

## TCP转录因子在植物发育和生物胁迫响应中的作用

冯雅岚, 熊瑛, 张均, 陈鲜妮, 郭静茹, 马超\*

河南科技大学农学院, 河南洛阳471023

**摘要:** TCPs是一类植物特有的转录调控因子, 通过植物多样性进化来调节植物形态和结构, 并参与植物配子体发育、昼夜节律以及激素信号转导等许多重要的生命过程。本文综述了TCP的结构特征、生物学功能及调控机制等, 并结合当前研究现状展望了TCP未来的研究方向, 以期为进一步的相关研究和应用提供参考。

**关键词:** TCP转录因子; 结构特征; 生物学功能; 调控机制

TCPs是一类植物特有的转录调控因子, 在植物发育过程中具有重要作用。1999年, Cubas等(1999)首次报道了TCP基因家族, 当前已成为相关研究的热点。研究表明, TCP转录因子通过植物多样性进化来调节植物形态和结构, 并在细胞增殖和激素响应相关的多种途径中起作用(Manassero等2013)。近年来, TCP蛋白作用的分子途径及其与DNA互作模式的相关研究已经取得了较大进展(González-Grandío和Cubas 2015)。此外, TCP蛋白在植物发育及对环境响应的调控中可能具有重要作用(Li 2015)。然而, 关于这方面的研究并不深入, 且缺乏TCP蛋白作用模式的统一观点。本文综述了目前关于TCP转录因子结构和功能的进展, 以期对相关研究提供参考。

### 1 TCP转录因子的结构、分类与靶基因

TCP (TEOSINTE BRANCHED1/CYCLOIDEA/PROLIFERATING CELL FACTORS)转录因子是一类较为原始的蛋白, 在多细胞绿藻中发现其存在, 例如鼓藻和轮藻, 但在单细胞藻类衣藻中未发现; 此外, TCP还存在于小立碗藓、蕨类和卷柏属植物中(Floyd和Bowman 2007; Navaud等2007)。在这些物种中, TCP基因家族有5~6个成员, 而在植物进化过程中, 重复和多样化使其家族不断扩大, 在裸子植物(Navaud等2007)和被子植物(González-Grandío和Cubas 2015)中已多达数十个成员。在拟南芥(*Arabidopsis thaliana*) (Nicolas和Cubas 2016)、水稻和杨树(Navaud等2007)中进行的全基因组检索中已经确定了20多个成员。

#### 1.1 TCP的结构

TCP蛋白是一类植物特有的转录因子, 参与

多种生长进程, 如胚胎生长、叶发育、花器官形态发生、花粉发育、种子发芽、衰老、昼夜节律、细胞周期调节和激素信号转导(表1)(Martín-Trillo和Cubas 2010)。TCP基因家族具有高度保守的TCP结构域, 该结构域参与DNA结合及其二聚化, 并以第一个确定的家族成员命名: *tb1* (*teosinte branched1*)、*CYC* (金鱼草*CYCLOIDEA*)和*PCF1,2* (水稻*PROLIFERATING CELL FACTORS 1*和2)(Cubas等1999)。二级结构预测表明, TCP结构域与真核转录因子的bHLH (basic helix-loop-helix)相似, 由富含碱性氨基酸的N-末端和通过无序循环连接的两个亲水性 $\alpha$ -螺旋组成, 但TCP碱性区域较长且含有螺旋中断氨基酸, 导致二者与DNA结合的特性并不相同。因此, 将TCP家族定义为新的转录因子家族(Cubas等1999; Kosugi和Ohashi 1997)。进化分析表明, TCP家族出现在绿藻之后, 陆生植物之前(Navaud等2007)。

#### 1.2 TCP的分类

基于TCP结构域内部和外部的特征, TCP家族成员被分为两类(图1): I (class I, 又称PCF或TCP-P)和II (class II, 又称TCP-C)(Cubas等1999; Navaud等2007)。这两类在TCP结构域内部有3个主要的不同特征: (1)碱性区域的残基数(II类在该区域有4个氨基酸插入); (2)环和螺旋的残基组成; (3)螺旋II的长度(Cubas等1999; Kosugi和Ohashi 1997)。II类蛋

收稿 2017-12-25 修定 2018-04-24

资助 国家自然科学基金(31401323和41601309)、河南省高等学校重点科研项目(18B210002)、河南科技大学基金(13480072和09001814)、河南科技大学学科提升振兴A计划项目(13660002)。

\* 通讯作者(machao840508@163.com)。

表1 拟南芥中TCPs家族的生物学功能

Table 1 Biological functions of TCPs in *A. thaliana*

生物学功能	AtTCPs		参考文献
	I类	II类	
分枝		AtTCP12、AtTCP18	Aguilar-Martínez等2007
配子体发育	AtTCP11、AtTCP16	AtTCP4	Pagnussat等2005; Sarvepalli和Nath 2011
花发育	AtTCP14、AtTCP15	AtTCP1、AtTCP4	Palatnik等2003; Steiner等2012; Uberti-Manassero等2012
叶发育	AtTCP9、AtTCP14、AtTCP15、 AtTCP20	AtTCP2、AtTCP3、 AtTCP4、AtTCP5、 AtTCP10、AtTCP13、 AtTCP17、AtTCP24	Danisman等2012; Hervé等2009; Li等2005; Masuda等 2008; Palatnik等2003; Sarvepalli和Nath 2011; Schommer 等2008; Steiner等2012; Uberti-Manassero等2012; Viola 等2011
激素信号途径	AtTCP14、AtTCP15、AtTCP20	AtTCP1、AtTCP3、 AtTCP4	Aguilar-Martínez等2007; Koyama等2010a; Rueda-Romero 等2012; Sarvepalli和Nath 2011; Schommer等2008; Steiner 等2012; Tatematsu等2008; Uberti-Manassero等2012
种子萌发	AtTCP14		Rueda-Romero等2012; Tatematsu等2008
昼夜节律	AtTCP11、AtTCP20、AtTCP21	AtTCP2、AtTCP3、 AtTCP5	Giraud等2010; Hervé等2009; Li等2005; Martín-Trillo和 Cubas 2010; Pruneda-Paz等2009; Pruneda-Paz和Kay 2010
生物胁迫	AtTCP8、AtTCP14、AtTCP15、 AtTCP19、AtTCP20、AtTCP22、 AtTCP23	AtTCP13	Bhattacharjee等2011; Heidrich等2011; Kim等2014; Sugio 等2014; Webling等2014

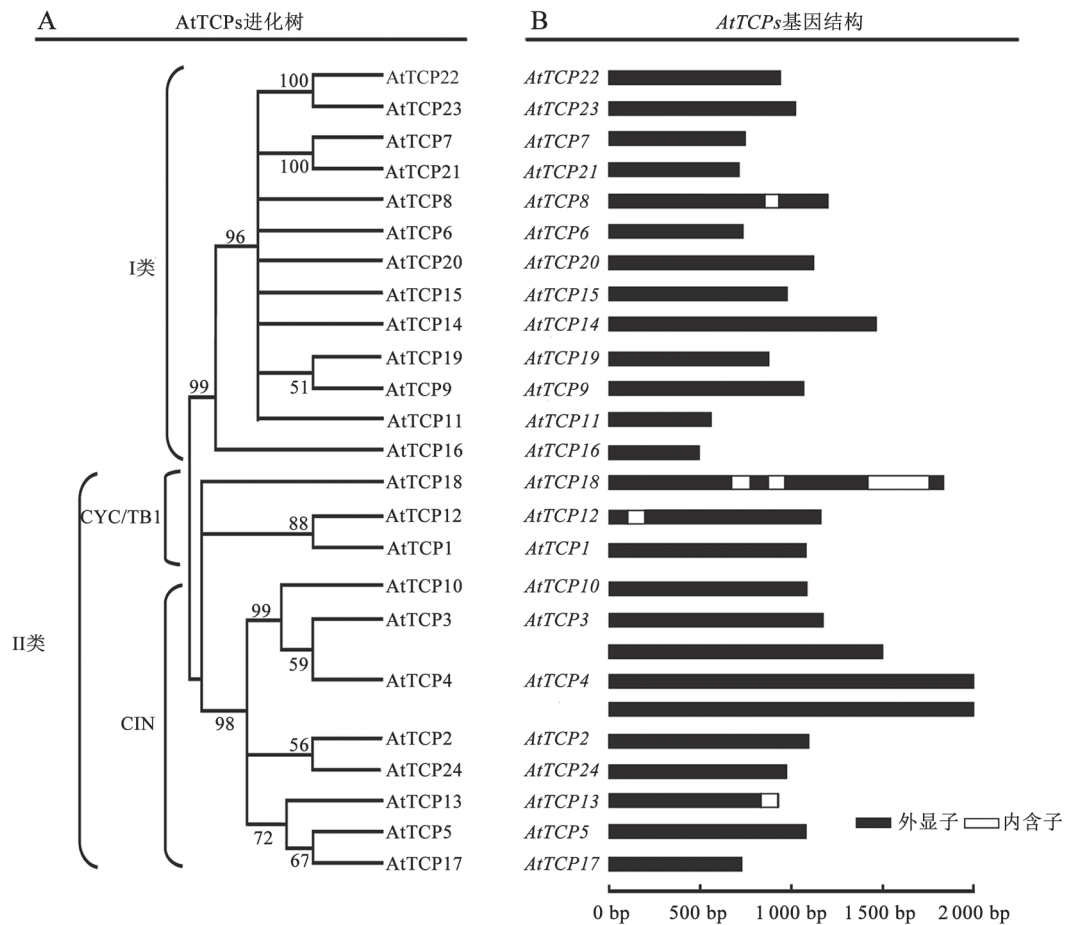


图1 拟南芥TCPs家族进化树(A)及基因结构(B)

Fig.1 The phylogeny tree (A) and gene structure (B) of TCPs family in *A. thaliana*

白可进一步分为2个分支: CIN (金鱼草CINCINNA-TA)和CYC/TB1。CYC/TB1特异存在于被子植物中,在双子叶植物迁移之前经历了两次重要复制,导致CYC1、CYC2和CYC3的出现。在TCP结构域外部,一些II类成员具有一个未知功能的R域,预测其形成一个卷曲螺旋参与调节蛋白质-蛋白质的互作(Lupas等1991)。

### 1.3 TCP的靶基因

由于两类TCPs序列存在重叠部分,所以假设它们有共同的靶基因(Kosugi和Ohashi 2002; Li等2005)。突变体和过量表达TCPs的转基因植株中,不同TCPs的特定功能存在部分冗余。拟南芥I类蛋白AtTCP15调控的基因同时也受II类蛋白CIN的调控(Koyama等2010a; Uberti-Manassero等2012)。CIN抑制CUC基因的表达以促进叶片细胞的分化(Koyama等2007),而AtTCP3则通过直接激活MI-R164A、ASI、IAA3/SHY2和SAUR65的表达来进行调控(Koyama等2010a)。AtTCP15调控基因IAA3/SHY2和SAUR65的表达,与这两个基因启动子中存在的靶序列类型有关(Uberti-Manassero等2012)。LIPOXYGENASE2 (LOX2)是参与茉莉酸(jasmonic acid, JA)生物合成的基因,同时也是AtTCP20 (I类)和AtTCP4 (II类)的共同靶基因,AtTCP20抑制LOX2表达,而AtTCP4则诱导其表达。I类和II类TCP的功能拮抗假说基于假设的共同靶位点,但AtTCP20和AtTCP4分别结合在LOX2启动子的不同区域,表明TCPs的拮抗作用可能存在其他的分子机制(Danisman等2012)。

## 2 TCP转录因子对植物发育的调控

在最初报道TCPs参与细胞增殖和增长有关的过程之后,许多研究揭示了不同家族成员的具体作用,这些研究证实了TCPs参与多个生长过程并以不同的机制来发挥作用。

### 2.1 种子萌发

Tatematsu等(2008)报道,AtTCP14在种子发芽前表达水平较高,具有正向调节胚生长的潜力。AtTCP14转座子标记系植株发芽推迟,而attcp14突变体的发芽对外源脱落酸(abscisic acid, ABA)和多效唑表现出超敏反应。

赤霉素(gibberellin, GA)可促进生长抑制剂DELLA蛋白的泛素化和降解。当DELLA由于GA

水平低而积累时,其与TCP14和其他I类TCP因子结合并相互作用,这形成了一个DELLA与TCP相互作用并阻止TCP诱导细胞增殖的模型(Daviere等2014; Resentini等2015)。在种子中,DELLA蛋白GAINSENSITIVE (GAI)和GA1 REPRESSOR (RGA)的相互作用,阻止TCP14和TCP15刺激根尖分生组织中的细胞分裂(Resentini等2015);而GA诱导的DELLA降解会释放TCPs,从而刺激种子萌发。

### 2.2 叶片发育

II类TCPs (CIN)主要参与调节叶片形状的发育。金鱼草中的CIN具有使细胞正常感知增殖抑制信号的作用,其突变体由于不能正常感知该信号,导致叶缘细胞增殖过多而造成叶片畸形(Nath等2003)。拟南芥中,CIN亚科有8个成员(AtTCP2、3、4、5、10、13、17和24),其中5个(AtTCP2、3、4、10和24)的基因是miR319的靶标,并在转录后下调(Palatnik等2003)。亚科成员之间在叶缘细胞增殖调节中的作用已经得到证实,它们表现出高度的功能冗余。miR319介导TCP部分功能的缺失,会导致波状或锯齿状叶的产生,表明其具有负向调控细胞增殖因子的作用(Koyama等2010a; Palatnik等2003)。miR319抑制了CIN类基因的表达,导致子叶融合,无茎端分生组织(shoot apical meristem, SAM)形成以及产生较小的叶。Ori等(2007)发现的CIN类基因(LANCEOLATE, LA)功能增强突变体,其番茄叶片发育为小的单叶而不是复叶。Masuda等(2008)指出AtTCP24能够与AtABAP1和AtORC1发生互作,参与DNA的复制和转录等生物过程。此外,CIN类基因的时空表达模式在控制细胞分化中起到了重要作用,由此决定了叶的最终形状和大小(Efroni等2008)。

### 2.3 花的发育

野生型金鱼草的花是单对称型的,每朵花5枚花瓣分为3种类型,其中,背部花瓣2枚、侧部花瓣2枚、腹部花瓣1枚,且腹部花瓣为两侧对称型,背部和侧部花瓣均为不对称型。不对称在花瓣和雄蕊中最为明显,这是由II类TCP基因CYC和DICHOTOMA (DICH)所决定的,二者均在花分生组织背部表达,且CYC的表达区域比DICH的更广泛(Almeida等1997)。cyc-dich双突变体具有径向对称的腹部花,而单突变体cyc或dich具有部分腹部花特征,表明两种蛋白质对于产生不对称性是必

需的。单突变体和双突变体的发育分析表明, *CYC* 和 *DICH* 在不同发育阶段和不同器官类型的表达差异, 决定了器官生长状态, 且 *CYC* 具有比 *DICH* 更强的表型效应(Almeida等1997; Luo等1999)。

拟南芥中与 *CYC* 最相近的同系物是 *AtTCP1*, 其在花分生组织背部发育阶段早期瞬时表达, 但其表达量不足以产生不对称花(Cubas等2001)。与拟南芥一样, 屈曲花属于十字花科, 但具有单对称花冠, 近轴花瓣小于远轴花瓣, 这与 *IaTCP1* 表达相关, 其在两个较小的近轴花瓣中表达较高, 而在较大的远轴花瓣中表达较低。拟南芥中 *IaTCP1* 的过量表达产生狭窄而小的花瓣, 但没有发现不对称性(Busch和Zachgo 2007)。而 *CYC* 在拟南芥中的过量表达导致花瓣变大, 这是由细胞体积增大造成的(Costa等2005)。水稻中 *CYC* 类似基因 *RETARDED PALEA1 (REPI)* 已被证明同样影响花的轴对称特性(Yuan等2009), 表明调节双子叶植物和单子叶植物花不对称的机理相同。TCP家族在花器官形态发生期, 对于花以及花瓣形态的对称性都具有决定性作用。

## 2.4 配子体发育

I类和II类TCPs参与调节许多不同的生长过程, 但只有少数报道提及其在配子体发育中的功能。Pagnussat等(2005)首先指出, 拟南芥中 *AtTCP4* 的缺失影响了早期胚的发育。与野生型杂交的试验表明, 尽管 *AtTCP4-VPI6* 植物花粉的成熟、花粉管的伸长及二者与柱头的互作均未出现异常, 但其花粉粒仍然不能产生有生活力的种子。此外, 用野生型花粉受精的 *AtTCP4-VPI6* 的心皮也表现出不育(Sarvepalli和Nath 2011)。

在两个I类TCPs功能受影响的植物中, 也发现了花粉发育异常的表型。 *AtTCP16* 的表达仅限于单细胞和双细胞阶段的小孢子, 表明其参与雄性配子发育。Takeda等(2006)利用RNAi技术沉默了 *AtTCP16*, 造成50%花粉粒败育。 *AtTCP16* 表达的改变导致花粉粒形状和数量的异常, 使角果比野生型短并且含有未受精的胚珠(Viola等2011)。这些结果表明 *AtTCPs* 参与了植物配子体发育, 但仍需要更多的研究来充分了解这些转录因子在植物生殖发育中如何发挥作用。

## 2.5 分枝

TCP家族的第1个成员TB1是由Doebly等(1995, 1997)在玉米中发现的。TB1影响玉米腋生

分生组织: 在较低的节点处抑制芽生长, 而在上部节点则促进雌花序的发育。在 *tb1* 突变体中, 下部节点的腋芽发育为基部分枝(分蘖), 上部节点的芽则发育为雄性花序(Doebly等1997)。Hubbard等(2002)发现 *tb1* 中增加的分枝是由腋部额外的分枝所致, 由此推测野生型玉米中 *TB1* 的正常表达是腋部分枝减少的原因(Doebly等1995)。

侧枝的形成是决定开花植物株型最重要的因素之一。侧枝的形成包括两个发育阶段, 即芽的形成和生长。由于TB1的特性, 许多关于TCP参与分枝形成的研究已经在不同的物种中进行。在水稻中, 过量表达 *OsTB1* 显著减少分蘖的总数, 这表明 *OsTB1* 和玉米 *TB1* 的功能一样(Takeda等2003), 是侧枝的负调节子。Kebrom等(2006)证明, 遮荫条件将诱导 *SbTB1* (来自高粱的TB1同源物) 基因上调表达, 从而抑制腋芽的发育, 而在有利的光照条件下 *SbTB1* 则被 *phyB* 抑制。Aguilar-Martínez等(2007)在拟南芥中鉴定出 *BRC1 (AtTCP18)* 和 *BRC2 (AtTCP12)*, 是最接近TB1的同系物。与 *tb1* 突变体一样, *brc1* 显示出更强的分枝能力, 这表明在被子植物中, 控制分枝的遗传机制是保守的。与 *SbTB1* 类似, *BRC1* 受种植密度或遮荫条件的影响, 此外还参与调节腋生生长的两种激素途径, 即生长素和独脚金内酯(strigolactones, SLs) (Gomez-Roldan等2008)。虽然 *BRC1* 的表达并不受生长素影响, 但其活性对于生长素诱导的顶端优势是必需的。SLs 阻碍茎中的生长素运输, 而 *BRC1* 促进了SLs的合成, 因此阻止生长素从芽输出并抑制芽生长(Gomez-Roldan等2008)。Braun等(2012)证明豌豆的 *PsBRC1* 基因主要在腋芽中表达, 可受外源SL诱导, 同时被细胞分裂素(cytokinins, CTKs)抑制。这些发现说明TB1同系物很可能是腋生分生组织分化和被子植物分枝调节的决定因素。 *BAD1 (branch angle defective 1)* 是II类TCP基因, 与 *CYC/TB1* 分支的其他成员不同, *BAD1* 是细胞增殖的增强子, 仅在禾本科植物中高度保守(Bai等2012)。 *BAD1* 通过促进叶枕中的细胞增殖, 可调节玉米侧枝从主茎分化的角度从而影响玉米株型(Bai等2012)。总之, TCPs是在植物外部环境和内部激素的双重作用下最终决定了植物的分枝发育。

## 2.6 激素信号通路

TCP蛋白功能与多种激素途径有关。Aguilar-

Martínez等(2007)指出, AtBRC1/TCP18与生长素和SLs通路发生互作, 从而参与植物分枝发育的调控。棉花的I类蛋白GbTCP与AtTCP15的作用相似, *GbTCP*的沉默表达导致棉花植株JA水平和棉纤维伸长率降低, 而在拟南芥中过量表达*GbTCP*基因可促进根毛伸长(Hao等2012)。这些结果表明, 不同的I类和II类蛋白, 对植物中JA水平的调控具有重叠和/或拮抗作用。此外, I类AtTCP15和II类AtTCP3也显示出调控功能的部分重叠, 二者共同参与调控生长素途径的*SHY2/IAA3*和*SAUR*基因的表达(Koyama等2010b; Uberti-Manassero等2012)。DWARF4是油菜素类固醇生物合成中的关键酶, 而具有正向调节DWARF4作用的AtTCP1 (Gao等2015, 2010)参与了叶柄、叶和花序茎的伸长生长, 由此推测AtTCP1可能通过调节油菜素类固醇的稳定性进而影响这些过程(Koyama等2010 b)。除此之外, TCPs还参与了其他激素信号的转导过程, 例如, AtTCP14和AtTCP15能被CTK激活并存在反馈调节机制(Steiner等2012), AtTCP14还与种子发芽期间ABA和GA响应有关(Rueda-Romero等2012; Tatematsu等2008)。

### 2.7 昼夜节律调控

昼夜节律调控表现在植物生长发育的多个方面(Harmer 2009)。昼夜节律网络由中心振荡器、信号输入元件和信号输出元件组成(Pruneda-Paz和Kay 2010), 它们会受到环境因素的影响, 如温度和光照(Harmer 2009; Pruneda-Paz和Kay 2010)。而中心振荡器的核心由CCA1 (*circadian clock associated 1*)、LHY (*late elongated hypocotyl*)和TOC1 (*timing of CAB expression 1*)组成。CCA1和LHY是DNA结合蛋白, 通过响应光信号参与植物的昼夜节律调控, 通过结合TOC1 (*timing of CAB expression 1*)启动子区域抑制其表达, 而TOC1/PRR1 (TOC1/pseudo-response regulator 1)并没有DNA结合序列。Pruneda-Paz等(2009)证明转录因子AtTCP21或CHE (CCA1 hiking expedition)与CCA1启动子-363~-192核苷酸特异互作, 这一片段含有与I类TCP结合位点相同的序列(GTGGGACC), 而AtTCP21/CHE与缺乏DNA结合序列的TOC1/PRR1相互作用。这些结果表明TOC1/PRR1可能通过某种机制调节CCA1表达, 而CCA1和LHY通过直接结合到AtTCP21启动子中的位点来抑制其表达。因此, CCA1和AtTCP21

之间的相互调节, 建立了拟南芥昼夜节律网络内的转录反馈模式(Pruneda-Paz和Kay 2010), AtTCP21可能是昼夜节律振荡器的重要组成部分(Pruneda-Paz等2009; Pruneda-Paz和Kay 2010)。

过量表达AtTCP20 (Hervé等2009)植株中CCA1的表达降低, 表明其可能与AtTCP21在CCA1调控中存在功能冗余。由于TOC1与AtTCP21的DNA结合域互作, 该结构域序列在TCP家族的不同成员中高度保守, 所以AtTCP20和其他TCP转录因子也可能参与CCA1表达的调控(Pruneda-Paz等2009)。相关研究表明, TCP家族的其他成员(AtTCP2、AtTCP3、AtTCP11和AtTCP15)能够与昼夜节律钟的不同调节蛋白发生相互作用, 例如LHY、PRR1、PRR5和CCA1 (Giraud等2010), 并根据昼夜节律变化的需求调节基因的表达。由此可见, TCP转录因子不仅参与调控植物生长和发育, 而且这种调控机制将植物的昼夜节律与激素、环境(光、温度、压力)和营养/代谢线索联系起来(Pruneda-Paz和Kay 2010)。

### 3 TCP蛋白对生物胁迫的响应

转录调节因子包括转录因子及其调节蛋白, 已被证明可以调节植物防御响应(Buscail和Rivas 2014)。一些研究表明, TCP转录因子广泛参与植物的防御反应(Kim等2014; Mukhtar等2011; Sugio等2014)。已鉴定的3种免疫互作因子(包括TCP13、TCP14和TCP19)是两种病原体效应物的直接靶标(Mukhtar等2011)。进一步的功能验证表明, *tcp13*、*tcp14*和*tcp19*单突变体对2种不同的无毒性*Hyaloperonospora arabidopsidis* (*Hpa*)分离株(Emwal和Emoy2)更敏感, 表明这3种TCP中的每一种都是完整免疫系统功能所必需的; 然而, *tcp15*突变体对毒力*Hpa*分离株Noco2的抗病性增强(Kim等2014)。因此, 病原体效应物靶向的TCP蛋白, 可能会调节细胞信号网络, 从而将适当的免疫应答与发育过程相结合。TCP蛋白可抑制激活免疫(effector-triggered immunity, ETI)负调节子SUPPRESSOR OF rps4-RLD1 (SRFR1), 并直接作用于植物免疫系统(Kim等2014)。SRFR1是一种存在于细胞质微粒体和核蛋白复合物中的适应蛋白(Bhattacharjee等2011)。为了鉴定与SRFR1可能发生互作的蛋白, 酵母双杂试验分离了TCP转录因子家族的6个I类成员(Kim

等2014)。在这些与SRFR1相互作用的TCP蛋白中, TCP8、TCP14和TCP15与SRFR1互作效应较强, 而TCP20、TCP22和TCP23的互作效应较弱(Kim等2014)。TCP8、TCP14和TCP15的单、双和三突变体为研究SRFR1和TCP基因之间的互作提供了有利条件(Kim等2014)。虽然TCP蛋白与病原体效应物相互作用, 但TCP是直接或间接调节免疫水平仍不明确(Mukhtar等2011)。TCP蛋白似乎通过调节基因表达来决定一般的免疫阈值, 这就解释了为什么它们被病原体效应物所靶向调控(Mukhtar等2011)。Weßling等(2014)证实, AtTCP14是最为常见的病原体效应物靶标, 可以与25种Hpa效应物和4种Pseudomonas syringae (Psy)效应物相互作用。除了在植物ETI中起关键作用, TCP蛋白还参与防御植原体的感染(Sugio等2011)。植原体属于昆虫传播的植物病原菌, 可以分泌病原体效应物, 以影响目标植物的发育和昆虫行为。基因组序列数据的挖掘鉴定了56个由紫菀黄化病植原体菌株Witches Broom (AY-WB)基因组编码的效应物蛋白(Sugio等2011)。在这些潜在的效应物中, AY-WB蛋白11 (SAP11)能够结合和干扰所有8种拟南芥CIN类TCP蛋白, 以促进参与JA合成的LOX2的表达(Sugio等2011)。SAP11过量表达株系和AY-WB感染的拟南芥植株, 在受伤处积累较少的JA (Sugio等2011)。此外, 携带AY-WB的昆虫在SAP11转基因株系、AY-WB感染植株、八倍体cin-tcp植株以及LOX2沉默株系上产生更多的后代(Sugio等2011)。

总而言之, 由于SAP11介导的CIN类TCP的不稳定性, 这将影响LOX2的表达, 并使JA的合成受抑制, 从而提高了昆虫的繁殖力, 这突出说明病原体效应物可以超越植物-病原体界面, 以调控生物互作中的第三生物(Sugio等2011)。由于植原体属于活体营养型病害, 是植物宿主和昆虫载体的专性寄生菌, 因此在植原体感染植物时, 植物营养器官发育的延迟有利于其存活, 并增加昆虫繁殖的机会(Sugio等2011)。TCP蛋白在ETI中直接参与和防御昆虫媒介对植物的侵染。因此, 植物可以通过调整TCP蛋白来完成自身生长发育, 进化出一种机制来感知和应对生物胁迫(Li 2015)。

#### 4 展望

TCP转录因子是一类植物特有的蛋白, 广泛

存在于多种植物中。近年来, 许多研究揭示了部分TCPs家族成员的功能和分子机制, 尽管取得了显著进展, 但仍处于研究的初级阶段。对于大多数TCPs家族成员而言, 分子互作(TCP与DNA或TCP与蛋白)与表型效应之间的直接证据仍较缺乏; 对调节TCPs表达的转录因子, 或位于TCPs信号流上游和下游的其他因子几乎没有任何了解; TCP结构域对于其功能发挥十分重要, 所以其三维立体结构以及与DNA的结合方式, 将有助于解析TCP如何发挥作用。目前已知, 植物中有几种激素信号途径可调节植株生长发育及其对环境的响应(孙超和黎家2017; 王娟和黄荣峰2015), TCPs很可能也是重要的调节因子, 而TCPs整合环境信号与植物激素响应方面的研究十分有限, 了解TCPs和激素信号传导之间的关系将有助于揭示它们在植物发育和进化控制中的确切作用。此外, TCPs还通过调节水杨酸合成调控因子的表达, 进而参与生物胁迫响应(Wang等2015)。因此, 研究植物中不同水平TCPs对环境变化的响应, 将有助于理解TCPs作用的分子机制; 通过分离TCP蛋白与病原体效应物, 明确其相互作用, 将更加全面地了解TCP对生物胁迫的响应机理。

TCPs研究中另一个关键的问题是许多家族成员之间的特异性程度存在差异。单突变体的研究证实存在功能冗余, 但同时也表明不同家庭成员具有不同的功能, 这一特异性的分子基础是什么, 是否与TCP结构域或与DNA和其他(包括TCP)蛋白互作有关, 仍未可知。对于植物而言, 相关物种之间TCP的系统发育比较, 以及RNA诱导的基因沉默和嵌合抑制子沉默技术(唐宜等2017; 易小娅等2015)将有助于解决这些问题。越来越多的证据表明, TCPs是植物生长和发育过程中的重要调控因子, 参与调节许多不同的生长过程, 因此, 对其功能及作用机理的研究具有重要意义, 这些研究结果将对植物生长调节和逆境下优良品种的选育有重要指导意义。

#### 参考文献(References)

- Aguilar-Martínez JA, Poza-Carrión C, Cubas P (2007). *Arabidopsis* BRANCHED1 acts as an integrator of branching signals within axillary buds. *Plant Cell*, 19 (2): 458–472
- Almeida J, Rocheta M, Galego L (1997). Genetic control of flower shape in *Antirrhinum majus*. *Development*, 124 (7):

- 1387–1392
- Bai F, Reinheimer R, Durantini D, et al (2012). TCP transcription factor, BRANCH ANGLE DEFECTIVE 1 (BAD1), is required for normal tassel branch angle formation in maize. *Proc Natl Acad Sci USA*, 109 (30): 12225–12230
- Bhattacharjee S, Halane MK, Kim SH, et al (2011). Pathogen effectors target *Arabidopsis* EDS1 and alter its interactions with immune regulators. *Science*, 334 (6061): 1405–1408
- Braun N, Germain ADS, Pillot J-P, et al (2012). The pea TCP transcription factor PsBRC1 acts downstream of strigolactones to control shoot branching. *Plant Physiol*, 158 (1): 225–238
- Buscaill P, Rivas S (2014). Transcriptional control of plant defence responses. *Curr Opin Plant Biol*, 20: 35–46
- Busch A, Zachgo S (2007). Control of corolla monosymmetry in the Brassicaceae *Iberis amara*. *Proc Natl Acad Sci USA*, 104 (42): 16714–16719
- Costa MMR, Fox S, Hanna AI, et al (2005). Evolution of regulatory interactions controlling floral asymmetry. *Development*, 132 (22): 5093–5101
- Cubas P, Coen E, Zapater JMMN (2001). Ancient asymmetries in the evolution of flowers. *Curr Biol*, 11 (13): 1050–1052
- Cubas P, Lauter N, Doebley J, et al (1999). The TCP domain: a motif found in proteins regulating plant growth and development. *Plant J*, 18: 215–222
- Danisman S, Wal FVD, Dhondt S, et al (2012). *Arabidopsis* class I and class II TCP transcription factors regulate jasmonic acid metabolism and leaf development antagonistically. *Plant Physiol*, 159 (4): 1511–1523
- Daviere J-M, Wild M, Regnault T, et al (2014). Class I TCP-DELLA interactions in inflorescence shoot apex determine plant height. *Curr Biol*, 24: 1923–1928
- Doebley J, Stec A, Gustus C (1995). *teosinte branched1* and the origin of maize: evidence for epistasis and the evolution of dominance. *Genetics*, 141 (1): 333–346
- Doebley J, Stec A, Hubbard L (1997). The evolution of apical dominance in maize. *Nature*, 386 (6624): 485–488
- Efroni I, Blum E, Goldshmidt A, et al (2008). A protracted and dynamic maturation schedule underlies *Arabidopsis* leaf development. *Plant Cell*, 20 (9): 2293–2306
- Floyd SK, Bowman JL (2007). The ancestral developmental tool kit of land plants. *Int J Plant Sci*, 168 (1): 1–35
- Gao YH, Zhang DZ, Li J (2015). TCP1 modulates *DWF4* expression via directly interacting with the GGNCCC motifs in the promoter region of *DWF4* in *Arabidopsis thaliana*. *J Genetics Genomics*, 42 (7): 383–392
- Giraud E, Ng S, Carrie C, et al (2010). TCP transcription factors link the regulation of genes encoding mitochondrial proteins with the circadian clock in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell*, 22 (12): 3921–3934
- Gomez-Roldan V, Fervas S, Brewer PB, et al (2008). Strigolactone inhibition of shoot branching. *Nature*, 455 (7210): 189–194
- González-Grandío E, Cubas P (2015). TCP transcription factors: evolution, structure and biochemical function. In: Gonzalez DH (ed). *Plant Transcription Factors: Evolutionary, Structural and Functional Aspects*. Amsterdam: Elsevier, 139–151
- Guo ZX, Fujioka S, Blancaflor EB, et al (2010). TCP1 modulates brassinosteroid biosynthesis by regulating the expression of the key biosynthetic gene *DWARF4* in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell*, 22 (4): 1161–1173
- Hao J, Tu LL, Hu HY, et al (2012). GbTCP, a cotton TCP transcription factor, confers fibre elongation and root hair development by a complex regulating system. *J Exp Bot*, 63 (17): 6267–6281
- Harmer SL (2009). The circadian system in higher plants. *Annu Rev Plant Biol*, 60: 357–377
- Heidrich K, Wirthmueller L, Tasset C, et al (2011). *Arabidopsis* EDS1 connects pathogen effector recognition to cell compartment-specific immune responses. *Science*, 334 (6061): 1401–1404
- Hervé C, Dabos P, Bardet C, et al (2009). *In vivo* interference with AtTCP20 function induces severe plant growth alterations and deregulates the expression of many genes important for development. *Plant Physiol*, 149 (3): 1462–1477
- Hubbard L, Mcsteen P, Doebley J, et al (2002). Expression patterns and mutant phenotype of *teosinte branched1* correlate with growth suppression in maize and teosinte. *Genetics*, 162 (4): 1927–1935
- Kebrom TH, Burson BL, Finlayson SA (2006). Phytochrome B represses *Teosinte Branched1* expression and induces sorghum axillary bud outgrowth in response to light signals. *Plant Physiol*, 140 (3): 1109–1117
- Kim SH, Son GH, Bhattacharjee S, et al (2014). The *Arabidopsis* immune adaptor SRFR1 interacts with TCP transcription factors that redundantly contribute to effector-triggered immunity. *Plant J*, 78 (6): 978–989
- Kosugi S, Ohashi Y (1997). PCF1 and PCF2 specifically bind to *cis* elements in the rice proliferating cell nuclear antigen gene. *Plant Cell*, 9 (9): 1607–1619
- Kosugi S, Ohashi Y (2002). DNA binding and dimerization specificity and potential targets for the TCP protein family. *Plant J*, 30 (3): 337–348
- Koyama T, Furutani M, Tasaka M, et al (2007). TCP transcription factors control the morphology of shoot lateral organs via negative regulation of the expression of boundary-specific genes in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 19 (2): 473–484
- Koyama T, Mitsuda N, Seki M, et al (2010). TCP transcription factors regulate the activities of ASYMMETRIC

- LEAVES1 and miR164, as well as the auxin response, during differentiation of leaves in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 22 (11): 3574–3588
- Koyama T, Sato F, Ohme-Takagi M (2010). A role of *TCP1* in the longitudinal elongation of leaves in *Arabidopsis*. *Biosci Biotechnol Biochem*, 74 (10): 2145–2147
- Li CX, Potuschak T, Colón-Carmona A, et al (2005). *Arabidopsis* TCP20 links regulation of growth and cell division control pathways. *Proc Natl Acad Sci USA*, 102 (36): 12978–12983
- Li ST (2015). The *Arabidopsis thaliana* TCP transcription factors: a broadening horizon beyond development. *Plant Signal Behav*, 10 (7): e1044192
- Luo D, Carpenter R, Copsey L, et al (1999). Control of organ asymmetry in flowers of *Antirrhinum*. *Cell*, 99 (4): 367–376
- Lupas A, Dyke MV, Stock J (1991). Predicting coil coils from protein sequences. *Science*, 252 (5009): 1162–1164
- Manassero NGU, Viola IL, Welchen E, et al (2013). TCP transcription factors: architectures of plant form. *Biomol Concepts*, 4 (2): 111–127
- Martín-Trillo M, Cubas P (2010). TCP genes: a family snapshot ten years later. *Trends Plant Sci*, 15 (1): 31–39
- Masuda HP, Cabral LM, Veylder LD, et al (2008). ABAP1 is a novel plant Armadillo BTB protein involved in DNA replication and transcription. *EMBO J*, 27 (20): 2746–2756
- Mukhtar MS, Carvunis A-R, Dreze M, et al (2011). Independently evolved virulence effectors converge onto hubs in a plant immune system network. *Science*, 333 (6042): 596–601
- Nath U, Crawford BCW, Carpenter R, et al (2003). Genetic control of surface curvature. *Science*, 299 (5611): 1404–1407
- Navaud O, Dabos P, Carnus E, et al (2007). TCP transcription factors predate the emergence of land plants. *J Mol Evol*, 65 (1): 23–33
- Nicolas M, Cubas P (2016). TCP factors: new kids on the signaling block. *Curr Opin Plant Biol*, 33: 33–41
- Ori N, Cohen AR, Etzion A, et al (2007). Regulation of *LANCEOLATE* by *miR319* is required for compound-leaf development in tomato. *Nat Genet*, 39 (6): 787–792
- Pagnussat GC, Yu H, Ngo QA, et al (2005). Genetic and molecular identification of genes required for female gametophyte development and function in *Arabidopsis*. *Development*, 132 (3): 603–614
- Palatnik JF, Allen E, Wu XL, et al (2003). Control of leaf morphogenesis by microRNAs. *Nature*, 425 (6955): 257–263
- Pruneda-Paz JL, Breton G, Para A, et al (2009). A functional genomics approach reveals CHE as a component of the *Arabidopsis* circadian clock. *Science*, 323 (5920): 1481–1485
- Pruneda-Paz JL, Kay SA (2010). An expanding universe of circadian networks in higher plants. *Trends Plant Sci*, 15 (5): 259–265
- Resentini F, Felipo-Benavent A, Colombo L, et al (2015). TCP14 and TCP15 mediate the promotion of seed germination by gibberellins in *Arabidopsis thaliana*. *Mol Plant*, 8: 482–485
- Rueda-Romero P, Barrero-Sicilia C, Gómez-Cadenas A, et al (2012). *Arabidopsis thaliana* DOF6 negatively affects germination in non-after-ripened seeds and interacts with TCP14. *J Exp Bot*, 63 (5): 1937–1949
- Sarvepalli K, Nath U (2011). Hyper-activation of the TCP4 transcription factor in *Arabidopsis thaliana* accelerates multiple aspects of plant maturation. *Plant J*, 67 (4): 595–607
- Schommer C, Palatnik JF, Aggarwal P, et al (2008). Control of jasmonate biosynthesis and senescence by miR319 targets. *PLoS Biol*, 6 (9): e230
- Steiner E, Efroni I, Gopalraj M, et al (2012). The *Arabidopsis* O-linked *N*-acetylglucosamine transferase SPINDLY interacts with class I TCPs to facilitate cytokinin responses in leaves and flowers. *Plant Cell*, 24 (1): 96–108
- Sugio A, Kingdom HN, Maclean AM, et al (2011). Phytoplasma protein effector SAP11 enhances insect vector reproduction by manipulating plant development and defense hormone biosynthesis. *Proc Natl Acad Sci USA*, 108 (48): E1254–E1263
- Sugio A, Maclean AM, Hogenhout SA (2014). The small phytoplasma virulence effector SAP11 contains distinct domains required for nuclear targeting and CIN-TCP binding and destabilization. *New Phytol*, 202 (3): 838–848
- Sun C, Li J (2017). Biosynthesis, catabolism, and signal transduction of brassinosteroids. *Plant Physiol J*, 53 (3): 291–307 (in Chinese with English abstract) [孙超, 黎家 (2017). 油菜素甾醇类激素的生物合成、代谢及信号转导. *植物生理学报*, 53 (3): 291–370]
- Takeda T, Amano K, Ohto M-A, et al (2006). RNA interference of the *Arabidopsis* putative transcription factor *TCP16* gene results in abortion of early pollen development. *Plant Mol Biol*, 61 (1): 165–177
- Takeda T, Suwa Y, Suzuki M, et al (2003). The *Ostb1* gene negatively regulates lateral branching in rice. *Plant J*, 33 (3): 513–520
- Tang Y, Li LF, Wang XJ (2017). Establishment of transient gene expression and virus-induced gene silencing (VIGS) system in *Gerbera hybrida* petals. *Plant Physiol J*, 53 (3): 505–512 (in Chinese with English abstract) [唐宜, 李凌飞, 王小菁 (2017). 非洲菊花瓣瞬时表达和病毒诱导的基因沉默(VIGS)系统的建立. *植物生理学报*, 53 (3): 505–512]
- Tatematsu K, Nakabayashi K, Kamiya Y, et al (2008). Transcription factor AtTCP14 regulates embryonic growth po-



- tential during seed germination in *Arabidopsis thaliana*. *Plant J*, 53 (1): 42–52
- Uberti-Manassero NG, Lucero LE, Viola IL, et al (2012). The class I protein AtTCP15 modulates plant development through a pathway that overlaps with the one affected by CIN-like TCP proteins. *J Exp Bot*, 63 (2): 809–823
- Viola IL, Manassero NGU, Ripoll R, et al (2011). 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. *Biochem J*, 435 (1): 143–155
- Wang J, Huang RF (2015). Regulation of ethylene in plant salt tolerance. *Plant Physiol J*, 51 (10): 1567–1572 (in Chinese with English abstract) [王娟, 黄荣峰(2015). 乙烯调控植物耐盐性的研究进展. *植物生理学报*, 51 (10): 1567–1572]
- Wang XY, Gao J, Zhu Z, et al (2015). TCP transcription factors are critical for the coordinated regulation of *ISOCHORISMATE SYNTHASE 1* expression in *Arabidopsis thaliana*. *Plant J*, 82: 151–162
- Weßling R, Epple P, Altmann S, et al (2014). Convergent targeting of a common host protein-network by pathogen effectors from three kingdoms of life. *Cell Host Microbe*, 16: 364–375
- Yi XY, Yang RR, Zeng YL (2015). Overview of research methods for plant miRNAs. *Plant Physiol J*, 51 (4): 413–423 (in Chinese with English abstract) [易小娅, 杨瑞瑞, 曾幼玲(2015). 植物miRNA的研究方法概述. *植物生理学报*, 51 (4): 413–423]
- Yuan Z, Gao S, Xue DW, et al (2009). *RETARDED PALEA1* controls palea development and floral zygomorphy in rice. *Plant Physiol*, 149 (1): 235–244

## Role of TCP transcription factors in plant development and biotic stress responses

FENG Ya-Lan, XIONG Ying, ZHANG Jun, CHEN Xian-Ni, GUO Jing-Ru, MA Chao\*

*College of Agriculture, Henan University of Science and Technology, Luoyang, Henan 471023, China*

**Abstract:** TEOSINTE BRANCHED1/CYCLOIDEA/PROLIFERATING CELL FACTORS (TCPs) are the plant specific transcription factors, which regulate plant morphology and structure through the evolution of plant diversity, and are involved in many important life processes such as plant gamete development, circadian rhythms, and hormone signaling. Combining the current research status with the future research direction of TCP being prospected, this review summarizes the structure characteristic, biological function and regulatory mechanism of TCPs, in the hope of providing references for further research and utilization.

**Key words:** TCP transcription factor; structure characteristic; biological function; regulatory mechanism

Received 2017-12-25 Accepted 2018-04-24

This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (31401323 and 41601309), the Key Research Projects of Higher Education in Henan Province (18B210002), the Fund of Henan University of Science and Technology (13480072 and 09001814), and HAUST Discipline Improvement and Promotion Plan A (13660002).

\*Corresponding author (machao840508@163.com).