

张立全, 张浩林, 李丛丛, 等. 谷子生长调节因子互作因子基因家族生物信息学分析 [J]. 福建农业学报, 2021, 36 (8): 878-883.  
ZHANG L Q, ZHANG H L, LI C C, et al. Bioinformatics of Growth-interacting Factor Genes in Foxtail Millet [J]. *Fujian Journal of Agricultural Sciences*, 2021, 36 (8): 878-883.

# 谷子生长调节因子互作因子基因家族生物信息学分析

张立全<sup>1</sup>, 张浩林<sup>1,2</sup>, 李丛丛<sup>1</sup>, 魏建华<sup>1\*</sup>, 张杰伟<sup>1\*</sup>

(1. 北京市农林科学院农业生物技术研究所/农业基因资源与生物技术北京市重点实验室, 北京 100097;  
2. 上海师范大学生命科学学院, 上海 200234)

**摘要:**【目的】生长调节因子互作因子 (GRF-interacting factor, GIF) 是植物体内一类转录共激活因子, 在植物生长发育和逆境胁迫中起重要作用。通过系统分析谷子 *GIF* 基因家族的组成、各成员的结构以及进化关系, 为 *GIF* 基因调节机制研究提供参考。【方法】利用谷子基因组数据库, 采用生物信息学的方法, 鉴定谷子 *GIF* 基因家族的基因结构、染色体定位, 编码蛋白相似性、二级结构、跨膜区和磷酸化位点预测, 通过序列比对进行进化和分类分析。【结果】谷子含有 3 个 *GIF* 基因, 均含有 4 个外显子, 分布于第 3、8 和 9 号染色体上。编码 SiGIF1 蛋白和 SiGIF2 蛋白相似性最高, 为 72.04%, SiGIF1 蛋白和 SiGIF3 蛋白相似性最低, 为 37.08%。二级结构分析显示, 谷子 *GIF* 蛋白无规则卷曲占比最高 (41.56%~56.60%), 其次为  $\alpha$ -螺旋 (34.43%~35.50%), 再次为  $\beta$ -转角 (5.19%~11.69%),  $\beta$ -折叠最低 (3.23%~11.26%)。TMHMM 跨膜区进行分析显示, 谷子 *GIF* 蛋白均不含有跨膜区。MEME 保守基序分析显示, 谷子 *GIF* 蛋白均含有保守的 SSXT (PF05030) 结构域。磷酸化位点预测分析表明谷子 *GIF* 蛋白均含有潜在磷酸化位点。【结论】谷子 *GIF* 基因家族的基因结构、磷酸化位点预测等生物信息学分析结果将为揭示谷子 *GIF* 基因家族在谷子生长发育过程中的功能提供重要的线索。

**关键词:** 谷子; 生长调节因子互作因子; 基因家族; 进化分析

中图分类号: S 515

文献标志码: A

文章编号: 1008-0384 (2021) 08-0878-06

## Bioinformatics of Growth-interacting Factor Genes in Foxtail Millet

ZHANG Liquan<sup>1</sup>, ZHANG Haolin<sup>1,2</sup>, LI Congcong<sup>1</sup>, WEI Jianhua<sup>1\*</sup>, ZHANG Jiewei<sup>1\*</sup>

(1. Agro-Biotechnology Research Institute, Beijing Academy of Agriculture and Forestry Sciences/Beijing Key Laboratory of Agricultural Genetic Resources and Biotechnology, Beijing 100097, China; 2. College of Life Science, Shanghai Normal University, Shanghai 200234, China)

**Abstract:** 【Objective】The composition, structure, and evolution of each member of the growth-interacting factors (GIF) of the growth-regulating factors (GRF) and the transcription cofactors that closely associate with the growth, development, and stress response of plants in *Setaria italica* were analyzed. 【Method】Based on the *S. italica* genome database and bioinformatics, the structure, characteristics, position on the chromosome, proteins similarity, secondary structure, transmembrane domain, and phosphorylation sites of the GIF genes were obtained. 【Result】The 3 *SiGIFs* in *S. italica* genome contained 4 exons locating on the 3, 8, and 9 chromosomes. The greatest similarity between *SiGIF1* and *SiGIF2* was 72.04%, while the lowest was 37.08% between *SiGIF1* and *SiGIF3*. The secondary structure consisted of 41.56%~56.60% random coils, 34.43%~35.50%  $\alpha$  helix, 5.19%~11.69%  $\beta$  turns and 3.23%~11.26% extended strands. The TMHMM transmembrane domain analysis showed no transmembrane domain in *SiGIFs*. MEME indicated that all *SiGIFs* contained conserved SSXT (PF05030) domain. And potential phosphorylation sites in the *GIFs* were predicted by analysis.

收稿日期: 2021-03-07 初稿; 2021-06-06 修改稿

作者简介: 张立全 (1962-), 男, 副研究员, 研究方向: 谷子优质育种 (E-mail: zhanglq1962@163.com); 共同第一作者: 张浩林 (1997-), 男, 硕士研究生, 研究方向: 谷子优质育种 (E-mail: 370842440@qq.com)

\* 通信作者: 魏建华 (1971-), 男, 研究员, 研究方向: 分子生物学 (E-mail: weijianhua@baafs.net.cn); 张杰伟 (1982-), 男, 副研究员, 研究方向: 谷子优质分子育种 (E-mail: jwzhang919@163.com)

基金项目: 国家重点研发计划项目 (2019YFD1000700、2019YFD1000703); 北京市农林科学院科技创新能力建设专项 (KJCX20200205、KJCX20210101)

【Conclusion】 The bioinformatics revealed information on the structure, phosphorylation sites of SiGIF gene family provided crucial insights for the studies on the growth and development of plants.

**Key words:** *Setaria italica*; GIF; gene family; phylogeny analysis

## 0 引言

【研究意义】生长调节因子互作因子 (GRF-interacting factor, GIF) 是植物体内一类转录共激活因子, 属于 SSXT 超家族基因, 与人类 SYT 转录共激活因子同源, 在植物生长发育和逆境胁迫中起重要作用。GIF 与植物生长调节因子 (Growth regulating factor, GRF) 共同形成功能复合体, 在植物侧生器官的细胞增殖等过程中发挥重要作用<sup>[1-2]</sup>。共转录激活因子 GIFs 通过高度保守的 SNH 结构域 (SSXT) 与生长调节因子 GRFs 的 N 端保守结构域 QLQ 特异性识别, 形成特定时空特征的互作复合物, 通过调节细胞增殖等生理过程调控植株生长发育进程<sup>[1-2]</sup>。解析谷子 (*Setaria italica*) GIF 基因的生物学功能, 对更好理解 C4 作物的生长发育具有重要意义。【前人研究进展】目前, 拟南芥 (*Arabidopsis thaliana*) GIF 的生物功能解析较为完整。拟南芥 GIF 基因家族共包含 3 个成员<sup>[3]</sup>。拟南芥 *AtGIF1* (也被称为 *ANGUSTIFOLIA3*, *AN3*) 基因功能缺失突变体 *gif1* 因叶片细胞数减少导致其叶片变小变窄, 而超量表达 *AtGIF1* 基因拟南芥因叶片细胞数增多导致叶片变大<sup>[4]</sup>。拟南芥 *AtGIF1* 蛋白不仅可以与拟南芥 *AtGRF1* 蛋白的 N 端保守结构域 QLQ 直接作用, 也可以与拟南芥 *AtGRF5* 蛋白相互作用<sup>[5]</sup>。双分子荧光互补、免疫共沉淀等试验表明, 所有检测的 *AtGIF* 和 *AtGRF* 成员相互作用, 并且在植物细胞增殖和细胞分化中发挥重要作用<sup>[6-7]</sup>。拟南芥 *AtGIF* 通过不同通路调控根分生组织稳态中心 (Quiescent center, QC) 和根分生组织大小<sup>[8]</sup>。近年研究发现, 拟南芥 *AtGIF2* 和 *AtGIF3* 基因的生物学功能与拟南芥 *AtGIF1* 基因的生物学功能类似, 均在植物细胞分裂调控中具有重要作用<sup>[2]</sup>。GIF 蛋白和 GRF 蛋白互作在单子叶植物如水稻和玉米中也得到证实, GIF 蛋白和 GRF 蛋白相互结合形成功能复合体共同发挥作用<sup>[9-10]</sup>。【本研究切入点】谷子起源于中国, 距今已有 8 700 年的栽培历史。伴随我国社会经济的不断发展, 作为最大的杂粮作物, 谷子日益受到广大消费者的关注<sup>[11]</sup>。由中国科学家主导的谷子“Zhang gu”全基因组序列图谱的成功构建和美国科学家主导的谷子“豫谷 1 号”全基因组测序结果均于 2012 年同期在国际著名杂志《自然—生物技术》发表<sup>[12-13]</sup>。最近, 山西农业大学主导谷子中的模式植物“xiaomi”全基因组测序的完成<sup>[14]</sup>, 为

后续生物信息学挖掘、鉴定和分析谷子功能基因提供重要基础。目前, 谷子 GIF 基因家族的研究尚未见报道, 迫切需要对其进行生物信息学分析。【拟解决的关键问题】本研究利用美国能源部谷子 (豫谷 1 号) 基因组数据库, 对谷子 GIF 基因家族成员的基因结构、基本特征、推导编码蛋白、系统进化和潜在的磷酸化位点等进行分析, 为下一步研究特定谷子 SiGIF 蛋白特定的生物学功能及其磷酸化修饰提供重要参考。

## 1 材料与方法

### 1.1 谷子 GIF 基因家族基因组、编码区和推导蛋白的获得

拟南芥 GIF 基因组、编码区和推导蛋白序列下载自 TAIR 数据库 (<http://www.arabidopsis.org>), 水稻 (*Oryza sativa* L. Spp. *Japonica* cv. *Nipponbare*) GIF 基因组、编码区和推导蛋白序列下载自 RAP 数据库 (<http://rapdb.dna.affrc.go.jp/>), 谷子 (*S. italica*) GIF 基因组、编码区和推导蛋白序列下载自 Phytozome 数据库 ([https://phytozome.jgi.doe.gov/pz/portal.html#!info?alias=Org\\_Sitalica](https://phytozome.jgi.doe.gov/pz/portal.html#!info?alias=Org_Sitalica))。

分别以水稻 GIF 基因家族蛋白序列 OsGIF1 (LOC\_Os03g52320.1) OsGIF2 (LOC\_Os11g40100.3) 和 OSGIF3 (LOC\_Os12g31350.1) 为参比序列, 利用 Phytozome 数据库 (*Setaria italica* v2.2) 中 Blast 程序进行 BlastP 检索, 再利用 NCBI 提供的 CDS 软件 (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/cdd>) 预测这些蛋白是否存在 GIFs 蛋白保守 SSXT 结构域, 存在该结构域的推导蛋白序列属于谷子 GIF 基因家族成员。

### 1.2 谷子 GIF 基因家族基本结构分析

将获得的谷子 SiGIFs 的基因组序列和编码区序列利用 GSDS (<http://gsds.cbi.pku.edu.cn/>) 进行基因结构分析<sup>[15]</sup>。将获得的谷子 SiGIFs 蛋白利用 TMHMM Server v. 2.0 (<http://www.cbs.dtu.dk/services/TMHMM-2.0/>) 进行跨膜结构域分析<sup>[16]</sup>, 将获得的谷子 SiGIFs 蛋白利用 SOPMA ([http://npsa-pbil.ibcp.fr/cgi-bin/npsa\\_automat.pl?page=npsa\\_sopma.html](http://npsa-pbil.ibcp.fr/cgi-bin/npsa_automat.pl?page=npsa_sopma.html)) 进行  $\alpha$ -螺旋、 $\beta$ -折叠、 $\beta$ -转角和无规则卷曲等二级结构分析<sup>[17]</sup>。谷子 SiGIFs 蛋白之间的氨基酸相似性利用欧洲生物信息研究所 Clustal Omega 工具 (<https://www.ebi.ac.uk/Tools/msa/clustalo/>) 进行分析<sup>[18]</sup>。

1.3 谷子 GIFs 蛋白结构及系统进化关系分析

将 3 个拟南芥 GIF 蛋白、3 个水稻 GIF 蛋白和鉴定出的谷子 GIF 蛋白保守基序应用 MEME 软件 (<http://meme.nbcr.net/meme/cgi-bin/meme.cgi>) 进行分析<sup>[15]</sup>。参数设置如下：基序的最大发现数目是 2 个，其他参数设置为程序默认值。

鉴定出的谷子、拟南芥和水稻的 GIF 蛋白利用 Clustal X (2.0)<sup>[19]</sup> 软件进行多重序列比对，GIFs 蛋白系统进化树使用 MEGA 6.0<sup>[20]</sup> 软件构建，程序采用邻接 (Neighbor-joining, NJ) 算法，进行 1000 次 Bootstrap 抽样。

1.4 谷子 GIFs 蛋白潜在磷酸化位点分析

分别对鉴定出的谷子 GIFs 蛋白序列利用 NetPhos 3.1 Server 软件<sup>[21]</sup> (<http://www.cbs.dtu.dk/services/Net-Phos/>) 进行潜在的磷酸化位点分析，程序中涉及

2 结果与分析

2.1 谷子 GIF 基因家族成员的鉴定和命名

根据水稻中已经鉴定出来的 3 个 GIF 蛋白序列，

分别利用 JGI 数据库的 Blast 程序中进行 BlastP，得到了 3 个谷子 (*S. italica*) 候选 GIF 基因。利用保守域在线预测软件 CDS 进行验证 GIF 保守域 SNH 结构域 (SSXT) 的存在，据此确定谷子包含 3 个 GIF 基因。谷子 GIF 基因分布在第 3、8 和 9 号染色体上，根据他们在染色体上的基因座分别命名为 *SiGIF1*~3 (图 1)，对应的基因座分别为 Seita.3G360000、Seita.8G193300 和 Seita.9G104500，转录本分别为 Seita.3G360000.1、Seita.8G193300.1 和 Seita.9G104500.1，别名分别为 Si023367m.g、Si026850m.g 和 Si037326m.g，基因长度为 561~696 个碱基不等，外显子个数均为 4 个，编码蛋白长度为 186~231 个氨基酸不等 (表 1)。

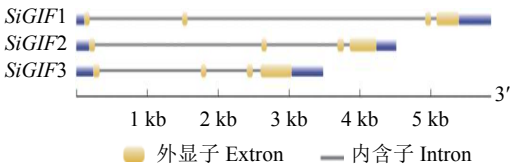


图 1 谷子 GIF 基因家族基因结构分析  
Fig. 1 Structures of *SiGIF* gene family

表 1 谷子 GIF 基因家族的基本特征  
Table 1 Characteristics of *GIF* genes in *S. italica*

| 基因名称<br>Gene name | 基因座<br>Locus name | 转录本<br>Transcript name | 别名<br>Alias | 染色体定位<br>Chromosome location    | 开放阅读框<br>ORF/bp | 编码蛋白<br>Protein/aa | 外显子个数<br>Extron number |
|-------------------|-------------------|------------------------|-------------|---------------------------------|-----------------|--------------------|------------------------|
| <i>SiGIF1</i>     | Seita.3G360000    | Seita.3G360000.1       | Si023367m.g | scaffold_3:46155062..46160910 + | 561             | 186                | 4                      |
| <i>SiGIF2</i>     | Seita.8G193300    | Seita.8G193300.1       | Si026850m.g | scaffold_8:34062291..34066801 - | 639             | 212                | 4                      |
| <i>SiGIF3</i>     | Seita.9G104500    | Seita.9G104500.1       | Si037326m.g | scaffold_9:6299035..6302512 -   | 696             | 231                | 4                      |

2.2 谷子 GIF 基因家族结构分析

利用 Clustal Omega 对谷子 *SiGIFs* 推导编码蛋白的氨基酸序列的相似性进行分析，结果发现，谷子 *SiGIF1* 蛋白和谷子 *SiGIF2* 蛋白相似性最高，为 72.04%；谷子 *SiGIF1* 蛋白和谷子 *SiGIF3* 蛋白相似性最低，为 37.08%，谷子 *SiGIF1* 蛋白和谷子 *SiGIF2* 蛋白相似性为 39.11%。利用 SOPMA 对谷子 *SiGIFs* 推导编码蛋白的二级结构进行分析，结果 (表 2) 发现谷子 *SiGIFs* 蛋白中无规则卷曲的比例最高 (41.56%~56.60%)，其次为  $\alpha$ -螺旋 (34.43%~35.50%)，再次为  $\beta$ -转角 (5.19%~11.69%)， $\beta$ -折叠 (3.23%~11.26%) 最低。利用 TMHMM 对谷子 *SiGIFs* 推导蛋白的跨膜区进行分析，结果显示谷子 *SiGIFs* 蛋白均不含有跨膜区。

使用 MEME 保守结构域预测软件对拟南芥、水稻和谷子 GIFs 蛋白进行分析，结果表明，拟南芥、水稻和谷子 GIFs 蛋白均包含高度保守的 SNH 结构

表 2 谷子 SiGIFs 蛋白的二级结构分析  
Table 2 Secondary structure of *SiGIFs*

| 蛋白名称<br>Protein name | $\alpha$ -螺旋<br>Alpha helix/% | $\beta$ -折叠<br>Extended strand/% | $\beta$ -转角<br>Beta turn/% | 无规则卷曲<br>Random coil/% |
|----------------------|-------------------------------|----------------------------------|----------------------------|------------------------|
| <i>SiGIF1</i>        | 34.95                         | 3.23                             | 5.91                       | 55.91                  |
| <i>SiGIF2</i>        | 34.43                         | 3.77                             | 5.19                       | 56.60                  |
| <i>SiGIF3</i>        | 35.50                         | 11.26                            | 11.69                      | 41.56                  |
| 平均 Average           | 34.96                         | 6.09                             | 7.60                       | 51.36                  |

域。其中，第一个基序是位于蛋白 N 端的 SNH 结构域， $P$  值为  $1.8 \times 10^{-253}$ 。无论在单子叶植物水稻和谷子中，还是在双子叶植物拟南芥中，GIFs 蛋白均含有 SNH 结构域结构域，表明 GIFs 蛋白在进化过程中具有高度保守的结构域（图 2）。

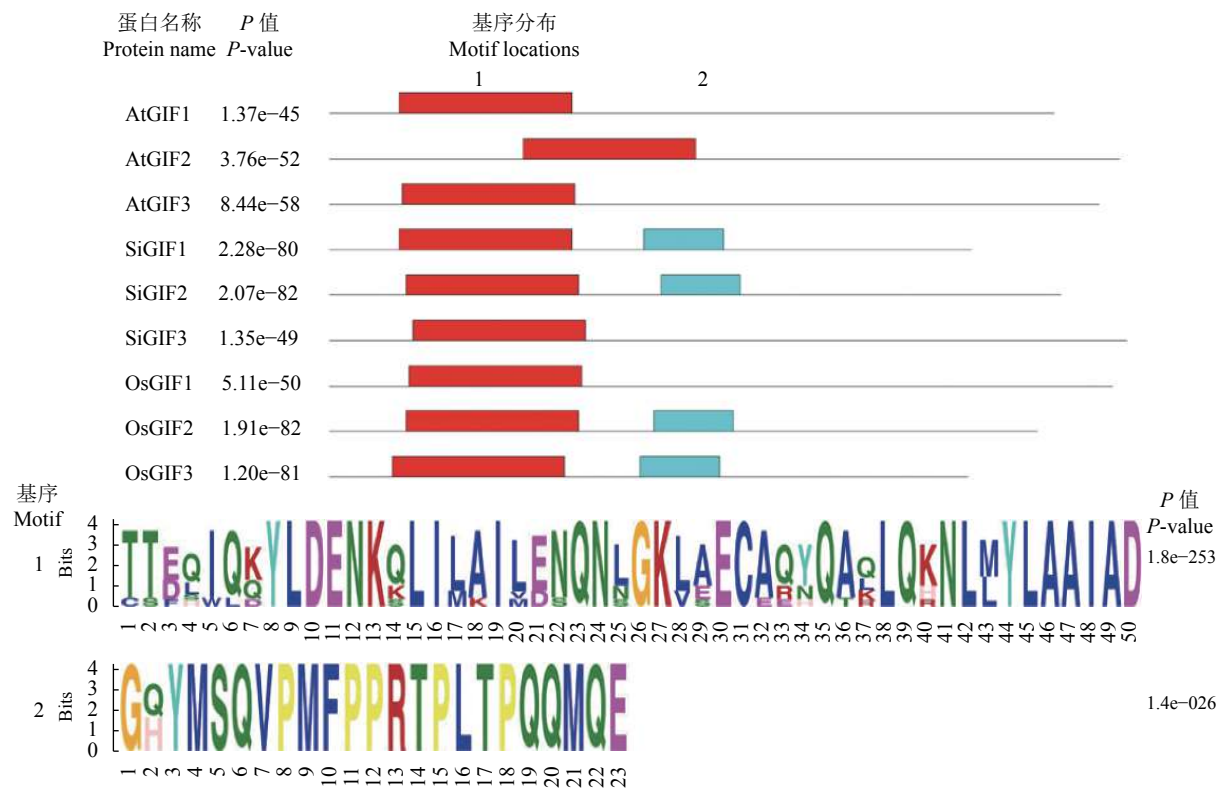


图 2 拟南芥、水稻和谷子的 GIFs 蛋白保守基序分布

Fig. 2 Distribution of conserved motifs in GIFs of Arabidopsis, rice, and millet

2.3 谷子 GIFs 系统进化分析

利用进化树分析软件 MEGA 6.0 对拟南芥、水稻、谷子共 9 个 GIFs 蛋白序列进行系统进化分析。结果（图 3）显示：拟南芥、水稻和谷子 GIFs 蛋白并没有完全按照物种聚类在一起，而是混合分布。他们按照系统进化树可以分为 3 个亚家族，其中，水稻 OsGIF1 与谷子 SiGIF3、拟南芥 AtGIF1~3 聚类在一起，推测谷子 SiGIF3 和水稻 OsGIF1 可能具有与双子叶植物拟南芥 AtGIF1~3 相似的进化过程和生物学功能。谷子 SiGIF2 和水稻的 OsGIF2、谷子

SiGIF1 和水稻的 OsGIF3 聚类在一起，推测他们可能具有相似的生物学功能。

2.4 谷子 SiGIFs 蛋白磷酸化位点分析

利用 NetPhos 3.1 Server1 对谷子 SiGIFs 蛋白潜在的磷酸化位点进行分析，发现谷子 SiGIFs 蛋白中均存在潜在磷酸化位点，主要以丝氨酸和苏氨酸的形式存在，酪氨酸的形式最少（图 4）。其中，谷子 SiGIF3 的潜在磷酸化位点中是唯一仅含有 2 个酪氨酸位点。谷子 SiGIF1 含有 15 个潜在磷酸化位点，包括 8 个丝氨酸位点和 7 个苏氨酸位点。谷子 SiGIF2 含有 12 个潜在磷酸化位点，包括 5 个丝氨酸位点和 7 个苏氨酸位点（表 3）。

3 讨论

伴随着测序技术的不断发展与成熟，很多植物的高质量基因组被成功解析，为从全基因组水平分析和鉴定植物基因家族提供了便利<sup>[21]</sup>。GIF 基因家族已经在拟南芥<sup>[3]</sup>、水稻<sup>[22]</sup>、小麦（*Triticum aestivum* L.）<sup>[23]</sup>、野生二粒小麦（*T. dicoccoides*）<sup>[23]</sup>、乌拉尔

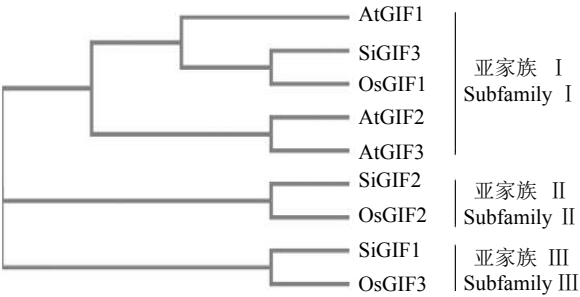


图 3 拟南芥、水稻和谷子的 GIFs 蛋白系统进化树

Fig. 3 Phylogenetic tree on GIFs of Arabidopsis, rice, and millet

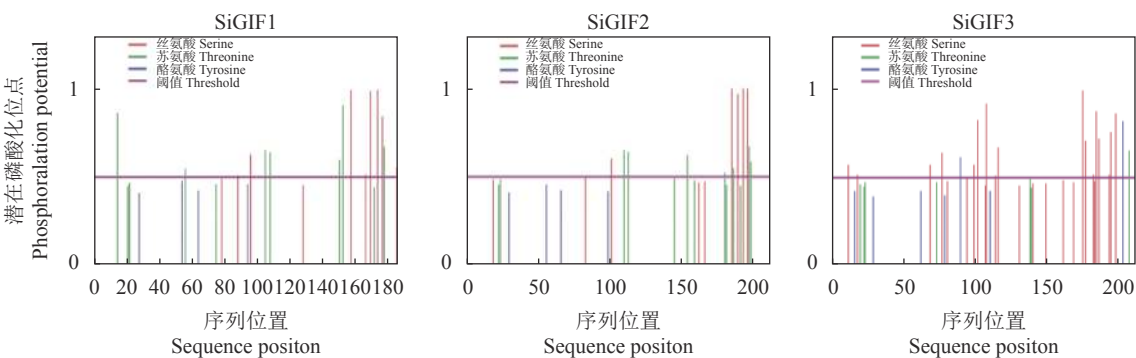


图 4 谷子 SiGIFs 蛋白磷酸化位点预测  
Fig. 4 Predicted phosphorylation sites in SiGIFs

表 3 谷子 SiGIFs 蛋白潜在磷酸化位点分析  
Table 3 Potential phosphorylation sites in SiGIFs

| 谷子 GIF 家族<br>SiGIF gene family | 位点数量 Site number |               |              |
|--------------------------------|------------------|---------------|--------------|
|                                | 丝氨酸 Serine       | 苏氨酸 Threonine | 酪氨酸 Tyrosine |
| SiGIF1                         | 8                | 7             | 0            |
| SiGIF2                         | 5                | 7             | 0            |
| SiGIF3                         | 17               | 1             | 2            |

图小麦 (*T. urartu*)<sup>[23]</sup>、粗山羊草 (*Ae. tauschii*)<sup>[23]</sup> 中鉴定, 截至目前, 谷子 *GIF* 基因家族尚未鉴定。本研究鉴定出谷子 *GIF* 基因家族中包含 3 个成员, 而已鉴定的拟南芥、水稻、小麦、野生二粒小麦、乌拉尔图小麦和粗山羊草 *GIF* 基因家族分别含有 3、3、8、6、3 和 3 个成员, 推测在生物进化过程中, *GIF* 基因可能在小麦和野生二粒小麦基因组中经历了不断发生谱系的特异扩张和拷贝。谷子 *SiGIFs* 均含有 4 个外显子, 谷子 *SiGIFs* 蛋白均含有 SNH 结构域, 表明 *GIF* 基因家族在植物中具有高度保守性, 据此推测 *GIF* 转录因子作为 *GRF* 的共转录因子共同参与对下游靶基因的调节<sup>[24]</sup>。而不同植物中含有的成员数目各不相同, 推测不同的 *GIF* 蛋白可能在特定的组织响应特定外界刺激从而精细调节植物各生理过程<sup>[24]</sup>。

进化分析表明, 植物 *GIFs* 蛋白系统进化树基本上按照单子叶植物和双子叶植物分别聚类, 据此推测 *GIF* 蛋白可能在单子叶植物和双子叶植物中各自具有类似的生物学功能, 暗示植物 *GIF* 蛋白在进化过程中可能具有不同的进化过程。谷子 *SiGIF1* 和水稻 *OsGIF3*、谷子 *SiGIF2* 和水稻 *OsGIF2* 同源性较高, 结构域分析也表明, 谷子 *SiGIF1* 和水稻 *OsGIF3*、谷子 *SiGIF2* 和水稻 *OsGIF2* 具有类似的保守基序, 表明他们可能具有有别于水稻 *OsGIF1* 的单子叶植物特有的生物学功能。谷子 *SiGIF3* 和 *OsPLC1*、*AtGIF1*~

3 同源性较高。水稻 *OsGIF1* 与 *OsGRF4* 直接互作形成转录复合体, 通过对下游靶基因作用, 从而调节水稻粒型<sup>[25]</sup>。最近研究发现, 水稻 *OsGRF1* 可能通过精准调控 *OsGIF1* 特异性介导叶片生长<sup>[22]</sup>, 表明聚类在一起的同源基因可能具有不同的生物学功能, 因此不能按照系统进化树中的聚类关系简单推测谷子 *SiGIFs* 各成员的生物学功能。谷子中特定 *SiGIF* 的功能还需要从谷子中克隆后逐一解析其生物学功能。

植物主要通过蛋白质来行使其生物学功能, 磷酸化是最常见的一类蛋白质翻译后修饰, 其主要通过蛋白激酶或磷酸酶在特定丝氨酸、苏氨酸和酪氨酸的羟基上增加或去除一个或多个磷酸基团, 从而有效地改变蛋白质的结构和功能<sup>[26]</sup>。拟南芥生长素生物合成中的关键酶色氨酸转氨酶 (Tryptophan aminotransferase of Arabidopsis, TAA1) 的 101 位苏氨酸被转膜激酶 4 (Trans-membrane kinase 4, TMK4) 磷酸化修饰后, 调节了生长素生物合成, 同时调节根分生组织和根毛的发育<sup>[27]</sup>。目前, 谷子 *SiGIFs* 蛋白确切的生物学功能尚未见报道。磷酸化分析表明, 谷子 *SiGIFs* 蛋白存在潜在磷酸化位点, 暗示谷子 *SiGIFs* 蛋白可能通过磷酸化的方式来精细调节其生物学功能。

参考文献:

[1] DEBERNARDI J M, MECCHIA M A, VERCRUYSEN L, et al. Post-transcriptional control of *GRF* transcription factors by microRNA miR396 and *GIF* co-activator affects leaf size and longevity [J]. *Plant Journal*, 2014, 79 (3) : 413–426.

[2] KIM J H. Biological roles and an evolutionary sketch of the *GRF*-*GIF* transcriptional complex in plants [J]. *BMB Reports*, 2019, 52 (4) : 227–238.

[3] LEE B H, KO J H, LEE S, et al. The *Arabidopsis* *GRF*-interacting factor gene family performs an overlapping function in determining organ size as well as multiple developmental properties [J]. *Plant Physiology*, 2009, 151 (2) : 655–668.

- [4] KIM J H, KENDE H. A transcriptional coactivator, AtGIF1, is involved in regulating leaf growth and morphology in *Arabidopsis* [J]. *PNAS*, 2004, 101 (36) : 13374–13379.
- [5] HORIGUCHI G, KIM G T, TSUKAYA H. The transcription factor AtGRF<sub>5</sub> and the transcription coactivator AN<sub>3</sub> regulate cell proliferation in leaf primordia of *Arabidopsis thaliana* [J]. *The Plant Journal*, 2005, 43 (1) : 68–78.
- [6] VERCRUYSEN L, VERKEST A, GONZALEZ N, et al. ANGUSTIFOLIA3 binds to SWI/SNF chromatin remodeling complexes to regulate transcription during *Arabidopsis* leaf development [J]. *The Plant Cell*, 2014, 26 (1) : 210–229.
- [7] LIANG G, HE H, LI Y, et al. Molecular mechanism of microRNA396 mediating pistil development in *Arabidopsis* [J]. *Plant Physiology*, 2014, 164 (1) : 249–258.
- [8] ERCOLI M F, FERELA A, DEBERNARDI J M, et al. GIF transcriptional coregulators control root meristem homeostasis [J]. *The Plant Cell*, 2018, 30 (2) : 347–359.
- [9] GAO F, WANG K, LIU Y, et al. Blocking miR396 increases rice yield by shaping inflorescence architecture [J]. *Nature Plants*, 2016, 2: 15196.
- [10] NELISSEN H, ECKHOUT D, DEMUYNCK K, et al. Dynamic changes in ANGUSTIFOLIA3 complex composition reveal a growth regulatory mechanism in the maize leaf [J]. *The Plant Cell*, 2015, 27 (6) : 1605–1619.
- [11] JIA G Q, HUANG X H, ZHI H, et al. A haplotype map of genomic variations and genome-wide association studies of agronomic traits in foxtail millet (*Setaria italica*) [J]. *Nature Genetics*, 2013, 45 (8) : 957–961.
- [12] BENNETZEN J L, SCHMUTZ J, WANG H, et al. Reference genome sequence of the model plant *Setaria* [J]. *Nature Biotechnology*, 2012, 30 (6) : 555–561.
- [13] ZHANG G Y, LIU X, QUAN Z W, et al. Genome sequence of foxtail millet (*Setaria italica*) provides insights into grass evolution and biofuel potential [J]. *Nature Biotechnology*, 2012, 30 (6) : 549–554.
- [14] YANG Z R, ZHANG H S, LI X K, et al. A mini foxtail millet with an *Arabidopsis*-like life cycle as a C<sub>4</sub> model system [J]. *Nature Plants*, 2020, 6 (9) : 1167–1178.
- [15] 张杰伟, 丁莉萍, 陈亚娟, 等. 杨树磷酸肌醇特异性磷脂酶C基因家族鉴定与分析 [J]. 福建农业学报, 2016, 31 (11) : 1181–1186.
- ZHANG J W, DING L P, CHEN Y J, et al. Genome-wide analysis and identification of phosphoinositide-specific phospholipase C gene family in poplar (*Populus trichocarpa*) [J]. *Fujian Journal of Agricultural Sciences*, 2016, 31 (11) : 1181–1186. (in Chinese)
- [16] BAILEY T L, JOHNSON J, GRANT C E, et al. The MEME suite [J]. *Nucleic Acids Research*, 2015, 43 (W1) : W39–W49.
- [17] GEOURJON C, DELÉAGE G. SOPMA: significant improvements in protein secondary structure prediction by consensus prediction from multiple alignments [J]. *Bioinformatics*, 1995, 11 (6) : 681–684.
- [18] SIEVERS F, WILM A, DINEEN D, et al. Fast, scalable generation of high-quality protein multiple sequence alignments using Clustal Omega [J]. *Molecular Systems Biology*, 2011, 7: 539.
- [19] HUANG X Y, LIU G, ZHANG W W. Genome-wide analysis of LBD (LATERAL ORGAN BOUNDARIES domain) gene family in *Brassica rapa* [J]. *Brazilian Archives of Biology and Technology*, 2018, 61: e18180049.
- [20] ZHANG J B, WANG X P, WANG Y C, et al. Genome-wide identification and functional characterization of cotton (*Gossypium hirsutum*) MAPKKK gene family in response to drought stress [J]. *BMC Plant Biology*, 2020, 20 (1) : 1–14.
- [21] MAO J X, ZHANG X S, ZHANG W J, et al. Genome-wide identification, characterization and expression analysis of the MITF gene in Yesso scallops (*Patinopecten yessoensis*) with different shell colors [J]. *Gene*, 2019, 688: 155–162.
- [22] LU Y Z, MENG Y L, ZENG J, et al. Coordination between GROWTH-REGULATING FACTOR1 and GRF-INTERACTING FACTOR1 plays a key role in regulating leaf growth in rice [J]. *BMC Plant Biology*, 2020, 20 (1) : 200.
- [23] ZAN T, ZHANG L, XIE T T, et al. Genome-wide identification and analysis of the growth-regulating factor (GRF) gene family and GRF-interacting factor family in *Triticum aestivum* L [J]. *Biochemical Genetics*, 2020, 58 (5) : 705–724.
- [24] ZHANG J W, ZHANG Z B, ZHU D, et al. Expression and initial characterization of a Phosphoinositide-specific phospholipase C from *Populus tomentosa* [J]. *Journal of Plant Biochemistry and Biotechnology*, 2015, 24 (3) : 338–346.
- [25] LI S C, GAO F Y, XIE K L, et al. The OsmiR396c-OsGRF4-OsGIF<sub>1</sub> regulatory module determines grain size and yield in rice [J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2016, 14 (11) : 2134–2146.
- [26] LIU W Y, ZHANG B, HE W Y, et al. Characterization of *in vivo* phosphorylation modification of differentially accumulated proteins in cotton fiber-initiation process [J]. *Acta Biochimica et Biophysica Sinica*, 2016, 48 (8) : 756–761.
- [27] WANG Q, QIN G C, CAO M, et al. A phosphorylation-based switch controls TAA1-mediated auxin biosynthesis in plants [J]. *Nature Communications*, 2020, 11 (1) : 679.

(责任编辑: 张梅)