖。	[105]
磷元素 Phosphorus	*OsPHR2*	水稻	MYB-C 转录因子	磷饥饿响应核心因子，诱导 NSP1/NSP2 复合体表达，直接结合并提高 SL 合成基因转录。	[110]

SPL14/17 (依赖 D53)	水稻	SBP-box 转录因子	低磷促使 SL 抑制因子 D53 降解，释放 SPL 蛋白抑制极性外排载体 *OsPIN2* 转录，阻断 IAA 运输以抑制分蘖。	[111]
TaWRKY74s	小麦 *Triticum aestivum*	WRKY 转录因子	低磷胁迫下特异性响应，通过影响 ABA 和 IAA 信号转导途径调节小麦分蘖数。	[112]