

DOI: 10.13718/j.cnki.xdzk.2024.09.007

连少英, 张修引, 郭灿, 等. 小麦转录因子 *TaARF14* 基因的克隆及表达分析 [J]. 西南大学学报(自然科学版), 2024, 46(9): 74-84.

小麦转录因子 *TaARF14* 基因的克隆及表达分析

连少英^{1,2}, 张修引^{1,2}, 郭灿^{1,2}, 牛吉山³, 姜晓君¹,
李磊³, 张庆琛⁴, 齐学礼⁵, 倪永静^{1,2}

- 商丘市农林科学院/河南省小麦春季冻害鉴定工程技术研究中心, 河南 商丘 476000;
- 燧皇种业实验室, 河南 商丘 476000;
- 河南农业大学 国家小麦工程技术研究中心/河南省小麦技术创新中心, 郑州 450046;
- 商丘师范学院 生物与食品学院, 河南 商丘 476000; 5. 河南省农业科学院 河南省作物分子育种研究院, 郑州 450002

摘要: 生长素响应因子(ARFs)是调控植物各器官发育的重要转录因子, *TaARF14* 是小麦 *ARF* 基因家族的成员之一. 以小麦栽培品种‘尚农 6’为材料, 克隆了 *TaARF14* 基因(*TaARF14-1A*, *TaARF14-1B* 和 *TaARF14-1D*). 序列分析显示: *TaARF14* 的 3 个同源基因都具有 10 个外显子区域, 且 3 条核酸序列相似性为 94.94%~96.07%; *TaARF14* 基因的启动子区域含有大量与植物正常生长发育或植物激素相关的顺式作用元件, 推测 *TaARF14-1A*, *TaARF14-1B* 和 *TaARF14-1D* 对小麦的生长发育具有重要作用, 且 *TaARF14* 基因对生长素(IAA)、赤霉素(GA)和脱落酸(ABA)具有明显的响应; 系统进化分析表明: 相比其他作物, *ARF14* 基因在麦类作物基因进化中具有更高的保守性; qRT-PCR 结果表明: *TaARF14* 基因在小麦的穗发育进程中, 特别是花器官的发育(包括雄蕊和雌蕊)中具有极其重要的作用, 在施用 IAA, GA 和 ABA 后, *TaARF14* 基因在根、茎、叶中均具有明显的响应变化.

关键词: 小麦; 基因 *TaARF14*; 克隆; 表达分析

中图分类号: S512.1; S330

文献标志码: A

文章编号: 1673-9868(2024)09-0074-11

开放科学(资源服务)标识码(OSID):



Cloning and Expression Analysis of Wheat Transcription Factor Gene *TaARF14*

LIAN Shaoying^{1,2}, ZHANG Xiuyin^{1,2}, GUO Can^{1,2},
NIU Jishan³, JIANG Xiaojun¹, LI Lei³,
ZHANG Qingchen⁴, QI Xueli⁵, NI Yongjing^{1,2}

收稿日期: 2024-05-14

基金项目: 国家重点研发计划项目(2017YFD0301101, 2023YFD2301502); 河南省科技攻关项目(232102110018); 河南省重大科技专项(221100110300).

作者简介: 连少英, 助理研究员, 主要从事小麦遗传育种研究.

通信作者: 倪永静, 硕士, 副研究员.

1. Shangqiu Academy of Agricultural and Forestry Sciences/Henan Engineering Research Center of Wheat Spring Freeze Injury Identification, Shangqiu Henan 476000, China;
2. Suihuang Seed Industry Laboratory, Shangqiu Henan 476000, China;
3. National Engineering Research Center for Wheat, Henan Agricultural University/Henan Technology Innovation Centre of Wheat, Zhengzhou 450046, China;
4. College of Biology and Food, Shangqiu Normal University, Shangqiu Henan 476000, China;
5. Institute of Crop Molecular Breeding, Henan Academy of Agricultural Sciences, Zhengzhou 450002, China

Abstract: Auxin response factors (ARFs) are important transcription factors that regulate the development of plant organs. *TaARF14* gene is a member of wheat *ARF* gene family. In this study, *TaARF14* genes (*TaARF14-1A*, *TaARF14-1B* and *TaARF14-1D*) were cloned from wheat cultivar Shangnong 6. The sequence analysis showed that the three homologous genes of *TaARF14* had 10 exon regions, and the similarity of three nucleic acid sequences was between 94.94%~96.07%. The promoter region of *TaARF14* genes contained a large number of cis-acting elements related to normal plant growth and development or plant hormones, suggesting that *TaARF14-1A*, *TaARF14-1B* and *TaARF14-1D* played an important role in the growth and development of wheat. *TaARF14* genes had obvious response to IAA, GA and ABA. Phylogenetic analysis showed that *ARF14* gene was more conserved in triticeae crops than in other crops. qRT-PCR results showed that *TaARF14* gene played an extremely important role in the spike development process of wheat, especially in the development of flower organs (including stamen and pistil). After application of IAA, GA and ABA, expressions of *TaARF14* genes showed significant changes in root, stem and leaf. This study will provide important reference for further study of *TaARF14* gene function.

Key words: wheat (*Triticum aestivum* L.); *TaARF14*; cloning; expression analysis

生长素响应因子(Auxin response factors, ARFs)属于植物 B3 超家族的一个亚家族,是一种植物特异性转录因子^[1]。ARF 蛋白一般含有 2 个蛋白保守结构域,包括 N 端的 B3 结合域和 C 端的 Aux/IAA 结构域^[2]。目前,ARF 基因家族在许多植物中已经被鉴定,包括拟南芥^[3]、玉米^[4]、水稻^[5]、大麦^[6]等,此外,小麦 ARF 基因家族也已经被众多学者进行过系统的研究与分析^[7-9]。这些工作对植物 ARF 基因的功能研究起到了重要的推动作用。

近年来,已经有大量的 ARF 基因在植物中被成功克隆。在模式植物拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)中,*AtARF5* 是第 1 个通过图谱克隆分离出的植物 ARF 基因,它被证实在植物的胚和维管组织的形成中发挥着重要作用^[10]。*AtARF1* 和 *AtARF2* 的基因位点突变会影响雌蕊的生长发育,同时也会导致叶片衰老、花器官异常等现象的发生^[11]。*AtARF3* 和 *AtARF4* 在植物生殖生长和营养生长中发挥着重要作用^[12]。*AtARF7* 和 *AtARF19* 可以促进侧根形成,在激素信号通路中发挥重要作用^[13]。小麦 *TaARF20* 基因作为调控穗型、穗大小或穗粒数的关键基因,在小麦穗生长发育中发挥重要的调控作用^[9]。在水稻(*Oryza sativa* L.)中,*OsARF1* 表达水平的降低会导致水稻株系活力低、生长迟缓且不育、叶片卷曲变短等,由此

可见, *OsARF1* 也参与了植物的营养生长和生殖生长^[14]。此外, *ARF* 基因可以通过受到 miRNA 调控来发挥作用, 研究发现, *OsmiR167a* 可以通过调控生长素在茎部的不对称分布, 抑制其靶基因 *OsARF12*, *OsARF17* 和 *OsARF25* 的表达, 控制水稻分蘖角度^[15]。在转基因水稻中, 过表达 *miR167* 会导致 4 个 *OsARF* 基因(*OsARF6*, *OsARF12*, *OsARF17* 和 *OsARF25*)的表达水平大幅减少, 植株分蘖数显著减少^[16]。截至目前, 关于 *ARF* 基因的功能研究主要还是以拟南芥为主, 因此 *ARF* 基因家族的功能研究还有很多的工作要做。

小麦是我国最重要的粮食作物之一, 基因组十分复杂。本研究在前人研究的基础上, 对小麦 *TaARF14* 基因进行了克隆和表达模式分析, 旨在为后续研究 *TaARF14* 基因功能提供重要的参考信息。

1 材料与方法

1.1 试验材料

本研究使用的小麦材料为半冬性品种‘尚农 6’(豫审麦 20220077), 于 2022—2023 年度种植于商丘市农林科学院双八镇试验基地(北纬 34°53′, 东经 115°71′), 小麦种植间距和肥水管理按照常规田间管理措施执行^[17]。2023 年 3 月取处于小麦幼穗分化期(雌雄蕊分化期)的根、茎、叶、幼穗原基, 4 月取处于抽穗期的雄蕊、雌蕊等组织样品, 取样后在液氮中速冻保存以备 RNA 提取, 用于小麦转录因子 *TaARF14* 基因的克隆与分析。

1.2 总 RNA 的提取和 cDNA 的合成

采用 Trizol 法提取总 RNA^[18]。所有 RNA 用 1% 的琼脂糖凝胶电泳进行质量检测, 然后用 Nanodrop ND-1000 分光光度计测定浓度并进行定量, 每个样本使用 1 μ g RNA 进行反转录, cDNA 第 1 链的合成使用南京诺唯赞生物科技有限公司的 HiScript[®] II 1st strand cDNA synthesis 试剂盒进行, 反转录得到的 cDNA 保存于 -20 $^{\circ}$ C 冰箱中, 用于小麦 *TaARF14* 基因的克隆和基因表达模式分析。

1.3 小麦 *TaARF14* 基因的生物信息学分析

根据前人对小麦 *ARF* 基因家族的鉴定结果^[7], *TaARF14* 基因共包含 3 个典型的同源基因(转录本 ID 为 TraesCS1A02G334900.1, TraesCS1B02G347900.2, TraesCS1D02G337400.1), 根据其在染色体上的位置信息, 分别命名为 *TaARF14-1A*, *TaARF14-1B* 和 *TaARF14-1D*。从植物基因组数据库 Ensemble Plants (<http://plants.ensembl.org/>)中分别获取 *TaARF14-1A*, *TaARF14-1B* 和 *TaARF14-1D* 的基因编码区序列和蛋白序列; 使用 DNAMAN 6.0 (<http://www.dnaman.com.cn/>)进行基因编码区序列的比对, 通过 SMART 网站 (<http://smart.embl-heidelberg.de/>)鉴定蛋白序列的保守结构域; 使用 HMMER 3.3^[19] (<http://www.hmmer.org/>)在植物基因组中进行 *TaARF14* 的同源基因比对, 对筛选得到的氨基酸序列通过 MEGA 7.0 (<http://www.megasoftware.net/>)进行多重序列比对; 用邻接法(Neighbor-Joining method)构建系统发育进化树, 参数选择默认。

1.4 小麦 *TaARF14* 基因的克隆

使用 Primer premier 5.0 (<http://www.premierbiosoft.com/primerdesign/index.html>)分别设计 PCR 引物进行 *TaARF14-1A* (正向引物序列: 5′-GGGGCAAGCAAACAAAGA-3′; 反向引物序列: 5′-CCACGCAAGTGAATGTCAAGTA -3′), *TaARF14-1B/1D* (正向引物序列: 5′- ATGGG-

GATCGACCTGAACAGC-3'; 反向引物序列: 5'-TCACATCCCCAGGGGAGCGGC-3') 基因编码区序列的扩增, 将根、茎、叶、幼穗、雄蕊以及雌蕊的 cDNA 样本等量混合后作为模板进行 PCR. 采用上海翌圣生物科技股份有限公司的 2×Hieff®PCR Master Mix(With Dye)配置 PCR 反应体系, PCR 扩增程序为: 95℃预变性 5 min; 95℃变性 30 s, 60℃复性 1 min, 72℃延伸 1 min, 35 次循环; 最后在 72℃下延伸 5 min, 4℃保存. PCR 产物经 1%琼脂糖凝胶电泳后回收目的片段并进行测序, 测序由北京六合华大基因科技有限公司完成.

1.5 激素胁迫处理

选择饱满、健康的‘尚农 6’籽粒置于干净的培养皿中萌发, 24 h 后, 将萌发的籽粒种植于营养土中并转移至培养箱进行培养, 待小麦生长到 3 叶期时进行激素处理, 分别喷施 10 μmol/L 生长素(IAA)溶液、200 μmol/L 赤霉素(GA)溶液、100 μmol/L 脱落酸(ABA)溶液, 直至叶片全部湿润, 分别在激素处理后 0, 1, 2, 4 h 对幼苗的根、茎和叶片进行取样, 取样后立刻在液氮中保存, 随后在实验室提取所有样品的 RNA, 总 RNA 的提取和 cDNA 的合成参考 1.2.

1.6 小麦 *TaARF14* 基因的表达模式分析

考虑到小麦中的 3 个同源基因具有相似的表达水平^[20], 我们根据 *TaARF14-1A*, *TaARF14-1B* 和 *TaARF14-1D* 的序列比对结果, 在 3 个基因的同源片段设计通用引物进行 *TaARF14* 基因的表达分析. 使用 Primer premier 5.0(<http://www.premierbiosoft.com/primerdesign/index.html>)在基因的保守序列设计 *TaARF14* 的 qRT-PCR 引物(正向引物序列: 5'-GTCAACCTCGTAGGCATCTT-3', 反向引物序列: 5'-CTCTCCGTACACCCAATCTT-3'), 使用 β -Actin (正向引物序列: 5'-CCAAGGCGGAGTACGATGAGTCT-3', 反向引物序列: 5'-TTCATACAGCAGGCAAGCACCAT-3')作为内参基因. 采用南京诺唯赞生物科技股份有限公司的 ChamQ SYBR qPCR Master Mix 配置 qRT-PCR 反应体系, 反应体系参照 qRT-PCR 程序说明书执行, 每个反应包含 3 次生物学重复, 数据分析采用 $2^{-\Delta\Delta CT}$ 法^[21]进行计算和处理.

2 结果与分析

2.1 *TaARF14* 基因的克隆

以‘尚农 6’的各组织或器官的混合 cDNA 为模板, 对 *TaARF14* 进行基因克隆, PCR 扩增结果显示分别在 2 551, 2 097, 2 097 bp 处得到与目标片段长度相符的条带(图 1), 其中 *TaARF14-1B*, *TaARF14-1D* 所用为相同的引物对. 对扩增产物进行胶回收并测序后发现, *TaARF14-1A*, *TaARF14-1B*, *TaARF14-1D* 与 TraesCS1A02G334900.1, TraesCS1B02G347900.2 和 TraesCS1D02G337400.1 的编码区序列完全相同.

2.2 *TaARF14* 基因的结构分析

对编码序列进行序列比对后发现, 3 个同源基因

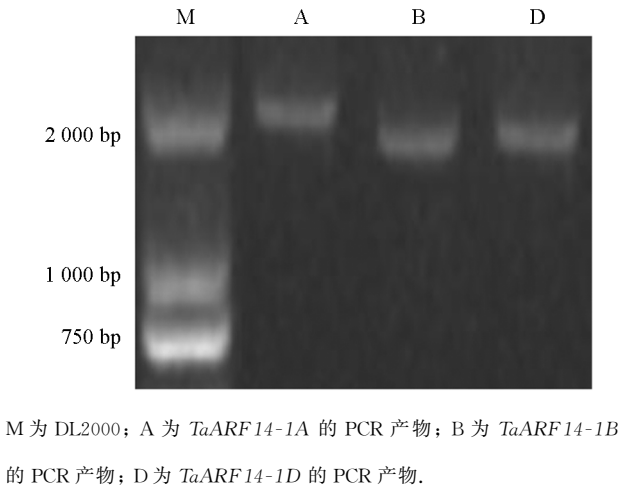
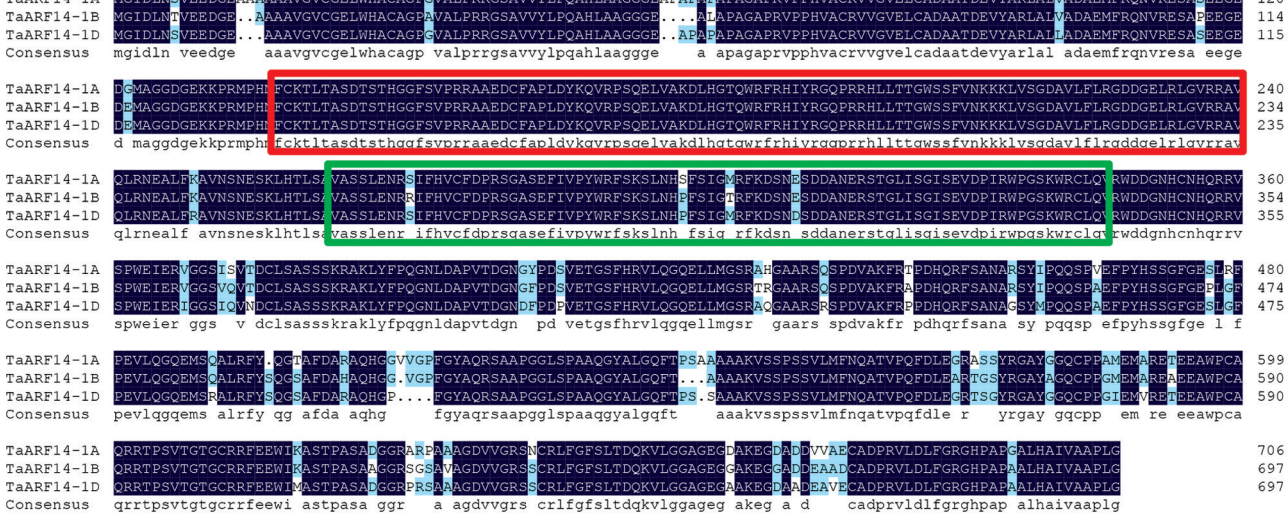


图 1 小麦 *TaARF14* 基因扩增的凝胶电泳

(*TaARF14-1A*, *TaARF14-1B* 和 *TaARF14-1D*)的核酸序列具有极高的相似性, 3 个基因都具有 10 个外显子区域, 且 *TaARF14-1A* 和 *TaARF14-1B* 基因的核酸序列相似性为 95.13%, *TaARF14-1A* 和 *TaARF14-1D* 基因的核酸序列相似性为 94.94%, *TaARF14-1B* 和 *TaARF14-1D* 基因的核酸序列相似性为 96.07%。对蛋白序列进行比对发现(图 2), *TaARF14-1A*, *TaARF14-1B* 和 *TaARF14-1D* 分别编码 707, 698 和 698 个氨基酸, 3 条蛋白序列之间的差异氨基酸主要存在于 C 端, *TaARF14* 的蛋白序列有 B3 和 Auxin-resp 两个保守结构域, 其中 B3 结构域的氨基酸序列并未发生任何改变, Auxin-resp 结构域共有 4 个差异氨基酸, 结构域上部分氨基酸编码的差异可能会导致 3 个基因在基因功能以及基因表达水平上具有一定的差异。选取 *TaARF14* 基因起始密码子上游 2 000 bp 的序列进行启动子分析, 见图 3。



红色和绿色方框分别为 *TaARF14* 蛋白序列的 B3 结构域和 Auxin-resp 结构域。

图 2 小麦 *TaARF14* 的蛋白序列比对

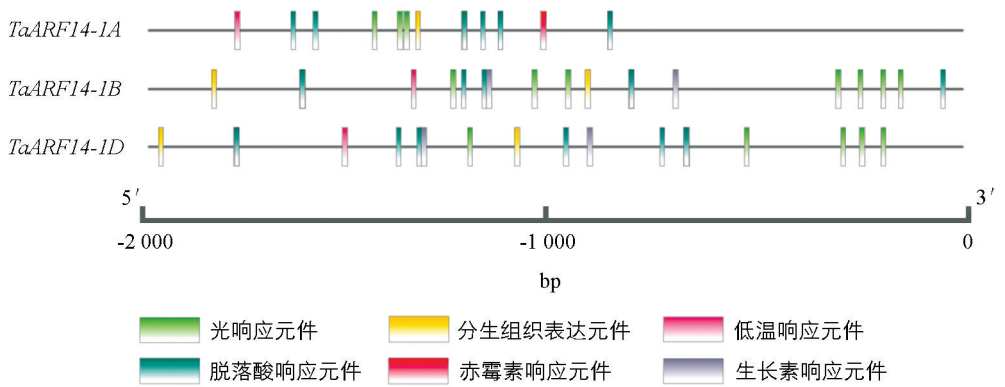


图 3 小麦 *TaARF14* 启动子的顺式作用元件分析

由图 3 可知, *TaARF14-1A*, *TaARF14-1B* 和 *TaARF14-1D* 的启动子区域含有大量与植物正常生长发育(包括光响应、分生组织表达和低温响应)或植物激素(包括脱落酸、赤霉素和生长素响应)相关的顺式作用元件。3 个基因的启动子区域都具有脱落酸和赤霉素响应的顺式作用元件, 推测 *TaARF14-1A*, *TaARF14-1B* 和 *TaARF14-1D* 对小麦的生长发育具有重要作用, 且 *TaARF14-1B* 基因对赤霉素和脱落酸的响应模式具有较高的相似性, 然而, 只有 *TaARF14-1B* 和 *TaARF14-1D* 具有与生长素响应相关的顺式作

用元件. 进一步分析发现 *TaARF14-1A* 的启动子区域包括大量的“N”, 是导致 *TaARF14-1A* 未检测到与生长素响应相关顺式作用元件的主要原因.

2.3 TaARF14 蛋白的系统发育进化树分析

利用 ARF14(TraesCS1A02G334900.1, TraesCS1B02G347900.2 和 TraesCS1D02G337400.1)的氨基酸序列在植物基因组数据中进行序列比对, 构建了关于 ARF14 蛋白序列的系统发育进化树(图 4). 14 条氨基酸序列聚类为 3 个大类, 其中拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)单独聚类; 玉米(*Zea mays*)、高粱(*Sorghum bicolor*)和谷子(*Setaria italica*)等聚为一个亚类; 其他的麦类作物, 包括普通小麦(*Triticum aestivum*)、乌拉尔图小麦(*Triticum urartu*)、二粒小麦(*Triticum dicoccoides*)、粗山羊草(*Aegilops tauschii*)、大麦(*Hordeum vulgare*)、二穗短柄草(*Brachypodium distachyon*)、黑麦(*Secale cereale*)等聚为一个亚类, 表明 ARF14 基因在麦类作物中的系统发育进化具有较高的保守性.

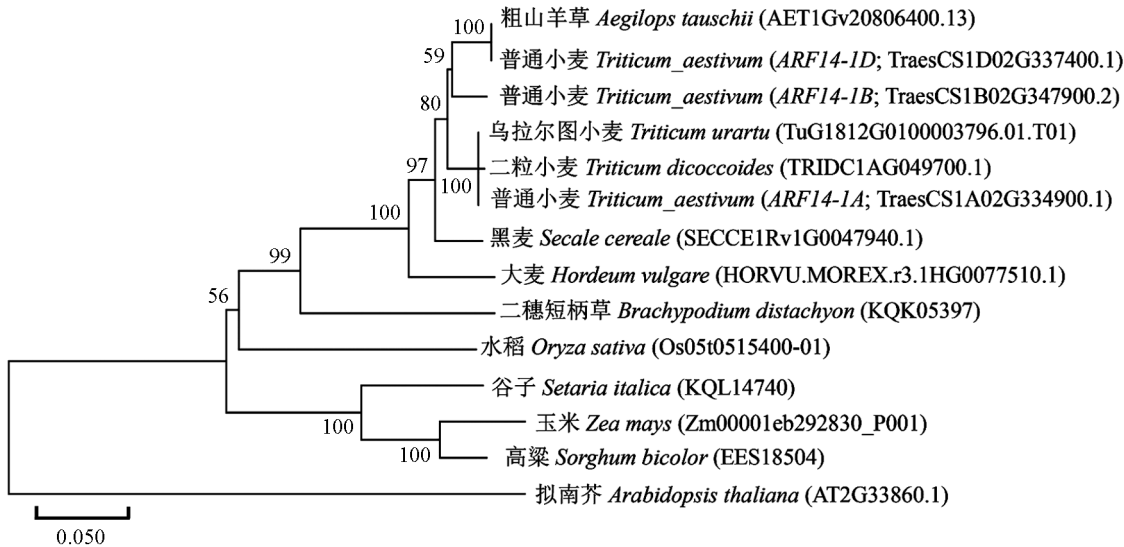


图 4 小麦 TaARF14 蛋白与其同源序列的系统发育进化树

2.4 TaARF14 基因在不同组织和器官间的表达模式分析

以小麦品种‘尚农 6’的 6 个主要器官(包括根、茎、叶、穗、雄蕊和雌蕊)为模板, 进行 *TaARF14* 基因的表达模式分析(图 5). 结果表明: *TaARF14* 具有明显的组织特异性表达, 在小麦幼穗分化期(雌雄蕊分化期)的幼穗中具有极高的表达水平. 此外, 相对于小麦根部, *TaARF14* 在抽穗期的雄蕊、雌蕊中也具有较高的表达水平, 表明 *TaARF14* 基因在小麦的穗发育进程中, 特别是花器官的发育(包括雄蕊和雌蕊)中具有极其重要的作用.

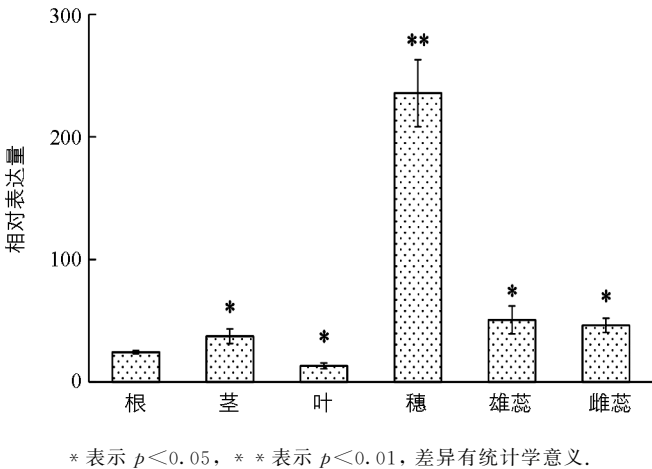
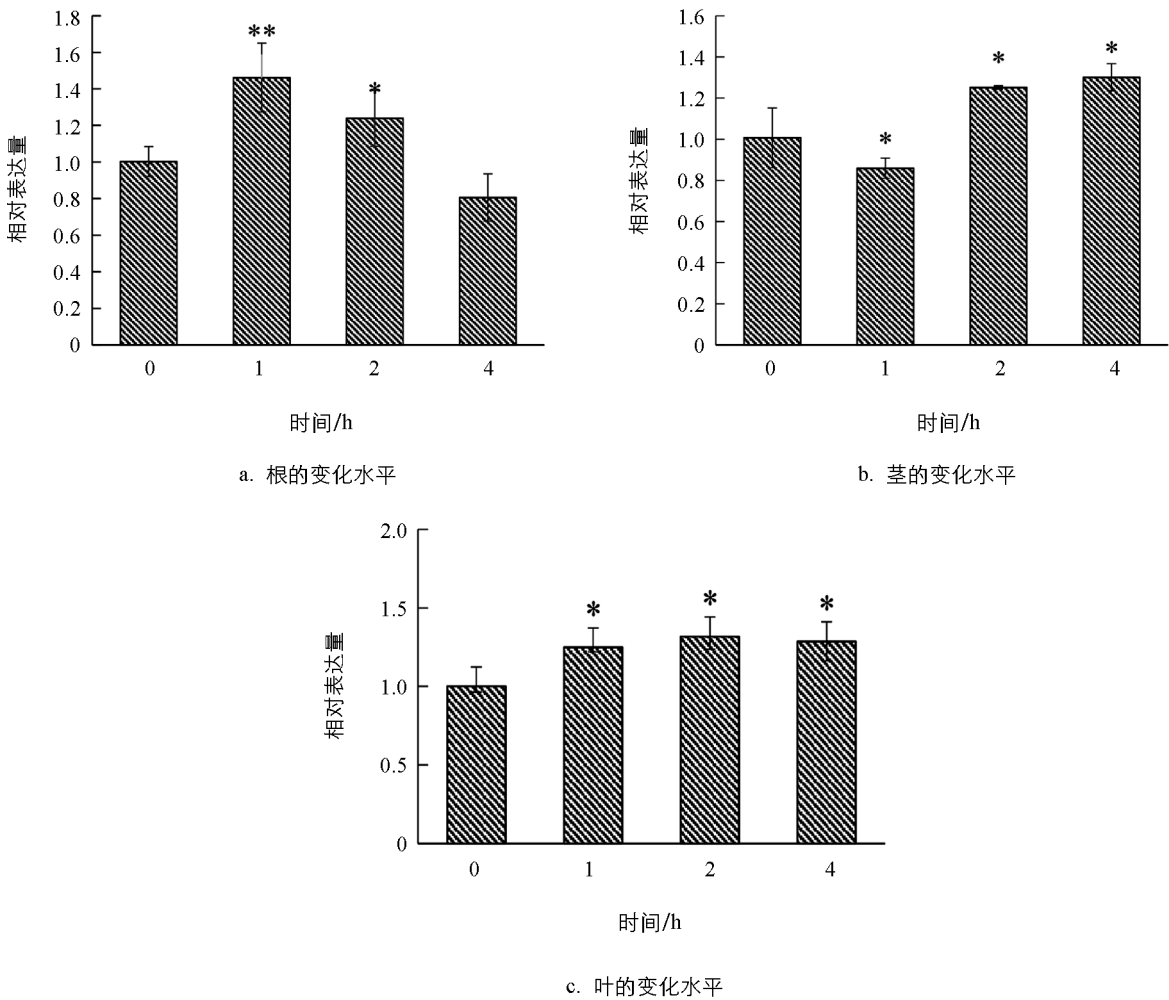


图 5 小麦 TaARF14 在不同组织和器官间的表达模式

2.5 TaARF14 基因在激素胁迫下的表达模式

在施用 IAA, GA 和 ABA 后, 利用 qRT-PCR 技术对 *TaARF14* 基因在小麦根、茎、叶中的表达模式进行分析, 结果表明, 在外源 IAA 的处理下(图 6), 小麦根器官在 1 h 时基因表达水平呈显著上升, 随后基因表达水平逐渐下降; 在茎和叶中 1 h 时基因表达水平波动较小, 随后基因表达水平趋于平稳. 在外源 GA 的处理下(图 7), *TaARF14* 在根、茎、叶中, 基因表达变化趋势相似, 总体表现为先上升后下降. 在外源 ABA 的处理下(图 8), *TaARF14* 基因的表达在根、茎、叶中总体表现为先下降后上升的趋势. 整体来看, 在 3 种外源激素的处理下, *TaARF14* 基因表达水平在根、茎、叶中均具有明显的响应.

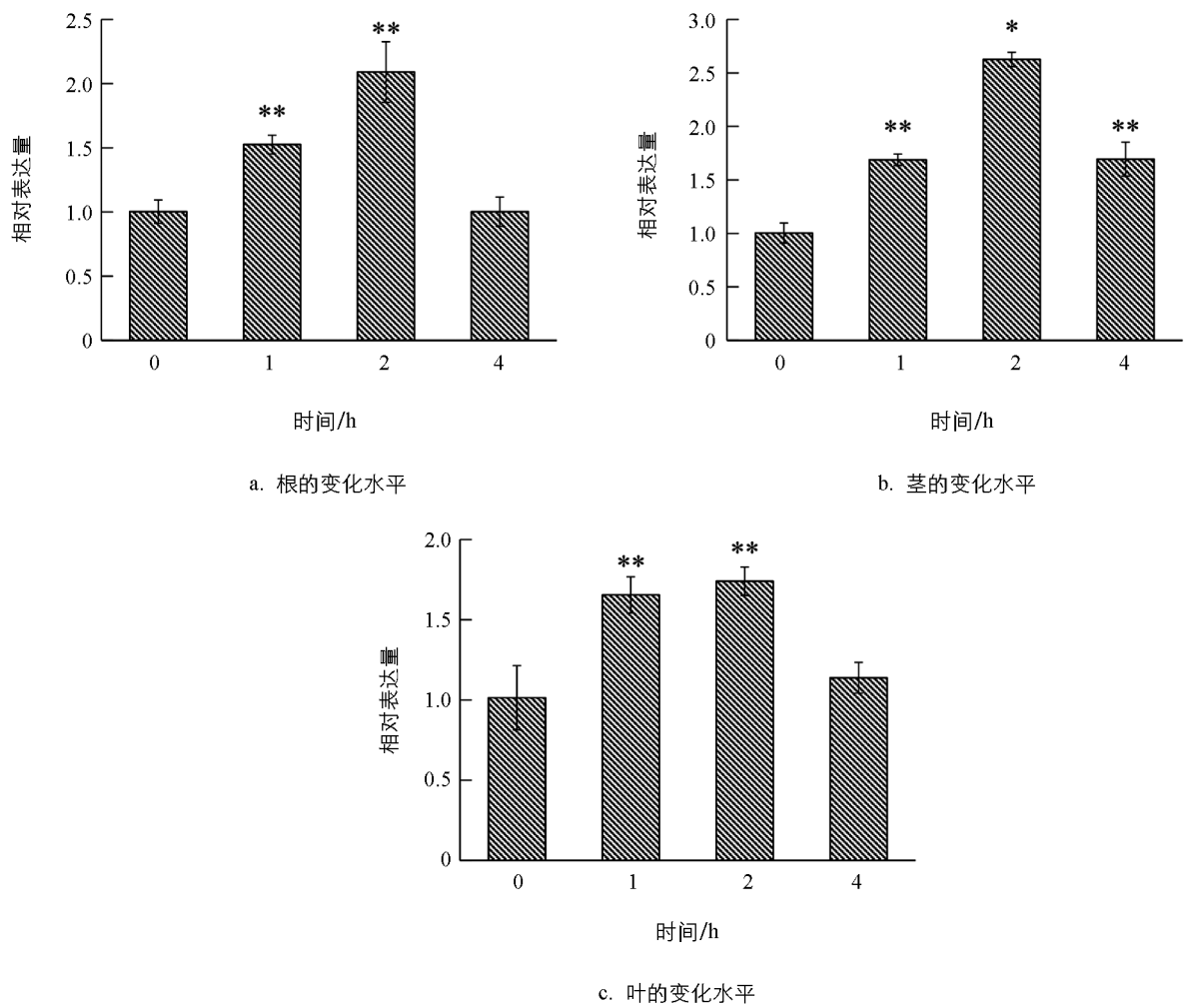


* 表示 $p<0.05$, ** 表示 $p<0.01$, 差异有统计学意义.

图 6 小麦 *TaARF14* 基因在外源 IAA 处理下的表达模式

3 讨论与结论

ARF 基因家族的成员一般都具有相似的外显子/内含子结构, 这为研究 *TaARF* 的进化关系提供了思路^[22]. 相关数据表明, 基因结构的相似性决定了其功能的相似性, 具有相似结构的 *ARF* 基因可能具有相似的进化历史和功能^[23]. 例如, 在拟南芥中, *AtARF8* 基因的抑制和过表达都会影响下胚轴的伸长和根的生长^[24], 通过转基因试验表明 *ARF8* 可促进或抑制拟南芥侧根的形成^[25]. 类似地, *TaARF4* 也已经被证实, 其在决定小麦的根长和株高方面发挥着决定性的作用^[26]. 这些结果表明来自不同植物物种的同源

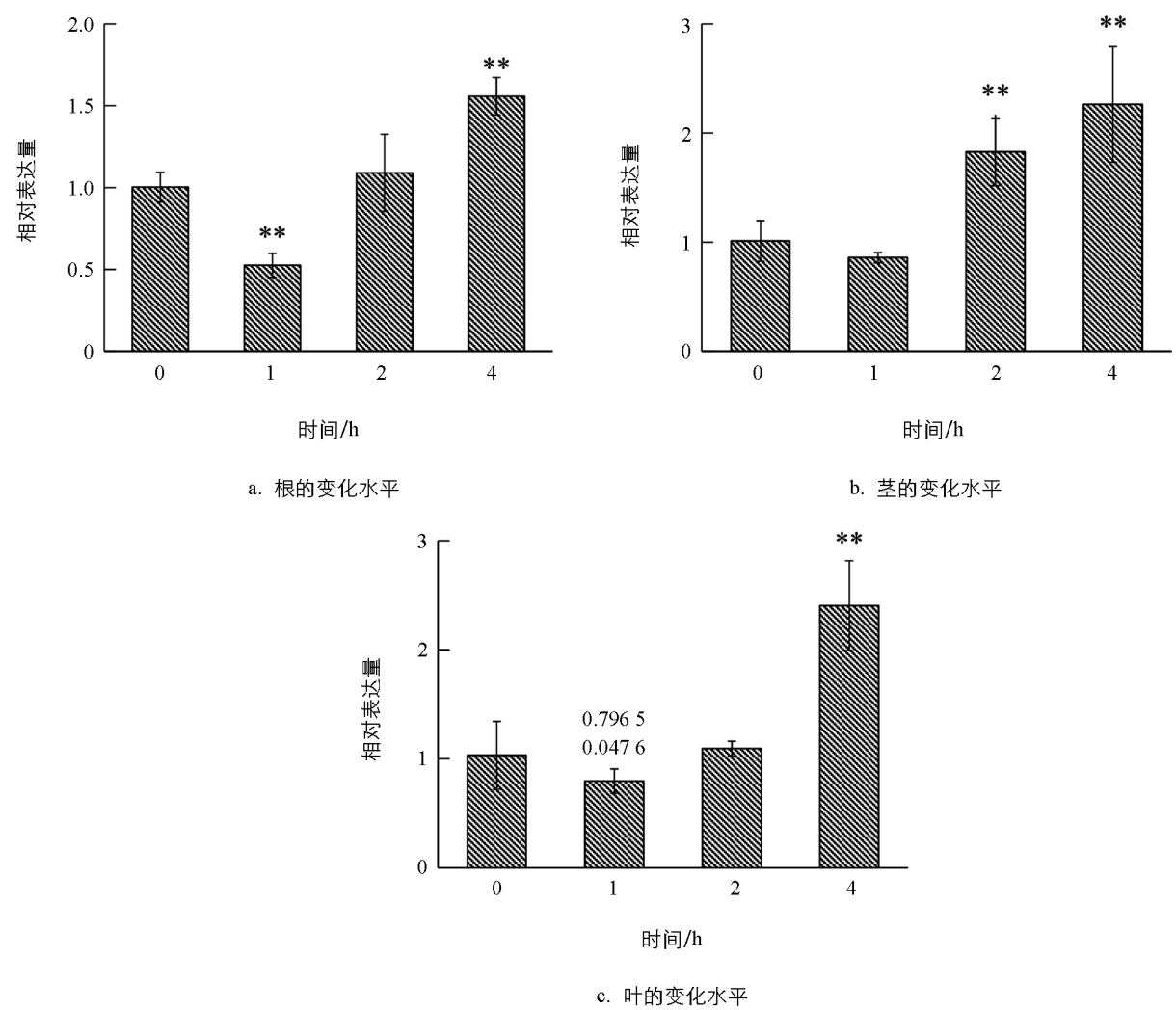


* 表示 $p < 0.05$, ** 表示 $p < 0.01$, 差异有统计学意义.

图 7 小麦 *TaARF14* 基因在外源 GA 处理下的表达模式

ARF 基因可能具有相似的功能. 大多数 *ARF* 基因具有不同的组织特异性表达模式, 表明它们在不同组织/器官发育中的功能具有特异性. *ARF17* 在拟南芥中通过直接调控 *CalS5* 基因的表达, 从而影响花粉壁的形成^[27]. 此外, *OsARF19* 在花器官发育和植物结构中发挥着关键作用, 具有明显的组织特异性表达^[28]. 本研究中, *TaARF14* 基因在小麦的穗发育进程中, 特别是花器官的发育(包括雄蕊和雌蕊)中也具有明显的组织特异性表达, 反映了其在小麦基因功能研究上的重要性.

植物激素几乎参与了陆地植物的所有发育过程, 激素反应是植物发育和可塑性生长的基础. 大量证据表明, 施用外源激素(包括 IAA, ABA 和 GA)会对小麦的生长发育和基因表达产生明显的影响, 植物在胁迫响应方面具有其独特的响应机制^[29]. 不同的 *ARF* 基因可能在植物发育过程中建立了多种独特的激素响应模式, 如苋菜幼苗在不同浓度 IAA 和 GA_3 的处理下, *amaARF6* 基因均受调控, 且生长素处理后基因表达水平发生了变化^[30], 推测 *TaARF14* 基因对植物的生长发育的调控方式在不同物种间存在差异. 本研究中, *TaARF14* 基因在响应激素胁迫方面表现出不同的表达模式, 一般来说, 特定的启动子控制基因在器官或组织中的表达^[31], 这个结果与 *TaARF14* 的 3 个同源基因(*TaARF14-1A*, *TaARF14-1B* 和 *TaARF14-1D*)的启动子区域分布着不同数量的与激素响应相关的顺式作用元件相关.



* 表示 $p<0.05$, ** 表示 $p<0.01$, 差异有统计学意义.

图 8 小麦 *TaARF14* 基因在外源 ABA 处理下的表达模式

本研究对 *TaARF14* 的 3 个同源基因进行了研究,发现 *TaARF14-1A*, *TaARF14-1B* 和 *TaARF14-1D* 的核酸序列和蛋白序列在结构上高度相似,且启动子区域存在大量与生长发育和激素调控相关的顺式作用元件,暗示了 *TaARF14* 基因功能的多样性,在施用外源 IAA, ABA 和 GA 处理后, qRT-PCR 的结果也证实了这一推论.

综上所述,本研究在前人研究的基础上,对小麦转录因子 *TaARF14* 基因进行了克隆和表达分析, qRT-PCR 表明,施用 IAA, GA 和 ABA 后, *TaARF14* 基因的根、茎、叶等植物组织中对激素处理均具有明显的响应变化. 本研究为后续 *TaARF14* 基因在激素胁迫下的基因表达和功能挖掘提供了重要的理论依据和试验依据.

参考文献:

[1] 刘颖慧,董志平. 植物 B3 转录因子的结构和功能 [J]. 分子植物育种, 2017, 15(5): 1868-1873.

[2] GUILFOYLE T J, HAGEN G. Auxin Response Factors [J]. Current Opinion in Plant Biology, 2007, 10(5): 453-460.

[3] OKUSHIMA Y, OVERVOORDE P J, ARIMA K, et al. Functional Genomic Analysis of the *Auxin Response Factor*

- Gene Family Members in *Arabidopsis thaliana*; Unique and Overlapping Functions of *ARF7* and *ARF19* [J]. The Plant Cell, 2005, 17(2): 444-463.
- [4] XING H Y, PUDAKE R N, GUO G G, et al. Genome-wide Identification and Expression Profiling of *Auxin Response Factor* (ARF) Gene Family in Maize [J]. BMC Genomics, 2011(12): 178.
- [5] WANG D K, PEI K M, FU Y P, et al. Genome-wide Analysis of the *Auxin Response Factors* (ARF) Gene Family in Rice (*Oryza sativa*) [J]. Gene, 2007, 394(1-2): 13-24.
- [6] TOMBULOGLU H. Genome-wide Analysis of the *Auxin Response Factors* (ARF) Gene Family in Barley (*Hordeum vulgare* L.) [J]. Journal of Plant Biochemistry and Biotechnology, 2019, 28(1): 14-24.
- [7] LI J C, JIANG Y M, ZHANG J, et al. Key *Auxin Response Factors* (ARF) Genes Constraining Wheat Tillering of Mutant dmc [J]. Peer J, 2021(9): e12221.
- [8] QIAO L Y, ZHANG W P, LI X Y, et al. Characterization and Expression Patterns of *Auxin Response Factorss* in Wheat [J]. Frontiers in Plant Science, 2018(9): 1395.
- [9] 孙仁玮, 刘永杰, 王翔, 等. 小麦 *ARF* 基因家族生物信息学分析及在干旱胁迫下的表达特性研究 [J]. 植物遗传资源学报, 2018, 19(1): 122-134.
- [10] HARDTKE C S, BERLETH T. The *Arabidopsis* Gene *Monopteros* Encodes a Transcription Factor Mediating Embryo Axis Formation and Vascular Development [J]. The EMBO Journal, 1998, 17(5): 1405-1411.
- [11] ELLIS C M, NAGPAL P, YOUNG J C, et al. *Auxin Response Factors* 1 and *Auxin Response Factorss* 2 Regulate Senescence and Floral Organ Abscission in *Arabidopsis thaliana* [J]. Development, 2005, 132(20): 4563-4574.
- [12] PEKKER I, ALVAREZ J P, ESHED Y. *Auxin Response Factorss* Mediate Arabidopsis Organ Asymmetry via Modulation of KANADI Activity [J]. The Plant Cell, 2005, 17(11): 2899-2910.
- [13] 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, 2007, 19(1): 118-130.
- [14] ATTIA K A, ABDELKHALIK A F, AMMAR M H, et al. Antisense Phenotypes Reveal a Functional Expression of OsARF1, an *Auxin Response Factors*, in Transgenic Rice [J]. Curr Issues MolBiol, 2009, 11(1): 29-34.
- [15] LI Y, LI J L, CHEN Z H, et al. OsmiR167a-targeted *Auxin Response Factorss* Modulate Tiller Angle via Fine-tuning Auxin Distribution in Rice [J]. Plant Biotechnology Journal, 2020, 18(10): 2015-2026.
- [16] LIU H, JIA S H, SHEN D F, et al. Four *Auxin Response Factors* Genes Downregulated by microRNA167 are Associated with Growth and Development in *Oryza sativa* [J]. Functional Plant Biology: FPB, 2012, 39(9): 736-744.
- [17] 倪永静, 姜晓君, 卢祖权, 等. 30 份国内外小麦种质资源主要农艺性状的分析与评价 [J]. 中国农学通报, 2020, 36(3): 16-22.
- [18] MA J, HE Y H, WU C H, et al. Cloning and Molecular Characterization of a *SERK* Gene Transcriptionally Induced during Somatic Embryogenesis in *Ananas comosus* Cv. Shenwan [J]. Plant Molecular Biology Reporter, 2012, 30(1): 195-203.
- [19] FINN R D, CLEMENTS J, EDDY S R. Hmmer Web Server: Interactive Sequence Similarity Searching [J]. Nucleic Acids Research, 2011, 39: 29-37.
- [20] PFEIFER M, KUGLER K G, SANDVE S R, et al. Genome Interplay in the Grain Transcriptome of Hexaploid Bread Wheat [J]. Science, 2014, 345(6194): 1250091.

- [21] LIVAK K J, SCHMITTGEN T D. Analysis of Relative Gene Expression Data Using Real-time Quantitative PCR and the $2^{-\Delta\Delta CT}$ Method [J]. *Methods*, 2001, 25(4): 402-408.
- [22] HU L F, LIU S Q. Genome-wide Identification and Phylogenetic Analysis of the *ERF* Gene Family in Cucumbers [J]. *Genetics and Molecular Biology*, 2011, 34(4): 624-633.
- [23] BABENKO V N, ROGOZIN I B, MEKHEDOV S L, et al. Prevalence of Intron Gain over Intron Loss in the Evolution of Paralogous Gene Families [J]. *Nucleic Acids Research*, 2004, 32(12): 3724-3733.
- [24] TIAN C G, MUTO H, HIGUCHI K, et al. Disruption and Overexpression of *Auxin Response Factors* 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): 333-343.
- [25] YANG J H, HAN S J, YOON E K, et al. Evidence of an Auxin Signal Pathway, microRNA167-*ARF8-GH3*, and Its Response to Exogenous Auxin in Cultured Rice Cells [J]. *Nucleic Acids Research*, 2006, 34(6): 1892-1899.
- [26] WANG J Y, WANG R T, MAO X G, et al. *TaARF4* Genes are Linked to Root Growth and Plant Height in Wheat [J]. *Annals of Botany*, 2019, 124(6): 903-915.
- [27] YANG J, TIAN L, SUN M X, et al. *Auxin Response Factors* 17 is Essential for Pollen Wall Pattern Formation in Arabidopsis [J]. *Plant Physiology*, 2013, 162(2): 720-731.
- [28] ZHANG S Z, WU T, LIU S J, et al. Disruption of *OsARF19* is Critical for Floral Organ Development and Plant Architecture in Rice (*Oryza sativa* L.) [J]. *Plant Molecular Biology Reporter*, 2016, 34(4): 748-760.
- [29] 蔡铁, 徐海成, 尹燕桦, 等. 外源 IAA、GA3 和 ABA 影响不同穗型小麦分蘖发生的机制 [J]. *作物学报*, 2013, 39(10): 1835-1842.
- [30] 潘君飞, 彭丽云, 赵春丽, 等. 苋菜 *amaARF6* 基因克隆及其外源激素处理下在幼苗中响应分析 [J]. *东北农业大学学报*, 2018, 49(5): 24-32.
- [31] 李濯雪, 陈信波. 植物组织特异性启动子及相关顺式作用元件研究进展 [J]. *生物学杂志*, 2015, 32(6): 91-95.

责任编辑 周仁惠