

玉米生长调节因子(GRF)家族的全基因组鉴定及在非生物胁迫下的表达研究

赵训超, 盖胜男, 魏玉磊, 许晓萱, 丁冬, 刘梦, 张今杰, 邵文静, 徐晶宇

(黑龙江八一农垦大学农学院/黑龙江省现代农业栽培技术与作物种质改良重点实验室, 黑龙江 大庆 163319)

摘要: 以拟南芥作为种子序列进行 Blastp 序列比对, 共鉴定 15 个 *ZmGRFs* 基因, 对其理化性质、系统进化关系等在非生物胁迫下的表达进行分析。根据系统发育树分析表明, *ZmGRFs* 基因与单子叶植物水稻亲缘关系较近, 15 个 *ZmGRFs* 基因分别定位在 1、2、4、5、6、7、9、10 号染色体上且各个基因之间高度同源, 每个亚族之间基因结构及保守基序均相对保守。*ZmGRFs* 蛋白二级结构均以 α -螺旋和无规卷曲为主。根据磷酸化位点预测分析表明, 除 *ZmGRF6* 和 *ZmGRF9* 不含酪氨酸外, 其他 *ZmGRFs* 蛋白均含有潜在的丝氨酸、苏氨酸和酪氨酸位点且各蛋白之间的潜在的磷酸化位点数目差异较大。根据转录组数据分析表明, *ZmGRF4* 和 *ZmGRF13* 基因在 NaHCO_3 上调表达, 同时发现热、盐和干旱胁迫下 *ZmGRF4* 和 *ZmGRF13* 基因表达较高, 冷胁迫下 *ZmGRF1/3/4/15* 基因表达较高。根据不同组织部位表达谱分析显示, *ZmGRF4* 和 *ZmGRF13* 在各个部位表达均较高。

关键词: 玉米; 生长调节因子(GRF); 非生物胁迫; 表达分析; 生物信息学

中图分类号: S513.035.3

文献标识码: A

Genome-wide Identification and Bioinformatics Analysis of Maize Growth Regulating Factor(*ZmGRFs*) Gene Family and Their Expression Profiles under Abiotic Stresses

ZHAO Xun-chao, GE Sheng-nan, WEI Yu-lei, XU Xiao-xuan, DING Dong, LIU Meng,

ZHANG Jin-jie, SHAO Wen-jing, XU Jing-yu

(College of Agronomy, Heilongjiang Bayi Agricultural University/Key Lab of Modern Agricultural Cultivation and Crop Germplasm Improvement of Heilongjiang Province, Daqing 163319, China)

Abstract: Arabidopsis was used as a seed sequence for Blastp sequence alignment, a total of 15 *ZmGRF* genes were identified; and their physical and chemical properties, phylogenetic relationships, etc. were analyzed under abiotic stress expression. The results showed that according to phylogenetic tree analysis the relationship between *GRF* gene of maize and rice of monocotyledon plant was close; 15 *ZmGRF* genes were located on chromosomes 1, 2, 4, 5, 6, 7, 9 and 10 respectively, which there were highly homologous; gene structure and conserved motif function of each subgroup were relatively conservative; secondary structure of *ZmGRF* protein was mainly α -helix and random curl in maize; according to the prediction analysis of phosphorylation sites, except *ZmGRF6* and *ZmGRF9* not contain tyrosine, other *ZmGRF* proteins contain potential serine, threonine and tyrosine sites, and the number of potential phosphorylation sites varied greatly among proteins; transcriptome data analyzed the up-regulated expression of *ZmGRF4* and *ZmGRF13* genes under NaHCO_3 stress, meantime, *ZmGRF4* and *ZmGRF13* genes were found to have high expression levels under heat, salt and drought stress; *ZmGRF1/3/4/15* gene expression was higher under cold stress; the expression profiles of different tissues were analyzed showed that *ZmGRF4* and *ZmGRF13* were highly expressed in various parts of maize.

Key words: Maize; Growth regulating factor(GRF); Abiotic stress; Expression analysis

录用日期: 2019-05-28

基金项目: 黑龙江八一农垦大学优势特色学科建设项目专项(2042070002)

作者简介: 赵训超(1994-), 硕士, 主要从事植物分子育种研究。E-mail: zhaoxunchao2017@163.com

徐晶宇为本文通讯作者。E-mail: xujingyu2003@hotmail.com

生长调节因子(growth regulating factor, GRF)广泛分布在真核生物中,在植物中以特有的转录蛋白形式存在。在水稻中发现了第1个GRF基因,它介导赤霉素(GA)诱导深水水稻茎生长调控^[1]。GRF转录因子含有2个独特的保守结构域均在N端区域,包括QLQ和WRC结构域,同时在QLQ结构域中发现SWI2和SNF2蛋白,WRC是能够与DNA结合的植物特异性结构域,具有功能性核定位信号和锌指基序^[2]。有报道称GRF转录因子与生长调控因子(GIF)相互结合共同调控植物生长发育^[3]。目前,在水稻、拟南芥、油菜、番茄等植物中GRF基因家族均已报道^[4-6]。在拟南芥中^[7],*AtGRF1*和*AtGRF2*基因过量表达与对照相比叶片显著增大。在木薯中,*MeGRF4*在冷、盐、ABA和H₂O₂等胁迫下呈上调表达^[8]。在番茄中,*SIGRF4*和*SIGRF12*在低温胁迫有较高的表达水平,高至对照2~3倍^[9]。对于许多植物物种,植物GRF家族基因在胁迫反应中的作用仍有待揭示。

玉米是我国的主要粮饲作物和加工原料,玉米高产稳产是重点关注的问题。玉米在生长发育过程会发生植株矮小、结实率低等现象。同时,玉米在我国北方地区易遭受早春低温、干旱以及盐碱等多种气象灾害^[10]。由于GRF在植物生长和发育中有较高的表达,同时还具有抵抗各种非生物胁迫的功能,因此GRF对玉米生长发育和响应非生物胁迫研究至关重要。

尽管*ZmGRF*基因家族已经报道,但家族鉴定仍不够全面且只简单的进化分析,没有进行系统的生物信息学分析及在非生物胁迫下的表达模式研究。本研究鉴定15个*ZmGRFs*基因,对*ZmGRFs*基因家族的基因特征、进化关系和保守基序分析等进行分析,对*ZmGRFs*基因在不同组织部位及在非生物逆境下的表达进行研究。

1 材料与方法

1.1 玉米*ZmGRFs*基因的鉴定

利用拟南芥GRF蛋白序列作为种子序列,在(<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/>)NCBI和(<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/>)phytozome中进行Blastp同源序列比对,选取E<1e⁻¹⁰、蛋白质序列长度>200 aa的氨基酸序列,利用(<http://smart.embl-heidelberg.de/>)Smart在线网站进一步确定*ZmGRFs*基因,利用DNAMAN软件进行序列比对,去除*ZmGRFs*候选基因的冗余序列。

1.2 玉米*ZmGRFs*基因特征和系统进化树分析

利用Expasy(<https://web.expasy.org/protparam/>)在

线网站分析*ZmGRFs*理化性质,通过进化树分析软件MAGE6.0对玉米、水稻和拟南芥GRF蛋白序列构建系统发育树,利用邻接算法且Bootstrap重复设置为1 000。

1.3 玉米*ZmGRFs*基因结构和保守基序分析

利用在线网站(<http://gsds.cbi.pku.edu.cn/>)GSDS预测基因结构,利用在线网站(<http://meme-suite.org/>)MEME预测保守基序。

1.4 玉米*ZmGRFs*基因的染色体定位及磷酸化位点预测分析

通过在NCBI数据库查找*ZmGRFs*基因染色体位置,利用Mapinspect绘制染色体定位图谱,利用植物基因组复制数据库(PGDD, <http://chibba.agtec.uga.edu/duplication/>)下载玉米基因组同线性关系,利用NetPhos 3.1 Server(<http://www.cbs.dtu.dk/services/NetPhos/>)在线软件对*ZmGRFs*蛋白的氨基酸进行潜在的磷酸化位点预测。

1.5 玉米*ZmGRFs*基因不同组织部位表达分析

玉米的不同组织、发育及器官的表达来自Maize eFP(http://bar.utoronto.ca/efp_maize/cgi-bin/efpWeb.cgi)数据库,利用Heml软件对表达量数据进行热图绘制。

1.6 *ZmGRFs*家族基因在不同胁迫处理下的表达分析

以玉米自交系合344为实验材料,待长至2叶1心时加入100 mmol/L NaHCO₃进行碱处理,处理时间0、12、24、72 h。同时,在NCBI中下载冷(SRR1238717, SRR1819204, SRR1819205)、热(SRR1238715, SRR1819196, SRR1819198)、干旱(SRR1765337-38)、盐(SRR1238719)和UV(SRR1238720)^[11,12]等处理条件下的转录组数据。所用材料为玉米自交系B73,长至2叶1心时进行处理,处理条件分别为5℃冷处理16 h;50℃热处理4 h;300 mmol盐处理20 h和UV处理2 h;干旱处理播种4 d后进行10 d缺水处理进行取样。

2 结果与分析

2.1 *ZmGRFs*理化性质分析

通过同源序列比对,共鉴定15个*ZmGRFs*基因,根据*ZmGRFs*基因在染色体上先后位置进行命名。*ZmGRFs*的氨基酸大小221~593 aa;在*ZmGRFs*家族中,分子量最大为61.9 KDa,最小为23 KDa;*ZmGRFs*等电点在5.09~10.19;在*ZmGRFs*家族中所有基因均为疏水性(表1)。

表1 玉米 *ZmGRFs* 基因理化性质分析

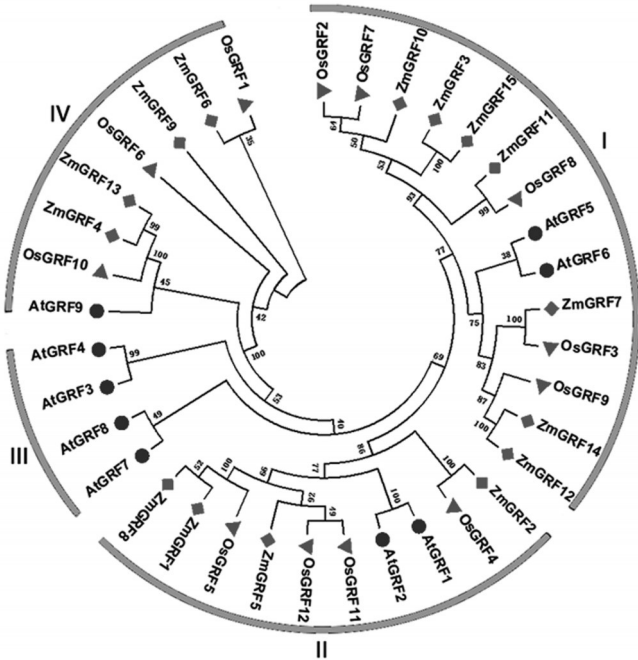
Table 1 Physicochemical properties of *ZmGRF* genes in maize

基因名称 Gene name	基因 ID Gene ID	染色体位置 Chromosome location	氨基酸(aa) Amino acid	分子量(KDa) Molecular	等电点 Isoelectric point	亲水性 Hydrophilic
<i>ZmGRF1</i>	GRMZM2G178261	1:272415607..272419742	593	61.9	6.60	-0.322
<i>ZmGRF2</i>	GRMZM2G018414	1:257246035..257248752	430	46.8	9.11	-0.696
<i>ZmGRF3</i>	GRMZM2G041223	2:12202775..12207171	381	40.7	8.58	-0.555
<i>ZmGRF4</i>	GRMZM2G004619	2:199378455..199380799	273	28.6	5.09	-0.677
<i>ZmGRF5</i>	GRMZM2G099862	2:225828392..225831803	369	39.6	9.31	-0.517
<i>ZmGRF6</i>	GRMZM2G124566	4:155831893..155833246	229	24.2	10.19	-0.338
<i>ZmGRF7</i>	GRMZM2G105335	4:177152123..177154056	401	43.2	7.77	-0.772
<i>ZmGRF8</i>	GRMZM5G853392	5:8709195..8711213	429	45.9	8.82	-0.479
<i>ZmGRF9</i>	GRMZM2G045977	5:196193200..196194593	221	23.0	9.54	-0.319
<i>ZmGRF10</i>	GRMZM2G034876	5:200344613..200348143	419	43.9	8.58	-0.423
<i>ZmGRF11</i>	GRMZM2G098594	6:60352788..60355613	382	40.8	9.18	-0.64
<i>ZmGRF12</i>	GRMZM5G850129	6:108478031..108479754	395	42.8	8.91	-0.453
<i>ZmGRF13</i>	GRMZM2G096709	7:145016797..145019383	269	28.5	5.14	-0.717
<i>ZmGRF14</i>	GRMZM2G067743	9:9818084..9819919	318	34.5	9.25	-0.708
<i>ZmGRF15</i>	GRMZM2G129147	10:140394154..140397947	374	40.1	8.80	-0.490

2.2 *ZmGRFs* 基因家族系统进化分析

为明确 *ZmGRFs* 家族蛋白进化关系,选取拟南芥、水稻和玉米构建系统进化树。图1显示,15个 *ZmGRFs* 共分为4个亚族,其中,亚族Ⅲ仅含有拟南

芥的 *AtGRF3*、*AtGRF4*、*AtGRF7*、*AtGRF8* 共4个成员,未发现玉米和水稻 *GRF* 转录因子;其余3个亚族中,*ZmGRFs* 与 *OsGRFs* 进化关系较近,同源性较高,与拟南芥的亲缘关系较低。



注:方块代表玉米物种,圆圈代表拟南芥物种基因,三角形代表水稻物种基因。Zm为玉米;Sb为高粱;Os为水稻。
Note: Squares represent maize species. Circles represent *Arabidopsis* species. Triangles represent rice species. Zm:*Zea may*, Sb:*Sorghum bicolor*, Os:*Oryza sativa*.

图1 拟南芥、水稻和玉米 *GRFs* 蛋白进化关系

Fig.1 Phylogenetic relationships of *GRFs* proteins from rice, *Arabidopsis* and maize

2.3 ZmGRFs基因家族结构分析

利用GSDS在线软件进行分析ZmGRFs基因结构。由图2可知,ZmGRFs的外显子数目在1~4个,其中,ZmGRF12仅含有1个外显子且没有内含子;

ZmGRFs的每个亚族的基因结构相似,亚族I均含有3个外显子;亚族II除ZmGRF8含有3个外显子外,其余均含有4个外显子;亚族III的外显子数目在1~4个。

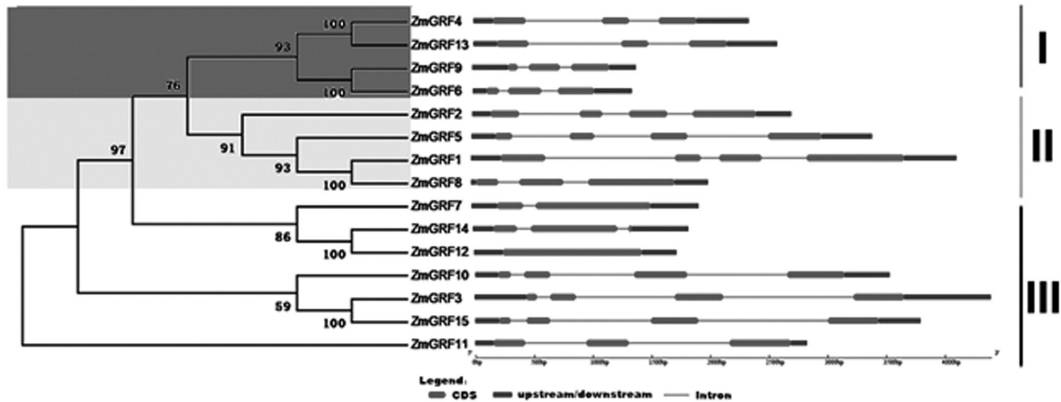


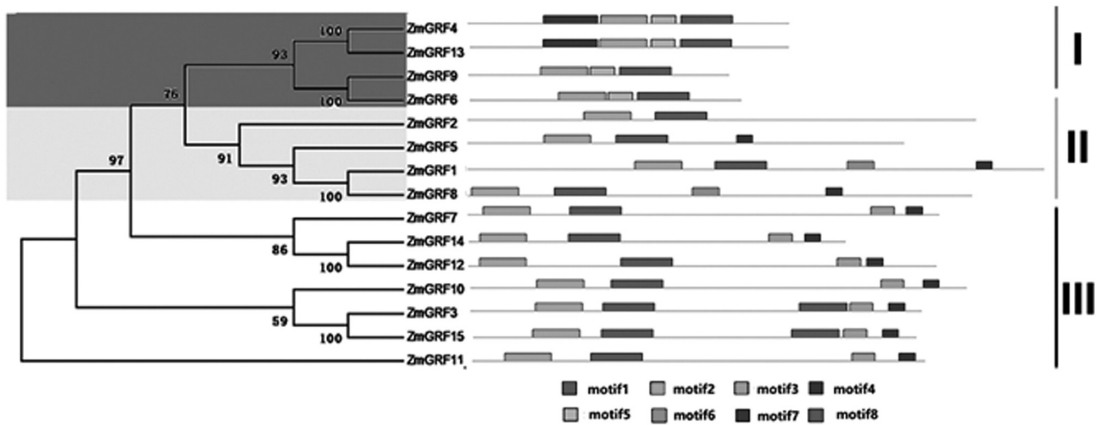
图2 玉米ZmGRFs家族基因结构分析

Fig.2 Gene structure analysis of ZmGRFs gene family in maize

2.4 ZmGRFs基因家族保守基序分析

利用MEME在线软件共鉴定10个保守基序,所有ZmGRFs蛋白均含有保守基序1和2,表明ZmGRFs功能相似。亚族I的4个ZmGRFs蛋白均含有保守基序1、2和5;同时发现,ZmGRF4和

ZmGRF13含有保守基序7;亚族II的ZmGRF1和ZmGRF8含有4个相同保守基序,ZmGRF2含有的基序较少,仅含有2个;亚族III的7个基因均含有保守基序1、2、3和4(图3)。



注:灰线代表非保守序列,每个基序用方框表示(在底部编号)。每种蛋白质中基序的长度按比例绘制。

Note: Gray lines represent non-conserved sequences, and each motif is indicated by a box(numbered at the bottom). The lengths of the motifs in each protein are drawn to scale.

图3 玉米ZmGRFs蛋白保守基序分析

Fig.3 Conserved motif analysis of ZmGRFs protein in maize

2.5 ZmGRFs基因的染色体定位分析

由图4所示,15个ZmGRFs不均等的定位在玉米8条染色体上,其中,玉米2号染色体分布的基因最多,含有ZmGRF3、ZmGRF4、ZmGRF5共3个基因;ZmGRF13、ZmGRF14和ZmGRF15分别定位玉米7、9、10号染色体上。同线性分析显示,ZmGRFs含有6

对复制基因,表明ZmGRFs基因家族高度同源。

2.6 ZmGRFs家族成员磷酸化修饰位点预测

磷酸化修饰位点在蛋白激活及信号转导中发挥极为重要的作用。利用Net Phos 2.0 Server在线软件对15个ZmGRFs家族蛋白进行潜在的磷酸化位点预测。由表2所示,15个ZmGRFs的氨基酸序列

除 ZmGRF6 和 ZmGRF9 不含有酪氨酸，其余 ZmGRFs 氨基酸均含有潜在的磷酸化位点。其中，丝氨酸磷酸化位点数目最多，最少为酪氨酸；在 ZmGRFs 中，磷酸化位点数目最多的是 ZmGRF1，共 72 个；ZmGRF9 的磷酸化位点最少，最少为 21 个。

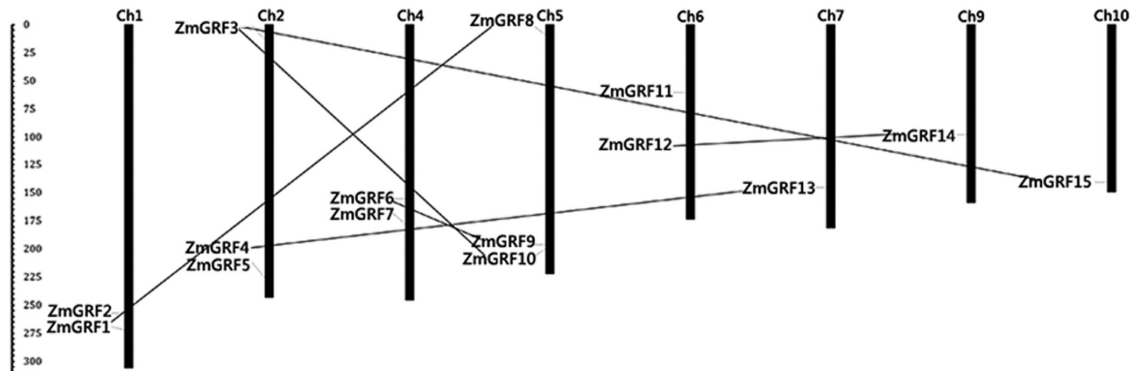


图4 玉米 ZmGRFs 家族基因染色体上的分布

Fig.4 Chromosomal distribution of ZmGRFs family genes in maize

表2 玉米 ZmGRFs 蛋白的磷酸化位点预测

Table 2 The predicted phosphorylation sites of ZmGRFs proteins from maize

蛋白名称	丝氨酸	苏氨酸	酪氨酸	蛋白名称	丝氨酸	苏氨酸	酪氨酸
Protein name	Ser	Thr	Tyr	Protein name	Ser	Thr	Tyr
ZmGRF1	56	14	2	ZmGRF9	16	5	/
ZmGRF2	46	15	2	ZmGRF10	40	11	4
ZmGRF3	32	7	5	ZmGRF11	42	6	5
ZmGRF4	12	3	1	ZmGRF12	31	11	4
ZmGRF5	34	12	2	ZmGRF13	10	4	1
ZmGRF6	18	6	/	ZmGRF14	25	6	3
ZmGRF7	20	12	9	ZmGRF15	35	9	3
ZmGRF8	46	6	3				

2.7 ZmGRFs 蛋白的二级结构预测分析

对 ZmGRFs 蛋白二级结构氨基酸数目进行预测分析,氨基酸 α -螺旋比例在 17.02% ~ 34.40%,无规则卷曲比例在 41.15% ~ 59.60%,延长链的比例介于 7.64% ~ 20.52%, β -折叠的比例介于 3.72% ~ 10.48%,由此表明,ZmGRFs 主要以 α -螺旋和无规则卷曲为主。

表3 玉米 ZmGRFs 二级结构的氨基酸数目和比例

Table 3 Secondary structure amino acid number and percentage of ZmGRFs in maize

蛋白	α -螺旋		延长链		β -折叠		无规则卷曲	
	α -helix		Chain extension		β -sheet		Irregular curl	
	数量	比例(%)	数量	比例(%)	数量	比例(%)	数量	比例(%)
Protein	Quantity	Proportion	Quantity	Proportion	Quantity	Proportion	Quantity	Proportion
ZmGRF1	204	34.40	92	15.51	53	8.94	244	41.15
ZmGRF2	143	33.26	44	10.23	16	3.72	227	52.79
ZmGRF3	105	27.56	40	10.50	24	6.30	212	55.64
ZmGRF4	91	33.33	28	10.26	20	7.33	134	49.08
ZmGRF5	65	17.62	71	19.24	31	8.40	202	54.74
ZmGRF6	40	17.47	47	20.52	24	10.48	118	51.53
ZmGRF7	86	21.45	55	13.72	21	5.24	239	59.60

续表3 Continued 3

蛋 白 Protein	α-螺旋 α-helix		延长链 Chain extension		β-折叠 β-sheet		无规则卷曲 Irregular curl	
	数 量	比例(%)	数 量	比例(%)	数 量	比例(%)	数 量	比例(%)
	Quantity	Proportion	Quantity	Proportion	Quantity	Proportion	Quantity	Proportion
ZmGRF8	143	33.33	55	12.82	20	4.66	211	49.18
ZmGRF9	46	20.81	34	15.38	16	7.24	125	56.56
ZmGRF10	137	32.70	32	7.64	28	6.68	222	52.98
ZmGRF11	65	17.02	67	17.54	34	8.90	216	56.54
ZmGRF12	115	29.11	63	15.95	27	6.84	190	48.10
ZmGRF13	89	33.09	31	11.52	19	7.06	130	48.33
ZmGRF14	90	28.30	35	11.01	22	6.92	171	53.77
ZmGRF15	99	26.47	46	12.30	26	6.95	203	54.28

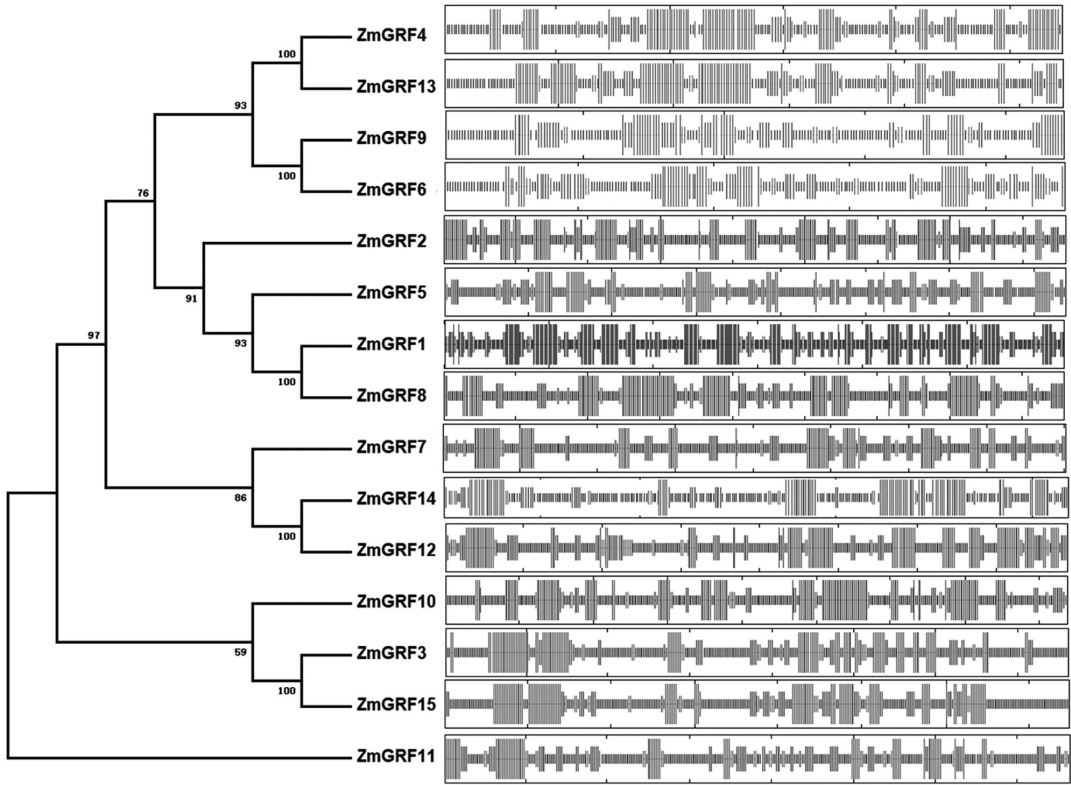


图5 ZmGRFs蛋白二级结构的预测

Fig.5 Prediction of secondary of ZmGRFs protein

2.8 ZmGRFs基因不同发育阶段表达分析

由图6显示,为ZmGRFs在不同组织发育阶段的表达分析表明,ZmGRF4和ZmGRF13在不同组织发育阶段表达均较高;ZmGRF1在发育前期的主根、节间及生长后期的根中表达较高;ZmGRF2在发育前期表达较高;ZmGRF6/8/9/11/12在各发育阶段表达均较低。

2.9 ZmGRFs基因在非生物胁迫下的表达量分析

图7为玉米NaHCO₃处理的表达分析,结果显

示,ZmGRF4和ZmGRF13与对照相比表达量较高,ZmGRF1/5/7与对照相比表达量较低,其他基因表达量变化不显著。

图8显示,在热胁迫下,ZmGRF4和ZmGRF13表达较高;在冷胁迫下,ZmGRF1/3/4/15表达较高。冷胁迫与热胁迫表达相比,冷胁迫表达较高,表明ZmGRFs基因较响应冷胁迫。在盐胁迫下,ZmGRF4和ZmGRF13较其他基因相比表达较高;在热胁迫下ZmGRF4和ZmGRF13表达也均较高,表明ZmGRF4

和*ZmGRF13*在热和盐胁迫下均有响应。在UV胁迫下,除*ZmGRF5/6/9/12/14*不表达外,其他基因表达相对较高。在干旱胁迫下,*ZmGRF4/13*表达相对较

高,与热和盐胁迫表达趋势一致,由此推测,*ZmGRF4*和*ZmGRF13*在非生物胁迫下具有高表达。

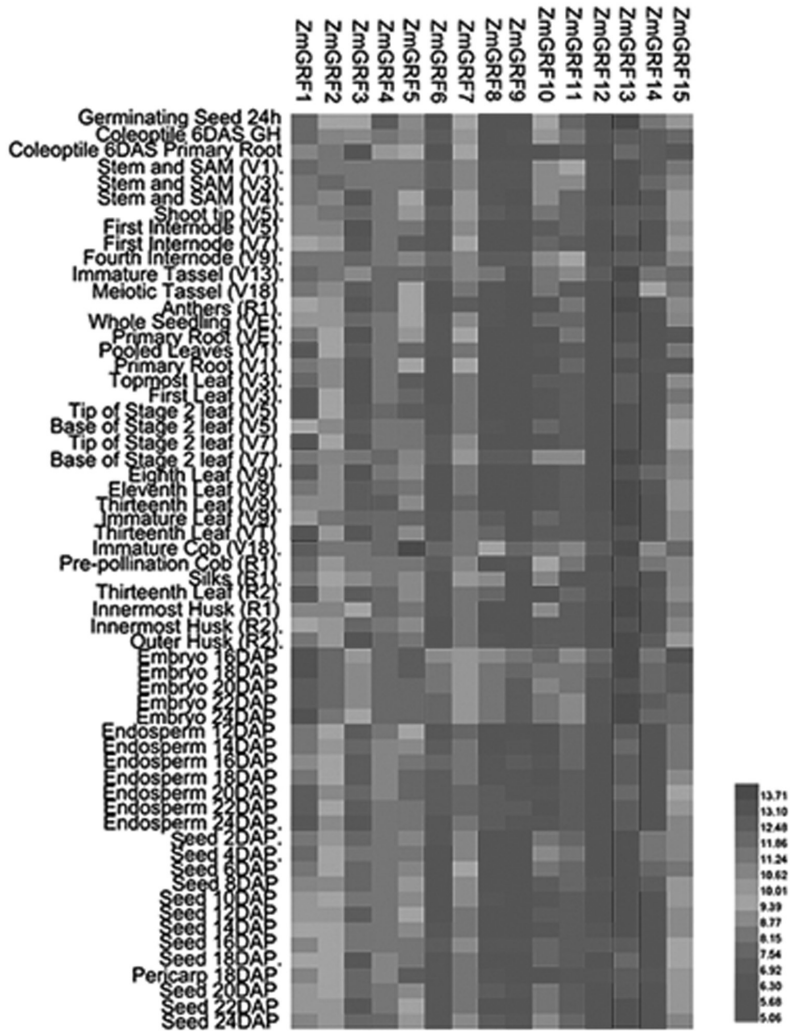


图6 *ZmGRFs*基因在不同组织和发育阶段的表达

Fig.6 The expression profile of *ZmGRF* genes in different tissues and developmental stages

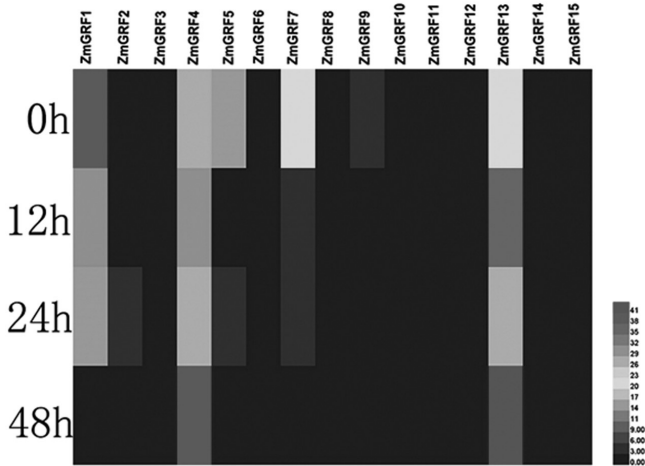


图7 *ZmGRFs*基因在NaHCO₃下的FPKM表达热图分析

Fig.7 Heat map analysis of FPKM expression of *ZmGRFs* gene in NaHCO₃

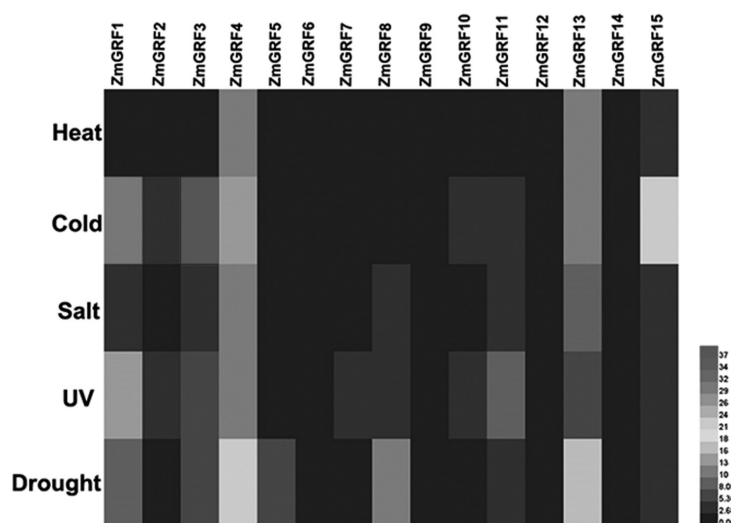


图8 *ZmGRFs*基因在非生物胁迫下的FPKM表达量热图分析

Fig.8 Heat map analysis of FPKM expression of *ZmGRFs* gene in abiotic stress

3 结论与讨论

GRF在植物生长和发育中扮演重要的角色,本研究共确定15个玉米*ZmGRFs*基因。前人研究认为,在N端GRF含有保守的QLQ和WRC保守结构域,同时在15个*ZmGRFs*蛋白中也均发现含有QLQ和WRC保守结构域^[13]。对*ZmGRFs*基因家族进行系统进化分析表明,将15个*ZmGRFs*分为4个亚族。同时发现毛竹、陆地棉GRFs家族也被分为4个亚族,且毛竹与水稻的GRF同源关系较近,本研究也发现玉米与水稻的GRF同源关系较近。

许多研究表明,GRF蛋白在调节植物生长发育扮演重要角色^[14,15]。在拟南芥中,*AtGRF4*、*AtGRF6*和*AtGRF10*在根和嫩芽中有较高的表达^[16]。本研究不同组织部位表达发现,除*ZmGRF8/9/12/14*外大多数*ZmGRFs*基因对玉米发育均有调控作用,与前人的研究结果相符。*GRFs*基因除调节植物生长发育外,还对多种胁迫有响应。本研究通过分析非生物胁迫下表达显示,*ZmGRF4*和*ZmGRF13*在热、盐、UV和干旱胁迫下表达相对较高,在NaHCO₃胁迫处理下*ZmGRF3*和*ZmGRF14*表达较高,表明*ZmGRF4*和*ZmGRF13*在非生物胁迫下有较高的表达。

参考文献:

- [1] Knaap E V D, Kende K H. A Novel Gibberellin-induced gene from rice and its potential regulatory role in stem growth[J]. *Plant Physiology*, 2000, 122(3): 695-704.
- [2] Kim J H, Choi D, Kende H. The *AtGRF* family of putative transcription factors is involved in leaf and cotyledon growth in *Arabidopsis* [J]. *The Plant Journal*, 2003, 36(1): 11.

- [3] Debernardi J M, Mecchia M A, Vercruyssen L, et al. Post-transcriptional control of GRF transcription factors by microRNA miR396 and GIF co-activator affects leaf size and longevity[J]. *The Plant Journal*, 2014, 79(3): 413-426.
- [4] Choi, D. Whole genome analysis of the *OsGRF* gene family encoding plant-specific putative transcription activators in rice(*Oryza sativa* L.)[J]. *Plant and Cell Physiology*, 2004, 45(7): 897-904.
- [5] 阮先乐,王俊生,刘红占. 油菜GRF基因家族的鉴定和基本特征分析[J]. *分子植物育种*, 2018, 16(8): 22-30.
- Ruan X L, Wang J S, Liu H Z. Identification and basic characteristic analysis of GRF gene family in brassica napus L[J]. *Molecular Plant Breeding*, 2018, 16(8): 22-30. (in Chinese)
- [6] 袁岐,张春利,赵婷婷. 番茄GRF转录因子家族的生物信息学分析[J]. *分子植物育种*, 2017(8): 53-60.
- Yuan Q, Zhang C L, Zhao T T. Bioinformatics analysis of GRF transcription factor family in tomato[J]. *Molecular Plant Breeding*, 2017 (8): 53-60. (in Chinese).
- [7] 刘倩,王凤德,张一卉. 植物生长调控因子研究进展[J]. *植物生理学报*, 2015(11): 1775-1779.
- Liu Q, Wang F D, Zhang Y H. Research progress of plant growth-regulating factor[J]. *Plant Physiology Communications*, 2015(11): 1775-1779. (in Chinese)
- [8] Sang S, Chunlai W, Chao H, et al. Genome-wide analysis of the GRF family reveals their involvement in abiotic stress response in Cassava[J]. *Genes*, 2018, 9(2): 110.
- [9] Khadiza K, Khan R A H, Jong-In P, et al. Molecular characterization and expression profiling of tomato GRF transcription factor family genes in response to abiotic stresses and phytohormones[J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2017, 18(5): 1056.
- [10] 马延华,王庆祥,陈绍江. 玉米耐寒性鉴定研究进展[J]. *作物杂志*, 2012(4): 1-8.
- Ma Y H, Wang Q X, Chen S J. Research progress on identification of chilling tolerance in maize[J]. *Crops*, 2012(4): 1-8. (in Chinese)

(下转第47页)

- overlapping functions of *ARF7* and *ARF19*[J]. The Plant Cell Online, 2005, 17(2): 444–463.
- [11] Wang D, Pei K, Fu Y, et al. Genome-wide analysis of the auxin response factors(*ARF*) gene family in rice(*Oryza sativa*)[J]. Gene(Amsterdam), 2007, 394(1–2): 0–24.
- [12] Kalluri U C, Difazio S P, Brunner A M, et al. Genome-wide analysis of Aux/IAA and ARF gene families in *Populus trichocarpa*[J]. BMC Plant Biology, 2007, 7(1): 59–60.
- [13] Xing H, Pudake R N, Guo G, et al. Genome-wide identification and expression profiling of auxin response factor(ARF) gene family in maize[J]. BMC Genomics, 2011, 12(1): 178.
- [14] Ellis C M, Nagpal P, Young J C, et al. Auxin response factor1 and Auxin response factor2 regulate senescence and floral organ abscission in *Arabidopsis thaliana*[J]. Development, 2005, 132(20): 4563–4574.
- [15] Schruff M C. The auxin response factor 2 gene of *Arabidopsis* links auxin signaling, cell division, and the size of seeds and other organs [J]. Development, 2005, 133(2): 251–261.
- [16] Tian C E, Muto H, Higuchi K, et al. Disruption and overexpression of *auxin response factor 8* gene of *Arabidopsis* affect hypocotyl elongation and root growth habit, indicating its possible involvement in auxin homeostasis in light condition[J]. The Plant Journal, 2004, 40(3): 11.
- [17] Attia K A, Abdelkhalik A F, Ammar M H, et al. Antisense phenotypes reveal a functional expression of *OsARF1*, an Auxin response factor, in transgenic rice[M]. Plant Genomics, 2009.
- [18] 魏瑞敏, 谢玲玲, 欧阳娴, 等. 辣椒 ARF 基因家族的鉴定与表达分析[J]. 西北植物学报, 2017, 37(6): 1047–1058.
- Wei R M, Xie L L, Ou Y X, et al. Identification and expression analysis of ARF gene family in pepper[J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2017, 37(6): 1047–1058. (in Chinese)
- [19] Tang Y H, Bao X X, Liu K, et al. Genome-wide identification and expression profiling of the auxin response factor(ARF) gene family in physic nut[J]. PLOS One, 2018, 13(8): e0201024.
- [20] Kumar R, Tyagi A K, Sharma A K. Genome-wide analysis of auxin response factor(*ARF*) gene family from tomato and analysis of their role in flower and fruit development[J]. Molecular Genetics & Genomics, 2011, 285(3): 245–260.
- [21] 卫聪聪, 江定, 吴根堃, 等. 甘蓝 ARF 基因家族的鉴定与生物信息学分析[J]. 北方园艺, 2017(19): 22–30.
- Wei C C, Jiang D, Wu G K, et al. Genome-wide Identification and Bioinformatics Analysis of ARF Gene Family in *Brassica oleracea* [J]. Northern Horticulture, 2017(19): 22–30. (in Chinese)
- [22] Attia K A, Abdelkhalik A F, Ammar M H, et al. Antisense phenotypes reveal a functional expression of *OsARF1*, an Auxin Response factor, in transgenic rice[M]// Plant Genomics, 2009.
- [23] Okushima Y, Fukaki H, Onoda M, et al. ARF7 and ARF19 Regulate lateral root formation via direct activation of LBD/ASL genes in *Arabidopsis*[J]. The Plant Cell Online, 2007, 19(1): 118–130.
- [24] Feng Z, Zhu J, Du X, et al. Effects of three auxin-inducible LBD members on lateral root formation in *Arabidopsis thaliana*[J]. Planta, 2012, 236(4): 1227–1237.
- [25] Sarbottam Piy, Sandesh K Shrestha, Brad Binder, et al. Protein interaction and gene co-expression maps of ARFs and Aux/IAAs in *Arabidopsis*[J]. Frontiers in Plant Science, 2014, 5: 744.
- [26] Jain M, Khurana J P. Transcript profiling reveals diverse roles of auxin-responsive genes during reproductive development and abiotic stress in rice[J]. Febs Journal, 2009, 276(11): 3148–3162.
- [27] Uno Y, Furihata T, Abe H, et al. *Arabidopsis* basic leucine zipper transcription factors involved in an abscisic acid-dependent signal transduction pathway under drought and high-salinity conditions [J]. Proc Natl Acad Sci., USA, 2000, 97: 11632–11637.

(责任编辑: 朴红梅)

(上接第 41 页)

- [11] Makarevitch I, Waters A J, West P T, et al. Transposable elements contribute to activation of maize genes in response to abiotic stress [J]. PLoS Genetics, 2015, 11(1): e1004915.
- [12] Lei L, Shi J, Chen J. Ribosome profiling reveals dynamic translational landscape in maize seedlings under drought stress[J]. Plant Journal for Cell & Molecular Biology, 2016, 84: 1206–1218.
- [13] Cao D, Wang J, Ju Z, et al. Regulations on growth and development in tomato cotyledon, flower and fruit via destruction of miR396 with short tandem target mimic[J]. Plant Science An International Journal of Experimental Plant Biology, 2016, 247: 1–12.
- [14] He Y, Wu J, Lv B, et al. Involvement of 14–3–3 protein GRF9 in root growth and response under polyethylene glycol-induced water stress[J]. Journal of Experimental Botany, 2015, 66(8): 2271–2281.
- [15] Sun X, Luo X, Sun M. A Glycine Soja 14–3–3 Protein GsGF14 participates in stomata and root hair development and drought tolerance in *Arabidopsis thaliana*[J]. Plant & Cell Physiology, 2014, 55: 99.
- [16] Paul A L, Denison F C, Schultz E R. 14–3–3 phosphoprotein interaction networks does isoform diversity present functional interaction specification[J]. Frontiers in Plant Science, 2012, 3: 190.

(责任编辑: 朴红梅)