

## 植物生长调控因子研究进展

刘倩<sup>1\*</sup>, 王凤德<sup>2\*</sup>, 张一卉<sup>2</sup>, 邱念伟<sup>1,\*\*</sup>, 高建伟<sup>2,\*\*</sup>

<sup>1</sup>曲阜师范大学生命科学学院, 山东曲阜273165; <sup>2</sup>山东省农业科学院蔬菜花卉研究所/山东省设施蔬菜生物学重点实验室/国家蔬菜改良中心山东分中心, 济南250100

**摘要:** 生长调控因子(growth-regulating factors, GRFs)是植物特有的一类转录因子。它可以通过N-末端QLQ结构域与GIF (GRF-interaction factor)蛋白中的SNH结构域互作, 形成功能复合体, 共同参与下游基因的表达调控。GRF蛋白在植物生长发育过程中起到重要的调控作用。本文综述了近年有关GRF蛋白结构、基因特征、分子调控功能方面的研究进展, 以期对GRF蛋白的进一步研究和利用提供一些有益的启发。

**关键词:** 生长调控因子(GRF); 功能; 生长发育

## Reaserch Progress of Plant Growth-Regulating Factor

LIU Qian<sup>1\*</sup>, WANG Feng-De<sup>2\*</sup>, ZHANG Yi-Hui<sup>2</sup>, QIU Nian-Wei<sup>1,\*\*</sup>, GAO Jian-Wei<sup>2,\*\*</sup>

<sup>1</sup>College of Life Science, Qufu Normal University, Qufu, Shandong 273165, China; <sup>2</sup>Institute of Vegetables and Flowers, Shandong Academy of Agricultural Sciences/Shandong Key Laboratory for Biology of Greenhouse Vegetables/Shandong Branch of National Vegetable Center, Jinan 250100, China

**Abstract:** Growth-regulating factors (GRFs) are the plant specific transcription factors. GRF interacts with the SNH domain of the GRF-interacting factor (GIF) by its N-terminal QLQ domain, in which a complex of transcriptional co-activator is formed to regulate transcription expression of the downstream genes. GRF proteins play important roles in regulating plant growth and development. Here, the research results published currently, including the protein structure, genetic characteristics and molecular mechanisms regulating gene expression of GRFs, were briefly reviewed. It is very significant to provide us with some hints and inspiration for further study of plant GRFs.

**Key words:** growth-regulating factor (GRF); function; growth and development

生长调控因子(growth-regulating factors, GRFs)是植物特有的蛋白。2000年在水稻中被首次发现, 并命名为OsGRF1 (van der Knaap等2000)。随后的研究发现, GRF在调控植物生长和发育中发挥着至关重要的作用(Kim等2003; Horiguchi等2005; Kuijt等2014; Liang等2014; Vercruyssen等2015)。近年来, 伴随植物基因组测序的快速发展, 大量GRF基因被分离、鉴定。但到目前为止尚未见关于植物GRF基因研究进展的综述。鉴于此, 本文就GRF的蛋白结构、基因特征、功能以及调控机制等方面的研究进展作简要综述, 以期为进一步研究和利用植物GRF基因提供参考。

### 1 GRF蛋白结构

除了拟南芥GRF9和大白菜GRF12蛋白的N端含有2个WRC (Trp、Arg、Cys)结构域外(Wang等2014; Kim等2003), 其他已研究物种中GRF蛋白的N端都只含有1个保守的WRC结构域和1个QLQ

(Gln、Leu、Gln)结构域(van der Knaap等2000; Kim等2003; Choi等2004)。其中QLQ结构域和酵母菌中SWI2/SNF2蛋白的N端区域极为相似, 而这一区域可结合SNF11形成染色质重塑复合物(Treich等1995)。之后, 在拟南芥的研究中发现该结构域可与植物GIF (GRF-interacting factor)蛋白中的SNH结构域相互作用, 形成功能复合体行使转录激活功能(Kim和Kende 2004)。WRC结构域包括1个功能性核定位信号和1个DNA结合基序即锌指

收稿 2015-06-09 修定 2015-10-30

资助 国家自然科学基金项目(31471884)、山东省农业科学院青年英才计划项目(NKYSCS-01)、山东省现代农业产业技术体系(SDAIT-02-022-04)和山东省农业科学院重大成果培育计划项目(2015CGPY09)。

\* 同等贡献。

\*\* 共同通讯作者(E-mail: nianweiqiu@163.com, Tel: 0537-4456415; E-mail: jianweigao3@yahoo.com, Tel: 0531-83179193)。

结构, 该结构域主要在DNA结合中起作用。与N端都含有保守的QLQ和WRC保守结构域相比, 有些GRF蛋白的C端还含有TQL (Thr、Gln、Leu)、GGPL (Gly、Gly、Pro、Leu)和FFD结构域(Kim等2003; Choi等2004; Zhang等2008; Wang等2014)。例如, 拟南芥GRF1-GRF4蛋白的C端除了含有GGPL结构域外还含有TQL结构域, 而拟南芥GRF7和GRF8则只含有GGPL结构域。虽然, 关于C端TQL、GGPL和FFD结构域功能的研究尚未见报道, 但不同GRF蛋白C端结构域的多样性, 可能预示其功能的多样性。

## 2 GRF家族基因特征

伴随全基因组测序的完成, 关于植物GRF基因组成的研究也取得了较大进展。其中, 拟南芥含有9个成员(Kim等2003)、大白菜含有17个成员(Wang等2014)、水稻含有12个成员(Choi等2004)、玉米含有14个成员(Zhang等2008)。进一步研究发现, 这些成员呈非均匀的方式分布于各自物种的染色体上, 例如拟南芥第II号染色体上含有4个GRF基因, 第III和第IV号染色体上分别含有2个GRF基因, 第V号染色体上含有1个GRF基因, 而第I号染色体上则不含有GRF基因。对GRF基因外显子/内含子结构的研究发现, 不同GRF成员编码区外显子数目存在较大差异。例如大白菜GRF15基因编码区由10个外显子组成, 而大白菜GRF5基因编码区则仅由2个外显子组成(Wang等2014)。另外, 比较双子叶和单子叶植物GRF基因外显子/内含子结构发现, 4个外显子可能是双子叶植物GRF基因编码区的主要组成形式, 而3个外显子则可能是单子叶植物GRF基因编码区的主要组成形式。例如水稻12个GRF基因中, 有6个成员含有3个外显子, 而拟南芥9个成员中有7个含有4个外显子(Choi等2004)。

## 3 GRF蛋白的生物学功能

GRF基因家族成员间不仅分布和分子结构不同, 同一物种的不同成员在不同组织的表达量也存在较大差异。例如拟南芥*AtGRF1*~*AtGRF6*主要在根、茎上部、芽和花蕾中表达, 在叶子和成熟的茎中表达较少; 而*AtGRF7*和*AtGRF8*则主要在顶芽和花序中表达(Kim等2003)。但大部分GRF基因在不同物种中都表现出在细胞分裂活动相对旺盛

的组织中表达量相对较高的趋势, 例如水稻大部分GRF成员在居间分生组织和嫩叶中表达较高; Wang等(2014)也发现大部分大白菜GRF基因在幼叶、花蕾等幼嫩组织中表达量较高。这种时空表达的差异性预示着GRF基因可能在调控特定组织器官的生长发育中具有重要的作用。

研究发现, GRF基因在调控植物生长发育、响应逆境胁迫等生物学过程中发挥重要作用(表1)。在拟南芥中过量表达*OsGRF1*基因可明显抑制花序轴的伸长(van der Knaap等2000)。但随后对拟南芥GRF基因的研究发现, 在拟南芥中过量表达*AtGRF1*和*AtGRF2*基因可明显促进转基因植株叶片和子叶的增大, 并抑制花序轴的伸长; 相反, *AtGRF1*-*AtGRF3*基因功能同时缺失则可导致叶片和子叶变小, 但单独突变上述任何一个基因对植株的表型都无显著影响, 而同时突变上述任意两个基因时只能轻微影响植株的表型(Kim等2003)。进一步的研究发现, 过量表达*AtGRF2*基因可促进转基因植株细胞体积的增大, 而*AtGRF1*-*AtGRF3*基因功能缺失体的细胞体积则明显变小, 这说明拟南芥GRF1~3基因是通过调控细胞的大小来促进或抑制器官的增大。但Kim和Lee (2006)对*AtGRF4*的研究表明, 其在调控细胞分裂过程中具有重要作用。Horiguchi等(2005)和Vercruyssen等(2015)对*AtGRF5*基因的研究也发现, *AtGRF5*可通过维持或者促进细胞的分裂能力来促进植株器官的增大, 并且过量表达*AtGRF5*还可促进叶绿体增殖、抑制暗处理条件下叶片的衰老。而对于*AtGRF1*和*AtGRF3*基因来说, 只有同时突变掉*AtGIF1*基因时, *Atgrf1/Atgrf3*双突变体才会显著影响植株细胞的增殖(Kim和Kende 2004)。另外, *AtGRF9*基因功能缺失对细胞的增殖能力也未表现出显著影响(Horiguchi等2005)。这说明, 拟南芥不同GRF成员在调控细胞增殖能力方面存在一定差异, 并且不同成员间在功能上存在冗余。

由于不同植物GRF蛋白都存在保守的QLQ结构域和WRC结构域, 说明它们之间可能存在相似的生物学功能。Liu等(2012)对油菜*BnGRF2*基因的研究证实了这一观点, 在拟南芥中过量表达该基因可明显提高转基因植株叶柄的长度、叶面积和种子的大小, 并且这种表型是由于细胞数目的

表1 植物中已功能分析的GRF基因

Table 1 The function analyzed GRF genes in plants

植物来源	基因名称	生物学功能	参考文献
拟南芥	<i>AtGRF1</i>	调控细胞体积; 参与雌蕊发育	Kim等2003; Liang等2014
	<i>AtGRF2</i>	调控细胞体积; 参与雌蕊发育	Kim等2003; Liang等2014
	<i>AtGRF3</i>	调控细胞体积; 参与雌蕊发育	Kim等2003; Liang等2014
	<i>AtGRF4</i>	调控细胞增殖	Kim和Lee 2006
	<i>AtGRF5</i>	调控细胞增殖; 参与叶绿体增殖、 光合作用以及叶片衰老	Horiguchi等2015; Vercruyssen等2015
	<i>AtGRF7</i>	参与雌蕊发育; 参与渗透胁迫	Liang等2014; Kim等2012
	<i>AtGRF8</i>	参与雌蕊发育	Liang等2014
	<i>AtGRF9</i>	参与雌蕊发育	Liang等2014
	水稻	<i>OsGRF1</i>	参与茎的生长
<i>OsGRF3</i>		参与分蘖以及不定根和不定芽的发育	Kuijt等2014
<i>OsGRF10</i>		参与分蘖以及不定根和不定芽的发育	Kuijt等2014
油菜	<i>BnGRF2</i>	调控细胞增殖	Liu等2012
大白菜	<i>BrGRF8</i>	调控细胞增殖	Wang等2014
玉米	<i>ZmGRF2</i>	调控器官大小和开花时间	Zhang等2008
	<i>ZmGRF10</i>	调控细胞增殖	Wu等2014
	<i>ZmGRF11</i>	调控器官大小和开花时间	Zhang等2008

增多产生的。Wang等(2014)对大白菜*GRF8*基因的研究也得到了类似的结果, 在拟南芥中异源过量表达该基因可明显促进转基因拟南芥植株的细胞增殖能力, 并进而提高转基因植株不同组织器官的增大。但Wu等(2014)对玉米*GRF10*基因的研究却得到了相反的结果, 在拟南芥和玉米中过量表达*ZmGRF10*都可导致转基因植株叶片变小以及植株变矮, 并且这种改变的性状在杂交中能够保存下来, 但是和产量相关的生理特征并没有受到影响。进一步的研究发现, 造成这种差异的原因可能是*ZmGRF10*虽然含有N端的QLQ和WRC结构域, 但缺少完整的C末端, 并进而导致转录激活活性的丧失。

植物*GRF*基因不仅可以促进叶片和叶柄的生长, 还参与调控花器官的发育(张栩佳等2014)。Zhang等(2008)对玉米*GRF*基因的研究发现, *ZmGRF11*和*ZmGRF2*主要在玉米雌穗和嫩芽中表达, 并且过量表达*ZmGRF2-ZmGIF3*以及*ZmGRF11-ZmGIF2*的拟南芥比野生型的花梗要长, 但是开花期平均晚4 d和2.5 d。另外, 在拟南芥中过量表达油菜*BnGRF2a*基因, 除了提高转基因植株的光合作用和细胞增殖能力之外, 还促进了拟南芥雌蕊的伸长, 但对雄蕊的形态则无明显影响。而伴随这种特征出现的副作用则是自交率降低、甚至接

近不育(Liu等2012)。之后, Baucher等(2013)和Liang等(2014)对miR396的研究也证实了这一观点。*GRF*基因作为miR396的靶基因, 其表达受到miR396的调控。在烟草中过量表达拟南芥*ath-miR396a*发现, 植株除了发育延迟外, 在花的发育过程中也出现了一些特异性改变, 包括花器官的第三、四个轮生体分别变成花药和心皮等。

#### 4 GRF蛋白的作用机制

已有的研究表明, *GRF*蛋白可通过两个截然不同的调控方式参与植物生长发育。Liu等(2012)的研究发现, 在拟南芥中过量表达油菜*BnGRF2a*基因后可明显提高转基因植株含油量的增加和不同组织器官的增大。而这种表型可能与*BnGRF2a*促进了拟南芥中一系列与细胞分裂、细胞周期、光吸收、叶绿素合成、脂类合成以及脂类储存等相关基因的上调表达相关。但关于*BnGRF2a*如何调控上述基因上调表达的机制仍不清楚, 值得进一步研究。

相反, *GRF*蛋白还可通过负调控脱水应答元件结合蛋白(DREB2A)和KNOX蛋白(knotted-like home-box)的表达参与植物的生长发育。在植物体内, DREB2A蛋白在渗透和高温胁迫下可以作为转录激活子激活抗性基因的表达并进而提高植株抗性, 然而过量表达该蛋白则会抑制植株生长以

及降低产量(Liu等1998; Sakuma等2006)。为避免这种副作用,拟南芥GRF7蛋白可与*DREB2A*基因启动子区一段短序列(TGTCAGG)特异结合,并在无胁迫条件下抑制其表达,从而避免植株生长停滞(Kim等2012)。KNOX蛋白是具有同源异型结构域的转录因子,其可通过下调*GA20*氧化酶基因或者上调*GA2*氧化酶1的转录表达水平来调节植物体内GA的含量,并进而调控植物的生长发育(Bolduc和Hake 2009)。Kuijt等(2014)的研究发现,水稻Os-GRF3、OsGRF10和拟南芥AtGRF4、AtGRF5以及AtGRF6蛋白都可与KNOX基因启动子序列中一段含有CTG或者CAG重复的序列特异结合。进一步的研究发现,当过量表达*OsGRF3*基因时可导致水稻*Oskn2*基因表达量下降,植株则表现出异常的分生活性,包括分蘖和节点减少而不定根和芽增加;相反,利用RNAi技术沉默*OsGRF3*、4和5基因后,植株则表现矮小、花期推迟及生长缓慢等,但*Oskn2*基因表达水平升高。此外,在大麦中的研究也得到了类似的结果,例如大麦BGRF1蛋白可与*BKn3*基因中一段含有CAG和CTG重复的内含子序列特异结合,并抑制其表达(Osnato等2010)。

研究还发现,GRF蛋白转录激活功能的发挥还需要GIF蛋白的参与。其可通过QLQ结构域与GIF蛋白中的SNH结构域相互作用,形成功能复合体行使转录激活功能(Kim等2004)。但GRF蛋白与GIF蛋白之间并非随意结合。对拟南芥GRF蛋白的研究发现,只有AtGRF5与AtGIF1具有较紧密的相互作用,而其他拟南芥GRF成员与AtGIF1结合较弱或没有结合活性(Horiguchi等2005)。对玉米GRF基因的研究也证实了这一观点,玉米含有14个GRF基因家族成员和3个GIF成员,但只有同时过量表达*ZmGRF2-ZmGIF3*和*ZmGRF11-ZmGIF2*时,才能推迟转基因拟南芥抽薹及促进花序的生长,而*ZmGRF2-ZmGIF1*、*ZmGRF2-ZmGIF2*、*ZmGRF11-ZmGIF1*以及*ZmGRF11-ZmGIF3*组合则对转基因植株无明显影响(Zhang等2008)。

### 5 GRF基因的表达调控

研究发现,GRF基因的转录表达受赤霉素(GA)的调控。但同一物种不同GRF成员对GA的响应模式存在较大差异。例如,GA<sub>3</sub>处理水稻节间24 h后,*OsGRF1*、2、3、7、8、10和12表达量增

加了4~10倍,*OsGRF9*的表达量下降了4倍,而其他4个成员的转录表达则不受GA<sub>3</sub>的显著影响(Choi等2004)。在大白菜上的研究也得到了类似的结果,用GA<sub>3</sub>处理大白菜叶片后,*BrGRF5*、8、9、11、12、13、15、16基因的转录表达水平比对照增加了5倍多,*BrGRF2*、4、7增加了2~5倍,而其他家族成员的表达量受GA<sub>3</sub>影响较小或不受影响(Wang等2014)。

另外,miR396也参与了GRF基因的表达调控。在拟南芥中,*AtGRF1-AtGRF3*、*AtGRF7-AtGRF9*作为miR396的靶基因受到miR396的调控(Jones-Rhoades等2006)。进一步研究发现,在拟南芥中过量表达*miR396a*和*miR396b*可抑制*AtGRF1-AtGRF3*、*AtGRF7-AtGRF9*以及*GIF1*基因的表达,并导致植株矮小、叶子变窄以及雌蕊发育异常等,其表型与拟南芥*grf1-3*缺失突变株相似(Liu等2009)。在烟草中过量表达拟南芥*ath-miR396a*基因,也可导致烟草GRF基因(FG137771、FG165999、FG194560)转录表达水平下降,并且导致转基因植株花瓣、雄蕊、心皮增多以及育性的降低(Yang等2009)。此外,在烟草中过量表达毛果杨*ptc-miR396c*时,植株也表现出子叶融合、叶片变小、植物生长缓慢、花粉结构呈现多样性等现象,还会导致烟草*NtGRF1*、*NtGRF3*和*NtGRF8*三个基因的下调(Bauchner等2013)。宫晓琳等(2014)利用在线软件psRNATarget预测到25个盐芥*tsa-miR396*的靶基因,其中7个为GRF转录因子。

### 6 结语

GRF转录因子是植物特有的一类蛋白,并以多基因家族的形式广泛存在于不同物种中。近年来,人们对GRF基因的功能、作用机制等进行了一系列的研究,发现GRF可通过维持或促进细胞分裂能力的方式来促进植物器官的增大。这些研究结果,为人们利用生物技术手段提高作物产量开辟了崭新的思路,向我们展示了良好的应用前景。

但关于GRF基因的研究仍存在诸多不足。第一,关于GRF基因的研究只局限在拟南芥、水稻、大白菜、玉米等一些常见植物,在其他植物上的研究甚少。第二,虽然同一物种不同GRF成员间的N末端都存在非常保守的QLQ和WRC结构域,但其C末端结构域却存在多样性;另外,同一物种不

同成员间的表达模式也存在较大差异, 这可能暗示同一物种中不同GRF成员的功能存在多样性, 这需要进行进一步的实验验证。第三, 关于GRF转录因子的下游目标基因和上游调控因子仍知之甚少。相信在不久的将来, 随着研究的不断深入, GRF基因家族的生物学功能和调控网络会逐渐清晰。

### 参考文献

- 宫晓琳, 熊雪梅, 吴莹, 王洋(2014). 盐芥miR396的表达分析、前体克隆及靶基因预测. 植物生理学报, 50 (11): 1692~1698
- 张栩佳, 胡灵芝, 陈哲皓, 李颖, 王利琳(2014). 花器官大小调控机制的研究进展. 植物生理学报, 50 (6): 691~697
- Baucher M, Moussawi J, Vandeputte OM, Monteyne D, Mol A, Pérez-Morga D (2013). A role for the miR396/GRF network in specification of organ type during flower development, as supported by ectopic expression of *Populus trichocarpa* miR396c in transgenic tobacco. Plant Biol, 15 (5): 892~898
- Bolduc N, Hake S (2009). The maize transcription factor KNOTTED1 directly regulates the gibberellin catabolism gene *ga2ox1*. Plant Cell, 21 (6): 1647~1658
- Choi D, Kim JH, Kende H (2004). Whole genome analysis of the *Os-GRF* gene family encoding plant-specific putative transcription activators in rice (*Oryza sativa* L.). Plant Cell Physiol, 45 (7): 897~904
- Horiguchi G, Kim GT, Tsukaya H (2005). The transcription factor AtGRF5 and the transcription coactivator AN3 regulate cell proliferation in leaf primordia of *Arabidopsis thaliana*. Plant J, 43 (1): 68~78
- Jones-Rhoades MW, Bartel DP, Bartel B (2006). MicroRNAs and their regulatory roles in plants. Annu Rev Plant Biol, 57: 19~53
- Kim JH, Choi D, Kende H (2003). The AtGRF family of putative transcription factors is involved in leaf and cotyledon growth in *Arabidopsis*. Plant J, 36 (1): 94~104
- Kim JH, Kende H (2004). A transcriptional coactivator, AtGIF1, is involved in regulating leaf growth and morphology in *Arabidopsis*. Proc Natl Acad Sci USA, 101 (36): 13374~13379
- Kim JH, Lee BH (2006). *GROWTH-REGULATING FACTOR4* of *Arabidopsis thaliana* is required for development of leaves, cotyledons, and shoot apical meristem. J Plant Biol, 49 (6): 463~468
- Kim JS, Mizoi J, Kidokoro S, Maruyama K, Nakajima J, Nakashima K, Mitsuda N, Takiguchi Y, Ohme-Takagi M, Kondou Y et al (2012). *Arabidopsis* growth-regulating factor7 functions as a transcriptional repressor of abscisic acid- and osmotic stress-responsive genes, including *DREB2A*. Plant Cell, 24 (8): 3393~3405
- Kuijt SJH, Greco R, Agalou A, Shao J, Hoen CCJ, Overnäs E, Osnato M, Curiale S, Meynard D, van Gulik R et al (2014). Interaction between the GRF and KNOX families of transcription factors. Plant Physiol, 164 (4): 1952~1966
- Liang G, He H, Li Y, Wang F, Yu D (2014). Molecular mechanism of microRNA396 mediating pistil development in *Arabidopsis*. Plant Physiol, 164: 249~258
- Liu D, Song Y, Chen Z, Yu D (2009). Ectopic expression of miR396 suppresses *GRF* target gene expression and alters leaf growth in *Arabidopsis*. Physiol Plant, 136 (2): 223~36
- Liu J, Hua W, Yang HL, Zhan GM, Li RJ, Deng LB, Wang XF, Liu GH, Wang HZ (2012). The *BnGRF2* gene (*GRF2-like* gene from *Brassica napus*) enhances seed oil production through regulating cell number and plant photosynthesis. J Exp Bot, 63 (10): 3727~3740
- Liu Q, Kasuga M, Sakuma Y, Abe H, Miura S, Yamaguchi-Shinozaki K, Shinozaki K (1998). Two transcription factors, DREB1 and DREB2, with an EREBP/AP2 DNA binding domain separate two cellular signal transduction pathways in drought and low-temperature-responsive gene expression in *Arabidopsis* respectively. Plant Cell, 10 (8): 1391~1406
- Osnato M, Stile MR, Wang Y, Meynard D, Curiale S, Guiderdoni E, Liu Y, Horner DS, Ouwerkerk PB, Pozzi C et al (2010). Cross talk between the KNOX and ethylene pathways is mediated by intron-binding transcription factors in barley. Plant Physiol, 154 (4): 1616~1632
- Sakuma Y, Maruyama K, Qin F, Osakabe Y, Shinozaki K, Yamaguchi-Shinozaki K (2006). Dual function of an *Arabidopsis* transcription factor DREB2A in water-stress-responsive and heat-stress-responsive gene expression. Proc Natl Acad Sci USA, 103 (49): 18822~18827
- Treich I, Cairns BR, Santos T, Brewster E, Carlson M (1995). SNF11, a new component of the yeast SNF-SWI complex that interacts with a conserved region of SNF2. Mol Cell Biol, 15 (8): 4240~4248
- van der Knaap E, Kim JH, Kende H (2000). A novel gibberellin-induced gene from rice and its potential regulatory role in stem growth. Plant Physiol, 122 (3): 695~704
- Vercruyssen L, Tognetti VB, Gonzalez N, Dingenen JV, Milde LD, Bielach A, Rycke RD, Breusegem FV, Inzé D (2015). *GROWTH REGULATING FACTOR5* stimulates *Arabidopsis* chloroplast division, photosynthesis, and leaf longevity. Plant Physiol, 167: 817~832
- Wang F, Qiu N, Ding Q, Li J, Zhang Y, Li HY, Gao J (2014). Genome-wide identification and analysis of the growth-regulating factor family in Chinese cabbage (*Brassica rapa* L. ssp. *pekinensis*). BMC Genomics, 15: 807
- Wu L, Zhang DF, Xue M, Qian JJ, He Y, Wang SC (2014). Overexpression of the maize *GRF10*, an endogenous truncated growth-regulating factor protein leads to reduction in leaf size and plant height. Plant Biol, 56 (11): 1053~1063
- Yang FX, Liang G, Liu DM, Yu DQ (2009). *Arabidopsis* miR396 mediated the development of leaves and flowers in transgenic tobacco. J Plant Biol, 52: 475~481
- Zhang DF, Li B, Jia GQ, Zhang TF, Dai JR, Li JS, Wang SC (2008). Isolation and characterization of genes encoding GRF transcription factors and GIF transcriptional coactivators in maize (*Zea mays* L.). Plant Sci, 175 (6): 809~817