

GRF-GIF嵌合蛋白系统研究进展及木本植物应用前景

袁千允, 李 培*

华南农业大学林学与风景园林学院, 广东 广州

收稿日期: 2026年8月11日; 录用日期: 2026年8月24日; 发布日期: 2026年9月7日

摘 要

遗传转化是基因功能解析和分子育种的关键技术, 但传统组织培养依赖型转化体系在木本植物中面临再生困难、基因型依赖性强和转化效率低等核心瓶颈。生长调控因子(GRF)与GRF互作因子(GIF)形成的转录激活复合物在植物生长发育和再生能力调控中发挥核心作用。近年来, GRF-GIF嵌合蛋白系统作为一种普适性的形态发生调节策略, 通过过表达嵌合体显著提升多种植物的再生与转化效率, 已成功应用于杨树、大豆、小麦、玉米等作物的遗传转化和基因编辑。本文系统综述了GRF和GIF基因的结构特征与功能机制、GRF-GIF嵌合蛋白系统提升转化效率的分子基础及其在植物遗传转化中的应用进展, 重点探讨该技术在木本植物中的研究现状与潜力, 并对该技术在珍稀木本植物遗传改良中的未来应用前景进行了展望。

关键词

GRF-GIF嵌合蛋白, 木本植物, 遗传转化, 再生效率, 应用潜力

GRF-GIF Chimera System and Its Application Potential in Genetic Transformation of Woody Plants

Qianyun Yuan, Pei Li*

College of Forestry and Landscape Architecture, South China Agricultural University, Guangzhou Guangdong

Received: August 11, 2026; accepted: August 24, 2026; published: September 7, 2026

Abstract

Genetic transformation is a key technology for gene functional analysis and molecular breeding.

*通讯作者。

文章引用: 袁千允, 李培. GRF-GIF 嵌合蛋白系统研究进展及木本植物应用前景[J]. 植物学研究, 2026, 15(5): 311-317.

DOI: 10.12677/br.2026.155036

However, traditional tissue culture-dependent transformation systems in woody plants face core bottlenecks, including difficulties in regeneration, strong genotype dependence, and low transformation efficiency. The transcriptional activation complex formed by GROWTH-REGULATING FACTOR (GRF) and GRF-INTERACTING FACTOR (GIF) plays a central role in regulating plant growth, development, and regeneration capacity. In recent years, the GRF-GIF chimera system, as a universal morphogenic regulator strategy, has significantly improved the regeneration and transformation efficiency of multiple plant species through overexpression of chimeric proteins, and has demonstrated important application value in genetic transformation and gene editing of crops such as poplar, soybean, wheat, and maize. This review systematically summarizes the structural characteristics and functional mechanisms of GRF and GIF genes, the molecular basis by which the GRF-GIF chimera system enhances transformation efficiency, and its current application status in plant genetic transformation. Emphasis is placed on analyzing the preliminary exploration results and application potential of this system in woody plants, along with prospects for future research directions, aiming to provide a theoretical reference for breakthroughs in genetic transformation technology of woody plants.

Keywords

GRF-GIF Combination, Woody Plants, Genetic Transformation, Regeneration Efficiency, Application Potential

Copyright © 2026 by author(s) and Hans Publishers Inc.

This work is licensed under the Creative Commons Attribution International License (CC BY 4.0).

<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>



Open Access

1. 引言

植物遗传转化体系是实现基因功能解析和分子育种的关键技术平台。传统杂交育种受生殖隔离限制、育种周期长,而遗传转化技术允许对目标性状进行定向改良,极大加速了育种进程。然而,据估计自然界超过 37 万种高等植物中,仅有不足 0.1%的物种能够实现遗传转化[1],木本植物的转化尤为困难。

传统木本植物遗传转化主要依赖农杆菌介导或基因枪介导的组织培养途径[2][3]。尽管在杨属等模式木本植物中已建立较为成熟的转化方案[4][5],但多数木本植物仍面临以下共性瓶颈:再生体系建立困难,木本植物组织培养再生难度大,多数原生树种和商业栽培品种缺乏优化稳定的转化方案;基因型依赖性强,同一树种的不同品种间转化效率差异显著;组织培养周期长、劳动强度大,长期离体培养易导致体细胞无性系变异,在杨树中的研究表明,长时间离体培养会导致 DNA 甲基化水平改变及转座子激活,进而影响转基因植株的表型稳定性[6]。因此,亟需探索新的技术路径以突破木本植物遗传转化的瓶颈。

近年来,GRF-GIF 嵌合蛋白系统的发现为突破植物遗传转化瓶颈提供了新思路。生长调控因子(GROWTH-REGULATING FACTOR, GRF)是一类植物特有的转录因子家族,通过与 GRF 互作因子(GRF-INTERACTING FACTOR, GIF)形成转录激活复合物,调控细胞增殖和器官发育相关基因的表达[7]。将 GRF 与 GIF 融合构建的嵌合蛋白能显著增强植物的再生能力和转化效率,已在多种作物中展现出普适性的应用前景[8][9]。本文综述 GRF-GIF 嵌合蛋白系统的功能机制及其在植物遗传转化中的应用进展,重点探讨该技术在木本植物中的研究现状与潜在应用价值,以期为木本植物遗传改良提供理论参考。

2. GRF 与 GIF 基因的结构与功能

2.1. GRF 转录因子的结构特征与调控机制

GRF 是一类植物特有的转录因子家族,广泛存在于从苔藓到被子植物的陆生植物中[7]。GRF 蛋白的

典型结构特征是其 N 端含有两个高度保守的结构域: QLQ 结构域(Gln-Leu-Gln-rich domain)和 WRC 结构域(Trp-Arg-Cys-rich domain)。WRC 结构域包含锌指样基序和核定位信号, 负责与靶基因启动子中的顺式作用元件特异性结合; QLQ 结构域则介导 GRF 蛋白与 GIF 蛋白的相互作用, 形成功能性转录激活复合物[7] [10] [11]。

GRF 基因的表达受 microRNA miR396 的转录后调控。miR396 通过剪切 GRF 转录本或抑制其翻译来负调控 GRF 的表达水平[12]。在悬铃木(*Platanus spp.*)中, 鉴定出的所有 *PaGRF* 基因均含有 *Pa-miR396* 靶位点, 表达模式分析显示 *PaGRFs* 在幼叶中表达水平较高, 而 *Pa-miR396b* 则呈现相反的表达模式[12]。在拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)中过表达 *Pa-miR396* 会导致叶片变小变窄, 细胞周期相关基因表达水平显著下降。这一负调控机制是维持 GRF 模块精确活性的关键——当通过突变 *miR396* 靶点构建 rGRF-GIF 嵌合体时, GRF 转录本积累增加, 复合体活性显著增强[13] [14]。

2.2. GIF 转录共激活因子的功能

GIF (GRF-interacting factor)是 GRF 蛋白的转录共激活因子, 含有保守的 SSXT 结构域, 介导蛋白质间的相互作用。GIF 通过与 GRF 的 QLQ 结构域结合形成异源复合物, 增强 GRF 的转录激活活性[15]。

在悬铃木中鉴定出 3 个 *PaGIF* 基因, 酵母双杂交实验证实多个 *PaGRF* 蛋白可与 3 个 *PaGIF* 蛋白发生相互作用[12]。GIF 基因在植物再生过程中表达显著上调, 提示其积极参与细胞重编程与器官发生[15]。GRF 转录因子通过与 GIF 辅激活因子形成功能性转录复合体, 进而招募 SWI/SNF 染色质重塑复合物, 调控下游靶基因的表达[16]。该复合物通过调控细胞周期相关基因和干细胞维持相关基因的表达, 确保分化前有充足的细胞供应, 从而促进器官发生[17] [18]。

3. GRF-GIF 嵌合蛋白在植物遗传转化中的应用

基于 GRF 与 GIF 的互作机制, 研究者构建了 GRF-GIF 嵌合蛋白, 将 GRF 与 GIF 直接融合表达, 增强转录激活复合物的稳定性和活性。进一步的优化策略是在 GRF 的 *miR396* 靶位点引入突变, 构建 rGRF-GIF (*miR396*-resistant GRF-GIF)嵌合体, 使 GRF 转录本逃避 *miR396* 的剪切抑制, 从而显著提高嵌合蛋白的积累水平[13]。

3.1. 在草本作物中的应用

GRF-GIF 嵌合蛋白通过以下机制提升植物再生与转化效率。激活细胞周期相关基因和干细胞维持相关基因的表达, 促进分生组织活性[17]; 在植物再生过程中, GRF-GIF 复合物通过调控细胞重编程相关基因, 提高外植体的再生潜能[15]; 在不同遗传背景的品种中均能发挥促进作用, 有效打破基因型依赖性; 表达 GRF-GIF 嵌合体的外植体再生速度加快, 获得转基因植株的时间显著缩短[19]。目前 GRF-GIF 嵌合蛋白系统已在多种草本作物中取得显著成效。

攻克低基础转化效率与基因型高度依赖的作物。在大豆(*Glycine max*)中, Zhao 等[14]构建了 GRF3-GIF1 嵌合体, 过表达该嵌合体使平均转化效率比对照组高 2.74 倍; 通过突变 *GmGRF3* 基因的 *miR396b* 作用位点获得 rGRF3-GIF1 嵌合体, 转化效率比未使用嵌合基因时高出约 4.67 倍, 有效克服了大豆遗传转化率低和基因型依赖的技术难题, 其深层机制在于: 突变策略有效规避了内源 *miR396* 对嵌合转录本的降解, 大幅提升了功能性蛋白的稳态积累量, 从而强劲激活下游分生组织决定基因, 成功打破了基因型对转化重编程的禁锢。将 rGRF3-GIF1 与 CRISPR/Cas9 系统结合, 基因编辑效率提高了 33.32% [14], 这归功于嵌合蛋白对分生组织顶端干细胞的维持作用, 为编辑事件提供了更充足的靶细胞群体, 提高了突变体的固定效率。在玉米(*Zea mays*)中, *ZmGRF1*-*ZmGIF1* 嵌合体与三元载体系统 pVS1-VIR2 联用, 使转化率从 2.3%显著提升至 8.1%, 同时实现了高效的 CRISPR/Cas9 介导的基因编辑[20], 其机制在于该复合

物直接补充了玉米近缘种中 GIF 活性不足导致的转录激活缺陷,通过上调细胞重编程网络破除再生障碍;与 pVS1-VIR2 三元载体系统联用后,机制上形成了“递送-整合-再生”的协同增效——三元载体增强了 T-DNA 进入宿主细胞的效率,而 GRF-GIF 则加速了整合后的细胞分裂与芽原基形成,两者偶联共同克服了玉米基因型的限制,且对植株正常生长发育无明显影响。

突破单一因子效能上限,建立多基因协同与物种适配策略。在小麦(*Triticum aestivum*)中,Zhou 等[21]发现 GRF-GIF 与 BBM-WUS 组合使用可显著提高转化效率,取得了超越单一因子的增效现象。其深层机制在于两类因子在再生信号通路上的功能互补:GRF-GIF 偏重于维持已建立的分生组织活性与细胞周期进程,而 BBM-WUS 则强力驱动体细胞向胚胎发生途径的转变,二者联合在转录调控层面对“胚性获得”与“分生组织稳态”进行了双重强化,协同打通了小麦再生中的多个限速关卡。在铁皮石斛(*Dendrobium catenatum*)中,研究者分别构建了来自小麦的 TaGRF4-GIF1 和来自铁皮石斛自身的 DcGRF4-GIF1 嵌合体,两者均能显著提升铁皮石斛的再生效率;进一步突变 miR396 靶位点可进一步提高再生效率,而 miR396 的靶标模拟物 MIM396 不仅能促进芽再生,还能增强植株生长[22],其机制探索正聚焦于兰科植物独特的再生途径中该嵌合体对细胞命运决定因子的调控模式,旨在突破该类物种因转化周期极长而导致的基因功能研究滞后瓶颈。

破解再生周期冗长与芽诱导率低下的时效性障碍。在番茄(*Solanum lycopersicum*)中,再生缓慢是稳定遗传转化的主要限速步骤。Swinnen 等[19]构建了 SIGRF4c-SIGIF1a 嵌合蛋白,与可视化报告基因 RUBY 共转化,结果显示表达嵌合体的外植体再生芽数量较对照增加 1.8 倍,获得转基因植株的时间缩短约 1 个月,再生率从 7%提升至 13%,该增效的机制本质在于:嵌合体通过瞬时激活细胞周期基因(如 CYCD)和分生组织特征基因的表达,大幅缩短了愈伤组织向不定芽命运转变的滞缓期,加速了细胞重编程的转录动力学进程。在十字花科蔬菜菜心(*Brassica rapa* var. *utilis*)中,发根农杆菌 K599 携带 AtGRF5-AtGIF1 嵌合体表现出显著的促进效果,红色愈伤诱导率达 20.17%,阳性转化率达 17.69% [23],该嵌合体通过强化干细胞维持相关信号,增大了单个转化细胞扩增为稳定再生细胞团的概率,从而将“转化事件”高效转化为“可见愈伤”,显著提升了稀有转化体的存活与扩增效率。

3.2. 在木本植物中的初步探索与应用潜力

GRF-GIF 系统在木本植物中的研究尚处于起步阶段,直接应用案例有限,但已有初步探索为后续研究奠定了基础。

在杨树等模式木本植物中,GRF-GIF 系统的应用正在逐步推进。已有的初步研究表明,GRF-GIF 嵌合蛋白在杨树和桉树(*Eucalyptus* spp.)的遗传转化中展现出提升转化效率的潜力[24],但针对多数非模式木本树种的系统研究仍十分有限。木本植物因组织培养再生困难、周期长等特点,对新型转化技术的需求尤为迫切,GRF-GIF 系统所具有的克服基因型限制、缩短转化周期等特性,为解决木本植物遗传转化中长期存在的再生困难与基因型依赖等问题提供了新的技术路径。

虽然 GRF-GIF 嵌合蛋白在木本植物中的直接转化数据尚不充分,但相关技术体系的建立正在加速。在高粱(*Sorghum bicolor*)中,Butler 等[25]利用 GRF4-GIF1 融合蛋白获得 $43.2\% \pm 2.9\%$ 的胚性愈伤组织诱导率,结合病毒载体递送 Bbm/Wus2 后效率提高至 $79.2\% \pm 2.5\%$ 。虽然高粱为草本作物,但其建立的利用形态发生调节因子提升难转化植物再生效率的策略,在方法论上为木本植物提供了重要参考。

此外,发根农杆菌介导的毛状根诱导系统已在多种木本植物中建立了高效技术体系,为 GRF-GIF 系统的整合应用提供了现成的技术平台。该系统在柑橘(*Citrus* spp.) [26]、尾巨桉(*Eucalyptus urophylla* × *E. grandis*) [27]、荔枝(*Litchi chinensis*) [28]、芒果(*Mangifera indica*) [29]等木本果树的遗传转化中已得到验证。GRF-GIF 嵌合蛋白的引入有望进一步提升这些体系的转化效率和普适性,突破现有体系对基因型的依赖限制。

3.3. 与基因编辑技术的整合应用

GRF-GIF 系统已成功整合至基因编辑体系, 为克服难转化作物的基因编辑瓶颈提供了有效解决方案。研究表明, GRF-GIF 嵌合蛋白与 CRISPR/Cas9 系统结合可显著提高编辑效率。

Zhao 等[14]在大豆中实现了 rGRF3-GIF1 与 CRISPR/Cas9 的协同编辑, 编辑效率提高了 33.32%。Vandeputte 等[20]在玉米中验证了 ZmGRF1-ZmGIF1 嵌合体与 CRISPR/Cas9 的整合效果。在高粱中, Butler 等[25]利用 GRF4-GIF1 融合蛋白显著提高了胚性愈伤组织诱导率, 并验证了与病毒递送系统结合的可行性。

此外, GRF-GIF 系统还可与发根农杆菌及移动 RNA 元件结合, 实现无转基因痕迹的基因编辑。Duan 等[30]提出利用发根农杆菌转化根系, 使其表达可移动的基因编辑组分, 通过 tRNA 类似序列的长距离移动能力从根运输至地上部分, 在枝条分生组织实现基因编辑, 最终获得不含有外源 DNA 片段的编辑植株。这一策略为木本植物提供了一条避免外源 DNA 整合的安全转基因路径。

4. GRF-GIF 系统的挑战与局限性

尽管 GRF-GIF 嵌合蛋白系统在多种草本作物中展现出显著的转化增效能力, 但作为异位表达的发育调控工具, 其应用仍面临若干亟待解决的局限。

发育多效性副作用。组成型过表达发育调控因子常干扰正常生长发育, GRF-GIF 系统亦不例外。部分研究表明, 其在特定基因型中未引起明显表型异常——如小麦中 GRF4-GIF1 转基因植株可育且无明显发育缺陷[31]; 玉米中 ZmGRF1-ZmGIF1 的表达对植株生长无明显影响[20]。但在其他情形下, 副作用风险不容忽视。拟南芥中, GRF 与 GIF 转录复合物在雌蕊和花药发育中发挥关键作用, miR396 过表达导致 GRF-GIF 复合物减少, 造成心皮边缘分生组织和花药原基的孢子母细胞无法形成, 最终导致子房和花粉完全缺失, GIF 基因的三突变体同样产生了异常雌蕊[32]。在咖啡中, GRF-GIF 模块的差异表达与“星花”现象(一种导致花畸形和败育的发育障碍)密切相关[33]。此外, 高拷贝数的转基因插入亦被证实可诱发不同程度的发育异常。这些副作用的存在, 严重限制了该系统在商业化育种中的直接应用。

基因型依赖性的残余困境。该系统通常被表述为“打破基因型依赖性”, 但实际情况更多是“缓解”而非“彻底消除”。在莴苣中, 尽管 GRF-GIF 嵌合蛋白能提升野生型和栽培型莴苣多个基因型的再生效率, 但不同基因型之间的增效幅度并非均一[34]。

蛋白稳态与表达调控的复杂性。GRF-GIF 嵌合蛋白的活性受蛋白稳态的精细调控。研究发现, 尽管 GRF-GIF 融合蛋白在转录水平上可被检测, 但在再生组织中的蛋白积累水平却相当有限, 提示可能存在翻译后水平的限制[31]。rGRF-GIF (miR396 抗性突变体)虽可部分提高蛋白丰度, 但人为解除进化保守的 miRNA 调控可能破坏内源平衡, 带来非预期效应。此外, 不同物种中内源 GRF 与 GIF 的表达模式、互作网络差异显著, 直接套用现有嵌合组合可能效果不一, 需针对具体作物进行适配优化[33]。

综上所述, GRF-GIF 系统尚需在时空特异性表达策略、蛋白稳定性精准调控及与其他再生因子的协同配伍等方面开展深入研究, 以期在保持高效转化的同时规避发育异常, 推动其从实验室走向实际育种应用。

5. 结论与展望

GRF-GIF 嵌合蛋白系统在草本作物中已展现出卓越的再生促进与转化提升效果, 但在木本植物中的研究尚处于起步阶段。该系统通过激活细胞周期相关基因表达、促进分生组织发育、增强再生潜能及克服基因型限制等机制, 显著提升了植物的再生与转化效率, 并在多种草本作物中成功整合至 CRISPR/Cas9 基因编辑体系。尽管该系统在杨树和桉树等模式木本植物中已初步显现提升转化效率的潜力, 但针对多

数非模式木本树种的系统研究仍十分有限。未来应优先从目标木本植物中克隆 GRF 和 GIF 同源基因, 鉴定其时空表达模式及 miR396 靶位点, 构建物种特异的 miR396 抗性型嵌合体; 在此基础上, 将该系统与发根农杆菌介导的非组培转化体系深度整合, 借鉴 CDB 和 RAPID 等新型递送策略, 建立高效、简便、基因型不依赖的木本植物转化平台; 同时, 结合病毒递送、纳米递送等新型递送方式, 并协同 CRISPR/Cas9 基因编辑技术, 推动木本植物目标性状的精确改良; 此外, 利用移动 RNA 元件实现无转基因痕迹的基因编辑策略, 有望解决公众对转基因安全性的担忧。综上所述, GRF-GIF 嵌合蛋白系统在克服基因型依赖、缩短转化周期、提升再生能力等方面的独特优势, 使其在木本植物遗传改良中具有广阔的应用前景。随着木本植物同源 GRF-GIF 模块的克隆鉴定、非组培转化体系的构建以及与基因编辑技术的协同优化逐步推进, 该系统将成为突破木本植物遗传转化瓶颈、加速珍稀及经济林树种分子育种进程的重要技术工具。

基金项目

广东省基础与应用基础研究基金(2025A1515010648)。

参考文献

- [1] Cao, X., Xie, H., Song, M., Lu, J., Ma, P., Huang, B., *et al.* (2023) Cut-Dip-Budding Delivery System Enables Genetic Modifications in Plants without Tissue Culture. *The Innovation*, **4**, Article ID: 100345. <https://doi.org/10.1016/j.xinn.2022.100345>
- [2] 郭涛, 沈任佳, 王加峰. 水稻基因遗传转化方法研究进展[J]. 华南农业大学学报, 2023, 44(6): 843-853.
- [3] 田继微, 刘建丰, 王育花. 基因枪法转化水稻的研究进展[J]. 云南农业大学学报, 2004(6): 623-626.
- [4] Kang, X. and Wei, H. (2022) Breeding Polyploid *Populus*: Progress and Perspective. *Forestry Research*, **2**, 25-34. <https://doi.org/10.48130/fr-2022-0004>
- [5] Nagle, M., Déjardin, A., Pilate, G. and Strauss, S.H. (2018) Opportunities for Innovation in Genetic Transformation of Forest Trees. *Frontiers in Plant Science*, **9**, Article No. 1443. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.01443>
- [6] Vining, K., Pomraning, K.R., Wilhelm, L.J., Ma, C., Pellegrini, M., Di, Y., *et al.* (2013) Methyloome Reorganization during *in Vitro* Dedifferentiation and Regeneration of *Populus trichocarpa*. *BMC Plant Biology*, **13**, Article No. 92. <https://doi.org/10.1186/1471-2229-13-92>
- [7] Nosaki, S. and Ohtsuka, M. (2025) The DNA Binding of Plant-Specific GROWTH-REGULATING FACTOR Transcription Factors Is Stabilized by GRF-INTERACTING FACTOR Coactivators. *Bioscience, Biotechnology, and Biochemistry*, **89**, 761-768. <https://doi.org/10.1093/bbb/zbaf016>
- [8] Guo, X., Feng, X., Fan, H., Guo, Z. and Zhang, H. (2026) Efficient Tissue Culture-Free Genetic Transformation and Its Application for Study of Metal Accumulation in Sedum Plants. *Plant Cell, Tissue and Organ Culture (PCTOC)*, **164**, Article No. 39. <https://doi.org/10.1007/s11240-026-03357-7>
- [9] Achary, V.M.M., Syombua, E.D., Kaur, S., Katamreddy, S.C., Zou, D., Hearne, S.J., *et al.* (2026) Advances in the Use of Morphogenic Regulators and Peptide Regenerating Factors for Boosting Plant Transformation and Genome Editing. *Frontiers in Plant Science*, **17**, Article ID: 1699984. <https://doi.org/10.3389/fpls.2026.1699984>
- [10] Wang, Y., Jia, L., Wang, H., Zhou, X., Yan, C., Ding, Q., *et al.* (2025) Genome-Wide Identification of Growth-Regulating Factor and GRF-Interacting Factor Gene Families across Three Solanaceae Species with Functional Analysis in Pepper Regeneration. *Frontiers in Plant Science*, **16**, Article ID: 1684045. <https://doi.org/10.3389/fpls.2025.1684045>
- [11] 王文新, 江梅, 葛徐汝, 等. 垂枝桦 GRF 基因家族鉴定、表达及互作分析[J]. 农业生物技术学报, 2025, 33(7): 1490-1502.
- [12] Lu, Y., Chen, Y., Li, D., Bao, M. and Zhang, Y. (2026) Pa-miR396 Targets PaGRFs to Disrupt PaGRF-PaGIF Transcriptional Activation in *Platanus acerifolia* Leaf Development. *Plant Science*, **364**, Article ID: 112902. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2025.112902>
- [13] 张晓捷. GRF-GIF 调控“新疆大叶”紫花苜蓿愈伤组织分化能力的研究[D]: [硕士学位论文]. 乌鲁木齐: 新疆农业大学, 2023.
- [14] Zhao, Y., Cheng, P., Liu, Y., Liu, C., Hu, Z., Xin, D., *et al.* (2025) A Highly Efficient Soybean Transformation System Using GRF3-GIF1 Chimeric Protein. *Journal of Integrative Plant Biology*, **67**, 3-6. <https://doi.org/10.1111/jipb.13767>
- [15] 邱姗, 王文新, 江梅, 等. 杉木 GRF 和 GIF 基因家族鉴定、表达与互作分析[J]. 核农学报, 2024, 38(7): 1224-1233.

- [16] Lu, Y., Zeng, J. and Liu, Q. (2022) The Rice miR396-GRF-GIF-SWI/SNF Module: A Player in GA Signaling. *Frontiers in Plant Science*, **12**, Article ID: 786641. <https://doi.org/10.3389/fpls.2021.786641>
- [17] Lee, B.H., Ko, J., Lee, S., Lee, Y., Pak, J. and Kim, J.H. (2009) The Arabidopsis *GRF-INTERACTING FACTOR* Gene Family Performs an Overlapping Function in Determining Organ Size as Well as Multiple Developmental Properties. *Plant Physiology*, **151**, 655-668. <https://doi.org/10.1104/pp.109.141838>
- [18] Ercoli, M.F., Rojas, A.M.L., Debernardi, J.M., Palatnik, J.F. and Rodriguez, R.E. (2016) Control of Cell Proliferation and Elongation by miR396. *Plant Signaling & Behavior*, **11**, e1184809. <https://doi.org/10.1080/15592324.2016.1184809>
- [19] Swinnen, G., Lizé, E., Loera Sánchez, M., Stolz, S. and Soyk, S. (2025) Application of a GRF-GIF Chimera Enhances Plant Regeneration for Genome Editing in Tomato. *Plant Biotechnology Journal*, **23**, 4044-4056. <https://doi.org/10.1111/pbi.70212>
- [20] Vandeputte, W., Coussens, G., Aesaert, S., Haeghebaert, J., Impens, L., Karimi, M., *et al.* (2024) Use of GRF-GIF Chimeras and a Ternary Vector System to Improve Maize (*Zea mays* L.) Transformation Frequency. *The Plant Journal*, **119**, 2116-2132. <https://doi.org/10.1111/tpj.16880>
- [21] Zhou, Z., Yang, Y., Ai, G., Zhao, M., Han, B., Zhao, C., *et al.* (2024) Overcoming Genotypic Dependency and Bypassing Immature Embryos in Wheat Transformation by Using Morphogenic Regulators. *Science China Life Sciences*, **67**, 1535-1538. <https://doi.org/10.1007/s11427-023-2565-9>
- [22] Yang, Z., Zhao, M., Zhang, X., Gu, L., Li, J., Ming, F., *et al.* (2024) *MIR396-GRF/GIF* Enhances in Planta Shoot Regeneration of *Dendrobium catenatum*. *BMC Genomics*, **25**, Article No. 543. <https://doi.org/10.1186/s12864-024-10360-9>
- [23] Li, Y., Li, R., Chen, S., Li, X., Yang, B., Mo, J., *et al.* (2026) A Developmental Regulator-Based Approach for Highly Efficient and Genotype-Independent Transformation of Flowering Chinese Cabbage. *Scientia Horticulturae*, **355**, Article ID: 114592. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2025.114592>
- [24] Ryan, N.W. (2022) Overexpression of the GROWTH REGULATING FACTOR 4-GRF-INTERACTING FACTOR 1 Transcription Factor Chimera Modifies Transformation and Regeneration Efficiency in Populus and Eucalyptus. Master's Thesis, Oregon State University.
- [25] Butler, N.M., Carlson, A.T., Starker, C. and Voytas, D.F. (2025) Viral-Mediated Delivery of Morphogenic Regulators Enables Leaf Transformation in *Sorghum bicolor* (L.). *Plant Biotechnology Journal*, **23**, 4491-4499. <https://doi.org/10.1111/pbi.70250>
- [26] 曹鹏, 周金环, 王新亮, 等. 发根农杆菌介导的柑橘黄龙病抗性快速评价体系优化及应用[J]. 中国农业科学, 2024, 57(16): 3182-3191.
- [27] 冯维, 林凯, 王建忠, 等. 尾巨桉转基因毛状根的诱导及其用于获得转基因再生植株初探[J]. 基因组学与应用生物学, 2025, 44(5): 429-442.
- [28] 周荟森, 谭德冠, 王英, 等. 发根农杆菌介导的水角遗传转化体系的建立[J]. 热带生物学报, 2025, 16(5): 755-764.
- [29] Yin, M., Jiang, Y., Wen, Y., Shi, F., Huang, H., Yan, Q., *et al.* (2025) Establishment of an Efficient *Agrobacterium rhizogenes*-Mediated Hairy Root Transformation Method for Subtropical Fruit Trees. *Horticultural Plant Journal*, **11**, 1699-1702. <https://doi.org/10.1016/j.hpj.2025.04.001>
- [30] Duan, H., Wu, B., Qin, H. and Pooler, M.R. (2025) Harnessing *Agrobacterium rhizogenes* and Mobile Elements for Innovative Transgene-Free Gene Editing in Woody Plants. *Ornamental Plant Research*, **5**, e27. <https://doi.org/10.48130/opr-0025-0023>
- [31] Debernardi, J.M., Tricoli, D.M., Ercoli, M.F., Hayta, S., Ronald, P., Palatnik, J.F., *et al.* (2020) A GRF-GIF Chimeric Protein Improves the Regeneration Efficiency of Transgenic Plants. *Nature Biotechnology*, **38**, 1274-1279. <https://doi.org/10.1038/s41587-020-0703-0>
- [32] Liu, Y., Guo, P., Wang, J. and Xu, Z. (2023) Growth-Regulating Factors: Conserved and Divergent Roles in Plant Growth and Development and Potential Value for Crop Improvement. *The Plant Journal*, **113**, 1122-1145. <https://doi.org/10.1111/tpj.16090>
- [33] Rume, G.d.C., de Oliveira, R.R., Marques, I., Chalfun-Junior, A. and Ramalho, J.C. (2026) Genome-Wide Analysis of the GRF-GIF Module in *Coffea arabica* L.: Insights into the Starlet-Flower Phenomenon. *International Journal of Molecular Sciences*, **27**, Article No. 6007. <https://doi.org/10.3390/ijms27136007>
- [34] Bull, T., Debernardi, J., Reeves, M., Hill, T., Bertier, L., Van Deynze, A. and Michelmores, R. (2023) GRF-GIF Chimeric Proteins Enhance *in Vitro* Regeneration and *Agrobacterium*-Mediated Transformation Efficiencies of Lettuce (*Lactuca* spp.). *Plant Cell Reports*, **42**, 629-643. <https://doi.org/10.1007/s00299-023-02980-4>