

植物 TCP 转录因子的研究进展

安新艳, 楼盼盼, 郝娟* (杭州师范大学, 浙江杭州 310000)

摘要 TCPs 是一类植物所特有的并普遍存在于植物中的转录因子家族。大多数 TCP 蛋白具有保守的非典型螺旋-环-螺旋的结构域, 研究表明, TCP 转录因子与真核转录因子的 bHLH 类似, 且该家族基因在植物体内发挥着重要作用, 如植物生长发育、激素反应和逆境胁迫等。因而, TCP 转录因子被越来越多的科研工作者所关注。迄今为止, 科研工作者对 TCP 转录因子家族成员的生物学功能研究已经取得了重大进步。总结了 TCP 转录因子的研究进展, 为植物的遗传改良、次生代谢产物合成和生物学功能提供了参考。

关键词 TCP 转录因子; 结构特性; 生长发育; 生物学功能

中图分类号 Q943.2 文献标识码 A

文章编号 0517-6611(2020)15-0020-04

doi:10.3969/j.issn.0517-6611.2020.15.006

开放科学(资源服务)标识码(OSID):



Research Progress on Plant TCP Transcription Factors

AN Xin-yan, LOU Pan-pan, HAO Juan (Hangzhou Normal University, Hangzhou, Zhejiang 310000)

Abstract Characteristic of the TCPs is a kind of universal existence in the family of transcription factors in plants. Most TCP proteins have conservative atypical helix-loop-helix structure domain, studies show that TCP transcription factors is similar to the bHLH eukaryotic transcription factors, the family genes in plants play an important role in the body, such as plant growth and development, and adversity stress hormone responses. Therefore, TCP transcription factors are being paid more and more attention by more and more researchers. So far, researchers have made significant progress in the biological function research of TCP transcription factors family members. The latest research progress on TCP transcription factors was summarized, in order to provide reference for plant genetic improvement, synthesis of secondary metabolites and biological function.

Key words TCP transcription factors; Structural characteristics; Growth and development; Biological function

TCP 转录因子是一类高等植物所特有的转录家族, 由 TEOSINTE BRANCHED 1(TB1)、CYCLOIDEA(CYC)和 PROLIFERATING CELL FACTORS(PCFs)这 3 个分离到的成员的首字母缩写而得名。鉴于 TCP 转录家族有着重要且广泛的调控作用, 区分并说明 TCP 转录因子的作用机制对研究植物生物学功能具备重要的意义。随着不同物种基因组测序的完成, 越来越多的 TCP 转录因子家族被相继挖掘和分析鉴定, 如从番茄中分离到 30 个 TCP 转录因子^[1], 从西瓜中筛选出来 27 个 TCP 转录因子^[2], 从油菜中筛选到 39 个 TCP 转录因子^[3], 不同棉花品种中的 TCP 转录因子家族也随基因组测序的完成相继被分离鉴定出来并进行表达分析^[4]。

许多报道表明 TCP 转录因子家族与植物成长发育的多个进程以及胁迫条件下的生存有关, 因此 TCP 转录因子家族成员的功能研究受到科研工作者的普遍欢迎。笔者就植物 TCP 转录因子的最新研究进展进行介绍, 并预测未来的研究方向。

1 TCP 转录因子的结构特点及分类

TCP 转录因子家族参与植物生物学功能的多个进程, 如植物分枝^[5-6]、叶片发育^[7]、激素途径^[8-9]、种子萌发^[10]、昼夜节律^[11]。而这些转录因子之所以具有这些功能特征主要是因为它们拥有被称为 TCP 域的 N 末端非典型螺旋-环-螺旋

(bHLH)结构域。但是, TCP 转录因子又与 bHLH 转录因子几乎没有同源性, 并和不同于 bHLH 转录因子识别的 DNA 结构域结合^[12]。根据 TCP 蛋白保守结构域的序列同源性分析, 可将 TCP 蛋白分为两类, 即 I 类和 II 类^[13]。I 类在 TCP 结构域中缺失 4 个保守的氨基酸, II 类在 TCP 结构域中插入 4 个保守的氨基酸, 例如谷氨酸-半胱氨酸-谷氨酸(ECE)^[14]延伸或富含精氨酸的 R 结构域^[15-16]。II 类成员可以根据 TCP 结构域中的序列差异进一步细分为 CIN 和 CYC 两个分支^[17]。CIN 子代以 *Antirrhinum CINCINNATA* (CIN) 为代表^[18], 而 CYC 子代以 *CYC/TB1* 为代表^[14]。

已知 II 类 TCP 蛋白调节许多植物生长过程, 最显著的是植物发育(如枝叶分化^[5]、腋生分生组织发育^[9,19]、激素信号传导^[20]和胁迫^[21]等)。例如, 拟南芥中的 *AtBRC1*^[5]、水稻中的 *OsFC1*^[6]和郁金香中的 *TgTB1*^[22]参与腋芽的发育和分枝控制。另外, I 类 TCP 成员参与植物子叶发育、生长和增殖^[23-24]。如在拟南芥中, *AtTCP15* 在雌蕊发育过程中调节内部遗传物质复制以及细胞分裂素和生长素的刺激^[8], *AtTCP14* 和 *AtTCP15* 共同调节植物节间长度^[7]和种子发芽^[10], 而 *AtTCP23* 参与植物开花节律和植物发育^[25-26]。然而, 由于它们结合的顺式调控竞争位点相似, 使得这两类基因共同参与调控植物生长和发育^[24,27]。

Liu 等^[28]利用系统发育分析表明 TCP 家族中的每个基因类别在其进化过程中均保守地分布在陆地植物中, 并且 II 类基因的 *CYC* 和 *CIN* 基因在陆地植物建立之初就出现了(图 1)。

2 TCP 转录因子的生物学功能 最初的报道显示 TCP 转录因子家族与细胞增殖和植物生长的调控有关, 此后又有许多研究表明 TCP 家族不同成员的详细作用, 这些研究揭示了

基金项目 浙江省新苗计划项目“CrSLS 参与 UV-B 调控长春花生物碱合成的功能分析”(2025C5151910177); 国家自然科学基金项目“棉花 TCP 转录因子家族基因的表达模式分析”(Y201533081), “陆地棉纤维发育相关 TCP 转录因子的挖掘和功能研究”(31601343)。

作者简介 安新艳(1994—), 女, 河南焦作人, 硕士研究生, 研究方向: 药用植物生物碱合成。* 通信作者, 讲师, 博士, 从事药用植物次生代谢调控研究。

收稿日期 2019-10-11; **修回日期** 2019-12-05

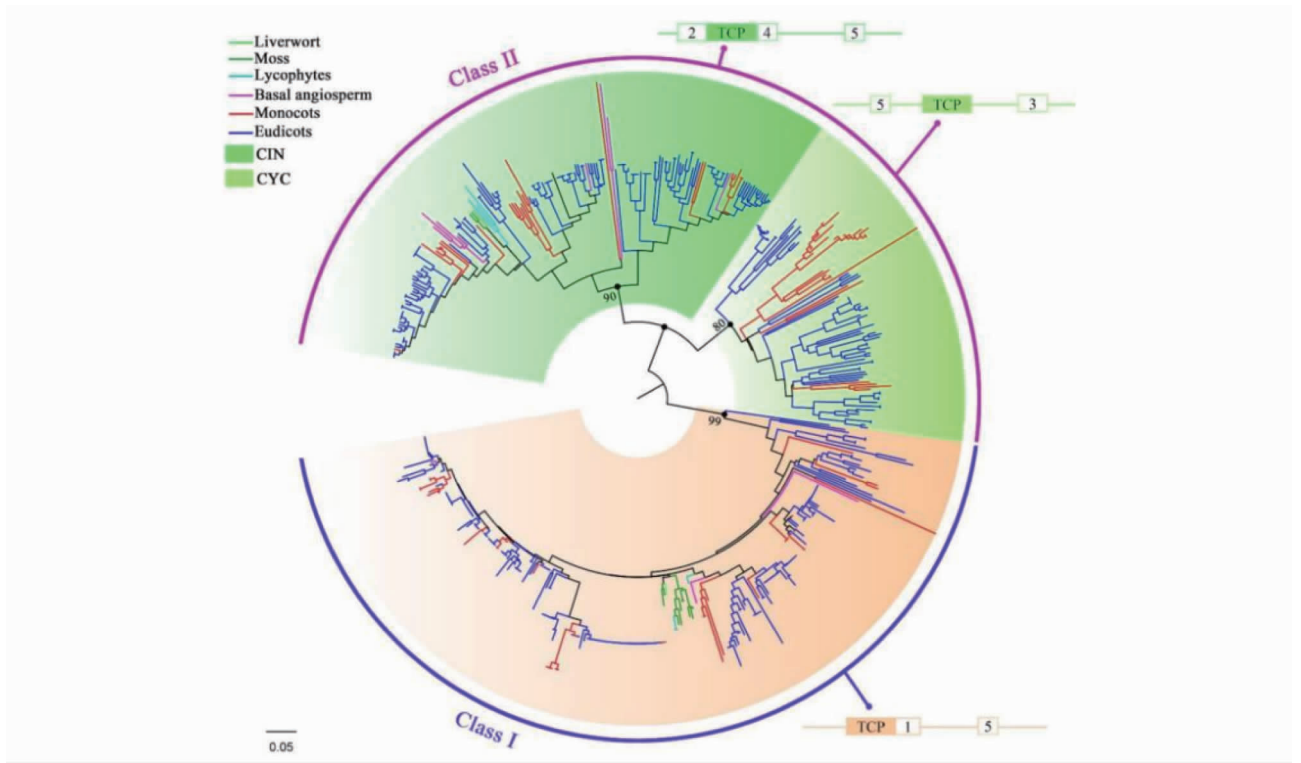


图 1 535 个 TCP 转录因子的系统分析

Fig. 1 Systematic analysis of 555 TCP transcription factors

TCPs 参与调控了多个生物学功能的进程并以不同的机制来发挥作用。

2.1 植物生长发育功能 据报道 TCP 转录因子普遍参与了植物生长发育的生物学进程。研究表明, TCP 转录因子的 II 类(CIN)成员主要参与叶片发育。之前的研究已经报道了包括 *TCP2*、*TCP3*、*TCP4*、*TCP10* 和 *TCP24* 在内的拟南芥 TCP 基因具有 miR319 结合位点。而 miR319 已经证实了对这些 *AtTCP* 转录物具有切割活性, TCP 转录因子的 II 类(CIN)成员起着抑制叶子中细胞增殖的作用。具有高水平的 miR319 或低水平的 miR319 结合位点的 TCP 蛋白可能会导致过量的细胞增殖, 从而导致拟南芥、金鱼草和番茄中的皱叶或单子叶植物(大米和蔓生的草皮)中的叶变大^[29]; *AtTCP3* 间接调节边界特异性基因 *CUC* 和 *LOB* 的表达^[30]; 在番茄 LA 中, 这类基因主要参与调节叶片的形成^[31]。除此之外, 还有研究表明几个 CIN 同源基因在细胞增殖中起到明显作用^[32]; 另外还有一些 CYC 家族成员参与调节枝条分化, 如豌豆 TCP 转录因子 *PsBRC1* 作用于 Strigolactones 的下游以抑制芽的生长和控制枝条的分枝^[32]; 有些基因在花的生长发育过程中起着重要作用^[33-34]。总之, 这些结果表明 CIN 和 CYC 两类基因主要参与植物发育, 此外, 虽然 I 类成员也参与调节植物的发育, 但与 II 类成员的作用相反。其中最显著的功能是叶片发育的调节: I 类成员促进细胞增殖, 而 II 类(CIN)成员则负调控此过程^[35-36]。除此之外, I 类成员还可以在许多其他发育功能过程中发挥作用。如拟南芥中的 *AtTCP14* 和 *AtTCP15* 基因在节间、叶片和花组织的细胞增殖中起作用, 并影响节间长度和叶片形状^[7]; 菊花 *CmTCP14* 基因调节器官

大小^[37], 蝴蝶兰 *PePCF10* 基因影响胚珠发育^[3]; 陆地棉 *GhTCP14* 基因参与植物生长素诱导的棉纤维发育^[38]。

2.2 非生物胁迫功能 Mukhopadhyay 等^[39]证实了过表达 *OsTCP19* 可以诱导一些反应通路如 JA、ABA、IAA、CK 和 ET 通路, 并能促进脂肪滴合成、降低水分损失和减少氧离子, 进而提高转基因株系的甘露醇处理和高盐的耐受力。

Guan 等^[40]、Almeida 等^[41]研究表明, 使用一个杂化酵母(Y1H)系统, 可以确定 5 个 TCP 转录因子, 使 *OSPCF2*、*OSCPP5*、*AtTCP20* 这 3 个转录因子去结合 *OsNHX1* 启动子。研究发现这些转录因子编码的基因在 *OsNHX1* 作用下可以参与调节不同的非生物胁迫反应, 并证实 *OsPCF2* 调节参与盐胁迫。

通过使用硝酸盐增强剂筛选酵母单杂交系统中拟南芥转录因子的文库, 鉴定了转录因子基因 *TEOSINTE BRANCHED1 / CYCLOIDEA / PROLIFERATING* 的细胞因子 1-20(*TCP20*)。 *TCP20* 属于古老植物特有的基因家族, 可调控芽、花和胚的发育。该植物具有结合 100 多个受硝酸盐调节的基因能力, 从而参与了硝酸盐信号传导。根据 *TCP20* 插入突变体的分析表明, 它们在均质硝酸盐培养基上具有正常的初生和侧根生长, 但在分裂根中的异质培养基上, 其优先侧根生长(根觅食)受到损害。即使铵盐均匀地存在于培养基中, 突变体仍优先抑制侧根生长, 这表明 *TCP20* 对硝酸盐的刺激具有一定的响应。比较 *TCP20* 突变体与 *NLP7* 突变体, 发现 *TCP20* 突变体在根生长的局部控制方面有缺陷, 但在根觅食反应中没有缺陷, 这表明 *TCP20* 功能独立于 *NLP7* 功能且与 *NLP7* 功能不同。进一步的分析表明, 无论局部硝

酸盐浓度如何, *TCP20* 突变体均缺乏对根生长的系统控制。总之, *TCP20* 在介导拟南芥根硝酸盐觅食的系统信号传导途径中起着关键作用^[42]。

2.3 生物胁迫功能 研究表明, 在植物免疫中 *TCP* 基因有着显著的作用。如拟南芥中的一些 *TCP* 基因, 如 II 类 (*CIN*) 成员中的 *AtTCP13* 和 I 类成员中的 *AtTCP14*, 15, 19 和 21 是作为病原体的效应目标^[43]。在对旱稻 (*O. sativa*) 报道中, II 类 (*CIN*) 成员中的 *OsTCP21* 参与病原体防御^[44]。在对西红柿 (*S. lycopersicum*) 报道中, *AtTCP14-2* (*AtTCP14* 的直系同源物) 有助于增强对辣椒疫霉菌的免疫力^[45]。同时, 许多 II 类 *TCP* 基因已被证明是植原体效应^[46]。如在拟南芥中, *SAP11* 作用在 II 类不稳定的不同成员中, 因此导致严重的叶起皱和茉莉酸水平下调^[44,46]。最近, 一些 II 类 (*CYC*) 成员也被证明是 *SAP11* 效应子 (如小麦蓝矮植原体效应子 *SWP1*^[47-48])。研究表明 *TCP13*、*TCP14* 和 *TCP19* 这 3 种免疫互作因子是 2 种病原体效应物的直接靶标^[49]。进一步的功能研究也表明了 *tcp13*、*tcp14* 和 *tcp19* 单突变体对 2 种不同的无毒性 *Hyaloperonospora arabidopsidis* (*Hpa*) 分离株 (*Emwa1* 和 *Emoy2*) 更敏感, 因此这 3 种 *TCP* 转录因子中的每一种都是完整免疫系统功能所必需的; 此外, *TCP15* 突变体对毒性 *Hpa* 分离株 *Noco2* 的抗病性在增强^[50]。

值得注意的是, 也有其他类型的植原体效应, 如天狗, 仅与 *SAP11* 及其同系物靶向 *TCP* 蛋白互作^[48,51]。迄今为止, 与病原体效应子相互作用所需的 *TCP* 蛋白的结构域和结合位点仍然未知。然而, 考虑到 *TCP* 蛋白的蛋白质结构和序列特征在每个类别的 *TCP* 基因中都非常保守, 并且 *SAP11* 效应子存在于一系列系统发育的植物植原体中^[47], 这一事实很可能证明了 *SAP11* 介导的 *TCP* 转录因子的调控存在于广泛的谱系中, 并且在进化过程中得以保留。

总之, 因为 *SAP11* 所介导的 II 类 (*CIN*) 成员具有不稳定性, 从而影响了 *LOX2* 的表达, 使得茉莉酸的合成受到了抑制, 所以昆虫的繁殖能力得到提高, 这就表明病原体效应物可以超过植物-病原体界面, 能够调控生物互作中的第三生物^[52]。因为植原体属于宿主和昆虫载体的专性寄生菌, 因此在植物被植原体感染时, 植物营养器官发育的延迟则有利于其存活, 并增加昆虫繁殖的机会^[52]。*TCP* 蛋白在 *ETI* 中参与调控防御昆虫媒介对植物的侵染。因此, 植物能够通过调整 *TCP* 蛋白来控制本身生长发育的生物学功能, 进而进化出一种机制来感应和应答生物胁迫功能^[35]。

2.4 其他功能 除了在植物生长发育以及一些常见胁迫中发挥重要作用外, *TCP* 转录因子还具有诸多功能。

Martín-trillo 等^[53] 指出, *AtBRC1/TCP18* 参与生长素和 *SLS* 调控路径, 从而参与调控植物的枝条分化发育, 与拟南芥 *AtTCP15* 的作用相似, 棉花的 I 类蛋白 *GbTCP* 与 *GbTCP* 的沉默表达导致棉花植株茉莉酸水平和棉纤维伸长率下调, 但是在拟南芥中过量表达 *GbTCP* 基因可促进根毛伸长^[54]。以上信息揭示了不同的 I 类蛋白和 II 类蛋白, 在植物茉莉酸合成调控中具有重叠或拮抗的效应。此外, 研究表明 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^[55-56]。

研究表明, 植物 *TCP* 的 I 类和 II 类基因均参与激素途径, 但它们通常以相反的方式起作用。如在拟南芥中, I 类成员中的 *AtTCP20* 通过促进 *NRT. 1* 的表达来促进生长素的生物合成^[57], 而 II 类 (*CIN*) 成员中的 *AtTCP3* 则对生长素的应答产生负调控^[58]; *AtTCP20* 还抑制了茉莉酸的生物合成^[24], 而 II 类 (*CIN*) 成员中的 *AtTCP4* 则以相反的方式参与调控茉莉酸的生物合成^[50]。在细胞分裂素 (*CK*)、*ABA* 和 *GA* 中也观察到 I 类和 II 类基因之间的拮抗作用途径^[9]。

3 结论与展望

总之, *TCP* 基因主要参与植物发育、激素过程和植物防御。I 类成员和 II 类 (*CIN*) 成员具有许多功能, 而 II 类 (*CYC*) 成员具有较少的作用。此外, *CIN* 和 *CYC* 基因的功能和表达明显不同, 这表明它们功能具有一定的差异性。为揭示 *TCP* 转录因子的作用, 越来越多的科学家已经证明, *TCP* 转录因子在参与调控植物发育、激素过程和植物防御方面具有显著的作用和广泛的应用前景。可以利用基因工程在特定时间和空间模式中 *TCP* 转录因子的表达, 以最大程度对植物生长发育和物质生产产生正面影响。近些年对拟南芥、水稻和番茄等模式植物中 *TCP* 转录因子家族的研究相对较高, 而在非模式植物中, *TCP* 转录因子家族研究较少, 并且大部分植物 *TCP* 转录因子尚处于基因克隆、鉴定和功能初步分析层面。除了挖掘出更多 *TCP* 转录因子家族基因的功能外, 未来的研究重点还应该放在确定 *TCP* 蛋白下游 (如直接或间接调控的基因) 或上游 (如信号分子) 的调控机制上, 这将有助于为它们参与不同信号转导通路过程提供更多的证据, 也更加清晰认识了解其调控网络。此外, 为了使 *TCP* 蛋白发挥其作用优势, 探讨通过分离 *TCP* 蛋白与病原体效应物, 确定二者之间的作用, 同时研究植物 *TCP* 转录因子家族成员之间的特异性区别, 将有利于阐明植物在生长发育、激素刺激和逆境胁迫下的生理生化过程的分子机制, 并提供新的线索和切入点。

参考文献

- [1] PARAPUNOVA V, BUSSCHER M, BUSSCHER-LANGE J, et al. Identification, cloning and characterization of the tomato *TCP* transcription factor family [J]. *BMC Plant Biology*, 2014, 14(1): 1-17.
- [2] SHI P, GUY K M, WU W F, et al. Genome-wide identification and expression analysis of the *CITCP* transcription factors in *Citrullus lanatus* [J]. *BMC Plant Biology*, 2016, 16(1): 1-13.
- [3] DU J C, HU S M, YU Q, et al. Genome-wide identification and characterization of *BrrTCP* transcription factors in *Brassica rapa* ssp. *rapa* [J]. *Front Plant Sci*, 2017, 8: 1-11.
- [4] ZHENG K, NI Z Y, QU Y Y, et al. Genome-wide identification and expression analyses of *TCP* transcription factor genes in *Gossypium barbadense* [J]. *Scientific reports*, 2018, 8: 1-16.
- [5] AGUILAR-MARTÍNEZ J A, POZA-CARRIÓN C, CUBAS P. *Arabidopsis BRANCHDED1* acts as an integrator of branching signals within axillary buds [J]. *The plant cell*, 2007, 19(2): 458-472.
- [6] TAKEDA T, SUWA Y, SUZUKI M, et al. The *OsTB1* gene negatively regulates lateral branching in rice [J]. *The plant journal*, 2010, 33(3): 513-520.
- [7] KIEFFER M, MASTER V, WAITES R, et al. *TCP14* and *TCP15* affect in-

- ternode length and leaf shape in *Arabidopsis* [J]. *Plant J*, 2011, 68(1): 147–158.
- [8] LUCERO L E, UBERTI-MANASSERO N G, ARCE A L, et al. TCP15 modulates cytokinin and auxin responses during gynoecium development in *Arabidopsis* [J]. *The plant journal*, 2015, 84(2): 267–282.
- [9] NICOLAS M, CUBAS P. TCP factors: New kids on the signaling block [J]. *Current opinion in plant biology*, 2016, 33: 33–41.
- [10] TATEMATSU K, NAKABAYASHI K, KAMIYA Y, et al. Transcription factor AtTCP14 regulates embryonic growth potential during seed germination in *Arabidopsis thaliana* [J]. *The plant journal*, 2010, 53(1): 42–52.
- [11] PRUNEDA-PAZ J L, BRETON G, PARA A, et al. A functional genomics approach reveals CHE as a component of the *Arabidopsis* circadian clock [J]. *Science*, 2009, 323(5920): 1481–1485.
- [12] KOSUGI S, OHASHI Y. PCF1 and PCF2 specifically bind to cis elements in the rice proliferating cell nuclear antigen gene [J]. *The plant cell*, 1997, 9(9): 1607–1619.
- [13] NAVAUD O, DABOS P, CARNUS E, et al. TCP transcription factors predate the emergence of land plants [J]. *Journal of molecular evolution*, 2007, 65(1): 23–33.
- [14] HOWARTH D G, DONOGHUE M J. Phylogenetic analysis of the “ECE” (CYC/TB1) clade reveals duplications predating the core eudicots [J]. *Proceedings of the national academy of sciences of the United States of America*, 2006, 103(24): 9101–9106.
- [15] CUBAS P, LAUTER N, DOEBLEY J, et al. The TCP domain: A motif found in proteins regulating plant growth and development [J]. *The plant journal*, 2010, 18(2): 215–222.
- [16] NAVAUD O, DABOS P E, CARNUS E, et al. TCP transcription factors predate the emergence of land plants [J]. *Journal of molecular evolution*, 2007, 65(1): 23–33.
- [17] MARTÍN-TRILLO M, CUBAS P. TCP genes: A family snapshot ten years later [J]. *Trends in plant science*, 2009, 15(1): 31–39.
- [18] CRAWFORD B C W, NATH U, CARPENTER R, et al. *CINCINNATA* controls both cell differentiation and growth in petal lobes and leaves of *Antirrhinum* [J]. *Plant Physiol*, 2004, 135(1): 244–253.
- [19] DOEBLEY J, STEC A, HUBBARD L. The evolution of apical dominance in maize [J]. *Nature*, 1997, 386(6624): 485–488.
- [20] LUO D, CARPENTER R, VINCENT C, et al. Origin of floral asymmetry in *Antirrhinum* [J]. *Nature*, 1996, 383(6603): 794–799.
- [21] LI S T. The *Arabidopsis thaliana* TCP transcription factors: A broadening horizon beyond development [J]. *Journal plant signaling & behavior*, 2015, 10(7): 1–12.
- [22] MORENO-PACHON N M, MUTIMAWURUGO M C, HEYNEEN E, et al. Role of *Tulipa gesneriana* *TEOSINTE BRANCHED1* (*TgTB1*) in the control of axillary bud outgrowth in bulbs [J]. *Plant reproduction*, 2017, 31(2): 1–13.
- [23] VIOLA I L, UBERTI MANASSERO N G, RIPOLL R, et al. 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 [J]. *Biochem J*, 2011, 435(1): 143–155.
- [24] DANISMAN S, VAN DER WAL F, DHONDT S, et al. *Arabidopsis* class I and class II TCP transcription factors regulate jasmonic acid metabolism and leaf development antagonistically [J]. *Plant Physiol*, 2012, 159(4): 1511–1523.
- [25] LI Z Y, LI B, DONG A W. The *Arabidopsis* transcription factor AtTCP15 regulates endoreduplication by modulating expression of key cell-cycle genes [J]. *Molecular plant*, 2012, 5(1): 270–280.
- [26] BALSEMÃO-PIRES E, ANDRADE L R, SACHETTO-MARTINS G, et al. Functional study of TCP23 in *Arabidopsis thaliana* during plant development [J]. *Plant physiology and biochemistry*, 2013, 67(3): 120–125.
- [27] LI S T. The *Arabidopsis thaliana* TCP transcription Factors: A broadening horizon beyond development [J]. *Plant signaling & behavior*, 2015, 10(7): 1–12.
- [28] LIU MM, WANGMM, YANG J, et al. Evolutionary and comparative expression analyses of TCP transcription factor gene family in land plants [J]. *Molecular sciences*, 2019, 20(14): 359.
- [29] BRESSO E G, CHOROSTECKI U, RODRIGUEZ R E, et al. Spatial control of gene expression by miR319-regulated TCP transcription factors in leaf development [J]. *Plant Physiol*, 2017, 176(2): 1694–1708.
- [30] SZKLARCZYK D, MORRIS J H, COOK H, et al. The STRING database in 2017: Quality-controlled protein-protein association networks, made broadly accessible [J]. *Nucleic acids research*, 2017, 45: 362–368.
- [31] ZUO J H, ZHU B Z, FU D Q, et al. Sculpting the maturation, softening and ethylene pathway: The influences of microRNAs on tomato fruits [J]. *BMC Genomics*, 2012, 13(1): 1–12.
- [32] VADDE B V L, CHALLA K R, NATH U. The TCP4 transcription factor regulates trichome cell differentiation by directly activating *GLABROUS INFLORESCENCE STEMS* in *Arabidopsis thaliana* [J]. *The plant journal*, 2018, 93(2): 259–269.
- [33] BROHOLM S K, TÄHTIHARJU S, LAITINEN R A E, et al. A TCP domain transcription factor controls flower type specification along the radial axis of the *Gerbera* (Asteraceae) inflorescence [J]. *PNAS*, 2008, 105(26): 9117–9122.
- [34] YUAN Z, GAO S, XUE D W, et al. RETARDED PALEA1 controls palea development and floral zygomorphy in rice [J]. *Plant physiology*, 2009, 149(1): 235–244.
- [35] LI C X, POTUSCHAK T, COLÓN-CARMONA A, et al. *Arabidopsis* TCP20 links regulation of growth and cell division control pathways [J]. *PNAS*, 2005, 102(36): 12978–12983.
- [36] AGUILAR-MARTÍNEZ J A, SINHA N J. Analysis of the role of *Arabidopsis* class I TCP genes *AtTCP7*, *AtTCP8*, *AtTCP22*, and *AtTCP23* in leaf development [J]. *Front Plant Sci*, 2013, 4(1): 1–13.
- [37] ZHANG T, QU Y X, WANG H B, et al. The heterologous expression of a chrysanthemum TCP-P transcription factor CmTCP14 suppresses organ size and delays senescence in *Arabidopsis thaliana* [J]. *Plant physiology and biochemistry*, 2017, 115: 239–248.
- [38] WANG M Y, ZHAO P M, CHENG H Q, et al. The cotton transcription factor TCP14 functions in auxin-mediated epidermal cell differentiation and elongation [J]. *Plant physiology*, 2013, 162(3): 1669–1680.
- [39] MUKHOPADHYAY P, TYAGI A K. *OsTCP19* influences developmental and abiotic stress signaling by modulating ABI4-mediated pathways [J]. *Scientific reports*, 2015, 5: 1–11.
- [40] GUAN P Z, RIPOLL J J, WANG R H, et al. Interacting TCP and NLP transcription factors control plant responses to nitrate availability [J]. *PNAS*, 2017, 114(9): 2419–2424.
- [41] ALMEIDA D M, GREGORIO G B, OLIVEIRA M M, et al. Five novel transcription factors as potential regulators of *OsNHX1* gene expression in a salt tolerant rice genotype [J]. *Plant molecular biology*, 2016, 93(1/2): 61–77.
- [42] GUAN P Z, WANG R C, NACRY P, et al. Nitrate foraging by *Arabidopsis* roots is mediated by the transcription factor TCP20 through the systemic signaling pathway [J]. *Proceedings of the national academy of sciences of the United States of America*, 2014, 111(42): 15267–15272.
- [43] LOPEZ J A, SUN Y, BLAIR P B, et al. TCP three-way handshake: Linking developmental processes with plant immunity [J]. *Trends in plant science*, 2015, 20(4): 238–245.
- [44] ZHANG C, DING Z M, WU K C, et al. Suppression of jasmonic acid-mediated defense by viral-inducible MicroRNA319 facilitates virus infection in rice [J]. *Molecular plant*, 2016, 9(9): 1302–1314.
- [45] SONG T Q, MA Z C, SHEN D Y, et al. An oomycete CRN effector reprograms expression of plant *HSP* genes by targeting their promoters [J]. *PLOS Pathogens*, 2015, 11(12): 1–30.
- [46] SUGIO A, KINGDOM H N, MACLEAN A M, et al. Phytoplasma protein effector SAP11 enhances insect vector reproduction by manipulating plant development and defense hormone biosynthesis [J]. *Proceedings of the national academy of sciences of the United States of America*, 2011, 108(48): 19111–19112.
- [47] MINATO N, HIMENO M, HOSHI A, et al. The phytoplasmal virulence factor TENGU causes plant sterility by downregulating of the jasmonic acid and auxin pathways [J]. *Scientific reports*, 2014, 4: 1–17.
- [48] FAN G Q, ZHANG S, ZHAI X Q, et al. Effects of antibiotics on the paulownia witches’ broom phytoplasmas and pathogenic protein related to witches’ broom symptom [J]. *Scientia silvae sinicae*, 2007, 43(3): 138–142.
- [49] MASUDA H P, CABRAL L M, DE VEYLDER L, et al. ABAP1 is a novel plant Armadillo BTB protein involved in DNA replication and transcription [J]. *The EMBO Journal*, 2014, 27(20): 2746–2756.
- [50] KEBROM T H, BURSON B L, FINLAYSON S A. Phytochrome B represses *Teosinte Branched1* expression and induces sorghum axillary bud outgrowth in response to light signals [J]. *Plant physiology*, 2006, 140(3): 1109–1117.

- [12] 谭景艾,李保同,潘晓华,等. 冬种绿肥对早稻病虫害发生及产量的影响[J]. 中国农学通报,2015,31(4):179-184.
- [13] 周永进,吴文革,许有尊,等. 油菜秸秆还田培肥土壤的效应及对后作水稻产量的影响[J]. 扬州大学学报(农业与生命科学版),2015,36(1):53-58.
- [14] 许晖,陈文辉,吴芸紫,等. 油菜还田对机插中稻植株生物量及产量的影响[J]. 湖北农业科学,2018,57(16):27-29.
- [15] 王焯. 旱地不同绿肥和施磷量对土壤肥力、冬小麦生长及磷肥减量效应研究[D]. 杨凌:西北农林科技大学,2018.
- [16] 魏静. 不同冬季覆盖作物对土壤养分及雨养玉米生长特征的影响[D]. 杨凌:西北农林科技大学,2018.
- [17] 高菊生,徐明岗,董春华,等. 长期稻-稻-绿肥轮作对水稻产量及土壤肥力的影响[J]. 作物学报,2013,39(2):343-349.
- [18] 杨滨娟,黄国勤,王超,等. 稻田冬种绿肥对水稻产量和土壤肥力的影响[J]. 中国生态农业学报,2013,21(10):1209-1216.
- [19] 赵慧娟. 油菜作为绿肥的栽培技术与田间肥效试验研究[D]. 武汉:华中农业大学,2014.
- [20] 邓力超,李莓,范连益,等. 绿肥油菜翻压还田对土壤肥力及水稻产量的影响[J]. 湖南农业科学,2018(2):18-20.
- [21] 赵刚,樊廷录,李尚中,等. 夏休闲期复种油菜对旱地土壤水分和小麦产量的影响[J]. 应用生态学报,2013,24(10):2807-2813.
- [22] 惠荣奎,邓力超,李莓. 绿肥油菜油肥1号对土壤养分和鲜食玉米产量的影响[J]. 湖南农业科学,2018(3):36-38.
- [23] 王育军,江子勤,李强,等. 油菜秸秆还田减氮对烤烟经济性状及烟叶品质的影响[J]. 湖南文理学院学报(自然科学版),2018,30(4):78-83.
- [24] 李淑春,张惠琴,朱贵平,等. 前作油菜对水稻产量及性状的影响[J]. 现代农业科技,2010(5):34.
- [25] 陈灿,张树杰,于荣,等. 翻压油菜对枸杞果实产量和品质的影响[J]. 北方园艺,2018(14):131-135.
- [26] 朱娜,王富华,王琳,等. 绿肥对土壤的改良作用研究进展[J]. 农村经济与科技,2014,25(7):13-14,63.
- [27] 李红燕,胡铁成,曹群虎,等. 旱地不同绿肥品种和种植方式提高土壤肥力的效果[J]. 植物营养与肥料学报,2016,22(5):1310-1318.
- [28] 平亚琴. 填闲种植油菜对马铃薯田土壤特性及马铃薯产量的影响[D]. 杨凌:西北农林科技大学,2017.
- [29] 刘晓霞,陶云彬,章日亮. 不同绿肥连续还田对水稻产量和土壤肥力的影响[J]. 浙江农业科学,2016,57(9):1379-1382.
- [30] 谢文娟. 油菜对酸性土壤不同形态无机磷的活化利用及其生理变化研究[D]. 南宁:广西大学,2005.
- [31] THORUP-KRISTENSEN K, MAGID J, JENSEN L S. Catch crops and green manures as biological tools in nitrogen management in temperate zones [J]. *Advances in agronomy*, 2003, 79(2): 227-302.
- [32] 王鑫志,李巧云,关欣. 油菜作绿肥和蔬菜利用研究进展[J]. 作物研究,2015,29(5):555-557.
- [33] 刘威,黄丽,鲁剑巍,等. 两种保护性耕作对土壤养分、结构和产量的影响[J]. 土壤通报,2015,46(2):420-427.
- [34] 刘国顺,李正,敬海霞,等. 连年翻压绿肥对植烟土壤微生物量及酶活性的影响[J]. 植物营养与肥料学报,2010,16(6):1472-1478.
- [35] 赵秋,高贤彪,宁晓光,等. 华北地区春玉米-冬绿肥轮作对碳、氮蓄积和土壤养分以及微生物的影响[J]. 植物营养与肥料学报,2013,19(4):1005-1011.
- [36] 张帆,黄凤球,肖小平,等. 冬季作物对稻田土壤微生物量碳、氮和微生物酶的短期影响[J]. 生态学报,2009,29(2):734-739.
- [37] 肖小平,唐海明,聂泽民,等. 冬季覆盖作物残茬还田对双季稻田土壤有机碳和碳库管理指数的影响[J]. 中国生态农业学报,2013,21(10):1202-1208.
- [38] 高嵩涓,曹卫东,白金顺,等. 长期冬种绿肥改变红壤稻田土壤微生物生物量特性[J]. 土壤学报,2015,52(4):902-910.
- [39] 牟文雅,贾艺凡,陈小云,等. 玉米秸秆还田对土壤线虫数量动态与群落结构的影响[J]. 生态学报,2017,37(3):877-886.
- [40] FOURIE H, AHUJA P, LAMMERS J, et al. Brassicacea-based management strategies as an alternative to combat nematode pests: A synopsis [J]. *Crop protection*, 2016, 80: 21-41.
- [41] LESLIE A W, WANG K H, MEYER S L F, et al. Influence of cover crops on arthropods, free-living nematodes, and yield in a succeeding no-till soybean crop [J]. *Applied soil ecology*, 2017, 117/118: 21-23.
- [42] TABARANT P, VILLENAVE C, RISEDE J M, et al. Effects of four organic amendments on banana parasitic nematodes and soil nematode communities [J]. *Applied soil ecology*, 2011, 49: 59-67.
- [43] 朱新玉,朱波. 不同施肥方式对紫色土农田土壤动物主要类群的影响[J]. 中国农业科学,2015,48(5):911-920.
- [44] 曹素芳,邹雅新,马娟,等. 生物熏蒸对南方根结线虫存活的室内测定[J]. 华北农学报,2009,24(S1):270-274.
- [45] SOHEILI A, SAEEDIZADEH A. Suppression of *Brassicaceous* tissue on *Meloidogyne javanica* in a rhizosphere [J]. *International journal of agriculture and biology*, 2017, 19(5):1012-1018.
- [46] OKA Y. Mechanisms of nematode suppression by organic soil amendments - A review [J]. *Applied soil ecology*, 2010, 44: 101-115.
- [47] NGALA B M, HAYDOCK P P J, WOODS S, et al. Biofumigation with *Brassica juncea*, *Raphanus sativus* and *Etuca sativa* for the management of field populations of the potato cyst nematode *Globodera pallida* [J]. *Pest management science*, 2015, 71(5): 759-769.
- [48] COCHRAN K A, ROTHROCK C S. Brassica green manure amendments for management of *Rhizoctonia solani* in two annual ornamental crops in the field [J]. *HortScience*, 2015, 50(4): 555-558.
- [49] 李纯. 春油菜作绿肥的研究[J]. 作物研究, 1989(1): 21-22.
- [50] 李昌新,赵锋,芮雯雯,等. 长期秸秆还田和有机肥施用对双季稻田冬春季杂草群落的影响[J]. 草业学报, 2009, 18(3): 142-147.
- [51] 陈洪俊,黄国勤,杨滨娟,等. 冬种绿肥对早稻产量及稻田杂草群落的影响[J]. 中国农业科学, 2014, 47(10): 1976-1984.
- [52] 胡敏,李小坤,王振,等. 播期对油菜绿肥生物量及养分积累的影响[J]. 湖北农业科学, 2017, 56(4): 657-660.

(上接第 23 页)

- [51] SUGIO A, KINGDOM H N, MACLEAN A M, et al. Phytoplasma protein effector SAP11 enhances insect vector reproduction by manipulating plant development and defense hormone biosynthesis [J]. *PNAS*, 2011, 108(48): 19111-19112.
- [52] ROBINSON F R, FUCHS A F. The role of the cerebellum in voluntary eye movements [J]. *Annual review of neuroscience*, 2001, 24(1): 981-1004.
- [53] MARTÍN-TRILLO M, CUBAS P. TCP genes: A family snapshot ten years later [J]. *Trends in plant science*, 2010, 15(1): 31-39.
- [54] HAO J, TU L L, HU H Y, et al. GbTCP, a cotton TCP transcription factor, confers fibre elongation and root hair development by a complex regulating system [J]. *Journal of experimental botany*, 2012, 63(17): 6267-6281.
- [55] KOYAMA T, MITSUDA N, SEKI M, et al. TCP transcription factors regu-
- late the activities of ASYMMETRIC LEAVES1 and miR164, as well as the auxin response, during differentiation of leaves in *Arabidopsis* [J]. *The plant cell*, 2010, 22(11): 3574-3588.
- [56] UBERTI-MANASSERO N G, LUCERO L E, VIOLA I L, et al. The class I protein AtTCP15 modulates plant development through a pathway that overlaps with the one affected by CIN-like TCP proteins [J]. *Journal of experimental botany*, 2012, 63(2): 809-823.
- [57] KROUK G, LACOMBE B, BIELACH A, et al. Nitrate-regulated auxin transport by NRT1.1 defines a mechanism for nutrient sensing in plants [J]. *Development cell*, 2010, 18(6): 927-937.
- [58] LI S T, ZACHGO S. TCP3 interacts with R2R3-MYB proteins, promotes flavonoid biosynthesis and negatively regulates the auxin response in *Arabidopsis thaliana* [J]. *The plant journal*, 2013, 76(6): 901-913.