

干旱、高盐及低温胁迫下植物生理及 转录因子的应答调控

王 冰, 程宪国*

(中国农业科学院农业资源与农业区划研究所/农业部植物营养与肥料重点实验室, 北京 100081)

摘要: 干旱、高盐及低温等非生物胁迫是限制植物生长发育的主要环境因子。这些环境胁迫因子通常导致植物体内生理代谢改变, 并参与非生物胁迫调控转录因子的差异表达。植物抵御上述非生物逆境的能力与转录因子调控逆境相关功能基因的表达密不可分。近年来, 发掘植物非生物胁迫相关转录因子的功能及揭示转录因子介导植物非生物胁迫响应的调控机制, 已成为植物营养分子生物学关注的热点之一。因此, 了解植物非生物胁迫下的生理应答及转录因子参与的调控机制, 对建立植物适应性改良途径具有重要科学意义。本文从干旱、高盐和低温三方面阐述了非生物胁迫下植物生理生化的适应性变化, 概述了 MYB、bZIP、AP2/EREBP、WRKY 和 NAC 五类与植物抗逆相关的转录因子的结构与功能特征, 着重论述了转录因子介导植物抵御非生物胁迫的分子调控机制。植物遭遇非生物胁迫时, 通常表现为生长速率、叶面积和叶片数量下降, 蒸腾及光合速率降低。同时, 植物体内活性氧逐渐累积, 使细胞膜脂过氧化程度加剧, 造成细胞损伤。为适应不利环境, 在生理上植物表现为体内抗氧化酶活性增强, 渗透调节物数量增多; 在分子水平上, 植物对非生物胁迫适应性的增强, 通常与转录因子识别抗逆基因启动子特异性元件及调控逆境防御基因的转录有关。本文对于深入阐明干旱、高盐及低温胁迫下植物生理生化应答与转录因子的分子调控机制提供了全新的科学启示。

关键词: 干旱胁迫; 盐胁迫; 低温胁迫; 生理应答; 转录因子

Physiological responses and regulatory pathways of transcription factors in plants under drought, high-salt, and low temperature stresses

WANG Bing, CHENG Xian-guo*

(Institute of Agricultural Resources and Regional Planning, Chinese Academy of Agricultural Sciences/Key Laboratory of Plant Nutrition and Fertilizer, Ministry of Agriculture, Beijing 100081, China)

Abstract: Drought, high-salinity and low-temperature, three major environmental stresses, are important adverse factors limiting plant growth and development. These environment stressful factors usually trigger the physiological changes and the differential expressions of the transcription factors, which are involved in the biological regulations in the plants under abiotic stresses. While the functional gene expression are closely associated with these transcription factors, and are essential for an enhanced tolerance ability of plants to the environmental stresses. In recent years, most studies were mainly focused on discovering functional genes and the regulatory mechanisms of the transcription factors in plants in response to the environmental stresses. Therefore, uncovering on the physiological responses and the regulatory mechanisms of the transcription factors in plants under these environmental stresses has an important scientific significance in establishing molecular acclimation pathways of plants. This paper systemically characterized the physiological-biochemical changes in plants under environmental stresses including drought, high salinity, and low temperature, and profiled the structural and

收稿日期: 2017-08-08 接受日期: 2017-10-15

基金项目: 国家重点研发项目 (2016YFC0501203) ; 973 项目 (2015CB150800) 资助。

作者简介: 王冰 (1991—), 女, 北京人, 博士研究生, 主要从事植物逆境生理与分子应答研究。E-mail: wangbingyjd@126.com

* 通信作者 程宪国 (1962—), 辽宁大连人, 博士, 研究员, 主要从事植物逆境生理与分子应答研究。

E-mail: chengxianguo@caas.cn

functional characteristics of MYB, bZIP, AP2/EREBP, WRKY and NAC, which commonly were related to plant stress resistance. Meanwhile, we separately characterized the responsive models and molecular regulatory mechanism of these transcription factors in response to these three environmental stresses. Under these environmental stresses, the growth rate, leaf area, leaf number, transpiration rate, and photosynthesis of plants were usually reduced, and the accumulation of reactive oxygen in plants led to the enhancement of membrane lipid peroxidation, thus resulting in severe damages of the plant cells. When the plants were exposed to these adverse environmental stresses, the antioxidant enzymatic activity and the contents of osmolytes in plants were naturally increased to establish adaptive acclimation mechanisms, which were usually exhibited at the physiological and molecular levels. The enhancement magnitude of the plant adaptability to the abiotic stresses are mainly regulated through the pathways of the interactions between the transcription factors and the specific recognition elements in the promoters of the stress-resistant genes or in the target proteins. This review provides a complete insight into the physiological-biochemical responses and molecular regulatory mechanisms of the transcription factors in plants under drought, high salinity, and low temperature stresses.

Key words: drought stress; salt stress; low temperature stress; physiological response; transcription factors

干旱、盐、低温等非生物胁迫严重限制了植物的生长发育。世界主要农作物每年有近 50% 的产量损失都与非生物胁迫有关^[1]。了解植物非生物胁迫下的生理生化应答特征是评价作物对非生物胁迫抗性效果的重要指标。为了适应环境变化,植物形成了一系列防御机制以抵抗各种逆境伤害。其中,植物抗逆基因的转录调控 (transcription regulation) 对植物抵御逆境胁迫发挥着重要的调节作用。转录调控主要通过特定的转录因子与相应的顺式作用元件 (cis-acting element) 相互作用来实现。转录因子是指能够与基因启动子区域中顺式作用元件发生特异性相互作用的 DNA 结合蛋白,通过它们之间或与其它蛋白之间的互作,激活或抑制转录发挥调控作用。与植物抗逆相关的转录因子主要包括禽成髓细胞瘤病毒致癌基因同源物类 (v-myb avian myeloblastosis viral oncogene homolog, MYB)、碱性域亮氨酸拉链 (basic-domain leucine-zipper, bZIP)、乙烯应答元件组合蛋白/因子 (AP2/EREBP)、WRKY 和 NAC 等五类。研究植物非生物胁迫相关转录因子的功能及其在植物非生物胁迫过程中的响应与调控机制,已成为研究者关注的热点。

1 非生物胁迫下植物的生理应答

1.1 干旱胁迫下植物生理生化的适应性变化

干旱胁迫严重限制植物生长并降低作物的产量和品质^[2]。由于干旱导致细胞周期蛋白依赖性激酶活性降低、细胞分裂缓慢,因此缺水情况下植株的生

长速率显著降低,特别是苗期阶段^[3]。此外,干旱通常引起植株叶面积、叶伸展速率及数量的下降。干旱胁迫下,植物叶片通常表现出不同程度的萎蔫甚至变黄现象^[4],成熟植物能通过关闭叶片气孔及老叶的加速衰老和脱落,减少叶片蒸腾作用,以降低其造成的水分损失^[5]。叶片气孔关闭的同时还降低了植物光合作用,使叶片中类胡萝卜素含量、总叶绿素含量明显下降^[6]。另外,干旱胁迫下,植物细胞因失水萎缩可导致细胞膜的机械损伤。脱水的细胞因体积减小,使得细胞内溶物变粘稠,增加了蛋白质间互作的可能性,致使其聚集和变性^[7]。植物体内活性氧 (ROS) 在干旱胁迫时的积累还可引起膜脂质的过氧化,丙二醛 (MDA) 作为质膜过氧化的最终产物,亦能造成细胞膜上蛋白质等的失活,破坏生物膜的结构及功能^[4]。研究表明,干旱胁迫时植物抗氧化酶,如过氧化氢酶 (CAT)、过氧化物酶 (POD) 和超氧化物歧化酶 (SOD) 的活性以及渗透调节物质,如脯氨酸、谷氨酸及可溶性糖等的含量均有所增加^[4]。溶质的积累在一定程度上降低了细胞的渗透势,可以提高植物抵御干旱的能力。植物中次生代谢物的含量也随着干旱胁迫程度发生变化,如小麦叶片中总黄酮的含量^[8]及杨树中酚类化合物的浓度等^[9]都表现出增加趋势。

1.2 盐胁迫下植物生理生化的适应性变化

盐胁迫是造成几乎所有陆生植物生长和产量下降的主要胁迫因素之一^[10]。其中,Na 盐和 Ca 盐对植物伤害较严重,尤其 Na 盐的伤害更为普遍。盐胁迫不仅影响植物生长发育、光合作用及呼吸作用等重

要的代谢过程, 且对植物体内离子含量、酶活性、激素水平等均有影响。盐胁迫的初始阶段植物叶面积扩展速率降低, 随着盐浓度的升高, 叶面积减少, 叶片相对含水量、水势、蒸腾速率降低, 且植物茎、根的鲜重及干重亦有不同程度的下降^[11]。高盐环境造成叶片气孔因缺水而关闭, 使叶绿体类囊体膜膨胀、基粒消失且出现巨型淀粉粒, 叶绿体结构遭破坏。高盐胁迫还可导致植物中与光合作用相关的酶变性失活, 降低叶片光合反应速率、影响同化产物合成^[12]。通常, 盐胁迫初期植物的呼吸作用增强, 以产生抵御胁迫所需的能量, 但随着胁迫强度的升高和时间的延长, 植物呼吸强度呈现下降的趋势^[13]。盐胁迫下的植物因经常处于“生理干旱”状态, 使得体内 ROS 过度积累, 干扰植物正常代谢、破坏体细胞膜完整性并增加质膜透性, 导致植物体中抗氧化酶的活性随外界盐浓度的增加呈先上升后下降的趋势^[12], 无法持续维持较高水平, 从而影响植物细胞的稳态^[14]。研究发现, 盐胁迫还能引起叶片硝酸还原酶活性 (NRA) 降低, 造成含氮化合物代谢紊乱, 影响植物总体新陈代谢水平^[15]。另外, 植物吸收矿质元素时, 环境中过多的盐离子能与其相互竞争造成植物矿质营养胁迫。多种植物的盐胁迫实验表明, 随处理中 Na^+ 和 Cl^- 含量的增加, Ca^{2+} 、 K^+ 和 Mg^{2+} 的含量呈降低趋势, 且高浓的 Na^+ 能严重阻碍植物对 K^+ 的吸收和运输^[16]。同时, 高盐能影响植物激素水平的分布, 如脱落酸 (ABA) 能在渗透胁迫下积累, 并参与修饰因盐胁迫上调的基因的表达^[17]。

1.3 低温胁迫下植物生理生化的适应性变化

低温对植物的伤害分为冷害 ($0\sim 15^\circ\text{C}$) 和冻害 ($< 0^\circ\text{C}$)。低温胁迫下, 植物叶片通常表现为萎缩、褪绿甚至坏死, 且植物生长发育受到严重影响^[5]。与干旱及盐胁迫类似, 低温胁迫能减少植物对水分的吸收, 破坏细胞膜完整性, 使细胞丧失区室化^[18], 并干扰植物的呼吸作用、光合作用等过程。光合作用对低温较敏感^[19], 其对光合作用的抑制主要体现在两方面: 一是, 直接影响叶绿素合成及叶绿体结构, 低温胁迫下, 叶绿素 a、b 及类胡萝卜素含量降低, 叶绿体基质、基粒片层松散, 双层膜完整性被破坏^[20]; 二是, 通过减少叶片对 CO_2 的吸收、阻碍光合产物运输、引起水分胁迫等^[19]生理过程, 降低光合速率。另外, 低温胁迫下植物对氧的利用率降低, 多余的氧在代谢过程中被转化为 ROS。但是, 植物可通过调节酶促防御体系来限制并清除体内过多的 ROS, 进而避免或减轻低温胁迫造成的伤害。此外, 植物

体中的可溶性蛋白、可溶性糖和游离脯氨酸等作为防冻剂和膜稳定剂, 能参与细胞渗透调解, 从而提高植物低温耐受性。

2 转录因子结构功能及在非生物胁迫下的应答调控

2.1 转录因子的结构与功能特征

2.1.1 MYB 类转录因子的结构与功能特征 MYB 家族转录因子存在于所有真核生物中, 由于具有保守的 MYB 结构域而得名。植物中 MYB 转录因子的共同特征是 MYB 结构域通常由 1~4 个不完全重复的 R 结构组成。根据 R 结构的数目和位置, 可将 MYB 家族分为 4 个亚家族^[21]: 1) 4R-MYB (包含 4 个重复的 R1/R2), 是最小的 MYB 亚家族。目前对该亚族成员的功能了解甚少, 所发现的 4R-MYB 蛋白仅能在极少数植物 (拟南芥、葡萄和杨树) 中进行编码。2) 3R-MYB (R1R2R3-MYB), 在植物中其家族成员较少。拟南芥和水稻中仅 5 个左右基因编码 3R-MYB 蛋白。3) 2R-MYB (R2R3-MYB), 是植物中最大的一类 MYB 亚家族。水稻中有近 90 个 2R-MYB 亚家族成员, 拟南芥中也有 120 个以上。2R-MYB 蛋白能参与细胞分化、代谢调节、激素应答以及植物对逆境胁迫的响应等过程。4) R-MYB (MYB-related), 是植物中第二类 MYB 亚家族, 它们既能调节植物生长发育也参与植物对逆境胁迫的响应^[21-22]。

2.1.2 bZIP 类转录因子的结构与功能特征 bZIP 是一类广泛分布于真核生物中以自身结构域命名的转录因子。bZIP 结构域由碱性氨基酸域和亮氨酸拉链链域构成。植物 bZIP 蛋白含约 60~80 个氨基酸, 其 N 端包含由 20 个左右氨基酸残基构成的碱性结构域, 该区域通过固定的 $\text{N-x}_1\text{-R/K-x}_2$ 结构直接结合 DNA, 除决定 DNA 结合的特异性外, 还起到核定位信号的作用^[23]。另外, 其 N 末端还具有酸性激活区, 能以二聚体的形式结合 DNA。bZIP 转录因子的碱性结构域与亮氨酸拉链域紧密结合, 亮氨酸拉链区域位于 bZIP 结构域 C 端, 由 7 个或 9 个氨基酸组成一个重复单位, 每个重复单位的第 7(9) 位含有一个亮氨酸, 此位置的亮氨酸也可被疏水性氨基酸代替。这种重复单位能形成两亲性 α 螺旋结构, 该螺旋疏水侧的亮氨酸残基通过范德华力相互作用叠加成卷曲线圈, 即亮氨酸拉链^[24]。 α 螺旋结构参与 bZIP 蛋白与 DNA 结合前的二聚化, 也能影响蛋白质二聚体的形成。植物 bZIP 类转录因子优先结合到

具有 ACGT 核心序列的顺式作用元件, 如 G-box (CACGTG)、C-box(GACGTC)、A-box(ACGTA) 等^[24]。

2.1.3 AP2/EREBP 类转录因子的结构与功能特征

AP2/EREBP 类转录因子是植物特有的转录因子超家族。该家族成员具有约 60 个氨基酸残基组成的保守 AP2/ERF 结构域, 该结构域能特异性结合 DRE (dehydration-responsive element)/C-repeat 顺式元件或 GCC-box 顺式元件。这两个顺式元件的共同核心序列为 CCGNC, 分别存在于受乙烯和脱水胁迫诱导表达的目标基因启动子序列中^[25-26]。AP2/EREBP 超家族可分为 AP2、ERF(ethylene-responsive factor) 和 DREB(dehydration-responsive element-binding protein) 等亚家族, ERF 和 DREB 又可统称为 EREBP 家族。AP2 亚族具有 2 个 AP2 结构域, 可负责调控花、胚珠和种子的发育; EREBP 亚族具有 1 个 AP2 结构域, 主要参与植物生物和非生物胁迫应答反应^[27]。

2.1.4 WRKY 类转录因子的结构与功能特征 WRKY 转录因子是植物转录因子家族中较大的一类, 也是最具特点的一类。WRKY 家族成员因均含有与 DNA 结合的 WRKY 结构域而得名, 该结构域由 60 个左右高度保守的氨基酸序列组成, 在其 N 端具有 WRKYGQK 核心序列, C 端包含一个锌指结构域 $C_2H_2(Cx_{4-5}Cx_{22-23}HxH)$ 和 $C_2HC(Cx_7Cx_{23}HxC)$ ^[28-29]。根据 WRKY 结构域的数量和锌指结构域的类型, WRKY 转录因子可分成 3 个亚家族: 亚家族 I 具有两个 WRKY 结构域和一个 C_2H_2 型锌指结构; 亚家族 II 具有一个 WRKY 结构域和一个 C_2H_2 型锌指结构; 亚家族 III 具有一个 WRKY 结构域和一个 C_2HC 型锌指结构。受 WRKY 蛋白调控的基因启动子区中的 TTGACT/C 保守片段为 W-box。W-box 是目标基因与 WRKY 转录因子特异性结合的区域, 目标基因与 WRKY 转录因子中的 WRKY 结构域和锌指结构域实现特异性结合, 致使 WRKY 转录因子在植物响应非生物胁迫的过程中发挥重要作用^[30]。

2.1.5 NAC 类转录因子的结构与功能特征 NAC 转录因子是植物中特有的一类转录因子。因在矮牵牛 *NAM*、拟南芥 *ATAF1/ATAF2* 和 *CUC2* 基因编码蛋白的 N 端, 均发现一段高度保守的氨基酸序列, 故以这三类基因的首字母将其命名为 NAC 结构域, 包含 NAC 结构域的蛋白即 NAC 转录因子。NAC 结构域一般由 150~160 个氨基酸组成, 并分为 5 个亚结构域^[31]。NAC 蛋白单体可通过谷氨酸和精氨酸间的氢键或盐桥形成二聚体, 二聚体所带的正电荷可与 DNA 结合^[32]。NAC 转录因子的 C 端为氨基酸序列具

有高度多样性的转录调控区, 能激活转录也能抑制转录。由于转录调控区的结构具有不稳定性, 使得 NAC 蛋白能够与其他目标蛋白互作^[33], 从而使 NAC 转录因子在植物应答非生物胁迫过程中起到重要的调控作用。

2.2 转录因子对非生物胁迫的应答

2.2.1 转录因子对干旱胁迫的应答 许多 MYB 家族成员均能参与植物对干旱胁迫的应答反应。Liao 等^[34]从前人研究的大豆基因中获得了 156 个 MYB 家族基因, 利用酵母单杂交的方法筛选出了 40 个左右与逆境相关的基因, 将这些基因转入拟南芥进行功能验证, 发现转 *GmMYB177* 提高了拟南芥耐旱性。丁震乾等^[35]在陆地棉中克隆了 MYB 转录因子基因 *GhRAX3*, 发现其表达在干旱胁迫 0.5 h 后即表现为显著上调, 且 48 h 内持续高表达水平, 而抑制 *GhRAX3* 的表达, 加快了棉花植株的失水率、细胞质膜过氧化和细胞受损程度, 降低了棉花对干旱胁迫的耐受性。目前发现的大多 MYB 类转录因子基因均表现为提高植物抗旱能力, 但亦有例外, 如 Zhou 等的研究指出, 将 *JcMYB001* 转入拟南芥后, 其过表达反而增加了拟南芥对干旱的敏感性^[36]。水稻和白松树中过表达的 *AtbZIP60* 基因可以通过调节相关 Ca^{2+} -依赖性蛋白激酶基因来提高植物对干旱胁迫的耐受性^[37]。玉米 *ZmbZIP72* 在拟南芥中的过表达提高了转基因株系抵御干旱的能力^[38]。另外, Tu 等发现葡萄 *VibZIP36* 基因在拟南芥中的过表达能减轻干旱胁迫下的细胞损伤和水分流失, 使其在种子萌发、幼苗和成熟阶段都显示出较强的耐脱水性^[39]。干旱胁迫下 *DREB* 基因的过表达使得转基因小麦叶片仍保持绿色而野生型叶片失绿, 恢复浇水 10 天后, 转基因株系存活率显著提高, 说明 *DREB* 转录因子能有效提高小麦耐旱性^[40]。Chen 等报道 *GmDREB2* 受干旱胁迫诱导, 可激活转基因拟南芥中下游基因的表达, 提高转基因株系对干旱的耐受性^[41]。Jiang 等发现番茄 *SIDREB1* 基因可受干旱的强烈诱导, 将其转入拟南芥后, 转基因拟南芥耐旱能力明显提高^[26]。Yang 等指出干旱胁迫可持续诱导柑橘 *CitERF* 的表达进而增加其抗旱能力^[42]。Wang 等报道了 10 个 *WRKY* 基因, 发现将 *TaWRKY44* 转入烟草后其脯氨酸含量、可溶性糖含量、抗氧化酶活性均高于野生型, 且 MDA 和 H_2O_2 含量显著降低, 说明 *TaWRKY44* 的表达增强了转基因烟草对干旱的耐受性^[43]。Niu 等指出小麦 *TaWRKY2* 蛋白和 *TaWRKY19* 蛋白可通过与基因启动子的直接结合或间接机制来调节下游基因, 进而提高小麦抗

旱能力, 且转 *TaWRKY2* 和 *TaWRKY19* 基因的拟南芥表现出较强的耐旱性^[44]。玉米的 *ZmNAC55* 基因受干旱胁迫诱导, 且 *ZmNAC111* 基因在玉米中的过表达能提高转基因植株的水分利用率, 使干旱应答基因的表达上调, 从而提高植物耐旱性^[45-46]。Zhao 等报道了 *MINAC9* 过表达的转基因拟南芥中抗氧化酶活性提高、MDA 含量显著降低, 且干旱胁迫应答基因的表达在 *MINAC9* 过表达株系中显著增加, 说明 *MINAC9* 过表达提高了拟南芥对干旱的耐受性^[47]。

2.2.2 转录因子对盐胁迫的应答 研究发现, *AtMYB41*、*AtMYB20*、*GmMYB76*、*GmMYB92*、*GmMYB177* 等 MYB 类转录因子基因均受盐胁迫诱导^[21, 34], 且转入 *GmMYB76* 和 *GmMYB177* 的转基因拟南芥在高盐处理下的存活率显著高于野生型^[34]。Chen 等报道, 盐胁迫下花生中 4 个 R2R3-MYB 基因, *AhMYB1*、*AhMYB2*、*AhMYB6* 和 *AhMYB7* 的表达显著上升; 4 个 MYB-related 基因, *AhMYB12*、*AhMYB18*、*AhMYB28* 和 *AhMYB30* 的 mRNA 丰度增加^[48]。这说明花生中至少有 8 个 MYB 基因受到盐胁迫的诱导。Liu 等指出, 拟南芥 *AtbZIP17* 在盐胁迫下转录水平增加, 并通过蛋白水解作用使其 N 端进入核内发挥转录激活作用, 诱导下游逆境响应基因 *AtRD29A* 和 *AtRD20* 的表达, 从而提高植株抗盐性^[49]。Xiang 等的研究表明, 水稻 *OsbZIP23* 过表达的转基因水稻耐盐性显著提高, 敲除该基因的突变体植株对盐耐受性明显降低, 而将 *OsbZIP23* 转化到突变体后, 其抗盐性得到恢复, 说明 *OsbZIP23* 在植物响应盐胁迫中发挥重要作用^[50]。大豆 *GmDREB2* 基因在转基因拟南芥中的过表达提高了转基因株系对高盐胁迫的抵御能力, 且不影响拟南芥的生长周期^[41]。水稻 *OsDREB1F* 基因、*OsDREB2A* 基因均受高盐胁迫诱导, 二者的转基因株系都表现出较强抗盐能力^[51-52], 且水稻 *OsDREB1A* 在拟南芥中的过表达诱导了拟南芥 *DREB1A* 基因的表达, 从而提高了植株耐盐性^[53]。Yao 等发现杨树 *ERF76* 基因在盐胁迫下表达上调, 转 *ERF76* 基因烟草的种子发芽率、株高、根长、鲜重以及脯氨酸含量、SOD 活性等生理生化指标均高于野生型, 说明杨树 *ERF76* 在转基因烟草的抗盐性中起关键的调控作用^[54]。盐胁迫下, 小麦 *TaWRKY44* 的表达水平显著上升, 且转 *TaWRKY44* 基因的烟草提高了对盐胁迫的耐受性^[43]。Qin 等认为小麦 *TaWRKY93* 为盐诱导转录因子基因, *TaWRKY93* 过表达的转基因拟南芥主根及侧根长度、脯氨酸含量、相对含水量、存活率等在盐胁迫环境下明显提

高^[55]。Zhou 等指出, 与野生型相比, 在盐胁迫下陆地棉 *GhWRKY34* 在拟南芥中的过表达使其有较高的发芽率、根长和叶绿素含量, 证明转 *GhWRKY34* 拟南芥的耐盐性更强^[56]; 而 Jia 等则报道陆地棉 *GhWRKY68* 基因降低了转基因烟草的抗盐能力^[57], 这说明 WRKY 转录因子在植物应对盐胁迫中既能发挥正调控功能也能发挥负调控功能。Mohammed 等^[58]研究发现, 盐胁迫下硬粒小麦的 *TiNAC-B60*、*TiNAC-A7*、*TiNAC-B35*、*TiNAC-B27* 和 *TiNAC-A51* 均受盐胁迫诱导并表现出上调趋势, 小麦中的 *TaNAC29* 基因也参与了植物对盐胁迫的响应与信号通路, 并能增强植株抗氧化酶活性、减少 H_2O_2 积累和膜损伤^[59]。Zhao 等^[47]发现 *MINAC9* 过表达的转基因拟南芥能通过 ABA 依赖途径提高抵御盐胁迫的能力。而 Wei 等^[60]对甜瓜 NAC 转录因子家族全基因组的研究则表明, 虽然盐胁迫下的 12h 内 *CmNAC14* 的表达持续增加, 但 *CmNAC14* 过表达的转基因拟南芥却增加了对盐胁迫的敏感性。

2.2.3 转录因子对低温胁迫的应答 Gopal 等鉴定了大白菜中 475 个 MYB 基因, 发现与正常条件相比, 低温胁迫下 R2R3-MYB 亚家族成员: *BrMYB2*、*BrMYB13*、*BrMYB77*、*BrMYB81*、*BrMYB88*、*BrMYB121*、*BrMYB166*、*BrMYB169* 和 *BrMYB217* 的表达成倍上调; MYB-related 亚家族成员: *BrMYB1R25*、*BrMYB1R44*、*BrMYB1R70*、*BrMYB1R77*、*BrMYB1R171* 和 *BrMYB1R178* 也表现出上调^[61]。研究发现, 水稻的 *OsMYB30* 也受低温胁迫诱导, 但 *OsMYB30* 在水稻中的过表达降低了水稻的低温耐受性, 而 *OsMYB30* 敲除突变体水稻反而具有较好的抵御低温胁迫的能力^[62]。Hwang 等通过对芜菁 bZIP 转录因子的研究指出, *Bra000256*、*Bra003320*、*Bra004689*、*Bra011648*、*Bra020735* 和 *Bra023540* 在低温胁迫下转录水平显著上调, 它们编码的蛋白质可能参与植株对冷胁迫的响应^[63]。甘蓝 bZIP 转录因子基因 *Bol008071*、*Bol033132* 和 *Bol042729* 受低温胁迫诱导而升高, 表明其可能在植物响应低温胁迫时发挥重要作用^[64]。Lee 等分析了马铃薯中乙烯应答元件组合蛋白, 发现冷诱导的 *StEREBP1* 基因过表达可诱导含有 GCC-box 顺式元件的基因表达, 参与逆境响应^[25], 说明 *StEREBP1* 通过对 GCC-box 顺式元件的转录调节, 在逆境胁迫中发挥作用。

Niu 等发现黄花苜蓿 *MjDREB1* 和 *MjDREB1s* 基因在低温处理 1 h 后的表达水平上调且 6 h 时达到

峰值^[65], 推测二者是黄花苜蓿抵御低温的重要影响因素。小麦 *TaWRKY19* 能激活 *Cor6.6* (cold-regulated gene) 的表达并能结合其启动子, 使转 *TaWRKY19* 的拟南芥表现出较好的低温耐受力^[44]。水稻 *OsWRKY71* 可以通过调节下游靶基因增强转基因植株的耐寒性^[66]。Wang 等研究了葡萄基因组中 59 个 *VvWRKYs*, 发现有 22 个受冷胁迫诱导上调且 *VvWRKY55* 的涨幅最大^[67]。黄瓜中 *CsWRKY46* 基因在寒冷胁迫下的表达上调, 且其过表达的转基因拟南芥在低温胁迫下的幼苗存活率明显提高^[68]。番茄 *SINAC1* 过表达可以减少 ROS 积累并使 *CBF1* 的表达上调, 从而提高植株对低温的适应能力^[69], 且 Li 等发现番茄中新型转录因子基因 *SINAMI* 过表达的转基因烟草能减轻细胞膜在寒冷环境下的氧化损伤^[70]。Zhao 等将 *MINAC9* 转入拟南芥后, 发现转基因株系中低温胁迫应答基因的表达和 ROS 的清除能力增强^[47]。

部分转录因子在干旱、高盐和低温胁迫下的应答调控见表 1。

3 参与植物逆境调控的转录因子分子应答机制

植物抗逆能力的提高与转录因子调控逆境相关的功能基因表达密不可分。基因通过不同信号途径进行特异性表达是不同基因启动子中顺式作用元件存在差异的结果, 这些元件与相应的转录因子结合从而激活或改变转录效率。已发现的一系列顺式作用元件包括: GCC-box、G-box、C-box、W-box、DRE、MRE、ABRE、ERE 等。不同转录因子中保守的 DNA 结合域能与下游基因的顺式作用元件结合并相互作用, 以实现对其表达的调控, 其转录调控域可同其他转录因子或 DNA 作用以提高或抑制基因表达调控的效率和灵活性。

ABA 作为逆境胁迫响应的内源激素, 在植物应对干旱、盐等胁迫中发挥重要作用^[71]。植物响应干旱胁迫的信号转导途径包括 ABA 依赖途径和非 ABA 依赖途径。ABA 依赖途径中, 许多 ABA 诱导基因的启动子区都含有 ABRE(ABA-responsive cis-acting elements) 顺式作用元件, 如小麦 Em、拟南芥 *RD29B* 的启动子区等^[72]。bZIP 转录因子中的 ABF(ABA-responsive element binding factors)/AREB(ABA responsive element binding protein) 家族, 能与 ABA 依赖基因的 ABRE 元件结合并激活这些基因的表达。另外, MYB 等转录因子中的成员, 也能受 ABA 诱导表达。非 ABA 依赖途径中, 在基因的启

动子区含有 DRE 等其他核心元件, 其作为蛋白识别位点受到相应因子的诱导。如 AP2/EREBP 类转录因子中的一个亚家族就能与 DRE 序列相结合, 进而诱导相关基因的表达。植物对盐胁迫的响应机制主要通过 Ca^{2+} 信号转导和 SOS(salt overly sensitive) 信号途径。当植物遭受盐胁迫时, 经 Ca^{2+} 信号转导使 SOS 信号途径发挥作用, 使其结合细胞质内过多的 Ca^{2+} , 并通过离子转运功能在限制 Na^+ 进入细胞的同时, 促进胞内过多的 Na^+ 外排^[73]。植物对低温胁迫的抵御主要依靠信号转导途径来实现对低温诱导基因的表达调控。当植物受低温胁迫时, ICE-CBF-COR 转录级联反应在感知上游低温信号和调控下游特异基因的表达中发挥重要作用^[74]。根据 CBF 是否参与转录, 此调控机制可分为 CBF 依赖途径和非 CBF 依赖途径。CBF 依赖途径中, 低温信号诱导激酶使 ICE(inducer of CBF expression) 磷酸化, 且与 CBF(C-repeat Binding Factor) 启动子顺式作用元件结合, 激活 CBF 基因的表达。有活性的 CBF 作为反式作用因子进而与 COR(cold responsive) 的顺式作用元件结合诱导 COR 基因的表达, 增强植物对低温的耐受性^[75]。一些低温响应基因, 如拟南芥同源结构域转录因子基因 *HOS9*^[76]、水稻 *OsMYB3R-2*^[77] 基因不受 CBF 转录因子调控, 而是通过非 CBF 依赖途径来提高植株的抗低温能力。

总的来说, 植物受到外界环境(干旱、高盐、低温等)刺激后, 会通过一系列抗逆胁迫信号的传导激活转录因子, 使其与下游靶基因启动子区的相应顺式作用元件结合, 调控靶基因表达, 并通过基因产物的作用对内、外界信号作出调节, 进而诱导相关功能基因的高表达, 形成相应的基因产物以应答胁迫信号。

4 展望

干旱、土壤盐渍化及低温胁迫严重影响农作物生产, 而植物对干旱、高盐和低温的耐受性强弱通常受许多因子影响。转录因子作为调控基因表达的关键因素在植物抵抗非生物逆境胁迫方面发挥重要作用。一个转录因子能够调控多个与同类性状有关的基因表达, 其通过增强某些关键调节因子的作用, 促进抗逆基因资源发挥其功能, 从根本上使植物的抗逆性得到改良。虽然现有研究已报道了许多与抗逆境相关的不同转录因子家族成员, 但仍有大量转录因子家族成员的相关功能未得到验证, 且目前对转录因子的研究侧重于单一逆境条件的调控,

表 1 干旱、高盐及低温胁迫下部分转录因子的应答调控

Table 1 Response of some transcription factors in drought, high-salt and low temperature stresses

非生物胁迫 Abiotic stress	基因 Gene	来源 Source organism	转录因子对非生物胁迫的应答 Response of some transcription factors in abiotic stress	文献 References
干旱 Drought	<i>GmMYB177</i>	大豆 Soybean	转入拟南芥后提高了拟南芥的抗旱能力 <i>GmMYB177</i> genes confer drought stress tolerance in transgenic <i>Arabidopsis</i>	[34]
	<i>AtbZIP60</i>	拟南芥 <i>Arabidopsis</i>	通过调节Ca ²⁺ -依赖性蛋白激酶基因提高植株抗旱能力 Overexpression of the <i>AtbZIP60</i> gene in transgenic cells lines improved drought stress tolerances by regulating expression of Ca ²⁺ -dependent protein kinase genes	[37]
	<i>SIDREB1</i>	番茄 Tomato	通过维持渗透平衡和缓解生理损伤提高转基因拟南芥耐旱性 Overexpression of the <i>SIDREB1</i> gene in the transgenic <i>Arabidopsis</i> plays regulatory roles in maintaining the balance of osmotic potentials and alleviating physiological damage in response to drought stress.	[26]
	<i>TaWRKY44</i>	小麦 Wheat	提高转基因烟草抗旱相关生理指标水平 Transgenic tobacco overexpression of the <i>TaWRKY44</i> gene improved the level of drought stress-related physiological indicators	[43]
	<i>ZmNAC111</i>	玉米 Maize	玉米中过表达提高植株水分利用率 Overexpression of the <i>ZmNAC111</i> gene in maize improved drought stress tolerances by increasing relative water content	[46]
	<i>GmMYB76</i> 、 <i>GmMYB177</i>	大豆 Soybean	转基因拟南芥在高盐胁迫下存活率提高 Transgenic <i>Arabidopsis</i> overexpression the <i>GmMYB76</i> and <i>GmMYB177</i> exhibited a higher survival rate under high-salinity stress	[34]
高盐 High-salinity	<i>AtbZIP17</i>	拟南芥 <i>Arabidopsis</i>	盐胁迫下转录水平增加, 诱导下游逆境响应基因表达 Under the salt stress, the transcript abundance of the <i>AtbZIP17</i> gene was increased, and the <i>AtbZIP17</i> induced the expression of downstream stress-responsive genes	[49]
	<i>OsDREB1A</i>	水稻 Rice	提高转基因拟南芥中 <i>DREB1A</i> 基因的表达 Overexpression of the <i>OsDREB1A</i> in transgenic <i>Arabidopsis</i> induced overexpression of target stress-inducible genes of <i>Arabidopsis DREB1A</i> resulting in plants with higher tolerance to high-salt stress	[53]
	<i>TaWRKY93</i>	小麦 Wheat	转基因拟南芥盐胁迫下存活率提高 Transgenic <i>Arabidopsis</i> overexpression the <i>TaWRKY93</i> gene exhibited a higher survival rate under high-salinity stress	[55]
	<i>MINAC9</i>	芒草 <i>Miscanthus</i>	转基因拟南芥通过ABA依赖途径提高耐盐能力 Overexpression of the <i>MINAC9</i> gene in transgenic <i>Arabidopsis</i> improved the tolerance to high-salinity stress via an ABA-dependent pathway	[47]
	<i>OsMYB30</i>	水稻 Rice	在水稻中过表达降低了其低温耐受性 Overexpression of the <i>OsMYB30</i> in rice resulted in increased cold sensitivity	[62]
低温 Low-temperature	<i>Bol008071</i> 、 <i>Bol033132</i> 、 <i>Bol042729</i>	甘蓝 <i>Brassica oleracea</i>	低温胁迫下表达水平上升 The expression level of the <i>Bol008071</i> 、 <i>Bol033132</i> and <i>Bol042729</i> was significantly increased under cold stress	[64]
	<i>StEREBP1</i>	马铃薯 Potato	诱导含GCC-box顺式元件的基因表达参与逆境响应 Overexpression of the <i>StEREBP1</i> in transgenic potato induced expression of several GCC box-containing stress response genes	[25]
	<i>TaWRKY19</i>	小麦 Wheat	激活 <i>Cor6.6</i> 的表达, 提高转基因拟南芥耐低温能力 <i>TaWRKY19</i> can activate the expression of <i>Cor6.6</i> and overexpression of <i>TaWRKY19</i> conferred tolerance to freezing stress in transgenic <i>Arabidopsis</i>	[44]
	<i>MINAC9</i>	芒草 <i>Miscanthus</i>	使转基因拟南芥ROS的清除能力增强 Overexpression of the <i>MINAC9</i> gene in transgenic <i>Arabidopsis</i> enhanced scavenging capability of ROS	[47]

对其在不同信号途径相互作用的调控机制尚不十分明确。

另外,目前尚未见干旱、高盐及低温胁迫下转录因子直接参与调控植物养分方面的报道。对于植物吸收氮、磷、钾等营养元素的分子机制研究,主要集中于转运蛋白及其相关基因的调节。如 Duan 等研究了氮充足和不施氮条件下,冬小麦根系中硝酸盐转运蛋白 (*NRT*) 基因 *TaNRT2.1*、*TaNRT2.2*、*TaNRT2.3*、*TaNRT1.1* 和 *TaNRT1.2* 和氨转运蛋白 (*AMT*) 基因 *TaAMT1.1*、*TaAMT1.2*、*TaAMT2.1* 对土壤干旱胁迫的响应,发现氮充足情况下冬小麦对于旱胁迫更敏感,因为氮低效小麦品种中低亲和力的 *TaNRT1.1* 和 *TaNRT1.2* 基因表达受干旱胁迫诱导,而它们在氮高效小麦品种中的表达则受抑制,且干旱胁迫下,无论氮充足与否,高亲和力的 *TaNRT2.1* 基因表达均受抑制。另外 *TaAMT1.1* 和 *TaAMT2.1* 的表达也受干旱胁迫抑制^[78]。Shen 等^[79]指出,高盐胁迫能显著诱导水稻高亲和力钾转运蛋白基因 *OsHAK21* 的表达。与野生型相比, *OsHAK21* 功能遭破坏的水稻突变体对盐胁迫敏感,其芽和根中的 K^+ 积累较少且 K^+ 净吸收率显著降低,而 Na^+ 净吸收率增加。*OsHAK21* 在 K^+ 摄取缺陷型酵母和拟南芥中的功能表征进一步证明了 *OsHAK21* 具有 K^+ 转运蛋白活性。说明 *OsHAK21* 在盐胁迫下对维持水稻体内 Na^+/K^+ 动态平衡起重要作用^[79]。对于磷转运蛋白而言, Song 等提出水稻磷转运蛋白基因 *OsPT8* 在烟草中的过表达能提高转基因烟草对磷和硒的吸收,且增强了转基因烟草对低磷胁迫的耐受性^[80]。董旭等对植物磷转运子 PHT1 家族的表达模式和功能等进行了总结,发现在拟南芥、水稻、大豆及茄科等植物中,多数 PHT1 家族成员受低磷信号调控且主要在根部表达,并行使相应的磷转运功能^[81]。

在未来的研究中,应基于全基因组层面的科学分析,进一步发掘转录因子家族成员的相关功能,研究转录因子在植物多种信号途径相互作用中的调控机制,这对深入理解植物对于旱等非生物逆境应答及转录因子的调控过程具有科学价值,同时对逆境胁迫作物分子改良提供理论与材料支撑具有现实意义。

参 考 文 献:

- [1] Valliyodan B, Nguyen H T. Understanding regulatory networks and engineering for enhanced drought tolerance in plants[J]. Current Opinion in Plant Biology, 2006, 9: 189–195.
- [2] Lu H D, Xue J Q, Guo D W. Efficacy of planting date adjustment as a cultivation strategy to cope with drought stress and increase rainfed maize yield and water-use efficiency[J]. Agricultural Water Management, 2017, 179: 227–235.
- [3] Schuppler U, He P H, John P C L, et al. Effects of water stress on cell division and cell-division-cycle-2-like cell-cycle kinase activity in wheat leaves[J]. Plant Physiology, 1998, 117: 667–678.
- [4] Wu X L, Jie Y, Aoxue L, et al. Drought stress and re-watering increase secondary metabolites and enzyme activity in *Dendrobium moniliforme*[J]. Industrial Crops and Products, 2016, 94: 385–393.
- [5] Shilpi M, Narendra T. Cold, salinity and drought stresses: An overview[J]. Archives of Biochemistry and Biophysics, 2005, 444: 139–158.
- [6] Bota J, Flexas J, Medrano H. Is photosynthesis limited by decreased Rubisco activity and RuBP content under progressive water stress?[J]. New Phytologist, 2010, 162: 671–681.
- [7] Hoekstra F A, Golovina E A, Buitink J. Mechanisms of plant desiccation tolerance[J]. Trends in Plant Science, 2001, 6(9): 431–438.
- [8] Ma D Y, Sun D X, Wang C Y, et al. Expression of flavonoid biosynthesis genes and accumulation of flavonoid in wheat leaves in response to drought stress[J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2014, 80: 60–66.
- [9] Popović B M, Štajner D, Ždero-Pavlović R, et al. Water stress induces changes in polyphenol profile and antioxidant capacity in poplar plants (*Populus* spp.)[J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2016, 105: 242–250.
- [10] Oksana S, Marian B, Marek Z, et al. Applying hyperspectral imaging to explore natural plant diversity towards improving salt stress tolerance[J]. Science of the Total Environment, 2017, 578: 90–99.
- [11] 王雨, 马立敏, 周睿颖, 等. 盐胁迫对5个产地菘蓝幼苗光合特性及抗逆指标的影响[J]. 南京农业大学学报, 2017, 40(3): 416–424.
- Wang Y, Ma L M, Zhou R Y, et al. Effects of salt stress on photosynthetic characteristics and indexes of adverse circumstances-resistance of *Isatis indigotica* Fort. seedlings from five areas[J]. Journal of Nanjing Agricultural University, 2017, 40(3): 416–424.
- [12] Asish K P, Anath B D. Salt tolerance and salinity effects on plants: a review[J]. Ecotoxicology and Environmental Safety, 2005, 60: 324–349.
- [13] Manish P, Suprasanna P. Time course of physiological, biochemical, and gene expression changes under short-term salt stress in *Brassica juncea* L[J]. The Crop Journal, 2017, 5(3): 219–230.
- [14] Singh M, Kumar J, Singh S, et al. Roles of osmoprotectants in improving salinity and drought tolerance in plants: a review[J]. Reviews in Environmental Science and Bio/Technology, 2015, 14: 407–426.
- [15] Chokri Z, Micaela C, Ali F, et al. Water balance and N-metabolism in broccoli (*Brassica oleracea* L. var. Italica) plants depending on nitrogen source under salt stress and elevated CO₂[J]. Science of the Total Environment, 2016, 571: 763–771.
- [16] Urich D, Aaron B S, Tomoaki H, et al. Plant salt-tolerance mechanisms[J]. Trends in Plant Science, 2014, 9(6): 371–379.
- [17] Christian Z, Geilfus C M, Karl H M, et al. The influence of salt stress on ABA and auxin concentrations in two maize cultivars differing in salt resistance[J]. Journal of Plant Physiology, 2013, 170(2): 220–224.
- [18] Król A, Amarowicz R, Weidner S. The effects of cold stress on the phenolic compounds and antioxidant capacity of grapevine (*Vitisvinifera* L.) leaves[J]. Journal of Plant Physiology, 2015, 189: 97–104.
- [19] Fu J J, Roger N G, Xu Y F, et al. Diffusion limitations and metabolic

- factors associated with inhibition and recovery of photosynthesis following cold stress in *Elymus nutans* Griseb[J]. Journal of Photochemistry and Photo-biology B: Biology, 2016, 163: 30–39.
- [20] Asada K. Production and scavenging of reactive oxygen species in chloroplasts and their functions[J]. Plant Physiology, 2006, 141: 391–396.
- [21] Li C, Ng K Y, Fan L M. MYB transcription factors, active players in abiotic stress signaling[J]. Environmental and Experimental Botany, 2015, 114: 80–91.
- [22] Katiyar A, Smita S, Lenka S K, *et al.* Genome-wide classification and expression analysis of MYB transcription factor families in rice and *Arabidopsis*[J]. BMC Genomics, 2012, 13: 544–563.
- [23] Lee S C, Choi H W, Hwang I S, *et al.* Functional roles of the pepper pathogen induced bZIP transcription factor, *CabZIP1*, in enhanced resistance to pathogen infection and environmental stresses[J]. Planta, 2006, 224(5): 1209–1225.
- [24] Jakoby M, Weisshaar B, Dröge-Laser W, *et al.* bZIP transcription factors in *Arabidopsis*[J]. Trends in Plant Science, 2002, 7(3): 106–111.
- [25] Lee H E, Shin D J, Park S R, *et al.* Ethylene responsive element binding protein 1 (StEREBP1) from *Solanum tuberosum* increases tolerance to abiotic stress in transgenic potato plants[J]. Biochemical and Biophysical Research Communications, 2007, 353: 863–868.
- [26] Jiang L L, Wang Y B, Zhang S H, *et al.* Tomato *SIDREB1* gene conferred the transcriptional activation of drought-induced gene and an enhanced tolerance of the transgenic *Arabidopsis* to drought stress[J]. Plant Growth Regulation, 2017, 81: 131–145.
- [27] 李科友, 朱海兰. 植物非生物逆境胁迫DREB/CBF转录因子的研究进展[J]. 林业科学, 2011, 47(1): 124–134.
- Li K Y, Zhu H L. Research progress of DREB/CBF transcription factor in response to abiotic-stresses in plants[J]. Scientia Silvae Sinicae, 2011, 47(1): 124–134.
- [28] Kenichiro M, Shingo H, Hisae K S, *et al.* Role of conserved residues of the WRKY domain in the DNA-binding of tobacco WRKY family proteins[J]. Bioscience, Biotechnology and Biochemistry, 2001, 65(11): 2428–2436.
- [29] Yu G H, Jiang L L, Ma X F, *et al.* A soybean C2H2-type zinc finger gene *GmZF1* enhanced cold tolerance in transgenic *Arabidopsis*[J]. PLoS One, 2014, 9(10): e109399.
- [30] Paul J R, Imre E S, Patricia R, *et al.* WRKY transcription factors[J]. Trends in Plant Science, 2010, 15(5): 247–258.
- [31] Kazuo N, Hironori T, Junya M, *et al.* NAC transcription factors in plant abiotic stress responses[J]. Biochimica et Biophysica Acta(BBA)-Gene Regulatory Mechanisms, 2012, 1819: 97–103.
- [32] Puranik S, Bahadur R P, Srivastava P S, *et al.* Molecular cloning and characterization of a membrane associated NAC family gene, SiNAC from foxtail millet [*Setaria italica*(L.) P. Beauv.][J]. Molecular Biotechnology, 2011, 49(2): 138–150.
- [33] Kjaersgaard T, Jensen M K, Christiansen M W, *et al.* Senescence-associated barley NAC (NAM, ATAF1, 2, CUC) transcription factor interacts with radical-induced cell death 1 through a disordered regulatory domain[J]. The Journal of Biological Chemistry, 2011, 286(41): 35418–35429.
- [34] Liao Y, Zou F, Wang H W, *et al.* Soybean *GmMYB76*, *GmMYB92*, and *GmMYB177* genes confer stress tolerance in transgenic *Arabidopsis* plants[J]. Cell Research, 2008, 18(10): 1047–1060.
- [35] 丁震乾, 陈天子, 刘廷利, 等. 棉花干旱诱导MYB类转录因子 *GhRAX3* 的功能分析[J]. 中国农业科学, 2015, 48(18): 3569–3579.
- Ding Z Q, Chen T Z, Liu T L, *et al.* Function analysis of a drought stress induced MYB transcription factor *GhRAX3* in cotton[J]. Scientia Agricultura Sinica, 2015, 48(18): 3569–3579.
- [36] Zhou C P, Chen Y B, Wu Z Y, *et al.* Genome-wide analysis of the MYB gene family in physic nut (*Jatropha curcas* L.)[J]. Gene, 2015, 572: 63–71.
- [37] Wei T, Michael P. Transcription factor *AtbZIP60* regulates expression of Ca^{2+} -dependent protein kinase genes in transgenic cells[J]. Molecular Biology Reports, 2013, 40(3): 2723–2732.
- [38] Ying S, Zhang D F, Fu J, *et al.* Cloning and characterization of a maize bZIP transcription factor, *ZmbZIP72*, confers drought and salt tolerance in transgenic *Arabidopsis*[J]. Planta, 2012, 235: 253–266.
- [39] Tu M X, Wang X H, Feng T Y, *et al.* Expression of a grape (*Vitis vinifera*) bZIP transcription factor, *VlbZIP36*, in *Arabidopsis thaliana* confers tolerance of drought stress during seed germination and seedling establishment[J]. Plant Science, 2016, 252: 311–323.
- [40] Wang J W, Yang F P, Chen X Q, *et al.* Induced expression of DREB transcriptional factor and study on its physiological effects of drought tolerance in transgenic wheat[J]. Acta Genetica Sinica, 2006, 33(5): 468–476.
- [41] Chen M, Wang Q Y, Cheng X G, *et al.* *GmDREB2*, a soybean DRE-binding transcription factor, conferred drought and high-salt tolerance in transgenic plants[J]. Biochemical and Biophysical Research Communications, 2007, 353: 299–305.
- [42] Yang X Y, Xie J X, Lu X P, *et al.* Isolation of a citrus ethylene-responsive element binding factor gene and its expression in response to abiotic stress, girdling and shading[J]. Scientia Horticulturae, 2011, 127: 275–281.
- [43] Wang X T, Zeng J, Li Y, *et al.* Expression of *TaWRKY44*, a wheat WRKY gene, in transgenic tobacco confers multiple abiotic stress tolerances[J]. Frontiers in Plant Science, 2015, 6: 615–628.
- [44] Niu C F, Wei W, Zhou Q Y, *et al.* Wheat WRKY genes *TaWRKY2* and *TaWRKY19* regulate abiotic stress tolerance in transgenic *Arabidopsis* plants[J]. Plant, Cell and Environment, 2012, 35(6): 1156–1170.
- [45] Mao H D, Yu L J, Han R, *et al.* *ZmNAC55*, a maize stress-responsive NAC transcription factor, confers drought resistance in transgenic *Arabidopsis*[J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2016, 105: 55–66.
- [46] Mao H D, Wang H W, Liu S X, *et al.* A transposable element in a NAC gene is associated with drought tolerance in maize seedlings[J]. Nature Communications, 2015, 6: 8326–8339.
- [47] Zhao X, Yang X W, Pei S Q, *et al.* The *Miscanthus* NAC transcription factor *MINAC9* enhances abiotic stress tolerance in transgenic *Arabidopsis*[J]. Gene, 2016, 586: 158–169.
- [48] Chen N, Yang Q L, Pan L J, *et al.* Identification of 30 MYB transcription factor genes and analysis of their expression during abiotic stress in peanut (*Arachis hypogaea* L.)[J]. Gene, 2014, 533: 332–345.
- [49] Liu J X, Srivastava R, Howell S H. Stress-induced expression of an activated form of *AtbZIP17* provides protection from salt stress in *Arabidopsis*[J]. Plant, Cell and Environment, 2008, 31(12): 1735–1743.
- [50] Xiang Y, Tang N, Du H, *et al.* Characterization of *OsbZIP23* as a key player of the basic leucine zipper transcription factor family for conferring abscisic acid sensitivity and salinity and drought tolerance in rice[J]. Plant Physiology, 2008, 148: 1938–1952.
- [51] Wang Q Y, Guan Y C, Wu Y R, *et al.* 2008. Overexpression of a rice *OsDREB1F* gene increases salt, drought, and low temperature

- tolerance in both *Arabidopsis* and rice[J]. Plant Molecular Biology, 2008, 67(6): 589–602.
- [52] Zhang X X, Tang Y J, Ma Q B, *et al.* *OsDREB2A*, a rice transcription factor, significantly affects salt tolerance in transgenic soybean[J]. PLoS One, 2013, 8(12): e83011.
- [53] Dubouzet J G, Sakuma Y, Ito Y, *et al.* *OsDREB* genes in rice, *Oryza sativa* L., encode transcription activators that function in drought-, high-salt- and cold-responsive gene expression[J]. Plant Journal, 2003, 33(4): 751–763.
- [54] Yao W J, Wang L, Zhou B, *et al.* Over-expression of poplar transcription factor *ERF76* gene confers salt tolerance in transgenic tobacco[J]. Journal of Plant Physiology, 2016, 198: 23–31.
- [55] Qin Y X, Tian Y C, Liu X Z. A wheat salinity-induced WRKY transcription factor *TaWRKY93* confers multiple abiotic stress tolerance in *Arabidopsis thaliana*[J]. Biochemical and Biophysical Research Communications, 2015, 464: 428–433.
- [56] Zhou L, Wang N N, Gong S Y, *et al.* Overexpression of a cotton (*Gossypium hirsutum*) WRKY gene, *GhWRKY34*, in *Arabidopsis* enhances salt-tolerance of the transgenic plants[J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2015, 96: 311–320.
- [57] Jia H H, Wang C, Wang F, *et al.* *GhWRKY68* reduces resistance to salt and drought in transgenic *Nicotiana glauca*[J]. PLoS One, 2015, 10(3): e0120646.
- [58] Mohammed N S, Dhawya M, Faical B. Identification and expression analysis of the NAC transcription factor family in durum wheat (*Triticum turgidum* L. ssp. *durum*)[J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2017, 112: 117–128.
- [59] Xu Z Y, Gong B Z X, Wang C Y, *et al.* Wheat NAC transcription factor *TaNAC29* is involved in response to salt stress[J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2015, 96: 356–363.
- [60] Wei S W, Gao L W, Zhang Y D, *et al.* Genome-wide investigation of the NAC transcription factor family in melon (*Cucumis melo* L.) and their expression analysis under salt stress[J]. Plant Cell Reports, 2016, 35(9): 1827–1840.
- [61] Gopal S, Park J I, Ahmed N U, *et al.* Characterization and expression profiling of MYB transcription factors against stresses and during male organ development in Chinese cabbage (*Brassica rapa* ssp. *pekinensis*)[J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2016, 104: 200–215.
- [62] Yan L, Mei Y, Dan H, *et al.* The *OsMYB30* transcription factor suppresses cold tolerance by interacting with a JAZ protein and suppressing β -amylase expression[J]. Plant Physiology, 2017, 173(2): 1475–1491.
- [63] Hwang I, Jung H J, Park J I, *et al.* Transcriptome analysis of newly classified bZIP transcription factors of *Brassica rapa* in cold stress response[J]. Genomics, 2014, 104: 194–202.
- [64] Hwang I, Manoharan R K, Kang J G *et al.* Genome-wide identification and characterization of bZIP transcription factors in *Brassica oleracea* under cold stress[J]. BioMed Research International, 2016, 2016: 1–18.
- [65] Niu Y D, Hu T M, Zhou Y G, *et al.* Isolation and characterization of two *Medicago falcata* AP2/EREBP family transcription factor cDNA, *MfDREB1* and *MfDREB1s*[J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2010, 48: 971–976.
- [66] Kim C Y, Vo K T X, Nguyen C D, *et al.* Functional analysis of a cold-responsive rice WRKY gene, *OsWRKY71*[J]. Plant Biotechnology Reports, 2016, 10(1): 13–23.
- [67] Wang L, Zhu W, Fang L C, *et al.* Genome-wide identification of WRKY family genes and their response to cold stress in *Vitis vinifera*[J]. BMC Plant Biology, 2014, 14: 103–116.
- [68] Zhang Y, Yu H J, Yang X Y, *et al.* *CsWRKY46*, a WRKY transcription factor from cucumber, confers cold resistance in transgenic-plant by regulating a set of cold-stress responsive genes in an ABA-dependent manner[J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2016, 108: 478–487.
- [69] Ma N N, Zuo Y Q, Liang X Q, *et al.* The multiple stress-responsive transcription factor *SINAC1* improves the chilling tolerance of tomato[J]. Physiologia Plantarum, 2013, 149(4): 474–486.
- [70] Li X D, Zhuang K Y, Liu Z M, *et al.* Overexpression of a novel NAC-type tomato transcription factor, *SINAM1*, enhances the chilling stress tolerance of transgenic tobacco[J]. Journal of Plant Physiology, 2016, 204: 54–65.
- [71] Zhu J K. Abiotic stress signaling and responses in plants[J]. Cell, 2016, 176: 313–324.
- [72] Guiltinan M J. A plant leucine zipper protein that recognizes an abscisic acid response element[J]. Science, 1990, 250(4978): 267–271.
- [73] Shi H Z, Ishitani M, Kim C, *et al.* The *Arabidopsis thaliana* salt tolerance gene *SOS1* encodes a putative Na^+/H^+ antiporter[J]. Proceedings of the National Academy of Science of the United States, 2000, 97(12): 6896–6901.
- [74] Chinnusamy V, Zhu J H, Zhu J K. Cold stress regulation of gene expression in plants[J]. Trends Plant Science, 2007, 12(10): 444–451.
- [75] Lee B H, Henderson D A, Zhu J K. The *Arabidopsis* cold-responsive transcriptome and its regulation by ICE1[J]. The Plant Cell, 2005, 17(11): 3155–3175.
- [76] Zhu J H, Shi H Z, Lee B H, *et al.* An *Arabidopsis* homeodomain transcription factor gene, *HOS9*, mediates cold tolerance through a CBF-independent pathway[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States, 2004, 101(26): 9873–9878.
- [77] Dai X Y, Xu Y Y, Ma Q B, *et al.* Overexpression of an R1R2R3 MYB gene, *OsMYB3R-2*, increases tolerance to freezing, drought, and salt stress in transgenic *Arabidopsis*[J]. Plant Physiology, 2007, 143: 1739–1751.
- [78] Duan J F, Hui T, Gao Y J. Expression of nitrogen transporter genes in roots of winter wheat (*Triticum aestivum* L.) in response to soil drought with contrasting nitrogen supplies[J]. Crop and Pasture Science, 2017, 67(2): 128–136.
- [79] Shen Y, Shen L K, Shen Z X, *et al.* The potassium transporter OsHAK21 functions in the maintenance of ion homeostasis and tolerance to salt stress in rice[J]. Plant, Cell and Environment, 2015, 38(12): 2766–2779.
- [80] Song Z P, Shao H F, Huang H G, *et al.* Overexpression of the phosphate transporter gene *OsPT8* improves the Pi and selenium contents in *Nicotiana tabacum*[J]. Environmental and Experimental Botany, 2017, 137: 158–165.
- [81] 董旭, 王雪, 石磊, 等. 植物磷转运子PHT1家族研究进展[J]. 植物营养与肥料学报, 2017, 23(3): 799–810.
- Dong X, Wang X, Shi L, *et al.* Advances in plant PHT1 phosphate transporter family research[J]. Journal of Plant Nutrition and Fertilizer, 2017, 23(3): 799–810.