

植物生长素响应因子基因的研究进展

方 佳, 何勇清, 余敏芬, 郑炳松

(浙江农林大学 亚热带森林培育省部共建国家重点实验室培育基地, 浙江 临安 311300)

摘要: 生长素响应因子(ARF)是一类调控生长素响应基因表达的转录因子, 在生长素的信号传导过程中处于中心位置, 它可与生长素响应元件特异结合, 促进或抑制基因的表达。介绍了 ARF 结构特征, 生物学功能以及调控机制。植物 ARF 由 3 个结构域组成: 氨基端的 DNA 结合结构域(DBD), 中间结构域(MR)以及羧基末端的二聚结构域(CTD)。中间结构域包括激活结构域(AD)和抑制结构域(RD)。在生长素信号转导过程中, ARF 主要通过与其生长素响应元件结合, 促进早期基因转录, 从而调节下游基因的表达。不同的 ARF 在不同的组织和器官中都有特异表达, 同时通过 ARF 突变体的研究表明: 不同的 ARF 具有各自独特的功能。这些功能特异性的产生, 既可以来自在时间和空间表达上的不同, 也可能是来自对目的基因启动子的亲和性差异。植物激素、外界环境因子和非编码区小 RNA 对 ARF 功能的发挥具有重要的调控作用。图 1 参 42

关键词: 植物学; 生长素响应因子(ARF); 基因功能; 调控机制; 综述

中图分类号: Q946.885; S718.43 **文献标志码:** A **文章编号:** 2095-0756(2012)04-0611-06

Recent advances with auxin response factors (ARFs): a review

FANG Jia, HE Yong-qing, YU Min-fen, ZHENG Bing-song

(The Nurturing Station for the State Key Laboratory of Subtropical Silviculture, Zhejiang A & F University, Lin'an 311300, Zhejiang, China)

Abstract: Auxin response factors (ARFs) are important transcription factors which regulate the expression of auxin response genes in plants and which take on an important role in auxin signal transduction. ARFs can bind specifically to a TGTCTC motif (auxin response element) and mediate auxin responses including activating or inhibiting gene expression. Based on recent advances in the molecular biology of ARFs, structural characteristics as well as biological functions of ARFs and their regulation mechanism are discussed. A typical ARF protein consists of a N-terminal DNA Binding Domain (DBD), a variable middle region that may function as an activation domain (AD) or a repression domain (RD), and one C-terminal Aux/IAA domain (CTD). ARFs promote the transcription of early genes by combining auxin response elements, and they regulate the expression of downstream genes in the process of auxin signal transduction. Different ARFs are expressed in different tissues and organisms. Also, the study of ARF mutants has indicated that different ARFs possess different functions, which are due to differences in temporal and spatial expression and due to affinities with promoters of target genes. Additionally, plant hormones, environmental factors, and non-coding small RNA act as important functions in regulating ARFs. [Ch, 1 fig. 42 ref.]

Key words: botany; auxin response factors (ARF); gene function; regulation mechanism; review

生长素是植物体重要的生长调节分子, 参与植物根和茎的生长和发育、器官的衰老、维管束组织的形成和分化发育, 维持顶端优势, 胚胎中轴的建立, 植物的向地和向光反应以及刺激花器官生长等生长

收稿日期: 2011-07-01; 修回日期: 2011-09-21

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(31070604); 浙江省科学技术重大项目(2008C12019)

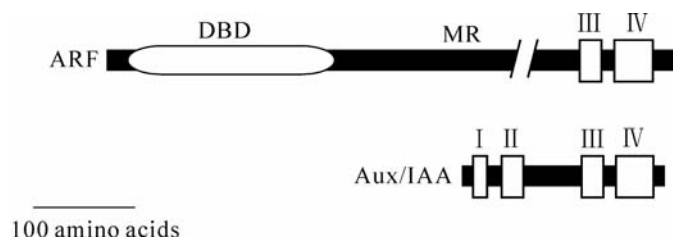
作者简介: 方佳, 从事植物分子生理生化研究。E-mail: hong.guo.zi@163.com。通信作者: 郑炳松, 教授, 博士, 从事植物分子生理生化研究。E-mail: bszheng@zafu.edu.cn

和发育诸多过程,在植物整个生命周期过程中发挥重要的作用^[1-2]。现有的研究^[3-6]表明,生长素信号传导过程涉及了2类转录因子:一类是生长素响应因子(ARF)家族,另一类是 Aux/IAA 转录因子家族。作为一类调控生长素响应基因表达的转录因子,ARF 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(AuxREs)TGTCNC 结合,激活或抑制基因的表达。笔者主要对植物生长素响应因子的结构特征、在生长素信号传导过程中的功能以及调控机制等方面的研究进展进行介绍。

1 植物生长素响应因子的结构特征

植物生长素响应因子(ARF)是调节生长素基因表达的转录因子,在植物体内都以家族的形式存在。ARF 能和生长素早期诱导基因如 *Aux/IAA*, *SAUR*, *GH3* 等家族的启动子响应元件特异结合形成二聚体,起着激活或者抑制基因表达的作用。ARF 在植物体中存在一大类复杂的基因家族,随着全基因组测序分析的完成,许多科学家在拟南芥 *Arabidopsis thaliana*, 番茄 *Solanum lycopersicum*, 水稻 *Oryza sativa*, 玉米 *Zea mays*, 高粱 *Sorghum bicolor*, 葡萄 *Vitis vinifera* 和杨树 *Populus trichocarpa* 等植物中分别发现了 23, 17, 25, 35, 26, 20 和 39 个 ARF 基因家族成员^[7-10], 并分别对 ARF 基因家族成员的结构特征进行了对比和进化树分析,如:拟南芥 *AtARFs* 和水稻 *OsARFs*^[9,11], 玉米 *ZmARFs* 和拟南芥 *AtARFs*, 玉米 *ZmARFs* 和水稻 *OsARFs*, 玉米 *ZmARFs* 和杨树 *PoptrARFs*, 玉米 *ZmARFs* 和葡萄 *GsARFs*^[12] 以及拟南芥 *AtARFs* 和番茄 *SlARFs*^[13]。

所有已知的高等植物 ARF 由 3 个结构域组成:1 个氨基端的 DNA 结合结构域(DBD),1 个中间结构域(MR),包括激活结构域(AD)和抑制结构域(RD)以及 1 个羟基末端的二聚结构域(CTD)^[4](图 1)。ARF 的激活结构域(AD)富含谷氨酰胺、丝氨酸和亮氨酸残基,而 ARF 的抑制结构域(RD)则富含丝氨酸、脯氨酸、亮氨酸和甘氨酸残基^[6]。其中,DBD 直接参与了与 AuxRE 元件的结合;MR 结构域决定了这类转录因子对靶基因的作用方式:激活或抑制^[4]。ARF 的 CTD 结构域与 AUX/IAA 蛋白的结构域 III 和结构域 IV 十分相似,AUX/IAA 和 ARF 可通过这一区域形成二聚体。



ARF 包括 DNA 结合域(DBD),中间结构域(MR)以及结构域 III 和 IV(在 ARF 和 Aux/IAA 蛋白家族中一致),与结构域 I 和 II(仅在 Aux/IAAs 中)大小相差很大。

图 1 典型 ARF 和 Aux/IAA 蛋白结构域^[14]

Figure 1 Domain properties of prototypical ARF and Aux/IAA proteins

通过 ARF 蛋白质的结构特征分析,发现在 23 个拟南芥 *AtARF* 家族中,*AtARF23* 只有 1 个氨基端的 DNA 结构域(DBD),*AtARF3*, *AtARF13* 和 *AtARF17* 缺少 1 个羟基末端的二聚结构域(CTD),其余的 *AtARF* 都包含 3 个结构域^[6]。而在水稻中,只有 *OsARF20* 含有 2 个 DBD 结构域,其余 *OsARF* 都含有 1 个典型的 DBD 结构域,大多数 *OsARF* 都包含 1 个 CTD 结构域^[15]。17 个番茄 *SlARFs* 中,*SlARF11* 缺少 1 个中间结构域(MR),*SlARF2*, *SlARF3*, *SlARF6*, *SlARF7* 和 *SlARF13* 缺少 1 个羟基末端的 CTD 结构域^[13]。玉米的 31 个 *ZmARF* 蛋白的 N 末端都包含 1 个 DBD 结构域,*ZmARF5* 和 *ZmARF31* 包含多个 CTD 结构域,其余的 *ZmARF* 都包含 1 个 CTD 结构域^[12]。

全长序列构建的进化树分析(图 1)结果表明:拟南芥和水稻 48 个 ARF 基因可分为 3 组^[9,11]。玉米和拟南芥 58 个基因可分为 5 组,18 对同源基因。玉米与水稻 60 个基因可分为 4 组,玉米和杨树有 64 个基因,分为 3 组。玉米与葡萄的 55 个基因分为 3 组^[12]。拟南芥和番茄的 40 个基因分为 3 组,第 1 组包括 2 个 *SlARFs* 和 1 个 *AtARFs*,第 2 组包括 4 个 *SlARFs* 和 4 个 *AtARFs*,第 3 组分为 3 个亚类,第 1 亚类包括 7 个 *AtARFs*,但无 *SlARFs*,第 2 亚类包括 6 个 *SlARFs* 和 6 个 *AtARFs*,第 3 亚类包括 5 个

SIARFs 和 5 个 *AtARFs*, 总共 14 个姊妹对^[13]。上述研究表明同一物种的不同 ARF 成员和不同物种之间的 ARF 成员都具有一定的同源性。

2 植物生长素响应因子的生物学功能

生长素是重要的植物激素, 参与植物维管束组织的形成和分化, 维持顶端优势, 胚的发育, 侧根形成以及刺激花器官生长等生长发育诸多过程。作为一类调控生长素响应基因表达的转录因子, ARF 在植物生长发育过程中起到非常重要的作用。

研究表明: ARF 在生长素信号传导过程中起着功能性作用。当生长素与其受体结合之后, 会活化一些转录因子, 进入细胞核, 促进基因表达。这些转录因子分为 2 类: 一类为早期基因或初级反应基因, 由原来已有的转录基因活化刺激所致; 另一类为晚期基因或次级反应基因, 对激素是长期反应, 由某些早期基因调控。目前, 认为生长素信号传导过程与 AUX/IAA 蛋白的降解和 ARF 蛋白的激活有关。在生长素浓度无或较低的情况下, ARF 与 AUX/IAA 蛋白质结合形成不活化的异源二聚体, 阻止早期基因的转录, 所以无生长素响应。而当生长素浓度较高时, AUX/IAA 抑制子可以被 SCFTIR 复合体识别, 泛素连接酶被活化, 导致 AUX/IAA 蛋白泛素化, 通过 26S 蛋白酶体将泛素化 AUX/IAA 蛋白降解, 使得 2 个 ARF 形成同源二聚体, 它与早期基因启动子的回文生长素响应元件结合, 早期基因转录便活化, 从而调节下游基因的表达, 引起一系列与生长素相关的应答反应, 继而表现出生理功能^[4,16-17]。

植物中 ARF 家族成员较多, 因此 ARF 的表达特征也比较复杂。在拟南芥种子发育过程中, *AtARF12* 表达明显; 在胚中, *AtARF5*, *AtARF7* 和 *AtARF16* 表达明显; 在幼苗期, *AtARF2*, *AtARF7*, *AtARF8* 和 *AtARF19* 都有较明显的表达; 在根系中, *AtARF6*, *AtARF16* 和 *AtARF19* 表达明显; 在叶片中 *AtARF3*, *AtARF4* 和 *AtARF16* 表达明显; 在维管组织中, *AtARF5* 和 *AtARF16* 表达明显; 而 *AtARF1*, *AtARF2*, *AtARF3*, *AtARF4*, *AtARF6* 和 *AtARF8* 则在花及花器官发育时表达明显; 在果实发育期, *AtARF3*, *AtARF4* 和 *AtARF8* 表达明显^[18-23]。

在番茄中, *SIARF3*, *SIARF5*, *SIARF6*, *SIARF9*, *SIARF10*, *SIARF13*, *SIARF15* 和 *SIARF17* 功能相似, 从幼果到果实成熟阶段表达最高; 而 *SIARF1*, *SIARF9*, *SIARF11*, *SIARF15* 和 *SIARF16* 在花的发育阶段也有明显表达, 其中 *SIARF16* 在花芽中表达最高^[13]。在玉米中, *ZmARF1*, *ZmARF18*, *ZmARF19*, *ZmARF23*, *ZmARF24*, *ZmARF32* 和 *ZmARF35* 在根系、叶片及叶芽中都有表达; 而 *ZmARF12* 仅在根系中有表达; *ZmARF17* 仅在叶片中有表达; *ZmARF3*, *ZmARF13*, *ZmARF16* 和 *ZmARF31* 仅在芽中有表达; *ZmARF25* 在叶片和叶芽中都有表达^[12]。在水稻中, 共有 25 个 *OsARFs* 基因, 其中 *OsARF20* 在幼苗中检测到, 而其余 24 个基因则在水稻根、茎、叶和幼穗中都有表达^[15]。

在杨树中, *AtARF2* 的同源基因 *PoptrARF2.1* 和 *PoptrARF2.2* 与其他组织相比较在木质部、韧皮部表达水平最高; 而 *PoptrARF2.3* 和 *PoptrARF2.4* 在营养芽、花芽及形成层中表达; *AtARF3* 同源基因 *PoptrARF3.1* 和 *PoptrARF3.2* 在木质部、韧皮部的表达要比在营养芽、花芽的表达水平高; *AtARF5* 同源基因 *PoptrARF5.1* 在根中的表达比在茎与叶片中的表达水平稍高, *PoptrARF5.2* 在花芽表达中最高; *AtARF6* 同源基因 *PoptrARF6.1* 和 *PoptrARF6.4* 在成熟叶片和韧皮部中表达较高, *PoptrARF6.2* 和 *PoptrARF6.3* 在大多数的组织和器官中均有表达, 尤其是在木质部, 韧皮部, 营养生长和生殖生长的分生组织内表达最高^[8]。

尽管 ARF 家族成员众多, 但其中成员之一的突变还是能够造成明显的表型变化。比如, *AtARF3* 的突变特异地影响雌蕊群的发育, 其最明显的表型为使雌蕊的结构混乱^[24]; *AtARF7* 的突变则影响地上组织的分化, 其中, *nph4-1*, *nph4-2* 和 *nph4-3* 表现为对下胚轴的向光性, *nph4-5* 和 *nph4-6* 表现为 NPA(N-1-naphthylphthalamic acid) 的抗性, *nph4-101* 至 *nph4-109* 在单侧施生长素条件下则表现为下胚轴无弯曲现象。这些结果说明, *AtARF7* 在拟南芥的向性运动中起到重要的功能作用^[25-27]; *AtARF8* 的突变体能在去雄和未经授粉的条件下, 单行结实产生无籽果实, *AtARF8* 基因编码阅读框 T-DNA 插入突变体 *arf8-1* 和 *arf8-6* 在上述条件下也能单性结实, 而编码阅读框上游 942 bp 处的 T-DNA 插入突变体 *arf8-5* 则未能在上述条件下单性结实, 表明 *AtARF8* 基因的编码区域突变功能缺失会导致单性结实, 这为生长素调控单性结实提供了有力的证据^[28]; *AtARF5* 的突变能够影响胚胎的早期发育, 表现为胚后发育的缺陷, 最为明显

的是维管组织结构的混乱,表明 *AtARF5* 在胚模式建成和维管束组织的正常发育过程中起到重要作用,有意思的是,拟南芥 *IAA12* 的 1 个突变体(*bdl*)和 *AtARF5* 的 1 个突变株(*mp*)的表现型相似,都是在胚胎发育过程中不能够形成根分生组织。这 2 个基因的表达方式相互重叠,它们的蛋白质在酵母二元杂交系统中相互作用。在 *bdl* 突变株中, *IAA12* 的第 2 个结构域发生了 1 个点突变,结果导致这个蛋白质的稳定性上升。这是 *IAA12* 功能获得性突变。相反,在 *mp* 突变株中, *AtARF5* 丧失了功能,表明 *IAA12/AtARF5* 之间通过特异结合影响根部的发育^[21,29-31]。这说明,不同的 ARF 具有各自独特的功能。这些功能特异性的产生,既可以来自在时间和空间表达上的不同,也可能是来自对目的基因启动子的亲和性差异。

3 植物生长素响应因子的调控机制

目前,人们对于 ARF 调控机制的了解主要是基于拟南芥等模式植物突变体的研究。研究表明:植物激素和外界环境因子对 ARF 功能的发挥具有重要的调控作用。Tian 等^[32]研究发现:拟南芥 *AtARF8* 受光诱导,外源白光、蓝光、红光或远红光能够促进拟南芥 *AtARF8* 突变体子叶伸长。但是,Harper 等^[27]与 Li 等^[33]研究表明: *AtARF7* 和 *AtARF19* 受到外源生长素和乙烯的诱导。水稻 *OsARF1* 和 *OsARF23* 和玉米 *ZmARF3*, *ZmARF8*, *ZmARF13*, *ZmARF15*, *ZmARF21*, *ZmARF27* 和 *ZmARF30* 也受到外源生长素的诱导,但水稻 *OsARF5*, *OsARF14* 和 *OsARF21* 及玉米 *ZmARF5* 和 *ZmARF18* 则受其抑制^[9,34-35]。

随着众多内源小 RNAs 的不断发现以及对其功能的深入研究,基因转录后水平的调节、尤其是内源小 RNAs 对基因转录后水平的调控也不可缺少。miRNA 和 ta-siRNA 作为基因表达的一类负调控因子,主要在转录后水平上通过介导靶 mRNA 分子的切割或翻译抑制来调节植物基因的表达,从而调控植物器官的形态建成、生长发育、信号转导以及植物对外界环境胁迫因素的应答。越来越多的研究表明,ARF 基因的表达也受到非编码区小 RNA(miRNA 和 ta-siRNA)的转录后调控。拟南芥中 *AtARF10*, *AtARF16*, *AtARF17* 是 miR160 的靶基因^[36-37], miR160 对 *AtARF10* 和 *AtARF16* 的转录后对根冠形成的调控起重要的作用^[38]。 *AtARF6* 和 *AtARF8* 是 miR167 的靶基因, miR167 对 *AtARF6* 和 *AtARF8* 的调控对花药和胚珠的成长发育起重要作用^[39]。与拟南芥相比,在杨树基因组中 miR160 和 miR167 家族的表达要多 2 倍, *PoptrARF10.1~PoptrARF10.2*, *PoptrARF16.1~PoptrARF16.5* 以及 *PoptrARF17.1~PoptrARF17.2* 是 miR160 的靶序列, *PoptrARF6.1~PoptrARF6.3* 和 *PoptrARF8.1~PoptrARF8.2* 是 miR167 的靶序列^[23]。 *AtARF2*, *AtARF3* 和 *AtARF4* 是 ta-siRNA 的靶基因^[40-41]。TAS3 ta-siRNA 对 *AtARF3* 和 *AtARF4* 转录后的调控,对拟南芥由幼年期转变为成年期具有重要作用^[42]。据推测,玉米的 31 个 *ZmARFs* 基因中,有 18 个是小 RNA 的靶基因。其中 miR160 的靶基因数目是 7 个, miR167 的靶基因数目是 6 个, TAS3 ta-siRNA 的靶基因数目是 5 个^[12]。

4 展望

植物生长素响应因子(ARF)在植物许多生长发育过程,例如从根、茎到花、果的发育,不管在单子叶植物还是双子叶植物中都起着重要的作用。目前,人们对 ARF 家族的研究正逐步深入,但它们成员之间的相互关系、功能是否存在冗余以及它们的调控机制还有待进一步探讨。因此,明确 ARF 家族基因表达调控,并联系它们在植物生长发育过程中的生物学功能是揭示 ARF 家族的必然途径。

参考文献:

- [1] WOODWARD A W, BARTEL B. Auxin: regulation, action, and interaction [J]. *Ann Bot Lond*, 2005, **95**: 707 - 735.
- [2] de SMET I, JURGENS G. Patterning the axis in plants-auxin in control [J]. *Curr Opin Genet Dev*, 2007, **17**: 337 - 343.
- [3] GUILFOYLE T J, HAGEN G. Auxin response factors [J]. *Plant Growth Reg*, 2001, **10**: 281 - 291.
- [4] TIWARI S B, HAGEN G, GUILFOYLE T J. The role of auxin response factor domains in auxin-responsive transcription [J]. *Plant Cell*, 2003, **15**: 533 - 543.
- [5] ULMASOV T, HAGEN G, GUILFOYLE T J. Activation and repression of transcription by auxin-response factors [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1999, **96**: 5844 - 5849.

- [6] GUILFOYLE T J, HAGEN G. Auxin response factors [J]. *Curr Opin Plant Biol*, 2007, **10**: 453 – 460.
- [7] HAGEN G, GUILFOYLE T. Auxin-responsive gene expression: genes, promoters and regulatory factors [J]. *Plant Mol Biol*, 2002, **49**: 373 – 385.
- [8] UDAYA C, STEPHEN P, AMY M. Genome-wide analysis of Aux/IAA and ARF gene families in *Populus trichocarpa* [J]. *BMC Plant Biol*, 2007, **7**: 59.
- [9] WANG Dekai, PEI Kemei, FU Yaping, *et al.* Genome-wide analysis of auxin response factors (ARF) gene family in rice (*Oryza sativa*) [J]. *Gene*, 2007, **394**: 13 – 24.
- [10] 江海洋, 魏巍, 刘艳, 等. 高粱生长素反应因子(ARF)基因的全基因组分析与进化研究[J]. 安徽农业大学学报, 2010, **37** (3): 395 – 400.
- JIANG Haiyang, WEI Wei, LIU Yan, *et al.* Genome-wide analysis and evolution of the auxin response factor (ARF) gene family in *Sorghum bicolor* [J]. *J Anhui Agric Univ*, 2010, **37** (3): 395 – 400.
- [11] TEROL J, DOMINGO C, TALON M. The GE3 family in plants: genome wide analysis in rice and evolutionary history based on EST analysis [J]. *Gene*, 2006, **371**: 279 – 290.
- [12] LIU Yan, JIANG Haiyang, CHEN Wenjuan, *et al.* Genome-wide analysis of the auxin response factor (ARF) gene family in maize (*Zea mays*) [J]. *Plant Growth Regul*, 2011, **63**: 225 – 234.
- [13] RAHUL K, AKHILESH K T, ARUN K S. Genome-wide analysis of auxin response factor (ARF) gene family from tomato and analysis of their role in flower and fruit development [J]. *Mol Genet Genomics*, 2011, **285**: 245 – 260.
- [14] LISCUM E, REED J W. Genetics of Aux/IAA and ARF action in plant growth and development [J]. *Plant Mol Biol*, 2002, **49**: 387 – 402.
- [15] SONG Yaling, YOU Jun, XIONG Lizhong. Characterization of *OsIAA1* gene, a member of rice Aux/IAA family involved in auxin and brassinosteroid hormone responses and plant morphogenesis [J]. *Plant Mol Biol*, 2009, **70**: 297 – 309.
- [16] WOODWARD A W, BARTEL B. A receptor for auxin [J]. *Plant Cell*, 2005, **17** (9): 2425 – 2429.
- [17] GUILFOYLE T. Plant biology: sticking with auxin [J]. *Nature*, 2007, **446** (7136): 621 – 622.
- [18] 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]. *Plant Cell*, 2005, **17** (2): 444 – 463.
- [19] WILMOTH J C, WANG S C, TIWARI S B, *et al.* *NPH4/ARF7* and *ARF19* promote leaf expansion and auxin-induced lateral root formation [J]. *Plant*, 2005, **43** (1): 118 – 130.
- [20] ELLIS C M, NAGPAL P, YOUNG J C, *et al.* *AUXIN RESPONSE FACTOR1* and *AUXIN RESPONSE FACTOR2* regulate senescence and floral organ abscission in *Arabidopsis thaliana* [J]. *Development*, 2005, **132**(20): 4563 – 4574.
- [21] HARDTKE C S, BERLETH T. The *Arabidopsis* gene *MONOPTEROS* encodes a transcription factor mediating embryo axis formation and vascular development [J]. *EMBO J*, 1998, **17** (5): 1405 – 1411.
- [22] WENZEL C L, SCHUETZ M, YU Q, *et al.* Dynamics of *MONOPTEROS* and *PIN-FORMED1* expression during leaf vein pattern formation in *Arabidopsis thaliana* [J]. *Plant*, 2007, **49** (3): 387 – 398.
- [23] NAGPAL P, ELLIS C M, WEBER H, *et al.* Auxin response factors *ARF6* and *ARF8* promote jasmonic acid production and flower maturation [J]. *Development*, 2005, **132** (18): 4107 – 4118.
- [24] SESSIONS R A, ZAMBRYSKI P C. *Arabidopsis* gynoecium structure in the wild and in ettin mutants [J]. *Development*, 1995, **121** (5): 1519 – 1532.
- [25] LISCUM E, BRIGGS W R. Mutations in the *NPH1* locus of *Arabidopsis* disrupt the perception of phototropic stimuli [J]. *Plant Cell*, 1995, **7** (4): 473 – 485.
- [26] STOWE-EVANS E L, HARPER R M, MOTCHOULSKI A V, *et al.* *NPH4*, a conditional modulator of auxin-dependent differential growth responses in *Arabidopsis* [J]. *Plant Physiol*, 1998, **118** (4): 1265 – 1275.
- [27] HARPER R M, STOWE-EVANS E L, LUESSE D R, *et al.* The *NPH4* locus encodes the auxin response factor *ARF7*, a conditional regulator of differential growth in aerial *Arabidopsis* tissue [J]. *Plant Cell*, 2000, **12** (5): 757 – 770.
- [28] GOETZ M, SMITH A V, JOHNSON S D, *et al.* *AUXIN RESPONSE FACTOR8* is a negative regulator of fruit initi-

- ation in *Arabidopsis* [J]. *Plant Cell*, 2006, **18** (8): 1873 – 1886.
- [29] PRZEMECK G K, MATTSSON J, HARDTKE C S, *et al.* Studies on the role of the *Arabidopsis* gene *MONOPTEROS* in vascular development and plant cell axialization [J]. *Planta*, 1996, **200** (2): 229 – 237.
- [30] HARMER S E, ORFORD S J, TIMMIS J N. Characterisation of six alpha-expansin genes in *Gossypium hirsutum* (upland cotton) [J]. *Mol Genet Genomics*, 2002, **268** (1): 1 – 9.
- [31] HARDTKE C S, CKURSHUMOVA W, VIDAURRE D P, *et al.* Overlapping and non-redundant functions of the *Arabidopsis* auxin response factors *MONOPTEROS* and *NONPHOTOTROPIC HYPOCOTYL 4* [J]. *Development*, 2004, **131** (5): 1089 – 1100.
- [32] TIAN C E, MUTO H, HIGUCHI K, *et al.* 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 [J]. *The Plant J*, 2004, **40**: 333 – 343.
- [33] LI Jisheng, DAI Xinhua, ZHAO Yunde. A role for auxin response factor 19 in auxin and ethylene signaling in *Arabidopsis* [J]. *Plant Physiol*, 2006, **140** (3): 899 – 908.
- [34] XING H, PUDAKE R N, GUO G, *et al.* Genome-wide identification and expression profiling of auxin response factor (ARF) gene family in maize [J]. *BMC Genomics*, 2011, **12**: 178.
- [35] WALLER F, FURUYA M, NICK P. OsARF1, an auxin response factor from rice, is auxin-regulated and classifies as a primary auxin responsive gene [J]. *Plant Mol Biol*, 2002, **50** (3): 415 – 425.
- [36] MALLORY A C, BARTEL D P, BARTEL B. MicroRNA-directed regulation of *Arabidopsis* *AUXIN RESPONSE FACTOR 17* is early auxin response genes [J]. *Plant Cell*, 2005, **17** (5): 1360 – 1375.
- [37] AXTELL M J, BARTEL D P. Antiquity of microRNAs and their targets in land plants [J]. *Plant Cell*, 2005, **17** (6): 1658 – 1673.
- [38] WANG Jiawei, WANG Lingjian, MAO Yingbo, *et al.* Control of root cap formation by MicroRNA-targeted auxin response factors in *Arabidopsis* [J]. *Plant Cell*, 2005, **17** (8): 2204 – 2216.
- [39] WU Minfeng, TIAN Qing, REED J W. *Arabidopsis* microRNA167 controls patterns of *ARF6* and *ARF8* expression, and regulates both female and male reproduction [J]. *Development*, 2006, **133** (21): 4211 – 4218.
- [40] WILLIAMS L, CARLES C C, OSMONT K S, *et al.* A database analysis method identifies an endogenous trans-acting short-interfering RNA that targets the *Arabidopsis* *ARF2*, *ARF3*, and *ARF4* genes [J]. *Proc Nat Acad Sci USA*, 2005, **102** (27): 9703 – 9708.
- [41] ALLEN E, XIE Z, GUSTAFSON A M, *et al.* microRNA-directed phasing during trans-acting siRNA biogenesis in plants [J]. *Cell*, 2005, **121** (2): 207 – 221.
- [42] FAHLGREN N, MONTGOMERY T A, HOWELL M D, *et al.* Regulation of *AUXIN RESPONSE FACTOR3* by TAS3 ta-siRNA affects developmental timing and patterning in *Arabidopsis* [J]. *Curr Biol*, 2006, **16** (9): 939 – 944.