

菊花侧枝形成与调控研究进展

温超 刘美娟 施敬恬 马男 赵梁军*

(中国农业大学园艺学院/花卉发育与品质调控北京市重点实验室,北京 100193)

摘要 针对作为我国鲜切花出口的重要种类——菊花生产中摘心和抹除侧枝侧蕾的人工成本过高,严重影响企业效益和规模化生产的状况,对菊花侧枝的形成、遗传、发育调控和分子改良等方面取得的成果进行综述,并在此基础上对今后菊花侧枝研究的发展方向进行展望,为菊花株型分子育种和标准化生产提供理论参考。

关键词 菊花;侧枝;遗传;发育;调控

中图分类号 S6821.1⁺1 **文章编号** 1007-4333(2017)12-0045-08 **文献标志码** A

Research progress on the formation and regulation of shoot branching in chrysanthemum

WEN Chao, LIU Meijuan, SHI Jingtian, MA Nan, ZHAO Liangjun*

(College of Horticulture/Beijing Key Laboratory of Development and Quality Control of Ornamental Crops, China Agricultural University, Beijing 100193, China)

Abstract Chrysanthemum is an most important varieties of export cut flowers in China. The cost of pinching and removing branches in chrysanthemum production is so high and it affects enterprise benefit and scale production seriously. In this study, formation, genetics, development regulation and molecular improvement of chrysanthemum shoot branching are introduced, and the future research of shoot branching is put forwarded. This study provides references for the plant type breeding and standardized production of chrysanthemum.

Keywords *Chrysanthemum morifolium*; branches; genetics; development; regulation

分枝是植物普遍存在的现象,也是植物形态建成中的重要组成部分。植物分枝可以增加营养器官生长和产生更多的生殖生长位点,从而增加生物质量和种子产量^[1-2]。不同物种之间的分枝模式存在很大的不同,这样有利于形成生命形式的多样性和维持生态多样性^[3-4]。

菊花(*Chrysanthemum morifolium*)属于菊科菊属植物,是我国十大传统名花之一,世界四大切花之一,也是我国鲜切花出口的重要种类。菊花种类丰富,形态各异,可应用于切花、盆花、庭院绿化及园林景观,且应用时具有不同的株型要求。在生产上,多头菊利用分枝性一般的品种人工多次摘心,而单头切花菊利用多侧枝的品种人工抹除侧枝侧蕾的问

题突出,导致企业人工成本过高,效益和效率下降,影响规模化生产。因此,明确菊花侧枝调控机理,将为菊花株型分子育种和标准化生产提供重要的理论依据。目前,菊花侧枝的研究主要集中在侧枝的形成、遗传、发育调控和分子改良等方面。本研究旨在整理分析前人文献的基础上进行总结讨论,并对今后菊花侧枝的研究方向进行展望。

1 菊花侧枝的形成

植物侧枝发育主要包括 2 个过程:腋芽分生组织起始,在叶腋处分化形成侧芽;侧芽伸长形成侧枝^[5]。其中,侧芽形成的过程可细分为 4 个步骤:1)叶腋部位特性的确立;2)叶腋内分生组织形成能力的

收稿日期:2016-10-25

基金项目:国家‘863’计划项目(2011AA100208)

第一作者:温超,博士研究生,E-mail:dewc6929@163.com

通讯作者:赵梁军,教授,主要从事观赏植物发育生理与分子生物学研究,E-mail:zhaolj5073@sina.com

保持;3)腋生分生组织的调整;4)侧芽的形成^[6]。侧芽形成后,可以立即伸长为侧枝,也可以保持在休眠或者半休眠状态。

菊花侧枝的形成过程以切花菊研究为主。李俊香等^[7]以少侧枝切花菊‘深志’为材料,发现其在春季温度较低时形成侧芽,夏季高温时侧芽形成受阻,主要原因是在高温条件下侧芽形成过程步骤3)或步骤4)被阻断。Chen等^[8]发现切花菊‘神马’株高45 cm时,所有的侧芽处于休眠状态;随着植株生长,芽17~22开始萌动,多数侧芽并不伸长,保持2片伸展的叶子的状态;株高85 cm时,芽22~28伸长,表明处于营养生长期时菊花侧芽的伸长部分取决于侧芽与茎尖的距离。将切花菊‘神马’植株进行去顶处理,发现去顶后最上部的3个侧芽伸长明显,而下部的侧芽伸长不明显,表明顶端优势对菊花侧芽存在抑制作用^[8-9]。

菊花侧枝的类型以小菊和切花菊研究为主。王青等^[10]根据小菊生长过程中分枝发生情况和花期的植株形态的差异,将小菊划分为4种分枝类型:A类型植株分枝能力较强,在植株10 cm以下时,侧芽开始生长,顶端没有明显的柳叶产生,植株由一个长势基本相同的分枝组成,但株型不够紧凑丰满;B类型植株生长势强,顶端优势明显,侧芽生长缓慢,生长前期主要是植株高度的增加,待植株顶端产生柳叶封顶之后,顶端优势解除,上部侧芽开始生长,是所占数量最多,最常见的分枝类型,但容易产生倒伏现象;C类型顶端优势不明显,主茎在不断生长的同时,下部的侧芽也在迅速生长,不受顶端优势的影响,植株在花期呈塔型;D类型植株分枝能力最强,在生长的一定时期就在主茎顶端产生柳叶,顶端优势解除后,植株上部腋芽开始生长,长到一定程度顶端再次产生柳叶封顶,然后二级侧芽开始生长,具有自然封顶特性,易形成紧凑圆整的株型。Yang等^[11]根据切花菊侧枝的数目和分布,将植株划分为三部分,在每部分中侧枝数>3个的计为“多”,侧枝数量≤3个计为“少”,侧枝数为0的计为“无”,将切花菊分为“上无下无,上无下多,上无下少,上少下无,上少下少,上少下多,上多下无,上多下多,上多下少”9个类型,进行切花菊子代侧枝类型的划分。Dierck等^[12]发现在长日条件下,切花菊‘C17’能够完成成花转变,失去顶端优势,上部侧芽开始生长,形成分枝类型,而切花菊‘C18’保持很强的顶端优势,抑制下部侧芽生长,形成不分枝类型。

2 菊花侧枝的遗传

菊花侧枝为多基因控制的数量性状,主要由侧枝数、侧枝高度、侧枝长度、侧枝角度等组成^[13]。菊花侧枝的遗传规律主要是利用杂交群体后代分析进行。赵静媛等^[14]以小菊品种‘早意大利红’为母本,地被菊品种‘03(6)-12’为父本构建F₁、F₂、BC₁共3个群体,发现地被菊的匍匐/直立特性由1对不完全显性主效基因控制,同时存在微效修饰基因,并筛选出1个与匍匐性状控制基因相连锁的分子标记。彭辉等^[15]利用植物数量性状的主基因+多基因混合遗传模型的分析方法,对少分枝切花小菊品种‘QX-145’和多侧枝‘南农银山’杂交获得的F₁群体进行研究,发现F₁代杂种的一级分枝数、分枝高度、一级分枝长度和分枝角度等4个分枝性状杂种优势和超亲分离现象明显。Peng等^[16]利用少侧枝小菊品种‘QX-145’和多侧枝‘南农银山’杂交获得的F₁群体对侧枝性状进行QTL定位,发现了16个侧枝相关的QTL,包括5个侧枝数目QTL,4个株高QTL,4个分枝角度QTL,3个侧枝长度QTL,其中有4个是稳定遗传的。Yang等^[11]分别利用多侧枝品种‘神马’、‘蜂窝粉’和少侧枝品种‘深志’进行杂交获得2个F₁群体进行研究,发现F₁子代侧枝数目和侧枝长度均有所降低,但上部、中部和下部的侧枝减少表现不同,而亲本‘深志’减少子代侧枝发生的主要部位是中部。李方圆^[17]利用多侧枝品种‘神马’和少侧枝品种‘深志’进行正反交获得2个F₁群体进行研究,发现F₁代节数、侧枝数大部分位于父母本之间,正交后代的侧枝长度仍然处于父母本之间,而反交后代侧枝长度较长,超出了父母本范围。2个F₁群体中部侧枝数均有明显下降,说明‘深志’主要影响中部的侧枝发育。Klie等^[18]利用全基因组关联分析和AFLP标记对菊花86个品种和1个F₁代(MK11/3)进行侧枝遗传分析,获得11个与独脚金内酯途径相关基因的显著关联标记。

3 菊花侧枝的调控

3.1 植物激素调控侧枝发育

经典的去顶试验、嫁接试验、外源施加试验和单/双芽茎段试验等证明了生长素、细胞分裂素和独脚金内酯是调控侧枝生长发育最重要的三类激素^[19-20]。

3.1.1 生长素

生长素是最早发现的维持顶端优势的激素。生

长素在植物顶芽及幼嫩叶片中合成,具有向下极性运输的特性。当顶芽被去除后,下面的侧枝伸长;当生长素立刻施加到去掉顶芽的茎上时,发现下面的侧枝伸长被抑制^[21]。但随后的发现表明生长素并不直接进入腋芽^[22]。Jiang 等^[23]对不同分枝类型的切花菊品种‘精海’和‘精云’研究表明,切花菊顶芽中生长素(Indole-3-acetic acid, IAA)含量在顶端优势中发挥重要作用,IAA 含量越高,对侧芽生长的抑制作用越强。Xi 等^[24]研究表明水培菊花‘神马’的生长素呈自上而下梯度分布,并且这种分布与生长素的运输有关。

茎中生长素的极性运输流依赖于生长素输出载体 PIN1(PIN-FORMED)^[25]。PIN1 蛋白的极性分布决定生长素的流向,因此 PIN1 在蛋白水平与转录水平的变化会影响生长素流,从而影响植物分枝发育^[26]。吕素慧等^[27]以切花菊‘神马’为材料,发现菊花 *CmPIN1* 基因受到生长素诱导,且能被外源施加的生长素所恢复;去顶后,近顶端第一个侧芽内 *CmPIN1* 基因表达量优先恢复,趋向于代替顶芽成为新的生长素源,以维持主茎中生长素极性运输;当主茎中的生长素运输通道再次打开,茎节中 *CmPIN1* 基因表达量均逐渐恢复,上述表明 *CmPIN1* 基因参与菊花主茎中生长素的极性运输,以及顶端优势的维持,间接抑制侧芽伸长。

3.1.2 细胞分裂素

细胞分裂素(Cytokinin, CK)可诱导生长素在植物幼嫩根、茎、叶部位的合成和运输^[28],顶端优势中的生长素可抑制茎节处细胞分裂素的合成。因此,细胞分裂素对侧枝发育有非常重要的作用。其中,异戊烯基转移酶(Isopentenyl transferase, IPT)基因 *IPTs* 是一个小的多基因家族,是细胞分裂素生物合成的限速酶基因。于静等^[29]从菊花‘神马’中分离得到 *DgIPT3* 基因,发现其具有 IPT 家族典型的 ATP/GTP 结合位点 MGATGTGKS,蛋白定位于细胞质中。过表达 *DgIPT3* 异源转化野生型拟南芥,莲座侧枝明显增多,表明 *DgIPT3* 可能是参与菊花侧枝形成的关键基因之一。Chen 等^[8]利用菊花的双芽茎段及 split-plate 系统检测发现,去顶后茎节中 *DgIPT3* 表达水平提高,而顶端施加 NAA 后其表达恢复到对照水平。

3.1.3 独脚金内酯

独脚金内酯(Strigolactones, SLs)是一类类胡萝卜素的内酯,在植物侧枝调控、侧根发育等发面

具有独特的作用。随着多种多侧枝突变体的鉴定,SLs 合成途径和信号途径相关基因和功能逐步被鉴定出来^[30]。

目前,以菊花‘神马’为材料,已分离得到 3 种独脚金内酯:SL361、SL363、SL371,其在根系中的总含量高于茎部的总含量^[24];获得了菊花 SLs 途径相关基因 6 个以及下游基因 1 个。Liang 等^[31]分离得到 *DgCCD8* 基因,发现去顶抑制其表达,但这种抑制作用能被外源生长素恢复。施加外源 GR24 可以降低其表达,但能被顶端施加生长素所恢复。Dong 等^[32]分离得到 *DgMAX2* 和 *DgMAX1* 基因,将基因分别转入拟南芥 *max2* 和 *max1* 突变体后恢复其表型,表明具有功能保守性。Wen 等^[9]分离得到 *DgDI4* 基因,发现其受生长素的诱导,并且存在反馈调节;去顶下调该基因的表达,但这种作用可以被施加的外源生长素所恢复。Xi 等^[24]分离得到 *DgCCD7* 基因的 2 个可变剪接体,发现其主要在主茎及茎尖中表达,响应生长素诱导,能够互补拟南芥突变体 *max3-9*,具有功能保守性。Wen 等^[33]分离得到 *DgD27* 基因,发现其定位在叶绿体里,受生长素诱导,同时也存在反馈调节;去顶下调该基因的表达,但这种作用可以被施加的外源生长素所恢复。

BRC1 基因是目前已知的唯一直接作用于侧芽内部的抑制基因,作用于 SLs 途径下游来调控侧芽的伸长。Chen 等^[8]分离得到 *DgBRC1* 基因,去顶下调其表达,高密度增加其表达,可以响应顶端生长素的施加。陈晓丽等^[34]以菊科 16 个种为材料,克隆得到 21 个 *BRC1-like* 基因的片段,将其分为 *BRC1a* 和 *BRC1b* 共 2 组,*BRC1b* 组受到了强烈的纯化选择,*BRC1a* 组受到中性选择。纯化选择的位点主要集中在 TCP 和 R 结构域,以及 ECE 模体。进化表明该基因首先通过复制成为 2 组,而这 2 组受到了不同的选择压,可能会导致产生不同的功能。

3.1.4 激素之间的互作

生长素可以提高独脚金内酯途径基因的表达,而在局部抑制细胞分裂素基因的表达^[35]。细胞分裂素和独脚金内酯可以直接进入侧芽并调控侧芽的发育^[36]。细胞分裂素和独脚金内酯在调控侧芽伸长上又具有拮抗作用。所以,生长素、细胞分裂素和独脚金内酯组成了一个大的反馈调节环,形成对侧枝发育调控的稳定的平衡^[37]。Dierck 等^[12]研究发现切花菊‘C17’向花芽转变时顶端优势解除,伴随着侧芽生长素降低和细胞分裂素增加,*CmMAX1*、

CmBRC1 和 *CmDRM1* 基因表达降低;切花菊‘C18’表现为始终保持强势的顶端优势,侧芽中存在高生长素浓度和低细胞分裂素浓度,*CmMAX1*、*CmBRC1* 和 *CmDRM1* 基因表达升高。预示着菊花营养生长向生殖生长转变过程中,顶端优势缺失并且侧芽萌发,细胞分裂素/生长素比例失去平衡和不同基因表达模式存在不同。当菊花去顶后,SLs途径 *DgD27*^[33]、*DgCCD7*^[24]、*DgCCD8*^[31]、*DgD14*^[9]、*DgBRC1*^[8] 基因表达迅速响应并降低,但能够被外源施加的生长素恢复并增加其表达量;茎节中细胞分裂素合成基因 *DgIPT3* 基因表达迅速升高,但施加 GR24(一种人工合成的 SL)后被抑制^[8]。在单芽系统试验中,GR24 起到抑制芽伸长的作用需要一个生长素源。在双芽系统试验中,菊花的上芽伸长总是超过下芽,GR24 有效的抑制侧芽伸长需要至少一个生长素源的存在,这与拟南芥中的下芽表现不同^[8]。上芽和下芽的反应不同说明菊花不同芽之间存在相对竞争。因此,在菊花上,生长素可以促进 SLs 的合成,并抑制 CKs 的合成,而 SLs 可能是通过调节生长素的运输以调节 CKs 的合成。

3.2 植物生长调节剂多胺调控侧枝发育

多胺(Polyamines, PAs)是生物代谢过程中产生的、广泛存在于生物体内的具有较高活性的一类低分子脂肪族含氮碱,也是一类重要的植物生长调节物质。其广泛参与植物的生长发育各个阶段,具有促进生长和发育,延缓衰老的作用,对各种环境胁迫产生响应^[38-39]。Huh 等^[40]利用切花菊‘白扇’为材料,发现 38 °C 处理相比 22, 26 °C 处理可以增加腐胺的含量,提高腐胺/(亚精胺+精胺)的比例,而 30, 34 °C 处理降低了腐胺/(亚精胺+精胺)的比例。徐璐^[41]以切花菊‘神马’为试材,研究表明外源多胺腐胺(Put)可以通过抑制 IAA 的极性运输和促进 CKs 在芽中的积累促进侧芽的萌发生长,且处理后的植株处于上部的芽位萌发较下部慢;多胺合成抑制剂 D-精氨酸(D-Arg)可以通过促进 IAA 的极性运输和抑制 CKs 在芽中的积累来抑制侧芽的生长,且处理后的植株处于上部的芽位萌发较下部快。

3.3 环境因素调控侧枝发育

许多环境因素都能够影响侧枝的发生,比如光照、温度、土壤的营养状况等。

3.3.1 光照

光照是一类重要的环境因素,包括光周期、光信号(红光 R;远红光 FR)和光密度,尤其是遮阴处理

能够引起植物体内多种激素响应^[42]。Wen 等^[33]对菊花植株进行正常光照和完全黑暗处理,结果表明菊花暗处理 5 d 后,植株株高增加,节间长明显增长,茎粗减小,叶长和叶宽均变小;芽内 *DgD27* 基因的表达降低,茎内则没有区别,同时,芽内 IAA、ABA、GA 含量明显降低,而 ZR 含量保持不变。

3.3.2 温度

温度也是一个重要的影响芽休眠或者萌发的重要因素。Schoellhorn 等^[43]发现敏感性切花菊‘Improved Mefo’高温(33/27 °C)处理比常温(23/18 °C)处理产生更多无活性的侧芽,通过解剖发现高温处理下叶腋部位的分生组织细胞变成没有分生特性的薄壁细胞。Okamoto 等^[44]利用少侧枝切花菊‘白扇’为材料,发现 30/20 °C 处理没有比 20/15 °C 处理启动腋芽的萌发,但抑制分生组织的进一步分化。Huh 等^[45]发现 30 和 34 °C 处理能够显著减少切花菊‘白扇’侧芽的数目,低温或 38 °C 以上处理均可以诱导侧芽的形成,同时 38 °C 处理比 30 和 34 °C 处理增加了腐胺的含量及提高腐胺/(亚精胺+精胺)的比例,这可能是影响侧芽形成的原因。李俊香等^[7]发现‘深志’侧芽发生率与环境温度呈负相关,适温(25 °C)时正常形成侧芽,高温(33 °C)时侧芽形成几乎完全受抑制,解剖学研究发现高温时腋生分生组织变为无序的薄壁细胞团,表明高温抑制‘深志’腋生分生组织分化形成侧芽的过程;适温时茎尖中 ZR 含量呈缓慢上升趋势,IAA/ZR 值基本保持不变,高温时茎尖中 ZR 含量先大幅下降后又上升,因此温度可能通过影响‘深志’茎尖中 ZR 含量及其 IAA/ZR 比值来调控侧芽的形成。

3.3.3 磷元素

磷(Phosphate, P)元素是植物生长发育中的一类重要元素。植物具有一个复杂的信号调控网络来应对缺 P 的响应^[46-47]。目前研究表明 P 缺乏是通过 SLs 途径进行植株侧芽的调控^[36]。缺 P 处理抑制菊花植株生长,降低鲜重,减少侧枝数,促进主根的伸长,显著减少地上部和地下部内的 P 含量^[9];同时改变了芽内的激素含量,尤其是显著增加芽内 IAA 含量,还可以显著诱导 3 种菊花独脚金内酯在根系中的分泌,增加了其在植株内的含量^[24]。缺 P 处理后,无论地上部还是地下部,菊花 SLs 途径的 *DgCCD7*^[24]、*DgCCD8*^[31]、*DgD14*^[9]、*DgD27*^[33]、*DgMAX2*^[32]、*DgBRC1*^[8] 基因均迅速响应并表达升高,而茎上部的 *DgPIN1* 表达迅速下降并维持较低

水平^[24]，证明菊花 SLs 途径对缺 P 处理进行了响应。同时，缺 P 处理对腋芽伸长具有延迟作用，这一作用只有在顶端生长素存在的情况下产生^[24]。然而，菊花上部侧芽和下部侧芽对缺 P 处理进行响应时存在异质性^[24]。

3.3.4 氮元素

氮(Nitrogen, N)元素对于植物生长有重要作用，植物对其需求远超过其他元素。N 元素的利用能力是限制植物生长的重要因素。N 元素能影响部分植物体内 SLs 的生成和分泌，低 N 处理可以引起与缺 P 对 SLs 相同的响应^[48-49]。Wen 等^[9]利用水培菊花研究发现，低 N 处理抑制植株生长，降低鲜重，减少侧枝数，显著促进主根的伸长。与缺 P 处理相似，低 N 也改变了芽内的激素含量，显著增加了上芽的 IAA、ABA 含量和下芽的 ABA 含量。另外，低 N 处理没有显著减少地上部的 P 含量，只是减少了地下部的 P 含量。*DgD14*^[9]、*DgD27*^[33]和 *DgBRCl* 基因^[8]对低 N 处理响应平缓，证明低 N 处理没有对 SLs 途径进行响应。低 N 处理不是通过 SLs 途径来抑制菊花侧枝发生的，可能还存在其他调控途径。

4 菊花侧枝的分子改良

Later suppressor (Ls) 基因抑制腋生分生组织的起始，是最早影响腋生分生组织形成的基因之一。*Ls* 基因编码的蛋白是一个属于 GRAS 蛋白家族的转录因子，包含番茄 *Ls* 基因、拟南芥 *LAS* 基因、水稻 *MOC1* 基因等^[50-51]。Yang 等^[52]分离了菊花 *DgLsL* 基因，其以单拷贝存在，在各个器官均有表达，以茎段中的表达最高。Han 等^[53]通过向菊花中导入 *Ls-Like* 部分 cDNA 获得了明显少侧枝的菊花株系。Jiang 等^[54]将 *DgLsL* 正义与反义链导入切花菊‘精海’中，获得的反义转基因株系分枝显著少于野生型和正义转基因株系，茎尖生长素含量在转正义基因植株中减少而在转反义植株中增加，GA 含量在转正义基因植株中水平较低而在反义植株中增加，推测 *DgLsL* 基因通过影响 IAA 和 GA₃ 含量而调控菊花分枝。石晓等^[55]将菊花 *DgLsL* 基因构建 RNAi 表达载体并导入切花菊‘神马’中，获得了转基因阳性植株。Huh 等^[56]将番茄反义 *Ls* 基因导入切花菊‘神马’中，获得反义转基因株系分枝显著减少，且舌状花产生变异。

IPTs 基因是细胞分裂素生物合成的限速酶基

因。晁岳恩^[57]利用根癌农杆菌转化法将 *SAG12-IPT* 基因转入切花菊‘山城之光’中，获得了转基因植株。Khodakovskaya 等^[58]将 *IPT* 在 *LEACO1* 基因的 821 bp 启动子驱动下导入菊花‘Iridon’中，获得的转基因株系分枝数增加并导致开花期提前。

光敏色素是植物感受红光和远红光的受体。Zheng 等^[59]将烟草光敏色素 *PYH-B1* 基因导入菊花品种‘Kitau’中，发现转基因植株与对照相比其株型明显矮化而且分枝角度要比野生型大，可能是由于光敏色素合成引起 GA₃ 过量表达从而导致茎缩短多分枝，这与人工喷施 GA₃ 取得的效果是相似的。

植物 C2H2 型锌指蛋白基因可以与 DNA 特异性结合，进行基因的转录调控，也可以与其他蛋白相互作用间接调控基因表达，在侧枝发育、花发育和逆境胁迫等方面起着重要作用^[60-61]。Liu 等^[61]从切花菊‘神马’中获得 *DgSZFP* 基因，过量表达 *DgSZFP* 基因使烟草变矮并且分枝增加，花期延迟，并诱导了花器官发育变异。

5 展 望

近年来，对拟南芥、水稻、豌豆和矮牵牛等模式植物侧枝发生和调控机制有了较深入的研究^[30]，但黄瓜^[62]、菊花^[7-11, 31-34]、苹果^[63]、草莓^[64]和枳橙^[65]等园艺作物的侧枝调控机理，尤其是独脚金内酯如何调控侧枝发生的机理研究才逐渐开展。目前对菊花侧枝发育和调控的认识已有了初步的轮廓，深化了对园艺作物侧枝发育和株型建成的认知，但许多方面却尚待进一步阐明。首先，菊花种质资源数量巨大，遗传背景复杂，尚未开展关于侧枝性状为主的菊花品种资源的核心种质资源筛选和构建，需筛选出一批优良侧枝表型的种质资源，优化育种组合以选育适应市场需求的不同侧枝菊花品种。其次，菊花腋芽原基分化和形成过程的分子机理需要进一步研究，以及如何响应外界环境因素调控腋芽发育的机理需要进一步揭示，这对于夏菊和夏秋菊生产意义重大。第三，激素对菊花侧枝的调控机理，尤其是菊花独脚金内酯途径的成员、功能，以及如何长距离调控和局部调控侧芽发育有待于进一步阐明。最后，针对菊花上部侧芽和下部侧芽在响应缺磷处理时的异质性问题有待于深入研究，这可能是菊花侧枝发育调控区别于模式植物的原因所在。而氮元素究竟通过哪些途径影响的菊花侧枝发生调控更需要全面

的深入研究。尤其是利用近些年来发展的转录组学、蛋白组学和代谢组学的研究方法将有助于更全面完整的解析菊花侧枝调控网络。

参考文献 References

- [1] Evers J B, van der Krol A R, Vos J, Struik P C. Understanding shoot branching by modelling form and function[J]. *Trends in Plant Science*, 2011, 16(9): 464-467
- [2] Domagalska M A, Leyser O. Signal integration in the control of shoot branching[J]. *Nature Reviews Molecular Cell Biology*, 2011, 12(4): 211-221
- [3] Bonser S P, Aarssen L W. Allometry and development in herbaceous plants: functional responses of meristem allocation to light and nutrient availability [J]. *American Journal of Botany*, 2003, 90: 404-412
- [4] Leyser O. The control of shoot branching: an example of plant information processing [J]. *Plant Cell Environment*, 2009, 32(6): 694-703
- [5] McSteen P, Leyser O. Shoot branching [J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2005, 56: 353-374
- [6] Schmitz G, Theres K. Shoot and inflorescence branching [J]. *Current Opinion in Plant Biology*, 2005, 8(5): 506-511
- [7] 李俊香, 温超, 刘凤桀, 杨会芳, 陈晓丽, 郝琳, 赵梁军. 温度对切花菊‘深志’侧芽形成的影响 [J]. *中国农业大学学报*, 2014, 19(1): 74-79
- Li J X, Wen C, Liu F L, Yang H F, Chen X L, Xi L, Zhao L J. Effect of temperature on lateral bud formation of *Chrysanthemum morifolium* ‘fucashi’ [J]. *Journal of China Agricultural University*, 2014, 19(1): 74-79 (in Chinese)
- [8] Chen X, Zhou X, Xi L, Zhao R, Ma N, Zhao L. Roles of *DgBRC1* in regulation of lateral branching in chrysanthemum (*Dendranthema × grandiflora* cv Jinba) [J]. *PLoS One*, 2013, 8(4): e61717
- [9] Wen C, Xi L, Gao B, Wang K Y, Lv S H, Kou Y P, Ma N, Zhao L J. Roles of *DgD14* in regulation of shoot branching in chrysanthemum (*Dendranthema grandiflorum* ‘Jinba’) [J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2015, 96: 241-253
- [10] 王青. 盆栽多头小菊株型改良的育种研究 [D]. 北京: 北京林业大学, 2013
- Wang Q. Breeding research on plant type improvement of pot spray chrysanthemum [D]. Beijing: Beijing Forestry University, 2013 (in Chinese)
- [11] Yang Y Y, Wen C, Ma N, Zhao L J. Heterosis and genetic analysis of branching in cut-flower chrysanthemums [J]. *Euphytica*, 2015, 205: 915-925
- [12] Dierck R, De Keyser E, De Riek J, Dhooghe E, Van Huylenbroeck J, Prinsen E, Van der Straeten D. Change in auxin and cytokinin levels coincides with altered expression of branching genes during axillary bud outgrowth in chrysanthemum [J]. *PLoS ONE*, 2016, 11(8): e0161732
- [13] Magnussen S, Yeatman C W. Early testing of jack pine: II. Variance and repeatability of stem and branch characters [J]. *Canadian Journal of Forest research*, 1987, 17(6): 460-465
- [14] 赵静媛, 陈发棣, 滕年军, 陈素梅. 地被菊匍匐性的遗传分析与 RAPD 标记研究 [J]. *中国农业科学*, 2009, 42(2): 734-741
- Zhao J Y, Chen F D, Teng N J, Chen S M. Genetic analysis and RAPD marker of creeping habits in ground-cover chrysanthemum [J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2009, 42(2): 734-741 (in Chinese)
- [15] 彭辉, 陈发棣, 房伟民, 蒋甲福, 陈素梅, 管志勇, 廖园. 切花小菊分枝性状杂种优势表现与遗传分析 [J]. *园艺学报*, 2013, 40(7): 1327-1336
- Peng H, Chen F D, Fang W M, Jiang J F, Chen S M, Guan Z Y, Liao Y. Heterosis and mixed genetic analysis of branch traits of cut chrysanthemum [J]. *Acta Horticulturae Sinica*, 2013, 40(7): 1327-1336 (in Chinese)
- [16] Peng H, Zhang F, Jiang J F, Chen S M, Fang W M, Guan Z Y, Chen F D. Identification of quantitative trait loci for branching traits of spray cut chrysanthemum [J]. *Euphytica*, 2015, 202: 385-392
- [17] 李方圆. 菊花杂交 F₁ 代主要性状的遗传分析与新品种初选 [D]. 北京: 中国农业大学, 2015
- Li F Y. Genetic analysis of main characters and selection of new chrysanthemum varieties in F₁ hybrids [D]. Beijing: China Agricultural University, 2015 (in Chinese)
- [18] Klie M, Menz I, Linde M, Debener T. Strigolactone pathway genes and plant architecture: association analysis and QTL detection for horticultural traits in chrysanthemum [J]. *Molecular Genetics & Genomics Mgg*, 2016, 291: 957-969
- [19] Chatfield S P, Stirnberg P, Forde B G, Leyser O. The hormonal regulation of axillary bud growth in Arabidopsis [J]. *Plant Journal for Cell & Molecular Biology*, 2000, 24(2): 159-169
- [20] Brewer P B, Koltai H, Beveridge C A. Diverse roles of strigolactones in plant development [J]. *Molecular Plant*, 2013, 6(1): 18-28
- [21] Thimann K V, 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*, 1933, 19: 714-716
- [22] Booker J, Chatfield S, Leyser O. Auxin acts in xylem-associated or medullary cells to mediate apical dominance [J]. *Plant Cell*, 2003, 15(2): 495-507
- [23] Jiang B, Chen S, Jiang J, Zhang S, Chen F, Fang J. Changes of endogenous hormones in lateral buds of chrysanthemum during their outgrowth [J]. *Russian Journal of Plant Physiology*, 2012, 59(3): 356-363
- [24] Xi L, Wen C, Fang S, Chen X, Nie J, Chu J, Yuan C, Yan C, Ma N, Zhao L. Impacts of strigolactone on shoot branching under phosphate starvation in chrysanthemum (*Dendranthema grandiflorum* cv. Jinba) [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2015,

6:694

- [25] Wisniewska J, Xu J, Seifertová D, Brewer P B, Ruzicka K, Blilou I, Rouquié D, Benková E, Scheres B, Friml J. Polar PIN localization directs auxin flow in plants[J]. *Science*, 2006, 12(5775):883
- [26] Adamowski M, Friml J. PIN-dependent auxin transport: action, regulation, and evolution[J]. *Plant Cell*, 2015, 27(1):20-32
- [27] 吕素慧, 郝琳, 聂静, 温超, 袁存权, 马男, 赵梁军. 菊花 *CmPIN1* 同源基因的克隆与表达分析[J]. 中国农业大学学报, 2016, 21(3):58-66
- Lv S H, Xi L, Nie J, Wen C, Yuan C Q, Ma N, Zhao L J. Isolation and expression analysis of auxin efflux transporter *CmPIN1* in *Chrysanthemum morifolium* 'Jinba'[J]. *Journal of China Agricultural University*, 2016, 21(3):58-66(in Chinese)
- [28] Jones B, Gunneras S A, Petersson S V, Tarkowski P, Graham N, May S, Dolezal K, Sandberg G, Ljung K. Cytokinin regulation of auxin synthesis in *Arabidopsis* involves a homeostatic feedback loop regulated via auxin and cytokinin signal transduction[J]. *Plant Cell*, 2010, 22(9):2956-69
- [29] 于静, 董丽丽, 郝琳, 赵瑞艳, 马男, 赵梁军. 切花菊“神马”细胞分裂素合成酶基因 *DgIPT3* 参与侧枝发育的功能分析[J]. 园艺学报, 2012, 39(4):721-728
- Yu J, Dong L L, Xi L, Zhao R Y, Ma N, Zhao L J. Isolation and characterization of cytokinin synthase gene *DgIPT3* in chrysanthemum 'Jinba'[J]. *Acta Horticulturae Sinica*, 2012, 39(4):721-728(in Chinese)
- [30] Al-Babili S, Bouwmeester H J. Strigolactones, a novel carotenoid-derived plant hormone[J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2015, 66:161-186
- [31] Liang J, Zhao L, Challis R, Leyser O. Strigolactone regulation of shoot branching in chrysanthemum (*Dendranthema grandiflorum*)[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2010, 61(11):3069-3078
- [32] Dong L, Ishak A, Yu J, Zhao R, Zhao L. Identification and functional analysis of three *MAX2* orthologs in chrysanthemum[J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2013, 55(5):434-442
- [33] Wen C, Zhao Q, Nie J, Liu G, Shen L, Cheng C, Xi L, Ma N, Zhao L. Physiological controls of chrysanthemum *DgD27* gene expression in regulation of shoot branching[J]. *Plant Cell Reports*, 2016, 35(5):1053-70
- [34] 陈晓丽, 刘勇, 赵瑞艳, 郝琳, 李俊香, 刘凤栾, 赵梁军. 菊科 *BRC1*-like 基因片段的克隆与进化分析[J]. 农业生物技术学报, 2013, 21(6):650-658
- Chen X L, Liu Y, Zhao R Y, Xi L, Li J X, Liu F L, Zhao L J. Isolation and evolution of *BRC1*-like genes in Asteraceae[J]. *Journal of Agricultural Biotechnology*, 2013, 21(6):650-658(in Chinese)
- [35] Tanaka M, Takei K, Kojima M, Sakakibara H, Mori H. Auxin controls local cytokinin biosynthesis in the nodal stem in apical dominance[J]. *Plant Journal*, 2006, 45(6):1028-1036
- [36] Kohlen W, Charnikhova T, Liu Q, Bours R, Domagalska M A, Beguerie S, Verstappen F, Leyser O, Bouwmeester H, Ruyter-Spira C. Strigolactones are transported through the xylem and play a key role in shoot architectural response to phosphate deficiency in nonarbuscular mycorrhizal host *Arabidopsis*[J]. *Plant Physiology*, 2011, 155(2):974-987
- [37] Kebrom T H, Spielmeier W, Finnegan E J. Grasses provide new insights into regulation of shoot branching[J]. *Trends in Plant Science*, 2013, 18(1):41-48
- [38] 段辉国, 袁澍, 刘文娟, 林宏辉. 多胺与植物逆境胁迫的关系[J]. 植物生理学通讯, 2005, 41(4):531-536
- Duan H G, Yuan S, Liu W J, Lin H H. Relationship between polyamines and stresses in plants [J]. *Plant Physiology Communications*, 2005, 41(4):531-536(in Chinese)
- [39] 刘颖, 王莹, 龙萃, 张志毅, 庞晓明. 植物多胺代谢途径研究进展[J]. 生物工程学报, 2011, 27(2):147-155
- Liu Y, Wang Y, Long C, Zhang Z Y, Pang X M. Metabolic pathway of polyamines in plants; a review[J]. *Chinese Journal of Biotechnology*, 2011, 27(2):147-155(in Chinese)
- [40] Huh Y J, Choi S Y, Shin H K, Pak C H. Effect of temperature on axillary bud formation and polyamine contents of non-branching chrysanthemum[J]. *Hort Science*, 2005, 40(4):999
- [41] 徐璐. 多胺对菊花花芽分化与侧芽萌发的影响[D]. 泰安: 山东农业大学, 2015
- Xu L. The effects of polyamines on flower bud differentiation and bud germination of chrysanthemum[D]. Taian: Shandong Agricultural University, 2015(in Chinese)
- [42] Brewer P B, Koltai H, Beveridge C A. Diverse roles of strigolactones in plant development [J]. *Molecular Plant*, 2013, 6(1):18-28
- [43] Schoellhorn R K, Barrett J E, Bartuska C A, Nell T. Elevated temperature affects axillary meristem development in *Dendranthema × grandiflorum* 'Improved Mefo' [J]. *Hortscience*, 2001, 36(6):1049-1052
- [44] Okamoto A, Suto K. Morphological observation on viable and nonviable axillary bud formation in non-branching chrysanthemum 'Iwanohakusen' [J]. *Journal of the Japanese Society for Horticultural Science*, 2003, 72(5):422-424
- [45] Huh Y J, Choi S Y, Shin H K, Pak C H. Effect of temperature on axillary bud formation and polyamine contents of non-branching chrysanthemum[J]. *Hort Science*, 2005, 40(4):999
- [46] Czarnecki O, Yang J, Weston D J, Tuskan G A, Chen J G. A dual role of strigolactones in phosphate acquisition and utilization in plants[J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2013, 14(4):7681-7701
- [47] Zhang Z L, Liao H, Lucas W J. Molecular mechanisms underlying phosphate sensing, signaling, and adaptation in plants[J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2014, 56(3):192-220

- [48] Yoneyama K, Xie X, Kim H I, Kisugi T, Nomura T, Sekimoto H, Yokota T, Yoneyama K. How do nitrogen and phosphorus deficiencies affect strigolactone production and exudation? [J]. *Planta*, 2012, 235(6): 1197-1207
- [49] Yoneyama K, Xie X N, Kusumoto D, Sekimoto H, Sugimoto Y, Takeuchi Y, Yoneyama K. Nitrogen deficiency as well as phosphorus deficiency in sorghum promotes the production and exudation of 5-deoxystrigol, the host recognition signal for arbuscular mycorrhizal fungi and root parasites [J]. *Planta*, 2007, 227: 125-132
- [50] Schumacher K, Schmitt T, Rossberg M, Schmitz G, Theres K. The *Lateral suppressor (Ls)* gene of tomato encodes a new member of the VHIID protein family [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 1999, 96(1): 290-295
- [51] Jiang B B, Miao H B, Chen S M, Zhang S M, Chen F D, Fang W M. The *lateral suppressor*-like gene, *DgLsL*, alternated the axillary branching in transgenic chrysanthemum (*Chrysanthemum* × *moriifolium*) by modulating IAA and GA content [J]. *Plant Molecular Biology Reporter*, 2010, 28: 144-151
- [52] Yang D H, Yun P Y, Park S Y, Plaha P, Lee D S, Lee I S, Hwang Y S, Kim Y A, Lee J S, Han B H, Lee S Y, Suh E J, Lim Y P. Cloning, characterization and expression of a *Lateral suppressor* like gene from chrysanthemum (*Dendranthema grandiflorum* Kitamura) [J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2005, 43: 1044-1051
- [53] Han B H, Suh E J, Lee S Y, Shin H K, Lim Y P. Selection of non-branching lines induced by introducing *Ls*-like cDNA into chrysanthemum (*Dendranthema grandiflorum* (Ramat) Kitamura) 'Shuho-no-chikara' [J]. *Scientia Horticulturae*, 2007, 115: 70-75
- [54] Jiang B B, Miao H B, Chen S M, Zhang S M, Chen F D, Fang W M. The *Lateral suppressor*-Like gene, *DgLsL*, alternated the axillary branching in transgenic chrysanthemum (*Chrysanthemum* × *moriifolium*) by modulating IAA and GA content [J]. *Plant Molecular Biology Reporter*, 2010, 28(1): 144-151
- [55] 石晓, 张冬菊, 卫晶晶, 杨树华, 葛红. 菊花 *DgLsL* 基因 RNAi 表达载体的构建及遗传转化 [J]. 分子植物育种, 2012, 10(4): 411-417
- Shi X, Zhang D J, Wei J J, Yang S H, Ge H. Construction of RNAi expression vector of *DgLsL* gene and genetic transformation of chrysanthemum 'Jinba' [J]. *Molecular Plant Breeding*, 2012, 10(4): 411-417 (in Chinese)
- [56] Huh Y J, Han B H, Park S K, Lee S Y, Kil M J, Pak C H. Inhibition of chrysanthemum axillary buds via transformation with the antisense tomato *Lateral Suppressor* gene is season dependent [J]. *Horticulture Environment & Biotechnology*, 2013, 54(3): 280-287
- [57] 晁岳恩. 根瘤农杆菌介导的菊花遗传转化体系的建立及 ipt 基因的导入 [D]. 重庆: 西南农业大学, 2002
- Chao Y E. Transformation mediated by *Agrobacterium tumefaciens* and the introduction of *ipt* gene into chrysanthemum [D]. Chongqing: Southwest Agricultural University, 2002 (in Chinese)
- [58] Khodakovskaya M, Van`kova R, Malbeck J, Malbeck J, Li A, Li Y, McAvoy R. Enhancement of flowering and branching phenotype in chrysanthemum by expression of *ipt* under the control of a 0.821 kb fragment of the *LEACOL* gene promoter [J]. *Plant Cell Reports*, 2009, 28: 1351-1362
- [59] Zheng Z L, Yang Z B, Jang J C, Metzger J D. Modification of plant architecture in chrysanthemum through the ectopic expression of a tobacco phytochrome *B1* gene [J]. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 2001, 126: 19-26
- [60] Kim J C, Lee S H, Cheong Y H, Yoo C M, Lee S I, Chun H J, Yun D J, Hong J C, Lee S Y, Lim C O, Cho M J. A novel cold-inducible zinc finger protein from soybean, *SCOF-1*, enhances cold tolerance in transgenic plants [J]. *Plant Journal for Cell & Molecular Biology*, 2001, 25(3): 247-59
- [61] Liu Q L, Xue K D, Ma N, Zhao L J. Overexpression of a novel chrysanthemum *SUPERMAN*-like gene in tobacco affects lateral bud outgrowth and flower organ development [J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2014, 77: 1-6
- [62] 任国良, 杨绪勤, 何欢乐, 蔡润, 潘俊松. 黄瓜无侧枝基因 *nlb* 的初步定位 [J]. 园艺学报, 2013, 40(7): 1375-1381
- Ren G L, Yang X Q, He H L, C R, Pan J S. Genetic mapping of the non-lateral branch gene (*nlb*) in cucumber [J]. *Acta Horticulturae Sinica*, 2013, 40(7): 1375-1381 (in Chinese)
- [63] Yue Z Y, Liu H, Ma F W. The *Malus* carotenoid cleavage dioxygenase 7 is involved in stress response and regulated by basic pentacysteine 1 [J]. *Scientia Horticulturae*, 2015, 192: 264-270
- [64] 赵晨晨, 范雅丽, 秦岭, 邢宇, 房克凤, 张卿, 曹庆芹. 森林草莓独脚金内酯合成关键基因 *D27* 的克隆与表达分析 [J]. 园艺学报, 2016, 43(5): 975-982
- Zhao C C, Fan Y L, Qin L, Xing Y, Fang K F, Zhang Q, Cao Q Q. The cloning and expression analysis of *D27* gene of strigolactone biosynthesis pathway in *Fragaria vesca* [J]. *Acta Horticulturae Sinica*, 2016, 43(5): 975-982 (in Chinese)
- [65] 袁飞荣, 袁耀明, 李智鑫, Alessandra Gentile, 邓子牛. 枳橙 *CPMAX2* 基因的克隆、载体构建及其表达研究 [J]. 园艺学报, 2015, 42(12): 2497-2504
- Yuan F R, Yuan Y M, Li Z X, Gentile A, Deng Z N. Cloning, constructing the over-expression vector and expression analysis of *CPMAX2* in transgenic citrange with *rolABC* Genes [J]. *Acta Horticulturae Sinica*, 2015, 42(12): 2497-2504 (in Chinese)