

植物生长素响应因子ARF与生长发育

李艳林, 高志红*, 宋娟, 王万许, 侍婷

南京农业大学园艺学院, 南京210095

摘要: 本文根据国内外最新研究成果详细介绍了几种模式植物、果树、蔬菜、花卉、粮食作物、林木等植物生长素响应因子(ARF)基因家族的鉴定、分子结构、信号转导机制、时空表达模式以及ARF在生长发育中的生物学功能, 并在不同物种ARF家族间进行了多方面比较, 以期总结出ARF家族共有的特征和差异, 为揭示ARF在植物生长发育中的调控机制提供参考。综述相关研究表明, ARF在信号转导途径中受光信号、生长激素、环境条件、microRNA及ta-siRNA等的变化影响植物的内源性反应, 从而调控植物的生长发育。最后, 分析了在植物ARF研究中存在的问题, 并对其未来研究方向进行了展望。

关键词: 生长素响应因子; 生长素; 信号转导; 时空表达; 生长发育

生长素(auxin, Aux)吲哚乙酸(indole-3-acetic acid, IAA)几乎参与植物生长发育的所有过程, 绝大多数过程是受基因表达调控的(Roosjen等2017)。生长素响应因子(auxin response factor, ARF)是由Ulmasov等于1997年发现的新一类调控生长素响应基因表达的转录因子家族(Tiwari等2003), 能够特异地与生长素响应基因启动子区域的生长素响应元件(auxin response element, AuxRE)“TGTCTC”结合, 激活或抑制基因的表达(Guilfoyle和Hagen 2007)。一些ARFs可以在生长素信号通路中作为生长素受体调控生长素诱导的基因转录(Vernoux和Robert 2017)。ARF基因是植物特有的, 它们在不同植物物种的基因组中被鉴定出来, 包括蕨类植物、裸子植物、单子叶植物和双子叶植物等(Wang等2012)。

近些年来, 随着多个物种全基因组测序的完成, 植物ARF家族的研究逐渐在不同物种间展开。ARF家族的鉴定起始于模式植物拟南芥(Okushima等2005), 随后在水稻、杨树、番茄、玉米、白菜、大豆、黄瓜、葡萄、梅、苹果、柑橘、大麦、谷子、铁皮石斛等物种中陆续得到鉴定(表1)。ARF家族成员的鉴定为ARF基因和蛋白结构、生长素信号转导途径等研究提供了重要支持。同时, 也促进了ARF在植物生长发育过程中调控机制和功能的研究。

Guilfoyle等(1998)指出, 植物对生长素的特异反应是经ARF和Aux/IAA蛋白间互作完成的。Shani等(2017)推测Aux/IAA基因的转录调控在调控器官、生长发育以及环境反应的生长素信号通路的建立中起关键作用。Simonini等(2016)研究表明生长素可以调控ARFs的活性。Wu等(2011b)和

Yang等(2013)研究指出ARF在花和子叶发育、植物胚胎发生、叶片器官的衰老、果实成熟、维管束形成等植物生长发育过程中扮演重要的角色。近些年, ARF在信号转导途径中与Aux/IAA基因互作、ARF参与植物激素信号途径以及ARF受环境条件改变的影响所引起的信号转导作用机制等多方面得到了深入研究。内源小分子RNA (microRNA, miRNA)和反式作用干扰小RNA (*trans-acting* small interfering RNA, ta-siRNA)成为研究热点, ARF基因的表达受到miRNA及ta-siRNA转录后调控的研究在国内外时有报道。

本文对近些年国内外有关不同物种中ARF基因家族的鉴定、分子结构、信号转导机制、在植物生长发育中的时空表达模式以及ARF基因表达受到miRNA及ta-siRNA转录后调控机制等方面的研究进行了详细地对比、归纳和论述。同时, 依据国内外最新研究成果, 对植物ARF的未来发展趋势进行了一定程度的展望, 以期总结出植物ARF的主要特点和研究方向, 为其在植物生长发育中具体作用机制的探明提供支持, 也可植物ARF领域的相关研究提供重要参考。

1 ARF基因

1.1 ARF基因家族的鉴定

对于植物而言, 多基因家族是ARFs存在的主要形式, 物种的差异使得ARF家族成员数量呈现出差异化。Song等(2015)指出, 特定的植物有机体

收稿 2017-07-03 修定 2017-10-20

资助 国家自然科学基金(31772282和31500571)、江苏省自然科学基金(BK20150679和BK20151426)。

* 通讯作者(E-mail: gaozhong@njau.edu.cn)。

中, 某一特定ARF基因家族的多成员现象是由于其在生物进化过程中基因组的广泛复制和多样化造成的。目前, 已有多个物种的ARF基因家族成员得到鉴定(表1)。模式植物拟南芥ARF家族最早被鉴定出来, 含23个成员。深入研究后发现, 大豆ARF基因家族成员最多, 为51个, 而卷柏比较少, 仅为10个。常见植物学领域模式植物如烟草、番茄、杨树、桃(核果类果树模式植物)、水稻等的ARF家族均陆续被鉴定出来, 且其相应功能和作用机制已有较深入的研究。不仅如此, 果树、蔬菜、花卉、粮食作物、林木等类别的植物都有所涉及。

1.2 ARF基因家族的结构特征

大量物种间ARF家族对比发现, 同一物种

ARF成员间存在着同源关系, 不同物种ARF成员间同样存在着一定的同源性。李慧峰等(2015)用MEGA 5软件对29个苹果ARF基因进行进化分析, 发现苹果ARF基因分为5组, 然后将苹果与拟南芥、水稻、番茄、玉米和葡萄ARF基因进行了进化树分析及亚组分类, 148个ARF成员被分为5组。孙亭亭等(2016)在普通烟草中鉴定出的50个ARF基因形成了22个旁系同源基因对, 其中20对ARF基因的亲缘关系和基因序列非常相近。郭宝健等(2016)构建了大麦、玉米、水稻及拟南芥ARF基因的系统发育进化树, 来自4个植物的96个ARF基因被分为6个类群(I~VI); 拟南芥(Remington等2004; Okushima等2005)中研究结果与此类似。

表1 植物ARF基因家族的特征
Table 1 Characterization of plant ARF gene family

| 物种 | 基因组 | | ARF家族成员数 | 参考文献 | |
|--------------------------------|---|--------------------------------------|-------------------------------------|-------------------------------|------------------------|
| | 大小/Gb | 发布的杂志和年份 | | | |
| 模式植物 | 拟南芥(<i>Arabidopsis thaliana</i>) | 0.125 | <i>Nature</i> , 2000 | 23 | Okushima等2005 |
| | 烟草(<i>Nicotiana tabacum</i>) | TN90 4.410 K326 4.600 NX 4.570 | <i>Nature Communications</i> , 2014 | 50 | 孙亭亭等2016 |
| 果树 | 番茄(<i>Solanum lycopersicum</i>) | 0.900 | <i>Nature</i> , 2012 | 21 | Wu等2011b |
| | 杨树(<i>Populus trichocarpa</i>) | 0.480 | <i>Science</i> , 2006 | 39 | Kalluri等2007 |
| | 桃(<i>Prunus persica</i>) | 0.265 | <i>Nature Genetics</i> , 2013 | 18 | Li等2016 |
| | 水稻(<i>Oryza sativa</i>) | 0.466 | <i>Science</i> , 2002 | 25 | Wang等2007 |
| | 番木瓜(<i>Carica papaya</i>) | 0.370 | <i>Nature</i> , 2008 | 15 | Finet等2013 |
| | 梅(<i>Prunus mume</i>) | 0.280 | <i>Nature Communications</i> , 2012 | 17 | Song等2015 |
| | 甜橙(<i>Citrus sinensis</i>) | 0.367 | <i>Nature Genetics</i> , 2012 | 19 | 李斯贝2016 |
| | 葡萄(<i>Vitis vinifera</i>) | 0.490 | <i>Nature</i> , 2007 | 19 | Wan等2014 |
| | 苹果(<i>Malus domestica</i>) | 0.742 | <i>Nature Genetics</i> , 2010 | 29 | 李慧峰等2015 |
| | 蔬菜 | 黄瓜(<i>Cucumis sativus</i>) | 0.350 | <i>Nature Genetics</i> , 2009 | 15/18 |
| 花卉 | 白菜(<i>Brassica rapa</i>) | 0.485 | <i>Nature Genetics</i> , 2011 | 31 | Mun等2012 |
| | 木薯(<i>Manihot esculenta</i>) | 0.530 | <i>Nature Communications</i> , 2014 | 18 | Finet等2013 |
| | 铁皮石斛(<i>Dendrobium officinale</i>) | 1.110 | <i>Scientific Reports</i> , 2016 | 14 | Chen等2017 |
| 粮食作物 | 大豆(<i>Glycine max</i>) | 1.100 | <i>Nature</i> , 2010 | 51 | Ha等2013 |
| | 高粱(<i>Sorghum bicolor</i>) | 0.730 | <i>Nature</i> , 2009 | 22/26 | 江海洋2010; Finet等2013 |
| 其他 | 大麦(<i>Hordeum vulgare</i>) | 5.100 | <i>Nature</i> , 2012 | 17 | 郭宝健等2016 |
| | 谷子(<i>Setaria italica</i>) | 0.423 | <i>Nature Biotechnology</i> , 2012 | 24 | 赵艳等2016 |
| | 玉米(<i>Zea mays</i>) | 2.300 | <i>Science</i> , 2009 | 31 | Xing等2011 |
| | 江南卷柏(<i>Selaginella moellendorffii</i>) | 0.212 | <i>Science</i> , 2011 | 10 | Banks等2011 |
| | 巨桉(<i>Eucalyptus grandis</i>) | 0.640 | <i>Nature</i> , 2014 | 17 | Yu等2014 |
| | 雷蒙德氏棉(<i>Gossypium raimondii</i>) | 0.761 | <i>Nature</i> , 2012 | 35 | 王清连等2015 |
| | 毛竹(<i>Phyllostachys heterocycla</i>) | 2.075 | <i>Nature Genetics</i> , 2013 | 39 | 陈磊等2016 |
| 茶树(<i>Camellia sinensis</i>) | 3.020 | <i>Molecular Plant</i> , 2017 | 15 | Xu等2016 | |

TN90、K326、NX为烟草的3个品种; 桃为核果类果树模式植物, 水稻为单子叶植物模式植物。

ARF家族的基因结构分布特征往往能够反映出该家族的系统发育关系以及ARF功能差异, 相同亚族且关系很近的ARF基因具有非常相似的内含子和外显子结构, 相应的生物学功能也有一定的关联。盛慧等(2014)在黄瓜ARF家族研究中发现, 从结构上看, *CsARFs*外显子数目2~18不等, 但同一类之间基因结构较为相似, 同一类蛋白质在基因结构上也较为相似。18个黄瓜ARF基因均有相对应的小分子RNA (small RNA), 其中5个可能都是miR160的靶基因。Song等(2015)发现梅ARF家族系统进化树同一分类中*PmARF*有着相似的基因结构, 所有的*PmARF*基因都被内含子打断, 17个*PmARF*基因外显子数目在2~17之间。Li等(2016)在桃中、赵艳等(2016)在谷子中的研究结果与此相似。Ren等(2017)在番茄*SlARF2*研究中发现, 进化树中*SlARF2*和拟南芥*AtARF2*划为一类, *SlARF2*与*AtARF2*在各自分类中属于不同的分支, 且二者具有类似的功能, *bHLH*基因家族分析也阐明了相同的结果(Li等2006b)。

1.3 ARF基因家族的扩增方式

探明ARF基因家族的复制和扩增方式, 对于深入研究ARF在植物生长发育中的作用机制具有重要的意义。ARF和染色体结构特征往往能够初步分析出ARF基因的复制和扩增方式。近些年研究提出的基因复制, 包括串联复制、片段复制、基因转座和全基因组复制等不仅在基因扩增和重排中发挥重要作用, 而且在植物基因家族的扩展以及功能多样化中扮演重要的角色(Cannon等2004; 方璐等2012)。李慧峰等(2015)发现4个苹果*MdARF*基因经历了片段复制, 8个苹果*MdARF*基因经历了串联复制, 14个*MdARF*基因经历了全基因组复制。谷子ARF基因的扩增分为2种模式: 分散复制与片段复制(赵艳等2016)。大麦中ARF家族的扩张不存在串联重复方式, 表明片段复制是大麦ARF基因家族扩张的主要方式(郭宝健等2016)。而桃ARF家族中只发现*PpARF8*和*PpARF16*经历了串联复制, 不存在*PpARF*基因家族成员扩张方式为片段复制(Li等2016)。

1.4 植物ARF基因在信号途径中的作用

国内外的研究认为, 与生长素信号转导相关的3类主要蛋白为: Aux/IAAs、ARF和SCF复合体(SKPI-

CUL1-F-box)(Worley等2000; Cooke等2002; Tiwari等2004)。Lau等(2008)研究指出ARF是生长素信号转导的关键因子, 并与以生长素调控方式和ARF激活物二聚化特异性结合的Aux/IAA阻遏物组合起作用(Guilfoyle和Hagen 2007; 司马晓娇和郑炳松2015)。Simonini等(2016)发现生长素可以调控ARFs的活性, 以ETTIN/ARF3为例, 通过直接结合调控其与多种转录因子间的相互作用。

生长素信号转导过程与Aux/IAA蛋白降解以及ARF蛋白的激活是相关联的(Reed等2001), Aux/IAA蛋白可能是生长素响应第二阶段的转录因子(Abel和Theologis 1996)。当生长素浓度高达一定水平时, Aux/IAA经泛素/蛋白酶体泛素化途径快速水解, 造成抑制子被分裂和ARFs被释放, 并且与靶DNA结合的生长素反应基因ARF被激活用于转录, 从而调控下游基因的表达和激活一系列的生长素应答反应。研究发现这种激活作用可以通过和未结合DNA的ARF或Aux/IAA激活子结合而加强(Gray等2001; Tiwari等2003, 2004; Remington等2004; Dharmasiri等2005; Woodward和Bartel 2005)。同时新合成的Aux/IAA又可以反馈抑制生长素相关基因的转录, 引起生长素-受体复合物解离以及生长素信号解除, 进而精确地调控生长素的信号转导过程(Ulmasov等1999; Tiwari等2001)。当生长素浓度降低到一定值时, Aux/IAA与ARF通过异源二聚化相结合并能被未结合靶DNA的转录抑制子联合而起抑制作用, PB1结构域使得ARF和Aux/IAAs多聚化(图1)(Guilfoyle 2015; Parcy等2016)。

生长素信号转导途径并不是单一的, ARF识别信号后调控下游生长素响应基因的表达, 从而影响到植物的生长发育。Reed等(2001)指出, Aux/IAA蛋白能介导光反应, Aux/IAA蛋白及ARFs蛋白是否是连接生长素和光信号到内源性发育的反应以及具体的作用机制将是未来的研究重点。Tian等(2004)指出, 拟南芥*AtARF8*受外源白光、蓝光、红光或远红光的诱导, 从而促使*AtARF8*突变体子叶的伸长, 进而影响到拟南芥的生长发育。

ARF不仅在植物生长素信号途径中发挥着重要的作用, 对其他植物激素信号转导、miRNA及tasiRNA调控途径也产生重要影响。研究表明, 植物ARF与赤霉素(gibberellin, GA)在果实(番茄)起始

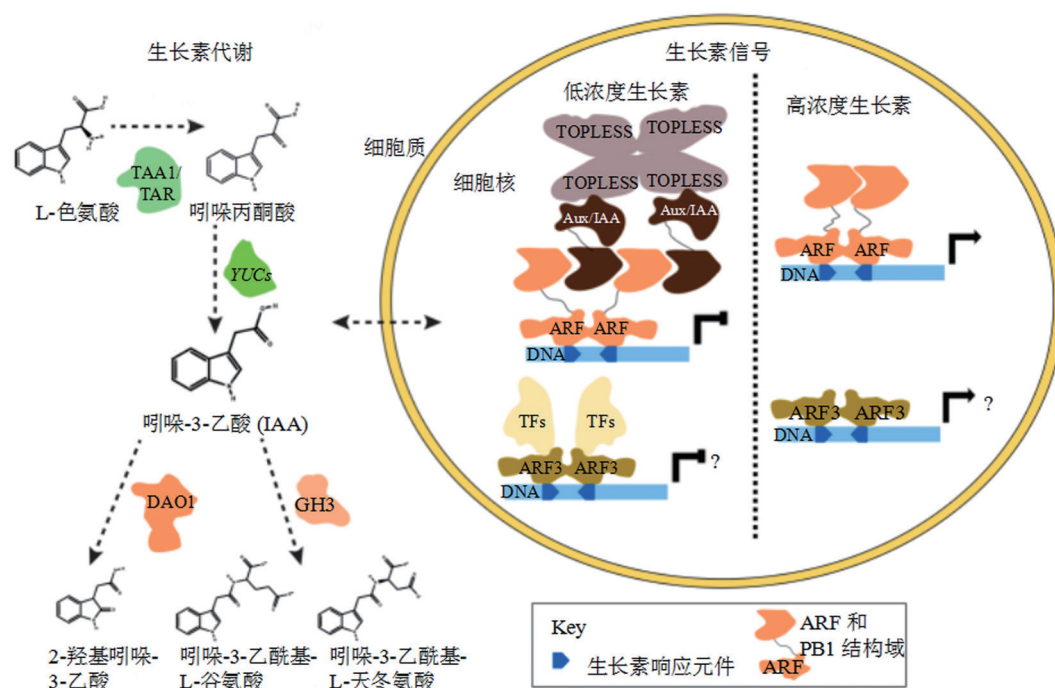


图1 植物ARF基因生长素信号转导途径

Fig.1 Auxin signaling transduction pathway of plant ARF gene

参照Vernoux和Robert (2017)文献修改。TAA1/TAR: tryptophan aminotransferase of *Arabidopsis* 1/tryptophan aminotransferase-related, 拟南芥色氨酸氨基转移酶1/色氨酸氨基相关转移酶; YUCs: YUCCAs, 生长素合成途径中的限速酶基因; DAO1: dioxygenase for auxin oxidation 1, 生长素氧化双加氧酶1; TFs: transcription factors, 转录因子。

和发育过程中有重要作用(Jong等2009a, 2009b, 2011); ARF和细胞分裂素在维持植物茎尖和根尖分生组织方面有重要作用(Leibfried等2005; Zhao等2010); 植物ARF在根部乙烯响应中扮演重要角色, 在生长素和乙烯互作方面起到重要作用(Harper等2000; Li等2006a); 油菜素内酯(brassinolide, BR)与生长素间存在互作, BR能显著提高幼苗对生长素的敏感度, 该作用是由ARF和BR代谢途径间的反馈调控来操纵的(Vert等2008; Jung等2010)。Vert等(2008)发现*AtARF2*在光诱导拟南芥幼苗发育中参与生长素与BR途径过程中与SK21存在密切互作; 油菜素内酯(BIN2)/BIN2-LIKE (BIL)家族的糖原合成激酶3 (glycogen synthase kinase 3, GSK3)在相关肽家族区域周围CLAVATA3或胚乳的调解下, 可以直接通过磷酸化激活*ARF7*和*ARF19* (Cho等2014; Vernoux和Robert 2017)。Nagpal等(2005)发现拟南芥*AtARF6, 8*能促进花的成熟以及茉莉酸(jasmonic acid, JA)的合成, 且*AtARF6, 8*可以激活缺乏JA的突变体*dad1*中*DAD1*基因的表达, 该激活

是必需的(Tabata等2010)。在植物生长发育过程中, miRNA及ta-siRNA对ARF基因的调控产生重要影响, 如拟南芥*AtARF6, 8*受miR167的调控以致影响花药和胚珠的正常发育(Wu等2006); miR160影响拟南芥*AtARF10, 16, 17*的转录后调控, 进而影响拟南芥胚的正常发育以及根冠的形成(Wang等2005a; Liu等2010)。

2 植物ARF家族蛋白

2.1 植物ARF蛋白的分子结构

ARF是一类具有类B3 DNA结合域的转录因子, 是响应生长素应答反应, 调控基因表达的直接分子。ARF激活或抑制靶基因的表达取决于功能结构域与DNA相互作用中间区域的氨基酸序列(Wójcikowska和Gaj 2017)。ARF蛋白由3个部分组成(图2): DNA结合结构域 (DNA-binding domain, DBD)、中间区域(middle region, MR)和C端结构域 (C-terminal domain, CTD)。DBD直接参与了与AuxRE的结合; MR为非保守区, 激活或抑制靶基因的功能(Tiwari等2003)。ARF的C端结构域与

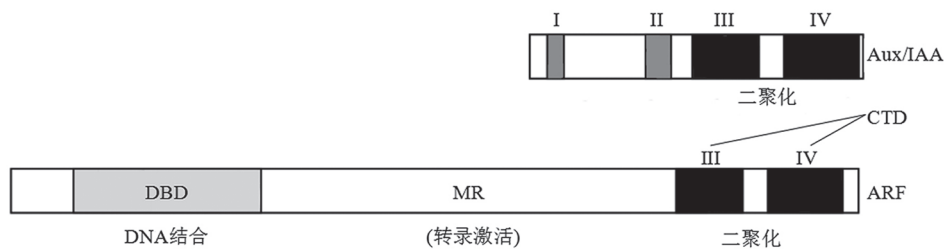


图2 ARF和Aux/IAA蛋白区域结构

Fig.2 Regional structures of ARF and Aux/IAA proteins

参照Reed等(2001)文献修改。DBD: 氨基端DNA结合结构域; MR: 中间区域, 包含AD/RD (激活结构域/抑制结构域), 部分但不是全部ARF蛋白的中间区域可以激活转录; CTD: C端结构域, 即III和IV, 代表羧基末端二聚化作用结构域。

Aux/IAA蛋白的III、IV结构域很类似, ARF和Aux/IAA可通过该区域形成二聚体。

宋娟等(2015)发现, 梅除了PmARF6, 9, 10, 17外, 其他13个PmARF蛋白都包含有C末端的Aux-IAA结构域; 在拟南芥中, 部分ARF蛋白也表现出类似的结构, 如AtARF3, 13, 17也缺乏Aux-IAA结构域(Guilfoyle和Hagen 2007)。PmARF蛋白和拟南芥ARF蛋白区别之处在于, PmARF2缺少N末端的B3结构域, 说明ARF成员在拟南芥和梅基因组中可能开始表现出功能差异, 谷子中ARF蛋白结构也与此相似(赵艳等2016)。水稻ARF家族结构和谷子类似, 只有OsARF20含2个B3结构域, 大多数具有1个B3结构域和ARF结构域(Wang等2007)。茶树大部分ARF家族蛋白含有ARF、DBD和CTD三个结构域, 4个茶树CsARFs无CTD结构域(Xu等2016)。Liu等(2014)指出, 拟南芥AtARF3缺少Aux-IAA结构域, 能独立于生长素, 同WUS、AG、AP2基因互作, 从而影响雌蕊的形态建成。近1/4的梅PmARF蛋白缺少C末端的Aux-IAA结构域(Song等2015), 这一发现与水稻(Kumar等2011)和番茄(Wu等2011b)中ARF研究一致, 推测出梅PmARF在植物中可能存在一种同拟南芥ARF3一样独立的不依赖于生长素的作用途径。

从DBD到CTD中间区域MR的ARF蛋白序列, 决定着ARF转录因子促进或抑制基因的表达功能。原生质体转染实验表明, 拟南芥AtARF1~4, 9中间MR区(富含丝氨酸S、脯氨酸P、亮氨酸L和甘氨酸G残基)作为一个抑制因子(repression domain, RD)对生长素响应基因起转录抑制作用; 同时, AtARF5~8, 19中间MR区(富含谷氨酰胺Q、丝氨酸S和亮氨酸L残基)作为一个激活因子(activation domain,

AD)对生长素响应基因起转录激活作用(Ulmasov等1999; Tiwari等2003; Wang等2005b; Wilmoth等2005; Guilfoyle和Hagen 2007; 李斯贝2016)。Song等(2015)对PmARF转录因子的MR区分析显示, PmARF3~7, 14蛋白富含Q、L和S, 暗示着这些PmARF蛋白可能为转录激活因子; 其余PmARFs蛋白则富含S、P和T(苏氨酸), 暗示着这些PmARF蛋白可能为转录抑制因子。柑橘ARF家族CiARF1~4, 9蛋白中间MR区富含P、S、T, 表明CiARF1~4, 9可能为转录抑制因子; CiARF5~7, 10, 18, 19蛋白中间区域富含Q, 表明这些CiARF蛋白在柑橘发育过程可能起着转录激活子的作用(李斯贝2016)。葡萄中也有类似的发现(Wan等2014)。

植物ARF蛋白结构很大程度上决定着其在植物生长发育中的功能, 然而研究表明有些物种ARF蛋白不含C末端的Aux-IAA结构域, 由此推测可能存在着独立的、不依赖于生长素的作用途径而实现ARF调控生长素响应基因的表达, 具体作用机制有待进一步探明。

2.2 植物ARF蛋白的亚细胞定位特征

亚细胞定位是功能基因组学的重要内容, 对于系统地研究植物生长发育、形态建成甚至逆境耐性等都是不可或缺的一环。

Xu等(2016)研究发现, 15个茶树ARF家族蛋白均定位于细胞核中。李斯贝(2016)发现19个柑橘ARF家族成员中有17个定位于细胞核, 1个位于叶绿体(CiARF17), 另一个ARF成员CiARF11可能是假基因, 无定位信息。孙亭亭等(2016)利用TargetP程序预测发现烟草NtARF20, 24蛋白定位于线粒体, 6个NtARF (NtARF8, 19, 23, 35, 39, 49)蛋白定位到叶绿体, 并利用Predotar程序预测到相同的结

果。Song等(2015)通过运用3种核专一定位预测器对梅PmARF蛋白家族进行亚细胞定位分析预测,分析表明,6个PmARF蛋白(PmARF8, 11, 13, 15, 16, 17)定位在细胞核。林丽霞等(2015)在龙眼(*Dimocarpus longan*) ARF部分家族蛋白亚细胞定位研究中发现DIARF3, 10, 16, 17在细胞中最可能的定位是细胞核,而DIARF6, 8定位于细胞质的可能性最大。史梦雅等(2014)发现桃PpARF1蛋白亚细胞定位于细胞核上。李惠华等(2012)研究发现龙眼DIARF1蛋白在细胞核中的可能性最大。

植物ARF家族蛋白在不同物种中总体上多数分布于细胞核,部分位于叶绿体,少量位于线粒体。ARF蛋白在细胞中的分布特征,可为ARF在植物生长发育中功能机制的研究提供重要支持。

3 植物ARF在生长发育过程中的功能

3.1 植物ARF的时空表达模式

ARF在植物生长发育的不同时期及多种组织和器官中普遍表达(Ulmasov等1999; Okushima等2005)。由于生长素信号专用组件的数量有限,ARF家族之间的不同属性可能有助于建立多种独特的生长素响应植物生长发育的方式(Roosjen等2017)。植物中ARF家族成员数量不一,时空表达模式较为复杂,在不同物种间存在不同程度的差异。

除拟南芥作为植物界最常用的模式植物,其AtARF时空表达模式近些年来得到较为深入的研究之外,木本模式植物杨树、单子叶植物模式植物水稻、双子叶植物模式植物番茄等的ARF家族时空表达模式也有深入的研究(表2)。Li等(2016)研究表明,桃PpARF1~4, 6~9, 12, 14, 18在根、茎、叶和花中表达量较高,而PpARF1~6, 9作用于果实发育过程,PpARF11在叶中有较高表达,PpARF13, 16在叶和花中表达较高;史梦雅等(2014)发现桃PpARF1在硬核期果实和种子中表达较高。近年来,葡萄、梅、苹果、桃、柑橘等果树ARF家族的时空表达如表2和表3所列;蔬菜及粮食作物等ARF家族的研究较为广泛(表2~4),如黄瓜、白菜、洛矶山耧斗菜(*Aquilegia coerulea*; Finet等2013)、番茄、木薯、大豆、高粱、大麦、谷子、玉米等;虽然花卉中铁皮石斛也有相应研究(Chen等2017),但花卉植物在国内外少有报道。此外,卷柏(Banks

等2011)、苜蓿(*Medicago truncatula*; Finet等2013)、雷蒙德氏棉(王清连等2015)、毛竹、巨桉等ARF家族的时空表达模式也已有相应研究(表4)。

目前,人们对植物ARF家族的时空表达模式已不局限于单方面基因调控。一些环境条件如不同波长光照诱导、黑暗处理等会影响ARF基因的表达。黑暗条件可引起拟南芥ARF家族基因转录水平发生变化,其中AtARF2, 7, 19表达上调,而AtARF1表达下调(Ellis等2005),拟南芥AtARF2 (Vert等2008)、AtARF8 (Tian等2004)也会受到外源光的诱导。Wand等(2007)研究发现,光照条件下水稻中OsARF8的表达会略有降低。

植物ARF基因的表达还会受到一些外源激素的影响。李斯贝等(2016)在柑橘研究中发现转CiARF16基因的拟南芥种子可以有效地打破脱落酸(abscisic acid, ABA)的抑制作用,从而解除休眠和促进拟南芥种子的萌发。林丽霞等(2015)研究发现,龙眼DIARF5a可能是具有激活IAA功能的转录因子。Waller等(2002)发现水稻OsARF1, 5, 14, 21, 23的表达受到外源生长素的诱导作用,玉米(Xing等2011)、番茄(Chaabouni等2009; Jong等2011)中的研究与此类似。

近些年来,miRNA和ta-siRNA逐渐受到研究者的重视,ARF基因表达受到miRNA及ta-siRNA转录后调控的研究在国内外时有报道。Song等(2015)发现梅PmARFs可能在由miRNA诱导的负调控的雌蕊发育进程中起着非常关键的作用,尤其是PmARF13和PmARF17。Wu等(2006)指出,miRNA和ta-siRNA在受外界信号刺激时,可以对ARF的mRNA进行切割,从而使ARF迅速发生变化;拟南芥miRNA167调控AtARF6, 8的表达,在花药和胚珠等生殖器官的正常发育中起着重要作用,拟南芥miRNA160也有相应研究(Wang等2005a; Fahlgren等2006; Liu等2010)。Gutierrez等(2009)发现miRNA160和miRNA167参与拟南芥AtARF6, 8调控不定根的形成,拟南芥AtARF17也同样参与了此过程(Mallory等2005)。Williams等(2005)研究指出,miRNA390可以在拟南芥发育和代谢过程中负调控AtARF2, 3。Marin等(2010)在TAS3 (third ta-siRNA gene family) ta-siRNA与ARF调控侧根发生的研究中发现TAS3 ta-siRNAs可与ARF结合并抑制其表

表2 常见模式植物ARF基因家族的时空表达及在生长发育中的作用

Table 2 Spatiotemporal expression of ARF gene family in common model plants and their roles in growth and development

| 物种 | 基因 | 表达部位和时间及作用机制 | 参考文献 | |
|--|------------------------------------|---|---|----------|
| 拟南芥 | <i>AtARF1</i> | 作用于发育中的花, 参与花器官衰老与脱落过程 | Ellis等2005; Schruff等2006; 李静等2012; Wenzel等2012 | |
| | <i>AtARF2</i> | 发育的花器官以及幼苗; 根、叶、花药、花丝、果荚; 参与花器官衰老与脱落过程 | Li等2004; Okushima等2005; Finet等2010; Wenzel等2012 | |
| | <i>AtARF3</i> | 调控幼苗极性的形成, 影响其表皮的发育; 对拟南芥雌蕊形态模式的建立极为重要; <i>AtARF3</i> 的突变特异地影响雌蕊群的发育, 使雌蕊结构混乱 | Sessions和Zambryski 1995; Sessions等1997; Kelley等2012 | |
| | <i>AtARF3, 4</i> | 生殖器官和营养器官, 影响叶片极性发育 | Allen等2005; Pekker等2005 | |
| | <i>AtARF5</i> | 发育的胚以及维管组织 | Hardtke和Berleth 1998; Hardtke等2004; Weijers等2006; Wenzel等2007 | |
| | <i>AtARF6</i> | 发育的花; 促进花器官成熟, 调控种子心皮发育, 响应逆境胁迫 | Nagpal等2005; Wu等2006 | |
| | <i>AtARF7, 19</i> | 幼苗根以及发育的胚 | Hardtke等2004; Wang等2005a; Wilmoth等2005; Li等2006b | |
| | <i>AtARF8</i> | 幼苗、发育的花及果实 | Tian等2004; Nagpal等2005; Goetz等2006; Wu等2006 | |
| | <i>AtARF10, 16</i> | 胚胎、根冠以及根部分生组织及叶片 | Wang等2005b | |
| | <i>AtARF11</i> | 促进侧根形成, 在激素信号途径中起关键作用 | Okushima等; Feng2012 | |
| | <i>AtARF12</i> | 处于发育中的种子 | Okushima等2005 | |
| | <i>AtARF12~15, 20~22</i> | 胚发生及种子发育时期 | Okushima等2005 | |
| | 烟草 | <i>NtARF4, 27, 30</i> | 干物质、根、幼花、成熟花、衰老花、茎、幼叶、成熟叶片、衰老叶片 | 孙亭亭等2016 |
| | | <i>NtARF34, 41</i> | 衰老的花和根 | 孙亭亭等2016 |
| <i>NtARF1~13, 15~19, 21~30, 32~39, 42~50</i> | | 茎组织 | 孙亭亭等2016 | |
| <i>NtARF1, 2, 4~19, 21~33, 35~39, 43~50</i> | | 衰老叶组织 | 孙亭亭等2016 | |
| <i>NtARF1~19, 21~37, 39, 42~50</i> | | 幼叶 | 孙亭亭等2016 | |
| 番茄 | | <i>SlARF2</i> | 参与调控侧根形成、花器官衰老 | Ren等2017 |
| | <i>SlARF3, 5, 6, 9, 13, 15, 17</i> | 授粉30 d后的花器官, 红色或绿色成熟阶段果实 | Kumar等2011 | |
| | <i>SlARF1, 2, 4, 7, 8, 11, 14</i> | 授粉30 d后的花器官, 绿色成熟阶段果实 | Kumar等2011 | |
| | <i>SlARF9</i> | 未受精的胚珠 | Jong等2009b; Kumar等2011 | |
| | <i>SlARF10</i> | 发育阶段果实, 授粉30 d后表达最高 | Kumar等2011 | |
| | <i>SlARF12</i> | 发育早期的花、果、叶片、胚轴 | Kumar等2011 | |
| | <i>SlARF16</i> | 花芽 | Jones等2002; Kumar等2011 | |
| 桃 | <i>PpARF1</i> | 硬核期果实和种子 | 史梦雅等2014 | |
| | <i>PpARF1~4, 6~9, 12, 14, 18</i> | 根、茎、叶、花 | Li等2016 | |
| | <i>PpARF1~6, 9</i> | 果实发育 | Li等2016 | |
| | <i>PpARF11</i> | 叶 | Li等2016 | |
| | <i>PpARF13, 16</i> | 叶和花 | Li等2016 | |
| 水稻 | <i>OsARF1~19, 21~25</i> | 根、茎秆、叶片和幼穗 | Wang等2007 | |
| | <i>OsARF8</i> | 组成Auxin-miR167-ARF8信号通路, 参与愈伤组织的发育 | 淳俊等2013 | |
| | <i>OsARF19</i> | 在茎、叶节中高表达, 参与BR调控水稻叶夹角, 调控水稻株型和侧根发育 | 张赛娜等2014 | |
| | <i>OsARF23</i> | 胚性愈伤组织, 幼穗等胚性组织 | Ulmasov等1999; Wang等2007 | |
| | <i>OsARF6, 12, 16, 17, 25</i> | 参与根冠、侧根的生长发育 | 汪高航2010 | |

表3 果树、蔬菜和花卉ARF基因家族的时空表达及在生长发育中的作用
Table 3 Spatiotemporal expression of ARF gene family in fruit trees, vegetables and flowers and their roles in growth and development

| 物种 | 基因 | 表达部位和时间及作用机制 | 参考文献 | | | |
|--|----------|---|---|---|--------------------------|----------|
| 果树 | 梅 | <i>PmARF1</i> , 2, 5~7, 11, 13, 17 | 作用于早期花芽, 在完全花芽中都有较高的表达; <i>PmARF1</i> , 5, 6, 11, 17在10月表达最高, <i>PmARF2</i> , 7, 13在11月表达较高 | Song等2015 | | |
| | | <i>PmARF11</i> | 完全花雌蕊中表达水平较为明显, 显著高于雄蕊 的表达水平 | 宋娟2015 | | |
| 柑橘 | | <i>CiARF1</i> , 2, 17, 18 | 果肉发育 | 李斯贝2016 | | |
| | | <i>CiARF1~6</i> , 10, 15, 17~18 | 茎中表达量非常高 | 李斯贝2016 | | |
| | | <i>CiARF7</i> , 9, 16, 19 | 根中表达量很高, 且 <i>CiARF7</i> , 9, 19只在根中特异表达 | 李斯贝2016 | | |
| | | <i>CiARF8</i> , 12, 14 | 在果实中表达量较高, 且在该部位特异表达 | 李斯贝2016 | | |
| | | <i>CiARF3</i> , 5~7, 9, 10 | 花托上表达较高 | 李斯贝2016 | | |
| | | <i>CiARF6</i> , 7, 12, 18 | 果皮发育 | 李斯贝2016 | | |
| | | <i>CiARF13</i> | 在根、叶片、花瓣中都有较高的表达 | 李斯贝2016 | | |
| | | <i>CiARF16</i> | 根和果实有较高表达, 有效打破种子休眠并促进种子萌发 | 李斯贝2016 | | |
| | | <i>CiARF17</i> | 子房上表达较高 | 李斯贝2016 | | |
| | | <i>CiARF18</i> <i>CiARFs</i> | 除雄蕊之外, 在子房上的表达量高于花瓣却低于花托 在生殖器官中表达量较低, 而在营养器官中, 除了叶片, 表达量都较高 | 李斯贝2016 李斯贝2016 | | |
| 葡萄 | | <i>VvARF1</i> , 5, 15, 16, 18 | 浆果发育 | Wan等2014 | | |
| | | <i>VvARF3</i> , 11 | 果实最后成熟阶段高峰表达 | Wan等2014 | | |
| | | <i>VvARF5</i> , 15 | 豌豆大小的浆果转录水平较高, 在葡萄果实转色期和 成熟发展阶段降至最低 | Wan等2014 | | |
| | | <i>VvARF8</i> , 19 | 果实转色期 | Wan等2014 | | |
| 苹果 | | <i>MdARF1</i> | 在茎、叶和花中微弱表达 | 李慧峰等2015 | | |
| | | <i>MdARF4</i> , 5, 16 | 根、茎、叶、花 | 李慧峰等2015 | | |
| | | <i>MdARF2</i> , 3, 6, 7, 9~15, 18~29 | 根、茎、叶、花和果中均有表达 | 李慧峰等2015 | | |
| 蔬菜 | 黄瓜 | <i>Csa007296</i> , <i>011935</i> , <i>015176</i> | 作用于叶片和雌花花冠和子房, 在子房发育过程中起 到至关重要的作用, <i>Csa011935</i> , <i>015176</i> 较为显著 | 盛慧等2014 | | |
| | | <i>Csa021916</i> , <i>019264</i> | 在种子发育过程中起到至关重要的作用 | 盛慧等2014 | | |
| | | <i>CsARF01</i> , <i>02</i> , <i>09</i> , <i>13</i> | 幼苗、花和果实中有类似的高转录信号的表达模式 | Liu和Hu 2013 | | |
| | | <i>CsARF03</i> | 茎、叶、花和果实 | Liu和Hu 2013 | | |
| | | <i>CsARF04</i> | 茎和果实 | Liu和Hu 2013 | | |
| | | <i>CsARF05</i> , <i>06</i> | 在根、花和果实中有类似的高转录信号的表达模式 | Liu和Hu 2013 | | |
| | | <i>CsARF07</i> , <i>08</i> , <i>10~12</i> , <i>14</i> , <i>15</i> | 在根、茎、叶、花和果实中有类似的表达水平 | Liu和Hu 2013 | | |
| | | 白菜 | | <i>BrARF2-2</i> | 在花药和雌蕊中是最主要表达基因 | Mun等2012 |
| | | | | <i>BrARF2-2</i> , <i>2-3</i> | 幼苗中表达量最高, 是其他ARF基因的3~85倍 | Mun等2012 |
| | | | | <i>BrARF3-1</i> , <i>3-2</i> , <i>4</i> | 雌蕊中的表达量远高于花药中的 | Mun等2012 |
| <i>BrARF10</i> , <i>16-1</i> , <i>16-2</i> , <i>17-1</i> , <i>17-2</i> | 花药中表达量较高 | | | Mun等2012 | | |
| 花卉 | 铁皮石斛 | <i>DnARF2a</i> | 在茎中表达积累量最高 | Chen等2017 | | |
| | | <i>DnARF11</i> <i>DnARF6</i> , <i>10</i> , <i>17</i> , <i>19a</i> , <i>19b</i> | 在根部特异表达, 表明其在根系统建立中起到重要作用 在花的表达量比其他器官高出许多 | Chen等2017 Chen等2017 | | |

达, 推测miRNA可能通过调控ta-siRNA间接调控ARF基因的表达。Fahlgren等(2006)指出拟南芥ARF3转录受TAS3 ta-siRNA的调控, 影响开花时间以及花和叶的生长发育。

3.2 植物ARF在生长发育中的作用

生长素响应机制是许多陆生植物从胚胎发生到衰老等生长发育过程的关键, 大多数乃至全部植物的生长发育过程是通过生长素调控基因的表

表4 粮食作物及林木ARF基因家族的时空表达及在生长发育中的作用

Table 4 Spatiotemporal expression of ARF gene family in food crops and woody plants and their roles in growth and development

| 物种 | 基因 | 表达部位和时间及作用机制 | 参考文献 | |
|--|----|--|---|----------------------|
| 粮食作物 | 大豆 | <i>GmARF13</i> | 在SAM中特异表达 | Ha等2013 |
| | | <i>GmARF02, 05, 09, 15, 18, 22, 27, 28, 32, 33, 49</i> | 根特异基因 | Ha等2013 |
| | | <i>GmARF19, 24, 33, 34, 42, 45</i> | SAM和绿荚 | Ha等2013 |
| | | <i>GmARF25, 29, 34~36, 48, 50</i> | 嫩芽特异基因 | Ha等2013 |
| | | <i>GmARF33, 50</i> | 最常见的根和嫩芽特异基因 | Ha等2013 |
| | 大麦 | <i>HvARF1</i> | 在六叶期的分蘖和开花后5 d的籽粒中,且随熟度的提高,在籽粒中的表着成达量下降 | 郭宝健等2016 |
| | | <i>HvARF3</i> | 在幼苗期的根和嫩芽中表达较高 | 郭宝健等2016 |
| | | <i>HvARF4</i> | 在幼穗中表达较高 | 郭宝健等2016 |
| | | <i>HvARF3, 5, 10, 12, 17</i> | 在幼穗(5 mm和1~1.5 cm)和六叶期的分蘖中有较高的表达量 | 郭宝健等2016 |
| | 谷子 | <i>HvARF11, 15, 16</i> | 六叶期的分蘖 | 郭宝健等2016 |
| | | <i>SiARF2</i> | 在根中的表达量最高 | 赵艳等2016 |
| | | <i>SiARF20</i> | 在茎和穗中表达量最高 | 赵艳等2016 |
| | | <i>SiARF23</i> | 在叶中的表达量最高 | 赵艳等2016 |
| | | <i>SiARF2, 3, 20</i> | 在茎中表达 | 赵艳等2016 |
| | 玉米 | <i>SiARF21, 23</i> | 在根、茎、叶和穗中表达量都很高 | 赵艳等2016 |
| | | <i>ZmARF2</i> | mRNA在干燥成熟胚尖的积累达到高峰,种子吸胀后下降 | Xing等2011 |
| | | <i>ZmARF5</i> | 种子萌发过程中的胚胎有较高表达 | Xing等2011 |
| | | <i>ZmARF17</i> | 种子吸胀24 h后的胚胎中表达较高 | Xing等2011 |
| | | <i>ZmARF1, 5, 11, 16, 23, 25, 27, 28</i> | 种子成熟胚及种子萌发后的幼苗中较高 | 刘振华等2011; 梅梅等2017 |
| | 林木 | 毛竹 | <i>ZmARF1, 10, 13, 14, 18, 22, 25</i> | 发育中的胚胎中组成型表达 |
| <i>PhARF1-1, 2, 3-2, 8-2, 11-1, 11-2, 11-3, 14, 16, 19, 19-1, 22-1, 22-2, 23</i> | | | 竹笋发育阶段高度表达,在竹笋的形态建成发挥作用; <i>PhARF22-2, 23</i> 表达上调超过10倍, <i>PhARF11-2</i> 超过20倍 | 陈磊等2016 |
| <i>PhARF5-1, 7-2</i> | | | 可能特异性负调控休眠芽和笋体的发育 | 陈磊等2016 |
| <i>PhARF6-2, 15, 21-2, 24-1, 24-2, 25</i> | | | 在休眠芽萌动直至笋体形成的过程中逐步上调且超过5倍,表明在整个笋体的发育中发挥功能 | 陈磊等2016 |
| <i>PhARF11-2</i> | | | 可能在笋体发育中发挥主要功能 | 陈磊等2016 |
| 巨桉 | | <i>PhARF13-2, 18</i> | 参与休眠芽的转变,在休眠芽转变为萌芽过程中高水平转录 | 陈磊等2016 |
| | | <i>EgrARF24</i> | 在茎尖和幼叶 | Yu等2014 |
| | | <i>EgrARF10, 19A</i> | 在维管形成层中表达较高;在分生组织的形成层细胞分化为木质部细胞期间发挥重要作用 | Yu等2014 |
| | | <i>EgrARF10</i> | 成熟和幼年形成层有较高表达 | Yu等2014 |
| | | <i>EgrARF3, 4</i> | 在根、茎和韧皮部中表达量最高 | Yu等2014 |
| | | <i>EgrARF2A, 2B, 5, 16A, 16B, 19B</i> | 在叶片、花蕾和果实中优先表达;维管组织中几乎无表达,形成层和木质部尤甚 | Yu等2014 |
| | | <i>EgrARF19B</i> | 根部表达量较高 | Yu等2014 |
| | | <i>EgrARF5</i> | 在离体小苗中表达较高,在韧皮部和木质部有相似的表达 | Yu等2014 |
| | | <i>EgrARF4, 6B, 6A, 3, 1, 9A, 9B, 17</i> | 在所有的组织中都有表达 | Yu等2014 |

达来启动或介导的(Guilfoyle和Hagen 2007; Roosjen等2017)。ARF在植物生长发育、维管束组织形成、木质部和韧皮部分化、子叶发育、叶片衰

老、花发育与果实成熟等过程中发挥着重要的调控作用(Hardtke和Berleth 1998; Ellis等2005; Pekker等2005; Guilfoyle和Hagen 2007; Yang等2013)。细

胞分裂模式是决定植物体形的重要手段, ARF转录介导的生长素信号途径通过调控细胞分裂、伸长和分化从而影响植物的生长发育(Kato等2017)。*Aux/IAA*、*GH3*和*SAUR*等生长素响应基因主要参与调控植物的生长发育过程(Abel和Theologis 1996; Guilfoyle等1998)。Shani等(2017)研究结果表明, 应激途径通过*Aux/IAA*基因转录调控网络(gene transcriptional regulatory network, GRN)与生长素基因相互作用, 同时推测*Aux/IAA*基因作为整合遗传的枢纽, 实现植物适当的发育或生理结果。

3.2.1 花器官和果实发育

生长素影响植物生长和发育的各个方面, 对花器官发育的影响尤为显著(Cheng等2007)。Carey和Krogan (2017)研究发现, ARF在花序分化生长发育中发挥着重要作用。ARF在花器官上的研究多集中于形态及开花生理方面。花器官的生长发育受ARF的调控在多种植物中普遍存在, 国内外有较多报道(表2~4), 其中拟南芥的研究较为深入(表2)。Zhu等(2013)在烟草NC89研究中发现, ARF候选基因*NiTTG*能够促进植物的营养生长、花青素的合成和花朵着色。铁皮石斛*DnARF6*, *10*, *17*, *19a*, *19b*在花中表达量比其他器官高出许多, 说明该5个*DnARF*基因在花器官的生长发育中起到重要作用(Chen等2017)。Ren等(2017)研究发现番茄*SlARF2*基因参与调控番茄花器官的衰老。雌蕊败育现象严重的梅, ARF在其雌蕊发育中起着重要的调控作用(Song等2015)。ARF在柑橘、苹果等花器官中的研究也有较多报道(表3)。

Aux/IAAs、*ARF*、*TIRs*等由多基因家族编码的生长素响应基因密切参与调控果实的发育(Serrani等2008; Jong等2009a; Pandolfini等2009)。生长素在果实发育的各个阶段均起着重要的调控作用(Gillaspy等1993)。拟南芥*AtARF2*调控果荚的生长发育, *AtARF8*作用于发育中的果实(表2)。Li等(2016)研究表明桃*PpARF1~6*, *9*调控果实发育, 史梦雅等(2014)发现桃*PpARF1*在硬核期果实中有重要的调控作用。此外, ARF在柑橘、葡萄、苹果等果实发育中也起着重要的调控作用(表3)。

3.2.2 根、茎、叶片、韧皮部、木质部等部位的生长发育

对被子植物的个体发育而言, 根的发展是整

个植株生长的基础。研究表明, 拟南芥*AtARF2*, *7*, *19*参与调控根的生长发育; *AtARF10*, *16*调控根冠的生长发育; *AtARF11*促进侧根的形成, 在激素信号转导途径中发挥关键作用(表2)。Ren等(2017)研究发现番茄*SlARF2*基因调控番茄的侧根形成。Chen等(2017)发现, 铁皮石斛*DnARF11*在根部特异表达, 表明其在根系统建立中起到重要作用。芒果(*Mangifera indica*)中, *MiARF2*在不定根和根原基的启动与发育过程中起作用(Wu等2011a)。孙亭亭等(2016)发现烟草根受到*NtARF4*, *27*, *30*, *34*, *41*的调控。Li等(2016)研究表明桃*PpARF1~4*, *6~9*, *12*, *14*, *18*作用于根的生长发育过程。ARF在柑橘、大麦、苹果、巨桉、水稻、大豆等物种根的生长发育中也有相应研究(表2~4)。

茎由胚芽和胚轴发育而来, 最终会形成支持着大量花和果实, 有利于传粉, 有利于果实和种子生长、传播、繁殖后代的发达茎枝系统。孙亭亭等(2016)发现, 烟草*NtARF4*, *27*, *30*参与调控茎的生长发育。赵艳等(2016)指出, 谷子*SiARF2*, *3*, *20*, *21*, *23*在茎中均有表达, 其中*SiARF20*在茎中表达量最高。Chen等(2017)发现, 铁皮石斛*DnARF2a*在茎中表达积累量最高。桃、苹果、柑橘、水稻、黄瓜、白菜、巨桉等物种ARF在其茎的生长发育中也起到重要作用(表2~4)。

叶的发育主要有叶片的发育以及叶原基在茎顶端分生组织(shoot apical meristem, SAM)的形成和分化。研究表明, 转录因子、miRNA以及生长素等因子调控叶的生长发育过程(严松等2008)。拟南芥*AtARF3*, *4*影响叶片极性发育(Allen等2005; Pekker等2005); *AtARF10*, *16*参与拟南芥叶片生长发育的调控(Wang等2005b)。Kumar等(2011)发现番茄*SlARF12*作用于发育早期的叶片。水稻*OsARF19*在叶节中表达较强, 参与BR调控水稻叶夹角(张赛娜等2014)。桃、柑橘、谷子、雷蒙德氏棉、巨桉等物种ARF在叶片中的调控也有相应研究(表2~4)。

韧皮部在维管植物体内具有支持、贮藏、运输养分等重要功能; 木质部是维管植物的运输组织, 执行着支持植物体、运输无机盐和水、信号转导等多种功能。五大类植物生长调节剂几乎都参与了木质部分化过程(Zakrzewski等1983; Roberts

1988; Fukuda等1996)。Yu等(2014)指出, 巨桉 *EgrARF3*, *4*在韧皮部中表达量最高; *EgrARF5*在木质部和韧皮部有相似的表达; *EgrARF10*, *19A*在分生组织的形成层细胞分化为木质部细胞期间发挥重要作用。Kalluri等(2007)在杨树研究中发现, *PoptrARF2.1*, *2.2*, *3.1*, *3.4*, *6.2*, *6.3*参与调控韧皮部、木质部的生长发育, *PoptrARF6.1*, *6.4*作用于韧皮部; *PoptrARF5*对于次生木质部的发育也起到关键的作用(Johnson和Douglas 2007)。

4 展望

近些年来, 植物ARF基因家族的结构特征以及在植物生长发育中的调控机制不仅在拟南芥、番茄、烟草、杨树、水稻等模式中得到了较为深入的研究, 而且在果树、蔬菜、粮食作物、林木等类别的植物中迅速扩展。Chen等(2017)对铁皮石斛进行了ARF基因家族的鉴定和功能分析, 其他花卉ARF家族的研究在国内外鲜有报道。随着全基因组测序技术的发展, 将会有更多物种的全基因组测序完成, ARF的研究也将随之扩展到更多的物种中。不同类别、不同亲缘关系中ARF基因家族调控机制的探索, 将推进植物ARF的研究达到新的广度和深度。

值得注意的是, 植物生长素响应机制非常复杂, ARF的研究可为探寻植物生长发育的调控机制打开一条通路。生长素信号转导过程与Aux/IAA蛋白降解和ARF蛋白的激活有重要的关联; ARF不仅在植物生长素信号途径中发挥着重要的作用, 对其他植物激素信号转导、miRNAs及ta-siRNAs调控途径中也产生重要影响, 但ARF家族成员在生长发育中的具体功能和作用机制还有待进一步探明。

遗传学、生物化学、基因组学和结构生物学的快速发展有助于ARF功能机制模型的建立, 然而尽管近些年国内外科研人员在不同物种ARF家族的研究中作出了大量的努力, 许多核心问题仍有待解决。过去几年中, 许多研究为ARFs保守结构域的功能和作用机制提供了新的补充, 他们证实了ARF在生长素途径输出中起到了关键作用。ARFs的作用模式被认为更像是一个“TGTCTC”基序的开关机制, 而现在人们相信ARF比这更灵活, 可能是大蛋白复合体的一部分(染色质的开关或

“TF-TF”间相互作用)(Roosjen等2017), ARF不是调控生长素依赖性转录的唯一实体, ARF和染色质调控剂之间的相互作用似乎是多层次和复杂的(Ito等2016)。人们对ARF机制的普遍性知之甚少, 即使新的发现给ARF的功能模式带来了新的见解, 但要给出一个确切的定义来描述ARF家族还是很困难的。有些ARFs仍然没有生物特征, 未来有必要将ARF的研究扩展到与拟南芥同源性较远的其他物种, 以了解植物生长素信号通路如何演变成复杂而明显的微调系统。除涉及生长素途径稳态机制外, 最新研究揭示了影响ARF调控基因表达的非典型途径(Roosjen等2017)。在过去几十年中, 研究工作的特点是典型的生长素信号通路, 其中在高生长素水平下, 抑制性的Aux/IAAs降解, 降低ARFs活性以免受抑制。虽然这种生长素感知机制是众所周知的, 但ARF控制生长素输出的调控机制仍然是模糊的。

需要进一步研究的另一个方面是ARF异源二聚化的生物相关性。少量研究已经证明不同ARF在体外相互作用的能力。Ulmasov等(1999)在拟南芥ARF1和ARF4的凝胶移位分析中, Vernoux和Robert (2017)在不同ARFs的酵母双杂交实验中均发现了异源二聚化。虽然ARF可以引起异源二聚化, 但需要确定它们是否在植物体内也有这样的机制以及异二聚化的生物相关性。

目前还缺乏对ARF和辅助因子相互作用的全面分析。Smaczniak等(2012)在MADS-box TFs上测试了一个公正的、针对所有ARFs的植物学方法, 在其BioGrid交互数据库中为人类p53蛋白列出了超过1 000种的相互作用, 而ARF只是被列出数据中的一小部分, 这说明目前人们还不太了解植物ARF生物学(Roosjen等2017)。

一些研究探讨了Aux/IAA和ARF蛋白之间的相互作用特异性, 以期解释不同生长素输出途径的复杂性。在ARF和Aux/IAA蛋白结构分析中一个有趣的发现是, PB1结构域在体外、晶体和溶液中都具有低聚能力, 这种低聚的生物学意义仍然是一个悬而未决的问题(Han和Hwang 2017)。

光敏色素作用因子(PIFs)属于bHLH转录因子家族, 是胞内信号调控的一个关键组分。PIFs作为整合不同激素信号通路的“枢纽”, 在植物的生长发

育中起到重要调控作用。现有研究表明, PIFs影响GA、ABA、IAA等激素的合成, 调控GA、ABA、BR、JA、IAA、乙烯等激素的信号传递(任小芸等2016)。拟南芥ARF6全基因组识别显示, 在ARF6目标基因和BZR1或PIF4目标基因之间有超过50%的重叠, BZR1、PIF4和ARF6之间可以直接互动, 从而增强对共用启动子的绑定(Oh等2014)。PIFs在植物激素信号途径中的调控功能可能和ARF存在某种关联, 具体作用机制有待进一步探明。

最新研究表明植物ARF在环境胁迫上发挥着重要作用(Chen等2017)。在水稻中, *OsARF16*是铁和磷酸盐饥饿反应所必需的, *OsARF12*也参与磷酸盐体内平衡(Shen等2014, 2015); 使用qRT-PCR的微阵列数据进行表达谱分析显示, 大豆中有许多水胁迫反应性ARF基因(Ha等2013); 在茶植物中, 盐和脱水胁迫下几种*CsARF*的表达显著变化(Xu等2016)。香蕉中已经鉴定到ARF对非生物胁迫的表达反应(Hu等2015)。

植物ARF还存在很多未解之谜, ARF的异源二聚化生物相关性、ARF与除生长素外的其他植物激素间作用机制以及ARF与非编码RNA的调控关系尤为突出。即使植物ARF基因家族研究取得了一定的进展, 但未来仍需在广度的基础上进一步挖掘。

参考文献

- Abel S, Theologis A (1996). Early genes and auxin action. *Plant Physiol*, 111: 9–17
- Allen E, Xie ZX, Gustafson AM, Carrington JC (2005). MicroRNA-directed phasing during *trans*-acting siRNA biogenesis in plants. *Cell*, 121 (2): 207–221
- Banks JA, Nishiyama T, Hasebe M, Bowman JL, Gribskov M, dePamphilis C, Albert VA, Aono N, Aoyama T, Ambrose BA, et al (2011). The selaginella genome identifies genetic changes associated with the evolution of vascular plants. *Science*, 332 (6032): 960–963
- Bhushan S, Stahl A, Nilsson S, Lefebvre B, Seki M, Roth C, McWilliam D, Wright SJ, Liberles DA, Shinozaki K, et al (2005). Catalysis, subcellular localization, expression and evolution of the targeting peptides degrading protease, AtPreP2. *Plant Cell Physiol*, 46 (6): 985–996
- Cannon SB, Mitra A, Baumgarten A, Young ND, May G (2004). The roles of segmental and tandem gene duplication in the evolution of large gene families in *Arabidopsis thaliana*. *BMC Plant Biol*, 4 (10): 1–21
- Carey NS, Krogan NT (2017). The role of *AUXIN RESPONSE FACTORs* in the development and differential growth of inflorescence stems. *Plant Signal Behav*, 12 (4): e1307492
- Chaabouni S, Jones B, Delalande C, Wang H, Li ZG, Mila I, Frasse P, Latche A, Pech JC, Bouzayen M (2009). SI-IAA3, a tomato Aux/IAA at the crossroads of auxin and ethylene signalling involved in differential growth. *J Exp Bot*, 60 (4): 1349–1362
- Chen L, Li CX, Jiang T, Yang ZH, Huang ZM, Su J, Liu BH (2016). Genome-wide identification and expression analysis of auxin response factor gene family in *Phyllostachys heterocycla* cv. Pubescens. *J Fujian Agric Forest Univ (Nat Sci Ed)*, 45 (6): 662–667 (in Chinese with English abstract) [陈磊, 李晨曦, 江涛, 杨兆河, 黄志明, 苏军, 刘伯斌(2016). 毛竹生长素响应因子基因家族的鉴定及其在竹笋发育中的表达. *福建农林大学学报(自然科学版)*, 45 (6): 662–667]
- Cheng Y, Zhao Y (2007). A role for auxin in flower development. *J Integr Plant Biol*, 49 (1): 99–104
- Cho H, Ryu H, Rho S, Hill K, Smith S, Audenaert D, Park J, Han S, Beeckman T, Bennett MJ, et al (2014). A secreted peptide acts on BIN2-mediated phosphorylation of ARFs to potentiate auxin response during lateral root development. *Nat Cell Biol*, 16 (1): 66–76
- Chun J, Wang WG, Wang SH, Chen F (2013). The study on Auxin-miR167-ARF8 signal pathway during the growth and development process of rice callus. *J Sichuan Univ (Nat Sci Ed)*, 50 (4): 863–868 (in Chinese with English abstract) [淳俊, 王文国, 王胜华, 陈放(2013). 水稻(*Oryza sativa* L.)愈伤组织发育过程 Auxin-miR167-ARF8信号通路的研究. *四川大学学报(自然科学版)*, 50 (4): 863–868]
- Cooke TJ, Poli DB, Sztein AE, Cohen JD (2002). Evolutionary patterns in auxin action. *Plant Mol Biol*, 49: 319–338
- Dharmasiri N, Dharmasiri S, Weijers D, Lechner E, Yamada M, Hobbie L, Ehrismann JS, Jurgens G, Estelle M (2005). Plant development is regulated by a family of auxin receptor F box proteins. *Dev Cell*, 9: 109–119
- Donnes P, Høglund A (2004). Predicting protein subcellular localization: past, present, and future. *Genomics Proteomics Bioinform*, 2 (4): 209–215
- Ellis CM, Nagpal P, Young JC, Hagen G, Guilfoyle TJ, Reed JW (2005). *AUXIN RESPONSE FACTOR1* and *AUXIN RESPONSE FACTOR2* regulate senescence and floral organ abscission in *Arabidopsis thaliana*. *Development*, 132 (20): 4563–4574
- Escobar NM, Haupta S, Thow G, Boevinka P, Chapman S, Oparka K (2003). High throughput viral expression of cDNA-green fluorescent protein fusions reveals novel subcellular addresses and identifies unique proteins that interact with plasmodesmata. *Plant Cell*, 15 (7): 1507–1523
- Fahlgren N, Montgomery TA, Howell MD, Allen E, Dvorak SK, Alexander AL, Carrington JC (2006). Regulation of *AUXIN RESPONSE FACTOR3* by *TAS3* ta-siRNA affects developmental timing and patterning in *Arabidopsis*. *Curr Biol*, 16 (9): 939–944
- Fang L, Cheng F, Wu J, Wang XW (2012). Gene retention following whole genome duplication and tandem duplication in *Brassica rapa*. *Biotechnol Bull*, (11): 9–14 (in Chinese with English abstract) [方璐, 程锋, 武剑, 王晓武(2012). 全基因组与串联复制

- 后白菜基因的保留. 生物技术通报, (11): 9–14]
- Feng ZH, Zhu J, Du X, Cui X (2012). Effects of three auxin-inducible LBD members on lateral root formation in *Arabidopsis thaliana*. *Planta*, 236 (4): 1227–1237
- Feng ZP (2002). An overview on predicting the subcellular location of a protein. *In Silico Biol*, 2 (3): 291–303
- Finet C, Berne-Dedieu A, Scutt CP, Marletaz F (2013). Evolution of the ARF gene family in land plants: old domains, new tricks. *Mol Biol Evol*, 30 (1): 45–56
- Finet C, Fourquin C, Vinauger M, Berne-Dedieu A, Chambrier P, Paindavoine S, Scutt CP (2010). Parallel structural evolution of auxin response factors in the angiosperms. *Plant J*, 63 (6): 952–959
- Fukuda H (1996). Xylogenesis: initiation, progression, and cell death. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol*, 47: 299–325
- Gillaspy G, David HB, Gruissem W (1993). Fruits: a developmental perspective. *Plant Cell*, 5 (10): 1439–1451
- Goetz M, Vivian-Smith A, Johnson SD, Koltunow AM (2006). *AUXIN RESPONSE FACTOR8* is a negative regulator of fruit initiation in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 18: 1873–1886
- Gray WM, Kepinski S, Rouse D, Leyser O, Estelle M (2001). Auxin regulates SCF^{TRR1}-dependent degradation of Aux/IAA proteins. *Nature*, 414 (15): 271–276
- Guilfoyle T, Hagen G, Ulmasov T, Murfett J (1998). How does auxin turn on genes? *Plant Physiol*, 118: 341–347
- Guilfoyle TJ (2015). The PB1 domain in auxin response factor and Aux/IAA proteins: a versatile protein interaction module in the auxin response. *Plant Cell*, 27: 33–43
- Guilfoyle TJ, Hagen G (2007). Auxin response factors. *Curr Opin Plant Biol*, 10: 453–460
- Guo BJ, Li Y, Yuan ZC, Lv C, Zhang XZ, Xu RG (2016). Genome-wide analysis of auxin response factor (ARF) family in barley. *J Triticeae Crops*, 36 (11): 1426–1432 (in Chinese with English abstract) [郭宝健, 李赢, 袁泽宸, 吕超, 张新忠, 许如根 (2016). 大麦ARF基因家族的全基因组分析. 麦类作物学报, 36 (11): 1426–1432]
- Gutierrez L, Bussell JD, Pacurar DL, Schwambach J, Pacurar M, Bellini C (2009). Phenotypic plasticity of adventitious rooting in *Arabidopsis* is controlled by complex regulation of *AUXIN RESPONSE FACTOR* transcripts and microRNA abundance. *Plant Cell*, 21: 3119–3132
- Ha CV, Le DT, Nishiyama R, Watanabe Y, Sulieman S, Tran UT, Mochida K, Dong NV, Yamaguchi-Shinozaki K, Shinozaki K, et al (2013). The auxin response factor transcription factor family in soybean: genome-wide identification and expression analyses during development and water stress. *DNA Res*, 20 (5): 511–524
- Han S, Hwang I (2017). Integration of multiple signaling pathways shapes the auxin response. *J Exp Bot*, doi: 10.1093/jxb/erx232
- Hardtke CS, Berleth T (1998). The *Arabidopsis* gene *MONOPTEROS* encodes a transcription factor mediating embryo axis formation and vascular development. *EMBO J*, 17 (5): 1405–1411
- Hardtke CS, Ckurshumova W, Vidaurre DP, Singh SA, Stamatidou G, Tiwari SB, Hagen G, Guilfoyle TJ, Berleth T (2004). Overlapping and non-redundant functions of the *Arabidopsis* auxin response factors *MONOPTEROS* and *NONPHOTOTROPIC HYPOCOTYL 4*. *Development*, 131: 1089–1100
- Harper RM, Stowe-Evans EL, Luesse DR (2000). The *NPH4* locus encodes the auxin response factor ARF7, a conditional regulator of differential growth in aerial *Arabidopsis* tissue. *Plant Cell*, 12: 757–770
- Hu W, Zuo J, Hou X, Yan Y, Wei Y, Liu J, Li M, Xu B, Jin Z (2015). The auxin response factor gene family in banana: genome-wide identification and expression analyses during development, ripening, and abiotic stress. *Front Plant Sci*, 6: 742
- Ito J, Fukaki H, Onoda M, Li L, Li C, Tasaka M, Furutani M (2016). Auxin-dependent compositional change in mediator in ARF7- and ARF19-mediated transcription. *Proc Natl Acad Sci USA*, 113 (23): 6562–6567
- Jiang HY, Wei W, Liu Y, Zhu SW, Cheng BJ (2010). Genome-wide analysis and evolution of the auxin response factor (ARF) gene family in *Sorghum bicolor*. *J Anhui Agric Univ*, 37 (3): 395–400 (in Chinese with English abstract) [江海洋, 魏巍, 刘艳, 朱苏文, 程备久 (2010). 高粱生长素反应因子(ARF)基因的全基因组分析与进化研究. 安徽农业大学学报, 37 (3): 395–400]
- Johnson LA, Douglas CJ (2007). *Populus trichocarpa MONOPTEROS/AUXIN RESPONSE FACTOR5 (ARF5)* genes: comparative structure, sub-functionalization, and *Populus-Arabidopsis* microsynteny. *Can J Bot*, 85: 1058–1070
- Jones B, Frasse P, Olmos E, Zegzouti H, Li ZG, Latché A, Pech JC, Bouzayen M (2002). Down-regulation of DR12, an auxin-response-factor homolog, in the tomato results in a pleiotropic phenotype including dark green and blotchy ripening fruit. *Plant J*, 32: 603–613
- Jong MD, Arts MW, Garcia-Martinez JL, Mariani C, Vriezen WH (2011). The *Solanum lycopersicum* *AUXIN RESPONSE FACTOR 7 (SlARF7)* mediates cross-talk between auxin and gibberellins signalling during tomato fruit set and development. *J Exp Bot*, 62 (2): 617–626
- Jong MD, Mariani C, Vriezen WH (2009a). The role of auxin and gibberellin in tomato fruit set. *J Exp Bot*, 60 (5): 1523–1532
- Jong MD, Wolters-Arts M, Feron R, Mariani C, Vriezen WH (2009b). The *Solanum lycopersicum* auxin response factor 7 (*SlARF7*) regulates auxin signaling during tomato fruit set and development. *Plant J*, 57: 160–170
- Jung JH, Lee M, Park CM (2010). A transcriptional feedback loop modulating signaling crosstalks between auxin and brassinosteroid in *Arabidopsis*. *Mol Cells*, 29: 449–456
- Kalluri UC, DiFazio SP, Brunner AM, Tuskan GA (2007). Genome-wide analysis of *Aux/IAA* and *ARF* gene families in *Populus trichocarpa*. *BMC Plant Biol*, 7: 59
- Kato H, Kouno M, Takeda M, Suzuki H, Ishizaki K, Nishihama R, Kohchi T (2017). The roles of the sole activator-type auxin response factor in pattern formation of *Marchantia polymorpha*. *Plant Cell Physiol*, doi: 10.1093/pcp/pcx095
- Kelley DR, Arreola A, Gallagher TL, Gasser CS (2012). ETTIN (ARF3) physically interacts with KANADI proteins to form a functional complex essential for integument development and polarity determination in *Arabidopsis*. *Development*, 139: 1105–

- 1109
- Koroleva OA, Tomlinson ML, Leader D, Shaw P, Doonan JH (2005). High-throughput protein localization in *Arabidopsis* using *Agrobacterium*-mediated transient expression of GFP-ORF fusions. *Plant J*, 41: 162–174
- Kumar R, Tyagi AK, Sharma AK (2011). Genome-wide analysis of auxin response factor (ARF) gene family from tomato and analysis of their role in flower and fruit development. *Mol Genet Genomics*, 285: 245–260
- Lau S, Jürgens G, De Smet I (2008). The evolving complexity of the auxin pathway. *Plant Cell*, 20: 1738–1746
- Leibfried A, To JPC, Busch W, Stehling S, Kehle A, Demar M, Kieber JJ, Lohmann JU (2005). WUSCHEL controls meristem function by direct regulation of cytokinin-inducible response regulators. *Nature*, 438: 1172–1175
- Li H, Johnson P, Stepanova A, Alonso JM, Ecker JR (2004). Convergence of signaling pathways in the control of differential cell growth in *Arabidopsis*. *Dev Cell*, 7: 193–204
- Li HF, Ran K, He P, Wang HB, Chang YS, Sun QR, Cheng LL, Li LG (2015). Genome-wide identification and expression analysis of *auxin response factor (ARF)* gene family in apple. *Plant Physiol J*, 51 (7): 1045–1054 (in Chinese with English abstract) [李慧峰, 冉昆, 何平, 王海波, 常源升, 孙清荣, 程来亮, 李林光(2015). 苹果生长素响应因子(ARF)基因家族全基因组鉴定及表达分析. *植物生理学报*, 51 (7): 1045–1054]
- Li HF, Ran K, Sun QR (2016). Genome-wide identification and expression analysis of peach auxin response factor gene families. *J Plant Biochem Biotechnol*, 25 (4): 349–357
- Li HH, Lai ZX, Su MH, Lin YL (2012). Cloning of *ARF1* from embryogenic calli of longan and analysis of its expression during somatic embryogenesis. *Acta Bot Boreal-Occident Sin*, 32 (12): 2383–2389 (in Chinese with English abstract) [李惠华, 赖钟雄, 苏明华, 林玉玲(2012). 龙眼生长素响应因子基因克隆及其在体胚中的表达分析. *西北植物学报*, 32 (12): 2383–2389]
- Li J, Cui JZ, Mi XJ (2012). Progress of studies on relationship between auxin and plant response to abiotic stress. *Biotechnol Bull*, (6): 13–17 (in Chinese with English abstract) [李静, 崔继哲, 弭晓菊(2012). 生长素与植物逆境胁迫关系的研究进展. *生物技术通报*, (6): 13–17]
- Li JS, Dai XH, Zhao YD (2006a). A role for auxin response factor 19 in auxin and ethylene signaling in *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, 140 (3): 899–908
- Li SB (2016). Expression analysis and functional verification of auxin response factors (ARF) gene family in *Citrus* (Master's thesis). Wuhan: Central China Agricultural University (in Chinese with English abstract) [李斯贝(2016). 柑橘生长素响应因子ARF基因家族的表达分析及功能验证(硕士论文). 武汉: 华中农业大学]
- Li XX, Duan XP, Jiang HX, Sun YJ, Tang YP, Yuan Z, Guo JK, Liang WQ, Chen L, Yin JY, et al (2006b). Genome-wide analysis of basic/helix-loop-helix transcription factor family in rice and *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, 141: 1167–1184
- Lin LX (2015). Studies on functions of small RNAs related with auxin response factor during somatic embryogenesis in *Dimocarpus longan* Lour (Master's thesis). Fuzhou: Fujian Agriculture and Forestry University (in Chinese with English abstract) [林丽霞(2015). 龙眼体胚发生过程中与ARF相关小分子RNA的功能研究(硕士论文). 福州: 福建农林大学]
- Liu S, Hu L (2013). Genome-wide analysis of the auxin response factor gene family in cucumber. *Genet Mol Res*, 12: 4317–4331
- Liu XD, Huang J, Wang Y, Khanna K, Xie ZX, Owen HA, Zhao DZ (2010). The role of floral organs in carpels, an *Arabidopsis* loss-of-function mutation in *MicroRNA160a*, in organogenesis and the mechanism regulating its expression. *Plant J*, 62 (3): 416–428
- Liu XG, Dinh TT, Li DM, Shi BH, Li YP, Cao XW, Guo L, Pan YY, Jiao YL, Chen XM (2014). *AUXIN RESPONSE FACTOR 3* integrates the functions of *AGAMOUS* and *APETALA2* in floral meristem determinacy. *Plant J*, 80: 629–641
- Liu ZH, Yu YC, Xiang FN (2011). Auxin response factors and plant growth and development. *Hereditas*, 33 (12): 1335–1346 (in Chinese with English abstract) [刘振华, 于延冲, 向凤宁(2011). 生长素响应因子与植物的生长发育. *遗传*, 33 (12): 1335–1346]
- Mallory AC, Bartel DP, Bartelc B (2005). MicroRNA-directed regulation of *Arabidopsis AUXIN RESPONSE FACTOR17* is essential for proper development and modulates expression of early auxin response genes. *Plant Cell*, 17: 1360–1375
- Marin E, Jouannet V, Herz A, Lokerse AS, Weijers D, Vaucheret H, Nussaume L, Crespi MD, Maizel A (2010). MiR390, *Arabidopsis TAS3* tasiRNAs, and their *AUXIN RESPONSE FACTOR* targets define an autoregulatory network quantitatively regulating lateral root growth. *Plant Cell*, 22: 1104–1117
- Mei M, Wang XY, Zhang XL, Lu XJ (2017). Advances in plant auxin response factors. *Seed*, 36 (1): 47–54 (in Chinese with English abstract) [梅梅, 王晓禹, 张晓林, 陆秀君(2017). 植物生长素响应因子ARF研究进展. *种子*, 36 (1): 47–54]
- Mun JH, Yu HJ, Shin JY, Oh M, Hwang HJ, Chung H (2012). Auxin response factor gene family in *Brassica rapa*: genomic organization, divergence, expression, and evolution. *Mol Genet Genomics*, 287: 765–784
- Nagpal P, Ellis CM, Weber H, Ploense SE, Barkawi LS, Guilfoyle TJ, Hagen G, Alonso JM, Cohen JD, Farmer EE, et al (2005). Auxin response factors ARF6 and ARF8 promote jasmonic acid production and flower maturation. *Development*, 132: 4107–4118
- Nakashima J, Endo S, Fukuda H (2004). Immunocytochemical localization of polygalacturonase during tracheary element differentiation in *Zinnia elegans*. *Planta*, 218: 729–739
- Oh E, Zhu JY, Bai MY, Arenhart RA, Sun Y, Wang ZY (2014). Cell elongation is regulated through a central circuit of interacting transcription factors in the *Arabidopsis* hypocotyl. *eLife*, 3: e03031
- Okushima Y, Fukaki H, Onoda M, Theologis A, Tasaka M (2007). ARF7 and ARF19 regulate lateral root formation via direct activation of *LBD/ASL* genes in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 19: 118–130
- Okushima Y, Overvoorde PJ, Arima K, Alonso JM, Chan A, Chang C, Ecker JR, Hughes B, Lui A, Nguyen D, et al (2005). Functional genomic analysis of the *AUXIN RESPONSE FACTOR* gene fam-

- ily members in *Arabidopsis thaliana*: unique and overlapping functions of *ARF7* and *ARF19*. *Plant Cell*, 17: 444–463
- Pandolfini T (2009). Seedless fruit production by hormonal regulation of fruit set. *Nutrients*, 1: 168–177
- Parcy F, Vernoux T, Dumas R (2016). A glimpse beyond structures in auxin-dependent transcription. *Trends Plant Sci*, 21 (7): 574–583
- Pekker I, Alvarez JP, Eshed Y (2005). Auxin response factors mediate *Arabidopsis* organ asymmetry via modulation of KANADI activity. *Plant Cell*, 17: 2899–2910
- Reed JW (2001). Roles and activities of Aux/IAA proteins in *Arabidopsis*. *Trends Plant Sci*, 6 (9): 420–425
- Remington DL, Vision TJ, Guilfoyle TJ, Reed JW (2004). Contrasting modes of diversification in the *Aux/IAA* and *ARF* gene families. *Plant Physiol*, 135: 1738–1752
- Ren XY, Wu MQ, Chen JM, Zhang DP, Gao Y (2015). The molecular mechanisms of phytochrome interacting factors (PIFs) in phytohormone signaling transduction. *Plant Physiol J*, 52 (10): 1466–1473 (in Chinese with English abstract) [任小芸, 吴美琴, 陈建民, 张冬平, 高勇(2016). 光敏色素作用因子PIFs参与植物激素信号转导的分子机制. *植物生理学报*, 52 (10): 1466–1473]
- Ren ZX, Liu RY, Gu WT, Dong XC (2017). The *Solanum lycopersicum* auxin response factor *SlARF2* participates in regulating lateral root formation and flower organ senescence. *Plant Sci*, 256: 103–111
- Roberts LW (1988). Hormonal aspects of vascular differentiation. In: Roberts LW, Gahan PB, Aloni R (eds). *Vascular Differentiation and Plant Growth Regulators*. Berlin: Springer-Verlag, 22–38
- Roosjen M, Paque S, Weijers D (2017). Auxin response factors-output control in auxin biology. *J Exp Bot*, doi: 10.1093/jxb/erx237
- Schruff MC, Spielman M, Tiwari S, Adams S, Fenby N, Scott RJ (2006). The *AUXIN RESPONSE FACTOR 2* gene of *Arabidopsis* links auxin signaling, cell division, and the size of seeds and other organs. *Development*, 133: 251–261
- Serrani JC, Ruiz-Rivero O, Fos M, García-Martínez JL (2008). Auxin-induced fruit-set in tomato is mediated in part by gibberellins. *Plant J*, 56: 922–934
- Sessions A, Nemhauser JL, McColl A, Roe JL, Feldmann KA, Zambryski PC (1997). *ETTIN* patterns the *Arabidopsis* floral meristem and reproductive organs. *Development*, 124: 4481–4491
- Sessions RA, Zambryski PC (1995). *Arabidopsis* gynoceium structure in the wild and in *ettin* mutants. *Development*, 121: 1519–1532
- Shan L, Thara VK, Martin GB, Zhou JM, Tang XY (2000). The pseudomonas AvrPto protein is differentially recognized by tomato and tobacco and is localized to the plant plasma membrane. *Plant Cell*, 12: 2323–2338
- Shani E, Salehin M, Zhang Y, Sanchez SE, Doherty C, Wang R, Mangado CC, Song L, Tal I, Pisanty O, et al (2017). Plant stress tolerance requires auxin-sensitive Aux/IAA transcriptional repressors. *Curr Biol*, 27: 437–444
- Shen C, Yue R, Sun T, Zhang L, Yang Y, Wang H (2015). OsARF16, a transcription factor regulating auxin redistribution, is required for iron deficiency response in rice (*Oryza sativa* L.). *Plant Sci*, 231: 148–158
- Shen C, Yue R, Yang Y, Zhang L, Sun T, Tie S, Wang H (2014). OsARF16 is involved in cytokinin-mediated inhibition of phosphate transport and phosphate signaling in rice (*Oryza sativa* L.). *PLoS ONE*, 9 (11): e112906
- Sheng H, Qin ZW, Li WB, Zhou XY, Wu T, Xin M (2014). Genome-wide identification and expression analysis of auxin response factor (ARF) family in cucumber. *Sci Agric Sin*, 47 (10): 1985–1994 (in Chinese with English abstract) [盛慧, 秦智伟, 李文滨, 周秀艳, 武涛, 辛明(2014). 黄瓜生长素反应因子(ARF)家族鉴定及表达特异性分析. *中国农业科学*, 47 (10): 1985–1994]
- Shi MY, Zhang W, Yu J, Wang WP, Liu YP (2014). Cloning and expression analysis of *ARF* and *Aux/IAA* gene family members in peach. *Acta Horticult Sin*, 41 (3): 536–544 (in Chinese with English abstract) [史梦雅, 张巍, 余佳, 王文平, 刘悦萍(2014). 桃生长素反应因子和生长素/吲哚乙酸蛋白家族基因的克隆及表达分析. *园艺学报*, 41 (3): 536–544]
- Sima XJ, Zheng BS (2015). Advances in primary auxin-responsive Aux/IAA gene family: a review. *J Zhejiang A F Univ*, 32 (2): 313–318 (in Chinese with English abstract) [司马晓娇, 郑炳松(2015). 植物生长素原初响应基因Aux/IAA研究进展. *浙江农林大学学报*, 32 (2): 313–318]
- Simonini S, Deb J, Moubayidin L, Stephenson P, Valluru M, Freire-Rios A, Sorefan K, Weijers D, Friml J, Østergaard L (2016). A noncanonical auxin-sensing mechanism is required for organ morphogenesis in *Arabidopsis*. *Genes Dev*, 30: 2286–2296
- Song J (2015). Isolation and functional analysis of *PmARF* gene in Japanese apricot (Master's thesis). Nanjing: Nanjing Agricultural University (in Chinese with English abstract) [宋娟(2015). 果梅*PmARF*基因的克隆及功能分析(硕士论文). 南京: 南京农业大学]
- Song J, Gao ZH, Huo XM, Sun HL, Xu YS, Shi T, Ni ZJ (2015). Genome-wide identification of the auxin response factor (*ARF*) gene family and expression analysis of its role associated with pistil development in Japanese apricot (*Prunus mume* Sieb. et Zucc). *Acta Physiol Plant*, 37: 145
- Sun TT, Zhang L, Chen L, Gong DP, Wang DW, Chen YQ, Chen L, Sun YH (2014). Identification and expression analysis of the ARF gene family in *Nicotiana tabacum*. *J Plant Genet Resour*, 17 (1): 162–168 (in Chinese with English abstract) [孙亭亭, 张磊, 陈乐, 龚达平, 王大伟, 陈雅琼, 陈蕾, 孙玉合(2016). 普通烟草*ARF*基因家族序列的鉴定与表达分析. *植物遗传资源学报*, 17 (1): 162–168]
- Tabata R, Ikezaki M, Fujibe T, Aida M, Tian CE, Ueno Y, Yamamoto KT, Machida Y, Nakamura K, Ishiguro S (2010). *Arabidopsis* AUXIN RESPONSE FACTOR6 and 8 regulate jasmonic acid biosynthesis and floral organ development via repression of class 1 *KNOX* genes. *Plant Cell Physiol*, 51 (1): 164–175
- Tian CE, Muto H, Higuchi K, Matamura T, Tatematsu K, Koshiba T, Yamamoto KT (2004). 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. *Plant J*, 40: 333–343
- Tiwari SB, Hagen G, Guilfoyle T (2003). The roles of auxin response factor domains in auxin-responsive transcription. *Plant Cell*, 15: 533–543

- Tiwari SB, Hagen G, Guilfoyle TJ (2004). Aux/IAA proteins contain a potent transcriptional repression domain. *Plant Cell*, 16: 533–543
- Tiwari SB, Wang XJ, Hagen G, Guilfoyle TJ (2001). Aux/IAA proteins are active repressors, and their stability and activity are modulated by auxin. *Plant Cell*, 13: 2809–2822
- Ulmasov T, Hagen G, Guilfoyle TJ (1997). ARF1, a transcription factor that binds to auxin response elements. *Science*, 276 (5320): 1864–1868
- Ulmasov T, Hagen G, Guilfoyle TJ (1999). Activation and repression of transcription by auxin response factors. *Proc Natl Acad Sci USA*, 96: 5844–5849
- Vernoux T, Robert S (2017). Auxin 2016: a burst of auxin in the warm south of China. *Development*, 144: 533–540
- Vert G, Walcher CL, Chory J, Nemhauser JL (2008). Integration of auxin and brassinosteroid pathways by auxin response factor 2. *Proc Natl Acad Sci USA*, 105 (28): 9829–9834
- Waller F, Furuya M, Nick P (2002). *OsARF1*, an auxin response factor from rice, is auxin-regulated and classifies as a primary auxin responsive gene. *Plant Mol Biol*, 50 (3): 415–425
- Wan S, Li W, Zhu Y, Liu Z, Huang W, Zhan J (2014). Genome-wide identification, characterization and expression analysis of the auxin response factor gene family in *Vitis vinifera*. *Plant Cell Rep*, 33: 1365–1375
- Wang D, Pei K, Fu Y, Sun Z, Li S, Liu H, Tang K, Han B, Tao Y (2007). Genome-wide analysis of the *auxin response factors* (ARF) gene family in rice (*Oryza sativa*). *Gene*, 394 (1): 13–24
- Wang GH (2010). Preliminary study of the functions of OsARFs by mutation (Master's thesis). Hangzhou: Zhejiang University (in Chinese with English abstract) [汪高航(2010). 利用点突变研究水稻OsARF的功能(硕士论文). 杭州: 浙江大学]
- Wang JW, Wang LJ, Mao YB, Cai WJ, Xue HW, Chen XY (2005a). Control of root cap formation by microRNA-targeted auxin response factors in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 17: 2204–2216
- Wang QL, Sun RR, Zhang ZY, Zhang JB (2015). Genome-wide identification of *auxin response factor* (ARF) genes and its tissue-specific prominent expression in *Gossypium raimondii*. In: Proceedings of China Cotton Association 2015 Annual Meeting. Beijing: China Agriculture Press, 138–139 (in Chinese) [王清连, 孙润润, 张志勇, 张金宝(2015). 雷蒙德氏棉生长素反应因子的鉴定及组织特异性表达. 见: 中国棉花学会2015年年会论文集. 北京: 中国农业出版社, 138–139]
- Wang S, Tiwari SB, Hagen G, Guilfoyle TJ (2005b). AUXIN RESPONSE FACTOR7 restores the expression of auxin-responsive genes in mutant *Arabidopsis* leaf mesophyll protoplasts. *Plant Cell*, 17: 1979–1993
- Wang Y, Deng D, Shi Y, Miao N, Bian Y, Yin Z (2012). Diversification, phylogeny and evolution of auxin response factor (ARF) family: insights gained from analyzing maize ARF genes. *Mol Syst Biol*, 39: 2401–2415
- Weijers D, Schlereth A, Ehrismann JS, Schwank G, Kientz M, Jurgens G (2006). Auxin triggers transient local signaling for cell specification in *Arabidopsis* embryogenesis. *Dev Cell*, 10: 265–270
- Wenzel CL, Marrison J, Mattsson J, Haseloff J, Bougourd SM (2012). Ectopic divisions in vascular and ground tissues of *Arabidopsis thaliana* result in distinct leaf venation defects. *J Exp Bot*, 63 (14): 5351–5364
- Wenzel CL, Schuetz M, Yu Q, Mattsson J (2007). Dynamics of *MONOPTEROS* and PIN-FORMED1 expression during leaf vein pattern formation in *Arabidopsis thaliana*. *Plant J*, 49: 387–398
- Williams L, Carles CC, Osmont KS, Fletcher JC (2005). A database analysis method identifies an endogenous *trans*-acting short-interfering RNA that targets the *Arabidopsis* ARF2, ARF3, and ARF4 genes. *Proc Natl Acad Sci USA*, 102 (27): 9703–9708
- Wilmoth JC, Wang S, Tiwari SB, Joshi AD, Hagen G, Guilfoyle TJ, Alonso JM, Ecker JR, Reed JW (2005). NPH4/ARF7 and ARF19 promote leaf expansion and auxin-induced lateral root formation. *Plant J*, 43: 118–130
- Wójcikowska B, Gaj MD (2017). Expression profiling of *AUXIN RESPONSE FACTOR* genes during somatic embryogenesis induction in *Arabidopsis*. *Plant Cell Rep*, 36 (6): 843–858
- Woodward AW, Bartel B (2005). A receptor for auxin. *Plant Cell*, 17: 2425–2429
- Worley CK, Zenser N, Ramos J, Rouse D, Leyser O, Theologis A, Callis J (2000). Degradation of Aux/IAA protein is essential for normal auxin signaling. *Plant J*, 21 (6): 553–562
- Wu B, Li YH, Wu JY, Chen QZ, Huang X, Chen YF, Huang XL (2011a). Over-expression of mango (*Mangifera indica* L.) *Mi-ARF2* inhibits root and hypocotyl growth of *Arabidopsis*. *Mol Biol Rep*, 38: 3189–3194
- Wu J, Wang F, Cheng L, Kong F, Peng Z, Liu S, Yu X, Lu G (2011b). Identification, isolation and expression analysis of auxin response factor (ARF) genes in *Solanum lycopersicum*. *Plant Cell Rep*, 30: 2059–2073
- Wu MF, Tian Q, Reed JW (2006). *Arabidopsis microRNA167* controls patterns of ARF6 and ARF8 expression, and regulates both female and male reproduction. *Development*, 133: 4211–4218
- Xing H, Pudake RN, Guo G, Xing G, Hu Z, Zhang Y, Sun Q, Ni Z (2011). Genome-wide identification and expression profiling of *auxin response factor* (ARF) gene family in maize. *BMC Genomics*, 12: 178
- Xu YX, Mao J, Chen W, Qian TT, Liu SC, Hao WJ, Li CF, Chen L (2016). Identification and expression profiling of the *auxin response factors* (ARFs) in the tea plant (*Camellia sinensis* (L.) O. Kuntze) under various abiotic stresses. *Plant Physiol Biochem*, 98: 46–56
- Yan S, Yan CJ, Gu MH (2008). Molecular mechanism of leaf development. *Hereditas*, 30 (9): 1127–1135 (in Chinese with English abstract) [严松, 严长杰, 顾铭洪(2008). 植物叶发育的分子机理. *遗传*, 30 (9): 1127–1135]
- Yang J, Tian L, Sun MX, Huang XY, Zhu J, Guan YF, Jia QS, Yang ZN (2013). AUXIN RESPONSE FACTOR17 is essential for pollen wall pattern formation in *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, 162: 720–731
- Yu H, Soler M, Mila I, Clemente HS, Savelli B, Dunand C, Paiva JA, Myburg AA, Bouzayen M, Grima-Pettenati J, et al (2014). Genome-wide characterization and expression profiling of the *AUXIN RESPONSE FACTOR* (ARF) gene family in *Eucalyptus*

- grandis*. PLoS ONE, 9 (9): e108906
- Zakrzewski J (1983). Hormonal control of cambial activity and vessel differentiation in *Quercus robur*. *Physiol Plant*, 57: 537–542
- Zhang SN (2014). Molecular mechanism of *OsARF19* controlling leaf angle in rice (*Oryza sativa*) (PhD thesis). Hangzhou: Zhejiang University (in Chinese with English abstract) [张赛娜(2014). *OsARF19*调控水稻叶夹角的分子机制(博士论文). 杭州: 浙江大学]
- Zhao Y, Weng QY, Ma HL, Song JH, Yuan JC, Wang LY, Dong ZP, Liu YH (2016). Genome-wide identification and bioinformatics analysis of ARF gene family in foxtail millet *Setaria italica*. *J Plant Genetic Resour*, 17 (3): 547–554 (in Chinese with English abstract) [赵艳, 瓮巧云, 马海莲, 宋晋辉, 袁进成, 王凌云, 董志平, 刘颖慧(2016). 谷子ARF基因家族的鉴定与生物信息学分析. *植物遗传资源学报*, 17 (3): 547–554]
- Zhao Z, Andersen SU, Ljung K, Dolezal K, Miotk A, Schultheiss SJ, Lohmann JU (2010). Hormonal control of the shoot stem-cell niche. *Nature*, 465 (7301): 1089–1092
- Zhu Q, Li BY, Mu SY, Han B, Cui RZ, Xu MY, You ZZ, Dong HS (2013). TTG2-regulated development is related to expression of putative AUXIN RESPONSE FACTOR genes in tobacco. *BMC Genomics*, 14: 806

Auxin response factor (ARF) and its functions in plant growth and development

LI Yan-Lin, GAO Zhi-Hong*, SONG Juan, WANG Wan-Xu, SHI Ting

College of Horticulture, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, China

Abstract: This paper reviews the identification, molecular structure, signal transduction mechanism, temporal and spatial expression patterns of auxin response factor (ARF) gene family, based on the latest research in several model plants, fruit trees, vegetables, flowers, grain crops, woody plants, and so forth. ARFs of these species are also compared, analyzed and summarized to explore the common characteristics and differences of ARF families, which could provide references for discovering the regulatory mechanisms of ARF in plant growth and development. It was found that the changes in light signal, growth hormone, environmental conditions, microRNA and *trans*-acting small interfering RNA (ta-siRNA) in ARF signal transduction affected the endogenous responses of plants, thus regulating the plant growth and development. Finally, we discuss the existing problems in the research on plant ARF, and prospects for future research.

Key words: auxin response factor; auxin; signal transduction; spatiotemporal expression; growth and development

Received 2017-07-03 Accepted 2017-10-20

This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (Grant Nos. 31772282 and 31500571) and Natural Science Foundation of Jiangsu Province (Grant Nos. BK20150679 and BK20151426).

*Corresponding author (E-mail: gaozhihong@njau.edu.cn).