

张珍华,蒋素华,武 思,等. 马铃薯响应低氮肥胁迫 AP2 转录因子的生物信息分析[J]. 江苏农业科学,2024,52(4):55-62.
doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2024.04.008

马铃薯响应低氮肥胁迫 AP2 转录因子的生物信息分析

张珍华, 蒋素华, 武 思, 梁 芳, 牛苏燕

(郑州师范学院,河南郑州 450044)

摘要:为研究马铃薯(*Solanum tuberosum*) AP2 亚组类转录因子家族对低氮肥胁迫的响应特征,以马铃薯品种 Russet Burbank 为材料,分别种植于氮肥供应充足和不足条件下处理 10 d 后,收取不同处理下的叶片和根构建转录组测序文库,基于转录组测序结果筛选出 AP2 转录因子并对其进行生物信息分析和对低氮肥胁迫的响应分析。结果表明,18 个马铃薯 AP2 转录因子不均匀地分布在 11 条染色体上,且都含有不同数目的保守基序结构,亲缘关系分析发现有 15 个马铃薯 AP2 家族蛋白与拟南芥的 AP2 蛋白聚集在了一起。基于马铃薯转录组数据,发现根中 12 个基因在低氮肥胁迫处理后被抑制性表达,其中 3 个基因显著降低;在叶片中 9 个基因被抑制表达,2 个基因达到了显著性差异。此外,还发现 AP2 转录因子在马铃薯不同组织中的表达水平有很大差异,其中 14 个 AP2 转录因子在根和叶片中的表达量呈显著性差异。根据亲缘关系和功能分析,推测 PGSC0003DMG400027502、PGSC0003DMG400012181 和 PGSC0003DMG400013587 可作为候选的响应氮肥胁迫的关键转录因子,该研究为下一步研究马铃薯 AP2 响应低氮肥胁迫的生物学功能奠定了基础。

关键词:马铃薯;低氮肥胁迫;AP2 转录因子;生物信息学分析;响应

中图分类号:S532.01 **文献标志码:**A **文章编号:**1002-1302(2024)04-0055-08

植物在生长发育过程中,总是会遭受到生物和非生物胁迫的影响。有研究表明,转录因子 AP2/ERF、MYB、TCP、bHLH、NAC、WRKY、VOZ、ZEP 和 EIN3 等在植物防御和抵抗逆境胁迫时发挥着关键调控作用^[1-5]。AP2 转录因子是 AP2/ERF 转录因子基因家族的一个亚族,包含 2 个可以与 DNA 结合的 AP2/ERF 结构域。自 Jofuku 等从拟南芥中成功分离出第 1 个 AP2 转录因子之后^[6],越来越多的 AP2 转录因子基因在水稻、玉米、小麦、大麦、苹果、

茶树等模式植物和非模式植物中被报道^[3,7-11]。研究表明,AP2 转录因子可通过响应植物激素如生长素、细胞分裂素、脱落酸、赤霉素、油菜素内酯和乙烯的调节,直接或间接参与种子的发育过程,花、果实、根和侧根等器官的形态建成等植物发育的多个进程^[12-14]。例如,过表达拟南芥 ANT 基因的矮牵牛植株表现为花瓣明显增大,而 PhANT RNAi 表达的矮牵牛植株则表现为 *PhANT* 基因的表达量降低同时花瓣变小^[14]。此外,有研究证明拟南芥 PLT3、PLT5 和 PLT7 基因突变体植株的侧根数目显著多于野生型植株侧根数目^[15-16]。

AP2 转录因子除了参与植物的形态建成,越来越多的研究证明 AP2 转录因子参与植物的逆境代谢^[17-20]。例如,过表达 AP2 转录因子 FTL1/DDF1 提高了拟南芥植株对多个非生物胁迫包括干旱、高温和寒冷等胁迫的抗性^[18]。在辣椒中,AP2 转录因子 CaDRAT1 通过调节 ABA 的生物合成和信号传

收稿日期:2023-04-21

基金项目:河南省科技攻关项目(编号:202102110167、212102110211);郑州师范学院高层次人才科研启动专项经费(编号:2018)。

作者简介:张珍华(1985—),男,河南林州人,硕士,主要从事生物信息学及作物育种研究。E-mail:zhenhuayuemu@163.com。

通信作者:牛苏燕,博士,讲师,主要从事薯类作物育种及功能基因组学研究。E-mail:niusuyan1234@163.com。

[12]李 倩. 花榈木及木荚红豆组织培养技术初步研究[D]. 广州:华南农业大学,2018.

[13]王育选,任建宏,王鹏丽,等. 五台山野生迎红杜鹃组织培养技术研究[J]. 种子,2017,36(3):122-125.

[14]邓 兆,韦小丽. 珍稀树种花榈木种子休眠破除方法研究[J]. 种子,2016,35(11):1-4.

[15]韦小丽,孟宪帅,邓 兆. 珍稀树种花榈木种子繁殖生态学特性与濒危的关系[J]. 种子,2014,33(1):82-86.

[16]杨 鹏. 花榈木不同播种育苗方式效果研究[J]. 中国林副特产,2011(2):26-27.

[17]赵丽君,王雪芳,张金林,等. 植物组织培养及其在草类植物中的研究和应用[J]. 草业科学,2011,28(6):1140-1148.

导,起到了脱水抗性的负调节作用^[19]。此外,有研究表明,AP2 转录因子在缺硼条件下发挥重要作用。在低硼肥条件下,AP2 通过维持多个硼转运蛋白的侧极性定位来保证硼的有效摄取和转运^[21]。马铃薯是世界上第四大粮食作物,在维护我国粮食安全中起重要作用。在其生长发育过程中,氮肥是决定马铃薯产量和商品薯率的关键因子。王慧等利用 RT-PCR 技术从马铃薯加湘 1 号中克隆了 1 个响应晚疫病菌的 AP2/ERF 家族基因^[22],但是有关马铃薯 AP2 基因家族响应氮肥胁迫的研究尚未有报道。本研究基于马铃薯转录组测序数据,挖掘出 AP2 转录因子家族基因,对其进行理化性质预测、motif 分类、GO 功能注释、与拟南芥 AP2 的蛋白亲缘关系分析,并对马铃薯 AP2 转录因子在不同部位及低氮肥胁迫下的表达谱进行分析,以期为马铃薯 AP2 基因家族的功能研究提供一定的理论参考。

1 材料与方法

1.1 试验材料

本试验以种植于氮肥供应充足(7.5 mmol/L)和供应不足(0.05 mmol/L)^[23-24]条件下的马铃薯 Russet Burbank 为材料,培养 10 d 后分别取不同处理条件下马铃薯的叶片和根,构建 4 个转录组文库进行测序。叶片对照组和根对照组为马铃薯氮供应充足条件下的叶片和根测序文库;叶片处理组和根处理组为马铃薯氮供应不足条件下的叶片和根测序文库。

1.2 马铃薯 AP2 基因家族响应氮肥胁迫相关基因的生物信息学分析

基于转录组数据和 Phytozome 13.1 (<https://phytozome.jgi.doe.gov/pz/portal.html>) 马铃薯基因组数据库获取 AP2 基因序列信息。利用软件 ProtParam、SOPMA 和 BLAST2GO 分析 AP2 蛋白的理化性质、二级结构和功能注释。利用在线工具 MEME Suite 5.4.1 (<http://meme-suite.org/>) 对马铃薯 AP2 家族蛋白的保守基序(motif)进行预测,设定基序长度为 6~60 个氨基酸,基序数量为 6。同时,利用 MEGA 7.0.14 软件将马铃薯 AP2 家族蛋白序列和拟南芥 AP2 家族蛋白序(<http://plantfdb.gaolab.org/family.php?sp=Ath&fam=AP2>) 比对分析后,采用邻接法构建系统进化树。最后,根据马铃薯转录组数据,对叶片和根不同部位以及低氮肥胁迫处理后 AP2 基因家族成员的表达进行分析,并

用 HemI 1.0.3.7 软件绘制基因表达热图^[25]。

2 结果与分析

2.1 马铃薯 AP2 基因的筛选及在染色体上的分布
经筛选鉴定,4 个马铃薯转录组文库共获得 18 个 AP2 转录因子(表 1)。这些 AP2 转录因子不均匀地分布在 11 条染色体上,其中 11 号染色体分布 4 个基因,其他染色体大多包含 1~2 个 AP2 基因。基因长度分布在 1 257~7 530 bp 之间,氨基酸数量介于 193~1 055 个之间。外显子数量在 1~11 个之间,其中基因 PGSC0003DMG400014598 含有外显子最多,为 11 个。

表 1 马铃薯 AP2 转录因子的基本信息

基因 ID	染色体位置	基因长度(bp)	氨基酸数量(个)	外显子数量(个)
PGSC0003DMG400022695	1	1 257	345	2
PGSC0003DMG400027502	1	3 956	435	6
PGSC0003DMG400025479	2	2 963	506	10
PGSC0003DMG400004006	2	2 582	514	10
PGSC0003DMG400006482	3	4 230	476	9
PGSC0003DMG400012038	4	2 451	408	9
PGSC0003DMG400004921	4	3 133	654	9
PGSC0003DMG400014598	5	7 530	523	11
PGSC0003DMG400028913	6	2 665	193	4
PGSC0003DMG401013782	7	3 329	325	6
PGSC0003DMG400012178	8	1 956	652	1
PGSC0003DMG400012181	8	3 165	1 055	1
PGSC0003DMG400027904	9	2 709	458	10
PGSC0003DMG400011046	10	3 137	446	10
PGSC0003DMG400016196	11	1 612	262	6
PGSC0003DMG400025390	11	3 003	500	10
PGSC0003DMG400016252	11	3 399	513	7
PGSC0003DMG400013587	11	3 746	552	8

2.2 马铃薯 AP2 家族蛋白理化性质分析

利用生物信息学工具对获得的 AP2 转录因子进行理化性质分析,结果表明,18 个 AP2 家族蛋白的相对分子质量差别较大,最小值为 21 956.20 u (PGSC0003DMG400028913),最大值为 118 287.00 u (PGSC0003DMG400012181),平均相对分子质量为 54 500.81 u(表 2)。等电点(pI)平均值为 7.00,其中有 11 个 AP2 家族蛋白小于 7.00,呈酸性;有 7 个 AP2 蛋白大于 7.00,呈碱性。18 个 AP2 家族蛋白的平均疏水性值在 -1.01~-0.40 之间,表明均属于亲水性蛋白。二级结构预测结果显示,18 个 AP2

蛋白均具有 α 螺旋、 β 转角、延伸链和无规则卷曲 4 种构型(表 2),其中 α 螺旋和无规则卷曲构成平均占比分别为 24.51% 和 56.05%,而延伸链和 β 转角占比分别为 14.49% 和 4.96%。在这些 AP2 家族基

因中,除了基因 PGSC0003DMG400022695 之外,其余 AP2 蛋白均表现为无规则卷曲占比最大,且所有 AP2 蛋白 α 螺旋占比大于延伸链占比。

表 2 马铃薯 AP2 家族蛋白理化性质

基因 ID	相对分子质量(u)	平均疏水性	pI	占比(%)			
				α 螺旋	延伸链	β 转角	无规则卷曲
PGSC0003DMG400025479	57 677.60	-1.01	8.71	20.40	13.47	4.36	61.78
PGSC0003DMG400022695	39 273.70	-0.95	9.06	39.24	16.28	7.56	36.92
PGSC0003DMG400012181	118 287.00	-0.91	6.26	28.94	17.08	5.31	48.67
PGSC0003DMG400006482	53 303.50	-0.87	6.21	19.37	14.32	4.42	61.89
PGSC0003DMG400012178	72 898.40	-0.84	8.59	25.65	16.59	6.45	51.31
PGSC0003DMG400027502	49 639.80	-0.84	5.14	33.41	11.98	5.30	49.31
PGSC0003DMG400004006	57 011.80	-0.82	6.52	17.93	14.04	3.51	64.52
PGSC0003DMG400016252	56 403.80	-0.81	6.99	20.90	14.06	5.27	59.77
PGSC0003DMG400013587	60 887.50	-0.80	6.02	21.96	14.70	3.27	60.07
PGSC0003DMG400025390	55 151.60	-0.76	6.21	16.43	15.63	4.61	63.33
PGSC0003DMG400028913	21 956.20	-0.75	4.84	28.65	9.90	5.73	55.73
PGSC0003DMG400011046	49 401.60	-0.70	7.36	18.43	12.13	4.72	64.72
PGSC0003DMG400004921	71 920.60	-0.69	7.03	24.20	11.49	3.83	60.49
PGSC0003DMG401013782	35 771.30	-0.64	6.07	20.68	18.21	4.94	56.17
PGSC0003DMG400012038	44 645.80	-0.61	9.24	17.44	16.22	6.14	60.20
PGSC0003DMG400027904	50 066.60	-0.53	6.60	16.63	15.97	3.28	64.11
PGSC0003DMG400016196	28 955.50	-0.47	8.76	32.95	14.56	4.21	48.28
PGSC0003DMG400014598	57 762.20	-0.40	6.45	37.93	14.18	6.32	41.57

2.3 马铃薯 AP2 基因家族蛋白基序及分类

利用 MEME 数据库对获得的 18 个马铃薯 AP2 转录因子的蛋白进行序列分析,结果显示,18 个马铃薯 AP2 转录因子含有不同数目的保守基序结构,且均包含基序 1 即 motif 1(包含 2 个保守结构域, RAYD 和 YRG),说明该基序是马铃薯 AP2 转录因子中不可缺少的结构域(图 1 和图 2),该结果与其他植物中的报道^[1-2]一致。此外,motif 2 和 motif 4 为 YRG 结构域,motif 3 为 RAYD 结构域(图 2)。每个 AP2 基因家族的成员都含有数量不等的 RAYD 和 YRG,且不同的 AP2 转录因子家族之间的保守结构域的氨基酸存在变异,例如基因 PGSC0003DMG400014598 中 motif 1 的 RAYD 结构域的丙氨酸(A)被丝氨酸(S)代替。在这些转录因子中,3 个基因 PGSC0003DMG400004006、PGSC0003DMG400006482 和 PGSC0003DMG400025479 含有 6 个基序;基因 PGSC0003DMG401013782、PGSC0003DMG400014598、PGSC0003DMG400016196 含有 motif 1、motif 2、motif 3 和 motif 5 共 4 个基序,而基因 PGSC0003DM

G400028913 只含有 motif 1 和 motif 5(图 1)。

2.4 马铃薯 AP2 转录因子与拟南芥 AP2 的蛋白亲缘关系分析

为了解析马铃薯 AP2 蛋白的进化关系并预测其功能,利用 MEGA 7.0.14 软件分析马铃薯 AP2 家族蛋白和拟南芥 AP2 家族蛋白的亲缘关系(图 3)。结果表明,有 15 个马铃薯 AP2 家族蛋白与拟南芥的 AP2 蛋白聚集在一起,分别归属于 7 个亚类中。例如,PGSC0003DMG401013782 与拟南芥 AT5G57390.1 亲缘关系较近;PGSC0003DMG400016252 与拟南芥 AT1G72570.1 亲缘关系较近;PGSC0003DMG400016196 和 PGSC0003DMG400014598 与拟南芥 AT5G65510.1、AT5G10510.1、AT5G10510.2 和 AT5G10510.3 亲缘关系较近;PGSC0003DMG400013587 与拟南芥 AT3G20840.1 和 AT1G51190.1Q 亲缘关系较近;PGSC0003DMG400004921 与拟南芥 AT4G37750.1 亲缘关系较近;PGSC0003DMG400028913 与拟南芥 AT1G79700.1、AT1G79700.2、AT1G16060.1 和 AT1G16060.2 亲缘关系较近;PGSC

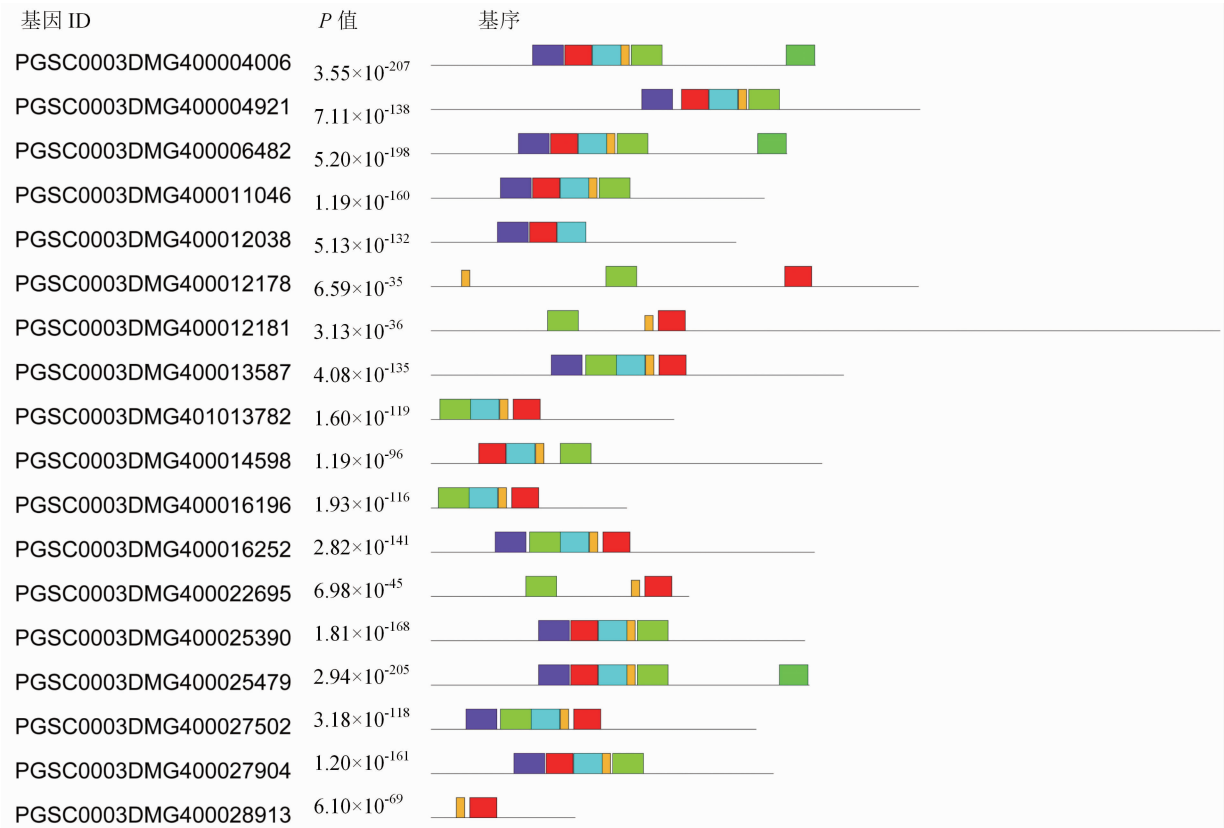


图1 马铃薯 AP2 转录因子的基序分析



图2 马铃薯 AP2 转录因子结构域基序

0003DMG400027502 与拟南芥 AT3G54320.1 和 AT3G54320.3 亲缘关系较近; PGSC0003DMG400012181、PGSC0003DMG400012178 和 PGSC0003DMG400022695 与拟南芥 AT2G41710.3、AT2G41710.2 和 AT2G41710.1 亲缘关系较近; PGSC0003DMG400025479、PGSC0003DMG400004006 和 PGSC0003DM

G400006482 与拟南芥 AT4G36920.2、AT4G36920.1 和 AT5G67180.1 亲缘关系较近; PGSC0003DMG400012038 与拟南芥 AT2G39250.1、AT3G54990.1 和 AT3G54990.2 亲缘关系较近。此外,有 3 个 AP2 转录因子 PGSC0003DMG400025390、PGSC0003DMG40011046 和 PGSC0003DMG400027904 单独聚类为一类。

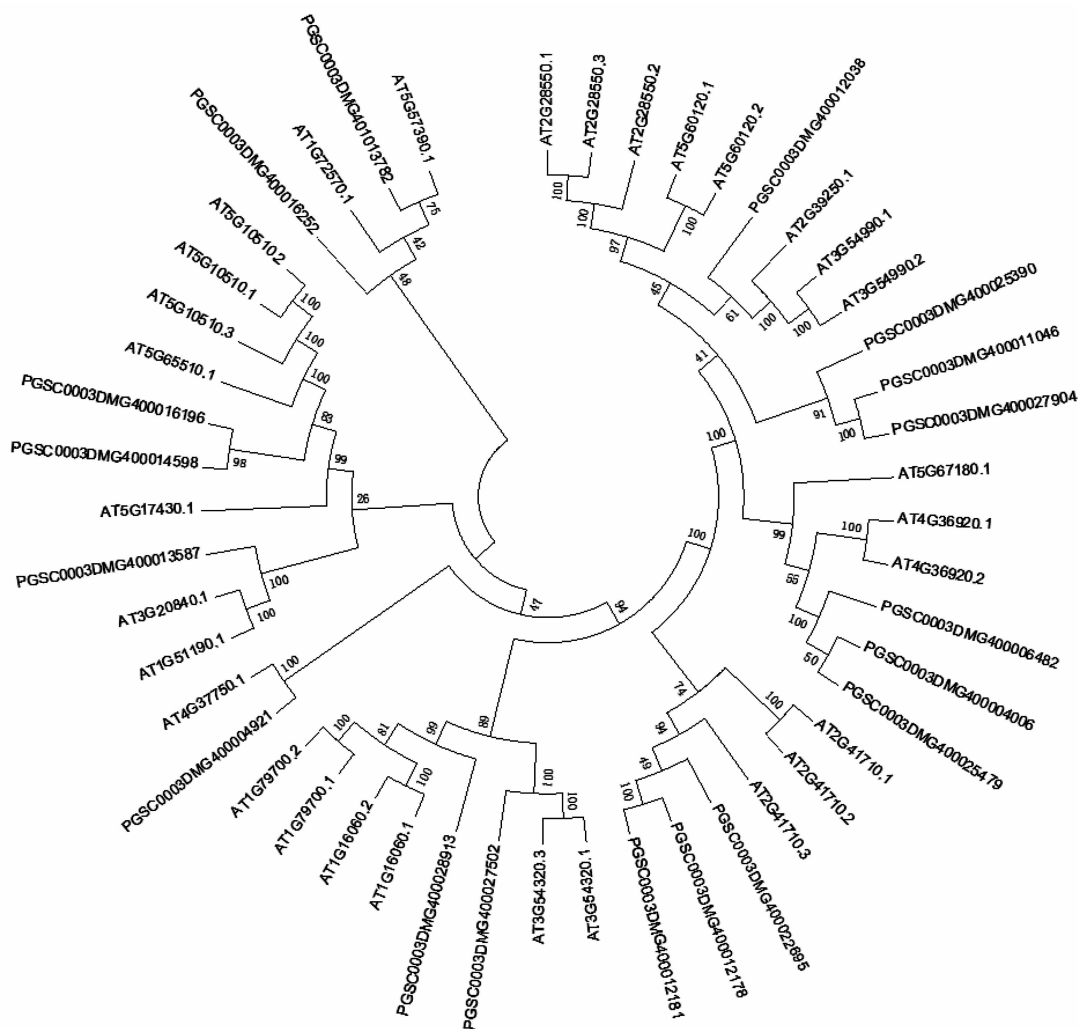


图3 马铃薯 AP2 转录因子与拟南芥 AP2 转录因子进化树

2.5 马铃薯 AP2 转录因子的 GO 注释分析

GO 注释分析结果表明,马铃薯 18 个 AP2 转录因子序列被富集到 27 个功能类别。其中,转录调控、细胞核功能、DNA 结合和转录因子活性包含的基因较多,达 18 个。此外,还包括一些参与植物形态建设和抗逆相关的功能类别,例如茎尖分生组织特性的维持、植物胚珠发育、胚胎发育的正调控、细胞增殖调控、糖酵解过程的调节、根系发育、根分生组织生长、种子发育、种子萌发、分生组织营养到生殖阶段的转变、分生组织维持、甘油三酸酯生物合

成过程、蔗糖响应、转录调控、细胞核功能、DNA 结合、RNA 磷酸二酯键水解、RNA 加工、转录因子活性等功能组都包含 1 个序列(表 3)。

2.6 马铃薯 AP2 转录因子在不同组织和低氮肥胁迫下的表达谱分析

基于马铃薯转录组数据,获得了 18 个马铃薯 AP2 转录因子在根和叶不同组织和低氮肥胁迫处理下的表达谱,并绘制表达热图(图 4)。结果表明,14 个 AP2 转录因子在根和叶片中的表达呈显著性差异,其中有 6 个基因在根中的表达量显著低于在叶

表 3 马铃薯 AP2 转录因子 GO 功能注释

功能分类	GO 注释	数量(个)
生物学过程	配子世代	1
	叶序模式	1
	植物胚珠发育	1
	胚胎发育的正调控	1
	细胞增殖调控	1
	糖酵解过程的调节	1
	蔗糖响应	1
	RNA 磷酸二酯键水解	1
	RNA 加工	1
	转录调控	18
	根系发育	1
	根分生组织生长	1
	种子发育	1
	种子萌发	1
	花器官特征规范	1
	干细胞群维持	1
	端粒维持	1
	分生组织维持	2
	甘油三酸酯生物合成过程	1
	茎尖分生组织特性的维持	1
	分生组织营养到生殖阶段的转变	1
	生长素介导的叶序模式信号通路	1
	植物角蛋白生物合成过程的正调控	1
细胞组分	细胞核功能	18
分子功能	核糖核酸酶活性	1
	DNA 结合	18
	转录因子活性	18

片中的表达量,其余 8 个基因在根中的表达量显著高于在叶片中的表达量。

此外,通过分析 AP2 转录因子响应低氮肥胁迫的表达谱发现,AP2 转录因子在不同组织中响应低氮肥胁迫的模式不完全相同。在低氮肥胁迫处理后,有 12 个基因在根中下调表达,其中有 3 个基因显著降低,其余 6 个基因在氮肥胁迫后表达量被诱导表达,但未达到显著水平。在叶片中,有 8 个基因被诱导表达,但未达到显著水平,有 9 个基因被抑制表达,其中 2 个基因达到了显著性差异。在低氮肥胁迫下,基因 PGSC0003DMG400012181 在 2 个组织中均被显著抑制表达,基因 PGSC0003DMG400012178 在 2 个组织中虽未达到显著性水平,但是上调表达量最大。

3 结论与讨论

本研究从马铃薯中筛选出 18 个 AP2 转录因子,蛋白基序分析发现,不同的 AP2 转录因子包含的保守基序存在差异,但均包含 YRG 和 RAYD 等 2 个保守结构域,这与拟南芥和金银花 AP2 转录因子家族的研究结果^[26-27]一致,表明 AP2 转录因子家族在物种进化过程中高度保守,但保守的氨基酸汇总存在较大的差异,可能是植物在进化过程中为了适应环境而产生的。此外,不同的 AP2 转录因子编码的蛋白的理化性质存在一定的差异,说明其发挥的生物学作用也不相同。

在本研究中,基因 PGSC0003DMG400027502 与拟南芥 AT3G54320. 1 (*WRINKLED1*、*WRI1*) 和 AT3G54320. 3 (*WRI1*) 亲缘关系较近。*WRI1* 是多种含油组织中脂肪酸生物合成基因的关键转录调节因子,参与一系列糖响应基因的激活,并能控制种子发育过程蔗糖输往油脂积累的碳流^[28]。在拟南芥中,*WRI1* 功能缺失导致脂肪酸生物合成和糖酵解基因表达减少,籽粒含油量大幅降低。此外,拟南芥 *wri1-1* 功能缺失突变体表现出主根生长减少、生长培养基酸化减少的现象^[29]。在马铃薯根组织中基因 PGSC0003DMG400027502 的表达量显著高于叶片组织,氮肥胁迫后在 2 个组织中都被抑制表达,表明该基因参与马铃薯根组织的生长发育,且通过根组织来响应低氮肥。在叶片组织中显著表达,而在根组织中不明显,可能是因为不同组织应对氮肥胁迫的敏感程度不同。马铃薯基因 PGSC0003DMG400025479 和 PGSC0003DMG400004006 与拟南芥 AT4G36920. 2 (*FLO2*) 和 AT4G36920. 1 (*FLO2*) 亲缘关系最近,已有研究表明拟南芥 *AtFLO2* 突变体的萌发、花序和花的形态发生均表现正常,但是叶片和角果的表型却出现异常,表现为叶片的叶绿体数量减少,角果变小且种子产量下降质量降低。这些现象都是由于光合同化物的转运或转运性能降低引起的^[30]。本研究发现,该基因在马铃薯根中的表达量明显低于在叶片中的表达量,推测这 2 个基因在马铃薯叶片形态的维持和同化物运输中起重要作用。此外,还发现基因 PGSC0003DMG400013587 只在根中表达,且在氮肥胁迫下被抑制表达。在叶片的 2 个转录组文库中都没有检测到该基因的表达量。PGSC0003DMG 400013587 与拟南芥 AT3G20840. 1 [*PLETHORA1* (*PLT1*)] 和

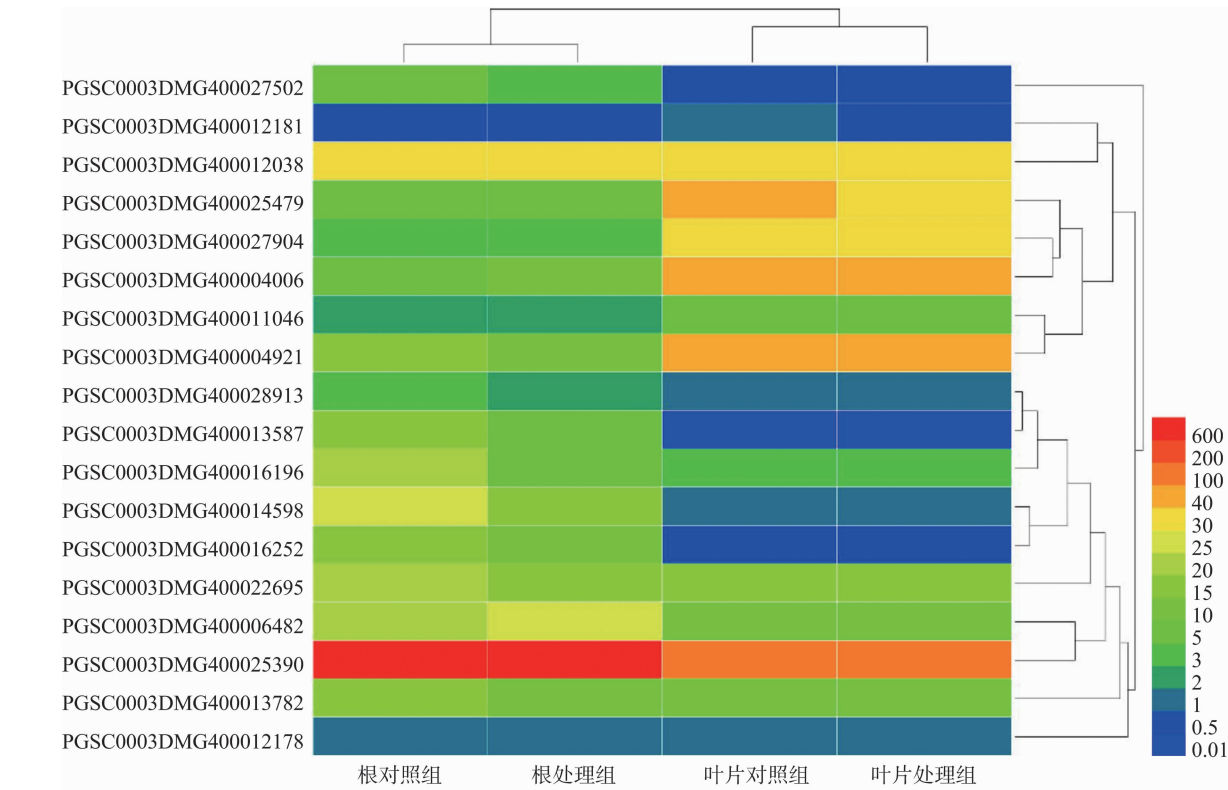


图4 马铃薯 AP2 转录因子基因表达热图

AT1G51190.1 (*PLT2*) 亲缘关系最近, 研究表明 *PLT1* 和 *PLT2* 是茉莉酸和生长素在调节根干细胞生态位维持和分生组织活性方面的关键相互作用节点^[31], 推测基因 PGSC0003DMG400013587 可能介导了根的抗低氮肥胁迫表达。

此外, PGSC0003DMG400012181 在低氮肥胁迫下的 2 个马铃薯组织中均显著性被抑制表达。根据亲缘关系分析可知, PGSC0003DMG400012181 与拟南芥 AT2G41710.3、AT2G41710.2 和 AT2G41710.1 亲缘关系较近。GO 功能注释表明, 拟南芥的这 3 个基因可充当转录激活因子, 能够与 GCC-box 发病机制相关的启动子元件结合, 并通过应激因素和应激信号转导通路的组成部分调节基因的表达。推测马铃薯转录因子 PGSC0003DMG400012181 可能与拟南芥这 3 个基因一样可通过应激因素和应激信号转导通路的组成部分调节氮肥胁迫相关基因的表达。本研究还发现, 马铃薯 AP2 转录因子 PGSC0003DMG400025390、PGSC0003DMG400011046 和 PGSC0003DMG400027904 未与拟南芥的任何 AP2 转录因子聚为一类, 而单独聚为另一类, 推测其可能是马铃薯中特有的一类 AP2 转录因子, 其功能有待进一步研究。

综上所述, 本研究以马铃薯转录组数据为基础, 利用生物信息学方法挖掘出 18 个 AP2 转录因子, 不仅对其进行理化性质、基序、GO 功能注释和与拟南芥 AP2 转录因子亲缘关系分析, 对 AP2 转录因子在马铃薯不同部位及低氮肥胁迫下的表达谱进行分析, 初步获得 3 个响应低氮肥胁迫的关键转录因子, 该研究结果为丰富马铃薯 AP2 转录因子的生物学功能奠定了基础。

参考文献:

[1] Liu Z, Saiyinduleng, Chang Q Y, et al. Identification of yellowhorn (*Xanthoceras sorbifolium*) WRKY transcription factor family and analysis of abiotic stress response model [J]. Journal of Forestry Research, 2021, 32(3): 987-1004.

[2] 李红霞, 汪 好, 张战凤, 等. 植物转录因子与作物抗逆胁迫关系的研究进展[J]. 麦类作物学报, 2013, 33(3): 613-618.

[3] Wu Z J, Li X H, Liu Z W, et al. Transcriptome-based discovery of AP2/ERF transcription factors related to temperature stress in tea plant (*Camellia sinensis*) [J]. Functional Integrative Genomics, 2015, 15(6): 741-752.

[4] 牛苏燕, 梁 芳, 张珍华, 等. 马铃薯低氮肥胁迫响应 TCP 转录因子的鉴定与分析[J]. 广西植物, 2023, 43(2): 293-302.

[5] 夏 杨, 苏初连, 晁 骏, 等. 菠萝 VOZ 转录因子序列特征及其对非生物胁迫的响应[J]. 西北植物学报, 2018, 38(7): 1228-

- 1234.
- [6] Jofuku K D, Boer B G, Montagu M V, et al. Control of *Arabidopsis* flower and seed development by the homeotic gene *APETALA2* [J]. *Plant Cell*, 1994, 6(9): 1211 – 1225.
- [7] Fu F F, Xue H W. Coexpression analysis identifies Rice Starch Regulator1, a rice AP2/EREBP family transcription factor, as a novel rice starch biosynthesis regulator [J]. *Plant Physiology*, 2010, 154(2): 927 – 938.
- [8] Zhuang J, Deng D X, Yao Q H, et al. Discovery, phylogeny and expression patterns of AP2 – like genes in maize [J]. *Plant Growth Regulation*, 2010, 62(1): 51 – 58.
- [9] Zhuang J, Chen J M, Yao Q H, et al. Discovery and expression profile analysis of AP2/ERF family genes from *Triticum aestivum* [J]. *Molecular Biology Reports*, 2011, 38(2): 745 – 753.
- [10] Zhuang J, Anyia A, Vidmar J, et al. Discovery and expression assessment of the AP2 – like genes in *Hordeum vulgare* [J]. *Acta Physiologiae Plantarum*, 2011, 33(5): 1639 – 1649.
- [11] Zhuang J, Anyia A, Vidmar J, et al. Isolation, phylogeny and expression patterns of AP2 – like genes in apple (*Malus × domestica* Borkh) [J]. *Plant Molecular Biology Reporter*, 2011, 29(1): 209 – 216.
- [12] Liu Z N, Kong L J, Zhang M, et al. Genome – wide identification, phylogeny, evolution and expression patterns of AP2/ERF genes and cytokinin response factors in *Brassica rapa* ssp. *Pekinensis* [J]. *PLoS One*, 2013, 8(12): e83444.
- [13] Qi W W, Sun F, Wang Q J, et al. Rice ethylene – response AP2/ERF factor *OsEATB* restricts internode elongation by down – regulating a gibberellin biosynthetic gene [J]. *Plant Physiology*, 2011, 157(1): 216 – 228.
- [14] Manchado – Rojo M, Weiss J, Egea – Cortines M. Validation of *Aintegumenta* as a gene to modify floral size in ornamental plants [J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2015, 12(8): 1053 – 1065.
- [15] Du Y J, Scheres B. *PLETHORA* transcription factors orchestrate de novo organ patterning during *Arabidopsis* lateral root outgrowth [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2017, 114(44): 11709 – 11714.
- [16] Scheres B, Krizek B A. Coordination of growth in root and shoot apices by AIL/PLT transcription factors [J]. *Current Opinion in Plant Biology*, 2018, 41: 95 – 101.
- [17] 丰 锦, 陈信波. AP2/EREBP 转录因子在植物发育和胁迫应答中的作用 [J]. *生物技术通报*, 2011(7): 1 – 6.
- [18] Kang H G, Kim J, Kim B, et al. Overexpression of *FTL1/DDF1*, an AP2 transcription factor, enhances tolerance to cold, drought, and heat stresses in *Arabidopsis thaliana* [J]. *Plant Science*, 2011, 180(4): 634 – 641.
- [19] Lim C W, Lim J, Lee S C. The pepper AP2 domain – containing transcription factor *CaDRAT1* plays a negative role in response to dehydration stress [J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2019, 164: 170 – 180.
- [20] Hui L, Wang Y, Wu M, et al. Genome – wide identification of AP2/ERF transcription factors in cauliflower and expression profiling of the ERF family under salt and drought stresses [J]. *Frontiers in plant science*, 2017, 8: 946.
- [21] Yoshinari A, Hosokawa T, Amano T, et al. Polar localization of the borate exporter BOR1 requires AP2 – dependent endocytosis [J]. *Plant Physiology*, 2019, 179(4): 1569 – 1580.
- [22] 王 慧, 刘 洪, 杨奕琦, 等. 马铃薯 AP2/ERF 转录因子的克隆及植物表达载体构建 [J]. *分子植物育种*, 2020, 1(8): 2563 – 2568.
- [23] Li X Q, Sveshnikov D, Zebarth B J, et al. Detection of nitrogen sufficiency in potato plants using gene expression markers [J]. *American Journal Potato Research*, 2010, 87(1): 50 – 59.
- [24] Sharifi M, Zebarth B J, Coleman W. Screening for nitrogen – use efficiency in potato with a recirculating hydroponic system [J]. *Communications in Soil Science and Plant Analysis*, 2007, 38(3/4): 359 – 370.
- [25] Deng W K, Wang Y B, Liu Z X, et al. HemI: a toolkit for illustrating heatmaps [J]. *PLoS One*, 2014, 9(11): e111988.
- [26] Okamuro J K, Caster B, Villarroel R. The AP2 domain of *APETALA2* defines a large new family of DNA binding proteins in *Arabidopsis* [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 1997, 94(13): 7076 – 7081.
- [27] 乔永刚, 陈 亮, 崔芬芬, 等. 基于转录组金银花 AP2 基因家族的生物信息学及表达分析 [J]. *核农学报*, 2019, 33(9): 1698 – 1706.
- [28] Masaki T, Mitsui N, Tsukagoshi H, et al. Activator of *Spomin :: LUC1/WRINKLED1* of *Arabidopsis thaliana* transactivates sugar – inducible promoters [J]. *Plant Cell Physiology*, 2005, 46(4): 547 – 556.
- [29] Kong Q, Ma W, Yang H B, et al. The *Arabidopsis WRINKLED1* transcription factor affects auxin homeostasis in roots [J]. *J Experimental Botany*, 2017, 68(16): 4627 – 4634.
- [30] Kihira M, Taniguchi K, Kaneko C, et al. *Arabidopsis thaliana FLO2* is involved in efficiency of photoassimilate translocation, which is associated with leaf growth and aging, yield of seeds and seed quality [J]. *Plant Cell Physiology*, 2017, 58(3): 440 – 450.
- [31] Chen Q, Sun J Q, Zhai Q Z, et al. The basic helix – loop – helix transcription factor *MYC2* directly represses *PLETHORA* expression during jasmonate – mediated modulation of the root stem cell niche in *Arabidopsis* [J]. *Plant Cell*, 2011, 23(9): 3335 – 3352.