植物学报 *Chinese Bulletin of Botany* 2026, **61** (1): 157–169, www.sciengine.com/CBB/home
doi: 10.11983/CBB25003 cstr: 32102.14.CBB25003

·专题论坛·

玉米雄穗分枝数的激素“密码”

林淼*

北京农学院，北京 100096

摘要 玉米(*Zea mays*)是我国主要粮食作物，其雄穗分枝数对耐密株型和产量有显著影响，而耐密株型是实现玉米增产的关键。近年来，已克隆并鉴定到多个调控雄穗分枝数的关键基因，这些基因多与植物激素信号通路紧密关联。该文系统总结了生长素、细胞分裂素、独脚金内酯、赤霉素和脱落酸在调控玉米雄穗分枝数中的作用及其信号通路，初步探讨了激素之间的交互作用机制，以及环境因子对激素调控机制的影响，梳理了玉米雄穗分枝数的激素调控网络。在此基础上，展望了植物激素整合环境因子调控玉米雄穗分枝数的研究方向，旨在为揭示植物激素调控玉米雄穗分枝数的分子机制提供理论参考，并为培育高产稳产的理想株型玉米新品种提供科学依据。

关键词 玉米，雄穗分枝数，植物激素，环境因子，遗传调控

林淼 (2026). 玉米雄穗分枝数的激素“密码”. 植物学报 **61**, 157–169.

玉米(*Zea mays*)是我国重要的粮食作物，其产量提升对于保障粮食安全至关重要。随着种植密度的增加，耐密株型成为增产的关键(严建兵和赵久然, 2023)。研究表明，雄穗分枝数是影响耐密株型和产量的关键因素(王宝宝和王海洋, 2023)。适量的花粉能显著提高授粉结实率，但分枝过多会使雄穗体积增大，引起避荫反应，制约耐密性和产量(Guan et al., 2022; 王宝宝和王海洋, 2023)。分枝过多的弊端主要体现在4个方面。一是通风透光性降低，湿度增大，病虫害风险增大，同时群体光合效率降低，影响整体产量(何晓庆和刘冬, 2009); 二是减少光合产物向雌穗分配，抑制雌穗生长和籽粒灌浆，导致养分分配失衡，降低单株和群体产量(郝淑丽, 2010); 三是过多花粉黏附在下层叶片上，阻碍光合作用，还延缓花粉发育和花粉脱落时间，增加花粉在不利环境下失活的风险，降低授粉结实率，二者最终都影响籽粒产量(Nielsen, 2020; 王宝宝和王海洋, 2023); 四是增加植株间相互遮挡，增大倒伏风险(郝淑丽, 2010; 刘仲发, 2011)。因此，适中的雄穗分枝数对于优化雄穗结构、增产和耐密至关重要。未来的研究将致力于优化雄穗分枝数，推动玉米株型育种改良和高产稳产。

玉米雄穗分枝发育起源于分枝分生组织(branch meristem, BM), BM在生殖发育起始阶段形成于花序分生组织(inflorescence meristem, IM)的基部，属于一种生殖阶段的腋生分生组织(axillary meristem, AM)，这一过程受基因和环境共同调控(McSteen and Hake, 2001; 丁帅涛等, 2014)。在基因调控方面，已鉴定出控制雄穗分枝数的关键途径，如WUS-CLV途径、RAMOSA途径、miR156-SPL途径和植物激素途径(Jafari et al., 2024)。其中，激素通过独特机制和信号途径，既调控分枝的形成、分化和生长，又相互协作和制约，形成复杂精细的调控网络。这种网络凸显了激素在分枝数调控中的核心地位，它们能连接基因表达、细胞生理和形态建成，从而精准调控分枝数(王冰等, 2006; 陈奋奇等, 2024)。在环境调控方面，雄穗分枝数受多种途径调控。一方面，光信号将光周期关键基因与RAMOSA途径和miR156-SPL途径紧密相连，如ELF3.1-ELF4.2-RA2蛋白复合体通过增强RA2 (RAMOSA2)与*TSH4* (*Tasselsheath4*)基因启动子的结合来精细调控雄穗分枝数(Xie et al., 2024)。另一方面，其它未知途径也参与调控雄穗分枝数。例如，高温通过抑制ZmRNRL1活性影响DNA复制和细胞增殖，从而影响雄穗分枝数(Xie et al., 2020a)。硼通过调节细胞壁结构影响细胞分裂与伸长，而TLS1

收稿日期: 2025-01-11; 接受日期: 2025-06-03

* 通讯作者。E-mail: 18404984376@163.com

(Tassel-less1)蛋白则促进硼和水分运输，参与调控雄穗分枝数的形成过程(Leonard et al., 2014)。这些环境因子的综合作用赋予了雄穗分枝发育的可塑性和对环境的适应性。本文旨在综述生长素(auxin)、细胞分裂素(cytokinin, CK)、独脚金内酯(strigolactone, SL)、赤霉素(gibberellic acid, GA)和脱落酸(abscisic acid, ABA)调控玉米雄穗分枝数的分子机制，探讨激素间的交互作用，以及环境因子对激素调控的影响。

1 植物激素调控玉米雄穗分枝数的分子机制

1.1 生长素

生长素在玉米雄穗分枝数的调控中起核心作用，其机制涉及生长素的生物合成、极性运输和信号转导的协同作用。玉米雄穗分枝发育依赖于ZmPIN1a介导的生长素极性运输。ZmPIN1a作为生长素外排载体，将生长素从分生组织基部细胞运输至内部或下侧基部细胞，维持基部高浓度生长素，但这种生长素分布模式仅维持IM活性，却无法直接触发分枝形成(Carraro et al., 2006; Gallavotti et al., 2008b)。BIF2 (BARREN INFLORESCENCE2)蛋白是一种与拟南芥(*Arabidopsis thaliana*) PID (PINOID)同源的丝氨酸/苏氨酸蛋白激酶，通过磷酸化ZmPIN1a蛋白，使其定位到IM顶端，将生长素运输至维管束，建立浓度梯度。当浓度达到一定阈值时，AM开始形成，从而启动雄穗分枝发育(McSteen et al., 2007; Skirpan et al., 2009)。这种磷酸化机制在拟南芥PINOID和水稻(*Oryza sativa*) OsPINOID中高度保守(Kleine-Vehn et al., 2009; Wu et al., 2020)。该运输过程既受生长素生物合成的直接调控，也受生长素信号转导的间接调控。*SPI1* (*Sparse inflorescence1*)和*VT2* (*Vanishing tassel2*)协同参与生长素的生物合成，调节生长素水平，从而调控雄穗分枝形成(Gallavotti et al., 2008a; Phillips et al., 2011)。SPI1通过促进生长素在IM外周区的积累，直接推动ZmPIN1a介导的极性运输(Gallavotti et al., 2008a)。此外，这种早期积累还能够激活生长素早期信号通路，如激活*BIF1*/*BIF4* (*BARREN INFLORESCENCE1*/*BARREN INFLORESCENCE4*)基因，间接促进ZmPIN1a行使功能。随后BIF1/BIF4蛋白被生长素降解，释放*ZmARFs*的转录活性，激活分枝发育基因*BA1* (*BARREN STALK1*)的表达(Galli et al., 2015)。*BA1*基因的表达受*BAF1* (*BARREN STALK FASTIGIATE1*)基因调控，当*BAF1*表达水平达到功能所需的最低限度时，可启动AM的起始，促进雄穗分枝的形成(Gallavotti et al., 2011)。同时，BA1蛋白与BA2 (BARREN STALK2)蛋白在细胞核内形成异源二聚体，共同调控雄穗分枝数(Yao et al., 2019)。此外，BIF2蛋白通过与BA1互作并磷酸化，调控BA1的功能，进一步调控雄穗分枝发育(Skirpan et al., 2008)。

AUX1作为生长素内流载体，在极性运输中发挥关键作用。*ZmAUX1*正向调节玉米雄穗分枝数(Huang et al., 2017)，其具体调控机制亟待探究。水稻和谷子(*Setaria italica*)的AUX1通过调节生长素运输速率和方向调控穗分枝数(Huang et al., 2017; Zhu et al., 2022; Zong et al., 2022)。深入解析ZmAUX1在单子叶植物穗分枝调控中的保守性和特异性，可为分子育种提供潜在靶点。此外，未来研究应聚焦于探讨玉米ZmPIN1a中是否存在类似于拟南芥PID的协同调控机制(Mudgett et al., 2023)，以及鉴定BA1蛋白磷酸化的功能及其下游基因的靶点，将有助于揭示生长素在雄穗分枝形成中的具体调控机制。

1.2 细胞分裂素

细胞分裂素(CK)是调控细胞分裂的关键激素，其通过调节IM的干细胞分裂活性影响玉米雄穗分枝数。研究表明，miR156靶向的SPL (SQUAMOSA PROMOTER BINDING PROTEIN-LIKE)转录因子家族成员(如*UB3* (*UNBRANCHED3*))在这一过程中发挥核心作用。*UB3*通过抑制CK生物合成基因(如*LOG1* (*LONELY GUY1*))的表达和促进CK降解基因(如*CKX2* (*CYTOKININ OXIDASE*/*DEHYDROGENASE 2*))的表达降低IM中的CK水平，从而削弱IM活性，抑制IM中的干细胞分裂，最终减少玉米雄穗分枝数(Du et al., 2017)。这种调控机制在水稻*IPA1* (*IDEAL PLANT ARCHITECTURE1*)中表现出保守性(Lu et al., 2013; Du et al., 2017)，但这种保守性在其它典型作物(如小麦(*Triticum aestivum*)、高粱(*Sorghum bicolor*)和谷子)中是否存在仍需进一步验证。作物的分枝发育机制可能因环境适应性和发育特性而存在差异，如谷子的抗旱性和高粱的穗粒数调控以及小麦的分蘖抑

制等特性(朱学海, 2008; 唐三元和谢旗, 2019; 侯振伟和王东, 2021)。上述研究为探索植物分枝发育的进化保守性提供了新视角, 为分子育种提供了潜在的新靶点。

*UB3*的功能不仅依赖于其自身的表达水平, 而且受到复杂网络的精细调控。*UB3*位于*GIF1* (*GRF-interacting factor1*)的下游, 可能作为*CG1* (*Corngrass1*)的直接靶点, 与*UB2* (*UNBRANCHED2*)协同作用, 限制侧生原基的分化速率, 从而正向调控玉米雄穗分枝数(Chuck et al., 2007, 2014; Zhang et al., 2018)。进一步研究表明, UB2可以直接结合*UB3*的启动子区域, 增强*UB3*的表达(Du et al., 2020)。这些发现揭示了*UB3*在调控网络中的冗余性、协同性和可依赖性, 为其在雄穗分枝发育中的核心地位提供了分子基础。上述研究为理解玉米雄穗分枝的CK调控提供了重要线索, 也为玉米驯化和株型遗传改良提供了理论依据。

1.3 独脚金内酯

独脚金内酯(SL)是调控玉米雄穗分枝数的重要激素, 其通过信号通路的核心抑制因子ZmD53 (ZmDWARF53)精准实现调控作用。ZmD53像一个“分子开关”, 通过其蛋白稳定性动态调控雄穗分枝数。具体而言, 当SL信号存在时, ZmD53蛋白与SL受体蛋白ZmD14A和ZmD14B相互作用并被降解, 解除对UB2/UB3/TSH4转录因子的抑制, 然后, UB2/UB3/TSH4蛋白发挥自身转录因子的功能, 直接结合到*TSH4*的启动子上并促进*TSH4*表达, 从而正向调节玉米雄穗分枝数。然而, 当SL信号缺失时, ZmD53蛋白稳定存在, 抑制UB3/TSH4在*UB2*/*UB3*/*TSH4*启动子上的转录激活活性, 从而负向调节玉米雄穗分枝数(Liu et al., 2021)。这一调控机制在拟南芥*SMXL6*/*7*/*8* (*SUPPRESSOR OF MORE AXILLARY GROWTH-2-LIKE6*/*7*/*8*) (Schwarz et al., 2008; Wang et al., 2015; Xie et al., 2020b)和水稻*D53* (*DWARF53*)中高度保守(Jiao et al., 2010; Jiang et al., 2013; Song et al., 2017)。此外, *ZmD53*纯合突变体在雄穗发育早期导致BM数量减少, 最终削减玉米雄穗分枝数。这与拟南芥*smxl6*/*7*/*8*突变体和水稻*d53*突变体表现出的分枝数差异相似(Jiang et al., 2013; Wang et al., 2015), 进一步凸显了D53/SMXLs蛋白在分枝调控中的保守性和关键性。

上述研究不仅揭示了SL调控雄穗分枝的分子机制, 还为分子设计育种提供了精准靶点。例如, 利用基因编辑技术修饰ZmD53与UB3的结合位点, 可精准调控*TSH4*的表达水平, 进而优化玉米株型, 这为高密度种植条件下提高玉米产量和资源利用效率提供了理论依据。此外, 未来可深入探讨SL生物合成与运输在雄穗分枝调控中的作用, 进一步完善调控网络, 为玉米分子育种提供更多理论支持和实践指导。

1.4 赤霉素

赤霉素(GA)是玉米雄穗分枝数的重要调控因子, 其作用机制主要通过GA生物合成基因和关键转录因子KN1 (KNOTTED 1)的调控来实现。具体而言, GA生物合成基因如*D1* (*DWARF1*) (Chen et al., 2014)、*D5* (*DWARF5*) (Li et al., 2023)、*D11* (*DWARF11*) (Wang et al., 2013)和*AN1* (*ANTHER EAR1*) (Bensen et al., 1995)通过调节内源GA水平, 间接调控玉米雄穗分枝数。这些基因的功能缺失突变体表现出株高显著降低和雄穗分枝数减少的双重表型, 表明它们在GA生物合成和代谢中发挥重要作用。未来研究需聚焦于这些基因如何通过调控GA水平影响雄穗分枝数的分子机制。转录因子KN1作为KNOX (KNOTTED-like homeobox)的家族成员, 通过直接诱导GA失活酶基因*GA2OX1*的表达, 将活性GA转化为非活性形式, 降低IM中的GA水平, 从而维持IM中干细胞的身份, 增加AM数量, 最终正向调控玉米雄穗分枝数(Kerstetter et al., 1997; Bolduc and Hake, 2009)。然而, KN1蛋白感知GA水平变化的具体机制尚不清楚。未来研究可结合单细胞转录组测序和活体成像技术, 解析KN1在IM中的时空表达动态, 并通过ChIP-seq验证其与GA信号通路的直接互作网络。

水稻与玉米穗分枝调控存在显著差异。水稻穗分枝数的GA调控主要依赖于GA生物合成基因(如*SD1* (*SEMIDWARF1*))及其信号通路核心抑制子DELLA蛋白SLR1 (SLENDERRICE1), 后者通过与玉米KN1同源蛋白OSH1互作, 抑制OSH1对穗发育相关基因的激活, 进而负向调控穗分枝数(Spielmeyer et al., 2002; Su et al., 2021)。这种进化上的功能分化反映了两种作物对生态环境和繁殖策略的适应性: 玉米的复杂分枝结构利于授粉, 水稻的简化分枝结构利于增产(Lambert and Johnson, 1978; Spielmeyer et al.,

2002)。未来可探索通过KN1调控GA信号通路优化雄穗结构，提高玉米杂交制种效率。

1.5 脱落酸

脱落酸(ABA)通过其信号通路的核心因子SnRK2蛋白，实现对雄穗分枝数的精准调控。SnRK2蛋白活性受到SnRK1蛋白稳定性的调节，而SnRK1的稳定性受到Q^{Dtbn1}调控。Q^{Dtbn1}编码一种含Kelch重复序列的F-box蛋白，通过SCF (SKP/CULLIN1/F-Box)复合物介导SnRK1蛋白的降解。研究表明，Q^{Dtbn1}超表达会抑制SnRK1蛋白的稳定性，促进SnRK1-SnRK2复合物解离，释放SnRK2蛋白，进而激活ABA信号通路，并负向调节雄穗分枝数。此外，外源ABA对雄穗分枝数的调控与Q^{Dtbn1}的作用机制相似(Qin et al., 2021)。进一步研究表明，Q^{Dtbn1}超表达株系的雄穗分枝数明显减少，而Q^{Dtbn1}功能缺失株系的雄穗分枝数明显增加。反义表达Q^{Dtbn1}的拟南芥株系主茎分枝数也明显增加，这证实了Q^{Dtbn1}在玉米和拟南芥分枝调控中的功能保守性(Qin et al., 2021)。然而，Q^{Dtbn1}在不同作物中的具体作用机制存在显著差异。例如，水稻的*LP* (*Larger panicle*)与Q^{Dtbn1}同源，同样编码含Kelch重复序列的F-box蛋白并参与SCF复合体的形成，但其作用机制与Q^{Dtbn1}显著不同。*LP*通过调节CK水平而非SnRK1-ABA通路调控穗分枝数(Li et al., 2011)。这种机制分化提示Q^{Dtbn1}的功能可能因物种特异性而发生分化。

未来应进一步验证Q^{Dtbn1}在其它作物(如水稻、小麦和高粱)中的功能，这不仅为精准育种提供重要靶点，而且为理解基因调控网络和进化机制提供理论依据，特别是Q^{Dtbn1}蛋白通过SCF复合物介导SnRK1蛋白降解的分子机制仍需深入解析，这将为作物分枝发育的系统进化研究提供重要理论依据。

2 激素协同调控玉米雄穗分枝数的关键转录因子

2.1 UB3/TSH4转录因子：连接雄穗分枝数调控与激素信号的“桥梁”

在玉米雄穗分枝数的调控机制中，TSH4是miR156靶向的SPL转录因子，与UB3协同发挥核心作用，并作为连接SL、CK和生长素信号通路的关键“桥梁”因子。具体而言，在SL信号通路中，核心抑制子ZmD53与UB3和TSH4相互作用，抑制*TSH4*的转录活性，进而减少雄穗分枝数(Liu et al., 2021)。同时，在CK信号通路中，*UB3*的转录活性受到SL信号通路核心抑制子ZmD53的抑制，这种抑制作用不仅解除了UB3对CK生物合成基因表达的抑制，而且阻止了CK降解基因的表达，促进IM中的CK积累，进而增加雄穗分枝数(Du et al., 2017; Liu et al., 2021)。这种激素串扰机制在水稻*IPA1*中高度保守(Lu et al., 2013; Song et al., 2017; Du et al., 2017)。然而，拟南芥*SPL9*/*15* (*SQUAMOSA PROMOTER BINDING PROTEIN-LIKE 9*/*15*)基因虽是*UB3*和*IPA1*的同源基因，却受SL调控(Xie et al., 2020b)，这可能源于拟南芥茎分枝与玉米和水稻穗分枝在进化上对激素信号的适应性优化。此外，在生长素信号通路中，TSH4通过激活其通路核心抑制子BIF1/BIF4抑制*ZmARFs*的转录活性，进而阻抑生长素信号通路下游分枝基因(如*BA1*)的表达，最终减少雄穗分枝数(Galli et al., 2015; Dong et al., 2024)。

值得注意的是，CK和生长素在雄穗发育中具有协同调控作用。*ABPH1* (*aberrant phyllotaxy 1*突变体基因)是连接CK信号、生长素信号和雄穗发育的关键中介因子。在*abph1*突变体中，CK水平显著升高，升高的CK能诱导生长素极性运输相关蛋白(如ZmPIN1a)的表达，进而调节生长素的分布，最终影响雄穗分枝数(Lee et al., 2009)。与此同时，在*ub3*突变体中，CK生物合成和降解基因以及生长素反应相关基因均差异表达(Du et al., 2017)，进一步印证了CK和生长素在调控穗分枝数中发挥协同作用。

2.2 KN1转录因子：雄穗分枝数调控中的激素信号整合关键因子

KN1是整合调控雄穗分枝数的关键转录因子，其作用机制涉及生长素、CK和GA信号的整合(Bolduc et al., 2012)。首先，KN1通过直接调控多个生长素相关基因的表达影响雄穗分枝数。具体而言，其调控生长素合成基因(如*VT2*)、运输基因(如*PIN*和*AUX1*)、信号通路基因(*ARF*s) (Bolduc et al., 2012)。其次，KN1在CK信号调控中扮演重要角色。其通过负调控类似水稻*LOG1*的基因抑制CK生物合成，进而导致*kn1*突变体中CK积累。进一步研究表明，CK积累通过反馈机制上调CK受

体*WOODEN LEG*的表达, 这表明KN1能够增强CK信号的响应能力, 以维持激素信号的平衡, 进而调控雄穗分枝数(Bolduc et al., 2012)。最后, KN1还通过调节赤霉素降解基因(如*GA2OX*)的表达影响GA的合成(Bolduc and Hake, 2009)。

未来可通过基因编辑技术对*KN1*及其靶基因进行精准调控, 同时结合单细胞组学技术解析KN1在不同细胞类型中的功能, 为玉米株型改良和分子设计育种提供新的策略。单细胞组学技术能够分析基因表达和调控网络, 揭示*KN1*在分生组织和雄穗原基等细胞中的表达模式及其调控的下游基因, 从而实现对玉米雄穗分枝数的定向改良。

2.3 REL2转录因子: 雄穗分枝数调控中的激素信号协同枢纽

在玉米中, REL2 (RAMOSA1 ENHANCER LOCUS2)转录因子通过整合生长素与SL信号通路, 与激素通路中的转录抑制子相互作用, 形成转录共抑制复合体, 从而精细调控雄穗分枝数。这种协同调控机制在维持花序结构的完整性中发挥关键作用, 并且在不同植物物种中具有高度保守性(Liu et al., 2019b)。

在生长素信号通路低浓度生长素的AM中心, REL2通过与BIF1/BIF4结合增强对ZmARFs转录活性的抑制作用, 从而减少雄穗分枝数(Galli et al., 2015)。这种机制在水稻中也得到验证, 水稻中REL2的同源蛋白ASP2通过干扰生长素信号通路来调控穗分枝数(Yoshida et al., 2012)。这些研究揭示了REL2在整合生长素信号通路中的重要作用, 强调了其在玉米和水稻中的保守性。在SL信号通路中, REL2与ZmD53相互作用, 调控UB2/UB3/TSH4的转录活性(Liu et al., 2021)。这种互作机制在拟南芥SMXLs和水稻D53中高度保守(Jiang et al., 2013; Wang et al., 2015)。未来需要进一步探索ZmD53与REL2互作对UB2/UB3/TSH4转录活性的影响, 以及这种调控机制在拟南芥和水稻中的保守性。这将有助于更全面地理解SL信号通路在穗分枝数调控中的作用。

3 激素与环境信号协同调控玉米雄穗分枝数的分子机制

密植玉米虽然能提高土地利用效率和单位面积产量, 有效利用光照和二氧化碳等自然资源, 促进光合作用和生物量积累, 但密植引发的群体内光照不足以及高温微环境等问题, 干扰了光合产物分配, 造成雌雄穗源-库失衡, 影响穗部生长, 从而制约产量(贾士芳等, 2010; 李少昆等, 2017)。这些问题打破了激素平衡, 导致光合产物和养分分配不均。然而, 玉米通过增强对环境的适应性权衡雄穗分枝发育与环境信号, 优化资源分配, 确保繁殖能力和产量稳定(Dong et al., 2013; Liu et al., 2019a; Kong et al., 2023)。未来的研究应聚焦于调控激素平衡和信号转导途径, 通过基因编辑技术靶向调控激素合成和信号转导相关基因, 培育适应密植的玉米新品种, 提高光合效率和抗逆性, 确保资源合理分配, 从而进一步提高玉米的产量和品质。

3.1 生长素分布: 活性氧和光信号整合的关键

活性氧(reactive oxygen species, ROS)和光信号是玉米在密植条件下两种重要的环境调控因子。它们通过调节生长素的极性运输和分布影响玉米雄穗分枝发育, 并增强玉米对环境变化的适应能力。

首先, 生长素分布受ROS调节。高温胁迫导致玉米*ndl1*突变体线粒体功能受损, 进而引发体内积累ROS。ROS的过量积累会破坏生长素的正常分布: ZmPIN1a蛋白在IM中均匀分布, DII-VENUS信号均匀且强烈, 导致生长素无法在IM外周区形成浓度梯度, 这种分布抑制了AM形成, 从而阻碍雄穗分枝发育。尽管ROS在高温胁迫下对雄穗分枝发育具有负面影响, 但作为信号分子, ROS能够激活一系列应激响应, 调节细胞内氧化还原状态, 保护细胞免受损伤。如*RBOHD* (呼吸爆发氧化酶编码基因)、*GRXs* (GLUTAREDOXINS编码基因)和*GST* (谷胱甘肽S转移酶编码基因)的表达可增强玉米的耐热能力, 优化其生殖潜能和籽粒产量(Liu et al., 2019a)。

其次, 生长素分布受光信号调节。密植导致玉米群体内遮荫, 使红光与远红光比例降低。这种光信号变化会诱导*UB2*、*UB3*和*TSH4*基因表达上调, 进而调控*BIF2*的表达。BIF2通过调控ZmPIN1a介导的生长素极性运输影响生长素的分布, 从而影响雄穗分枝数。这种机制有效缓解了密植条件下光照不足对玉米生长的负面影响, 使植物在有限的光照下维持较高的生长效率和产量潜力(Kong et al., 2023)。

最后，光信号与生长素运输有协同作用。在黑暗条件下，ZmLA1蛋白通过负向调控生长素在玉米花序和茎中向基极性运输，建立特定的生长素浓度梯度。这一过程对玉米雄穗分枝的发育和茎的向地性具有重要作用。进一步探明光信号通路中的关键因子对*ZmLA1*基因表达的调控机制，有助于揭示光信号与生长素运输的协同作用。这种协同作用不仅能提高玉米的耐密能力，还能为其抗倒伏育种提供理论依据(Dong et al., 2013)。

总之，活性氧和光信号通过调控生长素的分布和响应机制，在玉米雄穗分枝形成中发挥重要作用。深入解析这些调控机制，不仅有助于揭示植物适应环境变化的分子基础，还为玉米耐密和抗逆育种提供重要的理论支持。

3.2 SL信号通路核心抑制子D53/SMXLs：多种环境信号整合的“桥梁”

D53/SMXLs作为SL信号通路的核心抑制子，在植物分枝发育和环境信号整合中发挥关键作用。在拟南芥中，光敏色素A信号因子FHY3/FAR1正向调控SMXLs的表达，光照不足时SMXLs表达降低，激活SL信号通路，抑制分枝形成(Xie et al., 2020b)。SMXLs还通过调节ABA和SL途径相关基因，在干旱胁迫中发挥负调控作用(Yang et al., 2020)。在水稻中，磷缺乏激活SL信号通路，调节分枝和磷吸收相关基因(如*OsTB1*、*CRL1*和*OsPTs*)的表达，以适应低磷环境(Yuan et al., 2023)。此外，蔗糖能够显著提高D53蛋白水平，从而促进水稻分蘖分枝发育(Patil et al., 2022)。

在玉米中，首先，密植加剧了光资源和肥力竞争，导致雌穗发育延迟、穗小或空秆。植株产生避荫反应，短期内通过减少分枝获取光照，但若持续时间过长，会显著抑制雄穗分化，表现为雄穗分枝和花粉量减少，最终导致穗粒数和籽粒产量降低(张吉旺等, 2006)。其次，密植加剧水分竞争。干旱显著减少雄穗分枝数、延长抽雄间隔、加重小花败育，显著影响花序发育，导致授粉能力下降和产量降低。磷不足造成光合效率降低，植株生长弱小、花序减少，导致籽粒产量下降(Herrero and Johnson, 1981; 宋凤斌和戴俊英, 2005)。最后，密植引起必需养分匮乏。过量施肥虽能暂时缓解养分不足，但可能引发水体富营养化、土壤退化、化肥生产资源短缺等环境和资源问题(Guo et al., 2025)。此外，雄穗大小对光合产物(如蔗糖)的分配有重要影响。大小适宜的雄穗能合理分配光合产物至雄穗、雌穗和叶片，从而优化整株玉米的碳氮比，这有助于平衡生殖与营养生长，促进雄穗和雌穗的协调发育。最终确保光合产物高效分配到各个器官，为玉米的高产奠定基础(徐洪文等，2012)。ZmD53作为玉米SL信号通路的核心抑制因子，其整合环境信号的分子机制尚不明确，但是其与拟南芥SMXLs (Schwarz et al., 2008; Wang et al., 2015; Xie et al., 2020b)和水稻D53 (Jiao et al., 2010; Jiang et al., 2013; Song et al., 2017)在分枝调控上存在保守机制。深入研究ZmD53的环境响应机制并与水稻D53和拟南芥SMXLs比较，将为玉米抗逆分子育种提供理论依据和实践指导。

3.3 KNOX家族成员KN1：GA代谢和氮响应的“纽带”

玉米中，KNOX家族成员KN1通过调节GA-2-氧化酶活性控制GA水平，影响雄穗分枝数(Kerstetter et al., 1997; Bolduc and Hake, 2009)。合理施肥能提高光合作用效率和碳氮代谢酶活性，促进光合产物积累和运输，增加果穗长度、穗粒数和百粒重，进而提高产量，但过量施肥可能导致减产和环境污染。如何协调氮肥施用量与雄穗分枝数及产量的关系仍需深入研究(丁帅涛等, 2014; Li et al., 2025)。

水稻分蘖分枝的氮响应能力与氮肥利用效率高度相关，直接影响产量(Zhang et al., 2024)。类似地，玉米雄穗分枝形成和氮响应机制与氮肥利用效率密切相关，影响分枝数量和质量，进而影响产量。研究表明氮素在作物分枝调控中具有重要作用，为提高作物产量提供理论支持。

玉米*KN1*在水稻中的同源基因*OSH15*作为氮信号和GA代谢之间的桥梁，其表达受氮供应负向调节。氮供应引发分蘖芽的葡萄糖积累，这种积累激活多梳蛋白抑制复合物(polycomb repressive complex 2, PRC2)促进组蛋白修饰(H3K27me3)，进而沉默*OSH15*的表达，沉默*OSH15*解除了其对GA-2-氧化酶基因的转录抑制，使GA-2-氧化酶活性增强，GA水平下降，从而促进分蘖(Zhang et al., 2024)。玉米中*KN1*可能通过类似机制整合氮信号和GA代谢，调控雄穗分枝数。这一假设为未来研究提供了新方向，有助于

深入理解玉米雄穗分枝发育的分子机制，为优化氮肥施用策略、提高玉米产量和氮肥利用效率提供理论依据。

4 结语和展望

本综述系统梳理了调控玉米雄穗分枝数的激素相关基因(表1)，深入阐述了生长素、细胞分裂素、独脚金内酯、赤霉素和脱落酸对雄穗分枝数的分子调控机制。通过整合UB3/TSH4、KN1和REL2关键转录因子的调控作用，揭示了激素信号通路之间的协同与拮抗关系，构建了激素调控网络(图1)。同时，探讨了光和活性氧等环境因子对激素调控的影响，为植物分枝和生殖发育的分子机制研究提供理论支撑。

尽管已有研究为玉米雄穗分枝数的激素调控机制提供了重要线索，但未来仍需深入探讨激素驱动机制及育种研究。主要聚焦于以下3个方面。

(1) 借助空间转录组与单细胞数据及QTG-Miner (quantitative trait gene miner)技术，多维度解析基因表达模式和调控关系，挖掘更多有利的玉米穗发育相关遗传资源，构建玉米穗发育调控网络，揭示基因间的复杂相互作用及玉米激素调控网络的整体性(Wang et al., 2023, 2024)。

表1 调控玉米雄穗分枝数的植物激素相关基因

Table 1 Plant hormone genes regulating tassel branch number in maize

基因	基因编码产物	作用途径	生物学功能	参考文献
SPI1	黄素单加氧酶	参与生长素生物合成	通过正向调节分枝分生组织(BM)形成来正调控玉米雄穗分枝数	Gallavotti et al., 2008a
VT2	色氨酸转氨酶	参与生长素生物合成	通过正向调节BM形成来正调控玉米雄穗分枝数	Phillips et al., 2011
BIF2	丝氨酸/苏氨酸蛋白激酶	参与生长素运输	通过正向调节BM形成和维持来正调控玉米雄穗分枝数	McSteen and Hake, 2001; McSteen et al., 2007
ZmPIN1a	生长素外排转运蛋白	参与生长素运输	通过正向调节BM形成来正调控玉米雄穗分枝数	Galli et al., 2015
ZmAUX1	生长素内流载体	参与生长素运输	正调控玉米雄穗分枝数	Zhu et al., 2022
BIF1&*BIF4*	AUX/IAA蛋白	参与生长素信号转导	通过正向调节BM形成来正调控玉米雄穗分枝数	Gallavotti et al., 2004
BA1	bHLH转录因子	生长素信号通路早期靶点	通过正向调节BM形成来正调控玉米雄穗分枝数	Gallavotti et al., 2004
ZmD53	SCF^{D3}泛素复合物底物	独脚金内酯(SL)信号通路核心抑制因子	通过正向调节BM形成来正调控玉米雄穗分枝数	Liu et al., 2021
UB3	SBP-box转录因子	间接参与细胞分裂素(CK)生物合成和降解反应	通过调节IM外侧细胞分化起始速率来调节分生组织活性，正调控玉米雄穗分枝数	Chuck et al., 2014; Du et al., 2017
Q^{Dtbn1}	含kelch结构域的F-box蛋白	间接参与脱落酸(ABA)信号转导	负调控玉米雄穗分枝数	Qin et al., 2021
D1	GA-3-氧化酶	参与赤霉素(GA)生物合成	正调控玉米雄穗分枝数	Chen et al., 2014
D5	细胞色素P450蛋白家族成员CYP88A1	参与GA生物合成	正调控玉米雄穗分枝数	Li et al., 2023
D11	未克隆，但与GA-20-氧化酶1的表达有关	参与GA生物合成	正调控玉米雄穗分枝数	Wang et al., 2013
AN1	催化GA第1个四环中间体合成的靶向叶绿体的植物环化酶	参与GA生物合成	正调控玉米雄穗分枝数	Bensen et al., 1995
KN1	同源域KNOTTED1转录因子	间接参与GA降解反应	正调控玉米雄穗分枝数	Kerstetter et al., 1997; Bolduc and Hake, 2009

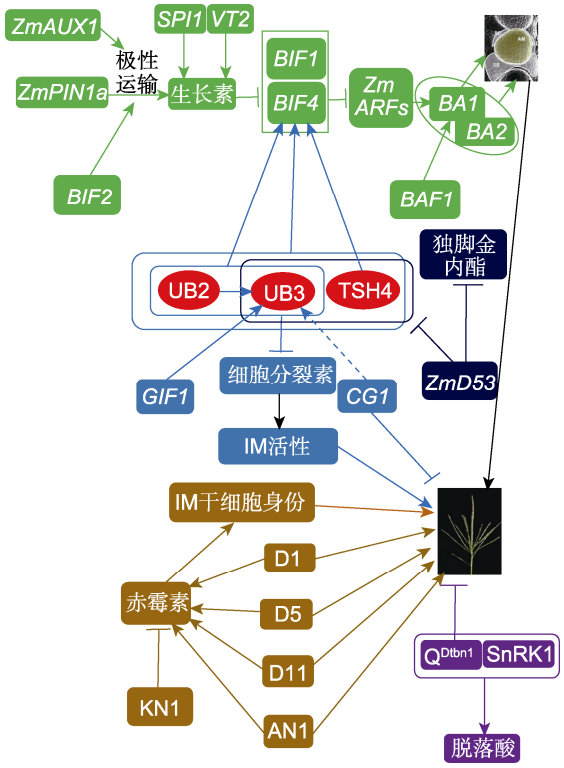


图1 玉米雄穗分枝数的植物激素调控网络
实线表示已完成实验验证，虚线表示待验证通路，红色实心椭圆指示网络的核心基因；空心矩形方框和椭圆指示基因互作所形成的复合体。⟶ 促进；⟊ 抑制；IM：花序分生组织

Figure1 Regulatory network of plant hormones controlling tassel branch number in maize
Solid lines denote experimentally validated pathways, dashed lines indicate pathways awaiting validation, red-filled ellipses represent core genes in the network; hollow rectangles and ellipses denote complexes formed by gene interactions. ⟶ Promotion; ⟊ Inhibition; IM: Inflorescence meristem

(2) 借鉴拟南芥相关研究的经验，利用单细胞转录组学和活体成像技术，解析玉米雄穗发育的激素动态分布；借助数字根模型和AI算法模拟不同激素浓度的变化和相互作用的经验，构建玉米雄穗发育的激素动态调控网络(Moore et al., 2024; Vukašinović et al., 2025)。

(3) 研究植物通过相分离调控关键蛋白功能和定位的机制。例如，ELF3在光周期和温度感知中的相分离现象，以及参考ARF7和ARF19在生长素响应中的相分离调控机制，探索激素-环境交互调控玉米雄穗分枝数的分子机制(Alberti, 2020; Jing et al., 2022; Xie et al., 2024)。

未来的育种研究应聚焦于利用CRISPR-Cas9技术精准调控激素信号通路，为优化玉米株型与提升产量开辟新路径。例如，靶向编辑生长素信号通路关键基因(如*BA1*启动子区或BIF1/BIF4蛋白降解域)，可重塑雄穗形态，协同提升光合效率与结实率；此外，此外，借鉴水稻IPA1-Pro10 (*Ideal Plant Architecture1*启动子区54-bp删除型等位基因，可同步提高穗重与穗数、增加株高并加粗茎根)的调控区编辑经验，对玉米细胞分裂素通路关键基因*UB3*启动子区开展精准编辑，定向筛选可同步压缩雄穗分枝数且稳定穗行数的优势等位，实现株型耐密与产量协同提升(Chuck et al., 2014; Song et al., 2017, 2022)。

综上，未来将从多维度解析玉米雄穗分枝数的激素调控机制，为玉米遗传改良提供新的策略和理论支持。这不仅有助于优化株型和提升产量，增强玉米在环境胁迫下的适应性，还能推动农业生产可持续发展。

作者贡献声明

林淼：设计、构思、撰写和修改论文。

利益冲突： 所有作者均声明不存在利益冲突
Conflict of Interests: The authors declare that there is no conflict of interests
©The author(s) 2026. This is an open access article under the CC BY-NC-ND 4.0 license (https://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/4.0/)

参考文献

Alberti S (2020). The plant response to heat requires phase separation. *Nature* **585**, 191–192.

Bensen RJ, Johal GS, Crane VC, Tossberg JT, Schnable PS, Meeley RB, Briggs SP (1995). Cloning and characterization of the maize *An1* gene. *Plant Cell* **7**, 75–84.

Bolduc N, Hake S (2009). The maize transcription factor KNOTTED1 directly regulates the gibberellin catabolism gene *ga2ox1*. *Plant Cell* **21**, 1647–1658.

Bolduc N, Yilmaz A, Mejia-Guerra MK, Morohashi K, O'Connor D, Grotewold E, Hake S (2012). Unraveling the KNOTTED1 regulatory network in maize meristems. *Genes Dev* **26**, 1685–1690.

Carraro N, Forestan C, Canova S, Traas J, Varotto S (2006). *ZmPIN1a* and *ZmPIN1b* encode two novel puta-

tive candidates for polar auxin transport and plant architecture determination of maize. *Plant Physiol* **142**, 254–264.

Chen FQ, Zhang JQ, Ma HL (2024). Progress of research on hormone regulation of branching or tillering in plants. *Acta Pratacul Sin* **33**, 212–225. (in Chinese)
陈奋奇, 张金青, 马晖玲 (2024). 激素调控植物分枝/分蘖的研究进展. 草业学报 **33**, 212–225.

Chen Y, Hou MM, Liu LJ, Wu S, Shen Y, Ishiyama K, Kobayashi M, McCarty DR, Tan BC (2014). The maize *DWARF1* encodes a gibberellin 3-oxidase and is dual localized to the nucleus and cytosol. *Plant Physiol* **166**, 2028–2039.

Chuck G, Cigan AM, Saeteurn K, Hake S (2007). The heterochronic maize mutant *Corngrass1* results from overexpression of a tandem microRNA. *Nat Genet* **39**, 544–549.

Chuck GS, Brown P, Meeley R, Hake S (2014). Maize SBP-box transcription factors unbranched2 and unbranched3 affect yield traits by regulating the rate of lateral primordia initiation. *Proc Natl Acad Sci USA* **111**, 18775–18780.

Ding ST, Sun Q, Luo HB (2014). Research progress on differentiation and development of tassel in maize. *Crop Res* **28**, 97–102. (in Chinese)
丁帅涛, 孙琴, 罗红兵 (2014). 玉米雄穗分化发育研究进展. 作物研究 **28**, 97–102.

Dong ZB, Hu GY, Chen QY, Shemyakina EA, Chau G, Whipple CJ, Fletcher JC, Chuck G (2024). A regulatory network controlling developmental boundaries and meristem fates contributed to maize domestication. *Nat Genet* **56**, 2528–2537.

Dong ZB, Jiang C, Chen XY, Zhang T, Ding L, Song WB, Luo HB, Lai JS, Chen HB, Liu RY, Zhang XL, Jin WW (2013). Maize LAZY1 mediates shoot gravitropism and inflorescence development through regulating auxin transport, auxin signaling, and light response. *Plant Physiol* **163**, 1306–1322.

Du YF, Liu L, Li MF, Fang S, Shen XM, Chu JF, Zhang ZX (2017). *UNBRANCHED3* regulates branching by modulating cytokinin biosynthesis and signaling in maize and rice. *New Phytol* **214**, 721–733.

Du YF, Liu L, Peng Y, Li MF, Li YF, Liu D, Li XW, Zhang ZX (2020). *UNBRANCHED3* expression and inflorescence development is mediated by *UNBRANCHED2* and the distal enhancer, *KRN4*, in maize. *PLoS Genet* **16**, e1008764.

Gallavotti A, Barazesh S, Malcomber S, Hall D, Jackson D, Schmidt RJ, McSteen P (2008a). *sparse inflorescence1* encodes a monocot-specific *YUCCA*-like gene required for vegetative and reproductive development in maize. *Proc Natl Acad Sci USA* **105**, 15196–15201.

Gallavotti A, Malcomber S, Gaines C, Stanfield S, Whipple C, Kellogg E, Schmidt RJ (2011). BARREN STALK FASTIGIATE1 is an AT-hook protein required for the formation of maize ears. *Plant Cell* **23**, 1756–1771.

Gallavotti A, Yang Y, Schmidt RJ, Jackson D (2008b). The relationship between auxin transport and maize branching. *Plant Physiol* **147**, 1913–1923.

Gallavotti A, Zhao Q, Kyozuka J, Meeley RB, Ritter MK, Doebley JF, Enrico Pè M, Schmidt RJ (2004). The role of *barren stalk1* in the architecture of maize. *Nature* **432**, 630–635.

Galli M, Liu QJ, Moss BL, Malcomber S, Li W, Gaines C, Federici S, Roshkovan J, Meeley R, Nemhauser JL, Gallavotti A (2015). Auxin signaling modules regulate maize inflorescence architecture. *Proc Natl Acad Sci USA* **112**, 13372–13377.

Guan HH, Chen XJ, Wang KL, Liu XY, Zhang DF, Li YX, Song YC, Shi YS, Wang TY, Li CH, Li Y (2022). Genetic variation in *ZmPAT7* contributes to tassel branch number in maize. *Int J Mol Sci* **23**, 2586.

Guo HL, Tian MZ, Ri X, Chen YF (2025). Phosphorus acquisition, translocation, and redistribution in maize. *J Genet Genom* **52**, 287–296.

Hao SL (2010). Effect of emasculation on physiological index of maize plant. *Rain Fed Crops* **30**, 342–343. (in Chinese)
郝淑丽 (2010). 去雄对玉米植株各项生理指标的影响. 杂粮作物 **30**, 342–343.

He XQ, Liu D (2009). Occurrence regularity and control methods of corn brown spot and small spot diseases. *Mod Rural Technol* (18), 29. (in Chinese)
何晓庆, 刘冬 (2009). 玉米褐斑病小斑病发生规律及防治方法. 现代农村科技 (18), 29.

Herrero MP, Johnson RR (1981). Drought stress and its effects on maize reproductive system. *Crop Sci* **21**, 105–110.

Hou ZW, Wang D (2021). Function of wheat tiller suppressor gene and its application prospect in population regulation. *Jiangsu Agric Sci* **49**(17), 53–57. (in Chinese)
侯振伟, 王东 (2021). 小麦分蘖抑制基因的功能及其在群体调控中的应用前景. 江苏农业科学 **49**(17), 53–57.

Huang P, Jiang H, Zhu CM, Barry K, Jenkins J, Sandor L, Schmutz J, Box MS, Kellogg EA, Brutnell TP (2017).

Sparse panicle1 is required for inflorescence development in *Setaria viridis* and maize. *Nat Plants* **3**, 17054.

Jafari F, Wang BB, Wang HY, Zou JJ (2024). Breeding maize of ideal plant architecture for high-density planting tolerance through modulating shade avoidance response and beyond. *J Integr Plant Biol* **66**, 849–864.

Jia SF, Li CF, Dong ST, Zhang JW (2010). Physiological mechanism of shading stress on photosynthetic efficiency in summer maize (*Zea mays*). *Chin J Plant Ecol* **34**, 1439–1447. (in Chinese)

贾士芳, 李从锋, 董树亭, 张吉旺 (2010). 弱光胁迫影响夏玉米光合效率的生理机制初探. 植物生态学报 **34**, 1439–1447.

Jiang L, Liu X, Xiong GS, Liu HH, Chen FL, Wang L, Meng XB, Liu GF, Yu H, Yuan YD, Yi W, Zhao LH, Ma HL, He YZ, Wu ZS, Melcher K, Qian Q, Xu HE, Wang YH, Li JY (2013). DWARF 53 acts as a repressor of strigolactone signaling in rice. *Nature* **504**, 401–405.

Jiao YQ, Wang YH, Xue DW, Wang J, Yan MX, Liu GF, Dong GJ, Zeng DL, Lu ZF, Zhu XD, Qian Q, Li JY (2010). Regulation of *OsSPL14* by OsmiR156 defines ideal plant architecture in rice. *Nat Genet* **42**, 541–544.

Jing HW, Korasick DA, Emenecker RJ, Morffy N, Wilkinson EG, Powers SK, Strader LC (2022). Regulation of AUXIN RESPONSE FACTOR condensation and nucleo-cytoplasmic partitioning. *Nat Commun* **13**, 4015.

Kerstetter RA, Laudencia-Chingcuanco D, Smith LG, Hake S (1997). Loss-of-function mutations in the maize homeobox gene, *knotted1*, are defective in shoot meristem maintenance. *Development* **124**, 3045–3054.

Kleine-Vehn J, Huang F, Naramoto S, Zhang J, Michniewicz M, Offringa R, Friml J (2009). PIN auxin efflux carrier polarity is regulated by PINOID kinase-mediated recruitment into GNOM-independent trafficking in *Arabidopsis*. *Plant Cell* **21**, 3839–3849.

Kong DX, Li CY, Xue WC, Wei HB, Ding H, Hu GZ, Zhang XM, Zhang GS, Zou T, Xian YT, Wang BB, Zhao YP, Liu YT, Xie YR, Xu MY, Wu H, Liu Q, Wang HY (2023). UB2/UB3/TSH4-anchored transcriptional networks regulate early maize inflorescence development in response to simulated shade. *Plant Cell* **35**, 717–737.

Lambert RJ, Johnson RR (1978). Leaf angle, tassel morphology, and the performance of maize hybrids. *Crop Sci* **18**, 499–502.

Lee BH, Johnston R, Yang Y, Gallavotti A, Kojima M, Travencolo BAN, da F Costa L, Sakakibara H, Jackson D (2009). Studies of *aberrant phyllotaxy1* mutants of maize indicate complex interactions between auxin and cytokinin signaling in the shoot apical meristem. *Plant Physiol* **150**, 205–216.

Leonard A, Holloway B, Guo M, Rupe M, Yu GX, Beatty M, Zastrow-Hayes G, Meeley R, Llaca V, Butler K, Stefani T, Jaqueth J, Li BL (2014). *tassel-less1* encodes a boron channel protein required for inflorescence development in maize. *Plant Cell Physiol* **55**, 1044–1054.

Li JF, Cao HR, Li SX, Dong XN, Zhao Z, Jia ZT, Yuan LX (2025). Genetic and molecular mechanisms underlying nitrogen use efficiency in maize. *J Genet Genom* **52**, 276–286.

Li M, Tang D, Wang KJ, Wu XR, Lu LL, Yu HX, Gu MH, Yan CJ, Cheng ZK (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 SK, Zhao JR, Dong ST, Zhao M, Li CH, Cui YH, Liu YH, Gao JL, Xue JQ, Wang LC, Wang P, Lu WP, Wang JH, Yang QF, Wang ZM (2017). Advances and prospects of maize cultivation in China. *Sci Agric Sin* **50**, 1941–1959. (in Chinese)

李少昆, 赵久然, 董树亭, 赵明, 李潮海, 崔彦宏, 刘永红, 高聚林, 薛吉全, 王立春, 王璞, 陆卫平, 王俊河, 杨祁峰, 王子明 (2017). 中国玉米栽培研究进展与展望. 中国农业科学 **50**, 1941–1959.

Li ZL, Li BZ, Zhang JL, Wang HL, Wang M, Guo SY, Wang PT, Li Z, Galbraith DW, Li DD, Song CP (2023). *GA Associated Dwarf 5* encodes an *ent*-kaurenoic acid oxidase required for maize gibberellin biosynthesis and morphogenesis. *Crop J* **11**, 1742–1751.

Liu QJ, Galli M, Liu X, Federici S, Buck A, Cody J, Labra M, Gallavotti A (2019a). *NEEDLE1* encodes a mitochondria localized ATP-dependent metalloprotease required for thermotolerant maize growth. *Proc Natl Acad Sci USA* **116**, 19736–19742.

Liu X, Galli M, Camehl I, Gallavotti A (2019b). RAMOSA1 ENHANCER LOCUS2-mediated transcriptional repression regulates vegetative and reproductive architecture. *Plant Physiol* **179**, 348–363.

Liu YT, Wu GX, Zhao YP, Wang HHL, Dai ZY, Xue WC, Yang J, Wei HB, Shen RX, Wang HY (2021). DWARF53 interacts with transcription factors UB2/UB3/TSH4 to regulate maize tillering and tassel branching. *Plant Physiol* **187**, 947–962.

Liu ZF (2011). Effects of Population Light Transmission on Stalk Strength and Lodging-resistance of Maize. Master's thesis. Yangling: Northwest A&F University. pp. 1–54. (in

Chinese)
刘仲发 (2011). 群体光分布对玉米茎秆强度及抗倒伏能力的影响. 硕士论文. 杨凌: 西北农林科技大学. pp. 1–54.

Lu ZF, Yu H, Xiong GS, Wang J, Jiao YQ, Liu GF, Jing YH, Meng XB, Hu XM, Qian Q, Fu XD, Wang YH, Li JY (2013). Genome-wide binding analysis of the transcription activator IDEAL PLANT ARCHITECTURE1 reveals a complex network regulating rice plant architecture. *Plant Cell* **25**, 3743–3759.

McSteen P, Hake S (2001). *barren inflorescence2* regulates axillary meristem development in the maize inflorescence. *Development* **128**, 2881–2891.

McSteen P, Malcomber S, Skirpan A, Lunde C, Wu XT, Kellogg E, Hake S (2007). *barren inflorescence2* encodes a co-ortholog of the *PINOID* serine/threonine kinase and is required for organogenesis during inflorescence and vegetative development in maize. *Plant Physiol* **144**, 1000–1011.

Moore S, Jervis G, Topping JF, Chen CL, Liu JL, Lindsey K (2024). A predictive model for ethylene-mediated auxin and cytokinin patterning in the *Arabidopsis* root. *Plant Commun* **5**, 100886.

Mudgett M, Shen ZX, Dai XH, Briggs SP, Zhao YD (2023). Suppression of *pinoid* mutant phenotypes by mutations in *PIN-FORMED 1* and PIN1-GFP fusion. *Proc Natl Acad Sci USA* **120**, 2312918120.

Nielsen RL (2020). Tassel emergence & pollen shed. Corny news network. Purdue University. https://www.agry.purdue.edu/ext/corn/news/timeless/Tassels.html. 2025.12.23.

Patil SB, Barbier FF, Zhao JF, Zafar SA, Uzair M, Sun YL, Fang JJ, Perez-Garcia MD, Bertheloot J, Sakr S, Fichtner F, Chabikwa TG, Yuan SJ, Beveridge CA, Li XY (2022). Sucrose promotes D53 accumulation and tillering in rice. *New Phytol* **234**, 122–136.

Phillips KA, Skirpan AL, Liu X, Christensen A, Slewinski TL, Hudson C, Barazesh S, Cohen JD, Malcomber S, McSteen P (2011). *vanishing tassel2* encodes a grass-specific tryptophan aminotransferase required for vegetative and reproductive development in maize. *Plant Cell* **23**, 550–566.

Qin XE, Tian SK, Zhang WL, Dong X, Ma CX, Wang Y, Yan JB, Yue B (2021). Q^{Dtbn1}, an F-box gene affecting maize tassel branch number by a dominant model. *Plant Biotechnol J* **19**, 1183–1194.

Schwarz S, Grande AV, Bujdoso N, Saedler H, Huijser P (2008). The microRNA regulated SBP-box genes *SPL9* and *SPL15* control shoot maturation in *Arabidopsis*. *Plant Mol Biol* **67**, 183–195.

Skirpan A, Culler AH, Gallavotti A, Jackson D, Cohen JD, McSteen P (2009). BARREN INFLORESCENCE2 interaction with ZmPIN1a suggests a role in auxin transport during maize inflorescence development. *Plant Cell Physiol* **50**, 652–657.

Skirpan A, Wu XT, McSteen P (2008). Genetic and physical interaction suggest that BARREN STALK1 is a target of BARREN INFLORESCENCE2 in maize inflorescence development. *Plant J* **55**, 787–797.

Song FB, Dai JY (2005). Response and adaptability of maize to drought stress II. Responses of ear and tassel growth and development of maize to drought stress. *J Jilin Agric Univ* **27**, 1–5, 10. (in Chinese)
宋凤斌, 戴俊英 (2005). 玉米对干旱胁迫的反应和适应性 II. 玉米雌穗和雄穗生长发育对干旱胁迫的反应. 吉林农业大学学报 **27**, 1–5, 10.

Song XG, Lu ZF, Yu H, Shao GN, Xiong JS, Meng XB, Jing YH, Liu GF, Xiong GS, Duan JB, Yao XF, Liu CM, Li HQ, Wang YH, Li JY (2017). IPA1 functions as a downstream transcription factor repressed by D53 in strigolactone signaling in rice. *Cell Res* **27**, 1128–1141.

Song XG, Meng XB, Guo HY, Cheng Q, Jing YH, Chen MJ, Liu GF, Wang B, Wang YH, Li JY, Yu H (2022). Targeting a gene regulatory element enhances rice grain yield by decoupling panicle number and size. *Nat Biotechnol* **40**, 1403–1411.

Spielmeyer W, Ellis MH, Chandler PM (2002). Semidwarf (*sd-1*), “green revolution” rice, contains a defective gibberellin 20-oxidase gene. *Proc Natl Acad Sci USA* **99**, 9043–9048.

Su S, Hong J, Chen XF, Zhang CQ, Chen MJ, Luo ZJ, Chang SW, Bai SX, Liang WQ, Liu QQ, Zhang DB (2021). Gibberellins orchestrate panicle architecture mediated by DELLA-KNOX signaling in rice. *Plant Biotechnol J* **19**, 2304–2318.

Tang SY, Xie Q (2019). Sorghum—a small crop with numerous uses. *Biotechnol Bull* **35**(5), 1. (in Chinese)
唐三元, 谢旗 (2019). 高粱——小作物大用途. 生物技术通报 **35**(5), 1.

Vukašinović N, Hsu CW, Marconi M, Li SP, Zachary C, Shahan R, Szekley P, Aardening Z, Vanhoutte I, Ma Q, Pinto L, Krupař P, German N, Zhang JY, Simon-Wezo C, Perez-Sancho J, Quijada PC, Zhou QZ, Lee LR, Cai JH, Bayer EM, Fendrych M, Truernit E, Zhou Y, Savaldi-Goldstein S, Wabnik K, Nolan TM, Russinova E (2025). Polarity-guided uneven mitotic divisions control brassinosteroid activity in proliferating plant root cells. *Cell*

188, 2063–2080.

Wang B, Li JY, Wang YH (2006). Advances in understanding the roles of auxin involved in modulating plant architecture. *Chin Bull Bot* **23**, 443–458. (in Chinese with Enqlish Abstract)

王冰，李家洋，王永红 (2006). 生长素调控植物株型形成的研究进展. 植物学报 **23**, 443–458.

Wang BB, Wang HY (2023). Molecular design of ideal plant architecture for high-density tolerance of maize plant. *Biotechnol Bull* **39**(8), 11–30. (in Chinese)

王宝宝，王海洋 (2023). 理想株型塑造之于玉米耐密改良. 生物技术通报 **39**(8), 11–30.

Wang L, Wang B, Jiang L, Liu XL, Li XF, Lu Z, Meng XB, Wang YH, Smith SM, Li JY (2015). Strigolactone signaling in *Arabidopsis* regulates shoot development by targeting D53-like SMXL repressor proteins for ubiquitination and degradation. *Plant Cell* **27**, 3128–3142.

Wang X, Li J, Han LQ, Liang CY, Li JX, Shang XY, Miao XX, Luo Z, Zhu WC, Li Z, Li TH, Qi YW, Li HH, Lu XD, Li L (2023). QTG-Miner aids rapid dissection of the genetic base of tassel branch number in maize. *Nat Commun* **14**, 5232.

Wang YB, Luo Y, Guo X, Li YF, Yan JL, Shao WW, Wei WJ, Wei XF, Yang T, Chen J, Chen LH, Ding Q, Bai MJ, Zhuo L, Li L, Jackson D, Zhang ZX, Xu X, Yan JB, Liu H, Liu L, Yang N (2024). A spatial transcriptome map of the developing maize ear. *Nat Plants* **10**, 815–827.

Wang YJ, Deng DX, Ding HD, Xu XM, Zhang R, Wang SX, Bian YL, Yin ZT, Chen Y (2013). Gibberellin biosynthetic deficiency is responsible for maize dominant Dwarf11 (*D11*) mutant phenotype: physiological and transcriptomic evidence. *PLoS One* **8**, e66466.

Wu HM, Xie DJ, Tang ZS, Shi DQ, Yang WC (2020). PINOID regulates floral organ development by modulating auxin transport and interacts with MADS16 in rice. *Plant Biotechnol J* **18**, 1778–1795.

Xie SY, Luo HB, Huang YM, Wang YX, Ru W, Shi YL, Huang W, Wang H, Dong ZB, Jin WW (2020a). A missense mutation in a large subunit of ribonucleotide reductase confers temperature-gated tassel formation. *Plant Physiol* **184**, 1979–1997.

Xie YR, Liu Y, Ma MD, Zhou Q, Zhao YP, Zhao BB, Wang BB, Wei HB, Wang HY (2020b). *Arabidopsis* FHY3 and FAR1 integrate light and strigolactone signaling to regulate branching. *Nat Commun* **11**, 1955.

Xie YR, Zhao YP, Chen LH, Wang YL, Xue WC, Kong DX, Li CY, Zhou LY, Li HR, Zhao YF, Wang BB, Xu MY, Zhao BB, Bilska-Kos A, Wang HY (2024). *ZmELF3.1* integrates the *RA2-TSH4* module to repress maize tassel branching. *New Phytol* **241**, 490–503.

Xu HW, Song FB, Tong SY, Zhu XC (2012). Study on carbon and nitrogen metabolism of tassel in maize. *Hubei Agric Sci* **51**, 2918–2920. (in Chinese)

徐洪文，宋凤斌，童淑媛，朱先灿 (2012). 玉米雄穗碳氮代谢研究. 湖北农业科学 **51**, 2918–2920.

Yan JB, Zhao JR (2023). Dense planting for high yield—the key goal of maize breeding in China. *Biotechnol Bull* **39**(8), 1–3. (in Chinese)

严建兵，赵久然 (2023). 密植高产——我国玉米育种的最核心目标. 生物技术通报 **39**(8), 1–3.

Yang T, Lian YK, Kang JH, Bian ZY, Xuan LJ, Gao ZS, Wang XY, Deng JM, Wang CY (2020). The SUPPRESSOR of MAX21 (SMAX1)-like SMXL6, SMXL7 and SMXL8 act as negative regulators in response to drought stress in *Arabidopsis*. *Plant Cell Physiol* **61**, 1477–1492.

Yao H, Skirpan A, Wardell B, Matthes MS, Best NB, McCubbin T, Durbak A, Smith T, Malcomber S, McSteen P (2019). The *barren stalk2* gene is required for axillary meristem development in maize. *Mol Plant* **12**, 374– 389.

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.

Yuan K, Zhang H, Yu CJ, Luo N, Yan JJ, Zheng S, Hu QL, Zhang DH, Kou LQ, Meng XB, Jing YH, Chen MJ, Ban XW, Yan ZY, Lu ZF, Wu J, Zhao Y, Liang Y, Wang YH, Xiong GS, Chu JF, Wang ET, Li J, Wang B (2023). Low phosphorus promotes NSP1-NSP2 heterodimerization to enhance strigolactone biosynthesis and regulate shoot and root architecture in rice. *Mol Plant* **16**, 1811–1831.

Zhang D, Sun W, Singh R, Zheng YY, Cao Z, Li MF, Lunde C, Hake S, Zhang ZX (2018). *GRF-interacting factor1* regulates shoot architecture and meristem determinacy in maize. *Plant Cell* **30**, 360–374.

Zhang JF, Zhang YY, Chen JG, Xu MF, Guan XY, Wu C, Zhang SN, Qu HY, Chu JF, Xu YF, Gu M, Liu Y, Xu GH (2024). Sugar transporter modulates nitrogen-determined tillering and yield formation in rice. *Nat Commun* **15**, 9233.

Zhang JW, Dong ST, Wang KJ, Hu CH, Liu P (2006). Effects of shading on the growth, development and grain yield of summer maize. *Chin J Appl Ecol* **17**, 657–662. (in Chinese)

张吉旺, 董树亭, 王空军, 胡昌浩, 刘鹏 (2006). 遮荫对夏玉米产量及生长发育的影响. 应用生态学报 **17**, 657–662.

Zhu CM, Box MS, Thiruppathi D, Hu H, Yu YQ, Martin C, Doust AN, McSteen P, Kellogg EA (2022). Pleiotropic and nonredundant effects of an auxin importer in setaria and maize. *Plant Physiol* **189**, 715–734.

Zhu XH (2008). Selecting of Drought Resistant Resources and Its Analysis of Genetic Diversity in Foxtail Millet. Master's thesis. Beijing: Chinese Academy of Agricultural Sciences. pp. 1−45. (in Chinese)

朱学海 (2008). 谷子耐旱资源筛选及其遗传多样性分析. 硕士论文. 北京: 中国农业科学院. pp. 1−45.

Zong J, Wang L, Zhu L, Bian LL, Zhang B, Chen XF, Huang GQ, Zhang XL, Fan JY, Cao LM, Coupland G, Liang WQ, Zhang DB, Yuan Z (2022). A rice single cell transcriptomic atlas defines the developmental trajectories of rice floret and inflorescence meristems. *New Phytol* **234**, 494−512.

Hormonal 'Code' for the Number of Maize Tassel Branches

Miao Lin*

Beijing University of Agriculture, Beijing 100096, China

Abstract Maize is a main cereal crop in China. The number of tassel branches significantly affects density-tolerant plant architecture, which is the key to increasing yield. Currently, multiple genes associated with tassel branch number, many of which are closely related to plant hormone pathways, have been cloned and identified. This review summarizes the roles and signaling pathways of auxin, cytokinin, strigolactone, gibberellin and abscisic acid in regulating maize tassel branch number, preliminarily investigates the interaction mechanisms among hormones and the impact of environmental factors on hormonal regulatory mechanisms, and outlines the hormonal regulation network for tassel branch number in maize. These findings suggest that plant hormones integrate environmental factors to regulate the tassel branch number. This review aims to provide a theoretical reference for revealing the molecular mechanisms of phytohormone regulation of maize tassel branch number and to lay a scientific foundation for novel cultivars of the maize ideotype through plant hormones.

Key words maize, tassel branch number, plant hormone, environmental factor, genetic regulation

Lin M (2026). Hormonal 'code' for the number of maize tassel branches. *Chin Bull Bot* **61**, 157–169.

* Author for correspondence. E-mail: 18404984376@163.com

(责任编辑: 朱亚娜)