

植物激素调控水稻花器官发育分子机制的研究进展

沈卫平¹, 蔡强², 周锋利¹, 张建中³, 张大兵², 袁政^{2*}

¹上海市嘉定区农业技术推广服务中心, 上海201800; ²上海交通大学生命科学技术学院, 上海200240; ³上海市农业技术推广服务中心, 上海201103

摘要: 水稻花器官具有外稃、内稃和浆片等单子叶植物特有的器官和形态结构, 其正常发育不仅是水稻繁育后代的基础, 还直接影响到水稻的产量; 因此, 阐明水稻花器官发育的分子调控机理对于发育生物学基础理论研究和农业生产都具有重要的意义。本文主要综述近年来几种植物激素(生长素、细胞分裂素、赤霉素、茉莉素)在调控水稻花器官产生和形态建成方面的最新研究进展, 并对这些研究成果的应用前景进行了讨论。

关键词: 水稻; 花器官; 植物激素; 分子调控机制; 农业生产

Advances in the Molecular Mechanism Underlying Phytohormones Function in Regulating Rice Flower Development

SHEN Wei-Ping¹, CAI Qiang², ZHOU Feng-Li¹, ZHANG Jian-Zhong³, ZHANG Da-Bing², YUAN Zheng^{2*}

¹Shanghai Jiading District Agricultural Technology Extension and Service Center, Shanghai 201800, China; ²School of Life Sciences and Biotechnology, Shanghai Jiao Tong University, Shanghai 200240, China; ³Shanghai Agricultural Technology Extension and Service Center, Shanghai 201103, China

Abstract: Different to that of eudicot model plant, rice flower organs display distinct morphology such as lemma, palea and lodicules, which not only provide basis for reproductive development and generation propagation, but also is determinant to rice yield. Therefore, it's important to uncovering the molecular mechanism underlying rice flower development. In this review, we introduced the advances in the molecular mechanism underlying phytohormones function in regulating rice flower development, including auxin, cytokinin, gibberellin and jasmonate. The prospects and potential application of these hormones in farming were also discussed.

Key words: rice; flower; phytohormone; molecular regulatory mechanism; farming

花是植物形态结构中最复杂的器官之一, 也使得被子植物或开花植物具有与其他陆生植物明显不同的特征(Alvarez-Buylla等2010); 水稻等农作物花器官的发育还为人类提供了主要的粮食来源, 因此, 花器官发育的分子调控机制是植物学和育种学的热点研究领域之一。

水稻花原基由小穗分生组织发育而来, 小穗由2个退化颖片、2片空颖(或称不育外稃)、和1个小花组成; 而小花由1个外稃、1个内稃、2个浆片、6个雄蕊和1个雌蕊组成(Yoshida和Nagato 2011)。近20多年来, 随着花器官发育突变体的不断获得和分子生物学研究技术的发展, 人们对植物花器官发育分子调控机制的研究越来越深入。从双子叶模式植物拟南芥、金鱼草等物种的研究中获得的“ABCDE花器官调控模型”也部分适用于解释水稻等单子叶植物花器官发育的分子调控(Ciaffi等2011; Yoshida和Nagato 2011; Zhang等

2013)。然而, 该调控模型中的MADS类转录因子等与发育调控信号, 如植物激素、糖等的调控关系的研究仍然较少。本文就近年来植物激素调控水稻花器官发育分子机制的研究进展进行综述, 以期利用植物激素调控作物生殖发育、提高产量等方面的研究和生产应用提供参考。

1 生长素调控水稻花器官发育的分子机制

对生长素(主要是吲哚-3-乙酸, IAA)合成代谢、信号转导和极性运输相关突变体和基因的研究表明, 生长素在花序、花分生组织以及花器官的发育中起着关键的调控作用(Barazesh和Mc-Steen 2008; Pagnussat等2009; Sundberg和Øster-

收稿 2015-03-06 修定 2015-04-08

资助 国家自然科学基金面上项目(31470397、31270222)、上海市教育委员会科研创新项目(自然科学类, 13ZZ018)和上海市农委“水稻产业技术体系建设”专项。

* 通讯作者(E-mail: zyuan@sju.edu.cn; Tel: 021-34204869)。

gaard 2009; McSteen 2010)。水稻 *TRYPTOPHAN DEFICIENT DWARF1 (TDD1)* 基因编码一个邻氨基苯甲酸合成酶的 β -亚基, 控制依赖于色氨酸的生长素合成。*tdd1* 突变体胚胎致死, 其胚乳再生突变体有1%的植株可发育形成异常的花器官: 花器官数目改变, 形成0至7个数目不同的雄蕊; 内外稃形态扭曲、不能闭合; 在浆片位置生长出外稃状器官; 形成异位的或器官融合的内部花器官, 如两个浆片融合、浆片与雄蕊融合以及异常的雄蕊与柱头状器官的融合等(Sazuka等2009); 说明依赖于 *TDD1* 调控的生长素含量在水稻胚胎发生和花器官发育过程中具有重要的调控作用。

近来的一项研究进一步证明了生长素对水稻种子发育的调控作用。水稻 *DIOXYGENASE FOR AUXIN OXIDATION (DAO)* 编码2-氧化戊二酸依赖型-铁(II) (2-oxoglutarate-dependent-Fe) 双加氧酶, 催化IAA向OxIAA不可逆的氧化反应。Zhao等(2013)的研究表明, *dao* 突变体花药和子房中游离生长素含量上升, 引起生长素响应基因 *OsARF6* 和15个 *OsAUX/IAAs* 的异常表达, 导致突变体花药不能开裂、花粉不能萌发和单性结实; *dao* 突变体的表型可通过过量表达生长素合成酶 *OsYUCCA1* 来重现; 揭示游离生长素含量在水稻花药开裂、花粉育性和种子起始发育中起到重要的作用。

水稻 *ABERRANT SPIKELET AND PANICLE 1 (ASPI)* 是拟南芥 *TOPLESS (TPL)* 的同源基因, 参与

生长素介导的花序发育过程。*aspl* 突变体的多个缺陷表型都与生长素调控相关: 比如分枝和小穗的数目减少; 护颖和不育外稃增长且数目变少、外稃融合生长、花内轮器官发育提前终止等; 另外, *aspl* 突变体还表现为生长素响应异常, *aspl* 突变体中生长素响应基因 *OsIAA20* 的表达量高于野生型3倍; 虽然 *OsIAA20* 的表达在 *aspl* 突变体和野生型中都受生长素诱导, 而且在 *aspl* 突变体中对生长素的响应更敏感, 但 *ASPI* 如何调控 *OsIAA20* 等生长素响应基因的作用机制仍不清楚(Yoshida等2012)。此外, 研究显示水稻E类功能基因 *OsMADS1* 和 *OsMADS6* 可通过改变生长素代谢调控基因 *OsMGH3/OsGH3-8* 的表达来影响雄蕊和雌蕊的发育(Yadav等2011)。转录组分析进一步显示, *osmads1* 突变体中生长素响应基因 *OsARF9*、*OsARF12*、*OsARF15*、*OsARF16*、*OsARF18*、*OsARF25* 以及生长素极性运输基因 *OsPINOID* 和 *OsPIN FORMED 1 (OsPIN1)* 等的表达都发生了明显的改变, 暗示 *OsMADS1* 参与生长素信号转导, 调控水稻花器官的发育(Khanday等2013), 但 *OsMADS1* 在生长素作用网络的具体角色和作用位点仍不清楚(图1)。

拟南芥生长素合成黄素单加氧酶家族(YUCCAs)中, *yuc1 yuc2 yuc4 yuc6* 四突变体才表现出花器官异常发育, 这种异常的花器官发育只能被组织特异性表达细菌中生长素合成基因 *iaaM* 所恢复

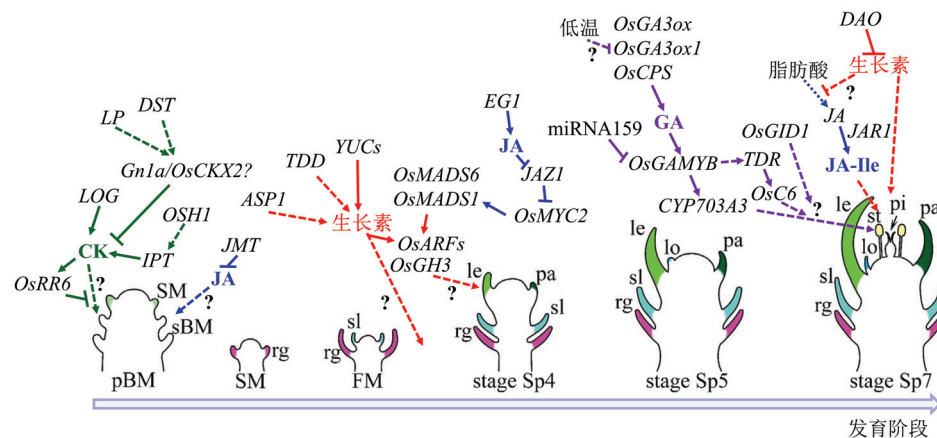


图1 植物激素调控水稻花器官发育分子作用机制模式图

Fig.1 Model for the molecular mechanism underlying phytohormones function in regulating rice flower development

CK: 细胞分裂素; FM: 花分生组织; GA: 赤霉素; le: 外稃; lo: 浆片; JA: 茉莉素; pa: 内稃; pBM: 初生茎分生组织; pi: 雌蕊; rg: 护颖; sBM: 次生茎分生组织; sl: 不育外稃(或称空颖); SM: 穗分生组织; st: 雄蕊。

(Cheng等2006), 暗示生长素的局部分布对植物器官的发生与发育起着重要的作用。在拟南芥中, 生长素可诱导其响应因子*MONOPTEROS (MP)*的表达, *MP*直接激活开花决定基因*LEAFY (LFY)*的表达, 从而促进营养生长向生殖生长的转换(Yamaguchi等2013), 而且这一调控机制在十字花科植物中可能是保守的, 但在水稻中是否存在类似的调控网络还需要进一步的研究。生长素在水稻花芽启动、花器官起始和发育中的作用机制仍然知之不多。生长素合成基因(*YUC*家族)和运输基因(*PIN*家族)在水稻基因组中具有高度的冗余性(Wang等2009; Abu-Zaitoon 2014), 他们的时空表达模式及作用网络将是今后重要的研究方向之一。

2 细胞分裂素对花器官起始的调控

细胞分裂素(cytokinin, CK)促进细胞分裂, 在调控分生组织大小和活性中具有重要的作用, 直接影响生殖器官的起始和发育(Werner和Schmulling 2009)。水稻*LONELY GUY (LOG)*基因编码一个细胞分裂素活化酶, 调控水稻细胞分裂素的生物合成, 是维持分生组织活性所必须的重要调控因子: *log*突变体的分生组织发育提前终止、枝梗数和小穗数明显减少、花器官不能正常的起始(Kurakawa等2007)。*Grain number 1a (Gn1a)*编码细胞分裂素氧化酶(*OsCKX2*), 是控制水稻产量的一个主效QTL, 该基因突变降低了花序分生组织中细胞分裂素的含量, 引起枝梗数和小穗数增加, 起到增加产量的作用(Ashikari等2005)。*OsCKX*的同源基因在大麦、小麦和黑麦中同样参与细胞分裂素介导的花序形态建成过程(Zalewski等2010; Zhang等2012)。最新的研究进一步证实, *OsCKX2*的表达可被定位在内质网上的F-box蛋白LARGER PANICLE和锌指蛋白DROUGHT AND SALT TOLERANCE正向调控(Li等2011, 2013)。这些结果说明细胞分裂素的含量在禾本科植物花序和花分生组织大小的发育中具有保守的作用, 细胞分裂素代谢调控基因位点的遗传和定向筛选对提高作物产量具有一定的应用前景。

水稻*Oryza sativa homeobox1 (OSH1)*基因是一类KNOTTED 1同源异型盒蛋白家族成员, 具有自我调控表达的特征, 并通过调控细胞分裂素合成途径中限速酶——腺苷磷酸异戊烯基转移酶(IPT)

的表达来增加顶端分生组织中细胞分裂素的含量(Sakamoto等2006; Tsuda等2011); *osh1*突变体花序变小、小穗数减少(Tsuda等2011)。在水稻中过量表达细胞分裂素信号途径响应因子*OsRR6*能抑制细胞分裂素信号转导, 引起植株矮化、根系和花序变小(Hirose等2007)。说明依赖于A型RRs蛋白的细胞分裂素信号转导途径在单子叶植物中是保守的, 但细胞分裂素调控花序和花分生组织大小的具体分子作用网络仍有待深入研究(图1)。

3 赤霉素与花粉育性调控

赤霉素(gibberenin, GA)调控植物发育的多个过程: 包括种子萌发、茎的伸长、叶的伸展、表皮毛发育、花药发育、花粉成熟和诱导开花等(Plackett等2011; Daviere和Achard 2013)。水稻花药发育过程中, *GA₃*氧化酶(*OsGA3ox*和*OsGA3ox1*)在花药绒毡层的特异表达相关, 合成赤霉素(Kaneko等2003; Hirano等2008); *ENT-COPALYL DIPHOSPHATE SYNTHASE (OsCPS)*基因却在二核花粉期的花粉中特异表达(Kaneko等2003), 表明赤霉素含量的动态改变在花药和花粉发育中起着重要的作用。Kaneko等(2004)在Tos17插入突变体库中筛选获得了赤霉素响应因子*OsGAMYB*的突变体, 其花药皱缩白色、花粉异常发育; *OsGAMYB*基因特异的在花序和花分生组织、雄蕊原基、药室内壁、中层和绒毡层表达。Aya等(2009)以赤霉素含量降低突变体*oscps1-1*以及赤霉素响应不敏感突变体*gibberellin insensitive dwarf1-4 (gid1-4)*、*gid1-7*、*gid2-5*和*gamyb-2*为材料, 研究赤霉素调控水稻花药发育的分子机制。研究结果显示, *oscps1-1*、*gid1-4*、*gid1-7*、*gid2-5*和*gamyb-2*突变体营养生长正常, 但雄蕊均表现出白色皱缩的异常表型。对*gamyb-2*突变体的进一步研究显示, 突变花药绒毡层细胞程序性死亡(PCD)过程异常、花粉外壁和乌氏体形态异常。分子试验证实, *OsGAMYB*能直接调节影响花粉壁外壁合成的脂类代谢基因*P450*羟化酶*CYP703A3*和 β -酮脂酰还原酶*KAR*的表达; 敲除*CYP703A3*能出现类似*osgamyb*的表型(Aya等2009)。说明赤霉素可通过诱导*OsGAMYB*来促进*CYP703A3*的表达, 从而调控水稻花粉外壁和乌氏体的发育。此外, 虽然转录组和遗传学分析显示*OsGAMYB*可能通过正向调控bHLH类转录因子

TAPETUM DEGENERATION RETARDATION (TDR)来影响半胱氨酸蛋白酶*OsCPI*和蛋白酶抑制因子*OsC6*的表达来调控绒毡层发育(Aya等2009),但赤霉素调控水稻花药绒毡层PCD的分子机制仍需深入研究。虽然研究显示*OsGAMYB*在花药中的表达受miR159负调控(Tsuji等2006),而且这一调控方式在拟南芥中是保守的(Achard等2004);但拟南芥*miR159*的表达受赤霉素诱导,而水稻*miR159*的表达是赤霉素非依赖性的(Achard等2004; Tsuji等2006),暗示两个物种中赤霉素调控花药发育的分子机制存在差异,具体的区别和分子调控机制仍有待进一步研究(图1)。

Chhun等(2007)通过对赤霉素含量降低突变体*oscps1-1*、*reduced pollen elongation 1 (rpe1)*、赤霉素信号转导异常突变体*gid1-3*、*slender rice1 (slr1)-d3*和外源施加高浓度GA₄的试验证实,赤霉素在调控花粉萌发和伸长中起到重要的作用,但只有内源合成的赤霉素由GID/DELLA信号通路进行赤霉素信号转导,而高浓度的赤霉素由其他GA信号通路介导,其具体的分子机制仍不清楚。Aya等(2009)则认为赤霉素含量降低或赤霉素不敏感突变体花粉的异常发育主要是由绒毡层异常发育引起的次生效应。Sakata等(2014)利用赤霉素合成缺陷突变体*semidwarf1 (sd1)*、*dwarf Tan-Ginbozu (d35)*、赤霉素不敏感突变体*slr1-d*和*gid1*研究了低温介导的赤霉素含量下降引起的花粉异常发育的现象。试验证实,低温会引起赤霉素合成基因*GA20ox3*和*GA3ox1*的表达下调,而外源施加赤霉素可部分弥补低温引起的育性下降。但低温如何调节*GA20ox3*和*GA3ox1*的基因表达以及外源施加赤霉素恢复花粉育性的分子机理仍知之甚少(图1)。

拟南芥赤霉素含量缺陷突变体*ga-1*中B类基因*PISTILLATA (PI)*和*APETALA3 (AP3)*以及C类基因*AGAMOUS (AG)*的表达量都降低,其花器官的异常发育可用体外喷洒赤霉素来恢复;另一方面,过量表达*AG*也能部分恢复*ga-1*的表型(Yu等2004),说明赤霉素能正向调节拟南芥花原基中B、C类基因的表达。在花器官发育后期,AG能促进赤霉素合成基因*GA3ox*的表达,这一赤霉素含量调控反馈环的存在说明花器官的属性建成和后期发育都需要赤霉素的作用(Wellmer等2006)。Yamaguchi等

(2014)最新的研究表明,拟南芥植株在营养生长向生殖生长转换时期,*LFY*基因的表达可直接激活负调控赤霉素含量的P450基因家族*EUI-LIKE P450 A1 (ELAI)*的表达,引起赤霉素信号转导负调控蛋白DELLA的积累,DELLA蛋白再与SQUAMOSAPROMOTERBINDING PROTEIN-LIKE 9 (SPL9)蛋白互作,激活A类转录因子*APETALA1 (API)*的表达来促进拟南芥花器官的正常发育。但赤霉素在水稻花器官发育过程中是否有类似的作用模式还有待进一步研究(图1)。

4 茉莉素是水稻花器官起始发育诱导信号之一

茉莉素(jasmonate, JA)是一类来源于脂类的信号分子,在植物防御病虫害和发育过程中都起着重要的作用(Wasternack和Hause 2013)。目前的研究结果显示,茉莉素在植物花器官发育中的作用机制存在较大的差异。茉莉素主要参与调控拟南芥花器官后期的发育,比如雄蕊的成熟、花瓣的大小;不参与花分生组织和花器官属性的决定(Browse 2009)。在雄蕊发育后期,AG能直接调控茉莉素合成基因*DEFECTIVE IN ANTHER DEHISCENCE1 (DAD1)*的表达,影响雄蕊正常的开裂和花粉发育(Ito等2007)。茉莉素合成和信号突变体,比如*coronatine insensitive1 (coi1)*、*OPDA reductase 3 (opr3)*、*dad1*、*allene oxide synthase (aos)*和*fatty acid desaturation (fad)3-2*、*fad7-2*、*fad8*等都表现出雄性不育的表型(Browse 2009)。两个MYB转录因子:MYB21和MYB24是拟南芥JA信号转导抑制蛋白JASMONATE ZIM-DOMAIN PROTEIN 1 (JAZ1)的靶标,参与茉莉素介导的雄蕊发育过程(Song等2011)。茉莉素除了控制拟南芥雄蕊发育,还调控一个bHLH转录因子*BIGPETALp (BPEp)*的表达,从而影响花瓣细胞伸长的过程;*opr3 bpe-1*双突变体具有大花瓣表型,而且这一表型可以通过外源施加Methyl-JA (MeJA)恢复(Brioudes等2009)。

与拟南芥茉莉素受体*COII*突变体的花药异常开裂和雄性不育表型不同,水稻*OsCOII*基因RNAi植株没有明显的异常发育表型(Yang等2012)。*JASMONIC ACID RESISTANCE 1 (JAR1)*属于GH3类基因家族,介导拟南芥茉莉酸合成JA-Ile等化合物(Staswick等2002);水稻*OsJAR1*的T-DNA插入突变体*osjar1-1*小穗内外稃不能闭合,*osjar1-2*和*os-*

*jar1-3*突变体花药不能正常开裂(Riemann等2008; Xiao等2014)。*OsJAR1*基因在水稻花药和花丝维管束中特异表达(Xiao等2014), 暗示花丝的伸长和花药的开裂与JA-Ile等物质的含量紧密相关, 对*OsJAR1*基因表达调控机制的进一步研究有助于深入理解水稻开花的分子机制。在水稻中过量表达拟南芥茉莉素甲基化转移酶基因*JASMONIC ACID CARBOXYL METHYLTRANSFERASE (JMT)*会引起花序和小穗的异常发育。在*Ubi1:AtJMT*转基因水稻植株中MeJA含量较野生型增加了6倍, 花器官数目异常, 突变体产量下降(Kim等2009), 表明茉莉素不仅仅调控水稻雄蕊的发育, 还可能影响小穗其他发育过程。茉莉素合成突变体*extra glume1-3 (egl-3)*和信号转导缺陷突变体*eg2-1D*都表现为花器官属性和数目的改变, 花分生组织不能正常终止生长(Cai等2014)。*EG1*编码定位于质体的脂酶, 是拟南芥*DAD1*的同源基因, 参与茉莉素的生物合成(Li等2009b; Cai等2014); *EG2*编码蛋白与拟南芥JAZ1同源, 是茉莉素信号通路中的抑制因子。研究显示, *egl-3*突变体茉莉素含量下降, 外源施加JA可部分恢复突变体异常花发育表型。茉莉素可激活EG2/*OsJAZ1*和受体*OsCOI1b*结合, 进而促使EG2/*OsJAZ1*被26S蛋白降解复合体识别并降解, 释放EG2/*OsJAZ1*对茉莉素响应转录因子*OsMYC2*的抑制, *OsMYC2*蛋白激活*OsMADS1*等下游基因的表达来调控水稻小穗发育(Cai等2014)。水稻基因组中有15个JAZ蛋白, 过量表达突变JAZ功能域的mJAZ3、mJAZ4、mJAZ6、mJAZ7和mJAZ11会引起类似*eg2-1D*突变体的表型(Hori等2014), 进一步证实茉莉素信号转导途径参与调控小穗的正常起始。因此, 与拟南芥茉莉素信号转导通路相同, 但作用网络不同, 水稻茉莉素信号通路调控E类基因的表达来影响小穗分生组织的早期决定、花器官的属性和有限生长等。茉莉素是否在其他单子叶植物中起到相似的作用仍然未知, 有待相关突变体的获得和分析。

玉米是雌雄同株异花植物, 茉莉素参与调控玉米雄性花的性别决定。*tasselseed1 (ts1)*编码玉米茉莉素生物合成途径中的13-LOX酶, *ts2*可能参与茉莉素合成过程中的 β -氧化反应; *ts1*和*ts2*突变体均表现为雄性花向双性花转变, 这一表型可以

被外源施加MeJA恢复(Acosta等2009)。茉莉素生物合成酶基因*OPR7*和*OPR8*的双突变也表现出雄性花向双性花转变(Yan等2012)。说明茉莉素含量影响玉米雄花中雌蕊的PCD过程, 其具体作用机制目前未有报道。Liu等(2012)发现, 水稻红莲型雄性不育系粤太A的细胞质不育可能与水稻*TS2*基因的正常表达相关, 暗示在粤太A这类雄性不育系中, 茉莉素含量可直接影响花粉育性, 但*TS2*引起粤太A细胞质不育的分子机制仍有待深入研究。由此可见, 茉莉素调控花器官发育的作用网络在植物进化中发生了较快的分化, 这一分化产生的原因和机制值得深入研究。

茉莉素还可与生长素共同作用调控水稻花器官的发育, 包括雄蕊发育、花粉育性和授精过程等。在*dao*突变体花药中, 调控茉莉素合成的酶, 包括*OsDAD1*、*OsAOS1*、*OsAOS2*、*OsLOX*和*OsOPR7*等基因的表达都下调了, 而编码12-oxophytodienoate (OPDA)还原酶的*OsOPRI*基因表达量却上调了, 暗示生长素在水稻花药发育中可调控茉莉素的代谢。但是外源施加茉莉素到*dao*突变体小穗只会打开突变体的内外稃, 不能促进突变体单性结实种子的进一步发育(Zhao等2013), 说明在水稻花药和种子发育过程中, 茉莉素与生长素具有协同却明显不同的作用途径, 它们如何共同调控水稻花药和种子的发育还有待进一步的研究(图1)。

5 讨论和展望

近年来, 水稻花器官发育分子调控机制的研究取得了较大的进展。与拟南芥花器官分子调控网络相比, 水稻花器官发育受到相似的作用网络调控, 比如控制花分生组织大小的CLV信号途径, 控制花原基起始和形态建成的ABCDE模型, 激素的合成和信号转导机制等(Zhang和Yuan 2014)。但是, 越来越多的结果显示, 很多转录因子家族的基因成员在单子叶植物基因组进化中发生了复制或功能分化。比如A类和E类基因的功能、以及它们的作用网络就存在较大的差异(Yoshida和Nagato 2011; Zhang等2013; Zhang和Yuan 2014)。茉莉素在水稻中是通过调控E类基因*OsMADS1*等的表达来影响花器官的生长发育和花分生组织的有限生长(Cai等2014); 在拟南芥中, 茉莉素却通过调控MYB类基因的表达来特异调控雄蕊的发育(Song

等2011)。这些调控网络是特异而复杂的,也可能是禾本科植物特有花序和花形态建成的分子基础。

植物激素可响应遗传和外界环境信号,在植物体特定的发育时期合成,是植物正常生长发育和适应环境生存的重要信号源。虽然ABCDE模型部分解释了水稻花器官原基属性建立的分子机制(Yoshida和Nagato 2011; Zhang等2013)。但人们对该模型中关键调控基因是如何感应生长发育信号,又是如何参与调控花器官的后期形态建成等问题仍缺乏深入的认识。水稻绿色革命基因*SEMI-DWARF1(SDI)*的突变在水稻矮化生产中发挥了重要的作用,但含有该突变位点的株系对低温更加敏感,Sakata等(2014)的研究提示,在遇到低温时,可通过外源施加赤霉素和蔗糖来部分弥补由低温引起的育性下降的问题。孕穗期遇到干旱会引起水稻减产,Kim等(2009)的研究发现这可能与穗中MeJA含量增加、引起脱落素代谢异常有关,从而造成穗和花器官异常发育;他们的研究为利用调控JA含量来解决孕穗期干旱引起的水稻减产问题提供了新的思路。对*DAO*基因的研究和分析表明,生长素浓度在单性结实发育过程中起着重要的调控作用,这也为今后利用基因工程,通过在果实发育特定的时期调节生长素浓度来促进水果、蔬菜的单性结实提供了理论依据和方向(Zhao等2013)。近期的研究还表明,定向改变油菜素内酯含量和信号转导路径,可有助于提高分蘖力和种子灌浆速度,达到提高粒重和增产的目的(Wu等2008; Li等2009a)。

因此,对各类植物激素信号调控水稻等重要农作物花器官发育的分子机制、在花器官发育过程中的互作机制,以及不同作物花器官发育过程中植物激素调控网络差异形成的原因等问题进行深入研究,不仅有助于我们进一步认识植物发育和进化的基本生物学问题,还将为我们在未来农业生产中利用激素定向调控水稻等作物花器官和生殖发育的过程奠定基础,有助于促进基础理论研究成果在生产中的应用。

参考文献

Abu-Zaitoon YM (2014). Phylogenetic analysis of putative genes involved in the tryptophan-dependent pathway of auxin biosynthesis in rice. *Appl Biochem Biotechnol*, 172: 2480~2495

- Achard P, Herr A, Baulcombe DC, Harberd NP (2004). Modulation of floral development by a gibberellin-regulated microRNA. *Development*, 131: 3357~3365
- Acosta IF, Laparra H, Romero SP, Schmelz E, Hamberg M, Mottinger JP, Moreno MA, Dellaporta SL (2009). *tasselseed1* is a lipoxygenase affecting jasmonic acid signaling in sex determination of maize. *Science*, 323: 262~265
- Alvarez-Buylla ER, Benitez M, Corvera-Poire A, Chaos Cador A, de Folter S, Gamboa de Buen A, Garay-Arroyo A, Garcia-Ponce B, Jaimes-Miranda F, Perez-Ruiz RV et al (2010). Flower development. *Arabidopsis Book*, 8: e0127
- Ashikari M, Sakakibara H, Lin S, Yamamoto T, Takashi T, Nishimura A, Angeles ER, Qian Q, Kitano H, Matsuoka M (2005). Cytokinin oxidase regulates rice grain production. *Science*, 309: 741~745
- Aya K, Ueguchi-Tanaka M, Kondo M, Hamada K, Yano K, Nishimura M, Matsuoka M (2009). Gibberellin modulates anther development in rice via the transcriptional regulation of *GAMYB*. *Plant Cell*, 21: 1453~1472
- Barazesh S, McSteen P (2008). Hormonal control of grass inflorescence development. *Trends Plant Sci*, 13: 656~662
- Brioudes F, Joly C, Szecsi J, Varaud E, Leroux J, Bellvert F, Bertrand C, Bendahmane M (2009). Jasmonate controls late development stages of petal growth in *Arabidopsis thaliana*. *Plant J*, 60: 1070~1080
- Browse J (2009). The power of mutants for investigating jasmonate biosynthesis and signaling. *Phytochemistry*, 70: 1539~1546
- Cai Q, Yuan Z, Chen M, Yin C, Luo Z, Zhao X, Liang W, Hu J, Zhang D (2014). Jasmonic acid regulates spikelet development in rice. *Nat Commun*, 5: 3476
- Cheng Y, Dai X, Zhao Y (2006). Auxin biosynthesis by the YUCCA flavin monooxygenases controls the formation of floral organs and vascular tissues in *Arabidopsis*. *Genes Dev*, 20: 1790~1799
- Chhun T, Aya K, Asano K, Yamamoto E, Morinaka Y, Watanabe M, Kitano H, Ashikari M, Matsuoka M, Ueguchi-Tanaka M (2007). Gibberellin regulates pollen viability and pollen tube growth in rice. *Plant Cell*, 19: 3876~3888
- Ciaffi M, Paolacci AR, Tanzarella OA, Porceddu E (2011). Molecular aspects of flower development in grasses. *Sex Plant Reprod*, 24: 247~282
- Daviere JM, Achard P (2013). Gibberellin signaling in plants. *Development*, 140: 1147~1151
- Hirano K, Aya K, Hobo T, Sakakibara H, Kojima M, Shim RA, Hasegawa Y, Ueguchi-Tanaka M, Matsuoka M (2008). Comprehensive transcriptome analysis of phytohormone biosynthesis and signaling genes in microspore/pollen and tapetum of rice. *Plant Cell Physiol*, 49: 1429~1450
- Hirose N, Makita N, Kojima M, Kamada-Nobusada T, Sakakibara H (2007). Overexpression of a type-A response regulator alters rice morphology and cytokinin metabolism. *Plant Cell Physiol*, 48: 523~539
- Hori Y, Kurotani K, Toda Y, Hattori T, Takeda S (2014). Overexpression of the JAZ factors with mutated jas domains causes pleiotropic defects in rice spikelet development. *Plant Signal Behav*, 9: e970414

- Ito T, Ng KH, Lim TS, Yu H, Meyerowitz EM (2007). The homeotic protein AGAMOUS controls late stamen development by regulating a jasmonate biosynthetic gene in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 19: 3516~3529
- Kaneko M, Itoh H, Inukai Y, Sakamoto T, Ueguchi-Tanaka M, Ashikari M, Matsuoka M (2003). Where do gibberellin biosynthesis and gibberellin signaling occur in rice plants? *Plant J*, 35: 104~115
- Kaneko M, Inukai Y, Ueguchi-Tanaka M, Itoh H, Izawa T, Kobayashi Y, Hattori T, Miyao A, Hirochika H, Ashikari M, Matsuoka M (2004). Loss-of-function mutations of the rice *GAMYB* gene impair α -amylase expression in aleurone and flower development. *Plant Cell*, 16: 33~44
- Khanday I, Yadav SR, Vijayraghavan U (2013). Rice *LHS1/OsMADS1* controls floret meristem specification by coordinated regulation of transcription factors and hormone signaling pathways. *Plant Physiol*, 161: 1970~1983
- Kim EH, Kim YS, Park SH, Koo YJ, Choi YD, Chung YY, Lee IJ, Kim JK (2009). Methyl jasmonate reduces grain yield by mediating stress signals to alter spikelet development in rice. *Plant Physiol*, 149: 1751~1760
- Kurakawa T, Ueda N, Maekawa M, Kobayashi K, Kojima M, Nagato Y, Sakakibara H, Kyojuka J (2007). Direct control of shoot meristem activity by a cytokinin-activating enzyme. *Nature*, 445: 652~655
- Li D, Wang L, Wang M, Xu YY, Luo W, Liu YJ, Xu ZH, Li J, Chong K (2009a). Engineering *OsBAK1* gene as a molecular tool to improve rice architecture for high yield. *Plant Biotechnol J*, 7: 791~806
- Li H, Xue D, Gao Z, Yan M, Xu W, Xing Z, Huang D, Qian Q, Xue Y (2009b). A putative lipase gene *EXTRA GLUME1* regulates both empty-glume fate and spikelet development in rice. *Plant J*, 57: 593~605
- Li M, Tang D, Wang K, Wu X, Lu L, Yu H, Gu M, Yan C, Cheng Z (2011). Mutations in the F-box gene *LARGER PANICLE* improve the panicle architecture and enhance the grain yield in rice. *Plant Biotechnol J*, 9: 1002~1013
- Li S, Zhao B, Yuan D, Duan M, Qian Q, Tang L, Wang B, Liu X, Zhang J, Wang J et al (2013). Rice zinc finger protein *DST* enhances grain production through controlling *Gn1a/OsCKX2* expression. *Proc Natl Acad Sci USA*, 110: 3167~3172
- Liu G, Tian H, Huang YQ, Hu J, Ji YX, Li SQ, Feng YQ, Guo L, Zhu YG (2012). Alterations of mitochondrial protein assembly and jasmonic acid biosynthesis pathway in Honglian (HL)-type cytoplasmic male sterility rice. *J Biol Chem*, 287: 40051~40060
- McSteen P (2010). Auxin and monocot development. *Cold Spring Harb Perspect Biol*, 2: a001479
- Pagnussat GC, Alandete-Saez M, Bowman JL, Sundaresan V (2009). Auxin-dependent patterning and gamete specification in the *Arabidopsis* female gametophyte. *Science*, 324: 1684~1689
- Plackett AR, Thomas SG, Wilson ZA, Hedden P (2011). Gibberellin control of stamen development: a fertile field. *Trends Plant Sci*, 16: 568~578
- Riemann M, Riemann M, Takano M (2008). Rice *JASMONATE RESISTANT 1* is involved in phytochrome and jasmonate signalling. *Plant Cell Environ*, 31: 783~792
- Sakamoto T, Sakakibara H, Kojima M, Yamamoto Y, Nagasaki H, Inukai Y, Sato Y, Matsuoka M (2006). Ectopic expression of KNOTTED1-like homeobox protein induces expression of cytokinin biosynthesis genes in rice. *Plant Physiol*, 142: 54~62
- Sakata T, Oda S, Tsunaga Y, Shomura H, Kawagishi-Kobayashi M, Aya K, Saeki K, Endo T, Nagano K, Kojima M et al (2014). Reduction of gibberellin by low temperature disrupts pollen development in rice. *Plant Physiol*, 164: 2011~2019
- Sazuka T, Kamiya N, Nishimura T, Ohmae K, Sato Y, Imamura K, Nagato Y, Koshihata T, Nagamura Y, Ashikari M et al (2009). A rice *tryptophan deficient dwarf* mutant, *tdl1*, contains a reduced level of indole acetic acid and develops abnormal flowers and organless embryos. *Plant J*, 60: 227~241
- Song S, Qi T, Huang H, Ren Q, Wu D, Chang C, Peng W, Liu Y, Peng J, Xie D (2011). The Jasmonate-ZIM domain proteins interact with the R2R3-MYB transcription factors MYB21 and MYB24 to affect jasmonate-regulated stamen development in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 23: 1000~1013
- Staswick PE, Tiryaki I, Rowe ML (2002). Jasmonate response locus *JAR1* and several related *Arabidopsis* genes encode enzymes of the firefly luciferase superfamily that show activity on jasmonic, salicylic, and indole-3-acetic acids in an assay for adenylation. *Plant Cell*, 14: 1405~1415
- Sundberg E, Østergaard L (2009). Distinct and dynamic auxin activities during reproductive development. *Cold Spring Harb Perspect Biol*, 1: a001628
- Tsuda K, Ito Y, Sato Y, Kurata N (2011). Positive autoregulation of a *KNOX* gene is essential for shoot apical meristem maintenance in rice. *Plant Cell*, 23: 4368~4381
- Tsuji H, Aya K, Ueguchi-Tanaka M, Shimada Y, Nakazono M, Watanabe R, Nishizawa NK, Gomi K, Shimada A, Kitano H et al (2006). *GAMYB* controls different sets of genes and is differentially regulated by microRNA in aleurone cells and anthers. *Plant J*, 47: 427~444
- Wang JR, Hu H, Wang GH, Li J, Chen JY, Wu P (2009). Expression of PIN genes in rice (*Oryza sativa* L.): tissue specificity and regulation by hormones. *Mol Plant*, 2: 823~831
- Wasternack C, Hause B (2013). Jasmonates: biosynthesis, perception, signal transduction and action in plant stress response, growth and development. An update to the 2007 review in *Annals of Botany*. *Ann Bot*, 111: 1021~1058
- Wellmer F, Alves-Ferreira M, Dubois A, Riechmann JL, Meyerowitz EM (2006). Genome-wide analysis of gene expression during early *Arabidopsis* flower development. *PLoS Genet*, 2: e117
- Werner T, Schmulling T (2009). Cytokinin action in plant development. *Curr Opin Plant Biol*, 12: 527~538
- Wu CY, Trieu A, Radhakrishnan P, Kwok SF, Harris S, Zhang K, Wang J, Wan J, Zhai H, Takatsuto S et al (2008). Brassinosteroids regulate grain filling in rice. *Plant Cell*, 20: 2130~2145
- Xiao Y, Chen Y, Charnikhova T, Mulder PP, Heijmans J, Hoogenboom A, Agalou A, Michel C, Morel JB, Dreni L et al (2014). *OsJAR1* is required for JA-regulated floret opening and anther dehiscence

- in rice. *Plant Mol Biol*, 86: 19~33
- Yadav SR, Khanday I, Majhi BB, Veluthambi K, Vijayraghavan U (2011). Auxin-responsive *OsMGH3*, a common downstream target of *OsMADS1* and *OsMADS6*, controls rice floret fertility. *Plant Cell Physiol*, 52: 2123~2135
- Yamaguchi N, Winter CM, Wu MF, Kanno Y, Yamaguchi A, Seo M, Wagner D (2014). Gibberellin acts positively then negatively to control onset of flower formation in *Arabidopsis*. *Science*, 344: 638~641
- Yamaguchi N, Wu MF, Winter CM, Berns MC, Nole-Wilson S, Yamaguchi A, Coupland G, Krizek BA, Wagner D (2013). A molecular framework for auxin-mediated initiation of flower primordia. *Dev Cell*, 24: 271~282
- Yan Y, Christensen S, Isakeit T, Engelberth J, Meeley R, Hayward A, Emery RJ, Kolomiets MV (2012). Disruption of *OPR7* and *OPR8* reveals the versatile functions of jasmonic acid in maize development and defense. *Plant Cell*, 24: 1420~1436
- Yang DL, Yao J, Mei CS, Tong XH, Zeng LJ, Li Q, Xiao LT, Sun TP, Li J, Deng XW et al (2012). Plant hormone jasmonate prioritizes defense over growth by interfering with gibberellin signaling cascade. *Proc Natl Acad Sci USA*, 109: E1192~E1200
- Yoshida A, Ohmori Y, Kitano H, Taguchi-Shiobara F, Hirano HY (2012). *ABERRANT SPIKELET AND PANICLE1*, encoding a TOPLESS-related transcriptional co-repressor, is involved in the regulation of meristem fate in rice. *Plant J*, 70: 327~339
- Yoshida H, Nagato Y (2011). Flower development in rice. *J Exp Bot*, 62: 4719~4730
- Yu H, Ito T, Zhao Y, Peng J, Kumar P, Meyerowitz EM (2004). Floral homeotic genes are targets of gibberellin signaling in flower development. *Proc Natl Acad Sci USA*, 101: 7827~7832
- Zalewski W, Galuszka P, Gasparis S, Orczyk W, Nadolska-Orczyk A (2010). Silencing of the *HvCKX1* gene decreases the cytokinin oxidase/dehydrogenase level in barley and leads to higher plant productivity. *J Exp Bot*, 61: 1839~1851
- Zhang D, Yuan Z (2014). Molecular control of grass inflorescence development. *Annu Rev Plant Biol*, 65: 553~578
- Zhang D, Yuan Z, An G, Dreni L, Hu J, Kater M (2013). Panicle development. In: Zhang Q, Wing RA (eds). *Genetics and Genomics of Rice*. New York: Springer, 279~295
- Zhang L, Zhao YL, Gao LF, Zhao GY, Zhou RH, Zhang BS, Jia JZ (2012). *TaCKX6-D1*, the ortholog of rice *OsCKX2*, is associated with grain weight in hexaploid wheat. *New Phytol*, 195: 574~584
- Zhao Z, Zhang Y, Liu X, Zhang X, Liu S, Yu X, Ren Y, Zheng X, Zhou K, Jiang L et al (2013). A role for a dioxygenase in auxin metabolism and reproductive development in rice. *Dev Cell*, 27: 113~122