

# ABF 转录因子在植物响应非生物胁迫中的作用

陈乃钰, 张国香, 张力爽, 安逸民, 杜家欢, 王 丹, 郭长虹

(哈尔滨师范大学生命科学与技术学院 / 黑龙江省分子细胞遗传与遗传育种重点实验室, 哈尔滨 150025)

**摘要:** 非生物胁迫严重影响植物的生长发育及农作物的产量。植物激素脱落酸(ABA, abscisic acid)是植物响应非生物胁迫的重要信号分子,其介导的ABA信号途径在植物应答非生物胁迫过程中发挥关键作用,其中ABF(ABA-responsive element binding factors)转录因子在ABA信号途径中扮演着重要的角色。ABF转录因子是一类特异识别ABA响应元件(ABRE, ABA-responsive element)的碱性亮氨酸拉链蛋白,属于bZIP家族中的A亚族。它含有5个高度保守的结构域,C1、C2、C3、C4以及可以结合DNA序列的bZIP区域,这些保守结构域能够被蔗糖非发酵型蛋白激酶2(SnRK2, sucrose non-fermenting-1 related protein kinase 2)和钙依赖蛋白激酶(CDPK, calcium-dependent protein kinase)等多种蛋白激酶磷酸化,进而激活ABF蛋白的转录活性,使其参与ABA和逆境胁迫的调控表达。近年来,有较多研究发现不同物种中的ABF类转录因子在植物响应非生物胁迫的过程中具有重要作用。本文综述了ABF转录因子的结构特征及识别的顺式作用元件如G-ABRE、C-ABRE、“偶联元件3”(CE3, coupling element 3)等、调控修饰途径及其在盐、干旱、低温等非生物胁迫应答中的作用,并对未来ABF转录因子的研究方向进行展望,为通过调控ABF转录因子从而培育优良抗逆作物品种提供研究思路。

**关键词:** ABF 转录因子; 调控修饰; 非生物胁迫; ABA; 植物

## The Role of ABF Transcription Factors in Response to Abiotic Stress in Plant

CHEN Nai-yu, ZHANG Guo-xiang, ZHANG Li-shuang, AN Yi-min, DU Jia-huan,  
WANG Dan, GUO Chang-hong

(College of Life Science and Technology, Harbin Normal University/Key Laboratory of Molecular Cytogenetics and Genetic Breeding of Heilongjiang Province, Harbin 150025)

**Abstract:** Abiotic stress seriously affects plant growth and destabilizes crop yield. The plant hormone abscisic acid (ABA) is an important signaling molecule for plants to respond to abiotic stress. The ABA signal pathway mediated by it plays a key role in the process of plant response to abiotic stress. Among them, ABF (ABA-responsive element binding factors) transcription factors play an important role in the ABA signal pathway. ABF transcription factor is a type of basic leucine zipper protein that specifically recognizes ABA-responsive element (ABRE), and they belong to the A subfamily of the bZIP family. ABF protein contains 5 highly conserved domains, C1, C2, C3, C4 and bZIP regions that can bind to DNA sequences. Besides, these conserved domains of ABF protein can be phosphorylated by many protein kinases, such as SnRK2 (sucrose non-fermenting-1 related protein kinase 2) and CDPK (calcium dependent protein kinase), followed with the activation of the transcription activity of ABF protein. After finishing all the above steps, finally, they can participate in the regulation of ABA

收稿日期: 2021-01-09 修回日期: 2021-01-29 网络出版日期: 2021-03-29

URL: <http://doi.org/10.13430/j.cnki.jpgr.20210109001>

第一作者研究方向为植物遗传学与基因工程, E-mail: 767951677@qq.com

通信作者: 郭长虹, 研究方向为植物遗传学, E-mail: kaku3008@126.com

**基金项目:** 国家自然科学基金(31770575, 31972507); 黑龙江省科技攻关项目(GA19B103); 黑龙江省自然科学基金优秀项目(YQ2020C033); 哈尔滨师范大学研究生创新基金(HSDSSCX2020-05)

**Foundation projects:** National Natural Science Foundation of China (31770575, 31972507), Science and Technology Project of Heilongjiang Province (GA19B103), Excellent Youth Project of Natural Science Foundation of Heilongjiang Province (YQ2020C033), The Postgraduate Innovation Fund of Harbin Normal University (HSDSSCX2020-05)

and stress expression. In recent years, many studies have found that ABF transcription factors in different species play an important role in response to abiotic stress in plants. This article reviews the structural characteristics of ABF transcription factors, the identified cis-acting elements such as G-ABRE, C-ABRE and CE3 (coupling element 3), the regulatory modification pathway and their roles in response to abiotic stress such as salt, drought and cold. It also looks forward to the future research direction of ABF transcription factors, and provides research ideas for the cultivation of excellent stress-resistant crop varieties by regulating ABF transcription factors.

**Key words:** ABF transcription factors; regulatory modification; abiotic stress; ABA; plant

脱落酸 (ABA, abscisic acid) 在植物响应非生物胁迫过程中起着关键作用<sup>[1]</sup>。在盐、干旱、低温等非生物胁迫下,植物体内的 ABA 被显著诱导合成,并启动一系列信号途径激活植物抗逆机制<sup>[2]</sup>。其中 ABF (ABA-responsive element binding factors) 转录因子在 ABA 信号途径中扮演着重要的角色<sup>[3-5]</sup>。ABA 响应基因的启动子区域通常含有 ABA 响应元件 (ABRE, ABA-responsive element)<sup>[6]</sup>, 而 ABF 转录因子是特异识别 ABRE 的一类碱性亮氨酸拉链 (bZIP, basic leucine zipper) 蛋白,属于 bZIP 家族中的 A 亚族,主要参与 ABA 和逆境胁迫的调控表达,也被称为 ABRE 结合蛋白 (AREB, ABA responsive element binding protein) 或 ABRE 结合因子 (ABFs, ABRE binding factors)<sup>[7-9]</sup>。本文对 ABF 转录因子的结构特征及识别的顺式作用元件、调控修饰途径及其在应答非生物胁迫中的作用进行综述,为今后更加深入地研究和利用 ABF 转录因子提高植物对非生物胁迫的抗性提供理论依据。

## 1 ABF 转录因子结构特征及识别的顺式作用元件

### 1.1 ABF 转录因子结构特征

模式植物拟南芥 ABF 类转录因子的主要成员为 ABF1、AREB1/ABF2、AREB2/ABF4 和 ABF3, 这些家族成员主要在营养组织中表达<sup>[10-11]</sup>。其中 ABF1 受低温胁迫显著诱导, AREB1/ABF2、AREB2/ABF4 和 ABF3 受 ABA、脱水和高盐等渗透胁迫诱导<sup>[10]</sup>。通过用拟南芥 ABF1-4 氨基酸序列在 Phytozome 数据库 (<http://www.phytozome.net/>) 的基因组注释信息中发现常见的作物如水稻 (*Oryza sativa* L.)、小麦 (*Triticum aestivum* L.)、大豆 (*Glycine max* (L.) Merr.) 中分别有 9、10、14 个 ABF 基因。Li 等<sup>[12]</sup>对 29 种陆地植物中的 95 种 ABF 蛋白的蛋白质长度、分子量进行分析,发现 ABF 的

长度和分子量范围分别为 254~485 aa, 27.81~52.95 KD。ABF 类转录因子还在马铃薯 (*Solanum tuberosum* L.)、苦荞麦 (*Fagopyrum tataricum* (L.) Gaertn.)、油菜 (*Brassica napus* L.)、棉花 (*Gossypium hirsutum* L.)<sup>[13-16]</sup>等其他的植物中被鉴定和研究。

典型的 AREB/ABFs 家族成员在结构上具有 5 个高度保守的基序,分别为氨基酸序列 N 端的 C1、C2、C3 和 C 端 1 个可以结合 DNA 序列的 bZIP 区域以及 C 末端的 C4 结构域<sup>[17]</sup>。这些保守结构域均富含 R-X-X-S/T 序列,此序列能够被钙依赖蛋白激酶 (CDPK, calcium-dependent protein kinase) 和蔗糖非酵解型蛋白激酶 2 (SnRK2, sucrose non-fermenting-1 related protein kinase 2) 磷酸化,来激活 ABF 蛋白的转录活性<sup>[18-19]</sup>。ABF 转录因子通过被磷酸化激活,进而结合下游基因启动子区 ABRE 元件以实现调控下游胁迫响应代谢途径的功能<sup>[20-21]</sup>。

### 1.2 ABF 识别的顺式作用元件

从 ABA 调控基因的启动子区域分析中已经鉴定出许多响应 ABA 的顺式作用元件<sup>[9]</sup>。ABF 转录因子通常识别 ABRE (PyACGTGG/TC) 顺式作用序列,其核心序列是 ACGT,也称为 G-ABRE (G-box)。含有 ACGT 的这类 ABRE 元件以小麦 *Em* 基因的 *Emla* 元件 (GGACACGTGGC) 为代表。水稻 *Rab16* (Ras analog in brain (Rab)/Small GTP-binding protein) 基因有 2 个与 G-ABRE 相对应的进化保守基序,即基序 I (GTACGTGGC) 和基序 II (CGG/CCGCGCT)<sup>[22]</sup>。

还有一类不包含 ACGT 序列的 ABRE,如大麦 *HVA1* (Hordeum vulgare group III LEA protein 1) 基因启动子区的“偶联元件 3” (CE3, coupling element 3) (ACGCGTGTCTC) 和水稻 *Rab16B* 的“基序 III” (GCCGCGTGGC) 等,被称为 C-ABRE。这些元件的序列与前一种 G-ABRE 的序列相似,由于核心识别序列在 ABF 蛋白识别和结合顺式作用元件的过程中至关重要,因此 ACGT 元件序列中的 A 被 G 取代

的单碱基差异会导致 ABF 不能与 CGCGTG 元件结合<sup>[9]</sup>,但 C-ABRE 与 ABF 识别的 G-ABRE 在功能上具有协同作用,在 *HVA22*、*HVA1* 和 *Rab16B* 基因中发现 ABRE 和偶联元件 (CE) 相距不到 20 bp,共同形成 ABA 响应复合物 (ABRC)<sup>[23]</sup>。

一般来说,单一的 ABRE 元件不足以启动对 ABA 的响应,ABA 响应基因启动子区存在多个 ABRE 元件,可以更有效地启动其表达,协同启动 ABA 依赖性转录调控过程。

## 2 ABF 转录因子的调控修饰途径

### 2.1 正调控途径

磷酸化是诱导 ABF 转录因子激活的最常见的修饰形式。蔗糖非酵解蛋白激酶 (SnRKs) 是植物胁迫响应过程中的一类蛋白激酶,它作为 ABF 转录因子的直接上游激酶,通过磷酸化 ABF 转录因子激活其转录活性,是目前研究最为深入的 ABF 磷酸化激活途径。SnRK 基因家族分为 3 个亚家族: SnRK1、SnRK2 和 SnRK3/CIPK,其中 SnRK2 在 ABA 信号中起主要的调控作用<sup>[24]</sup>。在没有 ABA 的情况下,2C 类蛋白磷酸酶 PP2C (clade-A protein phosphatase type 2Cs) 使 SnRK2 维持去磷酸化状态,从而抑制了它启动的下游 ABF 响应过程。在 ABA 存在的情况下,与 ABA 结合的 PYR/PYL/RCARs (pyrabactin resistance/pyrabactin resistance-like/regulatory components of ABA receptors) 蛋白和 PP2C 相互作用并抑制其活性,SnRK2 保持磷酸化活性状态,以激活胁迫下游响应途径<sup>[25]</sup>。

Yoshida 等<sup>[26]</sup>发现拟南芥 3 个 ABF 蛋白 AREB1/ABF2、AREB2/ABF4 和 ABF3 分别受激酶 SnRK2.2、SnRK2.6 和 SnRK2.3 的磷酸化而激活。SnRK2 与多种蛋白相互关联,共同参与调控 ABA 信号途径。ABA 激活的油菜素内酯不敏感 2 (BIN2, brassinosteroid insensitive 2) 可以磷酸化并激活 SnRK2.2 和 SnRK2.3 以增强 ABA 信号传导<sup>[27-28]</sup>。Li 等<sup>[29]</sup>研究发现,在 ABA 处理后,SnRK2 激酶使泛素结合蛋白 (FREE1, FYVE domain protein required for endosomal sorting 1) 磷酸化,活化的 FREE1 进入细胞核与 ABF4 相互作用并抑制其转录活性。此外,韧皮部蛋白 (PP2-B11, phloem protein 2-B11) 或高表达渗透响应基因 (HOS15, high expression of osmotically responsive genes 15) 可以参与 SnRK2 的降解过程<sup>[30-31]</sup> (图 1)。

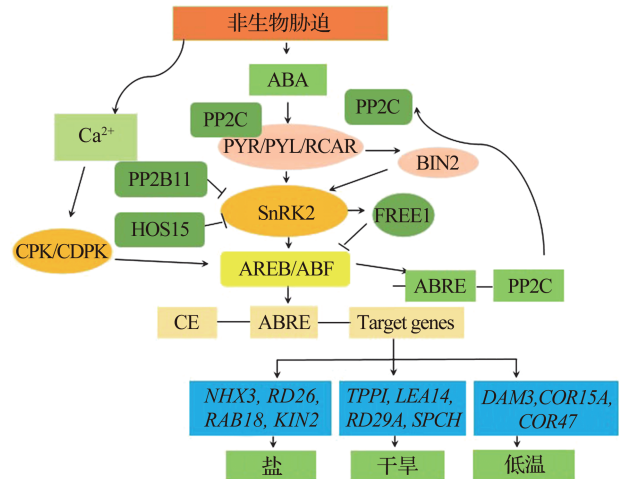


图 1 ABF 转录因子的调控修饰途径

Fig.1 The regulatory modification pathways of ABF transcription factor

除了 SnRK 途径外,近年来的研究发现了其他的磷酸化途径激活 ABF 转录因子活性,如 CDPK 途径等 (图 1)。Zhu 等<sup>[32]</sup>在拟南芥中通过免疫印迹实验发现,AtCDPK4 和 AtCDPK11 可以磷酸化 AtABF1 和 AtABF4,并通过调控气孔运动来提高对高盐和干旱胁迫的耐受性。Zhao 等<sup>[33]</sup>发现 AtCDPK12 在体外与 2C 型蛋白磷酸酶 ABI2 相互作用,并且使 AtABF1 和 AtABF4 被磷酸化。这些结果表明,拟南芥 AtABF1 和 AtABF4 转录因子可以被多种 CDPK 蛋白激酶磷酸化。Zhang 等<sup>[34]</sup>研究发现 AtCDPK6 可以磷酸化 AtABF3,作为 ABF 激活因子正调控植物对干旱的抗性。AtCDPK32 参与对 ABA 和非生物胁迫的响应并磷酸化 AtABF4,进一步研究发现,AtABF4 蛋白的 Ser<sup>110</sup> 残基是 AtCDPK32 的磷酸化靶点<sup>[35]</sup>。马铃薯 StABF1 蛋白含有 5 个丝氨酸残基和 2 个苏氨酸残基,这些残基可被 StCDPK2 激酶靶向磷酸化,在 Ca<sup>2+</sup> 依赖途径的调控下响应 ABA 和盐胁迫被活化转录激活活性<sup>[36]</sup>。对 StCDPK3 激酶研究发现,随着激酶量的增加,ABF 磷酸化程度逐渐增强<sup>[37]</sup>。随着对 ABF 磷酸化激活途径研究的逐渐深入,多种 ABF 的活化途径被发现,这表明 ABF 的活性受到多种途径的精密调控。

### 2.2 负调控及反馈调节途径

拟南芥基因组中编码的约 76 个 PP2C 被划分为 10 个组 (A~J)<sup>[38]</sup>。ABI1 (ABA-insensitive 1) 和 ABI2 是在植物中最先研究的 2 个 PP2C 基因。在拟南芥中的研究表明,带有显性突变 *abi1-1* (*abi1*<sup>G180D</sup>)、*abi2-1* (*abi2*<sup>G168D</sup>) 或表达突变 HABI<sup>G246D</sup>



蛋白的植株对 ABA 高度不敏感,导致了在 ABA 处理条件下表现出种子休眠被抑制,气孔调节异常等 ABA 不敏感的表型<sup>[39-40]</sup>,这证明了 PP2Cs 负调控植物中 ABA 介导的信号传导过程。活化的 ABF 转录因子通过调控 ABA 信号通路的负调控因子 PP2C 基因,从而在 ABA 信号的负反馈调节中发挥作用。Wang 等<sup>[41]</sup>通过 qRT-PCR 分析发现,ABA 诱导的所有 9 个 A 组 PP2C 基因的表达在 2 个 ABF 三重突变体 *abf1 abf3 abf4* 和 *abf2 abf3 abf4* 中均显著降低,而在 *abf1 abf2 abf3 abf4* 四突变体苗中进一步降低,这表明 ABF 转录因子参与了 ABA 诱导的 A 组 PP2C 基因表达的调控。进一步通过酵母单杂交实验发现,ABF 转录因子可以直接与 *ABI1*、*ABI2* 基因的启动子结合,并介导它们的快速诱导表达,进而负调控 ABA 信号途径。由受诱导的 PP2C 和活化的 ABF 在胁迫条件下形成一个负反馈调节体系,紧密调控 ABA 信号响应途径在胞内的动态平衡(图 1)。

### 3 ABF 转录因子在应答非生物胁迫中的作用

#### 3.1 盐胁迫

土壤盐渍化是限制植物生长的主要非生物环境胁迫因素之一,土壤中高浓度盐分会对植物细胞造成渗透胁迫和离子毒害(主要是  $\text{Na}^+$ )以及氧化胁迫等次级胁迫。盐胁迫不仅会引起多种生理变化,如植物失水、黄化和萎蔫,还会引起植物体内的生化变化,一些大分子物质如蛋白质和脂类被破坏和水解,导致代谢紊乱,甚至引起植物死亡<sup>[42]</sup>。ABF 转录因子介导的 ABA 依赖的植物抗盐途径主要通过调节气孔导度,提升活性氧代谢效率和激活离子转运途径来实现。

刘帅等<sup>[43]</sup>研究发现,在盐胁迫中,拟南芥 *abf3* 和 *abf4* 突变体对盐胁迫更加敏感,同时突变体叶片的叶绿素含量降低,黄化率增加,这暗示着 *AtABF3* 和 *AtABF4* 基因在盐胁迫响应中发挥一定的作用。通过研究拟南芥 *AtABF4* 基因在马铃薯中的过表达发现,在盐胁迫条件下,转基因马铃薯的相对含水量得到提升,并导致气孔导度和蒸腾速率低于野生型,转 *AtABF4* 基因马铃薯表现出更强的抗盐性。同时,在盐胁迫下,转基因马铃薯的块茎产量与贮藏能力均得到提升<sup>[44]</sup>,这说明 *AtABF4* 基因在盐胁迫中有一定作用。在拟南芥中甘薯(*Ipomoea batatas* (L.) Lam.) *IbABF4* 基因的过表达表现出抗盐的表

型,并且进一步的生理实验表明转 *IbABF4* 基因拟南芥具有较高的光合效率、较低的丙二醛以及过氧化氢含量<sup>[45]</sup>。这些 ABF 基因的发现为抗盐作物育种提供了优秀的遗传基因资源。

玉米 ABF 类转录因子 *ZmbZIP4*、*ZmbZIP72* 基因都会受到盐胁迫诱导表达。*ZmbZIP4* 的过表达株系在萌发期和幼苗期遭受高盐胁迫后均表现出更高的存活率,而突变体则对盐胁迫更敏感。*ZmbZIP4* 蛋白可以正调控 *NHX3* ( $\text{Na}^+/\text{H}^+$  antiporter) 基因的表达,增强转基因植株在盐胁迫下的离子区域化作用<sup>[46]</sup>。对 *ZmbZIP72* 基因在拟南芥中的过表达发现,在盐胁迫后的覆水期表现出更强的恢复能力<sup>[47]</sup>。

苦荞麦中 ABF 同源基因 *FtbZIP5* 基因受到盐胁迫的诱导,在拟南芥中的过表达降低了转基因植物在盐胁迫条件下所受到的氧化损伤,并使 *AtRD26* (*responsive to dehydration 26*) 和 *AtCOR15* (*cold regulated 15*) 等 ABA 依赖的胁迫响应基因的表达水平显著增加<sup>[14]</sup>。油菜 *BnaABF2* 基因在拟南芥中的过表达也影响了胁迫响应基因表达的变化,如 *RAB18* (*responsive to ABA 18*) 和 *KIN2* 等。这个结果使转基因植株气孔孔径降低并抑制了盐胁迫条件下的失水过程,从而提升了植株的抗盐能力<sup>[15]</sup>。

#### 3.2 干旱胁迫

干旱是植物面对的另一主要非生物胁迫,是导致作物减产的主要因素之一。轻度的干旱降低作物产量,严重的干旱则会使植物永久萎焉而导致绝产<sup>[48]</sup>。ABF 类转录因子强烈响应干旱胁迫的影响,并在植物抗干旱的过程中扮演重要角色。

拟南芥 *AtABF2*、*AtABF3* 和 *AtABF4* 均受到干旱的强烈诱导,被认为是植物参与干旱胁迫耐受性的 ABA 信号转导的主要转录因子。拟南芥 *AREB/ABF* 三重突变体 *areb1 areb2 abf3* 表现出干旱耐受性降低和对外源 ABA 的敏感性降低。进一步的转录组分析表明, *AtABF2*、*AtABF3* 和 *AtABF4* 的突变导致许多渗透胁迫诱导基因的表达水平降低<sup>[21]</sup>。Yoshida 等<sup>[26]</sup>发现, *ABF1* 在干旱胁迫下也具有重要作用。与 *areb1 areb2 abf3* 突变体相比, *areb1 areb2 abf3 abf1* 四倍体突变植物表现出更强的干旱敏感性和更低的 ABA 敏感性。同时,在四重突变体中许多响应脱水胁迫的基因(包括 LEA 蛋白基因和转录因子)的表达水平降低。

目前,多种作物中干旱响应的 ABF 基因的功能已经得到了研究。小麦 *TaABF3* 基因受到干旱胁迫被显著诱导表达,过表达 *TaABF3* 的转基因拟

南芥在干旱胁迫下,脯氨酸和可溶性糖含量均显著高于野生型植物,同时干旱胁迫响应基因(*LEA14*、*RD29A*、*DREB2A*等)在转基因植物中上调表达,这表明 *TaABF3* 在拟南芥中的过表达可以增强转基因植物的抗旱性<sup>[12]</sup>。在棉花中过表达拟南芥 *AtABF3* 和棉花 *GhABF2D* 2 个 ABF 转录因子均能够通过气孔调节显著提高转基因植株的抗旱能力<sup>[16]</sup>。然而,胡萝卜 (*Daucus carota* var. *sativa* Hoffm.) *DcABF3* 基因在拟南芥中过表达则会导致转基因植物的气孔密度增加,导致严重失水现象。进一步表达分析发现, *DcABF3* 的过表达造成气孔发育相关转录因子 *SPCH*、*FAMA*、*MUTE* 和 *SCRM5* 等的高表达。此外,在外源 ABA 处理下,过表达 *DcABF3* 的拟南芥幼苗的根长和发芽率均增加,降低了转基因拟南芥 ABA 敏感性,这也意味着 *DcABF3* 在 ABA 信号通路中具有重要作用<sup>[49]</sup>。

随着 ABF 转录因子在植物响应干旱胁迫途径中的研究不断深入,ABF 响应干旱胁迫的下游基因网络得到了更深入的阐述。拟南芥 *AtAREB3*/*AtDPBF3* 可以结合气孔调节基因 *AtADF5* 的启动子区以激活其转录,通过调节叶片气孔导度增强植物的抗旱性<sup>[50]</sup>。Feng 等<sup>[51]</sup> 对木薯 (*Manihot esculenta* Crantz) *MeABFs* 研究发现, *MeABFs* 蛋白可以结合 *MeBADH1* 启动子激活其表达,进而促进甜菜碱 (GB) 的生物合成和积累,通过保持渗透平衡增强木薯对脱水胁迫的耐受性。Lin 等<sup>[52]</sup> 发现 *AtABF1*、*AtABF2* 和 *AtABF4* 均可以增强拟南芥海藻糖 6-磷酸酶基因 *TPPI* (*Trehalose-6-phosphate phosphatase*) 的表达并提高植物的抗旱性。玫瑰 (*Rosa rugosa* Thunb.) *RhABF2* 可以直接结合铁蛋白基因 *RhFer1* 的启动子区,并且 *RhABF2* 基因的沉默降低了干旱胁迫下的脱水耐受性并破坏了玫瑰花瓣中的铁稳态<sup>[53]</sup>,可见, *RhABF2* 在玫瑰抗旱途径和维持铁稳态途径中发挥着重要作用。ABF 除了激活胁迫下游基因的表达,还可以与其他蛋白互作调控植物的耐旱性。Wang 等<sup>[54]</sup> 发现 DELLA 蛋白可以与 ABF2 转录因子相互作用提高植物抗旱性。而 Xu 等<sup>[55]</sup> 研究发现,锌指蛋白 BBX19 可以和 ABF3 互作负调控菊花的耐旱性。

### 3.3 低温胁迫

低温冷害或冻害都会对植物造成严重危害,低温可引起细胞膜冻结,并通过渗透、氧化和其他胁迫直接或间接地抑制植物的生长,造成不可逆转的损害,严重影响作物产量和质量<sup>[56]</sup>。近年来的研究

逐渐揭示了 ABF 转录因子在植物响应低温过程中的功能。例如,杨玲等<sup>[57]</sup> 从烟草品种红花大金元中克隆到 2 个 ABF 基因, *NtABF1* 和 *NtABF2*,发现这 2 个基因均能迅速响应低温胁迫,4 ℃ 处理 1 h 时, *NtABF1* 和 *NtABF2* 相对表达量均达到最大值;棉花 *GhbZIP15* 基因在低温处理下的表达呈下降趋势,这表明在低温胁迫下 *GhbZIP15* 基因可能起到负调控作用<sup>[58]</sup>;马铃薯 *StABF1* 基因正调控马铃薯对低温的抗性,在 4 ℃ 低温处理下受到诱导表达,并且随着处理时间的增长,其表达量逐渐增加<sup>[36]</sup>;胡萝卜 *DcABF1* 基因受到低温胁迫的强烈诱导表达,并在 24 h 时表达量最高<sup>[59]</sup>。

不同的 ABF 转录因子在响应低温的过程中具有独特的组织特异性和时空特异性。孟宇红等<sup>[60]</sup> 对木薯 ABF 类转录因子 *MebZIP7* 和 *MebZIP9* 的研究表明, *MebZIP7* 在 4 ℃ 胁迫 0.5 h 后在植物的叶片和根中的表达水平达峰值,随后在根和叶中的转录活性都逐渐降低;而 *MebZIP9* 在叶片中的表达受低温抑制,在受胁迫 1 h 后的相对表达量最低,然而在根中的表达受到了诱导,并在 0.5 h 时达到峰值。Wang 等<sup>[61]</sup> 通过 ChIP 实验发现,在拟南芥中过表达小麦抗寒基因 *TaAREB3*,可以增强拟南芥的耐寒性,并激活其他低温响应基因,如 *RD29A*、*RD29B*、*COR15A* 和 *COR47* 等基因的表达。

植物在低温胁迫下进入休眠状态是植物抗低温的重要机制,脱落酸 (ABA) 在触发低温休眠的生物过程中具有重要作用。沙梨 (*Pyrus pyrifolia* (Burm. f.) Nakai) *PpyABF3* 与调控休眠的关键转录因子 *PpyDAM3* (Dormancy-associated MADS-box 3) 基因的表达在低温胁迫下呈正相关。进一步研究发现, *PpyABF3* 蛋白可以直接与 *PpyDAM3* 启动子中的第 2 个 ABRE 结合以激活其表达,从而影响植物低温响应的休眠过程。另外,同样响应 ABA 的另一个 ABF 蛋白 *PpyABF2* 能够通过 *PpyABF3* 蛋白互作,负调控 *PpyABF3* 对 *PpyDAM3* 的激活作用<sup>[62]</sup>。这些结果说明,ABF 类转录因子可以通过对 *DAM* 基因的调控,精密维持植物在低温下的休眠状态。这些抗低温的 ABF 类基因的发现,可以为今后培育优良的抗寒作物奠定基础。

## 4 展望

非生物胁迫对植物生长和产量都有着严重影响<sup>[63]</sup>。近年来的研究表明,ABF 作为一类重要的调控因子,在植物抵御非生物胁迫过程中发挥着重



要作用。研究发现, ABF 转录因子往往不是单一的增强植物对某一种非生物胁迫的耐受性, 而是协同调控多个非生物胁迫网络。如苦荞麦 *FtbZIP83* 基因在拟南芥中的过表达提高了耐旱和耐盐性<sup>[64]</sup>。高山离子芥 (*Chorispora bungeana* Fisch. & C.A. Mey.) 的 *CbABF1* 转录因子不仅可以增强转基因烟草对干旱胁迫的耐受性, 同时也提高了植物的抗寒性<sup>[65]</sup>。

虽然植物 ABF 转录因子能够提高植物对于各种非生物胁迫的耐受性, 却常常对转基因植株的生长发育造成不良影响。如过表达花生 (*Arachis hypogaea* L.) *AhAREB1* 的拟南芥抗旱能力增强, 但植株矮小, 叶片卷曲<sup>[66]</sup>。过表达拟南芥 *AtABF3* 的转基因紫花苜蓿对盐和氧化胁迫的耐受性增强, 但转基因紫花苜蓿的叶片变小<sup>[67]</sup>。所以需要进一步挖掘和开发在提升植物抗非生物胁迫能力的同时, 又不影响植物生长发育的 ABF 基因和方法, 以应用于生产实践。如过表达葡萄 (*Vitis vinifera* L.) *VvABF2* 基因的拟南芥可增强对渗透胁迫的耐受性, 但不会对植物的生长发育造成不良影响<sup>[68]</sup>。另外, 对 ABF 转录因子抗非生物胁迫能力的鉴定大多是在苗期进行的, 转基因植株苗期抗逆不代表其他生育时期也抗逆, 尤其是对产量影响较大的生殖生长期, 所以需要同时进行苗期和抽穗期前后的抗逆性鉴定, 以便于明确 ABF 基因潜在的应用价值, 获得在逆境条件下既不影响生长发育又能保证产量的转基因抗逆植株。

由于非生物胁迫诱导的 ABA 途径调控着复杂的基因响应网络, 其中大量的下游基因受到 ABF 转录因子的调控, 如 *RD29A*、*RD29B*、*RD20* 等。但仍有许多靶基因还未确定, 因此 ABF 参与非生物胁迫调控的机制仍需完善。另外, 有研究表明, *ABF2* 转录因子可与赤霉素信号转导中的关键负调控因子 *DELLA* 相互作用来应对环境胁迫<sup>[54]</sup>, 这表明植物 ABF 转录因子可能参与脱落酸与赤霉素信号之间的交叉调控过程, 这个途径仍然需要进一步的研究以阐明其机制。因此, 在未来的研究中, 需要深入解析 ABF 转录因子参与介导的非生物胁迫调控机制, 为培育优良抗逆作物品种奠定基础。

#### 参考文献

- [1] Vishwakarma K, Upadhyay N, Kumar N, Yadav G, Singh J, Mishra R K, Kumar V, Verma R, Upadhyay R G, Pandey M, Sharma S. Absciscic acid signaling and abiotic stress tolerance in plants: a review on current knowledge and future prospects. *Frontiers in Plant Science*, 2017, 8: 161-173
- [2] Gong Z, Xiong L, Shi H, Yang S, Herrera-Estrella L R, Xu G, Chao D Y, Li J, Wang P Y, Qin F, Li J, Ding Y, Shi Y, Wang Y, Yang Y, Guo Y, Zhu J K. Plant abiotic stress response and nutrient use efficiency. *Science China Life Science*, 2020, 63 (5): 635-674
- [3] Xiong L, Schumaker K S, Zhu J K. Cell signaling during cold, drought, and salt stress. *The Plant Cell*, 2002, 14: 165-183
- [4] Chen K, Li G J, Bressan R A, Song C P, Zhu J K, Zhao Y. Absciscic acid dynamics, signaling and functions in plants. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2020, 62 (1): 25-54
- [5] Dar N A, Amin I, Wani W, Wani S A, Shikari A B, Wani S H, Masoodi K Z. Absciscic acid: a key regulator of abiotic stress tolerance in plants. *Plant Gene*, 2017, 11: 106-111
- [6] Kim J B, Kang J Y, Kim S Y. Over-expression of a transcription factor regulating ABA-responsive gene expression confers multiple stress tolerance. *Plant Biotechnology Journal*, 2004, 2: 459-466
- [7] Joo H, Lim C W, Lee S C. Roles of pepper bZIP transcription factor CaATBZ1 and its interacting partner RING-type E3 ligase CaASRF1 in modulation of ABA signaling and drought tolerance. *The Plant Journal*, 2019, 100: 399-410
- [8] Drogelaser W, Snoek B L, Snel B, Weiste C. The *Arabidopsis* bZIP transcription factor family-An update. *Current Opinion in Plant Biology*, 2018, 45: 36-49
- [9] Choi H, Hong J, Ha J, Kang J, Kim S Y. ABFs, a family of ABA-responsive element binding factors. *Journal of Biological Chemistry*, 2000, 275 (3): 1723-1730
- [10] Fujita Y, Yoshida T, Yamaguchi-Shinozaki K. Pivotal role of the AREB/ABF-SnRK2 pathway in ABRE-mediated transcription in response to osmotic stress in plants. *Physiologia Plantarum*, 2013, 147 (1): 15-27
- [11] Jakoby M, Weissshaar B, Dröge-Laser W, Vicente-Carbajosa J, Tiedemann J, Kroj T, Parcy F. bZIP transcription factors in *Arabidopsis*. *Trends in Plant Science*, 2002, 7 (3): 106-111
- [12] Li F F, Mei F M, Zhang Y F, Li S M, Kang Z S, Mao H. Genome-wide analysis of the *AREB/ABF* gene lineage in land plants and functional analysis of *TaABF3* in *Arabidopsis*. *BMC Plant Biology*, 2020, 20: 558
- [13] Liu T, Zhou T, Lian M, Liu T, Hou J, Ijaz R, Song B. Genome-wide identification and characterization of the AREB/ABF/ABI5 subfamily members from *Solanum tuberosum*. *International Journal of Molecular Sciences*, 2019, 20: 311-328
- [14] Li Q, Zhao H X, Wang X L, Kang J Y, Lv B B, Dong Q X, Li C L, Chen H, Wu Q. Tartary buckwheat transcription factor *FtbZIP5*, regulated by *FtSnRK2.6*, can improve salt/drought resistance in transgenic *Arabidopsis*. *International Journal of Molecular Sciences*, 2020, 21 (3): 1123-1139
- [15] Zhao B Y, Hu Y F, Li J J, Yao X, Liu K D. BnaABF2, a bZIP transcription factor from rapeseed (*Brassica napus* L.), enhances drought and salt tolerance in transgenic *Arabidopsis*. *Botanical Studies*, 2016, 57: 12-24
- [16] Kerr T C C, Abdel-Mageed H, Aleman L, Lee J, Payton P, Cryer D, Allen R D. Ectopic expression of two *AREB/ABF* orthologs increases drought tolerance in cotton (*Gossypium hirsutum*). *Plant Cell and Environment*, 2018, 41 (5): 898-907

- [ 17 ] Hong L, Hu B, Liu X, He C Y, Yao Y, Li X L, Li L. Molecular cloning and expression analysis of a new stress-related *AREB* gene from *Arachis hypogaea*. *Biologia Plantarum*, 2013, 57 ( 1 ): 56-62
- [ 18 ] Kagaya Y, Hobo T, Murata M, Ban A, Hattori T. Absciscic acid-induced transcription is mediated by phosphorylation of an absciscic acid response element binding factor, TRAB1. *The Plant Cell*, 2002, 14: 3177-3189
- [ 19 ] Chen X X, Ding Y G, Yang Y Q, Song C P, Wang B S, Yang S H, Guo Y, Gong Z Z. Protein kinases in plant responses to drought, salt, and cold stress. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2021, 63 ( 1 ): 53-78
- [ 20 ] 熊孟连,戴星,简燕,李琨,杨正婷. 脱落酸依赖的与非依赖的信号途径的研究进展. *基因组学与应用生物学*, 2020, 39 ( 12 ): 5796-5802  
Xiong M L, Dai X, Jian Y, Li K, Yang Z T. Advances in the study of absciscic acid-dependent and non-dependent signaling pathways. *Genomics and Applied Biology*, 2020, 39 ( 12 ): 5796-5802
- [ 21 ] Yoshida T, Fujita Y, Sayama H, Kidokoro S, Maruyama K, Mizoi J, Shinozaki K, Yamaguchi-Shinozaki K. AREB1, AREB2, and ABF3 are master transcription factors that cooperatively regulate ABRE-dependent ABA signaling involved in drought stress tolerance and require ABA for full activation. *The Plant Journal*, 2010, 61: 672-685
- [ 22 ] Roychoudhury A, Gupta B, Sengupta D N. Trans-acting factor designated OSBZ8 interacts with both typical absciscic acid responsive elements as well as absciscic acid responsive element like sequences in the vegetative tissues of indica rice cultivars. *Plant Cell Report*, 2008, 27: 779-794
- [ 23 ] Banerjee A, Roychoudhury A. Group II late embryogenesis abundant ( LEA ) proteins: structural and functional aspects in plant abiotic stress. *Plant Growth Regulation*, 2016, 79: 1-17
- [ 24 ] Hrabak E M, Chan C W, Gribskov M, Harpe J F, Choi J H, Halford N, Kudla J, Luan S, Nimmo H G, Sussman M R, Thomas M, Walker-Simmons K, Zhu J K, Harmon A C. The *Arabidopsis* CDPK-SnRK superfamily of protein kinases. *Plant Physiology*, 2003, 132: 666-680
- [ 25 ] Soon F F, Ng L M, Zhou X E, West G M, Kovach A, Tan M H, Suino-Powell K M, He Y, Xu Y, Chalmers M J, Brunzelle J S, Zhang H, Yang H, Jiang H, Li J, Yong E L, Cutler S, Zhu J K, Griffin P R, Melcher K, Xu H E. Molecular mimicry regulates ABA signaling by SnRK2 kinases and PP2C phosphatases. *Science*, 2012, 335: 85-88
- [ 26 ] Yoshida T, Fujita Y, Maruyama K, Mogami J, Todaka D, Shinozaki K, Yamaguchi-Shinozaki K. Four *Arabidopsis* AREB/ABF transcription factors function predominantly in gene expression downstream of SnRK2 kinases in absciscic acid signalling in response to osmotic stress. *Plant Cell and Environment*, 2015, 38: 35-49
- [ 27 ] Cai Z Y, Liu J J, Wang H J, Yang C J, Chen Y X, Li Y C, Pan S J, Dong R, Tang G L, Barajas-Lopez J D, Fujii H, Wang X L. GSK3-like kinases positively modulate absciscic acid signaling through phosphorylating subgroup III SnRK2s in *Arabidopsis*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2014, 111: 9651-9656
- [ 28 ] Wang H, Tang J, Liu J, Hu J, Liu J, Chen Y, Cai Z, Wang X. Absciscic acid signaling inhibits brassinosteroid signaling through dampening the dephosphorylation of BIN2 by ABI1 and ABI2. *Molecular Plant*, 2018, 11: 315-325
- [ 29 ] Li H B, Li Y Z, Zhao Q, Li T T, Wei J, Li B Y, Shen W J, Yang C, Zeng Y L, Rodriguez P L, Zhao Y D, Jiang L W, Wang X J, Gao C J. The plant ESCRT component FREE1 shuttles to the nucleus to attenuate absciscic acid signalling. *Nature Plants*, 2019, 5: 512-524
- [ 30 ] Cheng C H, Wang Z J, Ren Z Y, Zhi L Y, Yao B, Su C, Liu L, Li X. SCFAtPP2-B11 modulates ABA signaling by facilitating SnRK2.3 degradation in *Arabidopsis thaliana*. *PLoS Genetics*, 2017, 13: e1006947
- [ 31 ] Ali A, Kim J K, Jan M, Khan H A, Khan I U, Shen M Z, Park J, Lim C J, Hussain S, Baek D, Wang K, Chung W S, Rubio V, Lee S Y, Gong Z Z, Kim W Y, Bressan R A, Pardo J M, Yun D J. Rheostatic control of ABA signaling through HOS15-mediated OST1 degradation. *Molecular Plant*, 2019, 12: 1447-1462
- [ 32 ] Zhu S Y, Yu X C, Wang X J, Zhao R, Li Y, Fan R C, Shang Y, Du S Y, Wang X F, Wu F Q, Xu Y H, Zhang X Y, Zhang D P. Two calcium-dependent protein kinases, CPK4 and CPK11, regulate absciscic acid signal transduction in *Arabidopsis*. *The Plant Cell*, 2007, 19: 3019-3036
- [ 33 ] Zhao R, Sun H L, Mei C, Wang X J, Yan L, Liu R, Zhang X F, Wang X F, Zhang D P. The *Arabidopsis*  $Ca^{2+}$ -dependent protein kinase CPK12 negatively regulates absciscic acid signaling in seed germination and post-germination growth. *New Phytologist*, 2011, 192 ( 1 ): 61-73
- [ 34 ] Zhang H, Liu D, Yang B, Liu W Z, Mu B, Song H, Chen B, Li Y, Ren D, Deng H, Jiang Y Q. *Arabidopsis* CPK6 positively regulates ABA signaling and drought tolerance through phosphorylating ABA-responsive element-binding factors. *Journal of Experiment Botany*, 2020, 71: 188-203
- [ 35 ] Choi H I, Park H J, Park J H, Kim S, Im M Y, Seo H H, Kim Y W, Hwang I, Kim S Y. *Arabidopsis* calcium-dependent protein kinase AtCPK32 interacts with ABF4, a transcriptional regulator of absciscic acid-responsive gene expression, and modulates its activity. *Plant Physiology*, 2005, 139: 1750-1761
- [ 36 ] García M N M, Giammaria V, Grandellis C, Téllez-Iñón M T, Ulloa R M, Capiati D A. Characterization of StABF1, a stress-responsive bZIP transcription factor from *Solanum tuberosum* L. that is phosphorylated by StCDPK2 in vitro. *Planta*, 2012, 235 ( 4 ): 761-778
- [ 37 ] Grandellis C, Fantino E, García M N M, Bialer M G, Santin F, Capiati D A, Ulloa R M. StCDPK3 phosphorylates in vitro two transcription factors involved in GA and ABA signaling in potato: StRSG1 and StABF1. *PLoS ONE*, 2016, 11 ( 12 ): e0167389
- [ 38 ] Schweighofer A, Hirt H, Meskiene I. Plant PP2C phosphatases: emerging functions in stress signaling. *Trends in Plant Science*, 2004, 9: 236-243
- [ 39 ] Danquah A, de Zelicourt A, Colcombet J, Hirt H. The role of ABA and MAPK signaling pathways in plant abiotic stress responses. *Biotechnol Advances*, 2014, 32: 40-52
- [ 40 ] Umezawa T, Nakashima K, Miyakawa T, Kuromori T, Tanokura M, Shinozaki K, Yamaguchi-Shinozaki K. Molecular basis of the core regulatory network in ABA responses: sensing, signaling and transport. *Plant Cell Physiology*, 2010, 51: 1821-

- 1839
- [ 41 ] Wang X, Guo C, Peng J, Li C, Wan F, Zhang S, Zhou Y, Yan Y, Qi L, Sun K, Yang S, Gong Z, Li J. ABRE-binding factors play a role in the feedback regulation of ABA signaling by mediating rapid ABA induction of ABA co-receptor genes. *New phytologist*, 2018, 221 ( 1 ): 341-355
- [ 42 ] 马雅琴, 翁跃进, 赵勇, 郭宝生, 许兴. 植物耐盐相关基因克隆的研究进展. *植物遗传资源学报*, 2004, 5 ( 1 ): 81-86  
Ma Y Q, Weng Y J, Zhao Y, Guo B S, Xu X. Research progress on the identification of salt -regulated genes in higher plants. *Journal of Plant Genetic Resources*, 2004, 5 ( 1 ): 81-86
- [ 43 ] 刘帅, 朱明鲲, 刘旭, 李玲. 拟南芥 *abf3* 和 *abf4* 突变体对 ABA 和盐胁迫响应. *华南师范大学学报*, 2012, 44 ( 4 ): 101-104  
Liu S, Zhu M K, Liu X, Li L. Studies on the responses to ABA and salt stress in *abf3* and *abf4*-related mutants of *Arabidopsis*. *Journal of South China Normal University*, 2012, 44 ( 4 ): 101-104
- [ 44 ] García M N M, Cortelezzi J I, Fumagalli M, Capiati D A. Expression of the *Arabidopsis ABF4* gene in potato increases tuber yield, improves tuber quality and enhances salt and drought tolerance. *Plant Molecular Biology*, 2018, 98 ( 1-2 ): 137-152
- [ 45 ] Wang W B, Qiu X P, Yang Y X, Kim H S, Jia X Y, Yu H, Kwak S S. Sweet potato bZIP transcription factor *IbABF4* confers tolerance to multiple abiotic stresses. *Front Plant Science*, 2019, 10: 630-645
- [ 46 ] Ma H Z, Liu C, Li Z X, Ran Q J, Xie G N, Wang B M, Fang S, Chu J F, Zhang J R. ZmbZIP4 contributes to stress resistance in maize by regulating ABA synthesis and root development. *Plant Physiology*, 2018, 178 ( 2 ): 753-770
- [ 47 ] Ying S, Zhang D F, Fu J, Shi Y S, Song Y C, Wang T Y, Li Y. Cloning and characterization of a maize bZIP transcription factor, ZmbZIP72, confers drought and salt tolerance in transgenic *Arabidopsis*. *Planta*, 2012, 235: 253-266
- [ 48 ] Misra V, Solomon S, Mall A K, Prajapati C P, Hashem A, Abd Allah E F, Ansari M I. Morphological assessment of water stressed sugarcane: a comparison of waterlogged and drought affected crop. *Saudi Journal of Biological Sciences*, 2020, 27 ( 5 ): 1228-1236
- [ 49 ] Wang Y H, Que F, Li T, Zhang R R, Khadr A, Xu Z S, Tian Y S, Xiong A S. *DcABF3*, an ABF transcription factor from carrot, alters stomatal density and reduces ABA sensitivity in transgenic *Arabidopsis*. *Plant Science*, 2021, 302: 110699
- [ 50 ] Qian D, Zhang Z, He J, Zhang P, Ou X, Li T, Niu L, Nan Q, Niu Y, He W, An L, Jiang K, Xiang Y. *Arabidopsis ADF5* promotes stomatal closure by regulating actin cytoskeleton remodeling in response to ABA and drought stress. *Journal of Experimental Botany*, 2019, 70 ( 2 ): 435-446
- [ 51 ] Feng R J, Ren M Y, Lu L F, Peng M, Guan X, Zhou D B, Zhang M Y, Qi D F, Li K, Tang W, Yun T Y, Chen Y F, Wang F, Zhang D, Shen Q, Liang P, Zhang Y D, Xie J H. Involvement of abscisic acid-responsive element-binding factors in cassava ( *Manihot esculenta* ) dehydration stress response. *Scientific Reports*, 2019, 9 ( 1 ): 12661-12673
- [ 52 ] Lin Q, Wang S, Dao Y, Wang J, Wang K. The *Arabidopsis thaliana* trehalose-6-phosphate phosphatase gene *ATPPI* enhances drought tolerance by regulating stomatal apertures. *Journal of Experimental Botany*, 2020, 71 ( 14 ): 4285-4297
- [ 53 ] Liu J T, Fan Y W, Zou J, Fang Y Q, Wang L H, Wang M, Jiang X Q, Liu Y Q, Gao J P, Zhang C Q. A RhABF2/Ferritin module affects rose ( *Rosa hybrida* ) petal dehydration tolerance and senescence by modulating iron levels. *Plant Journal*, 2017, 92 ( 6 ): 1157-1169
- [ 54 ] Wang Z, Liu L, Cheng C, Ren Z, Xu S, Li X. GAI functions in the plant response to dehydration stress in *Arabidopsis thaliana*. *International Journal of Molecular Sciences*, 2020, 21 ( 3 ): 819-827
- [ 55 ] Xu Y J, Zhao X, Aiwaili P, Mu X Y, Zhao M, Zhao J, Cheng L, Ma C, Gao J P, Hong B. A zinc finger protein BBX19 interacts with ABF3 to negatively affect drought tolerance in chrysanthemum. *Plant Journal*, 2020, 103 ( 5 ): 1783-1795
- [ 56 ] 潘晓雪, 张现伟, 李经勇, 雷开荣. 渝 17S 对低温胁迫的响应及耐冷机制初步研究. *植物遗传资源学报*, 2021, 22 ( 1 ): 205-213  
Pan X X, Zhang X W, Li J Y, Lei K R. The effect of low temperature stress on the growth of 'Yu17S' and a preliminary study of cold-resistance mechanisms. *Journal of Plant Genetic Resources*, 2021, 22 ( 1 ): 205-213
- [ 57 ] 杨玲, 吴玉乾, 谢晓东, 王根洪, 夏庆友. 烟草 ABF 转录因子基因的克隆与生物信息学分析. *烟草科技*, 2014 ( 6 ): 73-81, 92  
Yang L, Wu Y Q, Xie X D, Wang G H, Xia Q Y. Clone and bioinformatics analysis of ABF transcription factor gene from *Nicotiana tabacum*. *Tobacco Science and Technology*, 2014 ( 6 ): 73-81, 92
- [ 58 ] 李月, 许朋斐, 陈全家, 代培红, 刘超, 曲延英, 刘晓东. 棉花 bZIP 转录因子基因 *GhbZIP15* 的克隆与表达分析. *棉花学报*, 2015, 27 ( 6 ): 515-523  
Li Y, Xu P F, Chen Q J, Dai P H, Liu C, Qu Y Y, Liu X D. Molecular cloning and expression of a bZIP transcription factor gene *GhbZIP15* in cotton. *Cotton Science*, 2015, 27 ( 6 ): 515-523
- [ 59 ] 郝建楠, 王雨薇, 段奥其, 冯凯, 却枫, 熊爱生. 胡萝卜 ABF 转录因子基因 *DcABF1* 的克隆与非生物胁迫应答分析. *西北植物学报*, 2019, 39 ( 10 ): 1731-1740  
Hao J N, Wang Y W, Duan A Q, Feng K, Que F, Xiong A S. Cloning and response analysis to abiotic stress of ABF transcription factor gene *DcABF1* in carrot. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2019, 39 ( 10 ): 1731-1740
- [ 60 ] 孟宇红, 陈新, 马平安, 宋羽, 张圣奎, 王文泉. 木薯 *MebZIP7* 和 *MebZIP9* 基因的克隆及其转录活性分析. *中国农业大学学报*, 2019, 24 ( 2 ): 28-37  
Meng Y H, Chen X, Ma P A, Song Y, Zhang S K, Wang W Q. Cloning and transcription profiling of two basic leucine zipper genes, *MebZIP7* and *MebZIP9*, in cassava. *Journal of China Agricultural University*, 2019, 24 ( 2 ): 28-37
- [ 61 ] Wang J Y, Li Q, Mao X G, Li A, Jing R L. Wheat transcription factor TaAREB3 participates in drought and freezing tolerances in *Arabidopsis*. *International Journal Biological Science*, 2016, 12 ( 2 ): 257-269
- [ 62 ] Yang Q, Yang B, Li J, Wang Y, Tao R, Yang F, Wu X, Yan X, Ahmad M, Shen J, Bai S, Teng Y. ABA-responsive ABRE-binding factor3 activates *DAM3* expression to promote bud



- dormancy in Asian pear. *Plant Cell and Environment*, 2020, 43 ( 6 ): 1360-1375
- [ 63 ] 刘莹, 盖钧镒, 吕彗能. 作物根系形态与非生物胁迫耐性关系的研究进展. *植物遗传资源学报*, 2003, 4 ( 3 ): 265-269  
Liu Y, Gai J Y, Lyu H N. Advances of the relationship between crop root morphology and tolerance to antibiotic stress. *Journal of Plant Genetic Resources*, 2003, 4 ( 3 ): 265-269
- [ 64 ] Li Q, Wu Q, Wang A, Lv B, Dong Q, Yao Y, Wu Q, Zhao H, Li C, Chen H, Wang X. Tartary buckwheat transcription factor *FtbZIP83* improves the drought/salt tolerance of *Arabidopsis* via an ABA-mediated pathway. *Plant Physiology Biochemistry*, 2019, 144: 312-323
- [ 65 ] Yue X, Zhang G, Zhao Z, Yue J, Pu X, Sui M, Zhan Y, Shi Y, Wang Z, Meng G, Zhao Z, An L. Cryophyte transcription factor, CbABF1, confers freezing, and drought tolerance in tobacco. *Frontiers in Plant Science*, 2019, 10: 699-713
- [ 66 ] 林莹莹, 李晓云, 刘帅, 钟钰婷, 李玲. 过表达转录因子 *AhAREB1* 对拟南芥生长素分布的影响. *华南师范大学学报*, 2015, 47 ( 1 ): 87-92  
Lin Y Y, Li X Y, Liu S, Zhong Y T, Li L. Auxin distribution in *Arabidopsis* plants over-expressing *AhAREB1* encoding a transcription factor. *Journal of South China Normal University*, 2015, 47 ( 1 ): 87-92
- [ 67 ] Wang Z, Su G, Li M, Ke Q, Kim S Y, Li H, Huang J, Xu B, Deng X P, Kwak S S. Overexpressing *Arabidopsis ABF3* increases tolerance to multiple abiotic stresses and reduces leaf size in alfalfa. *Plant Physiology Biochemistry*, 2016, 109: 199-208
- [ 68 ] Liu J Y, Chu J J, Ma C J, Jiang Y T, Ma Y C, Xiong J S, Cheng Z M. Overexpression of an ABA-dependent grapevine bZIP transcription factor, VvABF2, enhances osmotic stress in *Arabidopsis*. *Plant Cell Report*, 2019, 38 ( 5 ): 587-596