

植物AP2亚家族研究进展*

赵连彩, 古丽米热·阿勒木江, 钟俐[†]

(新疆大学 生命科学与技术学院, 新疆 乌鲁木齐 830017)

摘要: AP2/ERF转录因子家族在植物生长、繁殖和与环境相互作用的过程中发挥重要作用。根据结构域的数量, AP2/ERF家族分为AP2和ERF两个亚家族。就AP2亚家族中主要成员的基因结构、功能及成员之间复杂的调控网络和作用机制的研究进展进行了综述。

关键词: AP2/ERF基因家族; AP2亚家族; 结构和功能; 研究进展

DOI: 10.13568/j.cnki.651094.651316.2022.08.17.0003

中图分类号: Q71 **文献标识码:** A **文章编号:** 2096-7675(2023)03-0351-07

引文格式: 赵连彩, 古丽米热·阿勒木江, 钟俐. 植物AP2亚家族研究进展[J]. 新疆大学学报(自然科学版)(中英文), 2023, 40(3): 351-357.

英文引文格式: ZHAO Liancai, GULIMIRE Alemujiang, ZHONG Li. Advances in the study of the AP2 subfamily in plants[J]. Journal of Xinjiang University(Natural Science Edition in Chinese and English), 2023, 40(3): 351-357.

Advances in the Study of the AP2 Subfamily in Plants

ZHAO Liancai, GULIMIRE Alemujiang, ZHONG Li

(School of Life Science and Technology, Xinjiang University, Urumqi Xinjiang 830017, China)

Abstract: AP2/ERF transcription family factors play an important role in plant growth, reproduction and interactions with the environment. According to the number of domains, the AP2/ERF family is divided into two subfamilies, AP2 and ERF. This study reviews the research progress on the gene structure, function and complex regulatory networks and mechanisms among the major members of the AP2 subfamily.

Key words: AP2/ERF gene family; AP2 subfamily; structure and function; research progress

0 引言

AP2/ERF (APETALA2/Ethylene-Responsive Factor) 是植物中最大的转录因子家族之一^[1], 也是植物发育中最重要的基因谱系之一, 通常由60~70个氨基酸残基组成3个反向平行的 β -折叠和1个 α -螺旋构成AP2/ERF保守结构域。它们不仅参与植物的发育过程, 在应对胁迫反应中也执行一定的功能^[2]。

根据结构域的数量, 将AP2/ERF家族分为AP2和ERF两个亚家族(图1)。AP2亚家族包含2个AP2结构域, 即AP2-R1和AP2-R2^[3], 在营养器官和生殖器官的发育中起着调节作用; ERF亚家族仅具有1个AP2-R1结构域, 在应激反应和组织发育的信号转导途径中发挥作用^[4]。根据AP2/ERF结构域的相似性, AP2/ERF基因家族被分为4个亚家族: AP2、ERF、RAV和Soloist^[5]。AP2亚家族包含2个AP2结构域, 分为euAP2谱系和ANT谱系, 对植物的生殖器官(如花、胚珠、萼片)和果实的发育有很大影响^[6]。ERF亚家族包含1个AP2结构域, 分为DREB谱系和ERF谱系, 在植物发育和激素信号转导中起作用, 也参与环境应激或病原体刺激的相关信号通路^[7]。RAV亚家族由AP2和B3 DNA结构域组成, 在抗病和应激耐受方面具有显著的作用^[8]。Soloist亚家族是只含有1个AP2结构域的最小群体, 虽然这种蛋白质也含有1个AP2结构域, 但其序列和基因结构与ERF有很大差异^[2], 主要参与水杨酸途径中的病原体防御和盐胁迫反应^[9]。从模式植物到普通作物, AP2、ERF、RAV和Soloist成员均具有保守性和多样性。

AP2亚家族包括euAP2和ANT两个谱系, 与euAP2谱系相比, ANT谱系不具有miR172识别位点, 而是通过

* 收稿日期: 2022-08-17

基金项目: 国家自然科学基金“甜瓜掌裂叶 pII 基因的分子调控机制及功能验证”(31860565)。

作者简介: 赵连彩(1998-), 女, 硕士生, 从事生物化学与分子生物学的研究, E-mail: liancai.zhao@qq.com。

[†] 通讯作者: 钟俐(1971-), 女, 博士, 副教授, 主要从事植物生理生化及分子生物学的研究, E-mail: zhongli@xju.edu.cn。

特定的氨基酸特征进行区分^[10]. 为深入了解AP2亚家族成员的功能, 本文对AP2亚家族两个谱系的分类及各成员的特点、功能进行了综述.

1 AP2亚家族中的euAP2谱系各成员研究进展

1.1 AP2成员

AP2属于AP2/ERF家族中最古老的谱系之一^[11]. 一个典型的AP2基因中有8个保守结构域, 包括1个乙烯响应元件、2个AP2结构域、2个两亲性抑制基序、1个核定位信号序列、1个连接域和1个miR172靶位点. AP2基因在花的各个结构中均有表达, 在控制花、果实和种子发育中起到重要作用^[12]. 在拟南芥发育的每一个阶段以及六大器官中都检测到了AP2转录物.

1.1.1 调控花发育

AP2可以影响花分生组织、决定花器官的同一性, 同时在确定花器官身份和调节花同源基因的表达方面起作用^[13]. AP2基因功能的缺失突变使花分生组织对促进或抑制花发育的信号高度敏感^[14], 也表现出花器官缺陷, 导致其在花发育的ABC模型中被赋予A类功能^[15]. 在拟南芥中, 通过酵母双杂发现AP2通过招募TPL和AtHDA19以调节B类基因的表达, 从而限制花瓣的外边界, 通过抑制E类基因SEP3控制花轮的外边界. AP2作为花同源异型基因控制着它的生长, 防止花瓣向外扩散, AP2现在已经被证明可以直接限制花中B、C和E类基因的表达域^[16]. AP2基因在拟南芥中突变导致将花器官转化为生殖器官, 表现出萼片和花瓣分别向胚珠和雄蕊同源转化. 在矮牵牛中, 分离出PhAP2A、PhAP2B和PhAP2C 3个AP2类基因, 原位杂交显示这3个基因与拟南芥AP2为直系同源物. 但PhAP2B、PhAP2C与PhAP2A相比, 在花发育过程中表现出几乎互补的表达模式. 反向遗传学策略表明, PhAP2A对矮牵牛花被发育可能不是必需的, 但PhAP2A能够恢复突变体中的同源异形转化^[17].

1.1.2 调控干细胞

AP2在维系茎顶端分生组织^[18]和控制花干细胞^[19]方面起作用. 在拟南芥中, AP2的等位基因L28突变后, 茎顶端分生组织的干细胞停止分化. 遗传分析表明, AP2通过调控WUS-CLV3在干细胞中发挥作用. 而在花干细胞中, AP2通过拮抗花中心的AG活性发挥作用. 在花发育的第六阶段, AG可以直接作用于WUS位点来终止WUS的表达, 也可以间接作用在其靶基因KNU上来终止WUS的表达, 以促进花的决定性^[20].

1.1.3 调控种子发育

AP2在控制种子发育方面起作用. AP2突变种子缺乏一种称为小柱的种皮细胞结构, 并且比野生型种子形状更不规则, 这表明正常种皮发育需要AP2的调节. 透射电镜观察发现拟南芥ap2突变体比野生型种子的细胞大, 确定AP2基因可以限制种子珠被中细胞的大小, 从而控制种子的大小; 利用RNA凝胶印迹分析和RT-PCR分析了AP2的活性对控制种子质量的重要性, 确定其通过母体孢子和胚乳基因组控制拟南芥种子质量^[21]. 在凤梨中, AfAP2-2基因的过度表达使种子变小并延迟开花, 可能是开花、种子大小和重量的负调节因子^[22]. 将落叶松LaAP2L1基因过表达模式植物拟南芥中, 不仅导致细胞增殖增强, 而且延长了生长时间, 使拟南芥的种子产量增加到200%以上^[23].

1.2 SMZ和SNZ成员

SMZ (SCHLAFMUTZE) 和SNZ (SCHNARCHZAPFEN) 是来自AP2亚家族的花抑制因子^[24], 它们的表达水平在植物生长的早期达到峰值, 并随着植物的衰老而降低^[25]. SMZ最初是在激活标记中筛选确定的, 因为它具有显性的晚开花表型, 而SNZ是SMZ的同源基因, 高表达时抑制开花^[26]. 在拟南芥中, 抽薹和开花受硝酸盐调控, 硝酸盐通过激活赤霉素途径来控制SMZ和SNZ的转录水平, 增加硝酸盐的浓度会延迟开花, 从而调节拟南芥的开花时间^[24].

1.3 TOEs成员

TOEs属于AP2亚家族, 在拟南芥中有3个成员, 包括TOE1、TOE2和TOE3, 它通过调节光周期信号组分CO (CONSTANS) 抑制并调节开花时间^[27]. 据报道, SMZ、SNZ和TOEs都冗余地作为开花的阻遏物, 以相互独立又彼此协同的方式控制开花, 它们之间存在复杂的反馈监管机制^[28].

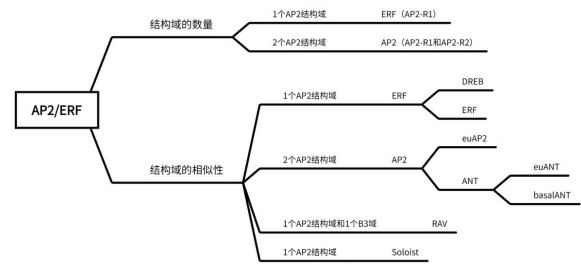


图1 AP2/ERF基因家族分类

TOE1可通过结合*FT* (FLOWERING LOCUST) 和抑制*CO*的转录活性负调控*FT*的表达和开花. 在拟南芥中,将*TOE1*基因进行突变,突变体开花时间提前;在*toe1 toe2*双突变体中,这种效应增强,证明TOE1和TOE2均可抑制开花^[25]. *TOE3*很可能与*TOE1*和*TOE2*一起冗余地抑制开花,它在花器官形成期间,对于拟南芥花型的形成至关重要. 但是在盐穗木中,*HcTOE3*是一种冷调节转录因子,对冷冻胁迫有正向调节作用^[29].

2 AP2亚家族中的ANT谱系各成员研究进展

ANT谱系属于AP2亚家族,但两者之间的差别在于ANT的AP2-R1与AP2-R2结构域分别插入了10 aa和1 aa. 根据前结构域序列和其它特定基序的长度,ANT谱系进一步细分为basalANT亚谱系和euANT亚谱系^[30]. euANT亚谱系由一个较长的前结构域和保守基序构成,包括euANT2、euANT3和euANT4,而basalANT亚谱系仅有一个较短的前结构域^[31-32].

2.1 euANT亚谱系中ANT和AIL成员

ANT (AINTEGUMENTA) 与AIL (AINTEGUMENTA-like) 都含有两个典型的AP2 DNA结合结构域,该结构域首次在拟南芥AP2蛋白中发现^[31]. 其中AIL属于较为保守的一类,主要编码花器官生长的关键调节基因,参与植物生长、发育和非生物胁迫反应,在发育过程中起着核心作用.

2.1.1 ANT维持细胞分生组织

ANT参与维持细胞分生,通过调节细胞数量来控制器官大小. 在金鱼草中,利用黄瓜花叶病毒载体(CMV-A1)诱导VIGS感染金鱼草,与未感染植物相比,感染A1:ANT金鱼草的花和叶明显减小,而细胞大小差异并不明显^[32]. 大白菜*BrANT-1*基因转化拟南芥,利用扫描电镜观察叶表皮细胞,发现过表达植株比野生型植株的细胞数量增加了50%以上,而细胞大小仅减小了不到6%. 因此,该转录因子可通过调节细胞数量从而增大叶面积^[33]. 同时在拟南芥中过表达或敲除*AtANT*,拟南芥的细胞数量和侧生芽的大小均发生了改变^[34].

2.1.2 ANT调控种子发育

在拟南芥中,ANT调节了胚珠珠被的起始和胚珠的发育,过表达ANT会导致种子的体积增加. *MEE45*是一种B3型转录因子,是胚珠珠被启动和发育时所必需的,它可以直接与ANT基因的启动子区结合,激活ANT基因转录,ANT又可调节生长素合成基因,从而调控种子的生长^[35].

2.1.3 ANT与AIL冗余调控花器官生长

ANT在花器官生长方面起重要的调节作用,且以冗余的方式与AILs一同起作用. 当AIL5、AIL6或AIL7功能丧失时,对花的表型没有影响;当植物丧失ANT功能时^[36],AIL5、AIL6与AIL7对花的发育有独特的贡献. 通常,AILs通过增加细胞数量或细胞大小在调节器官生长中发挥重要作用^[37]. *ANT*基因缺失突变导致花的体积减小,而*AIL6*基因缺失突变却不影响花的外观;在*ant ail6*双突变体中,花的体积会进一步减小,这表明*AIL6*也有助于器官生长. *ANT*或*AIL6*过表达会产生更大的花,表明这两种基因都可以促进花器官的生长. 另外,*AIL5*和*AIL7*也在花发育中表达,这两个基因已经被证明与*AIL6*一起调节嫩枝叶序和侧根起始^[38].

2.2 euANT亚谱系中BBM成员

BBM (BABY BOOM) 最早发现于甘蓝型油菜小孢子发生过程中^[39],参与调节植物细胞全能性,主要在植物胚的发生、细胞增殖、再生、植物转化和无配子生殖等多种信号发育途径中起作用^[40].

2.2.1 调控胚胎发生

利用RNA-seq对不同时间段未成熟胚外植体的转录组进行分析,发现了一些与控制胚胎发生的基因高度相似的序列,如转录因子BABY BOOM、LEAFY COTYLEDON和AGAMOUS,以及重要的体细胞胚胎发生受体样激酶(*SERK*)基因. 其中BBM基因与已知胚胎发生途径中发挥作用的*GLP*、*GST*、*PIN*、*WOX*、*LEC2*和*AGL15*等基因共表达^[41].

2.2.2 调控细胞增殖

BBM通过异位表达诱发细胞增殖. 在拟南芥幼苗中,通过DNA微阵列分析的方法和翻译后调节BBM:RR蛋白与放线菌酮鉴定出一些由AtBBM直接激活的靶基因,这些靶基因已经被证明参与分生组织的生长以及与细胞生长和分裂相关的细胞壁的合成^[42-43]. 以上结果提示,BBM可通过激活与细胞生长和分裂相关的基因来调节细胞增殖.

2.2.3 诱导细胞再生

通过构建毛白杨*PtBBM*过表达载体,转化至愈伤后获得大量体细胞胚,进而获得再生植株.因而*PtBBM*可作为毛白杨转化的阳性选择标记基因,无需使用任何抗生素即可获得转基因毛白杨植株^[44].

2.2.4 诱导无配子生殖

在珍珠粟中,通过RT-PCR技术证明了*PSASGR-BBML*基因在受精前的卵细胞中表达,从而诱导孤雌生殖,并产生单倍体后代.而包含*PSASGR-BBML*基因3'端RNAi结构的无融合生殖F1转基因植物中,*PSASGR-BBML*表达量的减少导致孤雌生殖胚胎减少,胚胎细胞数量减少^[43].以上证据表明*PSASGR-BBML*在无配子生殖中起着重要作用.

总的来说,BBM主要负责分化和维持分生组织,并且与PLT1、PLT2、BBM和PLT3/AIL6在根分生组织和胚胎分化中起着冗余作用^[45].

2.3 euANT亚谱系中PLTs成员

PLT (PLETHORA) 是决定植物干细胞命运、维持分生组织、控制细胞增殖和细胞分化进程的一类转录因子^[46].

2.3.1 决定干细胞的命运

*PLT1*和*PLT2*的表达域与根部干细胞生态位相关,它们对静止中心的特异性和干细胞活性至关重要,*plt1 plt2*双突变体的表型需要特定的干细胞维持,且过度表达*PLT1*和*PLT2*导致生长区域的异位诱导^[47-48].

2.3.2 维持细胞分生组织

PLT1和PLT2是维持根分生组织和分生组织边界位置的主要调节因子.*PLT1-4*对于根的形成必不可少,该基因的突变导致植物产生严重缺陷,有时甚至缺乏根和下胚轴.*PLT3*、*PLT5*和*PLT7*在侧根原基中表达,是侧根形成过程中分生组织基因激活的关键,负责调节侧根发育并防止侧根原基彼此靠近形成^[47].在水稻中,*OsPLT8/CRL5*可被生长素诱导,并通过抑制细胞分裂素信号发挥作用^[49],这表明类似的调节途径可能在花序分生组织中起作用.

2.3.3 控制植物细胞的增殖和细胞分化的进程

在拟南芥中,AtAIL/PLT被认为是拟南芥根和芽发育的关键调控因子^[50],其可利用不同的遗传机制调节细胞分裂以及根和芽中细胞分化的时间.*AtPLT*的表达会激活与细胞增殖和分化相关的基因,而且*AtPLT*的水平越高,激活效果越明显,随着*AtPLT*水平逐渐降低,激活效果也逐渐减弱.*AtPLT*激活的基因会优先在分生组织分裂区表达,而受*AtPLT*抑制的基因大都在延伸区和分化区表达,表明它不仅维持了细胞的分裂状态,也防止细胞的分化,从而调节细胞状态^[51].

2.4 basalANT亚谱系

以拟南芥为例,basalANT亚谱系成员包括WRI1 (WRINKLED1)、WRI3 (WRINKLED3)、WRI4 (WRINKLED4)和ADAP.

2.4.1 WRI1成员

WRI1转录因子有两个AP2/ERF结合域,含有VYL、IDR和PEST等基序,在所表征的WRI1蛋白中高度保守^[52],是参与种子代谢的一个关键转录调节因子.

WRI1中的AP2结构域与AW-box ([CnTnG](n)7[CG])结合来调节糖酵解和脂肪酸的生物合成.已经证明了WRI1参与调控糖酵解的基因和脂肪酸合成的酶基因(如*ACCase*和*FAS*)^[53].对水稻的研究显示,WRI1直系同源物(*OsWRI1*)在水稻种子发育过程中广泛表达^[54].拟南芥*AtWRI3*和*AtWRI4*的突变未对种子脂肪酸生物合成基因转录造成影响^[55],但对其它组织中的脂肪酸合成非常必要.*AtWRI3*和*AtWRI4*的表达定位于营养组织和花,激活角质层蜡质的产生^[56].目前,有关*WRI3*的报道较少.

2.4.2 AtWRI4成员

AtWRI4主要负责控制拟南芥茎中表皮蜡的生物合成.*AtWRI4*主要在茎表皮中表达,负责合成茎表皮蜡.拟南芥突变体*atwri4*相对野生型茎中的总蜡含量降低,但是它们在叶或角果中没有显著改变^[56].在苹果中,MpWRI4通过调节角质层蜡质生物合成基因(如*LACS1*、*KCR1*、*PAS2*、*ECR*和*WSD1*)来影响蜡质生物合成^[57].

2.4.3 ADAP成员

ADAP参与了脱落酸(ABA)反应^[58],一方面调节种子的发芽和幼苗的生长,同时也对非生物胁迫作出积极响应^[59]. 研究显示ADAP与ARIA互作,而ARIA又可与控制ABA基因的BZIP类转录因子ABF2互作,进而调节ABA反应. 拟南芥突变体*atadap*的发芽和幼苗生长都显著优于野生型,表明AtADAP是一种参与植物发芽和幼苗生长的负调节因子. 同时该突变体变得对ABA不敏感,提示AtADAP参与调节了ABA反应. 在干旱和高盐胁迫下,突变体*atadap*在干旱胁迫下的平均存活率低于野生型,而在高盐胁迫下的种子萌发率显著高于野生型,揭示AtADAP参与了植物对干旱和高盐的响应^[60]. 进一步研究发现,AtADAP是在植物防御中发挥重要作用的硫代葡萄糖苷GSL生物合成的负调节因子^[61].

3 展望

AP2/ERF是植物中重要的转录因子家族,其功能涉及许多生理过程,包括植物的形态发生、对胁迫的响应及代谢物调节等. 尽管开展了AP2亚家族大多数成员的研究,但有关WRI3和ADAP的报道较少,且对其研究主要处于基因功能验证阶段. 未来有关AP2亚家族的研究应着重阐明其分子机制及涉及的信号通路,同时如何与生产实践相结合仍然是广大科研工作者未来要攻克的难题,从而为分子育种提供新方案、新策略,以培育出更优良的新品种.

参考文献:

- [1] FENG K, HOU X L, XING G M, et al. Advances in AP2/ERF super-family transcription factors in plant[J]. *Critical Reviews in Biotechnology*, 2020, 40(6): 750-776.
- [2] LICAUSI F, OHME-TAKAGI M, PERATA P. APETALA2/Ethylene Responsive Factor(AP2/ERF) transcription factors: mediators of stress responses and developmental programs[J]. *New Phytologist*, 2013, 199(3): 639-649.
- [3] SHIGYO M, HASEBE M, ITO M. Molecular evolution of the AP2 subfamily[J]. *Gene*, 2006, 366(2): 256-265.
- [4] MIZOI J, SHINOZAKI K, YAMAGUCHI-SHINOZAKI K. AP2/ERF family transcription factors in plant abiotic stress responses[J]. *Biochimica et Biophysica Acta(BBA)-Gene Regulatory Mechanisms*, 2012, 1819(2): 86-96.
- [5] GU C, GUO Z H, HAO P P, et al. Multiple regulatory roles of AP2/ERF transcription factor in angiosperm[J]. *Botanical Studies*, 2017, 58(1): 1-8.
- [6] SONG X, WANG J, MA X, et al. Origination, expansion, evolutionary trajectory, and expression bias of AP2/ERF superfamily in *Brassica napus*[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2016, 7: 1186.
- [7] NAKANO T, SUZUKI K, FUJIMURA T, et al. Genome-wide analysis of the ERF gene family in Arabidopsis and rice[J]. *Plant Physiology*, 2006, 140(2): 411-432.
- [8] SOHN K H, LEE S C, JUNG H W, et al. Expression and functional roles of the pepper pathogen-induced transcription factor RAV1 in bacterial disease resistance, and drought and salt stress tolerance[J]. *Plant Molecular Biology*, 2006, 61: 897-915.
- [9] SUN Z M, ZHOU M L, TANG Y X, et al. Overexpression of the *Lotus corniculatus* soloist gene LcAP2/ERF107 enhances tolerance to salt stress[J]. *Protein and Peptide Letters*, 2016, 23(5): 442-449.
- [10] DIPP-ÁLVAREZ M, CRUZ-RAMIREZ A. A phylogenetic study of the ANT family points to a preANT gene as the ancestor of basal and euANT transcription factors in land plants[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2019, 10: 17.
- [11] ZUMAJO-CARDONA C, PABÓN-MORA N, AMBROSE B A. The evolution of euAPETALA2 genes in vascular plants: from plesiomorphic roles in sporangia to acquired functions in ovules and fruits[J]. *Molecular Biology and Evolution*, 2021, 38(6): 2319-2336.
- [12] RIPOLL J J, ROEDER A H K, DITTA G S, et al. A novel role for the floral homeotic gene APETALA2 during Arabidopsis fruit development[J]. *Development*, 2011, 138(23): 5167-5176.
- [13] BOWMAN J L, SMYTH D R, MEYEROWITZ E M. Genetic interactions among floral homeotic genes of Arabidopsis[J]. *Development*, 1991, 112(1): 1-20.
- [14] OKAMURO J K, SZETO W, LOTYS-PRASS C, et al. Photo and hormonal control of meristem identity in the Arabidopsis flower mutants APETALA2 and APETALA1[J]. *The Plant Cell*, 1997, 9(1): 37-47.
- [15] JOFUKU K D, DEN BOER B G, VAN MONTAGU M, et al. Control of Arabidopsis flower and seed development by the homeotic gene APETALA2[J]. *The Plant Cell*, 1994, 6(9): 1211-1225.
- [16] KROGAN N T, HOGAN K, LONG J A. APETALA2 negatively regulates multiple floral organ identity genes in Arabidopsis by

- recruiting the co-repressor TOPLESS and the histone deacetylase HDA19[J]. *Development*, 2012, 139(22): 4180-4190.
- [17] MAES T, VAN DE STEENE N, ZETHOF J, et al. *Petunia* AP2-like genes and their role in flower and seed development[J]. *The Plant Cell*, 2001, 13(2): 229-244.
- [18] WÜRSCHUM T, GROß-HARDT R, LAUX T. *APETALA2* regulates the stem cell niche in the *Arabidopsis* shoot meristem[J]. *The Plant Cell*, 2006, 18(2): 295-307.
- [19] CHEN X. A microRNA as a translational repressor of APETALA2 in *Arabidopsis* flower development[J]. *Science*, 2004, 303(5666): 2022-2025.
- [20] HUANG Z, SHI T, ZHENG B, et al. *APETALA2* antagonizes the transcriptional activity of *AGAMOUS* in regulating floral stem cells in *Arabidopsis thaliana*[J]. *New Phytologist*, 2017, 215(3): 1197-1209.
- [21] JOFUKU K D, OMIDYAR P K, GEE Z, et al. Control of seed mass and seed yield by the floral homeotic gene *APETALA2*[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2005, 102(8): 3117-3122.
- [22] LEI M, LI Z, WANG J, et al. Ectopic expression of the *Aechmea fasciata* *APETALA2* gene *AfAP2-2* reduces seed size and delays flowering in *Arabidopsis*[J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2019, 139: 642-650.
- [23] LI A, ZHOU Y, JIN C, et al. *LaAP2L1*, a heterosis-associated AP2/EREBP transcription factor of *Larix*, increases organ size and final biomass by affecting cell proliferation in *Arabidopsis*[J]. *Plant and Cell Physiology*, 2013, 54(11): 1822-1836.
- [24] GRAS D E, VIDAL E A, UNDURRAGA S F, et al. SMZ/SNZ and gibberellin signaling are required for nitrate-elicited delay of flowering time in *Arabidopsis thaliana*[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2018, 69(3): 619-631.
- [25] AUKERMAN M J, SAKAI H. Regulation of flowering time and floral organ identity by a microRNA and its APETALA2-like target genes[J]. *The Plant Cell*, 2003, 15(11): 2730-2741.
- [26] SCHMID M, UHLENHAUT N H, GODARD F, et al. Dissection of floral induction pathways using global expression analysis[J]. *Development*, 2020, 130(24): 6001-6012.
- [27] ZHANG B, WANG L, ZENG L, et al. *Arabidopsis* TOE proteins convey a photoperiodic signal to antagonize CONSTANS and regulate flowering time[J]. *Genes & Development*, 2015, 29(9): 975-987.
- [28] ZHU Q H, HELLIWELL C A. Regulation of flowering time and floral patterning by miR172[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2011, 62(2): 487-495.
- [29] YIN F, ZENG Y, JI J, et al. The halophyte *Halostachys caspica* AP2/ERF transcription factor HcTOE3 positively regulates freezing tolerance in *Arabidopsis*[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2021, 12: 638788.
- [30] HORSTMAN A, WILLEMSSEN V, BOUTILIER K, et al. AINTEGUMENTA-LIKE proteins: hubs in a plethora of networks[J]. *Trends in Plant Science*, 2014, 19(3): 146-157.
- [31] KIM S, SOLTIS P S, WALL K, et al. Phylogeny and domain evolution in the APETALA2-like gene family[J]. *Molecular Biology and Evolution*, 2006, 23(1): 107-120.
- [32] KIM B M, INABA J, MASUTA C. Virus induced gene silencing in *Antirrhinum majus* using the *Cucumber mosaic virus* vector: functional analysis of the AINTEGUMENTA(Am-ANT) gene of *A. majus*[J]. *Horticulture, Environment, and Biotechnology*, 2011, 52(2): 176-182.
- [33] DING Q, CUI B, LI J, et al. Ectopic expression of a *Brassica rapa* AINTEGUMENTA gene(*BrANT-1*) increases organ size and stomatal density in *Arabidopsis*[J]. *Scientific Reports*, 2018, 8(1): 1-13.
- [34] MIZUKAMI Y, FISCHER R L. Plant organ size control: AINTEGUMENTA regulates growth and cell numbers during organogenesis[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2000, 97(2): 942-947.
- [35] LI Y J, YU Y, LIU X, et al. The *Arabidopsis* MATERNAL EFFECT EMBRYO ARREST45 protein modulates maternal auxin biosynthesis and controls seed size by inducing AINTEGUMENTA[J]. *The Plant Cell*, 2021, 33(6): 1907-1926.
- [36] KRIZEK B A. AINTEGUMENTA and AINTEGUMENTA-LIKE6 act redundantly to regulate *Arabidopsis* floral growth and patterning[J]. *Plant Physiology*, 2009, 150(4): 1916-1929.
- [37] KULUEV B R, KNYAZEV A V, ILJASSOWA A A, et al. Ectopic expression of the PnANTL1 and PnANTL2 black poplar genes in transgenic tobacco plants[J]. *Russian Journal of Genetics*, 2012, 48(10): 993-1000.
- [38] KRIZEK B A, BEQUETTE C J, XU K, et al. RNA-Seq links the transcription factors AINTEGUMENTA and AINTEGUMENTA-LIKE6 to cell wall remodeling and plant defense pathways[J]. *Plant Physiology*, 2016, 171(3): 2069-2084.
- [39] BOUTILIER K, OFFRINGA R, SHARMA V K, et al. Ectopic expression of BABY BOOM triggers a conversion from vegetative to embryonic growth[J]. *The Plant Cell*, 2002, 14(8): 1737-1749.

- [40] JHA P, KUMAR V. BABY BOOM(BBM): a candidate transcription factor gene in plant biotechnology[J]. *Biotechnology Letters*, 2018, 40: 1467-1475.
- [41] SALVO S A G D, HIRSCH C N, BUELL C R, et al. Whole transcriptome profiling of maize during early somatic embryogenesis reveals altered expression of stress factors and embryogenesis-related genes[J]. *PLoS One*, 2014, 9(10): e111407.
- [42] PASSARINHO P, KETELAAR T, XING M, et al. BABY BOOM target genes provide diverse entry points into cell proliferation and cell growth pathways[J]. *Plant Molecular Biology*, 2008, 68(3): 225-237.
- [43] CONNER J A, MOOKKAN M, HUO H, et al. A parthenogenesis gene of apomict origin elicits embryo formation from unfertilized eggs in a sexual plant[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2015, 112(36): 11205-11210.
- [44] DENG W, LUO K, LI Z, et al. A novel method for induction of plant regeneration via somatic embryogenesis[J]. *Plant Science*, 2009, 177(1): 43-48.
- [45] GALINHA C, HOFHUIS H, LUIJTEN M, et al. PLETHORA proteins as dose-dependent master regulators of *Arabidopsis* root development[J]. *Nature*, 2007, 449(7165): 1053-1057.
- [46] SANTUARI L, SANCHEZ-PEREZ G F, LUIJTEN M, et al. The PLETHORA gene regulatory network guides growth and cell differentiation in *Arabidopsis* roots[J]. *The Plant Cell*, 2016, 28(12): 2937-2951.
- [47] AIDA M, BEIS D, HEIDSTRA R, et al. The *PLETHORA* genes mediate patterning of the *Arabidopsis* root stem cell niche[J]. *Cell*, 2004, 119(1): 109-120.
- [48] HOFHUIS H, LASKOWSKI M, DU Y, et al. Phyllotaxis and rhizotaxis in *Arabidopsis* are modified by three PLETHORA transcription factors[J]. *Current Biology*, 2013, 23(11): 956-962.
- [49] KITOMI Y, ITO H, HOBO T, et al. The auxin responsive AP2/ERF transcription factor CROWN ROOTLESS5 is involved in crown root initiation in rice through the induction of OsRR1, a type-A response regulator of cytokinin signaling[J]. *The Plant Journal*, 2011, 67(3): 472-484.
- [50] HARROP T W R, MANTEGAZZA O, LUONG A M, et al. A set of AP2-like genes is associated with inflorescence branching and architecture in domesticated rice[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2019, 70(20): 5617-5629.
- [51] ICHINO T, FUJI K, UEDA H, et al. GFS9/TT9 contributes to intracellular membrane trafficking and flavonoid accumulation in *Arabidopsis thaliana*[J]. *The Plant Journal*, 2014, 80(3): 410-423.
- [52] KONG Q, MA W. WRINKLED1 transcription factor: how much do we know about its regulatory mechanism?[J]. *Plant Science*, 2018, 272: 153-156.
- [53] CERNAC A, BENNING C. *WRINKLED1* encodes an AP2/EREB domain protein involved in the control of storage compound biosynthesis in *Arabidopsis*[J]. *The Plant Journal*, 2004, 40(4): 575-585.
- [54] MANO F, AOYANAGI T, KOZAKI A. Atypical splicing accompanied by skipping conserved micro-exons produces unique WRINKLED1, an AP2 domain transcription factor in rice plants[J]. *Plants*, 2019, 8(7): 207.
- [55] TO A, JOUBES J, BARTHOLE G, et al. WRINKLED transcription factors orchestrate tissue-specific regulation of fatty acid biosynthesis in *Arabidopsis*[J]. *The Plant Cell*, 2012, 24(12): 5007-5023.
- [56] PARK C S, GO Y S, SNH M C. Cuticular wax biosynthesis is positively regulated by WRINKLED4, an AP2/ERF-type transcription factor, in *Arabidopsis* stems[J]. *The Plant Journal*, 2016, 88(2): 257-270.
- [57] ZHANG C L, WANG Y X, HU X, et al. An apple AP2/EREBP-type transcription factor, MdWRI4, enhances plant resistance to abiotic stress by increasing cuticular wax load[J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2020, 180: 104206.
- [58] CHEN K, LI G J, BRESSAN R A, et al. Abscisic acid dynamics, signaling, and functions in plants[J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2020, 62(1): 25-54.
- [59] COSGROVE D J. Plant cell wall extensibility: connecting plant cell growth with cell wall structure, mechanics, and the action of wall-modifying enzymes[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2016, 67(2): 463-476.
- [60] LEE S, CHO D, KANG J, et al. An ARIA-interacting AP2 domain protein is a novel component of ABA signaling[J]. *Molecules and Cells*, 2009, 27(4): 409-416.
- [61] HARUN S, ROHANI E R, OHME-TAKAGI M, et al. ADAP is a possible negative regulator of glucosinolate biosynthesis in *Arabidopsis thaliana* based on clustering and gene expression analyses[J]. *Journal of Plant Research*, 2021, 134(2): 327-339.