

植物 TCP 转录因子的作用机理及其应用研究进展

冯志娟, 徐盛春, 刘娜, 张古文, 胡齐赞, 龚亚明

(浙江省农业科学院蔬菜研究所, 杭州 310021)

摘要: TCP 转录因子是一类植物特有蛋白, 含有保守的 TCP domain, 其中由 60 个氨基酸组成的 bHLH 结构是结合 DNA 和蛋白互作所必需的。TCP 转录因子由于其广泛参与调控植物的生长发育过程(如分枝、株高、叶型、花型等)而备受关注。最近有报道显示, TCP 转录因子在植物逆境胁迫应答中(如低温和高盐)同样发挥重要作用。TCP 蛋白参与多种信号转导途径(如油菜素内酯、茉莉酸、赤霉素、细胞分裂素等), 可能是连接生长发育和介导胁迫响应的一个交叉点。本文从分子生物学角度, 系统综述了植物 TCP 转录因子的作用机理及其在激素应答、发育调控及环境胁迫响应等过程中的功能, 以期对基因工程方法改良作物生长模式和抗性提供参考。

关键词: TCP 转录因子; 激素信号; 生长发育; 逆境应答; 作用机理

Molecular Mechanisms and Applications of TCP Transcription Factors in Plants

FENG Zhi-juan, XU Sheng-chun, LIU Na, ZHANG Gu-wen, HU Qi-zan, GONG Ya-ming

(Institute of Vegetables, Zhejiang Academy of Agricultural Sciences, Hangzhou 310021)

Abstract: TCP transcription factors (TFs) constitute a family of plant-specific proteins, with conserved motif known as the TCP domain. TCP domain contained 60 amino acids, and formed a bHLH structure involved in DNA-binding and protein-protein interaction. TCP TFs have been found to regulate many aspects of plant development, such as branching, height, leaf and flower growth. However, the study of TCP TFs in response to abiotic stress started relatively late. Accumulating evidence suggested that these proteins also played crucial roles in environmental stress responses, such as those mounted to cold and salt stresses. TCP TFs were involved in brassinolide, jasmonic acid, gibberellin and cytokinin signal transduction pathways. Thus, TCP proteins might be involved in the cross-talking between plant development and stress signal pathway. This paper systematically reviewed the latest advances on the functions and mechanisms of TCP TFs in plant developmental programs, hormonal interactions and environmental stresses, which may shed new lights on the applications of these proteins in modifying plant growth and resistance in desirable ways.

Key words: TCP transcription factor; hormone response; growth and development; environmental stress; mechanism of action

1999年 P. Cubas 等^[1]第一次提出 TCP 基因家族概念, 其编码的蛋白具有保守的 TCP 结构域, 参与调控植物生长发育过程, 是一类植物特有的转录因子家族。TCP 家族基因的命名起源于最初发现的

4 个蛋白, 分别是玉米 TB1 (Teosinte branched 1) 蛋白、金鱼草中的 CYC (Cycloidea) 蛋白和水稻中的 PCF1/2 (Proliferating cell factor1/2) 蛋白。其中 TB1 参与调控腋芽的生长抑制侧枝的形成^[2]; CYC 在早

收稿日期: 2017-03-30 修回日期: 2017-05-23 网络出版日期: 2017-12-26

URL: <http://kns.cnki.net/kcms/detail/11.4996.S.20171226.1514.026.html>

基金项目: 国家重点研发计划项目(2017YFD0101500); 国家自然科学基金项目(31601767, 31372072); 浙江省农业科学院青年人才培养项目(2016R23R08E06); 浙江省自然科学基金项目(LY17C150007)

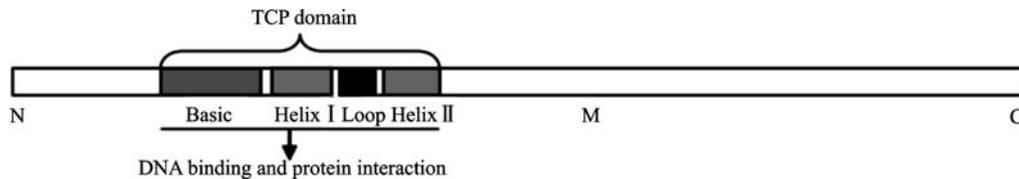
第一作者研究方向为菜用豆类遗传育种工作。E-mail: zhijuanke@163.com

通信作者: 龚亚明, 研究方向为菜用豆类育种、繁种和推广工作。E-mail: gongym07@126.com

期花侧生区域表达并且调控花的对称性发育^[3]; PCF1/2 能够结合水稻 *PCNA* 基因的启动子,参与调控细胞周期^[4]。随后,从藻类、小立碗藓、卷柏、拟南芥、棉花、大豆、高粱、豌豆、黄瓜、番茄、西瓜、白菜、马铃薯、兰花、矮牵牛、杨树、杉树、松树、铁树等物种中分离出大量 TCP 转录因子的编码基因,证实 TCP 基因是植物界中广泛存在且保守的基因家族^[5-7]。TCP 基因参与多种生物学过程,包括细胞增殖、分化及生长,花发育、叶发育、果实发育、种子发育、分枝及节间的发育,病虫害、高盐、低温等生物和非生物胁迫响应;另外,TCP 基因参与油菜素内酯、茉莉酸等多种信号转导途径^[8-10],目前已成为植物生物学研究的一个热点。本文针对 TCP 类转录因子,对其结构、分类、生物学功能及作用模式等方面的研究结果进行了综述,对这类蛋白新功能的挖掘可能具有指导意义与利用价值。

1 植物 TCP 类转录因子的结构和分类

Teosinte branched, Cycloidea, Proliferating cell



N:TCP 的 N 端结构域;M:TCP 的中间结构域;C:TCP 的 C 端结构域

N: N terminal of TCP, M: Middle structure of TCP, C: C terminal of TCP

图 1 TCP 转录因子的结构模型

Fig. 1 Structural model of TCP transcription factors

早期研究通过随机结合位点选择试验和电泳迁移试验,首先确认了 TCP 蛋白结合的 DNA 元件, I 类 TCP 蛋白结合 GGNCCCAC 元件, II 类 TCP 蛋白结合 GTGGNCCC 元件^[15-16]。由于这两类 DNA 元件存在部分序列重叠,最近已有报道显示 II 类 TCP 蛋白也可以结合 I 类 DNA 元件^[17],即这两类蛋白之间可能存在同等或竞争结合靶基因中顺式元件的现象,暗示 I 类和 II 类 TCP 蛋白结合靶基因的特异性并不是绝对的。另外,这些试验均为体外验证试验,在植物体内,TCP 蛋白可能存在更为复杂或精细的靶基因调控机制。

2 植物 TCP 类转录因子的分布和数量

TCP 是一个非常古老且保守的蛋白家族,不存在于低等植物单细胞藻类,但存在于多细胞藻类(如鼓藻属 *Cosmarium* Dulac 和轮藻属 *Chara* L.)、

factor(TCP) 作为一类植物所特有的转录因子,具有保守的 TCP 结构域(TCP domain),由 60 个氨基酸残基组成碱性区-螺旋-环-螺旋的结构(bHLH 结构域),是结合 DNA 和蛋白互作所必需的^[11]。根据 TCP domain(图 1)的不同,TCP 家族被分为 2 个亚家族,Class I (PCF 或 TCP-P) 和 Class II (TCP-C)^[12]。其中, II 类 TCP 蛋白相比 I 类 TCP 蛋白,其 TCP domain 多了 4 个氨基酸;此外,还有一段特异序列存在于 II 类 TCP 蛋白中,即富含 18~20 个精氨酸(Asp)的 R 结构域和谷氨酸-半胱氨酸-谷氨酸(Glu-Cys-Glu)的 ECE 结构域^[13]。II 类 TCP 蛋白,根据 TCP domain 氨基酸的差异,进一步细分为 CIN 和 ECE (CYC/TBI) 2 个亚类^[14]。I 类和 II 类 TCP 蛋白之间,TCP domain 中 4 个氨基酸及特异序列的差异是否对 TCP 蛋白结合下游靶基因以及蛋白间互作的特异性起决定性作用,尚未被证实。TCP 蛋白亚家族,也可以依据其他保守序列进行分类或进一步更细致地划分。

苔藓类(如小立碗藓 *Physcomitrella patens* (Hedw.) Bruch & Schimp.), 以及蕨类植物(如卷柏属 *Selaginella moellendorffii* Hieron.)。在这些较低等的物种中,TCP 基因家族较小,一般只有 5~6 个成员^[18]。而在高等植物中,不同的物种中 TCP 家族成员的数量差异较大,在有些物种中 TCP 家族成员数量大大增加^[5-7]。利用植物转录因子数据库(Plant Transcription Factor Database, <http://plant-tfdb.cbi.pku.edu.cn/>)对全基因组测序已完成的部分高等植物 TCP 基因进行预测发现,长雄野生稻 *Oryza longistaminata* A. Chev. & Roehr.、乌拉尔图小麦 *Triticum urartu* Thumanjan ex Gandijan.、山羊草 *Aegilops tauschii* Coss. 和短花药野生稻 *Oryza brachyantha* A. Chev. & Roehr. 基因组中的 TCP 成员较少,分别只有 3 个、4 个、5 个和 9 个。而小麦 *Triticum aestivum* L.、水稻 *Oryza sativa* L.、玉米 *Zea mays* L.

和大豆 *Glycine max* (L.) Merr. 基因组中则分别有 28 个、29 个、52 个和 54 个 TCP 成员, 在甘蓝 *Brassica oleracea* L.、油菜 *Brassica napus* L. 和烟草 *Nicotiana tabacum* L. 基因组中的 TCP 成员更多, 分别为 70

个、76 个和 96 个(表 1)。TCP 基因数量的增加, 可能与植物进化过程中发生的基因组复制、片段加倍以及染色体交换有关, 为 TCP 新基因的产生和功能分化提供了基础。

表 1 植物中 TCP 转录因子的分布

Table 1 Distribution of TCP transcription factors in plants

植物种类 Plant species	TCP 基因数目 Numbers of TCP	植物种类 Plant species	TCP 基因数目 Numbers of TCP	植物种类 Plant species	TCP 基因数目 Numbers of TCP
火炬松 <i>Pinus taeda</i> L.	4	拟南芥 <i>Arabidopsis thaliana</i> (L.)	24	豇豆 <i>Vigna unguiculata</i> (L.) Walp	5
地钱 <i>Marchantia polymorpha</i> L.	5	谷子 <i>Setaria italica</i> (L.) P. Beauv.	26	西瓜 <i>Citrullus lanatus</i> (Thunb.) Matsum. & Nakai	27
白云杉 <i>Picea glauca</i> (Moench) Voss	5	高粱 <i>Sorghum bicolor</i> (L.) Moench	27	甜瓜 <i>Cucumis melo</i> L.	29
小立碗藓 <i>Physcomitrella patens</i> (Hedw.) Bruch & Schimp.	6	小麦 <i>Triticum aestivum</i> L.	28	甜椒 <i>Capsicum annuum</i> L.	30
卷柏 <i>Selaginella moellendorffii</i> Hieron.	10	水稻 <i>Oryza sativa</i> L.	29	黄瓜 <i>Cucumis sativus</i> L.	38
乌拉尔图小麦 <i>Triticum urartu</i> Thumanjan ex	4	玉米 <i>Zea mays</i> L.	52	马铃薯 <i>Solanum tuberosum</i> L. var. <i>tuberosum</i>	43
山羊草 <i>Aegilops tauschii</i> Coss.	5	大豆 <i>Glycine max</i> (L.) Merr.	54	芜菁 <i>Brassica rapa</i> L.	54
长雄野生稻 <i>Oryza longistaminata</i> A. Chev. & Roehr.	3	蒺藜状苜蓿 <i>Medicago truncatula</i> L.	27	甘蓝 <i>Brassica oleracea</i> L.	70
短花药野生稻 <i>Oryza brachyantha</i> A. Chev. & Roehr.	9	油菜 <i>Brassica napus</i> L.	76	烟草 <i>Nicotiana tabacum</i> L.	96

在进化上, I 类 TCP 蛋白之间 TCP domain 序列差异较大, 部分基因与其他基因很难聚到一起, 如拟南芥的 AtTCP16 通常位于进化分支的基部, 其蛋白长度相对较短, 说明 AtTCP16 蛋白分化时间较早^[8]。而 II 类 TCP 蛋白之间 TCP domain 序列差异不大, 在没有花和侧枝的部分苔藓植物中, 它们所含的 TCP 基因全部属于 Class II 类基因中的 ECE (CYC/TB1) 亚类^[19], 表明 ECE (CYC/TB1) 亚类基因的起源要远早于 CIN 亚类基因。但目前仍无法确定 Class I 和 Class II 哪一个 TCP 亚家族在进化上相对更为原始。

3 植物 TCP 类转录因子的调控机理

3.1 植物 TCP 类转录因子的靶基因

TCP 蛋白结合靶基因的特异性决定其功能的特

异性。全基因组分析表明, I 类 TCP 蛋白的结合位点有很多在控制重要细胞活动基因的启动子区, 例如控制蛋白质合成、线粒体氧化磷酸化和叶绿体基因转录; 而 II 类 TCP 基因主要影响细胞和组织的增殖与生长率^[20]。TCP 蛋白既有转录激活作用, 也有转录抑制作用。同一亚类的 TCP 蛋白, 有的发挥转录激活作用, 有的则发挥转录抑制作用; 不同亚类的 TCP 蛋白对同一个靶基因的表达, 既有激活也有抑制作用。另外, 还发现部分 TCP 蛋白自身并不具有激活或抑制作用, 需要与其他蛋白相互协作才能调节靶基因的转录。目前, 已经证实 TCP 蛋白调控的靶基因, 参与多种激素信号传递过程, 调控植物形态发育^[21-38](表 2)。在拟南芥中发现, I 类 TCP 蛋白 AtTCP15 和 II 类 TCP 蛋白 AtTCP3 调控相同的靶基

因,均可以激活 *AtIAA3*/*SHY2* 和 *AtSAUR65* 的表达,暗示 I 类和 II 类 TCP 蛋白可能存在功能冗余; I 类 TCP 蛋白 *AtTCP20* 和 II 类 TCPs 蛋白 *AtTCP4* 同样具有相同的靶基因 *LOX2*,但是 *AtTCP20* 对 *LOX2* 基因的表达具有抑制作用,而 *AtTCP4* 对 *AtLOX2* 基因

表达具有诱导作用。在水稻中发现, *OsTCP19* 能够结合并激活甘油三酯基因 *OsDGAT1/2* 的表达。TCP 蛋白的激活或抑制作用,是否由 TCP domain 决定,尚无定论。

表 2 植物中 TCP 转录因子的靶基因

Table 2 Target genes of TCP transcription factors in plants

物种 Plant species	亚类 Subclass	TCP 蛋白 TCP protein	结合的靶基因:(+)激活转录(-)抑制转录 Target gene:(+) activation(-) inhibition	参考文献 References
水稻 <i>Oryza sativa</i> L.	I 类	<i>OsPCF1/2</i>	(+) <i>OsPCNA</i>	[4]
	I 类	<i>OsTCP19</i>	(+) <i>OsDGAT1/2</i>	[21]
拟南芥 <i>Arabidopsis thaliana</i> (L.) Heynh	I 类	<i>AtTCP14</i>	(+) <i>AtCYCB1,1;AtCYCA2,3;AtPCNA2;AtRBR1</i>	[22]
	I 类	<i>AtTCP15</i>	(+) <i>AtIAA3/SHY2;AtSAUR65</i>	[23]
			(+) <i>AtCYCA2,3;AtRBR</i>	[24]
			(+) <i>AtCYCB1,1;AtPCNA2;AtRPL24B;AtRPS15aD;AtRPS27aB</i>	[25]
	I 类	<i>AtTCP20</i>	(-) <i>AtLOX2</i> ; (+) <i>AtTCP9</i>	[26]
			(+) <i>AtNIA1;AtCYCB1,1;</i>	[27]
			(+) <i>AtCCA1</i>	[28]
	I 类	<i>AtTCP21</i>	(-) <i>AtCCA1</i>	[29]
	I 类	<i>AtTCP22</i>	(+) <i>AtCCA1</i>	[28]
	II 类	<i>AtTCP1</i>	(+) <i>AtDWF4</i>	[30-32]
	II 类	<i>AtTCP3</i>	(+) <i>Atmir164a;AtASI;AtIAA3/SHY2;AtCUC;AtSAUR65</i>	[33]
	II 类	<i>AtTCP4</i>	(+) <i>AtLOX2</i>	[34]
	II 类	<i>AtTCP13</i>	(+) <i>AtPSBD</i>	[35]
	II 类	<i>AtTCP24</i>	(-) <i>AtCDT1a;AtCDT1b</i>	[36]
金鱼草 <i>Antirrhinum majus</i> L.	II 类	<i>AmCYC</i>	(+) <i>AmRAD</i>	[37]
石蝴蝶 <i>Petrocosmea sinensis</i> Oliv.	II 类	<i>PsCYC1C</i>	(+) <i>PhCYC1C</i> ; (+) <i>PhCYC1D</i>	[38]
	II 类	<i>PsCYC1D</i>	(+) <i>PhCYC1C</i> ; (+) <i>PhCYC1D</i>	[38]

T. Koyama 等^[33] 通过融合抑制子沉默技术 (CREST, chimeric repressor gene-silencing technology), 明确了拟南芥 II 类 TCP 蛋白中的 CIN 亚类成员 *AtTCP3* 对靶基因 (*mir164*; *ASI*; *IAA3/SHY2*; *SAURS*) 的调控过程。考虑到 TCP 家族基因功能的冗余性, 借助 CREST 技术构建 *AtTCP3*-SRDX 突变体, 即该突变体是在 *AtTCP3* 的羧基端加一段 SRDX 转录抑制序列, 在不妨碍 *AtTCP3* 与 DNA 结合的基础上, 抑制 *AtTCP3* 驱动转录的功能, 同时也能抑制其同源基因对该位点的结合及驱动转录的功能, 最终获得 *AtTCP3* 基因功能失活的突变体。结果显示, *AtTCP3*-SRDX 突变体的子叶上出现了异位生长的嫩枝; 同时表现出很多器官在发育上的缺陷, 如多子

叶, 子叶分化不完全, 叶片中维管束发育缺陷, 叶片边源缺刻, 花瓣、雄蕊、雌蕊及角果等器官的发育均不同程度地受到了影响。进一步研究发现, *AtTCP3*-SRDX 突变体中的 *AtCUC* 基因的表达量及表达位置也发生了变化, 对 *AtCUC* 基因突变体表型分析发现两者表现出很高的相似度; 同时 *AtCUC* 基因的突变可以抑制 *AtTCP3*-SRDX 的表型, 表明 *AtCUC* 基因处于 *AtTCP3* 的下游并受 *AtTCP3* 的调控。最后, 结合已知的 II 类 TCP 蛋白的 DNA 结合位点, 确定出 *AtASI*、*mir164a* 和 *AtIAA3* 等是 *AtTCP3* 直接结合的靶基因, *AtTCP3* 可以结合到这些靶基因的启动子区域并调控其表达, 而 *AtCUC* 又是这些基因的靶基因。另外, *AtTCP3* 基因突变体表现出了与 *AtTCP4*

基因突变体相似的表型,证明 CIN 亚类基因确实存在功能冗余。目前,CREST 方法已被广泛应用于研究功能具有冗余性的基因。

3.2 TCP 基因的转录后调控

miR319 以 Class II 类 TCP 中的 CIN 亚类基因成员为靶标^[34],通过转录后负调控其 mRNA 的稳定性和翻译以达到调控基因表达的目的。最早在拟南芥中发现,CIN 亚类基因成员 *AtTCP2/3/4/10/24* 的编码区域均含有 *miR319* 的靶作用序列,对细胞分裂起抑制作用,参与叶形的发育;当超表达 *miR319* 时,TCP 基因的表达量大量下调,叶边缘叶细胞大量增殖,叶片表现出强烈的刷齿化;相反,把 *miR319* 进行单碱基突变使其功能缺失或者把 TCP 基因内部 *miR319* 的靶序列进行人为突变,则 TCP 基因转录过程的剪切降解受到阻遏^[39]。Y. Mao 等^[40]在白菜中发现 *miR319* 靶调控 *BrpTCP4* 基因,参与花球形态建成过程。S. De Paolo 等^[41]在意大利兰花中发现 *miR319* 能够靶切割 CIN 亚类基因 *comp5062*,参与花发育的过程。但并不是所有的 CIN 亚类 TCP 基因都受 *miR319* 的转录后调控。Class I 类 TCP 基因的表达是否同样受转录后调控尚不清楚。

3.3 植物 TCP 类转录因子与其他蛋白互作

TCP 蛋白与其他蛋白的相互作用通过 TCP domain 来实现。TCP 蛋白之间可以形成同源和异源二聚体,不同的异聚化组合具有不同的亲和力,可以结合不同的 DNA 元件^[42],可能在特定生物学过程中发挥作用。如在矮牵牛中,PhTCP3 和 PhTCP4 能自身发生相互作用形成同源二聚体^[43]。在蝴蝶兰中,PePCF10 和 PeCIN8 同样可以分别形成同源二聚体,但并不形成异源二聚体^[44]。在番茄中,SITCP 蛋白之间可以形成同源和异源二聚体^[45]。在拟南

芥中,AtTCP20 能够与 AtTCP8 和 AtTCP22 形成异源二聚体,相比自身形成的同源二聚体,能够更高效地结合并调控下游基因靶基因 *AtLOX2* 的表达^[10]。

TCP 蛋白还可以与非 TCP 蛋白发生互作(表 3)。在金鱼草中,AmCYC 蛋白能够直接绑定核蛋白 AmRAD^[46];AmTIC 蛋白能够与 NAC 转录因子 AmCUP 发生蛋白间互作,参与植物器官边界的形成过程^[47]。在拟南芥中,AtTCP8 在细胞核中与 AtPNM1 互作,结合在 PNM1 启动子上,AtPNM1 是一种三角状重复蛋白,定位在细胞核和线粒体中,在线粒体生物发生过程中调控基因组的表达^[48];AtDELLA 蛋白能够结合 AtTCP14 的 DNA 结合域,阻止其对细胞周期调控基因的转录作用,调控 GA 信号通路,参与调控植株高度^[49],AtDOF6 与 AtTCP14 互作,负调控种子萌发过程^[22];AtTCP20 能够与 AtPuralpha 蛋白互作,调控细胞的分化过程,还可以与 AtPUR α 蛋白互作共同调控核糖体蛋白基因的启动子^[50],AtNLP6 和 NLP7 与 AtTCP20 互作,参与调控氮吸收^[27],AtLWD1 与 AtTCP20/TCP22 互作,激活 *AtCCA1* 基因的表达,参与调控生物钟节律^[28];AtTCP3 与 R2R3-MYBs 互作,控制黄酮合成过程^[51]。在水稻中,OsTCP19 能够分别与 OsABI4 和 OsULT1 互作,调控 ABA 信号通路和染色质的结构^[52]。2015 年,J. A. Lopez 等^[9]报道拟南芥中 5 个 AtTCP(AtTCP13/1/15/19/21)与 236 个其他蛋白互作,包括转录因子、离子通道、钙调素蛋白、酶蛋白(AFB2, PRR2, CAND1, ERF12, DWA1, HAT2, SWEET16, PIA1, CML41, MOS1 和 ACX1),显示 TCP 蛋白并不是孤立的行使功能,而是同其他蛋白协同作用。因此,TCP 转录因子的功能多样化有可能与其互作蛋白的多样化密切相关。

表 3 与植物 TCP 互作的非 TCP 蛋白

Table 3 Non-TCP interaction proteins of TCP transcription factor in plant

物种 Plant species	亚类 Subfamily	TCP 蛋白 TCP protein	互作蛋白 Interacting protein	参考文献 References
金鱼草 <i>Antirrhinum majus</i> L.	II 类	AmCYC	AmRAD	[46]
	II 类	AmTIC	AmCUP	[47]
拟南芥 <i>Arabidopsis thaliana</i> (L.) Heynh	I 类	AtTCP8	AtPNM1	[48]
拟南芥 <i>Arabidopsis thaliana</i> (L.) Heynh	I 类	AtTCP14	AtDELLAs(GAI;RGA;RGL1;RGL2;RGL3);AtDOF6	[49,22]
	I 类	AtTCP20	AtPuralpha;AtPUR α ;AtNLP6;AtNLP7;AtLWD1	[50,27,28]
	II 类	AtTCP3	AtR2R3MYBs	[51]
拟南芥 <i>Arabidopsis thaliana</i> (L.) Heynh	II 类	AtTCP13	AtAHP1;AtAHP2;AtAHP3	[52]
	I 类	OsTCP19	OsABI4;OsULT1	[21]

3.4 植物 TCP 类转录因子的其他调控方式

除了转录后和蛋白两个水平的调控, TCP 蛋白还受转录和翻译后两个水平的调控。在转录水平, V. Parapunova 等^[45]在番茄中发现, 转录因子 RIN、DEAR1、KNAT 和 SVP 能够结合 Class I 类 TCP 基因 (*SITCP12*、*SITCP15* 和 *SITCP18*) 的启动子, CNR (COLORLESS NON-RIPE NING) 能够结合 *SITCP18* 的启动子, 参与果实成熟过程; 进一步分析发现, *SITCP* 还可以结合自身的启动子。TCP 上游靶蛋白的挖掘, 有助于解析出调控 TCP 转录因子发挥功能的信号传导过程。在翻译后水平, E. Steiner 等^[53]在拟南芥中发现, *AtTCP14*、*AtTCP15* 与乙酰氨基葡萄糖转移酶 *AtSPINDLY* (SPY) 相互作用而被乙酰氨基葡萄糖基化, 影响其对细胞分裂素 (CK, cytokinin) 的敏感性, 调控 CK 响应基因的表达。I. L. Viola 等^[54]发现, I 类 TCP 蛋白的 TCP domain 中第 20 个半胱氨酸 (Cys-20) 受氧化调控其对 DNA 的结合能力。当 *AtTCP15* 中的半胱氨酸 (Cys-20) 被氧化时, 失去与 DNA 结合的能力, 参与调控花青素的合成过程。由于氧化胁迫在植物生长发育以及生物和非生物胁迫中发挥重要作用, 参与氧化胁迫响应的 TCP 转录因子的翻译后修饰及其作用机制将成为未来研究的一个热点。

4 植物 TCP 类转录因子与信号转导通路

4.1 BR 信号转导

油菜素内酯 (BR) 是促进植物生长的一类甾醇类激素, *DWARF4* (*DWF4*) 是油菜素内酯生物合成关键酶。Y. Gao 等^[32]在拟南芥中, 结合 ChIP 和芯片结果, 发现 Class II 类 TCP 蛋白 *AtTCP1* 在细胞核中与 *AtDWF4* 的启动子区域相互作用, 并促进 *AtDWF4* 的表达, 使内源 BR 含量增加, 促进植物的生长。这一途径与其他激素途径不重叠, 是 BR 介导植物生长发育的新途径。

4.2 JA 信号转导

茉莉酸 (JA, jasmonic acids) 及其衍生物参与许多生理过程, 例如藤蔓的卷曲、花粉和块茎的形成以及果实的成熟^[55]。另外, 还能提高植物对机械损伤和由昆虫或病原体侵染引起创伤的防御反应^[55]。*LOX2* 是 JA 合成途径的关键基因, 它能催化亚麻酸氧化为氢过氧化亚麻酸, 是氧脂性 JA 合成的第一个关键步骤^[55]。在拟南芥中, TCP 蛋白能够直接调控 *LOX2* 基因的表达。其中, Class II 类 TCP 蛋白提高 *LOX2* 的表达促进 JA 的合成, 抑制细胞的增殖, 促进

叶片的衰老^[26]; 而 Class I 类 TCP 蛋白的功能则与之相反^[34]。J. Hao 等^[56]在棉花中发现, *GtTCP* 蛋白通过调节 JA 的生物合成促进棉花纤维的伸长和根毛的发育。在植物防御反应中, 拟南芥 *AtSAP11* (secreted AY-WB protein11) 调节植物对 AY-WB 昆虫媒介 - 二叉叶蝉的防御反应, 通过绑定 *AtTCP2/4/7* 基因的启动子促进 TCP 蛋白的降解, 导致 *AtLOX2* 基因表达量下调进而抑制 JA 合成^[57]。

4.3 其他植物激素信号传导

除了参与 BR 和 JA 合成途径外, TCP 蛋白还参与生长素 (auxin)、细胞分裂素 (CK)、赤霉素 (GA) 和脱落酸 (ABA) 信号转导途径。在拟南芥中, *AtTCP3* 和 *AtTCP15* 通过靶调控生长素响应相关基因 (*SHY2/IAA3* 和 *SAUR*) 的表达参与生长素信号的转导^[23,33]; *AtTCP14* 和 *AtTCP15* 参与修正 CK 信号途径的应答, 影响细胞分裂^[53]; *AtTCP14* 同时还参与 GA 信号途径的应答, 生物钟通过转录调控 GA 受体 *AtGID1* 的表达, 提高 DELLA 蛋白在白天的稳定性和在夜间对 GA 的敏感度, 介导 GA 信号的转导^[49]; *AtBRC1/TCP18* 参与生长激素通路, 调控分枝^[58]。在西瓜中, 过表达 *CITCP14a* 和 *CITCP15* 能够提高 GA 含量, 提高植株高度^[59]。J. A. Lopez 等^[9]在分析预测 TCP 蛋白互作网络时, 还发现其可能参与脱落酸 (ABA)、乙烯 (ET)、水杨酸 (SA)、钙离子 (Ca^{2+})、糖以及光等信号转导途径。TCP 蛋白和激素通路有密切的关联, 但大多数途径的信号机制都还不明确。

5 植物 TCP 类转录因子与植物生长发育

5.1 分枝发育

J. Doebley 等^[2]在玉米中发现, *ZmTB1* 是侧枝生长和雄花发育的抑制子, 在玉米物种的进化过程中起着很重要的作用。原位杂交显示, *ZmTB1* 基因在腋生分生组织和穗原基的雄蕊中表达, 其表达量和生长呈负相关。*ZmTB1* 基因影响玉米花序及侧枝的数量和节的长度, 在 *ZmTB1* 基因突变体中, 玉米植株的顶端优势显著下降, 长出很多侧枝, 且雌性花序发育缺陷。表明 *ZmTB1* 基因是玉米抑制侧枝发育和雌性花序正常发育的必要条件。T. Takeda 等^[60]在水稻中发现, *OsTB1* 是水稻侧枝发育的负调控元件, 该基因是通过控制腋芽的生长来影响水稻的分蘖数。*OsTB1* 基因表达分析显示, 其在整个顶端、侧芽分生组织基部以及维管组织、节的表层细胞中都有表达。在水稻中超量表达 *OsTB1* 基因导致

分蘖数显著减少;相反,突变体缺失 *OsTBI* 后分蘖数显著增多。过表达 *OsTCP4* 促进水稻植株的分蘖,主要在水稻分蘖期的根、茎、叶及灌浆期穗中表达,转基因株系的分蘖数明显高于野生型。在拟南芥中,*AtTCP18* 与玉米和水稻 *TBI* 基因同源,在发育的侧芽中表达,抑制腋芽的表达,其缺失突变体产生大量的侧枝,该基因处于 MAX 信号通路的下游,参与生长素调控顶端优势以及调控分枝发育^[58]。在矮牵牛中,超量表达 *PhTCP4* 的转基因植株与对照相比,在 T₁ 代 12 叶期腋芽基本处于休眠状态,而该基因沉默后腋芽明显增长^[43]。在豌豆和番茄中,沉默 *P_sBRC1* 和 *SIBRC1b* 的植株分枝明显增多^[61-62]。

5.2 株高调控

J. M. Davière 等^[49]发现 GA 激素参与 TCP 基因对株高的调控过程。在拟南芥中,AtDELLA 蛋白 (GAI, RGA, RGL1, RGL2 和 RGL3) 能够与 Class I 类 TCP 蛋白 AtTCP14 发生互作,抑制其对细胞周期调控靶基因 (*CYCA2*, *3*, *CYCB1*, *1*, *PCNA2* 和 *RBRI*) 的转录激活作用。而 GA 激素的累积能够破坏 AtDELLA 蛋白的稳定性,激活细胞周期调控靶基因的转录表达。双突变 *AtTCP14* 和 *AtTCP15* 基因的植株表现植株矮小,产生矮生效应。P. Shi 等^[59]发现在双突变 *AtTCP14* 和 *AtTCP15* 基因植株中,分别过表达西瓜 *CITCP14a* 和 *CITCP15* 基因,能够恢复植株矮小的表现,诱导 GA 激素合成基因 *AtKOI* 下调表达,诱导 GA 激素降解基因 *AtGA2ox3* 和 GA 激素受体基因 *AtGID1a* 上调表达,降低赤霉素的含量,进而提高植株高度。

5.3 叶发育

J. F. Palatnik 等^[63]从分子水平阐明了拟南芥 Class II 类 TCP 中 CIN 亚类基因抑制叶缘细胞的增殖,参与植物叶片形态建成的具体作用机制。在拟南芥中发现, *AtTCP3* 和 *AtAS1*、*AtSAUR65*、*AtSHY2/IAA3* 和 *AtmiR164a* 共同调控边界特异性基因 *AtCUC* 和 *AtLOB*。同时,受 *miR319* 转录后调控的 *AtTCP3* 还可以通过与 *AtAS1* 相互作用,直接结合到 Class I 类 KNOX 基因 *BP* 和 *KNAT2* 的启动子区,抑制其表达,进而控制叶片的发生和发育。在金鱼草中,Class II 类 TCP 中 CIN 亚类基因通过控制细胞周期相关基因的表达来调控叶片细胞的分裂分化过程,该亚类基因突变会导致叶缘基因过表达,叶片细胞持续分裂,产生更大的叶片,且叶片形状改变,产生褶皱和卷曲的叶片^[37]。在番茄中,CIN 亚类基因突

变体表现为复叶叶缘产生许多持续生长的小叶^[64]。

5.4 花发育

在金鱼草中,Class II 类 TCP 基因 *AmCYC* 是第 1 个被鉴定出调控不对称花发育的 TCP 基因。*AmCYC* 从花原基背侧发育的早期到发育晚期始终表达,而且影响花原基发育的启动和生长速率,以及花瓣和雄蕊细胞类型和大小;*AmCYC* 与 *AmDICH* 基因一起发挥作用,二者的功能有重叠,但对花的发育又有不同的作用。*AmCYC* 单突变产生半辐射状的花,而 *AmDICH* 单突变只会影响背部花瓣的形状,*AmDICH* 和 *AmCYC* 同时突变会使金鱼草花的背部、侧面以及腹部特征消失,呈现辐射对称花的特征^[3]。在豆科模式植物百脉根中,*LjCYC1* 和 *LjCYC3* 参与调控花分生组织的生长发育^[65],另一类豆科植物豌豆中的 CYC 类 TCP 基因也参与控制背腹轴向不同类型花瓣的发育^[66]。在拟南芥中,CIN 类 TCP 通过抑制细胞增值,调控花器官的形态建成。*attp2-3-4-10-24* 功能缺失突变株由于其边界区域细胞过多增殖产生波浪状花瓣^[34]。*AtTCP4* 异位表达植株的花较小且带有融合萼片、抑制花瓣和雄蕊。*AtTCP14* 和 *AtTCP15* 在 4 个螺旋纹阶段调控花的形状和大小,这两个蛋白的显性抑制导致 3 个外螺旋纹和柱头减少^[67]。

5.5 昼夜节律调控

生物钟节律调控网是由许多呈节奏表达的正调控因子和负调控因子组成的连锁自调回路。*CCA1/LHY*、*TOC1/PRR3/PRR5* 和 *PIF3* 基因是生物钟调控环路的核心组成部分,其表达受到黑暗/白昼交替的调控,呈现周期性的变化。在拟南芥中,Class I 类 TCP 蛋白 AtTCP21 与 AtTOC1 互作,特异性绑定 *AtCCA1* 启动子区,抑制 *AtCCA1* 基因的表达,但 AtTOC1 蛋白自身没有 DNA 结合能力;而反过来,AtCCA1 蛋白亦能调节抑制 *AtTCP21* 基因的转录,以达到生物钟调控环路的负反馈调节^[29]。后续的研究发现,除了 AtTCP21, TCP 家族的其他成员 (*AtTCP2/3/11/15*) 也可以与不同的生物钟调控蛋白互作,如 LHY、PRR1、PRR5 和 CCA1,根据生物钟的需要,通过改变核心基因的表达而实现生物钟的改变^[68]。

5.6 配子体发育

A. Nag 等^[69]发现,在拟南芥中破坏 Class II 类 TCP 蛋白 *AtTCP4* 的编码基因会影响早期胚胎发育,造成种子不育,说明 *AtTCP4* 表达的改变引起生殖紊乱。T. Takeda 等^[70]发现,Class I 类 TCP 基因 *AtTCP16* 主要在发育的花粉中表达,参与雄配子发

育,对早期花粉的发育有重要作用。*AtTCP16* 的 RNA 的干扰 (RNAi) 引起发育早期阶段 50% 花粉粒的夭折,导致败育表型。然而,*AtTCP16* 的 T-DNA 插入缺失突变体却完全没有相应的表型,反而产生了与子叶和叶片等边缘器官发育相关的表型,说明 TCP16 在花粉发育过程中所起的作用可能还需要更为细致的研究。

5.7 其他方面的作用

其他功能研究表明,TCP 基因还参与光形态建成、种子萌发等过程。在光形态建成方面,发现拟南芥 *AtTCP17* 基因的表达受光诱导,生长素合成限速酶编码基因 *AtYUCCA5* 的表达受光调控,而光控 *AtYUCCA5* 基因表达是依赖于 *AtTCP17*,说明 *AtTCP17* 在光信号通路与生长素调控下胚轴伸长过程中起着连接因子的作用^[71]。在种子萌发方面,发现拟南芥 *AtTCP14* 在种子萌发之前表达水平很高,调控胚芽生长。*AtTCP14* 突变植株对 ABA 和 GA 合成抑制剂多效唑高度敏感,说明 *AtTCP14* 通过激素 ABA 和 GA 调控种子萌发^[22]。另外,最近有研究表明,拟南芥 *AtTCP11* 参与维管束的生长发育过程^[72];蝴蝶兰 *PePCF10* 和 *PeCIN8* 参与调控胚珠发育过程^[59];黄瓜 *CsTCP* 参与调控卷须的发育过程^[73]。目前虽然已有大量文献报道显示 TCP 基因和植物生长发育密切相关,但对其具体调控机理的认识并不系统也不完全,仍需大量实验验证工作。

6 植物 TCP 类转录因子与植物耐逆性

TCP 基因在植物抗逆中作用的研究起步较晚。目前,仅有个别报道显示 TCP 与植物抗逆性有关联。S. T. Wang 等^[74] 在水稻中发现,过表达 *OsTCP14* (*PCF6*) 与 *OsTCP21* 增加了植株对低温的敏感性。相反,通过 RNAi 技术将这两个 TCP 基因沉默后,则水稻植株对低温的耐受力增加。P. Mukhopadhyay 等^[21] 在水稻中发现,过表达 *OsTCP19* 可以降低水分损失,减少氧离子和脂肪滴的积累,诱导多个信号通路典型基因的表达,包括 ABA 通路基因 *ABI3* 和 *ABI4*、JA 通路基因 *LOX1* 和 *LOX2*、ET 通路基因 *RAP2.3*、*RAP2.12*、*HRE1* 和 *TINY2*、IAA 通路基因 *IAA3* 和 *IAA28* 和 CK 通路基因 *IPT5*,进而提高转基因株系对高盐和甘露醇胁迫的耐受力。I. L. Viola 等^[54] 在拟南芥中发现,*AtTCP15* 保守结构域 TCP domain 中的半胱氨酸 (Cys-20) 在氧化胁迫条件下能够发生氧化,抑制其转录作用,暗示 TCP 蛋白参与 ROS 介导的信号转导过程 (如逆境胁迫)。

P. Guan 等^[27] 在拟南芥中发现,在氮饥饿胁迫条件下,*AtTCP20* 与转录因子 *AtNLP6/7* 在细胞核内形成异二聚体,激活氮同化关键基因 *AtNIA1* 的转录表达,进而提高株系氮同化能力。

另外,有报道表明 *miR319* 与 TCP 基因可能存在靶向关系,参与植物逆境胁迫应答过程。目前,已在多个物种 (拟南芥、水稻、棉花、白菜、兰花) 的 TCP 基因中发现了 *miR319* 的靶位点,并且在胁迫处理条件下 *miRNA319* 与 TCP 基因的表达呈现“此消彼长”的模式。但两者在植物逆境胁迫应答中的靶向关系仍有待进一步的实验证实。

7 植物 TCP 类转录因子的研究展望

植物 TCP 基因参与生长发育和逆境胁迫的响应等多种生理生化过程,由多种植物激素诱导发挥作用。然而,仍有大量的 TCP 基因家族成员的功能未知。特别是针对某一物种而言,其全部基因家族成员的功能并未研究透彻,对其具体调控机理的认识仍存在大量空白。由于 TCP 家族基因成员之间存在功能冗余,增加了对其功能研究的难度。为了更加清楚地了解 TCP 基因家族的全部特征,需要通过基因工程技术手段 (如基因单突变、基因双突变、基因多突变、RNAi 干扰、CREST 融合抑制域沉默、基因超表达、基因编辑等),获得更多 TCP 基因的突变体或过表达转基因植株;通过 DNA 元件结合试验 (如染色质免疫沉淀、酵母单杂交、双荧光素酶报告基因、EMSA 等),明确更多 TCP 蛋白结合的具体靶基因;通过互作蛋白质筛选手段 (如酵母双杂交、双分子荧光互补、GST-pull down、免疫共沉淀等),挖掘更多 TCP 互作蛋白,进而系统研究 TCP 基因家族中各个成员基因的功能及其在不同激素信号途径中的自我调控和交叉调控机制。

今后对 TCP 转录因子的研究重点,一方面要进一步明确更多物种中 TCP 转录因子的功能及其调控的靶标基因;另一方面还要利用 TCP 转录因子在植物中调节植物生长模式、改良农艺性状 (分枝、株高、叶型、花型等),以及提高植物耐逆性 (耐冷、耐盐等) 方面的作用,实现 TCP 转录因子在农业上的应用,达到改良作物生长发育、品质和耐逆性的目的。

参考文献

- [1] Cubas P, Lauter N, Doebley J, et al. The TCP domain: a motif found in proteins regulating plant growth and development [J]. *Plant J*, 1999, 18(2): 215-222

- [2] Doebley J, Stec A, Gustus C. Teosinte branched 1 and the origin of maize: evidence for epistasis and the evolution of dominance [J]. *Genetics*, 1995, 141(1):333-346
- [3] Luo D, Carpenter R, Vincent C, et al. Origin of floral asymmetry in *Antirrhinum* [J]. *Nature*, 1995, 383(6603):794-799
- [4] Kosugi S, Ohashi Y. PCF1 and PCF2 specifically bind to cis-elements in the rice proliferating cell nuclear antigen gene [J]. *Plant Cell*, 1997, 9(9):1607-1619
- [5] Mondragón-Palomino M, Trontin C. High time for a roll call: gene duplication and phylogenetic relationships of TCP-like genes in monocots [J]. *Ann Bot*, 2011, 107(9):1533-1544
- [6] Citerne H L, Le Guilloux M, Sannier J, et al. Combining phylogenetic and syntenic analyses for understanding the evolution of TCP ECE genes in eudicots [J]. *PLoS One*, 2013, 8(9):e74803
- [7] Navaud O, Dabos P, Carnus E, et al. TCP transcription factors predate the emergence of land plants [J]. *J Mol Evol*, 2007, 65(1):23-33
- [8] Li S. The *Arabidopsis thaliana* TCP transcription factors: a broadening horizon beyond development [J]. *Plant Signal Behav*, 2015, 10(7):e1044192
- [9] Lopez J A, Sun Y, Blair P B, et al. TCP three-way handshake: linking developmental processes with plant immunity [J]. *Trends Plant Sci*, 2015, 20(4):238-245
- [10] Manassero N G, Viola I L, Welchen E, et al. TCP transcription factors: architectures of plant form [J]. *Biomol Concepts*, 2013, 4(2):111-127
- [11] Aggarwal P, Das Gupta M, Joseph A P, et al. Identification of specific DNA binding residues in the TCP family of transcription factors in *Arabidopsis* [J]. *Plant Cell*, 2010, 22(4):1174-1189
- [12] Martin-Trillo M, Cubas P. TCP genes: a family snapshot ten years later [J]. *Trends Plant Sci*, 2010, 15(1):31-39
- [13] Lupas A, Van Dyke M, Stock J. Predicting coil coils from protein sequences [J]. *Science*, 1991, 252(5009):1162-1164
- [14] Horn S, Pabón-Mora N, Theuß V S, et al. Analysis of the CYC/TB1 class of TCP transcription factors in basal angiosperms and magnoliids [J]. *Plant J*, 2005, 81(4):559-571
- [15] Kosugi S, Ohashi Y. DNA binding and dimerization specificity and potential targets for the TCP protein family [J]. *Plant J*, 2002, 30(3):337-348
- [16] Viola I L, Uberti Manassero N G, Ripoll R, et al. The *Arabidopsis* class I TCP transcription factor AtTCP11 is a developmental regulator with distinct DNA-binding properties due to the presence of a threonine residue at position 15 of the TCP domain [J]. *Biochem J*, 2011, 435(1):143-155
- [17] Viola I L, Reinheimer R, Ripoll R, et al. Determinants of the DNA binding specificity of class I and class II TCP transcription factors [J]. *J Biol Chem*, 2012, 287(1):347-356
- [18] Pirozynski K A, Malloch D W. The origin of land plants: a matter of mycotrophism [J]. *Biosystems*, 1975, 6(3):153-164
- [19] Howarth D G, Donoghue M J. Phylogenetic analysis of the "ECE" (CYC/TB1) clade reveals duplications predating the core eudicots [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2006, 103(24):9101-9106
- [20] 陈雅琼, 孙亭亭, 陈蕾, 等. 烟草 *BRANCHED1-Like* 基因的克隆及表达分析 [J]. *植物遗传资源学报*, 2015, 16(6):1321-1329
- [21] Mukhopadhyay P, Tyagi A K. *OsTCP19* influences developmental and abiotic stress signaling by modulating ABI4-mediated pathways [J]. *Sci Rep*, 2015, 5:9998-10008
- [22] Tatematsu K, Nakabayashi K, Kamiya Y, et al. Transcription factor *AtTCP14* regulates embryonic growth potential during seed germination in *Arabidopsis thaliana* [J]. *Plant J*, 2008, 53(1):42-52
- [23] Uberti-Manassero N G, Lucero L E, Viola I L, et al. The class I protein AtTCP15 modulates plant development through a pathway that overlaps with the one affected by CIN-like TCP proteins [J]. *J Exp Bot*, 2012, 63(2):809-823
- [24] Li Z Y, Li B, Dong A W. The *Arabidopsis* transcription factor *AtTCP15* regulates endoreduplication by modulating expression of key cell-cycle genes [J]. *Mol Plant*, 2012, 5(1):270-280
- [25] Li C, Potuschak T, Colón-Carmona A, et al. *Arabidopsis TCP20* links regulation of growth and cell division control pathways [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2005, 102(36):12978-12983
- [26] Danisman S, van der Wal F, Dhondt S, et al. *Arabidopsis* class I and class II TCP transcription factors regulate jasmonic acid metabolism and leaf development antagonistically [J]. *Plant Physiol*, 2012, 159(4):1511-1523
- [27] Guan P, Ripoll J J, Wang R, et al. Interacting TCP and NLP transcription factors control plant responses to nitrate availability [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2017, 114(9):2419-2424
- [28] Wu J F, Tsai H L, Joanito I, et al. LWD-TCP complex activates the morning gene *CCA1* in *Arabidopsis* [J]. *Nat Commun*, 2016, 7:13181-13190
- [29] Prunedá-Paz J L, Breton G, Para A, et al. A functional genomics approach reveals CHE as a component of the *Arabidopsis* circadian clock [J]. *Science*, 2009, 323(5920):1481-1485
- [30] Guo Z, Fujioka S, Blancaflor E B, et al. TCP1 modulates brassinosteroid biosynthesis by regulating the expression of the key biosynthetic gene *DWARF4* in *Arabidopsis thaliana* [J]. *Plant Cell*, 2010, 22(4):1161-1173
- [31] An J, Guo Z, Gou X, et al. TCP1 positively regulates the expression of *DWF4* in *Arabidopsis thaliana* [J]. *Plant Signal Behav*, 2011, 6(8):1117-1118
- [32] Gao Y, Zhang D, Li J. TCP1 modulates *DWF4* Expression via directly interacting with the GGCCCC motifs in the promoter region of *DWF4* in *Arabidopsis thaliana* [J]. *J Genet Genomics*, 2015, 42(7):383-392
- [33] Koyama T, Mitsuda N, Seki M, et al. TCP transcription factors regulate the activities of *ASYMMETRIC LEAVES1* and *miR164*, as well as the auxin response, during differentiation of leaves in *Arabidopsis* [J]. *Plant Cell*, 2010, 22(11):3574-3588
- [34] Schommer C, Palatnik J F, Aggarwal P, et al. Control of jasmonate biosynthesis and senescence by miR319 targets [J]. *PLoS Biol*, 2008, 6(9):e230
- [35] Baba K, Nakano T, Yamagishi K, et al. Involvement of a nuclear-encoded basic helix-loop-helix protein in transcription of the light-responsive promoter of *psbD* [J]. *Plant Physiol*, 2001, 125(2):595-603
- [36] Masuda H P, Cabral L M, De Veylder L, et al. ABAP1 is a novel plant Armadillo BTB protein involved in DNA replication and transcription [J]. *EMBO J*, 2008, 27(20):2746-2756
- [37] Crawford B C, Nath U, Carpenter R, et al. CINCINNATA controls both cell differentiation and growth in petal lobes and leaves of *Antirrhinum* [J]. *Plant Physiol*, 2004, 135(1):244-253
- [38] Yang X, Zhao X G, Li C Q, et al. Distinct regulatory changes underlying differential expression of TEOSINTE BRANCHED1-CYCLOIDEA-PROLIFERATING CELL FACTOR genes associated with petal variations in zygomorphic flowers of *Petrocosmea* spp. of the family gesneriaceae [J]. *Plant Physiol*, 2015, 169(3):2138-2151
- [39] Schommer C, Debernardi J M, Bresso E G, et al. Repression of cell proliferation by miR319-regulated TCP4 [J]. *Mol Plant*, 2014, 7(10):1533-1544
- [40] Mao Y, Wu F, Yu X, et al. MicroRNA319a-targeted *Brassica rapa* ssp. *pekinensis* TCP genes modulate head shape in chinese cabbage by differential cell division arrest in leaf regions [J]. *Plant Physiol*, 2014, 164(2):710-720
- [41] De Paolo S, Gaudio L, Aceto S. Analysis of the TCP genes expressed in the inflorescence of the orchid *Orchis italica* [J]. *Sci Rep*, 2015, 5:16265-16275
- [42] Kosugi S, Ohashi Y. DNA binding and dimerization specificity and potential targets for the TCP protein family [J]. *Plant J*, 2002, 30(3):337-348

- [43] 邹世慧,王会平,余勇,等.矮牵牛 ECE 支 TCP 基因的克隆及表达分析 [J].园艺学报,2013,40(2):307-316
- [44] Lin Y F, Chen Y Y, Hsiao Y Y, et al. Genome-wide identification and characterization of TCP genes involved in ovule development of *Phalaenopsis equestris* [J]. J Exp Bot, 2016, 67 (17) : 5051-5066
- [45] Parapunova V, Busscher M, Busscher-Lange J, et al. Identification, cloning and characterization of the tomato TCP transcription factor family [J]. BMC Plant Biol, 2014, 14 : 157-173
- [46] Howarth D G, Donoghue M J. Duplications and expression of *DIVARICATA*-like genes in dipsacales [J]. Mol Biol Evol, 2009, 26(6):1245-1258
- [47] Weir I, Lu J, Cook H, et al. CUPULIFORMIS establishes lateral organ boundaries in *Antirrhinum* [J]. Development, 2004, 131(4):915-922
- [48] Hammani K, Gobert A, Hleibieh K, et al. An *Arabidopsis* dual-localized pentatricopeptide repeat protein interacts with nuclear proteins involved in gene expression regulation [J]. Plant Cell, 2011, 23(2):730-740
- [49] Davière J M, Wild M, Regnault T, et al. Class I TCP-DELLA interactions in inflorescence shoot apex determine plant height [J]. Curr Biol, 2014, 24(16):1923-1928
- [50] Trémoussaygue D, Garnier L, Bardet C, et al. Internal telomeric repeats and “TCP-domain” protein binding sites co-operate to regulate gene expression in *Arabidopsis thaliana* cycling cells [J]. Plant J, 2003, 33(6):957-966
- [51] Li S, Zachgo S. TCP3 interacts with R2R3-MYB proteins, promotes flavonoid biosynthesis and negatively regulates the auxin response in *Arabidopsis thaliana* [J]. Plant, 2013, 76(6):901-913
- [52] Suzuki T, Sakurai K, Ueguchi C, et al. Two types of putative nuclear factors that physically interact with histidine containing phosphotransferase (Hpt) domains, signaling mediators in His-to-Asp phosphorelay, in *Arabidopsis thaliana* [J]. Plant Cell Physiol, 2001, 42(1):37-45
- [53] Steiner E, Efroni I, Gopalraj M, et al. The *Arabidopsis* O-linked N-acetylglucosamine transferase SPINDLY interacts with class I TCPs to facilitate cytokinin responses in leaves and flowers [J]. Plant Cell, 2012, 24(1):96-108
- [54] Viola I L, Camoirano A, Gonzalez D H. Redox-dependent modulation of anthocyanin biosynthesis by the TCP transcription factor TCP15 during exposure to high light intensity conditions in *Arabidopsis* [J]. Plant Physiol, 2016, 170(1):74-85
- [55] Creelman R A, Mullet J E. Biosynthesis and action of jasmonates in plants [J]. Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol, 1997, 48:355-381
- [56] Hao J, Tu L, Hu H, et al. *GbTCP*, a cotton TCP transcription factor, confers fibre elongation and root hair development by a complex regulating system [J]. J Exp Bot, 2012, 63(17):6267-6281
- [57] Sugio A, Kingdom H N, MacLean A M, et al. Phytoplasma protein effector SAP11 enhances insect vector reproduction by manipulating plant development and defense hormone biosynthesis [J]. Proc Natl Acad Sci USA, 2011, 108(48):1254-1263
- [58] Aguilar-Martínez J A, Poza-Carrión C, Cubas P. *Arabidopsis* *BRANCHED1* acts as an integrator of branching signals within axillary buds [J]. Plant Cell, 2007, 19(2):458-472
- [59] Shi P, Guy K M, Wu W, et al. Genome-wide identification and expression analysis of the CITCP transcription factors in *Citrullus lanatus* [J]. BMC Plant Biol, 2016, 16:85-97
- [60] Takeda T, Suwa Y, Suzuki M, et al. The *OstTb1* gene negatively regulates lateral branching in rice [J]. Plant J, 2003, 3(3):513-520
- [61] Braun N, de Saint Germain A, Pillot J P, et al. The pea TCP transcription factor PsBRC1 acts downstream of strigolactones to control shoot branching [J]. Plant Physiol, 2012, 158(1):225-238
- [62] Martín-Trillo M, Grandío E G, Serra F, et al. Role of tomato *BRANCHED1*-like genes in the control of shoot branching [J]. Plant J, 2011, 67(4):701-714
- [63] Palatnik J F, Allen E, Wu X, et al. Control of leaf morphogenesis by microRNAs [J]. Nature, 2003, 425(6955):257-263
- [64] Burko Y, Shleizer-Burko S, Yanai O. A role for APETALA1/fruitfull transcription factors in tomato leaf development [J]. Plant Cell, 2013, 25(6):2070-2083
- [65] Wang J, Wang Y, Luo D. *LjCYC* genes constitute floral dorsoventral asymmetry in *Lotus japonicus* [J]. J Integr Plant Biol, 2010, 52(11):959-970
- [66] Li X, Zhuang L L, Ambrose M, et al. Genetic analysis of ele mutants and comparative mapping of ele1 locus in the control of organ internal asymmetry in garden pea [J]. J Integr Plant Biol, 2010, 52(6):528-535
- [67] Koyama T, Ohme-Takagi M, Sato F. Generation of serrated and wavy petals by inhibition of the activity of TCP transcription factors in *Arabidopsis thaliana* [J]. Plant Signal Behav, 2011, 6(5):697-699
- [68] Giraud E, Ng S, Carrie C, et al. TCP transcription factors link the regulation of genes encoding mitochondrial proteins with the circadian clock in *Arabidopsis thaliana* [J]. Plant Cell, 2010, 22(12):3921-3924
- [69] Nag A, King S, Jack T. *Mir319a* targeting of *TCP4* is critical for petal growth and development in *Arabidopsis* [J]. Proc Natl Acad Sci USA, 2009, 106(52):22534-22539
- [70] Takeda T, Amano K, Ohto M A, et al. RNA interference of the *Arabidopsis* putative transcription factor *TCP16* gene results in abortion of early pollen development [J]. Plant Mol Biol, 2006, 61(1-2):165-177
- [71] Danisman S. TCP transcription factors at the Interface between environmental challenges and the plant's growth responses [J]. Front Plant Sci, 2016, 7:1930
- [72] Huang T, Irish V F. Temporal control of plant organ growth by TCP transcription factors [J]. Curr Biol, 2015, 25(13):1765-1770
- [73] Wang S, Yang X, Xu M, et al. A rare snp identified a tcp transcription factor essential for tendril development in cucumber [J]. Mol Plant, 2015, 8(12):1795-1808
- [74] Wang S T, Sun X L, Hoshino Y, et al. MicroRNA319 positively regulates cold tolerance by targeting *OsPCF6* and *OsTCP21* in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. PLoS One, 2014, 9:e91357