

植物顶端优势调控研究概述

王宝增 安康 (河北廊坊师范学院生命科学学院 廊坊 065000)

摘要 生长素是控制顶端优势的主导因素,细胞分裂素和独脚金内酯也参与顶端优势的调控。近年的研究发现,除了植物激素外,蔗糖也能作为信号分子调控顶端优势。本文概述了植物顶端优势的研究进展。

关键词 顶端优势 生长素 细胞分裂素 独脚金内酯 蔗糖

在植物的形态建成过程中,顶芽长出主茎,腋芽长出侧枝,通常主茎生长很快,而腋芽生长较慢。这种由于植物的顶芽生长占优势而抑制腋芽生长的现象称为顶端优势(apical dominance)。顶端优势在植物界非常普遍,但明显程度有差异:有些植物(如向日葵、玉米和高粱)的顶端优势十分明显;有些植物(如雪松和桧柏)的顶端优势相对较弱,但仍旧比较明显;有些植物(如小麦和水稻)顶端优势则不明显。顶端优势不仅是植物的一种生存机制,其原理的利用在农业和园艺生产中也有重要意义^[1]。

长期以来,人们一直认为生长素是控制顶端优势的主要信号,但随着研究的不断深入,有必要从全新的角度重新认识这一现象。

1 植物激素与顶端优势

1.1 植物生长素 早在80多年前,Thimann和Skoog以蚕豆为实验材料,证实了生长素参与植物的顶端优势。蚕豆幼苗去顶后会刺激腋芽生长,用生长素处理去顶蚕豆植株可抑制该过程。他们推测是植物顶端产生的生长素以极性运输的方式向下运输,并进入腋芽,从而直接抑制腋芽的生长^[2]。如果用生长素运输抑制剂处理植株的主茎或对主茎做环割处理,则可刺激处理部位下方的腋芽生长^[3]。但后来的研究发现,生长素并非直接抑制腋芽生长,因为若把同位素标记的生长素施加到去顶植株茎尖时,在腋芽中检测不到放射性标记的生长素,说明在该过程中可能存在第二信使^[4]。

1.2 细胞分裂素 许多研究结果表明,细胞分裂素可能就是生长素控制腋芽生长的第二信使。例如:将细胞分裂素直接施加于腋芽,可使休眠的腋芽恢复生长状态;将鹰嘴豆植株的顶端去除,腋芽中的细胞分裂素含量在6h内便增加7倍^[5];而将生长素类似物萘乙酸施加到去顶的豌豆茎尖,可以抑制去顶后细胞分裂素水平的升高^[6]。以上实验现象说明,生长素可能通过控制细胞分裂素的合成间接控制腋芽的生长。Tanaka等^[7]利用豌豆进行的研究发现:豌豆去顶之前检测不到异戊烯基转移酶基因(*IPT*)表达,而去顶后该基因就表达,并伴随细胞分裂素在茎节处积累,说明生长素通过抑制细胞分裂素合成的关键酶——*IPT*的表达,

来抑制豌豆茎节处细胞分裂素的合成,最终表现为生长素的顶端优势效应。另有研究发现,生长素还可调控细胞分裂素氧化酶(*CKX*)的水平来控制内源细胞分裂素水平,该酶可将细胞分裂素降解。所以生长素通过抑制*IPT*基因表达,同时诱导*CKX*基因的表达从而抑制腋芽生长,形成顶端优势。

1.3 独脚金内酯 研究发现,独脚金内酯合成缺陷突变体以及信号传递突变体均为多枝表型,而外施独脚金内酯后可抑制分枝的形成^[8],说明独脚金内酯作为一种新型植物激素,也参与植物顶端优势的调控。研究认为,独脚金内酯是通过抑制生长素输出载体PIN蛋白在细胞基部的积累而抑制生长素的极性运输^[9],来调控顶端优势的;此外,独脚金内酯的生物合成受生长素诱导,它也可能作为生长素的第二信使直接进入腋芽,抑制腋芽的伸长^[10]。

在生长素抑制腋芽生长的过程中,需要借助独脚金内酯才能发挥作用,这一结论的实验依据是:在独脚金内酯缺陷突变体中,外源生长素不能抑制去顶植物分枝的形成^[11];而如果将独脚金内酯缺陷突变体接穗嫁接到野生型砧木上,再施加生长素则可完全抑制去顶植物的分枝^[11]。

由此可知,生长素、细胞分裂素和独脚金内酯可以协同调控植物分枝:独脚金内酯在根部合成,通过木质部向上运输,抑制生长素的运输,从而降低腋芽输出生长素的能力;生长素自上向下运输,抑制细胞分裂素合成,促进独脚金内酯的合成,抑制腋芽生长;细胞分裂素自下向上运输,阻止生长素诱导的独脚金内酯的生物合成,进而促进腋芽生长发育^[12]。

2 蔗糖与顶端优势

最近的研究发现,除了植物激素以外,糖类也参与顶端优势调控。Mason等^[13]的研究认为,蔗糖也可以作为信号分子调控腋芽发育。豌豆去顶后大约2.5h后腋芽开始生长,而在与腋芽相邻的茎中,生长素水平的下降要在24h后才能检测到,表明生长素水平的下降不是腋芽生长的起始信号。通过对蔗糖进行¹⁴C标记,发现在与腋芽相邻的茎中,来源于叶片的蔗糖浓度在去顶后2h内开始下降,蔗糖浓度的下降是由于腋芽对蔗糖的吸收所致。去顶的结果是直接导致糖类对腋

芽的供给增加,进而诱导腋芽生长。而且,用蔗糖直接饲喂完整的豌豆植株休眠芽可促进芽的伸长,证实了糖类对腋芽生长的重要性。主茎作为较强的库器官,获取蔗糖的能力大于腋芽。因此 Mason 等认为,顶端优势是由生长顶端较强的库活力(sink activity)调控的,因为它限制了糖类向腋芽的供给。

蔗糖作为介导顶端优势的信号分子,还在于它是植物韧皮部长距离运输的主要糖类,运输速率很高。外源蔗糖处理完整豌豆植株能够诱导腋芽伸长,而通过脱叶等方式使糖耗尽后能够强烈地抑制去顶植物腋芽的发生。在脱叶、增加 CO₂ 供给以及抑制蔗糖降解的研究中,发现植物分枝和糖类的获得有很高的相关性。腋芽生长的启动也和蔗糖运输以及代谢相关基因的表达有关^[14]。

3 蔗糖与植物激素互作调控顶端优势

既然蔗糖参与顶端优势调控,那么,蔗糖与生长素、细胞分裂素以及独脚金内酯有何关系呢?

研究发现,在腋芽生长早期,蔗糖以剂量依赖的方式促进生长素从芽运出,表明蔗糖是通过增强生长素的向外输出来促进芽生长的。最近的研究也表明,豌豆去顶之后,生长素从腋芽运出的量迅速增加^[15]。然而,在植物去顶或蔗糖处理的研究中,通过抑制生长素在腋芽中的外运,并没有影响芽生长的起始,表明蔗糖调控生长素外运可能在腋芽生长后期才起作用。

在玫瑰的离体研究中发现,蔗糖能够强烈诱导细胞分裂素合成,说明细胞分裂素可以介导蔗糖的调控作用。然而,在生长介质中以细胞分裂素代替蔗糖却不足以诱导腋芽生长,表明蔗糖还可以通过不依赖细胞分裂素的途径发挥作用^[16]。拟南芥细胞分裂素缺失突变体表现为分枝较少,去顶之后分枝会增多,因为去顶之后会引起腋芽获得较多糖类,说明蔗糖含量高时,分枝不需要细胞分裂素介导,只有在缺乏蔗糖供给的情况下才会需要细胞分裂素^[17]。Girault 等的研究表明,光照可调控腋芽的糖类供给,但是单纯的糖类供给并不能恢复由黑暗或低光强导致的弱分枝表型,提示了在光照下糖类向腋芽供给过程中细胞分裂素扮演了重要的角色^[18]。

在玫瑰的离体实验中还发现,供给蔗糖能强烈抑制玫瑰单个节中 MAX2 基因的表达^[16]。MAX2 基因编码一种 F-box 蛋白,参与独脚金内酯生物合成和信号转导过程,在抑制分枝的过程中不可或缺。在高粱的研究中也得到了类似结论。此外还发现,通过遮阴或脱叶处理限制糖类供给可增强 MAX2 基因的表达^[19],这提示蔗糖可能通过影响独脚金内酯信号途径调控腋芽的生长。

4 展望

顶端优势的形成是一个非常复杂的过程,涉及到各种信号分子和信号途径。除了生长素、细胞分裂素和独脚金内酯以外,蔗糖也可通过芽库(bud sink)强度影响植物分枝。那么,植物激素是否影响蔗糖信号或芽库强度?蔗糖信号和芽库强度是否影响植物激素水平?在腋芽生长过程中,植物激素和蔗糖的靶分子又是什么?上述问题均需进一步研究。

主要参考文献

- [1] 刘进平. 植物腋芽生长与顶端优势[J]. 植物生理学通讯, 2007, 43(3): 575-582.
- [2] THIMANN KV, SKOOG F. Studies on the growth hormone of plants. III. The inhibiting action of the growth substance on bud development [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 1933, 19(7): 714-716.
- [3] 李春俭. 植物激素在顶端优势中的作用[J]. 植物生理学通讯, 1995, 31(6): 401-406.
- [4] PRASAD TK, LI X, ABDEL-RAHMAN AM, et al. Does auxin play a role in the release of apical dominance by shoot inversion in *Ipomoea nil*? [J]. Annals of Botany, 1993, 71(3): 223-229.
- [5] TURNBULL C, RAYMOND M, DODD I, et al. Rapid increases in cytokinin concentration in lateral buds of chickpea (*Cicer arietinum* L.) during release of apical dominance [J]. Planta, 1997, 202(3): 271-276.
- [6] LI CJ, GUEVARA E, GERRERA J, et al. Effects of apex excision and replacement by 1-naphthylacetic acid on cytokinin concentration and apical dominance in pea plants [J]. Physiologia Plantarum, 1995, 94(3): 465-469.
- [7] 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): 1028-1036.
- [8] RAMEAU C, BERTHELOOT J, LEDUC N, et al. Multiple pathways regulate shoot branching [J]. Frontiers in Plant Science, 2015(5): 741-756.
- [9] CRAWFORD S, SHINOHARA N, SIEBERER T, et al. Strigolactones enhance competition between shoot branches by dampening auxin transport [J]. Development, 2010, 137(17): 2905-2913.
- [10] BREWER PB, DUN EA, FERGUSON BJ, et al. Strigolactone acts downstream of auxin to regulate bud outgrowth in pea and *Arabidopsis* [J]. Plant Physiology, 2009, 150(1): 482-493.
- [11] ARITE T, IWATA H, OHSHIMA K, et al. DWARF10, an RMS1/MAX4/DAD1 ortholog, controls lateral bud outgrowth in rice [J]. The Plant Journal, 2007, 51(6): 1019-1029.
- [12] 王 玫, 陈洪伟, 王红利, 等. 独脚金内酯调控植物分枝的研究进展[J]. 园艺学报, 2014, 41(9): 1924-1934.
- [13] MASON MG, ROSS JJ, BABST BA, 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): 6092-6097.

密码子使用偏好性对生物钟基因表达模式及功能的影响

李艺柔 赵 静* (河北师范大学生命科学院 石家庄 050024)

摘要 密码子的使用对蛋白表达具有重要的影响。密码子的自然选择影响翻译的准确性和效率,而调控基因转录、可变性剪接和 RNA 结构等可以影响基因表达模式。本文结合模式生物脉孢菌、蓝藻以及果蝇生物钟基因的密码子选择特点,阐述了非最优密码子使用偏好性对生物钟基因表达模式及功能的影响。

关键词 密码子使用偏好性 生物钟基因 表达模式 蛋白结构和功能

在进化过程中,地球上生活的许多生物适应于环境的昼夜节律性变化,产生了近 24 小时周期性变化的生物钟系统,从简单的蓝藻到复杂的哺乳动物,生物钟广泛存在。生物钟可以帮助机体预测和适应日周期性的节律变化,使生物体的各种生理、生化水平以及行为活动达到与环境周期变化的同步性,为生物提供生存优势。

在自然界中,编码 20 种氨基酸的密码子有 61 种,除色氨酸和甲硫氨酸仅由一种密码子编码外,其余氨基酸均对应 2~6 个密码子,而其中同义密码子的使用频率在物种间和物种内均不相同,称为密码子使用偏好性。密码子使用偏好性几乎存在于所有物种基因组中,是基因与物种在长期进化过程中突变、选择和漂变的结果^[1]。目前,影响密码子使用的各种可能因素仍是一个比较有争议的问题,但是一般认为具有高表达水平的基因具有较高等度的密码子使用偏好性。在面临着较强的翻译效率/精确性的选择条件下,基因对与具有高表达丰度的 tRNA 互补的密码子具有更强的选择偏好性。虽然已有研究表明基因对特定密码子的选择偏好性会因某些环境因子而改变^[2],但是密码子选择偏好性对生物体复杂的表型及其环境适应性的直接影响在很大程度上还是未知的。

1 最优密码子的使用对生物钟蛋白的表达、结构和功能的影响

粗糙脉孢菌在进化上与植物和动物密切相关,是研究生物钟机制的重要模式生物。脉孢菌的蛋白编码

基因表现了很强的密码子偏好性,这种丝状真菌中几乎所有密码子的第三位碱基都表现出了 C>G>T>A 的偏好性^[3]。研究人员通过质谱分析鉴定了脉孢菌全细胞提取物中含量较为丰富的蛋白,发现编码蛋白表达丰度较高的基因表现了更强的最优密码子偏好性,最优密码子氨基酸总是伴随着最高水平的翻译延长速率。

脉孢菌生物钟核心振荡器中起关键作用的元件光周期蛋白(FREQUENCY, FRQ)和光周期蛋白互作蛋白(FRQ Interaction RNA Helicase, FRH)是生物钟核心调控的两个负调控元件,两个光受体蛋白 WHITE COLLAR-1 和 WHITE COLLAR-2(WC-1 和 WC-2)作为转录因子组成异源二聚体复合物激活 *frq* 的转录;FRQ-FRH 复合物通过与 WC 蛋白互作,抑制 WC 复合物的活性。FRQ 蛋白的表达水平和稳定性对于设定周期长度、相位和生物钟对环境信号的敏感性发挥了重要的作用^[4]。另外,FRQ 还会通过一个连锁的正反馈环路促进两个 WC 蛋白的表达。

为了研究密码子使用对 *frq* 的表达模式及功能发挥的影响,研究人员构建了两种 *frq* 基因序列氨基端密码子优化的菌株 *m-frq* 和 *f-frq* (*m-frq* 只将 *frq* 基因的稀有密码子进行了优化,*f-frq* 将 *frq* 基因的每个密码子均进行最优化),结果显示,在恒定光照条件下,*m-frq* 和 *f-frq* 菌株均比 *wt-frq* 菌株(野生型)具有更高水平的 FRQ 蛋白表达量;FRQ 蛋白已经被证明可以上调 WC 蛋白的表达水平,然而 WC-1 和 WC-2 的表达水平在不同菌株中是相似的,并没有受到密码子优

- [14] FRANCOIS FB, ELIZABETH AD, STEPHANIE CK, et al. An update on the signals controlling shoot branching [J]. Trends in Plant Science, 2019, 24(3): 220-236.
- [15] CHABIKWA TG, BREWER PB, BEVERIDGE CA. Initial bud outgrowth occurs independent of auxin flow out of buds [J]. Plant Physiology, 2019, 179(1): 55-65.
- [16] BARBIER F, PERON T, LECERF M, et al. Sucrose is an early modulator of the key hormonal mechanisms controlling bud outgrowth in *Rosa hybrida* [J]. Journal of Experimental Botany, 2015, 66(9): 2569-2582.

- [17] MÜLLER D, WALDIE T, MIYAWAKI K, et al. Cytokinin is required for escape but not release from auxin mediated apical dominance [J]. The Plant Journal, 2015, 82(5): 874-886.
- [18] GIRAULT T, ABIDI F, SIGOGNE M, et al. Sugars are under light control during bud burst in *Rosa* sp [J]. Plant, Cell & Environment, 2010, 33(8): 1339-1350.
- [19] KEBROM TH, BRUTNELL TP, HAYS DB, et al. Vegetative axillary bud dormancy induced by shade and defoliation signals in the grasses [J]. Plant Signaling & Behavior, 2010, 5(3): 317-319. ◆