

· 专题论坛 ·

植物SPL转录因子的生物功能研究进展

曾鑫海^{1,2}, 陈锐^{1,2}, 师宇^{1,2}, 盖超越³, 范凯^{2,3}, 李兆伟^{1,2*}

¹福建农林大学菌草与生态学院, 福州 350002; ²福建农林大学, 福建省农业生态过程与
安全监控重点实验室, 福州 350002; ³福建农林大学农学院, 福州 350002

摘要 SPL是植物特有的一类转录因子, 其蛋白结构中存在一段由2个锌指结构和核定位序列构成的高度保守的SBP结构域, 多数SPL基因的转录表达受microRNAs剪切调控。该文结合当前SPLs转录因子的研究进展, 对其在植物生长发育和环境适应等方面的生物学功能进行综述, 并对SPLs的研究前景进行展望。

关键词 植物生长发育, SPL, 转录因子, 逆境响应

曾鑫海, 陈锐, 师宇, 盖超越, 范凯, 李兆伟 (2023). 植物SPL转录因子的生物功能研究进展. 植物学报 58, 982–997.

SPL (SQUAMOSA promoter binding protein-like) 是一类广泛存在于绿色植物中的转录因子(transcription factor)。1992年, Huijser等(1992)首次从金鱼草(*Antirrhinum majus*)花序中克隆到2个基因, 其编码产物包含MADS-BOX结构域, 能与金鱼草分生组织关键基因SQUAMOSA的启动子特异性结合, 故命名为SQUAMOSA启动子结合蛋白(SQUAMOSA promoter binding protein, SBP), 其编码基因被称为SBP1和SBP2。1997年, Cardon等(1997)从拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)中发现7个SBP-BOX基因, 分别命名为AtSPL1–AtSPL7 (SQUAMOSA PROMOTER BINDING PROTEIN-LIKE, SPL)。近年来, 研究人员陆续在不同植物中克隆出大量的SPL基因, 发现SPL转录因子参与植物生长发育调控和信号转导过程, 并在植物逆境防御反应中发挥重要调节作用。对新SPL转录因子成员的发掘以及分子调控机制与生物学功能的探究, 日益引起国内外研究者的广泛关注(Gou et al., 2011; Yu et al., 2015)。基于此, 本文结合近年来的相关研究成果, 对SPL转录因子的结构特性、表达调控方式及生物学功能等进行综述, 并对其研究前景进行展望。

1 SPL转录因子的结构特性

转录因子又称反式作用因子, 是真核生物中能与基因

5'端上游特定的顺式作用元件结合, 进而调控目的基因在特定的时间或空间以一定强度表达的蛋白分子(Schwechheimer et al., 1998; Riechmann and Ratcliffe, 2000)。

SPL转录因子结构中包含一段约80个氨基酸残基的高度保守序列, 称为SBP结构域。核磁共振分析表明, SBP结构域含有2个典型的锌指结构, 包含8个半胱氨酸或组氨酸, 每4个氨基酸残基与1个锌离子结合, 分别形成Zn-1 (Cys-Cys-Cys-His或Cys-Cys-Cys-Cys)以及Zn-2 (Cys-Cys-His-Cys) (Yamasaki et al., 2004)。SBP结构域的C端包含1个核定位信号(nuclear localization signal, NLS)序列, 其与Zn-2结构域序列存在部分重叠, 能引导SPL转录因子进入细胞核, 进而调控下游基因的表达。同时, SBP结构域能与含顺式作用元件TNCGTACAA的启动子结合, 其中GTAC为核心序列(Birkenbihl et al., 2005)。此外, 部分SPL转录因子序列有1个高度保守的microRNA156识别位点, 少部分则含有microRNA529/535识别位点(Rhoades et al., 2002), 这是SPL基因转录后调控的主要方式。

2 SPL转录因子的表达调控

基因的表达调控可在多个水平上进行, 如转录、转录后、翻译及翻译后修饰。目前研究比较深入的是SPL

收稿日期: 2022-09-07; 接受日期: 2023-05-31

基金项目: 福建省自然科学基金(No.2021J01098, No.2022J01142)

* 通讯作者。E-mail: lizw197@163.com

转录因子在转录后水平的调控(图1)。其中,与 *microRNA156* 结合并降解 *SPL* 转录产生的 mRNA 为主要途径。*microRNA156* 最初在拟南芥中发现,是长度约为 20 个核苷酸的非编码单链 RNA 序列,结构较为保守,能特异性识别特定 *SPL* 转录产生的 mRNA 序列,并通过剪切降解 mRNA 片段使其不能正常翻译(Jones-Rhoades et al., 2006)。目前研究发现,在拟南芥的 17 个 *SPL* 基因中,有 11 个 *SPL* 序列含有 *microRNA*-

156 识别位点,在水稻(*Oryza sativa*)的 19 个 *SPL* 基因中,有 12 个 *SPL* 序列具有 *microRNA156* 识别位点。此外,高粱(*Sorghum bicolor*)、玉米(*Zea mays*)、黄瓜(*Cucumis sativus*)、柳枝稷(*Panicum virgatum*)和葡萄(*Vitis vinifera*)中分别有 10、19、11、21 和 12 个 *SPL* 基因包含 *microRNA156* 识别位点(Rhoades et al., 2002; Schwab et al., 2005; Bonnet et al., 2010; Dai and Zhao, 2011; Hou et al., 2013; Wu et al., 2016),

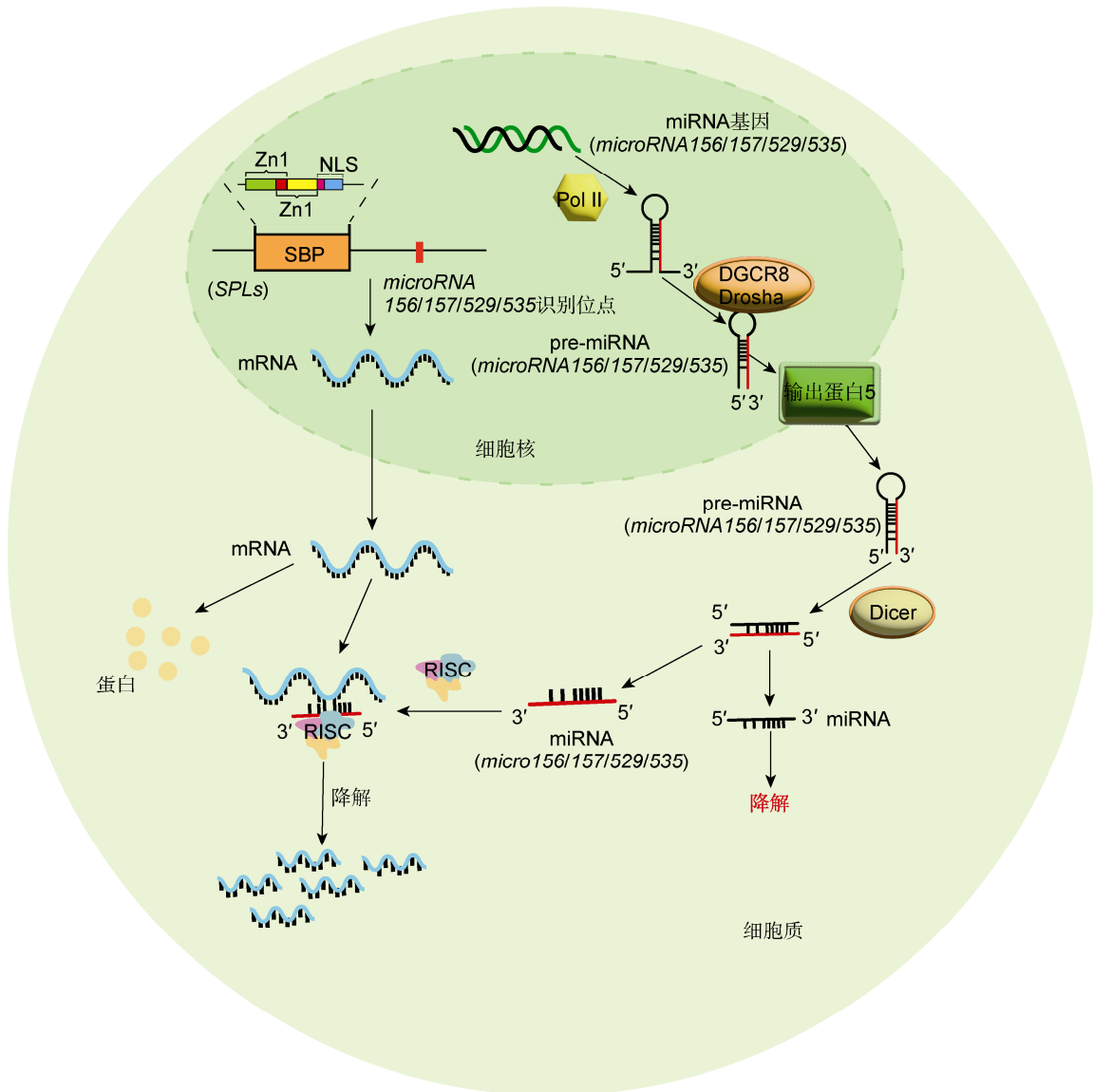


图1 MicroRNA对 *SPLs* 基因的转录调控示意图

SBP: SQUAMOSA 启动子结合蛋白; NLS: 核定位信号; RISC: RNA 诱导沉默复合体

Figure 1 Schematic diagram of transcriptional regulation of *SPLs* by microRNA

SBP: SQUAMOSA promoter binding protein; NLS: Nuclear localization signal; RISC: RNA-induced silencing complex

可见 *microRNA156* 在 *SPL* 基因表达中发挥重要调控作用。Gandikota 等(2007)对拟南芥 *AtSPL3* 基因的 *microRNA156* 识别位点进行突变,发现突变植株中 *AtSPL3* 的转录水平显著提高,而 *microRNA156* 的含量与植物的生理年龄呈负相关,降低 *microRNA156* 活性会导致植物出现早熟表型(Cheng et al., 2021)。AHL 蛋白(AT-hook motif nuclear localized)可以通过提高 *microRNA156/157* 的表达量抑制 *SPL* 的 mRNA 翻译(Rahimi et al., 2022)。将番茄(*Solanum lycopersicum*)的 *SISPL13* 与 *35S-microRNA156a* 载体在瞬时表达系统中共表达时, *SISPL13* 蛋白的含量下降至较低水平(Cui et al., 2020)。水稻 *OsSPL14* 可调控水稻穗分枝,当 *OsSPL14* 基因的 *microRNA156* 识别位点发生单碱基突变时,水稻穗的分枝数显著增多(Miura et al., 2010; Jiao et al., 2010)。在柑橘(*Citrus reticulata*)中, *microRNA156/SPL* 模型调控柑橘愈伤组织的体细胞胚胎发生(Long et al., 2018)。Yun 等(2022)在大豆(*Glycine max*)中发现, *microRNA156* 能直接结合并降解 *GmSPL9d* 的 mRNA 片段,进而负调控大豆结瘤。

由于 *microRNA529* 序列在进化上与 *microRNA156* 密切相关,尤其在陆生植物中的序列相似度较高。因此,少部分 *SPL* 基因的表达受到 *microRNA529* 调控(Morea et al., 2016)。水稻 *OsSPL2*、*OsSPL14* 和 *OsSPL17* 在稻穗部的表达受 *microRNA529a* 调控,从而调节水稻的穗型结构(Yue et al., 2017)。地钱(*Marchantia polymorpha*)中 *microRNA529* 表达缺失会导致 *MpSPL2* 的表达丰度提高,进而加速地钱从营养生长向生殖生长的转变(Tsuzuki et al., 2019)。此外,水稻 *microRNA535* 可通过靶向切割 *OsSPL4* 的 mRNA 序列,降低 *OsSPL4* 蛋白的积累,进而正调控水稻分蘖,负调节水稻产量和免疫特性,导致植株出现易感病性状(Zhang et al., 2022)。

3 SPL 转录因子的生物学功能

3.1 调节植物生长发育

植物生长发育是一个复杂的系统生物学调节过程,受一系列基因的顺序性表达调控,并有大量转录因子参与。*SPL* 转录因子家族是其中之一,几乎参与植物整个生育期的生长发育过程(表1)。Xu 等(2016)研究发现, *AtSPL2*、*AtSPL9*、*AtSPL10*、*AtSPL11*、*AtSPL13* 和

AtSPL15 等转录因子协同调控拟南芥幼苗从营养生长向生殖生长的转换过程,其中 *AtSPL9*、*AtSPL13* 和 *AtSPL15* 在生育期转换过程中起主导作用,而 *AtSPL3*、*AtSPL4* 和 *AtSPL5* 主要促进花分生组织的发育。水稻 *SPLs* 以 *microRNA156/529-SPLs-NL1-PLA1* 模块的形式参与穗分枝起始调节, *SPLs* 和 *NL1* 通过结合 *PLA1* 的启动子调控其表达,抑制苞片发育,进而促进水稻的营养枝分化转变为生殖枝(Wang et al., 2021a)。水稻的穗分枝和分蘖还受到 *microRNA156/microRNA529/SPL* 以及 *microRNA172/APETALA2* 模块通路的协同调控(Wang et al., 2015)。柳枝稷 *PvSPL1* 和 *PvSPL2* 共同调控植株的侧向分蘖,进而提高生物量(Wu et al., 2016)。黄花蒿(*Artemisia annua*) *AaSPL9* 正调控 *AaHD1* 的表达,进而调节腺毛的发育起始(He et al., 2022)。

3.1.1 调控根系发育

SPL 转录因子能调控根系的分生区和根冠发育。Barra-Rojas 等(2020)研究发现,当拟南芥 *AtSPL10* 表达受到抑制时,可以通过调节细胞分裂素(cytokinin, CTK)途径来调控根系分生组织的活性。Shao 等(2019)研究表明,水稻 *OsSPL3* 和 *OsSPL12* 参与植株根冠生长的调节过程,其中, *OsSPL3* 与靶基因 *OsMADS50* 相互作用,调节生长素的运输和信号转导,进而影响根冠发育,并且 *OsSPL3* 的表达受 *microRNA156* 调控。此外, *microRNA156-OsSPL3-OsMADS50* 互作途径也参与水稻的不定根发育调控。

3.1.2 调节叶片生长

SPL 转录因子可动态调节植株的叶片数量、形态以及结构等。Lian 等(2020)研究了水稻 *OsSPL14* 过表达转基因植株与野生型 MH87 的表型特征,发现 *OsSPL14* 过表达植株叶片的生长期缩短,叶形变短且窄,叶片厚度增加,叶色深绿。Liu 等(2019)对小麦(*Triticum aestivum*)地上部农艺性状的形成机制进行研究,发现转录因子 *TaSPL8* 通过调节生长素和油菜素内酯信号途径调控叶夹角,缺失 *TaSPL8* 的突变体小麦叶片相对直立,株型更加紧凑,有效穗数相比野生型小麦有所增加。Min 等(2022)研究发现,苜蓿(*Medicago sativa*)中 *MsSPL8* 基因突变导致苜蓿幼苗表现出多叶特征,叶片数目增加,且叶片边缘的锯齿消失。

表1 转录因子SPLs参与植物生长发育调控

Table 1 The SPLs are involved in the regulation of plant growth and development

物种	拉丁名	SPL名称	功能	参考文献
水稻	<i>Oryza sativa</i>	OsSPLs	SPLs和NL1调控 <i>PLA1</i> 表达进而调节营养生长向生殖生长转换; OsSPL2、OsSPL4、OsSPL16和OsSPL17通过 <i>microRNA156-SPLs</i> 模型影响花粉育性。OsSPL4、OsSPL13和OsSPL16通过调控细胞分裂素影响水稻粒宽	Wang et al., 2012, 2021a; Si et al., 2016; Hu et al., 2021a
		OsSPL3	<i>MicroRNA156-OsSPL3-OsMADS50</i> 互作模块调控不定根发育	Shao et al., 2019
		OsSPL9	OsSPL9激活幼穗分化早期的花分生组织基因 <i>RCN1</i> , 调控穗分枝和穗粒数	Hu et al., 2021b
		OsSPL12	OsSPL12调控粒宽基因 <i>GW5</i> 表达进而负调节粒宽	Zhang et al., 2021
		OsSPL14	缩短叶片生长期, 调节叶片性状与厚度; 在生殖生长期, 促进穗分枝, 提高稻谷产量	Miura et al., 2010; Lian et al., 2020
		OsSPL17	正调控类黄酮含量, 负调控 <i>APX1</i> 表达进而提高雄花育性	Sun et al., 2022
		OsSPL18	结合直立密穗控制基因 <i>DEP1</i> 的启动子增强其表达, 调控穗型	Yuan et al., 2019
		拟南芥	<i>Arabidopsis thaliana</i>	AtSPLs
AtSPL3	AtSPL3直接提高 <i>FUL</i> 和 <i>AP1</i> 的转录, 调节拟南芥花期			Wu and Poethig, 2006; Yamaguchi et al., 2009
AtSPL4	AtSPL4和AtSPL5促进 <i>FUL</i> 与 <i>SOC1</i> 的转录, 调节植物花期			Birkenbihl et al., 2005
AtSPL8	拟南芥产孢组织正常发育所必需, 受 <i>micro156/157</i> 特异性调节, 调控花发育早期的细胞分裂与分化			Xing et al., 2010
AtSPL9	AtSPL9正向调控 <i>FUL</i> 、 <i>SOC1</i> 和 <i>AGL42</i> , 促进开花			Birkenbihl et al., 2005
AtSPL10	AtSPL10与MED25共同调控 <i>FUL</i> 和 <i>LFY</i> , 调节开花			Barrera-Rojas et al., 2020
柳枝稷	<i>Panicum virgatum</i>	PvSPLs	PvSPL1和PvSPL2共同调控植株侧向分蘖, 从而提高生物量; PvSPL6、PvSPL7和PvSPL8调控柳枝稷开花	Wu et al., 2016; Gou et al., 2019; Cai et al., 2022
黄花蒿	<i>Artemisia annua</i>	AaSPL9	AaSPL9正调控 <i>AaHD1</i> 的表达, 调节黄花蒿腺毛的发育起始	He et al., 2022
小麦	<i>Triticum aestivum</i>	TaSPL8	TaSPL8通过调节生长素和油菜素内酯信号途径调控叶夹角	Liu et al., 2019
		TaSPL13-2B	TaSPL13-2B参与小麦的小花分化与发育调控	Li et al., 2020
		TaSPL13	<i>TaSPL13</i> 的 <i>microRNA156</i> 识别元件 <i>MRE</i> 突变, 导致 <i>TaSPL13</i> 的转录本增多, 植株开花时间缩短, 分蘖数减少且株高降低, 籽粒大小和粒数增加	Gupta et al., 2023
苜蓿	<i>Medicago sativa</i>	MsSPL08	<i>MsSPL08</i> 基因突变致使苜蓿幼苗叶片数目增加, 叶片边缘锯齿消失	Min et al., 2022
		MsSPL20	MsSPL20通过调控小花发育基因 <i>HD3A</i> 、 <i>FTIP1</i> 、 <i>TEM1</i> 和 <i>HST1</i> 的表达推迟苜蓿开花	Ma et al., 2022
棉花	<i>Gossypium hirsutum</i>	GhSPLs	<i>MicroRNA157/SPL</i> 模型抑制生长素信号转导途径, 减缓花器官发育	Liu et al., 2017
黄瓜	<i>Cucumis sativus</i>	CsSPLs	参与调节黄瓜花药和胚珠发育	Liu et al., 2018
枇杷	<i>Eriobotrya japonica</i>	EjSPLs	EjSPL3、EjSPL4、EjSPL5和EjSPL9等SPL转录因子参与花期调控	Jiang et al., 2019
蓝莓	<i>Vaccinium corymbosum</i>	VcSPLs	<i>VcSPL35</i> 、 <i>VcSPL40</i> 、 <i>VcSPL45</i> 和 <i>VcSPL53</i> 基因在蓝莓的胚芽过渡阶段(从营养生长到花芽分化)发挥关键作用	Feng et al., 2023

表1 (续)

Table 1 (continued)

物种	拉丁名	SPL名称	功能	参考文献
牡丹	<i>Paeonia x suffruticosa</i>	PsSPLs	PsSPL2、PsSPL13和PsSPL14正调控牡丹籽粒大小、数量与荚果分枝	Wang et al., 2020a
番茄	<i>Solanum lycopersicum</i>	SlySBP	SlySBP与microRNA156协同调节子房分生组织发育, 并起始肉质果实发育	Ferreira et al., 2014
		SlySPL13	SlySPL13参与果实发育	Cui et al., 2020
二穗短柄草	<i>Brachypodium distachyon</i>	BdSBP9	BdSBP9参与穗发育	Tripathi et al., 2020
樱桃	<i>Prunus avium</i>	PavSPLs	9个SPL基因调控樱桃的果实发育和成熟过程	Sun et al., 2023

3.1.3 参与花器官的发育

SPL转录因子在花器官的分化与发育过程中发挥重要调控作用。Liu等(2017)研究棉花(*Gossypium hirsutum*)的花器官发育时,发现花发育后期*GhmicroRNA157*高表达可导致靶向的*GhSPLs*基因表达水平显著降低,进而减弱*MADS-box*基因转录,并抑制生长素信号转导途径,减缓花器官的发育进程。Li等(2020)研究表明,转录因子TaSPL13-2B参与小麦小花的分化与发育调控,转化*taspl13-2B*的转基因小麦小花数和每穗粒数均较野生型显著增加。此外,SPL转录因子也调控花器官的分化。Ma等(2022)研究表明,苜蓿MsSPL20通过调控小花发育基因*HD3A*、*FTIP1*、*TEM1*和*HST1*的表达推迟苜蓿开花,过表达MsSPL20的转基因苜蓿株系呈现出稳定的延迟开花表型。

在拟南芥花发育阶段,转录因子AtSPL8为产孢组织正常发育所必需,并受到*microRNA156/157*在转录后的特异性靶向调节,协同调控花发育早期的细胞分裂、分化和特异基因的表达(Xing et al., 2010)。Unte等(2003)研究*atspl8*突变体表型时,发现由于小孢子囊发育异常,引起花药育性降低,并影响大孢子的发生和雄蕊花丝伸长。然而,Zhang等(2007)在拟南芥*atspl8*突变体和野生型中过表达AtSPL8后,发现过表达植株的花药无法开裂,并且花粉的育性下降。Wang等(2009)进一步研究发现,转录因子AtSPL在拟南芥开花调控关键基因*FT* (*Flowering locus T*)和*FD* (*bZIP transcription factor*)的下游发挥重要作用。在雌蕊的胚珠发育阶段,AtSPL利用C端的EAR基序招募TPL/TPRs,并借助N端序列特异结合TCP抑制其功能,进而调控胚珠发育(Wei et al., 2015)。在水

稻花发育阶段,Sun等(2022)研究表明,转录因子OsSPL2、OsSPL4、OsSPL16和OsSPL17通过*microRNA156-SPL*模型调节温度对雄花育性的影响,其中OsSPL17还正调控类黄酮含量,负调控*APX1*的表达,从而提高雄花育性。此外,SPL转录因子参与调节黄瓜的花药和胚珠发育过程(Liu et al., 2018)。

另外,SPL还参与拟南芥从营养生长向生殖生长的转换。Rahimi等(2022)研究发现,拟南芥SPLs能通过互作阻遏*AHL15*的表达,抑制营养生长,促进植株从幼年营养生长向成年生殖生长转变(*juvenile to adult vegetative phase change*, VPC)以及开花。其中,转录因子AtSPL3直接调控*FUL* (*Fruitfull*)以及*AP1* (*Apetala1*)的转录,AtSPL4和AtSPL5能够促进*FUL*和*SOC1* (*Suppressor of overexpression of constans1*)的转录,AtSPL9则正调控*FUL*、*SOC1*以及*AGL42* (*Agamous-like*),而*FUL*、*SOC1*、*AGL42*及*AP1*均促进植物开花(Birkenbihl et al., 2005; Wu and Poethig, 2006; Yamaguchi et al., 2009)。后续,Jung等(2012)揭示*SOC1*还能直接与AtSPL3、AtSPL4和AtSPL5的启动子结合调控其表达。Yao等(2019b)的研究则发现,AtSPL10通过与MED25互作,共同调控*FUL*和*LFY* (*Leafy*)等开花相关基因的表达,从而促进过表达AtSPL10的拟南芥提前开花,拟南芥*atspl2/atspl10/atspl11*三突变体则延迟开花。此外,Jiang等(2019)发现枇杷(*Eriobotrya japonica*)转录因子EjSPL4、EjSPL5和EjSPL9能够激活花发育关键基因*EjSOC1-1*、*EjLFY-1*和*EjAP1-1*的表达,并且EjSPL3、EjSPL4、EjSPL5及EjSPL9在拟南芥中过表达均表现出花期提前现象,表明EjSPL3、EjSPL4、EjSPL5

和EjSPL9参与花期调控。柳枝稷中, 转录因子PvS-PL7和PvSPL8通过调控 *SEP3* (*Sepallata3*)和 *MAD-S32*的表达进而调节其开花时间(Gou et al., 2019)。过表达 *PvSPL6*、*PvSPL7*和 *PvSPL8*的转基因株系均较野生型更早开花, 而下调 *PvSPL6*、*PvSPL7*和 *PvSPL8*的表达, 可导致植株延迟开花, 甚至不开花(Gou et al., 2019; Cai et al., 2022)。Feng等(2023)通过对 *VcSPL*序列进化关系、基因表达谱和启动子序列进行分析, 表明转录因子 *VcSPL35*、*VcSPL40*、*VcSPL45*和 *VcSPL53*在蓝莓(*Vaccinium corymbosum*)由营养生长向胚胎发生的过渡阶段发挥重要作用。Wang等(2020a)在牡丹(*Paeonia × suffruticosa*)研究中也发现, *PsSPL2*、*PsSPL3*、*PsSPL9*、*PsSPL10*、*PsSPL13*和 *PsSPL13A*是调控牡丹成花转变的重要转录因子。

3.1.4 调节籽粒与果实发育

当前研究表明, SPL转录因子在禾谷类作物的产量形成及浆果类植物的果实发育过程中也发挥重要调控作用。以水稻产量性状为例, SPL转录因子主要调控水稻的穗分枝、穗粒数及粒型等。例如, 有研究表明转录因子 *OsSPL4*、*OsSPL13*以及 *OsSPL16*通过调控细胞分裂素水平来增加粒宽, 进而影响水稻的粒型(Wang et al., 2012; Si et al., 2016; Hu et al., 2021a)。在水稻分蘖、穗分枝及穗粒数等性状形成过程中, 转录因子 *OsSPL9*可在幼穗分化早期直接激活花序分生组织特性基因 *RCN1* (*rice TERMINAL FLOWER1/CENTRORADIALIS homolog*)的表达, 进而调控水稻的穗分枝和穗粒数(Hu et al., 2021b); Yuan等(2019)研究表明, *OsSPL18*通过直接结合水稻直立密穗控制基因 *DEP1*的启动子正调控其表达, 进而调节水稻穗型; 与野生型相比, *osspl18*突变体穗长、穗粒数以及粒宽等产量性状指标均减小, 但是分蘖数相对增多。Miura等(2010)研究发现, 转录因子 *OsSPL14*通过促进水稻生殖生长期的穗分枝进而提高稻谷产量。此外, Zhang等(2021)研究表明, *OsSPL12*通过结合水稻粒宽关键基因 *GW5* (*Grain width 5*)的启动子负调控水稻粒宽; 粳稻中低活性 *OsSPL12*可增加粒宽, 籼稻中高活性 *OsSPL12*可降低粒宽。Gupta等(2023)利用CRISPR-Cas9技术编辑 *TaSPL13*基因的 *microRNA156*识别元件位点, 发现突变植株的籽粒大小和穗粒数均较野生型增加。Tripathi等(2020)发

现二穗短柄草(*Brachypodium distachyon*) *BdSBP9*突变株的穗长显著变短。

SPL转录因子还与浆果类植物的果实发育密切相关。Ferreira等(2014)研究发现, 番茄的转录因子 *SlySBP*与 *microRNA156*协同调控子房分生组织发育, 并且起始肉质果实发育。Cui等(2020)研究表明, *SlySPL13*表达被抑制的番茄花和果实数量减少且果实变小。转录因子 *PsSPL2*、*PsSPL13*和 *PsSPL14*正调控牡丹的籽粒大小、数量和荚果分枝(Wang et al., 2020a)。而樱桃(*Prunus avium*)果实发育过程中, 9个 *PavSPLs*在青果期高表达, 果实成熟初期表达量则急剧下降, 表明这9个 *SPL*基因在果实发育与成熟过程中起重要调控作用(Sun et al., 2023)。

3.2 参与植物激素信号途径

激素在植物生长发育过程中发挥重要调节作用。SPL参与脱落酸(abscisic acid, ABA)、生长素(IAA)、细胞分裂素、赤霉素(gibberellin, GA)以及乙烯(ethylene)等激素的信号转导途径(表2)。Dong等(2021)研究发现, 拟南芥 *AtSPL9*通过直接结合ABA信号途径关键基因 *ABI5* (*Abscisic Acid Insensitive 5*)的启动子激活其表达, 促进ABA信号转导和种子中的ABA积累, 抑制拟南芥种子成熟后荚内发芽, 且 *AtSPL9*受到蛋白激酶 *SnRK2*的磷酸化调控。Bencivenga等(2012)研究拟南芥胚珠发育时, 发现转录因子 *AtSPL10*和 *BEL1*通过与生长素转运基因 *PIN1*相互作用, 调节胚珠内的生长素与细胞分裂素分布, 从而调控胚珠发育。水稻转录因子 *OsSPL14*通过激活生长素运输基因 *OsPIN1b*以及 *PILS6b*的表达参与生长素的极性运输(Li et al., 2022c)。Qin等(2020)研究表明, 水稻 *OsSPL12*转录因子通过与9个GA信号途径相关基因直接互作, 参与调控籽粒内源GA水平, 促进成熟籽粒休眠, 显著抑制稻谷收获前的穗发芽。Zhao等(2022a)以玉米株高调控基因 *D1* (*dwarfplant1*)为切入点, 研究发现转录因子 *ZmSPL12*能直接与 *D1*的启动子特异性结合抑制其转录, 降低玉米节间活性赤霉素含量, 从而抑制细胞伸长, 使玉米节间缩短, 株高降低, 有效提高玉米的抗倒伏能力。此外, Xu等(2020)研究表明, 在1-甲基环丙烯(1-methylcyclopropene, 1-MCP)处理下, 番木瓜(*Carica papaya*)中 *CpSPL3*和 *CpSPL6*随着果实不断成熟而上调表达, *CpSPL11*则在乙烯利(ethe-

表2 SPLs参与植物激素调控

Table 2 SPLs are involved in hormone regulation in plants

物种	拉丁名	SPL名称	功能	参考文献
拟南芥	<i>Arabidopsis thaliana</i>	AtSPL9	结合 <i>ABI5</i> 的启动子激活其表达, 促进ABA信号转换和种子中ABA积累, 抑制种子成熟后的莢内发芽	Dong et al., 2021
		AtSPL10	AtSPL10和BEL1通过与生长素转运基因 <i>PIN1</i> 互作, 调节胚珠生长素与细胞分裂素水平, 进而调控胚珠发育	Bencivenga et al., 2012
水稻	<i>Oryza sativa</i>	OsSPL12	与9个GA信号途径相关基因直接互作, 调控籽粒GA水平, 促进成熟籽粒休眠, 抑制稻谷穗发芽	Qin et al., 2020
		OsSPL14	激活生长素运输基因 <i>OsPIN1b</i> 和 <i>PILS6b</i> , 参与生长素的极性运输	Li et al., 2022c
玉米	<i>Zea mays</i>	ZmSPL12	ZmSPL12直接与 <i>D1</i> 的启动子结合抑制其转录, 降低玉米节间赤霉素含量, 抑制细胞伸长, 使节间缩短, 株高降低	Zhao et al., 2022a
番木瓜	<i>Carica papaya</i>	CpSPLs	<i>CpmicroRNA156/CpSPL3/CpSPL6/CpSPL11</i> 响应ETH/I-MCP (ethephon/1-methylcyclopropene)信号, 调节番木瓜着色和成熟	Xu et al., 2020
柳枝稷	<i>Panicum virgatum</i>	PvSPL2	PvSPL2促进SL生物合成基因 <i>PvLBO</i> 的表达	Yang et al., 2022

phon, ETH)处理的第8天表达水平明显高于未处理和1-MCP处理组, 并且*CpSPL3*、*CpSPL6*和*CpSPL11*在存储期具有与*CpmicroRNA156*相反的ETH/I-MCP响应模式, 表明*CpmicroRNA156/CpSPL3/CpSPL6/CpSPL11*可能通过响应ETH/I-MCP信号参与番木瓜着色和成熟调节。

独脚金内酯(strigolactones, SLs)是高等植物中普遍存在的一种新型植物激素。近年来, 陆续有研究表明转录因子SPLs参与独脚金内酯信号转导与调控过程, 进而影响植物分蘖等表型构建。D53 (DWARF-53)是SL信号通路的关键阻遏因子, Song等(2017)研究发现, 水稻D53能够与IPA1 (Ideal Plant Architecture1, 即转录因子OsSPL14)互作, 抑制IPA1的转录, 且IPA1还能直接与D53的启动子结合调控其表达。玉米中也发现有类似的调控途径。例如, Liu等(2021)指出, D53与UB3和TSH4存在互作, 并抑制它们对TB1的转录激活, 进而促进玉米分蘖, 且D53还可以结合UB3和TSH4的启动子抑制其转录。此外, Yang等(2022)研究发现, 柳枝稷PvSPL2可直接正调控SL生物合成重要基因*PvLBO*的表达。

3.3 调节植物次生物质合成

次生代谢是生物合成非必需物质并储存代谢产物的过程, 一些植物次生代谢产物具有一定的药用和工业价值。转录因子SPL也参与部分次生代谢过程, 其中

以花青素的合成调控较多(表3)。花青素是一类重要的植物次生代谢物质, 经由黄酮类途径合成, 参与保护植物免受生物/非生物逆境胁迫。Wang等(2020b)的研究表明, *microRNA156*通过靶向调控SPL基因的mRNA表达水平, 促进欧洲山杨(*Populus tremula*)花青素、黄酮和黄酮醇的生物合成。在药用模式植物丹参(*Salvia miltiorrhiza*)中鉴定到15个SPL转录因子, 其中*SmSPL6*基因过表达可促进丹参中的酚酸积累, 抑制花青素合成, 且转基因丹参植株和根系中的主要水溶性有效成分丹酚酸(salvianolic acid B, SalB)和迷迭香酸(rosmarinic acid, RosA)含量均高于野生型, 通过酵母单杂交和双荧光素酶瞬时转录实验表明, 转录因子*SmSPL6*通过结合*Sm4CL9*和*SmCYP98A14*的启动子增强其表达, 进而促进SalB和RosA的生物合成(Cao et al., 2021)。Chen等(2021)研究表明, 丹参*SmSPL7*通过直接结合*SmTAT1*和*Sm4CL9*的启动子抑制其表达, 阻断SalB的生物合成, 并促进花青素积累。在青蒿素合成过程中, 转录因子AaSPL2通过结合青蒿素合成关键基因*DBR2*启动子的GTAC顺式作用元件增强其表达, 提高青蒿素的合成(Lv et al., 2019)。在广藿香(*Pogostemon cablin*)中, 转录因子SPL9通过直接结合倍半萜合酶基因*TPS21*的启动子激活其表达, 促进老龄组织中倍半萜的生物合成(Yu et al., 2015)。木本植物川桑(*Morus notabilis*)中, 转录因子MnSPL7通过激活儿茶素合成途径*MnTT2L2*

表3 SPLs参与植物的次生代谢

Table 3 SPLs are involved in plant secondary metabolism

物种	拉丁名	SPL名称	功能	参考文献
欧洲山杨	<i>Populus tremula</i>	PtSPLs	<i>MicroRNA156</i> 靶向调控SPL表达进而提高欧洲山杨花青素、黄酮和黄酮醇的生物合成	Wang et al., 2020b
丹参	<i>Salvia miltiorrhiza</i>	SmSPL6	SmSPL6通过结合 <i>Sm4CL9</i> 和 <i>SmCYP98A14</i> 的启动子激活其表达, 促进SalB和RosA的生物合成	Cao et al., 2021
		SmSPL7	SmSPL7通过直接与 <i>SmTAT1</i> 和 <i>Sm4CL9</i> 的启动子结合抑制其表达, 阻断SalB的生物合成	Chen et al., 2021
黄花蒿	<i>Artemisia annua</i>	AaSPL2	AaSPL2通过结合青蒿素合成关键基因 <i>DBR2</i> 的启动子促进其表达, 增强青蒿素的合成	Lv et al., 2019
广藿香	<i>Pogostemon cablin</i>	PaSPL9	SPL9通过结合倍半萜合酶基因 <i>TPS21</i> 的启动子激活其表达, 促进老龄组织中倍半萜的生物合成	Yu et al., 2015
川桑	<i>Morus notabilis</i>	MnSPL7	MnSPL7通过激活儿茶素合成途径 <i>MnTT2L2</i> 基因的转录, 响应家蚕的取食行为	Li et al., 2022a

基因的转录响应家蚕的取食行为(Li et al., 2022a)。

3.4 调节植物的逆境胁迫响应

利用基因芯片和miRNA测序技术, 研究人员发现植物中许多microRNAs响应生物/非生物逆境胁迫。转录因子SPL的表达受microRNAs的转录水平调控, 在植物响应生物和非生物胁迫中发挥重要调节作用(表4) (Sunkar and Zhu, 2004)。

3.4.1 参与植物对生物胁迫的响应

大量研究表明, SPL转录因子参与调控植物对生物胁迫的响应过程。Stone等(2005)通过研究拟南芥T-DNA插入突变体*atspl14*, 发现*AtSPL14*表达量降低会增强突变体对伏马毒素B1的抗性。Yin等(2019)研究发现, *AtSPL9*在拟南芥抗菌免疫中发挥积极作用, 过表达*AtSPL9*的转基因植株其SA信号途径基因表达增强, 拟南芥的抗菌免疫能力明显提高。水稻转录因子OsSPL5和OsSPL9参与组织细胞的抗病毒调节(Jin et al., 2015; Yao et al., 2019a)。当组织被病毒侵染后, OsSPL5通过负调控*OsWRKY14*的表达激活5-羟色胺的代谢通路, 引起被侵染细胞的5-羟色胺积累, 从而增强对病毒的抗性。当水稻遭受水稻条纹叶枯病毒(rice stripe virus, RSV)侵染时, 转录因子OsSPL9蛋白丰度显著下调, 受SPL9转录激活调控的*microRNA528*积累减少, 进而提高靶基因抗坏血酸氧化酶(ascorbate oxidase, AO)的表达, AO通过氧化抗坏血酸调节植物体内的氧化还原稳态, 进而抑制RSV的侵染, 增强水稻对RSV的防御反应。此外,

Wang等(2018)研究发现, 转录因子OsSPL14不仅能通过改善水稻株型提高稻谷产量, 还可增强水稻的稻瘟病抗性, 其中OsSPL14的磷酸化修饰是平衡产量与抗性的关键调节枢纽。在适宜生长条件下, OsSPL14结合穗发育相关基因*DEP1*的启动子促进其表达, 调控水稻株型, 改善水稻产量性状; 但当遭受稻瘟病菌侵染时, OsSPL14受稻瘟病菌诱导磷酸化, 磷酸化的OsSPL14更倾向于特异性结合*OsWRKY45*的启动子促进其表达, 增强组织细胞内的免疫反应, 提高对稻瘟病菌的抗性。

3.4.2 参与温度胁迫响应

*AtCBF2*是拟南芥低温响应基因, 调控85个低温诱导基因和8个低温抑制基因的表达。当拟南芥遭受低温胁迫时, *AtCBF2*及下游低温响应基因被快速诱导表达(Vogel et al., 2005)。Zhao等(2022b)研究表明, 拟南芥转录因子*AtSPL9*通过直接与*AtCBF2*的启动子结合正调控其表达, 参与拟南芥对低温冻害的耐受性调节。高温胁迫下, 拟南芥*AtSPL1*和*AtSPL12*通过激活由ABA受体PYL (pyrabactin resistance 1-like)介导的ABA信号转导途径, 提高拟南芥花序的耐热性, 降低花器官对高温胁迫的敏感性(Chao et al., 2017)。当水稻遭受低温逆境时, *OsmicroRNA156*通过调控转录因子OsSPL3的mRNA水平, 降低OsSPL3的表达丰度, 减弱转录因子OsSPL3对*OsWRKY71*表达的正调控作用, 进而消除OsWRKY71对下游抗寒基因的负调控, 增强抗寒性(Zhou and Tang, 2019)。此外, Shan等(2021)在耐冷型甘蓝(*Brassica oleracea* var.

表4 SPLs参与植物的逆境胁迫响应

Table 4 SPLs participate in the response to various stresses

物种	拉丁名	SPL名称	功能	参考文献
拟南芥	<i>Arabidopsis thaliana</i>	AtSPLs	AtSPL1和AtSPL12通过激活ABA受体PYL介导的ABA信号途径,提高花序的耐热性,降低花对热胁迫的敏感性	Chao et al., 2017
		AtSPL3	AtSPL3与Cu响应基因的启动子顺式作用元件结合	Perea-García et al., 2021
		AtSPL7	AtSPL7直接与Cu响应基因的启动子CuRE结合,促进铜还原酶基因 <i>FRO4/5</i> 以及质膜转运蛋白COPT1/2/6表达,增强对Cu的摄取	Garcia-Molina et al., 2014; Perea-García et al., 2021
		AtSPL9	正调控 <i>AtCBF2</i> 表达,参与对低温冻害的耐受性调节;调节抗菌免疫能力	Yin et al., 2019; Zhao et al., 2022b
		AtSPL14	<i>AtSPL14</i> 表达量降低会提高对伏马毒素B1的抗性	Stone et al., 2005
水稻	<i>Oryza sativa</i>	OsSPL3	<i>OsmicroRNA156-OsSPL3-OsWRKY71</i> 互作途径调控抗寒基因对低温胁迫的响应	Zhou and Tang, 2019
		OsSPL9	参与抗病调节,增强对水稻条纹叶枯病毒的防御反应	Jin et al., 2015; Yao et al., 2019a
		OsSPL10	负调节水稻耐盐性	Lan et al., 2019
		OsSPL14	受稻瘟病菌诱导磷酸化,并与 <i>OsWRKY45</i> 的启动子结合促进其表达,增强细胞的免疫反应,提高对稻瘟病菌的抗性;改善株型,增加产量	Wang et al., 2018
甘蓝	<i>Brassica oleracea</i> var. <i>capitata</i>	BoSPLs	低温胁迫提高 <i>BoSPL9b</i> 和 <i>BoSPL16b</i> 的表达丰度	Shan et al., 2021
苜蓿	<i>Medicago sativa</i>	MsSPL9	<i>MsSPL9</i> 的RNAi沉默植株比野生型更适应干旱环境	Hanly et al., 2020
		MsSPL13	<i>MsSPL13</i> 负调控苜蓿的耐热性;适度的 <i>microRNA-156</i> 转录丰度有效抑制 <i>MsSPL13</i> 的翻译,促进 <i>WD40-1</i> 表达,进而微调控 <i>DFR</i> 表达,增强花青素的合成,促进脯氨酸和可溶性糖积累,提高苜蓿的耐旱性	Matthews et al., 2019; Fe-yissa et al., 2019
木薯	<i>Manihot esculenta</i>	MeSPL9	MeSPL9通过调控茉莉酸信号和抗氧化物质含量调节木薯的抗旱能力	Li et al., 2022b
美洲山核桃	<i>Carya illinoensis</i>	CiSPLs	<i>CiSPL</i> 基因在干旱和盐胁迫下呈现出时空表达特性,以应对逆境胁迫	Wang et al., 2021b
苹果	<i>Malus domestica</i>	MdSPL13	<i>MicroRNA156/SPL13</i> 通过增强 <i>MdWRKY100</i> 的表达提高苹果的耐盐性	Ma et al., 2021
怪柳	<i>Tamarix chinensis</i>	TcSPLs	TcSPLs受 <i>TcmicroRNA156</i> 靶向调节,参与植株的盐胁迫响应	Wang et al., 2019
毛果杨	<i>Populus trichocarpa</i>	PtSPL3	PtSPL3和PtSPL4调控Cu响应基因的表达	Lu et al., 2011
番茄	<i>Solanum lycopersicum</i>	LeSPLs	LeSPLs通过结合 <i>SINR</i> 的启动子抑制其表达,减弱硝酸还原酶对Cd胁迫诱导NO生成的抑制作用	Chen et al., 2018

capitata) CT-923中发现,转录因子BoSPL9b和BoSPL16b在低温胁迫下的表达丰度显著上调;在苜蓿中过表达*microRNA156*或者对*MsSPL13*进行靶向RNAi敲除突变,能够使苜蓿对热胁迫的抗性增强,表明了转录因子MsSPL13负调节苜蓿的耐热性(Matt-hews et al., 2019)。

3.4.3 调节干旱与盐胁迫响应

在干旱或盐胁迫下,植株通常呈现出生理性缺水现

象,组织细胞通过调节脯氨酸和可溶性糖等渗透物质含量,并合成次生代谢物,提高植株的保水能力和抗逆性。IPA1与SNAC1的启动子结合,直接激活其表达,从而调节ROS (reactive oxygen species)稳态,赋予水稻植株耐旱性(Chen et al., 2023)。苜蓿抗旱研究表明,转录因子MsSPL13参与苜蓿的耐旱性调节,适度的*microRNA156*转录丰度可有效抑制*MsSPL13*的表达,促进*WD40-1*的表达,进而微调控*DFR* (*Dihydroflavonol-4-reductase*)的表达,增强花青素的生

物合成, 促进脯氨酸和可溶性糖积累, 从而提高苜蓿的抗旱性(Feyissa et al., 2019)。Hanly等(2020)研究发现, 转录因子MsSPL9的RNAi沉默转基因苜蓿比野生型苜蓿更能够适应干旱环境。对木薯(*Manihot esculenta*)的研究表明, 转录因子MeSPL9通过调控JA信号和抗氧化物质水平来调节木薯的抗旱能力(Li et al., 2022b)。此外, Wang等(2021b)研究发现, 美洲山核桃(*Carya illinoensis*) CiSPL基因家族在干旱和盐胁迫下呈现出不同的时空表达特性, 以应对逆境胁迫。

转录因子OsSPL10负调节水稻的耐盐性, 盐胁迫下, *osspl10*突变体植株呈现叶片和颖片无毛性状, 植株的耐盐性显著增强(Lan et al., 2019)。苹果(*Malus domestica*) MdSPL13或MdWRKY100过表达均能提高苹果的耐盐性, 而Md*microRNA156a*过表达会降低苹果耐盐性。进一步研究表明, MdSPL13的表达丰度受到Md*microRNA156a*调控, 并且转录因子MdSPL13直接正调控MdWRKY100的表达(Ma et al., 2021)。此外, Wang等(2019)研究发现, 柽柳(*Tamarix chinensis*)转录因子TcSPLs与其靶向Tc*microRNA156*参与植株对盐胁迫的响应。

3.4.4 SPL参与金属离子的调控响应

转录因子SPL还参与植株对金属离子的吸收和利用。Garcia-Molina等(2014)研究发现, 定位于细胞内质网上的转录因子AtSPL7在胞内缺乏铜(Cu)时被激活, AtSPL7直接与Cu响应基因启动子上的响应元件(CuRE)结合, 促进铜还原酶基因*FRO4/5*和质膜转运蛋白COPT1/2/6表达, 进而增强对Cu的摄取(Yamasaki et al., 2009; Bernal et al., 2012)。此外, Perea-García等(2021)进一步揭示, AtSPL3过表达拟南芥抑制*microRNA156*对AtSPLs转录水平的调控, 减弱AtSPL7介导的Cu缺乏响应, AtSPL3可能参与对Cu响应基因启动子顺式作用元件的竞争性结合。Lu等(2011)通过系统发育分析表明, 毛果杨(*Populus trichocarpa*)转录因子PtSPL3和PtSPL4是CuRE结合蛋白, 调控Cu响应基因的表达, 但PtSPL3和PtSPL4的启动子序列中不存在CuRE, 其转录表达不受Cu操控。镉(Cd)胁迫下, 番茄LeSPL转录因子能直接结合*SINR* (*Solanum lycopersicum nitrate reductase*)的

启动子抑制其表达, 从而负调控硝酸还原酶(nitrate reductase, NR)活性, 而NR能抑制Cd胁迫诱导的一氧化氮(nitric oxide, NO)生成(Chen et al., 2018)。

4 研究展望

SPL是一类植物特有的转录因子, 目前已在粮食作物(水稻、玉米和小麦等)、饲料作物(苜蓿等)、药用植物(丹参、黄花蒿和广藿香等)及木本植物(欧洲山杨和川桑等)中鉴定出大量的SPL基因。近年来, 研究发现SPL转录因子参与植物的组织器官构建、发育动态调控、次生物质合成及激素代谢调节等生理过程, 并在植物响应生物与非生物胁迫中发挥重要作用。

SPL转录因子可依据是否受到microRNA调控分为2类, 当前研究较多的是受microRNA调控的一类, 主要以*microRNA156/529-SPL*模型为主。Tsu-zuki等(2019)研究表明, *microRNA156/529-SPL*模型在包括苔类在内的许多陆生植物的发育调控中发挥重要作用。*microRNA156/529-SPL*模型中的microRNA在高等植物中高度保守, 与SPL转录因子协同参与调节植物的环境适应性、生理性状以及表型特征等的形成过程(Wang and Wang, 2015)。然而, 不受microRNA转录调控的SPL转录因子也被证实在植物的生长发育与逆境响应等过程中发挥重要作用, 但其分子调控机制和生理生态功能尚需深入探究。

SPL转录因子与激素在调节植物逆境响应方面存在交互作用。例如, SPL基因响应ABA, 参与ABA对逆境的交叉调节过程。Feyissa等(2021)对苜蓿的研究表明, ABA依赖性SnRK1上调会增强*microRNA-156*的表达, 导致SPLs基因表达丰度下降, 提高苜蓿在涝害下的存活率。Ning等(2017)研究发现, 转录因子BpSPL9参与ABA调控白桦(*Betula platyphylla*)在盐和干旱胁迫下的活性氧稳态, 进而增强白桦的抗盐和抗旱性。然而, SPL转录因子与激素信号途径的交互作用模式尚存在较大的探索空间, 对SPL转录因子参与激素信号通路的过程进行系统研究, 有助于全面揭示植物器官发育和逆境响应机制。

尽管研究人员已经对一些植物中SPL转录因子的生物功能进行了阐述, 但尚未揭示其发挥调节作用的磷酸化修饰、甲基化修饰与表现及表型调控的系统网络机制。此外, 目前仍存在许多生物学功能未知的

SPL转录因子,有待后续发掘和探究。

参考文献

- Barrera-Rojas CH, Rocha GHB, Polverari L, Pinheiro Brito DA, Batista DS, Notini MM, Da Cruz ACF, Morea EGO, Sabatini S, Otoni WC, Nogueira FTS (2020). miR156-targeted *SPL10* controls *Arabidopsis* root meristem activity and root-derived *de novo* shoot regeneration via cytokinin responses. *J Exp Bot* **71**, 934–950.
- Bencivenga S, Simonini S, Benková E, Colombo L (2012). The transcription factors BEL1 and SPL are required for cytokinin and auxin signaling during ovule development in *Arabidopsis*. *Plant Cell* **24**, 2886–2897.
- Bernal M, Casero D, Singh V, Wilson GT, Grande A, Yang H, Dodani SC, Pellegrini M, Huijser P, Connolly EL, Merchant SS, Krämer U (2012). Transcriptome sequencing identifies *SPL7*-regulated copper acquisition genes *FRO4/FRO5* and the copper dependence of iron homeostasis in *Arabidopsis*. *Plant Cell* **24**, 738–761.
- Birkenbihl RP, Jach G, Saedler H, Huijser P (2005). Functional dissection of the plant-specific SBP-domain: overlap of the DNA-binding and nuclear localization domains. *J Mol Biol* **352**, 585–596.
- Bonnet E, He Y, Billiau K, Van De Peer Y (2010). TAPIR, a web server for the prediction of plant microRNA targets, including target mimics. *Bioinformatics* **26**, 1566–1568.
- Cai JJ, Liu WW, Li WQ, Zhao LJ, Chen G, Bai YY, Ma DM, Fu CX, Wang YM, Zhang XC (2022). Downregulation of miR156-targeted *PvSPL6* in switchgrass delays flowering and increases biomass yield. *Front Plant Sci* **13**, 834431.
- Cao Y, Chen R, Wang WT, Wang DH, Cao XY (2021). SmSPL6 induces phenolic acid biosynthesis and affects root development in *Salvia miltiorrhiza*. *Int J Mol Sci* **22**, 7895.
- Cardon GH, Höhmann S, Nettesheim K, Saedler H, Huijser P (1997). Functional analysis of the *Arabidopsis thaliana* SBP-box gene *SPL3*: a novel gene involved in the floral transition. *Plant J* **12**, 367–377.
- Chao LM, Liu YQ, Chen DY, Xue XY, Mao YB, Chen XY (2017). *Arabidopsis* transcription factors SPL1 and SPL12 confer plant thermotolerance at reproductive stage. *Mol Plant* **10**, 735–748.
- Chen FH, Zhang HM, Li H, Lian L, Wei YD, Lin YL, Wang LN, He W, Cai QH, Xie HG, Zhang H, Zhang JF (2023). *IPA1* improves drought tolerance by activating *SNAC1* in rice. *BMC Plant Biol* **23**, 55.
- Chen R, Cao Y, Wang WT, Li YH, Wang DH, Wang SQ, Cao XY (2021). Transcription factor SmSPL7 promotes anthocyanin accumulation and negatively regulates phenolic acid biosynthesis in *Salvia miltiorrhiza*. *Plant Sci* **310**, 110993.
- Chen WW, Jin JF, Lou HQ, Liu L, Kochian LV, Yang JL (2018). LeSPL-CNR negatively regulates Cd acquisition through repressing nitrate reductase-mediated nitric oxide production in tomato. *Planta* **248**, 893–907.
- Cheng YJ, Shang GD, Xu ZG, Yu S, Wu LY, Zhai D, Tian SL, Gao J, Wang L, Wang JW (2021). Cell division in the shoot apical meristem is a trigger for miR156 decline and vegetative phase transition in *Arabidopsis*. *Proc Natl Acad Sci USA* **118**, e2115667118.
- Cui L, Zheng FY, Wang JF, Zhang CL, Xiao FM, Ye J, Li CX, Ye ZB, Zhang JH (2020). miR156a-targeted SBP-box transcription factor SISPL13 regulates inflorescence morphogenesis by directly activating *SFT* in tomato. *Plant Biotechnol J* **18**, 1670–1682.
- Dai X, Zhao PX (2011). psRNATarget: a plant small RNA target analysis server. *Nucleic Acids Res* **39**, 155–159.
- Dong HX, Yan SL, Jing YX, Yang RZ, Zhang YW, Zhou Y, Zhu YF, Sun JQ (2021). miR156-targeted SPL9 is phosphorylated by SnRK2s and interacts with ABI5 to enhance ABA responses in *Arabidopsis*. *Front Plant Sci* **12**, 708573.
- Feng X, Zhou BJ, Wu XL, Wu HL, Zhang SL, Jiang Y, Wang YP, Zhang YQ, Cao M, Guo BS, Su SC, Hou ZX (2023). Molecular characterization of *SPL* gene family during flower morphogenesis and regulation in blueberry. *BMC Plant Biol* **23**, 40.
- Ferreira Silva GF, Silva EM, Da Silva Azevedo M, Guivin MAC, Ramiro DA, Figueiredo CR, Carrer H, Peres LEP, Nogueira FTS (2014). *MicroRNA156*-targeted SPL/SBP box transcription factors regulate tomato ovary and fruit development. *Plant J* **78**, 604–618.
- Feyissa BA, Amyot L, Nasrollahi V, Papadopoulos Y, Kohalmi SE, Hannoufa A (2021). Involvement of the miR156/SPL module in flooding response in *Medicago sativa*. *Sci Rep* **11**, 3243.
- Feyissa BA, Arshad M, Gruber MY, Kohalmi SE, Hannoufa A (2019). The interplay between *miR156/SPL13* and *DFR/WD40-1* regulate drought tolerance in alfalfa. *BMC Plant Biol* **19**, 434.
- Gandikota M, Birkenbihl RP, Höhmann S, Cardon GH, Saedler H, Huijser P (2007). The miRNA156/157 recognition element in the 3'UTR of the *Arabidopsis* SBP box gene *SPL3* prevents early flowering by translational

- inhibition in seedlings. *Plant J* **49**, 683–693.
- Garcia-Molina A, Xing SP, Huijser P** (2014). Functional characterisation of *Arabidopsis* SPL7 conserved protein domains suggests novel regulatory mechanisms in the Cu deficiency response. *BMC Plant Biol* **14**, 231.
- Gou JQ, Tang CR, Chen NC, Wang H, Debnath S, Sun L, Flanagan A, Tang YH, Jiang QZ, Allen RD, Wang ZY** (2019). *SPL7* and *SPL8* represent a novel flowering regulation mechanism in switchgrass. *New Phytol* **222**, 1610–1623.
- Gou JY, Felippes FF, Liu CJ, Weigel D, Wang JW** (2011). Negative regulation of anthocyanin biosynthesis in *Arabidopsis* by a miR156-targeted SPL transcription factor. *Plant Cell* **23**, 1512–1522.
- Gupta A, Hua L, Zhang ZZ, Yang B, Li WL** (2023). CRISPR-induced miRNA156-recognition element mutations in *TaSPL13* improve multiple agronomic traits in wheat. *Plant Biotechnol J* **21**, 536–548.
- Hanly A, Karagiannis J, Lu QSM, Tian LN, Hannoufa A** (2020). Characterization of the role of *SPL9* in drought stress tolerance in *Medicago sativa*. *Int J Mol Sci* **21**, 6003.
- He YL, Fu XQ, Li L, Sun XF, Tang KX, Zhao JY** (2022). AaSPL9 affects glandular trichomes initiation by positively regulating expression of AaHD1 in *Artemisia annua* L. *Plant Sci* **317**, 111172.
- Hou HM, Li J, Gao M, Singer SD, Wang H, Mao LY, Fei ZJ, Wang XP** (2013). Genomic organization, phylogenetic comparison and differential expression of the SBP-box family genes in grape. *PLoS One* **8**, e59358.
- Hu JH, Huang LY, Chen GL, Liu H, Zhang YS, Zhang R, Zhang SL, Liu JT, Hu QY, Hu FY, Wang W, Ding Y** (2021a). The elite alleles of *OsSPL4* regulate grain size and increase grain yield in rice. *Rice* **14**, 90.
- Hu L, Chen WL, Yang W, Li XL, Zhang C, Zhang XY, Zheng L, Zhu XB, Yin JJ, Qin P, Wang YP, Ma BT, Li SG, Yuan H, Tu B** (2021b). *OsSPL9* regulates grain number and grain yield in rice. *Front Plant Sci* **12**, 68–2018.
- Huijser P, Klein J, Lönning WE, Meijer H, Saedler H, Sommer H** (1992). Bracteomania, an inflorescence anomaly, is caused by the loss of function of the MADS-box gene *SQUAMOSA* in *Antirrhinum majus*. *EMBO J* **11**, 1239–1249.
- Jiang YY, Peng JR, Wang M, Su WB, Gan XQ, Jing Y, Yang XH, Lin SQ, Gao YS** (2019). The role of *EjSPL3*, *EjSPL4*, *EjSPL5*, and *EjSPL9* in regulating flowering in loquat (*Eriobotrya japonica* Lindl.). *Int J Mol Sci* **21**, 248.
- Jiao YQ, Wang YH, Xue DW, Wang J, Yan MX, Liu GF, Dong GJ, Zeng DL, Lu ZF, Zhu XD, Qian Q, Li JY** (2010). Regulation of *OsSPL14* by OsmiR156 defines ideal plant architecture in rice. *Nat Genet* **42**, 541–544.
- Jin B, Zhou XR, Jiang BL, Gu ZM, Zhang PH, Qian Q, Chen XF, Ma BJ** (2015). Transcriptome profiling of the *spl5* mutant reveals that *SPL5* has a negative role in the biosynthesis of serotonin for rice disease resistance. *Rice* **8**, 18.
- Jones-Rhoades MW, Bartel DP, Bartel B** (2006). MicroRNAs and their regulatory roles in plants. *Annu Rev Plant Biol* **57**, 19–53.
- Jung JH, Ju Y, Seo PJ, Lee JH, Park CM** (2012). The SOC1-SPL module integrates photoperiod and gibberellic acid signals to control flowering time in *Arabidopsis*. *Plant J* **69**, 577–588.
- Lan T, Zheng YL, Su ZL, Yu SB, Song HB, Zheng XY, Lin GG, Wu WR** (2019). *OsSPL10*, a SBP-box gene, plays a dual role in salt tolerance and trichome formation in rice (*Oryza sativa* L.). *G3* **9**, 4107–4114.
- Li HS, Ma B, Luo YW, Wei WQ, Yuan JL, Zhai CX, He NJ** (2022a). The mulberry *SPL* gene family and the response of *MnSPL7* to silkworm herbivory through activating the transcription of *MnTT2L2* in the catechin biosynthesis pathway. *Int J Mol Sci* **23**, 1141.
- Li L, Shi F, Wang YQ, Yu XF, Zhi JJ, Guan YB, Zhao HY, Chang JL, Chen MJ, Yang GX, Wang YS, He GY** (2020). *TaSPL13* regulates inflorescence architecture and development in transgenic wheat (*Triticum aestivum* L.). *Plant Sci* **296**, 110516.
- Li SX, Cheng ZH, Li ZB, Dong SM, Yu XL, Zhao PJ, Liao WB, Yu X, Peng M** (2022b). MeSPL9 attenuates drought resistance by regulating JA signaling and protectant metabolite contents in cassava. *Theor Appl Genet* **135**, 817–832.
- Li Y, He YZ, Liu ZX, Qin T, Wang L, Chen ZH, Zhang BM, Zhang HT, Li HT, Liu L, Zhang J, Yuan WY** (2022c). *OsSPL14* acts upstream of *OsPIN1b* and *PILS6b* to modulate axillary bud outgrowth by fine-tuning auxin transport in rice. *Plant J* **111**, 1167–1182.
- Lian L, Xu HB, Zhang H, He W, Cai QH, Lin YL, Wei LY, Pan LY, Xie XP, Zheng YM, Wei YD, Zhu YS, Xie HA, Zhang JF** (2020). Overexpression of *OsSPL14* results in transcriptome and physiology changes in *indica* rice ‘MH86’. *Plant Growth Regul* **90**, 265–278.
- Liu KY, Cao J, Yu KH, Liu XY, Gao YJ, Chen Q, Zhang WJ, Peng HR, Du JK, Xin MM, Hu ZR, Guo WL, Rossi**

- V, Ni ZF, Sun QX, Yao YY (2019). Wheat *TaSPL8* modulates leaf angle through auxin and brassinosteroid signaling. *Plant Physiol* **181**, 179–194.
- Liu N, Tu LL, Wang LC, Hu HY, Xu J, Zhang XL (2017). MicroRNA157-targeted *SPL* genes regulate floral organ size and ovule production in cotton. *BMC Plant Biol* **17**, 7.
- Liu XF, Ning K, Che G, Yan SS, Han LJ, Gu R, Li Z, Weng YQ, Zhang XL (2018). CsSPL functions as an adaptor between HD-ZIP III and CsWUS transcription factors regulating anther and ovule development in *Cucumis sativus* (cucumber). *Plant J* **94**, 535–547.
- Liu YT, Wu GX, Zhao YP, Wang HH, Dai ZY, Xue WC, Yang J, Wei HB, Shen RX, Wang HY (2021). DWARF53 interacts with transcription factors UB2/UB3/TSH4 to regulate maize tillering and tassel branching. *Plant Physiol* **187**, 947–962.
- Long JM, Liu CY, Feng MQ, Liu Y, Wu XM, Guo WW (2018). miR156-*SPL* modules regulate induction of somatic embryogenesis in citrus callus. *J Exp Bot* **69**, 2979–2993.
- Lu SF, Yang CM, Chiang VL (2011). Conservation and diversity of microRNA-associated copper-regulatory networks in *Populus trichocarpa*. *J Integr Plant Biol* **53**, 879–891.
- Lv ZY, Wang Y, Liu Y, Peng BW, Zhang L, Tang KX, Chen WS (2019). The SPB-box transcription factor AaSPL2 positively regulates artemisinin biosynthesis in *Artemisia annua* L. *Front Plant Sci* **10**, 409.
- Ma L, Liu XQ, Liu WH, Wen HY, Zhang YC, Pang YZ, Wang XM (2022). Characterization of Squamosa-promoter binding protein-box family genes reveals the critical role of *MsSPL20* in alfalfa flowering time regulation. *Front Plant Sci* **12**, 775690.
- Ma Y, Xue H, Zhang F, Jiang Q, Yang S, Yue PT, Wang F, Zhang YY, Li LG, He P, Zhang ZH (2021). The miR156/*SPL* module regulates apple salt stress tolerance by activating MdWRKY100 expression. *Plant Biotechnol J* **19**, 311–323.
- Matthews C, Arshad M, Hannoufa A (2019). Alfalfa response to heat stress is modulated by microRNA156. *Physiol Plant* **165**, 830–842.
- Min XY, Luo K, Liu WX, Zhou KY, Li JY, Wei ZW (2022). Molecular characterization of the miR156/*MsSPL* model in regulating the compound leaf development and abiotic stress response in alfalfa. *Genes* **13**, 331.
- Miura K, Ikeda M, Matsubara A, Song XJ, Ito M, Asano K, Matsuoka M, Kitano H, Ashikari M (2010). Os-*SPL14* promotes panicle branching and higher grain productivity in rice. *Nat Genet* **42**, 545–549.
- Morea EGO, Da Silva EM, Ferreirae Silva GF, Valente GT, Barrera Rojas CH, Vincentz M, Nogueira FTS (2016). Functional and evolutionary analyses of the miR156 and miR529 families in land plants. *BMC Plant Biol* **16**, 40.
- Ning K, Chen S, Huang HJ, Jiang J, Yuan HM, Li HY (2017). Molecular characterization and expression analysis of the *SPL* gene family with *BpSPL9* transgenic lines found to confer tolerance to abiotic stress in *Betula platyphylla* Suk. *Plant Cell Tissue Organ Cult* **130**, 469–481.
- Perea-García A, Andrés-Bordería A, Huijser P, Peñarubia L (2021). The copper-microRNA pathway is integrated with developmental and environmental stress responses in *Arabidopsis thaliana*. *Int J Mol Sci* **22**, 9547.
- Qin MM, Zhang Y, Yang YM, Miao CB, Liu SK (2020). Seed-specific overexpression of *SPL12* and *IPA1* improves seed dormancy and grain size in rice. *Front Plant Sci* **11**, 532771.
- Rahimi A, Karami O, Balazadeh S, Offringa R (2022). miR156-independent repression of the ageing pathway by longevity-promoting AHL proteins in *Arabidopsis*. *New Phytol* **235**, 2424–2438.
- Rhoades MW, Reinhart BJ, Lim LP, Burge CB, Bartel B, Bartel DP (2002). Prediction of plant microRNA targets. *Cell* **110**, 513–520.
- Riechmann JL, Ratcliffe OJ (2000). A genomic perspective on plant transcription factors. *Curr Opin Plant Biol* **3**, 423–434.
- Schwab R, Palatnik JF, Riester M, Schommer C, Schmid M, Weigel D (2005). Specific effects of microRNAs on the plant transcriptome. *Dev Cell* **8**, 517–527.
- Schwechheimer C, Zourelidou M, Bevan MW (1998). Plant transcription factor studies. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol* **49**, 127–150.
- Shan X, Zhang W, Huang JX, Yu FW, Qin WB, Li JB, Wang SY, Dai ZL (2021). Identification and characterization of *SPL* transcription factor family reveals organization and chilling-responsive patterns in cabbage (*Brassica oleracea* var. *capitata* L.). *Agronomy* **11**, 1445.
- Shao YL, Zhou HZ, Wu YR, Zhang H, Lin J, Jiang XY, He QJ, Zhu JS, Li Y, Yu H, Mao CZ (2019). OsSPL3, an SBP-domain protein, regulates crown root development in rice. *Plant Cell* **31**, 1257–1275.
- Si LZ, Chen JY, Huang XH, Gong H, Luo JH, Hou QQ,

- Zhou TY, Lu TT, Zhu JJ, Shangguan YY, Chen EW, Gong CX, Zhao Q, Jing YF, Zhao Y, Li Y, Cui LL, Fan DL, Lu YQ, Weng QJ, Wang YC, Zhan QL, Liu KY, Wei XH, An K, An G, Han B (2016). *OsSPL13* controls grain size in cultivated rice. *Nat Genet* **48**, 447–456.
- Song XG, Lu ZF, Yu H, Shao GN, Xiong JS, Meng XB, Jing YH, Liu GF, Xiong GS, Duan JB, Yao XF, Liu CM, Li HQ, Wang YH, Li JY (2017). IPA1 functions as a downstream transcription factor repressed by D53 in strigolactone signaling in rice. *Cell Res* **27**, 1128–1141.
- Stone JM, Liang XW, Neel ER, Stiers JJ (2005). *Arabidopsis* AtSPL14, a plant-specific SBP-domain transcription factor, participates in plant development and sensitivity to fumonisin B1. *Plant J* **41**, 744–754.
- Sun YJ, Fu M, Wang L, Bai YX, Fang XL, Wang Q, He Y, Zeng HL (2022). *OsSPLs* regulate male fertility in response to different temperatures by flavonoid biosynthesis and tapetum PCD in PTGMS rice. *Int J Mol Sci* **23**, 3744.
- Sun YT, Wang YY, Xiao YQ, Zhang X, Du BY, Turupu M, Wang C, Yao QS, Gai SL, Huang J, Tong S, Li TH (2023). Genome-wide identification of the SQUAMOSA promoter-binding protein-like (SPL) transcription factor family in sweet cherry fruit. *Int J Mol Sci* **24**, 2880.
- Sunkar R, Zhu JK (2004). Novel and stress-regulated microRNAs and other small RNAs from *Arabidopsis*. *Plant Cell* **16**, 2001–2019.
- Tripathi RK, Overbeek W, Singh J (2020). Global analysis of SBP gene family in *Brachypodium distachyon* reveals its association with spike development. *Sci Rep* **10**, 15032.
- Tsuzuki M, Futagami K, Shimamura M, Inoue C, Kunitomo K, Oogami T, Tomita Y, Inoue K, Kohchi T, Yamaoka S, Araki T, Hamada T, Watanabe Y (2019). An early arising role of the *microRNA156/529-SPL* module in reproductive development revealed by the liverwort *Marchantia polymorpha*. *Curr Biol* **29**, 3307–3314.
- Unte US, Sorensen AM, Pesaresi P, Gandikota M, Leister D, Saedler H, Huijser P (2003). *SPL8*, an SBP-box gene that affects pollen sac development in *Arabidopsis*. *Plant Cell* **15**, 1009–1019.
- Vogel JT, Zarka DG, Van Buskirk HA, Fowler SG, Thomashow MF (2005). Roles of the CBF2 and ZAT12 transcription factors in configuring the low temperature transcriptome of *Arabidopsis*. *Plant J* **41**, 195–211.
- Wang H, Wang HY (2015). The miR156/SPL module, a regulatory hub and versatile toolbox, gears up crops for enhanced agronomic traits. *Mol Plant* **8**, 677–688.
- Wang J, Zhou L, Shi H, Chern M, Yu H, Yi H, He M, Yin JJ, Zhu XB, Li Y, Li WT, Liu JL, Wang JC, Chen XQ, Qing H, Wang YP, Liu GF, Wang WM, Li P, Wu XJ, Zhu LH, Zhou JM, Ronald PC, Li SC, Li JY, Chen XW (2018). A single transcription factor promotes both yield and immunity in rice. *Science* **361**, 1026–1028.
- Wang JW, Czech B, Weigel D (2009). miR156-regulated SPL transcription factors define an endogenous flowering pathway in *Arabidopsis thaliana*. *Cell* **138**, 738–749.
- Wang JW, Ye YJ, Xu M, Feng LG, Xu LA (2019). Roles of the *SPL* gene family and miR156 in the salt stress responses of tamarisk (*Tamarix chinensis*). *BMC Plant Biol* **19**, 370.
- Wang L, Ming LC, Liao KY, Xia CJ, Sun SY, Chang Y, Wang HK, Fu DB, Xu CH, Wang ZJ, Li X, Xie WB, Ouyang YD, Zhang QL, Li XH, Zhang QH, Xiao JH, Zhang QF (2021a). Bract suppression regulated by the *miR156/529-SPLs-NL1-PLA1* module is required for the transition from vegetative to reproductive branching in rice. *Mol Plant* **14**, 1168–1184.
- Wang L, Sun SY, Jin JY, Fu DB, Yang XF, Weng XY, Xu CG, Li XH, Xiao JH, Zhang QF (2015). Coordinated regulation of vegetative and reproductive branching in rice. *Proc Natl Acad Sci USA* **112**, 15504–15509.
- Wang M, Mo ZH, Lin RZ, Zhu CC (2021b). Characterization and expression analysis of the SPL gene family during floral development and abiotic stress in pecan (*Carya illinoensis*). *Peer J* **9**, e12490.
- Wang SK, Wu K, Yuan QB, Liu XY, Liu ZB, Lin XY, Zeng RZ, Zhu HT, Dong GJ, Qian Q, Zhang GQ, Fu XD (2012). Control of grain size, shape and quality by *OsSPL16* in rice. *Nat Genet* **44**, 950–954.
- Wang SL, Ren XX, Xue JQ, Xue YQ, Cheng XD, Hou XG, Zhang XX (2020a). Molecular characterization and expression analysis of the SQUAMOSA PROMOTER BINDING PROTEIN-LIKE gene family in *Paeonia suffruticosa*. *Plant Cell Rep* **39**, 1425–1441.
- Wang YM, Liu WW, Wang XW, Yang RJ, Wu ZY, Wang H, Wang L, Hu ZB, Guo SY, Zhang HL, Lin JX, Fu CX (2020b). miR156 regulates anthocyanin biosynthesis through *SPL* targets and other microRNAs in poplar. *Hortic Res* **7**, 118.
- Wei BY, Zhang JZ, Pang CX, Yu H, Guo DS, Jiang H, Ding MX, Chen ZY, Tao Q, Gu HY, Qu LJ, Qin GJ (2015). The molecular mechanism of SPOROCTELESS/NOZZLE in controlling *Arabidopsis* ovule development. *Cell Res* **25**, 121–134.
- Wu G, Poethig RS (2006). Temporal regulation of shoot development in *Arabidopsis thaliana* by *miR156* and its

- target *SPL3*. *Development* **133**, 3539–3547.
- Wu ZY, Cao YP, Yang RJ, Qi TX, Hang YQ, Lin H, Zhou GK, Wang ZY, Fu CX** (2016). Switchgrass SBP-box transcription factors PvSPL1 and 2 function redundantly to initiate side tillers and affect biomass yield of energy crop. *Biotechnol Biofuels* **9**, 101.
- Xing SP, Salinas M, Höhmann S, Berndtgen R, Huijser P** (2010). miR156-targeted and nontargeted SBP-box transcription factors act in concert to secure male fertility in *Arabidopsis*. *Plant Cell* **22**, 3935–3950.
- Xu ML, Hu TQ, Zhao JF, Park MY, Earley KW, Wu G, Yang L, Poethig RS** (2016). Developmental functions of miR156-regulated *SQUAMOSA PROMOTER BINDING PROTEIN-LIKE (SPL)* genes in *Arabidopsis thaliana*. *P-LoS Genet* **12**, e1006263.
- Xu YJ, Xu HX, Wall MM, Yang JZ** (2020). Roles of transcription factor *SQUAMOSA* promoter binding protein-like gene family in papaya (*Carica papaya*) development and ripening. *Genomics* **112**, 2734–2747.
- Yamaguchi A, Wu MF, Yang L, Wu G, Poethig RS, Wagner D** (2009). The microRNA-regulated SBP-Box transcription factor *SPL3* is a direct upstream activator of *LEAFY*, *FRUITFULL*, and *APETALA1*. *Dev Cell* **17**, 268–278.
- Yamasaki H, Hayashi M, Fukazawa M, Kobayashi Y, Shikanai T** (2009). *SQUAMOSA* promoter binding protein-like7 is a central regulator for copper homeostasis in *Arabidopsis*. *Plant Cell* **21**, 347–361.
- Yamasaki K, Kigawa T, Inoue M, Tateno M, Yamasaki T, Yabuki T, Aoki M, Seki E, Matsuda T, Nunokawa E, Ishizuka Y, Terada T, Shirouzu M, Osanai T, Tanaka A, Seki M, Shinozaki K, Yokoyama S** (2004). A novel zinc-binding motif revealed by solution structures of DNA-binding domains of *Arabidopsis* SBP-family transcription factors. *J Mol Biol* **337**, 49–63.
- Yang RJ, Liu WW, Sun Y, Sun ZC, Wu ZY, Wang YM, Wang MQ, Wang HL, Bai SQ, Fu CX** (2022). *LATERAL BRANCHING OXIDOREDUCTASE*, one novel target gene of *Squamosa* promoter binding protein-like 2, regulates tillering in switchgrass. *New Phytol* **235**, 563–575.
- Yao SZ, Yang ZR, Yang RX, Huang Y, Guo G, Kong XY, Lan Y, Zhou T, Wang H, Wang WM, Cao XF, Wu JG, Li Y** (2019a). Transcriptional regulation of miR528 by Os-SPL9 orchestrates antiviral response in rice. *Mol Plant* **12**, 1114–1122.
- Yao T, Park BS, Mao HZ, Seo JS, Ohama N, Li Y, Yu N, Mustafa NFB, Huang CH, Chua NH** (2019b). Regulation of flowering time by SPL10/MED25 module in *Arabidopsis*. *New Phytol* **224**, 493–504.
- Yin HB, Hong GJ, Li LY, Zhang XY, Kong YZ, Sun ZT, Li JM, Chen JP, He YQ** (2019). miR156/SPL9 regulates reactive oxygen species accumulation and immune response in *Arabidopsis thaliana*. *Phytopathology* **109**, 632–642.
- Yu ZX, Wang LJ, Zhao B, Shan CM, Zhang YH, Chen DF, Chen XY** (2015). Progressive regulation of sesquiterpene biosynthesis in *Arabidopsis* and patchouli (*Pogostemon cablin*) by the miR156-targeted SPL transcription factors. *Mol Plant* **8**, 98–110.
- Yuan H, Qin P, Hu L, Zhan SJ, Wang SF, Gao P, Li J, Jin MY, Xu ZY, Gao Q, Du AP, Tu B, Chen WL, Ma BT, Wang YP, Li SG** (2019). OsSPL18 controls grain weight and grain number in rice. *J Genet Genomics* **46**, 41–51.
- Yue EK, Li C, Li Y, Liu Z, Xu JH** (2017). miR529a modulates panicle architecture through regulating *SQUAMOSA PROMOTER BINDING-LIKE* genes in rice (*Oryza sativa*). *Plant Mol Biol* **94**, 469–480.
- Yun JX, Sun ZX, Jiang Q, Wang YN, Wang C, Luo YQ, Zhang FR, Li X** (2022). The miR156b-GmSPL9d module modulates nodulation by targeting multiple core nodulation genes in soybean. *New Phytol* **233**, 1881–1899.
- Zhang LL, Huang YY, Zheng YP, Liu XX, Zhou SX, Yang XM, Liu SL, Li Y, Li JL, Zhao SL, Wang H, Ji YP, Zhang JW, Pu M, Zhao ZX, Fan J, Wang WM** (2022). Os-miR535 targets *SQUAMOSA* promoter binding protein-like 4 to regulate blast disease resistance in rice. *Plant J* **110**, 166–178.
- Zhang XF, Yang CY, Lin HX, Wang JW, Xue HW** (2021). Rice *SPL12* coevolved with *GW5* to determine grain shape. *Sci Bull* **66**, 2353–2357.
- Zhang Y, Schwarz S, Saedler H, Huijser P** (2007). SPL8, a local regulator in a subset of gibberellin-mediated developmental processes in *Arabidopsis*. *Plant Mol Biol* **63**, 429–439.
- Zhao BB, Xu MY, Zhao YP, Li YY, Xu H, Li CY, Kong DX, Xie YR, Zheng ZG, Wang BB, Wang HY** (2022a). Overexpression of *ZmSPL12* confers enhanced lodging resistance through transcriptional regulation of *D1* in maize. *Plant Biotechnol J* **20**, 622–624.
- Zhao JL, Shi M, Yu J, Guo CK** (2022b). SPL9 mediates freezing tolerance by directly regulating the expression of *CBF2* in *Arabidopsis thaliana*. *BMC Plant Biol* **22**, 59.
- Zhou MQ, Tang W** (2019). MicroRNA156 amplifies transcription factor-associated cold stress tolerance in plant cells. *Mol Genet Genomics* **294**, 379–393.

Research Advances in Biological Functions of Plant SPL Transcription Factors

Xinhai Zeng^{1,2}, Rui Chen^{1,2}, Yu Shi^{1,2}, Chaoyue Gai³, Kai Fan^{2,3}, Zhaowei Li^{1,2*}

¹College of JunCao Science and Ecology, Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou 350002, China

²Fujian Provincial Key Laboratory of Agroecological Processing and Safety Monitoring, Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou 350002, China; ³College of Agriculture, Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou 350002, China

Abstract Squamosa promoter binding protein-like (SPL) family is a class of plant-specific transcription factors, which contain a highly conserved SBP domain consisting of two zinc finger structures and a short nuclear localization sequence. The expression of most *SPL* genes is regulated by microRNAs at transcription level. Based on the current research progress of SPL transcription factors, this paper summarizes the biological functions of SPLs in plant growth, development, and environmental adaptation, and discusses the future research directions of SPLs.

Key words plant growth and development, SPL, transcription factor, stress responses

Zeng XH, Chen R, Shi Y, Gai CY, Fan K, Li ZW (2023). Research advances in biological functions of plant SPL transcription factors. *Chin Bull Bot* **58**, 982–997.

* Author for correspondence. E-mail: lizw197@163.com

(责任编辑: 孙冬花)