

# The Summary of Plant Branching\*

Yukun Liu<sup>1,2</sup>, Dongyu Liu<sup>1,2</sup>, Anpei Zhou<sup>1,2</sup>, Chengzhong He<sup>1,2#</sup>

<sup>1</sup>Key Laboratory for Forest Resource Conservation and Utilization in the Southwest Mountains of China, Ministry of Education, Southwest Forestry University, Kunming

<sup>2</sup>College of Forestry, Southwest Forestry University, Kunming  
Email: beiming19870804@163.com, #hcz70@163.com

Received: Jun. 19<sup>th</sup>, 2013; revised: Jun. 25<sup>th</sup>, 2013; accepted: Jul. 13<sup>th</sup>, 2013

Copyright © 2013 Yukun Liu et al. This is an open access article distributed under the Creative Commons Attribution License, which permits unrestricted use, distribution, and reproduction in any medium, provided the original work is properly cited.

**Abstract:** Shoot branching of plant is a high-plastic development process. Plant branching affects plants' light harvesting potential, the synchrony of flowering and seed set, and ultimately affects the success of plants' reproduction. In the process, axillary buds are formed in the axil of each leaf and may subsequently be activated to give branches. Plant branching is controlled by genes and plant hormones, e.g. auxins, cytokinins and strigolactones (or strigolactone derivatives), and is also environmentally regulated. In this short review, we summarize the progress in basic characters of plant branching and the factors in influencing shoot branching.

**Keywords:** Plant Branching; Axillary Meristem; Hormone

## 植物分枝概述\*

刘玉鲲<sup>1,2</sup>, 刘东玉<sup>1,2</sup>, 周安佩<sup>1,2</sup>, 何承忠<sup>1,2#</sup>

<sup>1</sup>西南林业大学西南山地森林资源保育与利用省部共建教育部重点实验室, 昆明

<sup>2</sup>西南林业大学林学院, 昆明

Email: beiming19870804@163.com, #hcz70@163.com

收稿日期: 2013年6月19日; 修回日期: 2013年6月25日; 录用日期: 2013年7月13日

**摘要:** 植物分枝是一个高度可塑的发育过程, 影响植物的光捕获能力, 以及开花和结子的协调性, 并最终影响植物的成功繁殖。在植物分枝过程中, 叶片的叶腋处首先形成腋芽, 有些腋芽继而被激活产生分枝。植物分枝受基因和生长素、细胞分裂素、独角金内酯(或衍生物)等激素的控制, 也受环境因素的调节。本文总结了植物分枝的特征和影响因素方面的进展。

**关键词:** 植物分枝; 腋生分生组织; 激素

### 1. 引言

分枝(branching)是植物生长时普遍存在的现象。腋芽发育形成侧枝, 侧枝上的腋芽可以继续产生侧枝, 形成枝系。由于植物芽的性质和活动情况不同,

分枝的组成和外部形态也不同。植物的分枝方式有以下几种: 单轴分枝(monopodial branching)、合轴分枝(symptodial branching)、假二叉分枝(false dichotomous branching)、二叉分枝(dichotomous branching)、分蘖(tiller)。单轴分枝也称为总状分枝, 具有明显的顶端优势。单轴分枝的特点是主干很显著。部分被子植物, 如杨、山毛榉等, 和多数裸子植物, 如落叶松、水杉、

\*资助信息: 国家林业公益性行业科研专项(201104076); 云南省中青年学术与技术带头人后备人才培养基金项目(2012HB021)。

#通讯作者。

桧等的分枝方式，属于单轴分枝。单轴分枝的木材高大挺直适于建筑、造船等用<sup>[1,2]</sup>。合轴分枝的特点是植物的主干是由许多腋芽发育而成的侧枝联合组成。主干的顶芽在生长季节中，生长迟缓或死亡，或顶芽为花芽，就由紧接着顶芽下面的腋芽伸展，代替原有的顶芽，每年同样地交替进行，使主干继续生长。合轴分枝植株的上部或树冠呈开展状态。既提高了支持和承受能力，又使枝、叶茂盛，通风透光，有效地扩大光合作用面积。大多数被子植物有这种分枝方式，如马铃薯、番茄、无花果、桑、菩提树、桃、苹果等<sup>[2]</sup>。假二叉分枝实际上是合轴分枝方式的一种特殊形式。具有对生叶的植物，在顶芽停止生长后或顶端花芽开花后，由顶芽下的两侧腋芽同时发育成二叉状分枝。从外表上看与苔藓、蕨类植物的二叉分枝相似，因此称为假二叉分枝<sup>[1,2]</sup>。二叉分枝多见于低等植物，是顶端的分生组织一分为二的结果。二叉分枝在部分高等植物中，如苔藓植物的苔类和蕨类植物的石松、卷柏等也存在<sup>[1]</sup>。分蘖的方式与上述的分枝方式不同，其上部茎节上很少产生分枝，而分枝集中发生在接近地面或地面以下的分蘖节(tillering node)上。分蘖节包括了几个节和节间，节与节间密集在一起，里面贮有丰富的有机养料，能在此产生腋芽和不定根<sup>[2]</sup>。禾本科植物如水稻、小麦等的分枝方式就是分蘖。

分枝是植物生长中的基本特征之一，有重要的生物学意义。形成分枝能迅速增加整个植物体的同化和吸收表面，最充分地利用外界物质，产生强大的营养能力，以便以后产生更强大的种子繁殖能力。分枝也是植物在漫长的进化过程中适应的结果。二叉分枝是比较原始的分枝方式。单轴分枝在蕨类植物和裸子植物中占优势，而合轴分枝是后起的被子植物主要的分枝方式。合轴分枝的树冠有更大的开展性，它的顶芽的依次死亡是极有意义的合理适应，因为任何顶芽都对腋芽有不同程度的抑制作用，顶芽死亡，以及代替顶芽的腋芽的依次死亡，促进了大量下部腋芽的形成和发育，使植物的枝、叶繁茂，光合作用面积扩大<sup>[1]</sup>。有些植物具有多种分枝方式，例如，棉的植株上既有单轴分枝，也有合轴分枝。单轴分枝通常产生营养枝，不直接开花结果，并多位于植株的下部；合轴分枝通常产生开花结果的果枝。所以在棉的栽培管理中，及早抹去下部的腋芽，使它不发展成营养枝，养分得以

集中，促进花果的发展。在林业方面，为获得粗大而挺直的木林，单轴分枝有待殊的意义。而对于果树和作物的丰产，合轴分枝是最有意义的。同是一属植物，单轴分枝的种，往往结果少而成熟早。果树栽培过程中，广泛应用整枝的方法，改变树形，促使早期大量结实。同时，也调整主干与分枝的关系，以利果枝的生长与发育，并且便于操作和管理。在果树达到结果年龄以后，逐年修剪，使枝条发育良好，生长旺盛，还能调整大小年结果不匀的现象<sup>[1]</sup>。所以，研究分枝系统，有很重要的农林业实践意义<sup>[1]</sup>。

## 2. 分枝的产生

植物茎干系统的形成是源于胚胎发生期的主茎顶端分生组织(胚顶端分生组织)和种子萌发后形成的其他分生组织。分枝是从茎顶端分生组织衍生出的腋生分生组织中分化出来的，根据休眠与否可以分成两个发展阶段：腋生分生组织在叶腋部位的形成和腋芽的生长<sup>[3]</sup>。腋生分生组织形成于叶子的叶腋处，继而产生叶片并形成芽。在这个时期芽有可能迅速的发育成营养分枝或一直保持休眠状态直到生长被触发，因此分枝的程度不仅取决于腋生分生组织的形成，还取决于随后的发育过程<sup>[3]</sup>。有一些植物中腋生分生组织形成后迅速生长发育，在叶腋处形成分枝；而另一些植物中由于受到顶端优势或其他条件的影响腋生分生组织在形成叶片后就进入了生长发育停滞的休眠状态，随后在一定的条件和时期由于固有的发育程序或环境条件又重新恢复生长发育<sup>[3]</sup>。

关于腋生分生组织的形成有两种不同的模式：一种模式认为腋生分生组织直接源于顶端分生组织的细胞，且从来没有失去它们的分生特性<sup>[4,5]</sup>；另外一种模式认为，腋生分生组织是完全重新形成于叶的叶腋处<sup>[6]</sup>。在一些植物如番茄中腋生分生组织细胞是源于主茎的顶端分生组织，这些细胞在叶腋处的叶原基发育早期可以被识别出来；而在另外一些植物如拟南芥中，在主茎顶端分生组织的营养生长期，其叶腋处检测不到腋生分生组织，但在顶端分生组织最终分化进入生殖生长期后，叶的叶腋处的细胞通过分化重新获得分生的能力。从组织学的角度来看，在不同的植物中腋生分生组织的起源是不同的，这种情况的存在使得两种模式一直以来是并存的。从表面上看不同的

植物似乎有不同的腋生分生组织形成机理,但从有关腋生分生组织在植物生命周期中大小变化的观察和研究表明,两种模式是一个连续统一体的两个方面,而不是两种截然不同的机理<sup>[3]</sup>。

### 3. 植物分枝的影响因素

#### 3.1. 植物内源激素

在很多的植物中,腋芽分生组织的生长受到主茎顶端分生组织或主花序生长的抑制,是与激素有关的,这种现象即顶端优势(apical dominance)。长期的进化已使植物进化了一套精细的机制来控制腋生分生组织的生长和发育。腋生分生组织形成后会发育产生芽,这个芽要么继续生长产生一个分枝,要么处于休眠状态,而休眠的芽以后又可以重新被激活产生一个分枝,这依赖于发育程序或者环境条件的诱导。植物腋芽的生长抑制或休眠状态可分为3种类型:1) 副休眠:由于如顶端优势等端部器官生长引起的对腋芽生长的抑制;2) 内休眠:由于如季节转换等内部芽信号引起的对腋芽生长的抑制;3) 生态休眠:由于如冷害等临时不利环境条件引起的腋芽休眠:在植物体内有一套复杂的、相互交叉的激素信号系统来感应不同的环境和生理条件。生长素在植物副休眠中起主要的作用;乙烯(ethylene)和光敏色素(phytochrome)在内休眠中起着重要的作用;而脱落酸(ABA)、赤霉素(GA)和细胞分裂素(CK)在3种休眠状态中都起着重要的作用<sup>[7]</sup>。

研究表明,腋芽的生长或休眠是受激素水平控制的。生长素和细胞分裂素在控制腋芽的生长过程中起着重要的作用,生长素对腋芽的生长起抑制作用,而细胞分裂素则促进腋芽的生长。在这一作用中,腋芽的生长取决于这两种激素的比例而不是它们的绝对水平<sup>[7]</sup>。关于生长素对腋芽生长的调控人们提出下面的假设:植物体内存在一个二级信使,将生长素信号传递到腋芽中。而生长素的作用是控制二级信使的合成、转运和代谢。这一信号物质也可能不需要依赖于生长素而具有直接调节茎分枝的功能。目前已经提出几种候选物质,细胞分裂素是最先被提出的一种。当将细胞分裂素直接施用到芽上时,细胞分裂素能促进芽的生长;而且当休眠芽被激活时,其中的细胞分裂素水平也会上升。此外,对离体茎段底部施加细胞分

裂素可以恢复顶部施加生长素对腋芽的抑制作用<sup>[7]</sup>。

近年来的研究发现,独角金内酯(strigolactones)也参与将生长素对腋芽生长的抑制信号传递到芽中的过程。这一现象是在分析一系列豌豆 *rms* 和拟南芥 *max* 多分枝突变体时发现的<sup>[8-10]</sup>。独角金内酯是新近发现的一种植物激素,能够抑制植物的分枝和侧芽的生长,与生长素和细胞分裂素一起调控植物的分枝数量<sup>[11]</sup>。Comez-Roldan 等人<sup>[12]</sup>和 Umehara 等人<sup>[13]</sup>同时且独立地在豌豆(*Pisum sativum*)、水稻(*Oryza sativa*)和拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)的多分枝突变体中揭示了独角金内酯类化合物的含量与分枝增加的关系,即独角金内酯的量降低,分枝增加,而且通过体外施加独角金内酯则可挽救植物的突变表型。

#### 3.2. 外界环境

从生态学的角度来看,自然界绝大多数植物是构件植物,植物个体对环境的反应是通过其具重复性的基本组成单元—构件(module)在数量、形状和空间排列上的变化实现的。植物的构件生长特性不仅是构件种群(modular populatoin)动态的重要方面,而且对揭示物种与环境之间相互作用的机理具有重要意义。植物分枝结构的复杂性反映了植物对不同环境的适应,在同一种植物间又具有一定的稳定性。所以,传统的植物学研究中曾以树木的形态特征作为植物形态学、分类学和植被类型划分的依据<sup>[14]</sup>。

在现有的文献中已有不少关于外界环境因素对植物分枝影响的报告。光照、温度、水分、热量等因素都会对植物的分枝产生影响。叶金山<sup>[15]</sup>等从实验中提出“低温-水分胁迫假说”,即泡桐休眠的冬季和早春的低温胁迫和水分胁迫单独或共同的作用导致泡桐顶芽死亡而出现假二叉分枝现象,在通常情况下水分胁迫可能起着更普遍和更重要的作用。对于栽培的农作物来说,施肥量会对栽培植物的分枝产生影响。姜慧新<sup>[16]</sup>等研究了不同施磷水平对紫花苜蓿分枝生长和产草量的影响,结果表明施磷肥显著增加了紫花苜蓿的分枝数和每茎干重,从而提高了单位面积干物质产量。如前所述,水稻等禾本科植物的分蘖是植物的一种特殊分枝形式。各种栽培条件皆会影响影响分蘖的形成。凌凤楼<sup>[17]</sup>等研究表明,稀植栽培能充分发挥水稻固有的分蘖特性,促进个体发育,形成良好

的群体结构和受光态势，浅栽秧、浅灌水及重施底肥均有利于分蘖。

### 3.3. 遗传因素

遗传因素从本质上决定了植物的分枝形态。植物的分枝是从茎顶端分生组织衍生出的腋生分生组织中分化出来的。侧芽形成过程大致分为3个步骤：首先，叶腋特性基因表达；其次，腋生分生组织活动；最后形成侧芽。在此过程中，存在很多促进侧芽发生的基因，它们的缺失会造成侧芽无法形成。利用突变体技术与传统嫁接方法相结合，在几种植物中陆续发现了控制芽原基与枝条发生的基因。这些基因主要分成两类：一类促进侧芽的形成；另一类抑制侧芽的生长<sup>[18]</sup>。

促进侧芽形成的基因。叶腋特性基因主要有 *CUC*、*LOB* 和 *LAS* 等。众所周知，侧生分生组织来源于 *SAM*，在 *SAM* 外缘上表达的一些基因决定了侧芽的发育方向。顶端分生组织在形成每个节时都要进行一次分化方向的抉择。作为繁殖单位(phytomers)，每个节上都产生叶片、分枝和花序，或继续生长形成茎秆。这些次生器官的产生取决于当时 *SAM* 的发育状态。在此过程中，形态素(morphogen)起到重要作用<sup>[19]</sup>。形态素主要由一些转录因子及小分子 mRNA 等组成，大都在 *SAM* 与发育器官边缘区域表达，它们的表达与迁移启动了下游决定发育方向的基因的表达<sup>[18]</sup>。拟南芥的 *CUC* 编码一个转录因子。该基因在茎秆发育过程中不但决定 *SAM* 与发育器官的边界，保证各器官发育的独立性，而且作为转录因子编码基因，决定 *SAM* 的发育方向，它的突变会抑制次生器官的形成<sup>[20]</sup>。*CUC* 的表达受其它基因调节，例如，生长素转运蛋白基因 *PINI* 与 *PID* 和维持 *SAM* 分生组织状态的 *STM* 基因就可抑制 *CUC* 的表达<sup>[21]</sup>；miRNA164 也通过与 *CUC* 序列结合而抑制其表达。还有一些基因促进 *CUC* 的表达，这些基因包括 *LOB* (*LATERAL ORGAN BOUNDARIES*)和 *LAS*<sup>[18]</sup>。在水稻中，Li 等克隆了控制分蘖的基因 *MOC1*<sup>[22]</sup>，该基因与拟南芥的 *LAS* 和番茄的 *LS* 同源。*LAS/LS/MOC1* 编码植物特有的 GRAS 蛋白家族，这类蛋白是侧生分生组织发生的关键调控因子，控制植物侧枝形成、根毛发育方向、植株器官的结构分布、光信号转导、赤霉素

信号转导和植株高度调控等多种重要的生理和发育过程。在拟南芥中，*LAS* 受 *STM* 的影响，它们在叶腋处共同表达，促进侧生分生组织形成。在水稻中，*MOC1* 基因控制侧芽分生组织的起始和分蘖的形成，同时还具有促进分蘖伸长的功能。在 *moc1* 突变体中，由于 *MOC1* 的缺失，导致控制分生组织特异性的 *OSH1* 和控制侧枝伸长的 *OSTB1* 的表达水平降低。因此推测，*MOC1* 蛋白可能通过调控 *OSH1* 蛋白等分生组织特性蛋白来促进腋生分生组织的起始，通过调控 *OSTB1* 等蛋白影响分蘖的生长发育。上述结果表明，*LAS/MOC1* 基因通过保持叶腋细胞的分生能力，决定侧生分生组织的形成<sup>[18]</sup>。侧生分生组织的发生受两条独立的途径调控，一条受 *LAS/LS/MOC1* 基因控制，此类基因无论在营养生长期还是在生殖生长期都在分生组织的边缘表达，直接影响侧芽发育；另一条受 *LAX* 控制。当水稻从营养生长向生殖生长转变时，*LAX* 表达产生的蛋白作为转录因子可以远程运输到其它部位，控制下游基因的表达<sup>[23]</sup>。一些下游基因对侧芽的发育也有影响。在拟南芥中，*REVOLUTA(REV)* 是 *LAS* 的下游基因，编码 *HD-ZIP* 转录因子。该基因家族中还有 *PHB* 和 *PHV* 等成员，决定叶片的发育，如果它们发生突变，会降低叶片细胞的增殖能力，将叶原基转变为侧芽分生组织<sup>[18]</sup>。

抑制侧芽生长的基因。玉米的 *TEOSINTE BRANCHED 1(TB1)* 可抑制基部节位上侧芽的生长。该基因具有维持玉米顶端优势的作用。突变株 *tb1* 分蘖成倍增长并在分蘖顶端产生雄穗，而野生型植株的侧芽停止发育或形成雌穗。可见，*TB1* 基因有抑制侧枝生长和促进雌花形成的功能。在拟南芥中，突变体 *supershoot/bushy* 的每个节上均可着生大量侧芽。相关基因被认为是细胞色素 *P450* 基因家族的成员，并控制侧芽分生组织的产生与发育<sup>[18]</sup>。还有一个基因家族对侧芽的发生具有抑制作用，该家族基因突变后会导导致侧芽发生。矮牵牛的3种 *dad* 突变体和豌豆的5种 *rms* 突变体均与该家族基因有关。这些突变体的特点是分枝增加。*RMS* 家族基因主要控制植物体内抑制分枝的信号由根部向植株顶部的长距离转导。*RMS1* 与 *RMS5* 合成该抑制信号并使之从根部向植株顶端转导；*RMS2* 编码一种可移动的信号前体，其作为植株生长的反馈信号，传递到 *RMS3* 和 *RMS4* 的作用部位；

*RMS3*、*RMS4* 及 *RMS6* 则作为信号的受体基因来控制分枝的形成与发育。在拟南芥中, Booker 等研究了 *MAX* 家族基因, 发现该基因家族对侧芽发生有选择性抑制作用(主要抑制侧芽原基的形成)<sup>[24]</sup>。*MAX1* 编码的细胞色素 P450 家族蛋白与 *RMS2* 作用类似, 是可移动的信号前体, 负责传递反馈信号。*MAX2* 与 *RMS3* 同源, 编码 F-box 蛋白, 作为信号的受体编码基因负责信号转导, 这种信号传递作用涉及蛋白的泛素化降解。*MAX3* 和 *MAX4* 负责信号的产生, 它们编码双氧化酶的亚基, 定位在植物的质体上, 其氧化产物 13-阿卜- $\beta$ -类胡萝卜素酮可能是抑制分枝的信号或信号前体<sup>[18]</sup>。

#### 4. 展望

植物分枝机理的研究对农林业生产实践有重要的指导意义。控制植物分枝是控制植物生物物质产量的重要方面。在农业生产上, 分蘖和产量有直接关系。如果分蘖数目过少, 则产量低; 若分蘖数目过多, 则后期分蘖为无效分蘖, 收获时穗子成熟较迟, 常易引起病害, 影响品质。摘心和整枝也是农业生产中控制分枝从而控制产量的重要手段。若能在充分认识分枝形成机理的基础上, 将研究结果运用于农作物和树木的分枝的改良, 那么在不久的将来有望实现对植物株型的定向设计。

随着科学的发展和研究的深入, 人们对植物分枝机理的认识有了长足的进步。以模式植物拟南芥为研究对象, 人们逐渐认识到植物分枝的分子机理, 并对分枝过程中激素、环境、遗传和分子信号的相互作用有了进一步的认识<sup>[25]</sup>。最近, 研究发现 *FHY3* 基因是分枝和环境胁迫的联系因子<sup>[26]</sup>。氮素营养相关因子 *GAT1.2.1* 可以抑制拟南芥的分枝<sup>[27]</sup>。除了拟南芥, 人们对其它植物分枝机理的认识也在不断深入。在大豆和番茄中, 发现了调控分枝的转录因子和基因簇<sup>[28,29]</sup>, 这些研究为进一步认识不同植物的不同分枝方式奠定了基础。

植物的分枝机理涉及到十分复杂的激素调控和信号转导途径, 并且受遗传与环境的控制<sup>[25]</sup>。一种分枝的形成是多种因素综合作用的结果。尽管目前人们对植物的分枝机理已有不少了解<sup>[30]</sup>, 但是, 对分枝过程中各因素的相互作用以及详细的分子网络

的了解还不是很全面。相信随着研究的深入, 随着植物分枝过程中新基因的不断发现<sup>[30]</sup>, 我们对植物分枝机理的认识会越来越清晰。

#### 参考文献 (References)

- [1] 陆时万. 植物学(上册)[M]. 北京: 高等教育出版社, 1991: 110-113.
- [2] 周云龙. 植物生物学(第二版)[M]. 北京: 高等教育出版社, 2004.
- [3] 巩鹏涛, 李迪. 植物分枝发育的遗传控制[J]. 分子植物育种, 2005, 3(2): 151-162.
- [4] M. Mehrnia, S. Balazadeh, M.-I. Zanol, et al. EBE, an AP2/ERF transcription factor highly expressed in proliferating cells, affects shoot architecture in Arabidopsis. *Plant Physiology*, 2013, 162(2): 842-857.
- [5] J. B. Evers, A. R. van der Krol, J. Vos, et al. Understanding shoot branching by modelling form and function. *Trends in Plant Science*, 2011, 16(9): 464-467.
- [6] T. H. Kebrom, W. Spielmeier and E. J. Finnegan. Grasses provide new insights into regulation of shoot branching. *Trends in Plant Science*, 2013, 18(1): 41-48.
- [7] 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.
- [8] P. Stirnberg, K. van De Sande and H. M. Leyser. MAX1 and MAX2 control shoot lateral branching in Arabidopsis. *Development*, 2002, 129(5): 1131-1141.
- [9] K. Sorefan, J. Booker, K. Haurogne, et al. MAX4 and RMS1 are orthologous dioxygenase-like genes that regulate shoot branching in Arabidopsis and pea. *Genes & Development*, 2003, 17(12): 1469-1474.
- [10] C. A. Beveridge. Long-distance signalling and a mutational analysis of branching in pea. *Journal: Plant Growth Regulation*, 2000, 32(2): 193-203.
- [11] 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.
- [12] V. Gomez-Roldan, S. Fermas, P. B. Brewer, et al. Strigolactone inhibition of shoot branching. *Nature*, 2008, 455(7210): 189-194.
- [13] M. Umehara, A. Hanada, S. Yoshida, et al. Inhibition of shoot branching by new terpenoid plant hormones. *Nature*, 2008, 455(7210): 195-200.
- [14] 陈波, 宋永昌, 达良俊. 木本植物的构型及其在植物生态学研究的进展[J]. 生态学杂志, 2002, 21(3): 52-56.
- [15] 叶金山, 杨文萍. 泡桐假二叉分枝机理[J]. 东北林业大学学报, 2009, 37(2): 6-7.
- [16] 姜慧新, 沈益新, 翟桂玉. 施磷对紫花苜蓿分枝生长及产草量的影响[J]. 草地学报, 2009, 17(5): 588-592.
- [17] 凌凤楼, 马景勇, 杨福等. 影响水稻分蘖有关栽培因素的研究[J]. 吉林农业科学, 1999, 24(3): 5-7.
- [18] 胡珀, 韩天富. 植物茎秆性状形成与发育的分子基础[J]. 植物学通报 2008, 25(1): 1-13.
- [19] M. W. F. Yaish, D. R. Guevara, A. El-Kereamy, et al. Axillary shoot branching in plants. *Plant Developmental Biology*, 2010, 1(1): 37-52.
- [20] G. Schmitz, K. Theres. Shoot and inflorescence branching. *Current Opinion in Plant Biology*, 2005, 8(5): 506-511.
- [21] S. Shimizu-Sato, M. Tanaka and H. Mori. Auxin-cytokinin interactions in the control of shoot branching. *Plant Molecular Biology*, 2009, 69(4): 429-435.
- [22] L. Ottoline. Strigolactones and shoot branching: A new trick for a young dog. *Developmental Cell*, 2008, 15(3): 337-338.
- [23] S. P. Ward, L. Ottoline. Shoot branching. *Current Opinion in Plant Biology*, 2004, 7(1): 73-78.

## 植物分枝概述

- [24] T. Bennett, T. Sieberer, B. Willett, et al. The Arabidopsis MAX pathway controls shoot branching by regulating auxin transport. *Current Biology*, 2006, 16(6): 553-563.
- [25] P. McSteen, O. Leyser. Shoot branching. *Annual Review of Plant Biology*, 2005, 56: 353-574.
- [26] P. Stirnberg, S. Q. Zhao, L. Williamson, et al. FHY3 promotes shoot branching and stress tolerance in Arabidopsis in an AXR1-dependent manner. *The Plant Journal*, 2012, 71(6): 907-920.
- [27] H. F. Zhu, R. Kranz. A nitrogen-regulated glutamine amidotransferase (GAT1.2.1) represses shoot branching in Arabidopsis. *Plant Physiology*, 2012, 160(4): 1770-1780.
- [28] N. Braun, A. de Saint, J.-P. Pillot, et al. The pea TCP transcription factor *PsBRC1* acts downstream of strigolactones to control shoot branching. *Plant Physiology*, 2012, 158(1): 225-238.
- [29] B. Buscha, G. Schmitza, S. Rossmanna, et al. Shoot branching and leaf dissection in tomato are regulated by homologous gene modules. *The Plant Cell*, 2011, 23(10): 3595-3609.
- [30] C. A. Beveridge, J. Kyojuka. New genes in the strigolactone-related shoot branching pathway. *Current Opinion in Plant Biology*, 2010, 13(1): 34-39.