

调控水稻分蘖角的分子机制研究进展

蔡跃^{1,2}, 肖宁¹, 陈梓春¹, 吴云雨¹, 余玲¹, 刘建菊¹, 时薇¹, 潘存红¹, 李育红¹, 周长海¹,
季红娟¹, 黄年生¹, 张小祥¹, 李爱宏^{1,2,3}

¹江苏里下河地区农业科学研究所/国家水稻产业技术体系扬州试验综合站, 扬州 225007;

²扬州大学农学院/植物功能基因组学教育部重点实验室/江苏省作物基因组学和分子育种重点实验室, 扬州 225009;

³江苏省现代作物生产协同创新中心, 南京 210095)

摘要: 水稻是我国第一大粮食作物, 在农业生产上具有重要的战略地位。随着人口快速增长、城市化进程加快, 有限的产量提升使得水稻生产正面临着严峻挑战。培育产量显著提高的水稻品种对于保障粮食安全和实现农业可持续发展具有重要意义。理想株型是品种改良的重要方向, 直接影响着水稻产量。分蘖角作为构建水稻理想株型最重要的核心要素之一, 它通过调节水稻群体光能利用效率进而影响单位面积产量。生产实践表明, 具有合适分蘖角的水稻品种往往表现出更好的抗倒性和稳产潜力。近年来, 随着功能基因组学的快速发展, 研究学者在水稻分蘖角调控基因的挖掘及其分子机制解析方面取得了诸多重要进展。本研究系统总结了调控水稻分蘖角的功能基因及其遗传代谢网络, 重点阐述了水稻分蘖角的驯化过程、重力反应介导的分子遗传途径以及植物激素和环境因素的调控机制, 并展望了现有理论框架下未来的潜在研究方向, 以期高产、理想株型新品种的遗传改良和分子设计育种提供重要理论支撑。

关键词: 水稻; 株型; 分蘖角; 分子机制

Research Progress on Molecular Mechanisms Regulating Rice Tiller Angle

CAI Yue^{1,2}, XIAO Ning¹, CHEN Zi-chun¹, WU Yun-yu¹, YU Ling¹, LIU Jian-ju¹, SHI Wei¹, PAN Cun-hong¹,
LI Yu-hong¹, ZHOU Chang-hai¹, JI Hong-juan¹, HUANG Nian-sheng¹, ZHANG Xiao-xiang¹, LI Ai-hong^{1,2,3}

¹Lixiahe Agricultural Research Institute of Jiangsu Province/National Rice Industry Technology System of Yangzhou Comprehensive Experimental Station, Yangzhou 225007; ²College of Agriculture, Yangzhou University/Key Laboratory of Plant Functional Genomics of the Ministry Education/Jiangsu Key Laboratory of Crop Genomics and Molecular Breeding, Yangzhou 225009; ³Jiangsu Co-Innovation Center for Modern Production Technology of Grain Crops, Nanjing 210095)

Abstract: Rice is the largest crop food in China, possessing a principal strategic position in agricultural production. With the rapid growth of population and the acceleration of urbanization process, the limited yield increase makes rice production is facing severe challenges. Breeding high-yield rice varieties is of great significance to ensure food security and realize sustainable agricultural development. The ideal plant architecture is a considerable strategy of variety improvement and directly affects rice yield. The tiller angle, which affects rice yield by regulating the light energy utilization efficiency of the population, is a core element of plant architecture characteristics. The production practice shows that the varieties with reasonable tiller angle show better lodging resistance and stable yield potential. With the rapid development of functional genomics, researchers have made many important progresses in mining of the rice tiller angle regulatory genes and the molecular mechanism analysis in recent years.

收稿日期: 2022-08-25 修回日期: 2022-08-25 网络出版日期: 2022-10-28

URL: <https://doi.org/10.13430/j.cnki.jpgr.20220825003>

第一作者研究方向为水稻分子遗传育种, E-mail: cy890116@yeah.net

通信作者: 李爱宏, 研究方向为水稻分子遗传育种, E-mail: yzlah@126.com

基金项目: 江苏省农业科技自主创新资金(CX(21)3106); 国家现代农业产业技术体系建设专项(CARS-01-65)

Foundation projects: Jiangsu Agricultural Science and Technology Innovation Fund (CX(21)3106); The Earmarked Fund for China Agriculture Research System (CARS-01-65)

In this review, we systematically summarized the functional genes and genetic metabolic networks regulating rice tiller angle. And then, the domestication process and the genetic mechanism of gravitropism in regulating rice tiller angle were mainly elucidated, as well as the regulation mechanism of plant hormones and environmental factors. Even further, we prospected the potential further research directions under the existing theoretical framework. The purpose of this paper is to provide a theoretical reference for the genetic improvement and molecular design breeding of high-yield and ideal plant architecture varieties.

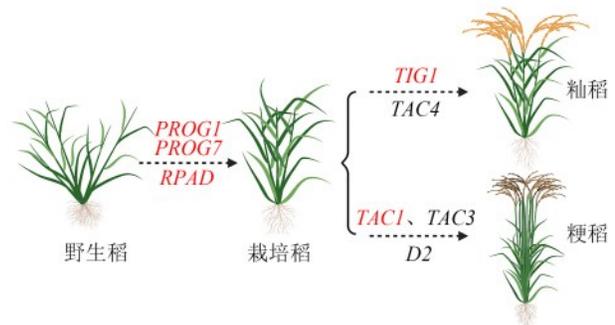
Key words: rice; plant architecture; tiller angle; molecular mechanism

水稻是我国最主要的粮食作物。株型作为决定水稻产量的核心因素之一,主要取决于株高、分蘖数、分蘖角以及穗型等农艺性状。其中,分蘖角是侧生分蘖与主茎之间的夹角,是影响株型的核心要素,具有理想分蘖角的水稻品种表现为光能利用率高、耐肥抗倒,以及更高的产量和收获指数;同时,合理的高密度种植有利于提高单位面积的群体产量^[1]。水稻分蘖角是一个由主效基因和微效基因共同调控的复杂农艺性状,受到遗传和多种环境因素的协同影响。因此,解析水稻分蘖角的分子调控机制将为水稻株型的遗传改良提供理论指导和基因资源,对增强水稻品种抗倒伏能力和提高产量具有理论意义和应用价值^[2]。近年来,随着分子生物学的深入发展,对分蘖角相关调控基因以及分子机理展开了诸多研究^[3-8]。本研究立足于当前水稻分蘖角的研究进展,力图总结控制该性状的相关基因及其分子调控机制,为以后对水稻分蘖角代谢网络的研究提供参考,也为培育理想株型高产新品种提供理论基础。

1 直立株型的人工驯化选择

植物驯化是将野生物种改造为适应人类需求的新形态的过程,由匍匐生长、低产的野生稻向直立、高产的栽培稻的转变是水稻驯化过程中一个重要事件。水稻的株型驯化经历了匍匐性消除和分蘖角优化两个重要阶段(图 1)。对匍匐特性相关基因 *PROSTRAITE GROWTH 1* (*PROG1*) 和 *RICE PLANT ARCHITECTURE DOMESTICATION* (*RPAD*) 的人工选择驱动了亚洲野生稻向亚洲栽培稻的过渡,而 *PROG7* 和 *RPAD* 则是促使非洲野生稻驯化为非洲栽培稻的关键基因。野生稻匍匐生长基因 *PROG1* 是水稻驯化过程中被强烈选择并影响分蘖角的关键基因,该基因位于水稻第 7 号染色体,主要在腋芽分生组织表达,通过调节细胞分裂影响分蘖角^[9-10]。亚洲野生稻 *PROG1* 基因向栽培稻 *prog1* 等位基因的进化,使得亚洲栽培稻表现为株型直立、

每穗粒数和产量大幅度提升。*PROG7* 同样位于水稻第 7 号染色体,该基因启动子区的变异降低了 *PROG7* 在分蘖基部的表达水平,导致非洲栽培稻直立生长^[11]。此外,与 *PROG1* 紧密连锁的 *RPAD* 位点同时参与了亚洲野生稻和非洲野生稻的株型驯化,在亚洲栽培稻和非洲栽培稻中分别缺失了 110 bp 和 113 kb。该位点包含 7 个串联重复的锌指基因,其中 *ZnF5*、*ZnF7* 和 *ZnF8* 参与调节野生稻的匍匐生长特性^[6]。综上所述,*PROG1*、*PROG7*、*ZnF5*、*ZnF7* 和 *ZnF8* 作为驯化过程中的人工选择目标,它们都编码了 Cys2-His2 型锌指转录因子^[8-11],但是它们调节分蘖角的分子机制及其相互关系仍然未知。



红色标注代表该基因正向调节分蘖角大小;
黑色标注代表该基因负向调节分蘖角大小;下同
Red annotation represents the genes positively regulated tiller angle;
Black annotation represents the genes are negative regulators of tiller angle; The same as below

图 1 水稻分蘖角的驯化调控机制

Fig.1 The domestication regulation mechanism of rice tiller angle

分蘖角优化是继野生稻匍匐性驯化后塑造理想株型的重要改良方向。*TILLER INCLINED GROWTH 1* (*TIG1*) 编码 1 个 TCP (Teosinte branched, cycloidea, proliferating cell factor) 转录激活因子,在分蘖基部的近轴侧特异高表达,正向调节细胞伸长和分蘖角大小。籼稻中 *tig1* 等位基因受到人工选择,其启动子区发生自然变异导致表达水平显著降低,植株由倾斜生长转变为直立生长^[2]。此外, *Tiller Angle*

Controlling 4 (TAC4) 编码1个植物特异且高度保守的核蛋白,其功能的丧失导致分蘖角显著增加,序列分析表明 *TAC4* 在驯化和改良过程中固定在籼稻品种中^[12]。在粳稻中,*TAC1* 是一个人工选择的靶基因,其编码1个禾本科植物的特有蛋白^[13]。株型紧凑的粳稻品种都携带 *tac1* 类型,籼稻品种和野生稻材料则携带了 *TAC1* 类型。值得注意的是,大多数携带 *tac1* 的粳稻并没有表现出非常紧凑的株型,表明仍存在其他基因参与分蘖角的调控^[2, 14]。Dong 等^[14] 通过 GWAS (Genome wide association studies) 发现, *TAC1*、*TAC3* 和 *D2* 是控制栽培稻分蘖角的主效基因。核酸多态性分析表明这3个基因在粳稻的驯化过程中均受到了选择,在籼、粳亚种间存在明显的特异性分布。

2 重力反应(Gravitropism)调控水稻分蘖角的分子机制

植物重力反应是植物在发育过程中感知重力刺激并改变生长方向的动态过程。水稻中调控重力反应和分蘖角相关基因的发现,证实了水稻分蘖角的形成与重力反应密切相关^[3, 15-22]。植物重力反应的过程大致分为重力信号感受、信号转导、生长素(IAA)不对称分布的形成和重力反应器官的弯曲生长4个阶段,其中关于重力信号感受和生长素不对称分布调控分蘖角方面的研究取得极大进展。

2.1 重力信号感受调控途径

植物感受重力是通过特定的组织和细胞来完成的,目前普遍认可的是淀粉平衡石假说:植物受到重力刺激后,重力感应细胞(称为平衡细胞)中造粉体沿着重力方向发生沉降,造成重力反应器官的不对称生长^[23],淀粉代谢或造粉体沉降异常会引起向重力性降低,分蘖角增大。例如,*OsAGPL1* 编码腺苷二磷酸葡萄糖焦磷酸化酶的大亚基,该基因突变会抑制茎中淀粉的生物合成,导致重力反应降低、分蘖角增加。*OsAGPL1* 和 *OsAGPL3* 双突变体由于茎组织中的淀粉含量进一步降低,造成重力响应更不敏感和分蘖角更大^[16-17]。*CRCT* (*CO₂-Responsive CONSTANS, CONSTANS-Like, and Time of Chlorophyll a/b Binding Protein Expression 1 Protein*) 是营养组织中淀粉积累的正调节因子,过表达 *CRCT* 能够显著增加叶鞘中的淀粉含量和分蘖角^[24]。最近,研究人员鉴定到1个编码叶绿体蛋白的分蘖角新基因 *LAZY2*,通过与质体磷酸葡萄糖变位酶(*OspPGM*)的相互作用特异性的调控地上部重力感应细胞中

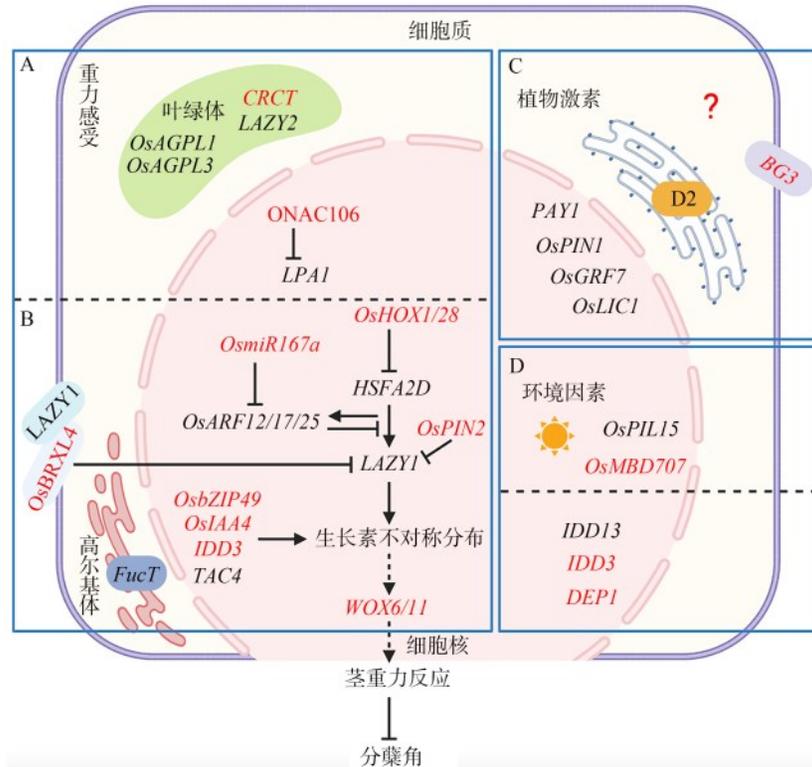
淀粉的生物合成。*lazy2* 突变体叶鞘基细胞造粉体中的淀粉颗粒完全丢失,导致向重力性减弱、分蘖角增大^[25]。*LPA1* (*Loose Plant Architecture 1*) 编码1个植物特异的 INDETERMINATE (IDD) 锌指转录因子,该基因的突变导致造粉体的沉降速度减慢、重力感应受阻、分蘖角增大^[15]。水稻转录因子 *ONAC106* 能够直接结合到 *LPA1* 的启动子区并抑制其表达,*ONAC106* 功能获得性突变体 *onac106-ID* 整个发育阶段都呈现分蘖角变大的表型^[19]。以上研究结果建立了依赖淀粉平衡石假说的水稻分蘖角调控途径(图2A)。

2.2 LAZY1介导的生长素不对称分布调控途径

植物感受重力刺激后,重力反应部位生长素发生不对称分布,造成重力反应器官弯曲生长。通过大规模的转录组分析,研究人员建立了一条以 *LAZY1* 为核心,由热应激转录因子 *HSEF2D* (*Heat Stress Transcription Factor 2D*) 和 *LAZY1* 通过生长素介导 *WUSCHEL RELATED HOMEODOMAIN 6 (WOX6)* 和 *WOX11* 不对称表达的水稻分蘖角调控分子路径^[21]。*LAZY1* 编码1个草本植物特有的、在对重力敏感的茎部组织中特异表达的新蛋白,通过影响生长素的极性运输(PAT, polar auxin transport)和信号因子的表达来调控水稻分蘖角和向地性。*LAZY1* 的功能丧失突变体中生长素的极性运输增强,内源生长素在茎的分布发生改变,导致植株地上部重力反应减弱、分蘖角变大^[3, 26]。*HSEF2D* 位于 *LAZY1* 的上游正调控其表达从而导致生长素的不平衡分布;*WOX6* 和 *WOX11* 是两个功能冗余的转录因子,它们作用于生长素重力应答的下游,生长素通过诱导 *WOX6* 和 *WOX11* 的不对称性表达调节分蘖角的变化。通过筛选 *lazy1* 突变体的抑制子,发现独脚金内酯生物合成或信号转导途径中的基因突变能够恢复 *lazy1* 匍匐生长的表型^[18]。*DWARF3 (D3)* 编码1个富含亮氨酸重复序列的 F-box 蛋白,对独脚金内酯(SL, strigolactone)信号转导是必需的,其功能丧失增强了对重力刺激的反应和分蘖芽的活性。近期研究显示,两个 II 类同源异型域-亮氨酸拉链蛋白 *OsHOX1* 和 *OsHOX28* 能够结合到 *HSEF2D* 的启动子区并抑制其表达,通过影响地上部向重力性以减弱生长素的横向转运,从而抑制茎基部 *WOX6* 和 *WOX11* 的表达,正向调控分蘖角大小^[27]。*LAZY1* 的互作蛋白 *Brevis Radix Like 4 (OsBRXL4)* 是植物特有的 BRX 家族成员,通过影响 *LAZY1* 的核定位调控地上部向重力性和分蘖角。过表达 *OsBRXL4* 可以减

少 *LAZY1* 在细胞核中的定位, 导致水稻分蘖角加大, 而 *OsBRXL4-RNAi* 植株则具有紧凑的表型^[28]。PIN-FORMED (PIN) 家族蛋白是一类重要的生长素输出载体, 过表达 *OsPIN2* 会抑制 *LAZY1* 的表达使得分蘖角增大^[29]。 *OsmiR167a* 及其靶基因 *OsARF12*、*OsARF17* 和 *OsARF25* 可能也参与了依赖 *HSA2D-LAZY1* 的不对称生长素分布途径^[30]。 *OsmiR167a* 通过抑制 *OsARF12*、*OsARF17* 和 *OsARF25* 的表达影响

生长素在地上部的不对称分布, 从而控制水稻分蘖角。此外, *LAZY2* 同时作用于 *LAZY1* 上游参与调控生长素的不对称分布, 建立早期重力感应和后期生长素不对称分布之间的桥梁^[25]。在水稻响应重力反应过程中, 以上基因的挖掘建立了依赖 *LAZY1* 的生长素不对称分布调控分蘖角的核心通路(图 2B)。



A: 重力感受; B: 生长素不对称分布; C: 植物激素对分蘖角的调控; D: 环境对分蘖角的调控

A: gravity sensation; B: asymmetric distribution of auxin; C: regulation of tillering angle by plant hormones; D: environmental regulation of tillering angle

图 2 水稻分蘖角的分子调控模型

Fig. 2 Molecular regulation model of tiller angle in rice

2.3 其他基因参与的重力反应调控途径

为进一步剖析重力反应在调控水稻分蘖角中的作用, 与茎向重力性相关的功能基因也被大量克隆, 其中水稻 α -1, 3-岩藻糖基转移酶 (*FucT*) 的突变会引起茎基部生长素极性运输和积累的减少, 导致向地性反应减弱和分蘖角增加^[20]。 *TAC4* 通过增加 IAA 含量和影响 IAA 分布来调节水稻地上部向地性^[12]。 Aux/IAA 蛋白是介导生长素响应的重要蛋白家族, 过表达 *OsIAA4* 表现出植株矮化、分蘖角增加、重力响应降低等表型^[31]。研究人员将水稻中另一个 IDD 家族蛋白 *IDD3* 过表达后, 其植株分蘖角增大、向重力性发生改变^[1]。最近的研究显示, 转录因子 *OsZIP49* 通过减弱水稻茎的向重力性来调控

分蘖角, 过表达 *OsZIP49* 的转基因植株表现出分蘖角增大, 而 *OsZIP49* 敲除株系株型更加紧凑^[32]。进一步研究发现 *OsZIP49* 调控的茎向重力性并不依赖于生长素极性运输, 而是依赖于生长素的局部积累。

虽然以上基因都参与调控重力反应并影响生长素极性运输和分布, 但其分子调控网络仍不清晰。因此, 通过遗传学和分子生物学等手段对其功能进行深入研究, 对阐明重力反应调控植物株型的分子机理具有重要意义, 也将是今后关注的热点。

3 植物激素对水稻分蘖角的遗传调控

水稻分蘖角是植株体内多种激素之间相互

协调而引发的生理效应,生长素、赤霉素(GA, gibberellin)、细胞分裂素(CK, cytokinin)、油菜素内酯(BR, brassinosteroid)和独脚金内酯等植物激素均参与水稻分蘖角的遗传调控(图2C)。*PLANT ARCHITECTURE AND YIELD 1(PAY1)*编码1个核定位蛋白,通过影响生长素极性运输和内源分布来改善水稻株型和产量。*PAY1*的过表达植株株高增高、分蘖角减小、每穗粒数以及单株产量增加;而*PAY1-RNAi*植株分蘖角变大,每穗粒数以及产量均下降^[33]。生长素输出载体*OsPIN1*也是重要的分蘖角调控因子,其过表达植株分蘖角变小,而*OsPIN1-RNAi*植株的分蘖角则明显增大^[34]。生长调节因子GROWTH REGULATING FACTOR7(*OsGRF7*)能够与细胞色素P450基因(*OsCYP714B1*)和生长素响应因子12(*OsARF12*)启动子中的ACRGDA基序结合,通过调控IAA和GA代谢来调节水稻株型,过表达该基因会产生半矮化和紧凑株型^[35]。最近,研究人员分离出1个显性突变体*bg3-D*,其籽粒大小和分蘖角较野生型中花11均明显增大^[36]。*BG3*编码一种参与细胞分裂素转运的嘌呤通透酶*OsPUP4*,通过调节细胞分裂素的分布来调节植株形态。*OsLIC1(Oraya sativa leaf and tiller angle increased controller)*编码1个CCCH型锌指蛋白,是油菜素内酯响应途径中的负向调节子。抑制水稻内源*OsLIC1*基因的表达导致水稻的叶夹角和分蘖角明显增大、株高变矮、产量降低^[37]。*D2*编码1个细胞色素P450蛋白,催化BR的生物合成,该基因的功能缺失造成株高变矮、叶片直立、分蘖角显著减小^[14]。

4 环境条件对水稻分蘖角的遗传调控

4.1 光照条件

光照强度是影响植物生长发育的重要环境

因素,水稻分蘖角会根据光照强度进行调整以优化不同生长阶段对光能的捕获^[38]。*OsPIL15(Rice phytochrome-interacting factor-like protein)*编码1个光敏色素互作因子,通过整合光和向地性负向调节水稻分蘖角^[39]。水稻体内*OsPIL15*的蛋白水平部分取决于光敏色素B(*phyB*, phytochrome b),*phyB*的突变会降低*OsPIL15*的蛋白积累。与野生型相比,*phyB*突变体和*OsPIL15*过表达植株均显示出分蘖角减小和向重力性增强。在拟南芥中,*TAC1*同源基因*AtTAC1*受光信号通路诱导表达,光合抑制剂处理可改变*AtTAC1*表达和分支角度,揭示*AtTAC1*通过光信号通路参与分支角度的调控作用^[40]。水稻中*TAC1*是否也通过光依赖的方式调节水稻分蘖角仍然未知。此外,水稻分蘖角的变化也受光周期的调控。*OsMBD707*编码1个MBD(methyl-CpG-binding domain)家族蛋白,定位于细胞核中。*OsMBD707*在水稻体内呈组成型表达,其过表达植株在短日照条件下表现为分蘖角增大、光周期敏感性降低和延迟开花,而长日照下表现为早花^[41]。

4.2 种植密度

一些基因在调控分蘖角、增加种植密度的同时,还可以提高水稻的抗病性。转录因子*LPA1/OsIDD14*可通过激活生长素极性运输蛋白*PIN-FORMED 1a(PIN1a)*的表达提高水稻种植密度和对纹枯病的抗性^[42]。与*LPA1*类似,*IDD13*能直接结合到*PIN1a*启动子上激活其表达;而*IDD3*则是一个转录抑制子,对*PIN1a*的表达起负调节作用。*IDD3*、*IDD13*和*LPA1*可能形成一个转录因子复合体,通过调节*PIN1a*表达调控水稻对纹枯病的抗性^[43]。*IDD3*过表达植株在增大分蘖角的同时也增加了水稻纹枯病的感病性^[1]。此外,异三聚体G蛋白γ亚基DEP1通过抑制LPA1结合*PIN1a*启动子的活性,调控水稻分蘖角和纹枯病抗性^[44](表1)。

表1 已克隆的水稻分蘖角相关基因

Table 1 The cloned rice tiller angle related genes

基因名称 Name	基因号 Gene ID	亚细胞定位 Localization	基因功能 Function	调控路径 Pathway	调控形式 Regulation form	参考文献 Reference
<i>PROG1</i>	<i>Os07g0153600</i>	细胞核	锌指转录因子	驯化	正	[9-10]
<i>PROG7</i>	<i>OglabAA_FGT23542</i>	细胞核	锌指转录因子	驯化	正	[11]
<i>RPAD</i>	<i>ZnF5, ZnF7, ZnF8</i>	细胞核	锌指转录因子	驯化	正	[6]
<i>TIG1</i>	<i>Os08g0432300</i>	细胞核	TCP转录激活因子	驯化	正	[2]
<i>TAC4</i>	<i>Os02g0450000</i>	细胞核	植物特有的保守蛋白	驯化,重力反应	负	[12]
<i>TAC1</i>	<i>Os09g0529300</i>	—	禾本科植物特有的蛋白	驯化	正	[13]
<i>TAC3</i>	<i>Os10g0462800</i>	—	假定蛋白	驯化	负	[14]
<i>D2</i>	<i>Os01g0197100</i>	内质网	细胞色素P450蛋白	驯化,BR	负	[14]

表 1 (续)

基因名称 Name	基因号 Gene ID	亚细胞定位 Localization	基因功能 Function	调控路径 Pathway	调控形式 Regulation form	参考文献 Reference
<i>OsAGPL1</i>	<i>Os03g0735000</i>	质体	ADP 葡萄糖焦磷酸化酶	重力反应	负	[16]
<i>OsAGPL3</i>	<i>Os05g0580000</i>	质体	ADP 葡萄糖焦磷酸化酶	重力反应	负	[16]
<i>CRCT</i>	<i>Os05g0595300</i>	细胞核	CCT 结构域蛋白	重力反应	正	[24]
<i>LAZY2</i>	<i>Os02g0180200</i>	质体	叶绿体蛋白	重力反应	负	[25]
<i>LPA1</i>	<i>Os03g0237250</i>	细胞核	IDD 蛋白	重力反应	负	[15]
<i>ONAC106</i>	<i>Os08g0433500</i>	细胞核	NAC 转录因子	重力反应	负	[19]
<i>LAZY1</i>	<i>Os11g0490600</i>	细胞核、质膜	草本植物特有的新蛋白	重力反应	负	[3, 26]
<i>HSA2D</i>	<i>Os03g0161900</i>	细胞核	热激转录因子	重力反应	负	[21]
<i>OsBRXL4</i>	<i>Os08g0462700</i>	质膜	BREVIS RADIX 同源基因	重力反应	正	[28]
<i>WOX6</i>	<i>Os03g0325600</i>	细胞核	WUSCHEL 相关同源盒基因	重力反应	正	[21]
<i>WOX11</i>	<i>Os07g0684900</i>	细胞核	WUSCHEL 相关同源盒基因	重力反应	正	[21]
<i>OsPIN2</i>	<i>Os06g0660200</i>	细胞膜	生长素输出载体	重力反应	正	[29]
<i>OsmiR167a</i>	<i>MI0000676</i>	细胞核	MicroRNA	重力反应	正	[30]
<i>ARF12</i>	<i>Os04g0671900</i>	细胞核	生长素应答因子	重力反应	负	[30]
<i>ARF25</i>	<i>Os12g0613700</i>	细胞核	生长素应答因子	重力反应	负	[30]
<i>ARF17</i>	<i>Os06g0677800</i>	细胞核	生长素应答因子	重力反应	负	[30]
<i>OsHOX1</i>	<i>Os10g0561800</i>	细胞核	HD-ZIP II 转录因子	重力反应	正	[27]
<i>OsHOX28</i>	<i>Os06g0140400</i>	细胞核	HD-ZIP II 转录因子	重力反应	正	[27]
<i>FucT</i>	<i>Os08g0472600</i>	高尔基体	α -1,3-岩藻糖基转移酶	重力反应, IAA	负	[20]
<i>OsLAA4</i>	<i>Os01g0178500</i>	细胞核	Aux/IAA 基因	重力反应, IAA	正	[31]
<i>IDD3</i>	<i>Os09g0555700</i>	细胞核	IDD 蛋白	重力反应, IAA	正	[1]
<i>OsZIP49</i>	<i>Os06g0614100</i>	细胞核	bZIP 转录因子	重力反应	正	[32]
<i>DWARF3</i>	<i>Os06g0154200</i>	细胞核	F-box LRR 蛋白	重力反应, SL	正	[18]
<i>OsPIL15</i>	<i>Os01g0286100</i>	细胞核	光敏色素互作因子	重力反应, 光	负	[39]
<i>PAY1</i>	<i>Os08g0407200</i>	细胞核	多肽酶 S64 结构域蛋白	生长素	负	[33]
<i>OsPIN1</i>	<i>Os02g0743400</i>	细胞膜	生长素输出载体	生长素	负	[34]
<i>OsGRF7</i>	<i>Os12g0484900</i>	细胞核	生长调节因子	生长素, GA	负	[35]
<i>BG3</i>	<i>Os01g0680200</i>	质膜	嘌呤通透酶	CK	正	[36]
<i>OsLIC1</i>	<i>Os06g0704300</i>	细胞核、细胞质	CCCH 型锌指蛋白	BR	负	[37]
<i>OsMBD707</i>	<i>Os12g0620400</i>	细胞核	甲基化结合蛋白	光周期	正	[41]
<i>IDD13</i>	<i>Os09g0449400</i>	细胞核	IDD 蛋白	—	负	[43]
<i>DEP1</i>	<i>Os09g0441900</i>	细胞核、细胞膜	异三聚体 G 蛋白 γ 亚基	—	正	[44]

—: 未知

—: unknown

5 展望

合适的分蘖角对改善株型和提升产量起着关键作用,近年来在阐明水稻分蘖角遗传信号通路方面取得了很大进展,但仍有一些问题尚未解决:(1)分蘖角作为实现水稻高产、理想株型改良的重要性状,籼、粳背景中具有重要育种价值的分蘖角基因以及基因组合尚未明确;(2)围绕 *LAZY1* 为核心的调控机制研究相对清楚,但是理想株型与产量之间如何协同作用的分子机制仍有待进一步研究;(3)由于复杂多变的生长环境,解析分蘖角对环境的影响

仍然具有挑战性。随着基因组学的发展,挖掘理想株型与产量协作的新因子,分离介导环境和发育信号转导的节点基因,将对构建高产、理想株型的分子设计育种提供重要理论基础和技术支撑。

参考文献

- [1] Wang S T, Guo X F, Yao T S, Xuan Y H. Indeterminate domain 3 negatively regulates plant erectness and the resistance of rice to sheath blight by controlling *PIN-FORMED* gene expressions. *Plant Signaling & Behavior*, 2020, 15 (11) : 1809847
- [2] Zhang W F, Tan L B, Sun H Y, Zhao X H, Liu F X, Cai H

- W, Fu Y C, Sun X Y, Gu P, Zhu Z F, Sun C Q. Natural variations at *TIG1* encoding a TCP transcription factor contribute to plant architecture domestication in rice. *Molecular Plant*, 2019, 12: 1075-1089
- [3] Li P J, Wang Y H, Qian Q, Fu Z M, Wang M, Zeng D L, Li B H, Wang X J, Li J Y. *LAZY1* controls rice shoot gravitropism through regulating polar auxin transport. *Cell Research*, 2007, 17: 402-410
- [4] Chen P, Jiang L, Yu C Y, Zhang W W, Wang J K, Wan J M. The identification and mapping of a tiller angle QTL on rice chromosome 9. *Crop Science*, 2008, 48: 1799-1806
- [5] Liang Y, Wang Y H. The genes controlling rice architecture and its application in breeding. *Chinese Bulletin of Life Sciences*, 2016, 28: 1156-1167
- [6] Wu Y Z, Zhao S S, Li X R, Zhang B S, Jiang L Y, Tang Y Y, Zhao J, Ma X, Cai H W, Sun C Q, Tan L B. Deletions linked to *PROG1* gene participate in plant architecture domestication in Asian and African rice. *Nature Communications*, 2018, 9: 4157
- [7] He Y, Li L Y, Jiang D G. Understanding the regulatory mechanisms of rice tiller angle, then and now. *Plant Molecular Biology Reporter*, 2021, 39: 640-647
- [8] Gao H B, Wang W G, Wang Y H, Liang Y. Molecular mechanisms underlying plant architecture and its environmental plasticity in rice. *Molecular Breeding*, 2019, 39: 167
- [9] Jin J, Huang W, Gao J P, Yang J, Shi M, Zhu M Z, Luo D, Lin H X. Genetic control of rice plant architecture under domestication. *Nature Genetics*, 2008, 40(11): 1365-1369
- [10] Tan L B, Li X R, Liu F X, Sun X Y, Li C G, Zhu Z F, Fu Y C, Cai H W, Wang X K, Xie D X, Sun C Q. Control of a key transition from prostrate to erect growth in rice domestication. *Nature Genetics*, 2008, 40(11): 1360-1364
- [11] Hu M, Lv S W, Wu W G, Fu Y C, Liu F X, Wang B B, Li W G, Gu P, Cai H W, Sun C Q, Zhu Z F. The domestication of plant architecture in African rice. *Plant Journal*, 2018, 94(4): 661-669
- [12] Li H, Sun H Y, Jiang J H, Sun X Y, Tan L B, Sun C Q. *TAC4* controls tiller angle by regulating the endogenous auxin content and distribution in rice. *Plant Biotechnology Journal*, 2021, 19(1): 64-73
- [13] Yu B S, Lin Z W, Li H X, Li T J, Li J Y, Wang Y H, Zhang X, Zhu Z F, Zhi W X, Wang X K, Xie D X, Sun C Q. *TAC1*, a major quantitative trait locus controlling tiller angle in rice. *Plant Journal*, 2007, 52(5): 891-898
- [14] Dong H J, Zhao H, Xie W B, Han Z M, Li G W, Yao W, Bai X F, Hu Y, Guo Z L, Lu K, Yang L, Xing Y Z. A novel tiller angle gene, *TAC3*, together with *TAC1* and *D2* largely determine the natural variation of tiller angle in rice cultivars. *PLoS Genetics*, 2016, 12(11): 1006412
- [15] Wu X R, Tang D, Li M, Wang K J, Cheng Z K. Loose Plant Architecture1, an INDETERMINATE DOMAIN protein involved in shoot gravitropism, regulates plant architecture in rice. *Plant Physiology*, 2013, 161: 317-329
- [16] Okamura M, Hirose T, Hashida Y, Yamagishi T, Ohsugi R, Aoki N. Starch reduction in rice stems due to a lack of *OsAGPL1* or *OsAPL3* decreases grain yield under low irradiance during ripening and modifies plant architecture. *Functional Plant Biology*, 2014, 40(11): 1137-1146
- [17] Okamura M, Hirose T, Hashida Y, Ohsugi R, Aoki N. Suppression of starch synthesis in rice stems splay tiller angle due to gravitropic insensitivity but does not affect yield. *Functional Plant Biology*, 2014, 42: 31-41
- [18] Sang D J, Chen D Q, Liu G F, Liang Y, Huang L Z, Meng X B, Chu J F, Sun X H, Don G J, Yuan Y D, Qian Q, Li J Y, Wang Y H. Strigolactones regulate rice tiller angle by attenuating shoot gravitropism through inhibiting auxin biosynthesis. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2014, 111: 11199-11204
- [19] Sakuraba Y, Piao W L, Lim J H, Han S H, Kim Y S, An G, Paek N C. Rice ONAC106 inhibits leaf senescence and increases salt tolerance and tiller angle. *Plant & Cell Physiology*, 2015, 56(12): 2325-2339
- [20] Harmoko R, Yoo J Y, Ko K S, Ramasamy N K, Hwang B Y, Lee E J, Kim H S, Lee K J, Oh D B, Kim D Y, Lee S, Li Y, Lee S Y, Lee K O. N-glycan containing a core $\alpha 1$, 3-fucose residue is required for basipetal auxin transport and gravitropic response in rice (*Oryza sativa*). *New Phytologist*, 2016, 212: 108-122
- [21] Zhang N, Yu H, Yu H, Cai Y Y, Huang L Z, Xu C, Xiong G S, Meng X B, Wang J Y, Chen H F, Liu G F, Jing Y H, Yuan Y D, Liang Y, Li S J, Smith S M, Li J Y, Wang Y H. A core regulatory pathway controlling rice tiller angle mediated by the *LAZY1*-dependent asymmetric distribution of auxin. *Plant Cell*, 2018, 30: 1461-1475
- [22] Vandenbrink J P, Kissa J Z. Plant responses to gravity. *Seminars in Cell & Developmental Biology*, 2019, 92: 122-125
- [23] Wang B, Smith S M, Li J Y. Genetic regulation of shoot architecture. *Annual Review of Plant Biology*, 2018, 69: 437-468
- [24] Morita R, Sugino M, Hatanaka T, Misoo S, Fukayama H. CO₂-responsive CONSTANS, CONSTANS-like, and time of chlorophyll a/b binding protein expression1 protein is a positive regulator of starch synthesis in vegetative organs of rice. *Plant Physiology*, 2015, 167: 1321-1331
- [25] Huang L Z, Wang W G, Zhang N, Cai Y Y, Liang Y, Meng X B, Yuan Y D, Li J Y, Wu D X, Wang Y H. *LAZY2* controls rice tiller angle through regulating starch biosynthesis in gravity-sensing cells. *New Phytologist*, 2021, 231(3): 1073-1087
- [26] Yoshihara T, Iino M. Identification of the gravitropism related rice gene *LAZY1* and elucidation of *LAZY1*-dependent and -independent gravity signaling pathways. *Plant & Cell Physiology*, 2007, 48(5): 678-688
- [27] Hu Y, Li S L, Fan X W, Song S, Zhou X, Weng X Y, Xiao J

- H, Li X H, Xiong L Z, You A Q, Xing Y Z. *OsHOX1* and *OsHOX28* redundantly shape rice tiller angle by reducing *HSAFA2D* expression and auxin content. *Plant Physiology*, 2020, 184(3): 1424-1437
- [28] Li Z, Liang Y, Yuan Y D, Wang L, Meng X B, Xiong G S, Zhou J, Cai Y Y, Han N P, Hua L K, Liu G F, Li J Y, Wang Y H. *OsBRXL4* regulates shoot gravitropism and rice tiller angle through affecting *LAZY1* nuclear localization. *Molecular Plant*, 2019, 12: 1143-1156
- [29] Chen Y N, Fan X R, Song W J, Zhang L Y, Xu G H. Overexpression of *OsPIN2* leads to increased tiller numbers, angle and shorter plant height through suppression of *OsLAZY1*. *Plant Biotechnology Journal*, 2012, 10: 139-149
- [30] Li Y, Li J L, Chen Z H, Wei Y, Qi Y H, Wu C Y. *OsmiR167a*-targeted auxin response factors modulated tiller angle via fine-tuning auxin distribution in rice. *Plant Biotechnology Journal*, 2020, 18(10): 2015-2026
- [31] Song Y L, Xu Z F. Ectopic overexpression of an AUXIN/INDOLE-3-ACETIC ACID (*Aux/IAA*) gene *OsIAA4* in rice induces morphological changes and reduces responsiveness to Auxin. *International Journal of Molecular Sciences*, 2013, 14(7): 13645-13656
- [32] Ding C H, Lin X H, Zuo Y, Yu Z L, Baerson S R, Pan Z Q, Zeng R S, Song Y Y. Transcription factor *OsbZIP49* controls tiller angle and plant architecture through the induction of indole-3-acetic acid-amido synthetases in rice. *Plant Journal*, 2021, 108(5): 1346-1364
- [33] Zhao L, Tan L B, Zhu Z F, Xiao L T, Xie D X, Sun C Q. *PAY1* improves plant architecture and enhances grain yield in rice. *Plant Journal*, 2015, 83:528-536
- [34] Xu M, Zhu L, Shou H X, Wu P. A *PIN1* family gene, *OsPIN1*, involved in auxin-dependent adventitious root emergence and tillering in rice. *Plant & Cell Physiology*, 2005, 46: 1674-1681
- [35] Chen Y P, Dan Z W, Gao F, Fan F F, Li S Q. Rice *GROWTHREGULATING FACTOR7* modulates plant architecture through regulating GA and Indole-3-acetic acid metabolism. *Plant Physiology*, 2020, 184(1): 393-406
- [36] Xiao Y H, Liu D P, Zhang G X, Gao S P, Liu L C, Xu F, Che R H, Wang Y Q, Tong H N, Chu C C. *Big Grain3*, encoding a purine permease, regulates grain size via modulating cytokinin transport in rice. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2019, 61(5): 581-597
- [37] Wang L, Xu Y Y, Zhang C, Ma Q B, Joo S H, Kim S K, Xu Z H, Chong K. *OsLIC*, a novel CCCH-type zinc finger protein with transcription activation, mediates rice architecture via brassinosteroids signaling. *PLoS ONE*, 2008, 3(10): e3521
- [38] Myers A B, Firm R D, Digby J. Gravitropic sign reversal-a fundamental feature of the gravitropic perception or response mechanisms in some plant organs. *Journal of Experimental Botany*, 1994, 45: 77-83
- [39] Xie C M, Zhang G, An L, Chen X Y, Fang R X. Phytochrome-interacting factor-like protein *OsPIL15* integrates light and gravitropism to regulate tiller angle in rice. *Planta*, 2019, 250(1): 105-114
- [40] Waite J M, Dardick C. *TILLER ANGLE CONTROL 1* modulates plant architecture in response to photosynthetic signals. *Journal of Experimental Botany*, 2018, 69(20): 4935-4944
- [41] Qu M Y, Zhang Z J, Liang T M, Niu P P, Wu M J, Chi W C, Chen Z Q, Chen Z J, Zhang S B, Chen S B. Overexpression of a methyl-CpG-binding protein gene *OsMBD707* leads to larger tiller angles and reduced photoperiod sensitivity in rice. *BMC Plant Biology*, 2021, 21(1): 100
- [42] Sun Q, Li T Y, Li D D, Wang Z Y, Li S, Li D P, Han X, Liu J M, Xuan Y H. Overexpression of *Loose Plant Architecture 1* increases planting density and resistance to sheath blight disease via activation of *PIN-FORMED 1a* in rice. *Plant Biotechnology Journal*, 2019, 17(5): 855-857
- [43] Sun Q, Li D D, Chu J, Yuan D P, Li S, Zhong L J, Han X, Xuan Y H. Indeterminate domain proteins regulate rice defense to sheath blight disease. *Rice*, 2020, 13(1): 15
- [44] Liu J M, Mei Q, Xue C Y, Wang Z Y, Li D P, Zhang Y X, Xuan Y H. Mutation of G-protein γ subunit *DEPI* increases planting density and resistance to sheath blight disease in rice. *Plant Biotechnology Journal*, 2021, 19(3): 418-420