

Les strigolactones, une nouvelle classe d'hormones qui contrôlent la ramification des plantes

Alexandre de Saint Germain, Nils Braun et Catherine Rameau

Institut Jean-Pierre Bourgin, UMR1318 INRA-AgroParisTech, INRA Centre de Versailles-Grignon, Route de St-Cyr (RD10), 78026 Versailles Cedex, France

Auteur correspondant : Catherine Rameau, rameau@versailles.inra.fr

Reçu le 29 juin 2009

Résumé – Le contrôle de la ramification des végétaux est un enjeu majeur à la fois pour la survie de la plante et sa valeur reproductive mais aussi pour la valeur agronomique de la plupart des plantes cultivées. La théorie classique de la dominance apicale basée sur des expériences de décapitation de plantes expliquait partiellement les mécanismes mis en œuvre dans ce contrôle en faisant intervenir deux hormones majeures de la morphogenèse : l'auxine et les cytokinines. Cependant, dès les années 1930, Snow suggéra l'existence d'un messager secondaire de l'auxine car celle-ci n'agit pas directement pour réprimer le démarrage des bourgeons axillaires. Grâce à la caractérisation de mutants ramifiés chez le pois, le riz et l'espèce modèle *Arabidopsis thaliana*, l'existence d'un nouveau signal dérivé des caroténoïdes et capable d'inhiber la ramification a été démontrée. Des gènes impliqués aussi bien dans la synthèse (*RMS1*, *RMS5*) que dans la perception (*RMS4*) de ce signal ont été identifiés et un modèle d'action de ce nouveau signal a été établi. Deux équipes indépendantes viennent de montrer, l'une sur le pois, l'autre sur le riz, que les strigolactones correspondaient à ce signal inhibiteur de la ramification ainsi qu'au messager secondaire de l'auxine. Les strigolactones étaient déjà connues pour leur rôle dans la rhizosphère. Elles ont tout d'abord été identifiées comme responsables de la germination de graines de plantes parasites comme les *Striga* et les *Orobanches*. Elles sont de plus impliquées dans la mise en place de la symbiose mycorhizienne à arbuscules entre 80 % des plantes et certains champignons. Cette découverte a ouvert une nouvelle voie pour l'étude du contrôle de l'architecture des plantes.

Mots clés : Ramification / méristème / strigolactones / architecture / *Pisum sativum*

Abstract – Strigolactones, a novel class of plant hormones controlling branching.

Plant architecture is a major trait for plant survival and plant fitness and has a huge influence on the agronomical value for most crops. The classical theory of apical dominance based on decapitation experiments suggested that two major plant hormones, auxin and cytokinins, were acting antagonistically on bud outgrowth to promote or repress branching. However this theory was challenged in the late 1930's by Snow who suggested the existence of a second messenger to auxin, as auxin was not acting directly to repress branching. The use of branching mutants in pea, *Arabidopsis* and rice led to the discovery of a new carotenoid-derived signal repressing branching. Genes involved in synthesis (*RMS1*, *RMS5*) as well as in response (*RMS4*) to this new signal have been identified and have given rise to a new model of the branching control. Two independent group have recently shown, one on pea, the other on rice, that strigolactones correspond to this novel signal which represses branching and to the secondary messenger in the theory of apical dominance. Strigolactones have been first identified for their role in germination of parasitic plants like *Striga* or *Orobanche*. They also play a critical role in the widespread association between 80% of plants and fungi,

the arbuscular mycorrhizal symbiosis, as they are necessary for interaction between certain plants and fungi in the rhizosphere.

Key words: Branching / meristem / strigolactones / *Pisum sativum*

Introduction

Le monde végétal présente une formidable diversité dans l'architecture des plantes qui est largement déterminée par des facteurs génétiques mais aussi par les facteurs environnementaux. La domestication des plantes par l'homme a aussi fortement influencé leur architecture dont une composante majeure est le degré de ramification. Généralement, on observe une réduction de la ramification chez la plupart des plantes cultivées pour la production de grains. Les exemples les mieux décrits sont ceux de la domestication du maïs à partir de son ancêtre le téosinte ou encore celui du tournesol pour lequel la domestication a conduit à des plantes peu ramifiées portant un nombre réduit de fleurs de grande taille (Doebley *et al.*, 2006).

La mise en place de l'architecture des végétaux fait intervenir des signaux endogènes qui coordonnent le développement de la plante, permettant ainsi un ajustement aux conditions environnementales. L'étude du développement de la plante a mis en évidence moins d'une dizaine d'hormones mais il semblerait que d'autres restent encore à découvrir comme le suggère la découverte récente d'une nouvelle classe d'hormones végétales, les strigolactones qui répriment le démarrage des bourgeons axillaires (Gomez-Roldan *et al.*, 2008; Umehara *et al.*, 2008).

La croissance caulinaire s'effectue au niveau de régions particulières : les méristèmes. On en distingue deux types : le méristème apical qui assure la croissance en hauteur de la plante et les méristèmes axillaires qui sont initiés à l'aisselle des feuilles. Une fois initiés, les méristèmes axillaires vont développer quelques entre-nœuds très courts et quelques feuilles pour former les bourgeons axillaires. Au cours du développement, ces bourgeons vont soit poursuivre leur croissance et mettre en place de nouveaux axes feuillés, les rameaux, soit entrer en dormance. Le contrôle de l'émergence de ces bourgeons est une composante essentielle de la diversité d'architecture des plantes.

La caractérisation de mutants hyper-ramifiés chez plusieurs espèces annuelles (pois, *Arabidopsis*, riz) a permis de démontrer l'existence d'un nouveau signal réprimant le démarrage du bourgeon axillaire autre que les hormones classiques, auxine et cytokinines. La démonstration vient d'être faite que ce signal, recherché depuis plusieurs années, correspondait aux strigolactones ou à une molécule dérivée. Le but de cette revue est de comprendre comment a été

découverte cette nouvelle hormone et de décrire les premiers éléments de la voie de biosynthèse et de signalisation connus à ce jour.

Un nouveau modèle du contrôle de la ramification

La théorie classique de la dominance apicale

Depuis plus de 80 ans, il était classiquement admis que le phénomène de dominance apicale, phénomène dans lequel le bourgeon apical se développe au détriment des bourgeons axillaires, était exclusivement déterminé par deux hormones : l'auxine et les cytokinines. Dans ce mécanisme, l'apex de la plante producteur d'auxine empêche le développement des bourgeons axillaires. Lors de l'excision du bourgeon apical cette inhibition est levée : les bourgeons axillaires sous-jacents jusque là dormants se développent et mettent en place de nouvelles ramifications (Thimann & Skoog, 1933). L'application d'auxine sur l'apex décapité restaure la dormance. Au contraire, les cytokinines produites majoritairement par les racines stimulent la ramification : l'application de cytokinines directement sur le bourgeon axillaire dormant induit son démarrage (Cline, 1991). L'idée d'une action directe de l'auxine sur l'inhibition du développement des bourgeons axillaires est contrariée dès 1937 par Snow. L'application directe d'auxine sur le bourgeon axillaire dormant n'empêche pas son démarrage après décapitation. De plus Snow réalise des expériences de décapitation sur des tiges cotylédonaire de même taille, issues des bourgeons cotylédonaire induits après élimination de la tige principale. Il montre que lorsqu'une seule tige cotylédonaire est décapitée, le bourgeon apical de la tige intacte inhibe les bourgeons axillaires de son propre rameau mais également ceux du rameau en vis-à-vis, ce qui indique que le signal inhibiteur peut remonter un rameau alors que le transport de l'auxine est basipète (Snow, 1937).

Dans les conditions naturelles, la décapitation de la plante peut être due par exemple à des herbivores. On peut donc très bien imaginer que ce mécanisme de levée de dormance des bourgeons a été sélectionné par l'évolution en réponse à cette contrainte biotique.

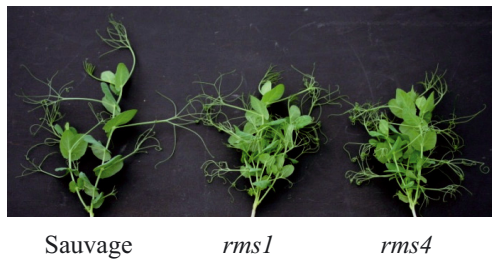


Fig. 1. Mutants *ramosus* chez le pois. Les mutants *rms1* et *rms4* présentent un phénotype plus ramifié que le sauvage chez lequel la plupart des bourgeons axillaires restent dormants. Chez les mutants *rms*, les bourgeons situés à l'aisselle de chaque feuille donnent naissance à une ou plusieurs branches.

L'approche par mutant dans la détermination des gènes contrôlant la ramification

L'identification de mutants hyper-ramifiés de pois *ramosus* (*rms*), obtenus par mutagenèse chimique, a permis de mettre en évidence cinq gènes (*RMS1* à *RMS5*), intervenant dans le contrôle de la ramification chez cette espèce. Ces mutants présentent des ramifications à la plupart des nœuds et sont de plus petite taille que le type sauvage (figure 1). La caractérisation physiologique de ces mutants a permis de démontrer l'existence d'un nouveau signal réprimant la ramification et différent des hormones auxine et cytokinines.

Par des expériences de greffes, très faciles à réaliser chez le pois, il a été montré que ce signal était produit dans la tige et les racines, qu'il était transmissible par greffe et qu'il agissait comme répresseur de la ramification. Ainsi, lorsque l'on greffe des tiges du mutant hyper-ramifié *rms1* sur un porte greffe sauvage, on observe une inhibition de la ramification. Cela montre qu'il existe un signal produit par les tissus du porte-greffe de génotype sauvage *RMS1* et transmissible dans les tissus du greffon *rms1* (figure 2) (Beveridge, 2000a). Il suffit même de greffer quelques centimètres de tige sauvage entre un greffon et un porte greffe *rms1* pour inhiber la ramification de la tige mutante (figure 2), ce qui suggère que le signal agit à très faible concentration. Par contre, si on réalise la même expérience avec le mutant *rms4*, la ramification est maintenue, suggérant que *RMS4* intervient dans la réponse au signal alors que *RMS1* serait plutôt impliqué dans la biosynthèse du signal (Beveridge *et al.*, 2000b). Ces expériences ont permis de proposer un nouveau modèle du contrôle de la ramification où *RMS1* et *RMS5* contrôlent la synthèse de ce signal et *RMS3* et *RMS4* interviennent dans la réponse à ce signal (figure 3).

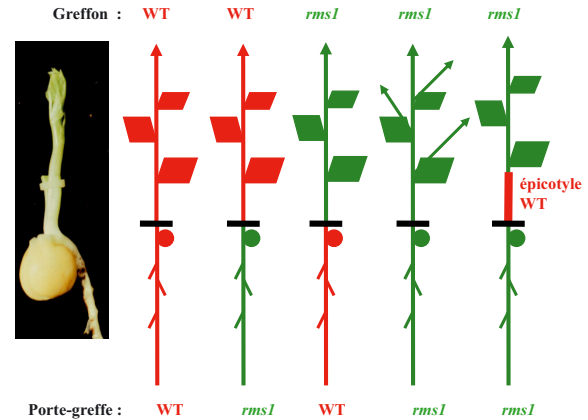


Fig. 2. Expérience de greffe entre le mutant *rms1* et le sauvage (*WT*). Les éléments rouges correspondent aux parties de la plante sauvage, les éléments verts correspondent aux parties du mutant *rms1*. La flèche principale symbolise la croissance apicale, les flèches latérales la croissance axillaire, l'absence de flèches latérales signifie une absence de ramification.

Caractérisation moléculaire des gènes *RMS* de pois

Le clonage des gènes *RMS* a pu être réalisé grâce à une approche « gène-candidat » à partir du modèle *Arabidopsis thaliana* et des cartes génétiques développées chez le pois. Les gènes *RMS1* et *RMS5* codent pour des enzymes de type « Carotenoid Cleavage Dioxygenase » (CCD8 et CCD7 respectivement). Ces enzymes interviennent dans la voie de biosynthèse de dérivés de caroténoïdes en clivant des caroténoïdes à 40 carbones (Sorefan *et al.*, 2003; Booker *et al.*, 2004) (figure 4). Elles appartiennent à la même famille que les enzymes impliquées dans la voie de biosynthèse de l'acide abscissique. L'expression hétérologue de ces enzymes dans *E. coli* montre que l'enzyme CCD7 est capable de cliver la double liaison 9-10 de caroténoïdes à 40 C (dont le β -carotène), puis que CCD8 est capable de cliver le composé à 27 C produit (Schwartz *et al.*, 2004; Aldridge *et al.*, 2006). Ces résultats suggèrent que le signal réprimant la ramification est un dérivé de caroténoïdes, ce qui a été un élément déterminant pour son identification.

Le clonage du gène de réponse *RMS4*, qui code pour une protéine à boîte F (*F-box leucine-rich repeat protein*) (Stirnberg *et al.*, 2002; Johnson *et al.*, 2006), suggère que la voie de transduction du signal aboutissant à l'inhibition de la ramification fait intervenir la dégradation de protéines *via* le protéasome (Stirnberg *et al.*, 2007). Cette voie présenterait ainsi de grandes similitudes avec les voies de signalisation d'autres hormones classiques du développement telles que l'auxine ou les gibbérellines. Le gène *TB1*, impliqué dans la domestication du maïs (Doebley *et al.*, 2006) et codant pour un facteur de transcription à domaine TCP

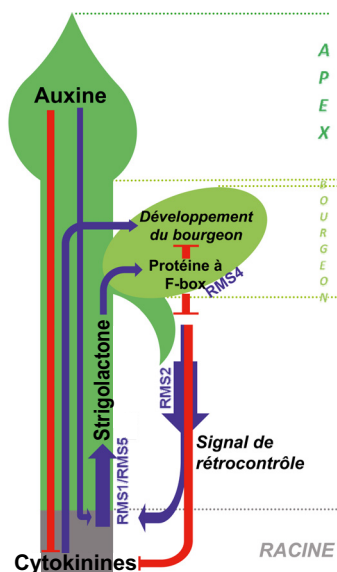


Fig. 3. Schéma général de la régulation de la ramification chez le pois. Les lignes rouges représentent des répressions, les flèches bleues représentent des activations. Le sens des flèches indique le sens du transport dans la plante. Les strigolactones sont synthétisées dans les racines et la tige (par *RMS1* et *RMS5*), se déplacent dans la tige et sont perçues au niveau du bourgeon par une protéine à *F-box* (*RMS4*) qui inhibe localement le développement du bourgeon. Un signal de rétrocontrôle faisant intervenir *RMS2*, qui augmente la synthèse de strigolactones et inhibe la concentration de cytokinines dans la sève brute, est inhibé par la protéine à *F-box*. L'auxine de l'apex active la biosynthèse de strigolactones et réprime la biosynthèse de cytokinines vers le bourgeon.

(d'après les premiers membres de la famille identifiés *TB1-CYC* et *PCF*), pourrait intervenir en aval de la voie de signalisation des gènes *RMS*. Deux homologues (*BRC1*, *BRC2*) ont été identifiés chez *Arabidopsis*, qui confèrent un phénotype ramifié lorsqu'ils sont mutés (Aguilar-Martinez *et al.*, 2007).

Régulation de l'expression des gènes de biosynthèse *RMS1* et *RMS5*

Les gènes *RMS1/CCD8* et *RMS5/CCD7* sont co-régulés (Johnson *et al.*, 2006) et sont fortement exprimés dans les racines des plantes et les tissus vasculaires de la tige. L'étude détaillée de l'expression du gène *CCD8/RMS1* montre une diminution forte et très rapide après décapitation; cette expression est restaurée par une application d'auxine exogène sur l'apex décapité (Beveridge *et al.*, 2000b; Foo *et al.*, 2005). L'auxine régulerait donc la levée de dormance *via* la synthèse de ce signal inhibiteur, que

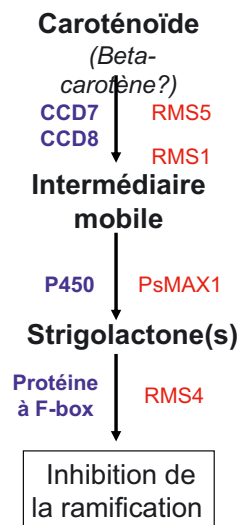


Fig. 4. Voie de biosynthèse et de signalisation des strigolactones chez le pois. Les éléments rouges correspondent aux noms des protéines chez le pois, l'élément bleu qui lui est associé correspond à la nature de la protéine. La synthèse des strigolactones passe par une première étape de clivage d'un (ou de plusieurs?) caroténoïde (probablement le β -carotène) par les enzymes *CCD* (*Carotenoid Cleavage Dioxygenase*) dans les plastides des racines et des tiges. Un cytochrome *P450* intervient en aval pour produire une strigolactone active. *RMS4* est impliquée dans la réponse aux strigolactones et transduit un signal d'inhibition de la ramification au niveau du bourgeon.

l'on pourrait considérer comme le messager secondaire de l'auxine dans la dominance apicale (Brewer *et al.*, 2009). Un deuxième signal, indépendant de l'auxine, régulerait l'expression des gènes *RMS1* et *RMS5*. En effet ces gènes sont très fortement exprimés dans les épicotyles des mutants *rms1* à *rms5* par rapport à leur expression chez le type sauvage sauf chez le mutant *rms2*. Ce signal de rétrocontrôle serait ainsi régulé par le gène *RMS2*, qui n'a pas été identifié chez *Arabidopsis thaliana* et n'a toujours pas été cloné chez le pois (tableau 1, figure 3).

Conservation des gènes contrôlant la ramification chez les plantes terrestres

Les gènes de la ramification semblent être bien conservés chez les plantes terrestres. En effet, on les retrouve chez d'autres dicotylédones telles que *Arabidopsis thaliana*, ou encore chez le pétunia (Snowden *et al.*, 2005) et chez les monocotylédones comme le riz (tableau 1) (Zou *et al.*, 2006; Arite *et al.*, 2007). Chez *Arabidopsis thaliana*, les gènes *MAX* (*MORE AXILLARY GROWTH*), *MAX4*, *MAX3* et *MAX2* sont les homologues respectifs de *RMS1*, *RMS5*

Tableau 1. Gènes impliqués dans le contrôle de la ramification chez différentes espèces (Pois, *Arabidopsis thaliana*, Pétunia, Riz, *Physcomitrella patens*).

Fonction	Protéine codée	Pois	<i>Arabidopsis</i>	Riz	Pétunia	<i>Physcomitrella</i>
Synthèse du signal	CCD8	<i>RMS1</i>	<i>MAX4</i>	<i>D10</i>	<i>DAD1</i>	<i>PpRMS1</i>
	CCD7	<i>RMS5</i>	<i>MAX3</i>	<i>HTD1/D17</i>	<i>DAD3</i>	<i>PpRMS5</i>
	Cytochrome P450	2 homologues	<i>MAX1</i>	Au moins 4 homologues	?	∅
Réception et transduction du signal	?	<i>RMS3</i>	?	?	?	?
	Protéine à F-box	<i>RMS4</i>	<i>MAX2</i>	<i>D3</i>	?	<i>PpRMS4</i>
	Protéine à domaine TCP	?	<i>BRC1, BRC2</i>	<i>FC1 (OsTB1)</i>	?	?
Rétrocontrôle	?	<i>RMS2</i>	?	?	?	?

(*RMS* = *RAMOSUS*, *MAX* = *MORE AXILLARY GROWTH*, *D* = *DWARF*, *HTD* = *HIGH TILLERING DWARF*, *DAD* = *DECREASED APICAL DOMINANCE*, *BRC* = *BRANCHED*, *FC1* = *FINE CULM*, *TB* = *TEOSINTE BRANCHED*, ? = non identifié, ∅ = non présent chez l'espèce).

et *RMS4* (Sorefan *et al.*, 2003; Johnson *et al.*, 2006). Chez *Arabidopsis*, un autre gène a été identifié, *MAX1*, qui coderait pour une autre enzyme de la voie de biosynthèse du signal inhibiteur, une cytochrome P450 mono-oxygénase (Booker *et al.*, 2005) (figure 4). On retrouve également des homologues de ces gènes chez des plantes non vasculaires comme la mousse *Physcomitrella patens*, nouveau modèle en biologie végétale (tableau 1).

Des dérivés de caroténoïdes répresseurs de la ramification : les strigolactones

Dans la rhizosphère, les strigolactones sont impliquées dans des relations symbiotiques et parasitaires avec les plantes

Depuis 1966, on sait que la germination des graines des plantes parasites *Striga* et *Orobanche* contenues dans le sol est induite par de petites molécules, les strigolactones exsudées par les racines des plantes hôtes (Cook *et al.*, 1966). Ces plantes, dont les millions de graines constituent une véritable pollution des sols, provoquent des dégâts majeurs sur de nombreuses cultures, notamment en Afrique (*Striga*) et dans le bassin méditerranéen (*Orobanche*). Récemment, il a été démontré que ces mêmes molécules intervenaient aussi dans la mise en place de la symbiose mycorrhizienne à arbuscules entre certains champignons du sol et 80 % des espèces végétales (Akiyama *et al.*, 2005). Cependant, les strigolactones sont également produites par des plantes qui ne développent pas cette symbiose mycorrhizienne comme les Crucifères (dont l'espèce modèle *Arabidopsis thaliana*). Ceci suggère un autre rôle de ces molécules agissant à très faibles concentrations. Matusova *et al.* (2005) ont montré que les strigolactones sont des dérivés de caroténoïdes.

Les strigolactones ou des molécules apparentées devenaient ainsi de bons candidats pour correspondre au signal réprimant la ramification.

Les mutants *rms1* et *rms5* sont déficients en strigolactones et répondent à l'application exogène de la strigolactone synthétique GR24, contrairement au mutant *rms4*

L'orobanchyl acétate (figure 5), la strigolactone majoritaire du pois, est indétectable dans les racines et les exsudats racinaires des mutants *rms1* et *rms5*. Ainsi les mutants *rms1* et *rms5* semblent déficients en strigolactones, contrairement au mutant de réponse *rms4* (Gomez-Roldan *et al.*, 2008). De plus, l'application de la strigolactone synthétique, GR24, directement sur les bourgeons axillaires des mutants déficients *rms1* ou *rms5*, inhibe leur démarrage. Un effet est mis en évidence à la concentration de 10 nM. Par contre, aucun effet n'est observé chez le mutant *rms4*, démontrant ainsi la spécificité d'action de ces molécules. Ces résultats démontrent que le signal réprimant la ramification chez les plantes appartient à la famille des strigolactones, ou est une molécule dérivant des strigolactones. Les mêmes résultats ont été obtenus chez le riz (Gomez-Roldan *et al.*, 2008; Umehara *et al.*, 2008).

Les strigolactones possèdent un squelette à quatre cycles (A, B, C, D). Les cycles A et B présentent une grande variété de substituants, les cycles C et D portent une fonction lactone (ester dans un cycle) (figure 5). À ce jour, une douzaine de strigolactones ont été caractérisées dans les exsudats racinaires de diverses plantes (Yoneyama *et al.*, 2009).

Si l'on définit une hormone végétale comme une molécule de faible poids moléculaire, pouvant être transportée dans la plante, agissant à très faibles concentrations (de l'ordre du nM) de manière

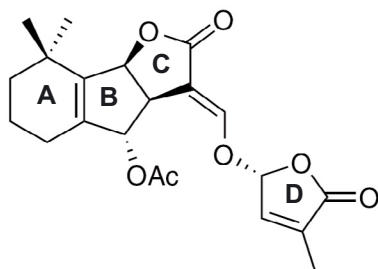


Fig. 5. Structure d'une strigolactone endogène du pois : l'*orobanchyl acétate*. Les strigolactones sont organisées selon un squelette à quatre cycles (A, B, C, D). Les cycles A et B présentent une grande variété de substituants et les cycles C et D portent une fonction lactone (ester dans un cycle).

spécifique (mutant de réponse) et contrôlant la croissance et le développement, les strigolactones peuvent être considérées comme une nouvelle classe de phytohormones. De nombreux autres gènes de la voie de biosynthèse restent à découvrir pour aboutir à une molécule à quatre cycles à partir du clivage de caroténoïdes. La voie de signalisation des strigolactones devrait faire intervenir la dégradation de protéines qui restent à identifier, *via* le protéasome, par analogie avec les voies de signalisation de l'auxine, des gibbérellines ou de l'acide jasmonique. Ces protéines réprimeront un ou des facteurs de transcription activant les gènes de réponses aux strigolactones et inhibant le démarrage des bourgeons axillaires. Ce facteur de transcription pourrait correspondre au gène *TB1* du maïs, ce qui reste encore à démontrer tout comme la validation de RMS4/MAX2, récepteur des strigolactones.

Conclusion

On connaît le rôle primordial des caroténoïdes dans la capture de l'énergie lumineuse ou dans la prévention des stress oxydatifs. Mais leur rôle est tout aussi important dans le contrôle du développement des plantes car ils sont les précurseurs pour la synthèse de phytohormones comme l'acide abscissique, mais aussi de la nouvelle classe de phytohormones inhibant la ramification : les strigolactones.

La découverte de cette nouvelle hormone végétale constitue une avancée majeure dans la compréhension du mécanisme de régulation de la croissance chez les plantes. De nombreuses recherches restent à mener pour tenter de mieux comprendre la synthèse, la voie de signalisation et le mode d'action de cette nouvelle hormone et ainsi espérer développer de nouvelles applications. Le contrôle de l'architecture des végétaux est une démarche essentielle dans la volonté d'augmenter la productivité des plantes et d'améliorer la

qualité de la production. De plus, ces recherches pourraient permettre d'améliorer la résistance aux *Strigas* et aux *Orobanches* et de favoriser en conditions limitantes la mise en place de la symbiose entre champignon et plante, essentielle dans le prélèvement des nutriments (phosphate) et de l'eau.

Références

- Aguilar-Martinez J.A., Poza-Carrion C., Cubas P., *Arabidopsis* BRANCHED1 acts as an integrator of branching signals within axillary buds. *Plant Cell*, 2007, 19, 458-472.
- Akiyama K., Matsuzaki K., Hayashi H., Plant sesquiterpenes induce hyphal branching in arbuscular mycorrhizal fungi. *Nature*, 2005, 435, 824-827.
- Arite T., Iwata H., Ohshima K., Maekawa M., Nakajima M., Kojima M., Sakakibara H., Kyojuka J., DWARF10, an RMS1/MAX4/DAD1 ortholog, controls lateral bud outgrowth in rice. *Plant J*, 2007, 51, 1019-1029.
- Auldridge M.E., Block A., Vogel J.T., Dabney-Smith C., Mila I., Bouzayen M., Magallanes-Lundback M., DellaPenna D., McCarty D.R., Klee H.J., Characterization of three members of the *Arabidopsis* carotenoid cleavage dioxygenase family demonstrates the divergent roles of this multifunctional enzyme family. *Plant J*, 2006, 45, 982-993.
- Beveridge C., Long-distance signaling and mutational analysis of branching in pea. *Plant Growth Regul*, 2000a, 32, 193-203.
- Beveridge C.A., Symons G.M., Turnbull C.G., Auxin inhibition of decapitation-induced branching is dependent on graft-transmissible signals regulated by genes *Rms1* and *Rms2*. *Plant Physiol*, 2000b, 123, 689-698.
- Booker J., Auldridge M., Wills S., McCarty D., Klee H., Leyser O., MAX3/CCD7 is a carotenoid cleavage dioxygenase required for the synthesis of a novel plant signaling molecule. *Curr Biol*, 2004, 14, 1232-1238.
- Booker J., Sieberer T., Wright W., Williamson L., Willett B., Stirnberg P., Turnbull C., Srinivasan M., Goddard P., Leyser O., MAX1 encodes a cytochrome P450 family member that acts downstream of MAX3/4 to produce a carotenoid-derived branch-inhibiting hormone. *Dev Cell*, 2005, 8, 443-449.
- Brewer P.B., Dun E.A., Ferguson B.J., Rameau C., Beveridge C.A., Strigolactone acts downstream of auxin to regulate bud outgrowth in pea and *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, 2009, 150, 482-493.
- Cline M.G., Apical dominance. *Bot. Rev.*, 1991, 57, 318-358.
- Cook C.E., Whichard L.P., Turner B., Wall M.E., Egley G.H., Germination of witchweed (*Striga lutea* Lour.): Isolation and properties of a potent stimulant. *Science*, 1966, 154, 1189-1190.

- Doebley J.F., Gaut B.S., Smith B.D., The molecular genetics of crop domestication. *Cell*, 2006, 127, 1309-1321.
- Foo E., Bullier E., Goussot M., Foucher F., Rameau C., Beveridge C.A., The branching gene RAMOSUS1 mediates interactions among two novel signals and auxin in pea. *Plant Cell*, 2005, 17, 464-474.
- Gomez-Roldan V., Fermas S., Brewer P.B., Puech-Pages V., Dun E.A., Pillot J.P., Letisse F., Matusova R., Danoun S., Portais J.C., Bouwmeester H., Becard G., Beveridge C.A., Rameau C., Rochange S.F., Strigolactone inhibition of shoot branching. *Nature*, 2008, 455, 189-194.
- Johnson X., Breich T., Dun E.A., Goussot M., Haurogne K., Beveridge C.A., Rameau C., Branching genes are conserved across species. Genes controlling a novel signal in pea are coregulated by other long-distance signals. *Plant Physiol*, 2006, 142, 1014-1026.
- Matusova R., Rani K., Verstappen F.W., Franssen M.C., Beale M.H., Bouwmeester H.J., The strigolactone germination stimulants of the plant-parasitic *Striga* and *Orobancha* spp. are derived from the carotenoid pathway. *Plant Physiol*, 2005, 139, 920-934.
- Schwartz S.H., Qin X., Loewen M.C., The biochemical characterization of two carotenoid cleavage enzymes from *Arabidopsis* indicates that a carotenoid-derived compound inhibits lateral branching. *J Biol Chem*, 2004, 279, 46940-46945.
- Snow R., On the nature of correlative inhibition. *New Phytol*, 1937, 36, 283-300.
- Snowden K.C., Simkin A.J., Janssen B.J., Templeton K.R., Loucas H.M., Simons J.L., Karunairatnam S., Gleave A.P., Clark D.G., Klee H.J., The decreased apical dominance1/*Petunia hybrida* CAROTENOID CLEAVAGE DIOXYGENASE8 gene affects branch production and plays a role in leaf senescence, root growth, and flower development. *Plant Cell*, 2005, 17, 746-759.
- Sorefan K., Booker J., Haurogne K., Goussot M., Bainbridge K., Foo E., Chatfield S., Ward S., Beveridge C., Rameau C., Leyser O., MAX4 and RMS1 are orthologous dioxygenase-like genes that regulate shoot branching in *Arabidopsis* and pea. *Genes Dev*, 2003, 17, 1469-1474.
- Stirnberg P., Furner I.J., Ottoline Leyser H.M., MAX2 participates in an SCF complex which acts locally at the node to suppress shoot branching. *Plant J*, 2007, 50, 80-94.
- Stirnberg P., van De Sande K., Leyser H.M., MAX1 and MAX2 control shoot lateral branching in *Arabidopsis*. *Development*, 2002, 129, 1131-1141.
- Thimann K.V., Skoog F., Studies on the growth hormone of plants: III. The inhibiting action of the growth substance on bud development. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1933, 19, 714-716.
- Umehara M., Hanada A., Yoshida S., Akiyama K., Arite T., Takeda-Kamiya N., Magome H., Kamiya Y., Shirasu K., Yoneyama K., Kyojuka J., Yamaguchi S., Inhibition of shoot branching by new terpenoid plant hormones. *Nature*, 2008, 455, 195-200.
- Yoneyama K., Xie X., Yoneyama K., Takeuchi Y., Strigolactones: structures and biological activities. *Pest Manag Sci*, 2009, 65, 467-470.
- Zou J., Zhang S., Zhang W., Li G., Chen Z., Zhai W., Zhao X., Pan X., Xie Q., Zhu L., The rice HIGH-TILLERING DWARF1 encoding an ortholog of *Arabidopsis* MAX3 is required for negative regulation of the outgrowth of axillary buds. *Plant J*, 2006, 48, 687-698.